

Über die Messung der Respiration an einigen limnischen heterotrophen Versuchssystemen

Von

WILHELM GRANÉLI, Lund

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird eine Methode zur Bestimmung der Kohlensäureentwicklung in heterotrophen Systemen beschrieben. Die Vorteile sind: einfache und rasche Analyse; kontinuierliche Messungen unter konstanten Umweltbedingungen sind möglich. Nachteile: Das Kohlensäuresystem bewirkt ein langsames sich Einstellen von Fließgleichgewichten; pH-Verschiebungen können auftreten.

Mit den beschriebenen Methoden wurden einige Laboratoriumsversuche durchgeführt. Die Kohlendioxydentwicklung in Sedimenten lag innerhalb des in der Literatur für den Sauerstoffverbrauch angegebenen Rahmens. Auch die Q_{10} -Werte waren im grossen und ganzen die erwarteten mit hohen Werten bei tiefen Temperaturen und niedrigen Werten bei höheren Temperaturen. Die anaerobe Kohlendioxydentwicklung erwies sich als viel niedriger als die aerobe. Eine hohe Bevölkerungsdichte von Tubifiziden im Sediment konnte die Respiration einer Sedimentfläche bedeutend erhöhen.

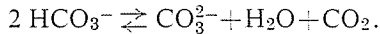
Einleitung

Studien von Energiefluss und biogeochemischen Kreisläufen an verschiedenen Systemen nehmen in der Ökologie eine zentrale Stellung ein. Diese beiden Prozesse sind eng miteinander verknüpft und sollten deshalb gemeinsam behandelt werden. Eine gewöhnliche Methode, um den gesamten Stoffwechsel einer Vergesellschaftung von Organismen zu messen, sind die Licht- und Dunkelversuche. Um korrekte Licht- und Temperaturwerte zu erhalten, müssten diese Messungen an Ort und Stelle durchgeführt werden; dies stösst jedoch oft auf grosse praktische Schwierigkeiten. Aus diesem Grunde wurden viele Stoffwechseluntersuchungen an benthischen Vergesellschaftungen als Laboratoriumsversuche durchgeführt (HAYES et al. 1959, KNOWLES et al. 1962, BEYERS 1962, 1963, EDWARDS et al. 1965, CAREY 1967, ROLLEY et al. 1967).

Der Autor dankt seinem Kollegen W. RIPL für die Anregung zu dieser Arbeit sowie für viele nützliche Hinweise.

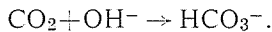
Die verwendeten Methoden

Bei den hier durchgeführten Versuchen wurden zwei verschiedene Methoden verwendet. Beide beruhen auf der Austreibung der Kohlensäure mit einem kohlendioxidfreien Trägergas. Diese Methoden setzen ein Gleichgewicht zwischen Kohlendioxid in Gas und Wasser voraus. Das Gleichgewicht wird durch das Kohlensäuresystem kompliziert und stellt sich ausserdem nur sehr langsam ein. Wenn der Partialdruck des Kohlendioxids im oder oberhalb vom Wasser nahezu auf Null gehalten wird, erreicht man eine ständige Gleichgewichtsverschiebung nach der Formel:



Dabei wird der pH-Wert erhöht, und in harten Gewässern wird Calciumkarbonat ausgefällt. Eine Möglichkeit, dem obengenannten Problem zu entgehen, wäre natürlich, den Kohlendioxiddruck durch ein beispielweises Zirkulieren von Luft in dem System nicht auf Null zu halten. Man würde dann die entwickelte Kohlendioxidmenge als Unterschied zwischen dem Gehalt der Luft vor und nach der Passage durch den Versuchsraum erhalten. Wenn kohlendioxidfreies Gas durch ein System, das kontinuierlich Kohlendioxid abgibt, gepumpt wird, muss ein Fließgleichgewicht eintreten, und der Fluss vom Wasser ist genau so gross wie der Fluss zum Wasser. Wenn sich zum Beispiel der Gasfluss durch die Apparatur, oder die entwickelte Menge Kohlendioxid im System verändert, so wird ein neuer Gleichgewichtszustand erreicht. Das ganze System ist träge, und schnelle Veränderungen können nicht gemessen werden. Die einzige Art, diesen Zeitfaktor zu verringern, ist die Verwendung von sehr kleinen Wassermengen. Die Methoden geben natürlich nur eine Nettodifferenz der Respiration (R) und Assimilation (P) an und können deshalb nicht an autotrophen Systemen, d. h. Systemen bei denen die Kohlensäureassimilation grösser als die Respiration ist, verwendet werden ($P/R > 1$).

In einem Fall wird kohlendioxidfreies Gas durch oder über das Wasser geführt und weiters in ein Absorptionsgefäss mit Lauge eingeleitet. Im Gefäss befinden sich eine Glas- und Kalomelektrode, die an ein pH-Messgerät gekoppelt sind. Dieses ist seinerseits über eine Titratoreinheit an eine automatische Bürette angeschlossen. Ein Schreiber registriert das Bürettenvolumen gegen die Zeit. Wenn Kohlendioxid in die Lauge eingeleitet wird, werden OH-Jonen verbraucht und dabei der pH-Wert gesenkt:



Die pH-Änderungen führt ein Zusetzen einer äquivalenten Menge Lauge aus der Bürette mit sich (RIPL 1971).

Um die Genauigkeit dieser Methode zu prüfen, wurden Versuche mit verschiedenen Laugen im Absorptionsgefäss durchgeführt. Dieselbe Lauge wurde auch in der Bürette verwendet. Die Konzentration der Lauge wurde auf 0,1 M eingestellt. Durch das Absorptionsgefäss wurde CO_2 -freier Stickstoff gepumpt, um die Lauge vor dem Kontakt mit der Luft zu schützen, ferner wurde ein Magnetrührer verwendet und das ganze Gefäss mittels eines Thermostaten auf konstanter Temperatur $25 \pm 0,1^\circ \text{C}$ gehalten. Das Trägergas, d. h. das Gas das durch die Versuchskammer

geleitet wurde, konnte durch ein fein ausgezogenes Kapillarrohr mit einer Geschwindigkeit von ungefähr 0,1–1 Liter pro Stunde einströmen. Dem Trägergas wurde mit einer Injektionsspritze 0,2–1 ml CO_2 zugesetzt. Bei Verwendung von KOH und einem pH-Wert von 11,5 im Absorptionsgefäß ergab eine Serie von 7 Versuchen einen Mittelwert von 100% Ausbeute bei einer Standardabweichung von 6%.

Um Versuche an verschiedenen Systemen gleichzeitig durchführen zu können, wurde eine vom Verfasser modifizierte einfachere Methode für den Grossteil der im weiteren beschriebenen Versuche verwendet (Fig. 1). Für die Absorption des Kohlen-

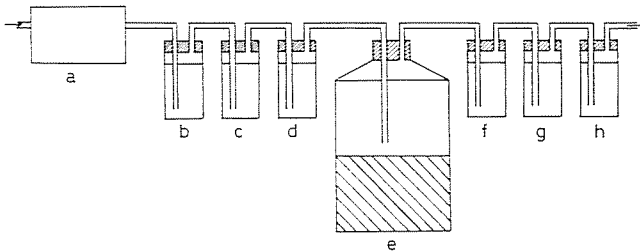


Fig. 1. Skizze über Versuchsaufstellung.

- | | |
|----------------------------------|------------------------|
| a: Aquariumpumpe oder Gasflasche | e: Versuchsgefäß |
| b: Kohlensäurefalle | f: Waschflasche |
| c: Kontrollflasche | g: Absorptionsgefäß I |
| d: Waschflasche | h: Absorptionsgefäß II |

dioxyds wurden 10 ml 1 M KOH gewählt, wobei sich die Ausbeute als 100%ig erwies. Das gebildete Karbonat konnte daraufhin mit Hilfe einer automatischen Titrieranordnung (Radiometer PHM 28, TTT 11, ABU 12, SBR 2) aus der Titrierkurve ermittelt werden. Die Titration wurde unter Einblasen von N_2 , das ein Austreiben der sich bildenden Kohlensäure bewirken sollte, vorgenommen. Als Kohlendioxydabsorber wurden Absorptionsgefäße mit konzentrierter Natronlauge verwendet. Die Absorptionsgefäße in denen das respirierte Kohlendioxyd aufgefangen wurde, waren dann in Abständen von 1 bis zu 8 Tagen titriert worden. Gewöhnlich dauerte es einige Tage bis sich das Fließgleichgewicht eingestellt hatte.

Die Respiration von Bachneunaugen in Versuchssystemen

Eine Einliterflasche wurde mit Leitungswasser gefüllt und am Boden eine ca. 2 cm dicke Schicht Meersand verteilt. Als Trägergas diente Luft, die von einer Aquariumpumpe in den Versuchsraum geleitet wurde. In diesem Fall war das Trägergas nicht von Kohlendioxyd befreit. Zwei Bachneunaugen (*Lampetra planeri*) mit einer Länge von ca. 15 cm wurden in die Flasche eingesetzt. Die Versuchstemperatur lag bei 15°C. Der Versuch mit den Tieren erstreckte sich über 4 Tage. Die Differenz zwischen dem Versuchssystem mit Tieren und ohne Tiere betrug pro Stunde 699 μl CO_2 , das sind 350 μl CO_2 pro Tier.

Versuche zur Messung der Sedimentrespiration

Für die weiteren Versuche wurde trotz der offensichtlichen und bereits erwähnten Nachteile kohlendioxidfreie Luft verwendet. Bei einem Durchfluss von einem Liter Luft pro Stunde wäre nämlich der Blindwert so gross geworden, dass die Variation von derselben Grössenordnung wie die hier untersuchten Systeme ausgefallen wäre.

Sedimentproben wurden aus dem Profundal einiger Seen mit dem JENKINS-Sampler entnommen. Die Querschnittsfläche der Plexiglasrohre betrug $0,37 \text{ dm}^2$, die Höhe 5 dm. In diesem Fall hatten die JENKINS-Rohre mehrere Nachteile. Die grosse Höhe verursachte unnötig grosse Sediment- und Wasservolumina. Es konnte von EDWARDS (EDWARDS et al. 1965) gezeigt werden, dass der Sauerstoffverbrauch von 2 bis 17 cm Sedimenttiefe gleich ist, ein etwas überraschendes Resultat, wenn man bedenkt, dass Chironomiden und Tubifiziden einige dm tief ins Sediment gehen. Das grosse Wasservolumen hatte, wie schon erwähnt, einen negativen Einfluss auf die Methode. Die Grösse der Sedimentoberfläche muss so gewählt werden, dass die Kohlendioxidentwicklung hinreichend stark für die Messung wird. Es ist ein bekanntes Phänomen, dass die Organismen oft nicht gleichmässig im Sediment verteilt sind. Diese sogenannte Fleckigkeit kann Unterschiede in der Respiration an verschiedenen Stellen ergeben (HARGRAVE 1969b).

Sedimente wurden von folgenden Seen in Südschweden entnommen:

	Datum	Leitfähigkeit μS	Sommersichttiefe m
Växjösee	8. 12. 1970	200	0,5
Bysee	31. 1. 1971	350	2,0
Trummen	5. 3. 1971	160	0,4
Hinnasee	25. 3. 1971	70	2,2
Fiolen	16. 11. 1971	60	5,0
Lillasee	26. 1. 1972	200	0,3

Der Växjösee ist eutroph und von kommunalen Abwässern beeinflusst. Die maximale Tiefe beträgt in diesem See 6,5 m. Das Sediment war an der Probenentnahmestelle braunschwarze, schwach konsolidierte Gytta. Der Bysee ist von Natur aus eutroph und bedeutend kalkreicher als der Växjösee. Die Tiefe erreicht hier 8 m. Das Profundalsediment wird von sehr loser brauner Gytta gestellt. Die Gasentwicklung im Sediment ist zeitweise kräftig. Die Sedimentverhältnisse im Trummen und Hinnasee wurden von BENGSSON und FLEISCHER 1971 beschrieben. Im See Trummen wurden drei verschiedene Proben entnommen, teils von einer ungestörten Zone im Hauptteil des Sees und teils von einer Zone, in der man die obersten 50 cm schwarzes, sulfidhaltiges Sediment entfernt hatte, wobei das darunterliegende braune gutkonsolidierte Sediment zutage trat. Eine weitere Probe wurde aus der «Skirbucht», einem abgeschnürten Teil des Sees, entnommen. Sowohl Trummen wie der Hinnasee sind sehr seicht und haben eine maximale Tiefe von 2 Metern. Der Hinnasee ist ein oligotropher, Trummen war bis 1971 ein stark eutropher See. Fiolen im Aneboda-gebiet ist ein oligotropher, oligohumoser See mit einer Maximaltiefe von 10 m. Der See Lillasjön trägt ähnliche Charakterzüge wie der See Trummen. Der See ist seicht

(Maximaltiefe unter 2 m) und weist ein stark sulfidhaltiges schwarzes Sediment auf, was auf Abwassereinfluss zurückzuführen ist.

Auf Grund der Schwierigkeit, die grossen JENKINS-Rohre auf konstanter Temperatur zu halten, wurde Sediment in einigen Fällen in Flaschen übergeführt. Die Oberfläche des Sediments betrug in diesen Flaschen 0,85 dm². Dazu wurden die oberen Schichten der Sedimentprofile verwendet, da diese den Grossteil der im Sediment lebenden Organismen enthielten. Oberhalb eines Sedimentlagers von 10 cm Dicke wurde dann vorsichtig Wasser geschichtet. HAYES et al. (1959) haben gezeigt, dass eine Überführung von Sediment und ein Austausch des Wassers die Zehrung des Sauerstoffs im Sediment nicht signifikant verändern. Während der Versuchsdauer waren Flaschen und Rohre in einem Raum mit konstanter Temperatur aufgestellt. Die Temperaturvariationen konnten innerhalb von $\pm 1^{\circ}\text{C}$ gehalten werden. Während der Messungen bei tiefen Temperaturen (3–6°C) stand das Sediment im Dunkeln, in den übrigen Fällen war es einer schwachen Zimmerbeleuchtung unter Tag ausgesetzt. Eine Beeinflussung der Kohlendioxydabgabe durch die Beleuchtung konnte nicht festgestellt werden.

In sämtlichen Fällen konnte das Trägergas mittels eines Kapillarrohres durch das Wasser geleitet werden; dadurch entstand im Wasser hinreichend Turbulenz, um die notwendige Sauerstoffmenge zuzuführen. Wenn man das Trägergas über das Wasser strömen lässt, ohne dass dieses gleichzeitig zirkuliert, entstehen rasch Stagnationsverhältnisse, die den Metabolismus im Sediment durch reduzierten Sauerstoffgehalt verändern. Die Versuche wurden über einige Monate durchgeführt und gewöhnlich bei verschiedenen Temperaturen. Die ersten zwei bis drei Tage war die Kohlendioxydentwicklung sehr stark, da sich das Fliessgleichgewicht noch nicht eingestellt hatte. Danach hielten sich die Werte mehr konstant, nahmen jedoch in einigen Fällen langsam ab. Die Ursache für diese Erscheinung ist unklar, kann jedoch auf die Veränderung der Fauna während der Versuchszeit zurückgeführt werden.

Regionale Unterschiede

Zusammenstellungen von Stoffwechselprozessen verschiedener Organismengesellschaften weisen einen deutlichen Zusammenhang mit der Temperatur auf, wenn die Sauerstoffspannung keine allzugerungen Werte aufweist (HARGRAVE 1969a). Die grossen Gleichheiten im Stoffwechsel könnten auf der Sauerstoffdiffusion vom Wasser zum Sediment beruhen, wobei die Gasdiffusion der entscheidende Faktor ist. Solange die Temperatur und der Sauerstoffkonzentrationsgradient konstant sind, wird die Respiration unabhängig von der Gesellschaft (BOULDIN 1968). Trotz dieser ziemlich gleichartigen Verhältnisse können doch Unterschiede um eine Grössenordnung zwischen den verschiedenen Gesellschaften auftreten. In Fig. 2 wurden die Werte von den verschiedenen Seen, ferner HARGRAVES Kurve eingelegt. Die Punkte sind Mittelwerte der verschiedenen Messungen bei gleicher Temperatur. Die Einheiten in sowohl Abszisse wie Ordinate sind logarithmisch aufgetragen. Um Sauerstoffwerte und Kohlendioxydwerte direkt miteinander vergleichen zu können, muss natürlich der Respirationsquotient ungefähr 1 sein. Messungen an einzelnen Organismen und an

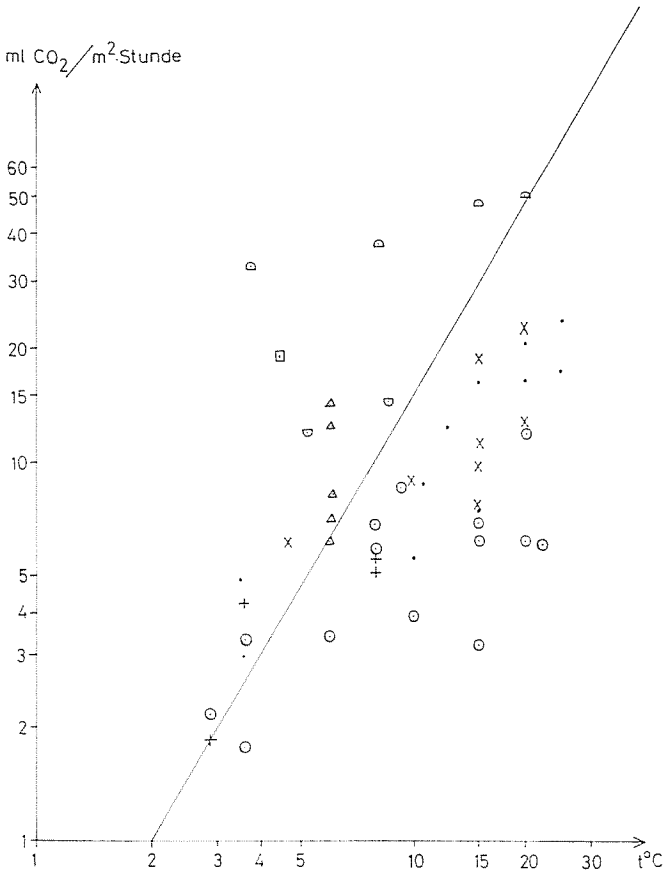


Fig. 2. Kohlensäureentwicklung einiger Sedimentarten.

- | | | |
|------------|---------------------|------------|
| · Växjösee | ○ Trummen ungepumpt | + Fiolen |
| x Bysee | □ Trummen gepumpt | △ Lillasee |
| ⊙ Hinnasee | ▽ Skirbucht | |

— das von HARGRAVE angegebene Verhältnis zwischen Sauerstoffverbrauch und Temperatur

Sediment deuten darauf hin, dass dies nicht immer der Fall ist (TEAL et al. 1961, RAYMONT et al. 1968). In verschiedenen Fällen hat man so geringe RQ-Werte wie 0,4 erreicht; dies deutet auf eine chemische Oxydation von reduzierten Stoffen. Aus dem Diagramm ergibt sich, dass sich die Werte ungefähr gleichmässig links und rechts von HARGRAVES angegebener Linie verteilen. Man kann doch daraus ersehen, dass Trummensedimente sowohl von intakter wie von der gepumpten Stelle eine sehr hohe Respiration aufweisen, während die Werte vom Hinnasee und Fiolen sehr gering sind. Der Bysee und der Växjösee liegen näher an der Kurve. Der Grund für diese Unterschiede ist nicht geklärt. Sämtliche untersuchten Sedimente enthielten sehr wenig Makrozoa, weshalb diese kaum ausschlaggebend sein konnten. Es liegt

nahe, dass die Unterschiede in der unterschiedlichen Bakterienaktivität zu suchen sind; ferner kann im Trummen die Qualität der organischen Substanz in bezug auf den Abbau eine gewisse Rolle spielen. Mehrere Verfasser geben jedoch an, dass kein direkter Zusammenhang zwischen Sedimentrespiration und dem Gesamtgehalt an organischem Material, Protein und Kohlenhydratgehalt oder Kaloriewerten bestehen (EDWARDS et al. 1965, HARGRAVE 1969b).

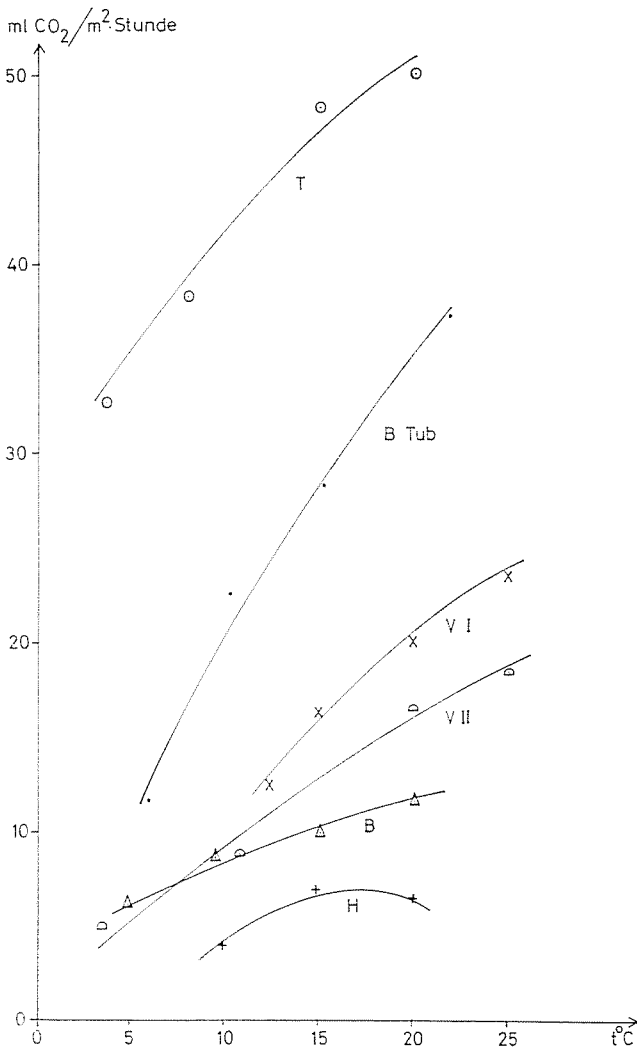


Fig. 3. Sedimentrespiration in Abhängigkeit von der Temperatur.

T = Trummen ungepumpt V I = Växjösee I B = Bysee
 B = Bysee mit *Tubifex* V II = Växjösee II H = Hinnasee

Der Temperatureinfluss

In Fig. 3 sind Werte von 6 verschiedenen Messungen der Temperaturabhängigkeit eingetragen. Die Akklimatisierungsperiode bei den einzelnen Temperaturen betrug einige Tage bis zu einer Woche. Folgende Q_{10} -Werte konnten aus den Kurven errechnet werden:

Sediment	Q_{5-15}	Q_{10-20}	Q_{15-25}
Växjösee I (R1PLS Methode)	—	2,0	1,5
Växjösee II	2,5	1,8	1,5
Bysee I	1,7	1,4	1,3
Bysee II (mit 23 500 <i>Tubifex</i> /m ²)	2,7	1,7	1,4
Trummen ungepumpt	1,3	1,2	—
Hinnasee	—	1,6	—

Ein Trend zu höheren Q_{10} -Werten bei niedrigen Temperaturen und zu niedrigen Q_{10} -Werten bei höheren Temperaturen ist zu beobachten. Beachtenswert sind die niedrigen Werte beim Trummesediment. Hier liegt jedoch die Respiration absolut gesehen auf einem bedeutend höheren Niveau als für die übrigen Sedimente. Man kann weiters ersehen, dass der Zusatz von *Tubifex* zum Byseesediment eine Erhöhung des Q_{10} -Wertes bewirkt. Dies deutet auf eine geringere Aktivität der Tiere bei abgesenkter Temperatur.

HARGRAVE gibt für eine benthische Gesellschaft im Marion lake (British Columbia) einen Q_{10} von 7,6 bei einem Temperaturintervall von 2–12°C, und bei einem Temperaturintervall von 10–20°C einen Q_{10} von 2,2 an (HARGRAVE 1969a). Die Messungen wurden zu verschiedenen Zeitpunkten während eines Jahres durchgeführt, wodurch Veränderungen in der Organismengesellschaft aufgetreten sein können. In einer Marsch in Nova Skotia und Georgia variierte der Q_{10} zwischen 1,0 und 2,7 bei einem Temperaturintervall von 10–20°C und 1,3–4,8 bei einem Temperaturintervall von 2–10°C (DUFF et al. 1965).

Messungen an anaeroben Systemen

Um die anaerobe Kohlendioxydentwicklung zu untersuchen, wurde Stickstoff anstelle von Luft als Trägergas verwendet. Der Stickstoff wurde einer Stickstoffflasche entnommen und mittels einer Metolsulfidlösung gänzlich von Sauerstoffresten befreit. Die Menge von produziertem Kohlendioxyd sank rasch ab, erreichte nach

Tabelle 1. Anaerobe Kohlendioxydproduktion in Seesedimenten

Sediment	Mittelwerte ml CO ₂ /m ² ·Stunde			
	Luft	N ₂	Luft/N ₂	Luft
Växjösee (t = 15°C)	7,1	2,8	2,5	4,7
Trummen ungepumpt (t = 6°C)	32,9	6,1	5,4	14,8
Trummen gepumpt (t = 6°C)	18,7	4,2	4,5	—
Skirbucht (t = 6°C)	12,0	4,6	2,6	7,2

einigen Tagen sehr geringe Werte und stabilisierte sich. Nach ein bis zwei Monaten wurde Stickstoff wieder gegen Luft ausgetauscht, wobei höhere Kohlendioxidwerte erhalten wurden. Die Werte erreichten doch nicht mehr dieselbe Höhe wie vor dem anaeroben Zustand.

Im Versuchsgefäß, das Växjösesediment enthielt, entstand nach einigen Wochen eine stark milchige Trübung, die wahrscheinlich durch Schwefelbakterien verursacht wurde. Die Trübung verschwand unmittelbar nach dem Austausch des Stickstoffs durch Luft. Etwas Ähnliches konnte in den anderen Versuchsgefäßen nicht beobachtet werden. Anaerobe Organismen sind immer im Sediment abundant, da bereits bei einigen cm Sedimenttiefe der Sauerstoff gänzlich aufgebraucht ist. Diese Organismen können bei anaeroben Verhältnissen die Sedimentoberfläche besiedeln und nach vollständiger Auszehrung des Sauerstoffs in den sedimentnahen Wasserschichten selbst in diese vordringen. Dass die Kohlendioxidproduktion nach anaerobem Zustand die Anfangswerte nicht erreichte, kann auf der Empfindlichkeit der Organismen beruhen.

Die Bedeutung der Makrozoa für die Respiration

Es wurde bereits festgestellt, dass der Sauerstoffverbrauch und damit die Kohlen säureproduktion einigermassen von der Zusammensetzung und der Grösse der Organismengesellschaft abhängig ist, da die Sauerstoffdiffusion der begrenzende Faktor ist. Man könnte sich jedoch vorstellen, dass verschiedene Makrozoa durch ihre Aktivität die Sauerstoffdiffusion erhöhen. Dies gilt für die röhrenbauenden Organismen wie Oligochäten und Chironomiden. ALSTERBERG (1924) konnte die enorme Transportkapazität der Tubifiziden nachweisen. Ein deutlicher Zusammenhang besteht zwischen der Dicke der oxydierten Sedimentoberschicht und der Abundanz der Tubifiziden (SCHUMACHER 1963). Bei einer hohen Abundanz von Chironomiden (40000 Individuen/m²) scheint auch die Respiration der Vergesellschaftung grösser zu sein als die Summe der Respiration von nur Sediment und nur Chironomiden (KNOWLES et al. 1962, EDWARDS et al. 1965). Diese hohe Abundanz wurde jedoch nur sehr selten in natürlichen Gewässern erreicht, am allerwenigsten in Profundalzone von Seen.

Mehrere Untersuchungen bewiesen jedoch, dass die Makrozoa relativ wenig zum Gesamtstoffwechsel der Sedimente beitragen. So machte der Anteil der Makrozoa an dem benthischen Sauerstoffverbrauch 33% im Marion Lake, British Columbia (HARGRAVE 1969b), 40% an einem Flusssediment in England (EDWARDS et al. 1965), 17% für den Long Island Sound, USA (CAREY 1967) und zwischen 8 und 14% für eine Gezeitengesellschaft in USA (PAMATMAT 1968b) aus. Die beschriebenen Werte beziehen sich hauptsächlich auf Grundwassergegenden mit hoher Makrozoobiomasse. In Seepfundalen ist die Zahl und die Biomasse viel geringer, wobei auch der Prozentwert viel niedriger ausfallen müsste. Die Bakterien sind hier zum Grossteil am Stoffwechsel beteiligt, gefolgt von der Meiofauna (Protozoa, Ciliata u. a.). In Gegenden mit einer hohen benthischen Primärproduktion nimmt die Respiration der Primärproduzenten oft den Hauptanteil in Anspruch.

Um die Bedeutung von Tubifiziden für den Stoffwechsel eines Sedimentes festzustellen, wurde Byseesediment in einem Sieb von 0,5 mm Maschenweite gesiebt, wobei die vorhandenen Makrozoa entfernt wurden. Das Sediment wurde daraufhin in zwei Einliterflaschen verteilt, dieselben bis zur Hälfte gefüllt. Nach Überschichtung mit Wasser wurde die Respiration bei 15°C festgestellt. Bei einer Sedimenttiefe von einem Zentimeter bildete sich eine scharfe Zone, die keinerlei Spuren einer makroskopischen Aktivität zeigte. In einem kleinen Erlenmeyerkolben mit Glas- kugeln wurde gleichzeitig die Respiration von einer Anzahl *Tubifex* gemessen. Als Mittelwert wurden 0,23 $\mu\text{l CO}_2$ pro Tier und Stunde mit einer Standardabweichung

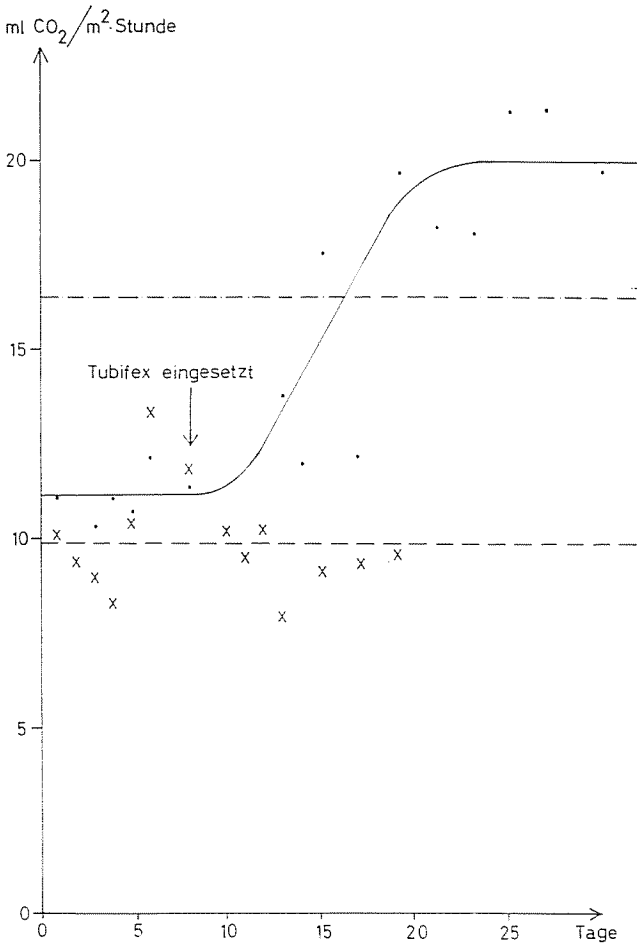


Fig. 4. Der Einfluss von *Tubifex* auf die Sedimentrespiration ($t = 15^\circ \text{C}$).

- × — — — — Kontrollsediment (von *Tubifex* befreit)
- ————— Sediment mit 23 500 *Tubifex* sp. pro m^2
- · — · — · — Summe von *Tubifex*-freiem Sediment und *Tubifex*

von 0,04 ($n = 9$) gemessen. Das durchschnittliche Nassgewicht der Tiere betrug 1,2 mg und das Trockengewicht 0,26 mg.

Nach einigen Tagen wurden 200 Exemplare *Tubifex* in den einen der beiden Sedimentkolben übergeführt. Diese Zahl entsprach einer Abundanz von 23 500/m² und ist somit sehr hoch für ein Profundalsediment. Die Respiration der Tiere wird bei dem oben angegebenen Mittelwert 5,31 ml/m² · Stunde. In Fig. 4 ist die Respiration der beiden Sedimente eingezeichnet. Man kann daraus die durch die Tubifiziden kräftig gesteigerte Respiration ersehen. Dieselbe wurde verdoppelt, obwohl die Respiration der Tubifiziden nur die Hälfte des ursprünglichen Sediments ausmachte. Im Sediment mit den Tubifiziden konnte man deutlich die Materialumlagerung und die Homogenisierung des Sediments durch die Aktivität der Tiere verfolgen. Die Tiere hielten sich meist am Boden der Flasche auf. Der starke Anstieg der Respiration dürfte durch den Transport von Material aus den anaeroben Zonen in die aeroben Zonen verursacht sein.

Es muss darauf aufmerksam gemacht werden, dass es sehr schwierig ist, den Stoffwechsel von Organismen, die aus ihrer natürlichen Umwelt entfernt wurden, zu messen. Die Aktivität der Tiere zwischen den Glaskugeln schien zwar ungefähr der Aktivität der Tiere im Sediment zu entsprechen; es ist jedoch schwer zu sagen, wie sehr Hunger die Tiere beeinflusst haben kann. Einige Untersuchungen haben gezeigt, dass eine erhöhte Respiration während einer gewissen Zeit eine Folge von Hunger sein kann, doch dies braucht nicht immer für längere Zeitspannen zu gelten (BERG et al. 1962, SAYLE 1928).

Schriftennachweis

- ALSTERBERG, G. (1924): Die Nahrungszirkulation einiger Binnenseetypen. Arch. Hydrobiol., 15, 291–338.
- BENGTSSON, L. und FLEISCHER, S. (1971): Sedimentundersökningar i sjöarna Trummen och Hinnašjön (1968–1970). Vatten, 1, 73–94.
- BERG, K., JÓNASSON, P. M. und OCKELMANN, K. W. (1962): The respiration of some animals from the profundal zone of a lake. Hydrobiologia, 19, 1–39.
- BEYERS, R. J. (1962): Relationship between temperature and the metabolism of experimental ecosystems. Science, 135, 980–982.
- (1963): The metabolism of twelve aquatic laboratory microecosystems. Ecol. Monographs, 33, 281–306.
- BOULDIN, D. R. (1968): Models for describing the diffusion of oxygen and other mobile constituents across the mud-water interface. J. Ecol., 56, 77–87.
- CAREY, A. G., JR. (1967): Energetics of the benthos of Long Island Sound. I. Oxygen utilization of sediment. Bull. Bingham Oceanogr. Collect., 19, 136–144.
- DUFF, S. und TEAL, J. M. (1965): Temperature change and gas exchange in Nova Scotia and Georgia salt-marsh muds. Limnol. Oceanogr., 10, 67–73.
- EDWARDS, R. W. und ROLLEY, H. L. J. (1965): Oxygen consumption of river muds. J. Ecol., 53, 1–19.
- HARGRAVE, B. T. (1969a): The similarity of oxygen uptake by benthic communities. Limnol. Oceanogr., 14, 801–805.
- (1969b): Epibenthic algal production and community respiration in the sediment of Marion Lake. Journal Fisheries Research Board of Canada, 26, 2003–2026.
- HAYES, F. R. und MACAULAY, M. A. (1959): Lake water and sediment V. Oxygen consumed in water over sediment cores. Limnol. Oceanogr., 4, 291–298.

- KNOWLES, G. R., EDWARDS, R. W. und BRIGGS, R. (1962): Polarographic measurement of the rate of respiration of natural sediments. *Limnol. Oceanogr.*, 7, 481–484.
- PAMATMAT, M. M. (1968): Ecology and metabolism of a benthic community on an intertidal sand-flat. *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.*, 53, 211–298.
- RAYMONT, J. E. G. und KRISHNASWAMY, S. (1968): A method for determining the oxygen uptake and carbon dioxide output in *Neomysis integer*. *Int. Rev. Gesamt. Hydrobiol.*, 53, 563–572.
- RIPL, W. (1970): Eine Methode zur Messung von Respirationsprozessen in limnologischen Versuchssystemen. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich*, 115, 441–443.
- ROLLEY, H. L. J. und OWENS, M. (1967): Oxygen consumption rates and some chemical properties of river muds. *Water Res.*, 1, 759–765.
- SAYLE, M. H. (1928): Factors influencing the rate of metabolism of *Aeshna umbrosa* nymphs. *Biol. Bull.*, 54, 212–230.
- SCHUMACHER, A. (1963): Quantitative Aspekte der Beziehung zwischen Stärke der Tubificidenbesiedlung und Schichtdicke der Oxydationszone in den Süßwasserwatten Unterelbe. *Arch. Fischereiwiss.*, 14, 48–50.
- TEAL, J. M. und KANWISHER, J. (1961): Gas exchange in a Georgia salt marsh. *Limnol. Oceanogr.*, 6, 388–399.

Adresse des Autors: *Wilhelm Granéli*, Lunds Universitet Limnologiska institutionen, Fabriks-gatan 2, Fack, S-220 03 Lund 3, Schweden.