

Norbert Wasmund; Ulrich Schiewer

Überblick zur Ökologie und Produktionsbiologie des Phytoplanktons der Darß-Zingster Boddenkette (südliche Ostsee)

Abstract

The temporal and spatial patterns of the biomass, species composition and primary production of the phytoplankton of the Darss-Zingst bodden chain were investigated in the course of more than two decades. The influence of the different abiotic (e.g. light, temperature, nutrients) and biotic (e.g. grazing) factors was considered. In the second half of the 1980s, the hitherto dominating cyanobacteria were suppressed by coccoid green algae. Perhaps the contemporary decrease of pH or the decrease of copepods is the reason for this reduction of the nano- and microplanktonic cyanobacteria. The general seasonal succession has, however, not changed.

1 Einleitung

Seit 1969 wurden vom Fachbereich Biologie der Universität Rostock Untersuchungen zur Struktur des Phytoplanktons (Artenzusammensetzung und Biomasse) der Darß-Zingster Boddenkette durchgeführt.

Die im Verlaufe des mehr als 20jährigen Zeitraumes mit den Phytoplanktonzählungen betrauten Bearbeiter waren:

- | | |
|--------------------------------------|----------------------------------|
| • 1969 - 1970 | DOLL, H. (unveröff.) |
| • 1971 | RIESENWEBER (1972) |
| • 1972 | KELL (KELL und RIESENWEBER 1975) |
| • 1973 - 1980 | NASEV (1976 und unveröff.) |
| • April 1981 - März 1982 | LOBODA (1982) |
| • April 1981 - Mai 1983 (nur Zingst) | BÖRNER (1984) |
| • 1984 - 1990 | WASMUND (unveröff.) |
| • 1991 - 1992 | SCHUMANN (1993) |

Eine Zusammenschau dieser Vielzahl von Arbeiten ist bisher nicht erfolgt, da sie problematisch ist, denn durch unterschiedliche Zählgenauigkeit und Artenkenntnis der einzelnen Bearbeiter sind die verschiedenen Arbeiten oft nicht vergleichbar. Um die an sich sehr wertvolle Langzeit-Meßreihe für Trenduntersuchungen aber dennoch zu nutzen, sollen zumindest die umfangreichen Arbeiten

von NASEV und WASMUND, die zum Teil noch unveröffentlicht sind, miteinander verglichen werden.

Auch die Untersuchungen zur Funktion des Phytoplanktons, speziell der Primärproduktion, sind von verschiedenen Bearbeitern durchgeführt worden. Bereits in den 60er Jahren führte HÜBEL sporadische Produktionsbestimmungen in der Darß-Zingster Boddenkette durch (HÜBEL 1969). In den 70er Jahren konnten die Arbeiten aufgrund regelmäßiger Terminfahrten intensiviert werden (HÜBEL 1973, HELLWIG 1976, KELL und BÖRNER 1980). In den 80er Jahren (bis 1986) fanden die Primärproduktionsmessungen nur noch im Zingster Strom statt (BÖRNER 1984, WASMUND 1987). In den Jahren 1991 und 1992 wurden an 4 Stationen Primärproduktionsmessungen mit der Sauerstoffmethode durchgeführt (SCHIEWER 1992).

2 Methoden

Artenzusammensetzung und Biomasse des Phytoplanktons wurden nach der mikroskopischen Zählmethode von UTERMÖHL (1958) bestimmt.

Zur Bestimmung der Primärproduktion wurde die ^{14}C -in situ-Methode angewendet, allerdings in den verschiedensten Modifikationen, von der *simulated in situ*-Technik mit Filtration durch HÜBEL bis zur *in situ*-Technik ohne Filtration (nach SCHINDLER et al. 1972 sowie GÄCHTER und MARES 1979) durch BÖRNER und WASMUND.

Um die direkt in C-Einheiten gewonnenen Produktionsdaten mit den Biomassedaten vergleichen zu können, rechneten wir das Biovolumen der Algen um unter Annahme einer Dichte von 1,04 g/ml, eines Wassergehalts von 75 % und eines C-Anteils an der Trockenmasse von 45 % (HEERKLOSS, unveröff.), so daß gilt: $1 \text{ mm}^3/\text{l} = 0,117 \text{ mg C/l}$.

3 Untersuchungsgebiet

Die Darß-Zingster Boddenkette ist ein flaches Brackgewässer an der Ostseeküste Mecklenburg-Vorpommerns. Sie ist in mehrere hintereinanderliegende Wasserkörper (sog. Bodden) gegliedert. Diese Bodden sind von West nach Ost: Saaler Bodden, Bodstedter Bodden, Barther Bodden und Grabow. Vom Grabow aus gibt es bei Pramort eine schmale Verbindung zur Ostsee. Da der Wasseraustausch zwischen Ostsee und Boddenkette sowie zwischen den einzelnen Bodden gering ist, bildet sich von Ost nach West ein Gradient abnehmenden Salzgehalts, aber zunehmenden Nährstoffgehalts aus. Die Station mit dem umfangreichsten Datenmaterial ist die Station "Zingst" im Zingster Strom zwischen Bodstedter Bodden und Barther Bodden.

4 Ergebnisse und Diskussion

4.1 Artenzusammensetzung

Zu Beginn der 70er Jahre erfolgte eine artenmäßige Bestandsaufnahme der Algenbesiedlung der Darß-Zingster Boddengewässer, die mit der umfangreichen Artenliste von KELL et al. (1975) im wesentlichen abgeschlossen werden konnte. Demnach waren die produktionsbiologisch wichtigsten Phytoplankton-Arten in der ersten Hälfte der 70er Jahre:

Gomphosphaeria pusilla
Oscillatoria limnetica
Scenedesmus quadricauda
Lyngbya contorta
Monoraphidium contortum
Gomphosphaeria lacustris
Microcystis aeruginosa
Lyngbya limnetica
Stephanodiscus hantzschii
Crucigenia quadrata var. *secta*
Diatoma elongatum
Microcystis wesenbergii
Chroococcus limneticus
Anabaena spiroides.

In der zweiten Hälfte der 80er Jahre wurden von WASMUND jedoch Verschiebungen in der Artenzusammensetzung festgestellt. Die Chlorophyceen wurden dominant, wobei insbesondere Tetraden coccaler Grünalgen auftraten, die oft in dichten Haufen vorlagen. Sie waren am ehesten mit der in der Liste von KELL et al. (1975) genannten *Crucigenia quadrata* var. *secta* (= *Tetrastrum triangulare*) in Übereinstimmung zu bringen. Diese Artbestimmung ist aber noch nicht endgültig, da sie durch die untypischen Verklumpungen erschwert ist und auch andere Arten mit Autosporen-Tetraden zumindest beigemischt sein könnten, wie *Pseudodictyosphaerium jurisii* (= *Dactylosphaerium jurisii*) oder *Korschpalmella mucosa* (= *Coenochloris mucosa*). Auch *Monoraphidium contortum* trat zeitweise in dichten Bündeln auf, die auf starker Autosporenbildung beruhen.

Generell muß betont werden, daß die Bestimmungen mancher Arten während der Routine-Zählungen problematisch sind, z.B. die Unterscheidung *Oscillatoria limnetica* - *Lyngbya limnetica*, **centrische Kieselalgen**, **Oocystis-Arten**, **Scenedesmus-Arten**, kleine Flagellaten und Picoplankter. So könnten sich hinter den von NASEV (1976) und BÖRNER (1984) angegebenen hohen Biomassen von *Scenedesmus quadricauda* noch weitere Arten versteckt haben, die schwer zu unterscheiden sind. Zumindest fand WASMUND statt *Scenedesmus quadricauda* meistens *S. intermedius* und *S. spinosus*, die sich dann aber wiederum aufgrund elektronenmikroskopischer Untersuchungen als *S. abundans* herausstellten (WASMUND 1992).

Der Liste von KELL et al. (1975) sind inzwischen weitere Arten hinzuzufügen, wie *Rhodomonas lacustris* (incl. var. *nannoplanctica*), *Cryptomonas ovata*, *Cryptomonas erosa*, *Hemiselmis virescens*, *Eutreptia lanowii*, *Gymnodinium Simplex*, *Prorocentrum minimum*, *Pyramimonas grossii*, *Tetraselmis cordiformis*, *Aphanothece clathrata*, *Oscillatoria granulata*, *Oscillatoria amphibia*, *Cyanonephron styoides*, *Lemmermanniella pallida*, *Aphanocapsa delicatissima*, *Limnithrix redekei*, *Anabaenopsis elenkinii*, *Oocystis marssonii*, *Oocystis marina*, *Raphidocelis subcapitata*, *Monoraphidium arcuatum*, *Scenedesmus armatus*, *Quadricoccus ellipticus*.

Die produktionsbiologisch wichtigsten Arten in der zweiten Hälfte der 80er Jahre waren:

"Tetrastrum triangulare" (Bemerkung siehe oben)
Scenedesmus-Arten (*S.intermedius*, *S.spinusus*, *S.ecornis*: event. in *S.abundans* aufgehend; *S.opoliensis*, *S.obliquus*)
Monoraphidium contortum
Gomphosphaeria pusilla
Oocystis-Arten (*O.lacustris*, *O.solitaria*, *O.parva*)
Lyngbya contorta
Oscillatoria limnetica
Microcystis reinboldii
Stephanodiscus hantzschii.

Neben diesen über längere Zeitabschnitte präsenten Arten kam es in den 80er Jahren zu zeitweiligen Massenentwicklungen weiterer Arten, die aber wegen der Kurzzeitigkeit ihres Auftretens in der Gesamtbilanz keine so große Rolle spielen:

Cryptomonas erosa (März 1982)
Chaetoceros wighamii und *Ch.gracile* (März 1983)
Nitzschia acicularis (März 1984, März 1988)
Skeletonema costatum (April 1981, März 1983)
Diatoma elongatum (April 1982, April 1985, April 1987)
Diatoma vulgare (April 1982)
Achnanthes taeniata (April 1986)
Nodularia harveyana (Juli 1981, Aug. 1982, Juli/Aug. 1984, Juli 1986)
Anabaena spiroides (Juli 1986).

4.2 Biomasse

4.2.1 Jahresgang

Im Verlaufe der über 20jährigen Phytoplanktonuntersuchungen an vorwiegend 6 Stationen wurden Daten für über hundert verschiedene Jahresgänge gewonnen. Sowohl im Stationsnetz als auch von Jahr zu Jahr ergaben sich große Unterschiede, deren Gesetzmäßigkeiten in den Kapiteln 4.2.2 und 4.2.3 diskutiert werden sollen. Zur Betrachtung der saisonalen Entwicklung der Phytoplanktonbiomasse müssen wir uns auf möglichst typische Jahresgänge

konzentrieren, wobei gleichzeitig auf die große räumliche und langzeitliche Schwankungsbreite hingewiesen sein soll.

Zur Veranschaulichung der räumlichen Unterschiede hat WASMUND (1990) bereits die parallele Phytoplanktonentwicklung an verschiedenen Stationen dargestellt. Er erkannte, daß die Sukzessionen der Algengruppen gleichartig verlaufen, unabhängig von der Station.

Zur Veranschaulichung der langzeitlichen Schwankungsbreite stellen wir in Abb.1 einen Jahrgang aus der Anfangsphase der Untersuchungen einem Jahrgang aus der Endphase gegenüber. Auch hier erkennt man einen gleichartigen Verlauf der Entwicklung von den Kieselalgen (Bacillariophyceae) über die

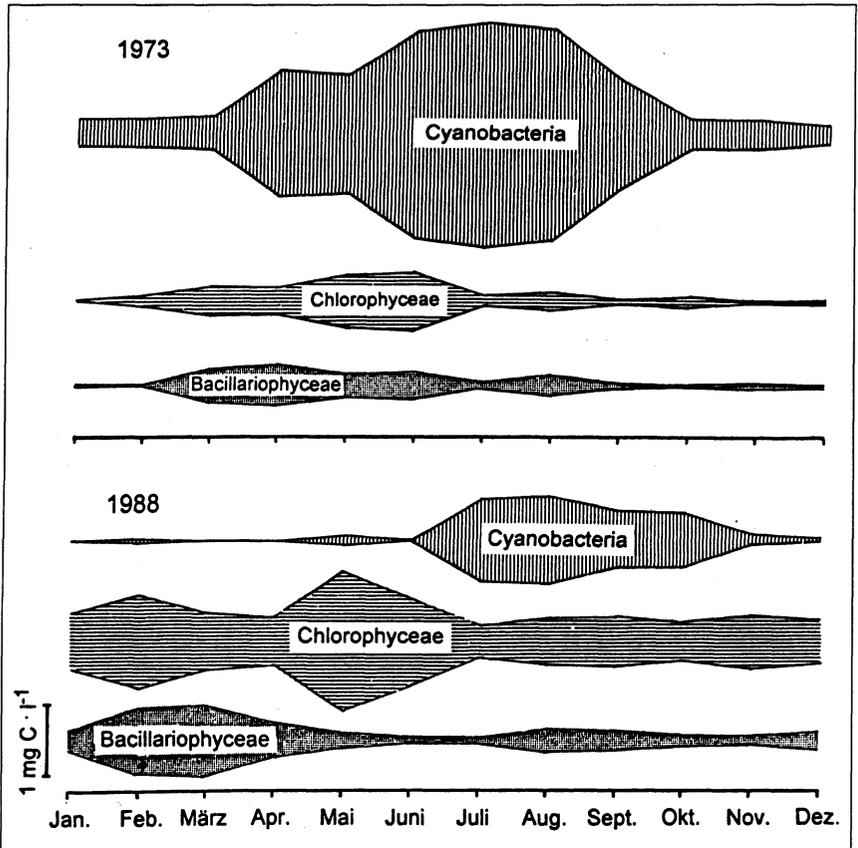


Abb. 1 Jahrgänge (Monatsmittelwerte) der Biomassen der drei größten Phytoplanktongruppen in den Jahren 1973 (Barther Bodden) und 1988 (Zingst), nach NASEV (unveröff.) und WASMUND (unveröff.).

Grünalgen (Chlorophyceae) zu den Cyanobakterien, obwohl sich die Wichtungen der drei Gruppen im Verlaufe der dazwischenliegenden 15 Jahre deutlich verschoben haben. Die drei genannten taxonomischen Gruppen können in grober Verallgemeinerung tatsächlich auch als funktionelle Gruppen angesehen werden.

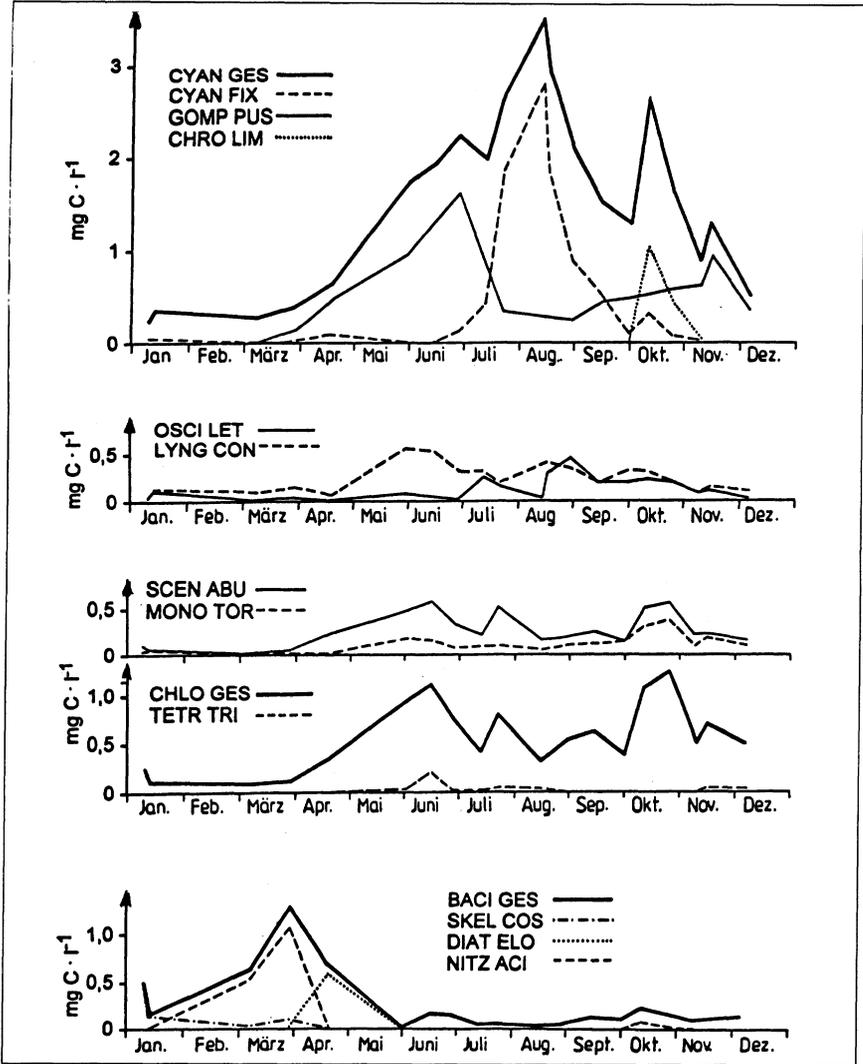


Abb. 2 Jahresgänge der Biomassen der wichtigsten Phytoplanktonarten im Jahre 1984 an der Station Zingst

Für ökologische Aussagen ist natürlich eine Aufschlüsselung auf die einzelnen Arten erforderlich. Zur Darstellung der saisonalen Abfolge der Arten ist in Abb. 2 das Jahr 1984 (Station Zingst) ausgewählt worden, das ein Bindeglied zwischen dem Zustand der 70er Jahre und dem deutlich veränderten Zustand der späten 80er Jahre darstellt (vgl. Kap. 4.2.2).

Ein Frühjahrs-Maximum der Kieselalgen tritt fast stets auf, obwohl die Stärke der Ausprägung und die beteiligten Arten von Jahr zu Jahr sehr verschieden sind (siehe Kap. 4.1). In einunddemselben Jahr unterscheiden sich die Stationen von der Kieselalgen-Artensammensetzung jedoch kaum. Die Entwicklung der verschiedenen Kieselalgen-Blüten ist also offensichtlich klimatisch bedingt. In den Jahren 1989 und 1990 kam es zu keinerlei Kieselalgen-Frühjahrsblüte. Wir sehen die Ursache in den vorangegangenen äußerst milden Wintern, die ein weiteres Wachstum der coccalen Grünalgen ermöglichten. *Stephanodiscus hantzschii* bildete keine Blüten, sondern kam über das gesamte Jahr verteilt, hauptsächlich jedoch im Sommer und Herbst vor.

Mit Abschluß der Kieselalgen-Entwicklung kommt es zu einem starken Anwachsen coccaler Grünalgen und Cyanobakterien. Die coccalen Grünalgen werden hauptsächlich durch *Scenedesmus*- und *Oocystis*-Arten sowie *Monoraphidium contortum* repräsentiert. In der zweiten Hälfte der 80er Jahre nahm *Tetras-trium triangulare* (Anmerkung in Kap. 4.1) stark zu. Die Grünalgen zeigten keine ausgeprägten Sukzessionen. Sie verhielten sich relativ einheitlich, so daß uns eine Unterteilung in unterschiedliche funktionelle Gruppen nicht möglich ist.

Für die Cyanobakterien ergaben unsere Cluster-Analysen jedoch mindestens drei funktionelle Gruppen:

1. die häufigen, fast stets präsenten Arten *Gomphosphaeria pusilla*, *Lyngbya contorta* und *Oscillatoria limnetica*, die auch mit *Scenedesmus*, *Monoraphidium* und *Oocystis* in enger Verbindung stehen,
2. die stickstoff-fixierenden fädigen Cyanobakterien des Sommers (z.B. *Nodularia harveyana* und *Anabaena spiroides*),
3. nur zeitweise auftretende Arten (bes. Frühjahr und Herbst), die nur locker in Beziehung stehen, wie z.B. in der Verkettung *Microcystis reinboldii* - *Chroococcus limneticus* - *Microcystis wesenbergii* - *Merismopedia punctata* - *Merismopedia warmingiana*.

Die coccalen Cyanobakterien sind bezüglich ihrer ökologischen Ansprüche von den coccalen Grünalgen nicht streng zu trennen. Im Frühjahr kommen beide Gruppen parallel vor. Erst ab Juni/Juli kommt es zu einem deutlichen Anwachsen des Cyanobakterien-Anteils, speziell der Untergruppe der stickstoff-fixierenden Fäden. Dieses Wachstum wird begleitet von einem starken Temperaturanstieg und einem Abfall des N/P-Verhältnisses (Abb. 3).

Neben den stickstoff-fixierenden Cyanobakterien kommen selbstverständlich auch fädige Arten, die nicht zur Stickstoff-Fixierung befähigt sind, vor. Sie sind

normalerweise fast das ganze Jahr über anzutreffen, wobei *Lyngbya contorta* mehr in der ersten Jahreshälfte auftritt (Maximum meistens im Juni), *Oscillatoria limnetica* dagegen mehr in der zweiten Jahreshälfte (Maximum im Zeitraum Juli bis Oktober). Im Jahre 1988 entwickelte sich mit dem Abklingen von *Oscillatoria limnetica* zum Ende Oktober hin noch *Planktothrix agardhii*. Von den coccalen Cyanobakterien wären neben *Gomphosphaeria pusilla* (Maximum Mai - Juli) noch vorrangig für Sommer und Herbst *Microcystis aeruginosa* und *Chroococcus limneticus* zu nennen.

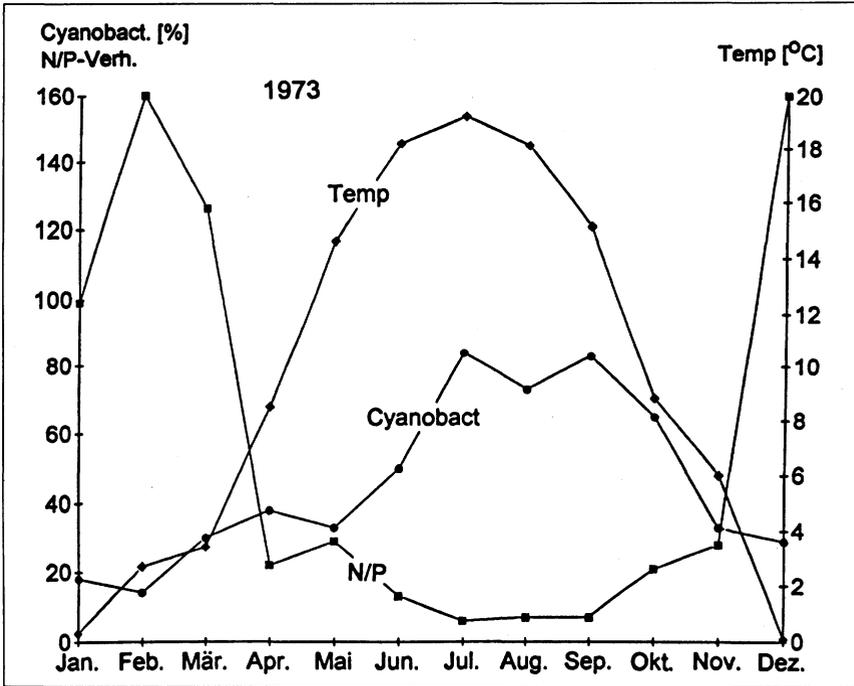


Abb. 3 Jahresgänge (Monatsmittelwerte) der Wassertemperatur, der Stickstoff/Phosphor-Molverhältnisse im Wasser und des Anteils der Cyanobakterien an der Gesamt-Phytoplanktonbiomasse im Jahre 1973 im Barther Bodden (nach WASMUND und HEERKLOSS 1993).

Die Abfolge verschiedener, nur kurzzeitig auftretender Arten im Jahresverlauf wirkt ausgleichend auf die Schwankungen der Gesamt-Biomasse. Lediglich stärkere Algenblüten machen sich auch im Ablauf der Gesamt-Biomasse-Entwicklung deutlich bemerkbar (z.B. *Diatoma elongatum* im April 1985 mit 6,7 mg C/l; WASMUND 1987, Abb.1). Ansonsten werden die entwicklungsbedingten Biomasseveränderungen durch strömungsbedingte Schwankungen (d.h. Vorbeidriften unterschiedlicher Wasserkörper an den Stationen) überdeckt. Selbst die Aussage der 70er Jahre, daß die Biomassen im Winter deutlich unter

den Sommerwerten liegen, trifft in den 80er Jahren nicht mehr uneingeschränkt zu.

Zur kausalen Erklärung der jahresperiodischen Entwicklung des Phytoplanktons wurde insbesondere die Bottom-Up-Steuerung untersucht. Die begrenzenden Faktoren für die Stabilisierung der gruppenspezifischen Biomassen konnten nahezu lückenlos charakterisiert werden (Abb. 4). Eines der überraschendsten Ergebnisse war die Steuerung der Massenentwicklung des Phytoplanktons in Flachgewässern über kurzfristige Temperaturerhöhungen infolge von Schönwetterperioden. Diese erstmals 1985 bei Mesokosmosuntersuchungen in der Kirt-Bucht nachgewiesene Erscheinung (SCHIEWER et al. 1988) war auch in Labormikrokosmos-Experimenten nachvollziehbar. Temperaturerhöhungen um etwa 5° C innerhalb von 6 - 10 Tagen führen vor allem im Mai, Juni und Juli zu drastischen Veränderungen in der Phytoplanktonbiomasse und der Phytoplanktonstruktur. Sie bedingen parallel dazu auch erhebliche Veränderungen im gesamten mikrobiellen Nahrungsgefüge.

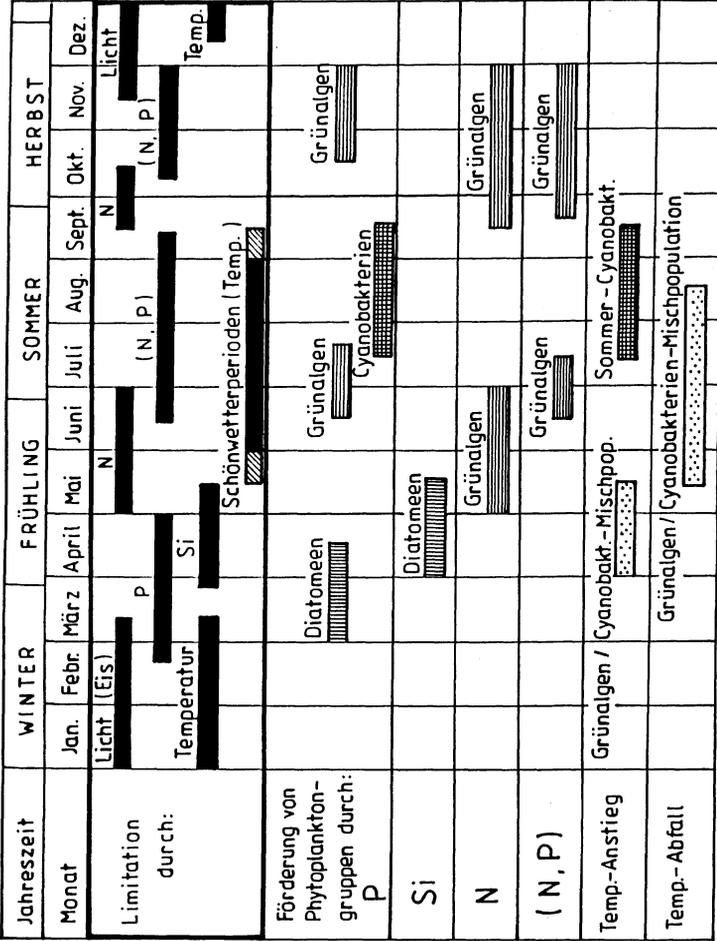


Abb. 4 Überblick zum Kenntnisstand über die Phytoplanktonlimitation in der Darß-Zingster Boddenkette (nach SCHIEWER 1988).
 Schönwetterperioden: Minimale Einwirkzeit ca. 1 Woche. (N + P) = Limitation durch beide Elemente; nur der gemeinsame Zusatz führt zur Erhöhung der Phytoplanktonbiomasse. Die angegebenen Zeitgrenzen der Limitation unterliegen starken Schwankungen, bedingt durch klimatische Schwankungen und Veränderungen der Ein- und Ausstromverhältnisse.

4.2.2 Langzeit-Entwicklung

Die Entwicklung der östlichen Darß-Zingster Boddenkette ist durch 3 deutlich voneinander unterscheidbare Phasen geprägt:

- submerse Makrophytendominanz bis Ende der 70er Jahre,
- Zusammenbruch der Dominanz der Makrophyten Ende der 70er/Anfang der 80er Jahre und
- Übergang zur Phytoplanktondominanz,
- innerhalb des Mikro- und Nanophytoplanktons ($> 2 \mu\text{m}$) Umstellung von einer Cyanobakteriendominanz auf eine Grünalgendominanz um die Mitte der 80er Jahre.

Gleichzeitig könnte es zu einer Erhöhung des Anteils des Cyano-Picophytoplanktons ($< 2 \mu\text{m}$) gekommen sein (siehe unten).

Trotzdem war die Phytoplankton-Biomasse im Verlaufe des 20-jährigen Untersuchungszeitraumes in den östlichen Boddenbereichen relativ gleichbleibend (Abb. 5). Lediglich zu den Jahren 1989 und 1990 kam es zu einer deutlichen Abnahme, die aber wahrscheinlich als Ausnahme aufgrund der vorangegangenen äußerst milden Winter und geringerer Einträge aus dem Einzugsgebiet zu werten ist (vgl. WASMUND und HEERKLOSS 1993).

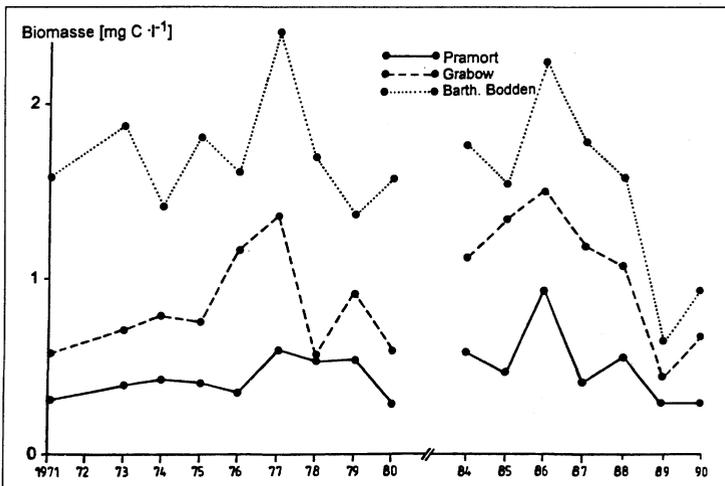


Abb. 5 Biomasse des Mikro- und Nanophytoplanktons (Jahresmittelwerte) von 1971 bis 1990 an 3 Stationen des östlichen Teils der Darß-Zingster Boddenkette (nach WASMUND und BÖRNER 1992).

Die Verschiebung in der Artenzusammensetzung seit 1984 (Abb. 6) zeigte sich einerseits in der überproportionalen Entwicklung verklumpter Grünalgen, die wir vorläufig als *Tetrastrum triangulare* bestimmten, und andererseits im Rückgang der bislang dominierenden Cyanobakterien-Arten *Gomphosphaeria*

pusilla, *Nodularia harveyana* und *Oscillatoria limnetica*. Bereits BÖRNER (1984) deutete an, daß die zuvor von NASEV gefundene Cyanobakterien-Dominanz zu Beginn der 80er Jahre zurückgedrängt wurde. Allerdings nahm BÖRNER ihre Proben lediglich in Zingst, einer Station, an der NASEV gerade nicht gemessen hatte. Wir stellen wegen der Vergleichbarkeit mit den Daten von NASEV in Abb. 6 lediglich drei Stationen aus dem östlichen Teil der Boddenkette dar. Sie zeigen alle die gleiche Tendenz.

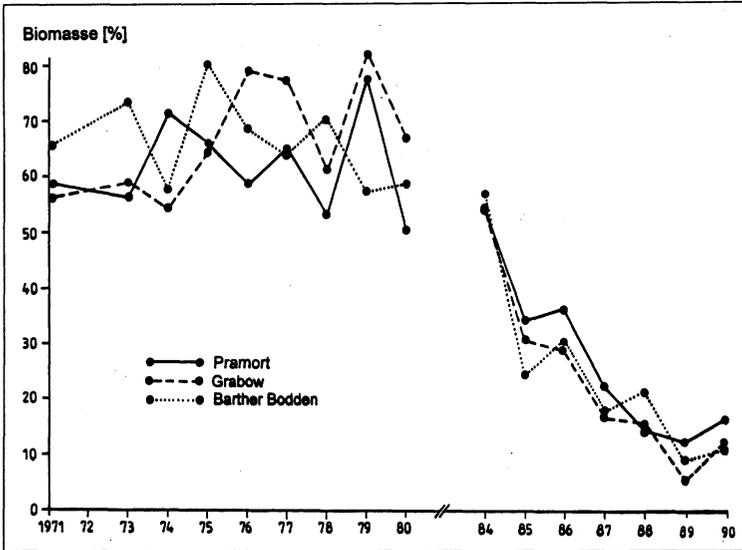


Abb. 6 Anteil der Cyanobakterien an der Biomasse des Mikro- und Nanophytoplanktons (Jahresmittelwerte) von 1971 bis 1990 an 3 Stationen des östlichen Teils der Darß-Zingster Boddenkette (nach WASMUND und BÖRNER 1992).

Zur kausalen Erklärung dieser Langzeit-Veränderungen scheiden die Faktoren aus, die keine entsprechende Langzeit-Tendenz zeigen, wie Nährstoff-Konzentrationen, Lichtintensität, Temperatur, Durchmischung der Wassersäule.

Aber das Verhältnis von Stickstoff zu Phosphor entwickelte sich in der Periode der Hauptentfaltung der Cyanobakterien (also $>18^\circ\text{C}$) parallel zum Verlauf des Cyanobakterien-Anteils an der Gesamt-Biomasse (Abb. 7). Gerade dieser gleichsinnige Verlauf widerspricht jedoch unseren saisonalen Befunden (Abb. 3) sowie der allgemein akzeptierten Theorie über den relativ geringen Anspruch der Cyanobakterien an die Stickstoffkonzentrationen in den Gewässern (z.B. SMITH 1983).

Auch der pH-Wert (jeweils von Juni bis September) zeigt eine positive Beziehung zum Anteil der Cyanobakterien an der Phytoplankton-Biomasse. Ein derartig gleichsinniger Verlauf ist wenigstens annähernd auch in den Jahresgängen

zu finden. Die pH-Veränderungen sind aber recht gering, so daß sie kaum für die Veränderungen der Artenzusammensetzung verantwortlich gemacht werden können.

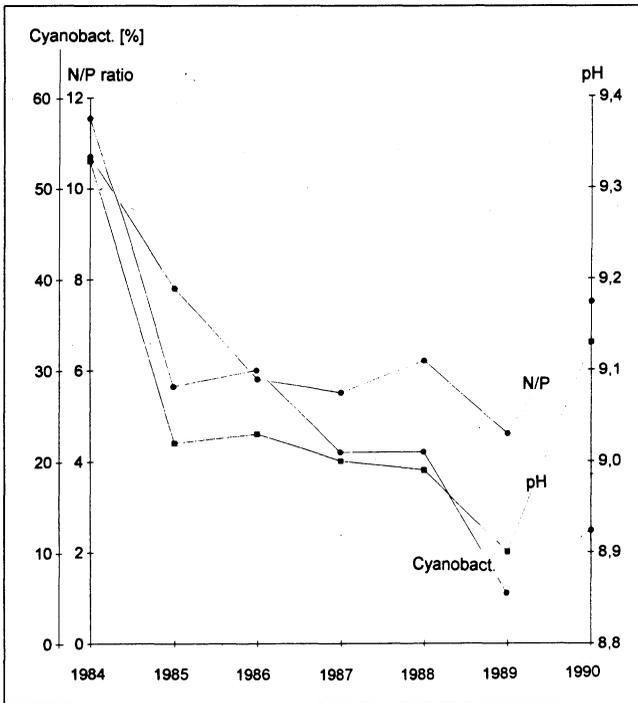


Abb. 7 Entwicklung der Sommerwerte des Stickstoff/Phosphor-Molverhältnisses und des pH-Wertes sowie der Jahresdurchschnittswerte des Cyanobakterien-Anteils an der Phytoplanktonbiomasse von 1984 bis 1990 an Station Zingst (nach WASMUND und HEERKLOSS 1993).

Neben den hier betrachteten Faktoren einer Bottom-Up-Regulation könnte auch eine Top-Down-Regulation vorliegen. Wenn das Zooplankton bevorzugt Grünalgen fressen würde, hätten die Cyanobakterien einen Vorteil. Nach DE MOTT (1989) sollen Copepoden tatsächlich Nahrungsselektion betreiben. Gerade die großen Cyanobakterien werden gemieden (DE BERNARDI und GIUSSANI 1990). Von dieser Situation könnte man in den 70er Jahren ausgehen. Mit einem starken Rückgang der Copepoden in der zweiten Hälfte der 80er Jahre fällt der Fraßdruck auf die Grünalgen weg, so daß sie sich gegenüber den Cyanobakterien durchsetzen können (WASMUND und HEERKLOSS 1993). Solch ein gleichzeitiges Verschwinden von Cyanobakterien und Copepoden wurde auch

von SCAVIA et al. (1988) für das Sommerplankton des Michiganses beschrieben. Meistens findet man in der Literatur jedoch Angaben, daß sich Cyanobakterien und Zooplankton ausschließen (z.B. BURNS et al. 1987). Es gäbe also zwei Interpretationsmöglichkeiten, je nachdem, welcher Faktor in der Kausalkette als primär anzusehen ist. Im ersten Falle wirkt primär das Zooplankton über selektives Grazing fördernd auf die Cyanobakterien ein; im zweiten Falle wirken primär die Cyanobakterien über schlechte Nahrungsqualität (bis hin zur Giftigkeit) negativ auf die Zooplankter ein. Ob wirklich der Rückgang der Copepoden ursächlich am Anwachsen der Grünalgen beteiligt ist, ist in Anbetracht der geringen Zooplankton-Biomassen jedoch fraglich.

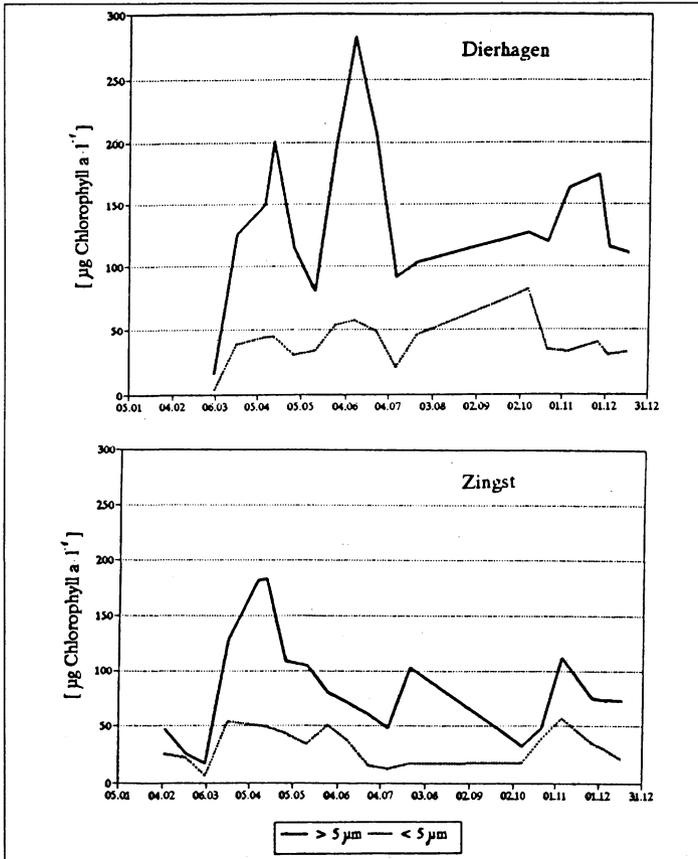


Abb. 8 Jahrgang der Chlorophyll a-Konzentration 1991 an den Stationen Zingster Strom und Dierhagen. Fraktionierung in Gesamt-Chlorophyll a und Fraktion $< 5 \mu\text{m}$ (nach SCHUMANN 1993).

Das Picophytoplankton (< 2 µm), das bislang bei Anwendung konventioneller Mikroskopie unterschätzt sein könnte, wurde ab 1990 unter Anwendung der Fluoreszenz-Differenzmethode (SCHUBERT 1989) detaillierter untersucht (SCHUMANN 1993). Demnach stellt das Picophytoplankton zeitweise 10-50 % der Phytoplanktonbiomasse. In Abb. 8 ist der Anteil der Größenfraktion < 5 µm anhand von Chlorophyll a - Jahresgängen an zwei ausgewählten Stationen der Darß-Zingster Boddenkette dargestellt. Diese Fraktion macht im Jahresmittel 40 - 50 % des Gesamtphytoplanktons aus.

4.2.3 Räumliche Verteilung

Wegen der nur schmalen Verbindung zur Ostsee im Osten und der hauptsächlichlichen Süßwasserzufuhr im Westen nimmt der Salzgehalt in der Darß-Zingster Boddenkette entsprechend dem zunehmenden Ostsee-Einfluß von West nach Ost zu (vgl. Kap. 3). Gleichzeitig nehmen Nährstoffkonzentrationen, Trübung, Trophiegrad, Phytoplanktonbiomasse und Primärproduktion von West nach Ost ab (siehe Tab. 1).

Tabelle 1 Durchschnittliche Phytoplankton-Biomasse in mg C*l⁻¹ und Phytoplankton-Primärproduktion in mg C*m⁻³*d⁻¹ an verschiedenen Stationen.

Station	Biomasse 1971-1980 (nach NASEV, unveröff.)	Biomasse 1984-1990 (nach WASMUND, unveröff.)	Primärproduktion im Juni 1979 (nach KELL und BÖRNER 1980)
Bock	-	2,6	-
Pramort	3,6	4,3	196
Grabow	7	9,2	431
Barther Bodden	14,6	13,3	1701
Barth	-	16,2	-
Zingst	-	1,7	-
Bodstedter Bodden	21,2	-	-
Saaler Bodden	23,7	-	-
Ribnitzer See	27,5	-	-

Auch Artenzahl (PANKOW und MARTENS 1973) und Mannigfaltigkeit des Phytoplanktons (NASEV 1976, LOBODA 1982) nehmen von West nach Ost ab. Diese Abnahme wird verursacht durch den Salzgehalt entsprechend der klassischen Darstellung von REMANE (1934), die bei 5-8 ‰ ein Artenminimum verzeichnet. Dieser kritische Salzgehaltsbereich ("Horohalinikum") betrifft den östlichen Teil der Boddenkette, wo viele Süßwasserorganismen nicht mehr

lebensfähig sind, marine Organismen oft aber noch nicht einzudringen vermögen. Entsprechend den unterschiedlichen Salzansprüchen der Algen ist die Artenzusammensetzung in der einzelnen Bodden verschieden. So treten beispielsweise *Microcystis aeruginosa* und *Lyngbya contorta* hauptsächlich in den westlichen Bodden auf, während *Gomphosphaeria pusilla*, *Anabaena spiroides* und *Nitzschia acicularis* in den östlichen Bodden relativ häufiger sind (WASMUND 1990).

4.3 Primärproduktion

4.3.1 Jahresgang und Tagesgang

Die Phytoplankton-Primärproduktion im Zingster Strom ist bei *in-situ*-Messungen naturgemäß in erster Linie mit der Globalstrahlung korreliert. Besonders gute lineare Korrelationen findet man im Verlaufe des Winterhalbjahres, wohingegen speziell im Juni und Juli 1985 sogar hochsignifikante negative Beziehungen zur ermitteln waren (WASMUND 1987). Nach BÖRNER (1984) war die Primärproduktion besser zur Wassertemperatur als zur Globalstrahlung korreliert. Dieser Befund konnte von WASMUND (1987) nur für die Winterhalbjahre bestätigt werden. Offensichtlich ist gerade im Winterhalbjahr die Primärproduktion durch abiotische Parameter stark limitiert, wohingegen im Sommerhalbjahr nur schwache Beziehungen zu Globalstrahlung, Temperatur und Nährstoffkonzentrationen bestehen. Signifikante Beziehungen zwischen Primärproduktion und biotischen Parametern (Phytoplankton-Biomasse, Chlorophyll a -Konzentration) konnten ebenfalls nachgewiesen werden.

Im Tagesgang war die Primärproduktion eindeutig mit der Globalstrahlung korreliert. An sonnigen Tagen war häufig jedoch zur Mittagszeit eine Hemmung der Photosynthese festzustellen, die sich auch noch bis in den Nachmittag hinein auswirkte, so daß die Nachmittagsproduktion im allgemeinen geringer war als die Vormittagsproduktion. Die höchste Photosyntheseeffektivität war in den frühen Morgenstunden festzustellen. Der Anteil der Exsudation an der Primärproduktion war um die Mittagszeit wesentlich geringer als in den Morgen- und Abendstunden.

Messungen zur *in-situ*-Gesamtproduktivität der mikrobiellen Biozöosen (O^2 -Methode) liegen für einen Jahreszyklus 1991/92 an den Stationen Dabitz, Zingster Strom, Dierhagen und Ribnitzer See vor (SCHIEWER 1992). Sie belegen vor allem zweierlei:

- Im ständig durch Strömung gut durchmischten Zingster Strom reduziert der stets hohe Detritusanteil erheblich die Produktivität (Lichtschwächung).
- Die östlichste und damit am wenigsten eutrophierte Station (Dabitz) ist im Spätsommer hochproduktiv. Der Vergleich der Nettoproduktion aller 4 Stationen zeigt, daß die Primärproduktion weniger ein Ausdruck des trophischen Status in diesen Flachgewässern ist, sondern vielmehr aus der Wechselwirkung zwischen Trophie, Chlorophyll- und Detritusgehalt am Standort resultiert.

Die bei den *in-situ*-Untersuchungen unterschiedlichen Lichtbedingungen beeinflussen das Ergebnis so stark, daß direkte Vergleiche zur Photosyntheseaktivität der beteiligten Phytoplanktonpopulation nicht möglich sind. Wir haben deshalb parallel dazu ständig das potentielle Leistungsvermögen über die DCMU-geförderte Chlorophyll a -Fluoreszenz untersucht. Zur Gruppendifferenzierung (Cyanobakterien, Grünalgen, Diatomeen, Sonstige) wurden außerdem die Fluoreszenzpeaks der akzessorischen Pigmente herangezogen. Die Ergebnisse belegen ein weitgehend einheitliches potentielles Leistungsvermögen des Phytoplanktons an allen 4 Stationen. Größere Differenzen treten dann auf, wenn es zur Ausprägung von "Blüten" kommt. Solche "Blüten" konnten im August und im November 1991 nachgewiesen werden. In beiden Fällen war das cyanobakterielle Picophytoplankton der Träger. Dazwischen lag im Oktober eine "Blüte" von Chlorophyll b -haltigem Picoplankton, die sich von Ribnitz und Dierhagen über Zingst bis nach Dabitz ausbreitete.

4.3.2 Langzeit-Entwicklung

Die Reihe der in Tab. 2 dargestellten Jahreswerte der Primärproduktion des Phytoplanktons ist mit Vorsicht zu interpretieren, da HÜBEL einerseits und BÖRNER und WASMUND andererseits unterschiedliche Probennahmestationen und Methoden benutzten. Da die Meßwertfolge von HÜBEL nicht sehr dicht war, wollen wir insbesondere die Jahre 1971 bis 1975 nicht überbewerten, so daß wir hier keinen Trend herauslesen wollen. Zumindest ist aus den Daten von BÖRNER (1984) und WASMUND (1987) abzuleiten, daß kein Anstieg der Primärproduktion stattfand.

Tabelle 2 Jährliche Primärproduktion des Phytoplanktons im Barther Bodden (HÜBEL) bzw. Zingster Strom (BÖRNER, WASMUND) von 1971 bis 1986 (aus WASMUND 1987).

Jahr	Primärproduktion in $g\ C \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$	Autor
1971	435	HÜBEL (unveröff.), zit. in BÖRNER (1984)
1972	320	
1973	210	
1974	190	
1975	330	
1976	211	
1977	219	
1978	185	
1979/80 (Juni 79 - Mai 80)	241	BÖRNER (1984)
1981/82 (April 81 - März 82)	231	
1982/83 (Juni 82 - Mai 83)	287	
1984	204	WASMUND (1987)
1985	177	
1986	201	

4.3.3 Räumliche Verteilung

Wie bereits in Kapitel 4.2.3 angedeutet, nimmt die Primärproduktion des Phytoplanktons analog zur Phytoplankton-Biomasse von den westlichen zu den östlichen Bodden ab (siehe Tab. 1). Es bestehen enge Beziehungen zu Nährstoffkonzentrationen sowie zum Trophiegrad (WASMUND 1990).

Während bei der vertikalen Verteilung der Phytoplanktonbiomasse wegen der guten Durchmischung des Wasserkörpers keine wesentlichen Unterschiede gefunden werden, zeigen die Tiefenprofile der Primärproduktion ganz charakteristische Verläufe. Entsprechend der Abnahme der Lichtintensität mit der Wassertiefe nimmt auch die Primärproduktion ab. In etwa 2 m Tiefe wird die Primärproduktion (¹⁴C-Methode, Zingster Strom, Sommer) Null. An Tagen mit hoher Strahlungsintensität kommt es zumindest zur Mittagszeit in den oberen Wasserschichten zur Lichthemmung der Photosynthese, so daß das Produktionsmaximum dann erst in bis zu 1 m Tiefe zu finden ist. Diese Photosynthesehemmung kann aber auch eine Folge der statischen Exposition im überoptimalen Licht sein.

Zusammenfassung

Biomasse, Artenzusammensetzung und Primärproduktion des Phytoplanktons der Darß-Zingster Boddenkette wurden in ihren räumlichen und zeitlichen Veränderungen dargestellt, wobei die Abhängigkeiten von den verschiedenen abiotischen (z.B. Jahres- und Tagesgang des Lichts, Jahresgang der Temperatur, horizontale Verteilung der Nährstoffe) und biotischen (z.B. Fraß) Einflußfaktoren berücksichtigt wurden. Von besonderem Interesse war eine Verschiebung in der qualitativen Zusammensetzung des Mikro- und Nanophytoplanktons in der zweiten Hälfte der 80er Jahre: Die bislang dominierenden Cyanobakterien wurden zunehmend von coccalen Grünalgen verdrängt. Ob die gleichzeitig registrierte Verringerung des pH-Wertes und der Copepoden-Biomasse den Rückgang der koloniebildenden Cyanobakterien verursacht haben könnten, konnte noch nicht geklärt werden. Der Verlauf der saisonalen Phytoplankton-Sukzessionen unterlag keinen wesentlichen Veränderungen.

Literatur

- BÖRNER R. (1984): Produktionsbiologisch-ökologische Untersuchungen am Phytoplankton des Zingster Stromes. Diss.A. Univ.Rostock.
- BURNS, C.W.; D.J. FORSYTH; J.F. HANEY, M.R. JAMES; W. LAMPERT und R.D. PRIDMORE (1987): Mechanisms of co-existence and exclusion of Zooplankton by cyanobacteria in Lake Rotongaio. New Zealand J. Mar. Freshwater Res. 21: 537-538.
- DE BERNARDI, R. und G. GIUSSANI (1990): Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia* 200/201: 29-41.
- DE MOTT, W.R. (1989): Optimal foraging theory as a predictor of chemically mediated food selection by suspension-feeding copepods. *Limnol. Oceanogr.* 34: 140-154.

- GÄCHTER, R. und A. MARES (1979): Comments to the acidification and bubbling method for determining phytoplankton production. *Oikos* 33: 69-73.
- HELLWIG, J. (1976): Produktionsbiologische Untersuchungen am Phytoplankton des Barther Boddens mit Hilfe der ^{14}C -Methode. Diss.A. Univ. Rostock.
- HÜBEL, H. (1969): Die Primärproduktion des Phytoplanktons in Brackgewässern unterschiedlichen Salz- und Nährstoffgehaltes. *Limnologica* 7: 185-190.
- HÜBEL, H. (1973): Die Primärproduktion des Phytoplanktons in den Boddengewässern südlich der Halbinseln Darß und Zingst im Jahre 1972 unter besonderer Berücksichtigung der Ergebnisse einer synoptischen Aufnahme. *Wiss. Ztschr. Univ. Rostock, math.-nat. R., 22, Heft 10: 1101-1104.*
- KELL, V. und R. BÖRNER (1980): Untersuchungen zur Primärproduktion des Phytoplanktons in den Darß-Zingster Boddengewässern (südliche Ostsee). *Wiss. Ztschr. Univ. Rostock, math.-nat. R., 29, Heft 4/5: 55-60.*
- KELL, V., B. MARTENS, H. PANKOW und S. RIESENWEBER (1975): Die Mikroalgenbesiedlung der Darßer Boddengewässer (südliche Ostsee) -Artenliste-. *Wiss. Ztschr. Univ. Rostock, math.-nat. R., 24, Heft 6: 725-734.*
- KELL, V. und S. RIESENWEBER (1975): Das Phytoplankton der Darßer Boddengewässer (südliche Ostsee) in den Jahren 1971 und 1972. *Wiss. Ztschr. Univ. Rostock, math.-nat. R., 24, Heft 6: 716-724.*
- KING, D.L. (1970): The role of carbon in eutrophication. *J. Wat. Pollut. Contr. Fed.* 42: 2035-2051.
- LOBODA, S. (1982): Phytoplanktonuntersuchungen in der Darß-Zingster Boddenkette (südliche Ostsee). Diplomarbeit, Univ. Rostock.
- NASEV, S. (1976): Ökologische Phytoplanktonuntersuchungen in den Boddengewässern südlich des Darß und des Zingst. Diss. A. Univ. Rostock.
- PADISAK, J. und L.G. TOTH (1991): Some aspects of the ecology of subdominant green algae in a large, nutrient limited shallow lake (Balaton, Hungary). *Arch. Protistenkd.* 139: 225-242.
- PANKOW, H. und B. MARTENS (1973): Die Beziehung der Kleinalgenflora der Darßer Boddenkette (südliche Ostsee) zur Qualität dieser Gewässer. *Wiss. Ztschr. Univ. Rostock, math.-nat. R., 22, Heft 10: 1147-1151.*
- REMANE, A. (1934): Die Brackwasserfauna. *Zool. Anz. (Suppl.)* 7: 34-74.
- RIESENWEBER, S. (1972): Qualitative und quantitative Untersuchungen an Phytoplanktonproben des Jahres 1971 in den Boddengewässern südlich des Darß und des Zingst. Diplomarbeit. Univ. Rostock.
- SCAVIA, D., G.A. LANG und J.F. KITCHELL (1988): Dynamics of Lake Michigan plankton: a model evaluation of nutrient loading, competition, and predation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 165-177.
- SCHIEWER, U. (1988): Experimentelle Ökosystemanalyse - Ergebnisse und Probleme. *Wiss. Ztschr. Univ. Rostock, N-Reihe, 37, Heft 5: 13-17.*
- SCHIEWER, U. (1992): Gewässerzustandsentwicklung der Darß-Zingster Boddenkette - Phytoplankton 1991/92 -. Forschungsbericht für das Staatliche Amt für Umwelt und Natur Rostock.
- SCHIEWER, U., R. BÖRNER und N. WASMUND (1988): Deterministic and stochastic influence of nutrients on phytoplankton function and structure in coastal waters. *Kieler Meeresforsch., Sonderh.6: 173-183.*
- SCHINDLER, D.W., R.V. SCHMIDT und R.A. REID (1972): Acidification and bubbling as an alternative to filtration in determining phytoplankton production by the ^{14}C method. *J. Fish. Res. Board Can.* 29: 1627-1631.
- SCHUBERT, H. (1989): Untersuchungen zum Fluoreszenz- und Photosyntheseverhalten der Cyanobakterien bei Anregung mit monochromatischem Licht. Diss. Univ. Rostock.
- SCHUMANN, R. (1993): Zur Rolle des Pico- und Nanophytoplanktons im mikrobiellen Nahrungsgefüge der Darß-Zingster Boddenkette. Diss. Univ. Rostock.
- SMITH, V.H. (1983): Low nitrogen to phosphorus ratios favor dominance by blue-green algae in lake phytoplankton. *Science* 221: 669-671.

- UTERMÖHL, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Ass. intern. Limnol. theor. 9: 1-38.
- VAN RUN, J., S. DIAB und M. SHILO (1987): Phytoplankton succession in relation to the nitrogen regime in shallow, brackish-water fishponds. Arch. Hydrobiol. 111:183-196.
- WASMUND, N. (1987): Die Primärproduktion des Phytoplanktons im Zingster Strom (südliche Ostsee) in den Jahren 1984-1986. Wiss. Ztschr. Univ. Rostock, math.-nat. R.,36, Heft 2: 17-21.
- WASMUND, N. (1990): Characteristics of phytoplankton in brackish waters of different trophic levels. Limnologia 20: 47-51.
- WASMUND, N. (1992): Temperatur- und Salzgehaltsansprüche von *Scenedesmus abundans* (Kirchn.) Chod. und *Scenedesmus obliquus* (Turp.) Kütz. (Chlorophyceae). Limnologia 22: 249-263.
- WASMUND, N. und R. BÖRNER (1992): Phytoplanktonentwicklung in der Darß-Zingster Bodenkette. Wasser und Boden 44, Heft 10: 643-647.
- WASMUND, N. und R. HEERKLOSS (1993): Seasonal and long-term succession of phytoplankton in shallow coastal water of the Southern Baltic Sea. Studia i Materialy Oceanologiczne 64: 203-213.

Verfasser

Dr. Norbert Wasmund
 Institut für Ostseeforschung
 an der Universität Rostock
 18119 Warnemünde

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