
**SIMULATION DER DIURNALEN UND
SAISONALEN PLANKTONDYNAMIK IN
KÜSTENGEWÄSSERN**

Von der Fakultät für Mathematik und Naturwissenschaften
der Carl von Ossietzky Universität Oldenburg
zur Erlangung des Grades und Titels eines

Doktors der Naturwissenschaften (Dr. rer. nat.)

angenommene Dissertation

von

Stephan Kotzur

geboren am 09.12.1972

in Saarbrücken

Oldenburg, 2009

Erstgutachter: Prof. Dr. Wolfgang Ebenhö

Zweitgutachter: Prof. Dr. Ursula Gaedke

Tag der Disputation: 14.07.2009

Abstract

Mathematical models provide an important tool for improving our understanding of the complex interactions within ecosystems, e. g. to better assess the system's reaction to changing environmental conditions. One of the best known and most complex marine ecosystem models is the European Regional Seas Ecosystem Model-ERSEM. This model was originally designed to describe the seasonal dynamics in the North Sea, however its biogeochemical process description has also been successfully applied to a variety of different aquatic ecosystems, such as the Baltic Sea, the Adriatic Sea, the Black Sea and the backbarrier system of Spiekeroog. Despite this largest interest in ERSEM, still a validation of the biogeochemical process formulations against experimental data on time scales resolving diurnal variability to time scales of bloom events is missing.

The central goal of this thesis was to develop a new, ERSEM based model with reduced spatial complexity, which should help to improve the biogeochemical dynamics in the pelagic part of ERSEM. For that purpose the model was validated against a comprehensive dataset derived from several mesocosm experiments. In these experiments the dynamics of numerous physical, biological and chemical variables was followed over the course of several weeks under varying light and nutrient conditions. The developed mesocosm model PEM (Pelagic Ecosystem Model) ensures by its 0-dimensional, self-contained setup, that the interaction of ecosystem dynamics with transport processes or the influence of uncertain boundary conditions are excluded.

In comparison to ERSEM, in PEM, the following processes concerning primary production were reformulated: (1) Decoupled from the phytoplankton carbon, the dynamics of chlorophyll is now given as a function of irradiance and nutrient availability. (2) The description of phytoplankton nutrient dynamics was extended by the co-limitation of the nutrient uptake process. (3) The new model version explicitly considers the carbon storage capacity of diatoms and (4) the limitation of phytoplankton carbon fixation under nutrient starvation. The dynamics of bacteria was also revised and reformulated to a great extent: (5) In the new model version, a distinction is made between free bacteria and those associated to suspended particulate matter. (6) Growth efficiencies of different bacterial groups are calculated as a function of the average substrate quality they are feeding on. (7) This average substrate quality is determined dynamically by an exponential distribution, that it is regulated in parts by the formation process of the newly formed substrate and in parts by the bacterial turnover itself.

The comparison between mesocosm measurements and simulation results of PEM shows that the model is able to reasonably simulate plankton dynamics observed in the mesocosm experiments under different regimes of light, temperature and nutrients. In

most cases, chlorophyll concentrations as well as the particulate fractions of carbon, nitrogen, and phosphorus and the dissolved inorganic nutrients are reproduced exactly, both qualitatively and quantitatively. The new model formulations significantly contributed to these results. Further research is required for validation and parameterisation of the interactions between substrate quality and bacterial activity, but also regarding the selectivity of bacterial substrate uptake of carbon and nutrient-rich components. Diurnal dynamics is overrated by the model. Especially the nutrient uptake process appears to be largely decoupled from photosynthesis, which is ultimately responsible for the diurnal dynamics. However for the consideration of model dynamics on longer time scales, i.e. blooming events or seasonal dynamics, these small deviations between measured and simulated results are of minor importance. A first look into the dynamics of a stationary seasonal cycle reveals that despite massive simplifications of this 0-dimensional approach omitting transport, sources, sinks and the all benthic remineralisation processes, reasonable results regarding phytoplankton dynamics and variability of the C:Chl *a* ratio can be obtained. The simulation of seasonal dynamics with PEM can, however, only be a first step towards the understanding of the characteristics produced by the new model formulations on long time scales. For a comprehensive assessment of their potential to reproduce and to explain field observations, further investigations, regarding their dynamics within the structure of large-scale ecosystem models such as ERSEM or EcoTiM, are required. On ocean scales, the developed model descriptions may also significantly contribute to a better understanding of the global carbon cycle, since primary production and nutrient remineralisation within the water column are central processes in the fixation and export of carbon into deep waters, which is an important potential long-term sink of atmospheric carbon dioxide.

Kurzzusammenfassung

Mathematische Modelle stellen ein wichtiges Werkzeug dar, um unser Verständnis der komplexen Zusammenhänge innerhalb von Ökosystemen zu verbessern, z.B. um die Auswirkungen veränderter Umweltbedingungen besser einschätzen zu können. Eines der bekanntesten und komplexesten marinen Ökosystemmodelle ist das European Regional Seas Ecosystem Model – ERSEM. Dieses Modell wurde ursprünglich zur Simulation der saisonalen Dynamik der Nordsee entwickelt, jedoch wurde dessen biogeochemische Prozessbeschreibung auch erfolgreich auf unterschiedlichste aquatische Ökosysteme, wie z.B. die Ostsee, die Adria, das Schwarze Meer, oder das Rückseitenwatt von Spiekeroog, angewendet. Trotz des großen Interesses an ERSEM existiert bisher keine Validierung der biogeochemischen Prozessformulierung auf kurzen bis mittleren Zeitskalen wie der diurnalen Dynamik oder der Dynamik von Blütenereignissen.

Die Zielsetzung der vorliegenden Arbeit war die Entwicklung eines neuen, ERSEM basierten Modells mit reduzierter räumlicher Komplexität, mit dem die biogeochemische Dynamik im pelagischen Teil von ERSEM getestet und weiterentwickelt werden kann. Dazu wurde das Modell, anhand eines umfassenden Datensatzes aus mehreren Mesokosmosexperimenten, in denen bei unterschiedlichen Lichtbedingungen und Nährstoffverhältnissen die Dynamik vieler physikalischer, biologischer und chemischer Messgrößen über mehrere Wochen verfolgt wurde, validiert. Das entwickelte Mesokosmosmodell PEM (Pelagic Ecosystem Model) schließt eine Überlagerung der ökosystemaren Eigendynamik durch Transportprozesse sowie die Einflüsse unsicherer Randbedingungen durch das 0-dimensionale, abgeschlossene Setup aus.

Im Vergleich zu ERSEM wurden die folgenden Prozesse der Primärproduktion in PEM neu formuliert: (1) Die Chlorophylldynamik wird nun, von der Kohlenstoffdynamik des Phytoplanktons entkoppelt, als Funktion von Einstrahlungsintensität und Nährstoffversorgung beschrieben. (2) Die Nährstoffdynamik des Phytoplanktons wurde um den Prozess der Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme erweitert. (3) In der neuen Modellversion wird explizit die Kohlenstoffspeicherkapazität der Diatomeen bei Silikatlimitierung, sowie (4) die Limitierung der Kohlenstofffixierung des Phytoplanktons durch Nährstoffmangel berücksichtigt. Auch die Destruentendynamik wurde überarbeitet und in weiten Teilen neu formuliert: (5) In der neuen Modellversion wird zwischen freien und schwebstoffassoziierten Bakterien unterschieden. (6) Die Wachstumseffizienzen der Bakteriengruppen werden als Funktion der mittleren Qualität des jeweils genutzten Substrats berechnet. (7) Diese mittlere Qualität wird dynamisch anhand einer Exponentialverteilung beschrieben, die zum einen durch den Herkunftsprozess des frisch gebildeten Substrats, zum anderen durch den bakteriellen Umsatz selbst reguliert wird.

Der Vergleich zwischen den Messdaten der Mesokosmosexperimente und den Simulationsergebnissen von PEM zeigt, dass das Modell in der Lage ist, die in den Mesokosmosexperimenten beobachtete Planktodynamik bei unterschiedlichen Licht-, Temperatur- und Nährstoffregimes sehr gut abzubilden. Die Konzentrationen von Chlorophyll und den partikulären Fraktionen von Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphat sowie die der gelösten anorganischen Nährstoffe werden meist sowohl qualitativ als auch quantitativ überaus exakt reproduziert. Die neu entwickelten Modellformulierungen leisten hierzu einen erheblichen Beitrag. Weitere Untersuchungen zur Validierung und Parametrisierung der neuen Prozessbeschreibungen sind insbesondere im Hinblick auf die Wechselwirkung zwischen Substratqualität und bakterieller Aktivität, aber auch hinsichtlich der Selektivität bezüglich kohlenstoff-, oder nährstoffreicher Komponenten bei der Substrataufnahme durch Bakterien notwendig. Die Betrachtung der diurnalen Dynamik zeigt, dass diese von dem Modell überbewertet wird. Insbesondere die Nährstoffaufnahme scheint weitgehend von dem Photosyntheseprozess, der letztlich für die diurnale Dynamik verantwortlich ist, entkoppelt zu sein. Jedoch sind diese geringen Abweichungen zwischen Messdaten und Simulationsergebnissen bei der Betrachtung der Modelldynamik auf längeren Zeitskalen, wie beispielsweise Blütenereignissen oder Jahresgängen, von untergeordneter Bedeutung. Ein erster Einblick in die Modelldynamik eines eingeschwungenen Jahresgangs zeigt, dass trotz der massiven Vereinfachungen dieses 0-dimensionalen Ansatzes, ohne Transport, Quellen und Senken und ohne Berücksichtigung der gesamten benthischen Remineralisierungsprozesse, durchaus sinnvolle Ergebnisse hinsichtlich der Phytoplanktodynamik und der Variabilität des C:Chl *a*-Verhältnisses erzielt werden können. Die Simulation eines Jahresgangs mit PEM kann aber letztlich nur als ein erster Schritt zum Verständnis der Dynamik der neuen Modellformulierungen auf saisonalen Zeitskalen verstanden werden. Für eine umfassende Beurteilung deren Potentials zur Reproduktion und Erklärung von Felddaten sind weitere Untersuchungen über deren Dynamik innerhalb der Struktur großskaliger Ökosystemmodelle wie ERSEM oder EcoTiM dringend notwendig. Auf Größenskalen von Ozeanen können die entwickelten Modellformulierungen in Zukunft auch einen bedeutenden Beitrag zum besseren Verständnis des globalen Kohlenstoffkreislaufs leisten, da die Primärproduktion und die Nährstoffremineralisierung innerhalb der Wassersäule zentrale Prozesse bei der Fixierung und dem Export von Kohlenstoff in tiefe Wasserschichten darstellen, was wiederum eine wichtige potentielle Langzeitsenke für atmosphärisches Kohlendioxid darstellt.

Inhaltsverzeichnis

Abstract	i
Kurzzusammenfassung	iii
Inhaltsverzeichnis	v
Abbildungsverzeichnis	ix
Tabellenverzeichnis	xiii
1 Einleitung	1
2 Modellbeschreibung	5
2.1 Kurzbeschreibung von ERSEM.....	5
2.1.1 Primärproduzenten	8
2.1.2 Sekundärproduzenten.....	10
2.1.3 Destruenten.....	11
2.2 Die Mesokosmosapplikation PEM - Basisversion.....	12
2.2.1 Modell - Setup.....	13
2.2.2 Neue Prozessformulierungen in der Basisversion.....	16
2.3 Parametrisierung	19
2.4 Das Primärproduktionsmodul	21
2.4.1 Dynamik des Chlorophylls.....	21
2.4.2 Silikatsdynamik der Diatomeen	30
2.4.3 Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme.....	30
2.4.4 Nährstofflimitierung	33
2.4.5 Regulation von Photosynthese und Biomassensynthese	35
2.5 Die Destruentendynamik.....	38
2.5.1 Schwebstoffassoziierte Bakterien.....	40
2.5.2 Dynamik der Substratqualität	41
2.5.3 Stoffumsatzprozesse der Bakterien	47
3 Die Mesokosmosexperimente	52

4 Simulation der Mesokosmosexperimente	55
4.1 Frühjahrsexperiment – Kontrollansatz.....	55
4.2 Frühjahrsexperiment - Phosphat gedüngter Ansatz.....	63
4.3 Erstes Sommerexperiment – Kontrollansatz.....	69
4.4 Erstes Sommerexperiment - P/N/Si gedüngter Ansatz.....	76
4.5 Zweites Sommerexperiment – Kontrollansatz.....	82
4.6 Zweites Sommerexperiment - P/N gedüngter Ansatz.....	86
4.7 Zusammenfassung der wichtigsten Erkenntnisse aus den Mesokosmosuntersuchungen.....	91
5 Sensitivität der neuen Prozessformulierungen	93
5.1 Dynamik des Chlorophylls	93
5.2 Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung.....	96
5.3 Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme	98
5.4 Silikatsdynamik der Diatomeen	100
5.5 Dynamik der Substratqualität.....	102
6 Modelldynamik auf kurzen und langen Zeitskalen	105
7 Schlussbetrachtung und Ausblick	111
Literatur	115
Anhang	131
A Parameterlisten	133
A.1 Phytoplankton	133
A.2 Zooplankton und Bakterioplankton	134
B Externer Antrieb der Mesokosmossimulationen	135
C Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit älteren Prozessformulierungen	137
C.1 Simulation mit statischem Chlorophyllmodul	137
C.2 Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung.....	145
C.3 Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme	153
C.4 Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen	161
C.5 Simulation mit statischem Destruentenmodul	169

Danksagung	177
Lebenslauf	179
Erklärung	181

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 2.1 Schematische Übersicht der Hauptkompartimente und Flüsse in der Basisversion von PEM.....	17
Abbildung 2.2 Schematische Übersicht der chlorophyllbezogenen Regulationsmechanismen im Kontext des Ökosystemmodells PEM.....	26
Abbildung 2.3 Einfluss unterschiedlicher Formfaktoren auf den Wachstumslimitationsfaktor.....	35
Abbildung 2.4 Schematische Übersicht der implementierten Regulationsmechanismen im überarbeiteten Primärproduktionsmodul von PEM.....	37
Abbildung 2.5 Schematische Übersicht des überarbeiteten Destruentenmoduls in PEM.....	40
Abbildung 2.6 Schematische Übersicht der Beschreibung der Substratdynamik.....	43
Abbildung 2.7 Änderung der mittleren Substratqualität durch bakteriellen Umsatz.....	47
Abbildung 2.8 Übersicht der Prozesse des Bakterienmoduls.....	49
Abbildung 3.1 Schematische Übersicht der Mesokosmosexperimente in Büsum im Frühjahr und Sommer 1999.....	53
Abbildung 4.1 Ergebnisse der Referenzsimulation des Kontrollansatzes des Frühjahrsexperiments.....	59
Abbildung 4.2 Ergebnisse der Referenzsimulation des Phosphat gedüngten Ansatzes des Frühjahrsexperiments.....	67
Abbildung 4.3 Ergebnisse der Referenzsimulation des Kontrollansatzes des ersten Sommerexperiments.....	73
Abbildung 4.4 Ergebnisse der Referenzsimulation des N, P, Si gedüngten Ansatzes des ersten Sommerexperiments.....	79
Abbildung 4.5 Ergebnisse der Referenzsimulation des Kontrollansatzes des zweiten Sommerexperiments.....	85
Abbildung 4.6 Ergebnisse der Referenzsimulation des N, P gedüngten Ansatzes des zweiten Sommerexperiments.....	89
Abbildung 5.1 Vergleich der Chlorophyllkonzentration in der Referenzsimulation und der Simulation mit konstantem Chl a : C - Verhältnis.....	94
Abbildung 5.2 Simulation der Chlorophyllkonzentration in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente bei Variation der Parameter der Chlorophylldynamik.....	95
Abbildung 5.3 Vergleich der Konzentrationen von gelöstem organischen Kohlenstoff in der Referenzsimulation und der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung.....	96

Abbildung 5.4 Simulation der Konzentrationen von gelöstem organischen Kohlenstoff in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente bei Variation der Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung.....	97
Abbildung 5.5 Vergleich der Nitratkonzentration in der Referenzsimulation und der Simulation ohne Co - Limitierung der Nährstoffaufnahme.....	98
Abbildung 5.6 Simulation der Nitratkonzentration in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente bei Variation der Parameter der Co - Limitierung der Nährstoffaufnahme.	99
Abbildung 5.7 Vergleich der Konzentration von partikulärem Kohlenstoff in der Referenzsimulation und der Simulation mit konstantem C:Si-Verhältnis der Diatomeen.....	101
Abbildung 5.8 Simulation der Konzentration von partikulärem Kohlenstoff in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente bei Variation der Parameter der Silikatdynamik.....	102
Abbildung 5.9 Vergleich der Abundanz der Gesamtbakterien (freie und partikelassoziierte) in der Referenzsimulation und der Simulation mit statischem Destruentenmodul	103
Abbildung 5.10 Simulation der Abundanzen freier Bakterien in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente bei Variation der Qualitätsparameter für gelöstes organisches Material	104
Abbildung 6.1 Beispiele für die diurnale Dynamik in der Referenzsimulation.....	105
Abbildung 6.2 Jahresgang der Phytoplankton- und Nährstoffdynamik in der Referenzsimulation.	108
Abbildung B.1 Licht- und Temperaturantrieb der Mesokosmossimulationen.	135
Abbildung C.1 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments.....	138
Abbildung C.2 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments.....	139
Abbildung C.3 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments.....	140
Abbildung C.4 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den N, P, Si gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperiments.....	141
Abbildung C.5 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments.....	142

Abbildung C.6 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den N, P gedüngten Ansatz des zweiten Sommerexperiments.	143
Abbildung C.7 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments.	146
Abbildung C.8 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments.	147
Abbildung C.9 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments.	148
Abbildung C.10 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den N, P, Si gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperiments.	149
Abbildung C.11 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments.	150
Abbildung C.12 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den N, P gedüngten Ansatz des zweiten Sommerexperiments.	151
Abbildung C.13 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments.	154
Abbildung C.14 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme für den Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments.	155
Abbildung C.15 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments.	156
Abbildung C.16 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme für den N, P, Si gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperiments.	157
Abbildung C.17 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme für den Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments.	158
Abbildung C.18 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme für den N, P gedüngten Ansatz des zweiten Sommerexperiments.	159

Abbildung C.19 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments.....	162
Abbildung C.20 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments.....	163
Abbildung C.21 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments.....	164
Abbildung C.22 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den N, P, Si gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperiments.....	165
Abbildung C.23 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments.....	166
Abbildung C.24 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den N, P gedüngten Ansatz des zweiten Sommerexperiments.....	167
Abbildung C.25 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments.....	170
Abbildung C.26 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments.....	171
Abbildung C.27 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments.....	172
Abbildung C.28 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den N, P, Si gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperiments.....	173
Abbildung C.29 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments.....	174
Abbildung C.30 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den N, P gedüngten Ansatz des zweiten Sommerexperiments.....	175

Tabellenverzeichnis

Tabelle 2.1 Interaktionen innerhalb des pelagischen Nahrungsnetzes.....	14
Tabelle 2.2 Relevante Parameter der Chlorophylldynamik für Diatomeen.....	29
Tabelle 2.3 Parameter der Nährstofflimitierung	35
Tabelle 2.4 Relative mittlere Qualitäten des frisch gebildeten Substrats.....	45
Tabelle 2.5 Parameterwerte der Freiwasserbakterien (B_{FW}) sowie der schwebstoffassoziierten Bakterienpopulation (B_{SA}).....	51
Tabelle A.1 Standardparametersatz des Primärproduktionsmoduls.....	133
Tabelle A.2 Standardparametersatz des Sekundärproduktions- und Destruentenmoduls.....	134

1 Einleitung

Die ersten mathematischen Modelle zur Beschreibung der marinen pelagischen Ökosystemdynamik wurden bereits in der Mitte des letzten Jahrhunderts entwickelt (FLEMING, 1939; RILEY et al., 1949; STEELE, 1958; CUSHING, 1959). Sie betrachten die Regulation der Populationsgröße durch Konkurrenz und Räuber-Beute-Interaktionen. Aus heutiger Sicht handelt es sich um einfache Modelle, die mit analytischen Methoden untersucht werden können. Mit zunehmendem Verständnis der komplexen Verknüpfungen innerhalb des pelagischen Nahrungsnetzes – insbesondere auf mikrobieller Ebene – wurden auch die Modelle im Hinblick auf Nährstoffkreisläufe (PICHOT und RUNFOLA, 1976; BILLEN und LANCELOT, 1988) oder die explizite Beschreibung der „microbial-loop“ Dynamik (LANCELOT et al., 1991; BARETTA-BEKKER et al., 1994) ständig verbessert. Diese Entwicklung wurde nur durch die außerordentlichen Fortschritte in der modernen Computertechnologie sowie bei numerischen Simulationsverfahren ermöglicht. Die Komplexität dieser Ökosystemmodelle nahm so stark zu, dass eine Untersuchung mit analytischen Methoden nahezu ausgeschlossen war.

In der Anfangsphase der Ökosystemmodellierung wurden hauptsächlich nulldimensionale Boxmodelle ohne die Berücksichtigung von Transportvorgängen entwickelt (RILEY, 1946; LASSEN und NIELSEN, 1972; STEELE, 1974). Seit den 70er Jahren entstanden vermehrt auch eindimensionale Modelle, die den turbulenzgetriebenen Vertikaltransport in der Wassersäule berücksichtigen (RADACH und MAIER-REIMER, 1975; FASHAM et al., 1983; FENNEL, 1995). Mit weiter steigender Rechenkapazität führte diese Entwicklung konsequenterweise zu dreidimensionalen Ökosystemmodellen, die neben dem vertikalen auch den horizontalen Stofftransport betrachten (KISHI und IKEDA, 1986; SKOGEN, 1993; BARETTA et al., 1995; MOLL, 1995).

Eines der bekanntesten und komplexesten marinen Ökosystemmodelle der Welt ist das **European Regional Seas Ecosystem Model** – ERSEM (BARETTA et al., 1995; BARETTA-BEKKER et al., 1997; EBENHÖH et al., 1997). Aufbauend auf GEMBASE, einem Modell für das Severn-Ästuar (RADFORD, 1979), und BOEDE, einem Modell für die Ems-Dollart Region (BARETTA und RUARDIJ, 1988), wurde in der ersten Phase des ERSEM Projektes (1990 bis 1993) ein Ökosystemmodell für die gesamte Nordsee entwickelt (BARETTA et al., 1995). Dessen horizontale Auflösung orientierte sich an den 10 ICES-Boxen (INTERNATIONAL COUNCIL FOR THE EXPLORATION OF THE SEA, 1983), wobei Boxen, in denen sich im Sommer im allgemeinen eine Thermokline ausbildet, jeweils in eine Oberflächenbox (0 m bis 30 m Tiefe) und eine Tiefenbox (30 m bis Boden) unterteilt wurden. In der zweiten ERSEM Projektphase (1993 bis 1996) wurde die räumliche Auflösung auf 85 Oberflächenboxen und 45 Tiefenboxen verfeinert. Außer-

dem wurde die Beschreibung physiologischer Schlüsselprozesse (z.B. die Lichtabhängigkeit der Photosynthese, Droop-Kinetik, anorg. Nährstoffaufnahme der Bakterien) in ERSEM II entscheidend verbessert (BARETTA-BEKKER et al., 1997; EBENHÖH et al., 1997). Obwohl ERSEM am Beispiel der Nordsee entwickelt wurde, ist es mehr als ein reines Nordseemodell. ERSEM war von vornherein als generisches Modellkonzept angelegt und sollte durch Anpassung der räumlichen Struktur und der advektiven Transportprozesse an die topographischen Gegebenheiten universell für aquatische Ökosysteme einsetzbar sein. Bis heute wurde der biogeochemische Kern von ERSEM, der die dynamische Interaktion der verschiedenen Ökosystemkomponenten beschreibt, erfolgreich auf unterschiedlichste aquatische Ökosysteme angewendet. Beispiele hierfür sind Applikationen für die Ostsee (VICHI et al., 2004), die Adria (VICHI et al., 1998), das Rückseitenwatt von Spiekeroog (KOHLMIEIER und EBENHÖEH, 2006), das Arabische Meer (BLACKFORD und BURKILL, 2002), das Schwarze Meer (STAVENA et al., 2003) oder das östliche Mittelmeer (PETTHAKIS et al., 2006).

Allen diesen komplexen Ökosystemmodellen, die auf dreidimensionalen Raumskalen von hundert(en) Kilometer und Zeitskalen von Jahren arbeiten, liegt ein gemeinsames Problem zugrunde: die Validierung der biogeochemischen Prozessbeschreibung. Zum einen wird die Eigendynamik des Ökosystems durch die Transportprozesse überlagert,, d.h., die Transportbeschreibung müsste durch den Einsatz passiver Tracer exakt validiert sein, um auszuschließen, dass Abweichungen der Simulationsdaten von Messwerten auf einer unrealistischen Beschreibung der Transportprozesse basiert. Außerdem betrachten großskalige Modelle meist offene Systeme und sind damit signifikant von den häufig unsicheren Randbedingungen, d.h. dem Ein- und Austrag über die Grenzen, beeinflusst. Auch hier ist es wieder schwer zu beurteilen, ob Differenzen zwischen Mess- und Simulationsdaten auf falschen Randbedingungen oder einer unzureichenden Prozessbeschreibung beruhen. Ein anderes Problem ist die Verfügbarkeit von Messdaten zur Validierung der Ökosystembeschreibung. Es ist verständlicherweise praktisch unmöglich, das gesamte Modellgebiet, z.B. die Nordsee, über den gesamten Simulationszeitraum, z.B. ein Jahr, in einem räumlichen und zeitlichen Raster zu beproben, das die räumliche und zeitliche Variabilität des Realsystems vollständig auflöst und so durch Mittelwertbildung der Messdaten über die räumliche und zeitliche Modellstruktur einen sinnvollen Vergleich mit den Simulationsdaten ermöglicht. Dazu kommt, dass theoretisch alle im Modell abgebildeten Zustandsgrößen gleichzeitig in der erforderlichen hohen räumlichen und zeitlichen Auflösung im Realsystem gemessen werden müssten¹. Eine gute Übereinstim-

¹ Genau genommen müssten sogar alle im Modell beschriebenen Raten auf diese Weise mit Messdaten untermauert werden, um auszuschließen, dass sich Fehler in den Produktionsraten gegen Fehler in den Verlustraten aufheben und so durch eine korrekte Reproduktion der Zustandsgröße eine korrekte Prozessbeschreibung suggeriert.

mung von Messdaten und Simulationsergebnissen ist für einzelne Größen durch Anpassung des verwendeten Parametersatzes fast immer erreichbar. Allerdings konnte bisher – beispielsweise für die existierenden komplexen dreidimensionalen Ökosystemmodelle der Nordsee – eine Übereinstimmung in allen Zustandsvariablen nicht realisiert werden (RADACH und MOLL, 2006).

Besonders deutlich wird die Notwendigkeit einer (Neu-)Validierung der biogeochemischen Prozessbeschreibung, wenn eine Umskalierung der ursprünglichen Modellstruktur notwendig wird. ERSEM wurde ursprünglich entwickelt, um die saisonale Dynamik der gesamten Nordsee zu simulieren. Der hierbei gewählte charakteristische Zeitschritt von einem Tag, d.h. die Rechnung mit Tagesmittelwerten unter Vernachlässigung der diurnalen Dynamik, war für das betrachtete Modellgebiet, insbesondere unter Berücksichtigung möglichst kurzer Rechenzeiten, durchaus sinnvoll. Betrachtet man allerdings Küstengewässer, die maßgeblich durch die Tide beeinflusst sind, so wird die Mittelung über den Tag mögliche Charakteristika, wie die Überlagerung von diurnaler Dynamik und Tidendynamik, überdecken. Daraus ergibt sich die Frage, ob man die tagesgemittelte Modellstruktur direkt für die Beschreibung der diurnalen Dynamik übernehmen kann, indem man lediglich ein feineres, den Tagesgang auflösendes Forcing anwendet. Technisch ist dies kein Problem, vorausgesetzt man arbeitet mit einer adäquaten Integrationsroutine mit Zeitschrittanpassung. Inwieweit allerdings die Beschreibung der biogeochemischen Prozesse eine solche Verfeinerung der betrachteten Dynamik zulässt und in welchen Bereichen eine Anpassung notwendig ist, muss durch Validierung des verfeinerten Modellansatzes kontrolliert werden.

Eine Annäherung an die Validierung der biogeochemischen Prozessbeschreibung eines Ökosystemmodells bietet dessen Betrachtung und Analyse innerhalb eines räumlich homogenen, geschlossenen Experimentalsystems auf nulldimensionaler Basis. Die Überlagerung der ökosystemaren Eigendynamik durch Transportprozesse sowie die Einflüsse unsicherer Randbedingungen können so theoretisch ausgeschlossen werden. Außerdem ist die Beschaffung von Messdaten zum Vergleich mit den Simulationsergebnissen wesentlich einfacher, da ein räumlich homogenes System nicht räumlich aufgelöst beprobt werden muss. Ein optimales Experimentalsystem für die Untersuchung der Reaktion eines marinen Ökosystems auf Veränderungen des Lebensraums unter kontrollierten und dennoch teilweise natürlichen Bedingungen bieten Mesokosmosexperimente. Mesokosmen sind innerhalb eines natürlichen Gewässers abgeschlossene, homogen durchmischte Wasserkörper mit mehreren Kubikmetern Volumen, die vom Umgebungswasser isoliert aber trotzdem den gleichen physikalischen „in-situ“ Bedingungen bezüglich Temperatur und Einstrahlung ausgesetzt sind (BANSE, 1982; LALLI, 1990). Diese Experimente erlauben die Untersuchung der Dynamik biogeochemischer Parameter innerhalb eines definierten Wasserkörpers mit hoher Beprobungsfrequenz über einen längeren Zeitraum. In Laborexperimenten wären solche Untersuchungen aufgrund der künstli-

chen Umweltbedingungen sowie des limitierten Wasservolumens, das eine kontinuierlich hohe Beprobungsfrequenz über Wochen ausschließt, nicht möglich.

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der Anpassung und Weiterentwicklung der Beschreibung der biogeochemischen Dynamik im pelagischen Teil von ERSEM auf unterschiedlichen Zeitskalen. Dabei war die Zielsetzung, den Geltungsbereich von ERSEM, insbesondere bezüglich der Dynamik auf kleinen und mittleren Zeitskalen wie beispielsweise Blütenereignisse (mehrere Tage bis wenige Wochen), zu kontrollieren und gegebenenfalls zu erweitern. Dazu wurde in einem ersten Schritt das ERSEM basierte, nulldimensionale Modell PEM (**P**elagic **E**cosystem **M**odel) zur Simulation von Mesokosmosexperimenten entwickelt. In Kapitel 2 wird, nach einer kurzen Übersicht der Modellstruktur von ERSEM (Abschnitt 2.1), das Modell-Setup sowie die neuen, mesokosmospezifischen Prozessformulierungen der Basisversion von PEM vorgestellt (Abschnitt 2.2). Diese Simulationsergebnisse wurden mit Messdaten aus drei Mesokosmosexperimenten verglichen, die im Frühjahr und im Sommer 1999 im Hafenbecken von Büsum, Nordfriesisches Wattenmeer, durchgeführt wurden (DÜRSELEN et al., unpublizierte Daten). Dort wurden jeweils über mehrere Wochen eine Vielzahl physikalischer, biologischer und chemischer Parameter alle zwei Stunden sowohl in Kontrolltanks als auch in nährstoffgedüngten Tanks gemessen. Durch den Vergleich der Messdaten mit den Simulationsergebnissen konnten Schlüsselprozesse bzw. Prozessbereiche identifiziert werden, die eine Überarbeitung oder sogar Neuformulierung der Prozessbeschreibung erfordern. Diese betreffen in erster Linie das Primärproduktionsmodul, dessen neue Modellformulierung in Abschnitt 2.4 hergeleitet wird, sowie die Destruentendynamik, die in Abschnitt 2.5 vorgestellt wird. In Kapitel 3 wird die Datenbasis aus den Mesokosmosexperimenten vorgestellt. Diese Daten werden in Kapitel 4 mit den Simulationsergebnissen der Referenzversion von PEM (Version mit neuem Primärproduktions- und Destruentenmodul) verglichen und die Dynamik der verschiedenen Ansätze diskutiert sowie Abweichungen zwischen Modell und Messdaten untersucht. In Kapitel 5 wird die Sensitivität der neuen Teilmodelle auf Parameteränderungen untersucht und in einem Vergleich von alter und neuer Modellformulierung der Nutzen der neuen Version demonstriert. Es folgt in Kapitel 6 eine fokussierte Betrachtung der diurnalen Dynamik einiger Modellgrößen sowie ein erster Einblick in die saisonale Dynamik anhand eines eingeschwungenen Jahresgangs. In Kapitel 7 werden die Vorteile und Probleme des vorgestellten Modells zusammengefasst und ein Ausblick auf weiterführende Untersuchungen oder sinnvolle Modellerweiterungen gegeben.

2 Modellbeschreibung

Die Formulierung der biogeochemischen Dynamik des pelagischen Ökosystemmodells PEM baut im wesentlichen auf der Beschreibung der pelagischen Prozesse in ERSEM – Version II (BARETTA-BEKKER et al., 1997; EBENHÖH et al., 1997) auf. Der folgende Abschnitt gibt einen Gesamtüberblick der Struktur von ERSEM mit einem Fokus auf den in dieser Arbeit weiter untersuchten, physiologischen Prozessen der pelagischen Organismen. Auf weiterführende Informationen wird in den einzelnen Absätzen verwiesen. Eine detaillierte Dokumentation der mathematischen Beschreibungen bietet VICHI (2002). Im anschließenden Abschnitt 2.2 werden Modifikationen in PEM gegenüber den Originalformulierungen in ERSEM beschrieben, die durch die Anpassung des ERSEM Konzeptes an die Mesokosmosexperimente notwendig wurden.

2.1 Kurzbeschreibung von ERSEM

Die Struktur des Ökosystemmodells ERSEM kann hierarchisch in drei unterschiedliche Komplexitätsebenen unterteilt werden. An oberster Stelle steht die **Ökosystemebene**, die die Interaktion der physikalischen, chemischen und biologischen Subsysteme beschreibt. Hier wird das Modellgebiet (z.B. Nordsee) sowie der simulierte Zeitraum (z.B. das Jahr 1989) bzw. das Simulationsszenario (z.B. Reduktion der Flusseinträge um 50%) definiert. Dies geschieht durch Vorgabe der räumlichen Struktur (Boxeinteilung), sowie der externen Antriebskräfte für jede Box. Dazu gehören die Lichteinstrahlung, die Wassertemperatur, die abiotische Extinktion, Flusseinträge, atmosphärische Einträge, advektiver Transport, Vertikaldiffusion und die Randbedingungen, d.h. der Ein- und Austrag aller im Modell betrachteten Zustandvariablen über die Grenzen des Modellgebietes hinweg. Alle diese (zeitlich variablen) Größen werden dem Modell in Form von Zeitreihen vorgegeben.

Der Ökosystemebene untergeordnet sind die **Subsysteme** pelagische Biologie und pelagische Chemie, benthische Biologie und benthische Chemie sowie Bioturbation. Die pelagischen und die benthischen Subsysteme sind über verschiedene Prozesse, wie beispielsweise das Absinken von partikulärem organischen Material aus der Wassersäule oder der Ausstrom von gelösten anorganischen Nährstoffen aus dem Sediment, miteinander gekoppelt. Ein wesentliches Merkmal des ERSEM Konzeptes ist, dass die Beschreibung und Parametrisierung der biologischen Subsysteme für alle Boxen des Modellgebietes gleich sind. Die Unterschiede zwischen den Boxen ergeben sich aus den externen Antriebskräften und der Topographie. Beide biologischen Subsysteme werden durch jeweils ein Nahrungsnetz beschrieben. Diese sind durch den Fraßdruck benthischer

scher Filtrierer auf pelagisches Phytoplankton gekoppelt. Ein weiteres wesentliches Merkmal von ERSEM ist, dass diese Nahrungsnetze durch funktionelle Gruppen und nicht durch Einzelarten beschrieben werden. Das Prinzip der funktionellen Gruppe geht davon aus, dass alle Lebewesen eines Ökosystems anhand bestimmter Regeln in funktionelle Gruppen aufgeteilt werden. In einer funktionellen Gruppe werden also verschiedene Arten zusammengefasst, die im Ökosystem ähnliche Funktionen haben oder die bestimmte gleiche Merkmale aufweisen. Ein solches Merkmal kann z.B. die Größe sein, die mögliche Räuber-Beute Beziehungen festlegt, oder darüber hinausgehend die Fähigkeit eines Räubers, selektiv bestimmte Beuteorganismen trotz passender Größe abzulehnen, also z.B. carnivor zu sein. Ein anderes fundamentales Merkmal ist die Fähigkeit, unter Ausnutzung der eingestrahelten Lichtenergie anorganischen Kohlenstoff zu fixieren, d.h. autotroph zu sein.

Im **pelagischen Nahrungsnetz** von ERSEM werden generell 4 funktionelle Gruppen von Primärproduzenten definiert: Diatomeen, Pikophytoplankton, autotrophe Flagellaten und Dinoflagellaten (BARETTA-BEKKER et al., 1997). Die Sekundärproduzenten werden in heterotrophe Flagellaten, Mikrozooplankton, omnivores Mesozooplankton, carnivores Mesozooplankton und Fische als Endglied der Nahrungskette² eingeteilt (BARETTA-BEKKER et al., 1995; BROEKHUIZEN et al., 1995). Da die Definition und die Interpretation der einzelnen Nahrungskettenglieder je nach Zielsetzung des Modells leicht variieren kann, erfolgt eine genauere Beschreibung des pelagischen Nahrungsnetzes am Beispiel der Mesokosmosapplikation in Abschnitt 2.2, Seite 12. Eine weitere funktionelle Gruppe des pelagischen Systems ist das Bakterioplankton. Es baut die organischen Reste von Primär- und Sekundärproduktion (Detritus, gelöster org. Kohlenstoff) teilweise ab und remineralisiert so einen Teil der anorganischen Nährstoffe (N, P und Si) schon im Pelagial.

Über den Sinkfluss von Phytoplanktonorganismen und Detritus ist das pelagische mit dem **benthischen Nahrungsnetz** gekoppelt. Die benthischen Sekundärproduzenten sind in 5 funktionelle Gruppen unterteilt. Es gibt Meiobenthos, Sedimentfresser, Predatoren im Sediment, Filtrierer und Predatoren auf der Sedimentoberfläche (EBENHÖH et al., 1995). Benthische Primärproduzenten wurden in den ersten Applikationen von ERSEM aufgrund der Wassertiefe in der Nordsee vernachlässigt; mittlerweile wurde in zwei Applikationen für flachere Gewässer eine funktionelle Gruppe Mikrophytobenthos implementiert (BLACKFORD, 2002; KOHLMEIER und EBENHÖH, 2007). Im Realsystem findet der größte Teil des Abbaus organischer Substanzen und damit der Remineralisie-

² Da die Fische in ERSEM das Endglied der pelagische Nahrungskette darstellen, müssen unter strenger Anwendung des Konzeptes der funktionellen Gruppe auch alle den Fischen im Realsystem übergeordneten Nahrungskettenglieder der funktionellen Gruppe der Fische zugeordnet werden. Dazu gehören Meeressäuger, Vögel und letztlich auch der Mensch.

nung und Freisetzung von anorganischen Nährstoffen im Sediment durch eine Vielzahl mikrobieller Reaktionspfade statt. Um diese Prozesse möglichst realitätsnah zu beschreiben, wurde die in ERSEM modellierte Sedimentsäule in drei Schichten mit variablen Horizonten eingeteilt (RUARDIJ und VAN RAAPHORST, 1995). In jeder Schicht sind unterschiedlich definierte funktionelle Bakteriengruppen aktiv. Die aktuelle Dicke der einzelnen Schichten wird anhand der Konzentration und Verteilung von freiem Sauerstoff und Nitrat berechnet. Die oberste Schicht (aerobe Schicht) ist wenige Millimeter stark und durch das Vorhandensein von freiem Sauerstoff charakterisiert. Sie ist Lebensraum für aerobe Bakterien. Die nächste Schicht (oxische Schicht, wenige Zentimeter stark) ist durch ein oxidiertes, Nitrat-dominiertes Milieu charakterisiert. Hier dominieren anaerobe, nitratreduzierende Bakterien. In der unteren Schicht herrscht ein reduziertes, Sulfid-dominiertes Milieu, welches vorwiegend von anaeroben, sulfatreduzierenden und methanogenen Bakterien besiedelt ist. Bioturbation und Bioirrigation durch Makrozoobenthos versorgt die in den tieferen Sedimentschichten lebenden Bakterien und Sedimentfresser mit frischem Detritus von der Sedimentoberfläche.

In der untersten Komplexitätsebene werden die **physiologischen Prozesse** der Primärproduzenten, Sekundärproduzenten und Destruenten organisiert. Die funktionellen Gruppen innerhalb einer Trophiestufe werden in der Regel nach dem Prinzip des Standardorganismus beschrieben, d.h. sie unterliegen den gleichen physiologischen Prozessen und unterscheiden sich lediglich in ihrer Parametrisierung. Da sich die vorliegende Arbeit ausschließlich mit dem pelagischen System beschäftigt, orientiert sich die Beschreibung der physiologischen Prozesse am pelagischen Nahrungsnetz. Die physiologischen Prozesse der Lebewesen im benthischen System sind analog modelliert und bei BLACKFORD (1997) detailliert beschrieben.

Zur Vereinfachung und besseren Übersichtlichkeit soll an dieser Stelle definiert werden, dass im folgenden der Begriff „Nährstoffe“ nur die Verbindungen Phosphat, Nitrat und Ammonium bezeichnet. Außer der Unterscheidung zwischen Nitrat und Ammonium ist die Beschreibung der Stickstoffdynamik mit der Beschreibung der Phosphatdynamik identisch. Lediglich die Parametrisierung ist unterschiedlich. Silikat – im herkömmlichen Sinne durchaus auch ein Nährstoff – wird in ERSEM wesentlich einfacher behandelt und deshalb separat beschrieben.

2.1.1 Primärproduzenten

Die Dynamik der Primärproduzenten (BARETTA-BEKKER et al., 1997) berücksichtigt folgende Prozesse:

- Assimilation

Es wird angenommen, dass die Kohlenstofffixierung ausschließlich durch Einstrahlung und Temperatur limitiert wird (bei Diatomeen zusätzlich Silikat) und eine Stickstoff- oder Phosphatlimitierung nur die Biomassesynthese begrenzt. Die Assimilation ist abhängig von der potentiellen spezifischen Assimilationsrate bei 10°C Wassertemperatur, korrigiert durch dimensionslose Regulationsfaktoren bezüglich Lichtlimitation und Temperaturabhängigkeit. Die Assimilationsrate der Diatomeen ist zusätzlich durch die Silikatkonzentration im Umgebungswasser limitiert. Der Lichtlimitationsfaktor beschreibt die Lichtabhängigkeit der Produktivität als Funktion von Tageslänge, Wassertiefe, Einstrahlung und Adaptionzustand des Primärproduzenten (EBENHÖH et al., 1997). Die Temperaturabhängigkeit folgt der Van't Hoff'schen Regel und geht als dimensionsloser Faktor entsprechend der aktuellen Wassertemperatur in die Berechnung der Assimilationsrate ein.

- Exkretion

Die Exkretion bezeichnet die Ausscheidung gelöster Bestandteile der lebenden Zelle und setzt sich aus zwei Prozessen zusammen. Eine ausschließlich aktivitätsabhängige Exkretionsrate wird als konstanter Anteil des assimilierten Kohlenstoffs angenommen. Bei Nährstofflimitation³ durch Stickstoff oder Phosphat wird zusätzlich der Teil des assimilierten Kohlenstoffs wieder ausgeschieden, der wegen des Nährstoffmangels nicht in Biomasse umgesetzt werden kann⁴.

- Respiration

Die Gesamtrespiration besteht aus der Grundrespiration und aus einem aktivitätsabhängigen Teil. Die Grund- oder Basalrespiration ist lediglich temperaturabhängig, wohingegen die aktivitätsabhängige Respiration als ein fester Anteil der netto neu synthetisierten Biomasse (Assimilation minus Exkretion) angenommen wird.

³ Wenn im Primärproduktionsmodul von ERSEM von Nährstofflimitation die Rede ist, so ist für Phosphat und Stickstoff die zellinterne Limitation, für Silikat die Limitation durch die Konzentration im Meerwasser gemeint (siehe Nährstoffdynamik).

⁴ In ERSEM wird angenommen, dass die Assimilation der Primärproduzenten, d.h. die autotrophe Kohlenstofffixierung, nur von der eingestrahelten Lichtmenge abhängt und nicht durch Nährstoffe limitiert ist. Die Synthese von Biomasse ist natürlich nährstofflimitiert, deshalb muss eine Überschussassimilation bei Nährstofflimitierung als DOM ausgeschieden werden.

- Lysis

Lysis bezeichnet alle Prozesse, die zur Zerstörung der Zellmembran, d.h. zum Tod der Zelle führen. Die Lysisrate ist eine Funktion der Nährstofflimitierung der Zelle. Bei der Lysis werden sowohl gelöste wie auch partikuläre Bestandteile der Zelle frei. Es wird angenommen, dass die partikulären (strukturellen) Bestandteile der Zelle immer den niedrigsten möglichen Nährstoffgehalt (C:N:P-Verhältnis) aufweisen und eine Anreicherung von Nährstoffen im Cytoplasma stattfindet. Auf dieser Basis werden anhand des aktuellen C:N:P-Verhältnisses die partikulären und gelösten Anteile berechnet, die beim Lysisprozess frei werden. Je höher der Nährstoffgehalt der Zelle ist, desto größer ist der gelöste Anteil.

- Sedimentation

Die Sedimentationsrate ist eine Funktion der für jede funktionelle Gruppe spezifischen Sinkgeschwindigkeit, die mit steigender Turbulenz abnimmt. Zusätzlich wird angenommen, dass die Phytoplankter mit steigendem Stress durch Nährstoffmangel die Fähigkeit, dem Absinken durch verschiedene Schutzmechanismen entgegenzuwirken, zunehmend verlieren. Dadurch vergrößert sich die Sinkgeschwindigkeit.

- Prädation

Der Gesamtfraßdruck auf jede funktionelle Phytoplanktongruppe ergibt sich aus den Prädationsraten der einzelnen Sekundärproduzenten, für die die jeweilige Phytoplanktongruppe als Beute in Frage kommt. Sie werden im nächsten Abschnitt (2.1.2) beschrieben.

- Nährstoffdynamik

Die Nährstoffaufnahme ist in ERSEM unabhängig von der Kohlenstoffassimilation formuliert. Das C:N:P-Verhältnis ist innerhalb vorgegebener Grenzen variabel und es besteht so die Möglichkeit zur zellinternen Nährstoffspeicherung. Die realisierte Wachstumsrate des Phytoplankton hängt dabei von der zellinternen Nährstoffkonzentration ab (DROOP, 1973). Die Nährstoffaufnahme wird als Funktion des zellinternen C:N:P-Verhältnisses sowie der externen Konzentration des Nährstoffs beschrieben. Es wird angenommen, dass das Phytoplankton sowohl Ammonium als auch Nitrat aufnehmen kann, wobei Ammonium deutlich bevorzugt aufgenommen wird (AKSNES und EGGE, 1991).

Die Silikataufnahme der Diatomeen ist direkt an die Nettokohlenstoffassimilation, die ihrerseits durch geringe Konzentrationen von Silikat im Meerwasser limitiert wird, gekoppelt.

- Chlorophyll *a*

Die Grundeinheit der Biomasse in ERSEM ist mgCm^{-3} . Aus Felduntersuchungen existieren jedoch oftmals nur Daten über die Konzentration von Chlorophyll *a* zur

Charakterisierung der Phytoplanktondichte. Um die Modellergebnisse mit Felddaten vergleichen zu können, wird deshalb der berechnete Kohlenstoffgehalt der Phytoplankter mit einem festen Verhältnis in Chlorophyll *a* umgerechnet.

2.1.2 Sekundärproduzenten

Die funktionelle Gruppe der Fische wurde in ERSEM nicht dynamisch beschrieben, sondern nur statisch parametrisiert. Sie erzeugen bei ihren Beuteorganismen eine bestimmte, zeitlich und räumlich vorgegebene Mortalität, ohne sich selbst zu verändern. Die Beschreibung der Dynamik der heterotrophen Nanoflagellaten und des Mikrozooplanktons (BARETTA-BEKKER et al., 1995) unterscheidet sich bei einzelnen Prozessen von der des omnivoren und carnivoren Mesozooplanktons (BROEKHUIZEN et al., 1995). Ist im folgenden Abschnitt lediglich Zooplankton genannt, so sind alle 4 funktionellen Zooplanktongruppen gemeint, eventuelle Unterschiede werden bei den einzelnen Prozessen genannt.

- Prädation

Die Prädationsraten des Zooplanktons wird durch eine Holling Typ II Antwort in Abhängigkeit der verfügbaren Nahrung beschrieben und zusätzlich durch die Wassertemperatur reguliert. Die verfügbare Nahrung ist eine Funktion der aktuellen Biomassen der verschiedenen Beutegruppen und der Präferenzfaktoren der jeweiligen Zooplanktongruppe für eine bestimmte Beutegruppe. Durch die Präferenzfaktoren wird die Struktur des Nahrungsnetzes parametrisiert. Es wird angenommen, dass heterotrophe Nanoflagellaten und Mikrozooplankton bei der Nahrungsaufnahme weniger selektiv vorgehen, d.h. dass die Nahrungsquellen größerer Abundanz überproportional bevorzugt aufgenommen werden, wohingegen Mesozooplankter die Nahrung proportional zur relativen, nur durch die Präferenz gewichteten Häufigkeit fressen. Dies wird realisiert, indem bei heterotrophen Nanoflagellaten und Mikrozooplankton die Präferenz für eine Beute zusätzlich durch einen Limitationsfaktor (Michaelis-Menten Form) in Abhängigkeit der jeweiligen Beutedichte reguliert wird.

- Assimilation, Exkretion und Respiration

Es wird angenommen, dass ein konstanter Anteil der aufgenommenen Nahrung assimiliert, d.h. in körpereigene Biomasse umgesetzt wird, ein weiterer Teil ausgeschieden wird und der Rest veratmet wird. Zusätzlich wird eine temperaturabhängige Grundrespiration angenommen. Die Exkretionsprodukte werden zu konstanten Anteilen in fester und gelöster Form ausgeschieden.

- Mortalität

Die Gesamtmortalität besteht aus einer konstanten natürlichen Mortalitätsrate und einem weiteren Anteil, der von der Sauerstoffsättigung des Wassers abhängt. Es wird

angenommen, dass die Mortalitätsprodukte genau wie die Exkretionsprodukte zu konstanten Anteilen aus festem und aus gelöstem Material bestehen.

- Pseudokannibalismus

Aufgrund der hohen Diversität innerhalb der funktionellen Gruppen wird angenommen, dass Prädation auch zwischen Arten innerhalb einer funktionellen Gruppe stattfindet. Dies wird in ERSEM durch Pseudokannibalismus realisiert, d.h. ein über den Präferenzfaktor festgelegter Anteil der Biomasse einer funktionellen Gruppe steht derselben Gruppe als Nahrung zur Verfügung. Dieser Prozess wirkt stabilisierend auf das Gesamtsystem (KOHLMEIER und EBENHOEH, 1995).

- Nährstoffdynamik

Hinsichtlich der Nährstoffdynamik unterscheidet sich die Beschreibung der heterotrophen Nanoflagellaten und des Mikrozooplanktons von der der beiden Mesozooplanktongruppen. Die Nährstoffdynamik der heterotrophen Nanoflagellaten und des Mikrozooplanktons ist weitgehend an deren Kohlenstoffdynamik gekoppelt, d.h. die Nährstoffe werden entsprechend dem aktuellen C:N:P-Verhältnis der Nahrungsquellen aufgenommen und bei Exkretions- oder Mortalitätsprozessen entsprechend dem eigenen, variablen C:N:P-Verhältnis zu gelöstem organischen Material oder Detritus. Wird ein festgelegter Maximalwert des C:N:P-Verhältnisses beispielsweise durch hohe Respirationsraten überschritten, kommt es zur Ausscheidung der überschüssigen Nährstoffe in anorganischer Form.

Bei den beiden funktionellen Mesozooplanktongruppen wird hingegen angenommen, dass deren zellinterne C:N:P-Verhältnisse konstant sind und im Überschuss aufgenommene Elemente wieder ausgeschieden werden.

2.1.3 Destruenten

Gelöstes organisches Material und Detritus aus Primär- und Sekundärproduktion wird in der Wassersäule von der funktionellen Gruppe der pelagischen Bakterien abgebaut (BARETTA-BEKKER et al., 1995; BARETTA-BEKKER et al., 1998). Folgende Prozesse sind berücksichtigt:

- Assimilation

Die potentielle Assimilationsrate wird als Funktion von Temperatur und Sauerstoffsättigung im Wasser beschrieben. Sie kann allerdings nur realisiert werden, wenn genügend Substrat zur Verfügung steht. Das Gesamtsubstratangebot setzt sich aus gelöstem organischen Material und Detritus zusammen. Gelöstes organisches Material wird als labil angenommen und ist somit direkt und vollständig für Bakterien verwertbar. Die Verfügbarkeit von Detritus ist von dem aktuellen C:N-Verhältnis des

Detritus abhängig, aber mit wenigen Prozent der Kohlenstoffmasse allgemein sehr gering.

- **Respiration, Exkretion, Mortalität**

Die Respiration der Bakterien setzt sich aus der temperaturabhängigen Grundrespiration und einem Anteil der assimilierten Nahrung (Aktivitätsrespiration) zusammen. Dieser Anteil ist abhängig von der Sauerstoffsättigung des Wassers. Es wird angenommen, dass aus dem anaeroben Abbau organischen Materials bei geringer Sauerstoffsättigung weniger Energie gewonnen werden kann und somit der veratmete Anteil größer sein muss.

Exkretionen und Mortalität sind zu einem Prozess zusammengefasst und werden durch eine temperaturabhängige Ratenkonstante beschrieben. Als Produkt wird ausschließlich gelöstes organisches Material angenommen.

- **Prädation**

Die Verluste durch Prädation ergeben sich aus den Prädationsraten der einzelnen Sekundärproduzenten, für die Bakterien als Nahrungsquelle verfügbar sind.

- **Nährstoffdynamik**

Nährstoffe werden zum einen entsprechend dem aktuellen C:N:P-Verhältnis mit dem Substrat aufgenommen. Außerdem sind die pelagischen Bakterien in der Lage, anorganische Nährstoffe direkt aus dem Wasser aufzunehmen. Diese Aufnahme rate ist von dem zellinternen C:N:P-Verhältnis der Bakterien sowie der aktuellen Konzentration im Meerwasser abhängig (Michaelis-Menten-Limitierung). Überschreitet das zellinterne C:N:P-Verhältnis einen vorgegeben Maximalwert, so scheiden sie Nährstoffe in anorganischer Form aus.

2.2 Die Mesokosmosapplikation PEM - Basisversion

Das pelagische Ökosystemmodell PEM beschreibt die Dynamik von Phytoplankton, Zooplankton, Bakterioplankton, anorganischen Nährstoffen, gelöstem organischen Material sowie Detritus anhand geschlossener Kreisläufe der Elemente Kohlenstoff (C), Stickstoff (N), Phosphor (P) und Silizium (Si). Angetrieben wird das Modell durch Messdaten der Sonneneinstrahlung und der Wassertemperatur (Abbildung B.1, Anhang Seite 135). Es wurde für die Simulation von Mesokosmosexperimenten als nulldimensionales Modell entwickelt und repräsentiert einen homogen durchmischten Wasserkörper, wie er in Mesokosmostanks annähernd realisiert ist.

Mesokosmen sind innerhalb eines natürlichen Gewässers abgeschlossene, homogen durchmischte Wasserkörper mit mehreren Kubikmetern Volumen, die vom Umgebungswasser isoliert, aber trotzdem den gleichen physikalischen „in-situ“ Bedingungen

bezüglich Temperatur und Einstrahlung ausgesetzt sind. Eine detaillierte Darstellung der Mesokosmosexperimente in Büsum (1999), deren Daten dieser Arbeit zugrunde liegen, ist in Kapitel 3 zu finden. Um die Bedingungen innerhalb dieser hier betrachteten Mesokosmossysteme möglichst realistisch zu beschreiben, waren verschiedene Anpassungen notwendig, die in den beiden folgenden Abschnitten beschrieben werden.

2.2.1 Modell - Setup

Bei der Modellierung eines durchmischten Mesokosmostanks ist von einem homogen durchmischten System auszugehen, d.h., es besteht keine Notwendigkeit einer räumlichen Struktur und das Modell konnte als 1-Box-Modell (0-D) realisiert werden⁵. Außerdem konnten Sinkprozesse vernachlässigt werden. Überdies enthielten die Tanks kein Benthos, somit wurde nur das pelagische Nahrungsnetz implementiert.

Die pelagischen Primärproduzenten wurden wie folgt definiert:

- (P1) Diatomeen, silikatabhängig, 5 bis 400 μm ;
- (P2) Autotrophe Nanoflagellaten, 2 bis 20 μm ;
- (P3) Pikoalgen, 0.2 bis 2 μm ;
- (P4) Dinoflagellaten, 10 bis 200 μm .

Die Standardparameterwerte der Primärproduzenten sind in Tabelle A.1 (Anhang, S. 133) angegeben.

Die pelagischen Sekundärproduzenten wurden wie folgt definiert:

- (Z4) omnivores Mesozooplankton, 200 μm bis 2 cm;
- (Z5) Mikrozooplankton, 20 bis 200 μm ;
- (Z6) Heterotrophe Nanoflagellaten, 2 bis 20 μm .

Da das Hafenwasser beim Befüllen der Mesokosmostanks über 1 mm Gaze vorfiltriert wurde, ist angesichts von Experimentlaufzeiten von max. 24 Tagen nicht mit dem Auftreten von größerem, rein carnivorem Zooplankton zu rechnen. Es wurde deshalb nur eine Gruppe Mesozooplankton (Z4, omnivor) definiert. Da diese Gruppe im Modell das Endglied der Nahrungskette (Top-Predator) darstellt, wurde als zusätzlicher Prozess eine dichteabhängige (quadratische) Mortalität angenommen. Die Standardparameterwerte der Sekundärproduzenten sind in Tabelle A.2 (Anhang, S. 134) angegeben.

⁵ Eine räumliche Strukturierung innerhalb der Mesokosmostanks ist natürlich durch die exponentiell mit der Tiefe abnehmende Lichtintensität gegeben. Wie in ERSEM wird in PEM die licht- und damit tiefenabhängige Produktivität der Primärproduzenten anhand des Mittelwertes der Lichtintensität innerhalb der betrachteten Wassersäule berechnet (siehe auch Seite 15).

Die Gruppe der pelagischen Bakterien beinhaltet alle heterotrophen Organismen, die gelöstes organisches Material und Detritus abbauen können. Der Standardparametersatz ist in Tabelle A.2 (Anhang, S. 134) angegeben. Es wird davon ausgegangen, dass durch die regelmäßigen Luftstöße zur Durchmischung der Mesokosmostanks auch die Sauerstoffsättigung im Wasserkörper ausreichend war und anaerobe Prozesse vernachlässigt werden können.

Die Interaktionen innerhalb des pelagischen Nahrungsnetzes sind durch die Präferenzfaktoren in Tabelle 2.1 definiert.

Tabelle 2.1 Interaktionen innerhalb des pelagischen Nahrungsnetzes. Dargestellt ist die Präferenz einer Räubergruppe für eine Beutegruppe. Ein Wert von 1 bedeutet, dass die gesamte Beutegruppe dem Räuber als Nahrungsquelle zur Verfügung steht. P1: Diatomeen, P2: Autotrophe Nanoflagellaten, P3: Pikophytoplankton, P4: Dinoflagellaten, Z4: Mesozooplankton, Z5: Mikrozooplankton, Z6: Heterotrophe Nanoflagellaten, B1: Bakterioplankton, R6: Detritus.

	P1	P2	P3	P4	Z4	Z5	Z6	B1	R6
Z4	1.0	0.6	0	0.5	0.5	0.75	0.25	0	0.75
Z5	0.25	1.0	0	0	0	1.0	1.0	0	0
Z6	0	0.2	1.0	0	0	0	0.2	1.0	0

Alle Biomassekompartimente des Modells, d.h., alle funktionellen Organismengruppen sowie gelöstes organisches Material und Detritus, werden generell durch jeweils drei Zustandsvariablen charakterisiert, die den Kohlenstoff-, den Phosphor- und den Stickstoffgehalt des einzelnen beschreiben. Bei den Diatomeen und dem Detritus repräsentiert eine vierte Zustandsvariable den Silikatgehalt. Alle Berechnungen werden in Dichteinheiten durchgeführt, die Standardeinheiten sind mg C m^{-3} bzw. mmol X m^{-3} ($X = \text{N, P, Si}$). Flüsse werden in $\text{mg C m}^{-3} \text{d}^{-1}$ bzw. $\text{mmol X m}^{-3} \text{d}^{-1}$ berechnet.

Aus den Mesokosmosexperimenten sind bisher keine belastbaren Daten über Phytoplankton, Zooplankton oder Detritus Biomassen verfügbar. Um einen Vergleich der vorliegenden Felddaten über partikulären Kohlenstoff, partikulären Stickstoff und partikuläres Phosphat mit den Simulationsdaten zu vereinfachen, wurde in PEM für jedes der drei Elemente eine zusätzliche (rein diagnostische) Variable als Summe über alle partikulären Zustandsvariablen des jeweiligen Elements definiert.

Angetrieben wird das Modell durch die in den Mesokosmostanks in-situ gemessene Wassertemperatur (alle zwei Stunden) und die parallel über der Wasseroberfläche gemes-

sene Globalstrahlung (halbstündige Werte). Zwischen den Datenpunkten wird linear interpoliert. Die Temperaturregulation wird durch die Van't Hoff'sche Regel beschrieben. Die Referenztemperatur der Ratenkonstanten beträgt 10°C . Als charakteristischer Q_{10} Wert (relative Geschwindigkeitsänderung bei einer Erhöhung der Reaktionsgeschwindigkeit um 10°C) wurde für die Prozesse der Bakterien ein Wert von 3.0, für alle anderen Prozesse, sofern nicht explizit anders angegeben, ein Wert von 1.7 angenommen⁶. Die Gültigkeit dieser Temperaturregulation sei generell per Definition auf den Bereich zwischen 0 und 20°C beschränkt. Die Lichtlimitierung wird basierend auf dem über die Wassersäule integrierten mittleren, zur Photosynthese nutzbaren⁷ Licht E unter Berücksichtigung der Selbstbeschattung durch Phytoplankton und Detritus mit einem Faktor von $0.00015 \text{ m}^2 \text{ mg C}^{-1}$ und der Kompensationslichtintensität E_K durch einen exponentiellen Ansatz (WEBB et al., 1974) als

$$e_L = 1.0 - e^{\left(-\frac{E}{E_K}\right)} \quad (2.1)$$

berechnet. Eine mittelfristige Anpassung auf die saisonale Veränderung der Lichtintensität wurde durch eine Variabilität der Kompensationslichtintensität berücksichtigt. Diese Variabilität wurde wie in ERSEM (EBENHÖH et al., 1997) als

$$\dot{E}_K = \begin{cases} r_{adap} [\tilde{E}_K - E_K] & E \geq E_{Kmin} \\ 0 & E < E_{Kmin} \end{cases} \quad (2.2)$$

mit

$$\tilde{E}_K = (\min(E_{Kmax}, \max(E_{Kmin}, E))), \quad (2.3)$$

der angestrebten Gleichgewichtskompensationslichtintensität innerhalb der vorgegebenen Anpassungsgrenzen ($E_{Kmin} = 20 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, $E_{Kmax} = 370 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) beschrieben. Es wurde angenommen, dass bei Dunkelheit keine Anpassung stattfindet. Eine Adaptionsrate von $r_{ad} = 0.4 \text{ d}^{-1}$ gewährleistet eine Anpassung auf die saisonale Veränderung der Lichtintensität, nicht jedoch auf wetterbedingte kurzfristige Variationen, zum Beispiel durch Wolken.

⁶ In der Literatur werden Q_{10} Werte zwischen 1.5 und 4 (LAMPERT und SOMMER, 1993) mit mittleren Werten für das Algenwachstum in batch Kulturen von 1.88 (RAVEN und GEIDER, 1988) beschrieben. Es wurden aber auch schon Q_{10} Werte von 1.4 für Phytoplankton in Seen oder sogar 1.2 für ozeanisches Phytoplankton nachgewiesen (MORIN et al., 1999).

⁷ Es wird angenommen, dass das für die Photosynthese nutzbare Licht (photosynthetically active radiation, PAR) 50% der eingestrahelten Gesamtlichtmenge beträgt. Die Wellenlängenabhängigkeit wird dabei vernachlässigt.

Das Modell wurde in der Entwicklungsumgebung CEMoS (C Environment for Model Simulation, HAMBERG, 1996) implementiert. CEMoS wurde zur Simulation komplexer Boxmodelle entwickelt und stellt zentrale Routinen wie Datenhandling, Integration inklusive Operator-Splitting, Ergebnisspeicherung sowie die Anbindung an das Analysetool für Simulationsergebnisse MoViE (Model Visualization Environment, KOHLMEIER und HAMBERG, 1996) bereit. Bei allen Modellläufen wurde ein Runge-Kutta-Verfahren vierter Ordnung mit Zeitschrittanpassung und einem maximalen Zeitschritt von 0.01 Tage verwendet.

2.2.2 Neue Prozessformulierungen in der Basisversion

In ERSEM wurde nur labiles gelöstes organisches Material berücksichtigt. Das produzierte gelöste organische Material wurde als direkt und vollständig für Bakterien verwertbar angesehen⁸. Hier ergibt sich ein Problem bei dem Vergleich der Modellergebnisse mit den Daten der Mesokosmosexperimente. Bei der Messung von gelöstem organischen Material wurde nicht zwischen labilen und refraktären Komponenten unterschieden. Gerade in Küstengewässern ist jedoch der Anteil an refraktärem gelöstem organischen Material, bedingt u. a. durch den terrigenen Eintrag von Huminstoffen, oftmals sehr hoch (LAANE, 1980; VAN HEEMST et al., 2000). Um die Simulationsergebnisse mit den Messdaten der Mesokosmosexperimente vergleichen zu können, wurde in PEM ein zusätzliches Kompartiment für refraktäres gelöstes organisches Material eingeführt. Es wird angenommen, dass das freigesetzte gelöste organische Material zu konstanten Anteilen aus labilen Bestandteilen besteht, die direkt und vollständig für Bakterien verfügbar sind, und aus refraktären Bestandteilen, welche nicht für die Bakterien verfügbar sind. Basierend auf verschiedenen in der Literatur dokumentierten Beobachtungen, die zeigen, dass Phosphatkomponenten schneller remineralisiert werden als Stickstoffkomponenten und diese wiederum schneller als die Kohlenstoffkomponenten (HOPKINSON et al., 2002 sowie darin enthaltene Zitate), wurden im Modell unterschiedliche Konstanten für die drei Elemente angenommen. Der labile Teil des frisch produzierten gelösten organischen Materials wurde als 65% für Kohlenstoff-, 80% für Stickstoff- und 95% für Phosphatkomponenten abgeschätzt. Der Rest wird dem refraktären Pool zugerechnet, der mit einer sehr langsamen, temperaturabhängigen ($Q_{10}=2.0$) Abbaurate (0.0002d^{-1} , 0.005d^{-1} bzw. 0.05d^{-1} für Kohlenstoff-, Stickstoff- bzw. Phosphatkomponenten) in labiles Material umgewandelt wird. Die Summe von refraktärem und labilem Kompartiment ist folglich mit den experimentellen Daten für gelöstes organisches Material vergleichbar.

⁸ Diese Annahme ist sinnvoll, wenn im Modell Detritus als refraktär – bestehend aus partikulären wie auch gelösten organischen Komponenten – interpretiert wird.

wird und dieser wiederum hauptsächlich von der Temperatur abhängt. Geringe Wachstumsraten (langsame Zellwandsynthese) bei geringen Temperaturen erlauben den Einbau größerer Mengen Silikat in die Zellwand als hohe Wachstumsraten (FLYNN und MARTIN-JEZEQUEL, 2000; MARTIN-JEZEQUEL et al., 2000). Es sei darauf hingewiesen, dass diese Annahmen zwar für die in den Mesokosmosexperimenten beobachtete Dynamik zutreffen, sie aber nicht für die Simulation von beliebigen Jahresgängen verallgemeinert werden sollten, da durchaus auch andere Abhängigkeiten in der Literatur dokumentiert wurden (PAASCHE, 1980).

Es wurde weiterhin eine Oxidation von Ammonium zu Nitrat mit einer spez. Rate von 0.055d^{-1} sowie eine Lösung des detritischen partikulären Silikats mit einer spez. Rate von 0.06d^{-1} (BIDLE und AZAM, 1999) angenommen. Beide Prozesse werden durch die Van't Hoffsche Regel mit einem Q_{10} -Wert von 3.0 anhand der aktuellen Wassertemperatur reguliert⁹.

Basierend auf der Arbeit von REN (2002) wurde auch die Denitrifikation von NO_3 zu N_2 in potentiell anaeroben Mikrozononen von Schwebstoffen approximiert. Da die für Denitrifikationsprozesse im Wesentlichen verantwortlichen schwebstoffassoziierten Bakterien in dieser Modellversion nicht explizit berücksichtigt werden, wurde die Denitrifikation als Prozess 0. Ordnung mit einer temperaturregulierten ($Q_{10} = 3.0$) absoluten Rate von $0.7\text{ mmolN m}^{-3}\text{ d}^{-1}$, limitiert durch einen Michaelis-Menten-Term mit einer Halbsättigungskonstante von $2.0\text{ mmolNO}_3\text{ m}^{-3}$, beschrieben. Diese Formulierung, in der die Dynamik der schwebstoffassoziierten Bakterien, die Konzentration von Nitrat sowie die tatsächliche Sauerstoffsättigung um und in den Schwebstoffen vernachlässigt wird, ist als grobe Approximierung der tatsächlichen Prozesse zu verstehen. Gleichwohl kann die wesentliche Beobachtung, nämlich der Verlust einer bestimmten Masse Stickstoff aus dem System (REN, 2002), in Zeit und Menge durch den Ansatz als Prozess 0. Ordnung besser reproduziert werden als durch einen Ansatz als Prozess 1. Ordnung in Abhängigkeit der Nitratkonzentration.

Eine zusammenfassende Übersicht der wichtigsten Kompartimente und Flüsse in der Basisversion von PEM ist in Abbildung 2.1 dargestellt.

⁹ Hier wurde, ohne die verantwortlichen Mechanismen genau zu definieren, implizit angenommen, dass die Prozesse wesentlich von Bakterien gesteuert werden und deshalb wurde dieselbe Temperaturabhängigkeit gewählt wie für die explizit den Bakterien zugeordneten Prozesse.

2.3 Parametrisierung

Bei der Parametrisierung des Modells wurden neben der Abschätzung „mit Augenmaß und Verstand von Hand“ auch automatische Parameteroptimierungsprozesse angewendet. Diese beruhen auf der Minimierung einer Kostenfunktion, die die Distanz der Modellergebnisse von den Messdaten berechnet. Hierzu wurden in einem ersten Schritt durch systematische Variation des gesamten Parametersatzes solche Parameter identifiziert, auf deren Änderung das System sensitiv reagiert. Diese sensitiven Parameter wurden innerhalb eines vorgegebenen Wertintervalls zufällig variiert und das Modell erneut gerechnet. Mit Hilfe der Kostenfunktion wurde die Güte der neuen Simulation berechnet und mit dem gespeicherten Wert verglichen. Wenn der Wert der Kostenfunktion geringer war, d.h. die Güte des Modellaufs besser als mit dem gespeicherten Parametersatz, wurde der neue Parametersatz als neuer bester Modellauf gespeichert¹⁰. Falls nach 10 Parametervariationen keine Verbesserung der Modellgüte erreicht werden konnte, wurde eine zufällige Veränderung der Parameterwerte um bis zu 100% des gespeicherten Wertes zugelassen¹¹.

Die Kostenfunktion basiert auf der weit verbreiteten Methode der kleinsten Quadrate und wurde definiert als

$$J = \frac{1}{2} \sum_{k=1}^m \sum_{i=1}^{n_k} \frac{1}{n_k} w_{k,i} (s_{k,i} - d_{k,i})^2, \quad (2.5)$$

wobei d die Messdaten und s die den Messdaten äquivalenten Simulationsdaten bezeichnen. Der Index k kennzeichnet die verschiedenen Zeitreihen der Messdaten und i die Anzahl der Messpunkte in der jeweiligen Datenreihe. Die Gewichtungsfaktoren $w_{k,i}$ werden in der Literatur oft durch die Inverse der Varianz beschrieben, was Datenpunkten mit großer Standardabweichung eine geringere Gewichtung bei der Berechnung der Kostenfunktion einräumt. Für die hier betrachteten Zeitreihen waren jedoch keine Mehrfachmessungen und somit keine statistischen Informationen verfügbar. Deshalb wurde bei der Berechnung der Gewichtungsfaktoren $w_{k,i}$ eine Normierung bezüglich

¹⁰ Neben der beschriebenen exakten Methode wurde bei der Entscheidung, ob ein Modellauf als neuer bester Modellauf akzeptiert werden soll, auch die „Threshold Accepting“ Methode sowie die „Simulated Annealing“ Methode (KOHLMEIER und HAMBERG, 2008) angewendet. Bei beiden Methoden werden, falls bestimmte Kriterien erfüllt sind, auch Modellläufe als neuer bester Modellauf akzeptiert, deren Güte schlechter ist als die des aktuellen besten Modellaufs. Die zu erfüllenden Kriterien werden schrittweise strenger, sodass sich das gefundene Minimum der Kostenfunktion dem globalen Minimum annähert.

¹¹ Dieses Verfahren erhöht die Wahrscheinlichkeit, tatsächlich das globale Minimum der Kostenfunktion, d.h. den optimalen Parametersatz, zu finden. Eine lediglich 10%ige Änderung des Parametersatzes ist u. U. nicht ausreichend, um ein lokales Minimum zu überwinden.

der relativen Größe der jeweiligen Messdatenreihe berücksichtigt (LAWSON et al., 1996). Die Gewichtungsfaktoren sind also nicht auf die Einzelmessung bezogen, sondern auf die gesamte Messreihe und sind gegeben durch

$$w_k = \frac{\max(\bar{d}_k)}{\bar{d}_k}, \quad (2.6)$$

wobei \bar{d}_k der Mittelwert über die einzelnen i Messungen der k -ten Datenreihe ist.

Die Ergebnisse dieser automatischen Parameteroptimierung wurden immer „von Hand“ auf Konsistenz überprüft und gegebenenfalls geändert, beispielsweise, wenn die Kombination bestimmter Parameterwerte aus biologischer Sicht nicht sinnvoll waren. Der Parametersatz wurde ebenfalls angepasst, wenn der durch die Optimierung ermittelte „optimale“ Parametersatz zwar eine quantitativ geringere Differenz zwischen Simulation und Messdaten produziert, wesentliche Charakteristika der Dynamik in den Messdaten jedoch nicht reproduzieren konnte. Außerdem wurden die Parameterwerte auf sinnvolle Nachkommastellen¹² gerundet.

Als Messdaten stehen insgesamt sechs Zeitreihen mit jeweils mehreren Messgrößen aus Mesokosmosexperimenten zur Verfügung. Diese wurden zu unterschiedlichen Jahreszeiten und in unterschiedlichen Nährstoffsituationen gewonnen. Detaillierte Informationen über die zur Verfügung stehenden Messdaten sind in Kapitel 3, Seite 52 zu finden. Da mit Ökosystemmodellen in der Regel auch Jahresgänge simuliert werden sollen - wobei der gewählte Parametersatz über das Jahr konstant bleibt - wurde darauf verzichtet, für jede der sechs Datensätze einen eigenen optimierten vollständigen Standardparametersatz zu generieren. Stattdessen wurde eine Optimierung aller sensitiven Parameter, wie oben beschrieben, nur für den ersten Datensatz (Kontrollansatz Frühjahrsexperiment) durchgeführt. Es wurden dann anhand der Sommerexperimente lediglich die Parameter von Prozessen angepasst, die in dem Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments nicht oder nur unbedeutend auftraten (z.B. Silikatlimitierung). Hierbei wurde immer darauf geachtet, einen Parametersatz zu generieren, der möglichst alle Situationen gut abbilden kann. Der ermittelte Standardparametersatz für das Primärproduk-

¹² Sinnvoll heißt in diesem Fall, dass die Abweichungen der Modellergebnisse, die sich durch das Runden ergeben, keine signifikanten Änderungen bewirken. Es ist eine eher philosophische Frage, ob es beispielsweise sinnvoll ist, bei dem Parameterwert der max. Umsatzrate einer funktionellen Bakteriengruppe mit der vierten Nachkommastelle zu rechnen, wenn selbst Änderungen in der zweiten Nachkommastelle keine deutlich sichtbaren Änderungen der Ergebnisse bewirken oder eine Beurteilung, welches Ergebnis besser ist, aufgrund des fehlenden Prozessverständnisses nicht möglich ist. Es ist selbstverständlich nicht falsch, dies zu tun, erscheint jedoch nicht sinnvoll, da hier eine Genauigkeit in den Ergebnissen vorgetäuscht wird, die die Ökosystemmodellierung in der Regel nicht bieten kann.

tionsmodul ist in Tabelle A.1, Seite 133, der des Sekundärproduzenten- und Destruentenmoduls in Tabelle A.2, Seite 134 zu finden.

2.4 Das Primärproduktionsmodul

Voruntersuchungen anhand der aus den Mesokosmosexperimenten gewonnenen Daten haben gezeigt, dass sich die Dynamik von partikulärem Kohlenstoff und von Chlorophyll *a* mit einem Modell, basierend auf den ERSEM Originalformulierungen, nicht gleichzeitig reproduzieren lassen. Dies lässt sich dadurch erklären, dass in ERSEM die Chlorophyll *a* Dynamik durch einen konstanten Faktor von der Phytoplankton Kohlenstoffdynamik abgeleitet wurde; das Chlorophyll *a* zu (Phytoplankton-)Kohlenstoff Verhältnis (Chl *a*:C) war somit konstant. In den Experimenten wurden dagegen teilweise signifikante Schwankungen des Chl *a*:C-Verhältnisses beobachtet. Solche Beobachtungen wurden auch in anderen Untersuchungen sowohl von natürlichen Phytoplanktonpopulationen (BANSE, 1977) wie auch von Laborkulturen (GEIDER, 1987; GEIDER et al., 1993; GEIDER et al., 1998a) beschrieben. Auf diesen Beobachtungen basierend wird in Abschnitt 2.4.1 eine dynamische Beschreibung der Chlorophyll *a* Konzentration und damit des Chl *a*:C-Verhältnisses innerhalb der Struktur des Ökosystemmodells PEM hergeleitet.

Während der Modellentwicklung wurden außerdem kritische Prozesse im Bereich der Nährstoffdynamik der Phytoplankter identifiziert und überarbeitet. Diese Überarbeitungen betreffen im Wesentlichen die Variabilität des Silikat:Kohlenstoff Verhältnisses durch die Fähigkeit der Diatomeen zur Kohlenstoffspeicherung bei Silikatlimitierung (MYKLESTAD und HAUG, 1972; HAUG et al., 1973; MYKLESTAD, 1974, 1977; GRANUM et al., 2002) sowie die Co-Limitierung der Aufnahme eines Nährstoffs durch den Mangel an einem zweiten Nährstoff (DAVIDSON und GURNEY, 1999; KLAUSMEIER et al., 2007) und werden in den Abschnitten 2.4.2, 2.4.3 und 2.4.4 beschrieben.

Die aus den genannten Prozessen in den Bereichen Chlorophylldynamik und Nährstoffdynamik des Phytoplanktons resultierenden Regulationen von Photosynthese und Biomasseaufbau wird in Abschnitt 2.4.5 erläutert.

2.4.1 Dynamik des Chlorophylls

Chlorophyll *a* ist als Hauptbestandteil der photosynthetischen Reaktionszentren maßgeblich für die Umwandlung von Lichtenergie in chemische Energie innerhalb der Chloroplasten verantwortlich, das Chl *a*:C-Verhältnis stellt somit einen Schlüsselfaktor innerhalb des Photosyntheseprozesses dar (KOHL und NICKLISCH, 1988). Der Photosyntheseprozess wiederum steht am Anfang der Energie- und Stoffflusskette eines Ökosystems und bestimmt daher maßgeblich dessen Gesamtverhalten. Die Regulation

ihres Chl *a*:C-Verhältnisses ist ein wesentlicher Mechanismus, durch den Algen in der Lage sind, ihre Photosyntheseleistung an Umweltfaktoren wie Lichtklima und Temperatur (GEIDER, 1987) oder Nährstoffversorgung (GEIDER et al., 1993; GEIDER et al., 1998a) anzupassen. Diesen Prozess nennt man Photoakklimatisation¹³ (MACINTYRE et al., 2002). Eine Adaption auf die saisonale Veränderung der durchschnittlichen Lichtintensität wurde in ERSEM implizit (ohne die dynamische Beschreibung des Chl *a*:C-Verhältnisses) durch eine Zustandsvariable „Optimales Licht“ berücksichtigt (EBENHÖH et al., 1997). Dieses ist in vorgegebenen Grenzen variabel und nähert sich mit einer gewissen Anpassungsgeschwindigkeit der vorherrschenden Einstrahlung an (siehe auch Abschnitt 2.2.1, Seite 13). Eine durch Nährstoffmangel bedingte Regulation des Chl *a*:C-Verhältnisses und somit der Photosyntheserate wurde hingegen nicht berücksichtigt. Auf den Raum- und Zeitskalen, für die ERSEM ursprünglich entwickelt wurde (gesamte Nordsee, Jahresdynamik), mag diese kurzfristige Regulation durch die Mittelung über große Wasservolumen innerhalb einer Box vernachlässigbar sein. Jedoch zeigen Untersuchungen auf kleineren Raum- und Zeitskalen, wie beispielsweise die Mesokosmosexperimente, aber auch viele Arbeiten aus der Literatur (GEIDER et al., 1993; GEIDER et al., 1998a sowie in beiden enthaltene Zitate) die signifikanten Auswirkungen der Nährstofflimitierung auf das Chl *a*:C-Verhältnis. Dies ließe sich ebenfalls implizit durch eine direkte Regulation der kohlenstoffbasierten Photosyntheserate bei Nährstoffmangel beschreiben. Jedoch ist eine explizite Beschreibung der Chlorophyll *a* Dynamik und der Regulation der Photosyntheserate durch das Chl *a*:C-Verhältnis aus mehreren Gründen sinnvoller. Zum einen wird durch die dynamische Beschreibung des Chl *a*:C-Verhältnisses ein direkter Vergleich der Simulationsergebnisse mit Chlorophyll *a* Messdaten überhaupt erst zweckmäßig. Zum anderen ist es auch im Sinne der prozessorientierten Modellierung und des generischen Ansatzes des ERSEM Konzeptes sinnvoll, das Chl *a*:C-Verhältnis explizit dynamisch zu beschreiben, anstatt dessen regulatorische Auswirkungen durch empirische Annahmen zu approximieren.

Im folgenden Abschnitt wird eine dynamische Beschreibung der Chlorophyll *a* Konzentration und damit des Chl *a*:C-Verhältnisses präsentiert. Die Formulierungen basieren zum Teil auf publizierten Modellbeschreibungen (GEIDER et al., 1998b; BOCCI et al., 2006), die allerdings für den Einsatz in dem hier vorgestellten Modell überarbeitet und teilweise erweitert wurden.

¹³ Bei Anpassungsprozessen der Algen auf das Lichtangebot ist zwischen Photoakklimatisation und Photoadaptation zu unterscheiden (LUTZ et al., 2003; MOORE et al., 2006). Die Photoadaptation ist ein eher längerfristiger, evolutionärer Prozess, der die taxonomische Veränderung bzw. Artensukzession innerhalb einer Gemeinschaft beschreibt und häufig mit einer Veränderung der Pigmentzusammensetzung einhergeht. Im Gegensatz dazu bezeichnet der Begriff Photoakklimatisation eine physiologische Anpassung auf Organismusebene, die in der Regel in einer Veränderung der Pigmentkonzentration (meist Chlorophyll *a*) resultiert.

Sei P_{Chl} und P_C der Chlorophyll a Gehalt bzw. der Kohlenstoffgehalt der funktionellen Phytoplanktongruppe P , so ist die zeitliche Änderung des Chlorophyll a Gehalts durch

$$\dot{P}_{Chl} = prodP_{Chl} - lossP_{Chl} \quad (2.7)$$

gegeben. Für diese Gleichung existieren in der Literatur bereits verschiedene Formulierungen. So haben GEIDER et al. (1997) die Bruttochlorophyllsynthese $prodP_{Chl}$ als Produkt der kohlenstoffspezifischen Bruttoprimärproduktion und dem Anteil der Photosyntheseprodukte, die für die Chlorophyllsynthese genutzt werden, mit

$$prodP_{Chl} = \theta^{prod} r^{gpp} P_C \quad (2.8)$$

beschrieben. Sie nahmen an, dass das Verhältnis von Chlorophyllsynthese zu Kohlenstofffixierung θ^{prod} durch das Verhältnis von realisierter Photosyntheserate zu der Kapazität der Lichtreaktion bei aktueller Einstrahlung und aktuellem Chlorophyllgehalt reguliert wird:

$$\theta^{prod} = \theta_{max} \frac{r^{gpp} P_C}{\alpha E P_{Chl}}. \quad (2.9)$$

Hierbei ist θ_{max} das maximale Chl a :C-Verhältnis in schwachlichtadaptierten Algen, α der maximale Lichtnutzungskoeffizient und E das eingestrahlte Licht. In der spezifischen Bruttphotosyntheserate r^{gpp} wurde eine Regulation durch Temperatur, Licht und Nährstoffkonzentration im Wasser berücksichtigt. Der Chlorophyllzerfall wurde durch eine einfache, temperaturabhängige Ratenkonstante der Form

$$lossP_{Chl} = r^{loss} e_T P_{Chl} \quad (2.10)$$

mit der spezifischen Zerfallskonstante bei Referenztemperatur r^{loss} und dem Temperaturregulationsfaktor e_T beschrieben. Um den Einfluss einer Stickstofflimitierung auf die Chlorophyllsynthese explizit zu berücksichtigen, wurde dieses Modell von denselben Autoren erweitert und die Chlorophyllsynthese an die Stickstoffassimilation gekoppelt statt an die Photosynthese (GEIDER et al., 1998b). Sie formulierten den Prozess als

$$prodP_{Chl} = \theta^{prod} ass_N P_C \quad (2.11)$$

und

$$\theta^{prod} = \theta_{maxN} \frac{r^{gpp} P_C}{\alpha E P_{Chl}} \quad (2.12)$$

mit der kohlenstoffspezifischen Stickstoffassimilationsrate ass_N und dem maximalen Chl a :N Verhältnis in schwachlichtadaptierten Algen θ_{maxN} .

In parallelen Arbeiten von FLYNN et al. wurde die Photoakklimatisation durch das Verhältnis der realisierten Photosyntheserate zu der der maximalen Photosyntheserate bei optimalem Licht und aktuellem zellinternen Stickstoffgehalt beschrieben (FLYNN und FLYNN, 1997; FLYNN und HIPKIN, 1999; FLYNN, 2001). Eine Übersicht der verschiedenen Formulierungen sowie einen Vergleich mit den Beschreibungen von GEIDER et al. (1997; 1998b) ist in FLYNN et al. (2001) zu finden. Vernachlässigt man in den Formulierungen von FLYNN et al. Prozesse wie Eisenlimitierung und eine Limitierung durch die Zellgröße, so wird die Bruttochlorophyllsynthese als

$$prodP_{Chl} = \theta^{prod} \mu_{max} P_C \quad (2.13)$$

mit

$$\theta^{prod} = \theta_{max} M e_N f_{Cres} \left(1 - \frac{r^{gpp} P_C}{P_{qm}} \right) \frac{1 - \theta/\theta_{max}}{1 - \theta/\theta_{max} + 0.05} \quad (2.14)$$

beschrieben. Hierbei ist μ_{max} die maximale spezifische (Netto-) Wachstumsrate und M ein Formfaktor zur Feinabstimmung der Photoakklimatisationsrate. Die Nährstoffregulation wurde durch den Limitationsfaktor e_N anhand des zellinternen Stickstoffgehalts berücksichtigt. Der Term $\left(1 - \frac{r^{gpp} P_C}{P_{qm}} \right)$ beschreibt den Photoakklimatisationsprozess durch das Verhältnis der realisierten Photosyntheserate zu der der potentiellen Photosyntheserate bei optimalem Licht und aktuellem zellinternen Stickstoffgehalt P_{qm} . Je geringer dieses Verhältnis ist, desto mehr Chlorophyll a wird synthetisiert. Diese Formulierung lässt explizit die Chlorophyllsynthese bei Dunkelheit zu, reguliert durch den Faktor f_{Cres} , der die Verfügbarkeit von Reservekohlenstoff (Kohlenstoffüberschuss in Bezug auf Stickstoff) beschreibt. Der letzte Term in Gleichung (2.14) reduziert die Chlorophyllsynthese, wenn sich das aktuelle Chl a :C-Verhältnis θ dem maximalen Chl a :C-Verhältnis θ_{max} nähert. Der Chlorophyllzerfall wurde von FLYNN et al. in Abhängigkeit des zellinternen Stickstofflimitationsfaktors als

$$lossP_{Chl} = \mu_{max} (1 - e_N) P_{Chl} \quad (2.15)$$

beschrieben. In einem weiteren Modell (FLYNN, 2001) wurde die Beschreibung der Chlorophylldynamik um die Regulation durch den zellinternen Phosphatgehalt erweitert, indem der Faktor e_N als Funktion des zellinternen Stickstoff- und des zellinternen Phosphatgehalts formuliert wird.

In einem Vergleich beider „Modellfamilien“ wurden die Vor- und Nachteile der verschiedenen Formulierungen herausgearbeitet (FLYNN et al., 2001). Die Modelle von FLYNN et al. zeichnen sich durch eine bessere Beschreibung der Stickstofflimitierung aus, die an den aktuellen zellinternen Stickstoffgehalt statt an den Stickstoffassimilationsprozess wie bei GEIDER et al. gekoppelt ist. Letztere Formulierung kann in bestimmten Situationen versagen, da hier selbst bei hohem zellinternen Stickstoffgehalt keine Chlorophyllsynthese stattfinden kann, sobald die Lichtverhältnisse so schlecht sind, dass kein Nettowachstum mehr möglich ist. Bezüglich der Photoakklimatisation liefert die Beschreibung von GEIDER et al., in der direkt die „Überschusskapazität der Lichtreaktion“ reguliert wird, die besseren Ergebnisse. Mehrere von FLYNN et al. (2001) vorgestellte Versionen eines Hybridmodells, in dem die jeweils besseren Beschreibungen aus beiden Modellfamilien zu einem neuen Modell gekoppelt wurden, arbeiten insgesamt sehr zufrieden stellend und besser als die jeweiligen Originalformulierungen.

Für die Übertragung der Chlorophylldynamik in die Struktur eines umfassenden Ökosystemmodells wie ERSEM sind die Beschreibungen von FLYNN et al. aufgrund ihrer Detailkomplexität allerdings nur bedingt geeignet. Sie sind in ein Modell eingebunden, dass viele physiologische Prozesse detailliert auflöst indem, z.B. die Zellabundanz, der Eisengehalt, der Glutamingehalt sowie verschiedene Formen zellulären Stickstoffs und zellulären Phosphats berücksichtigt werden. Es ist nicht sinnvoll, dieses System, dass für die Beschreibung der Dynamik einer Phytoplanktongruppe 9 Zustandsvariablen verwendet (statt 4 wie in ERSEM) direkt zu übernehmen, da der Rechenaufwand deutlich erhöht würde und die Komplexität der Prozessbeschreibungen des Phytoplanktonmoduls dann in keinem Verhältnis zur Komplexität der anderen Module stünde. Deshalb wurde, ausgehend von den bisher vorgestellten Beschreibungen, eine neue Formulierung der Chlorophylldynamik abgeleitet, die sich bei der Prozessparametrisierung stark an den Chlorophylldaten der Mesokosmosexperimente orientiert.

Eine Übersicht der chlorophyllbezogenen Regulationsmechanismen im Kontext des Ökosystemmodells PEM ist in Abbildung 2.2 dargestellt.

Sofern nicht anders angegeben, wurden die in Tabelle A.1, Seite 133 aufgeführten Standardparameterwerte verwendet.

Der Übersichtlichkeit halber wird in der mathematischen Beschreibung auf die Indizierung der Parameter hinsichtlich der 4 funktionellen Phytoplanktongruppen verzichtet. Jeder Parameter kann als Vektor mit 4 Elementen – den Werten, die der Parameter für die funktionellen Gruppen 1 bis 4 annehmen kann – interpretiert werden.

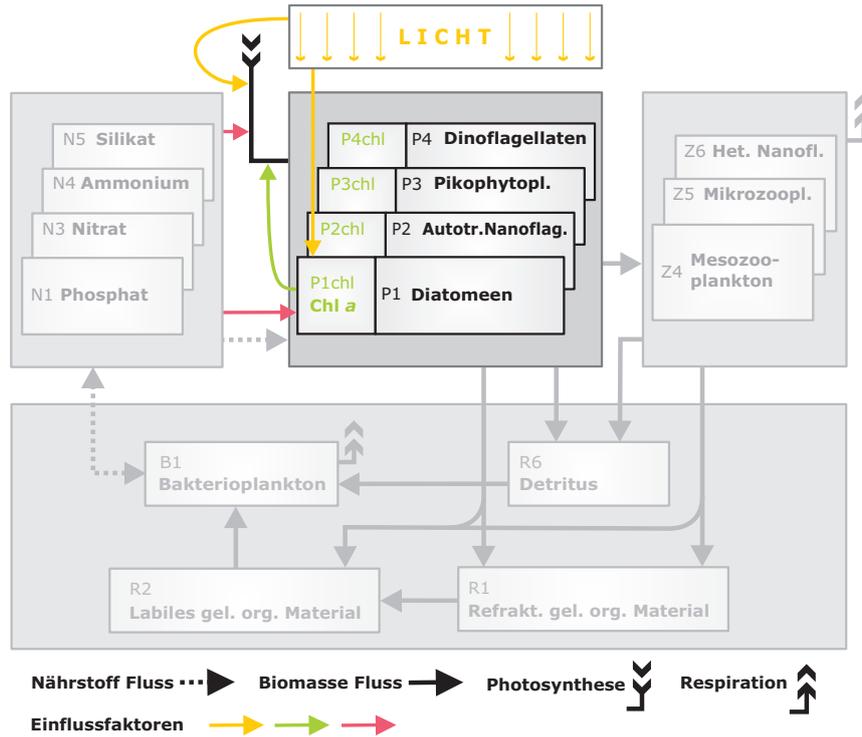


Abbildung 2.2 Schematische Übersicht der chlorophyllbezogenen Regulationsmechanismen im Kontext des Ökosystemmodells PEM. Der Chlorophyllgehalt jeder funktionellen Phytoplanktongruppe wird dynamisch durch die Einstrahlungsintensität sowie die Nährstoffverfügbarkeit reguliert. Der Chlorophyllgehalt wiederum bestimmt die Kapazität der Photosynthese unter lichtlimitierenden Bedingungen. Bei Lichtsättigung wird die Photosyntheserate durch die Nährstoffverfügbarkeit reguliert.

Die zeitliche Änderung des Chlorophyll *a* Gehalts ist durch die Summe der Synthese- und Verlustterme als

$$\dot{P}_{Chl} = prodP_{Chl} - lossP_{Chl} \quad (2.16)$$

gegeben. Die Bruttochlorophyllsynthese $prodP_{Chl}$ wird ähnlich der Formulierung von GEIDER (1997) in Abhängigkeit der Bruttoprimärproduktion als

$$prodP_{Chl} = \theta^{prod} r^{gpp} P_C \quad (2.17)$$

mit der spezifischen Bruttphotosyntheserate r^{gpp} und dem variablen Verhältnis von Bruttochlorophyllsynthese zu Bruttoprimärproduktion θ^{prod} beschrieben. Bei der Berechnung der spezifischen Bruttphotosyntheserate r^{gpp} (Formel (2.37), Seite 36) werden Licht- und Temperaturregulation sowie die Nährstofflimitierung anhand der zellinternen Nährstoffkonzentration berücksichtigt. Das Verhältnis von Brutto-

chlorophyllsynthese zu Bruttoprimaryproduktion θ^{prod} wird, ausgehend von dem maximalen Chl *a*:C-Verhältnis in schwachlichtadaptierten Algen θ_{max} , wie in den Modellen von GEIDER et al. (1996; 1997; 1998b) hauptsächlich durch den Photoakklimatisations-term e_L^{chl} reguliert:

$$\theta^{prod} = \theta_{max} e_L^{chl} \frac{1 - \theta/\theta_{max}}{1 - \theta/\theta_{max} + 0.05}. \quad (2.18)$$

Der letzte Term in Gleichung (2.18) reduziert die Chlorophyllsynthese, wenn sich das aktuelle Chl:C-Verhältnis θ dem maximalen Chl:C-Verhältnis θ_{max} nähert. Der Photoakklimatisations-term e_L^{chl} beschreibt das Verhältnis von realisierter Photosyntheserate ($r^{gpp} P_C$) zu der Kapazität der Lichtreaktion ($\alpha E P_{Chl}$) bei aktueller, zur Photosynthese nutzbarer Einstrahlung E ¹⁴ (über die Tiefe der betrachteten Wassersäule integriert) und aktuellem Chlorophyllgehalt:

$$e_L^{chl} = \frac{r^{gpp} P_C}{\alpha E P_{Chl}}. \quad (2.19)$$

Dieses Verhältnis ist 1, wenn die realisierte Photosyntheserate die Kapazität der Lichtreaktion komplett nutzt und geht mit zunehmender Überschusskapazität der Lichtreaktion (d.h. Überschuss an Chlorophyll *a*) gegen 0. Die Parameterwerte für θ_{max} und α sind in Tabelle 2.2, Seite 29 angegeben. Mit den Formulierungen für die Lichtlimitation der Photosynthese e_L und der Kompensationslichtintensität E_K (Formeln (2.40) und (2.43), Seite 38) lässt sich der Lichtregulationsterm auch als

$$e_L^{chl} = \frac{E_K}{E} e_L = \frac{E_K}{E} \left(1 - e^{-\frac{E}{E_K}} \right) \quad (2.20)$$

beschreiben.

Der Chlorophyllverlust einer Phytoplanktongemeinschaft setzt sich aus zwei grundlegenden Prozessstypen zusammen. Einerseits wird bei der Zerstörung einer Zelle durch Lysis oder Grazing das in der Zelle enthaltene Chlorophyll *a* freigesetzt (oder von dem

¹⁴ Es wird angenommen, dass das für die Photosynthese nutzbare Licht (photosynthetically active radiation, PAR) 50% der eingestrahlten Gesamtlichtmenge beträgt. Die Wellenlängenabhängigkeit wird dabei vernachlässigt.

Räuber aufgenommen) und steht damit der Gemeinschaft nicht mehr für die Photosynthese zur Verfügung¹⁵. Andererseits ist die natürliche Regulation des Pigmentgehalts prinzipiell über den Syntheseweg (BAUMERT, 1996; GEIDER et al., 1996), den Zerfallsweg (KANA et al., 1997) oder beides (FLYNN, 2001) denkbar. Hier hat sich im Laufe der Modellentwicklung durch den Vergleich mit Mesokosmosdaten gezeigt, dass sich die beobachtete, schnelle Dynamik des Chlorophyllgehalts nur reproduzieren lässt, wenn man einen weiteren, schnellen Zerfallsprozess innerhalb der lebenden Zelle als Regulativ für den Pigmentgehalt bezüglich Einstrahlung und Nährstoffverfügbarkeit annimmt. Diese Annahme wird gestützt durch Ergebnisse von GRUMBACH et al. (1978), die Halbwertszeiten von 30 min für Chlorophyll *a* in intakten Chloroplasten der Grünalge *Chlorella pyrenoidosa* dokumentierten oder RIPER et al. (1979), die Turnoverzeiten zwischen 3 und 9 h für Chlorophyll *a* in der marinen Diatomee *Skeletonema costatum* berechneten. Außerdem ist zu berücksichtigen, dass die aus den Mesokosmosexperimenten zur Verfügung stehenden Daten aufgrund der spezifischen Messmethode mittels 1 Hz Fluorometer (MOLDAENKE et al., 1995) ausschließlich photosynthetisch aktives, d.h. in intakte Photosysteme integriertes Chlorophyll *a* berücksichtigen (siehe auch Kapitel 3, Seite 52). Geschädigte Photosysteme werden nicht detektiert, d.h., eine Reduktion des gemessenen Signals muss nicht zwangsläufig durch einen tatsächlichen Zerfall des Chlorophyllmoleküls im chemischen Sinne verursacht werden, sondern kann auch durch eine Störung des Elektronentransports zwischen Photosystem II und Photosystem I, beispielsweise durch Photoinhibierung, bedingt sein (MOLDAENKE et al., 1995). Als Schlüsselprozess der Photoinhibierung wurde die Spaltung des D1 Proteins innerhalb des Photosystems II und die dadurch bedingte Inaktivierung des Photosystems II identifiziert. Diese Spaltung kann durch Photostress bei überoptimalen Einstrahlungen (OHAD et al., 1990) oder durch eine von sonstigen Umweltfaktoren ausgelöste Akkumulation von Elektronen (Überreduktion) im Plastoquinone-Pool der Elektronentransportkette zwischen Photosystem II und Photosystem I verursacht werden (GONG und OHAD, 1991). Eine Inaktivierung des Photosystems II wird demnach durch alle den Calvin-Zyklus hemmenden Faktoren, wie beispielsweise Nährstofflimitierung, begünstigt (KOLBER et al., 1988; GIARDI et al., 1997; LITCHMAN et al., 2003). In der Literatur wurde in vielen Arbeiten eine signifikante Inhibierung des Photosystems II auch bei nicht sättigenden Einstrahlungsintensitäten nachgewiesen (KANA et al., 1997, sowie darin enthaltene Zitate) und es ist davon auszugehen, dass ein schneller Zerfall des D1 Proteins ein normaler Bestandteil der Photosyntheseregulation ist, der durch eine entsprechend hohe Syntheserate ausgeglichen wird (ARO et al., 1993; ADIR et al., 2003).

¹⁵ Die Chlorophylldynamik wird in diesem Modell nicht geschlossen beschrieben, d.h. der weitere Abbauweg des Chlorophylls wird nicht betrachtet.

Der Gesamtchlorophyllzerfall wird demnach durch die spezifische Zellysrate r_{lys} und den Fraßverlust r_{prd} (beide gekoppelt an die entsprechenden Kohlenstoffverluste in der ERSEM Formulierung, siehe Abschnitt 2.1.1, Seite 8 und darin enthaltene Zitate) sowie einem natürlichen, regulativen Zerfallsprozess innerhalb intakter Zellen r_{loss} als

$$lossP_{Chl} = (r_{lys} + r_{prd} + r_{loss}) P_{Chl} \quad (2.21)$$

beschrieben. Der regulative Zerfallsprozess r_{loss} ist von den Kohlenstoffverlusten entkoppelt. Er setzt sich aus einer Grundzerfallsrate r_{bg} und einem Zerfallsprozess in linearer Abhängigkeit zur aktuellen Einstrahlung r_{inh} zusammen, der als Inhibierung des Photosystems II interpretiert werden kann. Unter Berücksichtigung einer Stickstoff- und Phosphatabhängigkeit ($e_{N,P} = \min(e_N, e_P)$, siehe Abschnitt 2.4.4, Seite 33) beider Prozesse, lässt sich der Regulationsterm als

$$r_{loss} = r_{bg} (f_{bg}^{nut} + 1 - e_{N,P}) + r_{inh} \frac{E}{E_{thr}} (f_{inh}^{nut} + 1 - e_{N,P}) \quad (2.22)$$

mit einem Skalierungsfaktor für die Lichtabhängigkeit E_{thr} in Höhe von $370 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ beschreiben. Die Parameter f_{bg}^{nut} und f_{inh}^{nut} definieren die Stärke der Nährstoffabhängigkeit der beiden Zerfallsprozesse.

Tabelle 2.2 Relevante Parameter der Chlorophylldynamik für Diatomeen (P1), autotrophe Flagellaten (P2), Pikophytoplankton (P3) und Dinoflagellaten (P4).

NAME	BESCHREIBUNG	EINHEIT	P1	P2	P3	P4
θ_{max}	max. Chl:C-Verhältnis	mg Chl <i>a</i> (mg C) ⁻¹	0.0714	0.0714	0.0714	0.0714
α	Max. Lichtnutzungskoeff.	mg C m ² s (d mg Chl <i>a</i> μE) ⁻¹	2.2	1.8	2.2	0.9
r_{bg}	Chl <i>a</i> Grundzerfall	d ⁻¹	0.15	0.15	0.15	0.15
f_{bg}^{nut}	Nährstoffabhängigkeit Grundzerfall	-	2.0	2.0	2.0	2.0
r_{inh}	Chl <i>a</i> lichtbed. Zerfall	d ⁻¹	0.2	0.2	0.2	0.2
f_{inh}^{nut}	Nährstoffabhängigkeit lichtbed. Zerfall	-	0.5	0.5	0.5	0.5

2.4.2 Silikodynamik der Diatomeen

In ERSEM wurde das Silikat : Kohlenstoff (Si : C) Verhältnis der Diatomeen als konstant angenommen, da die Speicherkapazität für Silikat vernachlässigbar gering ist. Diatomeen besitzen jedoch die Fähigkeit, den bei der Photosynthese fixierten Kohlenstoff, auch bei Limitierung der Zellteilung durch Silikatmangel, innerhalb der Zelle als Polysaccharid, aber auch als Biomassebaustein mit Stickstoff und Phosphatkomponente zu speichern (HARRISON et al., 1977). Es wurde in erster Näherung vereinfachend angenommen, dass die Nährstoffgehalte dieser Speicherkohlenstoffe bei entsprechender Nährstoffverfügbarkeit gleich denen der Biomasse sei. Aus dieser Entkopplung von Kohlenstoff- und Silikatmetabolismus resultiert eine signifikante Variabilität des Si : C-Verhältnisses (CLAQUIN und MARTIN-JEZEQUEL, 2002). Dementsprechend wurde die Silikodynamik in Anlehnung an die Beschreibung für Stickstoff und Phosphat neu formuliert. Dazu wurde die Limitierung der Primärproduktion durch Silikatmangel im Meerwasser aufgehoben und dafür eine von dem zellinternen Si : C-Verhältnis abgeleitete Silikatlimitierung analog zu einer Phosphat- oder Stickstofflimitierung eingeführt (siehe Abschnitt 2.4.4, Seite 33). Da die Kohlenstoffdynamik somit von der Silikatkonzentration im Meerwasser entkoppelt ist, muss die Silikataufnahme mit

$$fSiP = r^{npp} SiC_{opt} P_C \frac{Si}{Si + h} e^{Siup} \quad (2.23)$$

durch die externe Silikatkonzentration Si mit der Halbsättigungskonstante h begrenzt sein. Hierbei ist r^{npp} die Nettoprimärproduktionsrate und SiC_{opt} das entsprechend der aktuellen Temperatur optimale Si : C-Verhältnis. Der letzte Faktor in Gleichung (2.23) beschreibt die Co-Limitierung der Silikataufnahme durch den Mangel an Phosphat oder Stickstoff und wird im nächsten Abschnitt beschrieben. Die Berechnung der Silikatlimitationsfaktoren in Abhängigkeit des zellinternen Si : C-Verhältnisses wird in Abschnitt 2.4.4, Seite 33 beschrieben.

2.4.3 Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme

In der Literatur wurde eine Co-Limitierung bei verschiedenen Prozessen und für unterschiedliche Nährstoffe dokumentiert, wie z.B. eine Abhängigkeit der zellinternen Phosphat- und Kaliumkonzentration in Algen von der Silikatkonzentration im Wasser (KRIVTSOV et al., 2000) oder die Regulation der Silikataufnahme in die Diatomeenzelle durch die zellinterne Stickstoffkonzentration (DAVIDSON und GURNEY, 1999; DAVIDSON et al., 1999). In den, in dieser Arbeit diskutierten, Mesokosmosexperimenten war bei Phosphatmangel eine signifikante Reduzierung der Aufnahme von Stickstoff und Silikat zu beobachten. Eine ähnliche Dynamik wurde bereits in anderen Untersuchungen festgestellt (HEALEY und HENDZEL, 1975; TERRY, 1982). Um diese Dynamik möglichst

universell im Modell abbilden zu können, wurde das im Folgenden vorgestellte Konzept der Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme entwickelt. Dabei wurde davon ausgegangen, dass für den Aufnahmeprozess von Phosphat, Nitrat und Silikat Energie aufgewendet werden muss¹⁶ (KOHL und NICKLISCH, 1988; MARTIN-JEZEQUEL et al., 2000). Es wurde weiter davon ausgegangen, dass der Zelle nur eine bestimmte Ressourcenmenge (z.B. Energie) für die Nährstoffaufnahme zur Verfügung steht und sie diese so verteilt (Allokationsprozess), dass für den stärker limitierenden Nährstoff mehr Ressourcen für die Aufnahme zur Verfügung gestellt wird (KLAUSMEIER et al., 2007). Diese Ressourcen werden dem Aufnahmesystem des schwächer (oder gar nicht) limitierenden Nährstoffs entzogen¹⁷. Aus biologischer Sicht entspricht dieser Vorgang der Umwandlung des Protein- und Enzymsystems für die Aufnahme des nicht limitierenden Nährstoffs in das System für die Aufnahme des limitierenden Nährstoffs. Diesen Annahmen folgend, wurde die Aufnahme eines Nährstoffs X_I in die Phytoplanktongruppe P als

$$fX_I P = fX_I P^{nutrep} e^{X_I up} \quad (2.24)$$

mit der Nährstoffaufnahme unter nährstoffgesättigten Bedingungen $fX_I P^{nutrep}$ und dem Limitationsterm $e^{X_I up}$ formuliert. Die Aufnahme unter nährstoffgesättigten Bedingungen $fX_I P^{nutrep}$ wird in Abhängigkeit der externen Nährstoffkonzentration und der zellinternen Nährstoffverhältnisse, für Phosphat und Stickstoff wie in der ERSEM Formulierung (Abschnitt 2.1.1, Seite 8 und darin enthaltene Zitate), für Silikat wie in Gleichung (2.23), berechnet. Der Limitationsterm $e^{X_I up}$ wird durch einen Allokationsprozess entsprechend der Wachstumslimitationsfaktoren $e_{X_{1-3}}$ aller Nährstoffe beschrieben. Bei gleicher Gewichtung bzw. gleichem Verhältnis von Kosten zu Nutzen (bzw. Bedarf für Zellmetabolismus) für alle Nährstoffe kann der Limitationsterm für 3 Nährstoffe als

$$e^{X_I up} = \frac{3(1 + \varepsilon) - 3e_{X_I}}{3(1 + \varepsilon) - (e_{X_1} + e_{X_2} + e_{X_3})} \quad (2.25)$$

¹⁶ Mit dem Begriff Nährstoffaufnahme wird hier die Summe aller nicht weiter aufgelösten Prozesse, wie Transport durch die Zellmembran, Transport innerhalb der Zelle, chemische Umwandlung und Biomassesynthese, bezeichnet.

¹⁷ Zur Vereinfachung wird der Energieaufwand bei der Aufnahme von Ammonium in diesem Modell vernachlässigt. Ammonium und Nitrat sind bezüglich der Stickstofflimitierung der Zelle substituierbar und konkurrieren somit nicht um Ressourcen für die Nährstoffaufnahme. Aufgrund des erheblich geringeren Energiebedarf der Zelle für die Biomassesynthese mit Ammonium als Stickstoffquelle (DE VRIES et al., 1974; LAWS, 1991) wird nur die Nitrataufnahme bei der Ressourcenallokation berücksichtigt.

bzw. für 2 Nährstoffe als

$$e^{X_i^{up}} = \frac{2(1 + \varepsilon) - 2e_{X_i}}{2(1 + \varepsilon) - (e_{X_1} + e_{X_2})} \quad (2.26)$$

mit $\varepsilon > 0$ beschrieben werden. Der Parameter ε bestimmt die Intensität der Allokation. Es wurde für alle Simulationen ein Wert von $\varepsilon = 0.1$ benutzt. Dieser Wert gewährleistet eine deutliche Ressourcenaufteilung bei ungleichem Nährstoffmangel und vermeidet gleichzeitig numerische Probleme, die durch die Division sehr kleiner Differenzen auftreten können, wenn ε gegen 0 geht und die Limitationsfaktoren unterschiedliche Werte nahe 1 besitzen. Im Sinne einer Klassifikation der unterschiedlichen, in der Literatur dokumentierten Co-Limitierungstypen entspricht der hier beschriebene Mechanismus, bei dem die Aufnahme eines Substrats abhängig ist von dem ausreichenden Vorhandensein eines zweiten Substrats, dem Typ „Biochemische Co-Limitierung“ (ARRIGO, 2005) bzw. „Typ III, Biochemisch abhängige Co-Limitierung“ (SAITO et al., 2008).

Die Formulierung der Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme bei gleicher Gewichtung von Phosphat, Stickstoff und Silikat liefert jedoch noch keine befriedigenden Simulationsergebnisse der Mesokosmosdaten. Auch in der Literatur gibt es einige Hinweise, dass die physiologischen Wirkungen von Phosphat-, Stickstoff- oder Silikatlimitierung sehr unterschiedlich sein können (GEIDER et al., 1993; GEIDER et al., 1998a; STERNER und ELSER, 2002; AGREN, 2004). Die Aufnahme der anorganischen Nährstoffe Phosphat, Stickstoff und Silikat in die Phytoplanktonzelle besteht aus einer komplexen Abfolge von Prozessen, wie beispielsweise molekulare Diffusion durch die Zellgrenzschicht, enzymatischer Transport durch die Zellwand, Transport innerhalb der Zelle und der Aufbau von Biomasse oder Speicherstoffen. Für diese Prozesse existieren in der Literatur verschiedene Formulierungen unterschiedlichen Komplexitätsgrades. Eine gute Übersicht geben BAKLOUTI et al. (2006). Die Autoren arbeiteten heraus, dass keine einzelne Formulierung in der Lage ist, die Dynamik aller Nährstoffe gleich gut zu beschreiben. Sie stellten weiter in Frage, ob angesichts der unterschiedlichen (Wechsel-)Wirkungen eine einzige Formulierung für die Dynamik aller Nährstoffe erwartet werden kann. Auch die Ergebnisse der Mesokosmosexperimente zeigen, dass die zellinterne Stickstoff- und Silikatkonzentration deutlich sensibler auf eine Phosphatlimitierung reagiert als beispielsweise die zellinterne Stickstoff- und Phosphatkonzentration auf eine Silikatlimitierung. Eine mögliche Erklärung bezüglich der überproportionalen Reduzierung der Stickstoffaufnahme bei Phosphatlimitierung ist, dass aufgenommenes Nitrat zu Ammonium reduziert werden muss, in Aminosäuren umgesetzt werden muss, um schließlich Proteine zu bilden. Proteine werden durch Ribosomen und andere RNA Spezies synthetisiert, die wiederum einen außergewöhnlich hohen Phosphatbedarf zeigen, d.h. die Proteinsynthese reagiert außerordentlich sensitiv auf eine Phosphatlimitierung

(STERNER und ELSER, 2002). Es scheint durchaus sinnvoll, dass bei gehemmter Proteinsynthese und entsprechend geringem Stickstoffbedarf auch die sehr energieaufwändige Nitrataufnahme und –reduktion massiv herabgesetzt wird.

Deshalb wurde die Beschreibung des Allokationsprozesses so manipuliert, dass bei Unterschreitung eines Schwellenwertes des zellinternen P:C Verhältnisses ($PC_{lim} = 0.0005 \text{ mmol P (mg C)}^{-1}$) überproportional viele Ressourcen für die Phosphataufnahme zur Verfügung gestellt werden und entsprechend überproportional weniger für die Aufnahme von Nitrat und Silikat. Der Limitationsterm für die Nitrataufnahme kann dann als

$$e^{Nup} = \frac{3(1 + \varepsilon)f - 3e_N}{3(1 + \varepsilon)f - (e_N + e_P f + e_{Si})}, \quad (2.27)$$

für die Silikataufnahme entsprechend als

$$e^{Siup} = \frac{3(1 + \varepsilon)f - 3e_{Si}}{3(1 + \varepsilon)f - (e_N + e_P f + e_{Si})} \quad (2.28)$$

und für die Phosphataufnahme als

$$e^{Pup} = \frac{3(1 + \varepsilon)f - 3e_P f}{3(1 + \varepsilon)f - (e_N + e_P f + e_{Si})} \quad (2.29)$$

mit

$$f = \min\left(1.0, \frac{PC}{PC_{lim}}\right) \quad (2.30)$$

beschrieben werden.

Die Formulierung der Wachstumslimitationsfaktoren wird im folgenden Abschnitt erläutert.

2.4.4 Nährstofflimitierung

Die Limitierung der Biomassesynthese durch den Nährstoff X wurde durch eine für alle Nährstoffe einheitliche Formulierung als

$$e_X = \min \left[\frac{(XC - XC_{min})^2}{(XC - XC_{min})^2 + ((XC_{max} - XC_{min})\beta_X)^2} SF, 1 \right] \quad (2.31)$$

mit dem Skalierungsterm

$$SF = \frac{(XC_{max} - XC_{min})^2 + ((XC_{max} - XC_{min})\beta_X)^2}{(XC_{max} - XC_{min})^2} \quad (2.32)$$

beschrieben. Diese Formulierung gewährleistet durch den Skalierungsterm, dass sich der Limitierungsfaktor im erlaubten Intervall zwischen XC_{min} und XC_{max} genau zwischen 0 und 1 bewegt. Der Formfaktor β_X definiert den Verlauf der Steigung innerhalb dieses Intervalls. Der Gesamtlimitationsfaktor wird dem Liebig Prinzip folgend als

$$e_{Nut} = \min(e_{X_1}, e_{X_2}, e_{X_3}) \quad (2.33)$$

beschrieben. Beispiele des Limitierungsfaktors für verschiedene Formfaktoren sind in Abbildung 2.3 gezeigt. Die Intervallgrenzen sowie die Formfaktoren sind in Tabelle 2.3 angegeben.

Wie schon in der Basisversion des Mesokosmosmodells wurde das optimale Si:C: C-Verhältnis in Abhängigkeit der Temperatur als

$$SiC_{opt} = SiC_{max} \frac{1}{e_T} \quad (2.34)$$

berechnet, um alle sechs Mesokosmosexperimente mit einem Parametersatz reproduzieren zu können. Unter der Annahme, dass mit steigender Temperatur auch die durchschnittliche Zellgröße und damit die Kohlenstoffspeicherkapazität zunimmt¹⁸, lässt sich das minimale Si:C-Verhältnis als

$$SiC_{min} = SiC_{opt} (1 - \xi e_T). \quad (2.35)$$

beschreiben. Für die Kohlenstoffspeicherkapazität bei 10°C wurde ein Wert von $\xi = 0.4$ angenommen. In dem betrachteten Temperaturbereich zwischen 0 und 20°C bewegt sich die Kohlenstoffspeicherkapazität demnach zwischen 25 und 70% der Gesamtbiomasse, was durchaus realistisch ist. In anderen Untersuchungen wurde an marinen Diatomeen nachgewiesen, dass die Speicherkohlenstoffe bei Nährstofflimitierung bis zu 80% des Zellkohlenstoffs betragen können (HAUG et al., 1973; MYKLESTAD, 1974; HARRISON et al., 1977; GRANUM et al., 2002).

¹⁸ Es sei darauf hingewiesen, dass diese Annahme zwar für die in den Mesokosmosexperimenten beobachtete Dynamik zutreffen (WANG et al., unpublizierte Daten), sie aber nicht für die Simulation von beliebigen Jahrgängen verallgemeinert werden sollten, da durchaus auch andere Abhängigkeiten in der Literatur dokumentiert wurden (MONTAGNES und FRANKLIN, 2001, sowie darin enthaltene Zitate).

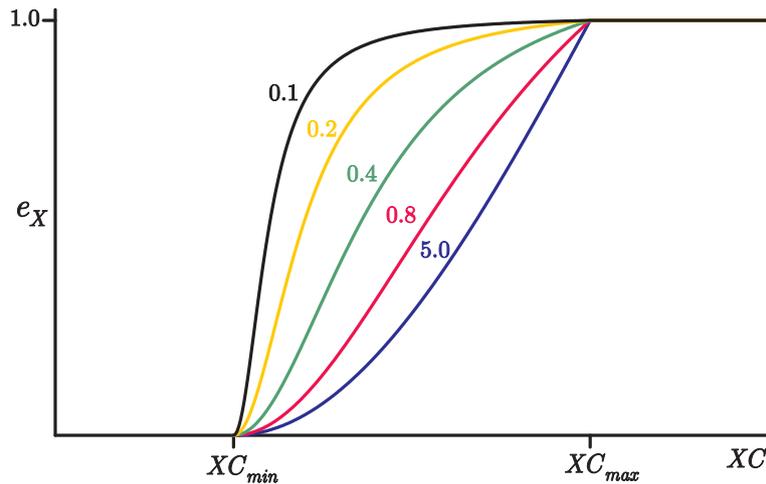


Abbildung 2.3 Einfluss unterschiedlicher Formfaktoren auf den Wachstumslimitationsfaktor e_X .

Tabelle 2.3 Parameter der Nährstofflimitierung. Angegeben sind die maximalen und die minimalen Nährstoff:Kohlenstoffverhältnisse sowie die Formfaktoren, die den Verlauf der Limitierungsfunktionen definieren für Diatomeen (P1), autotrophe Flagellaten (P2), Piko-phytoplankton (P3) und Dinoflagellaten (P4). Die Minimalwerte sind theoretische Extremwerte, die in den gerechneten Simulationen nicht erreicht werden.

NAME	BESCHREIBUNG	EINHEIT	P1	P2	P3	P4
NC_{max}	Max. N:C Verhältnis	mmol N (mg C) ⁻¹	0.013	0.013	0.013	0.013
NC_{min}	Min. N:C Verhältnis	mmol N (mg C) ⁻¹	0.005	0.005	0.005	0.005
β_N	Formfaktor N Lim.	-	0.4	0.4	0.4	0.4
PC_{max}	Max. P:C Verhältnis	mmol P (mg C) ⁻¹	0.0009	0.0009	0.0009	0.0009
PC_{min}	Min. P:C Verhältnis	mmol P (mg C) ⁻¹	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
β_P	Formfaktor P Lim.	-	0.2	0.2	0.2	0.2
SiC_{max}	Grenze max. Si:C Verhältnis	mmol Si (mg C) ⁻¹	0.0135	-	-	-
β_{Si}	Formfaktor Si Lim.	-	0.75	-	-	-

2.4.5 Regulation von Photosynthese und Biomassensynthese

Ausgehend von der Prozessbeschreibung in ERSEM wurde angenommen, dass die Photosynthese durch die aktuelle Wassertemperatur und die eingestrahlte Lichtmenge reguliert wird. Zusätzlich wurde in PEM eine Limitierung der Bruttphotosyntheserate durch Nährstoffmangel berücksichtigt (SENFT, 1978; GEIDER et al., 1998a;

BEHRENFELD et al., 2002). Dieser Prozess ist auf eine Reduktion der Kohlenstoffmenge in strukturellen Zellbestandteilen gegenüber der Menge an Speicherkohlenstoffen und der daraus resultierenden Reduktion der Kapazität des Calvin Zyklus bei Nährstofflimitierung zurückzuführen (FALKOWSKI et al., 1989; BERGES und FALKOWSKI, 1998; BEHRENFELD et al., 2002). Die überschüssigen Produkte der Lichtreaktion werden beispielsweise genutzt, um mehr Ressourcen für die Nährstoffaufnahme und Nitratreduktion zur Verfügung zu stellen (BEHRENFELD et al., 2002) oder werden durch Photorespiration umgesetzt (SAKSHAUG et al., 1997; GEIDER und MACINTYRE, 2007). Es wurde weiter davon ausgegangen, dass die Limitierung der Photosyntheserate erst einsetzt, wenn die Nährstofflimitierung einen vorgegeben Schwellenwert überschreitet. Außerdem wird auch bei völliger Nährstofflimitierung eine Mindestphotosyntheseleistung aufrechterhalten. Photosyntheseprodukte, die aufgrund von Nährstoffmangel nicht in Biomasse umgesetzt werden können, werden wie in der ERSEM Formulierung als gelöstes organisches Material ausgeschieden. Die Limitierung der Photosynthese „hinkt“ der Limitierung der Biomassesynthese sozusagen immer etwas hinterher und gewährleistet so einen Anstieg des Substratangebots für Bakterien bei einer Nährstofflimitation der Phytoplankter.

Eine Übersicht der angenommenen Regulationsmechanismen ist in Abbildung 2.4 dargestellt.

Die Bruttoprimärproduktion GPP wurde als

$$GPP = r^{gpp} P_C \quad (2.36)$$

mit der spezifischen Bruttophotosyntheserate

$$r^{gpp} = r_{max}^{gpp} e_T e_{Nut}^{gpp} e_L \quad (2.37)$$

als Funktion der maximalen spezifischen Photosyntheserate r_{max}^{gpp} bei 10°C beschrieben. Diese Beschreibung basiert auf der Annahme, dass die lichtgesättigte Photosyntheserate durch die Kapazität des Calvin Zyklus bestimmt ist (RIVKIN, 1990), die wiederum proportional zum Zellkohlenstoff unter Berücksichtigung von Temperatur- und Nährstoffregulation beschrieben wird.

Der Temperaturregulationsfaktor e_T wird der Van't Hoff'schen Regel folgend mit

$$e_T = Q_{10}^{(T-10)/10} \quad (2.38)$$

als Funktion des spezifischen Q_{10} Wertes der funktionellen Phytoplanktongruppe und der aktuellen Wassertemperatur T berechnet.

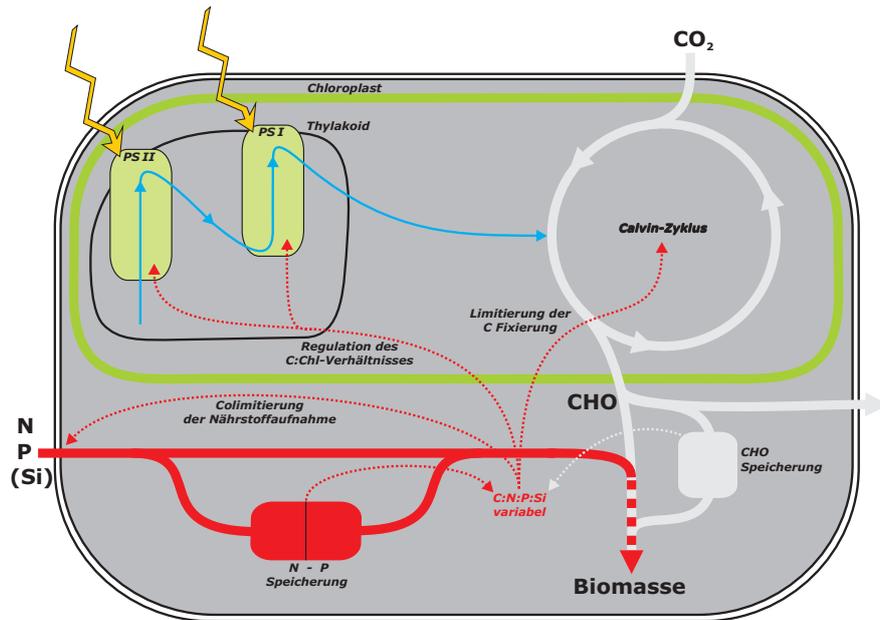


Abbildung 2.4 Schematische Übersicht der implementierten Regulationsmechanismen im überarbeiteten Primärproduktionsmodul von PEM. Dicke Pfeile stellen Stoffflüsse dar, dünne Pfeile repräsentieren Einflussfaktoren. Innerhalb der Chloroplasten wird Lichtenergie in Abhängigkeit des Chlorophyll *a* Gehalts (PS I und PS II) in chemische Energie (blauer Pfeil) umgewandelt. Diese reduziert im Calvin Zyklus anorganischen Kohlenstoff (CO₂) zu Polysacchariden (CHO), aus denen durch den Einbau von Nährstoffen Biomasse synthetisiert wird. Sowohl Phosphat und Stickstoff wie auch die im Calvin Zyklus gebildeten Polysaccharide können zwischengespeichert werden, wenn die Biomassesynthese limitiert ist. Die aus der Lichtreaktion in den Thylakoiden gewonnene chemische Energie wird durch die eingestrahlte Lichtenergie und die Konzentration von Chlorophyll *a* in den Photosystemen I und II reguliert. Die Konzentration von Chlorophyll *a* wird durch die eingestrahlte Lichtenergie, die Nährstoffverfügbarkeit und die vom Calvin Zyklus benötigte chemische Energie gesteuert. Die Kohlenstofffixierung im Calvin Zyklus wird durch die von der Lichtreaktion zur Verfügung gestellte Energie und der Nährstoffverfügbarkeit kontrolliert. Die Nährstoffaufnahme wird von der Nährstoffnachfrage durch die Biomassesynthese und das zellinterne Nährstoff:Kohlenstoff-Verhältnis reguliert. Die Biomassesynthese wird durch die Nährstoffverfügbarkeit und die Verfügbarkeit von Polysacchariden aus dem Calvin Zyklus kontrolliert.

Die Nährstofflimitierung der Photosyntheserate e_{Nut}^{gpp} wird linear (mit einer Steigung von 1.0) aus dem Nährstofflimitationsfaktor e_{Nut} der Biomasseproduktion als

$$e_{Nut}^{gpp} = \min(1.0, \eta + e_{Nut}) \quad (2.39)$$

mit der relativen Basisphotosyntheserate bei totaler Nährstofflimitierung η ($=0.1$) abgeleitet. Daraus ergibt sich der Schwellenwert für das Einsetzen der Nährstofflimitierung der Photosynthese bei $e_{Nut} = 1.0 - \eta$.

Die Lichtregulation wird durch einen exponentiellen Ansatz (WEBB et al., 1974) als

$$e_L = 1.0 - e^{\left(-\frac{E}{E_K}\right)} \quad (2.40)$$

mit der mittleren, zur Photosynthese nutzbaren Einstrahlungsintensität E und der Kompensationslichtintensität E_K beschrieben. Die mittlere Einstrahlungsintensität wird durch Integration der einfallenden Globalstrahlung an der Wasseroberfläche E_0 über die Tiefe der Wassersäule D berechnet:

$$E = \int_0^D \frac{E_0}{2} e^{-\sigma z} dz = \frac{E_0 (1 - e^{-\sigma D})}{2 \sigma D}. \quad (2.41)$$

Hierbei ist σ der dynamische Attenuationskoeffizient, in dessen Beschreibung neben einer parametrisierten Hintergrundattenuation die Detrituskonzentration R_{part} mit einem Faktor von $\kappa_R = 0.000150 \text{ m}^2 (\text{mg C})^{-1}$ sowie die Gesamtchlorophyll a Konzentration mit einem Faktor von $\kappa_{Chl} = 0.0065 \text{ m}^2 (\text{mg C})^{-1}$ berücksichtigt wird:

$$\sigma = BT + \kappa_R R_{part} + \kappa_{Chl} \left(\sum_{i=1}^4 P_{Chl}^i \right). \quad (2.42)$$

Die Kompensationslichtintensität wurde nach TALLING (1957) als

$$E_K = \frac{r_{max}^{gpp} e_{Nut}^{gpp} e_T P_C}{\alpha P_{Chl}} \quad (2.43)$$

formuliert und beschreibt den Übergang von lichtlimitierter Photosynthese (proportional zum Chlorophyll a Gehalt der Zelle) zu lichtgesättigter Photosynthese (proportional zum Kohlenstoffgehalt der Zelle) bei gegebener Nährstoffverfügbarkeit und Wassertemperatur.

2.5 Die Destruentendynamik

Bei einem Vergleich der Komplexität der Prozessformulierungen innerhalb der verschiedenen Subsysteme von ERSEM fällt auf, dass die Dynamik der Destruenten im Pelagial deutlich weniger detailliert beschrieben wird als beispielsweise die der Primärproduzenten oder der Sekundärproduzenten. Die Formulierung der Destruentendyna-

mik in ERSEM basiert auf folgenden Grundideen¹⁹: Der Abbau organischen Materials wird durch eine funktionelle Gruppe „Bakterien“ realisiert. Diese verstoffwechselt sowohl gelöstes organisches Material als auch Detritus. Während nur wenige Prozent des Detritus für die Bakterien verfügbar sind, wird das gelöste organische Material als vollständig labil und für Bakterien verfügbar angenommen. Die Aufnahme des gesamten gelösten Substrats erfolgt instantan zum Zeitpunkt der Produktion und ist unabhängig von der aktuellen Größe der Bakterienpopulation.

Für die Betrachtung einer über große Boxen gemittelten Dynamik, wie in der ursprünglichen Nordsee Applikation von ERSEM, mögen diese Annahmen haltbar sein, wenn man die Destruentendynamik nicht in den Fokus der Betrachtungen stellt, sondern eher als Black Box für die pelagische Nährstoffregeneration interpretiert. Tidebeeinflusste flache Küstengewässer, wie z.B. das Wattenmeer, zeichnen sich durch einen hohen Gehalt an Schwebstoffen und eine starke Trübung des Wasserkörpers aus. Hier dominieren heterotrophe Prozesse, insbesondere der Abbau organischen Materials durch Bakterien (GROSSART et al., 2004; LUNAU et al., 2006).

Folglich muss die Destruentendynamik bei der Simulation der Dynamik solcher Ökosysteme mehr in den Mittelpunkt rücken und deren eher grobe Formulierung in ERSEM kritisch hinterfragt werden. Aufgrund des hohen Schwebstoffgehalts spielen schwebstoffassoziierte Bakterien hier eine wichtige Rolle und unterscheiden sich hinsichtlich ihrer physiologischen Eigenschaften signifikant von den Freiwasserbakterien (SIMON et al., 2002 und darin enthaltene Zitate). In einem solchen Lebensraum ist die Beschreibung der Bakteriendynamik durch nur eine funktionelle Gruppe nicht angemessen. Außerdem ist die Qualität des zur Verfügung stehenden Substrats sehr variabel und kann je nach Zusammensetzung auf einer kontinuierlichen Skala von hochlabil bis stark refraktär schwanken (HOPKINSON und VALLINO, 2005). Insbesondere, wenn man berücksichtigt, dass die hydrolytische Aktivität, die Umsatzraten und die Wachstumseffizienzen der Bakterien wesentlich von der Substratqualität bestimmt werden (DEL GIORGIO und COLE, 1998; AZUA et al., 2003), ist eine Unterteilung des Substrats in nur zwei Klassen (labil und refraktär) mit konstanter Parametrisierung von Wachstumsrate und -effizienz nicht adäquat.

In den folgenden Abschnitten wird eine überarbeitete und in weiten Bereichen neu entwickelte Formulierung der Destruentendynamik vorgestellt. Eine Übersicht des überarbeiteten Destruentenmoduls ist in Abbildung 2.5 dargestellt.

¹⁹ Für eine detaillierte Beschreibung der Destruentendynamik in ERSEM sei auf Abschnitt 2.1.3, Seite 11 sowie die darin zitierte Literatur verwiesen.

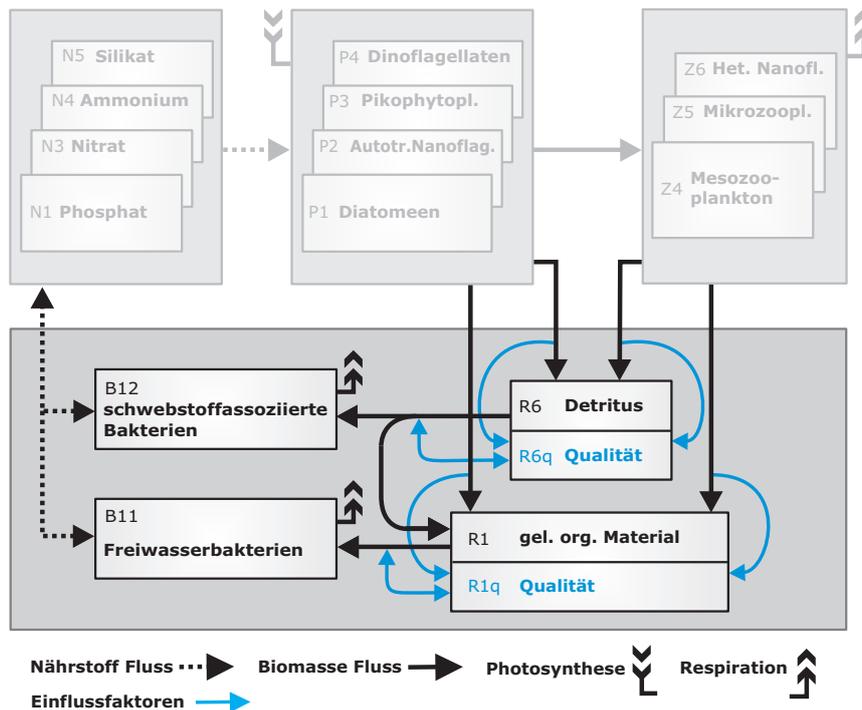


Abbildung 2.5 Schematische Übersicht des überarbeiteten Destruentenmoduls in PEM (dunkelgrau hinterlegter Bereich). Es werden schwebstoffassoziierte Bakterien, die Detritus als Substrat nutzen, sowie Freiwasserbakterien, die gelöstes organisches Material umsetzen, berücksichtigt. Die Dynamik der beiden Bakteriengruppen wird neben der Nährstoffverfügbarkeit (Stickstoff, Phosphat) und der vorhandenen Substratmenge wesentlich durch die dynamisch berechnete mittlere Qualität des Substrats bestimmt. Die blauen Pfeile stellen Regulationsmechanismen dar.

2.5.1 Schwebstoffassoziierte Bakterien

In einem ersten Schritt wurde das Destruentenmodell um die funktionelle Gruppe „schwebstoffassoziierte Bakterien“ erweitert. In Anlehnung an die ursprüngliche Formulierung der Bakteriendynamik in ERSEM wurden beide Bakteriengruppen identisch beschrieben. Sie unterscheiden sich lediglich in der Parametrisierung sowie dem genutzten Substrattyp. Freiwasserbakterien können ausschließlich gelöstes organisches Material umsetzen, wohingegen schwebstoffassoziierte Bakterien ausschließlich Detritus umsetzen²⁰. Beide funktionellen Bakteriengruppen stehen den heterotrophen Nanoflagellaten

²⁰ Aufgrund der im Vergleich zum Freiwasser hohen Substratkonzentration auf den Schwebstoffen wird der Umsatz von gelöstem organischem Material aus der Wassersäule durch schwebstoffassoziierte Bakterien hier vernachlässigt. Gleichzeitig wird angenommen, dass nur die Hälfte des von den schweb-

gleichermaßen als Nahrungsquelle zur Verfügung. Eine detaillierte Beschreibung der Stoffumsatzprozesse ist in Abschnitt 2.5.3, Seite 47 zu finden, die Parameterwerte der beiden Gruppen kann Tabelle 2.5, Seite 51 entnommen werden.

Durch die Unterscheidung zwischen Freiwasserbakterien und schwebstoffassoziierten Bakterien kann die Beschreibung von pelagischen Denitrifikationsprozessen (REN, 2002) in potentiell anaeroben Mikrozonen der Schwebstoffe um die Regulation durch die schwebstoffassoziierten Bakterien B_{SA} als

$$f_{Ndenit} = r_{denit} e_T B_{SA} \frac{NO_3}{NO_3 + h} \quad (2.44)$$

mit der spezifischen Denitrifikationsrate r_{denit} ($=0.07 \text{ mmolN (mgC d)}^{-1}$) und der Halbsättigungskonstante h ($=2.0 \text{ mmolN m}^{-3}$) erweitert werden.

2.5.2 Dynamik der Substratqualität

Schwankungen in der Verfügbarkeit und der Qualität des Substrats für eine Bakteriengemeinschaft sowie die Verfügbarkeit von Nährstoffen (Stickstoff, Phosphat) beeinflussen den Stoffumsatz und das Wachstum dieser Mikroorganismen (DEL GIORGIO und COLE, 1998, sowie darin enthaltene Zitate). Die Qualität eines Substrats für Bakterien hängt von verschiedenen Faktoren ab und ist schwer zu definieren (VALLINO et al., 1996). In der Literatur findet man verschiedene Ansätze, wie z.B. die Molekülgröße (TRANVIK, 1990; AMON und BENNER, 1996), den Nährstoffgehalt (GOLDMAN et al., 1987; KIRCHMAN, 1990; GOLDMAN und DENNETT, 2000) oder den Reduktionsgrad des Substrats (HEIJNEN und VANDIJKEN, 1992; MEYER, 1994; VALLINO et al., 1996). Für den Zusammenhang zwischen Molekülgröße und Substratqualität sind in der Literatur widersprüchliche Ergebnisse dokumentiert²¹, sodass dieser Ansatz hier nicht weiter verfolgt werden soll. Auch hinsichtlich der Nährstoffverfügbarkeit sind die in der Literatur belegten Ergebnisse nicht einheitlich. So wurde sowohl die bevorzugte Aufnahme von organisch gebundenen gelösten Nährstoffen (Aminosäuren) gegenüber einem Gemisch aus Glukose und Ammonium beobachtet (KIRCHMAN, 1990), aber auch der umgekehrte Fall (GOLDMAN und DENNETT, 1991). Allen Untersuchungen gemein ist, dass Stickstoff und Phosphat essentiell für den Stoffwechsel der Bakteriengemeinschaft sind und dass ein Mangel das Wachstum einer Population limitieren kann. Dies wurde im Modell durch

stoffassoziierten Bakterien hydrolysierten Materials direkt aufgenommen werden kann. Der Rest wird ausgewaschen und steht den Freiwasserbakterien als Substrat zur Verfügung.

²¹ Es gibt sowohl Arbeiten, die die höchsten Wachstumseffizienzen bei Substratfraktionen mit niedrigem Molekulargewicht (TRANVIK, 1990; TOLONEN et al., 1992) als auch bei Substratfraktionen mit hohem Molekulargewicht (AMON und BENNER, 1996) beschreiben.

einen Nährstofflimitierungsfaktor, basierend auf dem aktuellen C:N:P-Verhältnis in der Bakterienzelle, berücksichtigt (siehe Abschnitt 2.5.3, Seite 47).

Ausgehend von der von VALLINO et al. (1996) formulierten Definition der Substratqualität durch den Reduktionsgrad²² des Substrats wurde eine dynamische Beschreibung der Substratqualität hinsichtlich der Kohlenstoff-/Energiekomponente für den Einsatz in komplexen Ökosystemmodellen abgeleitet. Die mittlere Substratqualität wurde durch jeweils eine neue Zustandsvariable Q (auf die Indizierung der Substratart - gelöstes organisches Material oder Detritus – wurde der Übersichtlichkeit halber verzichtet) beschrieben. Diese wird durch eine abstrakte, dimensionslose Größe zwischen 0 und 1 definiert, zu der kein experimentell messbares Äquivalent existiert. Um die Akzeptanz dieser Beschreibung auch bei experimentell orientierten Lesern zu erhöhen, soll im Folgenden der Versuch einer biologischen Interpretation unternommen werden. Ausgehend von der Annahme, dass die Qualität von organischem Material als Substrat für Bakterien im Wesentlichen von dem Reduktionsgrad desselben bestimmt wird (VALLINO et al., 1996), kann die hier gewählte Formulierung der Substratqualität als durchschnittlicher Reduktionsgrad des Substrats relativ zu einem festen Standardreduktionsgrad von Bakterienbiomasse interpretiert werden. Ein Wert von 1 bedeutet, dass das Substrat den gleichen Reduktionsgrad aufweist wie die Standardbakterienbiomasse²³, also vollständig, ohne Energieverlust, umgesetzt werden kann²⁴. Bei Werten kleiner 1 muss ein Teil der im Substrat gespeicherten Energie aufgewendet werden, um in der neu produzierten Bakterienbiomasse den festgelegten Standardreduktionsgrad von 1 zu erreichen. Es wird also nur ein Teil des aufgenommenen Substrats in Bakterienbiomasse umgesetzt, der Rest wird veratmet (oxidiert), um die neu gebildete Biomasse zu reduzieren. Ein Wert von 0 entspricht dem Reduktionsgrad von CO_2 . Es sei darauf hingewiesen, dass dies eine mögliche (praktische) Interpretation der hier entwickelten Beschreibung der Substratqualität ist, die nicht den Anspruch auf vollständige Kompatibilität zu der mathematischen Beschreibung der Substratqualität erhebt.

Die dynamische Beschreibung der Substratqualität basiert auf folgenden, vereinfachten Annahmen (siehe Abbildung 2.6):

²² Der Reduktionsgrad organischen Materials ist definiert als die Anzahl der Elektronen, die bei der vollständigen Oxidation des Stoffs zu CO_2 übertragen werden (MINKEVIC und EROSHIN, 1973; VALLINO et al., 1996).

²³ Es wurde beobachtet, dass der kohlenstoffnormierte Reduktionsgrad von Bakterienbiomasse verschiedener Gattungen einen erstaunlich konstanten Wert von $4.2 \pm 0.13 \text{ mol C}^{-1}$ aufweist (MINKEVIC und EROSHIN, 1973; ROELS, 1980).

²⁴ Dies ist natürlich nur theoretisch der Fall. Praktisch muss bei dem Umsatz von nahezu jedem natürlichen Substrat Energie aufgewendet werden, um das Substrat zu hydrolysieren. Dies wird im Modell realisiert, indem die Wachstumseffizienz immer geringer ist als die Substratqualität implizieren würde.

- Die mittlere Qualität des frisch gebildeten bzw. freigesetzten Substrats unterscheidet sich je nach Herkunftsprozess.
- Der Zusammenhang zwischen Substratmenge und Qualität wird durch eine Exponentialverteilung beschrieben (viel minderwertiges, wenig hochwertiges Substrat).
- Die Bakteriengemeinschaft setzt immer den besten Teil des vorhandenen Materials um.

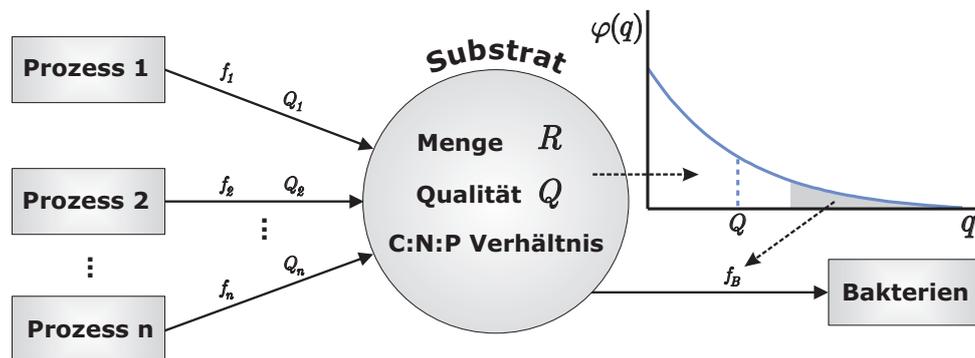


Abbildung 2.6 Schematische Übersicht der Beschreibung der Substratdynamik. Das den Bakterien zur Verfügung stehende Substrat wird durch die Menge R (in Kohlenstoffeinheiten), die mittlere Qualität Q sowie das variable C:N:P-Verhältnis charakterisiert. Gebildet wird das Substrat durch die Stoffflüsse f_1 bis f_n , denen je nach Entstehungsprozess unterschiedliche mittlere Qualitäten Q_1 bis Q_n zugeordnet werden (siehe Tabelle 2.4). Menge, Qualität und C:N:P-Verhältnis des Substrats bestimmen den Umsatz und das Wachstum der Bakterien. Dabei wird angenommen, dass die Qualität einer Exponentialverteilung folgt und die Bakterien immer den besten Teil des vorhandenen Substrats (graue Fläche, f_B) umsetzen.

Eine schematische Übersicht der Beschreibung der Substratdynamik ist in Abbildung 2.6 dargestellt. Strukturell knüpft die Beschreibung der Substratqualität an bereits im Modell formulierte Entstehungsprozesse für gelöstes organisches Material und Detritus an. Folgende Stoffflüsse f_1 bis f_n werden berücksichtigt:

- Ausscheidung von Überschussphotosyntheseprodukten des Phytoplanktons bei Nährstoffmangel (LimExP)
- Ausscheidung sonstiger Stoffwechselprodukte des Phytoplanktons (ExP)
- Lysis von Phytoplanktonzellen (LysP)
- Ausscheidung von Stoffwechselprodukten des Zooplanktons (ExZ)
- Mortalität des Zooplanktons (MoZ)
- Ausscheidung von Stoffwechselprodukten des Bakterioplanktons (ExB)

Die den jeweiligen Entstehungsprozessen zugeordneten relativen mittleren Qualitäten Q_1 bis Q_n sind in Tabelle 2.4 angegeben. Die Werte beruhen auf einer Parameteroptimierung (wie in Abschnitt 2.3, Seite 19 beschrieben) mit folgenden Annahmen:

- Die Qualität des Materials wird durch die Stellung des Entstehungsprozesses innerhalb der trophischen Hierarchie bestimmt.
Das bedeutet, dass Zooplanktonmaterial generell eine niedrigere Qualität aufweist als Phytoplanktonmaterial. Außerdem weisen die Überschussausscheidungen des Phytoplanktons aufgrund von Nährstoffmangel die höchste Qualität auf, da dieses Material dem Photosyntheseprozess, der die Basis des Nahrungsnetzes bildet, am nächsten steht.
- Die Qualität von Exkretionsprodukten ist niedriger als die der Produkte aus Lysis oder Mortalität.
Exkretionsprodukte werden als Abfallprodukte des Zellmetabolismus interpretiert und deshalb qualitativ schlechter eingestuft als die Biomasse des erzeugenden Organismus. Eine Ausnahme bilden hier die Überschussausscheidungen des Phytoplanktons aufgrund von Nährstoffmangel (siehe voriger Punkt).
- Die Qualität von gelöstem Material ist besser als die von partikulärem Material.
Hier wird angenommen, dass vor allem energiereiche Speicherstoffe eine hohe Qualität des Gesamtmaterials bedingen. Diese liegen oft in gelöster Form vor, z.B. als Zucker im Cytoplasma der Phytoplankter oder als Öleinlagerungen bei Zooplanktern.

Tabelle 2.4 Relative mittlere Qualitäten des frisch gebildeten Substrats entsprechend der jeweiligen Entstehungsprozesse.

	LiExp	Exp	LysP	ExZ	MoZ	ExB
gelöst	1.3	0.8	1.0	0.6	0.8	0.4
partikulär	-	-	0.6	0.4	0.6	-

Die mittlere Substratqualität Q charakterisiert eine Eigenschaft des Substrats, vergleichbar mit einer Konzentration. Für eine dynamische Beschreibung muss die zeitliche Änderung von Q bestimmt werden. Hierzu definiert man als Hilfsgröße das Qualitätspotential Θ der gesamten Stoffmenge R als

$$\Theta = Q R \quad (2.45)$$

mit der Änderung

$$\dot{\Theta} = \dot{Q} R + Q \dot{R} = \dot{\Theta}^P + \dot{\Theta}^B, \quad (2.46)$$

die sich aus der Änderung durch Produktion bzw. Freisetzung von Substrat (Index P) und der Änderung durch bakteriellen Umsatz (Index B) zusammensetzt. Betrachtet man zunächst die Produktionsseite ($\dot{\Theta}^B = 0$), so wird aus Abbildung 2.6 ersichtlich, dass die Änderung des Qualitätspotentials durch die Neuproduktion durch

$$\dot{\Theta}^P = \sum_i f_i Q_i \quad (2.47)$$

gegeben ist. Durch Gleichsetzen von (2.46) und (2.47) ergibt sich für die Änderung der mittleren Qualität durch Neuproduktion

$$\dot{Q}^P = \frac{1}{R} \sum_i f_i Q_i - Q \dot{R}^P. \quad (2.48)$$

Da die Änderung der Stoffmenge mit

$$\dot{R}^P = \sum_i f_i \quad (2.49)$$

durch die Summe der Zuflüsse gegeben ist, erhält man

$$\dot{Q}^P = \frac{1}{R} \sum_i (Q_i - Q) f_i. \quad (2.50)$$

Die mittlere Substratqualität wird außerdem durch bakteriellen Umsatz beeinflusst, was in Abbildung 2.7 schematisch dargestellt ist. Ausgehend von einer Exponentialverteilung der Substratqualität q mit der Dichtefunktion

$$\varphi(q) = \frac{1}{Q} e^{-\frac{1}{Q}q} \quad q \geq 0 \quad (2.51)$$

ist die mittlere Substratqualität Q durch den Erwartungswert von q gegeben:

$$Q = E(q) = \int_0^{\infty} q \varphi(q) dq. \quad (2.52)$$

Bei einer gegebenen aktuellen mittleren Substratqualität Q kann die bakterielle Stoffumsatzrate f_B berechnet werden (siehe Abschnitt 2.5.3). Mit der Annahme, dass die Bakterien immer das beste Material umsetzen (graue Fläche in Abbildung 2.7), gilt

$$R \int_{Q^B}^{\infty} \varphi(q) dq = f_B. \quad (2.53)$$

Für die Grenzqualität Q^B , bis zu der die Bakterien das Substrat im betrachteten Zeitschritt umsetzen, erhält man

$$Q^B = Q \ln\left(\frac{R}{f_B}\right). \quad (2.54)$$

Der Erwartungswert Q^* der neuen Verteilung, die sich durch den bakteriellen Umsatz einstellt (grüne Kurve in Abbildung 2.7), ist somit durch

$$\begin{aligned} Q^* &= \int_0^{Q^B} q \varphi(q) dq \\ &= Q - (Q^B + Q) e^{-\frac{1}{Q}Q^B} \end{aligned} \quad (2.55)$$

gegeben. Durch Einsetzen von (2.54) erhält man

$$Q^* = Q - Q \left(\ln\left(\frac{R}{f_B}\right) + 1 \right) \frac{f_B}{R}. \quad (2.56)$$

²⁵ Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass hier die Stoffumsatzrate pro Tag mit einer absoluten Stoffmenge gleichgesetzt wird. Zahlenmäßig sind die Terme per Definition identisch. Auf die formal notwendige Multiplikation der linken Seite der Gleichung mit der spezifischen Rate von 1.0 d^{-1} wird hier verzichtet, um nicht den Eindruck zu erwecken, es handle sich dabei um einen freien Parameter.

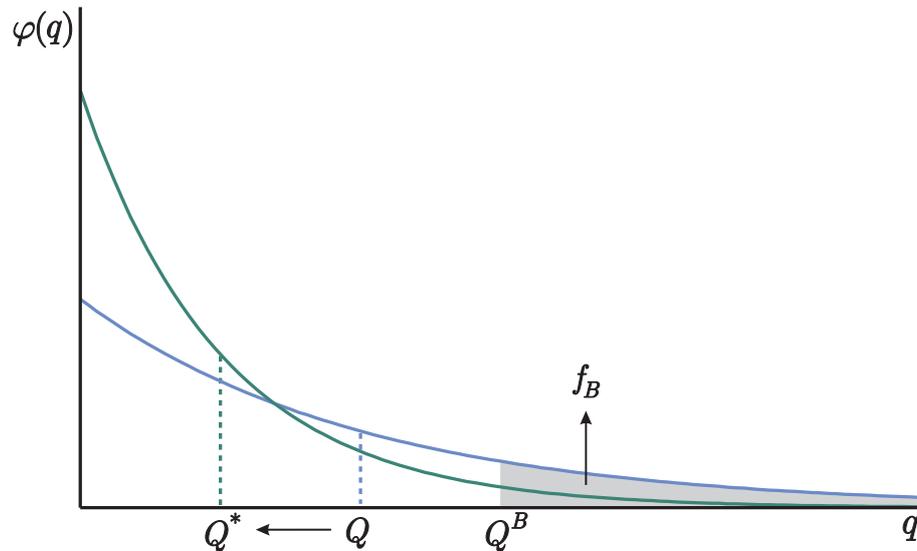


Abbildung 2.7 Änderung der mittleren Substratqualität durch bakteriellen Umsatz. Bei gegebenem Stoffumsatz f_B und mittlerer Qualität Q lässt sich die von den Bakterien umgesetzte Qualität (graue Fläche) mit der Grenzqualität Q^B bestimmen. Daraus wird die neue (geringere) mittlere Qualität Q^* der resultierenden Qualitätsverteilung des übrigen Materials berechnet.

Damit ergibt sich für die Änderung der mittleren Qualität durch bakteriellen Umsatz

$$\begin{aligned}\dot{Q}^B &= Q^* - Q \\ &= -Q \left(\ln\left(\frac{R}{f_B}\right) + 1 \right) \frac{f_B}{R}.\end{aligned}\tag{2.57}$$

Die gesamte Änderung der mittleren Substratqualität ist die Summe der Änderungen durch Neuproduktion und bakteriellen Umsatz:

$$\begin{aligned}\dot{Q} &= \dot{Q}^P + \dot{Q}^B \\ &= \frac{1}{R} \sum_i (Q_i - Q) f_i - Q \left(\ln\left(\frac{R}{f_B}\right) + 1 \right) \frac{f_B}{R}.\end{aligned}\tag{2.58}$$

2.5.3 Stoffumsatzprozesse der Bakterien

B sei die Biomasse einer Bakterienpopulation, die sich von der Substratmenge R ernährt. R kann entweder gelöstes organisches Material bezeichnen oder Detritus. B bezeichnet dann entsprechend die funktionelle Gruppe der Freiwasserbakterien bzw. die der schwebstoffassoziierten Bakterien. Auf eine entsprechende Indizierung wurde der Übersichtlichkeit halber verzichtet. Die Parameterwerte beider Gruppen sind in

Tabelle 2.5, Seite 51 aufgeführt. Eine Übersicht der implementierten Prozesse ist in Abbildung 2.8, Seite 49 dargestellt.

Die zeitliche Änderung der Bakterienbiomasse ist durch

$$\dot{B} = upt - resp - excr - graz \quad (2.59)$$

gegeben.

Die Aufnahme­rate upt ergibt sich aus dem Vergleich der physiologisch maximal möglichen Aufnahme­rate mit der durch die verfügbare Substratmenge und -qualität gegebenen maximal synthetisierbaren Biomasse²⁶:

$$upt = \min(upt^{bak}, upt^{sub}). \quad (2.60)$$

Die physiologisch maximal mögliche Aufnahme­rate bei aktueller Temperatur und Bio­masse ist durch

$$upt^{bak} = e_T upt_{max} B \quad (2.61)$$

mit der spezifischen Aufnahme­rate (bei 10°C) upt_{max} gegeben. Der Temperaturregulationsfaktor e_T wird der Van't Hoff'schen Regel folgend mit

$$e_T = Q_{10}^{(T-10)/10} \quad (2.62)$$

als Funktion des spezifischen Q_{10} Wertes der Bakterien und der aktuellen Wassertemperatur T berechnet. Die durch die verfügbare Substratmenge und -qualität gegebenen maximal synthetisierbare Biomasse werden durch

$$upt^{sub} = Q R \quad (2.63)$$

abgeschätzt. Hierbei ist R die absolute vorhandene Substratmenge und Q der in Abschnitt 2.5.2 beschriebene Qualitätsfaktor.

Die Respiration enthält einen Basalrespirationsanteil, durch den Energie zur Aufrechterhaltung des Grundmetabolismus zur Verfügung gestellt wird sowie einen aktivitätsabhängigen Respirationsanteil, der Energie für assimilatorische Prozesse bereitstellt:

$$resp = resp^{bas} + resp^{act}. \quad (2.64)$$

²⁶ Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, dass hier eine Stoffumsatzrate mit einer absoluten Stoffmenge verglichen wird. Auf die formal notwendige Multiplikation der verfügbaren Substratmenge mit der spezifischen Rate von 1.0 d⁻¹ wird hier verzichtet, um nicht den Eindruck zu erwecken, es handle sich dabei um einen freien Parameter.

Der Basalrespirationsanteil wird aus der spezifischen Basalrespirationsrate $s_{r_{bas}}$ sowie aktueller Temperatur und Biomasse durch

$$resp^{bas} = s_{r_{bas}} e_T B \quad (2.65)$$

berechnet. Der aktivitätsabhängige Respirationsanteil ist ein durch die Wachstumseffizienz gegebener Anteil des aufgenommenen Materials:

$$resp^{act} = (1 - eff^{growth}) upt. \quad (2.66)$$

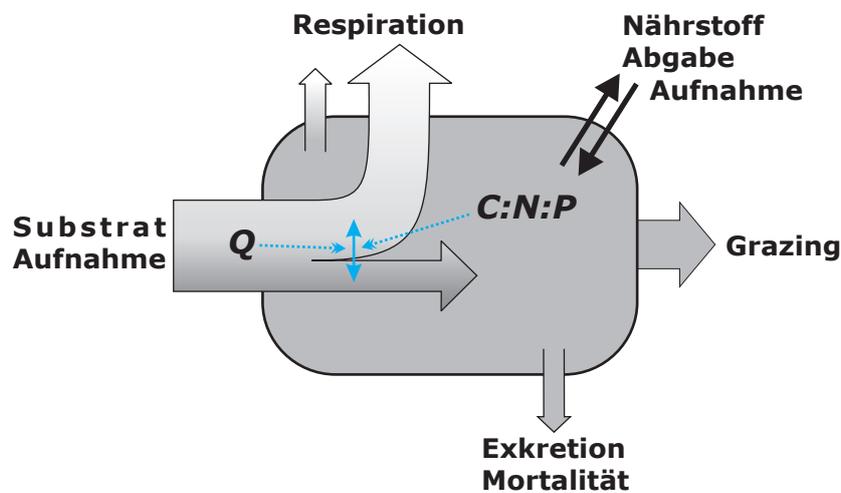


Abbildung 2.8 Übersicht der Prozesse des Bakterienmoduls. Dargestellt sind die Stoffflüsse Substrataufnahme, Respiration (aufgeteilt in Basal- und Aktivitätsrespiration), Nährstoffabgabe und Aufnahme, Grazing sowie Exkretion bzw. Mortalität. Außerdem ist durch den blauen Doppelpfeil das variable Verhältnis zwischen dem veratmeten und dem in Bakterienbiomasse umgesetzten Anteil des aufgenommenen Substrats angedeutet. Dieses Verhältnis ist zum einen abhängig von dem variablen zellinternen C:N:P-Verhältnis, zum anderen von der variablen mittleren Qualität des verfügbaren Substrats (beides durch die gestrichelten blauen Pfeile angedeutet).

Die Beschreibung der Wachstumseffizienz ist durch

$$eff^{growth} = eff_{max}^{growth} Q e_{Nut} \quad (2.67)$$

mit der maximalen Wachstumseffizienz eff_{max}^{growth} gegeben und berücksichtigt eine lineare Abhängigkeit (VALLINO et al., 1996) von der mittleren Substratqualität Q , sodass bei

geringer Substratqualität mehr veratmet werden muss und weniger in Biomasse umgesetzt werden kann²⁷. Die Wachstumseffizienz wird außerdem durch Nährstoffmangel reduziert. Der Nährstofflimitationsfaktor e_{Nut} wird anhand des aktuellen zellinternen C:N:P-Verhältnisses (NC , PC) analog zu der Beschreibung im Phytoplanktonmodul (Abschnitt 2.4.4, Seite 33) berechnet. Diese Formulierung gewährleistet, dass das zellinterne C:N:P-Verhältnis einen vorgegebenen Minimalwert (NC_{min} bzw. PC_{min}) nicht unterschreitet und gegebenenfalls überschüssige Kohlenstoffkomponenten veratmet werden. Wie in der ursprünglichen ERSEM Formulierung wird auch hier angenommen, dass die Bakterien gelöste Nährstoffe in organischer und in anorganischer Form aufnehmen können. Überschreitet das zellinterne C:N:P-Verhältnis einen vorgegebenen Maximalwert (NC_{max} bzw. PC_{max}), so werden die überschüssigen Nährstoffe als Phosphat bzw. Ammonium ausgeschieden. Anstatt der Abhängigkeit von der mittleren Gesamtsubstratqualität Q wäre auch ein Abhängigkeit von der mittleren Qualität des umgesetzten Substrats $Q_{f_B} = Q \frac{R}{f_B}$ denkbar. Je größer jedoch die Differenz zwischen der mittleren Gesamtsubstratqualität und der mittleren Qualität des umgesetzten Materials ist, desto geringer ist auch die Menge des umgesetzten Materials im Vergleich zu der vorhandenen Gesamtsubstratmenge. Das wiederum bedeutet für die Bakterien einen erhöhten „Suchaufwand“ und damit verbunden erhöhte energetische Kosten, die man näherungsweise proportional zu dem Verhältnis des umgesetzten Substrats am Gesamtsubstrat ansetzen kann. Der Proportionalitätsfaktor c kann mit dem Parameterwert für die maximale Wachstumseffizienz zu einer neuen maximalen Wachstumseffizienz $\tilde{eff}_{max}^{growth}$ verrechnet werden. Es ergibt sich für die Wachstumseffizienz wiederum die Abhängigkeit von der mittleren Gesamtsubstratqualität

$$eff^{growth} = eff_{max}^{growth} Q \frac{R}{f_B} c \frac{f_B}{R} e_{Nut} = \tilde{eff}_{max}^{growth} Q e_{Nut}. \quad (2.68)$$

Auch Exkretionen und Mortalität sind wie in der ERSEM Formulierung zu einem Prozess zusammengefasst und werden durch eine spezifische Ratenkonstante s_{exkr} als Funktion der aktuellen Wassertemperatur und Biomasse mit

²⁷ Betrachtet man einen einzelnen Organismus oder eine Art, ist dieser Mechanismus intuitiv nachvollziehbar. Berücksichtigt man jedoch auch die Artensukzession innerhalb einer Bakteriengemeinschaft, so wäre auch eine inverse Abhängigkeit der Wachstumseffizienz der Gemeinschaft von der Substratqualität denkbar. Dies wäre möglich, wenn mit steigender Substratqualität Arten aus ihren Ruhestadien aktiviert werden bzw. dominanter werden, die physiologisch bedingt eine geringere Wachstumseffizienz haben als die Arten, die bei geringer Substratqualität dominieren. Die Mesokosmosdaten können jedoch mit der direkten Abhängigkeit am besten reproduziert werden, sodass der andere Ansatz hier nicht weiter verfolgt wird.

$$exkr = s_{exkr} e_T B \quad (2.69)$$

beschrieben. Als Produkt wird ausschließlich gelöstes organisches Material angenommen.

Der Grazingdruck der heterotrophen Nanoflagellaten auf die Bakterienpopulationen wird durch das Verhältnis der Bakterienbiomasse an der Gesamtmenge verfügbarer Nahrung $food$ in Abhängigkeit der spezifischen Prädationsrate der heterotrophen Nanoflagellaten s_{upHNF} berechnet :

$$graz = \frac{p f B}{food} s_{upHNF} HNF . \quad (2.70)$$

Hierbei ist p der Präferenzfaktor der heterotrophen Nanoflagellaten für eine funktionelle Bakteriengruppe und f ein Dichteregulationsfaktor. Auch die Beschreibung des Grazingprozesses ist mit der ERSEM Formulierung identisch und kann im Detail bei BARETTA-BEKKER et al. (1995) nachgelesen werden.

Tabelle 2.5 Parameterwerte der Freiwasserbakterien (B_{FW}) sowie der schwebstoffassoziierten Bakterienpopulation (B_{SA}).

NAME	BESCHREIBUNG	EINHEIT	B_{FW}	B_{SA}
Q_{10}	Spez. Q10 Wert	-	3.0	3.0
upt_{max}	Max. Aufnahme rate	d ⁻¹	7.0	7.0
eff_{max}^{growth}	Max. Wachstumseffizienz	-	0.6	0.4
s_{rbas}	Basalrespirationsrate	d ⁻¹	0.1	0.01
s_{exkr}	Exkretions/Mortalitätsrate	d ⁻¹	0.05	0.05
p	Präferenz der Räuber (HNF)	-	1.0	1.0
PC_{max}	Max. P:C Verhältnis	mmol P (mg C) ⁻¹	0.0025	0.0025
β^P	Formfaktor P Lim.	-	0.2	0.2
PC_{min}	Min. P:C Verhältnis	mmol P (mg C) ⁻¹	0.0002	0.0002
NC_{max}	Max. N:C Verhältnis	mmol N (mg C) ⁻¹	0.022	0.022
β^N	Formfaktor N Lim.	-	0.2	0.2
NC_{min}	Min. N:C Verhältnis	mmol N (mg C) ⁻¹	0.005	0.005

3 Die Mesokosmosexperimente

Zur Validierung der biogeochemischen Prozessbeschreibung in dem Mesokosmosmodell PEM werden Daten aus drei Mesokosmosexperimenten genutzt, die im Frühjahr und im Sommer 1999 im Hafenbecken von Büsum, Nordfriesisches Wattenmeer, durchgeführt wurden (DÜRSELEN et al., unpublizierte Daten). Der Aufbau bestand aus sechs ca. 3 m langen Plastiktanks, die mit der Öffnung (ca. 1 m Durchmesser) an einer auf der Wasseroberfläche schwimmenden Plattform befestigt waren. Gewichte sorgten dafür, dass sie sich vertikal in der Wassersäule ausrichteten. Die Tanks bestanden aus einer speziellen lichtdurchlässigen Folie (BROCKMANN et al., 1974), mit der auch die Öffnung abgedeckt wurde. Zu Beginn des Experiments wurden die Tanks mit ca. 2,5 m³ vorfiltriertem (1 mm) Hafenwasser befüllt. Während der Experimente wurde die Wassersäule durch regelmäßige Luftstöße (aus einem Schlauch am Boden des Tanks) durchmischt. Zur Kontrolle der Reproduzierbarkeit wurde jedes Experiment in drei Paralleltanks durchgeführt, sodass pro Experiment zwei unterschiedliche Ansätze untersucht werden konnten. Der Haupttank wurde alle zwei Stunden beprobt, die beiden Paralleltanks alle sechs Stunden. Zusätzlich wurde das Hafenbecken alle sechs Stunden beprobt. Während des Frühjahrsexperiments blieben drei Tanks unbehandelt (Kontrollansatz), den drei anderen Tanks (gedüngter Ansatz) wurde einmalig Phosphat (ca. 2 µmol l⁻¹) zugesetzt. Während des ersten Sommerexperiments blieben die drei Tanks des Kontrollansatzes ebenfalls unbehandelt, wohingegen den Tanks des gedüngten Ansatzes nach Verbrauch der natürlichen Konzentrationen täglich gleichbleibende Mengen Phosphat, Nitrat sowie Silikat zugesetzt wurden. Aufgrund des durch die häufige Beprobung abnehmenden Wasservolumens der Tanks, sowie die variierende Aufnahme durch Organismen, unterscheiden sich die aus den Nährstoffzugaben resultierenden Konzentrationsänderungen. Sie bewegen sich für Phosphat zwischen 0,7 µmol l⁻¹ und 3 µmol l⁻¹, für Nitrat zwischen 13 µmol l⁻¹ und 25 µmol l⁻¹ und für Silikat zwischen 15 µmol l⁻¹ und 25 µmol l⁻¹. Im zweiten Sommerexperiment gab es neben dem unbehandelten Kontrollansatz einen gedüngten Ansatz, dem nach Zehrung der natürlichen Konzentrationen einmalig ca. 3 µmol l⁻¹ Phosphat und 30 µmol l⁻¹ Nitrat zugesetzt wurden. Einen Überblick über die verschiedenen Ansätze gibt Abbildung 3.1.

Für jede Probe wurden eine Vielzahl physikalischer, chemischer und biologischer Parameter analysiert. Die **Wassertemperatur** sowie die **Salinität** wurden bei jeder Probenahme mit einem Mikroprozessor-Leitfähigkeitsmessgerät mit paralleler Temperaturmessung (LF191, WTW, Weilheim) direkt in den Tanks erfasst. Die **Globalstrahlung** wurde kontinuierlich mit einem Pyranometer in der Nähe der Mesokosmosplattform gemessen und automatisch als Minutenmittelwert aufgezeichnet.

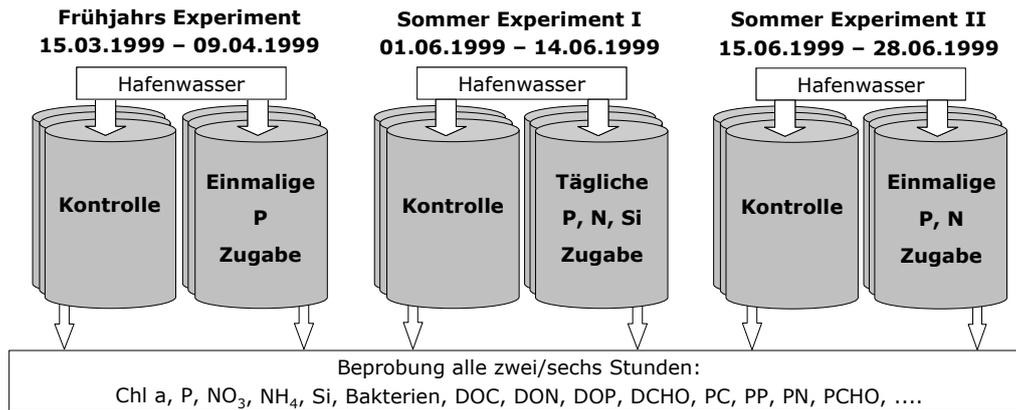


Abbildung 3.1 Schematische Übersicht der Mesokosmosexperimente in Buisum im Frühjahr und Sommer 1999. In jedem Experiment blieben drei Kontrolltanks unbehandelt, während den drei anderen Tanks Nährstoffe zugesetzt wurden.

Die **Chlorophyll a** Konzentration wurde mit einem 1 Hz-Fluorometer (BBE, Kiel) gemessen. Bei dieser Methode wird ausschließlich photosynthetisch aktives, d.h. in intakte Photosysteme integriertes Chlorophyll *a* erfasst (MOLDAENKE et al., 1995)²⁸. Die Abundanzen der **Freiwasserbakterien** wurden aus formalinfixierten, DAPI²⁹-gefärbten Proben (PORTER und FEIG, 1980) auf schwarzen Nucleoporefiltern (0,2 µm) unter einem Epifluoreszenzmikroskop mit 1000-facher Vergrößerung (Axioskop, Zeiss) gezählt. Aus den Zellzahlen wurde die Biomasse in Kohlenstoffeinheiten mit einem Umrechnungsfaktor von 20 fg C pro Zelle (LEE und FUHRMAN, 1987) abgeschätzt. Zur Messung verschiedener chemischer Parameter wurde das Probenwasser bei geringem Druck über vorgeglühte Glasfaserfilter (Whatman GF/C) filtriert. Aus dem Filtrat wurde die Konzentration der gelösten anorganischen Nährstoffe **Phosphat, Nitrat, Ammonium und Silikat** spätestens zwei Stunden nach Probenahme mit einem Technicon-Auto-Analyzersystem-II gemessen (MURPHY und RILEY, 1962; ARMSTRONG et al., 1967; KOROLEFF, 1969; GRASSHOFF et al., 1983; EBERLEIN und KATNER, 1987). Die gelösten Gesamtmengen an Phosphat und Stickstoff wurden nach nasschemischer Oxidation mit Pero-

²⁸ Das 1 Hz-Fluorometer benutzt zwei Lichtquellen, deren Intensität mit unterschiedlicher Frequenz moduliert werden. Das hochfrequent (1 kHz - 1 MHz) pulsierende Messlicht induziert ein periodisches Signal der Chlorophyll *a* Fluoreszenz, dessen Amplitude konstant ist, solange sich die photosynthetische Aktivität nicht ändert. Die zweite Lichtquelle wird mit einer Frequenz von 1 Hz moduliert und induziert aufgrund der charakteristischen Zeitspanne von 1 s ausschließlich in aktiven, intakten Chloroplasten eine Änderung des Redoxzustandes innerhalb der Elektronentransportkette zwischen Photosystem II und Photosystem I. Diese Änderung bewirkt eine Änderung der Amplitude des Messlichtsignals, wodurch das Fluoreszenzsignal intakter Photosysteme von dem Signal von totem Material getrennt werden kann. Wird die Elektronentransportkette durch abiotische Faktoren, wie z.B. Nährstoffmangel oder Photostress, beeinflusst, ist dies ebenfalls durch eine Veränderung des Fluoreszenzsignals messbar (MOLDAENKE et al., 1995).

²⁹ 4',6-diamidino-2'-phenylindole

xodisulfat (KOROLEFF, 1976a; 1976b) ebenfalls mit dem Auto-Analyzer gemessen. Aus der Differenz zwischen Gesamtmengen und anorganischen Komponenten wurde **gelöstes organisches Phosphat** und **gelöster organischer Stickstoff** berechnet. **Gelöster organischer Kohlenstoff** wurde aus HgCl_2 fixierten Proben nach katalytischer Hochtemperaturverbrennung als CO_2 gemessen (FID Detektor, Carlo Erba Model TCM480). **Gelöste Zucker** wurden nach der L-Tryptophan-Schwefelsäurereaktion photometrisch gemessen (EBERLEIN und HAMMER, 1980). **Partikulärer Kohlenstoff** und **partikulärer Stickstoff** wurden von den Filterkuchen nach katalytischer Hochtemperaturverbrennung als CO_2 bzw. N_2 gemessen (CHN Analyzer, Heraeus CHNO Rapid). **Partikuläres Phosphat** wurde von den Filterkuchen nach nasschemischer Oxidation mit Schwefelsäure und Wasserstoffperoxid als gelöstes Phosphat gemessen (KATTNER und BROCKMANN, 1980). **Partikuläre Zucker** wurden nach Aufschluss mit Schwefelsäure als gelöste Zucker gemessen.

4 Simulation der Mesokosmosexperimente

Die folgende Diskussion von ökologischen Wechselwirkungen und physiologischen Prozessen im Mesokosmossystem erhebt keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Für jeden Ansatz wird ein Überblick der beobachteten Planktodynamik gegeben, der detaillierte Vergleich zwischen Simulationsergebnissen und Messdaten orientiert sich jedoch hauptsächlich an der Fragestellung, in welchen Bereichen das Modell nicht in der Lage ist, die beobachtete Dynamik zu reproduzieren und wichtiger noch, warum es das nicht ist. Diese Frage steht im Mittelpunkt, da die experimentellen, hochaufgelösten Datensätze der Mesokosmosexperimente eine seltene Möglichkeit bieten, kritische Modellformulierungen, insbesondere auf kürzeren, diurnalen Zeitskalen von wenigen Tagen, zu identifizieren. Obwohl aus den genannten Gründen die Abweichungen der Modellergebnisse von den Messdaten detailliert diskutiert werden, soll dies nicht implizieren, dass das Modell generell nicht oder nur unzureichend in der Lage ist, die biogeochemische Dynamik des Systems zu beschreiben. Das Gegenteil ist der Fall, wie der Vergleich von Simulationsergebnissen und Messdaten in den Abbildungen der folgenden Abschnitte zeigen wird.

4.1 Frühjahrsexperiment – Kontrollansatz

Situationsbeschreibung

In dem Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments wurde eine Phytoplanktonblüte beobachtet (Abbildung 4.1 A), die sehr stark von Diatomeen dominiert wurde ((DÜRSELEN, persönliche Mitteilung)). Parallel zu der Biomassezunahme (Abbildung 4.1 G, H, I) wurde eine Abnahme der anorganischen Nährstoffe verzeichnet (Abbildung 4.1 B, C, E, F). Da aufgrund von mikroskopischen Beobachtungen ein hoher Grazingdruck durch Meso- und Mikrozooplankton auszuschließen ist, wurde die Blüte vermutlich durch Phosphatmangel beendet. Das Ende der Blüte (ca. 01. April) ist durch den plötzlichen Abfall der Chlorophyll *a* Konzentration (Abbildung 4.1 A) und den Übergang der Population von der exponentiellen Wachstumsphase in den stationären Zustand (Abbildung 4.1 G) gekennzeichnet. Die Gemeinschaft der freien Bakterien zeigt parallel zu der Diatomeenblüte ebenfalls ein exponentielles Anwachsen. Der Grund für die Beendigung des Bakterienwachstums ist aus den Daten nicht eindeutig erkennbar. In der Dynamik von gelöstem organischen Kohlenstoff sowie von gelöstem organischen Stickstoff ist kein so deutlicher Trend erkennbar wie in den anderen Messdaten. Für gelöstes organisches Phosphat liegen keine Messdaten vor. Die in Abbildung 4.1 K gezeigten Werte sind Minimalwerte, die unter der Annahme, dass die Summe aller Phosphatspezies während des Experiments in einem geschlossenen System konstant bleiben

muss, aus der Summe von gelöstem anorganischen Phosphat und partikulärem Phosphat berechnet wurden. Die ebenfalls in Abbildung 4.1 aufgetragenen Daten eines Parallel-tanks³⁰ zeigen, dass die im Haupttank beobachtete Dynamik experimentell reproduzierbar und nicht zufällig ist. Sie zeigen aber auch, trotz gleicher Startbedingungen, eine geringe Variabilität in der Entwicklung der Parallelen. Die Variabilität zwischen den experimentellen Parallelen ist hilfreich für die Bewertung der Modellqualität, da von einem Modell nicht erwartet werden muss, dass es die Dynamik des Realsystems präziser abbildet, als es ein zweites Realsystem bei nahezu identischen Startwerten und Randbedingungen kann.

Vergleich Messdaten - Simulation

Der Vergleich zwischen Messdaten und Simulationsergebnissen zeigt, dass das Modell in der Lage ist, die gemessene Dynamik überaus exakt zu reproduzieren. Die Diatomeenblüte wird von dem Modell sowohl in den Biomassezustandsvariablen (Abbildung 4.1 A, G, H, I) als auch in der Abnahme der anorganischen Nährstoffe (Abbildung 4.1 B, C, E, F) zeitlich und quantitativ genau wiedergegeben. Es werden auch Details, wie der Rückgang der Chlorophyll *a* Konzentration bei einsetzender Phosphatlimitierung und der daraus resultierende Anstieg des C:Chl *a*-Verhältnisses³¹ (Abbildung 4.1 P) oder die Abfolge von Ammonium- und Nitrataufnahme, abgebildet. Die Nährstoffdaten belegen die Bedeutung der zellinternen Speicherung anorganischer Nährstoffe, was auch in ERSEM schon berücksichtigt wurde. Zwischen dem Zeitpunkt der Phosphatverarmung im Wasser und dem Beginn der Phosphatlimitierung der Algen (gekennzeichnet durch den plötzlichen Abfall der Chlorophyll *a* Konzentration und den Übergang der Population von der exponentiellen Wachstumsphase in den stationären Zustand) fand fast eine Verdreifachung von Chlorophyll *a* und partikulärem Kohlenstoff statt. Die Dynamik der freien Bakterien wird von dem Modell ebenfalls recht gut reproduziert (Abbildung 4.1 D). Der Abfall der Dichte der freien Bakterien geht in den Simulationsergebnissen nicht so tief wie in den experimentellen Daten. Hier muss aber auch berücksichtigt werden, dass Bakterienzellzahlen aus DAPI Färbungen methodisch bedingt, insbesondere aus Proben mit hoher Trübheit, mit einem hohen Unsicherheitsfaktor belegt sind (LUNAU et al., 2005). Das Zusammenbrechen der Bakterienpopulation

³⁰ Der zweite Paralleltank wurde während des Experiments kontaminiert.

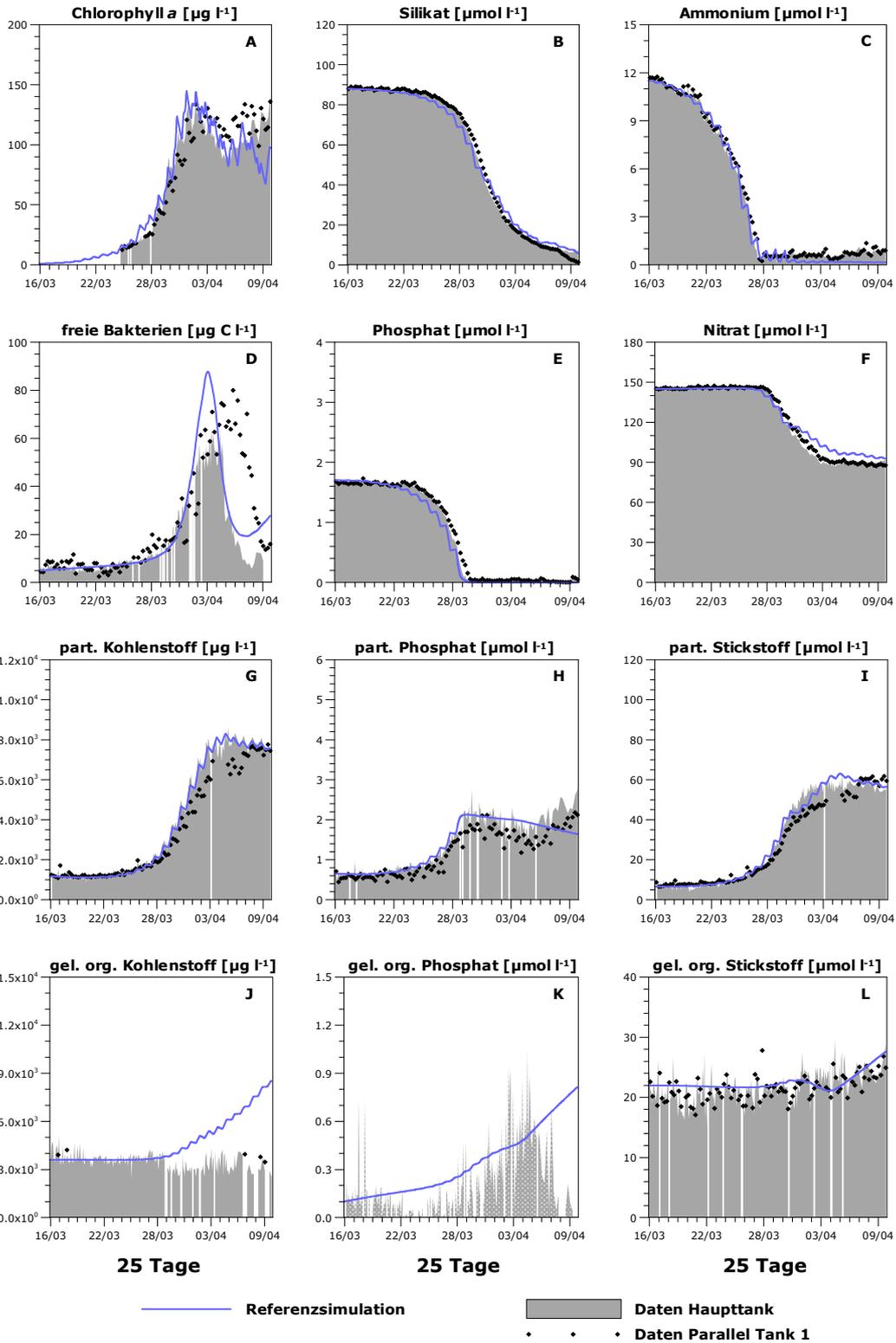
³¹ Obwohl bei der Entwicklung der Modellbeschreibung die entkoppelte Änderung der zellinternen Kohlenstoff bzw. Chlorophyll *a* Konzentration wegen der besseren intuitiven Vorstellbarkeit und der Kompatibilität zu anderen Beschreibungen in der Literatur (BAUMERT, 1996; GEIDER et al., 1997; MACINTYRE et al., 2002) immer als eine Änderung des Chl *a*:C-Verhältnisses formuliert wurde, wird in der graphischen Darstellung das C:Chl *a*-Verhältnis aufgetragen, da die resultierenden Zahlenwerte bekannter und besser mit Literaturwerten zu vergleichen sind (STEELE und BAIRD, 1962; BANSE, 1977).

wird im Modell durch den Grazingdruck der heterotrophen Nanoflagellaten verursacht, ob dies im Experiment auch der Fall war, kann nicht belegt werden. Denkbar ist auch eine Infektion durch Bakteriophagen (PROCTOR und FUHRMAN, 1990; RIEMANN et al., 2000) oder eine Besiedelung der Schwebstoffe durch die freien Bakterien (KIØRBOE, 2000).

Exakt zum Zeitpunkt des Zusammenbrechens der Bakterienpopulation findet ab dem 04. April im Realsystem offensichtlich eine Freisetzung von Phosphat statt, welches direkt von den Phytoplanktern aufgenommen wird und einen Anstieg der Konzentration an partikulärem Phosphat bewirkt (Abbildung 4.1 H). Diese Freisetzung wird von dem Modell nicht reproduziert. Eine so hohe Freisetzung lässt sich bei einer Bakterienbiomasse dieser Größenordnung auch durch Erhöhung des bakteriellen Umsatzes nicht erreichen, da in der Modellformulierung die Aufnahme gelöster organischer Nährstoffe proportional an die Aufnahme von gelöstem organischen Kohlenstoff gekoppelt ist. Das bedeutet, dass die Bakterien im Modell sehr große Mengen von gelöstem organischen Kohlenstoff umsetzen müssten, um die beobachtete Freisetzung an Phosphat zu leisten³². Viel wahrscheinlicher, und durch Hinweise aus der Literatur gestützt, ist die Annahme, dass Bakterien die nährstoffreichen Komponenten des gelösten organischen Materials deutlich bevorzugt aufnehmen können (HOPKINSON et al., 2002 sowie darin enthaltene Zitate). Der Grund hierfür kann eine gerichtete chemotaktische Selektivität bezüglich der Nährstoffkomponenten oder aber bezüglich des insgesamt qualitativ hochwertigen (frischen) Materials sein, das aufgrund der Frische noch stark mit Nährstoffen angereichert ist. Nur ein deutlich schnellerer Umsatz der Phosphatkomponenten des gelösten organischen Materials kann eine derart hohe Umsatzleistung, wie in diesem Experiment beobachtet, erklären. Insofern liegt die Vermutung nahe, dass das für die Kohlenstoffkomponente entwickelte Qualitätskonzept auf die Aufnahme von Phosphat und wahrscheinlich auch Stickstoff ausgeweitet werden muss. Solange jedoch die Remineralisierung von Phosphat nicht realistisch abgebildet wird, muss man auch nicht erwarten, dass die durch Nährstoffverfügbarkeit regulierten Größen korrekt von dem Modell reproduziert werden. Das wird beispielsweise an dem Anstieg der Chlorophyll *a* Konzentration in den letzten 5 Tagen des Experiments deutlich, der für den 04. und 05. April aufgrund sehr schwacher Lichtintensitäten vom Modell reproduziert wird, aber dann entsprechend dem signifikanten Phosphatmangel im Modell wieder abfällt.

³² Da für gelöstes organisches Phosphat keine Messdaten vorliegen, ist die Berechnung der umzusetzenden Mengen nicht möglich. Legt man die errechneten Minimalwerte (Abbildung 4.1 K) zugrunde, müsste der komplette gelöste organische Kohlenstoff umgesetzt werden, um die beobachtete Menge Phosphat (ca. 1 μmol) freizusetzen, was durch das Experiment widerlegt wird.

Kontrollansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- kein Nährstoffzusatz -



Die Dynamik von gelöstem organischen Material (Abbildung 4.1 J, K, L) wird von dem Modell unterschiedlich gut wiedergegeben. Die Simulationsergebnisse für gelösten organischen Kohlenstoff (Abbildung 4.1 J) weichen in der zweiten Hälfte des Experiments deutlich von den gemessenen Daten ab. Aus modelltechnischer Sicht ließe sich eine solche Diskrepanz durch Erhöhung des bakteriellen Umsatzes erreichen. Bei der beobachteten Bakteriendichte müssten die Bakterien dann allerdings innerhalb weniger Tage ca. das 100 fache ihrer eigenen Biomasse umsetzen, was unrealistisch ist. Außerdem würde eine Erhöhung des bakteriellen Umsatzes in der Simulation auch eine deutliche Reduktion der Konzentrationen von gelöstem organischen Phosphat und gelöstem organischen Stickstoff in der zweiten Hälfte des Experiments bedingen, was in den experimentellen Daten nicht zu beobachten ist. Die vom Modell nicht reproduzierte Remineralisierung von Phosphat (siehe weiter oben in diesem Abschnitt) findet erst gegen Ende des Experiments statt. Ein anderer möglicher Regulationsmechanismus ist die relative Basisphotosyntheserate, die die Menge an ausgeschiedenem gelöstem organischen Material bei völliger Nährstofflimitierung der Phytoplankter bestimmt (vergl. Abschnitt 2.4.5, Seite 35). Deren Wert wurde mit $\eta = 0.1$ (d.h. bei völliger Nährstofflimitierung beträgt die Photosyntheserate noch 10% der nährstoffgesättigten Photosyntheserate) für die Simulation des Frühjahrsexperiments möglicherweise zu hoch angesetzt. Die Phytoplanktongemeinschaft wurde im Frühjahrsexperiment von drei Spezies der Gattung *Thalassiosira* dominiert (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung), bei der MYKLESTAD (1974; 1977) sehr niedrige Kohlenstoffexkretionen von 1 bis max. 7% nachgewiesen hat. Tatsächlich sind die Simulationsergebnisse (Daten nicht gezeigt) mit einer relativen Basisphotosyntheserate von $\eta = 0.01$ deutlich besser, allerdings wird der Anstieg von gelöstem organischen Kohlenstoff immer noch leicht überschätzt und gleichzeitig in den Sommerexperimenten die Dynamik von gelöstem organischen Material und die der Bakterien teilweise wesentlich schlechter wiedergegeben. Da die Parameteränderung nicht in allen Ansätzen des Sommerexperiments zu einheitlich schlechteren Ergebnissen führt, lässt sich dem Parameter auch keine eindeutige saisonale Abhängigkeit zuordnen und es wurde ein mittlerer Parameterwert von $\eta = 0.1$ für alle Simulationen gewählt.

Details der Referenzsimulation

Einen detaillierten Einblick in die Modelldynamik der einzelnen funktionellen Gruppen sowie die steuernden Regulationsfaktoren, für die keine quantitativen experimentellen Vergleichsdaten zur Verfügung stehen, ist in Abbildung 4.1 M bis U dargestellt. Die simulierte Phytoplanktonblüte wird massiv von Diatomeen dominiert (Abbildung 4.1 M), wie es laut qualitativen mikroskopischen Beobachtungen für die Größenfraktion des Mikrophytoplanktons auch im Experiment der Fall war (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung). Anhand der Regulationsfaktoren der Diatomeen (Abbildung 4.1 N) ist zu erkennen, dass die Population in der stationären Phase durch Phosphatmangel limitiert ist.

Während des Übergangs von exponentiellem Wachstum in die stationäre Phase ist jedoch Silikat wachstumsbegrenzend, da dessen Aufnahmerate durch Phosphatmangel colimitiert wird. Aufgrund der Co-Limitierung durch den Phosphatmangel kommt es auch zu einer Verringerung des zellinternen Stickstoffgehalts und damit zu einer Reduktion des Stickstofflimitierungsfaktors. Die anderen Phytoplanktongruppen sind, wie zu erwarten, ebenfalls hauptsächlich phosphatlimitiert. Hier zeigt sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Dinoflagellaten, einer eher langsam wachsenden Gruppe (maximale spezifische Wachstumsrate von 1.5 d^{-1}) und den anderen Phytoplanktongruppen mit maximalen spezifischen Wachstumsgeschwindigkeiten von 2.3 bis 3.5 d^{-1} . Bei den Dinoflagellaten sind die Phosphatlimitierung (der Mangelnährstoff) und die Stickstofflimitierung (der durch den Mangelnährstoff in der Aufnahme limitierte Nährstoff) etwa gleich stark. Aufgrund der überproportionalen Gewichtung von Phosphat gegenüber Nitrat (und Silikat) bei der Allokation der Ressourcen auf die 2 (bzw. 3) Nährstoffaufnahme-prozesse (vergleiche Abschnitt 2.4.3, Seite 30), kann es zeitweise auch zu einer geringfügig stärkeren Stickstofflimitierung der Algen kommen, obwohl noch Nitrat im Wasser vorhanden ist und Phosphat verbraucht ist. Bei den schneller wachsenden Algengruppen hingegen ist, außer in der Übergangsphase von Nährstoffsättigung zu Nährstofflimitierung, die Phosphatlimitierung immer deutlich stärker. Das ist durch die Formulierung der Aufnahmerate von Phosphat und Stickstoff zu erklären, die sich aus zwei Prozessen zusammensetzt. Zum einen nimmt die Zelle, Nährstoffsättigung vorausgesetzt, die zur Biomassesynthese notwendige Nährstoffmenge proportional zur Nettowachstumsrate auf. Zum anderen werden bei suboptimalem Nährstoffstatus der Zelle zusätzlich Nährstoffe aufgenommen, bis ein optimaler Nährstoffstatus erreicht ist, unabhängig von dem Wachstumsprozess. Bei der Stickstoffaufnahme werden beide Prozesse gleichermaßen durch die Co-Limitierung durch Phosphatmangel begrenzt und die Wachstumsgeschwindigkeit hat keinen Einfluss auf den zellinternen Stickstoffstatus, da Stickstoff trotz Co-Limitierung proportional zur Kohlenstofffixierung aufgenommen wird. Die Phosphataufnahme hingegen wird durch die geringe Verfügbarkeit von Phosphat limitiert, d.h., die Phosphataufnahme ist unabhängig von der Kohlenstofffixierung sehr gering. Durch diese Entkopplung kommt es bei schneller wachsenden Organismen aufgrund der höheren Kohlenstofffixierung zu einem stärkeren Verdünnungseffekt der in der Zelle vorhandenen Phosphatmenge und damit zu einer stärkeren Limitierung durch Phosphat.

Vergleicht man die Lichtlimitierungsfaktoren der einzelnen Phytoplanktongruppen miteinander, so erkennt man, dass eine Lichtlimitierung während des Tages nur am Ende des Experiments durch die Selbstbeschattung der hohen Biomassekonzentration auftritt. Außerdem fällt auf, dass sich bei stärkerer Nährstofflimitierung (Abbildung 4.1 N, O, Q) keine so deutliche Lichtlimitierung ausbilden kann wie bei schwächerer Nährstofflimitierung (Abbildung 4.1 R). Aufgrund der langsamen Wachstumsgeschwindigkeit haben die

Dinoflagellaten bezüglich der zellinternen Nährstoffversorgung einen relativen Vorteil gegenüber den anderen, schneller wachsenden Gruppen, was sich in einer schwächeren Nährstofflimitierung äußert. Demzufolge kann im Calvin-Zyklus potentiell mehr anorganischer Kohlenstoff fixiert werden, es wird also auch mehr Energie bzw. Reduktionsäquivalente aus der Lichtreaktion benötigt, die Kompensationslichtintensität ist höher und damit der Lichtlimitierungsfaktor bei gleicher Lichtintensität geringer. Dies verdeutlicht die neue, mechanistisch orientierte Bedeutung des Lichtlimitierungsfaktors. Er berücksichtigt auf physiologischer Ebene, ob die durch Nährstoffverfügbarkeit regulierte Nachfrage des Calvin-Zyklus nach Energie und Reduktionsäquivalenten bei gegebenem C:Chl *a*-Verhältnis und gegebener Lichtintensität durch die Lichtreaktion gedeckt werden kann. Das C:Chl *a*-Verhältnis wird seinerseits durch die Nährstoffverfügbarkeit reguliert. Die Zahlenwerte des C:Chl *a*-Verhältnisses (Abbildung 4.1 P) liegen bei Nährstoffsättigung bei ca. 25 - 40 mgC(mgChl *a*)⁻¹ und steigen bei Phosphatmangel auf ca. 70 - 100 mgC(mgChl *a*)⁻¹. Dieser Wertebereich stimmt sehr gut mit Literaturdaten natürlicher Phytoplanktongemeinschaften, sowohl unter nährstoffgesättigten als auch unter nährstofflimitierten Bedingungen, überein (TETT et al., 1975; BANSE, 1977).

Für die meisten Vertreter des heterotrophen Planktons (Abbildung 4.1 S) sind keine quantitativen experimentellen Daten aus den Mesokosmen verfügbar (außer denen der freien Bakterien, siehe Abbildung 4.1 D). Die simulierten Biomassen des Zooplanktons sind in Übereinstimmung mit qualitativen mikroskopischen Beobachtungen im Vergleich zu der Phytoplanktonbiomasse gering (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung). Die Dynamik der freien Bakterien wurde bereits weiter oben in diesem Abschnitt im Zusammenhang mit den experimentellen Daten beschrieben, sie wird in Abbildung 4.1 S nur der Vollständigkeit halber noch einmal gezeigt. Die partikelassoziierten Bakterien (Abbildung 4.1 S) zeigen geringere Biomassen und reagieren deutlich weniger dynamisch auf die Phytoplanktonblüte als die freien Bakterien. Eine sehr ähnliche Dynamik wurde auch von UNANUE et al. (1992) in nordspanischen Küstengewässern und von RIEMANN et al. (2000) während der diatomeendominierten Blüte einer natürlichen Phytoplanktongemeinschaft in einem Mesokosmosexperiment beobachtet. Interessanterweise erzeugt das Modell diese Dynamik, ohne dass Migrationsprozesse zwischen freien und schwebstoffassoziierten Bakterien berücksichtigt wurden. Diese Ergebnisse stützen die Hypothese, dass Migrationsprozesse der freien Bakterien bei der Besiedelung von Schwebstoffen nur eine untergeordnete Rolle spielen und mit der Besiedelung vielmehr eine Änderung der Zusammensetzung der bakteriellen Gemeinschaft einhergeht (RIEMANN et al., 2000). Die Regulationsfaktoren der beiden Bakteriengruppen (Abbildung 4.1 T, U) zeigen, dass die freien Bakterien im Gegensatz zu den partikelassoziierten Bakterien nach Zehrung des gelösten anorganischen Phosphats leicht phosphatlimitiert sind. Dies ist darauf zurückzuführen, dass die relative Konzentration von gelöstem organischen Phosphat im Vergleich zu gelöstem organischen Kohlenstoff mit ca. 0.00003 bis

0.0001 mmolP (mgC)⁻¹ sehr gering ist. Aufgrund der hohen Hintergrundkonzentration von nährstoffarmem gelösten organischen Material wird das nährstoffreichere frisch freigesetzte Material stark verdünnt. Die Hintergrundkonzentration von Detritus ist deutlich geringer (Daten nicht gezeigt). Ausgehend von ca. 1150 mgC m⁻³ nimmt der Detritusgehalt hauptsächlich durch Mesozooplanktongrazing bis auf ca. 720 mgC m⁻³ während der Blüte ab und steigt gegen Ende der Blüte wieder auf ca. 820 mgC m⁻³ an. Die Phosphatkonzentration innerhalb des Detritus ist mit ca. 0.0004 bis 0.0006 mmolP (mgC)⁻¹ groß genug, um die partikelassoziierten Bakterien ausreichend mit Nährstoffen zu versorgen.

Die Substratqualität wird in erster Linie durch die Phytoplanktonexkretionen reguliert, da diese mengenmäßig dominieren. Die Qualität des gelösten organischen Materials (Abbildung 4.1 T) steigt dabei aufgrund der aktivitätsabhängigen Exkretionen (siehe Modellbeschreibung Seite 8) schon parallel zu der Entwicklung der Blüte deutlich an, während die Qualität des Detritus (Abbildung 4.1 U) im wesentlichen durch Lysisprozesse bei einsetzender Nährstofflimitierung zunimmt. Aus der Nährstoffversorgung der beiden Bakteriengruppen und den Substratqualitätsfaktoren ergibt sich eine, parallel zu der Diatomeenblüte, zunehmende Wachstumseffizienz in beiden Bakteriengruppen. Sie steigt bei den freien Bakterien von ca. 3 auf 15 % und bei den partikelassoziierten Bakterien von ca. 0.5 auf 10 % und liegt in der gleichen Größenordnung wie die Wachstumseffizienzen, die in verschiedenen Untersuchungen in natürlichen aquatischen Systemen nachgewiesen wurden (DEL GIORGIO und COLE, 1998).

4.2 Frühjahrsexperiment - Phosphat gedüngter Ansatz

Situationsbeschreibung

Die in dem Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments beobachtete Dynamik ist der des Kontrollansatzes sehr ähnlich. Es entwickelte sich eine Phytoplanktonblüte (Abbildung 4.2 A, G, H, I), die ebenfalls sehr stark von Diatomeen dominiert wurde (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung) und von einer Abnahme der anorganischen Nährstoffe begleitet wurde (Abbildung 4.2 B, C, E, F). Durch den Zusatz von ca. 2 μmol l⁻¹ Phosphat am 26. März setzte die Phosphatzehrung erst am 30. März (2 Tage später als in dem Kontrollansatz) ein und es kam zu einer Silikatzehrung ca. 1 Tag nach der Phosphatzehrung. Ein hoher Grazingdruck durch Meso- und Mikrozooplankton ist aufgrund von mikroskopischen Beobachtungen auch in diesem Ansatz auszuschließen. Aufgrund der im Kontrollansatz beobachteten zellinternen Speicherung von Phosphat ist davon auszugehen, dass die Blüte in diesem Ansatz durch Silikatmangel beendet wurde. Unter Silikatmangel ist jedoch kein plötzlicher Abfall der Chlorophyll *a* Konzentration wie unter Phosphatmangel im Kontrollansatz zu beobachten. Es bildet sich vielmehr

eine Art stationärer Zustand im Chlorophyllsignal ab. Interessant ist, dass die Konzentration von partikulärem Kohlenstoff auch nach Zehrung des verfügbaren Silikats noch um ca. $3000 \mu\text{gC l}^{-1}$ (ca. 30 %) ansteigt. Dieser Anstieg wird hauptsächlich durch partikuläre Zucker (Anstieg in diesem Zeitraum um ca. $2500 \mu\text{gC l}^{-1}$, Daten nicht gezeigt) sowie Proteine (paralleler Anstieg des partikulären Stickstoffs um ca. $8 \mu\text{molN l}^{-1}$) verursacht. Wie in dem Kontrollansatz zeigt die Gemeinschaft der freien Bakterien parallel zu der Diatomeenblüte ebenfalls ein exponentielles Anwachsen. In der Dynamik von gelöstem organischen Kohlenstoff sowie von gelöstem organischen Stickstoff ist kein so deutlicher Trend erkennbar wie in den anderen Messdaten. Für gelöstes organisches Phosphat liegen keine Messdaten vor. Die in Abbildung 4.2 K gezeigten Werte sind Minimalwerte, die unter der Annahme, dass die Summe aller Phosphatspezies während des Experiments konstant bleiben muss, aus der Summe von gelöstem anorganischen Phosphat und partikulärem Phosphat, berechnet wurden. Es stehen neben den Daten des Haupttanks nur Daten von einem Paralleltank zur Verfügung, der andere wurde während des Experiments beschädigt.

Vergleich Messdaten - Simulation

Der Vergleich zwischen Messdaten und Simulationsergebnissen zeigt, dass das Modell in der Lage ist, auch in diesem Ansatz die meisten Messparameter überaus exakt zu reproduzieren. Die Biomassezustandsvariablen (Abbildung 4.2 G, H, I), die anorganischen Nährstoffe (Abbildung 4.2 B, C, E, F) sowie die Dynamik der freien Bakterien (Abbildung 4.2 D) werden von dem Modell zeitlich und quantitativ recht genau wiedergegeben. Lediglich der leichte Anstieg der Nitratkonzentration gegen Ende des Experiments wird in der Simulation nicht abgebildet (siehe dazu auch weiter unten in diesem Absatz).

Bei der Chlorophylldynamik (Abbildung 4.2 A) sind massive Abweichungen der Simulationsergebnisse von den Messwerten zu erkennen. Während die Chlorophyllkonzentration im Experiment bei einsetzender Silikatlimitierung in einen stationären Zustand läuft, wird von dem Modell der gleiche plötzliche Abfall prognostiziert wie bei einer Phosphatlimitierung (vergleiche Abbildung 4.1 A, Seite 58). Die Silikatlimitierung hat demnach offensichtlich in diesem Ansatz einen deutlich schwächer regulierenden Einfluss auf die Chlorophylldynamik der dominierenden Diatomeen im Frühjahrsexperiment als eine Phosphatlimitierung, was modelltechnisch durch die Definition eines zusätzlichen Limitierungsterms für die Silikatabhängigkeit speziell der Chlorophylldynamik entsprechend parametrisiert werden könnte³³. In den Sommerexperimenten (vergleiche Abschnitte 4.3, 4.5 und 4.6) war jedoch der beobachtete Silikateinfluss auf die

³³ In der vorliegenden Modellversion werden alle nährstoffabhängigen Prozesse durch einheitliche Limitierungsfaktoren (einheitlich hinsichtlich Formulierung und Parametrisierung) beschrieben.

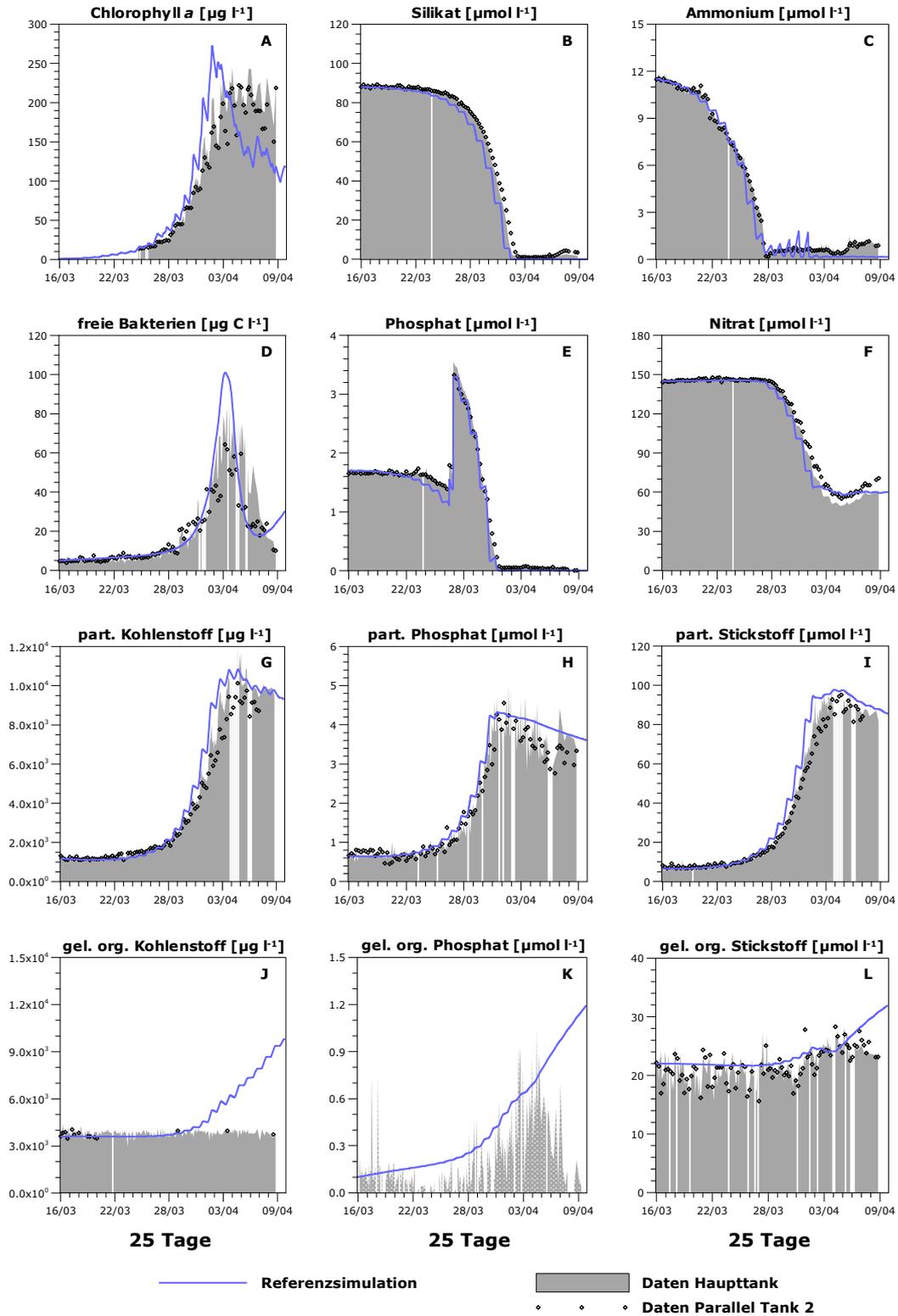
che Abschnitte 4.3, 4.5 und 4.6) war jedoch der beobachtete Silikateinfluss auf die Chlorophylldynamik der Diatomeen deutlich stärker und das Modell ist in der Lage, die beobachtete Chlorophylldynamik in diesen Experimenten auch bei Silikatlimitierung ohne weitere Modifikationen gut zu reproduzieren. Im Hinblick auf eine möglichst schlanke Modellstruktur wurde auf das Anpassen der Messdaten des Phosphat gedüngten Ansatzes des Frühjahrsexperiments verzichtet.

Die Frage, warum sich eine Silikatlimitierung so unterschiedlich auf die Chlorophylldynamik auswirkt, kann an dieser Stelle nicht beantwortet werden, möglicherweise ist es ein artspezifischer Effekt. Einerseits wurden ähnliche Beobachtungen wie in dem Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments auch in Batch-Kulturen der Diatomeenspezies *Thalassiosira pseudonana* bei verschiedenen Limitierungsbedingungen gemacht (BUCCIARELLI und SUNDA, 2003). Unter Phosphat- und Stickstofflimitierung sank der Chlorophyllgehalt pro Zelle, während er bei Silikatlimitierung leicht anstieg. Die Autoren argumentierten, dass die Silikatlimitierung die Effizienz der aktiven Aufnahme anorganischen Kohlenstoffs in die Zelle verringere. Das führe zu einem höheren Energiebedarf, der wiederum durch eine Erhöhung des Chlorophyllgehalts der Zelle kompensiert werde. Hier stellt sich allerdings die Frage, warum die Zelle bei Silikatlimitierung, d.h. bei gehemmter Zellteilung, unter Aufwendung zusätzlicher Energie die Kohlenstofffixierung aufrechterhalten sollte, ohne dadurch einen offensichtlichen Wachstumsvorteil zu haben.

Im Gegensatz dazu wurde in Batch-Kulturen der Diatomeenspezies *Pseudo-Nitzschia seriata* bei Silikatmangel eine starke Abnahme des Chlorophyllgehalts pro Zelle beobachtet (FEHLING et al., 2004). Außerdem konnten LIPPEMEIER et al. (1999) einen deutlichen Rückgang des Fluoreszenzsignals und einen parallelen Anstieg des non-photochemical quenching³⁴ einer *Thalassiosira weissflogii* Batch-Kultur bei einsetzender Silikatlimitierung dokumentieren. Als mögliche Erklärung geben die Autoren eine Reduktion der Kapazität des Calvin Zyklus durch die Silikatlimitierung an. Daraus resultiere eine verminderte Nachfrage nach Energie und Reduktionsäquivalenten, was die beobachtete Abnahme des Fluoreszenzsignals und den Anstieg des non-photochemical quenching Signals und letztlich einen Rückgang des Chlorophyllgehalts bewirke.

³⁴ Der Prozess des non-photochemical quenching bezeichnet einen Schutzmechanismus photoautotropher Organismen vor zu hohen Lichtintensitäten. Dabei wird die überschüssige Energie angeregter Chlorophyllmoleküle in Form von Wärmeenergie abgegeben.

gedüngter Ansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat -



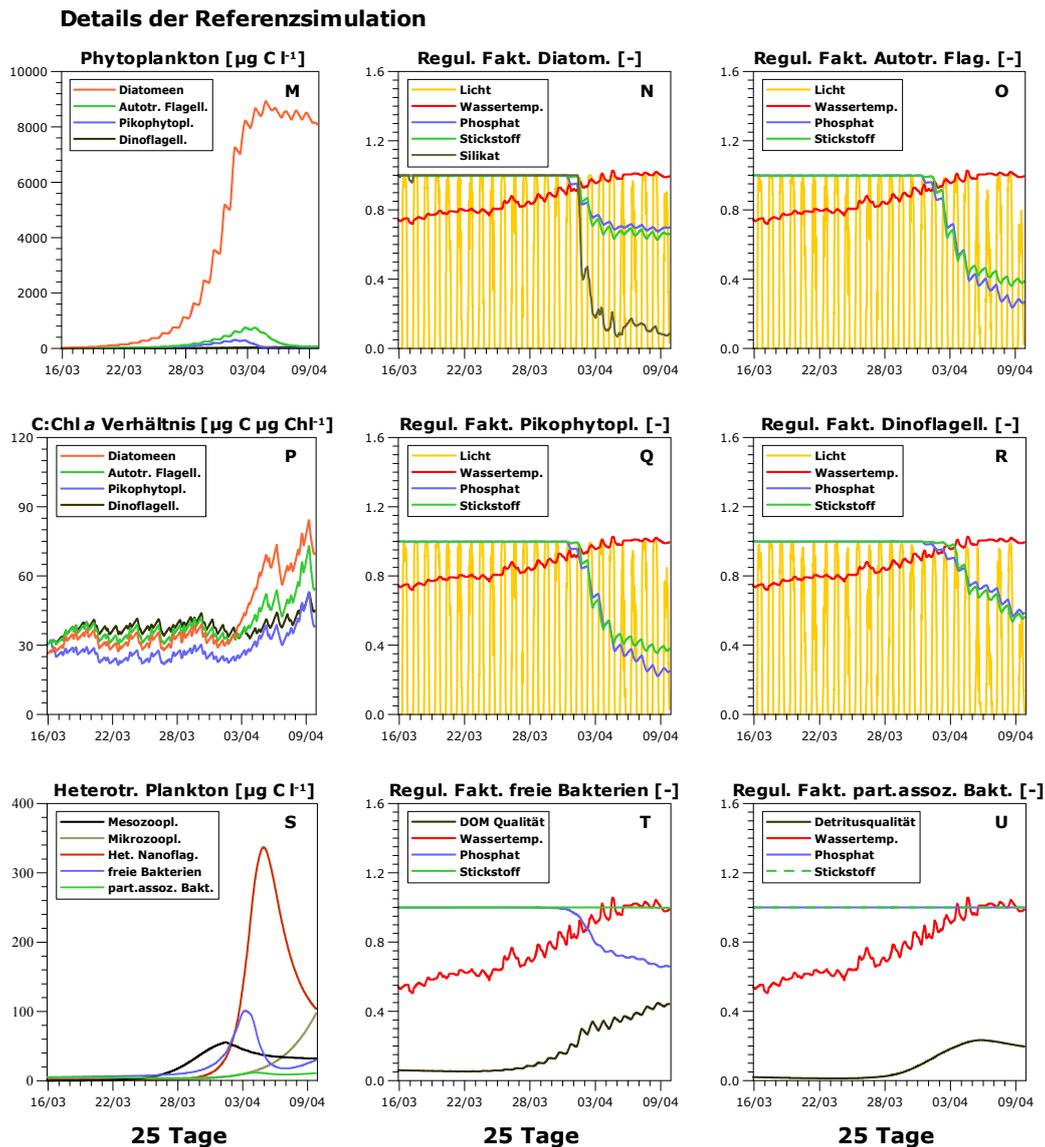


Abbildung 4.2 Ergebnisse der Referenzsimulation des Phosphat gedüngten Ansatzes des Frühjahrsexperiments. Dargestellt sind auf der linken Seite (Grafiken A bis L) die Ergebnisse der Referenzsimulation (blaue Linie) im Vergleich zu den Messdaten des Haupttanks (graue Fläche) und eines Paralleltanks (offene Rauten). Der andere Paralleltank wurde im Verlauf des Experiments kontaminiert. Für gelöstes organisches Phosphat liegen keine Messdaten vor. Die in Abbildung K gezeigten Werte (grau schraffierte Fläche) sind Minimalwerte, die unter der Annahme, dass die Summe aller Phosphatspezies während des Experiments in einem geschlossenen System konstant bleiben muss, aus der Summe von gelöstem anorganischen Phosphat und partikulärem Phosphat berechnet wurden. Auf der rechten Seite (Grafiken M bis U) sind Details der Referenzsimulation dargestellt, für die keine quantitativen experimentellen Vergleichsdaten zur Verfügung stehen. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Die Dynamik von gelöstem organischen Material (Abbildung 4.2J, K, L) wird von dem Modell unterschiedlich gut wiedergegeben. Bezüglich der Kohlenstoff- und Phosphatkomponenten ist die wesentliche Dynamik mit der des Kontrollansatzes vergleichbar, deshalb sei an dieser Stelle auf die Diskussion der Diskrepanzen zwischen Simulationsergebnissen und Messdaten für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments verwiesen (Seite 60). Während die Dynamik des gelösten organischen Stickstoffs im Kontrollansatz gut reproduziert werden konnte, sind in dem gedüngten Ansatz ähnliche Abweichungen zwischen Modell und Messdaten zu beobachten wie in der Dynamik des gelösten organischen Phosphats. Die vom Modell berechnete Konzentration steigt gegen Ende des Experiments an, während in den experimentellen Daten ein leichtes Abfallen der Konzentration zu beobachten ist. Im gleichen Zeitraum ist im Experiment ein Absinken der Konzentration partikulären Stickstoffs (vom Modell reproduziert) und ein Ansteigen der Nitratkonzentration (vom Modell nicht reproduziert) in der gleichen Menge zu verzeichnen. Dies legt die Vermutung nahe, dass hier ein Remineralisierungsprozess von dem Modell unterschätzt wird, wahrscheinlich, weil die bevorzugte Aufnahme der nährstoffreichen Komponenten des gelösten organischen Materials (HOPKINSON et al., 2002) im Modell vernachlässigt wird.

Details der Referenzsimulation

In der Simulation des Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments wird die Phytoplanktonblüte wie im Kontrollansatz massiv von Diatomeen dominiert (Abbildung 4.2M), wie es laut qualitativen mikroskopischen Beobachtungen auch im Experiment für das Mikrophytoplankton der Fall war (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung). Anhand der Regulationsfaktoren der Diatomeen (Abbildung 4.2N) ist zu erkennen, dass die Diatomeen in der stationären Phase durch Silikatmangel limitiert sind. Die autotrophen Flagellaten und das Pikophytoplankton sind, wie zu erwarten, am stärksten phosphatlimitiert (Abbildung 4.2O, Q). Bei den Dinoflagellaten (Abbildung 4.2R) ist aufgrund der geringen Wachstumsgeschwindigkeit eine zwischen Phosphat und Stickstoff wechselnde Limitierung zu beobachten (vergleiche Diskussion des Kontrollansatzes, Seite 61). Eine signifikante Lichtlimitierung während des Tages ist nur am Ende des Experiments durch die Selbstbeschattung der hohen Biomassekonzentration zu beobachten.

Das C:Chl *a*-Verhältnis der Diatomeen (Abbildung 4.2P) liegt bei Nährstoffsättigung wiederum bei ca. 25 - 40 mgC(mgChl *a*)⁻¹ und steigt bei Silikatmangel auf ca. 70 - 80 mgC(mgChl *a*)⁻¹. Dieser Anstieg ist deutlich stärker, als es die experimentellen Daten vermuten lassen. Mit der Annahme, dass ca. 800 mgC m⁻³ des partikulären Kohlenstoffs

Detritus ist³⁵, kann man eine Änderung des gesamten C:Chl *a*-Verhältnisses von ca. 35 mgC(mgChl *a*)⁻¹ während der exponentiellen Wachstumsphase auf ca. 50 mgC(mgChl *a*)⁻¹ unter Silikatlimitierung abschätzen. Dieser Anstieg fällt entsprechend geringer aus, wenn man annimmt, dass der Detritusanteil bei Silikatlimitierung ansteigt, was nicht unwahrscheinlich ist. In der Literatur wurden allerdings auch schon C:Chl *a*-Verhältnisse unter Silikatlimitierung von 200 mgC(mgChl *a*)⁻¹ (bei ca. 70 mgC(mgChl *a*)⁻¹ unter Nährstoffsättigung) dokumentiert (FEHLING et al., 2004). Die Abweichungen zwischen Simulation und experimentellen Daten beruhen auf den Problemen bei der Simulation der Chlorophyllodynamik, die schon weiter oben in diesem Abschnitt diskutiert wurden. Da bezüglich des heterotrophen Planktons und der Regulationsfaktoren der beiden Bakteriengruppen weder qualitative noch quantitative, signifikante Unterschiede zwischen dem Kontrollansatz und dem Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments zu erkennen sind, sei an dieser Stelle auf die Diskussion des Kontrollansatzes verwiesen (Seite 62).

4.3 Erstes Sommerexperiment – Kontrollansatz

Situationsbeschreibung

In dem Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments zeigte die Phytoplanktongemeinschaft direkt zu Beginn des Experiments ein starkes exponentielles Wachstum (Abbildung 4.3 A, G, H, I). Sie wurde zu 60 bis 80 % von Diatomeen dominiert, es waren aber auch Dinoflagellaten in signifikanten Abundanzen vertreten (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung). Außerdem können anhand von größenfraktionierten Chlorophyllmessungen (Daten nicht gezeigt) ca. 5 bis 10 % Pikophytoplankton (Größenklasse < 2 µm) sowie 10 bis 30 % autotrophe Nanoflagellaten und kleine Diatomeen (Größenklasse 2-20 µm) abgeschätzt werden. Parallel zu der Biomassezunahme (Abbildung 4.3 G, H, I) wurde eine Abnahme der anorganischen Nährstoffe verzeichnet (Abbildung 4.3 B, C, E, F). Alle 4 Nährstoffe wurden innerhalb von 2 bis 3 Tagen nach Beginn des Experiments vollständig aufgezehrt. Aufgrund der schnelleren Remineralisierung von Phosphat und Stickstoff gegenüber Silikat (HOPKINSON et al., 2002) ist von einer Silikatlimitierung der Diatomeen auszugehen. Bei den anderen Gruppen ist in Anbetracht des hohen N:P-Verhältnisses des gelösten organischen Materials (molar im Mittel ca. 60 gegenüber 16 für das Redfield-Verhältnis) und der daraus abzuleitenden stärkeren Remineralisierung von Stickstoff von einer Phosphatlimitierung auszugehen.

³⁵ Abgeschätzt durch Extrapolation der Steigung der partikulären Kohlenstoffkonzentration auf die Ordinate bei logarithmischer Darstellung.

Wie in den Frühjahrsexperimenten ist ein hoher Grazingdruck durch Meso- und Mikrozooplankton aufgrund von mikroskopischen Beobachtungen unwahrscheinlich (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung). Die Gemeinschaft der freien Bakterien (Abbildung 4.3 D) zeigt parallel zu der Chlorophyllkonzentration ein schnelles Anwachsen, bricht dann bei einsetzender Zehrung der anorganischen Nährstoffe zusammen und steigt zum Ende des Experiments wieder an. In den Kohlenstoff-, Stickstoff- und Phosphatkomponenten des gelösten organischen Materials ist ein ansteigender Trend über die gesamte Experimentdauer zu erkennen. Die Konzentration von gelöstem organischen Phosphat zeigt starke Schwankungen um diesen mittleren Trend. Bei der Erklärung dieser Schwankungen müssen methodische Probleme in der Analysetechnik berücksichtigt werden. Die Identifizierung dieser Probleme geht über das Ziel dieser Arbeit hinaus. Gleichwohl gibt es deutliche Hinweise, dass hier ein grundsätzliches methodisches Problem vorliegt. Zum einen zeigt das gelöste organische Phosphat in allen Experimenten (wo tatsächlich gemessene Daten vorliegen) ein bezüglich des gelösten anorganischen Phosphates gegenläufiges Verhalten (vergleiche auch Abbildung 4.4, Seite 78, Abbildung 4.5, Seite 84 und Abbildung 4.6, Seite 88, jeweils Graph E und K).

Besonders deutlich wird dieses Phänomen in den Ansätzen, wo anorganisches Phosphat zugesetzt wurde (Abbildung 4.4, Abbildung 4.6), da hier die Konzentration von gelöstem organischen Phosphat schlagartig, oft bis auf Null, zurückgeht und mit der Abnahme an gelöstem anorganischen Phosphat wieder ansteigt. Teilweise werden die Konzentrationen von gelöstem organischen Phosphat bei Anwesenheit von anorganischem Phosphat sogar negativ³⁶, ein Hinweis auf ein methodisches Problem bei dem Aufschluss des Gesamtphosphates zu gelöstem anorganischen Phosphat. Dieser scheint nicht vollständig zu gelingen und zusätzlich scheint bei der Aufschlussreaktion gelöstes anorganisches Phosphat teilweise in eine nicht nachweisbare Spezies überführt zu werden, was bereits in anderen Untersuchungen dokumentiert wurde (MONBETT et al., 2007, sowie darin enthaltene Zitate). Zum anderen zeigt die Summe aller Phosphatkomponenten, die in einem für Phosphat geschlossenen System wie den Mesokosmen konstant sein müsste, unsystematische Schwankungen um bis zu 60 %. Da für das beschriebene Verhalten der Konzentration von gelöstem organischen Phosphat keine offensichtliche biogeochemische Erklärung vorliegt und in der Literatur verschiedene methodische Probleme bei der Erfassung der unterschiedlichen Phosphatspezies berichtet werden (WORSFOLD et al., 2005), liegt die Schlussfolgerung nahe, dass ein Großteil der Dynamik von gelöstem organischen Phosphat auf Messartefakte zurückzuführen ist.

³⁶ Da negative Konzentrationen eines Stoffs in einem natürlichen System keine sinnvolle Bedeutung haben, wurden in den Abbildungen nur positive Werte gezeigt.

Vergleich Messdaten - Simulation

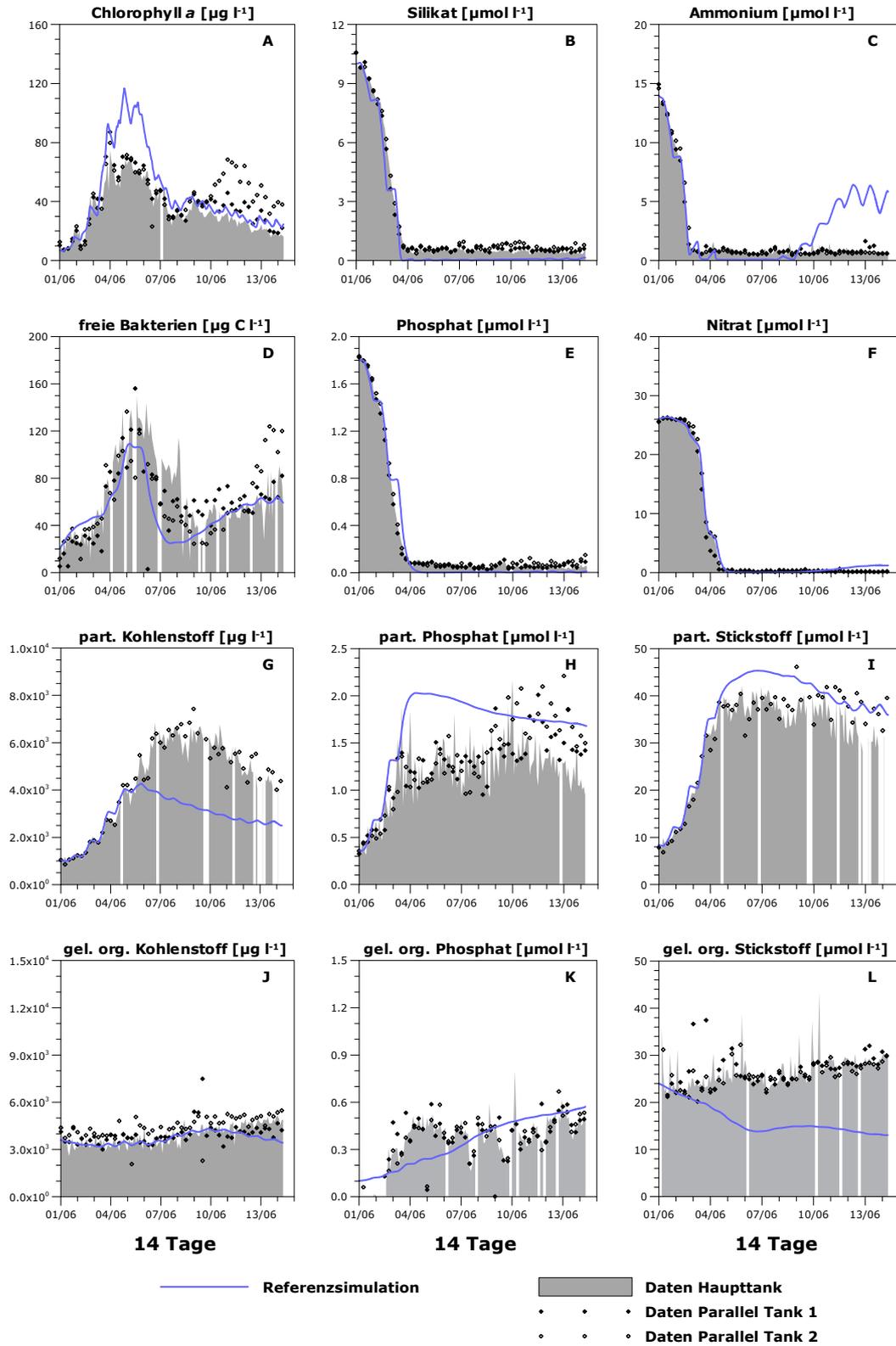
Der Vergleich zwischen Messdaten und Simulationsergebnissen zeigt, dass das Modell auch in der Sommersituation in der Lage ist, die Dynamik der meisten Messgrößen gut zu reproduzieren. Die Chlorophyllkonzentration (Abbildung 4.3 A) wird von dem Modell im Maximum der Blüte etwas überschätzt, aber der qualitative Verlauf wird exakt abgebildet. Die Dynamik der anorganischen Nährstoffe (Abbildung 4.3 B, C, E, F) wird größtenteils quantitativ und qualitativ exakt reproduziert, lediglich bei der Ammoniumkonzentration sind gegen Ende des Experiments in der Simulation deutlich höhere Werte als im Experiment zu beobachten. Dies ist auf eine zu starke Remineralisierung von Stickstoff zurückzuführen (siehe auch die Diskussion der Dynamik von partikulärem und gelöstem organischen Stickstoff weiter unten in diesem Abschnitt). Die Dynamik der freien Bakterien wird von dem Modell gut reproduziert (Abbildung 4.3 D). Die maximale Konzentration von partikulärem Kohlenstoff (Abbildung 4.3 G) wird in der Simulation sowohl quantitativ unterschätzt als auch qualitativ zu früh erreicht. Der Grund hierfür liegt in der zu geringen Kohlenstoffspeicherkapazität der Diatomeen im Modell.

Hier kommt es zu einer maximalen Akkumulation von Speicherkohlenstoffen in den Diatomeen von 40 % des gesamten Zellkohlenstoffs. Aus den experimentellen Daten kann eine maximale Akkumulation von 65 % des gesamten Zellkohlenstoffs sowie ein minimales Si:C-Verhältnis von ungefähr $0.002 \text{ mmolSi (mgC)}^{-1}$ abgeschätzt werden³⁷. Ein solches Si:C-Verhältnis ist extrem niedrig (SOMMER, 1998) und wurde in den anderen Ansätzen so nicht beobachtet. Auf das Anfitten dieser extremen Daten wurde zugunsten der Allgemeingültigkeit der Modellparametrisierung verzichtet.

Im partikulären Phosphat (Abbildung 4.3 H) ist eine deutliche Überschätzung der Konzentration in den Simulationsdaten zu erkennen. Auch hier müssen, wie bei der Messung des gelösten organischen Phosphats, methodische Probleme in der Analysetechnik, vermutlich in dem Aufschlussverfahren des partikulären Phosphats, berücksichtigt werden. In den ersten 4 Tagen des Experiments sank die Summe aller Phosphatspezies von 2.2 auf 1.7 mmol m^{-3} .

³⁷ Zugrunde liegt die Annahme, dass der partikuläre Kohlenstoffpool neben den Diatomeen aus 680 mgC m^{-3} Detritus (konstant, abgeschätzt durch Extrapolation der Steigung der partikulären Kohlenstoffkonzentration auf die Ordinate bei logarithmischer Darstellung) sowie 10 % Nicht-Diatomeen Phytoplankton und 10 % heterotrophes Plankton besteht und dass die vollständig aufgezehrte Silikatmenge in Diatomeen gebunden bleibt.

Kontrollansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -



Nimmt man an, dass die Konzentration von gelöstem organischen Phosphat tatsächlich nicht den, in den Messdaten beobachteten, schnellen Anstieg zu Beginn des Experiments zeigt, sondern einen langsam über den Experimentzeitraum ansteigenden Trend wie die anderen gelösten organischen Komponenten (vergleiche Diskussion weiter oben in diesem Abschnitt, Seite 70), würde sich der Abfall der Summe der Phosphatspezies in diesem Zeitraum auf ca. 0.9 mmol m^{-3} erhöhen. Dies ist ungefähr die Differenz, um die das Modell die gemessenen Daten des partikulären Phosphats 4 Tage nach Beginn des Experiments überschätzt. Das wiederum legt die Vermutung nahe, dass die gemessenen Werte aufgrund des unvollständigen Aufschlusses von partikulärem Phosphat zu niedrig sind und die Simulationsergebnisse die tatsächlichen Werte vernünftig abbilden.

Die Konzentration von partikulärem Stickstoff (Abbildung 4.3 I) wird in der Simulation exakt ab dem Zeitpunkt überschätzt, an dem Nitrat vollständig aufgezehrt ist. Der Grund hierfür liegt in der zu großen Remineralisierungsrate von gelöstem organischen Stickstoff und der daraus resultierenden zu hohen Aufnahme durch das Phytoplankton im Modell. Dementsprechend wird die Konzentration von gelöstem organischen Stickstoff in der Simulation durch die stetige Abnahme deutlich unterschätzt (Abbildung 4.3 L), wohingegen die Konzentration von gelöstem organischen Phosphat ansteigt (Abbildung 4.3 K). Dieses Modellverhalten beruht auf dem Missverhältnis zum Beginn des Experiments zwischen dem N:P Verhältnis des Substrats und des direkt daran gekoppelten bakteriell umgesetzten Materials von $240 \text{ mmolN (mmolP)}^{-1}$ gegenüber einem N:P Verhältnis von ca. $20 \text{ mmolN (mmolP)}^{-1}$ in dem frisch produzierten gelösten organischen Material. Gegen Ende des Experiments wird ein Gleichgewicht von ca. $20 \text{ mmolN (mmolP)}^{-1}$ erreicht. In den experimentellen Daten kann diese Dynamik nicht beobachtet werden, was ein Hinweis darauf ist, dass die Bakterien nicht nur nährstoffreiche Komponenten des gelösten organischen Materials gezielt bevorzugt aufnehmen können (vergleiche Frühjahrskontrollansatz Seite 57), sondern auch gezielt kohlenstoffreiche Komponenten bevorzugt aufnehmen können, z.B. bei zellinterner Sättigung eines Nährstoffs.

Die Konzentration von gelöstem organischen Kohlenstoff (Abbildung 4.3 J) wird in der Simulation größtenteils gut reproduziert, lediglich gegen Ende des Experiments zeigen die Simulationsdaten einen leichten Abfall der Konzentration, während sie in den experimentellen Daten weiter leicht ansteigen.

Details der Referenzsimulation

Die simulierte Phytoplanktonblüte wird, wie bei dem Frühjahrsexperiment, wieder von Diatomeen dominiert (Abbildung 4.3 M), jedoch erreichen, in Übereinstimmung mit qualitativen mikroskopischen Beobachtungen während des Experiments sowie größenfraktionierten Chlorophylldaten, auch die autotrophen Nanoflagellaten sowie das Piko-phytoplankton höhere Biomassen von bis zu 15 % während des ersten Drittels des

Experiments. Zum Ende der Simulation erreichen auch die Dinoflagellaten signifikante Biomassen von ca. 10% der Gesamtbiomasse. Die Diatomeen sind mit dem Einsetzen des Silikatmangels über den kompletten Simulationszeitraum, wie erwartet, stark silikatlimitiert (Abbildung 4.3 N). Bei den Nicht-Diatomeen Gruppen (Abbildung 4.3 O, Q, R) setzt zuerst eine Stickstofflimitierung ein, obwohl die Konzentration von Phosphat im Wasser knapp einen Tag vor der des Nitrats vollständig aufgezehrt war. Dies verdeutlicht zum einen die höhere Speicherkapazität der Zellen für Phosphat gegenüber Stickstoff, zum anderen ist es eine Folge der überproportionalen Gewichtung von Phosphat gegenüber Nitrat bei der Allokation der Ressourcen auf die zwei Nährstoffaufnahme-prozesse. Im weiteren Verlauf ist ein Wechsel der Limitierung von Stickstoff zu Phosphat, bedingt durch die bereits diskutierte sehr starke Stickstoffremineralisierung, zu erkennen.

Das C:Chl *a*-Verhältnis der einzelnen Gruppen (Abbildung 4.3 P) liegt bei Nährstoffsättigung bei ca. 20 - 50 mgC (mgChl *a*)⁻¹ und steigt bei Nährstoffmangel auf ca. 70 - 110 mgC (mgChl *a*)⁻¹ und bewegt sich damit in einem häufig beobachteten Bereich (TETT et al., 1975; BANSE, 1977). Der Unterschied in der Chlorophylldynamik zwischen Diatomeen und Nicht-Diatomeen spiegelt die Nährstofflimitierung der verschiedenen Gruppen wieder. Die simulierten Biomassen des Mikro- und Mesozooplanktons (Abbildung 4.3 S) sind in Übereinstimmung mit qualitativen mikroskopischen Beobachtungen (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung) im Vergleich zu der Phytoplanktonbiomasse gering.

Die Dynamik der heterotrophen Nanoflagellaten folgt der der freien Bakterien und der des Pikophytoplanktons. Die partikelassoziierten Bakterien (Abbildung 4.3 S) zeigen, genau wie in dem Frühjahrsexperiment, geringere Biomassen und reagieren deutlich weniger dynamisch auf die Phytoplanktonblüte als die freien Bakterien, was bereits anhand des Kontrollansatzes des Frühjahrsexperiments diskutiert wurde (vergleiche Seite 62). Anhand der Regulationsfaktoren der beiden Bakteriengruppen (Abbildung 4.3 T, U) ist zu sehen, dass die freien Bakterien im Gegensatz zu den partikelassoziierten Bakterien nach Zehrung des gelösten anorganischen Phosphats phosphatlimitiert sind. Dies ist, wie in dem Frühjahrsexperiment, darauf zurückzuführen, dass die relative Konzentration von Phosphat in gelöstem organischen Material deutlich geringer ist (ca. Faktor 5), als in Detritus. Der Verlauf der Substratqualität spiegelt, wie in dem Frühjahrsexperiment (siehe Seite 63), die Freisetzung frischen Substrats durch das Phytoplankton wieder. Die aus Nährstoffversorgung und Substratqualität resultierende Wachstumseffizienz steigt während des Simulationszeitraums bei den freien Bakterien von ca. 7 auf 15% und bei den partikelassoziierten Bakterien von ca. 3 auf 10%. Insbesondere für die freien Bakterien sind diese Werte, verglichen mit anderen Untersuchungen zu dieser Jahreszeit in der südlichen Nordsee, gering (REINTHALER und HERNDL, 2005), was auf die gegenläufige Dynamik von Nährstofflimitierung und Substratqualität zurückzuführen ist, da gerade in

der Zeit, in der aufgrund der guten Substratqualität höhere Wachstumseffizienzen erreicht werden könnten, Phosphatlimitierung herrscht.

4.4 Erstes Sommerexperiment - P/N/Si gedüngter Ansatz

Situationsbeschreibung

In dem gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperiments wurde, aufgrund der eutrophen Bedingungen durch die Mehrfachdüngungen, eine massive Phytoplanktonblüte mit extrem hohen Chlorophyll- (Abbildung 4.4 A) und Biomassekonzentrationen (Abbildung 4.4 G, H, I) beobachtet. Sie wurde deutlicher als in dem Kontrollansatz (zu 80 bis 90 %) von Diatomeen dominiert, es waren aber wiederum auch Dinoflagellaten in signifikanten Abundanzen vertreten (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung). Anhand von größenfraktionierten Chlorophyllmessungen (Daten nicht gezeigt) konnten ca. 2 bis 5 % Pikophytoplankton (Größenklasse $< 2 \mu\text{m}$) sowie 5 bis 15 % autotrophe Nanoflagellaten und kleine Diatomeen (Größenklasse $2\text{-}20 \mu\text{m}$) abgeschätzt werden. Bei den anorganischen Nährstoffen (Abbildung 4.4 B, C, E, F) ist trotz der intensiven Düngung keine signifikante Akkumulation zu beobachten, die zugesetzten Mengen werden jeweils innerhalb eines Tages aufgebraucht. Aufgrund des durch die häufige Beprobung abnehmenden Wasservolumens der Tanks sowie die variierende Aufnahme durch Organismen nehmen die aus den Nährstoffzugaben resultierenden Konzentrationsänderungen über den Experimentzeitraum zu. Qualitative mikroskopische Beobachtungen haben gezeigt, dass die Abundanz von Meso- und Mikrozooplankton wie in den anderen Experimenten gering war. Die Gemeinschaft der freien Bakterien (Abbildung 4.4 D) zeigt ein schnelles Anwachsen während der ersten 4 bis 5 Tage, bricht dann für ca. 2 Tage ein, steigt dann noch einmal sehr steil an und fällt zum Ende des Experiments wieder leicht ab.

Die Konzentration von partikulärem Kohlenstoff (Abbildung 4.4 G) wächst ab Beginn des Experiments exponentiell an, bis sie nach 7 Tagen abrupt in eine Phase mit nur minimal steigender Konzentration übergeht. Dies geschieht, obwohl weiterhin täglich anorganische Nährstoffe zugesetzt werden, eine Nährstofflimitierung also zumindest zeitweise nicht gegeben sein kann. Das legt die Vermutung nahe, dass bei sehr starker Düngung mit allen Makronährstoffen (Phosphat, Silikat, Stickstoff) eine weitere Ressource das Wachstum limitiert, die in den anderen Experimenten nicht aufgezehrt wurde, da sie bei natürlichen Verhältnissen gegenüber den Makronährstoffen im Überschuss vorhanden ist. Eine Eisenlimitierung ist hier eher unwahrscheinlich, da die Chlorophyllkonzentration gleichzeitig weitere 2 Tage deutlich anstieg und bereits mehrfach eine starke Abhängigkeit des C:Chl *a*-Verhältnisses von der Eisenverfügbarkeit nachgewiesen wurde (BEHRENFELD et al., 1996; SOSIK und OLSON, 2002; HOPKINSON et al., 2007). Möglicherweise ist das Phytoplanktonwachstum in diesem stark gedüngten Ansatz

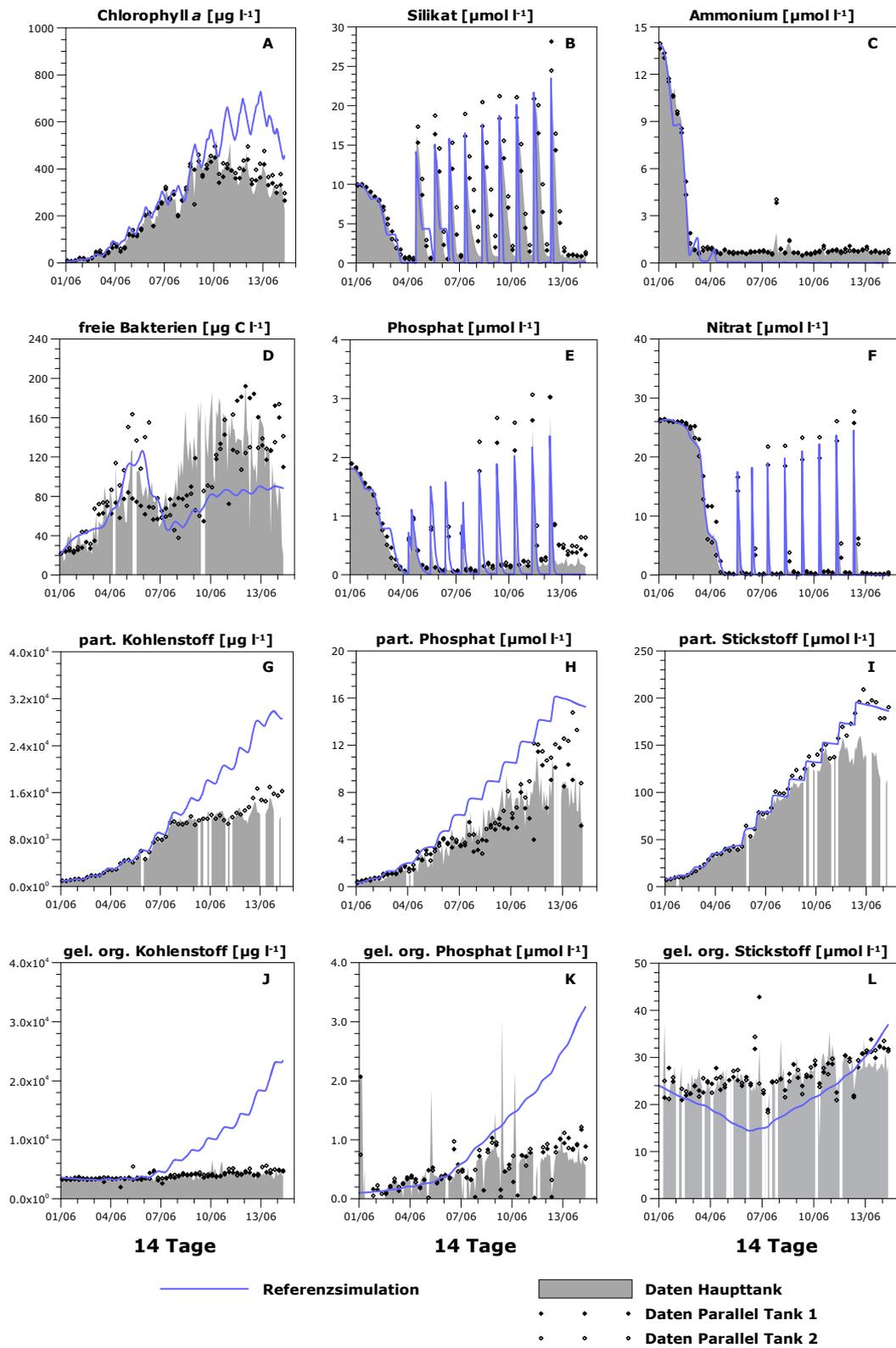
kohlenstofflimitiert. Das für die photosynthetische Kohlenstofffixierung verantwortliche Enzym (Ribulose-1,5-bisphosphat Carboxylase/Oxygenase, RuBisCO) kann nur gelöstes Kohlendioxid umsetzen. Bei einem durchschnittlichen pH-Wert von 8.0 liegt der gelöste anorganische Kohlenstoff im Meerwasser allerdings hauptsächlich als Bikarbonat (HCO_3^-) und Karbonat (CO_3^{2-}) und nur zu ca. 0.5-1 % als gelöstes Kohlendioxid vor. Diese Verhältnisse verschieben sich bei einer Reduktion des pH-Wertes zugunsten des Kohlendioxids und bei einer Erhöhung des pH-Wertes zugunsten des Karbonats. Während der pH-Wert in allen anderen Ansätzen (ausgehend von einem Wert von ca. 8.0 zu Beginn der Experimente) nicht oder nur sehr kurz über einen Wert von 8.6 hinaus ansteigt, übersteigt er in diesem Ansatz genau nach 7 Tagen (zum Zeitpunkt des Knickes in der Wachstumskurve) einen Wert von 9.0 und bewegt sich für den Rest des Experiments zwischen 8.9 und 9.1 (Daten nicht gezeigt). Das bedeutet, dass die Konzentration von gelöstem Kohlendioxid nur noch ca. 0.05–0.1 % des gelösten anorganischen Kohlenstoffs betrug. Das ist, unabhängig von dem Grad der Gesamtsättigung mit gelöstem anorganischen Kohlenstoff, für viele Algenarten eine zu geringe Konzentration an nutzbarem anorganischen Kohlenstoff, um positive Nettokohlenstofffixierung zu leisten (RIEBESSELL et al., 1993; GEIDER und MACINTYRE, 2007) und legt die Vermutung nahe, dass die Phytoplanktongemeinschaft in diesem Ansatz kohlenstofflimitiert war.

Diese Limitierung hat jedoch offensichtlich keinen sehr starken Einfluss auf die Aufnahme anorganischer Nährstoffe. In den Konzentrationen von partikulärem Phosphat (Abbildung 4.4 H) und partikulärem Stickstoff (Abbildung 4.4 I) ist kein Knick in der Wachstumskurve zu erkennen, sie zeigen ca. 11-12 Tage lang eine kontinuierliche Zunahme und fallen erst gegen Ende des Experiments leicht ab. Die Konzentrationen von gelöstem organischen Material (Abbildung 4.4 J, K, L) stiegen während des ganzen Experimentzeitraums leicht an. Die starken Schwankungen um den mittleren Trend in der Konzentration von gelöstem organischen Phosphat sind vermutlich, wie in dem Kontrollansatz des ersten Sommerexperimentes, auf methodische Probleme bei der Analyse zurückzuführen (vergleiche Diskussion Seite 70).

Vergleich Messdaten - Simulation

Der Vergleich zwischen Messdaten und Simulationsergebnissen zeigt, dass das Modell die Biomassedaten (Abbildung 4.4 A, G, H, I) in diesem Ansatz ab dem Einsetzen der Kohlenstofflimitierung grundlegend überschätzt. Das ist nicht weiter verwunderlich, da eine Limitierung der Photosynthese durch gelösten anorganischen Kohlenstoff im Modell nicht berücksichtigt wurde. Aufgrund des unterschiedlichen Zeitpunktes des Auseinanderdriftens von Modell (nicht kohlenstofflimitiertes Wachstum) und Messdaten lässt sich ableiten, dass die Kohlenstofflimitierung verschiedene Prozesse unterschiedlich stark beeinflusst. So wird als erstes die Kohlenstofffixierung limitiert, erst ca. 2 Tage später die Chlorophyllsynthese und nochmals 3 Tage später die Stickstoffaufnahme.

gedüngter Ansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- täglicher Zusatz von Phosphat, Stickstoff und Silikat -



Die sehr früh auftretenden Differenzen in den Konzentrationen des partikulären Phosphats (Abbildung 4.4 H) sowie die massiven Abweichungen in der zweiten Hälfte des Untersuchungszeitraums in den simulierten und gemessenen Konzentrationen von gelöstem organischen Phosphat (Abbildung 4.4 K) sind vermutlich, wie in dem Kontrollansatz, auf methodische Probleme bei der Analyse zurückzuführen (vergleiche Diskussion Seite 71). Während des Experiments steigt die Differenz der theoretischen Summe aller Phosphatspezies (unter der Annahme eines geschlossenen Systems) und die Summe der gemessenen Phosphatspezies auf ca. 9 mmol m^{-3} , d. h., theoretisch müsste insgesamt doppelt so viel Phosphat im System sein, wie gemessen wurde. Da ein Sedi-mentieren in diesen Größenordnungen aus den Konzentrationen der anderen partikulären Spezies nicht abgeleitet werden kann und von den Experimentatoren auch nicht beobachtet wurde (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung), liegt die Vermutung nahe, dass hier ein Messfehler vorliegt und die tatsächlichen Konzentrationen von partikulärem und gelöstem organischen Phosphat deutlich höher waren. Trotz der Abweichungen in den Konzentrationen der Biomassekomponenten ist das Modell in der Lage, die Dynamik der anorganischen Nährstoffe sehr gut zu reproduzieren (Abbildung 4.4 B, C, E, F), was ein weiterer Hinweis ist, dass eine Kohlenstofflimitierung die Aufnahme anorganischer Nährstoffe nicht signifikant beeinflusst.

Die Dynamik der freien Bakterien wird von dem Modell recht gut reproduziert (Abbildung 4.4 D). Lediglich der erneute Anstieg der Bakteriengemeinschaft in der zweiten Hälfte des Experiments wird von dem Modell unterschätzt. Dies ist eventuell auf einen zu hohen Fraßdruck durch die heterotrophen Nanoflagellaten (Abbildung 4.4 S) und/oder eine zu starke Nährstofflimitierung (Abbildung 4.4 T) zurückzuführen. Wie auch schon in den anderen Ansätzen kann das Modell die Dynamik der gelösten organischen Komponenten (Abbildung 4.4 J, K, L) nur mäßig wiedergeben. Die simulierte Konzentration von gelöstem organischen Kohlenstoff zeigt nach den Einbrechen der Bakteriengemeinschaft ein schnelles Ansteigen, wohingegen in den Messdaten nur ein sehr geringer ansteigender Trend zu verzeichnen ist. Dies ist vermutlich zum einen auf eine Unterschätzung der Entwicklung der freien Bakterien in der zweiten Hälfte des Simulationszeitraums, zum anderen auf eine Überschätzung der Freisetzung von gelöstem organischen Kohlenstoff (vergleiche Diskussion Seite 60) im Modell zurückzuführen.

Auch die Konzentration von gelöstem organischen Phosphat (Abbildung 4.4 K) weicht in dem Modell deutlich von den gemessenen Werten ab. Allerdings liegt hier, wie schon weiter oben in diesem Abschnitt erläutert, die Vermutung nahe, dass die gemessenen Konzentrationen aufgrund methodischer Probleme bei der Analyse zu niedrig sind. Bei dem gelösten organischen Stickstoff (Abbildung 4.4 L) ist zu Beginn des Untersuchungszeitraums eine ähnliche Situation zu erkennen wie in dem Kontrollansatz dieses Experiments (vergleiche Seite 74). Während die Messwerte einen langsam ansteigenden Trend zeigen, nimmt die simulierte Konzentration deutlich ab, da aufgrund des hohen

N:P Verhältnisses des Substrats ($240 \text{ mmolN (mmolP)}^{-1}$) in Relation zum Phosphat viel mehr organischer Stickstoff umgesetzt wird als frisch freigesetzt wird ($20 \text{ mmolN (mmolP)}^{-1}$). Im Gegensatz zu dem Kontrollansatz stellt sich in dem gedüngten Ansatz durch die deutlich höheren Ausscheidungen von gelöstem organischen Material viel schneller ein Gleichgewicht von ca. $20 \text{ mmolN (mmolP)}^{-1}$ ein und die Simulationsdaten zeigen einen Anstieg bei allen gelösten organischen Spezies.

Details der Referenzsimulation

Die Dynamik der einzelnen funktionellen Phytoplanktongruppen (Abbildung 4.4 M) zeigt, dass die Blüte in der Simulation des gedüngten Ansatzes noch stärker von Diatomeen dominiert wird, als es in den anderen Ansätzen der Fall war. Dies konnte während des Experiments nicht beobachtet werden, stattdessen erreichten auch die autotrophen Nanoflagellaten sowie Dinoflagellaten höhere Biomassen von ca. 10 % der Gesamtbio-masse (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung). Bei den Regulationsfaktoren der Diatomeen (Abbildung 4.4 M) ist ein mehrfacher Wechsel zwischen Silikat- und Stickstofflimitierung zu erkennen, die Nicht-Diatomeen Gruppen (Abbildung 4.4 O, Q, R) sind ausschließlich stickstofflimitiert. Auch in dieser Simulation ist wieder die Abhängigkeit der Limitierungsintensität von der Wachstumsgeschwindigkeit zu erkennen (vergleiche Diskussion Seite 61). Da die Nährstofflimitierung bei allen Gruppen durch die täglichen Nährstoffzusätze nur mäßig stark wird, schwankt das C:Chl *a*-Verhältnis der einzelnen Gruppen (Abbildung 4.4 P) zwischen ca. $20 - 50 \text{ mgC (mgChl } a)^{-1}$ und steigt erst gegen Ende des Untersuchungszeitraums, wenn keine Nährstoffe mehr zugesetzt werden, etwas stärker an.

Die simulierten Biomassen des Mikro- und Mesozooplanktons (Abbildung 4.4 S) sind insgesamt gering, wobei die Biomasse des Mikrozooplanktons gegen Ende des Simulationszeitraums aufgrund der extrem hohen Biomassen des Phytoplanktons deutlich stärker ansteigt (ca. 400 mgC m^{-3}) als in den anderen Ansätzen (ca. 100 mgC m^{-3}). Interessanterweise wurde bei den qualitativen mikroskopischen Beobachtungen während des Experiments in dem gedüngten Ansatz ebenfalls eine deutlich höhere Dichte eines nicht weiter spezifizierten großen heterotrophen Flagellaten beobachtet als in dem Kontrollansatz (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung). Die Dynamik der heterotrophen Nanoflagellaten folgt der der freien Bakterien. Die partikelassoziierten Bakterien zeigen, genau wie in den anderen Ansätzen, geringere Biomassen und reagieren deutlich weniger dynamisch auf die Phytoplanktonblüte als die freien Bakterien, was bereits anhand des Kontrollansatzes des Frühjahrsexperiments diskutiert wurde (vergleiche Seite 62). Anhand der Regulationsfaktoren der beiden Bakteriengruppen (Abbildung 4.4 T, U) ist zu sehen, dass aufgrund des geringen Phosphatanteils im gelösten organischen Material ($2800 \text{ mmolC (mmolP)}^{-1}$, $240 \text{ mmolN (mmolP)}^{-1}$) bei den freien Bakterien nach kurzer Zeit eine leichte Phosphatlimitierung einsetzt, die durch die täglichen Phosphatzusätze

variiert, aber im Trend nicht stärker wird. Im weiteren Verlauf der Simulation wird die Phosphatlimitierung durch eine zunehmende Stickstofflimitierung abgelöst, da das vorhandene, relativ stickstoffreiche, gelöste organische Material durch frisch freigesetztes, stickstoffarmes Material verdünnt wird (zum Zeitpunkt des Limitierungswechsels ca. $560 \text{ mmolC (mmolP)}^{-1}$, ca. $15 \text{ mmolN (mmolP)}^{-1}$). Die Stickstoffzusätze haben keinen direkten Einfluss auf die Limitierung, da die Bakterien den in Form von Nitrat zugesetzten Stickstoff nicht aufnehmen können. Die Wachstumseffizienz steigt aufgrund der hohen Substratqualität trotz der zunehmenden Nährstofflimitierung in der zweiten Hälfte des Simulationszeitraums auf über 25 %. Die partikelassoziierten Bakterien bleiben während des gesamten Simulationszeitraums nährstoffgesättigt, da die Nährstoffanteile des Detritus deutlich höher sind ($75 \text{ mmolC (mmolP)}^{-1}$, $13 \text{ mmolN (mmolP)}^{-1}$) und sie außerdem langsamer wachsen und dadurch einen relativen Vorteil bei der Aufnahme anorganischer Nährstoffe aus dem Umgebungswasser der Partikel haben. Ihre Wachstumseffizienz steigt während der Simulation aufgrund der geringeren Substratqualität jedoch nur auf 12 % an.

4.5 Zweites Sommerexperiment – Kontrollansatz

Situationsbeschreibung

In dem Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments wurde eine diatomeendomierte Phytoplanktonblüte (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung) beobachtet, die durch Silikatmangel der Diatomeen bzw. eine Stickstofflimitierung der Nicht-Diatomeengruppen beendet wurde. Abgesehen von der 1 bis 2 Tage früher einsetzenden Zehrung der Nährstoffe (Abbildung 4.5 B, C, E, F) und der daraus resultierenden zeitlichen Verschiebung der Maxima der Biomassekonzentrationen (Abbildung 4.5 A, G, H, I) ist die beobachtete Dynamik mit der des Kontrollansatzes des ersten Sommerexperiments nahezu identisch. Deshalb wird an dieser Stelle auf eine detaillierte Diskussion der einzelnen Messgrößen verzichtet und auf die Diskussion des Kontrollansatzes des ersten Sommerexperiments verwiesen (Abschnitt 4.3, Seite 69).

Vergleich Messdaten - Simulation

Der Vergleich zwischen Messdaten und Simulationsergebnissen zeigt, dass das Modell in der Lage ist, die Dynamik der meisten Messgrößen in dem Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments ebenfalls gut zu reproduzieren, teilweise besser als in der Simulation des ersten Sommerexperiments. Besonders der Konzentrationsverlauf der anorganischen Nährstoffe (Abbildung 4.5 B, C, E, F), aber auch der des partikulären Kohlenstoffs (Abbildung 4.5 G), wird exakt wiedergegeben. Letzteres ist auf die etwas höhere Temperatur in dem zweiten Sommerexperiment (gegenüber dem ersten Sommerexperiment) und die daraus resultierende etwas höhere Kohlenstoffspeicherfähigkeit der Diatomeen

bei Silikatlimitierung zurückzuführen. Der extrem steile Anstieg der Chlorophyllkonzentration (Abbildung 4.5 A) in den ersten 2 Tagen des Experiments wird in der Simulation etwas unterschätzt, was eine Folge der einheitlichen Parametrisierung aller Mesokosmosimulationen ist. Die, gegenüber den 2 Tagen davor, noch schnellere Abnahme der Konzentration am 19. Juni ist auf überdurchschnittlich hohe Einstrahlungsintensitäten (Mittel über 24 Stunden: 330 W m^{-2} , Abbildung B.1, Anhang Seite 135) zurückzuführen. Der kleine Peak am 20. Juni wird durch eine Reduktion der Einstrahlungsintensität auf ca. 80 W m^{-2} (Mittel über 24 Stunden) an diesem Tag hervorgerufen. Dieser Prozess wird in der Simulation zwar etwas überschätzt, aber qualitativ genau abgebildet.

Die Konzentration der freien Bakterien (Abbildung 4.5 D) wird zu Beginn des Experiments sehr gut reproduziert, jedoch ab dem Einsetzen der Phosphatlimitierung unterschätzt, d.h. die Phosphatlimitierung wird offensichtlich überschätzt, was wiederum auf die Vernachlässigung einer bevorzugten Aufnahme der nährstoffreichen Komponenten des gelösten organischen Materials zurückzuführen sein könnte (siehe Seite 57). Sowohl bei den partikulären als auch bei den gelösten organischen Spezies von Phosphat und Stickstoff (Abbildung 4.5 H, I, K, L) ist die Dynamik von Messdaten und Simulationsdaten des Kontrollansatzes des zweiten Sommerexperimentes nahezu identisch mit der des Kontrollansatzes des ersten Sommerexperimentes³⁸. Die Abweichungen der Simulation von den gemessenen Daten des Kontrollansatzes des zweiten Sommerexperimentes beruhen auf denselben Mechanismen, die bereits für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperimentes diskutiert wurden (ab Seite 71).

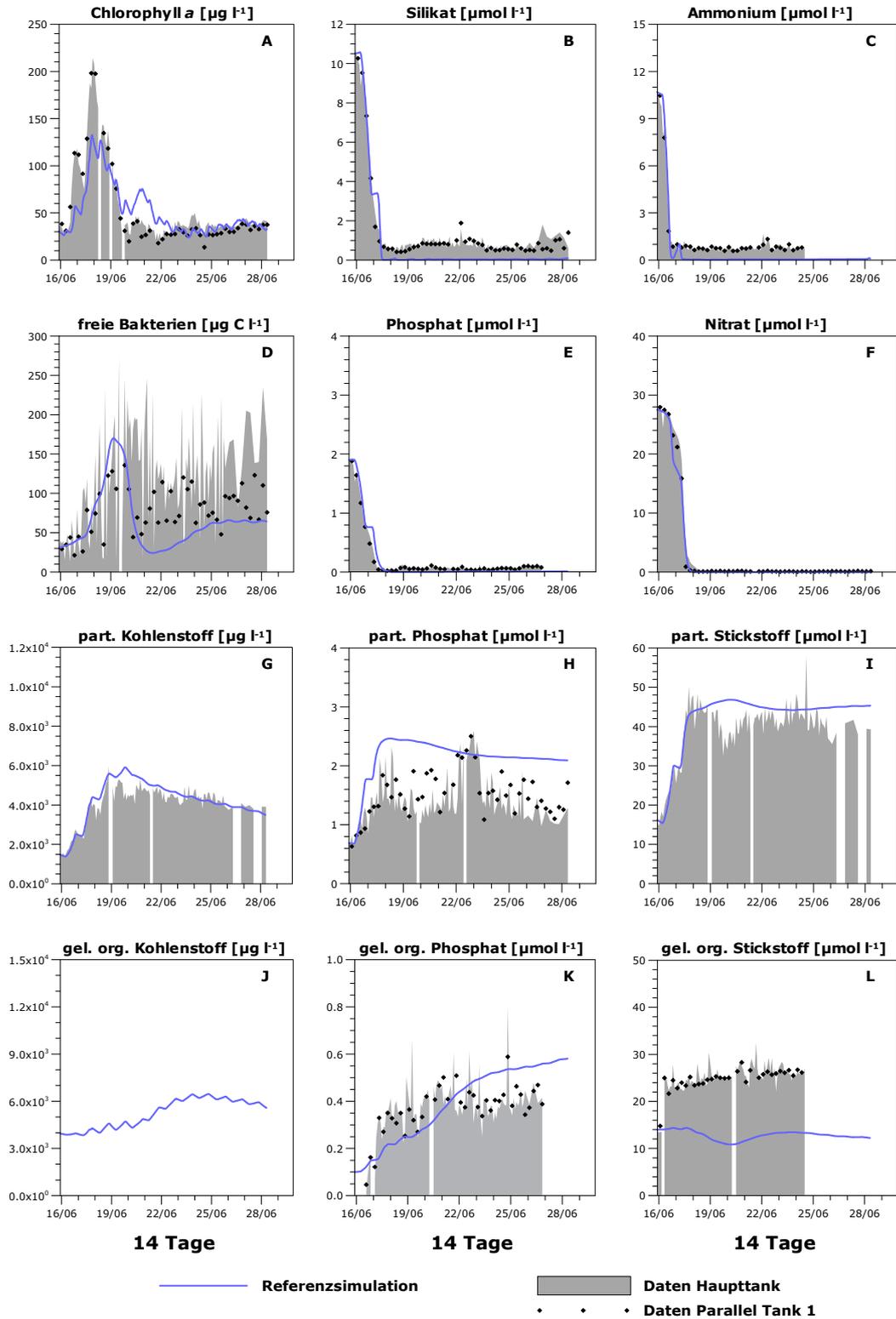
Details der Referenzsimulation

Die Zusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft in der Simulation (Abbildung 4.5 M) zeigt eine massive Dominanz der Diatomeen, wohingegen im Experiment auch ein leicht steigender Anteil Dinoflagellaten von bis zu 10 % gegen Ende des Experiments beobachtet wurde (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung). Da für diesen Ansatz keine größenfraktionierten Chlorophylldaten existieren, sind keine Aussagen über Piko- und Nanophytoplankton möglich. Die Diatomeen sind ab dem Zeitpunkt der Silikat-zehrung für den Rest des Simulationszeitraums stark silikatlimitiert (Abbildung 4.5 N).

³⁸ Lediglich die modellierten Konzentrationen für gelösten organischen Stickstoff sinken aufgrund eines um ca. 10 mmol N m^{-3} niedrigeren Startwertes in der Simulation des Kontrollansatzes des zweiten Sommerexperimentes deutlich langsamer als in der Simulation des Kontrollansatzes des ersten Sommerexperimentes. Dieser niedrige Startwert wurde - vermutlich fälschlicherweise - aufgrund der niedrigen Messwerte in den ersten 8 Stunden des Experiments angenommen. Es ist jedoch kein biologischer oder chemischer Prozess offensichtlich, der zu einer so plötzlichen und starken Konzentrationserhöhung innerhalb von 4 Stunden führen könnte. Deshalb, aber auch aufgrund der Kontinuität der Konzentration ab diesem Zeitpunkt, liegt ein methodisches Problem bei der Messung des gelösten organischen Stickstoffs in den ersten 8 Stunden des Experiments nahe.

Kontrollansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)

- kein Nährstoffzusatz -



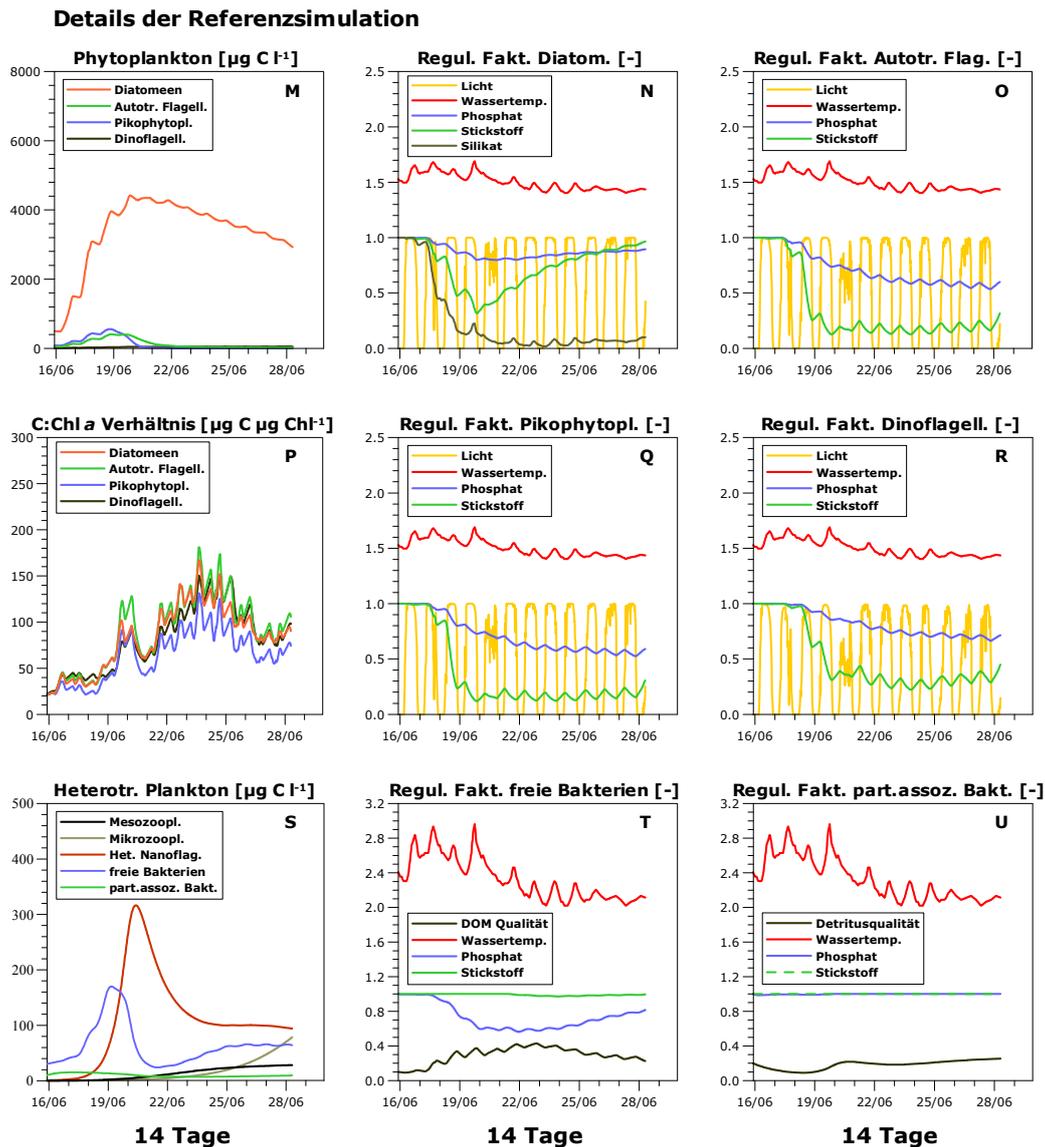


Abbildung 4.5 Ergebnisse der Referenzsimulation des Kontrollansatzes des zweiten Sommerexperimentes. Dargestellt sind auf der linken Seite (Grafiken A bis L) die Ergebnisse der Referenzsimulation (blaue Linie) im Vergleich zu den Messdaten des Haupttanks (graue Fläche) und eines Paralleltanks (schwarze Rauten). Der andere Paralleltank wurde im Verlauf des Experiments kontaminiert. Für gelösten organischen Kohlenstoff liegen keine Messdaten vor. Auf der rechten Seite (Grafiken M bis U) sind Details der Referenzsimulation dargestellt, für die keine quantitativen experimentellen Vergleichsdaten zur Verfügung stehen. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Die Nicht-Diatomeen sind ab dem Zeitpunkt der Stickstoffzehrung für den Rest des Simulationszeitraums stickstofflimitiert (Abbildung 4.5 O, Q, R). Diese Stickstofflimitierung ist in der Simulation des Kontrollansatzes des zweiten Sommerexperiments deutlich stärker als in der Simulation des Kontrollansatzes des ersten Sommerexperiments, da die Diatomeen durch die temperaturbedingt höhere Kohlenstoffspeicherfähigkeit mehr Biomasse aufbauen und somit auch höhere Mengen an Phosphat und Stickstoff binden.

Das C:Chl *a*-Verhältnis der einzelnen Gruppen (Abbildung 4.5 P) steigt mit einsetzender Nährstofflimitierung deutlich an, d.h. Chlorophyll wird abgebaut. Dieser Trend wird durch sehr hohe Einstrahlungsintensitäten für einen Tag (19. Juni, Abbildung B.1, Anhang Seite 135) massiv verstärkt, danach abrupt unterbrochen und es wird als Reaktion auf die sehr niedrigen Einstrahlungswerte am 20. Juni mehr Chlorophyll synthetisiert (siehe Diskussion der Chlorophyllkonzentration weiter oben in diesem Abschnitt). Auch das Sinken des C:Chl *a*-Verhältnis ab dem 23. Juni ist eine Folge von schlechteren Einstrahlungsverhältnissen. Die mittlere tägliche Lichtintensität an der Wasseroberfläche nimmt während dieser drei Tage kontinuierlich von 710 W m^{-2} auf 310 W m^{-2} ab (Abbildung B.1, Anhang Seite 135). Die Dynamik des heterotrophen Planktons inklusive der Regulationsfaktoren der beiden Bakteriengruppen in diesem Ansatz ist der Dynamik in dem Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments sehr ähnlich, deshalb sei an dieser Stelle auf die Diskussion des Kontrollansatzes des ersten Sommerexperiments verwiesen (siehe Seite 75).

4.6 Zweites Sommerexperiment - P/N gedüngter Ansatz

Situationsbeschreibung

In dem gedüngten Ansatz des zweiten Sommerexperiments (Abbildung 4.6) wurde bis zum Zeitpunkt der Düngung eine ganz ähnliche Planktodynamik beobachtet wie in dem Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments (Abbildung 4.5, Seite 84 und 85). Die Phytoplanktonblüte wurde von Diatomeen dominiert (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung) und durch Silikatmangel bzw. eine Stickstofflimitierung der Nicht-Diatomeengruppen beendet. Nach der Düngung ist zuerst eine sehr schnelle, dann deutlich geringer werdende Abnahme der Phosphatkonzentration (Abbildung 4.6 E), mit fast konstanten Werten zum Ende der Messreihe, zu verzeichnen. Das zugesetzte Nitrat (Abbildung 4.6 F) wurde langsamer und kontinuierlicher, aber auch mit nachlassender Tendenz, aufgenommen. Parallel zu der Abnahme der gelösten anorganischen Nährstoffe nach der Düngung war eine Zunahme der entsprechenden partikulären Nährstoffspe-

zies zu beobachten³⁹. Interessanterweise ist in den Daten des partikulären Kohlenstoffs (Abbildung 4.6 G) keinerlei Reaktion auf die Nährstoffzusätze zu erkennen. Daraus kann geschlossen werden, dass die weiterhin silikatlimitierten Diatomeen die Blüte biomassemäßig massiv dominiert haben müssen und die beobachtete Abnahme der zugesetzten Nährstoffe in erster Linie auf ein Auffüllen der zellinternen Nährstoffspeicher der Diatomeen zurückzuführen ist. Ebenso ist auch die Zunahme der Chlorophyllkonzentration (Abbildung 4.6 A) nicht allein auf einen Wachstumsprozess in Sinne von Zellteilungen, sondern auf eine erhöhte Chlorophyllsynthese und daraus resultierendem abnehmenden C:Chl *a*-Verhältnis zurückzuführen (Abbildung 4.6 P).

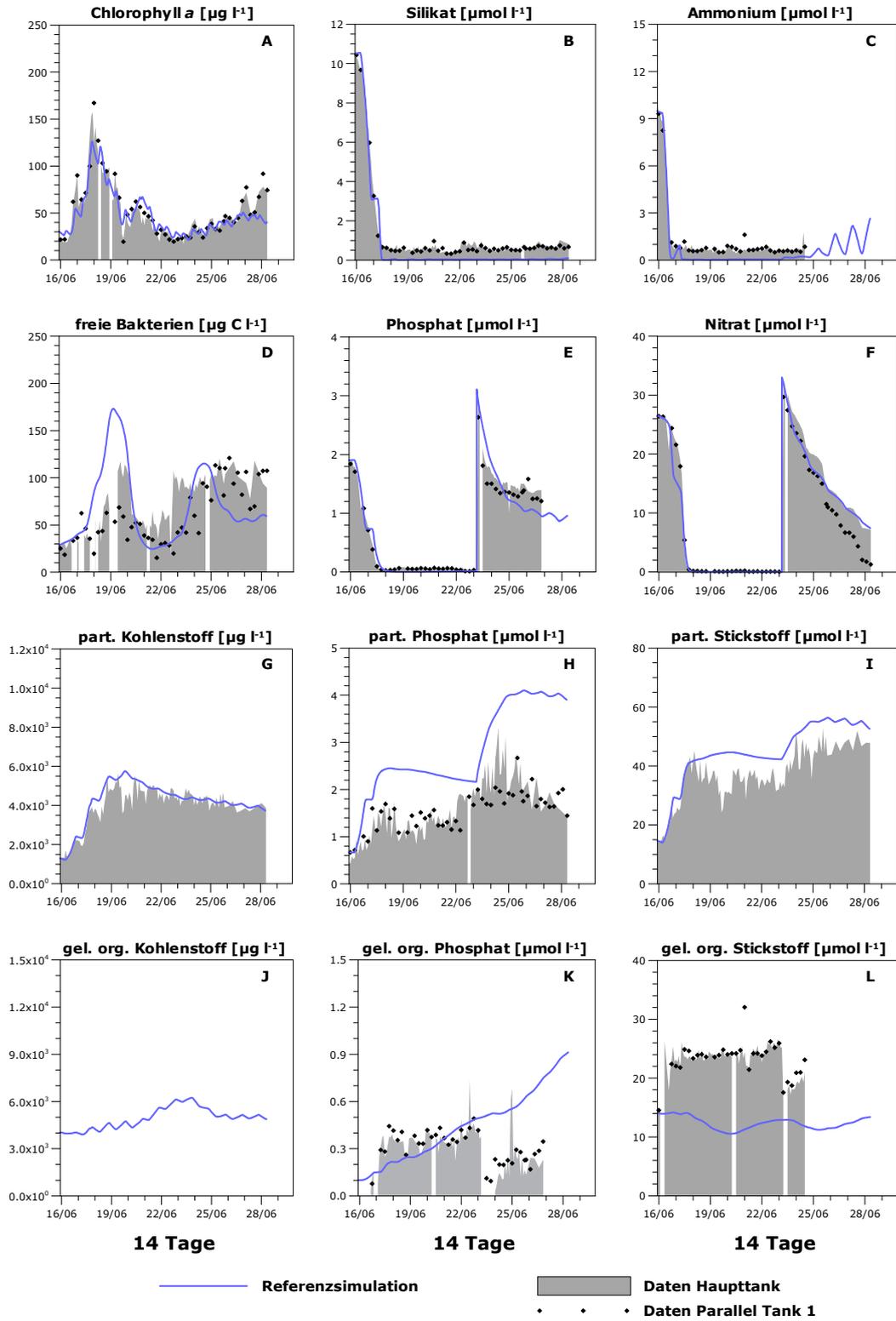
Die Bakterien in dem Paralleltank (schwarze Rauten in Abbildung 4.6 D) reagieren auf die Nährstoffzusätze mit einem schnelleren und deutlicheren Wiederanstieg der Abundanzen in der zweiten Hälfte des Experiments im Vergleich zu dem Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments. Der Sprung in den Bakteriendaten des Haupttanks in der Mitte des Experiments findet jedoch ca. 12 Stunden vor den Nährstoffzusätzen statt, kann also nicht durch diese verursacht worden sein. Ein Grund für diesen sprunghaften Anstieg kann aus den vorliegenden Informationen nicht abgeleitet werden.

Vergleich Messdaten - Simulation

Der Vergleich von Simulationsergebnissen und Messdaten zeigt, dass die meisten Messgrößen sehr exakt wiedergegeben werden. Ausnahmen bilden hier im Wesentlichen wieder das partikuläre und gelöste organische Phosphat (Abbildung 4.6 H, K) aufgrund der bereits diskutierten methodischen Probleme der Analytik (vergleiche Seite 70 und 71). Zum Teil sind für die Differenzen in den Konzentrationen des gelösten organischen Stickstoffs ebenfalls methodische Fehler verantwortlich (siehe Fußnote 38, Seite 83), aber auch die direkte Kopplung zwischen dem Nährstoffgehalt des Substrats und den von Bakterien aufgenommenen Nährstoffen (vergleiche Seite 74). Die Chlorophyllodynamik (Abbildung 4.6 A) wird exakt reproduziert, sowohl hinsichtlich der Nährstoffabhängigkeit (Einbruch bei einsetzender Limitierung, Wiederanstieg nach Düngung) als auch hinsichtlich der Lichtabhängigkeit (noch stärkerer Einbruch der Konzentration am 19. Juni, durchschnittliche Einstrahlung über 24 Stunden: 330 W m^{-2} , kurzfristiger Anstieg der Konzentration am 20. Juni, durchschnittliche Einstrahlung über 24 Stunden: 80 W m^{-2}).

³⁹ Vor allem bei Phosphat ist die gemessene Zunahme der partikulären Fraktion deutlich geringer als die Abnahme der gelösten Fraktion, was wiederum auf ein bereits diskutiertes methodisches Problem bei dem Aufschluss des partikulären Materials zurückzuführen ist (vergleiche Seite 71). Vermutlich methodische Fehler sind ebenfalls in den Daten für gelöstes organisches Phosphat (vergleiche Seite 70), aber auch für gelösten organischen Stickstoff (siehe Fußnote 38, Seite 83), anhand der Sprünge in den Daten zum Zeitpunkt der Nährstoffzusätze zu erkennen.

gedüngter Ansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat und Stickstoff -



Der Verlauf der Nährstoffkonzentrationen, insbesondere die Abnahme nach der Düngung (Abbildung 4.6 B, C, E, F), wird präzise abgebildet, ohne dass eine nennenswerte (Kohlenstoff-)Biomasseproduktion stattfindet (Abbildung 4.6 G). Die Dynamik der freien Bakterien (Abbildung 4.6 D) wird von dem Modell zwar nicht exakt, aber doch gut reproduziert, insbesondere in Relation zu den Unterschieden zwischen Haupt- und Paralleltank, die in einer ähnlichen Größenordnung liegen wie die Unterschiede zwischen Simulation und Messdaten des Haupttanks. Lediglich die von dem Modell berechnete Abnahme der Bakteriendichte gegen Ende des Simulationszeitraums kann in den Messdaten beider Tanks nicht beobachtet werden. Sie ist in dem Modell die Folge einer Räuber-Beute-Schwungung (vergleiche Abbildung 4.6 S) bei gleichzeitigem Rückgang der Substratqualität (Abbildung 4.6 T) und damit der Wachstumseffizienz der freien Bakterien von ca. 20 % auf ca. 13 %.

Details der Referenzsimulation

In der Zusammensetzung der simulierten Phytoplanktongemeinschaft (Abbildung 4.6 M) ist bei deutlicher Dominanz der Diatomeen eine leichte Zunahme der Dinoflagellaten und der autotrophen Flagellaten im letzten Drittel des Simulationszeitraums aufgrund der Nährstoffzusätze zu erkennen, was für die Dinoflagellaten, nicht jedoch für die autotrophen Flagellaten, bei mikroskopischen Untersuchungen in den Experimenten auch beobachtet wurde (DÜRSELEN, persönliche Mitteilung). Das Pikophytoplankton zeigt eine kleine Blüte zu Beginn der Simulation, aber aufgrund des anhaltend hohen Fraßdrucks der heterotrophen Nanoflagellaten kein Wiederaufsteigen nach den Nährstoffzusätzen. In dem Experiment wurde die Größenklasse $< 2 \mu\text{m}$ (entspricht Pikophytoplankton) jedoch nur sehr unregelmäßig und in sehr geringen Anteilen detektiert. Wie erwartet, sind die Diatomeen ab dem Zeitpunkt der Silikatzehrung für den Rest des Simulationszeitraums stark silikatlimitiert (Abbildung 4.6 N). Bei den Nicht-Diatomeengruppen tritt zwei Tage nach Beginn der Simulation eine starke Stickstofflimitierung ein (Abbildung 4.6 O, Q, R), die durch die Nährstoffzusätze aufgehoben wird.

Die Nährstoffverhältnisse spiegeln sich auch in dem C:Chl *a*-Verhältnis der einzelnen Gruppen (Abbildung 4.6 P) wieder. Es steigt mit einsetzender Nährstofflimitierung deutlich an, d.h. Chlorophyll wird abgebaut. Die Abhängigkeit von der Einstrahlungsintensität wird durch die Dynamik am 19. Juni (Abbau von Chlorophyll aufgrund sehr hoher Einstrahlungsintensitäten) und am 20. Juni (verstärkte Chlorophyllsynthese bei sehr niedrigen Einstrahlungsintensitäten, Abbildung B.1, Anhang Seite 135) deutlich. Bei den Nicht-Diatomeengruppen findet direkt nach den Nährstoffzusätzen eine schnelle Verstärkung der Chlorophyllsynthese statt, während diese bei den Diatomeen erst langsam einen Tag später als Folge von sinkenden Einstrahlungsverhältnissen in Gang kommt.

Die simulierten Biomassen des Mikro- und Mesozooplanktons (Abbildung 4.6 S) sind in Übereinstimmung mit qualitativen mikroskopischen Beobachtungen (DÜRSELEN,

persönliche Mitteilung) im Vergleich zu der Phytoplanktonbiomasse gering. Die freien Bakterien reagieren in der Simulation deutlich auf die Nährstoffzusätze, da sie zu diesem Zeitpunkt phosphatlimitiert sind (Abbildung 4.6 T). Das Signal der freien Bakterien wird durch die Räuber-Beute-Beziehung in die Dynamik der heterotrophen Nanoflagellaten übertragen. Die partikelassoziierten Bakterien (Abbildung 4.6 S) zeigen, genau wie in den anderen Simulationen, geringere Biomassen und reagieren deutlich weniger dynamisch auf die Phytoplanktonblüte als die freien Bakterien, was bereits anhand des Kontrollansatzes des Frühjahrsexperiments diskutiert wurde (vergleiche Seite 62).

4.7 Zusammenfassung der wichtigsten Erkenntnisse aus den Mesokosmosuntersuchungen

Der Vergleich zwischen Messdaten und Simulationsergebnissen zeigt, dass das Modell grundsätzlich in der Lage ist, die in den Mesokosmosexperimenten beobachtete Planktondynamik bei unterschiedlichen Licht-, Temperatur- und Nährstoffregimes sehr gut abzubilden. Die Konzentrationen von Chlorophyll und den partikulären Fraktionen von Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphat sowie die der gelösten anorganischen Nährstoffe werden meist sowohl qualitativ als auch quantitativ überaus exakt reproduziert. Neu in der vorliegenden Modellversion ist insbesondere die schnelle und von der Kohlenstoffdynamik entkoppelte Reaktion der Chlorophyllkonzentration auf Nährstoffversorgung und Einstrahlungsintensität. Diese wird z.B. sehr gut in der Simulation des gedüngten Ansatzes des zweiten Sommerexperiments deutlich (vergleiche Abbildung 4.6 A und Erläuterung auf Seite 87). Außerdem sei die größtenteils akkurate Wiedergabe der Dynamik der anorganischen Nährstoffe erwähnt, die nur durch die Berücksichtigung einer Co-Limitierung der Aufnahme eines Nährstoffs durch den Mangel an einem anderen Nährstoff möglich wurde (vergleiche z.B. die Dynamik von Nitrat und partikulärem Stickstoff bei Phosphat- bzw. Silikatlimitierung in den beiden Ansätzen des Frühjahrsexperiments, Abbildung 4.1 F, I und Abbildung 4.2 F, I)⁴⁰.

Ausnahmen bilden hier zum einen die Reaktion der Chlorophyllkonzentration auf eine Silikatlimitierung (Phosphat gedüngter Ansatz des ersten Sommerexperiments), die artspezifisch offensichtlich unterschiedlich ausfallen kann (vergleiche Diskussion Seite 65) und infolgedessen nicht zwangsläufig mit einem Standardparametersatz in allen Situationen gleich gut abgebildet werden kann. Das gleiche gilt für die beobachteten extrem niedrigen minimalen Si:C-Verhältnisse im Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments (vergleiche Diskussion Seite 71). Zum anderen wird die (vermutete) Limitie-

⁴⁰ Die Auswirkungen der neuen Modellformulierungen werden im folgenden Kapitel (Kapitel 5, Seite 93) noch ausführlicher diskutiert.

rung der Biomassessynthese durch den Mangel an gelöstem Kohlendioxid in dem gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperiments in dem Modell nicht berücksichtigt, die experimentellen Daten insofern auch nur bedingt von dem Modell wiedergegeben (vergleiche Diskussion Seite 77).

Über die separate Dynamik der einzelnen funktionellen Phytoplanktongruppen sowie das Zooplankton liegen zu wenig Informationen aus den Experimenten vor, um deren Modellverhalten im Detail sicher beurteilen zu können. Aus den stichprobenartigen qualitativen mikroskopischen Untersuchungen während der Experimente kann jedoch abgeleitet werden, dass sich die simulierte Dynamik in der richtigen Größenordnung bewegt. Das gleiche gilt für die schwebstoffassoziierten Bakterien, wobei hier allerdings nur auf andere, in der Literatur dokumentierte Untersuchungen Bezug genommen werden kann (vergleiche Diskussion auf Seite 62). Die während der Experimente beobachtete Dynamik der freien Bakterien wird von dem Modell größtenteils gut reproduziert. Dies gilt insbesondere, wenn man bei der Beurteilung von Messdaten und Simulationsergebnissen die teilweise deutlich abweichenden Verläufe der Paralleltanks berücksichtigt.

Die Konzentration von gelöstem organischen Kohlenstoff wird nur in der Simulation des Kontrollansatzes des ersten Sommerexperiments zufriedenstellend abgebildet. Aus dem zweiten Sommerexperiments liegen keine Daten vor. In den drei anderen Simulationen wird ein starker Anstieg der Konzentrationen bei einsetzender Nährstofflimitierung des Phytoplanktons vorhergesagt, der in den Experimenten in keiner Weise beobachtet wurde. Es kann aus den vorliegenden Informationen nicht zweifelsfrei geschlossen werden, ob hierfür ein fehlender Regulationsmechanismus auf der Seite der Produzenten (Phytoplankton) oder auf der Konsumentenseite (Bakterien) verantwortlich ist, denkbar ist auch eine Kombination von beiden. Verschiedene Abschätzungen und Modelltests (siehe Seite 60) lassen jedoch vermuten, dass in erster Linie die Exkretionen des Phytoplanktons bei Nährstofflimitierung überschätzt werden. Auch die Dynamik der Phosphat- und Stickstoffkomponenten des gelösten organischen Materials wird von dem Modell nur teilweise zufriedenstellend wiedergegeben. Die Modellannahme, dass die Menge der umgesetzten gelösten organischen Nährstoffe proportional an den Umsatz des gelösten organischen Kohlenstoffs gekoppelt ist, kann durch die Experimente nicht bestätigt werden. Stattdessen wird deutlich, dass die Bakterien zum einen bei Nährstoffmangel die nährstoffreichen Komponenten des gelösten organischen Materials (vergleiche Diskussion auf Seite 57), zum anderen aber auch gezielt kohlenstoffreiche Komponenten bevorzugt aufnehmen können (siehe Seite 74).

5 Sensitivität der neuen Prozessformulierungen

In einer Sensitivitätsanalyse wurde einerseits die Abhängigkeit der Simulationsergebnisse von den Parameterwerten untersucht, um herauszufinden, wie sensibel das Modell auf Variationen der oftmals unbekannt oder unsicheren Parameterwerte reagiert. Für die ERSEM Prozessbeschreibungen wurden solche Analysen schon mehrfach durchgeführt und haben gezeigt, dass das Modell trotz der Vielzahl der Parameter sehr robust auf Variationen derselben reagiert (VARELA et al., 1995; EBENHÖH et al., 1997; KOHLER und WIRTZ, 2002). Die Sensitivitätsuntersuchungen in dieser Arbeit beschränken sich deshalb auf Parameter, die mit den neuen oder überarbeiteten Prozessformulierungen eingeführt wurden. Diese wurden in Gruppen, entsprechend der untersuchten Prozessbereiche, zusammengefasst. Durch Variation der Parameter einer Gruppe, gemäß den Beschreibungen in den folgenden Abschnitten, wurden unterschiedliche Parametersätze generiert. Bei den Prozessbereichen, die alle funktionellen Phytoplanktongruppen betreffen, wurde die Variation der Parameter auf die Diatomeen beschränkt. Mit jedem dieser Parametersätze wurden die 6 Ansätze der Mesokosmosexperimente simuliert. Man erhält so 30 Ensembles von Modellläufen, eines für jede Kombination aus Experimentansatz und Prozessbereich. Jedes Ensemble wurde statistisch ausgewertet, indem für jeden Zeitpunkt der Mittelwert und die Standardabweichung der Modellläufe berechnet wurden. Die Ergebnisse sind in den folgenden Abschnitten beispielhaft für eine Modellgröße, die charakteristisch für den jeweiligen Prozessbereich ist, dargestellt.

Andererseits kann auch eine Untersuchung der Abhängigkeit der Modellergebnisse von den Prozessformulierungen, d.h. den Gleichungen selbst, im weiteren Sinne als eine Sensitivitätsanalyse begriffen werden. Dementsprechend wurde der Einfluss der neuen Prozessformulierungen herausgearbeitet, indem diese einzeln durch die ERSEM Originalformulierungen ersetzt wurden und jeweils die 6 Ansätze der Mesokosmosexperimente simuliert wurden. Die Simulationsergebnisse wurden der Referenzsimulation gegenübergestellt. Es wird in den folgenden Abschnitten für jeden Prozessbereich beispielhaft nur eine Modellgröße, die für diesen Prozessbereich charakteristisch ist, gezeigt. Eine vollständige Darstellung der relevanten Modellgrößen ist im Anhang ab Seite 137 zu finden.

5.1 Dynamik des Chlorophylls

Ein Vergleich von Simulationsergebnissen basierend auf der neu entwickelten dynamischen Beschreibung des Chl:C-Verhältnisses gegenüber einer Formulierung mit konstantem Chl:C-Verhältnis zeigt, dass die dynamische Formulierung die Messdaten der

Chlorophyll *a* Konzentration wesentlich besser reproduziert (Abbildung 5.1). Besonders deutlich wird dies in den Phasen der Experimente, in denen Nährstofflimitierung herrscht und als Folge das Chl *a*:C-Verhältnis stark absinkt (Abweichungen der beiden Kurven bedeutet Variation des Chl *a*:C-Verhältnisses). Diese Abnahme des Chl *a*:C-Verhältnisses wird von dem Modell sowohl bei Phosphat (Kontrollansatz Frühjahrsexperiment, Abbildung 5.1 A) als auch bei Silikat (Kontrollansatz Sommerexperiment I, Abbildung 5.1 C, Sommerexperiment II, Abbildung 5.1 E und F) als hauptsächlich limitierendem Nährstoff sehr gut abgebildet. Lediglich in dem gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments (Abbildung 5.1 B) kann die Reaktion des Chl *a*:C-Verhältnisses auf die Silikatlimitierung nicht realistisch abgebildet werden. Mögliche Gründe hierfür wurden in Kapitel 4.2, Seite 65 diskutiert.

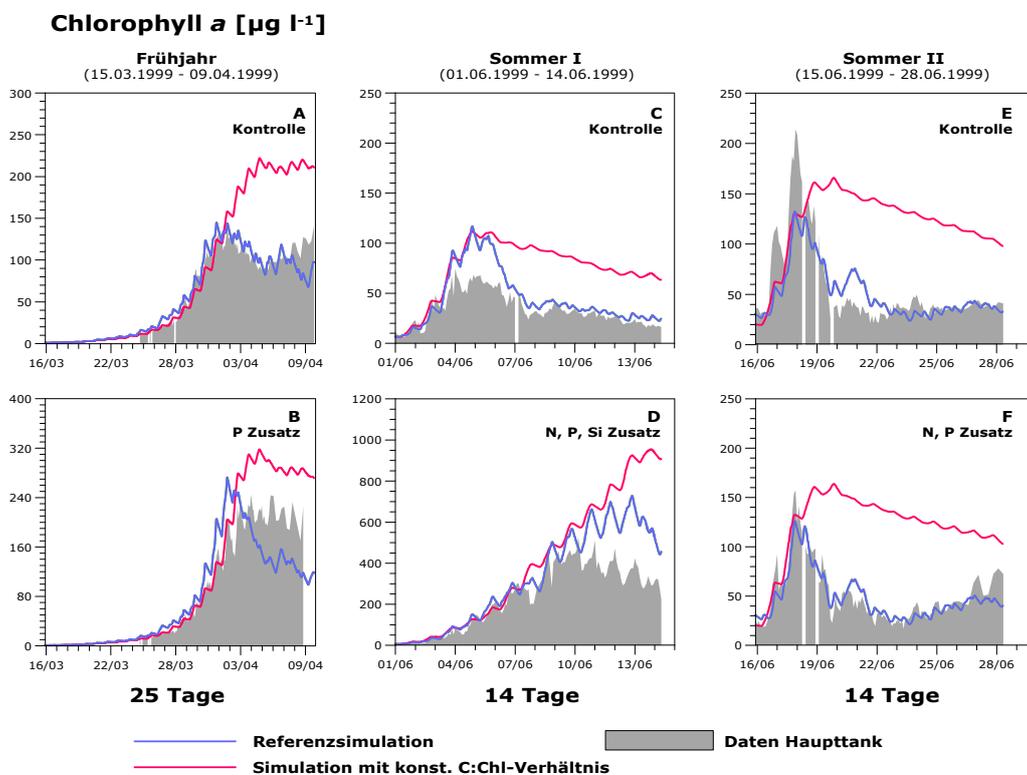


Abbildung 5.1 Vergleich der Chlorophyllkonzentration in der Referenzsimulation und der Simulation mit konstantem Chl *a* : C - Verhältnis in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Das Modell ist ebenfalls in der Lage, die sehr schnelle Reaktion des Chl *a*:C-Verhältnisses auf veränderte Einstrahlungsbedingungen zu reproduzieren. Ein Beispiel dafür ist das kurzfristige Ansteigen der Chlorophyllkonzentration am 20. Juni im zweiten Sommerexperiment aufgrund einer besonders geringe Einstrahlungsintensität

(siehe auch Diskussion in Kapitel 4.6, Seite 87). Die Betrachtung weiterer, im Anhang dargestellter Modellgrößen (Abbildung C.1bis Abbildung C.6, ab Seite 138) zeigt, dass das Chl *a*:C-Verhältnis wenig Einfluss auf die Dynamik der anderen Modellgrößen besitzt. Dies war zu erwarten, da eine Lichtlimitierung, deren Intensität hauptsächlich von der Kompensationslichtintensität und damit von dem Chl *a*:C-Verhältnis abhängt, in allen Simulationen eine untergeordnete Rolle spielt.

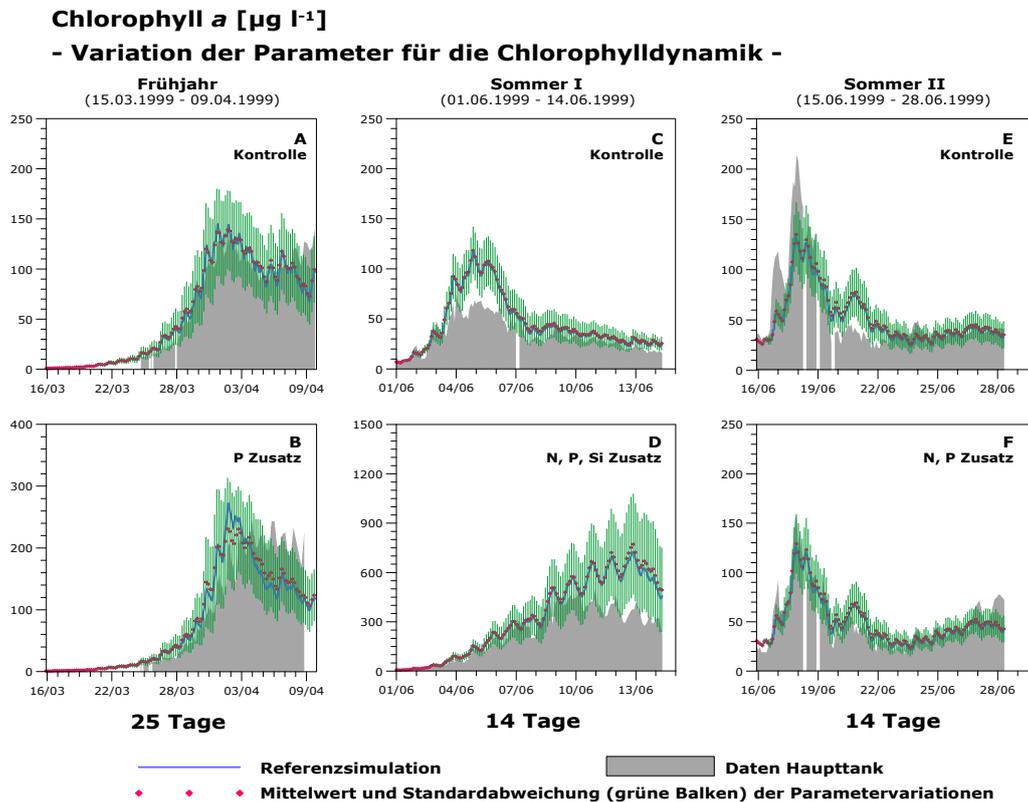


Abbildung 5.2 Simulation der Chlorophyllkonzentration in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente bei Variation der Parameter der Chlorophylldynamik. Dargestellt sind neben der Referenzsimulation die Mittelwerte und Standardabweichungen von Simulationen, bei denen die Parameter der Chlorophylldynamik (siehe Tabelle 2.2, Seite 29) um $\pm 40\%$ des Standardparameterwertes variiert wurden. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Bei der Untersuchung der Sensitivität des Modells auf Parametervariationen wurden die 6 Parameter der Chlorophylldynamik (siehe Tabelle 2.2, Seite 29) in 5 Schritten um $\pm 40\%$ des Standardparameterwertes variiert. Dieser symmetrische Variationsbereich ist sinnvoll, da es für die Parameter der Chlorophylldynamik entweder keine Informationen aus der Literatur über einen realistischen Wertebereich des Parameters gibt oder der gewählte Standardparameterwert in der Mitte eines solchen (mehr oder weniger gut bekannten) realistischen Wertebereichs liegt. Aus den 15625 möglichen Parameterkombinationen wurden 100 zufällig ausgewählt und mit ihnen alle 6 Ansätze der

Mesokosmosexperimente simuliert. Die 6 Ensembles aus jeweils 100 Modellläufen wurden statistisch ausgewertet, indem punktweise Mittelwert und Standardabweichung berechnet wurden. Die Ergebnisse sind in Abbildung 5.2 dargestellt. Das Modell erweist sich als durchaus robust gegenüber Parametervariationen. Die absolute Höhe der Konzentrationen ändert sich zwar, aber die grundlegende Dynamik bleibt vollständig erhalten.

5.2 Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung

Die Annahme der ursprünglichen Modellformulierung (ERSEM II), dass die photosynthetische Kohlenstofffixierung bei Nährstoffmangel mit der gleichen Rate weitergeführt wird, führt zu einer massiven Freisetzung und Akkumulation von gelöstem organischen Material, in erster Linie Kohlenstoff, das auch unter günstigsten Umständen von den vorhandenen Bakterien nicht verstoffwechselt werden kann (siehe auch Diskussion des Kontrollansatzes des Frühjahrsexperiments, Seite 60).

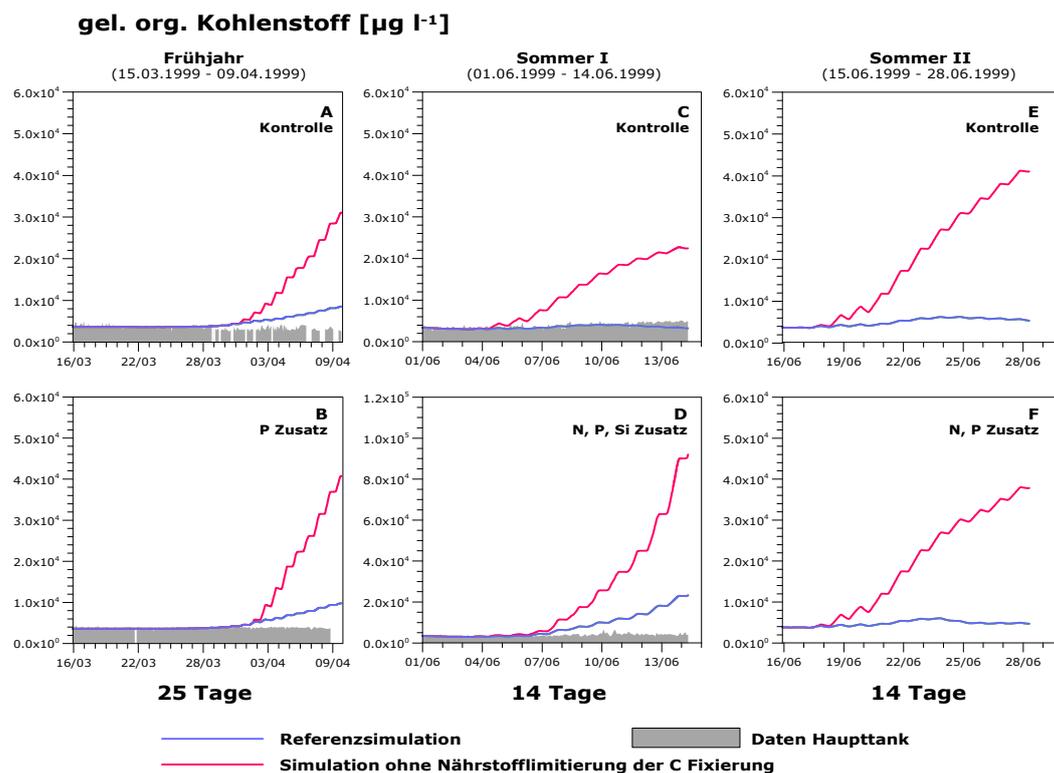


Abbildung 5.3 Vergleich der Konzentrationen von gelöstem organischen Kohlenstoff in der Referenzsimulation und der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Der Vergleich der Simulationsdaten für gelösten organischen Kohlenstoff zeigt, dass die Messdaten deutlich besser von dem Modell wiedergegeben werden, wenn eine Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung berücksichtigt wird (Abbildung 5.3). Als Folge der höheren Konzentrationen von gelöstem organischen Material beobachtet man in allen 6 simulierten Ansätzen eine deutliche Überschätzung der Biomasse der freien Bakterien (Abbildung C.7 bis Abbildung C.12, ab Seite 146). Außerdem kommt es durch die höheren Aktivitätsexkretionen des Phytoplanktons (als Funktion der Bruttokohlenstofffixierung berechnet) und die daran gebundenen Nährstoffanteile zu einer größeren Freisetzung von gelöstem organischen Stickstoff und gelöstem organischen Phosphat, mit einer entsprechenden Reduktion der jeweiligen partikulären Pools. Der Vergleich mit den Messdaten zeigt, dass auch für diese Modellgrößen die Berücksichtigung einer Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung die besseren Ergebnisse produziert.

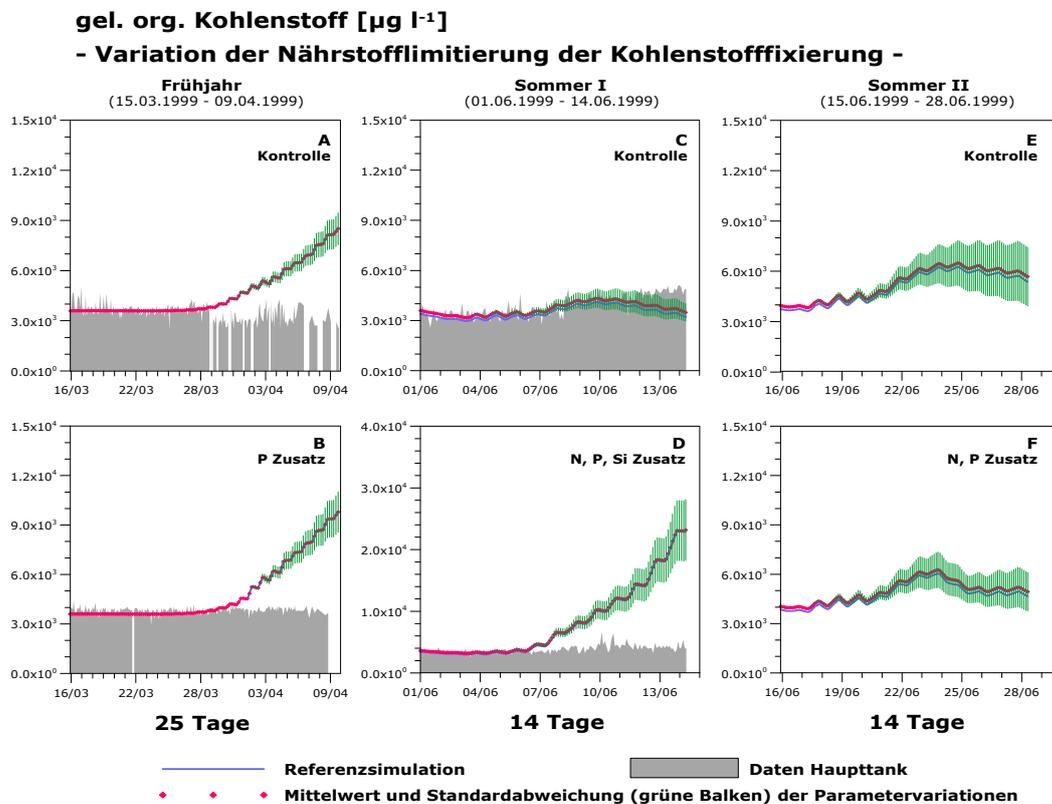


Abbildung 5.4 Simulation der Konzentrationen von gelöstem organischen Kohlenstoff in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente bei Variation der Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung. Dargestellt sind neben der Referenzsimulation die Mittelwerte und Standardabweichungen von Simulationen, bei denen die Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung (genauer: die relative Basisphotosyntheserate bei totaler Nährstofflimitierung, siehe Seite 38) um $\pm 40\%$ des Standardparameterwertes variiert wurde. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Da die neue Prozessformulierung nur einen Parameter enthält, beschränkt sich die Sensitivitätsanalyse hier auf eine einfache Variation der relativen Basisphotosyntheserate (Beschreibung in Abschnitt 2.4.5, Seite 35) in 5 Schritten um $\pm 40\%$ des Standardparameterwertes. Die Mittelwerte und Standardabweichungen sind in Abbildung 5.4 dargestellt und zeigen, dass der Prozess robust gegenüber Parametervariationen ist und sich die wesentliche Modelldynamik nicht ändert.

5.3 Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme

Ein Vergleich der Simulationsergebnisse mit (Referenzsimulation) und ohne Berücksichtigung einer Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme zeigt, dass insbesondere in Situationen, wo Stickstoff im Überfluss vorhanden ist und Phosphat aufgezehrt wurde, die Stickstoffaufnahme des Phytoplanktons ohne eine Co-Limitierung massiv überschätzt wird (Abbildung 5.5 A, B).

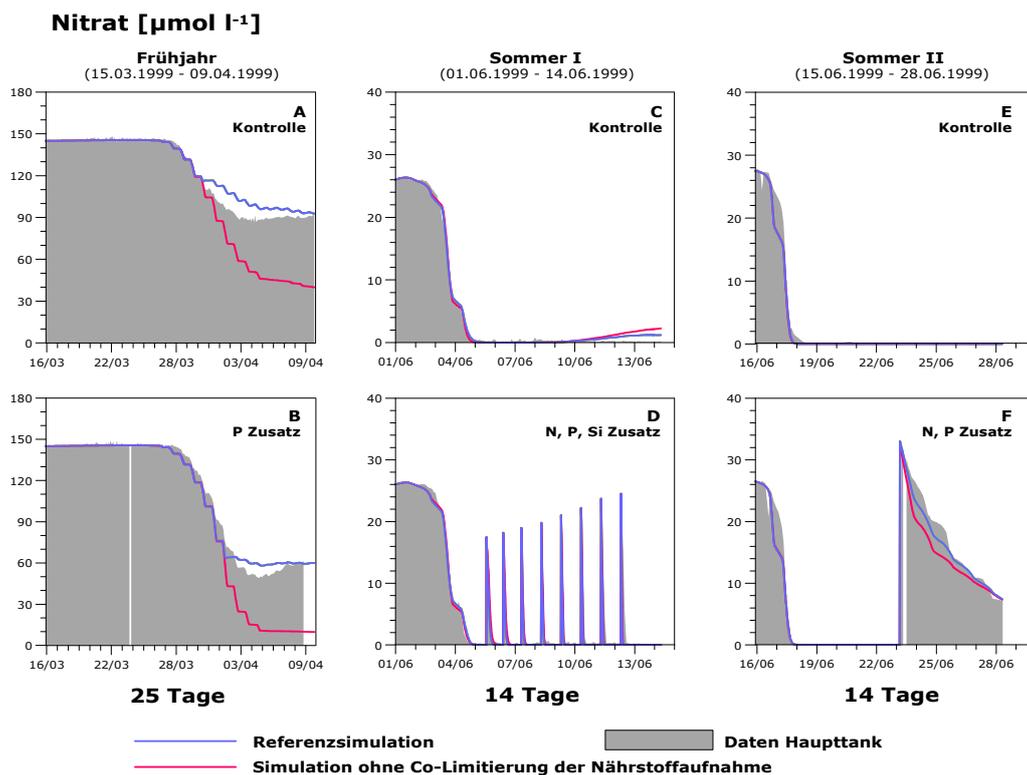


Abbildung 5.5 Vergleich der Nitratkonzentration in der Referenzsimulation und der Simulation ohne Co - Limitierung der Nährstoffaufnahme in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Dies wiederum führt zu einer zu hohen Freisetzung von gelöstem organischen Stickstoff und Ammonium (z. B. Abbildung C.13, Seite 154). In den Simulationen der Sommerexperimente wird Nitrat zwar aufgezehrt, wirkt jedoch aufgrund der, verglichen mit Silikat, schnellen Remineralisierung kaum limitierend. Insofern werden auch keine zusätzlichen Ressourcen für die Nitrataufnahme zur Verfügung gestellt und die Ergebnisse der Simulation mit und ohne Berücksichtigung einer Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme unterscheiden sich nur wenig. Auch die Silikataufnahme der Diatomeen wird von dem Modell ohne Berücksichtigung der Co-Limitierung bei Phosphatmangel deutlich überschätzt (Abbildung C.13 B, Seite 154).

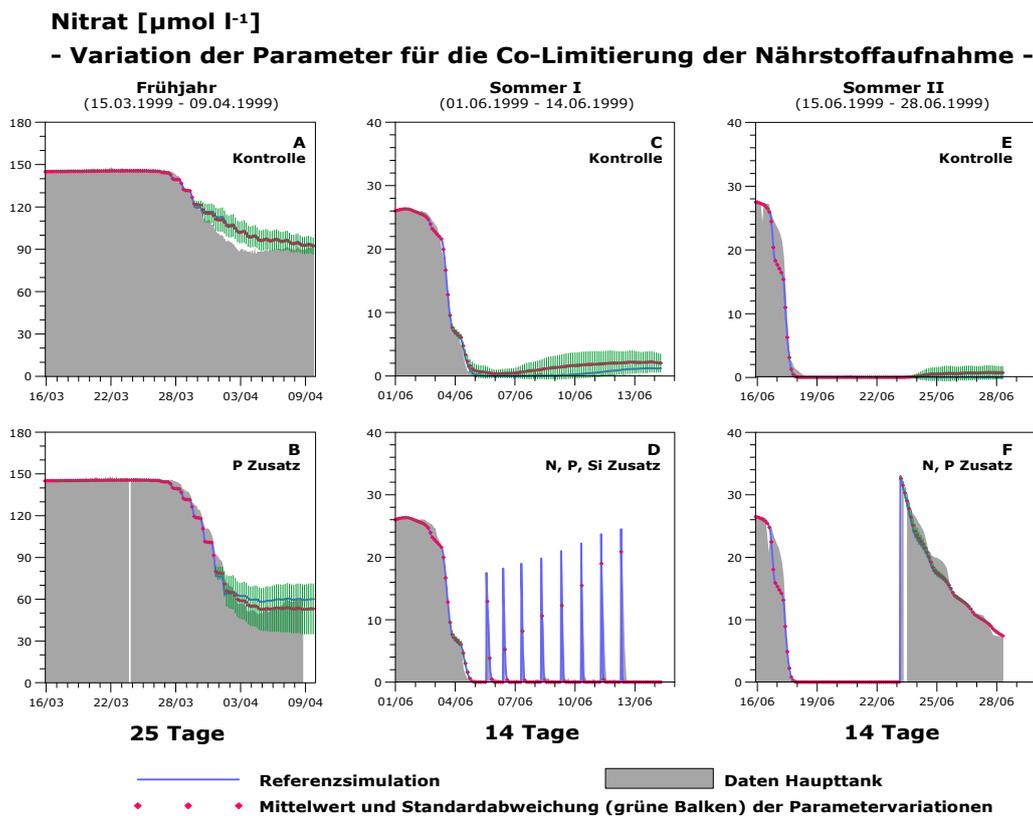


Abbildung 5.6 Simulation der Nitratkonzentration in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente bei Variation der Parameter der Co - Limitierung der Nährstoffaufnahme. Dargestellt sind neben der Referenzsimulation die Mittelwerte und Standardabweichungen von Simulationen, bei denen die Parameter der Co - Limitierung der Nährstoffaufnahme (Intensität der Ressourcenallokation, Seite 32 und Schwellenwert der überproportionalen Phosphataufnahme, Seite 33) um $\pm 40\%$ des Standardparameterwertes variiert wurden. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Die Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme ist jedoch nur ein Effekt des angewendeten Prinzips der Ressourcenallokation. Der gegenteilige Effekt, eine verstärkte Bereit-

stellung von Ressourcen zugunsten des limitierenden Nährstoffs, kann in einem abgeschlossenen System ohne Nährstoffquelle nur eingeschränkt beobachtet werden. Er ist ansatzweise in der Simulation der Silikatsdynamik des gedüngten Ansatzes des ersten Sommerexperiments zu erkennen (Abbildung C.16 B, Seite 157). Die Diatomeen sind hier in erster Linie silikatlimitiert und nehmen die zugesetzte Silikatmenge in den ersten drei Tagen der Düngung (04. – 06. Juni) deutlich schneller auf, wenn die Ressourcenallokation berücksichtigt wird. Diese schnelle Aufnahme wird auch durch die Messdaten belegt.

Die Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme wird durch zwei Parameter, die Intensität der Ressourcenallokation (Seite 32) und den Schwellenwert der überproportionalen Phosphataufnahme (Seite 33), gesteuert. Bei der Untersuchung der Modellsensitivität auf Parameteränderungen wurden beide Parameter in 5 Schritten um $\pm 40\%$ des Standardparameterwertes variiert. Aus den 25 Modellläufen für jeden der 6 Ansätze wurde punktweise der Mittelwert und die Standardabweichung berechnet. Die Ergebnisse in Abbildung 5.6 sowie die Untersuchung weiterer Modellgrößen (Daten nicht gezeigt) belegen, dass das Modell auch hinsichtlich der Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme sehr robust auf Parametervariationen reagiert.

5.4 Silikatsdynamik der Diatomeen

Bei der Berücksichtigung der Kohlenstoffspeicherkapazität der Diatomeen bei Silikatlimitierung in der neuen Modellformulierung handelt es sich faktisch um eine Verdünnung des Systems mit organischem Kohlenstoff. Wird dieser Prozess vernachlässigt, kommt es zu einer deutlichen Unterschätzung des partikulären Kohlenstoffpools (Abbildung 5.7). Hier können die gemessenen Konzentrationen mit der neuen Modellformulierung größtenteils deutlich besser wiedergegeben werden. Abweichungen der Referenzsimulation von den Messdaten im ersten Sommerexperiment wurden in den Abschnitten 4.3, Seite 71 und 4.4, Seite 77 bereits diskutiert. Aus modelltechnischer Sicht ließen sich für den partikulären Kohlenstoff auch mit einem festen, aber geringeren Si:C-Verhältnis ähnlich gute Ergebnisse erzielen wie mit der dynamischen Formulierung. Allerdings würde dann die Abnahme der Konzentration von gelöstem Silikat und der Zeitpunkt der Silikatverarmung im Wasser verspätet von dem Modell wiedergegeben.

Neben dem partikulären Kohlenstoff zeigen auch die anderen Biomassepools wie Chlorophyll *a* und die partikulären Nährstoffe (wenn sie sättigend vorhanden sind) deutlich niedrigere Konzentrationen, wenn ein festes Si:C-Verhältnis angenommen wird (Abbildung C.19 bis Abbildung C.24, ab Seite 162). Als weitere Folge ist, aufgrund der verringerten Nachfrage durch das Phytoplankton, teilweise auch eine Akkumulation von gelösten anorganischen Nährstoffen zu beobachten (z. B. Abbildung C.24, Seite 167). Der Vergleich mit den Messdaten zeigt wiederum, dass auch für diese Modellgrößen die

Berücksichtigung der Kohlenstoffspeicherkapazität der Diatomeen bei Silikatlimitierung die besseren Ergebnisse produziert.

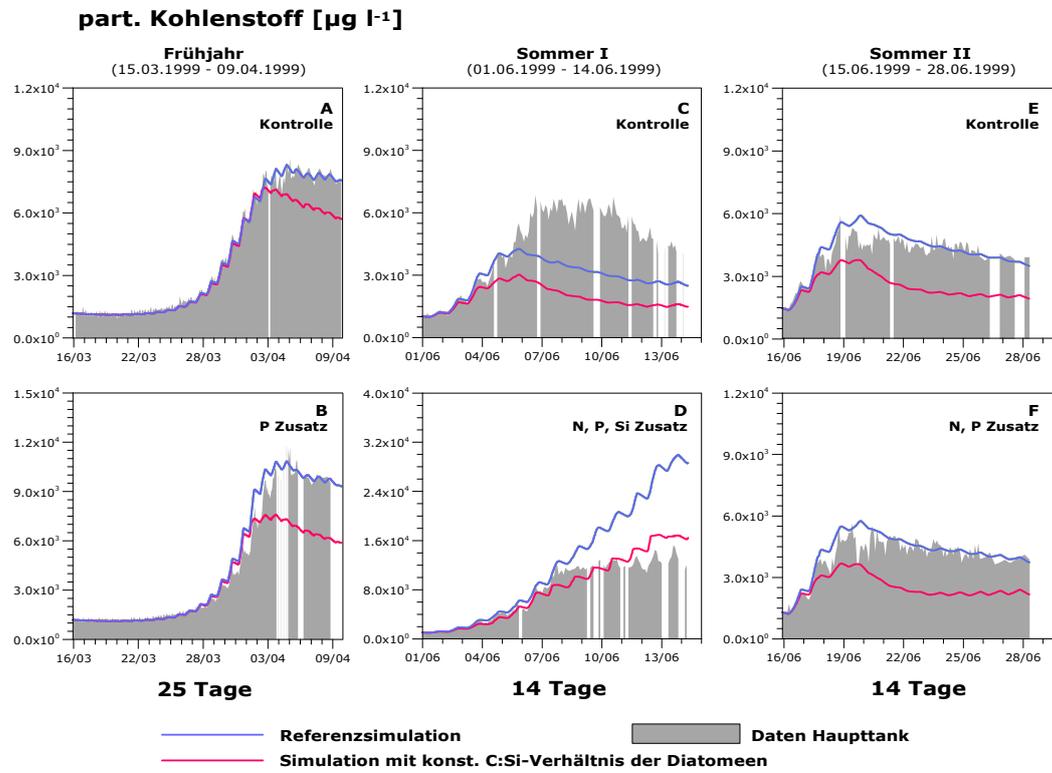


Abbildung 5.7 Vergleich der Konzentration von partikulärem Kohlenstoff in der Referenzsimulation und der Simulation mit konstantem C:Si-Verhältnis der Diatomeen in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Bei der Untersuchung der Modellsensitivität auf Parameteränderungen wurden die Kohlenstoffspeicherkapazität bei Silikatlimitierung (Seite 34) und der Formfaktor der Silikatlimitierung (Seite 34) variiert. Dabei wurde der Formfaktor in 5 Schritten um $\pm 40\%$ des Standardparameterwertes verändert. Die Kohlenstoffspeicherkapazität wurde ebenfalls in 5 Schritten, allerdings unsymmetrisch zwischen $+25\%$ und -75% des Standardparametersatzes variiert, da dieser im Vergleich mit Literaturdaten schon relativ hoch angenommen wurde (HAUG et al., 1973; MYKLESTAD, 1974; HARRISON et al., 1977; GRANUM et al., 2002). Aus den 25 Modellläufen für jeden der 6 Ansätze wurde punktweise der Mittelwert und die Standardabweichung berechnet. Die Ergebnisse sind in Abbildung 5.8 dargestellt und belegen, dass das Modell auch hinsichtlich der Silikatdynamik sehr robust auf Parametervariationen reagiert.

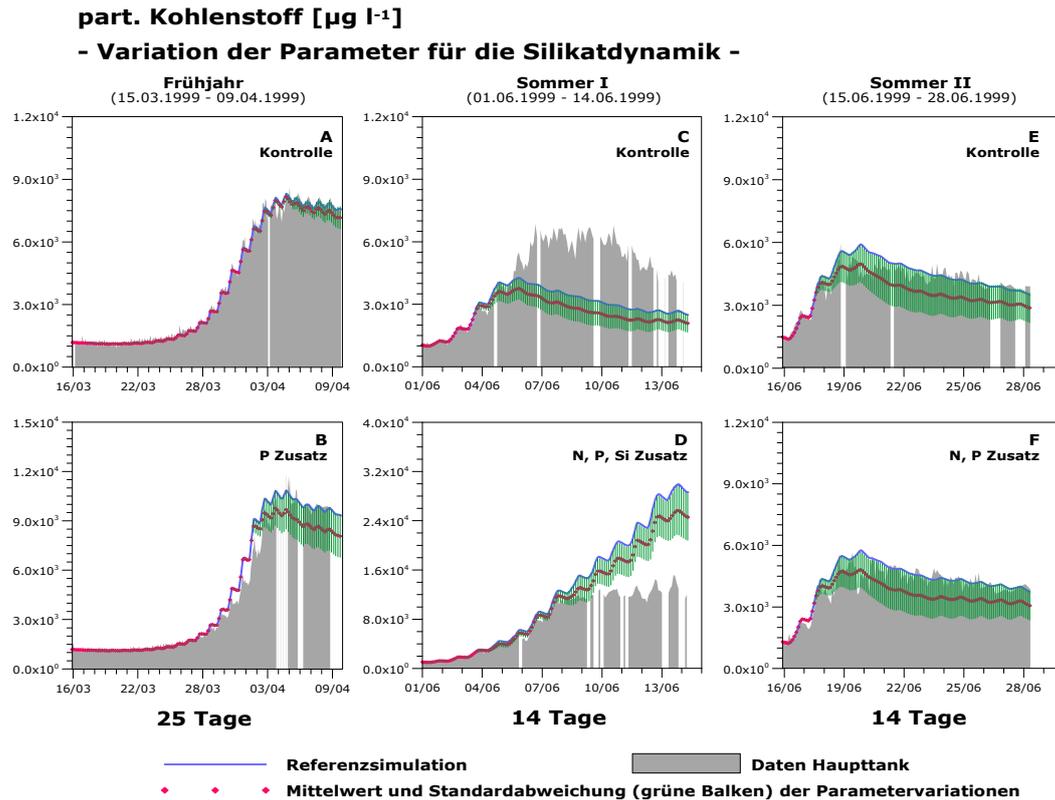


Abbildung 5.8 Simulation der Konzentration von partikulärem Kohlenstoff in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente bei Variation der Parameter der Silikatdynamik. Dargestellt sind neben der Referenzsimulation die Mittelwerte und Standardabweichungen von Simulationen, bei denen die neuen Parameter der Silikatdynamik (Kohlenstoffspeicherkapazität bei Silikatlimitierung, Seite 34 und Formfaktor der Silikatlimitierung, Seite 34) variiert wurden. Hierbei wurde der Formfaktor um $\pm 40\%$ des Standardparameterwertes variiert. Die Kohlenstoffspeicherkapazität wurde unsymmetrisch zwischen $+25$ und -75% des Standardparametersatzes variiert (nähere Erläuterung siehe Text). Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

5.5 Dynamik der Substratqualität

Eine Beurteilung der Modellgüte des neuen Destruentenmoduls ist anhand der vorliegenden experimentellen Daten nur sehr eingeschränkt möglich. Weder für die schwefelstoffassoziierten Bakterien noch für die Substratqualität⁴¹ sind Messdaten aus den Mesokosmosexperimenten verfügbar. Erschwerend kommt hinzu, dass ein Vergleich zwischen alter und neuer Modellformulierung nur auf der Basis der Gesamtbakterienbiomasse (d.h. ohne den Vergleich mit Messdaten) stattfinden kann, da in der alten Mo-

⁴¹ Denkbare Messgrößen für die Substratqualität wären beispielsweise der Reduktionsgrad des Substrats (VALLINO et al., 1996) sowie die Abbaubarkeit (HOPKINSON et al., 2002) oder der Sauerstoffverbrauch (COFFIN et al., 1993) bei Inkubationsexperimenten.

dellbeschreibung nicht zwischen freien und schwebstoffassoziierten Bakterien unterschieden wurde.

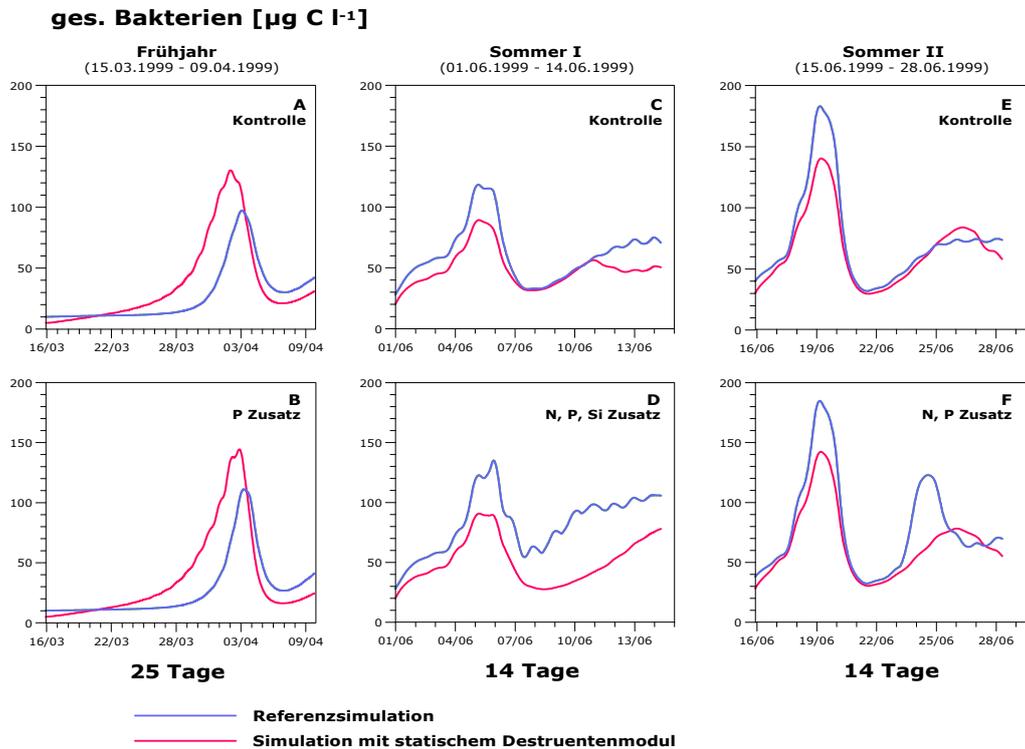


Abbildung 5.9 Vergleich der Abundanz der Gesamtbakterien (freie und partikelassoziierte) in der Referenzsimulation und der Simulation mit statischem Destruentenmodul in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Dieser Vergleich zeigt, dass die Unterschiede zwischen den beiden Modellversionen bezüglich der Gesamtbakterienbiomasse eher gering sind (Abbildung 5.9). Auch die grundlegende Tendenz der neuen Modellversion - ein höherer Umsatz und daraus resultierende geringere Konzentrationen sowohl von gelöstem organischen Material als auch von Detritus bei ähnlichen Biomassen (Abbildung C.25 bis Abbildung C.30, Anhang ab Seite 170) - ist auf eine geringere Wachstumseffizienz bei gleichzeitig erhöhten Wachstumsraten zurückzuführen und damit eher ein Parametrisierungseffekt. Die Unterschiede beider Modellversionen in den Konzentrationen der gelösten organischen Nährstoffe sind darauf zurückzuführen, dass diese Pools in der neuen Formulierung aus einem Kompartiment und in der alten Version des Mesokosmosmodells aus zwei Kompartimenten (labiles und refraktäres gelöstes organisches Material, vergleiche Abschnitt 2.2.2, Seite 16) bestehen. Da für die Bakterien nur der labile Pool direkt verfügbar ist, kommt es zu einer Verzögerung der, in der Referenzsimulation zu beobachtenden, Angleichung der N:P Verhältnisse der Gesamtpools an die N:P Verhältnisse des frisch freigesetzten gelösten organischen Materials (vergleiche Diskussion Seite 74).

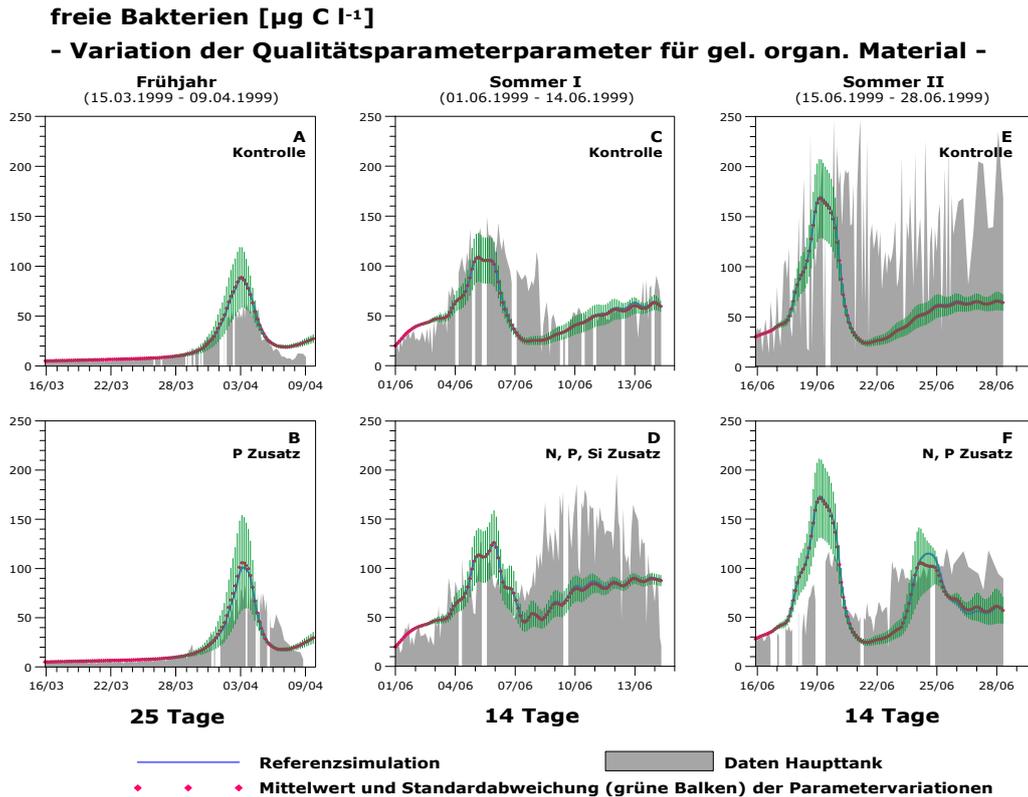


Abbildung 5.10 Simulation der Abundanzen freier Bakterien in allen sechs Ansätzen der Mesokosmosexperimente bei Variation der Qualitätsparameter für gelöstes organisches Material. Dargestellt sind neben der Referenzsimulation die Mittelwerte und Standardabweichungen von Simulationen, bei denen die Qualitätsparameter für gelöstes organisches Material (Tabelle 2.4, Seite 45) um $\pm 40\%$ variiert wurden. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Zur Untersuchung der Sensitivität des Modells auf Parametervariationen wurden die 6 Parameter, die die relativen mittleren Qualitäten des frisch gebildeten gelösten Substrats entsprechend der jeweiligen Entstehungsprozesse charakterisieren (siehe Tabelle 2.4, Seite 45), in 5 Schritten um $\pm 40\%$ des Standardparameterwertes variiert. Dieser symmetrische Variationsbereich ist sinnvoll, da für diese Parameter keine Informationen aus der Literatur oder Erfahrungswerte über einen realistischen Wertebereich vorliegen. Aus den 15625 möglichen Parameterkombinationen wurden 100 zufällig ausgewählt und mit ihnen alle 6 Ansätze der Mesokosmosexperimente simuliert. Die 6 Ensembles aus jeweils 100 Modellläufen wurden statistisch ausgewertet, indem punktweise Mittelwert und Standardabweichung berechnet wurden. Die Ergebnisse sind in Abbildung 5.10 dargestellt. Das Modell erweist sich als sehr robust gegenüber den Parametervariationen, die grundlegende Modelldynamik bleibt vollständig erhalten.

6 Modelldynamik auf kurzen und langen Zeitskalen

Bei der Analyse und Diskussion der Modelldynamik in den vorangehenden Kapiteln standen Zeitskalen von typischen Blütenereignissen, d.h. von wenigen Wochen im Vordergrund. In diesem letzten Kapitel soll die Modelldynamik auf den sehr kurzen Zeitskalen eines Tagesgangs sowie auf den langen Zeitskalen eines Jahresgangs angesprochen werden. Da eine umfassende Analyse und Diskussion dieser kurz- und langfristigen Modelldynamik den Umfang der vorliegenden Arbeit übersteigt, beschränkt sich die folgende Betrachtung beispielhaft auf einige interessante Modellgrößen.

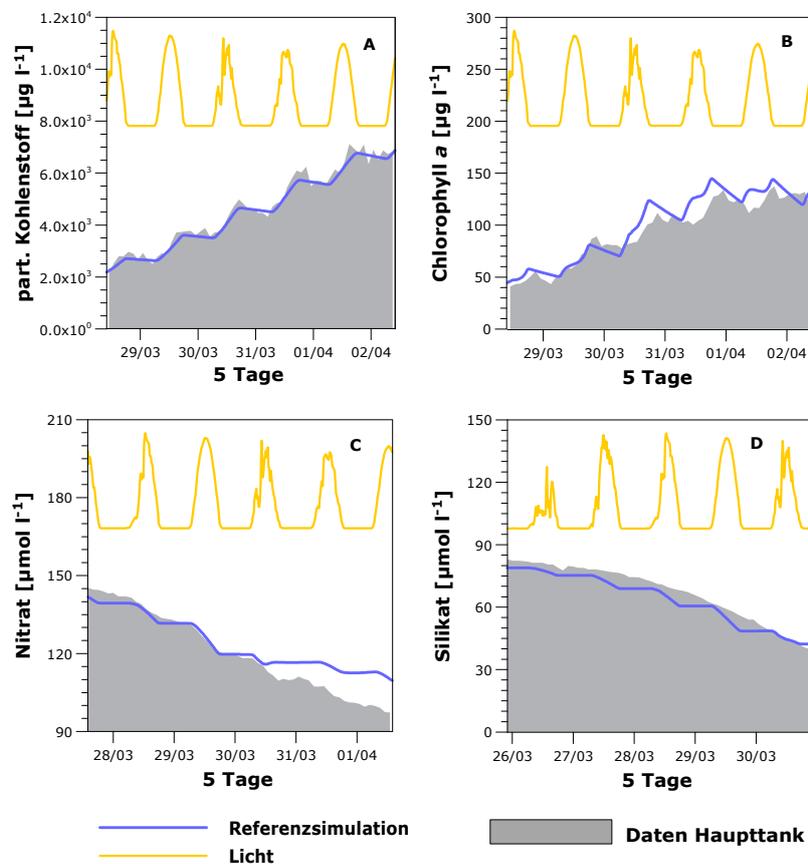


Abbildung 6.1 Beispiele für die diurnale Dynamik in der Referenzsimulation. Aufgetragen ist der Verlauf der Konzentrationen von partikulärem Kohlenstoff, Chlorophyll a, Nitrat und Silikat - jeweils Messdaten und Simulationsergebnisse - über 5 Tage im Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments. Zusätzlich wurde der Lichtantrieb schematisch dargestellt. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

Für die Untersuchung der diurnalen Dynamik können die Simulationsergebnisse und Messdaten der Mesokosmosexperimente herangezogen werden. Beide Datensätze lösen den Tagesgang mit einem Zeitschritt von 2 Stunden (Messdaten) bzw. 0.24 Stunden (Simulation) fein genug auf.

In den Abbildungen in Kapitel 4 (Seiten 58, 66, 72, 78, 84 und 88 sowie jeweils folgende) erkennt man die grundlegende Charakteristik, dass alle betrachteten Größen im Modell außer den heterotrophen Organismen einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Tagesgang zeigen. Das liegt daran, dass die Simulationen der Mesokosmosexperimente, wie auch die Experimente selber, massiv von der Phytoplanktodynamik dominiert werden. Diese wird im Modell durch viele Prozesse beschrieben, die als Funktion der Photosynthese, und damit der Einstrahlung, formuliert wurden. Auch bei einigen experimentellen Messgrößen ist eine ausgeprägte diurnale Dynamik zu erkennen, allerdings selten über den gesamten Experimentzeitraum.

Ein Beispiel, bei dem die diurnale Variation der Messdaten von dem Modell sehr exakt reproduziert wird, ist der partikuläre Kohlenstoff in der exponentiellen Wachstumsphase (Abbildung 6.1 A). Beide Kurven sind sowohl hinsichtlich der Amplitude als auch hinsichtlich der Phasenlage fast deckungsgleich.

Die Messdaten der Chlorophyllkonzentration zeigen während des exponentiellen Wachstums ebenfalls einen ausgeprägten Tagesgang (Abbildung 6.1 B). Dieser wird in der Simulation bezüglich der Amplitude auch recht gut wiedergegeben, allerdings mit einer Phasenverschiebung von ca. 3 bis 5 Stunden. Während der Experimente begann die Chlorophyllsynthese also erst am Vormittag und wurde auch nach Einbruch der Dunkelheit noch einige Stunden fortgesetzt. Das deutet auf das Vorhandensein eines Reservepools hin, der mit einsetzender Photosyntheseaktivität zuerst aufgefüllt wird und dann die Chlorophyllsynthese auch bei Dunkelheit speist.

In der Dynamik der anorganischen Nährstoffe ist eine diurnale Charakteristik in den Simulationsdaten zwar nicht stark, aber doch deutlich und kontinuierlich zu erkennen, da der dominierende Prozess der Nährstoffaufnahme des Phytoplanktons parallel zur Photosynthese stattfindet. Die entsprechenden Messdaten hingegen weisen nur sehr unregelmäßige und schwache (z.B. Nitrat, Abbildung 6.1 C) oder aber gar keine (z.B. Silikat, Abbildung 6.1 D) diurnalen Variationen auf. Die Dynamik der Nährstoffaufnahme scheint also weitgehend oder sogar vollständig von dem Photosyntheseprozess entkoppelt zu sein. Für eine exakte Reproduktion der Messdaten auf diesen kurzen Zeitskalen der diurnalen Dynamik müssten demnach die Prozessformulierungen der Nährstoffaufnahme und der Chlorophyllsynthese entsprechend überarbeitet werden. Bei der Analyse der Modelldynamik auf längeren Zeitskalen wie beispielsweise Blütenereignissen oder Jahrgängen sind diese geringen Abweichungen zwischen Messdaten und Simulationsergebnissen von untergeordneter Bedeutung.

Für die Betrachtung der Modelldynamik im Jahresgang, wurde das Modell-Setup der Referenzsimulation angepasst. Es wird eine, für flache Küstengewässer nicht untypische Wassertiefe von 6 m angenommen. Als Lichtantrieb dient ein Datensatz der täglichen mittleren Einstrahlung während der Photoperiode sowie der Länge der Photoperiode für das Gebiet der Nordsee im Jahre 1995 (PAETSCH und RADACH, 1997). Daraus wird unter Erhaltung der einfallenden Strahlungsenergie der Tagesgang der Einstrahlung berechnet, wie in KOHLMEIER (2004) beschrieben. Der Temperaturantrieb wird durch eine Kosinusfunktion (ein Temperaturtagesgang wird vernachlässigt) mit einem Jahresmittel von 11°C, einer jährlichen Amplitude von 9°C und einem Temperaturminimum Mitte Februar beschrieben. Die Denitrifikation wird in diesem Modell-Setup nicht berücksichtigt. Da die neu entwickelte Formulierung der Destruentendynamik (Kapitel 2.5, Seite 38) anhand der zur Verfügung stehenden Messdaten der Mesokosmosexperimente nicht zufriedenstellend validiert werden konnte, wird für die Betrachtung der saisonalen Dynamik des Jahresgangs die ursprüngliche Formulierung der Basisversion von PEM benutzt (Kapitel 2.2, Seite 12). Dabei wurde, zur Kompensation der fehlenden benthischen Remineralisierungsprozesse, die Umwandlung von refraktärem zu labilem gelöstem organischen Material und damit dessen Verfügbarkeit zur pelagischen Remineralisierung auf 0.05d^{-1} , 0.1d^{-1} bzw. 0.2d^{-1} für Kohlenstoff-, Stickstoff- bzw. Phosphatkomponenten (vergleiche Seite 16) sowie die Silikatremineralisierungsrate auf 0.04d^{-1} erhöht. Nach einer Einschwingphase von 2 Jahren befindet sich das Modell in einem Zustand gleichförmiger Oszillation. Zur Auswertung werden die Simulationsergebnisse des 3. Jahres betrachtet.

Die Beschreibung der Planktodynamik im Jahresgang mit einem 0-dimensionalen Modell ohne Quellen und Senken und ohne Berücksichtigung der gesamten benthischen Remineralisierungsprozesse stellt eine starke Vereinfachung dar, sodass von diesem künstlichen Modellsystem keine exakte Reproduktion der tatsächlichen Jahresdynamik des Planktons in Küstengewässern erwartet werden darf. Gleichwohl ermöglicht dieses System eine erste Einschätzung der Dynamik der neuen Modellformulierungen in einem eingeschwungenen System auf den längeren Zeitskalen eines Jahresgangs. In Abbildung 6.2 sind beispielhaft die Ergebnisse der Phytoplankton- und Nährstoffdynamik der Referenzsimulation dargestellt.

Trotz der vielen Vereinfachungen in PEM sind die Simulationsergebnisse der Phytoplanktodynamik durchaus sinnvoll. Sie sind denen von EcoTIM, einem ebenfalls ERSEM basierten Modell für das Rückseitenwatt von Spiekeroog, sowohl qualitativ als auch quantitativ recht ähnlich (vergleiche KOHLMEIER, 2004, Abb. 6.12, Seite 109), obwohl dieses hochkomplexe Modell räumliche Strukturen, Transport, den Einfluss der Nordsee sowie benthische Prozesse detailliert berücksichtigt. Auffällig ist in Abbildung 6.2 A die sehr frühe Blüte der Diatomeen mit einem Maximum Ende Februar. Eine derart frühe Blüte ist einerseits in Anbetracht der konstant geringen Modellwas-

sertiefe von 6 m nicht unrealistisch und wurde bereits in Flachwassergebieten vor der niederländischen Westküste beobachtet (BEUSEKOM und DIEL-CHRISTIANSEN, 2009). Andererseits bewegt sich das C:Chl *a*-Verhältnis der Diatomeen (Abbildung 6.2 B) im Jahresgang zwischen 15 und 30 $\mu\text{g C } \mu\text{g Chl } a^{-1}$ und ist damit insgesamt relativ gering.

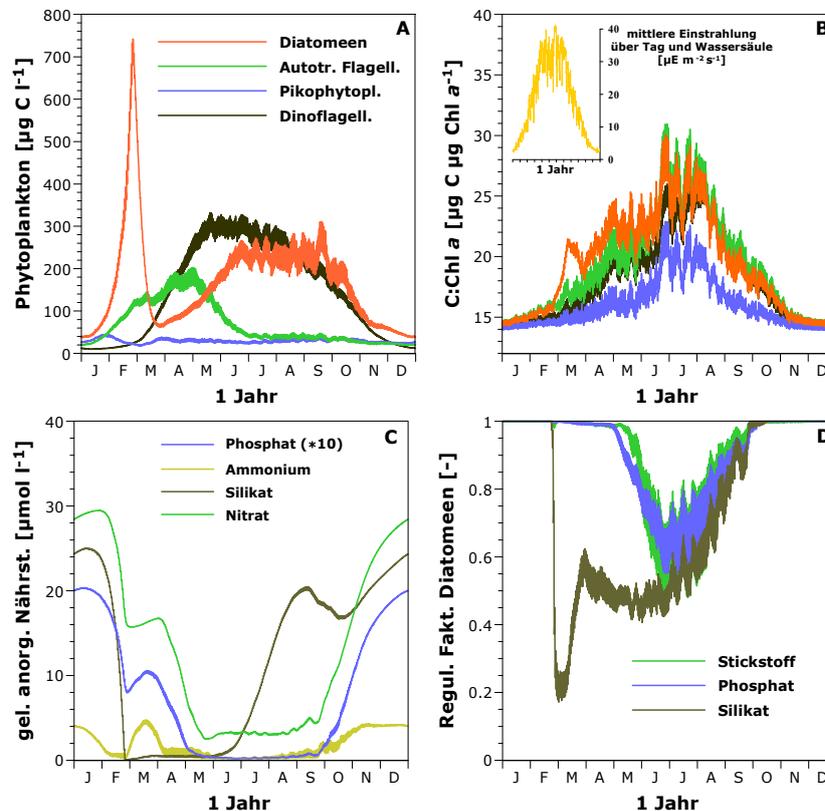


Abbildung 6.2 Jahresgang der Phytoplankton- und Nährstoffdynamik in der Referenzsimulation. Gezeigt wird in Abb. A der Verlauf der Biomassekonzentration der 4 funktionellen Phytoplanktongruppen. In Abb. B ist die saisonale Variation der C : Chl *a* - Verhältnisse der Phytoplanktongruppen sowie in der kleinen eingefügten Abbildung die über Tag und Wassersäule gemittelte photosynthetisch nutzbare Einstrahlung dargestellt. Die Abbildungen C und D zeigen den Jahresgang der gelösten anorganischen Nährstoffe und die sich daraus für die Diatomeen ergebenden Nährstofflimitierungsfaktoren.

Der Chlorophyllgehalt der Diatomeen ist somit entsprechend hoch und ermöglicht eine frühe Blüte trotz geringer Einstrahlungsintensitäten. Die Amplitude der saisonalen C:Chl *a*-Variabilität von 15 $\mu\text{g C } \mu\text{g Chl } a^{-1}$ erscheint bei erster Betrachtung gering, bewegt sich aber, unter Berücksichtigung der Jahresamplitude der über Tag und Wassersäule gemittelten photosynthetisch nutzbaren Einstrahlungsintensität von ca. 35 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$, durchaus in einem sinnvollen Bereich. In Untersuchungen an 16 verschiedenen Phy-

toplanktonspezies wurden typische Werte von 0.1 bis 1.0 (g C m² s) (g Chl *a* μE)⁻¹ für die Änderung des C:Chl *a*-Verhältnisses in Abhängigkeit der Einstrahlung dokumentiert (GEIDER, 1987). Ändert man in dem Modell-Setup Wassertiefe und Attenuationskoeffizient derart, dass die Jahresamplitude der über Tag und Wassersäule gemittelten photosynthetisch nutzbaren Einstrahlungsintensität ca. 220 μE m⁻² s⁻¹ beträgt⁴², erhöht sich die Amplitude der saisonalen C:Chl *a*-Variabilität auf 140 μg C μg Chl *a*⁻¹ (Daten nicht gezeigt).

Die simulierte Jahresdynamik der gelösten anorganischen Nährstoffe (Abbildung 6.2 C) zeigt zum Teil einen typischen Verlauf (vergleiche KOHLMEIER, 2004, Abb. 6.5, Seite 104), wie z.B. der durch die Frühjahrsblüte bedingte Abfall der Konzentrationen. Dabei setzt die Silikatzehrung zuerst ein und beendet die Frühjahrsblüte der Diatomeen (Abbildung 6.2 D). Die Blüte der autotrophen Flagellaten und der Dinoflagellaten wird im Mai durch Phosphatmangel beendet. Die Reihenfolge der Nährstofflimitierungen ist durch die frei gewählte Gesamtmenge der jeweiligen Nährstoffe im System definiert, wurde aber nicht an irgendein konkretes Nährstoffszenario angepasst. Aufgrund der Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme ist die Nitrat- und Silikataufnahme durch den herrschenden Phosphatmangel gehemmt. Als Folge sind die Diatomeen im Sommer zusätzlich stickstoff- und silikatlimitiert, obwohl Nitrat nicht vollständig aufgezehrt ist und die Silikatkonzentration ab Juli wieder ansteigt. Dieser sehr steile Wiederanstieg der Silikatkonzentration sowie vermutlich auch das relativ späte Ansteigen der Phosphat- und Nitratkonzentrationen ist auf die Vernachlässigung der benthischen Remineralisierungsprozesse zurückzuführen. Das in den Schalen der Diatomeen gebundene Silikat sinkt ab, wird insbesondere in küstennahen Gebieten mit geringen Wassertiefen zu einem erheblichen Anteil im Benthos remineralisiert und dadurch zeitverzögert durch diffusiven und/oder advektiven Transport wieder an das Pelagial abgegeben, wohingegen es in dem Jahresgang-Setup von PEM direkt im Pelagial mit einer relativ hohen Rate remineralisiert wird, um eine ausreichende Silikatversorgung der Diatomeen sicherzustellen. Phosphat wird im Benthos durch die Adsorption hauptsächlich an Eisen(III)-Oxi-Hydroxide zurückgehalten, solange eine genügend große oxische Zone in den oberen Sedimentschichten vorhanden ist (BOERS et al., 1998). Nimmt die Dicke dieser oxischen Schicht z.B. durch verstärkte mikrobielle Aktivität in Folge eines erhöhten Eintrags von detritischem Material in den Sommermonaten ab, kommt es zu einem erhöhten Ausstrom von Phosphat aus dem Sediment (RUARDIJ und VAN RAAPHORST, 1995).

⁴² Diese Amplitude liegt in der typischen Größenordnung der Einstrahlungsvariation in Laborexperimenten zur Photoakklimatisation (BEHRENFELD et al., 2002).

Es bleibt festzustellen, dass die in diesem Kapitel gezeigten Simulationsergebnisse letztlich nur als ein erster Schritt zum Verständnis der Dynamik der neuen Modellformulierungen auf saisonalen Zeitskalen verstanden werden können. Die ersten Ergebnisse sind sehr vielversprechend, aber für eine umfassende Beurteilung des Potentials des Modells zur Reproduktion und Erklärung von Felddaten sind weitere Untersuchungen über die Dynamik der neuen Modellbeschreibung innerhalb der Struktur großskaliger Ökosystemmodelle wie ERSEM oder EcoTm zwingend notwendig.

7 Schlussbetrachtung und Ausblick

Die Zielsetzung der vorliegenden Arbeit war die Überprüfung und Weiterentwicklung der Beschreibung der biogeochemischen Dynamik im pelagischen Teil von ERSEM hinsichtlich kleiner und mittlerer Zeitskalen, wie beispielsweise ein Tagesgang oder Blütenereignisse (mehrere Tage bis wenige Wochen). Die Grundlage hierfür bildet ein umfassender Datensatz mehrerer Mesokosmosexperimente, in denen, bei unterschiedlichen Lichtbedingungen und Nährstoffverhältnissen, die Dynamik vieler physikalischer, biologischer und chemischer Messgrößen mit einer zeitlichen Auflösung von zwei Stunden über mehrere Wochen verfolgt wurde. Basierend auf den Prozessbeschreibungen in ERSEM wurde das Mesokosmosmodell PEM entwickelt, dessen 0-dimensionaler, abgeschlossener Aufbau die Überlagerung der ökosystemaren Eigendynamik durch Transportprozesse sowie die Einflüsse unsicherer Randbedingungen ausschließt. Durch den Vergleich der experimentellen Daten mit den Simulationsergebnissen konnten Schlüsselprozesse bzw. Prozessbereiche identifiziert werden, die eine Überarbeitung oder sogar Neuformulierung erforderten.

Anhand dieser Ergebnisse wurde die Beschreibung des Primärproduktionsmoduls in weiten Teilen neu entwickelt. Die Chlorophylldynamik wurde von der Kohlenstoffdynamik des Phytoplanktons entkoppelt und als Funktion von Einstrahlungsintensität und Nährstoffversorgung beschrieben. Dabei geht die entwickelte Prozessbeschreibung über die typische Beschreibung der C:Chl *a*-Variabilität in Ökosystemmodellen -meist nach GEIDER et al. (1997), z.B. in BLACKFORD et al. (2004) oder VICHI et al. (2007)-deutlich hinaus, da diese zu träge reagiert, um die in den Experimenten beobachtete Chlorophylldynamik zu reproduzieren. Insbesondere die Berücksichtigung eines schnellen Zerfallsprozesses und die resultierenden hohen Umsatzraten konnten die Ergebnisse erheblich verbessern. Außerdem sei die größtenteils akkurate Wiedergabe der Dynamik der anorganischen Nährstoffe erwähnt, die nur durch die Berücksichtigung einer Co-Limitierung der Aufnahme eines Nährstoffs durch den Mangel an einem anderen Nährstoff möglich wurde. Weiterhin hat die Berücksichtigung der Kohlenstoffspeicherkapazität der Diatomeen bei Silikatlimitierung sowie die Limitierung der Kohlenstofffixierung durch Nährstoffmangel deutlich zur Verbesserung der Modellergebnisse beigetragen.

Neben der Primärproduktionsdynamik wurde auch die Destruentendynamik überarbeitet und in weiten Teilen neu formuliert. In der neuen Modellversion wird zwischen freien und schwebstoffassoziierten Bakterien unterschieden, Migrationsprozesse zwischen beiden Habitaten bleiben jedoch bisher unberücksichtigt. Die Wachstumseffizienz einer Bakteriengruppe wird als Funktion der mittleren Qualität des genutzten Substrats (gelöstes organisches Material bzw. Detritus) berechnet. Diese mittlere Qualität wird

dynamisch anhand einer Exponentialverteilung beschrieben, wobei davon ausgegangen wird, dass die mittlere Qualität zum einen durch den Herkunftsprozess des frisch gebildeten Substrats, zum anderen durch den bakteriellen Umsatz selbst reguliert wird.

Probleme, die bisher nicht zufriedenstellend gelöst werden konnten, treten im Wesentlichen nur in der Dynamik der gelösten organischen Komponenten auf. So wird die Konzentration von gelöstem organischen Kohlenstoff nur in der Simulation des Kontrollansatzes des ersten Sommerexperiments zufriedenstellend abgebildet. In den Simulationen dreier anderer Ansätze wird ein starker Anstieg der Konzentration bei einsetzender Nährstofflimitierung des Phytoplanktons vorhergesagt, der in den Experimenten in keiner Weise beobachtet wurde. Es kann aus den vorliegenden Informationen nicht zweifelsfrei geschlossen werden, ob hierfür ein fehlender Regulationsmechanismus auf der Seite der Produzenten (Phytoplankton) oder auf der Konsumentenseite (Bakterien) verantwortlich ist. Verschiedene Abschätzungen und Modelltests lassen jedoch vermuten, dass in erster Linie die Exkretion des Phytoplanktons bei Nährstofflimitierung überschätzt wird. Auch die Dynamik der Phosphat- und Stickstoffkomponenten des gelösten organischen Materials wird von dem Modell nur teilweise zufriedenstellend wiedergegeben. Die Modellannahme, dass die Menge der umgesetzten gelösten organischen Nährstoffe proportional an den Umsatz des gelösten organischen Kohlenstoffs gekoppelt ist, kann durch die Experimente nicht bestätigt werden. Stattdessen wird deutlich, dass die Bakterien zum einen bei Nährstoffmangel die nährstoffreichen Komponenten des gelösten organischen Materials, zum anderen aber auch gezielt kohlenstoffreiche Komponenten bevorzugt aufnehmen können. Hier sind weitere Untersuchungen über die Selektivität bei der Substrataufnahme durch Bakterien notwendig, um die Prozessbeschreibungen entsprechend parametrisieren zu können.

Die während der Experimente beobachtete Dynamik der freien Bakterien wird von dem Modell größtenteils gut reproduziert. Leider kann die neu entwickelte Formulierung der Destruentendynamik anhand der zur Verfügung stehenden Messdaten der Mesokosmosexperimente nur eingeschränkt beurteilt werden. Weder für die schwebstoffassoziierten Bakterien, noch für die Substratqualität oder Wachstumseffizienz sind Messdaten aus den Mesokosmosexperimenten verfügbar. Aus anderen, in der Literatur dokumentierte Untersuchungen (DEL GIORGIO und COLE, 1998; RIEMANN et al., 2000), kann jedoch abgeleitet werden, dass sich die simulierte Dynamik in der richtigen Größenordnung bewegt. Hier sind weitere Untersuchungen zur Validierung der Prozessbeschreibungen notwendig, insbesondere im Hinblick auf Migrationsprozesse zwischen beiden Bakteriengruppen, aber auch hinsichtlich der Wechselwirkung zwischen Substratqualität und bakterieller Aktivität. In diesem Zusammenhang sollte auch der Einfluss von Aggregationsprozessen auf die Destruentendynamik, aber auch umgekehrt der Einfluss der bakteriellen Aktivität auf die Schwebstoffdynamik analysiert werden, da diese

Prozesse die biogeochemische Dynamik in der Wassersäule maßgeblich beeinflussen können (SIMON et al., 2002).

Insgesamt zeigt der Vergleich zwischen den Messdaten der Mesokosmosexperimente und den Simulationsergebnissen der Referenzversion von PEM, dass das Modell in der Lage ist, die in den Mesokosmosexperimenten beobachtete Planktodynamik bei unterschiedlichen Licht-, Temperatur- und Nährstoffregimes sehr gut abzubilden. Die Konzentrationen von Chlorophyll und den partikulären Fraktionen von Kohlenstoff, Stickstoff und Phosphat, sowie die der gelösten anorganischen Nährstoffe werden meist sowohl qualitativ als auch quantitativ überaus exakt reproduziert. Die neu entwickelten Modellformulierungen leisten hierzu einen erheblichen Beitrag, was durch den Vergleich der Ergebnisse der alten und neuen Modellversion mit den Messdaten demonstriert wurde. In einer Sensitivitätsanalyse konnte gezeigt werden, dass alle neuen Prozessbeschreibungen durchaus robust auf Parametervariationen reagieren. Die absolute Größe der betrachteten Modellvariablen ändert sich zwar, aber die grundlegende Dynamik bleibt vollständig erhalten.

Betrachtet man bei dem Vergleich von Modellergebnissen und Messdaten die diurnale Dynamik, so fällt auf, dass die meisten der betrachteten Größen im Modell einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Tagesgang zeigen. In den Messdaten ist eine ausgeprägte diurnale Dynamik jedoch nur bei einigen Größen zu erkennen, obwohl die Systemdynamik in den Experimenten, genau wie in den Simulationen, massiv von der Phytoplanktodynamik dominiert wurde. Während beispielsweise die Konzentration von partikulärem Kohlenstoff und von Chlorophyll *a* in den Messdaten einen ausgeprägten Tagesgang zeigen, welcher im Modell – abgesehen von einer Phasenverschiebung von ca. 3 bis 5 Stunden in der Chlorophylldynamik – auch sehr gut abgebildet wird, weist die Nährstoffdynamik (gelöste anorganische wie auch partikuläre Fraktionen) fast keine diurnalen Variationen auf. Die Dynamik der Nährstoffaufnahme scheint also weitestgehend von dem Photosyntheseprozess entkoppelt zu sein. Für eine exakte Reproduktion der Messdaten auf diesen kurzen Zeitskalen der diurnalen Dynamik müssten demnach die Prozessformulierungen der Nährstoffaufnahme und der Chlorophyllsynthese entsprechend überarbeitet werden. Bei der Analyse der Modelldynamik auf längeren Zeitskalen wie beispielsweise Blütenereignissen oder Jahresgängen sind diese geringen Abweichungen zwischen Messdaten und Simulationsergebnissen jedoch von untergeordneter Bedeutung.

Ein erster Einblick in die Dynamik der neuen Modellformulierungen auf den längeren Zeitskalen eines eingeschwungenen Jahresgangs zeigt, dass trotz der massiven Vereinfachungen dieses 0-dimensionalen Ansatzes ohne Transport, Quellen und Senken und ohne Berücksichtigung der gesamten benthischen Remineralisierungsprozesse durchaus sinnvolle Ergebnisse hinsichtlich der Phytoplanktodynamik und der Variabilität des

C:Chl *a*-Verhältnisses erzielt werden können. Die Nährstoffdynamik weist den typischen Abfall der Konzentrationen mit der Diatomeenblüte im Frühjahr auf, jedoch macht sich hier die Vernachlässigung der bentischen Remineralisierungsprozesse deutlich durch einen zu steilen Anstieg der Silikatkonzentration im Sommer und einen zu späten Anstieg der Phosphatkonzentrationen im Herbst bemerkbar. Die Simulation eines Jahresgangs mit PEM kann letztlich auch nur als ein erster Schritt zum Verständnis der Dynamik der neuen Modellformulierungen auf saisonalen Zeitskalen verstanden werden. Für eine umfassende Beurteilung des Potentials der neuen Modellbeschreibung zur Reproduktion und Erklärung von Felddaten sind weitere Untersuchungen über die Dynamik der neuen Modellbeschreibung innerhalb der Struktur großskaliger Ökosystemmodelle wie ERSEM oder EcoTiM dringend notwendig.

Die in dieser Arbeit untersuchten Prozesse betreffen in erster Linie die Nährstoff- und Lichtabhängigkeit des Phytoplanktons sowie die Remineralisierung organischen Materials und sind insbesondere in nährstoffreichen und vielfach trüben Küstengewässern wie z.B. Wattgebieten von großer Bedeutung. Sie betreffen jedoch ebenso die Remineralisierungsprozesse in der Wassersäule des offenen Meeres sowie die Kohlenstofffixierung in der euphotischen Zone der Ozeane, die wiederum den Export von gebundenem Kohlenstoff in tiefe Wasserschichten, die sogenannte Biologische Pumpe, antreibt. Insofern können die entwickelten Modellformulierungen in Zukunft auch in diesem Kontext einen Beitrag zum besseren Verständnis des globalen Kohlenstoffkreislaufs leisten, da sie zentrale Prozesse eines Mechanismus beschreiben, der eine potentielle Langzeitsenke für atmosphärisches Kohlendioxid darstellt.

Literatur

- ADIR, N., ZER, H., SHOCHAT, S., and OHAD, I. 2003. Photoinhibition - a historical perspective. *Photosynthesis Research*. 76:343-370.
- AGREN, G. I. 2004. The C : N : P stoichiometry of autotrophs - theory and observations. *Ecology Letters*. 7:185-191.
- AKSNES, D. L., and EGGE, J. K. 1991. A theoretical model for nutrient uptake in phytoplankton. *Marine Ecology Progress Series*. 70:65-72.
- AMON, R. M. W., and BENNER, R. 1996. Bacterial utilization of different size classes of dissolved organic matter. *Limnology and Oceanography*. 41:41-51.
- ARMSTRONG, F. A. J., STEARNS, C. R., and STRICKLAND, D. H. 1967. The measurement of upwelling and subsequent biological processes by means of the Technicon Auto Analyzer and associated equipment. *Deep-Sea Research*. 14:381-389.
- ARO, E. M., VIRGIN, I., and ANDERSSON, B. 1993. Photoinhibition of Photosystem-2 - Inactivation, Protein Damage and Turnover. *Biochimica Et Biophysica Acta*. 1143:113-134.
- ARRIGO, K. R. 2005. Marine microorganisms and global nutrient cycles. *Nature*. 437:349-355.
- AZUA, I., UNANUE, M., AYO, B., ARTOLOZAGA, I., ARRIETA, J. M., and IRIBERRI, J. 2003. Influence of organic matter quality in the cleavage of polymers by marine bacterial communities. *Journal of Plankton Research*. 25:1451-1460.
- BAKLOUTI, M., DIAZ, F., PINAZO, C., FAURE, V., and QUEGUINER, B. 2006. Investigation of mechanistic formulations depicting phytoplankton dynamics for models of marine pelagic ecosystems and description of a new model. *Progress in Oceanography*. 71:1-33.
- BANSE, K. 1977. Determining the carbon-to-chlorophyll ratio of natural phytoplankton. *Marine Biology*. 41:199-212.
- BANSE, K. 1982. Experimental marine ecosystem enclosures in a historical perspective, p. 10-24. In: *Marine mesocosms, biological and chemical research in experimental ecosystems*. Grice, G. D. and Reeve, M. R. (eds.). Springer Verlag, Berlin Heidelberg.

- BARETTA-BEKKER, J. G., BARETTA, J. W., and EBENHOEH, W. 1997. Microbial dynamics in the marine ecosystem model ERSEM II with decoupled carbon assimilation and nutrient uptake. *Journal of Sea Research*. 38:195-211.
- BARETTA-BEKKER, J. G., BARETTA, J. W., HANSEN, A. S., and RIEMANN, B. 1998. An improved model of carbon and nutrient dynamics in the microbial food web in marine enclosures. *Aquatic Microbial Ecology*. 14:91-108.
- BARETTA-BEKKER, J. G., BARETTA, J. W., and KOCH RASMUSSEN, E. 1995. The microbial food web in the European Regional Seas Ecosystem Model. *Netherlands Journal of Sea Research*. 33:363-379.
- BARETTA-BEKKER, J. G., RIEMANN, B., BARETTA, J. W., and KOCH RASMUSSEN, E. 1994. Testing the microbial loop concept by comparing mesocosm data with results from a dynamical simulation model. *Marine ecology progress series*. 106:187-198.
- BARETTA, J. W., EBENHOEH, W., and RUARDIJ, P. 1995. The European Regional Seas Ecosystem Model, a complex marine ecosystem model. *Netherlands Journal of Sea Research*. 33:233-246.
- BARETTA, J. W., and RUARDIJ, P. 1988. Modelling the ecosystem of the Ems Estuary, p. 1-353. In: *Tidal flat estuaries*. Springer-Verlag, Heidelberg.
- BAUMERT, H. 1996. On the theory of photosynthesis and growth in phytoplankton. Part 1: Light limitation and constant temperature. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*. 81:109-139.
- BEHRENFELD, M. J., BALE, A. J., KOLBER, Z. S., AIKEN, J., and FALKOWSKI, P. G. 1996. Confirmation of iron limitation of phytoplankton photosynthesis in the equatorial Pacific Ocean. *Nature*. 383:508-511.
- BEHRENFELD, M. J., MARANON, E., SIEGEL, D. A., and HOOKER, S. B. 2002. Photoacclimation and nutrient-based model of light-saturated photosynthesis for quantifying oceanic primary production. *Marine ecology progress series*. 228:103-117.
- BERGES, J. A., and FALKOWSKI, P. G. 1998. Physiological stress and cell death in marine phytoplankton: Induction of proteases in response to nitrogen or light limitation. *Limnology and Oceanography*. 43:129-135.
- BEUSEKOM, J. E. E. v., and DIEL-CHRISTIANSEN, S. 2009. Global change and the biogeochemistry of the North Sea: the possible role of phytoplankton and phytoplankton grazing. *International Journal of Earth Sciences*. 98:269-280.

- BIDLE, K. D., and AZAM, F. 1999. Accelerated dissolution of diatom silica by marine bacterial assemblages. *Nature*. 397:508-512.
- BILLEN, G., and LANCELOT, C. 1988. Modelling benthic nitrogen cycling in temperate coastal ecosystems, p. 343-378. In: *Nitrogen cycling in coastal marine ecosystems*. Blackburn, T. H. and Sorensen, J. (eds.). Wiley & Sons Ltd.
- BLACKFORD, J. C. 1997. An analysis of benthic biological dynamics in a North Sea ecosystem model. *Journal of Sea Research*. 38:213-230.
- BLACKFORD, J. C. 2002. The Influence of Microphytobenthos on the Northern Adriatic Ecosystem: a Modelling Study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science [Estuar. Coast. Shelf Sci.]*. 55:109-123.
- BLACKFORD, J. C., ALLEN, J. I., and GILBERT, F. J. 2004. Ecosystem dynamics at six contrasting sites: a generic modelling study. *Journal of Marine Systems*. 52:191-215.
- BLACKFORD, J. C., and BURKILL, P. H. 2002. Planktonic community structure and carbon cycling in the Arabian Sea as a result of monsoonal forcing: the application of a generic model. *Journal of marine systems [J. Mar. Syst.]*. 36:3-4.
- BOCCI, L., VICARI, D., and VICHI, M. 2006. A mixture model for the classification of three-way proximity data. *Computational Statistics & Data Analysis*. 50:1625-1654.
- BOERS, P. C. M., VAN RAAPHORST, W., and VAN DER MOLEN, D. T. 1998. Phosphorus retention in sediments. *Water Science and Technology*. 37:31-39.
- BROCKMANN, U. H., EBERLEIN, K., JUNGE, H. D., TRAGESER, H., and TRAHMS, K. J. 1974. Simple foil tanks for in situ plankton investigation. *Marine Biology*. 24:163-166.
- BROEKHUIZEN, N., HEATH, M. R., HAY, S. J., and GURNEY, W. S. C. 1995. Modelling the dynamics of the North Sea's mesozooplankton. *Netherlands Journal of Sea Research*. 33:381-406.
- BUCCIARELLI, E., and SUNDA, W. G. 2003. Influence of CO₂, nitrate, phosphate, and silicate limitation on intracellular dimethylsulfoniopropionate in batch cultures of the coastal diatom *Thalassiosira pseudonana*. *Limnology and Oceanography*. 48:2256-2265.
- CLAQUIN, P., and MARTIN-JEZEQUEL, V. 2002. Uncoupling of silicon compared with carbon and nitrogen metabolisms and the role of the cell cycle in continuous cultu-

- res of *Thalassiosira pseudonana* (Bacillariophyceae) under light, nitrogen, and phosphorus control. *Journal of Phycology*. 38:922-930.
- COFFIN, R. B., CONNOLLY, J. P., and HARRIS, P. S. 1993. Availability of dissolved organic carbon to bacterioplankton examined by oxygen utilization. *Marine ecology progress series*. Oldendorf [MAR. ECOL. PROG. SER.]. 101:9-22.
- CUSHING, D. H. 1959. The seasonal variation in oceanic production as a problem in population dynamics. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer*. 24:455-464.
- DAVIDSON, K., and GURNEY, W. S. C. 1999. An investigation of non-steady-state algal growth. II. Mathematical modelling of co-nutrient-limited algal growth. *Journal of Plankton Research*. 21:839-858.
- DAVIDSON, K., WOOD, G., JOHN, E. H., and FLYNN, K. J. 1999. An investigation of non-steady-state algal growth. I. An experimental model ecosystem. *Journal of Plankton Research [J. Plankton Res.]*. 21:811-837.
- DE VRIES, F. W. T. P., BRUNSTING, A. H. M., and VAN LAAR, H. H. 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis a quantitative approach. *Journal of Theoretical Biology*. 45:339-377.
- DEL GIORGIO, P. A., and COLE, J. J. 1998. Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 29:503-541.
- DROOP, M. R. 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae. *Journal of Phycology*. 9:264-272.
- DÜRSELEN, C. D. persönliche Mitteilung. AquaEcology, Marie-Curie-Staße 1, 26129 Oldenburg, Germany. AquaEcology, Marie-Curie-Staße 1, 26129 Oldenburg, Germany.
- DÜRSELEN, C. D., RAABE, T., and BROCKMANN, U. unpublizierte Daten. AquaEcology, Marie-Curie-Staße 1, 26129 Oldenburg, Germany.
- EBENHÖH, W., BARETTA-BEKKER, J. G., and BARETTA, J. W. 1997. The primary production module in the marine ecosystem model ERSEM II, with emphasis on the light forcing. *Journal of Sea Research*. 38:173-193.
- EBENHÖH, W., KOHLMEIER, C., and RADFORD, P. J. 1995. The benthic biological sub-model in the European Regional Seas Ecosystem Model. *Netherlands Journal of Sea Research*. 33:423-452.

- EBERLEIN, K., and HAMMER, K. D. 1980. Automatic determination of total carbohydrates in sea water. *Z. Anal. Chem.* 301:17-19.
- EBERLEIN, K., and KATTNER, G. 1987. Automatic method for the determination of ortho-phosphate and total dissolved phosphorus in the marine environment. *Z. Anal. Chem.* 326:354-357.
- FALKOWSKI, P. G., SUKENIK, A., and HERZIG, R. 1989. Nitrogen Limitation in *Isochrysis-Galbana* (Haptophyceae) .2. Relative Abundance of Chloroplast Proteins. *Journal of Phycology.* 25:471-478.
- FASHAM, M. J. R., HOLLIGAN, P. M., and PUGH, P. R. 1983. The Spatial and Temporal Development of the Spring Phytoplankton Bloom in the Celtic Sea, April 1979. *Progress in Oceanography.* 12:87-145.
- FEHLING, J., DAVIDSON, K., BOLCH, C. J., and BATES, S. S. 2004. Growth and domoic acid production by *Pseudo-nitzschia seriata* (Bacillariophyceae) under phosphate and silicate limitation. *Journal of Phycology.* 40:674-683.
- FENNEL, W. 1995. A model of the yearly cycle of nutrients and plankton in the Baltic Sea. *Journal of Marine Systems.* 6:313-329.
- FLEMING, R. H. 1939. The control of diatom populations by grazing. *Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer.* 14:210-227.
- FLYNN, K. J. 2001. A mechanistic model for describing dynamic multi-nutrient, light, temperature interactions in phytoplankton. *Journal of Plankton Research [J. Plankton Res.]*. 23:977-997.
- FLYNN, K. J., and FLYNN, K. 1997. Release of nitrite by marine dinoflagellates: Development of a mathematical simulation. *Marine Biology.* 130:455-470.
- FLYNN, K. J., and HIPKIN, C. 1999. Interactions between iron, light, ammonium, and nitrate: Insights from the construction of a dynamic model of algal physiology. *Journal of Phycology [J. Phycol.]*. 35:1171-1190.
- FLYNN, K. J., MARSHALL, H., and GEIDER, R. J. 2001. A comparison of two N-irradiance interaction models of phytoplankton growth. *Limnology and Oceanography [Limnol. Oceanogr.]*. 46:1794-1802.
- FLYNN, K. J., and MARTIN-JEZEQUEL, V. 2000. Modelling Si-N-limited growth of diatoms. *Journal of Plankton Research.* 22:447-472.

- GEIDER, R. J. 1987. Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: Implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytologist*. 106:1-34.
- GEIDER, R. J., LA ROCHE, J., GREENE, R. M., and OLAIZOLA, M. 1993. Response of the photosynthetic apparatus of *Phaeodactylum tricornutum* (Bacillariophyceae) to nitrate, phosphate, or iron starvation. *Journal of Phycology* [*J. PHYCOL.*]. 29:755-766.
- GEIDER, R. J., and MACINTYRE, H. L. 2007. Physiology and Biochemistry of Photosynthesis and Algal Carbon Acquisition, p. 44-77. *In: Phytoplankton Productivity*. Peter J. le B. Williams, D. N. T. C. S. R. (ed.).
- GEIDER, R. J., MACINTYRE, H. L., GRAZIANO, L. M., and MCKAY, R. M. L. 1998a. Responses of the photosynthetic apparatus of *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae) to nitrogen and phosphorus limitation. *European Journal of Phycology*. 33:315-332.
- GEIDER, R. J., MACINTYRE, H. L., and KANA, T. M. 1996. A dynamic model of photoadaptation in phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 41:1-15.
- GEIDER, R. J., MACINTYRE, H. L., and KANA, T. M. 1997. Dynamic model of phytoplankton growth and acclimation: Responses of the balanced growth rate and the chlorophyll a: Carbon ratio to light, nutrient-limitation and temperature. *Marine Ecology Progress Series*. 148:1-3.
- GEIDER, R. J., MACINTYRE, H. L., and KANA, T. M. 1998b. A dynamic regulatory model of phytoplanktonic acclimation to light, nutrients, and temperature. *Limnology and Oceanography*. 43:679-694.
- GIARDI, M. T., MASOJIDEK, J., and GODDE, D. 1997. Effects of abiotic stresses on the turnover of the D-1 reaction centre II protein. *Physiologia Plantarum*. 101:635-642.
- GOLDMAN, J. C., CARON, D. A., and DENNETT, M. R. 1987. Regulation of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by substrate C:N ratio. *Limnology and Oceanography* [*Limnol. Oceanogr.*]. 32:1239-1252.
- GOLDMAN, J. C., and DENNETT, M. R. 1991. Ammonium Regeneration and Carbon Utilization by Marine-Bacteria Grown on Mixed Substrates. *Marine Biology*. 109:369-378.
- GOLDMAN, J. C., and DENNETT, M. R. 2000. Growth of marine bacteria in batch and continuous culture under carbon and nitrogen limitation. *Limnology and Oceanography*. 45:789-800.

- GONG, H., and OHAD, I. 1991. The Pq/Pqh2 Ratio and Occupancy of Photosystem-Ii-Qb Site by Plastoquinone Control the Degradation of D1 Protein During Photoinhibition In vivo. *Journal of Biological Chemistry*. 266:21293-21299.
- GRANUM, E., KIRKVOLD, S., and MYKLESTAD, S. M. 2002. Cellular and extracellular production of carbohydrates and amino acids by the marine diatom *Skeletonema costatum*: diel variations and effects of N depletion. *Marine Ecology-Progress Series*. 242:83-94.
- GRASSHOFF, K., EHRHARDT, M., and KREMLING, K. 1983. *Methods of seawater analysis*. Verlag Chemie, Weinheim (Frg).
- GROSSART, H. P., BRINKHOFF, T., MARTENS, T., DUERSELEN, C., LIEBEZEIT, G., and SIMON, M. 2004. Tidal dynamics of dissolved and particulate matter and bacteria in a tidal flat ecosystem in spring and fall. *Limnology and Oceanography*. 49:2212-2222.
- GRUMBACH, K. H., LICHTENTHALER, H. K., and ERISMANN, K. H. 1978. Incorporation of Co-14(2) in Photosynthetic Pigments of *Chlorella-Pyrenoidosa*. *Planta*. 140:37-43.
- HAMBERG, F. 1996. *CEMoS, eine Programmierumgebung zur Simulation komplexer Modelle*. Master Thesis at dep. Mathematik. Carl von Ossietzky Universitaet, Oldenburg, Germany.
- HARRISON, P. J., CONWAY, H. L., HOLMES, R. W., and DAVIS, C. O. 1977. Marine Diatoms Grown in Chemostats under Silicate or Ammonium Limitation .3. Cellular Chemical Composition and Morphology of *Chaetoceros-Debilis*, *Skeletonema-Costatum*, and *Thalassiosira-Gravida*. *Marine Biology*. 43:19-31.
- HAUG, A., MYKLESTAD, S., and SAKSHAUG, E. 1973. Studies on the phytoplankton ecology of the Trondheimsfjord. I. The chemical composition of phytoplankton populations. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 11:15-26.
- HEALEY, F. P., and HENDZEL, L. L. 1975. Effect of Phosphorus Deficiency on 2 Algae Growing in Chemostats. *Journal of Phycology*. 11:303-309.
- HEIJNEN, J. J., and VANDIJKEN, J. P. 1992. In Search of a Thermodynamic Description of Biomass Yields for the Chemotropic Growth of Microorganisms. *Biotechnology and Bioengineering*. 39:833-858.
- HOPKINSON, B. M., MITCHELL, G., REYNOLDS, R. A., WANG, H., SELPH, K. E., MEASURES, C. I., HEWES, C. D., HOLM-HANSEN, O., and BARBEAU, K. A. 2007. Iron limitation across chlorophyll gradients in the southern Drake Passage: Phy-

- toplankton responses to iron addition and photosynthetic indicators of iron stress. *Limnology and Oceanography*. 52:2540-2554.
- HOPKINSON, C. S., and VALLINO, J. J. 2005. Efficient export of carbon to the deep ocean through dissolved organic matter. *Nature*. 433:142-145.
- HOPKINSON, C. S., VALLINO, J. J., and NOLIN, A. 2002. Decomposition of dissolved organic matter from the continental margin. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography*. 49:4461-4478.
- INTERNATIONAL COUNCIL FOR THE EXPLORATION OF THE SEA. 1983. Flushing times of the North Sea. In: *ICES Cooperative Research Report, 123: p.125*.
- KANA, T. M., GEIDER, R. J., and CRITCHLEY, C. 1997. Regulation of photosynthetic pigments in micro-algae by multiple environmental factors: a dynamic balance hypothesis. *New Phytologist*. 137:629-638.
- KATTNER, G., and BROCKMANN, U. H. 1980. Semiautomated Methods for the Determination of Particulate Phosphorus in the Marine-Environment. *Fresenius Zeitschrift Fur Analytische Chemie*. 301:14-16.
- KIØRBOE, T. 2000. Colonization of marine snow aggregates by invertebrate zooplankton: Abundance, scaling, and possible role. *Limnology and Oceanography*. 45:479-484.
- KIRCHMAN, D. L. 1990. Limitation of Bacterial-Growth by Dissolved Organic-Matter in the Sub-Arctic Pacific. *Marine Ecology-Progress Series*. 62:47-54.
- KISHI, M., and IKEDA, S. 1986. Population dynamics of "red tide" organisms in eutrophicated coastal waters: Numerical experiment of phytoplankton bloom in the East Seto Inland Sea, Japan. *Ecological Modelling*. 31:145-174.
- KLAUSMEIER, C. A., LITCHMAN, E., and LEVIN, S. A. 2007. A model of flexible uptake of two essential resources. *Journal of Theoretical Biology*. 246:278-289.
- KOHL, J. G., and NICKLISCH, A. 1988. *Ökophysiologie der Algen*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- KOHLER, P., and WIRTZ, K. W. 2002. Linear understanding of a huge aquatic ecosystem model using a group-collecting sensitivity analysis. *Environmental Modelling & Software*. 17:613-625.

- KOHLMEIER, C. 2004. *Modellierung des Spiekerooger Rückseitenwatts mit einem gekoppelten Euler-Lagrange-odell auf der Basis von ERSEM*. PhD Thesis at dep. Mathematics. Carl von Ossietzky Universitaet, Oldenburg, Germany.
- KOHLMEIER, C., and EBENHOEH, W. 1995. The Stabilizing Role of Cannibalism in a Predator-Prey System. *Bulletin of Mathematical Biology*. 57:401-411.
- KOHLMEIER, C., and EBENHOEH, W. 2006. Modelling the ecosystem dynamics and nutrient cycling of the Spiekeroog back barrier system with a coupled Euler-Lagrange model on the base of ERSEM. *Ecological Modelling*.
- KOHLMEIER, C., and EBENHOEH, W. 2007. Modelling the ecosystem dynamics and nutrient cycling of the Spiekeroog back barrier system with a coupled Euler-Lagrange model on the base of ERSEM. *Ecological Modelling*.
- KOHLMEIER, C., and HAMBERG, F. 1996. MoViE , a visualization environment for analysing complex ecosystem models. *Detailed scientific report of ERSEM II, August 1996*. section 4.5.
- KOHLMEIER, C., and HAMBERG, F. 2008. CEvoS: CEMoS Evolutionary System. *Technical User's Manual*. University of Oldenburg, Germany.
- KOLBER, Z., ZEHR, J., and FALKOWSKI, P. 1988. Effects of Growth Irradiance and Nitrogen Limitation on Photosynthetic Energy-Conversion in Photosystem-II. *Plant Physiology*. 88:923-929.
- KOROLEFF, F. 1969. Direct detection of ammonia in natural waters as indophenol blue. *In: Coun.Meet. Sea, I. C. E.* (ed.). ICES.
- KOROLEFF, F. 1976a. Determination of total and organic nitrogen, p. 167-176. *In: Methods of seawater analysis*. Grasshoff, K. (ed.). Verlag Chemie, Weinheim.
- KOROLEFF, F. 1976b. Determination of total phosphorus, p. 123-125. *In: Methods of seawater analysis*. Grasshoff, K. (ed.). Verlag Chemie, Weinheim.
- KRIVTSOV, V., BELLINGER, E. G., and SIGEE, D. C. 2000. Changes in the elemental composition of *Asterionella formosa* during the diatom spring bloom. *Journal of Plankton Research*. 22:169-184.
- LAANE, R. 1980. Conservative Behavior of Dissolved Organic-Carbon in the Ems-Dollart Estuary and the Western Wadden Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*. 14:192-199.

- LALLI, C. M. 1990. *Enclosed experimental marine ecosystems: a review and recommendations*. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- LAMPERT, W., and SOMMER, U. 1993. *Limnökologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- LANCELOT, C., BILLEN, G., VETH, C., BECQUEVORT, S., and MATHOT, S. 1991. Modeling Carbon Cycling through Phytoplankton and Microbes in the Scotia-Weddell Sea Area During Sea Ice Retreat. *Marine Chemistry*. 35:305-324.
- LASSEN, H., and NIELSEN, P. B. 1972. Simple mathematical model for the primary production as a function of the phosphate concentration and incoming solar energy applied to the North Sea. ICES CM L:6.
- LAWS, E. A. 1991. Photosynthetic Quotients, New Production and Net Community Production in the Open Ocean. *Deep-Sea Research Part a-Oceanographic Research Papers*. 38:143-167.
- LAWSON, L. M., HOFMANN, E. E., and SPITZ, Y. H. 1996. Time series sampling and data assimilation in a simple marine ecosystem model. *Deep-Sea Research Part Ii-Topical Studies in Oceanography*. 43:625-651.
- LEE, S., and FUHRMAN, J. A. 1987. Relationships between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. *Applied and Environmental Microbiology*. 53:1298-1303.
- LIPPEMEIER, S., HARTIG, P., and COLIJN, F. 1999. Direct impact of silicate on the photosynthetic performance of the diatom *Thalassiosira weissflogii* assessed by on- and off-line PAM fluorescence measurements. *J. Plankton Res.* 21:269-283.
- LITCHMAN, E., STEINER, D., and BOSSARD, P. 2003. Photosynthetic and growth responses of three freshwater algae to phosphorus limitation and daylength. *Freshwater Biology*. 48:2141-2148.
- LUNAU, M., LEMKE, A., DELLWIG, O., and SIMON, M. 2006. Physical and biogeochemical controls of microaggregate dynamics in a tidally affected coastal ecosystem. *Limnology and Oceanography*. 51:847-859.
- LUNAU, M., LEMKE, A., WALTHER, K., MARTENS-HABBENA, W., and SIMON, M. 2005. An improved method for counting bacteria from sediments and turbid environments by epifluorescence microscopy. *Environmental Microbiology*. 7:961-968.

- LUTZ, V. A., SATHYENDRANATH, S., HEAD, E. J. H., and LIE, W. K. W. 2003. Variability in pigment composition and optical characteristics of phytoplankton in the Labrador Sea and the Central North Atlantic. *Marine Ecology-Progress Series*. 260:1-18.
- MACINTYRE, H. L., KANA, T. M., ANNING, T., and GEIDER, R. J. 2002. Photoacclimation of photosynthesis irradiance response curves and photosynthetic pigments in microalgae and cyanobacteria. *Journal of Phycology*. 38:17-38.
- MARTIN-JEZEQUEL, V., HILDEBRAND, M., and BRZEZINSKI, M. A. 2000. Silicon metabolism in diatoms: implications for growth. *Journal of Phycology*. 36:821-840.
- MEYER, J. L. 1994. The Microbial Loop in Flowing Waters. *Microbial Ecology*. 28:195-199.
- MINKEVIC, I., and EROSHIN, V. K. 1973. Productivity and Heat Generation of Fermentation under Oxygen Limitation. *Folia Microbiologica*. 18:376-385.
- MOLDAENKE, C., VANSELOW, K. H., and HANSEN, U. P. 1995. The 1-Hz Fluorometer - a New Approach to Fast and Sensitive Long-Term Studies of Active Chlorophyll and Environmental-Influences. *Helgolander Meeresuntersuchungen*. 49:785-796.
- MOLL, A. 1995. Regionale Differenzierung der Primaerproduktion in der Nordsee: Untersuchungen mit einem drei-dimensionalen Modell. *Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung der Universität Hamburg. Reihe B. Ozeanographie*. 19:151 pp.
- MONBETT, P., MCKELVIE, I. D., SAEFUMILLAH, A., and WORSFOLD, P. J. 2007. A protocol to assess the enzymatic release of dissolved organic phosphorus species in waters under environmentally relevant conditions. *Environmental Science & Technology*. 41:7479-7485.
- MONTAGNES, D. J. S., and FRANKLIN, D. J. 2001. Effect of temperature on diatom volume, growth rate, and carbon and nitrogen content: Reconsidering some paradigms. *Limnology and Oceanography*. 46:2008-2018.
- MOORE, C. M., SUGGETT, D. J., HICKMAN, A. E., KIM, Y. N., TWEDDLE, J. F., SHARPLES, J., GEIDER, R. J., and HOLLIGAN, P. M. 2006. Phytoplankton photoacclimation and photoadaptation in response to environmental gradients in a shelf sea. *Limnology and Oceanography*. 51:936-949.
- MORIN, A., LAMOUREUX, W., and BUSNARDA, J. 1999. Empirical models predicting primary productivity from chlorophyll a and water temperature for stream periphyton and lake and ocean phytoplankton. *Journal of the North American Benthological Society*. 18:299-307.

- MURPHY, J., and RILEY, J. P. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta*. 27:31-36.
- MYKLESTAD, S. 1974. Production of carbohydrates by marine planktonic diatoms. 1. Comparison of nine different species in culture. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 15:261-274.
- MYKLESTAD, S. 1977. Production of carbohydrates by marine planktonic diatoms. II. Influence of the N/P ratio in the growth medium on the assimilation ratio, growth rate, and production of cellular and extracellular carbohydrates by *Chaetoceros affinis* var. *willei* (Gran) Hustedt and *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 29:161-179.
- MYKLESTAD, S., and HAUG, A. 1972. Production of carbohydrates by the marine diatom *Chaetoceros affinis* var. *willei* (Gran) Hustedt. I. Effect of the concentration of nutrients in the culture medium. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 9:125-136.
- OHAD, I., ADIR, N., KOIKE, H., KYLE, D. J., and INOUE, Y. 1990. Mechanism of Photoinhibition In vivo - a Reversible Light-Induced Conformational Change of Reaction Center-Ii Is Related to an Irreversible Modification of the D1-Protein. *Journal of Biological Chemistry*. 265:1972-1979.
- PAASCHE, E. 1980. Silicon Content of 5 Marine Plankton Diatom Species Measured with a Rapid Filter Method. *Limnology and Oceanography*. 25:474-480.
- PAETSCH, J., and RADACH, G. 1997. Long-term simulation of the eutrophication of the North Sea: Temporal development of nutrients, chlorophyll and primary production in comparison to observations. *Journal of Sea Research*. 38:275-310.
- PETIHAKIS, G., TRIANTAFYLLOU, G., KORRES, G., POLLANI, G., and HOTEIT, I. 2006. Eastern Mediterranean biogeochemical flux model: simulations of the pelagic ecosystem. *Ocean Science Discussions*. 3:1349-1398.
- PICHOT, G., and RUNFOLA, Y. 1976. Mathematical model of the nitrogen cycle in the Southern Bight of the North Sea, p. 467-476. In: *10th European Symposium on Marine Biology*. Persoone, G. and Jaspers, E. (eds.), Ostende, Belgium.
- PORTER, K. G., and FEIG, Y. S. 1980. The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and Oceanography*. 25:943-948.
- PROCTOR, L. M., and FUHRMAN, J. A. 1990. Viral mortality of marine bacteria and cyanobacteria. *Nature*. 343:60-62.

- RADACH, G., and MAIER-REIMER, E. 1975. The vertical structure of phytoplankton growth dynamics - a mathematical model. *Mem. Soc. Roy. des Sciences de Liège*. 7(6):113-146.
- RADACH, G., and MOLL, A. 2006. Review of three-dimensional ecological modelling related to the North Sea shelf system - part 2: model validation and data needs. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*. 44.
- RADFORD, P. J. 1979. The role of a General Ecosystem Model of the Bristol Channel and Severn Estuary (GEMBASE), p. 40–46. *In: Tidal power and estuary management*. Severn, R. T., Dineley, D. L., and Hawker, L. E. (eds.). Scientifica, Bristol.
- RAVEN, J. A., and GEIDER, R. J. 1988. Temperature and algal growth. *New Phytologist*. 110:441-461.
- REINTHALER, T., and HERNDL, G. J. 2005. Seasonal dynamics of bacterial growth efficiencies in relation to phytoplankton in the southern North Sea. *Aquatic Microbial Ecology*. 39:7-16.
- REN, L. 2002. *Biogeochemical conversion of nitrogen in enclosed pelagic coastal ecosystems of the German bight : mesocosm and modelling studies*. PhD Thesis at dep. Geowissenschaften. Universität Hamburg, Hamburg.
- RIEBESELL, U., WOLFGLADROW, D. A., and SMETACEK, V. 1993. Carbon-Dioxide Limitation of Marine-Phytoplankton Growth-Rates. *Nature*. 361:249-251.
- RIEMANN, L., STEWARD, G. F., and AZAM, F. 2000. Dynamics of bacterial community composition and activity during a mesocosm diatom bloom. *Applied and Environmental Microbiology*. 66:578-587.
- RILEY, G. A. 1946. Factors Controlling Phytoplankton Populations on Georges Bank. *Journal of Marine Research*. 6:54-73.
- RILEY, G. A., STOMMEL, H., and BUMPUS, D. F. 1949. Quantitative ecology of the plankton of the western North Atlantic. *Bulletin of the Bingham Oceanographic Collection*. 12:1-169.
- RIPER, D. M., OWENS, T. G., and FALKOWSKI, P. G. 1979. Chlorophyll Turnover in Skeletonema-Costatum, a Marine Plankton Diatom. *Plant Physiology*. 64:49-54.
- RIVKIN, R. B. 1990. Photoadaptation in Marine-Phytoplankton - Variations in Ribulose 1,5-Bisphosphate Activity. *Marine Ecology-Progress Series*. 62:61-72.

- ROELS, J. A. 1980. Application of Macroscopic Principles to Microbial-Metabolism. *Biotechnology and Bioengineering*. 22:2457-2514.
- RUARDIJ, P., and VAN RAAPHORST, W. 1995. Benthic nutrient regeneration in the ERSEM ecosystem model of the North Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*. 33:453-483.
- SAITO, M. A., GOEPFERT, T. J., and RITT, J. T. 2008. Some thoughts on the concept of colimitation: Three definitions and the importance of bioavailability. *Limnology and Oceanography*. 53:276-290.
- SAKSHAUG, E., BRICAUD, A., DANDONNEAU, Y., FALKOWSKI, P. G., KIEFER, D. A., LEGENDRE, L., MOREL, A., PARSLOW, J., and TAKAHASHI, M. 1997. Parameters of photosynthesis: definitions, theory and interpretation of results. *Journal of Plankton Research*. 19:1637-1670.
- SENF, W. H. 1978. Dependence of Light-Saturated Rates of Algal Photosynthesis on Intracellular Concentrations of Phosphorus. *Limnology and Oceanography*. 23:709-718.
- SIMON, M., GROSSART, H. P., SCHWEITZER, B., and PLOUG, H. 2002. Microbial ecology of organic aggregates in aquatic ecosystems. *Aquatic Microbial Ecology*. 28:175-211.
- SKOGEN, M. D. 1993. *A user's guide to NORWECOM, the Norwegian ecological model system*.
- SOMMER, U. 1998. *Biologische Meereskunde*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- SOSIK, H. M., and OLSON, R. J. 2002. Phytoplankton and iron limitation of photosynthetic efficiency in the Southern Ocean during late summer. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers*. 49:1195-1216.
- STAVENA, J., KOURAFALOU, V., and TSIARAS, K. 2003. *Modelling the seasonal cycle of the Northwestern Black Sea ecosystem*. Ncmr, [Athens (Greece)].
- STEELE, A. K. 1958. Plant production in the northern North Sea. *Marine research*. 7:1-36.
- STEELE, J. H. 1974. *The structure of marine ecosystems*. Blackwell Sci. Publ, Oxford.
- STEELE, J. H., and BAIRD, I. E. 1962. Further relations between primary production, chlorophyll, and particulate carbon. *Limnology and Oceanography [Limnol. Oceanogr.]*. 7:42-47.
- STERNER, R. W., and ELSER, J. 2002. *Ecological Stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere*. Princeton University Press.

- TALLING, J. F. 1957. PHOTOSYNTHETIC CHARACTERISTICS OF SOME FRESHWATER PLANKTON DIATOMS IN RELATION TO UNDERWATER RADIATION. *New Phytologist*. 56:29-50.
- TERRY, K. L. 1982. Nitrate and Phosphate-Uptake Interactions in a Marine Prymnesiophyte. *Journal of Phycology*. 18:79-86.
- TETT, P., COTTRELL, J. C., TREW, D. O., and WOOD, B. J. B. 1975. Phosphorus Quota and Chlorophyll - Carbon Ratio in Marine Phytoplankton. *Limnology and Oceanography*. 20:587-603.
- TRANVIK, L. J. 1990. Bacterioplankton Growth on Fractions of Dissolved Organic-Carbon of Different Molecular-Weights from Humic and Clear Waters. *Applied and Environmental Microbiology*. 56:1672-1677.
- TULONEN, T., SALONEN, K., and ARVOLA, L. 1992. Effects of Different Molecular-Weight Fractions of Dissolved Organic-Matter on the Growth of Bacteria, Algae and Protozoa from a Highly Humic Lake. *Hydrobiologia*. 229:239-252.
- UNANUE, M., AYO, B., AZUA, I., BARCINA, I., and IRIBERRI, J. 1992. Temporal variability of attached and free-living bacteria in coastal waters. *Microbial ecology*. 23:27-39.
- VALLINO, J. J., HOPKINSON, C. S., and HOBBI, J. E. 1996. Modeling bacterial utilization of dissolved organic matter: Optimization replaces monod growth kinetics. *Limnology and Oceanography*. 41:1591-1609.
- VAN HEEMST, J. D. H., MEGENS, L., HATCHER, P. G., and DE LEEUW, J. W. 2000. Nature, origin and average age of estuarine ultrafiltered dissolved organic matter as determined by molecular and carbon isotope characterization. *Organic Geochemistry*. 31:847-857.
- VARELA, R. A., CRUZADO, A., and GABALDON, J. E. 1995. Modelling primary production in the North Sea using the European Regional Seas Ecosystem Model. *Netherlands Journal of Sea Research*. 33:337-361.
- VICHI, M. 2002. *Predictability Studies of Coastal Marine Ecosystem Behavior*. PhD Thesis at dep. Bio-, Geo- und Umweltwissenschaften. Carl von Ossietzky Universitaet, Oldenburg, Germany.
- VICHI, M., PINARDI, N., and MASINA, S. 2007. A generalized model of pelagic biogeochemistry for the global ocean ecosystem. Part I: Theory. *Journal of Marine Systems*. 64:89-109.

- VICHI, M., RUARDIJ, P., and BARETTA, J. W. 2004. Link or sink: a modelling interpretation of the open Baltic biogeochemistry. *Biogeosciences*. 1:79-100.
- VICHI, M., ZAVATARELLI, M., and PINARDI, N. 1998. Seasonal modulation of microbially mediated carbon fluxes in the northern Adriatic Sea - a model study. *Fisheries Oceanography*. 7:182-190.
- WEBB, W. L., NEWTON, M., and STARR, D. 1974. Carbon-Dioxide Exchange of Alnus-Rubra - Mathematical-Model. *Oecologia*. 17:281-291.
- WORSFOLD, P. J., GIMBERT, L. J., MANKASINGH, U., OMAKA, O. N., HANRAHAN, G., GARDOLINSKI, P., HAYGARTH, P. M., TURNER, B. L., KEITH-ROACH, M. J., and MCKELVIE, I. D. 2005. Sampling, sample treatment and quality assurance issues for the determination of phosphorus species in natural waters and soils. *Talanta*. 66:273-293.

Anhang

A Parameterlisten

A.1 Phytoplankton

Tabelle A.1 Standardparametersatz des Primärproduktionsmoduls. Der Parametername ist in der Standard-ERSEM-Notation angegeben. X bezeichnet die funktionellen Phytoplanktongruppen P1 (Diatomeen), P2 (Autotrophe Nanoflagellaten), P3 (Pikophytoplankton) and P4 (Dinoflagellaten).

NAME	BESCHREIBUNG	EINHETT	P1	P2	P3	P4
q10X\$	Spez. Q10 Wert	-	1.7	1.7	1.7	1.7
sum_X\$	Max. C Assimilationsrate	d ⁻¹	2.8	2.3	3.5	1.5
pu_raX\$	Aktivitätsrespiration	-	0.45	0.4	0.6	0.4
srs_X\$	Basalrespirationsrate	d ⁻¹	0.05	0.05	0.05	0.05
pu_eaX\$	Aktivitätsexkretion	-	0.15	0.15	0.15	0.15
sdo_X\$	Grundlysisrate	d ⁻¹	0.1	0.1	0.1	0.1
sddo_X\$	Dichteabh. Lysisrate	m ⁻³ (d mg C) ⁻¹	-	-	-	0.0006
usXc\$	C:chl <i>a</i> Verhältnis	mg Chl <i>a</i> (mg C) ⁻¹	30.0	40.0	40.0	40.0
qnmXc\$	Max. N:C Verhältnis	mmol N (mg C) ⁻¹	0.013	0.013	0.031	0.013
qnlmXc\$	Standard N:C Verhältnis	mmol N (mg C) ⁻¹	0.008	0.008	0.008	0.008
qnlXc\$	Min. N:C Verhältnis	mmol N (mg C) ⁻¹	0.005	0.005	0.005	0.005
quXn3\$	Affinität für Nitrat	(mg C) ⁻¹ d ⁻¹	0.005	0.005	0.005	0.005
quXn4\$	Affinität für Amonium	(mg C) ⁻¹ d ⁻¹	0.02	0.02	0.02	0.02
qpmXc\$	Max. P:C Verhältnis	mmol P (mg C) ⁻¹	0.0009	0.0009	0.0009	0.0009
qplmXc\$	Standard P:C Verhältnis	mmol P (mg C) ⁻¹	0.0005	0.0005	0.0005	0.0005
qplXc\$	Min. P:C Verhältnis	mmol P (mg C) ⁻¹	0.0001	0.0001	0.0001	0.0001
qurXp\$	Affinität für Phosphat	(mg C) ⁻¹ d ⁻¹	0.0025	0.0025	0.0025	0.0025
qs_Xc\$	Standard Si:C Verhältnis	mmol Si (mg C) ⁻¹	0.0135	-	-	-
chXs\$	Halbsättigungskonstante der Silikat Limitierung	mmol Si m ⁻³	1.0	-	-	-

A.2 Zooplankton und Bakterioplankton

Tabelle A.2 Standardparametersatz des Sekundärproduktions- und Destruentenmoduls. Der Parametername ist in der Standard-ERSEM-Notation angegeben. X bezeichnet die funktionellen Gruppen Z4 (Mesozooplankton), Z5 (Mikrozooplankton), Z6 (Heterotrophe Nanoflagellaten) und B1 (Bakterioplankton).

NAME	BESCHREIBUNG	EINHEIT	Z4	Z5	Z6	B1
q10X\$	Spez. Q10 Wert	-	1.7	1.7	1.7	3
vumX\$	Spez. Filtrationsvolumen	m ³ (mg C) ⁻¹ d ⁻¹	0.007	-	-	-
tauX\$	handling time	d	0.3	-	-	-
sumX\$	Max. Aufnahme	d ⁻¹	-	1.5	3.8	5.0
chuXc\$	Halbsättigungskonstante Prädation	mg C m ⁻³	-	100	150	-
min- foodX\$	Halbsättigungskonstante Präferenzfaktoren	mg C m ⁻³	-	50	50	-
puX\$	Assimilationseffizienz	-	0.3	0.3	0.4	0.2
srsX\$	Basalrespirationsrate	d ⁻¹	0.03	0.02	0.05	0.1
pu_eaX\$	Exkretionsanteil	-	0.3	0.5	0.5	-
pe_R1X\$	Gelöster Teil der Exkretion	-	-	0.5	0.5	-
sdX\$	Mortalitätsrate	d ⁻¹	0.02	0.05	0.05	0.05
sddX\$	Dichteabh. Mortalitätsrate Top-Predator	m ³ (mg C) ⁻¹ d ⁻¹	0.015	-	-	-
qpmXc\$	Max. P:C Verhältnis	mmol P (mg C) ⁻¹	0.0015	0.0015	0.0015	0.0025
chXp\$	Halbsättigungskonstante P Aufnahme	mmol P m ⁻³	-	-	-	0.5
qnmXc\$	Max. N:C Verhältnis	mmol N (mg C) ⁻¹	0.015	0.015	0.015	0.022
chXn\$	Halbsättigungskonstante N Aufnahme	mmol N m ⁻³	-	-	-	1

B Externer Antrieb der Mesokosmossimulationen

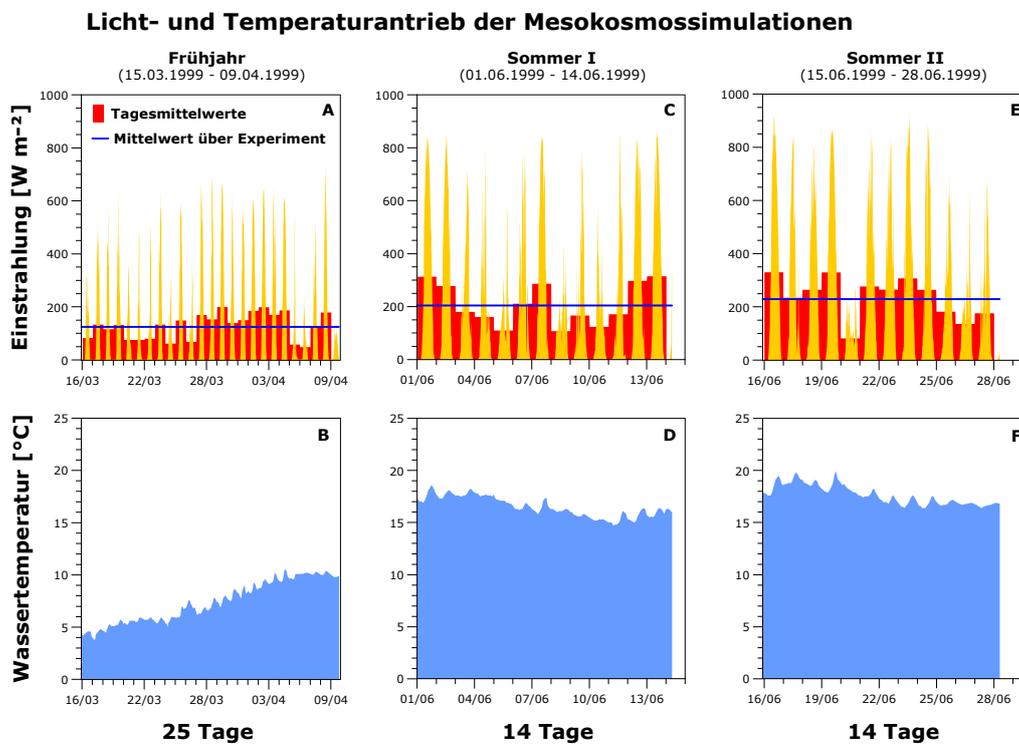


Abbildung B.1 Licht- und Temperaturantrieb der Mesokosmossimulationen. Aufgetragen sind die während der Mesokosmosexperimente gemessenen Daten der Wassertemperatur und der Einstrahlung über der Wasseroberfläche. Aus den Einstrahlungsdaten wurden zusätzlich die Tagesmittelwerte sowie der Mittelwert über den Experimentzeitraum berechnet. Die Datumsangaben auf der Zeitachse markieren den Beginn (00:00 Uhr) des jeweiligen Tages.

C Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit älteren Prozessformulierungen

C.1 Simulation mit statischem Chlorophyllmodul

Kontrollansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

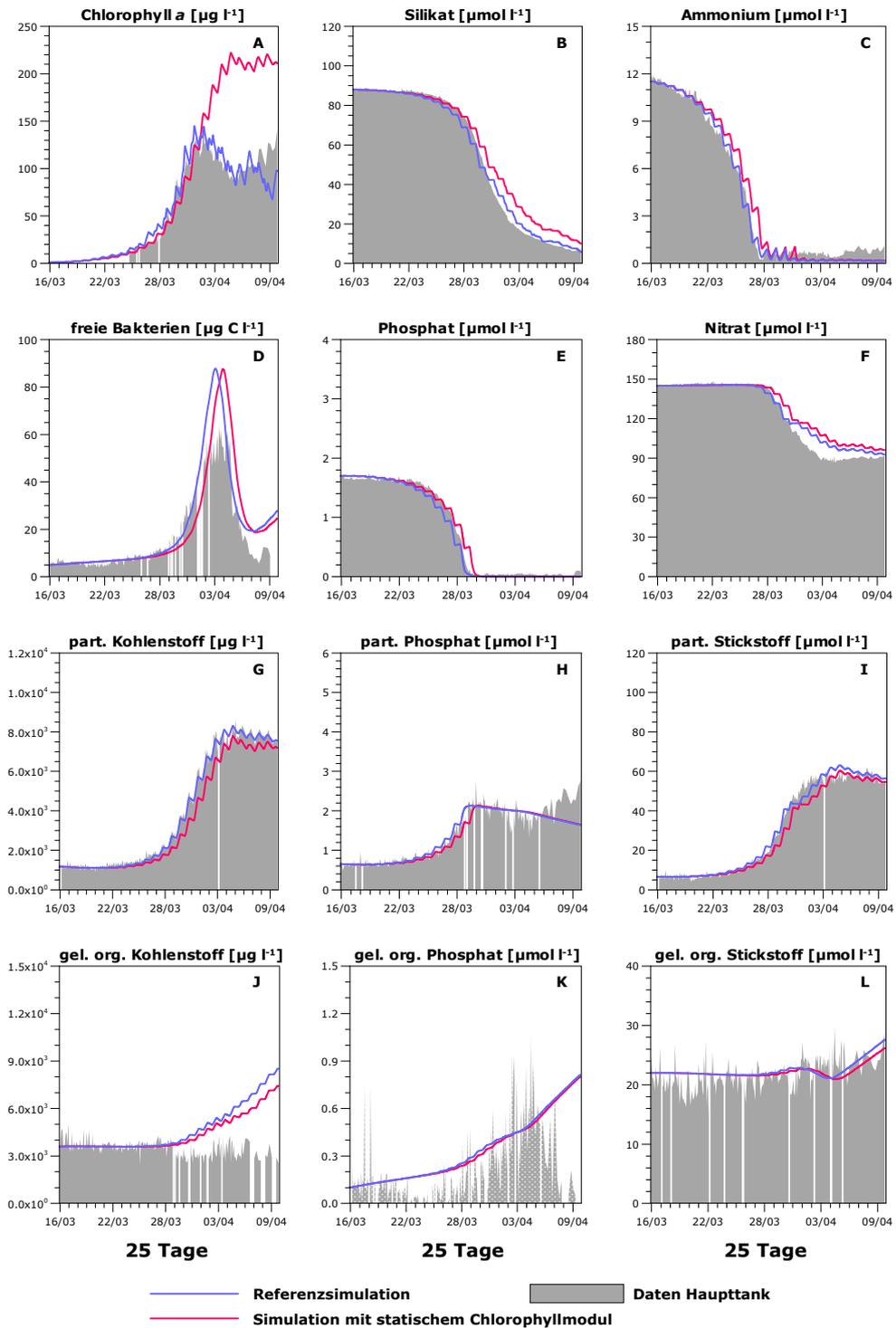


Abbildung C.1 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments.

gedüngter Ansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat -

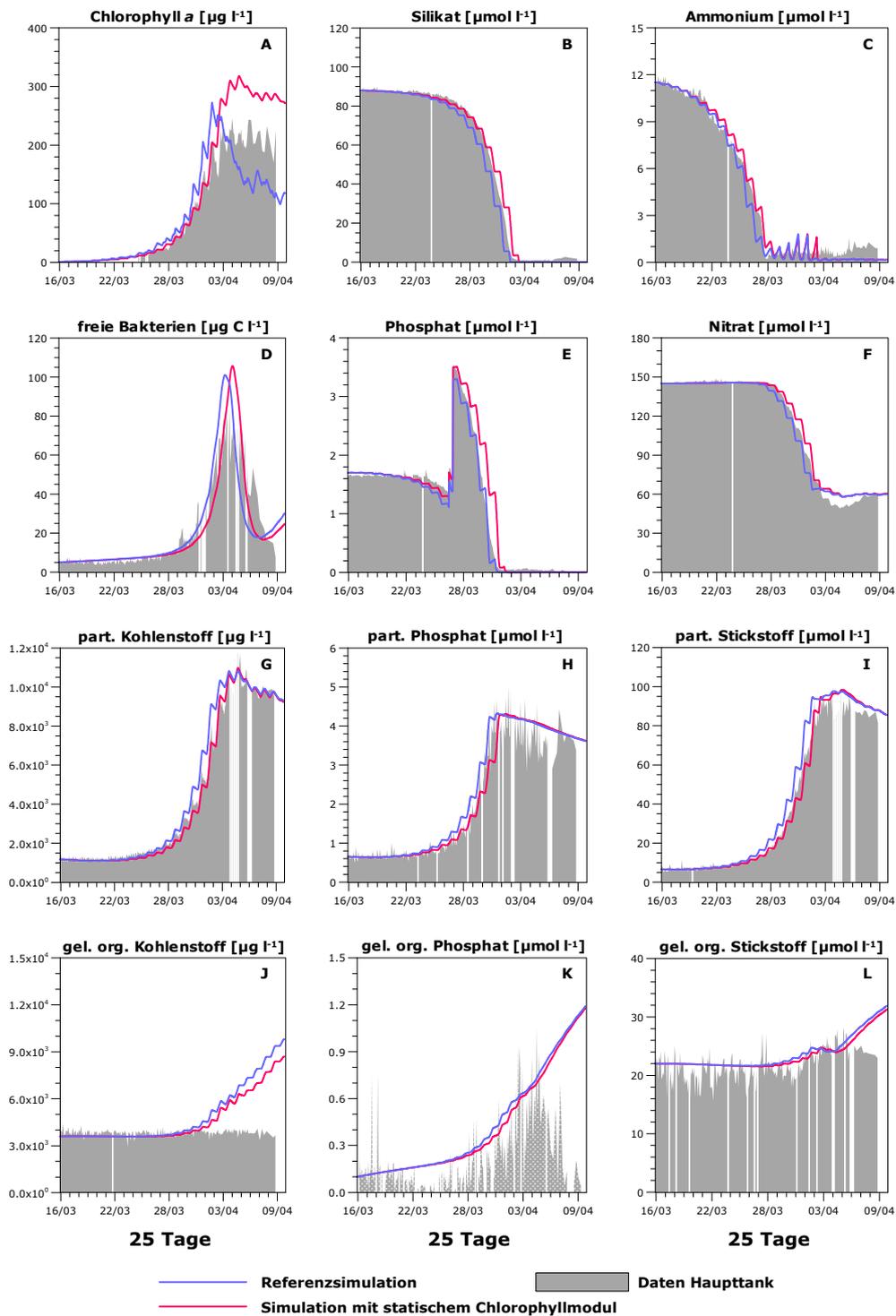


Abbildung C.2 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments.

Kontrollansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

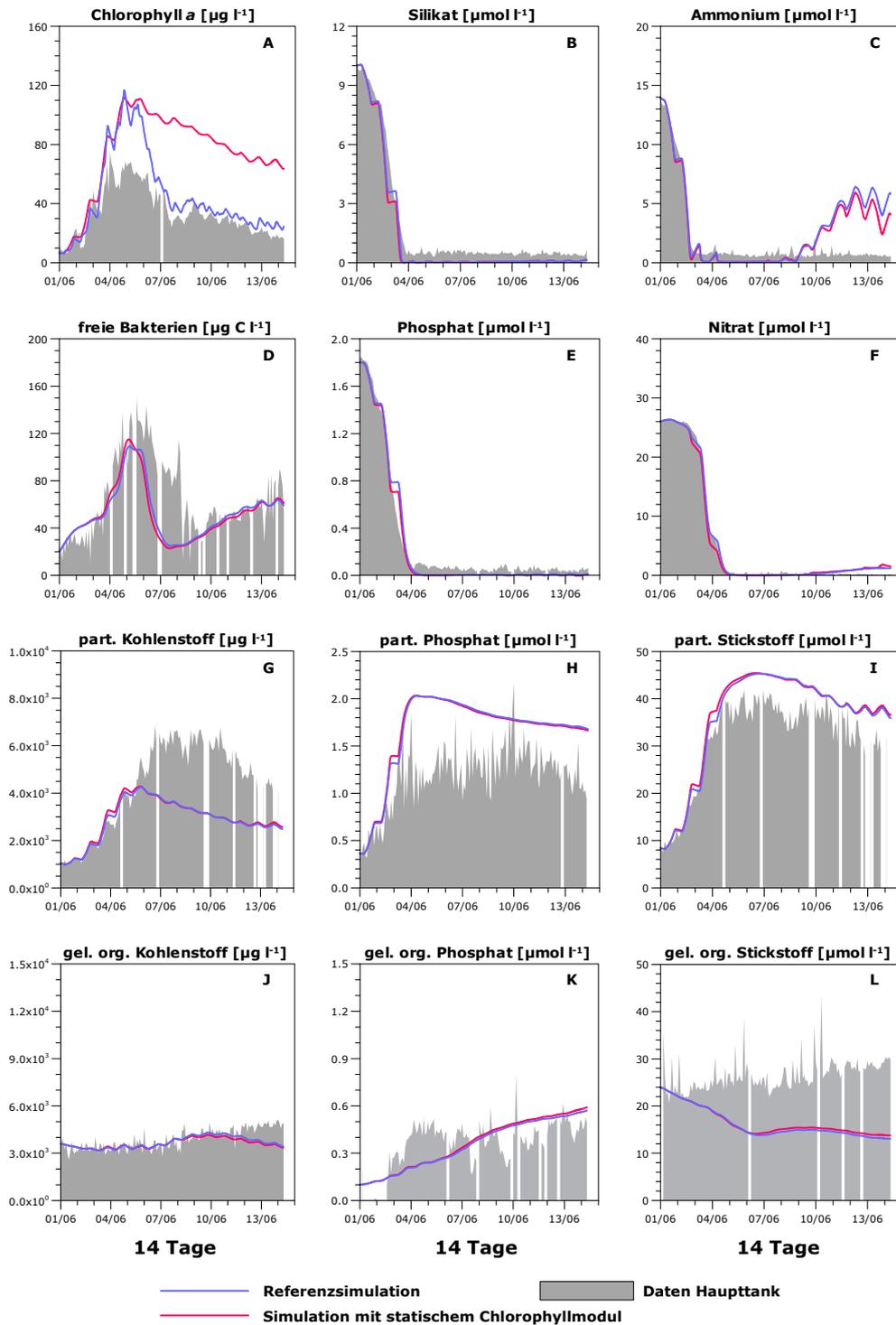


Abbildung C.3 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments.

gedüngter Ansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- täglicher Zusatz von Phosphat, Stickstoff und Silikat -

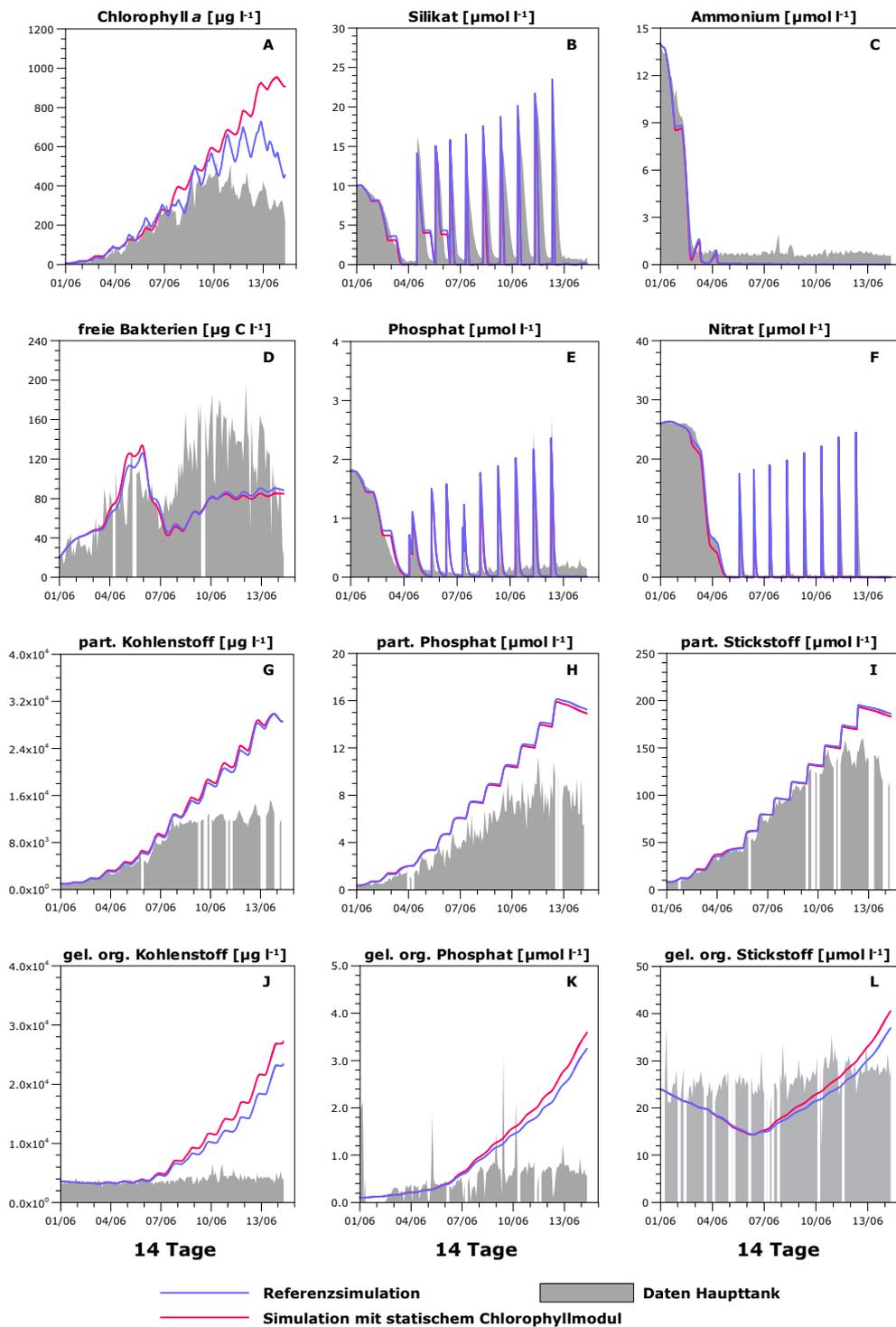


Abbildung C.4 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den N, P, Si gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperiments.

Kontrollansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

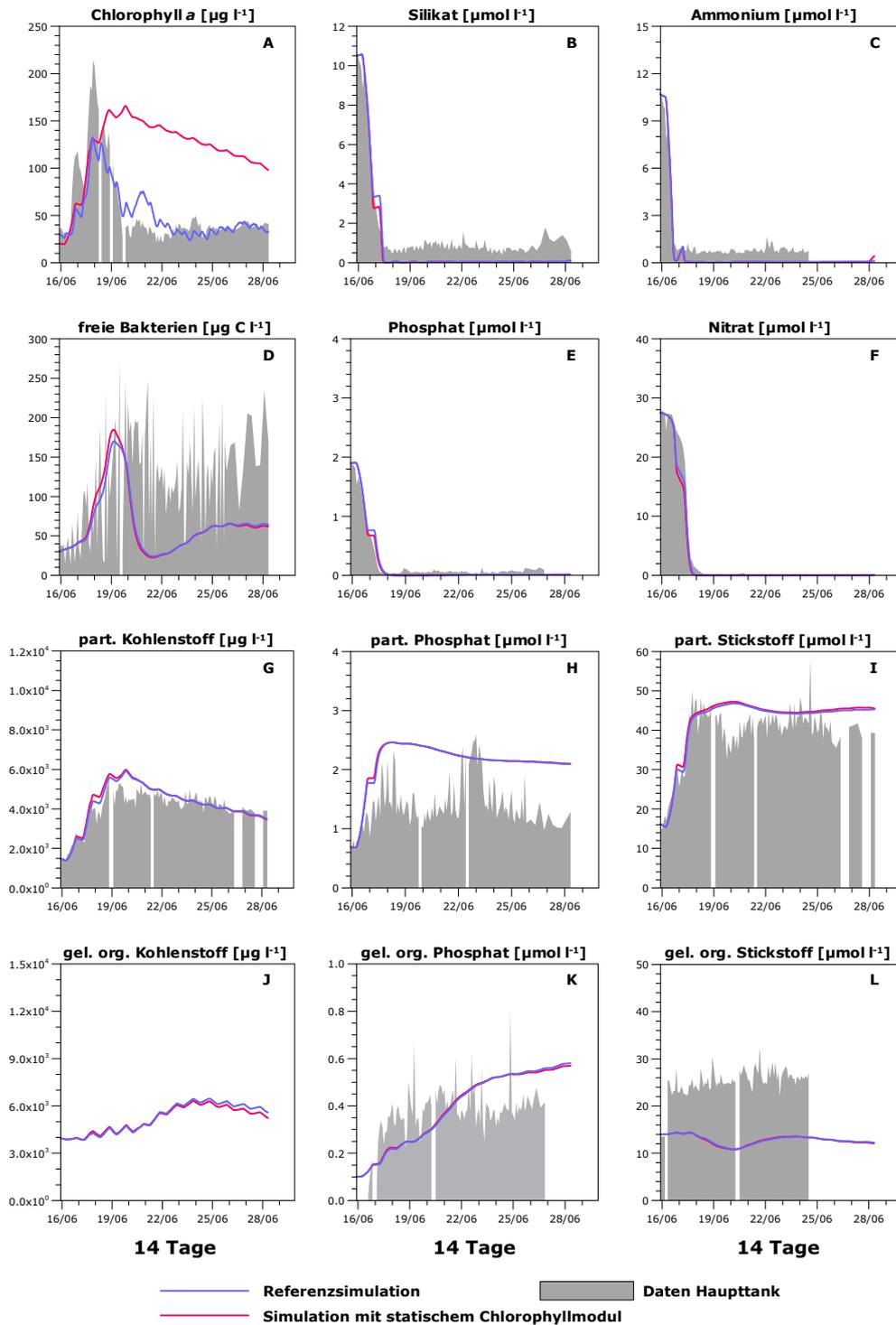


Abbildung C.5 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments.

gedüngter Ansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat und Stickstoff -

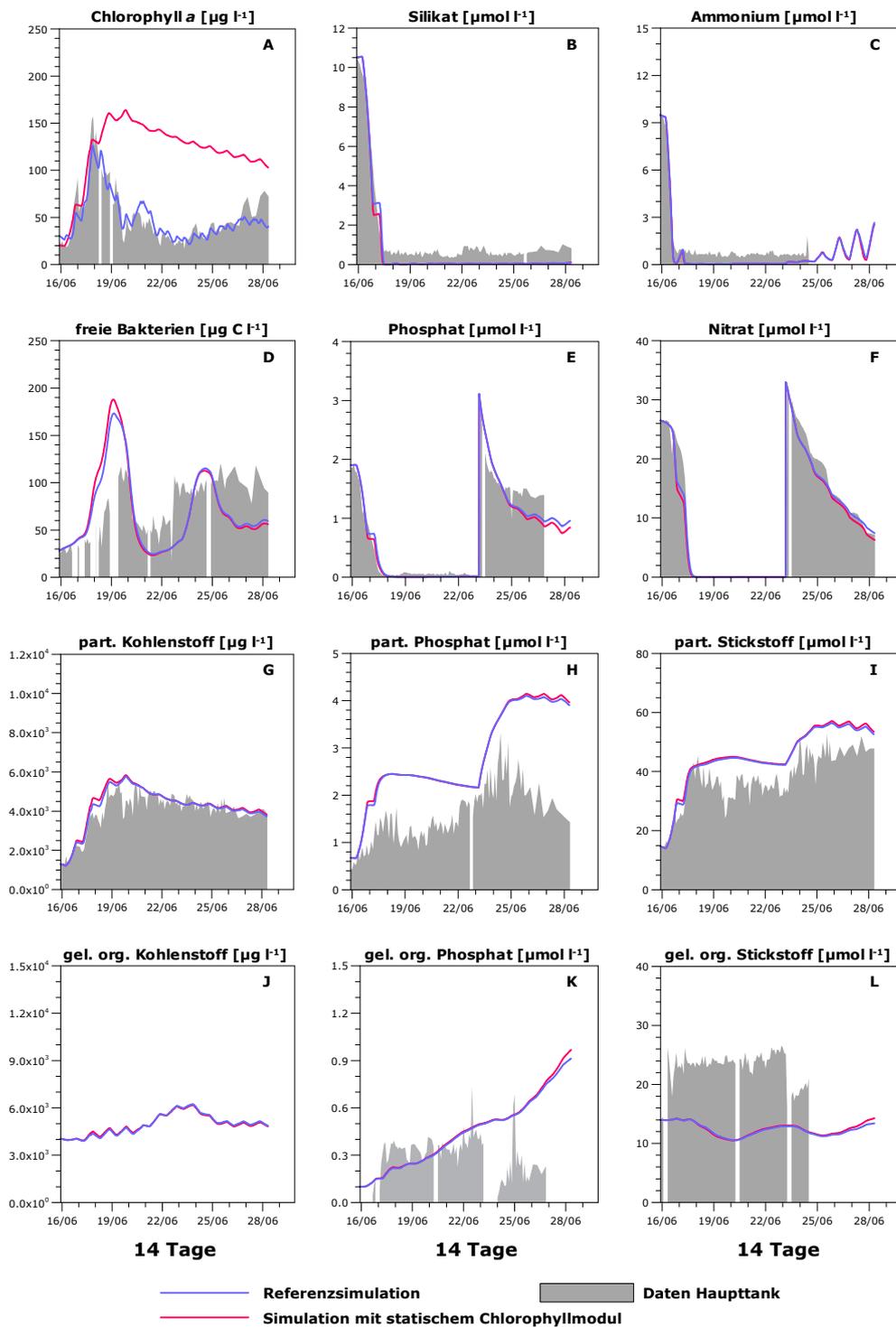


Abbildung C.6 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Chlorophyllmodul für den N, P gedüngten Ansatz des zweiten Sommerexperiments.

C.2 Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung

Kontrollansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

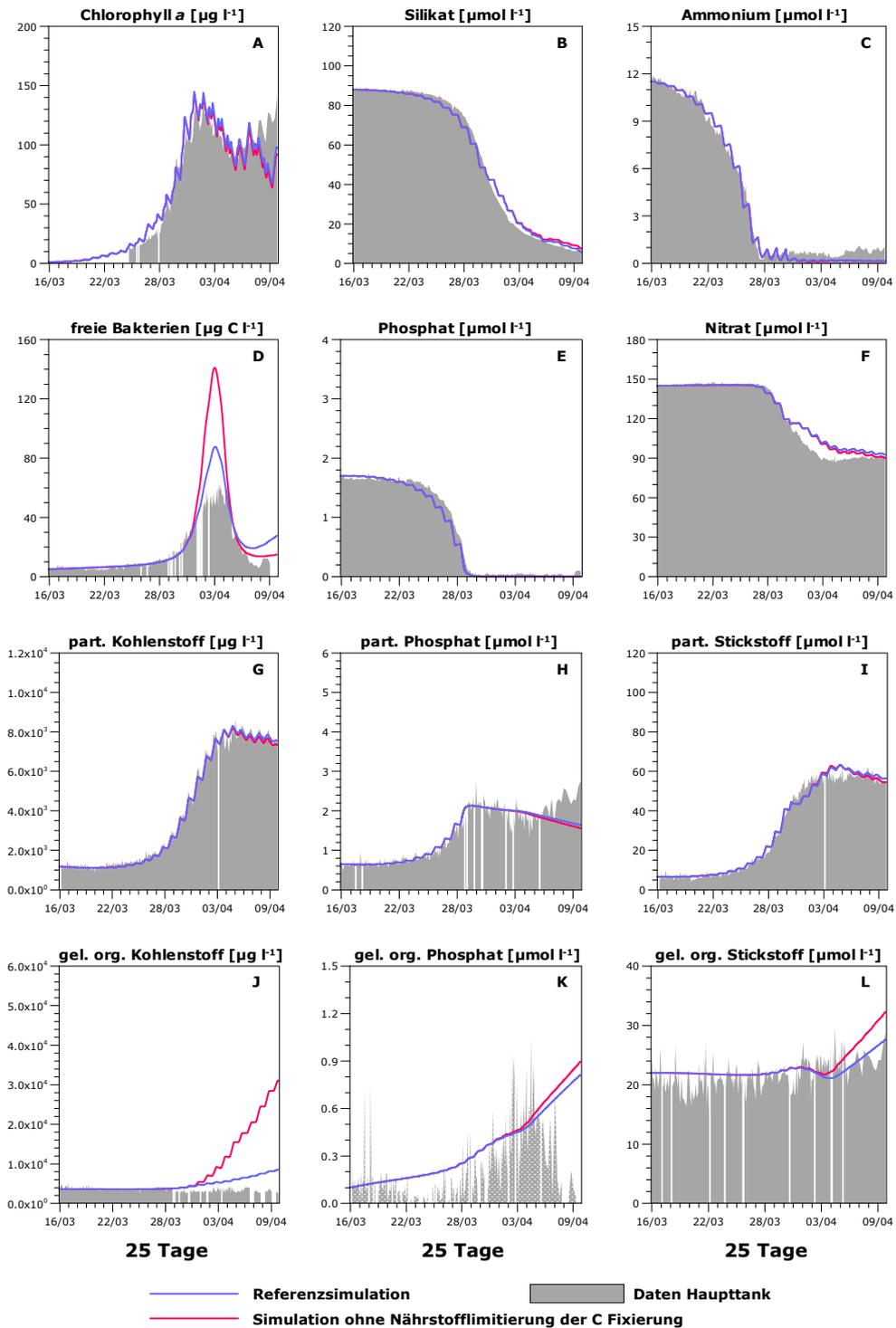


Abbildung C.7 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments.

gedüngter Ansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat -

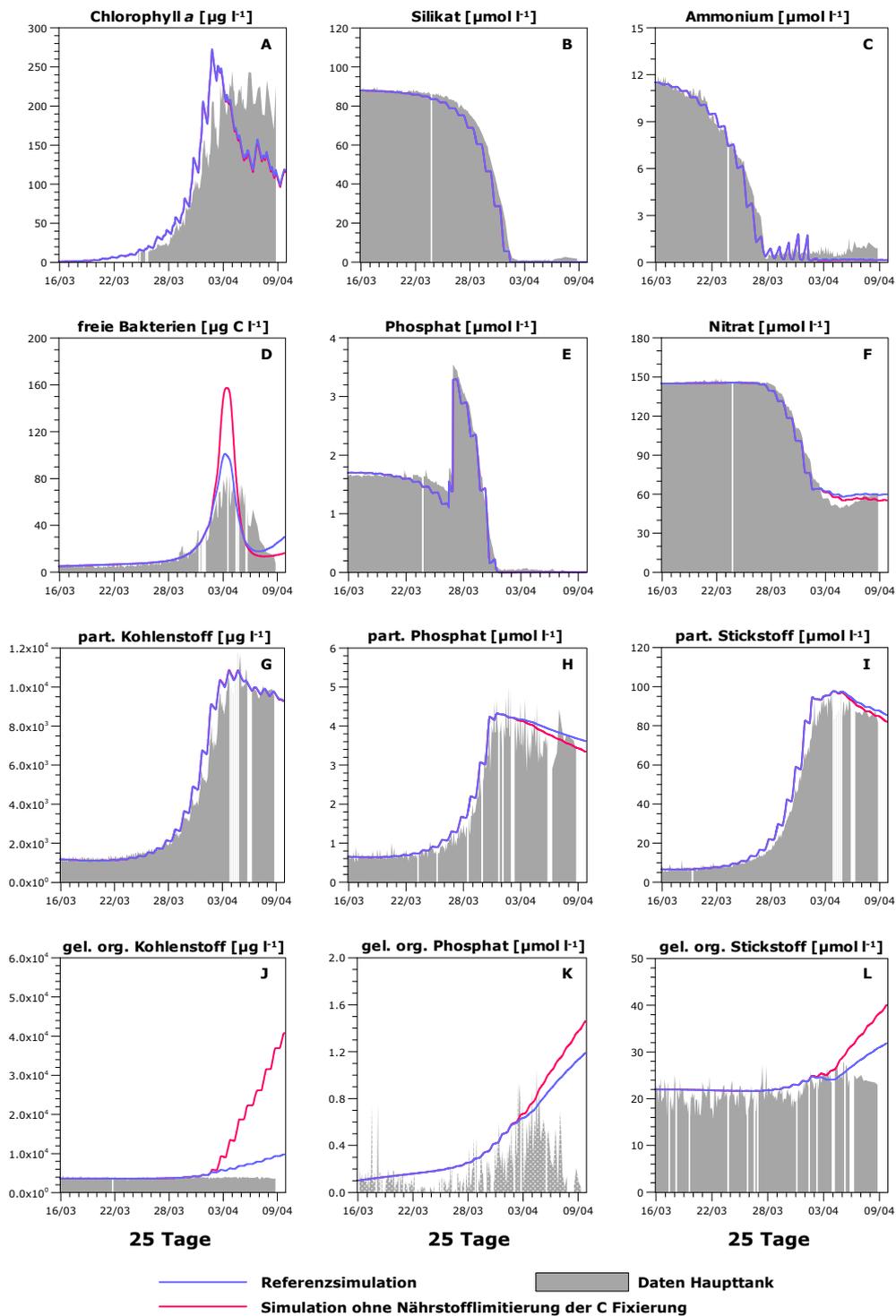


Abbildung C.8 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments.

Kontrollansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

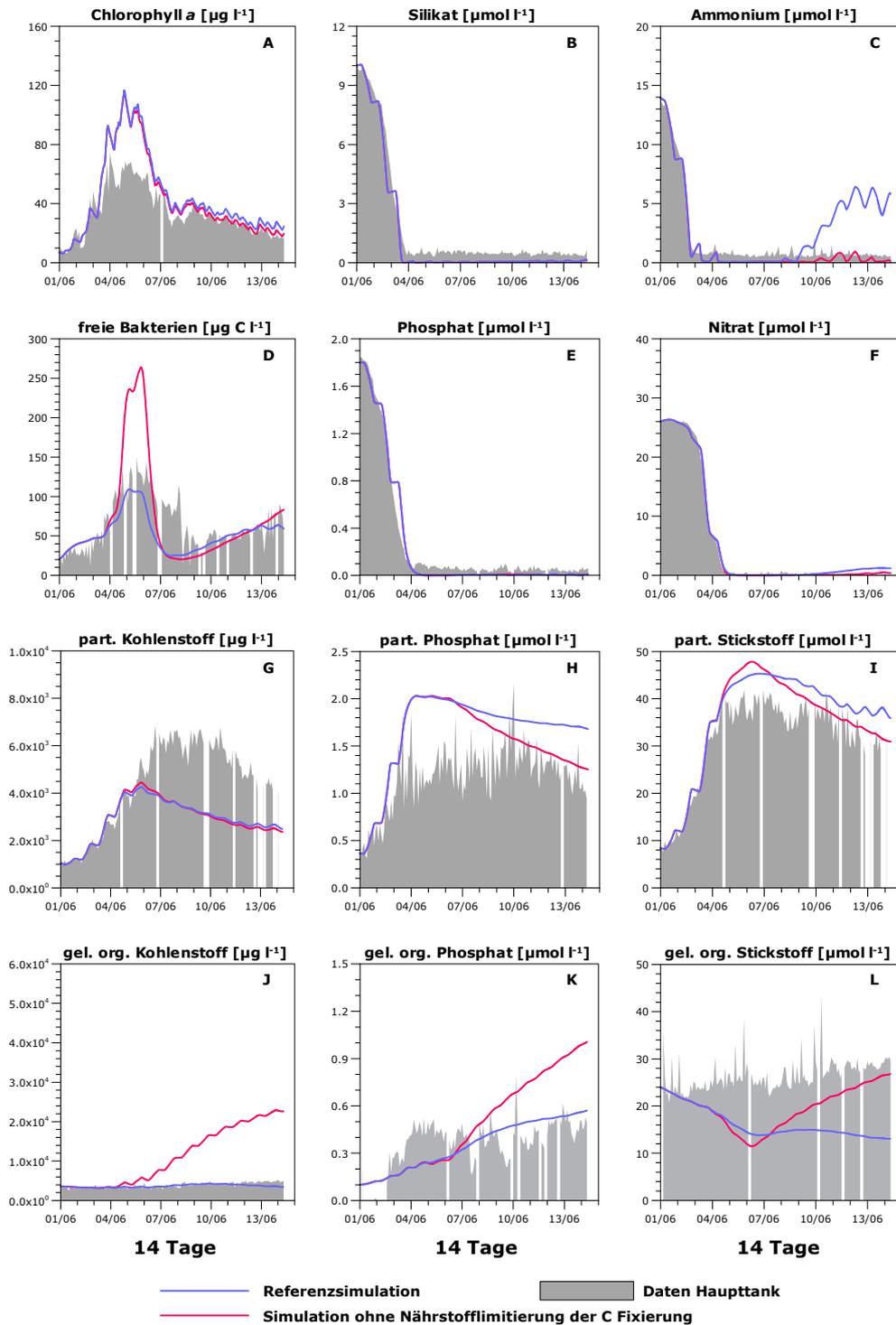


Abbildung C.9 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments.

gedüngter Ansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- täglicher Zusatz von Phosphat, Stickstoff und Silikat -

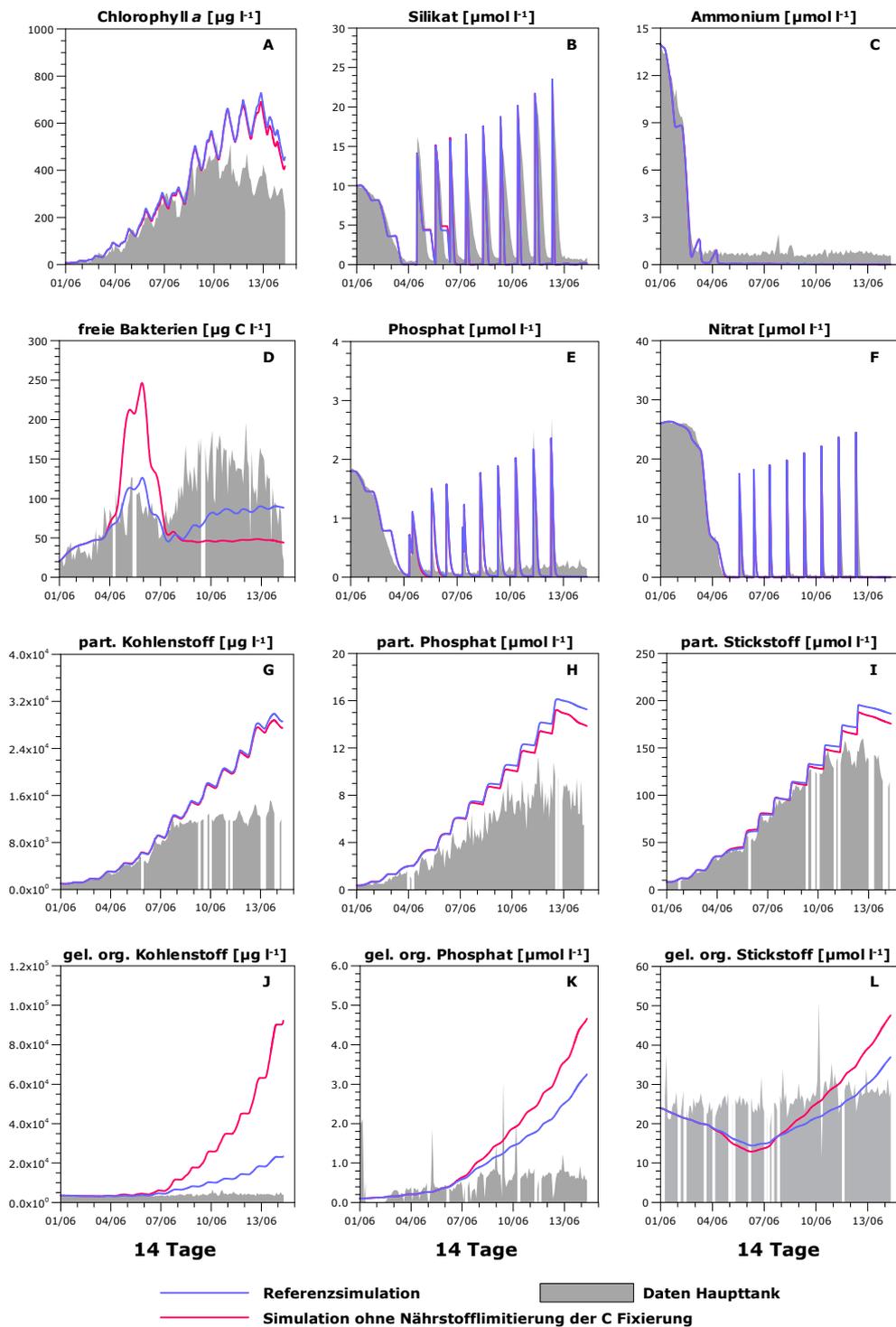


Abbildung C.10 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den N, P, Si gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperiments.

Kontrollansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

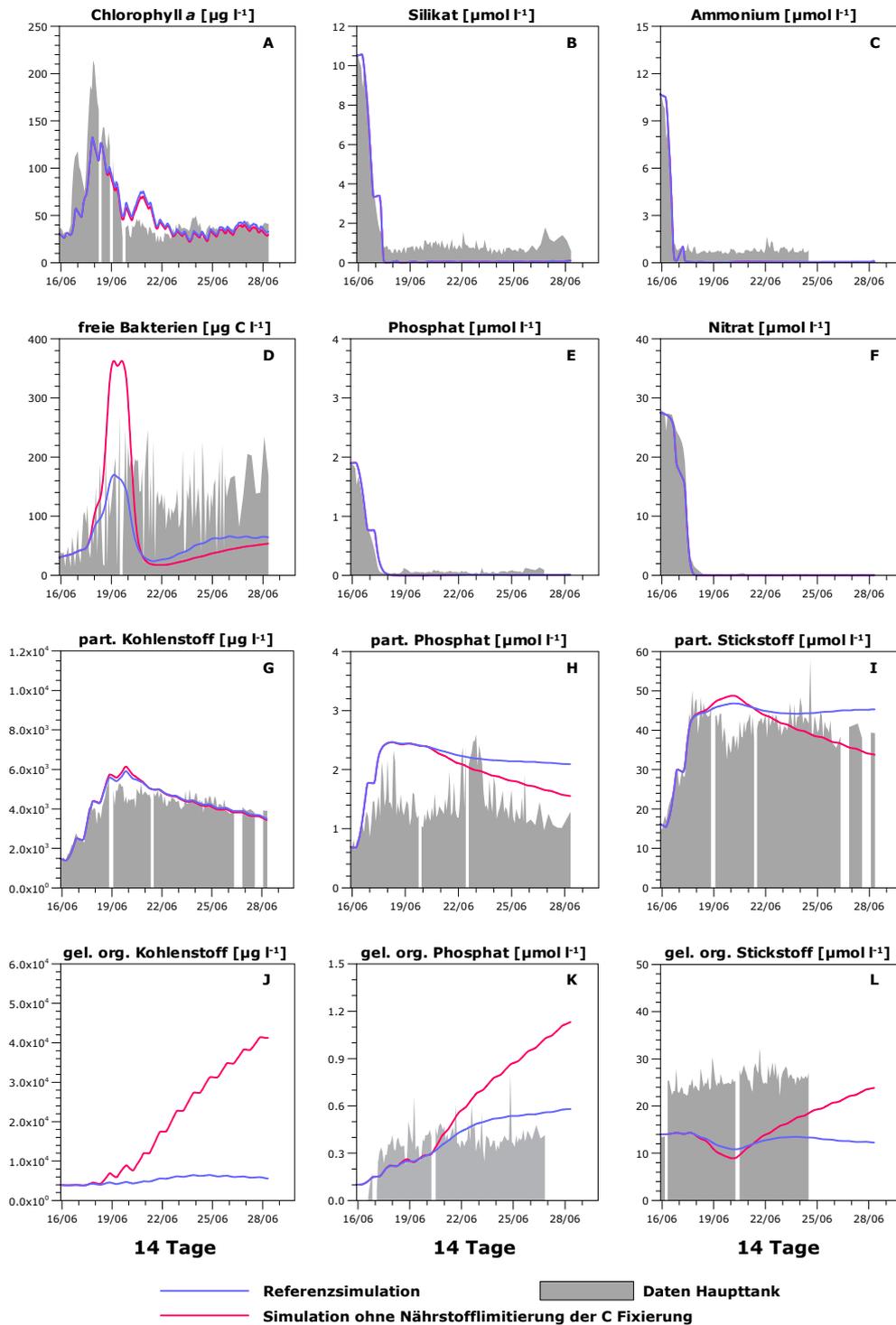


Abbildung C.11 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments.

gedüngter Ansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat und Stickstoff -

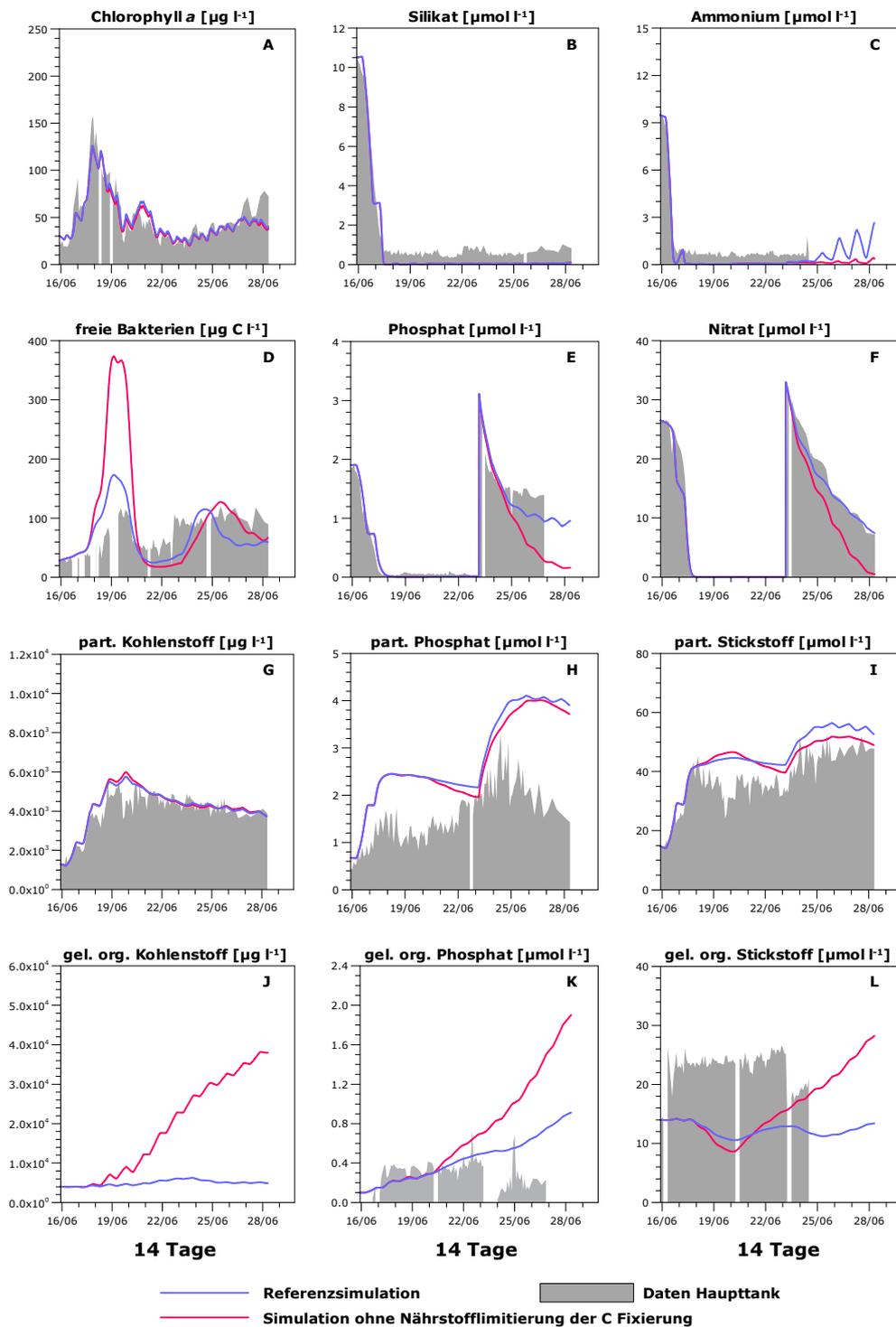


Abbildung C.12 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Nährstofflimitierung der Kohlenstofffixierung für den N, P gedüngten Ansatz des zweiten Sommerexperiments.

C.3 Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme

Kontrollansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

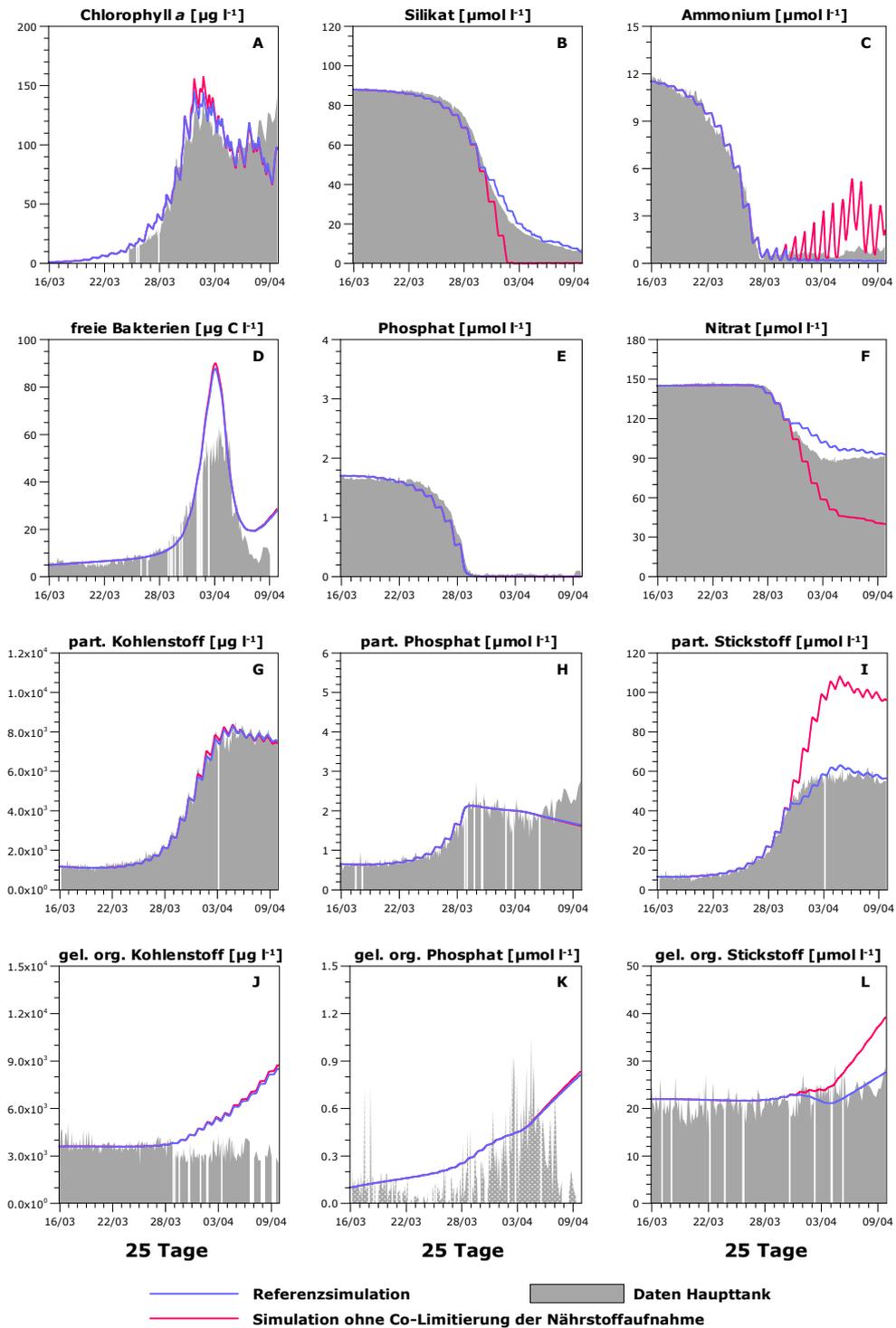


Abbildung C.13 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments.

gedüngter Ansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat -

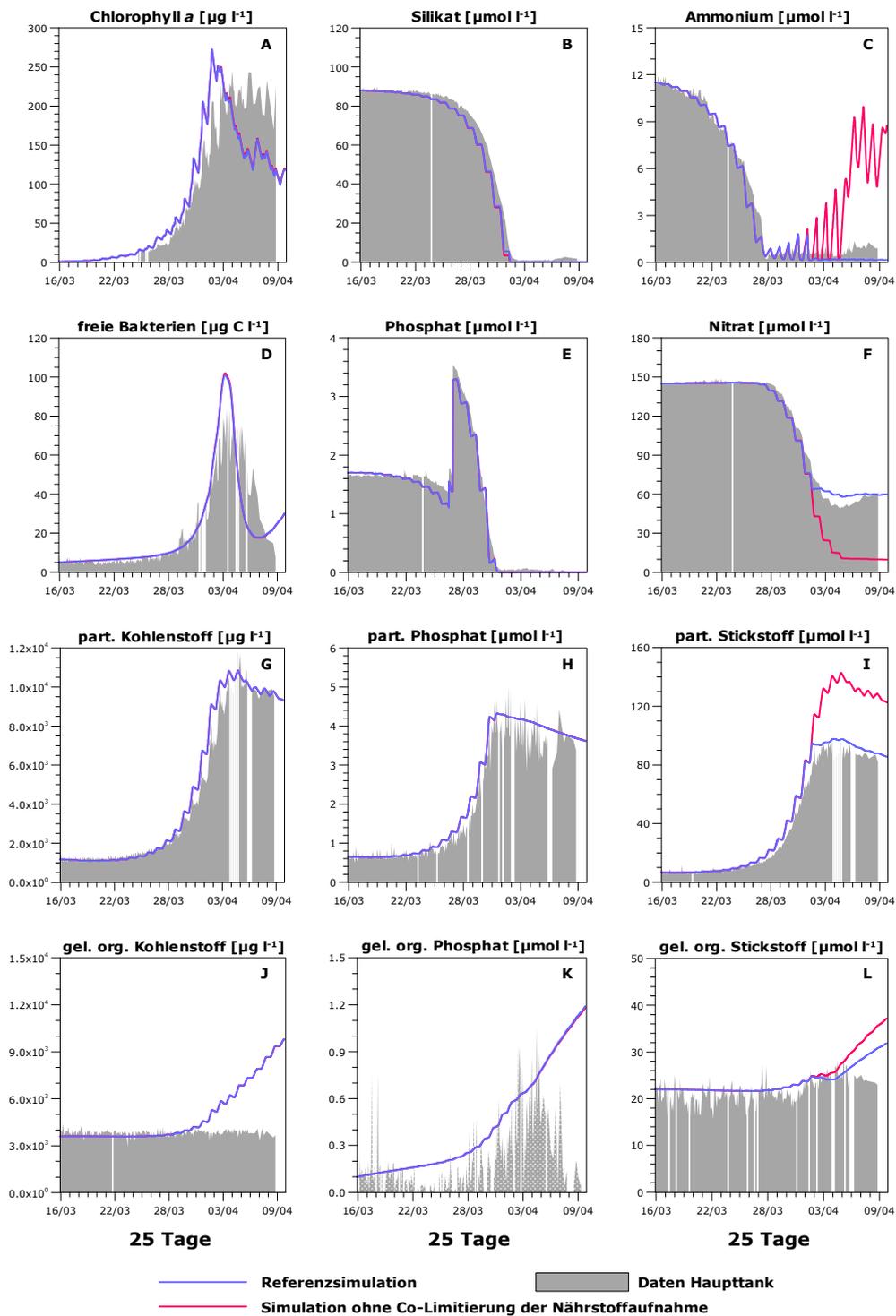


Abbildung C.14 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme für den Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments.

Kontrollansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

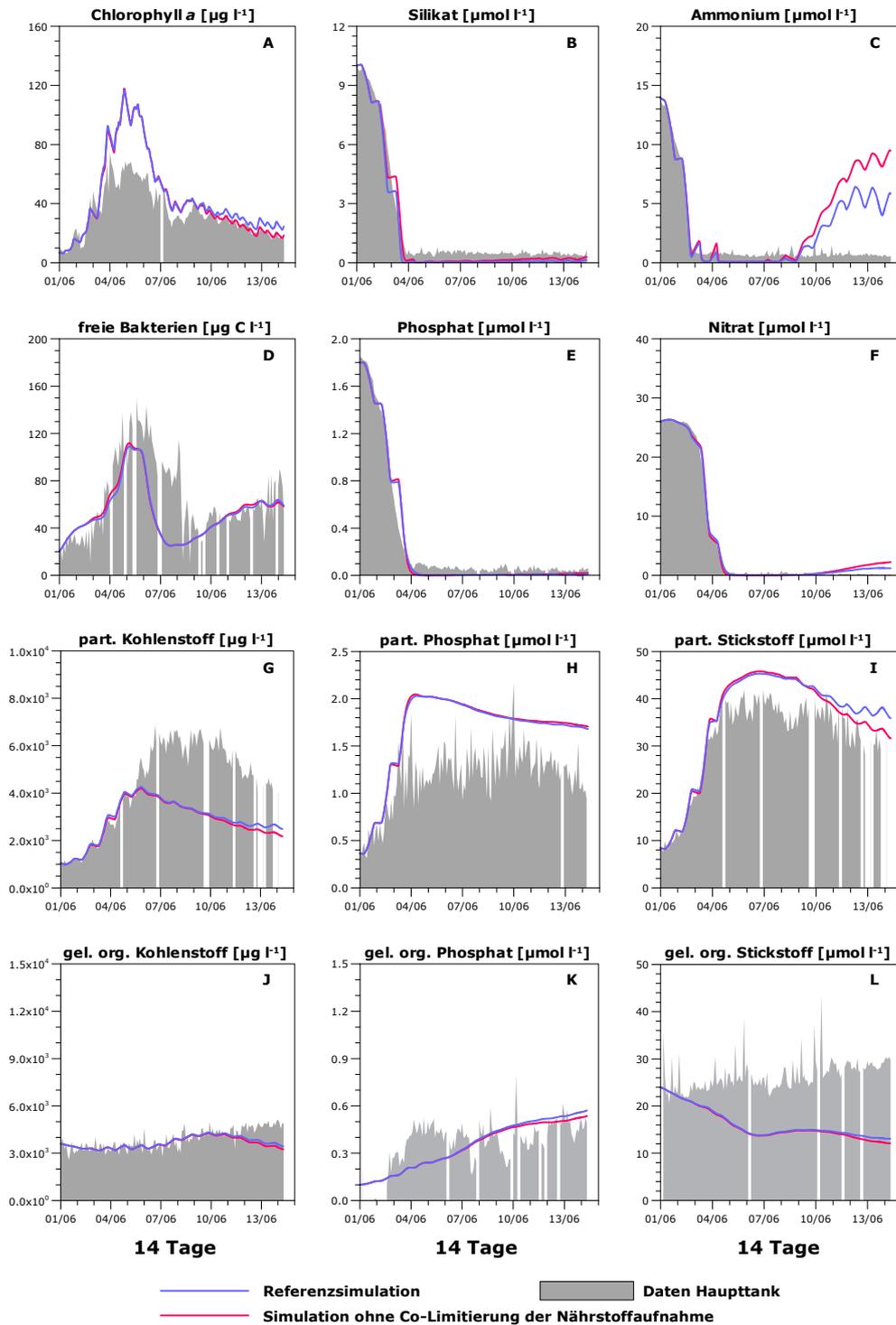


Abbildung C.15 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments.

Kontrollansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

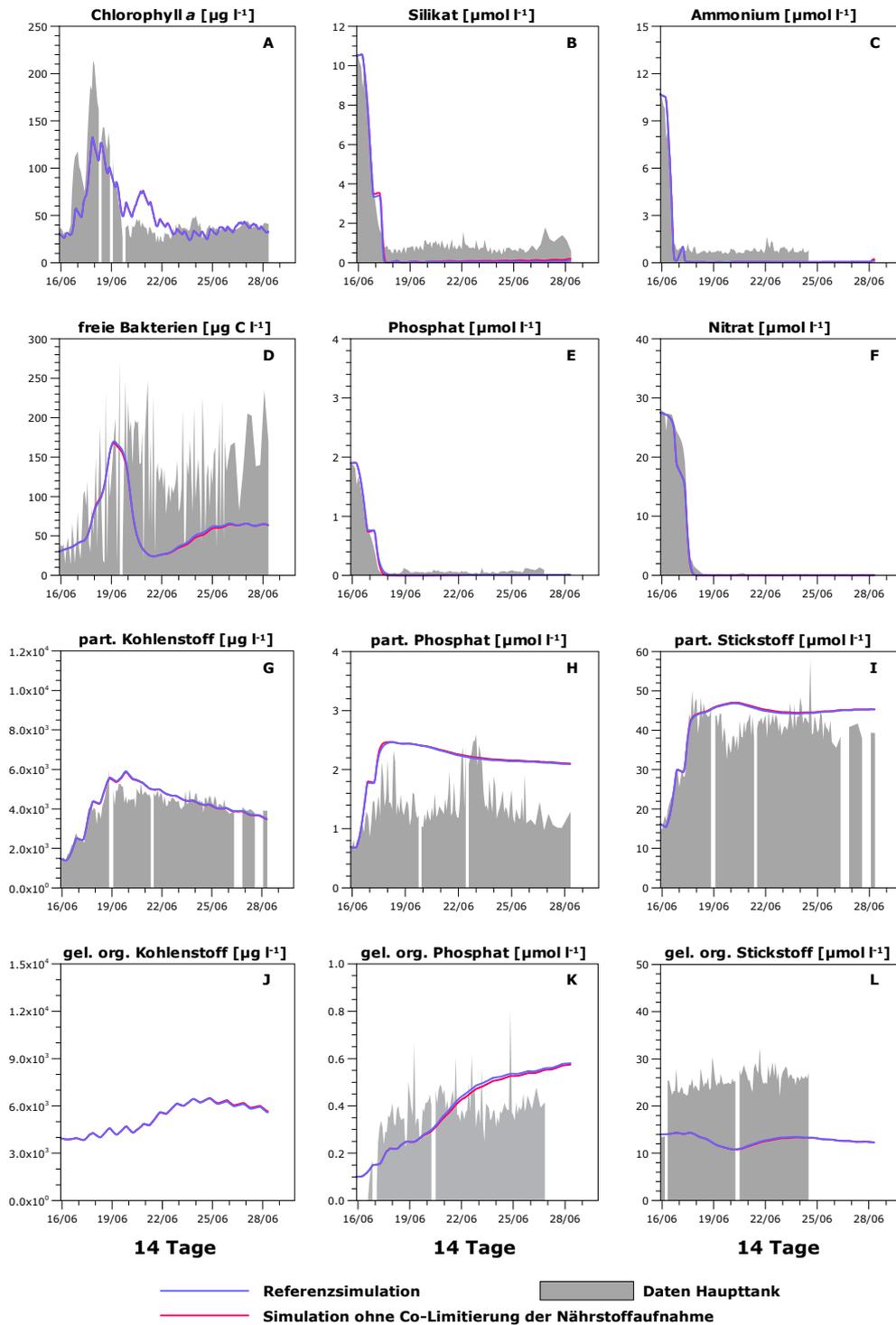


Abbildung C.17 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation ohne Co-Limitierung der Nährstoffaufnahme für den Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments.

C.4 Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen

Kontrollansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

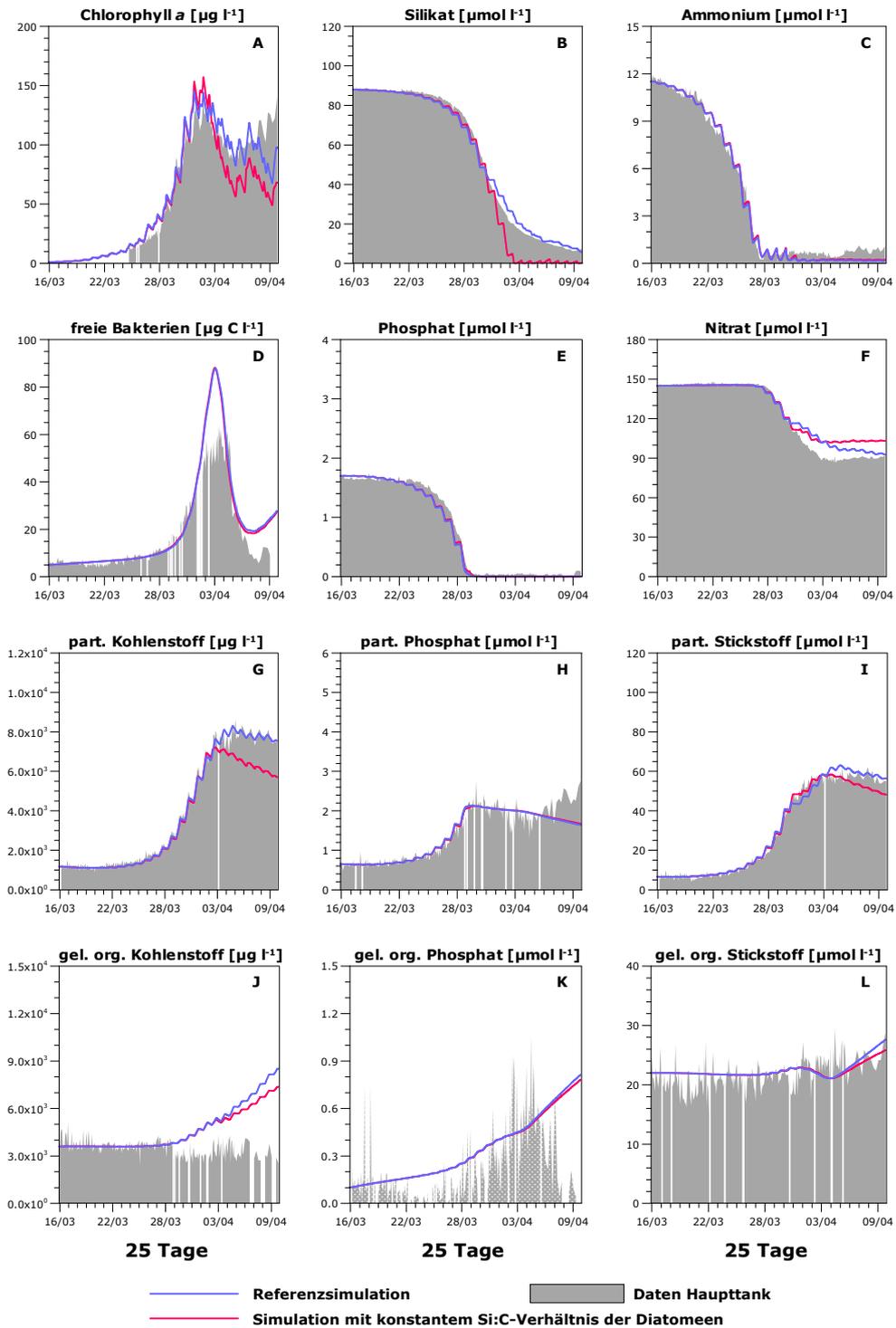


Abbildung C.19 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments.

gedüngter Ansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat -

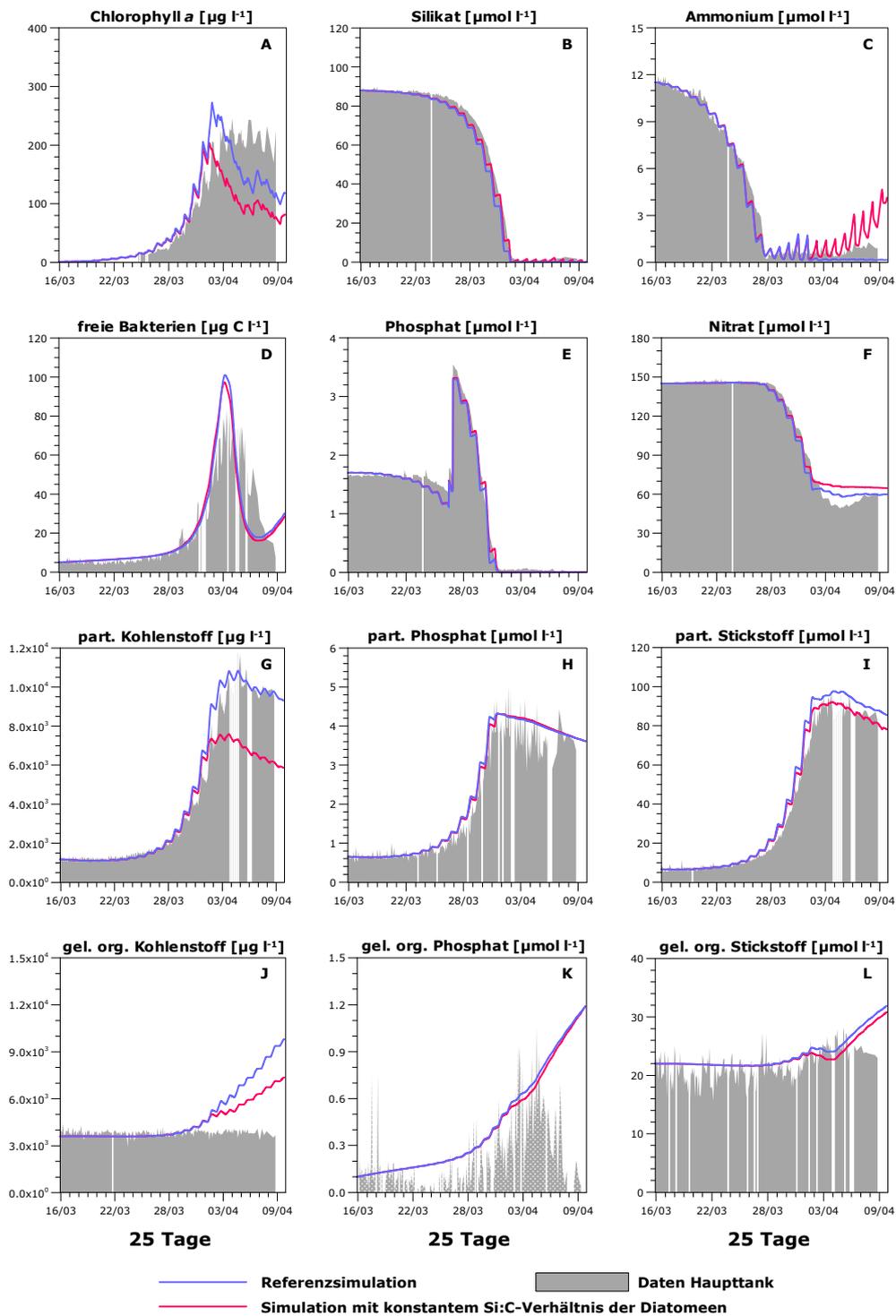


Abbildung C.20 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments.

Kontrollansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

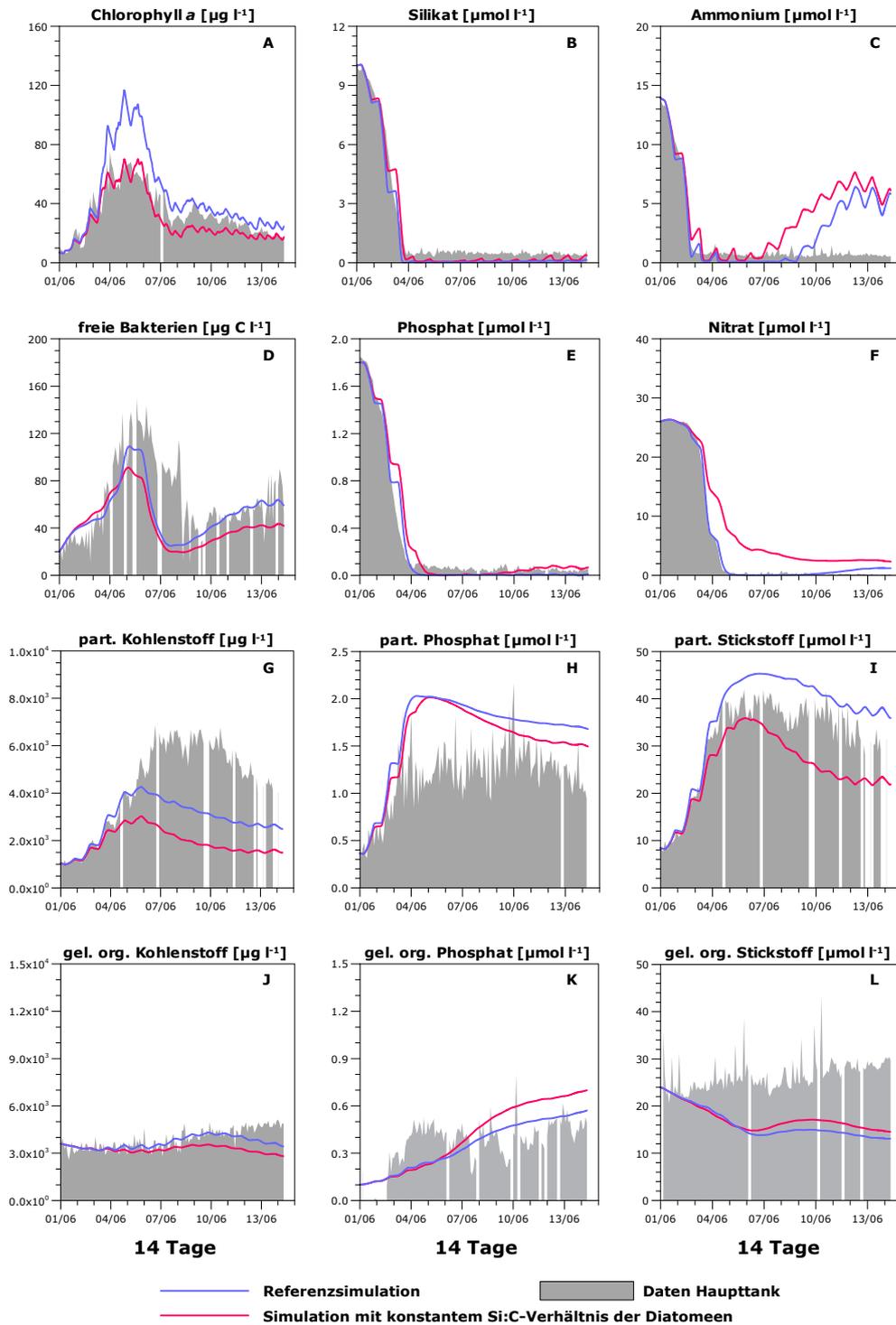


Abbildung C.21 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments.

gedüngter Ansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- täglicher Zusatz von Phosphat, Stickstoff und Silikat -

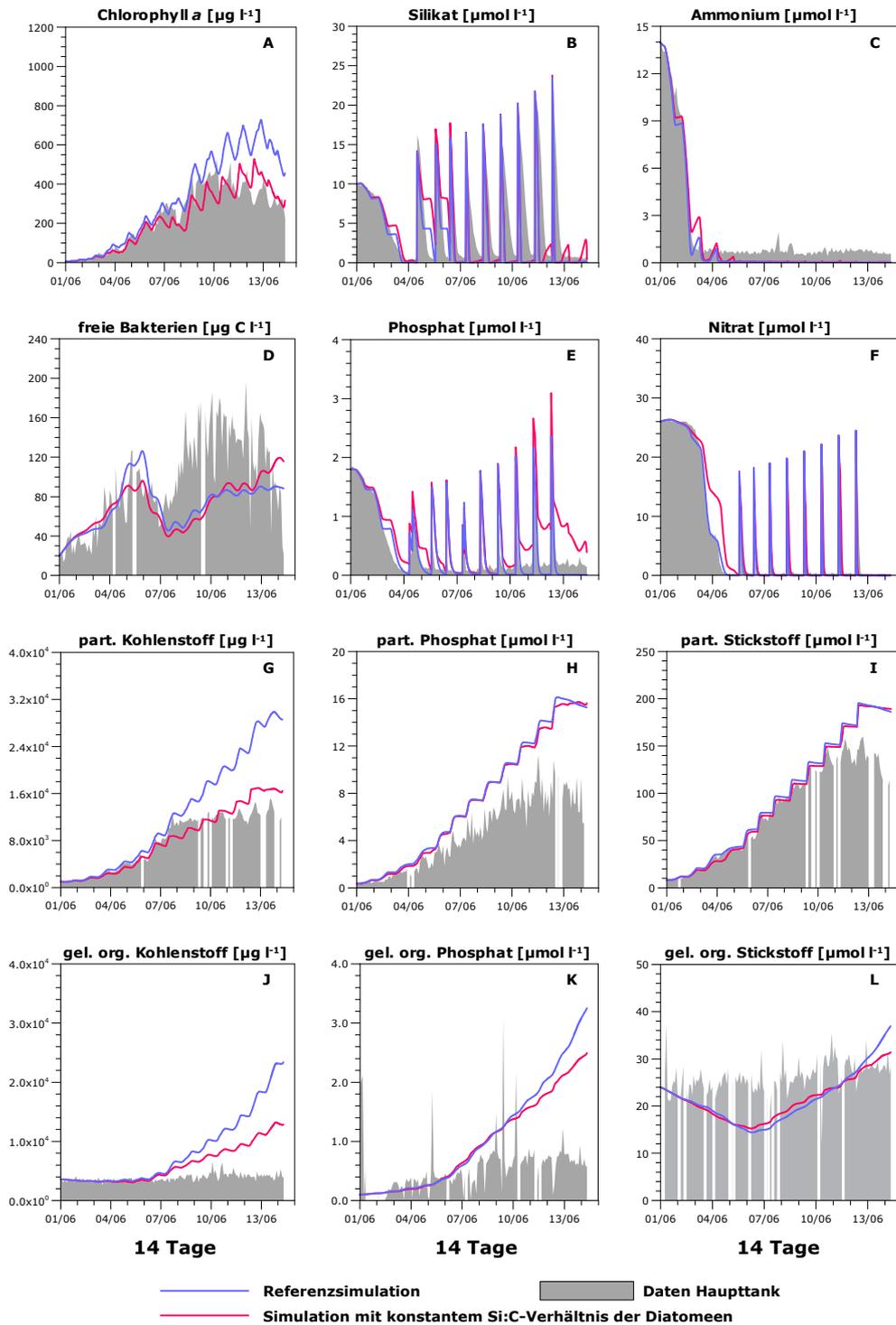


Abbildung C.22 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den N, P, Si gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperimentes.

Kontrollansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

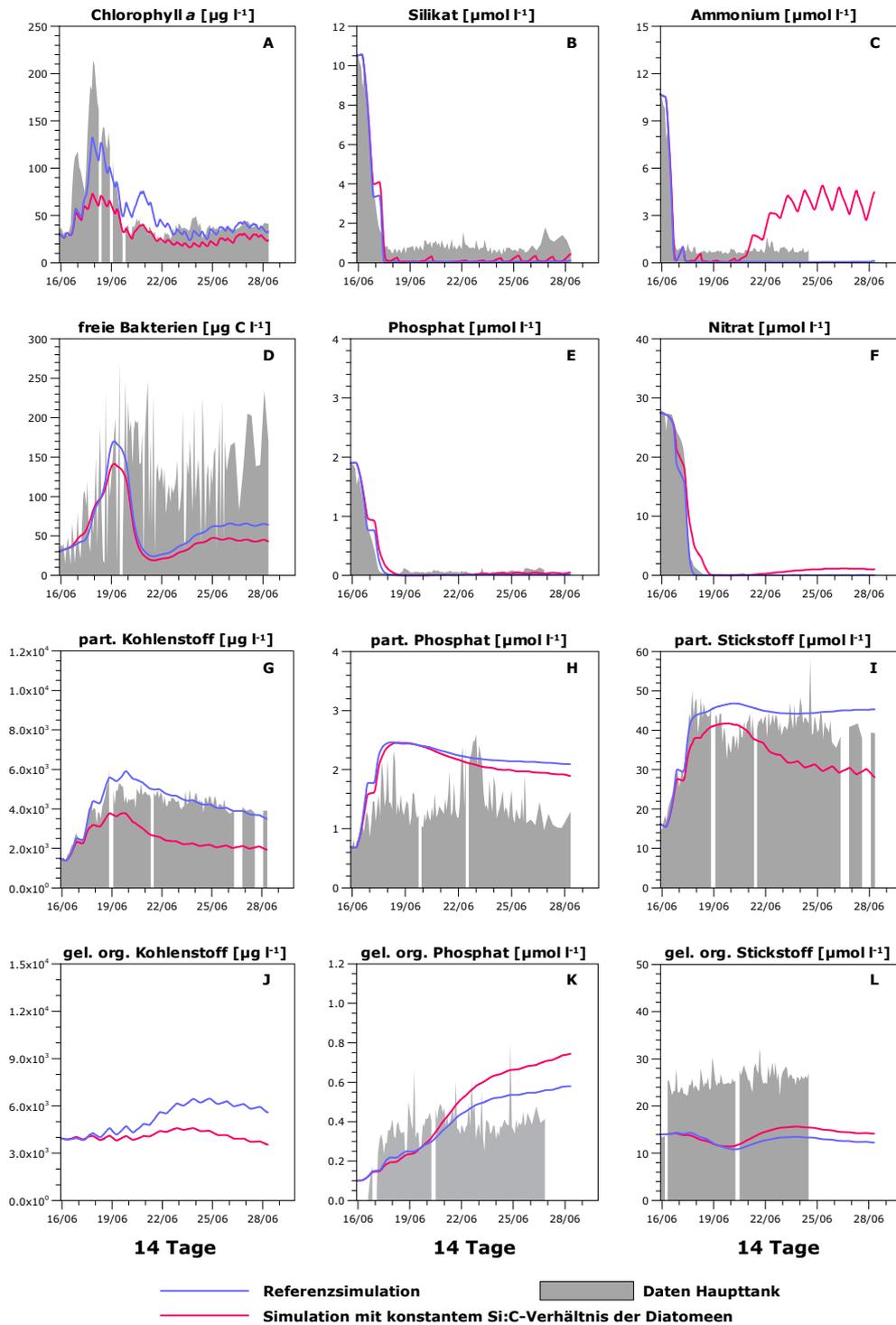


Abbildung C.23 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments.

gedüngter Ansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat und Stickstoff -

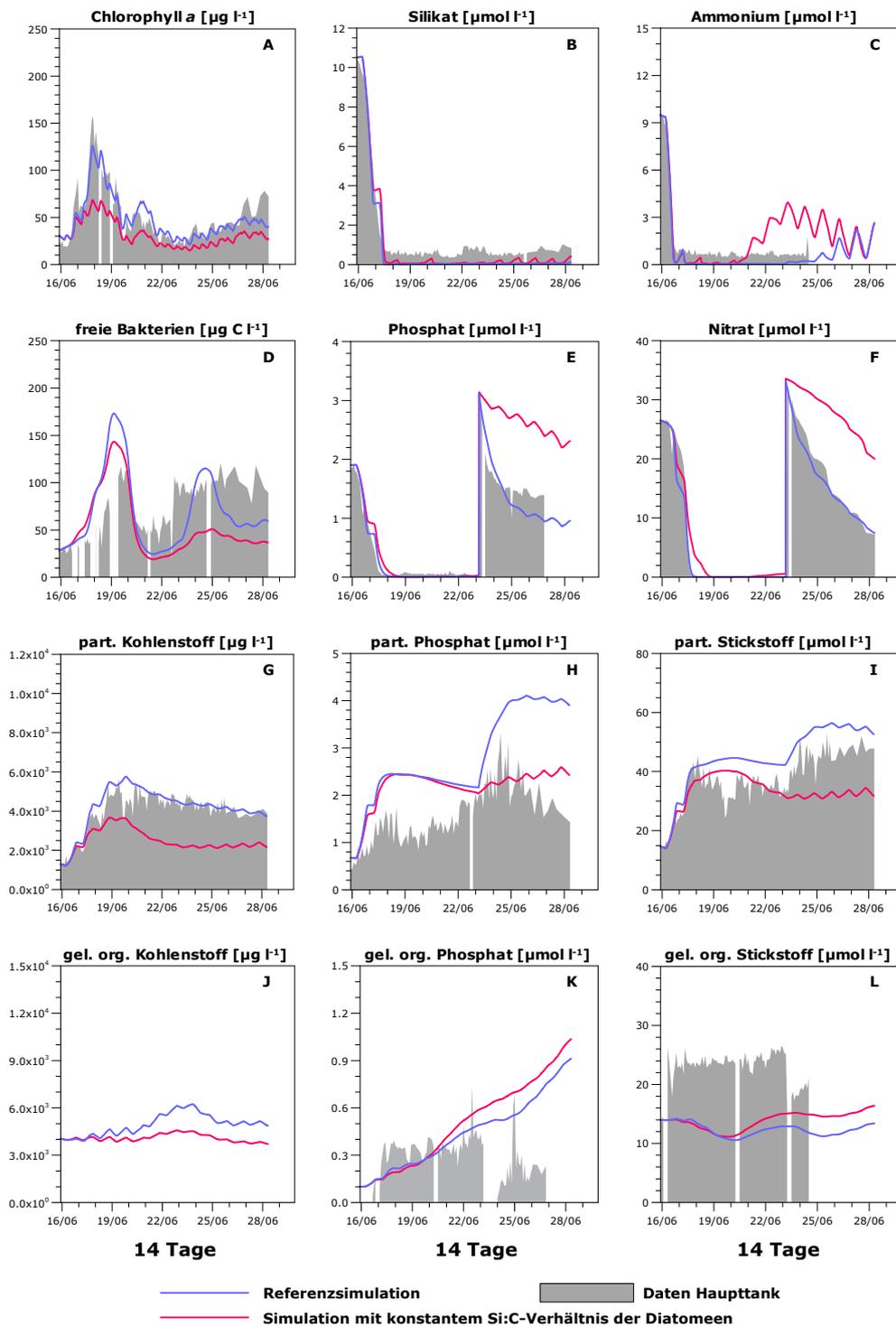


Abbildung C.24 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit konstantem Si:C-Verhältnis der Diatomeen für den N, P gedüngten Ansatz des zweiten Sommerexperiments.

C.5 Simulation mit statischem Destruentenmodul

Kontrollansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

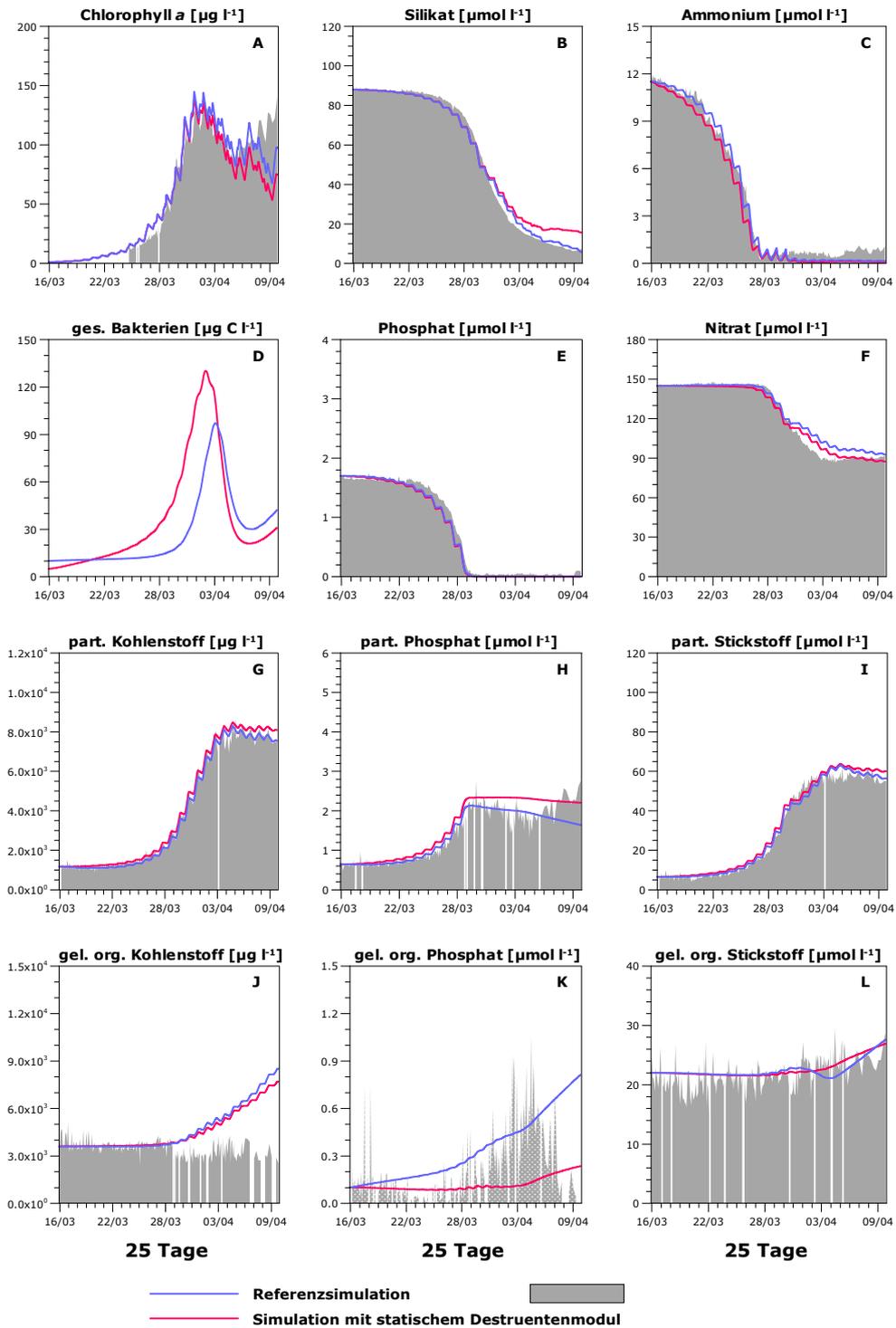


Abbildung C.25 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den Kontrollansatz des Frühjahrsexperiments.

gedüngter Ansatz Frühjahrsexperiment (15.03.1999 - 09.04.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat -

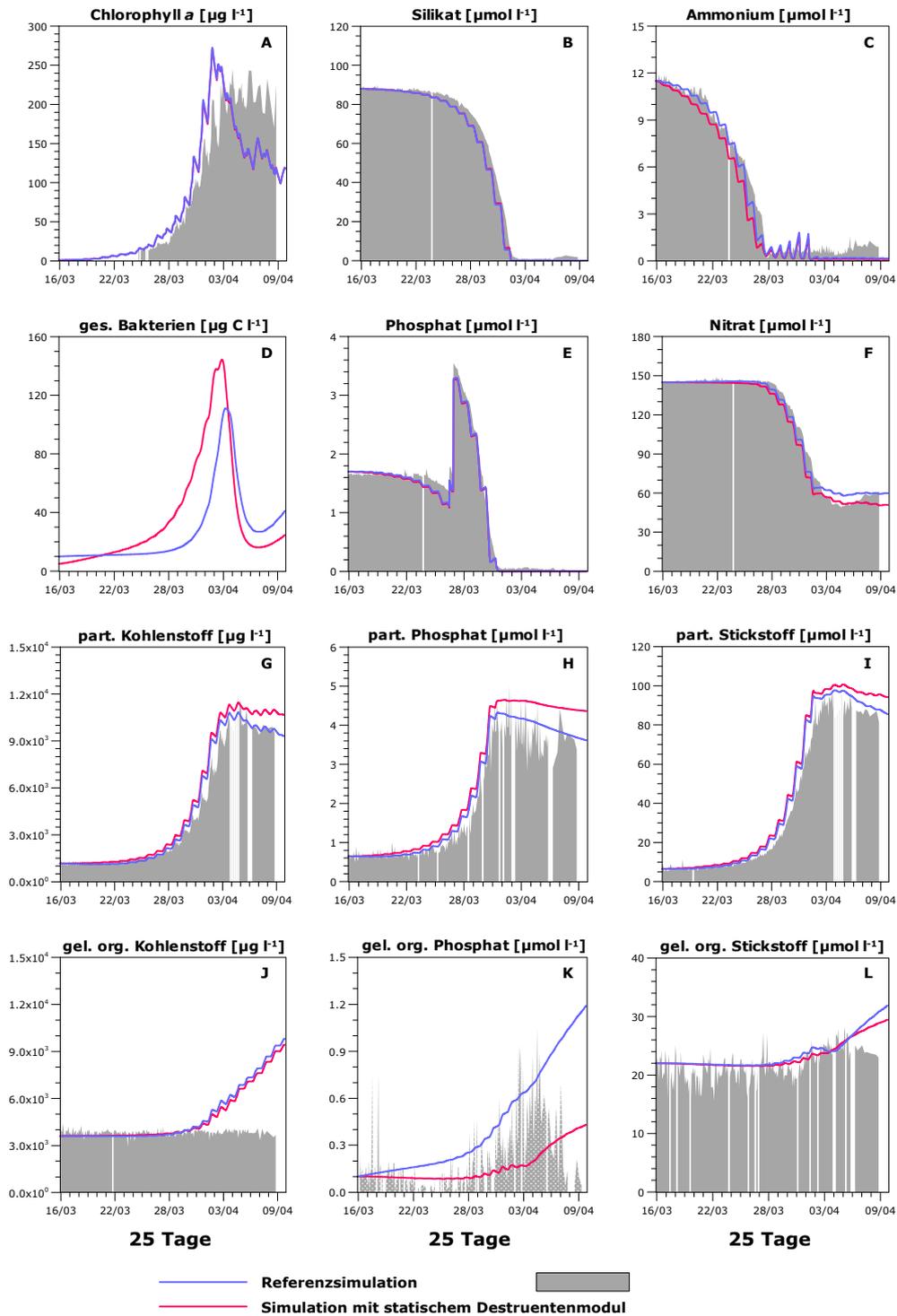


Abbildung C.26 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den Phosphat gedüngten Ansatz des Frühjahrsexperiments.

Kontrollansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

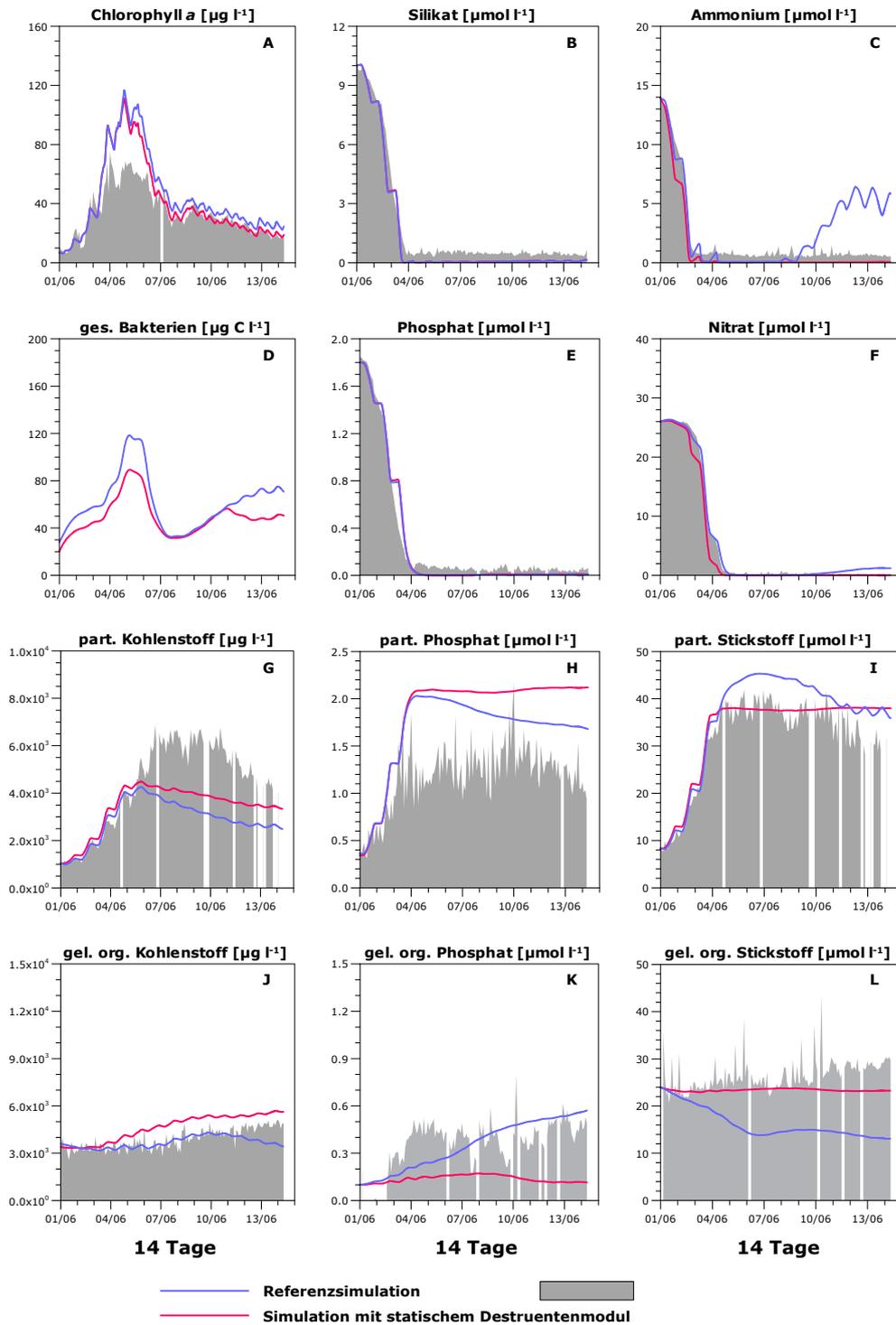


Abbildung C.27 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den Kontrollansatz des ersten Sommerexperiments.

gedüngter Ansatz Sommerexperiment I (01.06.1999 - 14.06.1999)
- täglicher Zusatz von Phosphat, Stickstoff und Silikat -

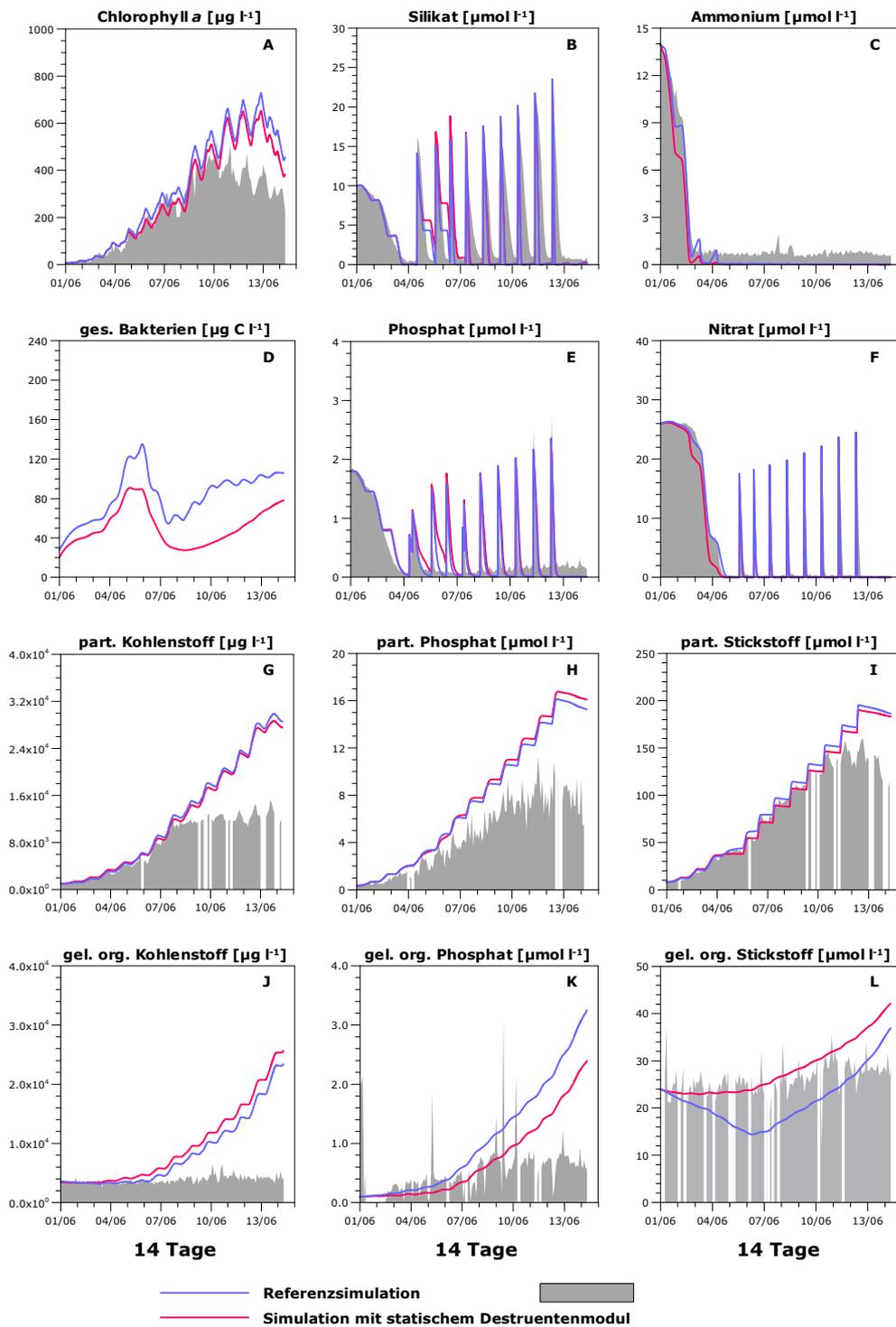


Abbildung C.28 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den N, P, Si gedüngten Ansatz des ersten Sommerexperiments.

Kontrollansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)
- kein Nährstoffzusatz -

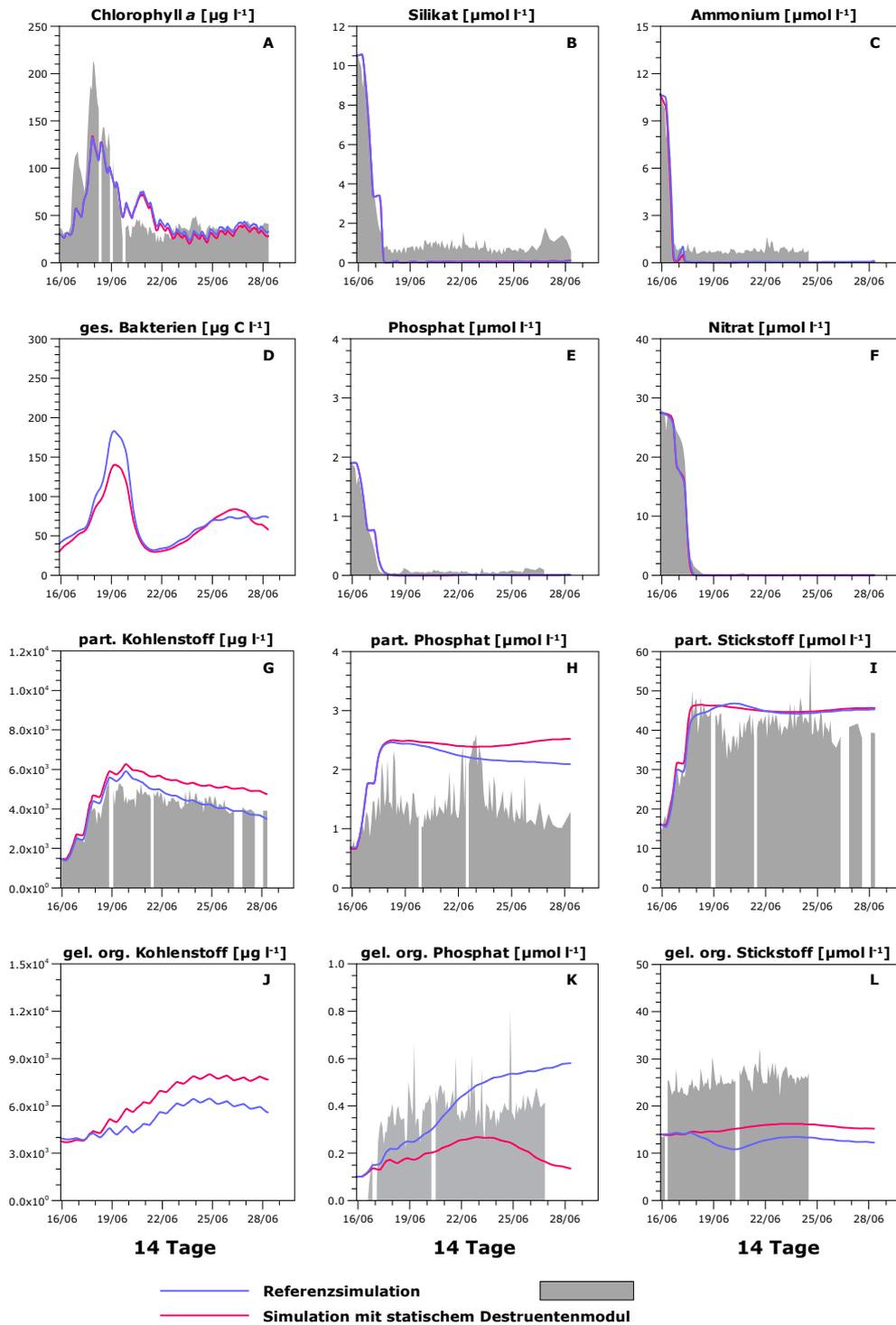


Abbildung C.29 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den Kontrollansatz des zweiten Sommerexperiments.

gedüngter Ansatz Sommerexperiment II (15.06.1999 - 28.06.1999)
- einmaliger Zusatz von Phosphat und Stickstoff -

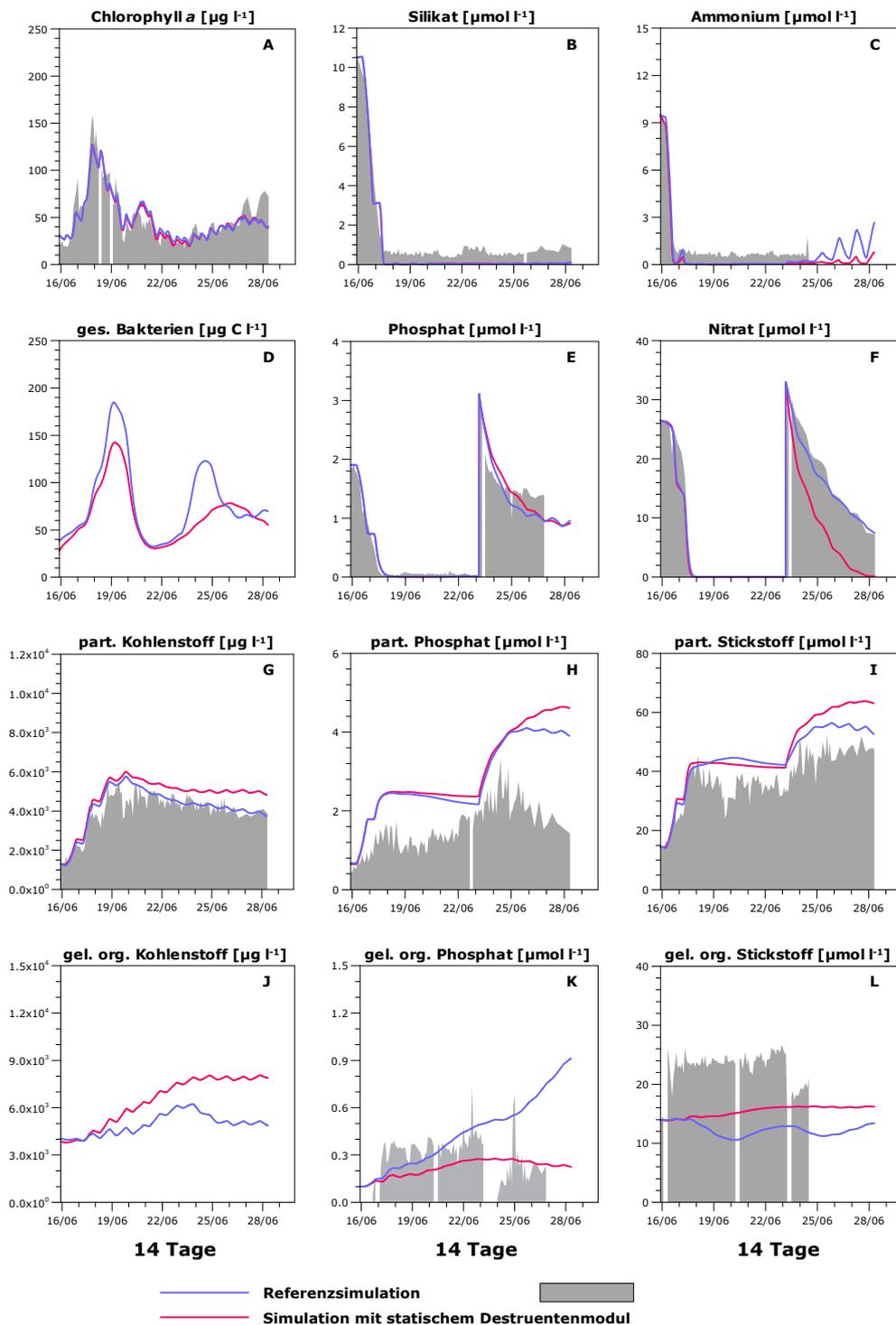


Abbildung C.30 Detaillierter Vergleich der Ergebnisse der Referenzsimulation mit der Simulation mit statischem Destruentenmodul für den N, P gedüngten Ansatz des zweiten Sommerexperiments.

Danksagung

Es gibt eine Menge Menschen, die mich bei der Erstellung dieser Arbeit begleitet und unterstützt haben und denen ich großen Dank schulde.

Prof. Dr. Wolfgang Ebenhöf bin ich sehr dankbar für die große Hilfe bei allen fachlichen Problemen sowie sein freundschaftliches Verständnis und seine Unterstützung in allen Lebenslagen.

Prof. Dr. Ursula Gaedke danke ich herzlich, für die Bereitschaft, trotz der damit verbundenen Reise nach Oldenburg, das Zweitgutachten anzufertigen.

Mein Dank auch an Prof. Dr. Ulrike Feudel, die ich durch ihre Fairness und ihren Einsatz für ihre Mitarbeiter sehr zu schätzen gelernt habe und an Prof. Dr. Bernd Blasius, der mir in der letzten Zeit meiner Arbeit immer den Rücken von sonstigen Aufgaben freigehalten hat.

Sehr dankbar bin ich vor allem Claus-Dieter Dürselen, Thomas Raabe sowie Uwe Brockmann, die meine Arbeit durch die Idee und Umsetzung der Mesokosmosexperimente in dieser Form erst möglich gemacht haben.

Großer Dank geht auch an Cora Kohlmeier und Frank Hamberg, die immer für technische Hilfeleistung bei Modellierung oder Programmierung zur Verfügung standen..

Natürlich gilt ein ganz großes Dankeschön auch meinen Kollegen aus den Arbeitsgruppen Mathematische Modellierung und Theoretische Physik/Komplexe Systeme sowie aus der DFG Forschergruppe BioGeoChemie des Watts für die freundschaftliche Zusammenarbeit und die anregenden fachübergreifenden Diskussionen.

Besonders bedanken möchte ich mich auch bei Cora Kohlmeier, Helmut Kosma, Jöran März, Gunnar Brand, Adelheid Demmer und Nico Gruner, die mit ihren Kommentaren und Verbesserungsvorschlägen die Qualität dieser Arbeit deutlich verbessern konnten.

Bei meinen Eltern möchte ich mich ganz herzlich für den Rückhalt und die Unterstützung, die sie mir entgegengebracht haben, bedanken.

Und zum Schluss ein besonders großes Dankeschön an Susa, die immer an meiner Seite war, an Jonathan, der mir mit viel Phantasie einen völlig neuen Zugang zur „Modellierung“ eröffnet hat, und an Natalie, die mich durch ihr Dasein endlich dazu gebracht hat, diese Arbeit fertig zu stellen.

Diese Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft (DFG) im Rahmen der Forschergruppe FOR 432 „BioGeoChemie des Watts“ gefördert.

Lebenslauf

Geburtsdatum: 09.12.1972
Geburtsort: Saarbrücken
Staatsangehörigkeit: Deutsch
Familienstand: verheiratet, 2 Kinder

Schulbildung

1979 – 1983 Grundschole Hohe Wacht, Saarbrücken
1983 – 1989 Schlossgymnasium, Saarbrücken
1989 – 1993 Wirtschaftswissenschaftliches Gymnasium, Saarbrücken
06/93 Abschluss: Allgemeine Hochschulreife

Akademische Laufbahn

04/96 – 09/96 Universität des Saarlandes:
Philosophie, Kunstgeschichte, klass. Archäologie
10/96 – 07/97 Universität Lüneburg:
Umweltwissenschaften
10/97 – 03/03 Carl von Ossietzky Universität Oldenburg:
Marine Umweltwissenschaften
10/99 Vordiplom
03/03 Abschluss als Diplom-Umweltwissenschaftler
Diplomarbeit:
„Ein pelagisches Ökosystem-Modell zur Analyse von Mesokos-
mosexperimenten“
Seit 05/03 Wissenschaftlicher Mitarbeiter in der DFG Forschergruppe
„BioGeoChemie des Watts“

Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich diese Arbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel und Quellen benutzt habe.

Oldenburg, 31.03.2009

Stephan Kotzur

