Rostock. Meeresbiolog. Beitr. (1999) 7, 135-155

*Sigrid SAGERT & Hendrik SCHUBERT*

# Unterwasserlichtklima der Darss-Zingster-Boddenkette

## Abstract

A series of highly eutrophic shallow water systems, locally called boddens or haffs, occur along the southern coastline of the Baltic sea. One of these estuaries is the Darss-Zingst bodden chain (DZBC), where the underwater light climate has been studied in 1995 and 1996. Spectrally-resolved transmission coefficients are low throughout all parts of the DZBC and the 1%-depth for PAR was located between 0.8m and 6.0m in dependence from the chlorophyll-concentration. The reduction in light penetration caused by large quantities of living and dead organic material in the water column. The bodden chain lies in a west-east direction. Thus, the longest reaches of open water are aligned with the direction of the prevailing wind. Even low wind speed (~3ms$^{-1}$) is sufficient to cause a completely mixed water column. During Langmuir-circulation phytoplankton organisms are exposed either to full surface irradiance, or to total darkness on average every 20 minutes. The so-called "wave-focussing" is a further event that influences the underwater light climate. Three focussing depths were determined simultaneously in response to different forms of surface waves. Therefore, planktonic organisms are exposed to extremely fast changes in the light climate of both, quantitative and qualitative nature.

## Einleitung

Die Darss-Zingster-Boddenkette (DZBK) ist ein eu- bis polytrophes phytoplanktondominiertes Flachwasserästuarsystem (SCHLUNGBAUM 1997), das mit einer durchschnittlichen Tiefe von weniger als 2m der mecklenburgischen Küste vorgelagert ist. Während zum Ende der 80er Jahre noch zeitweise Phasen der Nährstofflimitation im Gewässer zu beobachten waren, erfolgte zu Beginn der 90er Jahre ein Wechsel von der Nährstofflimitation zur Lichtlimitation der Primärproduktion (SCHIEWER 1997, vgl. auch KROMKAMP et al. 1995).

Das Unterwasserlichtklima ist eine der variabelsten abiotischen Größen eines Gewässers überhaupt. Schon das auf die Wasseroberfläche auftreffende Licht ist dabei einer Periodizität unterworfen, die durch jahres- und tageszeitliche Veränderungen des Sonnenstandes determiniert wird. Die jeweilige Wettersituation wirkt zusätzlich modulierend. An der Grenzschicht Wasser - Luft bestimmen die Reflexionseigenschaften der Wasseroberfläche, maßgeblich durch die Wellenform und damit durch den Wind und die Gewässermorphologie geprägt, das Eindringen des

Lichtes in den Wasserkörper. Im Wasserkörper selbst wird das Lichtklima im wesentlichen durch die Absorptions- und Streuungseigenschaften des Wasserkörpers (KIRK 1994) bestimmt. Diese Eigenschaften können sich durch Mischungsereignisse, Planktonsukzessionen bzw. durch Variationen des gelösten Anteils an anorganischen und organischen Substanzen im Tages- und Jahresverlauf grundlegend ändern.

Hinsichtlich der Charakterisierung des Wasserkörpers sind seit den initialen Untersuchungen von JERLOV (1976) mehrere Übersichtsarbeiten erschienen (OTTO 1989, KIRK 1991, SPINRAD et al. 1994), die darüber hinaus auch auf die Problematik von Unterwasserlichtmessungen eingehen. Hocheutrophe Systeme wie die DZBK, wurden bisher nur in relativ wenigen Fällen umfassend untersucht (COLIJN 1982, GALLEGOS et al. 1990, MALTHUS & DEKKER 1990). Grundsätzlich weisen die Untersuchungen auf eine außerordentliche Heterogenität des Lichtklimas eutropher Gewässer hin, die aus der Variabilität der sogenannten quasi-inhärenten Faktoren resultiert und die Verallgemeinerung wesentlich erschwert (KIRK 1991, REGHUNATH et al. 1991). Die Kenntnis des Überwasserlichtfeldes und der quasi-inhärenten Eigenschaften des jeweiligen Gewässertyps erlaubt tiefenabhängige Aussagen zur Lichtintensität und der spektralen Zusammensetzung des Lichtes. Weiterhin kann die Abhängigkeit des Lichtklimas von der Jahres- und Tageszeit entsprechend den meteorologischen Bedingungen abgeschätzt werden. Umfassende numerische Modelle lieferte in diesem Zusammenhang WALSBY (1997).

Das phytoplanktonverfügbare Licht wird jedoch durch eine Reihe weitere Faktoren beeinflußt. Ein wesentlicher Gesichtspunkt ist in diesem Zusammenhang die durchschnittliche Verweildauer des Organismus in der jeweiligen Tiefenzone. In Flachgewässern wird die Verweildauer in hohem Maße von windinduzierten Durchmischungsprozessen bestimmt (WEBSTER & HUTCHINSON 1994). Eine der prägnantesten Form einer derartigen Durchmischung stellt die Langmuir-Konvektion dar, die sich vor allem bei hohen Windgeschwindigkeiten ausprägt. Für Phytoplankter wechselt das Lichtklima innerhalb einer solchen Konvektionszelle, abhängig von der Größe der Zelle, im Minuten- bis Stundenbereich. Einen weiteren Faktor hoher Variabilität stellt der Wellenfokussiereffekt dar, der auf der Linsenwirkung von Wellen beruht, die durch die unterschiedlichen Brechungsindizes von Wasser und Luft hervorgerufen wird. Damit kann das Licht im Millisekunden-Bereich in Abhängigkeit von der Wellenform und dem Sonnenstand in bestimmten Wassertiefen auf ein Vielfaches seiner Oberflächenintensität fokussiert werden. Seine Charakterisierung erfolgte neben den Laborsimulationen von STRAMSKY und LEGENDRE (1992) bisher vorwiegend im marinen Bereich (WING & PATTERSON 1993), d.h. bei großen Wellenlängen und Amplituden.

Phytoplanktonorganismen sind somit großen Schwankungen im verfügbaren Lichtangebot ausgesetzt. Diese Schwankungen betreffen die auftretenden Amplituden sowie die Frequenzbereiche des einfallenden Lichts. Die möglichen Lichtintensitäten können dabei von linearer Förderung über Sättigung bis hin zu Hemmwirkungen infolge Überlastung der photosynthetischen Elektronentransportkette reichen. Da die Lichtanpassungsstrategien der Photosynthese keine Linearität hinsichtlich des Lichts aufweisen (Übersichtsartikel von ALLEN 1992, BARBER & ANDERSSON 1992, FALKOWSKI & LAROCHE, 1991, FRANKLIN & FORSTER 1997) ist eine

umfassende Analyse dieses abiotischen Umweltparameters für die Abschätzung der Primärproduktion in Gewässern zwingend erforderlich. Derartige Erfassungen des Unterwasserlichtfeldes, die sowohl das statische Lichtfeld (Absorption und Streuung) als auch das dynamische Lichtfeld (Wellenfokussierung und Langmuir-Konvektion) umfassen, liegen bisher für hocheutrophe Gewässer nicht vor.

## Material und Methoden

Die Lichtmessungen erfolgten mit einem MACAM SR-9901 Spektroradiometer (Macam Inc., Livingstone, Scotland). Dieses Gerät erfüllt hinsichtlich seiner technischen Daten weitgehend die von KIRK et al. (1994) gestellten Anforderungen an ein UV/VIS-Spektroradiometer. Die Berechnung der Attenuationskoeffizienten (Ko) erfordert eine lineare Regression von *ln* $E_\lambda$ (spektrale Photonenflußdichte) gegen die Tiefe. Um statistisch abgesicherte Resultate zu erzielen, wurde in mehreren Tiefenstufen (n=3-8) ein vollständiges Spektrum aufgenommen.

Für die Chlorophyllbestimmungen (Chl *a*) wurden Proben (10ml) auf Glasfaserfilter gezogen und 12h in Dunkelheit bei 4°C in 100% DMF (N,N,-Dimethylformamide) extrahiert. Die Berechnung der Chl a-Konzentration aus den gemessenen Absorptionswerten erfolgte nach den in Suzuki & Ishimaru (1990) angegebenen Gleichungen. Die gemessenen Chl *a*-Konzentrationen wurden in 5 Gruppen unterteilt (BAKER & SMITH 1982), die die Eigenschaften von Wasserkörpern der Boddenkette sowohl im Jahresverlauf als auch in Ost-West Richtung (Ostsee, Grabow, Barther-Bodden, Bodstedter Bodden, Saaler Bodden) mit Chl *a*-Konzentrationen von 0-20 (RF1), 20-50 (RF2), 50-80 (RF3), 80-120 (RF4) und 120-250 mg $m^{-3}$ Chl *a* (RF5) repräsentieren. Ganzjährige Messungen in den verschiedenen Gewässertypen ergaben eine strenge Korrelation zwischen den Attenuations- ($K_o$) und Absorptionskoffizienten ($a_t$)(678nm) der Chl *a*-Konzentrationen (Abb. 1, Insert 2), so daß die Wasserkörper hinsichtlich der Betrachtung ihres Lichtklimas in die oben genannten Gruppen eingestuft werden konnten (siehe auch Tab.1). Für jede dieser Gruppen wurden die Mittelwerte und 95% Konfidenzintervalle für $a_t$ und $K_o$ berechnet.

Die Bestimmung der $a_t$-Werte von Gesamtproben konnte aufgrund der hohen Konzentration absorbierender Stoffe ohne Vorkonzentration erfolgen. Die Messungen selbst wurden in 1cm Quarzküvetten unter Verwendung einer integrierenden Sphäre (Labsphere, Perkin-Elmer, Überlingen, verbunden mit einem Spektrophotometer, Lambda 2, Perkin-Elmer, Überlingen) durchgeführt.

Der Durchmesser der Langmuir-Konvektionszellen wurde durch Messung des Abstandes zwischen den Schaumkämmen bestimmt (entspricht der Breite zweier Zellen). Die Messung der Umlaufzeiten erfolgte entweder durch Zugabe von Farbstoffen mittig zwischen 2 Schaumkämme und der Bestimmung der Zeit bis zum Wiedererscheinen an der Oberfläche, oder durch Einsetzen von Schwimmkörpern und der Bestimmung ihrer maximalen Querdriftgeschwindigkeit. Die letztere Methode ergab bei Vergleichsmessungen Werte, die ca. 5-10% über denen der Farbstoffmethode lagen. Der Grund dafür liegt höchstwahrscheinlich in der Unfähigkeit der Schwimm-

körper, die bei Farbstoffen zu beobachtende spiralförmigen Querdriftbewegungen mitzuvollziehen.

Für die zeitlich hochaufgelösten Lichtmessungen (ZhLM) kam ein Eigenbaugerät zum Einsatz, das in Zusammenarbeit mit dem FB Elektrotechnik der Universität Rostock (Inst. für Automatisierungstechnik, Lehrstuhl für Prozeßmeßtechnik, Prof. Dr. N. Stoll) entwickelt wurde. Die konstruktiven Details sind in BORNITZ & GAGELMANN (1995) beschrieben. Die Eichung der Lichtintensitäten oberhalb der Oberflächenintensität erfolgte gegen eine Xenonlampe (Oriel 400W, Oriel Inc. USA). Die Linearität der Sensorantwort blieb bis in den Bereich von 11.000 mol Photonen $s^{-1}$ $m^{-2}$ erhalten.

## Ergebnisse

In durchmischten Wasserkörpern kann die Tiefenabhängigkeit der spektralen Unterwasserlichtverteilung auf zwei verschiedene Arten zusammengefaßt werden. Zum einen in Form von Transmissionsspektren (Abb. 1, Insert 1), zum anderen in Form von Attenuationsspektren (Abb. 1). Transmissionsspektren spiegeln die Eindringtiefe der einzelnen Lichtbestandteile wider, das heißt, wieviel Prozent der jeweiligen Wellenlänge nach Passieren von einem Meter Wassersäule noch meßbar sind. Attenuationsspektren dagegen beziehen sich auf die Lichtschwächung, das heißt, in welchem Maß der jeweilige Spektralbereich während der Passage abgeschwächt wird. Für die relativ trüben, huminstoffreichen inneren Küstengewässer ist die Darstellung in Form von Attenuationsspektren als die wesentlich günstigere anzusehen, da sie die Veränderungen des Wasserkörpers mit steigenden Chl *a*- und DOM-Konzentrationen wesentlich besser auflöst (vgl. hierzu Abb. 1).

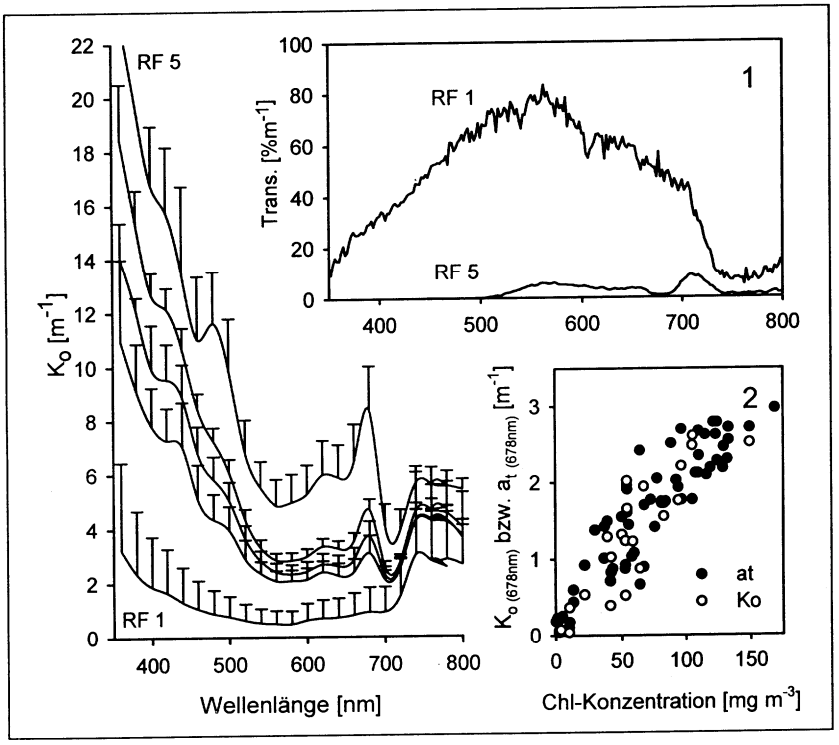


**Abb. 1** Attenuationswerte verschiedener Wasserkörper (links). Dargestellt sind die Attenuationsmittelwerte ± Standardabweichung der Wasserkörper RF5 bis RF1 (von oben nach unten). Vergleich der Transmissionsspektren der Wasserkörper RF1 und RF5 (Insert 1). Abhängigkeit des Attenuationskoeffizienten (678nm) und des Absorptionskoeffizienten (678nm) von der Chl-Konzentration des Wasserkörpers (Insert 2).

Die Attenuationsspektren der einzelnen Wasserkörper zeigen eine generelle Zunahme des Attenuationsminimums (um 570nm) mit Zunahme der Chl *a*-Konzentration, der Einfluß der Phytoplanktonabsorption wird insbesondere durch den überproportionalen Anstieg der Attenuationswerte um 680nm (Chl *a*-Absorption) und 620nm (Phycocyaninabsorption) deutlich. Als Resultat sind in Wasserkörpern der Klasse RF 2-5 zwei Attenuationsminima zu beobachten (um 570 und 720nm). Im kurzwelligen Bereich ist der Einfluß des Phytoplanktons auf die Attenuation wesentlich weniger stark ausgeprägt. Insbesondere die kurzwellige Absorption von Chl *a* (440nm) wird durch hohe DOM-Konzentrationen und die Wellenlängenabhängigkeit der Streuung (KIRK 1994) maskiert. Der Einfluß der Streuung steigt mit steigendem Biomasseanteil des Wasserkörpers. Das zeigt sich unabhängig von den steigenden Attenuationen im kurzwelligen Bereich durch den Anstieg

der Werte oberhalb 750nm, in einem Bereich, wo weder das Phytoplankton noch gelöste organische Substanzen nennenswerte Absorptionen aufweisen. Der Einfluß von hochmolekularen Substanzen, wie Huminsäuren und anderen komplexen Polyphenolverbindungen (Gelbstoffe) auf das Unterwasserlichtklima wird aus Abb. 2b ersichtlich. Die steil ansteigende Absorptionswerte unterhalb 500nm sind damit durch die Absorptionseigenschaften dieser Stoffe bedingt. Das stimmt mit der Beobachtung von JERLOV (1976) überein, daß eine Streuung, die durch Partikel mit wesentlich größeren Durchmessern als dem Wert der Wellenlänge des Lichtes verursacht wird, nahezu wellenlängenunabhängig ist, somit ist der Attenuationsanstieg im kurzwelligen Bereich nicht auf die Wellenlängenabhängigkeit der partikelgebundenen Streuung zurückzuführen. Die Differenz zwischen $K_o$ 750-800nm und $a_t$ 750-800nm sollte daher als Maß für die Streuung über den gesamten Wellenlängenbereich verwendet werden können. In Abb. 2a ist das Verhältnis Streuungskoeffizient zu Absorptionskoeffizient aufgetragen. Es zeigt sich, daß die oben angeführte Vermutung nur bedingte Richtigkeit besitzt. Mit ansteigendem Chl *a*-Gehalt befinden sich offensichtlich auch zunehmend Partikel in den Größenbereichen <0.8µm im Wasserkörper, die zu einer, wenn auch sehr geringen, Wellenlängenabhängigkeit der Streuung führen. Dominierend für den spektralen Verlauf dieses Verhältnisses ist jedoch eindeutig die Absorption durch Phytoplanktonpigmente, wie aus dem ausgeprägten Verlauf der Spektren im Bereich um 550nm ersichtlich ist.

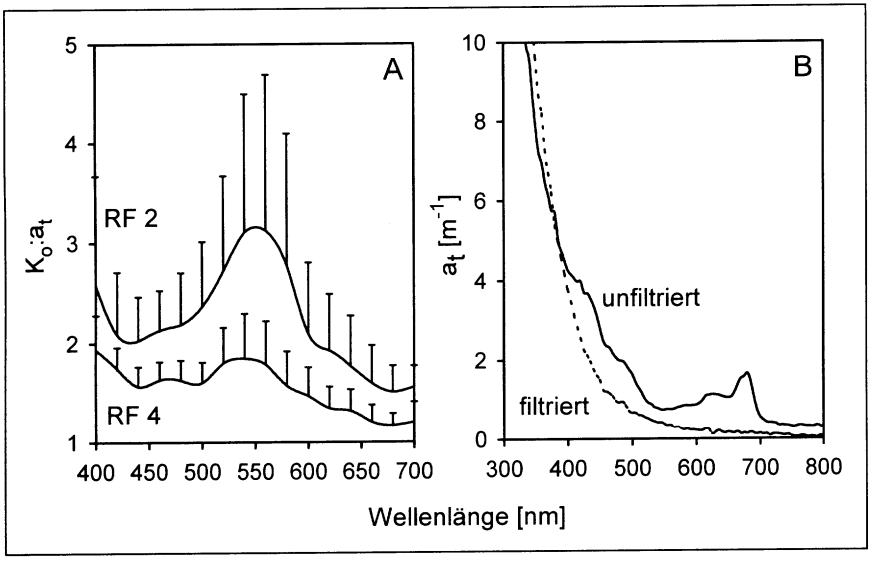


**Abb. 2** Spektrale Auflösung des Verhältnisses Streuung:Absorption der Wassertypen RF2 und RF4 (A)
Absorptionsspektren einer filtrierten und einer unfiltrierten Boddenwassersprobe der Klasse RF4 (B).

Mit Hilfe der Attenuationskoeffizienten lassen sich für die verschiedenen Wasserkörper die 1%-Tiefen (Tiefe in der noch 1% des Oberflächenlichtes verfügbar ist) für die einzelnen Wellenlängen errechnen. In Tab. 1 sind die 1%-Tiefen für die unterschiedlichen Wassertypen der Boddenkette aufgelistet.

**Tabelle 1** 1%-Tiefen [m] ausgewählter Wellenlängen (PAR - "photosynthetic active radiation" 400-700nm)

| Typ | Chl [mg $m^{-3}$] | 300 nm | 320 nm | 360 nm | 400 nm | 570 nm | 710 nm | PAR |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| RF1 | 0-20 | 0.28 | 0.88 | 1.44 | 2.42 | 10.0 | 4.18 | 6.24 |
| RF2 | 20-50 | 0.19 | 0.31 | 0.42 | 0.59 | 2.30 | 2.09 | 1.93 |
| RF3 | 50-80 | 0.09 | 0.17 | 0.33 | 0.46 | 2.0 | 2.0 | 1.57 |
| RF4 | 80-120 | 0.1 | 0.15 | 0.25 | 0.36 | 1.64 | 1.92 | 1.38 |
| RF5 | 120-250 | 0.1 | 0.13 | 0.2 | 0.27 | 0.96 | 1.24 | 0.84 |

Die Tabelle verdeutlicht die starke Abhängigkeit der Spektralverteilung und Attenuation des Lichtes von der Chl *a*-Konzentration in den verschiedenen Wassertypen der Boddenkette. Die 1%-Tiefe$_{(PAR)}$, oft als die untere Grenze der euphotischen Zone beschrieben (diese Festlegung erfolgte unter der Voraussetzung, daß mit 1% der durchschnittlichen Oberflächenlichtintensität eine Kompensation der täglichen Respirationsverluste erfolgen kann (GROBBELAAR 1990, HUISMAN and WEISSING 1994)), sinkt sehr schnell bis auf 0.84m ab. Hierbei handelt es sich jedoch um einen Mittelwert, unabhängig von der Jahreszeit und damit auch von der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons. Im Zingster Strom wurden in den Sommermonaten 1994 1%-Tiefen$_{(PAR)}$ von minimal 0.5m bestimmt, so daß die in Tab. 1 dargestellten Werte nur in Bezug auf den Verlauf der Parameter, jedoch nicht hinsichtlich einer Verallgemeinerung der Absolutwerte interpretiert werden sollten. Als äußerst gering sind die Eindringtiefen des UV-B-Bereiches zu bezeichnen. In den Boddengewässern wurden Maximalwerte der 1%-Tiefe$_{(UV-B)}$ von 30cm beobachtet, eine derartige Eindringtiefe ist jedoch schon eine selten auftretende Ausnahmesituation.

Während des gesamten Untersuchungszeitraumes konnten keine tageszeitlichen Veränderungen in den Attenuationswerten beobachtet werden (bedingt durch die Streuungseigenschaften). Die tageszeitlichen Veränderungen im Unterwasserlichtangebot können daher bei bekanntem Attenuationskoeffizienten aus dem Überwasserlichtangebot und dem Sonnenstand berechnet werden.

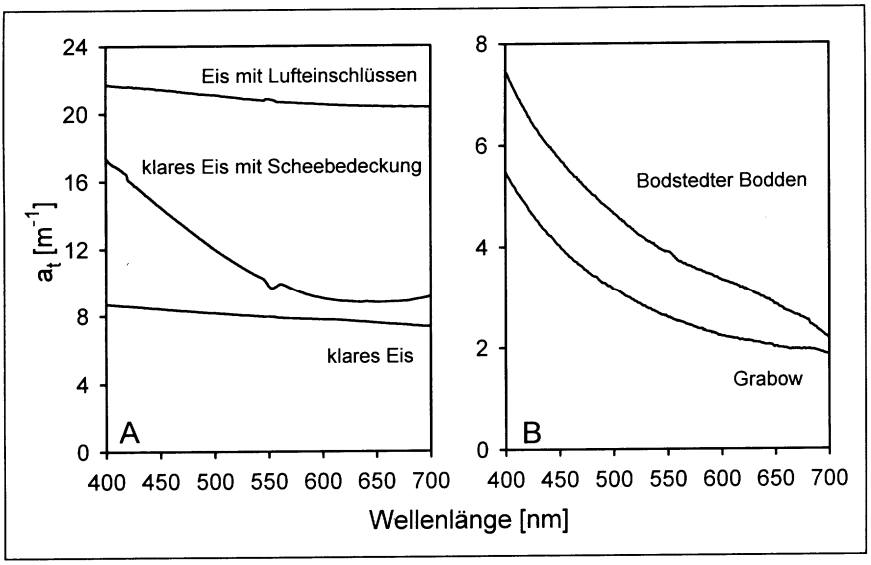


**Abb. 3** Attenuationsspektren verschiedener Eisarten. Die Spektren wurden durch Umformung von Transmissionsspektren gewonnen (A).
Attenuationsspektren des Wasserkörpers nach mehrwöchiger Eisbedeckung (B).

Einen Spezialfall hinsichtlich des Unterwasserlichtklimas stellen die nahezu regelmäßig auftretenden Perioden der Eisbedeckung in den Wintermonaten dar. Die Eisdecke kann dabei bis zu mehreren Wochen geschlossen sein, im Winter 1995/96 sogar mehrere Monate.

Das Unterwasserlichtklima wird in diesen Perioden sowohl von den Eigenschaften des Wasserkörpers als auch von den Eigenschaften der Eisdecke bestimmt. Messungen der Lichtverhältnisse unter der Eisdecke erfolgten in den Wintermonaten 1995 und 1996. In Abb. 3a sind die Attenuationsspektren der hauptsächlich angetroffenen Eisarten gegenübergestellt. Selbst klares, von Lufteinschlüssen weitgehend freies Eis (Schwarzeis) weist hohe Attenuationswerte auf, verantwortlich dafür ist evtl. der zusätzlich auftretende Phasenübergang. Bei einer durchschnittlichen Eisdicke von 20cm würden jedoch trotzdem noch große Teile des Lichtes in den Wasserkörper gelangen. Diese Form des Eises wurde jedoch nur selten angetroffen, in den meisten Fällen liegt eine dünne Schneebedeckung (1-2cm) vor, die die Attenuationswerte steil ansteigen läßt. In solch einer Situation gelangt bereits nach 20cm kaum noch Licht in die Wassersäule, es herrscht nahezu Dunkelheit. Ein spektraler Verlauf ist in beiden Fällen kaum zu registrieren, die Hauptquelle der Attenuation stellen offensichtlich Reflexionsprozesse dar. Ist das Eis stark mit Luftblasen durchsetzt, nehmen hingegen Streuungsprozesse an Bedeutung zu. Infolge

dessen ist ein deutlicher Spektralgang zu verzeichnen, es kommt zur vornehmlichen Auslöschung des kurzwelligen Bereiches.

Der Wasserkörper unter der Eisschicht weist ebenfalls eine, verglichen mit der Vegetationsperiode, veränderte Attenuationscharakteristik auf (Abb. 3b). Sowohl im Grabow als auch im Bodstedter Bodden ist kaum noch ein Einfluß des Phytoplanktons auf das Unterwasserlichtklima festzustellen, die Chl *a*-Konzentrationen betrugen 0.9 (Grabow) und 1.7mg Chl *a* $m^{-3}$ (Bodstedter Bodden). Das Attenuationsspektrum des Grabow entspricht weitgehend der Charakteristik des Typ RF 1, das des Bodstedter Boddens dagegen weist eine für diesen Typ ungewöhnlich hohe Attenuationen im kurzwelligen Bereich infolge von Gelbstoff-Absorption auf. Im Gegensatz zum Phytoplankton, welches in diesen Phasen absinkt (andernfalls hätte es in den Proben aufgetauten Eises detektierbar sein müssen) verbleiben die Gelbstoffe im Wasser, so daß sich der kurzwellige Bereich der Attenuationsspektren nicht verändert. Die eingangs vorgenommene Klassifizierung nach Chl *a*-Gehalt besitzt demzufolge nur eingeschränkte Gültigkeit. Unter geschlossenen Eisdecken herrscht damit bei den in der Boddenkette hauptsächlich angetroffenen Eistypen Dunkelheit. Großflächige Klareiszonen, die bis zu 45%-PAR-Transmission aufweisen können (BOLSENGA & VANDERPLOEG 1992), wurden in den Wintermonaten der Jahre 1995 und 1996 in der DZBK nicht beobachtet. Derartige Eisformen wurden jedoch im gleichen Zeitraum sowohl in den östlichen Flachwasserbereichen des Salzhaffs als auch in den südlichen Teilen des Jasmunder Boddens angetroffen, die Möglichkeit ihres Auftretens in der Boddenkette kann damit nicht *per se* ausgeschlossen werden.

Die vorangegangenen Abschnitte charakterisierten die Grundeigenschaften des Wasserkörpers hinsichtlich der Lichtintensität und der spektralen Zusammensetzung des Lichts in Abhängigkeit von der Wassertiefe. Das phytoplanktonverfügbare Licht wird in Flachgewässern jedoch wesentlich von der windinduzierten Vertikaldurchmischung (Langmuir-Konvektion) und damit von der Verweildauer des Phytoplanktons in der jeweiligen Tiefe bestimmt. Additiv wirkt in Abhängigkeit vom Aufenthaltsort in der Tiefe der Wellenfokussiereffekt.

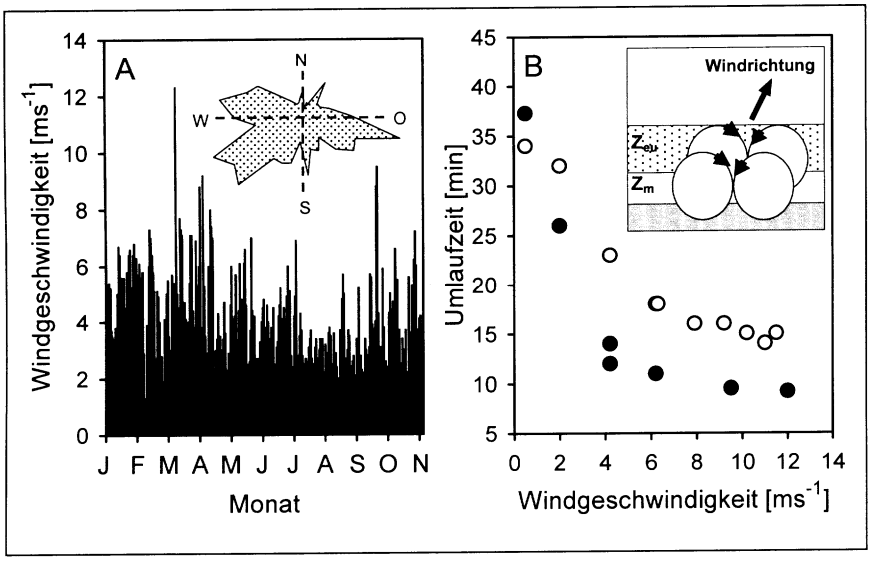


**Abb. 4** Tagesmittel der Windgeschwindigkeit Station Zingst (A). Die Windgeschwindigkeit wurde halbstündig erfaßt und über den Tag gemittelt. Die Darstellung umfaßt den Zeitraum von Januar bis Oktober 1994. Das Insert zeigt die Häufigkeitsverteilung der Windrichtungen für den oben genannten Zeitraum.
Abhängigkeit der Langmuirzirkulation von der Windgeschwindigkeit (B). Die Messungen erfolgten in Dierhagen (schwarz - Kaimitte Boddenhafen) und Zingst (weiß). Das Insert zeigt eine schematische Darstellung der Langmuir-Konvektion im Wasserkörper. Die Zirkulation erfolgt jedoch, anders als hier vereinfacht dargestellt, als schraubenförmige Bewegung.

Die Hauptausdehnung der DZBK verläuft in West-Ost-Richtung. Damit deckt sich die größte Ausdehnung mit den vorherrschenden Windrichtungen von West bis Süd-West (Abb. 4a, Insert) und bietet ganzjährig eine große Angriffsfläche. Wie aus Abb. 4 ersichtlich lagen die Tagesmittel stets über 1ms$^{-1}$, nur an 12 Tagen wurde ein Tagesmittel von weniger als 2ms$^{-1}$ erreicht, so daß eine stabile Schichtung der Gewässer bisher nicht beobachtet werden konnte (SCHUBERT et al. 1997), ein Hinweis darauf, daß schon geringe Windgeschwindigkeiten genügen, um eine vollständige Durchmischung des Wasserkörpers zu induzieren (vgl. auch VERHAGEN 1994, SMITH 1992). HUTCHINSON & WEBSTER (1994) geben eine Grenze von 2-3ms$^{-1}$ Windgeschwindigkeit für die Ausbildung stabiler thermischer Schichtungen an. Bei Annahme des Grenzwertes von 2ms$^{-1}$ würde somit mit 96%iger Wahrscheinlichkeit eine ganztägige Vollzirkulation beobachtbar sein, bei Annahme des höheren Grenzwertes von 3ms$^{-1}$ immer noch mit 85%iger Wahrscheinlichkeit. Lediglich während längerer Perioden mit geschlossener Eisbedeckung ist mit einer stabilen Schichtung und dem Aussinken des Phytoplanktons zu rechnen.

Da keine direkten Freilandmessungen dieses Phänomens vorlagen, wurden Konvektionszellenmessungen in der DZBK durchgeführt, deren Ergebnisse in Abb. 4b

dargestellt sind. Die Messungen fanden an 2 Punkten unterschiedlicher Wassertiefe (Dierhagen 80cm und Zingst 150cm) statt. Die Tatsache, daß die Umlaufzeit in Dierhagen bei vergleichbaren Windgeschwindigkeiten stets niedriger als in Zingst ist, ist auf die geringere Wassertiefe der Station Dierhagen zurückzuführen. Die Nichtlinearität der Windabhängigkeit der Wasserumlaufgeschwindigkeit, ist auf die exponentielle Zunahme der Reibung zurückzuführen. Da benachbarte Konvektionszellen gegensinnige Umlaufrichtungen haben, dürfte die Bodenreibung den größten Anteil an den Gesamtreibungskräften besitzen. Die Bodenreibung kann wohl auch für die Unterschiede im Verlauf der Kurven im Starkwindbereich verantwortlich gemacht werden, da sie im Flachwasserbereich größere Bedeutung erlangt. Die durchschnittliche Breite einer Konvektionszelle betrug in Zingst 1.60m während sie in Dierhagen nur 70cm betrug. Die Variationsbreite ist dabei gering (±30 cm für Zingst und ±10cm für Dierhagen). Eine nennenswerte Windabhängigkeit konnte nicht festgestellt werden, so daß Breite und Form der Konvektionszellen hauptsächlich von der Wassertiefe diktiert zu sein scheint.

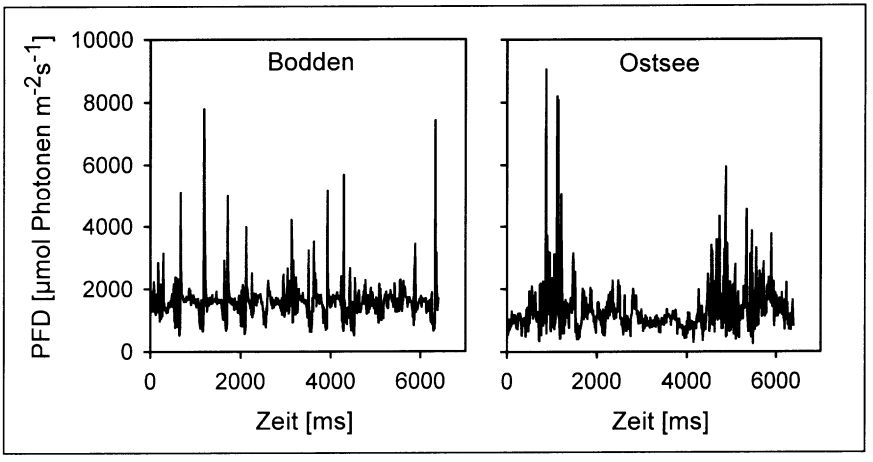


**Abb. 5** Einfluß der Wellenform auf ZhLM. Beide Messungen wurden bei Windgeschwindigkeiten um 11ms$^{-1}$ durchgeführt. Die Minimaltiefe betrug 1cm unter Wellental für den Bodden bzw. 10cm unter Wellental für die Ostsee.

Wellenfokussierereignisse konnten durch zeitlich hoch aufgelöste Lichtmessungen (ZhLM) in verschiedenen Tiefen des Wasserkörpers beobachtet werden. In Abb. 5 sind 2 Beispiele für Lichtmessungen unmittelbar unter der Wasseroberfläche mit einer Abtastrate von 10ms dargestellt. Der Sonnenstand ist für beide Messungen annähernd gleich, so daß eine direkte Vergleichbarkeit besteht. Für beide Meßorte ergeben sich Spitzenwerte von 7000 bis 9000µmol Photonen m$^{-2}$ s$^{-1}$ bei einer durchschnittlichen Photonenflußdichte von ca. 1800µmol Photonen m$^{-2}$ s$^{-1}$. Das entspricht einer ca. 5-fachen Verstärkung, ein Wert, der durch die Ergebnisse der Laborunter-

suchungen von STRAMSKI & LEGENDRE (1992) bestätigt wird. In der Ostsee konnten, obwohl die Messung in der 10-fachen Tiefe durchgeführt wurde (10cm unter Wellental) höhere Spitzenwerte als im Bodden beobachtet werden. Zusätzlich kam es zu einer regelrechten Häufung von Fokussierereignissen. Im Bodden war dagegen eine gleichmäßige Verteilung der Fokussierereignisse zu verzeichnen. Der Grund hierfür liegt in der unterschiedlichen Wellenstruktur an den beiden Meßorten. Die großen Hauptwellen der Ostsee treten in Zingst aufgrund der geringeren Tiefe nicht auf. Die Häufungen der Fokussierereignisse in der Ostsee sind stets in den Wellentälern zu verzeichnen, wenn die Fokussierebene der aufgelagerten "Rippelwellen" die Sensortiefe erreicht. Das gleiche gilt für den Bodden, nur daß hier die Periode (und die Höhe) der Hauptwellen kleiner ist.

In Abb. 6a ist der Wellenfokussiereffekt, ausgedrückt als Amplitude der Intensitätsschwankungen in Prozent vom Mittelwert, bei klarem Himmel und bei Cirrostratus-Bedeckung vergleichend dargestellt. Es ist ersichtlich, daß die Bedeutung der Wellenfokussiereffekte für die Gesamtlichtintensität mit zunehmender Wolkendichte, d.h. zunehmendem Verhältnis indirekter zu direkter Himmelsstrahlung, abnimmt. Nur direktes Sonnenlicht trägt zur Ausprägung der Fokussierhorizonte bei. Indirektes Himmelslicht trifft aus allen Richtungen auf die Wasseroberfläche, so daß sich keine Fokussierhorizonte in Form distinkter Ebenen ausbilden können. Weiterhin ist auffallend, daß offensichtlich mehrere Fokussierebenen existieren, so daß nicht die eigentlich zu erwartende einfache Abnahme mit zunehmender Tiefe zu beobachten ist.

Die Existenz mehrerer Fokussierhorizonte ist nur durch die Annahme der Existenz verschiedener Wellenformen zur gleichen Zeit erklärbar. Tatsächlich konnte beobachtet werden, daß den Hauptwellen bei mittleren Windstärken eine zweite Wellenform aufgelagert ist. Diese 2. Form wird, vor allem bei böigem bzw. starkem Wind. noch von einer weiteren Form, den sogenannten „Rippelwellen", überlagert. Aufgrund der unterschiedlichen Kontur dieser drei Formen entstehen wenigstens drei unterschiedliche Fokussierebenen, wobei die erste und zweite Ebene durch die Überlagerungen noch mit dem Gang der Hauptwellen mitschwingen. In Abb. 6b sind die Ergebnisse einer räumlich stärker aufgelösten Messung im Bodden dargestellt.

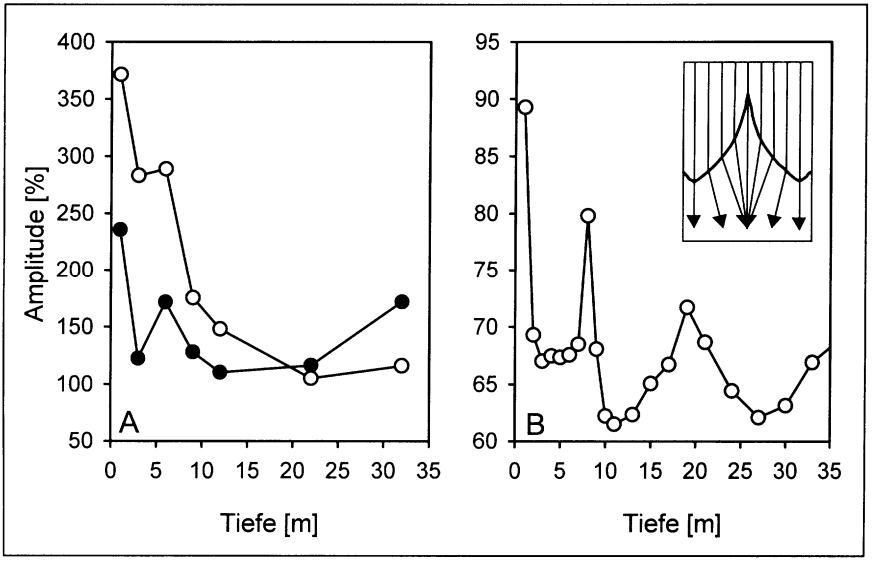


**Abb. 6** Tiefenprofil des Wellenfokussiereffektes in Abhängigkeit von der Bedeckung (A). Die Tiefenprofile wurden bei 11m $s^{-1}$ im Zeitraum von 11.30 Uhr bis 12.30 Uhr am Boddenhafen Zingst aufgenommen. Symbole: Cirrostratus- Bedeckung - schwarz , klarer Himmel – weiß Tiefenprofil des Wellenfokussiereffektes am Boddenhafen in Zingst (B). Drei deutliche Fokussiereben konnten zwischen 10.45 Uhr und 15.15 Uhr bei einer Abtastrate von 1ms und 8/8 *Cirrostratus nebulosus* – Bedeckung gemessen werden. Das Insert zeigt eine schematisierte Darstellung des Wellenfokussiereffektes, bezogen auf eine Wellenform und eine Fokussierebene.

Die drei Fokussierebenen sind deutlich zu erkennen, auch die Abnahme der Schärfe des Fokussiereffektes, hervorgerufen durch die hohe Streuung des Lichtes und die Überlagerung der drei Wellenformen. Bei der Interpretation sollte beachtet werden, daß die lichtsammelnde Fläche der zugehörigen Wellen mit zunehmender Tiefe größer ist. Daß sowohl der Absolutwert als auch der Anteil an der Gesamtphotonenflußdichte mit der Tiefe abnehmen, ist demnach hauptsächlich der hohen Trübung des Wassers zuzuschreiben. Der Grund für das Ansteigen des prozentualen Anteils unterhalb 26cm liegt nicht im Vorhandensein einer weiteren Fokussierebene, sondern darin, daß jetzt nur noch fokussiertes Licht meßbar bis in diese Tiefen vordringt.

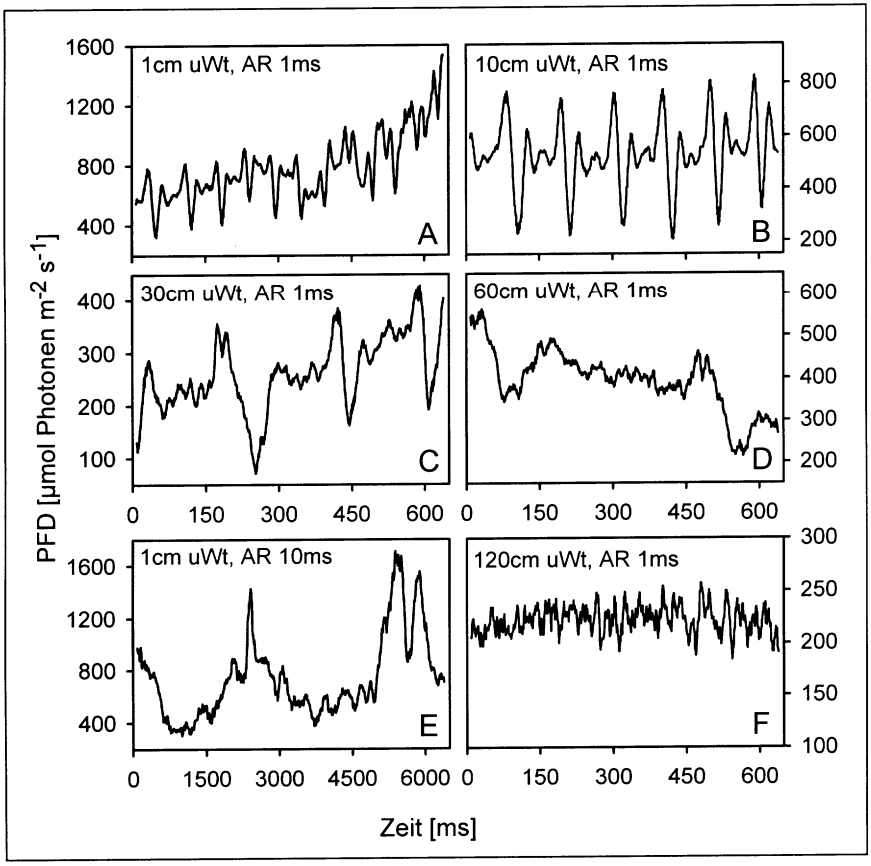


**Abb. 7** ZhLM in verschiedenen Tiefen der Ostsee. Die Messungen erfolgten an der Seebrücke Zingst mit einer Abtastrate (AR) von 10ms bzw. 1ms, während vollständiger Altostratus translucidus-Bedeckung. Die Tiefenstufen sind in cm unter dem Wellental (uWt) angegeben. Alle dargestellten Meßpunkte sind Mittelwerte aus 20 Datenpunkten, was z.T. zur Verflachung der Kurven führt.

Für die Ostsee und die Klarwasserbereiche des Grabow gilt prinzipiell das Gleiche, nur sind die Effekte aufgrund der veränderten Wellenstruktur und der geringeren Trübung hier räumlich weiter voneinander getrennt und deutlicher ausgeprägt. Abb. 7 zeigt dafür ein Beispiel. Diese Meßreihen entstanden während vollständiger *Altostratus translucidus*- Bedeckung und starkem Sturm am 29.9.1995. Durch die Bedeckung sind die Absolutwerte der Fokussiereffekte keineswegs eindrucksvoll, um so mehr aber die Anzahl registrierter Fokussierebenen und die klare Ausprägung der individuellen Frequenzen. Insgesamt konnten 4 Fokussierebenen (Abb. 7a-d)

identifiziert werden, während normalerweise nur maximal 3 Ebenen klar zu trennen waren. Mit zunehmender Tiefe verringert sich die Frequenz der dominierenden Fokussiereffekte entsprechend der Frequenz der induzierenden größeren Wellen. Bei den oberen 3 Fokussierebenen ist dabei noch der Einfluß der jeweils darüberliegenden Fokussierebenen, wenn auch nur mit sehr geringer Amplitude, zu registrieren. In 120cm Tiefe (Abb. 7f) herrscht dann ein ausgeglichenes Lichtklima. In Abb. 7e ist eine zum gleichen Meßzeitpunkt vorgenommene Messung mit 10ms Abtastrate dargestellt. Hier sind die Schwankungen der mittleren Lichtintensität durch die Hauptwellen deutlich erkennbar. Die Fokussierereignisse dagegen können bei dieser Abtastrate nicht mehr klar erfaßt werden (die Wahl der richtigen Abtastrate wird damit zum entscheidenden Faktor!). Eine der Frequenz dieser Hauptwellen entsprechende Fokussierebene konnte am betreffenden Tag nicht gefunden werden. Nach dem vorangegangenen Ausführungen müßte sie noch unterhalb 60cm vermutet werden. Zur Erklärung gibt es 2 Möglichkeiten. Zum ersten könnte die starke Streuung des durch den Sturm (Windgeschwindigkeit zur Messung $11 ms^{-1}$) aufgewühlten Ostseewassers die Ausbildung dieser Ebene verhindert haben, oder die Brennweite der Hauptwellen war größer als die Wassertiefe (3.5m) an der Meßstation. Übersättigende Lichtintensitäten sind in dieser Tiefe allerdings kaum noch zu erwarten.

Die hier vorgestellten Meßergebnisse können nun ein nahezu vollständiges Bild der Unterwasserlichtklimata der für die DZBK klassifizierten Wasserkörper geben. Wie jedoch schon in der Einleitung erwähnt, wird dieses Bild wesentlich durch das auf die Wasseroberfläche auftreffende Licht geprägt, das jahres- und tageszeitlichen Verlauf einer Reihe von Variationen unterworfen ist. Läßt man wetterbedingte Beeinflussungen außer acht und nimmt den idealen, also maximal möglichen Strahlungsgang (bezogen auf PAR) für die geographische Breite von Zingst an (54°30min), ergibt sich nach den Modellierungen von WALSBY (1997) das in Abb. 8a/b dargestellte Bild. Demnach können die Strahlungwerte im Jahresverlauf zwischen minimal 10.8 (Wintersonnenwende) und 91mol Photonen $m^{-2}$ $d^{-1}$ (Sommersonnenwende) schwanken (Abb. 8a). Die Sonnenscheindauer beträgt an diesen Extrempunkten ca. 7 bzw. 17 Stunden (Abb. 8b), mit mittäglichen Maximalwerten von ca. 640 und 2400µmol Photonen $m^{-2}$ $s^{-1}$. Abb. 8c zeigt dann den potentiellen Einfluß der Langmuir-Konvektion auf das Lichtklima eines in der Wassersäule befindlichen Phytoplankter, der sich mit einer durchschnittlichen Umlaufzeit von 20min durch die Wassersäule bewegt. In den inneren Boddengewässern überschreitet die Durchmischungstiefe in der Regel den Wert der 1%-Tiefe ($Z_{eu}<Z_m$), während im Grabow und in der Ostsee Situationen mit einem $Z_{eu}$:$Z_m$-Verhältnis >1 zu rechnen ist. Mit einer bis zu 5-fachen Verstärkung des Lichts wirken dann die je nach Tiefe des Gewässers und Wellenbewegung gefundenen 3-4 Fokussierebenen (Abb. 8d) auf das organismenwirksame Lichtfeld.

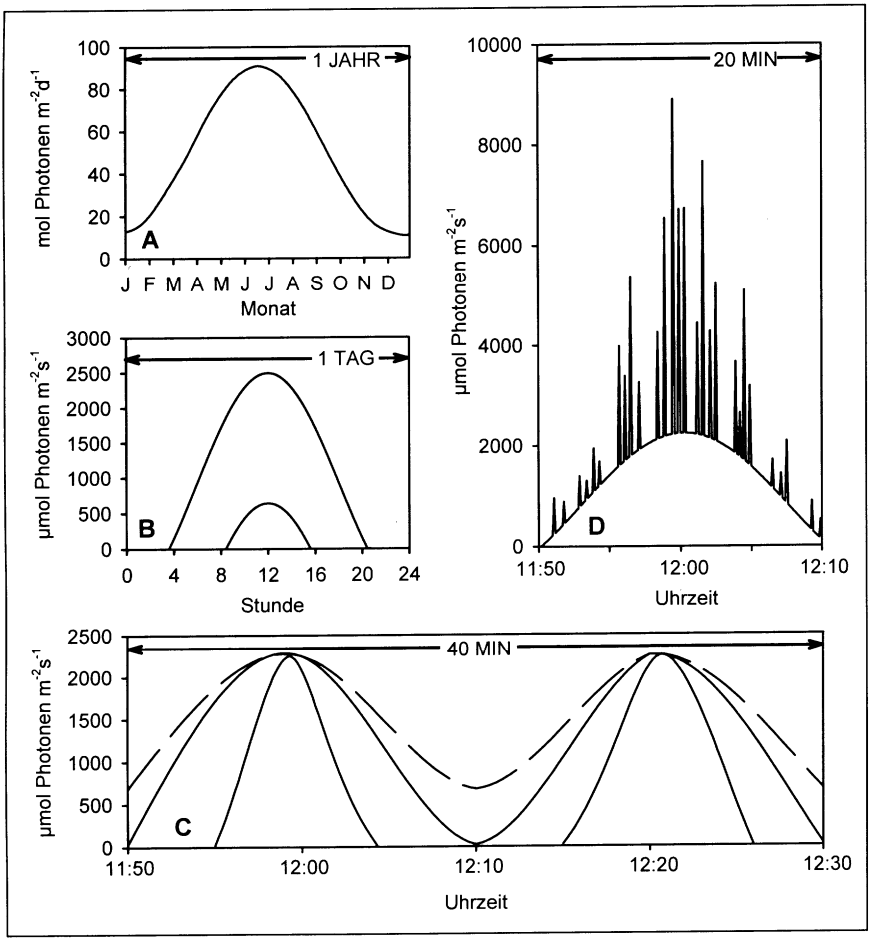


**Abb. 8** Änderungen des Über- und Unterwasserlichtklimas in Abhängigkeit von der Zeit
Abb. 8a: Simulation eines Jahresganges der PAR-Strahlung für die geographische Breite von Zingst. Abb. 8b: Simulation der Tagesamplituden der Überwasserstrahlung (PAR) für den Tag der Sommersonnenwende (21.06.95) und den Tag der Wintersonnenwende (22.12. 95). Die Werte beider Darstellungen sind mit den bei WALSBY (1997) angegebenen Arbeitsblättern berechnet. Abb. 8c: Einfluß der Langmuirzirkulation auf das organismenwirksame Lichtfeld des Phytoplanktons in Wasserkörpern verschiedener Zeu:Zm-Verhältnisse (schematisiert, vgl. Ergebnisse). Abb. 8d: Einfluß der Wellenfokussierereffektes (4 hypothetische Fokussierebenen) bei gleichzeitiger Langmuir-Konvektion (schematisiert). Alle Abbildungen zeigen die für Zingst maximal möglichen Strahlungswerte an. Abb. 8c und 8d beziehen sich auf den Tag der Sommersonnenwende.

## Diskussion

Die hier vorgestellten Meßwerte charakterisieren den Wasserkörper der Boddenkette als ein extrem trübes Gewässer, dessen Lichtklima vornehmlich durch biomasse- und gelbstoffgebundene Absorption in Verbindung mit einem geringeren Anteil an partikelgebundener Streuung geprägt wird. Bereits geringe Veränderungen in der Chl *a*-Konzentration können dabei große Schwankungen der 1%-Tiefen$_{(PAR)}$ zur Folge haben.

Die spektrale Zusammensetzung des Unterwasserlichtes unterliegt mit zunehmender Tiefe starken Veränderungen. Der Blaubereich des Spektrums fehlt aufgrund einer Kombination von Gelbstoffabsorption, Absorption durch Phytoplanktonpigmente und Streuung bereits nach wenigen Zentimetern nahezu vollständig. Diese Beeinflussung ist selbst in den äußeren, mehr durch oligotrophes Ostseewasser beeinflußten Bereichen der Boddenkette festzustellen. Mit zunehmender Chl *a*-Konzentration kommt es dann zusätzlich zu einem mehr oder weniger ausgeprägten Ausfall des Rotbereiches. In diesem Spektralbereich kommt neben der Chl *a*- Absorption auch der Absorption durch Phycocyanin (akzessorisches Pigment der Cyanobakterien) eine entscheidende Rolle zu. Die größten Penetrationstiefen werden durch orange-grünes Licht um 570nm und nah-infrarotes (NIR) Licht um 710nm erreicht, wobei aufgrund der geringeren Streuung und Restabsorption von Phytoplanktonpigmenten das NIR-Licht die größere Penetrationstiefe aufweisen kann. Dieses ungewöhnliche Verhalten tritt ab einer Chl *a*-Konzentration von ca. 50mg $m^{-3}$ auf und ist somit für den gesamten östlichen Teil der Boddenkette zumindest in den Monaten April bis September charakteristisch.

Durch die Messung der Konvektionszellen und der Fokussiereffekte erhält man eine Beschreibung der Dynamik des real organismenwirksamen Lichtklimas in der Boddenkette. Die Durchmischungstiefe ($Z_m$) übersteigt in den Boddengewässern in der Regel den Wert der 1%-Tiefe$_{(PAR)}$ und ist somit größer als die euphotische Zone ($Z_{eu}$). Demzufolge sind die Organismen innerhalb eines Zeitraums von minimal 8min und mit 95%iger Wahrscheinlichkeit maximal 30min sowohl völliger Dunkelheit als auch extremen Starklichtgaben von bis zu 9000µmol Photonen $s^{-1}$ $m^{-2}$ ausgesetzt. Diese extremen Starklichtpulse werden unter Bedingungen sättigender Hintergrundlichtintensitäten im Zeitraum von wenigen Sekunden bis max. 2 Minuten wirksam. Dem schließt sich unmittelbar eine Phase rasch abnehmender Lichtintensitäten an, wobei sich das Spektrum zunehmend auf den Grün- und Dunkelrotbereich einengt. Je nach Trophielevel des Gewässers wird dann in einer Tiefe von 80cm bis 190cm die Grenze der euphotischen Zone erreicht. Dabei werden in der Regel noch 2 Fokussierebenen durchlaufen, in denen rhythmisch überdurchschnittliche Lichtintensitäten empfangen werden. Die relative Verweilzeit unterhalb der Kompensationsebene hängt von der Wassertiefe und -trübung ab, die absolute Verweilzeit zusätzlich von der Windgeschwindigkeit. Ungeachtet der Fokussierereignisse können damit innerhalb einer Minute Gradienten von mehr als 1000 mol Photonen $s^{-1}$ $m^{-2}$ durchlaufen werden.

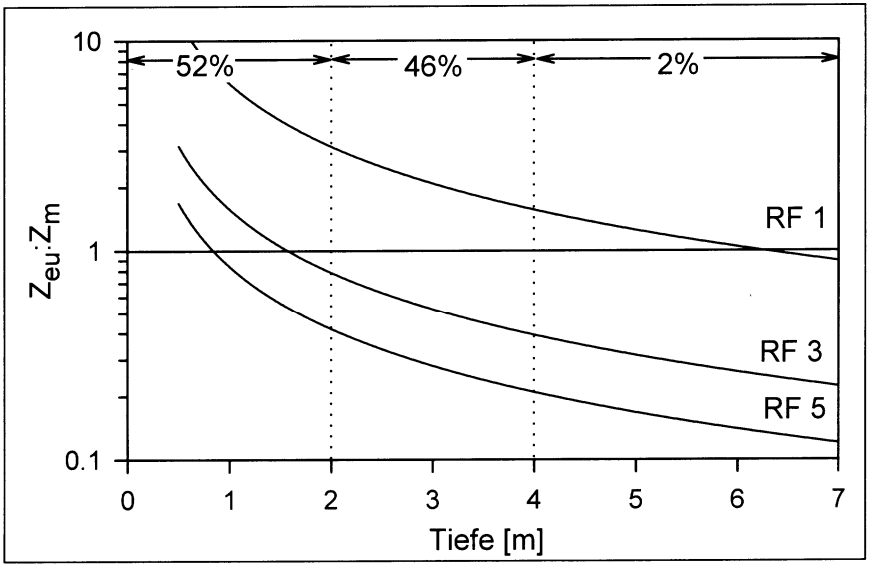


**Abb. 9** Abhängigkeit von Zeu:Zm vom Wassertyp und der Wassertiefe. Die Prozentangaben geben den Oberflächenanteil der jeweiligen Tiefenstufe an der Gesamtoberfläche der DZBK an, wobei sich die Angabe 2% auf Tiefen größer 4m bezieht.

Eine einheitliche Angabe des Verhältnisses der Mächtigkeit der euphotischen Zone zur Gesamtdurchmischungstiefe ($Z_{eu}/Z_m$) kann bei der Inhomogenität der einzelnen Boddenbereiche nicht erfolgen. In Abb. 9 ist daher ersatzweise versucht worden, das $Z_{eu}:Z_m$ Verhältnis in Abhängigkeit vom vorliegenden Wassertyp und der Wassertiefe darzustellen. Folgende Aussagen können abgeleitet werden:

1. Selbst in den Flachwasserbereichen kleiner 2m Wassertiefe kommt es bei Vorliegen von Wassertypen >RF 3 zur Unterschreitung des $Z_{eu}:Z_m$ Verhältnisses von 1 (ca. 52% der DZBK weisen Wassertiefen <2m auf, nur ca. 2% weisen Tiefen >4m auf).

2. Die minimal für ausgedehntere Gebiete zu erwartenden $Z_{eu}:Z_m$ Verhältnisse bewegen sich um 0.4, nur in sehr kleinflächigen Arealen wird dieser Wert unterschritten.

Dieses $Z_{eu}:Z_m$ Verhältnis hat sich als einer der bestimmenden Parameter für die Produktivität von trüben, jedoch gut durchmischten Gewässern erwiesen (NIXDORF et al. 1992, RIJKEBOER et al. 1993, KROMKAMP et al. 1992, GROBBELAAR 1994). Die kritische Durchmischungstiefe, d.h. das $Z_{eu}:Z_m$- Verhältnis, bei dem die täglichen Atmungsverluste die Primärproduktion in der euphotischen Zone überschreiten, wird bei 0.2 (GROBBELAAR 1985, CLOERN, 1987, COLE et al 1992) bis zu 0.05 (GROBBELAAR 1990, SOETAERT et al. 1994) angesetzt. Diese Grenze von 0.05 ließe sich auch mit den Produktionswerten der inneren Teile der Boddenkette vereinbaren

(SCHIEWER et al. 1992). Somit wäre nahezu der gesamte Wasserkörper der Boddenkette als aktiv im Sinne einer Nettoprimärproduktion anzusehen.

Eine weitere Konsequenz des Modells von GROBBELAAR (1990) ist die Feststellung einer starken Temperaturabhängigkeit sowohl des optimalen (d.h. produktivsten) $Z_{eu}$:$Z_m$- Verhältnisses als auch der absoluten Produktionshöhe. Mit Anstieg von 5 auf 35°C steigt die Produktivität auf das 4-fache, das optimale $Z_{eu}$:$Z_m$- Verhältnis steigt von 0.8 auf 1.2.

In Fall der Boddenkette bedeutet das, daß die abiotischen Parameter Temperatur und Lichtintensität eine Pufferfunktion hinsichtlich der Primärproduktion wahrnehmen können. Hinsichtlich der Beeinflussung des Lichtklimas durch Phytoplankter ist dieser Gedanke nicht neu (MARKAGER 1994, EVERS 1991). Im Fall der Boddenkette würde mit ansteigenden Oberflächenlichtintensitäten im Frühjahr nach Beendigung der Eisbedeckung eine Phytoplanktonentwicklung durch die gleichzeitig ansteigenden Wassertemperaturen beschleunigt erfolgen. Damit würde sich das Lichtklima jedoch in Richtung niedriger $Z_{eu}$:$Z_m$- Verhältnisse entwickeln. Das Resultat wäre ein Abbremsen der Produktivitätsentwicklung bei gleichzeitiger Ausbildung der oben beschriebenen extremen Unterwasserlichklimata.

**Literatur**


ALLEN, J.F (1992). Protein phosphorylation in regulation of photosynthesis. Biochem. Biophys. Acta 1098, 255-335.

BAKER, K.S. & SMITH, R.C. (1982). Bio-optical classification and model of natural waters 2. Limnol. Oceanogr. 27, 500-509.

BARBER, J. & ANDERSSON, B. (1992). Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. Trends.Biochem.Sci. 17, 61-66.

BOLSENGA, S.J. & VANDERPLOEG, H.A. (1992). Estimating photosynthetically available radiation into open and ice-covered freshwater lakes from surface characteristics; a high transmittance case study. In: Ilmarvirta, V. & Jones, R.I. (eds.).The dynamics and use of lacustrine ecosystems. Finish Limnol. Soc., Helsinki, 95-104.

BORNITZ, R. & GAGELMANN, J. (1995). Entwicklung und Erprobung eines Programmpaketes zur Datenerfassung und Visualisierung für das Meßsystem zur Unterwasser- Lichtmessung. Belegarbeit, Universität Rostock, Institut für Automatisierungstechnik.

CLOERN, J.E. (1987). Turbidity as a control on phytoplankton biomass and productivity in estuaries. Cont. Shelf Res. 7, 1367-1381.

COLE, J.J., CARACO, N.F. & PETERLS, B.L. (1992). Can phytoplankton maintain a positive carbon balance in a turbid freshwater tidal estuary? Limnol. Oceanogr. 37, 1608-1617.

COLIJN, F. (1982). Light absorption in the Ems-Dollard estuary and ist consequences for the growth of phytoplankton and microphytobenthos. Netherlands J. Sea Res. 15, 196-216.

EVERS, E.G. (1991). A model for light-limited continuous cultures: growth, shading and maintenance. Biotechnology and Bioengeneering 38, 254-259.

FALKOWSKI, P.G. & LAROCHE, J. (1991). Acclimation to spectral irradiance in algae. J.Phycol. 27, 8-14.

FRANKLIN, L.A. & FORSTER, R.M. (1997). The changing irradiance environment - consequences for marine macrophyte physiology, productivity and ecology. Eur. J. Phycol. 32, 207-232.

GALLEGOS, C.L., CORRELL, D.L. & PIERCE, J.W. (1990). Modeling spectral diffuse attenuation, absorption, and scattering coefficients in a turbid estuary. Limnol. Oceanogr. 35, 1486-1502.

GROBBELAAR, J.U. (1985). Phytoplankton productivity in turbis waters. J. Plankt. Res. 7, 653-663.

GROBBELAAR, J.U. (1990). Modelling phytoplankton productivity in turbid waters with small euphotic to mixing depth ratios. J. Plankt. Res. 12, 923-931.

GROBBELAAR, J.U. (1994). Turbulence in mass algal cultures and the role of light/dark fluctuations. J. Appl. Phycol. 6, 331-335.

HUISMAN, J. & WEISSING, F.J. (1994). Light-limited growth and competition for light in well-mixed aquatic environments: an elementary model. Ecology 75, 507-520.
HUTCHINSON, P.A. & WEBSTER, I.T. (1994). On the distribution of blue-green algae in lakes: Wind tunnel-tank experiments. Limnol. Oceanogr. 39, 374-382.
JERLOV, N.G. (1976). Marine optics. Elsevier, Amsterdam, 1-189.
KIRK, J.T.O. (1991). Volume scattering function, average cosines, and the underwater light field. Limnol. Oceanogr. 36, 455-467.
KIRK, J.T.O. (1994). Light and photosynthesis in aqutic ecosystems. Cambridge University.Press,Cambridge, 2nd Ed.,1-509.
KROMKAMP, J., PEENE, J., VANRIJSWIJK, P., SANDEE, A. & GOOSEN, N. (1995). Nutrients, light and primary production by phytoplankton and microphytobenthos in the eutrophic, turbid westerschelde estuary (The Netherlands). Hydrobiol. 311, 9-19.
KROMKAMP, J., SCHANZ, F., RIJKEBOER, M., BERDALET, E., KIM. B. & GONS, H.J. (1992). Influence of the mixing regime on algal photosynthetic performance in laboratory scale enclosures. Hydrobiol. 238, 111-118.
MALTHUS, T.J. & DEKKER, A.G. (1990). Spectral light attenuation in a hypertrophic lake system. Verh. Int. Verein. Limnol. 24, 711-714.
MARKAGER, S. (1994). Open-water measurement of areal photosynthesis in a dense phytoplankton community. Arch. Hydrobiol. 129, 405-424.
NIXDORF, B., PAGENKOPF, W.-G. & BEHRENDT, H. (1992). Diurnal patterns of mixing depth and ist influence on primary production in a shallow lake. Int. Revue ges. Hydrobiol. 77, 349-360.
OTTO, K.R. & FURCH, B. (1989). Measuring of underwater light-fields (PAR) with spheric quantum sensors. A method to approximate the real values. Arch. Hydrobiol. 116, 245-252.
REGHUNATH, A.T., VENKATARAMANAN, V., SUVISESHAMUTHU, D.V., KRISHNAMOHAN, R., PRASAD, B.R., RAGHUVEER, S. & SUBRAMANIAN, C.K (1991). The origin of blue-green window and the propagation of radiation in ocean waters. Def. Sci. J. 41, 1-20.
RIJKEBOER, M., GONS, H.J. & KROMKAMP, J. (1993). Preservation of the light field in turbid lake and river water in laboratory-scale enclosure. J. Plankt. Res. 15, 517-530.
SCHIEWER, U. (1997). Design, experiences and selected results of meso- and microcosm experiments in shallow coastal waters 1981-95. Rostock.Meeresbiolog.Beitr. 5, 37-52.
SCHIEWER, U., SCHLUNGBAUM, G. & ARNDT, E.A. (1992). Monographie der Darss-Zingster Boddenkette - Überblick über 20 Jahre Boddenforschung. Forschungsbericht im Auftrag des BMFT, Universität Rostock / FB Biologie.
SCHLUNGBAUM, G. (1997). Die Bewertung der inneren Küstengewässer der Ostsee in Mecklenburg-Vorpommern: ein Beitrag zum Gewässergüteatlas der Bundesrepuplik Deutschland mit Vergleichen zu den fließenden und stehenden Gewässern. Rostock.Meeresbiolog.Beitr. 5, 9-36.
SCHUBERT, H., FORSTER, R. M., SCHOOR, A. & OCKENFELD, K. (1997). Horizontale und vertikale Chlorophyllverteilung des Bodstedter Boddens. Rostock.Meeresbiolog.Beitr. 5, 69-84.
SMITH, I.R. (1992). Hydroclimate: The influence of water movement on freshwater ecology. Elsevier, Amsterdam.
SOETAERT, K., HERMAN, P.M.J. & KROMKAMP, J. (1994). Living in the twilight: estimating phytoplankton growth in the Westerschelde estuary (The Netherlands) by means of an ecosystem model (MOSES). J. Plankt. Res. 16, 1277-1301.
SPINRAD, R.W., CARDER, K.L. & PERRY, M.J. (1994). Ocean optics. Oxford Monogr. Geol. Geophys. 25. Oxford University Press, New York.
STRAMSKI, D. & LEGENDRE, L. (1992). Laboratory simulation of light-focusing by surface waves. Mar. Biol. 114, 341-348.
SUZUKI, R. & ISHIMARU, T. (1990). An improved method for the determination of phytoplankton chlorophyll using N, N, -dimethylformamide. J. Oceanogr. Soc. Jap. 46, 190-194
VERHAGEN, J.H.G. (1994). Modeling phytoplankton patchiness under the influence of wind-driven currents in lakes. Limnol. Oceanogr. 39, 1551-1565.
WALSBY, A.E. (1997). Numerical integration of phytoplankton photosynthesis through time and depth in a water column. New Phytol. 136, 189-209.
WEBSTER, I.T. & HUTCHINSON, P.A. (1994). Effects of wind on the distribution of phytoplankton cells in lakes revisited. Limnol. Oceanogr. 39, 365-373.
WING, S.R. & PATTERSON, M.R. (1993). Effects of wave-induced lightflecks in the intertidal zone on photosynthesis in the macroalgae *Postelia palmaeformis* and *Hedophyllum sessile* (Phaeophyceae). Mar. Biol. 116, 519-525.

**Verfasser**
Sigrid Sagert
Universität Rostock
FB Biologie Lehrstuhl für Ökologie
Freiligrathstraße 7/8
18055 Rostock
Germany

Email: si@bio3.uni-rostock.de

Prof. Dr. Hendrik Schubert
Ernst-Moritz-Arndt-Universität Greifswald
Institut für Ökologie
Grimmer Straße 88
17487 Greifswald
Germany

Email: schubh@mail.uni-greifswald.de