

Ulrich Schiewer; Rehna Schumann; Reinhard Heerkloss; Gertraud Klinkenberg

Hypertrophierung der Darß-Zingster Boddenkette - Struktur- und Funktionsveränderungen im Plankton¹

Abstract

The importance of the microbial food web is underestimated in eutrophic and polytrophic waters. We have proved that the role of the microbial food web is increased due to anthropogenically induced polytrophy in the Darss-Zingst bodden chain. The analysis includes field investigations, field and lab mesocosm and ecophysiological experiments.

The results demonstrate:

- ♦ the species composition of the phytoplankton is altered in favour of nano- and picoplankton;
- ♦ there is a change in limitation of phytoplankton from nutrient to light;
- ♦ the metazooplankton is reduced in favour of micro- and protozooplankton;
- ♦ the importance of the microbial food web is increased.

The consequences are:

- ♦ pelagic processes (e. g. growth, remineralization) are much faster;
- ♦ this leads to stabilization of the existing pelagic biocoenosis and simultaneously to greater restoration efforts;
- ♦ the SINK function of the pelagic ecosystem is increased.

Einleitung

Mesokosmosuntersuchungen in der ersten Hälfte der 80-iger Jahren hatten gezeigt, daß in der Darß-Zingster Boddenkette (DZBK) neben dem bisher bekannten klassischen Nahrungsnetz das mikrobielle Nahrungsgefüge (AZAM et al. 1983) eine wichtige Rolle spielt (SCHIEWER 1990, SCHIEWER und JOST 1991).

Anfang der 80-iger Jahre hatte sich im Ostteil der Darß-Zingster Boddenkette durch den Dominanzwechsel von submersen Makrophyten zum Phytoplankton eine gravierende Umstellung, der Übergang von der Eutrophie zur Polytriephie (SCHIEWER 1991) vollzogen. In den Folgejahren veränderte sich offenbar die Struktur und Funktion des Planktons. Dabei kam es wahrscheinlich zu einer

¹ Das diesem Bericht zugrunde liegende Vorhaben wurde mit Mitteln des Bundesministeriums für Forschung und Technologie unter dem Förderkennzeichen 03F0048A gefördert. Die Verantwortung für den Inhalt dieser Veröffentlichung liegt bei den Autoren.

Verschiebung in Richtung auf das Pico- und Nanophytoplankton. Verbunden damit könnte in den letzten Jahren eine weitere Verstärkung der Rolle des mikrobiellen Nahrungsgefüges gewesen sein. Anliegen der nachfolgend beschriebenen Untersuchungen war es, zu gesicherten Aussagen zu gelangen und Hinweise auf Wechselwirkungen mit abiotischen und biotischen Parametern zu finden.

Material und Methoden

Ausgewählt wurden 4 ufernahe Probenorte in der DZBK (Abb. 1):

Ribnitzer See/Station Ribnitz - Bootssteg im Ribnitzer Hafenbereich. Geringste Salinität, geringster Austausch mit der Ostsee, hohe Abwasserbelastung durch die Stadt Ribnitz.

Saaler Bodden/Station Dierhagen - Bootsbrücke in Dierhagen. Flachwassergebiet mit zeitweiligen Einflüssen vom Feuchtland nordwestlich vom Probennahmeort. Niedrige Salinität, geringer Austausch mit der Ostsee.

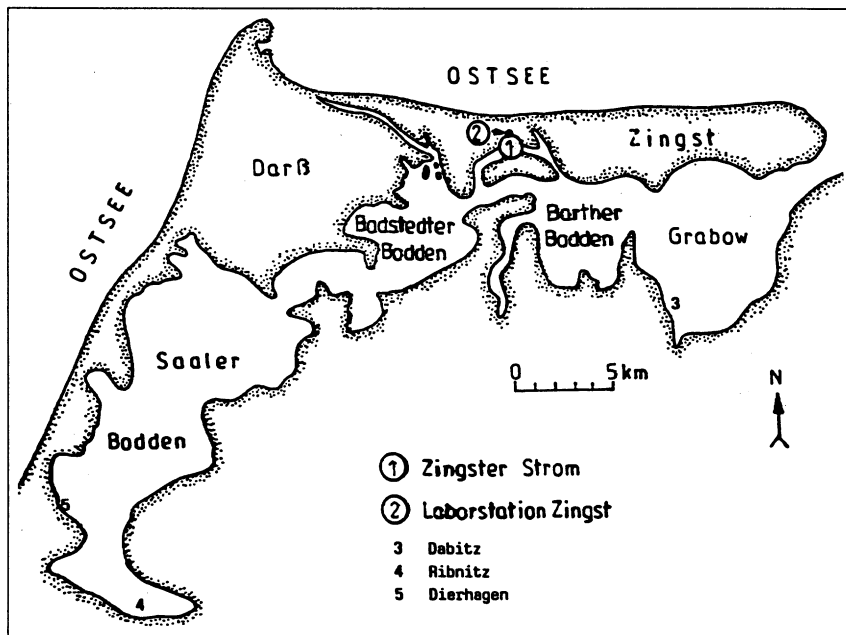


Abb. 1 Ufernahe Meßstationen an der Darß-Zingster Boddenkette

Zingster Strom/Laborstation Zingst - Standardstation des FB Biologie. Der Zingster Strom ist das Bindeglied zwischen dem hochbelasteten Barther und Bodstedter Bodden. Er ist ständig durchmischt und maximal 13 m tief. Wechselnde Salinität und relativ guter Austausch mit der Ostsee.

Grabow/Station Dabitz - Äußeres östliches Hafenbecken für Kleinboote. Flachwasserbereich mit Westwindbeeinflussung sowie der geringsten trophischen Belastung. Höchste Salinität und häufigster Austausch mit der Ostsee.

Das Arbeitsprogramm umfaßte die folgenden Versuchskomplexe:

- ♦ Erfassung der Jahresdynamik der wichtigsten Strukturkomponenten des mikrobiellen Nahrungsgefüges.
- ♦ Labormikrokosmos-Untersuchungen zur Ermittlung des Entwicklungs- und Leistungspotentials der Pelagialgemeinschaften (Versuchsdauer 7 Tage).
- ♦ 4-wöchige Labormesokosmos-Experimente im Frühjahr und Herbst zur Erfassung von Regulationsmechanismen.
- ♦ Vertiefende Analysen über Laborexperimente mit Einzelarten und drei 4-wöchige Freilandmesokosmos-Experimente.

Die Durchführung der Mesokosmos-Experimente erfolgte entsprechend SCHIEWER et al. (1986, 1991). Die abiotischen Parameter wurden mittels Standardmethoden bestimmt. Für die Nährstoffanalytik wurden Durchflußautomaten nach Methoden von RHODE und NEHRING (1979) eingesetzt.

Bei den biotischen Parametern variierten die Methoden entsprechend der jeweiligen Organismengruppe:

Phytoplankton: Abundanzen und Biomassen nach KOLKWITZ, modifiziert nach EDLER (1979); Artbestimmung nach PANKOW (1990); Chlorophyllkonzentration wie bei EDLER (1979) beschrieben; potentielle Primärproduktion und in-situ-Produktion nach STEEMANN-NIELSEN (1952), modifiziert entsprechend SCHINDLER et al. (1972).

Bakterioplankton: Färbung der glutaraldehydfixierten Proben mit DAPI nach PORTER und FEIG (1980), automatische Bildanalyse (Olympus CUE-2). Raster-elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Berechnung des Biovolumens; Umrechnung von Volumen in Biomasse mit $233 \text{ mg C} \cdot \text{ml}^{-1}$ (SIMON und AZAM 1989). Bakterielle Produktion mittels Thymidininkorporation nach FUHRMAN und AZAM (1982).

Protozooplankton: Auszählung der heterotrophen Nanoflagellaten (HNF) in Blutzählkammern aus lebenden Proben; Umrechnung in Biomasse entsprechend HEERKLOSS und VIETINGHOFF (1981). Lebendzählung der Ciliaten nach DALE und BURKILL (1982). Der Konversionsfaktor zur Umrechnung in Kohlenstoffbiomasse war 8,55 % der Frischmasse (vgl. PRENA 1990).

Metazooplankton: Auszählung im UTERMÖHL-Umkehrmikroskop; artspezifische Umrechnungsfaktoren für die Umrechnung in Biomasse nach SCHNESE

(1975); für die Umrechnung von Frischmasse in Kohlenstoffbiomasse wurde ein C-Gehalt von 7,65 % zugrunde gelegt.

Ergebnisse

Alle 4 Standorte sind hinsichtlich ihrer abiotischen Parameter unterschiedlich (Tab. 1). Das trifft auch für die meisten biotischen Komponenten zu (Tab. 2).

Tabelle 1 Secchi-Tiefen und ausgewählte Jahresmittelwerte abiotischer Parameter an den 4 Meßstationen

	Wasser- temperatur °C	pH	gelöster O ₂ mg · l ⁻¹	Salinität ‰	Secchi-Tiefe cm
Ribnitz	10,7	8,7	11,6	2,4	37,0
Dierhagen	10,0	8,9	12,0	3,5	48,0
Zingst	10,6	8,8	11,6	5,9	48,0
Dabitz	10,6	8,3	10,3	7,1	59,0

Die Station Ribnitz ist auf Grund der hohen anorganischen und organischen Belastung durch die Stadt Ribnitz als hypertroph einzustufen. Demgegenüber ist die Wasserqualität an der Station Dabitz eutroph. Auf Grund ihrer Nähe zur Ostsee weist sie den stärksten "Auswascheffekt" auf. Das spiegelt sich sowohl in den Salzgehalten als auch in den Sichttiefen und im Nährstoffgehalt wider.

Die Station Zingster Strom ist gekennzeichnet durch die ständig vorhandene Strömung und die vollständige Durchmischung. Sie ist als polytroph einzuschätzen. Vergleichbar vom Trophiegrad her ist mit der Station Ribnitz die Station Dierhagen. Allerdings handelt es sich hierbei um eine Flachwasserstation mit deutlich geringerer organischer Belastung. Die Durchmischung ist unregelmäßig.

Im Zeitraum von 1979 bis 1981 vollzog sich ein grundlegender Wechsel in den Dominanzverhältnissen in den östlichen Teilen der DZBK. Durch den starken Rückgang der submersen Makrophyten wurde das Phytoplankton zur dominierenden autotrophen Komponente. Begünstigt wurde dieser recht abrupte Wechsel offenbar durch veränderte Austauschvorgänge mit der Ostsee, die zu einer Verringerung der Salinität und zu einer Erhöhung des Stickstoff- und Phosphorangebotes führten (Abb. 2 und Abb. 3a/b). Nach 1989 erhöhte sich der Ostseewasserzustrom wieder. Damit verbunden war ein Rückgang der spätwinterlichen freien Phosphat- und Nitratkonzentrationen. Entlastend auf die Nährstoffsituation dürften sich die Veränderungen in der Wirtschaftsstruktur im Einzugsgebiet nach 1989 ausgewirkt haben.

Tabelle 2 Jahresmittelwerte der Biomassezusammensetzung im Zingster Strom und Dierhagen 1992

Chlorophyll a ($\mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$)

	Mittel	Minimum	Maximum
Ribnitz	74	8	172
Dierhagen	126	66	227
Zingst	70	22	163
Dabitz	35	9	84

Bakterien-Abundanz (10^6 ml^{-1})

	Mittel	Minimum	Maximum
Ribnitz	16,8	5,9	31,1
Dierhagen	19,8	9,0	32,5
Zingst	16,9	7,2	31,3
Dabitz	15,7	5,7	28,2

Flagellaten-Abundanzen (Ind. ml^{-1})

	Mittel	Minimum	Maximum
Ribnitz	3616	624	9067
Dierhagen	3277	524	7040
Zingst	3133	524	5493
Dabitz	3096	1093	4551

Flagellaten-Biomasse ($\mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1}$)

	Mittel	Minimum	Maximum
Ribnitz	69	4	237
Dierhagen	66	9	221
Zingst	54	12	141
Dabitz	96	10	171

Flagellaten - durchschnittliche Größe ($\mu\text{g C} \cdot \text{Ind.}^{-1}$)

	Mittel	Minimum	Maximum
Ribnitz	0,020	0,006	0,057
Dierhagen	0,025	0,005	0,123
Zingst	0,020	0,004	0,067
Dabitz	0,034	0,004	0,063

Ciliaten-Abundanzen (Ind. ml^{-1})

	Mittel	Minimum	Maximum
Ribnitz	89	0	386
Dierhagen	111	10	328
Zingst	93	6	401
Dabitz	50	1	204

Ciliaten-Biomasse ($\mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1}$)

	Mittel	Minimum	Maximum
Ribnitz	66	0	295
Dierhagen	45	3	132
Zingst	35	3	175
Dabitz	46	3	222

Ciliaten - durchschnittliche Größe ($\mu\text{g C} \cdot \text{Ind.}^{-1}$)

	Mittel	Minimum	Maximum
Ribnitz	1,15	0,30	5,80
Dierhagen	0,46	0,19	1,25
Zingst	0,48	0,13	1,01
Dabitz	1,37	0,33	5,80

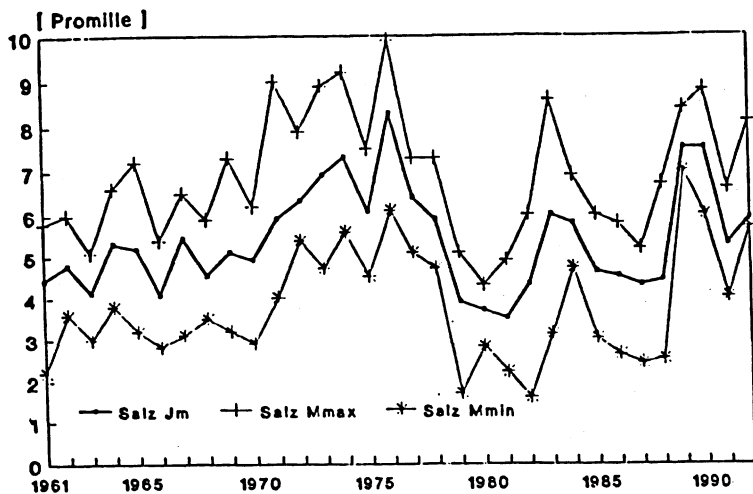


Abb. 2 Langfristige Salinitätsveränderungen im Zingster Strom. Jahresmittelwerte und mini-/maximale Abweichungen.

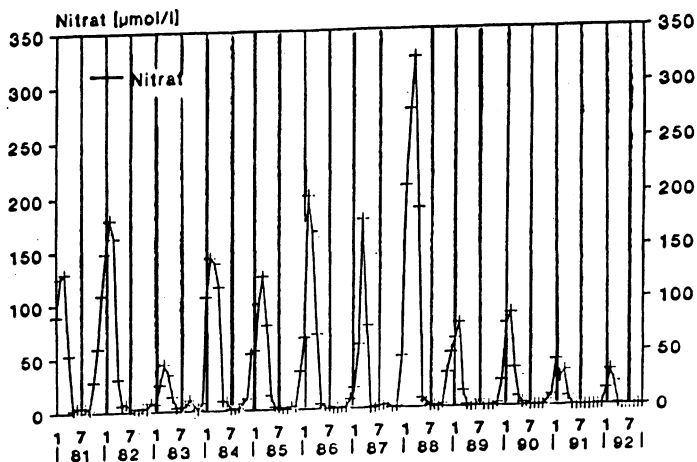


Abb. 3a Konzentration der freien Nährstoffe im Zingster Strom im Spätwinter. NO_3 -Gehalt

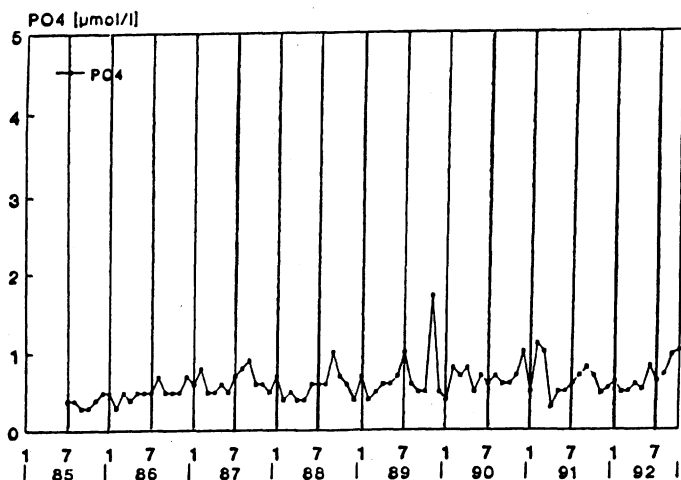


Abb. 3b Konzentration der freien Nährstoffe im Zingster Strom im Spätwinter.
PO₄-Gehalt. Angaben in $\mu\text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$

Generelle Ergebnisse

In den Jahren nach 1981 setzten Veränderungen in der Phytoplanktonstruktur ein. Sie werden ab 1984 deutlich durch eine Abnahme des Phytoplanktonbiovolumens. Sie beruhen auf einer Verringerung des Anteils des Mikrophytoplanktons zugunsten des Nano- und Picophytoplanktons. Untersuchungen von 1991/93 mit besser auflösenden Mikroskopen zeigten (SCHUMANN 1993), daß der Biovolumenrückgang durch die Einbeziehung des Nano- und Picophytoplanktons weitgehend kompensiert wird (Abb. 4). Damit hat sich der Anteil an hochwertiger Nahrung in den Größenklassenbereichen Nano- (2 - 20 μm) und Picophytoplankton (0,2 - 2 μm) in der DZBK deutlich erhöht.

Ursache der nachgewiesenen Veränderungen ist offensichtlich der Übergang von den zeitweisen Nährstofflimitationen (SCHIEWER 1990) zu einer zunehmenden Lichtlimitation, ausgelöst durch die höhere Präsediment- und Sedimentbeweglichkeit in den nur noch gering bewachsenen flachen Bereichen der Boddenkette. Diese Aussage wird gestützt durch die Verschiebung der Phytoplanktonzusammensetzung von fädigen (N_2 -fixierenden) und großvolumigen Cyanobakterien zu sehr kleinen (einzeln vorkommenden) chroococcalen und zarten kleinen, bzw. zerfließenden kolonieförmigen Cyanobakterien.

Ende der 80-iger, Anfang der 90-iger Jahre veränderte sich die Zusammensetzung der Heterotrophen. Sie ist vor allem durch einen weiteren Rückgang des Metazooplanktons und eine Zunahme des Mikro- und Nanozooplanktons gekennzeichnet (Tab. 3). Ein Zusammenhang mit dem in den letzten Jahren deutlich angestiegenen Salzgehalt in der DZBK (Abb. 2) ist wahrscheinlich.

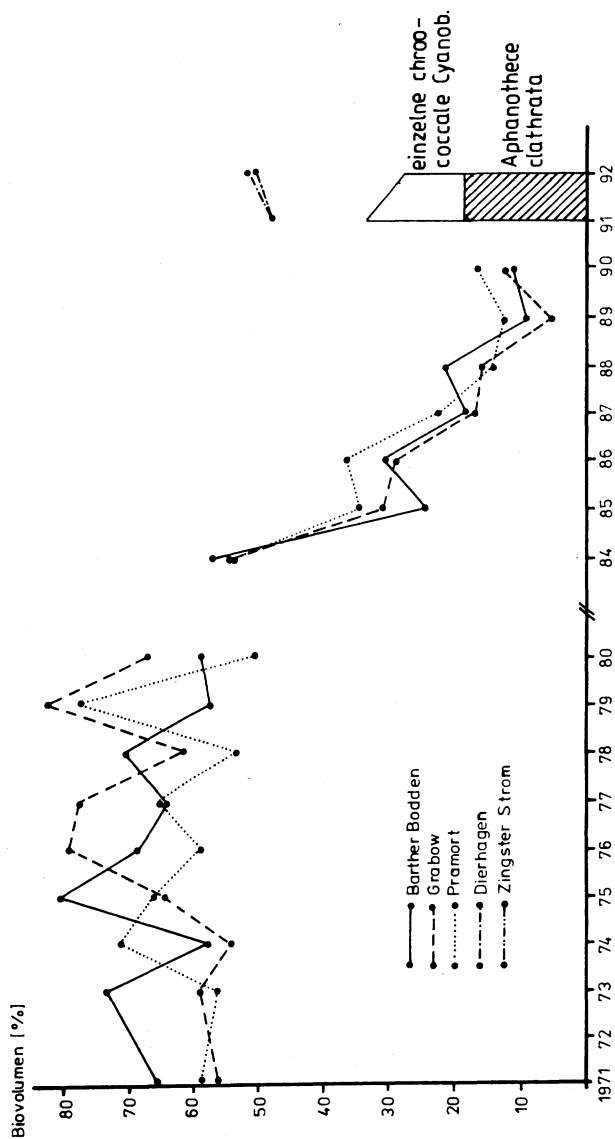


Abb. 4: Langzeitveränderungen im Biovolumen des Phytoplanktons (Cyanobakterien) an verschiedenen Meßstationen der DZBK. Angaben in %. Werte 1971/90 nach WASMUND (1993). Ab 1991 Einführung besser auflösender Mikroskope und Berücksichtigung des Picophytoplanktons.

Tabelle 3 Jahresmittel der Biomassezusammensetzung im Zingster Strom und Dierhagen 1992

	Zingst			Dierhagen		
	Mittel %	Minimum %	Maximum %	Mittel %	Minimum %	Maximum %
Bakterien	17,2			14,1		
APP	6,3			3,8		
Phytoplankton	68			78		
Protozoen	3,1			0,9		
Metazoen	5,3			3,2		
autotrophe	74	44	88	82	56	92
heterotrophe	26	12	56	18	8	44
Picoplankton	24	15	33	18	11	35
Nano- und Mikroplankton	76	67	85	82	65	89

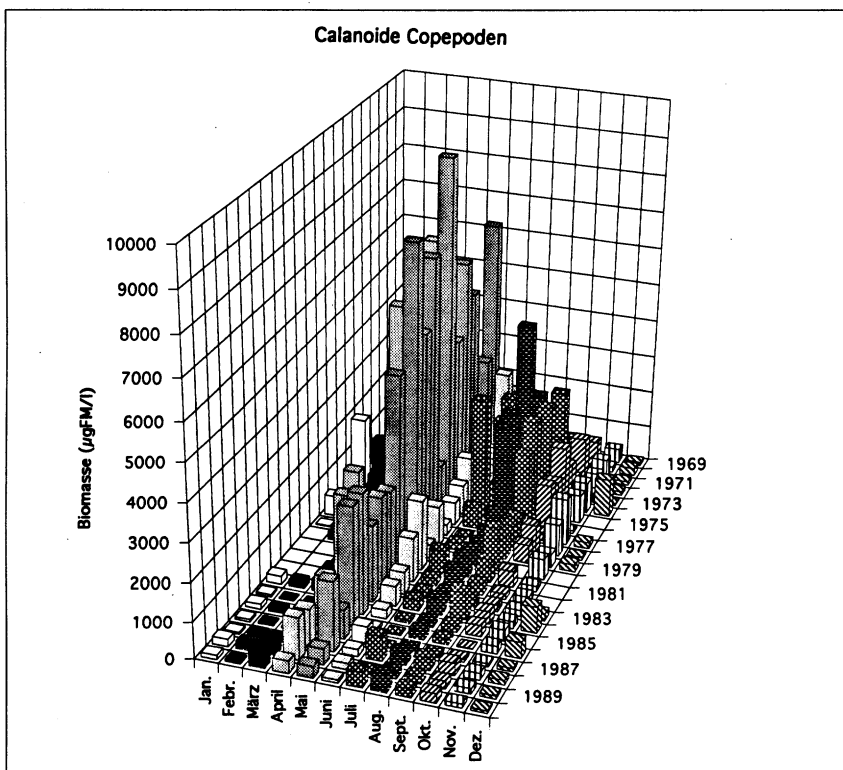


Abb. 5 Langfristige Entwicklung der Copepodenbiomasse im Zingster Strom. I-XII = Monate

Die Veränderungen beim Metazooplankton setzten bereits Anfang der 80-iger Jahre ein. Bis 1992 ist eine ständige Abnahme Rotatorien und der Copepoden nachweisbar (Abb. 5). Ursache bei den Copepoden ist vermutlich der hohe pH-Wert ($\text{pH} > 9,5$) des Boddenwassers und damit toxisch wirkendes Ammoniak (RING et al. 1985). Rückwirkungen auf den saisonalen Ablauf der Phytoplanktonentwicklung sind dabei nicht auszuschließen (WASMUND und HEERKLOSS 1992, HEERKLOSS et al. 1993).

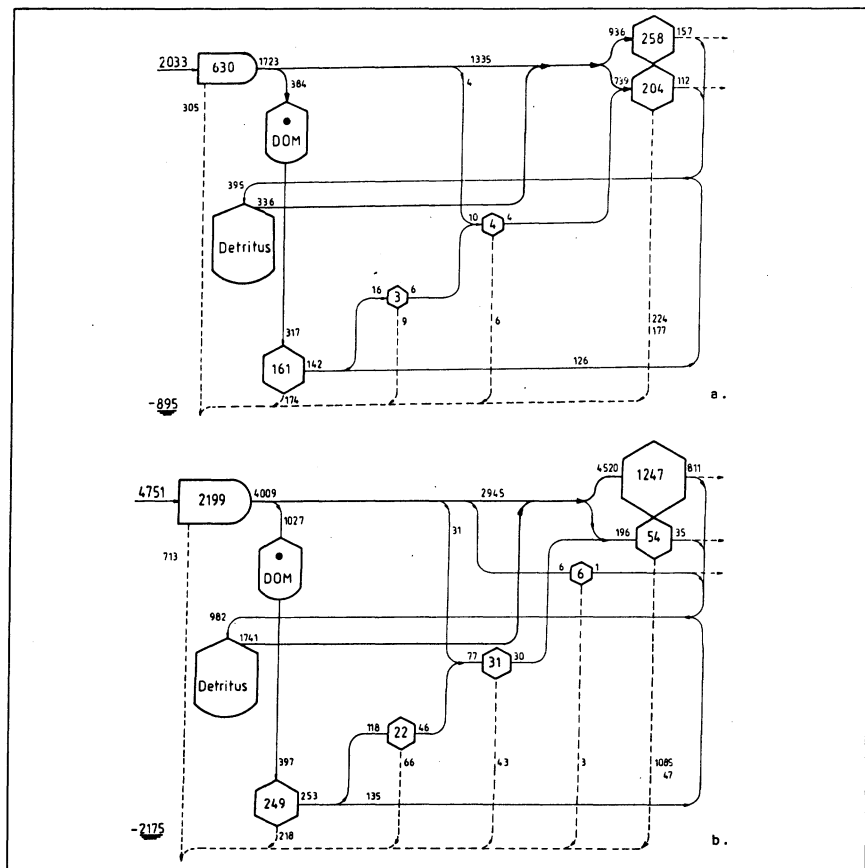


Abb. 6a/b Kohlenstoffbilanzmodelle zum Zeitpunkt des maximalen Vorkommens von *Marenzelleria viridis*-Larven.

a. Zingster Strom, 13.10.92. Biomassen ($\mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1}$): *Marenzelleria* 258, Phytoplankton 630, Copepoden 204, Ciliaten 4, HNF 3, Bakterien 161.

b. Dierhagen, 13.10.92. Biomassen ($\mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1}$): *Marenzelleria* 1247, Phytoplankton 2199, Copepoden 54, Rotatorien 6, Ciliaten 31, HNF 22, Bakterien 249.

--- = Produktion; - - - = Respiration. Angaben an den Pfeilen:

Flußraten ($\mu\text{g C} \cdot \text{l}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$); negativer Wert = Respiration.

Unklar ist bisher, ob und welche Konsequenzen sich im Herbst aus der Massenentwicklung der Larven der Mitte der 80-iger Jahre eingewanderten *Marenzelleria viridis* für den Pelagialbereich ergeben. Sie üben während dieser Zeit einen deutlichen Einfluß auf die C-Bilanz des Pelagials aus (Abb. 6a/b).

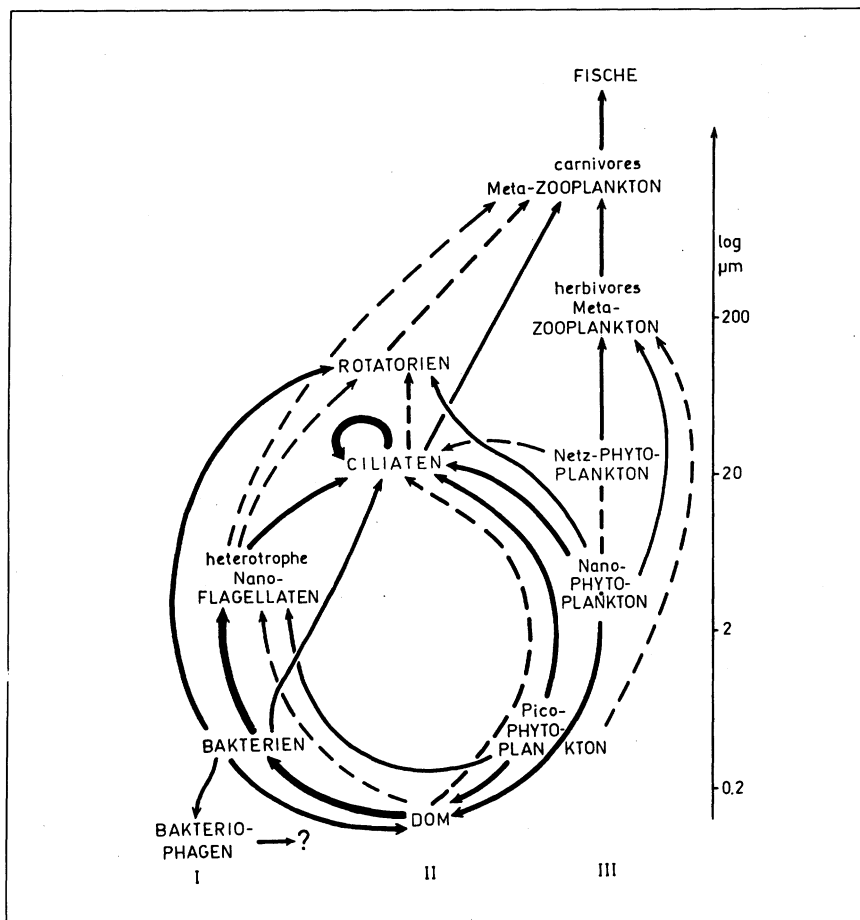


Abb. 7 Vereinfachtes Gesamtschema des Nahrungsgefüges im Pelagialsystem der Darß-Zingster Boddenkette.

I = Nebenkeette über Bakteriophagen (Vorkommen nachgewiesen); II = Mikrobielles Nahrungsgefüge. Hauptweg des Kohlenstoffumsatzes, vorrangig unter Einbeziehung des Pico- und Nanoplanktons; III = "Klassisches Pelagialnahrungsnetz", typischer Teil Netzplankton - Fische; nur noch von untergeordneter Bedeutung.

Verbunden mit diesen Veränderungen in der Pelagialbiocoenose ist eine beträchtliche Verstärkung der Rolle des mikrobiellen Nahrungsgefüges (Abb. 7) in diesen hocheutrophen Ästurgewässern. Das steht im deutlichen Gegensatz zu den bisherigen Befunden (vgl. UEHLINGER und BLOESCH 1989; weitere Lit. dort). Die gegenwärtige Situation in der Planktonbiocoenose ist damit gekennzeichnet durch eine beträchtliche Stabilität. Die gewonnene größere strukturelle, funktionelle und zeitliche Variabilität führt offenbar zur Verbesserung der Pufferkapazität des betrachteten Teilökosystems.

Die praktischen Konsequenzen dieser Entwicklung sind zum einen eine Verstärkung der SINK-Funktion der Pelagialbiocoenose auf Grund einer mangelnden Verkopplung mit den höheren trophischen Ebenen.

Zum anderen erhöht sich die Reaktionsfähigkeit des Pelagialsystems gegenüber äußeren und inneren Störungen. Das stabilisiert den bestehenden Zustand, erschwert aber auch die Einflußnahme von außen und damit die Wirkung von Sanierungsmaßnahmen.

Über die Elastizität dieses Teilsystems sind bisher keine eindeutigen Aussagen möglich. Ihre Aufklärung bedarf zusätzlicher, vor allem auch experimenteller Langzeituntersuchungen.

Ausgewählte Einzelergebnisse

Auffallendstes Ergebnis der Jahresanalyse an den 4 Meßstationen ist die Abstufung zwischen Zingst und den anderen Stationen in der mittels der O_2 -Methode gemessenen Phytoplanktonaktivität (Abb. 8). Die Ursache dürften in verringerten Lichtangeboten und -nutzungen im Zingster Strom liegen. Die früher vorhandenen Unterschiede in der Assimilationszahl zwischen dem Zingster Strom und der flachen Kirr Bucht (SCHIEWER 1984) sind nicht mehr nachweisbar (Abb. 9). Ursache dafür ist der sehr stark zurückgegangene Makrophytenbewuchs in der Kirr Bucht. Er erlaubt jetzt die ungehinderte Austauschbarkeit der Wasserkörper (Abb. 10).

Die dominierende Biomassekomponente innerhalb des Phytoplanktons ist das Nanophytoplankton (Tab. 4). Die Masse des Picophytoplanktons besteht aus Cyanobakterien. Der Anteil des Picophytoplanktons am Biovolumen des Gesamtphytoplanktons beträgt ca. 10 % ($1 - 5 \cdot 10^6$ Zellen $\cdot$ ml⁻¹). Das sind die höchsten Anteile an Picophytoplankton, die nach unserer Literaturkenntnis bisher in hocheutrophen Küstengewässern nachgewiesen wurden (Tab. 5).

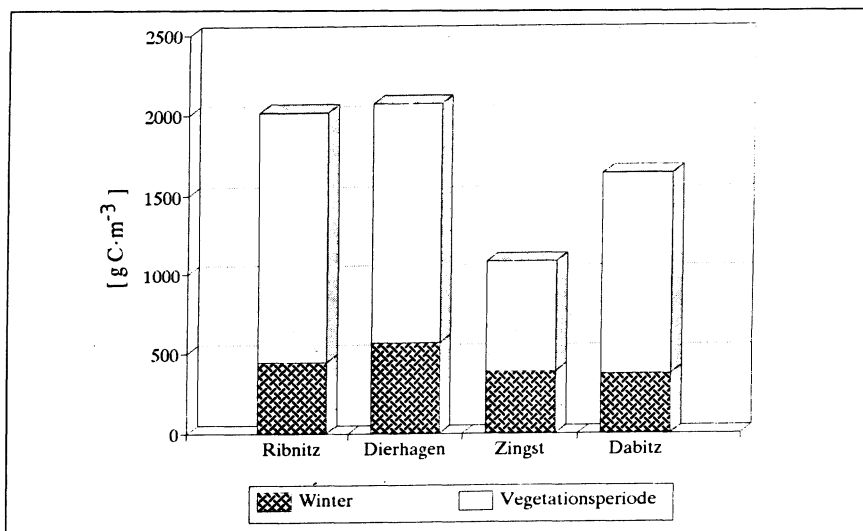


Abb. 8 In-situ-Brutto- und Nettoprimärproduktionsraten an 4 Meßstationen in der Darß-Zingster Boddenkette ($\text{g C} \cdot \text{m}^{-3} \cdot \text{a}^{-1}$).

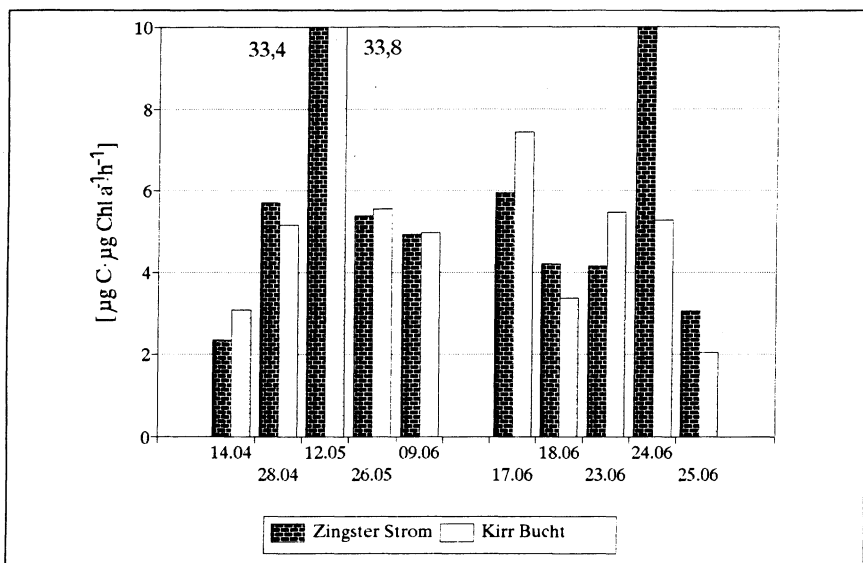


Abb. 9 Assimilationszahlen ($\mu\text{g C} \cdot \mu\text{g Chl a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$) im Zingster Strom und in der Kirr Bucht (Station X2) im Untersuchungszeitraum 14.04.-28.06.93.

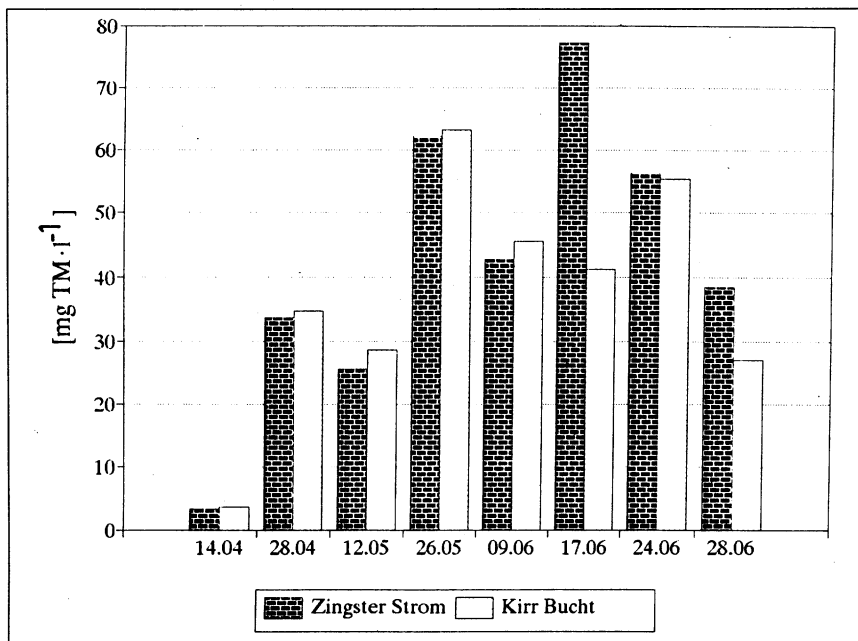
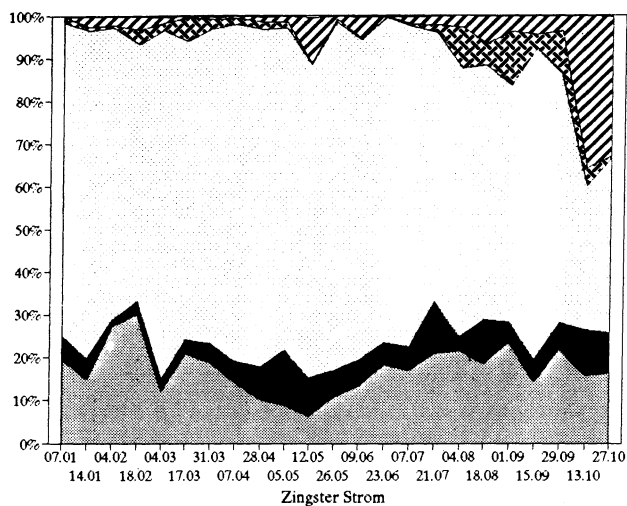


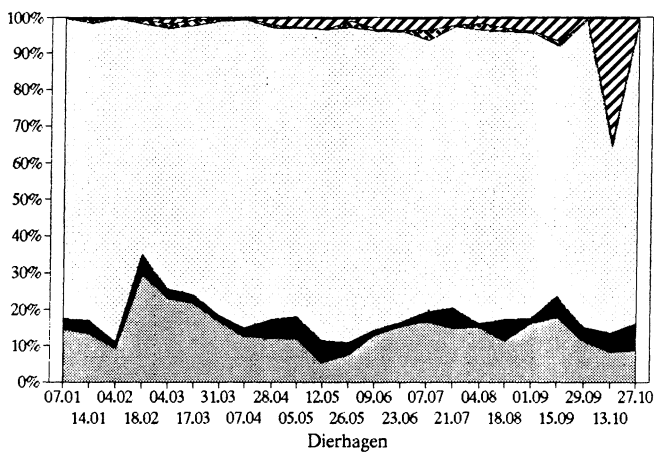
Abb. 10 Seston Gehalt im Zingster Strom und in der Kirr Bucht (Station X2) im Untersuchungszeitraum 14.04. - 28.06.93.

Tabelle 4 Biomasseanteile innerhalb des Phytoplanktons im Zingster Strom und Dierhagen. Jahresdurchschnitt (08.10.91 - 27.10.92) für die Vegetationsperiode (April - September) und den Winter (Oktober - März)

	Sommer		Winter	
	Zingst %	Dierhagen %	Zingst %	Dierhagen %
Picoplankton:				
einzelne Chroococcale	9	5	10	7
Nanoplankton:				
Chroococcale Kolonien	30	36	26	26
Fädige Cyanobakterien	20	20	7	10
Cyanobakterien	59	61	43	43
Chlorophyceen	31	31	46	54
Phytoflagellaten	4	0	1	0
Diatomeen	6	8	10	3



a.



b.

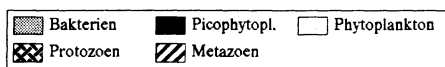


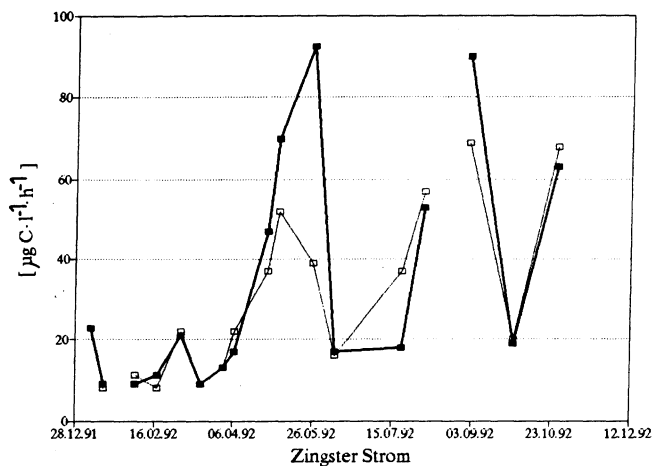
Abb. 11a/b Jahresgänge der prozentualen Anteile der einzelnen Organismengruppen an der Gesamtbiomasse der Pelagialbiocenose 1992.
a. Zingster Strom; b. Dierhagen

Unter den Heterotrophen überwiegt das Bakterioplankton (Abb. 11a/b). Über kürzere Zeiträume können auch Ciliaten und Metazooplanktonarten (Copepoden Mai/Juni; Rotatorien Juli/August; *Marenzelleria*-Larven Herbst) z. T. beträchtliche Biomasseanteile stabilisieren.

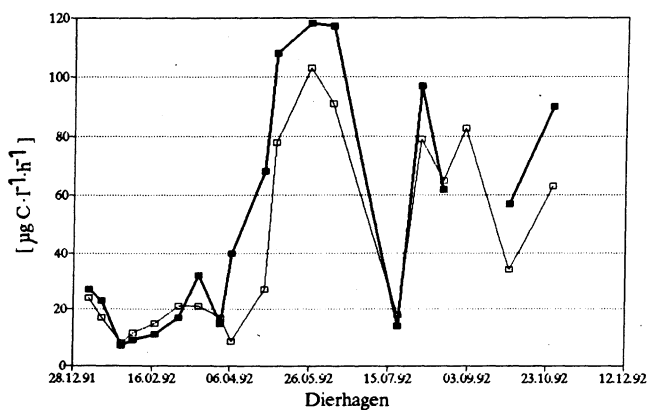
Das Picophytoplankton zeichnet sich durch hohe Chlorophyll a-Gehalte aus. Das bedingt einerseits eine hohe Lichtausbeute (Abb. 12a/b), andererseits resultiere daraus relativ niedrige Assimilationszahlen ($\mu\text{g C} \cdot \mu\text{g Chl-a}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$). Seine Produktivität, gemessen als C-Turnover (P/B-Wert), ist in der Regel höher als die des Gesamtphytoplanktons (Abb.13). Begrenzend für die Entwicklung des Picophytoplanktons sind vorwiegend Licht und der Fraßdruck. Eine Steuerung über Nährstoffe liegt für das Picophytoplankton nicht vor. Erste autökologische Untersuchungen an isolierten Picophytoplanktonstämmen zeigen, daß auch Steuerungen ihres Vorkommens über sehr differenzierte Licht-/Temperatur-optima möglich sind (SAGERT et al. 1993).

Tabelle 5 Abundanzen des Picoplanktons und Anteile des Picoplanktons am Phytoplankton in unterschiedlichen Gewässertypen (PP = Primärproduktion, Chl = Chlorophyll, BM = Biomasse)

Gewässer	Zeitraum	Gradient	Anteil	Abundanzen	Quelle
Westpazifik	September	oligotr. Schicht Nährstoffschicht	60 % Chl 38 %		LEBOUTEILLER et al. 1992
nordöstl. Indik	April / Mai	Nearshore Offshore	3 - 35 % Chl 23 - 82 %		GOMES et al. 1992
Benguela System	Dezember	Inshore Shelf Oceanic	8 - 49 % Chl 2 - 27 % 5 - 42 %		PROBYN 1985
Rotes Meer	Februar / März	offene See Gulf of Aden	76 % Chl	3.400 - 139.000 4.600 - 367.000	GRADINGER et al. 1992
Brasilianische Atlantikküste	Februar - Oktober	Ästuar Küste Ozean	3 - 28 % PP 18 - 40 % 7 - 100 %		TEIXEIRA & GAE- TA 1991
Küste vor Oregon	September	Nearshore Offshore	15 % BM 38 %		HODO et al. 1992
Südafrikanische Atlantikküste	April	Inshore Nearshore	49 % Chl 67 %		WALKER & PE- TERSON 1991
Ostsee	Sommer	Dänische See Deutsche Bucht	50 % CHL 1 %	450.000 6.000	SONDERGAARD et al. 1991
Darß-Zingster Boddenkette	1991 - 1992	Ribnitz (hypertr.) Dierhagen Zingst Dabitz	2 - 29 % BM 3 - 30 %	3440.000 - 3.310.000 380.000 - 3.500.000 300.000 - 3.370.000 400.000 - 3.140.000	diese Untersuchung
Lake Kennedy	1981 - 1982 1983 - 1985	oligotroph Nährstoffeintrag		10.000 - 50.000 max. 40.000	STOCKNER & SHORTREED 1988



a.



b.

Abb. 12a/b Jahresgang der potentiellen Primärproduktion des Picophytoplanktons an der Gesamtprimärproduktion im Zingster Strom und in Dierhagen.
 HL = hohe Lichtintensität ($23,4 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$); NL = niedrige Lichtintensität ($11,6 \text{ W} \cdot \text{m}^{-2}$).
 Auffallend sind die gleichen, bzw. sogar etwas höheren Ausbeuten bei NL.

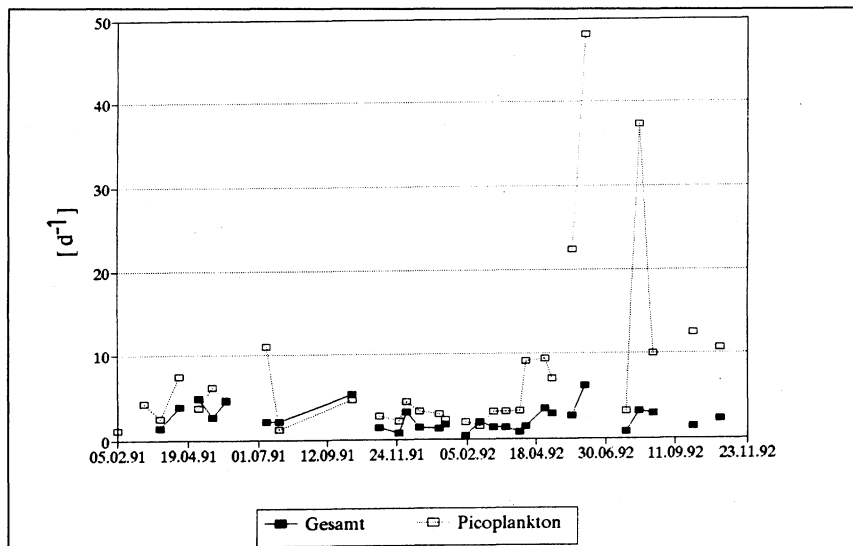


Abb. 13 Vergleich des Kohlenstoff-Turnovers (P/B-Werte; d^{-1}) des Pico- und des Gesamt-phytoplanktons. Meßstation Dierhagen.

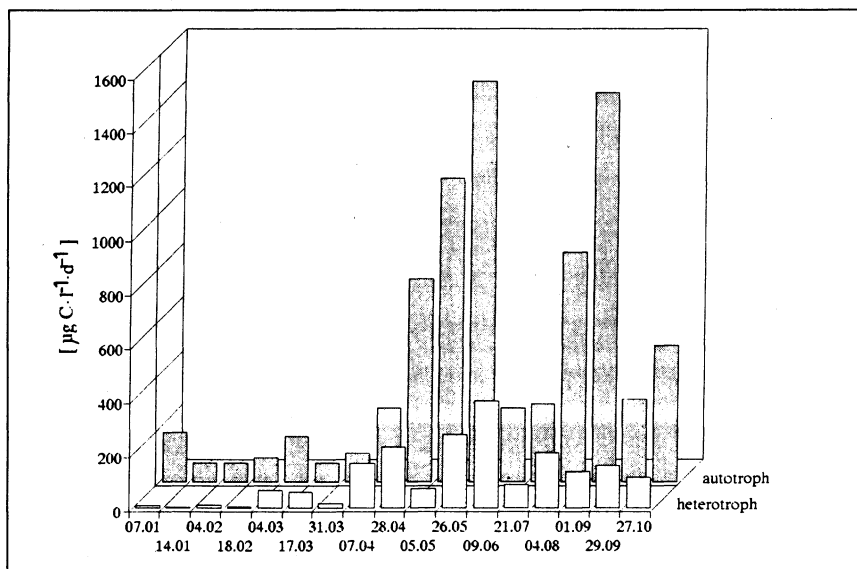


Abb. 14 Gegenüberstellung der Primärproduktion des Picophytoplanktons (APP) und der Sekundärproduktion des Bakterioplanktons. Jahrgang 1992, Zingster Strom.

Die Leistung des Bakterioplanktons als dominierendem Sekundärproduzenten ist geringer als die des autotrophen Picophytoplanktons (Abb. 14). Über große Teile des Jahres deckt bereits die gemessene Phytoplanktonexsudation von 4 - 8 % der Primärproduktion den bakteriellen C-Bedarf ab (Abb. 15). Das läßt den

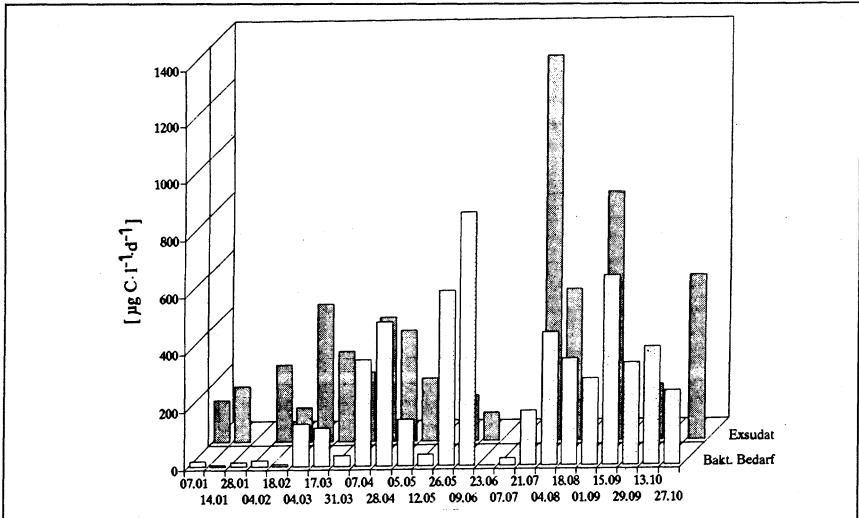


Abb. 15 Vergleichende Darstellung der Exsudation des Phytoplanktons und des bakteriellen Kohlenstoffbedarfs im Zingster Strom.
Anteil der Exsudation: im Mittel 4 - 8 % der Gesamtprimärproduktion.

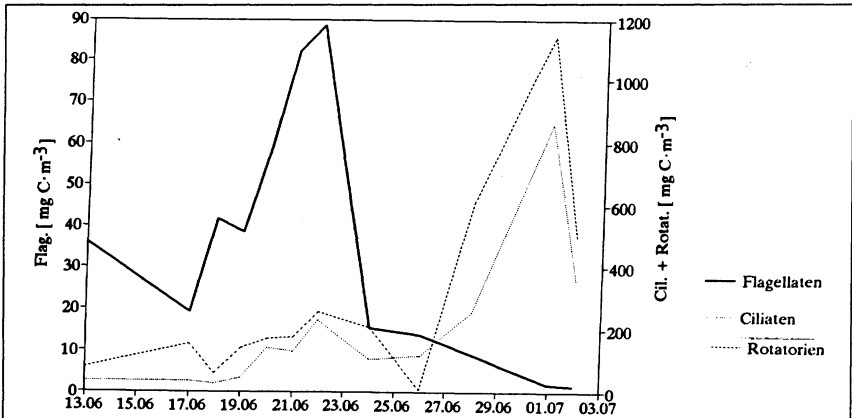


Abb. 16 Zeitlicher Ablauf der HNF-, Ciliaten- und Rotatorienentwicklung während des Mesokosmos-Experiments "ROKI 91".
Störimpuls zur Unterbrechung des "quasistationären" Zustandes im Kompartiment C durch Zusatz von organischen Nährstoffen.
Eine bessere Differenzierung der Abfolge wird durch den massiven Eintrag von Bakterienbiomasse ermöglicht (SCHIEWER et al. 1993).

Schluß zu, daß das Bakterioplankton während der längsten Zeit des Jahres nicht C-limitiert ist. Vielmehr wird es vorwiegend durch den Fraßdruck der HNF, daneben auch durch Ciliaten und Rotatorien kontrolliert.

Erste Untersuchungen zur Ökologie der HNF belegen, daß sie im Jahresverlauf in der DZBK ca. 50 % der Bakterienproduktion nutzen (WÜNSCH 1992). Mit Sicherheit sind sie auch am Verbrauch des Picophytoplanktons beteiligt. Ihr Vorkommen ist relativ temperaturunabhängig. Ihre hohen Wachstumsraten ermöglichen eine schnelle Reaktion auf einen Anstieg der Bakteriendichten. Sie selbst unterliegen vorwiegend einer Grazingkontrolle durch Ciliaten (Abb. 16).

Eine Schlüsselstellung unter den Heterotrophen nehmen die Ciliaten ein, da sie einerseits die HNF kontrollieren, andererseits selbst durch das Metazooplankton und/oder über eine interne Grazing-Schleife kontrolliert werden. Übergeordnet ist die Temperaturabhängigkeit ihres Wachstums. Das bedingt ein Winterminimum (PRENA 1990).

Das Nährstoffrecycling erfolgt vorwiegend durch HNF- und Ciliaten-Grazing (Abb. 17), während Phyto- und Bakterioplankton die Nährstoff-SINKS sind. Das wird für Phosphor durch die bei beiden Organismengruppen vorhandene Speicherkapazität verstärkt. Im gleichen Sinne wirkt der hohe Pigmentgehalt des Picophytoplanktons auf die Stickstoffakkumulation. Hohe Grazingraten der HNF und der Ciliaten bewirken demzufolge ein beschleunigtes Nährstoffrecycling. Bei gleichzeitig vorhandener größerer Biomasse beider Organismengruppen steigt dadurch auch das absolute Nährstoffrecycling.

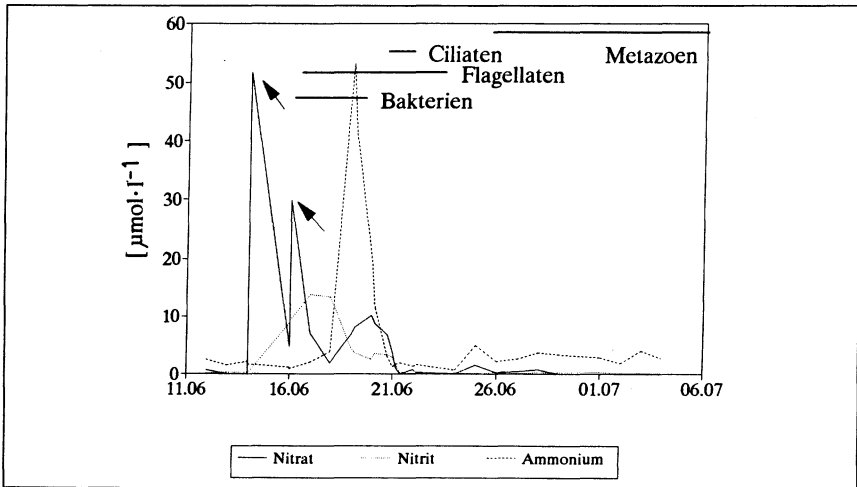


Abb. 17 Nährstoffrecycling in Pelagialbiocoenosen "ROKI 91". Auftreten von Ammonium als Maß des Nährstoffrecyclings ('regenerierte' Nährstoffe) im Kompartiment A. Balken: Zeitpunkte des verstärkten Biomassevorkommens von Bakterien, HNF, Ciliaten und Metazooplankton. Pfeile: Zusätze von Nitrat. Zeitweises Auftreten von Nitrit.

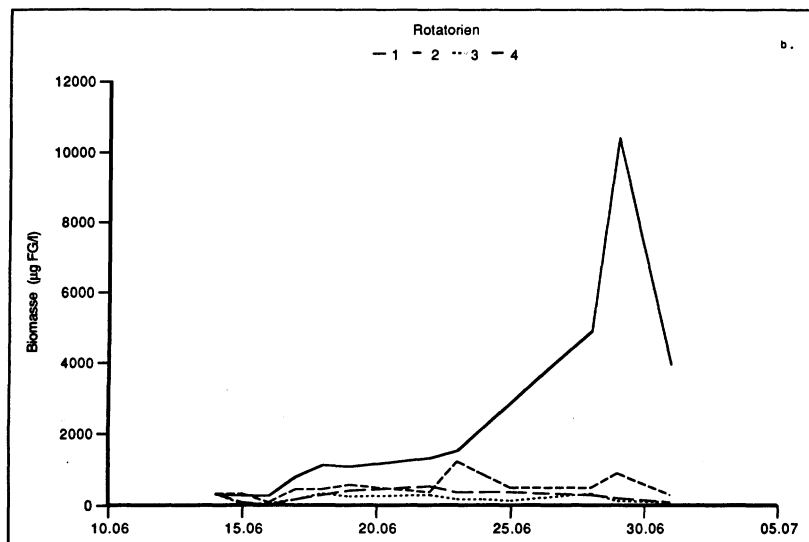
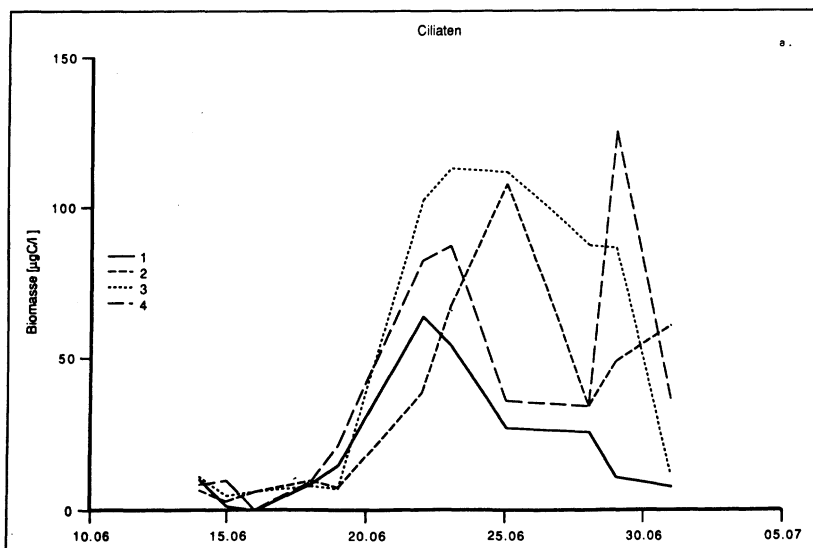


Abb. 18a/b Wechselwirkungen zwischen Ciliaten und Rotatorien.

Freilandmesokosmos-Experiment "CIROT 93".

a. Ciliaten-Biomasse; b. Rotatorien-Biomasse. 1 = Induktion einer Rotatorienmassenentwicklung; 2 = normale Rotatorienentwicklung; (3 + 4) = Versuch der Kontrolle der Rotatorienentwicklung über den Zusatz von Jungfischen.

Über die natürlichen Absterberaten der Bakterien und des Phytoplanktons können bisher keine verbindlichen Aussagen gemacht werden.

Zwischen Rotatorien und Ciliaten lassen sich in Freilandmesokosmos-Experimenten ("CIROT 93") negative Korrelationen nachweisen (Abb. 18a/b). Die Ursachen dafür liegen offenbar nicht im Fraßdruck der Rotatorien auf die Ciliaten, sondern vielmehr in der Nahrungskonkurrenz begründet. Ansatzpunkt ist vermutlich das Bakterio- und das Nanophytoplankton. Ein Selektionsvorteil gegenüber bestimmten Phytoplanktonarten konnte bisher für Rotatorien nicht nachgewiesen werden.

Durch die verstärkte Ausprägung des mikrobiellen Nahrungsgefüges erhöht sich die SINK-Funktion der Pelagialbiocoenose. Das ist nachweisbar anhand der Sestonentwicklung in Mesokosmen: auch bei ständig hoher Phytoplankton-

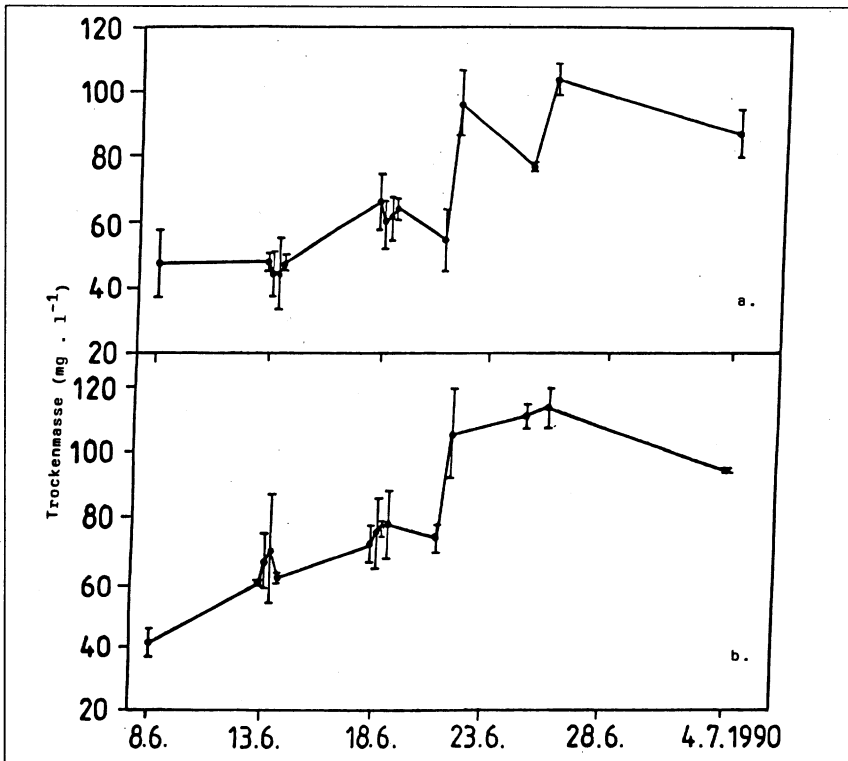


Abb. 19 Veränderungen im Sestongehalt während des Freilandmesokosmos-Experiments "ROKI 90". a = Kontrolle; b = ständiges (N + P)-Überangebot. Zu vergleichbaren Ergebnissen führten auch die Ergebnisse von "ROKI 91", "AGVER 92" und "CIROT 93", wobei die Förderung des Phytoplanktons nicht so massiv war, da sie nur zeitweise über einen Nährstoffeintrag erfolgte.

produktion ist in regelmäßig durchmischten Enclosures kein wesentlichen Anstieg der Sestonmenge meßbar (Abb. 19 a/b).

Trotz der nur begrenzten Anzahl beteiligter Organismengruppen (bei gleichzeitig noch beträchtlicher Artenvielfalt) gibt es eine Vielzahl von Wechselwirkungen untereinander. Enge Verkopplungen innerhalb der Heterotrophen bedingen deren relativ konstante Populationsgrößen innerhalb Jahreszeiten. Das trifft vor allem für das Bakterioplankton und die HNF zu. Langzeitmesokosmos-Untersuchungen im Labor an vereinfachten natürlichen Biocoenosen belegen ein chaodynamisches Verhalten dieser Mehrartensysteme (Abb. 20). Während die Phyto- und Zooplanktonbiomassen Fluktuationsamplituden von über 3 Zehnerpotenzen zeigen, ist die der Bakterien deutlich geringer. Zwischen Phyto- und Zooplankton bestehen enge zeitliche Korrelationen. Als Reaktion auf ein Nahrungsangebot durch das Phytoplankton (vorwiegend autotrophe Nanoflagellaten) entwickeln sich Metazooplankton-, seltener Protozoenpeaks. Offenbar erfolgt eine Auswahl der dominierenden Zooplanktongruppe zu Beginn jeder Peakbildung systemintern und unabhängig von äußeren Faktoren. Geringfügige Variationen der internen Verhältnisse in den Abundanzen ("mikroskopische Variationen") während der Startphase sind offenbar jeweils für die Auswahl zwischen den Konsumententypen verantwortlich.

Das im Freiland dennoch eine gewisse Hierarchie entsteht, beruht offensichtlich u.a. auf einer Größenabhängigkeit der Fraßleistung. Die daraus resultierende direkte Abhängigkeit $DOM \rightarrow \text{Bakterien} \rightarrow HNF \rightarrow \text{Ciliaten}$ ist im Durchschnitt der Fälle dominant. Andere Ketten, wie z.B. $\text{Nanophytoplankton} \rightarrow \text{Ciliaten}$, können nur zeitweise ein Übergewicht gewinnen. Sie erschweren jedoch zusätzlich die Bilanzierung auf Grund der Möglichkeiten zu sehr kurzfristigen und intensiven Prozeßabläufen.

Diskussion

Untersuchungen zum mikrobiellen Nahrungsgefüge in der Ostsee und in den angrenzenden inneren Küstengewässern sind noch in den Anfängen (vgl. JOCHER 1989, RIEMANN et al. 1990, ARNDT 1991, WEISSE 1991, KUOSA 1991). Der Schwerpunkt des Erkenntnisgewinns liegt immer noch im marinen Bereich (vgl. u. a. SHERR und SHERR 1988, 1991), obwohl in den letzten Jahren auch eine zunehmende Aktivität im limnischen Bereich eingesetzt hat (u.a. STOCKNER und PORTER 1988, SIMEK et al. 1990, WEISSE 1991). Hemmend wirkte sich auf Untersuchungen eutropher Gewässer offenbar die "Measure of Microbial Strength"-Hypothese (MOMS) von PORTER et al. (1988) aus. Danach nimmt entlang eines Gradienten von oligo- und ultraoligotrophen zu eutrophen Seen die relative Bedeutung der Picoplankton ab (vgl. auch UEHLINGER und BLOESCH 1989, weitere Lit. dort).

Unsere Ergebnisse (SCHIEWER und JOST 1991, SCHIEWER et al. 1991, 1992) weisen für hocheutrophe Ästuarsysteme nicht nur die prinzipielle Übereinstimmung der Struktur und Dynamik des mikrobiellen Nahrungsgefüges

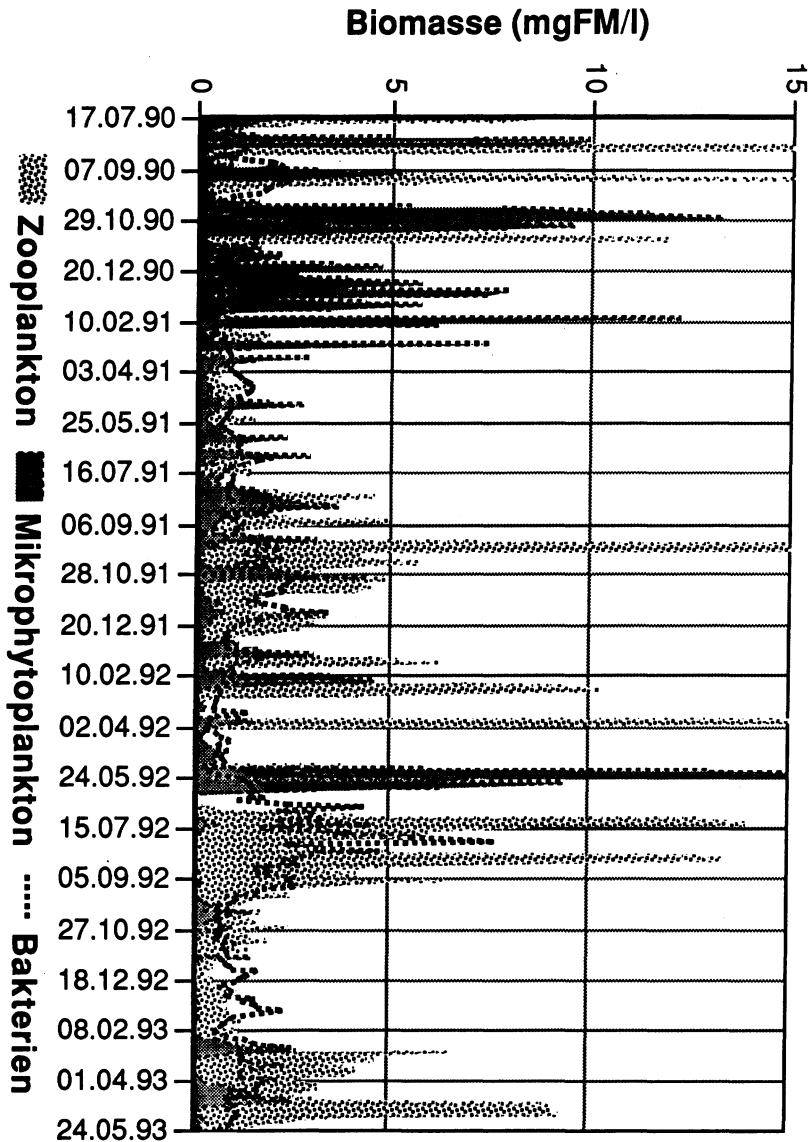


Abb. 20 Langzeit-Labmesokosmos-Experiment zur Chaosdynamik vereinfachter Planktonbiocoenosen. Mesokosmosgröße 100 l; konstante Temperatur; Licht-Dunkelwechsel; wöchentlich zweimalige Beprobung. Mikrophytoplankton (überwiegend Nanoflagellaten), Bakterien, Zooplankton.

mit denen anderer Gewässer, sondern auch die überraschend große Rolle des mikrobiellen Nahrungsgefüges in derartigen Gewässertypen nach. Die jetzt vorgelegten Ergebnisse belegen eine ungewöhnliche Sukzessionsentwicklung im Verlauf der zunehmenden Eutrophierung eines Flachwasserästuars. Ausgangspunkt ist der Verlust einer dominierenden autotrophen Komponente, des submersen Makrophytobenthos. Damit veränderte sich sowohl die Struktur des Biotops als auch die strukturellen und funktionellen Charakteristika der Biocoenose. Bei den Autotrophen verliert die Nährstofflimitation ihre wesentliche Bedeutung als Steuerglied. Ständige Nährstoffnachlieferungen aus dem Sediment und durch die Remineralisierungsprozesse im Pelagial stabilisieren hohe Phytoplanktonbiomassen. Im Vorteil sind bei einem erhöhten Angebot an "regenerierten" Nährstoffen (DUGDALE und GOERING 1967) kleine Phytoplankter auf Grund ihres günstigen Oberflächen-/Volumenverhältnisses. Die zunehmende Phytoplanktonbiomasse und der durch die ständige Aufwirbelung erhöhte Seston-gehalt im Freiwasser verschlechtern die Lichtbedingungen. Es entstehen zumindest zeitweise Bedingungen, wie wir sie in einem lichtlimitierten Turbidostaten vorfinden. Unter diesen Umständen setzen sich Phytoplanktonarten durch, die die beste Lichtgewinnung, die höchsten Wachstumsraten (KRÜGER et al. 1988) und/oder die geringsten Verluste aufweisen. Das sind zum einen Pico- und Nanophytoplanktonalgen, zum anderen Mikroalgen oder Nanophytoplankter, die auf Grund ihrer Struktur durch heterotrophe Organismen nur bedingt genutzt werden können.

Die Strukturveränderungen im Makrophytenbestand führten zum Verlust von Lebensräumen für heterotrophe Organismen. Gekoppelt mit funktionellen Veränderungen (z.B. höhere Primärproduktionsraten, ansteigende pH-Werte und höherer Ammoniakgehalt, quantitativ und qualitativ verändertes Nahrungsangebot) bedingen sie einen Struktur- und Funktionswandel innerhalb der Heterotrophen. Diese Veränderungen wurden nach einigen Jahren manifest. Dazu gehören der Anstieg der bakteriellen Sekundärproduktion und der Biomasse, der Rückgang des Metazooplanktons, das Entstehen von Freiräumen für die Entwicklung der HNF und der Ciliaten.

Offensichtlich stabilisieren sich die neuen Funktionen und Strukturen durch mehrdimensionale Wechselwirkungen untereinander und mit den abiotischen Faktoren. Was dabei als zeitweiser "quasistationärer" Systemzustand entsteht, ist wahrscheinlich zufällig. Die Prozesse, die dahin führen, können zumindest teilweise auf einfache Abhängigkeiten der gegenseitigen biotischen Verkopplungen (z.B. Größenselektivität des Fraßes; Populationsdynamik als Bilanz der Wachstums- und Verlustprozesse) und die Wirkung der abiotischen Faktoren (z.B. Begünstigung der HNF durch niedrigere Temperaturen im Vergleich mit den Ciliaten) zurückgeführt werden. Erste Einblicke in die Zusammenhänge konnten durch das Aufbrechen der "quasistationären" Zustände über das Setzen massiver Störungen in Mesokosmosuntersuchungen und über den Einsatz von Langzeitmesokosmen erhalten werden. Die exakte Aufklärung dieser Beziehungen wird aber durch die Vielfalt der beteiligten Organismen erheblich erschwert. Hinzu kommt, daß unsere Kenntnisse über die Aut- und Populationsökologie der

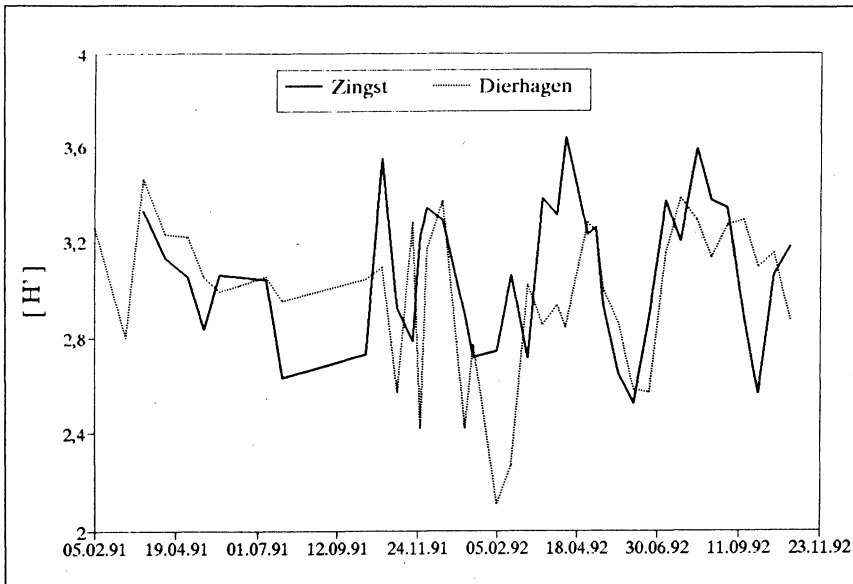


Abb. 21 Jahresverlauf der Phytoplanktondiversität (Shannon-Weaver-Index) 1991/92 im Zingster Strom und Dierhagen.

meisten Vertreter (z.B. Bakterien, HNF, Ciliaten, Picophytoplankton, Rotatorien) erst in den Anfängen stecken. Erste eigene Untersuchungen zur Autökologie von Picophytoplanktonstämmen, der HNF und der Rotatorien haben das sehr deutlich gemacht.

Als wichtiges Ergebnis der Veränderungen in der Pelagialbiocoenose resultiert die Beschleunigung aller ablaufenden Prozesse: Wachstum, Verlust, Remineralisierung. Für die heterotrophen Organismen und Prozesse trifft das allerdings nur dann uneingeschränkt zu, wenn genügend Sauerstoff vorhanden ist ("AGVER 92"). Der beschleunigte Stoffumsatz stabilisiert das Pelagialsystem (Abb. 21: Beispiel Phytoplanktondiversität). Die Einschaltung der 3-4 Trophiestufen des mikrobiellen Nahrungsnetzes erhöht die SINK-Funktion des Ökosystems für Kohlenstoff und Energie. Ob und in welchem Maße eine Aggregatbildung diesen Prozessen entgegenwirkt, muß erst noch geklärt werden.

Zusammenfassung

In eutrophen und polytrophen Gewässern wird bisher die Bedeutung des mikrobiellen Nahrungsgefüges unterschätzt. Geprüft wurde, ob in der durch anthropogene Belastung polytroph gewordenen Darß-Zingster Boddenkette eine Verstärkung des mikrobiellen Nahrungsgefüges stattgefunden hat. Die Analyse

erfolgte unter Einbeziehung von Freilanduntersuchungen, Freilandmesokosmos-, Labormikrokosmosexperimenten und autökologischen Untersuchungen.

Die Ergebnisse belegen:

- ♦ der Anteil des Mikrophytoplanktons wird zugunsten des Nano- und Pico-phytoplanktons verringert;
- ♦ ein zunehmender Übergang von der Nährstoff- zur Lichtlimitation hat stattgefunden;
- ♦ das Metazooplankton ist zugunsten des Mikro- und Protozooplanktons vermindert;
- ♦ die Bedeutung des mikrobiellen Nahrungsgefüges hat sich erhöht.

Daraus ergeben sich folgende Konsequenzen:

- ♦ die Pelagialprozesse (u.a. Wachstum, Remineralisierung, Verlust) sind beschleunigt;
- ♦ das bedingt einerseits die Stabilisierung der existierenden Pelagialbiocoenose, andererseits eine Erschwerung der Sanierung;
- ♦ die SINK-Funktion des Pelagialsystems ist erhöht.

Literatur

- ARNDT, H.: On the importance of planktonic protozoans in the eutrophication process of the Baltic Sea.- Int. Revue ges. Hydrobiol. 76, 1991. - S. 387 - 396
- AZAM, F., T. FENCHEL, J. G. FIELD, J. S. GRAY, L. A. MEYER-REIL and F. THINGSTAD: The ecological role of the water-column microbes in the sea.- Mar. Ecol. Progr. Ser. 10, 1983. - S. 257 - 263
- DALE, T. and P. H. BURKILL: Live counting - A quick and simple technique for enumerating pelagic ciliates.- Annales de L'Inst. Oceanogr. 34, 1982. - S. 267 - 276
- DUGDALE, R. C. and J. J. GOERING: Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity.- Limnol. Oceanogr. 12, 1967. - S. 196 - 206
- EDLER, L. ed. (1979): Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll.- The Baltic Marine Biologists Publ. No. 5
- GOMES, H. D. R., J. I. GOES and A. H. PARULEKAR: Size-fractionated biomass, photosynthesis and dark CO₂ fixation in a tropical oceanic environment.- J. Plankton Res. 14, 1992. - S. 1307 - 1329
- GRADINGER, R., T. WEISSE and T. PILLEN: Significance of picocyanobacteria in the Red Sea and the Gulf of Aden.- Botanica Marina 35, 1992. - S. 245 - 250
- HEERKLOSS, R. und U. VIETINGHOFF: Biomasseäquivalente planktischer und benthischer Organismen in den Darß-Zingster Boddengewässern.- Wiss. Z. Univ. Rostock 30, 1981. - S. 31-36
- HEERKLOSS, R., U. SCHIEWER, N. WASMUND and E. KÜHNER: A long-term study of zooplankton succession in enclosures with special reference to *Eurytemora affinis* (POPPE); Calanoida, Copepoda.- Rostock. Meeresbiolog. Beitr. 1, 1993. - S. 25 - 35
- HOOD, R. R., S. NEUER and T. J. COWLES (1992): Autotrophic production, biomass and species composition at two stations across an upwelling front.- Mar. Ecol. Progr. Ser. 83, 1992. - S. 221 - 232
- JOCHEM, F.: Distribution and importance of autotrophic ultraplankton in a boreal inshore area (Kiel Bight, Western Baltic).- Mar. Ecol. Progr. Ser. 53, 1989. - S. 153 - 168
- KUOSA, H.: Picoplanktonic algae in the northern Baltic Sea: seasonal dynamics and flagellate grazing.- Mar. Ecol. Progr. Ser. 73, 1991. - S. 269 - 276

- KRÜGER, B., U. SCHIEWER und E. LIBBERT: Wachstum von Cyanobakterien und Chlorophyceen bei Einzel- und Mischkultivierung im Turbidostaten. I. Modellierung des Wachstums der einzelnen Komponenten unter kombinierter Licht-Temperatur-Einwirkung. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 183, 1988.- S. 307 - 316
- LE BOUTEILLER, A., J. BLANCHOT and M. RODIER: Size distribution patterns of phytoplankton in the western Pacific: towards a generalization for the tropical open ocean.- *Deep-Sea Res.* 39, 1992.- S. 805 - 823
- PANKOW, H.: Ostsee-Algenflora.- Gustav Fischer Verl., Jena, 2. Aufl., 1990
- PORTER, K. G., H. PAERL, R. HODSON, M. PACE, J. PRICU, B. RIEMANN, B. SCAVIA and D. STOCKNER: Microbial interactions in lake food webs.- In: *Complex Interactions in Lake Communities*. Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 1988.- S. 209 - 227
- PRENA, A.: Zur Bedeutung heterotropher Protozoen im Nahrungsgefüge des Zingster Stromes (Darß-Zingster Boddenkette).- Univ. Rostock, Diss. 1990
- PROBYN, T. A.: Ammonium regeneration by microplankton in an upwelling environment.- *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 37, 1985.- S. 53 - 64
- RHODE, K.-H. und D. NEHRING: Ausgewählte Methoden zur Bestimmung von Inhaltsstoffen im Meer- und Brackwasser.- *Geodät. u. geophysical. R.* IV H 27, 1979.- S. 1 - 68
- RIEMANN, B., H. M. SÖRENSEN, P. K. BJØRNSSEN, S. J. HORSTED, L. M. JENSEN, T. G. NIELSEN and M. SØNDERGAARD: Carbon budgets of the microbial food web in estuarine enclosures.- *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 65, 1990.- S. 159 - 170
- RING, M., R. HEERKLOSS und W. SCHNESE: Einfluß von Temperatur, pH und Nahrungsqualität unter Laborbedingungen auf *Eurytemora affinis*.- *Wiss. Z. Univ. Rostock, N.-Reihe* 34, 1985.- S. 22 - 26
- SAGERT, S., H. SCHUBERT und A. SUCHAU: Light and temperature adaptation of two picoplankton species in the bodden chain south of the Darss-Zingst peninsula.- *J. Plankton Res.* 15, 1993.- S. 953 - 964
- SCHIEWER, U.: In vitro primary productivity (assimilation number) of phytoplankton from the Darss-Zingst estuary.- *Limnologia (Berl.)* 15, 1984.- S. 577 - 579
- SCHIEWER, U.: Werner Schnese and the development of coastal waters ecology in Rostock, GDR.- *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 75, 1990.- S. 1 - 13
- SCHIEWER, U.: Charakterisierung der Rolle des Nano- und Picoplanktons im Prozeß der Eutrophierung.- In: *Ökologie eutrophierter Küstengewässer*, Teilbericht IV/5. Forschungsbericht Univ. Rostock für Staatl. Amt Umwelt und Natur, Rostock-Warnemünde, 1991
- SCHIEWER, U., H. ARNDT, H. BAADER, G. BALLIN, R. BÖRNER, F.-K. EVERT, F. GEORGI, R. HEERKLOSS, G. JOST, V. KELL, B. KRÜGER and Th. 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
- SCHIEWER, U. and G. JOST: The microbial food web in eutrophic shallow estuaries of the Baltic Sea.- *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76, 1991.- S. 339 - 350
- SCHIEWER, U., R. SCHUMANN, G. JOST and C. SIEVERT: Microbial food web dynamics in tideless eutrophic estuaries of the Baltic Sea.- *Kieler Meeresforsch.*, SH. 8, 1991.- S. 20 - 28
- SCHIEWER, U., G. SCHLUNGBAUM und E. A. ARNDT (1992): Monographie der Darss-Zingster Boddenkette. Überblick über 20 Jahre Boddenforschung.- *Forschungsbericht FB Biol.*, Univ. Rostock. Staatl. Amt Umwelt und Natur, Rostock-Warnemünde
- SCHIEWER, U., G. JOST, R. HEERKLOSS, G. KLINKENBERG, R. SCHUMANN, H.-P. SPITTLER, H. SCHUBERT und G. NAUSCH: Massiver Bakterieneintrag in das Pelagialökosystem eines Ästuars.- *DGL, Erweiterte Zusammenfassung Jahrestagung Konstanz 1992*, Bd. 1, 84-89
- SCHUMANN, R.: Zur Rolle des Pico- und Nanophytoplanktons im mikrobiellen Nahrungsgefüge der Darß-Zingster Boddenkette.- *Math.-Nat. Fak., Univ. Rostock, Diss.* 1993
- SCHINDLER, D. W., R. V. SCHMIDT and R. A. REID: Acidification and bubbling as an alternative to filtration in determining phytoplankton production by the ^{14}C -method.- *J. Fish. Res. Board Canad.* 29, 1972.- S. 1627 - 1631
- SCHNESE, W.: Estimations of plankton production in shallow inlets of the GDR Baltic coastline.- *Merentutknuslelt. Jult Havsforskning Skr.* 239, 1975.- S. 131 - 136

- SHERR, E. B. and B. F. SHERR: Role of microbes in pelagic food webs: a revised concept.- *Limnol. Oceanogr.* 33, 1988.- S. 1225 - 1227
- SHERR, B. F. and E. B. SHERR: Proportional distribution of total numbers, biovolume, and bacteriivory among size classes of 2 - 20 μm nonpigmented marine flagellates.- *Mar. Microb. Food Webs* 5, 1991.- S. 227 - 237
- SIMEK, K., M. MACEK, J. SEDA and V. VYHNÁLEK: Possible food chain relationships between bacterioplankton, protozoans and cladocerans in a reservoir.- *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 75, 1990.- S. 781 - 794
- SIMON, M. and F. AZAM: Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria.- *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 51, 1989.- S. 201 - 213
- SÖNDERGAARD, M., L. JENSEN and G. AERTEBJERG: Picoalgae in Danish coastal waters during summer stratification.- *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 79, 1991.- S. 139 - 149
- STEEMANN-NIELSEN, E.: The use of radioactive carbon (^{14}C) for measuring organic production in the sea.- *J. Cons. Int. Explor. Mer* 18, 1951.- S. 117 - 140
- STOCKNER, J. G. and K. G. PORTER: Microbial food webs in freshwater planktonic ecosystems.- In: *Complex Interactions in Lake Communities*. S. T. CARPENTER (ed.) - Springer Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, 1988.- S. 69 - 84
- STOCKNER, J. G. and K. S. SHORTEED: Response of *Anabaena* and *Synechococcus* to manipulation of nitrogen: phosphorus ratios in a lake fertilization experiment.- *Limnol. Oceanogr.* 33, 1988.- S. 1348 - 1361
- TEIXEIRA, C. and S. A. GAETA: Contribution of picoplankton to primary production in estuarine, coastal and equatorial waters of Brazil.- *Hydrobiol.* 209, 1991.- S. 117 - 122
- UEHLINGER, U. and J. BLOESCH: Primary production of different phytoplankton size classes in an oligo-mesotrophic Swiss lake.- *Arch. Hydrobiol.* 116, 1989.- S. 1 - 21
- WALKER, D. R. and W. T. PETERSON: Relationships between hydrography, phytoplankton production, biomass, cell size and species composition, and copepod production in the Southern Benguela upwelling system in April 1988.- *S. Afr. J. mar. Sci* 11, 1991.- S. 289 - 305
- WASMUND, N. and R. HEERKLOSS: Seasonal and long-term succession of phytoplankton in shallow coastal water of the Southern Baltic Sea.- *Studia Mat. Oceanol. No. 64, Marine Pollution* 3, 1992.- S. 203 - 213
- WEISSE, T.: The microbial food web and its sensitivity to eutrophication and contaminant enrichment: a cross-system overview.- *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 76, 1991.- S. 327 - 337
- WÜNSCH, J.-U.: Zur Rolle der heterotrophen Nanoflagellaten im Ästuarökosystem der Darß-Zingster Boddenkette.- *Univ. Rostock, Diplomarbeit*, 1992

Verfasser

Prof. Dr. habil. Ulrich Schiewer
 Dr. Rehna Schumann
 PD Dr. habil. Reinhardt Heerkloss
 Dr. Gertraud Klinkenberg
 Universität Rostock
 FB Biologie
 18051 Rostock