

Ulrich Schiewer

Stoffkreisläufe in der Darß-Zingster Boddenkette: Kohlenstoffkreislauf

Abstract

The knowledge on carbon cycles in the pelagic and benthic zones and in the sediment are summarized. Phytoplankton is the dominant primary, bacterioplankton the dominant secondary producer in the DZBK. The carbon cycle is driven mainly by the microbial food web. Advanced experimental analysis of the pelagic carbon cycle have demonstrated the importance of the bacterioplankton among the heterotrophs, the high contribution of protozoans to the total turnover and the role of detritus as a buffering component. The microbial food web acts as a sink mainly. First investigations deal with the anaerobic processes in the sediment.

Übersicht

Von den Stoffkreisläufen, die durch aquatische Ökosysteme fließen, ist der Kohlenstoffkreislauf der Bedeutenste, da er die Grundlage für die Systemstruktur und -funktion bildet. Er spiegelt sowohl den Kohlenstoff- als auch den Energiefluß im Ökosystem wider.

Der C-Kreislauf in aquatischen Ökosystemen ist komplex und umfaßt die ineinandergreifenden Umwandlungen von anorganischen und organischen, gelösten und partikulären, lebenden und toten Formen des Kohlenstoffs. Gleichzeitig ist er mit den anderen Stoffkreisläufen direkt oder indirekt als Energielieferant verbunden. Räumliche und zeitliche Variationen (einschl. diurnaler Rhythmen) der verschiedenen Formen des Kohlenstoff komplizieren den Gesamtkreislauf.

Für marine Gewässer wurde Anfang der 80er Jahre der "Microbial Loop" (AZAM et al. 1983) als ergänzender Stoffkreislauf zu den traditionellen Nahrungsnetzen beschrieben. Im "Microbial Loop" werden gelöste organische Substanzen, u.a. Ausscheidungs-, Lysisprodukte von Pflanzen und Tieren, oder Abfallprodukte bei der Nahrungsaufnahme der Tiere, verbraucht, z.T. aber auch auf die traditionellen Nahrungsnetze überführt. Er wurde zunächst als charakteristische Erscheinung oligotropher mariner Gewässer betrachtet. Flachgewässer sind morphometrisch eutroph (ODUM 1983). Die DZBK ist ein Flachgewässer.

Bedingt durch morphometrische, hydrologische, physikalisch-chemische und anthropogene Einflüsse weist sie eine Reihe von Besonderheiten auf:

- ♦ polymiktisches Flachgewässer mit sehr guter Durchmischbarkeit
- ♦ jahreszeitlich bedingte Oszillationen der physikalischen Umweltfaktoren, einschließlich einer zeitweisen möglichen Eisbedeckung
- ♦ unregelmäßiger Austausch mit der Ostsee bei relativ geringem Süßwasser-einfluß und Anstieg des Ostseewassereinstroms im Sommer und Herbst
- ♦ Vorliegen eines Horohalinikums, eines kritischen Salinitätübergangsbereiches für Organismen in Ästuaren ($5 - 8 \text{ ‰}$)
- ♦ hohe anthropogenbedingte Einträge von Pflanzennährstoffen, die zur Poly-bis Hypertrophie geführt haben: Verlust großer Teile der submersen Makrophyten und Übergang von der Makrophyten- zur Phytoplanktondomi-nanz.

Diese Besonderheiten bedingen den unverwechselbaren Charakter der DZBK. Sie spiegeln sich auch im Kohlenstoffkreislauf wider.

Charakteristisch für die DZBK ist ein hoher Detritusgehalt. Zwischen 70 und 90 % des partikulären organischen Kohlenstoffs sind Detritus. Abweichend von dieser Regel ist lediglich die Periode der Frühlingsblüte des Phytoplanktons im März und April (Abb. 1).

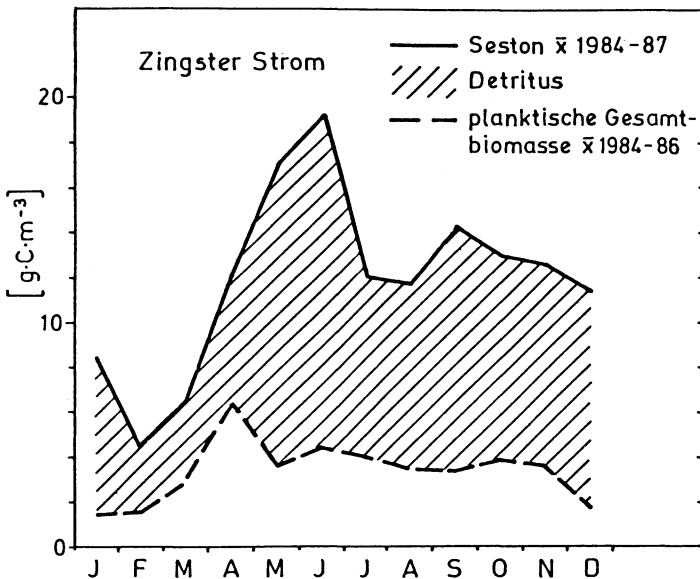


Abb. 1 Jahreszeitliche Variation des Gehaltes an Seston, Detritus und planktischer Gesamt-biomasse im Zingster Strom. Mittelwerte für die Jahre 1984 - 1987 .

Der Detritus ist damit eine wichtige Puffergröße: Einerseits ist er das Auffangbecken für die überhöhte autochthone Primärproduktion und die anfallenden allochthonen Einträge, andererseits wird er außerhalb der Vegetationsperiode intensiv als Nahrungsquelle zur Aufrechterhaltung der Sekundärproduktion genutzt.

Das Pelagialsystem

Unter Berücksichtigung einer mittleren Tiefe von 1,8 m im Barther Bodden wurde auf der Basis des Kohlenstoffgehaltes der Heterotrophen für die einzelnen Komponenten die flächenbezogene Nettoproduktion berechnet und im Jahreszyklus mit der Primärproduktion verglichen (Abb. 2).

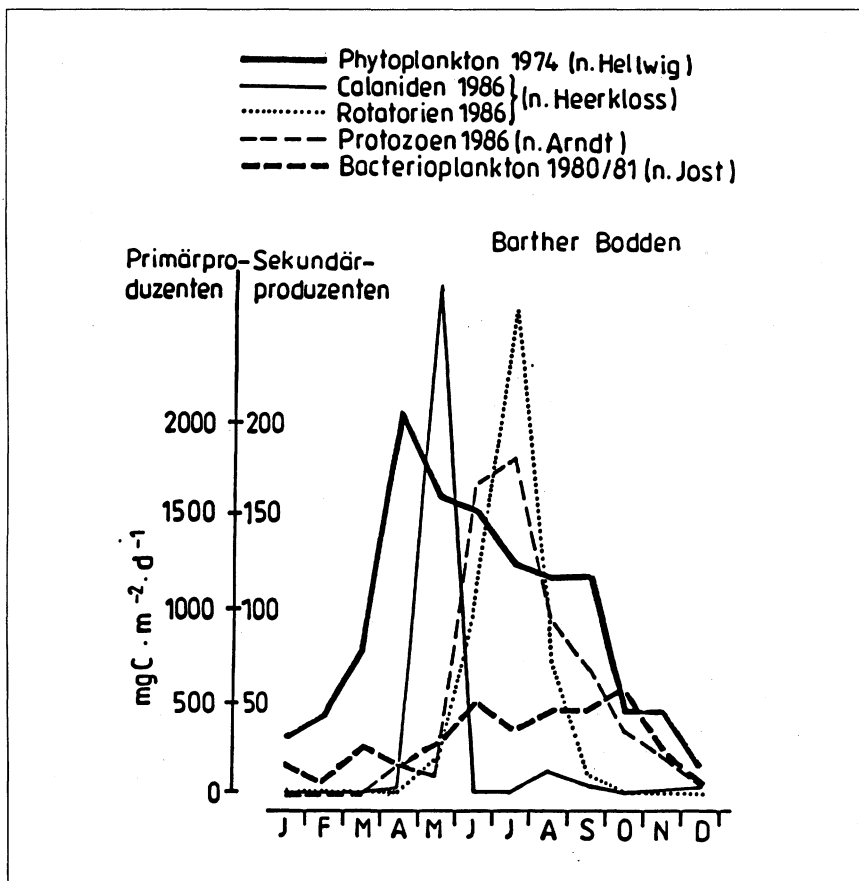


Abb. 2 Jahreszyklus der Nettoprimärproduktion und der Sekundärproduktion im Barther Bodden.

Es fällt auf, daß die Sekundärproduktion des Zooplanktons sich im wesentlichen auf den Zeitraum von Ende April bis Mitte September beschränkt. Die Primärproduktion bleibt dagegen über einen längeren Zeitraum auf einem hohen Niveau. Die planktischen Bakterien zeigen keinen ausgeprägten Jahresgang, vielmehr sind kurzzeitige irreguläre Schwankungen die Regel (mittlerer Variationskoeffizient 87,5 %; bei den Primärproduzenten dagegen nur 18,5 %). Deutlich ausgeprägt ist der Jahresgang im Metazooplankton (Frühjahr Calaniden, Sommer Rotatorien) und im Protozooplankton. Das planktische System strukturiert sich also in seiner Trophodynamik im Juni/Juli teilweise um. In Tab.1 sind alle relevanten Daten der Jahresbilanz des C-Kreislaufes unter Berücksichtigung der Respiration zusammengestellt.

Tabelle 1 Nettojahresproduktion und -respiration im Pelagial des Barther Boddens (alle Angaben in $\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)

	Nettoproduktion	Respiration ¹
Phytoplankton ²	283,8	152,8
Bakterien ³	156,9	104,6
Protozoen (1986)	18,6	18,6
Rotatorien (1986)	14,4	21,6
Calaniden (1986)	9,1	13,7

¹ Berechnet mit Hilfe eines IVLEV-Koeffizienten $K_2 = P/A$ von 0,6 (Bakterien), 0,5 (Protozoen) bzw. 0,4 (Calaniden und Rotatorien). Phytoplankton: Respirationsverlust pro Stunde während der Nacht = 20 % der Nettoprimärproduktion während der Lichtperiode.

² Nach HELWIG (1976): 4 Stationen im Barther Bodden; In-situ-¹⁴C-Methode; partikuläre Fraktion, erhöht um 25 % für exsudierte lösliche Photosyntheseprodukte.

³ Nach JOST (1983): Bestimmung nach der Romanenko-Methode

In der Gesamtaufgliederung der pelagischen Strukturkomponenten ergibt sich für die biotischen Komponenten ein Verhältnis von Phytoplankton : Zooplankton : Bakterioplankton von 1 : 0,05 : 0,09.

Das Benthalsystem

Die autotrophen Komponenten bilden Bakterien, Mikro- und Makrophytobenthos. Soweit organisches Material photosynthetisch produziert wird, ergibt sich eine starke Einschränkung durch die äußerst geringe Sichttiefe. Bakterien, die ihren Stoffwechselenergiebedarf durch Chemosynthese decken, finden im Barther Bodden gute Voraussetzungen. Allerdings sind nur wenige Versuche zur Chemosynthese der Bakterien durchgeführt worden. Der größere Anteil der benthischen Makrophyten wird nicht direkt genutzt. Er gelangt nach dem Absterben der Pflanzen zunächst in das Präsediment bzw. Sediment und wird dort zeitweise gespeichert. Gleichzeitig wird DOC während des Absterbens

freigesetzt. Durch beide Prozesse gelangen beträchtliche Anteile an Detritus in das Ökosystem. Der Abbau des partikulären Detritus erfolgt schrittweise über chemische Prozesse (z.B. Auslaugung, Sorption), mikrobiellen Abbau und mechanische Zerkleinerung. Abgesehen von zeitweise heterotrophen Algen bilden Bakterien, Mikro-, Meio- und Makrozoobenthos und in gewissem Grade Fische die heterotrophen Komponenten des Benthals. Das Mikrozoobenthos wird durch Ciliaten und Flagellaten repräsentiert.

In Tab. 2 sind die Biomassen und Produktionswerte für das Benthos zusammengefaßt. Die bisherigen Angaben sind vor allen Dingen für die Bakterien und das Mikrozoobenthos ungenau und demonstrieren lediglich ihre produktionsbiologische Größenordnung.

Wie auch im planktischen Bereich fällt auf, daß sich die einzelnen Organismengruppen hinsichtlich ihrer Biomassen nur unbedeutend, jedoch im Bezug auf ihre Produktionsleistung wesentlich voneinander unterscheiden. Ferner geht aus der Gegenüberstellung hervor, daß das heterotrophe Benthos mit der im Benthos autotroph produzierten Biomasse nicht auskommt. Ergänzt wird der Vorrat ständig aus dem pelagischen Bereich. YAP (1987), die die benthische Energiedynamik im sandigen Sediment mit Hilfe von Sauerstoffmessungen untersucht hat, kam zu dem Schluß, daß das Benthos vom Import oxidierbarer Substanzen aus anderen Quellen abhängt. Ausgehend von der von VIETINGHOFF (1984) angegebenen Sedimentationsrate von $2\,598\text{ KJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ muß mit einem jährlichen Zugang von ca. $70\text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ aus dem Pelagial gerechnet werden.

Tabelle 2 Biomassen und Jahresproduktion der benthischen Komponenten (nach Angaben ARLT 1984, ARNDT 1980, HEERKLOSS 1985, SCHARF 1979, WASMUND 1983, YAP 1987)

	Biomasse ($\text{g C} \cdot \text{m}^{-2}$)	Produktion ($\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)
Bakterien	0,5 - 1,0	70 - 100
Mikrophytobenthos	3	9 - 10
Makrophytobenthos	3 - 4	6 - 7
Mikrozoobenthos	0,2 - 0,4	20 - 5
Meiozoobenthos	0,5 - 3,0	1,5 - 8,5
Makrozoobenthos	2 - 3	1 - 3

Das Sediment

Die direkt im Sediment ablaufenden Prozesse des C-Kreislaufes sind bisher nur weitgehend als Summenparameter erfaßt worden. Die Befunde sind lückenhaft und werden der Vielfalt des Sediments nicht gerecht. Netzprogramme mit jeweils ca. 100 regelmäßig über den Bodden verteilten Stationen haben gezeigt, das der Bodden hinsichtlich seines Benthals sehr heterogen ist. Ganz deutlich

unterscheiden sich flache und tiefere Gewässerteile voneinander. Das betrifft ihre Sedimentqualität, ihr Lichtklima, das O_2 -Regime und die auftretenden Bodenturbulenzen. Hinzu kommen Schwankungen im Energiegehalt und im Energiebedarf vieler Organismen sowohl saisonal als auch in kürzeren Zeitabschnitten in Abhängigkeit vom Futterangebot und den vorliegenden abiotischen Faktoren. Aus diesen Gründen sind verallgemeinernde quantitative Angaben über den C-Kreislauf im Sediment nur sehr bedingt möglich. In Tab. 3 sind Berechnungen zum Kohlenstoffbedarf für die 4 wichtigsten Prozesse des Bodensediments zusammengefaßt. Da die Untersuchungsbasis für diese Berechnungen nur sehr schmal ist, sind die angegebenen Daten nur Richtwerte.

Tabelle 3 Kohlenstoffbedarf wichtiger anaerober heterotropher Prozesse im Boddensediment

Prozeß	Aktivität ($g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)	C-Bedarf ($g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$)
Desulfurikation	64 (SO_4 -S)	48
Denitrifikation	5 (N)	25 - 35
Methanbildung	-	20
N_2 -Fixierung	0,43 (N)	2 - 3
GESAMT	-	95 - 106

Erste Untersuchungen zur Desulfurikation, Methanbildung und -oxydation wurden während der FLAK-Experimente 1985/87 durchgeführt (HEYER und BERGER, unveröff.). Methanbildung und Desulfurikation sind die wichtigsten terminalen Schritte der anaeroben Abbaukette des organischen Kohlenstoffs. Erwartungsgemäß war die Desulfurikation im sulfatreichen Ökosystem der Kurr Bucht mit $33 - 76 g \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ Kohlenstoff der Hauptverbraucher an organischer Substanz. Diese Raten liegen etwa 2-fach höher als die der Methanbildung. Bei einer geschätzten jährlichen SO_4 -S-Bildung von $64 g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ für die Bodden ist dafür ein Verbrauch an organischem Kohlenstoff in Höhe von $48 g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ erforderlich. Die Methanbildung ist ein empfindlicher Indikatorprozeß für die Funktion der gesamten anaeroben Abbaukette. Mittels Enclosure-Versuche konnte gezeigt werden, daß eine geförderte Phytoplanktonproduktion zu einer höheren Methanbildung führt. Die angegebene Jahresumsatzrate von $20 g C \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ ist eine grobe Abschätzung. Von der Denitrifikation werden nach DAHLKE im Jahresmittel ca. $40 \mu mol N \cdot m^{-2} \cdot h^{-1}$ Stickstoff freigesetzt. Daraus ergibt sich eine jährliche Stickstofffreisetzung von etwa $5 g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$. Nach JAHNKE et al. (1982) läßt sich dafür ein Verbrauch von ca. $25-35 g C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ berechnen. RIPL (1981) gibt für die ebenfalls stark eutrophierte Schlei einen Bedarf von $20 g C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$ für die Denitrifikationsprozesse an. Sowohl bei DAHLKE als auch bei RIPL bleiben chemolithotrophe Prozesse unberücksichtigt.

Näher dargestellt werden sollen 2 Jahresgänge zur benthisch-sedimentären Energiedynamik von 2 sandigen Standorten (YAP 1987). Die Ergebnisse basieren auf Sauerstoffmessungen in Labordurchflußsystemen unter Einsatz ungestörter Sedimentkerne. Die beteiligten Organismen waren aerobe und anaerobe Bakterien, vorwiegend aerobe Mikrophyten, aerobe und anaerobe Mikrofauna-Vertreter ($< 100 \mu\text{m}$; Flagellaten, Ciliaten, Amöben), meist aerobe Meiofauna-Vertreter (Metazoen $< 0,5 \text{ mm}$; vorwiegend Nematoden, Oligochaeten, Harpacticide, Copepoden, Turbellarien) sowie zumindest zeitweise aerobe Vertreter der Makrofauna (Mollusken, Polychaeten und Crustaceen).

Die Abb. 3a gibt den Jahresgang für die Kleine Wieck, die Abb. 3b den für die Kirr Bucht wieder. Die Angaben erfolgen in $\text{ml O}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$.

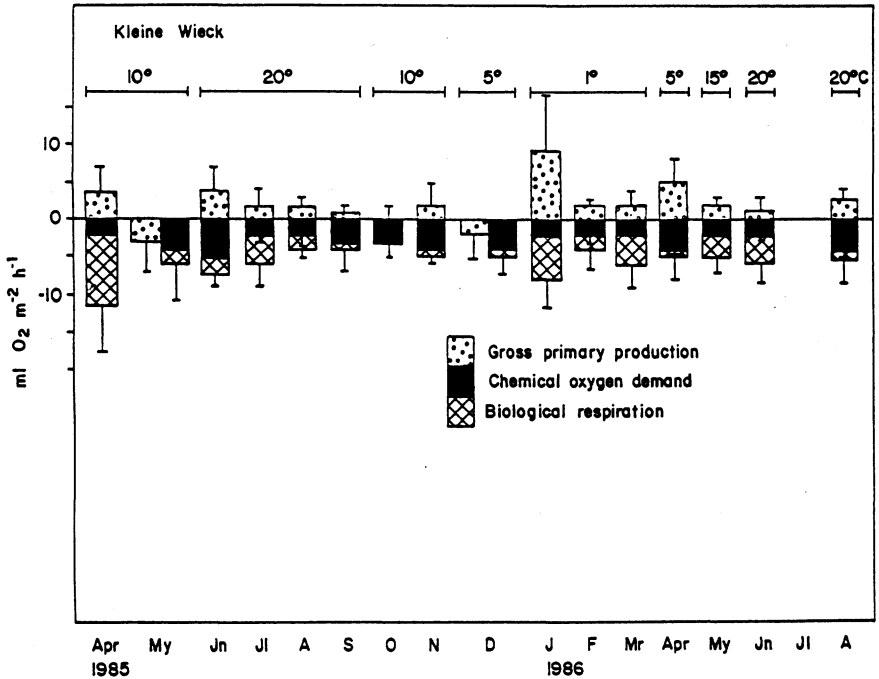


Abb. 3 Jahresgang des Sauerstoffumsatzes in ungestörten Sedimentkernen (nach YAP 1987).
a) Kleine Wieck, April 1985 bis August 1986

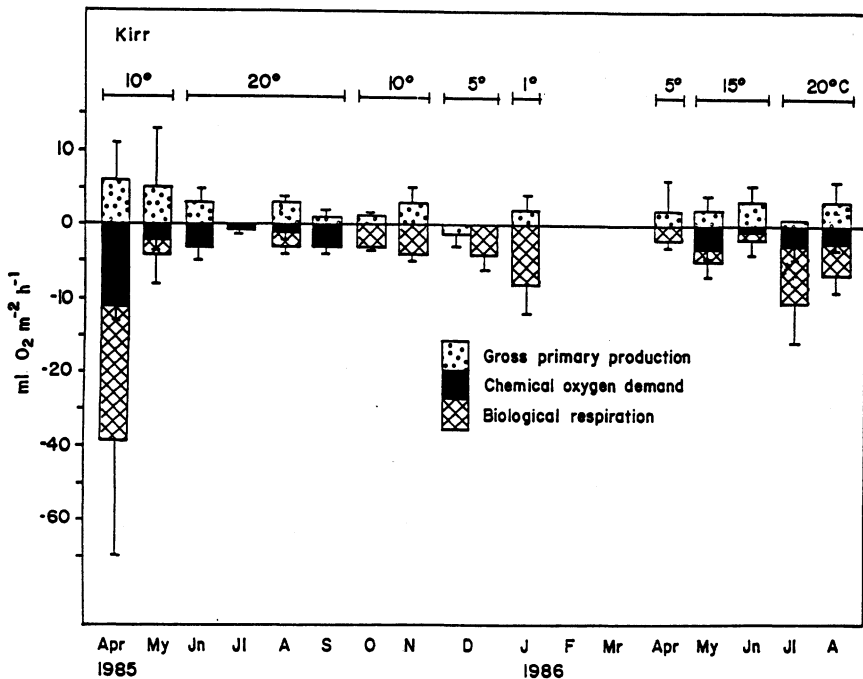


Abb. 3 Jahresgang des Sauerstoffumsatzes in ungestörten Sedimentkernen (nach YAP 1987).
 b) Kirr Bucht, April 1985 bis August 1986
 Die Angaben beziehen sich auf Laboruntersuchungen unter den im Kopf der Abbildungen angegebenen Temperaturbereichen.

Für die Umrechnung in $\mu\text{g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ sind diese Werte mit dem Faktor 500 zu multiplizieren. Die Ergebnisse belegen:

- Die höheren Aktivitäten der Sedimentkerne liegen in den kälteren Jahreszeiten.
- Ursache der erhöhten Bruttoprimärproduktionsraten sind die größeren Biomassen des Mikrophytobenthos im Frühjahr und Herbst. Sie korrelieren auch signifikant mit höheren Stickstoff- und Phosphorgehalten des Sediments.
- Die höhere Intensität des Gesamtsauerstoffverbrauchs im Frühjahr, Herbst und Winter basiert auf erhöhte Biomassen der Bakterien im Frühjahr, der Mikrofauna im Herbst, der Meiofauna im Frühjahr und Winter sowie der Makrofauna im Winter.

- Der chemische Sauerstoffbedarf ist ein konservativer Parameter, was durch die relative Gleichförmigkeit im Jahresgang zum Ausdruck kommt. Im Mittel des Gesamtverbrauchs repräsentiert er aber den größeren Anteil.

Eine vorläufige Berechnung der Gesamtenergieodynamik auf der Basis dieser Ergebnisse und unter Hinzunahme weiterer Befunde zeigt (Tab. 4), daß der Benthall-Sediment-Bereich dieser sandigen Standorte meist heterotroph ist (siehe vorn). Er hängt damit vom Import oxidierbarer Substanzen aus anderen autochthonen und allochthonen Quellen ab. Ein Teil des importierten Materials wird nicht verbraucht, es wird entweder abgelagert oder in die Ostsee exportiert.

Tabelle 4 Vorläufiges Modell zum Energiefluß sandiger Standorte der Darß-Zingster Boddenkette (Barther Bodden). Berechnungen von YAP (1987); Angaben in $\text{KJ} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$

Parameter	Autoren			
	YAP (1987)	VIETINGHOFF (1982)	BAST (1975)	GEORGI (1985)
Nettosedimentationen (Zufuhr oxidierbaren Materials)	-	2598	4963	-
Bruttoprimärproduktion	186	-	-	-
Sekundärproduktion	-	-	216	-
Biologische Respiration	455	-	540	-
Chemischer Sauerstoffbedarf	519	-	-	-
Nicht verwertetes Material	-	1811	4175	-
Exportiert	-	-	-	2569
Ablagert	-	-	1606	-

Vertiefende Experimentalanalysen

Pelagialuntersuchungen 1980/83 (Mesokosmosexperimente der PEKOM-Serie) in der DZBK hatten gezeigt, daß dem traditionellen Nahrungsnetz nur eine untergeordnete Rolle zukommt. Dagegen waren offenbar Bakterien in entscheidender Weise am Stoffumsatz und der Produktivität der Heterotrophen beteiligt (SCHIEWER 1985, SCHIEWER et al. 1986).

Vertiefende Untersuchungen zum C-Kreislauf im Pelagialsystem der DZBK umfaßten in den Folgejahren sowohl Freilandanalysen und -experimente als auch Laboruntersuchungen an Biozöosen in Labormikrokosmen und an Einzelarten. Die Abb. 4 gibt die Sommersituation 1986 in der Kirr Bucht wieder.

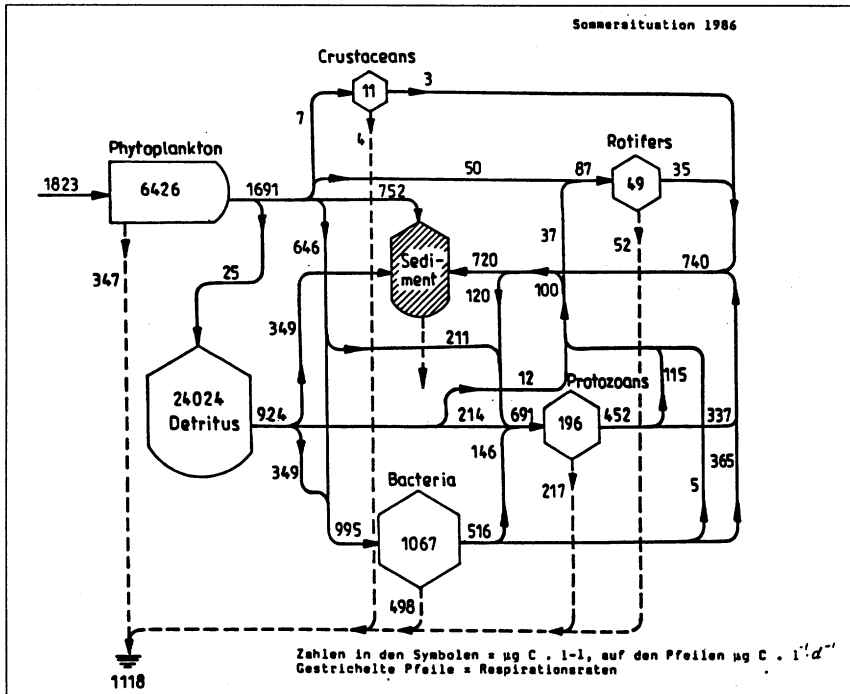


Abb. 4 Gemittelter wöchentlicher Kohlenstoffumsatz in der Kurr Bucht.
 Ergebnisse des 8-wöchigen Mesokosmos-Experiments FLAK 86 im Juni/Juli 1986.

Das Gesamtschema entstand aus direkt gemessenen Poolgrößen und ihren Ein- und Ausgängen. Die Verkopplung erfolgte über Berechnungen, bei denen die bisher erkannten Beziehungen zwischen den beteiligten Organismengruppen zugrunde gelegt wurden. Das Sediment wurde als Black-Box einbezogen. Das Schema in Abb. 4 repräsentiert den Wissensstand von 1988. Es belegt

- ♦ die Dominanz des Detritus als Strukturkomponente im Pelagial
- ♦ die überragende Rolle der Bakterien innerhalb der Heterotrophen im C-Kreislauf
- ♦ hohe Beteiligung der Protozoen am Gesamtumsatz
- ♦ den relativ geringen Einfluß der Crustaceen auf den Gesamtprozeß im Sommer.

Die während der Vegetationsperiode 1986 (Juni/Juli) durchgeführten Freilandmesokosmosuntersuchungen ermöglichten eine Bilanzierung der Umsatzraten innerhalb des mikrobiellen Nahrungsgefüges über einen Zeitraum von 8 Wochen.

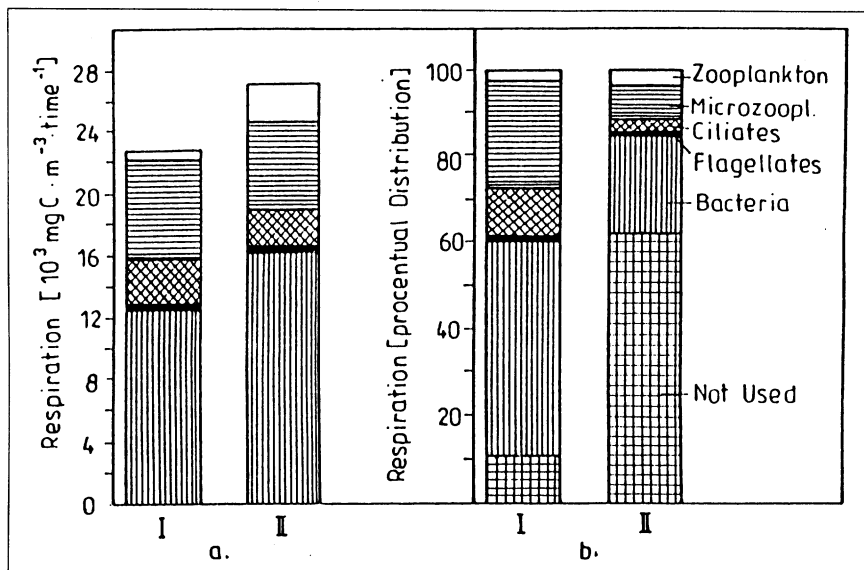


Abb. 5 Atmungsaktivität der planktischen Heterotrophen.

FLAK-Experiment Juni/Juli 1986.

a. Mittlere Respirationsraten der unterschiedlichen Gruppen während der 8-wöchigen Untersuchungsperiode im Kontroll-Enclosure (I) und im (N + P)-belasteten Enclosure (II).

b. Prozentuale Nutzung der Nettoprimärproduktion durch die beteiligten Heterotrophen.

Mikrozooplankton = Rotatorien; Zooplankton = Calaniden

Beachte: Nur 1/3 der im belasteten Enclosure produzierten Biomasse wird veratmet.

Die Ergebnisse zeigen (Abb. 5a), daß die Bakterien die Hauptverbraucher der autotrophen Produktion sind. Wird die autotrophe Produktion vorwiegend durch "regenerierte" Nährstoffe gestützt (Kontroll-Enclosure, Abb. 5b), so werden von den heterotrophen Organismen des mikrobiellen Nahrungsgefüge ca. 90 % genutzt. Bei einer kontinuierlichen Zufuhr "neuer" Nährstoffe beträgt der Anteil der Nutzung dagegen nur 38 %, gleichzeitig wird aber der Detritus stärker verbraucht. Damit wird unter diesen Bedingungen der größte Teil der autotrophen pelagischen Produktion zunächst im Ökosystem gespeichert, zum Teil als lebende Phytoplanktonbiomasse. Er füllt den Detrituspool zu einem Zeitpunkt auf, an dem die Zufuhr über das Makrophytobenthos gering ist.

Die experimentell induzierte massive Zunahme der Phytoplanktonproduktion und -biomasse hat einen erstaunlich geringen Einfluß auf die Biomasse der Heterotrophen (Tab. 5). Gering sind auch die Veränderungen in den relativen Anteilen der am Kohlenstoffumsatz beteiligten Organismengruppen. Die Ursachen dafür sind, wie später experimentell nachgewiesen wurde, enge Top-down

Verkopplungen innerhalb der Heterotrophen. Am stärksten sind Veränderungen noch beim Metazooplankton ausgeprägt. Da beim Metazooplankton aus methodischen Gründen die Grazer in unseren Ansätzen fehlen, ist hier eine Biomassenzunahme möglich.

Tabelle 5 Verwertung der Nettoprimärproduktion im Kontroll- und im (N + P)-belasteten Enclosure während des FLAK-Experiments 1986.
Umsatzraten in $\text{mg C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot (8 \text{ Wochen})^{-1}$.

Organismengruppe	Kontroll-Enclosure	(N + P)-Enclosure
Nettoprimärproduktion (NPP)	25 537	71 262
Crustaceen	600	2 488
Rotatorien	6 460	5 696
Ciliaten	2 827	2 341
Flagellaten	289	520
Bakterien	12 580	16 036
Konsumierte NPP	22 757	27 082

Soweit aus der Literatur ersichtlich, differiert das von uns untersuchte Ökosystem erheblich von anderen marinen, ästuarinen und limnischen Ökosystemen (marin: z. B. DORTCH u. PACKARD 1989; HAGSTRÖM et al. 1988; ROMAN et al. 1988; WIKNER u. HAGSTRÖM 1988; TAYLOR u. JOINT 1990; limnisch und ästuarin: z.B. VADSTRÖM et al. 1989; SANDERS et al. 1989; BEAVER u. CRISMAN 1989; BLOEM u. BÄRGILISSEN 1989; WEISSE 1991, weitere Literatur dort). Eine der Ursachen dafür ist die Flachheit des Gewässers und die dadurch bedingte ständige Wechselwirkung zwischen Sediment und Pelagial. Typisch ist ein "Präsediment" (Rebound Particles), eine Sedimentauflage aus lebendem und totem Material, daß ständig zwischen einer sedimentierten und einer grobdispersen Verteilung hin und her pendelt.

Bedeutsam für das Verständnis des Ästuar-Ökosystems ist die Frage nach der SINK- und LINK-Funktion des mikrobiellen Nahrungsgefüges. Unsere 8-wöchigen Experimentaluntersuchungen mittels Freilandmesokosmen zeigen, daß nur ein geringer Anteil des Kohlenstoffs über das mikrobielle Nahrungsgefüge auf das Metazooplankton übertragen wird und damit zu den höheren trophischen Ebenen gelangt. Damit kommt dem mikrobiellen Nahrungsgefüge im untersuchten Ökosystem offensichtlich in erster Linie eine SINK-Funktion zu. Aufgrund der hohen Umsatzgeschwindigkeiten und -leistungen trägt damit das mikrobielle Nahrungsgefüge wesentlich zur Verminderung der anthropogenen Belastung bei. Sein schnelles Reaktionsvermögen dient der Stabilisierung der bestehenden Verhältnisse, puffert es aber auch gegen externe Nährstoffentlastungen ab (hohe interne Belastung).

Eine weitere Präzisierung unserer Vorstellungen über den Kohlenstoffkreislauf wurde in den letzten Jahren durch detailliertere Untersuchungen im Bereich des Phytoplanktons (Größenklassen-Klassifizierung; Pico-, Nanoplanktonidentifizierung), des Bakterien- Protozoenkomplexes sowie der Rotatorien erreicht. Die Tab. 6 repräsentiert den Erkenntnisstand von 1990 für die Pelagialprozesse im Zingster Strom. Dargestellt sind sowohl die Flußraten als auch die zugrunde liegenden Biomassen. Auf eine Verknüpfung der Prozesse untereinander wird verzichtet, da sich unsere Vorstellungen zur Regulation des C-Kreislaufes gegenwärtig im Umbruch befinden.

Tabelle 6 Mittelwerte ausgewählter struktureller und funktioneller Parameter des mikrobiellen Nahrungsgefüges. Mesokosmosuntersuchungen Juni 1990, Pelagialsystem des Zingster Stromes. Enclosure A = stickstofflimitiert; Enclosure B = lichtlimitiert. Detritus in % des Sestongehaltes.

	Biomasse (mg C · m ⁻³) Enclosure		Produktivität (mg C · m ⁻³ · d ⁻¹) Enclosure	
	A	B	A	B
Phytoplankton				
Gesamt	3 022	7 142	944	3 020
unter 3µm	406	3 317	1 036	418
Protozoen				
Gesamt	54	201	66	235
Flagellten	19	13	28	20
Dinoflagellten	6	8	7	9
Ciliaten	29	188	31	206
Metazooplankton				
Gesamt	40	12	1,5	1,4
Rotatorien	17	11	-	-
Copepoden	23	1	-	-
Seston	18 750	22 700	-	-
Detritus (%)	82	67	-	-

Die Tab. 6 stellt 2 Grenzsituationen im Pelagialökosystem gegenüber:

- ♦ Der Enclosure A repräsentiert eine hocheutrophe Pelagialbiozönose, die experimentell in eine verschärfte Stickstofflimitation gebracht wurde.
- ♦ Der Enclosure B repräsentiert eine Pelagialbiozönose, die experimentell durch zusätzliche (N + P)-Einträge bis zur Lichtlimitation des Phytoplanktons geführt wurde.

Der Vergleich dieser Grenzsituationen verdeutlicht:

- Unter N-Limitation steigt die Bedeutung des Picophytoplanktons für die Produktivität überdurchschnittlich stark an (Biomasseanteil 13,4 %; Produktivitätsanteil 44,3 %). Ursachen sind offenbar das bessere Nährstoffaufnahmevermögen des Picophytoplanktons aufgrund des günstigeren Oberflächen-/Volumenverhältnisses der Zelle und die durch hohen Fraßdruck im log-Phase-Wachstum gehaltenen Picophytoplanktonpopulationen.
- Daß trotz der absolut erheblich gesteigerten Phytoplanktonproduktivität im lichtlimitierten Enclosure B annähernd gleiche Biomassen in beiden Enclosures vorliegen. Ursache ist die sehr effektive Top-down-Kontrolle (s. oben) der Bakterien durch heterotrophe Nanoflagellaten und Ciliaten. Der starke, auf die heterotrophe Nanoflagellaten gerichtete Grazingdruck der Ciliaten verhindert gleichzeitig die weitere Verringerung der Bakterienbiomasse. Spätere Untersuchungen in Labormikrokosmen haben zur weiteren Stützung dieser Ansicht beigetragen. Sie belegen ferner:
- Die überragende Rolle der Ciliaten unter den Bedingungen eines hoch eutrophen, nicht nährstofflimitierten Pelagialsystems im Sommer. Unter Stickstofflimitation (Enclosure A) konnten dagegen keine eindeutigen Unterschiede in der Produktivität der heterotrophen Nanoflagellaten und der Ciliaten nachgewiesen werden.
- Die eingeschränkte Rolle des Metazooplanktons im C-Kreislauf.
- Die außergewöhnlich große Bedeutung des Detritus als Speicherkomponente im Pelagialökosystem. Selbst unter den für das Phytoplankton günstigen Nährstoffbedingungen im Enclosure B belief sich der Detritusanteil noch auf 67 % des Gesamtsestons.

Die Untersuchungen in Experimentalmesokosmen repräsentieren durchaus Verhältnisse, die zu verschiedenen Zeitpunkten des Jahres in den Boddensystemen vorkommen. Das belegen die in Abb. 6 dargestellten Ergebnisse.

Phytoplankton unterteilt in Cyanobakterien (Cy), Chlorophyten (CH) und Diatomeen (Di). Heterotrophe Organismen unterteilt in Bakterien (B), Ciliaten (C), Rotatorien (R) und Copepoden (CO). Angaben in $\mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1}$. Datumsangaben: Probennahmetermine.

Sie geben repräsentative Ausschnitte des Verteilungsmusters der autotrophen und heterotrophen Biomasse der Hauptkomponenten des Pelagials für die Monate August, November und März im Zingster Strom wieder. Hervorzuheben sind im Untersuchungsjahr 1988 die Dominanz der Cyanobakterien bei den autotrophen und die der Bakterien bei den heterotrophen Organismen. Die Cyanobakteriendominanz resultiert aus der exakten Einbeziehung des Picophytoplanktons in die Phytoplanktonbiomasse mittels der differenzierenden Fluoreszenzmethode.

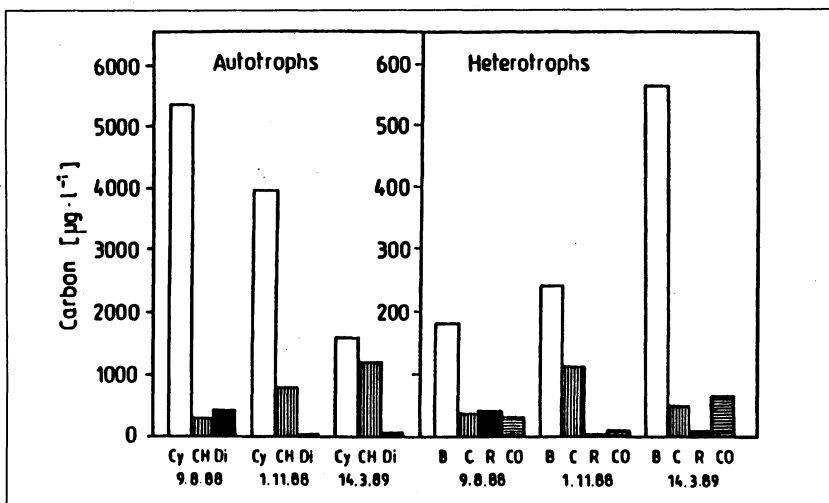


Abb. 6 Jahreszeitliche Verteilung der autotrophen und heterotrophen Biomassen im Zingster Strom (n. SCHIEWER et al. 1991).

Zusammenfassung

Die Erkenntnisse über den Kohlenstoffkreislauf im Pelagial, Benthos und im Sediment werden zusammengefaßt. Das Phytoplankton ist der dominierende Primär-, das Bakterioplankton der bedeutendste Sekundärproduzent in der DZBK. Der Kohlenstoffkreislauf wird vor allem durch das mikrobielle Nahrungsgefüge getrieben. Weiterführende Experimentaluntersuchungen im Pelagial haben die große Bedeutung der Bakterien unter den Heterotrophen bestätigt. Sie bewiesen gleichzeitig die wichtige Rolle der Protozoen für den Gesamtumsatz und die Funktion des Detritus als Pufferkomponente des Ökosystems. Das mikrobielle Nahrungsgefüge übt vor allem eine Sink-Funktion aus. Erste Untersuchungen befassen sich mit den anaeroben Prozessen im Sediment.

Literatur

- ARLT, G.: Taxonomische und ökologische Untersuchungen am Meiozoobenthos von Brackwassergewässern. - Diss. B, Univ. Rostock, 1984
- ARNDT, E. A.: Forschungsbericht "Komplexe Ökosystemanalyse der Darß-Zingster Boddenkette". - Univ. Rostock, 1987
- AZAM, F., T. FENCHEL, J. G. FIELD, G. S. GRAY, L. A. MEYER-REIL and F. THINGSTAD: The ecological role of the water-column microbes in the sea. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 10, 1983, - S. 257 - 263
- BEAVER, J. R. and T. L. CRISMAN: The role of ciliated protozoa in pelagic freshwater ecosystems. - Microb. Ecol. 17, 1989, - S. 111 - 136

- BEHRENS, J.: Soziologische und produktionsbiologische Untersuchungen an submersen Pflanzengesellschaften der Darß-Zingster Boddengewässer. - Diss. A, Univ. Rostock, 1982
- BLOEM, J. and M. J. B. BÄR-GILISSEN: Bacterial activity and protozoan grazing potential in a stratified lake. - *Limnol. Oceanogr.* 34, 1989, - S. 279 - 309
- DORTCH, Q. and T. T. PACKARD: Differences in biomass structure between oligotrophic and eutrophic marine ecosystems. - *Deep-Sea Research* 36, 1989, - S. 223 - 240
- HAGSTRÖM, A., F. AZAM, A. ANDERSEN, J. WIKNER and F. RASSOULZADEGAN: Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem: possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 49, 1988, - S. 171 - 178
- HEERKLOSS, R. and W. SCHNESE: Vertiefung der Kenntnisse über den Stoffkreislauf und Energiefluß in Küstengewässern. - Forschungsbericht A3, Univ. Rostock, 1985
- HELLWIG, J.: Produktionsbiologische Untersuchungen am Phytoplankton des Barther Boddens mit Hilfe der ^{14}C -Methode. - Diss. A., Univ. Rostock, 1976
- JAHNKE, R. A., S. R. EMERSON and J. W. MURRAY: A model of oxygen reduction, denitrification, and organic matter mineralization in marine sediments. - *Limnol. Oceanogr.* 27, 1982, - S. 610 - 623
- JOST, G.: Zur Struktur und Funktion der Bakterien im Pelagial eines flachen eutrophen Ostsee-Ästuars. - Diss. A, Univ. Rostock, 1983
- LINDNER, A.: Soziologisch-ökologische Untersuchungen an der submersen Vegetation in der Boddenkette südlich des Darß und des Zingst. - Diss. A, Univ. Rostock, 1972
- ODUM, E. P.: Grundlagen der Ökologie. 2. Aufl. - G.-Thieme-Verlag Stuttgart, New York, 1983, - S. 509 - 510
- RIPL, W.: Entwicklung von Verfahren zur Steuerung von Trophieverhältnissen und Nahrungsketten in einem Gewässer aus dem Einzugsgebiet. Bericht über Forschungsvorhaben: Restaurierung der Schlei. Kiel, Landesamt f. Wasserhaushalt und Küste Schleswig-Holstein, 1986
- ROMAN, M. R., H. W. DUCKLOW, J. A. FUHRMAN, C. GARSIDE, P. M. GLIBERT, T. C. MALONE and G. B. McMANUS: Production, consumption and nutrient cycling in a laboratory mesocosm. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42, 1988, - S. 39 - 52
- SANDERS, R. W., K. G. PORTER, S. J. BENNETT and A. E. DEBIASE: Seasonal patterns of bacterivory by flagellates, ciliates, rotifers and cladocerans in a freshwater planktonic community. - *Limnol. Oceanogr.* 34, 1989, - S. 673 - 687
- SCHARF, E.-M.: Die Bedeutung benthischer heterotropher Protozoen (Ciliaten) im Stoffkreislauf und Energiefluß eines mesohalinen Brackgewässers (Barther Bodden). - Diss. A, Univ. Rostock, 1979
- SCHIEWER, U.: Analyse und Bewertung des im Fünffahrplanzeitraum 1981/85 erreichten Kenntnisstandes und seiner volkswirtschaftlichen Verwertbarkeit auf der Grundlage der erbrachten Teilleistungen. - Forschungsbericht A4, Univ. Rostock, 1985
- SCHIEWER, U., H. ARNDT, G. BAADER, G. BALLIN, R. BÖRNER, F.-K. EVERT, F. GEORGI, R. HEERKLOSS, G. JOST, V. KELL, B. KRÜGER and T. WALTER: The bounds and potential effects of NH_4 (loading) on the pelagic system of a Baltic estuary. - *Limnologia (Berl.)* 17, 1986, - S. 7 - 28
- TAYLOR, A. H., A. JOINT: A steady-state analysis of the 'microbial loop' in stratified systems. - *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 59, 1990, - S. 1 - 17
- TEUBNER, J.: Quantitative und qualitative Erfassung submerser Makrophyten 1986/87 - Luftbildanalyse. - Dipl.-Arbeit, Sektion Biologie, Univ. Rostock, 1989
- VADSTEIN, O., B. O. HARKJERR, A. JENSEN, Y. OLSEN and H. REINERTSEN: Cycling of organic carbon in the photic zone of an eutrophic lake with special reference to the heterotrophic bacteria. - *Limnol. Oceanogr.* 34, 1989, - S. 840 - 855
- VIETINGHOFF, U.: Die mathematische Modellierung des Ökosystems Barther Bodden als Beitrag zur Systemanalyse der Boddenkette West. - Diss. B, Univ. Rostock, 1982
- VIETINGHOFF, U.: Mathematical modelling of the ecosystem Barther Bodden. - *Limnologia (Berlin)* 15, 1984, - S. 253 - 262
- YAP, M.H.T.: Aspects of benthic energy dynamics in a shallow-water Baltic ecosystem. - Diss. A, Univ. Rostock 1987

- WASMUND, N.: Produktionsbiologisch-ökologische Untersuchungen am Mikrophytobenthos der Darß-Zingster Boddengewässer. - Diss. A, Univ. Rostock, 1983
- WEISSE, Th.: The microbial food web and its sensitivity to eutrophication and contaminant enrichment: a cross-system overview.-Int. Rev. ges. Hydrobiol. 76, 1991,- S. 327 - 337
- WIKNER, J. and A. HAGSTRÖM: Evidence for a tightly coupled nanoplanktonic predatorprey link regulating the bacterivores in the marine environment. - Mar. Ecol. Prog. Ser. 50, 1988, - S.137 - 145

Verfasser

Prof.Dr. Ulrich Schiewer
Universität Rostock
FB Biologie
18051 Rostock