

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Abbauraten von organischem Kohlenstoff im Seston und in Sinkstoffen der Kieler Bucht*)

VON PETER HENDRIKSON

Zusammenfassung: In der vorliegenden Arbeit wird anhand von Kohlenstoffkomponenten partikulären Materials versucht, aufgrund des Unterschieds zwischen Seston aus Schöpferproben und Material aus Sedimentfallen qualitative Aussagen über Abbauprozesse zu machen, die bei Sedimentationsvorgängen auftreten. Ferner werden aus dem unterschiedlichen Gehalt an Kohlenstoff in fixierten und nicht fixierten Sedimentfallen Abbauraten berechnet. Die Sinkstoffe weisen gegenüber dem Seston des freien Wassers einen niedrigeren Gehalt an Lipiden und einen erhöhten Gehalt an Humusstoffen und wasserlöslichen Kohlenhydraten auf. Die Sedimentationsrate beträgt in 10 m Tiefe $15 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-2}$, in 20 m $31 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$. Die Abbauraten liegen im Jahresdurchschnitt bei 17% (10 m) und bei 9% (20 m) des sedimentierenden Gesamt-Kohlenstoffs, wobei jedoch jahreszeitlich starke Schwankungen auftreten. Mit Hilfe der Abbauraten können turn-over Zeiten für den sedimentierenden Kohlenstoff berechnet werden, die im Jahresdurchschnitt bei 15 Tagen (10 m) bzw. 35 Tagen (20 m) liegen.

Decomposition rates of organic carbon in particulate matter from Kiel Bight (Summary): In this paper the different content of particulate organic carbon compounds in seston and in material from sediment traps is taken as an indication for decomposition processes, which take place during sedimentation of organic matter. Further, a decomposition-rate of particulate organic material is calculated from the different amounts of carbon collected in sediment traps with and without chloroform. Material from sediment traps contains relatively less lipid and more humic acids and water-soluble carbohydrates than does seston from water samples. The rate of sedimentation is $15 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ in a depth of 10 m, and $31 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ in 20 m. As an average per year, decomposition rates reach about 17% (in 10 m) and 9% (in 20 m) (of the collected total carbon), but they may vary during the annual cycle. The turn-over time of the sedimented carbon can be calculated from the decomposition rates (the annual average is 15 days in 10 m and 35 days in 20 m).

Einleitung

In marinen Ökosystemen kann Seston als Wirkung gleichzeitiger Auf- und Abbauprozesse aufgefaßt werden. So wird fortwährend Phytoplanktonbiomasse aufgebaut, die durch Konsumenten (dies können Zooplankton, Mikrozooplankton, benthische Organismen oder Bakterien sein) oder durch autolytische Prozesse abgebaut wird. Die Abbauprodukte werden — gleichgültig, ob in der Wassersäule verbleibend oder in resuspendierter Form — unter dem Sammelbegriff Detritus zusammengefaßt. Dieser kann daher von Ökosystem zu Ökosystem stark variieren. Dies spiegelt sich in den zahlreichen Definitionen wider, die in der Literatur für den Begriff Detritus versucht werden (eine Auswahl: KREY (1961); ODUM und DE LA CRUZ (1963); DARNELL (1965); RILEY (1970); WETZEL et al. (1972)). In dieser Arbeit wird der Definition von ODUM und DE LA CRUZ (1963) gefolgt, da 'Biodetritus' (d. h. totes partikuläres Material, bewohnt von Abbauorganismen) im Seston und im sedimentierenden Material im Untersuchungsgebiet als ein zentraler Bestandteil angesehen werden kann.

*) Beitrag Nr. 154 aus dem Sonderforschungsbereich 95, Universität Kiel

Die Abbauprozesse, die im Seston vor sich gehen, sind im marinen Ökosystem sehr schwer zugänglich. Sie sind jedoch für das Verständnis des Ökosystems ebenso wichtig wie z. B. der Abbau gelöster organischer Verbindungen. Dies gilt sowohl für den Abbau durch Konsumenten der Nahrungskette, als auch für die Abbauprozesse, die mit einer Eutrophierung im Rahmen einer zunehmenden organischen Verschmutzung zusammenhängen.

In der vorliegenden Arbeit wird versucht, aus dem Unterschied zwischen Seston aus Schöpferproben und Material aus Sedimentfallen zunächst qualitative Ergebnisse hinsichtlich der Abbauprozesse zu erhalten, die beim Sedimentieren der partikulären Substanz in der Wassersäule auftreten. Weiterhin wird versucht, aufgrund der Unterschiede zwischen fixiertem (Fixierungsmittel: Chloroform) und nicht fixiertem Material aus Sedimentfallen quantitative Aussagen über die Abbauraten organischen Kohlenstoffs zu machen. Es wird vermutet, daß die Unterschiede aufgrund von Abbauprozessen in den nicht fixierten Fallen entstehen, wobei dieser Abbau den Aufbau von Mikroorganismen einschließt. Die verbleibenden Differenzen zwischen fixiertem und nicht fixiertem Material können in g C (Kohlenstoff) pro Fläche und Zeit angegeben werden, was eine Abbaurate darstellt.

Der partikuläre Kohlenstoff wird dabei zum einen als Gesamt-Kohlenstoff betrachtet, zum anderen in seiner relativen Zusammensetzung. Es werden Proteine, Kohlenhydrate und Lipide in den Proben bestimmt, sowie der Gehalt an partikulären Humussäuren, die schwer abbaubare Verbindungen darstellen.

Bei dem beschriebenen Ansatz wird ferner davon ausgegangen, daß im Untersuchungsgebiet bei Boknis Eck in der westlichen Ostsee modellhafte Vorstellungen über Absinkbewegungen der partikulären Substanz und über die dabei ablaufenden Abbauprozesse zutreffen, denen die Annahme zugrunde liegt, daß der Weg der partikulären Substanz in der Wassersäule von oben nach unten verfolgt werden kann. Der Einfluß der Strömungen bzw. der laterale Transport von partikulärer Substanz wird diesen Vorstellungen zufolge so eingeschätzt, daß zwar real ein solcher stattfindet, daß aber aufgrund der Gleichförmigkeit der Bewegung der partikulären Substanz in der Kieler Bucht das Bild eines scheinbar vertikalen Absinkvorganges bei Boknis Eck entsteht. Das heißt, partikuläre Substanz, die bei Boknis Eck produziert wird, sedimentiert nicht unbedingt auch dort, sondern sie wird verfrachtet; sie wird aber durch entsprechende, an einem anderen Ort produzierte, ersetzt (s. a. v. BODUNGEN (1975)). Diese Vorstellung ist nicht unproblematisch (s. LENZ (1974)).

Quantitative Aussagen hinsichtlich der Sedimentations- und Abbauraten, die mit der Sedimentfallen-Methodik gewonnen werden, erfahren allerdings folgende Einschränkungen:

a.: Die gemessene Sedimentationsrate ist abhängig vom Sedimentfallen-Typ (v. BRÖCKEL (1975)). Derselbe Autor nimmt an, daß beim vorliegenden Sedimentfallen-Typ (nach ZEITZSCHEL (1965)) die realen Sedimentationsraten erheblich höher liegen als die gemessenen.

b.: In den Fallen sind Auf- und Abbauprozesse nicht zu trennen.

Die nicht fixierten Proben liefern somit „integrierte“ Werte, die nicht nur über die Zeit der Exposition, sondern auch über die Entwicklung von Auf- und Abbauprozessen integriert worden sind. Das Material entspricht daher genau der oben erwähnten Definition von Biodetritus. Allerdings ist dieser Biodetritus nicht unbedingt identisch mit dem des freien Wassers, eben aufgrund der besonderen Bedingungen in den Fallen.

Wenn daher aufgrund des Unterschieds zwischen fixiertem und nicht fixiertem Material aus den Sedimentfallen die Abbaurrate im freien Wasser nicht direkt gemessen werden kann, so besteht doch Grund zur Annahme, daß aufgrund der Gleichartigkeit biologischer Abbauprozesse die Abbaugeschwindigkeit und die qualitativen Veränderungen in der Zusammensetzung des Materials in den Fallen die Verhältnisse im freien Wasser indirekt realistisch wiedergeben.

Material und Methoden

Das Material wurde bei Boknis Eck, Westliche Ostsee (54°N 32'; 10°E 0,3'; 23 m Wassertiefe) über den Zeitraum hin vom 7. 3. 1973 bis zum 5. 4. 1974 gesammelt. Aus 10 m und aus 20 m Wassertiefe wurden Schöpferproben sowie das Material aus den Sedimentfallen genommen.

Die Konstruktion der Sedimentfallen entsprach der bei ZEITZSCHEL (1965) gegebenen. In Abwandlung dazu befanden sich 2 Fallen in zwei Horizonten (10 m und 20 m) an einer Leine, wobei an jeder Falle 8 Fanggefäße (2 l-PVC-Flaschen, aufgeschnitten) befestigt waren. Diese wurden bei jedem Auswechseln der Röhren gereinigt. Die Fixierung erfolgte in 4 der 8 Gefäße durch die Zugabe von 2 ml Chloroform pro Röhren.

Das Auswechseln der Röhren erfolgte in einem Rhythmus von ca. 14 Tagen, im Winter von (in Ausnahmefällen) bis zu 4 Wochen. Die Röhren wurden mit Quetschdeckeln verschlossen und bis zur Aufarbeitung gekühlt, die am Tage nach der Probenahme erfolgte.

Zur Aufarbeitung der Stickstoffproben wurden die Röhren kurz umgeschüttelt und — sofern sie Chloroform enthielten — in einen autoklavierten Scheidetrichter vereinigt. Die Chloroform-Phase wurde abgetrennt und aufbewahrt. Die vereinigten Sinkstoffe aus 4 Fanggefäßen wurden über ein 300 μ -Sieb (bei 80° über Nacht getrocknet) in einen sterilisierten Meßzylinder gegeben. In diesem wurde mit autoklaviertem Seewasser (Helgoländer Seewasser: Aqua dest. wie 2 : 1 (v : v)) auf 250 ml aufgefüllt, der Inhalt danach in ein sterilisiertes Becherglas gegeben. In diesem wurde leicht gerührt (Magnetrührer) und aus der Suspension die benötigten aliquoten Teile mit einer sterilisierten 10-ml-Pipette entnommen. Das Becherglas stand dabei in einem Eisbad.

Zum Filtrieren wurden ausschließlich Glasfaserfilter des Typs 'Whatman-GF/C', \varnothing 4,25 cm, verwendet. Die großen Filterdurchmesser waren vonnöten, da für die Sinkstoffanalysen z. T. große Mengen abfiltriert werden mußten. Die Glasfaserfilter wurden vor Gebrauch kurz in Aqua dest. getaucht und im Muffelofen bei 525° C über Nacht vorgeglüht.

Je nach Parameter wurden 10—40 ml Sinkstoffsuspension bzw. 1—5 l Schöpferwasser bei ca. — 0,8 atm filtriert, mit einmal 30 ml Aqua dest. kurz gespült und nach Gefrier-trocknung bei — 18° C bis zur Aufarbeitung gehalten.

Chemische Parameter

Der organische C und N wurde mit dem CHN-Analyzer, Model 185 b der Firma Hewlett-Packard durchgeführt. Der organische N wurde durch Multiplikation mit F = 6,25 in Protein umgerechnet. Partikuläre Kohlenhydrate wurden entsprechend HANDA (1967) bestimmt. Dabei wurde bei einem Teil der Proben die Fraktionierung in leicht wasserlösliche Kohlenhydrate (wl-KH) und säurelösliche durchgeführt. Der Me-

thode liegt das photometrische Verfahren mit der Phenol-Schwefelsäure-Methode nach DUBOIS et al. (1956) zugrunde. Lipide wurden aus dem Homogenat (Zellmühle) mit Chloroform: Methanol, 2:1 (v:v), extrahiert und mit 0,02% CaCl₂ gereinigt (entsprechend FOLCH et al. (1957)). Die Weiterverarbeitung erfolgte nach ZÖLLNER und KIRSCH (1962) nach einem photometrischen Verfahren, dem die Sulfo-Phospho-Vanillin-Reaktion zugrunde liegt. Da die Lipide eine sehr heterogene Klasse von Verbindungen darstellen, die mit der erwähnten Farbreaktion unterschiedliche Extinktionskoeffizienten liefern können, wurde mit angereicherten Sinkstoff- und Netzplanktonextrakten geichet, die gewogen werden konnten. Als Maß für schwer abbaubare organische Verbindungen wurden von den Humusstoffen die mit HCl fällbaren partikulären Humus-säuren (HA) bestimmt. Dazu wurde der Rückstand auf 4–5 l Schöpfwasser bzw. 20–40 ml Sinkstoffsuspension mit 0,1 n NaOH -- nach Hydrolyse in 1 n HCl -- extrahiert (LENHARD (1962)). Danach erfolgte die Fällung der HA mit konz. HCl (pH = 0,5) gemäß POVOLEDO (1972). Die Eichung erfolgte auch hier anhand von angereicherten Extrakten aus Sinkstoffen.

Eine genauere Darstellung der erwähnten Methoden findet sich bei HENDRIKSON (1975).

Zum Vergleich der Kohlenstoffkomponenten untereinander wurden diese in C-Äquivalenten ausgedrückt (C_{EW} ; C_{KH} ; C_{LIP} ; C_{HA}). Dabei wurde vorausgesetzt, daß Lipide aus den angereicherten Extrakten 67% C enthalten (eigene Bestimmung), Proteine und Kohlenhydrate dagegen 40% (s. PETERS and VAN SLYKE (1946)) und Humus-säuren ebenfalls 40% (eigene Bestimmung).

Die visuelle Auswertung des Materials erfolgte mittels der Utermöhl-Methode an aliquoten Teilen der Suspension, die mit Lugol'scher Lösung fixiert worden waren.

Zur statistischen Auswertung:

Da bei den Vergleichen zwischen Schöpfermaterial und Sinkstoffen, zwischen den Sinkstoffen untereinander und zwischen den Tiefen (10 und 20 m) Differenzbildungen vorgenommen werden müssen, und diese Differenzen aufgrund jahreszeitlich unterschiedlich wirkender biologischer Prozesse im Ökosystem nicht notwendigerweise einer Normalverteilung folgen, mußte auf verteilungsfreie Verfahren zurückgegriffen werden.

Die Differenzen testete ich mit dem Vorzeichentest nach DIXON und MOOD bzw. mit dem Rang-Vorzeichentest nach WILCOXON. Mit einem Phasenhäufigkeitstest von WALLIS und MOORE wurde darüberhinaus überprüft, ob die Reihenfolge der Vorzeichen einer Differenz-Meßreihe von der Zufällmäßigkeit abwich (in: SACHS, 1972).

Eine Varianzanalyse wäre nur möglich gewesen, wenn zwei Meßreihen der Sinkstoffsuspensionen hergestellt worden wären (z. B. je 2 und 2 Röhrchen vereint). Dies hätte jedoch einen doppelten Zeitaufwand erfordert und in zahlreichen Fällen nicht genügend Material für die chemischen Analysen geliefert.

Ergebnisse

Im Untersuchungszeitraum traten 9 Planktonblüten auf, die in 13 Populationen differenziert werden konnten (s. v. BODUNGEN (1975) und SMETACEK (1975)). Dazu gehörten eine Sukzession von Populationen von März bis Juni 1973, eine ausgeprägte Ceratienblüte wechselnder Artenzusammensetzung, ansteigend von Juli bis Ende September, sowie eine späte Diatomeenblüte Ende Oktober bis November. Das Winterplankton war aufgrund der anhaltenden starken Winde gekennzeichnet durch einen

Tabelle 1
 Prozentuale Anteile der Kohlenstoffkomponenten i. % des Gesamt-C

| | 10 m freies Wasser | 10 (+) fix. Fallen | 10 (-) nicht fix. Fallen | 20 m freies Wasser | 20 (+) fix. Fallen | 20 (-) nicht fix. Fallen | Sediment- oberfläche |
|---|-----------------------------|------------------------------|--------------------------------|-----------------------------|------------------------------|--------------------------------|------------------------------|
| Jahresdurchschnitt | 34,1 22,2 25,8 2,6 | 34,1 20,3 23,0 4,9 | 33,1 24,6 21,7 6,2 | 36,6 22,7 24,1 3,4 | 35,8 22,0 19,4 8,5 | 34,4 25,0 16,1 8,5 | 32,6 17,5 13,3 23,6 |
| Frühjahr 73 7. 3.—6. 6. | 34,3 19,8 25,3 1,3 | 28,5 17,1 31,6 1,4 | 34,8 25,1 22,4 3,2 | 36,9 21,2 25,8 2,5 | 33,4 19,5 27,5 3,8 | 33,6 26,6 19,4 4,4 | 32,9 14,1 13,0 23,0 |
| Sommer 73 7. 6.—30. 8. | 33,5 28,6 22,5 1,6 | 39,6 21,0 23,6 1,7 | 31,0 32,2 28,5 1,8 | 36,1 27,1 20,9 1,8 | 33,3 25,0 21,0 2,3 | 34,1 29,9 19,6 2,8 | 35,7 15,7 11,4 33,3 |
| Herbst 73 31. 8.—26. 11. | 34,5 25,6 25,5 1,9 | 35,9 25,3 20,3 3,4 | 35,5 23,6 21,8 5,0 | 37,0 29,0 23,4 2,1 | 43,5 24,5 15,3 10,9 | 38,6 24,3 16,5 8,8 | 32,5 22,4 18,4 13,6 |
| Winter 73/74 27. 11.—28. 2. | 33,3 17,3 27,5 5,6 | 33,8 14,9 16,7 14,2 | 31,2 20,9 17,0 14,4 | 32,2 15,8 27,3 6,5 | 34,1 24,8 9,0 22,1 | 32,0 20,1 9,0 20,3 | 30,8 15,5 13,1 30,2 |
| Frühjahr 74 1. 3.—5. 4. | 36,4 16,6 31,2 3,6 | 32,8 18,0 19,4 7,8 | 30,1 18,8 15,5 12,3 | 44,8 16,2 22,6 5,8 | 32,1 16,2 15,4 12,0 | 29,9 20,0 10,6 15,1 | 29,9 21,9 9,2 15,6 |
| Durchschnittliche Wiederfund- rate in % Gesamt-C | 85,2 | 81,7 | 85,6 | 86,8 | 85,7 | 84,9 | 87,0 |

hohen Anteil an resuspendiertem Material. Die starken Winde verzögerten im März 1974 das Aufkommen der Frühjahrsblüte, so daß in dieser Zeit bereits starke Abbauprozesse stattfanden. Die Frühjahrsblüte kam erst Anfang April voll zur Entfaltung.

Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die prozentualen Anteile der C-Komponenten im freien Wasser, in den Sedimentfallen und an der Sedimentoberfläche*) Es wurde darauf verzichtet, auf eine Wiederfindungsrate von 100% umzurechnen, da nicht davon ausgegangen werden konnte, daß im nicht wiedergefundenen C-Anteil alle gemessenen Komponenten zu gleichen Anteilen vertreten waren, zumal die Wiederfindungsraten bei 80–85% lagen.

Entsprechend der Tabelle 1 lassen sich die oben erwähnten Populationen grob durch die prozentualen Anteile der C-Komponenten unterscheiden. Vereinfacht dargestellt erhöht sich der C_{KH} -Anteil während der Ceratienpopulationen. Bei Diatomeenpopulationen hingegen erscheint der C_{Lip} -Anteil erhöht. In 20 m weist der C_{EW} -Anteil höhere Werte auf als in 10 m, was eine mit der Tiefe zunehmende Besiedlung des sedimentierenden Materials mit relativ proteinreichen Saprophyten vermuten läßt. Die dabei mit der Tiefe zunehmenden Abbauprozesse spiegeln sich auch im zunehmenden relativen Anteil der leicht wasserlöslichen Kohlenhydrate am Gesamt-Kohlenhydratgehalt wider. Danach kann angenommen werden, daß beim Abbau Polysaccharide zunehmend aufgespalten werden, die in die leicht wasserlösliche Fraktion übergehen (Tab. 2). Der

Tabelle 2

Anteil der leicht wasserlöslichen Kohlenhydrate (wl-KH) an den Gesamt-Kohlenhydraten im Jahresdurchschnitt

| | 10 m freies Wasser | 10 (+) fix. Fallen | 10 (—) nicht fix. F. | 20 m freies Wasser | 20 (+) fix. Fallen | 20 (—) nicht fix. F. | Sed.- O. fl. |
|---------|--------------------------|--------------------------|----------------------------|--------------------------|--------------------------|----------------------------|-----------------|
| % wl-KH | 17,5 | 21,2 | 24,0 | 24,6 | 31,7 | 34,0 | 28,1 |

Gehalt an Humussäuren erreicht bei Perioden starker Wasserbewegung und nach Planktonblüten erhöhte relative Anteile. Dies steht in Übereinstimmung mit OTSUKI & HANYA (1967), die eine autochthone Bildung von Humusstoffen auch im marinen Bereich vermuten.

Die Sinkstoffe unterscheiden sich vom Seston des freien Wassers insbesondere durch einen geringeren Anteil an C_{Lip} , einen erhöhten Anteil an C_{HA} und — in den nicht fixierten Proben — durch einen erhöhten C_{KH} -Anteil. Auch der Anteil der leicht wasserlöslichen Kohlenhydrate ist in den Sinkstoffen erhöht.

Aus Tabelle 1 geht ebenfalls hervor, daß die Unterschiede zwischen Sinkstoffen und Seston des freien Wassers jahreszeitlich sehr unterschiedlich ausfallen können, was sich auch statistisch als jahreszeitliche Phasen nachweisen läßt (Phasenhäufigkeitstest nach WALLIS u. MOORE).

Als durchschnittliche Sedimentationsrate pro Jahr ergab sich für die fixierten Sedimentfallen ein Wert von $31 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ in 20 m Tiefe. Dies entspricht einem Anteil

*) Zum qualitativen Vergleich wurden Proben von der Sediment-Oberfläche mit einem Krumm-Greifer (eingestellte Eindringtiefe = 0,5 cm) genommen.

von 20% der Jahresprimärproduktion (diese betrug ca. $160 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$, v. BODUNGEN (1975)). Die jahresdurchschnittliche Sedimentationsrate für die nicht fixierten Fallen betrug $28 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$, was über dem Wert von $18 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ liegt, den v. BRÖCKEL (1975) angibt. Für 10 m Tiefe wurde $15 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ in den fixierten Fallen gefunden, $12,5 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ in den nicht fixierten. ZETZSCHEL (1965) fand ca. $40 \text{ gC m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ in einer Wassertiefe von 30 m. Der sich aus diesen Daten andeutende lineare Zusammenhang zwischen Sedimentationsrate und Wassertiefe weist darauf hin, daß dem lateralen Transport im Untersuchungsgebiet in Bezug auf Absinkvorgänge in der Tat die eingangs geforderte untergeordnete Bedeutung zukommt.

Die sich aus der Differenz zwischen fixierten und nicht fixierten Sinkstoffen ergebenden jahresdurchschnittlichen Abbauraten der Kohlenstoffkomponenten sind in Tabelle 3 aufgeführt.

Tabelle 3

Abbauraten der Kohlenstoff-Komponenten im Jahresdurchschnitt (berechnet für eine Wiederfindungsrate des Gesamt-C aus den C-Komponenten von 100%). C_{HA} (Humus-C) wurde wegen zu geringer Differenzen nicht aufgeführt

| | 10 m | | | 20 m | | |
|----------------------|--------------------------------------|------------------|----------------------------------|--------------------------------------|------------------|----------------------------------|
| | mg m ⁻² Tag ⁻¹ | in % v. Gesamt-C | Abbaurrate d. einz. C-Komp. in % | mg m ⁻² Tag ⁻¹ | in % v. Gesamt-C | Abbaurrate d. einz. C-Komp. in % |
| C | 6,9 | 17,0 | — | 7,5 | 8,7 | — |
| C _{EW} . . | 2,8 | 6,8 | 20,6 | 3,6 | 4,2 | 12,1 |
| C _{Lip} . . | 5,0 | 12,5 | 53,0 | 3,9 | 4,6 | 31,8 |
| C _{KH} . . | —0,7 | —1,6 | —8,5 | —0,3 | —0,3 | —1,4 |

Dabei ist der in der Jahresbilanz zu beobachtende Abbau von C vor allem ein Abbau des C_{Lip} (zu 70% in 10 m, zu 52% in 20 m) und des C_{EW} (zu 40% in 10 m und zu 48% in 20 m). Der C_{KH} hingegen zeigt in der Jahresbilanz eine geringfügige Anreicherung. Dies mag überraschen, wird aber verständlich, wenn man sich vor Augen führt, daß als Abbauprodukte von energiereichen Lipiden und Proteinen energieärmere Kohlenhydrate entstehen können (s. a. NEWELL (1965)). Die Differenz bei dem C_{HA} war ebenfalls in 10 und in 20 m sehr gering, so daß auf das Aufstellen einer Anreicherungsrate verzichtet wurde.

In Tabelle 3 sind ferner die relativen Abbauraten aufgeführt, die zum Ausdruck bringen sollen, welcher Anteil der jeweiligen C-Komponente vom Gesamtgehalt der C-Komponente abgebaut wird. Hier sind die hohen relativen Lipid-Abbauraten (bezogen auf den Gehalt in den fixierten Fallen) hervorzuheben, die im Jahresdurchschnitt über 50% liegen (in 10 m).

Nicht in der Tabelle aufgeführt ist die bei 10 m Tiefe festzustellende Anreicherungsrate für den Anteil der wasserlöslichen an den Gesamt-Kohlenhydraten. Sie beträgt im Durchschnitt $0,9 \text{ mgKH m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$, was 3,7% der sedimentierenden Gesamt-Kohlenhydrate entspricht. Die Anreicherung ist wahrscheinlich auf den Abbau von Polysacchariden in leicht wasserlösliche Bestandteile zurückzuführen.

Die Jahresdurchschnittswerte vermitteln nichts über die ökologisch wichtigen jahreszeitlichen Phasen, denen die Abbauprozesse unterworfen sind und die sich auf die einzelnen C-Komponenten unterschiedlich auswirken können. Auch hier konnten jahreszeitliche Phasen nachgewiesen werden (s. a. HENDRIKSON (1975)). So können z. B. in 10 m Abbauraten für C_{KH} nach der Frühjahrsblüte und während der Ceratien-Populationen nachgewiesen werden, die im Jahresdurchschnitt nicht in Erscheinung treten. Abb. 1 gibt eine Übersicht über die Abbauraten der C-Komponenten in 10 m. Hohe Abbauraten liegen besonders in der Folgezeit von Blüten vor. Abb. 2 zeigt den Jahresgang der Abbauraten für den Gesamt-C. Maximale Abbauraten erreichen vor allem in 10 m z. B. bei der Frühjahrsblüte bis zu 71%.

Ferner ist in Tabelle 4 versucht worden, für die verschiedenen Jahreszeiten durchschnittliche Abbauraten für Gesamt-C aufzustellen.*)

Tabelle 4
Abbauraten für Gesamt-C
(+13. 12. weggelassen)

| | 10 m | | 20 m | |
|----------------------------------|---------------------------------------|------|---------------------------------------|------|
| | mgC m ⁻² Tag ⁻¹ | in % | mgC m ⁻² Tag ⁻¹ | in % |
| Frühjahr 73 | | | | |
| 7. 3. 73 — 6. 6. 73 | 20,0 | 63,0 | 3,3 | 10,2 |
| Sommer 73 | | | | |
| 7. 6. — 31. 8. | 6,2 | 34,6 | 11,1 | 49,0 |
| Herbst 73 | | | | |
| 1. 9. — 26. 11. | 6,3 | 22,0 | 9,6 | 20,7 |
| Winter 73/74*) | | | | |
| 27. 11. 73 — 28. 2. 74 | 5,3 | 13,6 | — | — |
| Frühjahr 74 | | | | |
| 1. 3. — 5. 4. | 14,5 | 17,3 | 38,8 | 14,3 |

Während in 10 m die höchsten prozentualen Abbauraten im Frühjahr und im Sommer gefunden werden, liegen sie in 20 m im Sommer und im Herbst, was auf die Temperaturjahresgänge zurückzuführen sein kann (s. v. BODUNGEN (1975)). Andererseits ist es auch naheliegend, diese Beobachtung mit dem jeweiligen Auftreten von Planktonpopulationen zu begründen, die mit dem Temperaturjahresgang nicht in direktem Zusammenhang stehen. So konnte man feststellen, daß gerade die Ceratienpopulationen schnell sedimentieren, was die hohen Abbauraten in 20 m im Sommer und im Herbst bedingen kann.

Als wichtig festzuhalten bleibt ferner die Beobachtung, daß die Abbauraten von ca. 15—25% in der Größenordnung denen entsprechen, die im allgemeinen für das freie Wasser eingesetzt werden (v. BRÖCKEL (1975)). Trotz sicherlich unterschiedlicher Abbauprozesse im freien Wasser und in den Fallen scheint der Abbau in den nicht fixierten Fallen ebenfalls mit derselben Abbauraten zu erfolgen, die auch für das freie Wasser gilt. Gleiche

* Die prozentualen Abbauraten beziehen sich auf den Durchschnittswert des Gesamt-C der jeweiligen Jahreszeit. Da ferner für den Wert im Winter der Wert für den 13. 12., wo aus nicht geklärten Gründen (s. Abb. 1) in den nicht fixierten Fallen eine starke Anreicherung von Proteinen und Kohlenhydraten zu beobachten war, weggelassen wurde, stimmt der Mittelwert aus den Abbauraten der Jahreszeiten nicht notwendigerweise mit dem Jahresdurchschnittswert überein.

Tafel 1 (zu P. HENDRIKSON)



Abb. 1:
 Jahresgang der Abbauraten der Kohlenstoffkomponenten, dargestellt als Differenzen zwischen fixierten (+) und nicht fixierten (-) Sinkstoffen in 10 m. (Die hohen Beträge für die Anreicherungs-raten von Proteinen und Kohlenhydraten am 13. 12. sind möglicherweise auf Saprophytenwachstum in den nicht fixierten Fällen zurückzuführen, was sich wegen der extrem hohen Sedimentsrate be-sonders stark auswirkt.)

Tafel 2 (zu P. HENDRIKSON)

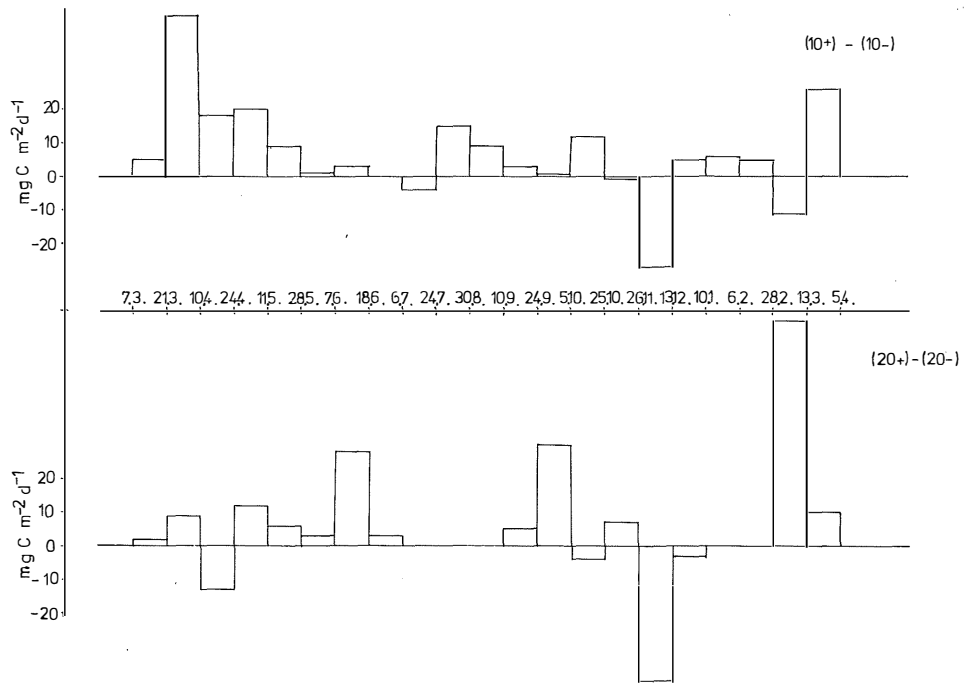


Abb. 2:
 Jahresgang der Abbauraten des Gesamtkohlenstoffs, dargestellt als Differenzen zwischen fixierten (+) und nicht fixierten (-) Sinkstoffen.

Abbaugeschwindigkeiten können dabei durch unterschiedliche Mechanismen erreicht werden, in die sowohl die Substratkonzentrationen, als auch qualitativ unterschiedliche Enzymsysteme miteingehen.

Diskussion

Kehrt man zum Ausgangspunkt der Fragestellung zurück, nämlich zu der Frage nach Struktur und Funktion von Biodetritus im Ökosystem, so sind zu diesem Problem mit Hilfe der Sinkstofffallenmethodik eine Reihe von Aussagen möglich. Zwar gelingt es nicht, die einzelnen Elemente des 'Mikroökosystems' Biodetritus mit einzelnen chemischen Parametern direkt zu erfassen, doch in der Zusammenschau der Parameter werden qualitative und quantitative Veränderungen, die Biodetritus im Zusammenhang mit Abbauvorgängen durchmacht, deutlich.

Im Prinzip kann das Oxidationspotential vor und nach Abbauprozessen erfaßt werden, was in Hinsicht auf die potentielle Verwertung von Biodetritus durch Fresser-Organismen von primärem Interesse ist. Unter diesem Gesichtspunkt kann auch darauf verzichtet werden, 'Detritus an sich' zu bestimmen. Dieser wäre, gleichgültig mit welcher Methode bestimmt (ob über $((\text{Seston}) - (\text{Protein} \times \text{Faktor}))$ oder über $((\text{Gesamt-C}) - (\text{Phytoplankton-C}))$), nur ein weiterer Parameter, aber würde zu Abbauprozessen keine weiteren Informationen liefern.

Anhand der Sinkstoffraten spiegelt sich die „Kaskade biologischer Oxidationen“ grob in der Höhe der Abbauraten wider, mit denen die organischen Verbindungen in der Wassersäule abgebaut werden:

Dementsprechend lautet die Reihenfolge: Lipide, leicht wasserlösliche Kohlenhydrate, Proteine, Kohlenhydrate, Humuskomponenten. Die leicht wasserlöslichen Kohlenhydrate treten dabei allerdings nur bei einem Vergleich des Sestons im freien Wasser mit den fixierten Sinkstoffen in Erscheinung, bzw. jahreszeitlich beim Vergleich der beiden Sinkstoffarten untereinander. Bei den Proteinen ist zu berücksichtigen, daß ein Abbau von Substratproteinen einhergeht mit dem Aufbau von Saprophytenprotein, so daß in der Bilanz die Abbauraten niedriger liegt, als es zeitweilig der Realität entspricht. Dies gilt vor allem für die Werte in 20 m, da hier eine Anreicherung von Saprophyten, die sich in einem geringfügig erhöhten C_{EW} -Anteil am Gesamt-C ausdrückt, stattfindet.

Aufgrund der geringen Wassertiefe im Untersuchungsgebiet läßt sich in den Sinkstoffen das von HANDA u. YANAGI (1969) für den Nordpazifik beschriebene Verschwinden der wasserlöslichen Kohlenhydrat-Fraktion nicht nachweisen. (Die Autoren stellten diesen Effekt erst unterhalb von 50 m Tiefe fest). Dies ist insofern von Bedeutung, als die bei Boknis Eck beobachtbare Anreicherung von Kohlenhydraten auf einem immer noch relativ hohen Oxidationspotential-Niveau stattfindet, was der Möglichkeit, sedimentierte Kohlenhydrate als Substrat zu nutzen, gleichkommt. Dies ist sicherlich ein wichtiges Faktum für die ökotrophische Grundlage der Benthosorganismen.

Ebenfalls wichtig ist die Tatsache, daß die autochthon in der Wassersäule und im Sediment stattfindenden Humifizierungsprozesse sehr langsam vor sich gehen und nur ein geringer Anteil der sedimentierenden organischen Substanz in schwer abbaubaren Verbindungen festgelegt wird. So liegt der prozentuale Anteil des C_{HA} an der Sedimentoberfläche bei ca. 24% (Tab. 1) und der Anteil der gesamten organischen Substanz am Trockengewicht bei ca. 10% (HENDRIKSON (1975)). Ein relativ hoher Anteil abbaubarer Verbindungen wird demnach im Sediment akkumuliert, bzw. gelangt bei starken Wasserbewegungen in resuspendierter Form nochmals in den Stoffkreislauf in der Wassersäule.

Biodetritus repräsentiert unter diesen Aspekten sehr unterschiedliche Oxidationspotentiale, — besonders, wenn man die jahreszeitlichen Veränderungen betrachtet. Daher läßt sich nur bedingt eine Typisierung von Biodetritus in einem konkreten Ökosystem durchführen, die allerdings mehr einer 'Abwandlungsrichtung' als einer Definition im herkömmlichen Sinn gleichkommt. Daß die Typisierung der Realität entspricht, kann man aus der Gleichartigkeit der Abbauprozesse im freien Wasser und in den Sinkstoff-Fallen sowie aus Labor-Abbauversuchen (HENDRIKSON (1975)) folgern.

Danach müßte Biodetritus gegenüber dem gesamten Seston im Ökosystem bei Boknis Eck durch einen hohen Kohlenhydrat- und einen geringen Lipid-Anteil charakterisiert sein sowie durch einen geringfügig erhöhten Anteil an wasserlöslichen Kohlenhydraten. Der Protein-Anteil hängt demgegenüber bereits stark von der Saprophytenbesiedlung ab, allerdings sollte im stabilisierten Zustand eine Erniedrigung zu erwarten sein. Der Anteil an Humussäuren hingegen sollte erhöht sein.

Betrachtet man die jahreszeitlichen Veränderungen der Oxidationspotentiale der C-Komponenten, so kann man grob sagen, daß im Jahresgang eine Abnahme des Potentials von der lipid- und proteinreichen Frühjahrsblüte über die kohlenhydratreichen Ceratien-Populationen bis hin zum stark abgebauten, Detritus-reichen Seston im Winter zu verzeichnen ist. Die Frühjahrsblüte verbraucht die in der winterlichen Remineralisation freigesetzten Nährstoffe und kurbelt wieder einen neuen Umlauf des Zyklus an. Dies entspricht auch der 'klassischen' Vorstellung des Phytoplanktonjahrganges im borealen Bereich. Konkret spricht allerdings einiges dafür, daß der beschriebene Zyklus mehrfach innerhalb eines Jahres abläuft, also nach jeder Blüte auftritt. Dabei kann dann das Oxidationspotential im Sommer höher liegen als z. B. während der Frühjahrsblüte, was auch 1973 der Fall war (v. BODUNGEN (1975)). Im Ökosystem ist demnach die Höhe des Oxidationspotentials nicht an bestimmte Stoffklassen gebunden, sondern wird durch hydrographische Bedingungen (u.a. Wasserbewegungen und Temperatur) wesentlich beeinflußt. Beide Faktoren wirken auf die Geschwindigkeit der Remineralisation, welche wiederum die Konzentration der zur Verfügung stehenden Nährstoffe regelt. Dem Biodetritus kommt unter diesem Aspekt die Funktion zu, die bei den Abbauprozessen freigesetzten organischen Verbindungen zeitlich begrenzt zu binden, wobei sich das Oxidationspotential des Biodetritus aufgrund des Aufbaus von Biomasse im Mikroorganismen erhöhen kann.

Während bisher Abbauprozesse und Abbauraten überwiegend als Strukturen des Stoffkreislaufes organischer Substanz behandelt worden sind, soll nun auf den funktionellen Aspekt der Abbauprozesse eingegangen werden.

Verschiedentlich ist auf eine 'Pufferwirkung' toter organischer Substanz in Form von Biodetritus hingewiesen worden (SAUNDERS (1972)). Damit ist ein energetischer 'Puffer' gemeint, in dem Sinn, daß die Energie in den biologischen Oxidationen der Abbauprozesse in Form von 'Biodetritus' (tote partikuläre Substanz mit abbauender Mikroflora und -fauna) begrenzt gespeichert wird, was z. B. in der Nahrungskette zu einer besseren Ausnutzung der Energie der einzelnen Trophiestufen führen kann (PARSONS (1963)). Es handelt sich also nicht um einen Puffer im chemischen Sinn, zumal sich Biodetritus hier auf partikuläres Material bezieht.

Im Grunde handelt es sich um ein Reservoir von Energie, die im Biodetritus in einem Fließgleichgewicht vorliegt.

Die Kapazität eines solchen Reservoirs hängt ab von der zugeführten C-Menge (oder Energie) und der Abbaurate des Reservoirs, wobei letztere den Abbau aufgrund von Remineralisation sowie von Wegfraß umfassen kann. Drückt man die Kapazität als

Anteil eines 'standing stock' an C oder als Anteil einer Primärproduktion aus, so enthält man ein Maß für den Umfang an Nahrungsreserven, die potentiellen Fressern zur Verfügung stehen.

Zur Berechnung dieser Kapazität kann man einen Ansatz von OLSON (1963) heranziehen. Dieser ist nochmals bei PARSONS und TAKAHASHI (1973) diskutiert (S. 135 ff.).

Danach läßt sich der 'standing stock' des Biodetritus (in C) ausdrücken als $X = \frac{L}{K} (1 - e^{-kt})$. (X = 'standing stock'; L = kontinuierlicher Input; k = konstante Abbaurrate für den Zeitraum t).

Der Ansatz gilt, wenn ein kontinuierlicher Input, der sich in einer Akkumulation von organischer Substanz äußert, festzustellen ist. Die im Ansatz enthaltene Kinetik beschreibt nicht den starken Abbau zu Beginn von Abbauprozessen, wo in relativ kurzer Zeit ein hoher Verlust organischer Substanz stattfindet (also etwa für die autolytischen Prozesse bei absterbendem Plankton). Der Ansatz gilt also strenggenommen nur, wenn eine Zeit bis zur Stabilisation der Abbauprozesse verstrichen ist.

Unter diesen Voraussetzungen kann man es vertreten, für L die Sedimentationsrate, die sich aus den fixierten Sinkstoff-Fallen-Daten ergibt, einzusetzen. Zumindest in 20 m kann man ferner damit rechnen, daß ausreichend stabilisiertes Material in die Fallen gelangt. Für k kann die Abbaurrate aus den Sinkstoff-Fallen eingesetzt werden. Eine Akkumulation von organischem Material ist bei Boknis Eck ebenfalls vorhanden.

Für $t \geq 10$ bei $k = 0.2$ (durchschnittliche Abbaurrate beträgt ca. 20%, durchschnittliche Expositionszeit 19 Tage) kann die oben angegebene Gleichung ohne allzu große Fehler vereinfacht werden zu $X_{ss} = \frac{L}{K}$. Dies ist zudem die Form der Gleichung für ein Fließgleichgewicht, wo Input (L) und Abbaurrate (k) sich gerade die Waage halten. X_{ss} kann somit als Kapazität des Reservoirs an Biodetritus aufgefaßt werden.

In Tabelle 5 sind die einzelnen Parameter der Gleichung für beide Tiefen aufgeführt. Die Daten für die Primärproduktion, aufgeliedert nach Jahreszeiten, sind bei v. BODUNGEN (1975) entnommen.

Als 'standing stock' von Biodetritus wurden die jahreszeitlich unterschiedlichen Anteile an Detritus am Seston-C eingesetzt. (Dabei: Detritus als: ((Gesamt-C) - (Phytoplankton-C)) SMETACEK (1975); Seston-C = 5000 mg C m⁻² als über die Wassersäule integrierter Jahresdurchschnittswert (v. BODUNGEN (1975)).

Der Unterschied zwischen Jahresdurchschnittswerten und den Mittelwerten aus den Werten der einzelnen Jahreszeiten ergibt sich daraus, daß bei den Werten für die Zeit vom 26. 11. bis zum 28. 2. der 13. 12. wegen des hohen Anteils resuspendierten Materials herausgenommen wurde. In 20 m kann aus denselben Gründen kein Wert für den Winter angegeben werden.

Es zeigt sich, daß das Volumen des Reservoirs an Biodetritus im Winter einen maximalen Wert einnimmt und minimale Werte im Frühjahr (10 m) und im Sommer (20 m) aufweist, wenn man den Anteil am 'standing stock' des Biodetritus betrachtet. Auf die Primärproduktion bezogen liegt in beiden Tiefen der niedrigste Wert im Sommer. In der für potentielle Konsumenten wohl aktivsten Zeit ist die Kapazität des Reservoirs an Biodetritus demnach am geringsten. Nach der Herbstblüte und im Winter kommt dem Biodetritus die Funktion zu, die bei Abbauprozessen freigesetzten organischen Verbindungen partikulär in Mikroorganismen zu binden, bevor die im weiteren Verlauf

der Abbauprozesse remineralisierten Stoffe in Sukzessionen von (relativ hochenergetischen) Phytoplanktonpopulationen aufgefangen werden können.

Dies soll allerdings nicht heißen, daß im Frühjahr und im Sommer dem Biodetritus keine Funktion zukäme. Vielmehr ist aufgrund der hohen Abbauraten die 'turn-over'-Zeit erniedrigt, so daß der Biodetritus im 'standing stock' an Seston weniger in Erscheinung treten kann.

Zur Berechnung der 'turn-over'-Zeit kann die oben angegebene Kinetik ebenfalls benutzt werden. Danach beträgt die 'turn-over'-Zeit $3/k$ (die Zeit, in der der Gleichgewichtszustand X_{ss} zu 95% erreicht ist; siehe dazu SEKI et al. (1968) und OLSON (1963)). Im Jahresdurchschnitt ergibt sich ein Wert von 15 Tagen (10 m).

Entsprechend den jahreszeitlich unterschiedlichen Abbauraten ergeben sich mit der beschriebenen Kinetik 'turn-over'-Zeiten von 5 bis zu 27 Tagen (Tab. 6). In 20 m sind die Werte für den Winter jedoch nicht enthalten (s. o.). Verwendet man daher, um das Bild abzurunden, noch den Wert für die jahresdurchschnittliche Abbaurate in 20 m ($k = 0,087$), so erhält man einen Wert von 35 Tagen. Die gefundenen 'turn-over'-Zeiten liegen damit etwas unter den von v. BODUNGEN (1975) angegebenen Remineralisationszeiten (2–7 Wochen), die aus den zeitlichen Abständen, in denen die Phytoplanktonblüten 1973 aufeinander folgten, geschätzt wurden.

Tabelle 6
'turn-over'-Zeiten für Biodetritus in Tagen

| | 10 m | 20 m |
|--------------------------------|------|------|
| Frühjahr 73 7. 3.—6. 6. | 5 | 27 |
| Sommer 73 7. 6.—30. 8. | 9 | 6 |
| Herbst 73 1. 9.—26. 11. | 24 | 14 |
| Winter 73/74 27. 11.—28. 2. | 21 | — |
| Frühjahr 74 1. 3.—5. 4. | 18 | 21 |
| Jahresdurchschnitt | 15 | 35 |

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß dem Biodetritus im Ökosystem bei Boknis Eck eine stabilisierende Funktion zukommt, in dem Sinne, daß das System bei Belastung von außen (z. B. bei Zuführung von Energie in Form organisch-eutrophierender Verschmutzung) zeitweilig nur langsamen Veränderungen unterworfen ist, da ein Teil der zugeführten Energie im Biodetritus festgelegt werden kann. Dafür spricht die im Jahresdurchschnitt verhältnismäßig hohe Kapazität des Reservoirs an Biodetritus, der eine Pufferfunktion zukommt. Dies läßt sich aber bereits für den Sommer nicht mehr aufrechterhalten, wo sehr hohe Abbauraten und damit niedrige 'turn-over'-Zeiten sowie eine geringe Kapazität des Reservoirs an Biodetritus berechnet wurden.

Wenn man von daher auch geteilter Meinung darüber sein kann, ob im Untersuchungsgebiet aufgrund der vorliegenden (noch sehr wenigen) Daten eine Eutrophierung

nachgewiesen werden kann, so sollte man sich — was viel wichtiger ist — vor Augen führen, daß die der Eutrophierung zugrunde liegenden Prozesse zeitlich exponentiellen Funktionen folgen und die Situation sich damit sehr schnell verschlechtern kann.

Im Sommer können die hohen Abbauraten, die mit starker Sauerstoffzehrung verbunden sind, insbesondere dann, wenn aufgrund hydrographischer Bedingungen die Sauerstoffzufuhr erschwert wird, kritische Werte erreichen. Fischsterben in den letzten Jahren, z. B. in der Kieler Förde gegen Ende August, sind als alarmierende Folgen aufzufassen.

Literaturverzeichnis

- v. BODUNGEN, B. (1975): Der Jahresgang der Nährsalze und der Primärproduktion des Planktons in der Kieler Bucht unter Berücksichtigung der Hydrographie. Dissertation Universität Kiel, 116 S.
- v. BRÖCKEL, K. (1975): Der Energiefluß im pelagischen Ökosystem vor Boknis Eck (Westliche Ostsee). Dissertation Universität Kiel, 96 S.
- DARNELL, R. (1967): Organic detritus in relation to the estuarine ecosystem, 376—382. In: LAUFF, G. H. (Ed.), Estuaries, VI. Nutrients and biological production. AAAS. Publ. 83.
- DUBIOS, M.; K. A. GILLES; J. K. HAMILTON; P. A. REBERS and F. SMITH (1956): Colorimetric method for determination of sugar and related substances. *Analyt. Chem.* **28**, 350—356.
- FOLCH, J.; M. LEES and G. H. SLOANE-STANLEY (1957): A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* **226**, 497—509.
- HANDA, H. (1967): The distribution of the dissolved and the particulate carbohydrates in the Kuroshio and its adjacent areas. *J. Oceanogr. Soc. Japan* **23**, 115—123.
- HANDA, N. and K. YANAGI (1969): Studies on water-extractable carbohydrate in particulate matter from Northwest Pacific Ocean. *Mar. Biol.* **4**, 197—207.
- HENDRIKSON, P. (1975): Auf- und Abbauprozesse partikulärer organischer Substanz anhand von Seston- und Sinkstoffanalysen (7. 3. 73—5. 4. 74 in der Westlichen Ostsee bei Boknis Eck). Dissertation Universität Kiel, 160 S.
- KREY, J. (1961): Der Detritus im Meere. *J. Cons. Intern. Expl. Mer*, **26**, 263—280.
- LENHARD, G. (1962): A study of methods for the classification of bottom deposits of natural waters. *Hydrobiologia* **20**, 223—240.
- LENZ, J. (1974): Untersuchung zum Nahrungsgefüge im Pelagial der Kieler Bucht. Habilitationsschrift Universität Kiel, 144 S.
- NEWELL, R. (1965): The role of detritus in the nutrition of two marine deposit feeders, the prosobranch *Hydrobia ulva* and the bivalve *Macoma baltica*. *Proc. Zool. Soc. London* **144**, 25—45.
- ODUM, E. P. and M. DE LA CRUZ (1963): Detritus as a major component of ecosystems. *A.I.B.S. Bull.* **13**, 39—40.

- OLSON, J. S. (1963): Energy storage and the balance of producers and decomposers in ecological systems. *Ecology* **44**, 322—331.
- OTSUKI, A. and T. HANYA (1967): Some precursors of humic acid in recent lake sediment suggested by infrared spectra. *Geochim. Cosmochim. Acta* **31**, 1505—1515.
- PARSONS, T. R. (1963): Suspended organic matter in sea water. *Progr. in Oceanogr.* **1**, 205—239.
- PARSONS, T. R. and M. TAKAHASHI (1973): Biological oceanographic processes. 186 S., Pergamon Press, Oxford.
- PETERS, D. and W. J. VAN SLYKE (1964): Quantitative clinical chemistry, Vol 1., S. 3; 2. Auflage, Williams & Wilkins, Baltimore.
- POVOLEDO, D. (1972): Some model experiments on detritus formation and on some possible functions of suspended and deposited lake organic matter. 485—523. In: MELCHIORRI-SANTOLINI, U. & J. W. HOPTON (Eds.): Detritus and its role in aquatic ecosystems. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* **29**, Suppl.
- RILEY, G. A. (1970): Particulate organic matter in sea water. *Adv. mar. Biol.* **8**, 1—118.
- SACHS, H. (1972): Statistische Auswertungsmethoden. 520 S., Springer-Verlag, Berlin.
- SAUNDERS, G. W. (1972b): Summary of the general conclusions of the symposium, 533—540. In: MELCHIORRI-SANTOLINI, U. & J. W. HOPTON (Eds.), Detritus and its role in aquatic ecosystems. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* **29**, Suppl.
- SEKI, H.; J. SKJELDING and T. R. PARSONS (1968): Observations on the decomposition of a marine sediment. *Limnol. Oceanogr.* **13**, 440—447.
- SMETACEK, V. (1975): Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Dissertation Universität Kiel, 151 S.
- ZEITZSCHEL, B. (1965): Zur Sedimentation von Seston, eine produktionsbiologische Untersuchung von Sinkstoffen und Sedimenten der westlichen und mittleren Ostsee. *Kieler Meeresforsch.* **21**, 55—80.
- ZÖLLNER, N. und K. KIRSCH (1962): Über die quantitative Bestimmung von Lipoiden (Mikromethode) mittels der vielen Lipoiden (allen bekannten Plasma-Lipoiden). gemeinsamen Sulfo-phospho-vanillin-Reaktion. *Z. ges. exp. Med.* **135**, 545-561.