

Berichte
aus dem
Institut für Meereskunde
an der
Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
Nr. 210

Der Einfluß der Bioturbation auf den Transport
gelöster Stoffe im Porenwasser

The Impact of Bioturbation on the Transport of
Dissolved Substances in Pore Water

DOI 10.3289/IFM-BER - 210

von
Jarmila Kitlar

Überarbeitete Fassung einer Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Kiel, 1991.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden die bioturbaten Aktivitäten benthischer Makrofaunaarten an zwei Stationen in der südlichen Dt. Bucht ("Schlickgrund" und "Schlicksandgrund") und an einzelnen Nereis diversicolor quantifiziert. Die hierfür verwendeten Bioturbationskoeffizienten (K_{BIO}) ergaben sich durch den Vergleich des molekularen Sediment-Diffusionskoeffizienten ohne Faunaaktivität, mit den "effektiven" Sediment-Diffusionskoeffizienten mit aktiver Fauna. Für die Bestimmung wurde der chemisch inerte und stabile Bromid-Tracer verwendet.

Mit einem Diffusionsmodell war es möglich, ein Tiefenprofil gelöster Stoffe im Porenwasser innerhalb der bioturbierten Schicht zu beschreiben und genauer aufzulösen. Das Diffusionsmodell wurde auf seine variablen Faktoren hin getestet. Die Überprüfung ergab zufriedenstellende Ergebnisse. Weiterhin wurde der Empfindlichkeitsbereich der simulierten D_{EFF} eingegrenzt.

Die Aktivitäten auf der makrofaunareichen Station "Schlicksandgrund" wurden vorwiegend von Callianassa subterranea, Lanice conchilega, Nephtys spec. und Echinocardium cordatum bestimmt.

Die Transportaktivität im Porenwasser, über die Sedimentsäule gemittelt, kann mit einem K_{BIO} von 8 beschrieben werden. Dabei liegen die größten K_{BIO} von ca. 20 in 4 cm Sedimenttiefe vor. Dies war gleichzeitig die Hauptaufenthaltstiefe der Makrofauna. Es liegen keine ausgeprägten saisonalen Unterschiede vor.

In einer Streßsituation mit Sauerstoffmangel im Bodenwasser (ca. 30 % Sättigung) wurde ein K_{BIO} von 20-22 für die Sedimentsäule (0-10 cm) erreicht.

Auf der Vergleichsstation "Schlickgrund" dagegen wurde entsprechend der hypoxischen Bedingungen keine Makrofauna in den Sedimentkernen angetroffen. Dies spiegelte dort auch der nur leicht über die molekulare Diffusion hinaus erhöhte K_{BIO} wider.

Eine räumliche Heterogenität von Transportprozessen wurde durch die Untersuchung im unmittelbaren Bautenbereich von Callianassa subterranea und Lanice conchilega deutlich ("Schlicksandgrund"). Beide Arten besitzen ähnliche Transportmuster gelöster Stoffe im Porenwasser. Die Transporte finden nur im Bereich der

permanenten Bauten statt. Das Aktivitätsmaximum in 4 cm Sedimenttiefe liegt im Bereich des Zusammenflusses mehrerer Bauten, wo sich innerhalb der Hauptaufenthaltstiefe die Irrigationsflüsse addieren.

Ein anderes Transportmuster verursachten die Aktivitäten von Nereis diversicolor im künstlichen Sediment. Die größten Transportraten im Porenwasser lagen in der Nähe der Sediment/Wasser-Grenzfläche. Diese sind auf die kombinierte permanente und temporäre Struktur der Bauten zurückzuführen.

Aus den Untersuchungen ergibt sich, daß ähnliche Bautenstrukturen, trotz unterschiedlicher Lebensweise der Makrofauna, ähnliche Transportmuster aufweisen.

Irrigationsaktivitäten innerhalb permanenter Bautenstrukturen (Callianassa subterranea, Lanice conchilega) beeinflussen das Porenwasser im Sediment ausschließlich in der Hauptaufenthaltstiefe der Makrofauna. Die Aktivitäten in temporären Bautenstrukturen (Nephtys spec.) beeinflussen dagegen das Porenwasser im gesamten oberen Sedimentbereich bis hin zur Sediment/Wasser-Grenzfläche.

Abstract

Bioturbative activities by benthic macrofaunal species were quantified at two stations in the southern German Bight/North Sea ("Schlickgrund" and "Schlicksandgrund") and on single Nereis diversicolor individuals. The bioturbation coefficient (K_{Bio}) used was calculated by comparison of the molecular sediment diffusion coefficient (without faunal activity) with the "effective" sediment diffusion coefficient D_{EFF} (which includes faunal activity). The investigations were made using bromide as a chemically inert and stable tracer.

By means of a diffusion model depth profiles of dissolved substances in pore water were simulated, yielding vertical profiles of high resolution within the bioturbative zone. The diffusion model was tested on the basis of its variable factors, giving satisfactory results. Additionally, it was possible to narrow the range of sensitivity of the simulated D_{EFF} .

Activities at the station "Schlicksandgrund", which was rich in macrofauna, were attributed to Callianassa subterranea, Lanice conchilega, Nephtys spec., and Echinocardium cordatum.

Transport activity in pore water averaged over the sediment column (0-10 cm), could be quantified by a K_{B10} of 8. Highest K_{B10} values of about 20 were found in 4 cm sediment depth. This depth corresponded with the main residence zone of the macrofauna. No significant seasonal differences were found.

During a hypoxic situation in bottom water (about 30 % saturation) the K_{B10} amounted to 20-22 within the upper 10 cm of sediment.

These results were compared with those from the station "Schlickgrund" where, because of anoxic conditions, no macrofauna was found in sediment cores. This was reflected in the slight increase of K_{B10} over the value of molecular sediment diffusion.

Spatial heterogeneity in transport processes was investigated surrounding to burrows of Callianassa subterranea and Lanice conchilega ("Schlicksandgrund"). Both species showed a similar pattern in the transport of dissolved substances. This transport occurs only within permanent burrows, with maximal activity within the main residence zone of animals in 4 cm. This effect is due to the summative irrigation flux of several burrows at this depth.

Another transport pattern was caused by the activity of Nereis diversicolor in artificial sediment, whereby the highest transport rates in pore water were found near the sediment/water interface. This effect is due to the combined structure of permanent and temporary burrows.

From these results it is concluded that structurally similar burrows show similar transport patterns in pore water despite the different behavior of their macrofaunal inhabitants.

Irrigation activities within permanent burrows (Callianassa subterranea and Lanice conchilega) influence pore water only within the main macrofaunal residence zone, i.e. in sediment. Activities within temporary burrows (Nephtys spec.) influence pore water in the upper sediment zone related to the sediment/water interface.

Danksagung

Diese Arbeit wurde ermöglicht durch finanzielle Unterstützung im Rahmen des Projektes "Biomechanische Einwirkungen auf die Konzentration von Schad- und Nährstoffen im Meeressediment" durch das Bundesministerium für Forschung und Technologie. Herrn Dr. G. Graf und Prof. Dr. S. Gerlach danke ich für die wertvollen Hilfen und Anregungen auch über den Rahmen des Projektes hinaus.

Besonders Wolfgang Queisser gilt neben den Kollegen Stefan Forster und Michael Teucher mein Dank für die gute Zusammenarbeit und Hilfestellung in konstruktiven und anregenden Gesprächen, die zur Fertigstellung dieser Arbeit beigetragen haben. Stefan danke ich herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Für die große Hilfsbereitschaft möchte ich mich bei Annegret, Ina, Marita, Sabine, Silke, Wiebke, Bernhard, Knut, Martin, Peter und nicht zuletzt bei den Mannschaften von FK "Littorina" FS "Gauss" und FS "Poseidon" bedanken.

Einen herzlichen Dank allen Kolleginnen und Kollegen und vor allem den Freunden, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
1. Einleitung	1
2. Material und Methoden	3
2.1. Beschreibung der Stationen und Probenbearbeitung .	3
2.1.1. Untersuchungsgebiete	3
2.1.2. Probennahme	5
2.1.3. Hälterung und Behandlung der Sedimentproben	6
2.1.4. Probenbearbeitung.....	6
2.2. Beschreibung der Experimente.....	8
2.2.1. Flüssigkeitstracer	8
2.2.2. Auswertung und Berechnung mit dem Diffusionsmodell	8
2.2.3. Tracerexperimente.....	13
2.2.3.1. Zeitserie.....	13
2.2.3.2. <u>Callianassa</u> -und <u>Lanice</u> -Bauten	14
2.2.3.3. Simulation einer Sauerstoffmangelsituation.....	14
2.2.3.4. Temperaturabhängigkeit der Bioturbationsleistung von <u>Nereis diversicolor</u>	15
2.3. Nährsalzuntersuchungen im Porenwasser.....	17
3. Ergebnisse	19
3.1. Simulation von Bromidkonzentrationen im Porenwas- ser mittels tiefenabhängiger Veränderung der Se- diment-Diffusionskoeffizienten.....	19
3.2. Modelltest.....	20
3.2.1. Veränderung von Sediment-Diffusionskoeffizienten..	20
3.2.2. Abschätzung der Experimentdauer mit dem Modell....	24
3.2.3. Tracer-Akkumulation.....	25
3.2.4. Der Einfluß von Porositätsprofilen.....	26
3.2.5. Bedeutung der Höhe der Wassersäule.....	28

Inhaltsverzeichnis

3.3.	Porositäten.....	29
3.4.	Verlauf der Tracerkonzentration im Kontaktwasser..	31
3.5.	Molekulare Sediment-Diffusionskoeffizienten.....	32
3.6.	"Effektive" Sediment-Diffusionskoeffizienten und Bioturbation.....	34
3.6.1.	Bioturbation auf der Station "Schlickgrund".....	35
3.6.2.	Bioturbation auf der Station "Schlicksandgrund"...	37
3.6.2.1.	Zeitserie.....	37
3.6.2.2.	Saisonalität der Bioturbation	40
3.6.2.3.	<u>Callianassa</u> -und <u>Lanice</u> -Bauten.....	45
3.6.2.4.	Simulation einer Sauerstoffmangelsituation	49
3.7.	Temperaturabhängigkeit der Bioturbationsleistung von <u>Nereis diversicolor</u>	53
3.8.	Nährsalzuntersuchungen im Porenwasser.....	59
4.	Diskussion	65
4.1.	Das Modell.....	65
4.2.	Methodische Einflüsse.....	72
4.3.	Sediment-Diffusionskoeffizienten	75
4.3.1.	Bioturbation in der südlichen Deutschen Bucht.....	79
4.3.2.	Bioturbationsleistung von <u>Nereis diversicolor</u>	92
4.3.3.	Der Einfluß der Bautenstrukturen auf die Trans- portprozesse im Porenwasser.....	95
5.	Literatur	

1. Einleitung

Gelöste Stoffe im Porenwasser unterliegen zwei unterschiedlichen Transportprozessen. Die Diffusion stellt den Transport gelöster Stoffe (Ionen, Moleküle) dar, der entlang von Konzentrationsgradienten und in Abhängigkeit vom Konzentrationsgefälle verläuft (Lerman, 1975). Dagegen wird mit dem Advektivfluß das Wasser transportiert. Beide Prozesse werden durch physikalische Faktoren, wie Wellenbewegung und Stürme, und durch biologische Faktoren, die die Wasserflüsse erhöhen oder erniedrigen können, beeinflusst (Rhoads et al., 1977, Berner, 1976).

Die durch die Lebewesen verursachten Vermischungsprozesse im Sediment faßt man unter dem Begriff Bioturbation zusammen. Der bioturbate Einfluß ist wirksam als Wasseraustausch bei der Ventilation der Infauna (Irrigation) (Aller, 1977) und als ein gesteigerter Partikel- und Flüssigkeitstransport an der Grenzfläche Sediment/Wasser und im Sediment (Rhoads and Young, 1970, Gray, 1974, Young and Rhoads, 1971, Rhoads, 1974). Hüttel (1988) machte auf den großen Einfluß der Fauna auf die Porenwasserzusammensetzung aufmerksam. Darüberhinaus liegt die Bedeutung des biogenen Stofftransportes für küstennahe Flachwasserökosysteme in der beträchtlichen Abbauaktivität der Mikroorganismen und der daraus folgenden Remineralisierung der Nährstoffe sowie einem verstärkten Materialaustausch (Reimers und Kölmel, 1976). Der unterhalb der Sedimentoberfläche stattfindende Abbau organischen Materials und die Rückführung der Remineralisierungsprodukte in die Wassersäule ist dort für die Phytoplanktonproduktion von größter Bedeutung (Suess, 1976, v. Bodungen, 1975).

Die Stofftransporte können anhand von Flüssen der gelösten Stoffe im Porenwasser beschrieben werden (Hammond et al., 1975, Goldhaber et al., 1977, Aller, 1980, Luedtke und Bender, 1979, McCaffrey et al. 1980). Dabei werden die Austauschvorgänge im Porenwasser mittels einer Tracersubstanz ermittelt. Aus Tracerprofilen können mit Hilfe mathematischer Modelle die Tracer-

Einleitung

flüsse mit einem Diffusionskoeffizienten quantifiziert werden. Eine übliche Bezeichnung für die bioturbate Transportvergrößerung über die molekulare Diffusion (D_s) hinaus, d.h. ohne Tieraktivität, ist der "effektive" Diffusionskoeffizient (D_{EFF}) oder auch "apparent diffusion coefficient" genannt. Aus dem Vergleich der beiden Koeffizienten ergibt sich das Maß des Bioturbationskoeffizienten ($K_{BIO} = D_{EFF}/D_s$) für die Transportleistung der Tiere (Dicke, 1986, Kitlar, 1988, Balzer, 1989).

Aufbauend auf eine Untersuchung der Aktivitäten einzelner Makrofaunaarten in faunafreiem Sediment der Ostsee (Kitlar, 1988), werden in vorliegender Arbeit Aktivitäten ganzer Makrofaunagemeinschaften und die innerhalb der Bauten von Callianassa subterranea und Lanice conchilega sowie von Einzelindividuen der Art Nereis diversicolor untersucht. Für die Erfassung der Tieraktivitäten eignet sich der Bromid-Tracer (Aller, 1983, Dicke, 1986, Kitlar, 1988, Balzer, 1989).

Die Transporte des Bromid-Tracers im Porenwasser sollen mit einem Diffusionsmodell beschrieben werden. Die Anforderungen an das Computermodell bestehen in einer hohen räumlichen und zeitlichen Auflösung der Transportprozesse im untersuchten Sedimentbereich. Dies gelingt durch die Einbeziehung von gemessenen Porositätsprofilen im Sediment. Darüberhinaus unterscheidet das verwendete Modell im Gegensatz zu anderen gängigen Modellen "effektive" Diffusionskoeffizienten in jedem gewünschten Horizont.

Im Rahmen des BMFT-Projektes "Biomechanische Einwirkungen auf die Konzentration von Schad- und Nährstoffen im Meeressediment" wurden in nachfolgender Untersuchung die Transportprozesse verschiedener Infaunaarten nach ihren Bautenstrukturen differenziert und nach speziellen Transportmustern betrachtet. Zusätzlich wird untersucht, wie die bioturbaten Aktivitäten im Sediment die Nährsalzflüsse beeinflussen.

2. Material und Methoden

2.1. Beschreibung der Stationen und Probenbearbeitung

2.1.1. Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen wurden in Zusammenarbeit mit der Technischen Universität Hamburg-Harburg in der südwestlichen Deutschen Bucht auf zwei Stationen mit unterschiedlicher Sedimentbeschaffenheit im "Schlicksandgrund" und "Schlickgrund" durchgeführt (Abb.1).

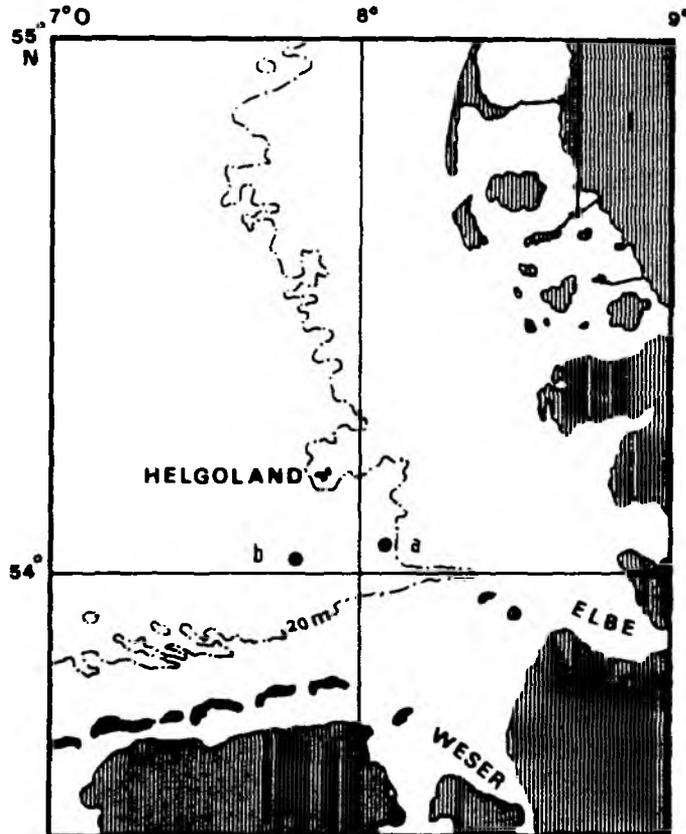


Abb.1: Lage der Untersuchungsstationen in der Deutschen Bucht
a: "Schlickgrund", b: "Schlicksandgrund"

Material und Methoden

Die Station "Schlicksandgrund" befindet sich ca. 10 sm südwestlich von Helgoland bei 54°01'N; 07°49'E. Die Wassertiefe beträgt 35 m. Das Mischsediment hat folgende Korngrößenzusammensetzung: 0,7 % mit 500-1000 µm, 5,5 % mit 250-500 µm, 52,0 % mit 125-250 µm, 19,3 % mit 63-125 µm, 21,8 % sind 63 µm und kleiner. Der Wassergehalt beträgt ca. 50 V%. Diese Station ist reich an Makrofauna. Die Fauna dieser Station wurde bereits von verschiedenen Autorinnen und Autoren untersucht: Dörjes (1986), Stripp (1969), Rachor (1976) und Salzwedel et al. (1985).

Die Station "Schlickgrund" liegt ca. 10 sm südöstlich von Helgoland bei 54°03'N; 8°05'E. Die Wassertiefe beträgt hier 23 m. Das feinsandige Schlicksediment hat einen hohen Silt- und Tonanteil (80 % ≤ 63 µm) und einen Wassergehalt von ca. 70 V%. Das Gebiet wird durch die Elbwasserfahne beeinflusst; diese sorgt für einen Zustrom von feinem, schlickigem Suspensionsmaterial (Eisma und Irion, 1988, Hertweck, 1983). Hinzu kommt, daß die Station extrem arm an Makrofauna ist.

Temperatur -und Salinitätsprofile wurden an beiden Stationen von Oktober 1988 bis Juni 1990 beobachtet. Lediglich an zwei Terminen lag eine Temperatur- und Salzgehaltschichtung vor (Oktober 1988 und Juni 1990). An allen übrigen Probennahmeterminen wurde eine vollständige Durchmischung der Wassersäule beobachtet. Dies ist mit den hier vorherrschenden starken Tidenströmen, die mehr als 1 ms^{-1} erreichen, in Zusammenhang zu bringen.

2.1.2. Probennahme

Im Rahmen des Projektes fanden ca. vierteljährlich Ausfahrten zu den Stationen mit den Forschungsschiffen "Gauss", "Littorina" und "Poseidon" statt. Die Probennahme für die vorliegende Arbeit erfolgte im Zeitraum von Oktober 1988 bis Mai 1990.

Mit einem Groß-Kastengreifer (50*50 cm; Eindringtiefe ca. 40 cm) wurden mittels eines Einsatzes für 4 Plexiglas-Stechrohre (Innendurchmesser = 20 cm, Länge = 45 cm) Sedimentkerne an Bord gebracht. Mit dem modifizierten "Multicorer" (Barnett et al., 1984) konnten 8 Sedimentkerne (Innendurchmesser = 10 cm, Länge = 60 cm) gewonnen werden. Verwendet wurden nur Kastengreiferproben mit ungestörter und möglichst ebener Sedimentoberfläche. Die Plexiglasrohre waren ca. zur Hälfte mit Sediment gefüllt und wurden mit Delrindeckeln und -böden verschlossen. Da die Probenkerne über dem Sediment Mischwasser aus der gesamten Wassersäule enthielten, wurde es sofort im Labor gegen Bodenwasser von der Station ausgetauscht. Die Bodenwasserentnahme erfolgte mittels einer Impellerpumpe (Jabsco) mittels eines Schlauchs aus der entsprechenden Wassertiefe. Unmittelbar nach der Probennahme wurden die Sedimentkerne belüftet und bei in situ Temperaturen in Kühltruhen gehältert. Für die quantitative Erfassung der Makrofauna wurden je Untersuchungstermin (Oktober 1988, Februar 1989, Juni 1989, August 1989 und Oktober 1989) 3 Großkastengreiferproben bis 15,0 cm Sedimenttiefe gesiebt (Maschenweite 1 mm). Die Makrofauna wurde in einem Fixierungsmittel, bestehend aus 3 % Kohrsolin und 0,4 % Formaldehyd (Brey, 1986), bis zum Bestimmen und Auszählen aufbewahrt.

2.1.3. Hälterung und Behandlung der Sedimentproben

Die gewonnenen Sedimentkerne wurden unmittelbar nach der Ausfahrt im Labor bearbeitet.

Die Hälterung erfolgte in Kühlanlagen (Größe: 200*78*78 cm) im Wasserbad bei der jeweils vorliegenden in situ Temperatur. Die Temperaturen lagen bei ständiger Temperaturüberwachung zwischen 5 °C (Februar 1989) und 16 °C (August 1989). Die Hälterungsanlage war mit einem Deckel abgedunkelt. In den Sedimentkernen wurde das überstehende Wasser mit einer Aquarienluftpumpe über Schläuche belüftet und gleichzeitig umgewälzt.

Für die Ermittlung der molekularen Diffusion und der Aktivitätsleistung ausgewählter Makrofaunaarten muß die Aktivität der ursprünglich im Sediment lebenden Organismen ausgeschlossen werden. Dazu wurde ein Teil der Probekerne ca. 40 Stunden in einer Kühltruhe bei Temperaturen von -18 °C tiefgefroren. Die Überprüfung auf überlebende Organismen hatte gezeigt, daß auch die Meiofauna bei dieser Behandlung abgetötet wird (Kitlar, 1988). Nach dem Auftauen wurden die Probekerne zusammen mit den unbehandelten Sedimentprobenkernen in der oben beschriebenen Anlage gehältert.

2.1.4. Probenbearbeitung

Die Sedimentkerne wurden vier Tage lang auf die Laborverhältnisse eingestellt. Danach erfolgte die Tracerzufuhr in das überstehende Wasser (s.2.2.1. "Flüssigkeitstracer"). Das Wasser wurde ständig umgewälzt, um Konzentrationsgradienten zu vermeiden. Gemessen wurde der Transport des Tracers aus der Wassersäule in das Porenwasser. Nach Tracerzugabe wurden bis zum Ende des Experiments regelmäßig Proben aus der Wassersäule entnommen, damit die Veränderung der Tracerkonzentration im Kontaktwasser erfaßt werden konnte.

Material und Methoden

Nach Beendigung der Experimente wurden die Sedimentkerne bis maximal 20 cm Tiefe in Scheiben geschnitten. Bis in eine Sedimenttiefe von 3,0 cm wurden die Horizonte mit einer Dicke von 0,5 cm gewonnen, in einer Tiefe von 3,0-10,0 cm mit 1,0 cm Dicke und darunter bis 20 cm Tiefe mit 2,0 cm Dicke. Das gut vermischte Sediment diente der Porositätsbestimmung und der Gewinnung des Porenwassers durch Zentrifugieren bei 4000 U/min.

Um Randeffekte zu vermeiden, wurden bei den einzelnen Horizonten Randstreifen von 1 cm Breite verworfen. Die Porosität wurde durch den Gewichtsverlust nach Trocknung bei ca. 60 °C ermittelt. Das Trockengewicht wurde vom Feuchtgewicht einer definierten Sedimentmenge subtrahiert und das Resultat auf Volumenprozent umgerechnet. Die Zentrifugation von schlickigen Sedimenten erfolgte in Polypropylen-Zentrifugengefäßen (10 cm³). Das sandige Sediment aus dem Experiment 2.2.4.6. wurde aufgrund der schlechten Komprimierbarkeit in speziell umgebauten Einsätzen zentrifugiert (Koeve, 1986). Hierbei wird das Porenwasser in einem Außengefäß gesammelt, nachdem es einen Filter passiert hat. Das Porenwasser wurde danach auf die Konzentration der Tracersubstanz untersucht.

Im Falle des Experiments 2.2.4.4. "Callianassa -und Lanice-Bauten" wurden aus den gewonnenen Sedimentscheiben Unterproben entnommen. Um die Lanice-Röhren bzw. um die Callianassa-Gänge herum wurde mittels einer Kunststoffröhre von 2,0 cm Durchmesser Sediment ausgestochen. Zum Vergleich wurde ein Sedimentprofil ohne sichtbare Bauten als Kontrolle entnommen.

Die, wie in 2.1.2. beschrieben, fixierten Makrofaunaproben wurden im Labor mit Leitungswasser gespült und unter dem Binokular aussortiert. Als Bestimmungsliteratur lagen Hartmann-Schröder (1971), Stresemann (1983), Ziegelmeier (1957), sowie unveröffentlichte Manuskripte von Frau Dr. L. Schütz (Kiel) vor.

2.2. Beschreibung der Experimente

2.2.1. Flüssigkeitstracer

Bei den Experimenten wurde als Tracersubstanz Natriumbromid mit Anfangskonzentrationen zwischen 1,2 und 2,0 g dm⁻³ verwendet. Das entspricht ca. der 50-fachen natürlichen Nordseewasserkonzentration an Bromid.

Die Bromidanalysen im Porenwasser wurden nach der Titrationsmethode von Kremling (1983) durchgeführt. Der prozentuale Meßfehler bei je 10 Vergleichsmessungen betrug für große Konzentrationen (1,57 g dm⁻³) 1 % und für niedrige Konzentrationen (0,07 g dm⁻³) 7,5 %. Aus dem Vergleich der Anfangs- und Endkonzentration des Tracers in der Wassersäule konnte unter Einbeziehung der Porosität, des Volumens jeder Sedimentscheibe und der Tracerkonzentration eine Gesamtwiederfundrate von 70-90 % nachgewiesen werden.

2.2.2. Auswertung und Berechnung mit dem Diffusionsmodell

Die quantitative Auswertung der Experimente wurde mit Hilfe eines Computerprogrammes (W.Koeve, Abt. Planktologie IfM Kiel) durchgeführt, das den Transport gelöster Stoffe im Porenwasser nachbildet. Wie in den Arbeiten von Aller (1978 a,b) und Dicke (1986) wird der Transport gelöster Stoffe ausgehend vom 1.Fick'schen Gesetz (1) als Diffusion beschrieben.

$$F = D \frac{dC}{dz} \quad (1)$$

F : Fluß (Menge Substanz pro Fläche und Zeit)
[mol m⁻²s⁻¹]

D : Diffusionskoeffizient [m²s⁻¹]

C : Konzentration [mol m⁻³]

z : Transportweg [m]

Diffusion ist ein spontan auftretender Vermischungsprozeß, der durch die Brown'sche Molekularbewegung angetrieben wird und stets in Richtung der niedrigeren Konzentration verläuft. Der Fluß ist dem Konzentrationsgefälle proportional. Der Diffusionskoeffizient aus Gleichung (1) gilt für das ungestörte flüssige Medium. Eine Anwendung auf das Porenwasser bedarf zweier wichtiger Modifikationen, da hier die Diffusion von Tortuosität und Porosität beeinflußt wird:

a) Tortuosität

Diffundiert ein Teilchen aus der Wassersäule in das Sediment, so erfährt es bei seiner Bewegung eine Behinderung durch die Anwesenheit fester Partikel. Den verlängerten Weg, den ein Teilchen dann zurücklegen muß, nennt man Tortuosität (Wegsamkeit) (Abb.2).

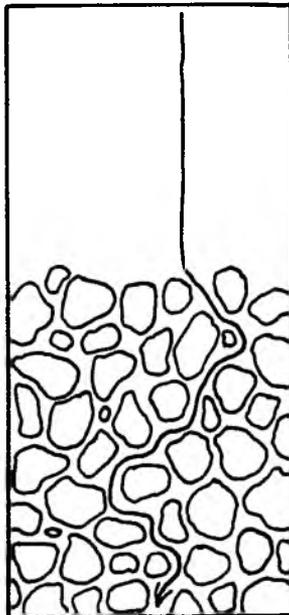


Abb.2: Tortuosität (⊙): der Pfeil beschreibt den Transportweg eines Moleküls durch das Wasser und im Sediment (nach Forster, 1985)

b) Porosität

Die Porosität ist der Anteil am Sedimentvolumen, der als Porenwasser für die Diffusion zur Verfügung steht. Porosität ist vom Sedimenttyp (Korngröße) und von der Sedimenttiefe (Kompaktheit) abhängig. Auf den beprobten Stationen nimmt die Porosität von der Oberfläche bis in 10 cm Sedimenttiefe um ca. 10 Volumenprozent ab. Aus diesem Grund wird der Wassergehalt jeder einzelnen Schicht berücksichtigt.

Unter Einbeziehung von Tortuosität und Porosität wird Gleichung (1) auf das Sediment anwendbar (v.Engelhardt 1960):

$$F = \phi \frac{1}{\theta^2} D \frac{dC}{dz} \quad (2)$$

D : Diffusionskoeffizient im Seewasser

ϕ : Porosität

θ : Tortuosität

Die Tortuosität wurde nicht direkt gemessen, sondern durch die folgende empirische Beziehung zwischen dem Diffusionskoeffizienten und dem Sedimentdiffusionskoeffizienten (D_s) ausgedrückt (Berner, 1971)

$$D_s = \frac{1}{\theta^2} D \quad (3)$$

Gleichung (3) in Gleichung (2) eingesetzt ergibt die Grundlage für die quantitative Berechnung der diffusionskontrollierten Tracerflüsse (Gleichung 4).

$$F = \phi D_s \frac{dC}{dz} \quad (4)$$

Material und Methoden

Der molekulare Sedimentdiffusionskoeffizient (D_s) kann rechnerisch über den molekularen Seewasserdiffusionskoeffizienten (D) ermittelt werden. D wird aus Li und Gregory, 1974 entnommen. Die Temperaturabhängigkeit von D lässt sich mit der Stokes-Einstein Beziehung (Gleichung 5) zwischen Temperatur und Viskosität beschreiben (Li und Gregory, 1974):

$$D(x \text{ } ^\circ\text{C}) = D(25 \text{ } ^\circ\text{C}) * (0.4566 + 0.0217 * x) \quad (5)$$

D = molekularer Seewasserdiffusionskoeffizient [$*10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$]
 x = Versuchstemperatur [$^\circ\text{C}$]

Die Umrechnung auf die Sedimenteigenschaften mittels Porosität und Tortuosität geschieht mit folgender Gleichung (6) für Porositäten kleiner 0.75 und mit Gleichung (7) für Porositäten größer 0.75, nach Lermann (1975):

$$D_s = D * \phi \quad (6)$$

$$D_s = D * \phi^2 \quad (7)$$

D_s = molekularer Sedimentdiffusionskoeffizient
 ϕ = Porosität

Das Computerprogramm rechnet nach Gleichung (4) durch Änderung (Erhöhung) des Diffusionskoeffizienten (D_s) und durch rechnerische Simulation der Tracertransporte. Dabei wird versucht, die im Experiment gefundenen Tracerprofile nachzubilden. Das hier verwendete Multibox-Modell berücksichtigt den tiefenabhängigen Verlauf der Porosität und lässt ebenfalls Änderungen des Diffusionskoeffizienten mit der Tiefe zu.

Ausgehend von den Bedingungen zu Beginn des Experimentes (Abb.3a) (sehr hohe Tracerkonzentrationen im Kontaktwasser, sehr niedrige, natürliche Konzentrationen im Porenwasser), werden in konstanten Zeitintervallen (i.d.R. 1 Stunde) die Tracerflüsse zwischen benachbarten Sedimentschichten berechnet (Abb.3a).

Am Ende eines jeden Zeitintervalles werden die Bromidmengen in den einzelnen Schichten mit den entsprechenden Flüssen verrechnet. Nach jedem Zeitintervall ergibt sich also ein neues Konzentrationsprofil (Abb.3b und c), das bei der Berechnung der Tracerflüsse für das nächste Zeitintervall zugrundegelegt wird.

Dieser Rechenvorgang wird so lange wiederholt, bis die Summe der Zeitintervalle der Experimentdauer entspricht. Am Ende werden simuliertes und gemessenes Tracerprofil graphisch und rechnerisch verglichen. In einem teilweise automatisierten Annäherungsverfahren werden weitere Programmdurchläufe mit veränderten Profilen der Diffusionskoeffizienten durchgeführt, bis eine ausreichende Übereinstimmung von simulierten und gemessenen Tracerprofilen erreicht ist.

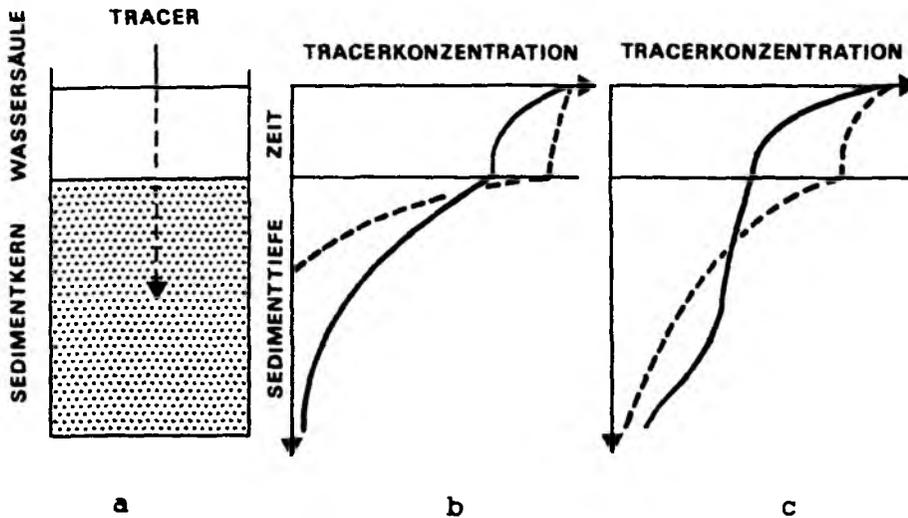


Abb.3: a. Bildliche Darstellung der Tracerdiffusion aus der Wassersäule in das Sediment
 b. Zeitliche Entwicklung der Tracerkonzentrationsabnahme bei molekularer Diffusion in der Wassersäule und im Sediment ($t_1 = \text{----}$, $t_2 = \text{—}$, $t_1 \leq t_2$)
 c. Zeitliche Entwicklung der Tracerkonzentrationsabnahme bei Tieraktivität in der Wassersäule und im Sediment ($t_1 = \text{----}$, $t_2 = \text{—}$, $t_1 \leq t_2$)

2.2.3. Tracerexperimente

Die quantitative Erfassung der gerichteten und ungerichteten Transportprozesse im Porenwassersystem erfolgte mittels Tracerexperimenten, wobei die molekulare Diffusion ohne Fauna (D_s) und die "effektive" Diffusion mit aktiver Fauna (D_{EFF}) verglichen wurden.

Einem Experiment lagen jeweils drei Parallelkerne zu Grunde. Die Experimentdauer bzw. die Inkubationszeit des Bromid-Tracers im Sedimentkern wurde auf Grund von Vorversuchen für alle Experimente auf 2-4 Tage beschränkt. Eine Ausnahme bildet die Zeitserie mit 1, 2, 4 und 10 Tagen Dauer. Um den Bezug zum Tracertransport ohne Tiere (molekulare Diffusion) zu ermöglichen, wurden Diffusionsexperimente unter den gleichen Bedingungen wie in den zum Vergleich stehenden Bioturbationsexperimenten durchgeführt. Dazu wurden die zunächst eingefrorenen, dann aufgetauten Sedimentkerne (s.2.1.3.) wie die Bioturbationskerne behandelt. Die Experimente zur Bestimmung der molekularen Diffusion wurden in Plexiglasrohren (Innendurchmesser=10 cm) durchgeführt. Dagegen mußten Bioturbationsexperimente in größeren Plexiglasrohren (Innendurchmesser = 20 cm) durchgeführt werden, um einen ausreichenden Aktivitätsraum für die im Sediment lebende Makrofauna zu gewährleisten. Statistische Tests wurden aus Gründen wegen unzureichender Anzahl an Stichproben ($n=3$) nicht durchgeführt.

2.2.3.1. Zeitserie

Mit einer Zeitserie wurden die Transportprozesse an der Station "Schlicksandgrund" für die natürlich vorkommende reiche Faunagemeinschaft im Sediment ermittelt. Dieses erste Experiment diente der Einschätzung der Aktivitäten im Sediment bei unterschiedlicher Experimentdauer. Danach wurde die Durchführung der nachfolgenden Experimente festgelegt.

2.2.3.2. Callianassa -und Lanice-Bauten

Um den Beitrag der einzelnen Bioturbatoren innerhalb einer Lebensgemeinschaft einschätzen zu können, wurden die Bauten der beiden häufigsten Vertreter auf der Station "Schlicksandgrund", Callianassa subterranea und Lanice conchigela, untersucht. Die Beprobung wurde zunächst wie in den beiden oben beschriebenen Experimenten durchgeführt, um direkte Vergleiche bezüglich der Methode zwischen der bioturbaten Aktivität einer natürlichen Faunagemeinschaft mit der Aktivität der hauptsächlichen Verursacher ziehen zu können (s.2.1.4.). Die Konzentrationsprofile dieser Sedimentkerne werden auf nur 8,0 cm Sedimenttiefe beschränkt, da ab ca. 6,0 cm Sedimenttiefe einige ältere Bauten die Probennahme erschwerten. Darüberhinaus wurden durch das Abschneiden der Sedimentscheiben die Bauten in größeren Tiefen mit Sediment verschmiert und unkenntlich gemacht.

2.2.3.3. Simulation einer Sauerstoffmangelsituation

Im Anschluß an die Oktoberausfahrt 1989 wurde ein Großexperiment zum Verhalten einer Benthosgemeinschaft in einer Sauerstoffmangelsituation durchgeführt. Dazu wurden jeweils 3 Sedimentkerne durch Schläuche mit einem Wasserreservoir (140 l) verbunden und in ein Kreislaufsystem gebracht. Ein konstanter Seewasserdurchfluß von ca. $46 \text{ cm}^3 \cdot \text{min}^{-1}$ sorgte für den Wasseraustausch in den Sedimentkernen. Für das Experiment wurde zunächst der Sauerstoffpartialdruck im überstehenden Wasser auf 30% Sättigung reduziert und später wieder auf 100% gesteigert. Untersucht wurde die bioturbate Aktivität der Benthosgemeinschaft im Sediment während der Sauerstoffreduktionsphase (Erstickung) und in der anschließenden Aufoxidierungszeit.

2.2.3.4. Temperaturabhängigkeit der Bioturbationsleistung von Nereis diversicolor

Das Experiment fand in Zusammenarbeit mit den dänischen Universitäten Aarhus (H.Blackburn) und Odense (E.Kristensen) im Februar 1990 statt. Ziel war, die Bioturbationsleistung von Nereis diversicolor bei 3 verschiedenen Temperaturen zu untersuchen.

Dieses Experiment wurde mit künstlichem Sediment durchgeführt, damit ein Ausschluß von anderen Organismen gewährleistet war. Dazu wurde Flachwassersediment aus dem Odensefjord (dänische Beltsee) mit einer Maschenweite von 1mm gesiebt. Das von Großalgen, Gestein, Schill und Makrofauna freie Sediment wurde ca. 25 cm hoch in Plexiglasrohre (Innendurchmesser=10 cm, Länge=60 cm) gefüllt und mit Seewasser aus dem Probennahmegebiet überschichtet. Die Hälterung erfolgte auf 3 Temperaturstufen 4°C, 8 °C und 16 °C. Pro Temperatur lagen 15 Sedimentkerne vor. Jedes Einzelexperiment bestand aus 3 parallelen Sedimentkernen. Die Tabelle 1 zeigt eine Übersicht über die Einzelexperimente.

Tabelle 1: TEMPERATUR- STUFEN	T E I L E X P E R I M E N T E				
	A	B	C	D	E
4 °C	3	3	3	3	3
8 °C	3	3	3	3	3
16 °C	3	3	3	3	3

A: Molekulare Diffusion ohne Nereis diversicolor und nicht gefüttert

B: Sedimentkerne mit N.diversicolor nicht gefüttert

C: Sedimentkerne mit N. diversicolor unmittelbar nach der Zugabe von Rotalgen ("Fütterung")

D: Sedimentkerne mit N. diversicolor 7 Tage nach der Fütterung

E: Sedimentkerne mit N. diversicolor 19 Tage nach der Fütterung

Material und Methoden

3 Sedimentkerne (A) wurden für die Ermittlung der molekularen Diffusion eingefroren und wie in 2.1.3. beschrieben behandelt.

Die übrigen 12 Sedimentkerne (B-E) wurden wie folgt bearbeitet: Nach einer Ruhepause von 7 Tagen war das Sediment gut abgesetzt und auf die jeweilige Temperatur eingestellt. Es wurden pro Temperaturstufe in alle 12 Sedimentkerne je 9 Nereis diversicolor entsprechend der natürlichen Dichte von ca. 2000 Individuen pro m² (Kristensen pers. Mitt.) eingesetzt. Die Verteilung der Tiere erfolgte je Sedimentkern in 3 Größenklassen: 3 kleine Tiere von 1,5-2,0 cm Länge (40 mg TG), 3 mittlere Tiere von 3,0 cm Länge (60 mg TG) und 3 große Tiere von 5,0 cm Länge (300 mg TG).

Nach einer Eingewöhnungszeit von 7 Tagen wurden die 9 mit Tieren bestückten Sedimentkerne (C-E) mit je ca. 4,5 g (Feuchtgewicht) homogenisierten Rotalgen "gefüttert". Gleichzeitig mit der Algenzugabe erfolgte eine Inkubation mit dem Bromid-Tracer, und zwar nur an Sedimentkernen mit Rotalgen (C) und, zur Kontrolle, an den unbehandelten Sedimentkernen (B). An weiteren Sedimentkernen (D) erfolgte die Tracer-Inkubation nach 4 Tagen, um die Reaktion der Benthostiere zwischen 4. und 7. Tag (also nach 7 Tagen) zu erfassen. Zu Experimentende wurde die Reaktion der Tiere auf eine Fütterung zwischen 16. und 19. Tag (nach 19 Tagen) an den letzten Sedimentkernen (E) aufgezeigt. Die Inkubationszeit des Bromid-Tracers betrug für dieses Experiment 3 Tage.

2.3. Nährsalzuntersuchungen im Porenwasser

Um Auskünfte über gelöste Komponenten im Porenwasser der untersuchten Nordseesedimente zu bekommen, wurden die Nährsalze Ammonium, Nitrit, Phosphat und Silikat gemessen. Die Analyse der Nährstoffe erfolgte für ein Volumen von 5 cm³ nach den Vorschriften für das Porenwasser von Graßhoff et al. (1983). Aufgrund der geringen Porenwassermenge und der zum Teil zu hohen Nährsalzkonzentrationen mußten die Proben entsprechend der zu erwartenden Werte verdünnt werden. Das Porenwasser wurde mit den in 2.1.4. beschriebenen speziell umgebauten Zentrifugengefäßen (Koeve, 1986) gewonnen.

Ammonium: Die Ammoniumkonzentration im Porenwasser wurde durch die Indophenolreaktion bestimmt. Die Blaufärbung wurde photometrisch bei 630 nm Wellenlänge erfaßt. Der Verdünnungsfaktor lag für die Analysen bei 5 und 10.

Nitrit: Nitrit wurde in Form von einer roten p-Aminoazoverbindung bei 450 nm Wellenlänge mit dem Photometer gemessen, wobei der Verdünnungsfaktor 5 und 2,5 betrug.

Anorganisch gelöstes Phosphat: Phosphat wurde als Heteropolysäure bei einer Wellenlänge von 882 nm gemessen. Hier wurde das Porenwasser mit einem Faktor von 5 verdünnt.

Silikat: Die Silikatkonzentration wurde nach der "Blau-Methode" festgestellt. Die blaue Heteropolysäure wird bei 810 nm photometrisch gemessen. Der Verdünnungsfaktor betrug 10.

Berechnung von Porenwassergradienten und Nährsalzflüssen

Die nachfolgenden Berechnungen für die Nährsalzflüsse wurden wie bei Krost (1990) durchgeführt. Die Berechnung der Nährsalz-Porenwassergradienten erfolgt aus diagenetischen Grundmodellen (Berner, 1974):

$$C_z = C_s - (C_s - C_0) \exp \left\{ \left[\frac{w - (w^2 + 4ED_s)^{1/2}}{2 D_s} \right] z \right\} \quad (5)$$

- C_z = Konzentration in der Tiefe z
- C_s = Sättigungskonzentration
- C_0 = Konzentration an der Sediment-Wasser-Grenze
- w = Sedimentation
- E = Lösungskonstante
- D_s = molekularer Sedimentdiffusionskoeffizient
- z = Tiefe

Nach einer Vereinfachung für w sehr viel kleiner als $4 ED_s$ wird Gleichung (6) erhalten:

$$C_z = C_s - (C_s - C_0) \exp \left[(-E/D_s)^{1/2} z \right] \quad (6)$$

Die Berechnung erfolgte mit Hilfe eines Computerprogramms von W.Hukriede (Abt. Meeresbotanik, IfM Kiel). Durch Einsetzen der entsprechenden Werte für die Wasser-Sedimentgrenze und für eine Tiefe von 0,5 cm in die Gleichung (6) wurde der Konzentrationsgradient für Phosphat und Silikat ermittelt. Da die Profile der Ammoniumkonzentrationen einen mehr oder weniger linearen Anstieg mit zunehmender Sedimenttiefe aufwiesen, wurde hier eine lineare Regression berechnet. Die weitere Berechnung der Flüsse erfolgte nach den gleichen Diffusionsgleichungen (1) bis (4) wie sie in Kapitel 2.2.2. bereits für den Bromid-Tracer beschrieben wurden. Die benötigten Seewasser-Diffusionskoeffizienten wurden aus Li und Gregory (1974) entnommen.

3. Ergebnisse

3.1. Simulation von Bromidkonzentrationen im Porenwasser mittels tiefenabhängiger Veränderung der Sediment-Diffusionskoeffizienten

Den Ausgangspunkt für eine solche Simulation bildet ein Tracer-Konzentrationsprofil der Station "Schlicksandgrund" von Oktober 1988 (Kapitel 3.6.2.2.). Die erste Simulation berücksichtigt das Porositätsprofil, Anfangs- und Endkonzentration des Tracers in der Wassersäule, Höhe der Wassersäule und Experimentdauer und nimmt einen konstanten Diffusionskoeffizienten von $9,0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ an (Abb.4a). Es hat sich als vorteilhaft herausgestellt, mit einem niedrigen Diffusionskoeffizienten zu beginnen, der in der Größenordnung der molekularen Diffusion liegt (Kap. 3.5.).

Dann werden in solchen Horizonten Änderungen vorgenommen, in denen keine Übereinstimmung mit gemessenen Daten (+) vorliegt. In Horizonten des Bereiches "A" (s. Abb.4a) wird die Simulationskurve durch eine Koeffizientverkleinerung bestmöglich an die gemessene Kurve angepaßt. Im Bereich "B" (Abb.4a) wird bei der neu entstandenen Kurve der Koeffizient vergrößert. Der neue Kurvenverlauf wird in Abbildung 4b dargestellt. Es wird wieder eine neue Simulationskurve berechnet, in der der steile untere Kurvenverlauf im Bereich "C" mit größeren Koeffizienten solange verändert wird, bis der Kurvenverlauf optimal an die Messpunkte angeglichen ist (Abb.4c). Die Fehlerabweichungen von simulierten und gemessenen Bromidkonzentrationen betragen für das Konzentrationsprofil "a" 55,6 %, für "b" 19,9 % und für den bestmöglich angepaßten Kurvenverlauf "c" nur noch 5,9 %. In der Größenordnung von ca. 5 % liegen ebenfalls die simulierten Fehlerabweichungen für die Kurvenverläufe der Experimente 3.5.-3.7..

Ergebnisse

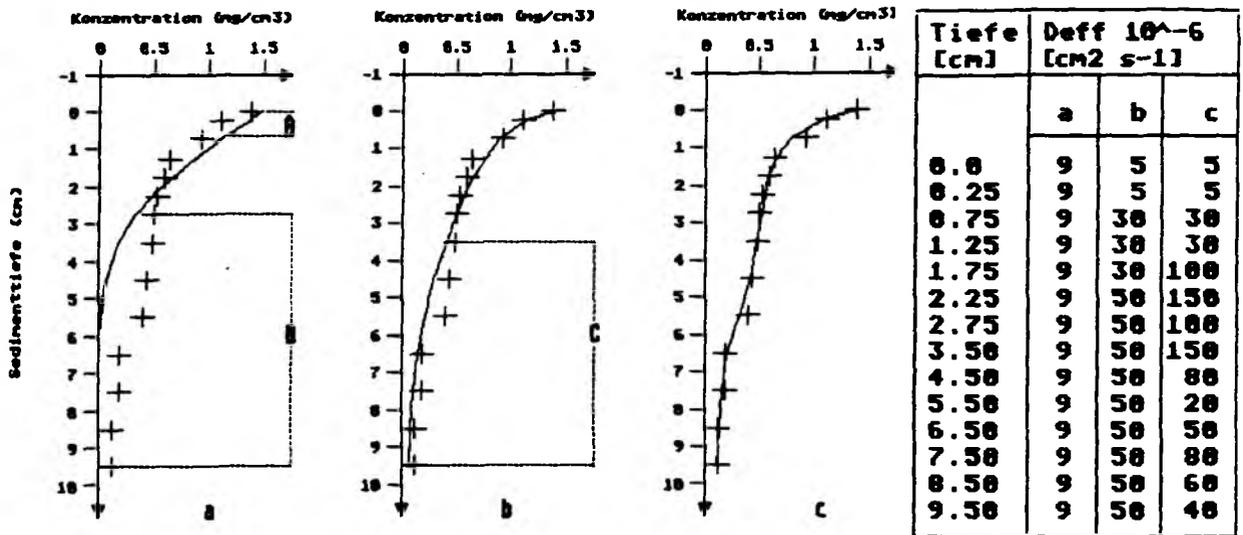


Abb. 4: Anpassung simulierter Bromidkonzentrationen (—) an die Meßdaten (+). "Effektive" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF}) für die jeweiligen Horizonte sind in der Tabelle zusammengefaßt

- a. Kurvenverlauf für $D_{EFF} = 9,0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ konstant
Im Bereich "A" und "B" werden die D_{EFF} für die weitere Kurvenanpassung verändert
- b. Resultierender Kurvenverlauf aus Veränderung der D_{EFF} im Bereich "A" und "B". Im Bereich "C" werden die D_{EFF} für die weitere Kurvenanpassung verändert
- c. Bestmöglich angepaßte Kurve resultierend aus Veränderung im Bereich "C"

3.2. Modelltest

In dem Test wurde die Modellgenauigkeit und somit die Aussagekraft der simulierten Tracer-Profile auf folgende variable Faktoren hin geprüft.

3.2.1. Veränderung von Sediment-Diffusionskoeffizienten

Im folgenden soll die gegenseitige Beeinflussung der "effektiven" Diffusionskoeffizienten des optimal simulierten Kurvenverlaufes (Abb.4c) überprüft werden, indem die Diffusionskoeffizienten einzeln verändert werden (Abb.5a und b).

Ergebnisse

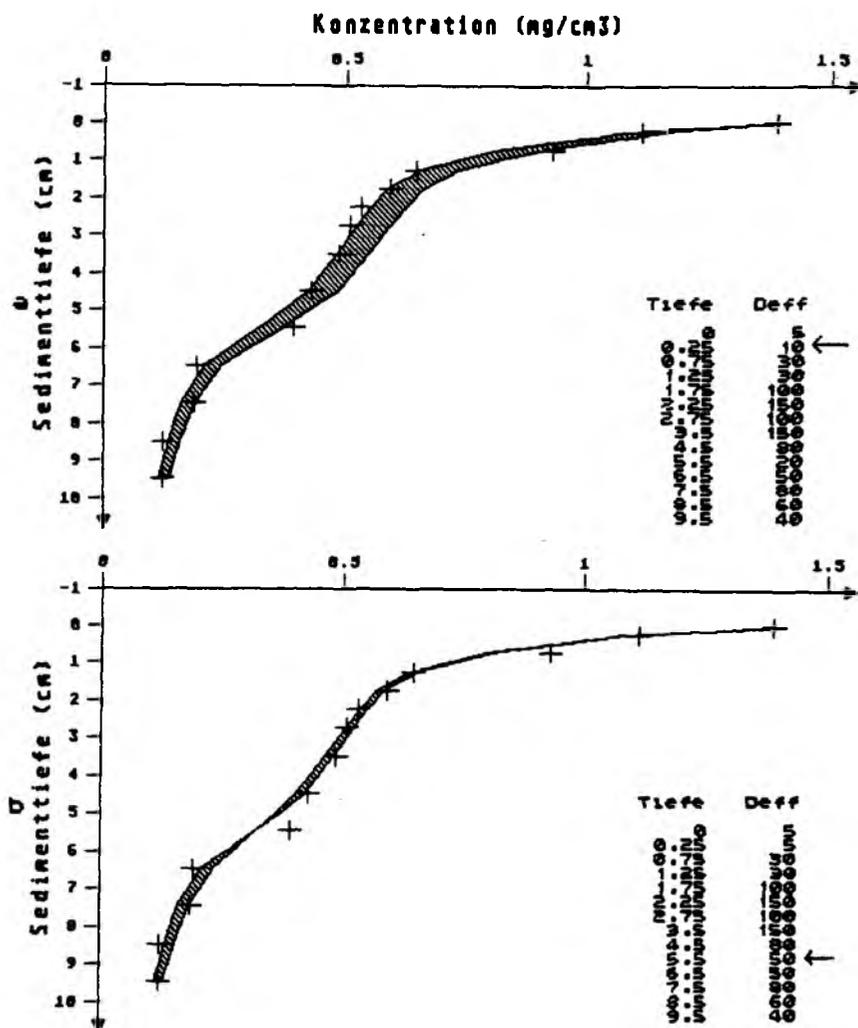


Abb.5: Verändern der "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF})
 a. Veränderung im 3.Horizont (0,5-1,0 cm) von $5,0$ auf $10,0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$
 b. Veränderung im 10.Horizont (5,0-6,0 cm) von $20,0$ auf $50,0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$

Die Veränderung in nur einem Punkt, z.B. wie im 3. Horizont (0,75-1,25 cm) von $5,0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ auf nur $10,0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ zeigt für den darunterliegenden Kurvenbereich eine Verschiebung nach rechts (Abb.5a) mit einem Fehler von 11,6 %. Eine Veränderung im 10. Horizont (5,5-6,5 cm) von $20,0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ auf $50,0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ bewirkt eine Verschiebung ebenfalls für den unteren Kurvenbereich (Abb.5b) mit einem Fehler von 7,6 %. Diese Veränderung wirkt sich nicht auf den oberen Kurvenverlauf aus.

Ergebnisse

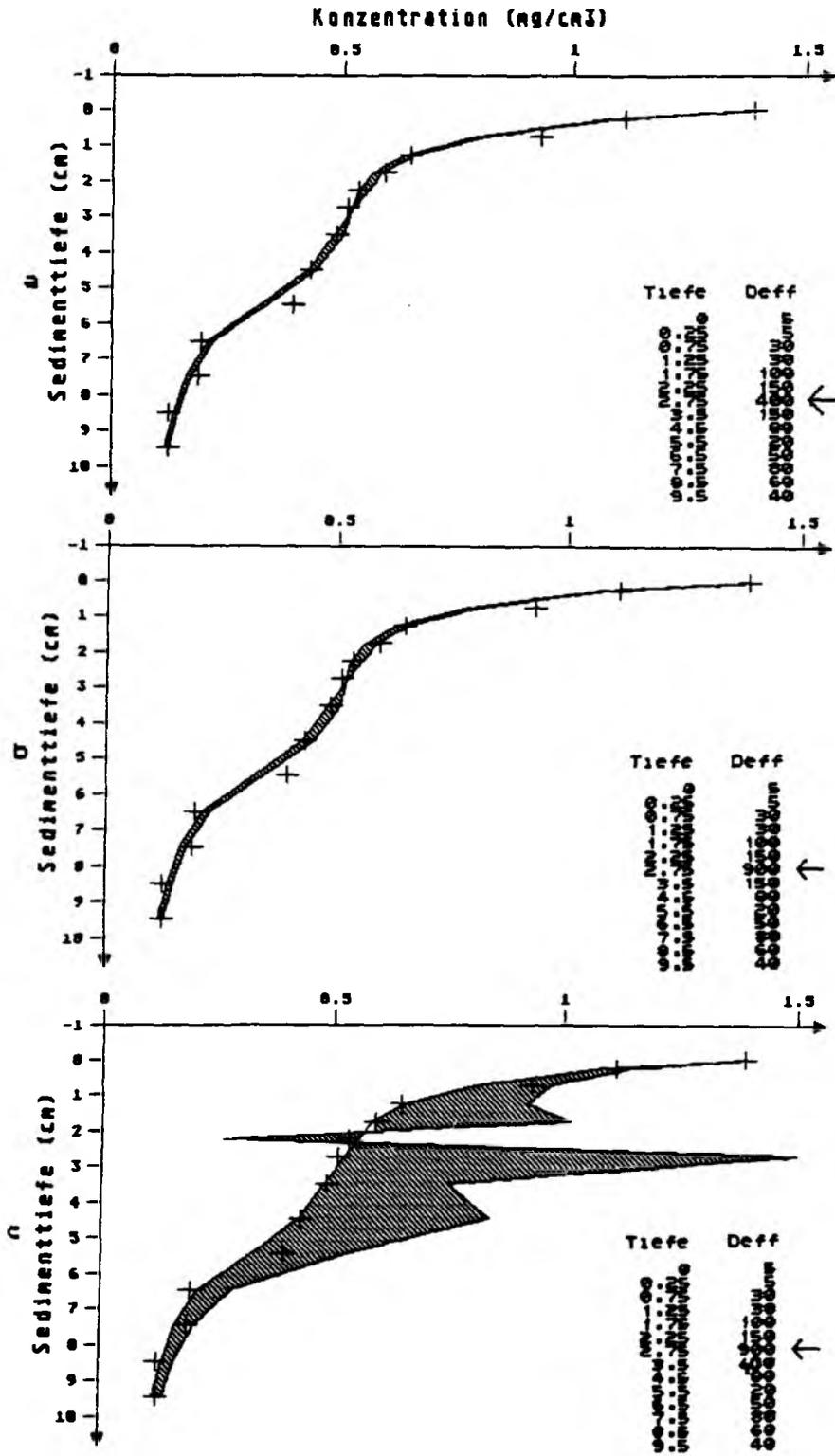
Weiterhin wurde die Aussagekraft sehr großer "effektiver" Sediment-Diffusionskoeffizienten (D_{EFF}) getestet. Mit zunehmender Erfahrung mit dem Simulationsprogramm zeigte sich, daß die zunehmenden Erhöhungen von D_{EFF} den Kurvenverlauf immer weniger beeinflussen. Aus diesem Grund sollte die Richtigkeit von Diffusionskoeffizienten überprüft werden. Die enorme Erhöhung von 100 auf $400 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ im 7. Horizont (2,5-3,0 cm) brachte, wie man in Abbildung 6a sieht (markierter Bereich), keine nennenswerte Kurvenveränderung mit sich. Der D_{EFF} wurde stufenweise bis $900 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ gesteigert und ergab jedesmal exakt den gleichen, in der Abbildung gezeigten Kurvenverlauf.

Danach wurde im 8. Horizont (3,0-4,0 cm) der Austauschkoefizient von $150 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ solange stufenweise erhöht, bis der Kurvenverlauf sich änderte (Abb.6b). Dabei wurde der Koeffizient im 7. Horizont bei $900 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ belassen. Dieser Kurvenverlauf erfährt bis zu einer stufenweisen Erhöhung auf $380 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (8. Horizont) und bei Beibehaltung von $900 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (7. Horizont) keine Abweichung. Für die Kurvenverläufe "a" und "b" betragen die Fehlerabweichungen der gemessenen von den simulierten Bromidkonzentrationen 6,0 und 6,9 %.

Erst bei der Kombination $900 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (7. Horizont) und $400 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (8. Horizont) weicht der Kurvenverlauf vom optimal simulierten so stark ab, daß das gemessene Konzentrationsprofil nicht einmal näherungsweise beschrieben wird (Abb.6c).

Abb.6: Verändern der "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF})
a. Veränderung im 7.Horizont (2,5-3,0 cm) von 100 auf $400 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$
b. Veränderung im 8.Horizont (3,0-4,0 cm) von 150 auf $900 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$
c. Veränderung im 7. Horizont auf 900 und im 8. Horizont auf $400 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$

Ergebnisse



Ergebnisse

3.2.2. Abschätzung der Experimentdauer mit dem Modell

Im folgenden Test wurde das Tracer-Profil aus Kapitel 3.1. (Abb.4c) verwendet. Ausgehend von der optimal simulierten Kurve wurde im Modell lediglich die Experimentdauer verändert. Abb.7 zeigt die Kurvenverläufe nach 12 h, 24 h, 48 h, 62 h und nach der Experimentdauer für das optimal simulierte Profil von 90 h.

Entsprechend der Verlängerung der Experimentdauer erhöht sich die mit dem Modell errechnete Eindringtiefe des Bromids in das Sediment, die nach 12 h ca. 6,0 cm tief, nach 24 h ca. 9,0 cm tief reicht. Ab dem 2. Tag ist bereits der gesamte Sedimentkern mit dem Tracer aus der Wassersäule angereichert.

Aus der Abbildung wird die sinnvolle Annäherung des Modells an die Meßdaten nach der tatsächlichen Experimentdauer ersichtlich. In der Tat rechnet das Modell neue Tracerprofile in stündlichen Intervallen (s.Kap.2.2.2.).

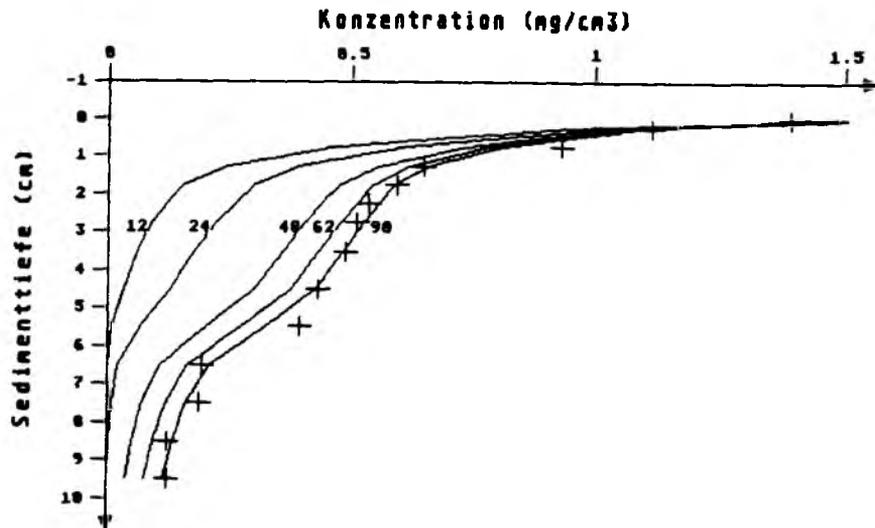


Abb.7: Rechnerische Abschätzung der Experimentdauer. Kurvenverläufe nach 12 h, 24 h, 48 h, 62 h und 90 h.

Ergebnisse

3.2.3. Tracer-Akkumulation

Der Sedimentkern wird nach unten durch den Delrinboden begrenzt. Das bedeutet, daß hier der Transport im Porenwasser behindert ist.

Diese Begrenzung kann im Modell berücksichtigt werden, indem die maximale Sedimenttiefe bei z.B. 10,0 cm als erreicht angenommen wird (Abb.8a). Das zugehörige Tracer-Profil wird mit einem Tracer-Profil verglichen, dessen Begrenzung 5.0 cm tiefer liegt. In der Abbildung 8 zeigt der Kurvenverlauf "b" ab einer Sedimenttiefe von 7,0 cm deutlich geringeren Tracereintrag im Vergleich zu dem Kurvenverlauf mit der Begrenzung bei 10,0 cm.

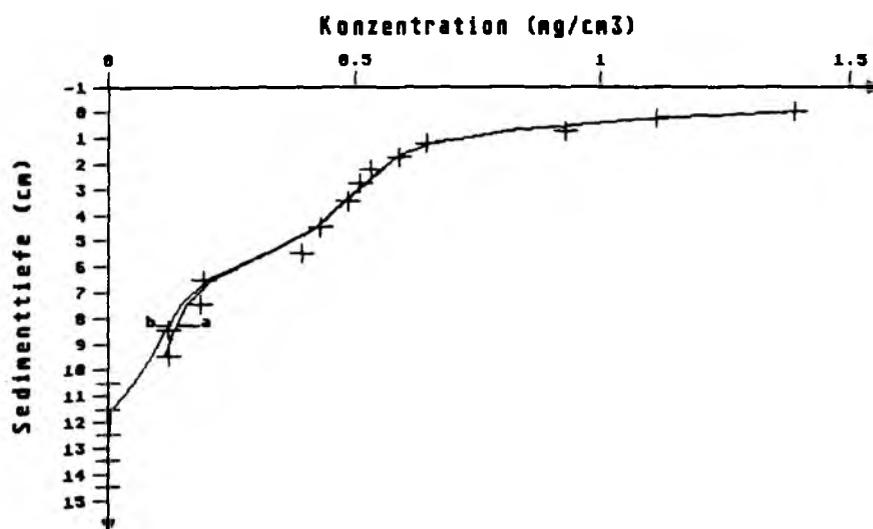


Abb. 8: Tracer-Akkumulation

- Kurvenverlauf des Tracers für einen Sedimentkern mit einer Abgrenzung in 10,0 cm Tiefe
- Kurvenverlauf des Tracers für einen Sedimentkern mit der Abgrenzung in 15,0 cm Tiefe

Ergebnisse

3.2.4. Der Einfluß von Porositätsprofilen

Durch diesen Test soll geprüft werden, ob die Kenntnis der Porositäten in jedem beprobten Horizont unerlässlich ist. Die Ergebnisse sind in Abbildung 9 zusammengestellt. Das bestsimulierte Tracer-Profil (a) mit den gemessenen Porositäten entspricht hier wieder der Kurve aus Abbildung 4c.

Das ansonsten unveränderte Profil wurde mit veränderten Porositätswerten erneut berechnet. Zunächst wurde ein extrem niedriger Porositätswert von 0,30 im gesamten Profil gewählt. Als Folge verschiebt sich die Kurve nach rechts (d). Die Fehlerabweichung zwischen diesem und dem gemessenen Kurvenverlauf beträgt 10,7%. Extrem hohe Porositäten von 0,70, ebenfalls konstant für das gesamte Profil eingegeben, zeigen eine Kurvenverschiebung nach links (c) mit einem Fehler von 12,5 %. Auffällig ist die relativ größere Abweichung vom optimalen Kurvenverlauf im Bereich großer Diffusionskoeffizienten. Dieser Bereich wird in der Abbildung markiert (Vergl. Abb.4c). Zuletzt wurde ein Profil getestet, mit gerundeten gemessenen Porositätswerten. In diesem Fall weicht der Kurvenverlauf ebenfalls im Bereich großer Diffusionskoeffizienten ab, jedoch nur geringfügig (d). Die Fehlerabweichung von den gemessenen Bromidkonzentrationen beträgt nur 6.1 %.

In einer weiteren Simulation wurde die Porosität nur im obersten Horizont vergrößert. Aufgrund des direkten Kontaktes mit der Wassersäule schwanken die Porositäten hier am stärksten (s.Kap.3.3.). Da Forster (1991) an der Sedimentoberfläche eine Porosität von 0.9 ermittelt hat, wurde dieser Wert in dem ansonsten unveränderten Profil getestet. Nach dieser Veränderung zeigt die Kurve (Abb.10) deutliche Abweichungen vom optimalen Verlauf. Diese liegen im Kurvenabschnitt unterhalb der veränderten Porosität im Bereich hoher D_{eff} .

Ergebnisse

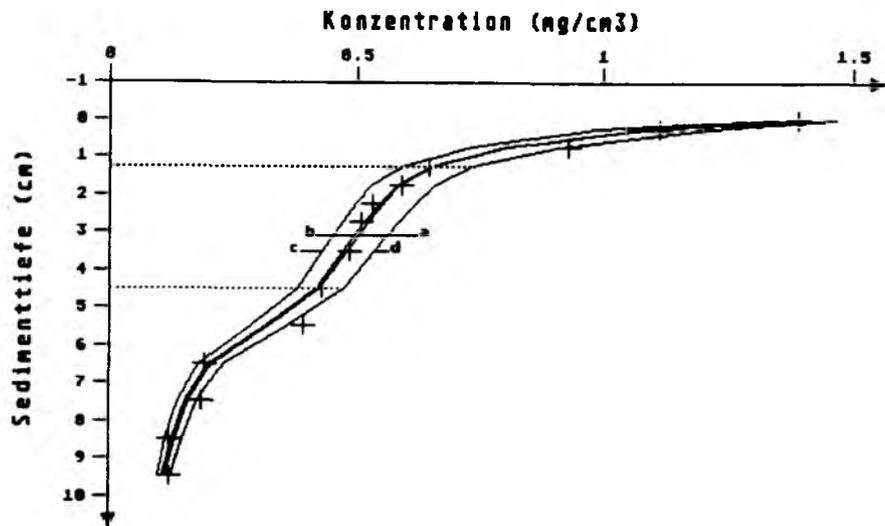


Abb.9: Kurvenverläufe für Porositätsprofile. Bereich großer "effektiver" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF}) in 2-5 cm Sedimenttiefe

- a. "Optimal" angepaßten Kurve
- b. Gerundete Porositäten
- c. Konstantes Porositätsprofil von 0,70
- d. Konstantes Porositätsprofil von 0,30.

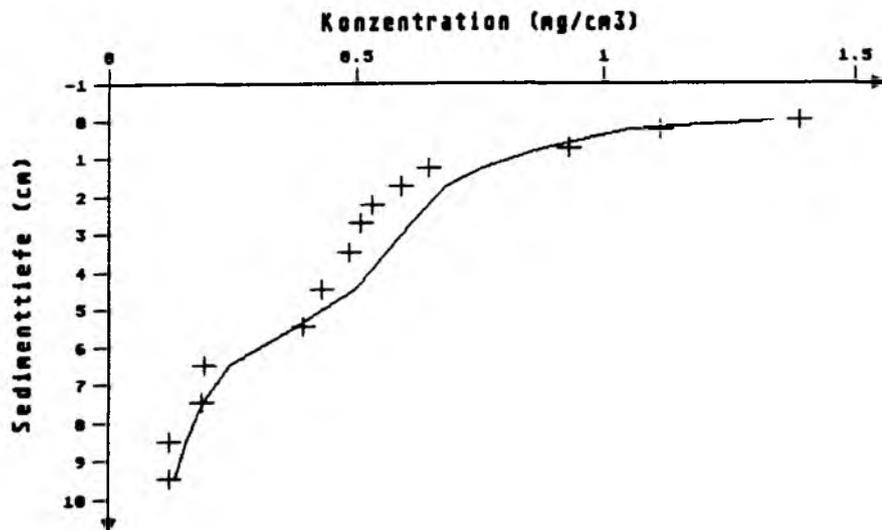


Abb.10 Kurvenverlauf für Porositätsprofil der "optimal" angepaßten Kurve lediglich verändert im Horizont 0-0.5 cm auf die Porosität von 0.9.

3.2.5. Bedeutung der Höhe der Wassersäule

Dieser Test sollte überprüfen, in welchem Maße die Höhe der Wassersäule Einfluß hat auf den Verlauf der simulierten Kurven (Abb.11). Im Modell wird die Höhe der Wassersäule berücksichtigt, jedoch können Meßungenauigkeiten, z.B. beim Schneiden der Sedimentscheiben (2.1.4.), aufgrund von unebener Sedimentoberfläche um ca. 2,0 cm auftreten. Die optimale Vergleichskurve besitzt eine Wasserhöhe von 10,0 cm (b). Eine Verdoppelung der Wasserhöhe auf 20,0 cm verursacht eine geringe Abweichung vom optimalen Tracer-Profil (Fehler 7,2 %) im Bereich großer D_{EFF} (a). Weitere extreme und damit irrealen Erhöhungen der Wassersäule auf 100 cm bis 10 000 cm führen ebenfalls zu nur geringfügig veränderten Kurven. Dieser Kurvenverlauf wird deshalb nicht abgebildet. Eine Verringerung der Wasserhöhe auf 8,0 cm (c), wie sie aufgrund von Unebenheiten der Sedimentoberfläche beim Schneiden der Kerne entstehen kann, bewirkt geringe Abweichungen im Kurvenverlauf (Fehler 6,5 %). Eine weitere Verminderung der Wasserhöhe auf 5,0 cm (d) zeigt größere Abweichungen (Fehler 10,2 %) im Vergleich mit Kurvenverlauf (c). Die extreme Verringerung der Wasserhöhe auf 1,0 cm führt jedoch zu sehr großen Abweichungen (Fehler von 45,4 %) mit deutlich anderem Kurvenverlauf (e).

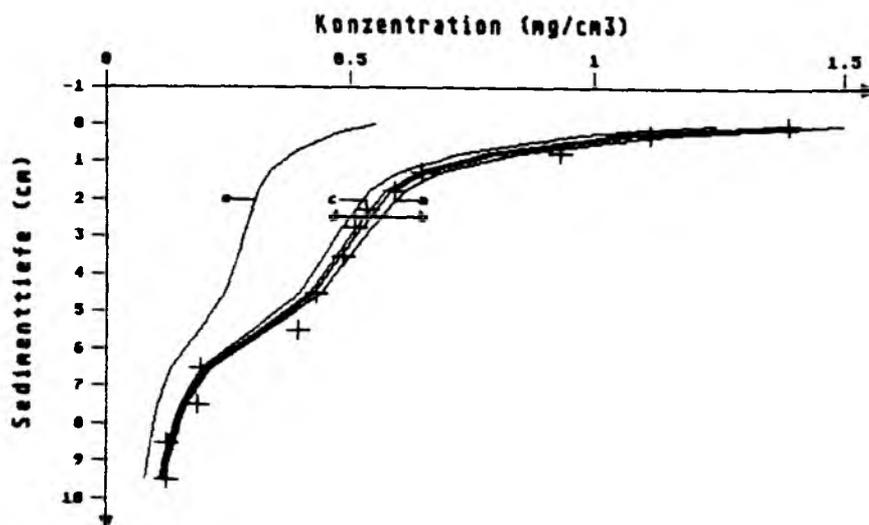


Abb.11: Kurvenverläufe mit rechnerisch veränderten Wassersäulenhöhen für : a=10 cm, b=20 cm, c=100-10000 cm, d=1 cm; e=0,1 cm

3.3. Porositäten

In allen Experimenten wurde die Porosität für jeden Sedimentkern und für jede beprobte Sedimentschicht bestimmt. Wie bereits in 2.2.2. beschrieben, ist die Porosität für die Berechnung des molekularen Sedimentdiffusionskoeffizienten D_s nach Gleichung (4) erforderlich. Es ergaben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen Porositätsprofilen der molekularen Diffusion und Porositätsprofilen aus Bioturbationsexperimenten als Folge saisonaler Veränderungen. Deshalb wird für die jeweiligen Experimente pro Sedimenttyp das Porositätsprofil eines Sedimentkerns exemplarisch dargestellt (Abb.12).

"Schlickgrund"

Es wurden insgesamt 12 Porositätsprofile vom Februar 1989 ermittelt. Die für das hier vorliegende schlickige Sediment erwarteten größeren Porositäten werden durch den Kurvenverlauf (Abb.12a) bestätigt. Die gemittelten Porositäten zeigen eine annähernd stetige Abnahme von $0,76 \pm 0,04$ im Oberflächenhorizont (0-0,5 cm) auf $0,64 \pm 0,04$ in 20,0 cm Tiefe. Auffallend sind die relativ großen Standardabweichungen im gesamten Profil.

"Schlicksandgrund"

Auf dieser meistbeprobten Station im "Schlicksandgrund" wurden 57 Porositätsprofile von Oktober 1988 bis Mai 1990 erstellt. Die berechneten Profile wurden aus je 3 Parallelen ermittelt. In Abb.12b wird ein Porositätsprofil für dieses Mischsediment dargestellt. Im Oberflächenhorizont des Sedimentes (0-0,5 cm) liegt die Porosität im Mittel bei $0,54 \pm 0,06$, während sie bis 10,0 cm Sedimenttiefe auf $0,45 \pm 0,02$ abfällt.

Ergebnisse

Künstliches Sediment

Aus dem Experiment 3.6. (künstlich hergestelltes Sediment) liegen für die 3 Temperaturstufen 4 °C, 8 °C und 16 °C insgesamt 45 Porositätsprofile vor. Pro Sedimentkern wurde die Porosität in jedem untersuchten Horizont nur einmal ermittelt. Innerhalb einer Temperaturstufe lassen sich keine nennenswerten Unterschiede im Wassergehalt aufgrund der Fütterung der Tiere erkennen. Der Vergleich der 3 Temperaturen untereinander ergibt ebenfalls keine nennenswerten Unterschiede. Deshalb wird in Abbildung 12c ein für das künstliche Sediment exemplarisches Porositätsprofil dargestellt.

Der Mittelwert aller Porositätsdaten beträgt für den Oberflächenhorizont (0-0,5 cm) $0,38 \pm 0,07$ und für den Tiefenhorizont (18,0 cm) $0,27 \pm 0,02$.

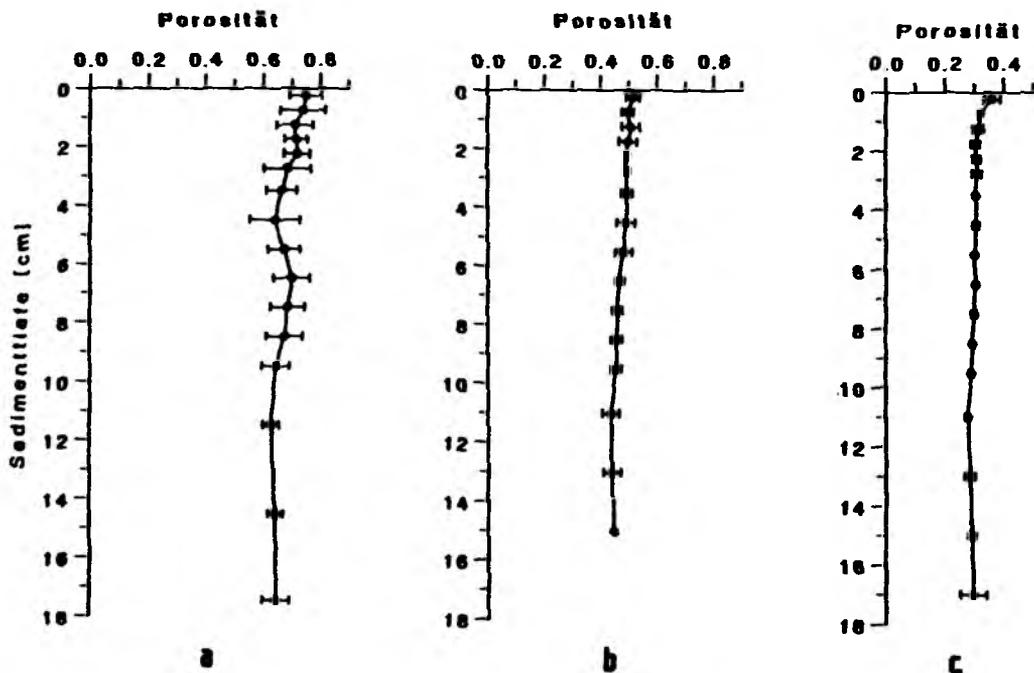


Abb.12: Mittlerer Verlauf der Porosität mit Standardabweichungen
a. "Schlickgrund"
b. "Schlicksandgrund"
c. "künstliches" Sediment im Experiment "Temperaturabhängigkeit der Bioturbationsleistung von Nereis diversicolor"

Ergebnisse

3.4. Verlauf der Tracerkonzentration im Kontaktwasser

Die zeitliche Darstellung der Konzentrationsänderungen des Tracers im Kontaktwasser lieferte Daten zur Berechnung der Sedimentdiffusionskoeffizienten und der Wiederfundraten. Da das Schwergewicht auf den Ereignissen im Sediment liegt, werden die Tracer-Konzentrationsabnahmen in der Wassersäule nicht für alle Experimente gezeigt. In einer graphischen Darstellung wird jeweils ein Kurvenverlauf stellvertretend für die molekulare Diffusion (ohne Tieraktivität) und für die Bioturbation ("Schlicksandgrund") vorgestellt (Abb.13). Wie in der Abbildung gezeigt, nimmt die Tracerkonzentration im Kontaktwasser in allen Experimenten ab. Am Tag 1 ist die Abnahme am größten. Schon ab Tag 2 wird die Konzentrationsänderung geringer, erreicht aber auch nach 10 Tagen keinen Zustand des Gleichgewichtes (steady state).

Im Falle der molekularen Diffusion ist nach 4 Tagen 13 % des Bromid-Tracers ins Sediment eingedrungen und nach 10 Tagen 17 %. Erwartungsgemäß gelangt durch Bioturbation mehr Tracer in das Sediment, hier nach 4 Tagen 20 % und nach 10 Tagen ca. 33 %.

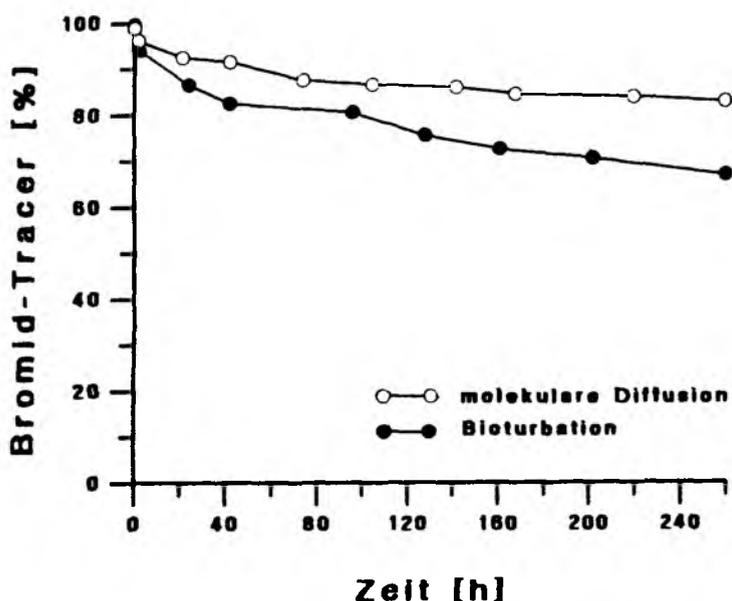


Abb.13: Verlauf der Tracerkonzentration im Kontaktwasser für molekulare Diffusion und Bioturbation (Oktober 1988, "Schlicksandgrund")

Ergebnisse

3.5. Molekulare Sediment-Diffusionskoeffizienten

Die molekularen Sediment-Diffusionskoeffizienten wurden auf Grund der unterschiedlichen Sedimentbeschaffenheit für die beiden untersuchten Stationen und das künstliche Sediment ermittelt (Abb.14). Alle Kurvenverläufe der molekularen Diffusion lassen sich mit einem konstanten Diffusionskoeffizienten beschreiben.

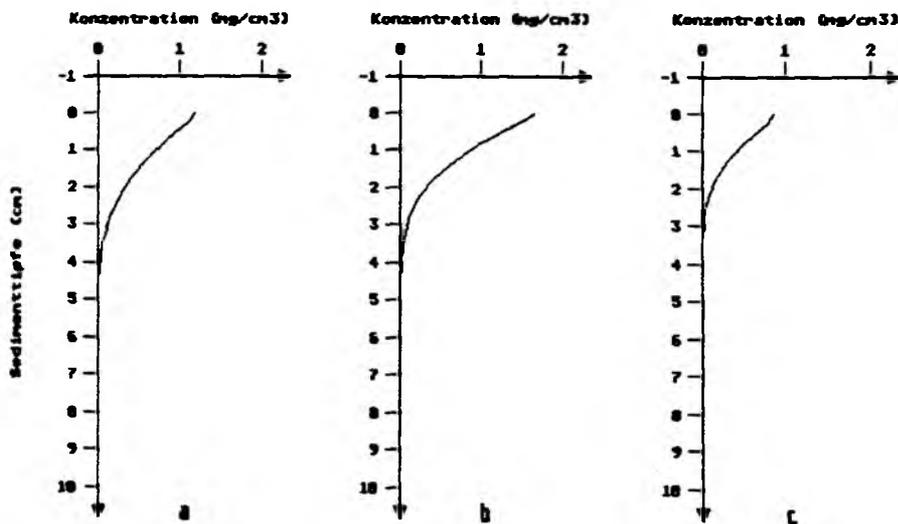


Abb.14: Mittlerer Verlauf der Tracer-Konzentrationen im Porenwasser bei molekularer Diffusion (D_s)
a. "Schlickgrund" $D_s = 3,20$
b. "Schlicksandgrund" $D_s = 4,24$
c. "künstliches" Sediment im Experiment "Temperaturabhängigkeit der Bioturbationsleistung von Nereis diversicolor" $D_s = 3,69$

"Schlickgrund"

Die molekularen Sedimentdiffusionskoeffizienten (D_s) betragen für die Parallelproben des Schlicksediments $3,0$, $3,0$ und $3,6 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$. Daraus ergibt sich ein mittlerer D_s von $3,2 \pm 0,35 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$.

Ergebnisse

"Schlicksandgrund"

Der Bestimmung des molekularen Sediment-Diffusionskoeffizienten D_s liegen 5 Experimente zu Grunde. Die Versuche wurden im Oktober 1988 und Februar 1989 durchgeführt. Aus den Ergebnissen, die der Tabelle 2 zu entnehmen sind, wurde ein mittlerer Sediment-Diffusionskoeffizient aus $n=12$ Werten von $4,55 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$, mit einer Variationsbreite von $\pm 0,70 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ ermittelt. In Abb.14b wird der Kurvenverlauf für den mittleren Sediment-Diffusionskoeffizienten der Station "Schlicksandgrund" dargestellt.

Tabelle 2: Molekulare Sedimentdiffusionskoeffizienten ($D_s \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$) des Sedimentes "Schlicksandgrund" aus der Zeitserie (1-10 Tage) und dem Februarexperiment (4 Tage)

Sedimentkerne	Zeitserie: Oktober 1988			Februar 1989	
	<u>1 Tag</u>	<u>2 Tage</u>	<u>4 Tage</u>	<u>10 Tage</u>	<u>4 Tage</u>
I	4.00	3.50	4.50	5.50	4.00
II	5.00	5.90	4.00	4.00	5.00
III	<u>4.60</u>	<u>5.00</u>	<u>4.60</u>	<u>4.00</u>	<u>5.00</u>
Mittelwert	4.53 \pm 0.50	4.17 \pm 1.90	4.37 \pm 0.32	4.50 \pm 0.90	4.67 \pm 0.58

"Künstliches" Sediment

Die molekularen Sediment-Diffusionskoeffizienten für das künstliche Sediment aus dem Experiment "Temperaturabhängigkeit der Bioturbationsleistung von Nereis diversicolor" sind für die 3 Temperaturstufen aus der Tabelle 3 zu ersehen. Da sich keine deutliche Temperaturabhängigkeit unter den molekularen Diffusionskoeffizienten ergeben hat, wurde aus allen ermittelten Koeffizienten ($n=8$) ein mittlerer Wert von $3,69 \pm 1,19 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ berechnet (Abb.14c).

Tabelle 3: Molekulare Sedimentdiffusionskoeffizienten ($D_s \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$) des "künstlichen" Sedimentes im Experiment "Temperaturabhängigkeit der Bioturbationsleistung von Nereis diversicolor" bei 3 verschiedenen Temperaturen

Sedimentkerne	4°C	8°C	16°C
I	6.00	4.50	3.00
II	4.00	4.00	2.50
III	<u>3.00</u>	-	<u>2.50</u>
Mittelwert	4.33 \pm 1.53	4.25 \pm 0.35	2.67 \pm 0.29

3.6. "Effektive" Sediment-Diffusionskoeffizienten und Bioturbation

In diesem Abschnitt sind die Experimente zur Bestimmung der Bioturbationskoeffizienten mit den verschiedenen Makrofaunaarten beschrieben. Zur Lebensweise der untersuchten Makrofauna siehe auch Diskussion (4.5.1. und 4.5.2.).

Die Ergebnisse der Experimente werden im folgenden wie bei Abbildung 15 dargestellt: Das linke Bilddrittel (Abb.15a) enthält die analysierten Bromidkonzentrationen (+) und die mit Hilfe des Simulationsprogrammes errechneten Tracerkonzentrationen (—), die gegen die Sedimenttiefe aufgetragen werden. Im mittleren Bilddrittel (Abb.15b) wird an Hand einer Differenzendarstellung die Abweichung zwischen dem durch die Tieraktivität verursachten Tracereintrag und dem entsprechenden Eintrag der molekularen Diffusion gezeigt. Der berechnete molekulare Sediment-Diffusionskoeffizient (D_g) bzw. der "effektive" Diffusionskoeffizient (D_{EFF}) wird im rechtem Bilddrittel (wie in Abb.15c) dargestellt. Im Gegensatz zur molekularen Diffusion zeigt der Verlauf einer Bioturbationskurve unterschiedliche Diffusionskoeffizienten. Dabei verdeutlicht die markierte Fläche in Abbildung 15 b und c die Abweichungen gegenüber ausschließlich molekularer Diffusion.

Die Aktivität der Organismen wird in Form des Bioturbationskoeffizienten (K_{BIO}) ausgedrückt. Dieser stellt den Quotienten aus dem effektiven Diffusionskoeffizienten der bioturbierten Kerne und dem molekularen Diffusionskoeffizienten der Diffusionskerne dar ($K_{BIO} = D_{EFF}/D_s$). Die umgerechneten Bioturbationskoeffizienten K_{BIO} sind in Tabellen bei den entsprechenden Experimentergebnissen zusammengestellt. In ihnen wurden folgende Kriterien datenmäßig aus den Abbildungen zusammengestellt:

Ergebnisse

- die maximale Eindringtiefe des Bromid-Tracers wird aus dem mittleren Bilddrittel (b) der Abbildung in der Tiefe abgelesen, in der keine Bromidkonzentrationen nachgewiesen wurden.
- die in K_{BIO} umgerechneten D_{EFF} (c) in der Abbildung werden über die einheitlich festgesetzte Sedimenttiefe von 10 cm gemittelt. Auf dieser Basis können die Kerne anhand von Faktoren beschrieben werden und ein Vergleich zu anderen Sedimentkernen ist möglich.
- zusätzlich werden die Tiefen der K_{BIO} -Maximalwerte angegeben.
- die K_{BIO} an der Grenzfläche Wasser/Sediment werden mit 2 Werten angegeben:
 1. Wert beschreibt den K_{BIO} aus der Wassersäule in die oberste Sedimentschicht und der 2. Wert den K_{BIO} aus dem 1. in den 2. Sedimenthorizont.

3.6.1. Bioturbation auf der Station "Schlickgrund"

Auf der faunaarmen Station "Schlickgrund" wurde die bioturbate Aktivität einer natürlich vorkommenden Lebensgemeinschaft im Februar 1989 untersucht. Abbildung 15 zeigt ein Profil der 3 untersuchten Sedimentkerne. Zu Ergebnissen aller untersuchten Kerne siehe Tabelle 5.

Der Bromid-Tracertransport wird in zwei Sedimentkernen mit den konstanten D_{EFF} von $5,0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ beschrieben (Tab. 4). Lediglich ein Sedimentprofil zeigt eine Erhöhung des D_{EFF} auf $11,8 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ im gesamten Profil. Um diese Station mit einem D_{EFF} beschreiben zu können, wurde der gemittelte D_{EFF} 7,3 zum K_{BIO} berechnet. Aus dem Quotienten (D_{EFF}/D_S) d.h. $7,3/3,2$ ergibt sich ein Transport gelöster Stoffe im Porenwasser für den "Schlickgrund" mit einem sehr geringen K_{BIO} von 2,1. In den 3 untersuchten Sedimentkernen wurde keine Makrofauna gefunden, was den geringen K_{BIO} erklärt. Die in untersuchten Kastengreifen am häufigsten gefundenen Makrofaunaarten sind: Abra alba, Diastylis rathkei, Lanice conchilega, Nephtys spec., Nucula nitida, Ophiura albida und Pectinaria koreni.

Ergebnisse

Tabelle 4: Bioturbationskoeffizienten (K_{B10}) der Makrofaunage-
meinschaft im "Schlickgrund"

Sedimentkerne	K_{B10}	K_{B10} : Max. Tiefe [cm]	K_{B10} 0/0.5cm
I	1.3	-	1.3/1.3
II	1.3	-	1.3/1.3
III	<u>3.7</u>	-	<u>3.7/3.7</u>
Mittelwert	<u>2.1</u> +1.4		2.1/2.1
a	b	c	d

- a. Sedimentkerne I-III
- b. Gemittelte K_{B10} über 10 cm Sedimenttiefe
- c. Tiefe der K_{B10} -Maximalwerte
- d. K_{B10} in Wassersäule (1. Wert) / oberste Sedimentschicht von 0,5 cm Dicke (2. Wert)

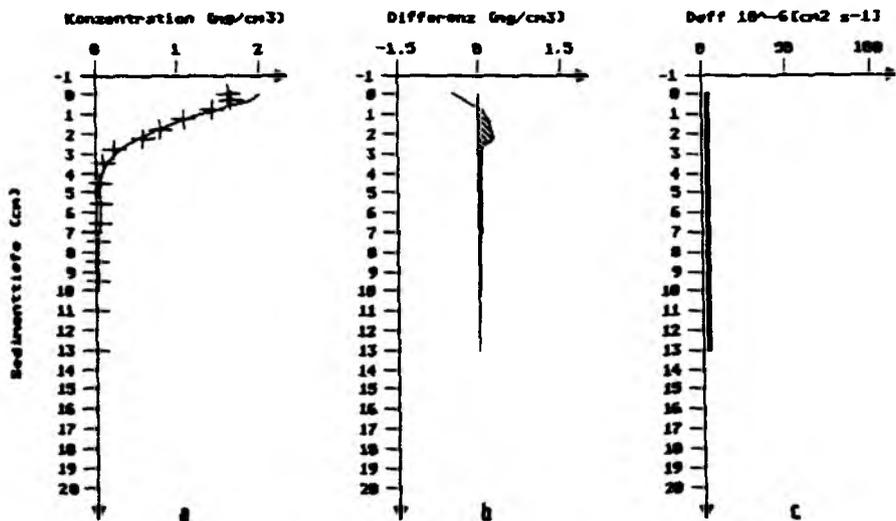


Abb.15: Bioturbation auf der Station "Schlickgrund": Februar 1989
a. Verlauf der Tracerkonzentration im Porenwasser
b. Differenzendarstellung: Abweichung der Tracerkonzentration mit Tieraktivität von der der molekularen Diffusion
c. Profil der "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF})

3.6.2. Bioturbation auf der Station "Schlicksandgrund"

Häufig vorkommende Makrofaunaarten der Station "Schlicksandgrund" sind aufgrund der Auszählungen von Kastengreiferproben: Abra alba, Callianassa subterranea, Echinocardium cordatum, Lanice conchilega, Nephtys spec., Nucula nitida, Ophiura albida, Owenia fusiformis, Pectinaria koreni, Phaxas pellucidus, Retusa obtusa und Thyasira flexuosa.

3.6.2.1. Zeitserie

Im folgendem Experiment wurde im Oktober 1988 eine Zeitserie mit Sediment von der Station "Schlicksandgrund" durchgeführt. Das Experiment wurde mit vorher abgetöteten Sedimentkernen für die Ermittlung der zeitlichen Entwicklung der molekularen Diffusion durchgeführt. Diese Kerne wurden verglichen mit Sedimentkernen, die eine natürliche Lebensgemeinschaft aufwiesen.

Es liegen jeweils vier Konzentrationsprofile mit je drei Parallelen vor (Abb.16), die den Tracertransport in das Sediment nach 1, 2, 4 und 10 Tagen Dauer wiedergeben.

Im Falle der molekularen Diffusion ist der Tracer bereits nach einem Tag bis ca. 2,0 cm Tiefe eingedrungen, in tieferen Sedimentschichten entsprachen die Konzentrationen den natürlichen Gehalten. Am Tag 2 ist ein Eintrag bis ca. 4,0 cm zu erkennen. Am Tag 4 ist der Tracer bis ca. 5,0 cm Tiefe diffundiert, und schließlich bei der Experimentdauer von 10 Tagen bis in ca. 6,0 cm Tiefe.

Die Profile der Tracerkonzentrationen von Sedimentkernen mit Tieren zeigen für den 1. Tag einen Tracereintrag bis ca. 8.0 cm Tiefe. Ab dem 2. Tag sind in jeder Sedimentschicht deutlich größere Traceranreicherungen zu verzeichnen.

Zusammenfassend läßt sich für den Transport eine klare zeitliche Auflösung der Eindringtiefe erkennen. Deutlich wird am Tag 2 die Verteilung des Tracers im gesamten beprobten Sedimentkern.

Ergebnisse

Dieses Ergebnis zusammen mit den geringen Konzentrationsänderungen in der Wassersäule schon ab Tag 2 (Kap.3.4. Abb.13) waren für die Festlegung der Experimentdauer von drei bis vier Tagen entscheidend.

Der zeitabhängige Tiefeneffekt wird in Abb.17 an Hand einer Kurvenschar veranschaulicht. Aufgezeigt wird die Konzentrationsabhängigkeit von der Zeit für jede Sedimentschicht und zwar für die molekulare Diffusion (Abb.17a) und die Bioturbation der natürlich vorkommenden Fauna-Gemeinschaft (Abb.17b). Aus den Abbildungen erkennt man bei den bioturbierten Sedimentkernen deutlich höhere Tracerkonzentrationen in größeren Tiefen.

Abb.16: Zeitserie: Tracerkonzentrationsprofile nach 1,2,4 und 10 Tagen. Molekulare Diffusion und Bioturbation einer natürlichen Fauna-Gemeinschaft ("Schlicksandgrund", Oktober 1988)

Abb.17: Zeitserie: Verlauf der Tracerverteilung während des Experimentes für jede Sedimentschicht
a. Molekulare Diffusion
b. Bioturbation einer natürlichen Fauna-Gemeinschaft ("Schlicksandgrund", Oktober 1988)

Abb. 16:

Ergebnisse

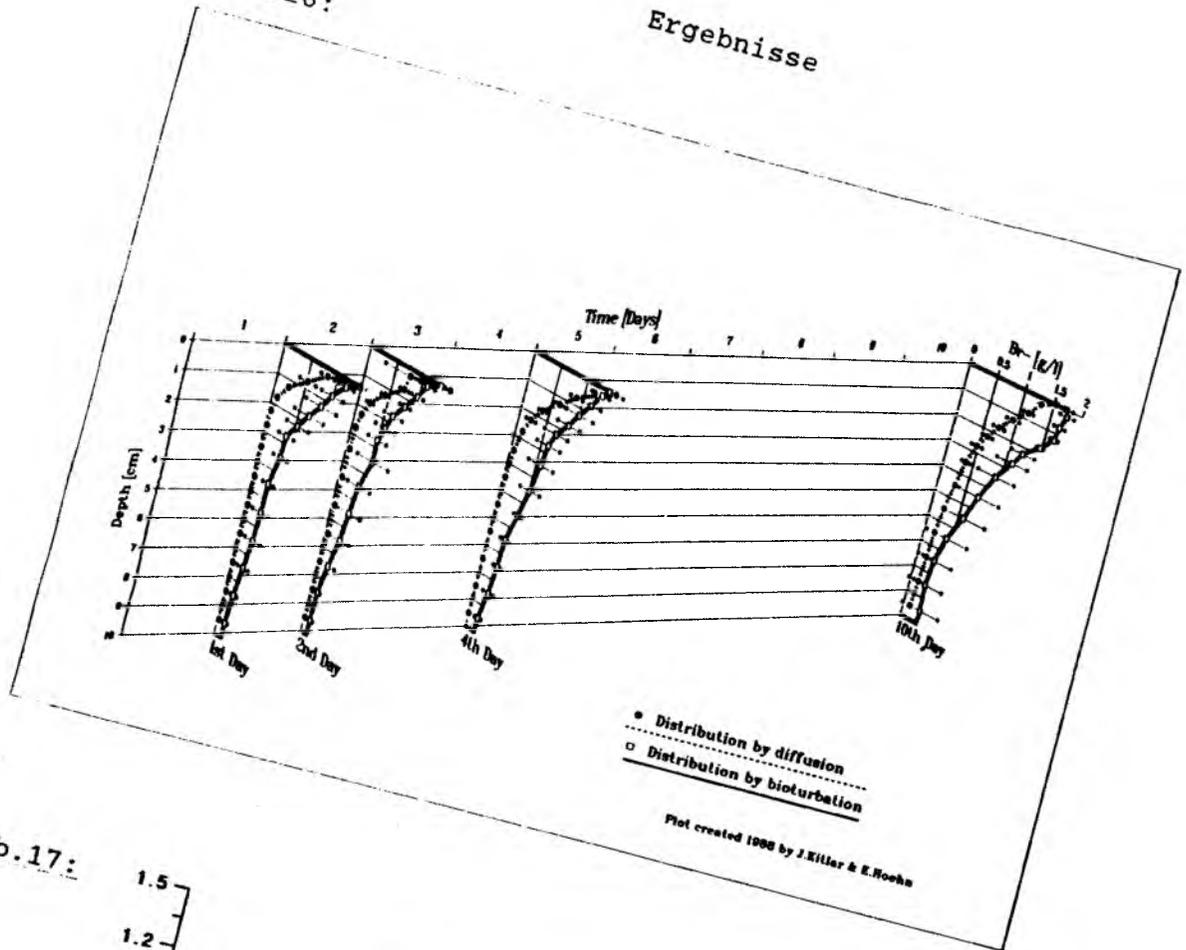
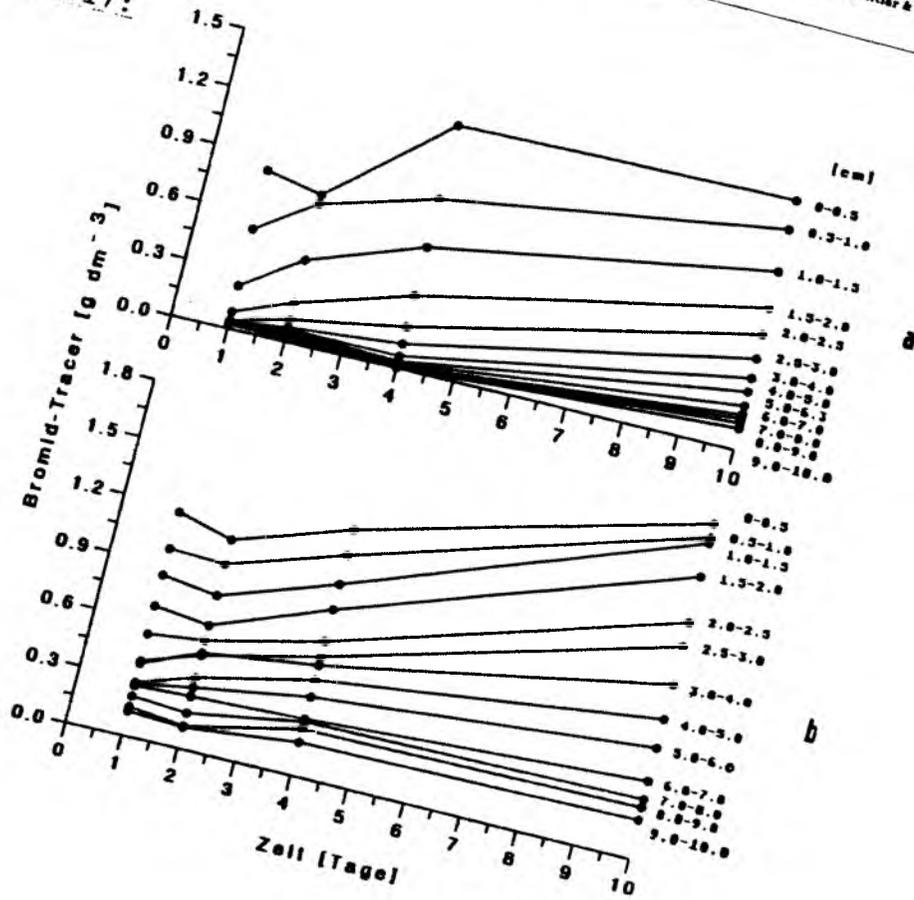


Abb. 17:



3.6.2.2. Saisonalität der Bioturbation

Die Ergebnisse von Untersuchungen über die Saisonalität der Bioturbation von Makrofauna-Gemeinschaften sind in insgesamt 15 Abbildungen zusammengefasst. Von diesen wird exemplarisch je Termin ein Profil von den drei Parallelen dargestellt (Abb.18). Die dazugehörigen Daten und die Zusammensetzung der Makrofauna-Gemeinschaften sind der Tabelle 5 zu entnehmen.

Oktober 1988:

Die Makrofauna-Gemeinschaft (Abb.18A) bewirkt eine Abweichung von der molekularen Diffusion in allen 3 Parallelkernen und in der gesamten untersuchten Sedimentsäule. Die über die Sedimentsäule gemittelten K_{s10} liegen zwischen 10,1 und 14,3 (Abb.19). Die maximalen K_{s10} liegen im Durchschnitt in einer Tiefe von 3,7 cm, was mit Ausnahme von Callianassa subterranea mit dem häufigsten Auftreten der Makrofauna zur Zeit der Probennahme zusammentrifft. Die K_{s10} an der Sediment/Wasser-Grenzfläche (0-0,5 cm) schwanken zwischen leicht erhöhter molekularer Diffusion und einem nahezu 19-fachen Anstieg.

Die Bioturbation im Oktober lässt sich mit einem mittleren K_{s10} von $11,6 \pm 2,4$ beschreiben und ist auf ein dominantes Vorkommen von C. subterranea zurückzuführen. Aus den Auszählungen der Makrofauna lässt sich für diesen Termin ein Maximum an Tieren feststellen.

Februar 1989:

Im Februar (Abb.18B) reicht der Tracereintrag ebenfalls bis in 10,0 cm Sedimenttiefe. Die K_{s10} sind mit einem Mittelwert von $8,6 \pm 2,3$ (Abb.19) deutlich geringer als im Oktober. Ihre maximalen Werte reichen hier jedoch in größere Tiefen, bis 6,5 cm, und an der Sediment/Wasser-Grenzfläche liegen Werte ähnlich der molekularen Diffusion vor. Die Bioturbation in den untersuchten Sedimentkernen dieser Winter-Gemeinschaft wird in erster Linie von dem dominanten Vertreter Echinocardium cordatum verursacht.

Ergebnisse

August 1989:

Für den August (Abb.18C) ergeben sich ebenfalls keine wesentlichen Veränderungen im Tracereintrag. Die K_{BIO} (Abb.19) sind mit $7,8 \pm 3,0$ niedriger als im Februar. Ihre maximalen Werte liegen in einer durchschnittlichen Tiefe von 3,9 cm. Das trifft mit der Aufenthaltstiefe der meisten gefundenen Makrofaunaarten zusammen. An der Sediment/Wasser-Grenzfläche werden die K_{BIO} als leicht erhöhte molekulare Diffusion beschrieben. Im August sind die Hauptvertreter der Makrofauna-Gemeinschaft Callianassa subterranea und Lanice conchilega.

Januar 1990:

Der darauf folgende Januar (Abb.18D) verändert den Tracereintrag ebenfalls nicht.

Die Höhe der K_{BIO} ist im Vergleich zum August mit $7,9 \pm 2,7$ kaum verändert (Abb.19). Die maximalen K_{BIO} befinden sich in einer Tiefe von 3,5 cm. Wieder liegt an der Grenzfläche ein nur nahezu molekularer Diffusionstransport vor. Die Bioturbation der Winter-Gemeinschaft läßt sich auf C. subterranea, L. conchilega und Nephtys spec. zurückführen.

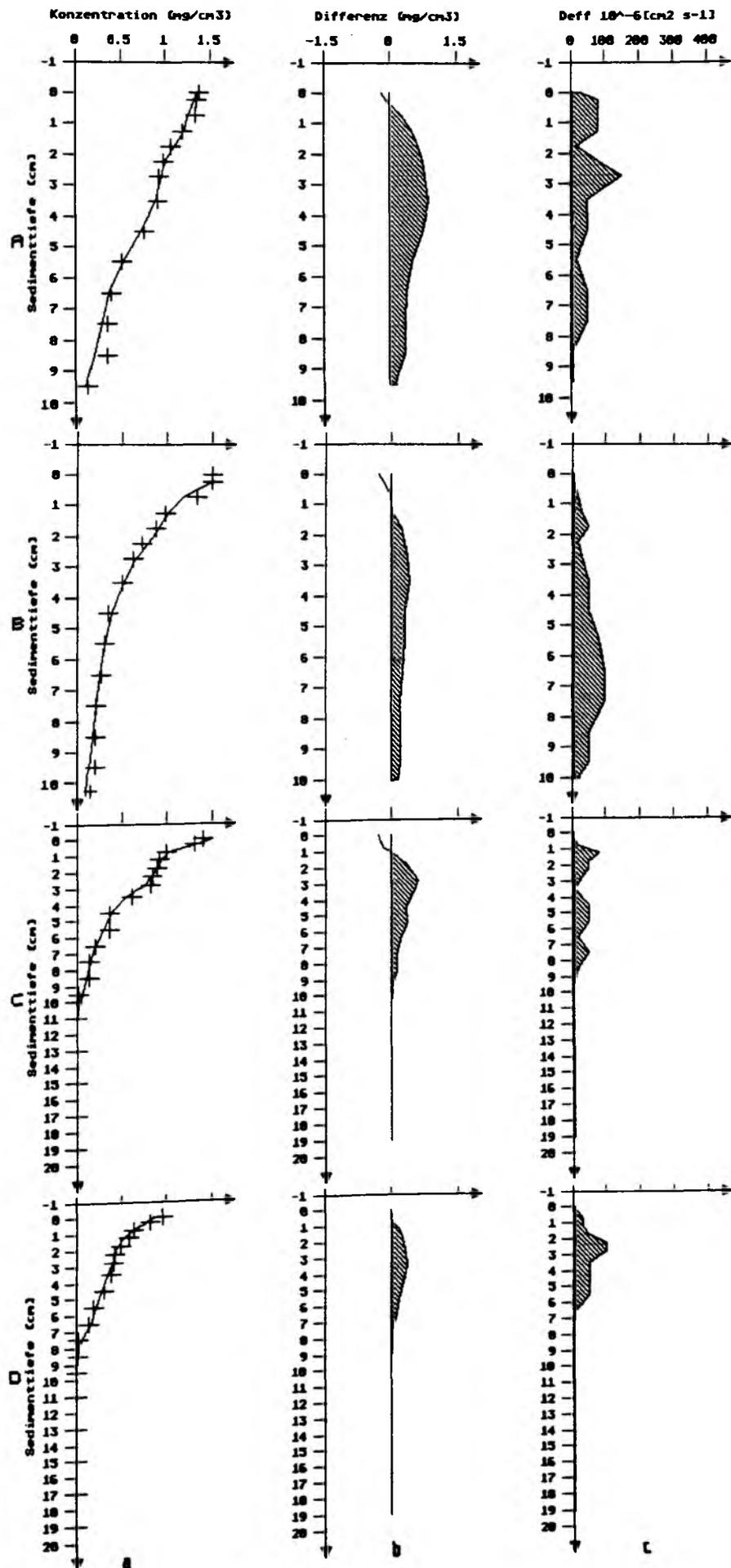
Ergebnisse

Tabelle 5: Saisonalität der Bioturbation von Oktober 1988 bis Januar 1990

Sedimentkerne		Bromid-Tiefe [cm]	K_{B10}	K_{B10} : Max. Tiefe [cm]	K_{B10} 0/0.5cm	Makrofauna
<u>Oktober 1988:</u>	I	<u>>10.0</u>	10.3	2.8	7.1/18.9	C, E
	II	<u>>10.0</u>	10.1	3.5-5.5	1.2/ 4.7	C, N
	III	<u>>10.0</u>	<u>14.3</u>	<u>2.3-2.8</u>	<u>1.2/ 1.2</u>	<u>C, S</u>
	Mittelwert	<u>>10.0</u>	11.6+2.4	3.7	3.1/ 8.3	C
<u>Februar 1989:</u>	I	<u>>10.0</u>	9.2	6.5-7.5	1.2/ 1.2	E, N
	II	10.0	10.6	4.5-5.5	1.2/ 1.2	C, E
	III	<u>10.0</u>	6.1	<u>3.5+6.5</u>	<u>1.2/ 1.2</u>	<u>E, L, N</u>
	Mittelwert	10.0	8.6+2.3	6.5	1.2/ 1.2	E
<u>August 1989:</u>	I	11.0	7.0	2.8	1.2/ 1.2	L
	II	12.0	13.1	3.5	1.2/ 1.2	C, E
	III	11.0	7.7	3.5-7.5	1.2/ 1.2	C, L
	IV	9.0	4.7	2.8-4.5	1.2/ 1.2	L, P
	V	9.0	7.5	1.3	1.2/ 1.2	L, N
	VI	<u>8.0</u>	<u>6.3</u>	<u>2.8+5.5</u>	<u>1.2/ 1.2</u>	<u>L, C</u>
	Mittelwert	10.0	7.8+3.0	3.9	1.2/ 1.2	C, L
<u>Januar 1990:</u>	I	8.0	8.5	2.3-2.8	1.2/ 1.2	E, L, 4N
	II	11.0	10.3	3.5+5.5	1.2/ 1.2	C, E, 3N
	III	<u>11.5</u>	<u>4.9</u>	<u>2.3</u>	<u>1.2/ 2.4</u>	<u>C, L, 2N</u>
	Mittelwert	10.0	7.9+2.7	3.5	1.2/ 1.7	C, L, N
a	b	c	d	e	f	

- a. Sedimentkerne I-III
- b. Maximale Eindringtiefe des Bromid-Tracers
- c. Gemittelte Bioturbationskoeffizienten (K_{B10}) über 10 cm Tiefe
- d. Tiefe der K_{B10} -Maximalwerte
- e. Bioturbationskoeffizienten in der Wassersäule (1. Wert) / oberste Sedimentschicht von 0,5 cm Dicke (2. Wert)
- f. Makrofauna C=Callianassa subteranea, E=Echinocardium cordatum, L = Lanice conchilega, N = Nephtys spec., P=Pectinaria koreni, S=Scoloplos armiger

- Abb.18: Saisonalität der Bioturbation:** A: Oktober 1988; B: Februar 1989; C: August 1989; D: Januar 1990
- a. Verlauf der Tracerkonzentration im Porenwasser
 - b. Differenzendarstellung: Abweichung der Tracerkonzentration mit Tieraktivität von der der molekularen Diffusion
 - c. Profil der "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{eff})



Ergebnisse

Zusammenfassend lässt sich die Saisonalität der Bioturbation auf der Station "Schlicksandgrund" folgendermaßen charakterisieren:

Der Bromid-Tracer wird an allen Terminen schnell bis zu 10,0 cm Sedimenttiefe eingetragen. Der größte K_{B10} wurde im Oktober 1988 erreicht. Eine erhöhte Aktivität im Sommer (August 1989) war nicht zu beobachten. Die K_{B10} zeigen hier ähnlich geringe Werte wie im Winter (Februar 1989). Im Januar 1990 waren höhere Werte deutlich.

Die maximalen K_{B10} -Daten wurden in einer Tiefe von ca. 4,0 cm gefunden (Oktober 1988, August 1989 und Januar 1990). Lediglich im Februar 1989 lag das Maximum in Tiefen bis ca. 7,0 cm. Die K_{B10} an der Grenzfläche Wasser/Sediment lassen sich überwiegend mit Werten von leicht erhöhter molekularer Diffusion beschreiben.

Die Makrofauna-Gemeinschaft in den Sedimentkernen ist das ganze Jahr über ähnlich zusammengesetzt. Die häufigsten Vertreter sind: Callianassa subterranea, Echinocardium cordatum, Lanice conchigela und Nephtys spec. Die Makrofauna aus Auszählungen von Kastengreiferproben zeigt ein eindeutiges Abundanzmaximum im Oktober 1988.

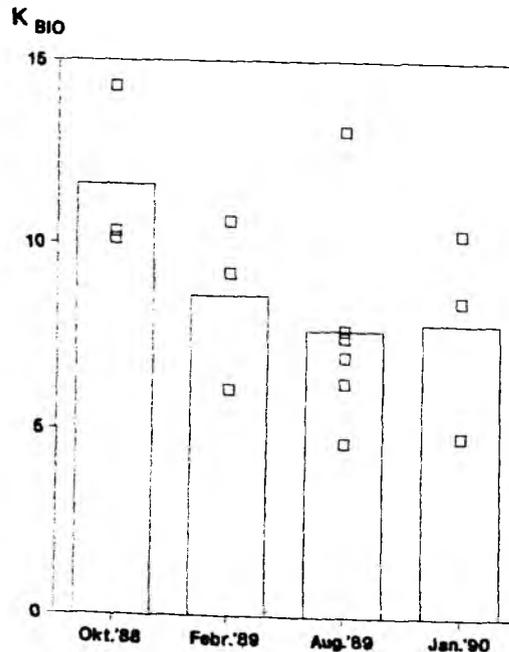


Abb.19: Saisonalität der Bioturbation auf der Station "Schlicksandgrund": Bioturbationskoeffizienten (K_{B10}) von Oktober 1988 bis Januar 1990 (Quadrate: Einzelwerte aus 3 Sedimentkernen, Säule: Mittelwert aus den 3 Einzelwerten)

3.6.2.3. Callianassa- und Lanice-Bauten

In diesem Kapitel werden Ergebnisse der direkten Beprobung von Callianassa- und Lanice-Bauten auf der Station "Schlicksandgrund" beschrieben. Die Bautenproben enthielten entsprechend der lockeren Sedimentbeschaffenheit wesentlich höhere Porenwasser-anteile als die Kontrollproben. Hinzu kam, daß die Callianassa -und Lanice-Bauten nicht immer vertikal von der Oberfläche in das Sediment verliefen. Demzufolge trafen einige Bauten in bestimmten Tiefen im Sediment zusammen. Eine auffällige Beobachtung war das Vorkommen von Nephtys spec. direkt in Callianassa -und Lanice-Bauten.

In den Abbildungen 20 A-C werden nur Profile der "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF}) dargestellt. Aufgrund der Schwierigkeiten bei der Probennahme (siehe 2.2.4.3.) wurden die Konzentrationsprofile auf 8,0 cm Sedimenttiefe beschränkt.

Im Sedimentkern 1 (Abb.20 A) wurden 2 Callianassa-Gänge und 3 Lanice-Röhren beprobt. Im Sedimentkern 2 (Abb.20 B) wurden 3 Callianassa-Gänge und 2 Lanice-Röhren untersucht und im Sedimentkern 3 (Abb.20 C) wurden nur Lanice-Röhren beprobt.

Die Ergebnisse zu diesem Experiment sind in Tabelle 6 zusammengefaßt.

Der Tracer dringt in den meisten Fällen in die gesamte Sedimentsäule bis 8,0cm Tiefe ein. Da der Kurvenverlauf in der Differenzdarstellung deutlich gegen Null geht, wird angenommen, daß der Tracereintrag bis 10,0 cm Sedimenttiefe reicht, wie es die Ergebnisse im Experiment mit natürlicher Fauna zeigen.

Die K_{s10} der Bauten sind insgesamt sehr groß (Abb.21), und nicht nur die bewohnten Bauten besitzen erhöhte K_{s10} . Es liegen keine Unterschiede zwischen Callianassa -und Lanice-Bauten vor. Die Kontrollprofile zeigen deutlich geringe K_{s10} . Maximale K_{s10} liegen für beide Bioturbatoren, C. subterranea und L. conchilega in 3,3 cm Sedimenttiefe vor. Diese Tiefe stimmt gut mit dem Ergebnis aus der Untersuchung ganzer Sedimentscheiben mit natür-

Ergebnisse

licher Fauna überein (3.6.2.2.). Die K_{B10} an der Sedimentgrenzfläche zeigen insgesamt höhere Werte, diese sind aber deutlich geringer als ihre Maxima im Sediment. Rechnet man nun diese K_{B10} auf die ganze Sedimentscheibe um, so erhält man kleinere K_{B10} , die sich gut mit denen aus den ganzen Sedimentscheiben vergleichen lassen.

Tabelle 6: Bioturbation in Callianassa- und Lanice-Bauten

	Bromid-Tiefe [cm]	K_{B10}	K_{B10} : Max. Tiefe [cm]	K_{B10} \emptyset /0.5 cm
SEDIMENTKERN 1:				
<u>Callianassa s.</u> *	>8.0	16.9	2.5-3.5	1.2/ 4.7
<u>Callianassa s.</u>	>8.0	17.8	3.5-4.5	2.4/ 2.4
<u>Lanice c.</u> *	6.0	21.6	3.5-4.5	1.2/11.8
<u>Lanice c.</u> *	>8.0	22.5	2.5	2.4/ 9.4
<u>Lanice c.</u>	>8.0	11.8	-	11.8/11.8
Kontrolle	3.0	1.2	-	1.2/ 1.2
SEDIMENTKERN 2:				
<u>Callianassa s.</u>	>8.0	15.1	2.5-3.5	1.2/ 3.5
<u>Callianassa s.</u>	>8.0	16.0	1.5	1.2/ 2.4
<u>Callianassa s.</u> *	>8.0	22.7	1.5	2.4/ 5.9
<u>Lanice c.</u> *	7.0	27.0	1.5-2.5	1.2/ 3.8
<u>Lanice c.</u> *	>8.0	37.8	1.5-3.5	1.2/ 5.4
Kontrolle	-	-	-	-
SEDIMENTKERN 3:				
<u>Lanice c.</u>	6.0	12.8	2.5-3.5	7.1/11.8
<u>Lanice c.</u>	>8.0	11.3	1.5-4.5	2.4/ 4.7
<u>Lanice c.</u>	8.0	9.6	2.5-3.5	4.7/11.8
<u>Lanice c.</u> *	>8.0	22.0	2.5-4.5	2.4/11.8
<u>Lanice c.</u>	>8.0	21.0	2.5-3.5	2.4/ 4.7
Kontrolle	5.0	3.0	1.5-2.5	2.4/ 4.7

a

b

c

d

e

- a. Sedimentkerne 1-3 mit Callianassa- und Lanice-Bauten, Kontrollen ohne Bauten, *=Bauten mit Tier
- b. Maximale Eindringtiefe des Bromid-Tracers
- c. Gemittelte Bioturbationskoeffizienten (K_{B10}) über 10 cm Tiefe
- d. Tiefe der K_{B10} -Maximalwerte
- e. Bioturbationskoeffizienten in der Wassersäule (1. Wert) / oberste Sedimentschicht von 0,5 cm Dicke (2. Wert)

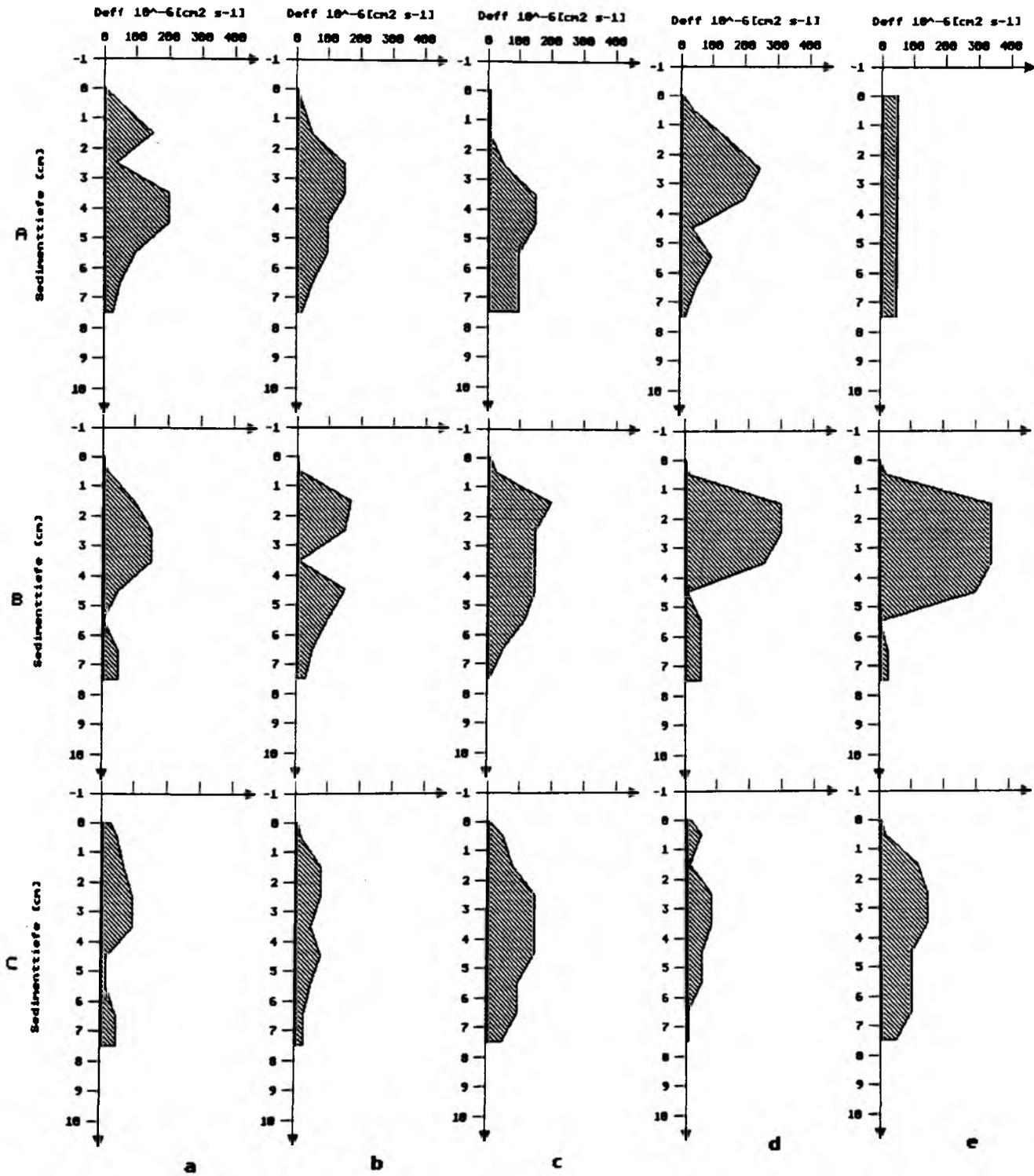


Abb.20: Profile der "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF}) von Callianassa- und Lanice-Bauten: A: Sedimentkern 1, B: Sedimentkern 2 und C: Sedimentkern 3

Sedimentkern 1
a. Callianassa s. *
b. Callianassa s.
c. Lanice c. *
d. Lanice c. *
e. Lanice c.
*: Bauten mit Tier

Sedimentkern 2
Callianassa s.
Callianassa s.
Callianassa s. *
Lanice c. *
Lanice c. *

Sedimentkern 3
Lanice c.
Lanice c.
Lanice c.
Lanice c. *
Lanice c.

Ergebnisse

Zusammenfassend lässt sich für die Bioturbation im "Schlicksandgrund" sagen:

1. Der Tracereintrag reicht bis in 10 cm Sedimenttiefe.
2. Die K_{B10} sind sehr hoch, verglichen mit Erfahrungen aus der Ostsee ($K_{B10}=4$).
3. Die höchsten K_{B10} zeigen die Bautenprofile.
4. Die K_{B10} -Maxima kommen bis in 4,0 cm Tiefe vor.
5. Die K_{B10} an der Sediment/Wasser-Grenzfläche zeigen an Bauten-Profilen erhöhte Werte, die aber deutlich geringer sind als ihre Maxima im Sediment.
6. Hauptbioturbatoren sind Callianassa subterranea und Lanice conchilega.
7. Es sind keine Unterschiede im Anstieg der K_{B10} zwischen den beiden Arten zu erkennen.

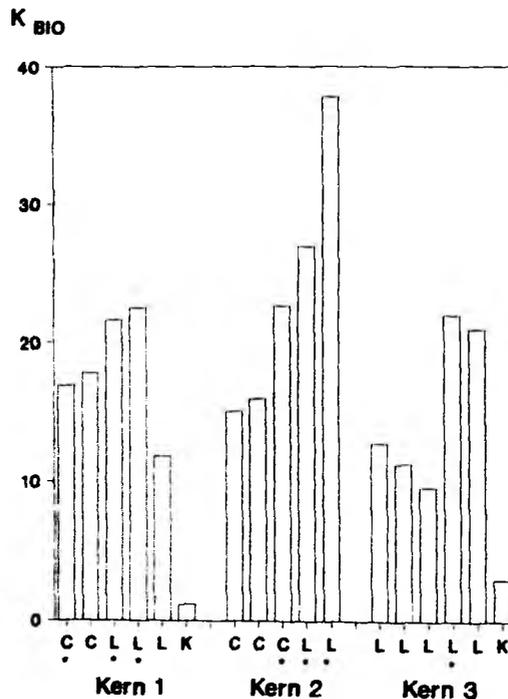


Abb. 21: Bioturbationskoeffizienten (K_{B10}) von Callianassa- und Lanice-Bauten (C: Callianassa subterranea, L: Lanice conchilega; K: Kontrolle; *: Bauten mit Tier)

Ergebnisse

3.6.2.4. Simulation einer Sauerstoffmangelsituation

Vom Experiment "Simulation einer Sauerstoffmangelsituation mit Sediment von der Station "Schlicksandgrund" (Abb.22A) liegen Ergebnisse von jeweils 3 Sedimentkernen vor, jeweils für die Situation der Sauerstoffreduktionsphase und der darauffolgenden Regenerationsphase (Abb.22B). Für jedes Experiment wird 1 Profil exemplarisch aufgezeigt.

Es handelt sich um ein Gemeinschaftsexperiment, bei dem Daten zum Partikeltransport (M.Teucher), CO₂-Profile (M.Powilleit), Redox-Profile (S.Forster) ermittelt wurden, die von den Autoren an anderer Stelle veröffentlicht werden.

Sauerstoffreduktionsphase

Im Zustand der Sauerstoffreduktion (auf ca.30 % Sättigung) dringt der Bromid-Tracer nach 3 Tagen im Durchschnitt 12,3 cm tief in das Sediment ein (Tab.7). Diese Situation läßt sich mit einem K_{B10} von $21,9 \pm 5,8$ beschreiben (Abb.23). Der Maximalwert des K_{B10} liegt in ca. 5,2 cm Tiefe. Die K_{B10} an der Grenzschicht Wasser/Sediment variieren stark zwischen leicht erhöhter molekularer Diffusion und einem 10 bis 20-fachen Anstieg.

Regenerationsphase

Nach der anschließenden Aufoxidierung reicht der Bromideintrag bis in ca. 10,0 cm Sedimenttiefe (Tab.7). Bei einem mittleren K_{B10} (ohne Sedimentkern III) von $20,0 \pm 0,8$ (Abb.23) liegen die Maxima in 2,7 cm und 9,3 cm Sedimenttiefe. Da im Sedimentkern III keine Makrofauna gefunden wurde und die Werte ähnlich der molekularen Diffusion sind, wird dieser Kern nicht in die Betrachtung gezogen. An der Grenzfläche Wasser/Sediment befindet sich die Erhöhung der K_{B10} bei 3,5.

Ergebnisse

Tabelle 7: Simulation einer Sauerstoffmangelsituation
Anoxische Phase = Sauerstoffreduktion auf ca. 30%
Regenerationsphase = Wiederbelüftung auf 100% Sauerstoff
nach anoxischer Phase

Sedimentkerne	Bromid-Tiefe [cm]	K_{B10}	K_{B10} : Max. Tiefe [cm]	K_{B10} 0/0.5cm	Makrofauna
<u>Anoxische Phase</u>					
I	15.0	16.9	4.5	11.8/23.6	C, L, N
II	15.0	28.3	4.5- 5.5	2.4/ 2.4	C, L, N, E
III	11.0	20.6	5.5	1.8/ 1.8	2 L
Mittelwert	13.7	21.9+5.8	5.2	5.3/ 9.3	L
<u>Regenerationsphase</u>					
I	11.0	19.4	1.8- 3.5	2.4/ 2.4	C, L, P
II	13.0	20.6	7.5-11.0	2.4/ 2.4	C
III	8.0	5.4	0.0 -7.5	5.9/ 5.9	L, N
Mittelwert	10.6	15.1+8.5 *20.0+0.8	7.3	3.6/ 3.6	C, L
a	b	c	d	e	f

*ohne III

- a. Sedimentkerne I-III
- b. Maximale Eindringtiefe des Bromid-Tracers
- c. Gemittelte Bioturbationskoeffizienten (K_{B10}) über 10 cm Tiefe
- d. Tiefe der K_{B10} -Maximalwerte
- e. Bioturbationskoeffizienten in der Wassersäule (1. Wert) / oberste Sedimentschicht von 0,5 cm Dicke (2. Wert)
- f. Makrofauna C=Callianassa subterranea, E=Echinocardium cordatum, L=Lanice conchilega, N=Nephtys spec., P=Pectinaria koreni, = Tier zu Experimentende tot

Zusammenfassend ergeben sich wenige Unterschiede zwischen den beiden Phasen und gegenüber den Ergebnissen bei voller Sauerstoffsättigung (3.6.2.2.).

Der Tracereintrag reicht in der Sauerstoffmangel-Situation etwas tiefer in das Sediment. Die K_{B10} sind insgesamt wesentlich größer als in der Saisonalitätsuntersuchung.

Die K_{B10} -Maxima liegen für die Phase der Regeneration in größeren Tiefen.

Die Makrofauna ist in den Sedimentkernen ähnlich zusammengesetzt wie in Experiment 3.6.2.2. Die Hauptbioturbatoren sind Callianassa subterranea und Lanice conchilega.

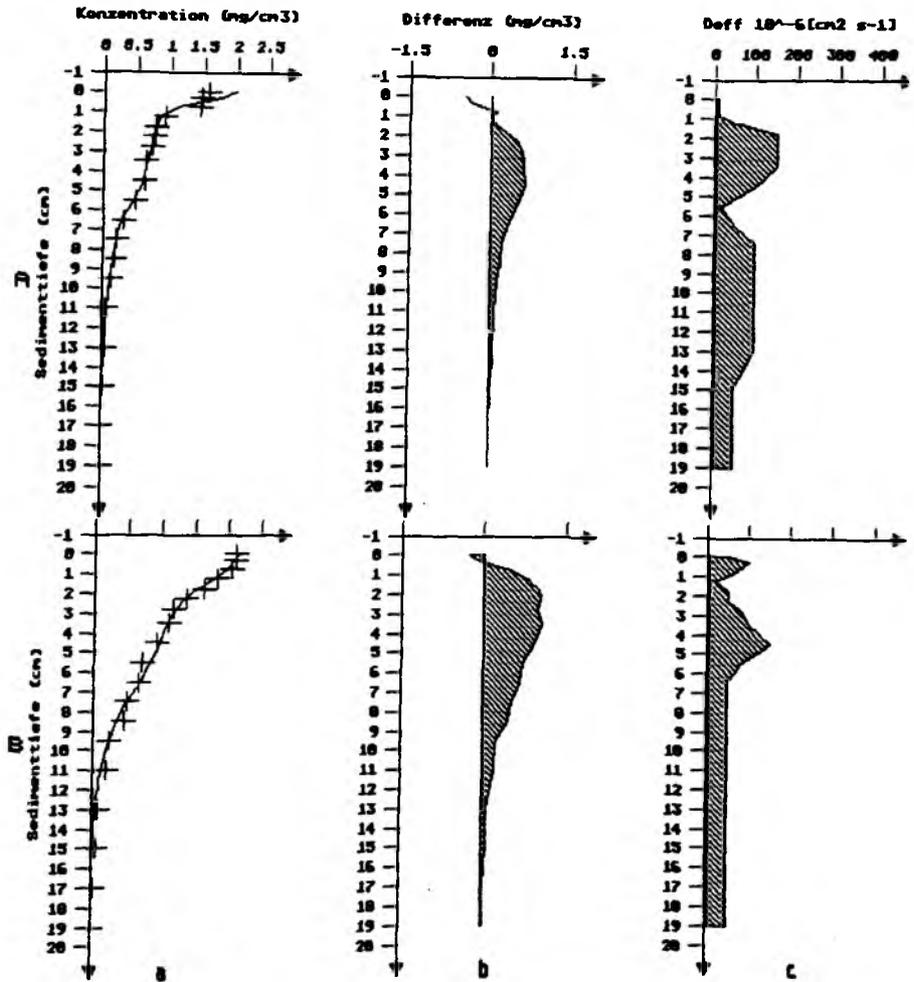


Abb.22: Simulation einer Sauerstoffmangelsituation
 A: Sauerstoffreduktionsphase; B: Regenerationsphase
 a. Verlauf der Tracerkonzentration im Porenwasser
 b. Differenzendarstellung: Abweichung der Tracerkonzentration mit Tieraktivität von der der molekularen Diffusion
 c. Profil der "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF})

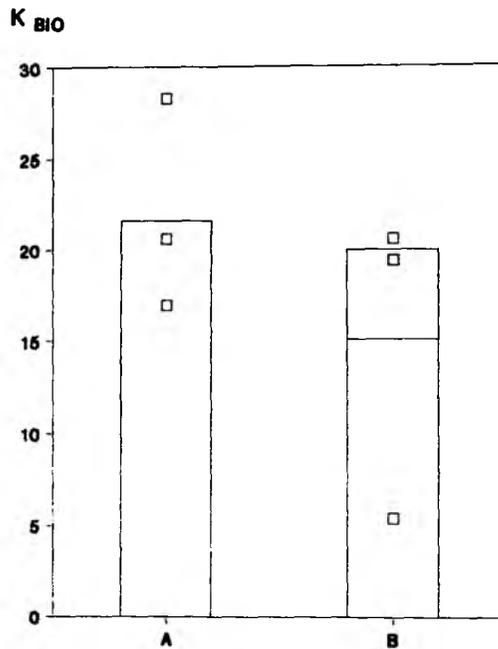


Abb.23: Bioturbationskoeffizienten (K_{BIO}) während der Simulation einer Sauerstoffmangelsituation
A: Sauerstoffreduktionsphase; B: Regenerationsphase
(Quadrate: Einzelwerte aus 3 Sedimentkernen, Säule: Mittelwert aus den 3 Einzelwerten, markierte Säule: ohne Extremwert)

3.7. Temperaturabhängigkeit der Bioturbationsleistung von Nereis diversicolor

Für dieses Experiment mit N. diversicolor im künstlichem Sediment werden die Ergebnisse für die 3 Temperaturstufen 4 °C, 8 °C und 16 °C getrennt beschrieben. Gezeigt werden lediglich die Profile der "effektiven" Sedimentdiffusionskoeffizienten (Abb. 24). Die K_{s10} sind in Abbildung 25 dargestellt. Die Daten sind aus der zusammenfassenden Tabelle 8 zu entnehmen.

Ergänzende und vergleichbare Daten über Partikeltransport (M. Teucher), ATP-Konzentrationen (G. Graf), liegen vor und werden im anderen Zusammenhang von den Autoren veröffentlicht.

Temperaturstufe 4 °C

Für die Temperaturstufe 4 °C (Tab.8) reicht der Tracereintrag nach 3 Tagen in 9,7 cm bis 14,3 cm Sedimenttiefe. Die K_{s10} von 32,8 \pm 5,2 sind bereits vor der "Fütterung" mit Rotalgen hoch, werden durch die "Fütterung" leicht erhöht (40,9 \pm 14,2) und fallen bis zum 19.Tag ab auf K_{s10} von 13,9 \pm 4,2 (Abb. 25). Die K_{s10} an der Sediment/Wasser-Grenzfläche sind bei der Ausgangssituation und unmittelbar nach der "Fütterung" erhöht. Die Werte gehen jedoch ab dem 7. Tag zurück etwa auf die Höhe der molekularen Diffusion. Eine Reaktion von N. diversicolor aufgrund der "Fütterung" läßt sich deutlich erkennen (Abb.25). Die K_{s10} nehmen unmittelbar nach der Fütterung zu und fallen am 19. Tag unter das Niveau der Ausgangssituation. Nach 7 Tagen verändert sich die Tiefe des maximalen K_{s10} um ca. 2,0 cm auf 6,2 cm Tiefe.

Temperaturstufe 8 °C

Der Tracer wird ähnlich wie bei 4 °C in 8,2 cm bis 13,7 cm Tiefe eingetragen (Tab.8). Die K_{s10} (Abb.25) zeigen bei den Parallelen große Schwankungen und sind bereits vor der "Fütterung" mit einem Durchschnittswert von 44,0 \pm 18,9 extrem hoch. Unmittelbar nach der "Fütterung" zeigen sie um ca. die Hälfte kleinere Werte, die dann bis zum Experimentende so

Ergebnisse

verbleiben. Die K_{s10} -Maxima liegen in ca. 3,6 cm Sedimenttiefe. Die K_{s10} an der Grenzfläche werden nach der "Fütterung" erhöht und bleiben dann auf dem hohen Wert. Diese Temperaturstufe läßt keine Reaktion der Tiere auf die Algenzugabe erkennen.

Temperaturstufe 16 °C

In der Temperaturstufe von 16 °C (Tab.8) liegt der Tracereintrag zwischen 8,0 cm und 9,7 cm Sedimenttiefe. Die K_{s10} sind mit $12,5 \pm 8,7$ in der Ausgangssituation (Abb.25) wesentlich niedriger als bei 4 °C und 8 °C. Nach der "Fütterung" steigt der K_{s10} am Tag 7 auf einen Wert von $21,9 \pm 10,7$ und sinkt danach wieder auf $13,9 \pm 8,2$ ab. Die K_{s10} an der Grenzfläche Sediment/Wasser zeigen eine Erhöhung lediglich im Moment der "Fütterung". Dabei sind die K_{s10} wesentlich höher als in den übrigen Temperaturstufen. Insgesamt zeigt sich eine ähnliche Reaktion wie in der Temperaturstufe 8 °C.

Sedimentkerne	Bromid-Tiefe [cm]	K_{B10}	K_{B10} Max. Tiefe [cm]	K_{B10} 0/0.5cm	
TEMPERATURSTUFE 4°C:					
<u>nicht "gefüttert":</u>	I	16.0	37.9	0.8-3.5	13.6/13.6
	II	12.0	27.5	1.3-8.5	1.4/ 1.4
	III	15.0	33.1	5.5	6.8/ 6.8
	Mittelwert	14.3	32.8±5.2	3.9	7.3/ 7.3
<u>"gefüttert":</u>	I	9.0	28.7	1.8-4.5	1.4/ 1.4
	II	11.0	37.5	1.8-2.8	1.4/ 5.4
	III	14.0	56.5	1.8-5.5	8.1/13.6
	Mittelwert	11.3	40.9±14.2	4.3	3.6/ 6.8
<u>nach 7 Tagen:</u>	I	15.0	51.7	4.5-6.2	1.4/ 4.1
	II	15.0	35.0	1.8-5.5	1.4/ 1.4
	III	10.0	24.1	1.8-6.5	1.4/ 1.4
	Mittelwert	13.3	36.9±13.9	6.2	1.4/ 2.3
<u>nach 19 Tagen:</u>	I	10.0	12.7	1.8	1.4/ 1.4
	II	10.0	18.5	2.3-3.5	1.4/ 1.4
	III	9.0	10.4	2.3-3.5	1.4/ 1.4
	Mittelwert	9.7	13.9±4.2	2.9	1.4/ 1.4
TEMPERATURSTUFE 8°C:					
<u>nicht "gefüttert":</u>	I	17.0	65.0	2.8-7.5	2.7/13.6
	II	12.0	28.3	1.3-3.5	1.4/ 1.4
	III	12.0	38.6	1.8-4.5	2.7/ 2.7
	Mittelwert	13.7	44.0±18.9	4.0	2.3/ 5.9
<u>"gefüttert":</u>	I	9.0	13.7	1.3-4.5	1.4/ 1.4
	II	12.0	25.6	1.8	1.4/ 1.4
	III	15.0	31.4	1.8-4.5	13.6/13.6
	Mittelwert	12.0	23.6±9.0	3.6	5.5/ 5.5
<u>nach 7 Tagen:</u>	I	13.0	27.3	0.8-3.5	2.7/13.6
	II	7.0	4.7	1.3-2.8	1.4/ 2.7
	III	13.0	31.7	1.3-3.5	1.4/ 1.4
	Mittelwert	8.2	21.2±14.5	3.3	1.8/ 5.9
<u>nach 19 Tagen:</u>	I	9.0	13.7	1.3-4.5	1.4/ 1.4
	II	11.0	25.6	1.8-2.3	1.4/ 1.4
	III	13.0	31.4	1.8-4.5	13.6/13.6
	Mittelwert	11.0	23.6±9.0	3.6	5.5/ 5.5
TEMPERATURSTUFE 16°C:					
<u>nicht "gefüttert":</u>	I	10.0	21.3	1.3-2.3	1.4/ 2.7
	II	6.0	3.9	1.8	1.4/ 1.4
	III	8.0	12.4	1.8-2.3	1.4/ 1.9
	Mittelwert	8.0	12.5±8.7	2.1	1.4/ 2.0
<u>"gefüttert":</u>	I	9.0	21.0	0.3-1.8	13.6/54.2
	II	7.0	11.3	1.3-1.8	1.4/2.7
	III	8.0	17.2	1.8-3.5	13.6/13.6
	Mittelwert	8.0	16.5±4.9	2.4	9.5/23.5
<u>nach 7 Tagen:</u>	I	11.0	22.9	1.3-2.3	1.4/ 2.7
	II	9.0	32.1	1.8-2.8	1.4/ 1.4
	III	7.0	10.7	0.8-1.8	1.4/ 1.4
	Mittelwert	9.0	21.9±10.7	2.3	1.4/ 1.8
<u>nach 19 Tagen:</u>	I	7.0	5.0	3.5	1.4/ 1.4
	II	8.0	15.6	1.3-2.3	1.4/ 2.2
	III	14.0	21.2	2.8-4.5	1.4/ 2.2
	Mittelwert	9.7	13.9±8.2	3.4	1.4/ 1.9
a	b	c	d	e	

- Sedimentkerne I-III
- Maximale Eindringtiefe des Bromid-Tracers
- Gemittelte Bioturbationskoeffizienten (K_{B10}) über 10 cm Tiefe
- Tiefe der K_{B10} -Maximalwerte
- Bioturbationskoeffizienten in der Wassersäule (1. Wert) / oberste Sedimentschicht von 0,5 cm Dicke (2. Wert)

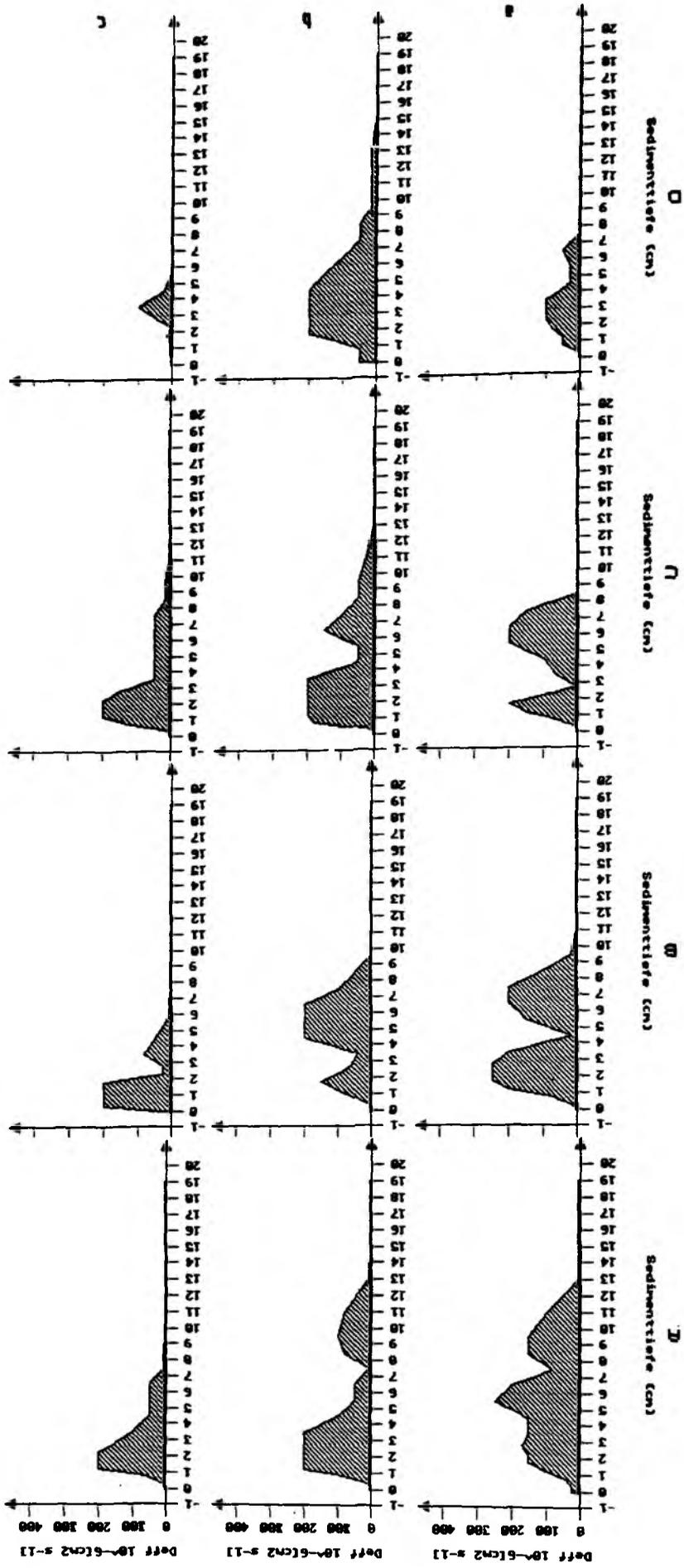
Ergebnisse

Zusammenfassend lässt sich für das Fütterungsexperiment folgendes sagen:

Die größten Bioturbationskoeffizienten nach der "Fütterung" zeigt N. diversicolor bei 4 °C, nämlich um ca. das 40-fache mehr als die molekulare Diffusion. Die geringsten Bioturbationskoeffizienten werden bei 16 °C beobachtet. Dabei waren die Tiefen der maximalen K_{s10} bei den Temperaturstufen 4 °C und 8 °C in ca. 4,0 cm, bei 16 °C erreichen die K_{s10} ihre Maxima in ca. 2,0 cm Sedimenttiefe.

Die größten Bioturbationskoeffizienten an der Grenzfläche Sediment/Wasser zeigt die Temperaturstufe von 16 °C.

Abb.24: Aus dem Experiment "Temperaturabhängigkeit der Bioturbationsleistung von Nereis diversicolor: Profile der "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{eff})
a: Temperaturstufe 4 °C; b: Temperaturstufe 8 °C;
c: Temperaturstufe 16 °C
A. Sedimentkerne nicht "gefüttert"
B. Sedimentkerne "gefüttert"
C. Sedimentkerne nach 7 Tagen
D. Sedimentkerne nach 19 Tagen



Ergebnisse

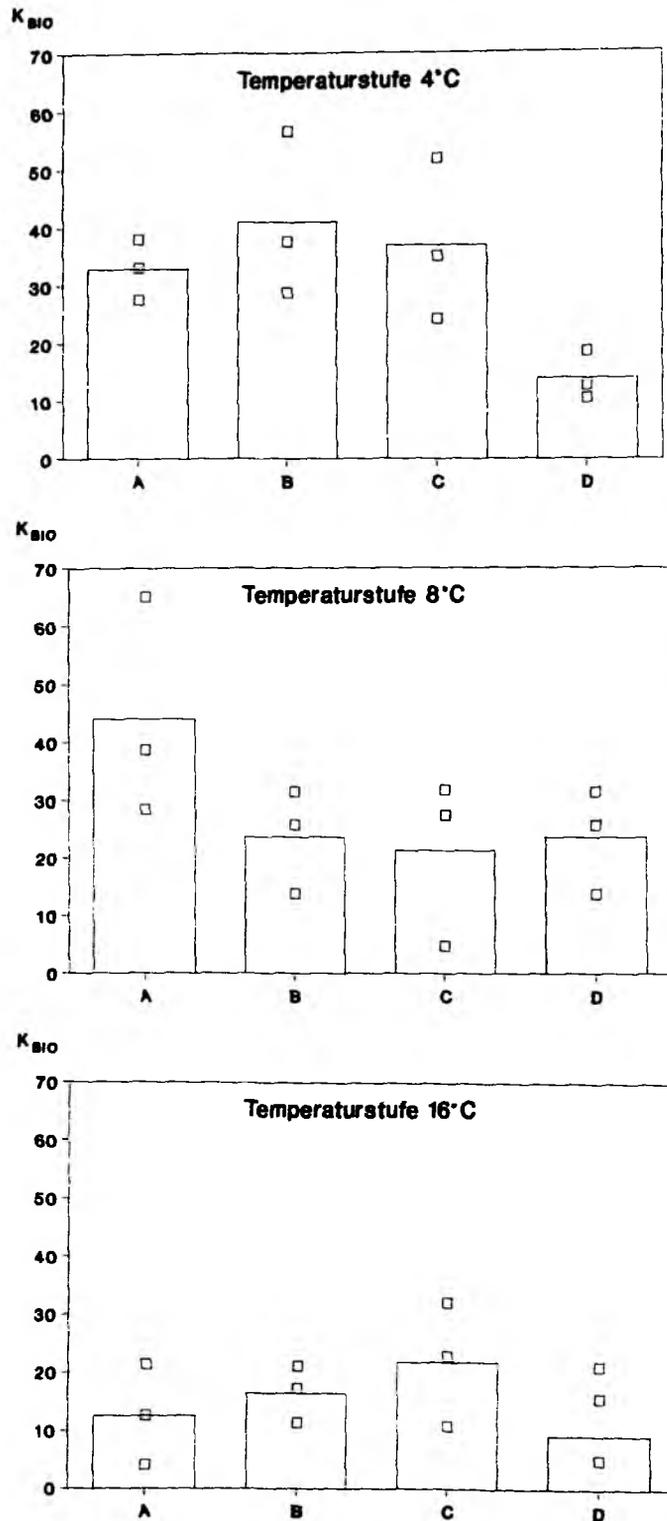


Abb.25: Bioturbationskoeffizienten (K_{B10}) im Experiment "Temperaturabhängigkeit der Bioturbationsleistung von *Nereis diversicolor* (Quadrate: Einzelwerte aus 3 Sedimentkernen, Säule: Mittelwert aus den 3 Einzelwerten)

Ergebnisse

3.8. Nährsalzuntersuchungen im Porenwasser

Auf beiden Nordseestationen "Schlickgrund" und "Schlicksandgrund" wurden die Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser an 3 bzw. 4 Terminen von Oktober 1988 bis Oktober 1989 ermittelt. Darüberhinaus wurde die Entwicklung der Nährsalzprofile während der Hälterung in den Sedimentkernen beobachtet, um auf eventuell auftretende Milieuveränderungen im Porenwasser während der Dauer eines Tracerexperimentes schließen zu können. Untersucht wurden die Nährsalze Silikat, Phosphat, Ammonium und Nitrit. Die berechneten molekularen und "effektiven" Nährsalzflüsse sind der Tabelle 9 zu entnehmen (Berechnungsmethode s.2.2.2.). Dabei wurden die Flüsse auf Station "Schlickgrund" für die gesamte Sedimentsäule berechnet. Auf der Station "Schlicksandgrund" werden unterschiedliche Flüsse angegeben für die Sediment/Wasser-Grenzfläche, für den Tiefenhorizont in 4,0 cm und für die Sedimentsäule 2-10 cm.

Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser der Station "Schlickgrund"

Die Konzentrationsprofile der Nährsalze Silikat, Phosphat und Ammonium zeigen für dieses Schlicksediment ausgeprägte Tiefengradienten (Abb.26a-d).

Die Silikatkonzentrationen (Abb.26a) stimmen bis ca. 3,0 cm Tiefe mit denen der Vergleichsstation "Schlicksandgrund" überein. Darunter nehmen die Konzentrationen bis $420 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ nahezu linear zu. Das Phosphatprofil (Abb.26b) stellt sich bis ca. 3,0-4,0 cm Tiefe ebenfalls dem Profil der Vergleichsstation ähnlich dar. Darunter nehmen die Konzentrationen bis $81 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ allmählich zu. Das Konzentrationsprofil von Ammonium (Abb.26c) zeigt einen für das Schlicksediment typischen linearen Anstieg von $93 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ im überstehenden Wasser auf $1069 \mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ in 10,0 cm Sedimenttiefe. Die Nitritkonzentrationen (Abb.26d) sind an der Sedimentoberfläche am höchsten. Sie fallen bis 2,0 cm Sedimenttiefe stark ab und nähern sich dem Wert Null.

Ergebnisse

Nährsalzkonzentrationen im Porenwasser der Station "Schlicksandgrund"

Alle Konzentrationsprofile der Nährsalze der Station "Schlicksandgrund" weisen geringe Veränderungen in der Tiefe auf, dagegen im Oberflächenbereich 0-2,0 cm ausgeprägte Konzentrationsgradienten (Abb.27a-d).

Der Konzentrationsgradient ist beim Silikat (Abb.27a) am deutlichsten ausgebildet. Die Grenzkonzentrationen liegen unterhalb 2,0 cm Sedimenttiefe zwischen 151 und 215 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ und bleiben bis in 20,0 cm Sedimenttiefe in diesem Konzentrationsbereich (Abb.27). Das Konzentrationsprofil für Phosphat (Abb.27b) weist unterhalb 2,0 cm Sedimenttiefe Konzentrationen zwischen 15 und 24 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$ auf. Die Konzentrationen für Ammonium (Abb.27c) liegen in 2,0-10,0 cm Sedimenttiefe zwischen 85 und 128 $\mu\text{mol}\cdot\text{dm}^{-3}$. Die Nitritkonzentrationen (Abb.27d) weichen nicht wesentlich vom Profil der Station "Schlickgrund" ab. Nitrit wurde hier bis in Tiefen von 3,0-4,0 cm nachgewiesen.

Tabelle 9: Gemittelte Nährsalzflüsse über einen Jahresgang der Stationen "Schlickgrund" und "Schlicksandgrund": Flüsse molekularer Diffusion (F_{mol}) und "effektive" Flüsse (F_{eff}) in $\mu\text{mol m}^{-2}\text{d}^{-1}$, Bioturbationskoeffizient (K_{bio}).

Schlickgrund"

	F_{mol}	K_{bio} 2-10cm	F_{eff}
Silikat	196	2.1	411
Phosphat	15	2.1	35
Ammonium	654	2.1	1373

"Schlicksandgrund"

	F_{mol}	K_{bio}			F_{eff}		
		0-1cm	4 cm	2-10cm	0-1cm	4 cm	2-10cm
Silikat	142	1.2	20.0	8.7	171	2840	1237
Phosphat	13	1.2	20.0	8.7	16	260	115
Ammonium	55	1.2	20.0	8.7	66	1100	477

Ergebnisse

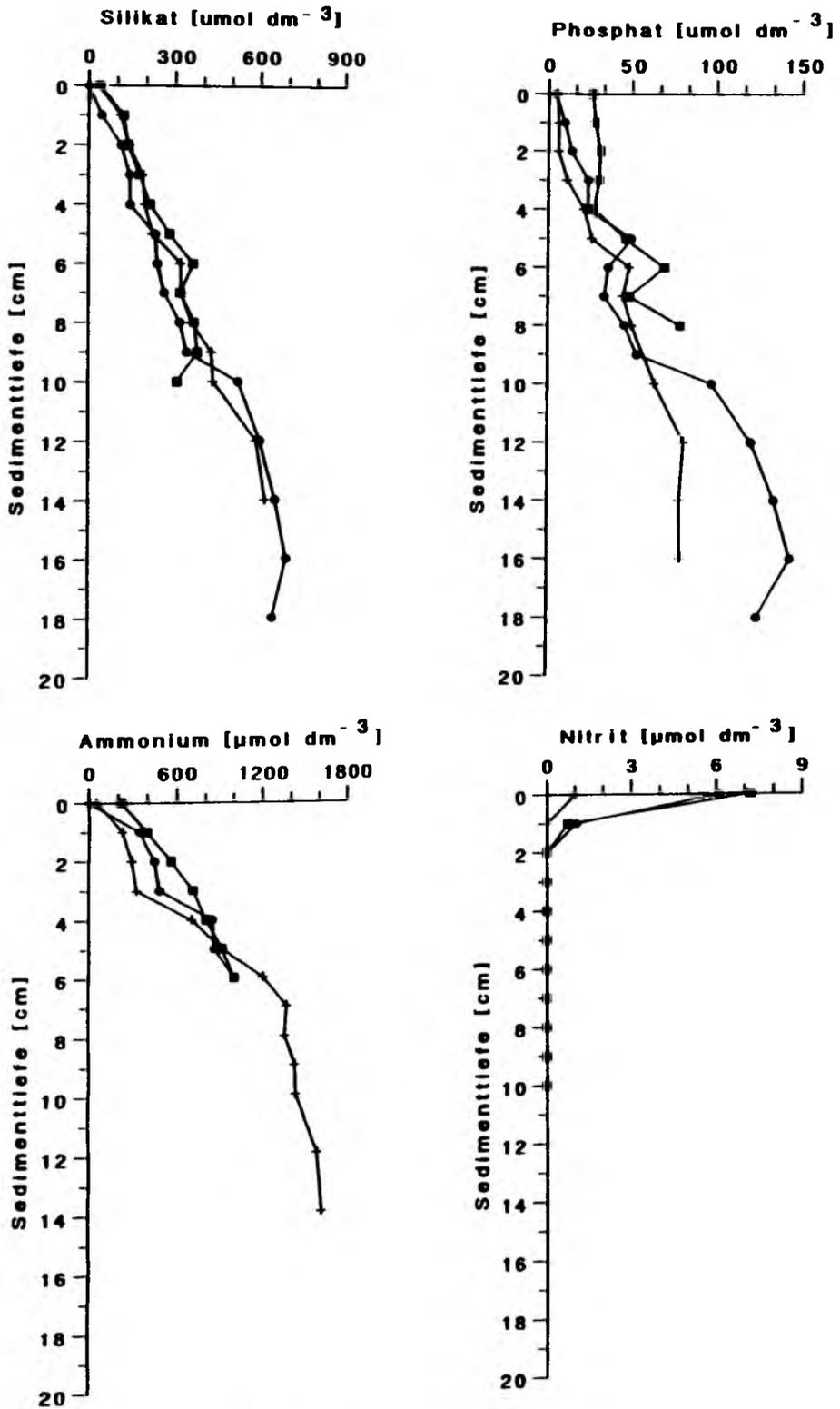


Abb.26: Konzentrationsprofile für Nährsalze der Station "Schlickgrund": (●) Februar 1989, (○) August 1989, (+) Oktober 1989

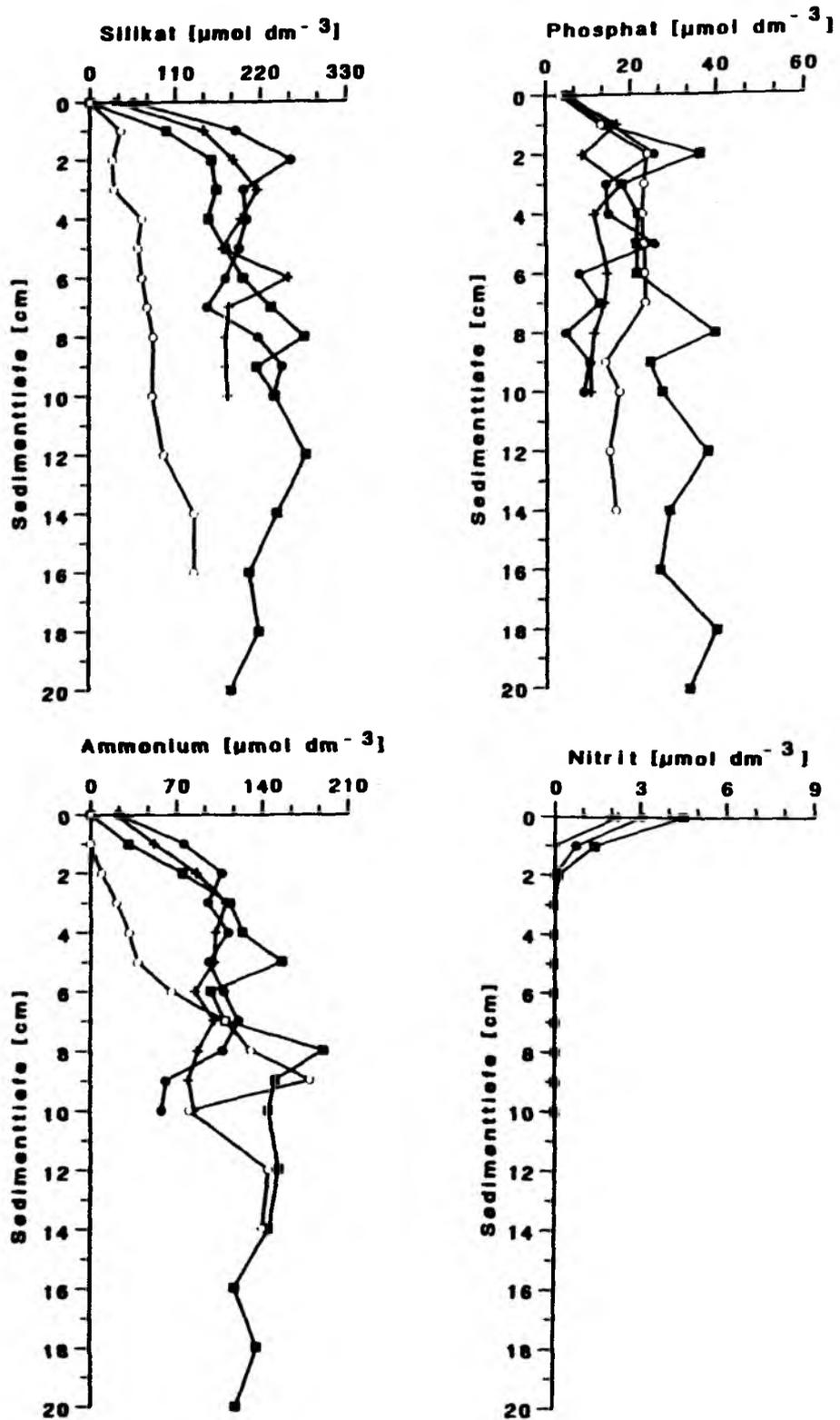


Abb.27: Konzentrationsprofile für Nährsalze der Station "Schlicksandgrund": (●) Oktober 1989, (■) Februar 1989, (+) August 1989, (○) Oktober 1989

Ergebnisse

Einfluß der Hälterung auf die Nährsalzprofile

In diesem Abschnitt werden Nährsalzprofile für Silikat, Phosphat, Ammonium und Nitrit aus an Bord gewonnenen Proben verglichen mit den Profilen in Sedimentkernen nach ca. 10 Tagen Hälterung (Abb.28a-d). Die meisten Experimente wurden mit dem Sediment des "Schlicksandgrundes" durchgeführt.

Die Silikatprofile (Abb.28a) nach der Hälterung stimmen bis in 2,0 cm Sedimenttiefe mit den in situ-Profilen überein. In tieferen Sedimentschichten weist das Profil nach Hälterung im Tiefenbereich 3,0-8,0 cm einen Konzentrationsanstieg um ca. 1/3 im Vergleich zu dem in situ-Konzentrationsprofil auf. Die Phosphatkonzentrationen (Abb.28b) im überstehenden Wasser und im Oberflächenhorizont 0-0,5 cm stimmen nach Hälterung gut mit den in situ-Konzentrationen überein. Ebenfalls gute Übereinstimmung zeigt sich in 8,0-10,0 cm Tiefe. In 1,0-7,0 cm weisen die gehälterten Sedimentkerne im Vergleich zu in situ-Verhältnissen um die Hälfte geringere Konzentrationen auf. Ein vergleichbarer Konzentrationsverlauf nach Hälterung läßt sich für Ammonium (Abb.28c) bis in ca. 1,5 cm feststellen. Darunter sind die Konzentrationen bis in ca. 6,0 cm Tiefe um das 2 bis 3-fache erhöht. Die Nitritkonzentrationen (Abb.28d) sind im Vergleich zu in situ-Verhältnissen nach Hälterung geringer.

Ergebnisse

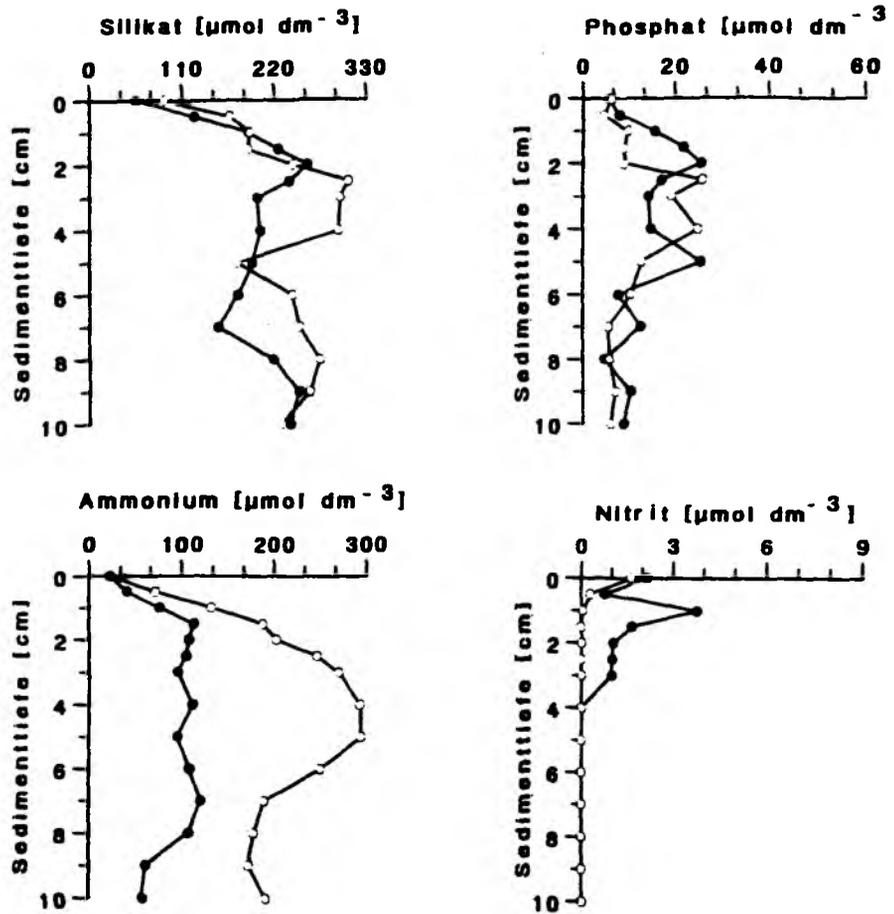


Abb.28: Vergleich von Konzentrationsprofilen der Nährsalze vor (●) und nach einer Hälterung (○)

4. Diskussion

4.1. Das Modell

In den vergangenen 15 Jahren wurde der Transport gelöster Stoffe im Porenwasser durch die Aktivität der Makrofauna von Geologen und Chemikern, aber nur wenigen Biologen quantifiziert (Lee und Swartz, 1980, Aller, 1982, Dicke, 1986,). Diese und andere Autorinnen und Autoren stellten das komplexe System "Meeresboden" in Modellen dar, wobei räumliche, zeitliche, biogene, physikalische und reaktionskontrollierte Faktoren berücksichtigt wurden. Eine realistische Beurteilung dieser Prozesse im Sediment wird durch ihre gegenseitige Wechselwirkung erschwert.

Untersuchungen von Bioturbationsprozessen werden meist auf der Grundlage eines 2-Box Modells beschrieben (Guinasso et al. 1975, Santchi et al., 1980, Dicke, 1986). Dabei werden ein oberster, durchmischter, bioturbierter Bereich ("Box I") mit einem konstanten erhöhten "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF}) und ein darunterliegender, geschichteter Bereich ("Box II") mit dem molekularen Diffusionskoeffizienten unterschieden.

Mit dem in dieser Arbeit verwendeten Multibox-Modell (W. Koeve, Abt. Planktologie, IfM Kiel) wird eine Auflösung der oberen, bioturbierten Schicht erreicht. Dabei werden für die bioturbate Zone variierende D_{EFF} sichtbar. Ferner gelingt es, die Abstufungen zwischen den einzelnen D_{EFF} zu minimieren und sie den tatsächlich im Sediment vorliegenden fließenden Übergängen anzunähern. Das Maximum der D_{EFF} kann dabei noch innerhalb der bioturbierten Schicht genau lokalisiert werden. Weiterhin berücksichtigt das verwendete Modell mit der Tiefe abnehmende D_{EFF} , auf die Nozaki (1977) aufmerksam macht. Ein vergleichbarer Ansatz wurde von Aller (1976) und Berner (1979) anhand mehrerer durchmischter Zonen mit unterschiedlichen D_{EFF} beschrieben.

Diskussion

Die Quantifizierung der bioturbaten Prozesse durch Advektionsmodelle (Biopumping-Modelle) beschreibt nur den Massenfluß des Kontaktwassers (Advektivfluß). Derartige Modelle vernachlässigen die diffusionsbedingten Transporte über die Gangwandungen. Außerdem lassen sie die Einschränkung der Advektivflüsse aufgrund behinderter Permeabilität in Schlicksedimenten unberücksichtigt (Grundmanis und Murray, 1977, Hammond und Fuller, 1979, McCaffrey et al., 1980).

Im verwendeten Multibox-Modell wird die Betrachtungsweise von reinen Diffusionsmodellen und von reinen Advektionsflußmodellen integriert. Da die Advektion größere Konzentrationsgradienten zwischen einzelnen Sedimentschichten schafft, geht sie so in die ermittelten Transportraten mit ein.

Auf der Grundlage dieser Überlegungen wurde der Transport gelöster Stoffe im Sediment beschrieben. Dabei wurden die zwei Transportprozesse, Diffusion und biogene Advektion, für einige Benthosorganismen quantifiziert. Die wichtigsten, den Transport im Sediment beeinflussenden Faktoren wurden in das Modell einbezogen. Bedeutsam sind dabei die Tortuosität und die Porosität (s.Kap.2.2.2.). Wesentlich ist weiterhin die Zeitabhängigkeit der Diffusion. Für den verwendeten Bromid-Tracer stellte sich selbst nach 10 Tagen Experimentdauer kein steady state ein. Auf Grund von Konzentrationsgradienten findet ein ständiger diffusiver Austauschprozeß statt. Die durchgeführte Zeitserie (Kap.3.6.2.1.) läßt eine zeitliche Abfolge der Tracerverteilung im Sedimentkern erkennen. Durch Organismenaktivität erzeugte neue Konzentrationsgradienten im Porenwasser verursachen dort eine Vergrößerung der Tracerflüsse und eine Verschiebung in die Tiefe. Dabei nimmt aber die Aktivität der Organismen aufgrund von Sauerstoff- und Nahrungsmangel mit der Tiefe ab. Dies spiegelt sich auch in der Verringerung der D_{eff} (Kap.3.6.) wider.

Daß keine steady state Verhältnisse vorliegen, wird ebenfalls am Verlauf der Tracerkonzentration im Kontaktwasser (Kap.3.4.) deutlich. Eine, wenn auch geringere, Tracerabnahme in der Wasser-

Diskussion

säule findet selbst nach 10 Tagen noch statt. Da die Tracerkonzentration in der Wassersäule auch nach diesem Zeitraum ca. 70% der Ursprungskonzentration beträgt, kann für die Untersuchungen der Bioturbation in vorliegender Arbeit von einer scheinbar unerschöpflichen Bromid-Quelle ausgegangen werden.

Mit der Zeitserie wurde zusätzlich eine Abschätzung der Experimentdauer durchgeführt. Eine rechnerische Abschätzung der Experimentdauer ist auf der Grundlage von nur einem Tracer-Profil möglich (Kap.3.1.2.). Hierbei wird sichtbar, wie sich das Computermodell rechnerisch der tatsächlichen Experimentdauer nähert. Um die Tieraktivität im Sediment zu erfassen, muß ein bestimmter Bereich mit dem Tracer angereichert werden. Eine Experimentdauer von 1 bis 2 Tagen scheint im Hinblick auf mögliche Aktivitätspausen unzureichend für eine zufriedenstellende Erfassung der Tieraktivität. Zu lange Experimentzeiten von z.B. 10 Tagen sind methodisch ungünstig, da nach längerer Einwirkzeit viel Tracersubstanz in das Sediment diffundiert. Die daraus resultierenden hohen D_{eff} wirken sich bei der Simulation immer weniger auf den Kurvenverlauf aus und verlieren damit an Aussagekraft (s.4.1. "Modelltest"). Deshalb stellte sich die Experimentdauer von 3 bis 4 Tagen als optimal heraus. Ein Vorteil von rechnerischen Vorexperimenten liegt eindeutig in der Ersparnis von zeitintensiver Beprobung, Aufarbeitung und Berechnung von Experimenten bei vorliegender angewendeter Methode.

Das Computermodell wurde während eines Tests auf seine Aussagekraft und die Verifizierbarkeit der Ergebnisse hin geprüft (Kap.3.2.). Getestet wurden die meisten veränderbaren Faktoren der Gleichung 4 (Kap.2.2.2.): die Sedimentdiffusionskoeffizienten, die Porositäten und die Wassersäulehöhen. Dabei wurde der Einfluß ihrer Veränderung auf einen optimal simulierten Kurvenverlauf beobachtet. Da der Schwerpunkt dieser Arbeit auf dem Transport gelöster Stoffe aufgrund von Tieraktivität liegt, wurde dieser Test an einer Bioturbationskurve durchgeführt.

Diskussion

Aus der Veränderung von "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF}) in einem optimal simulierten Kurvenverlauf (Kap.3.2.1.) wird deutlich, daß diese vor allem im unteren Kurvenverlauf auftritt. Das Computerprogramm rechnet mit der Modellvorstellung, daß die Richtung des Flüssigkeitstransports von der Sedimentoberfläche in die Tiefe stattfindet, was sich in der Beeinflussung des unteren Kurvenverlaufs äußert.

Die Erhöhung von $D_{EFF} < 150 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ zeigte bis zu einem Bereich $> 900 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ keinen nennenswerten Einfluß auf den bestehenden Kurvenverlauf. Das bedeutet, daß das Modell für $D_{EFF} > 150 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ nicht empfindlich ist. Die Erfahrung mit dem Computermodell zeigte, daß der für den Kurvenverlauf entscheidende Bereich unterhalb 100 bis 150 $\cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ liegt. Größere D_{EFF} bewirken keine nennenswerten Veränderungen im Kurvenverlauf, verglichen mit einem optimal angepaßten Profil. Damit werden die Grenzen des Modells erkennbar. Die Empfindlichkeit ist für kleine D_{EFF} bis ca. $50 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ relativ groß und nimmt mit zunehmenden D_{EFF} ab.

Die Quantifizierung des Tracer-Transportes wurde über einen gemittelten Wert durchgeführt (s.Kap.4.3. Kriterium 2). Dafür wurden in der Sedimentsäule von 10 cm Dicke in den 14 Horizonten die 14 i.d.R. unterschiedlich großen D_{EFF} gemittelt. Der daraus resultierende mittlere D_{EFF} aus dem optimalen Kurvenverlauf ergibt $48,2 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$. Eine Kurve mit diesem konstanten D_{EFF} wird in Abbildung 29a in seinem Verlauf dargestellt. Diese Kurve deckt sich bis ca. 8.0 cm nicht mit dem tatsächlich gemessenen Profil. Außerdem wird der Tracer-Transport im Bereich 2-5 cm deutlich unterschätzt. Dasselbe zeigt sich für eine Kurve mit einem konstanten D_{EFF} von $30,0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (Abb.29b), die das gemessene Konzentrationsprofil annähernd beschreibt. Hierbei wird nicht nur die tatsächliche Tieraktivität in der Sedimenttiefe 2-5 cm unterschätzt, sondern auch der gemittelte D_{EFF} um ein Erhebliches verfehlt. In etlichen Arbeiten (Balzer, 1989, Dicke, 1986) wird die Kurvensimulation lediglich im oberen Bereich des

Diskussion

Tracerprofiles durchgeführt und der Transport dort mit einem einheitlichem D_{EFF} beschrieben. Dabei gehen die Autorinnen und Autoren von der Modellvorstellung aus, daß die Sedimentgrenzfläche der Ort des Geschehens ist. Diese Modellvorstellung wurde ebenfalls mit dem verwendeten Modell simuliert. Abbildung 29c zeigt eine Kurvenanpassung an die gemessenen Bromid-Konzentrationen im oberen Sedimentbereich bis 1.5 cm Tiefe. Der Tracer-Transport an der Grenzfläche kann demnach mit einem D_{EFF} von 3, d.h. molekularer Diffusion, beschrieben werden. Wiederholt wird hier die Unterschätzung der Transportraten in größeren Sedimenttiefen deutlich (s.Kap.3.1., Abb.4c). Die Abbildungen 4b und c zeigen außerdem die Unverzichtbarkeit unterschiedlicher D_{EFF} in den Sedimenthorizonten. Ein optischer Vergleich simulierter Tracerkonzentrationen mit gemessenen in Abbildung 4b läßt den Kurvenverlauf als relativ gut angepaßt erscheinen, jedoch mit einer Fehlerabweichung von ca. 20 %. Bei der genaueren Anpassung der D_{EFF} im entscheidenden Bioturbationsbereich von 3-5 cm müssen diese um ca. das 3-fache vergrößert werden, um den Fehler auf ca. 6 % zu verringern. Durch diesen Test wird die Notwendigkeit der Annahme unterschiedlicher Diffusionskoeffizienten in den einzelnen Horizonten deutlich, insbesondere im Bereich der Bioturbationszone. Außerdem wird klar, daß ein Profil mit gemittelten K_{B10} unzureichend beschrieben wird. Zusätzliche Kriterien sind unerlässlich, um die Transportprozesse besser zu erklären (s.4.3.).

Diskussion

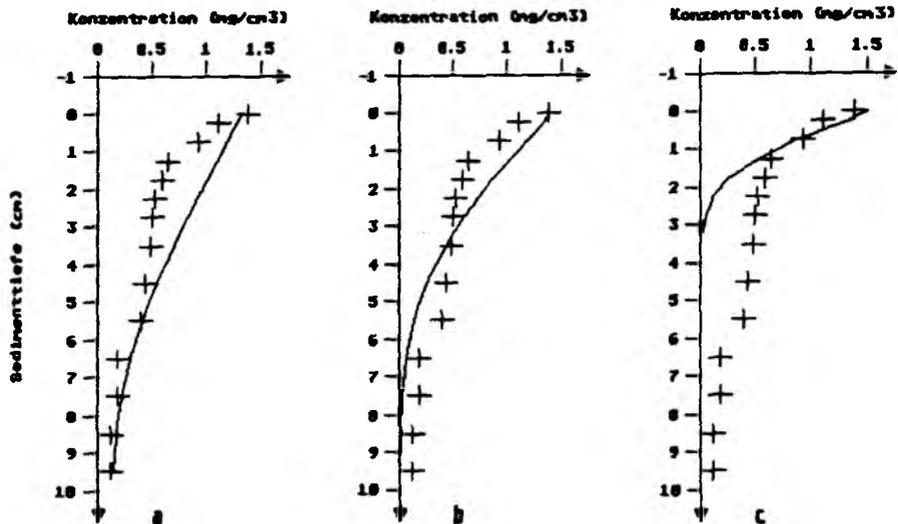


Abb.29: Kurvenverlauf konstanter "effektiver" Diffusionskoeffizienten (D_{EFF})

- a. D_{EFF} von $48.2 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$
- b. D_{EFF} von $30.0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$
- c. D_{EFF} von $3.0 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$

Weiterhin wurde der Faktor Porosität überprüft, da er als ein Bestandteil der Gleichungen 4, 6 und 7 (Kap.2.2.2.) in die Flußberechnung mit 2. bis 3. Potenz eingeht. Dies hebt die Bedeutung der Porosität für die Transportraten gelöster Stoffe im Porenwasser hervor.

Extrem niedrig angenommene Porositäten verursachen im Tracerkonzentrationsprofil eine Konzentrationserhöhung (Kap.3.2.4.). Dagegen erreicht man mit der Annahme von extrem hohen Porositäten im bestehenden Profil einen Verdünnungseffekt. Eine Aufkonzentrierung der Tracersubstanz hat größere

Diskussion

Konzentrationsgradienten und damit größere Tracerflüsse, d.h. Transporte im Porenwasser, zur Folge. Mit dem gegensätzlichen Effekt der Verdünnung müssen dementsprechend die Tracerflüsse bzw. $DEFF$ verringert werden, um den Kurvenverlauf an die gemessenen Tracerkonzentrationen anzupassen.

Aufgrund der Unebenheiten einer realen Sedimentoberfläche schwanken die Porositäten in der obersten Schicht. Forster (1991) stellt für eine tatsächliche Porosität von 0,9, statt von der hier ermittelten Porosität von 0,7, an der Sedimentoberfläche eine berechnete Sauerstoffflußerhöhung um 65 % fest. Für den Bromid-Transport würde das ebenfalls eine Transporterhöhung bedeuten. Der K_{s10} würde dann eine Erhöhung im Oberflächenhorizont (0.5 cm) von 1,2 auf 1,8 erfahren. Verglichen mit dem K_{s10} in tieferen Sedimentschichten von ca. 20 ist die Abweichung an der Grenzschicht verschwindend gering. Jedoch zeigt sich die Beeinflussung in tieferen Horizonten mit einer Fehlerabweichung von ca. 10 % zum optimal simulierten Kurvenverlauf. Dieser Test macht deutlich, daß die Kenntnis des Porositätsprofils für den jeweils untersuchten Sedimenttyp wichtig ist, um ein realistisches Tracer-Profil simulieren zu können. Darüberhinaus ist die Kenntnis der Porosität an der Grenzfläche für die Flußberechnungen der Nährsalze von Bedeutung, denn dort ist der Fluß bei Porosität 0.9 in 3. Potenz von ihr abhängig.

Ein Test mit veränderten Wassersäulenhöhen (Kap.3.2.5.) zeigt die gleichen Effekte vor die eben erläuterten. Eine rechnerische Erhöhung der Wassersäule äußert sich in einer Verdünnung der vorhandenen Tracerkonzentration. Eine Verminderung der Wassersäule bringt eine Aufkonzentrierung des Tracers mit sich. Gerade diese letzte Annahme hat große Auswirkungen auf den Kurvenverlauf, der sehr stark vom optimal simuliertem Verlauf abweicht. Dagegen zeigt eine Vergrößerung der Wassersäule kaum Wirkung.

Dieser Test verdeutlicht, daß die angenommene Wasserhöhe von 10 cm eine konstante und sichere Quelle für den Tracer darstellt. Ein zusätzlicher Grund für die Wahl der Wasserhöhe ist die

Diskussion

Tatsache, daß aufgrund der Belüftung (Kap.2.1.3.) gleichzeitig eine Wasserumwälzung erreicht wird, die die gesamte Wassersäule erfassen und damit ausgeprägte Konzentrationsgradienten in der Wassersäule vermeiden soll. Bei einer wesentlich kürzeren Wassersäule würde die Sedimentoberfläche durch die Belüftung aufgewirbelt und der Tracertransport dort erheblich beeinflusst werden. Bei größeren Wassersäulen würde eine optimale Durchmischung nicht erreicht werden.

4.2. Methodische Einflüsse

Bevor auf die ermittelten Sediment-Diffusionskoeffizienten eingegangen wird, muß die methodische Zuverlässigkeit der ausgewerteten Daten diskutiert werden.

Wie bereits unter 2.2.1. erwähnt, betrug der Analysenfehler für geringere Bromidkonzentrationen, wie sie in tieferen Schichten vorkommen, 7.5 %. Der Bromidtransport konnte mit einem konstanten Sediment-Diffusionskoeffizienten bis ca. 7,0 cm Tiefe beschrieben werden, was beweist, daß keine Störungen durch Organismenaktivitäten vorlagen. Die leicht erhöhten Meßwerte unterhalb 7,0 cm lassen sich zum einem auf Analysenfehler zurückführen. Zum anderen sorgte eine vom oberen Bereich abweichende Sedimentbeschaffenheit dafür, daß die Tortuosität sich änderte (Kapitel 2.2.2.), die für das ganze Tiefenprofil aber einheitlich angenommen wurde.

Ein Konzentrationsprung zwischen dem Bromidgehalt im Kontaktwasser und dem Bromidgehalt des Oberflächenhorizontes ist in den meisten Konzentrationsprofilen zu erkennen (Kap.3.6.1., Abb.15a). In einem 2-Kompartimente-System (Meerwasser/Sediment) mit gleicher Flüssigkeitszusammensetzung unterscheidet sich der Diffusionskoeffizient im Kontaktwasser von dem im Sediment um 0-8 % (Li und Gregory, 1974). Eine Ursache für die Abweichungen von berechneten und gemessenen Konzentrationen an der Grenzfläche ist die Hemmung des diffusiven Flusses (Dicke, 1986). Diese Grenzfläche wirkt als eine semipermeable Membran, die die Durchlässigkeit für Anionen in folgender

Diskussion

Reihenfolge hindert: $\text{HCO}_3^- < \text{I}^- < \text{B} < \text{SO}_4^{2-} < \text{Cl}^- < \text{Br}^-$ (Kharaka et al., 1973). Daraus ist ersichtlich, daß der angewandte Bromid-Tracer beim Durchtritt aus dem Kontaktwasser in das Sediment gehemmt wird, jedoch weniger als beispielsweise Sulfat (SO_4^{2-}).

Zur Erklärung der Differenzen im Oberflächenhorizont (0-0,5 cm) innerhalb der Parallelen eines Experiments können die Bedingungen der Probenahme herangezogen werden. So kann probennahmebedingtes Mischwasser nicht immer vollständig entfernt werden. Darüber hinaus wird die obere, flockige Sedimentschicht bei Entnahme der Stechzylinderproben in einigen Fällen teilweise abgetragen. Zusätzlich bringen Unebenheiten an der Sedimentoberfläche unterschiedliche Bodenwasservermischungen in den Proben des Oberflächenhorizontes und damit unterschiedliche Analyseergebnisse mit sich. Die beschriebenen Effekte werden an den Porositätsprofilen sichtbar, wo nur im Oberflächenhorizont große Abweichungen zwischen Parallelkernen vorliegen.

Die Aktivitäten an Kernrändern sind unberücksichtigt, da dieser aufgrund von Randeffekten an der Plexiglaswand verworfen wurde (s.2.1.4.). Damit sind die Aktivitätszentren der Tiere nicht vollständig erfaßt und vermutlich geringere Aktivitäten als tatsächlich vorhanden gemessen worden. Dies trifft in erster Linie bei allen Experimenten mit Arten zu, die sich im Sediment bewegen. Das belegt auch die Wiederfundrate von nur 60-70 %. Die verworfene Randschicht macht 36 % der vollständigen Sedimentscheibe aus. Bei der Ermittlung von Bromidkonzentrationsprofilen in den Randschichten ergab sich eine Erhöhung der Wiederfundrate auf 120-130 %. Das zeigt, daß durch beträchtliche Randeffekte an Plexiglasrohrwandungen die Transportrate des Bodenwassers in das Sediment höher ist, als in Kernmitte. Die Beeinflussung an Rändern der Sedimentkerne durch einen Schmiereffekt wird von Chant und Cornett (1990) ebenfalls mit mindestens 25 % für das Porenwasser angegeben. Die Autoren stellen diesen Effekt bis in eine Sedimenttiefe von 10 cm fest. Schließlich sollen die Verhältnisse im untersten Teil der

Diskussion

Sedimentsäule betrachtet werden (Kap.3.2.3.). Die Begrenzung im Experiment wird durch den Delrin-Boden des Sedimentkernes gegeben. Im Computerprogramm wird diese Begrenzung mit einem Datenstop in einer gewissen Tiefe erreicht. Die Begrenzung schafft zumindest im Rechenprogramm eine Akkumulation von Tracer-Substanz, d.h. der Fluß in Richtung Tiefe findet nicht statt, da sich der Tracer staut. Aufgrund von umgekehrten Konzentrationsgradienten findet ein Rückfluß statt.

Aus diesem Test läßt sich schließen, daß die Sedimentsäule für eine optimale Simulation an gemessenen Tracerkonzentrationen mindestens 3 cm tiefer beprobt werden muß.

Weiterhin war es notwendig, die Randbedingungen der Experimente, d.h. die Einflüsse der Hälterung auf die Sedimentkerne, zu überprüfen. Dazu wurden die unmittelbar nach der Probennahme untersuchten Nährsalzprofile (Kap.3.8.) mit denen nach der Hälterung verglichen. Erhöhte Silikatflüsse wurden bereits vielfach als Folge von Bioturbation beschrieben (Schink et al., 1975, Vanderborght et al., 1977, McCaffrey et al., 1980, Elderfield et al., 1981, Dicke, 1986, u.v.a.). Tatsächlich sind im Bereich von 2 bis 8 cm Sedimenttiefe die Silikatkonzentrationen der gehälterten Kerne um ca. 30 % erhöht. Für Ammonium zeigt sich ebenfalls eine solche Konzentrationserhöhung in 2 bis 6 cm Sedimenttiefe. Die Ammonifizierung kann eine Folge erhöhter Exkretion der Infauna sein und durch Abbau organischen Materials erfolgen (Harris, 1959, Hylleberg und Henriksen, 1980). In einem ähnlichen Tiefenbereich von 1 bis 7 cm wird für Phosphat eine Konzentrationsverminderung, d.h. Festlegung sichtbar. Diese erklärt sich aus dem Sauerstoffeintrag durch Bioturbation, sowie der Redoxpotentialänderung (Balzer, 1986). Im oxischen Milieu wird Phosphat ausgefällt vor allem als FePO_4 und adsorbiert an Fe(OH)_3 .

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Konzentrationen aller oben erwähnten Nährsalze in ähnlichen Sedimenttiefen variieren. In der Tiefe von 4 cm liegt die vorwiegende Aktivität der Infauna (s.Kap.4.5.), die die Konzentrationsänderungen verursacht. Eine Anreicherung der Nährstoffe kann durch die

Diskussion

Begrenzung der Sedimentkerne mit dem Plexiglasrohr erklärt werden. Außerdem können auch kleinräumige Konzentrationsänderungen im Sediment (Patchiness) eine zusätzliche Ursache für die Abweichungen sein (Watson et al., 1985). Jedoch sind die ermittelten Unterschiede zu den in situ gemessenen Nährsalzprofilen gering und die Hälterung somit als zufriedenstellend zu betrachten.

4.3. Sediment-Diffusionskoeffizienten

Ermittelt wurden die molekularen Sediment-Diffusionskoeffizienten (D_s) für alle bearbeiteten Sedimenttypen. Sie beschreiben die Diffusion im Sediment ohne Aktivität der Infauna. Durch Tiefgefrieren werden die Organismen einschließlich der Meiofauna abgetötet (Westrich und Berner, 1984, Kitlar, 1988). Die Diffusion im Sediment ließ sich in allen Experimenten durch die mit der Tiefe konstanten Diffusionskoeffizienten beschreiben. Dies bestätigt, daß keine Störungen durch Organismenaktivität vorlagen. Für Transporte gelöster Stoffe im Porenwasser bedeutet das, daß die Transportraten im Sediment denen an der Grenzfläche Sediment/Wasser gleichen.

Da in den Experimenten mit und ohne aktive Infauna keine unterschiedlichen Porositäten gefunden wurden (Kap.3.2.), kann geschlossen werden, daß das Vorkommen alter und unbewohnter Röhren und Gänge die molekulare Diffusion in diesen Sedimenten unter strömungslosen Bedingungen nicht beeinflusst. Dies wird von Dicke (1986) bestätigt.

Der ermittelte D_s des Sedimentes vom Gebiet "Schlickgrund" (Kap. 3.5.) von $3,20 \pm 0,35 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ ist im Vergleich zum errechneten Bromid-Diffusionskoeffizienten (nach Li und Gregory, 1974) von $5,94 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ (s.Kap.2.2.2., Gleichung 5) nur halb so groß. Die Abweichung läßt sich mit einem methodischen Artefakt erklären.

Der mittlere D_s für das Sediment der Station "Schlicksandgrund" (Kap.3.5.) liegt bei $4,55 \pm 0,70 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$. Innerhalb

Diskussion

der Zeitserie, d.h. der Experimentdauer von 1, 2, 4 oder 10 Tagen, konnten keine wesentlichen Unterschiede gefunden werden. Dies gilt ebenso für einen saisonalen Vergleich zwischen Oktober 1988 und Februar 1989. Die berechneten D_s ergeben für die Versuchstemperatur von 6 °C mit einem D_s von $5,28 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ und für 13 °C mit D_s von $6,65 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ gute Übereinstimmung. Für Sandschlick-Sedimente (Kieler Bucht) mit Porositäten von 0,41 ermittelte Dicke (1986) einen mittleren Bromiddiffusionskoeffizienten von $7,3 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$. Mc.Duff und Ellis (1979) fanden in künstlichen Sedimenten gleicher Porosität D_s von $7,3-8,4 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ für Bromid. Der in vorliegender Arbeit etwas niedrigere D_s kann auf größere Sandanteile im Sediment zurückgeführt werden.

Der D_s für das künstlich hergestellte Sediment (Kap.3.5.) ändert sich mit der Temperatur. Nach Li und Gregory (1974) beträgt der D_s bei 4 °C $3,23 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$, bei 8 °C $3,74 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ und bei 16 °C $4,77 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$. Da dieser Temperatureffekt aufgrund der Schwankungen der Einzelwerte hier nicht nachgewiesen werden konnte und alle ermittelten Koeffizienten ungefähr gleiche Größen besitzen, wurden alle Werte zu einem mittleren D_s von $3,41 \pm 1,11 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ verrechnet. Die Abweichung in der Temperaturstufe von 16 °C wird auf methodische Fehler zurückgeführt. Die Fehlerabweichung zwischen den Kurvenverläufen mit D_s von 3 und $5 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$, was der ermittelten Standardabweichung entspricht, beträgt ca. 50 %. Verglichen mit dem Fehler für die Kurvenverläufe mit den ermittelten D_{EFF} von ca. $20 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$, die durch die Makrofauna verursacht werden wird der Unterschied verschwindend gering.

Die Ergebnisse der Quantifizierung von Transportprozessen gelöster Stoffe im Sediment sollen im folgenden anhand von Kriterien diskutiert werden, die sich an den Aussagen der Computersimulation orientieren.

Bioturbationszone

Aus der Differenzdarstellung zwischen Bioturbation und molekularer Diffusion wird der Mehreintrag an Tracersubstanz in das Sediment sichtbar (Kap.3.5., Abb.15b,18b und 22b). Die Tiefe des maximalen Tracereintrages zeigt das Ausmaß der Beeinflussung des Porenwassers durch die Makrofauna an und damit den Bereich der Bioturbation.

Die meisten Kurven verlaufen in den oberen Horizonten im negativen Bereich. Das erklärt sich damit, daß das Sediment im Falle der molekularen Diffusion in diesem oberen Bereich aufgrund von ungestörten Verhältnissen wesentlich mehr Tracersubstanz enthält als das durch Bioturbation beeinflusste Sediment. Hinzu kommt die Tatsache, daß der oberste Horizont eine direkte Verbindung über die Grenzfläche zur Tracerquelle besitzt (s. Vergl. Kap.2.2.2., Abb.3b und c).

Bioturbationskoeffizient (K_{B10}) als ein Maß für die Tieraktivität

Der Transport gelöster Stoffe im Porenwasser wird als Transporterhöhung über die molekulare Diffusion hinaus mittels des Austauschkoeffizienten (D_{EFF}) quantifiziert. Hierbei dient der aus den Diffusionskoeffizienten ermittelte K_{B10} (Kap.3.6.) als ein Maß für die vorherrschende Aktivität der Organismen im Sediment. Um die Sedimentkerne untereinander vergleichen zu können, wird jeder Kern mit einem K_{B10} beschrieben, wobei dieser aus der Mittelung aller K_{B10} der Sedimentsäule von 10 cm resultiert. Hierbei muß darauf hingewiesen werden, daß dieser K_{B10} ein Mittelwert ist und dessen Standardabweichung die Höhe der Extremwerte andeutet.

Die Beschreibung der Transportaktivität mit nur einer Zahl ist unzureichend, denn selbst im Vergleich zu andersartigen Experimenten können gleichhohe Transportraten auftreten. Für weitere Unterscheidungen sind die zwei folgenden Informationen über die Transportprozesse innerhalb der Sedimentsäule nötig.

Bereich größter Aktivitäten

Da das Modell die Möglichkeit besitzt, innerhalb der Bioturbationszone verschiedene K_{B10} zu berücksichtigen, werden in diesem Zusammenhang zwei zusätzliche Angaben gemacht. Wichtig ist die Kenntnis der Tiefe des maximalen K_{B10} . Dieser Bereich der größten Aktivität und auch der Bereich der K_{B10} -Erhöhung über die molekulare Diffusion hinaus ist in den meisten Fällen nicht mit der Bioturbationszone deckungsgleich. Verständlicherweise erstreckt sich die Bioturbationszone aufgrund von lokaler Diffusion tiefer in das Sediment.

Tracer-Transportaktivität über die Sediment/Wasser-Grenzfläche

Eine weitere wichtige Information stellt die Größe der K_{B10} an der Sediment/Wasser-Grenzfläche dar. Dort findet der direkte Transport aus der Tracerquelle (Wassersäule) in das Sediment statt. Es werden also zwei Schichten betrachtet. In der ersten Schicht zeigt der K_{B10} die Transportaktivität aus der Wassersäule in die oberste Sedimentschicht an. Die zweite Schicht entspricht dem obersten untersuchten Sedimenthorizont, i.d.R. mit 0.5 cm Dicke. Hier stellt der K_{B10} die Transportleistung aus 0.5 cm in 1.0 cm Sedimenttiefe dar.

Makrofauna

Die durchgeführten Bioturbationsexperimente werden im Zusammenhang mit der Aktivität der Makrofauna, d.h. des jeweiligen Lebensformtyps und mit Berücksichtigung seiner Eindringtiefe im Sediment quantitativ ausgewertet.

In den meisten Experimenten ist eine Zwei-Schichten-Zonierung erkennbar. Diese wird in einen oberen, bioturbierten Bereich und einen darunterliegenden, ungestörten Bereich geteilt (Schäfer, 1952, Goldhaber et al., 1977, Grundmanis und Murray, 1977, Vanderborght et al., 1977, Aller, 1978b, Mc. Caffrey et al., 1980). Dabei läßt sich in einem Sedimentkern die bioturbierte Zone meistens mit verschiedenen großen "effektiven" Diffusionskoeffizienten (D_{eff}) beschreiben, die ungestörte Zone

Diskussion

dagegen mit einem konstanten Diffusionskoeffizienten für molekulare Diffusion (D_s).

Aller und Yingst (1985) zeigten mit dem konservativen Chlorid-Tracer eine Bioturbationszone in 8-12 cm Sedimenttiefe, die auf die Aktivitäten von Heteromastus filiformis, Macoma balthica und Tellina texana in einem Ästuar zurückzuführen ist. In den hier durchgeführten Untersuchungen erstreckt sie sich bis ca. 10 cm Tiefe. Sedimentkerne aus der Ostsee (Kieler Bucht) zeigten eine Bioturbationszone bis ca. 6.0 cm Tiefe. Die Untersuchungen dieser Arbeit wurden im Labor durchgeführt. Die Sedimentkerne wurden dabei immer optimal mit Sauerstoff versorgt. Im Vergleich zu in situ-Bedingungen liegen in Laborexperimenten spezielle und teilweise atypische Bedingungen für die Makrofauna vor.

Interspezifische gegenseitige Beeinflussung der Makrofauna ist durch den Sedimentkern auf einen Raum von 20 cm Durchmesser beschränkt. Physikalisch bedingte Störungen wie Strömung und Wellen sind ausgeschaltet. Das Fehlen von Sedimentation und Wasserbewegung, die die Partikel in Suspension erhält, kann die Freßraten von Suspensionsfressern und Sedimentfressern, die die Oberfläche abgrasen, reduzieren. Atypisches Verhalten durch Veränderung der äußeren Bedingungen kann den Transport gelöster Bestandteile im Porenwasser beeinflussen. Einige Organismen legen Ruhephasen ein. Darüberhinaus zeigen die Organismen Phasen von sehr unterschiedlichen Aktivitäten. Dieses Verhalten konnte in früheren Untersuchungen (Kitlar, 1988) für Nephtys spp. und Pectinaria koreni beobachtet werden. Forster (1991) konnte für Callianassa subterranea Pumpaktivitäten messen, die lediglich ca. 5 % der Zeit ausmachten, was für die Quantifizierung der Transportprozesse im Porenwasser im nachfolgendem Kapitel mit berücksichtigt werden muß.

4.3.1. Bioturbation in der südlichen Deutschen Bucht

Die Bioturbationsleistung wurde auf der artenreichen Station "Schlicksandgrund" zunächst saisonal betrachtet. Danach wurden die Transportleistungen der aus den Untersuchungen als wichtige

Diskussion

Bioturbatoren hervorgegangenen Arten, Callianassa subterranea und Lanice conchilega, innerhalb ihrer Bauten untersucht. Zusätzlich wurde die Lebensgemeinschaft in einer für diese Station typischen und annähernd natürlichen Sauerstoffmangelsituation und während der anschließenden Wiederbelüftung untersucht.

Schließlich soll die Bioturbation in zwei unterschiedlichen Sedimenttypen verglichen werden. Dazu diente die sehr artenarme Station "Schlickgrund".

Aus den Ergebnissen der Saisonalitätsuntersuchungen lassen sich entsprechend den oben aufgestellten Kriterien folgende Aussagen über die Station "Schlicksandgrund" treffen:

1. Die Infauna hat einen Einfluß auf das Porenwasser in einem Bioturbationsbereich, der sich bis in ca. 10 cm Sedimenttiefe erstreckt.
2. Die Transportaktivität über die Sedimentsäule gemittelt wird grundsätzlich mit einem $K_{s,10}$ von ca. 8 beschrieben, lediglich einmal wurde ein $K_{s,10}$ von ca. 14 erreicht.
3. Die größten Transportraten in 4 cm Tiefe deuten den aktivsten Bereich an, der nicht wie erwartet...
4. ... an der Sedimentoberfläche liegt, wo die Transportraten mit nur leicht erhöhten Werten über die molekulare Diffusion nachgewiesen wurden.
5. In den Sedimentkernen der Saisonalitätsexperimente setzt sich die Makrofauna-Gemeinschaft zusammen aus Nephtys spec. (27.3 %), Callianassa subterranea (24.6 %), Lanice conchilega (21.7 %), Echinocardium cordatum (20.0 %), Scoloplos armiger (3.5 %) und Pectinaria koreni (2.3 %).

Beim Vergleich der einzelnen untersuchten Termine läßt sich keine eindeutige Saisonalität ableiten. Die Lebensgemeinschaft war im Oktober 1988 mit dem $K_{s,10}$ von 11,6 am aktivsten. An den anderen Terminen war die Transportrate gleichmäßig um den Faktor 8 über die molekulare Diffusion hinaus erhöht. Die relativ große Aktivität sogar in Wintermonaten ist erstaunlich. Die erhöhte Bioturbationsleistung vom Oktober 1988 kann die Reaktion auf eine vorher stattgefundene Algenblüte sein. Tatsächlich trat

Diskussion

im Oktober 1988 eine Blüte im Oberflächenwasser auf (Treutner und Mangelsdorf, unveröff.), jedoch nicht im darauffolgenden Jahr, wo die Tieraktivität geringer blieb. Dicke (1986) beobachtete auf einer vergleichbaren Ostseestation "Bocknis Eck" mit 20 m Wassertiefe Saisonalitätseffekte mit K_{s10} -Erhöhungen auf 22.7 und dies nur bei gleichzeitigem Vorliegen von Algenblüten (Peinert et al., 1982). Zu anderen Zeitpunkten, die mit den Terminen der vorliegenden Untersuchung vergleichbar sind, fand Dicke (1986) in Sommersituationen ohne Algenblüten einen K_{s10} von nur 2,2 und in Wintersituationen von 2,5. Vergleiche mit anderen Traceruntersuchungen scheinen nicht sinnvoll, da die Autorinnen und Autoren andere Modellvorstellungen zu Grunde legen. Dabei werden die Transportraten im Porenwasser entweder mit einem konstanten K_{s10} in einem Oberflächenbereich oder direkt an der Grenzfläche Sediment-Wasser beschrieben. In vorliegender Arbeit werden die Transporte gelöster Stoffe im Porenwasser dagegen innerhalb der Bioturbationszone mit unterschiedlichen Raten quantifiziert. Wie der Test der Simulation (Abb.29) zeigt, sind die K_{s10} -Werte von Dicke (1986) nicht mit denen der vorliegenden Arbeit zu vergleichen, da von ihr nur im Sedimentbereich 0-3 cm und mit einem konstanten K_{s10} simuliert wurde. Die Berücksichtigung der darunter stark abnehmenden Tracerkonzentrationen würde die ermittelten K_{s10} beeinflussen. Darüberhinaus werden mit der Betrachtung der Transportprozesse an der Grenzfläche Sediment-Wasser die Transporte unterhalb der Grenzschicht unterschätzt. Da ein K_{s10} von 8 zu drei verschiedenen Zeiten auftrat, wird angenommen, daß die Bioturbationsleistung auf der Station "Schlicksandgrund" grundsätzlich den 8-fachen Porenwasseraustausch über dem Wert der molekularen Diffusion besitzt. Für den Partikeltransport (Teucher, 1991) sowie beim Vergleich von CO_2 -Profilen (M.Powilleit, pers.Mitt.) wurden ebenfalls keine Saisonalitätsunterschiede gefunden.

Die Ergebnisse der Untersuchungen von Transportprozessen im unmittelbaren Bautenbereich von C. subterranea und L. conchilega ergänzen und bestätigen die Aussagen über die Station

Diskussion

"Schlicksandgrund". Die Bioturbationszone der Makrofaunagemeinschaft ist ähnlich groß wie im Bereich der Bauten. Dieses Ergebnis scheint jedoch im Widerspruch zur Lebensweise von C. subterranea zu stehen. Es ist bekannt, daß der Krebs seine Gänge und Höhlen mit einer an dem Paraeopodenpaar größer ausgebildeten Schere selbst baut (Schellenberg, 1928). Diese Bauten reichen bis in 0.5 m Sedimenttiefe (eigene Beobachtung). Für die Tiere stellt die gewaltige Tiefe keine Schwierigkeit dar, denn besonders große Tiere können größere Tiefen schnell erreichen (Schellenberg, 1928). Nebenbei sei an dieser Stelle erwähnt, daß dies die Abundanzbestimmung erschwerte, da die Tiere bei der Probennahme in größere Tiefen flüchten und dann nicht erfaßt werden können. Das erklärt die geringen Individuendichten in ausgezählten Sedimentproben.

Für L. conchilega kann die Zone der Bioturbation gut nachvollzogen werden. Die exakten Längen der Tiere in den Sedimentkernen konnte nicht immer ermittelt werden, da sie beim Schneiden in Sedimentscheiben oft zerschnitten wurden. Wie schon bei C. subterranea wird auch hier der Bereich der Aktivitäten bis in eine Sedimenttiefe von 10 cm betrachtet. Der Polychaet lebt im Sediment in seiner selbstgebauten Röhre, die in den Kernen bis zu 7 cm tief ins Sediment und damit in anoxische Bereiche ragt. Da die Tiere empfindlich gegen Sauerstoffmangel und Schwefelwasserstoffbildung sind (Buhr, 1981), müssen sie bis zu dieser Aufenthaltstiefe die Röhre mit Irrigationsströmen belüften. Dies wird auch an der helleren Oxidschicht um die Wandung sichtbar. Forster (1991) konnte für L. conchilega um die Röhre Sauerstoff bis zur tiefstgelegenen Stelle in 5,5 cm Sedimenttiefe nachweisen.

Die K_{10} in den Bautenprofilen sind wesentlich höher als an den ganzen Sedimentscheiben gemessen wurde. Der maximale K_{10} beträgt 37,8. Die Profile der Kontrollen zeigen wesentlich geringere K_{10} , die sich mit einem konstanten Wert beschreiben lassen. Dies zeigt, daß während der Bioturbationsaktivitäten eine räumliche Heterogenität der Transporte gelöster Stoffe im Sediment vorliegt, die durch die Bauten verursacht wird. Dies

Diskussion

wird auch an deren Struktur deutlich. Gänge von C. subterranea besitzen zwar keine festen Wandungen, bleiben aber trotzdem erhalten, wenn das Tier sie nicht mehr bewohnt. Witbaard und Duineveld (1989) konnten keine Schleimverkittung der Gangwände nachweisen. Demnach läßt sich der Erhalt der Bauten mit dem relativ hohen Schlickanteil im Sediment (s. Kap.2.1.) erklären (Lutze, 1938, Aller, 1976, Foster-Smith, 1978). Dies wird dadurch bestätigt, daß C. subterranea in sandigeren Sedimenten der Nordsee nicht auftritt. Weiterhin wurde beobachtet, daß C. subterranea ihre Bauten ständig ausbessert. L. conchilega baut seine Röhre, indem er Schleim absondert, der dann die Sedimentpartikel um ihn verkittet (Schäfer, 1962). Es entsteht eine steife Röhre, die einen Irrigationsstrom durch die Wand nicht zuläßt.

Der Bereich größter Aktivität wurde für beide Makrofaunaarten in ca. 4 cm Tiefe ermittelt. Jedoch sind die Transporte in den Bautenbereichen größer, als in den untersuchten ganzen Sedimentscheiben. Rechnet man mit der Annahme, daß diese K_{BI} für eine zylindrische Sedimentscheibe von 2,0 cm Durchmesser und 1,0 cm Höhe gelten, auf das gesamte Scheibenvolumen hoch, so erhält man ähnliche Werte wie sie tatsächlich an ganzen Scheiben gemessen wurden. Der Bereich der Hauptaktivität kann im Zusammenhang mit der Lebensweise der Tiere gesehen werden. C. subterranea ernährt sich vom Detritus, von der organischen Sedimentfraktion und von Polychaeten (Witbaard und Duineveld, 1989). Vor allem die Aufenthaltstiefe von Polychäten wie Nephtys spec. bis ca. 5,0 cm Sedimenttiefe stimmt mit dem aktiven Bereich überein. Zusätzliche Aktivitäten in der hauptsächlichsten Aufenthaltstiefe stellt die Belüftung der Bauten durch periodisch stattfindende Irrigation dar. Diese Pumpaktivitäten (Bioadvektion) wurden von Forster (1991) für C. subterranea in 4-8 cm Sedimenttiefe beobachtet. Das Wasser in den Gängen wird nur zum Teil erneuert und große Teile bleiben sauerstoffarm. C. subterranea kann unter hypoxischen Bedingungen leben (Witbaard und Duineveld, 1989), so daß beträchtliche Pumpaktivitäten nicht unbedingt nötig sind. Selbst

Diskussion

bei der Beprobung bis in 20 cm Sedimenttiefe zeigte sich, daß die Bioturbationszone nur bis 10 cm deutlich ist.

Lanice conchilega ernährt sich vom Detritus, Bakterien und Plankton. Da der Polychaet als Filtrierer und Substratfresser verschiedene Nahrungsquellen nutzen kann (Buhr, 1976), ist die Erzeugung eines Wasserstromes nicht notwendig. Es gibt keine Beweise für aktive Irrigation. L. conchilega kann mit der Bewegung in der Röhre das Wasser nachsichziehen und so einen Wasserstrom indirekt erzeugen. Dieser Effekt des Wassertransportes wird von Vogel (1981) mit "plug-flow" beschrieben. Die aktive Atmung erfolgt im Bodenwasser, denn die Tiere besitzen Kiemen am Kopfende. Darüberhinaus wird dort die aufgrund der Röhrenstruktur und der Strömung charakteristische Aufwirbelung von Partikeln hinter der Röhre ausgenützt (Carey, 1983). Die Profile der "effektiven" Sediment-Diffusionskoeffizienten" an Bauten von C. subterranea und L. conchilega weisen auf einen vertikalen Transport im Porenwasser hin. Die Bioadvektion verursacht neben den vertikalen zusätzlich horizontale, diffusive Flüsse, die um ca. eine Zehnerpotenz kleiner (Aller, 1978a), also von untergeordneter Bedeutung sind. Der Diffusionstransport über die Wandungen der Bauten kann verglichen werden mit dem Tiefeneintrag des Tracers aus der Untersuchung der molekularen Diffusion. Dort drang der Tracer nach 4 Tagen von der Sediment/Wasser-Grenzfläche aus 4 cm tief in das Sediment ein (vertikal). Da die Kontrollproben (ohne Bauten) ca. 4 cm horizontal Abstand zu den Bautenproben hatten, wurde in dem Sediment aufgrund des horizontalen diffusiven Transportes aus dem Bautenwasser leicht erhöhte molekulare Diffusion gemessen (Kap. 4.3.3. Abb. 30).

Trotz der unterschiedlichen Lebensweisen liegt kein sichtbarer Unterschied in den Transportmustern von C. subterranea und L. conchilega vor. Bei beiden Arten weisen auch die nicht bewohnten Bauten höhere K_{s10} auf. Die Bauten von C. subterranea sind stark verzweigt (Lutze, 1938, Witbaard und Duineveld, 1989). Die Lage der Röhren von L. conchilega im Sediment ist meist vertikal, manchmal L-förmig, selten W- und U-

Diskussion

förmig (Seilacher, 1951). In den Sedimentkernen wurden zumeist vertikal verlaufende und U-förmige Röhren gefunden (Forster, 1991 und eigene Beobachtungen). Der Transport gelöster Stoffe findet nur in den Röhren statt. In benachbartem Sediment liegen Transporte aufgrund molekularer Diffusion vor, wie sie für C. subterranea beschrieben wurden. Die Transportmaxima in 4 cm Sedimenttiefe entstehen aufgrund von mehreren Irrigations-Zuflüssen, entsprechend der Anzahl an Bauten im Sediment. In diesem aktivsten Bereich verhalten sich die Flüsse additiv. Die im Gegensatz zur vergleichbaren Ostseestation "Gabelsflach West" (Kitlar, 1988) an der Nordseestation auftretende mächtige Bioturbationszone ist auf die hier vorkommenden größeren Makrofaunaarten, die in tiefere Sedimentschichten vordringen, zurückzuführen. Damit können ebenfalls die großen K_{s10} erklärt werden. Bei C. subterranea wird der größte Effekt im Sediment erzielt mit dem Sedimenttransport (Witbaard und Duineveld, 1989) und nicht durch den Sauerstoffeintrag ins Sediment. Sediment aus tiefen Schichten wird beim Transport in obere Horizonte aufoxidiert. Die gemessenen Transportraten gelöster Stoffe im Porenwasser von C. subterranea überragen die von L. conchilega nicht. Koike und Mukai (1983) haben Irrigationsaktivitäten von Callianassa gemessen, die in ihrer Größe denen von Polychaeten entsprechen. Dieser Effekt konnte hier ebenfalls nachgewiesen werden. L. conchilegas Haupteffekt ist die Vergrößerung der Sedimentoberfläche durch die Röhren, die in das anoxische Sediment reichen. Der Sauerstoff kann dann mit dem Irrigationsstrom 7-8 cm tief ins Sediment gelangen und die unmittelbare Umgebung aufoxidieren.

Ergänzend sollen in Videobeobachtungen die Bedingungen auf der Sedimentoberfläche dokumentiert werden. Die Hydrographie beider Stationen wird beeinflusst durch Gezeitenströmung, sturmbedingte Strömung und Restströmungen (DHI, 1985). In den Videoaufzeichnungen sind Lanice-Bauten, die mit Detritus versehen sind, aus der Sedimentoberfläche ragend erkennbar. Sehr viele Aggregate werden durch Strömung verfrachtet. Es sind weniger ausgeprägte Callianassa-Hügel und -Trichter erkennbar als in den Sediment-

Diskussion

kernen. Die Vermutung liegt nahe, daß die Gangöffnungen von der vorherrschenden Strömung ständig zugeschüttet werden. Häufiges Freilegen der Gangöffnungen kostet viel zusätzliche Energie und es ist vorstellbar, daß dann die Transportaktivitäten für gelöste Substanzen an der Sediment/Wasser-Grenzfläche größer sind als hier ermittelt.

In einem letzten Experiment wurden die Hauptvertreter der Makrofaunagemeinschaft des "Schlicksandgrundes", C. subterranea und L. conchilega, einer künstlich erzeugten Sauerstoffmangelsituation ausgesetzt. Dabei wird eine Sauerstoffabnahme im Bodenwasser auf etwa 30 % Sättigung herbeigeführt, so wie sie von Hickel et al. (1989) für dieses Seegebiet beschrieben wird.

Die Transportprozesse gelöster Stoffe im Porenwasser wurden für die Sauerstoffmangelphase und die darauffolgende Belüftung (Regenerierungsphase) erfaßt. Dabei reicht die Bioturbationszone in der anoxischen Phase um ca. 4 cm tiefer als im Jahresgang ermittelt. Während der anschließenden Regenerationsphase beträgt die Bioturbationszone wieder 10 cm. Die Aktivität zeichnet sich in beiden Phasen durch ähnlich große Transportraten aus. Die 20 bis 22-fache Transporterhöhung über die molekulare Diffusion hinaus entspricht nahezu einer Verdoppelung der Werte von Oktober 1988 und läßt sich als Aktivität während einer Stressituation erklären. Die Tiere finden die hypoxischen Bedingungen, wie sie sonst in größeren Tiefen vorkommen, im Bereich ihrer Hauptaktivität (4 cm) vor. Der erweiterte Aktivitätsbereich in der Sauerstoffmangelsituation deutet auf eine Vergrößerung der Bereiche der Pumpaktivität. Der Bereich größter Aktivität ist nur in der Phase der Regeneration auf 7 cm erweitert. Die Transportprozesse an der Sediment/Wasser-Grenzfläche zeigen ein heterogenes Bild. Hier werden leicht erhöhte molekulare Diffusionstransporte, wie sie bereits oben diskutiert wurden, angenommen. Die tiefere Lage der Hauptaktivität im Sediment während der oxidierten Phase kann als eine Folge der deutlich größeren Porenwasserbeeinflussung in der vorhergehenden Phase des Sauerstoffmangels gesehen werden. Die gleich hohen Transportraten in beiden Situationen deuten an,

Diskussion

daß es sich bei der Makrofauna-Gemeinschaft um konforme und/oder regulierende Arten handeln kann (Mangum und Winkle, 1973, Pamatmat, 1978). Respiratorische Anpassungen wurden von Thompson und Pritchard (1969) an C. californiensis untersucht. Die Autoren zeigten, daß die Krebse ihre Sauerstoffaufnahme auf sehr geringe Sauerstoffwerte regulieren können und so mehrere Tage im totalen Sauerstoffmangel überleben. Über Grabaktivitäten in Sauerstoffmangelsituationen ist aus der Literatur nichts bekannt. Die hier ermittelten hohen Transportraten im Porenwasser deuten an, daß die Tiere trotz oder wegen der Streßsituation aktiv sind.

Abschließend soll das Bild der gelösten Substanzen im Porenwasser auf der Station "Schlicksandgrund" vervollständigt werden.

Die Gradienten der Nährsalzkonzentrationsprofile bis ca. 2 cm Sedimenttiefe lassen auf molekulare Diffusionsprozesse schließen. Darunter zeigen die Profile gleichmäßige Gehalte an. Eine bioturbate Durchmischung konnte für Silikat, Phosphat und Ammonium bis 20 cm Tiefe nachgewiesen werden. Gleiche Tiefeneffekte beschreiben Elderfield et al. (1981) in der Narragansett Bay. Diese typischen bioturbationsregulierten Nährsalzflüsse im Sediment sind eine Folge der dort stattfindenden Stoffwechselumwandlungen durch die Makrofauna. Teucher (1991) beschreibt ebenfalls eine Durchmischung für Proteingehalte und organische Substanz bis 20 cm Sedimenttiefe. Diese Ergebnisse stimmen mit denen aus Bromid-Tracerexperimenten überein. Im diffusionskontrollierten Oberflächenbereich werden die Tracertransporte ebenfalls mit geringeren Austauschraten in der Größenordnung von molekularer Diffusion beschrieben. Erst darunter nimmt die Transportrate zu. Ein Großteil der Remineralisierungsprozesse ereignet sich an der Sedimentoberfläche. Dabei spielt der Beitrag der Bioturbation eine geringe Rolle (Dicke, 1986). Um Tendenzen für die Rückführung der Nährsalze in die Wassersäule aufzuzeigen, wurde mit einem über das Jahr gemittelten Fluß gerechnet.

Diskussion

An der Sedimentgrenzfläche ergibt sich für Silikat ein Fluß in Richtung Wassersäule von $171 \mu\text{m m}^{-2}\text{d}^{-1}$, für Phosphat von $16 \mu\text{m m}^{-2}\text{d}^{-1}$ und für Ammonium von $66 \mu\text{m m}^{-2}\text{d}^{-1}$. Es liegen leicht über die molekulare Diffusion erhöhte Flüsse vor. Unterhalb der Sedimentoberfläche, ab ca. 2 cm Tiefe, nehmen die Transportraten um ein Vielfaches zu.

Die Flüsse in 2-10 cm Sedimenttiefe liegen für Silikat bei $1237 \mu\text{m m}^{-2}\text{d}^{-1}$, für Phosphat $115 \mu\text{m m}^{-2}\text{d}^{-1}$ und für Ammonium bei $477 \mu\text{m m}^{-2}\text{d}^{-1}$. Der Bereich größter Bioturbationsleistung liegt im Horizont von 4 cm Sedimenttiefe. Dort liegen die Nährsalzflüsse für Silikat bei $2840 \mu\text{m m}^{-2}\text{d}^{-1}$, für Phosphat bei $260 \mu\text{m m}^{-2}\text{d}^{-1}$ und für Ammonium bei $1100 \mu\text{m m}^{-2}\text{d}^{-1}$. Hierbei wird die enorme Erhöhung der Porenwasserbewegung im Vergleich zur Sediment/Wasser-Grenzfläche sichtbar. Jedoch muß betont werden, daß sich diese Flüsse lokal begrenzt an Bautenstrukturen ereignen. Weiterhin muß man von der vereinfachten vertikalen Flußrichtung absehen und den Fluß in einer 3-dimensionalen Verteilung betrachten. Im Sediment akkumulierte und wieder freigesetzte Nährstoffe werden so von durch Bioturbationsprozesse angetriebenen Porenwasserflüssen rascher bewegt. Dadurch ergibt sich ein vergrößerter Beitrag zur Nährstoffbilanz in der Wassersäule um den Faktor der Bioturbationsleistung, der auf dieser Station mit dem 8-fachen der molekularen Transporte im Porenwasser ermittelt wurde. Die Untersuchungen zeigen Unterschiede in der Ausdehnung der Bioturbationszone. Sie erreicht für die Nährsalze 2-fache, nach Teucher (1991) nahezu die 5-fache Tiefe im Vergleich zu den Aussagen der Tracerexperimente. Dies erklärt sich daraus, daß die Nährsalzkonzentrationen bei in situ-Bedingungen unter ständiger Beeinflussung der verschiedensten Prozesse im Sediment stehen, während die Tracer-Experimente im Labor für nur 3-4 Tage Dauer stattfanden.

Auf der Vergleichsstation "Schlickgrund" war kaum Makrofauna anzutreffen. Auf der Sedimentoberfläche lebten häufig Ophiura albida und Diastylis rathkei. Im Sediment waren gelegentlich

Diskussion

Nephtys spec. und Lanice conchilega, Nucula nitida und Abra alba anzutreffen. Durch die Verschlickungseffekte ist die Situation für entstehendes Leben sehr ungünstig (Kap.2.1.1.).

Dementsprechend sind die ermittelten Nährsalzprofile ähnlich denen bei molekularer Diffusion, wie Elderfield et al. (1981) für ein leicht bioturbirtes Sediment in der Narragansett Bay bestätigen. Der Transport gelöster Stoffe im Porenwasser konnte in allen Sedimentkernen mit einem konstanten Austausch-koeffizienten beschrieben werden. Das weist darauf hin, daß keine Störungen im Sediment vorlagen, wie sie im "Schlicksandgrund" gefunden wurden (vergl.Kap.3.6.2.). Die Ergebnisse der Nährstoffuntersuchungen im Porenwasser deuten auf eine Schichtung hin. Bis in 2-3 cm Sedimenttiefe liegen bei Silikat, Phosphat und Ammonium homogene Konzentrationsprofile vor. Darunter nehmen sie erwartungsgemäß in Folge der Verschlickung zu.

Das Vorkommen von größeren Nährsalzkonzentrationen läßt sich mit den hohen Sedimentationsraten erklären, wobei große Mengen an organischer Substanz in das Sediment gelangen. Teucher (1991) findet hier mindestens 50 % mehr an organischer Substanz als auf der Station "Schlicksandgrund". Mit größeren Nährsalzkonzentrationen im Sediment erhöht sich der Konzentrationsgradient zwischen Porenwasser und darüberliegender Wassersäule und damit auch der molekulare Fluß (Berner, 1974, 1980, Lermann, 1975). Dieser Effekt wurde hier ebenfalls beobachtet. Die molekularen Flüsse der Nährsalze sind bei Silikat um den Faktor 1,4, bei Phosphat 1,2 und Ammonium sogar 11,9 höher als auf der Station "Schlicksandgrund". Die im Oberflächenbereich sichtbare Durchmischung wird zum großen Teil auf Strömungseinfluß durch Wellen und Sturmereignisse zurückgeführt (Simon, 1989, Floderus, 1989,). Diese Einflüsse wurden für die Dt. Bucht bis in 30 m Wassertiefe nachgewiesen (Reinecke, 1968). Der Effekt wurde mit Videoaufzeichnungen dokumentiert, auf denen im Vergleich zu der anderen Station die Sedimentoberfläche aufgrund von heftigen Aufwirbelungen nicht sichtbar war. Dies ist eine Folge der geringeren Wassertiefe dieser Station, die wesentlich mehr von

Diskussion

der Strömung erfaßt wird. Einen zusätzlichen Einfluß auf die Durchmischung im beschriebenen Bereich kann Nephtys spec. besitzen, der hier regelmäßig vorkommt.

Die Rückführung gelöster Nährsalze für Silikat und Phosphat stellt sich mit nur leicht erhöhten molekularen Flüssen an der Sediment/Wasser-Grenzfläche als relativ unbeeinflusst dar. Jedoch ist die Rückführung in die Wassersäule für Ammonium aufgrund der hohen Gehalte groß. Es ist vorstellbar, daß wegen der beschriebenen Strömungseinflüsse die Rückführung von Nährsalzen auf dieser Station einen größeren Effekt besitzt als aus den Traceruntersuchungen abgeleitet werden konnte (Riedl et al., 1972, Vanderborcht et al., 1977, Watson et al., 1985).

Übergreifend soll hier die Aussagekraft von Experimenten mit dem konservativen Tracer Bromid für andere gelöste Stoffe und Transportprozesse im Porenwasser diskutiert werden. Im eigentlichen Sinne kann mit dem verwendeten Tracer nur der Transport des kleinen, chemisch inerten Bromidions mit negativer Ladung beschrieben werden.

Im weiteren Sinne kann aus Untersuchungen mit dem Bromid-Tracer auf den Transport anderer gelöster Bestandteile im Porenwasser geschlossen werden. In erster Linie muß die zu vergleichende Substanz in ihren Eigenschaften denen des Bromids ähnlich sein. Ein wichtiger Faktor ist der Vergleich der molekularen Diffusionskoeffizienten. Chlorid mit einem dem Bromid ähnlichen D_s von $5.9 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ wurde mehrfach als Tracersubstanz angewandt (Li und Gregory, 1974; Aller und Yingst, 1985). Rückschlüsse auf das Transportverhalten von Schwermetallen in gelöster Form lassen sich nur bei Berücksichtigung spezieller Bedingungen im Sediment, wie z.B. wechselnder Redoxbedingungen und Ausfällungsreaktionen ziehen (Davis et al., 1981). Bereits akkumulierte Schwermetalle wie beispielsweise Cadmium, Zink und Blei gelangen aufgrund von tiefenabhängigen Lösungsprozessen im Sediment, die sich auf Bioturbation zurückführen lassen, in die Wassersäule zurück (Emerson et al., 1984). Deshalb werden sie im Falle der ermittelten Transportaktivitäten in den tieferen

Diskussion

Sedimenthorizonten stark beeinflusst.

Weiterhin beeinflussen biogene Faktoren die Konzentrationen dieser und anderer gelöster Bestandteile durch Prozesse wie Exkretion, unterschiedliche Abbauraten organischen Materials und Sauerstoffzehrung (Emerson *et al.*, 1984; Hines und Jones, 1985). Für die Biologie ist die Vergleichbarkeit des Bromidverhaltens mit solchen Elementen interessant, die eine Bedeutung im System Meerwasser/Meeresboden besitzen. Im Falle der Nährsalze ähneln die Bromideigenschaften am ehesten denen des Silikat. Silikat unterliegt im Sediment keinen Umwandlungsreaktionen. Sein D_s von $2,2 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ ist mit dem des Bromid-Tracers gut vergleichbar.

Die Silikatlöslichkeit aus Opal wird bei Makrofaunanwesenheit im Sediment um das 1,5-fache erhöht (Aller und Yingst, 1985). Dabei diffundiert Silikat als eine neutrale Verbindung Si(OH)_4 schneller als Bromid (Aller, 1983).

Hervorzuheben ist auch der mikrobielle aerobe Abbau organischen Materials. Durch Bioturbation wird der Transport der freigesetzten Nährsalze, die aus dem Porenwasser in die Wassersäule gelangen, beschleunigt. Der Bioturbationseffekt wurde bereits am Beispiel des mikrobiellen Abbaus organischer Substanz beschrieben (Grundmanis und Murray, 1977, Vanderborght *et al.*, 1977, Hylleberg und Henriksen, 1980). Durch Makrofaunanwesenheit wird die Ammonifizierung im Sediment um 20-30% gesteigert (Aller und Yingst, 1985). Ammonium diffundiert 2,5 mal schneller als Bromid durch die Bautenmembran, da diese eine negative Oberflächenladung besitzt (Aller, 1983). Demzufolge können für Ammonium im Porenwasser größere Transportraten erwartet werden als sie sich aus den Bromidexperimenten ergeben.

In den durchgeführten Experimenten wird der Weg des Bromids auf molekularer Ebene als Ionentransport beschrieben. Die Berechnung der Transportraten erfolgt mit einem Diffusionsmodell ebenfalls auf molekularer Ebene. Daraus folgt, daß der Bromid-Tracer nur den Transport gelöster Substanzen, also Ionen, beschreibt. Die Beschreibung der Transportprozesse mit einem Ionentransport-Modell vernachlässigt den Massentransport (Bio-

advektion), dem der größte Teil der Transportprozesse zuzuschreiben ist. Konzentrationsänderungen von gelösten Stoffen im Porenwasser aufgrund eines plötzlich auftretenden Massentransports haben jedoch wegen größerer Konzentrationsgradienten größere Diffusionstransporte (Ionen-transport) zur Folge, die dann als größere Austauschraten erfaßt werden.

4.3.2. Bioturbationsleistung von Nereis diversicolor

Mit den Experimenten aus Kapitel 3.6. wurde die Bioturbationsleistung von Nereis diversicolor aufgrund von Rotalgenzugabe ("Fütterung") bei 3 verschiedenen Hälterungstemperaturen quantifiziert. Im Gegensatz zu den übrigen Experimenten (Kap.3.6.2.) werden hier die Transportaktivitäten nur auf eine Makrofaunaart bezogen. Die durch die Nereis-Individuen verursachten Transportprozesse werden zunächst gemäß den aufgestellten Kriterien für die unterschiedlichen Temperaturstufen diskutiert.

Das Ausmaß der Bioturbation verändert sich während der Hälterung bei 4 °C durch die "Fütterung" nicht wesentlich. Die Bioturbationszone erstreckt sich bis in ca. 12 cm Sedimenttiefe. N. diversicolor zählt zu den erranten Polychaeten und lebt räuberisch im Sediment. Durch Fortbewegung verdrängt er die Sedimentpartikel, wobei Gänge ohne feste Wandung entstehen. Diese bleiben aufgrund von Schleimabsonderung erhalten (pers.Mitt. E.Kristensen). Auf diese Weise dehnt N. diversicolor die oxidierte Zone in das hypoxische Sediment bis in eine Aufenthaltstiefe von 8 cm aus. Der Polychaet verfügt nicht über speziell ausgebildete Kiemen (Hartmann-Schröder, 1971, Kristensen, 1983a,b,c) und kann deshalb dem Wasser nur wenig Sauerstoff entziehen. N. diversicolor erzeugt regelmäßige Wasserströme in das Sediment und pumpt wesentlich mehr Wasser pro ml eigenen Sauerstoffverbrauchs als benötigt (Kristensen und Blackburn, 1987). Daher läßt sich annehmen, daß das Baulumen ständig mit dem Bodenwassers gefüllt ist. Kristensen (1983a,b,c) stellte bei einer Individuendichte von

Diskussion

1000 m⁻² eine Pumprate von 40 ml h⁻¹ fest. Das erklärt die erweiterte Beeinflussung im Porenwasser bis in 12 cm Sedimenttiefe. Die sehr großen Transportraten bereits vor der "Fütterung" sind ein Indikator dafür, daß die Tiere aktiv sind und eventuell irgendeine Form von Nahrung wahrnehmen und danach suchen. Die hauptsächliche Aktivität kann dabei in ca. 4 cm Sedimenttiefe beobachtet werden. Eine Reaktion auf die Fütterung zeigt sich nach 7 Tagen. Die Tiefe der maximalen Aktivität wird auf ca. 6 cm ausgeweitet. Zu diesem Zeitpunkt waren die Rotalgen zum großen Teil von der Sedimentoberfläche in tiefere Schichten transportiert worden. Nach 19 Tagen war die Nahrung zum größten Teil eingegraben, und die Tieraktivität lag wieder näher an der Sedimentoberfläche in ca. 3 cm Sedimenttiefe. An der Sediment/Wasser-Grenzfläche werden eindeutige Transporterhöhungen lediglich für die Situation vor und unmittelbar nach der Fütterung registriert.

Das Verhalten von N. diversicolor während der Hälterung bei 8 °C läßt sich aufgrund von großen Schwankungen der Ergebnisse schwer beschreiben. Die Ausdehnung der Bioturbationszone ist ähnlich der bei 4 °C. Eine weitere Übereinstimmung findet sich im Bereich größter Aktivität. Die Transporte gelöster Stoffe im Porenwasser können mit einem dreißigfach über die molekulare Diffusion hinaus erhöhten K_{10} beschrieben werden. Sie liegen in den Einzelexperimenten auf gleichem Niveau.

Während der Hälterung von 16 °C reicht die Bioturbationszone nur bis in 9 cm Sedimenttiefe. Sie verändert sich durch "Fütterung" nicht. Die Transportraten sind ca. um die Hälfte geringer als bei den beiden anderen Temperaturstufen. Trotzdem sind die K_{10} im Vergleich zu den anderen Experimenten relativ groß. Der Einfluß der Tiere auf die Transportraten im Porenwasser dauert ca. 7 Tage nach der "Fütterung" an und ist danach deutlich weniger ausgeprägt als in der Ausgangssituation. Der Bereich größter Aktivität liegt näher an der Sedimentoberfläche als in den beiden anderen Temperaturstufen. Dieser Effekt wurde von Teucher (1991) für den Partikeltransport und G.Graf (pers.Mitt.) für deutliche Erhöhungen der ATP-

Diskussion

Biomasse bei 16 °C nachgewiesen, was einen direkten Vergleich erlaubt, da das Experiment in Zusammenarbeit zeitgleich erfolgte. An der Sediment/Wasser-Grenzfläche werden Transporterhöhungen unmittelbar nach der "Fütterung" festgestellt, die aber sofort wieder zurückgehen.

Zusammenfassend haben diese Ergebnisse folgende Ursachen:

Auffällig sind die hohen K_{s10} besonders vor der Fütterung. Die Temperaturstufen mit der größten Aktivität sind 4 °C und 8 °C. Den größten K_{s10} an der Grenzfläche Sediment/Wasser weist jedoch die Temperaturstufe von 16 °C auf. In dieser Temperaturstufe lagen die größten Transportprozesse nahe der Sedimentoberfläche vor. Für die Teilexperimente der Temperaturstufe von 16 °C wird deutlich, daß es sich um ein träges System mit geringsten Transportraten für gelöste Substanzen handelt. Kristensen und Blackburn (1987) stellten bei gleicher Individuendichte und höherer Temperatur von 22 °C lediglich eine bis 3-fache Zunahme für Sauerstoff-, Kohlendioxid- und anorganischen Stickstoff-Fluß infolge der Bautenventilation fest. Um diese Zusammenhänge zu verstehen, muß man sich vor Augen führen, daß die mikroorganismen durch die Herstellung des künstlichen Sedimentes im ganzen Sedimentkern verteilt waren. Damit lassen sich auch die größeren Aktivitäten bereits vor der "Fütterung" erklären, da Anteile organischen Materials für den Abbau durch Bakterien bereits zu Experimentbeginn vorlagen. Zusätzlich wird durch die Anwesenheit von N. diversicolor der Nettoabbau organischen Materials bis auf das 2,6-Fache gesteigert (Kristensen und Blackburn, 1987). Im gesamten Experiment war daher der Temperatureffekt von größerer Bedeutung als der Bioturbationseffekt. Besonders deutlich wird dies in der höchsten Temperaturstufe, in der die Abbauprozesse am schnellsten ablaufen. Die daraus resultierende rasche Vergiftung des Sedimentes mit Stoffwechselendprodukten treibt N. diversicolor an die Sedimentoberfläche. Der damit verbundene Redoxeffekt dominiert dann das Geschehen im Kern und nicht wie erwartet die Wühltätigkeit der Makrofauna.

4.3.3. Der Einfluß der Bautenstrukturen auf die Transportprozesse im Porenwasser

Das Sediment ist über das Porenwasser direkt mit dem Bodenwasser und damit dem Pelagial verbunden. Durch die Sediment/Wasser-Grenzfläche finden wichtige Austauschprozesse zwischen den beiden Medien statt. Zum einen gehen die aus dem Abbau organischen Materials freigesetzten Nährsalze durch Diffusion aus dem Sediment in die Wassersäule über. Zum anderen schafft die Infauna eine Verbindung ihres Lebensraums, dem Sediment, mit der Wassersäule. Dies geschieht über Tierbauten bei Atmung und/oder Ernährung mit einem Irrigationsstrom.

Die Strukturen von Makrofaunabauten werden im einfachsten Fall von der Oberfläche aus vertikal in das anoxische Sediment angelegt. Dabei wird die Sediment/Wasser-Grenzfläche vergrößert und in das Sediment verlagert. Wenn solche Bauten mit sauerstoffhaltigem Bodenwasser gefüllt sind, bekommen die Transportprozesse im Porenwasser eine zusätzliche horizontale Richtung zur Sedimentoberfläche (Abb.30).

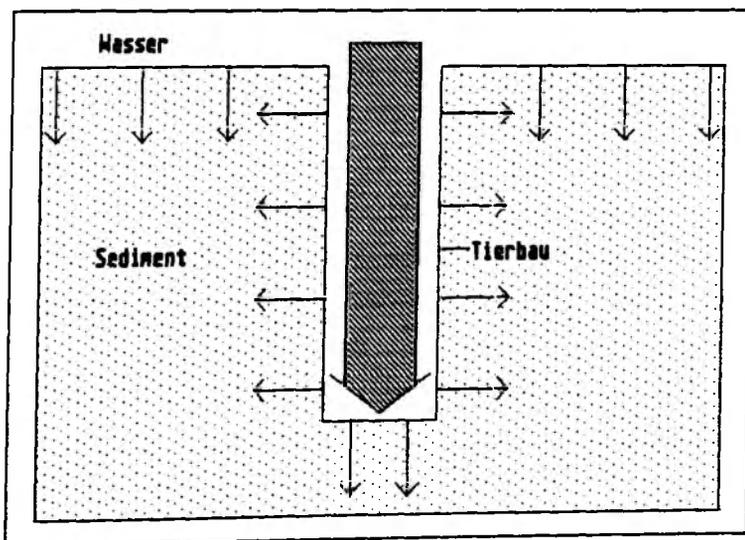


Abb.30: Schema eines Tierbaus im Sediment:
 (—) Diffusion, (≡) Wasserstrom

Diskussion

Mit dem Irrigationsstrom wird sauerstoff- und relativ nährstoffarmes Wasser durch Bauten in größere Sedimenttiefen transportiert als durch die Oberfläche. Die Tiere verursachen also gerichtete Transportprozesse zwischen Bodenwasser und den Sedimenthorizonten (Advektion). Dabei wurde eine Beeinflussung der Transportprozesse im Porenwasser an drei Bautentypen festgestellt:

Permanente Bauten

Permanente Bauten bleiben, nachdem sie von den Tieren verlassen werden, bestehen (Abb.31). In der vorliegenden Arbeit wurden sie bereits für Callianassa subterranea und Lanice conchilega beschrieben. Dabei schafft C. subterranea eine sekundäre Oberfläche von $1,6 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ und L. conchilega von $0,37 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ (Forster, 1991). Durch Bioadvektion wird ein Wasserstrom in die Bauten (Gänge oder Röhren) gepumpt. Mit dem Wasserstrom gelangt das Wasser jedoch nicht durch die Bautenwandung hindurch. Dort findet ausschließlich diffusiver Transport der eingetragenen gelösten Komponenten statt.

Für C. subterranea ist der Atemwasserstrom nicht von primärer Bedeutung für den Nahrungserwerb, da der Krebs lange Zeit (ca.58 Minuten) unter hypoxischen und anoxischen Bedingungen leben kann, ohne sauerstoffhaltiges Bodenwasser in die Bauten zu pumpen (Forster, 1991). Die in vorliegender Arbeit gemessenen Transportraten gelöster Stoffe im Porenwasser lassen sich somit in erster Linie mit dem Transport von Sediment in Verbindung bringen. Ähnliche Ergebnisse wurden mit Halicryptus spinulosus ermittelt (Kitlar, 1988). Der Priapulide baut ebenfalls permanente Bauten bis in beträchtliche hypoxische Tiefen.

L. conchilega ist dagegen ein Filtrierer und Substratfresser (Buhr, 1976). Aufgrund der Empfindlichkeit gegen Sauerstoffmangel ist dieser Polychät darauf angewiesen, seine Röhrenumgebung mit dem Bodenwasser anzureichern. Remane (1990) fand weniger gelöstes Eisen (2+) im Porenwasser nahe der Lanice-Röhren als im anoxischen Sediment. Obwohl die Atmung im Bodenwasser stattfindet, wurde das Aktivitätenmaximum mit den größten

Diskussion

Bioturbationskoeffizienten (K_{bio}) in 4 cm Sedimenttiefe ermittelt. Dieser Effekt läßt sich eindeutig auf die hauptsächlich Aufenthaltstiefe der Tiere zurückführen. Der Wasserstrom bewirkt die stärksten Konzentrationsänderungen dort, wo der Stoffaustausch zwischen zugeführtem Wasser und Porenwasser bzw. Sediment am intensivsten ist (Hüttel, 1988).

Temporäre Bauten

Temporäre Bauten werden auch als unechte Bauten bezeichnet, da sie nach dem Verlassen der Tiere kollabieren. Solche Bauten kommen bei Nephtys vor und wurden von Foster-Smith (1978) als "offene" Gangsysteme charakterisiert. Eine ständige Verbindung zur Sedimentoberfläche wird aufrechterhalten. Durch die errante Lebensweise wird die "sekundäre" Oberfläche häufig verlagert. Aufgrund fehlender Gangwandung wird für das einströmende Wasser der Weg in das umliegende Sediment erleichtert. Die Permeabilität für Wasser ist in sandigen Sedimenten größer als in schlickigen. Der Flüssigkeitstransport wird nur von Sedimentpartikeln gehemmt, anders als im Falle von festen Gangwandungen (Abb. 31b). Somit spielen beide Transportprozesse, Advektion und Diffusion, eine Rolle. Als typisches Transportmuster hat sich für diesen Typ von Bauten ein Maximum der Transportleistung an der Sedimentoberfläche herausgestellt (Kitlar, 1988). Gleiche Transportmuster zeigte auch die Muschel Macoma spp., die bei der Nahrungsaufnahme mit dem Einströmsipho eine Verbindung zur Sedimentoberfläche herstellt und durch Einziehen des Siphos wieder aufhebt.

Nereis-Bauten

Spezielle Bauten, wie sie bei Nereis diversicolor vorkommen (Abb. 31c), sind in oberen Sedimenthorizonten von der Oberfläche bis maximal 6 cm Tiefe aufgrund von Schleimabsonderung als permanente Bauten ausgebildet, die im darunterliegenden Bereich als temporäre Bauten weiterverlaufen (Hüttel, 1988). Dabei schafft N. diversicolor eine sekundäre Oberfläche von $2.2 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$ (Reise, 1981).

Diskussion

Normalerweise hält sich N. diversicolor im oberem Abschnitt seines Ganges direkt unterhalb der Sedimentoberfläche auf, wo ihm der meiste Sauerstoff zur Verfügung steht (Hüttel, 1988). Diese Lebensweise und die übermäßige Pumpaktivität, wie bereits unter 4.3.2. beschrieben, zusammen mit der Struktur des Gangsystemes erklären die hohen Transportleistungen im Porenwasser knapp unterhalb der Sedimentoberfläche. Diese liegen zwischen den beiden an permanenten und temporären Bauten beschriebenen Transportmustern. Dies entspricht auch der gemischten Struktur bei Nereis-Bauten.

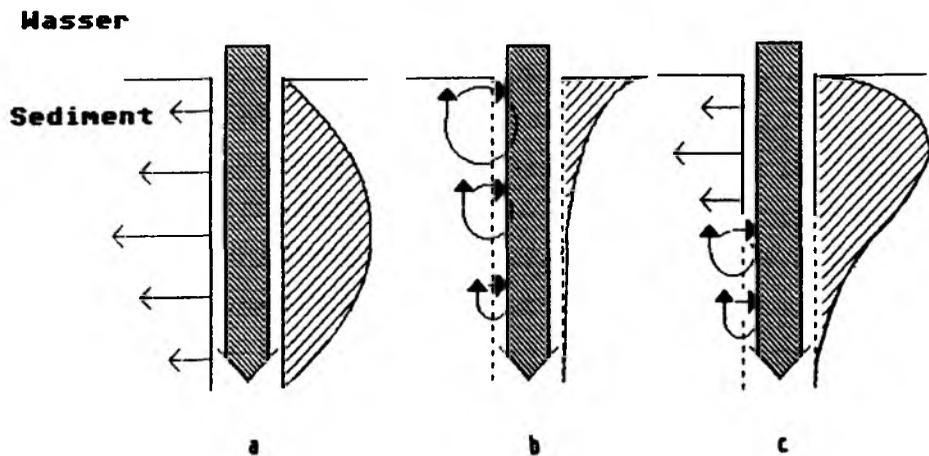


Abb.31: Schemata von Bautentypen: (—→) Advektion und Diffusion, (—→) Diffusion, (⇒) Wasserstrom
a. Permanentener Bau
b. Temporärer Bau
c. Nereis-Bau

Diskussion

Zusammenfassend läßt sich anhand der unterschiedlichen Bautenstrukturen folgendes für die Transportprozesse gelöster Stoffe im Sediment feststellen.

Ähnliche Bautentypen verschiedener Arten mit unterschiedlichen Lebensweisen besitzen ähnliche Transportmuster. Im Falle permanenter Bauten stimmt der Bereich größter Transportleistungen mit der Hauptaufenthaltstiefe der Tiere überein. Wie in vorliegenden Untersuchungen gezeigt wurde, findet dort ein nennenswerter Austausch gelöster Stoffe zwischen Boden- und Porenwasser statt.

In temporären Bauten dagegen sickert das einströmende Bodenwasser bereits von der Sedimentoberfläche an in das umgebende Sediment. Diesen Effekt spiegeln die größten Bioturbationskoeffizienten und damit größte Transportraten in den obersten Sedimenthorizonten wider. Im Falle der kombinierten Bautenstruktur von Nereis diversicolor überwiegt der Effekt aus der Bauart des permanenten Baues, der eine Verbindung zur Sedimentoberfläche besitzt. Die größten Transporte liegen knapp unterhalb der Oberfläche.

5. Literatur

Aller, R.C.; 1976.

Relationships of tube-dwelling benthos with sediment and overlying water chemistry.

-In: Coull, B.C., (ed.), Ecology of marine benthos.

Aller, R.C.; 1977.

The influence of macrobenthos on chemical diagenesis of marine sediments.

-Ph.D.Diss., Yale University; 600 pp.

Aller, R.C.; 1978a.

Experimental studies of changes produced by deposit feeders on porewater, sediment and overlying water chemistry.

-Am. J. Sci., 278:1185-1234.

Aller, R.C.; 1978b.

The effects of animal-sediment-interactions on geochemical processes near the sediment-water-interface.

-In: Wilky, M., (ed.), Estuarine interactions, New York: Academic Press, Inc. (1978):157-172.

Aller, R.C.; 1980.

Quantifying solute distribution in the bioturbated zone of marine sediments by defining an average micro-environment.

-Geochim. Cosmochim. Ac. 44:1955-1965.

Aller, R.C.; 1982.

The effects of macrobenthos on chemical properties of marine sediment and overlying water.

-In: Animal-Sediment Relations (Ed. P.L. McCall and M.J.S. Tevesz), S.53-102. Plenum Press, New York.

Aller, R.C.; 1983.

The importance of the diffusive permeability of animal burrow linings in determining marine sediment chemistry.

-J. of Mar. Res. 41:299-322.

Aller, R.C., J.J. Yingst; 1985.

Effects of the marine deposit-feeders *Heteromastus f.*, *Macoma b.* and *Tellina t.*, on average sedimentary solute transport, reaction rates and microbial distribution.

-J. of Mar. Res. 43:615-645.

Balzer, W.; 1986.

Forms of phosphorous and its accumulation in coastal sediments of Kieler Bucht.

-Ophelia 26:19-35.

Balzer, W.; 1989.

Chemische Reaktionen und Transportprozesse in oberflächennahen Sedimenten borealer und polarer Meeresgebiete.

-Habil.schrift, Univ. Kiel:312 pp.

Barnett, P.R.O., J. Watson, D. Connelly; 1984.

A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf, bathyal and abyssal sediments.

-Oceanol. Acta 7 (4):399-408.

Berner, R.A.; 1971.

Principles of chemical sedimentology.

-McGraw-Hill, New York 240 pp.

Berner, R.A.; 1974.

Kinetic models for the early diagenesis of nitrogen, sulfur, phosphorus, and silicon in anoxic marine sediments.

-In: The Sea Vol. 5 (E.D. Goldberg ed.), Wiley, New York:427-450.

Berner, R.A.; 1976.

Benthic boundary layer from the viewpoint of a geochemist.

- In:Proc.NATO Conf. on the benthic boundary layer: New York, Plenum Press.

Berner, R.A.; 1979.

Kinetics of nutrient regeneration in anoxic marine sediments.

-Physics and Chemistry of the Earth, 1979; 11: 279-292.

Berner, R.A.; 1980.

Early diagenesis, a theoretical approach.

-Princeton Univers. Press, 241 pp.

Bodungen, B. von; 1975.

Der Jahresgang der Nährsalze und der Primärproduktion des Planktons in der Kieler Bucht unter Berücksichtigung der Hydrographie.

-Diss., Univ. Kiel, 116 pp.

Brey, T.; 1986.

Formalin and Formaldehyde-depot chemicals: effects on dry weight and ash free dry weight of two marine bivalve species.

-Meeresforsch. 31:52-57.

Buhr, K-J.; 1976.

Suspension-feeding and assimilation efficiency in *Lanice conchilega* (Polychaeta).

-Mar. Biol. 38:373-383.

Buhr, K-J.; 1981.

Auswirkungen des kalten Winters 1978/79 auf das Makrobenthos der *Lanice*-Siedlung im Weserästuar.

-Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 19:115-131.

Carey, D.A.; 1983.

Particle resuspension in the benthic layer induced by flow around Polychaete tubes.

-Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40 (Suppl.1): 301-308.

Chant, L.A., R.J. Cornett; 1990.

Smearing of gravity core profiles in soft sediments.

-Environmental Research Branch, Chalk River Laboratories, Chalk River, Ontario K0J 1J0, 1990 July.

Davis, W.R., G.L. Hoffman, E.W. Davey; 1981.

The role of bioturbation in the release of heavy metals from contaminated sediments.

-Proceedings of the third international ocean disposal symposium, Woods Hole, Massachusetts, Oct. 1981.

DHI; 1985.

Die Strömungen in der deutschen Bucht, Tagesmittelwerte vom 17.-30. April 1985. Modellergebnisse.

-Internal technical Report No. 1/85/M11.

Dicke, M.; 1986.

Vertikale Austauschkoeffizienten und Porenwasserfluß an der Sediment/Wasser-Grenzfläche.

-Berichte Inst. f. Meeresk., Nr. 155, 164 pp.

Dörjes, J.; 1986.

Langfristige Entwicklungstendenzen des Makrozoobenthos der Deutschen Bucht.

-Submitted by the FRG to the Scientific and Technical Working Group, International North Sea Conference, 1987.

Eisma, D., G. Irion; 1988.

Suspended matter and sediment transport.

-In: Salamons, W. et al.

Elderfield, H., N. Luedtke, R.J. McCaffrey, M. and Bender; 1981.

Benthic flux studies in Narragansett Bay.

-Am. J. Sci. 281:768-787.

Emerson, S., R. Jahnke, D. Heggie; 1984.

Sediment-water exchange in shallow water estuarine sediments.

-J. of Mar. Res. 42:709-730.

Engelhardt, W. von; 1960.

Der Porenraum der Sedimente. Mineralogie u. Petrographie in Einzeldarstellungen.

-Springer-Verlag, Berlin, 207 pp.

Floderus, S.; 1989.

The effect of sediment resuspension on nitrogen cycling in the Kattegat.

-Diss. Univ. Upsala und UNGI Rapport Nr. 71, 21 pp.

Forster, S.; 1985.

Was bedeutet Sauerstoffzehrung bei marinen Sedimenten.

-Diplomarbeit, Univ. Kiel, 57 pp.

Forster, S.; 1991.

Die Bedeutung biogener Strukturen für den Sauerstofffluß ins Sediment.

-Diss. Univ. Kiel, 94 pp.

Foster-Smith, R.L.; 1978.

An analysis of water flow in tube-living animals.

-J. exp. mar. Biol. Ecol. 34:73-95.

Goldhaber, M.B., R.C. Aller, J.K. Cochran, C.S. Martens, R.A. Berner; 1977.

Sulfate reduction, diffusion and bioturbation in Long Island Sound Sediments: Report of the FOAM Group.

-Am. J. of Sci. 277:193-237.

Grasshof, K.; 1976.

Methods of sea water analysis.

-Grasshof, K., (ed.), Verlag Chemie, Weinheim, 317 pp.

Grasshof, K., M. Ehrhard, K. Kremling; 1983.

Methodes of seawater analysis.

-In: Grasshof, K., Ehrhard, M., Kremling, K., (eds.) Verlag Chemie, Weinheim, 419 pp.

Gray, J.S.; 1974.

Animal-sediment relationship.

-Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 12:223-261.

Grundmanis, V., J.W. Murray; 1977.

Nitrification and denitrification in marine sediments from Pugel Sand.

-Limnol. and Oceanogr. 22:804-813.

Guinasso Jr., J.N.L., D.R. Schink; 1975.

Quantitative estimates of biological mixing rates in abyssal sediments.

-J. Geophys. Res. 80:3032-3043.

Hammond, D.E., Fuller, C.; 1979.

The use of radon-222 as a tracer in San Francisco Bay.

-In: Conomos, T.J., San Francisco Bay (ed.); the urbanized estuary: 213-230.

Hammond, D.E., Simpson, H.J., Mathieu, G.; 1975.

Methane and radon-222 as tracers for mechanisms of exchange across the sediment-water interface in the Hudson River estuary.

-In: Church, T.M., (ed.), Marine chemistry in the coastal environment, Am. Chem. Soc. 18:119-132.

Harris, E.; 1959.

The nitrogen cycle in Long Island Sound.

-Bull. Bingham Oceanogr. Collect. 17: 31-65.

Hartmann-Schroeder, X.; 1971.

Annelida, Borstenwürmer, Polycheta.

-In: Dahl, F., (ed.), Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile, Jena.

Hertweck, G. ; 1983.

Das Schlickgebiet in der inneren Deutschen Bucht. Aufnahmen mit dem Sedimentechographen.

-Senckenberg. marit. 15:219-249.

Hickel, W., E. Bauerfeind, U. Niermann, H. v. Westernhagen; 1989.

Oxygen deficiency in the south eastern North Sea: possible sources and effects.

-Ber. Biol. Anst. Helgoland 4:1-148.

Hines, M.E., G.E. Jones; 1985.

Microbial biogeochemistry and bioturbation in the sediments of Great Bay, New Hampshire.

-Est.. Coast. Shelf Sci. 20:729-742.

Hüttel, M.; 1988.

Zur Bedeutung der Makrofauna für die Nährsalzprofile im Wattsediment.

-Berichte Inst. f. Meeresk., Nr. 182, 203 pp.

Hylleberg, J., K. Henriksen; 1980.

The central role of bioturbation in sediment mineralisation and element recycling.

-Ophelia, Suppl. 1:1-16.

Kharaka, Y.K. Berry, F.A.F.; 1973.

Simultaneous flow of water and solutes through geological membranes I. Experimental investigation.

-Geochim. Cosmochim. Ac. 37:2577-2603.

Kitlar, J.; 1988.

Leistungen verschiedener Benthostiere beim Wasseraustausch an der Grenzfläche zwischen Meer und Meeresboden.

-Dipl.Arbeit, Univ. Kiel, 68 pp.

Koeve, W.; 1986.

Austauschprozesse zwischen Porenwasser und bodennahem Wasser.

-Diplomarbeit, Univ. Kiel, 98 pp.

Koike, I., H. Mukai; 1983.

Oxygen and inorganic nitrogen contents and fluxes of the shrimps *Callinassa japonica* and *Upogebia major*.

-Mar. Ecol. Prog. Ser. 12:185-190.

Kremling, K.; 1983.

Determination of the major constituents.

-In: Grasshof, K., Ehrhard, M., Kremling, K., (eds.), *Methods of seawater analysis*, Verlag Chemie, Weinheim.

Kristensen, E.; 1983a.

Comparison of Polychaete (*Nereis* spp.) ventilation in plastic tubes and natural sediment.

-Mar. Ecol. Prog. Ser. 12:307-309.

Kristensen, E.; 1983b.

Ventilation and oxygen uptake by three species of *Nereis* (Annelida:Polychaeta). I Effects of hypoxia.

-Mar. Ecol. Prog. Ser. 12:289-397.

Kristensen, E.; 1983c.

Ventilation and oxygen uptake by three species of *Nereis* (Annelida:Polychaeta). II. Effects of temperature and salinity changes.

-Mar. Ecol. Prog. Ser. 12:299-306.

- Kristensen, E., E., Blackburn, T.H.; 1987.
The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: Influence of bioturbation and anoxia.
-J. Mar. Res. 45:231-257.
- Krost, P.; 1990.
Der Einfluß der Grundschieppnetzfisherei auf Nährsalzfreisetzung aus dem Sediment und Makrofauna der Kieler Bucht (Westl. Ostsee).
-Berichte Inst. f. Meeresk. Univ. Kiel Nr.200, 150 pp.
- Lee, H., R.C. Swartz; 1980.
Biodeposition and bioturbation.
-In: Baker, R.A., (ed.), Contaminants and Sediments, 2.
- Lerman, A.; 1975.
Migrational processes and chemical reactions in interstitial waters.
-In: The Sea, Bd.6, (ed) E.D. Goldberg, Wiley- Interscience New York.
- Li, J.-H., S. Gregory; 1974.
Diffusion of ions in sea water and in deep-sea sediments.
-Geochim. Cosmochim. Ac. 38:703-714.
- Luedtke, N.A., M.C. Bender; 1979.
Tracer study of sediment-water interactions in estuaries.
-Estuar. Coast. Mar. Sci. 9:643-651.
- Lutze, J.; 1938.
Über Systematik, Entwicklung und Ökologie von Callianassa.
-Helgol. wiss. Meeresunters. 1:162-199.
- Mangum, Ch., W. van Winkle; 1973.
Responses of aquatic invertebrates to declining oxygen conditions.
-Amer. Zool., 13: 529-541.
- McCaffrey, R.J., Myers, A.C., Davey, E., Morrison, G., Bender, M., Luedtke, N., Cullen, J., Froehlich, P. Klinghammer, G.; 1980. The relation between pore water chemistry and benthic fluxes of nutrients and manganese in Narragansett Bay.
-Limnol. Oceanogr. 25:31-44.

McDuff, R.E. und Ellis, R.A.; 1979.

Determining diffusion coefficients in marine sediments:
A laboratory study of the validity of resistivity techniques.

Nozaki, Y.; 1977.

Distributions of natural radionuclides in sediments influenced
by bioturbation.

-J. Geolog. Soc. Jpn. 3:699-706.

Pamatmat, M.M.; 1978.

Oxygen uptake and heat production in a metabolic conformer
(*Littorina irrorata*) and a metabolic regulator (*Uca pugnax*).

-Mar. Biol. 48:317-325.

Peinert, R., Saure, A., Stegmann, P., Stienen, C., Haardt, H., |
Smetacek, V.; 1982.

Dynamics of primary production and sedimentation in a coastal
ecosystem.

-Neth. J. Sea Res. 16:276-289.

Rachor, E.; 1976.

Structure, dynamics and productivity of a population of *Nucula*
nitidosa (Bivalvia, Protobranchiata) in the German Bight.

-Ber. dt. wiss. Komn. Meeresf. 24:296-331.

Reimers, T., R. Kölmel; 1976.

Beiträge des Sediments zum Stoffumsatz in der Kieler Bucht. I.
Saklzgehaltsschwankungen im oberflächennahen Porenwasser und der
Austausch zwischen Interstitial und Bodenwasser.

-Kieler Meeresforsch. Sonderh. 3.

Reinecke, H.E.; 1968.

Die Sturmflutlagen.

In: Reinecke et al., 1968. Sedimentologie, Faunenzonierung und
Faciesabfolge vor der Küste der inneren Deutschen Bucht.

Reise, K.; 1981.

High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in
tidal sediments of the Wadden Sea.

-Helgol. Meeresunters. 34:413-425.

Remane, K.; 1990.

Influence of the bioturbation of *Callianassa* and *Lanice* on the heavy metal Profiles (Fe, Mn; Zn) on a muddy sand sediment of the German Bight (North Sea).

-Diplomarbeit, Neuchâtel, Kiel: 99 pp.

Rhoads, D.C.; 1974.

Organism-sediment relations in the muddy sea floor.

-Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 12:263-300.

Rhoads, D.C., R.C. Aller, M.B. Goldhaber; 1977.

The influence of colonizing benthos on physical properties and chemical diagenesis of the Estuarine seafloor.

-In: Coull, B.C., (ed.), Ecology of Marine Benthos, Belle Baruch Symp., v.: Columbia, S.C., Univ. of South Carolina Press.

Rhoads, D.C. und Young, D.K.; 1970.

The influence of deposit-feeding organisms on sediment stability and community trophic structure.

-J. Mar. Res. 28:150-179.

Riedl, R.J., Huang, N., Machan, R.; 1972.

The subtidal pump: A mechanism of interstitial water exchange by wave action.

-Mar. Biol., 13: 210-221.

Salzwedel, H., E. Rachor, D. Gerdes; 1985.

Benthic macrofauna communities in the German Bight.

-Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 20:199-267.

Santschi, P.H., Y.H. Li, S.R. Carson; 1980.

The fate of trace metals in Narragansett Bay, Rhode Island: Radiotracer experiments in microcosms.

-Estuar. coast. mar. Sci. 10, 635-654.

Schäfer, W.; 1952.

Biogene Sedimentation im Gefolge von Bioturbation.

-Senckenbergiana 33:1-12.

Schäfer, W.; 1962.

Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee.

-W. Kramer, Frankfurt, 666pp.

Schellenberg, A.; 1928.

Krebstiere oder Krustacea II. Decapoda.

-In: Dahl, Die Tierwelt Deutschlands 10. Ed. Jena:78-79.

Schink, D.R., Jr.N.L. Guinasso, K.A. Fanning; 1975.

Processes affecting the concentration of silica at the sediment-water interface of the Atlantic Ocean.

-J. Geophys. Res. 80:3013-3031.

Seilacher, A.; 1951.

Der Röhrenbau von *Lanice conchilega* (Polychaeta). Ein Beitrag zur Deutung fossiler Lebensspuren.

-Senckenbergiana 32:267-280.

Simon, N.S.; 1989.

Nitrogen cycling between sediment and the shallow water column in the transition zone of the Potomac River and estuary.II, The role of wind-driven resuspension and adsorbed ammonium.

-Estuarine, coastal and shelf science 28:531-547.

Stresemann, E.; 1983.

Exkursionsfauna Wirbellose I.

-VEB Verlag Volk und Wissen, Berlin.

Stripp, K.; 1969.

Die Assoziationen des Benthos in der Helgoländer Bucht.

-Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 12:95-142.

Suess, E.; 1976.

Porenlösung mariner Sedimente- ihre chemische Zusammensetzung als Ausdruck frühdiagenetischer Vorgänge.

-Habil., Kiel, 193 pp.

Teucher, M.; 1991.

Luminophoren und ein neues Bildauswertungssystem zur Darstellung des bioturbaten Partikeltransports in marinen Sedimenten.

-Diss. Univ. Kiel:xy pp.

Thompson, R.K., A.W. Pritchard; 1969.

Respiratory adaptations of two burrowing crustaceans, *Callinassa californiensis* a. *Upogebia pugettensis* (Decapoda, Thalassinidea).

-Biol.Bull. 136:274-287.

Treutner, Mangelsdorf; 1988.

-Jahresbericht Biolog. Anst. Helgoland.

Vanderborght, W.B., Billen, Wollast; 1977.

Kinetic models of diagenesis in disturbed sediments. Part 2
Nitrogen diagenesis.

-Limn. Ocean. 22:794-804.

Vogel, S.; 1981.

Visualization and measurement of flow.

-In: Life in moving fluids. Dauerleihgabe in der Planktol.(Lenz).

Watson, P.G., P.E. Frickers, C.M. Goodschild; 1985.

A comparison of nutrients in the interstitial water of reducing
(Tamar Estuary) and oxic (Carmathen Bay) coastal sediments.

-Netherl. J. Sea Res. 19: 231-239.

Westrich, J.T., R.A. Berner; 1984. .

The role of sedimentary organic matter in bacterial sulfate
reduction: the G model tested.

-Limnol. Oceanogr. 29:236-249.

Witbaard, R. & Duineveld, G.C.A.; 1989.

Some aspects of the biology and ecology of the burrowing shrimp
Callianassa subterranea (Montagu) (Thalassinidea) from the
southern North Sea.

-Sarsia 74:209-219.

Young, D. K., D. C. Roads; 1971.

Animal-sediment relations in Cape Cod Bay, Massachusetts.I, A
transect study.

-Mar. Biol. 11:242-254.

Ziegelmeier, E.; 1957.

Die Muscheln (*Bivalvia*) der deutschen Meeresgebiete.

-Helgol. wiss. Meeresunters. 6:1-56.