

BERICHTE  
aus dem  
INSTITUT FÜR MEERESKUNDE  
an der  
CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT KIEL

DOI 10.3289/IFM-BER-263

Nr. 263

1995

Verbreitung, Abundanz und Bedeutung von autotrophem Pico- und Nanoplankton  
in polaren, temperierten und subtropischen Regionen

von

Andrea Detmer

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden:  
Institut für Meereskunde an der Universität Kiel  
- Abt. Marine Planktologie -  
Düstembrooker Weg 20  
D-24105 Kiel

---

ISSN 0341-8561

Diese Arbeit wurde von der  
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts-Universität Kiel  
als Dissertation angenommen.

---

## SUMMARY

The aim of this thesis was to investigate the distribution, abundance and significance of autotrophic pico- and nanoplankton in different marine regions. For this purpose two springtime studies were conducted in the North Atlantic (JGOFS: Joint Global Flux Study; M21/2 expedition) and in the Southern Ocean (JGOFS; ANT X/6 expedition). Two further summertime studies were conducted in the Gotland Sea (central Baltic Sea; BAMBI'92 expedition: Baltic Microbial Biology Investigation) and in the Levantine Sea (eastern Mediterranean Sea; M25/2 expedition). Thus, regions of polar, temperate and subtropical climatic zones were taken into consideration and the influence of different hydrographic and chemical conditions on the occurrence and the distribution of autotrophic pico- and nanoplankton was estimated. Temporal and local patterns of phytoplankton development and regional differences were also considered. Experimental investigations of potential heterotrophy of coccoid cyanobacteria of the genus *Synechococcus* were conducted in order to complete the knowledge of physiological adaptations of one of the main organisms of autotrophic pico- and nanoplankton to different environmental conditions.

During all expeditions, abundances and fluorescent properties of autotrophic pico- and nanoplankton were investigated directly on board by means of flow cytometry. To analyse the composition of the respective organism groups and to test the accuracy of cytometric results, epifluorescence microscopic investigations were conducted additionally. Moreover, the concentration of chlorophyll and the *in situ* primary production rates were measured in the size fractions of pico-, nano- and mikrophytoplankton.

A complex hydrographic variability characterized the situation in the temperate North Atlantic during spring 1992. Different, co-existing, pelagic systems of mesoscale extension were observed. These systems were characterized by different phytoplankton communities with mikrophytoplankton (mainly diatoms) or pico- and nanophytoplankton dominating (mainly coccoid cyanobacteria of the genus *Synechococcus*:  $3,0\text{-}5,8\cdot 10^7$  cells $\cdot$ l $^{-1}$  and autotrophic nanoflagellates:  $2,0\text{-}3,2\cdot 10^7$  cells $\cdot$ l $^{-1}$ ). It appeared the dual importance of autotrophic pico- and nanoplankton during the spring succession in the eastern North Atlantic. On the one hand these organisms replace the typical springbloom of diatoms which collapses when silicate is depleted. On the other hand they maintain a minimum chlorophyll accumulation with a chl a concentration of  $0,6\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  even when hydrographic conditions are unstable as being typical in late winter and in early spring.

In the Southern Ocean (polar spring 1992) abundances of autotrophic pico- and nanoplankton (mainly small diatoms of the genus *Fragillariopsis* and *Thalassiosira* and nanophytoflagellates, respectively) ranged between  $1,0$  to  $20,0\cdot 10^6$  cells $\cdot$ l $^{-1}$ . Lowest abundances always were measured at the marginal ice zone. With advancing season abundances increased within the Polar Frontal Zone and within the Antarctic Circumpolar Current. In regions where chl a concentrations were low ( $0,2\text{-}0,4\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ ) autotrophic pico- and nanoplankton contributed up to 90% to total chl a. In regions where chlorophyll

accumulation took place ( $> 1.8\mu\text{g l}^{-1}$ , Polar Frontal Zone) the contribution of the respective organisms was less than 50%. A shift in dominance towards larger size classes in areas of high chl *a* concentrations was also observed within the size fractions of pico- and nanophytoplankton. Whereas picoplanktic cells ( $< 2\mu\text{m}$ ) contributed 60-85% to total numbers of pico- and nanophytoplankton in areas of low chl *a* concentrations (Antarctic Circumpolar Current), their relative abundance decreased to 30-60% at the Polar Front. As pointed out for the temperate North Atlantic, autotrophic pico- and nanoplankton in the Southern Ocean represent a fundamental component of the phytoplankton community, which is responsible for the maintenance of a minimum chl *a* concentration of  $0.2\text{-}0.6\mu\text{g l}^{-1}$ .

During summer 1992, the oligotrophic epipelagial of the eastern Gotland Sea (central Baltic Sea) was characterized by a bloom of filamentous cyanobacteria (*Aphanizomenon flos-aquae* and *Nodularia spumigena*). This bloom was the key factor for the chl *a* accumulation within the mixed layer. Autotrophic pico- and nanoplankton maintained a maximum chl *a* concentration of  $2.5\text{-}3.0\mu\text{g l}^{-1}$ , contributing 73% to total chl *a*. Ammonium availability is discussed as one of the reasons why the respective organism groups maintained such high chlorophyll concentrations. Further, *Synechococcus sp.* is equipped with the pigment phycoerythrin which is supposed to function as a nitrogen store. Under oligotrophic conditions this store seems to be mobilized.

During summer 1993, the epipelagial of the Levantine Sea (eastern Mediterranean Sea) was characterized by extremely oligotrophic conditions in the upper part of the euphotic zone, a nutricline and a deep chlorophyll maximum in the lower part of the euphotic zone as well as a pronounced dominance of autotrophic pico- and nanoplankton. In contrast to the other investigated areas, prochlorophytes were observed besides *Synechococcus sp.* and eukaryotic pico- and nanophytoplankton. Maximum abundances were found close to the deep chlorophyll maximum and ranged between  $0.8\text{-}4.0\cdot 10^7\text{ cells l}^{-1}$  for *Synechococcus sp.*,  $2.2\text{-}3.6\cdot 10^7\text{ cells l}^{-1}$  for prochlorophytes and  $0.6\text{-}1.5\cdot 10^7\text{ cells l}^{-1}$  for eukaryotic pico- and nanophytoplankton. These organisms contributed 86% to total chl *a* and 90.5% to total primary production, respectively. Autotrophic pico- and nanoplankton maintained a minimal chl *a* concentration of  $0.4\mu\text{g l}^{-1}$ . A combination of accumulating biomass (mainly eukaryotic pico- and nanophytoplankton) and increasing cellular autofluorescence as a consequence of physiological adaptation to lower light intensities of organism groups within the autotrophic pico- and nanoplankton caused the formation of the deep chlorophyll maximum. Changing relation in quantitative dominance concerning *Synechococcus sp.* and prochlorophytes was depending on the depth of the nutricline and therefore on the availability of nitrate.

Experimental investigations showed that the growth of *Synechococcus sp.* from the North Atlantic deep sea can be stimulated by the addition of organic compounds (glucose, casein aminoacids). This facultative heterotrophy is supposed to lengthen the viability under unfavourable conditions (darkness). In the case of *Synechococcus sp.* from aphotic and anoxic depths (below the chemocline)

in the eastern Gotland Sea heterotrophic growth could not have been proved. The incubation was conducted under aphotic but not under anoxic conditions. Thus, a common statement is not possible. Rather, *Synechococcus sp.* from below the chemocline seems to be adapted to the predominant environmental conditions (aphotic, anoxic) because a 10day oxic incubation in the light did not result in any growth. In the case of eukaryotic pigmented nanoflagellates, phagotrophy is supposed.

The comparative view of all results revealed that autotrophic pico- and nanoplankton occur as well in polar, temperate as in subtropical marine regions. Independent of taxonomical composition, these organisms maintain a minimal phytoplankton biomass presumably during the whole year. This minimal biomass can be expressed as a chlorophyll *a* concentration of 0.2-1.0  $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  whereas the respective value of the Gotland Sea represents an exception. Different physiological adaptation possibilities, like a potential mixotrophy or the availability of pigments which use lowest light intensities and function as nitrogen store as well as a high flexibility of these adaptation possibilities are discussed as reasons for the global success of autotrophic pico- and nanoplankton.

---

## LIST OF FIGURES

- Fig. 2.1:** a) Area of investigation and b) location of the east-west-transect, drift trajectory and sampled stations during the M21/2 expedition (North Atlantic).
- Fig. 2.2:** Area of investigation during the ANT X/6 expedition (Southern Ocean).
- Fig. 2.3:** a) Area of investigation and b) drift trajectory and sampled stations during the BAMBI'92 expedition (Gotland Sea).
- Fig. 2.4:** Area of investigation during the M25/2 expedition (Levantine Sea).
- Fig. 2.5:** Schematic presentation of sample analysis by means of flow cytometry.
- Fig. 2.6:** Correlation of cell numbers as determined by flow cytometry and epifluorescence microscopy for coccoid cyanobacteria (*Synechococcus sp.*) and autotrophic, eukaryotic pico- and nanoplankton: a) M21/2 expedition, b) ANT X/6 expedition and c) M25/2 expedition. For correlation coefficients, error probability, number of samples and formulas of linear regression analysis see tab. 2.6.
- Fig. 3.1:** Distribution of temperature in the upper 1000m of the water column along the east-west-transect during the M21/2 expedition.
- Fig. 3.2:** Distribution of a) silicate and nitrate, b) phosphate and c) chl a in the upper 200m of the water column along the east-west-transect during the M21/2 expedition. Exemplary presentation of one profile east (St 120) and west (St 132) of the temperature front.
- Fig. 3.3:** Distribution of autotrophic pico- and nanoplankton in the upper 200m of the water column along the east-west-transect during the M21/2 expedition. Exemplary presentation of two profiles east (St 119, 120) and west (St 131, 132) of the temperature front.
- Fig. 3.4:** Distribution of a) temperature and b) *in situ* fluorescence in the upper 250m of the water column during the drift study of the M21/2 expedition.
- Fig. 3.5:** Distribution of a) silicate and nitrate and b) phosphate in the upper 200m of the water column during the drift study of the M21/2 expedition. Exemplary presentation of profiles during phase I (St 149, 158; before storm) and phase II (St 170, 187, 192; after storm).
- Fig. 3.6:** Distribution of chl a concentration in the upper 200m of the water column during the drift study of the M21/2 expedition. Exemplary presentation of profiles during phase I (St 149, 158; before storm) and phase II (St 170, 187, 192; after storm).
- Fig. 3.7:** Distribution of autotrophic pico- and nanoplankton in the upper 200m of the water column during the drift study of the M21/2 expedition: a) phase I (before storm) and b) phase II (after storm).
- Fig. 3.8:** Vertical distribution of a) coccoid cyanobacteria and b) cellular, red fluorescence (caused by chlorophyll) and cellular, orange fluorescence (caused by phycoerythrin) of coccoid cyanobacteria in greater depths during the M21/2 expedition. Exemplary profiles are shown.
- Fig. 3.9:** Schematic presentation of transects, crossed frontal systems and water masses as well as the location of the marginal ice zone during the ANT X/6 expedition. AZS = Antarctic Circumpolar Current, AWG = AZS-Weddell Gyre-Boundary, PEZ = marginal ice zone, PF = Polar Front, PFZ = Polar Frontal Zone.

- Fig. 3.10:** Distribution of density in the upper 200m of the water column along a) transect 5 and b) transect 11 during the ANT X/6 expedition. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.11:** Distribution of a) autotrophic pico- and nanoplankton and b) chl a concentration in the upper 200m of the water column along transects 5 and 6 during the ANT X/6 expedition. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.12:** Distribution of percental contribution of cells < 20µm to total chl a in the upper 100m depth of the water column along transect 5 during the ANT X/6 expedition. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.13:** Correlation between a) abundance of autotrophic pico- and nanoplankton and chl a concentration within the size fraction < 20µm ( $r = 0.8440$ ,  $p = < 0.001$ ,  $n = 12$ ; Pearson's  $r$ ) and b) concentration of total chl a and percental contribution of the size fraction < 20µm to total chl a concentration during the ANT X/6 expedition. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.14:** Distribution of unidentified cells in the upper 200m of the water column along transects 5 and 6 during the ANT X/6 expedition. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.15:** Vertical distribution of autotrophic pico- and nanoplankton and of unidentified cells in the upper 200m of the water column along transects 5 and 6 during the ANT X/6 expedition. Exemplary profiles are shown. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.16:** Percental contribution of the size fractions < 2µm, 2-5µm and 5-20µm to total abundance of autotrophic pico- and nanoplankton in the upper 100m of the water column along a) transect 5 and b) transect 6. Exemplary profiles are shown. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.17:** Distribution of a) autotrophic pico- and nanoplankton and b) chl a concentration in the upper 200m of the water column along transect 11 during the ANT X/6 expedition. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.18:** Distribution of unidentified cells in the upper 200m of the water column along transect 11 during the ANT X/6 expedition. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.19:** Vertical distribution of autotrophic pico- and nanoplankton and of unidentified cells in the upper 200m of the water column along transect 11 during the ANT X/6 expedition. Exemplary profiles are shown. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.20:** Percental contribution of the size classes < 2µm, 2-5µm and 5-20µm to total abundance of autotrophic pico- and nanoplankton in the upper 100m of the water column along transect 11. Exemplary profiles are shown. For abbreviations see fig. 3.9.
- Fig. 3.21:** Distribution of a) temperature and salinity, b) oxygen and hydrogen sulphide, c) silicate and nitrate and d) phosphate, nitrite and ammonium in the whole water column during the BAMBI'92 expedition. One exemplary station is shown (St 736).
- Fig. 3.22:** Distribution of size fractionated chl a in the upper 35m of the water column on exemplary stations during the BAMBI'92 expedition.
- Fig. 3.23:** Percental contribution (arithmetic mean of all samples) of the size fractions < 2µm, 2-5µm, 5-20µm, < 20µm and > 20µm to total chl a during the BAMBI'92 expedition. Frakt. = fraction, \* = summed values of the fractions < 2µm, 2-5µm and 5-20µm.
- Fig. 3.24:** Integrated, size fractionated chl a concentration on all stations during the BAMBI'92 expedition. Integration depth: 35m.

- Fig. 3.25:** Distribution of autotrophic pico- and nanoplankton in the upper 35m of the water column on exemplary stations during the BAMBI'92 expedition: a) *Synechococcus sp.* and population I, b) population II and cryptophytes. Notice the different scales of a) and b). Population I and II = eukaryotic pico- and nanophytoplankton.
- Fig. 3.26:** Relation between the variables abundance and chl a concentration within the fractions < 2µm (*Synechococcus sp.*) and 0.2-20µm (eukaryotic pico- and nanophytoplankton = population I, II and cryptophytes) during the BAMBI'92 expedition.
- Fig. 3.27:** Distribution of *Synechococcus sp.* and pigmented, eukaryotic pico- and nanoplankton (population I) in the whole water column on exemplary stations during the BAMBI'92 expedition.
- Fig. 3.28:** Distribution of cellular, orange fluorescence (caused by phycoerythrin) and cellular, red fluorescence (caused by chlorophyll) of a) *Synechococcus sp.* and b) population I of eukaryotic pico- and nanophytoplankton in the whole water column on exemplary stations during the BAMBI'92 expedition.
- Fig. 3.29:** Distribution of temperature and salinity in the upper 200m of the water column on one station of each of the three areas of investigation during the M25/2 expedition.
- Fig. 3.30:** Distribution of a) silicate and nitrate and b) phosphate, nitrite and ammonium in the upper 200m of the water column on exemplary stations in the three areas of investigation during the M25/2 expedition.
- Fig. 3.31:** Distribution of a) total chl a and b) size fractionated chl a in the upper 200m of the water column on exemplary stations in the three areas of investigation during the M25/2 expedition.
- Fig. 3.32:** Percental contribution (arithmetic mean of all samples) of the size fractions < 2µm, 2-5µm, 5-20µm, < 20µm and > 20µm to total chl a during the M25/2 expedition. Frakt. = fraction, \* = summed values of the fractions < 2µm, 2-5µm and 5-20µm.
- Fig. 3.33:** Distribution of a) total primary production and b) size fractionated primary production in the upper 200m of the water column on exemplary stations in the three areas of investigation during the M25/2 expedition.
- Fig. 3.34:** Percental contribution (arithmetic mean of all samples) of the size fractions < 2µm, 2-5µm, 5-20µm, < 20µm and > 20µm to total primary production during the M25/2 expedition. Frakt. = fraction, PP = primary production, \* = summed values of the fractions < 2µm, 2-5µm and 5-20µm.
- Fig. 3.35:** Distribution of autotrophic pico- and nanoplankton in the upper 200m of the water column in a) area 1 and b) area 2 and 3 during the M25/2 expedition.
- Fig. 3.36:** Correlation of the variables abundance and total chl a concentration for prochlorophytes, *Synechococcus sp.* and eukaryotic pico- and nanophytoplankton during the M25/2 expedition. For correlation coefficients, probability error, number of samples and formulars of linear regression analysis see tab. 3.4.
- Fig. 3.37:** Vertical distribution of *Synechococcus sp.*, eukaryotic pico- and nanophytoplankton and prochlorophytes plotted against the percental light intensity in the water column during the M25/2 expedition.

- Fig. 3.38:** Distribution of cellular, orange fluorescence (caused by phycoerythrin) and cellular, red fluorescence (caused by chlorophyll) of *Synechococcus* sp. in the upper 150m of the water column on exemplary stations in the three areas of investigation during the M25/2 expedition.
- Fig. 3.39:** Results of the incubation experiment conducted during the M21/2 expedition. Water was taken from 10m depth. Abundances of autotrophic pico- and nanoplankton are presented. H = light, D = dark, - = without glucose and casein aminoacids, + = with glucose and casein aminoacids. Population I and II = eukaryotic pico- and nanophytoplankton.
- Fig. 3.40:** Results of the incubation experiment conducted during the M21/2 expedition. Water was taken from 1000m depth. Abundances of *Synechococcus* sp. are presented. H = light, D = dark, - = without glucose and casein aminoacids, + = with glucose and casein aminoacids.
- Fig. 3.41:** Results of the incubation experiment conducted during the BAMBI'92 expedition. Water was taken from 5m depth. Abundances of autotrophic pico- and nanoplankton are presented. H = light, D = dark, - = without glucose and casein aminoacids, + = with glucose and casein aminoacids. Population I and II = eukaryotic pico- and nanophytoplankton.
- Fig. 3.42:** Results of the incubation experiment conducted during the BAMBI'92 expedition. Water was taken from 210m depth. Abundances of autotrophic pico- and nanoplankton are presented. H = light, D = dark, - = without glucose and casein aminoacids, + = with glucose and casein aminoacids. Population I and II = eukaryotic pico- and nanophytoplankton.
- Fig. 3.43:** Results of the incubation experiment conducted during the BAMBI'92 expedition. Abundances of bacteria are presented. a) water from 5m depth, b) water from 210m depth. H = light, D = dark, - = without glucose and casein aminoacids, + = with glucose and casein aminoacids.
- Fig. 4.1:** Relation between total chl a and percental contribution of the size fractions pico-, nano- and mikrophytoplankton to total chl a during the two BAMBI expeditions (1991, 1992).
- Fig. 4.2:** Schematic presentation of the variables chlorophyll, abundance of autotrophic pico- and nanoplankton, percental contribution of autotrophic pico- and nanoplankton to total chl a, concentration of nutrients, region of chl a distribution, region of chl a maxima during different seasons.

---

## LIST OF TABLES

- Tab. 2.1:** List of stations and respective positions during the M21/2 expedition (North Atlantic)
- Tab. 2.2:** List of stations and respective positions during the ANT X/6 expedition (Southern Ocean)
- Tab. 2.3:** List of transects where autotrophic pico- and nanoplankton was investigated during the ANT X/6 expedition. Also listed are dates, positions, crossed frontal systems and water masses as well as positions of the marginal ice zone (PEZ). AZS = Antarctic Circumpolar Current, AWG = AZS-Weddell Gyre-Boundary, PF = Polar Front, PFZ = Polar Frontal Zone
- Tab. 2.4:** List of stations and positions during the BAMBI'92 expedition (Gotland Sea)
- Tab. 2.5:** List of stations and positions during the M25/2 expedition (Levantine Sea)
- Tab. 2.6:** Correlation coefficients ( $r$ ), error of probability ( $p$ ; t-Test), number of compared samples ( $n$ ) and formulars of linear regression analysis (Pearson's  $r$ ) of each expedition for coccoid cyanobacteria (*Synechococcus sp.*) and autotrophic, eukaryotic pico- and nanoplankton (Eukaryot. Pico-/Nanopl.),  $y$  = values determined by flow cytometry,  $x$  = values determined by epifluorescence microscopy
- Tab. 2.7:** Experimental set up and incubation conditions for the two experiments conducted during the M21/2 and the BAMBI'92 expedition. H = light incubation, D = dark incubation, - = without glucose and casein aminoacids, + = with glucose and casein aminoacids, 5, 10, 210, 1000 = sampling depth [m], CasAS = casein aminoacids, Gluc = glucose
- Tab. 3.1:** Percental contribution of the size fractions < 2 $\mu$ m, 2-5 $\mu$ m, 5-20 $\mu$ m, < 20 $\mu$ m and > 20 $\mu$ m to integrated total chl a during the BAMBI'92 expedition (integration depth: 35m). \* = summed values of the fractions < 2 $\mu$ m, 2-5 $\mu$ m and 5-20 $\mu$ m
- Tab. 3.2:** Percental contribution of the size fractions < 2 $\mu$ m, 2-5 $\mu$ m, 5-20 $\mu$ m, < 20 $\mu$ m and > 20 $\mu$ m to integrated total chl a during the M25/2 expedition (integration depth: 150m). \* = summed values of the fractions < 2 $\mu$ m, 2-5 $\mu$ m and 5-20 $\mu$ m
- Tab. 3.3:** Percental contribution of the size fractions < 2 $\mu$ m, 2-5 $\mu$ m, 5-20 $\mu$ m, < 20 $\mu$ m and > 20 $\mu$ m to integrated total primary production during the M25/2 expedition (integration depth: 150m). \* = summed values of the fractions < 2 $\mu$ m, 2-5 $\mu$ m and 5-20 $\mu$ m
- Tab. 3.4:** Correlation coefficients ( $r$ ), error of probability ( $p$ ; t-Test), number of compared samples ( $n$ ) and formulars of linear regression analysis (Pearson's  $r$ ) for the variables abundance (prochlorophytes, *Synechococcus sp.*, eukaryotic pico- and nanophytoplankton), chl a and red massfluorescence (caused by chlorophyll).  $y$  = chl a concentration; red massfluorescence,  $x$  = abundance; \* = not done.
- Tab. 3.5:** Light intensities [ $\mu$ E m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>] as determined at the depths of the abundance maxima for *Synechococcus sp.*, eukaryotic pico- and nanophytoplankton and prochlorophytes during the M25/2 expedition.
- Tab. 4.1:** Comparison of data of the JGOFS 'North Atlantic Bloom Experiment' (NABE) from JOINT *et al.* (1993), LOCHTE *et al.* (1993) and SIERACKI *et al.* (1993) with data of the M21/2 expedition (JOCHM, 1993; KOEVE *et al.*, 1993b; this thesis). Euk. Pico-/Nanopl. = eukaryotic pico- and nanophytoplankton, PP = primary production, → = development during the M21/2 expedition

**Tab. 4.2:** List of some under 3.2.1.1 presented results of the ANT X/6 expedition. Abundanz = abundance of autotrophic pico- and nanoplankton [ $10^6$  cells $\cdot$ l $^{-1}$ ], chl a [ $\mu$ g l $^{-1}$ ], % < 20 $\mu$ m = percental contribution of the size fraction < 20 $\mu$ m to total chl a, AZS = Antarctic Circumpolar Current, PEZ = marginal ice zone, PFZ = Polar Frontal Zone, underlined values = maximum values of abundance of autotrophic pico- and nanoplankton and of chl a concentration along each transect

**Tab. 4.3:** Comparison of some data determined during the BAMBI'91 expedition (A. Detmer, H. Giesenhausen, F. Jochem; unpubl. data) and the BAMBI'92 expedition (this thesis). Euk. Pico-/Nanoplankton = eukaryotic pico- and nanophytoplankton

**Tab. 4.4:** Results of the incubation experiment conducted during the M21/2 expedition. The number of positive symbols (+) presents the relative effect of each of the treatments on abundance. Stagnation or decrease of abundance is shown by negative symbols (-)

**Tab. 4.5:** Results of the incubation experiment conducted during the BAMBI'92 expedition. The number of positive symbols (+) presents the relative effect of each of the treatments on abundance. Stagnation or decrease of abundance is shown by negative symbols (-)

## **DANKSAGUNG**

Zunächst gilt mein herzlicher Dank meinem Doktorvater Herrn Prof. Dr. Bernt Zeitzel, dessen Vertrauen mir diese Arbeit ermöglichte und der mir immer genügend Freiraum zur individuellen Gestaltung einräumte.

Herrn Prof. Dr. Jürgen Lenz danke ich für viele motivierende Worte und vor allem für die ausschlaggebende Anregung, mich für den Annette-Barthelt-Preis für Meeresforschung 1993 zu bewerben.

Ohne die Unterstützung von Peter Fritsche, Uschi Junghans, Petra Krischker, Hans Sell, Rolf Werner und der Mannschaften der FS Alkor, FS Meteor und FS Polarstern wäre so manche Messung und Probennahme nicht zustande gekommen. Vielen Dank für die vielfältige und stets freundliche Hilfe.

Ulrich Bathmann, Frank Jochem, Wolfgang Koeve, Sigrid Podewski, sowie Kees Veth danke ich für die Bereitstellung hydrographischer und chemischer Daten und für ihre Diskussionsbereitschaft, die mir die Interpretation eigener Daten vereinfachte bzw. ermöglichte.

Ein weiteres Danke schön geht an Volker Kachel, der jederzeit zu einem Informationsaustausch bereit war und großen Anteil an der Lösung methodischer Probleme hatte. Durch seine wiederholte Gerätejustierung schwang sich das FLUVO II zu Höchstleistungen auf.

Auch möchte ich mich bei Hein de Baar, Dagmar Barthel, Karin Lochte und Victor Smetacek bedanken, deren Zuspruch zum richtigen Zeitpunkt in großem Maße zum Erreichen meiner Ziele beigetragen hat. Darüber hinaus eröffnete mir Maria Vernet neue Wege und Einsichten, was zur Relativierung vieler Dinge führte und sehr zum Spaß an der Sache beitrug.

Für ihre Freundschaft und ihre ständige Hilfsbereitschaft danke ich Christine Friedrich, Katharina Rademacher und Katrin Schwarz. "With a little help from my friends" ging vieles leichter. Herbert auf dem Venne und Mark Dammer, die als meine Zimmerkollegen in den letzten drei Jahren Verständnis für meine Sorgen hatten, sowie Monica Deckers, Hanna Giesenhausen, Cornelia Reineke und Jürgen de Wall waren mir gute Gesellschaft, die mich immer daran erinnerte, was gute Laune und ein herzliches Lachen bedeuten können. Vielen Dank. Christoph Humborg danke ich für eine stets konstruktive Kritik, die ich aufgrund der Offenheit und der Geduld, mit der sie vorgebracht wurde, leicht annehmen konnte. Joanna Waniek gilt mein Dank für ihre Hilfe an der Vax. Für eine gute Stimmung auf den Expeditionen haben vor allem Avan Antia, Sonja Böhm, Ola Holby, Iris Kriest, Sven Reitmeier und Anke Weber gesorgt. Auch dafür ein herzliches Danke schön.

Ganz besonderer Dank allerdings geht an meine Eltern und meinen Bruder, deren Unterstützung ich mir immer sicher sein konnte und die mich in meinem Vorhaben stets bestärkt haben.

Letztlich möchte ich Stephan danken, dessen Verständnis und Geduld mir im nachhinein unendlich erscheinen. Vor allem aber teilt er meine Freude am Erfolg. Gerade letzteres habe ich besonders schätzen gelernt.

## INHALT

<b>1</b>	<b>EINLEITUNG</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>MATERIAL UND METHODEN</b>	<b>4</b>
2.1	Untersuchungsgebiete und -strategien	4
2.1.1	Nordatlantik (M21/2 Expedition)	4
2.1.2	Südpolarmeer (ANT X/6 Expedition)	7
2.1.3	Östliche Gotlandsee (BAMBI'92 Expedition)	11
2.1.4	Levantinische See (M25/2 Expedition)	13
2.2	Untersuchte Variablen und Parameter	15
2.2.1	Abiotische Variablen und Parameter	15
2.2.2	Biotische Variablen und Parameter	16
2.2.2.1	<i>In vivo</i> Fluoreszenz, Chlorophyll a und Primärproduktion	16
2.2.2.2	Autotrophes Pico- und Nanoplankton	17
2.3	Experimente	23
2.3.1	Untersuchungen zur Lebensfähigkeit und Überlebensstrategie von <i>Synechococcus</i> sp. unter aphotischen Bedingungen in der nordatlantischen Tiefsee (M21/2 Expedition)	23
2.3.2	Untersuchungen zur Lebensfähigkeit und Überlebensstrategie von <i>Synechococcus</i> sp. und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton unter aphotischen und anoxischen Bedingungen in der östlichen Gotlandsee (BAMBI'92 Expedition)	23
<b>3</b>	<b>ERGEBNISSE</b>	<b>25</b>
3.1	Nordatlantik (M21/2 Expedition)	25
3.1.1	Struktur des Epipelagials während des Ost-West-Schnitts (M21/2-Vorstudie)	25
3.1.1.1	Autotrophes Pico- und Nanoplankton	26
3.1.2	Struktur des Epipelagials während der M21/2-Driftstudie	27
3.1.2.1	Autotrophes Pico- und Nanoplankton	31
3.2	Südpolarmeer (ANT X/6 Expedition)	34
3.2.1	Struktur des Epipelagials	34
3.2.1.1	Autotrophes Pico- und Nanoplankton	37
3.3	Östliche Gotlandsee (BAMBI'92 Expedition)	49
3.3.1	Struktur des Pelagials	49
3.3.1.1	Autotrophes Pico- und Nanoplankton	53
3.4	Levantinische See (M25/2 Expedition)	58
3.4.1	Struktur des Epipelagials	58
3.4.1.1	Autotrophes Pico- und Nanoplankton	66
3.5	Experimentelle Untersuchungen zur Lebensfähigkeit und Überlebensstrategie von <i>Synechococcus</i> sp. und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton unter aphotischen und anoxischen Bedingungen	70
3.5.1	Nordatlantik	71
3.5.2	Östliche Gotlandssee	75

<b>4</b>	<b>DISKUSSION</b>	80
4.1	Nordatlantik	80
4.1.1	Räumliche Variabilität autotrophen Pico- und Nanoplanktons im Frühjahr 1992	80
4.1.2	Zeitliche Variabilität autotrophen Pico- und Nanoplanktons im Frühjahr 1992	81
4.1.3	Frühjahrsblüten im temperierten Nordostatlantik und die Bedeutung autotrophen Pico- und Nanoplanktons	84
4.2	Südpolarmeer	87
4.2.1	Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons im nordatlantischen Sektor des Südpolarmeeres	87
4.2.2	Örtliche und zeitliche Entwicklung autotrophen Pico- und Nanoplanktons im polaren Frühjahr 1992	88
4.2.3	Unidentifizierte Zellen	91
4.2.4	Die Bedeutung autotrophen Pico- und Nanoplanktons für das antarktische Epipelagial	92
4.3	Östliche Gotlandsee	93
4.3.1	Die Bedeutung fädiger Cyanobakterien - Mikrophytoplankton - für das sommerliche Epipelagial in der östlichen Gotlandsee	93
4.3.2	Die Bedeutung coccaler Cyanobakterien ( <i>Synechococcus sp.</i> ) sowie des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons für das sommerliche Epipelagial in der östlichen Gotlandsee	95
4.3.3	Die Bedeutung von Licht, Nitrat und Phycoerythrin für <i>Synechococcus sp.</i> im sommerlichen Pelagial der östlichen Gotlandsee	98
4.4	Levantinische See	101
4.4.1	Hydrographische, chemische und biologische Charakteristika des sommerlichen Epipelagials in der Levantinischen See	101
4.4.2	Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons im sommerlichen Epipelagial der Levantinischen See	103
4.4.3	Vertikale Verteilungsmuster autotrophen Pico- und Nanoplanktons in der Levantinischen See in Abhängigkeit von der Lichtintensität und der Nitratverfügbarkeit	105
4.4.4	Ursache des Tiefenchlorophyllmaximums und Bedeutung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in der Levantinischen See	107
4.5	Lebensfähigkeit und Überlebensstrategien von <i>Synechococcus sp.</i> und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton unter aphotischen und anoxischen Bedingungen	109
4.5.1	Potentielle Heterotrophie von <i>Synechococcus sp.</i> in der nordatlantischen Tiefsee	112
4.5.2	Potentielle Heterotrophie von <i>Synechococcus sp.</i> und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton in der östlichen Gotlandsee	114
4.6	Autotrophes Pico- und Nanoplankton - Bedeutung für verschiedene Meeresregionen	117
<b>5</b>	<b>ZUSAMMENFASSUNG</b>	123
<b>6</b>	<b>LITERATUR</b>	126

## 1 EINLEITUNG

Die Struktur und die Zusammensetzung von Planktongemeinschaften sind neben hydrographischen und chemischen Faktoren von entscheidender Bedeutung für das Ausmaß der ozeanischen Produktionsleistung. Dabei kann eine solche Gemeinschaft durch die taxonomische Bestimmung der einzelnen Arten oder durch die Einteilung der Organismen in trophische Ebenen beschrieben werden. Entscheidend für die Effizienz des Energietransfers zwischen den einzelnen trophischen Ebenen und demnach für die trophische Organisation ist jedoch besonders die Größe der beteiligten Organismengruppen (RYTHER, 1969; PARSONS und LEBRASSEUR, 1970). Deshalb wird heute anstelle einer taxonomischen oft eine mechanistische Strukturierung der Planktongemeinschaft angewendet, der die Einteilung der verschiedenen Organismen in Größenklassen zugrunde liegt. Hinsichtlich des Phytoplanktons werden u. a. die Größenklassen des Pico- und Nanoplanktons unterschieden, deren Definition in dieser Arbeit nach SIEBURTH *et al.* (1978) erfolgt.

Autotrophes Picoplankton (0,2-2,0µm) setzt sich aus prokaryotischen und eukaryotischen Organismen zusammen. Zu den prokaryotischen Organismen zählen coccale Cyanobakterien, die im marinen Bereich der von RIPPKA *et al.* (1972) eingeführten Gattung *Synechococcus* zuzuordnen sind und auf deren globales Vorkommen in den Ozeanen Ende der 70er Jahre hingewiesen wurde (JOHNSON und SIEBURTH, 1979; WATERBURY *et al.*, 1979). Mit der Entdeckung der Prochlorophyten, deren Verbreitung sich nach dem bisherigen Kenntnisstand auf subtropische und tropische Gebiete beschränkt, wurde dieser Größenklasse eine weitere Gruppe zugeordnet (CHISHOLM *et al.*, 1988; LI und WOOD, 1988; OLSON *et al.*, 1990a; VAULOT *et al.*, 1990; CHISHOLM *et al.*, 1992; CAMPBELL und VAULOT, 1993; GOERICKE und REPETA, 1993; GOERICKE und WELSCHMEYER, 1993; LI *et al.*, 1993b; SHIMADA *et al.*, 1993; VELDHUIS und KRAAY, 1993; VELDHUIS *et al.*, 1993; CAMPBELL *et al.*, 1994a). Zu den eukaryotischen Organismen des autotrophen Picoplanktons zählen vor allem Flagellaten der *Prasinophyceae*, *Prymnesiophyceae* und *Chrysophyceae*, wobei in oligotrophen Gewässern die Gattung *Micromonas* von größerer Bedeutung sein kann (JOHNSON und SIEBURTH, 1982; SHAPIRO und GUILLARD, 1986).

Die Größenklasse des autotrophen Nanoplanktons (2,0-20µm) umfaßt im Gegensatz zum autotrophen Picoplankton nur eukaryotische Zellen. Neben kleinen Diatomeen, Dinoflagellaten und Cryptophyceen werden dieser Größenklasse hauptsächlich nackte Flagellaten zugeordnet (JOINT und POMROY, 1983; JOINT und PIPE, 1984; JOCHEM, 1990b).

Die Organismen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons können für die ozeanische Produktionsleistung von entscheidender Bedeutung sein. So tragen sie in subtropischen und tropischen Gebieten bis zu 90% zur Primärproduktion bei (THRONDSEN, 1979; JOHNSON und SIEBURTH, 1982; LI *et al.*, 1983; TAKAHASHI und BIENFANG, 1983; TAKAHASHI und HORI, 1984; GLOVER *et al.*, 1985; 1986a; TAKAHASHI *et al.*, 1985; HOWARD und JOINT, 1989; HALL und VINCENT, 1990; JOCHEM, 1990a; JOCHEM und ZEITZSCHEL, 1993). Darüber hinaus stellen sie eine wichtige Komponente in dem von AZAM *et al.* (1983) aufgestellten Konzept des 'microbial loop' dar. Dabei handelt es sich um ein mikrobielles

Nahrungsgefüge, welches Organismen und Prozesse umfaßt, die für die Rückführung gelösten organischen Materials in höhere Trophiestufen verantwortlich sind. In pelagischen Systemen, in denen autotrophes Pico- und Nanoplankton die Primärproduktion dominiert, sind vor allem coccale Cyanobakterien der Gattung *Synechococcus* neben den heterotrophen Bakterien innerhalb des mikrobiellen Nahrungsgefüges die Hauptlieferanten von Energie und Kohlenstoff. Ihre Konsumierung durch Protozooplankton spielt dabei eine zentrale Rolle in der Vermittlung organischen Materials von den Primärproduzenten zu den höheren trophischen Ebenen (THINGSTAD, 1987; HAGSTRÖM *et al.*, 1988). Somit sind die Organismengruppen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in hohem Maße an Stoffumsetzungen und am Kohlenstofffluß im Pelagial beteiligt.

Grundvoraussetzung für die globale Einschätzung der Bedeutung autotrophen Pico- und Nanoplanktons für pelagische Stoffkreisläufe stellt zunächst die Kenntnis über Abundanz, Verbreitungsmuster und Zusammensetzung dieser Organismengruppen dar. Angesichts der Überlegung, daß sich die Bedeutung der jeweiligen Organismen aus ihrer Anpassungsfähigkeit an unterschiedliche Umweltbedingungen ergibt, erscheint eine vergleichende Erforschung der genannten Parameter in verschiedenen Meeresregionen notwendig. Noch detailliertere Vorstellungen der Zusammenhänge ergeben sich aus der zusätzlichen Erfassung zeitlicher, d. h. hauptsächlich saisonal bedingter und räumlicher Entwicklungs- bzw. Verteilungsmuster der entsprechenden Organismen. Neben Untersuchungen in der Wassersäule können dabei auch experimentelle Studien hinsichtlich der Lebensweise autotrophen Pico- und Nanoplanktons zur Erfassung grundsätzlicher biologischer Aspekte beitragen, die das Vorkommen und die Bedeutung dieser Organismen bestimmen.

Heute ist eine schnelle und direkte Analyse der Abundanz, Verbreitung und Zusammensetzung autotrophen Pico- und Nanoplanktons durch die Epifluoreszenzmikroskopie, vor allem aber durch die Durchflußzytometrie möglich. Letztere findet gerade in den letzten Jahren vielfältige Anwendung im marinen Bereich (OLSON *et al.*, 1983; OLSON *et al.*, 1985; BURKILL, 1987; OLSON *et al.*, 1988; BØRSHEIM *et al.*, 1989; VAULOT *et al.*, 1989; OLSON *et al.*, 1990b; LI *et al.*, 1992, 1993b; VELDHUIS und KRAAY, 1993). Die Durchflußzytometrie bietet die Möglichkeit einer simultanen, präzisen Messung multipler Parameter (Fluoreszenz, Volumen, Oberflächenstruktur, *etc.*) einer individuellen Zelle. Eine hohe Meßempfindlichkeit (BURKILL, 1987; DEMERS *et al.*, 1989; OLSON *et al.*, 1993) und ein extrem hoher Probandendurchsatz ermöglichen eine umfassende Analyse der qualitativen und quantitativen Zusammensetzung von Planktongemeinschaften innerhalb weniger Minuten. Bei Einsatz eines solchen Gerätes an Bord entfällt zudem der für die Epifluoreszenzmikroskopie notwendige Präparationsschritt der Konservierung bzw. Fixierung des Probenmaterials und die damit verbundenen Artefakte, wie z. B. der Verlust von zellulären Fluoreszenzeigenschaften (HALL, 1991), werden vermieden.

Das Ziel dieser Arbeit ist eine vergleichende Studie zur Bedeutung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in verschiedenen Meeresregionen. Zu diesem Zweck wurden zwei Frühjahrsstudien im Südpolarmeer und im Nordostatlantik und zwei Sommerstudien im östlichen Mittelmeer und in der

zentralen Ostsee durchgeführt. Somit wurden Gebiete in polaren, temperierten und subtropischen Klimazonen erfaßt, was mit unterschiedlichen, hydrographischen und chemischen Bedingungen einherging. Dabei sollte im Südpolarmeer, im Nordostatlantik und in der zentralen Ostsee im Rahmen von Prozeßstudien und Zeitserienuntersuchungen (Driftstudien) die zeitliche und räumliche Entwicklung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons verfolgt werden. Im östlichen Mittelmeer sollten dagegen regional bedingte Unterschiede untersucht werden. Auf allen Expeditionen wurde zur Erfassung der Variablen Abundanz, Zusammensetzung und Fluoreszenzeigenschaften autotrophen Pico- und Nanoplanktons die Durchflußzytometrie eingesetzt. Darüber hinaus wurde die Konzentration des Chlorophylls und z. T. die Rate der *in situ* Primärproduktion in den Größenklassen des Pico-, Nano- und Mikrophytoplanktons gemessen, um den Anteil, den einzelne Organismengruppen zum Aufbau der Phytoplanktongemeinschaft beitragen, einschätzen zu können.

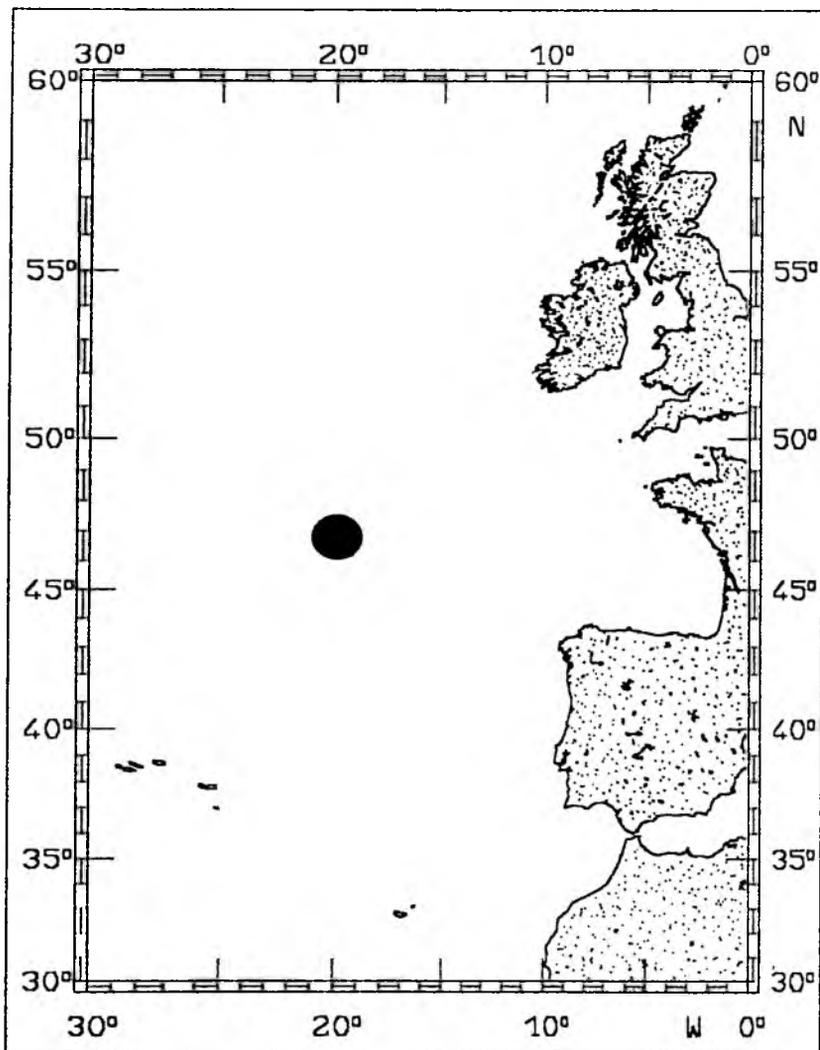
## 2 MATERIAL UND METHODEN

### 2.1 Untersuchungsgebiete und -strategien

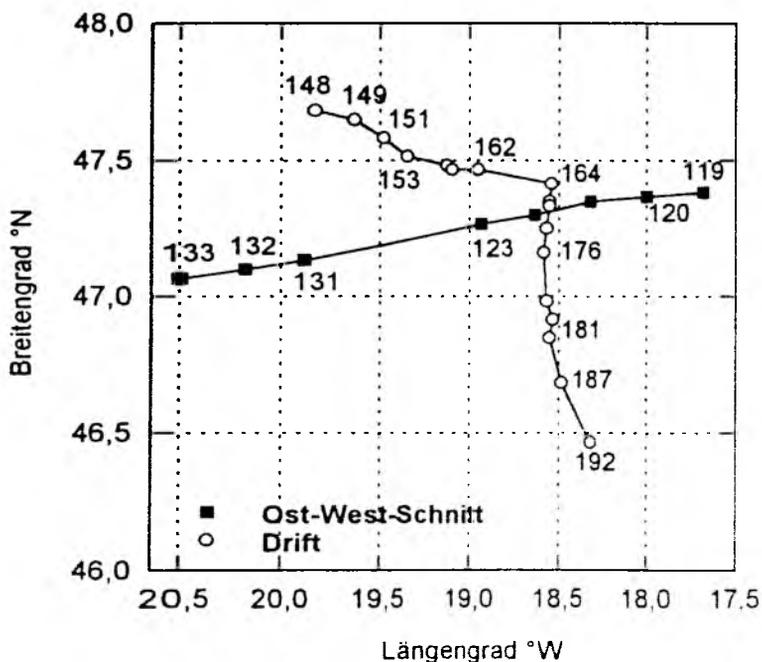
#### 2.1.1 Nordatlantik (M21/2 Expedition)

Das während der M21/2 Expedition beprobte Untersuchungsgebiet im Nordatlantik (Abb. 2.1a) wird im Rahmen der internationalen 'Joint Global Ocean Flux Study' (JGOFS) regelmäßig beprobt. Die grundsätzlichen, hydrographischen Charakteristika dieses Gebietes sind in den letzten Jahren mehrfach untersucht worden. Zwischen der Azorenfront und der subarktischen Front gelegen, wird dieses Gebiet vor allem vom Nordatlantischen Stromsystem beeinflusst. Letzteres fließt mit mehreren Strömungsbändern über den mittelatlantischen Rücken und erstreckt sich so bis in das Untersuchungsgebiet der M21/2 Expedition bei 47°N/20°W (HARVEY und ARHAN, 1988; ARHAN, 1990). Aufgrund zyklonaler und antizyklonaler Wirbelstrukturen, die in engem Zusammenhang mit den erwähnten Strömungsbändern stehen (KUPFERMANN *et al.*, 1986; MITTELSTAEDT, 1987; SCHAUER, 1989), unterliegt das Gebiet einer starken, mesoskaligen Variabilität, die teilweise bis in bodennahe Wasserschichten nachzuweisen ist und die Entwicklung chemischer und biologischer Variablen deutlich beeinflusst (WATSON *et al.*, 1991; SAVIDGE *et al.*, 1992; ROBINSON *et al.*, 1993).

Während der M21/2 Expedition mit der FS Meteor (12.04.-06.05.1992) wurde im Rahmen von Prozeßstudien zur Entwicklung von Phytoplanktonblüten zunächst ein Quadrat von 46 Seemeilen Kantenlänge und ein Ost-West-Schnitt, der dieses Quadrat diagonal durchquerte, im Hauptuntersuchungsgebiet bei 47°N/20°W abgefahren. Anhand der während dieser Vorstudie hydrographischen, chemischen und biologischen Charakterisierung des Gebietes wurde die Ausgangsposition der sich anschließenden Driftstudie ausgewählt. Diese Zeitserienuntersuchung sollte nach dem Lagrangeschen Prinzip, d. h. unbeeinflusst von advektiven Prozessen durchgeführt werden. Zu diesem Zweck wurde der zu verfolgende Wasserkörper mit einer kegelförmigen Argosboje und Fischerkugeln an der Wasseroberfläche sowie einer Sinkstoffalle in 120m Tiefe markiert. Während der Driftstudie (19.04.-02.05.1992) wurde täglich eine CTD-Station bis in 1000m Tiefe vor der morgendlichen Dämmerung durchgeführt. Im Zeitraum vom 23.04.-26.04.1992 mußte die Studie wegen eines Sturmes unterbrochen werden, was die Einstellung der Probennahme in dieser Zeit zur Folge hatte.



A



B

Abb. 2.1: a) Untersuchungsgebiet der M21/2 Expedition und b) Lage des Ost-West-Schnitts (Vorstudie) und Driftertrajektorie während der M21/2 Expedition.

Auf allen Stationen der Vor- und Driftstudie (Abb. 2.1b) wurden die oberen 300m der Wassersäule sowohl für chemische als auch für biologische Variablen (Nährsalze, Chlorophyll) in 11 diskreten Tiefen beprobt. Hinsichtlich des autotrophen Pico- und Nanoplanktons wurden auf dem Ost-West-Schnitt der Vorstudie und während der Driftstudie auf der morgendlichen Station die oberen 300m der Wassersäule in 3-5 (Vorstudie) bzw. in 7-10 (Driftstudie) diskreten Tiefen beprobt. Zusätzlich wurden 8 Stationen, die zu unterschiedlichen Tageszeiten während der Driftstudie durchgeführt wurden, bis in 2000 bzw. 4500m Tiefe in 11-20 diskreten Tiefen zur Untersuchung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons beprobt. Tabelle 2.1 enthält Angaben über sämtliche bezüglich autotrophen Pico- und Nanoplanktons beprobte Stationen und entsprechende Positionen.

Tab. 2.1: Übersicht über die in dieser Arbeit behandelten Stationen und entsprechenden Positionen während der M21/2 Expedition

<i>Station</i>	<i>Datum</i>	<i>Stationsbeginn</i>	<i>Position</i>	<i>Tiefe [m]</i>
<b><i>Ost-West-Schnitt (Vorstudie)</i></b>				
119	16.04.	09:38	47°23'N 17°41'W	4646
120	16.04.	13:40	47°22'N 18°00'W	4609
121	16.04.	16:15	47°21'N 18°19'W	4613
122	16.04.	18:30	47°18'N 18°38'W	4593
123	16.04.	20:40	47°16'N 18°56'W	4580
131	17.04.	15:58	47°08'N 19°53'W	4512
132	17.04.	18:15	47°06'N 20°11'W	4246
133	17.04.	20:30	47°04'N 20°30'W	4242
<b><i>Drift</i></b>				
148	19.04.	17:35	47°41'N 19°50'W	4535
149	20.04.	06:10	47°39'N 19°38'W	4539
153	21.04.	04:31	47°31'N 19°21'W	4550
158	22.04.	04:30	47°29'N 19°08'W	4563
162	23.04.	04:45	47°28'N 18°57'W	4570
<b><i>Unterbrechung durch Sturm</i></b>				
167	27.04.	04:50	47°21'N 18°33'W	4620
170	28.04.	03:05	47°15'N 18°34'W	4580
176	29.04.	10:45	47°01'N 18°35'W	4027
181	30.04.	04:00	46°55'N 18°32'W	4207
187	01.05.	04:25	46°41'N 18°29'W	4580
192	02.05.	04:00	46°28'N 18°19'W	3827
<b><i>Stationen, die tiefer als 300m beprobt wurden</i></b>				
151	20.04.	18:00	47°35'N 19°29'W	4550
159	22.04.	13:30	47°28'N 19°06'W	4569
164	23.04.	17:55	47°25'N 18°54'W	4574
167	27.04.	09:00	47°20'N 18°33'W	4597
177	29.04.	17:30	46°59'N 18°34'W	4094
181	30.04.	09:10	46°51'N 18°33'W	4206
183	30.04.	13:30	46°50'N 18°33'W	4117
188	01.05.	17:00	46°35'N 18°25'W	4080

### 2.1.2 Südpolarmeer (ANT X/6 Expedition)

Das während der ANT X/6 Expedition im atlantischen Sektor des Südpolarmeeres beprobte Gebiet (Abb. 2.2) liegt im Bereich der Westwinddrift, auch antarktischer Zirkumpolarstrom genannt, und umfaßt mehrere frontale Systeme (CARMACK, 1990), deren physikalische und chemische Eigenschaften die jeweiligen biologischen Prozesse beeinflussen (LUTJEHARMS *et al.*, 1985; LAUBSCHER *et al.*, 1993). Im nördlichen Bereich dieses Systems bildet die subantarktische Front, deren mäandrierende Lage im atlantischen Sektor des Südpolarmeeres bei 45°S angegeben wird, die nördliche Grenze der Polarfrontzone, die sich von 45° bis 52°S erstrecken kann und im Süden von der Polarfront begrenzt wird (VINCENT, 1988). Letztere bildet als Mischung aus antarktischem und subantarktischem Oberflächenwasser zwischen 49° und 52°S (nordatlantischer Sektor des Südpolarmeeres) eine Kombination aus Konvergenzen und Divergenzen, die auch als antarktische Konvergenz bezeichnet wird (WYRTKI, 1960; HEATH, 1981) und die Grenze zwischen temperierter und polarer Region darstellt (SAKSHAUG und HOLM-HANSEN, 1984; HEMPEL 1985). Die südliche Grenze des antarktischen Zirkumpolarstroms stellt die antarktische Divergenz dar, deren Lage ebenfalls mäandriert und im atlantischen Sektor des Südpolarmeeres mit 65°S angegeben wird (LUTJEHARMS *et al.*, 1985). Die antarktische Divergenz wird auch als südlicher Einstrombereich des Weddell-Wirbels betrachtet, der unter dem Einfluß der Ostwinddrift kälteres und salzreicheres Wasser heranzführt (LUTJEHARMS *et al.* 1985). Die südliche Grenze des während ANT X/6 beprobten Gebietes stellte die saisonale Packeisgrenze dar.

Die ANT X/6 Expedition wurde ebenfalls wie die M21/2 Expedition im Rahmen der internationalen 'Joint Global Ocean Flux Study' (JGOFS) durchgeführt. In der Zeit vom 29.09.-29.11.1992 wurde mit der FS Polarstern zwischen 47° und 59°30'S eine Serie von Süd-Nord- und Nord-Süd-Schnitten entlang des 6. Meridians gefahren (Abb. 2.2), um die saisonale und lokale Entwicklung des Phytoplanktons in diesem Gebiet zu verfolgen. Dazu wurden in Abständen von 15-60 Seemeilen CTD-Profilen bis in 1500m Tiefe gefahren. Zur Untersuchung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons sowie der Chl a Verteilung wurden aus den oberen 200-300m der Wassersäule 8-9 bzw. 9-12 diskrete Tiefen beprobt.

In Tabelle 2.2 sind die Stationen aufgeführt, auf die in dieser Arbeit im Folgenden Bezug genommen wird. Tabelle 2.3 gibt einen Überblick über die auf den beprobten Schnitten überquerten Wassermassen und Fronten sowie über die Lage der Packeiszone (s. dazu auch Abb. 3.9)

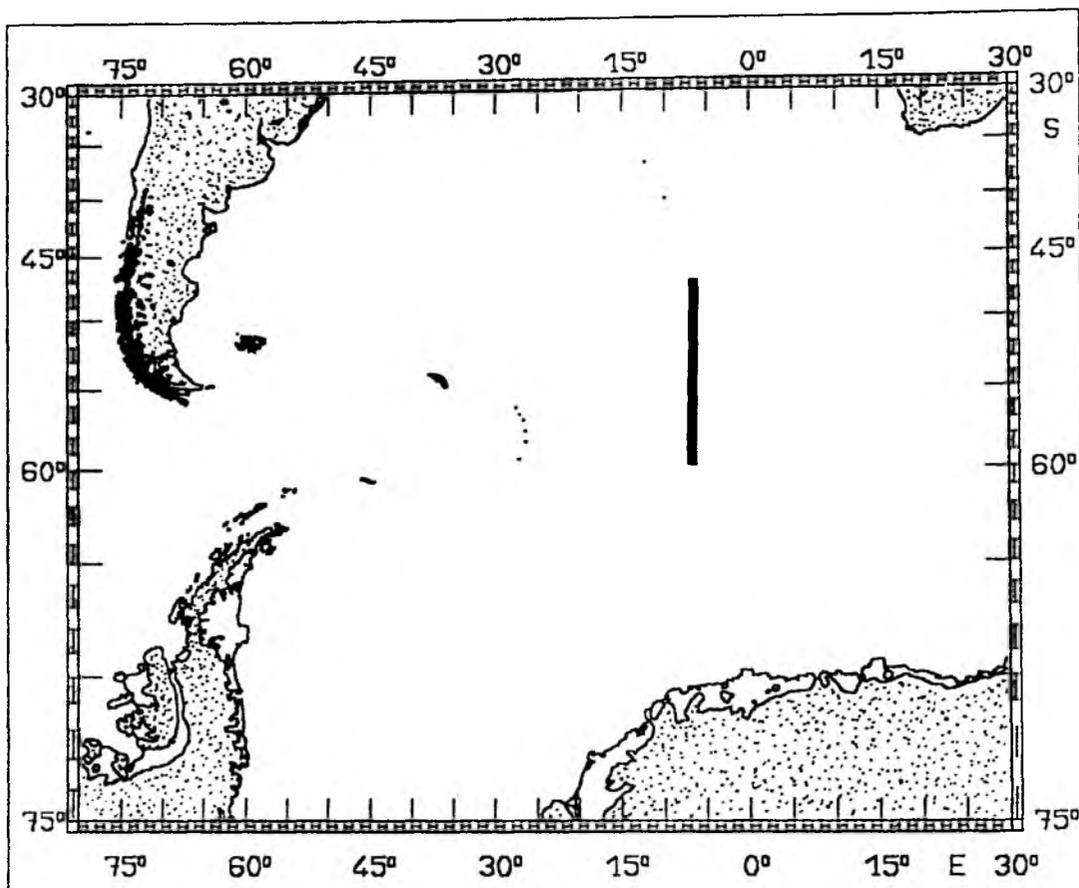


Abb. 2.2: Untersuchungsgebiet der ANT X/6 Expedition.

Tab. 2.2: Übersicht über die in dieser Arbeit behandelten Stationen und entsprechenden Positionen während der ANT X/6 Expedition

Station	Datum	Stationsbeginn	Position	Tiefe [m]
<b>Schnitt 2</b>				
868	12.10.	20:53	56°59'S 06°00'W	3256
869	13.10.	05:37	56°31'S 05°59'W	3539
870	13.10.	13:13	56°00'S 06°00'W	3680
872	14.10.	06:36	55°00'S 06°03'W	3194
873	14.10.	18:32	54°30'S 06°00'W	3073
874	15.10.	02:14	54°00'S 06°00'W	2319
875	15.10.	10:10	53°30'S 06°00'W	2736
876	15.10.	18:07	53°00'S 06°00'W	2688
Abbruch wegen Sturms				

Fortsetzung: s. nächste Seite

Fortsetzung Tab. 2.2: Übersicht über die in dieser Arbeit behandelten Stationen und entsprechenden Positionen während der ANT X/6 Expedition

<i>Station</i>	<i>Datum</i>	<i>Stationsbeginn</i>	<i>Position</i>	<i>Tiefe [m]</i>
<b>Schnitt 3</b>				
877	17.10.	15:56	49°00'S 06°00'W	3718
878	18.10.	04:35	49°30'S 06°00'W	4161
879	18.10.	12:05	48°00'S 06°00'W	4040
882	19.10.	18:48	50°00'S 06°00'W	2424
893	26.10.	05:05	54°00'S 06°00'W	2380
895	26.10.	18:12	53°00'S 06°00'W	2630
897	27.10.	08:05	52°00'S 06°00'W	2200
899	27.10.	20:51	51°00'S 06°00'W	2060
<b>Schnitt 5</b>				
887	24.10.	10:40	56°00'S 06°04'W	3738
891	25.10.	06:39	55°00'S 06°00'W	3117
901	28.10.	12:15	50°00'S 06°00'W	2380
903	29.10.	04:04	49°00'S 06°00'W	3715
905	29.10.	22:38	48°00'S 06°00'W	3944
907	30.10.	11:06	47°00'S 06°00'W	3542
<b>Schnitt 6</b>				
909	02.11.	12:31	55°00'S 06°01'W	3169
912	03.11.	15:24	56°01'S 06°01'W	3547
914	04.11.	03:25	57°00'S 06°00'W	3294
916	04.11.	19:09	58°00'S 06°00'W	4190
918	06.11.	02:06	59°00'S 06°00'W	5147
919	06.11.	11:28	59°30'S 06°00'W	4944
<b>Schnitt 11</b>				
930	10.11.	10:36	59°30'S 06°00'W	4966
931	10.11.	23:55	59°00'S 06°00'W	5152
934	11.11.	18:54	58°00'S 06°01'W	4335
941	12.11.	22:00	57°03'S 06°01'W	3660
943	13.11.	17:00	56°01'S 06°00'W	3631
945	14.11.	07:20	55°00'S 06°01'W	3175
947	15.11.	03:03	54°00'S 06°00'W	2341
949	16.11.	06:00	53°00'S 06°00'W	2608
951	16.11.	23:30	52°00'S 06°00'W	2154
953	17.11.	13:12	51°00'S 06°01'W	2085
956	18.11.	04:18	49°59'S 06°00'W	2347
958	18.11.	22:50	49°30'S 06°00'W	3248
959	19.11.	01:50	49°15'S 06°00'W	3086
960	19.11.	05:10	49°00'S 06°00'W	3808
961	19.11.	14:08	48°45'S 05°59'W	3973
963	19.11.	21:07	48°15'S 06°00'W	3677
964	20.11.	00:41	48°00'S 06°00'W	3696
965	20.11.	08:28	47°45'S 06°00'W	3819
966	20.11.	11:30	47°30'S 06°01'W	3607
968	20.11.	23:18	47°15'S 06°00'W	3666
969	21.11.	01:57	47°00'S 06°00'W	3546

Tab. 2.3: Liste der Schnitte, auf denen autotrophes Pico- und Nanoplankton während der ANT X/6 Expedition untersucht wurde. Ebenfalls aufgelistet sind entsprechende Zeiten, Positionen, überquerte Fronten und Wassermassen und die Position der Packeiszone (PEZ). AZS = Antarktischer Zirkumpolarstrom, AWG = AZS-Weddell Wirbel-Grenze, PF = Polarfront, PFZ = Polarfrontzone.

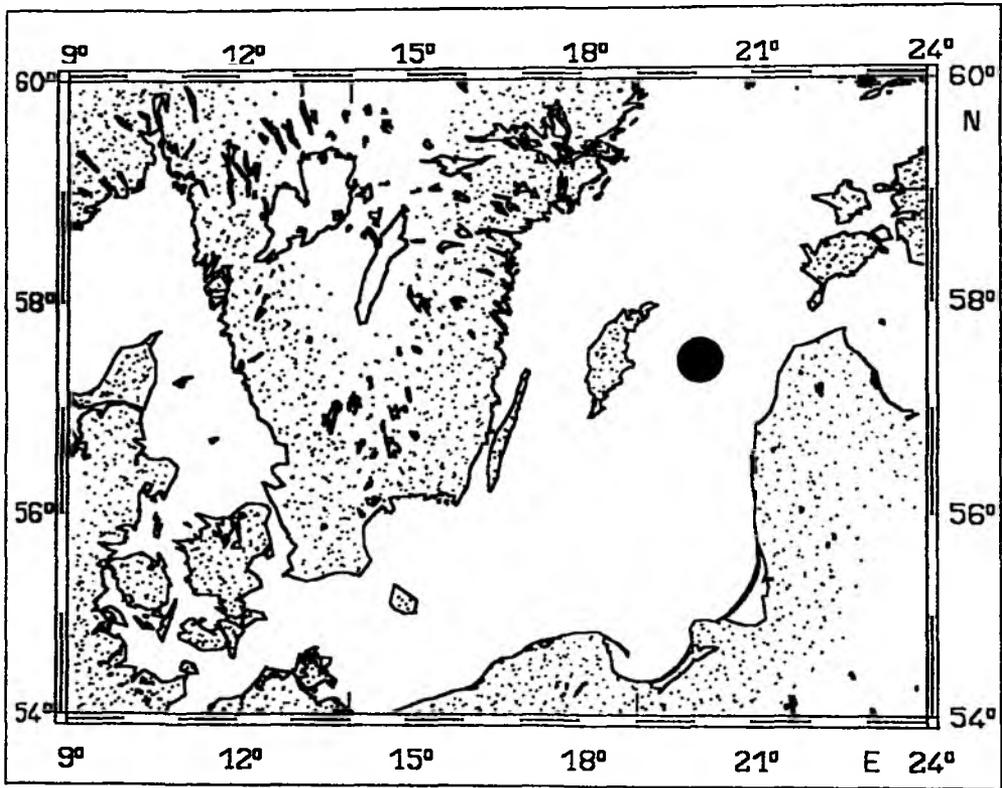
<b>Schnitt Nr.</b>	<b>Zeit</b>	<b>Position</b>	<b>Überquerte Fronten und Wassermassen</b>	<b>Position der PEZ</b>
2	12.-18.10.	57°-48°S/6°W	AWG, AZS, PFZ	zwischen 54°30' and 56°S
3	18.-20.10.	48°-50°30'S/6°W	PFZ	südlich von 55°30'S
5	24.-30.10.	56°-47°S/6°W	AWG, AZS, PFZ	südlich von 55°30'S
6	02.-06.11.	55°-59°30'S/6°W	AZS, AWG	südlich von 57°30'S
11	10.-21.11.	59°30'-47°S/6°W	AWG, AZS, PFZ, PF	58°S

### 2.1.3 Östliche Gotlandsee (BAMBI'92 Expedition)

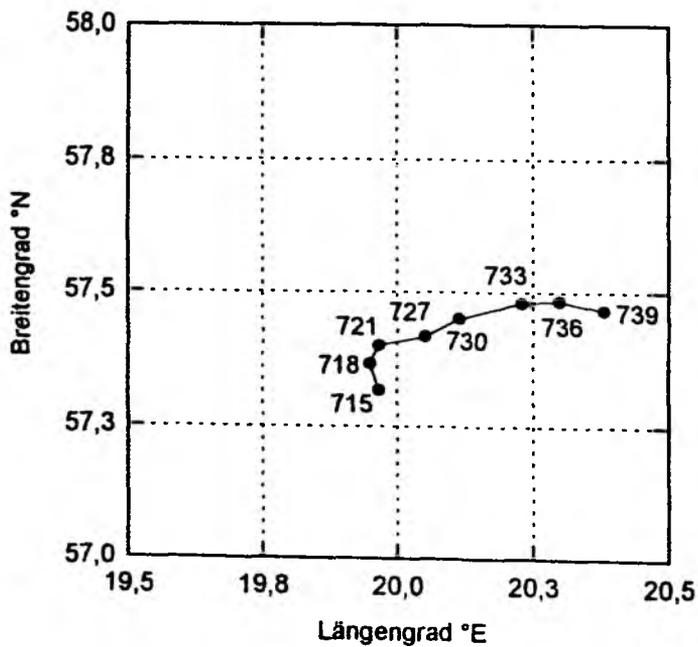
Die Ostsee und damit die östliche Gotlandsee (Abb. 2.3a) liegt innerhalb einer humiden Klimazone (MATTHÄUS, 1986), was sich auf die Hydrographie dieses Gebietes auswirkt. Eine positive Wasserbilanz - d. h. ein Süßwasserüberschuß durch Regen- und Flußwasser - bedingt, daß salzreiches, schweres Tiefenwasser von salzarmen, leichtem Oberflächenwasser überlagert wird. Dies hat die Ausbildung einer Halokline (Salzgehaltssprungschicht) und damit eine ausgeprägte Dichteschichtung zur Folge. Dadurch wird ein Wasseraustausch zwischen Oberfläche und größeren Tiefen und ein damit verbundener Sauerstoffeintrag in die Tiefe oftmals verhindert. Das Tiefenwasser des die östliche Gotlandsee bestimmenden Gotlandbeckens wird vornehmlich durch sogenannte 'Salzwassereinbrüche' aus der Nordsee ausgetauscht bzw. erneuert (MATTHÄUS, 1978). Solche, hauptsächlich durch sehr starke westliche Winde hervorgerufene Ereignisse sind selten und die dazwischen liegenden Stagnationsperioden können bis zu 13 Jahre betragen (ANDERSIN und SANDLER, 1988). Die Effizienz dieser Salzwassereinbrüche für die verschiedenen Becken vermindert sich zudem mit zunehmender Entfernung des jeweiligen Beckens von den Ostsee-Eingängen, so daß sich solche Ereignisse in der östlichen Gotlandsee relativ selten auswirken. Die meisten Einbrüche erreichen nur das südwestlich vom Gotlandbecken gelegene Bornholmbecken (MATTHÄUS, 1977; FRANCK, 1985). In den Jahren zwischen 1950 und 1980 wurden sieben markante Stagnationsperioden für das Gotlandbecken vermerkt (MATTHÄUS, 1986). Dies führte in der Vergangenheit neben der Ausbildung saisonaler anoxischer Zonen auch zur Manifestierung langzeitiger Anoxia in größeren Tiefen in der östlichen Gotlandsee (STIGEBRAND und WULFF, 1985; ANDERSIN und SANDLER, 1988). Ein starker Salzwassereinbruch, wie er zuletzt im Frühjahr 1994 beobachtet wurde (H. GIESENHAGEN, pers. Mitteilung, Institut für Meereskunde, Kiel), kann allerdings zur Auflösung dieser langzeitigen Anoxia führen.

Während der BAMBI'92 Expedition ('Baltic Microbial Biology Investigation', 13.07.-27.07.1992) wurde eine achttägige Driftstudie (Abb. 2.3b) nach dem Lagrangeschen Prinzip durchgeführt, um die zeitliche Entwicklung einzelner Variablen und Parameter im Untersuchungsgebiet verfolgen zu können. Dazu wurde der entsprechende Wasserkörper mit einer kegelförmigen Argosboje und einer Spiere an der Oberfläche markiert. In 30m Tiefe befand sich ein Treibsegel, um ein windinduziertes Verdriften der Boje möglichst auszuschließen.

Die oberen 35m der Wassersäule wurden täglich vor der morgendlichen Dämmerung in 6-7 diskreten Tiefen beprobt. Die restliche Wassersäule wurde bis in bodennahe Wasserschichten ebenfalls täglich zwischen 8.00 und 10.00 Uhr in 10 diskreten Tiefen beprobt. Jede Probennahme begleitend wurden CTD-Profile bis zum Boden aufgenommen. Tabelle 2.4 gibt einen Überblick über die beprobten Stationen und Positionen.



A



B

Abb. 2.3: a) Untersuchungsgebiet der BAMBI'92 Expedition und b) Driftertrajektorie der während der BAMBI'92 Expedition durchgeführten Driftstudie.

Tab. 2.4: Übersicht über die in dieser Arbeit behandelten Stationen und entsprechende Positionen während der BAMBI'92 Expedition

<i>Station</i>	<i>Datum</i>	<i>Stationsbeginn</i>	<i>Position</i>	<i>Tiefe [m]</i>
715	17.07.	06:40	57°19'N 19°58'W	221
718	18.07.	06:05	57°22'N 19°57'W	213
721	19.07.	06:00	57°24'N 19°58'W	203
727	20.07.	06:00	57°25'N 20°03'W	198
730	21.07.	06:00	57°27'N 20°07'W	199
733	22.07.	06:00	57°29'N 20°14'W	191
736	23.07.	06:00	57°29'N 20°18'W	190
739	24.07.	06:00	57°28'N 20°23'W	186

#### 2.1.4 Levantinische See (M25/2 Expedition)

Gemeinsam mit dem Ionischen Becken bildet das Levantinische Becken (Abb. 2.4) den östlichen Teil des Mittelmeeres, welcher vom westlichen Teil des Mittelmeeres durch die Straße von Sizilien getrennt ist (HECHT *et al.*, 1988). Das Levantinische Becken erstreckt sich von ca. 23° bis 36°N und 31° bis 38°E und umfaßt u. a. die Inseln Kreta, Rhodos und Zypern. Lokalisiert in einer ariden Klimazone ist das Mittelmeer durch eine negative Wasserbilanz charakterisiert, d. h. einen Verdunstungsüberschuß, was zu vergleichsweise hohen Salzgehalten an der Oberfläche führt (bis zu 39; CARTER, 1956). Das sommerliche Epipelagial der Levantinischen See ist hinsichtlich der Hydrographie durch zwei verschiedene Wassermassen charakterisiert. Levantinisches Oberflächenwasser bildet die durchmischte Deckschicht und Atlantisches Wasser, welches über die Straße von Gibraltar zwischen Oberfläche und 100m Tiefe in das Mittelmeer einfließt, breitet sich im Sommer unterhalb des Levantinischen Oberflächenwassers bis in ca. 100-200m Tiefe aus (HECHT *et al.*, 1988). Überdies kennzeichnend für die Hydrographie der Levantinischen See sind mehrere zyklonale und antizyklonale, z. T. über 9-12 Monate persistente Wirbel (SALIOGLU *et al.*, 1990; SUR *et al.*, 1992). Eine extreme Oligotrophie als Folge ausgeprägter Schichtungsverhältnisse sowie eines geringen Eintrages von Nährsalzen aus der Tiefe oder durch Flüsse ist ein weiteres Charakteristikum des sommerlichen Epipelagials der Levantinischen See (BERMAN *et al.*, 1984b).

Während der M25/2 Expedition vom 10.06.-30.06.1993 mit der FS Meteor wurde die Zusammensetzung und Bedeutung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in drei verschiedenen Gebieten (Abb. 2.4) der Levantinischen See untersucht. Gebiet 1 liegt südlich von Kreta (bei 34°25'N 26°00'E). Gebiet 2 liegt südlich (bei 33°45'N 32°05'E) und Gebiet 3 nordöstlich (bei 35°37'N 34°54'E) von Zypern.

Die oberen 150m der Wassersäule wurden auf allen Stationen vor der morgendlichen Dämmerung in 13-15 diskreten Tiefen beprobt. Jede dieser Probennahmen begleitend wurden CTD-Profile bis in 600m Tiefe aufgenommen. Die beprobten Tiefen wurden auf jeder Station individuell nach Lage des

Tiefenchlorophyllmaximums festgelegt, welches zuvor über eine Fluoreszenzsonde ermittelt wurde. In Tabelle 2.5 sind sämtliche beprobte Stationen und entsprechende Positionen aufgelistet.

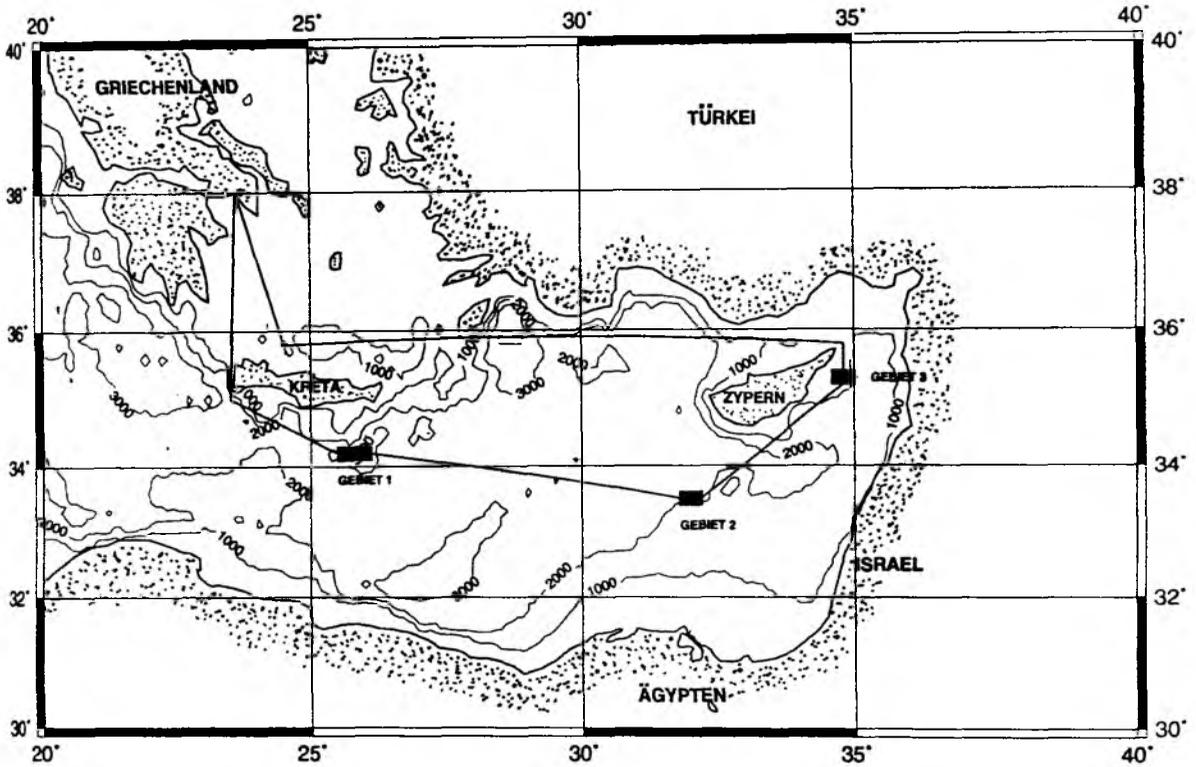


Abb. 2.4: Untersuchungsgebiete während der M25/2 Expedition.

Tab. 2.5: Übersicht über beprobte Stationen und entsprechende Positionen während der M25/2 Expedition

<i>Station</i>	<i>Datum</i>	<i>Stationsbeginn</i>	<i>Position</i>	<i>Tiefe [m]</i>
<b>Gebiet 1</b>				
225	11.06.	15:00	34°26'N 36°08'E	4260
232	13.06.	04:54	34°20'N 25°52'E	3751
240	15.06.	04:37	34°22'N 25°59'E	3881
251	17.06.	04:43	34°26'N 26°09'E	4168
<b>Gebiet 2</b>				
262	21.06.	04:36	33°45'N 32°09'E	2590
275	23.06.	04:35	33°48'N 32°06'E	2594
<b>Gebiet 3</b>				
282	25.06.	04:38	35°38'N 34°54'E	1052
291	27.06.	04:36	35°37'N 34°54'E	1040

## 2.2 Untersuchte Variablen und Parameter

### 2.2.1 Abiotische Variablen und Parameter

**Temperatur und Salzgehalt** wurden auf allen Stationen mittels einer CTD-Sonde (Mark 5 EGG während der M21/2 Expedition; Seabird SBE 9 plus während der ANT X/6 Expedition; ME-Multisonde während der BAMBI'92 und M25/2 Expeditionen) gemessen, die an einem Kranzwasserschöpfer montiert war. Die Schöpfer entsprachen auf allen Expeditionen dem Niskin-Typ. Die hydrographischen Daten der M21/2 und der ANT X/6 Expedition wurden von S. Podewski, H. Sell, F. Wehner (Institut für Meereskunde, Kiel) und C. Veth (Instituut voor Onderzoek der Zee, Niederlande) erfaßt und zur Verfügung gestellt.

**Nährstoffe** (Silikat, Phosphat, Nitrat und Nitrit) wurden nach GRASSHOFF *et al.* (1983) bestimmt. Während der M21/2 Expedition wurde dazu ein Autoanalyser (Konstruktion von H. P. Hansen, Institut für Meereskunde, Kiel, 8K-Version) verwendet. Die Ammoniumkonzentration wurde mit der Handmethode ebenfalls wie in GRASSHOFF *et al.* (1983) beschrieben ermittelt.

**Sauerstoff** wurde über die WINKLER-Methode titrimetrisch bestimmt (GRASSHOFF *et al.*, 1983). Während BAMBI'92 wurde außerdem **Schwefelwasserstoff** gemessen (GRASSHOFF *et al.*, 1983).

Die chemischen Daten der M21/2, der M25/2 und der BAMBI'92 Expedition wurden von P. Fritsche, I. Kriest und P. Krischker (Institut für Meereskunde, Kiel) erfaßt und zur Verfügung gestellt.

Die **Tiefe der euphotischen Zone** ( $\geq 1\%$  Lichttiefe) wurde durch Einsatz der Secchi-Scheibe nach PARSONS *et al.* (1984) berechnet.

Während der M25/2 Expedition wurde zudem die **Globalstrahlung** [ $\text{W}\cdot\text{m}^{-2}$ ] mit einer  $2\pi$ -Sonde der meteorologischen Bordstation kontinuierlich aufgenommen. Die jeweils über 10 Minuten gemittelten Meßwerte wurden zunächst über die Dauer des Lichttages integriert und dann in Lichtintensitäten [ $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ] umgerechnet (Multiplikationsfaktor: 4,63). Die in einer bestimmten Tiefe (z. B. Tiefe des Chlorophyllmaximums) über die Dauer des jeweiligen Lichttages herrschende Lichtintensität wurde wie folgt berechnet:

$$I_t = I_0 \cdot e^{-kt} \quad (1)$$

wobei:

$I_t$  = Lichtintensität in der Tiefe  $t$  [ $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ]

$I_0$  = Lichtintensität in der Wasseroberfläche [ $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ]

$k$  = Attenuationskoeffizient

$t$  = Tiefe [m]

Der Attenuationskoeffizient ( $k$ ) berechnet sich dabei nach POOLE & ATKINS (1929):

$$k = 1,7/D_S \quad (2)$$

wobei:

$$D_S = \text{Secchi-Tiefe [m]}$$

Der in Formel (2) eingehende Faktor von 1,7 für die Beziehung zwischen Attenuationskoeffizienten und Secchi-Tiefe wird durch die Abhängigkeit des Attenuationskoeffizienten von Faktoren wie Wellenlänge des einfallenden Lichtes, Wasserbewegung, Streuung und Absorption des Lichtes an gelösten und suspendierten Substanzen, etc. beeinflusst und kann somit je nach Meeresgebiet (klares Ozeanwasser, trübes Küstenwasser) von unterschiedlichem Ausmaß sein (z. B. JERLOV, 1977). WEINBERG (1976) schätzt diesen Faktor für das Mittelmeer auf 1,39 und WALKER (1980) gibt ihn aufgrund hypothetischer Berechnungen für verschiedene ozeanische Gebiet mit 1,45 an. Für pelagische Stationen des südöstlichen Mittelmeers jedoch ermittelten MEGARD und BERMAN (1989) Attenuationskoeffizienten von 0,047 und 0,069 bei Secchi-Tiefen von 37 bzw. 27m, was einem in Formel (2) einzusetzenden Faktor von 1,739 bzw. 1,863 entspricht. Die in der hier vorgestellten Arbeit nach POOLE und ATKINS (1929) für die Levantinische See ermittelten Attenuationskoeffizienten lagen zwischen 0,047 und 0,061, die zudem mit den von YILMAZ *et al.* (1994) im selben Gebiet bestimmten Werten (0,042-0,059) übereinstimmten. Die hier verwendete Beziehung von POOLE und ATKINS (1929) kann demnach als gute Annäherung für das während M25/2 untersuchte Gebiet betrachtet werden.

## 2.2.2 Biotische Variablen und Parameter

### 2.2.2.1 *In vivo* Fluoreszenz, Chlorophyll *a* und Primärproduktion

Die *in vivo* Fluoreszenz wurde während der M21/2 Expedition mit einem an der CTD befestigten Rückstreufluorometer (HAARDT) in relativen Einheiten gemessen. Die Daten wurden von S. Podewski (Institut für Meereskunde, Kiel) gemessen und zur Verfügung gestellt.

Zur Ermittlung der Chlorophyll *a* (Chl *a*) Konzentration wurden Probenvolumina zwischen 0,5 und 3l auf GF/F Filter (WHATMAN GF/F, 25mm Durchmesser) mit 0,2dbar Unterdruck filtriert. Die Filter wurden bis zur weiteren Bearbeitung bei -18°C gelagert. Die Chlorophyllextraktion erfolgte in 90prozentigem Aceton. Anschließend wurde der Chlorophyllgehalt entweder mit einem TURNER DESIGN-Fluorometer (M21/2, ANT X/6) oder einem KONTRON-Fluorometer (BAMBI'92, M25/2) gemessen. Beide Fluorometer wurden zuvor gegen einen trichromatisch (STRICKLAND und PARSONS, 1972) gemessenen Chlorophyllstandard (SERVA) geeicht.

Während BAMBI'92 und M25/2 wurde Chl *a* zusätzlich in den Größenfraktionen < 2µm, 2-5µm, 5-20µm und < 20µm, während ANT X/6 in der Fraktion < 20µm gemessen. Die jeweiligen Fraktionen wurden durch die Filtration des Probenwassers über eine Netzgaze mit der Maschenweite von 20µm und über Polycarbonatfilter mit den Porengrößen 5,0µm und 2,0µm (COSTAR, 47mm Durchmesser) hergestellt. Die weitere Probenaufarbeitung (Filtration, Lagerung, Extraktion und Messung) erfolgte wie oben beschrieben. Die Chlorophylldaten der ANT X/6 Expedition wurde von U. Bathmann (Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung) zur Verfügung gestellt.

Die fraktionierte *in situ* Primärproduktion (M25/2) wurde durch die Aufnahme von  $\text{H}^{14}\text{CO}_3$  nach STEEMAN NIELSEN (1952) bestimmt. Die Proben (250ml) wurden mit  $30,8\mu\text{Ci NaH}^{14}\text{CO}_3$  versetzt und 6-7h *in situ* inkubiert. Als Dunkelkorrektur diente jeweils eine Parallelprobe (250ml), die vor der Inkubation mit  $1 \cdot 10^{-5} \text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$  DCMU (3-(3,4-Dichlorphenyl)-1,1dimethylharnstoff) versetzt wurde (LEGENDRE *et al.*, 1983). Nach erfolgter Inkubation wurden alle Proben mit  $1 \cdot 10^{-5} \text{mol} \cdot \text{l}^{-1}$  DCMU versetzt, um die photosynthetische Aktivität und die damit verbundene Aufnahme des radioaktiv markierten Substrats abzustoppen (F. JOCHEM, pers. Mitteilung, Institut für Meereskunde, Kiel). Nach Herstellung der Fraktionen, die wie für Chl *a* beschrieben erfolgte, wurden 45-250ml des Probenwassers auf 0,2µm Membranfilter (SCHLEICHER & SCHÜLL, 25mm Durchmesser) bei einem Unterdruck von 0,2dbar filtriert. Diese Filter wurden anschließend fünf Minuten mit rauchender Salzsäure (37% HCl) bedampft, mit 5ml LUMAGEL SB Cocktail versetzt und innerhalb von 12h in einem PACKARD TRICARB Liquid-Szintillationszähler gemessen.

### 2.2.2.2 Autotrophes Pico- und Nanoplankton

Die Verbreitung, Abundanz, Populationsstruktur und Pigmenteigenschaften des autotrophen Pico- und Nanoplanktons wurden mittels Epifluoreszenzmikroskopie und Durchflußzytometrie untersucht.

Für die Epifluoreszenzmikroskopie wurden alle Proben über eine Netzgaze mit einer Maschenweite von 20µm vorfiltriert und Probenvolumina zwischen 20 und 150ml mit Glutaraldehyd (Endkonzentration 1%, 10min, 4°C) fixiert. Anschließend wurde das Probenwasser auf 0,2µm Polycarbonatfilter (COSTAR, 25mm Durchmesser) filtriert, denen zur besseren Verteilung des angelegten Unterdrucks (0,2dbar) 0,2µm Membranfilter (SCHLEICHER & SCHÜLL, 25mm Durchmesser) untergelegt wurden (WATERBURY *et al.*, 1986). Zur Vermeidung von Hintergrundfluoreszenz wurden die Polycarbonatfilter 4 bis 24h in Irgalanschwarz vorgefärbt (HOBBIE *et al.*, 1977). Nach erfolgter Filtration wurden die Filter auf einem Objektträger in Immersionsöl (CHROMA) unter einem Deckglas eingebettet und bis zur mikroskopischen Untersuchung bei -18°C eingefroren. Alle Proben wurden mit dem Fluoreszenzfarbstoff Proflavin (Proflavin-Hemisulfat, 2-10min, HAAS, 1982) versetzt. Proflavin färbt die Proteinverbindungen des Zytoplasmas und den Zellkern an, so daß unter

Blauanregung (s. u.) nicht nur die rot autofluoreszierenden Chloroplasten, sondern die ganze Zelle anhand des angefärbten, grünlich fluoreszierenden Plasmas erkannt werden konnte. Generell wurden unter Blauanregung orange (Phycocerythrin) fluoreszierende, coccale Cyanobakterien von rot (Chlorophyll) und grün (Proflavin) fluoreszierendem Pico- und Nanoplankton unterschieden. Die Filter der M21/2, BAMBI'92 und der M25/2 Expeditionen wurden innerhalb von 4-8 Wochen ausgewertet. Die Auszählungen der Proben der ANT X/6 Expedition erfolgte z. T. erst nach 4-5 Monaten. Pro Filter und pro Organismengruppe wurden entweder 100 bis 200 Zellen oder 50 bis 100 Felder eines speziellen Meßgitters (New Porton-Grid 12, GRATICULES Ltd., England; BØRSHEIM und BRATBAK, 1987) ausgezählt. Bei Auszählung von 200 Zellen ergibt sich nach VENRICK (1978) ein Zählfehler von  $\pm 10\%$ , bei Auszählung von 100 Zellen ein Fehler von  $\pm 35\%$ . Die Auswertung erfolgte mit einem ZEISS-Mikroskop und einem 100 x Öl-Neofluar-Objektiv unter Blauanregung (Bandpass-Excitationsfilter: 450-490nm, FT 510, LP 520).

Bei der Auswertung des nachstehend beschriebenen Experiments (s. 2.3.2) wurden zusätzlich Bakterienabundanzen epifluoreszenzmikroskopisch bestimmt. Probenverarbeitung, Filterpräparation und Auswertung erfolgten dabei im wesentlichen wie für autotrophes Pico- und Nanoplankton beschrieben (s. o.). Die filtrierten Volumina betragen 2-10ml und die Zellen wurden mit DAPI (4',6-Diamidino-2-phenylindol, 4min, PORTER und FEIG, 1980, DAVIS und SIEBURTH, 1982) angefärbt. Die Auszählung fand unter UV-Anregung statt (Bandpassfilter-Excitationsfilter: 365nm, FT 395, LP 397).

Bevor die Probenaufarbeitung für die **Durchflußzytometrie** näher beschrieben wird, soll zunächst das dieser Methode zugrunde liegende Meßprinzip erläutert werden. Die Durchflußzytometrie ermöglicht bei extrem hohem Probendurchsatz die simultane Erfassung multipler Eigenschaften eines einzigen Partikels bzw. einer einzigen Zelle. So können sowohl verschiedene Fluoreszenzeigenschaften (Autofluoreszenz aufgrund von Pigmenten oder Fluoreszenz aufgrund von Anfärbung) als auch Volumeneigenschaften einer Zelle gleichzeitig erfaßt werden. Die Voraussetzung für die Messung von Eigenschaften einzelner Zellen ist zunächst ein apparativer Aufbau, der eine exakte Manipulation des Probendurchfluß zuläßt, so daß jede Zelle an einer bestimmten Stelle im Meßsystem einzeln erfaßt werden kann. Zu diesem Zweck wird die Probe im Zytometer innerhalb einer Meßkammer (Abb. 2.5) durch ein Meßloch mit geringem Durchmesser (30-80 $\mu\text{m}$ ) geleitet. In dieser Meßkammer ist die Probe bzw. der Probenstrahl von einer Mantelflüssigkeit umgeben, um diesen möglichst definiert fließen zu lassen, d. h. mit gleichmäßigem Durchmesser und gleichbleibender Geschwindigkeit. Durch die Steuerung der Geschwindigkeit der Mantelflüssigkeit über den von einer Pumpe erzeugten Antriebsdruck können Geschwindigkeit des Probendurchfluß sowie Probenstrahldurchmesser eingestellt werden. So wird gewährleistet, daß sich die Zellen, bei entsprechend kleinem Probenstrahldurchmesser, innerhalb des Probenstroms hintereinander anordnen und somit einzeln gemessen werden (HORAN und WHEELLESS, 1977). Zur Erfassung der Fluoreszenzeigenschaften wird jede Zelle von einem auf das Meßloch gerichteten Lichtstrahl einer bestimmten

Wellenlänge (durch Filtersätze entsprechend eingestellt) angeregt. Diese Energie- bzw. Lichtquelle ist entweder ein Laser oder eine Quecksilberbogenlampe (STEEN, 1990). Nach erfolgter Anregung wird die von der Zelle emittierte Fluoreszenz detektiert, wobei auch hier durch die Wahl von verschiedenen Filter die Möglichkeit besteht, nur einen gewünschten Teil des emittierten Spektrums zu untersuchen. Die von den optischen Detektoren aufgenommenen Signale werden anschließend verstärkt, durch einen Photomultiplier in äquivalente elektrische Pulse transformiert und an einen Rechner weitergeleitet. Jedes Meßsignal wird in einem Koordinatensystem (x-Achse = Orange-fluoreszenz, durch Phycoerythrin verursacht; y-Achse = Rotfluoreszenz, durch Chlorophyll verursacht) aufgetragen und mit Hilfe geeigneter Software (TSIE) ist es anschließend möglich, Abundanz und Fluoreszenz einzelner Populationen zu analysieren.

Die Vorteile der Durchflußzytometrie gegenüber der Epifluoreszenzmikroskopie liegen neben der simultanen Erfassung mehrerer Eigenschaften in der schnellen Verfügbarkeit der Daten (je nach gemessenem Probenvolumen dauert die Aufarbeitung und Analyse einer Probe 5-20min) und in der besseren statistischen Absicherung der Ergebnisse. Während mikroskopisch ca. 200 Zellen pro Probe gezählt werden, erfaßt die zytometrische Analyse meist mehrere 1000 bis 10000 Zellen pro Probe. Einen weiteren, herausragenden Vorteil stellt die höhere Empfindlichkeit dieser Methode dar (OLSON *et al.*, 1993).

Für die Durchflußzytometrie (Abb. 2.5) wurden alle Proben durch eine Netzgaze mit der Maschenweite von 20µm filtriert. Bis zur zytometrischen Messung wurden die Proben im Dunkeln und gekühlt (4°C) gelagert. Die maximale Lagerzeit betrug 6h. Unmittelbar vor der Messung wurden alle Proben für ca. 3-5s einer Behandlung im Ultraschallbad unterzogen, um potentielle Zellaggregate aufzulösen. Je nach Zelldichte wurden mit Hilfe einer Spritze und eines Schrittmotors verschiedene Volumina zwischen 31 und 250µl gemessen. Als Durchflußzytometer wurde ein FLUVO II eingesetzt. Dabei handelt es sich um eine Konstruktion von Dr. V. Kachel (Max-Planck-Institut für Biochemie, München/Martinsried). Als Lichtquelle für die Anregung der Zellen diente eine 100W Hochdruck-Quecksilberbogenlampe. Für die Blauanregung wurde der Lampe ein Bandpassfilter-Excitationsfilter mit einem Fenster von 470-490nm vorgesetzt. Zur Detektion von Autofluoreszenzeigenschaften wurden ein Bandpassfilter für den Bereich 540-580nm und ein Longpassfilter für den Bereich > 600nm verwendet. Mit dem ersten Filtersatz wurde die durch Phycoerythrin verursachte orange Fluoreszenz detektiert, mit dem zweiten die durch Chlorophyll verursachte rote Fluoreszenz. Zu jeder Probe wurden als Referenz Latexpartikel (Beads) gleicher Größe und gleichen Fluoreszenzbetrages zugegeben (POLYSCIENCES, Partikeldurchmesser: 1,34µm oder 1,98µm, Standardabweichung: ± 0,005-0,01µm). Dieser interne Standard gewährleistete eine Aussage über die Güte und Vergleichbarkeit der Messungen; elektronische Veränderungen des Gerätes (unterschiedliche Signalverstärkung, Veränderung der Anregungsenergie der Lichtquelle durch Alterung der Hg-Lampe, etc.) schlugen sich somit nicht in der Meßauswertung nieder.

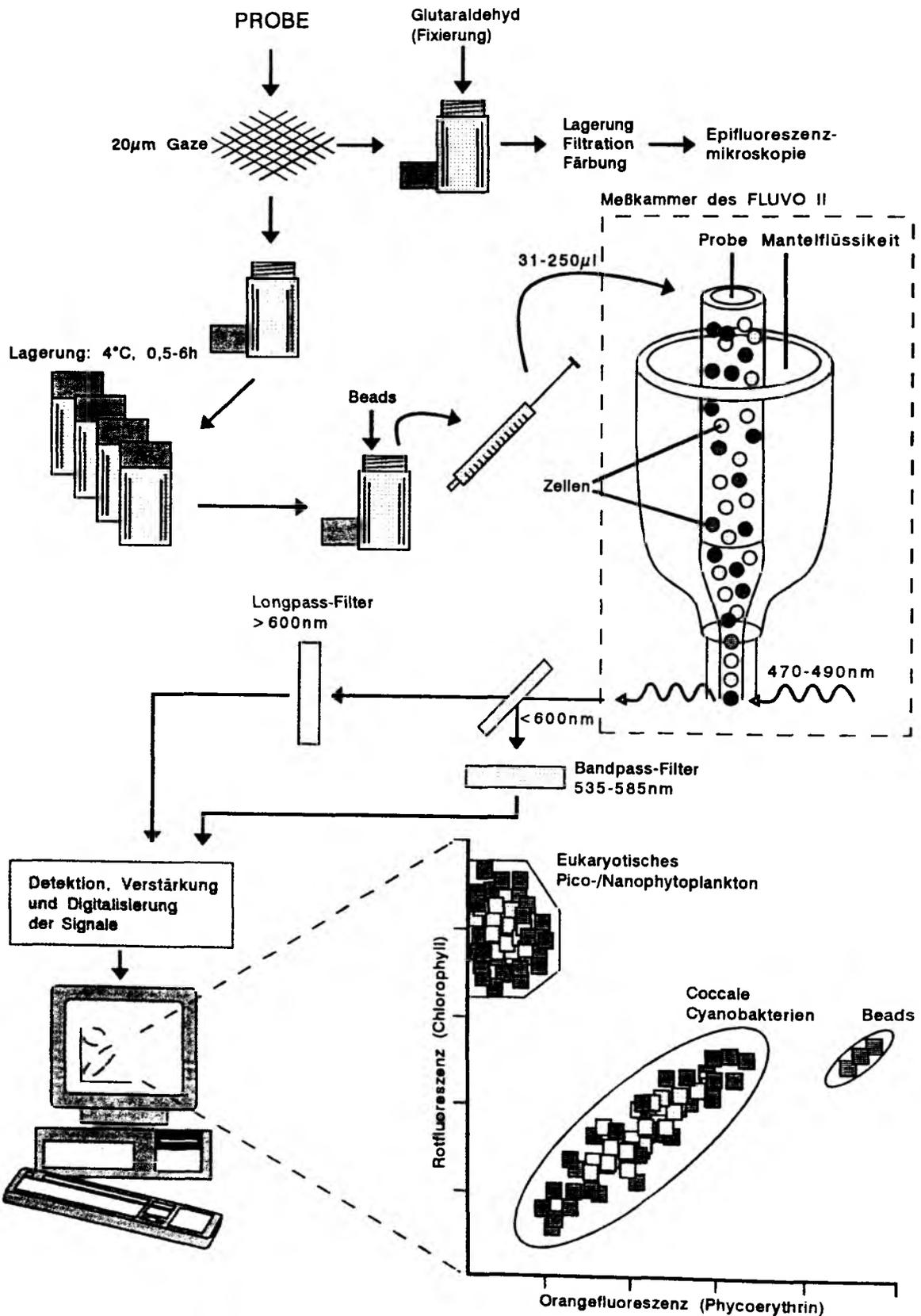


Abb. 2.5: Schematische Darstellung der Probenaufarbeitung für die Durchflußzytometrie, wie sie in der hier vorgestellten Arbeit durchgeführt wurde.

Die Auswertung umfaßte die Bestimmung der Abundanzen verschiedener Populationen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons sowie die Bestimmung relativer, zellulärer Fluoreszenzbeträge derselben Populationen. Zur Ermittlung der Fluoreszenzbeträge auf zellulärer Basis (Fluoreszenz pro Zelle) wurde zunächst für alle gemessenen Zellen einer Population eine Häufigkeitsverteilung der Chlorophyll- und Phycoerythrinfluoreszenz erstellt. Das arithmetische Mittel dieser Verteilung wurde dann durch den entsprechenden Mittelwert der Fluoreszenzverteilung der Referenzpartikel dividiert (VELDHUIS und KRAAY, 1993). Die Multiplikation der mittleren, zellulären Fluoreszenz einer Population mit deren Abundanz ergab die Fluoreszenz, die diese Population in ihrer Gesamtheit stellte. Diese wird im Folgenden als Massenfluoreszenz bezeichnet.

Für die während der M21/2, ANT X/6 und M25/2 Expeditionen gewonnenen Daten wurde die Zähigenauigkeit des Durchflußzytometers durch einen methodischen Vergleich zwischen Epifluoreszenzmikroskopie und Durchflußzytometrie überprüft. Dazu wurden die Zellzahlen in 65-109 Parallelproben für verschiedene, zum autotrophen Pico- und Nanoplankton gehörige Populationen, sowohl mikroskopisch als auch zytometrisch bestimmt. Mittels linearer Regressionsanalyse (Pearson's  $r$ ) wurden Korrelationskoeffizienten ( $r$ ) und Irrtumswahrscheinlichkeiten ( $p$ ; t-Test) berechnet. Wie aus Tabelle 2.6 und Abbildung 2.6 zu ersehen ist, bestanden für alle Organismengruppen signifikante Korrelationen zwischen den mikroskopisch und zytometrisch ermittelten Abundanzen. Für den während BAMBI'92 zytometrisch ermittelten Datensatz wurden entsprechende, mikroskopische Daten nicht erfaßt. Es existiert allerdings ein Datensatz von der BAMBI'91 Studie, die im Sommer 1991 ebenfalls in der zentralen Gotlandsee stattfand. Auch hier war die Korrelation zwischen mikroskopisch und zytometrisch erfaßten Daten signifikant (unveröffentlichte Daten).

Tab. 2.6: Korrelationskoeffizienten ( $r$ ), Irrtumswahrscheinlichkeiten ( $p$ ; t-Test), Anzahl der pro Ausfahrt verglichenen Proben ( $n$ ) und Gleichungen der linearen Regressionsanalyse (Pearson's  $r$ ) für coccale Cyanobakterien (*Synechococcus sp.*) und autotrophes, eukaryotisches Pico- und Nanoplankton (Eukaryot. Pico-/Nanopl.),  $y$  = zytometrisch ermittelte Werte,  $x$  = mikroskopisch ermittelte Werte

<b>Expedition</b>	<b>Organismus</b>	<b><math>r</math></b>	<b><math>p</math></b>	<b><math>n</math></b>	<b>Gleichung</b>
<b>M21/2</b>	<i>Synechococcus sp.</i>	0,74	< 0,001	74	$y = 8497 + 0,57 \cdot x$
	Eukaryot. Pico-/Nanopl.	0,91	< 0,001	69	$y = 1247 + 1,31 \cdot x$
<b>ANT X/6</b>	Eukaryot. Pico-/Nanopl.	0,87	< 0,001	109	$y = 1809 + 1,12 \cdot x$
<b>BAMBI'91*</b>	<i>Synechococcus sp.</i>	0,72	< 0,001	80	$y = 8431 + 4,28 \cdot x$
	Eukaryot. Pico-/Nanopl.	0,89	< 0,001	80	$y = 973 + 0,83 \cdot x$
<b>M25/2</b>	<i>Synechococcus sp.</i>	0,77	< 0,001	65	$y = 1030 + 0,80 \cdot x$
	Eukaryot. Pico-/Nanopl.	0,88	< 0,001	70	$y = 776 + 1,07 \cdot x$

\* = DETMER, unveröffentlichte Daten

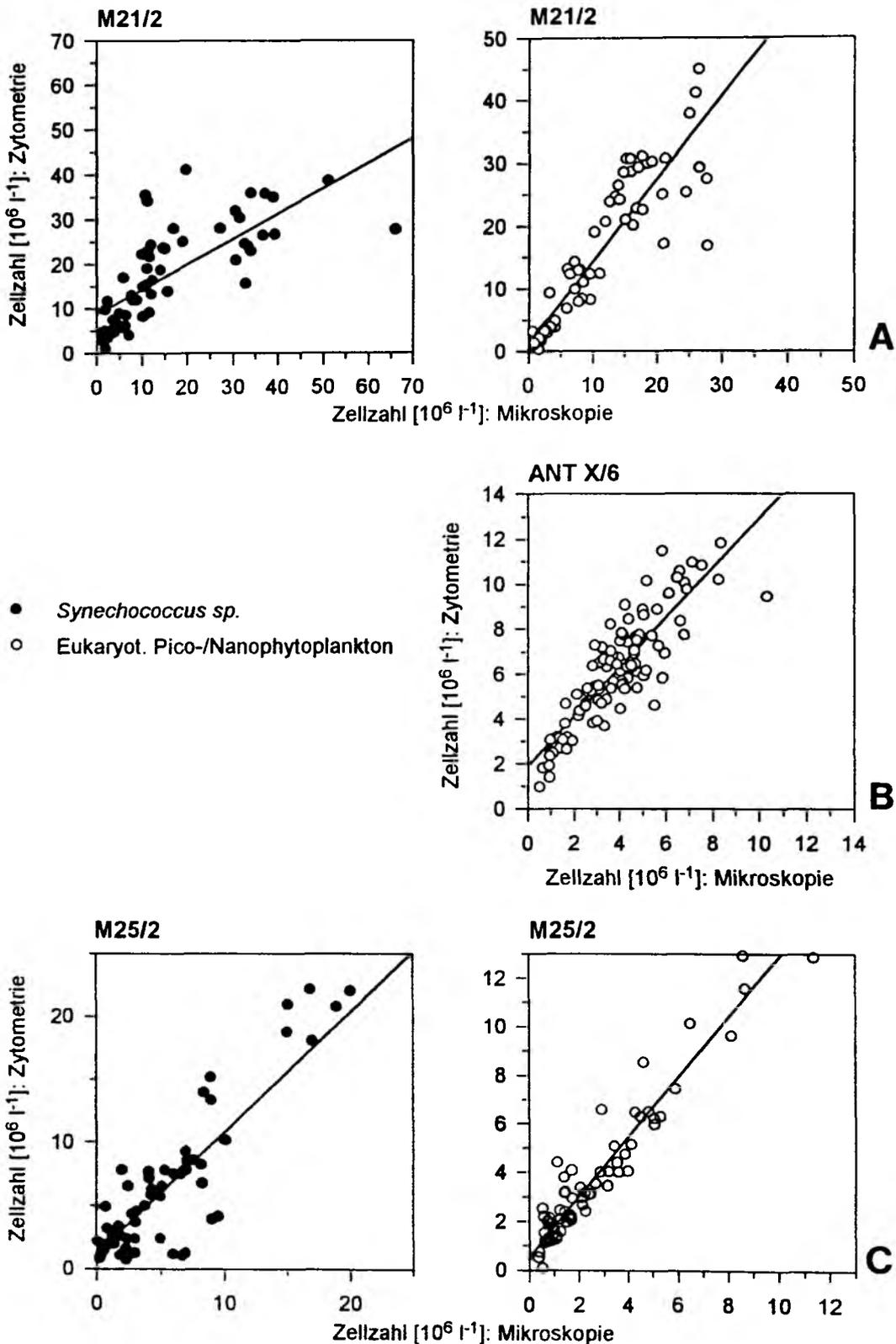


Abb. 2.6: Korrelation der zytometrisch und mikroskopisch ermittelten Abundanzen für coccale Cyanobakterien (*Synechococcus sp.*) und autotrophes, eukaryotisches Pico- und Nanoplankton: a) M21/2 Expedition, b) ANT X/6 Expedition und c) M25/2 Expedition. Siehe Tab. 2.6 für Korrelationskoeffizienten, Irrtumswahrscheinlichkeit, Probenumfang und Formeln.

## 2.3 Experimente

### 2.3.1 Untersuchung zur Lebensfähigkeit und Überlebensstrategie von *Synechococcus sp.* unter aphotischen Bedingungen in der nordatlantischen Tiefsee (M21/2 Expedition)

Während der M21/2 Expedition konnte das Vorkommen coccaler Cyanobakterien (*Synechococcus sp.*) in 200-4500m Tiefe mittels Durchflußzytometrie nachgewiesen werden (s. 3.1.2.1). Ob und wie diese Zellen unter den gegebenen, aphotischen Bedingungen, d. h. bei totaler Dunkelheit, lebensfähig sind, sollte mit dem folgenden Inkubationsexperiment untersucht werden. Dabei sollte einerseits durch Lichtzugabe photoautotrophes Wachstum stimuliert und die prinzipielle Lebensfähigkeit dieser Zellen getestet werden. Andererseits sollte durch Lichtabwesenheit (Dunkelinkubation) und Zugabe organischer Verbindungen (Glucose, Casaminosäuren) als Kohlenstoff- und Stickstoffquellen das unter aphotischen Bedingungen hypothetisch mögliche, heterotrophe Wachstum (RIPPKA, 1972; CARR und WYMAN, 1986) gefördert werden. Als Kontrolle diente oberflächennahes Wasser.

Zu diesem Zweck wurde Probenwasser aus 1000m und 10m (Kontrolle) Tiefe zunächst über eine 20µm Netzgaze vorfiltriert, um nur die Zellen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons zu erhalten. Pro Tiefe wurden vier Ansätze in 2l Polycarbonatflaschen hergestellt (Tab. 2.7). Jeweils zwei dieser vier Ansätze wurden mit Glucose (MERCK; Endkonzentration: 2,0µM; Gluc) und einem Gemisch verschiedener Casaminosäuren (Casein, Säurehydrolysat, SIGMA; CasAS) versetzt. Pro Tiefe wurde jeweils ein Ansatz mit und ohne Gluc/CasAS-Gemisch dunkel bzw. hell inkubiert. Zur Abdunklung wurden die entsprechenden Flaschen in schwarze Plastikfolie gewickelt. Die Inkubation aller Flaschen erfolgte in einer ständig von Seewasser durchfluteten Wanne an Deck der FS Meteor, wobei die Lichteinstrahlung der Lichtintensität an Deck entsprach. Die Inkubationstemperatur lag bei 12-15°C. Die Inkubationsdauer betrug 10 Tage. Abundanzen von *Synechococcus sp.* wurden täglich zytometrisch ermittelt.

### 2.3.2 Untersuchung zur Lebensfähigkeit und Überlebensstrategie von *Synechococcus sp.* und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton unter aphotischen und anoxischen Bedingungen in der östlichen Gotlandsee (BAMBI'92 Expedition)

Während der BAMBI'91 Expedition, die im Sommer 1991 ein Jahr vor der BAMBI'92 Expedition ebenfalls in die östliche Gotlandsee führte, konnte das Vorkommen und die Lebensfähigkeit von coccalen Cyanobakterien (*Synechococcus sp.*) und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton in aphotischen und anoxischen Tiefen unterhalb der Chemokline nachgewiesen werden (DETMER *et al.*, 1993). Ähnliche Befunde während BAMBI'92 führten zu der Frage, wie diese Organismen unter den gegebenen Umständen überleben. Wie auch bei *Synechococcus sp.* in der

nordatlantischen Tiefsee (s. 2.3.1) sollte untersucht werden, ob die Organismen aus aphotischen und anoxischen Tiefen in der östlichen Gotlandsee in der Lage sind, durch die Aufnahme organischer Verbindungen unter Lichtabwesenheit (Dunkelinkubation) heterotroph zu überleben. Als Kontrolle diente auch hier oberflächennahes Wasser.

Zunächst wurde Probenwasser aus 210m und 5m (Kontrolle) Tiefe über eine 20µm Netzgaze filtriert, um nur zum Pico- und Nanoplankton gehörige Zellen zu erhalten. Pro Tiefe wurden vier Ansätze in 2l Polycarbonatflaschen hergestellt (Tab. 2.7). Im Gegensatz zu dem während der M21/2 Expedition durchgeführten Experiment wurde hier als Stimulans für potentielle Heterotrophie nur Glucose (s. o.), nicht aber Casaminosäuren angeboten, da das vor der Ausfahrt angesetzte Gemisch der Casaminosäuren unsteril geworden war und der zusätzliche Eintrag von Bakterien vermieden werden sollte. Statt dessen wurde jedem Ansatz als Stickstoffquelle Nitrat in einer Endkonzentration von 2µM zugesetzt. Die Inkubationstemperatur betrug 17-20°C. Ansonsten entsprach die Art der Behandlung und die Beprobung der Ansätze dem während M21/2 durchgeführten und oben beschriebenen Experiments (s. 2.3.1). Die Inkubationsdauer betrug 12 Tage.

Tab. 2.7: Behandlungen und Inkubationsbedingungen aller Ansätze der beiden während M21/2 und BAMBI'92 durchgeführten Experimente. H = Hellinkubation, D = Dunkelinkubation, - = ohne Zugabe von Glucose und Casaminosäuren, + = mit Zugabe von Glucose und Casaminosäuren, 5, 10, 210, 1000 = Tiefe der Probennahme, CasAS = Casaminosäuren, Gluc = Glucose

<i>Ansatz</i>	<i>Tiefe [m]</i>	<i>Inkubation Hell/Dunkel</i>	<i>Gluc/CasAS- Gemisch</i>
<b>M21/2</b>			
10H-	10	Hell	-
10H+	10	Hell	+
10D-	10	Dunkel	-
10D+	10	Dunkel	+
1000H-	1000	Hell	-
1000H+	1000	Hell	+
1000D-	1000	Dunkel	-
1000D+	1000	Dunkel	+
<b>BAMBI'92</b>			
			<i>nur Gluc</i>
5H-	5	Hell	-
5H+	5	Hell	+
5D-	5	Dunkel	-
5D+	5	Dunkel	+
210H-	210	Hell	-
210H+	210	Hell	+
210D-	210	Dunkel	-
210D+	210	Dunkel	+

### 3 ERGEBNISSE

#### 3.1 Nordatlantik (M21/2 Expedition)

##### 3.1.1 Struktur des Epipelagials während des Ost-West-Schnitts (Vorstudie)

Der über 200km führende Ost-West-Schnitt von  $47^{\circ}24'N/17^{\circ}41'W$  nach  $47^{\circ}04'N/20^{\circ}30'W$  war hinsichtlich der **Temperaturverteilung** (Abb. 3.1) durch eine Front an der Oberfläche gekennzeichnet, wobei die Temperatur westlich von  $19^{\circ}16'W$  in den oberen 10m der Wassersäule von 12 auf  $13,5^{\circ}C$  anstieg.

Östlich und westlich dieser Front wurden in den oberen 50-100m der Wassersäule unterschiedliche **Nährsalzkonzentrationen** (Abb. 3.2a, b) ermittelt. Östlich der Front (St 120) betragen die Konzentrationen für Nitrat  $6,0-6,2\mu M$  und für Phosphat  $0,38\mu M$ ; westlich der Front (St 132) waren die entsprechenden Werte mit  $3,8-4,2\mu M$  bzw.  $0,22\mu M$  niedriger. Die Silikatkonzentration betrug auf dem gesamten Schnitt in diesem Tiefenbereich ca.  $2,0\mu M$ .

Die Verteilung der **Chl a** Konzentration (Abb. 3.2c) wies keine Unterschiede östlich und westlich der Temperaturfront auf. Die Konzentrationen lagen in den oberen 20m der Wassersäule bei  $0,8\mu g\ l^{-1}$ , unterhalb von 50m Tiefe bei ca.  $0,2-0,4\mu g\ l^{-1}$ .

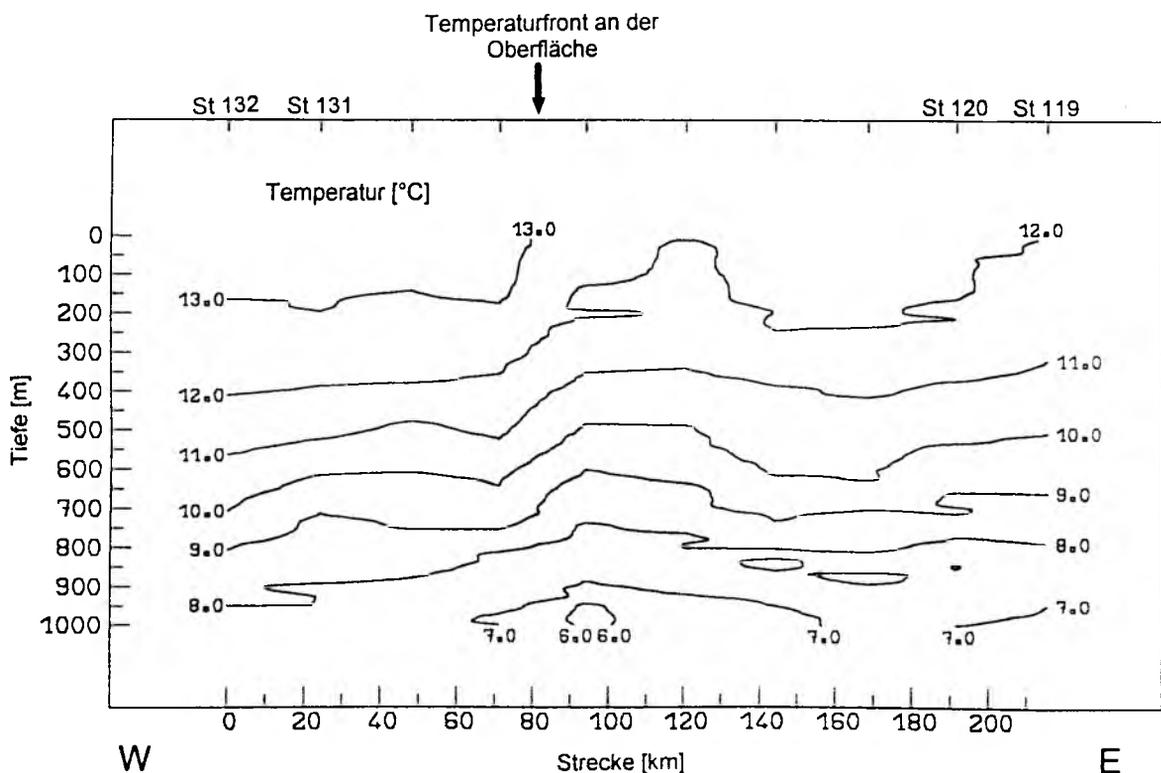


Abb. 3.1: Temperaturverteilung in den oberen 1000m Tiefe auf dem Ost-West-Schnitt (Vorstudie) während der M21/2 Expedition.

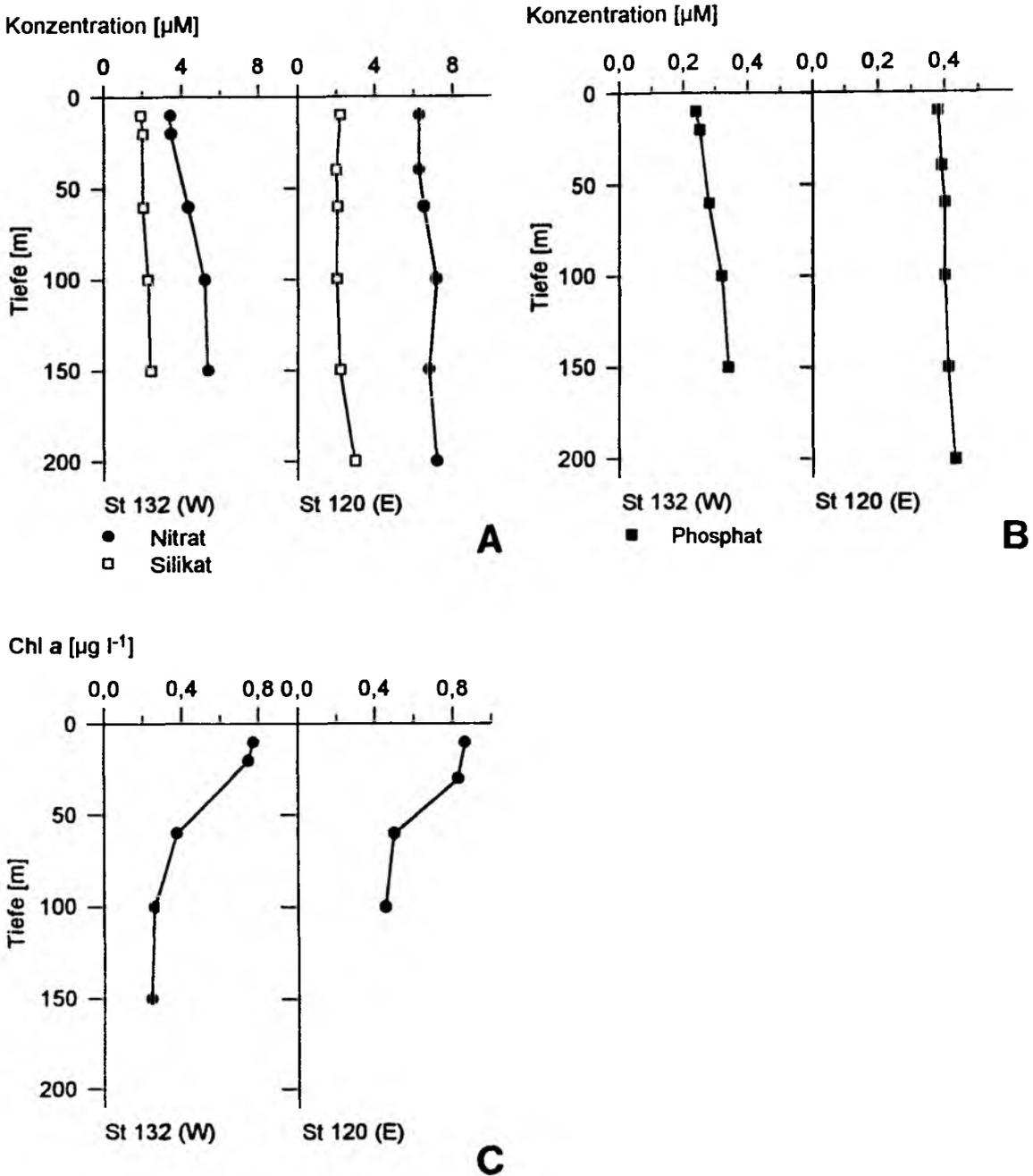


Abb. 3.2: Verteilung der Nährsalze a) Silikat und Nitrat, b) Phosphat und c) der Chl a Konzentration in den oberen 200m der Wassersäule auf dem Ost-West-Schnitt (Vorstudie) während der M21/2 Expedition. Exemplarische Darstellung je eines Profils östlich (St 120) und westlich (St 132) der Temperaturfront.

### 3.1.1.1 Autotrophes Pico- und Nanoplankton

Das autotrophe Pico- und Nanoplankton (Abb. 3.3) setzte sich hauptsächlich aus drei verschiedenen Organismengruppen zusammen. Dabei handelte es sich zum einen um coccale Cyanobakterien der Gattung *Synechococcus*. Zum anderen konnten zwei eukaryotische Zellgruppen

aufgrund ihrer unterschiedlichen durch Chlorophyll verursachten Rotfluoreszenz differenziert werden, die im Folgenden als Population I und Population II bezeichnet werden. Diese Populationen bestanden zum überwiegenden Teil aus Nanoflagellaten.

Östlich der Temperaturfront (St 119, 120) betrug die Oberflächenkonzentration coccaler Cyanobakterien  $1,5-2,7 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ , westlich der Temperaturfront (St 131, 132) lagen sie mit  $3,5-4,0 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  um das 1,5fache höher. In 100m Tiefe entsprachen sich die Konzentrationen mit  $1,0-1,5 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ . Diese Tendenzen - niedrigere Zellzahlen östlich und höhere Zellzahlen westlich der Temperaturfront - ergaben sich auch für Population I und II. Die Oberflächenkonzentration von Population I lag im östlichen Abschnitt zwischen  $1,2$  und  $1,7 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  und im westlichen Abschnitt zwischen  $3,3$  und  $4,1 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ . Somit war diese Population dort etwa gleich stark vertreten wie *Synechococcus sp.* Die Abundanzen von Population II lagen östlich der Temperaturfront bei weniger als  $0,1 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  und westlich davon bei  $0,3-0,8 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ . In 200m Tiefe dominierte *Synechococcus sp.* mit  $0,3-0,8 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  gegenüber dem eukaryotischen Pico- und Nanophytoplankton ( $0,1-0,7 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ ).

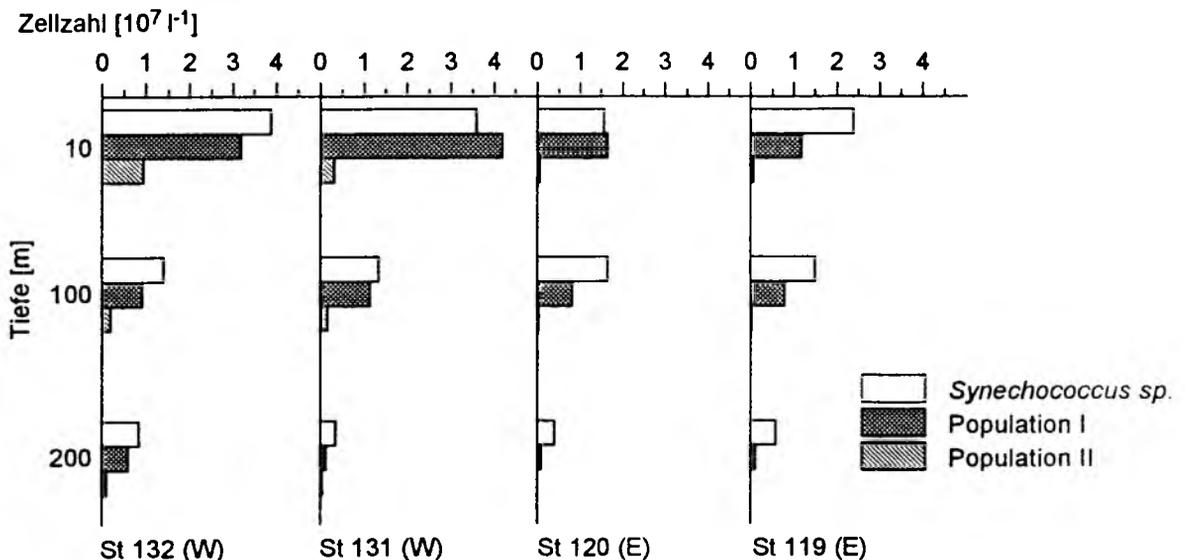


Abb. 3.3: Verteilung autotrophen Pico- und Nanoplanktons in den oberen 200m der Wassersäule auf dem Ost-West-Schnitt (Vorstudie) während der M21/2 Expedition. Exemplarische Darstellung von jeweils zwei Profilen östlich (St 119, 120) und westlich (St 131, 132) der Temperaturfront.

### 3.1.2 Struktur des Epipelagials während der M21/2-Driftstudie

Die vom 19.04.-02.05.1992 durchgeführte Driftstudie wurde aufgrund eines Sturms für drei Tage (23.04.-26.04.1992) unterbrochen, wobei der Drifter im Wasser verblieb, die Probennahme jedoch eingestellt werden mußte. Da sich der Drifter nach dem Sturm in einem anderen Wasserkörper als

vor dem Sturm befand (s. 4.1.1), werden die vor und nach dem Sturm durchgeführten Abschnitte der Driftstudie im Folgenden als Phase I und Phase II bezeichnet.

Wie anhand der Temperaturverteilung (Abb. 3.4a) und an der Verteilung der *in vivo* Fluoreszenz (Abb. 3.4b) zu erkennen ist, unterlag die Tiefe der durchmischten Deckschicht während Phase I (St 149-162) täglichen Schwankungen zwischen 50m und 105m Tiefe. Während dieser Phase war die vertikale Verteilung der *in vivo* Fluoreszenz durch eine geringe Streuung der gemessenen Signale gekennzeichnet. Zu Beginn von Phase II (St 167) war die Temperatur innerhalb der oberen 180m der Wassersäule homogen verteilt. Die *in vivo* Fluoreszenz war bis in 100m Tiefe homogen verteilt und wies eine gegenüber Phase I erhöhte Streuung der gemessenen Signale auf. Am dritten Tag nach einsetzender Wetterberuhigung (St 176) etablierte sich aufgrund des nachlassenden Windschubs und der atmosphärischen Erwärmung erneut eine schwach ausgeprägte Thermokline in ca. 60m Tiefe, was auch an der erhöhten *in vivo* Fluoreszenz oberhalb dieser Tiefe deutlich wird. Dieser Prozeß setzte sich bis zum letzten Tag von Phase II fort und führte in zunehmendem Maße zur Verflachung der Deckschicht bis auf 30m Tiefe (St 187, 192). Die *in vivo* Fluoreszenz nahm während dieser Entwicklung innerhalb der Deckschicht stetig zu. Die Temperatur innerhalb der Deckschicht betrug während Phase I 13,4°C. Während Phase II lag sie mit 12,2°C deutlich tiefer und stieg nur langsam auf 12,4°C an.

Abbildung 3.5 zeigt die vertikale Nährsalzverteilung für Phase I (St 149, 158) und Phase II (St 170, 187, 192). Generell war die Vertikalverteilung aller Nährsalze durch eine Sprungschicht gekennzeichnet, die je nach Station in 80-110m Tiefe lag. Die Silikatkonzentration lag während Phase I in den oberen 50m der Wassersäule zwischen 1,0 und 1,5µM. Nach dem Sturm (Phase II) betrug die entsprechenden Werte zunächst 1,6µM, um dann im Verlauf der nächsten Tage auf 0,2µM abzunehmen. Die Nitratkonzentration lag während Phase I oberhalb der Nährsalzprungschicht bei ca. 3,6µM. Zu Beginn von Phase II lagen die Werte mit 5,8-6,0µM innerhalb der oberen 125m der Wassersäule deutlich höher. Danach sank die Nitratkonzentration bis zum Ende dieser Phase in den oberen 50m der Wassersäule auf 4,3µM ab. Das molekulare Verhältnis von Nitrat zu Silikat (NO<sub>3</sub>:Si-Verhältnis) blieb während Phase I mit ca. 3,3 konstant. Im Gegensatz dazu stieg dieses Verhältnis während Phase II von 4,5 auf 12,5 an. Die Phosphatkonzentrationen betrug während Phase I 0,2-0,25µM in der oberen 50-100m der Wassersäule; zu Beginn von Phase II wurden wie bei den übrigen Nährsalzen mit 0,35µM höhere Werte gemessen, die dann bis zum Ende der Studie auf ca. 0,25µM abnahmen.

Die Tiefe der euphotischen Zone ( $\geq 1\%$  Lichttiefe) betrug 37-47m. Damit lag die euphotische Zone generell innerhalb der durchmischten Deckschicht.

Die Chl *a* Konzentration (Abb. 3.6) betrug während Phase I (St 149, 158) in den oberen 50m der Wassersäule 0,6µg·l<sup>-1</sup> (Ausnahme: St 148; 1,0µg·l<sup>-1</sup>, nicht dargestellt). Unterhalb von 100-120m Tiefe sank die Konzentration auf weniger als 0,2µg·l<sup>-1</sup>. Zu Beginn von Phase II ergab sich eine homogene Verteilung in den oberen 150m der Wassersäule, was den Durchmischungseffekt der Sturmeinwirkung deutlich erkennen läßt. Die Konzentration war dabei mit 0,8-0,9µg·l<sup>-1</sup> auffällig hoch im

Vergleich zu den entsprechenden Werten in Phase I. Bis zum Ende von Phase II stiegen die Oberflächenkonzentrationen auf  $1,6\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  an. Am letzten Tag der Studie (St 192) war die Vertikalverteilung der Chl a Konzentration im Gegensatz zu den vorherigen Profilen durch ein schwach ausgeprägtes Tiefenmaximum ( $1,75\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ ) in 50m Tiefe charakterisiert.

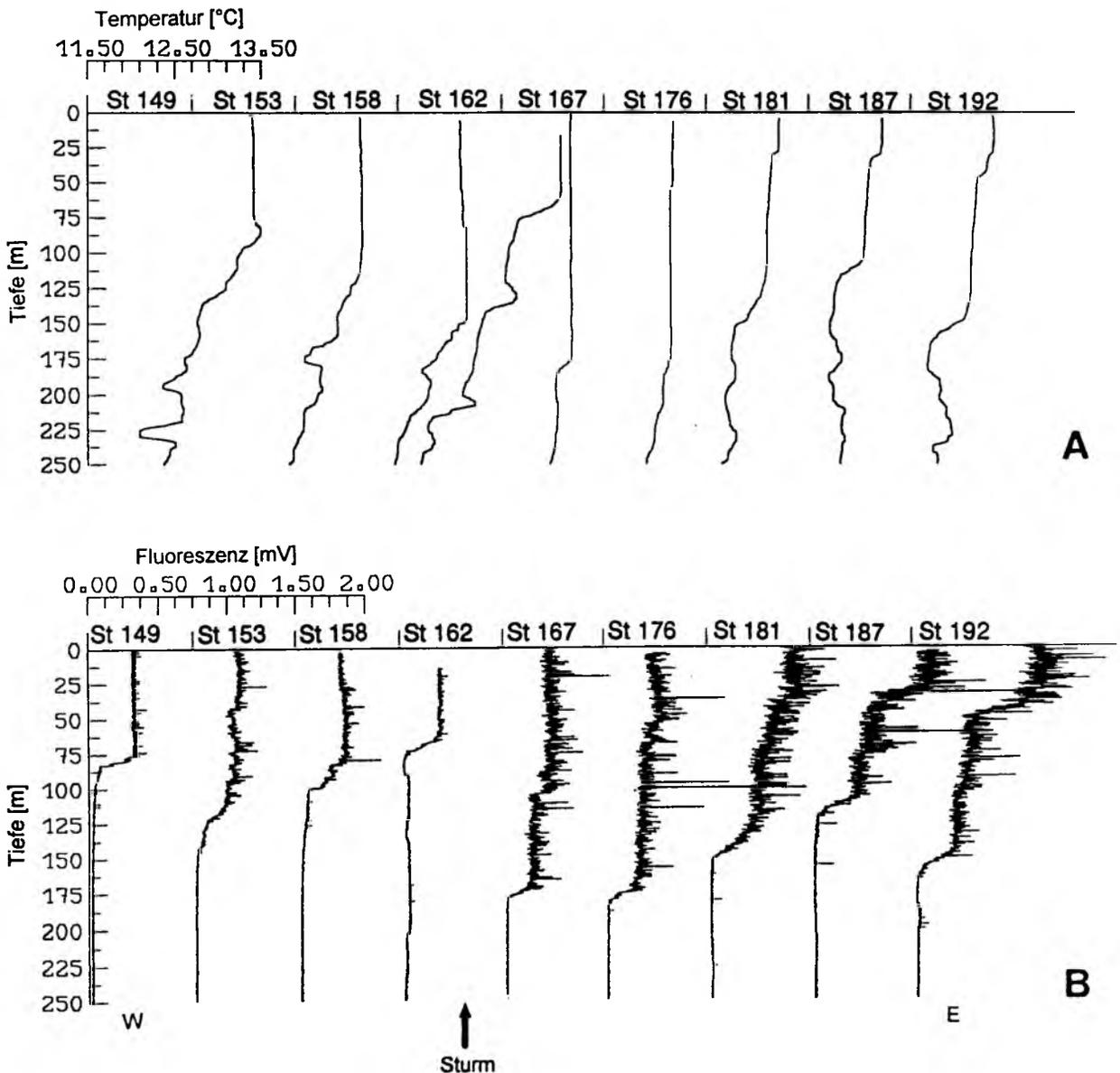


Abb. 3.4: a) Temperaturverteilung und b) Verteilung der *in situ* Fluoreszenz in den oberen 250m der Wassersäule während der Driftstudie der M21/2 Expedition.

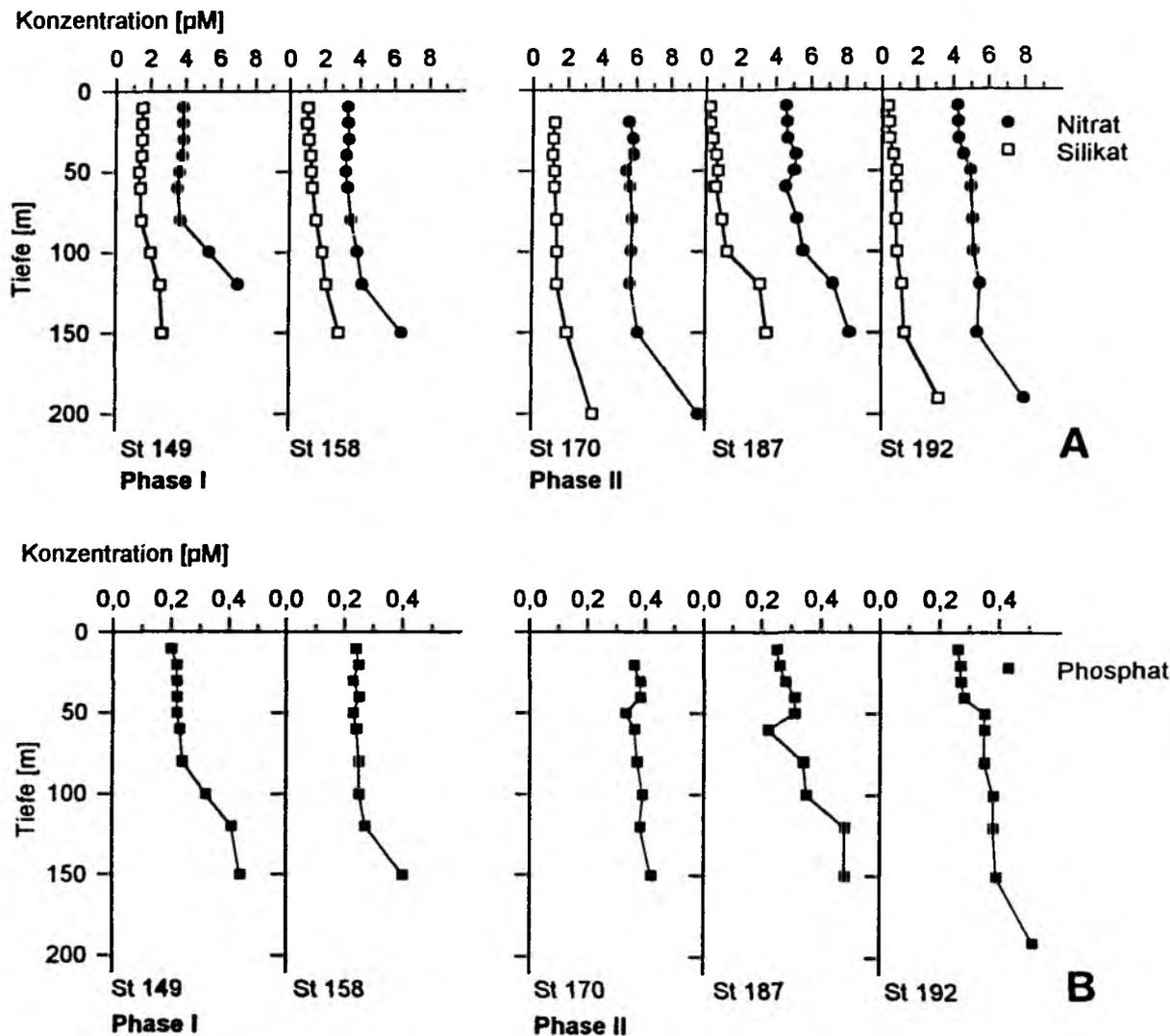


Abb. 3.5: Verteilung der Nährsalze a) Silikat und Nitrat und b) Phosphat in den oberen 200m der Wassersäule während der Driftstudie der M21/2 Expedition. Exemplarische Darstellung von ausgewählten Profilen während Phase I (St 149, 158) und Phase II (St 170, 187, 192).

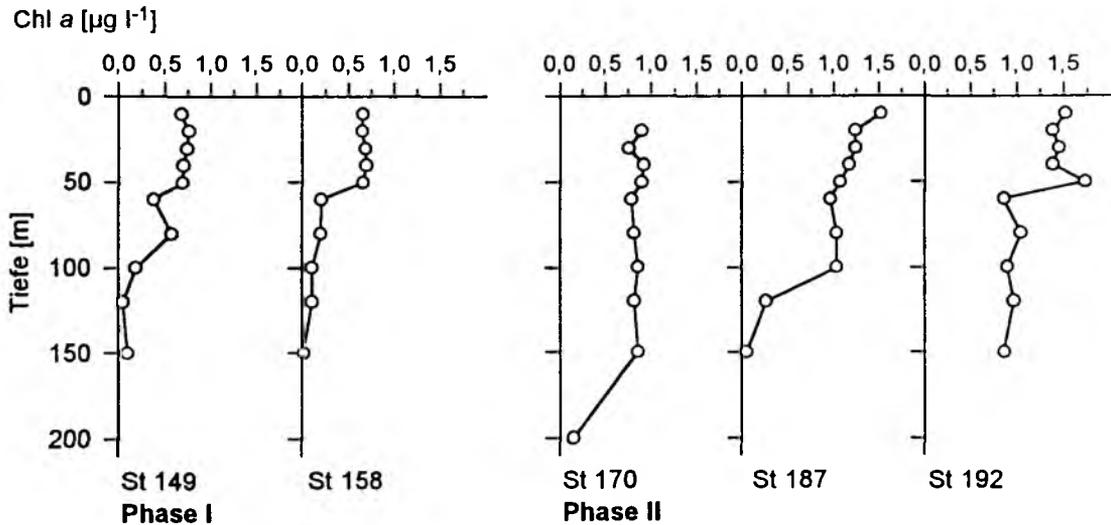


Abb. 3.6: Verteilung der Chl a Konzentration in den oberen 200m der Wassersäule während der M21/2-Driftstudie. Exemplarische Darstellung von ausgewählten Profilen während Phase I (St 149, 158) und Phase II (St 170, 187, 192).

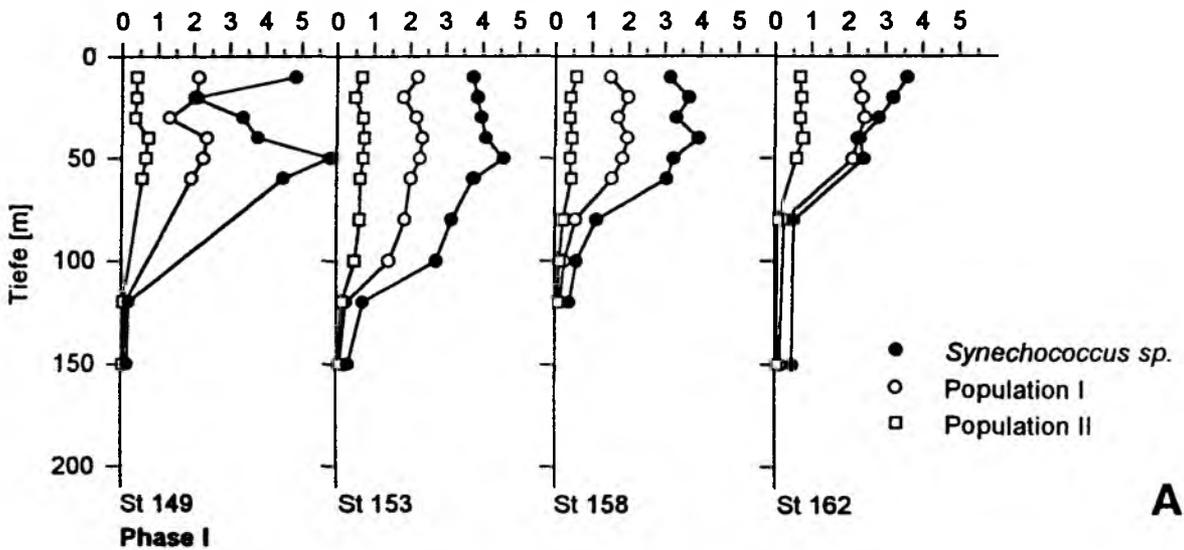
### 3.1.2.1 Autotrophes Pico- und Nanoplankton

Während der Driftstudie wurden die bereits für die Vorstudie beschriebenen Organismengruppen innerhalb des autotrophen Pico- und Nanoplanktons (s. 3.1.1.1) zytometrisch erfaßt (Abb. 3.7a, b). Die Oberflächenabundanzen von *Synechococcus sp.* lagen während Phase I (St 149-162) bei  $3,0\text{-}5,0 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ . Auf zwei der vier Stationen lag das eigentliche Abundanzmaximum mit  $4,2\text{-}5,8 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  in 50m Tiefe. Im Verlauf von Phase I nahm die Abundanz in diesem Tiefenbereich stetig ab, so daß die Verteilung von *Synechococcus sp.* am letzten Tag dieser Phase ein Oberflächenmaximum aufwies. In 150m Tiefe betrug die entsprechenden Werte  $0,5 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ . Zu Beginn von Phase II (St 167, 170) lagen die Abundanzen von *Synechococcus sp.* in den oberen 100-150m der Wassersäule aufgrund der tiefen Durchmischung durchgehend bei ca.  $2,0 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ . Im weiteren Verlauf von Phase II (St 181, 187) spiegelte sich die beruhigte Wetterlage und die damit verbundene Verflachung der Deckschicht zunächst nicht in der Verteilung von *Synechococcus sp.* wieder, wobei die Oberflächenabundanzen zwischen  $1,2$  und  $2,0 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  schwankten. Am letzten Tag der Studie (St 192) stiegen die Abundanzen innerhalb der oberen 30m der Wassersäule auf  $2,8 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  an, erreichten damit allerdings nicht die Werte aus Phase I. In 40m Tiefe war ein ausgeprägtes Maximum von  $4,0 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  auffällig, welches 10m oberhalb des Maximums der Chl a Verteilung lag.

Die Verteilung der zum autotrophen, eukaryotischen Pico- und Nanoplankton gehörenden Populationen I und II zeigte ähnliche Tendenzen. Während Phase I lagen beide Populationen in höheren

Konzentrationen vor als während Phase II. Population I entwickelte vor dem Sturm Oberflächenkonzentrationen von  $1,5-2,2 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$ . Population II wies mit  $0,5-1,0 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  niedrigere Konzentrationen an der Oberfläche auf. Zu Beginn von Phase II waren beide Populationen wie auch *Synechococcus sp.* innerhalb der oberen 150-200m der Wassersäule gleichmäßig verteilt. Die Konzentrationen waren mit  $0,2-0,5 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  für Population I und  $0,7-0,8 \cdot 10^6$  Zellen  $l^{-1}$  für Population II um das 4,5- bis 10fache niedriger als während Phase I. Im Zuge der folgenden Deckschichtbildung entwickelte Population I in den oberen 30m der Wassersäule Abundanzen von  $1,1 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$ , wohingegen die entsprechenden Werte für Population II nicht über  $0,2 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  anstiegen. Unterhalb von 30m Tiefe waren die Konzentrationen beider Populationen sehr niedrig ( $< 0,1 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$ ).

Zellzahl [ $10^7 l^{-1}$ ]



Zellzahl [ $10^7 l^{-1}$ ]

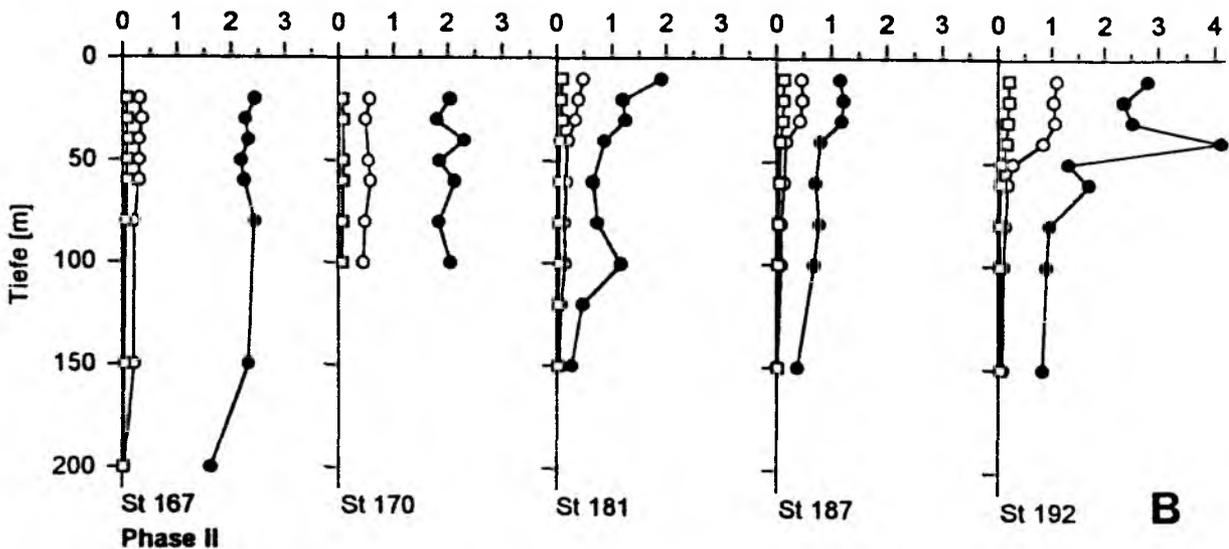


Abb. 3.7: Verteilung autotrophen Pico- und Nanoplanktons in den oberen 200m der Wassersäule während der Driftstudie der M21/2 Expedition. a) Phase I, b) Phase II.

Die Ergebnisse zytometrischer Untersuchungen von Proben aus größeren Tiefen (bis 4500m Tiefe) sind in Abbildung 3.8a, b dargestellt. Dabei ist auffällig, daß zwischen 500-4500m Tiefe relativ hohe Konzentrationen orange fluoreszierender Zellen ( $2,0-8,0 \cdot 10^6$  Zellen  $l^{-1}$ ) gemessen wurden. Auf allen tief beprobten Stationen war sogar noch ein leichter Anstieg dieser Zellen in Tiefen zwischen 2000 und 3000m Tiefe zu beobachten. Auffällig war auch die auf Station 151 unterhalb von 500m Tiefe stark ansteigende relative zelluläre Orange- und Rotfluoreszenz dieser Zellen (Abb. 3.8b). Auf Station 167 traf dies allerdings nicht zu. Diese Fluoreszenzsignale entsprachen denen von *Synechococcus sp.* in den oberen 150m der Wassersäule. Die mikroskopische Untersuchung von Proben aus 1000m und 2500m Tiefe auf Station 151 ergab schwach gelblich fluoreszierende Zellen, die aufgrund ihrer Größe und Form den coccalen Cyanobakterien zugeordnet wurden und nachstehend ebenfalls als *Synechococcus sp.* bezeichnet werden.

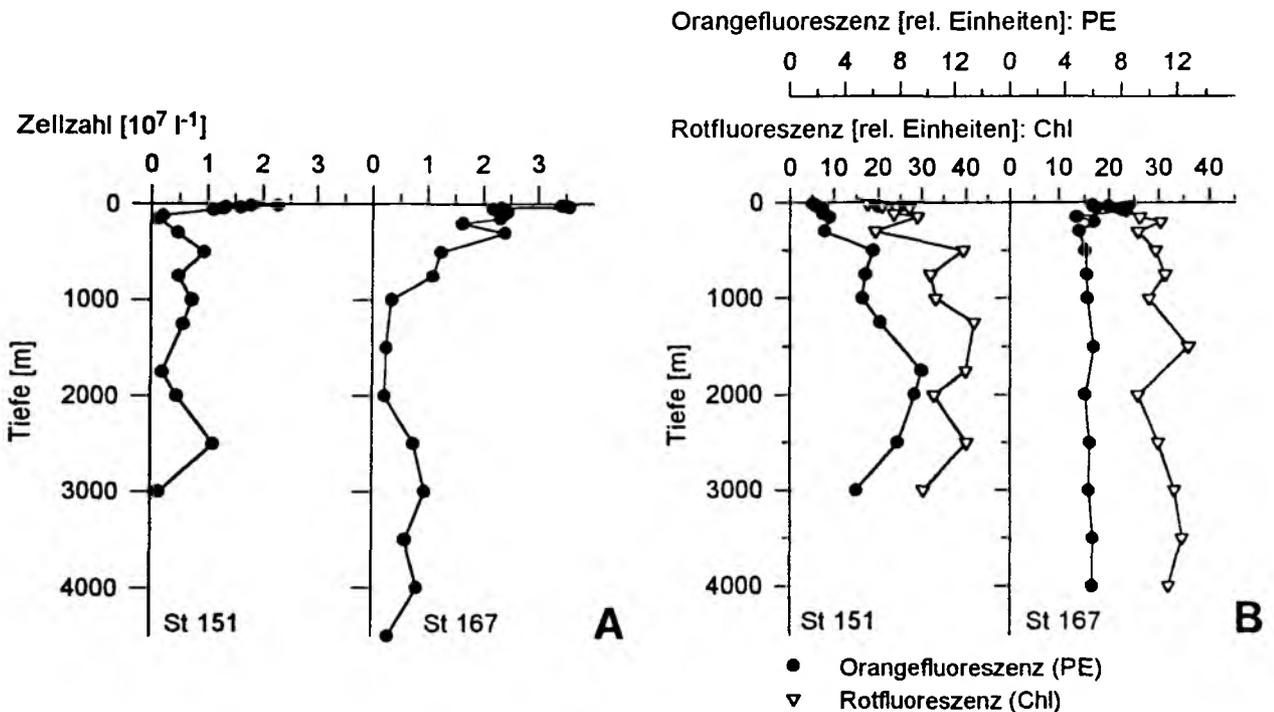


Abb. 3.8: a) Vertikalverteilung coccaler Cyanobakterien und b) Verteilung der zellulären, durch Chlorophyll verursachten Rotfluoreszenz bzw. der durch Phycoerythrin verursachten Orange-fluoreszenz coccaler Cyanobakterien in größeren Tiefen auf ausgewählten Stationen während der M21/2 Expedition.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die Verteilung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons im Untersuchungsgebiet der M21/2 Expedition sowohl auf dem Ost-West-Schnitt der Vorstudie als auch während der Driftstudie durch eine starke Variabilität hinsichtlich der ermittelten Konzentrationen gekennzeichnet war. Dabei wurden im westlichen Bereich des Schnitts und in Phase I der Driftstudie um 1,5- bis 3fach höhere Abundanzen als im östlichen Bereich des Schnitts

und während Phase II der Driftstudie vorgefunden. Die zeitliche Entwicklung während der Driftstudie ergab eine leichte Abnahme der Abundanz von *Synechococcus sp.* für Phase I bei relativ konstanten Konzentrationen der Nährsalze und des Chlorophylls. Während Phase II stieg die Abundanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons nach Wetterberuhigung stetig an, wobei *Synechococcus sp.* am letzten Tag der Studie ein Abundanzmaximum in 40m Tiefe entwickelte. Während dieser Phase wurde innerhalb der euphotischen Zone ebenfalls eine kontinuierliche Zunahme der  $Chi a$  Konzentration sowie eine Abnahme der Silikatkonzentration beobachtet.

### 3.2 Südpolarmeer (ANT X/6 Expedition)

#### 3.2.1 Struktur des Epipelagials

Auf den während der ANT X/6 Expedition entlang des 6. Meridians abgefahrenen Schnitten wurden zwischen 47° und 60°S mehrere **Fronten und Wassermassen** (Abb. 3.9) überquert, wie anhand der **Dichteverteilung** in den oberen 200m der Wassersäule erkennbar ist (Abb. 3.10a, b). Die Polarfrontzone (PFZ) breitete sich nördlich von 50°30'S aus und war während der ANT X/6 Expedition durch höchste Temperaturen ( $T = 1,5-3,5^{\circ}\text{C}$ ; C. VETH, pers. Mitteilung, Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, NL) und niedrigste Dichten ( $\sigma_{\theta} < 27,2\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) in den oberen 200m der Wassersäule gekennzeichnet. Die nördliche Begrenzung der PFZ, die subantarktische Front, lag während der gesamten Studie außerhalb des Untersuchungsgebietes. Die Polarfront (PF) selber war durch einen auf Schnitt 11 genau definierten Jet auf 49°S markiert (C. VETH, pers. Mitteilung, Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, NL). Südlich von 50°30'S grenzte die PFZ an den antarktischen Zirkumpolarstrom (AZS), welcher sich in südlicher Richtung bis 54°30'S ausbreitete und durch Temperaturen von 0-1,5°C und eine Dichte von ca.  $27,3\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$  bestimmt war. Zwischen 54°30' und 58°30'S schloß sich mit kälterem und dichterem Weddell-Wasser ( $T < 1,5^{\circ}\text{C}$ ,  $\sigma_{\theta} > 27,6\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ ) die Grenze zwischen AZS und dem Weddell-Wirbel an (AZS-Weddell Wirbel-Grenze = AWG).

Die zurückweichende **Packeiszone (PEZ)** lag während Schnitt 2 zwischen 54°30' und 56°S. Auf den Schnitten 3 und 5 lag sie südlich von 55°30'S und wich bis auf 57°30'S auf Schnitt 6 zurück. Auf Schnitt 11 ist diese Zone durch einen starken Dichtegradienten auf 58°S zu erkennen.

Die Ausbildung einer ausgeprägten **Deckschicht** in den oberen 100m der Wassersäule durch Wetterberuhigung oder durch die Bildung von Schmelzwasserlinsen war zu keinem Zeitpunkt der Studie zu erkennen (C. VETH, pers. Mitteilung, Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, NL).

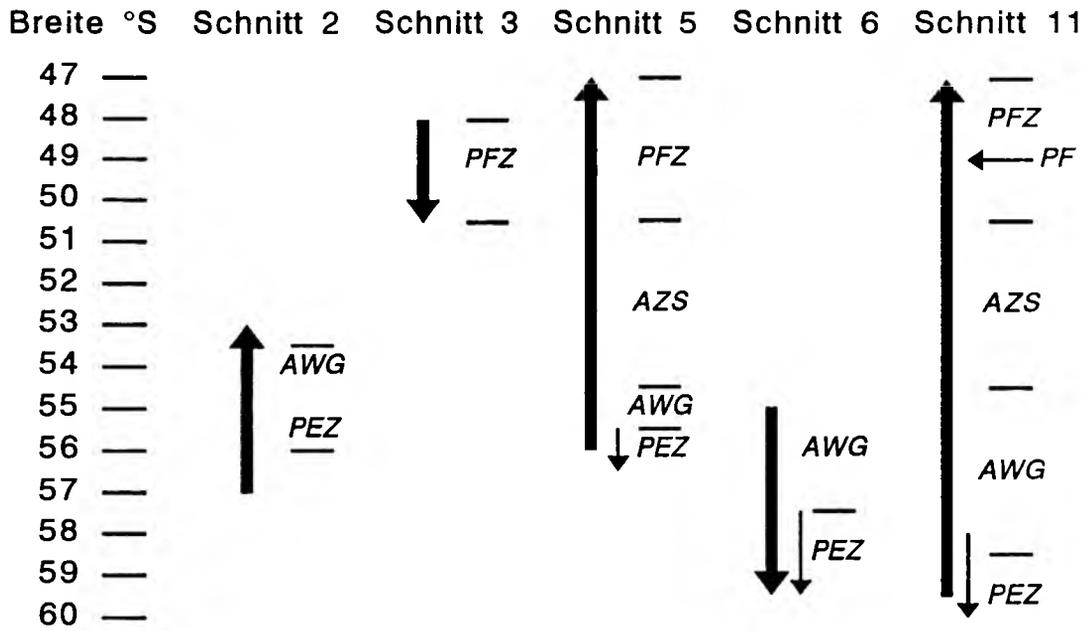


Abb. 3.9: Schematische Darstellung der während der ANT X/6 Expedition beprobten Schnitte und jeweilige Lage der überquerten Fronten bzw. Wassermassen sowie der Packeiszone. AZS = Antarktischer Zirkumpolarstrom, AWG = AZS-Weddell Wirbel-Grenze, PEZ = Packeiszone, PF = Polarfront, PFZ = Polarfrontzone.

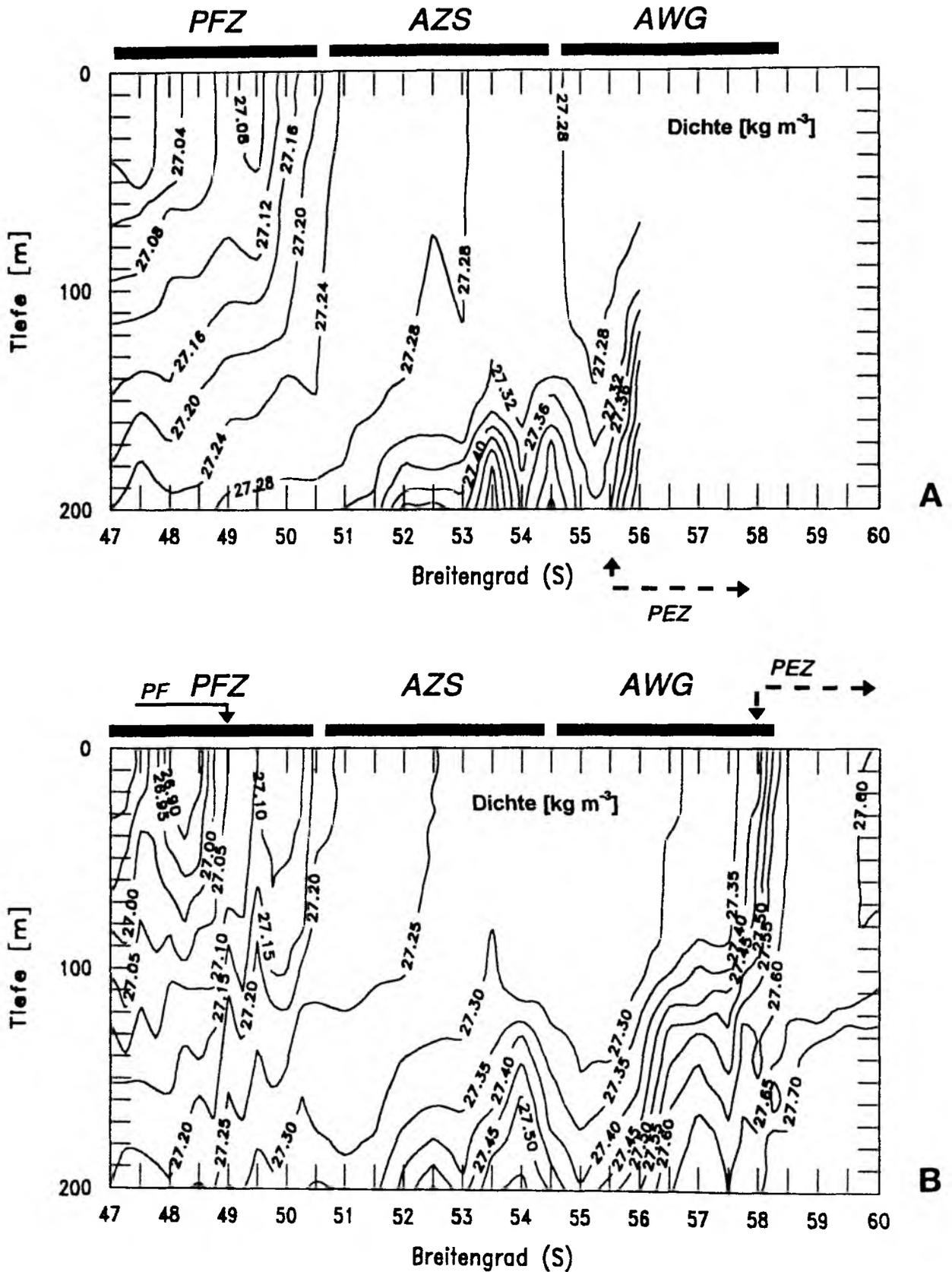


Abb. 3.10: Verteilung der Dichte in den oberen 200m der Wassersäule auf a) Schnitt 5 und b) Schnitt 11 während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9.

### 3.2.1.1 Autotrophes Pico- und Nanoplankton

Die auf einigen Stationen exemplarisch durchgeführten, mikroskopischen Untersuchungen ergaben bis zu fünf verschiedene Populationen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons. Zellen der Fraktion  $< 2\mu\text{m}$  waren sehr uniform, rund oder leicht oval und besaßen einen Chloroplasten und einen Zellkern, der dicht an der Zellwand lag. Eine genaue taxonomische Charakterisierung war nicht möglich. Zellen der Fraktion  $2-5\mu\text{m}$  zählten hauptsächlich zur Gattung *Phaeocystis*. In manchen Proben fanden sich auch Zellen der Gattung *Chaetoceros* innerhalb dieser Fraktion. Die Fraktion  $5-20\mu\text{m}$  bestand aus Cryptophyceen, Zellen der Gattungen *Phaeocystis* und *Chaetoceros*, doch Diatomeen der Gattungen *Fragillariopsis* und *Thalassiosira* dominierten häufig.

In den meisten Proben (vor allem auf den Schnitten 2, 3, 5, und 6) waren die Konzentrationen individueller, rot fluoreszierender Populationen relativ gering und oftmals konnten einzelne Populationen in der zytometrischen Darstellung nicht voneinander getrennt werden. Da eine separate Auswertung somit nicht immer eine ausreichende statistische Absicherung gewährleistete oder z. T. nicht möglich war, wurde für die quantitative Analyse die Konzentration aller Populationen innerhalb einer zytometrischen Messung summiert, was daher in einem einzigen Wert für die Abundanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons resultierte.

Mittels Durchflußzytometrie wurde noch eine weitere Gruppe von orange fluoreszierenden Partikeln detektiert. Aus Gründen, die unter 4.2.3 diskutiert sind, werden diese Partikel nachstehend als unidentifizierte Zellen bezeichnet.

### Schnitte 2/3

Auf den Schnitten 2 und 3 betragen die Konzentrationen autotrophen Pico- und Nanoplanktons in den oberen 100m der Wassersäule  $3,8-8,4 \cdot 10^6$  Zellen  $\text{l}^{-1}$  (nicht dargestellt). Geringste Abundanzen wurden sowohl innerhalb der PFZ ( $48^\circ 30' - 50^\circ 30' \text{S}$ ) als auch auf der südlichsten Position ( $57^\circ 30' \text{S}$ ) ermittelt. Letztere lag unter fast 100%iger Eisbedeckung. Höchste Abundanzen wurden innerhalb der Packeiszone ( $54^\circ 30' - 56^\circ \text{S}$ ) beobachtet, wo die Chl a Konzentration  $0,2\mu\text{g l}^{-1}$  betrug. Höchste Chl a Konzentrationen ( $0,6\mu\text{g l}^{-1}$ ) wurden dagegen innerhalb der PFZ gemessen. Das Chl a Maximum fand also in der Abundanz des autotrophen Pico- und Nanoplanktons keine Entsprechung. Die Konzentrationen der unidentifizierten Zellen in den oberen 100m der Wassersäule waren eine Größenordnung geringer ( $0,4-0,8 \cdot 10^6$  Zellen  $\text{l}^{-1}$ ; nicht dargestellt) als die des autotrophen Pico- und Nanoplanktons.

Die Vertikalverteilung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons (nicht dargestellt) war innerhalb der PFZ durch eine Maximum in 60-80m Tiefe gekennzeichnet, wohingegen entsprechende Maxima innerhalb des AZS und der AWG in 20m Tiefe lagen.

### Schnitte 5/6

Die Ergebnisse der Schnitte 5 und 6 sind für autotrophes Pico- und Nanoplankton kombiniert dargestellt (Abb. 3.11a). Auf den sich überlappenden Positionen dieser Schnitte (55°-56°S) lagen die gleichen Konzentrationen autotrophen Pico- und Nanoplanktons vor. Die Daten nördlich von 56°30'S sind die des Schnitts 5; südlich von 56°S schließen sich die Daten des Schnitts 6 an.

Im Vergleich zu den Ergebnissen der Schnitte 2 und 3 wurden auf den Schnitten 5 und 6 mit  $6,0\text{-}9,0\cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  geringfügig höhere Konzentrationen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in den oberen 100m der Wassersäule ermittelt. Die höchste Konzentration wurde auf der nördlichsten Position (47°S) innerhalb der PFZ gemessen. Dieser Wert fiel mit einer Chl a Konzentration von  $1\mu\text{g}\cdot$ l $^{-1}$  zusammen (Abb. 3.11b). Die höchste auf diesem Schnitt gemessene Chl a Konzentration ( $> 1,8\mu\text{g}\cdot$ l $^{-1}$ ) auf 49°S entsprach allerdings nur einer Konzentration des autotrophen Pico- und Nanoplanktons von  $6,2\cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ , d. h. die Position höchster Chl a Konzentration fiel wiederum (wie auf den Schnitten 2 und 3) nicht mit der Position des Abundanzmaximums autotrophen Pico- und Nanoplanktons zusammen. In den Bereichen höchster Chl a Akkumulation lieferte die dem autotrophen Pico- und Nanoplankton entsprechende Fraktion  $< 20\mu\text{m}$  40% des Gesamtchlorophylls (Abb. 3.12). Im südlich angrenzenden AZS (50°30'-54°30'S) wiesen die Abundanzen bis in 100m Tiefe nur geringfügige Schwankungen auf ( $6,0\text{-}7,5\cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ ). Die Chl a Konzentration lag hier zwischen 0,2 und  $0,4\mu\text{g}\cdot$ l $^{-1}$ . Der Anteil der Fraktion  $< 20\mu\text{m}$  am Gesamtchlorophyll betrug fast ausschließlich über 80%. Niedrigste Abundanzen ( $< 4,0\cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ ) wurden wie bei Schnitt 3 auf der südlichsten Station (59°30'S) unter Eisbedeckung ermittelt.

Innerhalb der PFZ existierte eine positiv korrelierte Beziehung zwischen der Abundanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons und der Chl a Konzentration der Größenfraktion  $< 20\mu\text{m}$  (Abb. 3.13a,  $r = 0,8440$ ,  $p = < 0,001$ ,  $n = 12$ ; Pearson's  $r$ ). Für den AZS war eine solche Beziehung nicht erkennbar. Der Anteil der Fraktion  $< 20\mu\text{m}$  am Gesamtchlorophyll korrelierte nicht mit der Konzentration des Gesamtchlorophylls in den Proben (Abb. 3.13b). Statt dessen nahm in der PFZ der prozentuale Anteil der Fraktion  $< 20\mu\text{m}$  am Gesamtchlorophyll mit ansteigender Chl a Konzentration ab. Für den AZS war diese Tendenz wiederum nicht ersichtlich.

Hinsichtlich der unidentifizierten Zellen (Abb. 3.14) wurden mit über  $2,5\cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  höchste Konzentrationen unterhalb von 100m Tiefe im AZS und zwischen 20-60m Tiefe im AWG gemessen. Geringste Abundanzen wurden innerhalb der PFZ ( $0,5\text{-}1,0\cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ ) ermittelt.

Die Vertikalverteilung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons (Abb. 3.15) war auf allen Stationen durch maximale Konzentrationen in 40-80m Tiefe gekennzeichnet. Abgesehen von den tieferen Maxima innerhalb des AZS (z. B. St 897) folgte die Vertikalverteilung unidentifizierter Zellen diesem Muster auf den meisten Stationen.

Für diese Schnitte wurden auf den meisten Stationen die quantitativen Anteile der Größenklassen  $< 2\mu\text{m}$ ,  $2\text{-}5\mu\text{m}$  und  $5\text{-}20\mu\text{m}$  am gesamten autotrophen Pico- und Nanoplankton mikroskopisch bestimmt. Abbildung 3.16 stellt die prozentualen Anteile dar. Es zeigte sich dabei, daß der Anteil der

< 2µm Zellen in seiner Bedeutung von Norden nach Süden zunahm. In der PFZ (St 907, 903) betrug ihr Anteil am gesamten autotrophen Pico- und Nanoplankton 31-40%, wohingegen ihr Anteil im AZS (St 897-909) und im Bereich der AWG (St 909) 73-78% betrug. Im Bereich der PEZ (St 915, 918) nahm dieser Anteil mit 55-65% leicht ab. Den geringsten Anteilen des Picoplanktons auf 47°S standen die höchsten Anteile der Größenklasse 2-5µm gegenüber (46-55%). Es zeigte sich also vor allem innerhalb der PFZ und des AZS eine Verschiebung innerhalb des Größenspektrums des Pico- und Nanoplanktons zugunsten größerer Zellen in nördlicher Richtung. Eine Ausnahme stellen die Daten der südlichsten Station (St 919, 59°30'S) dieses Schnittes dar. Hier betrug der Anteil des Picoplanktons am gesamten autotrophen Pico- und Nanoplankton nur 25-34%. Die Station lag unter einer Eisdecke.

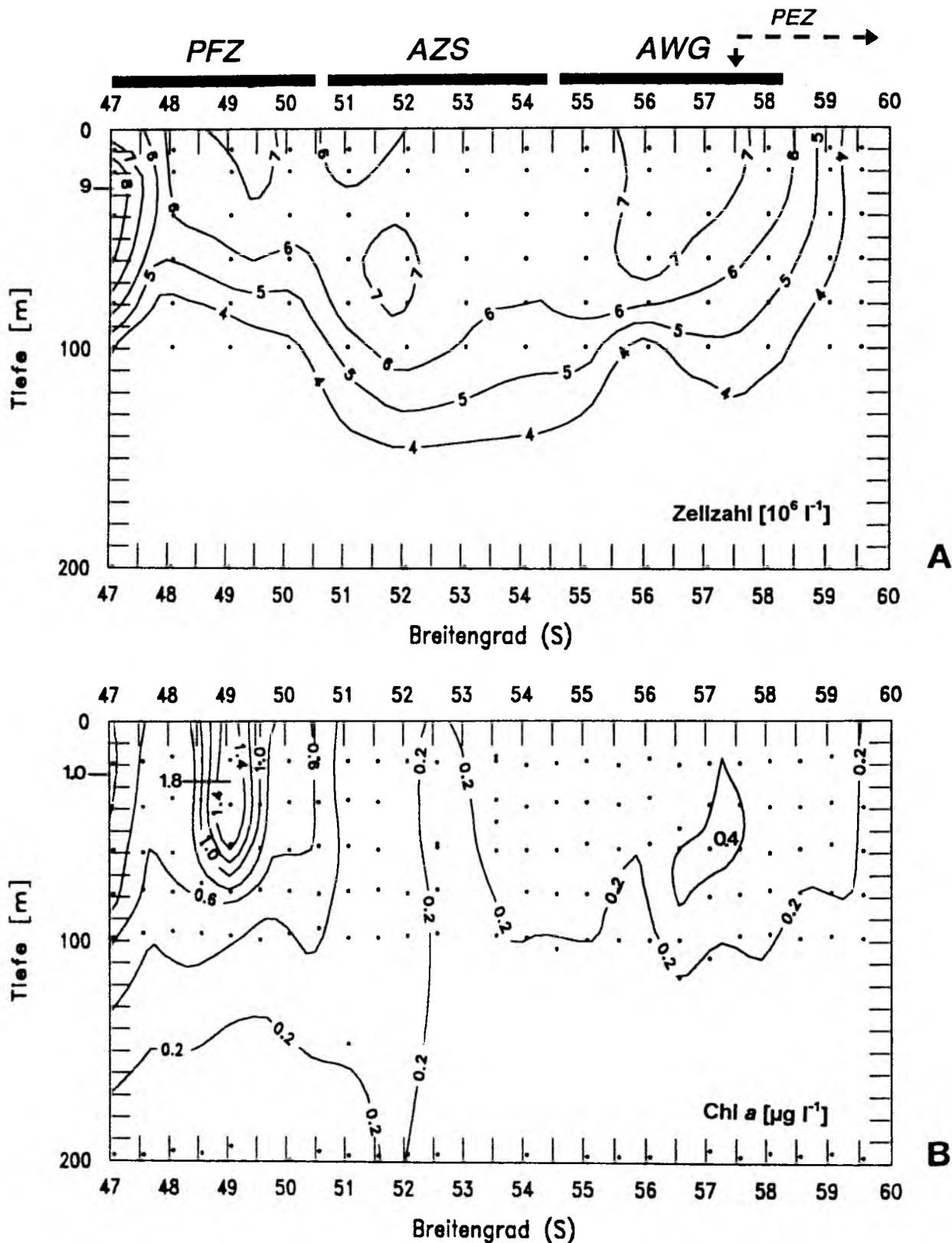


Abb. 3.11: Verteilung a) des autotrophen Pico- und Nanoplanktons und b) der Chl a Konzentration in den oberen 200m der Wassersäule auf den Schnitten 5 und 6 während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9. Die Lage der PEZ ist die zur Zeit von Schnitt 6.

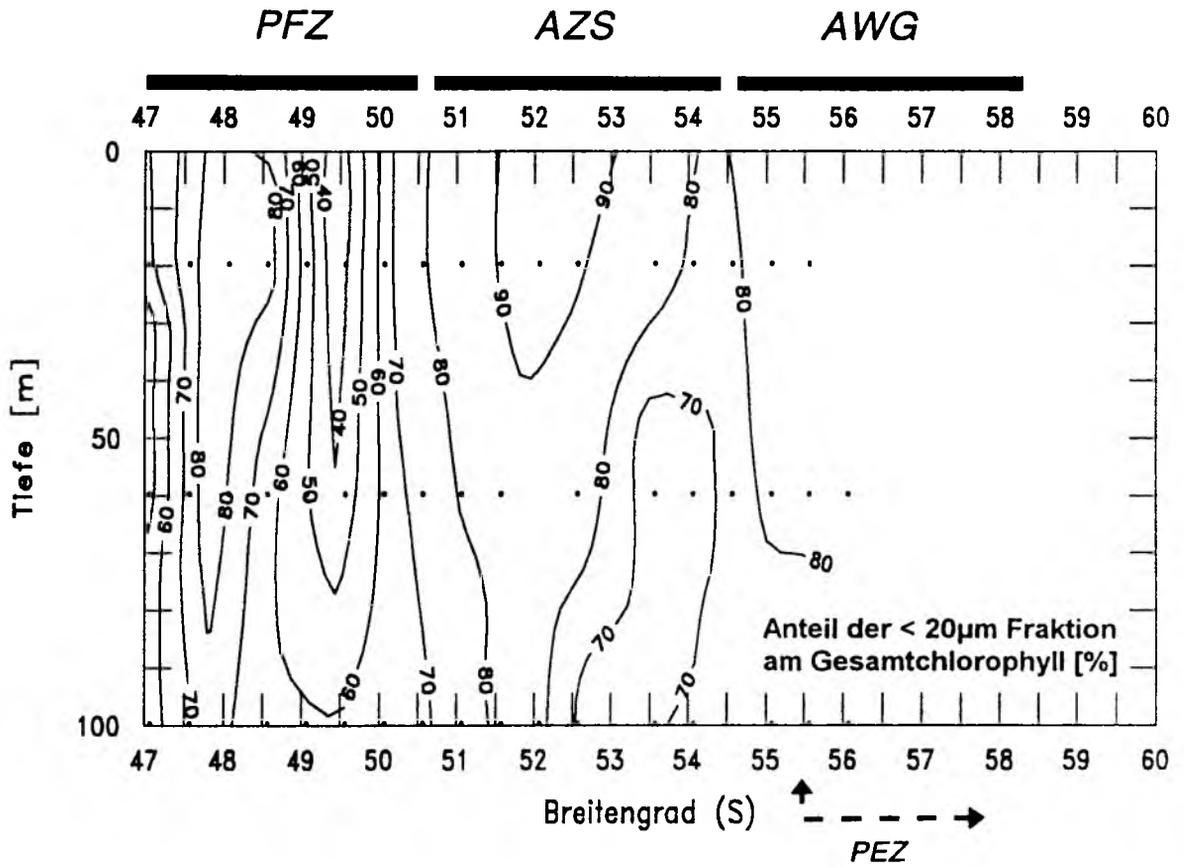


Abb. 3.12: Verteilung des prozentualen Anteils der Zellen < 20µm am Gesamtchlorophyll in den oberen 100m der Wassersäule auf Schnitt 5 während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9.

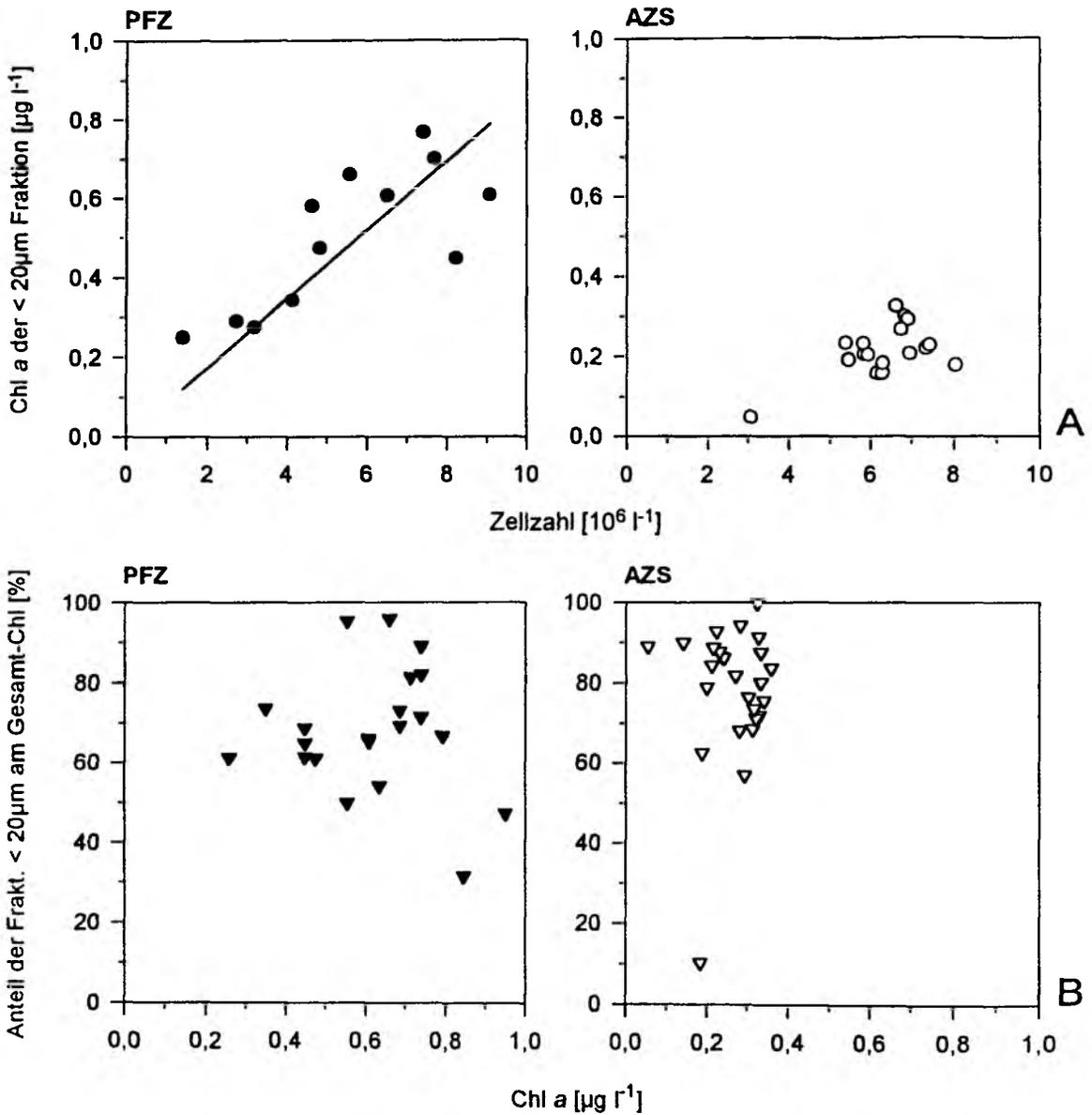


Abb. 3.13: Korrelation zwischen a) der Abundanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons und der Chl a Konzentration der Größenfraktion <math>< 20\mu\text{m}</math> ( $r = 0,8440$ ,  $p = < 0,001$ ,  $n = 12$ ; Pearson's  $r$ ) und b) der Konzentration des Gesamtchlorophylls und des prozentualen Anteils der Fraktion <math>< 20\mu\text{m}</math> am selben während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9.

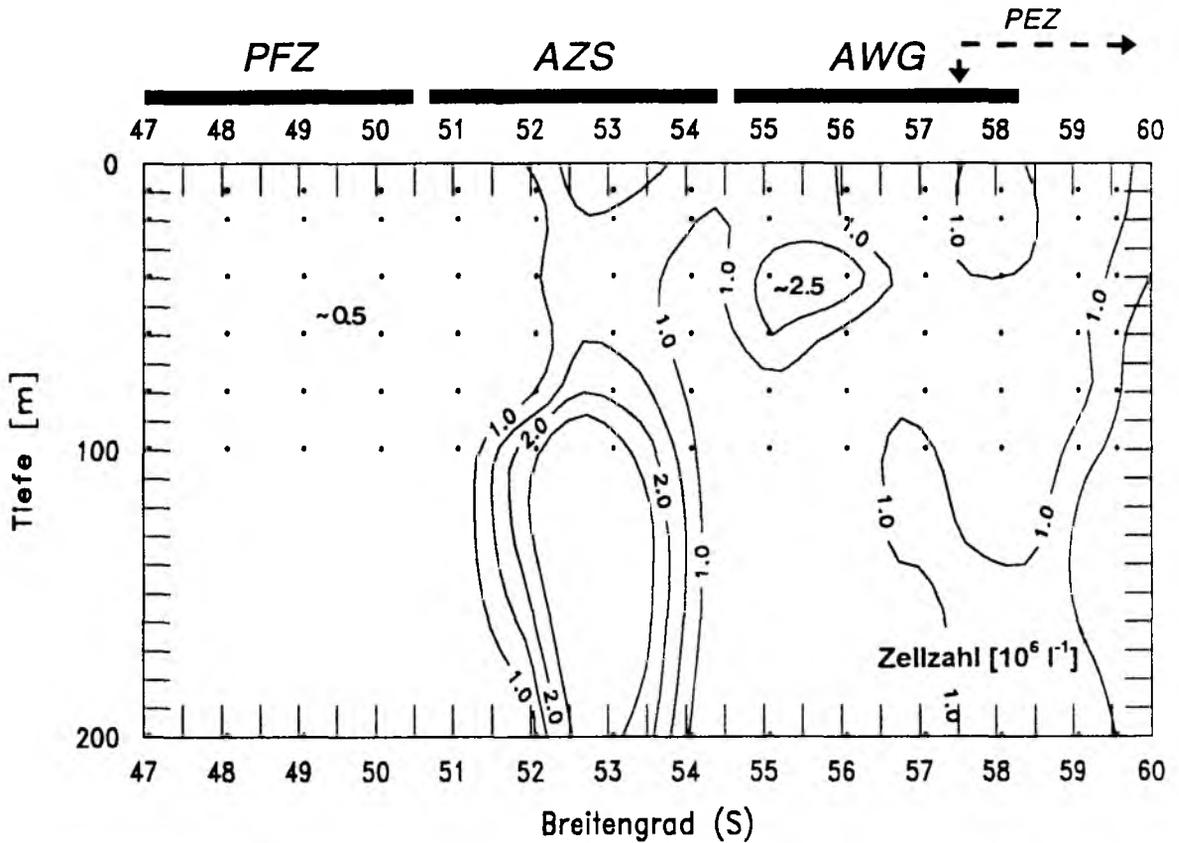


Abb. 3.14: Verteilung der unidentifizierten Zellen in den oberen 200m der Wassersäule auf den Schnitten 5 und 6 während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9. Die Lage der PEZ ist die zur Zeit von Schnitt 6.

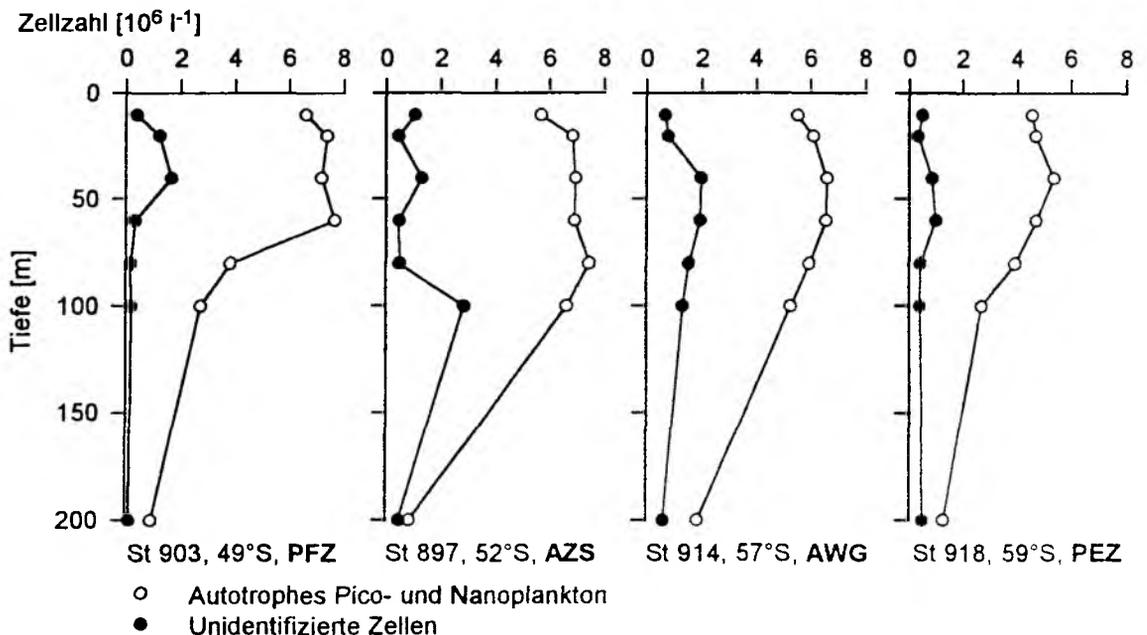
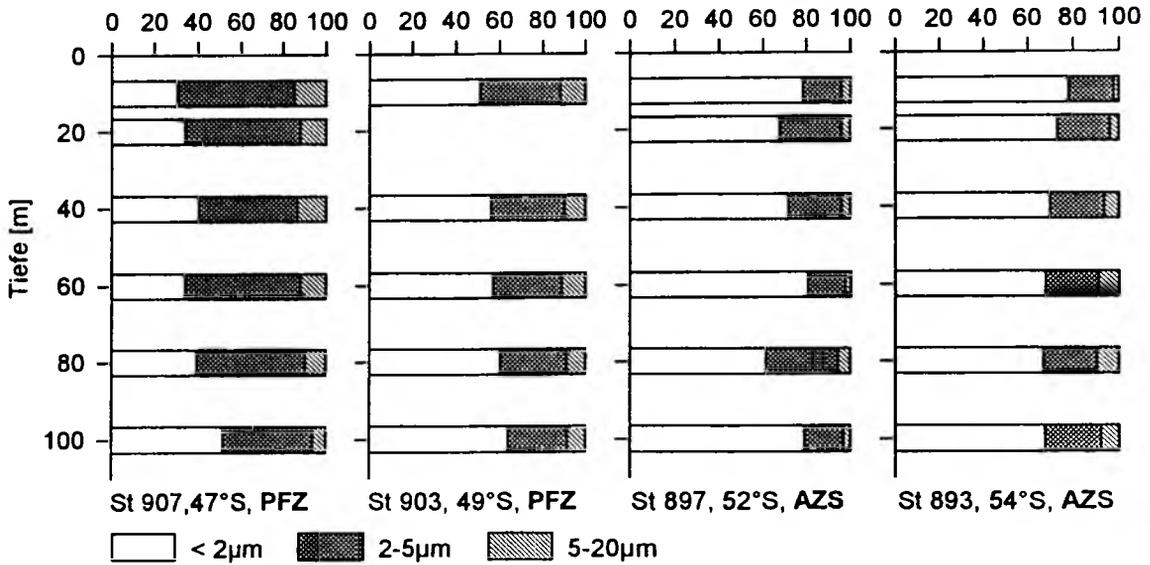


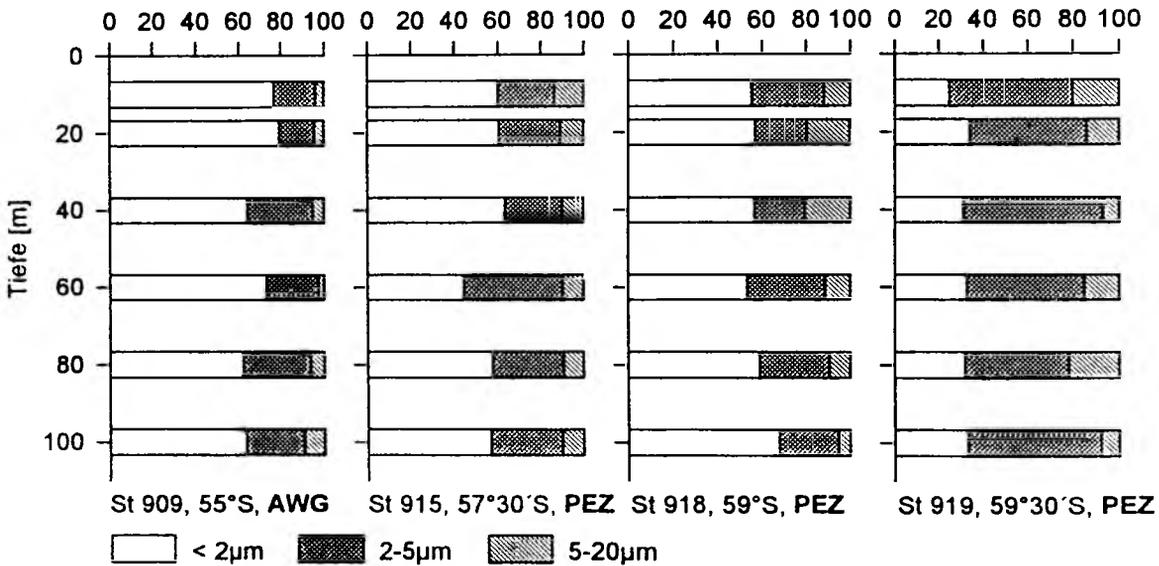
Abb. 3.15: Vertikalverteilung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons und der unidentifizierten Zellen in den oberen 200m der Wassersäule auf ausgewählten Stationen der Schnitte 5 und 6 während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9.

Anteil der Fraktionen an der Gesamtzellzahl [%]



A

Anteil der Fraktionen an der Gesamtzellzahl [%]



B

Abb. 3.16: Prozentuale Anteile der Größenklassen <math>< 2\mu\text{m}</math>, <math>2-5\mu\text{m}</math> und <math>5-20\mu\text{m}</math> an der Gesamtzellzahl des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in den oberen 100m der Wassersäule auf ausgewählten Stationen von a) Schnitt 5 und b) Schnitt 6 während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9.

### Schnitt 11

Verglichen mit allen bisher beschriebenen Daten deuten die Ergebnisse des Schnittes 11 eine saisonal bedingte (zeitliche) Entwicklung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons an (Abb. 3.17a). Innerhalb der PFZ und im AZS ergaben sich vor allem an der Oberfläche sehr viel höhere

Konzentrationen als in der Zeit zuvor. Mit über  $20,0 \cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  in 20m Tiefe wurden auf 47°44'S (PFZ) die höchsten Abundanzen der gesamten Studie gemessen. Die Chl a Konzentration auf dieser Position betrug  $1,8 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$  (Abb. 3.17b). Ansonsten betragen die Konzentrationen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons innerhalb der PFZ  $2,0$ - $12,0 \cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ . Entsprechende Chl a Konzentrationen lagen bei  $0,8$ - $2,4 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ , doch fielen - wie auf den bereits beschriebenen Schnitten - die höchsten Werte (z. B.  $2,4 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$  auf 48°30'S) nicht mit höchsten Abundanzen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons zusammen. Im Bereich des AZS waren die Abundanzen in den oberen 100m der Wassersäule mit  $9,0$ - $12,0 \cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  ebenfalls höher als auf den früheren Schnitten, doch die Chl a Konzentration blieb mit  $0,2 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$  konstant. Im Bereich der AWG und an der Eiskante (58°S) lagen sowohl für die Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons als auch für die Chl a Konzentration gleiche Werte vor wie auf den Schnitten 5 und 6. Wie auf allen bisher beschriebenen Schnitten wurden geringste Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons auf der südlichsten Station (59°30'S) unter Eisbedeckung ermittelt.

Die Verteilung unidentifizierter Zellen (Abb. 3.18) zeigte ein anderes Muster. Neben höheren Abundanzen innerhalb der PFZ ( $0,6$ - $1,5 \cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ ) wurde ein weiteres Abundanzmaximum ( $1,5 \cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ ) innerhalb des AZS auf 52°S beobachtet. Südlich von 53°S nahmen die entsprechenden Werte ab und lagen in den oberen 100m der Wassersäule nie über  $0,5 \cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ .

Die Vertikalverteilung autotrophen Pico- und Nanoplanktons (Abb. 3.19) zeichnete sich innerhalb der PFZ durch Abundanzmaxima in 20m Tiefe aus (St 968). Innerhalb des AZS glich die Vertikalverteilung dem auf Schnitt 5 in diesem Bereich beobachteten Muster; maximale Konzentrationen lagen in 40-80m Tiefe (St 953). Innerhalb der AWG und an der Eiskante wurden Maxima in Oberflächennähe beobachtet (10m, St 934). Auf der südlichsten Position (St 930) waren die Zellen in den oberen 200m Tiefe homogen verteilt. Die Vertikalverteilung unidentifizierter Zellen folgte nicht - wie auf den Schnitten 5 und 6 - der des autotrophen Pico- und Nanoplanktons.

Das Größenspektrum (Abb. 3.20) betreffend wurden auf Schnitt 11 nur Stationen zwischen 47° und 52°S für mikroskopische Untersuchungen beprobt. Doch auch hier wird deutlich, daß die quantitative Bedeutung der Fraktion  $< 2 \mu\text{m}$  für das gesamte autotrophe Pico- und Nanoplankton mit 37-54% am geringsten in der PFZ (St 969) und mit 62-82% am größten im AZS (St 951) war. Wiederum erfolgte diese Verschiebung zugunsten der Fraktion  $2$ - $5 \mu\text{m}$ , die im Bereich der PFZ 31-49% des autotrophen Pico- und Nanoplanktons ausmachte.

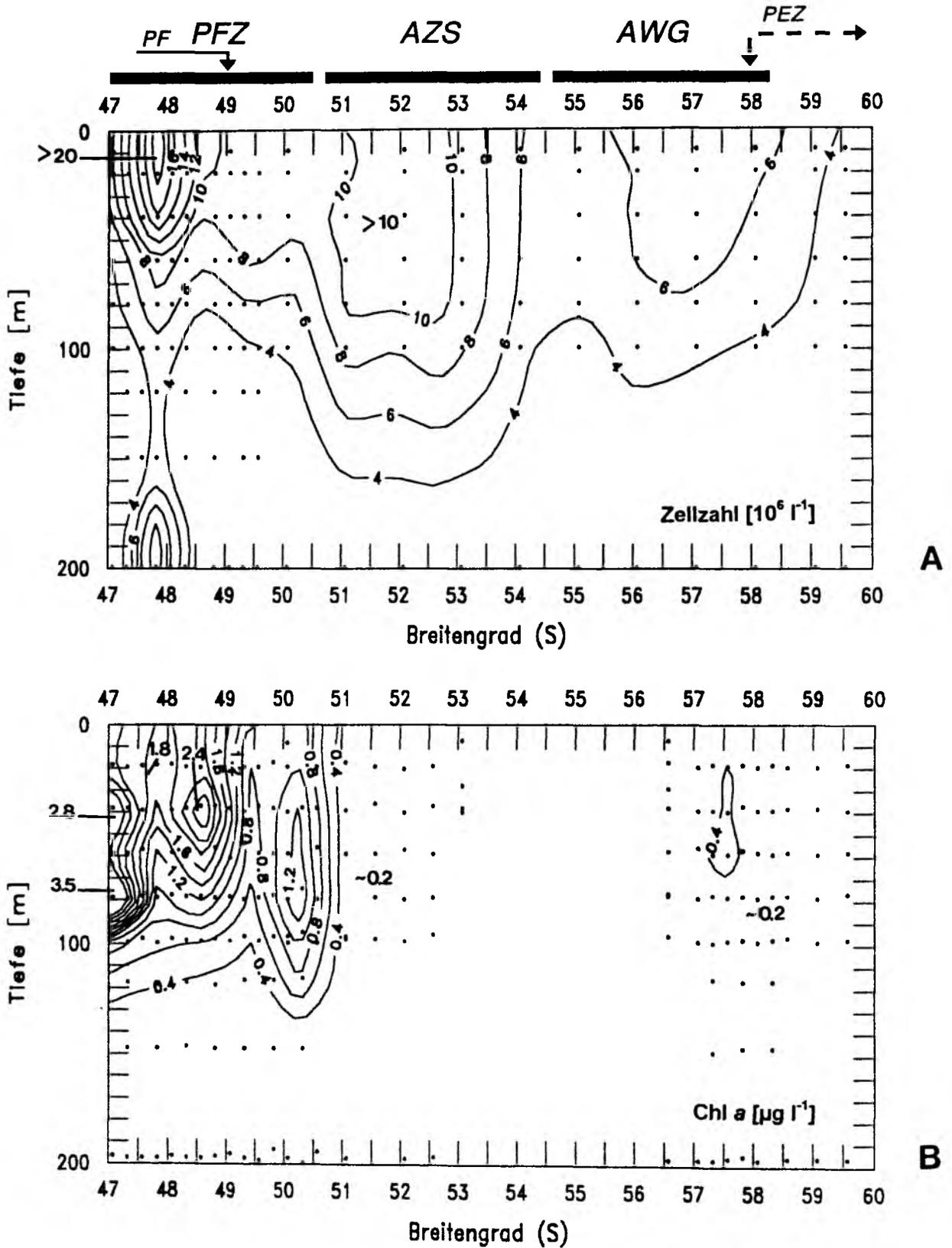


Abb. 3.17: Verteilung a) des autotrophen Pico- und Nanoplanktons und b) der Chl a Konzentration in den oberen 200m der Wassersäule auf Schnitt 11 während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9.

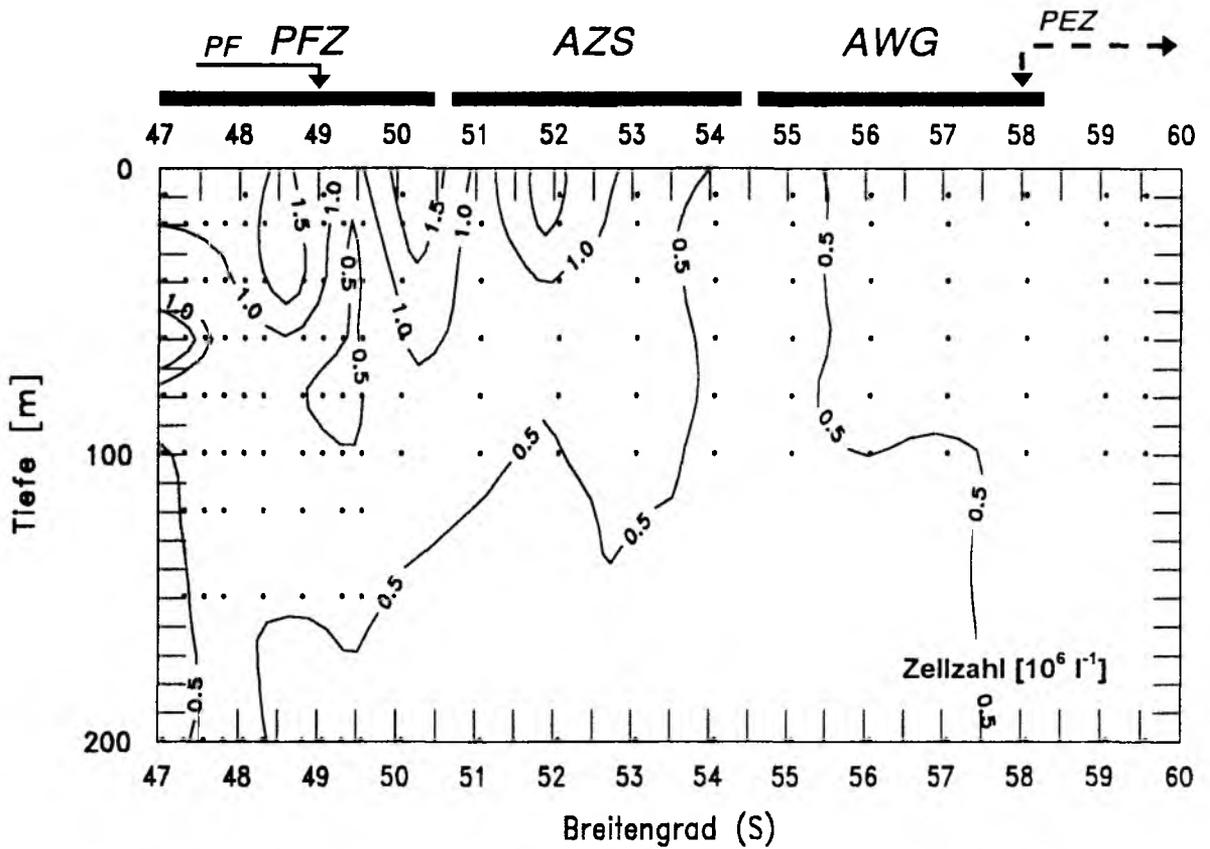


Abb. 3.18: Verteilung der unidentifizierten Zellen in den oberen 200m der Wassersäule auf Schnitt 11 während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9.

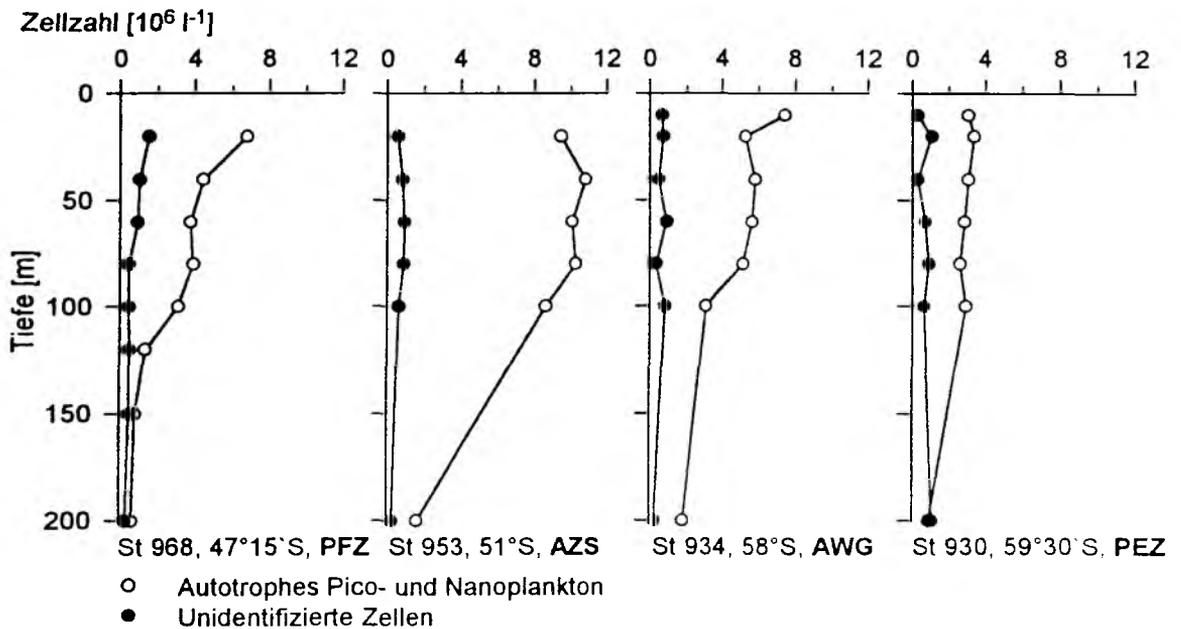


Abb. 3.19: Vertikalverteilung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons und der unidentifizierten Zellen in den oberen 200m der Wassersäule auf ausgewählten Stationen des Schnitts 11 während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9.

## Anteil der Fraktionen an der Gesamtzellzahl [%]

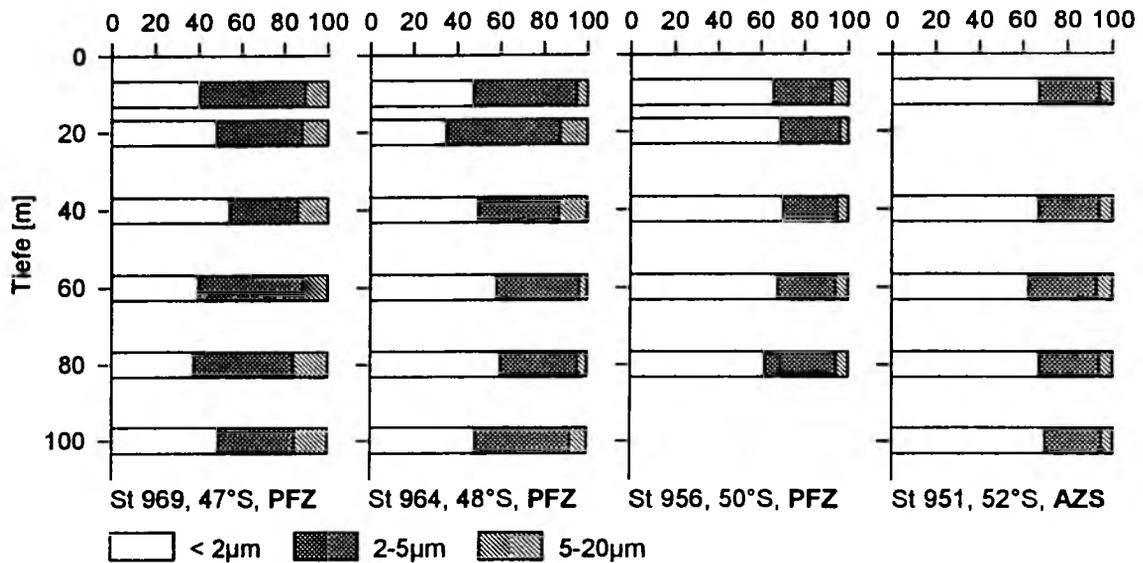


Abb. 3.20: Prozentuale Anteile der Größenklassen < 2µm, 2-5µm und 5-20µm an der Gesamtzellzahl des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in den oberen 100m der Wassersäule auf Schnitt 11 während der ANT X/6 Expedition. Abkürzungen wie Abb. 3.9.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß die PFZ während der ANT X/6 Expedition den Bereich höchster Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons (Ausnahme: Schnitt 3) und höchster Chl a Akkumulation darstellte, wobei zum einen eine Entwicklung höherer Werte mit voranschreitender Jahreszeit beobachtet wurde und zum anderen die Positionen der Abundanz- und der Chlorophyllmaxima nie übereinstimmten. Innerhalb des AZS wurde ebenfalls ein Anstieg der Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons beobachtet, die Chl a Konzentration blieb jedoch während des gesamten Untersuchungszeitraumes konstant. Niedrigste Abundanzen wurden immer unter Eisbedeckung auf den südlichsten Positionen vorgefunden, wo die Chl a Konzentration den Werten innerhalb des AZS entsprach.

Der Anteil des autotrophen Pico- und Nanoplanktons am Gesamtchlorophyll betrug generell mehr als 80-90%, wenn die Chl a Gesamtkonzentration weniger als  $0,5\mu\text{g l}^{-1}$  betrug; bei Chl a Konzentrationen über  $0,8\mu\text{g l}^{-1}$  nahm die Bedeutung der entsprechenden Fraktion auf 40-50% ab.

Im Bereich der PFZ und des AZS wurde zudem eine Verschiebung des Größenspektrums innerhalb des autotrophen Pico- und Nanoplanktons zugunsten des Picoplanktons in südlicher Richtung beobachtet.

### 3.3 Östliche Gotlandsee (BAMBI'92 Expedition)

#### 3.3.1 Struktur des Pelagials

Die im Sommer 1992 vorgefundene Situation in der östlichen Gotlandsee war durch eine Blüte der fädigen Blaualgenarten *Aphanizomenon flos-aquae* und *Nodularia spumigena* gekennzeichnet, die eine fleckenhafte Verteilung ("patchiness") aufwies.

Die **Hydrographie** (Abb. 3.21a) wies während der achttägigen Driftstudie in diesem Gebiet keine starken Schwankungen auf. Die Tiefe der durchmischten Deckschicht betrug auf jeder der Driftstationen ca. 20m. Die Temperatur innerhalb der Deckschicht lag bei 16-18°C, der Salzgehalt bei 7,0-7,2. Unterhalb der Deckschicht sank die Temperatur zunächst unter 5,0°C und stieg unterhalb von 75-80m Tiefe erneut auf ca. 5,0°C an. Dieser leichte Temperaturanstieg fiel mit einer ausgeprägten Halokline zusammen, unterhalb derer der Salzgehalt auf über 11 in Bodennähe anstieg.

Die Chemokline lag in 135m Tiefe (Abb. 3.21b). Darunter war **Sauerstoff** nicht mehr nachweisbar und die Konzentration von **Schwefelwasserstoff** stieg unterhalb dieser Tiefe stetig auf über 45µM an.

Wie auch die Hydrographie unterlag die Verteilung der **Nährsalze** (Abb. 3.21c, d) während des gesamten Untersuchungszeitraums keinen bedeutenden Veränderungen. Die Deckschicht war bis auf Silikat an Nährsalzen nahezu erschöpft. Die Silikatkonzentration betrug 8,3-17,5µM. Die Nitratkonzentration lag generell zwischen 0,038 und 0,5µM, wobei auf drei der acht Stationen mit 0,57-0,74µM höhere Werte in 10m Tiefe gemessen wurden. Die Phosphatkonzentration betrug 0,05-0,35µM. Unterhalb von 50-70m Tiefe war auf jeder Station eine Nutrikline ausgebildet, die über 80 bis 100m reichte. Darunter verlief die Verteilung der einzelnen Nährsalze unterschiedlich. Während die Nitratkonzentration zunächst mit 12-14µM in 80-100m Tiefe ein Maximum aufwies und im Bereich der Chemokline auf Werte unter 0,3µM abfiel, nahm die Konzentration der übrigen Nährsalze bis zum Boden auf Werte von 50-100µM (Silikat), 7µM (Phosphat) und 10µM (Ammonium) stetig zu. Die Nitritkonzentration wies zwischen 90 und 140m Tiefe ein Maximum von 0,15-0,83µM auf; ansonsten betragen die Werte generell weniger als 0,2µM.

Die **euphotische Zone** ( $\geq 1\%$  Lichttiefe) lag mit einer Tiefe von 10,8-16,2m innerhalb der durchmischten Deckschicht.

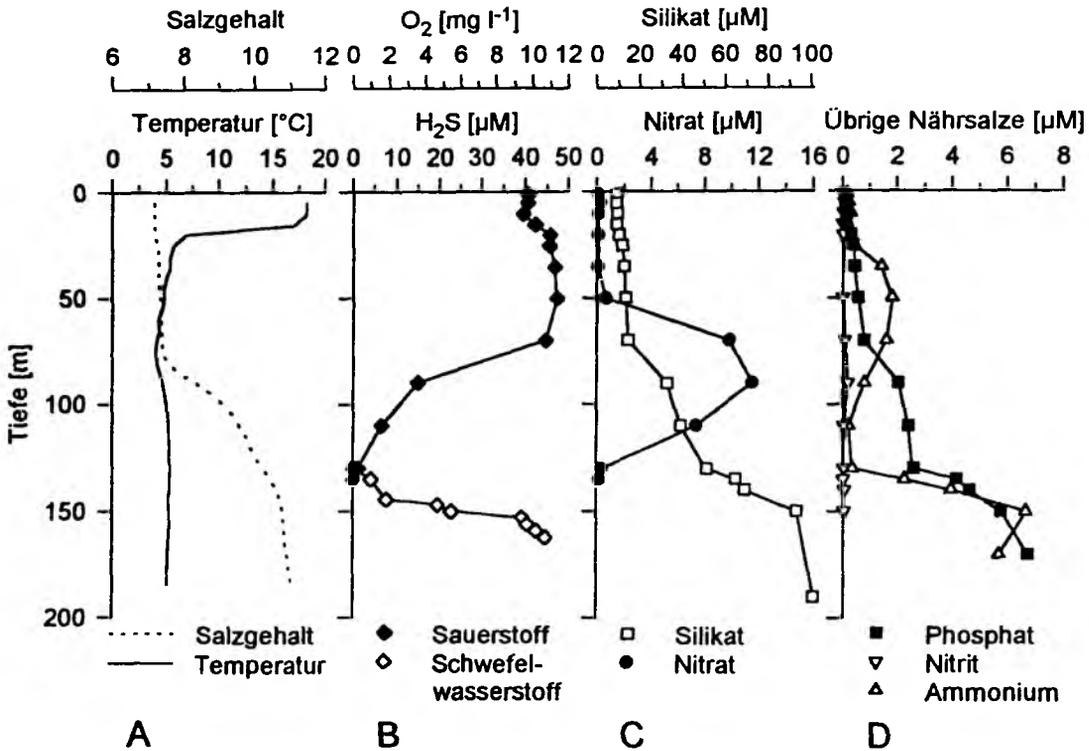


Abb. 3.21: Verteilung von a) Temperatur und Salzgehalt, b) Sauerstoff und Schwefelwasserstoff, c) Silikat und Nitrat und d) Phosphat, Nitrit und Ammonium über die gesamte Wassersäule auf einer ausgewählten Station (St 736) während der BAMBI'92 Expedition.

Die **Chl a** Konzentration (Abb. 3.22) betrug nahe der Oberfläche (1 bzw. 5m Tiefe)  $2,1-3,2\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ . Verteilungsmaxima lagen auf sechs der acht Stationen an der unteren Grenze der euphotischen Zone in 10 bzw. 15m Tiefe; dort wurden Konzentrationen von  $2,5-4,3\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  gemessen. Unterhalb von 20m Tiefe sank die Chl a Konzentration auf weniger als  $1,0\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  ab.

Der gemittelte Anteil des Picophytoplanktons ( $< 2\mu\text{m}$ ) am Gesamtchlorophyll (Abb. 3.23 und Tab. 3.1) betrug 45,8% (Standardabweichung:  $\pm 14,3\%$ ). Den Fraktionen des Nanophytoplanktons (2-5 $\mu\text{m}$  und 5-20 $\mu\text{m}$ ) kam mit 15,3 bzw. 11,9% (Standardabweichung:  $\pm 10,5$  bzw.  $\pm 10,4\%$ ) die geringste Bedeutung zu. Der mittlere Anteil der gesamten Fraktion des Pico- und Nanophytoplanktons ( $< 20\mu\text{m}$ ) betrug 73% (Standardabweichung:  $\pm 14,9\%$ ), der des Mikrophytoplanktons 27% (Standardabweichung:  $\pm 14,9\%$ ).

Die über die oberen 35m der Wassersäule integrierte **Chl a** Konzentration (Abb. 3.24) schwankte während der Driftstudie zwischen  $45$  und  $65\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ , wobei ein leichter Anstieg gegen Ende der Studie beobachtet wurde.

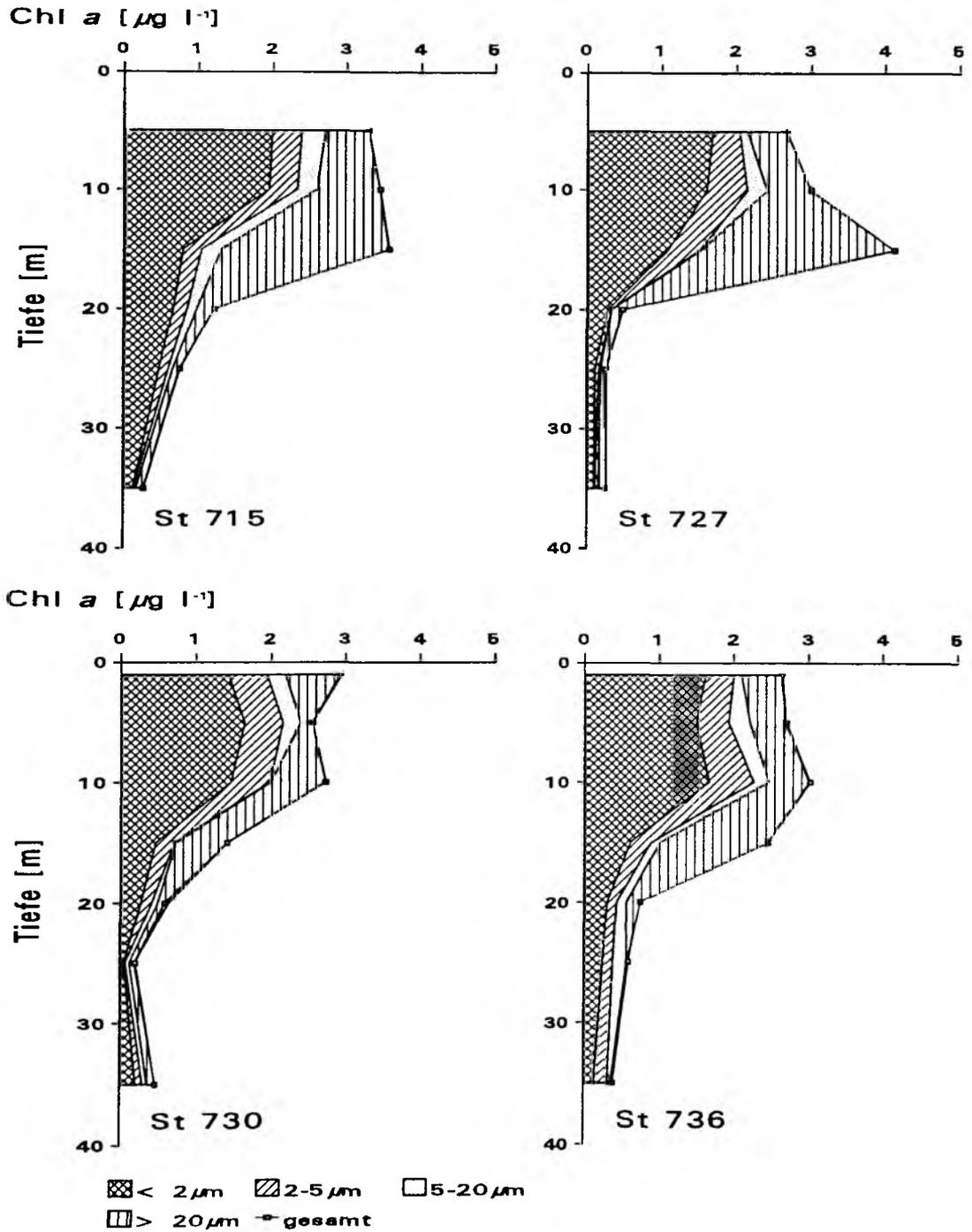


Abb. 3.22: Verteilung des größenfraktionierten Chl a in den oberen 35m der Wassersäule auf ausgewählten Stationen während der BAMBI'92 Expedition.

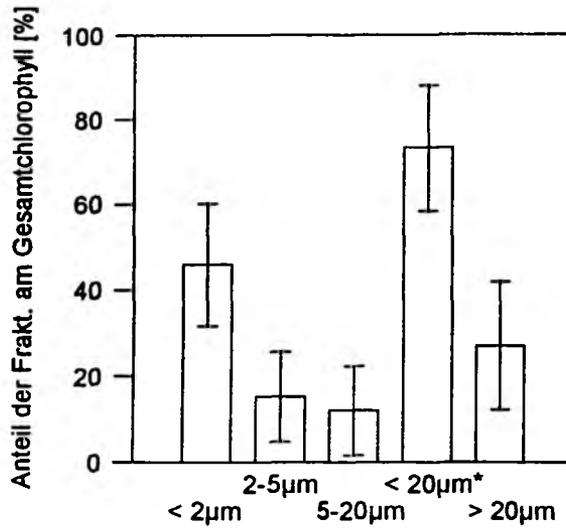


Abb. 3.23: Prozentuale Anteile (arithmetische Mittel aller Proben) der Größenfraktionen < 2µm, 2-5µm, 5-20µm, < 20µm und > 20µm am Gesamtchlorophyll während der BAMBI'92 Expedition. Frakt. = Fraktionen, \* = summierte Werte der Fraktionen < 2µm, 2-5µm und 5-20µm.

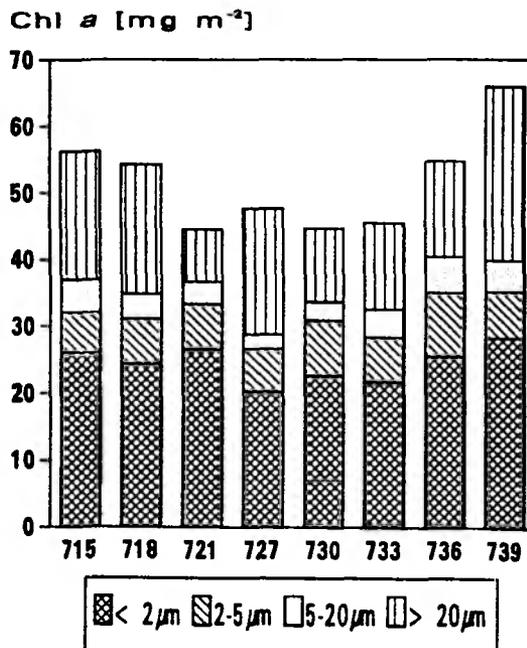


Abb. 3.24: Über die oberen 35m der Wassersäule integrierte, größenfraktionierte Chl a Konzentration auf allen Stationen während der BAMBI'92 Expedition.

Tab. 3.1: Prozentuale Anteile der Größenfraktionen < 2µm, 2-5µm, 5-20µm, <20µm und > 20µm am integrierten Gesamtchlorophyll während der BAMBI'92 Expedition, (Integrationsstiefe: 35m). \* = summierte Werte der Fraktionen < 2µm, 2-5µm und 5-20µm

Station	< 2µm	2-5µm	5-20µm	< 20µm*	> 20µm
715	46,4	10,7	8,6	65,7	34,3
718	44,9	12,4	6,9	64,2	35,8
721	59,5	15,3	7,4	82,2	17,8
724	42,4	13,4	4,6	60,4	39,6
730	50,5	18,5	6,3	75,3	24,7
733	47,8	14,6	9,2	71,6	28,4
736	46,5	17,4	9,8	73,7	26,3
739	42,9	10,6	7,1	60,6	39,4

### 3.3.1.1 Autotrophes Pico- und Nanoplankton

Das autotrophe Pico- und Nanoplankton (Abb. 3.25a, b) bestand in der östlichen Gotlandsee aus coccalen Cyanobakterien der Gattung *Synechococcus*, Cryptophyceen und zwei rot fluoreszierenden, zum eukaryotischen Pico- und Nanoplankton gehörenden Zellgruppen (im Folgenden als Population I und II bezeichnet; diese Populationen sind nicht identisch mit den unter 3.1.1.1 und 3.1.2.1 für den Nordatlantik beschriebenen Populationen I und II). Auf allen Stationen dominierte *Synechococcus sp.* Maximale Abundanzen wurden mit  $3,9-6,1 \cdot 10^7$  Zellen·l<sup>-1</sup> in 5-15m Tiefe ermittelt, wobei dieser Tiefenbereich der unteren Grenze der euphotischen Zone entsprach. Unterhalb dieser Tiefenmaxima sanken die Konzentrationen innerhalb der nächsten 10-20m auf weniger als  $1,0 \cdot 10^7$  Zellen·l<sup>-1</sup> ab. Population I wies auf allen Stationen mit  $0,5-2,0 \cdot 10^7$  Zellen·l<sup>-1</sup> höchste Konzentrationen in Oberflächennähe auf. Unterhalb von 15-20m Tiefe kam diesen Zellen kaum mehr Bedeutung zu ( $< 0,1 \cdot 10^7$  Zellen·l<sup>-1</sup>). Population II wies Maxima innerhalb der oberen 10m Tiefe auf, wobei Konzentrationen von  $4,5-6,2 \cdot 10^6$  Zellen·l<sup>-1</sup> ermittelt wurden. Diese Werte lagen um eine Größenordnung niedriger als die Konzentrationen von *Synechococcus sp.* Wie auch bei Population I sanken die Konzentrationen von Population II unterhalb von 15-20m Tiefe stark ab ( $< 3,0 \cdot 10^6$  Zellen·l<sup>-1</sup>). Die Cryptophyceen bildeten auf sechs der acht Stationen ein Maximum in 5-15m Tiefe aus. Dabei wurden Konzentrationen von  $1,2-1,8 \cdot 10^6$  Zellen·l<sup>-1</sup> erreicht. Eine zeitliche Entwicklung bzw. Veränderung der Abundanzen aller Populationen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons über den achttägigen Untersuchungszeitraum wird aus den Ergebnissen nicht deutlich (nicht dargestellt).

Aus Abbildung 3.26 wird deutlich, daß eine Erhöhung der Abundanzen von *Synechococcus sp.* sowie des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons nicht zwangsläufig eine Zunahme der Chl a Konzentration in der jeweiligen Fraktion zur Folge hatte. Vielmehr schien diese Beziehung besonders

für eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton nicht linear korreliert gewesen zu sein. So führte z. B. ein Anstieg der Abundanz von  $1,0$  auf  $2,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  zu einer Erhöhung der Chl *a* Konzentration von  $2,0$  auf  $2,5 \mu g l^{-1}$ , wohingegen eine Abundanzzunahme von  $0,25$  auf  $0,5 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  die Chl *a* Konzentration von  $0,5$  auf  $1,4 \mu g l^{-1}$  ansteigen ließ.

Wie schon während der BAMBI'91 Expedition (DETMER *et al.*, 1993) konnte auch während der achttägigen Driftstudie 1992 das Vorkommen von *Synechococcus sp.* und pigmentiertem, eukaryotischem Pico- und Nanoplankton unterhalb der Chemokline in aphotischen und anoxischen Tiefenbereichen (135-198m) nachgewiesen werden (Abb. 3.27). Sowohl die Konzentrationen von *Synechococcus sp.* als auch die von Population I stiegen unterhalb der Chemokline erneut auf  $0,4-1,0 \cdot 10^7$  bzw.  $0,2 \cdot 10^6$  Zellen $l^{-1}$  an, was 6-10% bzw. 1-4% der Oberflächenwerte entsprach. Die übrigen Populationen (Cryptophyceen, Population II) konnten in diesen Tiefen nicht mehr nachgewiesen werden.

Die Verteilung der durch Phycoerythrin verursachten zellulären Orange fluoreszenz und der durch Chlorophyll verursachten zellulären Rot fluoreszenz für *Synechococcus sp.* und Population I sind in Abb. 3.28a, b dargestellt. Die zelluläre Orange fluoreszenz (*Synechococcus sp.*) stieg zunächst innerhalb der oberen 35m der Wassersäule leicht an; ein zweiter, meist stark ausgeprägter Anstieg war unterhalb von 50m Tiefe in Korrelation zur Nutrikline zu beobachten. Ein Maximum lag häufig im Tiefenbereich der Chemokline (135m); darunter fielen die Werte ab, sanken aber nur selten auf ein Niveau unterhalb der Oberflächenwerte. Die Verteilung der zellulären Rot fluoreszenz bei *Synechococcus sp.* unterschied sich von der Verteilung der Orange fluoreszenz vor allem durch einen Anstieg der Werte in 10-15m Tiefe (Ausnahme: St 727). Dagegen war der Anstieg im Bereich der Nutrikline meistens nur schwach ausgeprägt (St 736) oder gar nicht vorhanden (St 730). Die unterhalb der Chemokline für die Orange fluoreszenz beschriebene Abnahme war auch für die Rot fluoreszenz der Fall. Die für Population I typische Verteilung der Rot fluoreszenz (Abb. 3.28b) ähnelte der von *Synechococcus sp.* bezüglich der Zunahme der entsprechenden Werte in 10-20m Tiefe. Darunter nahmen die Werte kontinuierlich ab.

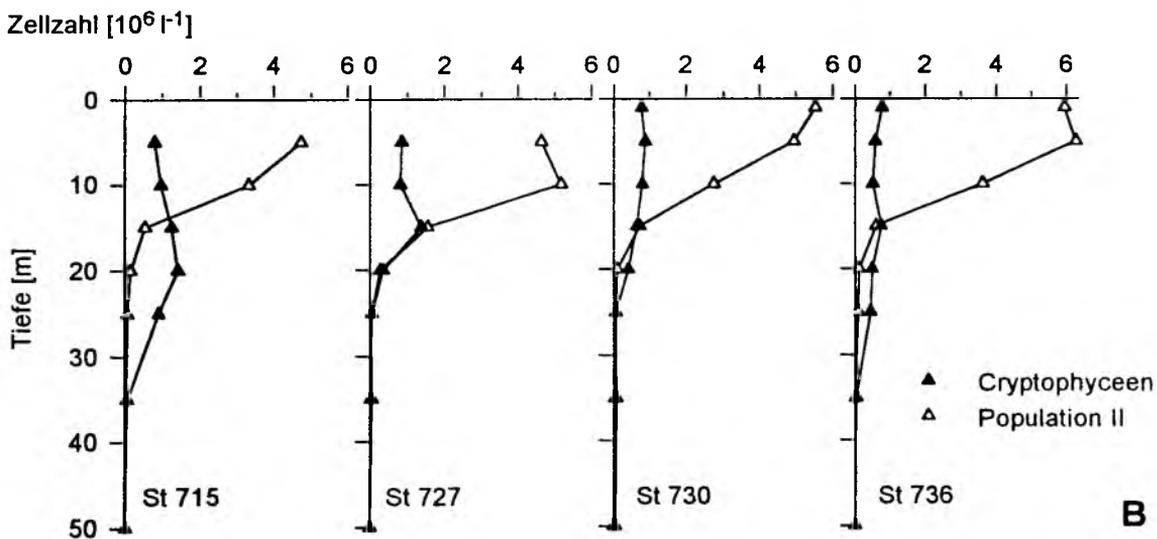
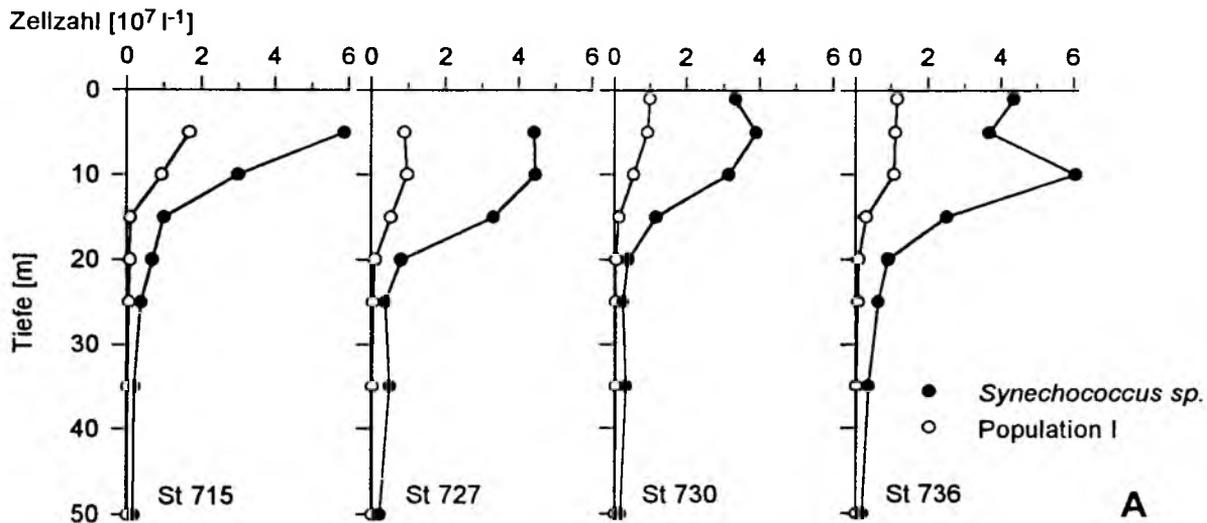


Abb. 3.25: Verteilung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in den oberen 35m der Wassersäule auf ausgewählten Stationen während der BAMBI'92 Expedition. a) *Synechococcus sp.* und Population I, b) Population II und Cryptophyceen. Zu beachten sind die unterschiedlichen Größenordnungen für a) und b).

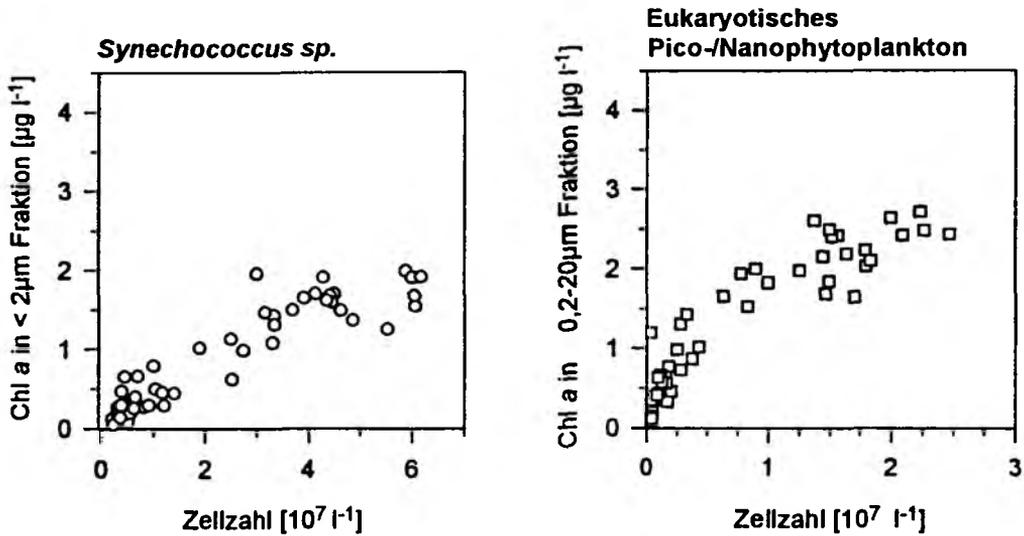


Abb. 3.26: Beziehung zwischen den Variablen Abundanz und der Chl a Konzentration in der Fraktion < 2µm (*Synechococcus sp.*) und b) in der Fraktion 0,2-20µm (eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton = Cryptophyteen, Population I und II) während der BAMBI '92 Expedition.

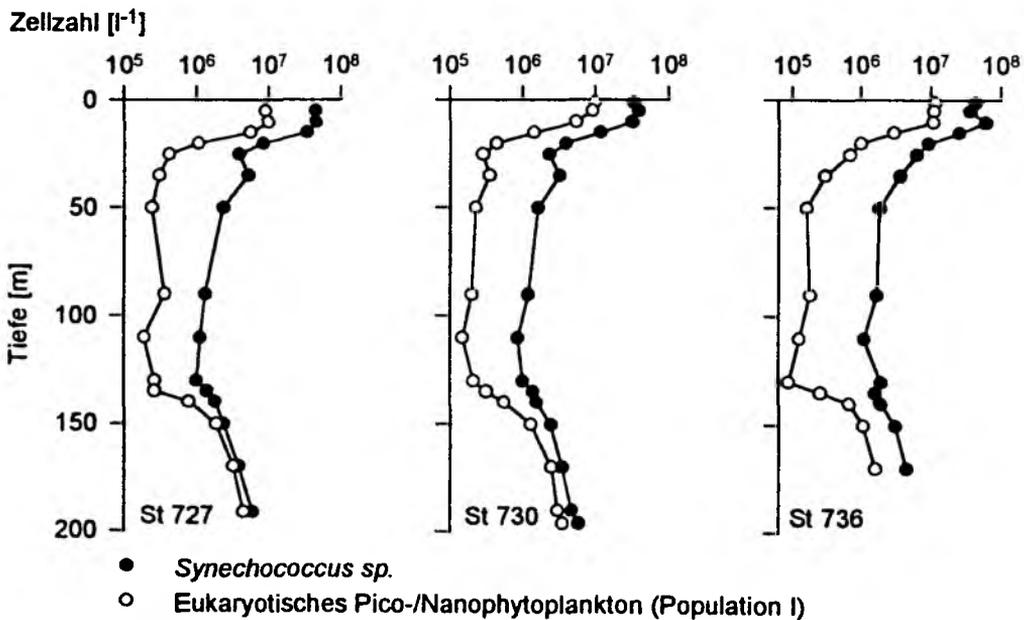


Abb. 3.27: Verteilung von *Synechococcus sp.* und pigmentiertem, eukaryotischem Pico- und Nanophytoplankton (Population I) über die gesamte Wassersäule auf ausgewählten Stationen während der BAMBI '92 Expedition.

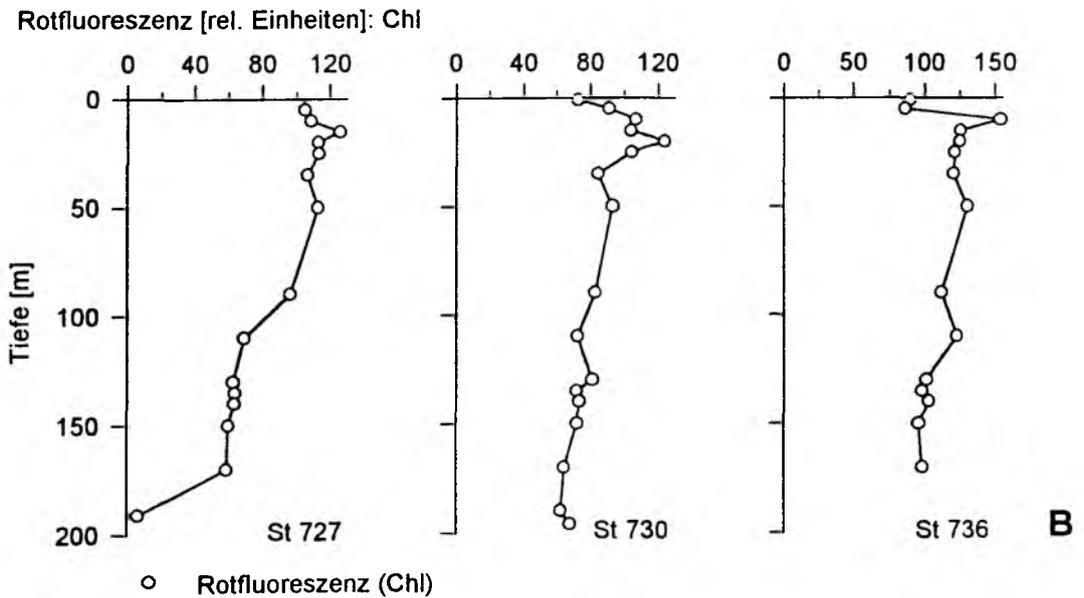
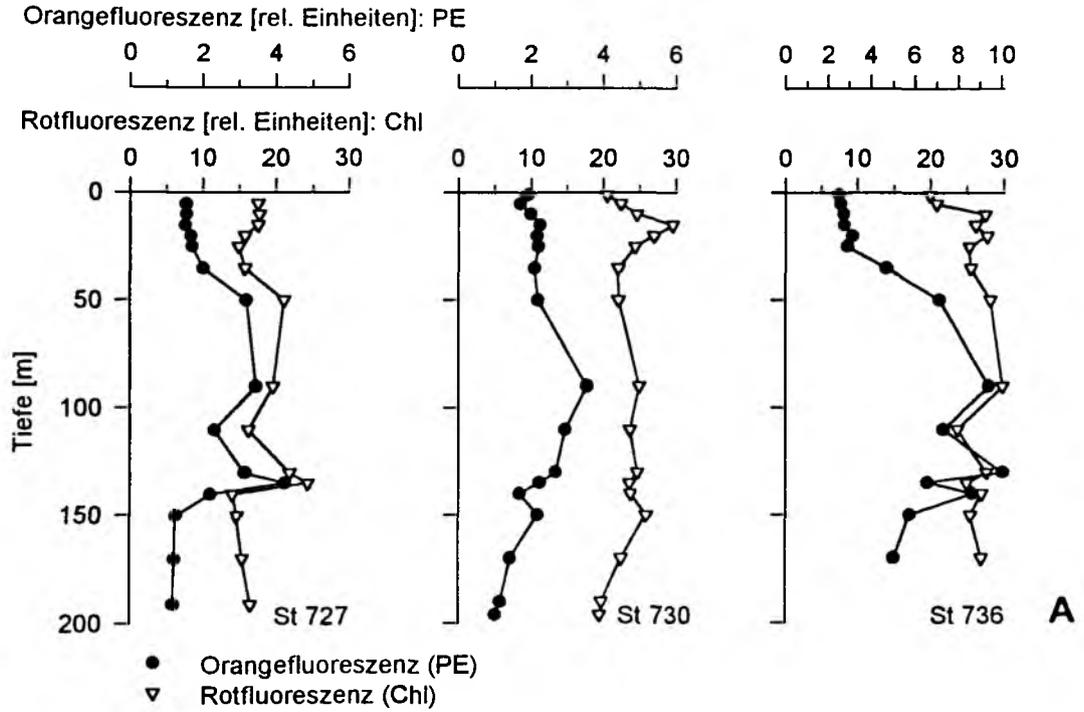


Abb. 3.28: Verteilung der durch Phycoerythrin verursachten zellulären Orangefluoreszenz und der durch Chlorophyll verursachten zellulären Rotfluoreszenz für a) *Synechococcus* sp. und b) Population I des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons über die gesamte Wassersäule auf ausgewählten Stationen während der BAMBI '92 Expedition.

### 3.4 Levantinische See (M25/2 Expedition)

#### 3.4.1 Struktur des Epipelagials

Die Verteilung der Temperatur und des Salzgehalts (Abb. 3.29) wies eine deutliche Stratifizierung der oberen 50m der Wassersäule in allen während der M25/2 Expedition untersuchten Gebieten auf. Die durchmischte Deckschicht war dabei relativ flach (4-8m) in Gebiet 1 (südlich von Kreta) und reichte bis in 20-29m Tiefe in den Gebieten 2 und 3 (südlich bzw. nordöstlich von Zypern). Generell lagen die Temperaturen in dieser Schicht über 21°C; in östlicher Richtung (Gebiet 2 und 3) war ein Temperaturanstieg auf über 24°C zu verzeichnen. Die entsprechenden Salzgehalte betragen 38,73-38,83 in Gebiet 1 und 38,89-38,99 in den Gebieten 2 und 3. Unterhalb der durchmischten Deckschicht fielen Temperatur und Salzgehalt bis in 50m Tiefe auf weniger als 18°C und weniger als 38,70-38,89 ab. Darunter schloß sich kälteres Wasser (16°C) mit einem Salzgehalt von 38,66-38,77 (Gebiet 1) bzw. 38,84-38,90 (Gebiet 2 und 3) an.

Hinsichtlich der gelösten Nährsalze (Abb. 3.30a, b) waren die oberen 50m der Wassersäule in Gebiet 1 mit Ausnahme von Silikat (0,8-1,0µM) erschöpft (Nachweisgrenze). Unterhalb dieser Tiefe schloß sich die Nutrikline an, die sich über 30m erstreckte und innerhalb derer die Konzentrationen von Silikat und Nitrat auf 3,5-4,0µM und die von Phosphat auf 0,1µM anstiegen. Der Nitritgehalt stieg innerhalb der Nutrikline auf 0,07-0,12µM bzw. 0,02µM (St 251) an. Darunter fiel die Konzentration stark ab und lag in 100 bzw. 120m Tiefe zwischen 0,02-0,04µM und 0,01µM (St 251). Für Gebiet 2 ergab sich eine vergleichbare Verteilung. Nährsalzerschöpfung (Ausnahme: Silikat: 1,2µM) kennzeichnete die oberen 70-80m der Wassersäule. Innerhalb der sich über 100m erstreckenden Nutrikline erfolgte ein Anstieg der Silikat- und Nitratkonzentrationen auf 3,5µM (150m). Die Tiefenverteilung der Nitritkonzentration wies wie in Gebiet 1 ein Maximum in größerer Tiefe (0,1µM, 150m) auf. In Gebiet 3 reichte die Nährsalzerschöpfung (Ausnahme Silikat: 1,0µM) bis in 90m Tiefe. Darunter stiegen die Konzentrationen nicht so stark an wie in den Gebieten 1 und 2 (Silikat: 1,6µM, Nitrat: 1,5µM, Phosphat: < 0,05µM). Es war also keine vergleichbar stark ausgeprägte Nutrikline zu beobachten. Maximale Nitritkonzentrationen wurden mit 0,04µM in 100m Tiefe gemessen. Die durchschnittlichen Konzentrationen aller Nährsalze unterhalb der Nutrikline in den Gebieten 1 und 2 wurden in Gebiet 3 nicht erreicht. Das Verhältnis der Nährsalze Nitrat und Phosphat lag im Bereich der Nutrikline in allen drei Gebieten bei 22-42.

Die Tiefe der euphotischen Zone ( $\geq 1\%$  Lichttiefe) betrug südlich von Kreta (Gebiet 1) 83-88m, südlich von Zypern (Gebiet 2) 90-92m und nordöstlich von Zypern (Gebiet 3) 100m.

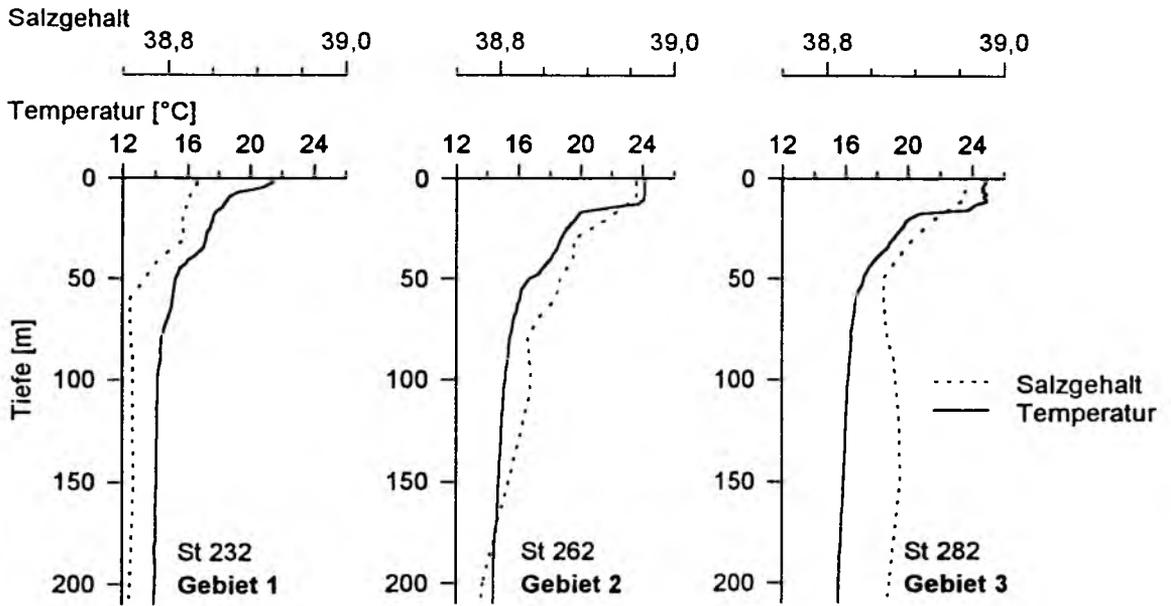
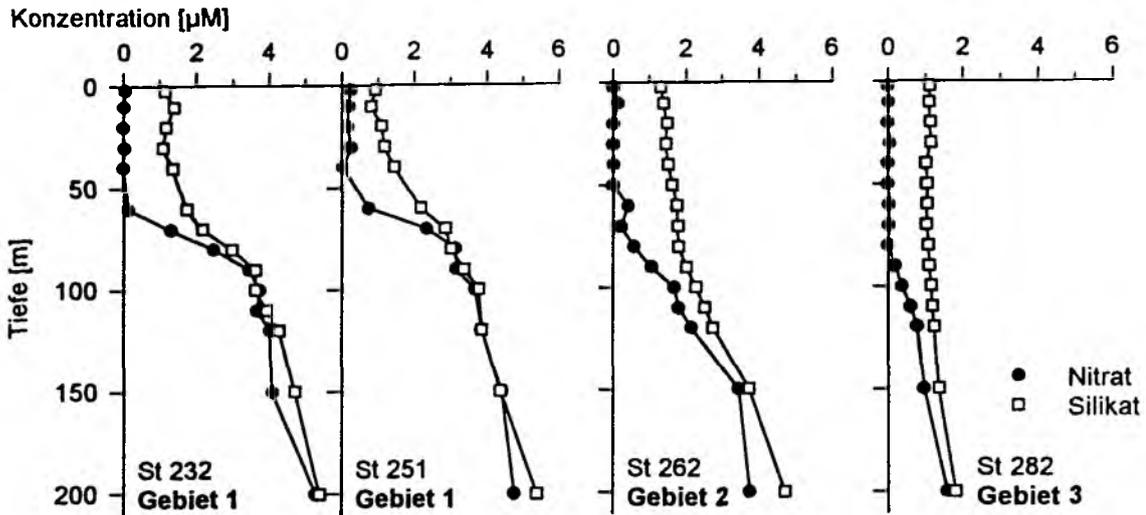
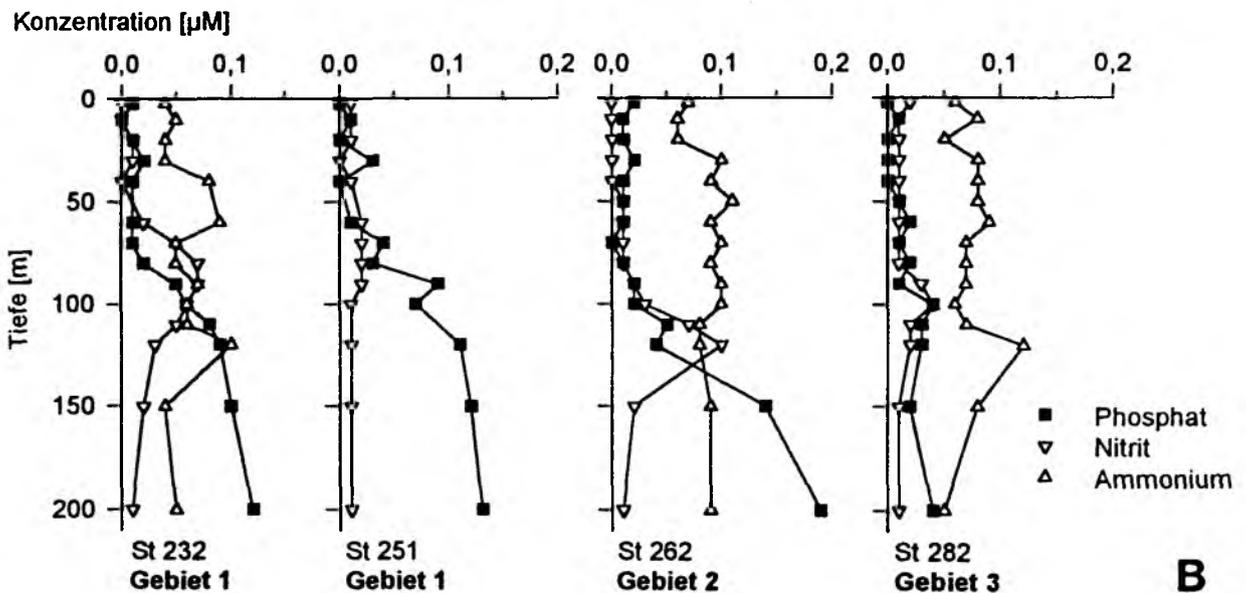


Abb. 3.29: Temperatur- und Salzgehaltsverteilung in den oberen 200m der Wassersäule auf je einer ausgewählten Station der drei während der M25/2 Expedition untersuchten Gebiete.



A



B

Abb. 3.30: Verteilung der Nährsalze a) Silikat und Nitrat und b) Phosphat, Nitrit und Ammonium in den oberen 200m der Wassersäule auf ausgewählten Stationen der drei während der M25/2 Expedition untersuchten Gebiete.

Die Chl *a* Konzentration (Abb. 3.31a, b) betrug in allen drei Gebieten in den oberen 30-50m der Wassersäule  $0,03-0,05\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ . Darunter folgte ein Tiefenchlorophyllmaximum, welches in Gebiet 1 in 60-90m Tiefe und in den Gebieten 2 und 3 in 90 bzw. 100m Tiefe lag. Innerhalb dieser Maxima betrug die Chl *a* Konzentration  $0,4-0,67\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ . Darunter wurden innerhalb der nächsten 50-60m Tiefe Oberflächenwerte erreicht; in 200m Tiefe lag die Konzentration auf allen Stationen unterhalb der Nachweisgrenze.

Wie aus der Tiefenverteilung des größenfraktionierten Chl *a* (Abb. 3.31b) ersichtlich ist, hatte die Fraktion des autotrophen Picoplanktons ( $<2\mu\text{m}$ ) einen erheblichen Anteil an der Chl *a* Akkumulation. Dies war besonders in den Gebieten 2 und 3 im Bereich des Tiefenchlorophyll-

maximums der Fall. Der mittlere prozentuale Anteil der Fraktion  $< 2\mu\text{m}$  am Gesamtchlorophyll aller Proben betrug 55% (Standardabweichung:  $\pm 22\%$ , Abb. 3.32), der des Pico- und Nanoplanktons gemeinsam ( $< 20\mu\text{m}$ ) 86% (Standardabweichung:  $\pm 20\%$ ). Ähnliche Tendenzen ergaben sich auch bezüglich der Anteile der Fraktionen am integrierten Chl *a* (Tab. 3.2), wobei die Bedeutung der Zellen  $< 2\mu\text{m}$  in Gebiet 3 am größten war (76%). Die geringste Bedeutung (3,5-13,5%) fiel grundsätzlich dem Mikrophytoplankton ( $> 20\mu\text{m}$ ) zu.

Die über die oberen 150m Tiefe integrierten Chl *a* Konzentration (nicht dargestellt) lag in Gebiet 1 zwischen  $18,2$  und  $36,5\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ . Die Stationen des Gebiet 2 wiesen mit  $32,3$ - $39,4\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$  höhere Werte auf, Gebiet 3 unterschied sich davon durch niedrigere Werte ( $23,6$  und  $24,4\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ ).

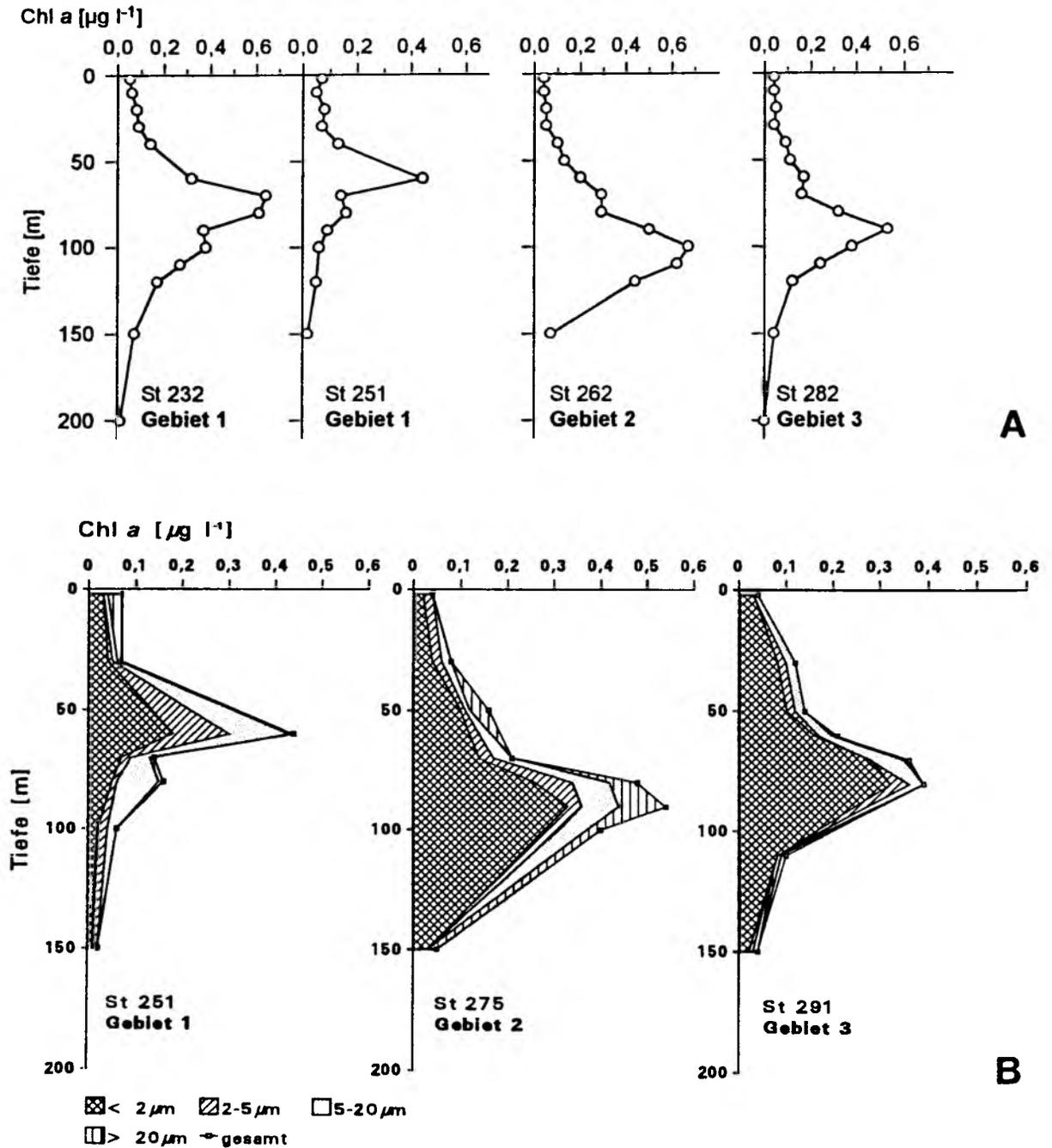


Abb. 3.31: Verteilung der a) Chl a Konzentration und der b) größenfraktionierten Chl a Konzentration in den oberen 200m bzw. 150m der Wassersäule auf ausgewählten Stationen der drei während der M25/2 Expedition untersuchten Gebiete.

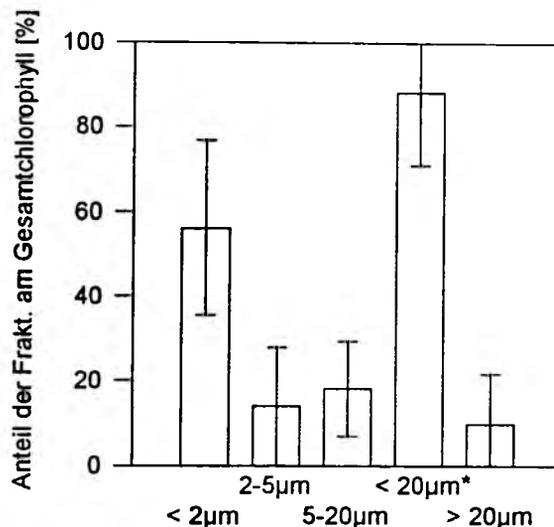


Abb. 3.32: Prozentuale Anteile (arithmetische Mittel aller Proben) der Fraktionen < 2µm, 2-5µm, 5-20µm, < 20µm und > 20µm am Gesamtchlorophyll während der M25/2 Expedition. Frakt. = Fraktionen, \* = summierte Werte der Fraktionen < 2µm, 2-5µm und 5-20µm.

Die **Primärproduktion** (Abb. 3.33a, b) betrug in allen Gebieten nahe der Oberfläche (2m)  $0,2-0,29\mu\text{g C}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  (Ausnahme St 275:  $0,14\mu\text{g C}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ). Auf allen Stationen waren zwei Tiefenmaxima ausgebildet. Das obere und schwächer ausgeprägte Maximum ( $0,22-0,34\mu\text{g C}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$ ) lag in Gebiet 1 in 20m Tiefe und in den Gebieten 2 und 3 in 40-60m Tiefe. Das zweite, stärker ausgeprägte Maximum lag in Gebiet 1 in 60-70m Tiefe und in den Gebieten 2 und 3 in 80-90m Tiefe. Die Primärproduktion innerhalb des tieferen Maximums betrug  $0,34-0,44\mu\text{g C}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  mit Ausnahme von Station 232 (Gebiet 1), wo mit  $0,61\mu\text{g C}\cdot\text{l}^{-1}\cdot\text{h}^{-1}$  die höchste Produktionsrate während der gesamten Studie gemessen wurde. Unterhalb von 90-120m Tiefe lagen die Werte unterhalb der Nachweisgrenze.

Die Darstellung der **größenfraktionierten Primärproduktion** (Abb. 3.33b) zeigt, daß die Bedeutung des autotrophen Picoplanktons (< 2µm) für die Primärproduktion noch größer war als für die Chi a Akkumulation. Der mittlere prozentuale Anteil des autotrophen Picoplanktons an der Gesamtprimärproduktion (Abb. 3.34) betrug 60% (Standardabweichung:  $\pm 20,1\%$ ), der des Pico- und Nanoplanktons gemeinsam (< 20µm) 90,5 % (Standardabweichung:  $\pm 14,2\%$ ). Der Anteil des autotrophen Picoplanktons an der integrierten Primärproduktion (Tab. 3.3) war mit 53-67% ebenfalls hoch. Die geringste Bedeutung (6-9%) fiel erneut dem Mikrophytoplankton zu.

Die über die oberen 150m Tiefe **integrierte Primärproduktion** (nicht dargestellt) lag zwischen  $225$  und  $342\text{mg C}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ , wobei die höheren Werte für das Gebiet 1 ermittelt wurden.

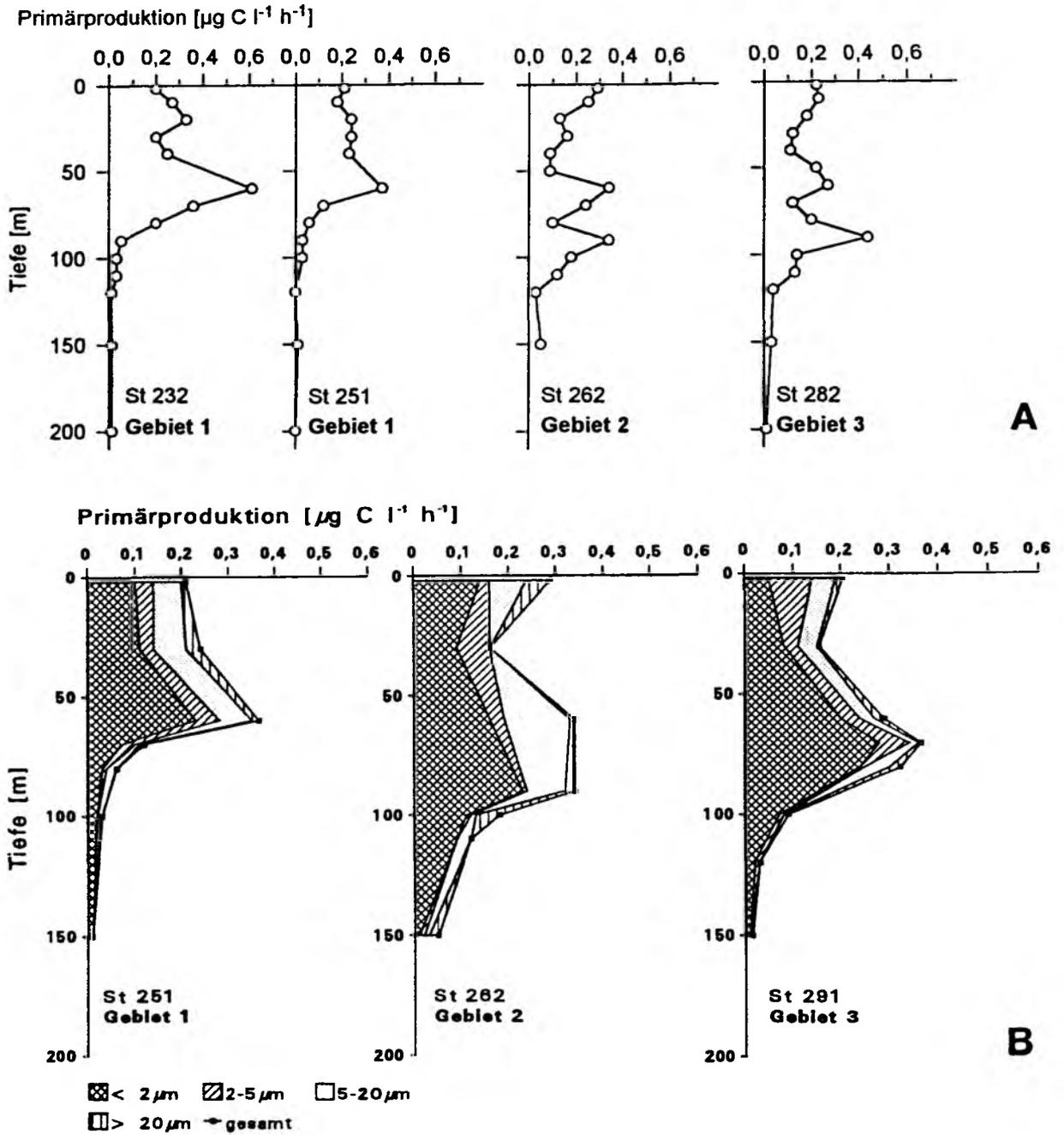


Abb. 3.33 Verteilung der a) Primärproduktion und der b) größenfraktionierten Primärproduktion in den oberen 200m der Wassersäule auf ausgewählten Stationen während der M25/2 Expedition.

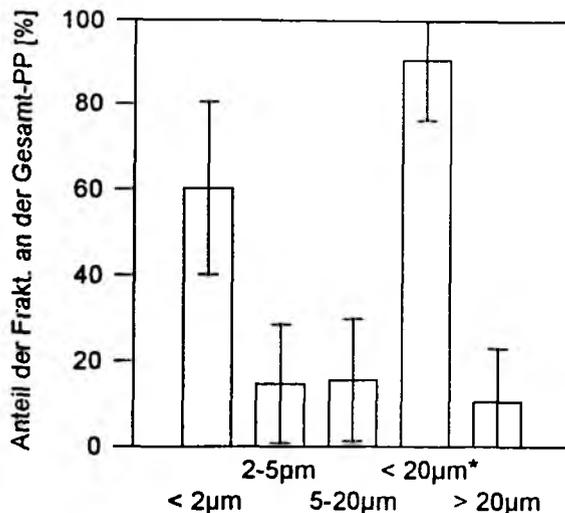


Abb. 3.34: Prozentuale Anteile (arithmetische Mittel aller Proben) der Fraktionen < 2µm, 2-5µm, 5-20µm, < 20µm und > 20µm an der Gesamtprimärproduktion während der M25/2 Expedition. Frakt. = Fraktionen, PP = Primärproduktion, \* = summierte Werte der Fraktionen < 2µm, 2-5µm und 5-20µm.

Tab. 3.2: Prozentuale Anteile der Größenfraktionen am integrierten Gesamtchlorophyll während der M25/2 Expedition (Integrations Tiefe: 150m). \* = summierte Werte der Fraktionen < 2µm, 2-5µm und 5-20µm

Station/Gebiet	< 2µm	2-5µm	5-20µm	< 20µm*	> 20µm
251/1	43,0	20,0	30,1	93,1	6,9
275/2	62,4	9,6	14,5	86,5	13,5
291/3	76,3	8,0	12,2	96,5	3,5

Tab. 3.3: Prozentuale Anteile der Größenfraktionen an der integrierten Gesamtprimärproduktion während der M25/2 Expedition (Integrations Tiefe: 150m). \* = summierte Werte der Fraktionen < 2µm, 2-5µm und 5-20µm

Station/Gebiet	< 2µm	2-5µm	5-20µm	< 20µm*	> 20µm
240/1	66,7	14,3	10,4	91,4	8,6
251/1	54,8	14,0	24,4	93,2	6,8
262/2	55,6	11,8	25,3	92,7	7,3
282/3	52,9	20,7	20,2	93,8	6,2
291/3	63,3	16,9	14,0	94,2	5,8

### 3.4.1.1 Autotrophes Pico- und Nanoplankton

Die zytometrischen Messungen ergaben innerhalb der oberen 200m der Wassersäule das Vorkommen dreier verschiedener autotropher Organismengruppen: Prochlorophyten, coccale Cyanobakterien der Gattung *Synechococcus* und eukaryotisches Pico- und Nanoplankton.

In den oberen 40-60m der Wassersäule betrug die Konzentrationen aller Gruppen in allen Gebieten  $0,1-0,25 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  (Abb. 3.35a, b). Darunter bildeten alle drei Organismengruppen Tiefenabundanzmaxima. In Gebiet 1 (St 225-251) lagen die Abundanzmaxima der Prochlorophyten ( $2,2 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ) in 60-100m Tiefe und die von *Synechococcus sp.* ( $4,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ) bzw. des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons ( $1,5 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ) in 60-80m Tiefe. In diesem Gebiet dominierte *Synechococcus sp.* im Bereich der Tiefenmaxima (Ausnahme: St 251). In 150m Tiefe fielen die Konzentrationen aller drei Gruppen unter  $0,1 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ . Station 251 wies ein anderes Verteilungsmuster auf. Zum einen lagen die Abundanzmaxima aller Organismengruppen in derselben Tiefe (60m), zum anderen war keine der Gruppen dominant und es lagen im Vergleich zu den übrigen Stationen dieses Gebietes bis zu 4fach niedrigere Konzentrationen vor.

In den Gebieten 2 (St 262, 275) und 3 (St 282, 291) dominierten Prochlorophyten anstelle coccaler Cyanobakterien. Erstere wiesen in Gebiet 2 innerhalb des Tiefenmaximums (100-120m) Konzentrationen von  $3,6 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  und in Gebiet 3 von  $2,5-3,1 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  auf. *Synechococcus sp.* erreichte in Gebiet 2 innerhalb des Maximums (60-70m) Konzentrationen von  $1,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  und in Gebiet 3 (80-90m) Konzentrationen von  $0,8 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ . Die Abundanzen des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons lagen in Gebiet 2 innerhalb des Tiefenmaximums (100m) zwischen  $0,6$  und  $1,3 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  und in Gebiet 3 (90m) zwischen  $0,6$  und  $0,8 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ . Unterhalb von 150m Tiefe fielen die Konzentrationen aller Gruppen außer der Prochlorophyten auf Werte ab, die unterhalb der Oberflächenkonzentrationen lagen. Für Prochlorophyten war dies erst unterhalb von 200m Tiefe der Fall.

Im Fall des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons fielen die Tiefen der Abundanzmaxima mit den Tiefen der Chlorophyllmaxima zusammen (Ausnahme: St 291). Die Abundanzmaxima von *Synechococcus sp.* lagen dagegen meist 10-30m und die der Prochlorophyten generell 10-20m unterhalb der Chlorophyllmaxima. Die lineare Regressionsanalyse (Abb. 3.36, Tab. 3.4) der beiden Variablen Abundanz und Chl a Konzentration ergab für alle Organismengruppen eine signifikante Korrelation ( $p < 0,001$ ), wobei diese Beziehung für eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton mit einem Korrelationskoeffizienten  $r = 0,86$  am stärksten war. Die Regressionsanalyse der beiden Variablen rote (durch Chlorophyll verursachte) Massenfluoreszenz (d. h. die Fluoreszenz aller Zellen innerhalb einer Population) und Chl a Konzentration ergab ähnliche Verhältnisse (nicht dargestellt). Für *Synechococcus sp.* und eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton waren die Korrelationen signifikant ( $p < 0,001$ ). Der stärkere Korrelationskoeffizient ergab sich erneut für eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton.

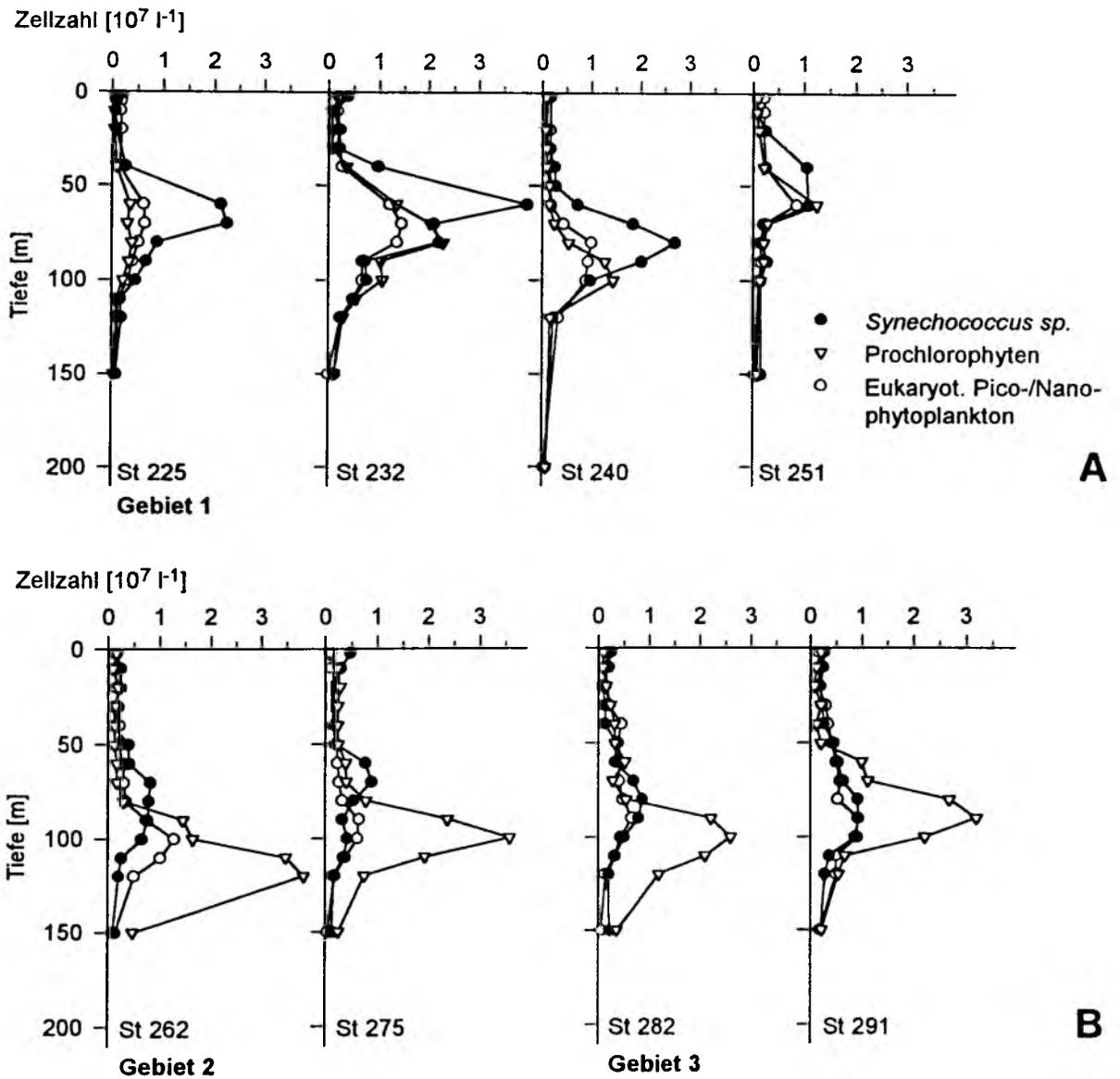


Abb. 3.35: Verteilung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in den oberen 200m der Wassersäule in a) Gebiet 1, b) Gebiet 2 und Gebiet 3 während der M25/2 Expedition.

Tab. 3.4: Korrelationskoeffizienten ( $r$ ), Irrtumswahrscheinlichkeiten ( $p$ ; t-Test), Anzahl der Proben ( $n$ ) und Gleichungen der linearen Regressionsanalyse (Pearson's  $r$ ) für die Variablen Abundanz (Prochlorophyten, *Synechococcus sp.*, eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton), Chl  $a$  und rote, durch Chlorophyll verursachte Massenfluoreszenz.  $y = \text{Chl } a \text{ Konzentration bzw. rote, durch Chlorophyll verursachte Massenfluoreszenz}$ ,  $x = \text{Abundanz}$ . \* = nicht bestimmt

Organismus	$r$	$p$	$n$	Gleichung
<b>Chl <math>a</math> (Abundanz)</b>				
Prochlorophyten	0,72	< 0,001	104	$y = 0,10 + 1,41 \cdot 10^{-5} \cdot x$
<i>Synechococcus sp.</i>	0,62	< 0,001	104	$y = 0,10 + 1,68 \cdot 10^{-5} \cdot x$
Eukaryot. Pico-/Nanophytopl.	0,86	< 0,001	104	$y = 0,01 + 4,81 \cdot 10^{-5} \cdot x$
<b>Chl <math>a</math> (Rote, durch Chlorophyll verursachte Massenfluoreszenz)</b>				
Prochlorophyten*	-	-	-	-
<i>Synechococcus sp.</i>	0,54	< 0,001	101	$y = 0,11 + 3,52 \cdot 10^{-7} \cdot x$
Eukaryot. Pico-/Nanophytopl.	0,81	< 0,001	101	$y = 3,04 + 1,50 \cdot 10^{-5} \cdot x$

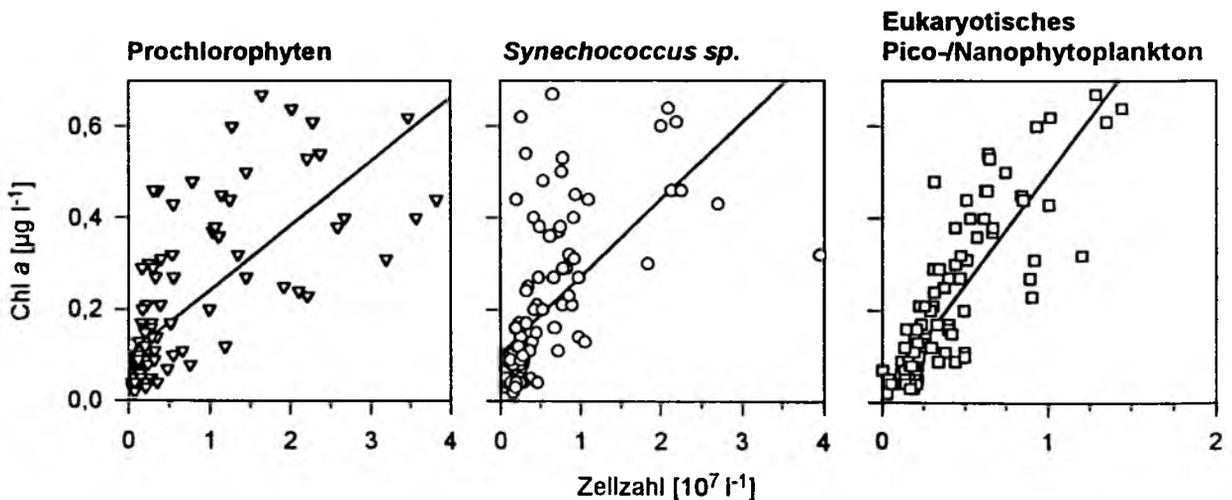


Abb. 3.36: Korrelation der Variablen Abundanz und Gesamtchlorophyll für Prochlorophyten, *Synechococcus sp.* und eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton während der M25/2 Expedition. Siehe Tab. 3.4 für Probenumfang, Irrtumswahrscheinlichkeiten, Korrelationskoeffizienten und Formeln.

Die Abundanzmaxima von *Synechococcus sp.* lagen in allen drei Gebieten knapp oberhalb der 1% Lichttiefe (Abb. 3.37). Dies entsprach einer über den Lichttag gemittelten Lichtintensität (s. 2.2.1) von  $30\text{--}43 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Tab. 3.5). Die Abundanzmaxima des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons lagen im Gegensatz dazu knapp ober- oder unterhalb der 1% Lichttiefe. Die entsprechende über den Lichttag gemittelte Lichtintensität betrug  $13\text{--}33 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Die Abundanzmaxima der Prochlorophyten lagen meist unterhalb der 1% Lichttiefe. Das tiefstes Abundanzmaximum wurde in 120m Tiefe in Gebiet 2 (St 262) ermittelt, wo der Anteil der an der Wasseroberfläche herrschenden

Einstrahlung 0,1% betrug. Die in diesen Tiefen herrschende, mittlere Lichtintensität betrug  $13\text{-}22\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

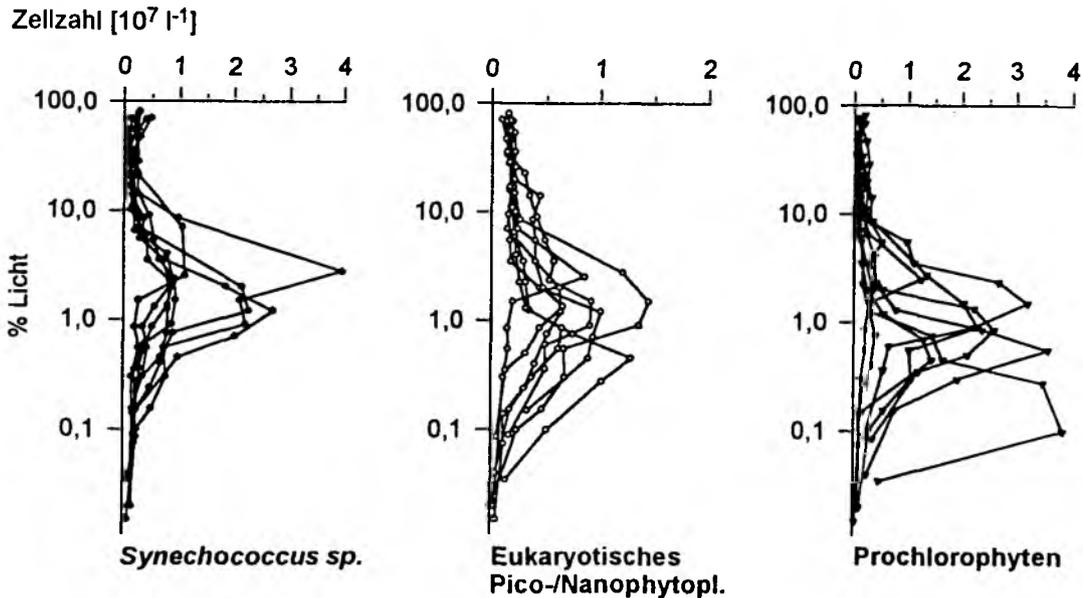


Abb. 3.37: Vertikalverteilung von *Synechococcus sp.*, eukaryotischem Pico- und Nanophytoplankton und Prochlorophyten aufgetragen gegen den in die Wassersäule eindringenden prozentualen Lichtanteil während der M25/2 Expedition.

Tab. 3.5: Über die Dauer des Lichttages gemittelte und in der Tiefe der jeweiligen Abundanzmaxima des autotrophen Pico- und Nanoplanktons herrschende Lichtintensitäten [ $\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ] während der M25/2 Expedition

Gebiet	<i>Synechococcus sp.</i>	Eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton	Prochlorophyten
1	37,1	33,2	21,6
2	42,5	13,0	12,5
3	29,5	24,0	20,0

Im Fall von *Synechococcus sp.* zeigte sich eine auffallende Tiefenverteilung der durch Phycoerythrin und Chlorophyll verursachten zellulären Orange- bzw. Rotfluoreszenz (Abb. 3.38) In den Gebieten 1 und 2 wiesen diese Verteilungen zwei Maxima auf. Das obere Maximum lag generell in 20-30m Tiefe. Darunter fielen die Werte zunächst ab, um im Tiefenbereich der Nutrikline erneut anzusteigen und ein weiteres Maximum in 100-110m Tiefe zu bilden. Der Unterschied zwischen den in den oberen und unteren Maxima erreichten Fluoreszenzbeträgen war dabei um so größer, je

markanter die Nutrikline ausgebildet war. In Gebiet 3 lag eine mehr oder weniger homogene Verteilung der zellulären Fluoreszenzbeträge in den oberen 200m der Wassersäule vor, was mit der in diesem Gebiet nur schwach ausgeprägten Nutrikline einherging.

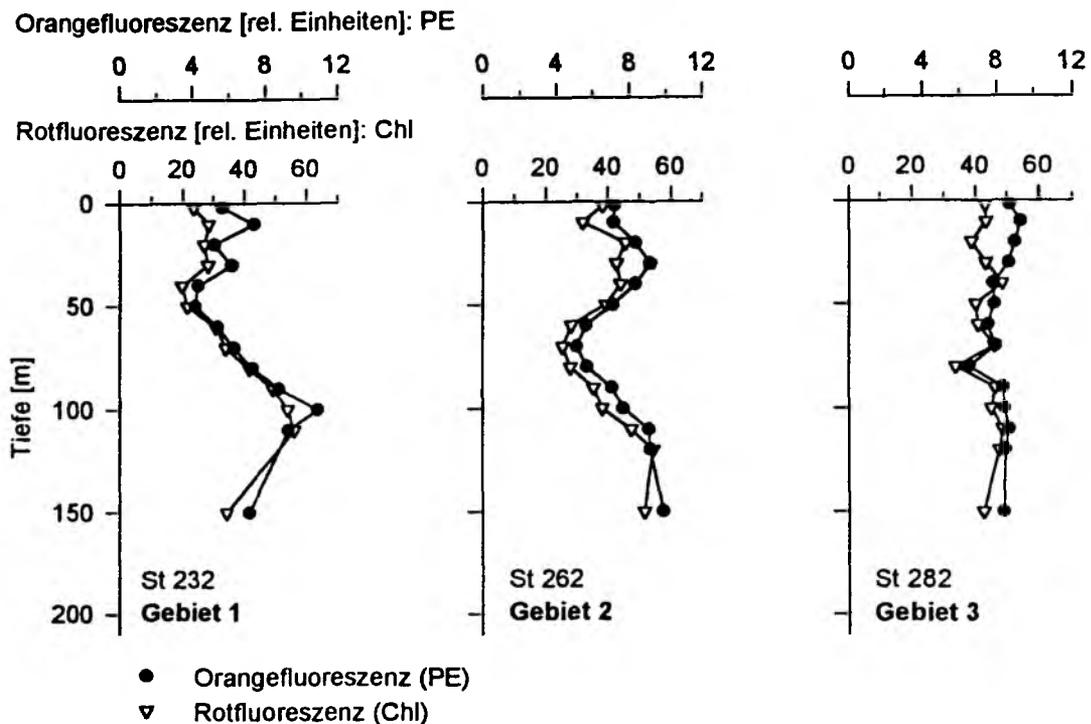


Abb. 3.38: Verteilung der durch Phycoerythrin und Chlorophyll verursachten zellulären Orange- bzw. Rotfluoreszenz von *Synechococcus* sp. in den oberen 150m der Wassersäule auf ausgewählten Stationen der drei während M25/2 untersuchten Gebiete.

### 3.5 Experimentelle Untersuchungen zur Lebensfähigkeit und Überlebensstrategie von *Synechococcus* sp. und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton unter aphotischen und anoxischen Bedingungen

Die in dieser Arbeit unter 3.1.2.1 und 3.3.1.1 vorgestellten Befunde - Vorkommen von *Synechococcus* sp. und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton in der nordatlantischen Tiefsee (M21/2 Expedition) und unterhalb der Chemokline in der östlichen Gotlandsee (BAMBI'92 Expedition) - führten zu der Frage, ob und wie diese Zellen in einer aphotischen und anoxischen Umgebung überleben können. Dabei sollte die Annahme, daß diese Zellen organische Verbindungen zur Kohlenstoffgewinnung verwenden, also heterotroph leben können, getestet werden. Zu diesem Zweck wurden die unter 2.3 beschriebenen Experimente durchgeführt, wobei jeweils Oberflächen- und Tiefenwasser hell bzw. dunkel und mit bzw. ohne Zugabe organischer Substrate (Glucose und Casamino-säuren während der M21/2 Expedition; nur Glucose während der BAMBI'92 Expedition)

inkubiert wurde. Es muß jedoch darauf hingewiesen werden, daß es sich hier nicht um axenische Kulturversuche handelte und der Einfluß bakterieller Remineralisierungsprozesse auf den Versuchsverlauf nicht ausgeschlossen werden konnte. Bei der nachstehenden Beschreibung der Resultate - Entwicklung der Abundanzen von *Synechococcus* sp. und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton mit fortschreitender Inkubationsdauer - werden folgende Abkürzungen für die verschiedenen Behandlungsarten (Ansätze) benutzt: H = Hell, D = Dunkel, - = ohne Gluc/CasAS-Gemisch, + = mit Gluc/CasAS-Gemisch. Die jeweils vorausgestellte Zahl steht für die Herkunftstiefe der Zellen (5, 10, 210, 1000m).

### 3.5.1 Nordatlantik

Im Probenwasser aus 10m Tiefe (Abb. 3.39) konnten drei Organismengruppen innerhalb des autotrophen Pico- und Nanoplanktons zytometrisch unterschieden werden. Dabei handelte es sich um *Synechococcus* sp. und um zwei eukaryotische Populationen (Population I und II), wie sie bereits für den Nordatlantik unter 3.1.1.1 und 3.1.2.1 in dieser Arbeit beschrieben wurden. Die jeweiligen Ausgangskonzentrationen zu Beginn des Experiments entsprachen den während der M21/2 Expedition in 10m Tiefe natürlich vorherrschenden Konzentrationen (*Synechococcus* sp.:  $3,0\text{-}3,6 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ , Population I:  $1,7\text{-}2,2 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ; Population II:  $0,4\text{-}0,6 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ). Die Nitrat- und Phosphatkonzentrationen betragen zu Beginn des Experiments  $3,6\mu\text{M}$  bzw.  $0,22\mu\text{M}$ .

Im Probenwasser aus 1000m Tiefe (Abb. 3.40) konnte nur *Synechococcus* sp. zytometrisch detektiert werden; die Abundanz zu Beginn des Experiments entsprach ebenfalls der in 1000m Tiefe natürlich vorherrschenden Konzentration von  $1,0\text{-}2,6 \cdot 10^6$  Zellen $l^{-1}$ . Die Nitrat- und Phosphatkonzentrationen betragen  $20\mu\text{M}$  bzw.  $1,5\mu\text{M}$ .

In allen vier Ansätzen mit Probenwasser aus 10m Tiefe wies die Entwicklung von *Synechococcus* sp. innerhalb der ersten beiden Versuchstage eine Abundanzzunahme um ca.  $1,0\text{-}2,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  auf. Danach fielen die Konzentrationen in den Ansätzen ohne Gluc/CasAS-Gemisch (10H-, 10D-) kontinuierlich ab und lagen zu Versuchsende bei  $0,2\text{-}0,4 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ . Dabei zeigte sich kein Unterschied zwischen der Hell- und der Dunkelinkubation. Im (10H+) Ansatz stieg die Konzentration von *Synechococcus* sp. gegensätzlich zu der ab Tag 2 einsetzenden, kontinuierlichen Abundanzabnahme in den Ansätzen ohne Gluc/CasAS-Gemisch weiter leicht an. Danach fielen die Werte ab Tag 3 ebenfalls ab, doch entsprach die Konzentration zu Versuchsende ( $2,6 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ) annähernd der Ausgangskonzentration. Im (10D+)-Ansatz zeigte sich die deutlichste Wirkung der Gluc/CasAS-Zugabe. Die Konzentration von *Synechococcus* sp. fiel ab Tag 3 leicht ab, stagnierte bis Tag 8, stieg zu Versuchsende (Tag 9) nochmals an und erreichte mit  $3,6 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  einen gegenüber der Ausgangskonzentration leicht höheren Wert.

Im Gegensatz zu den Ansätzen aus 10m Tiefe zeigte sich bei den Ansätzen mit Probenwasser aus 1000m Tiefe ohne Gluc/CasAS-Gemisch ein Unterschied zwischen der Hell- und der Dunkelinkubation (1000H-, 1000D-). In der Hellinkubation entwickelte *Synechococcus sp.* eine stetige Konzentrationszunahme über den gesamten Versuchszeitraum, wobei die Ausgangskonzentration zu Versuchsende mit  $6,1 \cdot 10^6$  Zellen $l^{-1}$  um das 5,5fache übertroffen wurde. In der Dunkelinkubation stieg die Zellzahl bis zu Tag 4 von  $2,5$  auf  $5,0 \cdot 10^6$  Zellen $l^{-1}$  an, fiel dann aber bis zum Versuchsende auf  $3,0 \cdot 10^6$  Zellen $l^{-1}$  ab. In den Ansätzen mit Gluc/CasAS-Gemisch (1000H+, 1000D+) entwickelte *Synechococcus sp.* im Gegensatz zu den Ansätzen ohne Gluc/CasAS-Gemisch sehr viel höhere Abundanzen. In der Hellinkubation stieg die Abundanz bis zum Tag 6 auf  $10,2 \cdot 10^6$  Zellen $l^{-1}$  an. Dieser Wert entsprach einer 6fachen Erhöhung der Ausgangskonzentration. Danach fiel die Konzentration in diesem Ansatz erneut auf ein Niveau der Ausgangskonzentration ab. Die deutlichste Wirkung der Gluc/CasAS-Zugabe zeigte sich im (1000D+) Ansatz. Hier stieg die Konzentration bis Tag 6 kontinuierlich auf über  $15,0 \cdot 10^6$  Zellen $l^{-1}$  an und blieb anschließend bis zum Versuchsende konstant.

Die Entwicklung des autotrophen, eukaryotischen Pico- und Nanoplanktons (Population I und II) konnte, wie bereits erwähnt, nur in den Ansätzen mit Probenwasser aus 10m Tiefe verfolgt werden. Die Konzentration von Population I nahm im (10H-) Ansatz bis Tag 3 um das doppelte zu ( $4,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ), um dann bis zu Versuchsende auf einen Wert von  $0,4 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  abzusinken. Ein leichter Konzentrationsanstieg war auch im (10H+) Ansatz zu beobachten, wobei der maximal erreichte Wert ( $3,1 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ) niedriger als im (10H-) Ansatz war. In den Dunkelinkubationen nahm die Abundanz von Population I stetig ab und es zeigte sich kein Unterschied hinsichtlich der Zugabe des Gluc/CasAS-Gemischs. Die Konzentration von Population II nahm über den gesamten Versuchszeitraum in den Ansätzen ohne Gluc/CasAS-Gemisch leicht ab. In den Ansätzen mit Gluc/CasAS-Gemisch waren Zellen dieser Population ab Tag 5 nicht mehr detektierbar.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß sich eine positive Wirkung der Gluc/CasAS-Zugabe auf das Wachstum von *Synechococcus sp.* in allen entsprechenden Ansätzen zeigte, wobei der stärkste Effekt im Probenwasser aus 1000m Tiefe und bei diesem wiederum in der Dunkelinkubation (1000D+) auftrat. Auf das Wachstum der eukaryotischen Populationen hatte die Gluc/CasAS-Zugabe keinen offensichtlichen Effekt.

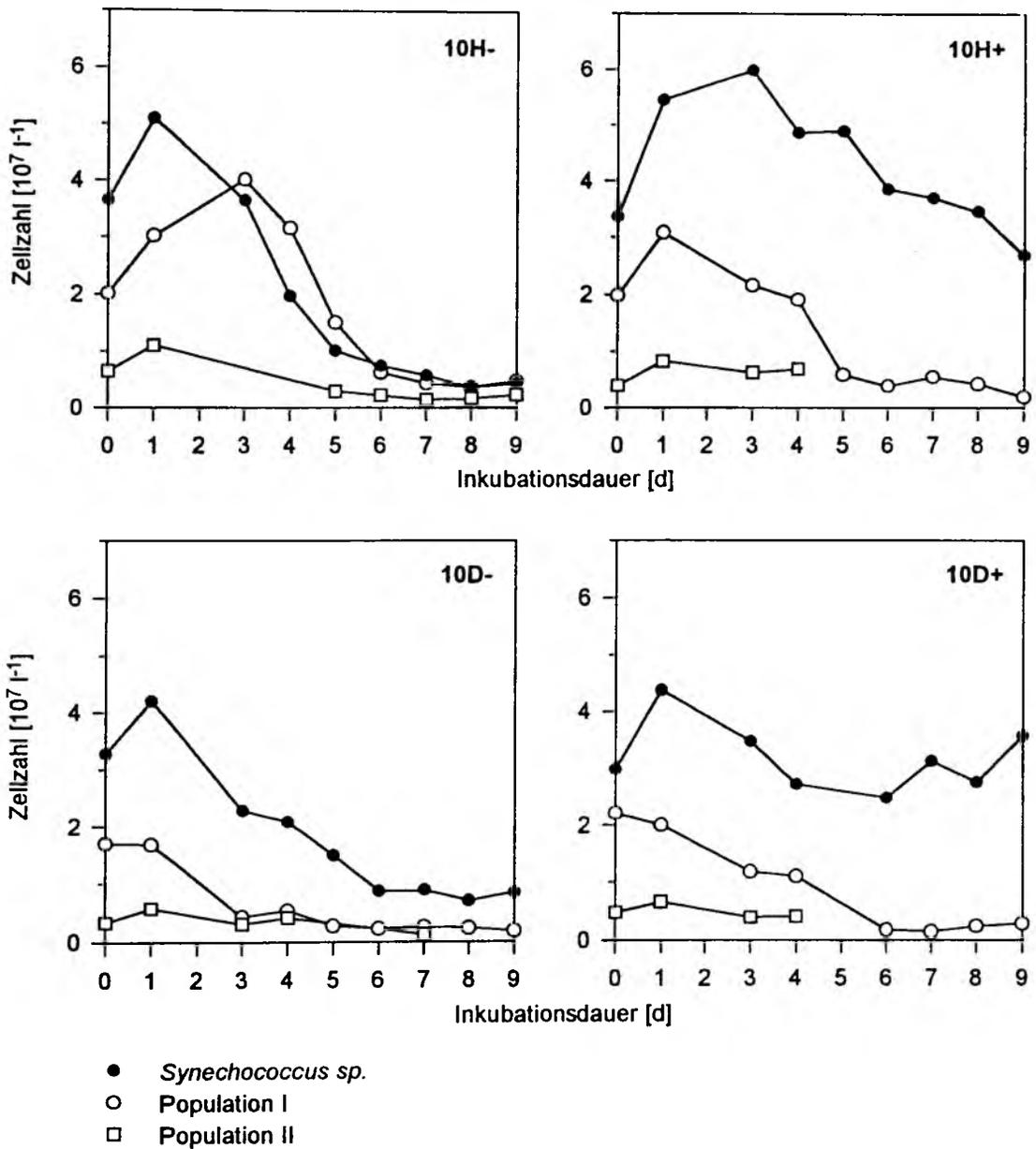


Abb. 3.39: Entwicklung der Abundanzen der zum autotrophen Pico- und Nanoplankton gehörigen Organismengruppen während des auf der M21/2 Expedition durchgeführten Inkubationsexperiments: Ansätze mit Probenwasser aus 10m Tiefe. H = Hell, D = Dunkel, - = ohne Gluc/CasAS-Gemisch, + = mit Gluc/CasAS-Gemisch.

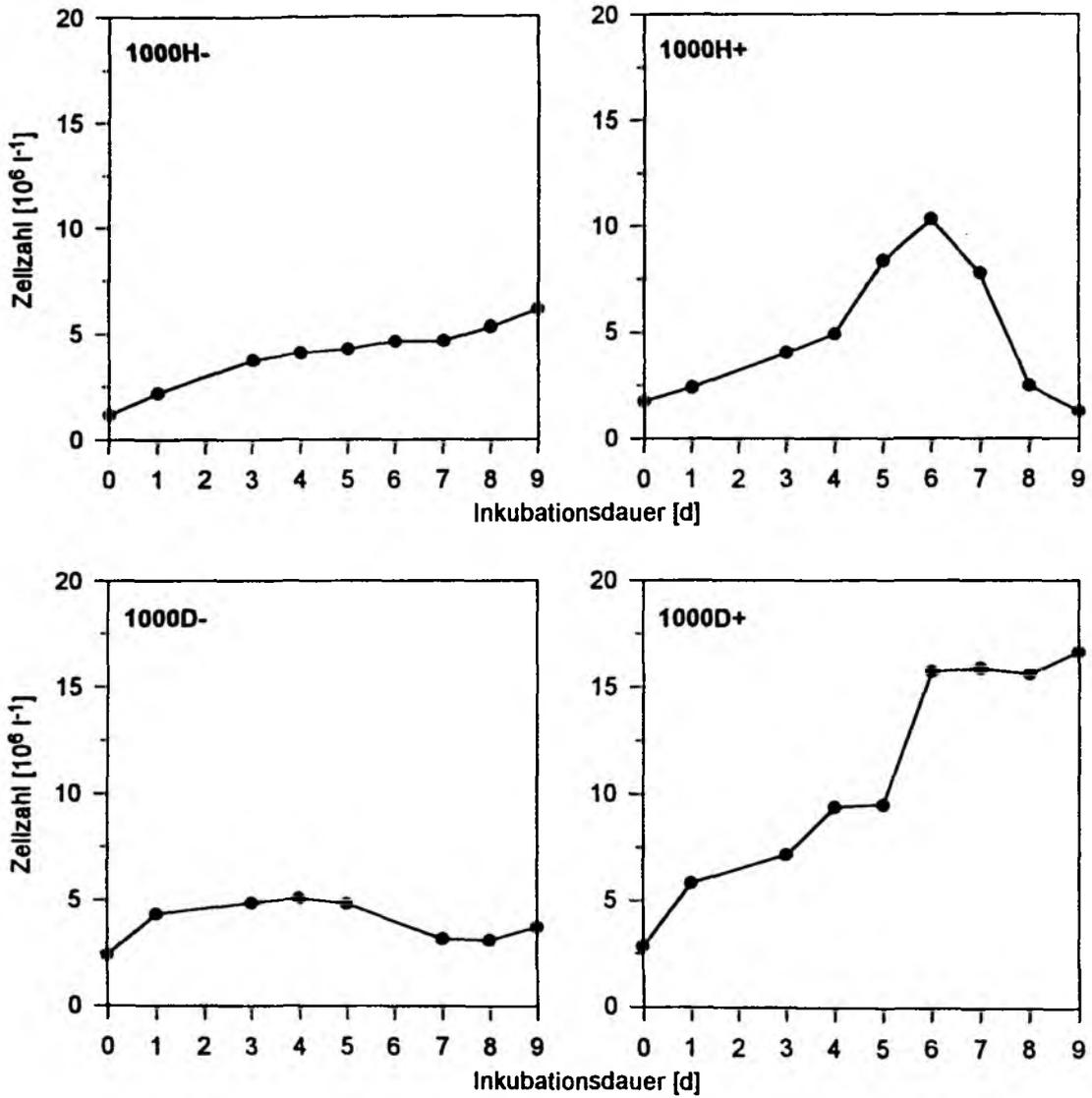


Abb. 3.40: Entwicklung der Abundanzen von *Synechococcus* sp. während des auf der M21/2 Expedition durchgeführten Inkubationsexperiments: Ansätze mit Probenwasser aus 1000m Tiefe. H = Hell, D = Dunkel, - = ohne Gluc/CasAS-Gemisch, + = mit Gluc/CasAS-Gemisch.

### 3.5.2 Östliche Gotlandsee

In den Ansätzen mit Probenwasser aus 5m Tiefe (Abb. 3.41) konnten die Abundanzen der vier für die östliche Gotlandsee (s. 3.3.1.1) beschriebenen Populationen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons (*Synechococcus sp.*, Population I und II, Cryptophyceen) verfolgt werden. Die Ausgangskonzentrationen aller Populationen am ersten Versuchstag entsprachen den natürlichen Konzentrationen in 5m Tiefe in der Wassersäule (*Synechococcus sp.*:  $5,2-6,2 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ; Population I:  $1,8-2,1 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ; Population II:  $0,9-1,1 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ; Cryptophyceen:  $0,1-0,2 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ). Die Nährsalzkonzentrationen betragen  $2,6 \mu M$  für Nitrat,  $0,35 \mu M$  für Phosphat und  $0,5 \mu M$  für Ammonium.

In den Ansätzen mit Probenwasser aus 210m Tiefe (Abb. 3.42) konnten keine Cryptophyceen detektiert werden; die Ausgangskonzentrationen betragen für *Synechococcus sp.*  $0,8-1,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ , für Population I  $0,5-0,9 \cdot 10^6$  Zellen $l^{-1}$  und für Population II  $0,4 \cdot 10^6$  Zellen $l^{-1}$ , was den Werten in der Wassersäule entsprach. Die Nährsalzkonzentrationen betragen  $2,0 \mu M$  für Nitrat,  $7,0 \mu M$  für Phosphat und  $10,0 \mu M$  für Ammonium.

Die Konzentration von *Synechococcus sp.* nahm in allen Ansätzen mit Probenwasser aus 5m Tiefe grundsätzlich ab; in den Hellinkubationen (5H-, 5H+) auf die Hälfte ( $2,5-3,3 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ) und in den Dunkelinkubationen (5D-, 5D+) auf ein Viertel ( $1,2-2,3 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ) der Ausgangskonzentration, wobei die Werte in den Ansätzen mit Glucose über den Werten in den Ansätzen ohne Glucose lagen.

In den Ansätzen mit Probenwasser aus 210m Tiefe hatte weder das Lichtangebot noch die Zugabe von Glucose eine positive Auswirkung auf das Wachstum von *Synechococcus sp.* In den Hellinkubationen (210H-, 210H+) nahmen die Konzentrationen zunächst ab, stagnierten dann und ab Tag 6 bzw. 8 konnte *Synechococcus sp.* nicht mehr detektiert werden. In den Dunkelansätzen (210D-, 210D+) nahmen die entsprechenden Werte bis zu Versuchsende stetig ab.

Im Gegensatz zu *Synechococcus sp.* entwickelte die zum autotrophen, eukaryotischen Pico- und Nanoplankton gehörende Population I zwischen Tag 4 und Tag 8 in den Hellansätzen mit Probenwasser aus 5m Tiefe (5H-, 5H+) im Vergleich zur Ausgangskonzentration um 2,5fach höhere Abundanzen ( $4,4-5,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ). Danach fielen die Werte im (5H-)-Ansatz auf  $3,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  ab, wohingegen im (5H+)-Ansatz zu Versuchsende noch  $4,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  gemessen wurden. In den Dunkelansätzen (5D-, 5D+) nahmen die Konzentrationen stetig ab und es zeigte sich wie für *Synechococcus sp.* keine positive Auswirkung der Zugabe von Glucose auf das Wachstum von Population I.

In den Ansätzen mit Probenwasser aus 210m Tiefe hatte das Lichtangebot (210H-, 210H+) den stärksten Effekt auf das Wachstum von Population I. Ab Tag 5 stiegen hier die Konzentrationen stark an und erreichten zu Versuchsende im (210H-)-Ansatz mit  $94,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  das 1000fache der Ausgangskonzentration. Im (210H+)-Ansatz wurde eine Konzentration von  $27,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  erreicht. In den Dunkelinkubationen (210D-, 210D+) stiegen die entsprechenden Werte nach Tag 8 an und

lagen zu Versuchsende mit  $2,4 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  im (210D-) Ansatz ebenfalls höher als im (210D+) Ansatz ( $1,3 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ). Die Zugabe von Glucose wirkte sich also nicht fördernd auf das Wachstum von Population I aus.

Die Entwicklung von Population II und der Cryptophyceen verlief in allen Ansätzen mit Probenwasser aus 5m Tiefe ähnlich. Generell nahmen die Abundanzen über den gesamten Versuchszeitraum ab und es zeigten sich keine Unterschiede hinsichtlich des Lichtangebotes bzw. der An- oder Abwesenheit von Glucose.

In den Ansätzen mit Probenwasser aus 210m Tiefe hatte die Kombination aus Licht- und Glucoseangebot (210H+) für Population I den stärksten Effekt. Nach siebentägiger lag-Phase wurde im Ansatz ohne Glucose (210H-) am Tag 8 des Experiments eine Konzentration von  $9,3 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  erreicht, die bis zum Versuchsende auf  $4,3 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  abfiel. Im Ansatz mit Glucose (210H+) stieg die Konzentration ab Tag 7 auf  $17,2 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  (Tag 9), um dann am letzten Tag des Versuchs auf  $16,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  abzunehmen. In den Dunkelinkubationen (210D-, 210D+) erfolgte nach neun Tagen, während derer die Zellen nicht detektiert werden konnten, im (210D-) Ansatz ein Abundanzanstieg auf  $0,8 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ , im (210D+) Ansatz betrug die Konzentration zu Versuchsende  $0,3 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ . Damit zeigte sich auch im Fall von Population II keine positive Auswirkung der Zugabe von Glucose auf das Wachstum.

Das bakterielle Wachstum (Abb. 3.43) verlief in allen Ansätzen mit Probenwasser aus 5m Tiefe ähnlich. Ausgehend von  $3,3-3,8 \cdot 10^9$  Zellen $l^{-1}$  stiegen die Konzentrationen stetig bis zu Tag 5 an. Zu diesem Zeitpunkt wurden in den Hellinkubationen Konzentrationen von  $6,0 \cdot 10^9$  Zellen $l^{-1}$  und in den Dunkelinkubationen von  $7,8-8,2 \cdot 10^9$  Zellen $l^{-1}$  ermittelt. Danach fielen die Werte bis zum Versuchsende ab. Mit  $4,3 \cdot 10^9$  Zellen $l^{-1}$  lagen die Konzentrationen in den Hellinkubationen erneut niedriger als in den Dunkelinkubationen ( $5,5 \cdot 10^9$  Zellen $l^{-1}$ ). Ein deutlicher Unterschied zwischen Ansätzen ohne und mit Glucose war nicht zu vermerken.

In den Ansätzen mit Probenwasser aus 210m Tiefe nahmen die Konzentrationen zunächst bis zum vierten Tag zu ( $3,5 \cdot 10^9$  Zellen $l^{-1}$ ) und sanken dann kontinuierlich auf gegenüber den Ausgangskonzentrationen leicht erhöhte Werte ab ( $1,8-2,7 \cdot 10^9$  Zellen $l^{-1}$ ). Es zeigt sich kein Unterschied bezüglich des Lichtangebots oder der Ab- bzw. Anwesenheit von Glucose.

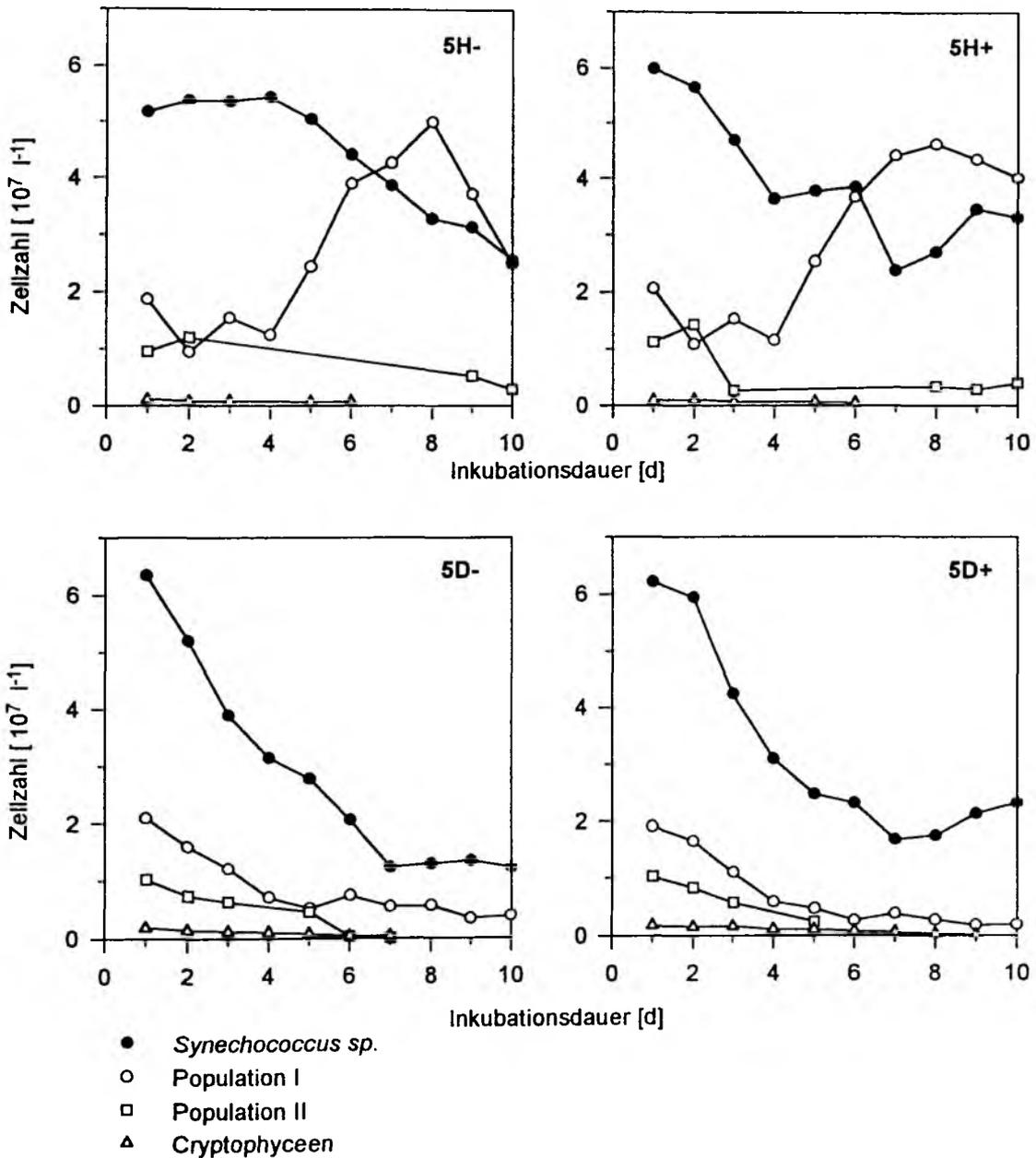


Abb. 3.41: Entwicklung der Abundanzen von *Synechococcus sp.* und des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons während des auf der BAMBI'92 Expedition durchgeführten Inkubationsexperiments: Ansätze mit Probenwasser aus 5m Tiefe. H = Hell, D = Dunkel, - = ohne Glucose, + = mit Glucose.

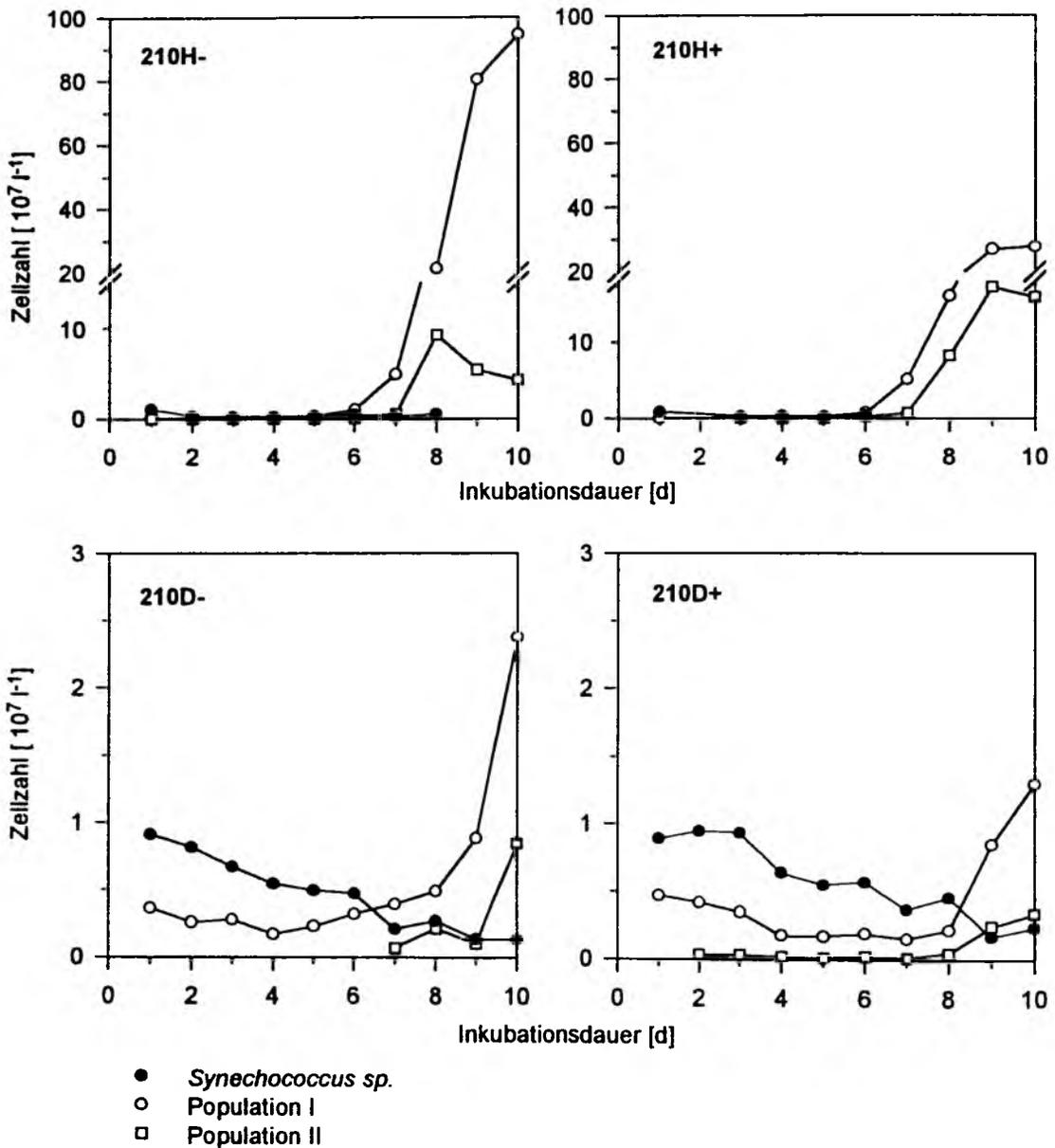


Abb. 3.42: Entwicklung der Abundanzen von *Synechococcus sp.* und des eukaryotischen, pigmentierten Pico- und Nanoplanktons während des auf der BAMBI'92 Expedition durchgeführten Inkubationsexperiments: Ansätze mit Probenwasser aus 210m Tiefe. H = Hell, D = Dunkel, - = ohne Glucose, + = mit Glucose.

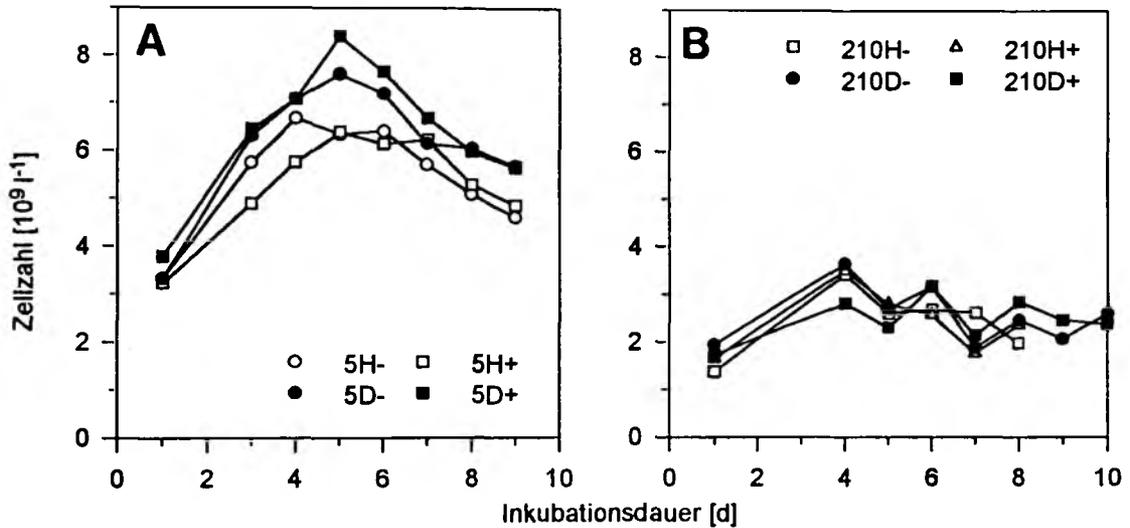


Abb. 3.43: Entwicklung der bakteriellen Abundanzen in a) Ansätzen mit Probenwasser aus 5m Tiefe und b) Ansätzen mit Probenwasser aus 210m Tiefe während des auf der BAMBI'92 Expedition durchgeführten Inkubationsexperiments. H = Hell, D = Dunkel, - = ohne Glucose, + = mit Glucose.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß *Synechococcus sp.* weder auf das Lichtangebot noch auf die Zugabe von Glucose mit gesteigertem Wachstum reagierte. Für die pigmentierten Zellen des eukaryotischen Pico- und Nanoplanktons aus 210m Tiefe wurde ein wachstumsfördernder Effekt bei Lichtangebot beobachtet. Die Zugabe von Glucose wirkte sich bei diesen Populationen im Gegensatz zu den entsprechenden Populationen aus 5m Tiefe zwar förderlich auf das Wachstum aus, aber die maximalen, durch alleiniges Lichtangebot erzielten Abundanzen wurden nicht erreicht.

## 4 DISKUSSION

### 4.1 Nordatlantik

#### 4.1.1 Räumliche Variabilität autotrophen Pico- und Nanoplanktons im Frühjahr 1992

Im Frühjahr 1992 unterlag die Verteilung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons im Untersuchungsgebiet der M21/2 Expedition einer ausgeprägten räumlichen Variabilität. Einerseits wurden hohe Abundanzen im westlichen Bereich des Ost-West-Schnitts (Vorstudie) und während Phase I der Driftstudie ermittelt; andererseits waren die entsprechenden Werte im östlichen Bereich des Schnitts und während Phase II der Driftstudie um das 1,5- bis 3fache niedriger. Die Verteilung dieser Organismen innerhalb des Untersuchungsgebietes folgte also nicht einem einheitlichen, großflächigen, sondern eher einem fleckenhaften ("patchy") Muster. Diese fleckenhafte Verteilung auf mesoskaligem Raum (< 200km), die ebenfalls für die Nährsalzkonzentrationen und die Chi a Akkumulation beobachtet wurde, ist darauf zurückzuführen, daß sowohl auf dem Ost-West-Schnitt der Vorstudie als auch während der Driftstudie unterschiedliche Wasserkörper beprobt wurden. Auf dem Ost-West-Schnitt deutete sich dies vor allem durch die Temperaturfront an der Oberfläche an, wobei der östlich dieser Front gelegene Wasserkörper einem antizyklonalen Mäander oder Eddy entsprach (PODEWSKI, 1993). Im Fall der Driftstudie weist die nach dem Sturm abknickende Driftertrajektorie (s. Abb. 2.1b unter 2.1.1) darauf hin, daß die vor (Phase I) und nach (Phase II) dem Sturm beprobten Stationen innerhalb verschiedener Wasserkörper lagen. Ein weiteres Indiz für diese Annahme stellt die zu Beginn von Phase II gegenüber Phase I erhöhte Chi a Konzentration in den oberen 150m der Wassersäule dar. Am letzten Tag von Phase I betrug diese in den oberen 50m der Wassersäule ca.  $0,5\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ , wohingegen zu Beginn von Phase II eine Chi a Konzentration von  $0,9\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  in den oberen 150m der Wassersäule ermittelt wurden. Ein signifikanter Phytoplanktonzuwachs während des Sturmereignis ist wegen der großen Durchmischungstiefe auszuschließen.

Es bleibt somit festzustellen, daß das im Frühjahr 1992 im Nordostatlantik untersuchte Gebiet vermutlich durch eine komplexe hydrographische Variabilität charakterisiert war und verschiedene, nebeneinander existierende, pelagische Systeme angetroffen wurden, deren räumliche Ausdehnung in einem mesoskaligen Größenbereich lag. Dies ist konform mit anderen Untersuchungen, wonach zyklonale und antizyklonale Wirbelstrukturen als typische hydrographische Strukturen im temperierten Nordostatlantik (LE GROUPE "TOURBILLON", 1983; KUPFERMAN *et al.*, 1986; MITTELSTAEDT, 1987; KRAUSS *et al.*, 1990) die Verteilung chemischer und biologischer Variablen prägen (WATSON *et al.*, 1991; SAVIDGE *et al.*, 1992; ROBINSON *et al.*, 1993). Da auch während der Driftstudie zwei verschiedene Systeme (Wasserkörper) beprobt wurden, kann diese nicht als Lagrangesche Zeitserienuntersuchung innerhalb eines Wasserkörpers gedeutet werden und die Entwicklung der jeweiligen Phytoplanktongemeinschaften innerhalb der beiden in Phase I und II beprobten Wasserkörper muß im Folgenden getrennt betrachtet werden.

#### 4.1.2 Zeitliche Variabilität autotrophen Pico- und Nanoplanktons im Frühjahr 1992

Obwohl während Phase I aufgrund der täglich schwankenden Deckschichttiefe zwischen 50 und 105m Tiefe die Voraussetzung für ein optimales Phytoplanktonwachstum - d. h. eine flache, permanente Deckschicht innerhalb der euphotischen Zone - nicht gegeben war, wurden mit  $3,2-5,8 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  für *Synechococcus* sp. unter Berücksichtigung der Jahreszeit unerwartet hohe Abundanzen coccaler Cyanobakterien vorgefunden. Der Konzentrationsbereich dieser Organismen für verschiedenste ozeanische Regionen umfaßt  $10^6-10^8$  Zellen $l^{-1}$  (JOHNSON und SIEBURTH, 1979; WATERBURY *et al.*, 1979; KREMPIN und SULLIVAN, 1981; LI *et al.*, 1983; PLATT *et al.*, 1983; GLOVER *et al.*, 1986a, 1988; MURPHY und HAUGEN, 1985; OLSON *et al.*, 1990b), wobei die in Phase I ermittelten Konzentrationen Werten entsprechen, die z. B. für den äquatorialen Pazifik (CHAVEZ *et al.*, 1990) oder den tropischen Nordatlantik angegeben werden (GLOVER *et al.*, 1986a; 1986b; OLSON *et al.*, 1990b; JOCHEM und ZEITZSCHEL, 1993; VELDHUIS *et al.*, 1993). Die in dieser Phase der M21/2 Driftstudie ermittelten Abundanzen sind daher typisch für sommerliche, stratifizierte Systeme oder subtropische und tropische Regionen. Ähnliches gilt für eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton. Die in Phase I ermittelten Konzentrationen lagen mit  $2,0-3,2 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$  an der oberen Grenze des für diese Organismen allgemein angegebenen Konzentrationsbereichs von  $10^6-10^7$  Zellen $l^{-1}$  (GLOVER *et al.*, 1986a; 1988; CHAVEZ *et al.*, 1990; GALVAO, 1990; JOCHEM und ZEITZSCHEL, 1993; VELDHUIS und KRAAY, 1993; CAMPBELL *et al.*, 1994b). Neben den hohen Abundanzen ist der erhebliche Anteil, den das autotrophe Pico- und Nanoplankton mit 70-82% während Phase I zur integrierten Gesamtprimärproduktion beitrug (JOCHEM, 1993), ein weiteres Charakteristikum für eine Phytoplanktongemeinschaft in sommerlichen, stratifizierten Systemen oder subtropischen und tropischen Regionen (BIENFANG und ZYPER, 1981; LI *et al.*, 1983; PLATT *et al.*, 1983; BERMAN *et al.*, 1984a; GLOVER *et al.*, 1985). Das während Phase I konstant bleibende  $NO_3:Si$ -Verhältnis macht darüber hinaus deutlich, daß Diatomeen in dieser Phase keine große Bedeutung zukam, was den Befunden mikroskopischer Untersuchungen entspricht (M. DECKERS, pers. Mitteilung, Institut für Meereskunde, Kiel). Angesichts dieser Tatsache und der Verfügbarkeit von  $1,0-1,5 \mu M$  Silikat während dieser Phase stellt sich die Frage nach den auslösenden Faktoren für die beobachtete Dominanz des autotrophen Pico- und Nanoplanktons. Die Produktion des Mikrophytoplanktons und damit der Diatomeen war generell auf die oberen 40m der Wassersäule beschränkt, wohingegen die Produktion der Fraktionen des Pico- und Nanophytoplanktons bis in ca. 80m Tiefe nachgewiesen werden konnte (JOCHEM, 1993). Damit scheint sich anzudeuten, daß kleinere Zellen die während dieser Phase beobachtete, tiefe Vermischung besser als größere Zellen tolerieren konnten.

Es sei an dieser Stelle bemerkt, daß die relativ hohen Abundanzen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons im Ausmaß der Chl a Akkumulation während dieser Phase keine Entsprechung fanden. Die Chl a Konzentration betrug im Mittel in den oberen 50m der Wassersäule  $0,63 \mu g l^{-1}$ . Wird der Anteil des autotrophen Pico- und Nanoplanktons am Gesamtchlorophyll in Ermangelung von Daten zum fraktionierten Chlorophyll dem Anteil dieser Fraktionen an der Gesamtprimärproduktion gleichgesetzt und somit auf 70-82% (JOCHEM, 1993) geschätzt, so war das autotrophe Pico- und Nanoplankton während Phase I für eine Chl a Akkumulation von ca.  $0,4-0,5 \mu g l^{-1}$  verantwortlich.

Dieser Vergleich erscheint gerechtfertigt, da der Anteil des autotrophen Pico- und Nanoplanktons am Gesamtchlorophyll dem Anteil an der Primärproduktion in verschiedensten Meeresregionen entspricht (BIENFANG und ZYPER, 1981; LI *et al.*, 1983; BERMANN *et al.*, 1984a; GLOVER *et al.*, 1985; 1986a).

Die Entwicklung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons während dieser Phase der Driftstudie war durch eine leichte Abnahme der Abundanz von *Synechococcus sp.* in 30-50m Tiefe gekennzeichnet. Da sowohl Nitrat als auch Phosphat in ausreichender Konzentration (3,6µM bzw. 0,25µM) vorhanden waren, kann eine Nährsalzlimitierung des Wachstums als Ursache dieser Abundanzabnahme ausgeschlossen werden. Bei vergleichbar hohen Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons ( $> 4,0 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ) beobachteten VERITY *et al.* (1993) im Nordostatlantik im Frühjahr 1989 ein vermehrtes Auftreten heterotropher Dinoflagellaten. Diese Organismen waren in der Lage bis zu 52% der Produktion autotrophen Pico- und Nanoplanktons ( $< 5\mu m$  Fraktion) aufzunehmen. Es ist also denkbar, daß die während der M21/2 Driftstudie in Phase I abnehmende Abundanz von *Synechococcus sp.* durch einen verstärkten Fraßdruck bedingt war. Da allerdings für die Populationen des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons eine solche Abundanzabnahme nicht beobachtet werden konnte und keine Untersuchungen zur Verbreitung und Abundanz heterotropher Nanoflagellaten für die M21/2 Expedition vorliegen, bleibt die Annahme eines verstärkten Fraßdrucks spekulativ. Desweiteren könnte die täglich schwankende Tiefe der durchmischten Deckschicht und die damit verbundene hohe Turbulenz zu einem instabilen Verteilungsmuster des autotrophen Pico- und Nanoplanktons geführt haben. Letztlich kann angesichts dieser Schwankungen, die auch für die Nährsalzsprungschicht beobachtet wurden, nicht endgültig davon ausgegangen werden, daß während Phase I tatsächlich nur ein Wasserkörper beprobt wurde.

Abschließend sei erwähnt, daß die hier während Phase I der Driftstudie vorgefundene Situation nicht als der Übergang von einer Frühjahrs- zu einer Sommergemeinschaft betrachtet werden kann, da trotz der dominierenden Bedeutung autotrophen Pico- und Nanoplanktons, andere, für ein sommerliches System charakteristische Faktoren, wie eine flache, permanente Deckschicht sowie eine Nährsalzerschöpfung im oberen Teil der Wassersäule während Phase I nicht beobachtet wurden.

Zu Beginn von Phase II kam dem autotrophen Pico- und Nanoplankton im Gegensatz zu Phase I eine geringere Bedeutung zu. Einerseits wurden niedrigere Abundanzen ermittelt, die den von MURPHY und HAUGEN (1985) auf 47°N/20°W und LI *et al.* (1993a) auf 45°N/41°W in einem vergleichbaren Zeitraum bestimmten Konzentrationen entsprachen und somit in den für diese Jahreszeit erwarteten Bereich fielen. Andererseits stieg das  $NO_3:Si$ -Verhältnis während dieser Phase von 4,5 auf 12,5 an, was auf einen im Vergleich zu Nitrat schnelleren Verbrauch von Silikat und folglich auf ein Wachstum von Diatomeen schließen ließ. Dies entsprach der Tatsache, daß diese Organismen als hauptsächliche Vertreter des Mikrophytoplanktons (M. DECKERS, pers. Mitteilung, Institut für Meereskunde, Kiel) in dieser Phase der Driftstudie bis zu 55% zur Gesamtprimärproduktion beitrugen (JOCHEM, 1993). Es kann daher angenommen werden, daß überwiegend Diatomeen für den während Phase II beobachteten Anstieg der Chl a Konzentration von 0,9 auf  $1,6\mu g l^{-1}$  verantwortlich waren. Wird der Anteil des autotrophen Pico- und Nanoplanktons am Gesamtchlorophyll wie für Phase I dem Anteil dieser Fraktionen an der Primärproduktion gleichgesetzt und somit auf ca. 45% geschätzt, so

hätte das autotrophe Pico- und Nanoplankton während Phase II der M21/2 Driftstudie eine Chl *a* Akkumulation von maximal  $0,36-0,64\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  beigetragen.

Bereits am dritten Tag nach einsetzender Verflachung der Deckschicht betrug die Silikatkonzentration in dieser Phase weniger als  $0,25\mu\text{M}$ , so daß ein weiterer Anstieg der Chl *a* Konzentration durch Diatomeen nach dem 02.05.1992 (Ende der M21/2 Studie) nur in beschränktem Ausmaße hätte möglich sein können. Von dem darüber hinaus verbliebenen Nitratreservoir ( $4,3\mu\text{M}$ ) gegen Ende der Studie profitierte vor allem *Synechococcus sp.*, indem der Anteil dieser Organismen an der Gesamtprimärproduktion erneut leicht anstieg (JOCHEM, 1993) und am letzten Tag der Studie ähnlich hohe Abundanzen wie im Wasserkörper der Phase I erreicht wurden. In diesem Zusammenhang ist auffällig, daß das Abundanzmaximum von *Synechococcus sp.* auf der entsprechenden Station (St 192) nicht an der Oberfläche, sondern in 40m Tiefe lokalisiert war und daß die Verteilung der Chl *a* Konzentration auf dieser Station ebenfalls ein Tiefenmaximum (50m) aufwies. Die Ausbildung von Tiefenmaxima hinsichtlich der Abundanz von *Synechococcus sp.* und der Chl *a* Konzentration sind typische Verteilungsmuster in sommerlichen, stratifizierten Systemen bzw. in subtropischen und tropischen Regionen (HERBLAND *et al.*, 1985; MURPHY und HAUGEN, 1985; GLOVER *et al.*, 1986b; FURUYA 1990). Angesichts der relativ hohen Chl *a* Konzentration ( $1,75\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ ) und der im oberen Teil der Wassersäule verbliebenen Nitratkonzentration von  $4,3\mu\text{M}$  stellt diese Situation allerdings ebensowenig wie Phase I einen Übergang zu einer sommerlichen, von autotrophen Pico- und Nanoplankton dominierten Gemeinschaft dar. So zeigen die Beobachtungen von VELDHUIS *et al.* (1993) zwar, daß sowohl Abundanzmaxima von *Synechococcus sp.* in 30-40m Tiefe als auch Chlorophyllmaxima in 30-50m Tiefe für den sommerlichen Nordostatlantik (August 1989;  $47^{\circ}\text{N}/20^{\circ}\text{W}$ ) typisch sind, doch sind eine Nitratverarmung des oberen Teils der Wassersäule und eine maximale Chl *a* Konzentration von  $0,4-0,6\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  für eine solche Situation kennzeichnend.

Von den aufgeführten Überlegungen ausgehend, stellt sich die Frage, inwiefern es sich bei den beiden beschriebenen Phytoplanktongemeinschaften (Pico- und Nanophytoplankton dominierte Gemeinschaft in Phase I bzw. Mikrophytoplankton - Diatomeen - dominierte Gemeinschaft in Phase II) um zwei zeitlich aufeinanderfolgende, räumlich nebeneinander existierende Stadien einer prinzipiell einheitlichen Entwicklung oder um zwei vollständige, voneinander unabhängige Systeme handelte. KOEVE *et al.* (1993a) kalkulierten die Konzentrationen „neuer“ Nährsalze (Silikat, Nitrat) zum Zeitpunkt der M21/2 Studie, verglichen diese Werte mit den erwarteten, winterlichen Konzentrationen und bestimmten anhand der Abweichung die Silikatsedimentationsraten für beide während Phase I und Phase II beprobten Wasserkörper. Da die Silikatsedimentationsrate des Wasserkörpers der Phase I doppelt so hoch war wie die des Wasserkörpers in Phase II, schließen KOEVE *et al.* (1993a), daß dem Zeitpunkt der Beprobung des Wasserkörpers in Phase I ein erhöhter Silikatverbrauch durch Diatomeen in diesem Wasserkörper vorangegangen sein mußte. Demnach wäre die in Phase I beobachtete, von Pico- und Nanophytoplankton dominierte Gemeinschaft, sukzessiv von einer Diatomeen dominierten Gemeinschaft ableitbar. Daher läßt sich vermuten, daß sich die beiden während der M21/2 Driftstudie vorgefundenen, räumlich und zeitlich nebeneinander existierenden Systeme in unterschiedlichen zeitlichen Stadien eines prinzipiell einheitlichen Entwicklungsmusters befanden.

### 4.1.3 Frühjahrsblüten im temperierten Nordostatlantik und die Bedeutung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons

Auf der Grundlage von N:Si-Verhältnissen in der Wassersäule und in Diatomeen postulierte KOEVE (1992) für den temperierten Nordostatlantik, daß nur ca. 50% des winterlich akkumulierten Nitrats durch Diatomeen als typische Vertreter einer Frühjahrsblüte (MARGALEFF, 1978; LEGENDRE, 1990) während eines Blütenereignisses verbraucht werden können. Dieser Hypothese entsprechend wurde eine sich der Diatomeenblüte anschließende Flagellatenblüte in verschiedenen Meeresregionen beobachtet (z. B. CADEE und HEGEMAN, 1986). Auch während des im Frühjahr 1989 auf 47°N/20°W durchgeführten 'JGOFS-North Atlantic Bloom Experiment' (NABE) wurden eine Diatomeenblüte und eine darauffolgende Nanoflagellatenblüte beobachtet (M. DECKERS, unveröffentlichte Daten; SIERACKI *et al.*, 1993), deren charakteristische Variablen bzw. Parameter in Tabelle 4.1 zusammen mit einigen Ergebnissen der M21/2 Studie aufgeführt sind. Während der NABE Studie wurde im Untersuchungszeitraum vom 25.04.-08.05.1989 eine von Diatomeen dominierte Frühjahrsblüte beobachtet, die durch maximale Chl *a* Konzentrationen von  $1,5\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ , einem Anteil des Mikrophytoplanktons (Fraktion > 20 $\mu\text{m}$ ) an der Gesamtprimärproduktion von über 50%, Silikaterschöpfung und Nitratkonzentrationen von ca.  $4\mu\text{M}$  in den oberen 40m der Wassersäule charakterisiert war. Im Laufe der auf die Diatomeenblüte folgenden Nanoflagellatenblüte (18.05.-31.05.1989) entwickelten sich in den oberen 30m der Wassersäule höhere Chl *a* Konzentrationen ( $2,5\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ ), der Anteil des Mikrophytoplanktons an der Gesamtprimärproduktion sank auf 43% zugunsten der Fraktion des Pico- und Nanophytoplanktons (hier: < 5 $\mu\text{m}$ ) und die Nitratkonzentration nahm auf 2 bzw.  $1\mu\text{M}$  ab. Während dieser Nanoplanktonblüte entwickelte das autotrophe Pico- und Nanoplankton ca. 2- bis 8fach höhere Abundanzen als während der Diatomeenblüte.

Der Vergleich beider Studien ergibt zwar einige Übereinstimmungen, doch die Einordnung der beiden während der M21/2 Expedition vorgefundenen pelagischen Phytoplanktongemeinschaften in das Sukzessionssystem von SIERACKI *et al.* (1993) scheint nur z. T. möglich.

Zunächst kann die in Phase II während der M21/2 Driftstudie beobachtete Entwicklung des Phytoplanktons im Sinne von SIERACKI *et al.* (1993) als eine Diatomeenblüte bezeichnet werden. Dies läßt sich vor allem durch das abnehmende  $\text{NO}_3$ :Si-Verhältnis, die Dominanz der Diatomeen sowie die sich verflachende Deckschicht während dieser Phase begründen. Ähnliche Verhältnisse wurden im Frühjahr 1989 während der NABE Studie beobachtet.

Die Einordnung der in Phase I vorgefundenen Phytoplanktongemeinschaft in das Sukzessionssystem von SIERACKI *et al.* (1993) erscheint im Gegensatz dazu weniger eindeutig. Aufgrund der hohen Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons könnte Phase I zunächst der Nanoplanktonblüte zugeordnet werden. Jedoch ist auffällig, daß trotz hoher Zellzahlen entsprechend hohe Chl *a* Konzentrationen nicht erreicht wurden.

Tab. 4.1. Zusammenfassung einiger der während des JGOFS 'North Atlantic Bloom Experiment' (NABE) ermittelten Daten aus JOINT *et al.* (1993), LOCHTE *et al.* (1993) und SIERACKI *et al.* (1993) im Vergleich zu einigen Daten der M21/2-Studie (JOCHM, 1993; KOEVE *et al.*, 1993b; diese Arbeit). Euk. Pico-/Nanopl. = Eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton, PP = Primärproduktion, → = Entwicklung im Laufe der Studie

Variable/Parameter	JGOFS-NABE 1989		M21/2 1992	
	Diatomeenblüte 25.04.-08.05.	Nanoflagellatenblüte 18.05.-31.05.	Phase I 19.04.-23.04.	Phase II 26.04.-02.05.
Deckschichttiefe [m]	80→30-40 (2)	10-30 (2)	75-150 (5)	175→30 (5)
Silikat [ $\mu\text{M}$ ]	ca. 2,3→0,5 (3)	< 0,5 (3)	ca. 1,0-1,5* (5)	ca. 1,6→0,2* (5)
Nitrat [ $\mu\text{M}$ ]	ca. 4,0 (3)	1,0-2,0 (3)	ca. 3,6* (5)	ca. 5,8→4,3* (5)
NO <sub>3</sub> :Si-Verhältnis	2,6→10 (3)	14,3→2,5 (3)	3,3	4,5→12,5
Chl a [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ]	max. 1,5 (3)	max. 2,5 (3)	max. 1,0→0,5 (5)	max. 0,8→1,6 (5)
Chl a [ $\text{mg m}^{-2}$ ]	ca. 100 (1)	ca. 100 (1)	50-75 (5)	100-125 (5)
PP [ $\text{mM C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ ]	max. 150 (1)	max. 125 (1)	ca. 50-58 (4)	ca. 50-67 (4)
Abundanz [ $10^7$ Zellen $\text{l}^{-1}$ ]				
<i>Synechococcus sp.</i>	0,5-1,8 (3)	4,2 (3)	2,2-5,8	1,2-4,0
Euk. Pico-/Nanopl.	0,4-1,0 (3)	0,6-1,1 (3)	ca. 2,5	0,5-1,1
Anteil an PP [%]				
< 5 $\mu\text{m}$	32-52 (1)	ca. 57 (1)	70-82 (4)	ca. 17 (4)
> 20 $\mu\text{m}$	> 50 (1)	ca. 43 (1)	ca. 30 (4)	43-55 (4)

\*die Konzentrationen sind für die oberen 50m der Wassersäule angegeben

(1) aus JOINT *et al.* (1993)

(2) aus LOCHTE *et al.* (1993)

(3) aus SIERACKI *et al.* (1993)

(4) aus JOCHM (1993)

(5) aus KOEVE *et al.* (1993b)

Desweiteren konnte eine Silikaterschöpfung, die eine der Voraussetzungen für die während der NABE Studie beobachtete Nanoflagellatenblüte zu sein schien, während Phase I nicht beobachtet werden. Im Gegensatz dazu lag ein gleichbleibendes Silikatreservoir von ca. 1,0-1,5 $\mu\text{M}$  vor, welches von Diatomeen nicht genutzt werden konnte, wie das während dieser Phase konstante NO<sub>3</sub>:Si-Verhältnis zeigte. Außerdem lag während der NABE Studie zum Zeitpunkt der Nanoflagellatenblüte eine flache, permanente Deckschicht vor, was während Phase I der M21/2 Studie ebenfalls nicht der Fall war. Die von SIERACKI *et al.* (1993) beschriebene Nanoflagellatenblüte fand also in der während Phase I vorgefundenen Phytoplanktongemeinschaft keine Entsprechung. Vielmehr könnte die Situation, die am Ende von Phase II vorgefunden wurde - Silikaterschöpfung und ansteigende Zellzahlen autotrophen Pico- und Nanoplanktons bei zunehmender Verflachung der Deckschichttiefe -, den

Beginn einer solchen Nanoplanktonblüte dargestellt haben. Das Ausmaß dieser Blüte im Sinne der erreichten, maximalen Chl *a* Konzentration, ist dabei wahrscheinlich von der jeweiligen Artenzusammensetzung abhängig.

Angesichts der im Frühjahr 1992 in Phase I vorgefundenen, unerwartet hohen Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons und der täglich schwankenden und unterhalb der euphotischen Zone gelegenen Deckschichttiefe, muß die bisher allgemein anerkannte Theorie - die Existenz einer saisonal permanenten Thermokline sei die notwendige Voraussetzung für die Akkumulation von Phytoplanktonbiomasse - in Frage gestellt werden. Im Gegensatz dazu scheint die Bildung einer Frühjahrsblüte im temperierten Nordatlantik direkt nach Abschluß der winterlichen Konvektion ohne vorherige Etablierung einer permanenten Thermokline einsetzen zu können (COLEBROOK, 1979; TOWNSEND *et al.*, 1992; GARSIDE und GARSIDE, 1993). Anhand theoretischer Modellierungen postulieren TOWNSEND *et al.* (1994) ferner, daß die Bildung von Frühjahrsblüten im offenen Nordatlantik zum einen der jährlichen Variabilität des Wetters unterliegt und zum anderen bei Unterschreiten der Windgeschwindigkeit unter einen bestimmten Schwellenwert ohne eine vorherige, distinkte thermische Stabilisierung der Wassersäule einsetzen kann. Diese Autoren vermuten weiterhin, daß eine so entstandene Blüte durch Vermischungsereignisse (z. B. Stürme, wie sie zu dieser Jahreszeit für den Nordostatlantik hinreichend dokumentiert sind) relativ schnell zusammenbrechen kann, ohne die Nährsalze zuvor zu erschöpfen. Letzteres ist wiederum Grundlage für eine Sequenz weiterer, kleiner Blüten. Solche Sequenzen könnten die während Phase I und II der M21/2 Driftstudie beobachteten Situationen dargestellt haben. So ist z. B. aufgrund der zu Beginn von Phase II in den oberen 150m der Wassersäule konstanten Chl *a* Konzentration von  $0,9\mu\text{g l}^{-1}$  anzunehmen, daß der Sturm eine zuvor in diesem Wasserkörper stattgefundene Entwicklung des Phytoplanktons unterbrochen hat. Mit einsetzender Wetterberuhigung konnte das verbliebene Silikatreservoir von Diatomeen verbraucht werden. Bezugnehmend auf die hier vorgestellten Ergebnisse scheint neben der Verfügbarkeit von Silikat vor allem die Stabilisierung der Wassersäule über die Entwicklung und Zusammensetzung der Phytoplanktongemeinschaft nach einem solchen Zusammenbruch zu entscheiden. Mit zunehmender Verflachung der Deckschicht sind Diatomeen bei Silikatverfügbarkeit gegenüber Organismen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons im Vorteil (Phase II), wohingegen eine tiefer durchmischte Deckschicht trotz Silikatverfügbarkeit die Entwicklung autotrophen Pico- und Nanoplanktons und damit vor allem von *Synechococcus sp.* begünstigt (Phase I).

Abschließend ist festzustellen, daß dem autotrophen Pico- und Nanoplankton im Sukzessionsgeschehen des temperierten Nordostatlantik eine zweifache Bedeutung zukommt, wodurch die entsprechenden Organismen wahrscheinlich einen nicht unerheblichen Anteil zur Gesamtproduktion und damit zum Kohlenstoffkreislauf beitragen können. Einerseits können coccale Cyanobakterien und Nanoflagellaten die bei Silikaterschöpfung zusammenbrechende Diatomeen-Frühjahrsblüte aufgrund ihres nicht vorhandenen Silikatbedarfs ablösen. Andererseits unterliegt offenbar die Entwicklung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons saisonal bedingten Faktoren (Temperatur, Licht, *etc.*) nicht so sehr wie die Entwicklung der Diatomeen, so daß die entsprechenden Organismengruppen für eine minimale Chl *a* Akkumulation bei hydrographisch instabilen Verhältnissen verantwortlich sind. Es ist

daher zu vermuten, daß das autotrophe Pico- und Nanoplankton im Nordostatlantik für die Aufrechterhaltung eines bestimmten, minimalen und mehr oder weniger konstanten Niveaus von Phytoplanktonbiomasse während des ganzen Jahres verantwortlich ist. Ausgehend von den hier präsentierten Ergebnissen könnte dieses Niveau im Sinne einer Chl *a* Akkumulation mit einer maximalen Chl *a* Konzentration von ca.  $0,6\mu\text{g l}^{-1}$  angegeben werden.

Darüber hinaus ist anzunehmen, daß diese, von autotrophen Pico- und Nanoplankton gestellte Biomasse dem Nahrungsgefüge innerhalb der euphotischen Zone zum größten Teil erhalten bleibt, da die Sinkraten kleiner Zellen, wie z. B. coccaler Cyanobakterien vernachlässigbar gering sind (PLATT *et al.*, 1983; TAKAHASHI und BIENFANG; 1983; HEWES *et al.*, 1984). Die Diatomeenblüte dagegen kann durch eine bei Silikatmangel hervorgerufene, verstärkte Mucusbildung (ALLDREDGE und GOTTSCHALK, 1989) aggregieren, was wiederum zu einer erhöhten Sedimentation führt, womit diese Biomasse den oberen Tiefen der Wassersäule verloren geht.

Damit wird die Annahme, daß Pico- und Nanophytoplankton einen fundamentalen Bestandteil des Phytoplanktons und somit der Produktion in den Weltozeanen darstellt, für den Nordostatlantik bestätigt.

## 4.2 Südpolarmeer

### 4.2.1 Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons im nordatlantischen Sektor des Südpolarmeeres

Die in dieser Studie ermittelten, maximalen Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons ( $12,0 - > 20,0 \cdot 10^6 \text{ Zellen l}^{-1}$ ) sind die höchsten Werte, die jemals für antarktische Gewässer beschrieben wurden. Maximale Abundanzen, die bisher in der Literatur für das Südpolarmeer aufgeführt sind, liegen zwischen  $2,0$  und  $8,0 \cdot 10^6 \text{ Zellen l}^{-1}$  (VON BRÖCKEL, 1981; BUMA *et al.*, 1990; BAK *et al.*, 1992; GARRISON *et al.*, 1993). Die Gründe für diese Unterschiede sind vielfältig.

VON BRÖCKEL (1981) und BUMA *et al.* (1990) benutzten zur Untersuchung autotrophen Pico- und Nanoplanktons ( $< 20\mu\text{m}$ ,  $< 10\mu\text{m}$ ) in antarktischen Gewässern die Utermöhl-Technik. Picoplankton, welches zu vernachlässigende Sinkraten aufweist (PLATT *et al.*, 1983; TAKAHASHI und BIENFANG, 1983; HEWES *et al.*, 1984), wird allerdings durch diese Methode unterschätzt. Die Erfassung zu geringer Zellzahlen ergibt sich ebenfalls durch die Tatsache, daß bei epifluoreszenzmikroskopischen Zählungen von fixiertem Material im Labor, im Vergleich zu Zählungen von frischem Material direkt an Bord, Konzentrationen autotropher Nanoflagellaten bis zu 34-50% unterschätzt werden können (HALL, 1991; GARRISON *et al.*, 1993). Unter Verwendung für diese Fragestellung speziell entwickelter Methoden, wie z. B. des 'Coulter Counters', ermittelten BAK *et al.* (1992) für autotrophes Pico- und Nanoplankton im Südpolarmeer eine Konzentration von  $8,0 \cdot 10^6 \text{ Zellen l}^{-1}$  - ein Wert, der sich im unteren Bereich der während der ANT X/6 Expedition ermittelten Maxima befindet.

In diesem Zusammenhang muß zudem das mögliche Vorkommen von frei flotierenden Chloroplasten, auf die erstmals von GIESKES und ELBRÄCHTER (1986) in der südlichen Shetland

Region hinwies, diskutiert werden. In ihrer Untersuchung stellten die Autoren fest, daß die Fraktion  $< 8\mu\text{m}$  hauptsächlich aus frei flotierenden Chloroplasten zerplatzter Diatomeen bestand, wobei als Ursache für die Zerstörung der Diatomeen windinduzierte Turbulenzen angegeben werden. Da diese Fraktion 10-80 % zur gesamten Chl a Konzentration beitrug, nehmen die Autoren eine grundsätzliche Überschätzung autotrophen Pico- und Nanoplanktons in antarktischen Gewässern an. Hier muß jedoch in Frage gestellt werden, inwiefern es den Autoren möglich war, ohne Färbung zu unterscheiden, ob es sich um frei flotierende und nicht um in Zellen befindliche Chloroplasten handelte. Außer den pigmenthaltigen Chloroplasten weist eine solche Zelle keine weiteren autofluoreszierenden Bestandteile auf, so daß umliegendes Cytoplasma oder eine Zellwand ohne Anfärbung nicht mit Sicherheit erkannt werden können. In der hier vorgestellten Studie wurden alle mikroskopisch untersuchten Proben mit Proflavin versetzt (s. 2.2.2.2), so daß neben den autofluoreszierenden Chloroplasten auch der übrige Zellkörper angefärbt wurde. Obwohl es während der ANT X/6 Expedition stürmisches Wetter gab, welches eventuell zur Zerstörung von Diatomeen hätte beitragen können, wurden in keiner der mikroskopisch untersuchten Proben frei flotierende Chloroplasten entdeckt.

Aus den oben aufgeführten Überlegungen ist zu schließen, daß innerhalb dieser Studie die Abundanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons nicht überschätzt wurde. Vielmehr kann angenommen werden, daß in früheren Untersuchungen die Bedeutung autotrophen Pico- und Nanoplanktons im Sinne von Abundanzen im Südpolarmeer unterschätzt wurde. Ferner ist festzustellen, daß die hier für das Frühjahrsystem des Südpolarmees ermittelten Abundanzen gut mit vergleichbaren Studien, z. B. im Nordatlantik (MURPHY und HAUGEN, 1985; diese Arbeit: s. 3.1.1.1 und 3.1.2.1) übereinstimmen. Die Abwesenheit von Prochlorophyten und coccalen Cyanobakterien bzw. die geringen Konzentrationen der letzten Organismengruppe scheint somit einer der hauptsächlichsten Unterschiede hinsichtlich autotrophen Pico- und Nanoplanktons zwischen antarktischen Gewässern und anderen Seegebieten zu sein.

#### **4.2.2 Örtliche und zeitliche Entwicklung autotrophen Pico- und Nanoplanktons im polaren Frühjahr 1992**

Die vergleichende Betrachtung aller beschriebenen Schnitte (Tab. 4.2) zeigt, daß höchste Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons innerhalb der PFZ und im AZS auf Schnitt 11 ermittelt wurden. Hinsichtlich der PFZ muß jedoch erwähnt werden, daß die scheinbare Tendenz zur Entwicklung höherer Zellzahlen auf Schnitt 11 durch die höhere Stationsauflösung (15 Seemeilen) dieses Schnitts gegenüber der schwächeren Auflösung auf vorhergehenden Schnitten (60 Seemeilen) verursacht worden sein könnte. Lokale Abundanzmaxima, die wie auf Schnitt 11 auf eine Position ( $47^{\circ}44'S$ ) beschränkt waren, könnten somit leicht auf früheren Schnitten übersehen worden sein. Außerdem unterlag die Hydrographie innerhalb der PFZ ausgeprägten, dynamischen Prozessen (VETH *et al.*, 1994), welche wahrscheinlich auch eine hohe Dynamik biologischer Variablen zur Folge

hatten. So lag das Abundanzmaximum autotrophen Pico- und Nanoplanktons auf Schnitt 12, welcher einen Tag später als Schnitt 11 über die PFZ führte und dessen Stationsauflösung ebenfalls 15 Seemeilen betrug, schon um einen Grad weiter südlich auf 49°45'S (nicht dargestellt). Es läßt sich folglich nicht eindeutig klären, ob diese Beobachtungen die Folge einer saisonalen Entwicklung oder einer fleckenhaften Verbreitung ("patchiness") des autotrophen Pico- und Nanoplanktons waren.

Tab. 4.2: Zusammenfassende Darstellung einiger unter 3.2.1.1 präsentierten Ergebnisse der ANT X/6 Expedition. Abundanz = Abundanz des autotrophen Pico- und Nanoplanktons [ $10^6$  Zellen $l^{-1}$ ], Chl a [ $\mu g l^{-1}$ ], % < 20 $\mu m$  = prozentualer Anteil der Fraktion < 20 $\mu m$  am Gesamtchlorophyll, AZS = Antarktischer Zirkumpolarstrom, PEZ = Packeiszone, PFZ = Polarfrontenzone, unterstrichene Werte = Maxima der Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons und der Chl a Konzentrationen auf den jeweiligen Schnitten

Schnitt	PFZ			AZS			PEZ		
	Abundanz	Chl a	% < 20 $\mu m$	Abundanz	Chl a	% < 20 $\mu m$	Abundanz	Chl a	% < 20 $\mu m$
2/3	8,4	0,6	-	6,0-8,0	0,2	-	8,4	0,2	-
5/6	<u>9,0</u> 6,0	1,0 <u>1,8</u>	80 < 40	6,0-7,5	0,2-0,4	80- > 90	7,0	0,2-0,4	> 80
11	> <u>20,0</u> 2,0-12,0	1,8 <u>0,8-2,4</u>	-	9,0-12,0	0,2	-	6,0	0,2-0,4	-

Im südlichen AZS allerdings scheint die Entwicklung höherer Zellzahlen im Verlauf der ANT X/6 Studie sicher. Doch stellt sich hier die Frage, inwiefern diese Entwicklung auf einen verringerten Fraßdruck, gesteigerte Wachstumsraten, saisonale Faktoren (wie z. B. Licht, Temperatur, etc.) oder andere Effekte zurückzuführen ist.

Der Fraßdruck auf autotrophes Pico- und Nanoplankton durch Protozooplankton in antarktischen Gewässern kann intensiv genug sein, um den Umfang der entsprechenden Populationen auf geringe Konzentrationen zu beschränken (FENCHEL, 1982; GIFFORD, 1985; HEWES *et al.*, 1985; Reitmeier, 1994). Während der ANT X/6 Studie stieg die Konzentration heterotropher Nanoflagellaten (2-10 $\mu m$ ) in den oberen 20m der Wassersäule auf Schnitt 11 in nördlicher Richtung an und erreichte innerhalb der PFZ maximale Werte (JOCHER, 1994). Unter der Annahme, daß diese Organismen in der Lage waren, kleinere Zellen wie z. B. autotrophes Picoplankton zu fressen, könnte der Anstieg heterotropher Nanoflagellaten innerhalb der PFZ der Grund für die in nördlicher Richtung abnehmende Bedeutung des autotrophen Picoplanktons und die Verschiebung des Größenspektrums zugunsten größerer Zellen in der PFZ gewesen sein. Einhergehend mit der abnehmenden Bedeutung der heterotrophen Nanoflagellaten im südlichen AZS, konnte das autotrophe Pico- und Nanoplankton in dieser Region höhere Abundanzen entwickeln.

Ebenfalls in diesem Zusammenhang erwähnenswert ist die Beobachtung des auf den Schnitten 5 und 6 im südlichen AZS massenartigen Vorkommens von *Salpa thompsonii* (Tunicata). Wie an Bord

untersucht, lag die untere Grenze der von *S. thompsonii* freißbaren Zellen bei 4µm (U. BATHMANN, pers. Mitteilung, Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven), was mit anderen Untersuchungen konform ist (HARBISON und McALLISTER, 1979; DEIBEL, 1985). Ein somit möglicher Fraßdruck von *S. thompsonii* auf autotrophes Nanoplankton auf den Schnitten 5 und 6 und die Tatsache, daß *S. thompsonii* auf Schnitt 11 nicht in vergleichbaren Konzentrationen auftrat, könnte wie auch die abnehmende Bedeutung der heterotrophen Nanoflagellaten im AZS zum Anstieg der Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons auf Schnitt 11 geführt haben. Krill, welcher ebenfalls in der Lage ist, Partikel bzw. Zellen der Größe 6-20µm mit 30-40%iger Effizienz zurückzuhalten (z. B. WEBER und EL-SAYED, 1985), wurde während der ANT X/6 Expedition nicht in entsprechenden Konzentrationen beobachtet.

Zudem könnte die augenscheinliche Dominanz und der Abundanzanstieg autotrophen Pico- und Nanoplanktons innerhalb des AZS auf Schnitt 11 neben verringertem Fraßdruck in der in den oberen 50m der Wassersäule vorherrschenden Eisenkonzentration begründet sein. Diese war innerhalb des AZS niedriger als innerhalb der PFZ (DE JONG *et al.*, 1994). Anhand von Inkubationsexperimenten konnten HELBLING *et al.* (1991) zeigen, daß die Zugabe von Eisen zu antarktischem Wasser das Wachstum von Mikrophytoplankton (> 20µm, hauptsächlich Diatomeen) fördert, wohingegen autotrophes Pico- und Nanoplankton offenbar weniger sensitiv auf geringe Eisenkonzentrationen reagiert. Allerdings bestand die Fraktion des Nanoplanktons während der ANT X/6 Studie zum großen Teil aus Diatomeen und es ist nicht ersichtlich, warum Diatomeen > 20µm bei einer Zugabe von Eisen anders reagieren sollten als Diatomeen < 20µm. Daher erklären die Resultate von HELBLING *et al.* (1991) nur die Verschiebung des Größenspektrums zugunsten des Picoplanktons (keine Diatomeen) innerhalb des AZS in Korrelation mit niedrigeren Eisenkonzentrationen. Einschränkend muß jedoch erwähnt werden, daß der Effekt einer Eisenzugabe auf antarktisches Mikrophytoplankton im Kontext mit Inkubationsexperimenten immer noch in Frage gestellt wird (z. B. DUGDALE und WILKERSON, 1990).

Abschließend ist nicht sicher, ob der Anstieg der Abundanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons im AZS auf saisonal bedingte Faktoren, wie z. B. Temperatur und Licht, zurückgeführt werden kann. Die Durchführung von Schnitt 11 dauerte z. B. 11 Tage und die zeitliche Differenz zwischen vergleichbaren Stationen der Schnitte 5, 6 und 11 betrug mehrere Tage bzw. Wochen (Tab. 2.3). Infolgedessen können advective Prozesse, die einen Konzentrationsanstieg herbeigeführt oder Wachstumsprozesse überschattet haben könnten, an dieser Stelle nicht ausgeschlossen werden. Außerdem fand eine Stabilisierung der Wassersäule, als Zeichen voranschreitender Jahreszeit und als eine der physikalischen Voraussetzungen für gesteigertes Phytoplanktonwachstum, innerhalb des AZS zu keinem Zeitpunkt der ANT X/6 Studie statt (C. Veth, pers. Mitteilung, Nederlands Instituut voor Onderzoek der Zee, NL).

Aus den oben aufgeführten Punkten läßt sich einerseits schließen, daß der Anstieg der Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons innerhalb des AZS auf Schnitt 11 hauptsächlich auf einen dort verringerten Fraßdruck durch die Abwesenheit von *S. thompsonii* und geringere Konzentrationen heterotropher Nanoflagellaten zurückzuführen ist. Andererseits kann angenommen

werden, daß die innerhalb des AZS niedrigeren Eisenkonzentrationen die dortige Entwicklung des autotrophen Picoplanktons anstelle des Mikrophytoplanktons begünstigten.

#### 4.2.3 Unidentifizierte Zellen

Orange Autofluoreszenz, wie sie für die unidentifizierten Zellen bei Blauanregung in der zytometrischen Messung beobachtet wurde, wird durch das Pigment Phycoerythrin verursacht, welches ein taxonomisches Merkmal für Cryptophyceen und Cyanobakterien ist.

Das Auftreten von Cryptophyceen in antarktischen Gewässern ist gut dokumentiert (BECQUEVORT *et al.*, 1992; BIANCHI *et al.*, 1992; BUMA *et al.*, 1992; GARRISON *et al.*, 1993). Der Vergleich der eigenen zytometrischen Messungen aus dem Südpolarmeer mit zytometrischen Messungen von Cryptophyceen in Kultur legt nahe, daß es sich bei der Ursache der entsprechenden Signale um Cryptophyceen handelte (P. BURKILL, pers. Mitteilung, Plymouth Marine Laboratory, UK). Mikroskopisch ermittelte Daten konnten zum Vergleich nicht herangezogen werden, da von den in geringen Konzentrationen vorkommenden Cryptophyceen nicht genug Zellen gezählt wurden und eine ausreichende statistische Sicherheit dieser Daten nicht gegeben war.

Einhergehend mit dem auffälligen Maximum unidentifizierter Zellen innerhalb des AZS unterhalb von 100m Tiefe auf den Schnitten 5 und 6 wurde das bereits erwähnte, massenartige Auftreten von *S. thompsonii* in derselben Region beobachtet. Die mikroskopische Untersuchung von Proben, die in dieser Region entnommen wurden, ergab das Vorkommen von Aggregaten (< 10µm), die stark autofluoreszierende Cryptophyceen oder Teile von Cryptophyceen enthielten. In diesem speziellen Fall kann also nicht ausgeschlossen werden, daß diese absinkenden Aggregate aufgrund ihrer Autofluoreszenzeigenschaften zytometrisch erfaßt wurden.

Das Vorkommen coccaler Cyanobakterien (< 2µm) ist u. a. an den Faktor Temperatur gekoppelt und es wurde lange angenommen, daß diese Organismen bei Temperaturen unterhalb von 5°C nicht auftreten (WATERBURY *et al.*, 1986). Inzwischen jedoch wurden coccale Cyanobakterien sowohl in antarktischen Seen bei Temperaturen zwischen 0,2 und 2,2°C (LAYBOURN-PARRY und MARCHANT, 1992; ANDREOLI *et al.*, 1992) als auch in antarktischen Küstengewässern bei Temperaturen unter -1,3°C (WALKER und MARCHANT, 1989) sowie im antarktischen offenen Ozean unterhalb einer Temperatur von 5°C (MARCHANT *et al.*, 1987; MIKAELIAN, 1987; LETELIER und KARL, 1989) nachgewiesen. Bei eigenen mikroskopischen Untersuchungen wurden coccale Cyanobakterien während der ANT X/6 Expedition nur innerhalb der PFZ auf Schnitt 11 - einhergehend mit einer Temperatur von 1-2°C -, aber nie im AZS oder nahe der Eiskante beobachtet, wo die Temperaturen unter 0°C lagen.

Aufgrund der vorangegangenen Betrachtungen muß angenommen werden, daß auf den Schnitten 5 und 6 innerhalb des AZS und der AWG Cryptophyceen bzw. Cryptophyceen enthaltende Aggregate und auf Schnitt 11 innerhalb der PFZ coccale Cyanobakterien aufgrund ihrer orangen Autofluoreszenz zytometrisch erfaßt wurden. Konsequenterweise hätten die Abundanzen coccaler Cyanobakterien, zumindestens für Schnitt 11, zu den entsprechenden Werten des autotrophen, eukaryo-

tischen Pico- und Nanoplanktons addiert werden müssen. Zieht man allerdings die geringen Konzentrationen ( $0,5-1,5 \cdot 10^6$  Zellen $l^{-1}$ ) in Betracht, so würde eine solche Addition die generellen Tendenzen nicht beeinflussen.

#### 4.2.4 Die Bedeutung autotrophen Pico- und Nanoplanktons für das antarktische Epipelagial

Obwohl während der ANT X/6 Expedition die bisher höchsten Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons für antarktische Gewässer ermittelt wurden, war die Bedeutung dieser Gruppen im Sinne ihres Anteils an der Chl *a* Akkumulation von unterschiedlichem Ausmaß. Hohe Chl *a* Konzentrationen in antarktischen Regionen korrespondieren oftmals nicht mit hohen Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons (HOLM-HANSEN *et al.*, 1989; HEWES *et al.*, 1990; BAK *et al.*, 1992; BECQUEVORT *et al.*, 1992; LAUBSCHER *et al.*, 1993). HOLM-HANSEN *et al.* (1989) beschreiben für einige Stationen in der Nähe der Palmer Station hohe Chl *a* Konzentrationen von  $8,0 \mu g l^{-1}$ , wobei die Fraktion  $< 10 \mu m$  nur 25-30% zum Gesamtchlorophyll beitrug. Desweiteren berichten HEWES *et al.* (1990) für den McMurdo Sound, daß die Fraktion  $< 20 \mu m$  über 50% zur gesamten Chl *a* Konzentration beitrug, wenn letztere unter  $1,0 \mu g l^{-1}$  lag. Stieg die Chl *a* Konzentration über  $2,0 \mu g l^{-1}$ , waren Zellen des Mikrophytoplanktons (hauptsächlich Diatomeen) von dominierender Bedeutung. Während der ANT X/6 Expedition trug die Fraktion des autotrophen Pico- und Nanoplanktons über 80% zur gesamten Chl *a* Akkumulation bei, wenn die entsprechenden Konzentrationen unter  $0,6 \mu g l^{-1}$  lagen. Bei Chl *a* Konzentrationen über  $0,8 \mu g l^{-1}$  betrug der Anteil autotrophen Pico- und Nanoplanktons am Gesamtchlorophyll weniger als 50%. Sogar innerhalb des PFZ, also in der Region höchster Chl *a* Akkumulation (Anstieg der Chl *a* Konzentration von  $0,5$  auf  $3,5 \mu g l^{-1}$ ), ergab sich für die Abundanz des autotrophen Pico- und Nanoplanktons nur eine leichte Erhöhung. Das deutet ebenfalls an, daß der Hauptanteil der Chl *a* Akkumulation nicht von diesen Größenklassen, sondern von Zellen des Mikrophytoplanktons (hauptsächlich Diatomeen) gestellt wurde. Lagen die Chl *a* Konzentrationen hingegen unter  $0,6 \mu g l^{-1}$ , was eine geringe Bedeutung des Mikrophytoplanktons implizierte, dominierte autotrophes Pico- und Nanoplankton die Phytoplanktongemeinschaft, wie innerhalb des AZS beobachtet.

Zudem weist auch die innerhalb des autotrophen Pico- und Nanoplanktons auftretende Verschiebung des Größenspektrums zugunsten größerer Zellen in produktiven Regionen (PFZ) darauf hin, daß die autotrophe Gemeinschaft des mikrobiellen Nahrungsnetzes generell an Bedeutung verliert, sobald die Chl *a* Konzentration ansteigt bzw. einen bestimmten Schwellenwert überschreitet (hier:  $0,8 \mu g l^{-1}$ ). An dieser Stelle muß allerdings bedacht werden, daß die autotrophe Fraktion  $5-20 \mu m$  während der ANT X/6 Studie hauptsächlich aus den Diatomeengattungen *Fragillariopsis* und *Thalassiosira* bestand. Im Fall der Kettenbildung werden diese Organismen größer und gehören somit zum Mikrophytoplankton. Die Fähigkeit, durch Ketten Biomasse aufzubauen, könnte eine der Gründe für den Erfolg von Diatomeen bei der Bildung von Blüten sein.

Folglich trifft die Hypothese, daß Pico- und Nanophytoplankton einen fundamentalen Bestandteil des Phytoplanktons in den Weltozeanen darstellt, ebenfalls für antarktische Gewässer zu. Im Südpolarmeer repräsentiert Pico- und Nanophytoplankton - wie von SMETACEK *et al.* (1990) in einem hypothetischen Schema angenommen - den autotrophen Bestandteil einer relativ stabilen Gemeinschaft, welche saisonalen Einflüssen nicht so stark unterliegt wie eine typische, von Diatomeen dominierte „Frühjahrs- (Blüten-) Gemeinschaft“. Aufgrund dieser Überlegung ließen sich auch die relativ hohen Zellzahlen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons zu Beginn der ANT X/6 Studie ( $3,0-8,0 \cdot 10^6$  Zellen  $l^{-1}$ ) auf den Schnitten 2 und 3 erklären, ein Zeitpunkt, zu dem z. B. eine Stabilisierung der Wassersäule als eine der physikalischen Voraussetzungen für gesteigertes Phytoplanktonwachstum nicht gegeben war. An dieser Stelle sollten weiterführende Studien aufklären, welche physiologischen Strategien (wie z. B. Adaptation an geringe Lichtintensitäten) für die Aufrechterhaltung einer solchen, über das ganze Jahr relativ stabilen Gemeinschaft in antarktischen Gewässern verantwortlich sind. Hier wird bereits die Möglichkeit der fakultativen Heterotrophie von Phytoplankton diskutiert, die als eine Anpassung an die im Südpolarmeer im Winter niedrigen Lichtintensitäten angesehen wird (RIVKIN und PUTT, 1987; s. dazu auch 4.5).

Das antarktische Nahrungsnetz betrachtend wird die fundamentale Bedeutung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons für die Planktongemeinschaft auch durch die Tatsache unterstützt, daß diese Organismen von heterotrophen Protozoen oder größeren Räubern, wie z. B. Salpen, gefressen und auf diese Weise höheren trophischen Stufen zugänglich gemacht werden können. Speziell im Winter und vor Blütenereignissen repräsentiert das autotrophe Pico- und Nanoplankton eine essentielle Gemeinschaft innerhalb des antarktischen Nahrungsgefüges.

### 4.3 Östliche Gotlandsee

#### 4.3.1 Die Bedeutung fädiger Blaualgen - Mikrophytoplankton - für das sommerliche Epipelagial der östlichen Gotlandsee

Die im Sommer 1992 in der östlichen Gotlandsee vorgefundene Blüte fädiger Blaualgen ist ein für diese Jahreszeit typisches Charakteristikum der zentralen Ostsee. Für die Monate Juli und August ist das massenhafte Vorkommen der dominanten Arten *Aphanizomenon flos-aquae* und *Nodularia spumigena* bereits mehrfach dokumentiert (EDLER, 1979; SÖRENSON und SAHLSTEN, 1987). Auch während der BAMBI'91 Studie, die ein Jahr vor der BAMBI'92 Studie in die östliche Gotlandsee führte, wurde eine solche Blüte beobachtet (R. Boje, A. Stühr, pers. Mitteilung, Institut für Meereskunde, Kiel). Die Daten der BAMBI'91 Studie werden im Folgenden mehrfach mit den Ergebnissen der hier vorgestellten Arbeit (BAMBI'92) verglichen. Zu diesem Zweck gibt Tabelle 4.3 einen vergleichenden Überblick hinsichtlich hydrographischer, chemischer und biologischer Variablen bzw. Parameter. Neben der Ausbildung einer flachen Deckschicht scheint vor allem die allgemeine Nitratlimitierung des Phytoplanktons in der Ostsee (SEN GUPTA, 1972; SÖRENSON und SAHLSTEN,

1987) die Voraussetzung zur Bildung einer Blüte fädiger Blaualgen zu sein. Der Besitz von Heterozysten und des Enzyms Nitrogenase befähigt diese Organismen elementaren, atmosphärischen Stickstoff zu fixieren (STRASBURGER *et al.*, 1983) und macht sie folglich von einer gelöst vorliegenden Stickstoffquelle unabhängig. Die Fixierung elementaren Stickstoffs entspräche im Sinne von DUGDALE und GOERING (1967) einer „neuen“ Produktion.

Tab. 4.3. Vergleich einiger während der BAMBI'91 Expedition (A. DETMER, H. GIESENHAGEN, F. JOCHEM, unveröffentlichte Daten) und während der BAMBI'92 Expedition (diese Arbeit) ermittelten Daten. Eukaryot. Pico- /Nanoplankton = Eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton

<b>Variable/Parameter</b>	<b>BAMBI'91 26.07.-13.08.1991</b>	<b>BAMBI'92 13.07.-27.07.1992</b>
<b>Deckschicht</b>		
Tiefe [m]	10	20
Temperatur [°C]	20-24	16-18
Salzgehalt	7,8-8,0	7,0-7,2
Lage der Chemokline [m]	125	135
<b>Nutrikline</b>		
Lage [m]	60	50
Ausdehnung [m]	80	80
Secchi-Tiefe [m]	4,5-6,0	4,0-6,0
Tiefe der euphotischen Zone [m]	12,1-16,2	10,8-16,2
<b>Nährsalze in der Deckschicht [µM]</b>		
Nitrat	0,08-0,9	0,02-0,74
Ammonium	0,22-0,64	0,2-0,63
Phosphat	0,1-1,0	0,05-0,6
Silikat	8,0-10,0	9,0-17,3
<b>Chl a Konzentration [µg l<sup>-1</sup>]</b>		
Oberfläche	2,2-4,5	2,1-3,2
Maximum	3,0-13,0	2,5-4,3
<b>Chl a integriert über 35m [mg·m<sup>-2</sup>]</b>	56-131	42-75
<b>Anteil am Gesamtchlorophyll [%]</b>		
Picophytoplankton (< 2µm)	26-53	42-60
Nanophytoplankton (2-5µm/5-20µm)	< 15	< 20
Mikrophytoplankton (> 20µm)	34-63	18-40
<b>Abundanzen [10<sup>7</sup> Zellen l<sup>-1</sup>]</b>		
<i>Synechococcus sp.</i>		
Oberfläche	35-46	3,9-6,1
Unter der Chemokline	0,44-0,86	0,4-1,0
<b>Eukaryot. Pico- /Nanophytoplankton</b>		
Oberfläche	1,5-2,0	0,95-2,6
Unter der Chemokline	0,1-0,7	0,02

Die Bedeutung fädiger Blaualgen für das Ausmaß der Chl a Akkumulation innerhalb der Deckschicht der sommerlichen Gotlandsee wird durch ihren Anteil am Gesamtchlorophyll deutlich, wobei diese Organismen der Fraktion des Mikrophytoplanktons (> 20µm) zuzuordnen sind. Wie aus Tabelle 4.3 ersichtlich ist, war die Chl a Konzentration im Sommer 1991 an der Oberfläche um das 1,4fache und in der Tiefe des Chlorophyllmaximums um das 2,8fache höher als im Sommer 1992.

Diese bis zu 75% niedrigere Chl a Akkumulation innerhalb der Deckschicht im Sommer 1992 ging mit einem geringeren Anteil des Mikrophytoplanktons am Gesamtchlorophyll einher. Während 1991 34-63% des Gesamtchlorophylls von dieser Fraktion gestellt wurden, waren es 1992 nur 18-40%. Da der Anteil des Pico- und Nanophytoplanktons am Gesamtchlorophyll im Gegensatz dazu im Sommer 1992 um ca. 10-21% höher lag als im Sommer 1991, ist das geringere Ausmaß der Chl a Akkumulation innerhalb der Deckschicht im Sommer 1992 demnach auf die geringere Bedeutung des Mikrophytoplanktons und damit hauptsächlich auf die geringere Bedeutung fädiger Blaualgen zurückzuführen. Eine der Ursachen für die im Sommer 1992 geringere Chl a Akkumulation könnte die im Vergleich zum Sommer 1991 4-8°C niedrigere Temperatur innerhalb der Deckschicht gewesen sein. In diesem Zusammenhang könnte vermutet werden, daß das im Juli 1992 während der BAMBI'92 Expedition vorgefundene System noch nicht so weit entwickelt war wie das System, welches im August 1991 während der BAMBI'91 Expedition beprobt wurde.

Neben fädigen Blaualgen könnten auch andere Vertreter des Mikrophytoplanktons, wie z. B. Diatomeen zur Chl a Akkumulation beigetragen haben. Doch zeigt die in den Sommern 1991 und 1992 innerhalb der Deckschicht verbliebene Silikatkonzentration von 8-10µM bzw. 9-13µM, daß Diatomeen im sommerlichen Epipelagial der östlichen Gotlandsee keine größere Bedeutung zukommen kann.

An dieser Stelle sei noch erwähnt, daß sich die hauptsächlich in den oberen 15m der Wassersäule flotierenden, fädigen Blaualgen bei entsprechender Dichte „teppichartig“ ausbreiteten und damit Einfluß auf die in die Wassersäule eindringende Lichtintensität hatten, was neben dem Einfluß anderen partikulären Materials, wie z. B. Gelbstoffe (DAVIES-COLLEY und VANT, 1987), z. T. die geringe Tiefe der euphotischen Zone (10-16m) bedingte.

#### **4.3.2 Die Bedeutung coccaler Cyanobakterien (*Synechococcus sp.*) sowie des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons für das sommerliche Epipelagial der östlichen Gotlandsee**

Generell wird der Abundanzbereich coccaler Cyanobakterien, wie bereits unter 4.1.2 erwähnt, für verschiedenste ozeanische Regionen mit  $10^6$ - $10^8$  Zellen $l^{-1}$  angegeben (JOHNSON und SIEBURTH, 1979; WATERBURY *et al.*, 1979; KREMPIN und SULLIVAN; 1981; PLATT *et al.*, 1983; MURPHY und HAUGEN, 1985; GLOVER *et al.*, 1986a; 1988; OLSON *et al.*, 1990b; LI *et al.*, 1993b). In diesem Bereich liegen auch die in dieser Arbeit für die östliche Gotlandsee vorgestellten Konzentrationen von *Synechococcus sp.*, womit dieser Organismus das autotrophe Pico- und Nanoplankton dominierte. Die Nährsalzarmut ließ eine solche Situation erwarten, da vor allem Nitratmangel das Vorkommen kleiner Zellen, wie z. B. coccaler Cyanobakterien fördern kann (EPPLEY *et al.*, 1967; MALONE, 1971; MCCARTHY *et al.*, 1974; JOINT, 1986). Jedoch ist im Vergleich zu der BAMBI'91 Studie auffällig, daß im Sommer 1992 für *Synechococcus sp.* innerhalb der Deckschicht um 7,5- bis 9fach niedrigere Abundanzen ermittelt wurden. An dieser Stelle muß jedoch, wie während BAMBI'91 nachgewiesen (s. u.), eine methodische Unterschätzung der Abundanz coccaler Cyanobakterien durch die

Zytometrie angenommen werden. Während der BAMBI'91 Studie lag *Synechococcus sp.* in den oberen 50m der Wassersäule vor allem in Aggregaten vor (DETMER, unveröffentlichte Daten). Ein Aggregat von z. B. vier Zellen wird in der zytometrischen Messung als ein einziges Meßereignis registriert, die mikroskopische Untersuchung dagegen ergibt vier einzelne Zellen. Daraus resultiert konsequenterweise eine Unterschätzung der Abundanz durch das Zytometer. Diese Unterschätzung der Konzentration von *Synechococcus sp.* betrug im Sommer 1991 eine Zehnerpotenz. Obwohl für den Sommer 1992 kein entsprechender Datenvergleich zwischen Zytometrie und Epifluoreszenzmikroskopie vorhanden ist, wird hier für die BAMBI'92 Studie eine ähnliche Unterschätzung der Abundanz von *Synechococcus sp.* in den oberen 50m der Wassersäule vermutet. Dies erscheint zulässig, da die exemplarische, mikroskopische Untersuchung einiger Proben aus den oberen 20m der Wassersäule während der BAMBI'92 Expedition das dortige Vorkommen aggregierender, coccaler Cyanobakterien bestätigte. Unter Berücksichtigung dieser Überlegungen würden die während der beiden BAMBI Studien innerhalb der Deckschicht für *Synechococcus sp.* ermittelten Abundanzen übereinstimmen. Vergleichbar hohe Konzentrationen in der Größenordnung von  $10^8$  Zellen $l^{-1}$  wurden in der Ostsee ebenfalls für den Golf von Finnland ermittelt (KUOSA, 1988).

Der allgemeine Konzentrationsbereich für eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton umfaßt, wie bereits unter 4.2.1 erwähnt,  $10^6$ - $10^7$  Zellen $l^{-1}$  (GLOVER *et al.*, 1986a; 1988; CHAVEZ *et al.*, 1990; GALVAO, 1990; JOCHEM und ZEITSCHEL, 1993; VELDHIJS und KRAAY, 1993; CAMPBELL *et al.*, 1994b). Die hier für die sommerliche Gotlandsee vorgestellten Abundanzen (bis zu  $2,6 \cdot 10^7$  Zellen $l^{-1}$ ) sind somit, wie die coccalen Cyanobakterien, relativ hoch. Der Vergleich der beiden BAMBI Studien ergibt für die oberhalb der Chemokline ermittelten Abundanzen eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons eine gute Übereinstimmung. Allerdings unterschieden sich die beiden Datensätze durch die unterhalb der Chemokline 10- bis 18fach niedrigere Konzentration im Sommer 1992. Dies ist vermutlich auf die Abwesenheit der zweiten, dem eukaryotischen, pigmentierten Pico- und Nanoplankton zugehörigen Population (Population II) unterhalb der Chemokline während BAMBI'92 zurückzuführen.

Die hohen Abundanzen von *Synechococcus sp.* und eukaryotischem Pico- und Nanophytoplankton führen im Hinblick auf die Nährsalzerschöpfung in der Deckschicht der sommerlichen Gotlandsee zu der Frage, welche alternativen Nährsalzquellen unter den gegebenen Umständen von diesen Organismen genutzt werden konnten. Zunächst kann angenommen werden, daß sich die im Sommer vorgefundene Gemeinschaft des Pico- und Nanophytoplanktons zuvor unter Nährsalzverbrauch aufgebaut hatte und daß vor allem die Zellen des Picoplanktons aufgrund zu vernachlässigender Sinkraten (PLATT *et al.*, 1983; TAKAHASHI und BIENFANG, 1983; HEWES *et al.*, 1984) über lange Zeiträume in der Deckschicht verblieben sind. Darüber hinaus ist hier jedoch anzunehmen, daß die entsprechenden Organismengruppen unter den während der BAMBI'92 Expedition beobachteten Bedingungen in der Lage waren, ihre Abundanzen aufrechtzuerhalten bzw. zu steigern. Als Stickstoffquelle kommt dabei vor allem Ammonium in Betracht. So konnten HARRISON und WOOD (1988) zeigen, daß Zellen des Picoplanktons Ammonium gegenüber Nitrat bevorzugt aufnehmen. Da die Ammoniumkonzentration während beider BAMBI Studien innerhalb der

Deckschicht 0,2-0,64 $\mu$ M betrug, wäre hier auf eine „regenerierte“ Produktion im Sinne von DUGDALE und GOERING (1967) zu schließen. Neben Ammonium könnte auch Harnstoff sowie Aminosäuren eine mögliche Bedeutung als potentielle Stickstoffquellen zukommen (JOCHEM, 1990a).

Für *Synechococcus sp.* muß neben der Aufnahme von Ammonium außerdem die mögliche Fähigkeit zur Fixierung elementaren Stickstoffs berücksichtigt werden. So wurde sowohl das dazu notwendige Enzym Nitrogenase (McCARTHY, 1980) als auch die Fähigkeit zur N<sub>2</sub>-Fixierung (MITSUI *et al.*, 1986; PHILIPS *et al.*, 1989; ROJEK *et al.*, 1994) bei verschiedenen, marinen *Synechococcus*-Stämmen nachgewiesen. Bisher wird die ökologische Bedeutung allerdings als gering eingeschätzt (PHILIPS *et al.*, 1989). Desweiteren muß in diesem Zusammenhang die Bedeutung des für *Synechococcus sp.* typischen Pigments Phycoerythrin diskutiert werden (s. 4.3.3). Letztlich könnte auch die Blüte fädiger Blaualgen eine Nitrat- und Phosphatquelle dargestellt haben. So vermuten GABRIELSON und HAMEL (1985), daß degenerierende Zellen der fädigen Blaualgenart *Nodularia spumigena* gelöstes organisches und anorganisches Nitrat und Phosphat in die Wassersäule freisetzen. Das auf einigen Stationen beobachtete, primäre Nitratmaximum (0,7 $\mu$ M) innerhalb der oberen 20m der Wassersäule könnte auf solche Prozesse zurückzuführen sein. Da jedoch die aus solchen Prozessen stammenden, eventuell vorhandenen Nährsalze während BAMBI'92 nicht auf jeder Station in entsprechenden Konzentrationen nachweisbar waren, kann hier nur angenommen werden, daß die so freiwerdenden Nährsalze schnellen Umsatzraten durch das vorhandene Phytoplankton unterlagen. Damit wären kleine Zellen aufgrund ihres geringen Verhältnisses von Volumen zu Oberfläche und einer damit verbundenen, besseren Aufnahmekinetik gegenüber großen Zellen prinzipiell begünstigt (PARSONS *et al.*, 1984; FOGG, 1987).

Den hohen Zellzahlen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons entsprach auch der hohe Anteil dieser Fraktionen am Gesamtchlorophyll (62-80%) innerhalb der Deckschicht, wobei die Fraktion des Picoplanktons mit 42-60% dominierte. Dies entspricht der allgemeinen Vorstellung von der Dominanz autotrophen Picoplanktons in Systemen regenerierter Produktion (BIENFANG und TAKAHASHI, 1983; JOINT und POMROY, 1983; LI *et al.*, 1983; PLATT *et al.*, 1983; TAKAHASHI und BIENFANG, 1983; DOUGLAS, 1984; GLOVER *et al.*, 1986a; ITURRIAGA und MITCHELL, 1986). Auffällig ist jedoch, daß der im Vergleich zum Sommer 1991 um 10-21% höhere Anteil dieser Fraktionen am Gesamtchlorophyll im Sommer 1992 nicht zu einer entsprechend höheren Chl a Akkumulation führte. Die gemeinsame Analyse beider BAMBI Datensätze (1991, 1992) hinsichtlich der prozentualen Anteile der einzelnen Fraktionen am Gesamtchlorophyll (Abb. 4.1) scheint anzudeuten, daß die hohe, relative Bedeutung des Pico- und Nanophytoplanktons mit ansteigender Konzentration des Gesamtchlorophylls abnimmt. Dabei beträgt die von diesen Fraktionen gestellte Chl a Konzentration maximal 2,5-3,0 $\mu$ g l<sup>-1</sup> und die darüber hinaus gehende Chl a Akkumulation ist auf größere Zellen des Mikrophytoplanktons zurückzuführen. Eine mögliche Erklärung dafür, daß durch die Biomasse des autotrophen Pico- und Nanoplanktons ein bestimmter Schwellenwert der Chl a Konzentration scheinbar nicht überschritten werden kann, deutet sich durch die nicht lineare Beziehung der Variablen Abundanz und Chl a Konzentration an. Hier kann nur vermutet werden, daß die Zellen bei zunehmender Abundanz entweder kleiner werden oder der Anteil kleiner gegenüber großen Zellen ansteigt. Eine prinzipielle Verschiebung des

Größenspektrums zugunsten kleinerer Zellen bei zunehmender Chl *a* Konzentration und folglich bei abnehmender Nährsalzverfügbarkeit spricht für die oben bereits erläuterten Vorteile kleiner Zellen in einer an Nährsalzen verarmten Umgebung.

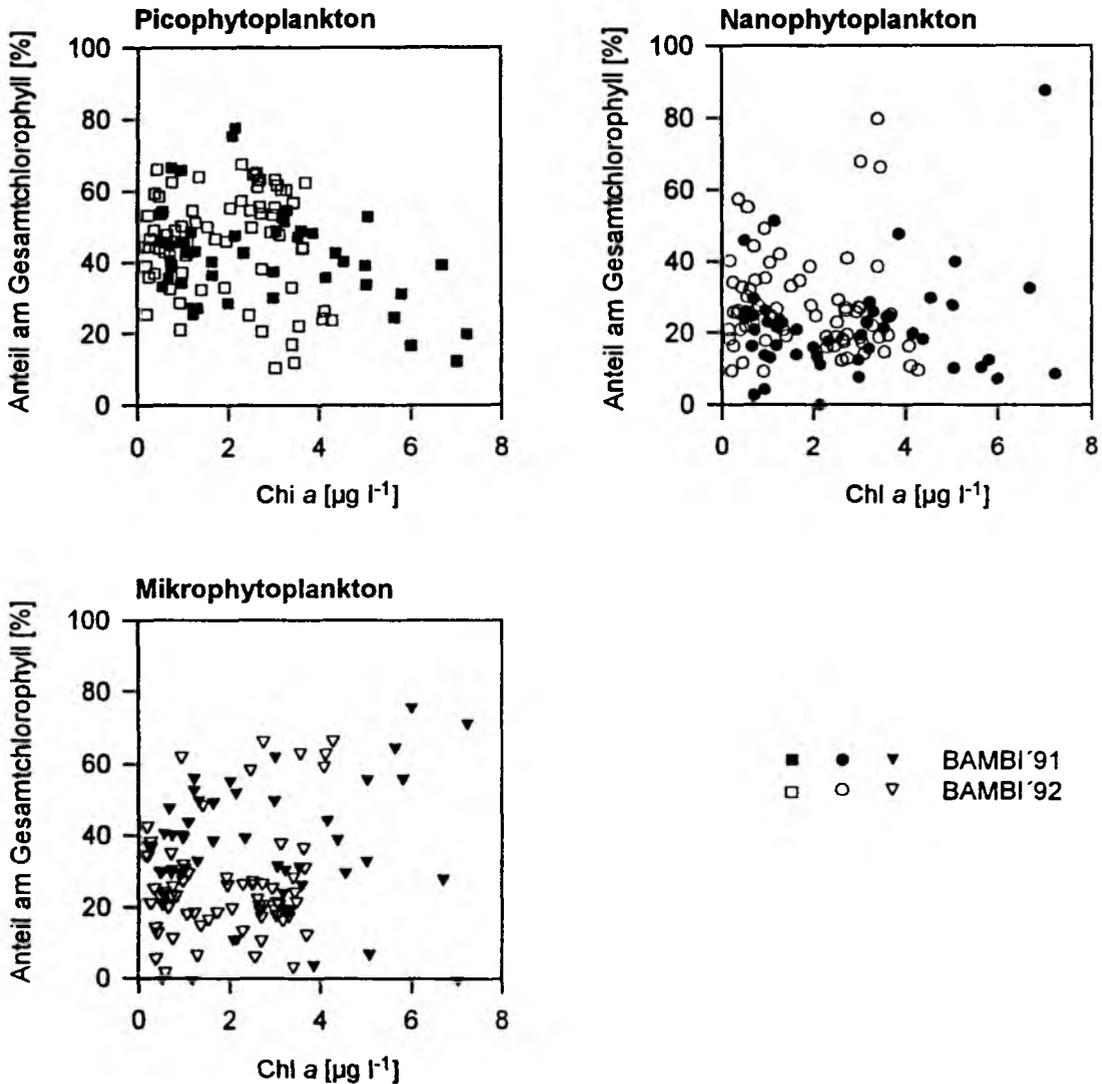


Abb. 4.1: Beziehung zwischen Gesamtchlorophyll und dem prozentualen Anteil der Fraktionen des Pico-, Nano- und Mikrophytoplanktons am selbigen während der beiden BAMBI Expeditionen (1991, 1992).

#### 4.3.3 Die Bedeutung von Licht, Nitrat und Phycoerythrin für *Synechococcus sp.* im sommerlichen Pelagial der östlichen Gotlandsee

Die Tiefenverteilung von *Synechococcus sp.* war während BAMBI '92 durch die Ausbildung von Abundanzmaxima an der Untergrenze der euphotischen Zone charakterisiert. Dieser Tiefenbereich

lag ca. 5-10m oberhalb der Temperatursprungschicht. Die während der Vorjahresstudie (BAMBI'91) mit einem Quantameter aufgenommenen Lichtmessungen ergaben einen Verlust der an der Wasseroberfläche herrschenden Lichtintensität von 73-86% innerhalb der oberen 5m, was einer Einstrahlung von  $58-210\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  in dieser Tiefe entsprach. Während BAMBI'92 wurden keine Quantameterdaten aufgenommen, doch deuten die nahezu identischen Secchi-Tiefen beider Studien vergleichbare Lichtbedingungen an. Die Ausbildung von Abundanzmaxima unter geringen Lichtintensitäten an der unteren Grenze der euphotischen Zone ist ein für verschiedene Regionen mehrfach beschriebenes Charakteristikum der Tiefenverteilung von *Synechococcus sp.* (GLOVER *et al.*, 1985; MURPHY und HAUGEN, 1985; GLOVER *et al.*, 1986a; VELDHUIS *et al.*, 1993), wobei diese Maxima in oligotrophen, subtropischen und tropischen Gebieten häufig mit der innerhalb der Nutrikline ansteigenden Nitratkonzentration assoziiert sind (s. dazu 3.4 und 4.4: Levantinische See).

Durch die Verfügbarkeit des akzessorischen Pigments Phycoerythrin scheint *Synechococcus sp.* sowohl an geringe Lichtintensitäten als auch an nitratverarmte Verhältnisse angepaßt zu sein. Phycoerythrin gilt hinsichtlich der Energieübertragung auf Chl a als das effektivste Pigment in marinen *Synechococcus*-Stämmen (OHKI *et al.*, 1987; IKEYA *et al.*, 1994), dessen maximale Absorptionsleistung im grünen Bereich liegt (550-570nm; IKEYA *et al.*, 1994). Folglich kann besonders der in größere Tiefen eindringende Anteil des Lichtspektrums zur Photosynthese effektiv genutzt werden (ALBERTE *et al.*, 1984; WOOD *et al.*, 1985; GLOVER *et al.*, 1986b). Allerdings muß einschränkend darauf hingewiesen werden, daß an der unteren Grenze der euphotischen Zone Licht im blau-grünen Bereich vorherrscht, so daß hier die maximale Absorptionsleistung des Phycoerythrins im grünen Bereich nicht als einzige Erklärung für das vermehrte Vorkommen von *Synechococcus sp.* in diesen Tiefen herangezogen werden kann. Doch konnten IKEYA *et al.* (1994) zeigen, daß ein gesteigerter, ungewöhnlich hoher Phycoerythringehalt pro Zelle in diesen Tiefen das Photosystem II ausreichend anregt, um die Photosyntheseleistung auch im blau-grünen Bereich des Lichtes aufrechtzuerhalten. Unter Weißlicht hingegen wird der zelluläre Phycoerythringehalt reduziert (KANA und GLIBERT, 1987a, b). Die während BAMBI'92 innerhalb der oberen 20m der Wassersäule beobachtete Zunahme der durch Phycoerythrin verursachten zellulären Orange fluoreszenz kann somit vermutlich auf die von IKEYA *et al.* (1994) beschriebene Adaptationsleistung von *Synechococcus sp.* an die Untergrenze der euphotischen Zone zurückgeführt werden. Diese Interpretation kann allerdings nur unter der Voraussetzung gelten, daß die Parameter zelluläre Fluoreszenz und zellulärer Pigmentgehalt im Falle des Phycoerythrins positiv miteinander korreliert sind. Bisher liegen hierzu nur wenige Datensätze mit geringem Stichprobenumfang vor, doch ermittelten GLIBERT *et al.* (1986) eine signifikante Korrelation der beiden Variablen ( $r = 0,996$ ;  $n = 8$ ).

Der möglichen Anpassung an geringe Lichtintensitäten bei *Synechococcus sp.* steht ein photoinhibierender Effekt hoher Lichtintensitäten gegenüber. So berichten MORRIS und GLOVER (1981) sowie BARLOW und ALBERTE (1985, 1987) über eine Photoinhibition des *Synechococcus*-Stamms WH7803 bei Lichtintensitäten von  $100-150\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Maximale Wachstumsraten wurden dagegen bei Lichtintensitäten von  $25-45\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  erreicht. Doch wurden unter photoinhibierenden Bedingungen keine signifikanten Veränderungen im zellulären Phycoerythrin- oder Chlorophyllgehalt beobachtet (BARLOW und ALBERTE, 1987). Somit läßt sich ein solcher Effekt mit den hier vorgestellten Daten für

*Synechococcus sp.* nicht nachweisen. Der Vollständigkeit halber sei allerdings auch vermerkt, daß der *Synechococcus*-Stamm WH7803 bei hinreichender Versuchszeit unter Lichtintensitäten von bis zu  $2000\mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  wachsen kann (KANA und GLIBERT (1987a, b). Dies weist auf eine äußerst flexible Adaptationsleistung dieses Organismus hin.

Neben der bei grünem Licht maximalen Absorptionsleistung des Phycoerythrins wird die Bedeutung dieses Pigments als eventueller Stickstoffspeicher diskutiert. Dabei handelt es sich wahrscheinlich um einen nicht in Phycobilisomen gebundenen Vorrat (BARLOW und ALBERTE, 1985), von dem i. allg. angenommen wird, daß er unter Stickstoffmangel mobilisiert bzw. abgebaut und bei Stickstoffverfügbarkeit aufgebaut wird (KURSAR *et al.*, 1981; BARLOW und ALBERTE, 1985; WYMAN *et al.*, 1985; GLIBERT *et al.*, 1986; YEH *et al.*, 1986). Die während BAMBI'92 beobachtete Verteilung der durch Phycoerythrin verursachten Orange fluoreszenz unterstützt diese Vermutung ebenfalls. Obwohl, wie oben beschrieben, ein leichter Anstieg der Orange fluoreszenz an der unteren Grenze der euphotischen Zone beobachtet wurde, ging die in den oberen 50m der Wassersäule herrschende Nitratverarmung mit einer gegenüber entsprechenden Werten im Bereich der Nutrikline geringeren zellulären Orange fluoreszenz einher. Hier kann angenommen werden, daß *Synechococcus sp.* unter diesen Bedingungen Phycoerythrin mobilisieren kann und somit auf zelleigene Stickstoffverbindungen zurückgreift. Im Bereich der Nutrikline konnte *Synechococcus sp.* die ansteigenden Nitratkonzentrationen zur Synthese von Phycoerythrin nutzen, was die gegenüber den entsprechenden Oberflächenwerten erhöhte Orange fluoreszenz pro Zelle erklären würde. Vergleichbare Ergebnisse - geringer zellulärer Phycoerythringehalt in nitratverarmten, oberflächennahen Tiefen und höhere Werte nahe der Nutrikline - wurden ebenfalls in der Sargasso See (GLOVER *et al.*, 1988) und in der Levantinischen See (diese Arbeit, s. 3.4 und 4.4) beobachtet. Ein weiteres, auffälliges Maximum in der Verteilung der Orange fluoreszenz wurde während BAMBI'92 im Bereich der Chemokline beobachtet. Dies könnte, da die Nitratkonzentration in diesem Tiefenbereich stark abnahm, durch die dort ansteigende Ammoniumkonzentration zu erklären sein. Die mit der Verfügbarkeit verschiedener Stickstoffkomponenten einhergehende zelluläre Akkumulation dieses Pigments in lichtlosen (aphotischen) Tiefen in der östlichen Gotlandsee gibt wiederum einen Hinweis auf seine Funktion als Stickstoffspeicher. Daß *Synechococcus sp.* unter diesen Bedingungen überhaupt lebensfähig ist, konnte durch Wachstumsversuche nachgewiesen werden (DETMER *et al.*, 1993). Entsprechenden Syntheseleistungen könnte hier eine heterotrophe Energiegewinnung zugrunde liegen (s. 3.5 und 4.5).

Welcher der beiden Faktoren - Lichtintensität oder Nitratverfügbarkeit - für die Synthese bzw. Mobilisierung des Pigments Phycoerythrin von ausschlaggebender Bedeutung ist, läßt sich anhand der hier präsentierten Daten nicht klären. Vielmehr scheint die jeweils vorliegende Kombination beider Faktoren relevant zu sein, was durch die Tatsache bedingt ist, daß ein Nitratmangel typisch für den oberen Bereich der euphotischen Zone ist und damit mit höheren Lichtintensitäten koinzidiert, wohingegen eine erhöhte Nitratkonzentration (Nutrikline) meist in größeren Tiefen bei geringeren Lichtintensitäten lokalisiert ist.

Abschließend läßt sich aus den Überlegungen der drei oben stehenden Kapitel (4.3.1, 4.3.2 und 4.3.3) zusammenfassen, daß im Sommer 1992 eine Blüte fädiger Blaualgen das absolute Ausmaß der Chl *a* Akkumulation innerhalb der Deckschicht in der östlichen Gotlandsee durch „neue“ Produktion bestimmte. Das von *Synechococcus* sp. dominierte autotrophe Pico- und Nanoplankton hielt vermutlich hauptsächlich durch „regenerierte“ Produktion eine Chl *a* Konzentration von maximal  $2,5\text{-}3,0\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  aufrecht. Das stellt im Vergleich zu den anderen Untersuchungsgebieten dieser Arbeit (s. 4.1, 4.2 und 4.4) sehr hohe Werte dar. Die Fähigkeit der in diesem System dominanten Arten, entweder elementaren Stickstoff zu fixieren oder Ammonium zu nutzen, sowie im Fall von *Synechococcus* sp., der Besitz von Phycoerythrin als potentiellen Stickstoffspeicher, halten eine relativ hohe Produktionsleistung trotz Nährsalzerschöpfung aufrecht. Die Übereinstimmung mit den Vorjahresergebnissen deutet außerdem an, daß dieses System für das sommerliche Pelagial der östlichen Gotlandsee typisch ist.

#### 4.4 Levantinische See

##### 4.4.1 Hydrographische, chemische und biologische Charakteristika des sommerlichen Epipelagials der Levantinischen See

Das sommerlichen Epipelagial der Levantinischen See war im Juli 1993 (M25/2 Expedition) durch eine ausgeprägte Stratifizierung charakterisiert, wobei anhand der Klassifizierung der Wassermassen in der Levantinischen See nach HECHT *et al.* (1988) das Wasser der Deckschicht als Levantinisches Oberflächenwasser und die sich darunter bis in ca. 100m Tiefe ausbreitende Wassermasse als Atlantisches Wasser bezeichnet werden kann.

Ein weiteres Charakteristikum war die in den oberen 50m der Wassersäule herrschende, extreme Oligotrophie, die für die Nährsalze Nitrat und Phosphat, nicht aber für Silikat beobachtet wurde. Diese Nährsalzarmut ist hauptsächlich das Resultat von im Frühjahr, nach ausreichender Stabilisierung der Wassersäule, stattfindenden Phytoplanktonblüten (AZOV, 1986; KROM *et al.*, 1992; YILMAZ *et al.*; 1994), welche die durch die winterliche Durchmischung in die euphotische Zone eingebrachten Nährsalze verbrauchen. Das darüber hinaus im Juli 1993 innerhalb der Deckschicht verbliebene Reservoir von  $0,8\text{-}1,8\mu\text{M}$  Silikat deutet zudem an, daß Diatomeen in der sommerlichen Levantinischen See von geringerer Bedeutung sind. Dies stimmt mit taxonomischen Untersuchungen von KIMOR *et al.* (1987) überein, wonach Diatomeen eine unwesentliche Komponente des Phytoplanktons im östlichen Mittelmeer darstellen.

Neben dem Vorgang der winterlichen Konvektion als Ursache für einen Nährsalzeintrag in die euphotische Zone gilt auch das Atlantische Wasser als Träger gelöster Nährsalze vom Atlantik in die Levantinische See. Die zwischen 60 und 120m Tiefe gelegene Nutrikline, die bezüglich der Nährsalze Nitrat, Phosphat und Silikat während der M25/2 Expedition zu beobachten war, ist demnach vermutlich auf das Heranführen gelöster Nährsalze durch Atlantisches Wasser zu erklären. Allerdings verringert sich die Nährsalzfracht dieser Wassermasse in östlicher Richtung in zunehmendem Maße

(McGILL, 1965), was die schwächer ausgebildete Nutrikline in den Gebieten 2 und 3 südlich und nordöstlich von Zypern im Gegensatz zu der stärker ausgeprägten Nutrikline in Gebiet 1 südlich von Kreta erklären könnte. In diesem Zusammenhang wird jedoch auch die Bedeutung mesoskaliger Wirbelstrukturen, wie sie in der Levantinischen See mehrfach vorkommen (HECHT *et al.*, 1988; SALIHOGLU *et al.*, 1990; KROM *et al.*, 1993), diskutiert. Schwächer ausgebildete und tiefer liegende Nutriklinien - unterhalb von 200m Tiefe - sind dabei typisch für die Peripherie eines solchen Wirbels (SALIHOGLU *et al.*, 1990; KROM *et al.*, 1993). Da die Nutrikline auf allen während der M25/2 Expedition untersuchten Stationen allerdings oberhalb von 100m Tiefe lokalisiert war - ein Kennzeichen für Wirbelzentren (SALIHOGLU *et al.*, 1990) - war die tiefer liegende und schwächer ausgeprägte Nutrikline in den Gebieten 2 und 3 im Vergleich zu Gebiet 1 vermutlich nicht das Resultat der Lage in einer Wirbelperipherie.

Die prinzipiell tiefe Lage der Nutrikline sowie die tief reichende euphotische Zone in der Levantinischen See bedingen die Ausbildung des während der M25/2 Studie vorgefundenen Tiefenchlorophyllmaximums (TCM), dessen Lage und Ausprägung im Juli 1993 (60-120m Tiefe,  $0,2-0,6\mu\text{g l}^{-1}$ ) den Ergebnissen anderer Studien im westlichen Mittelmeer (BERMAN *et al.*, 1984a; AZOV, 1986; RAIMBAULT *et al.*, 1988b) und in der Levantinischen See (KIMOR *et al.*, 1987; SALIHOGLU, 1990; KROM *et al.*, 1991; KROM *et al.*, 1993; LI *et al.*, 1993b; YILMAZ *et al.*, 1994) entsprechen. Ansonsten ist das Vorkommen eines TCM vor allem für oligotrophe, subtropische und tropische Gebiete wie den Pazifik (FURUYA und MARUMO, 1983; FURUYA, 1990) oder den äquatorialen Atlantik (HERBLAND *et al.*, 1985) kennzeichnend.

Die im Sommer 1993 innerhalb des TCM in der Levantinischen See vorgefundene Phytoplanktongemeinschaft war durch die Dominanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons gegenüber der geringen Bedeutung des Mikrophytoplanktons geprägt. Die in der hier vorgestellten Arbeit ermittelten Anteile der Fraktion des autotrophen Pico- und Nanoplanktons am Gesamtchlorophyll und an der Gesamtprimärproduktion betragen 86 bzw. 90,5%, was wiederum mit Untersuchungen in subtropischen und tropischen Gebieten (BIENFANG und TAKAHASHI, 1983; JOINT und POMROY, 1983; LI *et al.*, 1983; PLATT *et al.*, 1983; TAKAHASHI und BIENFANG, 1983; DOUGLAS, 1984; GLOVER *et al.*, 1985; ITURRIAGA und MITCHELL, 1986; JOCHEM und ZEITZSCHEL, 1993) konform ist. Für das Mittelmeer wurden ebenfalls vergleichbare Werte ermittelt (BERMAN *et al.*, 1984a, b; AZOV, 1986; RAIMBAULT *et al.*, 1988b). Einschränkend sei jedoch erwähnt, dass auch Zellen des Mikrophytoplanktons, wie z. B. Diatomeen innerhalb eines TCM in subtropischen und tropischen Gebieten dominieren können (MEYERHÖFER, 1994).

Die während der M25/2 Expedition relativ geringen, integrierten Chl a Konzentrationen und Primärproduktionsraten von  $18-39\text{mg Chl m}^{-2}$  bzw.  $225-342\text{mg C m}^{-2}\text{d}^{-1}$  sind ebenfalls typisch für oligotrophe, subtropische und tropische Regionen (LAWS *et al.*, 1989; LAWS *et al.*, 1990). Für die Einordnung der Levantinischen See in subtropische und tropische Gebiete spricht auch der von KIMOR und WOOD (1975) dokumentierte Befund, wonach die Autoren verschiedenste tropische Phytoplanktonarten aus dem indopazifischen Raum im östlichen Mittelmeer nachweisen konnten.

Ein weiteres Kennzeichen des sommerlichen Epipelagials in der Levantinischen See war die Phosphatlimitierung des Phytoplanktonwachstums innerhalb des TCM, worauf das im Bereich der

Nutrikline hohe Verhältnis der Nährsalze Nitrat und Phosphat von 22-42 schließen läßt. Eine sommerliche Phosphatlimitierung des Phytoplanktonwachstums in der Levantinischen See wurde ebenso von KROM *et al.* (1991) dokumentiert. In diesem Zusammenhang könnte vermutet werden, daß bakterielle Remineralisierungsprozesse hier u. a. gelöstes Phosphat liefern und somit das Phytoplanktonwachstum aufrecht erhalten. Während der M25/2 Expedition lagen die Maxima bakterieller Aktivität meist im Bereich der maximalen Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons (K. GOCKE, pers. Mitteilung, Institut für Meereskunde, Kiel). Zudem beobachteten NYGAARD und TOBIESEN (1993) bei einer Phosphatlimitierung vor der Westküste Norwegens, daß photoautotrophe Flagellaten unter diesen Umständen Bakterien, die generell einen hohen Phosphatgehalt haben, ingestierten, also mixotroph leben konnten.

Zusammenfassend ist das sommerliche Epipelagial der Levantinischen See durch eine extreme Oligotrophie innerhalb des oberen Bereichs der euphotischen Zone, eine Nutrikline und ein damit einhergehendes TCM im unteren Bereich der euphotischen Zone, eine Dominanz des autotrophen Pico- und Nanoplanktons innerhalb des TCM und eine Phosphatlimitierung des Phytoplanktonwachstums charakterisiert. Aufgrund der Oligotrophie, des Vorkommens eines TCM und der Dominanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons sowie geringer Produktivität ist die Levantinische See mit anderer Regionen subtropischer und tropischer Klimazonen vergleichbar.

#### **4.4.2 Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons im sommerlichen Epipelagial der Levantinischen See**

Das Vorkommen von Prochlorophyten ist vor allem für subtropische und tropische Gewässer hinreichend dokumentiert. Dabei bilden diese Organismen im Sommer Abundanzmaxima in der Tiefe (CHISHOLM *et al.*, 1988; OLSON *et al.*, 1990a; VELDHUIS und KRAAY, 1990; SHIMADA *et al.*, 1993; VELDHUIS und KRAAY, 1993) und kommen im Winter innerhalb der gesamten euphotischen Zone vor (GOERICKE und REPETA, 1993; GOERICKE und WELSCHMEYER, 1993). Im Mittelmeer wurden Prochlorophyten sowohl auf neritischen (VAULOT *et al.*, 1990; LI *et al.*, 1992) als auch auf ozeanischen (LI *et al.*, 1993b) Stationen entdeckt. Während der M25/2 Expedition wurden für Prochlorophyten Oberflächenkonzentrationen von  $0,1-0,2 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  ermittelt; Werte, die im unteren Bereich der von LI *et al.* (1993b) für die Levantinische See an der Oberfläche bestimmten Abundanzen ( $10^6-10^7$  Zellen  $l^{-1}$ ) liegen. Die innerhalb des Tiefenmaximums ermittelten Abundanzen von  $2,2-3,6 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  stimmen ebenfalls mit den entsprechenden Werten von LI *et al.* (1993b) überein ( $1,0-4,0 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$ ). Dabei sind die in der Levantinischen See ermittelten maximalen Abundanzen um das 2- bis 10fache niedriger als die entsprechenden Werte anderer Regionen ( $5 \cdot 10^7-3,5 \cdot 10^8$  Zellen  $l^{-1}$ ). Allerdings unterliegen die Abundanzen von Prochlorophyten in Abhängigkeit von verschiedenen Seegebieten generell einer hohen Variabilität (CAMPBELL *et al.*, 1994a). Außerdem könnte die bereits erwähnte Phosphatlimitierung diese im Vergleich zu anderen Meeresgebieten niedrigen Abundanzen bedingt haben.

Während der M25/2 Expedition wurde eine inverse Beziehung von Prochlorophyten und *Synechococcus sp.* hinsichtlich ihrer Abundanzen beobachtet. Dies wird ebenfalls für andere Gebiete beschrieben; so dominieren Prochlorophyten gegenüber *Synechococcus sp.* im zentralen tropischen Nordpazifik (CAMPBELL und VAULOT, 1993), wohingegen im nördlichen Indischen Ozean *Synechococcus sp.* von größerer Bedeutung ist (VELDHUIS und KRAAY, 1993). Mögliche Gründe für diese Beziehung werden am Beispiel der Levantinischen See unter 4.4.3 diskutiert.

Wie bereits unter 4.1.2 (Nordatlantik) und 4.3.2 (Östliche Gotlandsee) erläutert, sind coccale Cyanobakterien der Gattung *Synechococcus* weltweit verbreitet und entwickeln maximale Abundanzen von  $10^6$ - $10^8$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  (STOCKNER und ANTIA, 1986 und darin zitierte Autoren). Dabei sind Abundanzmaxima sowohl an der Oberfläche (CHAVEZ *et al.*, 1990; OLSON *et al.*, 1990b; VELDHUIS und KRAAY, 1993) als auch an der Untergrenze der euphotischen Zone lokalisiert (MURPHY und HAUGEN, 1985; GLOVER *et al.*, 1985; 1986a). Für das sommerliche Epipelagial im Mittelmeer werden die Konzentrationen coccaler Cyanobakterien mit  $0,8$ - $1,0 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  angegeben (ANDREOLI *et al.*, 1989; LI *et al.*, 1993b), was den hier präsentierten Ergebnissen entspricht. Allerdings berichten LI *et al.* (1993b) für die Levantinische See über Oberflächenmaxima anstelle von Tiefenmaxima.

Der Konzentrationsbereich für eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton wird, wie bereits unter 4.1.2 und 4.3.2 erwähnt, mit  $10^6$ - $10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$  angegeben (GLOVER *et al.*, 1986a; 1988; CHAVEZ *et al.*, 1990; GALVAO, 1990; JOCHEM und ZEITSCHEL, 1993; VELDHUIS und KRAAY, 1993; CAMPBELL *et al.*, 1994b), wobei bisher sowohl Oberflächenmaxima (CHAVEZ *et al.*, 1990) als auch Tiefenmaxima (GLOVER *et al.*, 1988) beschrieben worden sind. Die hier für die Levantinische See präsentierten Daten ( $0,5$ - $1,5 \cdot 10^7$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ , Tiefenmaxima) stimmen somit mit den allgemeinen Befunden aus anderen Seegebieten überein. Im Gegensatz dazu beschreiben LI *et al.* (1993b) für eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton in der Levantinischen See Oberflächenmaxima mit Konzentrationen zwischen  $0,25$  und  $0,4 \cdot 10^6$  Zellen $\cdot$ l $^{-1}$ . Diese Werte liegen um das 10- bis 100fache unter den hier für dieses Gebiet vorgestellten Ergebnissen.

Die von LI *et al.* (1993b) durchgeführte Untersuchung ist nach dem jetzigen Kenntnisstand die einzige Studie über Abundanz, Verteilung und Populationsstruktur autotrophen Pico- und Nanoplanktons in der Levantinischen See. Da diese Studie wiederholt zum Vergleich mit eigenen Daten herangezogen wird, müssen an dieser Stelle einige Überlegungen angestellt werden, welche die grundsätzlichen Unterschiede der entsprechenden Ergebnisse erklären könnten. So könnte der von LI *et al.* (1993b) für eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton angegebene, im Vergleich zu dem in der hier vorgestellten Arbeit 10- bis 100fach niedrigere Konzentrationsbereich auf eine methodische Unterschätzung dieser Zellen zurückzuführen sein. Von LI *et al.* (1993b) wurden die Proben für die Durchflußzytometrie zunächst mit Glutaraldehyd fixiert und erst später im Labor weiter bearbeitet. Die Autoren weisen selbst daraufhin, daß sich andere Fixierungsmittel, wie z. B. Paraformaldehyd zur Langzeitkonservierung von Proben für die Durchflußzytometrie besser geeignet hätten. Durch Glutaraldehyd verursachte Verluste der zellulären Fluoreszenzeigenschaften könnten zu einer methodischen Unterschätzung dieser Zellen geführt haben. Dagegen wurden während der M25/2

Expedition alle entsprechenden Proben unfixiert und innerhalb weniger Stunden (s. 2.2.2.2) zytometrisch analysiert. Einschränkend muß jedoch bemerkt werden, daß sich diese Unterschiede zwischen der hier vorgestellten Arbeit und der Studie von Li *et al.* (1993b) nur für eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton, nicht aber für Prochlorophyten und *Synechococcus sp.* ergeben. Hier muß in Betracht gezogen werden, daß die Studie von Li *et al.* (1993b) im Oktober/November durchgeführt wurde, also zwei Monate später als die hier vorgestellte Untersuchung. Somit könnten saisonal bedingte Unterschiede sowohl für die unterschiedlichen Abundanzen als auch für die ungleiche Tiefenpräferenz von *Synechococcus sp.* und eukaryotischem Pico- und Nanophytoplankton verantwortlich gewesen sein.

#### **4.4.3 Vertikale Verteilungsmuster autotrophen Pico- und Nanoplanktons in der Levantinischen See in Abhängigkeit von der Lichtintensität und der Nitratverfügbarkeit**

Während der M25/2 Expedition wurden sowohl für Prochlorophyten als auch für *Synechococcus sp.* und eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton Abundanzmaxima in größeren Tiefen beobachtet, was auf eine Anpassung dieser Organismen an geringere Lichtintensitäten schließen läßt. Dabei schien jeder der Organismengruppen eine Präferenz für einen bestimmten Tiefenbereich und damit für einen bestimmten Bereich der Lichtintensität aufzuweisen.

Für Prochlorophyten wird generell davon ausgegangen, daß die Ausbildung eines sommerlichen Abundanzmaximums in der Tiefe mit der unteren Grenze der euphotischen Zone korreliert. Diese Grenze wird dabei als 1% Lichttiefe definiert. Während der M25/2 Expedition lag die Mehrheit der entsprechenden Tiefenmaxima (sechs von acht Stationen) allerdings zwischen der 1% und der 0,1% Lichttiefe, was Lichtintensitäten von  $12,5-21,6 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  entsprach. Doch ist in diesem Zusammenhang unbedingt zu fordern, daß hinsichtlich der von einer Organismengruppe bevorzugten Tiefe diese nicht als prozentuale Lichttiefe angegeben werden sollte, sondern die in dieser Tiefe tatsächlich herrschende Lichtintensität berechnet wird. Dies würde zu einer besseren Vergleichbarkeit solcher Vertikalverteilungen führen. Es könnte sich eventuell herausstellen, daß eine Präferenz von Prochlorophyten für die 0,1% Lichttiefe in der Levantinischen See durchaus der Präferenz dieser Organismen z. B. für die 1% Lichttiefe in anderen Regionen entspricht. Auf der Basis dieser Überlegungen kann somit nicht geklärt werden, ob Prochlorophyten in der Levantinischen See grundsätzlich an niedrigere Lichtintensitäten als in anderen Gebieten ihres Vorkommens angepaßt sind. Generell sind die Ursachen für die Adaptation von Prochlorophyten an geringste Lichtintensitäten noch nicht aufgeklärt, doch ist anzunehmen, daß die Verfügbarkeit der Chlorophyllderivate Divinyl a und Divinyl b hier eine Rolle spielen.

Coccale Cyanobakterien können - wie bereits unter 4.3.3 (Östliche Gotlandsee) dargelegt - aufgrund der Verfügbarkeit des Pigments Phycoerythrin und der Tatsache, daß dieses Pigment grünes Licht maximal absorbiert, den in größere Tiefen der Wassersäule eindringenden Teil des

Lichtspektrums optimal nutzen (ALBERTE *et al.*, 1984; WOOD *et al.*, 1985; GLOVER *et al.*, 1986b). Weiterhin wird in Tiefen, in denen blau-grünes Licht vorherrscht, die optimale Photosyntheseleistung durch einen ungewöhnlich hohen zellulären Phycoerythringehalt aufrecht erhalten (IKEYA *et al.*, 1994). Dies erklärt die während der M25/2 Expedition mit der Tiefe zunehmende, durch Phycoerythrin verursachte, zelluläre Orange fluoreszenz von *Synechococcus sp.* Weiterhin ist aufgrund der Hypothese, bei Phycoerythrin handele es sich um einen Stickstoffspeicher (KURSAR *et al.*, 1981; BARLOW und ALBERTE, 1985; WYMAN *et al.*, 1985; GLIBERT *et al.*, 1986; YEH *et al.*, 1986), zu vermuten, daß *Synechococcus sp.* in der Levantinischen See die in der Nutrikline ansteigende Nitratkonzentration zum Aufbau von Phycoerythrin nutzen konnte. Folglich läßt sich die in den oberen 50m der Wassersäule geringere zelluläre Orange fluoreszenz von *Synechococcus sp.* mit dem dort herrschenden Nitratmangel erklären, der wahrscheinlich zu einem Abbau des Phycoerythrins in den dort vorhandenen Zellen geführt hat. In diesem Zusammenhang ist jedoch gleichfalls die Beobachtung simultanen Auftretens verschiedener *Synechococcus*-Populationen in der gleichen Wassersäule (OLSON *et al.*, 1990b; VELDHUIS und KRAAY, 1993) erwähnenswert. Dabei sind tiefer vorkommende Populationen oft durch größere Zellen (GLOVER *et al.*, 1986a; LI und WOOD, 1988; OLSON *et al.*, 1990b) und höhere, zelluläre Fluoreszenzbeträge (VELDHUIS *et al.*, 1993) charakterisiert. Das gleichzeitige Vorkommen zweier verschiedener *Synechococcus*-Populationen könnte daher ebenfalls die während der M25/2 Expedition beobachteten Unterschiede in der Tiefenverteilung der zellulären Fluoreszenzen erklären. Eine eindeutige Klärung, inwiefern es sich im sommerlichen Epipelagial der Levantinischen See tatsächlich um verschiedene *Synechococcus*-Populationen handelt, ließe sich mittels Markierung durch zuvor für bestimmte *Synechococcus*-Stämme (Kulturen) entwickelte, fluoreszierende Antiseren (CAMPBELL und CARPENTER, 1987; CAMPBELL *et al.*, 1994b) erreichen.

Die zusammenhängende Bedeutung der Faktoren Lichtintensität und Nitratverfügbarkeit für die Verteilung von *Synechococcus sp.* wird anhand der Dominanzverhältnisse zwischen diesen Organismen und den Prochlorophyten deutlich. In Gebiet 1 (südlich von Kreta) dominierte *Synechococcus sp.* gegenüber den Prochlorophyten, in den Gebieten 2 und 3 lagen umgekehrte Dominanzverhältnisse vor. Der Grund für die Dominanz von *Synechococcus sp.* in Gebiet 1 könnte die dort flacher gelegene Nutrikline gewesen sein. *Synechococcus sp.* bevorzugte im Vergleich zu Prochlorophyten in der Levantinischen See prinzipiell höhere Lichtintensitäten und damit geringere Tiefen (s. 3.4.1.1, Tab. 3.5). Eine flachere Nutrikline würde demnach besonders das Wachstum von *Synechococcus sp.* begünstigen, da sich dieser Organismus hinsichtlich des Nitrats durch schnelle Aufnahmekinetiken (RAVEN, 1986) und hohe Umsatzraten (COLLOS, 1986) auszeichnet. Prochlorophyten hingegen entwickelten besonders dann hohe Abundanzen und eine Dominanz gegenüber *Synechococcus sp.*, wenn die Nutrikline tiefer lag (Gebiet 2 und 3), wo die Voraussetzungen für optimales Wachstum für *Synechococcus sp.* aufgrund niedrigerer Lichtintensitäten nicht mehr gegeben waren. Dies ist konform mit der Auffassung, daß Prochlorophyten noch besser als coccale Cyanobakterien an geringe Lichtintensitäten angepaßt sind (OLSON *et al.*, 1990a; VAULOT *et al.*, 1990). Die hier ermittelte, bevorzugte Lichtintensität von *Synechococcus sp.* ( $29,5-42,5 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ) entspricht darüber hinaus den Werten, bei denen dieser Organismus in Kulturversuchen maximale

Wachstumsraten erreicht ( $25-45\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; MORRIS und GLOVER, 1981; BARLOW und ALBERTE, 1985; 1987).

Wie für Prochlorophyten und coccale Cyanobakterien wurde auch für eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton in der Levantinischen See eine Präferenz für größere Tiefen und damit einhergehend für geringere Lichtintensitäten beobachtet. Dabei lagen die meisten Maxima unterhalb der coccalen Cyanobakterien. Dies ist auf die Fähigkeit eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons zurückzuführen, schwach blau-violettes Licht - wie es an der Untergrenze der euphotische Zone herrscht - hinsichtlich der Photosynthese und des Wachstums effizienter als coccale Cyanobakterien nutzen zu können (GLOVER *et al.*, 1986b).

Aus den hier präsentierten Ergebnissen geht hervor, daß jede der zum autotrophen Pico- und Nanoplankton gehörenden Organismengruppen in der Levantinischen See u. a. aufgrund ihrer Ausstattung mit speziellen Pigmenten an einen bestimmten Tiefenbereich und damit an eine bestimmte Lichtintensität angepaßt ist. Dabei scheint die Dominanz von *Synechococcus sp.* und Prochlorophyten hauptsächlich von der Lage der Nutrikline und damit von der Nitratverfügbarkeit abhängig zu sein.

#### **4.4.4 Ursache des Tiefenchlorophyllmaximums und Bedeutung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in der Levantinischen See**

Grundsätzlich muß bei der Beobachtung eines TCM in Frage gestellt werden, inwiefern dieses Verteilungsmuster dem tatsächlichen Maximum des Phytoplanktonkohlenstoffs entspricht, also ein wirkliches Biomassemaximum darstellt. Diese Problematik ergibt sich aus dem variablen Verhältnis zwischen Chl a und Kohlenstoff in einer Zelle, welches z. B. von der Nitratkonzentration, der Lichtintensität, der Temperatur, der jeweiligen Art u. a. abhängig ist (CULLEN, 1982 und darin zitierte Autoren). Abgesehen davon kann die Bildung eines TCM das Resultat verschiedenster Faktoren sein. Das sind zum einen abnehmende Sinkraten des Phytoplanktons an der Dichtesprungschicht (Pyknokline), aktive Aggregation von Zellen durch Mobilität sowie Zunahme des zellulären Fluoreszenzbetrages mit der Tiefe und zum anderen aktives Wachstum innerhalb des TCM (CULLEN, 1982; VANDEVELDE *et al.*, 1987 und darin zitierte Autoren).

In der Levantinischen See wurde das TCM in allen drei während der M25/2 Studie untersuchten Gebieten von autotrophen Pico- und Nanoplankton dominiert, wobei die Fraktion des Picoplanktons von größter Bedeutung war. Die dieser Fraktion entsprechenden Organismen - Prochlorophyten und coccale Cyanobakterien der Gattung *Synechococcus* - weisen aufgrund ihrer geringen Größe zu vernachlässigende Sinkraten auf (BIENFANG und TAKAHASHI, 1983; PLATT *et al.*, 1983; HEWES *et al.*, 1984) und sind bis auf einige *Synechococcus*-Stämme nicht mobil. Abnehmende Sinkraten oder aktive Migration durch Mobilität als Ursachen des in der Levantinischen See vorgefundenen TCM können demnach ausgeschlossen werden. Allerdings ist hinsichtlich des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons, zu welchem vor allem mobile Flagellaten zählen, eine aktive Aggregation nicht

auszuschließen. Darüber hinaus verbleibt jedoch die Frage, ob das im Sommer 1993 in der Levantinischen See beobachtete TCM auf eine tatsächliche Biomasseakkumulation oder auf einen Anstieg zellulärer, durch Chlorophyll verursachter Fluoreszenz zurückzuführen ist. Die signifikante Korrelation der beiden Variablen Abundanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons und Chl a Konzentration läßt einerseits auf eine Biomasseakkumulation mit ansteigender Chl a Konzentration schließen; eine Tatsache, die auch für den westlichen Pazifik (FURUYA, 1990) und das westliche Mittelmeer (ESTRADA, 1985) dokumentiert ist. Dabei sind vermutlich die Organismen des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons von ausschlaggebender Bedeutung, da sich für diese Gruppe die stärkste Korrelation der Variablen Abundanz und Chl a Konzentration ergab. Andererseits muß aber auch ein Anstieg der zellulären Fluoreszenz als Ursache des TCM in der Levantinischen See berücksichtigt werden. Zumindestens für *Synechococcus sp.* nahmen die zellulären, durch Chlorophyll verursachten Fluoreszenzbeträge mit der Tiefe und im Bereich des TCM zu. Demnach ist anzunehmen, daß es sich bei der Ursache des TCM in der Levantinischen See um eine Kombination der Faktoren Biomasseakkumulation und Erhöhung der zellulären Fluoreszenz als Folge der Anpassung an geringe Lichtintensitäten handelt. Demnach trifft die Annahme, die Bildung eines tiefen TCM (unter 50m Tiefe) sei auf den Anstieg der zellulären Fluoreszenz mit der Tiefe und die eines flachen TCM (10-20m) auf einen Biomassezuwachs zurückzuführen (LONGHURST und HARRISON, 1989), für die Levantinische See nicht zu.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß das autotrophe Pico- und Nanoplankton im sommerlichen Epipelagial der Levantinischen See aufgrund der Dominanz innerhalb des TCM und der oben erwähnten Adaptationsmöglichkeiten an geringe Lichtintensitäten eine herausragende Stellung einnimmt. Prochlorophyten, coccale Cyanobakterien der Gattung *Synechococcus* und eukaryotisches Pico- und Nanophytoplankton sind für die Aufrechterhaltung einer minimalen Phytoplanktonbiomasse innerhalb der euphotischen Zone verantwortlich. Die maximale Chl a Akkumulation, die von den Fraktionen des Pico- und Nanophytoplanktons gestellt wird, beträgt ca.  $0,4\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ , wobei das Picophytoplankton ( $< 2\mu\text{m}$ ) ca.  $0,27\text{pg}\cdot\text{l}^{-1}$  beiträgt. Übersteigt die Chl a Akkumulation  $0,4\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ , so läßt dies auf eine zunehmende Bedeutung des Mikrophytoplanktons schließen. Somit könnte autotrophes Pico- und Nanoplankton als Komponente des mikrobiellen Nahrungsgefüges in der sommerlichen Levantinischen See eine für höhere trophische Ebenen essentielle Nahrungsgrundlage darstellen. Verluste durch Sedimentation sind wegen der vernachlässigbaren Sinkraten (s. o.) nicht zu erwarten, so daß neben der eingangs erwähnten Phosphatlimitierung Fraßdruck als der dieses System kontrollierende Faktor angenommen werden muß. Unter diesen Bedingungen wäre innerhalb des mikrobiellen Nahrungsgefüges eine relative hohe Dynamik und Kopplung von Aktivitätsparametern, wie z. B. der Wachstums- und Wegfraßraten zu erwarten (RIEGMAN *et al.*, 1993).

#### 4.5 Lebensfähigkeit und Überlebensstrategien von *Synechococcus* sp. und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton unter aphotischen und anoxischen Bedingungen

Das Vorkommen pigmentierter, lebender Zellen in größeren Tiefen ist spätestens seit der 10. und 11. Meteor-Expedition (1925-1927) bekannt. HENTSCHEL (1932) beschrieb sogenannte „oliv-grüne Zellen“ in größeren Tiefen im Atlantik, die er für aktiv bzw. lebensfähig hielt und die er den Cyanophyceen zuordnete. Es folgten weitere Berichte (WOOD, 1956; FOURNIER, 1966; HAMILTON *et al.*, 1968; FOURNIER, 1970, 1971) und man war der Auffassung, daß es sich um eine Gruppe eventuell verschiedener, z. T. lebender Zellen der Größe  $< 1-15\mu\text{m}$  handelte, deren Konzentration in mehreren 100-1000m Tiefe  $2,5 \cdot 10^4$ - $2,0 \cdot 10^5$  Zellen $\cdot\text{l}^{-1}$  betrug. Die Möglichkeit, daß es sich um Zysten handelt, wird ebenfalls diskutiert (ANDERSON, 1979)

Aufgrund zu vernachlässigender Sinkraten (BIENFANG und TAKAHASHI, 1983; PLATT *et al.*, 1983; HEWES *et al.*, 1984) ist die Sedimentation solch kleiner, einzelner Zellen als Transportmechanismus in die Tiefe auszuschließen, doch schon FOURNIER (1971) war der Ansicht, daß diese Zellen aggregieren und so absinken könnten. Diese Überlegungen wurden durch Beobachtungen von SILVER und ALLDREDGE (1981), SILVER und GOWING (1986) und LOCHTE und TURLEY (1988) bestätigt, wonach sich innerhalb von Kotballen, „marine snow“ und Phytodetritus Bakterien, coccale Cyanobakterien sowie eukaryotisches Pico- und Nanoplankton befinden können. In größeren Tiefen können die in Aggregaten vorliegenden Zellen dann teilweise wieder resuspendiert werden (SILVER und GOWING, 1986). Alle Autoren berichten über gute Pigmentierung, Teilungs- und somit Lebensfähigkeit coccaler Cyanobakterien und eukaryotischer Zellen in bis zu 4500m Tiefe. Für die östliche Gotlandsee liegen vergleichbare Befunde vor. Hier wurden im Landsorttief (459m) Kotballen beobachtet, die kleine, z. T. intakte Diatomeen enthielten (SCHRADER, 1971).

Unter Berücksichtigung einer Lebenserwartung coccaler Cyanobakterien und anderer Zellen in der Tiefsee von mehreren Wochen bis Jahren (SILVER und GOWING, 1986) stellt sich die Frage, ob und wie diese Zellen unter den gegebenen Bedingungen - aphotisch und anoxisch - überleben können bzw. welcher Weg der Energie- und der Kohlenstoffgewinnung dazu genutzt wird. Phototrophie, d. h. die Nutzung von Licht als Energiequelle kann aufgrund der in der nordatlantischen Tiefsee und unterhalb der Chemokline in der östlichen Gotlandsee herrschenden Dunkelheit ausgeschlossen werden. Folglich müssen die hier vorgefundenen Zellen chemotroph Energie gewinnen, d. h. die Potentialdifferenz von metabolischen Oxidations- und Reduktionsreaktionen nutzen (SCHLEGEL, 1985). Kohlenstoff kann sowohl autotroph, durch die Fixierung von Kohlendioxid, als auch heterotroph, durch die Aufnahme organischer Verbindungen, gewonnen werden. Chemoautotrophie, d. h. die Fixierung von Kohlendioxid mittels Energie aus Oxidations- und Reduktionsreaktionen, ist bisher nur für nitrifizierende Bakterien, Eisen-, Methan- und Manganbakterien sowie für farblose Schwefelbakterien bekannt (STRABBURGER *et al.*, 1983; SCHLEGEL *et al.*, 1985) und ist für die hier untersuchten Organismen nicht anzunehmen.

Unter Berücksichtigung dieser Überlegungen können die hier untersuchten Organismen unter aphotischen Bedingungen nur **chemoheterotroph** überleben, d. h. durch die Nutzung organischer

Verbindungen z. B. gelöster Zucker mittels der Energiegewinnung aus metabolischen Oxidations- und Reduktionsreaktionen.

Im Fall der Cyanobakterien ist die Fähigkeit zur Heterotrophie vor allem für fädige Arten nachgewiesen (HOARE *et al.*, 1971; KHOJA und WHITTON, 1971), doch innerhalb der coccalen Cyanobakterien scheinen nur wenige Stämme in der Lage zu sein, organische Verbindungen aufzunehmen (RIPPKA, 1972; WATERBURY *et al.*, 1986) und der Nachweis durch Freilandexperimente steht bisher aus. Für eukaryotische Algen wird die Fähigkeit zur Heterotrophie hauptsächlich bei Arten beobachtet, die an geringe Lichtintensitäten angepaßt sind, wie z. B. an der unteren Grenze der euphotischen Zone und im Winter in antarktischen Gewässern (BUNT und LEE, 1972; SMAYDA und MITCHELL-INNES, 1974) oder die bei Blütensituationen einer gewissen Konkurrenz um anorganische Nährsalze ausgesetzt sind (RICHARDSON und FOGG, 1982). Bei diesen Organismen ist allerdings die Kohlenstoffgewinnung auf heterotrophem Wege gegenüber der CO<sub>2</sub>-Fixierung (Autotrophie) oftmals weniger effizient (RICHARDSON und FOGG, 1982) und dient somit hauptsächlich der Aufrechterhaltung der Lebensfähigkeit unter ungünstigen Bedingungen. Die Effizienz der jeweiligen Energie- und Kohlenstoffgewinnung scheint jedoch auch an die in der Umgebung längerfristig vorliegenden Bedingungen optimal angepaßt zu werden. So berichten MARTINEZ und ORUS (1991) von einem aus dem Abfluß einer Zuckerraffinerie isolierten *Chlorella*-Stamm, der bei einer Kombination von Licht und 28mM Glucose mittels Photoheterotrophie gegenüber reiner Photoautotrophie und Chemoheterotrophie höchste Wachstumsraten erreichte. Neben der Aufnahme gelöster organischer Verbindungen können einige eukaryotische Algen, darunter vor allem Dinoflagellaten, aber auch Vertreter der *Prymnesiophyceae*, *Cryptophyceae* und *Chrysophyceae*, partikuläres Material nutzen, was als Phagotrophie bezeichnet wird. Dabei werden entweder ganze Beuteorganismen (z. B. Bakterien oder Cyanobakterien) ingestiert, extrazellulär verdaut oder ausgesaugt (BIRD und KALFF, 1986; NYGAARD und TOBIESEN, 1993; TURNER und ROFF, 1993 und darin zitierte Autoren).

Im Gegensatz zu *Synechococcus sp.* in der nordatlantischen Tiefsee ist die in der östlichen Gotlandsee unterhalb der Chemokline vorgefundene Gemeinschaft von *Synechococcus sp.* und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton nicht nur einer aphotischen, sondern auch einer anoxischen Umgebung ausgesetzt. Daß sowohl *Synechococcus sp.* als auch eukaryotische, pigmentierte Zellen unter diesen Bedingungen lebensfähig sind, konnte in anoxisch durchgeführten Wachstums- und Wegfraßexperimenten nachgewiesen werden (DETMER *et al.*, 1993). Die Autoren stellen die Hypothese eines trophisch modifizierten 'microbial loop' auf. Dabei werden pigmentierte Nanoflagellaten und *Synechococcus sp.*, die unter oxischen und photischen Bedingungen im oberen Teil der Wassersäule photoautotroph leben, im mikrobiellen Nahrungsgefüge, wie es in anoxischen und aphotischen Tiefen herrscht, auf die Ebene heterotropher Nanoflagellaten bzw. auf die der Bakterien gestellt. In einem solchen System würden sich pigmentierte Nanoflagellaten heterotroph oder phagotroph ernähren und *Synechococcus sp.* würde einen potentiellen Beuteorganismus darstellen.

Das Vorkommen von autotrophen Nanoflagellaten unter anoxischen Bedingungen ist ebenfalls für einen antarktischen See beschrieben worden, wobei diese Organismen bis zu neun Monate unter

diesen Bedingungen überleben können (ELLIS-EVANS und SANDERS, 1988). Für das Schwarze Meer wurde ebenso wie für die östliche Gotlandsee eine Zunahme der Abundanzen coccaler Cyanobakterien unterhalb der Chemokline (einhergehend mit ansteigenden Konzentrationen des Schwefelwasserstoffs) beschrieben (I. POLIKARPOV, pers. Mitteilung, Institute of Biology of the Southern Seas, Ukraine).

Schwefelwasserstoff ist sowohl für Cyanobakterien als auch für eukaryotische Zellen äußerst toxisch, indem diese Verbindung an Cytochrome der Elektronentransportkette bindet und diese folglich unterbricht (ADMIRAAL und PETELIER, 1979, COHEN *et al.*, 1986). Im Fall der Cyanobakterien ist jedoch das Photosystem II resistent gegenüber Schwefelwasserstoff und so ist es diesen Organismen möglich, neben oxygener auch anoxygene Photosynthese zu betreiben, wobei eine Schwefelwasserstoffkonzentration von über 200µM toleriert werden kann (COHEN *et al.*, 1986). Jegliche Art der Phototrophie ist allerdings bei den in dieser Arbeit vorgestellten Beobachtungen, wie bereits eingangs erwähnt, aufgrund der Lichtlosigkeit auszuschließen.

Neueste Befunde (MOEZELAAR und STAL, 1994) weisen daraufhin, daß die Fermentation von endogen gespeichertem Glycogen zu Ethanol, Acetat, Kohlendioxid und Wasserstoff eine für coccale Cyanobakterien alternativ in Frage kommende Art der Energie- und Kohlenstoffgewinnung unter anaeroben Bedingungen darstellen könnte. Dies entspräche einer Mobilisierung von Reservekohlenhydraten und wäre nicht unbedingt durch die Zugabe von exogenen Zuckern zu stimulieren. Eine solche Fermentation wurde für das koloniebildende, coccale Cyanobakterium *Microcystis* (Stamm PCC7806) nachgewiesen, wobei dieser Organismus in der Lage ist, seinen Metabolismus je nach Sauerstoffzehrung innerhalb der Kolonie jederzeit und schnell umzustellen.

Von den hier dargestellten Lebensweisen sollte mittels der in dieser Arbeit präsentierten Experimente nur die potentielle Heterotrophie (Aufnahme gelöster, organischer Verbindungen) näher untersucht werden. Für die Interpretation der Ergebnisse gelten zunächst jedoch einige Einschränkungen, die z. T. nur eine spekulative Diskussion zulassen. So kann in beiden experimentellen Untersuchungen die Einflußnahme von Bakterien nicht ausgeschlossen werden, da keiner der Inkubationsansätze axenisch war. Daher könnten die Endprodukte bakterieller Remineralisierungsprozesse das Wachstum der hier untersuchten Organismen sowohl gehemmt als auch gefördert haben (VINCENT und GOLDMAN, 1980). Andererseits entsprach diese Art der Inkubation zumindestens für das während der M21/2 Expedition durchgeführte Experiment (s. u.) den in der Wassersäule natürlich vorherrschenden Bedingungen.

In keinem der Experimente wurde die Aufnahme der Glucose bzw. der Casaminosäuren mittels radioaktiv markierter Substrate verfolgt und es kann somit nicht eindeutig der Schluß gezogen werden, daß tatsächlich Glucose als Kohlenstoffquelle von den hier untersuchten Organismen genutzt werden konnte. Vielmehr sind an dieser Stelle auch andere Verbindungen, die z. B. bakterieller Aktivität entstammen, denkbar. Letztlich wurde bei dem während der BAMBI'92 Expedition durchgeführten Experiment nicht berücksichtigt, daß die Organismen unterhalb der Chemokline in der östlichen Gotlandsee in einem anoxischen Milieu vorgefunden wurden; die Inkubationen wurden statt dessen aerob angesetzt.

#### 4.5.1 Potentielle Heterotrophie von *Synechococcus* sp. in der nordatlantischen Tiefsee

Das Wachstum von *Synechococcus* sp. aus der nordatlantischen Tiefsee (1000m) wurde durch die Zugabe von Glucose und Casaminsäuren eindeutig stimuliert (Tab. 4.4). Dies wird durch die 7fache Steigerung der Abundanz in der Dunkelinkubation (1000D+) deutlich, was einen signifikanten Unterschied zu den Kontrollen (ohne Gluc/CasAS-Gemisch) darstellte. Hier konnte *Synechococcus* sp. zur Zellteilung und zum Wachstum nur organische Verbindungen nutzen. Dabei ist es unbedeutend, ob die zugegebene Glucose oder diverse Endprodukte bakterieller Aktivität aufgenommen wurden. Folglich kann die Fähigkeit zur Heterotrophie für *Synechococcus* sp. aus der nordatlantischen Tiefsee als erwiesen gelten. Es stellt sich allerdings die Frage, inwiefern ein heterotropher Metabolismus unter natürlich vorkommenden Konzentrationen organischer Verbindungen tatsächlich zu einem Populationswachstum führt oder ob durch die Aufnahme solcher Substrate nur der zum Überleben notwendige Stoffwechsel aufrecht erhalten wird. Die in der Dunkelinkubation ohne Zugabe des Gluc/CasAS-Gemischs (1000D-) über den gesamten Versuchszeitraum (10 Tage) stagnierende Zellkonzentration von *Synechococcus* sp. könnte auf sehr geringe Konzentrationen organischer Verbindungen in der Wassersäule schließen lassen, die nur die Aufrechterhaltung der Überlebensfähigkeit, nicht aber die Zellteilung und damit das Populationswachstum zulassen. Konzentrationsbestimmungen von Glucose im Nordostatlantik liegen nicht vor; für die Sargasso See wird ein Konzentrationsbereich von 10-1000nM angegeben (VACARRO *et al.*, 1968).

Tab. 4.4: Zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse des während der M21/2 Expedition durchgeführten Experiments. Die Anzahl der positiven Zeichen (+) stellt das relative Ausmaß des Effektes der jeweiligen Behandlung auf das Wachstum dar. Stagnation bzw. Abnahme der Abundanz sind durch ein negatives Zeichen (-) dargestellt

M21/2	Hell/Dunkel	Gluc/CasAS: -	Gluc/CasAS: +	Organismus
10m	HELL	10H-	10H+	<i>Synechococcus</i> sp. Population I Population II
		-	+	
		+	-	
	DUNKEL	10D-	10D+	<i>Synechococcus</i> sp. Population I Population II
-		+		
-		-		
1000m	HELL	1000H-	1000H+	<i>Synechococcus</i> sp.
		+	++	
	DUNKEL	1000D-	1000D+	<i>Synechococcus</i> sp.
		-	+++	

Im Gegensatz zu den stagnierenden Zellzahlen in der Dunkelinkubation ohne organische Verbindungen, stiegen die Abundanzen von *Synechococcus* sp. aus 1000m Tiefe in beiden Hellinkubationen, also ohne und mit Zugabe organischer Verbindungen, an. Anhand des positiven Effektes der alleinigen Lichtzugabe gegenüber den stagnierenden Zellzahlen im (1000D-)-Ansatz läßt sich vermuten, daß *Synechococcus* sp. hier in der Lage war, phototroph zu wachsen. Die eher

langsam, aber kontinuierlich ansteigende Konzentration in diesem Ansatz (1000H-) wäre mit einer gewissen Adaptationszeit zu erklären, während derer der heterotroph arbeitende Metabolismus auf Photoautotrophie umgestellt wird. Die hier für *Synechococcus sp.* festgestellte Heterotrophie wäre demnach fakultativ, d. h. der Organismus ist in der Lage, seinen Metabolismus je nach den gegebenen Umständen umzustellen. Ob dem Populationszuwachs in der Hellinkubation mit organischen Verbindungen (1000H+) ein phototroph oder heterotroph arbeitender Metabolismus zugrunde liegt, bleibt offen. Der alternativ in Frage kommende Vorgang der Photoassimilation bzw. der Photoheterotrophie - Energiegewinnung durch Photosynthese und Aufnahme organischer Verbindungen anstelle einer Kohlendioxid-Fixierung zur Gewinnung von Kohlenstoff (STANIER, 1973; RICHARDSON und FOGG, 1982) - kann hier ebenfalls nicht ausgeschlossen werden.

Hinsichtlich der Inkubationen von Probenwasser aus 10m Tiefe sei noch erwähnt, daß *Synechococcus sp.* hier nicht in der Lage war, bei alleinigem Lichtangebot (10H-) höhere Zellkonzentrationen als unter alleiniger Zugabe des Gluc/CasAS-Gemischs (10H+) zu bilden. Da die Nährsalzkonzentrationen zu Beginn des Experiments nicht erschöpft waren (3,6µM Nitrat, 0,22µM Phosphat), kann eine Nährsalzlimitierung als Ursache der ab Tag 2 einsetzenden Abundanzabnahme ausgeschlossen werden. In der Dunkelinkubation bewirkte die Zugabe von Glucose stagnierende Abundanzen, was ebenfalls wie für *Synechococcus sp.* aus 1000m Tiefe die Nutzung organischer Verbindungen zur Aufrechterhaltung der Lebensfähigkeit andeutet und eine erneutes Beispiel für die Fähigkeit zur Metabolismusumstellung darstellt.

Abschließend läßt sich zusammenfassen, daß das Wachstum von *Synechococcus sp.* unter aphotischen Bedingungen in der nordatlantischen Tiefsee durch die Zugabe organischer Verbindungen stimuliert werden konnte und es ist anzunehmen, daß es sich hierbei um eine heterotrophe Lebensweise handelt. Dies ist nach dem jetzigen Kenntnisstand die erste derartige Beobachtung für *Synechococcus sp.* im Freiland. Dabei handelt es sich vermutlich um eine fakultative Heterotrophie, die bei natürlichen Konzentrationen organischer Verbindungen der Verlängerung der Überlebensfähigkeit unter ungünstigen Bedingung dient, nicht aber zu effektivem Wachstum führt. Treten günstigere Bedingungen ein, gelangen die Zellen z. B. in die euphotische Zone, so ist es *Synechococcus sp.* möglich, den heterotrophen Metabolismus nach entsprechender Adaptationszeit auf Photoautotrophie umzustellen.

#### 4.5.2 Potentielle Heterotrophie von *Synechococcus sp.* und eukaryotischem, pigmentiertem Pico- und Nanoplankton in der östlichen Gotlandsee

Weder die Zugabe von Glucose, noch das Lichtangebot hatten im Fall von *Synechococcus sp.* aus 210m Tiefe in der östlichen Gotlandsee eine Förderung des Wachstums zur Folge (Tab. 4.5). Eine Limitierung des Wachstums durch Nährsalzmangel kann hier ausgeschlossen werden. Zum einen wurde zu Beginn des Experiments in Ermangelung der Casaminosäuren als Stickstoffquelle Nitrat (Endkonzentration im Ansatz: 2 $\mu$ M) zugegeben und zum anderen entwickelten die eukaryotischen, pigmentierten Zellen (Population I) z. T. extrem hohe Zelldichten und befanden sich bei Versuchsende noch in der exponentiellen Phase. Diese Dominanz des eukaryotischen, pigmentierten Pico- und Nanoplanktons gegenüber *Synechococcus sp.* konnte auch in den Inkubationen mit Probenwasser aus 5m Tiefe beobachtet werden. *Synechococcus sp.* war also nicht in der Lage, unter diesen Umständen erfolgreich zu konkurrieren, was zu einer Dominanzverschiebung hauptsächlich zugunsten größerer Zellen führte. Dies scheint der unter 3.3, 4.3.2 und 4.3.3 in dieser Arbeit dargestellten Beobachtung zu entsprechen, daß *Synechococcus sp.* in der sommerlichen Gotlandsee hohe Abundanzen entwickelt bzw. gegenüber größeren Zellen im Vorteil ist, wenn vor allem Nitrat in sehr geringen Konzentrationen vorliegt. Die Massenentwicklung des eukaryotischen, pigmentierten Pico- und Nanoplanktons durch die Zugabe von Nitrat entspricht „neuer“ Produktion. *Synechococcus sp.* dagegen ist vor allem in Systemen „regenerierter“ Produktion im Vorteil (s. 4.3.2).

Die Fähigkeit zur Heterotrophie konnte für *Synechococcus sp.* nicht nachgewiesen werden, doch könnte dies auch durch die Abwesenheit der Casaminosäuren zu erklären sein. So läßt sich z. B. bei dem filamentösen Cyanobakterium *Nostoc* die maximale Verdopplungszeit, die bei einer Zugabe von Glucose erreicht werden kann, um fast das Doppelte steigern, wenn zusätzlich Casaminosäuren angeboten werden (HOARE *et al.*, 1971).

Tab. 4.5: Zusammenfassende Darstellung der Ergebnisse des während der BAMBI'92 Expedition durchgeführten Experiments. Die Anzahl der positiven Zeichen (+) stellt das relative Ausmaß des Effektes der jeweiligen Behandlung auf das Wachstum dar. Stagnation bzw. Abnahme der Abundanz sind durch ein negatives Zeichen (-) dargestellt

<b>BAMBI'92</b>	<b>Hell/Dunkel</b>	<b>Gluc/CasAS: -</b>	<b>Gluc/CasAS: +</b>	<b>Organismus</b>
<b>5m</b>	HELL	<b>5H-</b> - + -	<b>5H+</b> - + -	<i>Synechococcus sp.</i> Population I Population II
	DUNKEL	<b>5D-</b> - - -	<b>5D+</b> - - -	<i>Synechococcus sp.</i> Population I Population II
<b>210m</b>	HELL	<b>210H-</b> - ++++ +++	<b>210H+</b> - +++ +++	<i>Synechococcus sp.</i> Population I Population II
	DUNKEL	<b>210D-</b> - ++ ++	<b>210D+</b> - + +	<i>Synechococcus sp.</i> Population I Population II

Bei den Inkubationen aus 210m Tiefe kann aber auch unter Berücksichtigung der Tatsache, daß *Synechococcus sp.* aus der östlichen Gotlandsee unter anoxischen Bedingungen wachsen kann (s. o.), vermutet werden, daß der Sauerstoff in der hier aerob durchgeführten Inkubation eine ausschlaggebende Bedeutung hatte. Da Sauerstoff liefernde Prozesse in der östlichen Gotlandsee, wie bis auf den Boden reichende Durchmischungsereignisse bzw. Salzwassereinbrüche aus der Nordsee, relativ selten sind (s. 2.1.3), kann hier von einer langen Aufenthaltszeit dieser Organismen unter den gegebenen Bedingungen ausgegangen werden, was eine Umstellung des Metabolismus bis hin zur obligaten Anaerobie fördern würde. Eine obligate Anaerobie von *Synechococcus sp.* als optimale Anpassung an die unterhalb der Chemokline in der Ostsee herrschenden Bedingungen ist angesichts der einfachen Organisation sowie der Anpassungsfähigkeit dieses Organismus an extreme Verhältnisse (z. B. an eine Temperatur von 72°C in heißen, hypersalinen Quellen; BROCK, 1973) nicht auszuschließen. Cyanobakterien existieren seit ca. 2-3 Milliarden Jahren und es wird angenommen, daß es sich bei dieser Gruppe um die ersten Sauerstoff produzierenden Organismen gehandelt hat, die vermutlich für den plötzlich ansteigenden Sauerstoffgehalt in der Atmosphäre während des Präkambriums verantwortlich waren (SCHOPF, 1970). Folglich müssen sich solche Organismen zunächst in einer anaeroben Umgebung entwickelt haben und demnach fähig gewesen sein, anaerob zu leben (BROCK, 1973). Eventuell ist es *Synechococcus sp.* in der Ostsee unter anaeroben Bedingungen möglich, wie der von MOEZELAAR und STAL (1994) beschriebene *Microcystis*-Stamm PCC7806 fermentativ zu überleben. Unter Berücksichtigung, daß Cyanobakterien in der Lage sind, Schwefelwasserstoffkonzentrationen von über 200µM zu tolerieren (COHEN *et al.*, 1986), wäre auch eine Nutzung des Sulfids denkbar. So oxidieren die anaeroben, anoxygenen phototrophen *Rhodospirillineae* (Purpurbakterien) und *Chlorobiineae* (Grüne Bakterien) in anoxischem Milieu Sulfid

zu Sulfat. In anaeroben Zonen von Seen (unterhalb der Chemokline) kommen Purpurbakterien und Cyanobakterien häufig gemeinsam vor (SCHLEGEL, 1985).

Schließlich könnte es sich bei den oberhalb und unterhalb der Chemokline lebenden coccalen Cyanobakterien durchaus um unterschiedliche *Synechococcus*-Stämme handeln, wie bereits unter 4.4.3 diskutiert wurde.

Im Gegensatz zu *Synechococcus sp.* entwickelte das eukaryotische, pigmentierte Pico- und Nanoplankton aus 210m Tiefe in allen Ansätzen ein gesteigertes Wachstum und besonders das Lichtangebot hatte einen stark wachstumsfördernden Effekt. Das gleichzeitige Angebot von Licht und Glucose (210H+) schien sich allerdings im Vergleich zum alleinigen Lichtangebot hemmend auf das Wachstum auszuwirken. Die Entwicklung der Bakterien wies in allen Ansätzen aus 210m Tiefe keine Unterschiede auf und die Möglichkeit der Anhäufung bakterieller Stoffwechselprodukte (z. B. Säuren) in den Ansätzen mit Glucose, die das Wachstum von Algen hemmen könnten, ist rein hypothetisch.

Als Erklärung für das Wachstum eukaryotischen, pigmentierten Pico- und Nanoplanktons in den dunkel inkubierten Ansätzen (210D-, 210D+) läßt sich die Möglichkeit der Phagotrophie in Betracht ziehen. Dabei hätten Bakterien und *Synechococcus sp.* aufgenommen werden können, was die abnehmenden Abundanzen dieser Organismengruppen in diesen Ansätzen erklären und die bereits eingangs erwähnte Hypothese eines trophisch modifizierten 'microbial loop' unterstützen würde.

Es kann also zusammengefaßt werden, daß eine fakultative Heterotrophie für *Synechococcus sp.* in der östlichen Gotlandsee - wie sie für diesen Organismus in der nordatlantischen Tiefsee festgestellt wurde - mit dem hier präsentierten Experiment nicht nachweisbar war. Dies könnte jedoch zum einen durch die fehlenden organischen Stickstoffverbindungen (Casaminosäuren) und zum anderen durch die aerob erfolgte Inkubation bedingt gewesen sein. Weiterhin scheint *Synechococcus sp.* unterhalb der Chemokline bereits stark an die dort herrschenden Bedingungen (aphotisch und anoxisch) adaptiert zu sein, da ein 10tägiges Lichtangebot unter aeroben Bedingungen keine Wachstumsförderung zur Folge hatte. Da sich der Metabolismus nicht nur hinsichtlich des Lichtangebots, wie bei *Synechococcus sp.* in der nordatlantischen Tiefsee, sondern auch hinsichtlich des Sauerstoffs umstellen müßte, wäre eine noch längere Adaptationszeit zu erwarten. Schließlich müßte untersucht werden, inwiefern diese *Synechococcus*-Population obligat anaerob ist. Für pigmentierte Zellen des eukaryotischen Pico- und Nanoplanktons konnte ebenfalls kein positiver Effekt von Glucose auf das Wachstum nachgewiesen werden, allerdings erscheint eine phagotrophe Ernährungsweise möglich. Es bleibt also weiterhin ungeklärt, auf welche Art die in der östlichen Gotlandsee unterhalb der Chemokline vorgefundenen pigmentierten Zellen lebensfähig sind.

#### 4.6 Autotrophes Pico- und Nanoplankton - Bedeutung für verschiedene Meeresregionen

Bei einer vergleichenden Betrachtung aller bisher angestellten Überlegungen ergibt sich als Schlußfolgerung, daß autotrophes Pico- und Nanoplankton in polaren, temperierten und subtropischen bzw. tropischen, marinen Ökosystemen vertreten und scheinbar unabhängig von der taxonomischen Zusammensetzung prinzipiell für die Aufrechterhaltung einer minimalen Phytoplanktonbiomasse während des ganzen Jahres verantwortlich ist. Diese minimale Biomasse kann für die hier untersuchten Gebiete als Chl a Konzentration von ca.  $0,2-1,0\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  ausgedrückt werden, wobei der Wert für das in der sommerlichen, östlichen Gotlandsee vorgefundene Pico- und Nanophytoplankton mit  $2,5-3,0\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  eine Ausnahme darstellt, auf die später eingegangen werden soll.

Zunächst soll die Bedeutung und die Entwicklung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons, wie sie von den in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnissen abgeleitet werden kann, anhand einer schematischen Darstellung (Abb. 4.2) für verschiedene Jahreszeiten und Meeresregionen zusammenfassend erläutert werden. Dabei darf allerdings nicht der Schluß gezogen werden, daß die im Folgenden beschriebene Entwicklung autotrophen Pico- und Nanoplanktons generell für verschiedene Gebiete, wie den Nordostatlantik, antarktische Gewässer und das östliche Mittelmeer, gleich verläuft. Vielmehr stellen die einzelnen zeitlichen Abschnitte der Graphik Momentaufnahmen dar, wie sie in verschiedenen Gebieten für unterschiedliche Jahreszeiten typisch zu sein scheinen und nur in einigen Gebieten, wie z. B. im Nordostatlantik, aufeinander folgen könnten.

Die zu Beginn bzw. während des Frühjahrs (ANT X/6 Expedition bzw. M21/2 Expedition) vorgefundenen, hohen Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons in einer relativ instabilen Wassersäule, die durch Deckschichttiefen von bis zu 100m gekennzeichnet war, deuten darauf hin, daß die entsprechenden Organismen in antarktischen Gewässern und im Nordostatlantik relativ unempfindlich gegenüber hoher Turbulenz sowie geringer Lichtintensität sind.

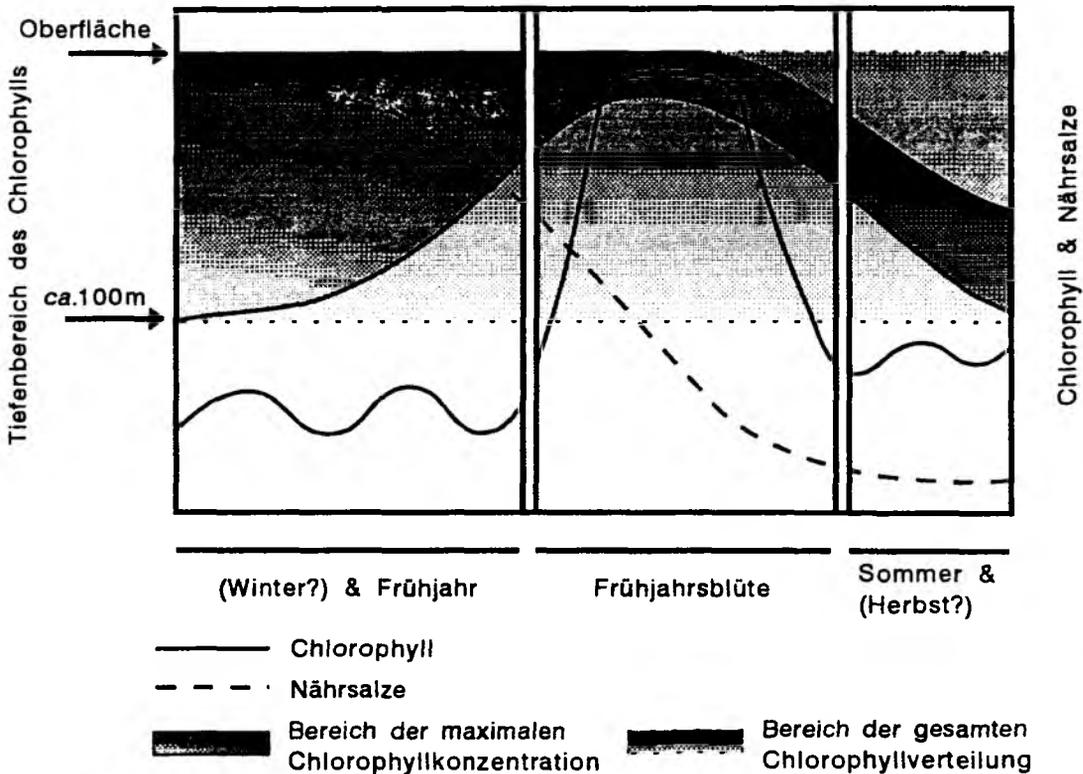
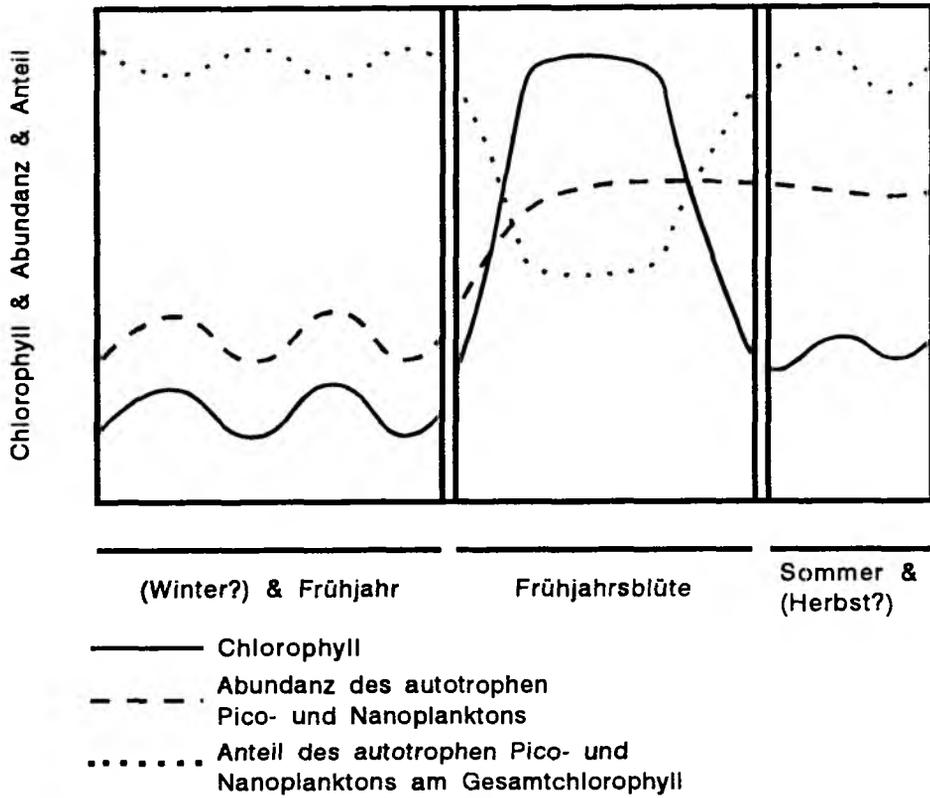


Abb. 4.2: Schematische Darstellung der Variablen Chlorophyll, Abundanz des autotrophen Pico- und Nanoplanktons, prozentualer Anteil des autotrophen Pico- und Nanoplanktons am Gesamtchlorophyll, Nährsalzkonzentration, Tiefenbereich der maximalen Chlorophyllkonzentration und Tiefenbereich der gesamten Chlorophyllverteilung zu verschiedenen Jahreszeiten bzw. in verschiedenen, in dieser Arbeit untersuchten Gebieten. Nähere Erläuterungen s. Text.

Es ist also denkbar, daß autotrophes Pico- und Nanoplankton auch während des Winters in vergleichbaren, mehr oder weniger konstanten Abundanzen im offenen Ozean dieser Regionen vorzufinden ist und einen ausschlaggebenden Anteil zum Gesamtchlorophyll beiträgt (> 80%). Dabei wäre die Fähigkeit zu einer potentiellen Mixotrophie - wie sie hier für *Synechococcus sp.* in der nordatlantischen Tiefsee angenommen wird - die Grundlage für das Überleben dieser Zellen bei reduziertem Lichtangebot im Winter. Heterotroph oder mixotroph lebende Organismen würden somit ein „Inokulum“ für die im Frühjahr unter besseren Lichtverhältnissen zunehmende Phytoplanktonbiomasse darstellen. Weiterhin soll nochmals erwähnt werden, daß vernachlässigbare Sinkraten den Verlust des autotrophen Pico- und Nanoplanktons aus der euphotischen Zone gering halten, was ebenfalls für die Etablierung entsprechender Populationen im Winter sprechen würde.

Mit voranschreitender Jahreszeit und einsetzender Stabilisierung der Wassersäule sowie gleichzeitiger Verfügbarkeit von Nährsalzen kann es im Frühjahr zur Bildung einer Blüte kommen, während derer die Organismen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons nicht erfolgreich mit größeren Zellen, wie z. B. Diatomeen, konkurrieren können. Durch höhere Nährsalzkonzentrationen begünstigt wachsen große Zellen schneller als kleine Zellen (MARGALEF, 1978) und entwickeln somit hohe Abundanzen. In einer solchen Situation kann es zwar zu einem Anstieg der Abundanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons kommen (wie z. B. im Bereich der Polarfront in antarktischen Gewässern beobachtet), doch gleichzeitig nimmt der Anteil der entsprechenden Fraktionen am Gesamtchlorophyll ab (< 40%). Dadurch bleibt die vom autotrophen Pico- und Nanoplankton gestellte Chl *a* Konzentration weiterhin niedrig (maximal  $1,0\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ ) und die Zellen des Mikrophytoplanktons sind für die darüber hinaus ansteigende Chl *a* Akkumulation verantwortlich. Dabei scheint eine solche Beobachtung nicht nur für die in dieser Arbeit vorgestellten Gebiete, sondern ebenfalls für tropische Regionen typisch zu sein (HITCHCOCK *et al.*, 1987; MEYERHÖFER, 1994). So führt z. B. im äquatorialen Atlantik die mit Auftriebsereignissen verbundene Zunahme der Nährsalzkonzentration im oberen Teil der Wassersäule zu einer ansteigenden Chl *a* Akkumulation, während derer der Anteil der < 10µm Fraktion am Gesamtchlorophyll kontinuierlich abnimmt. Die maximale Chl *a* Konzentration, die diese Fraktion unter diesen Umständen im äquatorialen Atlantik stellt, beträgt ebenfalls nur  $1,0\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  (HERBLAND *et al.*, 1987).

Bei anschließender Nährsalzerschöpfung bricht die Blüte des Mikrophytoplanktons zusammen und wird z. T. gefressen oder sedimentiert. Abgesehen von der Möglichkeit sequentiell auftretender Blütenereignisse im Nordostatlantik (s. 4.1.3) verhindert im Weiteren die zunehmende Stabilisierung der Wassersäule, d. h. eine saisonale permanente Thermokline, den erneuten Eintrag von Nährsalzen in den oberen Teil der Wassersäule. Als Folge dieser Oligotrophie können die Organismengruppen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons aufgrund ihrer Anpassungsmöglichkeiten an geringe Lichtintensitäten (s. 4.3.3 und 4.4.3) im Bereich der in größeren Tiefen gelegenen Nutrikline ein Tiefenchlorophyllmaximum bilden. Diese Situation ist sowohl typisch für ein sommerliches, stratifiziertes System oder subtropische bzw. tropische Regionen, wie hier für die Levantinische See dargestellt, als auch kennzeichnend für den sommerlichen Nordostatlantik (VELDHUIS *et al.*, 1993). Im Bereich des Tiefenchlorophyllmaximums ist das autotrophe Pico- und Nanoplankton ebenfalls wie zu Beginn des Frühjahrs im Nordostatlantik oder in antarktischen

Gewässern von ausschlaggebender Bedeutung für die Chl *a* Akkumulation, die allerdings wiederum eine Konzentration von  $1,0\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  nicht zu übersteigen scheint. Welche Verteilung für den weiteren Verlauf der Sukzession im Herbst typisch ist, bleibt hier ungeklärt, doch ist in tropischen Gebieten aufgrund der oftmals während des ganzen Jahres stratifizierten und oligotrophen Wassersäule eine dem sommerlichen Szenario vergleichbare Situation zu erwarten. In temperierten Systemen hingegen kann im Herbst mit dem Einsetzen von Stürmen erneut eine Durchmischung der Wassersäule und ein Nährsalzeintrag in den oberen Teil der euphotischen Zone erfolgen, was oftmals die Bildung einer zweiten Blüte (Herbstblüte) von größeren Zellen bedingt (MANN und LAZIER, 1991). Aufgrund des oben erwähnten Vorteils großer gegenüber kleinen Zellen bei hohen Nährsalzkonzentrationen, wäre eine mit der Frühjahrsblüte vergleichbare Situation denkbar.

Vor diesem Hintergrund stellt sich die Frage, warum die Organismen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons nicht in der Lage sind, größere Biomasse aufzubauen und bei einem Eintrag von Nährsalzen Blüten zu bilden. Zum einen kann hier die bereits mehrfach erwähnte Konkurrenzunfähigkeit gegenüber größeren Zellen als Erklärung herangezogen werden. Zum anderen muß jedoch auch bedacht werden, daß autotrophes Pico- und Nanoplankton in vielen ozeanischen Regionen oftmals maximale Wachstumsraten aufweist (LAWS *et al.*, 1984), die durch ein zusätzliches Nährsalzangebot in Inkubationsexperimenten nicht gesteigert werden können (BIENFANG und TAKAHASHI, 1983). Somit scheinen diese Organismen die vorgegebene Kapazität des Ökosystems bei geringen Nährsalzkonzentrationen bereits optimal zu nutzen und ein zusätzlicher Nährsalzeintrag könnte folglich - selbst bei Abwesenheit größeren Phytoplanktons - nicht zu einer entsprechenden Biomassesteigerung führen. Diese Annahme ist konform mit Beobachtungen von Chavez (1989), wonach im zentralen äquatorialen Pazifik trotz hoher Nährsalzkonzentrationen bei einer Dominanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons und gleichzeitiger Abwesenheit von blütenbildenden Diatomeen die Phytoplanktonbiomasse relativ gering bleibt.

Weiterhin wird für autotrophes Pico- und Nanoplankton ein ständig vorhandener Fraßdruck durch heterotrophe Flagellaten und Ciliaten angenommen (LAWS *et al.*, 1984; HERBLAND *et al.*, 1987; REITMEIER, 1994), der eine Blütenbildung der entsprechenden Organismen verhindert und vermutlich auch die maximalen Wachstumsraten bedingt. Die Folge kontinuierlich hoher Wegfraß- und Wachstumsraten innerhalb der Planktongemeinschaft des mikrobiellen Nahrungsgefüges wäre eine enge Kopplung verschiedenster Remineralisierungsprozesse, wodurch dem System Nährsalze erhalten bleiben und eine regenerierte Produktion gefördert wird. Große, blütenbildende Zellen, die bei einem Eintrag von Nährsalzen plötzlich und innerhalb weniger Tage extreme Dichten entwickeln, sind hinsichtlich des Fraßdrucks durch die zeitliche Verzögerungsphase, mit der das Mikro- und Mesozooplankton z. B. im Nordatlantik oder in arktischen Gewässern auf solche Blüten reagiert (PARSONS *et al.*, 1984), gegenüber den Zellen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons im Vorteil.

Eine Verallgemeinerung der bisher erwähnten Überlegungen ist jedoch nicht zulässig, wie die in der hier vorgestellten Arbeit für die sommerliche, östliche Gotlandsee vorgefundene Situation zeigt. Hier waren die Organismen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons für eine Chl *a* Akkumulation von  $2,5\text{-}3,0\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  verantwortlich. Unter Berücksichtigung der methodisch bedingten Unterschätzung

von *Synechococcus sp.* könnte die im Vergleich zu den anderen, hier vorgestellten Gebieten 10fach höhere Abundanz die Ursache für die entsprechend höhere Chl a Konzentration sein. Ebenfalls könnte hier ein verringerter Fraßdruck (s. o.) in Betracht gezogen werden. Doch selbst in der östlichen Gotlandsee, wo die höchsten Abundanzen autotrophen Pico- und Nanoplanktons ermittelt wurden, führte eine Steigerung der Zellzahl nicht zwangsläufig zu einer entsprechenden Zunahme der Chl a Konzentration. Wie unter 4.3.2 dargelegt, könnte es unter solchen Umständen zu einer Verschiebung des Größenspektrums zugunsten kleinerer Zellen kommen. Dies wiederum ließe sich mit der bei hohen Zelldichten ansteigenden Konkurrenz um die Nährsalze erklären. Wie bereits mehrfach erwähnt, sind kleine Zellen bei geringen Nährsalzkonzentrationen aufgrund geringerer Halbsättigungskonstanten (EPPLEY *et al.*, 1969) gegenüber größeren Zellen begünstigt.

Abschließend sei erwähnt, daß die bisherige Annahme, Organismen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons seien im Gegensatz zu Organismen des Mikrophytoplanktons vor allem an eine Umgebung angepaßt, in der saisonale und räumliche Variationen gering sind (sommerliche, stratifizierte und subtropisch bzw. tropische Systeme), durch die hier vorgestellte Arbeit bestätigt werden konnte. Darüber hinaus scheint sich jedoch anzudeuten, daß diese Organismen auch während zeitlicher und räumlicher Schwankungen verschiedenster Variablen ihre Populationen aufrechterhalten können. Die Einordnung autotrophen Pico- und Nanoplanktons in das Konzept der r- und k-Strategie (MCARTHUR und WILSON, 1967; PIANKA, 1970), wie es von MARGALEF (1978) vor der Entdeckung des Picoplanktons auf Algen angewandt wurde und sich hauptsächlich auf Dinoflagellaten und Diatomeen beschränkte, erscheint zunächst schwierig, da die besagten Organismengruppen sowohl in Habitaten, die sich durch konstante oder vorhersagbare, zeitliche Faktoren auszeichnen als auch in Habitaten, die zeitlich unvorhersagbaren oder kurzlebigen Faktoren unterliegen, vorkommen. Da autotrophes Pico- und Nanoplankton allerdings unter den verschiedensten Bedingungen relativ stabile Populationen aufrechtzuerhalten scheint, sind diese Organismen im Vergleich zu den blütenbildenden Organismen des Mikrophytoplanktons als k-Strategen zu bezeichnen.

Autotrophes Pico- und Nanoplankton scheint also gegenüber den Faktoren Turbulenz, Oligotrophie, Lichtintensität und vermutlich auch Fraßdruck äußerst tolerant zu sein, wobei diese Komponenten i. allg. neben der möglichen Bedeutung der Eisenverfügbarkeit (MARTIN und FITZWATER, 1988; MARTIN *et al.*, 1990) als die limitierenden Faktoren des Phytoplanktonwachstums in verschiedenen Meeresregionen diskutiert werden. Vielfältige, physiologische Anpassungsmöglichkeiten, wie z. B. eine potentielle Mixotrophie oder die Verfügbarkeit von Pigmenten, die einerseits die Nutzung geringster Lichtintensitäten ermöglichen und andererseits als Speicherstoffe fungieren sowie eine hohe Flexibilität dieser Anpassungsmöglichkeiten gegenüber genau den oben genannten Faktoren sind die Grundlage für den globalen Erfolg des autotrophen Pico- und Nanoplanktons.

Letztlich sollte im Sinne einer umfassenden ökologischen Betrachtung die Frage gestellt werden, in welchem Ausmaß autotrophes Pico- und Nanoplankton als Kohlendioxid fixierende Komponente des mikrobiellen Nahrungsgefüges zum universellen Kohlenstofftransport im Ozean beiträgt. Obwohl die entsprechenden Organismengruppen in vielen Regionen für über 80% der gesamten ozeanischen

Produktions- und somit Fixierungsleistung verantwortlich sind, was z. B. im äquatorialen Pazifik jährlich 1,5Gt Kohlenstoff entspricht (Chavez, 1989), ist der Anteil, den diese Organismen zum Kohlenstoffexport aus dem Epipelagial in größere Tiefen beitragen, vermutlich gering. Für ein pelagisches System, in dem der materielle Fluß hauptsächlich auf den regenerativen Prozessen eines mikrobiellen Nahrungsgefüges beruht - also Systeme, die von autotrophen Pico- und Nanoplankton dominiert werden (z. B. die Levantinische See) - ist unter Berücksichtigung der vernachlässigbaren Sinkraten zunächst anzunehmen, daß der vertikale Export von Kohlenstoff relativ gering ist. Zu einem effektiven Export könnte es nur kommen, wenn das mikrobielle Nahrungsgefüge effizient mit der klassischen Fraßnahrungskette in Verbindung stünde, wobei ein hoher Anteil der Primärproduktionsleistung autotrophen Pico- und Nanoplanktons in die klassische Fraßnahrungskette eingehen müßte. HAGSTRÖM *et al.* (1988) modellieren dagegen für eine solches System, daß 57% des durch coccale Cyanobakterien fixierten Kohlenstoffs durch bakterivore Räuber aufgenommen wird, wobei davon allerdings wiederum nur 6% der klassischen Fraßnahrungskette durch Mikrozooplankton zur Verfügung gestellt wird. Der deutlich größere Anteil des fixierten Kohlenstoffs wird in solchen Systemen also mit hohen Raten remineralisiert, was den vertikalen Export von Kohlenstoff in größere Tiefen zusammen mit dem niedrigen Verlust dieser Organismen aus der euphotischen Zone stark verlangsamt. Hohe Exportflüsse sind im Gegensatz dazu in pelagischen Systemen, in denen Mikrophytoplankton dominiert, z. B. während der Frühjahrsblüte im Nordostatlantik, zu beobachten (HONJO UND MANGANINI, 1993), wo die klassische Fraßnahrungskette durch den Eintrag neuer Nährsalze von den regenerativen Prozessen des mikrobiellen Nahrungsgefüges unabhängig ist. Die Diskussion über die Funktion des mikrobiellen Nahrungsgefüges für den Export von Kohlenstoff ist allerdings längst nicht abgeschlossen und wird neuerdings sogar um die Idee der sogenannten „Trophospezies“ erweitert (TURNER und ROFF, 1993). Dabei sind die Autoren der Meinung, daß sowohl die klassische Unterteilung der Nahrungsbeziehungen planktischer Organismen in verschiedene Trophiestufen (Primärproduzenten, primäre, sekundäre und tertiäre Konsumenten) als auch der mechanistische Ansatz der Einteilung in Größenklassen unzulänglich ist und daß Organismen gemäß vergleichbarer Beute- und Räuberspektren („trophospecies“) einander zugeordnet werden sollten. In einem solchen System könnte dann z. B. die Heterotrophie von Algen oder die photosynthetische Aktivität von Protozoen für die Kohlenstoffverwertung berücksichtigt werden. Dies würde die Vorstellung über die Zusammenhänge des Kohlenstoffaustauschs zwischen den einzelnen Organismengruppen verändern. Inwiefern sich eine solche Überlegung z. B. auf die grundsätzlichen Produktionsraten oder Exportflüsse des autotrophen Pico- und Nanoplanktons niederschlagen würde, bleibt allerdings dahingestellt. Angesichts der sich häufenden Beobachtungen mixotropher Ernährungsweisen bei den verschiedensten Organismen scheint eine solche Sichtweise jedoch durchaus berechtigt zu sein.

## 5 ZUSAMMENFASSUNG

Ziel dieser Arbeit war eine vergleichende Studie zur Bedeutung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons in verschiedenen Meeresregionen. Zu diesem Zweck wurden zwei Frühjahrsstudien im Nordostatlantik (M21/2 Expedition) und im Südpolarmeer (ANT X/6 Expedition) und zwei Sommerstudien in der zentralen Ostsee (BAMBI'92 Expedition) und im östlichen Mittelmeer (M25/2 Expedition) durchgeführt. Somit wurden Gebiete in polaren, temperierten und subtropischen Klimazonen erfaßt und der Einfluß unterschiedlicher, hydrographischer und chemischer Parameter auf das Vorkommen und die Verteilung des autotrophen Pico- und Nanoplanktons konnte eingeschätzt werden. Dabei fanden sowohl zeitliche und räumliche Entwicklungsmuster als auch regionale Unterschiede Berücksichtigung. Experimentelle Untersuchungen zur potentiellen Heterotrophie von coccalen Cyanobakterien der Gattung *Synechococcus* sollten die Kenntnis über physiologische Anpassungsmöglichkeiten an verschiedenste Bedingungen vervollständigten.

Auf allen Expeditionen wurden die Abundanzen und die Fluoreszenzeigenschaften des autotrophen Pico- und Nanoplanktons mit Hilfe der Durchflußzytometrie direkt an Bord an unfixiertem Probenmaterial erfaßt. Zur Analyse der Zusammensetzung der jeweiligen Organismengruppen und zur Prüfung der Genauigkeit zytometrischer Ergebnisse wurden während jeder Expedition zusätzliche, epifluoreszenzmikroskopische Untersuchungen durchgeführt. Darüber hinaus wurde die Konzentration des Chlorophylls und z. T. die Rate der *in situ* Primärproduktion in den Fraktionen des Pico-, Nano- und Mikrophytoplanktons ermittelt.

Die im Frühjahr 1992 im temperierten Nordostatlantik vorgefundene Situation war durch eine komplexe hydrographische Variabilität charakterisiert und es wurden verschiedene, nebeneinander existierende, pelagische Systeme angetroffen, deren räumliche Ausdehnung in einem mesoskaligen Größenbereich lag. Diese Systeme zeichneten sich durch unterschiedliche Phytoplanktongemeinschaften aus, wobei diese entweder von Organismen des Mikrophytoplanktons (hauptsächlich Diatomeen) oder des autotrophen Pico- und Nanoplanktons (hauptsächlich coccale Cyanobakterien der Gattung *Synechococcus*:  $3,0-5,8 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$  und autotrophe Nanoflagellaten:  $2,0-3,2 \cdot 10^7$  Zellen  $l^{-1}$ ) dominiert wurden. Es zeigte sich, daß dem autotrophen Pico- und Nanoplankton im Sukzessionsgeschehen des temperierten Nordostatlantik eine zweifache Bedeutung zukommt. Einerseits lösen die entsprechenden Organismengruppen die bei Silikaterschöpfung zerfallende Diatomeenblüte ab. Andererseits sind sie selbst bei hydrographisch instabilen Verhältnissen, wie sie vor Einsetzen der saisonal bedingten Stratifizierung der Wassersäule herrschen, für die Aufrechterhaltung einer minimalen Chl *a* Akkumulation von ca.  $0,6 \mu g$  Chl  $l^{-1}$  verantwortlich.

Im nordatlantischen Sektor des Südpolarmeeres lagen die Abundanzen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons (hauptsächlich kleine Diatomeen der Gattungen *Fragillariopsis* und *Thalassiosira* sowie Flagellaten) im polaren Frühjahr 1992 bei  $1,0-20,0 \cdot 10^6$  Zellen  $l^{-1}$ . Niedrigste Abundanzen wurden generell an der Eiskante ermittelt. Mit voranschreitender Jahreszeit stiegen die Abundanzen

innerhalb der Polarfrontzone (PFZ) und innerhalb des Antarktischen Zirkumpolarstroms (AZS) an. Der Anteil des autotrophen Pico- und Nanoplanktons am Gesamtchlorophyll betrug in Gebieten mit niedriger Chl *a* Konzentration ( $0,2-0,4\mu\text{g l}^{-1}$ , AZS) über 90%. In Gebieten mit erhöhter Chl *a* Akkumulation ( $> 1,8\mu\text{g l}^{-1}$ , PFZ) betrug der entsprechende Anteil weniger als 50%. Diese Verschiebung innerhalb des Größenspektrums zugunsten größerer Zellen einhergehend mit einer ansteigenden Chl *a* Akkumulation wurde ebenfalls innerhalb der Fraktionen des autotrophen Pico- und Nanoplanktons beobachtet. Innerhalb des AZS trugen die Zellen des Picoplanktons ( $< 2\mu\text{m}$ ) 60-85% zur Gesamtabundanz autotrophen Pico- und Nanoplanktons bei, innerhalb der PFZ nahm dieser Anteil auf 30-60% ab. Wie im temperierten Nordostatlantik stellt das autotrophe Pico- und Nanoplankton in antarktischen Gewässern einen fundamentalen Bestandteil der Phytoplanktongemeinschaft dar, der für die Aufrechterhaltung einer minimalen Chl *a* Konzentration von ca.  $0,2-0,6\mu\text{g l}^{-1}$  verantwortlich ist.

Das oligotrophe Epipelagial der östlichen Gotlandsee war im Sommer 1992 durch eine blütfähiger Blaualgen geprägt, die das absolute Ausmaß der Chl *a* Akkumulation innerhalb der Deckschicht durch „neue“ Produktion bestimmte. Das von *Synechococcus sp.* ( $3,9-6,1 \cdot 10^7$  Zellen  $\text{l}^{-1}$ ) dominierte autotrophe Pico- und Nanoplankton hielt hauptsächlich durch „regenerierte“ Produktion eine Chl *a* Konzentration von maximal  $2,5-3,0\mu\text{g l}^{-1}$  aufrecht. Der Anteil des autotrophen Pico- und Nanoplanktons am Gesamtchlorophyll betrug 73%. Ursache dieser relativ hohen, von autotrophen Pico- und Nanoplankton gestellten Chl *a* Akkumulation trotz gleichzeitiger Nährsalzerschöpfung ist zum einen die Fähigkeit dieser Organismengruppen, Ammonium zu nutzen. Zum anderen fungiert das für *Synechococcus sp.* typische Pigment Phycoerythrin vermutlich als Stickstoffspeicher, der bei oligotrophen Verhältnissen mobilisiert werden kann.

Das Epipelagial der Levantinischen See im Sommer 1993 war durch eine extreme Oligotrophie im oberen Bereich der euphotischen Zone, eine Nutrikline und ein damit einhergehendes Tiefenchlorophyllmaximum (TCM) im unteren Bereich der euphotischen Zone sowie eine ausgeprägte Dominanz des autotrophen Pico- und Nanoplanktons charakterisiert. Im Gegensatz zu den übrigen Gebieten konnten in der Levantinischen See neben *Synechococcus sp.* und eukaryotischem Pico- und Nanophytoplankton auch Prochlorophyten nachgewiesen werden. Die maximalen Abundanzen von *Synechococcus sp.* lagen innerhalb des TCM bei  $0,8-4,0 \cdot 10^7$  Zellen  $\text{l}^{-1}$ , die der Prochlorophyten bei  $2,2-3,6 \cdot 10^7$  Zellen  $\text{l}^{-1}$  und die des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons bei  $0,6-1,5 \cdot 10^7$  Zellen  $\text{l}^{-1}$ . Die Anteile des autotrophen Pico- und Nanoplanktons am Gesamtchlorophyll und an der *in situ* Primärproduktion betragen 86% bzw. 90,5%. Die von den entsprechenden Organismengruppen gestellte Chl *a* Konzentration betrug  $0,4\mu\text{g l}^{-1}$ . Bei der Ursache des TCM in der Levantinischen See handelt es sich um eine Kombination aus akkumulierender Biomasse (vor allem des eukaryotischen Pico- und Nanophytoplanktons) und ansteigender, zellulärer Fluoreszenz als Folge der Anpassung an geringe Lichtintensitäten der drei zum autotrophen Pico- und Nanoplankton gehörigen Organismengruppen. Unterschiedliche Dominanzverhältnisse zwischen *Synechococcus sp.* und Prochlorophyten sind von der Lage der Nutrikline und damit von der Nitratverfügbarkeit abhängig.

Die experimentellen Untersuchungen ergaben, daß das Wachstum von *Synechococcus sp.* aus der nordatlantischen Tiefsee unter aphotischen Bedingungen durch die Zugabe organischer Verbindungen (Glucose, Casaminisäuren) stimuliert werden kann. Bei der entsprechenden Lebensweise handelt es sich um eine fakultative Heterotrophie, die vermutlich der Verlängerung der Überlebensfähigkeit unter ungünstigen Bedingung dient, nicht aber zu effektivem Wachstum führt.

Für *Synechococcus sp.* aus aphotischen und anoxischen Tiefen in der östlichen Gotlandsee (unterhalb der Chemokline) konnte eine heterotrophe Lebensweise nicht nachgewiesen werden. Da die experimentelle Inkubation allerdings nur aphotisch, nicht aber anoxisch erfolgte, ist eine generelle Aussage nicht zu treffen. Vielmehr scheint *Synechococcus sp.* unterhalb der Chemokline in der östlichen Gotlandsee bereits stark an die dort herrschenden Verhältnisse (aphotisch/anoxisch) adaptiert zu sein, da ein 10tägiges Lichtangebot unter aeroben Bedingungen keine Wachstumsförderung zur Folge hatte. Für eukaryotisches, pigmentiertes Pico- und Nanoplankton wird eine phagotrophe Lebensweise unter aphotischen Bedingungen angenommen.

Die vergleichende Betrachtung aller Ergebnisse ergab, daß autotrophes Pico- und Nanoplankton sowohl in polaren, temperierten als auch subtropischen Meeresregionen vertreten und scheinbar unabhängig von der taxonomischen Zusammensetzung prinzipiell für die Aufrechterhaltung einer minimalen Phytoplanktonbiomasse während des ganzen Jahres verantwortlich ist. Diese minimale Biomasse kann für die in dieser Arbeit untersuchten Gebiete als Chl *a* Konzentration von ca.  $0,2-1,0\mu\text{g l}^{-1}$  ausgedrückt werden, wobei der Wert für das in der sommerlichen Gotlandsee vorgefundene Pico- und Nanophytoplankton mit  $2,5-3,0\mu\text{g l}^{-1}$  eine Ausnahme darstellt.

Vielfältige physiologische Anpassungsmöglichkeiten, wie z. B. eine potentielle Mixotrophie oder die Verfügbarkeit von Pigmenten, die einerseits die Nutzung geringster Lichtintensitäten ermöglichen und andererseits als Speicherstoffe fungieren sowie eine hohe Flexibilität dieser Anpassungsmöglichkeiten gegenüber unterschiedlichen Faktoren wie Turbulenz, Oligotrophie und Lichtintensität sind die Grundlage für den globalen Erfolg des autotrophen Pico- und Nanoplanktons.

## 6 LITERATUR

- ADMIRAAL W. und H. PETELIER (1979) Sulphide tolerance of benthic diatoms in relation to their distribution in an estuary. *British Phycological Journal*, **14**, 185-196.
- ALBERTE R. S., A. M. WOOD, T. A. KURSAR und R. R. L. GUILLARD (1984) Novel phycoerythrins in marine *Synechococcus* spp. *Plant Physiology*, **75**, 732-739.
- ALLDREDGE A. L. und C. C. GOTSCHALK (1989) Direct observations of the mass flocculation of diatom blooms: characteristics, settling velocities and formation of diatom aggregates. *Deep-Sea Research*, **36**, 159-171.
- ANDERSIN A.-B. und M. SANDLER (1988) Occurrence of hydrogen sulfide and low oxygen concentrations in the Baltic deep basins. *16th Proceedings of the Conference of Baltic Oceanographers*, **1**, 102-108.
- ANDERSON O. R. (1979) A possible origin of some olive-green cells in aphotic marine environments. *Limnology and Oceanography*, **20**, 1000-1004.
- ANDREOLI C., N. RASCIO, F. DALLA VECCHIA und L. TALARICO (1989) An ultrastructural research on natural populations of picoplankton from two brackish water environments in Italy. *Journal of Plankton Research*, **11**, 1067-1074.
- ANDREOLI C., L. SCARABEL, S. SPINI und C. GRASSI (1992) The picoplankton in Antarctic lakes of northern Victoria Land during summer 1989-1990. *Polar Biology*, **11**, 575-582.
- ARHAN M. (1990) The North Atlantic Current and Subarctic Intermediate Water. *Journal of Marine Research*, **48**, 109-144.
- AZAM F., T. FENCHEL, J. G. FIELD, J. S. GRAY, L. A. MEYER-REIL und F. THINGSTAD (1983) The ecological role of water-column microbes in the sea. *Marine Ecology Progress Series*, **10**, 257-263.
- AZOV Y. (1986) Seasonal patterns of phytoplankton productivity and abundance in nearshore oligotrophic waters of the Levant Basin (Mediterranean). *Journal of Plankton Research*, **8**, 41-53.
- BAK R. P. M., A. BOLDRIN, G. NIEUWLAND und S. RABITTI (1992) Biogenic particles and nano/picoplankton in water masses over the Scotia-Weddell Sea Confluence, Antarctica. *Polar Biology*, **12**, 219-224.
- BARLOW R. G. und R. S. ALBERTE (1985) Photosynthetic characteristics of phycoerythrin-containing marine *Synechococcus* spp. I. Responses to growth photon flux density. *Marine Biology*, **86**, 63-74.
- BARLOW R. G. und R. S. ALBERTE (1987) Photosynthetic characteristics of phycoerythrin-containing marine *Synechococcus* spp. II. Time course responses of photosynthesis to photoinhibition. *Marine Ecology Progress Series*, **39**, 191-196.
- BECCUEVORT S., S. MATHOT und C. LANCELOT (1992) Interactions in the microbial community of the marginal ice zone of the northwestern Weddell Sea through size distribution analysis. *Polar Biology*, **12**, 211-218.
- BERMAN T., Y. AZOV und D. TOWNSEND (1984a) Understanding oligotrophic oceans. Can the eastern Mediterranean be a useful model? In: Marine phytoplankton and productivity, Holm-Hansen O., L. Bolis und R. Gilles, Herausgeber, Springer-Verlag, Berlin, 101-112.
- BERMAN T., D. W. TOWNSEND, S. Z. EL-SAYED, C. C. TREES und Y. AZOV (1984b) Optical transparency, chlorophyll and primary productivity in the Eastern Mediterranean near the Israeli coast. *Oceanologica Acta*, **7**, 367-372.
- BIANCHI F., A. BOLDRIN, F. CIOCE, G. S. DIECKMANN, H. KUOSA, A.-M. LARSSON, P.-I. SEHLSTEDT, G. SOCAL und E. E. SYVERTSEN (1992) Phytoplankton distribution in relation to sea ice, hydrography and nutrients in the northwestern Weddell Sea in early spring 1988 during EPOS. *Polar Biology*, **12**, 225-235.

- BIENFANG P. K. und M. TAKAHASHI (1983) Ultraplankton growth rates in a subtropical ecosystem. *Marine Biology*, **76**, 213-218.
- BIENFANG P. K. und J. P. ZYPER (1981) Phytoplankton dynamics in the subtropical Pacific Ocean off Hawaii. *Deep-Sea Research*, **28**, 981-1000.
- BIRD D. F. und J. KALFF (1986) Bacterial grazing by planktonic lake algae. *Science*, **231**, 493-494.
- BØRSHEIM K. Y. und G. BRATBAK (1987) Cell volume to cell carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater. *Marine Ecology Progress Series*, **36**, 171-175.
- BØRSHEIM K. Y., T. HARBOE, T. JOHNSEN, S. NORLAND und K. NYGAARD (1989) Flow cytometric characterization and enumeration of *Chrysochromulina polylepis* during a bloom along the Norwegian coast. *Marine Ecology Progress Series*, **54**, 307-309.
- VON BRÖCKEL K. (1981) The importance of nanoplankton within the pelagic Antarctic ecosystem. *Kieler Meeresforschungen*, **5**, 61-67.
- BROCK T. D. (1973) Evolutionary and ecological aspects of the cyanophytes. In: The biology of blue-green algae, Carr N. G. und B. A. Whitton, Herausgeber, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 487-500.
- BUMA A. G. J., W. W. GIESKES und H. A. THOMSEN (1992) Abundance of Cryptophyceae and chlorophyll b-containing organisms in the Weddell-Scotia confluence area in the spring of 1988. *Polar Biology*, **12**, 43-52.
- BUMA A. G. J., P. TREGUER, G. W. KRAAY und J. MORVAN (1990) Algal pigment patterns in different watermasses of the atlantic sector of the Southern Ocean during fall 1987. *Polar Biology*, **11**, 55-62.
- BUNT J. S. und C. C. LEE (1972) Data on the composition and dark survival of four sea-ice microalgae. *Limnology and Oceanography*, **17**, 458-461.
- BURKILL P. H. (1987) Analytical flow cytometry and its application to marine microbial ecology. In: Microbes in the sea, M. A. Sleight, Herausgeber, Ellis Herwood Ltd., 139-166.
- CADEE G. C. und J. HEGEMANN (1986) Seasonal and annual variation of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in the western-most inlet of the Wadden Sea during the 1973 to 1985 period. *Netherlands Journal of Sea Research*, **20**, 29-36.
- CAMPBELL L. und E. J. CARPENTER (1987) Characterization of phycoerythrin-containing *Synechococcus* spp. populations by immunofluorescence. *Journal of Plankton Research*, **9**, 1167-1181.
- CAMPBELL L., H. A. NOLLA und D. VAULOT (1994a) The importance of *Prochlorococcus* to community structure in the central North Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*, **39**, 954-961.
- CAMPBELL L., L. P. SHAPIRO und E. HAUGEN (1994b) Immunochemical characterization of eukaryotic ultraplankton from the Atlantic and Pacific Oceans. *Journal of Plankton Research*, **16**, 35-51.
- CAMPBELL L. und D. VAULOT (1993) Photosynthetic picoplankton community structure in the subtropical North Pacific Ocean near Hawaii (station ALOHA). *Deep-Sea Research*, **40**, 2043-2060.
- CARMACK E. C. (1990) Large-scale physical oceanography of polar oceans. In: Polar oceanography, Part A: Physical science, W. O. Jr. Smith, Herausgeber, Academic Press Inc., Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto, 171-211.
- CARR N. G. und M. WYMAN (1986) Cyanobacteria: their biology in relation to the oceanic picoplankton. In: Photosynthetic picoplankton, Platt T. und W. K. W. Li, Herausgeber, *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, **214**, 159-204.
- CARTER D. B. (1956) The water balance of the Mediterranean and Black Seas. *Publ. Climatol., Drexel Institute of Technology, Lab. Climatol., Centeron, New Jersey*, **9**, 123-175.
- CHAVEZ F. P. (1989) Size distribution of phytoplankton in the central and eastern tropical Pacific. *Global Biogeochemical Cycles*, **3**, 27-35.
- CHAVEZ F. P., K. R. BUCK und R. T. BARBER (1990) Phytoplankton taxa in relation to primary production in the equatorial Pacific. *Deep-Sea Research*, **37**, 1733-1752.

- CHISHOLM S. W., S. L. FRANKEL, R. GOERCKE, R. J. OLSON, PALENIK B., WATERBURY J. B., L. WEST-JOHNSRUD und E. R. ZETTLER (1992) *Prochlorococcus marinus* nov. gen. sp.: an oxyphototrophic marine prokaryote containing divinyl chlorophyll a and b. *Archives of Microbiology*, **157**, 297-300.
- CHISHOLM S. W., R. J. OLSON, E. R. ZETTLER, R. GOERCKE, J. B. WATERBURY und N. A. WELSCHMEYER (1988) A novel free-living prochlorophyte abundant in the oceanic euphotic zone. *Nature*, **334**, 340-343.
- COHEN Y., B. B. JORGENSEN, N. P. REVSBECH und R. POPLAWSKI (1986) Adaptation to hydrogen sulfide of oxygenic and anoxygenic photosynthesis among cyanobacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, **51**, 398-407.
- COLEBROOK J. M. (1979) Continuous plankton records: seasonal cycles of phytoplankton and copepods in the North Atlantic Ocean and the North Sea. *Marine Biology*, **51**, 23-32.
- COLLOS Y. (1986) Time-lag algal growth dynamics biological constraints on primary production in aquatic environments. *Marine Ecology Progress Series*, **33**, 193-206.
- CULLEN J. J. (1982) The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **39**, 791-803.
- DAVIES-COLLEY R. J. und W. N. VANT (1987) Absorption of light by yellow substance in freshwater lakes. *Limnology and Oceanography*, **32**, 416-425.
- DAVIS P. G. und J. McN. SIEBURTH (1982) Differentiation of phototrophic and heterotrophic nanoplankton populations in marine waters by epifluorescence microscopy. *Annales de l'Institut Océanographique N.S. Paris*, **58**, 249-260.
- DEIBEL D. (1985) Clearance rates of the salp *Thalia democratica* fed naturally occurring particles. *Marine Biology*, **86**, 47-54.
- DEMERS S., K. DAVIS und T. L. CUCCI (1989) A flow cytometric approach to assessing the environmental and physiological status of phytoplankton. *Cytometry*, **10**, 644-652.
- DETMER A. E., H. GIESENHAGEN, V. M. TRENKEL, H. AUF DEM VENNE und F. J. JOCHEM (1993) Phototrophic and heterotrophic pico- and nanoplankton in anoxic depths of the central Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **99**, 197-203.
- DOUGLAS D. J. (1984) Microautoradiography-based enumeration of photosynthetic picoplankton with estimates of carbon-specific growth rates. *Marine Ecology Progress Series*, **14**, 223-228.
- DUGDALE D. J. und J. J. GOERING (1967) Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnology and Oceanography*, **12**, 196-206.
- DUGDALE R. C. und F. P. WILKERSON (1990) Iron addition experiments in the Antarctic: A reanalysis. *Global Biogeochemical Cycles*, **4**, 13-19.
- EDLER L. (1979) Phytoplankton succession in the Baltic Sea. *Acta Botanica Fennica*, **110**, 75-78.
- ELLIS-EVANS J. C. und M. W. SANDERS (1988) Observations on microbial activity in a seasonally anoxic, nutrient-enriched maritime Antarctic lake. *Polar Biology*, **8**, 311-318.
- EPPLEY R. W., J. N. ROGERS und J. J. MCCARTHY (1969) Half-saturation constants for uptake of nitrate and ammonium by marine phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **14**, 912-920.
- ESTRADA M. (1985) Deep phytoplankton and chlorophyll maxima in the Western Mediterranean. In: *Mediterranean marine ecosystems*, Moraitou-Apostolopoulou M. und V. Kiortsis, Herausgeber, Plenum Publishing Corporation, New York, 247-277.
- FENCHEL T. (1982) Ecology of heterotrophic microflagellates II: Bioenergetics - a chemosystematic marker. *Phytochemistry*, **23**, 1629-1633.
- FOGG G. E. (1987) Marine planktonic cyanobacteria. In: *The cyanobacteria*, P. Fay, Herausgeber, V. Elsevier Science Publishers B. V. (Biomedical Division), 391-414.
- FOURNIER R. O. (1966) North Atlantic deep-sea fertility. *Science*, **153**, 1250-1252.
- FOURNIER R. O. (1970) Studies on pigmented microorganisms from aphotic marine environments. *Limnology and Oceanography* **15**, 675-682.

- FOURNIER R. O. (1971) Studies on pigmented microorganisms from aphotic marine environments. II. North Atlantic distribution. *Limnology and Oceanography*, **16**, 952-961.
- FRANCK H. (1985) Zur jahreszeitlichen Variation des thermohalinen Geschehens im westlichen Bornholmbecken. *Beiträge zur Meereskunde*, **53**, 3-16.
- FURUYA K. (1990) Subsurface chlorophyll maximum in the tropical and subtropical western Pacific Ocean: vertical profiles of phytoplankton biomass and its relationship with chlorophyll a and particulate organic carbon. *Marine Biology*, **107**, 529-539.
- FURUYA K. und R. MARUMO (1983) The structure of the phytoplankton community in the subsurface chlorophyll maxima in the western North Pacific Ocean. *Journal of Plankton Research*, **5**, 393-406.
- GABRIELSON J. O. und K. S. HAMEL (1985) Decomposition of the cyanobacterium *Nodularia spumigena*. *Botanica marina*, **28**, 23-27.
- GALVAO H. M. (1990) The role of nanoflagellates in the food web of a brackish water environment (Western Baltic). *Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel*, **201**.
- GARRISON D. L., K. R. BUCK und M. M. GOWING (1993) Winter plankton assemblages in the ice edge zone of the Weddell and Scotia Seas: composition, biomass and spatial distributions. *Deep-Sea Research*, **40**, 311-338.
- GARSDIE C. und J. C. GARSDIE (1993) The "f-ratio" on 20°W during the North Atlantic Bloom Experiment. *Deep-Sea Research II*, **40**, 75-91.
- GIESKES W. W. C. und M. ELBRÄCHTER (1986) Abundance of nanoplankton-size chlorophyll-containing particles caused by diatom disruption in surface waters of the Southern Ocean (Antarctic Peninsula Region). *Netherlands Journal of Sea Research*, **20**, 291-303.
- GIFFORD (1985) Grazing impact of microalgal field assemblages. *EOS*, **66**, 1314.
- GLIBERT P. M., T. M. KANA, R. J. OLSON, D. L. KIRCHMAN und R. S. ALBERTE (1986) Clonal comparisons of growth and photosynthetic responses to nitrogen availability in marine *Synechococcus* spp. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **101**, 199-208.
- GLOVER H. E., L. CAMPBELL und B. B. PRÉZELIN (1986a) Contribution of *Synechococcus* spp. to size-fractionated primary productivity in three water masses in the northwest Atlantic Ocean. *Marine Biology*, **91**, 193-203.
- GLOVER H. E., M. D. KELLER und R. R. L. GUILLARD (1986b) Light quality and oceanic ultraphytoplankters. *Nature*, **319**, 142-143.
- GLOVER H. E., B. B. PRÉZELIN, L. CAMPBELL und M. WYMAN (1988) Pico- and ultraplankton Sargasso Sea communities: variability and comparative distributions of *Synechococcus* spp. and algae. *Marine Ecology Progress Series*, **49**, 127-139.
- GLOVER H. E., A. E. SMITH und L. SHAPIRO (1985) Diurnal changes in photosynthetic rates: comparisons of ultraphytoplankton with a larger phytoplankton size fraction. *Journal of Plankton Research*, **7**, 519-535.
- GOERICKE R. und D. J. REPETA (1993) Chlorophylls a and b and divinyl chlorophylls a and b in the open subtropical North Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **101**, 307-313.
- GOERICKE R. und N. A. WELSCHMEYER (1993) The marine prochlorophyte *Prochlorococcus* contributes significantly to phytoplankton biomass and primary production in the Sargasso Sea. *Deep-Sea Research*, **40**, 2283-229.
- GRASSHOFF K., M. ERHARD und K. KREMLING (1983) Methods of sea water analysis, 2. erweiterte, überarbeitete Auflage, Verlag Chemie, Weinheim.
- HAAS L. W. (1982) Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic micro-organisms. *Annales de l'Institut Océanographique N.S. Paris*, **58**, 261-266.
- HAGSTRÖM A., F. AZAM, A. ANDERSSON, J. WIKNER und F. RASSOULZADEGAN (1988) Microbial loop in an oligotrophic pelagic marine ecosystem: possible roles of cyanobacteria and nanoflagellates in the organic fluxes. *Marine Ecology Progress Series*, **49**, 171-178.

- HALL J. A. (1991) Long-term preservation of picophytoplankton for counting by fluorescence microscopy. *British Phycological Journal*, **26**, 169-174.
- HALL J. A. und W. F. VINCENT (1990) Vertical and horizontal structure in the picoplankton communities of a coastal upwelling system. *Marine Biology*, **106**, 465-471.
- HAMILTON R. D., O. HOLM-HANSEN und J. D. H. STRICKLAND (1968) Notes on the occurrence of living microscopic organisms in deep water. *Deep-Sea Research*, **15**, 651-656.
- HARBISON G. R. und V. L. McALLISTER (1979) The filter-feeding rates and particle retention efficiencies of three species of *Cyclosalpa* (*Tunicata*, *Thaliacea*). *Limnology and Oceanography*, **24**, 875-892.
- HARRISON W. G. und L. E. J. WOOD (1988) Inorganic nitrogen uptake by marine picoplankton: evidence for size partitioning. *Limnology and Oceanography*, **33**, 468-475.
- HARVEY J. und M. ARHAN (1988) The water masses of the central North Atlantic in 1983-84. *Journal of Physical Oceanography*, **18**, 1855-1875.
- HEATH R. A. (1981) Oceanic fronts around southern New Zealand. *Deep-Sea Research*, **28**, 547-560.
- HECHT A., N. PINARDI und A. R. ROBINSON (1988) Currents, water masses, eddies and jets in the Mediterranean Levantine Basin. *Journal of Physical Oceanography*, **18**, 1320-1353.
- HELBLING E. W., V. VILLAFANE und O. HOLM-HANSEN (1991) Effect of iron on productivity and size distribution of Antarctic phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, **36**, 1879-1885.
- HEMPEL G. (1985) On the biology of polar seas, particularly the Southern Ocean. In: Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms, Gray J. S. und M. E. Christiansen, Herausgeber, John Wiley & Sons Ltd., 3-33.
- HENTSCHEL E. (1932) Die biologischen Methoden und das biologische Beobachtungsmaterial der "Meteor" Expedition. In: Wissenschaftliche Ergebnisse der deutschen atlantischen Expedition auf dem Forschungs- und Vermessungsschiff "Meteor" 1925-1927, Hentschel E., Herausgeber, Verlag von Walter de Gruyter & Co., Berlin, Leipzig.
- HERBLAND A., A. LE BOUTEILLER und P. RAIMBAULT (1985) Size structure of phytoplankton biomass in the equatorial Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research*, **32**, 819-836.
- HERBLAND A., A. LE BOUTEILLER und P. RAIMBAULT (1987) Does the nutrient enrichment of the equatorial upwelling influence the size structure of phytoplankton in the Atlantic ocean? *Oceanologica Acta*, N° Sp: Proceedings International Symposium on Equatorial Vertical Motion, Paris, 6-10 May 1985, 115-120.
- HEWES C. D., O. HOLM-HANSEN und E. SAKSHAUG (1985) Alternate carbon pathways at lower trophic levels in the antarctic food web. In: Antarctic nutrient cycles and food webs, Siegfried W. R., P. R. Condy und R. M. Laws, Herausgeber, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 277-283.
- HEWES C. D., F. M. H. REID und O. Holm-Hansen (1984) The quantitative analysis of nanoplankton: a study of methods. *Journal of Plankton Research*, **6**, 601-613.
- HEWES C., E. SAKSHAUG, F. M. H. REID und O. HOLM-HANSEN (1990) Microbial autotrophic and heterotrophic eucaryotes in Antarctic waters: relationships between biomass and chlorophyll, adenosine triphosphate and particulate organic carbon. *Marine Ecology Progress Series*, **63**, 27-35.
- HITCHCOCK G. L., C. LANGDON und T. J. SMAYDA (1987) Short-term changes in the biology of a Gulf stream warm-core ring: phytoplankton biomass and productivity. *Limnology and Oceanography*, **32**, 919-928.
- HOARE D. S., L. O. INGRAM, E. L. THURSTON und R. WALKUP (1971) Dark heterotrophic growth of an endophytic blue-green alga. *Archiv für Mikrobiologie*, **78**, 310-321.
- HOBBIE J. E., R. J. DALEY und S. JASPER (1977) Use of nucleopore filters for counting bacteria by fluorescence microscopy. *Applied and Environmental Microbiology*, **33**, 1225-1228.
- HOLM-HANSEN O., B. G. MITCHELL, C. D. HEWES und D. M. KARL (1989) Phytoplankton blooms in the vicinity of Palmer Station, Antarctica. *Polar Biology*, **10**, 49-57.

- HONJO S. und S. J. MANGANINI (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 Research II*, **40**, 587-607.
- HORAN P. K. und L. L. WHEELLESS (1977) Quantitative single cell analysis and sorting. *Science*, **198**, 149-157.
- HOWARD K. M. und I. R. JOINT (1989) Physiological ecology of picoplankton in the North Sea. *Marine Biology*, **102**, 275-281.
- IKEYA T., K. OHKI, M. TAKAHASHI und Y. FUJITA (1994) Photosynthetic characteristics of marine *Synechococcus* spp. with special reference to light environments near the bottom of the euphotic zone of the open ocean. *Marine Biology*, **118**, 215-221.
- ITURRIAGA R. und B. G. MITCHELL (1986) Chroococcoid cyanobacteria: a significant component in the food web dynamics of the open ocean. *Marine Ecology Progress Series*, **28**, 291-297.
- JERLOV N. G. (1977) Classification of sea water in terms of quanta irradiance. *Journal du Conseil permanent international pour l'Exploration de la Mer*, **37**, 281-287.
- JOCHEM F. (1990a) Zur Struktur autotropher Ultraplankton-Gemeinschaften in marinen Warmwasser-Ökosystemen. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel*, **195**.
- JOCHEM F. J. (1990b) On the seasonal occurrence of autotrophic naked nanoflagellates in Kiel Bight, Western Baltic. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, **31**, 189-202.
- JOCHEM F. J. (1993) Productivity regime and phytoplankton size structure. *Meteor-Berichte*, **93-4**, 108-113.
- JOCHEM F. J. (1994) Regional distributions of heterotrophic pico- and nanoflagellates. *Reports on Polar Research*, **135**, 63.
- JOCHEM F. J. und B. ZEITZSCHEL (1993) Productivity regime and phytoplankton size structure in the tropical and subtropical North Atlantic in spring 1989. *Deep-Sea Research II*, **40**, 495-519.
- JOHNSON P. W. und J. M. SIEBURTH (1979) Chroococcoid cyanobacteria in the sea: A ubiquitous and diverse phototrophic biomass. *Limnology and Oceanography*, **24**, 928-935.
- JOHNSON P. W. und J. M. SIEBURTH (1982) In-situ morphology and occurrence of eucaryotic phototrophs of bacterial size in the picoplankton of estuarine and oceanic waters. *Journal of Phycology*, **18**, 318-327.
- JOINT I. R. (1986) Physiological ecology of picoplankton in various oceanographic provinces. In: Photosynthetic picoplankton, Platt T. und W. K. W. Li, Herausgeber, *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, **214**, 287-309.
- JOINT I. R. und R. K. PIPE (1984) An electron microscope study of a natural population of picoplankton from the Celtic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, **20**, 113-118.
- JOINT I. R. und A. J. POMROY (1983) Production of picoplankton and small nanoplankton in the Celtic Sea. *Marine Biology*, **77**, 19-27.
- JOINT I. R., A. J. POMROY, G. SAVIDGE und P. BOYD (1993) Size-fractionated primary productivity in the northeast Atlantic in May-July 1989. *Deep-Sea Research II*, **40**, 423-440.
- DEJONG J. T. M., B. M. LÖSCHER und H. J. W. DEBAAR (1994) Iron in surface waters and sea-ice in the Antarctic Circumpolar Current. *EOS*, **75**, 178.
- KANA T. M. und P. M. GLIBERT (1987a) Effect of irradiance up to 2000  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  on marine *Synechococcus* WH7803-I. Growth, pigmentation, and cell composition. *Deep-Sea Research*, **34**, 479-495.
- KANA T. M. und P. M. GLIBERT (1987b) Effect of irradiance up to 2000  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$  on marine *Synechococcus* WH7803-II. Photosynthetic responses and mechanisms. *Deep-Sea Research*, **34**, 497-516.
- KHOJA T. und B. A. WHITTON (1971) Heterotrophic growth of blue-green algae. *Archiv für Mikrobiologie*, **79**, 280-282.

- KIMOR B., T. BERMAN und A. SCHNELLER (1987) Phytoplankton assemblages in the deep chlorophyll maximum layers off the Mediterranean coast of Israel. *Journal of Plankton Research*, **9**, 433-443.
- KIMOR B. und E. J. F. WOOD (1975) A plankton study in the eastern Mediterranean Sea. *Marine Biology*, **29**, 321-333.
- KOEVE W. (1992) New production of phytoplankton in the tropical and subarctic North Atlantic. Dissertation, Universität Kiel.
- KOEVE W., S. PODEWSKI, F. POLLEHNE, M. DECKERS, B. ZEITZSCHEL, F. J. JOCHEM und A. DETMER (1993a) Quantifizierung der Bildung, Umsetzung und Sedimentation biogener Partikel im Nordatlantik: II. Planktondynamik bei 47N, 20W - erste Ergebnisse der METEOR-Reise 21 (1-3, 6). *Berichte aus dem Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen*, **33**, 36-37.
- KOEVE W., S. PODEWSKI, F. POLLEHNE, B. ZEITZSCHEL, F. JOCHEM, P. KÄHLER, A. DETMER, M. DECKERS, O. HAUPT, S. REITMEIER, S. BÖHM, P. FRITSCHE, R. WERNER und C. SELLMER (1993b) Planktological investigations during the Winter-Spring-Summer transition at 47°N, 20°W (JGOFS). *Meteor-Berichte*, **94-3**, 100-115.
- KRAUSS W., R. DÖSCHER, A. LEHMANN und T. VIEHOFF (1990) On eddy scales in the eastern and northern North Atlantic Ocean as a function of latitude. *Journal of Geophysical Research*, **95** (C10), 18,049-18,056.
- KREMPIN D. W. und C. W. SULLIVAN (1981) The seasonal abundance, vertical distribution, and relative biomass of chroococcoid cyanobacteria at a station in southern California coastal waters. *Canadian Journal of Microbiology*, **27**, 1341-1344.
- KROM M. D., S. BRENNER, N. KREES, A. NEORI und L. I. GORDON (1992). Nutrient dynamics and new production in a warm-core eddy from the Eastern Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research*, **39**, 467-480.
- KROM M. D., S. BRENNER, N. KRESS, A. NEORI und L. I. GORDON (1993) Nutrient distribution during an annual cycle across a warm-core eddy from the E. Mediterranean Sea. *Deep-Sea Research*, **40**, 805-825.
- KROM M. D., N. KRESS, S. BRENNER und L. I. GORDON (1991) Phosphorus limitation of primary productivity in the eastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography*, **36**, 424-432.
- KUOSA H. (1988) Occurrence of autotrophic picoplankton along an open sea - inner archipelago gradient in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Ophelia*, **28**, 85-93.
- KUPFERMAN S. L., G. A. BECKER, W. F. SIMMONS, U. SCHAUER, M. G. MARIETTA und H. NIES (1986) An intense cold core eddy in the North-East Atlantic. *Nature*, **319**, 474-477.
- KURSAR T. A., H. SWIFT und R. S. ALBERTE (1981) Morphology of a novel cyanobacterium and characterization of light harvesting complexes from it: implications for phycobilliprotein evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **78**, 6888-6892.
- LAUBSCHER R. K., R. PERISSINOTTO und C. D. McQUAID (1993) Phytoplankton production and biomass at frontal zones in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Polar Biology*, **13**, 471-481.
- LAWS E. A., G. R. DITULLIO, P. R. BETZER, D. M. KARL und K. L. CARDER (1989) Autotrophic production and elemental fluxes at 26°N, 155°W in the North Pacific subtropical gyre. *Deep-Sea Research*, **36**, 103-120.
- LAWS E. A., G. R. DITULLIO, K. L. CARDER, P. R. BETZER und S. HAWES (1990) Primary production in the deep blue sea. *Deep-Sea Research*, **37**, 715-730.
- LAWS E. A., D. G. REDALJE, L. W. HAAS, P. K. BIENFANG, R. W. EPPLEY, W. G. HARRISON, D. M. KARL und J. MARRA (1984) High phytoplankton growth and production rates in oligotrophic Hawaiian coastal waters. *Limnology and Oceanography*, **29**, 1161-1169.
- LAYBOURN-PARRY J. und H. J. MARCHANT (1992) The microbial plankton of freshwater lakes in the Vestfold Hills, Antarctica. *Polar Biology*, **12**, 405-410.
- LEGENDRE L. (1990) The significance of microalgal blooms for fisheries and for the export of particulate organic carbon in the oceans. *Journal of Plankton Research*, **12**, 681-699.

- LEGENBRE L., D. DEMERS, C. M. YENTSCH und C. S. YENTSCH (1983) The  $^{14}\text{C}$  method: patterns of dark  $\text{CO}_2$  fixation and DCMU correction to replace the dark bottle. *Limnology and Oceanography*, **28**, 996-1003.
- LE GROUPE "TOURBILLON" (1983) The Tourbillon experiment: a study of a mesoscale eddy in the eastern North Atlantic. *Deep-Sea Research*, **30**, 475-511.
- LETELIER R. M. und D. M. KARL (1989) Phycoerythrin-containing cyanobacteria in surface waters of the Drake Passage during February 1987. *Antarctic Journal of the United States*, **24**, 185-188.
- LI W. K. W., P. M. DICKIE, W. G. HARRISON und B. D. IRWIN (1993a) Biomass and production of bacteria and phytoplankton during the spring bloom in the western North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research II*, **40**, 307-327.
- LI W. K. W., M. R. LEWIS und A. LISTER (1992) Flow cytometric detection of prochlorophytes and cyanobacteria in the Gulf of Policastro, Italy. *Archiv für Hydrobiologie*, **124**, 309-316.
- LI W. K. W., D. V. SUBBA RAO, W. G. HARRISON, J. C. SMITH, J. J. CULLEN, B. IRWIN und T. PLATT (1983) Autotrophic picoplankton in the tropical ocean. *Science*, **219**, 292-295.
- LI W. K. W. und A. M. WOOD (1988) Vertical distribution of North Atlantic ultraphytoplankton: analysis by flow cytometry and epifluorescence microscopy. *Deep-Sea Research*, **35**, 1615-1638.
- LI W. K. W., T. ZOHARY, Y. Z. YACOBI und A. M. WOOD (1993b) Ultraphytoplankton in the eastern Mediterranean Sea: towards deriving phytoplankton biomass from flow cytometric measurements of abundance, fluorescence and light scatter. *Marine Ecology Progress Series*, **102**, 79-87.
- LOCHTE K., H. W. DUCKLOW, M. J. R. FASHAM und C. STIENEN (1993) Plankton succession and carbon cycling at  $47^\circ\text{N}$   $20^\circ\text{W}$  during the JGOFS North Atlantic Bloom Experiment. *Deep-Sea Research II*, **40**, 91-114.
- LOCHTE K. und C. M. TURLEY (1988) Bacteria and cyanobacteria associated with phytodetritus in the deep sea. *Nature*, **333**, 67-69.
- LONGHURST A. R. und W. G. HARRISON (1989) The biological pump: profiles of plankton production and consumption in the upper ocean. *Progress in Oceanography*, **22**, 47-123.
- LUTJEHARMS J. R. E., N. M. WALTERS und B. R. ALLANSON (1985) Oceanic frontal systems and biological enhancement. In: Antarctic nutrient cycles and food webs, Siegfried W. R., P. R. Condy und Laws R. M., Herausgeber, Springer-Verlag Berlin, Heidelberg, 11-21.
- MALONE T. C. (1971) The relative importance of nanoplankton and netplankton as primary producers in tropical oceanic and neritic phytoplankton communities. *Limnology and Oceanography*, **16**, 33-639.
- MANN K. H. und J. R. N. LAZIER (1991) Dynamics of marine ecosystems. Biological-physical interactions in the oceans. Blackwell Scientific Publications, Boston, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, Paris, Berlin, Wien.
- MARCHANT H. J., A. T. DAVIDSON und S. W. WRIGHT (1987) The distribution and abundance of chroococcoid cyanobacteria in the Southern Ocean. *Proceedings of the NIPR Symposium Polar Biology*, **1**, 1-9.
- MARGALEF R. (1978) Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in a unstable environment. *Oceanologica Acta*, **1**, 493-509.
- MARTIN J. H. und S. E. FITZWATER (1988) Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. *Nature*, **331**, 341-343.
- MARTIN J. H., S. E. FITZWATER und R. M. GORDON (1990) Iron deficiency limits phytoplankton growth in Antarctic waters. *Global Biogeochemical Cycles*, **4**, 5-12.
- MARTINEZ F. und M. I. ORUS (1991) Interactions between glucose and inorganic carbon metabolism in *Chlorella vulgaris* strain UAM 101. *Plant Physiology*, **95**, 1150-1155.
- MATTHÄUS W. (1977) Zur mittleren, jahreszeitlichen Veränderlichkeit der Temperatur in der offenen Ostsee. *Beiträge zur Meereskunde*, **40**, 117-155.

- MATTHÄUS W. (1978) Allgemeine Entwicklungstendenzen im Sauerstoffregime des Tiefenwassers der Ostsee. *Fischereiforschung*, **16**, 7-14.
- MATTHÄUS W. (1986) Charakteristische Eigenschaften von Stagnationsperioden im Tiefenwasser der Ostsee. *Beiträge zur Meereskunde*, **55**, 39-53.
- MCCARTHUR R. H. und E. O. WILSON (1967) The theory of island biogeography. Princeton University press, Princeton, New Jersey.
- MCCARTHY J. J. (1980) Nitrogen. In: The physiological ecology of phytoplankton, Morris I., Herausgeber, Blackwell Scientific, Oxford, 191-233.
- MCCARTHY J. J., W. R. TAYLOR und M. E. LOFTUS (1974) Significance of nanoplankton in the Chesapeake Bay Estuary and problems associated with the measurement of nanoplankton productivity. *Marine Biology*, **24**, 7-16.
- MCGILL D. A. (1965) The relative supplies of phosphate, nitrate, and silicate in the Mediterranean Sea. *Rapports et Procès-Verbaux des Reunions, Commission Internationale pour l'Exploration scientifique de la Mer Mediteranée*, **18**, 737-744.
- MEGARD R. O. und T. BERMAN (1989) Effects of algae on the Secchi transparency of the southeastern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography*, **34**, 1640-1655.
- MEYERHÖFER M. (1994) Plankton-Pigmente und deren Abbauprodukte als Biomarker zur Beschreibung und Abschätzung der Phytoplankton-Sukzession und -Sedimentation im Nordatlantik. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel*, **251**.
- MIKAELIAN A. S. (1987) Picophytoplankton of subantarctic waters of the Pacific Ocean. *Oceanology*, **27**, 615-620.
- MITSUI A., S. KUMAZAWA, A. TAKAHASHI, H. IKEMOTO, S. CAO und T. ARAI (1986) Strategy by which nitrogen-fixing unicellular cyanobacteria grow photoautotrophically. *Nature*, **323**, 720-722.
- MITTELSTAEDT E. (1987) Cyclonic cold core eddy in the eastern North Atlantic. I. Physical description. *Marine Ecology Progress Series*, **39**, 145-152.
- MOEZELAAR R. und L. J. STAL (1994) Fermentation in the unicellular cyanobacterium *Microcystis* PCC7806. *Archives of Microbiology*, **162**, 63-69.
- MORRIS I. und H. E. GLOVER (1981) Physiology of photosynthesis by marine coccoid cyanobacteria-some ecological implications. *Limnology and Oceanography*, **26**, 957-961.
- MURPHY L. S. und E. M. HAUGEN (1985) The distribution and abundance of phototrophic ultraplankton in the north atlantic. *Limnology and Oceanography*, **30**, 47-58.
- NYGAARD K. und A. TOBIESEN (1993) Bacterivory in algae: a survival strategy during nutrient limitation. *Limnology and Oceanography*, **38**, 273-279.
- OHKI K., Y. OKABE, A. MURAKAMI und Y. FUJITA (1987) Comparative study of quantitative relationship between phycobiliproteins and photosystem II in cyanobacteria and red algae. *Plant Cell Physiology*, **28**, 1219-1226.
- OLSON R. J., S. W. CHISHOLM, E. R. ZETTLER, M. A. ALTABET und J. A. DUSENBERRY (1990a) Spatial and temporal distributions of prochlorophyte picoplankton in the North Atlantic Ocean. *Deep-Sea Research*, **37**, 1033-1051.
- OLSON R. J., S. W. CHISHOLM, E. R. ZETTLER und E. V. ARMBRUST (1988) Analysis of *Synechococcus* pigment types in the sea using single and dual beam flow cytometry. *Deep-Sea Research*, **35**, 425-440.
- OLSON R. J., S. W. CHISHOLM, E. R. ZETTLER und E. V. ARMBRUST (1990b) Pigments, size, and distribution of *Synechococcus* in the North Atlantic and Pacific Ocean. *Limnology and Oceanography*, **35**, 45-58.
- OLSON R. J., S. L. FRANKEL, S. W. CHISHOLM und H. M. SHAPIRO (1983) An inexpensive flow cytometer for the analysis of fluorescence signals in phytoplankton: chlorophyll and DNA distributions. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **68**, 129-144.

- OLSON R. J., D. VAULOT und S. W. CHISHOLM (1985) Marine phytoplankton distributions measured using shipboard flow cytometry. *Deep-Sea Research*, **32**, 1273-1280.
- OLSON R. J., E. R. ZETTLER und M. D. DURAND (1993) Phytoplankton analysis using flow cytometry. In: Aquatic microbial ecology, Kemp P. F., B. F. Sherr, E. B. Sherr und J. J. Cole, Herausgeber, Lewis Publishers, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo, 175-186.
- PARSONS T. R. und R. J. LE BRASSEUR (1970) The availability of food to different trophic levels in the marine food chain. In: Marine food chains, Steele J. H., Herausgeber, Oliver and Boyd, 325-343.
- PARSONS T. R., M. TAKAHASHI und B. HARGRAVE (1984) Biological oceanographic processes, 3. Auflage, Pergamon Press, Oxford, New York, Beijing, Frankfurt, Sao Paulo, Sydney, Tokyo, Toronto.
- PHILIPS E. J., C. ZEMAN und P. HANSEN (1989) Growth, photosynthesis, nitrogen fixation and carbohydrate production by a unicellular cyanobacterium, *Synechococcus* sp. (Cyanophyta). *Journal of Applied Phycology*, **1**, 137-145.
- PIANKA E. R. (1970) On r- and k-selection. *American Naturalist*, **104**, 592-597.
- PLATT T., D. V. SUBBA RAO und B. IRWIN (1983) Photosynthesis of picoplankton in the oligotrophic ocean. *Nature*, **301**, 702-704.
- PODEWSKI S., U. BECKMANN, P. KÄHLER und R. LINK (1993) Hydrography at 47°N, 20°W (JGOFS), *Meteor-Berichte*, **93-4**, 50-64.
- POOLE H. H. und W. R. G. ATKINS (1929) Photo-electric measurements of submarine illumination throughout the year. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **16**, 297-324.
- PORTER K. G. und Y. S. FEIG (1980) The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. *Limnology and Oceanography*, **25**, 943-948.
- RAMBAULT P., M. RODIER und I. TAUPIER-LETAGE (1988a) Size fraction of phytoplankton in the Ligurian Sea and the Algerian Basin (Mediterranean Sea): size distribution versus total concentration. *Marine Microbial Food Webs*, **3**, 1-7.
- RAMBAULT P., I. TAUPIER-LETAGE und M. RODIER (1988b) Vertical size distribution of phytoplankton in the western Mediterranean Sea during early summer. *Marine Ecology Progress Series*, **45**, 153-158.
- RAVEN J. A. (1986) Physiological consequences of extremely small size for autotrophic organisms in the sea. In: Photosynthetic picoplankton, Platt T. und Li W. K. W., Herausgeber, *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, **214**, 1-70.
- REITMEIER S. (1994) Untersuchungen zur Verbreitung, zur Biomasse und zum Grazing des Mikrozooplanktons in polaren Gewässern. Dissertation, Universität Kiel.
- RICHARDSON K. und G. E. FOGG (1982) The role of dissolved organic material in the nutrition and survival of marine dinoflagellates. *Phycology*, **21**, 17-26.
- RIEGMAN R., B. R. KUIPERS, A. A. M. NOORDELOOS und H. J. WITTE (1993) Size-differential control of phytoplankton and the structure of plankton communities. *Netherlands Journal Sea Research*, **31**, 255-265.
- RIPPKA R. (1972) Photoheterotrophy and chemoheterotrophy among unicellular blue-green algae. *Archiv für Mikrobiologie*, **87**, 93-98.
- RIVKIN R. B. und M. PUTT (1987) Heterotrophy and photoheterotrophy by antarctic microalgae: light-dependent incorporation of amino acids and glucose. *Journal of Phycology*, **23**, 442-452.
- ROBINSON A. R., D. J. MCGILICUDDY, J. CALMAN, H. W. DUCKLOW, M. J. R. FASHAM, F. E. HOGE, W. G. LESLIE, J. J. MCCARTHY, S. PODEWSKI, D. L. PORTER, G. SAURE und J. A. YODER (1993) Mesoscale and upper ocean variabilities during the 1989 JGOFS Bloom Study. *Deep-Sea Research II*, **40**, 9-35.
- ROJEK R., C. HARMS, M. HEBELER und L. H. GRIMME (1994) Cyclic variations of photosynthetic activity under nitrogen fixing conditions in *Synechococcus* RF-1. *Archives of Microbiology*, **162**, 80-84

- RYTHER J. H. (1969) Photosynthesis and fish production in the sea. The production of organic matter and its conversion to higher forms of life vary throughout the world ocean. *Science*, **166**, 72-76.
- SAKSHAUG E. und O. HOLM-HANSEN (1984) Factors governing pelagic production in polar oceans. In: *Marine phytoplankton and productivity*, Holm-Hansen O., L. Bolis und R. Gilles, Herausgeber, Springer-Verlag, Berlin, 1-18.
- SALIHOGU I., C. SAYDAM, Ö. BASTÜRK, K. YILMAZ, D. GÖCMEN, E. HATİPOĞLU und A. YILMAZ (1990) Transport and distribution of nutrients and chlorophyll-a by mesoscale eddies in the Northeastern Mediterranean. *Marine Chemistry*, **29**, 375-390.
- SAVIDGE G., D. R. TURNER, P. H. BURKILL, A. J. WATSON, M. V. ANGEL, R. D. PINGREE, H. LEACH und K. J. RICHARDS (1992) The BOFS 1990 Spring Bloom Experiment: Temporal evolution and spatial variability of the hydrographic field. *Progress in Oceanography*, **29**, 235-281.
- SCHAUER U. (1989) A deep saline cyclonic eddy in the West European Basin. *Deep-Sea Research*, **36**, 1549-1565.
- SCHLEGEL H. G. (1985) *Allgemeine Mikrobiologie*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York, 6. überarbeitete Auflage.
- SCHOPF J. W. (1970) Precambrian micro-organisms and the evolutionary events prior to the origin of vascular plants. *Biological Reviews (Cambridge)*, **45**, 319-352.
- SCHRADER H.-J. (1971) Fecal pellets: role in sedimentation of pelagic detritus. *Science*, **174**, 55-57.
- SEN GUPTA R. (1972) Photosynthetic production and its regulation factors in the Baltic Sea. *Marine Biology*, **17**, 82-92.
- SHAPIRO L. P. und R. R. L. GUILLARD (1986) Physiology and ecology of the marine eukaryotic ultraplankton. In: *Photosynthetic picoplankton*, Platt T. und W. K. W. Li, Herausgeber, *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, **214**, 371-389.
- SHIMADA A., T. HASEGAWA, I. UMEDA, N. KADOYA und T. MARUYAMA (1993) Spatial mesoscale patterns of West Pacific picophytoplankton as analyzed by flow cytometry: their contribution to subsurface chlorophyll maxima. *Marine Biology*, **115**, 209-215.
- SIEBURTH J. MCN., V. S. SMETACEK und J. LENZ (1978) Pelagic ecosystem structure: heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnology and Oceanography*, **23**, 1256-1263.
- SIERACKI M. E., P. G. VERITY und D. K. STOECKER (1993) Plankton community response to sequential silicate and nitrate depletion during the 1989 North Atlantic spring bloom. *Deep-Sea Research II*, **40**, 231-225.
- SILVER M. W. und A. L. Aldredge (1981) Bathypelagic marine snow: deep-sea algal and detrital community. *Journal of Marine Research*, **39**, 501-530.
- SILVER M. W. und M. M. GOWING (1986) The association of photosynthetic picoplankton and ultraplankton with pelagic detritus through the water column (0-2000m). In: *Photosynthetic picoplankton*, Platt T. und W. K. W. Li, Herausgeber, *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, **214**, 311-314.
- SMAYDA T. J. und B. MITCHELL-INNES (1974) Dark survival of autotrophic, planktonic marine diatoms. *Marine Biology*, **25**, 195-202.
- SMETACEK V. S., R. SCHAREK und E.-M. NÖTHIG (1990) Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history cycle of krill. In: *Antarctic ecosystems. Ecological change and conservation*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, Kerry K. R. und G. Hempel, Herausgeber, 103-114.
- SÖRENSSON F. und E. SAHLSTEN (1987) Nitrogen dynamics of a cyanobacteria bloom in the Baltic Sea: new versus regenerated production. *Marine Ecology Progress Series*, **37**, 277-284.
- STANIER R.Y. (1973) Autotrophy and heterotrophy in unicellular blue-green algae. In: *The biology of blue-green algae*, Carr N. G. und B. A. Whitton, Herausgeber, Blackwell Scientific Publications, Oxford, London, Edinburgh, Melbourne, 501-518.

- STEEAMAN NIELSEN E. (1952) The use of radioactive carbon ( $^{14}\text{C}$ ) for measuring organic production in the sea. *Journal du Conseil permanent international pour l'Exploration de la Mer*, **18**, 117-140.
- STEEN H. B. (1990) Characteristics of flow cytometers. In: Flow cytometry and sorting, Anonymous, 11-25.
- STIGEBRAND A. und F. WULFF (1985) A model for the dynamics of nutrient and oxygen in the Baltic proper. *Journal of Marine Research*, **45**, 729-759.
- STOCKNER J. G. und N. J. ANTIA (1986) Algal picoplankton from marine and freshwater ecosystems: a multidisciplinary perspective. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **43**, 2472-2503.
- STRASSBURGER E., F. NOLL, H. SCHENK und A. F. W. SCHIMPER (1983) Lehrbuch der Botanik, 32. überarbeitete Auflage, VEB Gustav Fischer Verlag, Jena.
- STRICKLAND J. H. D. und T. R. PARSONS (1972) A practical handbook of seawater analysis, 2. Auflage, *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada*, **167**.
- SUR H. I., E. ÖZSOY und Ü. ÜNLÜATA (1992) Simultaneous deep and intermediate depth convection in the northern Levantine Sea, winter 1992. *Oceanologica Acta*, **16**, 33-43.
- TAKAHASHI M. und P. K. BIENFANG (1983) Size structure of phytoplankton biomass and photosynthesis in subtropical Hawaiian waters. *Marine Biology*, **76**, 203-211.
- TAKAHASHI M. und T. HORI (1984) Abundance of picophytoplankton in the subsurface chlorophyll maximum layer in subtropical and tropical waters. *Marine Biology*, **79**, 177-186.
- TAKAHASHI M., K. KIKUCHI und Y. HARA (1985) Importance of picocyanobacteria biomass (unicellular, blue-green algae) in the phytoplankton population of the coastal waters off Japan. *Marine Biology*, **89**, 63-69.
- THINGSTAD T. F. (1987) Analyzing the microbial loop. Dissertation, Universität Bergen, Norwegen.
- THRONDSSEN J. (1979) The significance of ultraplankton in marine primary production. *Acta Botanica Fennica*, **110**, 53-56.
- TOWNSEND D. W., L. M. CAMMEN, P. M. HOLLIGAN, D. E. CAMPBELL und N. R. PETTIGREW (1994) Causes and consequences of variability in the timing of spring phytoplankton blooms. *Deep-Sea Research*, **41**, 747-765.
- TOWNSEND D. W., M. D. KELLER, M. E. SIERACKI und S. G. ACKLESON (1992) Spring phytoplankton blooms in the absence of vertical water column stratification. *Nature*, **360**, 59-62.
- TURNER J. T. und J. C. ROFF (1993) Trophic levels and trophospecies in marine plankton: lessons from the microbial food web. *Marine Microbial Food Webs*, **7**, 225-248.
- VACCARO R. E., S. E. HICKS, H. W. JANNASCH und F. G. CAREY (1968) The occurrence and role of glucose in seawater. *Limnology and Oceanography*, **13**, 356-360.
- VANDEVELDE T., L. LEGENDRE, J.-C. THERRIALULT, S. DEMERS und A. BAH (1987) Subsurface chlorophyll maximum and hydrodynamics of the water column. *Journal of Marine Research*, **45**, 377-396.
- VAULOT D., C. COURTIES und F. PARTENSKY (1989) A simple method to preserve oceanic phytoplankton for flow cytometric analyses. *Cytometry*, **10**, 629-635.
- VAULOT D., F. PARTENSKY, J. NEVEUX, R. F. C. MANTOURA und C. A. LLEWELLYN (1990) Winter presence of prochlorophytes in surface waters of the northwestern Mediterranean Sea. *Limnology and Oceanography*, **35**, 1156-1164.
- VELDHUIS M. J. W. und G. W. KRAAY (1990) Vertical distribution and pigment composition of a picoplanktonic prochlorophyte in the subtropical North Atlantic: a combined study of HPLC-analysis of pigments and flow cytometry. *Marine Ecology Progress Series*, **68**, 121-127.
- VELDHUIS M. J. W. und G. W. KRAAY (1993) Cell abundance and fluorescence of picoplankton in relation to growth irradiance and nitrogen availability in the Red Sea. *Netherlands Journal of Sea Research*, **31**, 135-145.

- VELDHUIS M. J. W., G. W. KRAAY und W. W. GIESKES (1993) Growth and fluorescence characteristics of ultraplankton on a north-south transect in the eastern North Atlantic. *Deep-Sea Research II*, **40**, 609-626.
- VENRICK E. L. (1978) How many cells to count? In: Phytoplankton manual, Soumia A., Herausgeber, *Monographs of oceanographic methodology*, **6**, 167-180.
- VERITY P. G., D. K. STOECKER, M. E. SIERACKI, P. H. BURKILL, E. S. EDWARDS und C. R. TRONZO (1993) Abundance, biomass and distribution of heterotrophic dinoflagellates during the North Atlantic spring bloom. *Deep-Sea Research II*, **40**, 227-244.
- VETH C., S. OBER, I. PEEKEN, R. SCHAREK, D. CRAWFORD und V. SMETACEK (1994) Anatomy of the Polar Front and the ACC-Weddell-Front near the 6° west meridian during austral spring 1992. *EOS*, **75**, 158.
- VINCENT W.F. (1988) Microbial ecosystems of Antarctica. Cambridge university press, Cambridge, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.
- VINCENT W. F. und C. R. GOLDMAN (1980) Evidence for algal heterotrophy in lake Tahoe, California-Nevada. *Limnology and Oceanography*, **25**, 89-99.
- WALKER T. A. (1980) A correction to the Poole and Atkins secchi disc/light-attenuation formula. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **60**, 769-771.
- WALKER T. D. und H. J. MARCHANT (1989) The seasonal occurrence of chroococcoid cyanobacteria at an Antarctic Coastal Site. *Polar Biology*, **9**, 193-196.
- WATERBURY J. B., S. W. WATSON, R. R. L. GUILLARD und L. E. BRAND (1979) Widespread occurrence of a unicellular, marine, planktonic, cyanobacterium. *Nature*, **277**, 293-294.
- WATERBURY J. B., S. W. WATSON, F. W. VALOIS und D. G. FRANKS (1986) Biological and ecological characterization of the marine unicellular cyanobacterium *Synechococcus*. In: Photosynthetic picoplankton, Platt T. und W. K. W. Li, Herausgeber, *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences*, **214**, 71-120.
- WATSON A. J., C. ROBINSON, J. E. ROBINSON, P. J. LEB. WILLIAMS und M. J. R. FASHAM (1991) Spatial variability in the sink for atmospheric carbon dioxide in the North Atlantic. *Nature*, **350**, 50-53.
- WEBER L. H. und S. Z. EL-SAYED (1985) Spatial variability of phytoplankton and the distribution and abundance of krill in the indian sector of the Southern Ocean. In: Antarctic nutrient cycles and food webs, Siegfried W. R., P. R. Condy und R. M. Laws, Herausgeber, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 284-293.
- WEINBERG S. (1976) Submarine daylight and ecology. *Marine Biology*, **37**, 291-304.
- WOOD A. M., P. K. HORAN, K. MUIRHEAD, D. A. PHINNEY, C. M. YENTSCH und J. B. WATERBURY (1985) Discrimination between types of pigments in marine *Synechococcus* spp. by scanning spectroscopy, epifluorescence microscopy, and flow cytometry. *Limnology and Oceanography*, **30**, 1303-1315.
- WOOD E. J. F. (1956) Diatoms in the ocean deeps. *Pacific Science*, **10**, 377-3681.
- WYMAN M., R. P. F. GREGORY und N. G. CARR (1985) Novel role for phycoerythrin in a marine cyanobacterium. *Science*, **230**, 818-820.
- WYRTKI K. (1960) The antarctic convergence and divergence. *Nature*, **187**, 581-582.
- YEH S. W., L. ONG und A. N. GLAZER (1986) Role of phycoerythrin in marine picoplankton *Synechococcus* spp. *Science*, **234**, 1422-1423.
- YILMAZ A., D. EDIGER, Ö. BASTÜRK und S. TUĞRUL (1994) Phytoplankton fluorescence and deep chlorophyll maxima in the Northeastern Mediterranean. *Oceanologica Acta*, **17**, 69-77.