

Rhena SCHUMANN\* & Ulrich SCHIEWER †

\* PD Dr. Rhena Schumann; Universität Rostock; Institut für Biowissenschaften; Angewandte Ökologie  
A.-Einstein-Str. 3; 18051 Rostock.  
rhena.schumann@uni-rostock.de

## **Potentielle Nährstofflimitation des Pico- und Nanophytoplanktons im Zingster Strom der Darß-Zingster Boddenkette – Minikosmen**

**Potential nutrient limitation of the pico- and nanophytoplankton in the Zingster Strom of the Darß-Zingst Bodden Chain – Minicosms**

### **Abstract**

Plankton samples of the eutrophic Zingster Strom were incubated for 7 weeks with and without added nutrients and sedimented plankton biomass to evaluate acute and potential nutrient limitation. Without added nutrients, chlorophyll *a* concentrations and production declined rapidly, but biomass accumulated sometimes slowly. That indicates not only a potential nutrient limitation, but an acute bottom up growth control. P was taken up very rapidly and always to the natural background or minimum level within one week indicating a high control effect of specifically phosphate. Added nutrients not only increased biomass, but kept or even increased productivity. Thus, nutrient influxes from river runoff or more likely from the sediments must play an important role for phytoplankton growth. Nutrients could not be recycled from added plankton biomass although the enriched algal biomass lost its productivity almost completely. A top down control of phytoplankton was almost absent in the investigated samples. A stimulation of zooplankton was prevented (accidentally) by high pH in combination with high ammonium concentrations and must also be investigated in another experimental setup. The cause for lacking zooplankton control in the other minicosms was not found, but may be connected to seston quality and phytoplankton properties (large colonies and mucoid matter).

**Keywords:** phytoplankton biomass and composition, eutrophic brackish coastal lagoon, nutrient limitation

### **1 Einleitung**

Die Zuflüsse in die für die südliche Ostseeküste typischen inneren Küstengewässer belasteten diese mit anorganischen Nährstoffen, Detritus und anderen Partikeln (SCHIEWER et al. 1994, BACHOR 2005). Es kam zu zahlreichen Veränderungen im Phytoplankton des größten inneren Küstengewässers, der Darß-Zingster Boddenkette, (LOBODA 1972, NASEV 1976, BÖRNER 1984 UND WASMUND & BÖRNER 1992), die

sich vor allem in einen Rückgang der größeren Cyanobakterien -Arten, insbesondere aller (Heterocysten bildenden) Stickstofffixierer, der Zunahme der Chlorophyten und einem gehäuften Ausbleiben der Diatomeenfrühjahrsblüte zeigten. Innerhalb der Cyanobakterien dominierten seit dem Ende der 1980er Jahre koloniebildende chroococcale Cyanobakterien (SCHUMANN 1994, SCHUMANN et al. 2001, SCHUMANN & KARSTEN 2006) und solitäre Cyanobakterien (das sogenannte autotrophe Picoplankton) spielten trotz ihrer geringen individuellen Größe eine erhebliche Rolle (KLIN-KENBERG & SCHUMANN 1995). Das Phytoplankton dominierte (und bestimmt auch heute noch) die gesamte Primärproduktion, da es in den 1980er Jahren zu einem drastischen Rückgang des Makrophytobenthos kam (LINDNER 1972, BEHRENS 1982, TEUBNER 1989) und das Mikrophytobenthos aufgrund des schlechten Unterwasserlichtklimas (SAGERT & Schubert 1999, SCHUBERT et al. 2001) nur wenig produktiv ist (WASMUND 1986, MEYERCORDT et al. 1999).

Deshalb wurden in den 1980er Jahren zahlreiche Mesokosmosexperimente zur Aufklärung der die Primärproduktion limitierenden Faktoren durchgeführt (z. B. SCHIEWER et al. 1986 und 1988), die dann in den 1990er Jahren auf die Untersuchung der Steuerungsfaktoren des gesamten mikrobiellen Nahrungsgefüges ausgeweitet wurden (SCHIEWER & JOST 1991, SCHIEWER et al. 1993). Keine der Manipulationen am Nahrungsnetz konnte die Dominanz des Phytoplanktons oder wenigstens dessen Artzusammensetzung wesentlich verändern. Verschiebungen im heterotrophen Teil des Microbial Loops waren überwiegend vorübergehender Natur oder entsprachen der normalen Jahresperiodik.

In dieser Arbeit sollte zum Zeitpunkt der maximalen Eutrophierung am Ende der 1980er Jahre in Labor"mini"kosmen die Nährstoffversorgung des Phytoplanktons (Bottom Up-Kontrolle) über einen relativ langen Zeitraum von 7 Wochen experimentell aufgeklärt werden. Im Gegensatz zu den Freilandmesokosmen (ca. 1 m<sup>3</sup>) war das Volumen der Minikosmen (2 l) dem mikrobiellen Nahrungsgefüge besser angepasst, so dass Patchiness und Gradienten von Umweltfaktoren, insbesondere vom Unterwasserlichtklima, minimiert sein sollten. Das erlaubte ferner die Beobachtung von Heterogenitäten in replizierten Ansätzen und für einige Faktoren sehr lange und engmaschige Messreihen. Einerseits sollten an unbeeinflussten Inkubationen, den Kontrollen, die Überlebensfähigkeit des Phytoplanktons und die Konkurrenzstärke der wichtigen Arten ohne Nährstoffnachlieferungen aus dem Sediment überprüft werden, die als eine wesentliche Versorgungsquelle des Phytoplanktons gelten (SCHLUNGBAUM 1982). Biomasse und Produktion sollten hier deutlich abnehmen. Die zweite potentielle Nährstoffquelle ist möglicherweise das Seston selbst, aus dem über die Mikroheterotrophen genügend Nährstoffe recycled werden. Dafür wurden Minikosmen mit leicht sedimentierendem (und deshalb evtl. absterbendem) Plankton angereichert, so dass dieses Phytoplankton zumindest eine höhere Biomasse und Produktion als die Kontrollen aufrechterhalten sollte. Durch die zusätzliche Versorgung mit N und P in einer dritten Minikosmenserie sollten Biomasse und Produktion des Phytoplanktons maximal ansteigen, so dass aus einem Vergleich dieser Spitzenwerte auf die Nährstoffversorgung des *in situ* Phytoplanktons rückgeschlossen werden kann. Der Einfluss der Mikroheterotrophen wird hier nur als potentielle Top Down-Kontrolle diskutiert.

## 2 Methoden

*Experimentdesign.* Phytoplanktonproben wurden in 3 Jahreszeiten aus dem Zingster Strom entnommen: im Sommer (08.08.1988), im Herbst (31.10.1988) und im Frühjahr (13.03.1989). Es wurden 3 Typen von sogenannten Minikosmen (2 l Plankton in Glasflaschen) in je 4 Replikaten hergestellt: eine unbehandelte Kontrolle (K1-4), ein mit leicht sedimentierbarem Plankton angereicherter Ansatz (S5-8) und eine regelmäßig mit Ammonium und Phosphat versorgte Gruppe (N9-12). Das sedimentierte Plankton wurde als Bodensatz nach ca. 16-stündiger Sedimentation aus 30 l Plankton gewonnen und in 8 l Plankton eingemischt. Es sollte als Remineralisationsquelle für Nährstoffe dienen. Das kann über bakterielle Zersetzung aus totem oder durch Grazing und Exkretion auch aus lebendem Material geschehen. Die Nährstoffgruppe wurde regelmäßig mit  $\text{NH}_4\text{Cl}$  und  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  je nach Phytoplanktonbiomasse (als Trübung) und Restkonzentration nach jeweils 1 Woche versorgt (GEISEL 1987). Die Inkubationsdauer betrug 7 Wochen insgesamt bei  $22,5 \text{ W m}^{-2}$  (ca.  $100 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) und 14 h Licht / 10 h Dunkelheit. Die Temperaturen des Sommerexperiments betragen  $15\text{-}19^\circ\text{C}$  und die Salinität 5,3 PSU. Im Herbst und im folgenden Frühjahr inkubierten die Proben bei  $11\text{-}17^\circ\text{C}$  und hatten eine Salinität von 4,7 bzw. 7,2 PSU.

*Abiotische Parameter.* Wassertemperatur und Extinktionen (1cm Küvette, 750 nm und 680 nm) wurden täglich zwischen 8 und 10 Uhr MEZ und die pH-Werte (MV 878) zwischen 14 und 15 Uhr gemessen, die letzten beiden Faktoren in jedem Replikat. Ammonium, Nitrat und Phosphat wurden einmal wöchentlich in Mischproben der jeweils 4 Replikate gemessen. Ammonium und Nitrat wurden photometrisch in GF/F Filtraten der Mischproben K1-4, S5-8 und N9-12 nach Rohde and Nehring (1979) gemessen. Der reaktive gelöste Phosphor (SRP) wurde ebenfalls in den jeweiligen Mischproben nach der Umsetzung zu Molybdänblau in einem Flowanalyser bestimmt (Malcolm-Lawes and Wong 1990). Die Nährstoffzusätze wurden in den Replikaten N9-12 einzeln unmittelbar nach Zugabe kontrolliert.

*Phytoplanktonbiomasse und -zusammensetzung.* Diese Messungen wurden einmal wöchentlich in den Mischproben K1-4, S5-8 und N9-12 durchgeführt. Für die Messung des Chlorophyllgehalts wurden je 3 Replikate von 20-100 ml auf Glasfaserfilter (50 mm) filtriert, in Gegenwart von pufferndem  $\text{MgCO}_3$  (10 ml einer  $20 \text{ g l}^{-1}$  Suspension) und Glasschliff mit 10 ml 90 %igem Aceton homogenisiert, bei  $5000 \text{ U min}^{-1}$  10 min abzentrifugiert und die Konzentration in 1 bzw. 5 cm Küvetten photometrisch nach JEFFREY & HUMPHREY (1975) bestimmt. Diese Konzentrationen wurden am Tag 1, 22 und 43 bestimmt. Das Biovolumen und die Artzusammensetzung wurde in einer mit einigen Tropfen Lugol'scher Lösung fixierten 50 ml Probe ermittelt. Unterproben von 1 ml wurden nach mindestens 4-stündiger Sedimentation in 3 mm hohen Zählkammern bei 256-facher Vergrößerung an einem Labormikroskop (Jenaval) ausgezählt. Die Artbestimmung erfolgte nach PANKOW (1990) und wurde für kolonieförmige nach KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS (1998) und für fädige Cyanobakterien an ANAGNOSTIDIS & KOMÁREK (1988) und KOMÁREK & ANAGNOSTIDIS (2005) an die gültige Taxonomie angepasst. Von dominierenden Arten, die zusammen  $> 90 \%$  der Biomasse bildeten, wurden nach dem teilkammerelastischen Zählverfahren (LUND et al. 1958) jeweils  $> 100$  Individuen erfasst. Die Zellgrößen wurden vermessen und über geometrische Körper in Biovolumen umgerechnet (HILLEBRAND et al. 1999). Aus einem Anteil von 13,2% C an der Frischmasse für Diatomeen und 11,25 % für alle anderen Algen (HEERKLOß & VIETINGHOFF, 1981) wurde die Kohlenstoffbiomasse errechnet. Das Biomasse-Chlorophyll-Verhältnis wurde mit den oft als Umrechnung

von Chlorophyll *a* Konzentrationen in Biomasse benutzten Faktoren von 75 (HEERKLOß & VIETINGHOFF 1981) bzw. 80 g C g Chl *a*<sup>-1</sup> (GARNIER & MOURELATOS 1991). Wenn das Biomasse-Chlorophyll-Verhältnis >4,2 mol C g Chl *a*<sup>-1</sup> beträgt, ist das Phytoplankton moderat nährstofflimitiert und >8,3 schwer (HECKY et al. 1993).

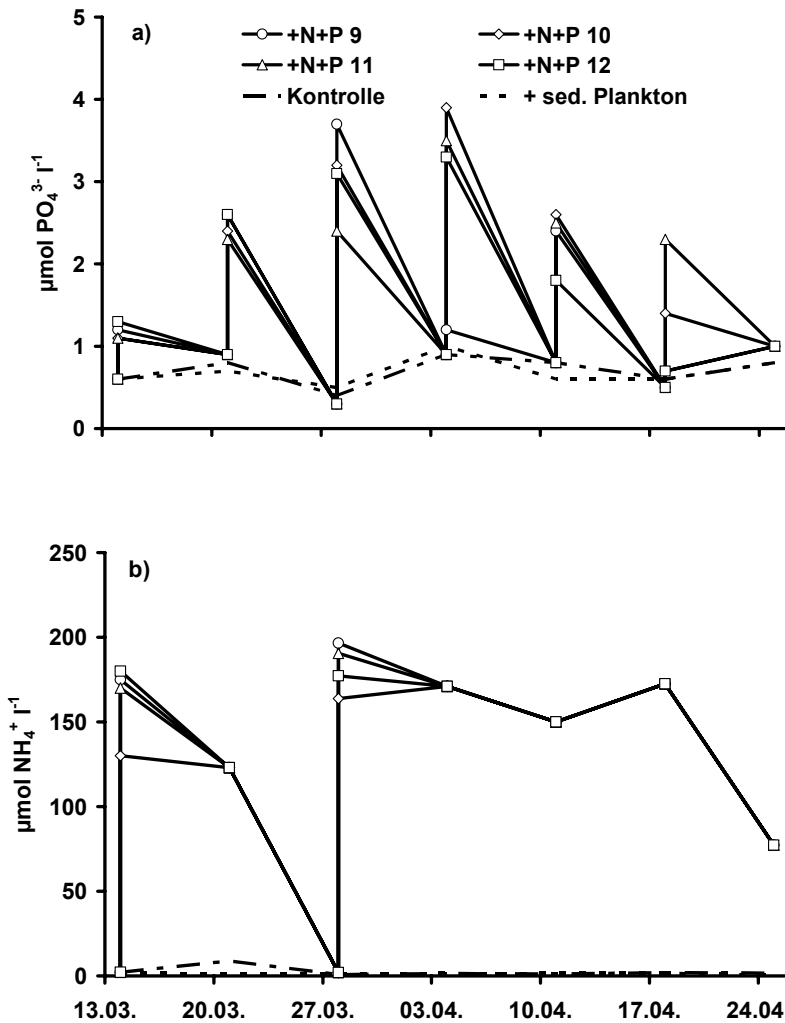
*Maximale Primärproduktion.* 100 ml der oben beschriebenen Mischproben wurden mit 1 ml H<sup>14</sup>CO<sub>3</sub><sup>-</sup> (10 µCi) versetzt (STEEMANN-NIELSEN 1952 modifiziert nach SCHIEWER 1982) und 90 min bei den oben angegebenen Temperaturen und ca. 500-600 µmol Photonen m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> inkubiert. Je 3-mal 3 ml wurden auf Membranfilter (Porengröße 0,45 µm, Sartorius) filtriert und in einem Geiger-Müller-Zähler 3 min gemessen (GEISEL 1987). Der Standardfehler von Replikaten betrug 2-13%. Alle Proben wurden mit Standards und Dunkelkontrollen korrigiert. Die inkorporierte C-Menge wurde aus Korrekturfaktoren für die Konzentration anorganischen C von 30 mg l<sup>-1</sup> und der Umrechnung in dpm, einer Respirationskorrektur u. a. Kalibrierfaktoren (GASE 1985) berechnet. Dieser Gesamt IC (anorganischer Kohlenstoff) wurde ab 1996 auch mit einem TOC 5000A Analyser (Shimadzu) gemessen und ergab im Median 34 mg C l<sup>-1</sup> (unveröffentlichte eigene Daten). Da diese Konzentration deutlich über der Sättigungskonzentration für CO<sub>2</sub> liegt, muss IC entweder in einem großen Ungleichgewicht vorliegen und / oder aus Kalk stammen. Es bleibt jedoch unklar, mit welchem Anteil ungelöste Kalkpartikel in der IC-Messung erfasst wurden. Aus der berechneten maximalen Produktionsrate wurden für die in der Inkubation angewendete Tageslänge von 14 h ein P<sub>max</sub>/B kalkuliert.

*Heterotrophe Biomasse.* Für die Bakterienabundanz wurden 0,5-1 ml Probe auf mit Irgalanschwarz gefärbte Cellulosemembranfilter (Porengröße 0,2 µm, Sartorius) mit -200 mbar filtriert und 200-400 Zellen nach Färbung mit Acridinorange (ZIMMERMANN & MEYER-REIL 1974) auf mindestens 20 Teilflächen des Filters gezählt. Der mittlere Standardfehler von 3 Replikaten betrug 23%. Die Abundanz wurde mit einem C-Gehalt von 25 fg Zelle<sup>-1</sup> (BELL 1993) in Biomasse umgerechnet. Ciliaten wurden in sogenannten Riffelkammern in 0,5-1 ml und 3 Replikaten in den Mischproben gezählt. Das Biovolumen wurde über ihre Form und die Kohlenstoffbiomasse über eine Dichte von 1,04 g cm<sup>-3</sup> und einen Kohlenstoffanteil an der Frischmasse von 8,55% berechnet (HEERKLOß & VIETINGHOFF 1981, BMB-Empfehlungen Publ. 5, 6). Metazoen wurden in 200 ml Unterproben entnommen, auf 100 ml eingeeengt, davon eine 10 ml Teilprobe ausgezählt die Abundanz mit artspezifischen Umrechnungsfaktoren in Frischmasse umgerechnet (SCHNESE 1975) und diese mit 5,4 % C-Anteil an der Frischmasse für Rotatorien und 7,65% für Copepoden in C konvertiert (HEERKLOß & VIETINGHOFF 1981, BMB-Empfehlungen Publ. 5, 6).

### 3 Ergebnisse

#### 3.1 Bottom Up-Kontrolle durch Nährstoffe

Die wöchentlichen Phosphatzugaben in die Minikosmen N9-12 waren wenig gut reproduzierbar. Die jeweiligen Endkonzentrationen (maximal 5 µmol l<sup>-1</sup>) variierten mit einem Standardfehler von durchschnittlich 24%. Das lag an einzelnen Minikosmen, in denen die zugesetzte Phosphatmenge innerhalb einer Stunde nicht mehr oder nur noch zum Teil nachweisbar war (Abb. 1 a). Nach jeweils 7 d waren die Phosphatkonzentrationen immer genauso niedrig wie in den Kontrollen.



**Abb. 1**

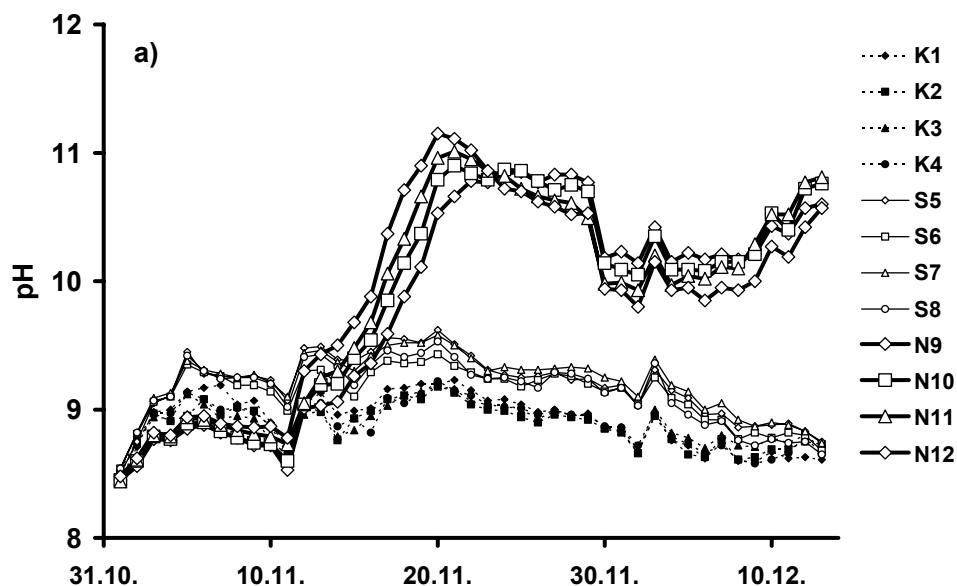
Phosphat- (a) und Ammoniumkonzentrationen (b) ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ ) in den mit Nährstoffen versorgten Minikosmen N9-12 (nach der Zugabe in jedem Ansatz separat gemessen) im Vergleich zur Kontrolle K1-4 und den mit Plankton angereicherten S5-8 im Frühjahr (14.03.-25.04.1989).

Für die wesentlich höheren Ammoniumzugaben ( $40\text{-}390 \mu\text{mol l}^{-1}$ , je nach Trübung) war die Reproduzierbarkeit mit durchschnittlich 9% besser. Allerdings wurde Ammonium nur 2-5 mal je Experiment angereichert, weil es nicht immer vollständig aufgebraucht war (Abb. 1 b). Die mittleren Phosphatkonzentrationen in den Kontrollen und mit sedimentiertem Plankton angereicherten Minikosmen betragen  $<0,7 \mu\text{mol l}^{-1}$  und die von Ammonium  $1\text{-}4 \mu\text{mol l}^{-1}$  in allen 3 Experimenten. Nitrat war in allen Minikosmen mit durchschnittlich  $8 \mu\text{mol l}^{-1}$  vorhanden und erhöhte sich in den Ammonium angereicherten Proben auf durchschnittlich  $22 \mu\text{mol l}^{-1}$ .

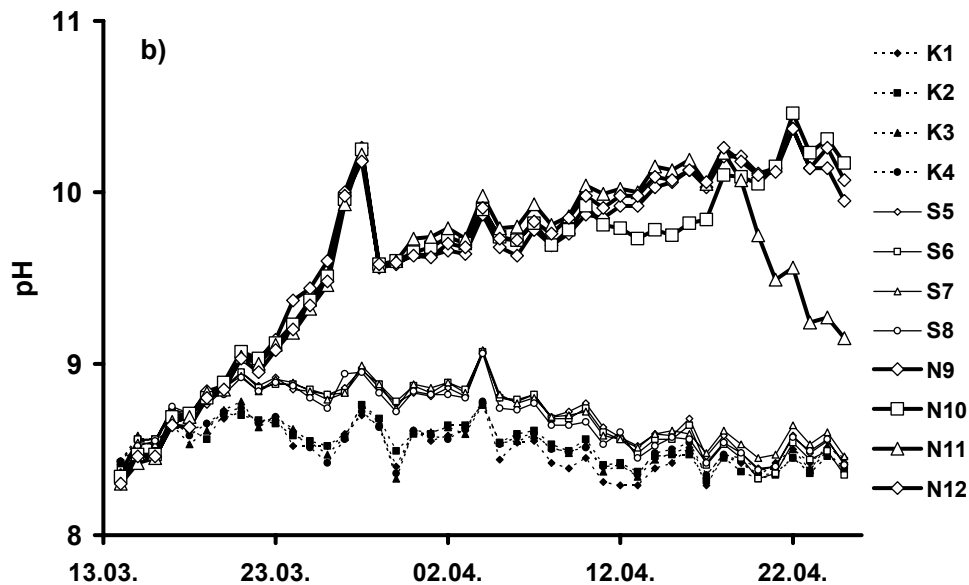
Das N:P-Verhältnis der zugesetzten Nährstoffe war im Sommer und Frühjahr mit  $>50$  deutlich größer als das Redfield-Verhältnis, in dem es in der Biomasse von Plankton enthalten sein soll. Im Herbst, als den Proben aufgrund geringerer Trübungswerte vor allem weniger Ammonium zugesetzt wurde, war dieser Quotient überwiegend 12-25 und damit nahe dem Redfield-Verhältnis von 16:1. Nur in 2 der 7 Wochen wurden Quotienten  $>25$  gemessen. Dennoch wurde auch hier das Phosphat immer sofort bis zur Minimalkonzentration der Kontrolle vom Plankton aufgenommen.

### 3.2 Reproduzierbarkeit der Minikosmen

Als schnell messbare Parameter der Phytoplanktonentwicklung wurden tägliche Trübungswerte und pH-Werte in allen individuellen Minikosmen aufgenommen (Abb. 2). Die relativen Abweichungen der Replikate in den Kontrollen, den mit Sediment angereicherten und auch in mehr als der Hälfte des Inkubationszeitraums in den mit Nährstoffen angereicherten Minikosmen betragen  $<1,3\%$ . In den Minikosmen mit Nährstoffzusätzen kam es zu starken pH-Anstiegen von  $>1$  in allen Experimenten durch den erhöhten  $\text{CO}_2/\text{HCO}_3^-$ -Entzug der Primärproduktion. Nur in diesen Minikosmen war die Reproduzierbarkeit etwas geringer mit maximal 5% Abweichung, weil entweder die Replikate zeitlich um 1-2 Tage versetzt reagierten (Abb. 2 a) oder ein Replikat sich abweichend verhielt, z. B. weil Wandbewuchs zur einer Beschattung führte (Abb. 2 b).



**Abb. 2a** Tägliche pH-Werte (13-15 Uhr) aller individuellen Minikosmen (Kontrollen K1-4, mit Plankton angereicherte S5-8 und mit Nährstoffen versorgte Minikosmen N9-12) im Herbst (01.11.-13.12.1988).

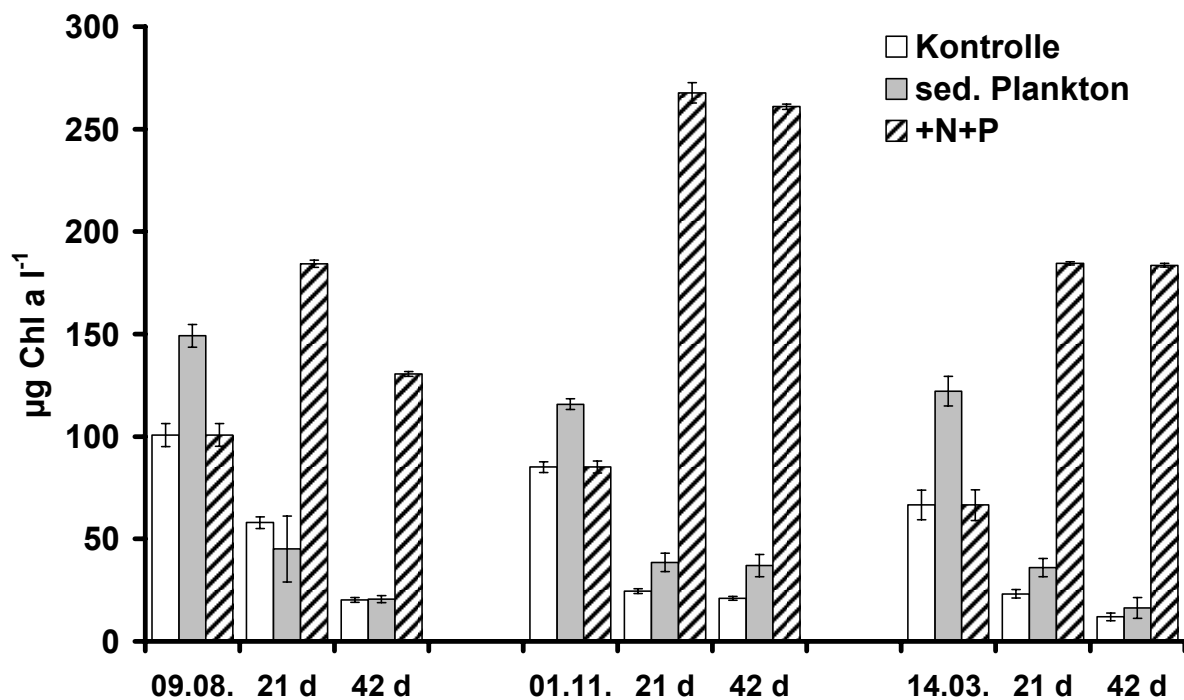


**Abb. 2b** Tägliche pH-Werte (13-15 Uhr) aller individuellen Minikosmen (Kontrollen K1-4, mit Plankton angereicherte S5-8 und mit Nährstoffen versorgte Minikosmen N9-12) im Frühjahr (14.03.-25.04.1989).

### 3.3 Phytoplanktonbiomasse

Im Sommer war der Chlorophyll *a* Gehalt des Planktons am größten und im darauf folgenden Frühjahr nur 66% so hoch (Abb. 3). In den mit sedimentiertem Plankton angereicherten Minikosmen (S) war die Chlorophyll *a* Konzentration um 36-83% angereichert. Im Verlauf der 7-wöchigen Inkubation nahmen diese um 68-87% ab ähnlich wie in den Kontrollen (K) mit 75-82%. Durch die Nährstoffzugaben in den Proben (N) nahm das Chlorophyll *a* zunächst um 83-215% zu. Diese Konzentration konnte fast immer über die gesamten 7 Wochen aufrechterhalten werden.

Außer im Sommer nahmen die Trockenmassen in den Proben, die nicht mit Nährstoffen angereichert waren, weniger stark ab als die Chlorophyll *a* Konzentrationen oder sogar zu. Damit verringerte sich der Chlorophyll *a* Gehalt der Trockenmasse deutlich (Tab. 1). Das sedimentierte Material hatte einen ähnlichen Chlorophyll *a* Gehalt wie das Plankton. Die N- und P-angereicherten Minikosmen konnten über die gesamten 7 Wochen diesen Gehalt konstant halten. Wenn jedoch als Biomasseparameter der aus dem Biovolumen berechnete C-Gehalt eingesetzt wurde, konnte dieser spezifische Chlorophyll *a* Gehalt nicht über den gesamten Zeitraum aufrecht erhalten werden. Daraus ergaben sich die in der Tab. 1 zusammengefassten Biomasse-Chlorophyll-Verhältnisse, die dann in allen Proben entsprechend und z. T. auf über das 10-fache zunahmen.



**Abb. 3** Chlorophyll a Konzentrationen ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) der Kontrollen, der mit Plankton angereicherten und der mit N und P angereicherten Minikosmen (gemischt aus 4 Replikaten, gemessen mit 3 Wiederholungen, deren Standardabweichung als Fehlerbalken) der 3 Experimente (Sommer: 09.08.88, Herbst: 01.11.-13.12.1988, Frühjahr: 14.03.-25.04.1989).

**Tab. 1** Chlorophyll a Gehalt der Trockenmasse (Chla a : TM,  $\mu\text{g Chl a mg TM}^{-1}$ ) und Biomasse-Chlorophyll-Verhältnisse (Biomasse : Chl a,  $\text{g C g Chl a}^{-1}$  z. B. nach Heerkloß & Vietinghoff 1981 und  $\text{mol C g Chl a}^{-1}$  nach Hecky et al. 1993).

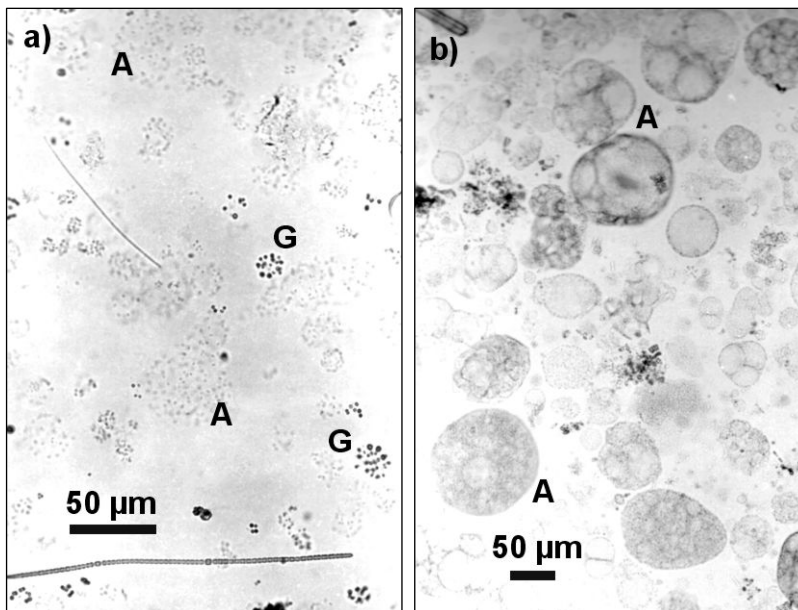
	Chl a : TM			Biomasse : Chl a					
	$\mu\text{g Chl a mg TM}^{-1}$			$\text{g C g Chl a}^{-1}$			$\text{mol C g Chl a}^{-1}$		
	K	S	N	K	S	N	K	S	N
Sommer (09.08.)	0,8	0,9	0,8	60	45	60	5	4	5
21 d	0,4	0,3	1,0	120	141	65	10	12	5
42 d	0,6	0,5	0,7	157	107	132	13	9	11
Herbst (01.11.)	2,2	2,4	2,2	58	72	58	5	6	5
21 d	0,5	0,6	2,9	390	279	60	32	23	5
42 d	0,4	0,5	2,1	517	451	640	43	38	53
Frühjahr (14.03.)	1,4	1,3	1,4	50	30	50	4	2	4
21 d	0,3	0,5	1,2	385	258	135	32	22	11
42 d	0,2	0,2	1,2	1020	322	160	85	27	13

### 3.4 Artenzusammensetzung

Das Phytoplankton des Zingster Stromes und der gesamten Darß-Zingster Bodenkeette wurde von Cyanobakterienkolonien und Chlorophyten dominiert. Die meisten Kolonien waren deutlich  $< 50 \mu\text{m}$  im Durchmesser und z. T. von voluminösen Gallerthüllen umgeben (Abb. 4 a). Unter Nährstoffzugabe kam es neben einer Zunahme der Koloniezahl vor allem auch zu einer deutlichen Zunahme ihres Volumens bzw. der in ihnen vergesellschafteten Zellen (Abb. 4 b). Diese Veränderungen gingen

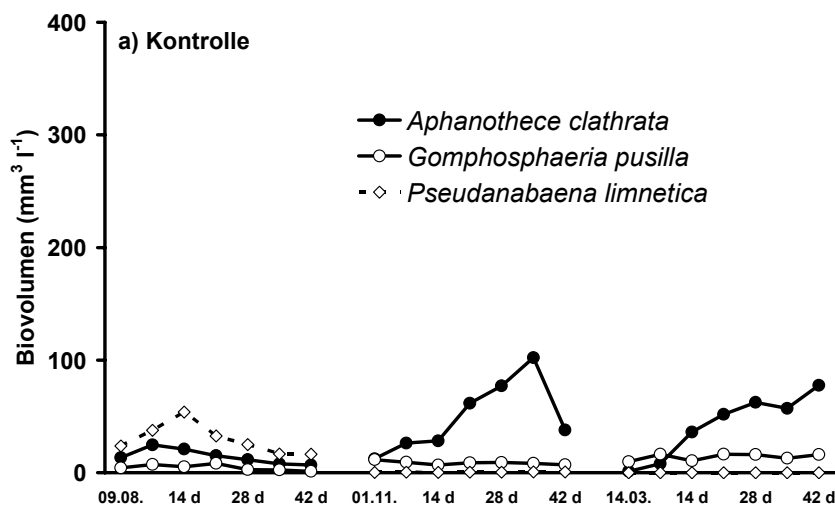
jedoch nicht in die Biomassebestimmung ein, da es zum damaligen Zeitpunkt keine Möglichkeit gab, die durchschnittliche Zellzahl effizient für viele Proben zu bestimmen.

Die Artbestimmung der chroococcalen Cyanobakterien war (und ist) mikroskopisch schwierig. Die wichtigsten Vertreter der Cyanobakterien waren Koloniebildner, die als *Aphanothece clathrata* oder *Microcystis reinboldii* angesprochen wurden. Darin waren wahrscheinlich weitere Gattungen und Arten enthalten, die heute als *Aphanothece minutissima*, *Aphanocapsa* spp., *Cyanodictyon reticulatum*, *Cyanonephron styloides* und *Lemmermaniella pallida* angesprochen werden. *Gomphosphaeria pusilla* war der zweite Typ von Cyanobakterienkolonien mit kugeligen, dicht gepackten Zellen. Diese Art gibt es aus heutiger Sicht nicht (mehr). Vielmehr setzt sich dieser Morphotyp aus mindestens vier Arten der Gattungen *Snowella* und *Woronichinia* zusammen, die nur schwer unterscheidbar sind. Stäbchenförmige solitäre Cyanobakterien traten in hohen Abundanzen auf, wurden aber nur geschätzt. Ein wichtiger Artenkomplex trichaler Cyanobakterien war im Spätsommer *Limnothrix planctonica* (früher *Oscillatoria limnetica*) mit sehr geringen Trichomdurchmessern von  $< 2 \mu\text{m}$ . Darin enthalten waren in sehr geringen Anteilen *Planktothrix redekei* und *Planktolyngbya limnetica*. Die wichtigsten Chlorophyten waren *Monoraphidium*, *Oocystis* und *Scenedesmus* spp. Einige der in der Darß-Zingster Boddenkette einige Jahre später in hohen Abundanzen vorkommenden Arten, die häufig Kolonien und Verklumpungen bildeten, wie z. B. *Tetrastrum triangulare* und *Crucigenia quadrata*, spielten in den hier beschriebenen Proben kaum eine Rolle.

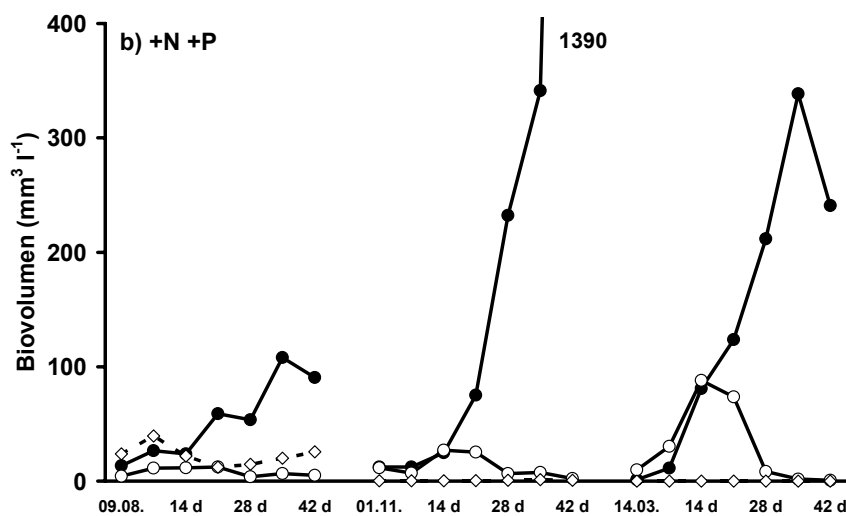


**Abb. 4** Koloniebildner der *Aphanothece clathrata* (A) und *Gomphosphaeria pusilla*-Komplexe (G) in der mit sedimentiertem Plankton (a) und der mit Nährstoffen angereicherten Probe (b) am Tag 36 der Frühjahrssituation (18.04.89). Foto: ORWO NP22, JenaVal 256x Vergrößerung.

In den Kontrollen und den mit sedimentiertem Plankton angereicherten Minikosmen (nicht dargestellt) blieben die Biovolumina fast aller Arten weitgehend unverändert (Abb. 5). In allen mit Nährstoffen angereicherten Proben nahm immer, oft sogar für (fast) den ganzen Inkubationszeitraum, das Biovolumen des *Aphanothece clathrata*-Komplexes zu und bewirkte den Hauptzuwachs an Biomasse. Im Sommer wuchs *Oscillatoria limnetica* in den ersten beiden Wochen (Abb. 5 a), starb danach aber wieder ab. Im Frühjahr wuchsen auch die Arten des *Gomphosphaeria pusilla*-Komplexes nach den Nährstoffgaben vorübergehend (Abb. 5 b).

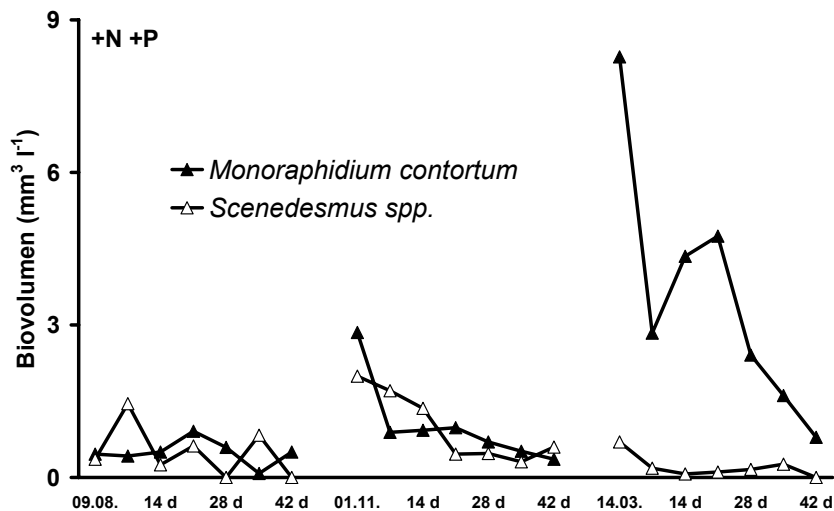


**Abb. 5a**  
 Biovolumen ( $\text{mm}^3 \text{l}^{-1}$ ) der  
 Kontrollen der 3 Exper-  
 imente (Sommer: 09.08.-  
 20.09.1988, Herbst:  
 01.11.-13.12.1988, Früh-  
 jahr: 14.03.-25.04.1989)



**Abb. 5b**  
 Biovolumen ( $\text{mm}^3 \text{l}^{-1}$ ) der  
 mit Nährstoffen ange-  
 reicherten Proben der 3  
 Experimente (Sommer:  
 09.08.-20.09.1988,  
 Herbst: 01.11.-  
 13.12.1988, Frühjahr:  
 14.03.-25.04.1989)

Von den anderen taxonomischen Gruppen, die in der Darß-Zingster Boddenkette noch vorkommen (Bacillariophyceae, Dinophyta, Cryptophyta), kamen in diesen Experimenten nur gelegentlich und vereinzelt Arten vor. Chlorophyta als zweitwichtigste Gruppe hatten im Frühjahr höhere Biovolumina, die aber in allen Minikosmen stark abnahmen, d. h. sie profitierten auch nicht von den Nährstoffzugaben (Abb. 6).

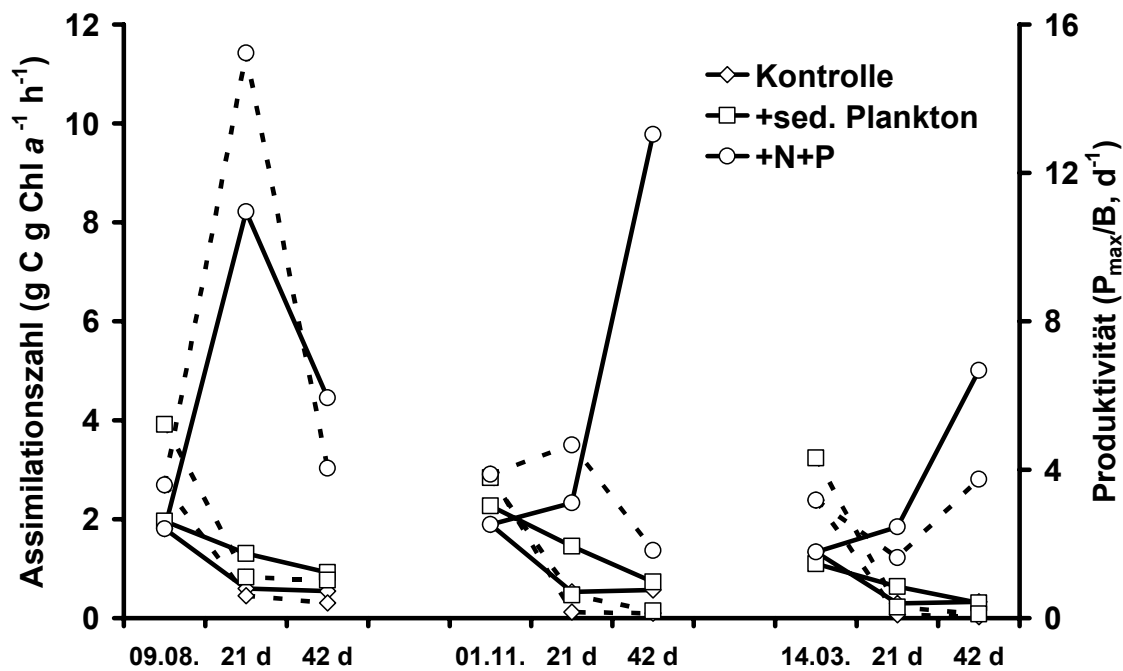


**Abb. 6**  
 Biovolumen ( $\text{mm}^3 \text{l}^{-1}$ ) der mit Nährstoffen angereicherten Proben der 3 Experimente (Sommer: 09.08.-20.09.1988, Herbst: 01.11.-13.12.1988, Frühjahr: 14.03.-25.04.1989)

Das führte zu einer Vertiefung der Cyanobakteriendominanz in allen Minikosmen völlig unabhängig von der Nährstoffversorgung von 48-89% des Biovolumens auf 55-97%. Gleichzeitig kam es überall zu einem Verlust an Arten von 20-33 je Proben auf 10-24, wobei dieser im Sommer bei anfänglich den höchsten Zahlen maximal (bis 66%) war.

### 3.5 Primärproduktion

Die maximale Primärproduktion war im Frühjahr ebenso wie die Biomasse am geringsten und betrug nur 49% des Sommerwertes. Das angereicherte Plankton war entsprechend der Biomasse um 51-63% aktiver als die Kontrolle und bestand somit aus intaktem und nicht abgestorbenem Phytoplankton. In der 7-wöchigen Inkubation nahm die maximale Produktionsrate ( $P_{\max}$ ) in allen Minikosmen ohne zusätzliche Nährstoffe um 73-90% ab. Die Nährstoffzugaben vervielfachten  $P_{\max}$  auf das 3-16-fache. Die Assimilationszahlen und  $P_{\max}/B$ -Werte sanken in den Minikosmen ohne zusätzliche Nährstoffe immer stark ab. Die N- und P-angereicherten Inkubationen hatte zumindest zeitweise stark erhöhte (potentielle) Produktivitäten (Abb. 7). Dabei waren die auf Chlorophyll *a* basierten Ratios (Assimilationszahl) und die auf Biomasse normierten  $P_{\max}/B$ -Werte z. T. gleichsinnig im Verlauf (Sommer), konnten aber auch völlig voneinander abweichen (Herbst). Die  $P_{\max}/B$ -Werte der Originalproben lagen mit  $3,2-3,9 \text{ d}^{-1}$  im Jahresdurchschnitt von 1991/92 (SCHUMANN 1994) und bedeuten, dass die Biomasse bei maximalem Photonenfluss pro Tag mehr als verdreifacht werden könnte.



**Abb. 7** Potentielle Produktivität berechnet als Assimilationszahl (dicke Linien, g C g Chlorophyll a<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>) und P<sub>max</sub>/B-Wert (gestrichelte Linien, g C g C<sup>-1</sup> d<sup>-1</sup>) aller 3 Experimente (Sommer: 09.08.-20.09.1988, Herbst: 01.11.-13.12.1988, Frühjahr: 14.03.-25.04.1989)

### 3.6 Zusammensetzung der mikrobiellen Gemeinschaft

Das Phytoplankton dominierte die gesamte Planktonbiomasse mit 87-98% zum Zeitpunkt der Probenahmen. Diese Dominanz verstärkte sich in allen Inkubationen auf durchschnittlich 94-96% (Abb. 8). Ciliaten hatten die geringste Biomasseanteile mit <2,1% bei einem Durchschnitt von 0,3% aller Proben. Die Bakterienbiomasse stellte durchschnittlich 3% der Biomasse. Obwohl deren Zellzahl sich durch die Nährstoffzugaben und der erhöhten Primärproduktion folgend mindestens verdoppelte (maximal 12-fach), erhöhte sich deren Anteil am Plankton nicht. Metazoen machten maximal 6,4% der Biomasse aus. Deren durchschnittlicher Anteil sank nach Ammoniumzugabe ebenso wie die Ciliatenbiomasse auf 0.

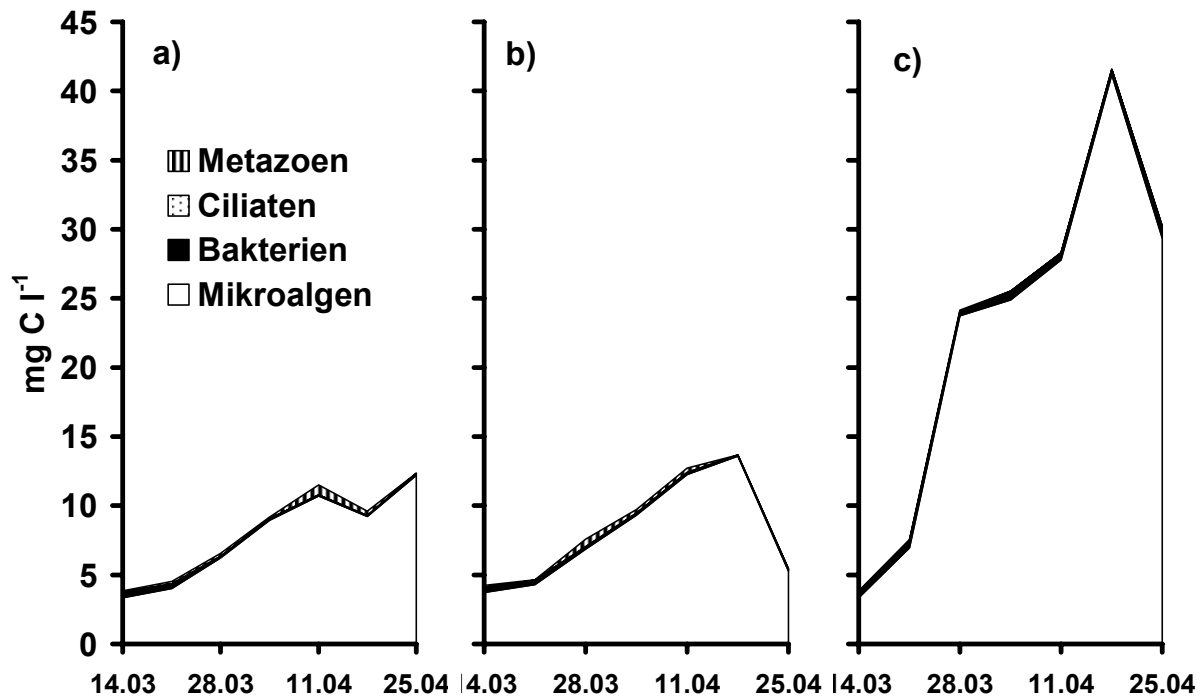


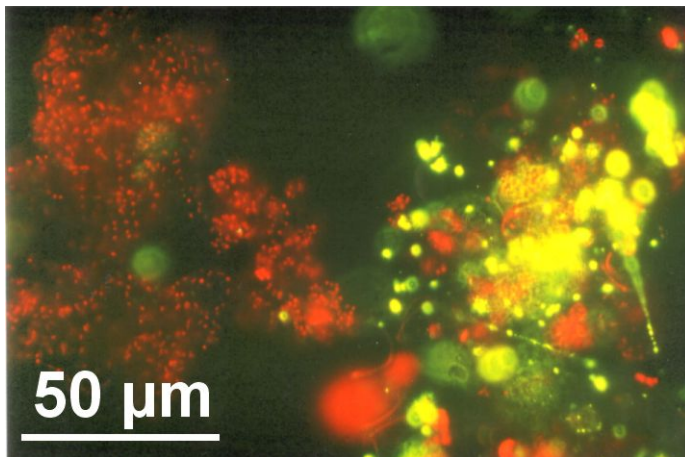
Abb. 8 Zusammensetzung der Planktonbiomasse ( $\text{mg C l}^{-1}$ ) im Frühjahrsexperiment (14.03.-25.04.1989)

## 4 Diskussion

**Nährstofflimitation.** Die zugesetzten Makronährelemente waren mit N:P-Verhältnissen von  $>50$  in den Minikosmen der beiden wärmeren Jahreszeiten ungünstig. Die schnelle und wiederholte fast vollständige P-Aufnahme spricht einerseits für die künstlich erzeugte potentielle P-Limitation und evtl. auch für eine tatsächliche zumindest zeitweise Begrenzung des Wachstums *in situ* auch zum Zeitpunkt der maximalen Belastung des Gewässers durch diesen Nährstoff. Andererseits wird auch das hohe Wachstumspotential des Phytoplanktons unter den gewählten Bedingungen (Temperaturen  $10\text{-}20^\circ\text{C}$  und ca.  $100 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) deutlich. Das wurde als potentielle Nährstofflimitation in GRANÉLI et al. (1988) bezeichnet und bedeutet, dass unter Ausschluss anderer das Wachstum begrenzender Faktoren (Licht, SCHUBERT et al. 2001, und Top Down-Kontrolle, s. u.) eine fortgesetzte Einleitung von Nährstoffen zu einer noch stärkeren Eutrophierung geführt hätte. Ob das Phytoplankton insgesamt tatsächlich P-limitiert war, kann neben der schnellen Aufnahme des P-Pulses durch erhöhte Phosphataseaktivitäten nachgewiesen werden (z. B. NEWMAN et al. 1994). Solche Aktivitätsveränderungen traten während der Frühjahrssituation *in situ* später durchaus auf (SCHUMANN unveröffentlicht), was die Übertragbarkeit der Interpretation der schnellen, wiederholten und vollständigen P-Aufnahme als P-Limitation unterstützt. Allerdings war der Limitationsgrad einzelner Arten bzw. Individuen unterschiedlich (Abb. 9).

Die ständig auch in den Kontrollen und mit Plankton angereicherten Minikosmen vorhandenen Restkonzentrationen an Nitrat weisen im Gegensatz dazu auf eine hinreichende N-Versorgung des Phytoplanktons, z. B. durch das vorhandene mikrobielle Recyclingpotential, hin. Das starke Absinken der Chlorophyll *a*-Konzentration je Bio- bzw. Trockenmasse in diesen Proben wird jedoch als zuneh-

mender N-Mangel interpretiert (HECKY et al. 1993), der in den Originalproben nicht auftrat. Das würde für die Bedeutung externer N-Quellen oder von Nachlieferungen aus dem Sediment für das Phytoplankton sprechen. Allerdings erhöhte sich, wenn auch nicht so stark, das C:Chl a-Verhältnis auch in den nährstoffangereicherten Minikosmen auf als "stark limitierend" eingestufte Werte, obwohl immer ausreichend Ammonium und eine geringe Nitratkonzentration vorhanden waren und das Phytoplankton sich ständig vermehrte. Das ist ein weiterer Hinweis darauf, dass und wie stark die Indikatoren der N-Versorgung des Phytoplanktons (C:Chl a, und hier nicht gemessen C:N) auch von anderen Faktoren beeinflusst werden. Da hier die Artzusammensetzung unverändert blieb, ist wohl das im Vergleich zur *in situ* Situation deutlich bessere Lichtklima für veränderte Element- und Pigmentverhältnisse in der Biomasse die Ursache. Für den Ausschluss einer N-Limitation spricht außerdem die Abwesenheit von Heterocystenbildnern. Allerdings wurde für einige Cyanobakterien, die möglicherweise mit den hier dominierenden *Aphanothece* spp. verwandt sind, eine N-Fixierung inzwischen nachgewiesen (ORTEGA CALVO & STAL 1991), was die Re-Evaluation der N-Fixierung in der Darß-Zingster Boddenkette (LOUIS et al. 1998) notwendig macht.



**Abb. 9**

Extrazelluläre Phosphatase an der rechten Aggregation von Cyanobakterien (Zingster Strom 04.09.1997) markiert durch gelb-grüne Kristalle (ELF 97®), die durch die hydrolytische Aktivität aus 100 µM ELF 97®-Phosphat (Molecular Probes) entstanden sind. Olympus BH2-RFCA, 200x Vergrößerung, Beamsplitter UG-1 (UV), FUJI Sensia 200, Belichtung 5s.

*Biomasse und Artenzusammensetzung.* Zum damaligen Zeitpunkt wurde das autotrophe Picoplankton (KLINKENBERG & SCHUMANN 1995) nicht erfasst, was zu einer Unterschätzung der Biomasse von durchschnittlich 10% führt (SCHUMANN 1994). Die Biomasse der Koloniebildner konnte auch nicht quantifiziert werden. Da es durch die Nährstoffanreicherungen zu enormen Veränderungen der Koloniegrößen kam, die in der Umrechnung von Abundanz in Biovolumen mit einem einheitlichen Faktor unberücksichtigt blieb, wurden die Biomassen der N-Minikosmen relativ zu den anderen Inkubationen unterschätzt. Insgesamt jedoch war das verwendete Biovolumen der Kolonien deutlich zu hoch, so dass die Biomassen aller Proben im Vergleich zu den später bestimmten Werten (SCHUMANN et al. 2001, SCHUMANN & KARSTEN 2006) überbestimmt und alle auf die Biomasse bezogenen Aktivitäten (z. B.  $P_{max}/B$ -Werte) eher zu klein berechnet wurden. In diesem Experiment ersetzt auch die Chlorophyll a Konzentration nicht die Biomassebestimmung, da der Grad der Nährstoffversorgung die zellulären Pigmentgehalte verändert (ZEVENBOOM 1980, RIEGMAN & ROWE 1994). Das relativ konstante und z. T. leicht zunehmende Seston in den Minikosmen ohne zusätzliche Nährstoffe (nicht gezeigt), bestätigt eher die mikroskopisch ermittelten Biomassen. Der (so doppelt bestimmte) Biomassezuwachs relativiert die Einschätzung der Nährstofflimitation insofern, dass die als potentielle Limitation bezeichnete

Wachstumsbegrenzung nicht akut bzw. absolut war. Die (leichte) Zunahme der Biomasse ohne zusätzliche Nährstoffe bedeutet definitionsgemäß, dass Nährstoffe hier nicht (akut) limitierend waren. Allerdings war das Phytoplankton arm an Chlorophyll *a* und wenig produktiv. Eine Top Down-Kontrolle des Phytoplanktons war somit gering und ein Beitrag des Zooplanktons zum Nährstoffrecycling konnte nicht nachgewiesen werden.

**Produktivität.** Die hier gemessenen  $P_{\max}$ -Werte sind nicht geeignet, um den Biomassezuwachs damit zu vergleichen, da sie bei ca. 6-mal höheren (und die Photosynthese sättigenden) Photonenflüssen, als in den Inkubation vorlagen, bestimmt wurden. Die hohen Produktivitäten berechneten sich vielmehr aus maximalen Produktionsraten  $P_{\max}$  bei ca.  $600 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , die weder in den Minikosmen (ca.  $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) noch im Gewässer mit seinen hohen Attenuationen (Schubert et al. 2001) erreicht werden. Andere Annahmen und Einschränkungen wären eine Unterbestimmung der Biomasse, die weiter oben diskutiert wurde, und die Umrechnung im Kohlenstoff mit dem *in situ* IC (vgl. 2.). Unter den gleichen Bedingungen ermittelte  $P_{\max}/B$ -Werte betragen im Zingster Strom 3 im Jahresdurchschnitt 1991/92 (25 als Maximum) (SCHUMANN 1994). Vielmehr eignen sich die  $P_{\max}/B$ -Werte zur vergleichenden Beschreibung der Produktivität in den Minikosmen unterschiedlicher Nährstoffversorgungen und damit zur Diskussion des Limitationsgrades. Da hier der Kohlenstoffgehalt der Biomasse direkt aus dem Biovolumen berechnet wurde, waren die voneinander abweichenden Produktivitätsparameter Assimilationszahl und  $P_{\max}/B$  nicht durch andere Bestandteile des Sestons (der Trockenmasse, der ca. 80% Detritus im Plankton, SCHUMANN et al. 2001) beeinflusst. Auch die Artenzusammensetzung änderte sich wenig, so dass das auch kaum eine Rolle spielte. Beide Produktivitätsparameter nahmen ohne zusätzliche Nährstoffe drastisch ab, so dass die Nährstoffsituation doch als wachstumseinschränkend bzw. –begrenzend beurteilt werden muss. Das traf selbst auf die mit Plankton angereicherten Ansätze zu, in denen weder durch Grazing von lebendem Plankton (zu Beginn der Experimente) noch später durch bakterielle Remineralisation absterbenden Planktons (sehr niedrige Produktion, stark abnehmende Chlorophyll *a* Gehalte) genügend Nährstoffe freigesetzt wurden, um die Biomasse zu erhalten. Im Gegensatz dazu blieb die Produktivität mit Nährstoffzugaben ungefähr gleich. Das unterstützt nun wiederum die oben angezeifelte Bedeutung von Nährstoffeinträgen in das Pelagial, z. B. aus Zuflüssen und dem Sediment, wobei der Produktivitätsrückgang ohne Nährstoffzugaben mit 80-99% so stark war, dass diesem Faktor in der Beurteilung der Bottom Up-Kontrolle Priorität eingeräumt wird.

**Microbial Loop.** Obwohl das Metazooplankton die Ciliaten nicht begrenzte und diese sich auch nicht entwickelten war eine Top Down-Kontrolle des Phytoplanktons der untersuchten Proben unbedeutend. Warum keine algenfressenden Zooplankter durch die Biomassezunahmen stimuliert wurden, kann wohl mit der durch die hohen pH-Werte (10-11) aufgetretenen Ammoniakbildung erklärt werden. In der Darß-Zingster Boddenkette spielt dieser Zusammenhang eher keine Rolle als Kontrolle der Zooplanktonentwicklung, weil die Ammoniumkonzentrationen *in situ* recht gering waren, wenn solche pH-Werte erreicht wurden. Seit Mitte der 1990er Jahre stiegen die pH-Werte auch nicht mehr auf  $>10$  (BAUDLER unveröffentlicht). Allerdings gab es keinen erkennbaren Grund für das Ausbleiben von Zooplankton in den anderen Minikosmen, die alle im Vergleich zu anderen Gewässern hohe Phytoplanktonbiomassen aufwiesen. Möglicherweise ist das Phytoplankton aufgrund der großvolumigen Kolonien schlecht fressbar. Das Seston insgesamt kann auch von so schlechter Qualität (Schumann et al. 2001) sein, dass das Zooplankton nur geringe

Vermehrungsraten realisieren kann. Experimentelle Beweise für diese Vermutung liegen bisher nicht vor oder sind nicht schlüssig (HEERKLOß et al. 1993). Die Bakterienabundanzen waren nur in den produktiven Minikosmen erhöht, was möglicherweise mit einer erhöhten Exsudation erklärt werden kann. Allerdings bleibt auch bei der bakteriellen Remineralisation (Nährstoffrecycling) unklar, warum das in den Kontrollen und mit Biomasse angereicherten Ansätzen das absterbende Phytoplankton kein ausreichendes Substrat für Bakterien sein soll. Entweder unterlagen die Bakterien einem hohen Fraßdruck durch Flagellaten oder / und das organische Material ist so N- oder P-arm, dass Bakterien nicht schnell genug wachsen können. Im Vergleich zu anderen eutrophen Gewässern sind bakterivore Protisten in der Darß-Zingster Boddenkette nicht deutlich abundanter und überproportionale Fraßverluste sollten nicht auftreten (SCHUMANN & SCHIEWER 1994, SCHUMANN et al. 2003). Allerdings wurde dieser Fraßdruck noch nie bestimmt. Das partikuläre (SCHUMANN et al. 2001, SCHUMANN et al. 2003) und gelöste organische Material (GÖRS et al. 2007) wurde als eher ungeeignet für Bakterien diskutiert, weil es enorm reich an Kohlenhydraten bzw. Kohlenstoff war.

*Schlussfolgerungen.* Die üblicherweise und häufig genutzten Anteile von Pigmenten, Stoffgruppen oder Elementen an der Biomasse sind nur von eingeschränktem Nutzen für die Beurteilung einer Nährstofflimitation. Wesentlich besser geeignet sind Messungen der Produktivität entweder als eine auf Biomasse bezogene Produktion oder aus Parametern der Photosynthese abgeleitete Leistungskriterien, z. B.  $P_{max}$ . Für den Nachweis der P-Limitation erscheint eine erhöhte Phosphatase geeignet und allgemein akzeptiert. Für die Indikation der N-Limitation gibt es keine (bisher messbaren) geeigneten Hydrolasen. Sehr aufwendig und oft (noch) nicht für Gemeinschaften aus vielen Arten geeignete Marker von Nährstofflimitationen wären ferner Nährstoffaufnahmeleistungen oder die Genexpression von Transport- oder Stressproteinen.

## Danksagung

Diese Arbeit entstand vor fast 20 Jahren als meine Diplomarbeit. Die Veröffentlichung der damaligen Ergebnisse soll meine tiefe Dankbarkeit meinem ersten akademischen Lehrer, Prof. em. Dr. Ulrich Schiewer, gegenüber ausdrücken. Er hat nicht nur meine Diplom- und Doktorarbeit intensiv betreut, sondern auch später noch oft geholfen, meine wissenschaftlichen Fragestellungen mit seinem umfangreichen Wissen und seinem unglaublich tiefen und komplexen ökologischen Verständnis zu beantworten.

Ferner danke ich Frau Müller für das Zählen der Metazoen und die Assistenz bei der Primärproduktionsmessung, Frau Krüger für die Messung der Nährstoffe sowie Frau Müller, Frau Teubner, Frau Stolle und Frau Dr. Klinkenberg für ihr bereitwilliges Einspringen bei den täglichen Messungen und der Betreuung der Minikosmen.

## Literatur

- ANAGNOSTIDIS, K. & KOMÁREK, J. (1988): Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3 – Oscillatoriales. – Archiv für Hydrobiologie, Supplement 80 (Algological Studies, 50-53): 327-472.
- BACHOR, A. (2005): Nährstoffeinträge in die Küstengewässer Mecklenburg-Vorpommerns – eine Belastungsanalyse. – Rostocker Meeresbiologische Beiträge, 14: 17-32.

- BEHRENS, J. (1982): Soziologische und produktionsbiologische Untersuchungen an submersen Pflanzengesellschaften der Darß - Zingster Boddengewässer. – Dissertation. Universität Rostock
- BELL, R. T. (1993): Estimating production of heterotrophic bacterioplankton via incorporation of tritiated thymidine. In: KEMP, P. F., SHERR, B. F., SHERR, E. B., COLE, J. J. (eds) Handbook of methods in aquatic microbial ecology. – Lewis Publishers, Boca Raton, 495-503
- BÖRNER, R. (1984): Produktionsbiologisch - ökologische Untersuchungen am Phytoplankton des Zingster Stromes. – Dissertation. Universität Rostock
- GASE, G. (1985): Vergleichende Untersuchungen zur Nährstofflimitation und Primärproduktion des Phytoplanktons in der Unterwarnow und im Zingster Strom. – Diplomarbeit. Universität Rostock.
- GARNIER, J. MOURELATOS S. (1991): Contribution of grazing in phytoplankton overall losses in a shallow French lake. – Freshwater Biology, 25: 515-523.
- GEISEL, S. (1987): Vergleichende Untersuchungen zur Primärproduktion, Nährstofflimitation und Ammoniumrhythmik des Phytoplanktons im Zingster Strom und Saaler Bodden. – Diplomarbeit. Universität Rostock.
- GÖRS, S., RENTSCH, D., SCHIEWER, U., KARSTEN, U. & SCHUMANN, R. (2007): Dissolved organic matter along the eutrophication gradient of the Darß-Zingst Bodden Chain, Southern Baltic Sea: I. Chemical characterisation and composition. Marine Chemistry, 104: 125-142.
- GRANÉLI, E., SCHULZ, S., SCHIEWER, U., GEDZIOROWSKA, D., KAISER, W. & PLINSKI, M. (1988): Is the same nutrient limiting potential phytoplankton biomass formation in different coastal areas of the southern Baltic? – Kieler Meeresforschungen, Sonderheft 6: 191-202.
- HECKY, R. E., CAMPBELL, P. & HENDZEL, L. L. (1993) The stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in particulate matter of lakes and oceans. – Limnology and Oceanography, 38: 709-724.
- HEERKLOß, R. & VIETINGHOFF, U. (1981): Biomasseäquivalente planktischer und benthischer Organismen in den Darß-Zingster Boddengewässern. – Wissenschaftliche Zeitschrift der Universität Rostock, 30: 31-36.
- HEERKLOß, R., SCHIEWER, U., WASMUND, N. & KÜHNER, E. (1993): A long-term study of zooplankton in enclosures with special reference to *Eurytemora affinis* (Poppe), Calanoida, Copepoda. – Rostocker Meeresbiologische Beiträge, 1: 25-35.
- HILLEBRAND, H., DÜRSELEN, C. D., KIRSCHTEL, D., POLLINGHER, U. & ZOHARY, T. (1999): Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. – Journal of Phycology, 35: 403-424.
- KLINKENBERG, G. & SCHUMANN, R. (1995): Abundance changes of autotrophic and heterotrophic picoplankton in the Zingster Strom, a shallow, tideless estuary south of the Darß-Zingst Peninsula (Southern Baltic Sea). – Archiv für Hydrobiologie, 134: 359-377.
- KOMÁREK, J., ANAGNOSTIDIS, K. (1998): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd.19/1, Cyanoprokaryota, 1. Teil Chroococcales. – Spektrum Akademischer Verlag / Gustav Fischer Jena
- KOMÁREK, J., ANAGNOSTIDIS, K. (2005): Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd.19/2, Cyanoprokaryota, Oscillatoriales. – Elsevier. Amsterdam.
- LINDNER, A. (1972): Soziologisch - ökologische Untersuchungen an der submersen Vegetation in der Boddenkette südlich des Darß und des Zingst. – Dissertation. Universität Rostock
- LOBODA, S. (1982): Phytoplanktonuntersuchungen in der Darß - Zingster Boddenkette (südliche Ostsee). – Diplomarbeit. Universität Rostock
- LOUIS, A., WOLFF, C., DAHLKE, S., & MEYER-REIL, L.-A. (1998): Kopplung zwischen Nitrifikation und Denitrifikation. – 2. Zwischenbericht zum Verbundprojekt "Ökosystem Boddengewässer – Organismen und Stoffhaushalt" (ÖKOBOD), 28 S.
- LUND, J. W. G., KIPLING, C. & LE CREN, E. D. (1958): The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. – Hydrobiologia, 11: 144-170.
- MALCOLM-LAWES, D. J. & WONG, K. H. (1990) Determination of orthophosphate in water and soil using a flow analyzer. – Analyst, 15: 65-67.
- MEYERCORDT, J., GERBERSDORF, S. & MEYER-REIL, L. A. (1999): Significance of pelagic and benthic primary production in two shallow coastal lagoons of different degrees of eutrophication in the southern Baltic Sea. – Aquatic Microbial Ecology, 20: 273-284.
- NASEV, S. (1976): Ökologische Phytoplanktonuntersuchungen in den Boddengewässern südlich des Darß und des Zingst. – Dissertation. Universität Rostock

- NEWMAN, S., ALDRIDGE, F. J., PHILIPS, E. J. & REDDY, K. R. (1994): Assessment of phosphorus availability for natural phytoplankton populations from a hypereutrophic lake. *Archiv für Hydrobiologie*, 130: 409-427.
- ROHDE, K. H. & NEHRING, D. (1979) Ausgewählte Methoden zur Bestimmung von Inhaltsstoffen im Meer- und Brackwasser. – *Geodätische und Geophysikalische Veröffentlichungen*, 4: 31-37.
- JEFFREY, S. W. & HUMPHREY, G.F. (1975): New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c<sub>1</sub> and c<sub>2</sub> in higher plants, algae and natural phytoplankton. – *Biochemie und Physiologie der Pflanzen*, 167: 191-194.
- ORTEGA CALVO, J.-J. & STAL, L. J. (1991): Diazotrophic growth of the unicellular cyanobacterium *Gloeotheca* sp. PCC 6909 in continuous culture. *Journal of General Microbiology*, 137: 1789-1797.
- PANKOW, H. (1990): *Ostsee-Algenflora*. [1. Auflage] – Gustav Fischer, Jena, 648 S.
- RIEGMAN, R. & ROWE, A. (1994): Nutritional status and pigment composition of phytoplankton during springs and summer *Phaeocystis* blooms in Dutch coastal waters (Marsdiep area). – *Netherlands Journal of Sea Research*, 32: 13-21.
- SAGERT, S. & SCHUBERT, H. (1999): Unterwasserlichtklima der Darß-Zingster-Boddenkette. – *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, 7: 135-156.
- SCHNESE, W. (1975): Estimation of plankton production in shallow inlets of the GDR Baltic coast line. – *Havsforskningsinstituts Skrift (Helsinki)*, 239: 131-136.
- SCHIEWER, U. (1982): Zur potentiellen Produktivität der Phytoplanktonpopulationen des Zingster Stromes und der Kirr-Bucht. – *Wissenschaftliche Zeitschrift der EMAU Greifswald*, 31: 57-58.
- SCHIEWER, U. (1994): Stoffkreisläufe in der Darß-Zingster Boddenkette: Kohlenstoffkreislauf. – *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, 2: 121-137.
- SCHIEWER, U., HEERKLOß, R., GOCKE, K., SPITTLER, H.-P. & SCHUMANN, R. (1993): Experimental bottom-up influences on microbial food webs in eutrophic shallow waters of the Baltic Sea. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung der Limnologie*, 25: 991-994.
- SCHIEWER, U. & JOST, G. (1991): The Microbial Food Web in Eutrophic Shallow Estuaries of the Baltic Sea. – *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie*, 76: 339-350.
- SCHLUNGBAUM, G. (1982): Sediment-chemical investigations in the coastal waters of the German Democratic Republic. 10. The role of the matter exchange processes at the sediment water contact zone of eutrophic shallow waters and possibilities of investigating by the example of the phosphate cycle - a survey by the example of the Darss-Zingst Bodden Chain. – *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica*, 10: 119-134.
- SCHUBERT, H., SAGERT, S. & FORSTER, R.M. (2001): Evaluation of the different levels of variability in the underwater light field of a shallow estuary. – *Helgoland Marine Research*, 55: 12-22.
- SCHUMANN, R. (1994): Zur Rolle des Pico- und Nanophytoplanktons im mikrobiellen Nahrungsgefüge der Darß-Zingster Boddenkette. – *Dissertation. Universität Rostock*, 142 S.
- SCHUMANN, R., RIELING, T., GÖRS, S., HAMMER, A., SELIG, U. & SCHIEWER, U. (2003): Viability of pelagic bacteria from freshwater, estuarine and Baltic Sea habitats. I. Environmental conditions and bacterial productivity. – *Aquatic Microbial Ecology*, 32:121-135.
- SCHUMANN, R. & KARSTEN, U. (2006): Phytoplankton im Zingster Strom der Darß-Zingster Boddenkette – 13 Jahre Remesotrophierung. – *Rostocker Meeresbiologische Beiträge*, 26: 47-59.
- SCHUMANN, R., RENTSCH, D., GÖRS, S. & SCHIEWER, U. (2001): Composition and quantities of seston particles along a salinity and eutrophication gradient in coastal waters of the Southern Baltic Sea: significance of detritus and transparent mucoid material. – *Marine Ecology Progress Series*, 218: 17-31.
- SCHUMANN, R. & SCHIEWER, U. (1994): Influence of abiotic induced phytoplankton changes on protozoan communities from the Darß - Zingst bodden chain (Germany). – *Marine Microbial Food Webs*, 8: 265-282.
- STEEMANN-NIELSEN, E. (1952): The use of radioactive carbon (<sup>14</sup>C) for measuring organic production in the sea. – *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 18: 117-140.
- TEUBNER, J. (1989): Quantitative und qualitative Erfassung submerser Makrophyten 1986/87 – Luftbildanalysen. – *Diplomarbeit. Universität Rostock*
- WASMUND, N. (1986): Die Größe der Primärproduktion im Barther Bodden (südliche Ostsee) unter besonderer Berücksichtigung des Mikrophytobenthos. – *Wissenschaftliche Zeitschrift der Wilhelm-Pieck Universität Rostock, N Reihe*, 35: Heft 5: 22-27.

- WASMUND, N. & BÖRNER, R. (1992): Phytoplanktonentwicklung in der Darß-Zingster Boddenkette. – Wasser und Boden, 44: 643-647.
- ZEVENBOOM, W. (1980): Growth and nutrient uptake kinetics of *Oscillatoria agardhii*. – Acad. Proefschrift, Univ. Amsterdam.
- ZIMMERMANN R. & MEYER-REIL, L.-A. (1974): A new method for fluorescence staining of bacterial populations on membrane filters. – Kieler Meeresforschungen, 30: 24-27.