

# **Meereswissenschaftliche Berichte**

## MARINE SCIENCE REPORTS

No. 61

Mikrobieller Abbau von partikulärem organischen Material  
in der tiefen Wassersäule

von

Carolin Petry

Baltic Sea Research Institute (IOW), Seestraße 15, D-18119 Rostock-Warnemünde, Germany

Corresponding address: [carolin.petry@uni-tuebingen.de](mailto:carolin.petry@uni-tuebingen.de)

**Institut für Ostseeforschung**  
**Warnemünde**  
**2004**



# Inhaltsverzeichnis

	<b>Seite</b>
Abstract	5
Kurzfassung	5
1 Einleitung	6
1.1 Partikelfluß im Ozean	6
1.2 Faktoren, die den Abbau sedimentierender Partikel beeinflussen können	7
1.3 Sedimentierende vs. suspendierte Partikel	9
1.4 Ziel dieser Arbeit	10
2 Material und Methoden	12
2.1 Untersuchungsgebiete	12
2.2 Probennahme	14
2.3 Versuchsaufbau: Herstellung der Partikelsuspensionen und Inkubationsbedingungen	17
Arabische See (M 33/1: Exp. 1, SO 118: Exp. 2, 3, 5, 7 und 10)	18
Nordostatlantik (M 36/5: Exp. 4 und 6)	19
Gotlandsee (PAP 40/96/11: Exp. 8 und 9)	19
Greifswalder Bodden (Hausexperiment)	20
2.4 Mikroskopische Untersuchungen	20
Charakterisierung der Partikelsuspensionen	20
Bakterienzellzahlen (BZZ) und Biovolumen	20
2.5 Chemische Analysen	21
Partikulärer organischer Kohlenstoff und Stickstoff (POC, PON)	21
Partikuläre Proteine (PPRT)	21
Partikuläre Kohlenhydrate (PCHO)	22
Gelöster organischer Kohlenstoff und Stickstoff (DOC und DON)	22
Gelöste freie Aminosäuren (DFAA)	22
Gelöste Monosaccharide (DCHO)	23
Nitrat und Ammonium	23
2.6 Bestimmung von Umsatzraten	23
Inkorporation von radioaktiv markiertem Thymidin (TdR)	23
Inkorporation von radioaktiv markiertem Leucin (Leu)	24
Potentielle Aktivität extrazellulärer Enzyme (EEA)	24
Sauerstoffzehrung	25
2.7 Berechnungen und statistische Verfahren	25
Gesamter organischer Kohlenstoff („Total organic carbon“, TOC)	25
Vergleich der verschiedenen Variablen auf Kohlenstoffbasis	26
Anteil der partikulären Proteine (PPRT) am POC	26
V <sub>10</sub> - und Z <sub>10</sub> -Werte	27

3	Ergebnisse	29
3.1	Untersuchung des POM-Abbaus in Mikrokosmos-Experimenten	29
3.1.1	Charakterisierung der Partikelsuspensionen	29
	Anreicherung der partikulären organischen Substanz gegenüber den Bakterienzellzahlen	29
	Veränderung der POC- gegenüber der DOC-Konzentration	30
	Veränderungen im gelösten Pool (DOM, EEA)	31
	POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse	31
	Änderung der Partikelzusammensetzung (POM, Bakterien) mit zunehmender Wassertiefe	32
	Vergleich der Partikelsuspensionen POM <sub>Netz</sub> und POM <sub>TF</sub> miteinander und mit sedimentierten Partikeln (Sinkstoffe, Fluff)	34
	Mikroskopische Untersuchung der Partikelsuspensionen POM <sub>Netz</sub> und POM <sub>TF</sub>	35
3.1.2	Charakteristischer Verlauf der untersuchten Variablen während der Inkubation	36
	Hausexperiment—Phase I: Zunahme der Bakterienzellzahlen	38
	Hausexperiment—Phase II: Abnahme der Bakterienzellzahlen	39
	Hausexperiment—Phase III: Konstante Bakterienzellzahlen	40
	Phasen I bis III in den Ansätzen mit POM aus der euphotischen Zone der Experimente 1-10	40
	Einfluß von Temperatur, Druck, Sauerstoff und POM-Qualität auf die zeitlichen Verläufe	43
3.1.3	Auswertung der zeitlichen Verläufe	43
3.2	Einfluß verschiedener Umweltfaktoren	45
3.2.1	Temperatur	45
	Physiologische Reaktionen	45
	Partikelabbau und chemische Veränderungen	50
3.2.2	Druck	53
3.2.3	POM-Qualität	54
	Physiologische Reaktionen	55
	Partikelabbau und chemische Veränderungen	56
3.2.4	Sauerstoff	56
	Physiologische Reaktionen	56
	Partikelabbau und chemische Veränderungen	57
3.3	Zusammenfassung der Ergebnisse	59
4	Diskussion	60
4.1	Methodische Betrachtungen	60
4.1.1	Anreicherung und Charakterisierung der Partikel	60
	POM <sub>Netz</sub> -Suspensionen	60
	POM <sub>TF</sub> -Suspensionen	61
	POM <sub>Netz</sub> und POM <sub>TF</sub> als Modellsubstrate	62
4.1.2	Partikelveränderungen mit der Wassertiefe	62

4.1.3	Vor- und Nachteile von Mikrokosmos-Experimenten	64
	Aktivität autotropher Organismen	66
	Physikalische Prozesse	67
	Bakterienwachstum	67
	Protozoenfraß und Recycling	69
	Konsequenzen für die experimentelle Bestimmung des POC-Abbaus	70
4.2	Physiologische Reaktionen auf Umweltveränderungen	72
4.2.1	Einfluß der Temperatur auf Bakterien aus dem Epi-, Meso- und Bathypelagial	72
4.2.2	Einfluß des Drucks auf Bakterien aus dem Epipelagia	73
4.2.3	Bedeutung der POM-Qualität	73
4.2.4	Einfluß des Sauerstoffs auf die EEA	74
4.3	POM-Abbau im Experiment und in der Wassersäule	76
4.3.1	POM-Abbau und chemische Veränderungen unter verschiedenen Umweltbedingungen	76
	Temperatur und Druck	76
	Sauerstoff	76
4.3.2	Vergleich mit Sinkstoffflüssen aus der Literatur	78
4.3.3	Einfluß des Sauerstoffs	85
4.4	Ausblick	87
	Zusammenfassung	89
	Summary	91
	Danksagung	93
	Literatur	94
	Anhang	107
	Abkürzungsverzeichnis	137



## **Abstract**

Microbial remineralisation processes on sinking particulate organic material (POM) in the water column together with primary production in the euphotic zone are responsible for the particle flux to the sea floor. During the descent particle-associated bacteria and protozoa are exposed to different environmental conditions as decreasing temperature, increasing pressure, decreasing substrate concentrations and - in some regions - variable oxygen conditions. Additionally, free-living bacteria are due to their adaptation to certain environmental conditions involved in POM degradation processes and therefore important for carbon flux. The aim of this study was to examine physiological reactions of bacteria from different water depths to different environmental conditions (temperature, pressure, oxygen) and their influence on degradation of POM and on the bulk chemical composition of the particulate and dissolved phase via microcosm experiments. Therefore, natural sedimenting and suspended particles and bacterial populations from different water depths were collected in the Arabian Sea, in the north-eastern Atlantic and in the Gotland Deep of the Baltic Sea. Manipulation of environmental conditions in the experiments generally lead to a reduction of particle degradation demonstrating the adaptation of the resident microbial community to their environment. However the microcosm experiments with natural POM and natural bacterial populations proved to be unsuitable to quantify particle flux. Compared to empirically determined sinking fluxes from literature the experimentally determined POM degradation rates were substantially higher. However the microcosm experiments were a useful tool to examine the qualitative influence of the environmental factors on bacteria, their metabolic rates and the particle composition (C:N ratio).

## **Kurzfassung**

Der Partikelfluß spielt eine wichtige Rolle für den Stofftransport im Ozean, den Kohlendioxidgehalt der Atmosphäre und ist Lebensgrundlage für die Tiefseefauna. Entscheidend für die Menge der Partikel, die den Meeresboden erreicht, sind heterotrophe Remineralisierungsprozesse der partikelassoziierten und freilebenden Mikrobengemeinschaften in der gesamten Wassersäule. In dieser Arbeit wurde der Einfluß von verschiedenen Temperatur-, Druck- und Sauerstoffbedingungen, denen sinkende Partikel ausgesetzt sind, auf die bakteriellen Umsatzraten von partikulärem organischen Material und die daraus resultierenden chemischen Veränderungen durch Mikrokosmosexperimente bestimmt. Natürliche Partikel und Bakterienpopulationen wurden in verschiedenen Wassertiefen in der Arabischen See (Herbst 1995, Frühjahr 1997), im Nordostatlantik (Herbst 1996) und in der Gotlandsee (Frühjahr/Sommer 1996) gesammelt. Abnehmende Temperaturen, zunehmender Druck und in manchen Seegebieten variierende Sauerstoffbedingungen, hatten einen negativen Einfluß auf die bakteriellen Umsatzraten, was sich in der Verlangsamung des Partikelabbaus widerspiegelte. Dabei erwiesen sich Mikrokosmosexperimente mit natürlichen Partikeln und Bakterienpopulationen für die Bilanzierung des Kohlenstoffflusses ungeeignet, da die experimentellen Abbauraten aufgrund der Versuchsbedingungen bedeutend höher waren als die aus Sinkstoffflüssen empirisch bestimmten. Sie waren aber ein nützliches Mittel, um die qualitativen Auswirkungen der untersuchten Umweltfaktoren auf die Bakterien, ihre metabolischen Raten und die Partikelzusammensetzung (C:N-Verhältnisse) zu untersuchen.

# 1 Einleitung

## 1.1 Partikelfluß im Ozean

Der Partikelfluß im Ozean spielt eine entscheidende Rolle für den Stofftransport im Ozean und auf geologischen Zeitskalen für den Kohlendioxidgehalt der Atmosphäre. Darüberhinaus ist er die Lebensgrundlage für die Tiefseefauna. Die Höhe des Partikelflusses zum Meeresboden hängt von der Primärproduktion in der euphotischen Zone und den Remineralisierungsraten in der gesamten Wassersäule ab. Die Fixierung von CO<sub>2</sub> durch das Phytoplankton in der euphotischen Deckschicht des Meeres und das Absinken von diesen biologisch entstandenen Partikeln aus dieser Zone wird als „biologische Pumpe“ bezeichnet, weil es Kohlenstoff in reduzierter, organisch gebundener Form aus jener Schicht entfernt, die mit der Atmosphäre im Kohlendioxidaustausch steht, und ins Innere des Ozeans transportiert. Etwa 90 % des produzierten partikulären organischen Materials (POM) werden bereits in der oberen durchmischten Wasserschicht wieder in CO<sub>2</sub> überführt, d. h. remineralisiert, und nur etwa 10 % verlassen diese Schicht und sinken zum Meeresboden. Für den Hauptteil des Kohlenstoffflusses werden große, schnell sinkende Partikel verantwortlich gemacht (MCCAVE 1975; FOWLER & KNAUER 1986; ALLDREDGE & SILVER 1988). Diese Partikel können aus unterschiedlichen Anteilen aggregierter Phytoplanktonzellen, Skelett- und Gewebeteilen von Zooplankton, Detritus und anorganischen Partikeln bestehen (sog. *marine snow*) sowie aus Kotballen von Zooplanktern.

Die Partikel werden in der euphotischen Zone schnell von verschiedenen Bakterien und Protozoen besiedelt (ALLDREDGE & SILVER 1988; DELONG *et al.* 1993) und Abbauprozessen unterworfen, wobei ein Teil des partikulären Materials in gelöste Substanzen überführt wird. Diese Abbauprodukte diffundieren ins umgebende Wasser und sind damit für den Transfer von Kohlenstoff vom partikulären, sinkenden zum suspendierten Pool (gelöster organischer Kohlenstoff (DOC) verantwortlich. Ein anderer Teil des POM wird von Bakterien, Protozoen und Zooplanktern aufgenommen und zum Energiegewinn oxidiert (Respiration) oder in Biomasse überführt (Assimilation). Bakterien tragen aktiv durch die Bildung von extrazellulären Enzymen zur Umwandlung von POM in gelöstes organisches Material (DOM) bei (SMITH *et al.* 1992). Diese Enzyme wandeln makromolekulare Verbindungen durch Hydrolyse in ihre mono- oder oligomeren Bestandteile um, die von Bakterien assimiliert werden können. Dabei sind die extrazellulären Enzymaktivitäten (EEA) der partikelassoziierten Bakterien bis zu drei Größenordnungen höher als die der Bakterien im Umgebungswasser (KARNER & HERNDL 1992; SMITH *et al.* 1992). Außerdem sind diese aus den Partikeln freiwerdenden Kohlenstoffverbindungen und Nährstoffe eine wichtige Nahrungsquelle für die frei im Wasser lebenden Bakterien (SMITH *et al.* 1995). DOM kann auch durch Exudation und virusbedingte Zellyse sowie durch die Fraßaktivität von Zooplankton und Protozoen für die Bakterien verfügbar gemacht werden.

Durch diese Umwandlung des partikulären Materials in CO<sub>2</sub> oder in gelöste Verbindungen in der euphotischen Zone wird der Kohlenstofffluß in tiefere Wasserschichten verringert. Da die

Remineralisation von organischem Material eng mit der bakteriellen Produktion verknüpft ist, sind die Wachstumseffizienzen der Bakterien entscheidend dafür, in welchem Maße diese Verringerung des Flusses stattfindet. Außerdem werden die Bakterien wiederum von Flagellaten und Ciliaten gefressen, wobei ein weiterer Teil des POM-Pools in CO<sub>2</sub> überführt wird. Hier liegt eines der Probleme der Quantifizierung des POM-Abbaus, da die Abschätzungen der Wachstumseffizienzen den Bereich zwischen 0 und 100 % nahezu abdecken – wobei die meisten zwischen 30-60 % liegen (COLE & PACE 1995; JAHNKE & CRAVEN 1995) und die bakterielle Respiration und Wachstumseffizienz in natürlichen Systemen starken Schwankungen ausgesetzt sind (DEL GIORGIO & COLE 1998). Um die Bedeutung der Mikroorganismen im Kohlenstoffhaushalt des Ozeans abschätzen zu können, werden nicht nur Informationen über die mikrobielle Aktivität in der euphotischen Zone, sondern in der gesamten Wassersäule benötigt (DEL GIORGIO & COLE 1998). Deshalb ist es wichtig zu wissen, welche Faktoren die bakterielle Produktion, die Hydrolyseaktivität und die Respiration kontrollieren. Dazu gehören das Nährstoffangebot, Fraßdruck, Viren sowie physikalische Faktoren wie Temperatur, Druck und Sauerstoffkonzentration.

## 1.2 Faktoren, die den Abbau sedimentierender Partikel beeinflussen können

Die partikelassoziierten Bakterien und Protozoen sind auf dem Weg in die Tiefe verschiedenen Umweltbedingungen ausgesetzt, die sich auf ihre Aktivität (Sekundärproduktion, EEA) und damit auf die Remineralisierungsraten auswirken können. Während in der euphotischen Zone die Zusammensetzung und Menge der vorhandenen Nahrung, Fraß durch Protozoen und Virenbefall die Hauptfaktoren sind, die das bakterielle Wachstum und damit die Menge des exportierten POM beeinflussen, kommen beim Absinken in tiefere Wasserschichten abnehmende Temperaturen, zunehmender Druck und abnehmende Substratkonzentrationen hinzu (Abb. 1). Ein weiterer Faktor, der in tieferen Wasserschichten das bakterielle Wachstum kontrollieren kann, ist die Verfügbarkeit von Sauerstoff in Sauerstoffminimumzonen (OMZ). Die Sauerstoffkonzentration nimmt in bestimmten Regionen der Ozeane (z. B. Arabische See) und Randmeere (z. B. Ostsee) so stark ab, daß kein Sauerstoff mehr nachweisbar ist (OLSON *et al.* 1993).

Die Temperaturunterschiede zwischen Oberflächen- und Tiefenwasser können je nach Seegebiet fast 30°C betragen. Führt man sich in diesem Zusammenhang die Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit von der Temperatur (RGT-Regel) vor Augen, bedeutet dies, daß das Wachstum mesotropher Bakterien, die die euphotische Zone auf sinkenden Partikeln verlassen, erheblich verlangsamt wird. Die RGT-Regel besagt, daß die Geschwindigkeit chemischer Reaktionen bei einer Temperaturzunahme von 10°C um das 2-4fache zunimmt (PENZLIN 1989). Den Faktor, um den sich die Geschwindigkeit eines bestimmten Prozesses bei einer Temperaturerhöhung um 10°C erhöht, nennt man Q<sub>10</sub>. Die Temperatur wirkt sich jedoch nicht nur auf die Geschwindigkeit enzymatischer Reaktionen und die Aufnahmeraten von Thymidin und Leucin aus (SIMON & WÜNSCH 1998), sondern auch auf den Metabolismus der Bakterien und damit auf die Respirationsrate und die Wachstumseffizienz (WIEBE *et al.* 1993; NEDWELL & RUTTER 1994; REAY *et al.* 1999). Diese werden generell durch abnehmende Temperaturen reduziert. Um diesen Effekt zu kompensieren, müßte die Substratkonzentration erhöht werden. Mit zunehmender Wassertiefe nimmt diese jedoch ab und damit die bakterielle Produktion.

Die Druckdifferenzen, die Bakterien auf sinkenden Partikeln aus der euphotischen Zone erfahren, können je nach Wassertiefe bis zu  $1000 \times 10^5$  Pa betragen, bei einer mittleren Meerestiefe von 3800 m liegt der Unterschied in den meisten Regionen bei etwa  $400 \times 10^5$  Pa. Die bakteriellen Umsatzprozesse auf Partikeln aus der durchmischten Oberflächenschicht werden durch den zunehmenden Druck reduziert (BIANCHI & GARCIN 1993; BIANCHI & GARCIN 1994; TURLEY 1993; THOLOSAN *et al.* 1999). Dabei beginnt der erhöhte Druck bereits in einer Wassertiefe von 800 m, also bei  $80 \times 10^5$  Pa, Wirkung zu zeigen (THOLOSAN *et al.* 1999). Umgekehrt sind die Inkubationsraten von radioaktiv markierten Substanzen von Bakterien aus tiefen Wasserschichten, die ohne Dekompression unter *in situ*-Druckbedingungen gemessen

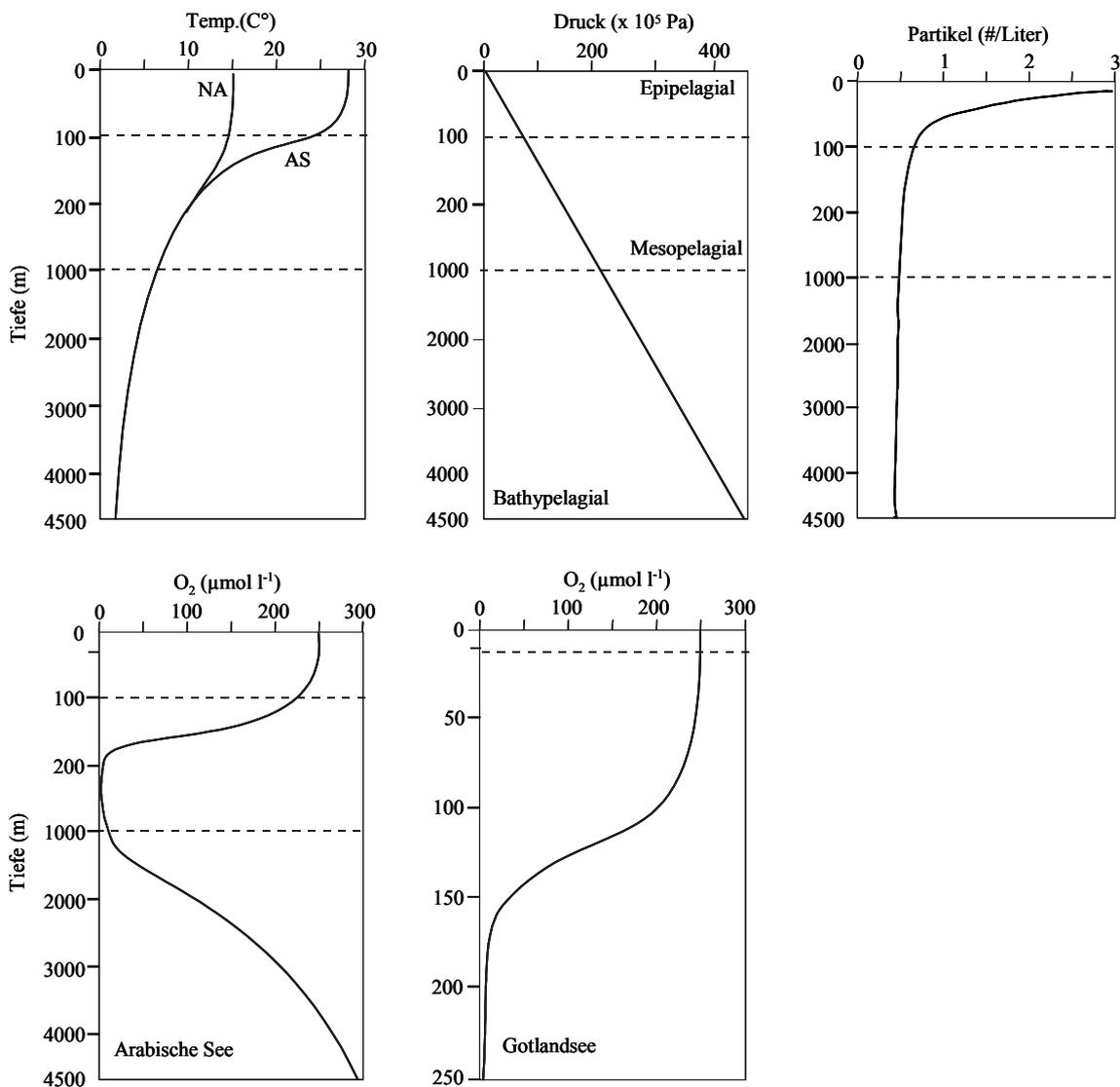


Abb. 1: Änderungen der Temperatur, des Drucks, der Partikelkonzentration, der POC:PON-Werte und der Sauerstoffkonzentration mit der Tiefe wie sie in den Untersuchungsgebieten zu erwarten sind. NA=Nordostatlantik, AS=Arabische See.

Fig. 1: Expected changes of temperature, pressure, particle concentration, POC:PON ratios and oxygen concentration with depths in the study areas. NA=North-eastern Atlantic, AS=Arabian Sea.

wurden, höher als unter Atmosphärendruck (PATCHING & EARDLEY 1997; THOLOSAN *et al.* 1999). Und auch Flagellaten können unter erhöhtem Druck leben (TURLEY & CARSTENS 1991).

Die Sauerstoffkonzentration nimmt in der Arabischen See bis in den nicht nachweisbaren Bereich ab und kann in der Gotlandsee über dem Meeresboden ebenfalls anoxisch werden (Abb. 1, Kap. 2.1). Sauerstoff ist jedoch für aerobe Bakterien und Flagellaten lebensnotwendig, so daß die Anoxie wichtige mikrobielle Prozesse hemmt (PAERL & PINCKNEY 1996). Andererseits gibt es sowohl Bakterien als auch Protozoen, die unter anaeroben Bedingungen leben können und POM genauso schnell abbauen wie aerobe Mikroorganismen unter oxischen Bedingungen (LEE 1992). Es stellt sich daher die Frage, ob sedimentierende Partikel von anaeroben Organismen besiedelt sind.

Zusammenfassend kann also gesagt werden, daß ein negativer Einfluß der genannten Faktoren auf bakterielle Umsatzraten wie EEA sowie Thymidin- und Leucinaufnahme von Bakterien aus der euphotischen Zone gemäßigter und tropischer Breiten nachgewiesen worden ist. Jedoch ist es noch völlig unklar, wie sich diese Effekte auf den vertikalen Fluß auswirken und welche Reduktion im Partikelfluß zu erwarten ist.

### 1.3 Sedimentierende vs. suspendierte Partikel

Neben den Umsatzprozessen auf sinkenden Partikeln sind auch freilebende und an suspendierte Partikel angeheftete Bakterien für den Kohlenstofffluß von Bedeutung (CHO & AZAM 1988; KARL *et al.* 1988). Der partikuläre organische Kohlenstoff (POC) in der Wassersäule umfaßt ein Größenspektrum, das von kleinen nicht-sinkenden (suspendierten) Partikeln (1-53 µm) bis zu großen schnell sinkenden Aggregaten (> 0,5 mm) reicht. Der in der euphotischen Zone in hauptsächlich suspendierter Form produzierte POC wird durch Kollision und Klebrigkeit in größere Partikel überführt, die zum Meeresboden sedimentieren (MCCAVE 1975; ALLDREDGE & SILVER 1988; HONJO 1996). Diese Aggregate, insbesondere große poröse, fangen auf diesem Weg weitere suspendierte Partikel ein (KEPKAY 1994; STOLZENBACH 1993), wobei auch freilebende Bakterien zum suspendierten Material gezählt werden (BENNER *et al.* 1997). Durch Scherkräfte während der Sedimentation werden kleinere Partikel und damit auch Bakterien von den sinkenden Aggregaten wieder freigesetzt. Dieser Aggregations- und Disaggregationszyklus ist für das Vorkommen suspendierter Partikel in größeren Wassertiefen verantwortlich (HONJO 1996). Dies zeigt sich an der erhöhten Konzentration von suspendiertem POC im Frühsommer im Meso- und Bathypelagial, wenn der Partikelfluß infolge einer vorangegangenen Frühjahrsblüte hoch ist (SHERRELL *et al.* 1998). Später im Jahr überwiegt die Aggregation die Disaggregation und suspendierte Partikel werden aus der Wassersäule entfernt und zum Meeresboden transportiert, was zu minimalen Konzentrationen von suspendiertem POC in größeren Wassertiefen im Winter führt (SHERRELL *et al.* 1998).

Insofern sind auch an bestimmte Temperatur-, Druck- und Sauerstoffregimes angepaßte Bakterien, sog. psychro- bzw. barophile Bakterien, oder anaerobe Mikrobengemeinschaften am POM-Abbau beteiligt. Durch Integration der Raten über den großen Tiefenbereich kann der Beitrag der Bakterien aus dem Tiefenwasser mehr als 40 % der Gesamtrespiration pro Fläche ausmachen (THOLOSAN & BIANCHI 1998). Die Schätzung von THOLOSAN *et al.* (1999) für die Bakterien aus 0-2000 m Wassertiefe beläuft sich auf 25 % der gesamten Glukoseaufnahme im

nordwestlichen Mittelmeer und bestätigt damit die wichtige Rolle der Tiefseebakterien für den Kohlenstoffkreislauf im Weltmeer. Die Umsatzprozesse in den größeren Wassertiefen sind deshalb ebenfalls wichtig für eine Abschätzung der Menge und Zusammensetzung des POM, das den Meeresboden erreicht. Die meisten Abbauraten in der Tiefsee wurden indirekt von der Abnahme der POC-Konzentration, der Änderung der chemischen Zusammensetzung in Sinkstoffen und von der gesamten bakteriellen Aktivität in diesen Tiefen abgeleitet (SUESS 1980; BETZER *et al.* 1984; CHO & AZAM 1988; MARTIN *et al.* 1987; BERGER *et al.* 1989; SIMON *et al.* 1992).

Menge und Zusammensetzung des POM ändern sich mit zunehmender Tiefe. So ist mehrfach eine Zunahme des C:N-Verhältnisses der Sinkstoffe gegenüber den Partikeln aus der euphotischen Zone sowie eine Zunahme unterhalb der euphotischen Zone beobachtet und daraus die bevorzugte Aufnahme von stickstoffhaltigen Verbindungen durch Bakterien gefolgert worden (PASSOW *et al.* 1993; POLLEHNE *et al.* 1993; WONG *et al.* 2002). Außerdem nimmt der Anteil der Bakterienbiomasse am partikulären Material mit der Tiefe ab (KARL *et al.* 1988). Neuere Studien belegen auch, daß sich die Zusammensetzung der Bakterien sehr schnell ändern kann und daß der Detritustyp bestimmt, welche Art von Mikrobengemeinschaft sich auf den Partikeln entwickelt (PINHASSI *et al.* 1999; VAN HANNEN *et al.* 1999).

Obwohl suspendierte und sinkende Partikel in der gesamten Wassersäule voneinander abhängen bzw. auseinander hervorgehen, unterscheiden sich verschieden große Partikel in ihrer chemischen Zusammensetzung (WAKEHAM & LEE 1993). Die Unterschiede in Aminosäuren, Kohlenhydraten, Pigmenten und Lipiden werden dabei teilweise auf die Herkunft, teilweise auf die Aggregations- und Disaggregationsprozesse in der Wassersäule zurückgeführt. Desweiteren wurde in verschiedenen Studien belegt, daß für die mikrobiellen Abbauprozesse vorwiegend freilebende und auf suspendierten Partikeln angeheftete Bakterien verantwortlich sind (CHO & AZAM 1988; KARL *et al.* 1988). Das bedeutet, daß der suspendierte POC-Pool Auswirkungen auf die Höhe und die Dauer des Partikelflusses hat und damit beide Partikelgrößen für die hier untersuchten Fragestellungen entscheidend sind.

#### **1.4 Ziel dieser Arbeit**

Man findet in der Literatur viele Arbeiten, in denen durch experimentelle Ansätze versucht wurde, die Änderung des POM und die Reaktionen der Bakterien unter verschiedenen Umweltbedingungen zu studieren (NEWELL *et al.* 1981; LINLEY & NEWELL 1984; BAUERFEIND 1985; BIDDANDA 1988; BIDDANDA & POMEROY 1988; THINGSTAD & BILLEN 1994; ZWEIFEL *et al.* 1996; NGUYEN & HARVEY 1997; UNANUE *et al.* 1998; THINGSTAD *et al.* 1999; RIEMANN *et al.* 2000; SEMPÉRÉ *et al.* 2000). Dabei wurden entweder Reinkulturen von Algen, Algengemische oder POM aus dem untersuchten Gewässer verwendet und verfolgt, wie sich der Abbau in Abhängigkeit von der Primärproduktion, der Temperatur, des Salzgehalts, des Sauerstoffgehalts oder des Trophiegrades unterscheidet. Insbesondere Untersuchungen von mikrobiellen Prozessen auf Partikeln, die aus tieferen Wasserschichten gewonnen wurden, sind rar (TURLEY & CARSTENS 1991; TURLEY 1993). Studien, die die Beeinflussung dieser Umsatzraten als Folge der oben genannten Faktoren und der gleichzeitigen Änderung der chemischen Zusammensetzung in der partikulären und gelösten Phase zum Gegenstand haben, wurden bisher kaum durchgeführt. Der Abbau von POC ist eng mit der Bakterienproduktion, d. h. mit dem Aufbau von Biomasse und damit von POC, verknüpft. In den meisten Arbeiten

wird die bakterielle Sekundärproduktion über die Thymidin- und Leucinaufnahmeraten abgeschätzt, wobei jene aufgrund der Unsicherheiten bei der Konversion in Kohlenstoffeinheiten für Aussagen über Remineralisationsraten in der Natur wenig hilfreich sind. Die Menge an POC, die tatsächlich abgebaut wird, wird selten gemessen. Deshalb sind gleichzeitige Respirationmessungen notwendig, da diese eindeutige Aussagen über die Menge des gebundenen Kohlenstoffs, der dem anorganischen Kohlenstoffpool zurückgeführt wird, liefern können (JAHNKE & CRAVEN 1995; DEL GIORGIO & COLE 1998).

In der vorliegenden Arbeit sollten im einzelnen folgende Fragen beantwortet werden:

- Eignen sich mittelfristige Mikrokosmos-Experimente mit natürlichem POM und natürlichen Bakterienpopulationen zur Bilanzierung des mikrobiellen Abbaus in der Wassersäule?
- Wie ändern sich die POC:PON-Werte und die Verhältnisse von partikulären Kohlenhydraten zu partikulären Proteinen der Partikel während der Inkubation unter den verschiedenen Temperatur-, Druck- und Sauerstoffbedingungen?
- Welche Rolle spielen dabei die Zusammensetzung und der Ursprung der eingesetzten Partikel und Bakterien aus verschiedenen Wassertiefen?
- Wie ändern sich die bakterielle Sekundärproduktion (Thymidin- und Leucinaufnahmeraten), die heterotrophen Umsatzprozesse (Sauerstoffzehrungsraten) und die potentielle Aktivität extrazellulärer Enzyme, die beim Abbau von Makromolekülen beteiligt sind, unter verschiedenen Umweltbedingungen?
- Welche Konsequenzen haben die untersuchten Faktoren für den Partikelfluß?

Die vorliegende Arbeit wurde im Rahmen des Teilprojekts „Mikrobieller Abbau sedimentierender Partikel in der tiefen Wassersäule“ des BMBF-Verbundprojekts „JGOFS-Indik“ durchgeführt. Als Untersuchungsgebiete dienten Arabische See, Nordostatlantik und Gotlandsee, da sie im Rahmen zahlreicher Projekte (z. B. JGOFS) intensiv beprobt wurden und damit viele für diese Arbeit relevante Informationen zur Biologie und Chemie des Meerwassers sowie zum Kohlenstofffluß zur Verfügung standen (BURKHILL *et al.* 1993; DUCKLOW & HARRIS 1993; SMITH 1998; SMITH 1999; SMITH 2000; SCHNEIDER *et al.* 2000). Außerdem sind diese Gebiete durch unterschiedliche Temperatur- und Sauerstoffbedingungen charakterisiert, sodaß der Einfluß dieser Faktoren untersucht werden konnte. Sinkende und suspendierte Partikel aus verschiedenen Wassertiefen wurden inkubiert, um die bakteriellen Umsatzprozesse direkt zu messen und den Beitrag von Bakterien zur Remineralisierung von POM in der tiefen Wassersäule abzuschätzen. Dazu wurden zwei sich ergänzende experimentelle Ansätze gewählt: Einerseits wurde sedimentierendes organisches Material aus der euphotischen Deckschicht unter Temperatur-, Druck- und Sauerstoffbedingungen inkubiert, die für Partikel auf ihrem Weg zum Meeresboden von Bedeutung sind, d. h. niedrige Temperaturen, erhöhter Druck und niedrige Sauerstoffkonzentrationen. Andererseits wurde suspendiertes POM aus verschiedenen Wassertiefen sowohl unter simulierten *in situ*-Temperaturbedingungen als auch bei gleichen Temperaturen inkubiert, um zu testen, ob die Zusammensetzung der Partikel einen Einfluß auf die Abbauprozesse hat.

## 2 Material und Methoden

### 2.1 Untersuchungsgebiete

Die Proben für die Untersuchungen zum Partikelabbau wurden in der Arabischen See, im Nordostatlantik und in der Gotlandsee während vier Forschungsreisen genommen (Abb. 2). Die Arabische See zeichnet sich zu Monsunzeiten durch hohe Primärproduktions- und Sedimentationsraten aus (NAIR *et al.* 1989; HAAKE *et al.* 1993; PASSOW *et al.* 1993). Grund dafür sind zwei Phänomene, die für die Monsunzeit charakteristisch sind: zum einen der Auftrieb von nährstoffreichem Tiefenwasser, der eine erhöhte Phytoplanktonproduktion mit sich bringt, und zum anderen die Zufuhr von lithogenem Material. Die Bildung von zahlreichen Phytoplanktonaggregaten, die vermehrte Anlagerung von lithogenem Material an diese Aggregate und die damit einhergehende erhöhte Sinkgeschwindigkeit führen dazu, daß die sedimentierenden Partikel den Remineralisationsprozessen im Oberflächenwasser rasch entzogen werden und daß damit ein hoher Export von relativ frischer organischer Substanz in tiefere Wasserschichten und ins Sediment erfolgt (HAAKE *et al.* 1993; RIXEN *et al.* 1996). Ein weiteres Charakteristikum in der Arabischen See ist die ausgeprägte Sauerstoffminimumzone zwischen 200 und 1100 m Tiefe (OLSON *et al.* 1993). Die beiden Reisen in die Arabische See fanden jeweils in der Intermonsunphase statt: die FS METEOR-Reise M 33/1 im September/Oktober 1995 nach dem SW-Monsun und die FS SONNE-Reise SO 118 im April/Mai 1997 nach dem NO-Monsun. Gegenstand der Untersuchungen waren sedimentierende und suspendierte Partikel aus der durchmischten Oberflächenschicht und aus der Tiefsee, an denen Abbauprozesse unter verschiedenen Temperatur-, Druck- und Sauerstoffbedingungen durchgeführt wurden.

Im Nordostatlantik unterliegt die Sedimentation von organischem Material aus der ozeanischen Deckschicht ebenfalls jahreszeitlichen Schwankungen. Nach einer Phytoplanktonblüte im Frühjahr ist der vertikale Fluß von Mai bis August besonders hoch. Später im Jahr können herbstliche Stürme die stabile Schichtung der Wassersäule aufbrechen und Nährstoffe aus den tiefen Wasserschichten in die euphotische Zone transportieren. Dies kann zu einer sog. Herbstblüte und einem weiteren Sedimentationsereignis führen. Im Nordostatlantik (FS METEOR M 36/5, September/Oktober 1996) hatte die Herbstblüte zum Zeitpunkt der Reise noch nicht eingesetzt. Hier wurden ebenfalls Untersuchungen zum Einfluß der Temperatur auf den Abbau von Partikeln aus unterschiedlichen Wassertiefen, insbesondere aus dem Meso- und Bathypelagial, durchgeführt.

Die Gotlandsee zeichnet sich durch ein tiefes Becken aus, dessen Tiefenwasser nur episodisch durch einströmendes Wasser aus der Nordsee erneuert wird. Die Isolation des Tiefenwassers von saisonalen Durchmischungsprozessen führt zu einer kontinuierlichen Abnahme der Sauerstoffkonzentration bis hin zur Anoxie unterhalb 200 m Wassertiefe. In diesem Gebiet wurden deshalb weitere Experimente zur Untersuchung des Einflusses des Sauerstoffgehalts auf den Partikelabbau durchgeführt. Zum Zeitpunkt der Reise in die Gotlandsee im Juni 1996

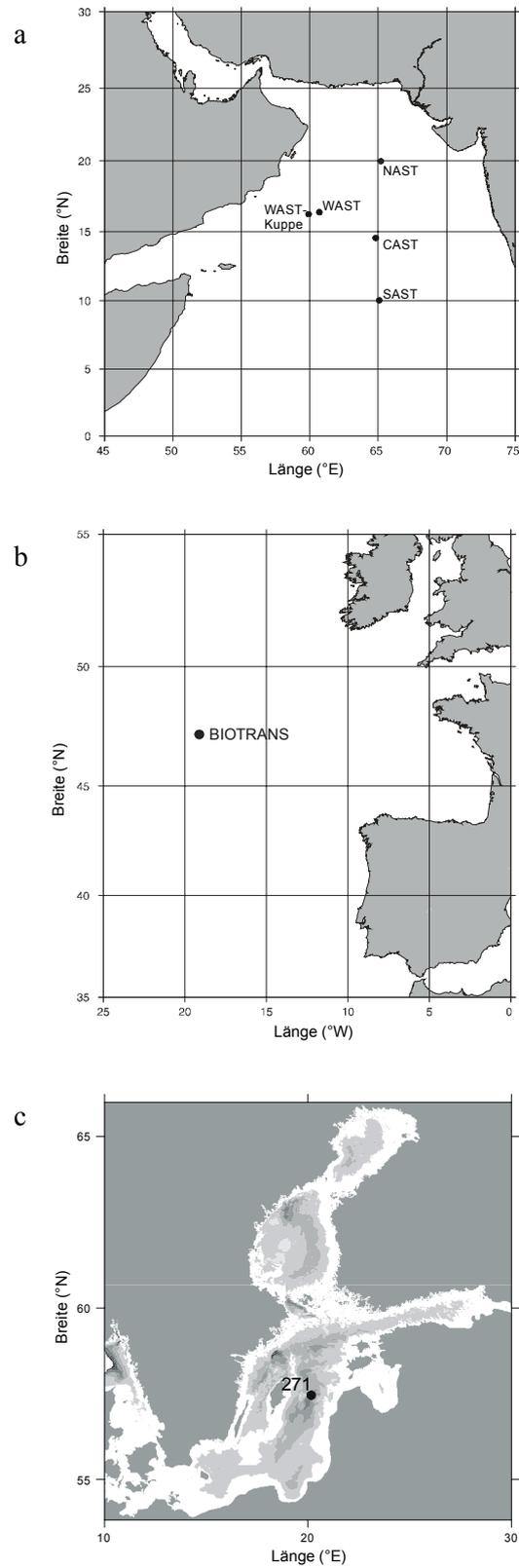


Abb. 2: Untersuchungsgebiete mit Probennahmestationen: a: Arabische See, b: Nordostatlantik, c: Gotlandsee.

Fig. 2: Study areas with sampling stations. a: Arabian Sea, b: North-eastern Atlantic, c: Gotland Sea.

(FS P.A. PENCK 40/96/11) war eine ausgeprägte Cyanobakterienblüte zu beobachten und die Schicht unterhalb 200 m war suboxisch ( $\sim 10 \mu\text{mol O}_2 \text{ l}^{-1}$ ).

In allen drei Seegebieten stand der Gewinn von natürlich vorkommendem, partikulärem organischen Material für die Abbauxperimente im Vordergrund, das je nach Fragestellung aus unterschiedlichen Wassertiefen stammte und/oder verschiedenen Inkubationsbedingungen unterworfen wurde. In Kapitel 2.2 werden zunächst die beiden Anreicherungsarten des POM und die Wahl der Wassertiefen und Temperaturen erläutert. In Kapitel 2.3 wird beschrieben, für welche Fragestellung die gewonnenen Partikel eingesetzt wurden.

## 2.2 Probennahme

Partikuläres organisches Material (POM) wurde in unterschiedlichen Wassertiefen mit Planktonnetzen mit einer Maschenweite von  $55 \mu\text{m}$  gesammelt und angereichert ( $\text{POM}_{\text{Netz}}$ ). Die Wahl der Wassertiefen für die Netzhols war von der Tiefe des Chlorophyll a-Maximums und der euphotischen Zone abhängig. Das  $\text{POM}_{\text{Netz}}$  wurde aus einer Tiefe deutlich unterhalb der des Chlorophyll a-Maximums bis zur Wasseroberfläche und im Frühjahr 1997 in der Arabischen See außerdem aus einer Tiefe deutlich unterhalb der euphotischen Zone bis zur unteren Grenze derselben gesammelt (Tab. 1). Im Greifswalder Bodden kam für das Gewinnen von  $\text{POM}_{\text{Netz}}$  ein Handnetz in der obersten Wasserschicht zum Einsatz.

Desweiteren wurde Wasser mit fünf Einliter- oder 10 l-Schöpfern einer CTD-Rosette aus verschiedenen Tiefen entnommen und das darin enthaltene partikuläre Material durch Tangentialfiltration (Porengröße  $0,16 \mu\text{m}$ ) angereichert ( $\text{POM}_{\text{TF}}$ ). Als geringste Tiefe wurde ebenfalls das Chlorophyll a-Maximum in der euphotischen Zone beprobt. Die Ansätze mit diesem POM aus der euphotischen Zone bzw. dem Epipelagial, die in Abhängigkeit vom untersuchten Faktor entweder bei *in situ*-Temperatur, Atmosphärendruck oder unter oxischen Bedingungen inkubiert wurden, sollen im folgenden als „Kontrollansätze“ bezeichnet werden. Ohne den Einfluß von niedrigen Temperaturen, erhöhtem Druck oder reduzierten Sauerstoffkonzentrationen wurden bei diesem relativ frischen POM die größten Änderungen während der Inkubation erwartet. Sie dienen zum Vergleich mit den „manipulierten“ Ansätzen mit  $\text{POM}_{\text{TF}}$  aus tieferen Wasserschichten.

Unterhalb der euphotischen Zone wurden weitere drei Tiefen für die Untersuchungen an  $\text{POM}_{\text{TF}}$  zum Einfluß sowohl der Temperatur als auch der POM-Qualität ausgewählt (Abb. 3): erstens eine Tiefe im Mesopelagial direkt unterhalb der euphotischen Zone, in der die höchsten Partikelkonzentrationen in der tiefen Wassersäule erwartet wurden, zweitens eine weitere Tiefe im Mesopelagial, in der die Temperatur ungefähr zwischen der Temperatur der oberen Tiefe und der Temperatur am Meeresboden lag und drittens eine Tiefe im Bathypelagial, in der die niedrigste Temperatur innerhalb der Wassersäule gemessen wurde, was in der Wasserschicht  $50 \text{ m}$  über Grund (müG) der Fall war. Diese Wasserschichten wurden neben der Temperatur vor dem Hintergrund ausgewählt, daß die Partikel aus verschiedenen Tiefenhorizonten aufgrund fortgeschrittenen Abbaus in größeren Tiefen a) weniger zahlreich sind und b) weniger Stickstoff enthalten (POC:PON höher als im Epipelagial) und deshalb keine attraktive Nahrungsquelle für Bakterien sind. Das  $\text{POM}_{\text{TF}}$  aus den verschiedenen Wassertiefen wurde somit für die Untersuchung des Einflusses sowohl der Temperatur als auch der POM-Qualität eingesetzt. Die oben genannten Kriterien führten zu der Wahl der in Abb. 3 grau unterlegten

Tab.1: Probennahmetiefen, -datum, Wassertiefen und Stationen, an denen die Partikel für die Experimente gewonnen wurden.

Tab. 1: Expeditions, sampling depths, sampling date, water depths and stations, where the particles for the experiments were taken.

POM <sup>1</sup>	Probennahmetiefe (m)	Datum	Station	Breitengrad	Längengrad	Wassertiefe (m)	Exp.-nr.
<i>Arabische See (M 33/1 und SO 118)</i>							
POM <sub>Netz</sub>	0-150	1.10.95	WAST	16°15 N	60°31 E	4028	
	0-150	5-6.10.95	WAST	16°13 N	60°17 E	4033	1, 11
Wasser <sup>2</sup>	6	7.10.95	WAST	16°13 N	60°17 E	4033	
POM <sub>Netz</sub>	0-150	7.4.97	WAST	16°12.98 N	60°15.98 E	4040	3
Wasser <sup>2</sup>	50	17.4.97	SAST	10°02.00 N	65°00.01 E	4430	
POM <sub>Netz</sub>	150-300	8-10.4.97	WAST	16°12.98 N	60°15.98 E	4040	3
Wasser <sup>2</sup>	250	17.4.97	SAST	10°02.00 N	65°00.01 E	4430	
	60	3.4.97	WAST	16°13.02 N	60°16.05 E	4044	
	250	3.4.97	WAST	16°13.02 N	60°16.05 E	4044	5, 7
	1200	5.4.97	WAST	16°12.98 N	60°16.02 E	4042	
	4033	7.4.97	WAST	16°13.03 N	60°16.00 E	4040	
POM <sub>TF</sub>	60	19.4.97	WAST-Top	16°10.51 N	59°45.98 E	1915	2
	60	22.4.97	CAST	14°24.96 N	64°34.00 E	3955	10
	500	22.4.97	CAST	14°24.96 N	64°34.00 E	3955	
<i>Nordostatlantik (M 36/5)</i>							
	42	13.9.96	BIOTRANS	47°11.000 N	19°33.920 W	4570	
POM <sub>TF</sub>	100	13.9.96	(305)	47°11.000 N	19°33.920 W	4570	4, 6
	850	10.9.96	BIOTRANS	47°11.047 N	19°33.866 W	4569	
	4520	10.9.96	(298)	47°11.047 N	19°33.866 W	4569	
<i>Gotlandsee (PAP 40/96/11)</i>							
POM <sub>Netz</sub>	0-40	4.6.96	271	57°18.69 N	20°06.57 E	241	8
Wasser <sup>2</sup>	0	4.6.96	271	57°18.69 N	20°06.57 E	241	
	7,5	3.6.96	305	57°18.36 N	20°04.86 E	245	9
POM <sub>TF</sub>	205	4.6.96	298	57°17.65 N	20°02.01 E	242	
<i>Greifswalder Bodden (Hausexperiment)</i>							
POM <sub>Netz</sub>	< 0,5 m	24.9.95	Greifswalder Bodden			2	Haus
Wasser <sup>2</sup>	< 0,5 m	20.2.97	Meßsteg Warnemünde			2-3	

<sup>1</sup> POM<sub>Netz</sub>, POM<sub>TF</sub>: s. Kapitel 2.2 und 2.3

<sup>2</sup> Wasser: Meerwasser zum Verdünnen des POM aus dem Planktonnetz

Tiefenhorizonte in der Arabischen See und im Nordostatlantik, die jeweils das Epipelagial (ca. 0-100 m), Mesopelagial (ca. 100-1000 m) und Bathypelagial repräsentieren (ca. 1000-4500 m) sollen.

Die Wasserproben für die Untersuchung des Sauerstoffeinflusses wurden aus der euphotischen Zone (Tiefe des Chlorophyll a-Maximums) und aus der Tiefe mit dem geringsten Sauerstoffgehalt genommen. In der Arabischen See entsprach letztere 500 m, in der Gotlandsee 205 m.

Auf den Reisen in die Arabische See wurden außerdem ausgewählte Variablen (Bakterienzellzahlen, POC:PON, EEA, Kap. 2.4-2.6) an sedimentierten Partikeln aus Sinkstofffallen (Sinkstoffen) von Verankerungen 500 müG (T. RIXEN, P. SCHÄFER, AG ITTEKOT, IfBM Hamburg) und von der Sedimentoberfläche von Multicorer-Kernen (Fluff; AG PFANNKUCHE, Geomar Kiel) gemessen (Tab. 2).

In allen Wassertiefen, aus denen das Wasser für die Experimente stammte, wurden die unter 2.4-2.6 beschriebenen Messungen durchgeführt, um Informationen über die Konzentrationen und Raten in der Wassersäule vor der Anreicherung zu bekommen.

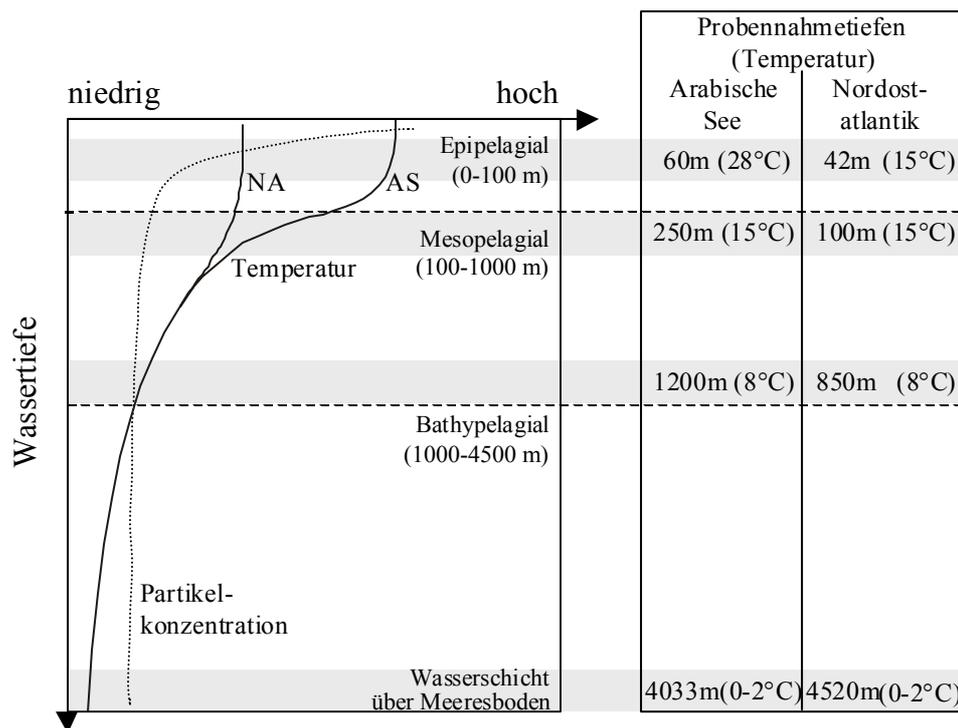


Abb. 3: Probennahmekriterien (Temperatur, Partikelkonzentration) für die Experimente zum Einfluß der Temperatur und der POM-Qualität. In der linken Hälfte der Abbildung sind die Veränderungen der in dieser Studie untersuchten Faktoren aus Abb. 1 zusammengefaßt. Die grau unterlegten Bereiche unterscheiden sich im Hinblick auf diese Faktoren, was in der Arabischen See (AS) und im Nordostatlantik (NA) zu den grau unterlegten Probennahmetiefen in der rechten Hälfte führte.

Fig. 3: Sampling criteria (temperature, particle concentration) for the experiments concerning the influence of temperature and POM quality. In the left part of the figure the changes of the examined environmental factors from Fig. 1 are summarised. The shaded areas differ with respect to these factors, which lead to the sampling depths, also shaded in the right part of the figure, in the Arabian Sea (AS) and in the north-eastern Atlantic (NA).

Tab. 2: Beprobung der Sinkstofffallen 500 müG (Sinkstoffe) und Multicorer-Kerne (Fluff) in der Arabischen See im Frühjahr 1997 (SO 118). TW = sterilfiltriertes Tiefenwasser. Die Proben aus den Sinkstofffallen wurden von T. RIXEN und P. SCHÄFER der AG ITTEKKOT, IfBM Hamburg, und aus den Multicorern von der AG PFANNKUCHE, Geomar Kiel, zur Verfügung gestellt.

Tab. 2: Sampling of sediment traps 500 m above bottom (sinking matter) and of Multicorers (Fluff) in the Arabian Sea in spring 1997 (SO 118). TW = sterile filtrate of deep water. The samples from the sediment traps were provided by T. RIXEN and P. SCHÄFER from Team ITTEKKOT, IfBM Hamburg, and samples from the multicorers from Team PFANNKUCHE, Geomar Kiel.

Station	Verankerungsdauer, Probennahmedatum	Wasser- tiefe (m)	Breite	Länge	Split/ Fluff	Verdünnung des Fluffs mit
<i>Sinkstoffe</i>						
WAST 1	7.4.97– 20.4.97	4045	16°14.17 N	60°17.50 E	1/16 à 120 ml	
WAST 2	3.5.97– 7.5.97	4045	16°13.91 N	60°18.08 E	1/16 à 36 ml	
CAST	23.4.97– 26.4.97	3965	14°22.95 N	64°33.74 E	1/16 à 38 ml	
NAST	28.4.97– 1.5.97	3173	19°56.71 N	65°35.09 E	1/16 à 50 ml	
<i>Fluff</i>						
WAST- Kuppe	19.4.97	1927	16°10.55 N	59°46.05 E	100 ml	500 ml TW
WAST	20.4.97	4050	16°13.01 N	60°16.01 E	150 ml	450 ml TW
WAST	20.4.97	4050	16°13.01 N	60°16.01 E	150 ml	+ Sediment, 450 ml TW

### 2.3 Versuchsaufbau: Herstellung der Partikelsuspensionen und Inkubationsbedingungen

Die Experimente zum POM-Abbau wurden im allgemeinen immer gleich angesetzt, dennoch gab es von Reise zu Reise kleine Abwandlungen, bedingt durch unterschiedliche Laborbedingungen auf den verschiedenen Forschungsschiffen oder durch die Fragestellung. Auch die Wassertiefen, aus denen das POM genommen wurde, und die Aufarbeitung des POM<sub>Netz</sub> waren je nach Probennahmegebiet etwas verschieden und werden deshalb im folgenden für jedes Gebiet beschrieben. Die Anreicherung des POM mittels Tangentialfiltration erfolgte auf jeder Reise immer auf die gleiche Weise und sei hier kurz beschrieben. Das Doppelte des für die Experimente notwendigen Volumens an Meerwasser (je nach Anzahl der Ansätze zwischen 60 und 120 l) wurde aus den Wasserschöpfern in 10 l-Kanister gefüllt, die bis zur Filtration und bis zum Ansetzen des Experiments bei *in situ*-Temperaturen gelagert wurden. Das Wasser wurde während der Filtration, die je nach Volumen bis zu 9 h dauern konnte, um die Hälfte eingengt, um das POM ungefähr im Verhältnis 1:2 anzureichern. Diese Art der Anreicherung ist nicht quantitativ und der tatsächliche Faktor konnte erst nach der Messung von z.B. partikulärem organischen Kohlenstoff festgestellt werden (Kap. 3.1.1, T1-T4).

Alle Inkubationen wurden, wenn nicht anders vermerkt, in mit Salzsäure gereinigten Braunglasflaschen im Dunkeln durchgeführt. Die Stärke der Anreicherung des POM<sub>TF</sub> und POM<sub>Netz</sub> im Vergleich zur Wassersäule und die mikroskopische Charakterisierung des POM<sub>Netz</sub> werden

unter 3.1.1 beschrieben. Die Versuche wurden im Hinblick auf verschiedene Fragestellungen durchgeführt und sind in Tab. 3 zusammengefaßt dargestellt.

*Arabische See (M 33/1: Exp. 1, SO 118: Exp. 2, 3, 5, 7 und 10)*

Das POM für die meisten Untersuchungen in der Arabischen See wurde an der Station 'WAST' gesammelt (Tab. 1). Die Ansätze mit POM<sub>Netz</sub> aus der euphotischen Zone dienten auf der Reise M 33/1 der Untersuchung des Einflusses der Temperatur und des Drucks auf den Abbau von frischem POM (Experimente 1a und 1b). Das Planktonnetz wurde in 0-150 m Tiefe eingesetzt, um mit vier Netzhols frisches partikuläres Material zu gewinnen. Dieses wurde zwei Tage lang im Dunkeln bei 4°C aufbewahrt, um das größere Zooplankton, soweit möglich, abzutöten. Nach dieser Behandlung bewegte sich das makroskopisch sichtbare Zooplankton (Crustaceen, Chaetognathen, Pteropoden) nicht mehr. Es kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß kleinere Copepoden überlebten (R. Koppelman, pers. Mtlg.). Vor der Verdünnung mit Oberflächenwasser wurde die Flasche geschüttelt und kurze Zeit stehengelassen, bis das abgestorbene Zooplankton abgesunken war. Die überstehende Algensuspension wurde vorsichtig abdekantiert und mit Oberflächenwasser aus 6 m Tiefe verdünnt (Kap. 3.1.1). Diese Partikelsuspension wurde in 400 ml Portionen auf 70 gasdurchlässige Polyethylen (PE)-Beutel verteilt. Jeweils 14 wurden bei vier verschiedenen Temperaturen (28-30°C, 17-19°C, 7-8°C und 0-2°C) und Atmosphärendruck ( $1 \times 10^5$  Pa) inkubiert (Exp. 1a). Zusätzlich wurden 14 Beutel in Druckgefäßen bei  $350 \times 10^5$  Pa und 7-8°C inku-

Tab. 3: Alle Experimente im Überblick. GB = Greifswalder Bodden, AS = Arabische See, NA = Nordostatlantik, GS = Gotlandsee.

Tab. 3: All experiments – an overview. GB = Greifswalder Bodden, AS = Arabian Sea, NA = North-eastern Atlantic, GS = Gotland Sea.

Exp.	See- gebiet	Reise	POM	Probennahme- tiefe (m)	Inkubationsbedingungen	Dauer (Tage)
Haus	GB		POM <sub>Netz</sub>	0,5	12°C	25
<i>Einfluß der Temperatur</i>						
1a	AS	M 33/1	POM <sub>Netz</sub>	0-150	28, 17, 7, 2°C	20
2	AS	SO 118	POM <sub>TF</sub>	60	28, 15, 8, 2°C	16
3	AS	SO 118	POM <sub>Netz</sub>	0-150, 150-300	28, 15°C	20
4	NA	M 36/5	POM <sub>TF</sub>	850, 4520	15, 8, 2°C	17
5	AS	SO 118	POM <sub>TF</sub>	1200, 4040	15, 8°C	28
<i>Einfluß des Drucks</i>						
1b	AS	M 33/1	POM <sub>Netz</sub>	0-150	1 vs. $350 \times 10^5$ Pa, 7°C	20
<i>Einfluß der POM-Qualität<sup>1</sup></i>						
3	AS	SO 118	POM <sub>Netz</sub>	0-150, 150-300	28, 15°C	20
6	NA	M 36/5	POM <sub>TF</sub>	42, 100, 850, 4520	15°C	17
7	AS	SO 118	POM <sub>TF</sub>	60, 250, 1200, 4033	15°C	28
<i>Einfluß des Sauerstoffs</i>						
8	GS	PAP 40/96/11	POM <sub>Netz</sub>	0-40	oxisch, suboxisch, 8-14°C	22
9	GS	PAP 40/96/11	POM <sub>TF</sub>	7,5 und 205	oxisch, suboxisch, 8-14°C	22
10	AS	SO 118	POM <sub>TF</sub>	60 und 500	oxisch, suboxisch, 15°C	14

<sup>1</sup>) s. Anmerkungen in Kap. 2.2.

biert, um den Einfluß des Drucks zu erfassen (Exp. 1b). Die Inkubationszeit betrug 3 Wochen, während derer zu sechs Zeitpunkten zwei Beutel pro Ansatz geöffnet wurden.

Während der Reise SO 118 wurden Experimente mit POM<sub>Netz</sub> und mit POM<sub>TF</sub> durchgeführt, um den Einfluß der Temperatur und der POM-Qualität auf den Partikelabbau zu untersuchen (Exp. 2, 3, 5 und 7). Das POM<sub>Netz</sub> wurde sowohl aus der Oberflächenschicht (0-150 m, 4 Hols) als auch aus der Schicht unterhalb der euphotischen Zone (150-300 m, 2 Hols) gesammelt. In den Netzhols waren kaum Algen, sondern hauptsächlich Zooplankton (Crustaceen) enthalten, deshalb wurde das Material 3-5 h abgekocht, um das Zooplankton abzutöten und die freigewordenen Enzyme zu denaturieren. Während des Abkochens wurden in Unterproben die Enzymaktivitäten bestimmt, die erst nach dieser Zeit nicht mehr meßbar waren. Unbehandeltes Wasser aus dem Chlorophyll a-Maximum (50 m) bzw. aus 250 m Tiefe wurde mit dem auf diese Weise gewonnenen POM<sub>Netz</sub> versetzt und in 2,5 l-Braunglasflaschen jeweils bei 28°C und bei 15°C inkubiert (Exp. 3).

POM<sub>TF</sub> wurde aus 60, 250, 1200 und 4033 m Tiefe angereichert und bei den jeweiligen *in situ*-Temperaturen (28, 15, 8 und 2°C) inkubiert (Exp. 7). Die 1200- und 4033 m-Ansätze wurden zusätzlich bei 15°C inkubiert (Exp. 5). Ein weiterer Ansatz mit POM<sub>TF</sub> aus dem Chlorophyll a-Maximum (60 m) wurde bei 15, 8 und 2°C untersucht (Exp. 2).

Das POM<sub>TF</sub> für das Experiment zum Einfluß von Sauerstoffmangel auf den Partikelabbau wurde aus 60 und 500 m Wassertiefe gewonnen und jeweils unter oxischen und suboxischen Bedingungen inkubiert (Exp. 10). Dazu wurde das POM<sub>TF</sub> auf 4 l-Braunglasflaschen verteilt, die mit teflonbeschichteten Butylgummisepten gasdicht verschlossen werden konnten. Bei beiden Ansätzen (POM<sub>TF</sub> aus 60 und 500 m) wurde die Hälfte der Flaschen 30 min mit Argon begast, um den Sauerstoff auszutreiben. Umgekehrt wurde die Hälfte der Flaschen von POM<sub>TF</sub> aus 500 m 30 min mit filtrierter Luft begast, um das Wasser mit Sauerstoff anzureichern. Alle Flaschen wurden bei 15°C inkubiert. Der Sauerstoffgehalt in den suboxischen Ansätzen änderte sich während der Inkubation nicht und betrug 9-21 µmol l<sup>-1</sup>.

Sinkstoffe und Fluff wurden in filtriertem Meerwasser der bodennahen Schicht resuspendiert (Tab. 2).

#### *Nordostatlantik (M 36/5: Exp. 4 und 6)*

Ein Experiment mit POM<sub>TF</sub> aus vier verschiedenen Tiefen (40, 100, 850 und 4520 m) diente zur Untersuchung des Einflusses der Temperatur und der POM-Qualität. Die Partikelsuspensionen aus allen vier Tiefen wurden auf 4 l-Braunglasflaschen verteilt und bei *in situ*-Temperaturen (15, 8 und 2°C) inkubiert, die 850 m- und 4520 m-Ansätze zusätzlich bei 15°C.

#### *Gotlandsee (PAP 40/96/11: Exp. 8 und 9)*

Die Fänge der drei Netzhols aus 0-40 m wurden über Nacht gekühlt aufbewahrt und am nächsten Tag für 4 h eingefroren und anschließend wieder aufgetaut (Dauer 5 h), um das Zooplankton abzutöten. Das Wasser für die Verdünnung des POM<sub>Netz</sub> wurde aus der Oberflächenschicht mit einem Eimer entnommen und dann mittels Tangentialfiltration über 0,16 µm filtriert, um den Einfluß des Sauerstoffmangels auf die partikelassoziierten Bakterien zu untersuchen (Exp. 8). Außerdem wurde POM<sub>TF</sub> aus 7,5 und 205 m Tiefe jeweils unter oxischen und suboxischen Bedingungen inkubiert (Exp. 9). Das POM<sub>TF</sub> und POM<sub>Netz</sub> aller 3 Ansätze (POM<sub>TF</sub> aus 7,5 und 205 m sowie POM<sub>Netz</sub>) wurde auf 4 l- bzw. 2,5 l-Braunglasflaschen ver-

teilt und mit unterschiedlichem Sauerstoffgehalt angesetzt wie oben beschrieben wurde (s. Arabische See, Exp. 10 zum Einfluß des Sauerstoffs). Der Sauerstoffgehalt änderte sich auch hier in den suboxischen Ansätzen nicht und betrug 10-25  $\mu\text{mol l}^{-1}$ . Alle Flaschen wurden im Dunkeln bei Oberflächenwassertemperaturen zwischen 8 und 14°C inkubiert. Die Inkubationstemperatur unterschied sich damit deutlich von den jeweiligen *in situ*-Temperaturen (205 m: 4,6°C; 7,5 m: 7,7°C). Am Ende der Seereise wurden die Flaschen innerhalb einer Stunde in einen 12°C warmen Kühlraum im Institut überführt. Die Inkubationszeit betrug insgesamt 3 Wochen, für die Sauerstoffzehrungsexperimente 4 Wochen. Während dieser Zeit betrug die Temperatur mindestens 40 h lang 18°C, da der Kühlraum ausfiel (s. Pfeil in den Abbildungen A8, A9 im Anhang).

#### *Greifswalder Bodden (Hausexperiment)*

In diesem Experiment wurde keiner der genannten Faktoren untersucht. Es diente dazu, durch die Untersuchung von 2 Parallelen und kurzen Meßabständen (2-4 Tage) ein genaueres Bild von den kurzfristigen Veränderungen der untersuchten Variablen während der Inkubation zu bekommen. Im September 1995 wurden Partikel mit einem Phytoplanktonnetz von 20  $\mu\text{m}$  Maschenweite von Bord des FS P.A. PENCK im Greifswalder Bodden gesammelt und 5 min bei 1000 rpm zentrifugiert. Dieses aufkonzentrierte POM wurde bis zum Ansetzen des Experiments im Februar 1997 bei -20°C eingefroren. Nach dem Auftauen und der Homogenisation durch Ultraschall wurde es mit 10  $\mu\text{m}$ -filtriertem Seewasser von der Oberfläche aus der Ostsee (Meßsteg Warnemünde) im Verhältnis 1:50000 verdünnt. Dieses Experiment fand in Zusammenarbeit mit C. Eichner statt. C. Eichner sammelte das POM und war während des Versuchs für die Messungen der gelösten anorganischen Stickstoffe und des partikulären organischen Kohlenstoffs und Stickstoffs sowie die Bestimmung der Bakterienzellzahlen und -biomasse verantwortlich (Kap. 2.4, EICHNER 2001). Die Partikelsuspension wurde auf mit Salzsäure gereinigte 4 l-Polycarbonatflaschen verteilt. Während der 4wöchigen Inkubationszeit wurden zu 11 Zeitpunkten jeweils 2 Flaschen geöffnet.

## **2.4 Mikroskopische Untersuchungen**

### *Charakterisierung der Partikelsuspensionen*

Zur Charakterisierung der Partikelsuspensionen wurden 20-100 ml Probenwasser sowohl mit Formalin (Endkonzentration 5 %) als auch mit Lugol'scher Lösung (Endkonzentration 2 %) fixiert und unter dem Utermöhl-Mikroskop bei 125- und 500facher Vergrößerung auf die am häufigsten vorkommenden Zoo- und Phytoplanktonorganismen untersucht.

### *Bakterienzellzahlen (BZZ) und Biovolumen*

20-100 ml der Wasserprobe wurden mit 37 %igem, ungepuffertem, partikelfrei filtriertem Formalin bei einer Endkonzentration von ca. 1 % fixiert und bis zur Filtration bei 4°C gelagert. Ein bestimmtes Probenvolumen (1-100 ml) wurde auf einen schwarzen 0,2  $\mu\text{m}$  Nucleopore Polycarbonat-Filter (COSTAR) filtriert (Pumpe bei -200 mbar eingestellt) und anschließend 5 min mit 4',6-Diamidino-2-Phenylindol (DAPI, 1 mg in 100 ml Milli Q, SIGMA CHEMICAL CO.) gefärbt (PORTER & FEIG 1980). Der Filter wurde bei Raumtemperatur kurz getrocknet und in Immersionsöl (Type A, CARGILLE) eingebettet. Es wurden mindestens 200 Bakterien mit einem Epifluoreszenzmikroskop (ZEISS Axioskop, Filtersatz BP 365, FT 395, LP 397) bei 1600facher Vergrößerung und mindestens 20 Einstellungen gezählt.

Zur Volumenbestimmung der Bakterienzellen wurden mindestens 50 Bakterien mit einer CCD-Kamera (Series 200 CCD Camera System, PHOTOMETRICS) digitalisiert und mittels einer automatischen Bildverarbeitung vermessen (IPLab Spectrum 2.5.1, SIGNAL ANALYSIS Co.). Das Zellvolumen wurde unter der Annahme berechnet, daß stäbchenförmige Zellen einem Zylinder mit zwei aufgesetzten Halbkugeln und Kokken einer Kugel entsprechen.

Das Zellvolumen wurde nicht in jedem Experiment in allen Proben bestimmt, sondern nach Bearbeitung aller Filterpräparate nur zu ausgewählten Zeitpunkten, d. h. wenn deutliche Größenunterschiede zwischen zwei Zeitpunkten festgestellt wurden, vermessen. Die Berechnung des Biovolumens erfolgte dann mit dem mittleren Zellvolumen, das für diese Phasen während des Versuchs ermittelt wurde. Der bakterielle Kohlenstoff (BOC) wurde aus dem Biovolumen und dem Faktor  $3,08 \times 10^{-13} \text{ gC } \mu\text{m}^{-3}$  (FRY 1988) berechnet und für die Bestimmung des BOC-Anteils am POC (% BOC) verwendet.

## 2.5 Chemische Analysen

Je nach Partikelsuspension wurden 0,2 bis 1,0 l Wasser bei einem Unterdruck von  $< 300 \text{ mbar}$  durch geglühte GF/F-WHATMAN Filter (2 h bei  $500^\circ\text{C}$ ) filtriert. Filter und Filtrat wurden bis zur Aufarbeitung eingefroren. Die Filter dienten zur Messung von partikulärem organischen Kohlenstoff und Stickstoff sowie von partikulären Proteinen und Kohlenhydraten. Das Filtrat wurde zur Bestimmung der gelösten organischen Bestandteile (Kohlenstoff, Stickstoff, Aminosäuren und Monosaccharide) eingesetzt.

### *Partikulärer organischer Kohlenstoff und Stickstoff (POC, PON)*

Die Filter wurden vor der Analyse 24 h im Exsikkator mit rauchender Salzsäure bedampft, um den anorganischen Kohlenstoff zu entfernen, und danach ebenso lange bei  $60^\circ\text{C}$  getrocknet. Nach Verpackung der Filter in Zinnschiffchen wurden sie in einem CHN-Analysator (THERMOQUEST CE 1108) bei  $1020^\circ\text{C}$  verbrannt (VERARDO *et al.* 1990). Mittels des Trägergases Helium wurden die entstandenen Verbrennungsgase durch einen Reduktionsreaktor und dann zur Trennung über eine chromatographische Säule geleitet. Die Konzentrationen wurden über einen Temperaturleitfähigkeitsdetektor bestimmt. Acetanilin (10,36% Stickstoff, 71,09% Kohlenstoff) diente als Standard, leere geglühte Filter als Blindwerte.

### *Partikuläre Proteine (PPRT)*

Die Konzentration der partikulären Proteine wurde nach BRADFORD (1976) bestimmt. Für die Extraktion der Proteine aus den Zellen wurden die Filter in 1 N NaOH 5mal 2 h bei  $60^\circ\text{C}$  in Einweg-PP-Röhrchen inkubiert. Nach Zentrifugation wurde der Überstand abdekantiert und aufbewahrt, der Filter erneut in NaOH aufgenommen, geschüttelt und nochmal abzentrifugiert. (Dieser Nachspülschritt fehlte bei der Analyse der M 33/1-Filter.) Der Proteingehalt im Überstand wurde nach jeder Extraktion und nach jedem Spülschritt bestimmt. Diese Vorgehensweise sollte sicherstellen, daß die Proteinkonzentrationen durch die Vereinigung der Extrakte mit dem Nachgespülten und der damit einhergehenden Verdünnung nicht unter die Nachweisgrenze sinken. Nur die Extrakte der Hausexperimentproben wurden in gefrorenem Zustand aufbewahrt, kurz vor der Messung aufgetaut, vereint, das Volumen und dann der Proteingehalt bestimmt. Die Konzentration der gesamten Proteine wurde mit dem Farbreagenz SERVA BLAU (SERVA) photometrisch bei 595 nm in Polystyrol-Küvetten bestimmt (KONTRON UVIKON Spectrophotometer). Es wurde gegen  $\gamma$ -Globulin (SERVA) geeicht, geglühte Filter dienten der Blindwertbestimmung. Ein Kohlenstoffanteil von 51 % (w/w) am Protein wurde

für die Berechnung des Protein-C am POC (% C-PPRT) angenommen (LIBES & DEUSER 1988).

#### *Partikuläre Kohlenhydrate (PCHO)*

Die Bestimmung der partikulären Kohlenhydrate erfolgte nach der Methode für gelöste Kohlenhydrate von DUBOIS *et al.* (1956). Für die Messung von partikulären Kohlenhydraten wurden die Filter in Einweg-PP-Röhrchen zunächst mit 800 µl Milli Q versetzt, bevor 800 µl Phenol und 4 ml konzentrierte Schwefelsäure (beides von MERCK) zugegeben wurden. Nach Zentrifugation der Filter wurde die Absorption im Überstand bei 488 nm in Polystyrol-Küvetten gemessen (KONTRON UVIKON Spectrophotometer). Es wurde gegen Stärke (MERCK) geeicht, geglühte Filter dienten als Blindwert. Ein Kohlenstoffanteil von 44 % (w/w) am Kohlenhydrat wurde für die Berechnung des Kohlenhydrat-C am POC (% C-PCHO) angenommen (LIBES & DEUSER 1988).

#### *Gelöster organischer Kohlenstoff und Stickstoff (DOC und DON)*

Die Bestimmung des gelösten organischen Kohlenstoff- und Stickstoffgehalts erfolgte mit der *High Temperature Catalytic Combustion*-Technik nach dem in KÄHLER *et al.* (1997) beschriebenen Verfahren. 20 ml Probenwasser wurden durch geglühte GF/F-WHATMAN Filter filtriert, ungesäuert in geglühte Glasflaschen abgefüllt und bis zur Analyse im Labor eingefroren aufbewahrt. Die Proben wurden im Wasserbad bei ca. 60-70°C schnell aufgetaut, mit konzentrierter Phosphorsäure versetzt und 10 min mit Argon begast. DOC und DON wurden in mindestens 5 Unterproben von 100 µl in einem Total Carbon-Analysator (DIMATOC 100, DIMATEC) gemessen. Die Standardabweichung dieser wiederholten Injektionen betrug 1-5 % der berechneten mittleren DOC- oder DON-Konzentration. Drei unterschiedlich konzentrierte Glukose/Harnstofflösungen dienten als Standard und Milli-Q-Wasser als Blindwert. Nach 3-4 Meerwasserproben wurden jeweils ein Blindwert und ein Standard injiziert. Die Gesamtkonzentration von gelöstem Stickstoff wurde nur in Proben mit niedrigem anorganischen Stickstoffgehalt bestimmt. Die DON-Konzentration wurde durch Subtraktion der separat bestimmten  $\text{NH}_4^+$ - und  $\text{NO}_3^-$ -Konzentrationen (s. u.) errechnet.

Während der Expedition M 36/5 (Experimente 4 und 6) wurden DOC und DON in unfiltrierten Wasserproben, d. h. der gesamte organische Kohlenstoffgehalt (TOC) bestimmt. Die DOC-Konzentration wurde durch Subtraktion des POC-Gehalts ermittelt. Im Hausexperiment betrug die Abweichung der DOC- und DON-Konzentrationen vom Mittelwert der zwei parallelen Ansätze  $\pm 1-8$  %.

#### *Gelöste freie Aminosäuren (DFAA)*

100 ml des filtrierten Wassers wurden in mit HCl gereinigte Plastikflaschen abgefüllt, mit ein paar Tropfen konzentrierter HCl versetzt und bis zur Analyse im Labor eingefroren. Die Bestimmung erfolgte nach PARSONS *et al.* (1984) in 3 Parallelen mit dem Farbreagenz o-Phthalaldehyd (MERCK) fluorometrisch bei einer Anregungswellenlänge von 342 nm und einer Meßwellenlänge von 452 nm in UV-durchlässigen 3 ml-Polystyrol-Küvetten (RATIOLAB; KONTRON SFM 25 Fluorometer). Es wurde gegen Glycin geeicht und Milli-Q-Wasser diente zur Bestimmung des Blindwertes. Die DFAA-Konzentration wird in Glycinäquivalenten angegeben. Ein Kohlenstoffanteil von 51 % (w/w) wurde für die Berechnung des Aminosäure-C am DOC (% C-DFAA) angenommen (LIBES & DEUSER 1988).

### *Gelöste Monosaccharide (DCHO)*

20 ml des filtrierten Wassers wurden bis zur Analyse in 20 ml-PE-Vials eingefroren. Die Bestimmung erfolgte nach der Anleitung von PARSONS *et al.* (1984) in drei Parallelmessungen, sowohl für den Proben- als auch für den analytischen Blindwert, mit 3-Methyl-2-benzothiazolinon-hydranon-hydrochlorid (MBTH-Reagenz, SIGMA) spektrophotometrisch bei einer Wellenlänge von 635 nm in Polystyrol-Küvetten (KONTRON UVIKON Spectrophotometer). Es wurde gegen Glukose geeicht und die DCHO-Konzentration in Glukoseäquivalenten angegeben. Ein Kohlenstoffanteil von 44 % (w/w) wurde für die Berechnung des Monosaccharid-C am DOC (% C-DCHO) angenommen (LIBES & DEUSER 1988).

### *Nitrat und Ammonium*

Für die Bestimmung der gelösten anorganischen Stickstoffe wurden die Wasserproben bis zur Analyse eingefroren. Nur auf M 36/5 wurden alle Nährstoffe und beim Hausexperiment das Ammonium innerhalb der ersten 12 h nach der Probennahme gemessen. Die Bestimmung erfolgte nach GRASSHOFF *et al.* (1983) und wurde auf M 36/5 von P. FRITSCHKE und C. REINEKE (AG Planktologie, IfM Kiel) und auf SO 118 von K. WALLMANN (AG Geochemie, Geomar, Kiel) durchgeführt.

Das Einfrieren von Wasserproben vor der Nährstoffbestimmung, insbesondere von Ammonium, ist umstritten (GRASSHOFF *et al.* 1983). Deshalb sind Konzentrationen von  $< 1 \mu\text{mol l}^{-1}$  mit Vorsicht zu betrachten, wohingegen der Fehler durch Einfrieren bei hohen Ammoniumkonzentrationen vernachlässigbar ist.

## **2.6 Bestimmung von Umsatzraten**

### *Inkorporation von radioaktiv markiertem Thymidin (TdR)*

Die Inkorporation von  $^3\text{H}$ -Thymidin in die DNA wurde als Maß für die Zellproduktion von heterotrophen Bakterien nach FUHRMAN & AZAM (1982) bestimmt. Drei Unterproben und eine mit Formalin (37 %, ungepuffert, partikelfrei filtriert, Endkonzentration 0,4 %) abgetötete Kontrollprobe wurden bei den entsprechenden Experiment-Temperaturen im Dunkeln mit  $^3\text{H}$ -Thymidin (AMERSHAM) bei einer Konzentration von 10 nM inkubiert. Vorversuche zeigten, daß dies einer Sättigungskonzentration entspricht. Die spezifische Aktivität betrug für die Proben aus der Arabischen See (M 33/1, SO 118) 83 und 76 Ci  $\text{mmol}^{-1}$ , aus der Gotlandsee 25 Ci  $\text{mmol}^{-1}$  und aus dem Nordostatlantik und beim Hausexperiment 50 Ci  $\text{mmol}^{-1}$ . Die Inkubation wurde nach 60 bis 120 min mit Formalin gestoppt. Die Proben wurden maximal 2 Tage im Kühlschrank aufbewahrt und dann durch mit nicht-radioaktiver Thymidin-Leucin-Lösung vorgespülte Membranfilter aus Celluloseacetat oder -nitrat mit einer Porengröße von 0,2  $\mu\text{m}$  ( $\text{Ø}=25$  mm, SARTORIUS) filtriert. Die Proben von der Arabischen See (M33/1), Gotlandsee und vom Hausexperiment wurden bis zu Versuchsende gesammelt und dann erst filtriert. Die Inkubationsgefäße wurden mit 2 ml eiskalter 5 %iger Trichloressigsäure (TCA, MERCK) ausgespült, gefolgt von 10 Spülungen des Filtrationsaufsatzes mit je 1 ml TCA. Die Filter wurden kurz an der Luft getrocknet, dann in ein Szintillationsgefäß überführt, mit 4 ml der Szintillationsflüssigkeit (Ultima Gold XR, PACKARD) versehen und nach zwei Tagen im Szintillationszähler gemessen (M 33/1 und PAP 40/96/11: PACKARD TRI-CARB 2560 TR/XC, M 36/5: WALLAC 1409, SO 118: PACKARD 1900 CANBERRA-PACKARD). Die Inkorporationsraten von Thymidin wurden mit den Umrechnungsfaktoren  $1,18 \times 10^{18}$  Zellen  $\text{mol Thymidin}^{-1}$  (RIEMANN 1987) und  $3,08 \times 10^{-13}$  gC pro  $\mu\text{m}^3$  mittlerem Zellvolumen (Kap. 2.4, FRY 1988) in

bakterielle Kohlenstoffproduktion ( $\mu\text{mol C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) umgerechnet. Unter der Annahme einer Wachstumseffizienz von 30 % kann daraus der gesamte Kohlenstoffbedarf der heterotrophen Bakterien abgeschätzt werden.

#### *Inkorporation von radioaktiv markiertem Leucin (Leu)*

Die Inkorporationsrate von  $^3\text{H}$ -Leucin in die Proteinfraction der Zelle wurde als Maß für die bakterielle Biomasseproduktion nach KIRCHMAN *et al.* (1985) bestimmt. Die Meßprozedur war die gleiche wie bei der oben beschriebenen Thymidininkorporationsmethode mit den folgenden Ausnahmen: Die Proben wurden mit  $^3\text{H}$ -Leucin (AMERSHAM), das zuvor im Verhältnis 1:10 mit nicht-radioaktivem Leucin verdünnt wurde, bei einer Konzentration von 100 nM inkubiert. Die spezifische Aktivität betrug für die Proben aus der Arabischen See 141 Ci  $\text{mmol}^{-1}$ , aus dem Nordostatlantik 126 Ci  $\text{mmol}^{-1}$  und beim Hausexperiment 72 Ci  $\text{mmol}^{-1}$ . Die Inkorporationsraten von Leucin wurden mit einem Umrechnungsfaktor von 3,1 kgC mol Leucin $^{-1}$  (SIMON & AZAM 1989) in bakterielle Kohlenstoffproduktion ( $\mu\text{mol C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$ ) und unter der Annahme einer Wachstumseffizienz von 30 % in den gesamten Kohlenstoffbedarf der Bakterien umgerechnet.

#### *Potentielle Aktivität extrazellulärer Enzyme (EEA)*

Mit Hilfe von Substratanalogen, die 4-Methylumbelliferyl (MUF; SIGMA) und 4-Methylcoumarinyl-7-Amid (MCA; SERVA) als fluoreszierende Komponente enthalten, wurde die Hydrolyserate von 5 verschiedenen Enzymen gemessen (HOPPE 1983). Es wurden fünf Substrate ausgewählt, die im POM enthaltene Makromoleküle repräsentieren sollten. MUF- $\alpha$ - und MUF- $\beta$ -Glukosid wurden als Modellsubstrate für  $\alpha$ - bzw.  $\beta$ -glukosidische Polysaccharide, MUF-N-Acetyl- $\beta$ -Glukosaminid für Chitin, MCA-Leucin für Polypeptide und MUF-Butyrat für Lipide und Ester eingesetzt. Da die Messungen bei Substratsättigung durchgeführt wurden, dienten die Modellsubstrate der Bestimmung der potentiellen Aktivitäten von  $\alpha$ - und  $\beta$ -Glukosidasen ( $\alpha$ - und  $\beta$ -Glu), Chitobiasen (Chi), Aminopeptidasen (Pep) und Esterasen (Est). Es gibt jedoch sowohl Enzyme, die mehrere spezifische Bindungen spalten können - z. B. besitzt die Aminopeptidase auch Esteraseaktivität (FALBE & REGITZ 1989) - als auch Enzyme, die zwar Stärke, ein Polysaccharid mit  $\alpha$ -glukosidischer Bindung, nicht aber das künstliche Substrat MUF- $\alpha$ -Glukosid hydrolysieren können (KÄHLER 1985). Bei dieser Methode werden die Enzymaktivitäten über die Zunahme der Fluoreszenzintensität gemessen und haben demnach die Zunahme der Konzentration des abgespaltenen MUF und MCA als Einheit. Korrekterweise müßte also z.B. Est nicht für die potentielle Esteraseaktivität, sondern für die Hydrolyserate des MUF-Butyrats stehen. In dieser Arbeit sollen beide Bezeichnungen synonym gebraucht werden. Die Endkonzentrationen der Substrate in den Meßansätzen betragen 100 nM MUF- $\alpha$ -Glukosid, 200 nM MUF- $\beta$ -Glukosid und MUF-N-Acetyl- $\beta$ -Glukosaminid sowie 500 nM MCA-Leucin und MUF-Butyrat.

Die Methode von HOPPE (1983) wurde insofern abgewandelt, als daß die Inkubationen direkt in UV-durchlässigen 3 ml-Polystyrol-Küvetten (RATIOLAB) durchgeführt wurden, um das benötigte Probenvolumen möglichst gering zu halten. 40  $\mu\text{l}$  des Substrats wurden vorgelegt, 2 ml der Wasserprobe dazu pipettiert und gemischt. Innerhalb von 1,5 bis zu 6 h wurde in regelmäßigen Zeitabständen 4-5mal die Fluoreszenz bestimmt (Anregungswellenlänge: 365 nm, Meßwellenlänge: 445 nm; HITACHI F 2000). Während dieser Zeit wurden die Küvetten je nach experimentellem Ansatz bei 28, 15, 8 oder 2°C im Dunkeln inkubiert. Die Messung der EEA wurde zu Beginn der Untersuchungen (in Experiment 1) in drei parallelen Kü-

vetten durchgeführt, um die Genauigkeit der Methode abzuschätzen. Der Fehler lag bei ca. 30 % und wurde repräsentativ für die späteren Messungen angenommen.

In den hochkonzentrierten, trüben Ansätzen mit Sinkstoffen und Fluff wurden 10 ml der Probe und das für die jeweilige Endkonzentration erforderliche Substratvolumen in 12 ml-PE-Zentrifugenröhrchen gegeben und auf einem Schütteltisch inkubiert. Zu jedem Meßzeitpunkt wurde eine Unterprobe von 1 ml entnommen, mit 2 ml filtriertem Meerwasser verdünnt, 10 min bei 3500 rpm und 2°C zentrifugiert und die Fluoreszenz im Überstand gemessen.

#### *Sauerstoffzehrung*

Die in Kapitel 2.3 beschriebenen Partikelsuspensionen wurden auf WINKLER-Flaschen mit einem genau definierten Volumen von durchschnittlich 117 ml luftblasenfrei verteilt und im Dunkeln bei verschiedenen Temperaturen 2-5 Wochen inkubiert (siehe auch Tab. 3). Wasser aus an- oder suboxischen Gebieten (PENCK 1996: 205 m und SONNE 118: 250, 500, 1200 m) wurde nach der Anreicherung mit POM und vor Inkubationsbeginn 30 min mit filtrierter Luft begast, um das Wasser mit Sauerstoff zu sättigen. In gewissen Zeitabständen wurde die Sauerstoffkonzentration in ein bis drei dieser Flaschen nach der WINKLER-Methode bestimmt (GRASSHOFF *et al.* 1983). Die Zehrungsrate wurde durch eine lineare oder exponentielle Anpassung mit GRAPHER bzw. SIGMA-PLOT bestimmt. Für die Berechnung des gesamten Kohlenstoffbedarfs der heterotrophen Organismen wurden ein respiratorischer Quotient von 0,8 und eine Wachstumseffizienz von 30 % angenommen.

## **2.7 Berechnungen und statistische Verfahren**

#### *Gesamter organischer Kohlenstoff („Total organic carbon“, TOC)*

Die TOC-Konzentrationen wurden in allen Experimenten (Ausnahme: Exp. 4 und 6) durch Addition der DOC- und POC-Konzentrationen ermittelt. Beide Werte sind mit einem bestimmten Fehler behaftet, der sich durch die Addition vergrößern kann. Die Größe des Fehlers soll am Beispiel des Hausexperiments erklärt werden. Der POC-Gehalt stieg in den ersten 23 h von  $54,2 \pm 0,3$  ( $n = 2$ ) auf  $59,1 \mu\text{mol l}^{-1}$  ( $n = 1$ ), die DOC-Konzentrationen von  $264 \pm 13 \mu\text{mol l}^{-1}$  auf  $279 \pm 14 \mu\text{mol l}^{-1}$ . Diese setzt sich aus Werten von 5 oder mehr Unterproben zusammen und variiert um  $\pm 5\%$ . Die Standardabweichung der Summe kann durch Addition der Varianzen der Summanden berechnet werden, d. h. man potenziert die Standardabweichungen und zieht die Wurzel aus deren Summe. Dabei fallen die Varianzen des POC kaum ins Gewicht, so daß in diesem Beispiel die Standardabweichungen des TOC-Werts der des DOC-Gehalts entsprechen. Dies bedeutet, daß sich der TOC-Gehalt in den ersten 23 h von  $318 \pm 13 \mu\text{mol l}^{-1}$  auf  $338 \pm 14 \mu\text{mol l}^{-1}$  verändert hat. Die Standardabweichungen der beiden Summanden müßten jedoch korrekterweise vor der Potenzierung mit 2 mit einem Faktor multipliziert werden, der von der Anzahl der Parallelen abhängig ist: Bei zwei Parallelen beträgt er ca. 9, bei 6-7 Parallelmessungen um 1. Die berechnete Standardabweichung für den Summenwert ist somit ein Mindestwert, da der Faktor nicht mit in die Berechnung einfließt und für die Konzentrationsbestimmung des POC meist nur 1-2 Unterproben zur Verfügung standen. Zusammen mit der „Patchiness“ bzw. Variation bei der Filtration für die POC-Bestimmung können die Abweichungen vom wahren Kohlenstoffgehalt in die eine oder andere Richtung verstärkt werden. Daher liegen die beobachteten TOC-Zunahmen von  $30 \mu\text{mol l}^{-1}$  im Bereich der Fehler und können nicht als reale Veränderungen gewertet werden.

### *Vergleich der verschiedenen Variablen auf Kohlenstoffbasis*

In den Kapiteln 2.4 und 2.6 wurde beschrieben, wie die Bakterienzellzahlen in bakteriellen organischen Kohlenstoff (BOC) und die Thymidin- und Leucininkorporations- sowie die Sauerstoffzehrungsraten in den Kohlenstoffbedarf umgerechnet wurden. In dieser Form können die Änderungen in den verschiedenen Kohlenstoffpools (POC, DOC) auf quantitativer Ebene miteinander verglichen werden. Ein solcher Vergleich mit den dazu notwendigen Berechnungen wird an den Ergebnissen des Hausexperiments beispielhaft dargestellt (Kap. 3.1.3).

### *Anteil der partikulären Proteine (PPRT) am POC*

In einigen der hier untersuchten Proben kann der C-PPRT den größten Teil des Gesamt-POC erklären und übersteigt, addiert zu C-PCHO, die POC-Konzentration. Manchmal ist sogar die C-PPRT-Konzentration allein höher als die des POC (T1-T3). Es liegt also die Vermutung nahe, daß die hier angewandten Methoden zur Proteinextraktion und zur Bestimmung der Konzentration zu hohe Proteingehalte lieferten. Der Anteil des Kohlenstoffs der partikulären Proteine (C-PPRT) am gesamten Kohlenstoff ( $[C-PPRT:POC]*100$ ) variiert in der Literatur zwischen 4 und 64 %. NGUYEN & HARVEY (1994) haben in suspendierten Partikeln und in Sinkstofffallenproben einen Proteinanteil von 9-11 %, in Algenkulturen von 25-47 % bestimmt. LOHRENZ *et al.* (1987) haben im POM aus einem kleinen marinen Gewässer in Massachusetts einen relativ geringen Proteinanteil von 4-16 % gemessen und MAITA & YANADA (1978) ermittelten während eines Jahresgangs einen Anteil von 9-64 % in Funka Bay im östlichen Pazifik. FABIANO *et al.* (1993) geben für POM aus der Ross See im antarktischen Sommer einen Proteinanteil von 33 und 18 % in der euphotischen bzw. aphotischen Zone an. Ihre Messungen der partikulären Kohlenhydrate und Lipide ergaben zusammen mit den partikulären Proteinen einen geringeren Kohlenstoffgehalt als den der Gesamt-POC-Konzentration.

Der Anteil des Kohlenstoffs am Proteingehalt wurde in dieser Arbeit mit 51 % angenommen (LIBES 1992). Dieser Faktor stimmt gut mit anderen Literaturwerten überein (HERBERT 1976; SCHLEGEL 1985; FABIANO *et al.* 1993) und kann deshalb als Fehlerquelle ausgeschlossen werden.

Die Extraktionsprozedur lieferte je nach Anzahl der Hydrolyseschritte 4-5 Einzelwerte, die addiert wurden. Die Berechnung der Proteinkonzentrationen aus dem Ertrag der ersten Extraktion lieferte zwar geringere Werte, in Einzelfällen lag C-PPRT aber immer noch über der gesamten POC-Konzentration. Deshalb scheint die Aufsummierung der einzelnen Konzentrationen nach jeder Extraktion keinen gravierenden Fehler zu enthalten.

Ein weiterer Faktor, der die Bestimmung der absoluten Proteinkonzentration beeinflussen kann, ist die Wahl der Eichsubstanz. NGUYEN & HARVEY (1994) zeigten mit einer modifizierten Methode nach LOWRY *et al.* (1951) und mit der BCA-Methode (*Bicinchoninic Assay*; SMITH *et al.* 1985), daß Unterschiede in der Molekülgröße der Eichsubstanz zu Eichkurven mit unterschiedlichen Steigungen führten. Bei gleichen Mengen von Ribulose-1,5-diphosphat-carboxylase (RuDPCase, 550 kd) und Rinderserumalbumin (RSA, 67 kd) hatte die RuDPCase eine geringere Absorption (77-86 % von RSA), da das Oberflächen:Volumen-Verhältnis bei großen Molekülen kleiner ist, damit im Verhältnis weniger Peptidbindungen mit dem umgebenden Medium in Kontakt stehen und an der Farbreaktion beteiligt sein können. Das bedeutet, daß die Extraktion erhöhte berechnete Konzentrationen ergibt, wenn Proteinbruchstücke entstehen, die kleiner als die Eichsubstanz sind. Dann wird der tatsächliche Proteingehalt aufgrund des größeren Oberflächen:Volumen-Verhältnisses überschätzt.

In einer Untersuchung von BERGES *et al.* (1993) betrug die Steigung der Eichkurve von  $\gamma$ -Globulin (150 kd) nur 50 % der RSA-Eichkurve, wobei die Steigung der RSA-Kurve gut mit der von gereinigten Algenproteinen übereinstimmte. Sie begründeten diesen Unterschied mit einer erhöhten Reaktivität des RSA bei der Bradford-Methode und stellten fest, daß die Verwendung von  $\gamma$ -Globulin bei der Bradford-Methode zu überhöhten Proteinkonzentrationen führte. In der hier vorliegenden Arbeit wurde  $\gamma$ -Globulin als Eichsubstanz verwendet. Das POM für die Experimente enthielt einen unterschiedlich großen Anteil an Algen, deshalb können die gemessenen Proteinkonzentrationen nicht mit dem Faktor von BERGES *et al.* (1993) nach unten korrigiert werden. Aber es wird deutlich, daß die Wahl der Eichsubstanz einen entscheidenden Einfluß auf die Berechnung der absoluten Proteinkonzentration haben kann.

Die Ursache für die hohen Proteinkonzentrationen kann hier nicht genau geklärt werden. Ein Vergleich zwischen dem Anteil des proteinösen Kohlenstoffs am Gesamtkohlenstoff in der Natur und im Experiment ist deshalb nicht möglich. Eine Aussage über die relativen Änderungen der Proteinkonzentrationen, des Anteils am Gesamtkohlenstoff und des PCHO:PPRT-Verhältnisses scheint jedoch vertretbar, da der zeitliche Verlauf der Proteinkonzentrationen in den Experimenten mit dem der POC- und PON-Gehalte übereinstimmt.

#### *V<sub>10</sub>- und Z<sub>10</sub>-Werte*

In Anlehnung an den Q<sub>10</sub>-Wert wurden in dieser Arbeit V<sub>10</sub>- und Z<sub>10</sub>-Werte definiert (s. u.), um den Effekt der Temperatur auf die Thymidin- und Leucininkorporationsraten der Bakterien (TdR, Leu) und die potentiellen Aktivitäten der 5 untersuchten Enzyme (EEA) in allen Temperaturexperimenten vergleichen zu können. Der Q<sub>10</sub>-Wert beschreibt die Beziehung zwischen Temperatur und Stoffwechselprozessen in lebenden Organismen und beträgt für biochemische Prozesse (z. B. enzymatische Reaktionen) etwa 2-4 (PENZLIN 1989). Der Q<sub>10</sub>-Wert wird mit Hilfe der *van-t'Hoff'schen* Gleichung

berechnet, wobei T<sub>2</sub> > T<sub>1</sub> und K<sub>1</sub> und K<sub>2</sub> die entsprechenden Raten bei den Temperaturen T<sub>1</sub>

$$Q_{10} = \left( \frac{K_2}{K_1} \right)^{10/(T_2 - T_1)}$$

und

T<sub>2</sub> in °C waren. Mit dieser Gleichung wurden auch V<sub>10</sub> und Z<sub>10</sub> ermittelt. Für V<sub>10</sub> wurden die Thymidin- und Leucininkorporationsraten angegeben in pmol l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> und die enzymatischen Hydrolyseraten in nmol l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> verwendet. Sie sollen im folgenden als volumenspezifische Raten bezeichnet werden. Für Z<sub>10</sub> gingen die zellspezifischen Thymidin- und Leucininkorporations- sowie Hydrolyseraten in 10<sup>-21</sup> mol Zelle<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> bzw. in amol Zelle<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> in die Berechnung ein.

Für die Ermittlung des Q<sub>10</sub>-Werts in gemischten Bakterienpopulationen oder bei Bakterienisolaten wurden die Organismen einer Wasserprobe für einen kurzen Zeitraum von Stunden, in dem sich die Bakterienzahl nicht änderte, an die verschiedenen Temperaturen angepaßt und die jeweiligen Variablen nach dieser Zeit gemessen (SHIAH & DUCKLOW 1994; SIMON *et al.* 1999). Die Unterschiede zwischen den Raten waren dann die direkte Folge des Einflusses der

verschiedenen Temperaturen auf beispielsweise die Inkorporations- oder Umsatzraten der Bakterien und auf volumen- und zellspezifischer Ebene gleich groß. In der vorliegenden Arbeit fand die Anpassung der Bakterien an die verschiedenen Temperaturen zwischen den Zeitpunkten  $t_0 = 0$  h und  $t_1 = 23-41$  h der jeweiligen Experimente statt. Die Bakterienzellzahlen hatten in dieser Zeit zumindest bei Temperaturen  $> 2^\circ\text{C}$  deutlich zugenommen, so daß die temperaturbedingten Zunahmen der Raten auf volumen- und zellspezifischer Ebene unterschiedlich hoch waren. Deshalb wurde der  $Q_{10}$ -Wert in dieser Arbeit durch die  $V_{10}$ - und  $Z_{10}$ -Werte ersetzt. Sie stehen jeweils für die Beziehung zwischen den volumen- bzw. zellspezifischen TdR, Leu und EEA und der Temperatur. Ein gegenüber  $Z_{10}$  deutlich erhöhter  $V_{10}$  bedeutet, daß die Bakterienzellzahl bei der höheren Temperatur während der Anpassungszeit deutlich schneller zugenommen hat und damit die höheren volumenspezifischen TdR, Leu und EEA nicht nur auf erhöhte zellspezifische Aktivitäten, sondern auch auf die Zunahme der Bakterienzellzahlen zurückzuführen sind. Sind der  $V_{10}$ - und  $Z_{10}$ -Wert gleich hoch, unterscheiden sich die Bakterienzellzahlen nach der Anpassungszeit bei den verschiedenen Temperaturen nicht signifikant voneinander, wobei durchaus eine Vermehrung der Zellen stattgefunden haben kann. Die unterschiedlich erhöhte Aktivität ist dann hauptsächlich die Folge der Beschleunigung der zellspezifischen Inkorporations- und Umsatzraten durch die Temperaturerhöhung. Diese Werte entsprechen dem  $Q_{10}$ -Wert und können deshalb mit Literaturwerten verglichen werden. Zur Berechnung der Unterschiede zwischen den  $V_{10}$ - und  $Z_{10}$ -Werten von TdR, Leu und EEA wurde der Mann-Whitney-Test nachs LORENZ (1988) angewandt.

## 3 Ergebnisse

### 3.1 Untersuchung des POM-Abbaus in Mikrokosmos-Experimenten

#### 3.1.1 Charakterisierung der Partikelsuspensionen

Zur Untersuchung des Abbaus von partikulärem organischen Material wurde Meerwasser aus verschiedenen Wassertiefen durch Planktonnetze ( $POM_{\text{Netz}}$ ) und Tangentialfiltration ( $POM_{\text{TF}}$ ) mit Partikeln angereichert, um den Bakterien relativ zum gelösten organischen Kohlenstoff mehr partikuläres Substrat zur Verwertung und damit zum Abbau zur Verfügung zu stellen. Dabei sollte möglichst die Konzentration des POM gegenüber den Bakterienzellzahlen erhöht werden (Versuche mit  $POM_{\text{Netz}}$ ) und die wesentlich niedrigere Bakterienbiomasse aus Tiefenwasserproben aufkonzentriert werden (Versuche mit  $POM_{\text{TF}}$ ). Gleichzeitig sollte durch die Anreicherung die relative Zusammensetzung des partikulären Materials, d. h. die POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse, nicht verändert werden, um den Einfluß der POM-Qualität auf den POC-Abbau untersuchen zu können. In diesem Kapitel werden die verschiedenen Partikelsuspensionen ( $POM_{\text{Netz}}$  und  $POM_{\text{TF}}$ ), wie sie in den Experimenten verwendet wurden, zunächst den oben genannten Kriterien entsprechend charakterisiert und anschließend mit sedimentierten Partikeln (Sinkstoffe, Fluff) und suspendierten POM der Wassersäule verglichen. Dies ist notwendig, da durch die Anreicherung versucht wurde, jeweils ein Modellsubstrat für sinkendes organisches Material ( $POM_{\text{Netz}}$ ) bzw. suspendiertes organisches Material ( $POM_{\text{TF}}$ ) in größeren Mengen für die Experimente herzustellen. Die Gegenüberstellung der gemessenen Variablen in den Partikelsuspensionen vor und nach der Anreicherung (d. h. unbehandeltes Meerwasser (*in situ*) vs. Ausgangssituation ( $t_0$ ) im Experiment) befindet sich in den Tabellen T1-T5 im Anhang.

#### *Anreicherung der partikulären organischen Substanz gegenüber den Bakterienzellzahlen*

Durch die Anreicherung des Meerwassers mit partikulärem Material aus Planktonnetzen (in Form von amorphem Detritus sowie Phyto- und Zooplanktonzellen) wurde der organische Kohlenstoffgehalt gegenüber den Bakterien erhöht. Dies kann an der Verringerung des Anteils von bakteriellem organischen Kohlenstoff am Gesamt-POC (% BOC) festgestellt werden (Abb. 3, T1). Im  $POM_{\text{Netz}}$  betrug % BOC ungefähr ein Viertel im Vergleich zum Meerwasser. Die partikulären Bestandteile (POC, PON, PCHO und PPRT) waren in den  $POM_{\text{Netz}}$ -Ansätzen aus der Arabischen See und der Gotlandsee um das 3-19fache, in dem Ansatz für Experiment 1 sogar um das 64-150fache angereichert (T1). Diese Anreicherungsfaktoren galten aber nicht für die Bakterienzellzahlen. Da unbehandeltes (Exp. 1 und 3) bzw. ultrafiltriertes Meerwasser (Exp. 8) mit einem relativ kleinen Volumen der  $POM_{\text{Netz}}$ -Suspension versetzt wurde, waren die Unterschiede zwischen den Bakterienzellzahlen in den  $POM_{\text{Netz}}$ -Ansätzen und den jeweiligen *in situ*-Konzentrationen aus dem gleichen Tiefenhorizont vergleichsweise gering (T1). Das bedeutet, daß die Bakterien in den  $POM_{\text{Netz}}$ -Ansätzen mehr partikuläres organisches Material für den Abbau zur Verfügung hatten als in unbehandeltem Meerwasser (Abb. 3).

Die Tangentialfiltration wurde für die Anreicherung von Partikeln und Bakterien aus größeren Wassertiefen eingesetzt, um in den Wasserproben aus der Tiefsee (unterhalb der euphotischen

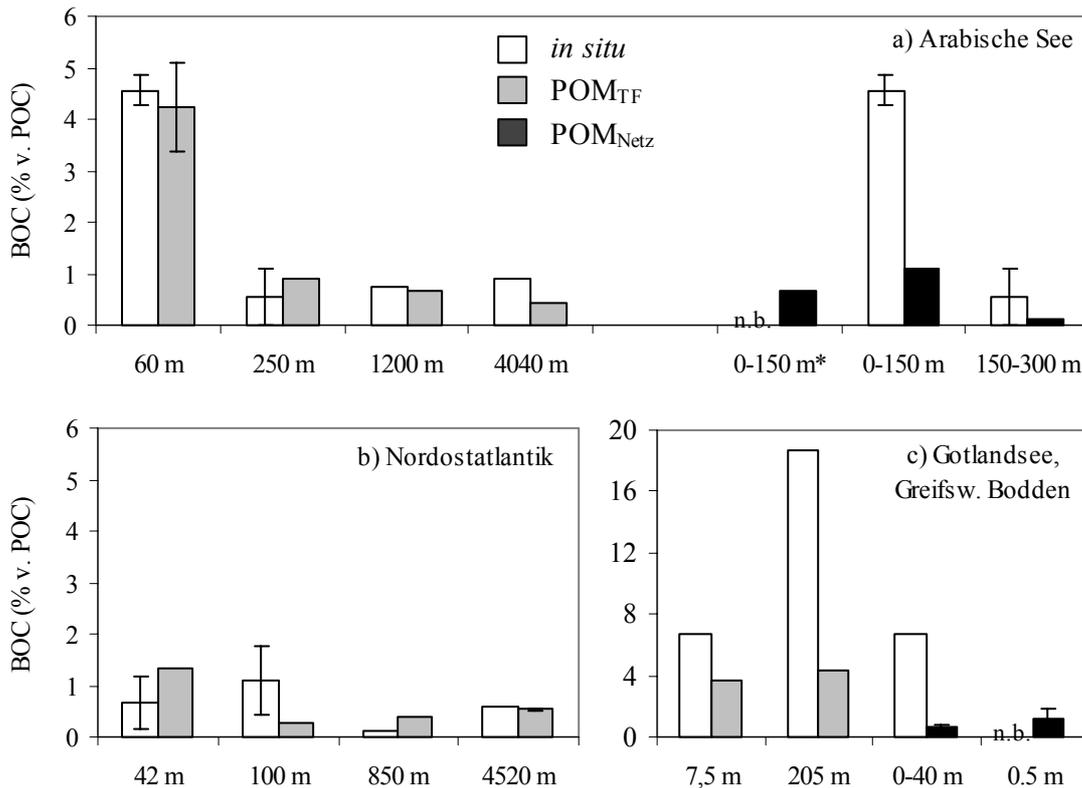


Abb. 3: Anteil des bakteriellen Kohlenstoffs am Gesamt-POC der Partikelsuspensionen POM<sub>Netz</sub> und POM<sub>TF</sub> (% BOC) aus den verschiedenen Seegebieten zu Versuchsbeginn und im unbehandelten Meerwasser (*in situ*) dargestellt. Die Fehlerbalken bezeichnen die Standardabweichung bei 3-4 Parallelen oder die Spannweite bei 2 Parallelen. Bei Werten ohne Fehlerbalken handelt es sich um Einzelmessungen. In a) sind die Ansätze der SO 118-Reise dargestellt, der mit \* gekennzeichnete Ansatz ist von M 33/1, b) zeigt auf der Reise M36/5 erhobenen Daten und in c) stellt Messungen von der PAP 40/96/11-Reise und vom Hausexperiment dar. n.b. = nicht bestimmt.

Fig. 3: Percentage of bacterial carbon (BOC) at total POC in the particle suspensions POM<sub>net</sub> and POM<sub>tf</sub> (% BOC) from the different study areas at the beginning of the experiment and in the untreated sea water sample (i.e. *in situ*). Error bars indicate the standard deviation in case of 3-4 parallels or the range in case of 2 parallels. Values without error bars indicate singular measurements. The experimental setups a) from the Arabian Sea (SO 118, \*M 33/1), b) from the north-eastern Atlantic (M 36/5) and c) from the Gotland Sea (PAP 40/96/11, Hausexperiment) are shown. n.b. = not determined.

Zone) bakterielle Aktivitäten (TdR, Leu und EEA) messen zu können. Beim POM<sub>TF</sub> handelte es sich hauptsächlich um kleinste suspendierte Partikel, dessen Bestandteile POC, PON, PPRT und PCHO sowie Bakterien nach der sog. 1:2-Anreicherung um das 1-5fache höher konzentriert waren als im unbehandelten Meerwasser (T2-T4). Die Konzentration der partikulären Bestandteile wurde in den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen gegenüber der Bakterienkonzentration nicht erhöht, d. h. die Bakterien hatten hier genausoviel POM zur Verfügung wie unter *in situ*-Bedingungen (Abb. 3, T2-T4).

#### Veränderung der POC- gegenüber der DOC-Konzentration

Die Anreicherung des Meerwassers mit POM aus Phytoplanktonnetzen hatte je nach Herstellungsart der Partikelsuspensionen auch Einfluß auf die Konzentrationen der gelösten Bestandteile (T1). Dieser war jedoch wesentlich geringer als der auf die POM-Konzentration, so daß

sich die DOC-Konzentrationen kaum von denen im unbehandelten Meerwasser unterschieden. Demnach nahm das DOC:POC-Verhältnis durch diese Art der Anreicherung ab, d. h. der partikuläre organische Kohlenstoff lag im Vergleich zum DOC in den Partikelsuspensionen in höheren Konzentrationen vor als im Meer.

In den POM<sub>Netz</sub>-Ansätzen der Arabischen See (Exp. 3) waren die DOC-Konzentrationen gegenüber den *in situ*-Konzentrationen zwar stark erhöht – das Abtöten des Zooplanktons durch Kochen führte zur Verdreifachung des DOC-Gehalts im Ansatz aus 0-150 m Tiefe und zu einer Zunahme um das 1,4fache im Ansatz aus der tieferen Schicht –, im Gegensatz dazu stieg jedoch der POC-Gehalt um das 19- bzw. 13fache an (T1). Die mit dem Phytoplanktonnetz gesammelten Partikel im Greifswalder Bodden für das Hausexperiment wurden eingefroren, wieder aufgetaut, mit Ultraschall behandelt und in geringer Menge einem sehr großen Volumen von Ostseewasser zugesetzt. Die Zugabe hatte keinen Einfluß auf die DOC-Konzentration im Experiment gegenüber *in situ*, so daß auch hier das DOC:POC-Verhältnis durch die Anreicherung abnahm (T1). Im Gegensatz dazu wurde bei der Tangentialfiltration die Konzentration des gelösten organischen Kohlenstoffs im gleichen Maße verändert wie die des POC, so daß in den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen der Arabischen See und des Nordostatlantiks keine Anreicherung des partikulären Kohlenstoffs gegenüber dem DOC festgestellt werden konnte (T2, T3).

#### *Veränderungen im gelösten Pool (DOM, EEA)*

Die Anreicherung mit POM aus Planktonnetzen hatte allerdings einen Effekt auf Bestandteile des gelösten Pools. So waren z. B. in Experiment 3 in den POM<sub>Netz</sub>-Ansätzen die DFAA-Konzentrationen gegenüber dem Meerwasser stärker erhöht als die DOC- und DCHO-Konzentrationen (T1). Das führte dazu, daß in den experimentellen Ansätzen der DFAA-Anteil am DOC (% C-DFAA) höher und demnach das DCHO:DFAA-Verhältnis niedriger war als *in situ*. Durch die Tangentialfiltration wurden die Konzentrationen der gelösten Komponenten DOC, DON, DFAA und DCHO nicht wesentlich beeinflußt. Es war kein konsistenter Unterschied zwischen *in situ* und angereicherten DOC:DON, DCHO:DFAA sowie % C-DCHO und % C-DFAA zu sehen (T2, T3).

Die Herstellungsprozedur der POM<sub>Netz</sub>-Ansätze (Einfrieren und Auftauen, Abkochen, Ultraschallbehandlung) erhöhte zwar die EEA, aber die Verhältnisse der EEA zueinander ähnelten weiterhin denen in *in situ*-Proben (Abb. 4). Die Tangentialfiltration hatte keinen Einfluß auf die EEA. Sowohl die Höhe der Enzymaktivitäten als auch die Verhältnisse zueinander unterschieden sich nicht von denen im unbehandelten Meerwasser. Einzig die EEA aus den tiefen Wasserschichten in der Arabischen See und des Nordostatlantiks waren erst nach der Anreicherung meßbar.

#### *POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse*

Durch die Erhöhung der POM-Konzentration in den experimentellen Ansätzen wurde die Substratqualität nicht verändert. Beide Arten der Anreicherung hatten keine Auswirkung auf die relative Zusammensetzung der partikulären Bestandteile (POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse; Abb. 5, T1-T4). Wie im vorherigen Abschnitt bereits erwähnt, traf dies auch auf die Zusammensetzung der gelösten Phase vor und nach der Anreicherung zu. Die POC:PON-Verhältnisse von POM<sub>Netz</sub> und der entsprechenden Meerwasserproben betragen ungefähr 7. In den POM<sub>Netz</sub>-Ansätzen der Arabischen See (Exp. 3) unterschied sich auch % C-PPRT der POM<sub>Netz</sub>-Ansätze nicht vom Meerwasser, wohingegen % C-PCHO in den POM<sub>Netz</sub>-Ansätzen

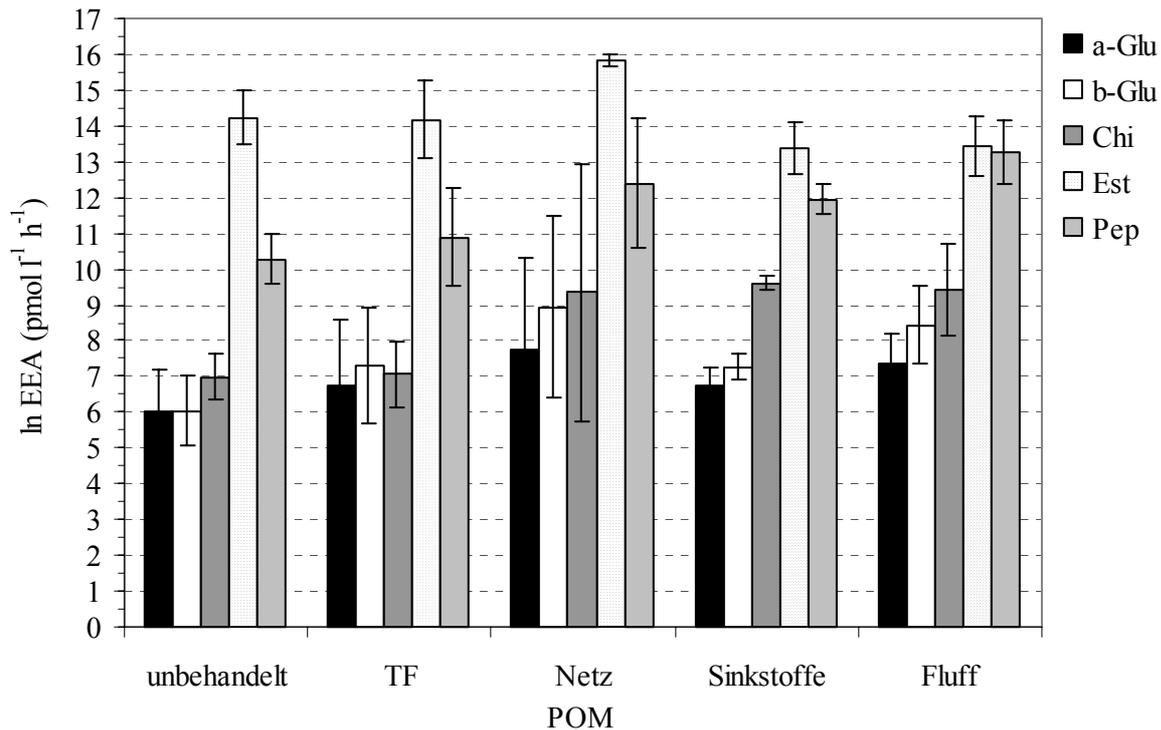


Abb. 4: Potentielle extrazelluläre enzymatische Aktivität (EEA, natürlicher Logarithmus). Mittelwerte aller untersuchten Partikelsuspensionen. Die Fehlerbalken bezeichnen die Standardabweichungen von 30 (unbehandelt), 9 ( $POM_{TF}$ ), 4 ( $POM_{Netz}$ ) und 4 (Sinkstoffe) Proben und beim Fluff die Spannweite von 2 Proben.

Fig. 4: Potential extracellular enzyme activity (EEA, natural logarithm). Mean values of all examined particle suspensions. Error bars indicate standard deviations of 30 (untreated), 9 ( $POM_{tf}$ ), 4 ( $POM_{net}$ ) and 4 (sinking matter) samples and range of 2 samples (fluff).

aus der Arabischen See deutlich niedriger als *in situ* war (T1). Dies spiegelte sich in den niedrigeren PCHO:PPRT-Verhältnissen des  $POM_{Netz}$  gegenüber denen des Meerwassers wider und kann auf eine relative Erhöhung der Proteinkonzentrationen aufgrund des hohen Zooplanktongehalts zurückgeführt werden (Abb. 5, T1). Das hohe PCHO:PPRT-Verhältnis des  $POM_{Netz}$  des Hausexperiments, in dem kein Zooplankton enthalten war, bestätigte dies.

Die Tangentialfiltration erhöhte in allen Wassertiefen die Konzentration der partikulären Bestandteile, veränderte aber nicht deren relative Zusammensetzung (Abb. 5, T2-T4). Die POC:PON- und PCHO:PPRT-Werte sowie % C-PCHO und % C-PPRT *in situ* und in angereicherten Proben zeigten kaum Unterschiede.

#### *Änderung der Partikelzusammensetzung (POM, Bakterien) mit zunehmender Wassertiefe*

Eine Betrachtung der POM-Zusammensetzung in Abhängigkeit von der Wassertiefe kann in dieser Untersuchung für *in situ*- und  $POM_{TF}$ -Partikel, d. h. suspendierte Partikel, erfolgen, da durch die Anreicherung mittels Tangentialfiltration in allen Wasserproben nur die POM-Menge und nicht die POM-Zusammensetzung beeinflusst wurde. In der Arabischen See und im Nordostatlantik betragen die POC:PON-Verhältnisse durchschnittlich 6,6 bzw. 11,9. In beiden Seegebieten waren keine systematischen Veränderungen mit zunehmender Wassertiefe bei den POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnissen festzustellen (Abb. 5, T2, T3). In der Gotlandsee waren die POC:PON-Werte *in situ* und des  $POM_{TF}$  sowie die PCHO:PPRT-Werte der

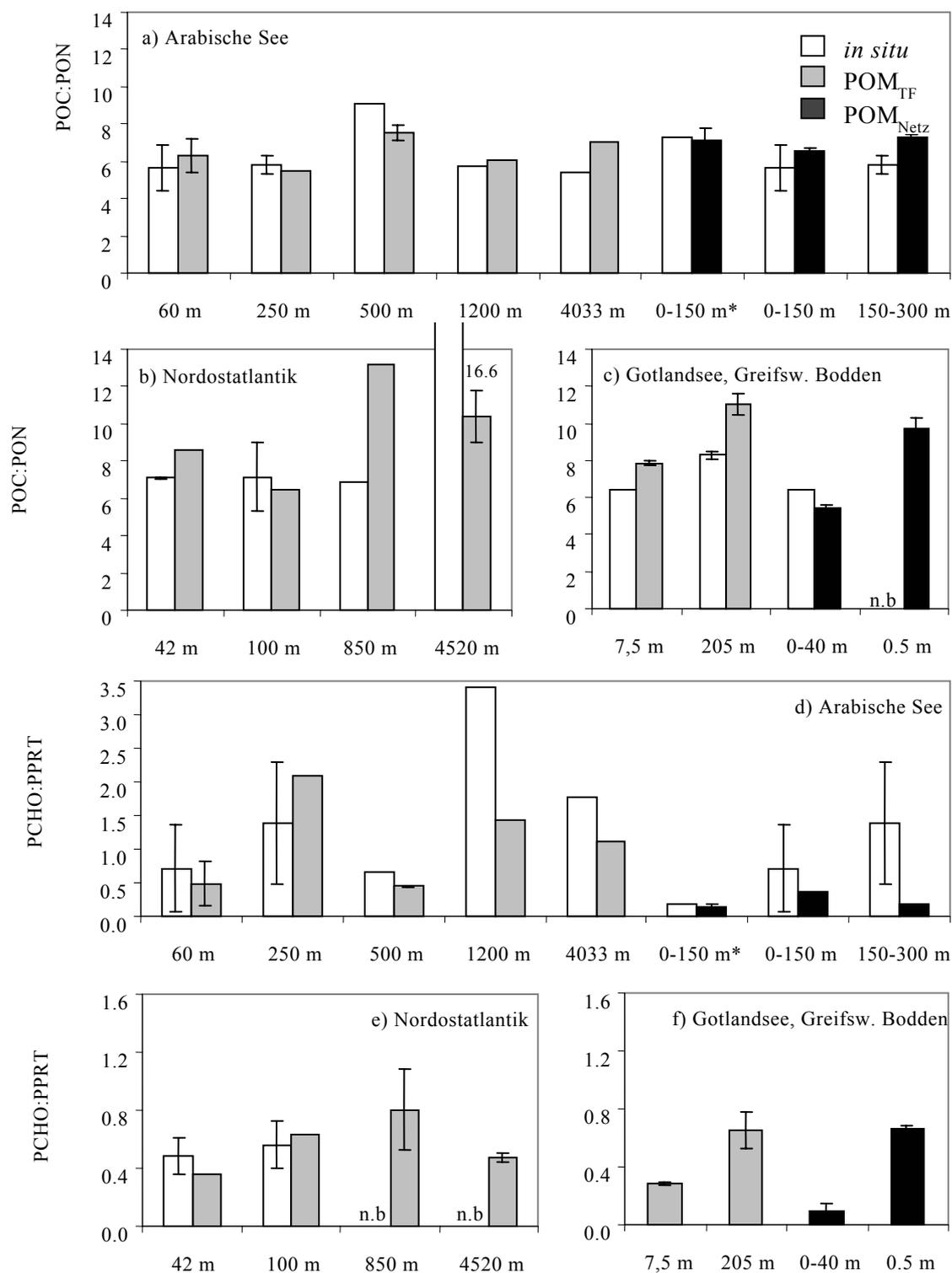


Abb. 5: POC:PON- (a-c) und PCHO:PPRT-Verhältnisse (d-f) der Partikelsuspensionen POM<sub>Netz</sub> und POM<sub>TF</sub> aus den verschiedenen Seegebieten zu Versuchsbeginn und im unbehandelten Meerwasser (*in situ*). Die Fehlerbalken bezeichnen die Standardabweichung bei 3-4 Parallelen oder die Spannweite bei 2 Parallelen. Bei Werten ohne Fehlerbalken handelt es sich um Einzelmessungen. n.b. = nicht bestimmt. Auch für f) liegen keine *in situ*-Werte vor. Siehe auch Legende von Abb. 3.

Fig. 5: POC:PON ratios (a-c) and PCHO:PPRT ratios (d-f) of the particle suspensions POM<sub>net</sub> and POM<sub>TF</sub> from the different study areas at the beginning of the experiments and in untreated sea water (*in situ*). Error bars indicate the standard deviation in case of 3-4 parallels or the range in case of 2 parallels. Values without error bars indicate singular measurements. n.b. = not determined. For f) no *in situ*-values are given, see also caption of Fig. 3.

POM<sub>TF</sub>-Ansätze aus 205 m Wassertiefe höher als in den entsprechenden Proben aus 7,5 m Tiefe (Abb. 5, T4).

Der Anteil des bakteriellen Kohlenstoffs am Gesamt-POC (% BOC) wies in der Arabischen See und im Nordostatlantik unterhalb der euphotischen Zone keine Unterschiede mit zunehmender Wassertiefe auf (Abb. 3). Der Unterschied zwischen der euphotischen Zone und den tiefen Wasserschichten war jedoch in allen untersuchten Seegebieten anders: % BOC war in der euphotischen Zone der Arabischen See deutlich höher als in der Tiefe, im Nordostatlantik in etwa gleich hoch wie in der Tiefe und in der Gotlandsee niedriger als in der Tiefe.

*Vergleich der Partikelsuspensionen POM<sub>Netz</sub> und POM<sub>TF</sub> miteinander und mit sedimentierten Partikeln (Sinkstoffe, Fluff)*

Die für die Untersuchungen dieser Studie hergestellten Partikelsuspensionen unterschieden sich hauptsächlich in der Größe der Partikel. POM<sub>Netz</sub> bestand aus einem großen Anteil auch makroskopisch sichtbarer Partikel, während POM<sub>TF</sub> vorwiegend kleinstes, nicht-sinkendes partikuläres Material enthielt (s. u.). Da die für sedimentierende Partikel (> 55 µm) gewählte Art der Anreicherung effektiver war als die für suspendierte Partikel, zeichneten sich die POM<sub>Netz</sub>-Ansätze gegenüber den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen mit einem deutlich höheren POC-Gehalt aus (T1-T4). Gleichzeitig war % BOC in den POM<sub>Netz</sub>-Ansätzen deutlich niedriger als in den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus der gleichen Wassertiefe, d. h. daß die gleiche Anzahl von Bakterien in den POM<sub>Netz</sub>-Ansätzen sehr viel mehr POM zu Verfügung hatte (Abb. 3). Die POC:PON-Verhältnisse lagen in beiden untersuchten Partikelsuspensionen zwischen 5 und 8, wobei keine Unterschiede zwischen POM<sub>Netz</sub> und POM<sub>TF</sub> zu erkennen waren (Abb. 5). Anders verhielt es sich mit den PCHO:PPRT-Verhältnissen. Da der Proteingehalt wegen des hohen Gehalts an Crustaceen, die durch das Sammeln mit dem Planktonnetz überproportional angereichert wurden, in den POM<sub>Netz</sub>-Ansätzen viel höher als in den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen war, sind die PCHO:PPRT-Verhältnisse in den POM<sub>Netz</sub>-Ansätzen deutlich niedriger. Im Hausexperiment waren dagegen keine Crustaceen, sondern vorwiegend Phytoplankton, enthalten, weshalb das PCHO:PPRT-Verhältnis des POM<sub>Netz</sub> des Hausexperiments relativ hoch war (Abb. 5, T1).

Zum Vergleich des POM<sub>Netz</sub> und POM<sub>TF</sub> mit Sinkstoffen und Fluff sollen die POC:PON- und BOC:POC- sowie die EEA-Verhältnisse der verschiedenen Partikelsuspensionen aus der Arabischen See herangezogen werden (Abb. 4, 6). Die POC:PON-Verhältnisse und % BOC von Sinkstoffen und Fluff waren saisonal und räumlich bedingt recht variabel und deckten den für POM<sub>Netz</sub> und POM<sub>TF</sub> ermittelten Bereich ab. Auch die Unterschiede in den EEA-Verhältnissen der POM<sub>Netz</sub>- und POM<sub>TF</sub> Ansätze, die durch die Anreicherung unterschiedlich beeinflusst wurden, blieben im Rahmen der natürlichen Variabilität (Abb. 5).

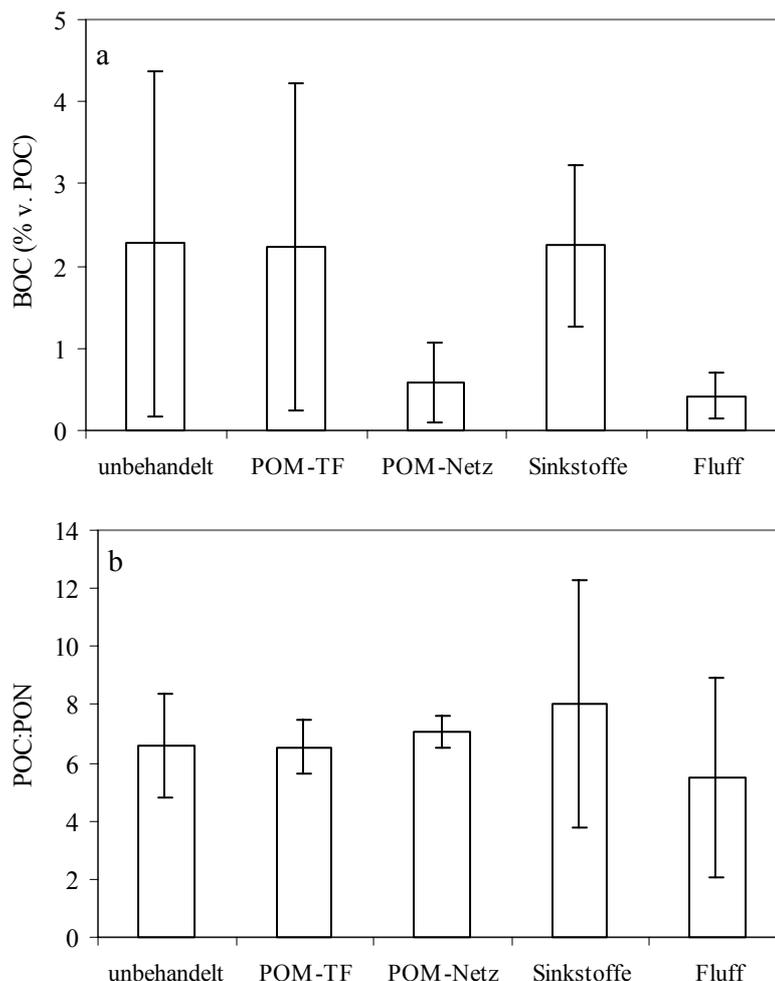


Abb. 6: Prozentualer Anteil des bakteriellen Kohlenstoffs (BOC) am Gesamt-POC (a) und POC:PON-Verhältnisse (b) in allen untersuchten Partikelsuspensionen aus der Arabischen See. Die Fehlerbalken in a) bezeichnen die Standardabweichungen von 19 (unbehandelt), 9 (TF), 14 (Netz) und 9 (Sinkstoffe) und 5 (Fluff) Proben, in b) von 5 (unbehandelt), 9 (TF), 3 (Netz) und 6 (Sinkstoffe) und beim Fluff die Spannweite von 2 Proben. Näheres zu den Stationen s. Tab. 1.

Fig. 6: Percentage of bacterial carbon (BOC) at total POC (a) and POC:PON ratios (b) in all examined particle suspensions from the Arabian Sea. Error bars indicate standard deviations of 19 (untreated), 9 ( $POM_{TF}$ ), 14 ( $POM_{Netz}$ ) and 9 (sinking matter) samples and range of 2 samples (fluff). For more informations to sampling stations see Tab. 1.

#### *Mikroskopische Eigenschaften der Partikelsuspensionen $POM_{TF}$ und $POM_{Netz}$*

Ergänzend zur qualitativen Beschaffenheit des  $POM_{Netz}$  und  $POM_{TF}$  sollen hier die Ergebnisse der mikroskopischen Untersuchungen der Partikelsuspensionen kurz skizziert werden. Bei  $POM_{Netz}$  aus der Arabischen See von Experiment 1 (M 33/1) handelte es sich um eine vorwiegend aus Algen (*Rhizosolenia* sp.) bestehende Partikelsuspension, die verschiedene Bacillario- und Dinophyceen, Radiolarien, leere Tintinnen-Gehäuse, einige kleinere Crustaceen sowie vereinzelt Chaetognathen enthielt. Das  $POM_{Netz}$  für die beiden Ansätze von Experiment 3 stammte ebenfalls aus der Arabischen See (SO 118), jedoch kamen in den Netzholts kaum Algen vor. Im  $POM_{Netz}$  aus 0-150 m Tiefe fanden sich einige Schalen von Bacillariophyceen und viele Crustaceen, während im  $POM_{Netz}$  aus 150-300 m wesentlich weniger Crustaceen und ansonsten nicht-identifizierbare Bruchstücke von organischem Material enthalten waren. Das  $POM_{Netz}$  aus der Gotlandsee für Experiment 8 enthielt von allen  $POM_{Netz}$ -Ansätzen die mei-

sten Crustaceen, viele Cyanobakterien (*Aphanizomenon flos-aquae*) und einzellige Algen (*Dinobryon sp.*, *Peridinium sp.*). Für das Hausexperiment wurde das POM<sub>Netz</sub> mit einem Phytoplanktonnetz gewonnen und mit Ultraschall homogenisiert. Dementsprechend bestand es hauptsächlich aus Bruchstücken verschiedener Bacillario- und Chlorophyceen. Da kein chitinoses Zooplankton enthalten war, ähnelte die Zusammensetzung der der POM<sub>TF</sub>-Ansätze (s. u.). Die Epifluoreszenzmikroskopie zeigte zudem, daß alle POM<sub>Netz</sub>-Ansätze nicht-identifizierbaren Debris und Aggregate unterschiedlicher Größe enthielten.

Der für Experiment 2 hergestellte POM<sub>TF</sub>-Ansatz aus 60 m Tiefe der Arabischen See enthielt hauptsächlich Algen der Gattung *Nitzschia* und viele Ciliaten, außerdem leere Gehäuse von Tintinnen, eine Bacillariophyceen-Art und Detritus. Die Epifluoreszenzmikroskopie zeigte, daß in allen POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus der euphotischen Zone mit Bakterien besiedelte Aggregate unterschiedlicher Größe vorkamen. Auch autofluoreszierende Zellen, z. B. *Synechococcus*, wurden vornehmlich in Wasser aus der euphotischen Zone und in den 205 m-Ansätzen aus der Gotlandsee beobachtet.

### 3.1.2 Charakteristischer Verlauf der untersuchten Variablen während der Inkubation

Die Untersuchung des Abbaus von partikulärem organischen Material in Mikrokosmos-Experimenten zeigte trotz unterschiedlicher Ausgangsbedingungen bestimmte charakteristische Phänomene - insbesondere bei der Inkubation von frischem POM aus der euphotischen Zone -, die unabhängig von der Art der Anreicherung des partikulären Materials (suspendiertes (POM<sub>TF</sub>) oder sinkendes (POM<sub>Netz</sub>) und unabhängig von der Herkunft (Seegebiete) in den meisten Ansätzen in mehr oder weniger starker Ausprägung zu beobachten waren. Aufgrund dieser Charakteristika in den zeitlichen Verläufen wurden drei Phasen definiert, die in diesem

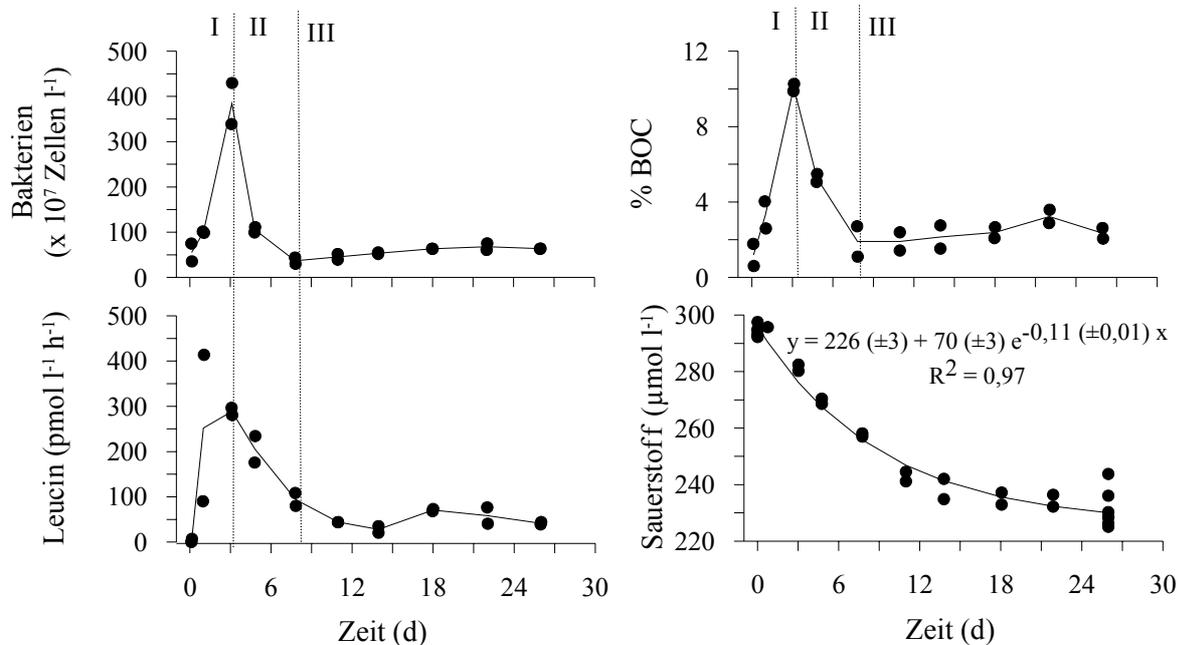


Abb. 7: Hausexperiment. Zeitliche Verläufe der Bakterienzellzahlen, % BOC, Leucininkorporationsraten und Sauerstoffkonzentrationen (inkl. angepaßter exponentieller Kurvengleichung).

Fig. 7: Hausexperiment. Changes of bacterial numbers, % BOC, leucine incorporation rates and oxygen concentrations (incl. exponential fit) with time.

Kapitel durch die untersuchten Variablen des Hausexperiments, in dem POM aus der euphotischen Zone bei *in situ*-Temperatur, Atmosphärendruck und unter oxischen Bedingungen inkubiert wurde, repräsentativ beschrieben werden sollen (Abb. 7-9). Anschließend werden die zeitlichen Verläufe in den anderen Experimenten im Hinblick auf Übereinstimmungen mit und Abweichungen von dem Hausexperiment beschrieben und diese tabellarisch zusammengefaßt (Tab. 4). Zuletzt wird auch der Einfluß der verschiedenen Faktoren (Temperatur, Druck, Sauerstoffgehalt und Herkunft des POM aus unterschiedlichen Wassertiefen) auf die Verläufe der untersuchten Variablen kurz geschildert.

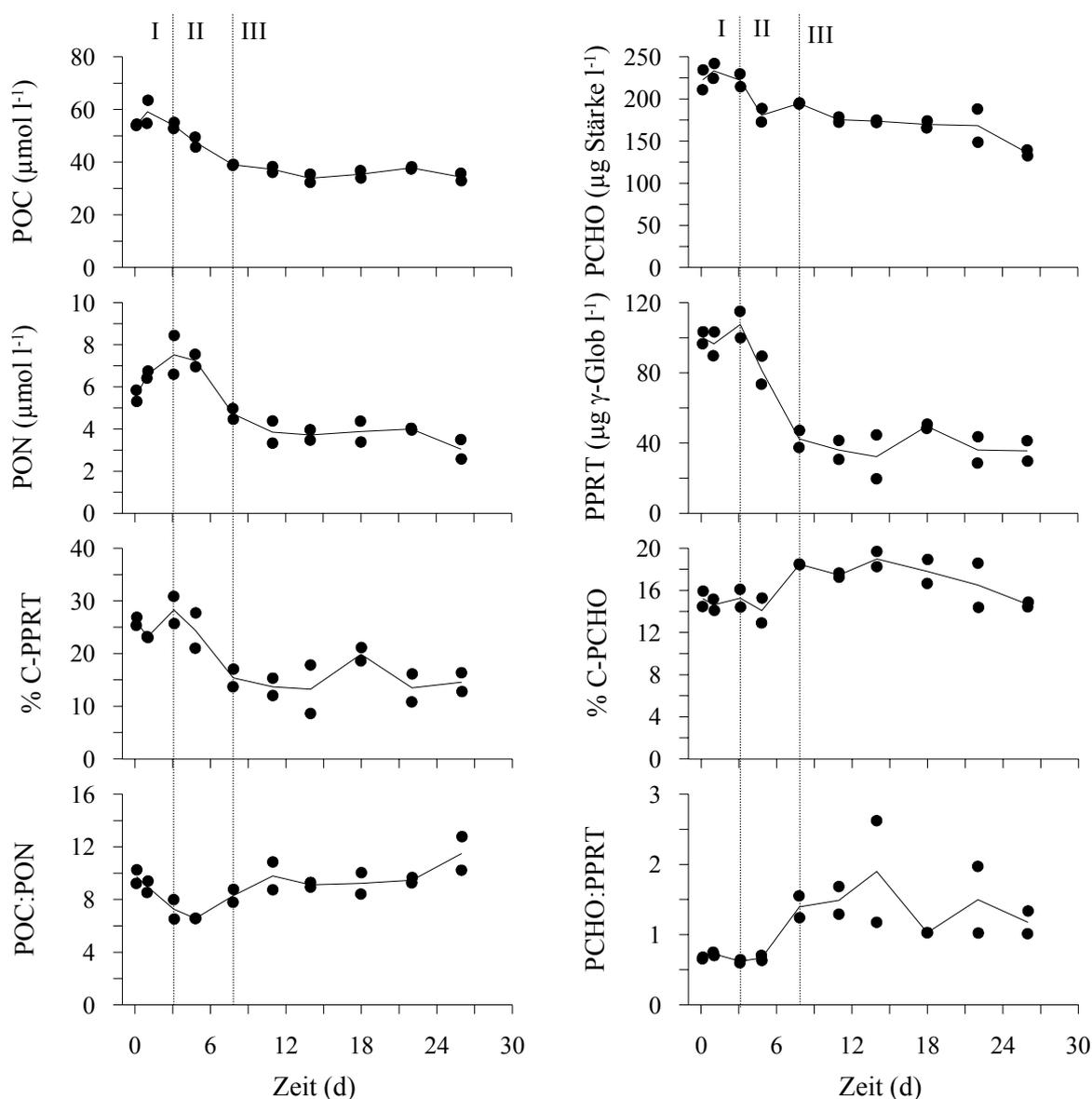


Abb. 8: Hausexperiment. Zeitliche Verläufe der Konzentrationen des partikulären Kohlen- und Stickstoffs, der Proteine und Kohlenhydrate, der prozentualen Anteile des Protein- und Kohlenhydratkohlenstoffs am POC sowie der POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse.

Fig. 8: Hausexperiment. Changes of particulate organic carbon and nitrogen concentrations, protein and carbohydrate concentrations, percentage of protein and carbohydrate carbon of total POC, POC:PON ratios and PCHO:PPRT ratios with time.

### Hausexperiment—Phase I: Zunahme der Bakterienzahlen

In Phase I war eine Zunahme der Bakterien von  $5,5 \times 10^5$  auf  $3,8 \times 10^6$  Zellen  $\text{ml}^{-1}$ , d. h. um das 7fache, innerhalb der ersten 3 Tage (75 h) zu beobachten (Abb. 7). Im gleichen Zeitraum

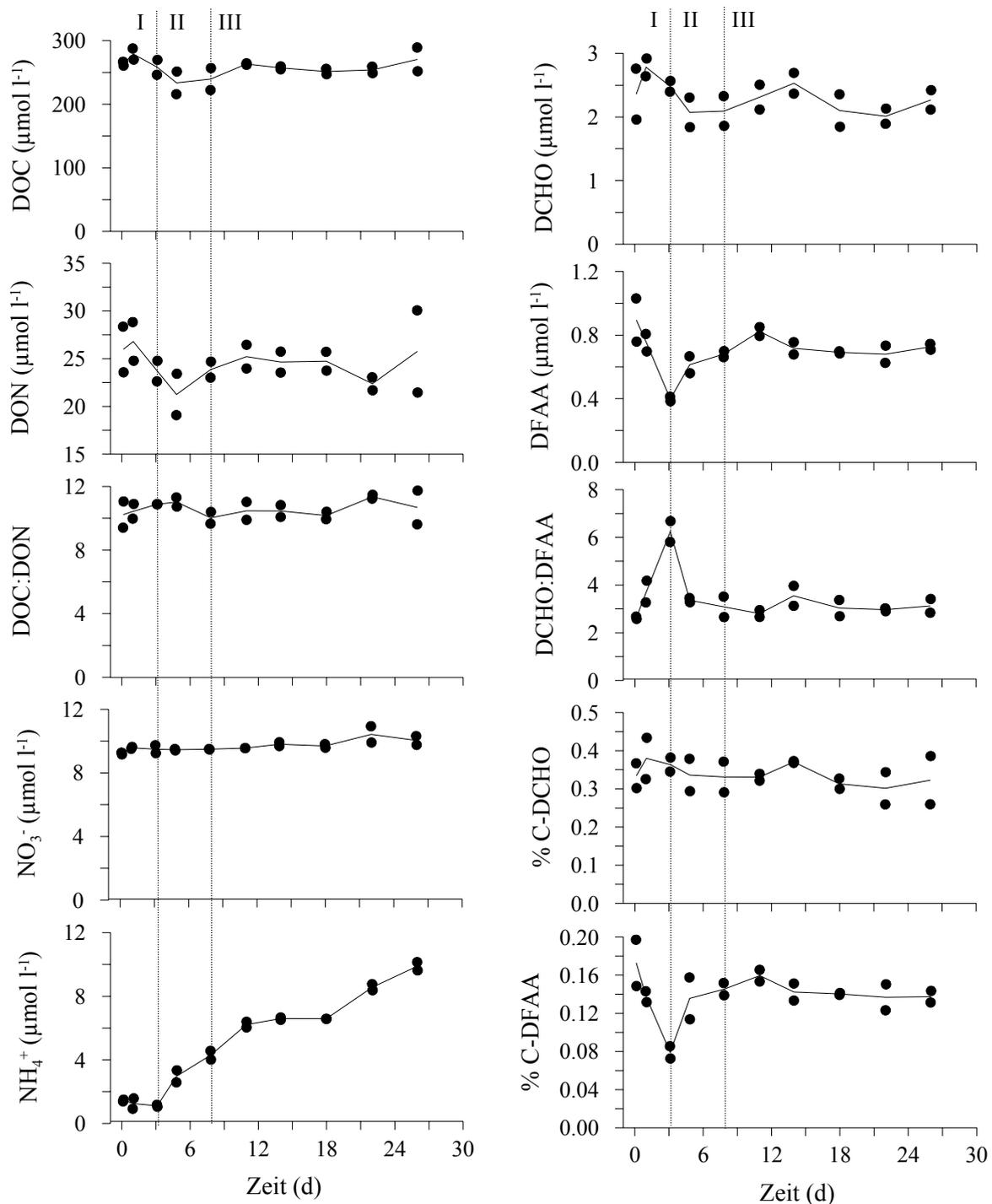


Abb. 9: Hausexperiment. Zeitliche Verläufe der Konzentrationen des gelösten Kohlen- und Stickstoffs, der Aminosäuren und Monosaccharide, der DOC:DON- und DCHO:DFAA-Verhältnisse, der prozentualen Anteile des Aminosäure- und Monosaccharidkohlenstoffs am DOC (% C-DFAA, % C-DCHO) sowie des Ammoniums und des Nitrats.

Fig. 9: Hausexperiment. Changes of concentrations of dissolved organic carbon and nitrogen, amino acid and monosaccharide, ammonia and nitrate as well as changes of DOC:DON ratios, DCHO:DFAA ratios and percentage of amino acid and monosaccharide carbon of total DOC with time.

nahm die Leucininkorporationsrate (Leu) von 3,5 auf 289 pmol l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, d. h. um das 82fache, zu. Daraus kann man folgern, daß die Leu-Zunahme in den ersten 3 Tagen nicht allein auf die Bakterienvermehrung zurückzuführen war, sondern daß die zellspezifische Leucininkorporationsrate (Leu<sub>z</sub>) ebenfalls zugenommen haben muß. Dies spiegelte sich in der Zunahme von Leu<sub>z</sub> um mehr als das 10fache wider.

Die POC- und PON-Konzentrationen stiegen in Phase I um etwa 9 % an, die Konzentrationen der partikulären Proteine (PPRT) und Kohlenhydrate (PCHO) um rund 5 % bzw. 7 % (Abb. 8). Die Zunahmen der Bakterien- und der POC-Konzentration wurden auf Kohlenstoffebene miteinander verglichen, um abzuschätzen, ob der POC-Anstieg durch die Zunahme der bakteriellen Biomasse verursacht worden sein kann. Die Bakterienzellzahlen nahmen in den ersten 24 h von 5,5 x 10<sup>5</sup> auf 1,0 x 10<sup>6</sup> Zellen ml<sup>-1</sup> zu. Rechnet man diese in bakteriellen organischen Kohlenstoff um (BOC, Kap. 2.4), erhält man eine Kohlenstoffzunahme von 1,3 µmol l<sup>-1</sup>. In diesem Zeitraum nahm POC um 5 µmol l<sup>-1</sup> zu. Somit machte die BOC-Zunahme 26 % der beobachteten POC-Zunahme aus. Gleichzeitig nahm auch der Anteil des bakteriellen Kohlenstoffs am Gesamt-POC (% BOC) um das 8,5fache zu (Abb. 7). Der Anstieg der bakteriellen Biomasse und von % BOC schlug sich in einer Erniedrigung des POC:PON-Verhältnisses nieder. Die PCHO:PPRT-Verhältnisse veränderten sich in Phase I nicht. Die Maxima der Bakterienzellzahlen und der partikulären Bestandteile fielen mit minimalen POC:PON-Verhältnissen zusammen und stellen den Übergang zu Phase II dar.

Von den gelösten Bestandteilen nahmen die DOC-, DON-, DCHO- und DFAA-Konzentrationen in der ersten Phase unterschiedlich stark ab (Abb. 9). Dabei war bei den DOC:DON-Verhältnissen keine Änderung festzustellen, doch die relativ starke Abnahme der DFAA-Konzentrationen um mehr als die Hälfte führte zu einem ausgeprägten Maximum der DCHO:DFAA-Verhältnisse und einem Minimum von % C-DFAA am Ende dieser Phase. Nitrat und Ammonium blieben in den ersten Versuchstagen konstant. Die Sauerstoffkonzentrationen nahmen exponentiell ab (Abb. 7).

#### *Hausexperiment—Phase II: Abnahme der Bakterienzellzahlen*

Phase II erstreckte sich in diesem Experiment vom 3. bis zum 8. Tag der Inkubation und war durch eine Abnahme der Bakterien um das 10fache gekennzeichnet (Abb. 7). Auch Leu reduzierte sich auf ein Drittel der am 3. Tag gemessenen maximalen Rate. Die POC- und PON-Konzentrationen nahmen um etwa 34 bzw. 37 % ab, die PCHO und PPRT-Konzentrationen um etwa 16 bzw. 60 % (Abb. 8). Dabei war sowohl bei den POC:PON und PCHO:PPRT-Verhältnissen ein Anstieg zu verzeichnen sowie eine Abnahme von % CPPRT um 46 % als auch eine Zunahme von % C-PCHO um 21 %. % BOC wurde um das 5fache reduziert.

Die Konzentrationen der gelösten Bestandteile nahmen in dieser Phase weiterhin etwas ab und erreichten ein Minimum in der Mitte der 2. Phase, d. h. diese Konzentrationsänderungen fanden etwas versetzt zu den hier anhand des Bakterien- und POC-Verlaufs definierten Phasen statt: DOC, DON und DCHO nahmen um 16, 21 bzw. 25 % ab, während die Bakterien und POC eine maximale Konzentration erreichten, und begannen wieder leicht anzusteigen, während die Bakterien, POC etc. noch im Abnehmen begriffen waren (Abb. 9). Die DFAA-Konzentration verlief entgegengesetzt der der partikulären Bestandteile und verdoppelte sich fast innerhalb dieser 5 Tage. Entsprechend stieg % DFAA an und das DCHO:DFAA-Verhältnis nahm wieder ab. Das DOC:DON-Verhältnis änderte sich auch in dieser Phase nicht. Auch die Nitratkonzentrationen blieben gleich, während sich der Ammoniumgehalt fast vervierfachte.

Die Abnahme der Sauerstoffkonzentrationen verlangsamte sich in dieser Phase entsprechend dem exponentiellen Verlauf.

*Hausexperiment—Phase III: Konstante Bakterienzellzahlen*

In Phase III (8.-26. Tag) pendelten sich die Bakterienzellzahlen, % BOC, Leu und Leu<sub>z</sub> auf einem Niveau etwas höher als der Anfangswert ein (Abb. 7). Die Konzentrationen der partikulären Bestandteile und ihrer Verhältnisse zueinander setzten den Trend aus Phase II entweder noch fort, wenn auch wesentlich langsamer als in Phase II, oder blieben bis zum Versuchsende mehr oder weniger konstant. Im Hausexperiment war dabei eine weitere Zunahme des POC:PON-Verhältnisses zu beobachten, jedoch kein weiterer Anstieg des PCHO:PPRT-Verhältnisses. Dennoch war das PCHO:PPRT-Verhältnis zu Versuchsende mehr als doppelt so hoch wie zu Beginn. Die gelösten organischen Bestandteile sowie Nitrat änderten sich in dieser Phase nicht. Damit hat sich die Nitratkonzentration unabhängig von den Veränderungen der gelösten und partikulären organischen Substanzen während der gesamten Inkubationszeit nicht geändert. Die Ammoniumkonzentration dagegen stieg in dieser Phase weiter an und hat sich insgesamt in den Phasen II und III verneunfacht (Abb. 9). Die Sauerstoffzehrungsrate nahm weiterhin ab.

*Phasen I bis III in den Ansätzen mit POM aus der euphotischen Zone der Experimente 1-10*

In diesem Unterkapitel werden die zeitlichen Verläufe der untersuchten Variablen in den Experimenten 1 bis 10 mit POM<sub>Netz</sub>- und POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus der euphotischen Zone im Hinblick auf Übereinstimmungen und Unterschiede zum Hausexperiment analysiert (Tab. 3, 4; Die Experimente 4 und 5 sind in dieser Tabelle nicht aufgeführt, da in diesen POM<sub>TF</sub> aus dem Meso- und Bathypelagial untersucht wurde). Für die dazugehörigen Abbildungen sei wegen der Vielzahl der Experimente auf die Abbildungen A1- A11 im Anhang und die schematische Darstellung (Abb. 10) verwiesen.

In den Experimenten 1 bis 10 wiesen die Ansätze mit POM aus der euphotischen Zone, die bei *in situ*-Temperatur, Atmosphärendruck und unter oxischen Bedingungen inkubiert wurden (Kontrollansätze), viele Übereinstimmungen mit den zeitlichen Veränderungen der untersuchten Variablen im Hausexperiment auf (Tab. 4). In allen Ansätzen war zwischen Phase I und II das charakteristische Maximum der Bakterienzahlen, der Leu und Leu<sub>z</sub> sowie der partikulären Bestandteile POC, PON und oft auch PPRT zu finden. In den meisten dieser Ansätze wurden außer Leu auch TdR und EEA sowie die entsprechenden zellspezifischen Raten bestimmt, deren zeitlicher Verlauf dem von Leu und der Bakterienzellzahlen entsprach. PCHO folgte in den Ansätzen aus der Gotlandsee (Exp. 8 und 9; A8-1, A9-1) wie im Hausexperiment dem Verlauf der anderen partikulären Bestandteile, war in den übrigen Experimenten jedoch größeren Schwankungen unterlegen. Mit den Maxima der partikulären Bestandteile fielen die minimalen POC:PON-Verhältnisse zusammen, d. h. in allen Ansätzen waren die Phasen II und III durch zunehmende POC:PON-Verhältnisse charakterisiert. In manchen Ansätzen war jedoch entweder die Abnahme in Phase I (Exp. 7, 9, 10; A7-1, A9-1, A10-1) oder die Zunahme in Phase II nicht so deutlich (Exp. 1, A1-1). Der Übergang von Phase I zu Phase II fand meistens in den ersten 2 Tagen (12-48 h) statt (A1-A10). Eine Ausnahme bildete der Ansatz aus 42 m Wassertiefe des Nordostatlantiks von Experiment 6, in dem maximale Bakterien- sowie POC- und PON-Konzentrationen erst nach 76 h bzw. 148 h (3-6 Tagen) erreicht wurden und der PPRT-Verlauf nicht dem des POC folgte (A6-1).

Tab. 4: Charakteristische qualitative Änderungen der zeitlichen Verläufe bei der Inkubation von POM aus der euphotischen Zone bei *in situ*-Temperaturen, Atmosphärendruck und unter oxischen Bedingungen in den Experimenten 1-10 (Tab. 3) im Vergleich zum Hausexperiment. In Klammern sind die entsprechenden Phasen angegeben (s. Kap. 3.1.2). Die zeitlichen Verläufe sind in den Abb. 7-9 und A1-A10 im Anhang zu finden. +/- = Übereinstimmung vorhanden/nicht vorhanden, n.b. = nicht bestimmt.

Tab. 4: Characteristic qualitative changes of the variables with time when incubating POM from the euphotic zone at *in situ* temperatures, atmospheric pressure and under oxic conditions in the experiments 1-10 (Tab. 3) in comparison to the Hausexperiment. In brackets the respective phases are indicated (see Chapter 3.1.2). The time courses of each experiment can be found in Fig. 7-9 and in A1-A10 in the appendix. +/- = correspondence given/not given, n.b. = not determined.

Experimente	Haus	1	2	3	6	7, 10 <sup>1)</sup>	8	9
Probennahmetiefe (m)	0,5	0-150	60	0-150	42	60	0-40	7,5
Abbildungsnummer, Anhang	7-9	A1	A2	A3	A6	A7, A10	A8	A9
<i>Bakterielle Variablen:</i>								
BZZ-Maximum (I, II)	+	+	+	+	+	+	+	+
TdR, Leu, EEA-Maximum (I, II)	+	+	+	+	+	+	+	+
% BOC-Maximum (I, II)	+	+	-	+	-	-	+	+
<i>POM:</i>								
POC- und PON-Maximum (I, II)	+	+	+	+	+	+	+	+
POC:PON-Abnahme (I)	+	+	+	+	+	-	-	-
POC:PON-Zunahme (II, III)	+	-	+	+	+	+	+	+
PCHO:PPRT-Zunahme (II, III)	+	+	+	+	-	+	-	-
PPRT $\approx$ POC-Verlauf (I-III)	+	+	+	+	-	+	+	+
PCHO $\approx$ POC-Verlauf (I-III)	+	-	-	-	-	-	+	+
% C-PPRT-Abnahme (II, III)	+	-	-	-	-	-	-	-
% C-PCHO-Zunahme (II, III)	+	+	-	+	-	+	-	-
<i>DOM:</i>								
DOC-Abnahme (I, II)	+	n.b.	-	+	+	-	n.b.	n.b.
DON-Abnahme (I, II)	+	n.b.	-	n.b.	+	-	n.b.	n.b.
DCHO-Abnahme (I, II)	+	n.b.	+	+	-	+	n.b.	n.b.
DFAA-Minimum (I, II)	+	n.b.	-	+	-	+	n.b.	n.b.
DCHO:DFAA-Maximum (I, II)	+	n.b.	-	+	-	+	n.b.	n.b.
<i>Nährstoffe und Sauerstoff:</i>								
NH <sub>4</sub> <sup>+</sup> -Zunahme (II, III)	+	n.b.	-	+	+	+	+	+
NO <sub>3</sub> <sup>-</sup> -Konstanz (I-III)	+	n.b.	+	+	+	-	+	+
exponentielle O <sub>2</sub> -Abnahme (I-III)	+	n.b.	+	+	+	-	+	+

<sup>1)</sup>Die POM-Ansätze der Experimente 7 und 10 aus der euphotischen Zone der Arabischen See wurden nicht bei *in situ*-Temperatur, sondern bei 15°C inkubiert.

Der bakterielle Anteil am Gesamt-POC (% BOC) sowie die zellspezifischen TdR, Leu und EEA nahmen in Phase I zu, d. h. sie änderten sich in den meisten Ansätzen parallel zu den Verläufen der Bakterienzellzahlen und der POC-Konzentration (Tab. 4). Die Zunahmen der PCHO:PPRT-Verhältnisse und von % C-PCHO in der zweiten und dritten Phase waren auch in Ansätzen aus der Arabischen See gut zu erkennen (Exp. 1, 3, 7 und 10), in den übrigen An-

sätzen aufgrund der PCHO-Schwankungen jedoch nicht (A1-A3, A7 und A10). Die Abnahme von % C-PPRT in den Phasen II und III war im Hausexperiment besonders deutlich (Abb. 7), in den anderen Ansätzen blieb sie während der Inkubation im wesentlichen unverändert. Auf die Darstellung von % C-PCHO und % C-PPRT wurde deshalb in den Abbildungen im Anhang verzichtet.

Die gemeinsamen qualitativen Änderungen der gelösten organischen Komponenten DOC, DON, DCHO und DFAA, die im Hausexperiment beobachtet wurden, waren auch in Experiment 3 und 6 wiederzufinden. So nahmen in diesen die DOC-Konzentrationen, in Experiment 6 auch die DON-Konzentrationen innerhalb von Phase I und II ab (A3-2, A6-2). Die DFAA-Konzentrationen erreichten in den Experimenten 3, 7 und 10 innerhalb der ersten Inkubationstage einen minimalen Wert und nahmen danach wieder zu (A3-2, A7-2, A10-2). Mit dem DFAA-Minimum ging ein DFAA:DCHO-Maximum am Übergang von Phase I zu Phase II einher. Im Experiment 2 begannen die DFAA-Konzentrationen dagegen vom ersten Meßtag an anzusteigen und nahmen in den 4 Wochen der Inkubation von 200 auf 400  $\mu\text{M}$  kontinuierlich zu (und auch der prozentuale Anteil des Aminosäurekohlenstoffs am DOC (% C-DFAA) nahm wie im Hausexperiment leicht zu). Im Gegensatz dazu nahmen die DCHO-Konzentrationen in vielen Experimenten während der gesamten Inkubationszeit ab.

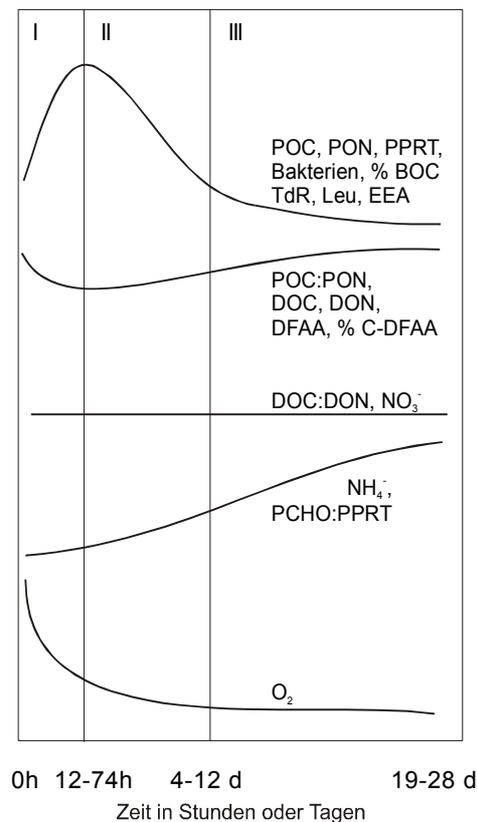


Abb. 10: Schematische Darstellung der charakteristischen zeitlichen Verläufe von gemessenen Variablen mit eindeutigen Trends. Siehe auch Tab. 4.

Fig. 10: Schematic representation of the characteristic time courses of the measured variables with clear trends. See also Tab. 4.

Da die Änderungen der DOC- und DON-Konzentrationen in vielen Ansätzen weitgehend konstant blieben oder eine leicht abnehmende Tendenz aufwiesen, war % C-DFAA generell dann am niedrigsten und das DCHO:DFAA-Verhältnis maximal, wenn ein Minimum in den DFAA-Konzentrationen auftrat. % C-DCHO folgte im Verlauf in etwa den DCHO-Konzentrationen. Meistens waren jedoch bei den prozentualen Anteilen des Monosaccharid oder Aminosäurekohlenstoffs am Gesamt-DOC (% C-DCHO, % C-DFAA) auch keine deutlichen Trends zu erkennen, weshalb auf die Darstellung dieser Größen im Anhang ebenfalls verzichtet wurde. Im Gegensatz dazu waren die über den gesamten Versuchszeitraum konstanten Nitrat-, die Zunahme der Ammonium- und die exponentielle Abnahme der Sauerstoffkonzentrationen im Hausexperiment repräsentativ für die meisten Versuchsansätze (Tab. 4).

#### *Einfluß von Temperatur, Druck, Sauerstoff und POM-Qualität auf die zeitlichen Verläufe*

Die Erniedrigung der Temperatur, die Erhöhung des Drucks, der Ausschluß des Sauerstoffs und die unterschiedliche POM-Qualität wirkten sich in den jeweiligen Experimenten im Vergleich zu den Kontrollansätzen ähnlich aus, was beispielhaft anhand des Verlaufs der Bakterienzahlen erläutert werden soll: (1) In den manipulierten Ansätzen war entweder das BZZ-Maximum am Ende der ersten Phase geringer als unter Kontrollbedingungen und entsprechend die Abnahme in der zweiten Phase (2) oder das BZZ-Maximum wurde später erreicht, d. h. die Dauer der ersten Phase wurde verlängert, und war dabei niedriger oder genauso hoch (selten höher) als im Kontrollansatz. In beiden Fällen war die BZZ-Zunahme im Vergleich zum Kontrollansatz am Ende der ersten Phase geringer. Diese Beobachtungen wurden gleichermaßen für die anderen bakteriellen Variablen, die Bestandteile des POM und DOM (inkl. der POC:PON-, PCHO:PPRT- und DOC:DON-Verhältnisse etc.) sowie für die Nährstoffe und den Sauerstoffgehalt gemacht. Das bedeutet, daß durch die Erniedrigung der Temperatur oder der Sauerstoffkonzentration die Erhöhung des Drucks oder die Verwendung von POM aus tieferen Wasserschichten die charakteristischen Verläufe nicht grundlegend verändert wurden. Die ausgeprägten Hochs und Tiefs, wie sie in den Kontrollansätzen zu beobachten waren, wurden lediglich abgeschwächt und waren unter extremen Bedingungen (Temperatur von 2°C, Druck bei  $350 \times 10^5$  Pa, Anoxie oder POM aus Meso- und Bathypelagial) nicht mehr zu erkennen.

Die quantitativen Änderungen zeigten im Falle der bakteriellen Variablen in allen Experimenten eine proportionale Abhängigkeit z. B. von der Temperatur. Bei den chemischen Bestandteilen waren die Änderungen in den manipulierten Ansätzen jedoch lediglich geringer als im Kontrollansatz (Exp. 3, 8 und 9) und unterschieden sich oftmals nicht voneinander, wenn mehr als ein manipulierter Ansatz vorhanden war (s. Exp. 1, 2, 4 und 5 zum Temperatureinfluß). Der Ammoniumgehalt nahm in den manipulierten Ansätzen kaum oder gar nicht zu und die Sauerstoffkonzentration nahm entweder linear ab oder veränderte sich nicht (s. ebenfalls Exp. 1, 2, 4 und 5 oder Exp. 6 und 7 zur POM-Qualität).

#### **3.1.3 Auswertung der zeitlichen Verläufe**

Die Ähnlichkeit der zeitlichen Verläufe der untersuchten Variablen in allen Experimenten machte zwei Dinge deutlich: 1) Die bakteriellen Variablen (BZZ, TdR, Leu, EEA) zeigten kurzfristige Veränderungen innerhalb der ersten 12-48 h (Phase I), die in Abhängigkeit von den Einflußgrößen Temperatur, Druck, Sauerstoffkonzentration und POM-Qualität deutliche Unterschiede aufwiesen. Ebenso wurde die Zunahme der partikulären Bestandteile POC, PON und oft auch PPRT durch diese Faktoren beeinflusst. Deshalb wurde deren direkter Einfluß auf

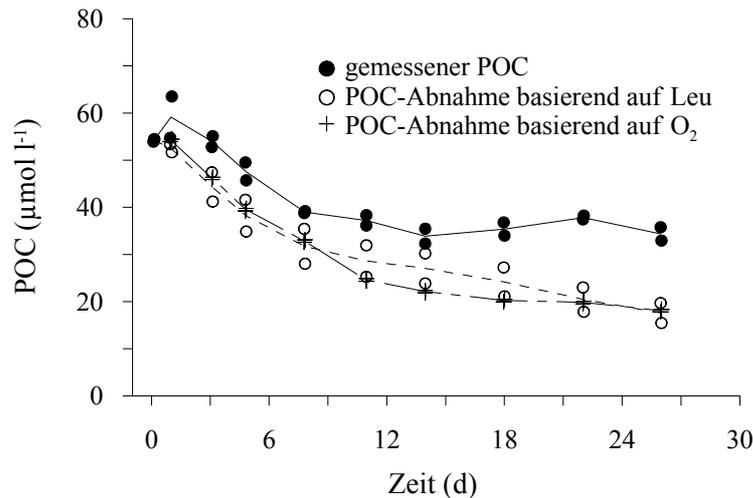


Abb. 11: Hausexperiment. Vergleich der tatsächlichen POC-Abnahme mit der aus der Leucininkorporationsrate und der Sauerstoffzehrung berechneten Kohlenstoffabnahme. Einzelheiten s. Kap. 3.1.3.

Fig. 11: Hausexperiment. Comparison between the measured decrease of POC and the POC decrease calculated from leucine incorporation rates and oxygen consumption. For detailed informations see Chapter 3.1.3.

die bakterielle Sekundärproduktion (BZZ, TdR, Leu und EEA) in den ersten 1-2 Tagen, d. h. in der Wachstumsphase der Bakterien zu Beginn jedes Experiments, gemessen und diese Variablen am Ende von Phase I miteinander verglichen. 2) Die Abnahme der Konzentrationen der partikulären Bestandteile und die damit einhergehenden relativen Änderungen in den chemischen Komponenten waren erst im weiteren Verlauf der Experimente, nach 3-4 Wochen (d. h. in den Phasen II und III), deutlich zu erkennen. Die Variabilität der Konzentrationen bei den meisten partikulären und gelösten Bestandteilen, insbesondere in den manipulierten Ansätzen mit niedrigen POC-Konzentrationen, führte dazu, daß der Einfluß der Temperatur, des Drucks oder des Sauerstoffgehalts nicht an den langfristigen Veränderungen dieser Variablen untersucht werden konnte. Deshalb wurde der aus den Sauerstoffzehrungsraten und den bakteriellen Umsatzraten TdR und Leu berechnete Kohlenstoffbedarf während der gesamten Inkubationszeit (3-4 Wochen) mit den gemessenen Änderungen der POC- und DOC-Konzentrationen verglichen. Zudem wurden die Veränderungen der POM-Zusammensetzung (POC:PON, PCHO:PPRT) verfolgt. Der Einfluß von Temperatur, Druck und Sauerstoff sowie von POM-Qualität auf den Partikelabbau wurde in den Experimenten 1 bis 10 somit einerseits im Hinblick auf kurzfristige physiologische Reaktionen auf Umweltveränderungen und andererseits auf langfristigen Partikelabbau und chemische Veränderungen unter verschiedenen Umweltbedingungen untersucht (Kap. 3.2). Am Beispiel des Hausexperiments sollen die den langfristigen Änderungen zugrundeliegenden Berechnungen beschrieben werden. Hierbei konnten nur BZZ und Leu betrachtet werden, in den Experimenten 1 bis 10 wurden die TdR-Messungen, die sich im Verlauf ähnlich wie BZZ und Leu verhielten, in die Betrachtung mit einbezogen (Kap. 3.2).

Ein sicherer Indikator für den Verbrauch von reduzierten Kohlenstoffverbindungen ist die Sauerstoffzehrung. Dieser Verbrauch konnte unter der Annahme einer Wachstumseffizienz von 30 % mit der Abnahme der POC- und evtl. DOC-Konzentrationen in Phase II und III verglichen werden (Kap. 2.6). In der 25tägigen Inkubationszeit wurden  $53 \mu\text{mol C l}^{-1}$  veratmet. Davon wurden 30 % in Biomasse festgelegt, die anderen 70 % (entsprechen  $37 \mu\text{mol C l}^{-1}$ )

gingen in Form von  $\text{CO}_2$  dem partikulären und/oder dem gelösten Kohlenstoffpool verloren. Der aus den Leucininkorporationsraten berechnete Kohlenstoffbedarf betrug in den 25 Tagen  $49 \mu\text{mol C l}^{-1}$ , d. h.  $34 \mu\text{mol C l}^{-1}$  gingen dem organischen Kohlenstoffpool verloren. Da nicht bestimmt werden kann, aus welchem Pool der Kohlenstoff geliefert wurde, soll der auf der Sauerstoffzehrung basierende Kohlenstoffbedarf mit dem gesamten organischen Kohlenstoffgehalt (TOC) verglichen werden.

Bei einer Ausgangskonzentration von DOC  $264 \mu\text{mol C l}^{-1}$ , von POC  $54 \mu\text{mol C l}^{-1}$  und somit von TOC  $318 \mu\text{mol C l}^{-1}$  steht fest, daß für die  $\text{O}_2$ -Zehrung genügend Kohlenstoff – in welcher Form auch immer – vorhanden war. Die POC-Konzentration hat in den 25 Tagen nur um  $25 \mu\text{mol C l}^{-1}$  abgenommen, also muß auch ein Teil des veratmeten Kohlenstoffs aus dem DOC gekommen sein. DOC hat ungefähr um  $8 \mu\text{mol C l}^{-1}$  abgenommen. Das summiert sich auf insgesamt  $33 \mu\text{mol C l}^{-1}$ , um die sich die TOC-Konzentration verringert hat. In diesem Experiment stimmen der auf Sauerstoff und Leu basierende Kohlenstoffverbrauch mit dem tatsächlich in den Phasen II und III verschwundenen Kohlenstoff gut überein (Tab. 10, Abb. 11).

## 3.2 Einfluß verschiedener Umweltfaktoren

### 3.2.1 Temperatur

Den Experimenten zum Einfluß der Temperatur auf die bakteriellen Umsatzprozesse lagen verschiedene Herangehensweisen zugrunde. In den Experimenten 1a und 3 wurde frisches partikuläres Material aus der euphotischen Zone ( $\text{POM}_{\text{Netz}}$ ) bei *in situ*- und niedrigeren Temperaturen inkubiert. Damit sollte das Abnehmen der Temperatur beim Sinken der Partikel in tiefere Wasserschichten simuliert werden. Zum Vergleich wurde in Experiment 2 der Einfluß der Temperatur auf die Umsatzprozesse auf suspendiertem Material ( $\text{POM}_{\text{TF}}$ ) aus der euphotischen Zone untersucht. Umgekehrt wurde in den Experimenten 3, 4 und 5 diese Untersuchung mit Partikeln aus tiefen Wasserschichten durchgeführt und getestet, ob die dort vorherrschenden niedrigen bakteriellen Aktivitäten allein durch die niedrige Temperatur erklärt werden können. Hierzu wurde  $\text{POM}_{\text{Netz}}$  von direkt unterhalb der euphotischen Zone (Exp. 3) bzw.  $\text{POM}_{\text{TF}}$  aus dem Meso- und Bathypelagial bei *in situ*-Temperaturen und bei höheren Temperaturen inkubiert. Auf die genaue Beschreibung der experimentellen Ansätze (Seegebiet, Wassertiefe, POM-Art, Inkubationsbedingungen etc.) sei auf Kapitel 2.3, den Überblick in Tab. 3 und die Abbildungen A1- A11 im Anhang verwiesen.

#### *Physiologische Reaktionen*

Die charakteristische Zunahme von BZZ, TdR, Leu und EEA sowie von POC, PON und PPRT in der ersten Phase fand in allen Experimenten mit POM aus der euphotischen Zone (Exp. 1-3) statt, war bei  $28^\circ\text{C}$  am stärksten ausgeprägt und nahm mit abnehmenden Temperaturen ab (Abb. 12, Tab. 5, A1-1, A2-1, A2-2, A3-1, A3-2). Die bakterielle Sekundärproduktion (BZZ, TdR, Leu) und EEA nahmen sowohl auf volumen- als auch zellspezifischer Ebene zu. Der Anteil der bakteriellen Biomassezunahme machte dabei zwischen 2,4 und 72 % des POC-Anstiegs aus (Tab. 5). In den Experimenten mit  $\text{POM}_{\text{TF}}$  aus dem Meso- (850 bzw. 1200 m) und Bathypelagial (4520 bzw. 4040 m; Exp. 4 und 5) nahmen zwar die Bakterienzellzahlen zusammen mit TdR, Leu und EEA in der ersten Phase zu, die damit einhergehende charakteristische POC-Zunahme blieb in diesen Ansätzen jedoch aus (A4-1, A4-3, A5-1, A5-3).

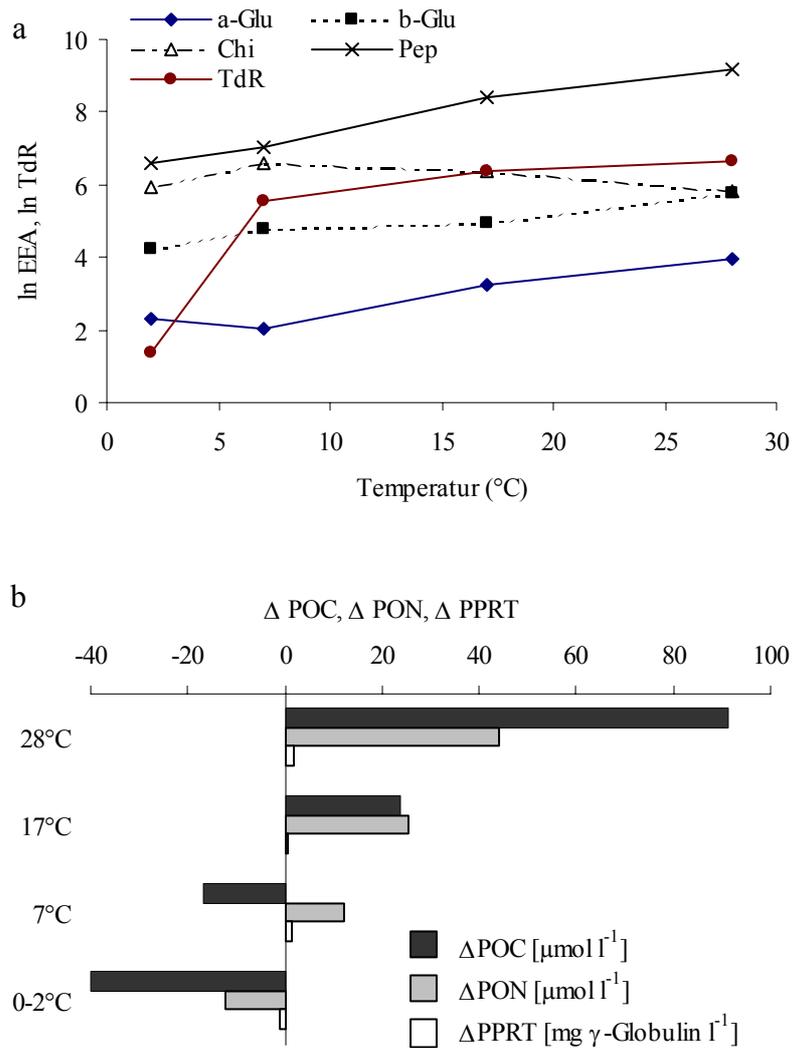


Abb. 12: Experiment 1. Kurzfristige Veränderungen in Phase I. a) Natürlicher Logarithmus der Hydrolyseraten (EEA,  $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) und Thymidininkorporationsraten (TdR,  $\text{pmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) in Abhängigkeit von der Temperatur nach 37 h und b) POC-, PON- und PPRT-Veränderungen innerhalb der ersten 37 h.

Fig. 12: Experiment 1. Temperature dependent short-time changes in phase I. a) Natural logarithm of EEA hydrolysis rates ( $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) and thymidine incorporation rates (TdR,  $\text{pmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) after 37 h and b) changes of POC, PON and PPRT within the first 37 hours.

Der Temperatureinfluß auf die Inkorporationsraten von Thymidin und Leucin sowie auf die Hydrolyseraten der fünf Enzyme wurde mit Hilfe der  $V_{10}$ - und  $Z_{10}$ -Werte untersucht (Kap. 2.7). Am Beispiel von Experiment 1a wird die Temperaturabhängigkeit von TdR und EEA graphisch dargestellt (Abb. 12a). Sie ist Grundlage für die Berechnung der  $V_{10}$ - und  $Z_{10}$ -Werte in allen Temperaturexperimenten (Tab. 6). In Experiment 2 muß beachtet werden, daß der Ansatz bei 28°C zu einem früheren Zeitpunkt hergestellt wurde als die Versuche bei niedrigeren Temperaturen und daher etwas anderes Ausgangsmaterial vorlag (Tab. 1, T5). Die POC-Konzentrationen der Ansätze unterschieden sich kaum, aber das Wasser an WAST-Kuppe vom 19. April 1997 (Versuche bei 15, 8 und 2°C) enthielt deutlich weniger, aber aktivere Bakterien als das vom 3. April 1997 an WAST. Der Einfluß der Temperatur wurde des-

Tab. 5: Kurzfristige Änderungen des BOC- und POC-Gehalts sowie des Anteils der BOC- an der POC-Zunahme in Phase I der Experimente 1-7. n.b. = nicht bestimmt, n.m. = nicht meßbar.

Tab. 5: Short-time changes of BOC and POC content as well as percentage of BOC increase at POC increase in phase I of the experiments 1-7. n.b. = not determined, n.m. = not measureable.

Exp. (Abb.)	Tiefe, Temperatur oder Druck	Dauer Phase I (h)	Zunahme ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ ) in Phase I		
			BOC	POC	%
Haus	0,5 m, 12°C	74	1,3	5	26
1a	0-150 m, 28°C	37	51	91	56
	0-150 m, 17°C	37	n.b.	24	-
	0-150 m, 7°C	37	n.m.	-17	-
	0-150 m, 2°C	37	n.b.	-40	-
1b	0-150 m, $1 \times 10^5$ Pa	37	5	-17	-
	0-150 m, $350 \times 10^5$ Pa	37	6	-182	-
2	60 m, 28°C	30	0,23	9,5	2,4
	60 m, 15°C	41	0,19	3,2	5,9
	60 m, 8°C	41	0,24	4,3	5,6
	60 m, 2°C	41	0,21	4,8	4,4
3	0-150 m, 28°C	30	12,0	16,7	72
	0-150 m, 15°C	30	4,8	n.b.	-
	150-300 m, 28°C	30	0,5	n.b.	-
	150-300 m, 15°C	30	0,7	8,9	7,6
6	42 m, 15°C	76	0,054	9,2	0,6
	100 m, 15°C	76	0,032	6,7	0,5
4, 6	850 m, 15°C	78	0,037	n.m.	-
	850 m, 8°C	78	0,021	n.m.	-
	4520 m, 15°C	72	0,015	n.m.	-
	4520 m, 2°C	72	0	n.m.	-
7	60 m, 28°C	17	0,23	9,5	2,4
	250 m, 15°C	12	0,013	2,3	0,7
5, 7	1200 m, 15°C	76	0,111	n.m.	-
	1200 m, 8°C	76	0	n.m.	-
	4040 m, 15°C	69	0,079	n.m.	-
	4040 m, 8°C	69	0,012	n.m.	-

Tab. 6:  $V_{10}$ - und  $Z_{10}$ -Werte der extrazellulären Enzymaktivität von 5 verschiedenen Enzymen und Thymidin- und Leucininkorporationsraten<sup>1</sup> (volumen- und zellspezifisch) für verschiedene Wassertiefen und Temperaturbereiche. (– = nicht bestimmt, n.m. = nicht meßbare Raten).

Tab. 6:  $V_{10}$  and  $Z_{10}$  values of extracellular enzyme activity of 5 different enzymes and thymidine and leucine incorporation rates (volume specific and cell specific) for different water depths and temperature ranges. (– = not determined, n.m. = not measureable).

Tiefe (m)	Exp.-Nr.	POM	Temperaturbereich (°C)	$\alpha$ -Glu	$\beta$ -Glu	Chi	Est	Pep	TdR	Leu
a) volumenspezifisch ( $V_{10}$ )										
<i>Epipelagial (0-150 m)</i>										
0-150 m	1	POM <sub>Netz</sub>	2-28	2,1	1,7	0,9	n.m.	2,8	3,8	–
0-150 m	3	POM <sub>Netz</sub>	15-28	3,3	2,3	2,6	n.m.	1,7	1,9	1,5
60 m	2	POM <sub>TF</sub>	2-15	2,3	2,2	3,8	n.m.	3,6	4,4	2,8
<i>Mesopelagial (150-1200 m)</i>										
150-300 m	3	POM <sub>Netz</sub>	15-28	2,9	2,1	2,3	1,8	2,8	1,8	1,6
850 m	4	POM <sub>TF</sub>	8-15	n.m.	11,4	15,5	3,7	2,1	17,7	10,4
1200 m	5	POM <sub>TF</sub>	8-15	6,6	6,9	3,9	3,0	3,9	7,3	11,7
<i>Bathypelagial (4000-4500 m)</i>										
4040 m	5	POM <sub>TF</sub>	8-15	6,2	8,1	2,1	3,9	1,3	n.m.	24,5
4520 m	4	POM <sub>TF</sub>	2-15	n.m.	n.m.	0,6	2,7	n.m.	n.m.	3,4
b) zellspezifisch ( $Z_{10}$ )										
<i>Epipelagial (0-150 m)</i>										
0-150 m	1	POM <sub>Netz</sub>	2-28	–	–	–	–	–	–	–
0-150 m	3	POM <sub>Netz</sub>	15-28	2,0	1,4	1,6	n.m.	1,0	1,1	0,9
60 m	2	POM <sub>TF</sub>	2-15	2,3	2,2	3,8	n.m.	3,5	4,3	2,7
<i>Mesopelagial (150-1200 m)</i>										
150-300 m	3	POM <sub>Netz</sub>	15-28	2,9	2,0	2,3	1,7	2,7	1,8	1,6
850 m	4	POM <sub>TF</sub>	8-15	n.m.	(19,1) <sup>2</sup>	(25,9)	6,2	1,0	(29,6)	(17,4)
1200 m	5	POM <sub>TF</sub>	8-15	2,8	2,9	1,7	1,3	1,7	3,1	5,0
<i>Bathypelagial (4000-4500 m)</i>										
4040 m	5	POM <sub>TF</sub>	8-15	6,0	7,9	2,1	3,8	1,3	n.m.	(23,9)
4520 m	4	POM <sub>TF</sub>	2-15	n.m.	n.m.	0,8	3,5	n.m.	n.m.	4,3

<sup>1</sup>  $\alpha$ -Glu =  $\alpha$ -Glukosidase,  $\beta$ -Glu =  $\beta$ -Glukosidase, Chi = Chitobiase, Est = Esterase, Pep = Peptidase, TdR und Leu = Thymidin- und Leucininkorporationsrate.

<sup>2</sup> Die Werte in Klammern wurden aus der Berechnung der mittleren  $Z_{10}$ -Werte für Abb. 13 ausgeschlossen.

halb in diesem Experiment nur über den Bereich von 2-15°C untersucht, aber die Ergebnisse des 28°C-Ansatzes dennoch zu Vergleichszwecken dargestellt (Tab. 5, 6, A2-1, A2-2).

Die Temperatur stand in allen Experimenten in einem positiven Zusammenhang mit den potentiellen Aktivitäten der 5 untersuchten Enzyme und den Thymidin- und Leucininkorporationsraten ( $V_{10}$  und  $Z_{10} > 1$ ; Tab. 6). Nur bei Chi in den Experimenten 1a und 4 finden sich  $V_{10}$ - und  $Z_{10}$ -Werte  $< 1$ , die für eine Verringerung der Hydrolyseraten mit ansteigender Temperatur sprechen.  $V_{10}$  war in Experiment 2 und im EZ-Ansatz von Experiment 3 gleich

hoch wie  $Z_{10}$ . In diesen änderten sich die Bakterienzellzahlen in den unterschiedlich temperierten Ansätzen während der Anpassungszeit nicht (Exp. 2) oder die BZZ nahmen bei beiden Temperaturen gleich stark zu (Exp. 3). In den übrigen Ansätzen mit Ausnahme von Experiment 4 waren die  $V_{10}$ -Werte etwas höher als die  $Z_{10}$ -Werte. Besonders ausgeprägt war dieser Unterschied im 1200 m-Ansatz von Experiment 5. Dies spricht dafür, daß die Erhöhung der Raten nicht allein auf eine erhöhte zellspezifische Aktivität bei höheren Temperaturen zurückzuführen ist, sondern auch auf die Zunahme der Bakterien. In Experiment 4 wiesen die teilweise nicht meßbaren oder sehr hohen  $V_{10}$ - und  $Z_{10}$ -Werte weniger auf einen stärkeren Effekt der Temperaturerhöhung auf die Bakterien aus der Tiefsee hin als auf Ratenmessungen, die zu nahe an der Nachweisgrenze lagen. Diese Unregelmäßigkeiten führten zu keinen nennenswerten Unterschieden bei der Untersuchung des Temperatureinflusses auf die bakterielle Aktivität (TdR, Leu und EEA) in verschiedenen Wasserschichten (Epi-, Meso- und Bathypelagial), weshalb im folgenden nur die temperaturbedingten Änderungen auf zellspezifischer Ebene betrachtet werden sollen.

Da für jeden einzelnen Ansatz nur je ein  $Z_{10}$ -Wert pro Enzym, TdR und Leu vorlag, wurden die Werte der Ansätze aller Temperaturexperimente zusammengefaßt, um zu testen, ob zwischen den verschiedenen Variablen der bakteriellen Aktivität (d. h. zwischen den 5 Enzymen sowie TdR und Leu) Unterschiede vorhanden waren. Mit Ausnahme von Pep, deren zellspezifische Hydrolyseraten einen etwas niedrigeren  $Z_{10}$ -Wert lieferten als die zellspezifischen Raten von  $\alpha$ - und  $\beta$ -Glu sowie von TdR und Leu, konnten keine signifikanten Unterschiede festgestellt werden (Mann-Whitney-Test,  $n \sim 5-7$ ,  $p < 0,05$ ). Da es sich jedoch nur um eine geringfügige Abweichung handelt, wurden die 7 Variablen gemeinsam als Maß für den Einfluß der Temperatur auf Bakteriengemeinschaften in verschiedenen Wassertiefen betrachtet. Die mittleren  $Z_{10}$ -Werte für das Epipelagial (0-150 m), Mesopelagial (150-1200 m) und Bathypelagial (4000-4500 m) lagen zwischen 2 und 4 und unterschieden sich nicht voneinander

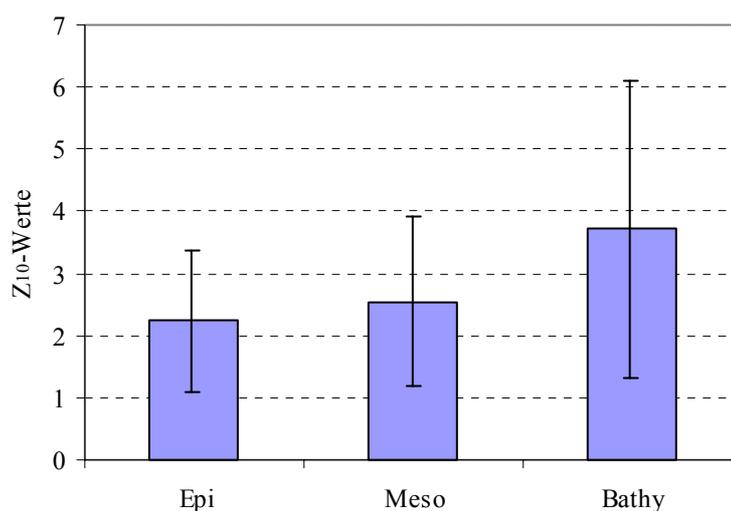


Abb. 13: Mittlere  $Z_{10}$ -Werte der bakteriellen Aktivitäten TdR, Leu und EEA aus Tab. 6 für das Epipelagial (0-150 m), Mesopelagial (150-1200 m) und Bathypelagial (4000-4500 m).

Fig. 13: Mean  $Z_{10}$  values of bacterial activities TdR, Leu and EEA from Tab. 6 for the das epipelagic (0-150 m), mesopelagic (150-1200 m) and bathypelagic (4000-4500 m) zone.

(Abb. 13). In den Tiefenwasseransätzen aus dem Atlantik waren jedoch mehr Raten unterhalb der Nachweisgrenze als in der Arabischen See (Tab. 6), was die höhere Variabilität im Bathypelagial erklären kann (Abb. 13).

#### *Partikelabbau und chemische Veränderungen*

Die Abnahme der partikulären Bestandteile POC, PON und PPRT in den Phasen II und III war in allen Experimenten mit POM aus der euphotischen Zone bei 28°C am höchsten und nahm mit sinkenden Temperaturen ab, wobei bei den beiden niedrigeren Temperaturen oft gar keine Änderung der POC-Konzentration festzustellen war (Exp. 1a, 2, 3; Abb. 14, Tab. 7, A1-1, A2-1, A3-1). Die temperaturbedingten Unterschiede der Abnahme der partikulären Bestandteile wirkten sich auch auf ihre Verhältnisse zueinander aus. Die POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse nahmen meist nur in den 28°C- und 15°C-Ansätzen zu, jedoch waren zwischen diesen beiden Temperaturen keine unterschiedlich starken Anstiege zu verzeichnen (Tab. 8). Auf die hier untersuchte Zusammensetzung des gelösten Materials hatte die Temperatur keinen erkennbaren Einfluß. Einzig der Ammoniumgehalt änderte sich wesentlich und nahm bei wärmeren Temperaturen schneller zu oder stieg auf höhere Werte an (A2-2, A3-1).

Der Kohlenstoffbedarf, ermittelt aus der Sauerstoffzehrungs-, Thymidin- und Leucininkorporationsrate, war ebenfalls bei 28°C am höchsten und verringerte sich mit abnehmenden Temperaturen (Tab. 7, A2-2, A3-2). Dabei war bei den beiden niedrigeren Temperaturen (7°C, 0-2°C) oft keine Sauerstoffzehrung meßbar. Außerdem wies die Zehrungsrate in den wärmeren Ansätzen eine exponentielle Abnahme und in den kälteren Ansätzen meist eine lineare Abnahme auf (Tab. 7). Der theoretische C-Verbrauch entsprach 70 % des aus den Sauerstoffzehrungs- und aus den Thymidin- und Leucininkorporationsraten errechneten war in Experiment 3 am deutlichsten zu erkennen: In beiden Ansätzen betrug die Zehrungsrate und damit der theoretische C-Verbrauch bei 15°C 80 % der bei 28°C gemessenen (A3-2, Tab. 7).

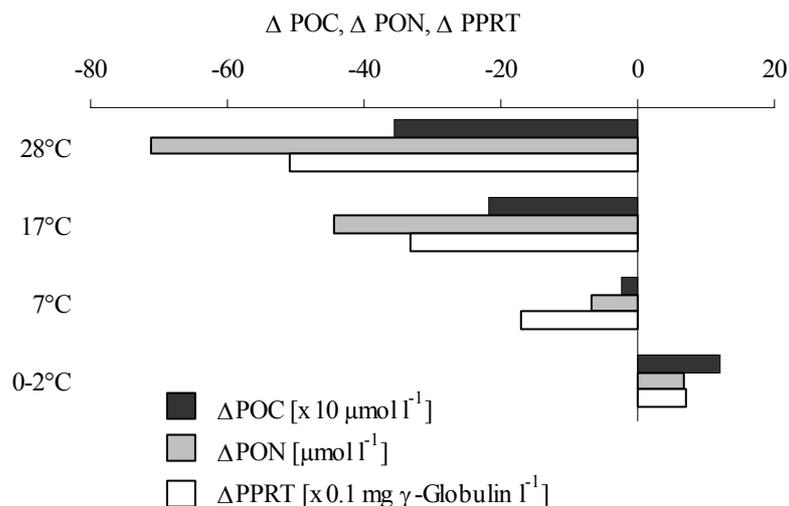


Abb. 14: Experiment 1. Langfristige Änderungen der POC-, PON- und PPRT-Konzentrationen in den Phasen II und III (37-470 h).

Fig. 14: Experiment 1. Long-term changes of POC, PON and PPRT concentrations in phases II and III (37-470 h).

Tab. 7: Theoretischer Kohlenstoffverbrauch und Vergleich mit der tatsächlichen Abnahme des gelösten, partikulären und gesamten Kohlenstoffs während der jeweiligen Inkubationsdauer der einzelnen Experimente. Der theoretische C-Verbrauch wurde aus der Sauerstoffzehrungsrate und den Thymidin- und Leucininkorporationsraten unter der Annahme einer Wachstumseffizienz von 30 % berechnet. n.b. = nicht bestimmt, n.m. = nicht meßbar. .

Tab. 7: Theoretical carbon demand and comparison with the measured decrease of dissolved, particulate and total carbon during the respective incubation time of the experiments. The theoretical carbon demand was calculated from oxygen consumption, thymidine and leucine incorporations rates assuming a growth efficiency of 30 %. n.b. = not determined, n.m. = not measureable.

Exp.	Dauer (d)	Tiefe, Temperatur	Fit <sup>1</sup>	theoretischer C-Verbrauch ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )			tatsächliche C-Abnahme ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )		
				O <sub>2</sub>	TdR	Leu	DOC	POC	TOC
Haus	25	0.5 m, 12°C	E	37	n.b.	34	8	25	33
1a	20	0-150 m, 28°C	-	n.b.	189	n.b.	n.b.	357	-
		0-150 m, 17°C	-	n.b.	128	n.b.	n.b.	219	-
		0-150 m, 7°C	-	n.b.	74	n.b.	n.b.	25	-
		0-150 m, 2°C	-	n.b.	20	n.b.	n.b.	n.m.	-
1b	20	0-150 m, $1 \times 10^5$ Pa	-	n.b.	74	n.b.	n.b.	25	-
		0-150 m, $350 \times 10^5$ Pa	-	n.b.	43	n.b.	n.b.	n.m.	-
2	16	60 m, 28°C	E	19	6,2	9,8	n.m.	9,2	9
		60 m, 15°C	-	n.m.	7,3	5,4	n.m.	7,9	8
		60 m, 8°C	L	5,5	5,5	2,8	n.m.	6,8	7
		60 m, 2°C	-	n.m.	5,4	3,2	n.m.	4,5	5
3	20	0-150 m, 28°C	E	94	-	-	47	121	159
		0-150 m, 15°C	E	74	-	-	n.b.	n.b.	n.b.
	20	150-300 m, 28°C	E	37	-	-	n.b.	n.b.	n.b.
		150-300 m, 15°C	E	29	-	-	23	20	40
6	17	42 m, 15°C	E	15	9,2	4,7	n.m.	n.m.	n.m.
		100 m, 15°C	L	14	3,5	2,9	n.m.	n.m.	n.m.
4, 6		850 m, 15°C	-	-	4,1	2,6	n.m.	n.m.	n.m.
		850 m, 8°C	L	9	3,9	2,7	n.m.	n.m.	n.m.
		4520 m, 15°C	-	-	3,8	3,6	n.m.	n.m.	n.m.
		4520 m, 2°C	-	n.m.	0,6	0,7	n.m.	n.m.	n.m.
7	28	60 m, 28°C	E	25	6,7	10,3	n.m.	10,4	10
		250 m, 15°C	E	11	2,8	5,3	n.m.	4,9	5
5, 7		1200 m, 15°C	-	-	3,1	5,8	n.m.	n.m.	n.m.
		1200 m, 8°C	L	15	3,2	5,1	n.m.	n.m.	n.m.
		4040 m, 15°C	-	-	3,5	4,9	n.m.	n.m.	n.m.
		4040 m, 8°C	-	n.m.	2,9	3,0	n.m.	n.m.	n.m.
8	22	0-40 m, 12°C	E	199	55	-	n.b.	218	-
9	21	7,5 m, 12°C	E	55	12	-	n.b.	31	-
	22	205 m, 12°C	L	24	4,1	-	n.b.	3,5	-

<sup>1</sup> Lineare (L) und exponentielle (E) Kurvenanpassung zur Berechnung der Sauerstoffzehrungsrate.

In Experiment 1a betrug der aus TdR berechnete Kohlenstoffverbrauch bei 15°C 70 % der Raten bei 28°C.

Die tatsächliche Kohlenstoffabnahme und der theoretische C-Verbrauch waren in den jeweiligen Experimenten unterschiedlich hoch. Die POC-Änderungen spielten sich aber übereinstimmend im mikromolaren Bereich ab (Tab. 7).

In den Experimenten mit POM aus dem Meso- und Bathypelagial (Exp. 4, 5) waren die Zehrungsraten meistens nicht zu messen und der aus TdR und Leu berechnete Kohlenstoffbedarf zeigte keine temperaturbedingten Unterschiede (Tab. 7, A4, A5). Die Temperatur hatte auch keinen Einfluß auf die Änderungen der partikulären und gelösten Bestandteile sowie deren Verhältnisse in den Ansätzen mit POM aus Tiefen > 800 m. So verliefen die DOC- und POC-Konzentrationen weitgehend konstant, weshalb diese beiden Experimente nicht analog der Experimente 1 bis 3 ausgewertet werden konnten.

Tab. 8: Langfristige Zunahme der POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse in den Phasen II und III.

Tab. 8: Long-term increase of POC:PON ratios and PCHO:PPRT ratios in phases II and III.

Exp.	Tiefe, Temperatur	Dauer Phasen II+III (d)	$\Delta$ POC:PON	$\Delta$ PCHO:PPRT
Haus	0.5 m, 12°C	23	4,0	0,7
1a	0-150 m, 28°C	18	-	0,1
2, 7	60 m, 28°C	27	1,4	-
	60 m, 15°C	14	1,5	-
3	0-150 m, 28°C	19	1,5	1,0
	150-300 m, 15°C	17	0,8	0,9
6	42 m, 15°C	9	7,6	-
	100 m, 15°C	9	3,0	-
7	250 m, 15°C	14	1,6	-
	1200 m, 15°C	12	3,0	-

### 3.2.2 Druck

Zusätzlich zur Untersuchung des Temperatureinflusses auf den Abbau von partikulärem Material wurde ein Experiment zum Einfluß des Drucks durchgeführt (Exp. 1b).  $POM_{\text{Netz}}$  aus der euphotischen Zone wurde unter *in situ*- und erhöhten Druckbedingungen inkubiert, um den Einfluß des mit der Wassertiefe steigenden Drucks bei der Sedimentation der Partikel auf die bakteriellen Abbauprozesse abzuschätzen.

Der Druck beeinflusste die physiologischen Reaktionen (TdR, EEA) in der ersten Phase sowohl auf volumen- als auch zellspezifischer Ebene. Die Thymidininkorporationsraten waren bei Atmosphärendruck um das 40fache höher als bei Tiefseedruck (Abb. 15, A1-2). Für die zellspezifischen TdR bedeutete dies, daß sie im  $1 \times 10^5$  Pa-Ansatz sehr viel stärker angestiegen sind (von 0,9 auf  $47 \times 10^{-21}$  mol Zelle $^{-1}$  h $^{-1}$ ) als im  $350 \times 10^5$  Pa-Ansatz (von 0,4 auf  $1,1 \times 10^{-21}$  mol Zelle $^{-1}$  h $^{-1}$ ). Die EEA waren mit Ausnahme der  $\alpha$ -Glukosidase bei Atmosphärendruck höher als bei  $350 \times 10^5$  Pa. Die Unterschiede sind jedoch sehr viel geringer als bei TdR (Faktor 0,8-1,7). In beiden Ansätzen fand eine leichte BZZ-, jedoch keine POC-Zunahme statt (Tab. 5).

Der Partikelabbau in den Phasen II und III wies geringe druckbedingte Unterschiede auf: Unter erhöhtem Druck war die Abnahme der POC-Konzentration und der anderen partikulären Bestandteile etwas niedriger als unter Atmosphärendruck (A1-2). Auch der aus TdR berechnete Kohlenstoffbedarf war bei höherem Druck geringer (Tab. 7). Die tatsächliche Abnahme war im  $1 \times 10^5$  Pa-Ansatz niedriger als der theoretische C-Verbrauch. Der Druck hatte keinen erkennbaren Einfluß auf die POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse und die hier untersuchte Zusammensetzung des gelösten Materials.

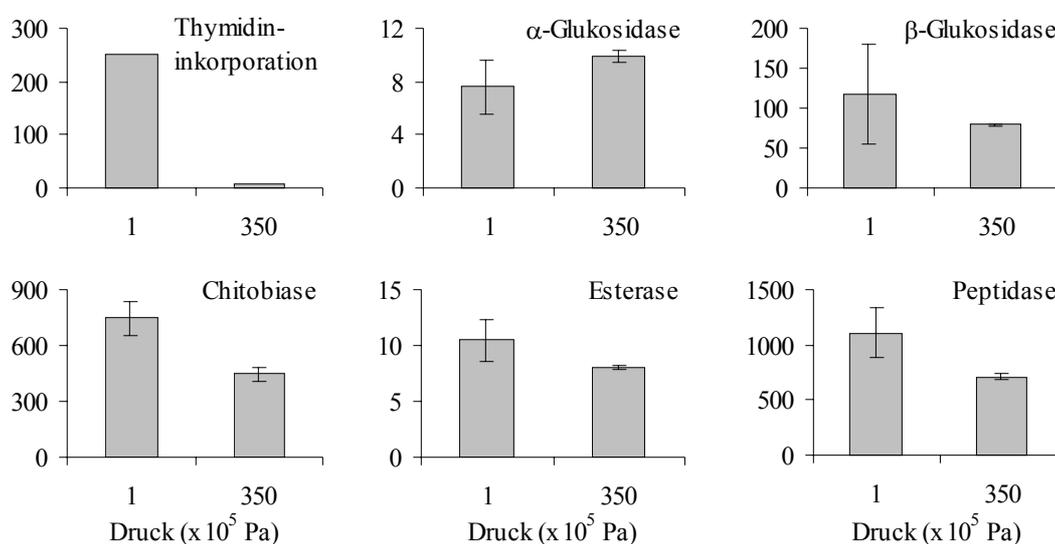


Abb. 15: Experiment 1b. Mittlere Thymidininkorporationsraten in  $\text{pmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$  und potentielle extrazelluläre Enzymaktivitäten in  $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$  (Ausnahme: Esterase in  $\text{mmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) bei Atmosphärendruck und  $350 \times 10^5$  Pa nach 37 h bei  $7^\circ\text{C}$ . Die Fehlerbalken bezeichnen die beiden Parallelen, aus denen der Mittelwert gebildet wurde. .

Fig. 15: Experiment 1b. Mean thymidine incorporation rates in  $\text{pmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$  and potential extracellular enzyme activity in  $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$  (except of esterase in  $\text{mmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) at atmospheric pressure and  $350 \times 10^5$  Pa after 37 h at  $7^\circ\text{C}$ . Error bars indicate the 2 parallels from which the mean was calculated.

### 3.2.3 POM-Qualität

Die Experimente zur Untersuchung der Qualität des POM wurden vor dem Hintergrund konzipiert, daß mit zunehmender Wassertiefe nicht nur die POM-Konzentrationen abnehmen, sondern daß sich vermutlich auch die Zusammensetzung (Qualität) des POM (POC:PON, PCHO:PPRT) verändert (Exp. 6 und 7, Kap. 2.2). Außerdem kann angenommen werden, daß es in den verschiedenen Wassertiefen andere Bakterienpopulationen gibt, die mehr oder weniger an die vorherrschenden Temperaturbedingungen angepaßt sind und die aufgrund ihrer Anpassung Unterschiede in der bakteriellen Sekundärproduktion und in ihrem Kohlenstoffbedarf aufweisen würden. Es gibt erste Hinweise auf unterschiedlich zusammengesetzte Bakteriengemeinschaften in verschiedenen Wassertiefen (RIEMANN *et al.* 1999 und Referenzen darin). Zur Untersuchung des Abbaus von POM unterschiedlicher Zusammensetzung durch möglicherweise verschiedene Bakterienpopulationen war es deshalb notwendig, Partikel aus verschiedenen Wassertiefen zu sammeln und sowohl unter simulierten *in situ*-Temperaturbedingungen als auch bei gleicher Temperatur zu inkubieren. Die in Kapitel 3.1.1 aufgeführten Befunde der Ausgangsbedingungen mit zunehmender Wassertiefe zeigten jedoch, (1) daß die Unterschiede in der POC-Konzentration der verschiedenen Wassertiefen durch die Anreicherung weitestgehend aufgehoben wurden (T2, T3) und (2) daß weder bei den POC:PON-, PCHO:PPRT- und EEA-Verhältnissen (Abb. 4, 5) noch bei den Anteilen von % C-PPRT und

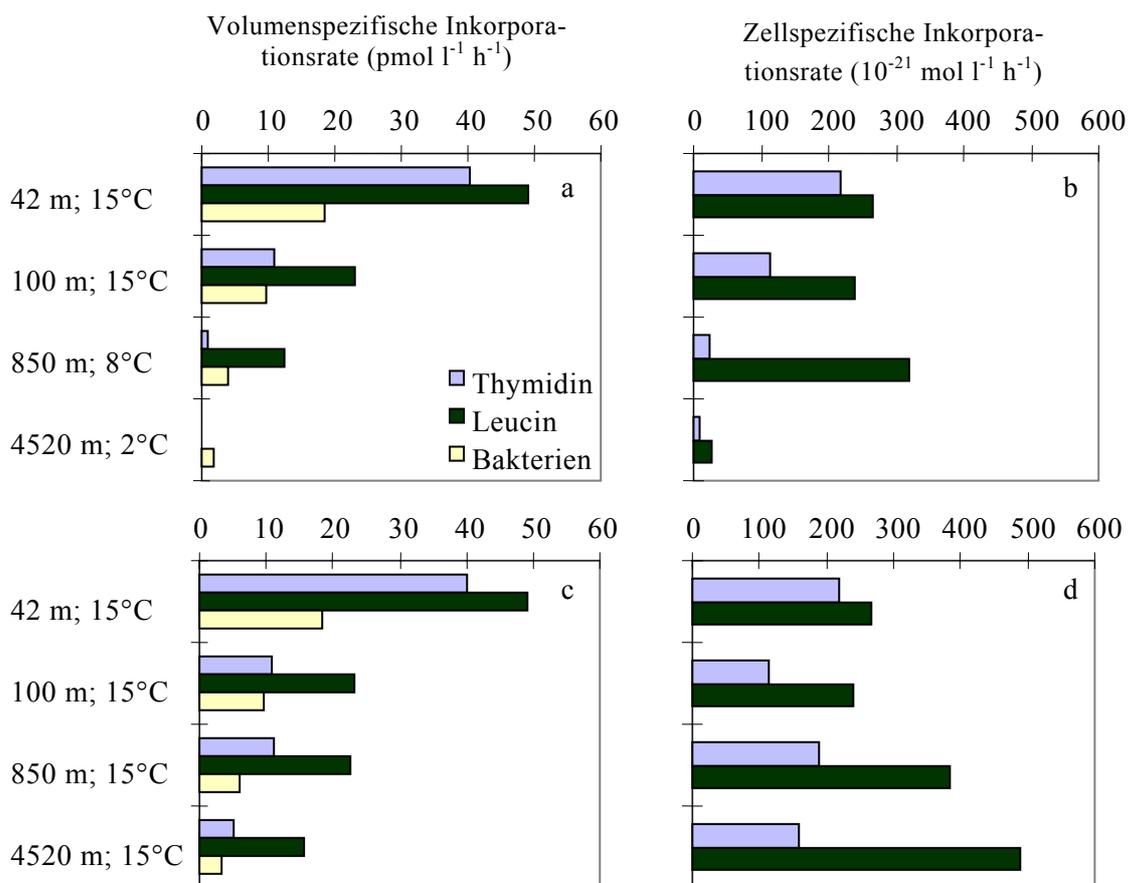


Abb. 16: Experiment 6. Volumen- und zellspezifische Inkorporationsraten von Thymidin und Leucin sowie Bakterienzellzahlen ( $\times 10^7$  Zellen  $l^{-1}$ ) bei *in situ*-Temperaturen und bei 15°C nach 76 h.

Fig. 16: Experiment 6. Volume and cell specific incorporation rates of thymidine and leucine as well as bacterial numbers ( $\times 10^7$  cells  $l^{-1}$ ) at *in situ* temperatures and at 15°C after 76 h.

% C-PCHO (T1) Unterschiede in der groben chemischen Zusammensetzung zu erkennen waren. Einzig % BOC wies mit zunehmender Wassertiefe abnehmende Tendenzen auf (Abb. 3). In den Experimenten 6 und 7 war demnach die Leistung von Bakterienpopulationen aus verschiedenen Wassertiefen von Bedeutung, jedoch nicht die POM-Qualität im chemischen Sinne.

#### Physiologische Reaktionen

Die Enzymaktivitäten und die Thymidin- und Leucininkorporationsraten wiesen in den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen beider Experimente deutliche tiefenabhängige Trends auf. Mit zunehmender Wassertiefe nahmen bei den jeweiligen *in situ*-Temperaturen sowohl die Thymidin- und Leucininkorporationsraten als auch die Bakterienzellzahlen ab (Abb. 16a, 17a, T2, T3). Bezogen auf die Bakterienzellzahlen war ebenfalls eine tiefenabhängige Abnahme zu sehen, jedoch waren die Unterschiede in den Thymidin- und Leucininkorporationsraten aus den verschiedenen Wassertiefen nicht mehr so stark ausgeprägt (Abb. 16b, 17b). In weiteren Ansätzen mit POM<sub>TF</sub> aus dem Meso- und Bathypelagial wurden TdR und Leu zusätzlich bei 15°C gemessen (Kap. 3.2.1, Exp. 4 und 5). Bei gleicher Inkubationstemperatur von 15°C ergaben sich für TdR und Leu nur noch geringfügige Unterschiede zwischen der euphotischen Zone und tieferen Wasserschichten (Abb. 16c, 17c), während bei den zellspezifischen Raten keine Unter-

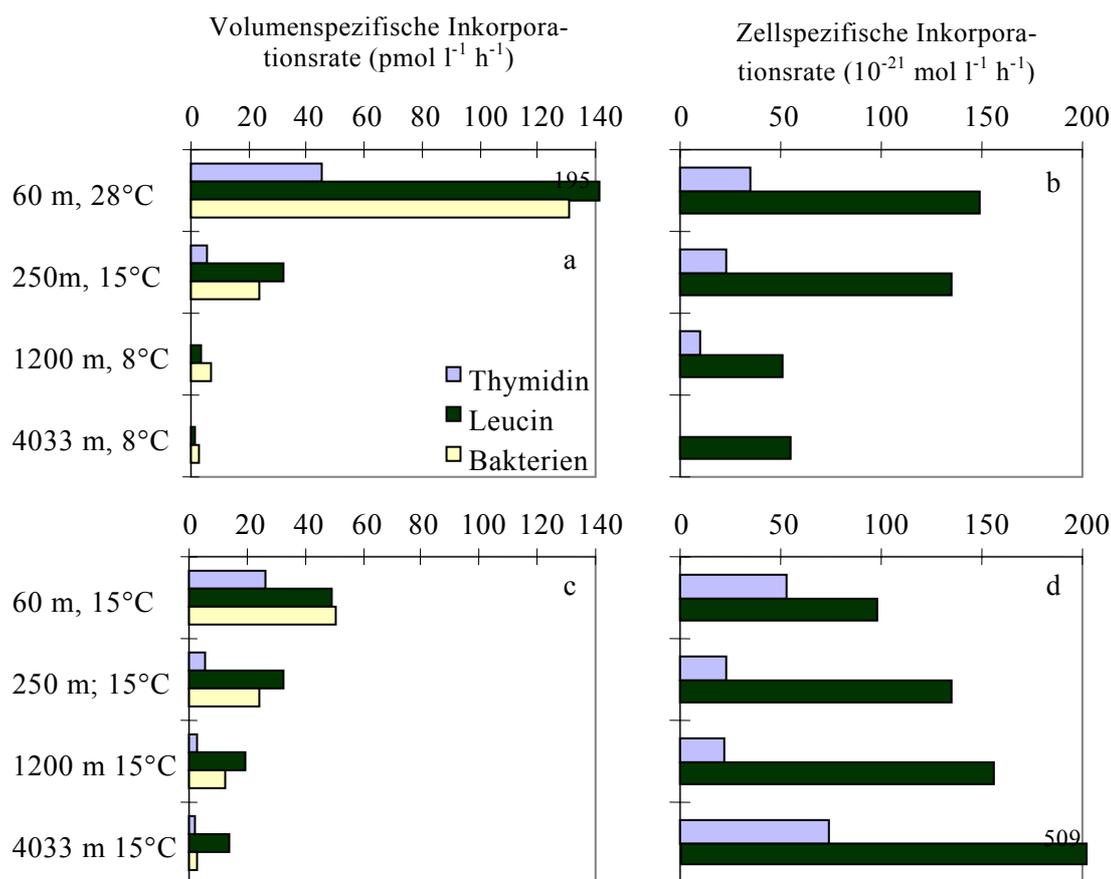


Abb. 17: Experiment 7. Volumen- und zellspezifische Inkorporationsraten von Thymidin und Leucin sowie Bakterienzellzahlen ( $\times 10^7$  Zellen  $l^{-1}$ ) bei *in situ*-Temperaturen und bei 15°C nach 30 h.

Fig. 17: Experiment 7. Volume and cell specific incorporation rates of thymidine and leucine as well as bacterial numbers ( $\times 10^7$  cells  $l^{-1}$ ) at *in situ* temperatures and at 15°C after 30 h.

schiede mehr zwischen euphotischer Zone und tieferen Wasserschichten festzustellen waren.  $Leu_z$  nahm in größeren Tiefen sogar zu (Abb. 16d, 17d). Damit war die bakterielle Sekundärproduktion auf zellspezifischer Ebene in Wasserproben aus der Tiefsee (unterhalb der euphotischen Zone) bei höheren Temperaturen (15°C) so hoch wie in Wasserproben aus der euphotischen Zone.

#### *Partikelabbau und chemische Veränderungen*

Eine eindeutige Abnahme der POC-Konzentrationen war in den 60 m- und 250 m-Ansätzen der Arabischen See zu verzeichnen, wobei die Änderung im Ansatz aus der euphotischen Zone mehr als doppelt so hoch war (Exp. 7, Tab. 7). Dennoch nahmen in einigen Ansätzen der Experimente 6 und 7 die POC:PON-Verhältnisse zu, während in keinem der Ansätze eine Zunahme des PCHO:PPRT-Verhältnisses festgestellt werden konnte (Tab. 8).

Der aus den Sauerstoffzehrungsraten, TdR und Leu berechnete Kohlenstoffbedarf war in den Ansätzen aus der euphotischen Zone höher als in den Ansätzen aus den drei tieferen Wasserschichten, in denen sich der Bedarf trotz großer Tiefen- und Temperaturunterschiede sehr ähnlich war (Tab. 7). Der aus TdR und Leu errechnete Kohlenstoffverbrauch lag unter dem aus der Zehrungsrate ermittelten, entsprach damit aber der in Experiment 7 gemessenen TOC-Abnahme.

#### **3.2.4 Sauerstoff**

Den Experimenten zum Einfluß des Sauerstoffs auf den Abbau von partikulärem organischen Material durch Bakterien lagen wie bei der Temperatur verschiedene Herangehensweisen zugrunde (Tab. 3). In den Experimenten 8 bis 10 wurde POM aus der euphotischen Zone unter oxischen und suboxischen Bedingungen inkubiert. Damit sollte das Abnehmen der Sauerstoffkonzentration beim Sinken der Partikel in an- oder suboxische Wasserschichten simuliert und der Einfluß der reduzierten Sauerstoffkonzentrationen auf die Bakterien untersucht werden. Umgekehrt wurde in den Experimenten 9 und 10 zusätzlich getestet, ob die Umsatzraten in suboxischen Wasserschichten allein durch fehlenden Sauerstoff erklärt werden können. Hierzu wurde POM aus suboxischen Wasserschichten unter oxischen Bedingungen inkubiert.

#### *Physiologische Reaktionen*

Die Bestimmung der Thyimidin- und Leucininkorporationsraten unter an- bzw. suboxischen Bedingungen ist kritisch (PEDRÓS-ALIÓ *et al.* 1993). Deshalb wurden für die kurzfristigen Änderungen der bakteriellen Aktivität unter verschiedenen Sauerstoffbedingungen die Zunahme der Bakterienzellzahlen und die unterschiedlichen EEA verglichen.

Bei der charakteristischen Zunahme von BZZ und EEA sowie von POC, PON und PPRT in der ersten Phase war in allen Experimenten mit POM aus oxischen Wasserschichten, d. h. aus der euphotischen Zone, eine Sauerstoffabhängigkeit zu erkennen: Bei reduzierten Sauerstoffbedingungen war die BOC- und POC-Zunahme im Vergleich zur oxischen Inkubation geringer (Exp. 9) oder gar nicht vorhanden (Exp. 8, 10; Tab. 9, A8, A9-1, A9-2, A10-1). Der Anteil des BOC-Zuwachses am POC-Anstieg machte dabei in Experiment 9 unter suboxischen Bedingungen mehr aus als unter oxischen. Bei POM aus größeren Tiefen (205 m in Exp. 9 und 500 m in Exp. 10) war unabhängig von der Sauerstoffkonzentration keine BOC- und POC-Zunahme zu erkennen.

Tab. 9: Kurz- und langfristige Änderungen in Abhängigkeit von der Sauerstoffkonzentration in den Experimenten 8-10: Zunahme des BOC- und POC-Gehalts sowie der Anteil der BOC- an der POC-Zunahme während Phase I und POC-Abbau und chemische Veränderungen während der Phasen II und III. Die Experimente mit POM aus der Gotlandsee (Exp. 8, 9) wurden bei 12°C, das Experiment 10 aus der Arabischen See bei 15°C durchgeführt. n.b. = nicht bestimmt.

Tab. 9: Oxygen dependent short-term and long-term changes in the experiments 8-10: Increase of BOC and POC content as well as percentage of BOC increase at POC increase during phase I and POC degradation and chemical changes during phases II and III. The experiments with POM from the Gotland Sea (Exp. 8, 9) were conducted at 12°C, experiment 10 from the Arabian Sea at 15°C. n.b. = not determined.

Exp.	Dauer (d)	Tiefe, Temp., Sauerstoffbed.	Phase I				Phasen II und III			
			Dauer (h)	Zunahme ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )			Dauer (d)	Abnahme ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	Zunahme ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	$\Delta\text{POC:PON}$
				BOC	POC	%				
8	22	0-40 m, ox.	21	27	-	-	21	218	63	2,8
	22	0-40 m, subox.	21	-	-	-	21	167	40	2,3
9	21	7,5 m, ox.	48	1,8	7,2	25	19	31	5,8	6,8
	21	7,5 m, subox.	48	1,2	2,9	41	19	21	4,5	5,7
	22	205 m, ox.	63	0,23	0	-	19	3,5	0,8	5,4
	22	205 m, subox.	63	0	0	-	19	15	0,5	11
10	16	60 m, ox.	41	0,19	3,2	5,9	14	7,9	1,2	1,5
	14	60 m, subox.	-	n.b.	-	-	-	-	0,5	-
	13	500 m, ox.	-	n.b.	-	-	-	-	0	-
	13	500 m, subox.	-	n.b.	-	-	-	-	0	-

Die EEA nahm zwar in allen Ansätzen in der ersten Phase zu, aber die Ergebnisse zur Sauerstoffabhängigkeit waren widersprüchlich. In den  $\text{POM}_{\text{Netz}}$ - und  $\text{POM}_{\text{TF}}$ -Ansätzen der Experimente 8 und 9 waren weder auf volumenspezifischer noch auf zellspezifischer Ebene sauerstoffbedingte Unterschiede zu erkennen (A11). In Experiment 10 muß beachtet werden, daß der oxische 60 m-Ansatz bei 15°C bereits in Experiment 2 beschrieben wurde und das  $\text{POM}_{\text{TF}}$  aus 60 m Tiefe für den anoxischen Ansatz zu einem späteren Zeitpunkt gewonnen wurde (T5). Deshalb konnte der Einfluß des Sauerstoffs auf die Enzymaktivitäten nur in den 500 m-Ansätzen untersucht werden, in denen die Reduktion der Sauerstoffkonzentration zu einer Erniedrigung der EEA führte: Mit Ausnahme der Esterase waren die EEA im suboxischen 500 m-Ansatz niedriger als im oxischen (Abb. 18).

#### *Partikelabbau und chemische Veränderungen*

Zur Untersuchung der sauerstoffbedingten Unterschiede beim POM-Abbau konnten keine Sauerstoffzehrungs- sowie Thymidin- und Leucininkorporationsraten zum Vergleich mit der tatsächlichen POC-Abnahme herangezogen werden. Hier sollen deshalb die Veränderungen des POC- und PON-Gehalts sowie der Ammoniumkonzentrationen während der Inkubation betrachtet werden.

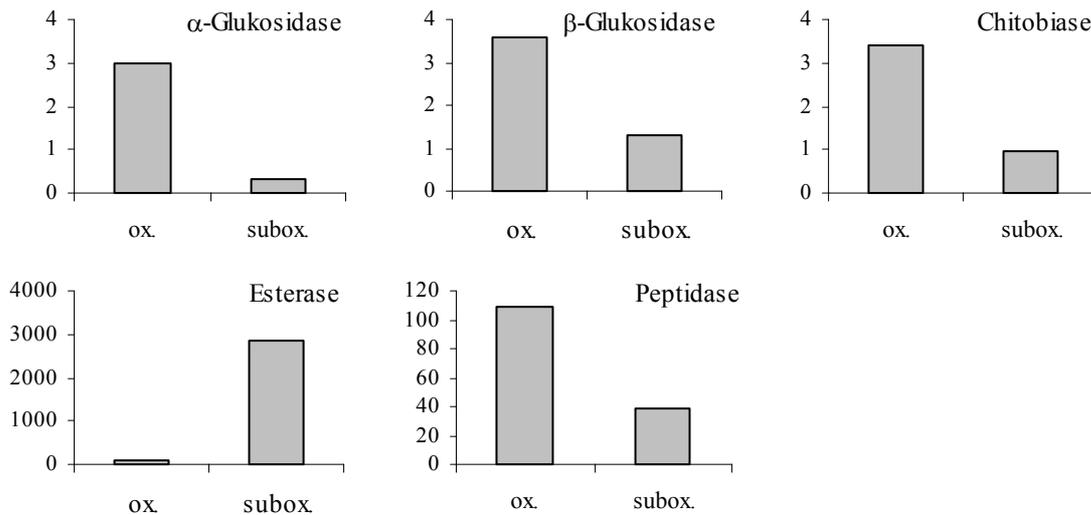


Abb. 18: Experiment 10. Vergleich der potentiellen Enzymaktivitäten (in  $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) nach 21-23 h bei oxidischen und suboxidischen Bedingungen im  $\text{POM}_{\text{TF}}$ -Ansatz aus 500 m Wassertiefe.

Fig. 18: Experiment 10. Comparison of potential extracellular enzyme activity (in  $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) after 21-23 h under oxic and suboxic conditions in the experiment with  $\text{POM}_{\text{TF}}$  from 500 m water depth.

Die Abnahme der partikulären Bestandteile POC und PON in den Phasen II und III war in den Experimenten mit POM aus oxidischen und suboxidischen Wasserschichten der Gotlandsee bei der jeweiligen *in situ*-Sauerstoffkonzentration stärker als unter manipulierten Sauerstoffbedingungen (Exp. 8, 9; Tab. 9, A8, A9-1, A9-2). In Experiment 8 wurden im oxidischen Ansatz 70 % und im suboxidischen 45 % des zu Beginn des Experiments vorhandenen POC verbraucht (A8). Im 7,5 m-Ansatz von Experiment 9 verschwanden 60 % unter oxidischen und 49 % unter suboxidischen Bedingungen, wohingegen der POC-Gehalt im 205 m-Ansatz um 17 % im oxidischen und 56 % im suboxidischen abnahm (A9-1). In beiden Tiefen wurde somit unter *in situ*-Sauerstoffbedingungen etwa die Hälfte des POC abgebaut. Im entsprechenden Experiment mit POM aus der Arabischen See trat nur im oxidischen 60 m-Ansatz eine POC-Abnahme auf (Exp. 10, Tab. 9, A10-1). Dagegen änderten sich die POC-Konzentrationen im suboxidischen 60 m-Ansatz und in den oxidischen und suboxidischen Ansätzen aus 500 m während des Versuchs kaum. Die Ammoniumkonzentrationen stiegen in allen Ansätzen mit Ausnahme der 500 m-Ansätze von Experiment 10 an, wobei auch hier der Anstieg unter den jeweiligen *in situ*-Sauerstoffbedingungen stärker war (Tab. 9).

Die POC:PON-Verhältnisse nahmen in allen Ansätzen aus der Gotlandsee unabhängig von den Sauerstoffbedingungen zu (Exp. 8 und 9; Tab. 9). In der Arabischen See war die POC:PON-Zunahme nur im 60 m-Ansatz bei oxidischen Bedingungen zu beobachten. Die PCHO:PPRT-Verhältnisse nahmen in den  $\text{POM}_{\text{TF}}$ -Ansätzen aus der Gotlandsee unabhängig von den Sauerstoffbedingungen ab (Exp. 9). Im Hinblick auf die charakteristische Zunahme des PCHO:PPRT-Verhältnisses stellen diese Ansätze also eine Ausnahme dar (Kap. 3.1.2, Tab. 4). In den übrigen  $\text{POM}_{\text{Netz}}$ - und  $\text{POM}_{\text{TF}}$ -Ansätzen der Experimente 8 und 10 waren sie sehr variabel.

### 3.3 Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Die in dieser Studie eingesetzten Partikelsuspensionen  $POM_{\text{Netz}}$  und  $POM_{\text{TF}}$  wiesen viele Gemeinsamkeiten mit Sinkstoffen, Fluff und suspendierten Partikeln aus marinen Gewässern auf. Auch die qualitative Zusammensetzung sowohl der partikulären als auch der gelösten Bestandteile (POC:PON, PCHO:PPRT, % C-PCHO und % C-PPRT und die entsprechenden gelösten Verhältnisse sowie EEA) wurde durch die beiden Anreicherungsverfahren gegenüber unbehandeltem Meerwasser nicht verändert. Die  $POM_{\text{Netz}}$ - und  $POM_{\text{TF}}$ -Ansätze der verschiedenen Experimente variierten vor allem im % BOC, im absoluten POC- und PON-Gehalt und in der chemischen Zusammensetzung der partikulären und gelösten Phase auf, bedingt durch die Gewinnung des POM in verschiedenen Seegebieten und zu unterschiedlichen Jahreszeiten.
2. Die Zunahme der Bakterienzellzahlen gehörte zu den am häufigsten auftretenden Gemeinsamkeiten bei den zeitlichen Verläufen (Abb. 10). Sie fand in der Regel in den ersten 12 bis 74 h statt und charakterisierte die erste Phase der Versuche. Die Zunahme der Bakterienzellzahlen ging in diesem Zeitraum außerdem mit der Zunahme des POC-, PON- und PPRT-Gehalts, der Bakterienkonzentration sowie des Anteils des bakteriellen Kohlenstoffs am Gesamt-POC (% BOC) und mit erhöhten zellspezifischen Thymidin- und Leucinaufnahmeraten einher. Gleichzeitig nahmen die POC:PON-Verhältnisse und die DFAA-Konzentrationen ab.
3. Die zweite Phase wird durch eine Abnahme der Bakterienzellzahlen charakterisiert, einhergehend mit abnehmenden POC-, PPRT- und PON-Konzentration sowie zunehmenden POC:PON-Verhältnissen, DFAA- und Ammoniumkonzentrationen. Die Thymidin- und Leucininkorporationsraten (volumen- und zellspezifische) nahmen ebenfalls wieder ab. Diese Phase dauerte je nach Ansatz unterschiedlich lang (bis zum 4.-12. Tag).
4. In der dritten Phase schwankten die Bakterienzellzahlen sowie TdR und Leu um einen bestimmten Wert. Die POC-, PON- und PPRT-Konzentrationen nahmen nur noch langsam ab.
5. Die kurzfristigen Änderungen der bakteriellen Sekundärproduktion (BZZ, TdR, Leu und EEA) in den ersten 1-2 Tagen sowie die langfristige Abnahme der Konzentrationen der partikulären Bestandteile und die damit einhergehenden relativen Änderungen in den chemischen Komponenten nach 3-4 Wochen waren in den Ansätzen mit POM aus der euphotischen Zone bei *in situ*-Temperatur, Atmosphärendruck und unter oxidischen Bedingungen am stärksten ausgeprägt.
6. Die Änderung der Umweltbedingungen führte generell zur Verlangsamung des Partikelabbaus: Die kurz- und langfristigen Veränderungen wurden durch abnehmende Temperatur, zunehmendem Druck und abnehmende Sauerstoffkonzentration verringert.
7. Der Anstieg der Thymidin- und Leucininkorporationsraten in der ersten Phase war in allen Ansätzen nie allein durch die Zunahme der Bakterienzellzahlen zu erklären, sondern ging immer auch mit einer Erhöhung der zellspezifischen TdR und Leu einher.
8. Die kurzfristige POC-Zunahme stand in keinem linearen Zusammenhang mit den Ausgangskonzentrationen des POC und der Bakterienzellzahl oder der bakteriellen Sekundärproduktion (Tab. 5, 7, T1-T4). Ein Unterschied zwischen den Kontrollansätzen unterschiedlichen POC-Gehalts war jedoch zu erkennen: In den Ansätzen mit  $POC < 10 \mu\text{mol l}^{-1}$  (die meisten  $POM_{\text{TF}}$ -Ansätze) machte BOC 0,5-4 % des POC aus und die Zunahme von % BOC konnte etwa 0,6-3 % der POC-Zunahme erklären. In Ansätzen mit POC zwischen  $> 10 \mu\text{mol l}^{-1}$  machte BOC 8-15 % des POC aus und damit 25-75 % der POC-Zunahme.

## 4 Diskussion

### 4.1 Methodische Betrachtungen

#### 4.1.1 Anreicherung und Charakterisierung der Partikel

##### *POM<sub>Netz</sub>-Suspensionen*

Große, schnell sinkende Partikel mit einem Durchmesser von  $10^2$ - $10^4$   $\mu\text{m}$  aus der euphotischen Zone sind hauptsächlich für den Transport von Material in größere Tiefen verantwortlich (MCCAIVE 1975; FOWLER & KNAUER 1986). Diese können in ihrer Zusammensetzung und Morphologie unterschiedlich beschaffen sein. So wurden z. B. fragile, lockere Aggregationen von Diatomeen- oder anderen Phytoplanktonzellen sowie dicht gepackte Partikel in Form von Kotballen beschrieben (FOWLER & KNAUER 1986; ALLDREDGE & SILVER 1988). Skelett- und Gewebereste von Zooplankton können ebenfalls einen großen Anteil der sedimentierenden Aggregate ausmachen (ITTEKKOT *et al.* 1984). Weitere Bestandteile sinkender Partikel organischer und anorganischer Herkunft können außerdem Mikroorganismen, Detritus und Tonminerale sein (ALLDREDGE & SILVER 1988; FOWLER & KNAUER 1986). Das POM<sub>Netz</sub> für Experiment 1 bestand aufgrund der Herstellungsweise aus vielen lebenden Zellen, die möglicherweise nicht sinken, sich dem Abbau widersetzen und damit anders verhalten würden als abgestorbenes Material. Die mikroskopischen Untersuchungen der POM<sub>Netz</sub>-Suspensionen ergaben, daß sie große Partikel enthalten – wobei der Anteil des chitinösen Zooplanktons vergleichsweise hoch ist –, die zwar in ihrer Morphologie nicht dem von ALLDREDGE & SILVER (1988) beschriebenen *marine snow* oder den von FOWLER & KNAUER (1986) charakterisierten schnell sinkenden Partikeln entsprechen, jedoch im Hinblick auf die organischen Bestandteile dem für den Partikeltransport verantwortlichen Material gleichen.

Der Anteil der bakteriellen Biomasse am Gesamt-POC lag in den POM<sub>Netz</sub>-Suspensionen mit 0,7-3,0 % in einem ähnlichen Bereich wie in den Sinkstoff- und Fluffproben der Arabischen See (1-3 %; Abb. 6a) und stimmte gut mit Literaturwerten überein. So wurden für Sinkstoffe z. B. Verhältnisse von 0,5-3,5 % in 3100 m Tiefe im Nordostatlantik (TURLEY & MACKIE 1995), von 0,3-3 % in Tiefen zwischen 10 und 655 m in der „Middle Atlantic Bight, U.S.A.“ (DUCKLOW *et al.* 1985) und von 1,5 und 9 % in jeweils 100 und 2000 m Tiefe an einer oligotrophen Station im Nordpazifik (TAYLOR *et al.* 1986) angegeben.

% BOC war in den POM<sub>Netz</sub>-Suspensionen durch die Anreicherung des POM gegenüber den Bakterien geringer als im unbehandelten Meerwasser (Abb. 3). Dieses war allerdings mit 0,6-6,7 % in der Arabischen See und im Nordostatlantik durch vergleichsweise niedrige BOC:POC-Verhältnisse charakterisiert (s. *in situ*-Bedingungen in T1-T4, ‚unbehandelt‘ in Abb. 6a). Frühere Studien haben gezeigt, daß BOC einen beachtlichen Teil des POC im Meerwasser ausmachen kann (CHO & AZAM 1988; CHO & AZAM 1990). So ermittelten CHO & AZAM (1988) ein durchschnittliches BOC:POC-Verhältnis von 43 % zwischen 100 und 1000 m Wassertiefe im nordpazifischen Wirbel. Im Nordostatlantik wurden während der Frühjahrs-

blüte wiederholt Anteile von ca. 20-40 % BOC am POC gefunden (DUCKLOW *et al.* 1993; TURLEY & MACKIE 1994). Im für die POM-Gewinnung verwendeten Meerwasser dieser Studie lagen die BOC:POC-Verhältnisse um das 2-100fache unter diesen Literaturwerten. Auf der anderen Seite liegen an ähnlichen Stationen in der Arabischen See und vom Gotlandtief in der Ostsee Bakterienabundanzen und POC-Konzentrationen vor, die zwei Jahre zuvor bzw. zwei Jahre später zur gleichen Jahreszeit bestimmt wurden (AZAM & SMITH 1995, US JGOFS Arabian Sea data base, <http://www1.who.edu/jgofs.html>, S. BAUER, pers. Mtlg.). Beide Variablen liegen in 50-60 m Wassertiefe in der Größenordnung der in der vorliegenden Studie gemessenen Werte.

Niedrige BOC:POC-Verhältnisse ergeben sich aus niedrigen BOC-Konzentrationen und/oder hohen POC-Konzentrationen. BOC wird aus der Anzahl der gezählten Bakterien in einem bestimmten Wasservolumen und je nach Umrechnungsfaktor zusätzlich aus dem Volumen der gesamten Bakterienzellen ermittelt. In den oben zitierten Studien wurde meist ein Faktor von 10-50 fg C pro Zelle angenommen, um die Bakterienzahl in bakterielle Biomasse umzurechnen. In der vorliegenden Untersuchung wurde BOC mit einem Konversionsfaktor von 308 fg C pro Zellvolumen in  $\mu\text{m}^3$  berechnet (FRY 1988). Verwendet man stattdessen ebenfalls einen Faktor von 10 fg C pro Zelle, ergeben sich BOC-Konzentrationen, die nur 10 % der über das Biovolumen berechneten Konzentrationen ausmachen. Folglich sind die für die Ermittlung des BOC:POC-Verhältnisses verwendeten BOC-Konzentrationen und dementsprechend BOC:POC vergleichsweise hoch. Damit scheidet der gewählte Konversionsfaktor als Ursache für die niedrigen BOC:POC-Verhältnisse im Meerwasser aus. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Bakterien der Meerwasser- und Sinkstofffallenproben nach derselben Methode ausgezählt, vermessen und in BOC umgerechnet wurden und letztere gut mit Literaturwerten übereinstimmen.

#### *POM<sub>TF</sub>-Suspensionen*

Im offenen Ozean und insbesondere in größeren Tiefen ist das Vorkommen von großen Partikeln sehr gering. Die Häufigkeit liegt bei 0,1-7,0 Aggregaten pro Liter in den oberen 30 m bzw. bei < 1 Aggregat pro Liter unterhalb der euphotischen Zone (HONJO 1996; HONJO *et al.* 1984; SHANKS & TRENT 1980; ALLDREDGE 1985; ASPER 1987). Den größten Anteil am partikulären Material in der Wassersäule haben kleine suspendierte Partikel. Die POM<sub>TF</sub>-Suspensionen enthielten hauptsächlich nicht-sinkendes partikuläres Material, wobei die Konzentrationen der partikulären Bestandteile und der Bakterien gegenüber unbehandeltem Meerwasser nur geringfügig erhöht worden waren, so daß sie sich im Gegensatz zum POM<sub>Netz</sub> bezüglich der BOC:POC-Verhältnisse nicht von den *in situ*-Bedingungen unterschieden.

Das DOC:POC-Verhältnis wurde durch die Tangentialfiltration gegenüber dem unbehandelten Meerwasser ebenfalls nicht verändert, obwohl mit der verwendeten Kartusche Partikel > 0,16  $\mu\text{m}$  zurückgehalten wurden. Da der POC-Gehalt auf ~0,7  $\mu\text{m}$ -Filtern bestimmt wurde, konnte die angereicherte POM-Fraktion zwischen 0,16 und 0,7  $\mu\text{m}$  bei dieser Messung nicht erfaßt werden. Sie müßte im DOC-Pool, insbesondere in den Tiefseeproben, wiederzufinden sein, da dort der Anteil an kleinsten und kolloiden Partikeln (< 1 nm) höher ist als im Oberflächenwasser (BENNER *et al.* 1997). Es war jedoch keine Erhöhung der Konzentration des gelösten organischen Materials gegenüber der *in situ*-Konzentration festzustellen. Bei der Tangentialfiltration wurden jedoch auch Partikel angereichert, die deutlich größer als 0,16  $\mu\text{m}$  sind. BENNER *et al.* (1997) haben gezeigt, daß bei der mikroskopischen Untersuchung der Partikelsuspensionen nach der Anreicherung intakte Phytoplanktonzellen und Aggregate wiederzu-

finden waren, wobei letztere den von ALLDREDGE & SILVER (1988) beschriebenen entsprechen. Dies weist darauf hin, daß die Tangentialfiltration eine schonende Methode der Anreicherung ist und daß eine übermäßige DOC-Zunahme durch die Zerstörung von intakten Zellen offenbar nicht auftritt. Die unveränderten EEA im  $POM_{TF}$  nach der Anreicherung sprechen ebenfalls für diesen Befund. Wahrscheinlich ist aber, daß doch einige Zellen zerstört und dadurch leicht abbaubares DOC frei wurde. Die DOC-Zunahme war jedoch so gering, daß sie zwar im Fehlerbereich der DOC-Bestimmung lag, aber ausreichend hoch war, um das beobachtete Wachstum der Bakterien in der ersten Phase zu ermöglichen (Kap. 4.1.3).

#### *POM<sub>Netz</sub> und POM<sub>TF</sub> als Modellsubstrate*

Die in dieser Studie eingesetzten Partikelsuspensionen  $POM_{Netz}$  und  $POM_{TF}$  unterschieden sich in vielerlei Hinsicht nicht von Sinkstoffen, Fluff und suspendierten Partikeln, die *in situ* in den entsprechenden marinen Gewässern vorkommen. Die qualitative Zusammensetzung sowohl der partikulären als auch der gelösten Bestandteile (POC:PON, PCHO:PPRT, % C-PCHO und % C-PPRT und die entsprechenden gelösten Verhältnisse sowie EEA) wurde durch die beiden Anreicherungsmethoden gegenüber unbehandeltem Meerwasser nicht verändert. Es wird daher angenommen, daß  $POM_{Netz}$  und  $POM_{TF}$  jeweils als Modellsubstrat für die Untersuchung des Abbaus von sinkendem organischen Material bzw. suspendiertem organischen Material eingesetzt werden kann.

Die  $POM_{Netz}$ - und  $POM_{TF}$ -Ansätze der verschiedenen Experimente variierten vor allem im % BOC und im absoluten POC- und PON-Gehalt und wiesen auch Unterschiede in der chemischen Zusammensetzung der partikulären und gelösten Phase auf, bedingt durch die Gewinnung des POM in verschiedenen Seegebieten und zu unterschiedlichen Jahreszeiten. Diese Variationen in den Partikelsuspensionen haben den Vorteil, daß der mikrobielle Abbau verschiedener POM-Gemische und der Einfluß von Temperatur, Druck und Sauerstoff auf qualitative Veränderungen während des Abbaus untersucht werden konnten, aber den Nachteil, daß ein direkter quantitativer Vergleich der POM-Änderungen in verschiedenen Ansätzen schwierig ist.

#### **4.1.2 Partikelveränderungen mit der Wassertiefe**

In dieser Studie wurde nur in der Gotlandsee eine eindeutige Zunahme der POC:PON-Verhältnisse mit zunehmender Wassertiefe beobachtet, während in der Arabischen See und im Nordostatlantik keine Änderung festzustellen waren (Abb. 5). Vielleicht waren aufgrund der geringen Datenmenge und der punktuellen Probennahme (5 Wassertiefen in einer Wassersäule > 4000 m) keine eindeutigen Trends zu erkennen. Doch selbst wenn sich die unveränderten POC:PON-Verhältnisse durch wiederholte Messungen bestätigen sollten, stünde dies nicht im Widerspruch zu der vielfach beobachteten tiefenabhängigen POC:PON-Zunahme, wie nachstehend erläutert werden soll.

In der Vergangenheit wurden vielfach Studien durchgeführt, in denen die POC- und PON-Konzentrationen von suspendierten und sedimentierten Partikeln aus verschiedenen Wassertiefen untersucht wurden (sedimentierende: CONTE *et al.* 2001; HEAD *et al.* 1996; HONJO & MANGANINI 1993; KIRIAKOULAKIS *et al.* 2001; LOHRENZ *et al.* 1992; MARTIN *et al.* 1987; NEUER *et al.* 1997; POLLEHNE *et al.* 1993; WONG *et al.* 2002, suspendierte: COPIN-MONTEGUT & COPIN-MONTEGUT 1983; FRAGA 1966; HANDA & TOMINGA 1969; HOBSON & MENZEL 1969; PARSONS *et al.* 1984). Dabei wurde eine Zunahme des POC:PON-Verhältnis-

ses mit zunehmender Wassertiefe festgestellt, die auf die bevorzugte Nutzung des Stickstoffs beim Partikelabbau (LANCELOT & BILLEN 1985) während der Sedimentation zurückgeführt wurde. Auch die gleichzeitige Betrachtung von suspendiertem POM in einer bestimmten Wasserschicht und den sedimentierten Partikeln aus einer Sinkstofffalle direkt unterhalb dieser Schicht, wies auf den bevorzugten PON-Abbau hin (Arabische See: PASSOW *et al.* 1993; Atlantik: HEAD *et al.* 1996; Gotlandsee: U. STRUCK, F. POLLEHNE & M. VOß, pers. Mtlg.). In anderen Untersuchungen wurde außerdem gezeigt, daß die Zunahme des POC:PON-Wertes von Partikeln aus zwei unterschiedlich tiefen Sinkstofffallen im Inneren des Ozeans jahreszeitlich bedingt ist: Je höher der Partikelfluß im Anschluß an eine Phase hoher Primärproduktion ist, desto niedriger sind die POC:PON-Verhältnisse der Partikel in den Sinkstofffallen und desto geringer ist die Zunahme der POC:PON-Werte mit zunehmender Wassertiefe (DUCKLOW *et al.* 1989; NEWTON *et al.* 1994; TURLEY & MACKIE 1995).

Die POC:PON-Verhältnisse von suspendierten Partikeln aus der Arabischen See wiesen keine Veränderung mit der Tiefe auf (Abb. 5a, Abb. 6b). Die POC:PON-Verhältnisse lagen in den *in situ*-Proben und im  $POM_{TF}$  in allen Tiefen ungefähr bei 6,6. Dieser Wert entspricht dem Redfield-Verhältnis für frisches Phytoplankton (REDFIELD *et al.* 1963). Die gleichförmige Verteilung der POC:PON-Verhältnisse mit der Tiefe spricht dafür, daß die Partikel durch eine Phytoplanktonblüte beeinflusst worden sein müssen, zu einem Zeitpunkt, an dem die tieferen Wasserschichten durch erhöhten Partikelfluß mit frischem POM versorgt wurden. Da sedimentierende und suspendierte Partikel durch Aggregations- und Disaggregationsprozesse auseinander hervorgehen, kann die POC:PON-Signatur während der Sedimentation auf die suspendierten Partikel übertragen worden sein (HONJO 1996).

Die Daten aus der Arabischen See wurden im April 1997 während der FS SONNE-Reise (SO 118) in der Intermonsunphase nach dem NO-Monsun an der Station WAST erhoben. Die Partikelflußraten, die zu diesem Zeitpunkt an dieser Station in 500 m über dem Meeresboden gemessen wurden, lagen zwar innerhalb des Bereichs, der während langjähriger Beobachtungen für dieses Gebiet ermittelt wurde (HAAKE *et al.* 1993; RIXEN *et al.* 1996), jedoch war der Partikelfluß im April 1997 mit ca.  $100 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  noch relativ hoch und nahm erst im Mai 1997 typische Intermonsunwerte von ungefähr  $59 \text{ mg m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  an (SCHÄFER & SCHROLL 1998). Das deutete darauf hin, daß die Auswirkungen des NO-Monsuns auf den Partikelfluß in der Tiefsee (500 müG) in diesem Jahr noch nicht im Februar abgeklungen waren, sondern bis April andauerten. Das mit dem NO-Monsun einhergehende Sedimentationsereignis von frischem POM verursachte einen hohen Stickstofffluß an der Sedimentoberfläche (WALLMANN *et al.* 1998).

Im Nordostatlantik konnte kein eindeutiger tiefenabhängiger Trend bei den POC:PON-Verhältnissen der suspendierten Partikel festgestellt werden. Im Durchschnitt betragen die Werte 11,9 (und lagen damit deutlich über dem REDFIELD-Verhältnis), wobei die drei POC:PON-Werte  $> 10$  in den beiden tieferen Wasserschichten gemessen wurden (Abb. 5b). Die relativ hohen POC:PON-Verhältnisse weisen auf gealtertes partikuläres Material und Phytoplanktondetritus hin (LANCELOT & BILLEN 1985). So beobachteten LOHRENZ *et al.* (1992) im Verlauf des Jahres in Sinkstofffallen aus 100 bis 400 m Tiefe die höchsten POC:PON-Werte am Ende der Frühjahrsblüte. Die Proben der vorliegenden Untersuchung wurden im September 1996 im Nordostatlantik genommen, zu einem Zeitpunkt, wo die Frühjahrsblüte schon lange abgeklungen war und die Herbstblüte noch nicht eingesetzt hatte. In dieser Phase ist das POC:PON-Signal der Oberflächenschicht wahrscheinlich durch sedimentierende Partikel in die Tiefe ge-

tragen und gleichzeitig durch fortgesetzten Abbau weiter verändert worden, so daß in den Monaten nach dem Absinken der Blüte und vor der Entstehung einer neuen Blüte auch höhere POC:PON-Verhältnisse in größeren Wassertiefen (3100 m) zu verzeichnen sind (HONJO & MANGANINI 1993).

#### 4.1.3 Vor- und Nachteile von Mikrokosmos-Experimenten

Die Untersuchung des Abbaus natürlicher Partikel in Flaschen bietet gegenüber Messungen der *in situ*-Änderungen im Wasser den Vorteil, daß advektive Prozesse ausgeschlossen werden und die untersuchten Partikel kontrollierten Inkubationsbedingungen unterworfen werden können. Im Falle der Untersuchung des POM-Abbaus ist insbesondere die Inkubation im Dunkeln notwendig, um zu verhindern, daß durch Primärproduktion neuer organischer Kohlenstoff gebunden wird. Im Gegensatz zu Messungen im Freiland kann damit garantiert werden, daß der Sauerstoffverbrauch der Abnahme des TOC-Gehalts in dem geschlossenen System entspricht. Neben dem veratmeten Kohlenstoff werden andere Abbauprodukte frei, die aufgefangen werden und zu beliebigen Zeitpunkten während der Inkubation in irgendeiner Form in der Flasche wiederzufinden sein müssen. So werden beim Abbau partikulärer Substanzen, die Proteine und Kohlenhydrate enthalten, die entsprechenden Monomere (DFAA, DCHO) und anorganischer Stickstoff (Ammonium, Nitrat) frei und gehen in Lösung (Abb. 19).

Die Situation in dem geschlossenen System dieser Studie ist dabei dem chemischen *micro-environment* eines Aggregats einerseits ähnlich, da in Partikeln die Konzentrationen von Ammonium, Aminosäuren und DOC gegenüber dem umgebenden Meerwasser generell erhöht sind (SHANKS & TRENT 1979; SMITH *et al.* 1992). Auch sind in und auf Partikeln organischer Kohlenstoff und Mikroorganismen (Phytoplankton, Protozoen, Bakterien und Zooplankton) in höherer Konzentration zu finden als im umgebenden Meerwasser (ALLDREDGE & GOTSCHALK 1990; KARNER & HERNDL 1992; SILVER *et al.* 1978), wobei der Anteil bakterieller

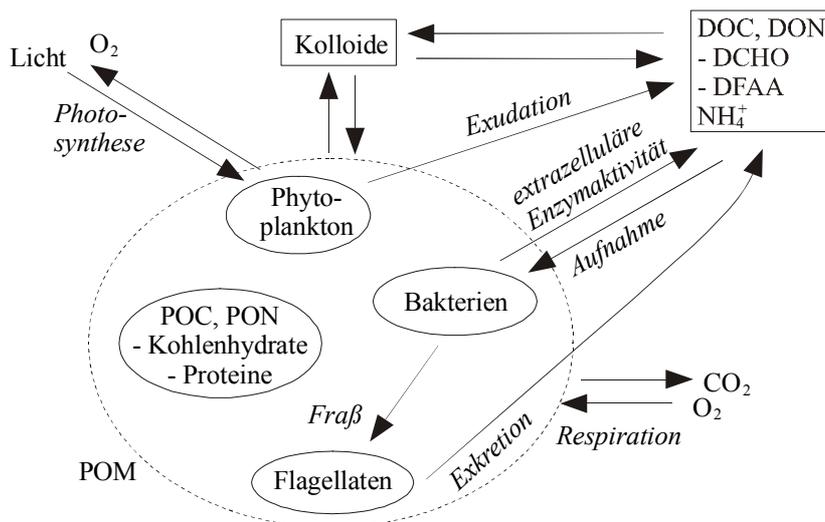


Abb. 19: Komponenten des partikulären und gelösten organischen Materials (POM, DOM) und Prozesse, die zur Veränderung der Konzentration der einzelnen Komponenten führen können.

Abb. 19: Components of the particulate and dissolved organic matter fraction (POM, DOM) and processes leading to concentration changes of these components.

und pflanzlicher Biomasse am gesamten POC geringer ist als Detritus-POC (SIMON *et al.* 1990). Andererseits unterscheiden sich die chemischen Verhältnisse in der Flasche von denen in der Wassersäule im Hinblick auf einen bestimmten Anteil gelöster Bestandteile, der während des Sinkens in das umgebende Medium diffundiert und damit für die mit dem Partikel assoziierte mikrobielle Gemeinschaft verloren ist.

Die Hälterung von Meerwasser, insbesondere mit aufkonzentrierten Partikeln, in einem Behälter mit einem vergleichsweise kleinen Volumen kann Artefakte produzieren. Die Bakterien in einer Wasserprobe beginnen stets zu wachsen, wenn diese in eine Flasche gefüllt wird. Dies kann mehrere Ursachen haben: (1) Schon die Gewinnung des Probenmaterials und das anschließende Abfüllen der Probe in ein Behältnis führen vermutlich zu Schädigungen von Organismen und damit zur Freisetzung von biologisch leicht abbaubarem organischen Material (Kap. 4.1.1, S. 65). In der vorliegenden Studie spiegelte sich die Zunahme der bakteriellen Sekundärproduktion (BZZ, TdR, Leu) in der Sauerstoffzehrung wider, führte aber wider Erwarten nicht zu einem POM-Abbau zu Beginn der Experimente (Phase I), sondern zu einer POM-Zunahme, die in den verschiedenen Ansätzen unterschiedlich stark war. Der POC-Anstieg kann neben fortgesetzter Aktivität autotropher Organismen trotz Abdunkelung bei Inkubationsbeginn sowie der Bildung von partikulärem Material aus gelöstem und kolloidalem organischen Material (DOM) durch physikalische Prozesse auch durch die Aufnahme von gelöstem organischen Kohlenstoff (DOC) durch Bakterien und anschließende Umwandlung in bakterielle Biomasse verursacht worden sein (s. u.). Beim DOC kann es sich dabei sowohl um das ursprünglich vorhandene als auch um das durch Manipulation der Proben hinzugekommene gelöste Material handeln. (2) Die Flasche verhindert dann einerseits den Austausch von Organismen (u.a. Fraßfeinde), Nährstoffen und Stoffwechselprodukten mit der Umgebung und (3) liefert andererseits eine Oberfläche, auf der die Bakterien meist schneller wachsen können (KRUSE 1993). (4) Außerdem können die Räuber-Beute-Beziehungen verändert werden. So führt der Fraßdruck der Protozoen zu Änderungen der Bakteriengröße (Phänotyp) und -produktivität (JÜRGENS *et al.* 1997; JÜRGENS & GÜDE 1994; POSCH *et al.* 1999) und der bakteriellen Gemeinschaft (SCHÄFER *et al.* 2000). Es können Bakterien-Genotypen selektioniert werden, die in der natürlichen Gemeinschaft selten sind, aber unter den Inkubationsbedingungen einen Wettbewerbsvorteil haben (FERGUSON *et al.* 1984; SHERR *et al.* 1999). Diese Phänomene sind einige unter vielen, die schon lange Zeit erkannt und unter dem sogenannten „Flascheneffekt“ zusammengefaßt werden (WILLIAMS 1984, FERGUSON *et al.* 1984).

Ein weiteres Problem der Mikrokosmos-Experimente sind die einsetzenden Recyclingprozesse, denen die Abbauprodukte mit fortschreitender Zeit unterworfen werden. Diese werden von den vorhandenen Organismen wieder aufgenommen und damit in partikuläres Material zurückverwandelt (Abb. 19). Jedoch ist die Effizienz bei diesen Recyclingprozessen nicht 100 %. Ein Teil des Kohlenstoffs wird in CO<sub>2</sub> überführt (70 %) und geht damit einem System ohne photoautotrophe Prozesse verloren (chemolithotrophe Prozesse s. u.). Die Gesamtkohlenstoffkonzentration in der Flasche wird zwar weniger, aber es werden nur die Nettoänderungen über den jeweiligen Zeitraum der Untersuchung erfaßt. Die gemessene Abnahme der POC-Konzentration kann aufgrund des beim POC-Abbau freigesetzten DOC und dem erneuten Einbau in bakterielle Biomasse (ANDERSSON *et al.* 1985) nur als minimaler abgebauter Kohlenstoffanteil der Ausgangskonzentration betrachtet werden.

In dieser Arbeit konnten keine Maßnahmen zur Reduzierung des sog. Flascheneffekts durch die Erhöhung des Volumens (> 1000 l) oder geringe Inkubationszeiten ergriffen werden.

Lange Inkubationszeiten waren nötig, um meßbare Konzentrationsänderungen der partikulären Bestandteile unter den verschiedenen Temperatur-, Druck- oder Sauerstoffbedingungen zu erhalten. Im folgenden werden das Auftreten der oben genannten Phänomene und deren Bedeutung für die Experimente dieser Studie genauer betrachtet.

#### *Aktivität autotropher Organismen*

Die Aktivität autotropher Organismen wurde in Betracht gezogen, da die Ansätze mit POM aus der euphotischen Zone auch Phytoplankton enthielten (Kap. 3.1.1) und in manchen Experimenten neben der POC- auch die DOC-Konzentration zunahm. Alle Experimente wurden in absoluter Dunkelheit durchgeführt, um Primärproduktion und damit die Bildung von neuem gebundenen Kohlenstoff, in Form von Phytoplanktonbiomasse (POC) und Exudaten (DOC), auszuschließen. Der gesamte organische Kohlenstoff (TOC) kann nur zunehmen, wenn durch die Fixierung von CO<sub>2</sub> durch autotrophe oder heterotrophe Organismen neuer gebundener organischer Kohlenstoff entsteht. Bei photosynthetisch aktiven Organismen liefert die lichtabhängige Reaktion die für die CO<sub>2</sub>-Assimilation notwendige Energie und Reduktionsäquivalente. Diese können möglicherweise von den Algen oder Cyanobakterien gespeichert werden und eine autotrophe CO<sub>2</sub>-Fixierung noch über einen gewissen Zeitraum in der Dunkelheit ermöglichen. HARVEY *et al.* (1995) zeigten, daß in einer Diatomeen- und in einer Cyanobakterienkultur noch bis zum 4. bzw. 9. Tag nach Abdunkelung eine aktive CO<sub>2</sub>-Aufnahme stattfand und daß in beiden Kulturen erst nach dieser Zeit eine Abnahme der POC-Konzentration zu beobachten war.

Im Gegensatz zu den Experimenten von HARVEY *et al.* (1995) wurde hier nicht mit kultivierten Algen, die möglicherweise noch eine ganze Reihe von Nährstoffen gespeichert hatten, sondern mit natürlich vorkommenden Phytoplanktongemeinschaften aus oligotrophen Gebieten gearbeitet. Insofern ist es unwahrscheinlich, daß noch bis zum 9. Tag nach Abdunkelung eine erhebliche Menge Kohlenstoff fixiert wurde. Außerdem war in den ersten Tagen keine Zunahme der Sauerstoffkonzentration zu verzeichnen, wenn auch die Abnahme zwischen der Ausgangskonzentration und der Konzentration am ersten Meßpunkt nicht immer sehr deutlich zu erkennen war. Um den möglichen Beitrag des Phytoplanktons zur Kohlenstoffproduktion dennoch abzuschätzen, wird eine letzte Teilung der Phytoplanktonzellen nach Beginn des Experiments, d. h. nach Abdunkelung der Partikelsuspension, angenommen. Wenn man bedenkt, daß die Wachstumsraten verschiedener Algengruppen im nordwestlichen Indischen Ozean  $< 1,0-1,5 \text{ d}^{-1}$  betragen (VELDHUIS *et al.* 1997) und daß die Wachstumsrate verschiedener Algen bei Verdunkelung um 70-95 % abnahm (GOLDMAN *et al.* 1987; LAWS & BANISTER 1980; MOISAN & MITCHELL 1999; THOMPSON *et al.* 1989), dann ist diese Annahme einer weiteren Teilung und die damit einhergehende Verdopplung des C-Gehalts relativ hoch. Nimmt man außerdem eine doppelte Menge an Phytoplanktonkohlenstoff (Phyto-C) gegenüber dem bakteriellen organischen Kohlenstoff (BOC) an, was im Vergleich zu üblichen Werten in marinen Systemen sehr hoch ist (BOC:Phyto-C  $\cong 1,91$ ; SIMON *et al.* 1992), kann man die Zunahme des TOC aufgrund potentieller neuer Produktion berechnen. Diese macht in allen Ansätzen weniger als 10 % der gemessenen TOC-Zunahme aus, was gegen die Primärproduktion als Ursache für die TOC-Zunahme spricht.

Chemolithotrophe Bakterien, die ihren Kohlenstoffbedarf durch die Aufnahme von CO<sub>2</sub> decken, können ebenfalls neuen gebundenen Kohlenstoff produzieren. In dieser Untersuchung kommen nur Nitrifizierer in Frage, die ihre Energie aus der Oxidation von Ammonium gewinnen. Deren gesteigerte Aktivität müßte am Anstieg der Nitratkonzentration und an der Ab-

nahme der Ammoniumkonzentration zu sehen sein. Nitrat ändert sich aber kaum und Ammonium nimmt sogar zu, so daß solche Bakterien die beobachtete TOC-Zunahme nicht verursacht haben können.

#### *Physikalische Prozesse*

Die Bildung von POM aufgrund physikalischer Prozesse kann in den vorliegenden Experimenten auch eine Rolle spielen. So ist die spontane Entstehung von Mikroaggregaten aus gelöstem Material in stehendem Wasser und die Adsorption von DOM an kolloidales Material beobachtet worden (ALLDREDGE & SILVER 1988 und Referenzen darin; KEPKAY 1994; KERNER *et al.* 2003). Dagegen spricht allerdings das C:N-Verhältnis von gelöstem organischen Material. Dieses lag zwischen 10 und 25 und würde, wenn es an der Partikelbildung beteiligt wäre, das POC:PON-Verhältnis erhöhen (BENNER *et al.* 1997). Da die Zunahme von POC und PON in den Experimenten dieser Studie, jedoch mit einer Verringerung des POC:PON-Verhältnisses einhergehend, ist dieser Prozess vermutlich von untergeordneter Bedeutung.

#### *Bakterienwachstum*

Hinweise auf die Beteiligung von Bakterien an dem beobachteten POM-Anstieg finden sich in einer Vielzahl von Variablen: Die Abnahme der Sauerstoffkonzentration spricht für heterotrophe Aktivitäten, die Zunahme der Bakterienzahlen und der zellspezifischen Thymidin- und Leucininkorporationsraten für bakterielles Wachstum. Die Tatsache, daß der Anstieg des BOC:POC-Verhältnisses mit zunehmender Tiefe abnimmt, spricht auch für die Hypothese der bakteriellen Beteiligung, da in den Ansätzen mit POC aus tieferen Wasserschichten die anfängliche POC-Zunahme nicht stattfand. Die Abnahme der DFAA-Konzentrationen und die damit einhergehende DCHO:DFAA-Zunahme (Hausexperiment und Exp. 3) zeigen, daß die Bakterien DOM mit Bevorzugung der stickstoffhaltigen Substanzen aufnehmen und in bakterielle Biomasse umwandeln, wodurch POC:PON abnimmt. Das bedeutet, daß das Bakterienwachstum durchaus einen Einfluß auf das POM hatte, daß jedoch die Aufnahme von DOC für die beobachtete POC-Zunahme nicht ausreichte. Der bakterielle Anteil am Gesamt-POC (% BOC) nahm mit ansteigenden Bakterienzellzahlen zu, machte in den Ansätzen mit einem Ausgangs-POC-Gehalt von  $< 10 \mu\text{mol l}^{-1}$  jedoch nur zwischen 0,5 und 4 % des POC aus und kann höchstens 6 % der POC-Zunahme erklären (Tab. 5). Die Berechnung der Bakterienbiomasse mit dem Faktor  $20 \text{ fg C Zelle}^{-1}$  nach LEE & FUHRMAN (1987) ergibt zwar einen dreimal höheren Kohlenstoffgehalt als den mit dem Faktor von  $3,08 \times 10^{-13} \text{ gC } \mu\text{m}^{-3}$  (FRY 1988) berechneten (zumindest bei den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen der Exp. 2, 5 und 7), aber damit sind ebenfalls nur ca. 18 % des POC-Anstiegs durch das Bakterienwachstum erklärbar. In Ansätzen mit einem Ausgangs-POC-Gehalt zwischen 40 und  $70 \mu\text{mol l}^{-1}$  machte der bakterielle Anteil 8 bzw. 15 % aus und kann damit immerhin 8-72 % des POC-Anstiegs erklären (Tab. 5). In Abhängigkeit von der Menge des vorhandenen POC gibt es also in allen Ansätzen noch einen mehr oder weniger großen POC-Anteil, der nicht durch den bakteriellen Biomassezuwachs erklärt werden kann.

Eine analoge Berechnung auf Stickstoffebene kann den PON-Anstieg ebenfalls nicht durch die Zunahme der bakteriellen Biomasse erklären. BOC kann mittels eines bakteriellen C:N-Verhältnisses von 5 (FAGERBAKKE *et al.* 1996) in BON umgerechnet werden. Unter der Annahme, daß das bakterielle C:N-Verhältnis während der Zunahme der Zellzahlen (sowie POC und PON) konstant bleibt, nimmt BOC um den gleichen Faktor zu wie BON. Da in den meisten Experimenten das POC:PON-Verhältnis während der POC- und PON-Zunahme abnahm,

d. h. die Stickstoffzunahme relativ zur Kohlenstoffzunahme größer war, macht die BON-Zunahme sogar einen noch geringeren Anteil der PON-Zunahme aus als der BOC- am POC-Anstieg. Berechnet man umgekehrt am Beispiel des Hausexperiments aus den Unterschieden der BOC:BON- und  $POC_r:PON_r$ -Verhältnisse am 1. und 3. Meßtag (wobei  $POC_r$  und  $PON_r$  die partikulären Bestandteile nach Abzug der bakteriellen Biomasse sind), um wieviel der POC:PON-Wert aufgrund der bakteriellen Biomassezunahme abnehmen muß, ergibt sich mit 0,1-0,3 nur ein Bruchteil der tatsächlich gemessenen Abnahme von 2 (EICHNER 2001). Folglich kann das bakterielle Wachstum weder die POC- und PON-Zunahme noch die Abnahme der POC:PON-Verhältnisse erklären. Stattdessen kann man auf N-Ebene die Änderungen des gelösten Pools betrachten (mit Ausnahme des DON, s. u.), da N im Gegensatz zu C mehr oder weniger vollständig in die bakterielle Biomasse eingebaut wird. So macht die Abnahme der DFAA-Konzentration im Hausexperiment und in Experiment 3 im EZ- und SUB-Ansatz 50 % bzw. 100 % der PON-Zunahme aus.

Die Zunahme des BOC-Anteils am POC kann sowohl auf die Zellkonzentrations- und Zellvolumenzunahme der einzelnen Bakterienzellen oder auf die Bildung von Aggregaten durch Bakterien zurückzuführen sein. Beides würde den Anteil der Bakterien, die zu Beginn der Experimente noch zu klein waren, um auf den GF/F-Filtern für die POC-Bestimmung zu verbleiben (Porengröße eines GF/F-Filterns 0,2-0,7  $\mu\text{m}$ ), erhöhen. Bei der Aggregatbildung spielen aber nicht nur die Bakterien eine Rolle, sondern auch kleinste Partikel, die normalerweise nicht dem partikulären Pool zugeordnet werden, weil sie kleiner als 0,2-0,45  $\mu\text{m}$  sind (was der Porengröße gängiger Filter zur Separation von gelöstem und partikulärem Material entspricht; BENNER *et al.* 1992). Diese können an der Entstehung von größeren Partikeln beteiligt sein und damit eine Zunahme von nicht-bakteriellem POC erklären. So zeigten NEWELL *et al.* (1981) und BIDDANDA (1985), daß zu Beginn einer Inkubation aufgrund bakterieller Aktivität in partikelfrei filtriertem Meerwasser Bakterienaggregate von 100  $\mu\text{m}$  und Bakterien-Partikel-Aggregate von mehr als 1 mm Größe entstehen können. ALLDREDGE *et al.* (1993) wiesen das Vorkommen von transparenten Exopolymeren nach, die von Phytoplankton- und Bakterienexudaten stammten, hauptsächlich aus gelösten Polysacchariden bestanden und durch mikrobielle Aktivität und abiotische Prozesse in die partikuläre Form überführt wurden. Die Aggregatbildung geht in diesen Fällen mit der bakteriellen Sekundärproduktion einher, bei der DOM aufgenommen und in bakterielle Biomasse bzw. Exudate umgewandelt wird. Gleichzeitig ist es ein Mechanismus der Bakterien, dem Fraßdruck durch bakterivore Protozoen zu entgehen (JÜRGENS *et al.* 1997).

Der Anstieg des POC-Gehalts ist vermutlich durch eine Kolloidbildung aufgrund biologischer Aktivität am besten zu erklären, wobei physikalische Prozesse durchaus auch beteiligt sein können. In beiden Fällen müßte die POC-Bildung in einer Abnahme der DOC-Konzentration widerspiegelt werden, jedoch beträgt die Zunahme des POC nur zwischen 5 und 15 % des DOC, was innerhalb des Meßfehlers der DOC-Bestimmung liegt (entsprechendes gilt für die Änderungen des PON vor dem Hintergrund der hohen DON-Konzentrationen). Ebenso machte das Bakterienwachstum in den Ansätzen mit  $POC < 10 \mu\text{mol l}^{-1}$  (die meisten  $POM_{TF}$ -Ansätze) nie soviel aus, daß der bakterielle Kohlenstoffbedarf in einer Abnahme des DOC-Gehalts zu erkennen wäre. Allerdings kann man aus der Abnahme der DFAA (und auch der gelösten Monosaccharide) in den ersten Tagen ersehen, daß die Bakterien Bestandteile des gelösten organischen Kohlenstoffpools nutzen. Außerdem kann nicht ausgeschlossen werden, daß bei der Herstellung der Partikelsuspensionen mittels Tangentialfiltration die für das Bakterienwachstum benötigte geringe Menge an labilem DOC aus zerstörten Zellen und Aggregaten frei ge-

worden ist, dabei aber nicht die Ausgangskonzentration gegenüber der *in situ*-Konzentration des DOC signifikant erhöht wurde. Im 0-150 m-Ansatz von Experiment 3 ( $\text{POC} = 72 \mu\text{mol l}^{-1}$ ) kann die Zunahme der Bakterien nur einen Teil der DOC-Abnahme erklären: Die DOC-Konzentration nahm in 25 h von 230 auf  $120 \mu\text{mol l}^{-1}$  ab und änderte sich bis zu Versuchsende nicht mehr. Die Bakterienzellzahlen verzehnfachten sich in diesem Zeitraum, was auf der Annahme von 30 % Wachstum und 70 % Respiration einem Kohlenstoffbedarf von  $40 \mu\text{mol l}^{-1}$  entsprach. Die starke DOC-Abnahme kann in diesem Ansatz also nicht allein durch bakterielle Sekundärproduktion verursacht worden sein.

#### *Protozoenfraß und Recycling*

In den Experimenten dieser Studie wurde die Bakterienzunahme in der ersten Phase beobachtet (Kap. 4.1.4). In Phase II waren vermutlich die Protozoen, die zwar gesehen, aber nicht gezählt wurden, für den POM-Abbau verantwortlich. Wahrscheinlich wurden in allen Experimenten Bakterien von heterotrophen Flagellaten gefressen (Phase II) und die Bakterienbiomasse in der restlichen Zeit des Versuchs (Phase III) von ihnen kontrolliert (siehe Experimente von FERGUSON *et al.* 1984; CARON *et al.* 1988; JÜRGENS & GÜDE 1994). Im Hausexperiment bleiben die Bakterienzellzahlen in Phase III bei  $500 \text{ Zellen l}^{-1}$ , was dem Schwellenwert entspricht, bei dem heterotrophe Flagellaten noch effektiv von Bakterien leben können (JÜRGENS *et al.* 1997; JÜRGENS & GÜDE 1994; POSCH *et al.* 1999). Weitere Indizien für die Anwesenheit von Protozoen, vornehmlich heterotrophen Nanoflagellaten (HNF), sind die in Phase II zunehmenden Ammonium- und DFAA-Konzentrationen. Dies scheint eine Folge des Flagellatenwachstums zu sein, wobei während deren exponentieller Wachstumsphase  $\text{NH}_4^+$  und DFAA in etwa gleicher Menge ausgeschieden werden (KIRCHMAN *et al.* 1989; HOCH *et al.* 1996).

Zusammen mit den Veränderungen der DIN-, DON- und PON-Konzentrationen wurden im Hausexperiment auch die  $\delta^{15}\text{N}$ -PON-Werte bestimmt (EICHNER 2001). Die gemeinsamen Veränderungen dieser Variablen im Laufe des Experiments weisen auf Recyclingprozesse nach ca. 14 Tagen hin. In den ersten drei Inkubationstagen, während der Phase des stärksten Bakterienwachstums und PON-Zunahme, ändern sich die  $\delta^{15}\text{N}$ -PON-Werte aufgrund sich überlagernder Reaktionen kaum. Erst im sich anschließenden Zeitraum, deuten sowohl die abnehmenden PON- und Bakterienzellzahlen als auch die Zunahme der  $\delta^{15}\text{N}$ -PON-Werte auf einen POM-Abbau hin. Flagellaten fressen die Bakterien, wobei wahrscheinlich isotopisch leichteres DON und  $\text{NH}_4^+$  frei werden (EICHNER 2001; HOCH *et al.* 1996). Nach etwa 2 Wochen nehmen die  $\delta^{15}\text{N}$ -PON-Werte wieder ab. In dem vergangenen Zeitraum ist viel Ammonium entstanden, und die Konzentration der gelösten Aminosäuren hat nach einer anfänglichen Abnahme wieder zugenommen. Die Nutzung des Ammoniums, insbesondere des isotopisch leichteren, durch heterotrophe Bakterien, die dem POM-Pool angehören, kann für die leichter werdenden  $\delta^{15}\text{N}$ -PON-Werte verantwortlich sein. Durch dieses Recycling des Stickstoffs ist PON als Indikator für den Abbau nicht so gut geeignet wie POC.

Chemolithotrophe Prozesse könnten auch in der Recyclingphase der Mikrokosmos-Experimente, wenn genügend Ammonium als Ausgangssubstanz für die Nitrifikation vorhanden war, auftreten. In den meisten Experimenten nahmen die Ammoniumkonzentrationen bis zum Versuchsende zu. Auch waren weder eine meßbare Nitratzunahme noch eine Steigerung der Sauerstoffzehrungsrate zu beobachten. In den Mikrokosmen findet entweder keine Nitrifizierung statt oder die Nitrifizierungsraten sind so langsam, daß sich innerhalb des Inkubationszeitraums kein Nitrat bildet. Dies könnte daran liegen, daß entweder keine Nitrifizierer vorhanden



150 m die Temperaturen um 10°C und der Sauerstoffgehalt von 250 auf 0  $\mu\text{mol l}^{-1}$  abnehmen. Bei einer mittleren Sinkgeschwindigkeit der Partikel von 100  $\text{m d}^{-1}$  können die Bakterien sehr kurzfristig starke Änderungen der Temperatur- und/oder Sauerstoffbedingungen erfahren (Abb. 20). Vor diesem Hintergrund wurde der Einfluß der verschiedenen Umweltbedingungen (Temperatur, Druck, Sauerstoff) auf die bakterielle Sekundärproduktion und EEA in der Wachstumsphase zu Beginn der Experimente untersucht (1-2 Tage), also in einem Zeitraum, in dem Protozoenfraß und Recyclingprozesse noch nicht so starke Auswirkungen auf diese Variablen hatten.

Die bakteriellen Umsatzprozesse auf den Partikeln führen zum Abbau von POM und zur Abnahme der Partikelkonzentration mit zunehmender Wassertiefe. Diese Änderungen an einem sinkenden Partikel auf dem Weg zum Meeresboden finden bei einer durchschnittlichen Ozeantiefe von 4000 m und einer Sinkgeschwindigkeit von 100  $\text{m d}^{-1}$  auf einer Zeitskala von Wochen statt. Bei dieser Sinkgeschwindigkeit würde sich ein Partikel ca. 9 Tage im Mesopelagial und je nach Wassertiefe zwischen 30 und 40 Tagen im Bathypelagial aufhalten. Unter diesem Aspekt wurden die langfristige POC-Abnahme und die Änderung der POM-Zusammensetzung (3-4 Wochen) im weiteren Verlauf der Experimente untersucht.

Die Tatsache, daß die POC-Zunahme durch biologische Aktivität verursacht wurde (Kolloidbildung, S. 71), die im wärmsten oder oxischen Ansatz höher war (und mit der höchsten Sauerstoffzehrungsrate einherging) als in kälteren oder suboxischen und in Ansätzen mit POM aus geringen Wassertiefen höher als in Ansätzen mit POM aus großen Wassertiefen, bedeutet, daß bei diesem Anstieg Kohlenstoffverbrauch in irgendeiner Form beteiligt war, auch wenn er sich nicht in einer Abnahme des POC- oder TOC-Gehalts wiederfand. Die Ansätze, die aufgrund der starken anfänglichen POC-Zunahme und der sich daran anschließenden POC-Abnahme sehr „reaktiv“ waren, zeigten während der 3-4wöchigen Inkubation zwischen dem ersten und dem letzten Meßpunkt entweder keine oder eine sehr geringe POC-Abnahme oder sogar eine leichte Zunahme. Durch diese nicht vorhandene oder sehr geringe Netto-POC-Änderung unterschieden sich solche reaktiven Ansätze (Kontrollansätze) nicht von jenen, in denen die POC-Konzentration über den gesamten Inkubationszeitraum mehr oder weniger unverändert blieb (manipulierte Ansätze), obwohl die Sauerstoffzehrungsrate eindeutig auf einen höheren Kohlenstoffverbrauch in den reaktiven Ansätzen hinwies. Die Berechnung der POC-Abnahme zwischen dem ersten und dem letzten Meßpunkt erfaßt diese Änderungen nicht und wird damit dem Einfluß, den die untersuchten Faktoren auf den POM-Abbau haben, nicht gerecht. Es erscheint daher legitim, die POC-Abnahme zwischen dem maximalen Wert am Ende der Phase I bzw. am Beginn der Phase II und dem letzten Meßpunkt als Maß für den POM-Abbau durch die heterotrophe Gemeinschaft zu verwenden.

Aufgrund der in der Flasche stattfindenden Recyclingprozesse (s. o.) stellt die so ermittelte POC-Abnahme nur einen Mindestwert dar. Das Problem der Wiederverwertung von organischem Kohlenstoff zu einem unbekanntem Prozentsatz läßt sich teilweise beheben, indem man die Sauerstoffzehrungsraten betrachtet. Sie liefern ein Maß dafür, wieviel Kohlenstoff von der gesamten heterotrophen Gemeinschaft unabhängig von Recyclingprozessen remineralisiert wurde. Durch die Sauerstoffzehrungsrate wird jedoch nicht erfaßt, welches Kohlenstoffreservoir (gelöst oder partikulär) als Kohlenstoffquelle diente. In den meisten Experimenten ist der aus dem Sauerstoffverbrauch ermittelte Kohlenstoffbedarf höher als die Konzentration des zur Verfügung stehenden organischen Materials in partikulärer Form. Der Kohlenstoff muß also aus der gelösten Phase aufgenommen worden sein, deshalb kann der auf der Sauerstoffzeh-

rung basierende Kohlenstoffverbrauch als Maß für den maximalen POC-Abbau angesehen werden. Zusammen mit dem auf den Thymidin- und Leucininkorporationsraten basierenden Kohlenstoffverbrauch stehen somit vier Werte für die Abschätzung des POC-Abbaus und zum Vergleich mit Daten zum Partikelfluß aus der Literatur zur Verfügung (Tab. 7).

## 4.2 Physiologische Reaktionen auf Umweltveränderungen

### 4.2.1 Einfluß der Temperatur auf Bakterien aus dem Epi-, Meso- und Bathypelagial

Natürliche Bakterienpopulationen aus unterschiedlichen Wassertiefen wurden verschiedenen Temperatur- und Druckbedingungen ausgesetzt und der kurzfristige Einfluß auf bakterielle Aktivitäten wie Wachstum (BZZ), die Assimilation organischer Substanzen (TdR, Leu) und die extrazelluläre hydrolytische Aktivität (EEA) von fünf verschiedenen Enzymen ( $\alpha$ -Glu,  $\beta$ -Glu, Chi, Est, Pep) untersucht (Exp. 1-5, Kap. 3.2.1). Die Temperaturniedrigung hatte auf die Bakterien aus dem Epipelagial (0-150 m) einen negativen Effekt und umgekehrt hatte die Temperaturerhöhung auf Bakterien aus dem Meso- und Bathypelagial (> 800 m) einen positiven Effekt ( $Z_{10} \approx 2-4$ ; Tab. 6, Abb. 12a, 13). Ein  $Q_{10}$ -Wert von ca. 2-4, der üblicherweise für biochemische Prozesse beschrieben wird (PENZLIN 1989), wurde damit für die Bakterien aus allen Tiefenhorizonten bestätigt. Besonders deutlich wurde dies in Experiment 3 mit  $POM_{Netz}$ , in dem sowohl im EZ- als auch im SUB-Ansatz die Thymidin- und Leucininkorporationsraten bei 15°C etwa 50 % der Raten bei 28°C betragen (A3-1, A3-2). Dabei schien sich die Erniedrigung bzw. Erhöhung der Temperatur auf die unterschiedlichen Prozesse gleich stark auszuwirken, da keine signifikanten Unterschiede zwischen den aus den Hydrolyseraten der einzelnen Enzyme und den Inkorporationsraten von Thymidin und Leucin ermittelten  $Z_{10}$ -Werten festzustellen waren. In früheren Studien wurde aufgrund verschieden hoher  $Q_{10}$ -Werte auf Unterschiede in der Regulation der Peptidaseaktivität gegenüber anderen Enzymen (VETTER & DEMING, 1994) oder von TdR gegenüber Leu (SHIAH & DUCKLOW 1997; SIMON & WÜNSCH 1998) geschlossen. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen lassen derartige Aussagen aufgrund des limitierten Datensatzes zur Ermittlung der  $Z_{10}$ -Werte nicht zu.

Bei der Untersuchung des Temperatureffektes auf TdR, Leu und EEA der Bakterien aus der Tiefsee bei Atmosphärendruck muß auch der Einfluß des Drucks berücksichtigt werden, da barophile Bakteriengemeinschaften durch die Dekompression anders auf die gleichzeitigen Änderungen von Temperatur und Druck reagieren könnten. Barophile Bakterien aus Tiefenwasser wiesen bei *in situ*-Druck höhere Inkorporationsraten auf als bei Atmosphärendruck (PATCHING & EARDLEY 1997; THOLOSAN *et al.* 1999). PATCHING & EARDLEY (1997) zeigten zudem, daß die Erhöhung der Temperatur von 3,5 auf 11,5°C einen positiven Effekt auf die zellspezifischen Thymidininkorporationsraten der Bakteriengemeinschaft aus 4800 m Tiefe bei *in situ*-Druck hatte, der einem  $Q_{10}$ -Wert von 1,8 entsprach. Bei Atmosphärendruck waren die Raten bei 11,5°C jedoch niedriger als bei 3,5°C. Sie führten dies auf die Verschiebung der Kardinaltemperaturen für TdR nach unten aufgrund der Dekompression der baro- und psychrophilen Bakteriengemeinschaften zurück. In der vorliegenden Arbeit scheint dies nicht der Fall gewesen zu sein: Die bei 1 bar gemessenen Raten der Bakterien aus > 800 m Tiefe waren bei 15°C deutlich höher als bei *in situ*-Temperaturen (2 und 8°C; Tab. 6, Abb. 13). Daraus könnte man schließen, daß die Dekompression in dieser Arbeit bei *in situ*-Temperaturen und bei 15°C den gleichen Effekt (keine Änderung der Kardinaltemperaturen) auf die Bakteriengemeinschaften aus dem Meso- und Bathypelagial hatte. Für die Bakterien aus dem Mesopela-

gial (150-1200 m) wäre dieses erklärbar, da in diese Tiefen (abgesunkene) Partikel noch Bakterienpopulationen aus der Oberflächenschicht beherbergen könnten, die durch günstige Temperatur- und Druckbedingungen wieder aktiv wurden. Anders verhält es sich mit den Populationen aus dem Bathypelagial, die aus einer Tiefe von 50 m, also aus der Nepheloidschicht, stammten (Tab. 1). In dieser Tiefe kann man erwarten, daß der Anteil der echten Tiefseebakterien, die durch Resuspension von Partikeln aus dem Sediment in die Wassersäule gelangt sind, den Anteil der von sinkenden Partikeln in diese Schicht eingebrachten Bakterien überwiegt. Allerdings ist denkbar, daß sich die Zusammensetzung der Bakterienpopulation während des gesamten Zeitraums von der Probengewinnung aus großen Tiefen (> 800 m) und der Probenverarbeitung bis zum Zeitpunkt der Messung geändert hat und baro- und psychrophile Arten von mesophilen (und barotoleranten) Arten ersetzt wurden. Hinzu kommt, daß eine Temperaturerhöhung von nur 3,5-7°C bei hoher organischer Substratkonzentration, hier durch die Anreicherung gegenüber den *in situ*-Bedingungen erhöht, scheinbar inaktive Zellen zu beträchtlicher metabolischer Aktivität animieren kann (CHOI *et al.* 1999). Das bedeutet, daß die Abschätzung der bakteriellen Aktivität in der Tiefsee unter anderen als *in situ*-Bedingungen nicht möglich ist, da durch Dekompression sowie Erhöhung der Temperatur und Substratkonzentration die absoluten Raten in unterschiedlicher Weise beeinflußt werden. Dies wird auch im folgenden Kapitel deutlich.

#### **4.2.2 Einfluß des Drucks auf Bakterien aus dem Epipelagial**

Der Einfluß des Drucks wurde an POM<sub>Netz</sub> aus der euphotischen Zone der Arabischen See untersucht (Exp. 1b; Abb. 15). Die Erhöhung des Drucks hatte deutliche Auswirkungen auf die bakteriellen Aktivitäten TdR, Leu und EEA. Im Gegensatz zur Erniedrigung der Temperatur hat sich die Erhöhung des Drucks bei 7°C deutlich stärker auf TdR ausgewirkt als auf die potentiellen Aktivitäten der 5 Enzyme. Möglicherweise wurden durch die abrupte Druckerhöhung Organismen zerstört und dabei Enzyme freigesetzt, die eine druckbedingte Verringerung der bakteriellen Ektoenzymproduktion entsprechend TdR kompensiert haben. Da sich die Bakterienzellzahlen nach 37 h nicht unterschieden, müssen andere Organismen durch den erhöhten Druck getötet worden sein. Hierfür kommt kleineres Zooplankton in Frage, das die 4tägige Aufbewahrung des POM<sub>Netz</sub> bei 4°C im Dunkeln (Kap. 2.3) überlebt hat und durch das Abdekantieren nicht von der Algensuspension getrennt wurde. Manche calanoiden Copepoden reagieren gegenüber kleinen Druckänderungen empfindlich (MAUCLINE 1998), so daß die Druckerhöhung von 1 auf 350 x 10<sup>5</sup> Pa durchaus zum Tod der Copepoden geführt haben könnte.

#### **4.2.3 Bedeutung der POM-Qualität**

Natürliche Bakterienpopulationen aus dem Meso- und Bathypelagial wurden bei *in situ*- und erhöhter Temperatur inkubiert. Anschließend wurde der Einfluß erhöhter Temperaturen auf die bakterielle Sekundärproduktion (BZZ, TdR und Leu) im Tiefenwasser mit den Ansätzen aus dem Epipelagial, die bei gleicher Temperatur inkubiert wurden, verglichen (Exp. 6 und 7; Kap. 3.2.2). In beiden Experimenten nahmen die Thymidin- und Leucininkorporationsraten mit der Tiefe ab (Abb. 16, 17). Dies kann mehrere Ursachen haben: (1) Die Bakterienzellzahlen nehmen ab, (2) die Bakterien werden durch abnehmende Temperaturen und zunehmenden Druck gehemmt oder (3) die Menge und Qualität des organischen Substrates nehmen ab. Wären die abnehmenden Bakterienzellzahlen für die beobachtete Abnahme der Thymidin- und Leucininkorporationsraten in den verschiedenen Ansätzen verantwortlich, müßten die zellspe-

zifischen Inkorporationsraten in allen Tiefen gleich hoch sein. Dies ist zwar nicht der Fall, jedoch sind die entsprechenden Unterschiede zwischen euphotischer Zone und Tiefenwasser bei den zellspezifischen Raten geringer als bei den volumenspezifischen. Demnach müssen die Bakterien aus den tieferen Wasserschichten auf zellspezifischer Ebene aktiver gewesen sein als die Bakterien aus weniger tiefen Wasserschichten. Auch die abnehmenden Temperaturen können die starke Abnahme der Thymidin- und Leucininkorporationsraten mit zunehmender Wassertiefe nur partiell erklären. Nach der Inkubation der 4 Ansätze bei 15°C waren die volumenspezifischen Raten immer noch geringer in den tieferen Wasserschichten, wenn auch die Unterschiede zwischen euphotischer Zone und Tiefenwasser nicht mehr so hoch waren wie bei *in situ*-Temperaturen. Vergleicht man die Bakterienproduktionen, die bei 15°C bestimmt wurden, jedoch auf zellspezifischer Ebene, findet man in allen untersuchten Wassertiefen etwa gleich hohe Thymidin- und Leucininkorporationsraten. Daraus kann man ableiten, daß in beiden Experimenten die niedrigeren Temperaturen und die geringeren Bakterienzellzahlen für die beobachteten Unterschiede der Thymidin- und Leucininkorporationsraten mit der Tiefe verantwortlich sein müssen. Die POM-Menge und -Qualität (POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse) hatten hier keinen deutlichen Einfluß, da durch die Anreicherung des organischen Materials mittels Tangentialfiltration in allen 4 Tiefen etwa gleich hohe Ausgangskonzentrationen hergestellt wurden und auch die grobe chemische POM-Zusammensetzung (POC:PON, PCHO:PPRT) in den untersuchten Tiefen recht ähnlich war (Kap. 3.1.1, 4.1.1).

Über den Einfluß der Druckzunahme mit der Tiefe kann man an dieser Stelle nur spekulieren, da jene in den Versuchen nicht berücksichtigt wurde. Sicher ist, daß Bakterien aus der euphotischen Zone durch die Druckzunahme gehemmt werden (s. Exp. 1b). Entsprechend den Temperaturexperimenten hätten auch Tiefenwasserbakterien unter *in situ*- und Atmosphärendruck inkubiert werden müssen, um die zellspezifischen Aktivitäten der Bakterien aus der euphotischen Zone und aus der Tiefsee bei gleichem Druck vergleichen zu können. Nach PATCHING und EARDLY (1997) sind unter *in situ*-Temperatur- und *in situ*-Druckbedingungen gemessene Thymidin- und Leucininkorporationsraten von Bakterien aus Tiefenwasser höher als unter *in situ*-Temperatur und Atmosphärendruck gemessene. Insofern ist anzunehmen, daß Profile, wie sie in Abb. 16 und 17 (volumenspezifische Abnahme der Bakterienproduktion bei *in situ*-Temperaturen) dargestellt sind, unter Berücksichtigung des Drucks geringere Unterschiede zwischen den Tiefen < 300 m und > 800 m aufgrund der Aktivität der barophilen Bakterien aufweisen und Messungen in allen 4 Tiefen bei Atmosphärendruck (entsprechend der Messung der volumenspezifischen TdR und Leu in allen Wassertiefen bei 15°C) größere Unterschiede zwischen diesen beiden Tiefenhorizonten ergeben würden.

#### **4.2.4 Einfluß des Sauerstoffs auf die EEA**

In den Experimenten mit sinkendem ( $POM_{\text{Netz}}$ ) und suspendiertem POM ( $POM_{\text{TF}}$ ) aus der oxischen Wasserschicht (Exp. 8 und 9) waren keine Unterschiede zwischen der EEA unter oxischen und suboxischen Bedingungen zu erkennen (A11). Dies kann zwei Gründe haben: (1) Die hydrolytischen Enzyme, die für die Spaltung der eingesetzten Modellsubstrate verantwortlich sind bzw. die für ihre Produktion verantwortlichen Bakterien werden durch Sauerstoffmangel nicht gehemmt. (2) Die Hemmung der bakteriellen EEA wird durch die Zufuhr von neuen Enzymen aus abgetöteten höheren Organismen kompensiert. Für den ersten Fall sprechen EEA-Messungen in verschiedenen Wassertiefen in der Arabischen See, die sich von wenigen Metern bis in eine Tiefe von 800 m erstreckten und damit die Oxichline und einen

großen Teil der OMZ abdeckten. Die EEA der Peptidase und  $\beta$ -Glukosidase wies unterhalb der euphotischen Zone keine Unterschiede zwischen oxischen und anoxischen Wasserschichten auf (HOPPE & ULLRICH 1999). Die mikroskopische Zusammensetzung der Partikelsuspensionen legt den zweiten Fall nahe: Das im POM<sub>Netz</sub>-Ansatz von Experiment 8 reichlich vorhandene Zooplankton wurde durch den Sauerstoffmangel getötet, wodurch Enzyme freigesetzt werden können. Dies könnte auch für den POM<sub>TF</sub>-Ansatz aus 7,5 m Wassertiefe von Experiment 9 zutreffen, da im suboxischen Ansatz die Zahl der Bakterien nach dem Maximum am 3. Tag nicht so schnell abnahm wie im oxischen Ansatz, was auf eine Reduzierung der Protozoenkonzentration hinweist.

Einzig die Chitobiase- und die Peptidaseaktivitäten im POM<sub>TF</sub>-Ansatz aus 7,5 m Wassertiefe aus der Gotlandsee (Exp. 9) wurden durch die Sauerstoffreduktion deutlich verringert. Wahrscheinlich werden die Bakterien, die diese Enzyme unter aeroben Bedingungen produzieren, unter anaeroben Bedingungen gehemmt. Auch könnte das Absterben von Organismen, die ohne Sauerstoff nicht leben können, mehrere Erklärungen liefern: (1) Es werden enzymhemmende Verbindungen oder Elemente freigesetzt, die mit den Modells substraten um das entsprechende Enzym konkurrieren und deshalb die Menge des abgespaltenen fluoreszierenden MUF- oder MCA-Moleküls verringern (Kap. 2.6) oder (2) es kommt, im Falle der Peptidase, zu einer erhöhten Verfügbarkeit von frischen DFAA, so daß die Produktion dieses Enzyms, das durch Endprodukthemmung reguliert wird, eingestellt wird.

Es gibt in der Literatur kaum Studien, die den direkten Einfluß von Sauerstoffmangel auf hydrolytische Enzyme untersuchen. Im Elbe-Ästuar wurden unter oxischen Sauerstoffbedingungen höhere MCA-Leucin-Umsätze und DFAA-Konzentrationen gemessen als zum Zeitpunkt eines Sauerstoffdefizits zwei Monate später, jedoch wies die Änderung der DFAA-Zusammensetzung darauf hin, daß bei der Remineralisation der Stickstoffverbindungen eine Verlagerung zu anaeroben Abbauprozessen stattgefunden haben muß (YASSERI & KARBE 1995). Dies bedeutet, daß in diesem Fall eine andere an anaerobe Bedingungen angepaßte Bakteriengemeinschaft mit anderen Enzymen den Umsatz fortgeführt hat und die Peptidaseaktivität nicht durch Sauerstoffmangel gehemmt wurde.

Bei der Inkubation von POM<sub>TF</sub> aus sub- bzw. anoxischen Wasserschichten aus der Gotlandsee und der Arabischen See (Exp. 9 und 10) wiesen die EEA (außer der Esterase) eine Tendenz zu höheren Raten unter oxischen Bedingungen auf (A11, Abb. 18). Auch hier könnte es 2 Begründungen geben: (1) Die hydrolytischen Enzyme selbst oder die für die entsprechenden Enzyme verantwortlichen Bakterien funktionieren besser bei der Anwesenheit von Sauerstoff oder (2) die Veränderung der ursprünglichen Sauerstoffkonzentrationen hat zur Abtötung von Zellen und Organismen geführt. Da sinkende Partikel auch Bakterien in die Tiefe transportieren, kann es sehr gut möglich sein, daß diese durch die Zufuhr von Sauerstoff wieder aktiviert werden. Die Ergebnisse von HOPPE und ULLRICH (1999) sprechen einerseits dagegen, da, wie bereits erwähnt, keine Unterschiede der EEA in der oxischen und anoxischen Wasserschicht zu sehen waren, andererseits könnte auch in der Wassersäule eine Hemmung der partikelassoziierten Enzymproduktion der Bakterien mit Eintreten in die OMZ stattfinden und durch die Lyse von Zellen kompensiert werden.

Die Bedeutung der Sauerstoffkonzentration für die potentielle Aktivität der extrazellulären hydrolytischen Enzyme läßt sich aus den hier durchgeführten Experimenten nur schwer ableiten. Da in den eingesetzten Partikelsuspensionen auch eukaryotische Organismen enthalten

waren, ist es unmöglich festzustellen, ob die gemessene EEA bei verschiedenen Sauerstoffbedingungen das Resultat der vorhandenen bakteriellen Ektoenzyme, der Regulation der bakteriellen Enzymproduktion oder der Freisetzung von Enzymen oder Enzymsubstraten aus zerstörten Zellen ist.

### 4.3 POM-Abbau im Experiment und in der Wassersäule

#### 4.3.1 POM-Abbau und chemische Veränderungen unter verschiedenen Umweltbedingungen

##### *Temperatur und Druck*

Der Einfluß der Temperatur auf die bakteriellen Aktivitäten spiegelte sich in den Konzentrationsänderungen der partikulären Bestandteile in den Experimenten mit POM aus dem Epipelagial wider (Exp. 1a, 2, 3; Tab. 7). Insbesondere im stark angereicherten POM<sub>Netz</sub>-Ansatz aus der euphotischen Zone der Arabischen See (Exp. 1a) führten die mit der Temperatur abnehmenden mikrobiellen Umsatzprozesse zu entsprechend starken POM-Abnahmen (POC, PON, PPRT) in den unterschiedlich temperierten Ansätzen (28, 15 und 7°C; Abb. 14). Ähnliche Tendenzen waren in den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus der Arabischen See (Exp. 2) zu verzeichnen, wobei hier die Unterschiede zwischen den verschiedenen Ansätzen bei 28, 15 und 8°C deutlich geringer ausfielen (Tab. 7). Eine Ursache dafür könnte die mangelnde Substratverfügbarkeit sein, so daß Temperatureffekte weniger stark ausgeprägt waren. In mehreren Studien wurde nachgewiesen, daß die Temperatur keinen Einfluß auf die Aufnahmeraten hat, wenn die Bakterien substratlimitiert sind (HOCH & KIRCHMAN 1993; SHIAH & DUCKLOW 1994; POMEROY & WIEBE 2001). Das POM<sub>TF</sub> für diesen Versuch wurde im Frühjahr 1997 nach einer Phytoplanktonblüte gewonnen, also in einer Phase, in der nach dem Absinken der Blüte Substratlimitierung anzunehmen ist. Ein Absinken der Temperatur auf 8°C erniedrigte daher die Aktivität nicht so stark. Erst bei sehr niedrigen Temperaturen (2°C) findet eine weitere Reduzierung der Aktivität und damit der POC-Abnahme statt.

Die deutliche Steigerung der bakteriellen Aktivität als Folge der Temperaturerhöhung schlug sich in den Ansätzen aus dem Meso- und Bathypelagial mit Ausnahme des SUB-Ansatzes von Experiment 3 nicht in der Veränderung der Konzentrationen der partikulären Bestandteile nieder (Tab. 7). Hier trifft in noch stärkerem Maße zu, was bereits oben für die POM<sub>TF</sub>-Ansätze aus der euphotischen Zone angesprochen wurde: Die Bakterien in der Tiefsee sind wahrscheinlich nicht nur durch die niedrige Temperatur gehemmt, sondern in erster Linie durch die Substratmenge (und möglicherweise auch durch die Substratqualität).

Unter Druckbedingungen von  $350 \times 10^5$  Pa war im Gegensatz zu Atmosphärendruck keine Abnahme von POC, PON, PCHO und PPRT zu verzeichnen (Tab. 7). Somit wurde die durch die Druckerhöhung reduzierte Bakterienproduktion auch in der mangelnden Abnahme der partikulären Bestandteile widerspiegelt.

##### *Sauerstoff*

Der Einfluß der Sauerstoffverfügbarkeit auf den Abbau von POM aus der euphotischen Zone und aus der sub- bzw. anoxischen Schicht wurde in der Ostsee und im Indischen Ozean untersucht (Experimente 8-10, A8-A11). Die Reduktion der Sauerstoffkonzentration in den Mikro-

kosmen mit Wasser aus der euphotischen Zone hatte einen negativen Effekt auf die mikrobiellen Umsatzprozesse.

Die Änderungen der POC- und PON-Konzentrationen in den Mikrokosmen mit POM<sub>Netz</sub> und POM<sub>TF</sub> aus der Gotlandsee wiesen darauf hin, daß in oxischen und suboxischen Wasserschichten eine an die dort vorherrschenden Sauerstoffbedingungen angepaßte mikrobielle Gemeinschaft lebt, da eine schnellere Abnahme der POC- und PON-Konzentrationen unter den jeweiligen *in situ*-Sauerstoffbedingungen stattfand als unter den manipulierten (A8-1, A9-1). Dies wurde auch beim Bakterienwachstum sowie bei der Aktivität der Protozoen (in Form der Zunahme der Ammoniumkonzentrationen) beobachtet. Wie in Kapitel 4.1.3 dargelegt, sind die Abnahme der Bakterienzellzahlen in Phase II und die Ammoniumzunahme in den POM-Ansätzen aus der oxischen, euphotischen Zone auf die Entwicklung von Flagellaten zurückzuführen, die die Bakterien fressen und Ammonium ausscheiden. Beides, die Abnahme der Bakterien und die Zunahme des Ammoniums, war in den jeweiligen *in situ*-O<sub>2</sub>-Ansätzen aus 7,5 m (sauerstoffreich) und 205 m (sauerstoffarm) stärker. Die anhaltend hohen Bakterienzellzahlen im experimentell sauerstoffabgereicherten 7,5 m-Ansatz und die geringere Zunahme der Ammoniumkonzentration sprechen dafür, daß die Entwicklung der Protozoen durch die geringe Sauerstoffkonzentration beeinträchtigt und deshalb vermutlich auch der POM-Abbau verzögert wurde. Entsprechend könnte im Wasser aus 205 m Tiefe der Gotlandsee eine an die dort reduzierten Sauerstoffbedingungen (suboxisch) angepaßte mikrobielle Gemeinschaft gelebt haben (FENCHEL & FINLAY 1990), in der die Bakterien durch die Fraßaktivitäten von Protozoen dezimiert wurden und damit die POC- und PON-Konzentrationen abnahmen. Im experimentell belüfteten 205 m-Ansatz scheinen derartige Aktivitäten dagegen erst viel später eingesetzt zu haben, was an der gleichzeitigen Abnahme der Bakterienzellzahlen und Zunahme der Ammoniumkonzentration nach 8 Tagen zu sehen ist. Dies resultierte in einem gegenüber den *in situ*-O<sub>2</sub>-Bedingungen verlangsamten POM-Abbau in der Gegenwart von Sauerstoff.

Daraus wird ersichtlich, daß Anoxie per se nicht die Ursache von verlangsamtem POM-Abbau ist. Es wurden zwar vielfach langsamere Abbauraten von natürlichem POM in experimentellen Systemen unter anoxischen Bedingungen gefunden. So war der Abbau von Algen in Süßwasser (OTSUKI & HANDA 1972a; OTSUKI & HANDA 1972b) und in Meerwasser (HARVEY *et al.* 1995) sowie der Abbau von Proteinen in Meerwasser (NGUYEN & HARVEY 1997) langsamer bei Abwesenheit von Sauerstoff. Andererseits gibt es Studien, in denen schnellere Remineralisierungsraten von POC und PON in anoxischen mesohalinen Sedimentkernen als in oxischen ermittelt (KRISTENSEN & BLACKBURN 1987) und höhere Leucininkorporationsraten in anoxischen Wasserkörpern als in oxischen (COLE & PACE 1995) gemessen wurden. In einer dritten Gruppe von Untersuchungen wurde kein Unterschied zwischen oxischem und anoxischem Abbau gefunden. Die Messung von Aufnahmezeiten verschiedener radioaktiv markierter Substanzen in oxischen und anoxischen Wasserschichten, die sich bezüglich anderer Faktoren sehr ähnlich waren, zeigte keine Unterschiede zwischen den beiden Wasserkörpern (LEE 1992). BASTVIKEN *et al.* (2001) stellten Untersuchungen mit Bakterienmischungen aus oxischen und anoxischen Wasserschichten verschiedener Seen an und fanden keine Unterschiede zwischen den Wachstumsraten und der bakteriellen Biomasseproduktion unter aeroben und anaeroben Inkubationsbedingungen. In beiden Studien wird gefolgert, daß die Zusammensetzung und die Verfügbarkeit des organischen Materials Faktoren sind, die die Abbaugeschwindigkeit bestimmen. Diese kann bei verschiedenen organischen Verbindungen

sehr unterschiedlich sein und der Abbau dieser Verbindungen kann unter oxischen oder anoxischen Bedingungen ebenfalls unterschiedlich vonstatten gehen (LEE 1992).

Allein aufgrund der Abbauxperimente mit frischem, natürlichem POM aus der euphotischen Zone, in denen der Abbau bei der Anwesenheit von Sauerstoff schneller ist als bei Anoxie, würde man erwarten, daß die Sauerstoffkonzentration für die Abbaugeschwindigkeit entscheidend ist. In der vorliegenden Arbeit war jedoch die Menge des abgebauten POM aus der suboxischen Schicht (205 m) unter anoxischen Bedingungen in einem Zeitraum von drei Wochen in etwa so hoch wie die Menge des abgebauten POM aus der euphotischen Zone (7,5 m) unter oxischen Bedingungen im gleichen Zeitraum. Dabei waren die Bakterienzellzahlen im 205 m-Ansatz nur knapp halb so hoch wie die im 7,5 m-Ansatz und der Anteil des bakteriellen Kohlenstoffs am POC war in beiden Ansätzen gleich hoch (Exp. 9, A9-1, A9-2). Das bedeutet, daß die Bakterien aus der suboxischen Wasserschicht etwa doppelt soviel POM umgesetzt haben wie die Bakterien aus der oxischen Wasserschicht. Dies ist ein weiterer Hinweis darauf, daß andere Faktoren als der Sauerstoff die Abbauraten bestimmen. Die grobe chemische Zusammensetzung des POM (POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse), wie sie in dieser Arbeit gemessen wurde, weist auf einen höheren relativen Stickstoffgehalt im 7,5 m-Ansatz und einen höheren relativen Kohlenstoffgehalt im 205 m-Ansatz hin, liefert aber keine Erklärung für den höheren zellspezifischen POM-Abbau in dem suboxischen Ansatz. Nach HARVEY *et al.* (1995) werden unter oxischen Bedingungen Kohlenhydrate schneller abgebaut als Proteine und unter anoxischen Bedingungen Proteine schneller als Kohlenhydrate. Sie fanden auch generell schnellere Abbauraten von POM in den aeroben Versuchsansätzen. Jedoch wurden den aeroben und anaeroben Bakteriengemeinschaften die gleichen Suspensionen kultivierter Algen angeboten. In den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus der Gotlandsee (Exp. 9) dieser Studie wurden die Bakterien und das POM jeweils aus denselben Wasserschichten entnommen und inkubiert, so daß in beiden Ansätzen eine an die jeweiligen Sauerstoff-, Substrat- und Nährstoffbedingungen angepaßte mikrobielle Gemeinschaft das POM optimal nutzt. Daß dabei im suboxischen Ansatz mehr umgesetzt wird als im oxischen, könnte durch die Energieausbeute erklärt werden, die beim anaeroben Umsatz von organischer Substanz niedriger ausfällt (HOWARTH & HOBBIE 1982). Anaerobe Bakterien müssen also mehr organisches Substrat umsetzen als aerobe, um dieselbe Menge an Energie zu erhalten. Auch die Verfügbarkeit von anorganischen Nährstoffen beeinflußt den Abbau von organischer Substanz unter anaeroben Bedingungen. COLBERG (1988) berichtet, daß die Menge abgebauter Zellulose unter anoxischen Bedingungen bei Zugabe von Phosphor nach 50 Tagen genauso hoch war wie unter oxischen Bedingungen. In Experiment 9 war im 205 m-Ansatz der Nitratgehalt etwa 3 Größenordnungen höher als im 7,5 m-Ansatz, und Phosphat stieg in der Regel mit zunehmender Tiefe an.

#### **4.3.2 Vergleich mit Sinkstoffflüssen aus der Literatur**

Die Abhängigkeit des vertikalen Partikelflusses im tiefen Ozean von der Primärproduktion (PP) in der euphotischen Zone und von der Wassertiefe wurde in vielen Studien mit einer nicht-linearen Gleichung beschrieben (SUESS 1980, BETZER *et al.* 1984, MARTIN *et al.* 1987, PACE *et al.* 1987, LOHRENZ *et al.* 1992; Abb. 21). Da die Kurvenanpassungen von MARTIN *et al.* (1987) und PACE *et al.* (1987) sehr ähnlich sind und letztere nur für einen Tiefenbereich von 50-2000 m gilt, wurde für den Vergleich mit der experimentell ermittelten POC-Abnahme neben den Gleichungen von SUESS (1980) und BETZER *et al.* (1984) die von MARTIN *et al.* (1987) verwendet. Die Modelle von BETZER *et al.* (1984) und MARTIN *et al.* (1987) basieren auf Sinkstoffflüssen, die im Pazifik gemessen wurden. Der Vergleich mit Daten aus den Unter-

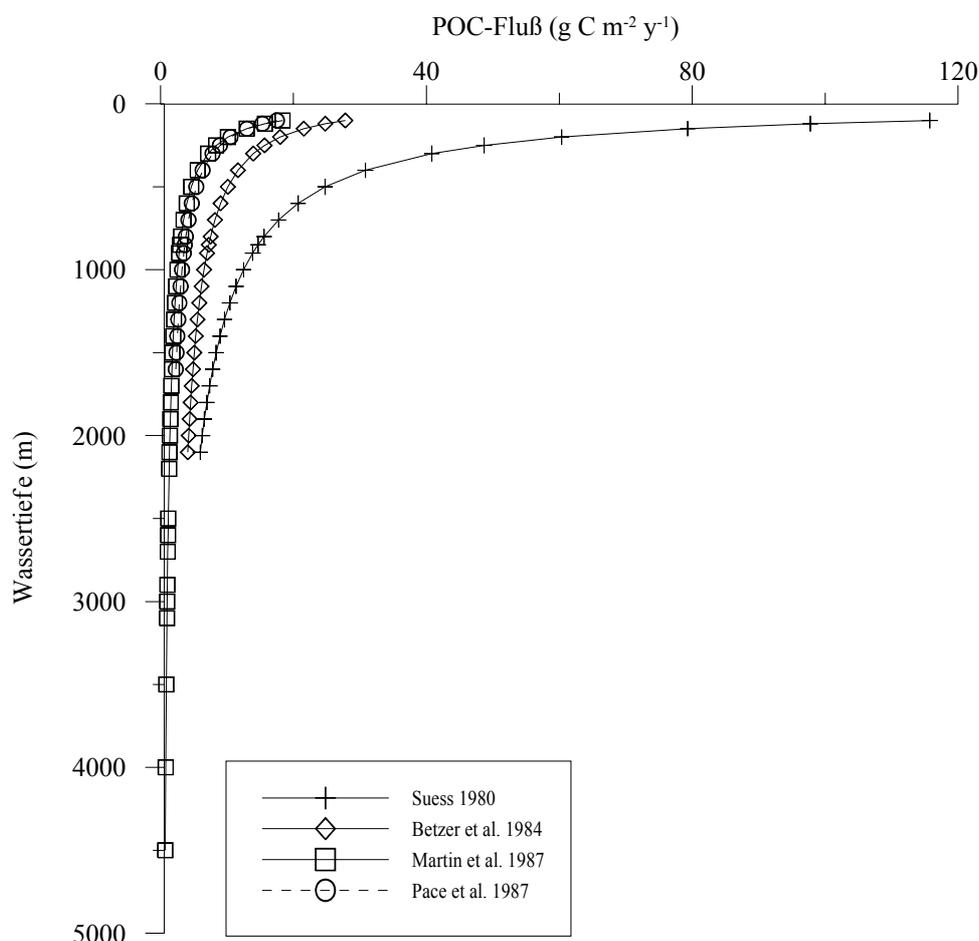


Abb. 21: Verschiedene empirisch ermittelte Kurven, die den vertikalen Partikelfluß in Abhängigkeit von der Primärproduktion und der Wassertiefe beschreiben:

- Suess 1980:  $\text{POC}_{\text{flux}} [\text{g C m}^{-2} \text{y}^{-1}] = \text{PP} / (0.0238z + 0.212)$ ,  $\text{PP} = 300 \text{ g C m}^{-2} \text{y}^{-1}$
- Betzer *et al.* 1984:  $\text{POC}_{\text{flux}} [\text{g C m}^{-2} \text{y}^{-1}] = 0.409 * z^{-0.628} * \text{PP}^{1.41}$ ,  $\text{PP} = 155 \text{ g C m}^{-2} \text{y}^{-1}$
- Martin *et al.* 1987:  $\text{POC}_{\text{flux}} [\text{mol C m}^{-2} \text{y}^{-1}] = 1.53 * (z/100)^{-0.858}$ ,
- Pace *et al.* 1987:  $\text{POC}_{\text{flux}} [\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}] = 3.523 * z^{-0.734} * \text{PP}^1$ ,  $\text{PP} = 400 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ,

wobei PP = Primärproduktion, z = Wassertiefe. Für die Primärproduktion wurde ein Durchschnittswert der in den jeweiligen Untersuchungen verwendeten Raten angenommen.

Fig. 21: Different empirically derived equations which describe the vertical particle flux in dependence of primary productivity and water depth:

- SUESS 1980:  $\text{POC}_{\text{flux}} [\text{g C m}^{-2} \text{y}^{-1}] = \text{PP} / (0.0238z + 0.212)$ ,  $\text{PP} = 300 \text{ g C m}^{-2} \text{y}^{-1}$
- BETZER *et al.* 1984:  $\text{POC}_{\text{flux}} [\text{g C m}^{-2} \text{y}^{-1}] = 0.409 * z^{-0.628} * \text{PP}^{1.41}$ ,  $\text{PP} = 155 \text{ g C m}^{-2} \text{y}^{-1}$
- MARTIN *et al.* 1987:  $\text{POC}_{\text{flux}} [\text{mol C m}^{-2} \text{y}^{-1}] = 1.53 * (z/100)^{-0.858}$ ,
- PACE *et al.* 1987:  $\text{POC}_{\text{flux}} [\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}] = 3.523 * z^{-0.734} * \text{PP}^1$ ,  $\text{PP} = 400 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ,

where PP = primary productivity, z = water depth. For PP the mean value of the rates used in the respective study was assumed.

suchungsgebieten dieser Studie zeigt, daß die Sinkstoffflüsse im Bereich der in Abb. 21 dargestellten Werte liegen (Tab. 10). Auch LOHRENZ *et al.* (1992) haben keinen Unterschied zwischen den POC-Fluß-Daten der oligotrophen Gebiete des atlantischen und pazifischen Ozeans festgestellt. Allerdings werden regionale Unterschiede zwischen oligotrophen und hochproduktiven Gebieten in der Höhe des POC-Flusses in Tiefen knapp unterhalb der euphotischen Zone widergespiegelt (ANTIA *et al.* 2001).

Mit Hilfe der oben genannten Gleichungen kann unter der Annahme einer bestimmten Primärproduktionsrate für beliebige Wassertiefen ein Kohlenstofffluß ermittelt werden (s. hierzu Beispielrechnung R1 im Anhang). Hier wurde ein Mittelwert der in den jeweiligen Studien verwendeten oder gemessenen PP eingesetzt (SUESS 1980:  $300 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ , BETZER *et al.* 1984:  $155 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ). Diese Werte liegen in den Bereichen, die aus Satellitendaten (ANTOINE *et al.* 1996) für die Station WAST in der Arabischen See (PFANNKUCHE & LOCHTE 2000:  $110\text{-}540 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ) und den Atlantik (ANTIA *et al.* 2001:  $50\text{-}400 \text{ gC m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ) abgeleitet wurden.

Aus der Differenz zweier Flüsse in unterschiedlichen Wassertiefen kann eine POC-Abnahme für den dazwischen liegenden Tiefenhorizont berechnet werden. Durch die Annahme einer Sinkgeschwindigkeit von  $100 \text{ m d}^{-1}$  wurde diese tiefenbezogene POC-Abnahme pro Zeitein-

Tab. 10: Kohlenstoffflüsse und Änderung der POC:PON-Verhältnisse der untersuchten Gebiete, die aus Sinkstofffallenproben verschiedener Studien bestimmt wurden. IM = Intermonsun.

Tab. 10: Carbon fluxes and change of the POC:PON ratios from literature, which were determined from sediment trap data in the study areas. IM = intermonsoon.

Breite	Länge	Stations- bezeichnung	Fallentiefe (m)	POC-Fluß ( $\text{g m}^{-2} \text{ yr}^{-1}$ )	POC:PON	Referenz
<i>Atlantik</i>						
47°43'N	20°52'W	47°N 21°W	1000	1,5	7,8	Honjo & Manganini 1993
			2000	1,4	7,8	
			3700	1,0	8,3	
33°49'N	21°01'W	34°N 21°W	1000	1,0	6,8	
			2000	1,0	8,1	
			4400	0,9	8,8	
47°50'N	19°30'W	47°N 20°W	3100	3,3		Newton <i>et al.</i> 1994
<i>Arabische See</i>						
20°N	60°E	-	80	8,8-197	8,2-12	Passow <i>et al.</i> 1993
18°N	65°E	Leg 3b	80	3,5-12,3		Pollehne <i>et al.</i> 1993
			500	< 2,2		
16°20'N	60°29'E	WAST	3027	3,2		Haake <i>et al.</i> 1993
14°30'N	64°46'E	CAST	2954	1,9		
15°30'N	68°45'E	EAST	2830	2,1		
15°20'N	61°30'E	MS-4	814	3,8		Lee <i>et al.</i> 1998, Honjo <i>et al.</i> 1999 IM Feb-Mai
			2222	4,4		
			3484	3,8		
10°00'N	65°00'E	MS-5	800	1,6		
			2363	1,3		
			3915	1,1		
15°20'N	61°30'E	MS-4	2222	6,0		Lee <i>et al.</i> 1998, Honjo <i>et al.</i> 1999 IM Sept-Okt
			3484	4,3		
			2363	1,1		
10°00'N	65°00'E	MS-5	3915	0,9		

heit ausgedrückt. Auf dieser Basis kann man die errechneten Werte mit den experimentell ermittelten POC-Änderungen vergleichen. Die Wahl der Wassertiefen für die Berechnung richtete sich dabei ungefähr nach den Tiefen des Mesopelagials (ca. 100-1000 m) und Bathypelagials (ca. 1000 m bis zum Meeresboden). Der POM-Abbau im Experiment mit Partikeln aus der euphotischen Zone kann nicht mit Flüssen aus dem Epipelagial verglichen werden, da die empirisch ermittelten Beziehungen zwischen Primärproduktion und Partikelfluß erst ab der Untergrenze der euphotischen Zone in 100 m Gültigkeit haben. Deshalb wurde der Abbau des frischen POM mit dem oberen Teil der Partikelflußkurven verglichen (100-500 m), in dem die größten POC-Änderungen auftreten (Abb. 21). Bei einer Sinkgeschwindigkeit von  $100 \text{ m d}^{-1}$  entspricht die Strecke von 400 m einer Zeit von 4 d. Die theoretische und tatsächliche POC-Abnahme in den Experimenten mit POM aus der euphotischen Zone (Tab. 7; Exp. 1a, 3, 6 und 7) wurde deshalb für diesen Zeitraum neu berechnet und der aus den Kurven ermittelten gegenübergestellt (Tab. 11). Für den Vergleich des aus den Kurven berechneten POC-Abbaus im Meso- und Bathypelagial mit dem Abbau in den Experimenten wurden als obere Grenze für das Mesopelagial die  $\text{POM}_{\text{Netz}}$ - und  $\text{POM}_{\text{TF}}$ -Probennahmetiefen 150 m (Exp. 3), 100 m (Exp. 6) und 250 m (Exp. 7) und für das Bathypelagial 850 m (Exp. 6) und 1200 m (Exp. 7) und als untere Grenze 1000 m bzw. die Tiefe des Meeresbodens gewählt.

In den untersuchten Schichten Epi-, Meso- und Bathypelagial lagen die experimentell ermittelten tatsächlichen POC-Abnahmen mit  $2\text{-}199 \mu\text{mol l}^{-1}$  2-3 Größenordnungen über den aus den Kurvenanpassungen berechneten Abnahmen von  $13\text{-}236 \text{ nmol l}^{-1}$  (Tab. 11). Dies traf auch auf den aus der Sauerstoffzehrungsrate sowie aus den Thymidin- und Leucininkorporationsraten berechneten theoretischen Kohlenstoffverbrauch zu, der ebenfalls im Mikromolbereich lag (Tab. 7). Diese Diskrepanz kann sowohl auf zu hohe experimentell ermittelte POC-Abnahmen als auch auf einen aus den Sinkstoffflüssen zu niedrigen errechnete POC-Abbau zurückzuführen sein. Der experimentell ermittelte POC-Abbau könnte zu hoch sein, weil (a) die Anreicherung des POM gegenüber der *in situ*-POM-Konzentration (Kap. 3.1.1), (b) die mit der Tiefe abnehmende Temperatur und der zunehmende Druck und (c) der Abbau von frischem POM in der euphotischen Zone nicht berücksichtigt wurden. Außerdem wurde (d) die POC-Abnahme zwischen dem Zeitpunkt des POC-Maximums und  $t_{\text{Ende}}$  anstatt zwischen  $t_0$  und  $t_{\text{Ende}}$  berechnet (Kap. 4.1.3) und (e) das POM für die Bestimmung der Sauerstoffzehrungsrate sehr lange inkubiert. Die aus den Kurvenanpassungen errechnete POC-Abnahme könnte zu niedrig sein, weil einerseits (f) die angenommenen Primärproduktionsraten zu niedrig sind und andererseits (g) der Einfluß der „export ratio“ und (h) der Verlust von POC an die gelöste Phase nicht einkalkuliert wurden.

(a) Die Anreicherungsfaktoren des POC von  $\text{POM}_{\text{Netz}}$  betragen gegenüber der *in situ*-POC-Konzentration in Experiment 1a ca. 150 und in Experiment 3 im EZ-Ansatz 19, im SUB-Ansatz 13 (Kap. 3.1.1, T1). Für  $\text{POM}_{\text{TF}}$  wurden Anreicherungsfaktoren von 1-5 ermittelt. Würde man die tatsächliche POC-Abnahme in Tab. 11 in den genannten Ansätzen um die jeweiligen Faktoren korrigieren, wäre sie sowohl in den  $\text{POM}_{\text{Netz}}$ - als auch in den  $\text{POM}_{\text{TF}}$ -Ansätzen deutlich niedriger (Exp. 1a:  $1330 \text{ nmol l}^{-1}$ , Exp. 3-EZ:  $740 \text{ nmol l}^{-1}$ , -SUB:  $770 \text{ nmol l}^{-1}$ , Exp. 2:  $1400 \text{ nmol l}^{-1}$ ), aber immer noch um das 3,5-7fache höher als die aus der Kurvenanpassung von SUESS (1980) berechneten Werte. Es ist zwar zu vermuten, daß die POC-Abnahme in den angereicherten Ansätzen durch den „Flascheneffekt“ um mehr als den jeweiligen Anreicherungsfaktor höher ausgefallen ist (Kap. 4.1.3) und die Änderung in unangereicherten Ansätzen noch geringer gewesen wäre, jedoch sind die vielen verschiedenen Phänomene des Flascheneffekts nicht quantifizierbar.

Tab. 11: Aus Sinkstofffallendaten berechnete Kohlenstoffabnahme in verschiedenen Tiefenhorizonten im Vergleich mit der theoretischen und tatsächlichen POC-Abnahme in den experimentellen Ansätzen. Für die Berechnung der Kohlenstoffabnahme aus den Fallendaten wurden die Kurvenanpassungen verschiedener Autoren aus Abb. 21 verwendet. n.b. = nicht bestimmt, n.m. = nicht meßbar.

Tab. 11: Carbon decrease in different depth horizons calculated from sediment trap data in comparison with the theoretical and measured carbon decrease in the experiments. For the calculation of the carbon decrease from the sediment trap data curve fits from different authors from Fig. 21 were used. n.b. = not determined, n.m. = not measureable.

Tiefen- horizont (m)	Tage <sup>1</sup> (d)	Berechnete POC-Abnahme (nmol l <sup>-1</sup> )			Theoretische und tatsächliche POC-Abnahme (µmol l <sup>-1</sup> ) <sup>2</sup>		Ansatz	Exp.
		Suess 1980	Betzer <i>et al.</i> 1984	Martin <i>et al.</i> 1987	[O <sub>2</sub> ]	[POC]		
<i>Epipelagial</i>								
					n.b.	100-199 <sup>3</sup>	POM <sub>Netz</sub> 0-150 m	1a
100-500	4	208	40	31	53-75 <sup>3</sup> (33-44) <sup>3,4</sup>	14	POM <sub>Netz</sub> 0-150 m	3
					12 (7) <sup>4</sup>	n.m.	POM <sub>TF</sub> 42 m	6
					6 (5) <sup>4</sup>	7	POM <sub>TF</sub> 60 m	7
<i>Mesopelagial</i>								
150-1000	9	153	34	24	24	10	POM <sub>Netz</sub> 150-300 m	3
100-1000	9	236	49	36	11	n.m.	POM <sub>TF</sub> 100 m	6
250-1000	7	83	21	13	7	2	POM <sub>TF</sub> 250 m	7
<i>Bathypelagial</i>								
850-4500	37	27	11	5	26	n.m.	POM <sub>TF</sub> 850 m	6
1200-4000	28	17	7	3	15	n.m.	POM <sub>TF</sub> 1200 m	7

<sup>1</sup>Aufenthaltsdauer eines Partikels in dem jeweiligen Tiefenhorizont unter der Annahme einer Sinkgeschwindigkeit von 100 m d<sup>-1</sup>.

<sup>2</sup>Theoretische und tatsächliche POC-Abnahme entsprechend Tab. 7, umgerechnet auf die Aufenthaltsdauer.

<sup>3</sup>Die beiden Werte entsprechen der aus der Sauerstoffzehrungsrate berechneten theoretischen POC-Abnahme bei 15°C und 28°C.

<sup>4</sup>Die Werte in Klammern berücksichtigen den Abbau innerhalb des ersten Inkubationstags (s. Erläuterungen im Text).

(b) Bei Temperaturen von 15°C wurde von dem POC aus der euphotischen Zone (Exp. 1a und 3) bis zu 50 % weniger abgebaut als bei 28°C (Tab. 7), was aufgrund der RGT-Regel eine realistische Reduktion ist. Aber auch dieser reduzierte POC-Abbau ist immer noch deutlich höher als die höchste berechnete POC-Abnahme nach SUESS (1980) von 208 nmol l<sup>-1</sup>. Betrachtet man die POM<sub>TF</sub>-Ansätze aus dem Meso- und Bathypelagial (Exp. 6 und 7), war zwar die tatsächliche POC-Abnahme meistens nicht mehr meßbar, aber der aus der Sauerstoffzehrungsrate sowie aus den Thymidin- und Leucininkorporationsraten abgeschätzte Kohlenstoffverbrauch lag bei allen untersuchten Temperaturen im Mikromolbereich (Tab. 7, 11).

(c) In der euphotischen Zone (0-100 m) wird POC produziert und zu 90 % wieder remineralisiert, d. h. der größte POC-Verlust eines sinkenden Partikels findet in den ersten Tagen auf seinem Weg zum Meeresboden statt. Aus den exponentiellen Verläufen der Sauerstoffzehrungsmessungen kann man schließen, daß auch in den Experimenten der größte Teil zu Beginn der Inkubation abgebaut wurde. Um den aus den Zehrungsraten errechneten theoretischen POC-Abbau mit dem aus den Kurvenanpassungen für 100-500 m berechneten POC-Abbau vergleichen zu können, muß die experimentelle POC-Abnahme durch Abziehen des am ersten Tag gezehrten Kohlenstoffs nach unten korrigiert werden. Dabei wurde angenommen, daß die frischen Partikel innerhalb eines Tages an die untere Grenze der euphotischen Zone in 100 m Wassertiefe sinken. Diese korrigierten Werte machen immer noch ca. 60 % der ursprünglich berechneten aus (Tab. 11, Werte in Klammern).

(d) Die POC-Änderung zwischen den Zeitpunkten  $t_0$  und  $t_{\text{Ende}}$  war in den Experimenten zwar  $\pm 0$  und könnte deshalb durchaus im nanomolaren Bereich gelegen haben. Unterschiede innerhalb dieser Größenordnung liegen jedoch im Fehlerbereich der POC-Bestimmungsmethode.

(e) Die lange Inkubation bringt vermutlich eine Veränderung der Bakterienpopulationen und damit des Sauerstoffverbrauchs mit sich (Kap. 4.1.3), was insbesondere in den Ansätzen aus dem Meso- und Bathypelagial zum Tragen kam. Die Zehrungsmessungen wurden zwar bei simulierten *in situ*-Temperaturen, aber bei Atmosphärendruck durchgeführt, so daß die ursprünglichen Bakterienpopulationen sicherlich durch an diese Umweltbedingungen besser angepasste ersetzt wurden, was in erhöhten Umsatzraten zum Ausdruck kam. Dies ist auch ein Phänomen des „Flascheneffekts“ und nicht quantifizierbar.

(f) Wie bereits erwähnt, liegen die für die Berechnung des Kohlenstoffflusses nach SUESS (1980), BETZER *et al.* (1984) und MARTIN *et al.* (1987) angenommenen Primärproduktionsraten in einem für die Untersuchungsgebiete der vorliegenden Arbeit typischen Bereich. Die Kurvenanpassung nach SUESS (1980) liefert die höchste POC-Abnahme in den untersuchten Tiefenhorizonten. In seine Gleichung geht die Primärproduktionsrate ein. Je höher diese ist, desto größer wird auch die Differenz zwischen dem Partikelfluß in den einzelnen Wassertiefen. Wählt man anstelle der durchschnittlichen Primärproduktion die höchste Rate, die in seine Berechnungen eingeht (300 vs. 1200 g C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>), erhöht sich die berechnete POC-Abnahme zwischen 100 und 500 m von 208 auf 831 nmol l<sup>-1</sup>.

(g) ANTIA *et al.* (2001) haben gezeigt, daß die Menge des in die mesopelagische Zone exportierten POC von der PP in der euphotischen Zone abhängig ist. Dieser Effekt ist in Tiefen nahe der Untergrenze der euphotischen Zone (125 m) am stärksten ausgeprägt (ANTIA *et al.* 2001) und wird in größeren Tiefen immer schwächer. Deshalb hat dieser Effekt die größte Relevanz für die hier berechnete POC-Abnahme im Mesopelagial, da dadurch die aus den Kurven berechnete Ausgangsmenge des POC an der oberen Grenze des Mesopelagials erhöht wird. Auch die Gleichung von BETZER *et al.* (1984) berücksichtigt die Abhängigkeit des Exportflusses von der PP. Allerdings variiert die „export ratio“ bei einem PP-Bereich von 50-400 g C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup> im equatorialen Pazifik von 0,1-0,23 (BETZER *et al.* 1984), während für den Atlantischen Ozean eine Spanne von 0,08-0,38 angegeben wird (ANTIA *et al.* 2001). Daraus ergibt sich ein um das 1,7fache höherer POC-Fluß in der Tiefe von 125 m. Berücksichtigt man diesen Faktor bei der Berechnung des POC-Abbaus in der mesopelagischen Zone mit der Gleichung von BETZER *et al.* (1984), erhöht sich die Kohlenstoffabnahme in der 100-1000 m-Schicht von 49 auf 93 nmol l<sup>-1</sup>.

(h) Die Umwandlung von POC in DOC durch Auflösung des partikulären Materials in der Sinkstofffalle kann zur erheblichen Unterschätzung der eingefangenen POC-Menge führen (KÄHLER & BAUERFEIND 2001). Auch dieser Faktor ist besonders für flache Fallen und damit für das Mesopelagial von Bedeutung. Es wird vermutet, daß der POC-Fluß um das 2,7fache höher wäre, wenn kein Kohlenstoff an die gelöste Phase verloren ginge. Eine Neuberechnung des POC-Abbaus (wie unter Punkt (g)) würde den Wert von BETZER *et al.* (1984) für die Schicht von 100-1000 m von 49 auf 156 nmol l<sup>-1</sup> erhöhen.

Die Berücksichtigung all dieser Ursachen führt zwar zu einer Verringerung der POC-Abnahme im Experiment und zu einer Erhöhung der POC-Abnahme in der Wassersäule um das 2-4fache, jedoch reichen diese Änderungen nicht aus, den Unterschied von 2-3 Größenordnungen zu erklären. Somit scheint die Inkubation von POM in geschlossenen Systemen keine geeignete Methode zu sein, um absolute *in situ*-Abbauraten abzuschätzen.

Den beiden tiefsten beprobten Wasserschichten (4520 m in Exp. 6 und 4040 m in Exp. 7) wurde kein Sinkstofffluß aus der Literatur gegenüber gestellt. Diese Probennahmetiefen befanden sich 50 müG, d. h. die Partikel in dieser Tiefe sind fast am Meeresboden angekommen oder vom Meeresboden resuspendiert worden. Zum Vergleich mit Daten aus der Wassersäule wurden hier die AOU herangezogen. In den Tiefen 50 müG wurden weder Sauerstoffzehrungsraten noch tatsächliche POC-Abnahmen gemessen, allerdings konnten TdR und Leu bestimmt werden (Tab. 7). Kann man im Tiefenwasser überhaupt eine meßbare Sauerstoffzehrung erwarten? Im 4033 m-8°C-Ansatz (bodennahes Tiefenwasser) aus der Arabischen See ist bei der Inkubation bei *in situ* Temperaturen keine Änderung im Sauerstoffgehalt zu verzeichnen. Dies ist nicht verwunderlich, wenn man die AOU in diesem Gebiet in Betracht zieht. Die AOU im Tiefenwasser der Arabischen See beträgt 150-170 µmol l<sup>-1</sup>. Dieses Tiefenwasser ist in der Weddell See gebildet worden und hat ca. 100 Jahre gebraucht, bis es im nördlichen Indischen Ozean angekommen ist (M. RHEIN, pers. comm.). Bei einem Salzgehalt von 34 und einer Temperatur von 1°C beträgt der Sättigungswert etwa 360 µmol l<sup>-1</sup> (DIETRICH *et al.* 1975, Tafeln). Das bedeutet, daß in einem Jahr 2 µmol O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup> in diesem Wasser gezehrt werden. Selbst bei 10facher Anreicherung von POM und Bakterien würden unter der Annahme, daß dann auch der Sauerstoffverbrauch um das 10fache stiege, in 4 Wochen nur 1,5 µmol l<sup>-1</sup> verschwinden, was im Fehlerbereich der Bestimmungsmethode liegt.

Dies wirft die Frage auf, ob die in den Tiefenwasseransätzen gemessenen Thymidin- und Leucininkorporationsraten glaubwürdig sind. Zur Beantwortung soll der aus der AOU ermittelte Zehrungswert von 2 µmol l<sup>-1</sup> pro Jahr herangezogen werden. Rechnet man diesen beispielsweise auf die Thymidininkorporationsrate zurück, erhält man einen Wert von 0,035 pmol l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>, was einer bakteriellen Sekundärproduktion von 0,054 nmol C l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> entspricht. Dieser Wert liegt weit unter dem, was die Methode leisten kann. Selbst wenn man einen Blindwert akzeptierte, der nur die Hälfte des Meßwerts (anstatt 5-10 %) betrüge, wäre die niedrigste zu messende Thymidininkorporationsrate 0,197 pmol l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup> bzw. eine bakterielle Sekundärproduktion von 0,3 nmol C l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. In den Experimenten mit Tiefenwasser liegen die Raten der bakteriellen Sekundärproduktion mehr als das 1-5fache (POM<sub>TF</sub>-Anreicherungsfaktor) über dem aus der AOU abgeleiteten Wert von 0,054 nmol C l<sup>-1</sup> h<sup>-1</sup>. Damit sind auch die aus TdR und Leu berechneten theoretischen POC-Abnahmen in den tiefsten beprobten Wasserschichten unter Berücksichtigung der Anreicherungsfaktoren deutlich höher als *in situ*-Werte. Dies bestätigt den aus dem Vergleich mit den Sinkstoffflüssen ermittelten Unterschied von zu hohen Abbauraten im Experiment.

Die Unterschiede zwischen dem POC-Abbau im Experiment und in der Wassersäule kehren sich um, wenn man die POC-Abnahme im Mesopelagial relativ zur Abnahme im Bathypelagial betrachtet. Im Mesopelagial (Nordostatlantik: 100-1000 m, Arabische See: 250-1000 m) wurde je nach Wahl der Kurvenanpassung von SUESS (1980), BETZER *et al.* (1984) oder MARTIN *et al.* (1987) das 3-9fache dessen abgebaut, was im Bathypelagial (Nordostatlantik: 850-4500 m, Arabische See: 1200-4000 m) an POC verschwindet (Tab. 11). LEE *et al.* (1998) geben einen Faktor von 7,5-7,7 an, um den der POC-Fluß zwischen 100 m und 1000-3000 m abnimmt. In den Experimenten 6 und 7 war in den Ansätzen, die das Meso- und Bathypelagial repräsentieren sollten, keine Änderung der POC-Konzentration zu verzeichnen, so daß dieser Faktor für die tatsächlich gemessene POC-Abnahme nicht bestimmt werden kann (Tab. 7, A6-1, A7-1). Zieht man stattdessen zum Vergleich der beiden Schichten die theoretische POC-Abnahme (aus O<sub>2</sub>, TdR oder Leu berechnet) heran, zeigen sich jedoch zwischen dem 100 m-15°C-Ansatz und 850 m-8°C-Ansatz in Experiment 6 und zwischen dem 250 m-15°C-Ansatz und 1200 m-8°C-Ansatz in Experiment 7 keine Unterschiede. Dies ist vermutlich zum Teil durch die POM-Anreicherung im Wasser aus den 4 verschiedenen Tiefen zu erklären, die in diesen beiden Experimenten zum Ziel hatte, die POC-Konzentrationen anzugleichen (Kap. 3.2.3).

Die vorangegangenen Überlegungen haben gezeigt, daß die aus den Modellen berechnete relative Abnahme zwischen zwei Wasserschichten höher ausfällt als die experimentell ermittelte. Daraus folgt, daß die Anreicherung des Wassers mit POM die Raten im Vergleich zur Wassersäule in einer Weise erhöht, die nicht linear und nicht quantifizierbar ist. So kann auch die Betrachtung der relativen POC-Abnahmen nicht als Maß für *in situ*-Änderungen verwendet werden.

Im Gegensatz dazu waren die Experimente gut geeignet, qualitative Änderungen relativ zuverlässig aufzuzeigen. So war eindeutig eine Abnahme der bakteriellen Sekundärproduktion (BZZ, TdR, Leu und EEA) und des POC-Abbaus mit abnehmenden Temperaturen und zunehmendem Druck zu erkennen. Und auch die Beeinflussung der untersuchten Prozesse und Variablen durch die An- oder Abwesenheit von Sauerstoff konnte gezeigt werden (Kap. 4.3.3). Darüberhinaus waren Änderungen in den chemischen Komponenten der partikulären und gelösten Phase zu verfolgen, wie zum Beispiel die Abnahme der DFAA-Konzentrationen zum Zeitpunkt des stärksten Bakterienwachstums, die Zunahme der Ammoniumkonzentrationen sowie die Zunahmen der POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse (Tab. 4, Tab. 8).

#### **4.3.3 Einfluß des Sauerstoffs**

Im Hinblick auf die Diskussion, ob der Sauerstoff einen Einfluß auf die Menge des organischen Kohlenstoffs hat, der den Meeresboden erreicht und dort akkumuliert, lassen die Ergebnisse dieser Studie vermuten, daß die Sauerstoffkonzentration nicht entscheidend ist. Die Untersuchungen zum Einfluß des Sauerstoffs auf den POM-Abbau zeigten, daß die Abnahme der Sauerstoffkonzentration zwar hemmend auf die Umsatzprozesse an sinkenden Partikeln wirken kann, aber die Anoxie per se nicht zu vermindertem Abbau führen muß, da an die Sauerstoffkonzentration angepaßte anaerobe Mikrobengemeinschaften aus tieferen Wasserschichten den Abbau fortführen können. So könnten die Bakterien aus der euphotischen Zone während der Sedimentation der Partikel beim Eintreten in die Sauerstoffminimumzone gehemmt, aber sukzessive von solchen ersetzt werden, die an die reduzierten bis anoxischen Sauerstoffbedingungen angepaßt sind. Bei einer durchschnittlichen Sinkgeschwindigkeit von

*marine snow* von  $100 \text{ m d}^{-1}$  (FOWLER & KNAUER 1986) hält sich ein Partikel etwa 10 Tage in der OMZ der Arabischen See (200 m-1100 m, OLSON *et al.* 1993) auf. BIDDANDA & POMEROY (1988) geben für eine Besiedlung von Phytoplanktonzellen einen Zeitraum von 1-5 Tagen an. Danach würde der POM-Abbau nur um einen Tag verzögert bzw. nur während der halben Aufenthaltszeit in der OMZ von anaeroben Bakterien fortgeführt werden. Der von BIDDANDA & POMEROY (1988) beobachteten Kolonisierung ging eine Phase des Bakterienwachstums voraus, die auf die relative Frische des eingesetzten Phytoplanktons zurückgeführt wurde. Da die Partikel im offenen Ozean beim Eintritt in die OMZ schon zu 90% abgebaut sind und die Bakterienzellzahlen in dieser Tiefe nur ein Drittel der Oberflächenkonzentration betragen (T2; DUCKLOW 1993), könnte es auch sein, daß die Partikel in einem Zeitraum von 10 Tagen nicht von an sauerstofffreie Bedingungen angepaßten Bakterien besiedelt werden. Das bedeutet, daß an sinkenden Partikeln in der OMZ kaum Remineralisierung stattfindet. Feine Partikel jedoch, die sich von einem sinkenden Partikel während der Sedimentation ablösen und suspendiert in der OMZ zurückbleiben, könnten so lange anaeroben Abbauprozessen unterworfen sein, bis sie vom nächsten größeren Partikel wieder eingefangen und in tiefere Wasserschichten transportiert werden.

Vermutlich haben Sauerstoffminimumzonen auf schnell sinkende Partikel nur einen geringen Einfluß, wie mit folgender Überlegung gezeigt werden soll. Würde der POM-Abbau durch die partikelassoziierten Bakterien durch anaerobe Bedingungen unterbrochen, fände bei einer mittleren Sinkgeschwindigkeit von  $100 \text{ m d}^{-1}$  der Abbau des sedimentierenden Partikels in einer 4500 m tiefen oxischen Wassersäule 45 Tage lang statt, in der Wassersäule mit OMZ nur 35 Tage. In dieser Zeit können nur 77 % dessen umgesetzt werden, was in der oxischen Wassersäule abgebaut wird. Generell wird angenommen, daß etwa 99 % des in der euphotischen Zone produzierten POM auf dem Weg zum Meeresboden abgebaut werden. Da man den größten Teil des Abbaus ( $> 95 \%$ ) freilebenden Bakterien zuschreibt (CHO & AZAM 1988; KARL *et al.* 1988), werden etwa 94,05 % des POM von diesen und nur 4,95 % von den angehefteten Bakterien in der oxischen Wassersäule abgebaut. Unter der Annahme, daß nur letztere von den anoxischen Bedingungen beeinträchtigt werden, die in der OMZ freilebenden Bakterien jedoch an die Anoxie angepaßt sind, würde in einer Wassersäule mit OMZ nur 3,86 % durch die partikelassoziierten Bakterien abgebaut werden. Summiert man diese Anteile am Partikelabbau für beide Wassersäulen auf, ergeben sich 99 % für den oxischen und 97,9 % für den teilweise anoxischen Abbau, d. h. in der Wassersäule mit OMZ werden nur 1,1 % des Partikels weniger abgebaut.

THUNELL *et al.* 2000 verglichen Abbauraten von organischem Material im anoxischen Cariaco Basin mit Raten, die in anderen Gebieten des offenen Ozeans gemessen wurden. Da sie keine Unterschiede fanden, postulierten sie, daß Sulfatreduktion genauso effizient labiles organisches Material umsetzen kann wie aerobe Respiration und daß eine anoxische Wasserschicht deshalb nicht zu einer erhöhten Zufuhr von organischem Material zum Meeresboden führen muß. Damit werden Theorien bestätigt, die andere Faktoren wie z. B. hohe Primärproduktion für die Akkumulation von organischem Material und nicht Anoxie verantwortlich machen (PEDERSEN & CALVERT 1990). Andere Untersuchungen ergaben, daß sich die mikrobiellen Aufnahmeraten von radioaktiv markierten Verbindungen unter oxischen und anoxischen Bedingungen nicht wesentlich voneinander unterschieden und spekulierten, daß womöglich die Abwesenheit von Bakterienfressern zu höheren bakteriellen Biomassen führten und damit den höheren Kohlenstoffgehalt in Form von Biomasse in Sedimenten anoxischer Gebiete verursachten (LEE 1992).

## 5 Ausblick

In dieser Arbeit wurde deutlich, daß die direkte Messung der bakteriellen Sekundärproduktion (BSP) bei gleichzeitiger Verfolgung der Veränderungen im organischen C-Pool zur Bestimmung von *in situ*-Abbauraten in großen Tiefen des Ozeans problematisch ist. Nur nach Anreicherung von POM in Tiefen größer als 100 m konnten zuverlässige Werte der Thymidin- und Leucininkorporationsraten erzielt werden. Hinzu kommt, daß diese Methode der BSP-Bestimmung per se mit vielen methodischen Unsicherheiten (nicht spezifische Markierung, Katabolismus der markierten Substanz etc.) behaftet ist und darüberhinaus nur die Transformation innerhalb des organischen Kohlenstoffpools betrachtet wird (JAHNKE & CRAVEN 1995). Da der zu verwertende organische Kohlenstoff aus unterschiedlichsten Quellen kommen kann, inklusive von den Bakterien selbst, ist es nicht möglich, auf diese Weise die Rolle der Bakterien bei der Remineralisierung des in der euphotische Zone produzierten organischen Materials zu bestimmen (JAHNKE & CRAVEN 1995). Respirationsmessungen hingegen haben zwar den Vorteil, daß sie den Transfer von organischem in anorganischen Kohlenstoff durch die gesamte heterotrophe Gemeinschaft erfassen (JAHNKE & CRAVEN 1995), aber auch für diese Methode gilt bei der Anwendung auf Tiefseeproben das gleiche wie für die BSP-Bestimmung, daß man schnell an die Meßgrenze, insbesondere bei tieferen Temperaturen, gelangt (Kap. 4.3.2).

Ein weiteres Problem der Bestimmung der Abbauraten in größeren Tiefen ist die lange Zeit der Probengewinnung und die damit einhergehende Veränderung der physikalischen Eigenschaften der Umwelt (hohe vs. niedrige Temperaturen, Atmosphären- vs. Tiefseedruck). Aber selbst wenn man eine Sauerstoffkammer (wie sie für Respirationsmessungen am Meeresboden eingesetzt wird (WITTE & PFANNKUCHE 2000)) für Respirationsmessungen in der Wassersäule einsetzen und damit die Änderungen der physikalischen Umwelt umgehen würde, hätte man aufgrund der langen Inkubationszeiten mit den vielen Aspekten des „Flascheneffekts“ zu tun (Kap. 4.1.3).

Somit führt vielleicht am ehesten die Bestimmung der „apparent oxygen utilisation“ (AOU) zu unverfälschten POC-Abbauraten in der Tiefsee. DOVAL & HANSELL (2000) zeigten, daß in Tiefen > 500 m die Oxidation von TOC nicht zur Entwicklung von AOU beiträgt. Sie vermuten, daß in größeren Tiefen die Remineralisierung von sinkendem POM für die AOU verantwortlich ist (DOVAL & HANSELL 2000). Um die Bedeutung des sinkenden POM für die AOU zu klären, wäre eine räumlich hochaufgelöste Bestimmung des POC vonnöten, um Änderungen in der POC-Konzentration mit dem aus der AOU ermittelten organischen Kohlenstoffabbau zu vergleichen.

Zur Untersuchung des Abbaus von organischem Material wurden in dieser Arbeit neben einer Vielzahl von Variablen auch die potentiellen Aktivitäten von fünf Enzymen (EEA) bestimmt. Diese wiesen in den Experimenten den gleichen zeitlichen Verlauf auf wie die bakteriellen Variablen BZZ, TdR und Leu, aber keine Entsprechungen zu den gemessenen chemischen Bestandteilen. Die EEA wurde daher nur zur Bestimmung des Einflusses von Temperatur, Druck und Sauerstoff in der Anfangsphase der Experimente verwendet (Kap. 3.1.3). Im Hinblick auf den Abbau von organischem Material wäre es interessant gewesen zu wissen, wie die Hydrolyse der Modellsubstrate den Bestand der Substrate, für die jene stellvertretend eingesetzt wurden, verändern. Werden bei unterschiedlich hohen Hydrolyseraten, beispielsweise der Peptidase, tatsächlich mehr Proteine und Peptide (DCAA) abgebaut? Gleichzeitige Messun-

gen der potentiellen Hydrolyseraten (bei sättigenden MUF-Konzentrationen) wie in dieser Studie waren zur Beantwortung dieser Frage nicht geeignet. Für die Bestimmung der tatsächlichen Umsatzraten müßten die MUF-Substrate in sehr geringer Konzentration zugegeben werden, so daß aus der EEA die umgesetzte Proteinmenge berechnet und den entsprechenden Änderungen in den Protein- und Aminosäurepools gegenübergestellt werden kann. Möglicherweise würde auch die Verwendung von markierten Proteinen, DCAA und DFAA (radioaktiv wie bei JØRGENSEN *et al.* (1993) oder mit  $^{15}\text{N}$ ) Aufschluß darüber geben, ob die EEA der Peptidase mit der bakteriellen Nutzung der durch Hydrolyse freigesetzten Substrate einhergeht.

Im Zusammenhang mit dem Einfluß von unterschiedlichen Sauerstoffbedingungen auf die EEA wäre die Kenntnis der Ursachen der beobachteten Effekte von Vorteil. Die Bedeutung der Sauerstoffkonzentration für die potentielle Aktivität der extrazellulären hydrolytischen Enzyme läßt sich aus den hier durchgeführten Experimenten nur schwer ableiten. Da in den eingesetzten Partikelsuspensionen auch eukaryotische Organismen enthalten waren, ist es unmöglich, festzustellen, ob die gemessene EEA bei verschiedenen Sauerstoffbedingungen das Resultat der vorhandenen bakteriellen Ektoenzyme, der Regulation der bakteriellen Enzymproduktion oder der Freisetzung von Enzymen oder Enzymsubstraten aus zerstörten Zellen ist. Untersuchungen mit reinen Enzymen unter unterschiedlichen Sauerstoffbedingungen würden hier vielleicht weiterhelfen.

Ein weiterer Aspekt, der sich zu klären lohnt, wäre die molekularbiologische Untersuchung der partikelassoziierten und freilebenden Bakteriengemeinschaften. DELONG *et al.* (1993) haben bereits gezeigt, daß sich zumindest diese beiden Gruppen auf molekularer Ebene unterscheiden. Wie sieht es mit den partikelassoziierten und freilebenden Bakteriengemeinschaften in unterschiedlichen Wassertiefen aus? Es gibt erste Hinweise in der Arabischen See, daß die jeweiligen Umweltbedingungen in bestimmten Wassertiefen sehr selektiv auf die Zusammensetzung der Bakteriengemeinschaften wirken (RIEMANN *et al.* 1999). Hochauflösendere Untersuchungen sind jedoch noch notwendig, um z. B. auch die Frage zu beantworten, ob die Tiefseegemeinschaften eher aus der euphotischen Zone oder vom Meeresboden stammen? Und werden während des Sinkens eines Partikels Bakteriengemeinschaften aus der euphotischen Zone durch an Tiefseebedingungen angepaßte Gemeinschaften ersetzt? Wenn ja, wie schnell geht das? Für die euphotische Zone wurde eine Änderung der Zusammensetzung der Bakteriengemeinschaft nach Zugabe von organischen Substraten innerhalb von 2-3 Tagen beobachtet (PINHASSI *et al.* 1999; CARLSON *et al.* 2002; ØVREÅS *et al.* 2003). Auch der Detritus-Typ kann für die Entwicklung unterschiedlicher Bakterienpopulationen entscheidend sein (VAN HANNEN *et al.* 1999). Dagegen war die saisonale Zusammensetzung des Bakterioplanktons in einer Untersuchung in der Bucht von Blanes im nordwestlichen Mittelmeer (SCHAUER *et al.* 2003) und in der durchmischten Deckschicht in der Arabischen See (RIEMANN *et al.* 1999) im Verlauf eines Jahres relativ stabil.

Dieses Wissen wäre für zukünftige Studien hilfreich, um festzustellen, in welchen Tiefen sich die Zusammensetzung der Bakteriengemeinschaft ändert und welche unterschiedlichen Gemeinschaften den Abbau in den verschiedenen Wassertiefen bewerkstelligen: Bakterien aus der euphotischen Zone, die wegen für sie ungünstigen Umweltbedingungen im Vergleich zum Epipelagial mit reduzierten Kräften arbeiten oder an die jeweiligen Umweltbedingungen angepaßte Bakterien.

## Zusammenfassung

Mikrobielle Remineralisierungsprozesse auf sinkendem partikulären organischen Material (POM) in der gesamten Wassersäule sind neben der Primärproduktion in der euphotischen Zone für die Höhe des Partikelflusses zum Meeresboden verantwortlich. Die partikelassoziierten Bakterien und Protozoen sind auf dem Weg in die Tiefe verschiedenen Umweltbedingungen wie abnehmender Temperatur, zunehmendem Druck und abnehmenden Substratkonzentrationen sowie in manchen Regionen wechselnder Verfügbarkeit von Sauerstoff ausgesetzt, die zu geringeren Remineralisierungsraten führen können. Auch freilebende und an suspendierte Partikel angeheftete Bakterien (psychro- und barophile Bakterien) sowie anaerobe Mikrobengemeinschaften sind aufgrund ihrer Anpassung an bestimmte Temperatur-, Druck- und Sauerstoffregime am POM-Abbau beteiligt und damit bedeutsam für den Kohlenstofffluß. Die Auswirkungen der durch verschiedene Umweltbedingungen beeinflussten Umsatzraten auf die Höhe des vertikalen Partikelflusses sind jedoch nicht bekannt.

Ziel der vorliegenden Arbeit war es, mittels Mikrokosmosexperimenten physiologische Reaktionen der Bakterien auf verschiedene Umweltbedingungen (Temperatur, Druck, Sauerstoff) und deren Auswirkungen auf den POM-Abbau und die grobe chemische Zusammensetzung der partikulären und gelösten Phase zu untersuchen. Dabei sollten die Zusammensetzung (POM-Qualität) und der Ursprung der eingesetzten Partikel und Bakterien aus verschiedenen Wassertiefen berücksichtigt werden. Zu diesem Zweck wurde sedimentierendes und suspendiertes POM aus der euphotischen Zone und aus dem Meso- und Bathypelagial (u. a. 50 m über Grund) in der Arabischen See (FS METEOR-Reise M 33/1, September/Oktober 1995 nach dem SW-Monsun, FS SONNE-Reise SO 118 im April/Mai 1997 nach dem NO-Monsun, WAST-Station, 16°20'N, 60°30'E) und im Nordostatlantik (FS METEOR M 36/5, September/Oktober 1996, BIOTRANS-Station, 47°N, 20°W) mit einem Planktonnetz von 55 µm Maschenweite gesammelt ( $POM_{Netz}$ ) oder über Tangentialfiltration angereichert ( $POM_{TF} > 0,16 \mu m$ ). Außerdem wurden in der Arabischen See (SO 118) und in der Ostsee (PAP 40/96/11, Juni 1996, Gotlandtief)  $POM_{Netz}$  und  $POM_{TF}$  aus der euphotischen Zone und der Sauerstoffminimumzone bzw. suboxischen bodennahen Wasserschicht gesammelt. Das POM wurde in Plastikbeuteln oder in Braunglasflaschen im Dunkeln unter verschiedenen Temperatur- (zw. 0-2 und 28°C), Druck- (1 und  $350 \times 10^5$  Pa) oder Sauerstoffbedingungen (oxisch und suboxisch) 2-4 Wochen lang inkubiert. Während dieser Zeit wurden in bestimmten Zeitabständen die bakterielle Sekundärproduktion (Bakterienzellzahlen und -volumina, Inkorporation von  $^3H$ -Thymidin und  $^3H$ -Leucin), die potentielle Aktivität extrazellulärer Enzyme ( $\alpha$ - und  $\beta$ -Glukosidase, Chitobiase, Aminopeptidase und Esterase) und die Remineralisierung (Sauerstoffzehrung, Ammonium- und Nitratkonzentration) bestimmt. Zudem wurden die Konzentrationen von partikulärem organischen Kohlenstoff und Stickstoff (POC, PON), von partikulären Kohlenhydraten und Proteinen (PCHO, PPRT) und von den entsprechenden gelösten Bestandteilen gemessen. Die gleichzeitige Messung der genannten Variablen erlaubt eine ungefähre Abschätzung des bakteriellen Abbaus von organischem Material.

Der zeitliche Verlauf der untersuchten Variablen in den Mikrokosmosexperimenten ergab drei Phasen. Phase I (12-74 h) war durch eine Zunahme der Bakterienzellzahlen charakterisiert und ging mit der Zunahme des partikulären organischen Kohlenstoff-, Stickstoff- und Proteingehalts, des Anteils des bakteriellen Kohlenstoffs am Gesamt-POC und mit ansteigenden zellspezifischen Thymidin- und Leucininkorporationsraten einher. Gleichzeitig nahmen die POC:PON-Verhältnisse und die Konzentrationen der gelösten freien Aminosäuren ab. Im

weiteren Verlauf der Versuche fanden die o. g. Veränderungen unter umgekehrten Vorzeichen zunächst schnell (Phase II), später langsamer statt (Phase III). Diese kurzfristigen und langfristigen Änderungen wurden zur Bestimmung der physiologischen Reaktionen auf Umweltveränderungen bzw. des POC-Abbaus und der chemischen Veränderungen unter verschiedenen Umweltbedingungen herangezogen.

Die Zunahme der bakteriellen Sekundärproduktion in den ersten 1-2 Tagen sowie die Abnahme der Konzentrationen der partikulären Bestandteile und die damit einhergehende Zunahme der POC:PON- und PCHO:PPRT-Verhältnisse nach 3-4 Wochen waren in den Ansätzen mit  $POM_{\text{Netz}}$  und  $POM_{\text{TF}}$  aus der euphotischen Zone bei *in situ*-Temperatur, Atmosphärendruck und unter oxischen Bedingungen am stärksten ausgeprägt. Diese Änderungen wurden durch abnehmende Temperatur und zunehmenden Druck verringert. Dagegen war der POM-Abbau in den Ansätzen aus oxischen und suboxischen Wasserschichten bei der jeweiligen *in situ*-Sauerstoffkonzentration stärker als unter manipulierten Sauerstoffbedingungen. Die chemische Analyse des  $POM_{\text{TF}}$  aus verschiedenen Wassertiefen ergab, daß die eingesetzten Partikel in ihrer chemischen Zusammensetzung zum Ausgangszeitpunkt sehr ähnlich waren und daher die POM-Qualität bei diesen Versuchen vermutlich nur eine geringe Einflußgröße für die bakteriellen Umsatzprozesse darstellte. Dagegen war anzunehmen, daß in den Partikelsuspensionen aus den vier beprobten Wassertiefen verschiedene Bakterienpopulationen vorlagen, die aufgrund ihrer Anpassung Unterschiede in der bakteriellen Sekundärproduktion, ihrem Abbaupotential und in ihrem Kohlenstoffbedarf aufweisen würden. So nahm die bakterielle Sekundärproduktion mit zunehmender Tiefe und abnehmenden Temperaturen sowohl auf volumen- als auch auf zellspezifischer Ebene ab, aber bei gleicher Temperatur (15°C) waren die zellspezifischen Inkorporationsraten in allen Wasserschichten gleich hoch.

Die Änderung der Umweltbedingungen führte zwar zu einer Verlangsamung des Partikelabbaus, für die Quantifizierung des Partikelflusses eigneten sich die mittelfristigen Mikrokosmosexperimente mit natürlichem POM und natürlichen Bakterienpopulationen jedoch nicht. Verglichen mit empirisch ermittelten Sinkstoffflüssen aus der Literatur waren die experimentell bestimmten POM-Abbauraten um 2-3 Größenordnungen höher.

## Summary

Microbial remineralisation processes on sinking particulate organic material (POM) in the water column together with primary production in the euphotic zone are responsible for the particle flux to the sea floor. During the descent particle-associated bacteria and protozoa are exposed to different environmental conditions as decreasing temperature, increasing pressure, decreasing substrate concentrations and - in some regions - variable oxygen conditions. These factors may reduce rates of remineralisation. Additionally, free-living bacteria and bacteria attached to suspended particles (psychrophilic und barophilic bacteria) as well as anaerobic microbial communities are due to their adaptation to certain temperature, pressure or oxygen conditions involved in POM degradation processes and therefore important for carbon flux. However, it is not known how the influence of different environmental conditions on the turnover rates controls the magnitude of vertical particle flux.

The aim of this study was to examine physiological reactions of the bacteria to different environmental conditions (temperature, pressure, oxygen) and their influence on degradation of POM and on the bulk chemical composition of the particulate and dissolved phase via microcosm experiments. Also, the composition (POM quality) and the origin of the particles and bacteria from different water depth used in the experiments were considered. Therefore, sedimenting and suspended POM from the euphotic zone and from the meso- and bathypelagic zones (i. e. 50 m above the sea floor) was collected either with a plankton net of 55  $\mu\text{m}$  mesh size ( $\text{POM}_{\text{net}}$ ) or enriched via tangential filtration ( $\text{POM}_{\text{tf}} > 0,16 \mu\text{m}$ ) in the Arabian Sea (FS METEOR expedition M 33/1, September/October 1995 after SW monsoon, FS SONNE expedition SO 118 in April/May 1997 after NO monsoon, WAST station,  $16^{\circ}20'\text{N}$ ,  $60^{\circ}30'\text{E}$ ) and in the north-eastern Atlantic (FS METEOR M 36/5, September/October 1996, BIOTRANS station,  $47^{\circ}\text{N}$ ,  $20^{\circ}\text{W}$ ). Additionally,  $\text{POM}_{\text{net}}$  and  $\text{POM}_{\text{tf}}$  were collected in the euphotic zone and in the oxygen minimum zone in the Arabian Sea (SO 118) or in the bottom-near suboxic zone in the Gotland Deep of the Baltic Sea (P.A.PENCK expedition 40/96/11, June 1996). The POM was incubated for 2-4 weeks in the dark in plastic bags or in brown glass bottles under different temperature (between 0-2 und  $28^{\circ}\text{C}$ ), pressure ( $1$  und  $350 \times 10^5 \text{ Pa}$ ) or oxygen conditions (oxic vs. suboxic). During this time bacterial secondary production (bacterial numbers, bacterial volumes, incorporation of  $^3\text{H}$ -thymidine and  $^3\text{H}$ -leucine), potential activity of extracellular enzymes ( $\alpha$ - und  $\beta$ -glucosidase, chitobiase, aminopeptidase and esterase) and remineralisation (oxygen consumption, ammonium and nitrate concentrations) was measured in defined time intervals. Concentrations of particulate organic carbon and nitrogen (POC, PON), of particulate carbohydrates and proteins (PCHO, PPRT) and of the corresponding dissolved components were determined. The simultaneous measurement of the mentioned variables allows an approximation of the bacterial degradation rates of organic matter.

The variations of the examined variables during the course of the microcosm experiments showed three phases. Phase I (12-74 h) was characterised by the increase of bacterial numbers together with an increase of concentrations of POC, PON and proteins and bacterial carbon relative to POC. Also, cell specific thymidine and leucine incorporation rates increased in the beginning of the experiments. Simultaneously, the POC:PON ratio and the concentration of dissolved free amino acids showed a decrease. In the later phases the above mentioned alterations developed in the opposite way: with fast changes in phase II and more slowly in phase III. These short term and long term variations were used to determine both the physiological

reactions to a changing environment and the degradation of POC together with chemical alterations at different environmental conditions.

The increase of bacterial secondary production in the first 1-2 days and later the decrease of the concentration of the particulate matter together with the increase of POC:PON and PCHO:PPRT ratios after 3-4 weeks were strongest in the experimental setup with POM<sub>net</sub> and POM<sub>tf</sub> from the euphotic zone at *in situ* temperature, atmospheric pressure and under oxic conditions. These alterations were reduced by decreasing temperature and increasing pressure. In contrast, POM degradation in water from oxic and suboxic water layers was higher under the respective *in situ* oxygen concentrations and decreased under altered oxygen conditions. The chemical analysis of POM<sub>tf</sub> from different water layers revealed that the particles were fairly similar with respect to their bulk chemical composition in the beginning of each experiment. Therefore, it was assumed that the quality of POM in these experiments had little influence on the bacterial degradation processes. It is likely that the particle suspensions from the four sampled water depths had different bacterial communities. This was indicated by adaptation differences in bacterial secondary production, degradation potential and carbon demand. Thus, bacterial secondary production and cell specific bacterial secondary production decreased with increasing water depth, whereas the cell specific incorporation rates were the same in all water depths at the same temperature (15°C).

Manipulation of environmental conditions in the experiments generally lead to a reduction of particle degradation demonstrating the adaptation of the resident microbial community to their environment. However the microcosm experiments with natural POM and natural bacterial populations proved to be unsuitable to quantify particle flux. Compared to empirically determined sinking fluxes from literature the experimentally determined POM degradation rates were 2-3 orders of magnitude higher and this was attributed to the artificially high concentrations of organic matter and recycling processes in the microcosms.

## **Danksagung**

Mein Dank gilt Frau Prof. Dr. Karin Lochte, die mich mit dem Thema betraut und die Arbeit betreut hat. Außerdem danke ich

Antje Boetius, die mir mit vielen wertvollen Tips und ihrer ständigen Diskussionsbereitschaft sehr geholfen hat,

Christiane Eichner, deren Ohr immer offen zur Klärung von aktuellen Fragestellungen war,

Paul Kähler, der mich in die DOC- und DON-Messung einwies und Günter Jost, der mir den Umgang mit der Bildanalyse für die Bakterienzählung und –vermessung zeigte. Beide waren darüberhinaus immer zu weiterführenden Gesprächen bereit.

Petra Schäfer und Olaf Pfannkuche, die mir freundlicherweise Probenmaterial aus den Sinkstofffallen bzw. Multicorern zur Verfügung gestellt haben,

all jenen, die mir technische Unterstützung bei Laborarbeiten zukommen ließen: Peter Fritsche, Ines Glockzin, Susanne Heise, Anja Kähler, Volker Karpen, Monika Nausch, Ina Poser, Cornelia Reineke, Doris Setzkorn und Heike Siegmund,

Annemarie Schröder und Brigitte Sievert, die mir schnell die gewünschte Literatur beschafften,

den Mitarbeitern der EDV, die dafür sorgten, daß ich auch zuhause online sein konnte,

den wissenschaftlichen Besatzungen sowie den Kapitänen und Crews der FS Meteor, FS Sonne, FS P. A. Penck für die tatkräftige Unterstützung und für eine angenehme Arbeitsatmosphäre an Bord.

## Literatur

- ALLDREDGE, A. L. & YOUNGBLUTH, M. J., 1985: THE SIGNIFICANCE OF MACROSCOPIC AGGREGATES (MARINE SNOW) AS SITES FOR HETEROTROPHIC BACTERIAL PRODUCTION IN THE MESOPELAGIC ZONE OF THE SUBTROPICAL ATLANTIC. - *DEEP-SEA RES.* **32**, 1445-1456.
- ALLDREDGE, A. L. & SILVER, M. W., 1988: Characteristics, Dynamics and Significance of Marine Snow. - *Prog. Oceanogr.* **20**, 41-82.
- ALLDREDGE, A. L. & GOTSCHALK, C., 1990: The relative contribution of marine snow of different origins to biological processes in coastal waters. - *Cont. Shelf Res.* **10**, 41-58.
- ALLDREDGE, A. L., PASSOW, U. & LOGAN, B. E., 1993: The abundance and significance of a class of large, transparent organic particles in the ocean. - *Deep-Sea Res. I* **40**, 1131-1140.
- ANDERSSON, A., LEE, C., AZAM, F. & HAGSTRÖM, Å., 1985: Release of aminoacids and inorganic nutrients by heterotrophic marine microflagellates. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **23**, 99-106.
- ANTIA, A. N., KOEVE, W., FISCHER, G., BLANZ, T., SCHULZ-BULL, D., SCHOLTEN, J., NEUER, S., KREMLING, K., KUSS, J., PEINERT, R., HEBBELN, D., BATHMANN, U., CONTE, M., FEHNER, U. & ZEITZSCHEL, B., 2001: Basin-wide particulate carbon flux in the Atlantic Ocean: Regional export patterns and potential for atmospheric CO<sub>2</sub> sequestration. - *Glob. Biogeochem. Cyc.* **15**, 845-862.
- ANTOINE, D., ANDRÉ, J.-M. & MOREL, A., 1996: Oceanic primary production 2. Estimation at global scale from satellite (coastal zone color scanner) chlorophyll. - *Glob. Biogeochem. Cyc.* **10**, 57-69.
- BASTVIKEN, D., EJLERTSSON, J. & TRANVIK, L., 2001: Similar bacterial growth on dissolved organic matter in anoxic and oxic lake water. - *Aquat. microb. ecol.* **24**, 41-49.
- BAUERFEIND, S., 1985: Degradation of phytoplankton detritus by bacteria: estimation of bacterial consumption and respiration in an oxygen chamber. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **21**, 27-36.
- BENNER, R., BIDDANDA, B., BLACK, B. & MCCARTHY, M., 1997: Abundance, size distribution, and stable carbon and nitrogen isotopic compositions of marine organic matter isolated by tangential-flow ultrafiltration. - *Mar. Chem.* **57**, 243-263.
- BENNER, R., PAKULSKI, J. D., MCCARTHY, M., HEDGES, J. I. & HATCHER, P. G., 1992: Bulk Chemical Characteristics of Dissolved Organic Matter in the Ocean. - *Science* **255**, 1561-1564.
- BERGER, W. H., SMETACEK, V. S. & WEFER, G., 1989: Productivity of the Ocean: Present and Past. Dahlem Workshop Reports. Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & Sons.
- BERGES, J. A., FISHER, A. E. & HARRISON, P. J., 1993: A comparison of Lowry, Bradford and Smith protein assays using different protein standards and protein isolated from the marine diatom *Thalassiosira pseudonana*. - *Mar. Biol.* **115**, 187-193.

- BETZER, P. R., SHOWERS, W. J., LAWS, E. A., WINN, C. D., DiTULLIO, G. R. & KROOPNICK, P. M., 1984: Primary productivity and particle fluxes on a transect of the equator at 153°W in the Pacific Ocean. - *Deep-Sea Res.* **31**, 1-11.
- BIANCHI, A. & GARCIN, J., 1993: In stratified waters the metabolic rate of deep-sea bacteria decreases with decompression. - *Deep-Sea Res. I* **40**, 1703-1710.
- BIANCHI, A. & GARCIN, J., 1994: Bacterial response to hydrostatic pressure in seawater samples collected in mixed-water and stratified-water conditions. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **111**, 137-141.
- BIDDANDA, B. A., 1985: Microbial synthesis of macroparticulate matter. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **20**, 241-251.
- BIDDANDA, B. A., 1988: Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. II. Microbial Metabolism. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **42**, 89-95.
- BIDDANDA, B. A. & POMEROY, L. R., 1988: Microbial aggregation and degradation of phytoplankton-derived detritus in seawater. I. Microbial Succession. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **42**, 79-88.
- BRADFORD, M. M., 1976: A Rapid and Sensitive Method for the Quantitation of Microgramm Quantities of Protein Utilizing the Principle of Protein-Dye Binding. - *Anal. Biochem.* **72**, 248-254.
- BURKHILL, P., MANTOURA, R. F. C. & OWENS, N. J. P. (eds.), 1993: Biogeochemical cycling in the northwestern Indian Ocean. *Topical studies in oceanography*. Oxford: Pergamon Press.
- CARLSON, C. A., GIOVANNONI, S. J., HANSELL, D. A., GOLDBERG, S. J., PARSONS, R., OTERO, M. P., VERGIN, K. & WHEELER, B. R., 2002: Effect of nutrient amendments on bacterioplankton production, community structure, and DOC utilization in the northwestern Sargasso Sea. - *Aquat. microb. ecol.* **30**, 19-36.
- CARON, D. A., GOLDMAN, J. C. & DENNETT, M. R., 1988: Experimental demonstration of the roles of bacteria and bacterivorous protozoa in plankton nutrient cycles. - *Hydrobiologia* **159**, 27-40.
- CHO, B. C. & AZAM, F., 1988: Major role of bacteria in biogeochemical fluxes in the ocean's interior. - *Nature* **332**, 441-443.
- CHO, B. C. & AZAM, F., 1990: Biogeochemical significance of bacterial biomass in the ocean's euphotic zone. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **63**, 253-259.
- CHOI, J. W., SHERR, B. F. & SHERR, E. B., 1999: Dead or alive? A large fraction of ETS-inactive marine bacterioplankton cells, as assessed by reduction of CTC, can become ETS-active with incubation and substrate addition. - *Aquat. microb. ecol.* **18**, 105-115.
- COLBERG, P. J., 1988: Anaerobic microbial degradation of cellulose, lignin, oligolignols, and monoaromatic lignin derivatives. In: *Biology of Anaerobic Microorganisms*. Ed. by A. J. B. ZEHNDER. New York: John Wiley & Sons.
- COLE, J. J. & PACE, M. L., 1995: Bacterial secondary production in oxic and anoxic freshwaters. - *Limnol. Oceanogr.* **40**, 1019-1027.

- CONTE, M. H., RALPH, N. & ROSS, E. H., 2001: Seasonal and interannual variability in deep ocean particle fluxes at the Oceanic Flux Program (OFP)/Bermuda Atlantic Time Series (BATS) site in the western Sargasso Sea near Bermuda. - *Deep-Sea Res. II* **48**, 1471-1505.
- COPIN-MONTEGUT, C. & COPIN-MONTEGUT, G., 1983: Stoichiometry of carbon, nitrogen, and phosphorus in marine particulate matter. - *Deep-Sea Res.* **30**, 31-46.
- DEL GIORGIO, P. A. & COLE, J. J., 1998: Bacterial growth efficiency in natural aquatic systems. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **29**, 503-541.
- DELONG, E. F., FRANKS, D. F. & ALLDREDGE, A. L., 1993: Phylogenetic diversity of aggregate-attached vs. free-living marine bacterial assemblages. - *Limnol. Oceanogr.* **38**, 924-934.
- DIETRICH, G., KALLE, K., KRAUSS, W. & SIEDLER, G., 1975: *Allgemeine Meereskunde. Eine Einführung in die Ozeanographie.* Berlin, Stuttgart: Gebrüder Bornträger.
- DOVAL, M. D. & HANSELL, D. A., 2000: Organic carbon and apparent oxygen utilization in the western South Pacific and the central Indian Ocean. - *Mar. Chem.* **68**, 249-264.
- DUBOIS, M., GILLES, K. A., HAMILTON, J. K., REBERS, P. A. & SMITH, F., 1956: Colorimetric Method for Determination of Sugars and Related Substances. - *Anal. Chem.* **28**, 350-356.
- DUCKLOW, H. W., 1993: Bacterioplankton distributions and production in the northwestern Indian Ocean and Gulf of Oman, September 1986. - *Deep-Sea Res. II* **40**, 753-771.
- DUCKLOW, H. W., FASHAM, M. J. R. & VEZINA, A. F., 1989: Derivation and analysis of flow networks for oceanic plankton systems. In: *Network analysis in marine ecology (coastal and estuarine studies)*. Ed. by F. WULFF & J. G. FIELD. Berlin: Springer.
- DUCKLOW, H. W., HILL, S. M. & GARDNER, W. D., 1985: Bacterial growth and the decomposition of particulate organic carbon collected in sediment traps. - *Cont. Shelf Res.* **4**, 445-464.
- DUCKLOW, H. W., KIRCHMAN, D. L., QUINBY, H. L., CARLSON, C. A. & DAM, H. G., 1993: Stocks and dynamics of bacterioplankton carbon during the spring bloom in the eastern North Atlantic Ocean. - *Deep-Sea Res. II* **40**, 245-263.
- EICHNER, C., 2001: Mikrobielle Modifikation der Isotopensignatur des Stickstoffs in marinem partikulärem Material. - *Meereswiss. Ber., Warnemünde*, **44**.
- FABIANO, M., POVERO, P. & DANOVARO, R., 1993: Distribution and composition of particulate organic matter in the Ross Sea (Antarctica). - *Polar Biol.* **13**, 525-533.
- FAGERBAKKE, K. M., HELDAL, M. & NORLAND, S., 1996: Content of carbon, nitrogen, oxygen, sulfur and phosphorus in native aquatic and cultured bacteria. - *Aquat. microb. ecol.* **10**, 15-27.
- FALBE, J. & REGITZ, M. (eds.), 1989: *Römpp Chemie Lexikon.* Stuttgart: Georg Thieme Verlag.
- FENCHEL, T. & FINLAY, B. J., 1990: Anaerobic free-living protozoa: growth efficiencies and the structure of anaerobic communities. - *FEMS Microbiol. Ecol.* **74**, 269-276.

- FERGUSON, R. L., BUCKLEY, E. N. & PALUMBO, A. V., 1984: Response of Marine Bacterioplankton to Differential Filtration and Confinement. - *Appl. Environ. Microbiol.* **47**, 49-55.
- FOWLER, S. W. & KNAUER, G. A., 1986: Role of Large Particles in the Transport of Elements and Organic Compounds Through the Oceanic Water Column. - *Prog. Oceanogr.* **16**, 147-194.
- FRAGA, F., 1966: Distribution of particulate and dissolved nitrogen in the Western Indian Ocean. - *Deep-Sea Res.* **13**, 413-425.
- FRY, C., 1988: Determination of biomass. In: *Methods in Aquatic Bacteriology*. Ed. by B. AUSTIN. Chichester, New York, Brisbane, Toronto, Singapore: John Wiley & Sons.
- FUHRMAN, J. A. & AZAM, F., 1982: Thymidine Incorporation as a Measure of Heterotrophic Bacterioplankton Production in Marine Surface Waters: Evaluation and Field Results. - *Mar. Biol.* **66**, 109-120.
- GOLDMAN, J. C., CARON, D. A. & DENNETT, M. R., 1987: Regulation of gross growth efficiency and ammonium regeneration in bacteria by substrate C:N ratio. - *Limnol. Oceanogr.* **32**, 1239-1252.
- GRASSHOFF, K., EHRHARDT, M. & KREMLING, K., 1983: *Methods of Seawater Analysis*. Weinheim: Verlag Chemie.
- HAAKE, B., ITTEKKOT, V., RIXEN, T., RAMASWAMY, V., NAIR, R. R. & CURRY, W. B., 1993: Seasonality and interannual variability of particle fluxes to the deep Arabian Sea. - *Deep-Sea Res. I* **40**, 1323-1344.
- HANDA, N. & TOMINGA, H., 1969: A detailed analysis of carbohydrates in marine particulate matter. - *Mar. Biol.* **2**, 223-235.
- HARVEY, H. R., TUTTLE, J. H. & BELL, J. T., 1995: Kinetics of phytoplankton decay during simulated sedimentation: Changes in biochemical composition and microbial activity under oxic and anoxic conditions. - *Geochim. Cosmochim. Acta* **59**, 3367-3377.
- HEAD, E. J. H., HARRISON, W. G., IRWIN, B. I., HORNE, E. P. W. & LI, W. K. W., 1996: Plankton dynamics and carbon flux in an area of upwelling off the coast of Morocco. - *Deep-Sea Res. I* **43**, 1713-1738.
- HERBERT, D., 1976: Stoichiometric aspects of microbial growth. In: *Continuous culture 6: Applications and new fields*. Ed. by A. C. R. DENN, D. C. ELLWOOD, C. G. T. EVANS & J. Melling. Chichester: Ellis Horwood, 1-30.
- HOBSON, L. A. & MENZEL, D. W., 1969: The Distribution and Chemical Composition of Organic Particulate Matter in the Sea and Sediments off the East Coast of South America. - *Limnol. Oceanogr.* **14**, 159-163.
- HOCH, M. P. & KIRCHMAN, D. L., 1993: Seasonal and inter-annual variability in bacterial production and biomass in a temperate estuary. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **98**, 283-295.
- HOCH, M. P., SNYDER, R. A., CIFUENTES, L. A. & COFFIN, R. B., 1996: Stable isotope dynamics of nitrogen recycled during interactions among marine bacteria and protists. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **132**, 229-239.

- HONJO, S., 1996: Fluxes of Particles to the Interior of the Open Oceans. In: Particle Flux in the Ocean. Ed. by V. ITTEKKOT, P. SCHÄFER, S. HONJO & P. J. DEPETRIS. New York: John Wiley & Sons Ltd.
- HONJO, S., DOHERTY, K. W., AGRAWAL, Y. C. & ASPER, V. L., 1984: Direct optical assessment of large amorphous aggregates (marine snow) in the deep ocean. - *Deep-Sea Res. I* **31**, 67-76.
- HONJO, S. & MANGANINI, S. J., 1993: Annual biogenic particle fluxes to the interior of the North Atlantic Ocean; studied at 34°N 21°W and 48°N 21°W. - *Deep-Sea Res. I* **40**, 587-607.
- HOPPE, H.-G., 1983: Significance of exoenzymatic activities in the ecology of brackish water: measurements by means of methylumbelliferyl-substrates. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **11**, 299-308.
- HOPPE, H.-G. & ULLRICH, S., 1999: Profiles of ectoenzymes in the Indian Ocean: phenomena of phosphatase activity in the mesopelagic zone. - *Aquat. microb. ecol.* **19**, 139-148.
- HOWARTH, R. W. & HOBBIE, J. E., 1982: The regulation of decomposition and heterotrophic microbial activity in salt marsh soils: A review. In: *Estuarine Comparisons*. Ed. by V. S. KENNEDY. London: Academic Press.
- ITTEKKOT, V., DEUSER, W. G. & DEGENS, E. T., 1984: Seasonality in the fluxes of sugars, amino acids, and amino sugars to the deep ocean: Sargasso Sea. - *Deep-Sea Res.* **31**, 1057-1069.
- JAHNKE, R. A. & CRAVEN, D. B., 1995: Quantifying the role of heterotrophic bacteria in the carbon cycle: A need for respiration rate measurements. - *Limnol. Oceanogr.* **40**, 436-441.
- JØRGENSEN, N. O. G., KROER, N., COFFIN, R. B., YANG, X.-H. & LEE, C., 1993: Dissolved free amino acids, combined amino acids, and DNA as sources of carbon and nitrogen to marine bacteria. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **98**, 135-148.
- JÜRGENS, K. & GÜDE, H., 1994: The potential importance of grazing-resistant bacteria in planktonic systems. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **112**, 169-188.
- JÜRGENS, K., ARNDT, H. & ZIMMERMANN, H., 1997: Impact of metazoan and protozoan grazers on bacterial biomass distribution in microcosm experiments. - *Aquat. microb. ecol.* **12**, 131-138.
- KÄHLER, P., 1985: Mikrobiologische Untersuchungen an Sedimentprofilen der Ostsee in der Kieler Bucht (bei Boknis Eck). Diplomarbeit, Universität Kiel.
- KÄHLER, P., BJORNSEN, P. K., LOCHTE, K. & ANTIA, A., 1997: Dissolved organic matter and its utilization by bacteria during spring in the Southern Ocean. - *Deep-Sea Res. II* **44**, 341-353.
- KÄHLER, P. & BAUERFEIND, E., 2001: Organic particles in a shallow sediment trap: Substantial loss to the dissolved phase. - *Limnol. Oceanogr.* **46**, 719-723.
- KARL, D. M., KNAUER, G. A. & MARTIN, J. H., 1988: Downward flux of particulate organic matter in the ocean: a particle decomposition paradox. - *Nature* **332**, 438-441.
- KARNER, M. & HERNDL, G. J., 1992: Extracellular enzymatic activity and secondary production in free-living and marine-snow-associated bacteria. - *Mar. Biol.* **113**, 341-347.

- KEPKAY, P. E., 1994: Particle aggregation and the biological reactivity of colloids. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **109**, 293-304.
- KERNER, M., HOHENBERG, H., ERTL, S., RECKERMANN, M. & SPITZY, A., 2003: Self-organization of dissolved organic matter to micelle-like microparticles in river water. - *Nature* **422**, 150-154.
- KIRCHMAN, D., K'NEES, E. & HODSON, R., 1985: Leucine Incorporation and Its Potential as a Measure of Protein Synthesis by Bacteria in Natural Aquatic Systems. - *Appl. Environ. Microbiol.* **49**, 599-607.
- KIRCHMAN, D. L., KEIL, R. G. & WHEELER, P. A., 1989: The effect of amino acids on ammonium utilization and regeneration by heterotrophic bacteria in the subarctic Pacific. - *Deep-Sea Res.* **36**, 1763-1776.
- KIRIAKOULAKIS, K., STUTT, E., ROWLAND, S. J., VANGRIESHEIM, A., LAMPITT, R. S. & WOLFF, G. A., 2001: Controls on the organic chemical composition of settling particles in the Northeast Atlantic Ocean. - *Prog. Oceanogr.* **50**, 65-87.
- KRISTENSEN, 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.
- KRUSE, B., 1993: Measurement of plankton O<sub>2</sub> respiration in gas-tight plastic bags. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **94**, 155-163.
- LANCELOT, C. & BILLEN, G., 1985: Carbon-nitrogen relationships in nutrient metabolism of coastal marine ecosystems. In: *Advances in Aquatic Microbiology*, vol. 3. Ed. by H. W. JANNASCH & P. J. L. WILLIAMS. London, Orlando, San Diego, New York, Austin, Montreal, Sydney, Tokyo, Toronto: Academic Press, 263-321.
- LAWS, E. A. & BANNISTER, T. T., 1980: Nutrient- and light-limited growth of *Thalassiosira fluviatilis* in continuous culture, with implications for phytoplankton growth in the ocean. - *Limnol. Oceanogr.* **25**, 457-473.
- LEE, C., 1992: Controls on organic carbon preservation: the use of stratified water bodies to compare intrinsic rates of decomposition in oxic and anoxic systems. - *Geochim. Cosmochim. Acta* **56**, 3323-3335.
- LEE, C., MURRAY, D. W., BARBER, R. T., BUESSELER, K. O., DYMOND, J., HEDGES, J. I., HONJO, S., MANGANINI, S. J., MARRA, J., MOSER, C., PETERSON, M. L., PRELL, W. L. & WAKEHAM, S. G., 1998: Particulate organic carbon fluxes: compilation of results from the 1995 US JGOFS Arabian Sea Process Study. - *Deep-Sea Res. II* **45**, 2489-2501.
- LEE, S. & FUHRMAN, J. A., 1987: Relationship between biovolume and biomass of naturally derived marine bacterioplankton. - *Appl. Environ. Microbiol.* **53**, 1298-1303.
- LIBES, S. M., 1992: *An Introduction to Marine Biogeochemistry*. New York: John Wiley & Sons, Inc.
- LIBES, S. M. & DEUSER, W. G., 1988: The isotope geochemistry of particulate nitrogen in the Peru Upwelling Area and the Gulf of Maine. - *Deep-Sea Res.* **35**, 517-533.
- LINLEY, E. A. S. & NEWELL, R. C., 1984: Estimates of bacterial growth yields based on plant detritus. - *Bull. Mar. Sci.* **35**, 409-425.

- LOHRENZ, S. E., TAYLOR, C. D. & HOWES, B. L., 1987: Primary production of protein: II. Algal protein metabolism and its relation to particulate organic matter composition in the surface mixed layer. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **40**, 175-183.
- LOHRENZ, S. E., KNAUER, G. A., ASPER, V. L., TUEL, M., MICHAELIS, A. F. & KNAP, A. H., 1992: Seasonal variability in primary production and particle flux in the northwestern Sargasso Sea: U. S. JGOFS Bermuda Atlantic Time-series Study. - *Deep-Sea Res.* **39**, 1373-1391.
- LORENZ, R. J., 1988: *Grundbegriffe der Biometrie*. Biometrie. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
- LOWRY, B. H., ROSEBROUGH, N. J., FARR, A. L. & RANDALL, R. J., 1951: Protein measurement with the Folin phenol reagent. - *J. Biol. Chem.* **193**, 265-275.
- MAITA, Y. & YANADA, M., 1978: Particulate Protein in Coastal Waters, with Special Reference to Seasonal Variation. - *Mar. Biol.* **44**, 329-336.
- MARTIN, J. H., KNAUER, G. A., KARL, D. M. & BROENKOW, W. W., 1987: VERTEX: carbon cycling in the northeast Pacific. - *Deep-Sea Res.* **34**, 267-285.
- MAUCHLINE, J., 1998: *Biology of calanoid copepods*. *Advances in Marine Biology*, Vol. 33. London: Academic Press.
- MCCAVE, I. N., 1975: Vertical flux of particles in the ocean. - *Deep-Sea Res.* **22**, 491-502.
- MOISAN, T. A. & MITCHELL, B. G., 1999: Photophysiological acclimation of *Phaeocystis antarctica* Karsten und light limitation. - *Limnol. Oceanogr.* **44**, 247-258.
- NAIR, R. R., ITTEKOT, V., MANGANINI, S. J., RAMASWAMY, V., HAAKE, B., DEGENS, E. T., DESAI, B. N. & HONJO, S., 1989: Increased particle flux to the deep ocean related to monsoons. - *Nature* **338**, 749-751.
- NEDWELL, D. B. & RUTTER, M., 1994: Influence of Temperature on Growth Rate and Competition between Two Psychrotolerant Antarctic Bacteria: Low Temperature Diminishes Affinity for Substrate Uptake. - *Appl. Environ. Microbiol.* **60**, 1984-1992.
- NEUER, S., RATMEYER, V., DAVENPORT, R., FISCHER, G. & WEFER, G., 1997: Deep water particle flux in the Canary Island region: seasonal trends in relation to long-term satellite derived pigment data and lateral sources. - *Deep-Sea Res. I* **44**, 1451-1466.
- NEWELL, R. C., LUCAS, M. I. & LINLEY, E. A. S., 1981: Rate of Degradation and Efficiency of Conversion of Phytoplankton Debris by Marine Micro-Organisms. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **6**, 123-136.
- NEWTON, P. P., LAMPITT, R. S., JICKELLS, T. D., KING, P. & BOUTLE, C., 1994: Temporal and spatial variability of biogenic particle fluxes during the JGOFS northeast Atlantic process studies at 47°N 20°W. - *Deep-Sea Res.* **41**, 1617-1642.
- NGUYEN, R. T. & HARVEY, H. R., 1994: A rapid micro-scale method for the extraction and analysis of protein in marine samples. - *Mar. Chem.* **45**, 1-14.
- NGUYEN, R. T. & HARVEY, H. R., 1997: Protein and amino acid cycling during phytoplankton decomposition in oxic and anoxic waters. - *Org. Geochem.* **27**, 115-128.
- OLSON, D. B., HITCHCOCK, G. L., FINE, R. A. & WARREN, B. A., 1993: Maintenance of the low-oxygen layer in the central Arabian Sea. - *Deep-Sea Res. II* **40**, 673-685.

- OTSUKI, A. & HANDA, T., 1972a: Production of dissolved organic matter from dead green algal cells. I. Aerobic microbial decomposition. - *Limnol. Oceanogr.* **17**, 248-257.
- OTSUKI, A. & HANDA, T., 1972b: Production of dissolved organic matter from dead green algal cells. I. Anaerobic microbial decomposition. - *Limnol. Oceanogr.* **17**, 258-264.
- ØVREÅS, L., BOURNE, D., SANDAA, R.-A., CASAMAYOR, E. O., BENLLOCH, S., GODDARD, V., SMERDON, G., HELDAL, M. & THINGSTAD, T. F., 2003: Response of bacterial and viral communities to nutrient manipulations in seawater mesocosms. - *Aquat. microb. ecol.* **31**, 109-121.
- PACE, M. L., KNAUER, G. A., KARL, D. M. & MARTIN, J. H., 1987: Primary production, new production and vertical flux in the eastern Pacific Ocean. - *Nature* **325**, 803-804.
- PAERL, H. W. & PINCKNEY, J. L., 1996: A Mini-Review of Microbial Consortia; Their Roles in Aquatic Production and Biogeochemical Cycling. - *Microb. Ecol.* **31**, 225-247.
- PARSONS, T. R., MAITA, Y. & LALLI, C. M., 1984: *A Manual of Chemical and Biological Methods for Seawater Analysis*. Oxford: Pergamon Press.
- PARSONS, T. R., TAKAHASHI, M. & HARGRAVE, B., 1984: *Biological oceanographic processes*. Oxford, New York: Pergamon Press.
- PASSOW, U., PEINERT, R. & ZEITZSCHEL, B., 1993: Distribution and sedimentation of organic matter during the inter-monsoon period off Oman (West Arabian Sea). - *Deep-Sea Res. II* **40**, 833-849.
- PATCHING, J. W. & EARDLEY, D., 1997: Bacterial biomass and activity in the deep waters of the eastern Atlantic-evidence of a barophilic community. - *Deep-Sea Res. I* **44**, 1655-1670.
- PEDERSEN, T. F. & CALVERT, S. E., 1990: Anoxia vs. Productivity: What Controls the Formation of Organic-Carbon-Rich Sediments and Sedimentary Records. - *The AAPG Bull.* **74**, 454-466.
- PEDRÓS-ALIÓ, C., GARCÍA-CANTIZANO, J. & CALDERÓN, J. I., 1993: Bacterial Production in Anaerobic Water Columns. In: *Handbook of Methods in Aquat. microb. ecol.*. Ed. by P. F. KEMP, B. F. SHERR, E. B. SHERR & J. J. COLE. Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo: Lewis Publishers.
- PENZLIN, H., 1989: *Lehrbuch der Tierphysiologie*. Stuttgart, New York: Fischer Verlag.
- PFANNKUCHE, O. & LOCHTE, K., 2000: The biogeochemistry of the deep Arabian Sea: overview. - *Deep-Sea Res. II* **47**, 2615-2628.
- PINHASSI, J., AZAM, F., HEMPHÄLÄ, J., LONG, R. A., MARTINEZ, J., ZWEIFEL, U. L. & HAGSTRÖM, Å., 1999: Coupling between bacterioplankton species composition, population dynamics, and organic matter degradation. - *Aquat. microb. ecol.* **17**, 13-26.
- POLLEHNE, F., ZEITZSCHEL, B. & PEINERT, R., 1993: Short-term sedimentation patterns in the northern Indian Ocean. - *Deep-Sea Res. I* **40**, 821-831.
- POMEROY, L. R. & WIEBE, W. J., 2001: Temperature and substrates as interactive limiting factors for marine heterotrophic bacteria. - *Aquat. microb. ecol.* **23**, 187-204.

- PORTER, K. G. & FEIG, Y. S., 1980: The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. - *Limnol. Oceanogr.* **25**, 943-948.
- POSCH, T., SIMEK, K., VRBA, J., PERNTHALER, J., NEDOMA, J., SATTLER, B., SONNTAG, B. & PSENNER, R., 1999: Predator-induced changes of bacterial size-structure and productivity studied on an experimental microbial community. - *Aquat. microb. ecol.* **18**, 235-246.
- REAY, D. S., NEDWELL, D. B., PRIDDLE, J. & ELLIS-EVANS, J. C., 1999: Temperature Dependence of Inorganic Nitrogen Uptake: Reduced Affinity for Nitrate at Suboptimal Temperatures in Both Algae and Bacteria. - *Appl. Environ. Microbiol.* **65**, 2577-2584.
- REDFIELD, A. C., KETCHUM, B. H. & RICHARDS, F. A., 1963: The influence of organisms on the composition of sea-water. In: *The Sea*, vol. 2. Ed. by M. N. HILL. New York: Interscience.
- RIEMANN, B., BJØRNSSEN, P. K., NEWELL, S. & FALLON, R., 1987: Calculation of cell production of coastal marine bacteria based on measured incorporation of <sup>3</sup>H-thymidine. - *Limnol. Oceanogr.* **32**, 471-476.
- RIEMANN, L., STEWARD, G. F., FANDINO, L. B., CAMPBELL, L., LANDRY, M. R. & AZAM, F., 1999: Bacterial community composition during two consecutive NE Monsoon periods in the Arabian Sea studied by denaturing gradient gel electrophoresis (DGGE) of rRNA genes. - *Deep-Sea Res. II* **46**, 1791-1811.
- RIEMANN, L., STEWARD, G. F. & AZAM, F., 2000: Dynamics of Bacterial Community Composition and Activity during a Mesocosm Diatom Bloom. - *Appl. Environ. Microbiol.* **66**, 578-587.
- RIXEN, T., HAAKE, B., ITTEKOT, V., GUPHA, M. V. S., NAIR, R. R. & SCHLÜSSEL, P., 1996: Coupling between SW monsoon-related surface and deep ocean processes as discerned from continuous particle flux measurements and correlated satellite data. - *J. Geophys. Res.* **101**, 28569-28582.
- SCHÄFER, H., SERVAIS, P. & MUYZER, G., 2000: Successional changes in the genetic diversity of a marine bacterial assemblage during confinement. - *Arch. Microbiol.* **173**, 138-145.
- SCHÄFER, P. & SCHROLL, G., 1998: Cruise report SO118. Kiel, Germany: GEOMAR Report 71.
- SCHAUER, M., BALAGUÉ, V., PEDRÓS-ALIÓ, C. & MASSANA, R., 2003: Seasonal changes in the taxonomic composition of bacterioplankton in a coastal oligotrophic system. - *Aquat. microb. ecol.* **31**, 163-174.
- SCHLEGEL, H. G., 1985: *Allgemeine Mikrobiologie*. Stuttgart, New York: Georg Thieme Verlag.
- SCHNEIDER, B., NAGEL, K. & STRUCK, U., 2000: Carbon fluxes across the halocline in the eastern Gotland Sea. - *J. Mar. Sys.* **25**, 261-268.
- SEMPÉRÉ, R., YORO, S. C., VAN WAMBEKE, F. & CHARRIÈRE, B., 2000: Microbial decomposition of large organic particles in the northwestern Mediterranean Sea: an experimental approach. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **198**, 61-72.

- SHANKS, A. L. & TRENT, J. D., 1979: Marine snow: Microscale nutrient patches. - *Limnol. Oceanogr.* **24**, 850-854.
- SHANKS, A. L. & TRENT, J. D., 1980: Marine Snow: sinking rates and potential role in vertical flux. - *Deep-Sea Res. II* **27A**, 137-143.
- SHERR, E. B., SHERR, B. F. & SIGMON, C. T., 1999: Activity of marine bacteria under incubated and in situ conditions. - *Aquat. microb. ecol.* **20**, 213-223.
- SHERRELL, R. M., FIELD, P. M. & GAO, Y., 1998: Temporal variability of suspended mass and composition in the Northeast Pacific water column: relationships to sinking flux and lateral advection. - *Deep-Sea Res. II* **45**, 733-761.
- SHIAH, F.-K. & DUCKLOW, H. W., 1994: Temperature and substrate regulation of bacterial abundance, production and specific growth rate in Chesapeake Bay, USA. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **103**, 297-308.
- SHIAH, F.-K. & DUCKLOW, H. W., 1997: Bacterioplankton growth responses to temperature and chlorophyll variations in estuaries measured by thymidine:leucine incorporation ratio. - *Aquat. microb. ecol.* **13**, 151-159.
- SILVER, M. W., SHANKS, A. L. & TRENT, J. D., 1978: Marine Snow: Microplankton Habitat and Source of Small-Scale Patchiness in Pelagic Populations. - *Science* **201**, 371-373.
- SIMON, M. & AZAM, F., 1989: Protein content and protein synthesis rates of planktonic marine bacteria. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **51**, 201-213.
- SIMON, M., ALLDREDGE, A. L. & AZAM, F., 1990: Bacterial carbon dynamics on marine snow. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **65**, 205-211.
- SIMON, M., CHO, B. C. & AZAM, F., 1992: Significance of bacterial biomass in lakes and the ocean: comparison to phytoplankton biomass and biogeochemical implications. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **86**, 103-110.
- SIMON, M., WELSCHMEYER, N. A. & KIRCHMAN, D. L., 1992: Bacterial production and the sinking flux of particulate organic matter in the subarctic Pacific. - *Deep-Sea Res.* **39**, 1997-2008.
- SIMON, M. & WÜNSCH, C., 1998: Temperature control of bacterioplankton growth in temperate large lake. - *Aquat. microb. ecol.* **16**, 119-130.
- SIMON, M., GLÖCKNER, F. O. & AMANN, R., 1999: Different community structure and temperature optima of heterotrophic picoplankton in various regions of the Southern Ocean. - *Aquat. microb. ecol.* **18**, 275-284.
- SIMON, M., GROSSART, H.-P., SCHWEITZER, B. & PLOUG, H., 2002: Microb. Ecol. of organic aggregates in aquatic ecosystems. - *Aquat. microb. ecol.* **28**, 175-211.
- SMITH, D. C., SIMON, M., ALLDREDGE, A. L. & AZAM, F., 1992: Intense hydrolytic enzyme activity on marine aggregates and implications for rapid particle dissolution. - *Nature* **359**, 139-142.
- SMITH, D. C., STEWARD, G. F., LONG, R. A. & AZAM, F., 1995: Bacterial mediation of carbon fluxes during a diatom bloom in a mesocosm. - *Deep-Sea Res. II* **42**, 75-97.

- SMITH, P. K., KROHN, R. I., HERMANSON, G. T., MALLIA, A. K., GARTNER, F. H., PROVENZANO, M. D., FUJIMOTO, E. K., GOEKE, N. M., OLSON, B. J. & KLENK, D. C., 1985: Measurement of protein using bicinchoninic acid. - *Anal. Biochem.* **150**, 76-85.
- SMITH, S. L. (ed.), 1998: The 1994-1996 Arabian Sea Expedition: Oceanic response to monsoonal forcing, Part 1. Topical studies in oceanography. Oxford: Pergamon Press.
- SMITH, S. L. (ed.), 1999: The 1994-1996 Arabian Sea Expedition: Oceanic response to monsoonal forcing, Part 2. Topical studies in oceanography. Oxford: Pergamon Press.
- SMITH, S. L. (ed.), 2000: The 1994-1996 Arabian Sea Expedition: Oceanic response to monsoonal forcing, Part 3. Topical studies in oceanography. Oxford: Pergamon Press.
- STOLZENBACH, K. D., 1993: Scavenging of small particles by fast-sinking porous aggregates. - *Deep-Sea Res. I* **40**, 359-369.
- SUESS, E., 1980: Particulate organic carbon flux in the oceans-surface productivity and oxygen utilization. - *Nature* **288**, 260-263.
- TAYLOR, G. T., KARL, D. M. & PACE, M. L., 1986: Impact of bacteria and zooflagellates on the composition of sinking particles: an in situ experiment. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **29**, 141-155.
- THINGSTAD, F. & BILLEN, G., 1994: Microbial degradation of Phaeocystis material in the water column. - *J. Mar. Sys.* **5**, 55-65.
- THINGSTAD, F., PÉREZ, M., PELEGRI, S., DOLAN, J. & RASSOULZADEGAN, F., 1999: Trophic control of bacterial growth in microcosms containing an natural community from northwest Mediterranean surface waters. - *Aquat. microb. ecol.* **18**, 145-156.
- THOLOSAN, O. & BIANCHI, A., 1998: Bacterial distribution and activity at the water-sediment boundary layer on the NW Mediterranean margin. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **168**, 273-283.
- THOLOSAN, O., GARCIN, J. & BIANCHI, A., 1999: Effects of hydrostatic pressure on microbial activity through a 2000 m deep water column in the NW Mediterranean Sea. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **183**, 49-57.
- THOMPSON, P. A., LEVASSEUR, M. E. & HARRISON, P. J., 1989: Light-limited growth on ammonium vs. nitrate: What is the advantage for marine phytoplankton? - *Limnol. Oceanogr.* **34**, 1014-1024.
- THUNELL, R. C., VARELA, R., LLANO, M., COLLISTER, J., MULLER-KARGER, F. & BOHRER, R., 2000: Organic carbon fluxes, degradation, and accumulation in an anoxic basin: sediment trap results from the Cariaco Basin. - *Limnol. Oceanogr.* **45**, 300-308.
- TURLEY, C. M. & CARSTENS, M., 1991: Pressure tolerance of oceanic flagellates: implications for remineralization of organic matter. - *Deep-Sea Res.* **38**, 403-413.
- TURLEY, C. M., 1993: The effect of pressure on leucine and thymidine incorporation by free-living bacteria and bacteria attached to sinking oceanic particles. - *Deep-Sea Res. I* **40**, 2193-2206.
- TURLEY, C. M. & MACKIE, P. J., 1994: Biogeochemical significance of attached and free-living bacteria and the flux of particles in the NE Atlantic Ocean. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **115**, 191-203.

- TURLEY, C. M. & MACKIE, P. J., 1995: Bacterial and cyanobacterial flux to the deep NE Atlantic on sedimenting particles. - *Deep-Sea Res. I* **42**, 1453-1474.
- TURNER, J. T., 2002: Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. - *Aquat. microb. ecol.* **27**, 57-102.
- UNANUE, M., AZÚA, I., ARRIETA, J. M., HERNDL, G. J. & IRIBERRI, J., 1998: Laboratory-made particles as a useful approach to analyse microbial processes in marine macroaggregates. - *FEMS Microbiol. Ecol.* **26**, 325-334.
- VAN HANNEN, E. J., MOOIJ, W., VAN AGTERVELD, M. P., GONS, H. J. & LAANBROEK, H. J., 1999: Detritus-Dependent Development of the Microbial Community in an Experimental System: Qualitative Analysis by Denaturing Gradient Gel Electrophoresis. - *Appl. Environ. Microbiol.* **65**, 2478-2484.
- VELDHUIS, M. J. W., KRAAY, G. W., VAN BLEIJSWIJK, J. D. L. & BAARS, M. A., 1997: Seasonal and spatial variability in phytoplankton biomass, productivity and growth in the northwestern Indian Ocean: The southwest and northeast monsoon, 1992-1993. - *Deep-Sea Res. I* **44**, 425-449.
- VERARDO, D. J., FROELICH, P. N. & MCINTYRE, A., 1990: Determination of organic carbon and nitrogen in marine sediments using the Carlo Erba NA-1500 analyzer. - *Deep-Sea Res. I* **37**, 157-165.
- VETTER, Y.-A. & DEMING, J. W., 1994: Extracellular enzyme activity in the Arctic Northeast Water polynya. - *Mar. Ecol. Progr. Ser.* **114**, 23-34.
- WAKEHAM, S. G. & LEE, C., 1993: Production, transport, and alteration of particulate organic matter in the marine water column. In: *Org. Geochem.* Ed. by M. H. ENGEL & S. A. MACKO. New York: Plenum Press, 145-170.
- WALLMANN, K., GRANDEL, S., LUFF, R. & HEESCHEN, K., 1998: Cruise report SO118. Kiel, Germany: GEOMAR Report 71.
- WARD, B. B. & CARLUCCI, A. F., 1985: Marine Ammonia- and Nitrite-Oxidizing Bacteria: Serological Diversity Determined by Immunofluorescence in Culture and in the Environment. - *Appl. Environ. Microbiol.* **50**, 194-201.
- WIEBE, W. J., SHELDON, W. M. & POMEROY, L. R., 1993: Evidence for an enhanced substrate requirement by marine mesophilic bacterial isolates at minimal growth temperatures. - *Microb. Ecol.* **25**, 151-160.
- WILLIAMS, P. J. L., 1984: A review of measurements of respiration rates of marine plankton populations. In: *Heterotrophic activity in the sea*, vol. 15. Ed. by J. E. HOBBIÉ & P. J. L. WILLIAMS. New York, London: Plenum Press, 357-389.
- WITTE, U. & PFANNKUCHE, O., 2000: High rates of benthic remineralisation in the abyssal Arabian Sea. - *Deep-Sea Res. II* **47**, 2785-2804.
- WONG, C. S., WASER, N. A. D., WHITNEY, F. A., JOHNSON, W. K. & PAGE, J. S., 2002: Time-series study of the biogeochemistry of the North East subarctic Pacific: reconciliation of the Corg/N remineralization and uptake ratios with the Redfield ratios. - *Deep-Sea Res. II* **49**, 5717-5738.

- YASSERI, S. & KARBE, L., 1995: A case study on the oxygen budget in the freshwater part of the Elbe estuary. 2. Amino acid pools and microbial proteolytic activity during an oxygen deficit situation in the lower Elbe river. Arch.-Hydrobiol.-Suppl.-Unters.-Elbe-Aestuars **110**, 27-37.
- ZWEIFEL, U. L., BLACKBURN, N. & HAGSTRÖM, Å., 1996: Cycling of marine dissolved organic matter. I. An experimental system. - Aquat. microb. ecol. 11, 65-77.

## Anhang

Tabellen T1-T5: Vergleich der Ausgangssituation in den Experimenten mit den <i>in situ</i> -Bedingungen in der Wassersäule	111
Abbildungen A1-A10: Zeitliche Verläufe der gemessenen Variablen der in Tab. 3 (Kap. 2) aufgeführten Experimente 1-10	116
Abbildung A11: EEA aus Exp. 8 und 9 bei verschiedenen Sauerstoffbedingungen	137
Rechnung R1: Berechnung der POC-Abnahme aus der empirisch ermittelten Kurve von SUESS (1980)	138

## Appendix

Tables T1-T5: Comparison of initial situation in the experiments with the <i>in situ</i> situation in the water column	111
Figures A1-A10: Time courses of the measured variables of the experiments 1-10 listed in Tab. 3 (Chapter 2)	116
Figure A11: EEA from exp. 8 und 9 under different oxygen conditions	137
Rechnung R1: Calculation of the POC decrease from the empirically derived curve from SUESS (1980)	138

---

zu T1:

<sup>1</sup>Die *in situ*-Bedingungen wurden in der Tiefe des Chlorophyll a-Maximums bestimmt: M 33/1: 70 m, SO 118: 60 m, (250 m für 150-300 m-Ansatz), PAP: 7,5 m.

<sup>2</sup>Mittelwerte aus > 3 Parallelen (Standardabweichung).

<sup>3</sup>Mittelwerte aus 2 Parallelen (Spannweite).

<sup>4</sup>Die Konzentrationen von PCHO, PPRT, DCHO und DFAA sind jeweils in Stärke-,  $\gamma$ -Globulin, Glycin- und Glukoseäquivalenten angegeben.

<sup>5</sup>aus SCHNEIDER *et al.* (2000).

<sup>6</sup>Die Ziffern stellen ein relatives Maß für die Menge an chitinösem Zooplankton dar: 1 (wenig) bis 4 (sehr viel).

T1: Zusammensetzung des  $POM_{\text{Netz}}$  und DOM zu Beginn der Experimente ( $t_0$ ) im Vergleich zu den *in situ*-Bedingungen<sup>1</sup> im jeweiligen Seegebiet.

	Seegebiet	Arabische See			Gotlandsee	Greifsw. Bodden
		Reise M 33/1	SO 118		PAP	
	Tiefe (m)	0-150 <sup>2</sup>	0-150 <sup>3</sup>	150-300	0-40 <sup>2</sup>	0,5 <sup>3</sup>
	Exp.-Nr.	1	3	3	8	Hausexp.
POC ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	3,0	3,9	2,9	28	-
	$t_0$	432 (124)	72 (4)	39 (3)	373 (19)	54 (0,3)
PON ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	0,4	0,6	0,5	4,3	-
	$t_0$	60 (15)	11 (0,5)	5,4 (0,3)	69 (4)	5,6 (0,3)
POC:PON	<i>in situ</i>	7,3	6,3	5,4	6,4	-
	$t_0$	7,1 (0,6)	6,5 (0,1)	7,3 (0,1)	5,4 (0,2)	9,7 (0,5)
PCHO ( $\mu\text{g Stärke l}^{-1}$ ) <sup>4</sup>	<i>in situ</i>	13	21	18	-	-
	$t_0$	833 (154)	209	56	967 (397)	223 (12)
PPRT ( $\mu\text{g } \gamma\text{-Glob l}^{-1}$ ) <sup>4</sup>	<i>in situ</i>	69	45	37	-	-
	$t_0$	5857 (756)	563	310	12055 (3939)	333 (11)
PCHO:PPRT	<i>in situ</i>	0,2	0,5	0,5	-	-
	$t_0$	0,1 (0,03)	0,4	0,2	0,1 (0,1)	0,7 (0,01)
% C-PCHO	<i>in situ</i>	16	19	22	-	-
	$t_0$	9 (5)	4	2	8	15
% C-PPRT	<i>in situ</i>	98	49	54	-	-
	$t_0$	72 (21)	34	36	117	26
Bakterien ( $\times 10^7$ Zellen $l^{-1}$ )	<i>in situ</i>	-	45 (24)	12	100	-
	$t_0$	106	73	5,6	76 (11)	55 (20)
% BOC	<i>in situ</i>	-	4,6 (0,2)	0,6	6,7	-
	$t_0$	0,6	1,1	0,1	0,7 (0,1)	1,2 (0,6)
DOC ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	-	80 (12)	50	-	250-330 <sup>3</sup>
	$t_0$	-	224	70	-	264 (3)
DOC:POC	<i>in situ</i>	-	21	26	-	13
	$t_0$	-	3	2	-	5
DCHO ( $\mu\text{mol Gly l}^{-1}$ ) <sup>4</sup>	<i>in situ</i>	-	1,4 (0,1)	2,0	-	-
	$t_0$	-	1,6	1,9	-	2,4 (0,4)
DFAA ( $\mu\text{mol Glu l}^{-1}$ ) <sup>4</sup>	<i>in situ</i>	-	0,23 (0,08)	0,20	-	-
	$t_0$	-	6,9	1,0	-	0,9 (0,1)
DCHO:DFAA	<i>in situ</i>	-	6,2 (2,2)	10,0	-	-
	$t_0$	-	0,2	2,0	-	2,6
% C-DCHO	<i>in situ</i>	-	0,73	1,74	-	-
	$t_0$	-	0,31	1,21	-	0,39
% C-DFAA	<i>in situ</i>	-	0,15	0,20	-	-
	$t_0$	-	1,58	0,72	-	0,17
Crustaceen <sup>6</sup>	$t_0$	2	3	1	4	-

T2: Zusammensetzung des POM<sub>TF</sub> und DOM zu Beginn des Experiments ( $t_0$ ) im Vergleich zu den *in situ*-Konzentrationen in der Arabischen See (SO 118).

	Tiefe (m)	60 <sup>1</sup>	250	500 <sup>2</sup>	1200	4040
	Exp.-Nr.	2, 7	7	10	5, 7	5, 7
POC ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	6,3 (0,4)	12,5 <sup>4</sup>	2,2	3,8	2,6
	$t_0$	8,2 (1,2)	6,7	5,1 (0,1)	5,3	4,1
PON ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	1,2 (0,4)	2,0 <sup>4</sup>	0,2	0,7	0,5
	$t_0$	1,3 (0,3)	1,2	0,7 (0,1)	0,9	0,6
POC:PON	<i>in situ</i>	5,5 (1,4)	6,3	9,1	5,8	5,4
	$t_0$	6,3 (0,9)	5,5	7,5 (0,4)	6,1	7,0
PCHO ( $\mu\text{g Stärke l}^{-1}$ ) <sup>3</sup>	<i>in situ</i>	70 (70)	122	9	61	37
	$t_0$	68 (33)	143	32 (0,1)	83	36
PPRT ( $\mu\text{g } \gamma\text{-Glob l}^{-1}$ ) <sup>3</sup>	<i>in situ</i>	85 (6)	53	14	18	21
	$t_0$	189 (126)	68	72 (3)	58	32
PCHO:PPRT	<i>in situ</i>	0,8 (0,8)	2,3	0,6	3,4	1,8
	$t_0$	0,5 (0,3)	2,1	0,4 (0,02)	1,4	1,1
% C-PCHO	<i>in situ</i>	40 (39)	36	15	59	52
	$t_0$	32 (18)	78	23 (0,7)	58	32
% C-PPRT <sup>3</sup>	<i>in situ</i>	57 (1)	18	27	20	34
	$t_0$	104 (82)	43	60 (4)	47	34
Bakterien ( $\times 10^7$ Zellen $\text{l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	45 (24)	12	-	3,6	2,1
	$t_0$	64 (29)	14	-	7,4	2,3
% BOC	<i>in situ</i>	4,6 (0,2)	0,6	-	0,8	0,9
	$t_0$	4,2 (0,9)	0,9	-	0,7	0,4
DOC ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	80 (12)	50	41	29	33
	$t_0$	82 (13)	48	46	45	36
DON ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	15 (3)	-	-	-	-
	$t_0$	16 (5)	-	-	-	-
DOC:POC	<i>in situ</i>	13	-	19	9	13
	$t_0$	10	7	9	9	9
DCHO ( $\mu\text{mol Gly l}^{-1}$ ) <sup>3</sup>	<i>in situ</i>	0,92	1,99	1,71	1,36	0,97
	$t_0$	1,91 (1,30)	1,06	1,09	2,56	0,66
DFAA ( $\mu\text{mol Glu l}^{-1}$ ) <sup>3</sup>	<i>in situ</i>	0,23 (0,08)	0,20	0,16	0,09	0,12
	$t_0$	0,26 (0,08)	0,36	0,18	0,17	0,21
% C-DCHO	<i>in situ</i>	0,7	1,7	1,9	2,1	1,3
	$t_0$	1,1	1,0	1,1	2,5	1,3
% C-DFAA	<i>in situ</i>	0,15	0,20	0,21	0,16	0,19
	$t_0$	0,17	0,38	0,20	0,18	0,26

<sup>1</sup>Mittelwerte aus > 3 Parallelen (Standardabweichung)

<sup>2</sup>Mittelwert aus 2 Parallelen (Spannweite)

<sup>3</sup>Die Konzentrationen von PCHO, PPRT, DCHO und DFAA sind jeweils in Stärke-,  $\gamma$ -Globulin, Glycin- und Glukoseäquivalenten angegeben.

<sup>4</sup>Diese Werte gingen nicht in die Berechnung des Anreicherungs-faktors ein.

T3: Zusammensetzung des POM<sub>TF</sub> und DOM zu Beginn des Experiments ( $t_0$ ) im Vergleich zu den *in situ*-Konzentrationen im Nordostatlantik (M 36/5). Angegeben sind die Mittelwerte aus 2 Parallelen (Spannweite).

	Tiefe (m)	42	100	850	4500
	Experiment	6	6	4, 6	4, 6
POC ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	8,5 (1,3)	4,6 (0,1)	3,3	0,9
	$t_0$	7,2	18,0 <sup>1</sup>	8,1	4,5 (0,2)
PON ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	1,2 (0,2)	0,5 (0,2)	0,5	0,1
	$t_0$	0,8	2,8 <sup>1</sup>	0,6	0,4 (0,04)
POC:PON	<i>in situ</i>	7,1 (0,04)	7,1 (0,9)	6,9	16,6
	$t_0$	8,6	6,5	13,2	10,4 (1,4)
PCHO ( $\mu\text{g Stärke l}^{-1}$ ) <sup>4</sup>	<i>in situ</i>	99 (49)	60 (26)	-	-
	$t_0$	69	85	67 (9)	43 (4)
PPRT <sup>3</sup> ( $\mu\text{g } \gamma\text{-Glob l}^{-1}$ ) <sup>4</sup>	<i>in situ</i>	191 (51)	103 (17)	-	-
	$t_0$	191	135	90 (20)	91 (1)
PCHO:PPRT <sup>3</sup>	<i>in situ</i>	0,5 (0,1)	0,6 (0,2)	-	-
	$t_0$	0,4	0,6	0,8 (0,3)	0,5 (0,03)
% C-PCHO	<i>in situ</i>	40	48	-	-
	$t_0$	35	17	35	35
% C-PPRT <sup>2</sup>	<i>in situ</i>	94	95	-	-
	$t_0$	113	32	37	85
Bakterien ( $\times 10^7$ Zellen $\text{l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	8,6 (5,3)	5,0 (1,3)	0,52	0,53
	$t_0$	11,7	6,3	2,5	2,2 (0,2)
% BOC	<i>in situ</i>	0,7 (0,5)	1,1 (0,7)	0,1	0,6
	$t_0$	1,3	0,3	0,4	0,5 (0,01)
DOC ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	65	-	-	-
	$t_0$	62	58	58	56
DON ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	9,2	-	-	-
	$t_0$	13,1	-	-	-
DOC:POC	<i>in situ</i>	8	-	-	-
	$t_0$	9	-	7	12
DCHO ( $\mu\text{mol Gly l}^{-1}$ ) <sup>4</sup>	<i>in situ</i>	3,8	-	-	-
	$t_0$	1,1	-	1,7	2,1
DFAA ( $\mu\text{mol Glu l}^{-1}$ ) <sup>4</sup>	<i>in situ</i>	0,33	-	-	-
	$t_0$	0,10	0,12	0,13	0,24
% C-DCHO	<i>in situ</i>	2,6	-	-	-
	$t_0$	0,76	0,28	1,45	1,53
% C-DFAA	<i>in situ</i>	0,26	-	-	-
	$t_0$	0,08	0,11	0,13	0,21

<sup>1</sup>Diese Werte gingen nicht in die Berechnung des Anreicherungsfaktors ein.

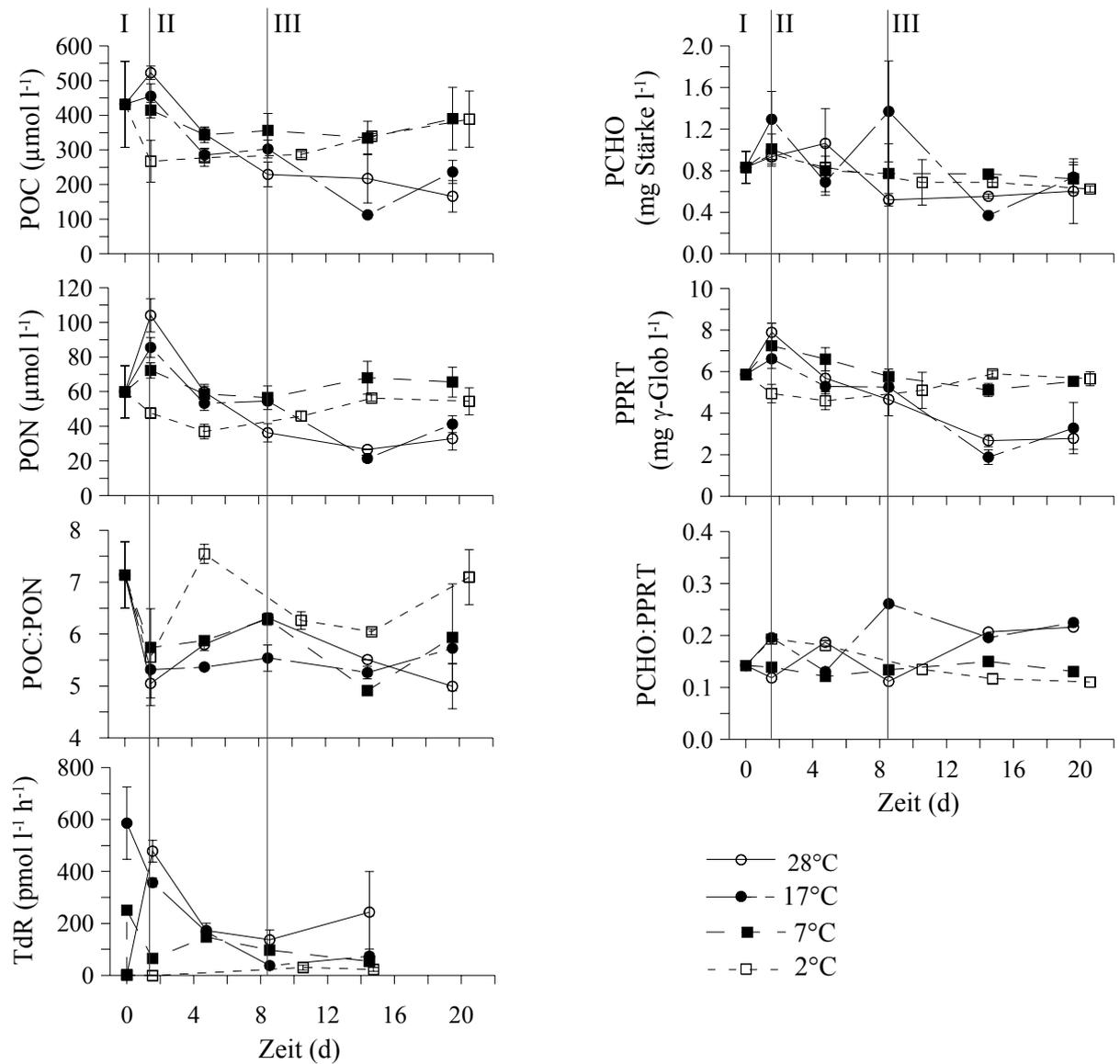
T4: Zusammensetzung des  $\text{POM}_{\text{TF}}$  zu Beginn des Experiments ( $t_1$ ) im Vergleich zu den *in situ*-Konzentrationen in der Gotlandsee (PAP). Angegeben sind die Mittelwerte aus 2 Parallelen (Spannweite).

	Tiefe (m)	7,5	205
	Experiment	9	9
POC ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	28	6,2 (0,2)
	$t_1$	42 (2)	24 (3)
PON ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	4,3	0,75 (0,01)
	$t_1$	5,4 (0,4)	2,2 (0,4)
POC:PON	<i>in situ</i>	6,4	8,3 (0,2)
	$t_1$	7,9 (0,2)	11,0 (0,6)
PCHO ( $\mu\text{g Stärke l}^{-1}$ ) <sup>4</sup>	<i>in situ</i>	-	-
	$t_1$	210 (8)	127 (2)
PPRT ( $\mu\text{g } \gamma\text{-Glob l}^{-1}$ ) <sup>4</sup>	<i>in situ</i>	-	-
	$t_1$	747 (3)	203 (42)
PCHO:PPRT	<i>in situ</i>	-	-
	$t_1$	0,3 (0,0)	0,7 (0,1)
% C-PCHO	<i>in situ</i>	-	-
	$t_1$	18	20
% C-PPRT	<i>in situ</i>	-	-
	$t_1$	75	36
Bakterien ( $\times 10^7$ Zellen $\text{l}^{-1}$ )	<i>in situ</i>	100	68 (11)
	$t_0$	85	62
	$t_1$	143 (12)	79 (4)
% BOC	<i>in situ</i>	6,7	18,7
	$t_0$ <sup>1</sup>	3,7	4,4
	$t_1$	6,4	5,3

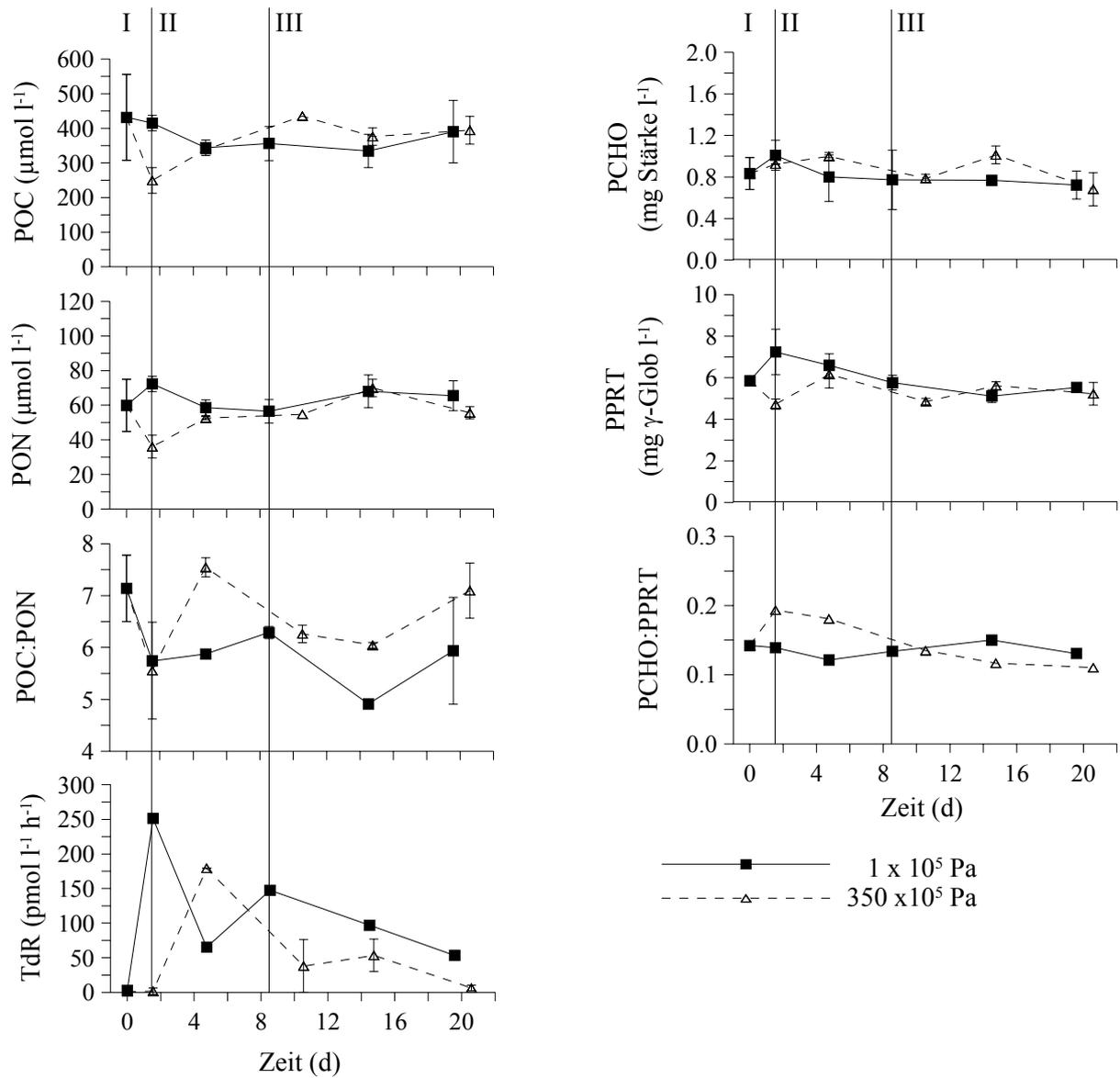
<sup>1</sup>POC-Werte vom Zeitpunkt  $t_1$  zur Berechnung von % BOC verwendet, da zu Inkubationsbeginn ( $t_0$ ) kein POC gemessen wurde.

T5: Experimente 2, 7 und 10: Ausgewählte Variablen zum Vergleich der *in situ*-Situationen in der euphotischen Zone zum Zeitpunkt der Probenahme für die verschiedenen Experimente mit  $POM_{TF}$  aus 60 m Tiefe. Ansätze. n.b. = nicht bestimmt.

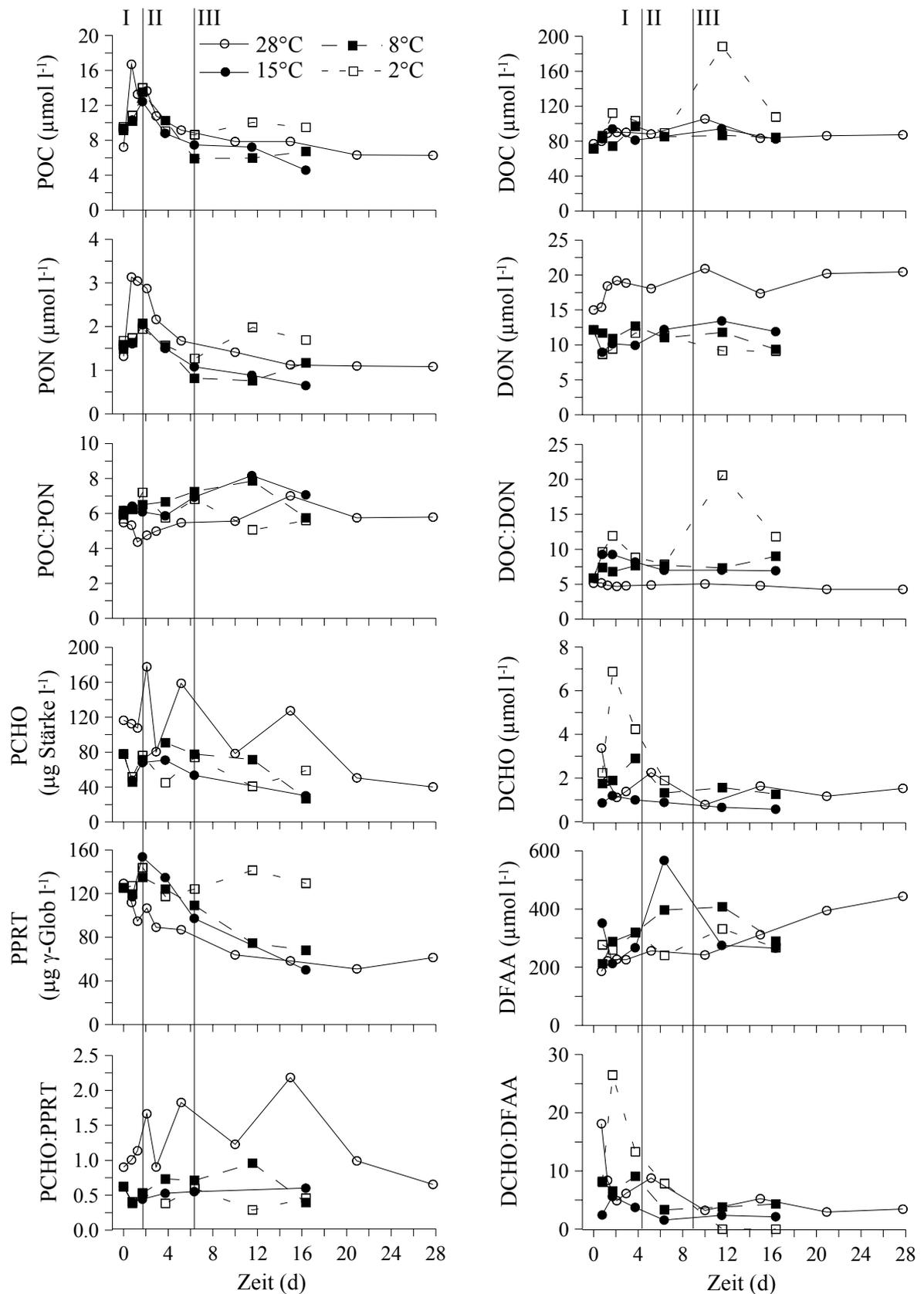
Experiment-Nr.	2, 7	2, 10	10
Ansatz	28°C, oxisch	15, 8, 2°C, oxisch	15°C, suboxisch
Station	WAST	WAST-Kuppe	CAST
Entnahmedatum	3. April 1997	19. April 1997	22. April 1997
POC ( $\mu\text{mol l}^{-1}$ )	6,5	5,9	6,6
Bakterien (Zellen $\text{l}^{-1}$ )	$6,2 \times 10^8$	$2,8 \times 10^8$	n.b.
TdR ( $\text{pmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	0,8	1,4	0,9
Leu ( $\text{pmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	1,4	3,9	2,5



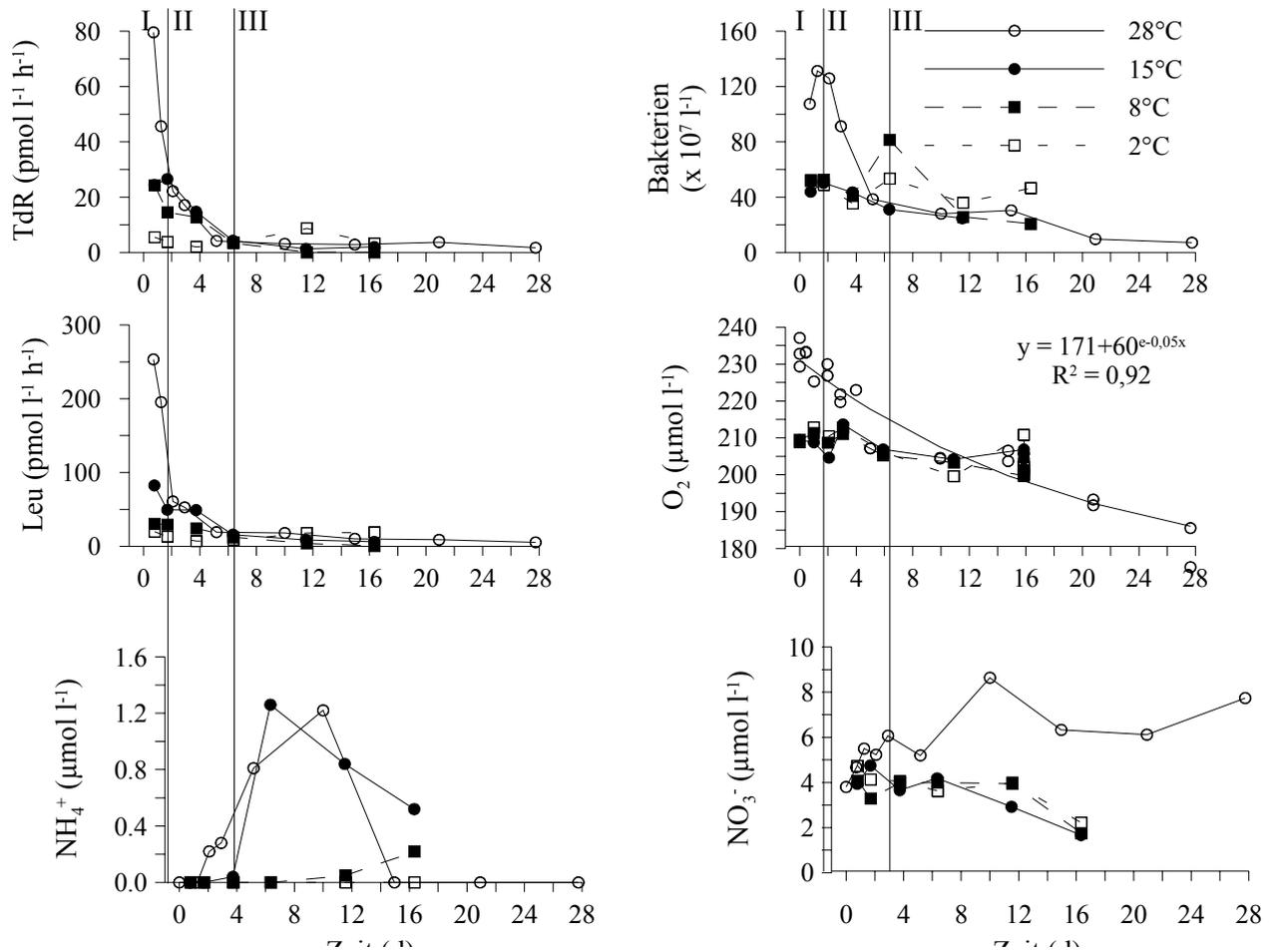
A1-1: Experiment 1a. Zeitlicher Verlauf der Thymidininkorporationsraten und der Konzentrationen der partikulären Bestandteile im POM<sub>netz</sub>-Ansatz aus 0-150 m Wassertiefe bei 4 verschiedenen Temperaturen. Abgebildet sind die Mittelwerte aus 2 parallelen Ansätzen, die Fehlerbalken bezeichnen die beiden Einzelwerte.



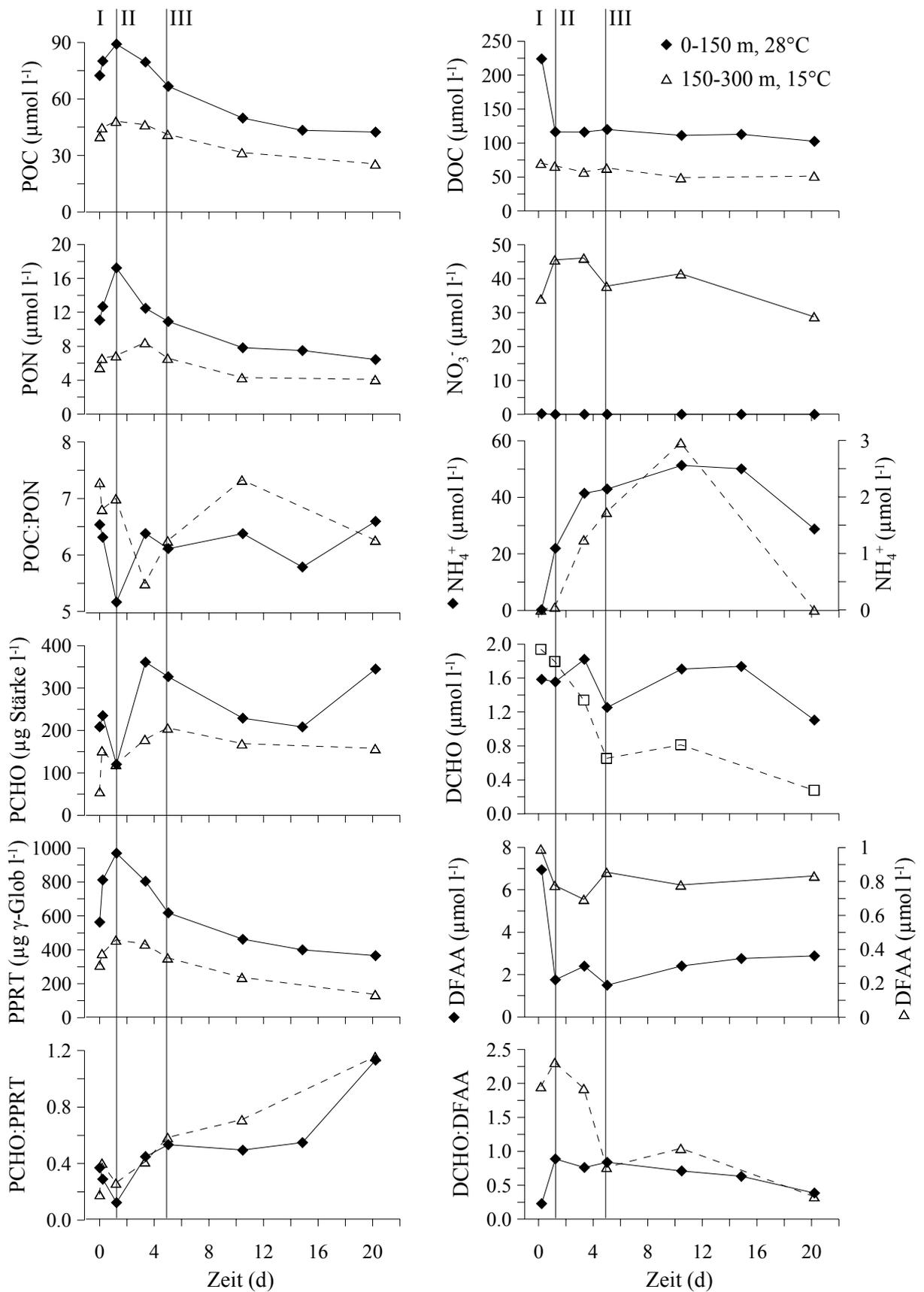
A1-2: Experiment 1b. Zeitlicher Verlauf der Thymidininkorporationsraten und der Konzentrationen der partikulären Bestandteile im  $\text{POM}_{\text{Netz}}$ -Ansatz aus 0-150 m Wassertiefe bei 2 verschiedenen Drucken und  $7^\circ\text{C}$ . Abgebildet sind die Mittelwerte aus 2 parallelen Ansätzen, die Fehlerbalken bezeichnen die beiden Einzelwerte.



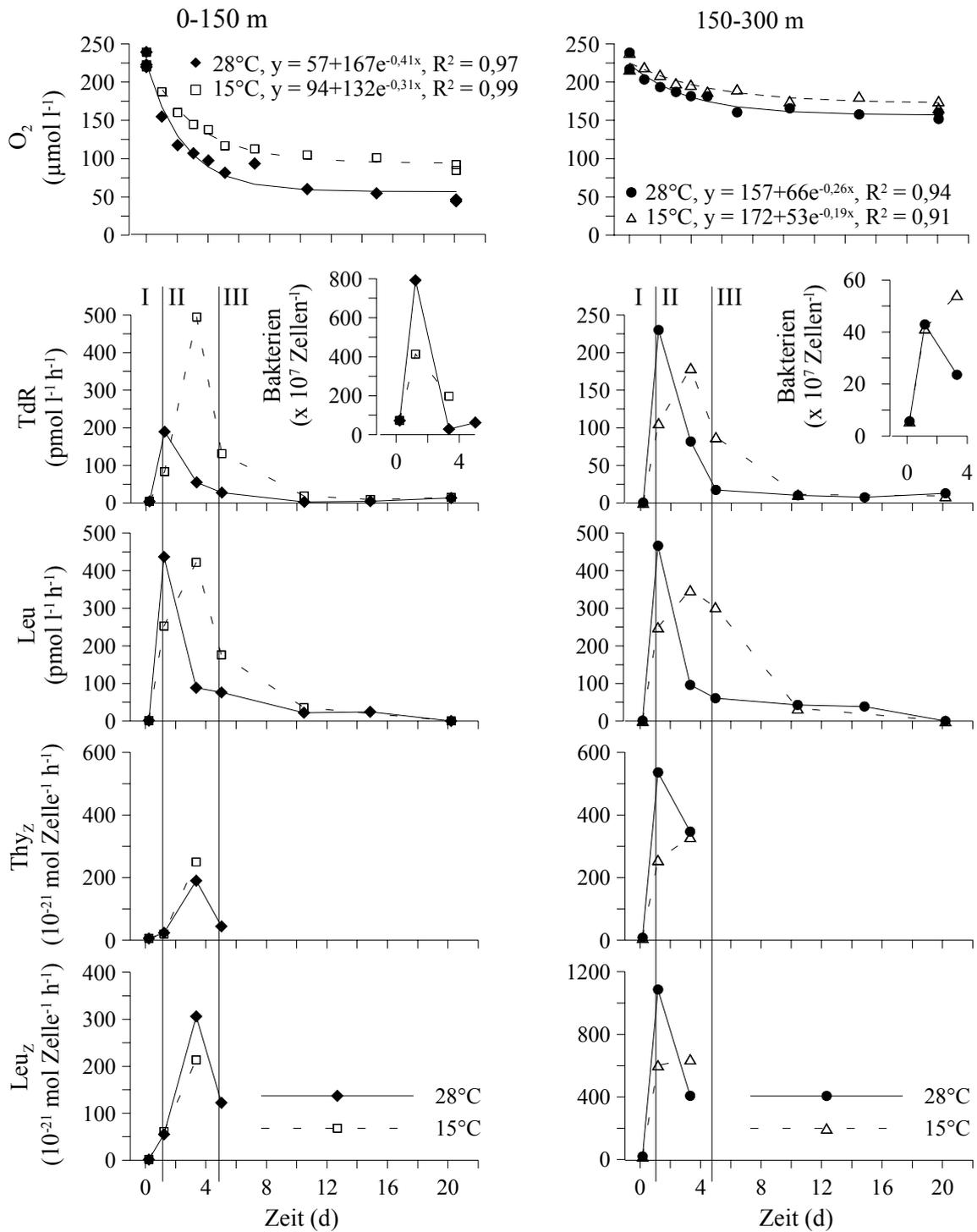
A2-1: Experiment 2. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der partikulären und gelösten Bestandteile im POM<sub>TF</sub>-Ansatz aus 60 m Wassertiefe bei 4 verschiedenen Temperaturen.



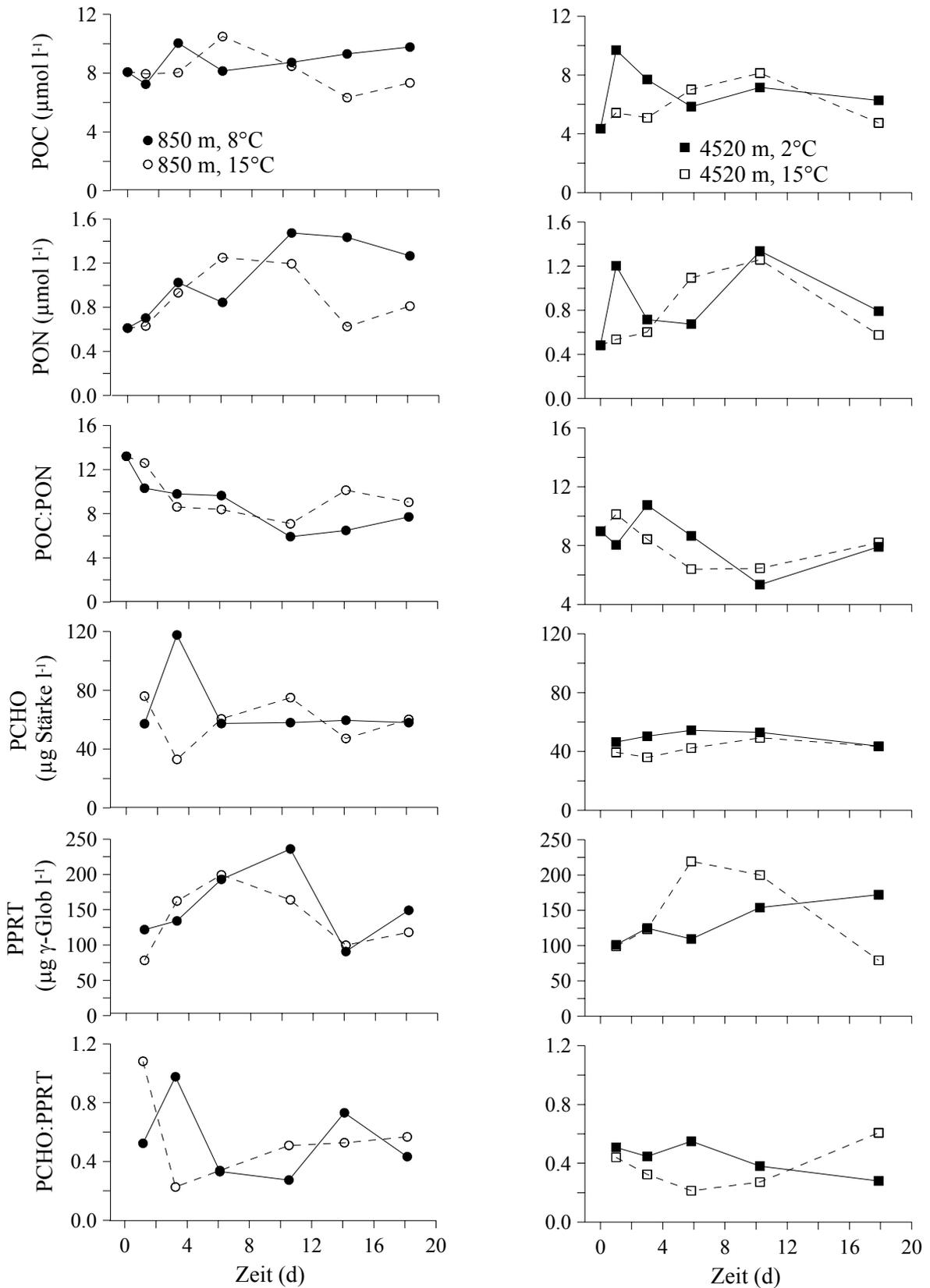
A2-2: Experiment 2. Zeitlicher Verlauf der Sauerstoffkonzentrationen und Bakterienzellzahlen, der volumen- und zellspezifischen Thymidin- und Leucininkorporationsraten sowie der Ammonium- und Nitratkonzentrationen im POM<sub>TF</sub>-Ansatz aus 60 m Wassertiefe bei 4 verschiedenen Temperaturen.



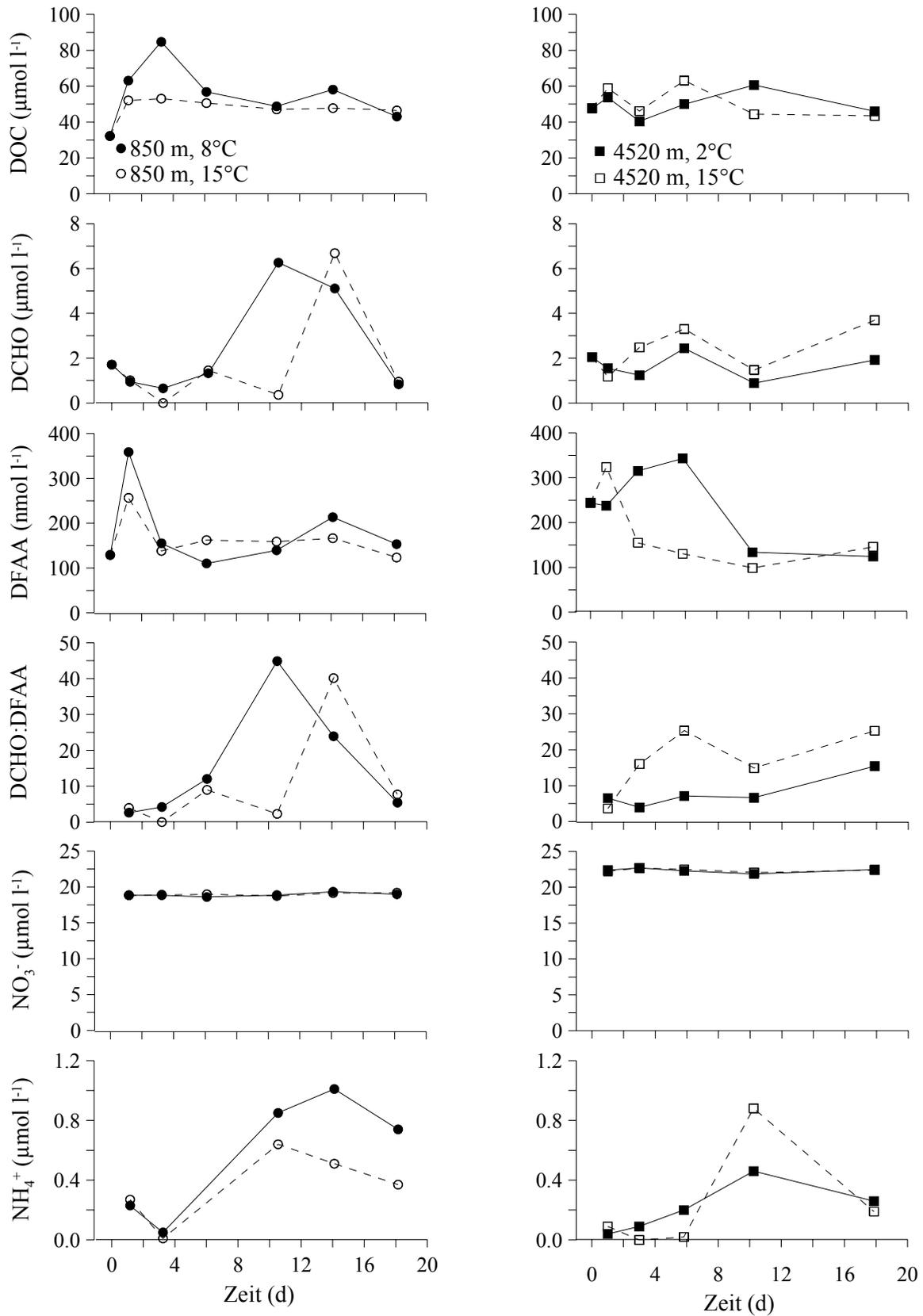
A3-1: Experiment 3. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der partikulären und gelösten Bestandteile in den POM<sub>Netz</sub>-Ansätzen aus 0-150 m Wassertiefe bei 28°C und aus 150-300 m Wassertiefe bei 15°C.



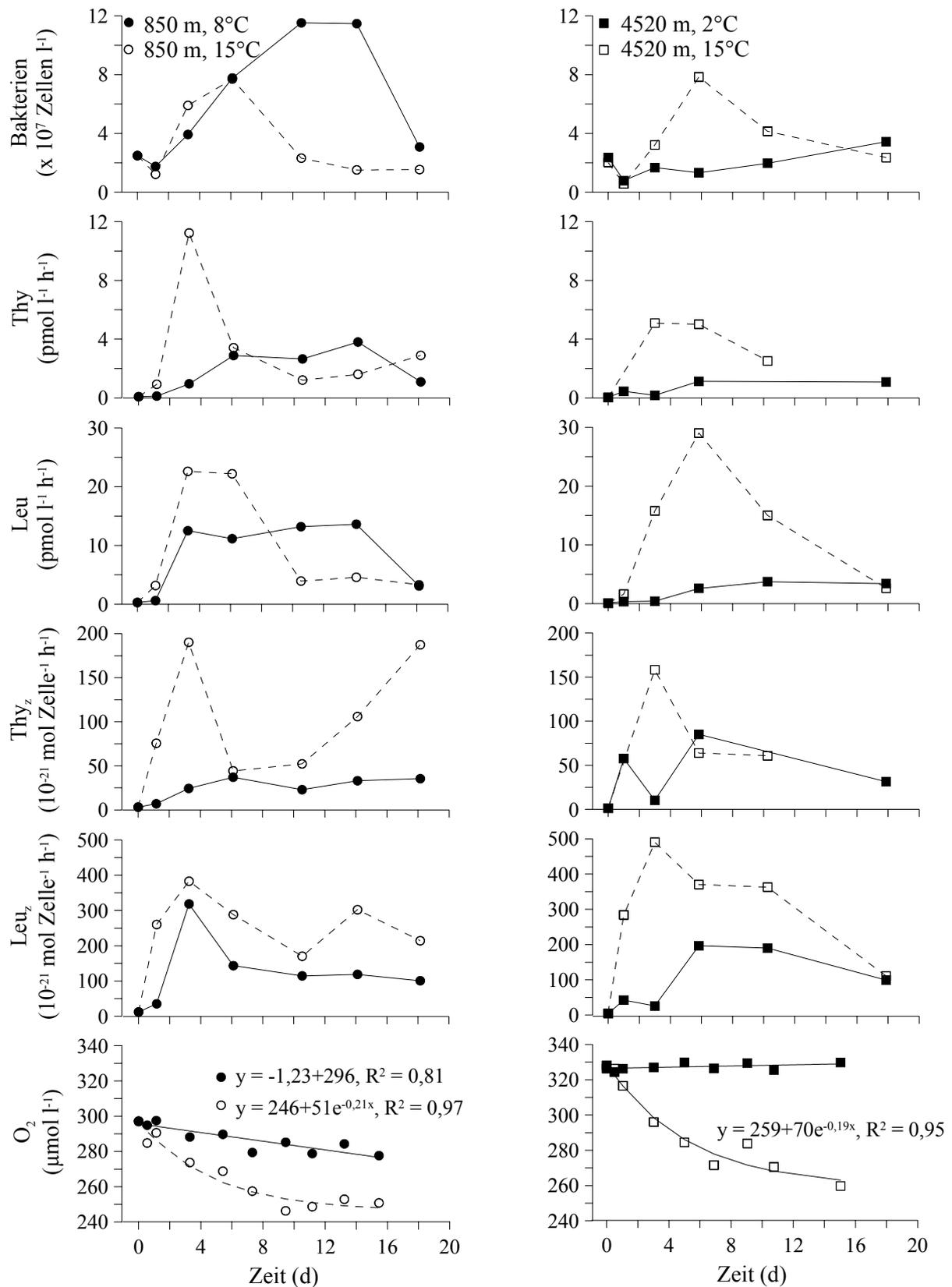
A3-2: Experiment 3. Zeitlicher Verlauf der Sauerstoffkonzentrationen und Bakterienzellzahlen sowie der volumen- und zellspezifischen Thymidin- und Leucininkorporationsraten in den POM<sub>Netz</sub>-Ansätzen aus 0-150 m und 150-300 m Wassertiefe bei jeweils 2 verschiedenen Temperaturen.



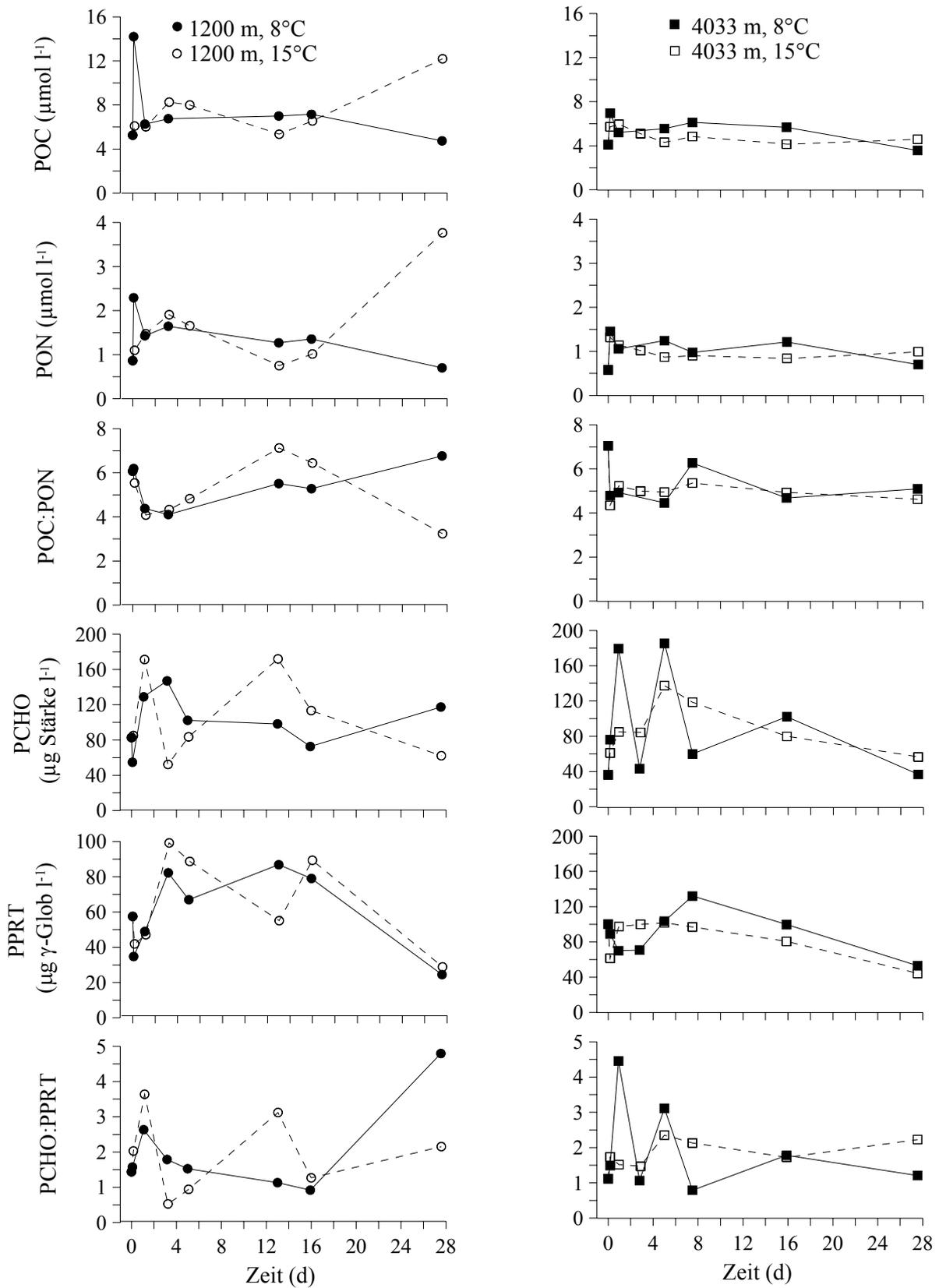
A4-1: Experiment 4. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der partikulären Bestandteile in den  $\text{POM}_{\text{TF}}$ -Ansätzen aus 850 m und 4520 m Wassertiefe bei jeweils *in situ*-Temperaturen und 15°C.



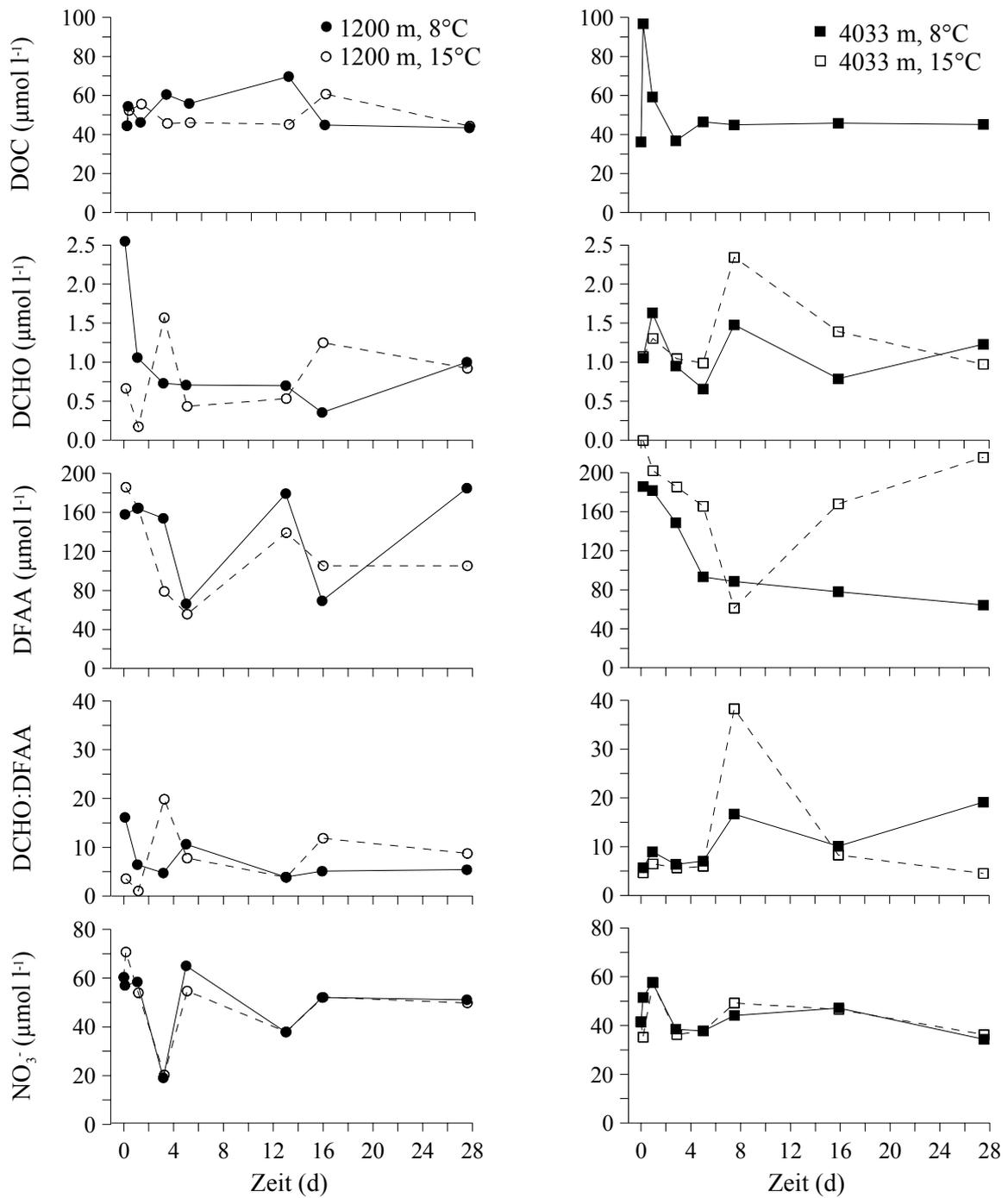
A4-2: Experiment 4. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der gelösten Bestandteile in den  $\text{POM}_{\text{TF}}$ -Ansätzen aus 850 m und 4520 m Wassertiefe bei jeweils *in situ*-Temperaturen und 15°C.



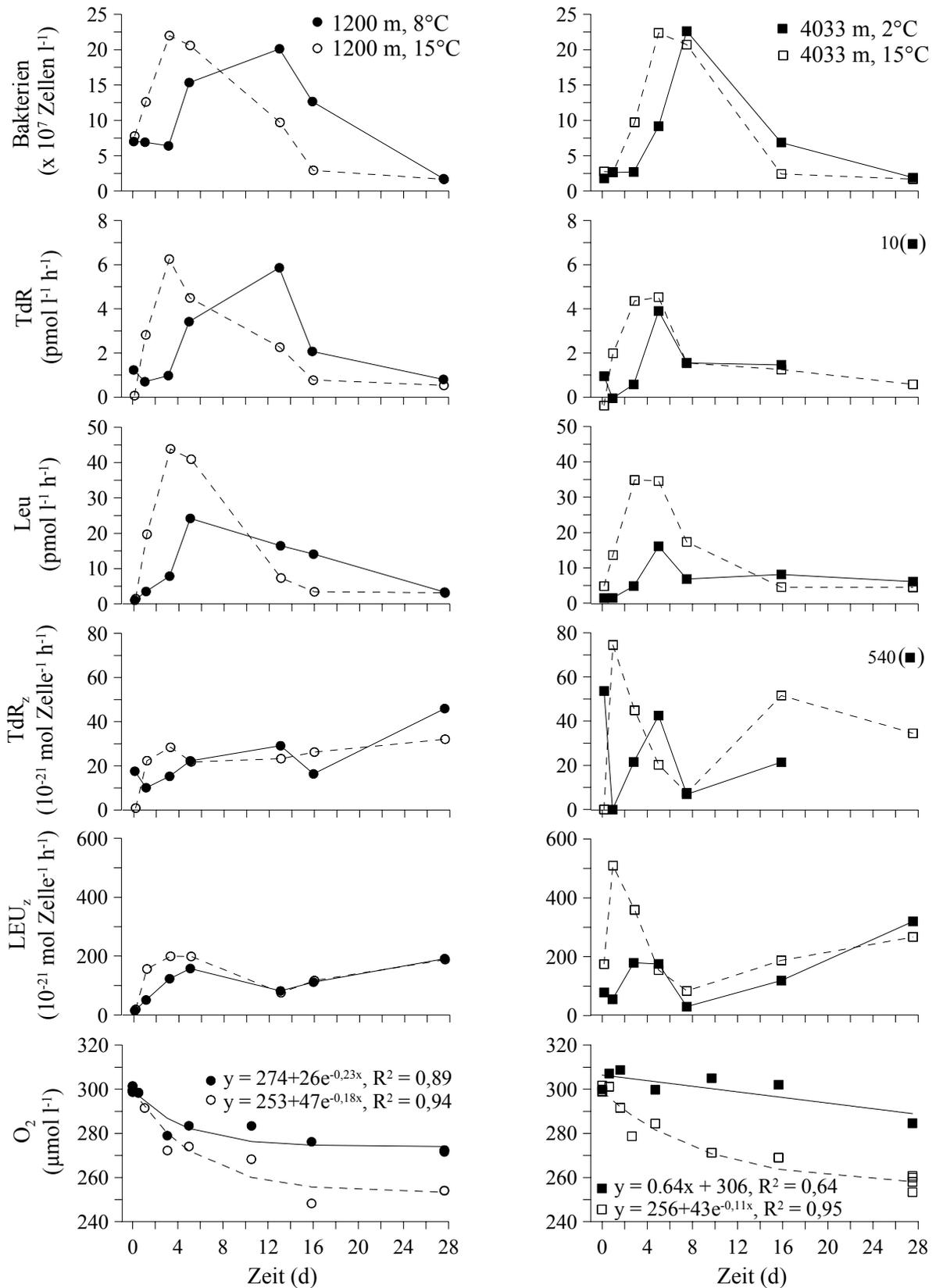
A4-3: Experiment 4. Zeitlicher Verlauf der Bakterienzellzahlen und Sauerstoffkonzentrationen sowie der volumen- und zellspezifischen Thymidin- und Leucininkorporationsraten in den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus 850 m und 4520 m Wassertiefe bei jeweils *in situ*-Temperaturen und 15°C.



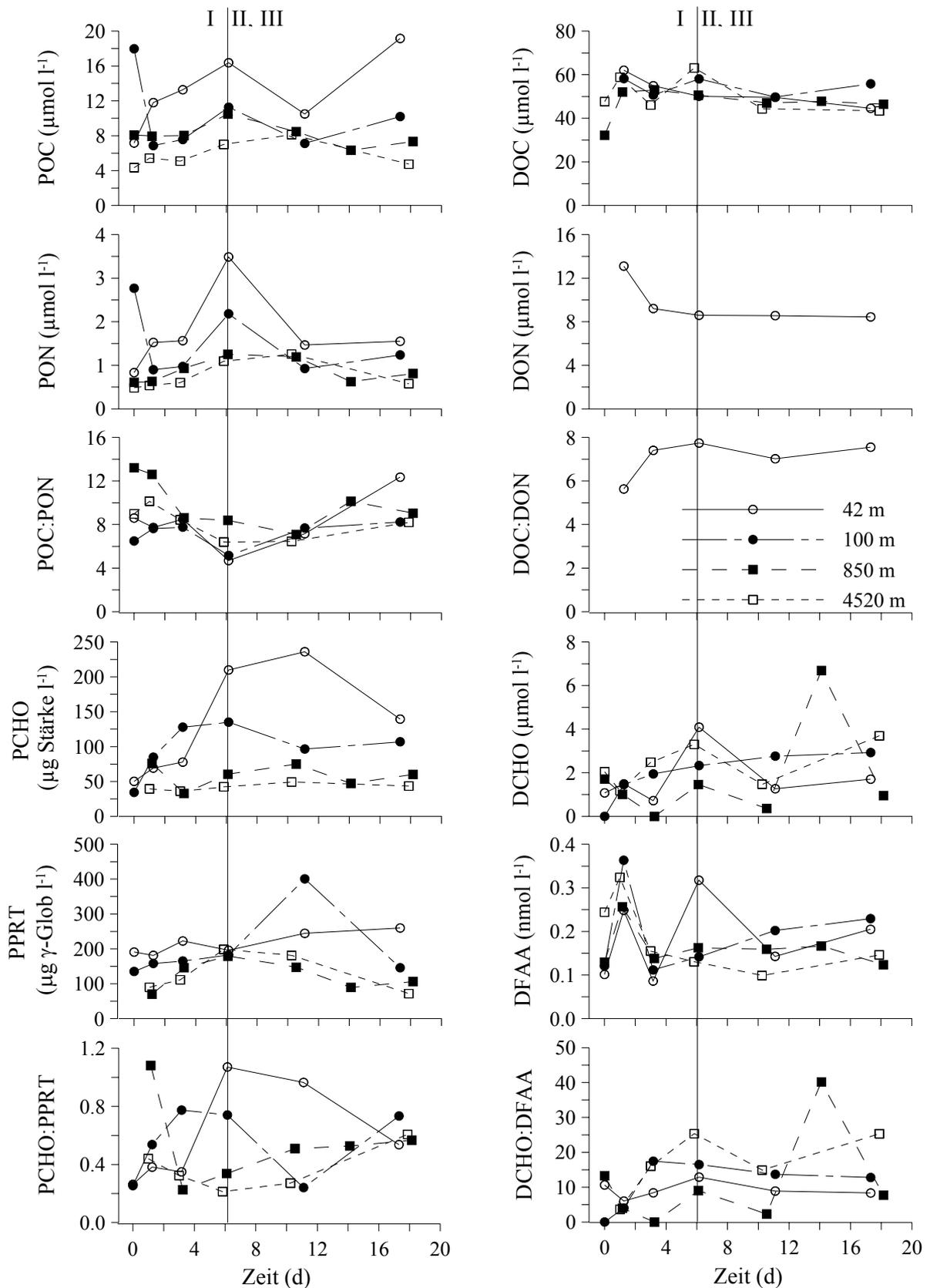
A5-1: Experiment 5. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der partikulären Bestandteile in den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus 1200 m und 4033 m Wassertiefe bei jeweils 8°C und 15°C.



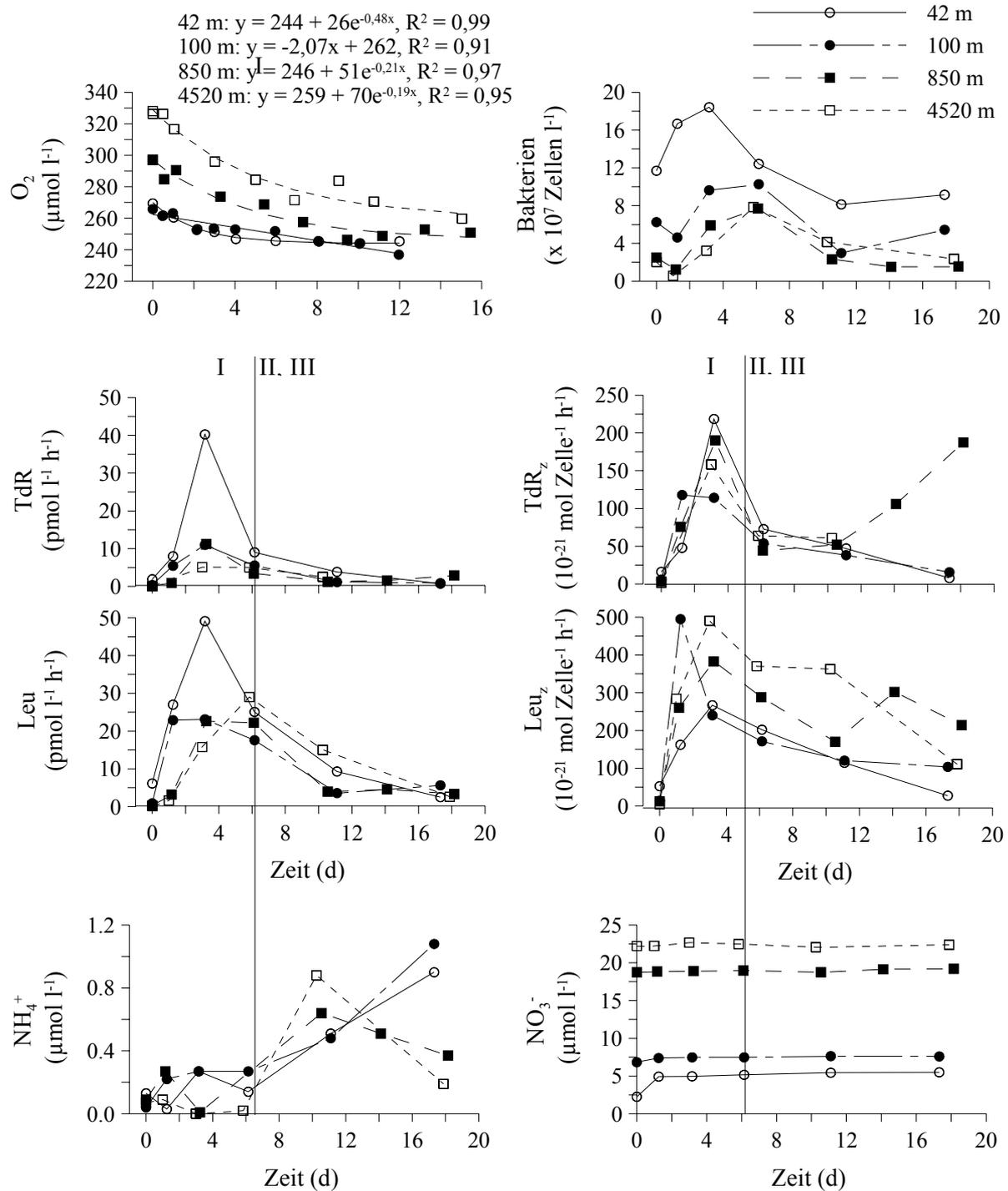
A5-2: Experiment 5. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der gelösten Bestandteile in den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus 1200 m und 4033 m Wassertiefe bei jeweils 8°C und 15°C.



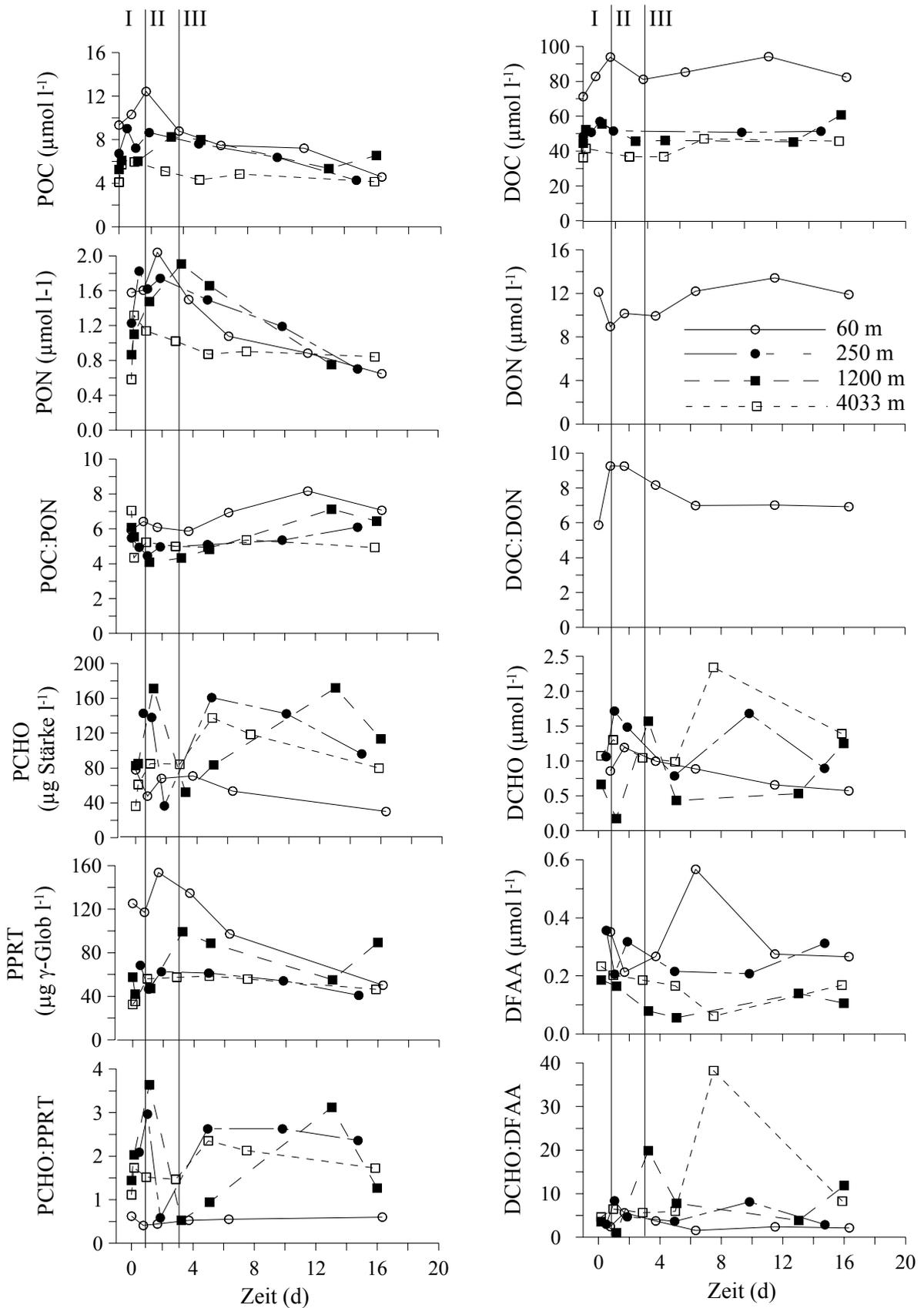
A5-3: Experiment 5. Zeitlicher Verlauf der Bakterienzellen und Sauerstoffkonzentrationen sowie der volumen- und zellspezifischen Thymidin- und Leucininkorporationsraten in den  $POM_{TF}$ -Ansätzen aus 1200 m und 4033 m Wassertiefe bei 8°C und 15°C.



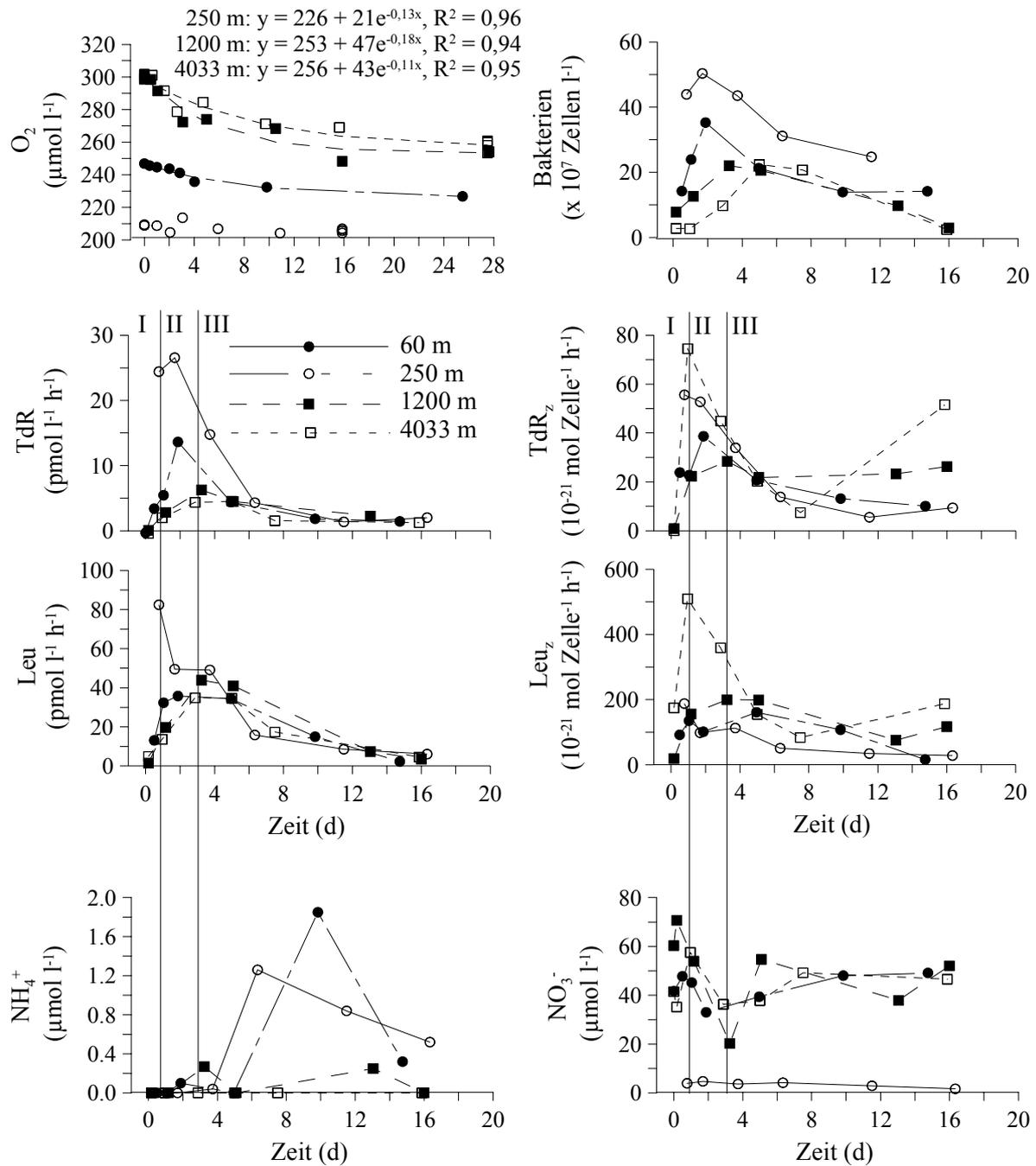
A6-1: Experiment 6. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der partikularen und gelosten Bestandteile in POM<sub>TF</sub>-Ansatzen aus 4 verschiedenen Wassertiefen bei 15°C.



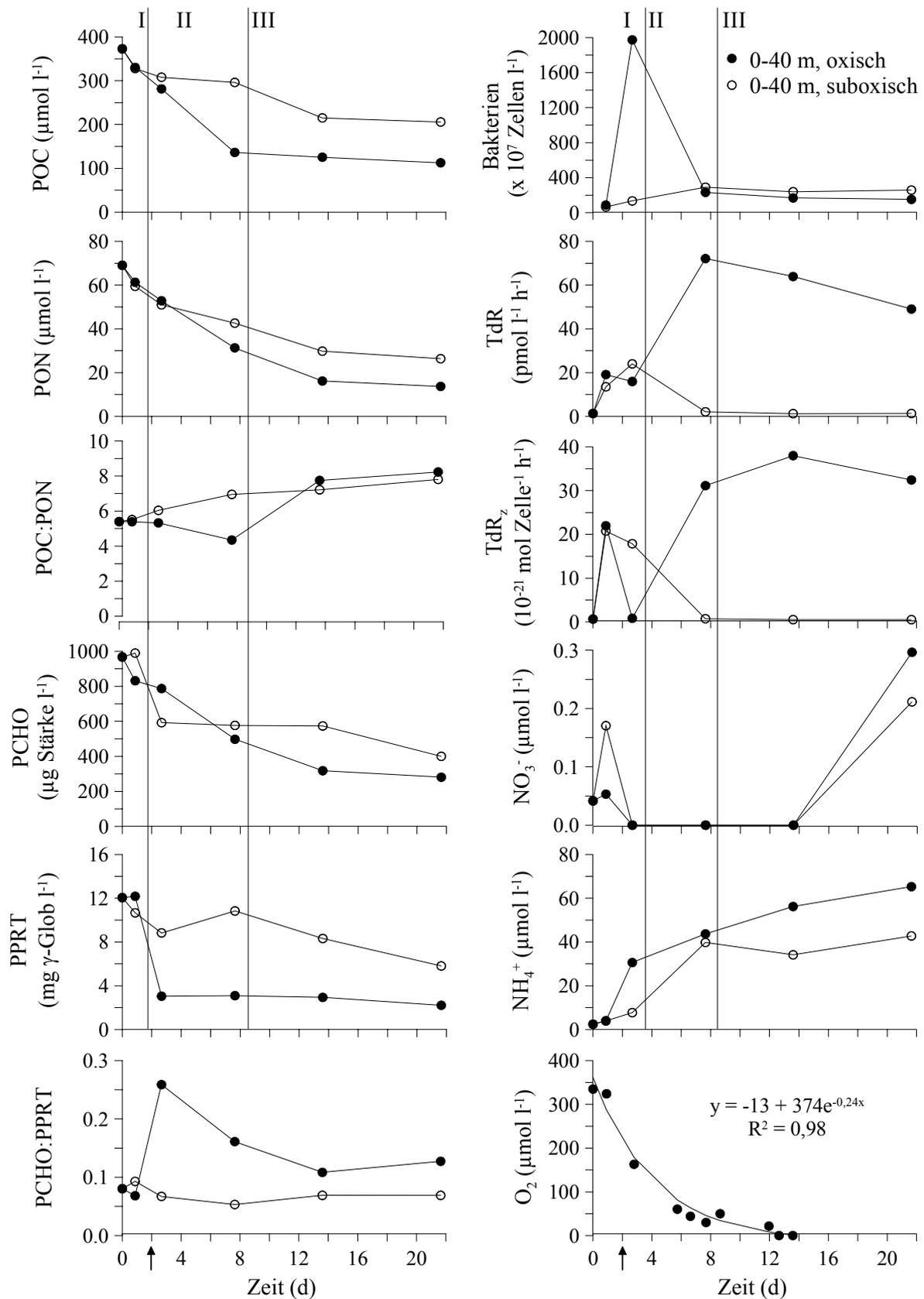
A6-2: Experiment 6. Zeitlicher Verlauf der Sauerstoffkonzentrationen und Bakterienzahlen, der volumen- und zellspezifischen Thymidin- und Leucininkorporationsraten sowie der Ammonium- und Nitratkonzentrationen in POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus 4 verschiedenen Wassertiefen bei 15°C.



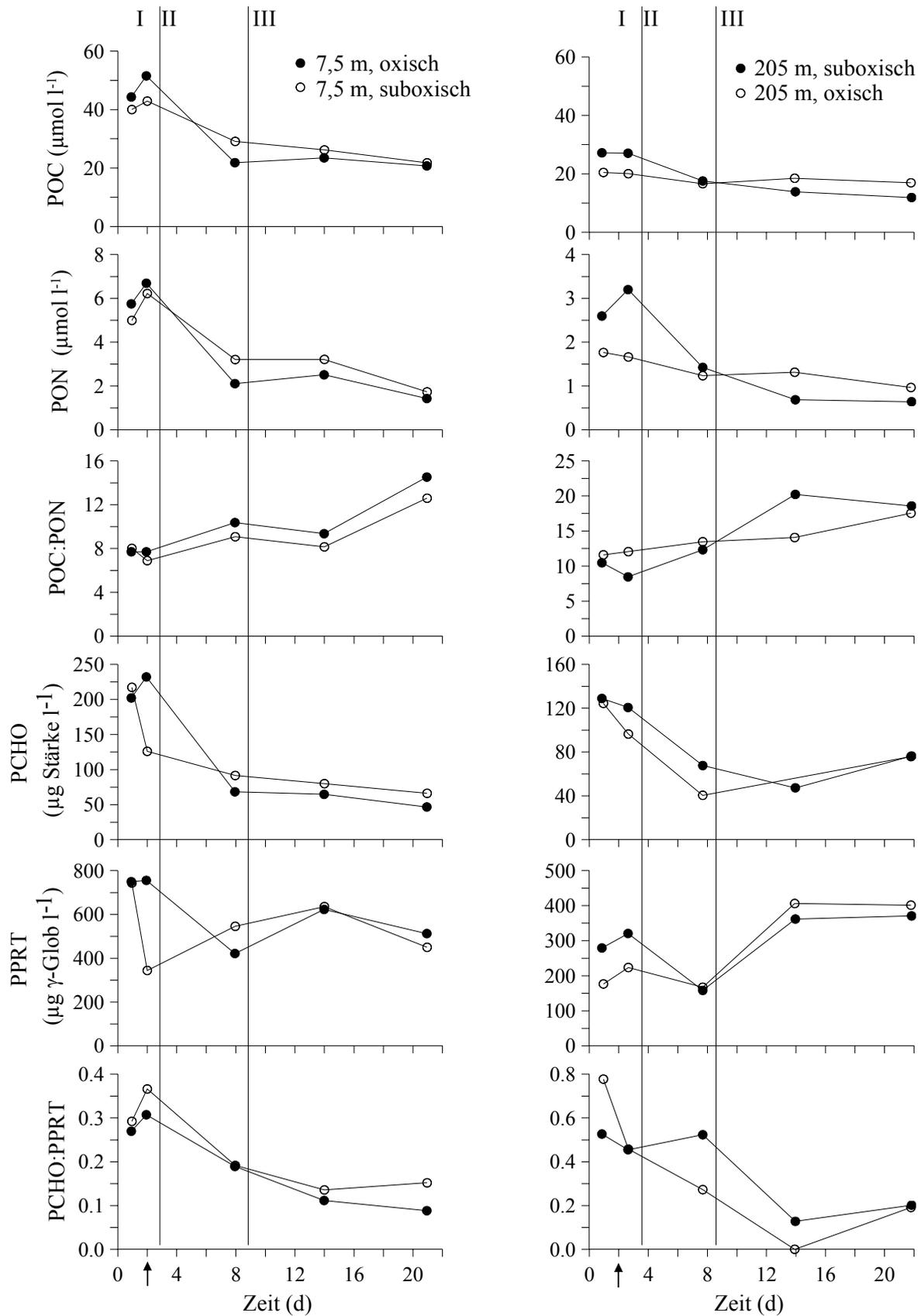
A7-1: Experiment 7. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der partikulären und gelösten Bestandteile in POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus 4 verschiedenen Wassertiefen bei 15°C.



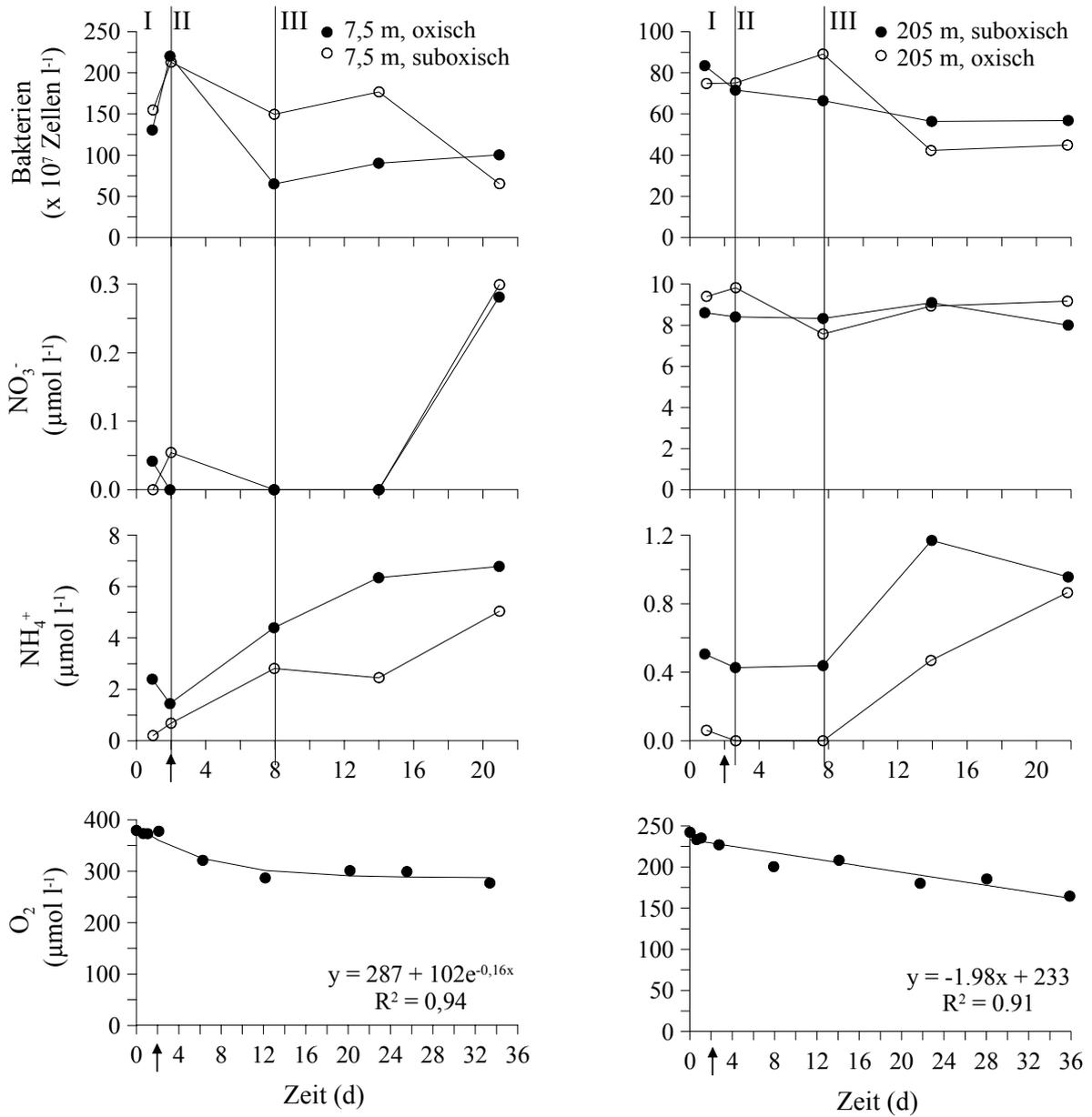
A7-2: Experiment 7. Zeitlicher Verlauf der Sauerstoffkonzentrationen und Bakterienzahlen, der volumen- und zellspezifischen Thymidin- und Leucininkorporationsraten sowie der Ammonium- und Nitratkonzentrationen in POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus 4 verschiedenen Wassertiefen bei 15°C. Im 60 m-Ansatz bei 15°C fand keine meßbare Sauerstoffzehrung statt (Tab. 7).



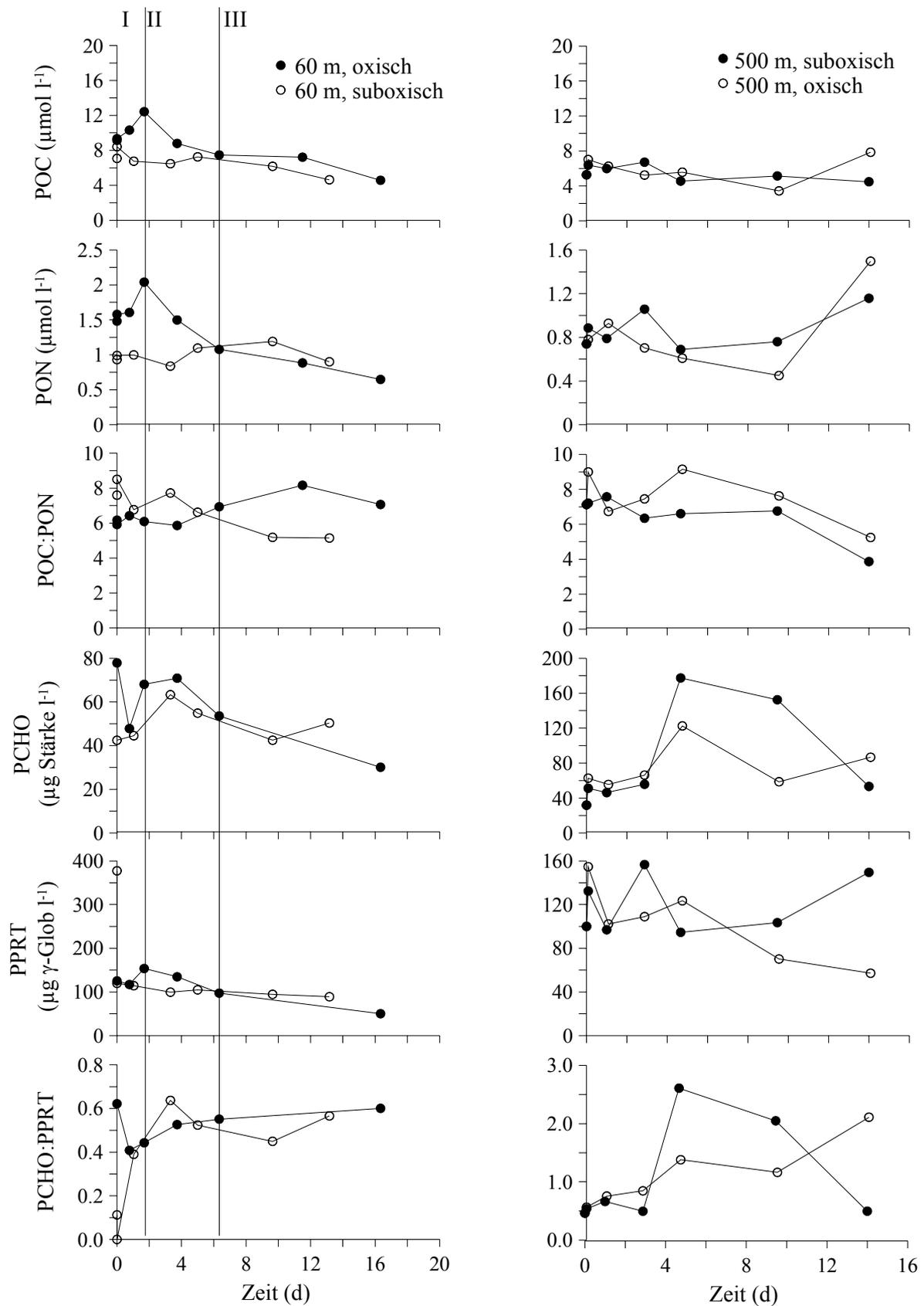
A8: Experiment 8. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der partikulären Bestandteile, der Bakterien, des Ammoniums, Nitrats und Sauerstoffs sowie die volumen- und zellspezifischen Thymidininkorporationsraten im POM<sub>Netz</sub>-Ansatz aus 0-40 m Wassertiefe bei 8-14°C unter oxischen und suboxischen Bedingungen. Der Pfeil kennzeichnet den Zeitpunkt der erhöhten Temperatur von 18°C (s. Kap. 2.3).



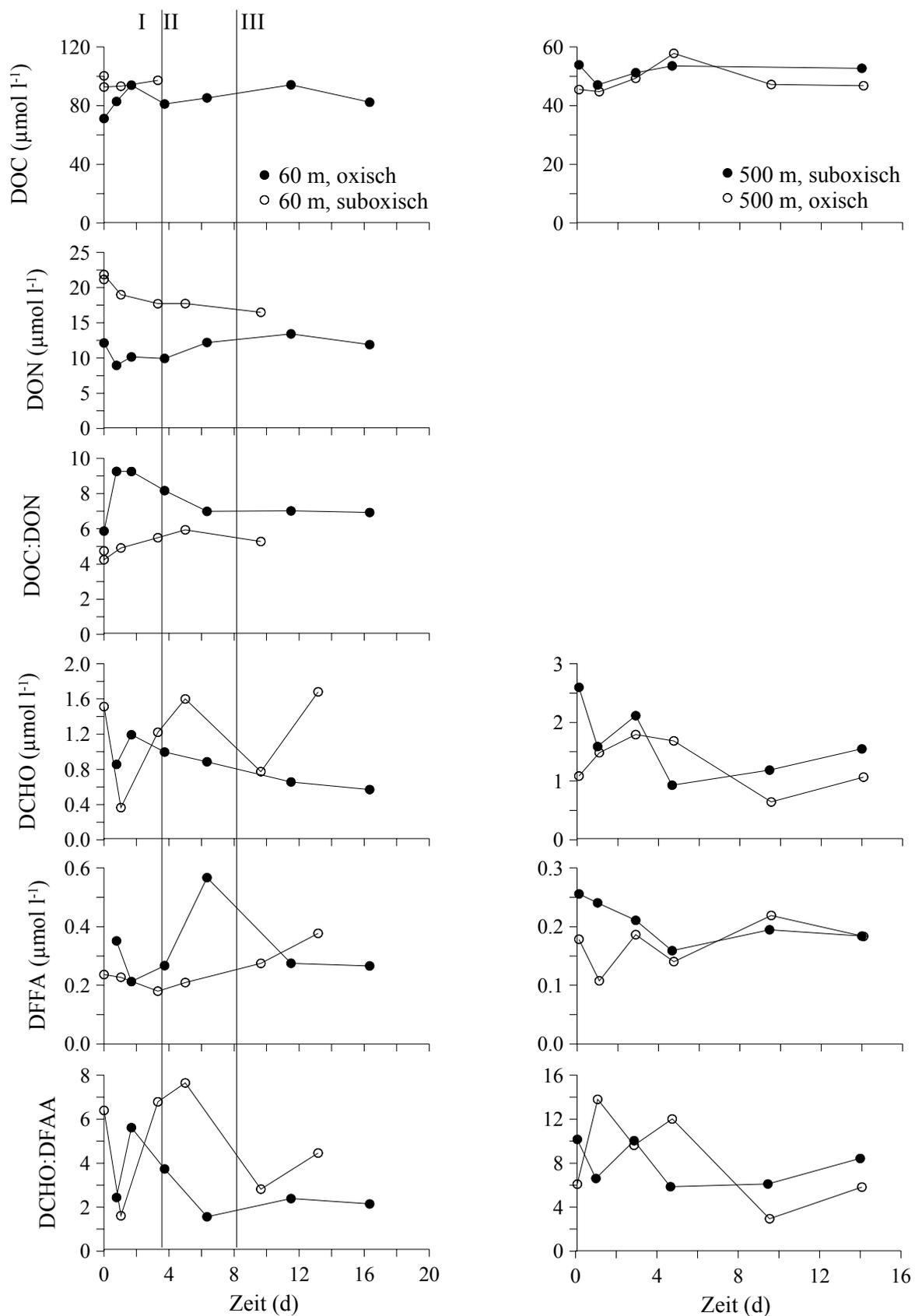
A9-1: Experiment 9. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der partikularen Bestandteile in den POM<sub>TF</sub>-Ansatzen aus 7,5 m und 205 m Wassertiefe bei 8-14°C unter oxischen und suboxischen Bedingungen. Die geschlossenen Symbole stehen fur die Inkubation des jeweiligen Ansatzes bei *in situ*-O<sub>2</sub>-Bedingungen. Der Pfeil kennzeichnet den Zeitpunkt der erhoheten Temperatur von 18°C (s. Kap. 2.3).



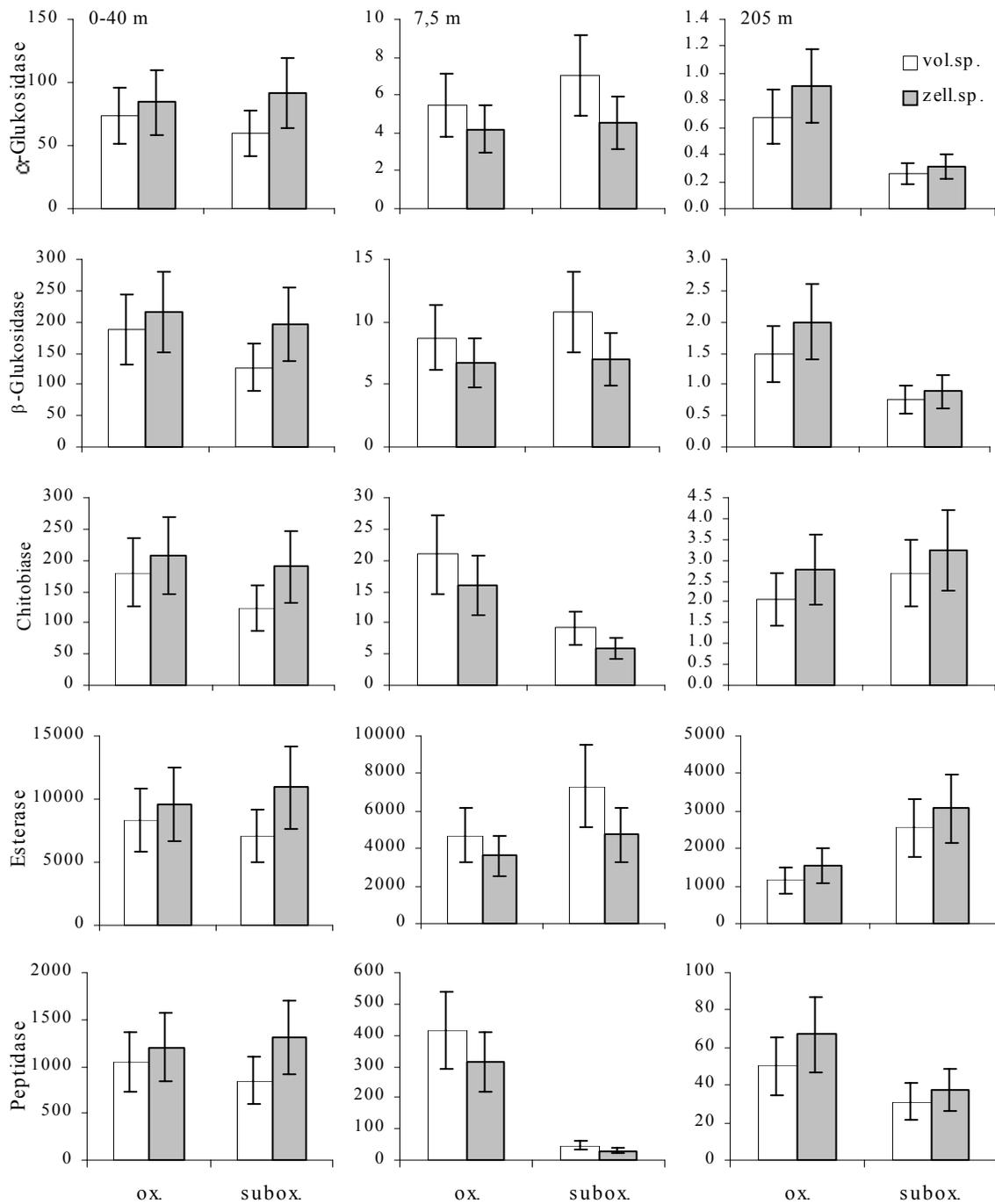
A9-2: Experiment 9. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der partikulären Bestandteile in den  $POM_{TR}$ -Ansätzen aus 7,5 m und 205 m Wassertiefe bei 8-14°C unter oxischen und suboxischen Bedingungen. Pfeile und geschlossene Symbole s. Erklärungen A9-1.



A10-1: Experiment 10. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der partikulären Bestandteile in den POM<sub>TF</sub>-Ansätzen aus 60 m und 500 m Wassertiefe bei 15°C unter oxischen und suboxischen Bedingungen. Die geschlossenen Symbole stehen für die Inkubation des jeweiligen Ansatzes bei *in situ*-O<sub>2</sub>-Bedingungen.



A10-2: Experiment 10. Zeitlicher Verlauf der Konzentrationen der gelösten Bestandteile in den  $\text{POM}_{\text{TF}}$ -Ansätzen aus 60 m und 500 m Wassertiefe bei 15°C unter oxischen und suboxischen Bedingungen. Die geschlossenen Symbole stehen für die Inkubation des jeweiligen Ansatzes bei *in situ*- $\text{O}_2$ -Bedingungen.



A11: Experimente 8 und 9. Vergleich der volumen- und zellspezifischen potentiellen Enzymaktivitäten (in  $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$  bzw.  $\text{amol Zelle}^{-1} \text{h}^{-1}$ ) nach 21-23 h bei oxischen und suboxischen Bedingungen im  $\text{POM}_{\text{Netz}}$ -Ansatz aus 0-40 m (Exp. 8) und in den  $\text{POM}_{\text{TF}}$ -Ansätzen aus 7,5 und 205 m Wassertiefe (Exp. 9).

Die Gleichung von SUESS (1980)

$$\text{POC}_{\text{flux}} [\text{gC m}^{-2} \text{y}^{-1}] = \text{PP}/(0.0238z+0.212)$$

ergibt einen POC-Fluß von

115,74 g C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup> in 100 m und

24,77 g C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup> in 500 m Wassertiefe.

Das bedeutet, auf der 400 m langen Strecke sind

90,97 g C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup> abgebaut worden.

Dies entspricht

7,58 mol C m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup> bzw.

0,0208 mol C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>.

Angenommen die Sinkgeschwindigkeit beträgt 100 m d<sup>-1</sup>, dann entspricht diese Abnahme

0,208 mmol C m<sup>-3</sup> bzw.

208 nmol l<sup>-1</sup>.

R1: Berechnung der POC-Abnahme in dem Tiefenhorizont von 100-500 m für Tab. 11 aus dem empirisch ermittelten Sinkstofffluß von SUESS (1980) in Abhängigkeit von der Wassertiefe z unter der Annahme einer Primärproduktion (PP) von 300 gC m<sup>-2</sup> y<sup>-1</sup>.



## Abkürzungsverzeichnis

AOU	„apparent oxygen utilisation“
% BOC	prozentualer Anteil des BOC am Gesamt-POC; auch BOC:POC-Verhältnis genannt
% C-DCHO	prozentualer Anteil des C-DCHO am Gesamt-DOC
% C-DFAA	prozentualer Anteil des C-DFAA am Gesamt-DOC
% C-PCHO	prozentualer Anteil des C-PCHO am Gesamt-POC
% C-PPRT	prozentualer Anteil des C-PPRT am Gesamt-POC
$\alpha$ -Glu	Hydrolyserate von MUF- $\alpha$ -Glukosid in $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$
$\beta$ -Glu	Hydrolyserate von MUF- $\beta$ -Glukosid in $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$
BOC	bakterieller organischer Kohlenstoff
BON	bakterieller organischer Stickstoff
BSP	bakterielle Sekundärproduktion
BZZ	Bakterienzellzahl
Chi	Hydrolyserate von MUF-N-Acetyl- $\beta$ -Glukosaminid in $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$
C-PCHO	Kohlenstoff der partikulären Kohlenhydrate
C-PPRT	Kohlenstoff der partikulären Proteine
DCHO	gelöste Monosaccharide
DFAA	gelöste freie Aminosäuren
DOC	gelöster organischer Kohlenstoff
DON	gelöster organischer Stickstoff
EEA	potentielle extrazelluläre Enzymaktivität in $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$
Est	Hydrolyserate von MUF-Butyrat in $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$
EZ	euphotische Zone, Ansatz aus 0-150 m Wassertiefe in Experiment 3
Leu	Leucininkorporationsrate in $\text{pmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$
Leu <sub>z</sub>	zellspezifische Leucininkorporationsrate in $\text{mol Zelle}^{-1} \text{h}^{-1}$
MUC	Multicorer
müG	Meter über Grund
OM	organisches Material
PCHO	partikuläre Kohlenhydrate
PCHO:PPRT	Verhältnis von partikulären Kohlenhydraten zu partikulären Proteinen
Pep	Hydrolyserate von MCA-Leucin in $\text{nmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$
POC	partikulärer organischer Kohlenstoff
POM	partikuläres organisches Material
POM <sub>Netz</sub>	Anreicherung des POM mit Planktonnetzfangen (s. 2.2)
POM <sub>TF</sub>	Anreicherung des POM mittels Tangentialfiltration (s. 2.2)
PON	partikulärer organischer Stickstoff
PP	Primärproduktion
PPRT	partikuläre Proteine
SSF	Sinkstoffalle
SUB	Wasserschicht direkt unterhalb der euphotischen Zone, Ansatz aus 150-300 m Wassertiefe in Experiment 3
TdR	Thymininkorporationsrate in $\text{pmol l}^{-1} \text{h}^{-1}$
TdR <sub>z</sub>	zellspezifische Thymininkorporationsrate in $\text{mol Zelle}^{-1} \text{h}^{-1}$





# Meereswissenschaftliche Berichte

## MARINE SCIENCE REPORTS

- 1 (1990) Postel, Lutz:  
Die Reaktion des Mesozooplanktons, speziell der Biomasse, auf küstennahen Auftrieb vor Westafrika (The mesozooplankton response to coastal upwelling off West Africa with particular regard to biomass)
- 2 (1990) Nehring, Dietwart:  
Die hydrographisch-chemischen Bedingungen in der westlichen und zentralen Ostsee von 1979 bis 1988 – ein Vergleich (Hydrographic and chemical conditions in the western and central Baltic Sea from 1979 to 1988 – a comparison)  
Nehring, Dietwart; Matthäus, Wolfgang:  
Aktuelle Trends hydrographischer und chemischer Parameter in der Ostsee, 1958 – 1989 (Topical trends of hydrographic and chemical parameters in the Baltic Sea, 1958 – 1989)
- 3 (1990) Zahn, Wolfgang:  
Zur numerischen Vorticityanalyse mesoskaliger Strom- und Massenfelder im Ozean (On numerical vorticity analysis of mesoscale current and mass fields in the ocean)
- 4 (1992) Lemke, Wolfram; Lange, Dieter; Endler, Rudolf (Eds.):  
Proceedings of the Second Marine Geological Conference – The Baltic, held in Rostock from October 21 to October 26, 1991
- 5 (1993) Endler, Rudolf; Lackschewitz, Klas (Eds.):  
Cruise Report RV "Sonne" Cruise SO82, 1992
- 6 (1993) Kulik, Dmitri A.; Harff, Jan:  
Physicochemical modeling of the Baltic Sea water-sediment column: I. Reference ion association models of normative seawater and of Baltic brackish waters at salinities 1–40 ‰, 1 bar total pressure and 0 to 30 °C temperature (system Na–Mg–Ca–K–Sr–Li–Rb–Cl–S–C–Br–F–B–N–Si–P–H–O)
- 7 (1994) Nehring, Dietwart; Matthäus, Wolfgang; Lass, Hans Ulrich; Nausch, Günther:  
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1993
- 8 (1995) Hagen, Eberhard; John, Hans-Christian:  
Hydrographische Schnitte im Ostrandstromsystem vor Portugal und Marokko 1991 - 1992
- 9 (1995) Nehring, Dietwart; Matthäus, Wolfgang; Lass, Hans Ulrich; Nausch, Günther; Nagel, Klaus:  
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1994  
Seifert, Torsten; Kayser, Bernd:  
A high resolution spherical grid topography of the Baltic Sea

- 10** (1995) Schmidt, Martin:  
Analytical theory and numerical experiments to the forcing of flow at isolated topographic features
- 11** (1995) Kaiser, Wolfgang; Nehring, Dietwart; Breuel, Günter; Wasmund, Norbert; Siegel, Herbert; Witt, Gesine; Kerstan, Eberhard; Sadkowiak, Birgit:  
Zeitreihen hydrographischer, chemischer und biologischer Variablen an der Küstenstation Warnemünde (westliche Ostsee)  
Schneider, Bernd; Pohl, Christa:  
Spurenmetallkonzentrationen vor der Küste Mecklenburg-Vorpommerns
- 12** (1996) Schinke, Holger:  
Zu den Ursachen von Salzwassereinbrüchen in die Ostsee
- 13** (1996) Meyer-Harms, Bettina:  
Ernährungsstrategie calanoider Copepoden in zwei unterschiedlich trophierten Seegebieten der Ostsee (Pommernbucht, Gotlandsee)
- 14** (1996) Reckermann, Marcus:  
Ultraphytoplankton and protozoan communities and their interactions in different marine pelagic ecosystems (Arabian Sea and Baltic Sea)
- 15** (1996) Kerstan, Eberhard:  
Untersuchung der Verteilungsmuster von Kohlenhydraten in der Ostsee unter Berücksichtigung produktionsbiologischer Meßgrößen
- 16** (1996) Nehring, Dietwart; Matthäus, Wolfgang; Lass, Hans Ulrich; Nausch, Günther; Nagel, Klaus:  
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1995
- 17** (1996) Brosin, Hans-Jürgen:  
Zur Geschichte der Meeresforschung in der DDR
- 18** (1996) Kube, Jan:  
The ecology of macrozoobenthos and sea ducks in the Pomeranian Bay
- 19** (1996) Hagen, Eberhard (Editor):  
GOBEX - Summary Report
- 20** (1996) Harms, Andreas:  
Die bodennahe Trübezzone der Mecklenburger Bucht unter besonderer Betrachtung der Stoffdynamik bei Schwermetallen
- 21** (1997) Zülicke, Christoph; Hagen, Eberhard:  
GOBEX Report - Hydrographic Data at IOW
- 22** (1997) Lindow, Helma:  
Experimentelle Simulationen windangeregter dynamischer Muster in hochauflösenden numerischen Modellen
- 23** (1997) Thomas, Helmuth:  
Anorganischer Kohlenstoff im Oberflächenwasser der Ostsee

- 24 (1997)** Matthäus, Wolfgang; Nehring, Dietwart; Lass, Hans Ulrich; Nausch, Günther; Nagel, Klaus; Siegel, Herbert:  
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1996
- 25 (1997)** v. Bodungen, Bodo; Hentzsch, Barbara (Herausgeber):  
Neue Forschungslandschaften und Perspektiven der Meeresforschung - Reden und Vorträge zum Festakt und Symposium am 3. März 1997.
- 26 (1997)** Lakaschus, Sönke:  
Konzentrationen und Depositionen atmosphärischer Spurenmetalle an der Küstenstation Arkona
- 27 (1997)** Löffler, Annekatriin:  
Die Bedeutung von Partikeln für die Spurenmetallverteilung in der Ostsee, insbesondere unter dem Einfluß sich ändernder Redoxbedingungen in den zentralen Tiefenbecken
- 28 (1998)** Leipe, Thomas; Eidam, Jürgen; Lampe, Reinhard; Meyer, Hinrich; Neumann, Thomas; Osadczuk, Andrzej; Janke, Wolfgang; Puff, Thomas; Blanz, Thomas; Gingele, Franz Xaver; Dannenberger, Dirk; Witt, Gesine:  
Das Oderhaff. Beiträge zur Rekonstruktion der holozänen geologischen Entwicklung und anthropogenen Beeinflussung des Oder-Ästuars.
- 29 (1998)** Matthäus, Wolfgang; Nausch, Günther; Lass, Hans Ulrich; Nagel, Klaus; Siegel, Herbert:  
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1997
- 30 (1998)** Fennel, Katja:  
Ein gekoppeltes, dreidimensionales Modell der Nährstoff- und Planktodynamik für die westliche Ostsee
- 31 (1998)** Lemke, Wolfram:  
Sedimentation und paläogeographische Entwicklung im westlichen Ostseeraum (Mecklenburger Bucht bis Arkonabecken) vom Ende der Weichselvereisung bis zur Litorinatransgression
- 32 (1998)** Wasmund, Norbert; Alheit, Jürgen; Pollehne, Falk; Siegel, Herbert; Zettler, Michael L.:  
Ergebnisse des Biologischen Monitorings der Ostsee im Jahre 1997 im Vergleich mit bisherigen Untersuchungen
- 33 (1998)** Mohrholz, Volker:  
Transport- und Vermischungsprozesse in der Pommerschen Bucht
- 34 (1998)** Emeis, Kay-Christian; Struck, Ulrich (Editors):  
Gotland Basin Experiment (GOBEX) - Status Report on Investigations concerning Benthic Processes, Sediment Formation and Accumulation

- 35** (1999) Matthäus, Wolfgang; Nausch, Günther; Lass, Hans Ulrich; Nagel, Klaus; Siegel, Herbert:  
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1998
- 36** (1999) Schernewski, Gerald:  
Der Stoffhaushalt von Seen: Bedeutung zeitlicher Variabilität und räumlicher Heterogenität von Prozessen sowie des Betrachtungsmaßstabs - eine Analyse am Beispiel eines eutrophen, geschichteten Sees im Einzugsgebiet der Ostsee (Belauer See, Schleswig-Holstein)
- 37** (1999) Wasmund, Norbert; Alheit, Jürgen; Pollehne, Falk; Siegel, Herbert, Zettler, Michael L.:  
Der biologische Zustand der Ostsee im Jahre 1998 auf der Basis von Phytoplankton-, Zooplankton- und Zoobenthosuntersuchungen
- 38** (2000) Wasmund, Norbert; Nausch, Günther; Postel, Lutz; Witek, Zbigniew; Zalewski, Mariusz; Gromisz, Sławomira; Łysiak-Pastuszek, Elżbieta; Olenina, Irina; Kavolyte, Rima; Jasinskaite, Aldona; Müller-Karulis, Bärbel; Ikauniece, Anda; Andrushaitis, Andris; Ojaveer, Henn; Kallaste, Kalle; Jaanus, Andres:  
Trophic status of coastal and open areas of the south-eastern Baltic Sea based on nutrient and phytoplankton data from 1993 - 1997
- 39** (2000) Matthäus, Wolfgang; Nausch, Günther; Lass, Hans Ulrich; Nagel, Klaus; Siegel, Herbert:  
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 1999
- 40** (2000) Schmidt, Martin; Mohrholz, Volker; Schmidt, Thomas; John, H.-Christian; Weinreben, Stefan; Diesterheft, Henry; Iita, Aina; Filipe, Vianda; Sangolay, Bomba-Bazik; Kreiner, Anja; Hashoongo, Victor; da Silva Neto, Domingos:  
Data report of R/V "Poseidon" cruise 250 ANDEX'1999
- 41** (2000) v. Bodungen, Bodo; Dannowski, Ralf; Erbguth, Wilfried; Humborg, Christoph; Mahlburg, Stefan; Müller, Chris; Quast, Joachim; Rudolph, K.-U.; Schernewski, Gerald; Steidl, Jörg; Wallbaum, Volker:  
Oder Basin - Baltic Sea Interactions (OBBSI): Endbericht
- 42** (2000) Zettler, Michael L.; Bönsch, Regine; Gosselck, Fritz:  
Verbreitung des Makrozoobenthos in der Mecklenburger Bucht (südliche Ostsee) - rezent und im historischen Vergleich
- 43** (2000) Wasmund, Norbert; Alheit, Jürgen; Pollehne, Falk; Siegel, Herbert:  
Der biologische Zustand der Ostsee im Jahre 1999 auf der Basis von Phytoplankton- und Zooplanktonuntersuchungen
- 44** (2001) Eichner, Christiane:  
Mikrobielle Modifikation der Isotopensignatur des Stickstoffs in marinem partikulärem Material
- 45** (2001) Matthäus, Wolfgang; Nausch, Günther (Editors):  
The hydrographic-hydrochemical state of the western and central Baltic Sea in 1999/2000 and during the 1990s

- 46** (2001) Wasmund, Norbert; Pollehne, Falk; Postel, Lutz; Siegel, Herbert; Zettler, Michael L.:  
Biologische Zustandseinschätzung der Ostsee im Jahre 2000
- 47** (2001) Lass, Hans Ulrich; Mohrholz, Volker; Nausch, Günther; Pohl, Christa; Postel, Lutz; Rüß, Dietmar; Schmidt, Martin; da Silva, Antonio; Wasmund, Norbert:  
Data report of R/V "Meteor" cruise 48/3 ANBEN'2000
- 48** (2001) Schöner, Anne Charlotte:  
Alkenone in Ostseesedimenten, -schwebstoffen und -algen:  
Indikatoren für das Paläomilieu?
- 49** (2002) Nausch, Günther; Feistel, Rainer; Lass, Hans Ulrich; Nagel, Klaus; Siegel, Herbert:  
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 2001  
Pohl, Christa; Hennings, Ursula:  
Ostsee-Monitoring - Die Schwermetall-Situation in der Ostsee im Jahre 2001
- 50** (2002) Manasreh, Riyad:  
The general circulation and water masses characteristics in the Gulf of Aqaba and northern Red Sea
- 51** (2002) Wasmund, Norbert; Pollehne, Falk; Postel, Lutz; Siegel, Herbert; Zettler, Michael L.:  
Biologische Zustandseinschätzung der Ostsee im Jahre 2001
- 52** (2002) Reißmann, Jan Hinrich:  
Integrale Eigenschaften von mesoskaligen Wirbelstrukturen in den tiefen Becken der Ostsee
- 53** (2002) Badewien, Thomas H.:  
Horizontaler und vertikaler Sauerstoffaustausch in der Ostsee
- 54** (2003) Fennel, Wolfgang; Hentzsch, Barbara (Herausgeber):  
Festschrift zum 65. Geburtstag von Wolfgang Matthäus
- 55** (2003) Nausch, Günther; Feistel, Rainer; Lass, Hans Ulrich; Nagel, Klaus; Siegel, Herbert:  
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 2002  
Pohl, Christa; Hennings, Ursula:  
Die Schwermetall-Situation in der Ostsee im Jahre 2002
- 56** (2003) Wasmund, Norbert; Pollehne, Falk; Postel, Lutz; Siegel, Herbert; Zettler, Michael L.:  
Biologische Zustandseinschätzung der Ostsee im Jahre 2002
- 57** (2004) Schernewski, Gerald; Dolch, Tobias (Editors):  
The Oder estuary against the background of the European Water Framework Directive
- 58** (2004) Feistel, Rainer; Nausch, Günther; Matthäus, Wolfgang; Łysiak-Pastuszak, Elżbieta; Seifert, Torsten; Sehested Hansen, Ian; Mohrholz, Volker; Krüger, Siegfried; Buch, Erik; Hagen, Eberhard:  
Background Data to the Exceptionally Warm Inflow into the Baltic Sea in late Summer of 2002

- 59** (2004) Nausch, Günther; Feistel, Rainer; Lass, Hans Ulrich; Nagel, Klaus; Siegel, Herbert:  
Hydrographisch-chemische Zustandseinschätzung der Ostsee 2003  
Pohl, Christa; Hennings, Ursula:  
Die Schwermetall-Situation in der Ostsee im Jahre 2003
- 60** (2004) Wasmund, Norbert; Pollehne, Falk; Postel, Lutz; Siegel, Herbert; Zettler, Michael L.:  
Biologische Zustandseinschätzung der Ostsee im Jahre 2003
- 61** (2004) Petry, Carolin:  
Mikrobieller Abbau von partikulärem organischen Material in der tiefen Wassersäule

PETRY, C.:

Microbial degradation of particulate organic matter in the deep water column

## C o n t e n t s

### Abstract

1. Particle flux in the ocean and factors influencing sedimentation rates
2. Material and methods
3. Results
  - 3.1 Study of POM degradation in microcosm experiments
  - 3.2 Influence of temperature, pressure, oxygen and POM quality on bacterial physiology and POM degradation
  - 3.3 Summary of results
4. Discussion
  - 4.1 The use of microcosm experiments to study POM degradation
  - 4.2 Influence of environmental factors on bacterial physiology
  - 4.3 Experimental POM degradation vs. POM degradation in the water column
5. Outlook

Summary

Acknowledgements

References

Appendix

Abbreviations