Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie, Kiel 1977 (1978):

Zur Struktur anoxischer Ökosysteme

Thekla Reimers

Communities of microorganisms in anoxic environments at the sediment / water interface were analysed. Their contribution to marine benthos is shown by calculations of their biomass and their evolutional significance. The results are based on monthly registration of the main parameters of two temporary anoxic basins in the Kiel Bight. Falling oxygen level is followed by a succession of benthic communities. Three steps of development were characterized: A. the association is dominated by several macrofauna species; B. ciliates, nematodes and *Beggiatoa* sulphurbacteria form diversified communities; C. the elements of microfauna decline, leaving the place to the bacteria. The total of biomass shrinks only in this last step of development. The construction of the microbiocoenoses in mudds under anoxic condition is compared to the wellknown communities of anoxic sand sediments.

Dem ökologisch arbeitenden Meereszoologen erscheinen Zonen mit Sauerstoffschwund als ein uninteressanter 'toter Grund', da er dort oft keine Makro- oder Meiofauna nachweisen kann (REMANE 1958). Solche anoxischen Bedingungen treten in einigen Rinnen der Kieler Bucht zeitweilig auf. In großer Ausdehnung sind sie in den Senken der Ostsee (JANSSON 1972), im Schwarzen Meer (SOROKIN 1964), im Golf von Mexiko, in norwegischen Fjorden (RICHARDS 1965) u.a. ausgeprägt.

Mit den folgenden Ausführungen soll gezeigt werden:

a) In anoxischen Meeressenken entsteht ein Lebensraum für eine vielfältige Mikrobiozönose aus primitiven Lebenwesen, Pflanzen und Tieren.
b) Ausschlaggebend für die Ausbildung dieser Mikrobiozönosen ist die Ausschaltung der Konkurrenz höherentwickelter, leistungsfähigerer Tierstämme durch den umgewälzten Chemismus im Biotop.

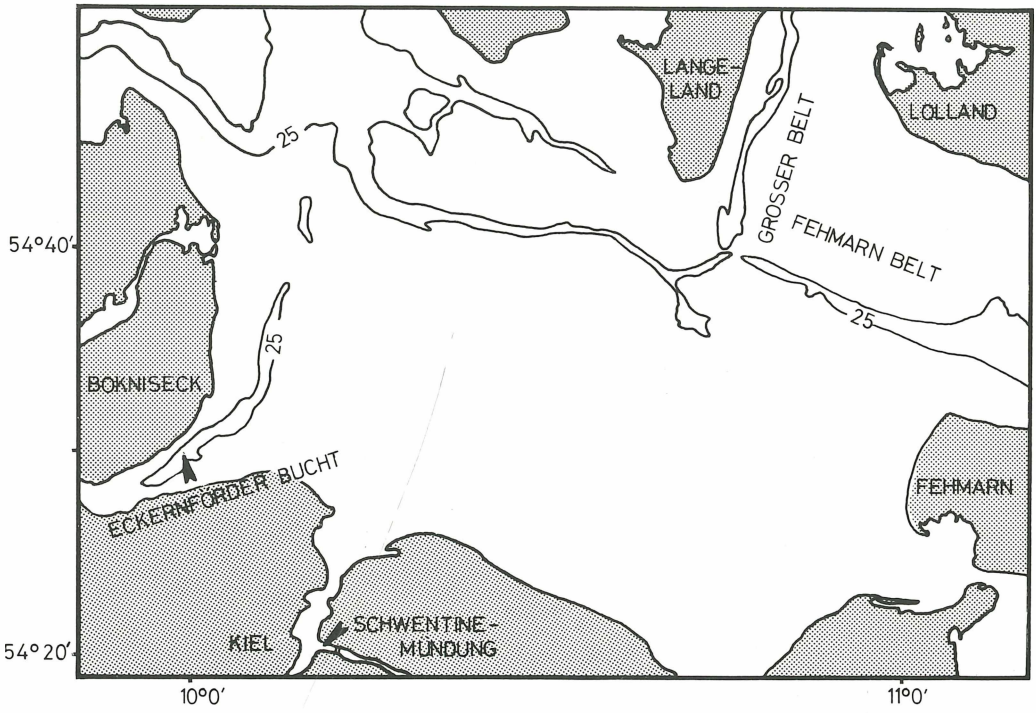

Abb. 1: Die Kieler Bucht mit der 25 m-Tiefenlinie sowie den Stationen Eckernförder Bucht - Tiefenrinne und Schwentine-Ästuar.

FAURÉ FRÉMIÈT (1950) hatte das Nahrungsangebot als Ursache für die Bildung einer *Beggiatoa*-Assoziation aufgefaßt. Und PICKEN (1937) gibt eine mechanische Abhängigkeit der Ciliaten von Algenfilamenten an als Grundlage für eine Oszillatorien-Assoziation. Aus dieser Sicht einer differenzierten Mikrobiozönose ergibt sich das Verhältnis der bekannten benthischen Biozönosen zu den Lebensgemeinschaften bei Sauerstoffschwund nicht nur als eine Art Ausdünnung und Verarmung, sondern als Ablösung einer Leben-Umwelt-Einheit durch eine neue, qualitativ andere, durch ein Ökosystem anderer Qualität. Unsere Untersuchungen ergeben, daß im Sauerstoff-Schwefelwasserstoff-Gradienten mehrere selbständige Ökosysteme angelegt sind. Diese tendenziell anoxischen Ökosysteme können sich in permeablen Sandsedimenten als unterliegende Schicht ausbilden, wie bei FENCHEL u. RIEDL (1970) in ihrer Studie über das marine Sulfidsystem ausgeführt wurde. Oder sie können sich am gleichen Ort als zeitliche Abfolge realisieren, z.B. in einem Muddsediment, wie es auf den beiden von uns untersuchten Stationen in der Kieler Bucht vorliegt.

In der Eckerförder Bucht (27 m) und in der Schwentine-Mündung (9 m) sind über zwei Jahresgänge monatliche Messungen durchgeführt worden (Abb. 1). Die Veränderungen an der Grenzfläche Sediment / Wasser sind registriert worden. Das Kontaktwasser und das Sediment wurde bis in 10 cm Tiefe mit vielfältigen Methoden untersucht. Die gemessenen Parameter reichen - um nur die wichtigsten zu nennen - von Temperatur und Salzgehalt über Redox-Potential und Sauerstoffkonzentration zu Saprophytenzahlen, Ciliatenfauna, Meio- und Makrofauna. Wenn im folgenden von der Entwicklung des Ökosystems die Rede ist, dann stehen dahinter die Integration dieser Einzelergebnisse und neben meinen Arbeiten auch die von meinem Kollegen R. KÖLMEL (1977).

Beispiele eines Wechsels von oxischen zu anoxischen Bedingungen:

Im marinen Milieu ist die Schwefelwasserstoffbildung durch bakterielle Sulfatreduktion eine notwendige Begleiterscheinung der Sauerstoffzehrung, da Meersalz zu etwa 7% aus Sulfat besteht. Auf den beiden Stationen entwickelt sich der anoxische Lebensraum unter verschiedenen Voraussetzungen. In der Schwentine-Mündung beruht der Sauerstoffschwund im Kontaktwasser wesentlich auf dem großen Überschuß an organischer Substanz. Die hydrographische Schichtung von Temperatur und Salzgehalt in der Wassersäule ist im Sommer in der Regel gering und beeinflußt den Sauerstofftransport ins Bodenwasser nur wenig. Anders in der Eckernförder Bucht: Hier ist der absolute Sauerstoffverbrauch des Sediments kleiner als in der Schwentine-Mündung. In der Wassersäule tritt jedoch eine scharfe thermohaline Sprungschicht auf, und die Sauerstoffzehrung betrifft den gesamten Tiefenwasserkörper. Daraus folgt, daß die Grenzfläche zwischen sauerstoffarmem und sauerstoffreichem Wasser in der Schwentine-Mündung oft in der Nähe der Sedimentoberfläche liegt und in der Eckerförder Bucht meistens mitten in der Wassersäule. Diese Unterschiede im Entstehen der anoxischen Lebensräume beeinflussen die Struktur der Besiedlung.

I. *Schwentine-Mündung:*

Sauerstoff und Schwefelwasserstoff kommen gleichzeitig im Kontaktwasser vor. Unter dem Einfluß der milden Winter zeigt sich von 1972 nach 1974 eine über die jahreszeitlichen Schwankungen hinweggreifende Tendenz zur Ausdehnung der anoxischen Bedingungen (Abb. 2). Auch die Besiedlung ist davon betroffen. Das Sediment ist ursprünglich dicht besiedelt mit zahlreichen Polychaetenröhren. Diese Vertreter des marinen Makrobenthos, *Polydora ciliata* und *Capitella capitata*, werden durch die reduzierenden Bedingungen aus dem Sediment getrieben und sterben ab. Gleichzeitig werden sie überwuchert und ersetzt durch Schwefelbakterien der Gattung *Beggiatoa* und Ciliaten.

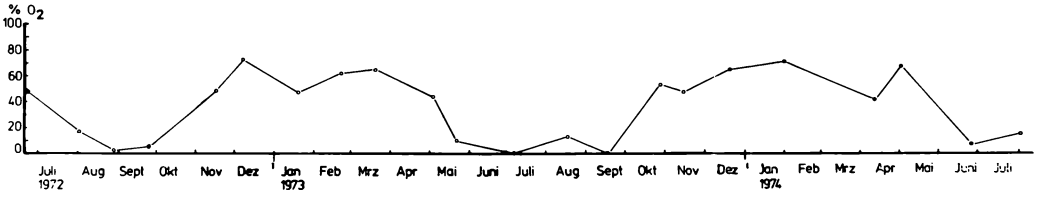

Abb. 2: Schwentine-Mündung: Änderungen der Sauerstoffsättigung im Kontaktwasser von Sommer 1972 bis 1974.
Die anoxischen Bedingungen herrschen im Jahresgang 1972 von August bis Oktober (3 Monate), im Jahresgang 1973 von Mai bis September (5 Monate).

Die Veränderungen in den Lebensgemeinschaften lassen sich als Biomassewerte der Phyla auch quantitativ fassen (Abb. 3 u. 4).

A) im Frühjahr 1972 wurden in der Schwentine-Mündung 74.0 g Makrofauna je m^2 mit den Arten *Polydora ciliata* und *Capitella capitata* gefunden. Bei abnehmenden Sauerstoff- und steigenden Schwefelwasserstoffkonzentrationen schrumpft diese Population zum Sommer. *Beggiatoa*, Nematoden und Ciliaten breiten sich aus.

B) Im Winter 1972/73 wird Makrofauna nur sporadisch gefunden. In diesem Zeitraum entwickelt sich *Beggiatoa* mit einer Biomasse von 52.8 g/m^2. Das reicht an die Größenordnungen der Makrofauna unter oxischen Bedingungen heran. Die Nematoden sind nur durch eine Art *(Monhystera disjuncta)*, aber mit hoher Individuenzahl vertreten. Ciliaten treten mit vielen Arten als *Beggiatoa*-Fresser, Bakterien-Fresser und Räuber auf, vergleichbar den trophischen Ebenen der Elton-Pyramide. Sie entwickeln eine Biozönosestruktur, deren Teile sich wechselseitig stabiliseren. Die Makrofauna der oxischen Zeitspanne wird demnach vollständig ersetzt durch eine Assoziation niederer Organismen.

C) Im Sommer 1973 unterliegt die Grenzfläche Sediment / Wasser stark reduzierenden Bedingungen mit Redox-Potentialen bis zu -200 mV. Die *Beggiatoa*-Assoziation zerfällt, da freier Sauerstoff auch nicht mehr in Spuren vorhanden ist. Einige wenige Ciliatenarten bleiben übrig. Die Lebewelt ist jetzt absolut geschrumpft: qualitativ, insofern Prokaryota in der Besiedlung dominieren, und quantitativ, insofern nur noch ein halbes Prozent der vorher anwesenden Biomasse da ist.

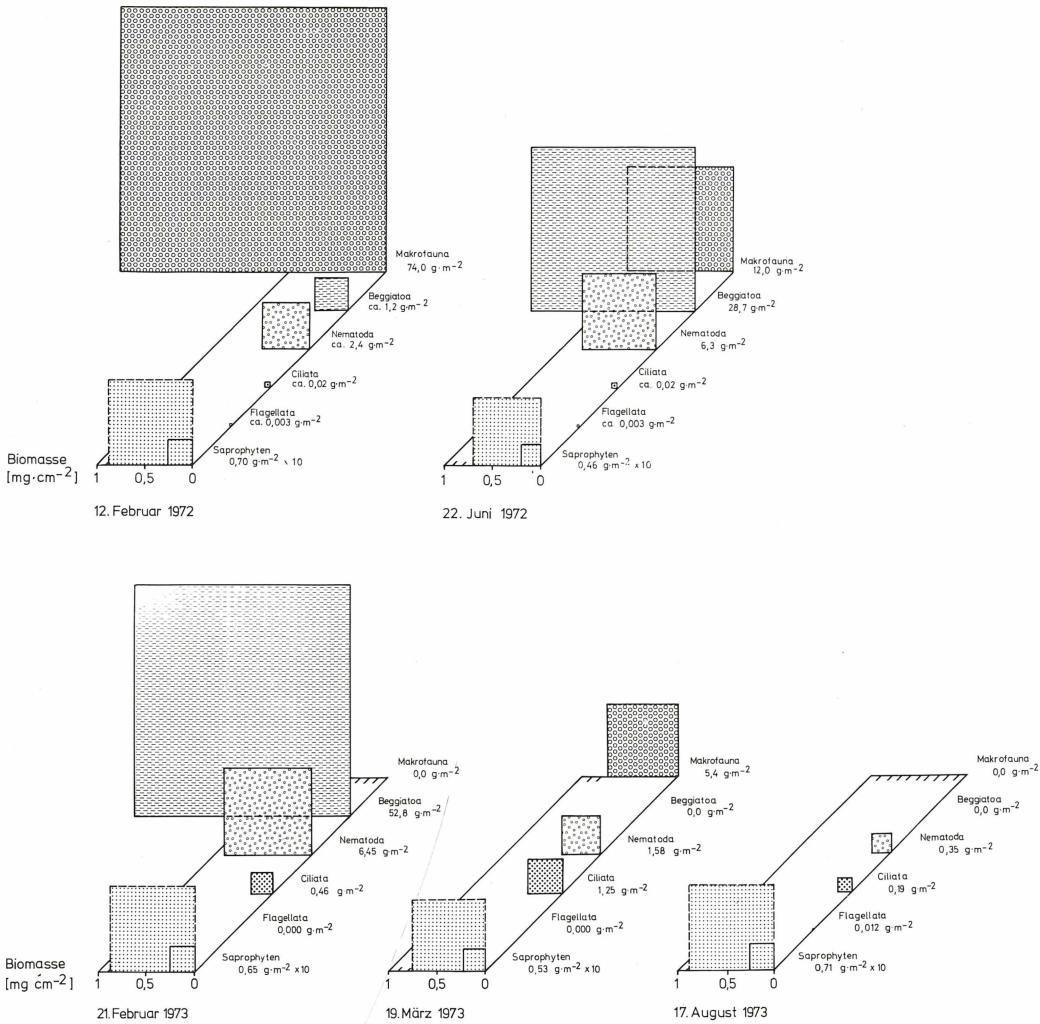

Abb. 3 u. 4: Schwentine-Mündung: Biomassevergleich der Phyla, die an den Lebensgemeinschaften zwischen oxischen und anoxischen Bedingungen teilhaben.
A) 12. Februar 1972, Makrofauna-Assoziation
B) 21. Februar 1973, *Beggiatoa*-Mikrobiozönose
C) 17. August 1973, Prokaryota-Assoziation.
Die Darstellungen für den 22. Juni 1972 und den 19. März 1973 zeigen die Übergänge zwischen diesen ausgeprägten Besiedlungsstufen.

II. *Eckernförder Bucht:*

Die Veränderung des Sauerstoffgehaltes im Kontaktwasser hat die Form einer Sinuskurve, mit etwa 90% Sauerstoffsättigung im Winter und ca. 0% im Spätsommer (Abb. 5). Die Redox-Potentiale erreichen jedoch nicht so stark negative Werte wie in der Schwentine-Mündung.

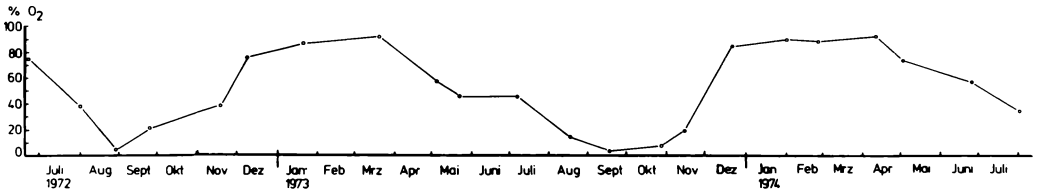

Abb. 5: Eckernförder Bucht: Änderung der Sauerstoffsättigung im Kontaktwasser in zwei Jahresgängen von 1972-1974. Die anoxische Phase beginnt im August.

Die Besiedlung wechselt bei sinkenden Sauerstoffgehalten von der Makrofauna auf Nematoden und *Beggiatoa*. Bei der Darstellung der Biomasse werden Meßwerte aus zwei Jahresgängen miteinander verglichen, damit die Unterschiede zwischen oxischen und anoxischen Bedingungen deutlich werden, ohne Berücksichtigung der Verschiedenheit der Jahresgänge (Abb. 6).

A) Im Frühsommer 1972 war ansatzweise eine *Abra alba*-Biozönose ausgebildet, wie sie für die tiefen Muddsedimente in der Kieler Bucht typisch ist. Die Makrofaunabiomasse überwiegt zu dieser Zeit.

B) Im August 1973 dominieren quantitativ *Beggiatoa* und Nematoden. Die *Beggiatoa*-Biomasse übertrifft zu diesem Zeitpunkt Makro- und Meiofauna. Aus der Untersuchung der Nematodenfauna durch KÖLMEL (1977) geht hervor, daß sich die Strukturen einer Biozönose ausbilden. Dagegen kommt es auf dieser Station nur ansatzweise zu einer Assoziation von *Beggiatoa* und Ciliatenfauna.

C) Bereits einen Monat später, im September 1973, verschwinden auch die *Beggiatoa*-Schwefelbakterien.

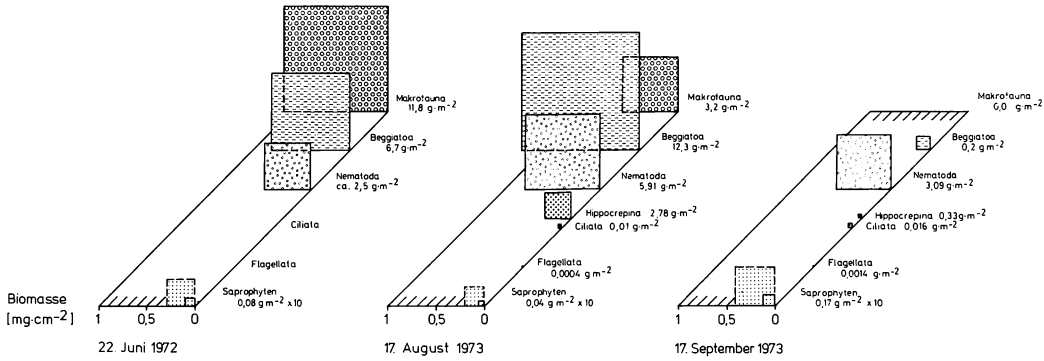

Abb. 6: Eckernförder Bucht: Biomassevergleich der Phyla, die an den Lebensgemeinschaften zwischen oxischen und anoxischen Bedingungen teilhaben.
A) 22. Juni 1972, Ansätze einer *Abra alba*-Biozönose
B) 17. August 1973, Meiofauna-Biozönose der Nematoden
C) 17. September 1973, Prokaryota- und Nematoden-Assoziation.

Als Schlußfolgerungen aus diesen Beobachtungen ergeben sich im Vergleich mit dem Sulfidsystem mariner Sandsedimente - wie es z.B. FENCHEL u. RIEDL (1970) dargestellt haben - folgende Unterschiede:

- In Muddsedimenten ist das Sulfidsystem in der vertikalen Ausdehnung sehr zusammengedrängt.
- Nematoden sind gegenüber anderen Meio- und Mikrofaunabewohnern im Vorteil durch ihre bohr-schlängelnde Bewegungsweise und ihre Befähigung zur Anaerobiose.

- Da ein adaequates Lückensystem fehlt, ist gleitenden Tieren die Besiedlung nicht möglich, solange der anoxische Bereich unter der Sedimentoberfläche liegt. Erst wenn die Redox-Discontinuety-Layer mit der Grenzfläche Sediment / Wasser zusammenfällt, entwickelt sich im 'Vorsediment' aus organischem Detritus und schleimigen Schwefelbakterien ein dichter Teppich. Sein Lückensystem ist der Lebensraum für eine vielfältige Ciliatenfauna. Diese ähnelt der Ciliatenfauna im Sulfidsystem des Sandes. Im Mudd treten jedoch andere Arten auf. Häufig wird eine Neubesiedlung nötig, da die Tiere bei einer Veränderung des Redox-Gradienten nicht durch vertikale Wanderungen ausweichen können.
- Der zeitliche Wechsel von oxischen und anoxischen Assoziationen ist ein wesentliches Merkmal der Sulfidsysteme im Mudd. Hierdurch werden schnellebige Arten der Nematoden begünstigt sowie Organismen, die Ruhe- oder Dauerstadien bilden können.

Aus diesem Vergleich mit dem Sulfidsystem mariner Sandsedimente und den dabei festgestellten Unterschieden ist eine größere Übereinstimmung mit Sulfidsystemen im Süßwasser zu entnehmen, wie sie BAAS BECKING (1925), DÜGGELI (1919), PICKEN (1937), FAURÉ FRÉMIET (1950) und andere schon früher für Bäche und Seen beschrieben haben.

In der zusammenfassenden Einschätzung der Sulfidsysteme kommen wir zu dem Ergebnis, die anoxischen Lebensräume als eine Wiederherstellung altertümlicher Bedingungen auf neuer Grundlage anzusehen mit den Konsequenzen einer rückwärts geschraubten Selektion der Biozönose.

Durch die Umwälzung des Redox-Milieus entsteht ein Lebensraum der Gemeinschaften von Nematoden, Ciliaten und *Beggiatoa* begünstigt an einer Stelle, wo sich vorher eine Makrofauna-Biozönose erfolgreich behaupten konnte. Sauerstoffmangel und die Vergiftung durch Schwefelwasserstoff bewirken, daß diese normalerweise überlegenen Arten nicht mehr die Nematoden und Protozoen auskonkurrieren und ihnen Nahrungsangebot und Lebensraum überlassen müssen. Erst in diesem abgeleiteten Sinn ist das Nahrungsangebot ausschlaggebend für die Mikrobiozönose durch Ausschaltung der leistungsfähigeren Sedimentfresser, Filtrierer etc.

Die Nematoden und Ciliaten des Sulfidsystems sind ökologisch betrachtet keine Ansammlung vereinzelter, besonders resistenter Tiere. Sie bilden für bestimmte Verhältnisse stabile Biozönosen mit ökologischen Wechselbeziehungen und mehreren trophischen Ebenen, und zwar in den Grenzen ihrer phylogenetisch ursprünglichen Organisationshöhe und individuellen Kurzlebigkeit.

Diese Mikrobiozönose ist nicht grundsätzlich dem oxischen Ökosystem untergelegt, als eine Art Rückzugsgebiet. Sie entwickelt sich in allen aquatischen Ökosystemen bei Sauerstoffschwund und Sulfatanwesenheit. Die Artenzusammensetzung wechselt in den verschiedenen Gebieten, der besondere Typus der Mikrobiozönosen bleibt gewahrt, weil die anwesenden Phyla überall dieselben sind. Sie repräsentieren die Basis der tierischen und der pflanzlichen Evolution.

Pointiert formuliert: Die heutigen Sulfidsysteme sind kein Relikt aus dem Präkambrium. Aber bei Sauerstoffschwund wälzt sich der Chemismus der Oxysphäre punktuell um und erzeugt dadurch begrenzte Lebensräume, die den präkambrischen Biotopen ähnlich sind. Die modernen Arten der urtümlichen Stämme sind in diesen altertümlichen Lebensräumen bevorteilt.

Literatur:

BAAS BECKING L.G.M., 1925: Studies on the sulfur bacteria. Ann. Bot. 39: 613-650.

DÜGGELI M., 1919: Die Schwefelbakterien. Mitt. Naturf. Ges. Zürich: 39 S.

FAURÉ FRÉMIÈT E., 1950: Ecology of ciliate infusoria. End. 9: 183-187.

FENCHEL T., RIEDL R.J., 1970: The sulfid system: a new biotic community underneath the oxidized layer of marine sand bottoms. Mar. Biol. 7: 255-268.

JANSSON B.O., 1972: Ecosystem approach to the baltic problem. Bull. Ecol. Res. Comm. (Swed. Nat. Sc. Res. Counc.) 16: 82 pp.

KÖLMEL R., 1977: Ökosysteme im Wechsel zur Anaerobiose. Zoobenthos und Abbau in zeitweise anoxischen Biotopen der Kieler Bucht. Diss. Univ. Kiel.

PICKEN L.E.R., 1937: The structure of some protozoan communities. J. Ecol. 25: 368-384.

REMANE A., 1958: Die biologischen Grenzen Meer - Süßwasser und Meer - Land. Geol. Rd. 47: 11-24.

RICHARDS F.A., 1965: Anoxic basins and fjords. In (Ed. J.P. Riley): Chemical Oceanography, New York: 611-645.

SOROKIN J.J., 1964: On the primary production and bacterial activities in the black sea. J. perm. int. Explor. Mer. 29: 41-60.

Adresse:

Dr. Tekla Reimers
Zoologisches Institut der Universität
Hegewischstr. 3

D-2300 Kiel

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie

Jahr/Year: 1978

Band/Volume: 7_1978

Autor(en)/Author(s): Reimers Thekla

Artikel/Article: Zur Struktur anoxischer Ökosysteme 89-93