

**Zur Ökophysiologie des Dimethylsulfonium-  
propionat (DMSP)-Gehaltes temperierter und  
polarer Phytoplanktongemeinschaften im  
Vergleich mit Laborkulturen der Coccolitho-  
phoride *Emiliana huxleyi* und der  
antarktischen Diatomee *Nitzschia lecointei***

**Ecophysiology of the dimethylsulfonio-  
propionate (DMSP) content of temperate and  
polar phytoplankton communities in  
comparison with cultures of the coccolitho-  
phore *Emiliana huxleyi* and the antarctic  
diatom *Nitzschia lecointei***

---

**Doris Meyerdierks**

Doris Meyerdierks

Universität Bremen  
FB 2 Meeresbotanik  
Postfach 33 04 40  
D-28334 Bremen

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die 1996 dem Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Bremen vorgelegt wurde.

## INHALTSVERZEICHNIS

ZUSAMMENFASSUNG	1
SUMMARY	3
<b>1. EINLEITUNG</b>	<b>5</b>
1.1 FRAGESTELLUNG	10
<b>2. MATERIAL UND METHODEN</b>	<b>12</b>
2.1 PROBENAHEME	12
2.2 $\beta$ -DIMETHYLSULFONIUMPROPIONAT (DMSP)-BESTIMMUNG	12
2.3 BEZUGSGRÖßEN	14
2.3.1 Chlorophyll $a$	14
2.3.2 Zellzahl und Artenzusammensetzung	14
2.3.3 Zytometrische Zellzahlbestimmung	14
2.4 LABORUNTERSUCHUNGEN	16
2.4.1 Biologie und Verbreitung von <i>Emiliana huxleyi</i>	16
2.4.2 Kultivierung von <i>Emiliana huxleyi</i>	18
2.4.3 Biologie und Verbreitung von <i>Nitzschia lecointei</i>	18
2.4.4 Kultivierung von <i>Nitzschia lecointei</i>	19
2.4.5 Temperatur-Experimente	20
2.4.5.1 Temperatur-Orgel	20
2.4.5.2 Wachstum	23
2.5 UMRÉCHNUNG VERSCHIEDENER LICHT-MEßGRÖßEN	24
2.6 SALINITÄT	24
2.7 METHODISCHE PROBLEME	25
2.7.1 DMSP-Analyse	25
2.7.2 Filtration	25
2.7.2.1 Partikuläre DMSP-Bestimmung	25
2.7.2.2 Größenfraktionierung	27
2.7.3 Einfrieren von Phytoplanktonproben und DMSP-Gehalt	28
<b>3. NORDOST-ATLANTIK</b>	<b>30</b>
3.1 DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET (M 21/2)	30
3.2 ERGEBNISSE	32
3.2.1 Regionale Chlorophyll $a$ - und DMSP $_p$ -Verteilung	32
3.2.2 Vertikale Chlorophyll $a$ -, DMSP $_p$ -, DMSP $_d$ - und DMS-Verteilung	34
3.2.3 Größenstruktur des partikulären DMSP	40
3.2.4 Phytoplanktongemeinschaft	41

3.3	DISKUSSION	42
3.3.1	Phytoplanktonentwicklung im Frühling 1992	42
3.3.2	DMSP <sub>p</sub> , DMSP <sub>d</sub> und DMS im Nordost-Atlantik	43
3.3.3	Potentielle DMSP-Produzenten	47
3.4	DMSP <sub>p</sub> , DMSP <sub>d</sub> UND DMS IM NORDOST-ATLANTIK IM FRÜHLING	48
<b>4.</b>	<b>SÜDPOLARMEER</b>	<b>50</b>
4.1	DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET (ANT-X/6)	51
4.2	ERGEBNISSE	52
4.2.1	Regionale und vertikale Chlorophyll <i>a</i> - und DMSP-Verteilung	52
4.2.2	Größenstruktur des partikulären DMSP in der PFZ	62
4.2.3	Phytoplanktongemeinschaft	64
4.3	DISKUSSION	66
4.3.1	DMS-Konzentration im Südpolarmeer	66
4.3.2	Phytoplanktonentwicklung im antarktischen Frühling 1992	67
4.3.3	Partikuläres DMSP im offenen Südpolarmeer	68
4.3.4	Potentielle DMSP-Produzenten	70
4.3.4.1	Größenstruktur des partikulären DMSP	70
4.3.4.2	Phytoplanktongemeinschaft und DMSP	71
4.4	DMSP IM OFFENEN SÜDPOLARMEER IM ANTARKTISCHEN FRÜHLING	73
<b>5.</b>	<b>GRÖNLANDSEE</b>	<b>74</b>
5.1	DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET (ARK-X/1)	75
5.2	ERGEBNISSE	77
5.2.1	DMSP und Chlorophyll <i>a</i> am ostgrönlandischen Kontinentalabhang	77
5.2.1.1	Größenstruktur des partikulären DMSP	79
5.2.1.2	Phytoplanktongemeinschaft	81
5.2.2	DMSP und Chlorophyll <i>a</i> auf dem West-Ost-Transekt bei 75°N	82
5.2.2.1	Größenstruktur des partikulären DMSP	84
5.2.2.2	Phytoplanktongemeinschaft	90
5.2.3	Großräumige meridionale Chlorophyll <i>a</i> - und DMSP-Verteilung	91
5.2.3.1	Framstraße	91
5.2.3.2	Südliche Grönlandsee und Norwegensee	93
5.2.3.2.1	Größenstruktur des partikulären DMSP in der Norwegensee	94
5.2.3.2.2	Phytoplanktongemeinschaft der Norwegensee	96
5.2.4	DMSP in den verschiedenen Regionen und Wassermassen	97
5.3	DISKUSSION	98
5.3.1	Phytoplanktonentwicklung im arktischen Sommer 1994	98
5.3.2	Partikuläres DMSP in der Grönlandsee	99

5.3.3	Potentielle DMSP-Produzenten	101
5.3.3.1	Größenstruktur des partikulären DMSP	101
5.3.3.2	Phytoplanktongemeinschaft und DMSP	102
5.4	DMSP IN DER GRÖNLANDSEE IM ARKTISCHEN SOMMER	103
<b>6.</b>	<b>VARIABILITÄT DER PARTIKULÄREN DMSP-KONZENTRATION IM ATLANTIK</b>	<b>104</b>
<b>7.</b>	<b>LABOREXPERIMENTE</b>	<b>108</b>
7.1	ERGEBNISSE <i>Emiliania huxleyi</i>	108
7.1.1	Wachstum	108
7.1.1.1	Relative Zellgröße	108
7.1.1.2	Zellzahl und Chlorophyll $a$ -Konzentration	109
7.1.1.2.1	Vergleich der beiden Wachstumsparameter	115
7.1.2	Zellulärer Chlorophyll $a$ -Gehalt	117
7.1.3	DMSP-Konzentration und zellulärer DMSP-Gehalt	119
7.1.4	DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis	121
7.2	ERGEBNISSE <i>Nitzschia lecoincei</i>	124
7.2.1	Wachstum	124
7.2.1.1	Relative Zellgröße	124
7.2.1.2	Zellzahl und Chlorophyll $a$ -Konzentration	124
7.2.1.2.1	Vergleich der beiden Wachstumsparameter	127
7.2.2	Zellulärer Chlorophyll $a$ -Gehalt	128
7.2.3	DMSP-Konzentration und zellulärer DMSP-Gehalt	129
7.2.4	DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis	130
7.3	DISKUSSION DER LABOREXPERIMENTE	131
7.3.1	Bezugsgrößen	131
7.3.2	Wachstum	132
7.3.2.1	Vergleich Zellvermehrung und Chlorophyllzunahme	134
7.3.2.2	Lichtintensität	136
7.3.2.3	Nährstofflimitierung	138
7.3.2.4	Temperatur	139
7.3.2.4.1	Akklimatisation	140
7.3.2.4.2	Temperaturabhängigkeit der Zellvermehrung	142
7.3.3	Zellulärer Chlorophyll $a$ -Gehalt	148
7.3.3.1	Lichtintensität und Photoakklimatisation	148
7.3.3.2	Temperatur	151
7.3.3.2.1	Wachstumsphasen	151
7.3.3.2.2	Temperaturabhängigkeit des Chlorophyll $a$ -Gehaltes	152
7.3.4	Einfluß von abiotischen Faktoren auf Zellgröße, Zellvermehrung und zellulären Chlorophyll $a$ -Gehalt	154

7.3.5	Zellulärer DMSP-Gehalt	156
7.3.5.1	DMSP-Gehalt polarer und temperierter Phytoplanktonspezies	158
7.3.5.2	Lichtintensität	160
7.3.5.3	Temperatur	162
7.3.5.3.1	Wachstumsphasen	162
7.3.5.3.2	Temperaturabhängigkeit des DMSP-Gehaltes	165
7.3.6	DMSP:Chl. <u>a</u> -Verhältnis	169
7.4	VARIABILITÄT DES ZELLULÄREN DMSP-GEHALTES	171
<b>8.</b>	<b>DMSP IM OZEAN IN ABHÄNGIGKEIT VON ABIOTISCHEN UMWELTPARAMETERN UND DER PHYTOPLANKTONSTRUKTUR</b>	<b>175</b>
<b>9.</b>	<b>LITERATUR</b>	<b>178</b>
	DANKSAGUNG	197

## VERZEICHNIS DER VERWENDETEN ABKÜRZUNGEN

Abb.	Abbildung
ANT-X/6	POLARSTERN-Expedition Antarktis, Reise X, 6. Fahrabschnitt
ARK-X/1	POLARSTERN-Expedition Arktis, Reise X, 1. Fahrabschnitt
Chl. <u>a</u>	Chlorophyll <u>a</u>
CTD	Conductivity Temperature Depth recorder
d	Tag
DMS	Dimethylsulfid
DMSP	Dimethylsulfoniumpropionat
DMSP <sub>p, d</sub>	partikuläres bzw. gelöstes (dissolved) DMSP
FSC	forward light scatter
JGOFS	Joint Global Ocean Flux Study
LDW	Licht-Dunkel-Wechsel
M21/2	METEOR-Expedition Nordost-Atlantik, Reise 21, 2. Fahrabschnitt
$\mu$	spezifische Wachstumsrate [ $d^{-1}$ ]
$v$	Teilungsrate [ $d^{-1}$ ]
$p$	Akkumulationsrate
pers. Mitt.	persönliche Mitteilung
PPC	Phytoplankton-Kohlenstoff
PSU	Practical Salinity Unit
$q$	Zellulärer Gehalt (Zellquote)
$Q_{10}$	Temperaturquotient
SD	Standardabweichung
STL	Starklicht
SWL	Schwachlicht
Tab.	Tabelle
$t_d$	Verdopplungs- bzw. Generationszeit [ $d$ ]
unveröff.	unveröffentlicht

## HYDROGRAPHISCHE REGIME UND WASSERMASSEN

ASW	Atlantisches Oberflächenwasser (Atlantic Surface Water)
AW	Atlantisches Wasser
ACC	Antarktischer Zirkumpolarstrom (Antarctic Circumpolar Current)
PFZ	Polar Front Zone
PW	Polares Wasser
RAW	"Return" Atlantisches Wasser (Return Atlantic Water)
WGW	Weddellwirbelwasser (Weddell Gyre Water)





ZUSAMMENFASSUNG

Ziel der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung der regionalen und vertikalen Verteilung des partikulären Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP) in temperierten und polaren Regionen in Relation zu Biomasse und Phytoplanktonstruktur, um modifizierende Umweltparameter abzuleiten. In Laborexperimenten wurde der zelluläre DMSP-Gehalt im Wachstumsverlauf ausgewählter Arten ermittelt und der Einfluß von Temperatur, Lichtintensität und Nährstoffversorgung betrachtet.

Die Freilanduntersuchungen wurden im Rahmen von drei Expeditionen mit den Forschungsschiffen METEOR und POLARSTERN im Atlantischen Ozean durchgeführt. Im Frühjahr 1992 wurde der Nordost-Atlantik bei 47°N, 20°W (M 21/2), im antarktischen Frühling 1992 der atlantische Sektor des Südpolarmeeres (ANT-X/6) und im Sommer 1994 die Grönlandsee beprobt (ARK-X/1).

Die partikuläre DMSP-Konzentration war saisonal und/oder regional variabel. Sowohl im Nordost-Atlantik als auch in den Polarregionen wurde die DMSP-Konzentration in erster Linie von der Stabilität der Wassersäule und damit vom Lichtangebot beeinflusst. Neben der Artenzusammensetzung war auch das Stadium der Phytoplanktonentwicklung ausschlaggebend, während Temperatur, Salinität und Nährstoffversorgung zumeist von untergeordneter Bedeutung waren.

Entsprechend der saisonalen Phytoplankton sukzession wurden im Frühjahr im Nordost-Atlantik und im Südpolarmeer überwiegend Diatomeen angetroffen, die weniger bedeutende DMSP-Produzenten darstellen. In der Grönlandsee waren im Sommer auch Prymnesiophyceen, Dinophyceen und Flagellaten abundant, die als wichtige DMSP-Produzenten gelten. Die höchsten partikulären DMSP-Konzentrationen wurden auf den Stationen bestimmt, die von diesen Klassen bzw. Gruppen dominiert waren.

Auf ausgewählten Stationen wurde das Plankton nach den Größenklassen des Mikro-, Nano- und Picoplanktons fraktioniert. In allen drei Regionen waren die größeren Nanoplankter (5 bis 20 µm) die wichtigsten DMSP-Produzenten. Darüber hinaus waren in der Grönlandsee im Sommer auch die kleineren Nano- (2 bis 5 µm) und die Picoplankter (< 2 µm) von Bedeutung.

Im Nordost-Atlantik wurde neben der partikulären (DMSP<sub>p</sub>) auch die gelöste DMSP (DMSP<sub>d</sub>)- und Dimethylsulfid (DMS)-Konzentration betrachtet und das DMSP<sub>p</sub>:(DMSP<sub>d</sub>+DMS)-Verhältnis als Hinweis auf die biologischen Prozesse in der Wassersäule diskutiert.

Anhand der für die untersuchten Meeresgebiete relevanten Arten *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) und *Nitzschia lecointei* (Bacillariophyceae) wurde der Einfluß von Temperatur, Lichtintensität und Nährstoffversorgung auf den zellulären DMSP-Gehalt im Wachstumsverlauf überprüft.

## ZUSAMMENFASSUNG

---

Die Experimente erfolgten in einem Temperatur-Inkubator für Mikroalgen, der speziell für diese Fragestellung entwickelt wurde. Die temperierte *E. huxleyi* wurde in einem Temperaturbereich von 5 °C bis 25 °C, die antarktische *N. lecointei* zwischen -1 °C und 4 °C untersucht. Da Temperaturschwankungen im Freiland kurzfristig auftreten können, wurde auf eine vorherige Akklimatisation verzichtet.

Zunächst wurden die Bezugsgrößen Zellzahl und Chlorophyll *a*-Gehalt betrachtet und insbesondere im Hinblick auf das DMSP:Chl.*a*-Verhältnis diskutiert. Die Variabilität des DMSP:Chl.*a*-Verhältnisses wurde charakterisiert und die Ergebnisse auf natürliche Phytoplanktongemeinschaften übertragen.

Der zelluläre DMSP-Gehalt der temperierten Coccolithophoride *E. huxleyi* nahm von 13,8 fmol Zelle<sup>-1</sup> (10 °C) mit steigenden Temperaturen auf 8,8 fmol Zelle<sup>-1</sup> ab (20 °C; exponentielle Phase). Zudem waren die Zellgrößen der verschiedenen Temperaturansätze vergleichbar. Somit wurde erstmals bei einer temperierten Phytoplanktonspezies ein temperaturabhängiger DMSP-Gehalt nachgewiesen. Der Temperatureffekt beruhte auf einer vorübergehenden DMSP-Akkumulation ("stabilisierter Zustand"), am Ende der stationären Phase wurde der DMSP-Gehalt auf ein temperaturunabhängiges Niveau reduziert ("akklimatisierter Zustand"). Somit scheint ein temperaturabhängiger DMSP-Gehalt nach Akklimatisation fraglich.

Der zelluläre DMSP-Gehalt der antarktischen Diatomee *N. lecointei* zeigte keine tendenzielle Temperaturabhängigkeit. Bei psychrophilen Organismen wie *N. lecointei*, die im Vergleich zu temperierten Arten eine geringere Stoffwechselleistung aufweisen, ist eine vorherige Akklimatisation offenbar Voraussetzung, um einen temperaturabhängigen DMSP-Gehalt zu dokumentieren.

Polare und temperierte pennate Diatomeen enthalten vergleichbare Mengen an DMSP, während polare Prymnesiophyceae höhere zelluläre DMSP-Konzentrationen als temperierte Spezies aufweisen könnten.

Bei *E. huxleyi* wurde zudem eine lichtabhängige DMSP-Synthese nachgewiesen. Kombinierte Licht- und Temperaturexperimente zeigten bei Lichtlimitierung einen geringer ausgeprägten Temperatureffekt. Somit wird der zelluläre DMSP-Gehalt in erster Linie vom Lichtangebot beeinflusst.

Das Zellalter beeinflusste den zellulären DMSP-Gehalt artspezifisch. Die antarktische Diatomee *N. lecointei* akkumulierte in der stationären Wachstumsphase DMSP, was auf Nährstoffmangel zurückgeführt wurde. *E. huxleyi* dagegen zeigte in der stationären Phase trotz Nährstoffmangel keinen derartigen Trend.

Der DMSP-Gehalt der untersuchten Arten wurde von der Temperatur, der Lichtintensität, der Nährstoffversorgung und/oder dem Zellalter artspezifisch beeinflusst. Im natürlichen Habitat kann eine Interaktion dieser abiotischen und biotischen Faktoren den DMSP-Gehalt von Phytoplanktern synergistisch beeinflussen und nicht nur additiv, sondern auch antagonistisch wirken.

**SUMMARY**

This study focused on the regional and vertical distributions of particulate dimethylsulfoniopropionate (DMSP) in temperate and polar regions in relation to phytoplankton biomass and species composition. Aim was to identify ecological parameters affecting DMSP production. Therefore, three extensive field studies and culture experiments with unialgal cultures were conducted.

The field studies were conducted in distinct areas of the Atlantic Ocean during three expeditions with research vessels METEOR and POLARSTERN. The Northeast-Atlantic was sampled at 47°N, 20°W (METEOR cruise M 21/2) in spring 1992. The atlantic sector of the Southern Ocean was studied in austral spring 1992 and the Greenland Sea during summer 1994 (POLARSTERN cruises ANT-X/6 and ARK-X/1, respectively).

During the field studies, the concentration of particulate DMSP varied seasonally and/or regionally. In all areas investigated, DMSP concentrations were mainly affected by water column stability and then highly dependent on light supply. Besides species composition the stage of the phytoplankton development was an essential parameter, whereas temperature, salinity and nutrient supply were usually of minor importance for DMSP production.

In the Northeast-Atlantic as well as in the Southern Ocean diatoms (Bacillariophyceae) were most abundant during the spring cruises, which is in agreement with phytoplankton succession. These organisms are known to be less important DMSP producers. During summer in the Greenland Sea, prymnesiophytes, dinoflagellates and other flagellates were also abundant, which are significant DMSP producers. Highest DMSP concentrations were found at stations where these organisms were of high abundance.

At selected stations plankton was fractionated into size classes of micro-, nano- and picoplankton. In all of the three regions the bigger nanoplankton (5 to 20 µm) were the important DMSP producers. Nevertheless, in the Greenland Sea during summer smaller organisms of nano- (2 to 5 µm) and picoplankton (< 2 µm) were of importance as well.

In the Northeast-Atlantic concentrations of particulate DMSP (DMSP<sub>p</sub>) as well as dissolved DMSP (DMSP<sub>d</sub>) and dimethylsulfide (DMS) were investigated. As an indication of biological processes within the water column the DMSP<sub>p</sub>:(DMSP<sub>d</sub>+DMS) ratio is discussed.

During the culture experiments, the effects of temperature, light and nutrient supply on cellular DMSP content of two species relevant for the study areas, *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae) and *Nitzschia lecointei* (Bacillariophyceae), were investigated.

## SUMMARY

---

These experiments were conducted in a temperature incubator for microalgae which was especially developed for this study. The temperate species *E. huxleyi* was examined in a temperature range from 5 °C and 25 °C and the antarctic species *N. lecointei* in a temperature range between -1 °C and 4 °C. Since small temperature fluctuations may appear in the field, culture experiments were conducted without prior acclimation of the cultures investigated.

Growth was examined using cell number counts and chlorophyll *a* measurements with emphasis on DMSP:Chl.*a* ratios to apply these results to natural phytoplankton communities.

Even under consideration of variation in cell size during growth, the cellular DMSP content of the temperate coccolithophore *E. huxleyi* decreased with increasing temperatures from 13,8 fmol DMSP cell<sup>-1</sup> (10 °C) to 8,8 fmol DMSP cell<sup>-1</sup> (20 °C; exponential growth phase). This is the first evidence for a temperature dependent DMSP content of a temperate phytoplankton species. The temperature effect based on temporary accumulation during exponential growth ("stabilized state") after temperature change. At the end of the stationary growth phase, however, the DMSP content was reduced to a temperature independent level ("acclimated state"). Therefore, after acclimation a temperature dependent DMSP production remains to be investigated.

In contrast, the cellular DMSP content of the antarctic diatom *N. lecointei* showed no trend in temperature dependence. Psychrophilic organisms such as *N. lecointei* have, in comparison with temperate species, a reduced metabolic activity. Therefore, prior acclimation may be essential for a temperature dependent DMSP content of these organisms.

Polar and temperate pennate diatoms contain similar amounts of DMSP, whereas polar prymnesiophytes might have higher cellular DMSP concentrations than temperate species.

DMSP synthesis of *E. huxleyi* was light dependent. Combined light and temperature experiments showed a less distinct temperature effect. Therefore, the cellular DMSP content is mainly influenced by light supply.

The cellular DMSP content was species specific with respect to cell age. During stationary growth, the antarctic diatom *N. lecointei* accumulated DMSP which might have occurred due to nutrient depletion. In contrast, *E. huxleyi* showed no DMSP accumulation during stationary growth, although this species was also nutrient limited in this growth phase.

The DMSP content of the species investigated was affected by temperature, light, cell age and/or nutrient supply. In natural habitats, an interaction of these abiotic and biotic factors may influence DMSP production of phytoplankton synergistically, which has not only added but antagonistic effects as well.

## 1. EINLEITUNG

Zu Beginn der siebziger Jahre entwickelten LOVELOCK und MARGULIS (1974) eine Theorie, die die Erde mit ihren Lebewesen als einen Organismus betrachtet. Nach dieser sog. GAIA-Hypothese ist die Erde in der Lage, ihre Umwelt selbst zu regulieren und zu stabilisieren. Verschiedene Regelmechanismen können das Klima und die chemische Zusammensetzung der Atmosphäre offenbar in einem Bereich halten, der das Leben auf der Erde überhaupt erst ermöglicht oder aufrechterhält (LOVELOCK 1992). Als Beispiel der GAIA-Hypothese gilt der von CHALLENGER et al. (1987) postulierte Zusammenhang zwischen dem globalen Klimageschehen und dem Phytoplankton. Diese Organismen produzieren die Schwefelverbindung Dimethylsulfid (DMS), die als klimarelevant diskutiert wird.

Die Bilanzierung des globalen Schwefelhaushalts ergab, daß in der Atmosphäre offenbar mehr Schwefel vorhanden ist als nach den bis dahin bekannten Einträgen erwartet wurde (ANDREAE 1986). Auf der Suche nach einer Schwefelverbindung, die dieses Defizit ausgleichen könnte, stießen LOVELOCK et al. (1972) auf die flüchtige Schwefelverbindung DMS, die im Oberflächenwasser der Ozeane weit verbreitet ist. Die Autoren postulierten, daß das marine DMS den Schwefel aus dem Meer über die Atmosphäre zum Festland transportiert und so den Verlust durch Sulfat-Ausschwemmungen ins Meer kompensiert. Weitere Forschungen bestätigten, daß DMS die quantitativ bedeutendste gasförmige Schwefelverbindung im Oberflächenwasser der Ozeane, Küsten und Ästuare darstellt (IVERSON et al. 1989). Ein Teil des im Meerwasser gelösten DMS gelangt in die marine Atmosphäre, wo es verschiedenen photochemischen Reaktionen unterliegt und schließlich zu Sulfat und Methansulfonat oxidiert wird (ANDREAE und RAEMDONCK 1983). Diese Verbindungen bilden Aerosole und können die Globalstrahlung beeinflussen, indem sie nicht nur die einfallende Sonnenstrahlung absorbieren oder streuen, sondern auch als Kondensationskerne wirken und so zur Wolkenbildung beitragen. Auf diese Weise wird die Albedo sowohl direkt als auch indirekt erhöht (CHARLSON et al. 1987; Abb. 1). Das biogene Sulfat wird vom Meersalz-Sulfat unterschieden, das zwar ebenfalls Aerosole bildet, die jedoch weniger effiziente Kondensationskerne darstellen (LOVELOCK 1992). Somit wird DMS als klimarelevante Verbindung diskutiert, die das lokale und/oder globale Klima beeinflussen könnte (CHARLSON et al. 1987). Insbesondere in den Luftmassen der südlichen Hemisphäre, wo der Einfluß terrestrischer und/oder anthropogener Kondensationskerne gering ist, wird dem DMS eine bedeutende Rolle bei der Bildung mariner Stratus-Wolken zugeschrieben (ANDREAE 1986). In diesen Regionen wurden z.T. extreme DMS-Konzentrationen im Meerwasser dokumentiert (GIBSON et al. 1989, 1990, FOGELQVIST 1991, KIRST et al. 1993, McTAGGART und BURTON 1993).

## EINLEITUNG

---

So gewann auch die Erforschung der tertiären Schwefelverbindung Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP), der wiederum wichtigsten biogenen Vorstufe des DMS (ANDREAE 1990), an Bedeutung. DMSP wird von vielen marinen Mikro- und Makroalgen synthetisiert (ACKMAN et al. 1966, WHITE 1982, REED 1983, DICKSON und KIRST 1987a, 1987b, KELLER et al. 1989a, KARSTEN 1990). Innerhalb der Phytoplankter gehören die Prymnesiophyceae und die Dinophyceae zu den wichtigsten DMSP-Produzenten, während die Bacillariophyceae zumeist geringe zelluläre DMSP-Konzentrationen aufweisen (KELLER et al. 1989a, KELLER 1991). Darüber hinaus wird DMSP auch von einigen salztoleranten, höheren Pflanzen gebildet (LARHER et al. 1977, DACEY et al. 1987, STOREY et al. 1993, PAQUET et al. 1994).

Im natürlichen Habitat gelangt das von Algen synthetisierte DMSP in erster Linie durch Zooplankton "Grazing" (DACEY und WAKEHAM 1986, BELVISO et al. 1990), Zell-Lysis (NGUYEN et al. 1988) und bakterielle Aktivität (KIENE und SERVICE 1991) als gelöstes DMSP bzw. DMS ins Meerwasser. DMSP wird auch enzymatisch in DMS und Acrylsäure gespalten (CANTONI und ANDERSON 1956, ISHIDA 1968). Die alkalische Spaltung des DMSP ist dagegen von untergeordneter Bedeutung, da die Halbwertszeit im Meerwasser etwa 8 Jahre beträgt (pH 8,2 und 10 °C; DACEY und BLOUGH 1987). Das DMS stammt wahrscheinlich überwiegend aus der gelösten DMSP-Fraktion (MALIN et al. 1992). Ein Großteil des DMS verbleibt in der Wassersäule, wo es photochemischen und/oder biologischen Prozessen unterliegt, während nur ein kleiner Teil in die Atmosphäre gelangt (BATES et al. 1994).

Innerhalb der Wassersäule kann mit Phytoplanktern und/oder Zooplankton-Faeces assoziiertes DMSP auch durch Sedimentation und/oder vertikale Durchmischung aus dem Oberflächenwasser in tiefere Schichten transportiert werden. Auf diese Weise wird dem Kreislauf langfristig DMSP entzogen. In Abbildung 1 ist der marine Schwefelkreislauf mit den wichtigsten, für diese Arbeit relevanten Prozessen schematisch dargestellt.

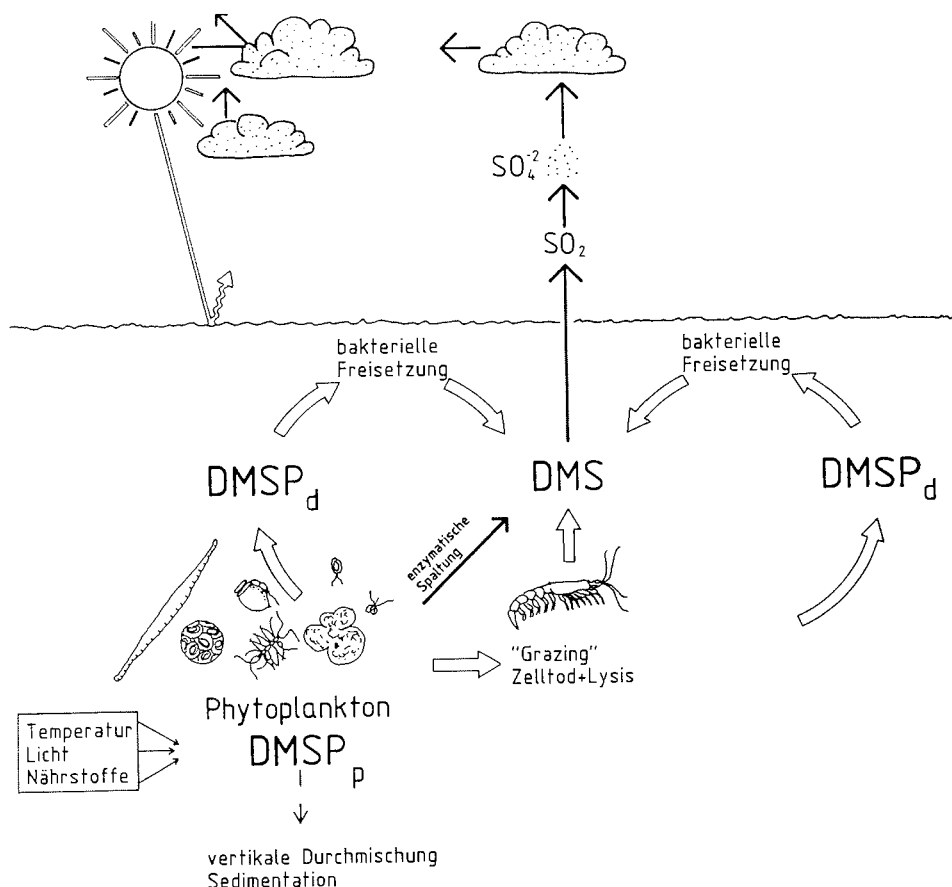


Abb. 1: Schematische Zusammenfassung des marinen Schwefelkreislaufs. Dargestellt sind biologische und photochemische Prozesse der DMSP- bzw. DMS-Produktion, -Umsetzung und des Abbaus im Ozean und in der Atmosphäre. Der Einfluß von abiotischen Umweltparametern auf den DMSP-Gehalt der Organismen ist angedeutet (DMSP<sub>p</sub>, DMSP<sub>d</sub> = partikuläres bzw. gelöstes Dimethylsulfoniumpropionat, DMS = Dimethylsulfid, SO<sub>2</sub> = Schwefeldioxid, SO<sub>4</sub><sup>2-</sup> = Sulfat).

Die zentrale Annahme der Phytoplankton-Klima-Beziehung ist, daß zunehmende Temperaturen zu einer höheren DMSP-Produktion und damit zu ansteigenden DMS-Emissionen führen (MALIN 1996). Bei höheren DMS-Emissionen würde die Wolkenbedeckung zunehmen und die Albedo entsprechend erhöht. Dies würde zu einer Abnahme der einfallenden Sonnenstrahlung und damit zu einer Abkühlung der Erdoberfläche führen. Niedrigere Temperaturen würden wiederum die DMSP- bzw. DMS-Produktion herabsetzen. Die Folge wäre eine Verringerung der DMS-Emission, der Wolkenbedeckung und schließlich der Albedo. Die höhere Sonneneinstrahlung

würde die Erdoberfläche erwärmen und könnte wiederum die DMSP- bzw. DMS-Produktion begünstigen. Dieser Regelmechanismus wird als negative Rückkopplung bezeichnet und könnte die GAIA-Hypothese unterstützen (CHARLSON et al. 1987, MONASTERSKY 1987). Insgesamt würde die negative Rückkopplung einer zunehmenden Erwärmung der Erdoberfläche entgegenwirken und so den Treibhauseffekt verringern (Übersicht in LOVELOCK 1992).

Für Organismen ist die Temperatur von fundamentaler Bedeutung. Innerhalb letaler Grenzen hat die Temperatur entscheidenden Einfluß auf die Geschwindigkeit aller biochemischen und physiologischen Prozesse (SOMMER 1994). Einerseits wird die Stoffwechselaktivität der Organismen beeinflusst, andererseits bewirkt die Temperatur biochemische Strukturänderungen (z.B. Tertiär- und Quartärstruktur von Proteinen, Membranstruktur und Struktur von Nucleinsäuren; HOCHACHKA und SOMERO 1980). Nach einer Temperaturänderung werden verschiedene metabolische Prozesse unterschiedlich beeinflusst und der Stoffwechsel kann aus dem Gleichgewicht geraten. So kann sich bei einer Temperaturabnahme der Stoffwechsel derart verlangsamen, daß lebensnotwendige Prozesse nicht mehr mit den erforderlichen Geschwindigkeiten ablaufen können. Umgekehrt können Temperaturerhöhungen den Stoffwechsel so stark beschleunigen, daß z.B. die Nährstoffversorgung nicht aufrecht erhalten werden kann (HOCHACHKA und SOMERO 1980).

Das Wachstum und die Verbreitung mariner Algen wird durch die Umweltparameter Licht, Temperatur, Salinität und Nährstoffversorgung determiniert. Auch der zelluläre DMSP-Gehalt wird von diesen abiotischen Faktoren beeinflusst. So zeigen einige marine Mikro- und Makroalgen eine lichtabhängige DMSP-Synthese (GRÖNE 1991, KARSTEN et al. 1991a), die bei antarktischen Grünalgen mit der Lichtperiode korreliert ist (KARSTEN et al. 1990b). KARSTEN et al. (1996) vermuten, daß die DMSP-Synthese auf photoautotrophe Organismen beschränkt und direkt über licht-aktivierte Enzyme oder zumindest indirekt über die Verfügbarkeit von NADH/NADPH und ATP mit der Photosynthese gekoppelt ist. Dem steht allerdings gegenüber, daß nicht alle photoautotrophen Organismen DMSP synthetisieren (KELLER et al. 1989a) und auch der heterotrophe Dinoflagellat *Cryptothecodinium (Gyrodinium) cohnii* DMSP enthält (ISHIDA und KADOTA 1968). Neben dem zellulären DMSP-Gehalt ist auch die DMSP- bzw. DMS-Freisetzung lichtabhängig (VETTER und SHARP 1993), die bei antarktischen Phytoplanktern artspezifisch ist (BAUMANN et al. 1994).

Der DMSP-Gehalt von Algen nimmt mit steigenden Salinitäten zu (ACKMAN et al. 1966, DICKSON et al. 1980, VAIRAVAMURTHY et al. 1985, DICKSON und KIRST 1986, EDWARDS et al. 1988, KARSTEN et al. 1991b, NOTHNAGEL 1994). Somit gilt DMSP als organisches Osmolyt (DICKSON et al. 1980, DICKSON und KIRST 1987a, 1987b). In natürlichen Habitaten sind starke Salinitätsschwankungen zumeist regional begrenzt, wie beispielsweise im Meereis oder in den Gezeitenzonen. Dennoch tritt



die Fähigkeit zur Salztoleranz auch bei Organismen auf, die im offenen Ozean oder im Süßwasser leben (KIRST 1990). Neben anorganischen Ionen synthetisieren viele Algen niedermolekulare organische Verbindungen, um sich osmotisch zu akklimatisieren. Die meisten organischen Osmolyte sind Hauptphotosyntheseprodukte, wie z.B. Zucker, Polyole, Heteroside und die Aminosäure Prolin, während die quaternäre Ammoniumverbindung Glycinbetain und die tertiäre Schwefelverbindung DMSP Sekundärmetabolite darstellen (KIRST 1990). DMSP wird auch als "compatible solute" diskutiert (GRÖNE 1991, NISHIGUCHI und SOMERO 1992, KÜCK 1996). Diese niedermolekularen organischen Verbindungen haben, im Gegensatz zu anorganischen Ionen, selbst in hohen Konzentrationen keine hemmende oder toxische Wirkung auf den Zellmetabolismus (BROWN und SIMPSON 1972, BROWN 1976). Bei hohen Salinitäten können organische Osmolyte toxisch wirkende Ionen im Cytoplasma ersetzen (KIRST 1990). Vorläufer der DMSP-Biosynthese ist die Aminosäure Methionin (GREENE 1962; Übersicht in HANSON et al. 1994). Da DMSP und andere "compatible solutes" als energetisch aufwendige Substanzen gelten (KIRST 1990), werden weitere Funktionen vermutet. So könnten "compatible solutes" universelle Schutzstoffe darstellen, die den Organismus in verschiedenen Stresssituationen, wie z.B. Salz-, Hitze- oder Gefrierstress, schützen (BISSEON und KIRST 1995, GALINSKI 1995). Neben der Salinität wird der zelluläre DMSP-Gehalt auch von der Temperatur beeinflusst, der bei einigen polaren Makroalgen und der antarktischen Diatomee *Nitzschia lecointei* mit sinkenden Temperaturen zunimmt (KARSTEN 1991, WANZEK 1994, KÜCK 1996). Temperierte Spezies wurden bisher nicht untersucht. Aufgrund der Temperaturabhängigkeit von polaren Arten wird DMSP als kryoprotektive Substanz diskutiert (KARSTEN et al. 1990a, KIRST et al. 1991, NISHIGUCHI und SOMERO 1992, KÜCK 1996). Zur Herabsetzung des Gefrierpunktes wären jedoch große Mengen an DMSP erforderlich, die sicherlich zu osmotischen Problemen in der Zelle führen würden (GRÖNE 1995). Daher scheint die kryoprotektive Wirkung des DMSP nicht allein auf einer Gefrierpunktserniedrigung, sondern auch auf anderen Schutzmechanismen zu beruhen, um Schädigungen der Proteine und Membranen bei niedrigen Temperaturen zu vermeiden. So verringert DMSP *in vitro* bei Kälte (6 °C) eine Destabilisierung des kälteempfindlichen Enzyms Phosphofruktokinase (NISHIGUCHI und SOMERO 1992). Nach Gefrieren und anschließendem Auftauen zeigt DMSP in physiologisch relevanten Konzentrationen neben einer stabilisierenden auch eine stimulierende Wirkung auf die ebenfalls kälteempfindliche Lactatdehydrogenase (KÜCK 1996). So könnte DMSP bei Eisalgen, die saisonal im Meereis eingeschlossen werden, als kryoprotektive Substanz fungieren (KIRST et al. 1991). Darüber hinaus sind die DMSP-Gehalte einiger polarer Grünalgen höher als die vergleichbarer Spezies aus temperierten oder tropischen Regionen (KARSTEN et al. 1990a, BISCHOFF et al. 1994). Für Mikroalgen wurde bisher kein derartiger Trend festgestellt.

DMSP wird außerdem als Methylgruppendonator (WHITE 1982), als Speicherpool für überschüssigen Schwefel (VAN DIGGELEN et al. 1986) und als sekundärer Energiespeicher diskutiert, der erst nach Abbau aller leicht zugänglichen Energiespeicher wie Stärke, Polysaccharide, Proteine und Lipide dem respiratorischen Stoffwechsel zugeführt wird (KARSTEN 1991). Eine weitere Funktion des DMSP könnte die antibakterielle Wirkung seines Zerfallsproduktes Acrylsäure darstellen (SIEBURTH 1961, 1964, GLOMBITZA 1970). So könnte Acrylsäure die Zellwände der Algen oder die Schleimhüllen von z.B. *Phaeocystis*-Kolonien vor bakteriellem Befall oder der Besiedlung durch epiphytische Bakterien und andere Mikroorganismen schützen (BARNARD et al. 1984, KIRST 1992). Aufgrund ihrer antibakteriellen Wirkung wird Acrylsäure auch als Fraßschutz diskutiert (KELLER et al. 1989b). Der Nachweis dieser Funktionen steht allerdings noch aus.

Neben abiotischen Parametern wird der zelluläre DMSP-Gehalt auch vom physiologischen Zustand der Phytoplankter beeinflusst. So nimmt der DMSP-Gehalt einiger Arten mit dem Zellalter zu (GRÖNE 1991, MEYERDIERKS 1991, STEFELS und VAN BOEKEL 1993). Im natürlichen Habitat ist somit neben der Artenzusammensetzung auch das Stadium einer Phytoplanktonblüte ausschlaggebend für die partikuläre DMSP-Konzentration (MATRAI und KELLER 1993). Auch die Nährstoffversorgung beeinflusst den zellulären DMSP-Gehalt. Unter Nitratlimitierung beispielsweise synthetisieren einige Phytoplankter (stickstoffreies) DMSP (VAIRAVAMURTHY et al. 1985, TURNER et al. 1988, GRÖNE und KIRST 1992) und der verbleibende Stickstoff könnte anderen Zellfunktionen überlassen werden (ANDREAE 1986).

Im natürlichen Habitat treten die beschriebenen Umweltparameter stets nebeneinander auf und variieren saisonal und/oder regional. Auch die Biomasse, die Artenzusammensetzung und der physiologische Zustand natürlicher Phytoplanktongemeinschaften sind saisonal und/oder regional variabel. So wird der DMSP-Gehalt der Organismen von abiotischen und biotischen Faktoren offenbar synergistisch beeinflusst, der Einfluß einzelner Parameter jedoch maskiert.

### 1.1 FRAGESTELLUNG

Im Rahmen dieser Arbeit sollte zunächst die regionale und vertikale Verteilung des partikulären DMSP in temperierten und polaren Regionen des Atlantischen Ozeans untersucht und in Relation zu Biomasse, Phytoplanktonstruktur und abiotischen Parametern betrachtet werden. Die Untersuchungen erfolgten im Nordost-Atlantik bei 47°N, 20°W, in der Grönlandsee (Arktis) sowie im atlantischen Sektor

des Südpolarmeeres (Antarktis) und wurden im Nordost-Atlantik auf das gelöste DMSP und DMS im Meerwasser ausgedehnt.

Um den vielfältigen Einfluß von abiotischen und biotischen Faktoren auf die partikuläre DMSP-Konzentration zu differenzieren, sollten einzelne Parameter anhand von Laborkulturen untersucht werden.

Der Temperatur wird innerhalb der Phytoplankton-Klima-Beziehung eine bedeutende Rolle zugeschrieben und nach einer Erhöhung eine zunehmende DMSP-Produktion sowie DMS-Emission erwartet. Neben einer temperaturbedingten Änderung der Biomasse und/oder der Artenzusammensetzung einer Phytoplanktongemeinschaft wird der zelluläre DMSP-Gehalt der Organismen offenbar auch direkt von der Temperatur beeinflusst. Da Temperaturschwankungen im natürlichen Habitat kurzfristig auftreten können, sollte die potentielle Abhängigkeit des zellulären DMSP direkt im Anschluß an eine Temperaturänderung dokumentiert werden. Die Untersuchungen wurden an Laborkulturen der für die untersuchten Meeresgebiete relevanten Arten durchgeführt, der temperierten, kosmopolitischen Coccolithophoride *Emiliania huxleyi* und der antarktischen Diatomee *Nitzschia lecoincei*.

Anhand der Parameter Zellzahl und Chlorophyll *a*-Gehalt sollte das Wachstum bei unterschiedlichen Temperaturen betrachtet werden, um die potentielle Temperaturabhängigkeit des zellulären DMSP-Gehaltes zu charakterisieren. Darüber hinaus sollten kombinierte Licht- und Temperaturexperimente am Beispiel von *E. huxleyi* zeigen, ob und inwieweit der zelluläre DMSP-Gehalt synergistisch beeinflusst wird. Das DMSP:Chl. *a*-Verhältnis der Laborkulturen sollte in Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Faktoren untersucht und die Ergebnisse auf natürliche Phytoplanktongemeinschaften übertragen werden, um die Variabilität im Freiland zu interpretieren.

Schließlich sollte ein Vergleich von temperierten und polaren Spezies zeigen, ob polare Phytoplankter höhere zelluläre DMSP-Konzentrationen aufweisen als temperierte Arten.

### 2. MATERIAL UND METHODEN

#### 2.1 PROBENAHRME

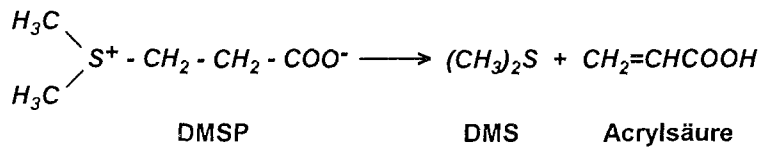
Zur DMSP- und Chlorophyll  $a$ -Bestimmung der Freilandproben wurden nach Vorfiltration (200  $\mu\text{m}$  Netzgaze) jeweils 1 bis 6 L Meerwasser bei max. -150 mbar auf Glasfaserfilter (Whatman GF/C, M 21/2; Whatman GF/F, ANT-X/6 und ARK-X/1; je 47 mm  $\varnothing$ ) filtriert. Die Filter für die DMSP-Analyse wurden bei -30 °C eingefroren (M 21/2 und ANT-X/6) bzw. ungefroren direkt in gasdichten Gefäßen mit NaOH (vgl. Kap. 2.2) inkubiert und bis zur Analyse mindestens 12 Stunden bei 4 °C im Dunkeln gelagert (ARK-X/1). Die Filter für die Chlorophyll-Bestimmung wurden direkt bei -20 °C eingefroren und bis zur weiteren Aufbereitung bei dieser Temperatur aufbewahrt.

Auf ausgewählten Stationen der Arktis-, auf Station 964 der Antarktis-Reise und im Oberflächenwasser des Nordost-Atlantiks wurde das Plankton fraktioniert filtriert. Die Größenfraktionierung erfolgte mittels Netzgaze (20  $\mu\text{m}$ ) und Nuclepore-Membranfiltern (5 und 2  $\mu\text{m}$ , 47 mm  $\varnothing$ ) in die Größenklassen Mikro- (> 20  $\mu\text{m}$ ), Nano- (5 bis 20  $\mu\text{m}$  und 2 bis 5  $\mu\text{m}$ ) und Picoplankton (< 2  $\mu\text{m}$ ). Für jede Fraktion wurde eine neue Unterprobe über die entsprechenden Filter bzw. Gaze fraktioniert und das Filtrat anschließend auf Glasfaserfilter (GF/F) filtriert. Von jeder Probe bzw. Fraktion wurden zwei DMSP- und ein Chlorophyll-Filter analysiert.

Für die Laborexperimente wurden, je nach Zelldichte, 2 bis 5 mL Algenkultur direkt auf Glasfaserfilter (Whatman GF/C, 47 mm  $\varnothing$ ) bei -100 mbar filtriert. Die Filter für die DMSP-Bestimmung wurden in Flüssigstickstoff schockgefroren und bis zur Analyse bei -80 °C gelagert, während die Chlorophyllproben direkt bei -80 °C eingefroren und gelagert wurden.

#### 2.2 $\beta$ -DIMETHYLSULFONIUMPROPIONAT (DMSP)-BESTIMMUNG

Die Bestimmung des partikulären (zellulären) DMSP-Gehaltes der Organismen erfolgte nach WHITE (1982), modifiziert. Bei diesem Verfahren wird das DMSP indirekt über die Freisetzung des flüchtigen Dimethylsulfid (DMS) gaschromatographisch quantifiziert. Unter alkalischen Bedingungen wird DMSP im Verhältnis 1 : 1 in DMS und Acrylsäure gespalten (CHALLENGER 1959):



Nach Zugabe von Natronlauge (25 %, w/v) wurden die frischen bzw. tiefgefrorenen Filter in gasdichten Gefäßen (Latek, Eppelheim) aufgetaut und mindestens 12 Stunden bei 4 °C im Dunkeln inkubiert. Da das freigesetzte DMS nur zögernd und erst nach völliger Zerstörung des Filters aus der sehr viskosen, flüssigen in die Gasphase tritt, wurden die Gefäße mehrfach intensiv geschüttelt. Mit einer gasdichten Spritze (Unimetrics, Shorewood, IL, USA) wurden, je nach DMS-Konzentration, Volumina von 100 bis 500 µL aus dem Gasraum entnommen und gaschromatographisch analysiert. Jede Analyse wurde mehrfach wiederholt, der maximal meßbare DMS-Gehalt ermittelt und gegen DMSP-Standard (Research Plus, Bayonne, NJ, USA) für unterschiedliche Meßbereiche kalibriert, indem verschiedene Volumina aus der Gasphase des entsprechend behandelten Standards injiziert wurden. Die Standards waren über einen Zeitraum von 1 bis 8 Stunden stabil.

Während der Expeditionen erfolgten die DMSP-Analysen an einem Shimadzu 8A- (Shimadzu, Kyoto, Japan), die der Laborexperimente mit einem Shimadzu 9A-Gaschromatographen (GC). Das freigesetzte DMS wurde isotherm bei 190 °C über eine Chromosorb 101 (80/100 Mesh) gepackte Teflonsäule (3 m  $\lambda$  1/8") getrennt und mit einem Flammenphotometerdetektor (FPD) bei einer Wellenlänge von 394 nm quantifiziert, dessen Nachweisgrenze für DMS bei 10 pmol liegt. Injektor- und Detektortemperatur betragen jeweils 240 °C. Als Trägergas diente Stickstoff (Reinheitsgrad 4.0) mit einer Gasflußrate von 60 mL min<sup>-1</sup> bzw. einem Druck von 4,0 kg cm<sup>-2</sup>. Das Brenngasgemisch bestand aus Wasserstoff (Reinheitsgrad 5.0) und Preßluft mit einem Druck von jeweils 0,75 kg cm<sup>-2</sup>. Unter diesen Bedingungen hat der DMS-Peak eine Retentionszeit von 0,9 Minuten. Die Detektorsignale wurden mit einem Integrator (Shimadzu CR-3A bzw. CR-6A) über die Peakhöhe ausgewertet.

Im Freiland erfaßt die Filtration von Meerwasser Partikel, die dem Phytoplankton, dem herbivoren Zooplankton und/oder dem Detritus angehören (Kap. 2.7.2). Daher wird das DMSP, das mit diesen Partikeln assoziiert ist, als partikuläres DMSP bezeichnet. Für die Laborexperimente wurde die partikuläre DMSP-Konzentration auf die Zellzahl (Kap. 2.3.3) normiert und so der zelluläre DMSP-Gehalt der Organismen ermittelt, der in der Literatur oftmals in [pg Zelle<sup>-1</sup>] angegeben wird. Anhand des Molekulargewichtes von 170,6 für DMSP-Cl (Research Plus) wurde in [fmol Zelle<sup>-1</sup>] umgerechnet.

### 2.3 BEZUGSGRÖßEN

#### 2.3.1 Chlorophyll a

Für die Chlorophyll a- Bestimmung wurden die Filter nach STRICKLAND und PARSONS (1968) in einer gekühlten Zelmühle in 5 bis 9 mL Aceton (90 %, v/v) homogenisiert, zentrifugiert (4 °C) und der Überstand fluorometrisch bestimmt (Chlorophyll-Fluorometer biosens, Hannover), indem über Blaulichtanregung (435 nm) die resultierende rote Fluoreszenz (685 nm) quantifiziert und gegen Chlorophyll-Standard (Sigma Chemicals, Chlorophyll a aus Spinat) kalibriert wurde. Die Konzentration des Standards wurde spektralphotometrisch analysiert und nach JEFFREY und HUMPHREY (1975) berechnet. Im Nordost-Atlantik (M 21/2) wurde ein TURNER DESIGNS FLUOROMETER (Model 10) eingesetzt und entsprechend kalibriert.

#### 2.3.2 Zellzahl und Artenzusammensetzung

Für die Bestimmung der Zellzahl und Artenzusammensetzung des Phytoplanktons (Freiland) wurden 220 mL vorfiltriertes Meerwasser (200 µm Netzgaze) mit einer Formaldehydlösung konserviert (Endkonzentration 0,34 %; THRONSEN 1978). Die Zellen wurden nach UTERMÖHL (1958) in Sedimentationskammern (100 mL) konzentriert und mit einem Umkehrmikroskop (Zeiss IM 35) ausgezählt. Es wurden mindestens 100 Individuen der dominanten Klassen bzw. Gattungen gezählt.

#### 2.3.3 Zytometrische Zellzahlbestimmung

Die Zellzahlen der Laborversuche wurden mit einem FACSort Durchflußzytometer (Becton-Dickinson, San José, CA, USA) analysiert. Dazu wurden 1 bis 5 mL Algensuspension mit Glutardialdehyd (Endkonzentration 0,3 %) fixiert. Anschließend wurden die fixierten Proben bis zur Analyse bei 4 °C gelagert (*Emiliania huxleyi*) bzw. in Flüssigstickstoff schockgefroren und bei -20 °C aufbewahrt (*Nitzschia lecoincei*). Da die Diatomee *N. lecoincei* z.T. zu mehreren Zellen aneinander heftete, wurden die Proben dieser Spezies vor der Messung standardmäßig jeweils 2 Minuten im Ultraschallbad (Branson 1200) behandelt. Daraufhin lagen die Zellen einzeln, aber weiterhin intakt vor (mikroskopische Kontrolle). Darüber hinaus wurde die relative Zellgröße der Organismen zytometrisch anhand des "forward light scatter"

erfaßt, das mögliche Änderungen im Kulturverlauf sowie temperatur- bzw. lichtbedingte Unterschiede dokumentiert.

Das Durchflußzytometer ist ein elektronisches Partikelzählgerät, das zu jedem detektierten Partikel (Zelle) zusätzlich dessen Lichtstreuung als Maß für seine Größe sowie die von ihm emittierte Fluoreszenz registriert. Die Probe ist während der Analyse von einem sog. Hüllstrom filtrierten Meerwassers umgeben. Da das Meerwasser unter höherem Druck fließt als die Probe selbst, entsteht eine hydrodynamische Fokussierung des Probenstrahls, d.h. eine starke laterale Einengung, so daß die im Probenstrahl enthaltenen Partikel (Zellen) einzeln nacheinander die Meßstelle passieren. Dort werden sie mit einem Argon-Laser (15 mW) mit blauem Licht (488 nm) bestrahlt. Jeder Partikel (Zelle) führt zu einer Streuung des Laserlichtes. Im Winkel von 30° ("forward light scatter", FSC) und 90° ("side scatter") zum Laserstrahl wird das Streulicht durch Photodetektoren gemessen und dient als Maß für die relative Größe des Partikels. In Algenzellen regt das blaue Laserlicht zudem die Fluoreszenz der Pigmente Chlorophyll und Phycoerythrin an. Das Fluoreszenzlicht wird durch dichroide Spiegel in unterschiedliche Spektralbereiche getrennt, um die rote Fluoreszenz des Chlorophylls (> 650 nm) und die gelbe Fluoreszenz des Phycoerythrins (charakteristisch für Cyanophyceae und Cryptophyceae; 575 ±25 nm) separat zu quantifizieren. Diese Fluoreszenz entspricht dem (relativen) zellulären Pigmentgehalt der Zellen (FURUYA und LI 1992).

Zu jedem gemessenen Partikel (Zelle) wurde das Ausmaß der Lichtstreuung sowie dessen Fluoreszenz in den verschiedenen Spektralbereichen gemessen und gespeichert. Die Auswertung erfolgte mit PC-LYSYS (Becton-Dickinson) in 2-Parameter-Histogrammen (Chlorophyll-Fluoreszenz vs. Lichtstreuung/Größe bzw. Chlorophyll- vs. Phycoerythrin-Fluoreszenz), in denen die gemessenen Partikel graphisch dargestellt wurden. Partikel (Zellen) mit ähnlichen Eigenschaften (vergleichbarer Größe bzw. Pigmentgehalt) bilden in den Histogrammen Punktwolken, die die Unterscheidung verschiedener Populationen bzw. Arten ermöglichen. In diesen Histogrammen wurden die einzelnen Populationen durch Fenster abgegrenzt und mit dem Programm die Anzahl und die mittlere zelluläre Lichtstreuung der Zellen (Größe) ermittelt.

## MATERIAL UND METHODEN

---

### 2.4 LABORUNTERSUCHUNGEN

#### 2.4.1 Biologie und Verbreitung von *Emiliana huxleyi*

*Emiliana huxleyi* wurde erstmals von LOHMANN (1902) als *Pontosphaera huxleyi* beschrieben und von HAY und MOHLER (HAY et al. 1967) der Gattung *Emiliana* zugeordnet (Synonyme: *Coccolithus huxleyi* (LOHMANN) KAMPTNER 1943, *Gephyrocapsa huxleyi* (LOHMANN) n. comb. REINHARDT 1972). *E. huxleyi* gehört zur Abteilung der Haptophyta (= Prymnesiophyta) und der Klasse der Haptophyceae (= Prymnesiophyceae). Sie ist die häufigste und verbreitetste Art aller planktischen Coccolithophoriden (VAN DEN HOEK et al. 1993), die mit mehr als 70 Spezies im Atlantik vertreten sind (McINTYRE und BÉ 1967).

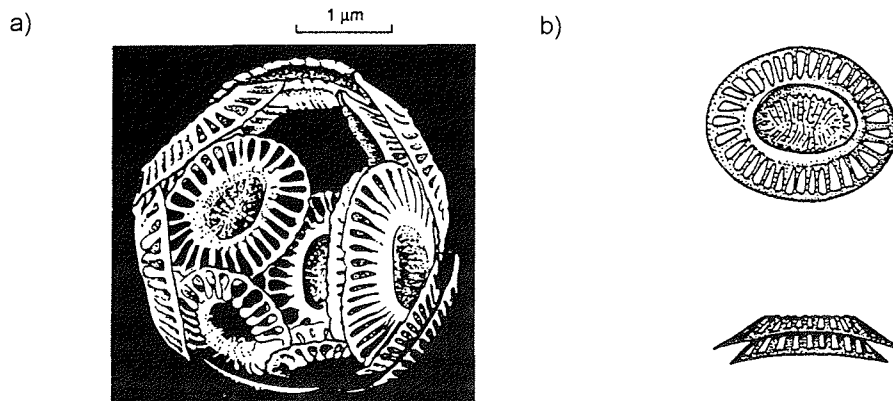


Abb. 2: *Emiliana huxleyi* a) "C-type cell" (nach KLAVENESS 1976, aus VAN DEN HOEK et al. 1993) und b) Heterococcolith (nach REINHARDT 1972 und HOLLIGAN et al. 1983, aus JAHNKE 1992).

In natürlichen Phytoplanktongemeinschaften kommt *E.(C.) huxleyi* meist als "C-type cell" vor (Abb. 2a). Diese kokkalen, unbegeißelten Zellen haben einen Durchmesser von 5 bis 8 µm und können maximal eine Zellgröße von 10 µm Durchmesser erreichen (JAHNKE 1992). Damit gehört *E. huxleyi* zum Nanoplankton (2 bis 20 µm; cf. SIEBURTH et al. 1978). Ihre Zellgröße ist abhängig von Belichtungsdauer und Lichtintensität, d.h. größere Zellen werden bei längeren Lichtphasen und höheren Lichtintensitäten bzw. kleinere Zellen bei kürzeren Lichtperioden und geringeren Lichtintensitäten gebildet (PAASCHE 1967). Ihre Zelloberfläche ist ein- oder mehrschichtig mit elliptischen Heterococcolithen mit einer Länge von 2 bis 3 µm bedeckt, die jeweils aus einer inneren und einer äußeren Platte bestehen, die durch einen kurzen Zylinder miteinander verbunden sind (Abb. 2b). Die Platten bestehen aus radial angeordneten I-förmigen Elementen (VAN DEN HOEK et al. 1993), die aus



Calciumkarbonat bestehen (PAASCHE 1968). Die unbeweglichen "C-type cells" vermehren sich vegetativ durch binäre Zellteilung (BALCH et al. 1993). Nach KLAVENESS und PAASCHE (1971) werden morphologisch auch "N-" und "S-type cells" unterschieden, die in Kulturen spontan aus C-Zellen entstehen können. N-Zellen sind durch das Fehlen von Coccolithen charakterisiert und ebenfalls unbeweglich, während S-Zellen ein Flagellenpaar tragen (JAHNKE 1992). N-Zellen werden vermutlich aus seneszenten C-Zellen gebildet (KLAVENESS 1972), die sich wiederum binär teilen, scheinen aber die Fähigkeit verloren zu haben, neue, Coccolithen-tragende Zellen zu bilden (C-type; BALCH et al. 1993). Bei allen drei Zelltypen handelt es sich wahrscheinlich um Entwicklungsstadien innerhalb des Lebenszyklus von *E. huxleyi* (JAHNKE 1992), über den bisher allerdings noch wenig bekannt ist (BALCH et al. 1993).

Die marine Coccolithophoride *E.(C.) huxleyi* ist weltweit innerhalb der photischen Zone von der Arktischen bis zur Antarktischen Konvergenz verbreitet (MCINTYRE und BÉ 1967) und toleriert breite Salinitäts- (in Kulturen von 6 bis 45 PSU) und Temperaturbereiche, die bei natürlichen Populationen zwischen 0 °C und  $\geq 20$  °C variieren können (BRAARUD et al. 1953, PAASCHE 1968, REINHARDT 1972). *E. huxleyi* ist nicht nur in Ozeanen und der Sargasso See kosmopolitisch, sondern kommt auch in der Nordsee, im Mittelmeer sowie in Fjorden und küstennahem Brackwasser vor (JAHNKE 1992). In küstennahen und ozeanischen Gebieten treten im Frühling und Sommer häufig Coccolithophoridenblüten auf (45° bis 65° N; ACKLESON et al. 1988), in den subpolaren Regionen beider Hemisphären jeweils im Sommer bis Frühherbst und in äquatorialen bzw. subtropischen Gebieten im Winter bis Frühling (BROWN und YODER 1994). Diese Blüten können mittels Satellitenaufnahmen dokumentiert werden, da die Algen die optischen Eigenschaften des Oberflächenwassers verändern, indem auftreffendes, sichtbares Licht in erster Linie von abgelösten Kalkschuppen (Coccolithen) reflektiert wird (HOLLIGAN et al. 1983, BALCH et al. 1991). Abgelöste Coccolithen deuten auf ein Zusammenbrechen der Coccolithophoridenblüte hin (BALCH et al. 1991).

Innerhalb des Phytoplanktons gehören die Coccolithophoriden zu den wichtigsten DMS-Produzenten (ANDREAE 1986; KELLER 1991, KELLER et al. 1989a). Im Vergleich zu Dinoflagellaten ist der Zellgehalt der Coccolithophoriden zwar geringer, enthalten jedoch bezüglich ihres Zellvolumens vergleichbare Mengen an DMSP (KELLER et al. 1989a). Im Golf von Maine treten beispielsweise regelmäßig Algenblüten auf, die von *E. huxleyi* dominiert werden (ca. 50% der Gesamtzellzahl,  $> 5 \times 10^6$  Zellen L<sup>-1</sup>; BALCH et al. 1991; MATRAI und KELLER 1993) und dort erheblich zur partikulären DMSP-Konzentration in der Wassersäule beitragen (270 nM DMSP; MATRAI und KELLER 1993). Darüber hinaus gilt *E. huxleyi* als wichtigster Produzent biogenen Calciumkarbonats (WESTBROEK et al. 1985) und spielt damit eine wichtige

Rolle im globalen CO<sub>2</sub>-Haushalt. Einzelne Coccolithen und abgestorbene Coccolithophoriden sinken auf den Meeresboden und bilden dort Coccolithenschlämme (HONJO 1976). Insgesamt ist *E. huxleyi* aufgrund ihrer Abundanz, ihrer weltweiten Verbreitung, ihrer Fähigkeit zur Coccolithenbildung und Sedimentformation (HONJO 1976) sowie der Emission von DMS (CHARLSON et al. 1987) eine bedeutende Art in marinen Ökosystemen.

### 2.4.2 Kultivierung von *Emiliana huxleyi*

*Emiliana huxleyi* (Universität Groningen, Niederlande) wurde in Nordseewasser (32 PSU) nach Zusatz von ein Zehntel *f/2-Beta*-Nährlösungen (= *f/20*, ohne Silikat) nach GUILLARD (1975; aus BIDWELL und SPOTTE 1985) kultiviert. Das Medium wurde mit 3 mM HEPES gepuffert, mit 1 N Natronlauge auf pH 7,8 eingestellt und sterilfiltriert (Sartorius, 0,2 µm). Stammkulturen (100 mL) wurden in sterilen Erlenmeyerkolben (Duran, 250 mL) bei 10 °C bzw. 20 °C und 60 µmol Photonen m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (LI-COR LI-189, 2 π-Quantensensor Li-1000, USA) in einem Licht-Dunkel-Wechsel (LDW) von 18:6 Stunden gehalten. Die Belichtung erfolgte durch Leuchtstoffröhren (Osram L18W/11 Daylight) oberhalb der Kulturgefäße. Die statischen (Batch-) Kulturen wurden regelmäßig mit frischem Medium auf etwa 2 x 10<sup>5</sup> Zellen mL<sup>-1</sup> verdünnt.

### 2.4.3 Biologie und Verbreitung von *Nitzschia lecointei*

*Nitzschia lecointei* wurde von VAN HEURCK (1909) beschrieben und gehört zur Klasse der Bacillariophyceae (= Diatomeen; Ordnung Pennales) und der Familie der Bacillariaceae (Abb. 3). Sie ist zwischen 21 und 112 µm lang (Apikalachse) und 2,5 bis 5 µm breit (Transapikalachse; HASLE und MEDLIN 1990). GLEITZ und THOMAS (1993) beschreiben auch größere Zellen mit einer Länge von 25 bis 160 µm und 3 bis 20 µm Breite. Daher wird *N. lecointei* dem Mikrophytoplankton zugeordnet (20 bis 200 µm; cf. SIEBURTH et al. 1978).

*N. lecointei* ist sowohl in der Arktis (HSIAO 1983) als auch in der Antarktis verbreitet. Im Südpolarmeer kommt *N. lecointei* in der Wassersäule von Küsten- bzw. Eisrandregionen (KREBS 1983, HEYWOOD und WHITAKER 1984, GARRISON et al. 1987, KANG und FRYXELL 1991, 1992, 1993, GLEITZ und THOMAS 1993) und im Meereis vor (KREBS 1983, GARRISON et al. 1986, 1987, WATANABE et al. 1990, GARRISON und CLOSE 1993, GLEITZ und THOMAS 1993). Größere Zellen dieser Art werden nur in

jungem Eis angetroffen (Weddell Meer; GLEITZ und THOMAS 1993). Innerhalb der Diatomeengesellschaften wird *N. lecointei* an der Eisunterseite abundant, im Frühjahr ist die Art auch im Bereich der Eissäule vermehrt anzutreffen (Syowa Station, östliche Antarktis; WATANABE et al. 1990). Im offenen Wasser und innerhalb der Bodengesellschaft ist *N. lecointei* relativ stabilen Temperaturen und saisonal variierenden Lichtverhältnissen, innerhalb der Eissäule dagegen zumeist geringen Lichtintensitäten, niedrigen Temperaturen und den extremen Salinitäten der Solekanälchen ausgesetzt, die bei der Meereisbildung entstehen.

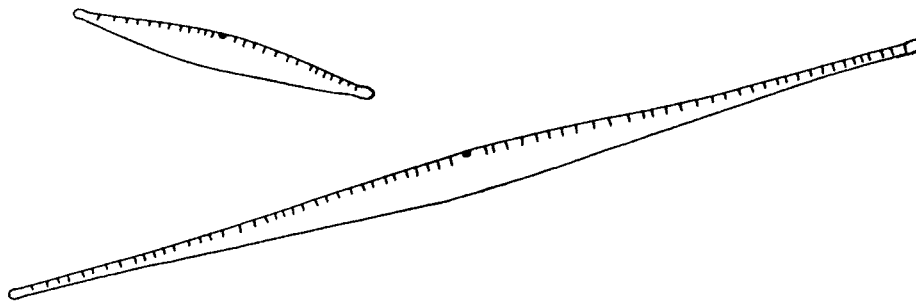


Abb. 3: *Nitzschia lecointei* (1600-fache Vergrößerung; aus HASLE und MEDLIN 1990)

Die Bacillariophyceae gehören zu den weniger bedeutenden DMS-Produzenten. Eine Ausnahme bildet *Melosira nummuloides*, die, bezüglich des Zellvolumens, um den Faktor 1,6 mehr DMSP als *E. huxleyi* (KELLER et al. 1989a) und die 19-fache Konzentration von *N. lecointei* enthält (Kap. 7.3.5). In großer Anzahl (z.B. Blüte) können auch einige Diatomeenarten an Bedeutung gewinnen und sollten daher als potentielle DMS-Quellen berücksichtigt werden (KELLER et al. 1989a).

#### 2.4.4 Kultivierung von *Nitzschia lecointei*

*N. lecointei* stammt aus Eisbohrkernen der Antarktis (POLARSTERN-Expedition ANT-VII/4, EPOS leg 3, Weddell Meer, 1989) und wurde von SUSANNE SASSE (Universität Bremen) im Rahmen einer Diplomarbeit isoliert. *N. lecointei* wurde ebenfalls in Nordseewasser (32 PSU) mit Zusatz von *f/2-Beta*-Nährlösungen kultiviert (vgl. Kap. 2.4.4). Das Medium wurde mit 3 mM HEPES sowie 2,36 mM Natriumhydrogencarbonat gepuffert (pH 7,8) und anschließend steriltfiltriert. Stammkulturen wurden bei 0 °C (Kulturraum) und 20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bei einem LDW 18:6 in

sterilen Kulturröhrchen (Glas, max. 400 mL) gehalten. Zur Vermeidung von Sedimentation und Aggregatbildung wurden die statischen Kulturen kontinuierlich mit gefilterter Preßluft mit einer die Zellen nicht schädigenden Rate begast. Die Belichtung erfolgte seitlich mit o.g. Leuchtstoffröhren. Die Algen wurden regelmäßig in frisches Medium überführt, indem sie bei 0 °C und 1600 g zentrifugiert, einmal in Nährmedium gewaschen, resuspendiert und die Kulturen mit einer Anfangszellkonzentration von ca.  $5 \times 10^4$  Zellen mL<sup>-1</sup> aus logarithmischer Wachstumsphase inokuliert wurden.

### 2.4.5 Temperatur-Experimente

#### 2.4.5.1 Temperatur-Organ

Gemeinsam mit der mechanischen Werkstatt des Fachbereichs Biologie/Chemie der Universität Bremen wurde ein Laborsystem für Mikroalgen entwickelt, das die Einstellung von maximal 5 verschiedenen Temperaturen parallel ermöglicht. In Abbildung 4 ist die sog. Temperatur-Organ schematisch dargestellt.

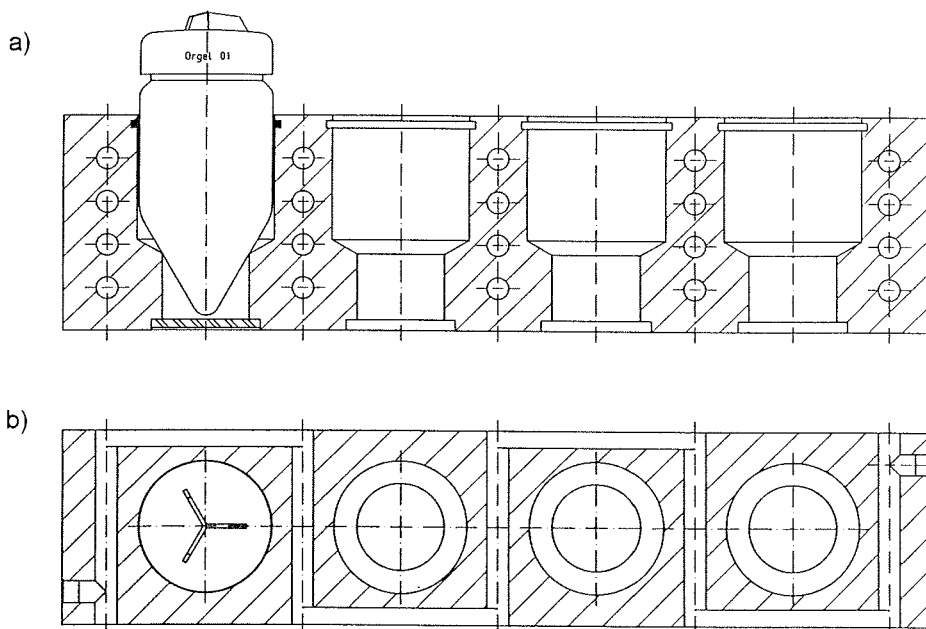


Abb. 4: Schematische Darstellung der Temperatur-Organ 01. a) Längsschnitt durch einen äußeren, temperierbaren Aluminium-Block mit 4 Bohrungen für konische Kulturgefäße (Polycarbonat). Seitlich der Bohrungen befindet sich das Kanalsystem für die Thermostat-Flüssigkeit (30 % Ethanol). b) Aufsicht auf den Alu-Block.

Die Orgel bestand aus 5 einzelnen Aluminium-Blöcken mit je 4 Bohrungen für konische Polycarbonatgefäße (Nalgene # 3144, 175 mL), d.h. für jede Temperatur konnten 4 Ansätze parallel kultiviert werden. Die beiden äußeren Blöcke wurden mit Hilfe von externen Thermostaten temperiert (HAAKE D8-GH, Thermostat-Flüssigkeit 30 % Ethanol, v/v) und auf unterschiedliche Temperaturen eingestellt. Nach einigen Tagen stellte sich bei den mittleren drei Blöcken ein Temperaturgradient ein, der durch das Einfügen von Platten verschiedener Materialien und Stärken (PVC, Karton, Papier) zwischen die einzelnen Blöcke gezielt verändert wurde. Alle Alu-Blöcke waren rundherum mit Styropor gegen die Umgebungstemperatur isoliert (10 °C-Kulturraum) und standen auf einer Lichtbank mit vier Leuchtstoffröhren (Osram L 36 W / 12-1 Daylight). Diese Lichtquellen waren quer zu den Alu-Blöcken angeordnet und lagen jeweils genau unter den Bohrungen für die Kulturgefäße. Die Photonenflussrate wurde z.T. durch das Einlegen von Lichtfolien ("Neutral Density", Strand Lighting, Wolfenbüttel) zwischen Lichtbank und Alu-Blöcken verändert. Nach Erreichen eines nahezu konstanten Temperaturgradienten wurden die Stammkulturen in die Temperatur-Orgel überführt (Abb. 5 & 6). Hier unterlagen die Temperaturansätze ebenfalls einem LDW 18:6 (vgl. Kap. 2.4.2 und 2.4.4).

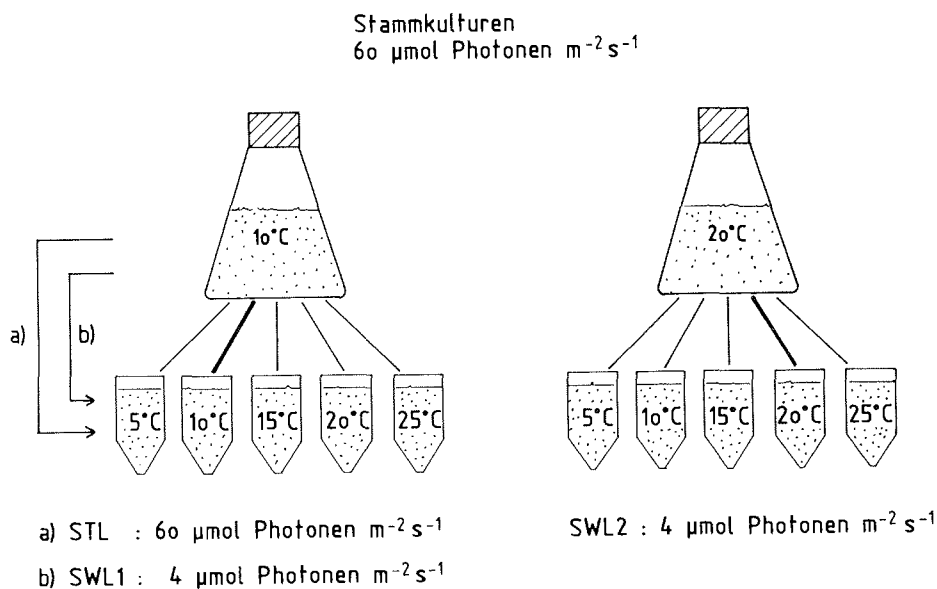


Abb. 5: Die Versuchsansätze von *E. huxleyi* in der Temperatur-Orgel. STL = Starklicht, SWL = Schwachlicht (60 bzw. 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Alle Stammkulturen wurden zuvor bei 60  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  kultiviert. STL und SWL 1 zuvor an 10 °C akklimatisiert, SWL 2 zuvor für 2 Wochen an 20 °C akklimatisiert.

## MATERIAL UND METHODEN

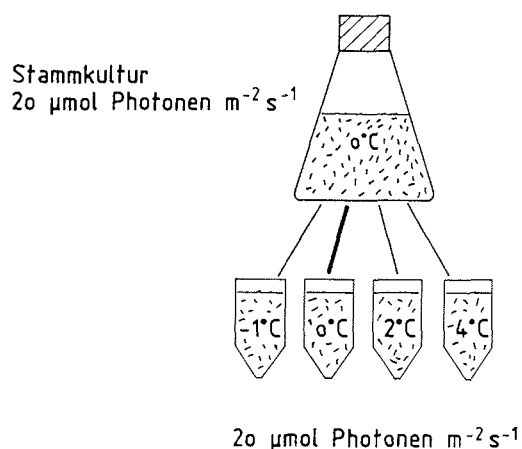


Abb. 6: Die Versuchsansätze von *N. lecointei* in der Temperatur-Orgel. Stammkulturen zuvor an 0 °C akklimatisiert, Lichtintensität mit der in der Orgel identisch (20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Die Stammkulturen von *E. huxleyi* wurden bei einer Lichtintensität von 60  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  kultiviert und anschließend in der Temperatur-Orgel bei 60 bzw. 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  untersucht. Im folgenden werden diese Lichtregime als "Stark"- (STL) und "Schwachlicht" (SWL) bezeichnet (Kap. 7.3.2.2). Im Schwachlicht wurde die Lichtintensität mittels Lichtfolie reduziert (Strand 211).

Für die Stark- (STL) und Schwachlichtexperimente (SWL 1) wurden die Stammkulturen zuvor an 10 °C, für Schwachlicht 2 zuvor für 2 Wochen an 20 °C akklimatisiert. *E. huxleyi* wurde anschließend in einem Temperaturbereich von 5 °C bis 25 °C untersucht. Die Starklicht-Ansätze wurden über einen Zeitraum von 10 bzw. 13 Tagen täglich, die Schwachlicht-Ansätze alle 2 Tage beprobt (SWL 1 & 2, Dauer jeweils 14 Tage). Parallel zur Probenahme wurde der Temperaturgradient kontrolliert, die Temperaturschwankungen während der Untersuchungen sind in Tab. 1 zusammengefaßt (STL, SWL 1 & 2).

Tab. 1: Temperaturschwankungen in der Temperatur-Orgel von *E. huxleyi* (STL, SWL 1 & 2) und *N. lecointei* mit jeweils 4 Parallelansätzen über einen Zeitraum von 9 bis 14 Tagen. Angegeben sind die Schwankungsbereiche der erzielten Temperaturen (0 °C\* Erklärung siehe Text).

<i>Emiliana huxleyi</i>	Soll-Temperatur	5 °C	10 °C	15 °C	20 °C	25 °C
	erzielte Temperatur	4,7-5,7 °C	9,7-11,5 °C	14,0-16,0 °C	19,3-20,9 °C	24,7-25,3 °C
<i>Nitzschia lecointei</i>	Soll-Temperatur	-1 °C	0 °C	2 °C	4 °C	
	erzielte Temperatur	-0,7- -1,0 °C	0 °C*	1,3-2,4 °C	4,0-4,2 °C	

Die Stammkulturen von *N. lecointei* waren an 0 °C akklimatisiert und wurden anschließend im Bereich von -1 °C bis 4 °C untersucht. Der Temperaturgradient wurde täglich kontrolliert und die Temperaturschwankungen dokumentiert (Tab. 1). Die 0 °C-Ansätze wurden weiterhin im 0 °C-Kulturraum bei 20 µmol Photonen m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> kultiviert und beprobt (Tab. 1, 0 °C\*). In der Temperatur-Orgel wurde diese Lichtintensität mit zwei übereinanderliegenden Lichtfolien erzielt (Strand 209). Den Stammkulturen entsprechend wurden alle Temperaturansätze mit gefilterter Preßluft belüftet. Die Temperaturschwankungen der 2 °C-Ansätze sind auf das Vereisen einzelner Alu-Blöcke zurückzuführen, da im 10 °C-Kulturraum eine hohe Luftfeuchtigkeit herrschte.

Aufgrund der geringen Zelldichten wurde nach Inokulieren nur die Zellzahl der 0 °C-Ansätze bestimmt (Tag 0). Nach einer lag-Phase von 2 Tagen erfolgte die Probenahme aller Temperaturansätze über einen Zeitraum von 9 Tagen täglich.

#### 2.4.5.2 Wachstum

Zur Abschätzung der spezifischen Wachstumsleistung einer Population wurden Wachstumsraten sowohl für die Zellvermehrung als auch für die Zunahme der Chlorophyll *a*-Konzentration bestimmt. Die spezifische Wachstumsrate ( $\mu$ ) beschreibt die Veränderung der Individuendichte pro Individuendichte (SOMMER 1994). Dazu wurde jeweils das exponentielle Wachstum eines Ansatzes zugrunde gelegt und nach PALMISANO und SULLIVAN (1985) berechnet:

Gleichung 1:

$$\mu = \frac{\ln N - \ln N_0}{t - t_0} ; [d^{-1}]$$

[N und N<sub>0</sub>: Zellzahl bzw. Chlorophyll *a*-Konzentration zum Zeitpunkt t und t<sub>0</sub> (Ende bzw. Beginn der exponentiellen Wachstumsphase)]

Aus den Wachstumsraten wurde die Verdopplungszeit (*t<sub>d</sub>*) ermittelt, die den Zeitraum angibt, in dem sich die Zellzahl bzw. der Chlorophyll *a*-Konzentration einer Population verdoppelt hat:

Gleichung 2:

$$t_d = \frac{\ln 2}{\mu} ; [d]$$

(SCHLEGEL 1981)

## MATERIAL UND METHODEN

---

Unter der Voraussetzung, daß die Zunahme der Zellzahl der Zunahme der Zellmasse entspricht, ist [  $\mu = \ln 2 * v$  ] (SCHLEGEL 1981). Daraus folgt für die Teilungsrate  $v$ , die die Anzahl der Teilungen pro Tag angibt:

Gleichung 3:

$$v = \frac{\mu}{\ln 2} ; [d^{-1}]$$

### 2.5 UMRECHNUNG VERSCHIEDENER LICHT-MEßGRÖßEN

Im Rahmen dieser Arbeit wird die "Lichtintensität" als Photonenfluenzrate [ $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ] angegeben. Für einen Vergleich mit den in der älteren Literatur verwendeten Beleuchtungs- bzw. Bestrahlungsstärken wurde überschlagsmäßig nach folgenden Beziehungen umgerechnet:

1 Watt (W) $\text{m}^{-2}$	$\approx 4,2 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (unter Wasser bzw. <i>in situ</i> ) (1)
1 W $\text{m}^{-2}$	$\approx 5 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (über Wasser) (1)
0,1 Kalorie (cal) $\text{cm}^{-2} \text{min}^{-1}$	$\approx 69,7 \text{ W m}^{-2}$ (2)
	$\approx 293 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ( <i>in situ</i> ) (1)
$3,1 * 10^{-4}$ Langley (ly) $\text{min}^{-1}$	$\approx 1 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (3)
250 Lux	$\approx 1 \text{ W m}^{-2}$ (über Wasser) (1)
1 foot candle (fc)	$\approx 10,764 \text{ Lux}$ (2)
	$\approx 0,215 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (über Wasser) (1)
1 mol Photonen	$\approx 6,02 * 10^{23}$ Photonen (4) ( <i>Avogadrosche-Konstante</i> )

1) nach MOREL und SMITH (1974; aus LÜNING 1985)

2) nach LAWLOR (1990)

3) YODER (1979)

4) LÜNING (1985)

### 2.6 SALINITÄT

In der Ozeanographie ist die Salinität des Meerwassers per Definition dimensionslos (FAHRBACH 1995). Somit wird in der vorliegenden Arbeit lediglich die Salinität der Kulturmedien (Labor) in "Practical Salinity Units" (PSU) angegeben.



## 2.7 METHODISCHE PROBLEME

### 2.7.1 DMSP-Analyse

Die DMSP-Bestimmung erfolgte, je nach Konzentration, in unterschiedlichen Meßbereichen. Zugleich wurde mit DMSP-Standards kalibriert, um technische Schwankungen verschiedener Meßtage zu kompensieren. Parallelproben wurden am selben Tag quantifiziert und die Standardabweichungen lagen im allgemeinen unter 7 %. Diese Schwankungen sind vermutlich auf eine heterogene Verteilung der Organismen während der Beprobung und/oder auf die Probenahme selbst (Pipettieren bzw. Abmessen größerer Volumina) zurückzuführen. Darüber hinaus können sowohl Filtration (Kap. 2.7.2) als auch Konservierung den ursprünglichen, absoluten DMSP-Gehalt des Phytoplanktons beeinflussen (Kap. 2.7.3).

### 2.7.2 Filtration

In der Planktologie dient die Filtration von Meerwasser zur Anreicherung von Plankton. Verschiedene Größenklassen können durch Filter mit definierten Porenweiten gezielt herausgefiltert werden. Das Filtrieren sollte jedoch möglichst schonend erfolgen, um die zu untersuchenden Organismen nicht zu schädigen. Mit Phytoplankton angereicherte Filter werden direkt für verschiedene Untersuchungen eingesetzt, wie z.B. zur Bestimmung der Primärproduktion, von Inhaltsstoffen oder Pigmentgehalten.

#### 2.7.2.1 Partikuläre DMSP-Bestimmung

Im Freiland wurden Partikel mit einer Größe von  $\leq 200 \mu\text{m}$  (Vorfiltration mit  $200 \mu\text{m}$  Netzgaze) auf Glasfaserfilter filtriert (Whatman GF/C bzw. GF/F). Diese Partikel gehören dem Phytoplankton, dem herbivoren Zooplankton und/oder dem Detritus an (TURNER et al. 1988). Das DMSP dieser Partikel wird als partikuläres DMSP (DMSP<sub>p</sub>) bezeichnet und stammt hauptsächlich aus Phytoplanktonzellen, da viele marine autotrophe Organismen DMSP synthetisieren (KELLER et al. 1989a), doch auch der heterotrophe Dinoflagellat *Cryptothecodinium (Gyrodinium) cohnii* enthält DMSP (ISHIDA und KADOTA 1968). Bedeutende Protisten wie Ciliaten wurden bisher nicht im Hinblick auf eine DMSP-Produktion untersucht (BELVISO et al. 1993).

So können Copepoden, Ciliaten und Detrituspartikel temporär DMSP aufweisen, wenn DMSP-haltige Algen ingestiert bzw. exkretiert werden (DACEY und WAKEHAM 1986, WAKEHAM und DACEY 1989, BELVISO et al. 1990). Im Freiland wurden größere Zooplankter bzw. Partikel ( $> 200 \mu\text{m}$ ) mittels Vorfiltration eliminiert, dennoch war das partikuläre DMSP, im Gegensatz zu den unialgalen Laborkulturen, vermutlich nicht ausschließlich autotropher Herkunft. Darüber hinaus kann DMSP nicht nur aus intakten Zellen oder Partikeln stammen, sondern auch mit Fragmenten assoziiert sein und so zu einer Überschätzung des "intrazellulären" DMSP-Gehaltes führen (STEFELS und VAN BOEKEL 1993). Zell-Fragmente treten jedoch in erster Linie in der Phase der Seneszenz auf, die von den hier untersuchten Laborkulturen nicht erreicht wurde, aber möglicherweise im Freiland auftrat. Somit kann im Labor eine derartige Überschätzung vernachlässigt werden, im Freiland dagegen nicht.

Der Vorteil der Filtration besteht darin, daß das Probevolumen, je nach Planktondichte bzw. DMSP<sub>p</sub>-Konzentration, variiert werden kann. Für die Laboransätze wurden aufgrund der größeren Zelldichte kleine Volumina (2 bis 5 mL Kultur), bei den erheblich geringeren Phytoplanktondichten im Freiland zumeist 1 bis 2 L Meerwasser filtriert, um die untere Nachweisgrenze bei der DMSP-Analyse zu überschreiten (vgl. Kap. 2.2). Der Filtrationsprozeß selbst sowie das Filtrieren größerer Volumina ist jedoch problematisch, da nicht alle Zellen bzw. Partikel die Filtration gleichermaßen unbeschadet überstehen. Werden DMSP-haltige Zellen geschädigt oder zerstört, kann das ursprünglich partikuläre DMSP in der gelösten Fraktion (DMSP<sub>d</sub>) auftreten, die definitionsgemäß Filter mit bestimmten Porenweiten passieren kann und so zu einer Unterbestimmung der partikulären bzw. zu einer Überschätzung der gelösten Fraktion führt. Darüber hinaus wird der gelösten Fraktion auch DMSP zugeordnet, das mit kleineren Partikeln assoziiert ist (TURNER et al. 1988).

Für die partikuläre DMSP-Bestimmung wurden die Filter in Natronlauge inkubiert und das DMSP indirekt über die DMS-Freisetzung quantifiziert (vgl. Kap. 2.2). Der Vorteil dieser "headspace"-Analyse liegt in der Variabilität des Filtrationsvolumens. In der marinen Schwefelanalytik wird außerdem die sog. "purge and trap"-Methode eingesetzt, um das gesamte und gelöste DMSP oder DMS zu quantifizieren. Für die DMSP-Bestimmung wird der Meerwasserprobe bzw. dem Filtrat direkt Natronlauge zugesetzt, das entstehende, flüchtige DMS in einer Gefrierfalle mit flüssigem Stickstoff angereichert und ebenfalls gaschromatographisch quantifiziert (BELVISO et al. 1993, TURNER et al. 1988, MALIN et al. 1993, MATRAI und KELLER 1993). Die "purge and trap"-Methode ist jedoch auf ein bestimmtes Meerwasservolumen beschränkt, was zu relativ großen Standardabweichungen führen kann ( $\pm 10$  bis 15 % DMSP; TURNER et al. 1988). Dieses Verfahren ermöglicht ausschließlich eine indirekte Bestimmung des partikulären DMSP, welches sich aus der Differenz des gesamten

DMSP im Meerwasser und der gelösten Fraktion ergibt (z.B. MATRAI und KELLER 1993). Für die Analyse des gelösten DMSP wird jedoch ebenfalls filtriert. Trotz schonender Filtration (z.B. durch die Schwerkraft, BELVISO et al. 1993) kann eine Überbestimmung im Filtrat nicht ausgeschlossen werden (s.o.) und damit den korrespondierenden partikulären DMSP-Gehalt indirekt reduzieren. Die Bestimmung des gesamten DMSP wird dagegen von der Filtration nicht beeinflusst (TURNER et al. 1988), da sie in unfiltriertem Meerwasser erfolgt. Aus diesem Grund wurde von BATES et al. (1994) das gesamte DMSP im Meerwasser bestimmt ( $DMSP_{total} = DMSP_p + DMSP_d$ ) und vollends auf eine Trennung der beiden Fraktionen verzichtet.

Gegenwärtig steht außer der Filtration keine andere Methode zur Verfügung, um partikuläres und gelöstes DMSP routinemäßig voneinander zu trennen (MALIN et al. 1993). Die  $DMSP_p$ -Konzentrationen der vorliegenden Arbeit sind aufgrund identischer Filtrationsbedingungen zumindest relativ vergleichbar, im Vergleich zur Literatur jedoch möglicherweise als unterschätzte Werte anzusehen, wobei auch die dort verwendete Filtration zu einer Unterschätzung geführt haben kann.

#### 2.7.2.2 Größenfraktionierung

Die fraktionierte Filtration natürlicher Planktonpopulationen mit Hilfe von Gazen oder Filtern ist problematisch (ELSER et al. 1986, JOCHEM 1990). Neben einer Schädigung der Zellen durch Filtration kann eine große Biomasse die Gaze oder den Filter verstopfen und kleinere Partikel zurückhalten, was zu einer Unterschätzung der kleineren Fraktionen führt. Insbesondere bei der Verwendung von Gazen können labile Zellketten oder Kolonien mechanisch getrennt und nach Größe der einzelnen Zellen fraktioniert werden, was zu einer Unterschätzung der größeren Fraktionen führt. Darüber hinaus können Partikel die Gaze oder Filter gemäß ihrer geringsten Ausdehnung passieren. So können beispielsweise extrem längliche Zellen, wie z.B. *Nitzschia closterium*, die aufgrund ihrer objektiven Größe dem Mikroplankton zugeordnet werden, auch längs durch eine 20 µm Gaze treten und so die kleinere Nanoplanktonfraktion überschätzen (JOCHEM 1990). Ebenso können größere Flagellaten, die keine feste Zellwand und damit eine hohe Flexibilität besitzen, bei leichtem Unterdruck die Poren von Nuclepore-Filtern passieren (JOCHEM 1990). Die Größenfraktionierung der vorliegenden Arbeit erfolgte ebenfalls mit Hilfe von Netzgaze und Nuclepore-Filtern (vgl. Kap. 2.1). Dazu wurden verschiedene Unterproben und möglichst geringe Volumina schonend filtriert (vgl. Kap. 2.1), um das Risiko der genannten Effekte zu mindern. Obwohl eine Über- und/oder Unterschätzung der verschiedenen Fraktionen nicht ausgeschlossen werden kann,

ist die fraktionierte Filtration ein hilfreiches Verfahren, um insbesondere den Beitrag kleinerer Organismen an der partikulären DMSP-Konzentration abzuschätzen. Diese potentiellen DMSP-Produzenten wurden bisher oftmals vernachlässigt (Kap. 5.3.3.1).

### 2.7.3 Einfrieren von Phytoplanktonproben und DMSP-Gehalt

Neben der Filtration kann das Einfrieren von Phytoplanktonproben ebenfalls den partikulären bzw. zellulären DMSP-Gehalt beeinflussen, da diese Art der Konservierung die Zellen verschiedener Spezies schädigen kann. Im Nordost-Atlantik (M 21/2) und im Südpolarmeer (ANT-X/6) wurden die Filter bei -30 °C eingefroren und aufbewahrt (max. 3 Tage), die der Grönlandsee (ARK-X/1) direkt gemessen. Die Filter der Laborexperimente wurden in flüssigem Stickstoff schockgefroren und bis zur Analyse bei -80 °C gelagert (max. 2 Monate). Anhand von drei verschiedenen Labor-kulturen (*Emiliania huxleyi*, *Nitzschia lecointei* und *Tetraselmis subcordiformis*; je  $n = 4$ ) wurde der potentielle Einfluß des Einfrierens auf den partikulären DMSP-Gehalt untersucht. Dazu wurden die Filter parallel bei unterschiedlichen Temperaturen eingefroren und mit der partikulären DMSP-Konzentration der direkt analysierten Proben verglichen (Kontrolle, Tag 0).

Bei *E. huxleyi* wurde nach Schockgefrieren (Flüssigstickstoff) und anschließender Lagerung bei -80 °C ein Verlust von 16 % (1 Tag) bzw. 21 % (9 Tage) festgestellt, der auch nach 5 Monaten nicht weiter zunahm (21 %). Nach direktem Einfrieren bei -80 °C wurde zunächst ein Defizit von 8 % (1 Tag) gegenüber der Kontrolle gemessen, mit zunehmender Lagerungszeit lag der Verlust nach 9 Tagen bei 15 % und nach 5 Monaten bei 19 %. Bei einer Konservierungstemperatur von -20 °C variierte die Einbuße an partikulärem DMSP zwischen 8 % (1 Tag), 23 % (9 Tage) und 15 % (5 Monate).

Bei *N. lecointei* wurde die DMSP-Ausbeute lediglich an frischen sowie schockgefrorenen (Flüssigstickstoff) und anschließend bei -80 °C gelagerten Proben überprüft. Nach neuntägiger Lagerung betrug der Verlust 16 %, der auch über einen Zeitraum von 6 Monaten nahezu konstant blieb (17 %).

*Tetraselmis subcordiformis* (Prasinophyceae) zeigte nach Einfrieren insgesamt eine höhere Ausbeute um bis zu 17 % gegenüber der Kontrolle (Tag 0). Dieser höhere DMSP-Ertrag war nach Schockgefrieren in Flüssigstickstoff (Lagerung bei -80 °C für 1 Tag, 4 und 7 Monate) im Laufe der Lagerung nahezu konstant (12 %, 10 % bzw. 13 %), während die Ausbeute nach direktem Einfrieren bei -80 °C zwischen 12 % (1 Tag) und 17 % (7 Monate) höherem Ertrag bzw. einem Verlust von

9 % (4 Monate) erheblich variierte. Bei einer Konservierungstemperatur von  $-20\text{ °C}$  war die Ausbeute nach eintägiger Lagerung um 15 %, nach 4 bzw. 7 Monaten um 5 % bzw. 10 % höher. Offenbar steigerte das Einfrieren von *T. subcordiformis* die nachfolgende DMSP-Extraktion, da die Zellen vermutlich veränderte Membraneigenschaften auswiesen und leichter aufbrachen. Bei den Makroalgen *Enteromorpha bulbosa* und *Ulva lactuca* (Chlorophyta) wurde nach Schockgefrieren (3 h) und anschließender Gefrietrocknung ebenfalls eine höhere Ausbeute an DMSP gegenüber frischem Material festgestellt (bezogen auf das Frischgewicht; KARSTEN et al. 1994).

Statistisch wurden die Stichproben (Konservierung bei verschiedenen Temperaturen für unterschiedliche Zeiträume) mit Hilfe des *t*-Tests (Student-Verteilung) auf Signifikanz geprüft. Die Mittelwerte der Stichproben waren jeweils von denen der direkt analysierten Proben signifikant verschieden ( $\alpha \leq 0,02$ ; zweiseitig), d.h. der Nachweis von DMSP wurde bei allen untersuchten Arten durch das Einfrieren beeinflusst. Dabei wird offensichtlich ein Teil der Zellen durch das Schockgefrieren geschädigt, der Grad der Schädigung bleibt jedoch über die angegebenen Zeiträume hinweg konstant. Das langsamere Einfrieren bei Temperaturen von  $-80\text{ °C}$  bzw.  $-20\text{ °C}$  schädigt die Zellen zwar anfänglich in geringerem Umfang, ist jedoch nicht geeignet, um Phytoplanktonproben für die partikuläre DMSP-Bestimmung langfristig reproduzierbar zu konservieren.

Bei den Laborexperimenten konnte aufgrund der großen Probenzahl nicht auf eine Konservierung verzichtet werden. Daher wurden die Filter mit *E. huxleyi* und *N. lecointei* in flüssigem Stickstoff schockgefroren und bis zur Analyse bei  $-80\text{ °C}$  gelagert (max. 8 Wochen). Die Ausbeute an partikulärem DMSP ist bei beiden Arten im Vergleich zu den direkt gemessenen Proben zwar absolut geringer, aber innerhalb derselben Spezies vergleichbar und über einen längeren Zeitraum hinweg konstant (Lagerung bei  $-80\text{ °C}$ ).

Bei der Filtration und/oder Konservierung durch Einfrieren ist offensichtlich die Beschaffenheit der einzelnen Phytoplanktonarten ausschlaggebend für eine absolute Quantifizierung von DMSP. Vor der routinemäßigen Messung sollte der potentielle Einfluß der Anreicherung bzw. Konservierung auf den DMSP-Gehalt von Laborkulturen bzw. Mischpopulationen des Freilands überprüft werden, um das partikuläre DMSP annähernd quantitativ zu bestimmen. Daher wurde während der Arktis-Reise generell auf eine Konservierung der Phytoplanktonfilter verzichtet und die Proben direkt gemessen.

### 3. NORDOST-ATLANTIK

Im Rahmen des internationalen JGOFS (Joint Global Ocean Flux Study)-Programms wurden im östlichen Nord-Atlantik Prozeßstudien durchgeführt, um den marinen Kohlenstoffkreislauf zu quantifizieren. Darüber hinaus wurden während der METEOR-Expedition M21/2 in Zusammenarbeit mit der Arbeitsgruppe von Prof. Dr. M.O. Andreae (MPI Mainz) parallel die Schwefelverbindungen DMS und DMSP in der Wassersäule analysiert. Untersuchungsgebiet war die "BIOTRANS-Station" bei 47°N, 20°W, das im westeuropäischen Becken zwischen der Azoren- und der subarktischen Front liegt und vom Nordatlantischen Stromsystem beeinflusst wird. In diesem Gebiet variierten die Temperaturen der Oberflächenschicht im Frühjahr 1992 zwischen 12,0 °C und 13,8 °C (etwa 15 m Tiefe; PODEWSKI et al. 1993).

#### 3.1 DAS UNTERSUCHUNGSGBIET (M 21/2)

Die METEOR-Expedition M21/2 im Frühjahr 1992 (12.04. bis 06.05.1992) führte in den östlichen Nord-Atlantik. Abbildung 7 zeigt die Fahrtroute und die Lage des Untersuchungsgebietes bei 47°N, 20°W.

Im Untersuchungsgebiet wurde die Wasseroberfläche standardmäßig alle 4 Stunden mit einem Eimer beprobt. Darüber hinaus wurde ein *Lagrangescher* Drifter ausgesetzt, der aus Argos-Oberflächenboje, Auftriebskugeln und einer Sinkstofffalle bestand. Die Boje wurde 14 Tage lang verfolgt, die im Idealfall mit dem Wasserkörper treiben sollte. Während dieser Driftstudie wurde die obere Wassersäule ( $\leq 200$  m Tiefe) mit Hilfe von 12 L Niskin-Schöpfern untersucht, die an eine Rosette mit CTD montiert waren. Anhand von 9 Profilen mit verschiedenen Standardtiefen wurde die vertikale Verteilung der Chlorophyll *a*- und partikulären DMSP-Konzentration ( $DMSP_p$ ) untersucht. Die Chlorophyllverteilung der Profile ist in [ $\mu g 10^{-1}/L$ ] angegeben, um Konzentrationsunterschiede in der Wassersäule zu veranschaulichen. Für 7 Vertikalprofile analysierte die Arbeitsgruppe von Prof. M.O. Andreae parallel die Verteilung von gelöstem DMSP ( $DMSP_d$ ) und DMS. Die Analysen des  $DMSP_p$ ,  $DMSP_d$  und DMS erfolgten an verschiedenen Unterproben des Meerwassers. Ein möglicher Verlust an  $DMSP_p$  durch Filtration wurde nicht überprüft (vgl. Kap. 2.7.2).

Darüber hinaus wurde während der Driftstudie ein Tagesgang untersucht. Die Wasseroberfläche wurde über 28 Stunden hinweg alle 2 Stunden mit einem Eimer beprobt. Abbildung 8 faßt den Fahrtverlauf sowie die Positionen der Oberflächenproben und Vertikalprofile im Untersuchungsgebiet zusammen.

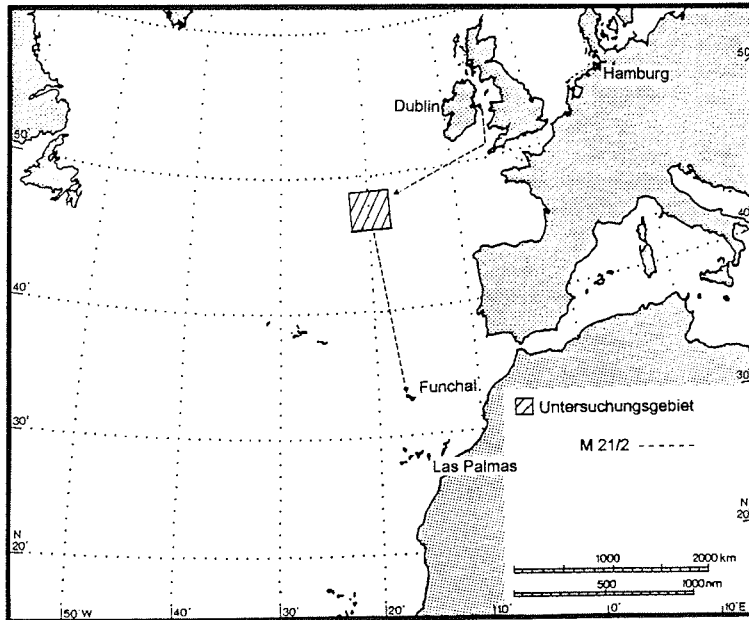


Abb. 7: Fahrtroute der METEOR-Expedition M21/2 von Dublin (Irland) nach Funchal (Madaira) im Frühjahr 1992. Das Untersuchungsgebiet lag im Bereich von 47°N, 20°W.

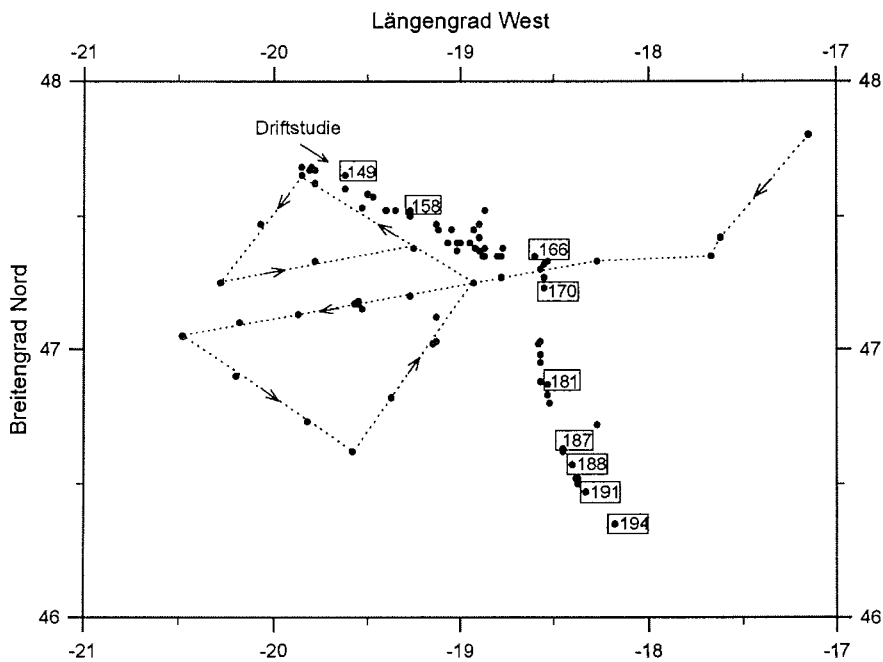


Abb. 8: Fahrtverlauf sowie Positionen der Oberflächenproben und Vertikalprofile im Untersuchungsgebiet bei 47°N, 20°W. Angegeben sind die Stationsnummern der Profile, die während der 14-tägigen Driftstudie untersucht wurden.

3.2 ERGEBNISSE

3.2.1 Regionale Chlorophyll  $a$ - und DMSP<sub>p</sub>-Verteilung

Im Nordost-Atlantik bei 47°N, 20°W wurden die regionale Chlorophyll  $a$ - und DMSP<sub>p</sub>-Verteilung sowie das DMSP<sub>p</sub>:Chl. $a$ -Verhältnis im Oberflächenwasser in Form von Isoliniengraphiken dargestellt (0 und 10 m Tiefe; Abb. 9).

Die Chlorophyll  $a$ -Konzentration war im gesamten Untersuchungsgebiet zumeist gering ( $< 1,0 \mu\text{g Chl.}a \text{ L}^{-1}$ ), die in südöstlicher Richtung während der zweiten Hälfte der Driftstudie deutlich bis auf  $2,1 \mu\text{g Chl.}a \text{ L}^{-1}$  zunahm (Abb. 9a). Auch die partikuläre DMSP-Konzentration war überwiegend gering, die zwischen 10 und 50 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup> variierte (Abb. 9b). Lediglich in nordwestlicher und südöstlicher Richtung stieg die Konzentration auf maximal 90 bzw. 111 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup> an. Normiert auf Chlorophyll  $a$  zeigte das DMSP<sub>p</sub> eine ähnliche regionale Verteilung und war weitgehend gering ( $< 50 \text{ nmol DMSP}_p [\mu\text{g Chl.}a]^{-1}$ ), nur im Nordwesten wurde ein höheres DMSP<sub>p</sub>:Chl. $a$ -Verhältnis von maximal 95 nmol DMSP<sub>p</sub>  $[\mu\text{g Chl.}a]^{-1}$  erreicht (Abb. 9c).

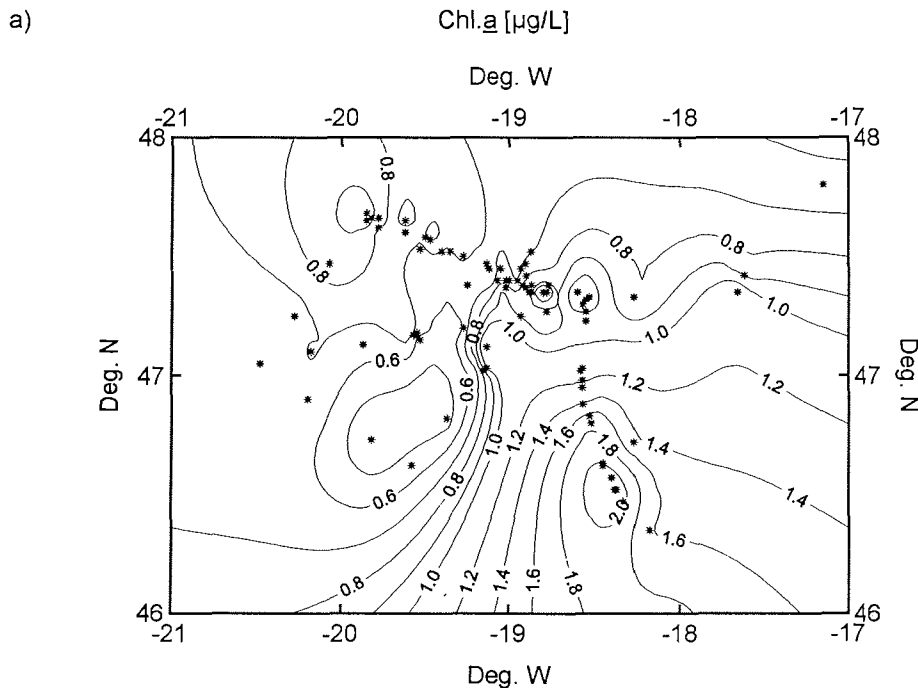


Abb. 9: a) Regionale Verteilung der Chlorophyll  $a$ -Konzentration im Oberflächenwasser des Untersuchungsgebietes bei 47°N, 20°W (0 und 10 m Tiefe; Deg. N = Breitengrad Nord und Deg. W. = Längengrad West). Die Sternchen repräsentieren die Probenahmen, die Linien grenzen interpolierte Bereiche ab.



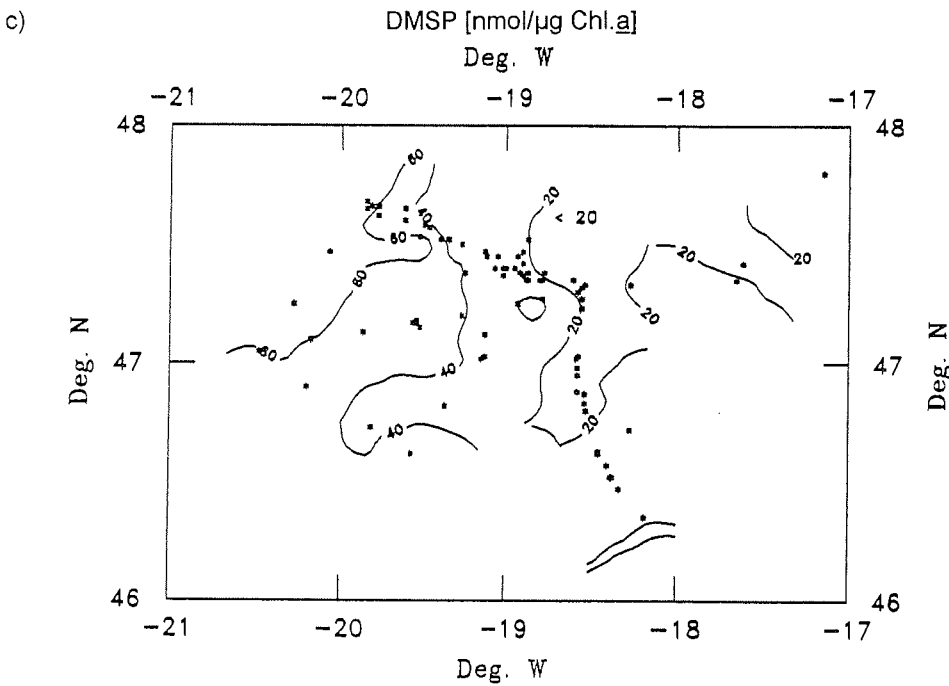
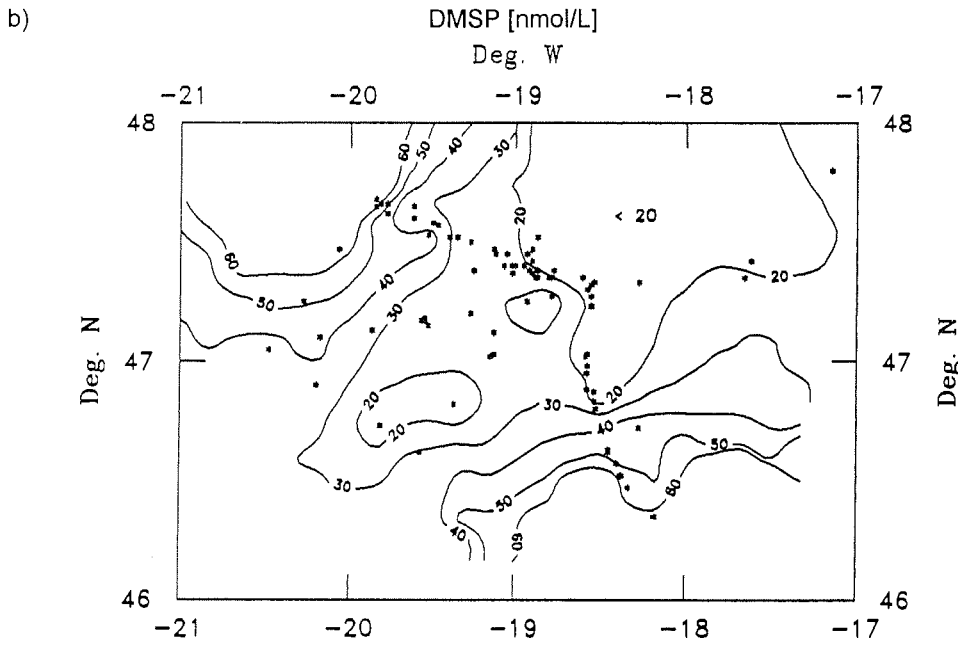


Abb. 9: b) Regionale Verteilung der DMSP-Konzentration und c) DMSP:Chl.a-Verhältnis im Oberflächenwasser des Untersuchungsgebietes bei 47°N, 20°W (0 und 10 m Tiefe; Deg. N = Breitengrad Nord und Deg. W. = Längengrad West). Die Sternchen repräsentieren die Probenahmen, die Linien grenzen interpolierte Bereiche ab.

3.2.2 Vertikale Chlorophyll  $\underline{a}$ -, DMSP $_p$ -, DMSP $_d$ - und DMS-Verteilung

Im folgenden sind 9 Vertikalprofile dargestellt, die während der 14-tägigen Driftstudie untersucht wurden. Die Stationsarbeit mußte jedoch aufgrund starker Stürme für fast drei Tage unterbrochen werden. Somit werden die Profile vor und nach dem Sturm getrennt betrachtet.

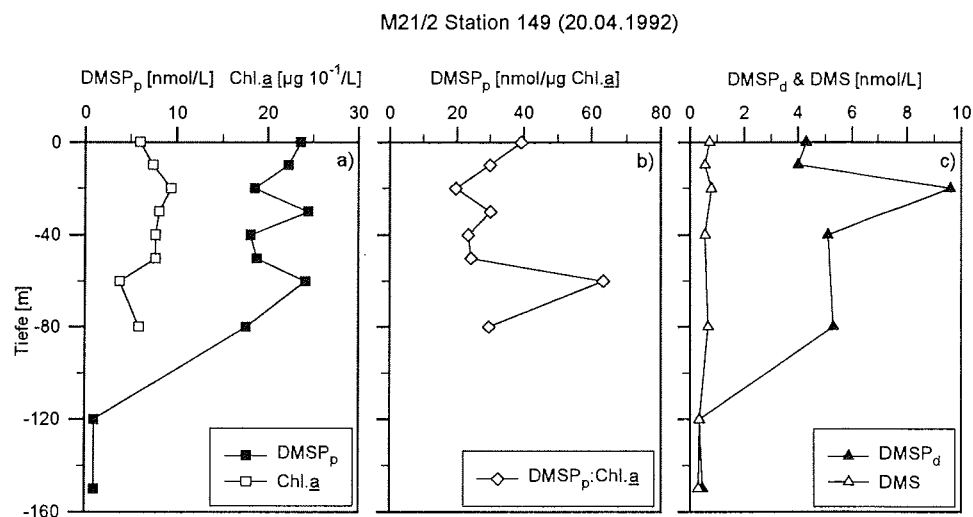


Abb. 10: Vertikalprofil (47,7°N, 19,6°W; 4540 m Tiefe). a) Chlorophyll  $\underline{a}$ - und partikuläre DMSP-Konzentration (DMSP $_p$ ), b) DMSP $_p$ :Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis sowie c) gelöste DMSP- (DMSP $_d$ ) und DMS-Konzentration (DMSP $_d$ - und DMS-Daten von M.O. ANDREAE und T.W. ANDREAE unveröff.).

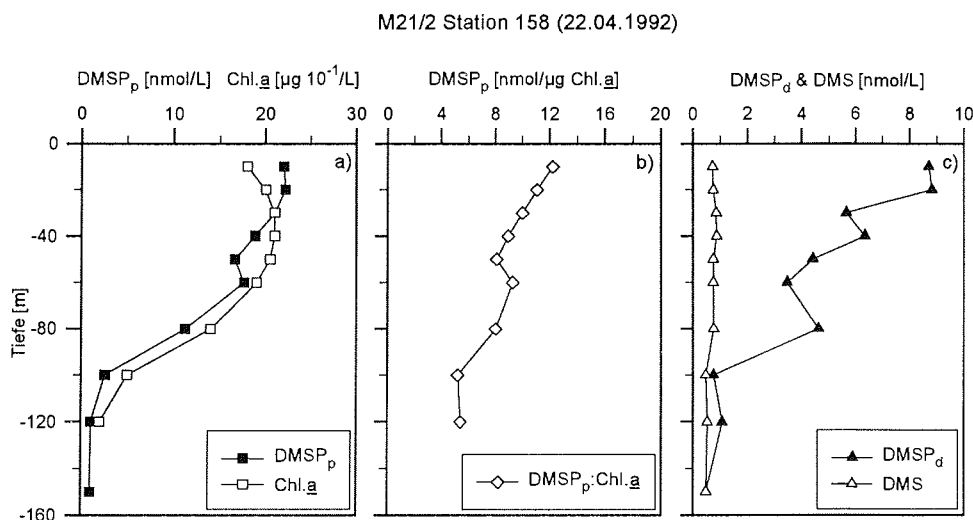


Abb. 11: Vertikalprofil (47,5°N, 19,1°W; 4570 m Tiefe). a) Chlorophyll  $\underline{a}$ - und partikuläre DMSP-Konzentration (DMSP $_p$ ), b) DMSP $_p$ :Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis sowie c) gelöste DMSP- (DMSP $_d$ ) und DMS-Konzentration (DMSP $_d$ - und DMS-Daten von M.O. ANDREAE und T.W. ANDREAE unveröff.).

Die Stationen 149 und 158 wurden vor dem Sturm beprobt. Auf Station 149 variierte die Chlorophyllkonzentration in der Wassersäule zwischen 0,4 und 0,9  $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$   $\text{L}^{-1}$ , die unterhalb von 80 m Tiefe unter der Nachweisgrenze lag (Abb. 10a). Im Vergleich zu Station 149 war die Chlorophyllkonzentration auf Station 158 deutlich höher, die in den oberen 80 m zwischen 1,4 und 2,1  $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$   $\text{L}^{-1}$  betrug und darunter rapide abnahm ( $> 80$  m; Abb. 11a).

Die partikulären DMSP-Konzentrationen waren auf beiden Stationen vergleichbar gering, die bis in 80 m Tiefe zwischen 11 und 24  $\text{nmol DMSP L}^{-1}$  variierte (Abb. 10a & 11a). Normiert auf Chlorophyll  $\underline{a}$  resultierte jedoch auf Station 149 ein deutlich höheres  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}\underline{a}$ -Verhältnis als auf Station 158 (Abb. 10b & 11b). So wurde auf Station 149 in der Wassersäule ein  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}\underline{a}$ -Verhältnis von 20 bis 63  $\text{nmol DMSP} [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$  bestimmt ( $\leq 80$  m Tiefe), das auf Station 158 zwischen 5 und 12  $\text{nmol DMSP} [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$  lag ( $\leq 120$  m Tiefe). Auf beiden Stationen erreichte die  $\text{DMSP}_d$ -Konzentration maximal 10  $\text{nmol DMSP}_d \text{ L}^{-1}$ , die in 100 m bis 120 m Tiefe auf  $\leq 1$   $\text{nmol DMSP}_d \text{ L}^{-1}$  abnahm, während die DMS-Konzentration in der Wassersäule nahezu konstant war ( $< 1$   $\text{nmol DMS L}^{-1}$ ; Abb. 10c & 11c).

Während des Sturms wurde die Wasseroberfläche für den Tagesgang beprobt. Weder die Chlorophyll  $\underline{a}$ - noch die partikuläre DMSP-Konzentration oder das  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}\underline{a}$ -Verhältnis wiesen tagesperiodische Unterschiede auf. Die Chlorophyllkonzentration variierte zwischen 0,6 und 1,3  $\mu\text{g Chl.}\underline{a} \text{ L}^{-1}$ , die  $\text{DMSP}_p$ -Konzentration zwischen 13 und 23  $\text{nmol DMSP}_p \text{ L}^{-1}$  und das resultierende  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}\underline{a}$ -Verhältnis betrug 16 bis 31  $\text{nmol DMSP}_p [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$  (vgl. Abb. 9a, b & c; Daten nicht explizit gezeigt).

Nach dem Sturm, der die obere Wassersäule stark durchmischte, wurden die Stationen 166 bis 194 beprobt. So zeigten die Chlorophyll  $\underline{a}$ - und  $\text{DMSP}_p$ -Konzentrationen auf Station 166 bis in 150 m Tiefe geringe vertikale Gradienten, während die auf Station 170 bereits unterhalb von 120 m bis 150 m Tiefe rapide abnahmen (Abb. 12a & 13a). Auf beiden Stationen variierten die Chlorophyll  $\underline{a}$ - und DMSP-Konzentrationen zwischen 0,7 und 1,3  $\mu\text{g Chl.}\underline{a} \text{ L}^{-1}$  bzw. 6 und 14  $\text{nmol DMSP L}^{-1}$  ( $< 150$  m Tiefe). Das  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}\underline{a}$ -Verhältnis war gering ( $\leq 15$   $\text{nmol DMSP} [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ ), lediglich auf Station 170 wurde in 150 m Tiefe ein Maximum von 94  $\text{nmol DMSP} [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$  bestimmt (Abb. 12b & 13b). Die  $\text{DMSP}_d$ -Konzentrationen beider Stationen waren etwa um die Hälfte niedriger als vor dem Sturm ( $< 5$   $\text{nmol DMSP}_d \text{ L}^{-1}$ ; Abb. 12c & 13c). Während der Kurvenverlauf des  $\text{DMSP}_d$  etwa dem des partikulären DMSP folgte, blieb die DMS-Konzentration in der Wassersäule auch nach dem Sturm nahezu konstant ( $< 1$   $\text{nmol DMS L}^{-1}$ ; Abb. 12c & 13c).

M21/2 Station 166 (26.04.1992)

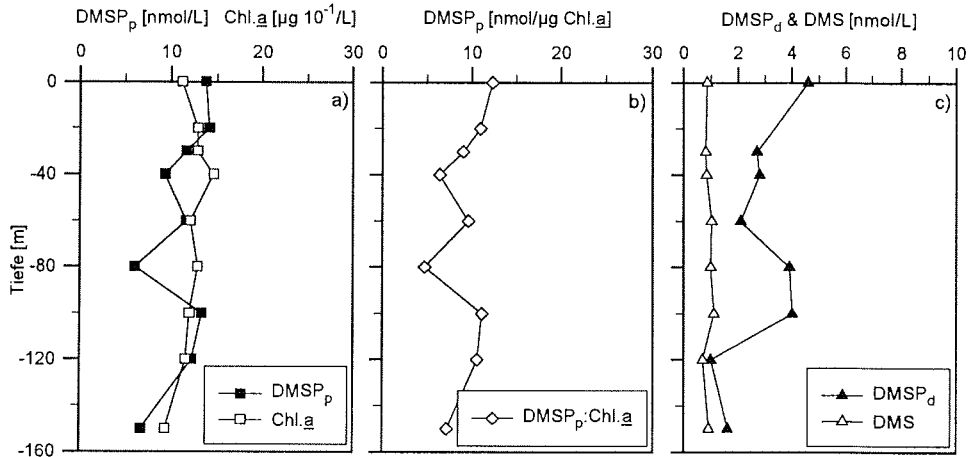


Abb. 12: Vertikalprofil (47,4°N, 18,6°W; 4590 m Tiefe). a) Chlorophyll  $\underline{a}$ - und partikuläre DMSP-Konzentration (DMSP<sub>p</sub>), b) DMSP<sub>p</sub>:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis sowie c) gelöste DMSP- (DMSP<sub>d</sub>) und DMS-Konzentration (DMSP<sub>d</sub>- und DMS-Daten von M.O. ANDREAE und T.W. ANDREAE unveröff.).

M21/2 Station 170 (28.04.1992)

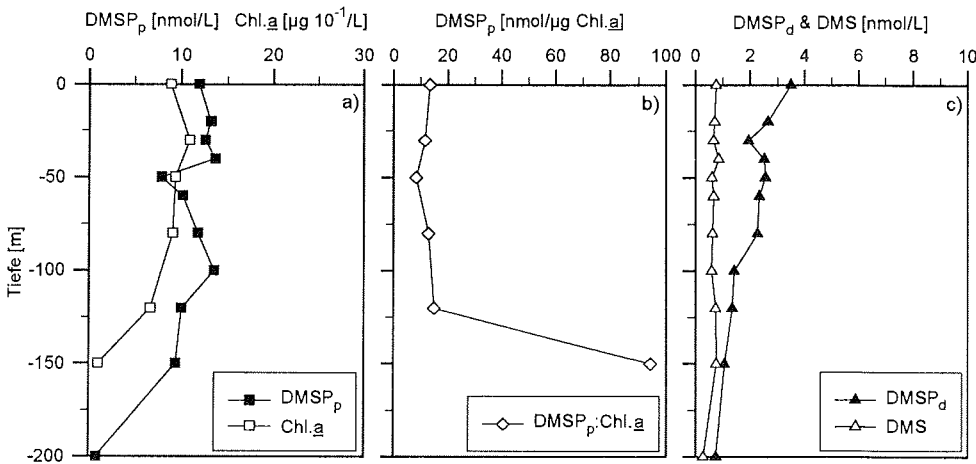


Abb. 13: Vertikalprofil (47,2°N, 18,6°W; 4580 m Tiefe). a) Chlorophyll  $\underline{a}$ - und partikuläre DMSP-Konzentration (DMSP<sub>p</sub>), b) DMSP<sub>p</sub>:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis sowie c) gelöste DMSP- (DMSP<sub>d</sub>) und DMS-Konzentration (DMSP<sub>d</sub>- und DMS-Daten von M.O. ANDREAE und T.W. ANDREAE unveröff.).

Auf den folgenden Stationen wurde die Wassersäule zunehmend stabiler und die Chlorophyll  $\underline{a}$ -, DMSP<sub>p</sub>- und DMSP<sub>d</sub>-Konzentration der oberen Wasserschichten nahm tendenziell zu (Station 181 bis 194; Abb. 14 bis 18).

M21/2 Station 181 (30.04.1992)

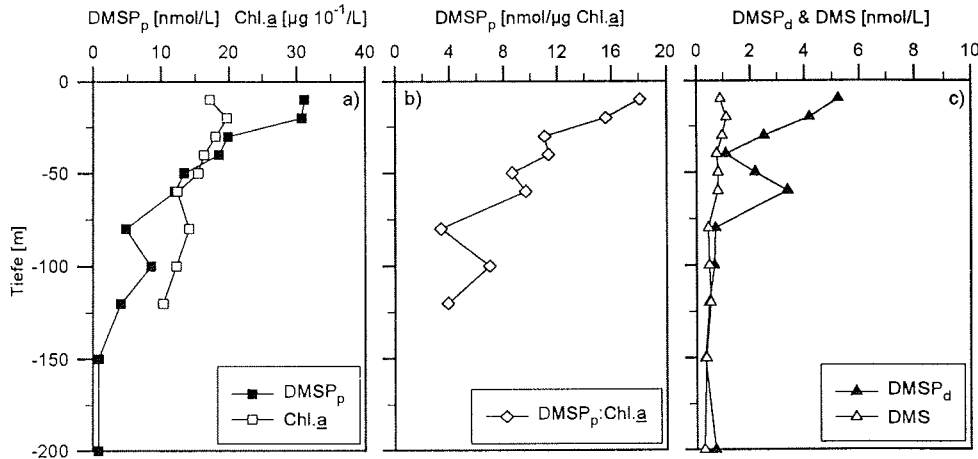


Abb. 14: Vertikalprofil (46,9°N, 18,5°W; 4210 m Tiefe). a) Chlorophyll a- und partikuläre DMSP-Konzentration (DMSP<sub>p</sub>), b) DMSP<sub>p</sub>:Chl.a-Verhältnis sowie c) gelöste DMSP- (DMSP<sub>d</sub>) und DMS-Konzentration (DMSP<sub>d</sub> und DMS-Daten von M.O. ANDREAE und T.W. ANDREAE unveröff.).

Auf Station 181 variierte die Chlorophyll a-Konzentration zwischen 1,0 und 2,0 µg Chl.a L<sup>-1</sup>, die unterhalb von 120 m Tiefe unter der Nachweisgrenze lag (Abb. 14a). Die DMSP<sub>p</sub>-Konzentration betrug in der oberen Wassersäule 12 bis 31 nmol DMSP L<sup>-1</sup>, die etwa unterhalb von 60 m Tiefe abnahm (Abb. 14a). Das DMSP<sub>p</sub>:Chl.a-Verhältnis war gering (< 20 nmol DMSP<sub>p</sub> [µg Chl.a]<sup>-1</sup>) und nahm bis in 120 m Tiefe tendenziell ab (Abb. 14b). Die DMSP<sub>d</sub>-Konzentration dieser Station entsprach etwa der von Station 170, nahm jedoch bereits > 60 m Tiefe deutlich ab (< 1 nmol DMSP<sub>d</sub> L<sup>-1</sup>; Abb. 14c). Lediglich die DMS-Konzentration blieb in der Wassersäule weiterhin nahezu konstant (< 1 nmol DMS L<sup>-1</sup>; Abb. 14c).

Die Chlorophyllkonzentrationen auf den Stationen 187 und 188 wiesen keine ausgeprägten vertikalen Gradienten auf und variierten zwischen 0,8 und 2,2 µg Chl.a L<sup>-1</sup> in der Wassersäule (Abb. 15a & 16a). Die DMSP<sub>p</sub>-Konzentration nahm dagegen unterhalb von 50 bzw. 25 m rapide ab (< 13 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup>), in den oberen Wasserschichten wurden maximal 42 bzw. 60 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup> erreicht (Abb. 15a & 16a). Das DMSP<sub>p</sub>:Chl.a-Verhältnis war weiterhin gering (< 28 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup>) und nahm ebenfalls unterhalb von 50 bzw. 25 m Tiefe deutlich ab (< 11 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup>; Abb. 15b & 16b). Auf beiden Stationen wurden weder DMS- noch DMSP<sub>d</sub>-Konzentrationen bestimmt.

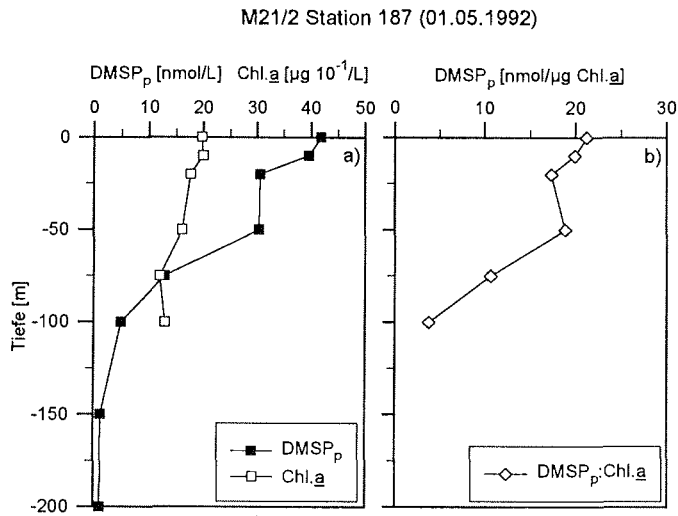


Abb. 15: Vertikalprofil (46,7°N, 18,5°W; 4580 m Tiefe). a) Chlorophyll <sub>a</sub>- und partikuläre DMSP-Konzentration (DMSP<sub>p</sub>) sowie b) DMSP<sub>p</sub>:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis.

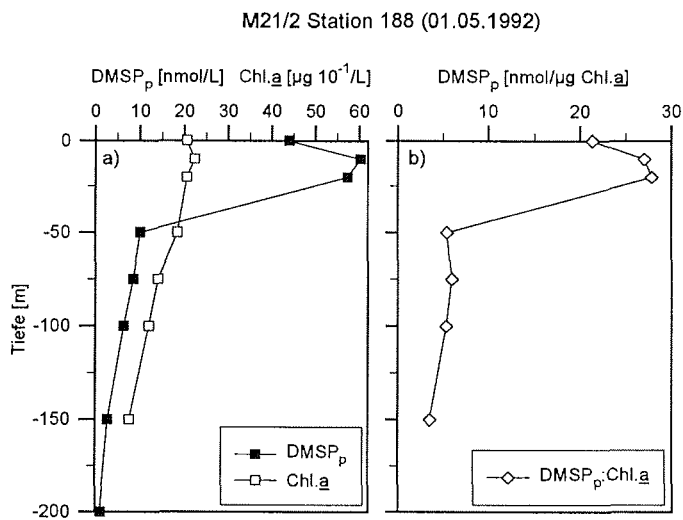


Abb. 16: Vertikalprofil (46,6°N, 18,4°W; 4080 m Tiefe). a) Chlorophyll <sub>a</sub>- und partikuläre DMSP-Konzentration (DMSP<sub>p</sub>) sowie b) DMSP<sub>p</sub>:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis.

Gegen Ende der Driftstudie entsprach die Chlorophyllkonzentration der Stationen 191 und 194 etwa der der Stationen 187 und 188, die DMSP<sub>p</sub>-Konzentration war etwas höher (Abb. 17a & 18a). So wurden maximal 54 bzw. 65 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup> bestimmt (Station 191, 25 m, Abb. 17a; Station 194, 30 m, Abb. 18a), unterhalb von 25 m bzw. 30 m nahmen die Konzentrationen rapide ab. Die höchsten DMSP<sub>p</sub>-

Konzentrationen wurden ebenfalls in den oberen Wasserschichten gemessen, die maximal 10 nmol DMSP<sub>d</sub> L<sup>-1</sup> betragen (Abb. 17c & 18c). Im Gegensatz zu allen vorhergehenden Stationen wurden auf Station 191 und 194 in den oberen Wasserschichten geringfügig höhere DMS-Konzentrationen gemessen (> 1 nmol DMS L<sup>-1</sup>; Abb. 17c & 18c).

M21/2 Station 191 (02.05.1992)

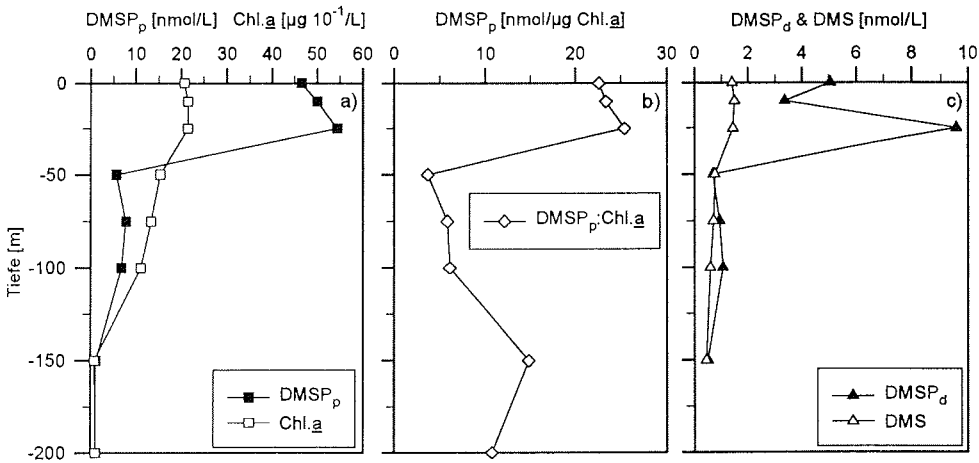


Abb. 17: Vertikalprofil (46,5°N, 18,4°W; 3730 m Tiefe). a) Chlorophyll *a*- und partikuläre DMSP-Konzentration (DMSP<sub>p</sub>), b) DMSP<sub>p</sub>:Chl.*a*-Verhältnis sowie c) gelöste DMSP- (DMSP<sub>d</sub>) und DMS-Konzentration (DMSP<sub>d</sub>- und DMS-Daten von M.O. ANDREAE und T.W. ANDREAE unveröff.).

M21/2 Station 194 (02.05.1992)

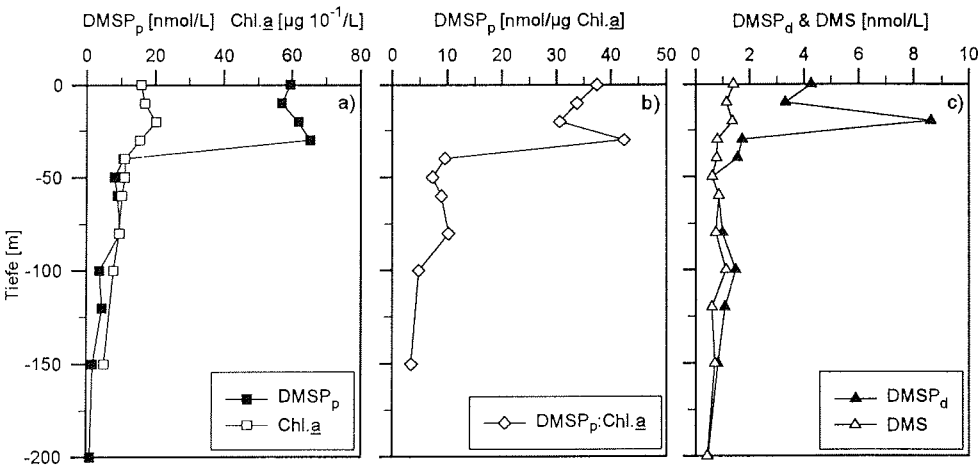


Abb. 18: Vertikalprofil (46,4°N, 18,2°W; 3990 m Tiefe). a) Chlorophyll *a*- und partikuläre DMSP-Konzentration (DMSP<sub>p</sub>), b) DMSP<sub>p</sub>:Chl.*a*-Verhältnis sowie c) gelöste DMSP- (DMSP<sub>d</sub>) und DMS-Konzentration (DMSP<sub>d</sub>- und DMS-Daten von M.O. ANDREAE und T.W. ANDREAE unveröff.).

## NORDOST-ATLANTIK

Tabelle 2 faßt die Chlorophyll  $\underline{a}$ -, DMSP<sub>p</sub>-, DMSP<sub>d</sub>- und DMS-Konzentrationen sowie das DMSP<sub>p</sub>:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis im Oberflächenwasser zusammen (0 m und 10 m Tiefe). Die regionale Chlorophyll- und DMSP<sub>p</sub>-Verteilung wurde auf sämtlichen Stationen untersucht, während die des DMSP<sub>d</sub> und DMS sich ausschließlich auf die Driftstudie bezieht (vgl. Abb. 8). Angegeben sind mittlere Konzentrationen und Verhältnisse sowie die Bereiche.

Tab. 2: Mittlere Chlorophyll  $\underline{a}$ -, DMSP<sub>p</sub>-, DMSP<sub>d</sub>- und DMS-Konzentrationen sowie DMSP<sub>p</sub>:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis im Oberflächenwasser des Nordost-Atlantiks bei 47°N, 20°W im Frühjahr 1992 (0 m und 10 m Tiefe). Angegeben sind Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen sowie Bereiche in Klammern (Chlorophyll  $\underline{a}$ , DMSP<sub>p</sub> und DMSP<sub>p</sub>:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis n = 89, DMSP<sub>d</sub> und DMS n = 10; DMSP<sub>d</sub>- und DMS-Daten von M.O. ANDREAE und T.W. ANDREAE unveröff.).

Chlorophyll $\underline{a}$ [ $\mu\text{g/L}$ ]	DMSP <sub>p</sub> [nmol/L]	DMSP <sub>p</sub> :Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis [nmol/ $\mu\text{g}$ Chl. $\underline{a}$ ]	DMSP <sub>d</sub> [nmol/L]	DMS [nmol/L]
1,0 ( $\pm$ 0,4)	30 ( $\pm$ 17)	34 ( $\pm$ 18)	4,6 ( $\pm$ 1,6)	1,0 ( $\pm$ 0,3)
(0,4 - 2,2)	(9 - 111)	(9 - 95)	(3,3 - 8,7)	(0,6 - 1,5)

### 3.2.3 Größenstruktur des partikulären DMSP

Allein auf Station 182 wurde während der Driftstudie Oberflächenwasser nach den Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton), 2 bis  $20 \mu\text{m}$  (Nanoplankton) und  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton; cf. SIEBURTH et al. 1978) fraktioniert. Das Nanoplankton wurde zusätzlich in die Fraktionen 5 bis  $20 \mu\text{m}$  und 2 bis  $5 \mu\text{m}$  getrennt. Tabelle 3 zeigt die Chlorophyll  $\underline{a}$ - und DMSP<sub>p</sub>-Konzentration sowie das DMSP<sub>p</sub>:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis der verschiedenen Größenklassen.

Tab. 3: Chlorophyll  $\underline{a}$ - und partikuläre DMSP-Konzentration im Oberflächenwasser, fraktioniert nach den Plankton-Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton), 5 bis  $20 \mu\text{m}$  und 2 bis  $5 \mu\text{m}$  (Nanoplankton) sowie  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton) und DMSP<sub>p</sub>:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis.

Größenfraktion	Chlorophyll $\underline{a}$ [ $\mu\text{g/L}$ ]	DMSP <sub>p</sub> [nmol/L]	DMSP <sub>p</sub> :Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis [nmol/ $\mu\text{g}$ Chl. $\underline{a}$ ]
$> 20 \mu\text{m}$	1,11	16,9	15
5 bis $20 \mu\text{m}$	0,05	11,9	237
2 bis $5 \mu\text{m}$	0,30	3,7	12
$< 2 \mu\text{m}$	0,08	1,2	15



Sowohl das Chlorophyll *a* als auch das partikuläre DMSP stammte überwiegend aus der Mikroplanktonfraktion (72 % bzw. 50 % der Gesamtkonzentration), die von Diatomeen der Gattung *Chaetoceros* und *Nitzschia* dominiert wurde (58 % bzw. 37 % der Diatomeen; nicht explizit gezeigt; Station 182 vgl. Abb. 19). Die Fraktion 2 bis 5 µm (Nanoplankton) trug mit 19 % deutlich zur Chlorophyllkonzentration bei, während die größeren Nanoplankter (5 bis 20 µm) und die Picoplankter von geringerer Bedeutung waren. Das partikuläre DMSP stammte zu etwa einem Drittel von den größeren Nanoplanktern (5 bis 20 µm). So wurde für diese Fraktion ein hohes DMSP<sub>p</sub>:Chl.*a*-Verhältnis berechnet, während das der übrigen Fraktionen gering war ( $\leq 15$  nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}a$ ]<sup>-1</sup>).

### 3.2.4 Phytoplanktongemeinschaft

Für die Driftstudie wurde das Mikro- und Nanophytoplankton des Oberflächenwassers bestimmt und den Klassen Bacillariophyceae und Dinophyceae zugeordnet. Abbildung 19 faßt deren Zellzahlen und die der nicht-identifizierten Organismen zusammen (0 m bzw. 10 m Tiefe).

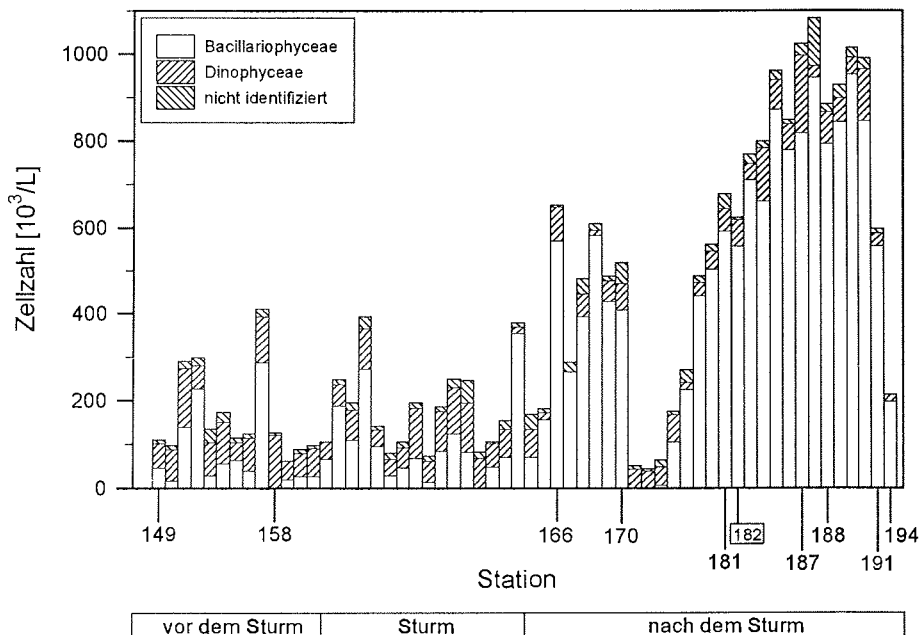


Abb. 19: Zellzahlen des Mikro- und Nanophytoplanktons im Oberflächenwasser während der Driftstudie (0 m bzw. 10 m Tiefe). Angegeben sind die Stationsnummern der Vertikalprofile und der Größenfraktionierung (182) sowie die Perioden vor, während und nach dem Sturm.

Vor und während des Sturms waren die Zellzahlen gering, die maximal  $4,1 \cdot 10^5$  Zellen  $L^{-1}$  erreichten. Die Phytoplanktongemeinschaft wurde überwiegend von Dinophyceen dominiert. Nach dem Sturm nahm die Phytoplanktondichte deutlich zu (maximal  $1,1 \cdot 10^6$  Zellen  $L^{-1}$ ) und die Dinophyceen waren im allgemeinen weniger abundant, während die Anzahl der Diatomeen erheblich anstieg. Innerhalb der Diatomeen traten hauptsächlich größere Spezies der Gattung *Nitzschia*, *Chaetoceros* und *Thalassiosira* auf. Der Anteil der nicht-identifizierten Organismen betrug  $\leq 23\%$  der Gesamtzellzahl.

### 3.3 DISKUSSION

#### 3.3.1 Phytoplanktonentwicklung im Frühling 1992

Im Nordost-Atlantik wurde die Entwicklung einer Frühjahrsblüte im Frühling 1992 durch die hohe Frequenz starker Stürme mehrfach unterbrochen. Die während ruhiger Perioden aufgebaute Biomasse wurde durch den Wind immer wieder in tiefere Schichten vermischt und verdünnt. Daher trat keine sukzessive Entwicklung, sondern nur sporadisch eine Zunahme der Phytoplanktondichte auf (KOEVE et al. 1993). Insgesamt variierte die Chlorophyll  $a$ -Konzentration im Oberflächenwasser des Untersuchungsgebietes zwischen 0,4 und 2,2  $\mu g$  Chl.  $a$   $L^{-1}$  (vgl. Abb. 9a), dies könnte auf eine regional unterschiedlich ausgeprägte Stabilität der Wassersäule zurückgeführt werden. Insbesondere während der Driftstudie verursachte der Sturm eine Änderung der Durchmischungstiefe, die von etwa 80 m auf 150 m Tiefe zunahm (PODEWSKI et al. 1993). Nach dem Sturm begann sich die saisonale Thermokline durch zunehmende Erwärmung der Atmosphäre erneut zu stabilisieren und wurde gegen Ende der Driftstudie etwa in 30 m Tiefe angetroffen (PODEWSKI et al. 1993). Mit zunehmender Stabilität der Wassersäule nahm die Chlorophyllkonzentration im Oberflächenwasser zu (bis zu 2,2  $\mu g$  Chl.  $a$   $L^{-1}$ ; vgl. Abb. 9a). PODEWSKI et al. (1993) vermuten jedoch anhand von Fluoreszenzprofilen, daß sich der Drifter vor und nach dem Sturm in zwei verschiedenen biologischen bzw. hydrographischen Systemen befand, da nach dem Sturm die größere Streuung des Fluoreszenzsignals auf eine höhere Diatomeenabundanz hindeutet als vor dem Sturm. So könnte die Phytoplanktongemeinschaft nach dem Sturm ein früheres Stadium in der Phytoplankton-sukzession repräsentieren als vor dem Sturm (W. KOEVE, Institut für Meereskunde Kiel, pers. Mitt.). Der Vergleich integrierter Chlorophyllkonzentrationen der oberen 150 m der Wassersäule weist ebenfalls darauf hin, daß vor und nach dem Sturm unterschiedliche Wasserkörper beprobt wurden (KOEVE et al. 1993). So zeigte das

integrierte Chlorophyll direkt nach dem Sturm etwa doppelte Konzentration. Demnach hätte während des Sturms deutliches Wachstum auftreten müssen, was die Autoren in Frage stellen. Somit wird der *Lagrange* Charakter der Driftstudie während des Sturmes bezweifelt und der dokumentierte Chlorophyll *a*-Anstieg kann nicht als sukzessive Entwicklung einer Phytoplanktonblüte betrachtet werden.

Die Temperatur des Meerwassers spielte für die Phytoplanktonentwicklung vermutlich eine untergeordnete Rolle, da sie regional in engen Grenzen variierte (vgl. Kap. 3). Nach dem Sturm nahm zwar die Phytoplanktondichte zu, aber die höheren Chlorophyllkonzentrationen bzw. Zellzahlen waren nicht mit höheren Wassertemperaturen assoziiert (Daten nicht gezeigt). Darüber hinaus war das Phytoplanktonwachstum im Frühjahr 1992 vermutlich nicht Nährstoff-limitiert, obwohl die Nährstoffkonzentrationen im Verlauf der Untersuchungen tendenziell geringer wurden. So betragen die Silikatkonzentrationen auf dem Ost-West-Transekt (vgl. Abb. 8) etwa 2  $\mu\text{M}$ , die im Verlauf der Driftstudie auf < 1  $\mu\text{M}$  abnahmen, während die Diatomeen an Bedeutung gewannen (KOEVE et al. 1993). Die Nitratkonzentrationen nahmen auf dem Ost-West-Transekt von etwa 6  $\mu\text{M}$  auf 4  $\mu\text{M}$  im Oberflächenwasser ab, auch während der Driftstudie wurden ähnliche Konzentrationen bestimmt, die jedoch erst im August 1992 in den oberen 30 m vollständig aufgezehrt waren (KOEVE et al. 1993). Somit wurde die Phytoplanktonentwicklung im Frühjahr 1992 in erster Linie durch die Stabilität der Wassersäule beeinflusst.

### 3.3.2 DMSP<sub>p</sub>, DMSP<sub>d</sub> und DMS im Nordost-Atlantik

Im Nordost-Atlantik sind die DMS- bzw. DMSP-Konzentrationen des Oberflächenwassers saisonal und/oder regional variabel. Im Frühjahr 1992 betrug die mittlere partikuläre DMSP-Konzentration im Oberflächenwasser 30 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup>, die regional zwischen 9 und 111 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup> variierte (0 m und 10 m Tiefe; vgl. Abb. 9b & Tab. 2). Diese DMSP<sub>p</sub>-Konzentrationen wurden auf sämtlichen Stationen im Untersuchungsgebiet ermittelt, während sich die regionale Verteilung des gelösten DMSP (DMSP<sub>d</sub>) und DMS ausschließlich auf die Driftstudie bezieht (vgl. Abb. 8). Sowohl die DMSP<sub>d</sub>- als auch die DMS-Konzentrationen waren gering und variierten im Oberflächenwasser zwischen 3,3 und 8,7 nmol DMSP<sub>d</sub> L<sup>-1</sup> sowie zwischen 0,6 und 1,5 nmol DMS L<sup>-1</sup> (0 m und 10 m Tiefe; M.O. ANDREAE und T.W. ANDREAE unveröff.; vgl. Tab. 4). Solche geringen DMS-Konzentrationen, wie sie im Frühjahr 1992 auftraten, werden oftmals in Perioden tiefer Durchmischung vorgefunden (GRÖNE 1995).

## NORDOST-ATLANTIK

Im Vergleich zur vorliegenden Arbeit bestimmten BÜRGERMEISTER et al. (1990) im Frühjahr 1987 geringere DMSP<sub>p</sub>-, aber höhere DMS-Konzentrationen (30°N bis 47°N). Die mittlere partikuläre DMSP-Konzentration betrug 11 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup>, die zwischen 1 und 23 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup> variierte (BÜRGERMEISTER et al. 1990; Tab. 4). Im Sommer des selben Jahres war die mittlere partikuläre DMSP-Konzentration während einer Coccolithophoriden-Blüte mit 97 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup> deutlich höher und variierte zwischen 11 und 280 nmol DMSP<sub>p</sub> L<sup>-1</sup> (54°N bis 65°N; MALIN et al. 1993; Tab. 4).

Tab. 4: Mittlere DMSP<sub>p</sub>-, DMSP<sub>d</sub>- und DMS-Konzentration sowie DMSP<sub>p</sub>:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis im Oberflächenwasser temperierter und tropischer Regionen zu verschiedenen Jahreszeiten. Angegeben sind Mittelwerte und Bereiche in Klammern (NE = Nordost, trop. = tropisch, <sup>1</sup> = berechnet aus den mittleren DMSP<sub>p</sub>- und Chlorophyll <sub>a</sub>-Konzentrationen der zitierten Arbeit, <sup>2</sup> = maximale Konzentrationen, n.u. = nicht untersucht, n.a. = nicht angegeben).

Region und Jahreszeit	DMSP <sub>p</sub> [nmol/L]	DMSP <sub>p</sub> :Chl. <sub>a</sub> [nmol/μg Chl. <sub>a</sub> ]	DMSP <sub>d</sub> [nmol/L]	DMS [nmol/L]	Autoren
NE-Atlantik Frühjahr 1987	11 (1-23)	15 <sup>1</sup> n.a.	n.u.	2,5 (0,8-8,5)	BÜRGERMEISTER et al. 1990 (30°N - 47°N)
NE-Atlantik Sommer 1987	97 (11-280)	93 <sup>1</sup> n.a.	36,8 (<1,3-199)	12,0 (1,1-93,8)	MALIN et al. 1993
NE-Atlantik Frühjahr 1992	30 (9-111)	34 (9-95)	4,6 (3,3-8,7)	1,0 (0,6-1,5)	DIESE ARBEIT; DMSP <sub>d</sub> und DMS von ANDREAE & ANDREAE unveröff.
trop. NE-Atlantik September 1991	39 <sup>2</sup>	n.a.	8,9 <sup>2</sup>	2,3	BELVISO et al. 1993 (durchmischte Schicht)
Nordsee/Ärmelkanal Sommer 1985	90 (14-288)	n.a.	39,1 (5,6-198,8)	6,9 (0,4-34,4)	TURNER et al. 1988
Winter 1985	n.u.	n.u.	n.u.	0,1 (0,03-0,2)	
Ärmelkanal Sommer 1984	n.u.	n.u.	n.u.	n.a. (1,4-24,0)	HOLLIGAN et al. 1987
Delaware Bay Chesapeake Bay Herbst 1986	35 <sup>2</sup> 27 <sup>2</sup>	128 118	26,0 <sup>2</sup> 1,0 <sup>2</sup>	4,5 <sup>2</sup> 2,5 <sup>2</sup>	IVERSON et al. 1989 (ozeanische Regionen)
Golf von Maine Sommer 1990	260 <sup>2</sup>	n.a.	175 <sup>2</sup>	8,3 <sup>2</sup>	MATRAI und KELLER 1993
NE-Pazifik Frühjahr 1991	19 DMSP <sub>p</sub> & <sub>d</sub>	n.a.	19 DMSP <sub>p</sub> & <sub>d</sub>	0,8 (±0,2)	BATES et al. 1994
global, versch. Jahreszeiten	n.u.	n.u.	n.u.	3	ANDREAE 1990

Im Vergleich zur partikulären DMSP-Konzentration ist die des gelösten DMSP und DMS im Meerwasser zumeist geringer. So wird für den Nordost-Atlantik im Sommer eine mittlere DMSP<sub>d</sub>-Konzentration von 37 nmol DMSP<sub>d</sub> L<sup>-1</sup> angegeben

(MALIN et al. 1993; Tab. 4), während für das Frühjahr in dieser Region bisher keine DMSP<sub>d</sub>-Daten zur Verfügung stehen. Die mittlere DMS-Konzentration betrug im Frühjahr 2,5 nmol DMS L<sup>-1</sup> (BÜRGERMEISTER et al. 1990) und im Sommer 12 nmol DMS L<sup>-1</sup> (MALIN et al. 1993). Insgesamt liegen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit in dem Bereich, der für temperierte und tropische Regionen angegeben wird (Tab. 4).

Regional ergab sich ein niedriges DMSP<sub>p</sub>:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis (< 50 DMSP<sub>p</sub> [µg Chl.<sub>a</sub>]<sup>-1</sup>), das lediglich im Nordwesten auf maximal 95 DMSP<sub>p</sub> [µg Chl.<sub>a</sub>]<sup>-1</sup> anstieg (vgl. Abb. 9c). Ein geringes DMSP<sub>p</sub>:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis weist auf weniger bedeutende DMSP-Produzenten hin (vgl. Kap. 3.3.3 & 7.3.6). Darüber hinaus könnte das geringe DMSP<sub>p</sub>:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis auch auf einer Chlorophyllzunahme unter lichtlimitierenden Bedingungen beruhen, da in stark durchmischten Wasserkörpern die Position der Organismen im Lichtgradienten der euphotischen Zone ständig variiert (vgl. Kap. 4.3.4.2 & Kap. 7.3.6). Dennoch war das DMSP<sub>p</sub>:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis auch bei erhöhter Stabilität der Wassersäule gegen Ende der Driftstudie gering und somit in erster Linie von weniger bedeutenden DMSP-Produzenten beeinflusst (< 50 nmol DMSP<sub>p</sub> [µg Chl.<sub>a</sub>]<sup>-1</sup>; Station 194 vgl. Abb. 18b). Vor dem Sturm traten überwiegend Dinophyceen auf (vgl. Abb. 19), von denen einzelne Vertreter, wie z.B. *Prorocentrum minimum*, hohe zelluläre DMSP-Konzentrationen enthalten (KELLER et al. 1989a; vgl. Kap. 5.3.3.2). Somit könnte das höhere DMSP<sub>p</sub>:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis im Nordwesten des Untersuchungsgebietes aus der Dominanz dieser Klasse resultieren.

Vertikal wiesen partikuläres und gelöstes DMSP eine ähnliche Verteilung auf. Bei geringerer Stabilität der Wassersäule waren DMSP<sub>p</sub> und DMSP<sub>d</sub> innerhalb der durchmischten Schicht annähernd homogen verteilt (vgl. Station 149, 166 & 170; Abb. 10, 12 & 13). So wurde partikuläres DMSP durch vertikale Durchmischung auch in tiefere Schichten transportiert, wogegen die Sedimentation in dieser Frühjahrssituation vermutlich eine untergeordnete Rolle spielte. Auch im tropischen Nordost-Atlantik (Herbst) und im Nord-Pazifik (Frühjahr) war der Verlust an partikulärem DMSP durch Sedimentation minimal (BELVISO et al. 1993, BATES et al. 1994). Aufgrund von vertikaler Durchmischung und/oder Sedimentation würde das partikuläre DMSP aus den oberen Wasserschichten entfernt und so eine Emission des DMS verringert (DITULLIO und SMITH 1993). Im Frühjahr wird häufig, nach verringerter Silikatkonzentration gegen Ende des Phytoplanktonmaximums, eine Sedimentation von Diatomeen beobachtet, da diese Organismen in der Schichtungsphase schneller aussinken und so von anderen Phytoplanktern verdrängt werden (SOMMER 1994). Ein derartiges Sedimentationsereignis trat jedoch erst auf dem nachfolgenden Fahrtabschnitt im Untersuchungsgebiet auf (KOEVE et al. 1993).

Mit zunehmender Stabilität der Wassersäule wurden die höchsten DMSP<sub>p</sub>- und DMSP<sub>d</sub>-Konzentrationen in der Oberflächenschicht bestimmt (vgl. Station 158, 181

bis 194; Abb. 11, 14 bis 18). Ab Station 181 war der vertikale Gradient der DMSP-Fractionen stärker ausgeprägt als der des Chlorophylls. So könnten die höheren partikulären DMSP-Konzentrationen der Oberflächenschicht auf eine lichtabhängige DMSP-Synthese hindeuten, da sich die Artenzusammensetzung vertikal kaum änderte (nicht dargestellt; vgl. Kap. 5.3.2 & 7.3.5.2). Die DMS-Konzentration war dagegen in den oberen 200 m der Wassersäule nahezu konstant, die erst gegen Ende der Driftstudie einen leichten vertikalen Gradienten aufwies (vgl. Abb. 10c bis 14c, 17c & 18c).

Die geringen DMSP<sub>d</sub>- und DMS-Konzentrationen in der Wassersäule weisen darauf hin, daß das Phytoplankton im Frühjahr 1992 noch kein senescentes Stadium erreicht hatte. So ist die DMS- bzw. DMSP<sub>d</sub>-Freisetzung während des exponentiellen Wachstums von z.B. *Emiliania huxleyi*, *Phaeocystis* sp. oder *Prorocentrum minimum* gering und nimmt erst in der Phase der Seneszenz signifikant zu (TURNER et al. 1988, STEFELS und VAN BOEKEL 1993, MATRAI und KELLER 1994; vgl. Kap. 7.3.5.3.1). Im Golf von Maine waren ebenso höhere DMS- und DMSP<sub>d</sub>-Konzentrationen mit dem älteren, seneszenten Teil einer *E. huxleyi*-Blüte assoziiert (MATRAI und KELLER 1993). Auch das Zooplankton "Grazing" kann partikuläres DMSP als gelöstes DMSP bzw. DMS in die Wassersäule entlassen (DACEY und WAKEHAM 1986, BELVISO et al. 1990). Das Zooplankton folgt dem Phytoplankton mit einer zeitlichen Verzögerung, wobei kleinere Zooplankter zumeist schneller wachsen als größere (SOMMER 1994). Darüber hinaus können Zooplankton-Faeces DMSP enthalten (WAKEHAM und DACEY 1989), das durch rasches Recycling als gelöstes DMSP ins Meerwasser gelangt (BELVISO et al. 1993). Bei einer geringen Zooplanktondichte ist jedoch die Anzahl der Faeces und damit der Beitrag zur partikulären bzw. gelösten DMSP-Konzentration gering. Somit waren Zooplankton "Grazing" und Recycling der Faeces im Frühjahr 1992 vermutlich von untergeordneter Bedeutung für die DMSP<sub>d</sub>- und DMS-Freisetzung. Neben der DMSP<sub>d</sub>- und DMS-"Produktion" können geringe Konzentrationen auch auf eine rasche biologische Umsetzung hindeuten (BATES et al. 1994), auf photochemische Reaktionen des DMS (CHARLSON et al. 1987) und/oder auf hohe DMS-Verlustraten in die Atmosphäre hinweisen. So herrschten während der Expedition z.T. hohe Windgeschwindigkeiten. Umgekehrt ist die DMS-Emission bei niedrigen Windgeschwindigkeiten wie z.B. im Sommer gering (Liss 1983, zitiert aus HOLLIGAN et al. 1987). Insgesamt verursachten die unterschiedlichen Windgeschwindigkeiten im Frühjahr 1992 eine große Variabilität der DMS-Emission (ANDREAE et al. 1993).

Anhand der Vertikalprofile wurde für den Nordost-Atlantik im Frühjahr 1992 ein mittleres molares DMSP<sub>p</sub>:DMSP<sub>d</sub>:DMS-Verhältnis von 22:3,5:1 berechnet. Das Verhältnis der jeweiligen Fraktionen bzw. Verbindungen wies jedoch untereinander eine ausgeprägte Variabilität auf (DMSP<sub>p</sub>:DMSP<sub>d</sub> 6,3 SD ±5,6; DMSP<sub>d</sub>:DMS 3,5 SD ±2,8;

n = 66). Für einen direkten Vergleich stehen jedoch keine Literaturdaten zur Verfügung. Lediglich MALIN et al. (1993) geben für den Nordost-Atlantik im Sommer ein mittleres  $DMSP_p:DMSP_d$ -Verhältnis von 4,4 an, das im Vergleich zur vorliegenden Frühjahrssituation geringer ist. Anstelle des  $DMSP_p:DMSP_d:DMS$ -Verhältnisses wird das  $DMSP_{total}:DMS$ -Verhältnis ( $DMSP_{total}$  = partikuläres und gelöstes DMSP) betrachtet, das in der vorliegenden Untersuchung 22 betrug (n = 66; SD  $\pm 15,7$ ). Dieses Verhältnis stimmt etwa mit jenem überein, das im Sommer im Nordost-Atlantik ( $DMSP_{total}:DMS$  21; MALIN et al. 1993) und im Frühjahr im Nord-Pazifik ermittelt wurde ( $DMSP_{total}:DMS$  25; BATES et al. 1994). In der Nordsee und im Ärmelkanal trat dagegen ein erheblich geringeres  $DMSP_{total}:DMS$ -Verhältnis auf, das im Sommer 8 (TURNER et al. 1988) und vom Frühjahr bis zum Herbst 14 betrug (TURNER et al. 1989). Somit ist auch das  $DMSP_{total}:DMS$ -Verhältnis saisonal und/oder regional variabel.

Die Betrachtung von partikulärem DMSP im Verhältnis zu den gelösten Fraktionen  $DMSP_d$  und DMS ( $DMSP_p:(DMSP_d+DMS)$ ) könnte einen differenzierteren Hinweis auf die biologischen Prozesse in der Wassersäule geben als das  $DMSP_{total}:DMS$ -Verhältnis. Im Frühjahr könnte ein hohes  $DMSP_p:(DMSP_d+DMS)$ -Verhältnis darauf hindeuten, daß die Phytoplanktonentwicklung anhält, die Zooplanktondichte gering und der Fraßdruck dementsprechend niedrig ist und/oder eine hohe bakterielle Aktivität herrscht. Im Sommer würde dagegen ein geringes  $DMSP_p:(DMSP_d+DMS)$ -Verhältnis auf die Stagnation bzw. Seneszenz einer Phytoplanktonblüte, auf eine hohe Zooplanktondichte, somit auf einen großen Fraßdruck und/oder auf eine geringe bakterielle Aktivität hinweisen. Zur Interpretation des  $DMSP_p:(DMSP_d+DMS)$ -Verhältnisses sollte jedoch im einzelnen geprüft werden, welche biologischen Prozesse in der Wassersäule vorherrschen. Insbesondere eine Interaktion kann das  $DMSP_p:(DMSP_d+DMS)$ -Verhältnis maßgeblich beeinflussen, indem die biologischen Prozesse nicht nur additiv, sondern auch antagonistisch wirken.

### 3.3.3 Potentielle DMSP-Produzenten

Im Frühjahr 1992 wurde die Phytoplanktongemeinschaft überwiegend von Diatomeen der Gattung *Nitzschia*, *Chaetoceros*, *Rhizosolenia* und *Thalassiosira* dominiert (vgl. Abb. 19). Spezies dieser Gattungen enthalten, wenn überhaupt, geringe zelluläre DMSP-Konzentrationen (KELLER et al. 1989a, NOTHNAGEL 1994, WANZEK 1994; vgl. Kap. 5.3.3.2 & 7.3.5.1). Nach dem Sturm und der erneuten Stabilisierung der Wassersäule wurden die Diatomeen zunehmend abundant (vgl. Abb.

19), parallel stiegen die partikulären DMSP-Konzentrationen in der Oberflächenschicht auf maximal  $65 \text{ nmol DMSP}_p \text{ L}^{-1}$  an (vgl. Station 181 bis 194; Abb. 14 bis 18). Diatomeen können zwar aufgrund ihrer Abundanz erheblich zur partikulären DMSP-Konzentration beitragen (KELLER et al. 1989a), normiert auf Chlorophyll  $\underline{a}$  resultiert jedoch ein geringes  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}\underline{a}$ -Verhältnis (vgl. Kap. 7.3.6).

Die Größenfraktionierung auf Station 182 zeigte in der Mikro-, Pico- und der kleineren Nanoplanktonfraktion ein niedriges  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}\underline{a}$ -Verhältnis ( $\leq 15 \text{ nmol DMSP}_p [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ ), während das der größeren Nanoplankter deutlich höher war (5 bis  $20 \mu\text{m}$ ; vgl. Tab. 3). Auf dieser Station beinhaltete die Mikroplanktonfraktion ( $> 20 \mu\text{m}$ ) hauptsächlich Diatomeen der Gattung *Nitzschia* und *Chaetoceros*, in den kleineren Fraktionen ( $< 5 \mu\text{m}$ ) dominierte die Cyanophycee *Synechococcus* sp. (KOEVE et al. 1993). Diese Organismen gehören, wie die Diatomeen, zu den weniger bedeutenden DMSP-Produzenten (KELLER et al. 1989a, CORN et al. 1996) und trugen wahrscheinlich zu dem geringen  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}\underline{a}$ -Verhältnis bei. Die größere Nanoplanktonfraktion enthielt vermutlich Dinophyceen, die überwiegend bedeutende DMSP-Produzenten darstellen (KELLER et al. 1989a). Einzelne Gattungen bzw. Arten dieser Klasse wurden jedoch nicht identifiziert. Obwohl die Größenfraktionierung nur auf einer Station durchgeführt wurde und somit möglicherweise nicht repräsentativ für das Untersuchungsgebiet war, scheint das partikuläre DMSP im Nordost-Atlantik, wie in anderen geographischen Regionen auch, überwiegend aus den größeren Nanoplanktern zu stammen (Kap. 4.3.4.1 & 5.3.3.1).

#### 3.4 $\text{DMSP}_p$ , $\text{DMSP}_d$ UND DMS IM NORDOST-ATLANTIK IM FRÜHLING

Die vorliegende Untersuchung zeigte, daß der Nordost-Atlantik im Frühjahr 1992 mäßige  $\text{DMSP}_p$ ,  $\text{DMSP}_d$  und DMS-Konzentrationen aufwies, die saisonal und/oder regional bedingt waren. Die Entwicklung einer Frühjahrsblüte wurde durch die hohe Frequenz starker Stürme mehrfach unterbrochen und nur sporadisch eine Zunahme der Phytoplanktondichte beobachtet. Die Phytoplanktongemeinschaft war in erster Linie von Diatomeen dominiert, die als weniger bedeutende DMSP-Produzenten gelten. So wurde zumeist ein geringes  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}\underline{a}$ -Verhältnis bestimmt, das lediglich auf den Stationen anstieg, die von Dinophyceen dominiert wurden. Diese Organismen gehörten vermutlich dem Nanoplankton an. Auch die Größenfraktionierung zeigte das höchste  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}\underline{a}$ -Verhältnis in der größeren Nanoplanktonfraktion (5 bis  $20 \mu\text{m}$ ). Analog zu anderen temperierten und tropischen Regionen sind somit die Nanoplankter die bedeutendsten DMSP-Produzenten im Nordost-Atlantik.



Im Frühjahr 1992 wurde ein hohes  $DMSP_p:(DMSP_d+DMS)$ -Verhältnis bestimmt, das auf eine geringe Zooplanktondichte bzw. auf einen niedrigen Fraßdruck, eine hohe bakterielle Aktivität und/oder auf hohe DMS-Verlusten in die Atmosphäre hinweisen kann. Abbildung 20 faßt den potentiellen Einfluß von biotischen und abiotischen Faktoren auf das  $DMSP_p:(DMSP_d+DMS)$ -Verhältnis im Frühjahr und Sommer zusammen.

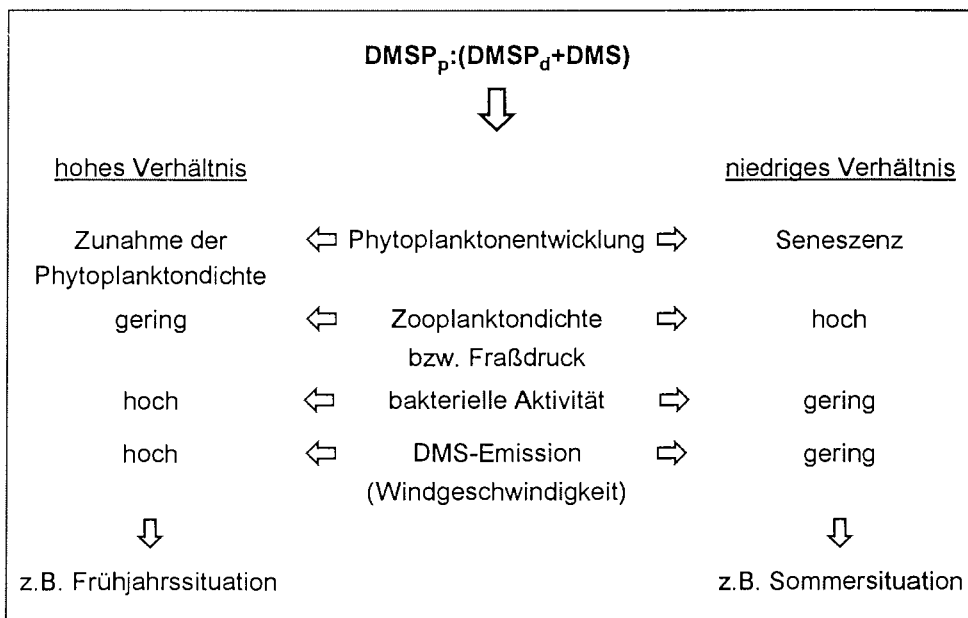


Abb. 20: Potentieller Einfluß von biotischen und abiotischen Faktoren auf das  $DMSP_p:(DMSP_d+DMS)$ -Verhältnis während einer Frühjahrs- und Sommersituation.

Das  $DMSP_p:(DMSP_d+DMS)$ -Verhältnis gibt einen Hinweis auf die biologische Situation im Ökosystem. Im einzelnen sollte jedoch geprüft werden, welche Prozesse vorherrschen, da sie saisonal und/oder regional variieren. Insbesondere eine Interaktion verschiedener biologischer Prozesse kann das  $DMSP_p:(DMSP_d+DMS)$ -Verhältnis maßgeblich beeinflussen und nicht nur additiv, sondern auch antagonistisch wirken.

#### 4. SÜDPOLARMEER

Das Südpolarmeer umfaßt das Meeresgebiet um den antarktischen Kontinent, die südlichen Teile des Atlantischen, Indischen und Pazifischen Ozeans. Nach Norden ist das Südpolarmeer durch die Polarfront begrenzt und umfaßt eine Fläche von etwa  $38 \times 10^6 \text{ km}^2$  mit einem Volumen von etwa  $140 \times 10^6 \text{ km}^3$  (CARMACK 1990). Damit stellt das Südpolarmeer etwa 10,6 % der Wassermassen des Weltmeeres dar (FAHRBACH 1995).

Das Strömungssystem des Südpolarmeeres ist durch den Antarktischen Zirkumpolarstrom (Antarctic Circumpolar Current, ACC) dominiert, der das Oberflächenwasser im Uhrzeigersinn rund um den antarktischen Kontinent zirkuliert und hauptsächlich durch den Wind angetrieben wird (CARMACK 1990). Südlich des ACC treten drei subpolare Wirbel auf, der Amery-, der Ross- und der Weddellwirbel (FAHRBACH 1995).

Die Oberflächentemperatur im zirkumpolaren Wassergürtel nimmt generell von Norden nach Süden hin ab (OLBERS et al. 1993). Der Oberflächensalzgehalt zeigt dagegen kompliziertere Strukturen und verändert sich nicht kontinuierlich (FAHRBACH 1995). In Tabelle 5 sind die Temperaturen und Salinitäten der Oberflächenschicht (20 m Tiefe) für die Stationen zusammengefaßt, die im Rahmen dieser Arbeit beprobt wurden. Die Wassermassen wurden anhand von Temperatur- und Salinitätsprofilen der CTD-Daten (C. VETH, S. OBER und R. DE KOSTER unveröff.) lokalisiert.

Tab. 5: Wassermassen im Südpolarmeer und deren Lokalisation entlang des 6°W-Meridians. Zusammengefaßt sind die Temperaturen und Salinitäten der Oberflächenschicht während der POLARSTERN-Expedition ANT-X/6 für die beprobten Stationen (CTD-Daten aus 20 m Tiefe von C. VETH, S. OBER und R. DE KOSTER unveröff.) \* Die Salinität wurde gegen die "Practical Salinity Scale" kalibriert und ist in der Ozeanographie per Definition dimensionslos.

Wassermasse	Abkürzung und Lokalisation auf 6°W	Temperatur [°C]	Salinität*
Polar Front Zone	PFZ (47°S - 50°S)	+1,20 bis +3,61	33,80 bis 33,90
Antarktischer Zirkumpolarstrom	ACC (50°S - 58°S)	-1,84 bis +2,81	33,80 bis 34,12
Weddellwirbelwasser	WGW (> 58°S)	-1,84 bis -1,52	33,96 bis 34,32

## 4.1 DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET (ANT-X/6)

Die POLARSTERN-Expedition ANT-X/6 im antarktischen Frühling 1992 (29.09. bis 29.11.1992) führte in den atlantischen Sektor des Südpolarmeeres. Abbildung 21 zeigt die Fahrtroute und das Hauptuntersuchungsgebiet entlang des 6°W-Meridians, das einen Teil der Polar Front Zone (PFZ; 47°S bis 50°S), den Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC; 50°S bis 58°S) und Wasser des Weddellwirbels (Weddell Gyre Water, WGW; > 58°S) erfaßte. Die marginale Eiskante zog sich während des Untersuchungszeitraumes von 55°S (Transekt 2; 14.10.1992) über 56°S (Transekt 5; 24.10.1992) und 57°30'S (Transekt 6; 04.11.1992) bis 58°S zurück (Transekt 11; 12.11.1992).

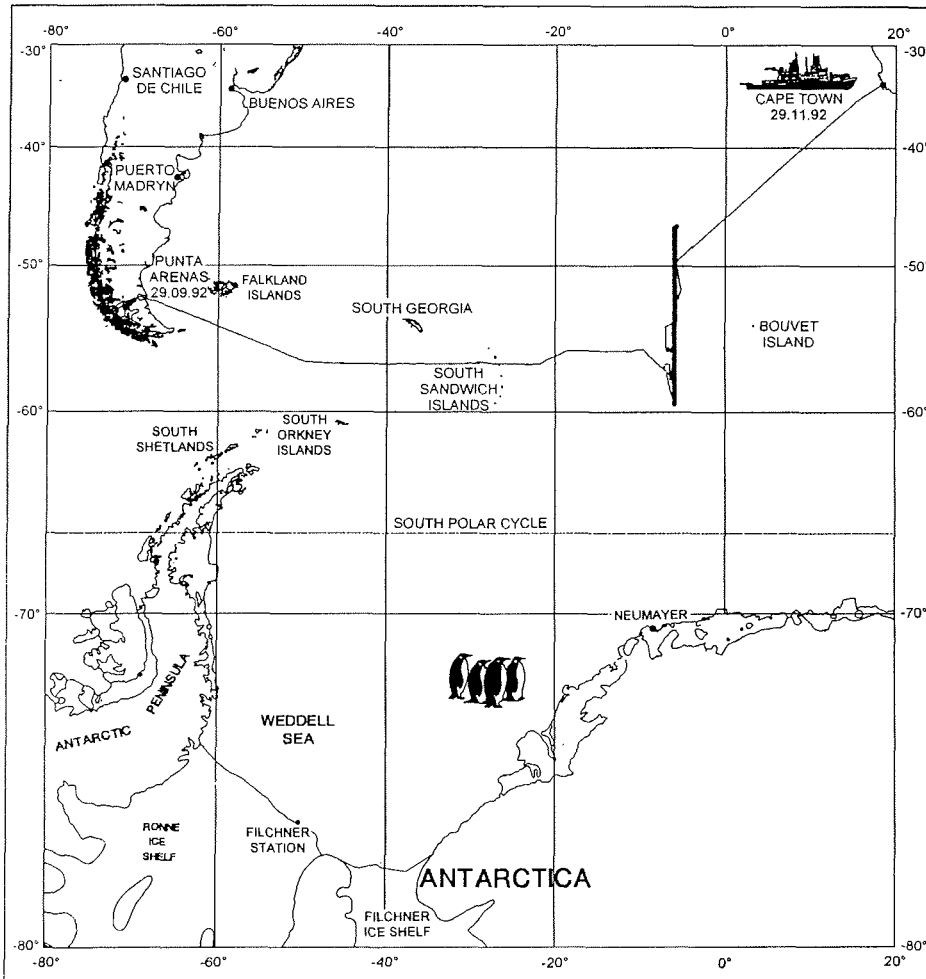


Abb. 21: Fahrtroute der POLARSTERN-Expedition ANT-X/6 von Punta Arenas (Chile) nach Kapstadt (Südafrika) im antarktischen Frühling 1992. Hauptuntersuchungsgebiet war der 6°W-Meridian.

Der Atlantische Sektor des Südpolarmeeres wurde jeweils auf dem Weg ins (Transekt 1) und aus dem Hauptuntersuchungsgebiet hinaus (Transekt 13) sowie auf vier Nord-Süd- bzw. Süd-Nord-Schnitten entlang des 6°W-Meridians beprobt. Tabelle 6 faßt die Daten und Positionen der untersuchten Transekte zusammen.

Tab. 6: Datum und Position der untersuchten Transekte während der POLARSTERN-Expedition ANT-X/6 im antarktischen Frühling 1992.

Transekt	Datum	Breitengrad	Längengrad	Richtung
1	02. - 11. Okt.	57°S	50° - 6°W	Osten
2	11. - 18. Okt.	58° - 48°30'S	6°W	Norden
5	24. - 31. Okt.	56° - 47°S	6°W	Norden
6	31. Okt. - 6. Nov.	55° - 59°30'S	6°W	Süden
11	10. - 21. Nov.	59° - 47°S	6°W	Norden
13	23. - 26. Nov.	50° - 41°30'S	6°W - 7°30'E	Nord-Osten

Im Hauptuntersuchungsgebiet entlang des 6°W-Meridians (Transekt 2, 5, 6 und 11) wurde auf jedem halben Breitengrad Wasser aus 20 m Tiefe mit Hilfe von 10 L Niskin-Schöpfern genommen, die an eine rostfreie Edelstahl-Rosette mit CTD (Sea-bird SBE 9 plus) montiert waren. Darüber hinaus wurde die obere Wassersäule ( $\leq 200$  m) auf jedem 2. Breitengrad anhand von insgesamt 29 Vertikalprofilen mit 8 Standardtiefen untersucht. Die Wasseroberfläche wurde parallel mit einem Eimer beprobt. Für die Transekte 1 und 13 wurden die Proben über eine Membranpumpe am Bug des Schiffes aus 11 m Tiefe gezapft. Ein direkter Vergleich mit den CTD-Proben (20 m Tiefe) zeigte, daß weder die Chlorophyll  $\underline{a}$ - noch die DMSP-Messungen durch das Pumpsystem beeinträchtigt wurden.

## 4.2 ERGEBNISSE

### 4.2.1 Regionale und vertikale Chlorophyll $\underline{a}$ - und DMSP-Verteilung

Transekt 1 führte von 50°W entlang des 57°S (vgl. Abb. 21) bis ins Hauptuntersuchungsgebiet bei 6°W hauptsächlich durch den Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC), lediglich zwischen 31°W und 24°W wurde Weddellwirbelwasser (WGW)

durchquert. Östlich von 30°W waren sowohl die Chlorophyll  $a$ - (ca.  $0,25 \mu\text{g L}^{-1}$ ) als auch die DMSP-Konzentrationen im Oberflächenwasser (2 bis  $8 \text{ nmol L}^{-1}$ , 11 m Tiefe; Abb. 22a) vergleichsweise gering. Beide Parameter erreichten dagegen westlich von 30°W etwa doppelte Konzentrationen ( $0,3$  bis  $0,7 \mu\text{g Chl.}a \text{ L}^{-1}$ ; 8 bis  $16 \text{ nmol DMSP L}^{-1}$ ). Östlich von 30°W wies das daraus resultierende DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis zwar eine höhere Variabilität zwischen 10 und  $43 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}a]^{-1}$  auf, es zeigten sich jedoch keine ausgeprägten regionalen Unterschiede (Abb. 22b).

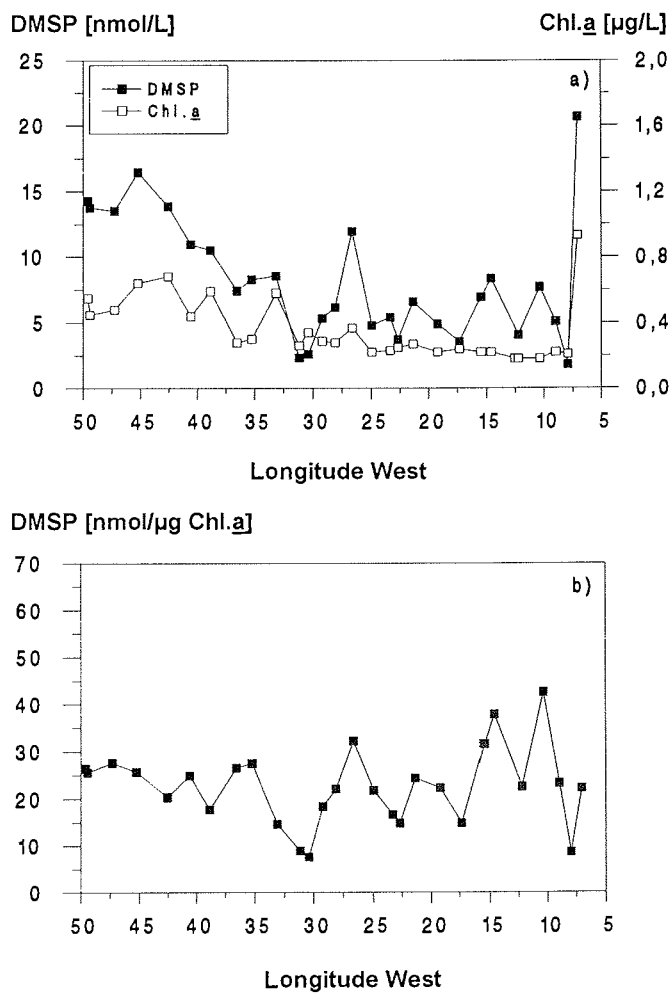


Abb. 22: Transekt 1: a) Chlorophyll  $a$ - und partikuläre DMSP-Konzentration im Oberflächenwasser (Membranpumpe, 11 m Tiefe) auf dem Weg zum Hauptuntersuchungsgebiet sowie (b) das resultierende DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis.

Auf Transekt 2 (Süd-Nord-Schnitt) mußte die Probenahme aufgrund starker Stürme zwischen 53°S und 49°S unterbrochen werden. Sowohl im offenen als auch im eisbedeckten Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC) wurden geringe Chlorophyll a-Konzentrationen zwischen 0,2 und 0,3 µg L<sup>-1</sup> bestimmt, die in der Polar Front Zone (PFZ) etwa auf das Doppelte anstiegen (Abb. 23a). Auch die DMSP-Konzentration war mit etwa 5 nmol L<sup>-1</sup> im südlichen Teil des Transekts gering und erreichte in der PFZ 25 bis 30 nmol DMSP L<sup>-1</sup>. Normiert auf Chlorophyll a (Abb. 23b) war das partikuläre DMSP im ACC gering (10 bis 30 nmol DMSP [µg Chl.a]<sup>-1</sup>) und nahm innerhalb der PFZ auf etwa 50 nmol DMSP [µg Chl.a]<sup>-1</sup> zu.

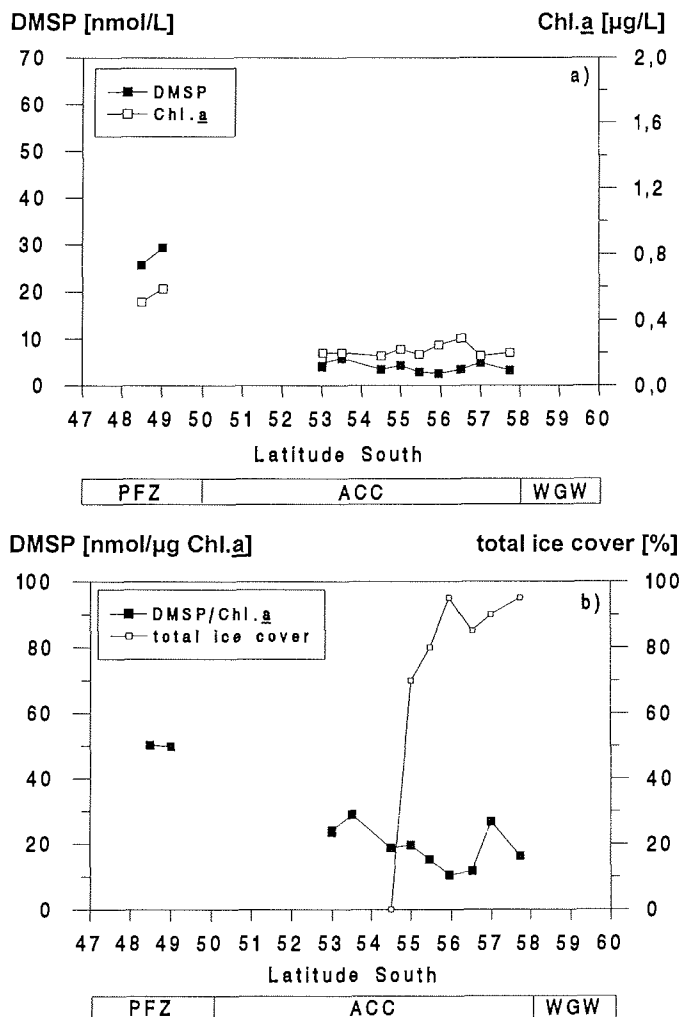


Abb. 23: Transekt 2: a) Chlorophyll a- und partikuläre DMSP-Konzentration im Oberflächenwasser (20 m Tiefe) in der Polar Front Zone (PFZ) und im Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC), b) DMSP:Chl.a-Verhältnis und Eisbedeckung (Eis-Beobachtungen von J. VAN FRANEKER, NIOZ Texel; WGW = Weddellwirbelwasser nicht beprobt).

Die Transekte 5, 6 und 11 sind als Isolinien-Graphiken dargestellt, die sowohl horizontale als auch vertikale Verteilungen von Chlorophyll  $a$ , DMSP und dem DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis zusammenfassen. Die Sternchen repräsentieren die Probenahmen, die Linien grenzen interpolierte Konzentrationsbereiche ab.

Transekt 5 (Süd-Nord-Schnitt) umfaßte die PFZ und den ACC. Die Chlorophyll  $a$ -Konzentration des Oberflächenwassers entsprach im südlichen ACC der des Transekts 2 und stieg nördlich von 51°S etwa auf das Doppelte an (0,6  $\mu\text{g Chl.}a\text{ L}^{-1}$ ; Abb. 24a). In der PFZ wurden dagegen höhere Konzentrationen von bis zu 1  $\mu\text{g Chl.}a\text{ L}^{-1}$  gemessen. Auch die partikuläre DMSP-Konzentration ähnelte innerhalb des ACC der des Transekts 2 (5 nmol  $\text{L}^{-1}$ ; Abb. 24b), stieg jedoch weiter nördlich (> 50°S) von 34 nmol  $\text{L}^{-1}$  auf 64 nmol DMSP  $\text{L}^{-1}$  (47°S) in der PFZ an. Im Bereich des ACC wiesen beide Parameter keine ausgeprägten vertikalen Gradienten auf, während in der PFZ Maxima in der Oberflächenschicht auftraten. Diese Maxima waren für das partikuläre DMSP markanter als für Chlorophyll  $a$ . Südlich von 53°S variierte das resultierende DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis (Abb. 24c) im Oberflächenwasser zwischen 15 und 35 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}a$ ] $^{-1}$  und entsprach damit dem des Transekts 2. Im nördlichen ACC stieg das Verhältnis an (34 bis 65 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}a$ ] $^{-1}$ ), erreichte in der PFZ bis zu 92 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}a$ ] $^{-1}$  und damit das höchste Verhältnis während dieser Expedition. In der PFZ und im südlichen ACC nahm das Verhältnis mit zunehmender Tiefe ab, während bei 52°S ein Maximum in 100 m Tiefe auftrat, das annähernd dem DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis der Oberflächenschicht entsprach.

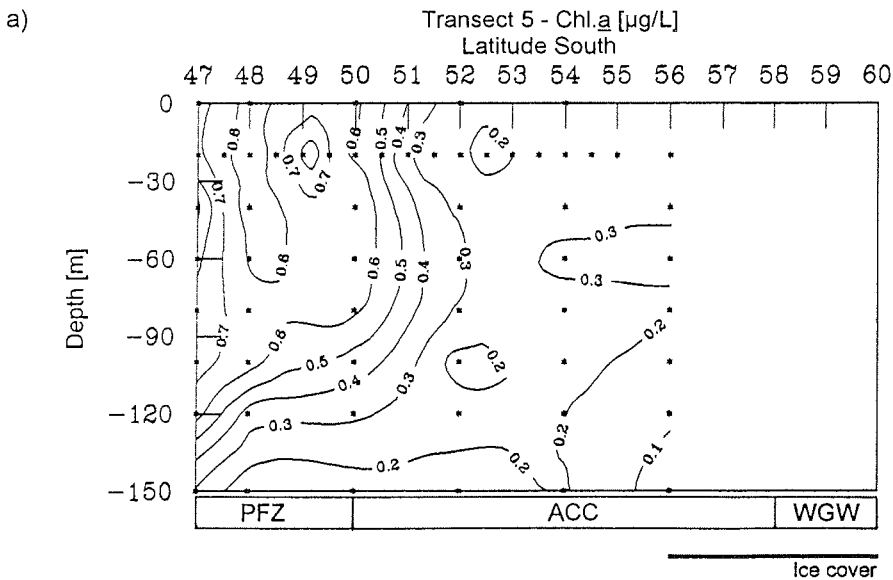
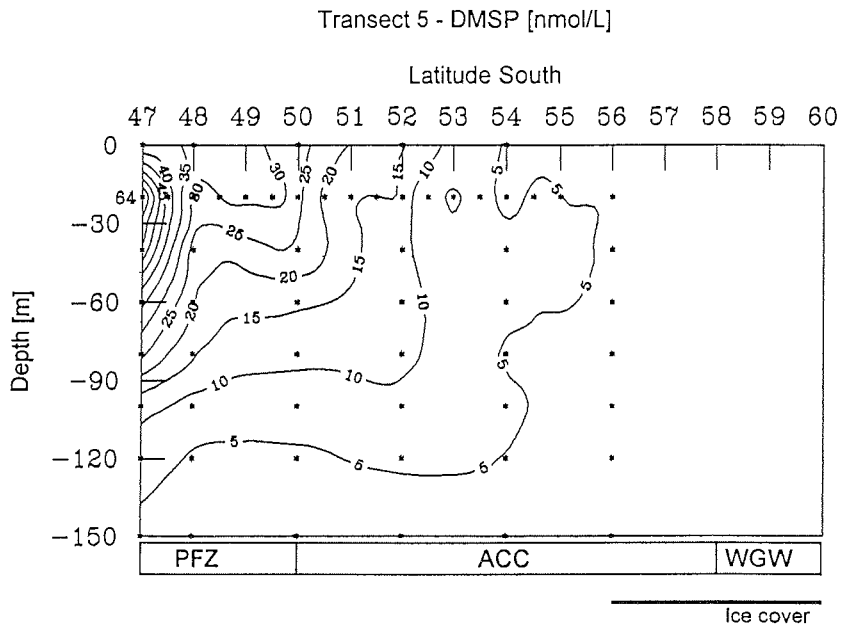


Abb. 24: Transekt 5: a) Regionale und vertikale Verteilung der Chlorophyll  $a$ -Konzentration in der Polar Front Zone (PFZ) und im Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC; WGW = Weddellwirbelwasser nicht beprobt). Eisbedeckung durch Balken angedeutet (Eis-Beobachtungen von J. VAN FRANKEKER, NIOZ Texel).

b)



c)

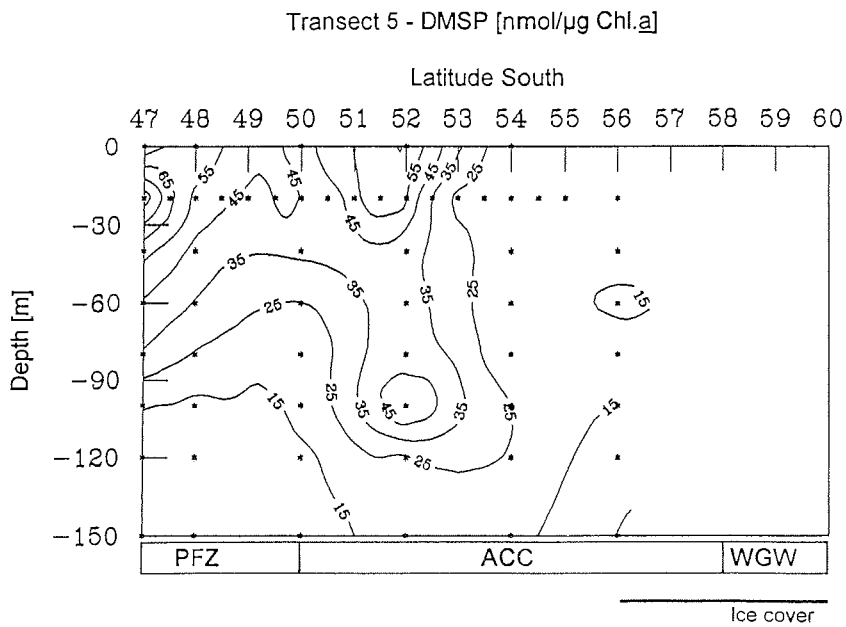


Abb. 24: Transect 5: b) Regionale und vertikale Verteilung der partikulären DMSP-Konzentration und (c) DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis in der Polar Front Zone (PFZ) und im Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC; WGW = Weddellwirbelwasser nicht beprobt). Eisbedeckung durch Balken angedeutet (Eis-Beobachtungen von J. VAN FRANEKER, NIOZ Texel).



Transekt 6 (Nord-Süd-Schnitt) umfaßte ausschließlich südliches ACC- und Weddellwirbelwasser (WGW) mit Eisbedeckung südlich von 57°30'S. Sowohl die Chlorophyll  $\underline{a}$ - als auch DMSP-Konzentrationen nahmen mit zunehmender Tiefe ab (Abb. 25a & 25b). Im offenen bzw. eisbedeckten ACC-Wasser war die Chlorophyll  $\underline{a}$ -Konzentration gering (ca. 0,2  $\mu\text{g L}^{-1}$ ), ein leichter Anstieg auf 0,3  $\mu\text{g L}^{-1}$  trat an der ACC-Weddellwirbel-Front auf (58°S). Südlich dieser Front nahmen die Konzentrationen bis auf 0,15  $\mu\text{g L}^{-1}$  (59°30'S) ab. Im offenen ACC waren die DMSP-Konzentrationen im Vergleich zu Transekt 2 ebenfalls gering, nahm jedoch unter dem eisbedeckten ACC und WGW auf 7 bis 14 nmol DMSP  $\text{L}^{-1}$  zu. Entsprechend niedrig war das DMSP:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis im offenen ACC, stieg jedoch unter dem Eis auf bis zu 63 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$ ] $^{-1}$  an (Abb. 25c).

a)

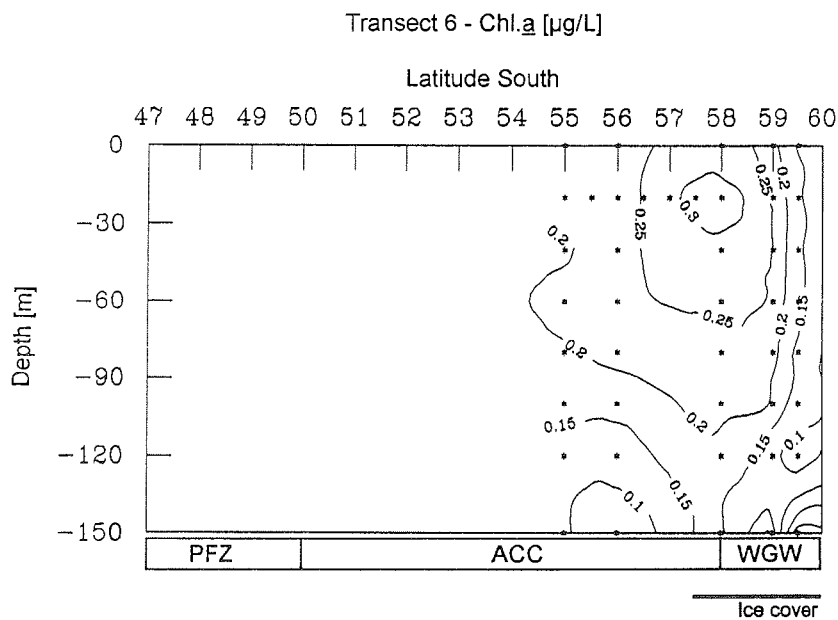


Abb. 25: Transekt 6: a) Regionale und vertikale Verteilung der Chlorophyll  $\underline{a}$ -Konzentration im Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC) und im Weddellwirbelwasser (WGW; PFZ = Polar Front Zone nicht beprobt). Eisbedeckung durch Balken angedeutet (Eis-Beobachtungen von J. VAN FRANEKER, NIOZ Texel).

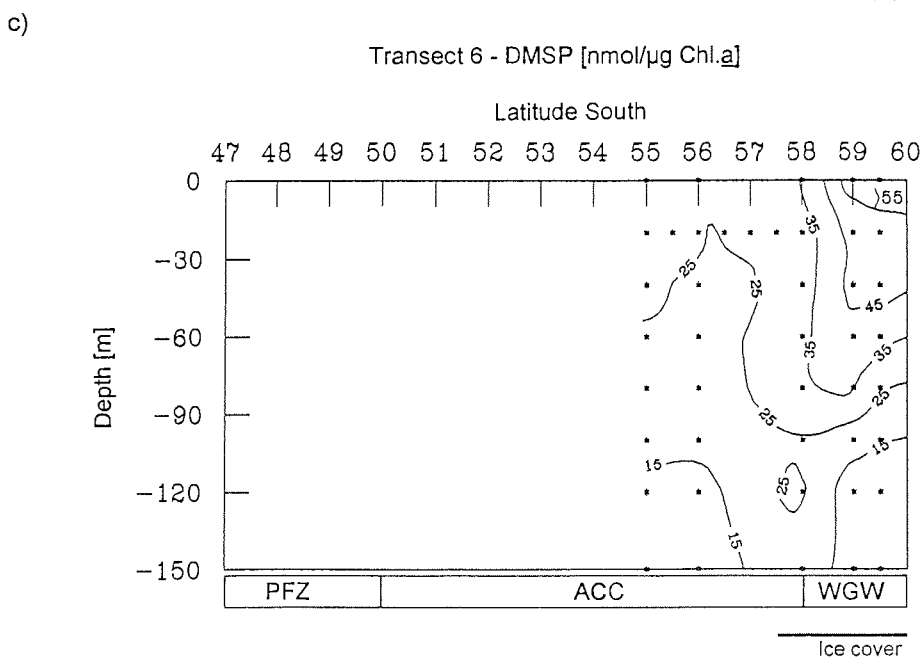
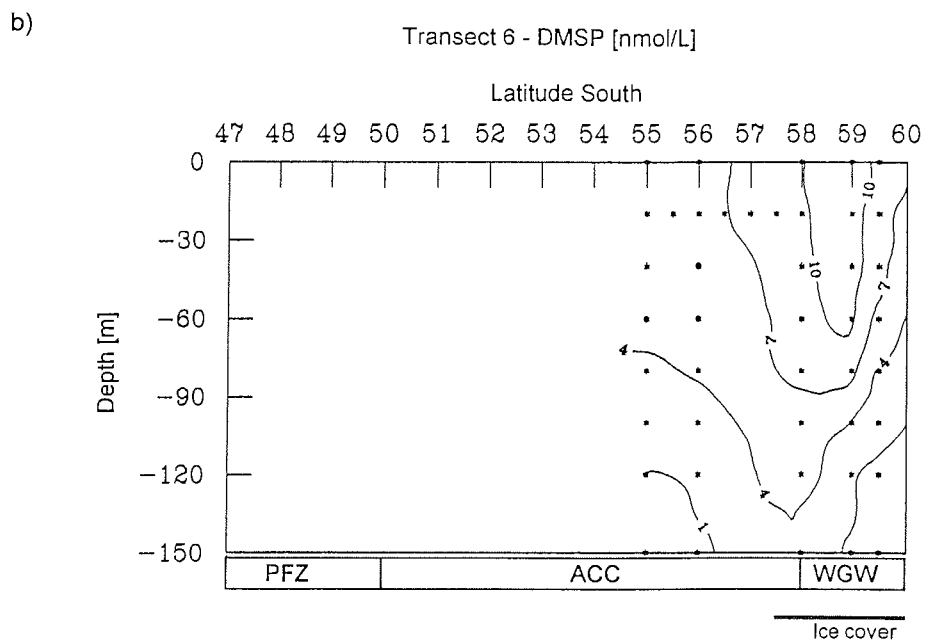


Abb. 25: Transect 6; b) Regionale und vertikale Verteilung der partikulären DMSP-Konzentration und (c) DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis im Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC) und im Weddellwirbelwasser (WGW; PFZ = Polar Front Zone nicht beprobt). Eisbedeckung durch Balken angedeutet (Eis-Beobachtungen von J. VAN FRANKEKER, NIOZ Texel).

Auf Transekt 11 (Süd-Nord-Schnitt) wurde das gesamte Untersuchungsgebiet vom eisbedeckten WGW bis zur PFZ erfaßt. Auf diesem Transekt wurde die Eiskante an der ACC-Weddellwirbel-Front etwa bei 58°S angetroffen. Südlich von 52°S zeigte die regionale und vertikale Chlorophyll  $a$ -Verteilung (Abb. 26a) geringe Schwankungen zwischen 0,2 und 0,3  $\mu\text{g L}^{-1}$  mit niedrigeren Konzentrationen unter dem eisbedeckten Weddellwirbelwasser (0,1 bis 0,2  $\mu\text{g L}^{-1}$ ). Nördlich von 52°S war die Chlorophyll  $a$ -Konzentration deutlich höher, erreichte bei 48°S bis zu 1,7  $\mu\text{g L}^{-1}$  und nahm auf dieser Station unterhalb von 60 m Tiefe rapide ab. Das partikuläre DMSP (Abb. 26b) zeigte eine ähnliche Verteilung mit geringeren Konzentrationen südlich von 52°S (3 bis 11 nmol DMSP  $\text{L}^{-1}$ ) mit einem Maximum bei 48°S (61 nmol DMSP  $\text{L}^{-1}$ ). Das höchste DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis auf diesem Transekt wurde jedoch im offenen ACC bei 52°S berechnet (bis zu 62 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}a$ ] $^{-1}$ ; Abb. 26c). In der PFZ ging das DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis trotz der beträchtlichen Biomasse nicht über das bei 52°S hinaus (23 bis 52 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}a$ ] $^{-1}$ ). Im eisbedeckten Weddellwirbelwasser dagegen war das DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis mit weniger als 25 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}a$ ] $^{-1}$  deutlich geringer.

a)

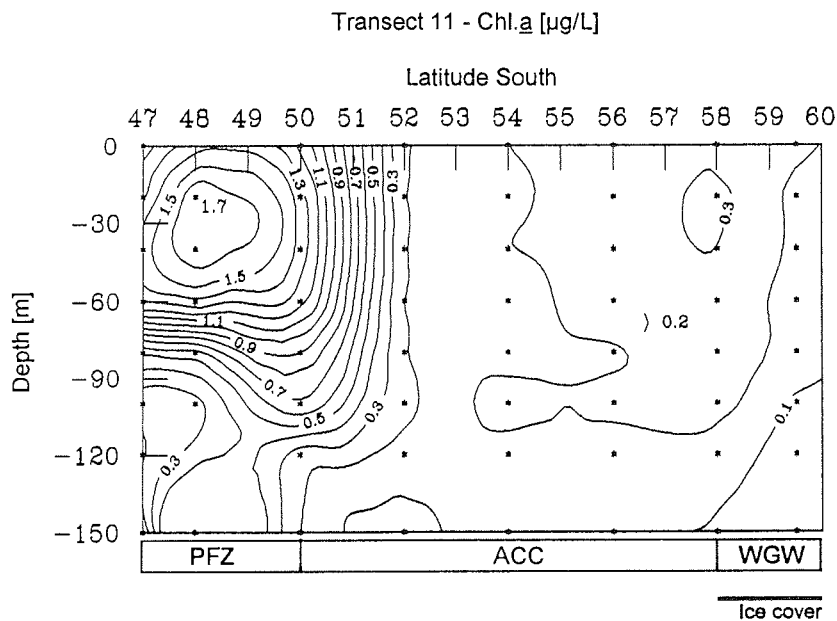
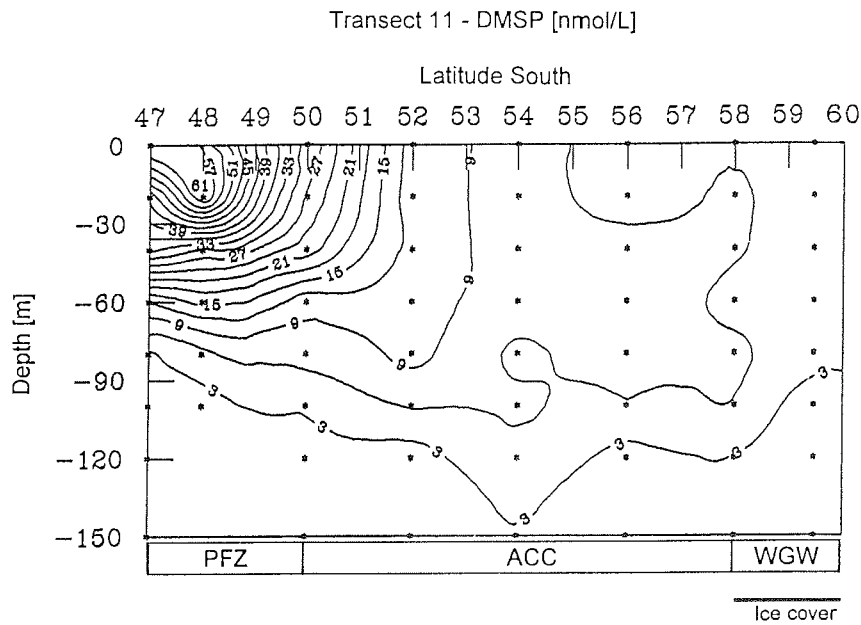


Abb. 26: Transekt 11: a) Regionale und vertikale Verteilung der Chlorophyll  $a$ -Konzentration in der Polar Front Zone (PFZ), im Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC) und im Weddellwirbelwasser (WGW). Eisbedeckung durch Balken angedeutet (Eis-Beobachtungen von J. VAN FRANEKER, NIOZ Texel).

b)



c)

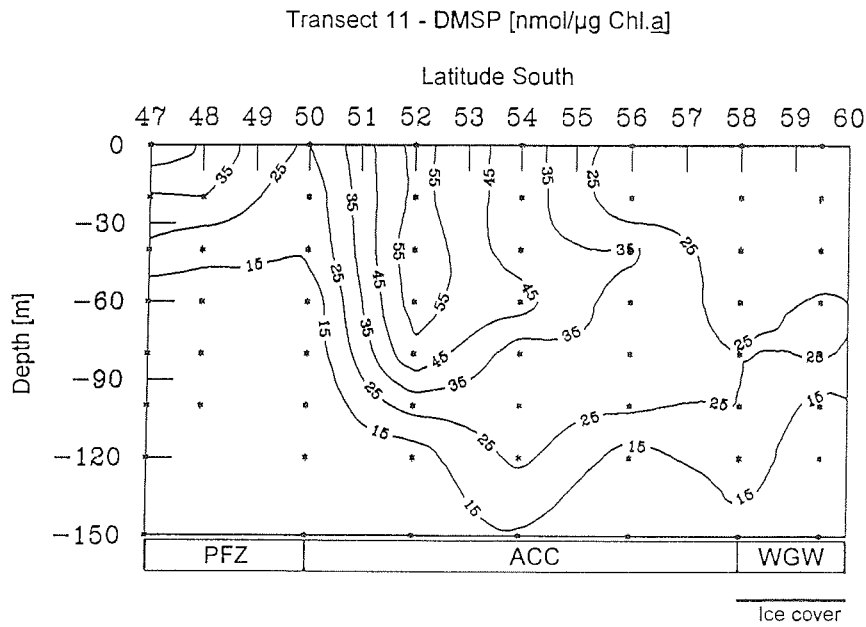


Abb. 26: Transekt 11: b) Regionale und vertikale Verteilung der partikulären DMSP-Konzentration und (c) DMSP:Chl.a-Verhältnis in der Polar Front Zone (PFZ), im Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC) und im Weddellwirbelwasser (WGW). Eisbedeckung durch Balken angedeutet (Eis-Beobachtungen von J. VAN FRANKEKER, NIOZ Texel).

Transekt 13 führte aus dem Hauptuntersuchungsgebiet bei 6°W in nord-östlicher Richtung nach Kapstadt. Auf diesem Transekt wurde zunächst die PFZ (etwa 50°S bis 45°S), dann die Sub-Antarktische Zone durchquert (< 45°S). Im Bereich der PFZ wurden höhere Chlorophyll  $a$ - (0,5 bis 1,2  $\mu\text{g L}^{-1}$ ) und DMSP-Konzentrationen (24 bis 53  $\text{nmol L}^{-1}$ ) gemessen, die in nordöstlicher Richtung tendenziell abnahmen (0,3 bis 1,0  $\mu\text{g Chl.}a \text{ L}^{-1}$ ; 12 bis 29  $\text{nmol DMSP L}^{-1}$ ; Abb. 27a). Das resultierende DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis variierte in der PFZ zwischen 32 und 59  $\text{nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}a]^{-1}$  (Abb. 27b). Normiert auf Chlorophyll  $a$  nahm das DMSP bei 45°S und 44°S auf 29 bzw. 18  $\text{nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}a]^{-1}$  ab und erreichte weiter nordostwärts zwischen 49 und 62  $\text{nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}a]^{-1}$ .

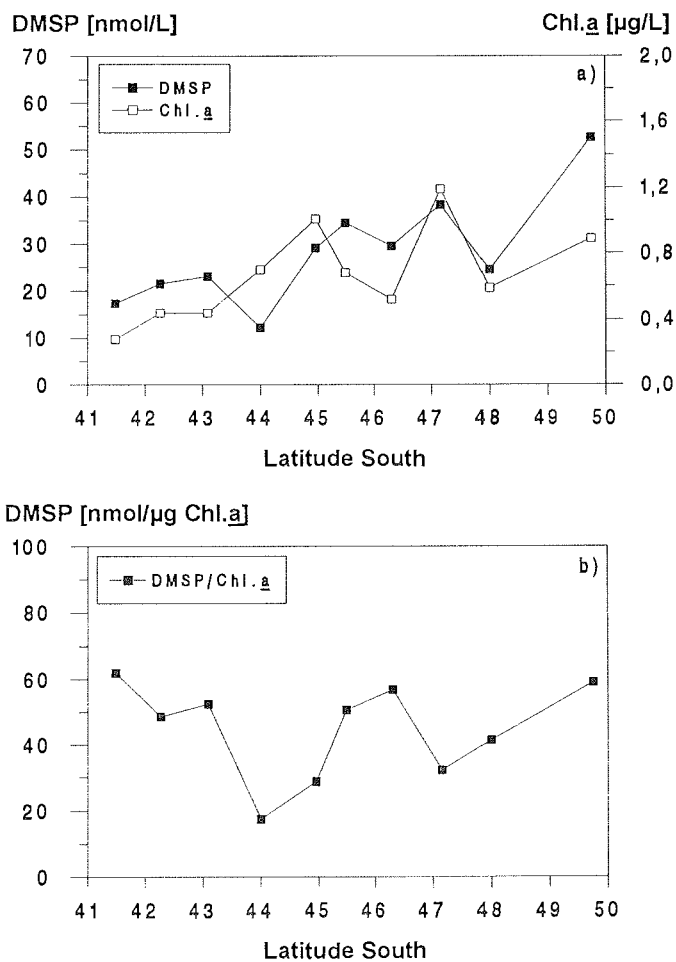


Abb. 27: Transekt 13: a) Chlorophyll  $a$ - und partikuläre DMSP-Konzentration im Oberflächenwasser (Membranpumpe, 11 m Tiefe) vom Hauptuntersuchungsgebiet in Richtung Kapstadt, Südafrika, sowie (b) das resultierende DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis.

Tabelle 7 faßt die Chlorophyll *a*- und DMSP-Konzentration sowie das resultierende DMSP:Chl.*a*-Verhältnis im Oberflächenwasser zusammen (0, 11 und 20 m Tiefe). Angegeben sind mittlere Konzentrationen und Verhältnisse sowie deren Bereiche innerhalb der Wassermassen, die auf den Transekten 1, 2, 5, 6, 11 und 13 beprobt wurden. Die Sub-Antarktische Zone wurde lediglich auf Transekt 13 durchquert.

Tab. 7: Mittlere Chlorophyll *a*- und DMSP-Konzentrationen sowie DMSP:Chlorophyll *a*-Verhältnis im Oberflächenwasser (0, 11 und 20 m Tiefe) der Sub-Antarktischen Zone (SAZ), der Polar Front Zone (PFZ), des Antarktischen Zirkumpolarstroms (ACC) und des eisbedeckten Weddellwirbelwassers (WGW) im antarktischen Frühling 1992. Angegeben sind Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen (SAZ:  $n = 5$ , PFZ:  $n = 26$ , ACC:  $n = 88$  und WGW:  $n = 15$ ) sowie Bereiche in Klammern.

Wassermasse	Chlorophyll <i>a</i> [ $\mu\text{g/L}$ ]	DMSP [nmol/L]	DMSP:Chl. <i>a</i> -Verhältnis [nmol/ $\mu\text{g}$ Chl. <i>a</i> ]
SAZ	0,57 $\pm$ 0,29 (0,44 - 1,01)	20,7 $\pm$ 6,3 (12,3 - 29,1)	41,9 $\pm$ 18,2 (17,5 - 62,0)
PFZ	0,81 $\pm$ 0,31 (0,50 - 1,73)	36,5 $\pm$ 13,0 (15,1 - 66,5)	47,3 $\pm$ 14,6 (23,9 - 92,4)
ACC	0,31 $\pm$ 0,21 (0,10 - 1,39)	8,1 $\pm$ 5,1 (1,8 - 29,4)	28,3 $\pm$ 13,9 (8,4 - 70,4)
WGW (eisbedeckt)	0,26 $\pm$ 0,07 (0,14 - 0,34)	6,8 $\pm$ 3,6 (2,6 - 13,7)	29,3 $\pm$ 17,9 (7,7 - 62,9)

#### 4.2.2 Größenstruktur des partikulären DMSP in der PFZ

Auf Transekt 11 wurde das Profil bei 48°S in der PFZ nach den Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton), 2 bis  $20 \mu\text{m}$  (Nanoplankton) und  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton; cf. SIEBURTH et al. 1978) fraktioniert. Das Nanoplankton wurde zusätzlich in die Fraktionen 5 bis  $20 \mu\text{m}$  und 2 bis  $5 \mu\text{m}$  getrennt (Abb. 28).

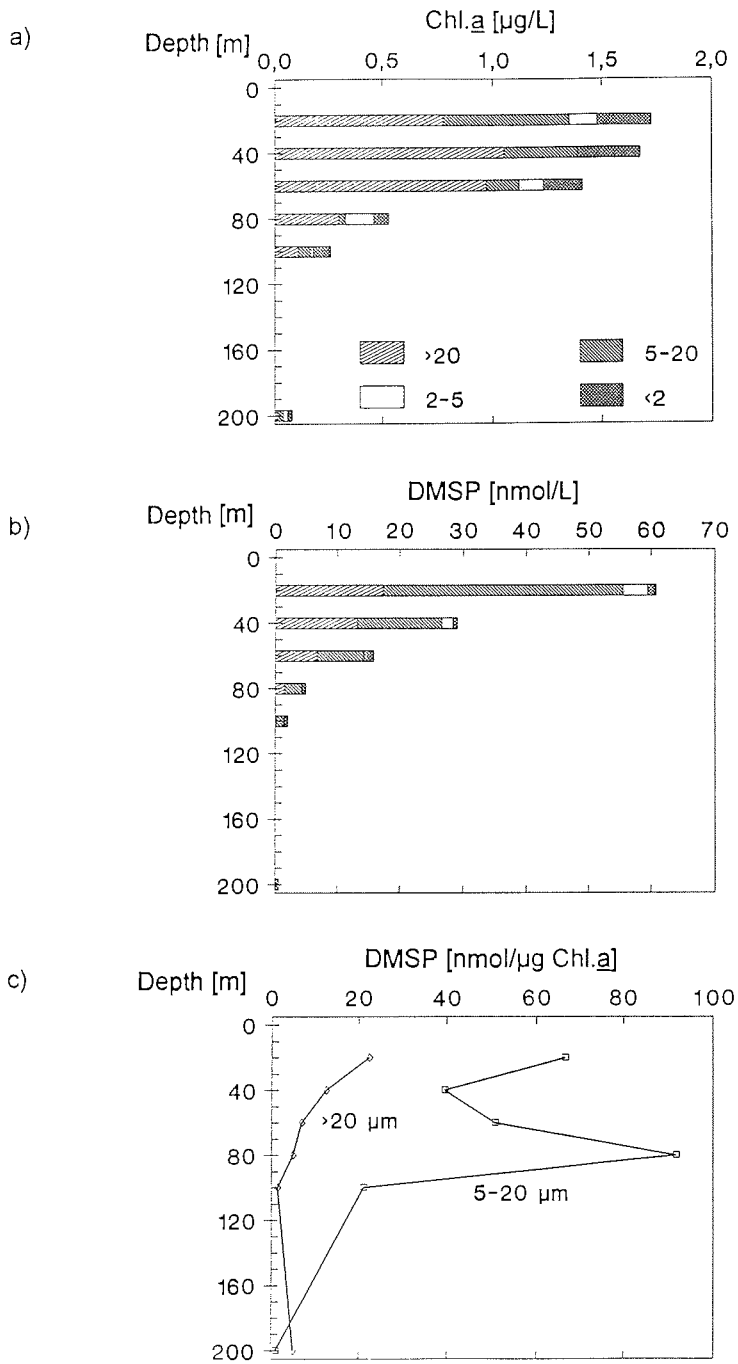


Abb. 28: Transekt 11: Vertikalprofil in der Polar Front Zone ( $48^{\circ}\text{S}$ ,  $6^{\circ}\text{W}$ ). a) Chlorophyll  $a$ - und b) partikuläre DMSP-Konzentration, fraktioniert nach den Plankton-Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton), 5 bis  $20 \mu\text{m}$  und 2 bis  $5 \mu\text{m}$  (Nanoplankton) sowie  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton), c) DMSP:Chl.  $a$ -Verhältnis der Fraktionen  $> 20 \mu\text{m}$  und 5 bis  $20 \mu\text{m}$  (Erklärung siehe Text).

Auf der Station bei 48°S stammte das Chlorophyll *a* größtenteils vom Mikrophytoplankton (> 20 µm; 66 % Chl.*a*, Abb. 28a), das von größeren Diatomeen wie *Corethron criophilum* und *Fragilariopsis kerguelensis* dominiert wurde (R. CRAWFORD, AWI Bremerhaven, pers. Mitt.). Darüber hinaus trugen die Organismen der Größenfraktionen 5 bis 20 µm (Nanoplankton) und < 2µm (Picoplankton) zur Chlorophyll *a*-Konzentration bei, während die mit einer Größe von 2 bis 5 µm (Nanoplankton) von geringerer Bedeutung waren. Die höchsten DMSP-Konzentrationen dieser Station (Abb. 28b) wurden dagegen in der Größenfraktion 5 bis 20 µm nachgewiesen, die zum Großteil aus Phytoflagellaten bestand. Auch das Mikroplankton trug deutlich zum partikulären DMSP-Gehalt bei, während die kleineren Organismen (< 5 µm) nur geringe Mengen an DMSP enthielten (< 8 %). Daraus ergab sich für die Größenfraktion 5 bis 20 µm ein wesentlich höheres DMSP:Chl.*a*-Verhältnis als im Vergleich zu den größeren Diatomeen (Mikroplankton; Abb. 28c; die Größenfraktionen der Organismen < 5 µm aufgrund der z.T. extrem niedrigen Chlorophyll *a*- und DMSP-Konzentrationen und einem somit vermutlich überschätzten DMSP:Chl.*a*-Verhältnis nicht dargestellt).

### 4.2.3 Phytoplanktongemeinschaft

Repräsentativ für das Hauptuntersuchungsgebiet wurde auf Transekt 11 das Mikro- und Nanophytoplankton bestimmt und in Phytoplankton-Kohlenstoff (PPC) umgerechnet (Abb. 29; Phytoplankton- und PPC-Bestimmung von R. SCHAREK, AWI Bremerhaven). In der PFZ dominierten die zentrischen Diatomeen (53 % bis 94 % PPC), gefolgt von den Flagellaten (ca. 36 % PPC). Diese Gruppe beinhaltete auch *Phaeocystis* sp., die zu den bedeutenden DMSP-Produzenten gehört (KELLER et al. 1989a), jedoch überwiegend im einzelligen Stadium auftrat. Der Anteil der pennaten Diatomeen war gering (3 % bis 10 % PPC) mit leicht erhöhten Werten in der PFZ (1400 bis 4300 ng C L<sup>-1</sup>) gegenüber denen im ACC (50 bis 830 ng C L<sup>-1</sup>) und WGW (290 bis 2500 ng C L<sup>-1</sup>). Die ebenfalls als bedeutende DMSP-Produzenten bekannten Coccolithophoriden traten nur nördlich von 52°S mit einem geringen Anteil von 1 % bis 4 % am Phytoplankton-Kohlenstoff auf.



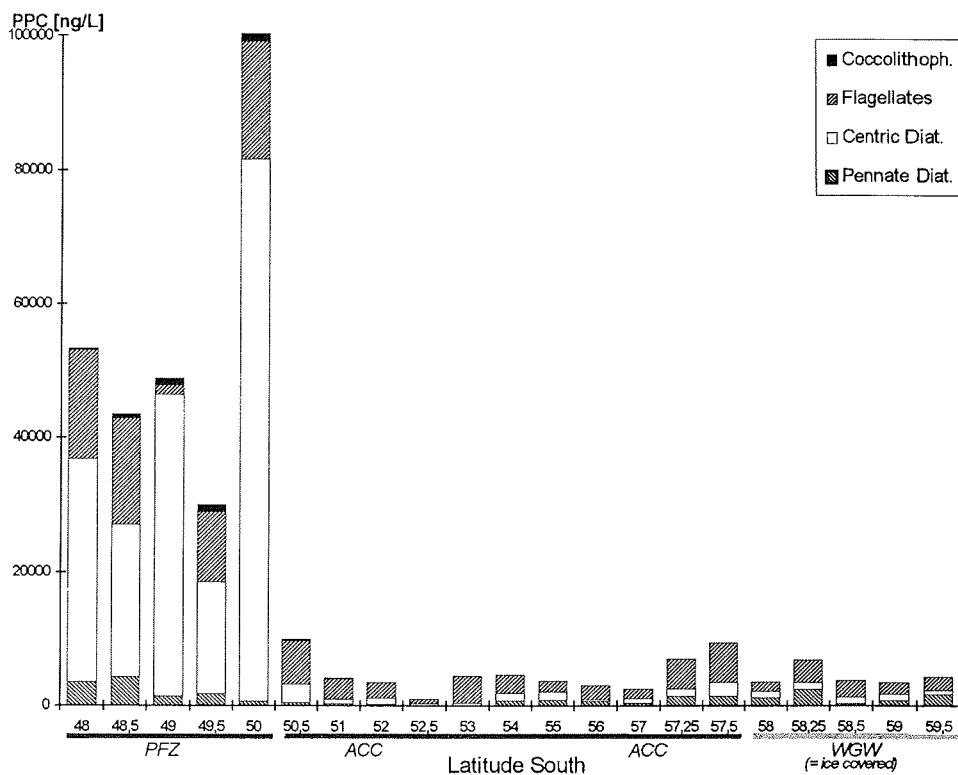


Abb. 29: Transekt 11: Phytoplanktonkohlenstoff (PPC) des Mikro- und Nanophytoplanktons (20 m Tiefe) in der Polar Front Zone (PFZ), im Antarktischen Zirkumpolarstrom (ACC) und im Weddellwirbelwasser (WGW; PPC berechnet von R. SCHAREK, AWI Bremerhaven, Eis-Beobachtungen von J. VAN FRANKEK, NIOZ Texel).

Im ACC- und WGW dominierten Flagellaten (43 % bis 93 % PPC im ACC; 35 % bis 68 % PPC im WGW). Innerhalb dieser Wassermassen traten die Diatomeen mit einem geringeren Anteil am Phytoplankton-Kohlenstoff auf (11 % bis 57 % PPC im ACC; 35 % bis 68 % PPC im WGW), der etwa gleichermaßen auf zentrische (6 % bis 34 % PPC im ACC; 15 % bis 29 % PPC im WGW) und pennate Arten (5 % bis 23 % PPC im ACC; 20 % bis 39 % PPC im WGW) zurückzuführen war.

### 4.3 DISKUSSION

#### 4.3.1 DMS-Konzentration im Südpolarmeer

Im Südpolarmeer wurden z.T. extrem hohe DMS-Konzentrationen dokumentiert. Diese Studien waren überwiegend auf antarktische Küstenregionen und das Weddellmeer beschränkt. So wurden in der Prydz Bay im antarktischen Sommer bis zu 290 nmol DMS L<sup>-1</sup> (GIBSON et al. 1989, 1990) sowie in deren Küstenbereich im Januar 1989 eine mittlere Konzentration von 91 nmol DMS L<sup>-1</sup> in der Wassersäule bestimmt (McTAGGART und BURTON 1993). Auch im Weddellmeer wurden im antarktischen Sommer extreme DMS-Konzentrationen von bis zu 193 nmol DMS L<sup>-1</sup> (FOGELQVIST 1991) und nördlich der Antarktischen Halbinsel bis zu 250 nmol DMS L<sup>-1</sup> gemessen (KIRST et al. 1993). Diese DMS-Konzentrationen sind deutlich höher als im Beringmeer (Sub-Arktis, bis zu 17 nmol DMS L<sup>-1</sup>; BARNARD et al. 1984) oder im Ärmelkanal (bis zu 24 nmol DMS L<sup>-1</sup>; HOLLIGAN et al. 1987). Auch im offenen Südpolarmeer wurden geringe DMS-Konzentrationen bestimmt. So wurden in der Drakestraße DMS-Konzentrationen von bis zu 3 nmol DMS L<sup>-1</sup> (antarktischer Herbst; BERRESHEIM et al. 1989) und im Bellingshausenmeer bis zu 27 nmol DMS L<sup>-1</sup> quantifiziert (antarktischer Frühling; TURNER et al. 1995). Demnach sind die extremen DMS-Konzentrationen der antarktischen Küsten- und Schelfgebiete möglicherweise nicht repräsentativ für ausgedehnte Bereiche des offenen Südpolarmeeres (TURNER et al. 1995).

Neben der DMS-Konzentration ist auch die des DMSP, der wichtigsten biologischen Vorstufe des DMS (ANDREAE 1990), von Bedeutung. In marinen Ökosystemen kommt DMSP in zahlreichen Mikro- und Makroalgen vor (ACKMAN et al. 1966, WHITE 1982, REED 1983, DICKSON und KIRST 1987a, 1987b, KELLER et al. 1989a) und gelangt durch Zooplankton "Grazing" (DACEY und WAKEHAM 1986, BELVISO et al. 1990), Zell-Lysis (NGUYEN et al. 1988), enzymatische Spaltung (CANTONI und ANDERSON 1956) oder bakterielle Aktivität (KIENE und SERVICE 1991) als gelöstes DMSP bzw. DMS ins Meerwasser. Insbesondere im Südpolarmeer ist die Anzahl der Daten des partikulären und/oder gelösten DMSP geringer als die des DMS (TURNER et al. 1995). Untersuchungen anderer ozeanischer Gebiete zeigten, daß partikuläres DMSP nicht notwendigerweise mit gelöstem DMSP oder DMS korreliert, was auf den Einfluß von abiotischen und biotischen Faktoren in den verschiedenen Ökosystemen zurückgeführt wird. So kann nicht aus gelöstem DMSP bzw. DMS oder dem DMS in der Atmosphäre auf partikuläres DMSP geschlossen werden (TURNER et al. 1988, BELVISO et al. 1993, MATRAI und KELLER 1993). Dennoch scheinen die mäßigen partikulären DMSP-Konzentrationen der vorliegenden Untersuchung nicht mit höheren DMS-Konzentrationen zu korrespondieren, sondern könnten vielmehr

frühere Untersuchungen im Oberflächenwasser des offenen Südpolarmeeres bestätigen ( $\leq 3 \text{ nmol DMS L}^{-1}$ , Drakestraße; BERRESHEIM et al. 1989).

#### 4.3.2 Phytoplanktonentwicklung im antarktischen Frühling 1992

Im Weddellmeer werden Eisrandblüten, die aufgrund der Eisschmelze im Frühjahr entstehen, als ein bekanntes Phänomen beschrieben (VON BODUNGEN 1986, SMITH et al. 1988, COTA et al. 1990, SMETACEK et al. 1990). Im offenen Südpolarmeer bei 6°W dagegen trat im Frühling 1992 keine Eisrandblüte an der zurücktretenden Eiskante auf (JOICHEM et al. 1995). Statt dessen wurde in der Polar Front Zone (PFZ) innerhalb des Untersuchungszeitraumes eine deutliche Akkumulation der Phytoplanktonbiomasse beobachtet. In der PFZ waren die hydrographischen Verhältnisse sehr dynamisch und die Probenahmen zwischen den einzelnen Transekten für mehrere Tage bzw. Wochen unterbrochen. Somit kann der dokumentierte Chlorophyll  $a$ -Anstieg in der PFZ nicht als sukzessive Entwicklung einer Phytoplanktonblüte betrachtet werden, dennoch eine saisonal bedingte Zunahme der Phytoplanktondichte in dieser Region repräsentieren. Zu dieser Jahreszeit treten statt an der Eiskante häufig in der PFZ Phytoplanktonblüten auf, was durch Satellitenaufnahmen (COMISO 1991) und die Beprobung der Wassersäule dokumentiert wurde (LAUBSCHER et al. 1993). Am Eisrand verhinderte die hohe Frequenz starker Stürme eine Stabilisierung der Wassersäule und damit die Entwicklung einer Planktonblüte (JOICHEM et al. 1995). Somit könnte die geringe Biomasseentwicklung im Frühjahr keine Ausnahme, sondern typisch für diese Region sein. Im nördlichen Weddellmeer scheinen dagegen Bedingungen zu herrschen, die die Bildung von Schmelzwasserlinsen und somit die Entwicklung von Eisrandblüten begünstigen (JOICHEM et al. 1995).

In der vorliegenden Untersuchung wurden die Eisalgen, die aufgrund der Eisschmelze in die Wassersäule entlassen wurden, durch vertikale Durchmischung in tiefere Wasserschichten transportiert und rasch verdünnt. Dieses Phänomen steht vorherigen Studien gegenüber, in denen die Eisalgen deutlich zum partikulären DMSP-Gehalt der Oberflächenschicht beitrugen (KIRST et al. 1991). Der Mangel an Phytoplankton, insbesondere an Eisalgen, kann außerdem durch Sedimentation beeinflusst werden, wie von RIEBESELL et al. (1991) beschrieben. Somit würde das partikuläre DMSP aufgrund von Sedimentation und/oder vertikaler Durchmischung aus den oberen Wasserschichten entfernt und so eine Emission des DMS verringert (DITULLIO und SMITH 1993). Darüber hinaus könnte der Mangel an Eisalgen, die aufgrund der Eisschmelze in die Wassersäule entlassen wurden, auf Zooplankton

"Grazing" zurückgeführt werden. Die Temperatur des Meerwassers hingegen spielt in kalten Habitaten eine untergeordnete Rolle für die Biomasseentwicklung, da sie in engen Grenzen variiert (vgl. Tab. 5) und psychrophile bzw. -tolerante Organismen gut an die dort herrschenden niedrigen Temperaturbereiche angepaßt sind (SMETACEK 1991; vgl. Kap. 7.3.2.4.2). Auch die Salinitätsunterschiede zwischen den verschiedenen Wassermassen waren relativ gering (vgl. Tab. 5). Darüber hinaus werden die Nährstoffe im Südpolarmeer selten aufgezehrt (SMITH und SAKSHAUG 1990). Im antarktischen Frühling lagen z.B. die Nitrat- und Silikatkonzentrationen in der Oberflächenschicht des ACC bei etwa 27  $\mu\text{M}$  Nitrat und 30 bis 50  $\mu\text{M}$  Silikat, im eisbedeckten WGW bei etwa 28  $\mu\text{M}$  Nitrat und 76  $\mu\text{M}$  Silikat. Lediglich in der PFZ wurden geringere Konzentrationen von < 25  $\mu\text{M}$  Nitrat und < 20  $\mu\text{M}$  Silikat vorgefunden (JOCHER et al. 1995).

#### 4.3.3 Partikuläres DMSP im offenen Südpolarmeer

Die kargen Phytoplanktonbestände im eisbedeckten Weddellwirbelwasser (Weddell Gyre Water, WGW) zeigten geringe partikuläre DMSP-Konzentrationen (3 bis 14  $\text{nmol L}^{-1}$ ; vgl. Tab. 7), was auf Transekt 11 in einem niedrigen DMSP:Chl.a-Verhältnis resultierte (< 25  $\text{nmol DMSP} [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ ). Auf Transekt 6 wurde dagegen im eisbedeckten WGW ein höheres Verhältnis von bis zu 63  $\text{nmol DMSP} [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$  verzeichnet. Im Antarktischen Zirkumpolarstrom (Antarctic Circumpolar Current, ACC) nahm die Phytoplanktonbiomasse in nördlicher Richtung tendenziell auf 1,4  $\mu\text{g Chl.}\underline{a} \text{ L}^{-1}$  zu. Die mittlere partikuläre DMSP-Konzentration betrug 8  $\text{nmol DMSP L}^{-1}$ , das mittlere DMSP:Chl.a-Verhältnis 28  $\text{nmol DMSP} [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ . In der PFZ dagegen führten höhere DMSP-Konzentrationen sowie eine größere und über den Untersuchungszeitraum (Transekt 2 bis Transekt 11) zunehmende Phytoplanktondichte insgesamt zu einem höheren DMSP:Chl.a-Verhältnis von 47  $\text{nmol DMSP} [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ , maximal wurden 92  $\text{nmol DMSP} [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$  bestimmt (vgl. Tab. 7). Die höheren partikulären DMSP-Konzentrationen in der PFZ (15 bis 67  $\text{nmol DMSP L}^{-1}$ ) entsprechen etwa denen anderer Berichte über Blütensituationen im Südpolarmeer. So wurde im antarktischen Frühling in der PFZ des Bellingshausenmeeres partikuläre DMSP-Konzentrationen bis zu 41  $\text{nmol DMSP L}^{-1}$  (TURNER et al. 1995) und im antarktischen Sommer im Weddellmeer bis zu 75  $\text{nmol DMSP L}^{-1}$  quantifiziert (KIRST et al. 1993). Insgesamt sind die DMSP-Konzentrationen vergleichbar mit denen in temperierten und tropischen Regionen (vgl. Kap. 3.3.2). So wurden im Oberflächenwasser des Atlantiks im Bereich von 40°S bis 47°N DMSP-Konzentrationen zwischen 0,2 bis 23  $\text{nmol DMSP L}^{-1}$  gemessen (BÜRGERMEISTER et al. 1990), vor

dem Nordost Amerikanischen Schelf in den ozeanischen Regionen der Delaware und Chesapeake Bay bis zu 35 bzw. 27 nmol DMSP L<sup>-1</sup> (IVERSON et al. 1989) sowie im tropischen Nordost-Atlantik und Mittelmeer bis zu 39 nmol DMSP L<sup>-1</sup> bestimmt (BELVISO et al. 1993). Im temperierten Nordost-Atlantik wurde eine mittlere partikuläre DMSP-Konzentration von 30 nmol DMSP L<sup>-1</sup> ermittelt, die regional zwischen 9 und 111 nmol DMSP L<sup>-1</sup> variierte (vgl. Tab. 2). Deutlich höhere DMSP-Konzentrationen wurden bisher nur aus neritischen Gebieten berichtet, die zugleich höhere Chlorophyll a-Konzentrationen aufwiesen und von Organismen wie *Phaeocystis* sp. oder *Emiliania huxleyi* dominiert waren. So wurden in der Nordsee und im Ärmelkanal bis zu 288 nmol DMSP L<sup>-1</sup> ( $\leq 60 \mu\text{g Chl. a L}^{-1}$ ; TURNER et al. 1988), im Golf von Maine während einer *E. huxleyi*-Blüte bis zu 260 nmol DMSP L<sup>-1</sup> quantifiziert (MATRAI und KELLER 1993). Im antarktischen Meereis wurden in Bereichen großer Biomasse ausgesprochen hohe DMSP-Konzentrationen gemessen (2,9  $\mu\text{mol L}^{-1}$ ; KIRST et al. 1991), die jedoch im Vergleich zu den Wasserproben der vorliegenden Untersuchung kein erhöhtes DMSP:Chl.a-Verhältnis zur Folge hatten. Im Oberflächenwasser des offenen Südpolarmeeres wurden mittlere DMSP:Chl.a-Verhältnisse von 32 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl. a}$ ]<sup>-1</sup> (KIRST et al. 1991) und in verschiedenen Wassermassen entlang des 6°W-Meridians 28 bis 47 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl. a}$ ]<sup>-1</sup> bestimmt (0, 11 und 20 m Tiefe; vgl. Tab. 7). Diese DMSP:Chl.a-Verhältnisse entsprechen etwa denen anderer ozeanischer Regionen. So wurden in verschiedenen geographischen Breiten des Atlantiks mittlere DMSP:Chl.a-Verhältnisse zwischen 11 und 31 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl. a}$ ]<sup>-1</sup> (berechnet aus BÜRGERMEISTER et al. 1990) und im Nordost-Atlantik 34 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl. a}$ ]<sup>-1</sup> ermittelt (vgl. Tab. 2). Vor dem Nordost-Amerikanischen Schelf wurden in der Delaware und Chesapeake Bay mittlere Verhältnisse von 128 bzw. 118 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl. a}$ ]<sup>-1</sup> dokumentiert (IVERSON et al. 1989). Im oligotrophen Mittelmeer und im tropischen Nordost-Atlantik lag das DMSP:Chl.a-Verhältnis sogar deutlich darüber und variierte zwischen 150 und 500 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl. a}$ ]<sup>-1</sup> (berechnet aus BELVISO et al. 1993). Demnach ist das DMSP-Potential der antarktischen Phytoplanktongemeinschaft im offenen Südpolarmeere nicht höher als das in temperierten und tropischen Regionen (vgl. Kap. 7.3.5.1).

Insgesamt folgte die regionale Verteilung des partikulären DMSP in der oberen Wasserschicht (0, 11 und 20 m Tiefe) etwa der des Chlorophylls a ( $r = 0,847$ ;  $n = 166$ ; Abb. 30). Diese Daten wurden jedoch nicht auf Signifikanz überprüft, da alle nicht-parametrischen Tests (Daten nicht normalverteilt) auf der Vergabe von Rängen beruhen, die insbesondere die große Anzahl der niedrigen Werte unverhältnismäßig beeinflussen. In heterogenen Phytoplanktongemeinschaften ist die Korrelation von DMSP und Chlorophyll a oftmals gering, da DMSP nicht von allen Arten synthetisiert wird (TURNER et al. 1988, ANDREAE 1990, LECK et al. 1990, BELVISO et al. 1993, LISS

et al. 1994) und die DMSP-synthetisierenden Arten artspezifische DMSP- und Chlorophyllgehalte aufweisen (vgl. Kap. 7.3.5 und 7.3.3).

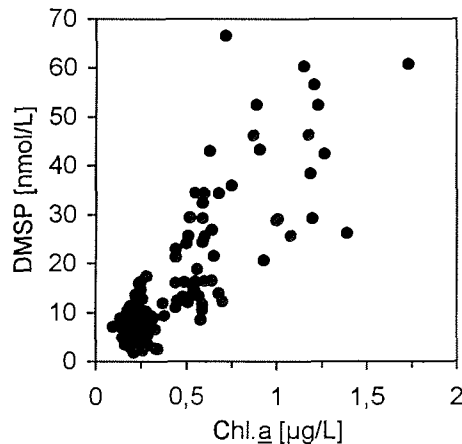


Abb. 30: Korrelation von partikulärem DMSP und Chlorophyll a im Oberflächenwasser (0, 11 und 20 m Tiefe) der beprobten Transekte ( $r = 0,847$ ,  $n = 166$ ).

#### 4.3.4 Potentielle DMSP-Produzenten

##### 4.3.4.1 Größenstruktur des partikulären DMSP

In der PFZ bei 48°S stammte das Chlorophyll a in erster Linie vom Mikrophytoplankton ( $> 20 \mu\text{m}$ ), das von den Diatomeen *Corethron criophilum* und *Fragilariopsis kerguelensis* dominiert wurde (R. CRAWFORD, AWI Bremerhaven, pers. Mitt.; vgl. Abb. 28a). Diatomeen gehören zumeist zu den weniger bedeutenden DMSP-Produzenten (KELLER et al. 1989a; vgl. Kap. 7.3.5). Auch *C. criophilum* (von R. CRAWFORD während ANT-X/6 isoliert) enthält nur geringfügige Mengen an DMSP, die unterhalb der Nachweisgrenze liegen (Daten nicht gezeigt). So war das partikuläre DMSP hauptsächlich auf das Nanoplankton zurückzuführen (5 bis 20  $\mu\text{m}$ ; vgl. Abb. 28b), das überwiegend aus Flagellaten wie z.B. *Phaeocystis* sp. bestand. Der Beitrag kleinerer Arten ( $< 5 \mu\text{m}$ ) war von geringerer Bedeutung. Somit lag das DMSP:Chl.a-Verhältnis der Fraktion 5 bis 20  $\mu\text{m}$  deutlich über dem der übrigen Fraktionen (vgl. Abb. 28c). Insgesamt zeigte das partikuläre DMSP im Südpolarmeer eine ähnliche Größenstruktur wie in anderen geographischen Breiten. Auf je zwei Stationen im tropischen Nordost-Atlantik und im Mittelmeer trug die Größenfraktion 10 bis 200  $\mu\text{m}$  (26 % bzw. 36 %, euphotische Zone und 16 % bzw. 39 %, 15 m Tiefe) zwar deutlich

zur gesamten partikulären DMSP-Konzentration bei, das DMSP stammte jedoch überwiegend aus der Größenfraktion des Nanoplanktons (0,7 bis 10  $\mu\text{m}$ ; BELVISO et al. 1993). Im Küstenbereich des nordwestlichen Mittelmeeres war das partikuläre DMSP hauptsächlich mit kleinen Dinoflagellaten (etwa 20  $\mu\text{m}$ ) wie *Prorocentrum* sp. und *Gymnodinium* sp. assoziiert (BELVISO et al. 1990), deren Isolate bedeutende Mengen an DMSP enthalten können (KELLER et al. 1989a). Auch in der Grönlandsee stammte das partikuläre DMSP überwiegend aus der Fraktion des Nanoplanktons (2 bis 20  $\mu\text{m}$ , cf. SIEBURTH et al. 1978; vgl. Kap. 5.3.3.1).

#### 4.3.4.2 Phytoplanktongemeinschaft und DMSP

Im Südpolarmeer wurden hohe DMS-Konzentrationen auf deutliche Blüten der koloniebildenden Art *Phaeocystis* sp. zurückgeführt (GIBSON et al. 1989, 1990, KIRST et al. 1991, McTAGGART und BURTON 1993), die als Vertreter der Prymnesiophyceae zu den bedeutenden DMS- bzw. DMSP-Produzenten gehört (KELLER et al. 1989a; vgl. Kap. 7.3:5.1). In der vorliegenden Untersuchung trat *Phaeocystis* sp. nicht in Kolonien, sondern im einzelligen Flagellatenstadium auf. *Phaeocystis* sp. wird aufgrund ihrer Zellgröße von etwa 5  $\mu\text{m}$  Durchmesser (berechnet aus KELLER et al. 1989a sowie STEFELS und VAN BOEKEL 1993) dem Nanoplankton zugeordnet (cf. SIEBURTH et al. 1978). Der zelluläre DMSP-Gehalt von *Phaeocystis* sp. ist relativ gering, bezogen auf das Gesamtvolumen jedoch mit dem der Dinophyceae vergleichbar, die eine weitere Klasse der bedeutenden DMS- bzw. DMSP-Produzenten darstellen (KELLER et al. 1989a). So beträgt der zelluläre DMSP-Gehalt zweier *Phaeocystis* sp.-Isolate 1,0 bzw. 2,3 pg DMSP Zelle<sup>-1</sup> (5,9 bzw. 13,4 fmol DMSP Zelle<sup>-1</sup>), berechnet auf das Gesamtvolumen resultiert eine Konzentration von 113 bzw. 261 nM DMSP (KELLER et al. 1989a). Somit können *Phaeocystis*-Blüten zu einer ausgesprochen hohen DMS- bzw. DMSP-Produktion in der Wassersäule führen (Liss et al. 1994), während einzelne Flagellaten vermutlich eine untergeordnete Rolle spielen. Darüber hinaus könnte das Auftreten der Flagellatenstadien darauf hindeuten, daß es sich bei *Phaeocystis*-Blüten um regional und/oder saisonal beschränkte Ereignisse handelt.

Die erhöhten partikulären DMSP-Konzentrationen im offenen Südpolarmeer waren in erster Linie mit Flagellaten assoziiert. So traten die höchsten DMSP:Chl.*a*-Verhältnisse an Stationen mit Flagellatendominanz auf. Ein hohes DMSP:Chl.*a*-Verhältnis weist nicht nur auf bedeutende DMSP-Produzenten hin, sondern kann sich auch aus der Stagnation einer Blüte ableiten (vgl. Kap. 7.3.6). Dies käme jedoch nur für den Bereich der PFZ in Betracht, wo über den Untersuchungszeitraum

eine Zunahme der Phytoplanktondichte festgestellt wurde. Im eisbedeckten WGW traten geringe DMSP:Chl.a-Verhältnisse auf (Transekt 11), die auf einer Chlorophyllzunahme unter lichtlimitierenden Bedingungen beruhen könnten, da in stark durchmischten Wasserkörpern die Position der Organismen im Lichtgradienten der euphotischen Zone ständig variiert (vgl. Kap. 7.3.6). So wurden im Bereich der Eiskante an der Wasseroberfläche 390 bis 470  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PAR gemessen (Photosynthetic Active Radiation; B. QUÉGUINER, Institut Universitaire Européen de la Mer, unveröff.). Dagegen könnte das höhere DMSP:Chl.a-Verhältnis auf Transekt 6 auf höhere Lichtintensitäten zurückgeführt werden, da die DMSP-Synthese von Mikro- und Makroalgen lichtabhängig ist (GRÖNE 1991, KARSTEN et al. 1991a, LEVASSEUR et al. 1994, diese Arbeit vgl. Kap. 7.3.5.2). So nimmt die Lichtintensität im Meereis bereits in den oberen 25 cm um 90 % der Oberflächeneinstrahlung ab (BARTSCH 1989), während das Lichtangebot in der Wassersäule deutlich höher ist. Auf Transekt 6 wurden beispielsweise an der Wasseroberfläche 480 bis 570  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  PAR gemessen (JOCHEM et al. 1995). Eisalgen, die in die Wassersäule entlassen werden, könnten aufgrund der höheren Lichtintensitäten zunehmend DMSP synthetisieren und so ein höheres DMSP:Chl.a-Verhältnis aufweisen als im Meereis. Dort wurden zwar extrem hohe DMSP-Konzentrationen dokumentiert (bis zu 2,9  $\mu\text{M}$ ; KIRST et al. 1991), die aber aufgrund großer Biomasse zumeist in einem DMSP:Chl.a-Verhältnis resultierten, das mit dem in der Wassersäule vergleichbar ist (Übersicht in TURNER et al. 1995).

Auch die Coccolithophoriden gehören zu den bedeutenden DMSP-Produzenten (KELLER et al. 1989a; vgl. Kap. 7.3.5), die jedoch nur nördlich von 52°S auftraten (1 % bis 4 % PPC) und dort zur partikulären DMSP-Konzentration beitrugen. In diesem Bereich könnten auch die höheren DMSP:Chl.a-Verhältnisse z.T. auf diese Organismen zurückgeführt werden, da z.B. *Emiliana huxleyi* ein hohes Verhältnis aufweisen kann (vgl. Kap. 7.3.6).

Die PFZ wurde von zentrischen Diatomeen dominiert (53 % bis 94 % PPC), die aufgrund ihrer Abundanz vermutlich ebenfalls an der partikulären DMSP-Konzentration beteiligt waren. So ist die zelluläre DMSP-Konzentration von Diatomeen zumeist gering, in Blütensituationen könnten diese Organismen dennoch erheblich zum DMSP-Gehalt einer Phytoplanktonpopulation beitragen (KELLER et al. 1989a; vgl. Kap. 7.3.5). Die pennaten Diatomeen waren weniger häufig (3 % bis 39 % PPC) und der Beitrag zur partikulären DMSP-Konzentration vermutlich geringer.



#### 4.4 DMSP IM OFFENEN SÜDPOLARMEER IM ANTARKTISCHEN FRÜHLING

Die vorliegende Untersuchung zeigte, daß das Südpolarmeer mäßige DMSP-Konzentrationen aufweisen kann, die saisonal und/oder regional bedingt sind. Entlang der Eiskante (Transekt 1) wurde dokumentiert, daß dies für einen weiten Bereich im ACC zutrifft. Die höchsten DMSP-Konzentrationen wurden in der biomassereichen PFZ, geringere im ACC und im eisbedeckten WGW gemessen. Die höchsten DMSP:Chl.a-Verhältnisse traten an Stationen mit Flagellatendominanz auf, die dem Nanoplankton angehörten (5 bis 20 µm). Auch die Größenfraktionierung in der PFZ zeigte die höchsten DMSP:Chl.a-Verhältnisse in der Nanoplanktonfraktion. Analog zu temperierten und tropischen Regionen sind somit die Nanoplankter die bedeutendsten DMSP-Produzenten im offenen Südpolarmeer.

Der Eintrag von Eisorganismen durch Eisschmelze kann ebenfalls zu höheren DMSP:Chl.a-Verhältnissen führen (Transekt 6). Sporadische, aber deutliche Sedimentations- und/oder Durchmischungsereignisse können jedoch das partikuläre DMSP in tiefere Wasserschichten transportieren und so die DMS-Emission verringern. Darüber hinaus spielt das Zooplankton "Grazing" vermutlich eine bedeutende Rolle für den DMSP-Abbau bzw. die DMS-Freisetzung. Im Vergleich zu temperierten und tropischen Regionen sowie antarktischen küstennahen Gebieten und dem Weddellmeer können die Phytoplanktongemeinschaften im offenen Südpolarmeer nicht als außergewöhnliche DMSP-Produzenten angesehen werden.

## 5. GRÖNLANDSEE

Die Grönlandsee liegt im Europäischen Nordmeer und bildet, zusammen mit dem Nordpolarmeer, das Arktische Mittelmeer, das den nördlichsten Teil des Atlantischen Ozeans repräsentiert. Das Nordpolarmeer ist durch die Framstraße mit dem Europäischen Nordmeer verbunden, das im Süden durch den Grönland-Schottland-Rücken begrenzt ist. Insgesamt erstreckt sich das Arktische Mittelmeer über eine Fläche von etwa  $17 \times 10^6 \text{ km}^2$  mit einem Volumen von  $17 \times 10^6 \text{ km}^3$ . Damit hat es einen Anteil von etwa 1,3 % an den Wassermassen des Weltmeeres (CARMACK 1990, FAHRBACH 1995).

Die Zirkulation der Grönlandsee wird von einem großräumigen, entgegen den Uhrzeigersinn drehenden Wirbel dominiert, der überwiegend vom Wind angetrieben wird (FAHRBACH 1995). In der Oberflächenschicht werden vier Hauptwassermassen unterschieden (BUDÉUS et al. 1993). Der südwärts gerichtete Ostgrönlandstrom entlang der grönländischen Küste bildet den Hauptausstrom von kaltem ( $< 0^\circ\text{C}$ ), relativ salzarmem Polaren Wasser (PW) aus dem Nordpolarmeer. Die Polarfront grenzt das PW gegen das "Return" Atlantische Wasser (Return Atlantic Water, RAW) des zentralen Grönland Wirbels ab (nach BUDÉUS et al. 1993), die auf dem West-Ost-Transekt ( $75^\circ\text{N}$ ) etwa bei  $13^\circ\text{W}$  angetroffen wurde (G. BUDÉUS, AWI Bremerhaven, pers. Mitt.). Das RAW ist im Sommer in weiten Bereichen von einer kälteren ( $0^\circ\text{C}$  bis  $3^\circ\text{C}$ ), salzärmeren Schicht Arktischen Oberflächenwassers bedeckt (Arctic Surface Water, ASW; SWIFT und AAGAARD 1981, CARMACK 1990). Im Osten wird der Westspitzbergenstrom durch die Arktische Front begrenzt, der wärmeres ( $> 3^\circ\text{C}$ ), salzreicheres Atlantisches Wasser (AW) nordwärts transportiert. Die Arktische Front wurde auf dem West-Ost Transekt ( $75^\circ\text{N}$ ) etwa bei  $6^\circ\text{E}$  angetroffen (G. BUDÉUS, pers. Mitt.), die die arktische gegen die atlantische Domäne abgrenzt (SWIFT und AAGAARD 1981). Die Temperaturen und Salinitäten der genannten Wassermassen sind in Tabelle 8 zusammengefaßt. Darüber hinaus wurden auf dem Transekt ( $75^\circ\text{N}$ ) östlich des AW, im Bereich der Bäreninsel (vgl. Abb. 31), geringere Salzgehalte gemessen, die auf den Einfluß von Barentssee Schelfwasser hindeuten (G. BUDÉUS, pers. Mitt.). Die Wassermassen wurden anhand von Temperatur und Salinitätsprofilen der CTD-Daten lokalisiert (G. BUDÉUS unveröff.).

Tab. 8: Wassermassen der Oberflächenschicht in der Grönlandsee. Zusammengefaßt sind Temperaturen und Salinitäten nach CARMACK (1990) und BUDÉUS et al. (1991). \* Die Salinität wurde gegen die "Practical Salinity Scale" kalibriert und ist in der Ozeanographie per Definition dimensionslos.

Wassermasse	Abkürzung und Lokalisation auf 75°N	Temperatur [°C]	Salinität*
Polares Wasser	PW (> 13°W)	< 0	< 34,4
"Return" Atlantisches Wasser	RAW (13°W - 10°W)	> 0	34,9 bis 35,0
Arktisches Oberflächenwasser	ASW (10°W - 6°E)	0 bis 3	34,4 bis 34,9
Atlantisches Wasser	AW (> 6°E)	> 3	> 34,9

## 5.1 DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET (ARK-X/1)

Die POLARSTERN-Expedition ARK-X/1 im Sommer 1994 (06.07. bis 15.08.1994) führte in die Grönlandsee. Abbildung 31 zeigt die Fahrtroute und die beprobten Stationen sowie die Lage des Hauptuntersuchungsgebietes in der Eisrandregion am ostgrönländischen Kontinentalabhang. Der West-Ost Transekt auf 75°N erstreckte sich von Schelf zu Schelf und beinhaltete ebenfalls eisbedeckte Bereiche. Auf dem Weg ins Hauptuntersuchungsgebiet wurde die Norwegensee und die südliche Grönlandsee, im Anschluß an den West-Ost-Transekt die Framstraße untersucht.

Die obere Wassersäule (100 bzw. 200 m Tiefe) wurde mit 12 L Niskin-Schöpfern beprobt, die an eine Rosette mit CTD (Seabird 911+ mit gedoppelten Temperatur- und Leitfähigkeitssensoren) und Chlorophyll-Sensor (Dr. Haardt 180° Fluorometer) montiert waren. Die Wasseroberfläche wurde parallel mit einem Eimer beprobt. Insgesamt wurden 30 Vertikalprofile mit 6 bzw. 8 Standardtiefen untersucht, auf Station 31/1 wurden lediglich 4 Tiefen beprobt. Die Chlorophyllverteilung einzelner Profile ist in [ $\mu\text{g } 10^{-2}/\text{L}$ ] angegeben, um Konzentrationsunterschiede in der Wassersäule zu veranschaulichen. Auf ausgewählten Stationen wurde das Plankton nach Größenklassen fraktioniert (vgl. Kap. 2.1).

## GRÖNLANDSEE

---

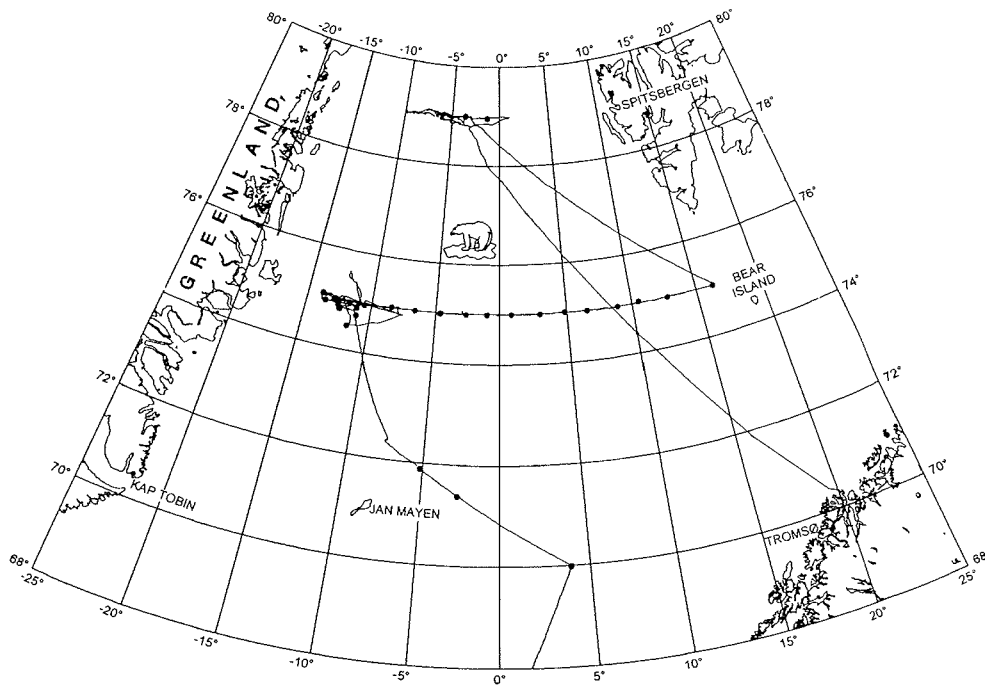


Abb. 31: Fahrtroute der POLARSTERN-Expedition ARK-X/1 von Bremerhaven nach Tromsø (Norwegen) im Juli/August 1994. Die Punkte repräsentieren die beprobten Stationen. Das Hauptuntersuchungsgebiet lag im Bereich des ostgrönländischen Kontinentalabhangs, der Schnitt bei 75°N führte von Schelf zu Schelf.

## 5.2 ERGEBNISSE

5.2.1 DMSP und Chlorophyll a am ostgrönlandischen Kontinentalabhang

Im folgenden sind vier Vertikalprofile dargestellt, die auf verschiedenen Positionen im Eisrandgebiet am ostgrönlandischen Kontinentalabhang untersucht wurden. Auf Station 31/6 wurden Chlorophyll- und DMSP-Konzentrationen von maximal  $0,9 \mu\text{g Chl.}\underline{a} \text{ L}^{-1}$  in 20 m Tiefe und  $98 \text{ nmol DMSP L}^{-1}$  an der Wasseroberfläche bestimmt (Abb. 32a), wo das höchste DMSP:Chl.a-Verhältnis erreicht wurde ( $164 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ ; Abb. 32b).

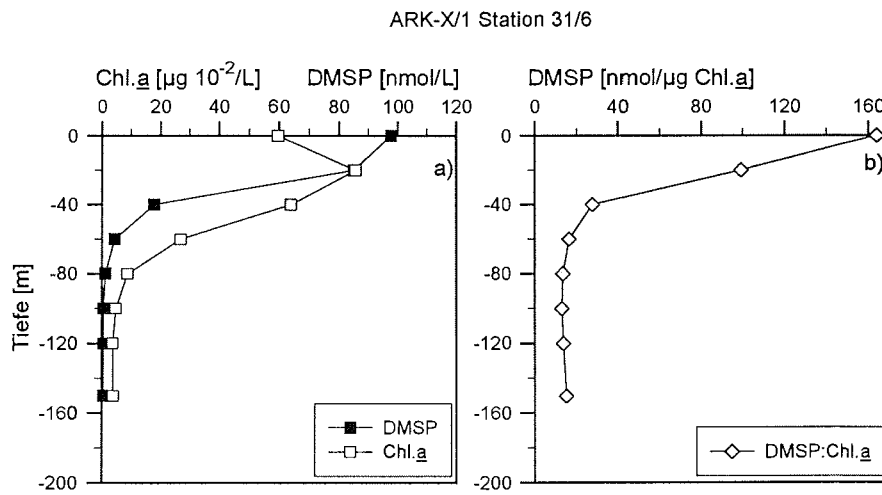


Abb. 32: Vertikalprofil im Eisrandgebiet am ostgrönlandischen Kontinentalabhang ( $74,9^{\circ}\text{N}$ ,  $11,2^{\circ}\text{W}$ ; 2750 m Tiefe). a) Chlorophyll a- und partikuläre DMSP-Konzentration sowie b) DMSP:Chl.a-Verhältnis.

Im Vergleich zu 31/6 wurden auf Station 31/9 höhere Chlorophyll-, aber geringere DMSP-Konzentrationen von maximal  $1,1 \mu\text{g Chl.}\underline{a} \text{ L}^{-1}$  und  $18 \text{ nmol DMSP L}^{-1}$  an der Wasseroberfläche ermittelt (Abb. 33a). Dementsprechend wurde ein deutlich geringeres DMSP:Chl.a-Verhältnis berechnet ( $\leq 51 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ , Abb. 33b).

## ARK-X/1 Station 31/9

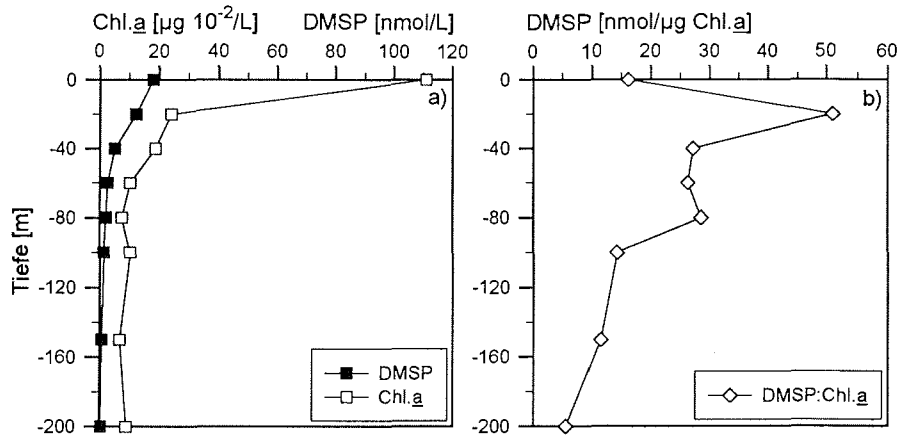


Abb. 33: Vertikalprofil im Eisrandgebiet am ostgrönlandischen Kontinentalabhang (75°N, 12,3°W; 1480 m Tiefe). a) Chlorophyll *a*- und partikuläre DMSP-Konzentration sowie b) DMSP:Chl.*a*-Verhältnis.

Auf Station 31/16 waren die Chlorophyll- und DMSP-Konzentrationen, im Vergleich zu Station 31/6, geringfügig niedriger. So wurden in 20 m Tiefe Konzentrationen von 0,7  $\mu\text{g Chl.}a \text{ L}^{-1}$  und 80  $\text{nmol DMSP L}^{-1}$  bestimmt (Abb. 34a). Maximal wurde ein DMSP:Chl.*a*-Verhältnis von 116  $\text{nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}a]^{-1}$  berechnet (Abb. 34b).

## ARK-X/1 Station 31/16

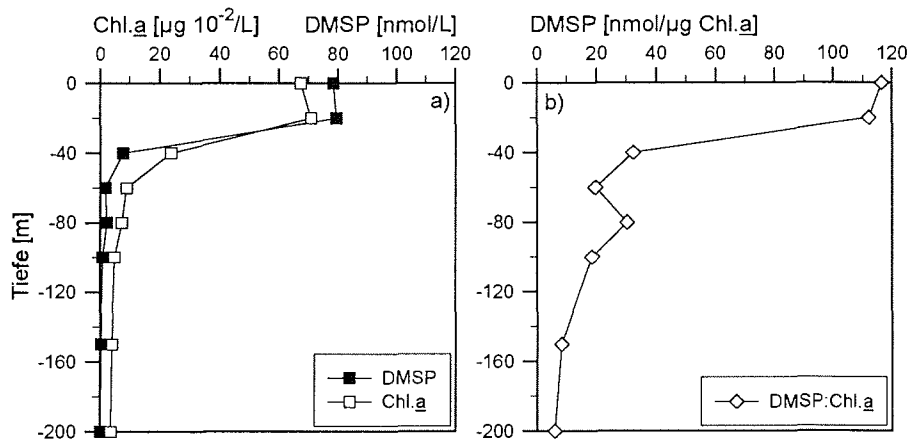


Abb. 34: Vertikalprofil im Eisrandgebiet am ostgrönlandischen Kontinentalabhang (75°N, 13,1°W; 830 m Tiefe). a) Chlorophyll *a*- und partikuläre DMSP-Konzentration sowie b) DMSP:Chl.*a*-Verhältnis.

Im Vergleich zu Station 31/16 wurden auf Station 31/21 an der Wasseroberfläche ähnliche DMSP-, aber höhere Chlorophyllkonzentrationen ermittelt ( $67 \text{ nmol DMSP L}^{-1}$ ;  $1,1 \mu\text{g Chl.}_a \text{ L}^{-1}$ ; Abb. 35a). So resultierte ein geringes DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis von  $\leq 60 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$  (Abb. 35b).

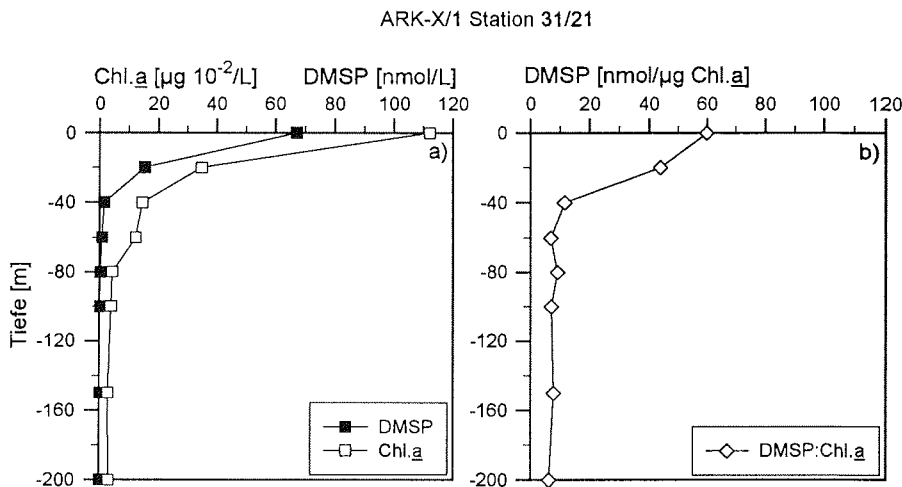


Abb. 35: Vertikalprofil im Eisrandgebiet am ostgrönlandischen Kontinentalabhang ( $75^\circ\text{N}$ ,  $12,6^\circ\text{W}$ ; 3000 m Tiefe). a) Chlorophyll  $_a$ - und partikuläre DMSP-Konzentration sowie b) DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis.

#### 5.2.1.1 Größenstruktur des partikulären DMSP

Im Eisrandgebiet am ostgrönlandischen Kontinentalabhang wurden zwei Profile nach Größenklassen fraktioniert (Station 31/14 und 31/24, Abb. 36 & 37). Insgesamt waren die Chlorophyll- und DMSP-Konzentrationen auf Station 31/24 deutlich höher als auf Station 31/14. Obwohl die Picoplankter ( $< 2 \mu\text{m}$ ) mit bis zu 72 % erheblich zur Chlorophyll  $_a$ -Konzentration in der Wassersäule beitragen (Abb. 36a & 37a), stammte das DMSP auf beiden Stationen hauptsächlich von Nanoplanktern (2 bis  $20 \mu\text{m}$ ; Abb. 36 b & 37 b). Innerhalb des Nanoplanktons lag der Anteil der Fraktion 5 bis  $20 \mu\text{m}$  (50 % bis 98 % DMSP) generell über dem der 2 bis  $5 \mu\text{m}$ -Fraktion (1 % bis 23 % DMSP). Der Beitrag des Picoplanktons war gering (5 % bis 16 % DMSP). So lag auf beiden Stationen das DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis der größeren Nanoplanktonfraktion (5 bis  $20 \mu\text{m}$ ; bis zu  $345 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$ ) deutlich über dem der übrigen Fraktionen (Station 31/14,  $< 100 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$ ; Station 31/24,  $\leq 53 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$ ; Abb. 36c & 37c). Lediglich auf Station 31/14 wurde in 40 m Tiefe ein DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis von

etwa 260 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}_a$ ] $^{-1}$  berechnet. Insgesamt zeigten die Fraktionen ein DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis von bis zu 100 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}_a$ ] $^{-1}$  (Station 31/14, 0 m; Abb. 36d) und 133 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}_a$ ] $^{-1}$  (Station 31/24, 40 m; Abb. 37d).

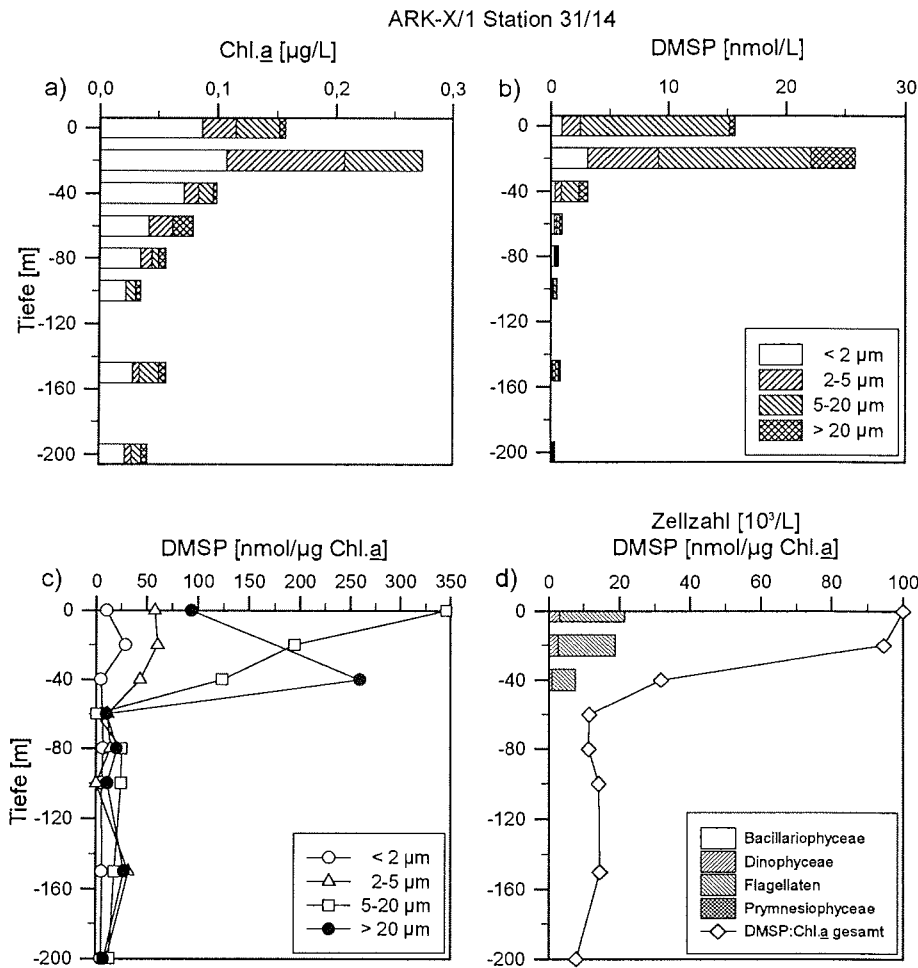


Abb. 36: Vertikalprofil im Eisrandgebiet am ostgrönlandischen Kontinentalabhang (75°N, 13,1°W; 350 m Tiefe). a) Chlorophyll  $a$ - und b) partikuläre DMSP-Konzentration, c) DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis, fraktioniert nach den Plankton-Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton; in 20 m Tiefe liegt keine Chlorophyllmessung vor, somit fehlt das DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis), 5 bis 20  $\mu\text{m}$  und 2 bis 5  $\mu\text{m}$  (Nanoplankton) sowie  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton) und d) DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis der gesamten Fraktion sowie Zellzahlen des Mikro- und Nanophytoplanktons (Kap. 5.2.1.2).



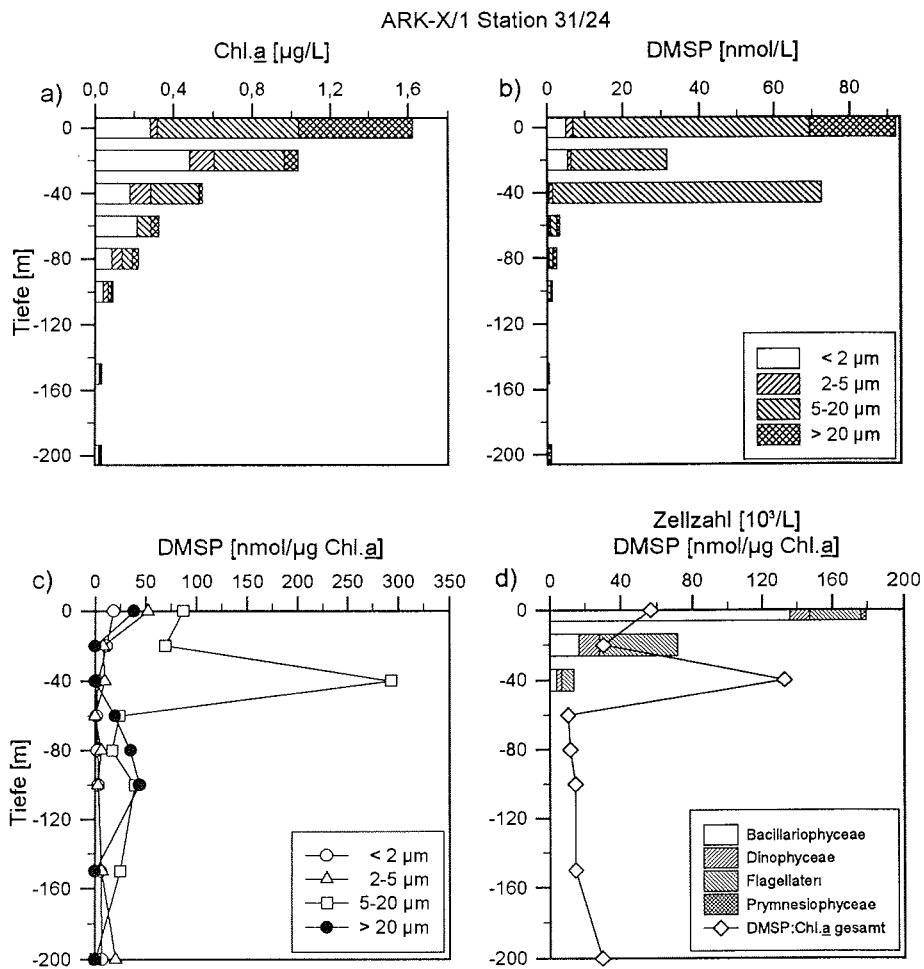


Abb. 37: Vertikalprofil im Eisrandgebiet am ostgrönlandischen Kontinentalabhang ( $75^\circ\text{N}$ ,  $11,1^\circ\text{W}$ ; 2780 m Tiefe). a) Chlorophyll  $a$ - und b) partikuläre DMSP-Konzentration, c) DMSP:Chl.  $a$ -Verhältnis, fraktioniert nach den Plankton-Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton), 5 bis  $20 \mu\text{m}$  und 2 bis  $5 \mu\text{m}$  (Nanoplankton) sowie  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton) und d) DMSP:Chl.  $a$ -Verhältnis der gesamten Fraktion sowie Zellzahlen des Mikro- und Nanophytoplanktons (Kap. 5.2.1.2).

### 5.2.1.2 Phytoplanktongemeinschaft

Für die fraktionierten Profile 31/14 und 31/24 wurde das Mikro- und Nanophytoplankton bestimmt und verschiedenen Algenklassen bzw. -Gruppen zugeordnet (0 bis 40 m Tiefe). In der Gruppe der Flagellaten wurden die Chrysophyceae, Cryptophyceae und Prasinophyceae zusammengefaßt. Der Anteil nicht-identifizierter Organismen betrug  $< 7\%$  der Gesamtzellzahl (nicht dargestellt).

Auf Station 31/14 war die Zellzahl insgesamt gering ( $< 22 \cdot 10^3$  Zellen  $L^{-1}$ ). Hier dominierten die Flagellaten mit einem Anteil von etwa 84 % der Gesamtzellzahl. Die Anzahl der Dinophyceen variierte zwischen 13 % und 9 %, während auf dieser Station weder Diatomeen noch Prymnesiophyceen auftraten.

Im Vergleich zu Station 31/14 war die Zellzahl auf Station 31/24 deutlich höher ( $< 180 \cdot 10^3$  Zellen  $L^{-1}$ ). An der Wasseroberfläche dominierten die Diatomeen (75 %), die überwiegend durch *Chaetoceros* sp. und *Nitzschia* sp. repräsentiert waren (72 % bzw. 27 % der Bacillariophyceae). Die Anzahl der Diatomeen nahm in 20 m und 40 m Tiefe ab (etwa 24 % der Gesamtzellzahl), während hier die Flagellaten dominierten (60 % in 20 m, 48 % in 40 m Tiefe). Der Anteil der Dinophyceen stieg mit zunehmender Tiefe von 6 % auf 20 % an, während die Prymnesiophyceen lediglich an der Wasseroberfläche angetroffen wurden (2 %).

#### 5.2.2 DMSP und Chlorophyll $\underline{a}$ auf dem West-Ost-Transekt bei 75°N

Auf dem West-Ost-Transekt bei 75°N wurden z.T. eisbedeckte Regionen durchquert. Der Transekt ist in Form von Isolinen-Graphiken dargestellt, die sowohl regionale als auch vertikale Verteilungen von Chlorophyll  $\underline{a}$ -, DMSP und dem DMSP:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis zusammenfassen (Abb. 38; vgl. Kap. 4.2.1).

Generell wurden die höchsten Konzentrationen und DMSP:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnisse in der Oberflächenschicht angetroffen, die in 20 m bis 40 m Tiefe rapide abnahmen (Abb. 38a, b & c). Im PW des Eisrandgebietes am ostgrönlandischen Kontinentalabhang erreichten die Chlorophyllkonzentrationen im Oberflächenwasser maximal  $1 \mu\text{g L}^{-1}$ , die im RAW auf  $3,3 \mu\text{g L}^{-1}$  anstiegen (10 m; Abb. 38a). In östlicher Richtung nahmen die Chlorophyllkonzentrationen im ASW tendenziell auf etwa  $0,3 \mu\text{g L}^{-1}$  ab. Im AW war die Chlorophyllkonzentration insgesamt gering ( $0,5$  bis  $0,7 \mu\text{g L}^{-1}$ ) und stieg im Barentssee Schelfwasser (BSW) auf etwa  $1,4 \mu\text{g L}^{-1}$  an. Das partikuläre DMSP (Abb. 38b) zeigte eine ähnliche Verteilung mit höchsten Konzentrationen im RAW ( $156 \text{ nmol L}^{-1}$ ) und geringeren im östlichen ASW ( $> 0^\circ\text{E}$ ) und im AW ( $17$  bis  $48 \text{ nmol DMSP L}^{-1}$ ). Im BSW erreichte das partikuläre DMSP bis zu  $84 \text{ nmol L}^{-1}$ . Das höchste DMSP:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis wurde im ASW bei  $0,9^\circ\text{W}$  berechnet ( $112 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ ; Abb. 38c), trotz der beträchtlichen Biomasse lag das Verhältnis im RAW deutlich darunter ( $39$  bis  $57 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ ). Im östlichen AW ( $> 0^\circ\text{E}$ ) und im BSW war das DMSP:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis insgesamt höher als im RAW und variierte zwischen  $45$  und  $90 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ .

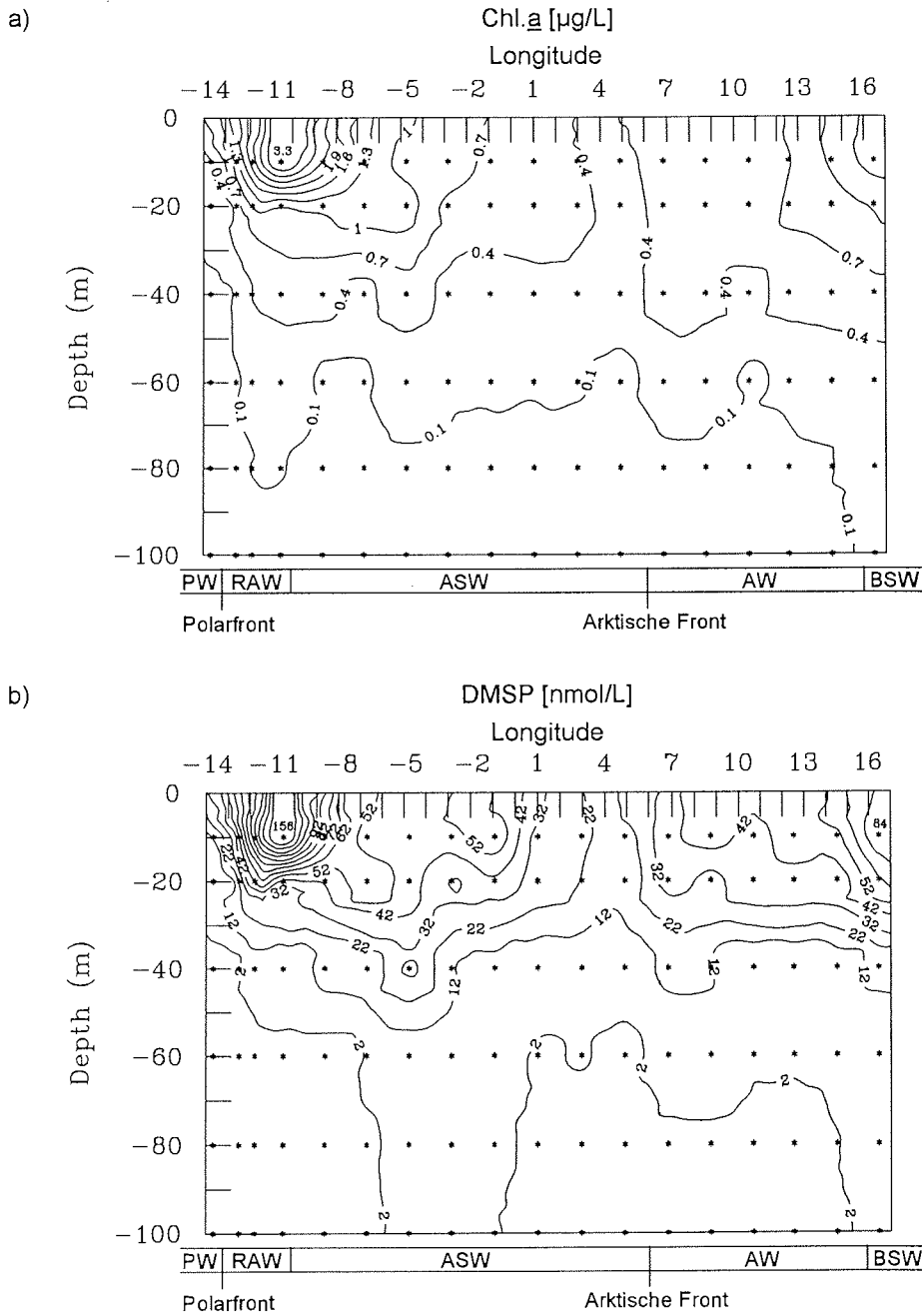


Abb. 38: Regionale und vertikale Verteilung der (a) Chlorophyll  $a$ - und (b) DMSP-Konzentration auf dem West-Ost-Transsekt ( $75^{\circ}\text{N}$ ) in Polarem Wasser (PW), in "Return" Atlantischem Wasser (Return Atlantic Water, RAW), im Arktischen Oberflächenwasser (Arctic Surface Water, ASW), im Atlantischen Wasser (Atlantic Water, AW) und im Barentssee Schelfwasser (Barents Sea Shelf Water, BSW). Die Sternchen repräsentieren die Probenahmen, die Linien grenzen interpolierte Bereiche ab.

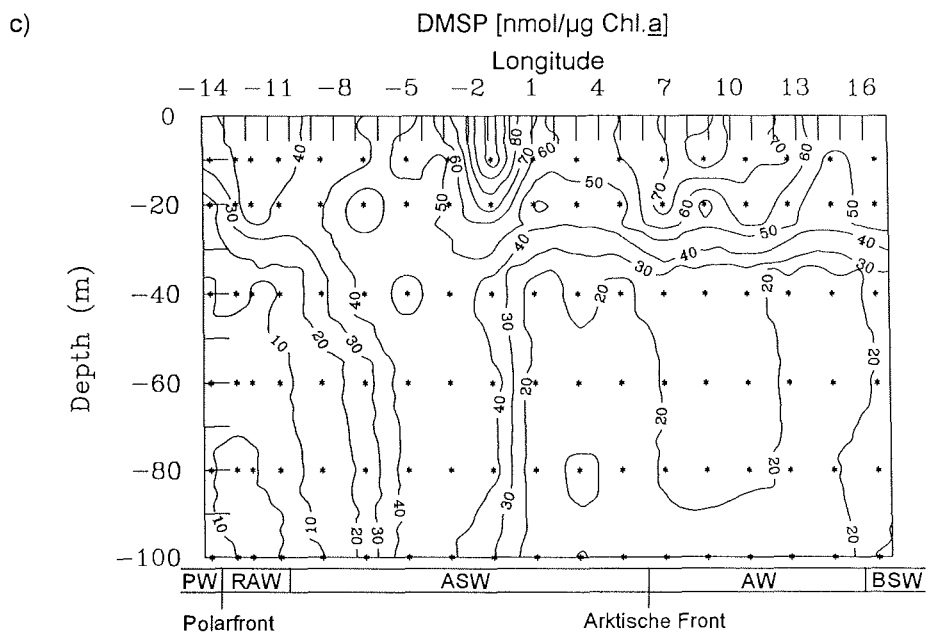


Abb. 38: c) DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis auf dem West-Ost-Transekt ( $75^\circ\text{N}$ ) in Polarem Wasser (PW), in "Return" Atlantischem Wasser (Return Atlantic Water, RAW), im Arktischen Oberflächenwasser (Arctic Surface Water, ASW), im Atlantischen Wasser (Atlantic Water, AW) und im Barentssee Schelfwasser (Barents Sea Shelf Water, BSW). Die Sternchen repräsentieren die Probenahmen, die Linien grenzen interpolierte Bereiche ab.

#### 5.2.2.1 Größenstruktur des partikulären DMSP

Auf ausgewählten Stationen des West-Ost-Transektes wurden vier Profile in verschiedenen Wassermassen nach Plankton-Größenklassen fraktioniert. Die Größenstruktur auf diesen Stationen war insbesondere durch z.T. hohe Chlorophyll- und DMSP-Konzentrationen von Interesse (vgl. Kap. 5.2.2).

Station 31/36 lag im Bereich des RAW und war durch hohe Chlorophyll  $_a$ - und DMSP-Konzentrationen gekennzeichnet. Sowohl Chlorophyll als auch DMSP stammten überwiegend aus der größeren Nanoplanktonfraktion (5 bis 20  $\mu\text{m}$ ; 29 % bis 74 % Chl. $_a$ , 67 % bis 88 % DMSP; Abb. 39a & b). So resultierte für diese Fraktion ein DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis von maximal 55 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}_a$ ] $^{-1}$  (Abb. 39c, 10 m Tiefe). Das kleinere Nanoplankton (2 bis 5  $\mu\text{m}$ ) zeigte in dieser Wassertiefe das höchste DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis dieser Station (103 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}_a$ ] $^{-1}$ ). Das DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis der gesamten Fraktion war gering und lag unterhalb von 50 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}_a$ ] $^{-1}$  (Abb. 39d).

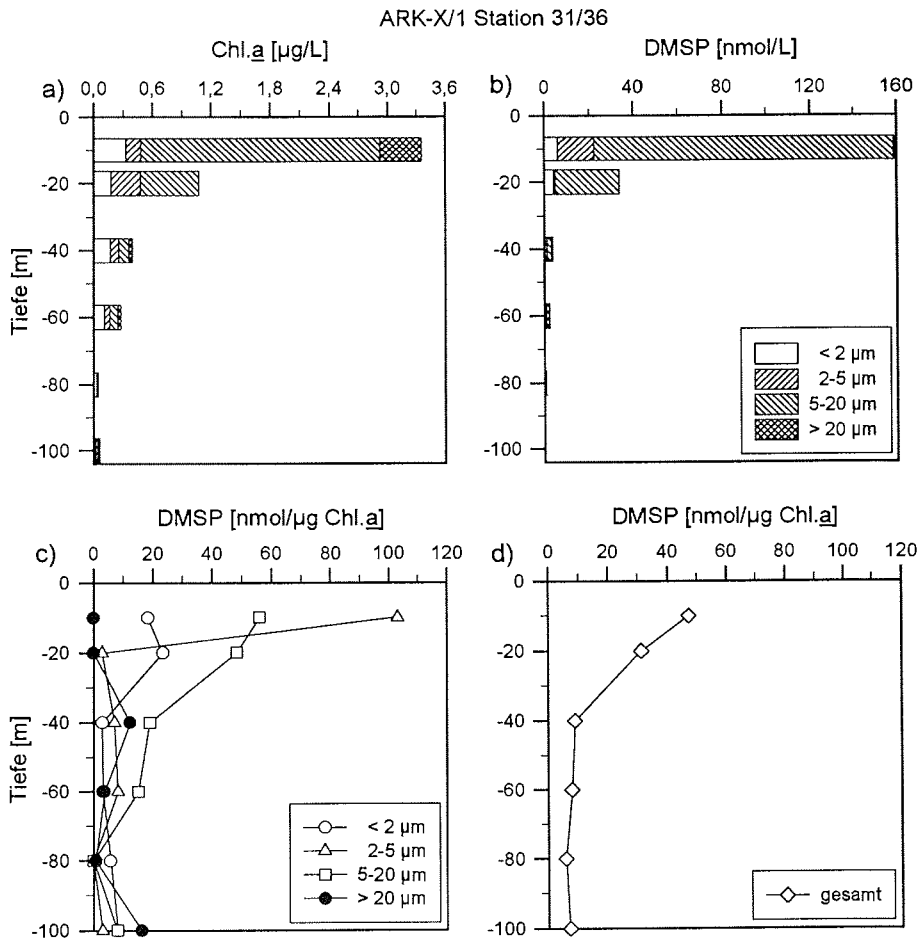


Abb. 39: Vertikalprofil im "Return" Atlantischen Wasser auf dem West-Ost-Transect bei  $75^{\circ}\text{N}$  ( $10,5^{\circ}\text{W}$ ; 3070 m Tiefe). a) Chlorophyll  $a$ - und b) partikuläre DMSP-Konzentration, c) DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis, fraktioniert nach den Plankton-Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton), 5 bis  $20 \mu\text{m}$  und 2 bis  $5 \mu\text{m}$  (Nanoplankton) sowie  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton) und d) DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis der gesamten Fraktion.

Station 31/52 war im ASW lokalisiert (Abb. 40). Im Vergleich zum RAW waren die Chlorophyll  $a$ - und DMSP-Konzentrationen insgesamt geringer. Auf dieser Station trugen die Picoplankter ( $< 2 \mu\text{m}$ ) deutlich zur Chlorophyllkonzentration bei (33 % bis 47 % Chl.  $a$ ; Abb. 40a). Der Anteil der kleineren Nanoplankter (2 bis 5  $\mu\text{m}$ ) variierte in der Wassersäule zwischen 14 % und 54 % Chl.  $a$ , während die größeren Nano- (5 bis 20  $\mu\text{m}$ ) und Mikroplankter ( $> 20 \mu\text{m}$ ) mit 8 % bis 35 % bzw. mit 2 % bis 19 % weniger zur Chlorophyll  $a$ -Konzentration beitrugen.

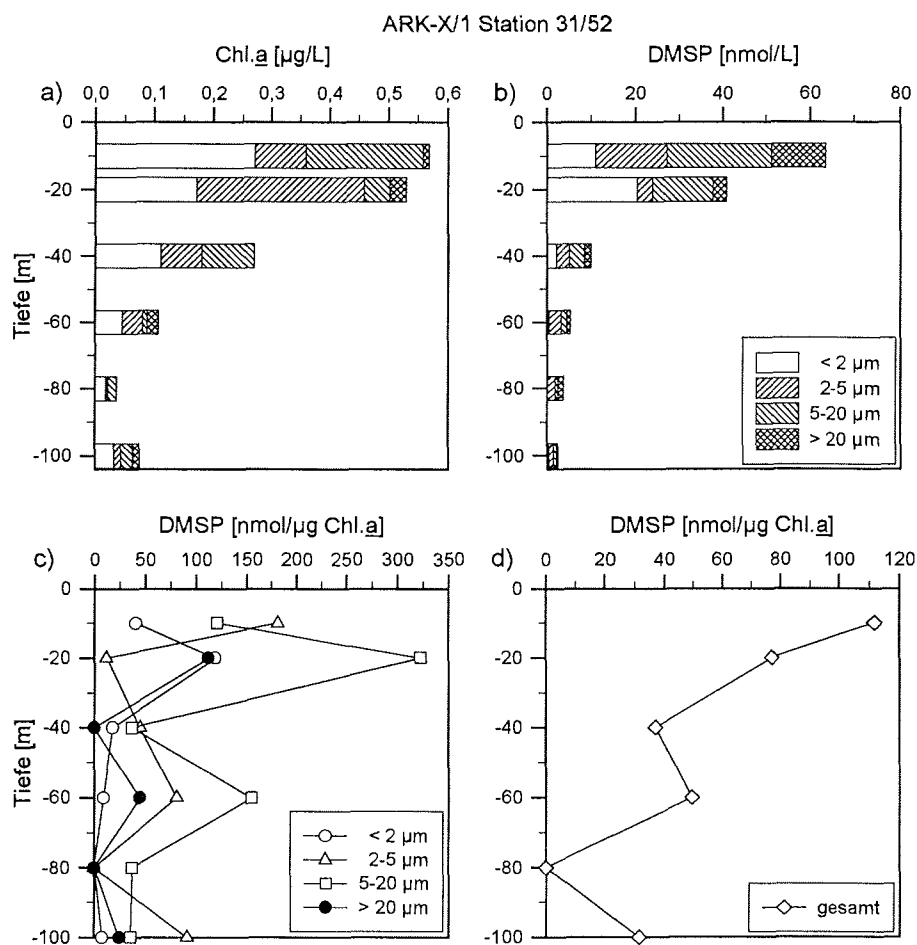


Abb. 40: Vertikalprofil im Arktischen Oberflächenwasser auf dem West-Ost-Transekt bei  $75^\circ\text{N}$  ( $0,9^\circ\text{W}$ ; 3670 m Tiefe). a) Chlorophyll  $a$ - und b) partikuläre DMSP-Konzentration, c) DMSP:Chl.  $a$ -Verhältnis, fraktioniert nach den Plankton-Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton), 5 bis 20  $\mu\text{m}$  und 2 bis 5  $\mu\text{m}$  (Nanoplankton) sowie  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton) und d) DMSP:Chl.  $a$ -Verhältnis der gesamten Fraktion.

Auf Station 31/52 stammte das DMSP zu etwa 50 % aus den kleineren Fraktionen ( $< 5 \mu\text{m}$ ; Abb. 40b). So trug das Picoplankton im Oberflächenwasser ( $\leq 20$  m Tiefe) mit bis zu 50 % deutlich zur partikulären DMSP-Konzentration bei, der Anteil der kleineren Nanoplankter (2 bis  $5 \mu\text{m}$ ) variierte zwischen 8 % und etwa 26 % DMSP. Das größere Nanoplankton (5 bis  $20 \mu\text{m}$ ) und das Mikroplankton enthielten bis zu 38 % bzw. 19 % der partikulären DMSP-Konzentration. Das DMSP:Chl.a-Verhältnis war in der größeren Nanoplanktonfraktion am höchsten (5 bis  $20 \mu\text{m}$ ; bis zu  $320 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl. a}]^{-1}$ ), das der übrigen Fraktionen zeigte geringere Verhältnisse (Abb. 40c). So erreichte die Picoplanktonfraktion bis zu  $115 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl. a}]^{-1}$  ( $< 2 \mu\text{m}$ ), die der kleineren Nanoplankter (2 bis  $5 \mu\text{m}$ ) bis zu  $160 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl. a}]^{-1}$  und die der Mikroplankter bis zu  $110 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl. a}]^{-1}$  ( $> 20 \mu\text{m}$ ; in 10 m Tiefe aufgrund der äußerst geringen Chlorophyllkonzentration und einem somit vermutlich überschätzten DMSP:Chl.a-Verhältnis nicht dargestellt). Für die gesamte Fraktion ergab sich ein DMSP:Chl.a-Verhältnis von maximal  $112 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl. a}]^{-1}$  (10 m; Abb. 40d).

Station 31/72 lag im Bereich des AW (Abb. 41). Auf dieser Station stammte das Chlorophyll im Oberflächenwasser ( $\leq 20$  m) überwiegend von den kleineren Fraktionen des Pico- ( $< 2 \mu\text{m}$ ; 61 %) und Nanoplanktons (2 bis  $5 \mu\text{m}$ ; 34 % bzw. 39 % Chl.a). Der Beitrag der größeren Fraktionen des Nano- und Mikroplanktons war gering ( $> 5 \mu\text{m}$ ; Abb. 41a) und nahm erst in größeren Wassertiefen zu ( $\geq 40$  m). So stammte das Chlorophyll bis zu 53 % aus der Fraktion des größeren Nanoplanktons (5 bis  $20 \mu\text{m}$ ; 80 m) und bis zu 26 % aus der des Mikroplanktons ( $> 20 \mu\text{m}$ ; 60 m Tiefe). Das partikuläre DMSP war überwiegend auf die beiden Nanoplanktonfraktionen zurückzuführen (2 bis  $5 \mu\text{m}$  und 5 bis  $20 \mu\text{m}$ ), die etwa gleichermaßen zur DMSP-Konzentration beitrugen (Abb. 41b). Sowohl die Pico- als auch die Mikroplanktonfraktion waren von geringerer Bedeutung. Obwohl die letztgenannte Fraktion, mit Ausnahme von 60 m Tiefe (26 %), nur geringfügige Mengen an Chlorophyll enthielt, konnten in der Oberflächenschicht bis zu 9 % des partikulären DMSP auf die Mikroplanktonfraktion zurückgeführt werden ( $\leq 20$  m). Das höchste DMSP:Chl.a-Verhältnis dieser Station wurde in der kleineren Nanoplanktonfraktion vorgefunden (2 bis  $5 \mu\text{m}$ ), das maximal  $110 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl. a}]^{-1}$  erreichte (Abb. 41c). Die übrigen Fraktionen zeigten ein geringes Verhältnis ( $< 50 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl. a}]^{-1}$ ), lediglich in 60 m Tiefe wurde für die größere Nanoplanktonfraktion  $85 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl. a}]^{-1}$  berechnet (5 bis  $20 \mu\text{m}$ ). Die größeren Fraktionen ( $> 5 \mu\text{m}$ ) wurden aufgrund der äußerst geringen Chlorophyllkonzentrationen in 10 m Tiefe und einem somit überschätzten DMSP:Chl.a-Verhältnis nicht dargestellt. Für die gesamte Fraktion ergab sich ein DMSP:Chl.a-Verhältnis von maximal  $89 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl. a}]^{-1}$  (10 m; Abb. 41d).

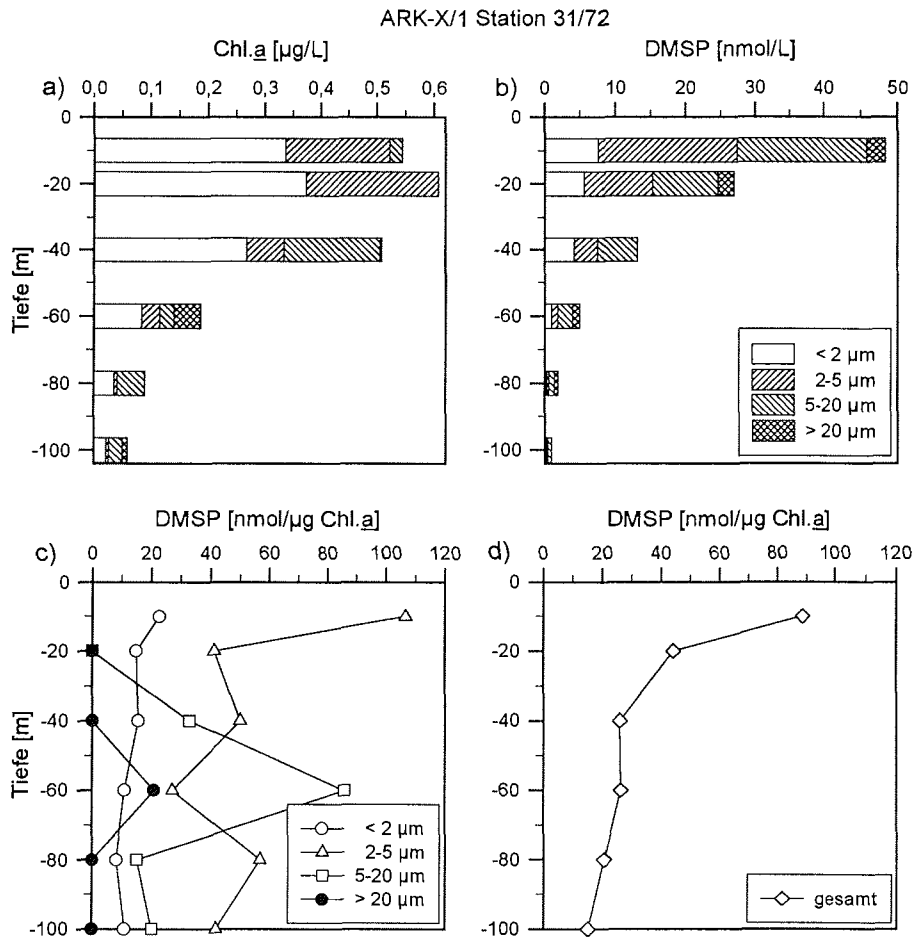


Abb. 41: Vertikalprofil im Atlantischen Wasser auf dem West-Ost-Transect bei 75°N (8,7°E; 2660 m Tiefe). a) Chlorophyll  $a$ - und b) partikuläre DMSP-Konzentration, c) DMSP:Chl.  $a$ -Verhältnis, fraktioniert nach den Plankton-Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton), 5 bis  $20 \mu\text{m}$  und 2 bis  $5 \mu\text{m}$  (Nanoplankton) sowie  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton) und d) DMSP:Chl.  $a$ -Verhältnis der gesamten Fraktion.

Auf Station 31/84 wurde Barentssee Schelfwasser beprobt (BSW; Abb. 42). Auf dieser Station stammte das Chlorophyll überwiegend aus der Picoplanktonfraktion ( $< 2 \mu\text{m}$ , bis zu 63 % Chl.  $a$ ; Abb. 42a), die auch deutlich zur partikulären DMSP-Konzentration beitrug (bis zu 72 %; Abb. 42b). Die Größenfraktion 2 bis  $5 \mu\text{m}$  trat erst ab einer Tiefe von 20 m auf, die mit bis zu 64 % am partikulären DMSP beteiligt war (40 m). Die größere Nanoplanktonfraktion (5 bis  $20 \mu\text{m}$ ) enthielt zwischen 28 % und 52 % DMSP. Obwohl die Mikroplanktonfraktion ( $> 20 \mu\text{m}$ ) im Oberflächenwasser bis zu 22 % zum Chlorophyllgehalt beitrug, war der Anteil am partikulären DMSP gering (6 %, 20 m). Somit resultierte für diese Fraktion ein geringes DMSP:Chl.  $a$ -



Verhältnis ( $< 50 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$ ; Abb. 42c). Das Picoplankton erreichte bis zu  $65 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$ , während die Nanoplanktonfraktionen höhere Verhältnisse von bis zu  $210 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$  (2 bis 5  $\mu\text{m}$ ) bzw.  $122 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$  (5 bis 20  $\mu\text{m}$ ; in 20 m Tiefe aufgrund der äußerst geringen Chlorophyllkonzentration und einem somit überschätzten DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis nicht dargestellt). Insgesamt wurde ein geringes DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis von maximal  $60 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$  berechnet (20 m; Abb. 42d).

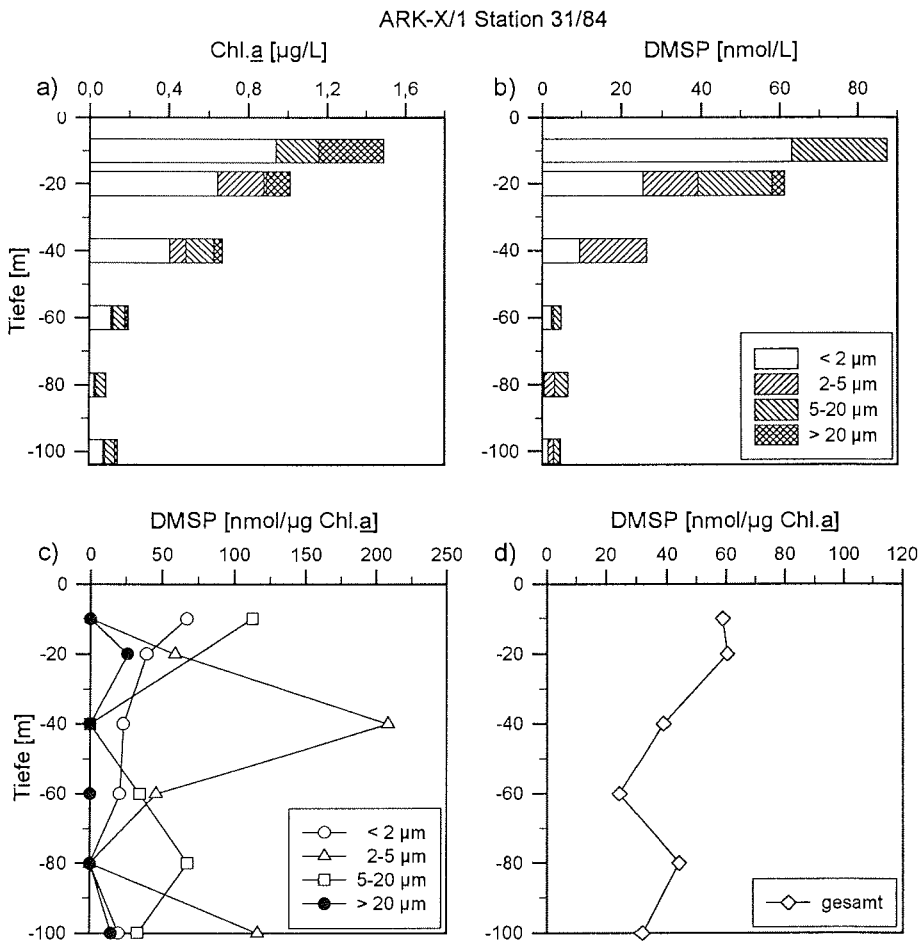


Abb. 42: Vertikalprofil im Barentssee Schelfwasser auf dem West-Ost-Transekt bei  $75^\circ\text{N}$  ( $16,5^\circ\text{E}$ ; 260 m Tiefe). a) Chlorophyll  $_a$ - und b) partikuläre DMSP-Konzentration, c) DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis, fraktioniert nach den Plankton-Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton), 5 bis 20  $\mu\text{m}$  und 2 bis 5  $\mu\text{m}$  (Nanoplankton) sowie  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton) und d) DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis der gesamten Fraktion.

## 5.2.2.2 Phytoplanktongemeinschaft

Auf dem West-Ost-Transekt wurde das Mikro- und Nanophytoplankton bestimmt und verschiedenen Algenklassen bzw. -Gruppen zugeordnet (vgl. Kap. 5.2.1.2). Abbildung 43 faßt die Zellzahlen und das DMSP:Chl.a-Verhältnis des Oberflächenwassers zusammen (10 m Tiefe). Der Anteil der nicht-identifizierten Organismen betrug < 10 % der Gesamtzellzahl (nicht dargestellt).

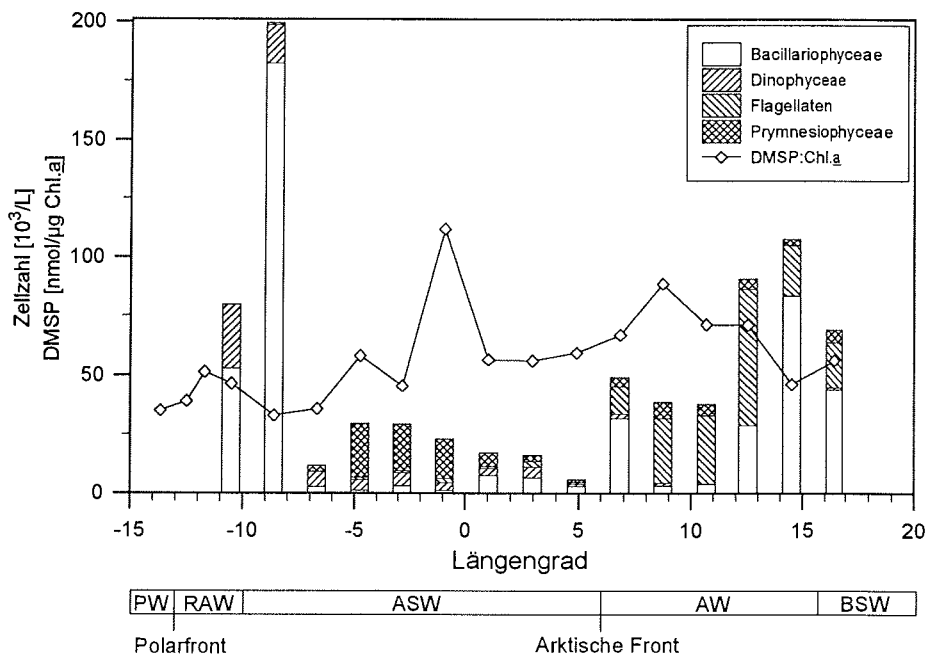


Abb. 43: Zellzahlen des Mikro- und Nanophytoplanktons sowie DMSP:Chl.a-Verhältnis auf dem West-Ost-Transekt (75°N) im Oberflächenwasser (10 m Tiefe). PW = Polares Wasser, RAW = "Return" Atlantisches Wasser (Return Atlantic Water), ASW = Arktisches Oberflächenwasser (Arctic Surface Water), AW = Atlantisches Wasser (Atlantic Water) und BSW = Barentssee Schelfwasser (Barents Sea Shelf Water; für die ersten drei Stationen liegen keine Zellzahlen vor, Eisrand vgl. Kap. 5.2.1.2).

Im RAW dominierten die Diatomeen (66 %), gefolgt von den Dinophyceen (33 %; Station 31/36). Die Diatomeen waren hauptsächlich durch *Chaetoceros* sp. und *Nitzschia* sp. vertreten (54 % bzw. 43 % der Bacillariophyceae). Im ASW bei 8,6°W nahm die Anzahl der Diatomeen deutlich zu (89 %), die hier von *Nitzschia* sp. dominiert wurde (81 % der Bacillariophyceae). Der Anteil der Dinophyceen an der Gesamtzellzahl war gering (8 %). Auf beiden Stationen resultierte ein geringes DMSP:Chl.a-Verhältnis von < 50 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$ ]<sup>-1</sup>. In östlicher Richtung wurde die Anzahl der Diatomeen und Dinophyceen geringer, während die der

Prymnesiophyceen deutlich zunahm. Die Dinophyceen traten etwa bis zur Arktischen Front auf, östlich davon wurden die Flagellaten abundant. Auf der Station bei 6,7°W dominierten zunächst die Dinophyceen (55 %), der Anteil der Prymnesiophyceen betrug etwa 20 %, der ausschließlich aus Coccolithophoriden bestand. Die folgenden drei Stationen (4,8°W bis 0,9°W) wurden zu 71 % bis 77 % durch die Klasse der Prymnesiophyceae dominiert, die überwiegend durch *Phaeocystis* sp. repräsentiert wurde, die im einzelligen Flagellatenstadium und vereinzelt auch in Kolonien auftrat. Im östlichen ASW (> 0°E) wurden wieder mehr Diatomeen angetroffen (37 % bis 49 %). Im ASW betrug das DMSP:Chl.a-Verhältnis zwischen 33 (8,6°W) und 59 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$ ]<sup>-1</sup> (4,9°E), das höchste Verhältnis wurde bei 0,9°W mit 112 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$ ]<sup>-1</sup> berechnet (Station 31/52). Die Gruppe der Flagellaten gewann erst östlich der Arktischen Front wieder an Bedeutung. Ihr Anteil variierte im AW zwischen 20 % (14,5°E) und 76 % (8,7°E; Station 31/72) und betrug im BSW 26 % (16,5°E; Station 31/84), während die Anzahl der Dinophyceen in diesem Bereich gering war (< 4 %). Im AW und BSW nahmen die Diatomeenzahlen z.T. deutlich zu (7 % bei 8,7°E bis 77 % bei 14,5°E), die Prymnesiophyceen stellten in dieser Region 3 % bis 16 % der Gesamtzellzahl (14,5°E bzw. 8,7°E). Insgesamt variierte das DMSP:Chl.a-Verhältnis im AW und BSW zwischen 46 und 89 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$ ]<sup>-1</sup> (14,5°E bzw. 8,7°E).

### 5.2.3 Großräumige meridionale Chlorophyll a- und DMSP-Verteilung

#### 5.2.3.1 Framstraße

In der Framstraße bei 79°N wurden zwei Vertikalprofile über dem grönländischen Schelf untersucht. Auf Station 31/93 wurde PW angetroffen, Station 31/96 wurde dagegen von RAW beeinflusst (G. Budéus, pers. Mitt.).

In der Framstraße wurden insgesamt Chlorophyllkonzentrationen bis zu 1,3  $\mu\text{g L}^{-1}$  (Station 31/93; Abb. 44a) und 0,4  $\mu\text{g L}^{-1}$  bestimmt (Station 31/96; Abb. 45a). Die partikuläre DMSP-Konzentration in dieser Region war sehr gering (< 6 bzw. < 17 nmol DMSP L<sup>-1</sup>). So resultierte auf Station 31/93 ein sehr geringes DMSP:Chl.a-Verhältnis von  $\leq 20$  nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$ ]<sup>-1</sup> (Abb 44b), dem niedrigsten während dieser Expedition. Auf Station 31/96 war das DMSP:Chl.a-Verhältnis etwas höher (< 50 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$ ]<sup>-1</sup>; Abb 45b).

ARK-X/1 Station 31/93

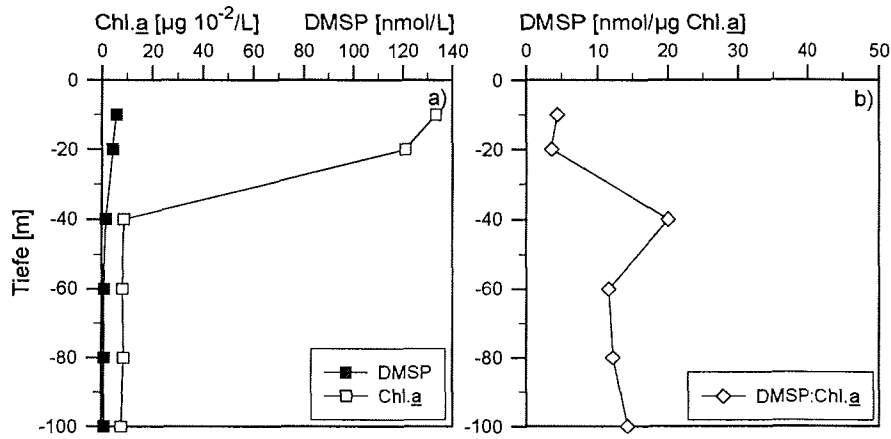


Abb. 44: Vertikalprofil in der Framstraße (79°N, 9°W; 250 m Tiefe). a) Chlorophyll *a*- und partikuläre DMSP-Konzentration sowie b) DMSP:Chl.*a*-Verhältnis.

ARK-X/1 Station 31/96

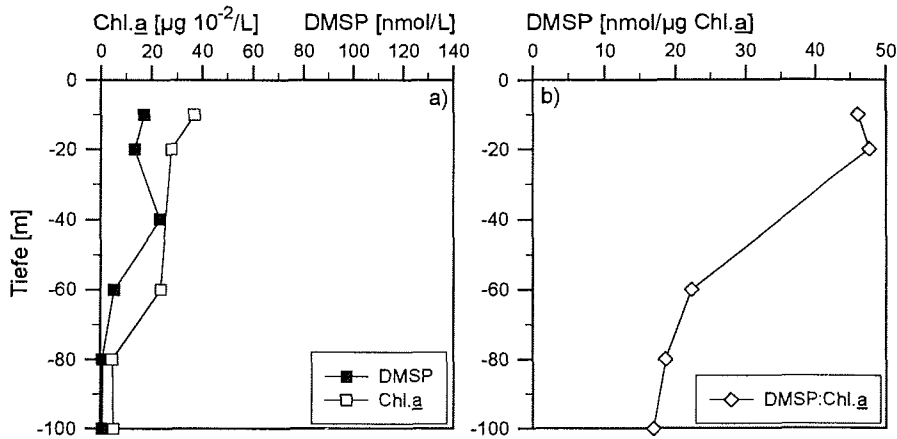


Abb. 45: Vertikalprofil in der Framstraße (79°N, 6,5°W; 290 m Tiefe). a) Chlorophyll *a*- und partikuläre DMSP-Konzentration sowie b) DMSP:Chl.*a*-Verhältnis. In 40 m Tiefe liegt keine Chlorophyllmessung vor, somit fehlt das DMSP:Chl.*a*-Verhältnis.

## 5.2.3.2 Südliche Grönlandsee und Norwegensee

Auf dem Weg zum Hauptuntersuchungsgebiet wurden je zwei Profile in der südlichen Grönlandsee (gesamte Fraktion; Abb. 46 & 47) und in der Norwegensee untersucht (nach Plankton-Größenklassen fraktioniert; Kap. 5.2.3.2.1, Abb. 48 & 49).

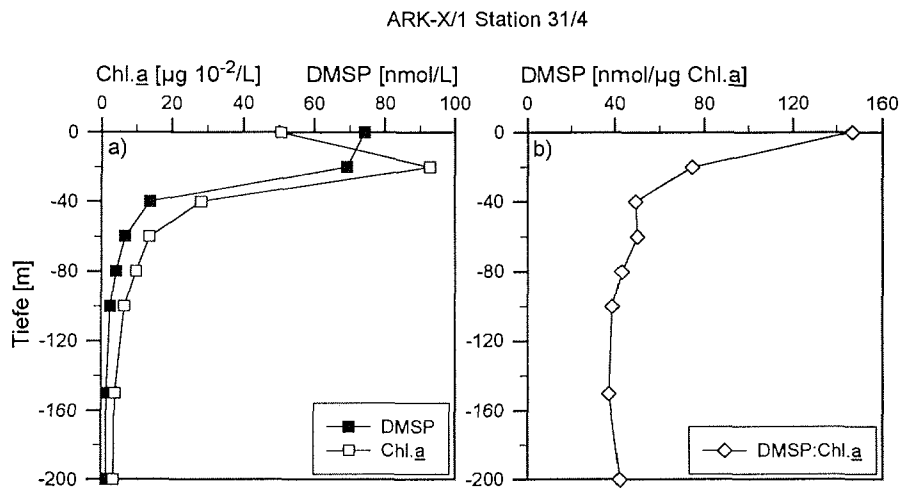


Abb. 46: Vertikalprofil in der südlichen Grönlandsee (71,9°N; 5,1°W; 2400 m Tiefe). a) Chlorophyll  $\underline{a}$ - und partikuläre DMSP-Konzentration sowie b) DMSP:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis.

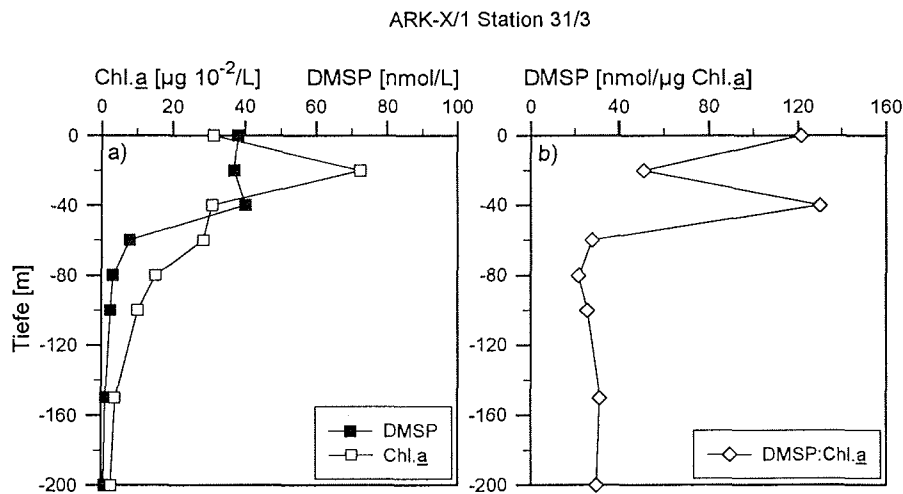


Abb. 47: Vertikalprofil in der südlichen Grönlandsee (71,4°N; 2,7°W; 1890 m Tiefe). a) Chlorophyll  $\underline{a}$ - und partikuläre DMSP-Konzentration sowie b) DMSP:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis.

In der südlichen Grönlandsee variierten die Chlorophyll- und DMSP-Konzentrationen in der Oberflächenschicht ( $\leq 40$  m Tiefe) zwischen  $0,3$  und  $0,9 \mu\text{g Chl.}_a \text{ L}^{-1}$  bzw.  $15$  und  $75 \text{ nmol DMSP L}^{-1}$  (Abb. 46a & 47a). Auf beiden Stationen resultierte ein DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis von  $50$  bis  $147 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$  (Abb. 46b & 47b).

#### 5.2.3.2.1 Größenstruktur des partikulären DMSP in der Norwegensee

In der Norwegensee waren die Chlorophyll- und DMSP-Konzentrationen sowie die DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnisse insgesamt mit denen in der südlichen Grönlandsee vergleichbar (vgl. Abb. 46 bis 49). Die beiden Vertikalprofile in der Norwegensee wurden zudem nach Plankton-Größenklassen fraktioniert. Auf Station 31/1 wurden vier, auf Station 31/2 acht Standardtiefen untersucht. Auf beiden Stationen stammte das Chlorophyll im Oberflächenwasser ( $\leq 40$  m) überwiegend vom Pico- ( $< 2 \mu\text{m}$ ) und kleineren Nanoplankton ( $2$  bis  $5 \mu\text{m}$ ; Abb. 48a & 49a). Die Fraktion  $5$  bis  $20 \mu\text{m}$  (größeres Nanoplankton) enthielt in diesem Bereich zwischen  $0$  % und  $20$  % des Chlorophylls. Auf Station 31/1 erreichte der Chlorophyllgehalt der Mikroplanktonfraktion bis zu  $51$  % ( $60$  m), während diese Fraktion auf Station 31/2 fast gänzlich fehlte. Auch das partikuläre DMSP war überwiegend auf die kleineren Fraktionen zurückzuführen ( $< 5 \mu\text{m}$ ; Abb. 48b & 49b), während das größere Nanoplankton auf Station 31/1 nur geringfügig und auf Station 31/2 bis zu  $45$  % zur DMSP-Konzentration beitrug. Auf beiden Stationen wurden in der Mikroplanktonfraktion geringe Mengen an DMSP quantifiziert (bis zu  $8$  %).

Auf Station 31/1 lag das DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis aller Fraktionen unterhalb von  $50 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$ , das lediglich in  $20$  m Tiefe von der kleineren Nanoplanktonfraktion deutlich überschritten wurde ( $2$  bis  $5 \mu\text{m}$ ,  $308 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$ ; Abb. 48c). Auf Station 31/2 dagegen wurde in der Oberflächenschicht das höchste Verhältnis in der größeren Nanoplanktonfraktion bestimmt ( $5$  bis  $20 \mu\text{m}$ ,  $280 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$ ; Abb. 49c). Auch die kleineren Fraktionen des Pico- und Nanoplanktons ( $< 2 \mu\text{m}$  und  $2$  bis  $5 \mu\text{m}$ ) erreichten in diesem Bereich bis zu  $90$  bzw.  $175 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$ , während das Verhältnis der Mikroplanktonfraktion gering war ( $20$  m Tiefe aufgrund der äußerst geringen Chlorophyllkonzentration und einem somit überschätzten DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis nicht dargestellt). Das DMSP:Chl. $_a$ -Verhältnis der gesamten Fraktionen erreichte maximal  $94 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$  (Station 31/1,  $20$  m; Abb. 48d) und  $140 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}_a]^{-1}$  (Station 31/2,  $0$  m; Abb. 49d).

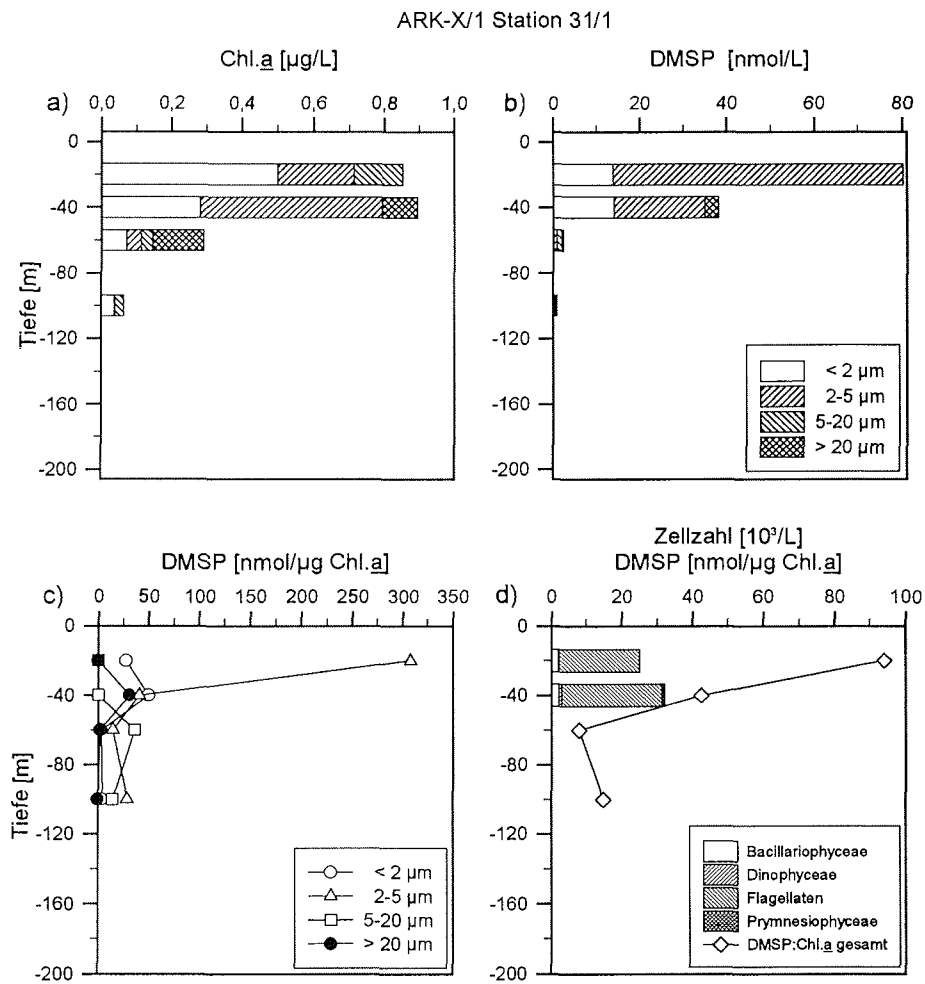


Abb. 48: Vertikalprofil in der Norwegensee ( $66,5^\circ\text{N}$ ;  $0^\circ\text{W}$ ; 3290 m Tiefe). a) Chlorophyll  $a$ - und b) partikuläre DMSP-Konzentration, c) DMSP:Chl.  $a$ -Verhältnis, fraktioniert nach den Plankton-Größenklassen  $> 20 \mu\text{m}$  (Mikroplankton), 5 bis  $20 \mu\text{m}$  und 2 bis  $5 \mu\text{m}$  (Nanoplankton) sowie  $< 2 \mu\text{m}$  (Picoplankton) und d) DMSP:Chl.  $a$ -Verhältnis der gesamten Fraktion sowie Zellzahlen des Mikro- und Nanophytoplanktons (Kap. 5.2.3.2.2).

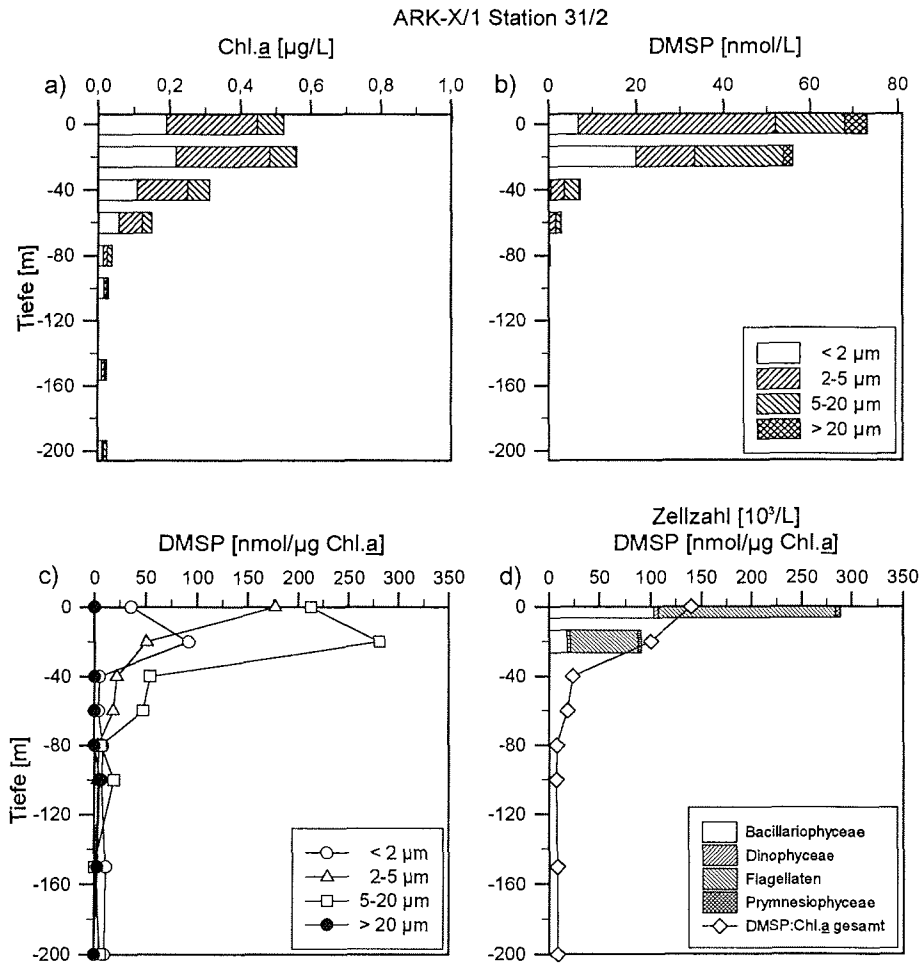


Abb. 49: Vertikalprofil in der Norwegensee (70°N; 4°E; 3260 m Tiefe). a) Chlorophyll *a*- und b) partikuläre DMSP-Konzentration, c) DMSP:Chl.*a*-Verhältnis, fraktioniert nach den Plankton-Größenklassen > 20 µm (Mikroplankton), 5 bis 20 µm und 2 bis 5 µm (Nanoplankton) sowie < 2 µm (Pico-plankton) und d) DMSP:Chl.*a*-Verhältnis der gesamten Fraktion sowie Zellzahlen des Mikro- und Nanophytoplanktons (Kap. 5.2.3.2.2).

#### 5.2.3.2.2 Phytoplanktongemeinschaft der Norwegensee

In der Oberflächenschicht der Norwegensee ( $\leq 40$  m Tiefe) dominierten die Flagellaten, deren Anteil auf Station 31/1 etwa 90 % der Gesamtzellzahl betrug (Abb. 48d). Auf Station 31/2 war die Anzahl der Flagellaten geringer (61 % bis 73 %; Abb. 49d), während die der Bacillariophyceae zunahm (20 % bis 26 %). Diese Klasse war



hauptsächlich durch kleine Organismen vertreten ( $< 5 \mu\text{m}$ ). Innerhalb der Flagellaten wurden auf Station 31/1 überwiegend Cryptophyceen und auf Station 31/2 Flagellaten mit einer Größe von 5 bis  $10 \mu\text{m}$  angetroffen. Auf beiden Stationen war der Anteil der Dino- und Prymnesiophyceen gering ( $\leq 3\%$  der Gesamtzellzahl).

#### 5.2.4 DMSP in den verschiedenen Regionen und Wassermassen

Tabelle 9 faßt die Chlorophyll  $a$ - und DMSP-Konzentrationen sowie das DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis im Oberflächenwasser der verschiedenen Regionen bzw. Wassermassen zusammen. Angegeben sind Bereiche, dominante Größenfraktionen der DMSP-Konzentration sowie dominante Algenklassen bzw. -Gruppen ( $> 50\%$  der partikulären DMSP-Konzentration bzw. Gesamtzellzahl).

Tab. 9: Chlorophyll  $a$ - und DMSP-Konzentration sowie DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis, dominante Plankton-Größenfraktion und Klasse bzw. Gruppe im Oberflächenwasser verschiedener Regionen und Wassermassen. PW = Polares Wasser, RAW = "Return" Atlantisches Wasser, ASW = Arktisches Oberflächenwasser, AW = Atlantisches Wasser, BSW = Barentssee Schelfwasser, S-Grönlandsee = südliche Grönlandsee; \* = 0 und 20 m, x = 10 m Tiefe; dominant =  $> 50\%$  der DMSP-Fraktion bzw. Gesamtzellzahl (2 - 20  $\mu\text{m}$  Nanoplankton, 5 - 20  $\mu\text{m}$  größeres und 2 - 5  $\mu\text{m}$  kleineres Nanoplankton,  $< 2 \mu\text{m}$  Picoplankton; Bac. = Bacillariophyceae, Flag. = Flagellaten, Dino. = Dinophyceae, Prymn. = Prymnesiophyceae; n.u. = nicht untersucht). Angegeben sind Bereiche, die Anzahl der untersuchten Profile in Klammern.

Region bzw. Wassermasse	Chl. $a$ [ $\mu\text{g/L}$ ]	DMSP [nmol/L]	DMSP:Chl. $a$ [nmol/ $\mu\text{g}$ Chl. $a$ ]	Dominante DMSP-Fraktion	Dominante Klasse / Gruppe
Eisrand (6)*	0,2 - 1,6	12 - 98	16 - 163	5 - 20 $\mu\text{m}$ (2)	Bac./Flag.
PW (1) <sup>x</sup>	0,3	10	35	n.u.	n.u.
RAW (3) <sup>x</sup>	1,1 - 3,4	44 - 156	39 - 51	5 - 20 $\mu\text{m}$ (1)	Bac.
ASW (8) <sup>x</sup>	0,3 - 2,2	16 - 73	33 - 112	2 - 20 $\mu\text{m}$ (1)	Bac./Dino./Prymn.
AW (5) <sup>x</sup>	0,5 - 1,1	38 - 49	46 - 89	2 - 20 $\mu\text{m}$ (1)	Bac./Flag.
BSW (1) <sup>x</sup>	1,5	84	56	$< 2 \mu\text{m}$ (1)	Bac.
Framstraße (2) <sup>x</sup>	0,4 - 1,3	6 - 17	4 - 46	n.u.	n.u.
S-Grönlandsee (2)*	0,3 - 0,9	37 - 74	121 - 147	n.u.	n.u.
Norwegensee (2)*	0,5 - 0,9	56 - 80	94 - 140	2 - 5 $\mu\text{m}$ (2)	Flag.

### 5.3 DISKUSSION

#### 5.3.1 Phytoplanktonentwicklung im arktischen Sommer 1994

Die Arktis ist durch lange Dunkelperioden im Winter und eine ausgedehnte, zumeist ganzjährige Eisbedeckung gekennzeichnet (SPIES 1987b). In hohen Breiten begrenzen die saisonalen Schwankungen des Lichtangebotes autotrophes Wachstum auf einen Zeitraum von wenigen Monaten (GRADINGER 1990). Im Sommer kommt es durch hohe Sonneneinstrahlung zu einer starken Eisschmelze, die in oberflächennahen Wasserschichten zu einer Salinitätserniedrigung und damit zu einer geringeren Durchmischungstiefe führt (SPINDLER und GRADINGER 1994). So war beispielsweise die Deckschicht auf dem West-Ost-Transekt überwiegend auf die oberen 20 m bis 30 m beschränkt (G. Budéus, AWI Bremerhaven, pers. Mitt.), die Chlorophyllkonzentration nahm unterhalb von 20 m oder 40 m Tiefe rapide ab (vgl. Abb. 38a). Aufgrund der Stabilität verbleiben die Phytoplankter längere Zeit in den oberen, lichtdurchfluteten Wasserschichten (SPINDLER und GRADINGER 1994). Somit wird die Phytoplanktonentwicklung maßgeblich von den abiotischen Faktoren Licht und Stabilität der Wassersäule beeinflusst (SMITH et al. 1987, SPIES 1987b). Aufgrund der höheren Stabilität und/oder des größeren Lichtangebots war die Phytoplanktondichte in der Grönlandsee insgesamt größer als im Südpolarmeer (vgl. Kap. 4.3.2).

Im Vergleich zum Südpolarmeer sind die Nährstoffkonzentrationen in der Arktis erheblich geringer und können dort zu einer Wachstumslimitierung führen (SMITH et al. 1985). So dokumentierten die Autoren im Sommer an der Wasseroberfläche der Ost-Grönlandsee beispielsweise geringe Nitratkonzentrationen von  $0,3 \mu\text{M}$ , die deutlich unter denen des offenen Südpolarmeeres lagen (vgl. Kap. 4.3.2). Zu dieser Jahreszeit sind die höchsten Biomassekonzentrationen in der Grönlandsee mit der abschmelzenden Eiskante des Ost-Grönländischen Schelfs assoziiert (SPIES 1987b). Im Sommer 1994 waren die Chlorophyllkonzentration jedoch nicht nur im Eisrandgebiet am ostgrönländischen Kontinentalabhang, sondern auch innerhalb der übrigen Regionen bzw. Wassermassen sehr variabel, die z.T. Eisbedeckung aufwiesen ( $0,2$  bis  $3,4 \mu\text{g Chl.}_a \text{ L}^{-1}$ ; vgl. Tab. 9). So könnte die Eisschmelze lokal verschiedene Nährstoffe und/oder Nährstoffkonzentrationen in die Wassersäule eintragen und die Phytoplanktonbiomasse unterschiedlich beeinflussen. Die Temperatur des Meerwassers hingegen spielte für die Biomasseentwicklung vermutlich eine untergeordnete Rolle, obwohl sie in weiteren Grenzen als im Südpolameer variiert (vgl. Tab. 8 und Kap. 4.3.2). Auf dem West-Ost-Transekt beispielsweise nahm die Temperatur im Oberflächenwasser ( $< 40 \text{ m}$ ) von etwa  $-2 \text{ }^\circ\text{C}$  tendenziell auf etwa  $8 \text{ }^\circ\text{C}$  zu, die höchsten Chlorophyllkonzentrationen wurden im RAW bei  $1 \text{ }^\circ\text{C}$  bestimmt (G. Budéus, pers. Mitt.; vgl. Abb. 38a).

### 5.3.2 Partikuläres DMSP in der Grönlandsee

In der Arktis wurden bisher überwiegend DMS-Konzentrationen in der Wassersäule analysiert. So wurden im Sommer in der Grönlandsee und im Nordpolarmeer DMS-Konzentrationen von etwa 2 bis 8 nmol DMS L<sup>-1</sup> (STAUBES und GEORGII 1993) bzw. 0,1 bis 11 nmol DMS L<sup>-1</sup> gemessen (LECK et al. 1993), im Frühling lagen die maximalen DMS-Konzentrationen im südöstlichen Beringmeer etwas darüber (Sub-Arktis, 17 nmol DMS L<sup>-1</sup>; BARNARD et al. 1984. Diese DMS-Konzentrationen liegen deutlich unter den höchsten, die im Südpolarmeer nachgewiesen wurden (290 nmol DMS L<sup>-1</sup>, Prydz Bay, antarktischer Sommer, GIBSON et al. 1989, 1990; vgl. Kap. 4.3.1). Im Hinblick auf DMSP, der biogenen Vorstufe des DMS, wurde die Arktis bislang lediglich von STAUBES-DIEDERICH (1992) und LEVASSEUR et al. (1994) untersucht. Die letztgenannten Autoren fanden im Frühjahr in der Wassersäule der Barrowstraße äußerst geringe partikuläre DMSP-Konzentrationen vor ( $\leq 0,9$  nmol DMSP L<sup>-1</sup>, 21. Mai 1992). Zu dieser Jahreszeit wurden extreme Konzentrationen in der Untereisschicht angetroffen (bis zu 33  $\mu$ mol DMSP L<sup>-1</sup>), die etwa um den Faktor 10 über den maximalen Konzentrationen des antarktischen Meereises lagen (LEVASSEUR et al. 1994; vgl. Kap. 4.3.3). Nach der starken Eisschmelze im Sommer können dagegen regional bzw. lokal hohe DMSP-Konzentrationen in der Wassersäule auftreten (bis zu 128 nmol DMSP L<sup>-1</sup>, STAUBES-DIEDERICH 1992; bis zu 156 nmol DMSP L<sup>-1</sup>, vgl. Tab. 9).

In der Grönlandsee waren neben den Chlorophyll- auch die partikulären DMSP-Konzentrationen regional und innerhalb verschiedener Regionen bzw. Wassermassen variabel, wobei große Biomassen nur bedingt mit hohen DMSP-Konzentrationen einhergingen (vgl. Tab. 9). Im RAW und BSW führten hohe Chlorophyll- (1,1 bis 3,4  $\mu$ g Chl.<sub>a</sub> L<sup>-1</sup>) und DMSP-Konzentrationen (bis zu 156 nmol DMSP L<sup>-1</sup>) zu einem geringen DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis ( $\leq 56$  nmol DMSP [ $\mu$ g Chl.<sub>a</sub>]<sup>-1</sup>), während im Eisrandgebiet, im ASW, im AW, in der südlichen Grönlandsee und in der Norwegensee zumeist ein höheres DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis bestimmt wurde (bis zu 163 nmol DMSP [ $\mu$ g Chl.<sub>a</sub>]<sup>-1</sup>). Die geringsten DMSP-Konzentrationen wurden im PW und in der Framstraße angetroffen (6 bis 17 nmol L<sup>-1</sup>), die in einem niedrigen DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis resultierten ( $< 50$  nmol DMSP [ $\mu$ g Chl.<sub>a</sub>]<sup>-1</sup>). Insgesamt lagen die mittleren partikulären DMSP-Konzentrationen in der Grönlandsee mit 46 nmol DMSP L<sup>-1</sup> in einem Bereich, der auch für antarktische Regionen angegeben wird (vgl. Tab. 7; Kap. 4.3.3). Dennoch erreichte das DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis am Eisrand maximal 163 nmol DMSP [ $\mu$ g Chl.<sub>a</sub>]<sup>-1</sup> und war somit deutlich höher als im Südpolarmeer (Übersicht in TURNER et al. 1995; vgl. Tab. 9). Insbesondere in der Arktis könnte ein hohes DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis nicht nur auf bedeutende DMSP-Produzenten und/oder die Stagnation einer Blüte (Kap. 7.3.6), sondern auch auf eine Nitratlimitierung hin-

weisen (vgl. Kap. 5.3.1). So synthetisieren einige Phytoplankter bei Nitratmangel DMSP (TURNER et al. 1988, GRÖNE 1991; Kap. 7.3.5.3.1), das die regional bzw. lokal unterschiedlichen DMSP:Chl.a-Verhältnisse in der Grönlandsee erklären könnte.

Vertikal nahm die DMSP-Konzentration unterhalb der Deckschicht rapide ab, während die des Chlorophylls oftmals erst in tieferen Wasserschichten geringer wurde, wie z.B. am Eisrand, im ASW, AW und in der Norwegensee (vgl. Station 31/14, 31/52, 31/72, 31/1 & 31/2; Abb. 36, 40, 41, 48 & 49). Einerseits könnte dies auf eine lichtabhängige DMSP-Synthese hindeuten (Kap. 7.3.5.2), da während der Expedition überwiegend Nebel herrschte, der die einfallende Sonnenstrahlung verringerte. Andererseits könnten die mit zunehmender Tiefe sinkenden DMSP-Konzentrationen nicht nur auf eine Abnahme der Gesamtzellzahl, sondern auch auf eine vertikale Änderung der Artenzusammensetzung hinweisen, indem unterhalb der Deckschicht weniger bedeutende DMSP-Produzenten auftreten.

Die Wassertemperaturen der Grönlandsee wiesen regional größere Unterschiede auf als im Südpolarmeer (vgl. Tab. 5 & 8). Obwohl der zelluläre DMSP-Gehalt polarer und temperierter Phytoplankter mit sinkenden Temperaturen zunimmt (WANZEK 1994, diese Arbeit; vgl. Kap. 7.3.5.3.2), zeigten die Mischpopulationen des Freilands keinen derartigen Trend. Im kalten PW (< 0 °C, vgl. Tab. 9) wurde nur lokal ein hohes DMSP:Chl.a-Verhältnis bestimmt, das vermutlich nicht allein auf niedrige Temperaturen, sondern auf eine Interaktion verschiedener abiotischer und biotischer Faktoren zurückgeführt werden kann (vgl. Kap. 7.3.6). Durch die Eisschmelze beispielsweise werden die Organismen in die Wassersäule entlassen, wo die Temperaturen oberhalb des Gefrierpunktes liegen. Zudem führt die Eisschmelze zu geringeren Salinitäten in der Oberflächenschicht und damit zu erhöhter Stabilität. Sowohl höhere Temperaturen als auch niedrigere Salinitäten würden den DMSP-Gehalt einer Phytoplanktongemeinschaft verringern, während das höhere Lichtangebot in der Deckschicht aufgrund erhöhter Stabilität die DMSP-Synthese wiederum begünstigen würde. Darüber hinaus war die Artenzusammensetzung in verschiedenen Wassermassen mit unterschiedlicher Temperatur und/oder Herkunft divergent. Auch im Südpolarmeer wurden in verschiedenen Wassermassen entlang des 6°W-Meridians Phytoplanktongemeinschaften angetroffen, die unterschiedliche DMSP-Produzenten aufwiesen (vgl. Kap. 4.3.4.2). Somit treten im natürlichen Habitat abiotische und biotische Faktoren nebeneinander auf, die die DMSP-Konzentration nicht nur additiv, sondern auch antagonistisch beeinflussen können.

Insgesamt scheinen die partikulären DMSP-Konzentrationen in der Grönlandsee saisonal und/oder regional zu variieren. Insbesondere die hohen DMSP:Chl.a-Verhältnisse deuten auf Phytoplanktongemeinschaften hin, die im Vergleich zum offenen Südpolarmeer bedeutendere DMSP-Produzenten aufweisen.

### 5.3.3 Potentielle DMSP-Produzenten

#### 5.3.3.1 Größenstruktur des partikulären DMSP

In der Grönlandsee war die Größenstruktur des Chlorophylls und DMSP regional und lokal sehr variabel. Obwohl die Picoplanktonfraktion ( $< 2 \mu\text{m}$ ) z.T. erheblich zur Chlorophyllkonzentration in der Wassersäule beitrug, war der Anteil an der partikulären DMSP-Konzentration zumeist gering. Lediglich im BSW stammte ein Großteil des DMSP aus der Picoplanktonfraktion (vgl. Station 31/84; Abb. 42). Im Mittelmeer und im subtropischen Nordost-Atlantik besteht diese Fraktion aus Pro- und Eukaryoten (CORN et al. 1996). Während die Picoprokaryoten (Prochlorophyten und Cyanophyceen) geringe Mengen an DMSP enthalten, sind die Picoeukaryoten vermutlich bedeutende DMSP-Produzenten (CORN et al. 1996). In dieser Gruppe weisen die Prymnesiophyceen die höchsten zellulären DMSP-Gehalte auf (CORN et al. 1996). Somit könnten die höheren DMSP-Konzentrationen der Picoplanktonfraktion im BSW auf diese Klasse zurückgeführt werden, während die geringeren der übrigen Stationen auf die weniger bedeutenden DMSP-Produzenten der Eu- und/oder Prokaryoten hinweisen.

In der Grönlandsee waren die höchsten partikulären DMSP-Konzentrationen auf die Nanoplanktonfraktion zurückzuführen (2 bis  $20 \mu\text{m}$ , vgl. Tab. 9), die überwiegend aus Flagellaten und Prymnesiophyceen bestand. Diese Organismen gehören zumeist zu den bedeutenden DMSP-Produzenten (KELLER et al. 1989a). So wurde auch das höchste DMSP:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis in der Nanoplanktonfraktion vorgefunden, das am Eisrand, im ASW und in der Norwegensee (Station 31/2) in der größeren (vgl. Station 31/14, 31/24, 31/52 & 31/2; Abb. 36, 37, 40 & 49) und auf den übrigen Stationen in der kleineren Nanoplanktonfraktion auftrat (vgl. Station 31/36, 31/72, 31/84 & 31/1; Abb. 39, 41, 42 & 48). Die Mikroplanktonfraktion war insgesamt von geringer Bedeutung. So werden in dieser Fraktion zumeist Diatomeen angetroffen, die zu den weniger bedeutenden DMSP-Produzenten gehören und lediglich in hohen Zellzahlen deutlich zur partikulären DMSP-Konzentration beitragen können (KELLER et al. 1989a). Das DMSP:Chl. $\underline{a}$ -Verhältnis dieser Fraktion war zumeist gering, lediglich am Eisrand wurde in 40 m Tiefe ein höheres Verhältnis von etwa  $250 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$  bestimmt (vgl. Station 31/14; Abb. 36c).

Im Vergleich zum Südpolarmeer und anderen geographischen Regionen, wo das partikuläre DMSP überwiegend aus der größeren Nanoplanktonfraktion stammt (5 bis  $20 \mu\text{m}$ , vgl. Kap. 4.3.4.1), waren in der Grönlandsee auch die kleineren Nano- ( $2$  bis  $5 \mu\text{m}$ ) und Picoplankter von Bedeutung ( $< 2 \mu\text{m}$ ). Diese kleineren Organismen wurden bisher oftmals vernachlässigt, was auch zu einer Überschätzung des zellulären DMSP-Gehaltes von größeren Organismen führen kann (MALIN et al. 1993).

Somit ist das Fraktionieren nach Plankton-Größenklassen eine hilfreiche Methode, um den Beitrag kleinerer Organismen an der partikulären DMSP-Konzentration abzuschätzen. Diese Organismen ( $< 3 \mu\text{m}$ ) werden bei der hier verwendeten mikroskopischen Bestimmung nicht quantitativ erfaßt (DAVIS und SIEBURTH 1982, FURUYA und MARUMO 1983, REID 1983).

#### 5.3.3.2 Phytoplanktongemeinschaft und DMSP

In der Grönlandsee wurde auf Stationen mit Diatomeendominanz zumeist ein geringes DMSP:Chl.a-Verhältnis bestimmt (vgl. Tab. 9). Am Eisrand (Station 31/24) waren die Bacillariophyceae überwiegend durch *Chaetoceros* sp., im RAW und westlichen ASW auf dem West-Ost-Transekt hauptsächlich durch *Chaetoceros* sp. und *Nitzschia* sp. repräsentiert (vgl. Station 31/24, Abb. 37d; Abb. 43). In östlicher Richtung waren die Diatomeen z.T. im AW und im BSW abundant, die im AW von kleinen Diatomeen ( $5 \mu\text{m}$ ) und im BSW von *Nitzschia* sp. dominiert wurden. Spezies der Gattung *Nitzschia* und *Chaetoceros* enthalten, wenn überhaupt, geringe Mengen an DMSP (KELLER et al. 1989a, NOTHNAGEL 1994, WANZEK 1994; vgl. Kap. 7.3.5.1). So gehören die antarktischen Diatomeen *N. curta*, *N. lecointei*, *C. socialis* und vermutlich auch die arktische *N. frigida* zu den DMS- bzw. DMSP-Produzenten (BAUMANN et al. 1994, LEVASSEUR et al. 1994, WANZEK 1994; Kap. 7.3.5.1), während bei *Chaetoceros* sp. auch durch Nitratlimitierung keine DMSP-Synthese induziert werden konnte (NOTHNAGEL 1994). Dennoch waren die DMSP-synthetisierenden Diatomeen vermutlich aufgrund ihrer Abundanz für die partikuläre DMSP-Konzentration von Bedeutung, die aber zumeist zu einem geringen DMSP:Chl.a-Verhältnis führte.

Höhere DMSP:Chl.a-Verhältnisse traten auf Stationen mit Pymnesiophyceen- oder Flagellatendominanz auf ( $> 50 \text{ nmol DMSP } [\mu\text{g Chl.}\underline{a}]^{-1}$ ; vgl. Abb. 43). Diese Klassen bzw. Gruppen weisen zumeist bedeutende DMSP-Produzenten auf (KELLER et al. 1989a). Im ASW wurde die Phytoplanktongemeinschaft von der Pymnesiophycee *Phaeocystis* sp. dominiert, die hauptsächlich im einzelligen Flagellatenstadium, vereinzelt auch in Kolonien auftrat. So wurde das hohe DMSP:Chl.a-Verhältnis bei  $0,9^\circ\text{W}$  vermutlich von *Phaeocystis* sp. verursacht. Inwieweit die Dinophyceen, die bis zur Arktischen Front ( $< 6^\circ\text{E}$ ) auftraten, an dem hohen DMSP:Chl.a-Verhältnis beteiligt waren, ist jedoch fraglich. Innerhalb der Dinophyceae wurde in erster Linie *Prorocentrum* sp. identifiziert. Für verschiedene Isolate dieser Gattung wurden zumeist hohe zelluläre DMSP-Konzentrationen nachgewiesen, wie z.B. für *P. minimum*

(888 mM), ein *Prorocentrum* sp.-Isolat enthielt jedoch kein DMSP (KELLER et al. 1989a).

Die Flagellaten wurden erst östlich der Arktischen Front abundant ( $> 6^{\circ}\text{E}$ ), die taxonomisch eine heterogene Gruppe darstellten. Bezogen auf das Gesamtvolumen können einzelne Vertreter der Prasinophyceae, Chrysophyceae und Cryptophyceae ebenfalls bedeutende Mengen an DMSP enthalten (KELLER et al. 1989a; Kap. 7.3.5). Somit war das höhere DMSP:Chl.a-Verhältnis im AW und BSW vermutlich in erster Linie durch die Flagellaten bedingt (46 bis 89 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$ ] $^{-1}$ ). Auch am Eisrand und in der Norwegensee wurde die Phytoplanktongemeinschaft in der Oberflächenschicht ( $\leq 40$  m Tiefe) überwiegend von Flagellaten dominiert, wo noch höhere DMSP:Chl.a-Verhältnisse resultierten (bis zu 163 nmol DMSP [ $\mu\text{g Chl.}\underline{a}$ ] $^{-1}$ ; vgl. Tab. 9).

#### 5.4 DMSP IN DER GRÖNLANDSEE IM ARKTISCHEN SOMMER

Die vorliegende Untersuchung zeigte, daß die Grönlandsee regional und/oder saisonal hohe DMSP-Konzentrationen aufweisen kann. So wurden am Eisrand und im biomassereichen RAW z.T. hohe DMSP-Konzentrationen bestimmt. Die höchsten DMSP:Chl.a-Verhältnisse traten auf Stationen mit Dinophyteen-, Prymnesiophyteen und/oder Flagellatendominanz auf, die dem Nanoplankton angehörten (2 bis 20  $\mu\text{m}$ ). Auch die Größenfraktionierung zeigte die höchsten DMSP:Chl.a-Verhältnisse in der größeren Nanoplanktonfraktion (5 bis 20  $\mu\text{m}$ ). Analog zum Südpolarmeer sind somit die Nanoplankter die bedeutendsten DMSP-Produzenten in der Grönlandsee. Darüber hinaus trugen aber auch die kleineren Nano- und die Picoplankter regional durchaus bedeutend zur DMSP-Konzentration in der Wassersäule bei ( $< 5$   $\mu\text{m}$ ).

Im Gegensatz zum Südpolarmeer könnten die hohen DMSP:Chl.a-Verhältnisse in der Grönlandsee lokal auf die Stagnation einer Blüte und/oder Nitratmangel zurückgeführt werden, während die Temperatur vermutlich ebenfalls eine untergeordnete Rolle spielte. Die regional bedingten, hohen DMSP-Konzentrationen in der Grönlandsee im Sommer könnten auf Phytoplanktongemeinschaften hinweisen, die bedeutendere DMSP-Produzenten darstellen als die des offenen Südpolarmeeres im antarktischen Frühling.

## 6. VARIABILITÄT DER PARTIKULÄREN DMSP-KONZENTRATION IM ATLANTIK

Der Nordost-Atlantik, der atlantische Sektor des Südpolarmeeres und die Grönlandsee wiesen saisonal und/oder regional unterschiedliche DMSP-Konzentrationen auf. Tabelle 10 faßt die mittleren Chlorophyll *a*- und DMSP-Konzentrationen sowie die DMSP:Chl.*a*-Verhältnisse des Oberflächenwassers im Frühjahr und Sommer zusammen. Darüber hinaus sind die dominanten Größenfraktionen des partikulären DMSP und die dominanten Algenklassen bzw. Gruppen der verschiedenen Regionen angegeben.

Tab. 10: Mittlere Chlorophyll *a*- und DMSP-Konzentration sowie DMSP:Chl.*a*-Verhältnis im Oberflächenwasser ( $\leq 20$  m Tiefe) temperierter und polarer Regionen des Atlantischen Ozeans. Angegeben sind Mittelwerte  $\pm$  Standardabweichungen sowie Bereiche in Klammern (Nordost (NE)-Atlantik  $n = 89$ , Südpolarmeer  $n = 134$ , Grönlandsee  $n = 59$ ; ant. = antarktisch; dominant =  $> 50$  % der DMSP-Fraktion bzw. der Gesamtzellzahl; 5 - 20  $\mu\text{m}$  = größeres Nanoplankton; Bac. = Bacillariophyceae, Dino. = Dinophyceae, Flag. = Flagellaten, Prymn. = Prymnesiophyceae; PFZ = Polar Front Zone).

Region	Chl. <i>a</i> [ $\mu\text{g/L}$ ]	DMSP [nmol/L]	DMSP:Chl. <i>a</i> [nmol/ $\mu\text{g}$ Chl. <i>a</i> ]	Dominante DMSP-Fraktion	Dominante Klasse / Gruppe
NE-Atlantik Frühling	1,0 ( $\pm 0,4$ ) (0,4 - 2,2)	30 ( $\pm 17$ ) (9 - 111)	34 ( $\pm 18$ ) (9 - 95)	5 - 20 $\mu\text{m}$	Bac./Dino.
Südpolarmeer ant. Frühling	0,4 ( $\pm 0,3$ ) (0,1 - 1,7)	14 ( $\pm 13$ ) (2 - 67)	33 ( $\pm 17$ ) (8 - 92)	5 - 20 $\mu\text{m}$ (PFZ)	Bac./Flag.
Grönlandsee Sommer	0,8 ( $\pm 0,6$ ) (0,2 - 3,4)	46 ( $\pm 30$ ) (6 - 156)	63 ( $\pm 34$ ) (4 - 163)	5 - 20 $\mu\text{m}$	Bac./Dino./ Flag./Prymn.

In allen drei hydrographischen Regimen des Atlantischen Ozeans wurde die Phytoplanktonentwicklung in erster Linie durch die Stabilität der Wassersäule und damit vom Lichtangebot beeinflusst. In temperierten Regionen beruht die Stabilität auf thermischer Schichtung, während in den Polarmeeren überwiegend eine chemische Schichtung infolge der Eisschmelze auftritt. Bei erhöhter Stabilität verbleiben die Phytoplankter längere Zeit in oberflächennahen Schichten, die durch höhere Lichtintensitäten gekennzeichnet sind. Während der Nordost-Atlantik und das Südpolarmeer im Frühjahr zumeist stark durchmischt waren, wies die Grönlandsee im Sommer eine höhere Stabilität auf. Die höchsten Chlorophyllkonzentrationen wurden auf Stationen mit hoher Stabilität angetroffen. Sowohl die Temperatur, die Salinität als auch die Nährstoffversorgung waren für die Phytoplanktonentwicklung in allen drei Regionen von untergeordneter Bedeutung, lediglich in der Grönlandsee trat lokal eine Nährstofflimitierung auf.



Entsprechend der saisonalen Phytoplanktonsuccession wurden im Frühjahr überwiegend Diatomeen angetroffen, die zu den weniger bedeutenden DMSP-Produzenten gehören und lediglich aufgrund ihrer Abundanz deutlich zur partikulären DMSP-Konzentration beitrugen. Somit war das DMSP:Chl.a-Verhältnis im Nordost-Atlantik und im Südpolarmeer zumeist gering. In der Grönlandsee dagegen waren auch Dinophyceen, Flagellaten und Prymnesiophyceen abundant. Die höchsten DMSP:Chl.a-Verhältnisse traten auf den Stationen auf, die von diesen Klassen bzw. Gruppen dominiert wurden und überwiegend wichtige DMSP-Produzenten beinhalten. Somit weist die Phytoplanktongemeinschaft in der Grönlandsee im Sommer bedeutendere DMSP-Produzenten auf als der Nordost-Atlantik und das Südpolarmeer im Frühjahr.

Im temperierten Nordost-Atlantik und in den Polargebieten stammte das partikuläre DMSP überwiegend aus der größeren Nanoplanktonfraktion (5 bis 20  $\mu\text{m}$ ). Somit sind die Nanoplankter, wie in anderen temperierten und tropischen Regionen des Atlantiks, die wichtigsten DMSP-Produzenten. In der Grönlandsee waren auch die kleineren Nano- (2 bis 5  $\mu\text{m}$ ) und Picoplankter von Bedeutung (< 2  $\mu\text{m}$ ). Diese kleineren Organismen wurden bisher oftmals vernachlässigt, da sie bei der mikroskopischen Bestimmung nicht quantitativ erfaßt werden. Somit ist das Fraktionieren nach Größenklassen ein hilfreiches Verfahren, um den Beitrag kleinerer Organismen an der partikulären DMSP-Konzentration abzuschätzen.

Bei einigen Mikro- und Makroalgen wurde eine lichtabhängige DMSP-Synthese nachgewiesen (GRÖNE 1991, KARSTEN et al. 1991a, diese Arbeit; vgl. Kap. 7.3.5.2). Im Nordost-Atlantik und in der Grönlandsee wiesen Stationen mit erhöhter Stabilität die höchsten partikulären DMSP-Konzentrationen in der Oberflächenschicht auf, die unterhalb der Deckschicht rapide abnahmen. Die höheren DMSP<sub>p</sub>-Konzentrationen der Oberflächenschicht deuten auf eine lichtabhängige DMSP-Synthese hin. Auf einigen Stationen in der Grönlandsee und im Nordost-Atlantik zeigte das partikuläre DMSP einen ausgeprägteren vertikalen Gradienten als das Chlorophyll. So wurden auch die höchsten DMSP<sub>p</sub>:Chl.a-Verhältnisse im Bereich der Wasseroberfläche bestimmt, was wiederum auf eine lichtabhängige DMSP-Synthese hinweist. Darüber hinaus trat in der Grönlandsee vertikal eine Artenverschiebung auf. In der Oberflächenschicht wurden bedeutende, unterhalb der Deckschicht weniger bedeutende DMSP-Produzenten angetroffen, während die Artenzusammensetzung in der Wassersäule des Nordost-Atlantiks kaum variierte.

Bei mangelnder Stabilität waren die partikulären DMSP-Konzentrationen insgesamt geringer. Im Südpolarmeer und auf einigen Stationen im Nordost-Atlantik wurde das DMSP<sub>p</sub> aufgrund vertikaler Durchmischung und/oder Sedimentation auch in tiefere Schichten transportiert, wo geringere Lichtintensitäten herrschen. Das DMSP<sub>p</sub>:Chl.a-Verhältnis war zumeist gering und zeigte keinen ausgeprägten vertikalen

len Gradienten. Bei vertikaler Durchmischung bzw. geringer Stabilität kann ein geringes  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}_a$ -Verhältnis nicht nur auf weniger bedeutende DMSP-Produzenten hinweisen, sondern auch auf einer Chlorophyllzunahme unter Lichtlimitierung beruhen (vgl. Kap. 7.3.6). Lediglich im Eisrandbereich des Südpolarmeereres führten höhere Lichtintensitäten (Transekt 6) trotz geringer Stabilität zu einem höheren  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}_a$ -Verhältnis.

Der zelluläre DMSP-Gehalt von Mikroalgen nimmt mit steigenden Salinitäten sowie mit sinkenden Temperaturen zu (VAIRAVAMURTHY et al. 1985, DICKSON und KIRST 1986, 1987a & 1987b, NOTHNAGEL 1994, WANZEK 1994, diese Arbeit; vgl. Kap. 7.3.5.3.2). Beide Parameter waren jedoch für die partikuläre DMSP-Konzentration von untergeordneter Bedeutung, da sie in allen drei Regionen zumeist in engen Grenzen variierten. Höhere partikuläre DMSP-Konzentrationen waren beispielsweise nicht mit niedrigeren Temperaturen assoziiert. Dennoch war die Artenzusammensetzung im Südpolarmeer und in der Grönlandsee in Wassermassen unterschiedlicher Temperatur und/oder Herkunft divergent. Somit scheint der DMSP-Gehalt natürlicher Phytoplanktongemeinschaften nach einer Temperaturänderung weniger auf einer physiologischen Anpassung, sondern langfristig eher auf einer Artenverschiebung zu beruhen.

In der Phase der Stagnation nimmt der zelluläre DMSP-Gehalt einiger Phytoplankter zu (GRÖNE 1991, MEYERDIERKS 1991, STEFELS und VAN BOEKEL 1993, diese Arbeit; vgl. Kap. 7.3.5.3.1), was häufig auf Nährstoffmangel zurückgeführt wird. So nimmt der zelluläre DMSP-Gehalt von Mikroalgen unter Nitratlimitierung zu (TURNER et al. 1988, GRÖNE und KIRST 1992). Im Frühjahr hielt jedoch die Phytoplanktonentwicklung im Nordost-Atlantik und im Südpolarmeer an und hatte noch keine Stagnation erreicht. Auch die Nährstoffe waren zu dieser Jahreszeit weder im Nordost-Atlantik noch im Südpolarmeer aufgezehrt. Lediglich im Sommer könnte in der Grönlandsee lokal eine stagnierende Phytoplanktonblüte und/oder eine Nährstofflimitierung zu höheren partikulären DMSP-Konzentrationen geführt haben. Ebenso weisen die hohen  $\text{DMSP}_p:\text{Chl.}_a$ -Verhältnisse nicht nur auf bedeutende DMSP-Produzenten, sondern auch auf Nährstoffmangel und/oder die Stagnation einer Blüte hin (vgl. Kap. 7.3.6).

In Tabelle 11 ist der potentielle Einfluß von abiotischen und biotischen Faktoren auf die partikuläre DMSP-Produktion der drei hydrographischen Regime im Frühjahr bzw. Sommer zusammengefaßt.

Tab. 11: Potentieller Einfluß von abiotischen und biotischen Faktoren auf die partikuläre DMSP-Konzentration in temperierten und polaren Regionen des Atlantiks im Frühjahr und Sommer (ant. = antarktisch, ja = Einfluß, nein = kein Einfluß).

Partikuläre DMSP-Konzentration	Nordost-Atlantik Frühling 1992	Südpolarmeer ant. Frühling 1992	Grönlandsee Sommer 1994
Licht	ja	ja	ja
Temperatur	nein	nein	nein
Salinität	nein	nein	nein
Nährstofflimitierung	nein	nein	ja
Stagnation (Phytoplanktonblüte)	nein	nein	ja

Im Ökosystem treten verschiedene Umweltparameter stets nebeneinander auf, variieren saisonal und/oder regional und können nicht nur additiv, sondern auch antagonistisch wirken. Darüber hinaus ist auch der physiologische Zustand des Phytoplanktons von fundamentaler Bedeutung. So wird die partikuläre DMSP-Konzentration von abiotischen und biotischen Faktoren synergistisch beeinflusst und die Wirkung einzelner Parameter, wie z.B. die der Temperatur, möglicherweise maskiert. Im Freiland scheint die Temperatur nur indirekt auf die partikuläre DMSP-Konzentration zu wirken, und zwar über die Artenzusammensetzung und/oder die Stabilität der Wassersäule. Daher wurde anhand von Laborkulturen die potentielle Temperaturabhängigkeit des zellulären DMSP-Gehaltes untersucht und den Freilandergebnissen gegenübergestellt.

## 7. LABOREXPERIMENTE

Der potentielle Einfluß der Temperatur auf den DMSP-Gehalt einer gegebenen Phytoplanktonpopulation wurde an zwei für die untersuchten Meeresgebiete relevanten, DMSP-produzierenden Arten untersucht: der kosmopolitischen, blütenbildenden Coccolithophoride *Emiliana huxleyi* und der antarktischen Diatomee *Nitzschia lecointei*.

### 7.1 ERGEBNISSE *Emiliana huxleyi*

#### 7.1.1 Wachstum

##### 7.1.1.1 Relative Zellgröße

Die relative Zellgröße der Organismen wurde zytometrisch anhand des "forward light scatter" (FSC) erfaßt, das als Maß der Zellgröße dient. Die absolute Größe von *E. huxleyi* wurde stichprobenartig bestimmt und mikroskopisch ein mittlerer Zelldurchmesser von 5 µm ermittelt (Starklicht, exponentielle Phase). Die absoluten Zellvolumina von *N. lecointei* wurden der Arbeit von WANZEK (1994) entnommen, der das vorliegende Isolat unter vergleichbaren Bedingungen untersuchte.

Die Zellgröße von *E. huxleyi* verringerte sich im Kulturverlauf der verschiedenen Temperaturansätze sowohl im Stark- als auch im Schwachlicht (Abb. 50). Im Starklicht wurden die Zellen bei 10 °C bis 25 °C innerhalb von 3 bis 5 Tagen um 25 % bis 33 % ihrer ursprünglichen Größe reduziert (Abb. 50a, Tag 0, ca. 110 rel. Einheiten FSC). Anschließend blieb die Zellgröße bei diesen Temperaturen nahezu konstant. Bei 5 °C dagegen änderte sich die Zellgröße über den gesamten Zeitraum von 13 Tagen nur geringfügig. Auch im Schwachlicht wurden die Zellgrößen bei 5 °C (SWL 1 & 2) und 10 °C (SWL 2) nicht wesentlich vermindert, während die Zellen der übrigen Temperaturansätze innerhalb von 2 bis 4 Tagen ihre anfänglichen Größen (Abb. 50b & c, Tag 0, ca. 96 rel. Einheiten FSC) um 31 % bis 53 % (SWL 1) bzw. 14 % bis 37 % (SWL 2) verringerten. Danach blieb auch die Zellgröße in diesen Ansätzen nahezu konstant.

Insgesamt waren die Zellen zu einem gegebenen Zeitpunkt im Schwachlicht bis zu 50 % kleiner als die der entsprechenden Temperaturansätze des Starklichts.

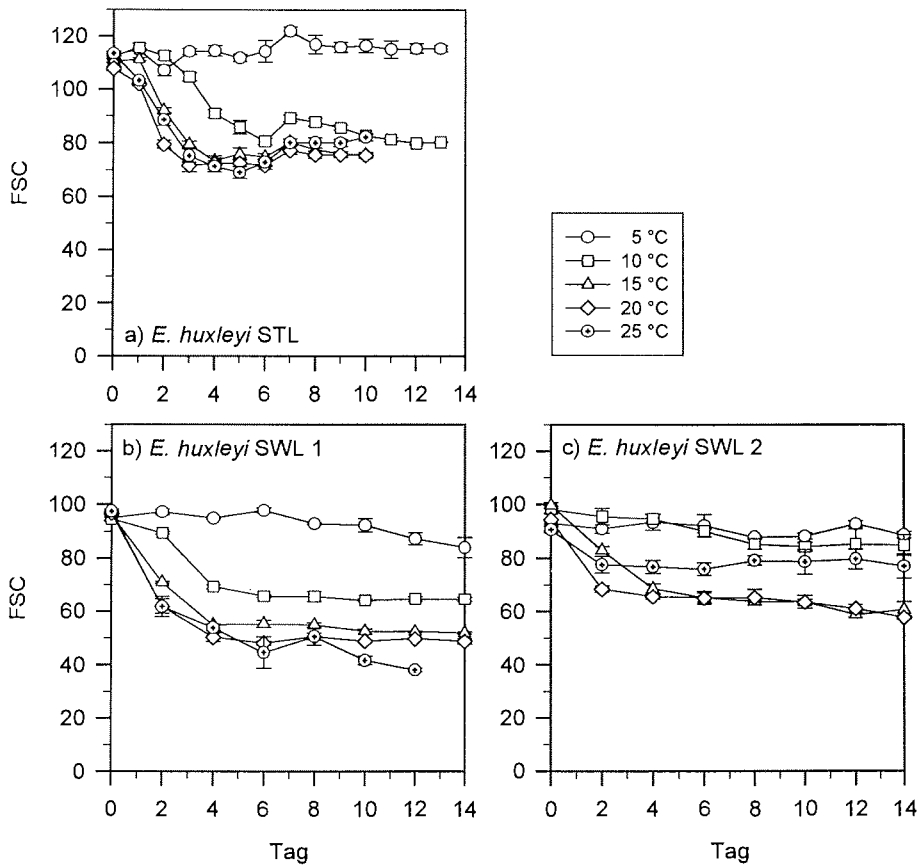


Abb. 50: Zellgröße in relativen Einheiten (FSC = "forward light scatter") von *E. huxleyi* in Abhängigkeit der Temperatur im Stark- und Schwachlicht über einen Zeitraum von 10 bis 14 Tagen (STL = Starklicht, SWL = Schwachlicht, 60 bzw. 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ). (a) STL und (b) SWL 1 zuvor an 10 °C akklimatisiert, (c) SWL 2 zuvor für 2 Wochen an 20 °C akklimatisiert. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 4).

#### 7.1.1.2 Zellzahl und Chlorophyll *a*-Konzentration

In Abbildung 51a ist der Wachstumsverlauf von *E. huxleyi* im Starklicht über den Untersuchungszeitraum von 10 (15 °C, 20 °C und 25 °C) bzw. 13 Tagen (5 °C und 10 °C) dargestellt. Aus der exponentiellen Wachstumsphase wurde für jeden Ansatz die spezifische Wachstumsrate und daraus die entsprechenden Verdopplungszeiten bzw. Teilungsraten berechnet (Tab. 12).

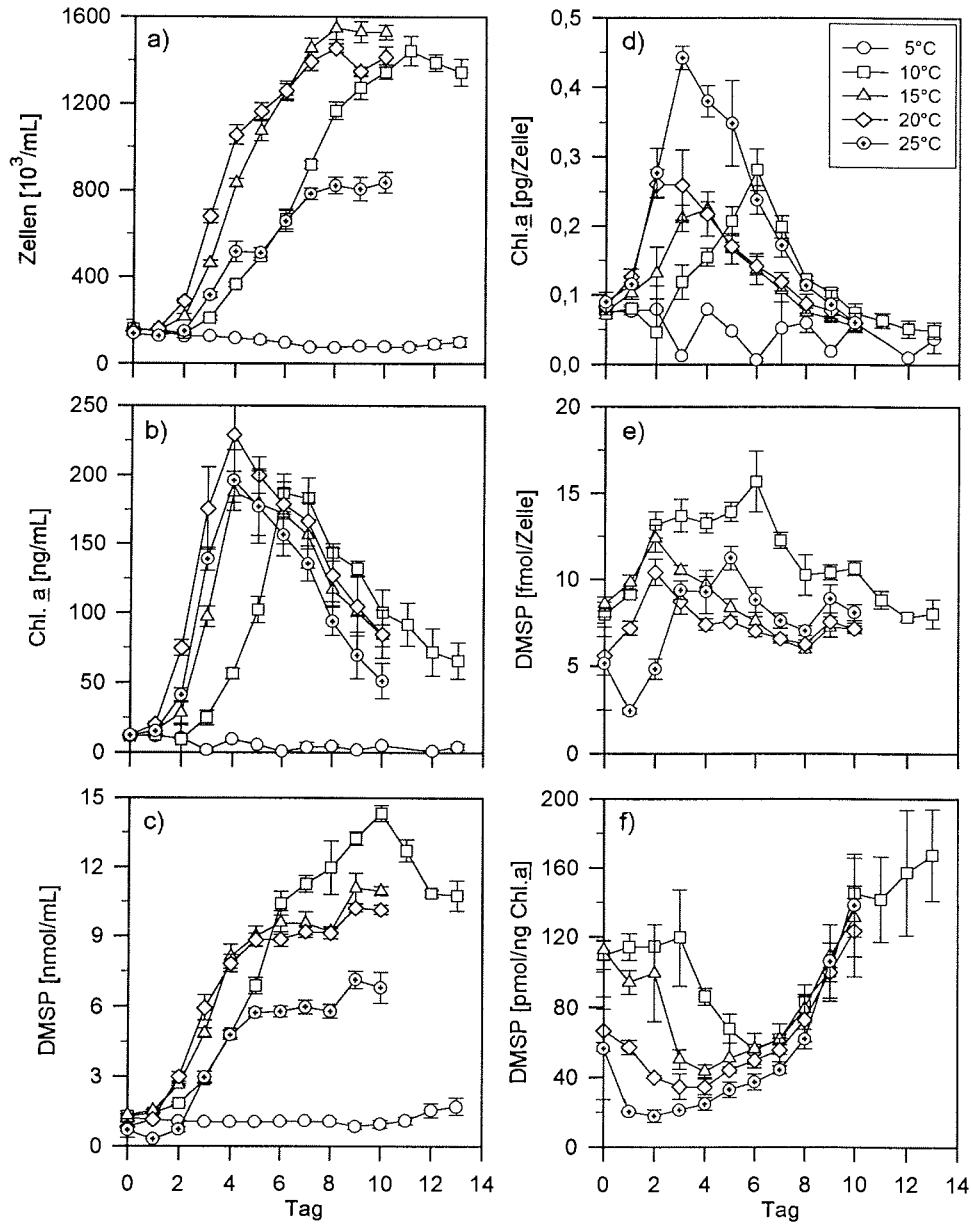


Abb. 51: Zellzahl (a), Chlorophyll *a*- (b) und DMSP-Konzentration (c) in den Kulturen, zellulärer Chlorophyll *a*- (d) und DMSP-Gehalt (e) sowie DMSP:Chl. *a*-Verhältnis (f; e und f 5 °C nicht dargestellt, Erklärung siehe Text) von *E. huxleyi* in Abhängigkeit der Temperatur im Starklicht (STL,  $60 \mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , zuvor an 10 °C akklimatisiert) über einen Zeitraum von 10 bzw. 13 Tagen. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$ ).

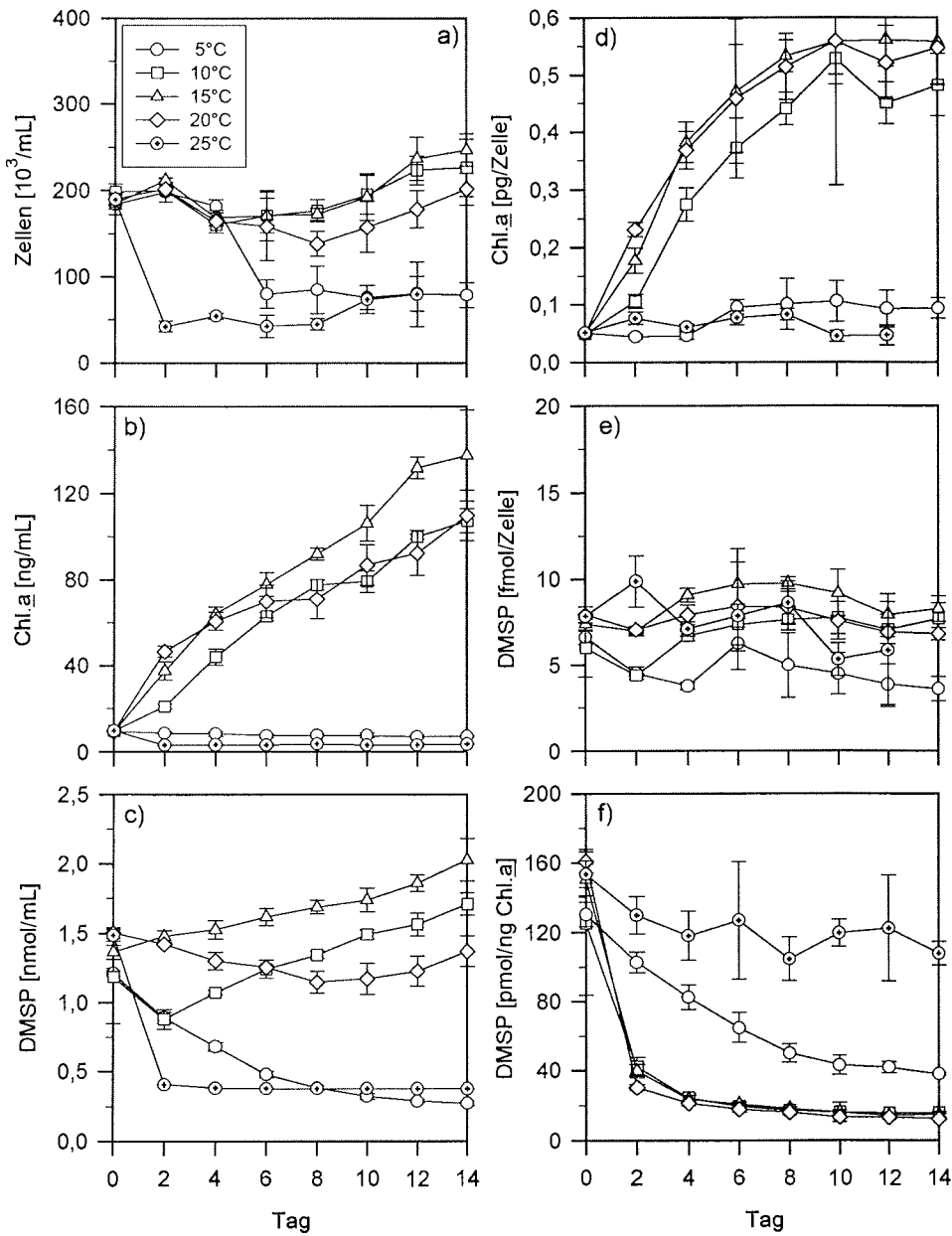


Abb. 52: Zellzahl (a), Chlorophyll *a*- (b) und DMSP-Konzentration (c) in den Kulturen, zellulärer Chlorophyll *a*- (d) und DMSP-Gehalt (e) sowie DMSP:Chl.*a*-Verhältnis (f) von *E. huxleyi* in Abhängigkeit der Temperatur im Schwachlicht (SWL 1, 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , zuvor an 10 °C akklimatisiert) über einen Zeitraum von 14 Tagen. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 4).

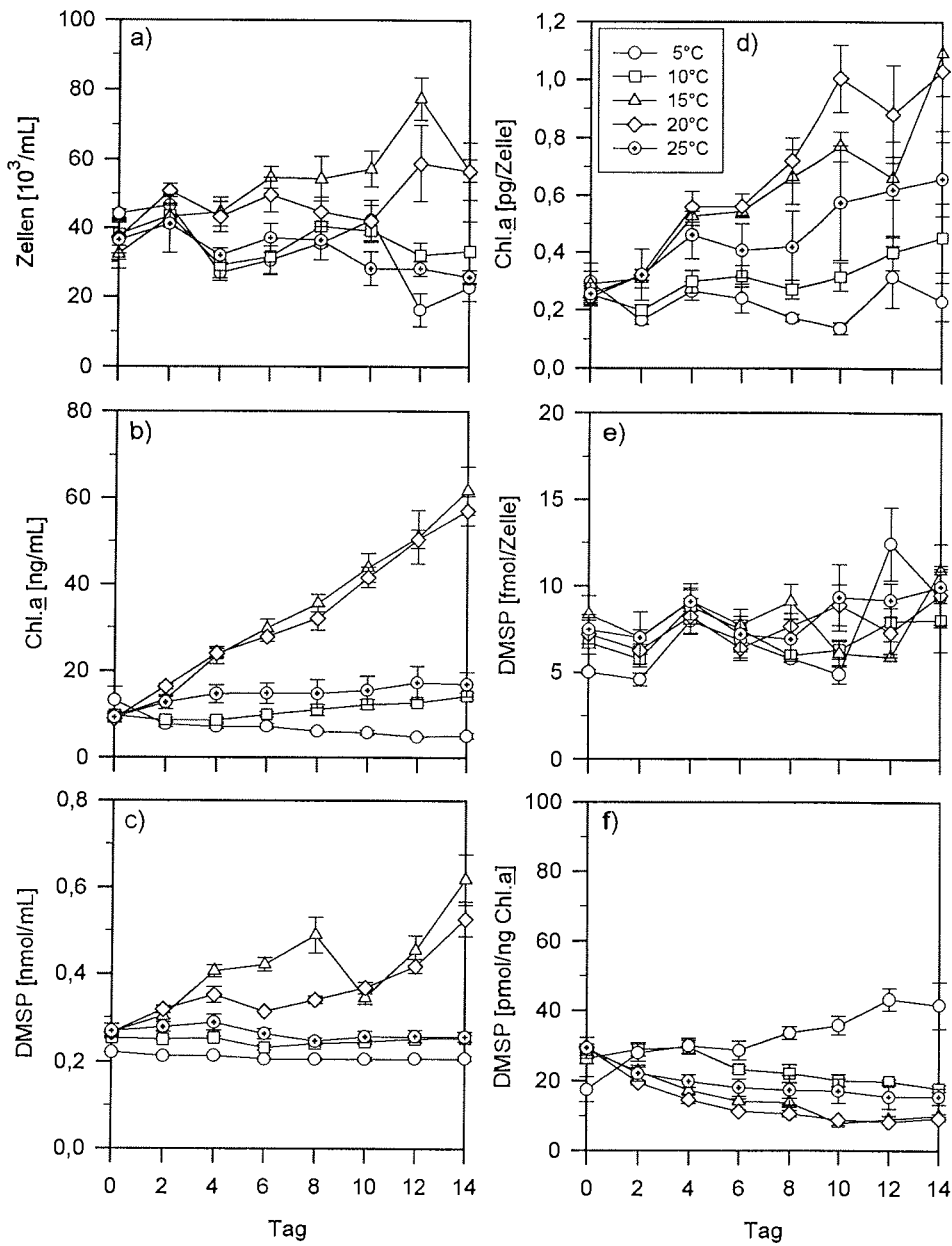


Abb. 53: Zellzahl (a), Chlorophyll  $a$ - (b) und DMSP-Konzentration (c) in den Kulturen, zellulärer Chlorophyll  $a$ - (d) und DMSP-Gehalt (e) sowie DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis (f) von *E. huxleyi* in Abhängigkeit der Temperatur im Schwachlicht (SWL 2, 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , zuvor für 2 Wochen an 20 °C akklimatisiert) über einen Zeitraum von 14 Tagen. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$ ).



Tab. 12: Wachstumsraten  $\mu$  [ $d^{-1}$ ] von *E. huxleyi* in Abhängigkeit der Temperatur im Stark- und Schwachlicht. Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen (SD;  $n = 4$ ) der Wachstumsraten und die daraus resultierenden Verdopplungszeiten  $t_d$  [d], Teilungsraten  $v$  [ $d^{-1}$ ] sowie die maximal erreichten Zelldichten (STL = Starklicht, SWL = Schwachlicht, 60 bzw. 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; STL und SWL 1 zuvor an 10 °C akklimatisiert, SWL 2 zuvor für 2 Wochen an 20 °C akklimatisiert, k.W. = kein Wachstum).

<i>Emiliana huxleyi</i>	Temperatur [°C]	Wachstumsrate [ $d^{-1}$ ]	SD	Verdopplungszeit [d]	Teilungsrate [ $d^{-1}$ ]	max. Zelldichte [ $\times 10^5 \text{ mL}^{-1}$ ]
STL	5	k.W.	-	-	-	-
	10	0,48	0,017	1,44	0,69	14,4
	15	0,68	0,038	1,02	0,98	15,5
	20	0,72	0,021	0,96	1,04	14,6
	25	0,65	0,075	1,07	0,94	8,4
SWL 1 10 °C akkl.	5	k.W.	-	-	-	-
	10	0,06	0,025	11,55	0,09	2,3
	15	0,08	0,031	8,66	0,12	2,5
	20	0,06	0,015	11,55	0,09	2,0
	25	k.W.	-	-	-	-
SWL 2 20 °C akkl.	5	k.W.	-	-	-	-
	10	k.W.	-	-	-	-
	15	0,08	0,009	9,12	0,11	0,8
	20	0,04	0,017	18,73	0,05	0,6
	25	k.W.	-	-	-	-

Nach Überimpfen der Stammkulturen (10 °C) in die Temperaturorgel zeigte *E. huxleyi* im Starklicht (STL) bei 15 °C, 20 °C und 25 °C nach unterschiedlicher Dauer der lag-Phase ähnliche Wachstumsraten von 0,65 bis 0,72  $d^{-1}$  (Abb. 51a, Tab. 12), d.h. die Zellen dieser drei Ansätze haben sich jeweils etwa einmal pro Tag geteilt. Bei 10 °C benötigten die Ansätze für eine Verdopplung ihrer Zellzahlen entsprechend der geringeren Wachstumsrate von 0,48  $d^{-1}$  1,44 Tage. Maximal wurden bei 10 °C bis 20 °C Zellzahlen von 1,4 bis 1,6  $\times 10^6$  Zellen  $\text{mL}^{-1}$  erreicht, bei 25 °C dagegen maximal 0,8  $\times 10^6$  Zellen  $\text{mL}^{-1}$ . In den 5 °C-Ansätzen blieben die Zellzahlen über den gesamten Untersuchungszeitraum von 13 Tagen etwa konstant, d.h. für diese Temperatur kann keine Wachstumsrate angegeben werden.

Unter Schwachlichtbedingungen (SWL) war die Zellvermehrung über einen vergleichbaren Zeitraum von 14 Tagen erwartungsgemäß geringer und erreichte insgesamt zwischen 6 % und 13 % der Wachstumsraten der Starklichtansätze. Die an 10 °C akklimatisierten Stammkulturen (SWL 1, Abb. 52a) zeigten in der Temperaturorgel extrem niedrige Wachstumsraten von 0,06 (10 °C bzw. 20 °C) und 0,08  $d^{-1}$  (15 °C; Tab. 12). Eine Zellzahlverdopplung der verschiedenen Ansätze benötigte

LABOREXPERIMENTE

hier 8,66 (15 °C) bzw. 11,55 Tage (10 °C und 20 °C). Maximal wurden in diesen Ansätzen Zellzahlen von 2 bis 2,5 x 10<sup>5</sup> Zellen mL<sup>-1</sup> erreicht. Temperaturen von 5 °C und 25 °C führten in den ersten 2 (25 °C) bzw. 6 Tagen (5 °C) zunächst zu einer Abnahme der Zellzahl, die danach bis zum Versuchsende etwa konstant blieb. Die über einen Zeitraum von 2 Wochen zuvor an 20°C akklimatisierten Kulturen (SWL 2, Abb. 53a) zeigten nach geringerem Inokulum (4 x 10<sup>4</sup> Zellen mL<sup>-1</sup>) in der Temperaturorgel bei 5 °C, 10 °C und 25 °C keine Zellvermehrung, dagegen wurden bei 15 °C und 20 °C mit SWL 1 niedrige Wachstumsraten von 0,08 (15 °C) und 0,04 d<sup>-1</sup> (20 °C) beobachtet (Tab. 12). Nach Einsetzen des exponentiellen Wachstums ergaben sich daraus Verdopplungszeiten von 9,12 bzw. 18,73 Tagen, die damit außerhalb des untersuchten Zeitraumes von 14 Tagen lagen. Bei 15 °C und 20 °C wurden maximal 8 bzw. 6 x 10<sup>4</sup> Zellen mL<sup>-1</sup> erreicht.

Tab. 13: Wachstumsraten  $\mu$  [d<sup>-1</sup>] basierend auf Chlorophyll-Messungen von *E. huxleyi* in Abhängigkeit der Temperatur im Stark- und Schwachlicht. Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen (SD; n = 4) der Chlorophyll-Wachstumsraten und die daraus resultierenden Chlorophyll-Verdopplungszeiten  $t_d$  [d], -Teilungsraten  $\nu$  [d<sup>-1</sup>] sowie die maximal erreichten Chlorophyllkonzentrationen [ng mL<sup>-1</sup>] (STL = Starklicht, SWL = Schwachlicht, 60 bzw. 4  $\mu$ mol Photonen m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>; STL und SWL 1 zuvor an 10 °C akklimatisiert, SWL 2 zuvor für 2 Wochen an 20 °C akklimatisiert, k. W. = kein Wachstum).

<i>Emiliana huxleyi</i>	Temperatur [°C]	Chl.a-Wachstumsrate [d <sup>-1</sup> ]	SD	Chl.a-Verdopplungszeit [d]	Chl.a-Teilungsrate [d <sup>-1</sup> ]	max. Chl.a-Konz. [ng mL <sup>-1</sup> ]
STL	5	k. W.	-	-	-	-
	10	0,68	0,064	1,02	0,98	187
	15	0,82	0,032	0,85	1,18	187
	20	1,08	0,110	0,64	1,56	229
	25	1,11	0,029	0,62	1,60	196
SWL 1 10 °C akkl.	5	k. W.	-	-	-	-
	10	0,38	0,032	1,82	0,55	108
	15	0,49	0,018	1,41	0,71	138
	20	0,47	0,017	1,47	0,68	110
	25	k. W.	-	-	-	-
SWL 2 20 °C akkl.	5	k. W.	-	-	-	-
	10	0,06	0,012	11,55	0,09	14
	15	0,23	0,018	3,01	0,33	62
	20	0,25	0,017	2,77	0,36	57
	25	0,14	0,037	4,95	0,20	17

Im Starklicht stieg die Chlorophyllkonzentration der *E. huxleyi*-Kulturen (Abb. 51b) von anfänglich jeweils 12 ng mL<sup>-1</sup> am 4. (15 °C, 20 °C und 25 °C) bzw. 6. Tag (10 °C) auf ein Maximum von 187 ng mL<sup>-1</sup> (10 °C und 15 °C), 229 ng mL<sup>-1</sup> (20 °C) und 196 ng mL<sup>-1</sup> an (25 °C; Tab. 13). Für diese Zeit wurden mit zunehmender Temperatur (10 °C bis 25 °C) ansteigende Wachstumsraten (0,68 bis 1,11 d<sup>-1</sup>) bzw. abnehmende Chlorophyll-Verdopplungszeiten berechnet (1,02 bis 0,62 d; Tab. 13). Danach wurde die Chlorophyllkonzentration in den verschiedenen Ansätzen kontinuierlich auf 85 bis 51 ng mL<sup>-1</sup> (15 °C, 20 °C und 25 °C; 13 Tage) bzw. 66 ng mL<sup>-1</sup> (10 °C; 10 Tage) reduziert. Die Chlorophyllkonzentration der 5 °C-Ansätze nahm innerhalb von 13 Tagen nahezu beständig auf 4 ng mL<sup>-1</sup> ab.

Unter Schwachlichtbedingungen zeigten die zuvor an 10 °C akklimatisierten Kulturen bei den 10 °C-, 15 °C- und 20 °C-Ansätzen stetig ansteigende Chlorophyllkonzentrationen von ursprünglich 9 auf 108 bis 138 ng mL<sup>-1</sup> (SWL 1, Abb. 52b, 14. Tag). Im Vergleich zu den Starklichtansätzen wurden im Schwachlicht bei genannten Temperaturen etwa um die Hälfte reduzierte Chlorophyllwachstums- (0,38 d<sup>-1</sup>; 0,49 d<sup>-1</sup> und 0,47 d<sup>-1</sup>) bzw. Teilungsraten (0,55 d<sup>-1</sup>; 0,71 d<sup>-1</sup> und 0,68 d<sup>-1</sup>) berechnet (SWL 1; Tab. 13). Temperaturen von 5 °C und 25 °C führten zu einer Verringerung der Chlorophyllkonzentration auf 7 bzw. 4 ng mL<sup>-1</sup> (Abb. 52b, Tag 14). Die zuvor an 20 °C akklimatisierten Kulturen (SWL 2) erreichten insgesamt nur 9 % bis 28 % der Wachstumsraten der entsprechenden Temperaturansätze des Starklichts. Im Vergleich zu SWL 1 waren die Wachstums- bzw. Teilungsraten (15 °C bzw. 20 °C; Tab. 13) von SWL 2 in bezug auf Chlorophyll *a* bei nahezu identischer Ausgangskonzentration (Abb. 53b) nur halb so hoch. Die Chlorophyllkonzentration nahm bei 10 °C mit einer Wachstumsrate von 0,06 d<sup>-1</sup> vergleichsweise geringfügig zu, bei 25 °C war dagegen eine Chlorophyll-Wachstumsrate von 0,14 d<sup>-1</sup> zu erkennen. Nur bei 5 °C konnte bezüglich des Chlorophylls kein Wachstum festgestellt werden, nach 14 Tagen war die inokulierte Chlorophyllkonzentration auf 5 ng mL<sup>-1</sup> reduziert.

#### 7.1.1.2.1 Vergleich der beiden Wachstumsparameter

Insgesamt waren die auf den Chlorophyllmessungen basierenden Wachstumsraten von *E. huxleyi* bei allen drei Experimenten höher als die der Zellvermehrung und zeigten unterschiedliche Bereiche der Temperaturoptima (Abb. 54a, b & c). Im Starklicht lagen die Raten der Chlorophyllzunahme um den Faktor 1,2 bis 1,7 und im Schwachlicht um den Faktor 3 bis 7,7 über denen der Zellvermehrung.

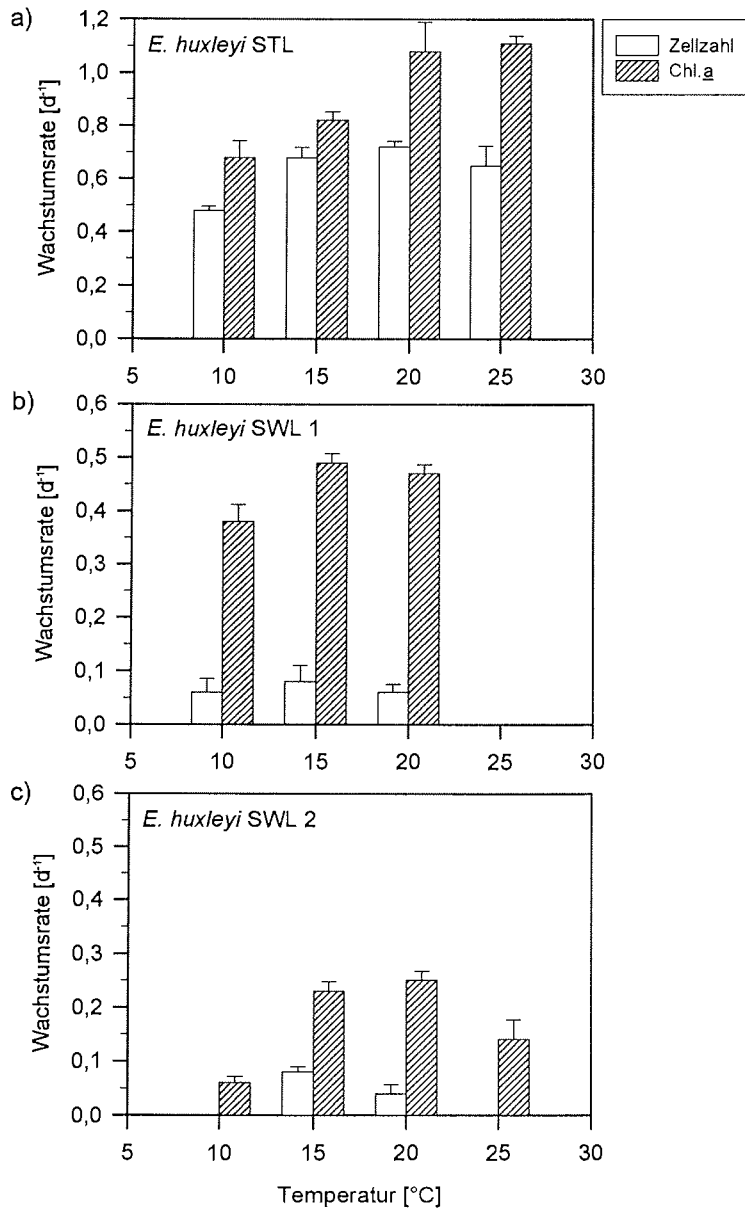


Abb. 54: Vergleich der Wachstumsraten  $\mu$  [ $d^{-1}$ ] für Zellvermehrung und Chlorophyllzunahme von *E. huxleyi* in Abhängigkeit von Temperatur und Licht (STL = Starklicht, SWL = Schwachlicht, 60 bzw. 4  $\mu mol$  Photonen  $m^{-2}s^{-1}$ ). (a) STL und b) SWL 1 zuvor an 10  $^{\circ}C$  akklimatisiert, c) SWL 2 zuvor für 2 Wochen an 20  $^{\circ}C$  akklimatisiert. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$ ) aller Kulturen, in denen Wachstum auftrat.

Sowohl für die Zellvermehrung als auch für die Chlorophyll  $a$ -Zunahme wurden die höchsten Wachstumsraten im Starklicht, die niedrigsten für die beiden Schwachlicht-Experimente berechnet. Im Starklicht nahm die Chlorophyll-Wachstumsraten mit steigender Temperatur zu und erreichte ein Optimum bei 20 °C bzw. 25 °C, die der Zellvermehrung zeigten dagegen ein Optimum zwischen 15 °C und 25 °C. Im Vergleich zum Starklicht war das Wachstum im Schwachlicht z.T. auf weniger Temperaturen beschränkt und die Zellvermehrungsraten bei allen Temperaturen vergleichbar gering (SWL 1 & 2; 0,04 bis 0,08 d<sup>-1</sup>). Die Chlorophyllzunahme war im Vergleich zur Zellvermehrung weniger reduziert und in den zuvor an 10 °C akklimatisierten Kulturen (SWL 1) bei allen Temperaturansätzen deutlich höher (etwa Faktor 2 bis 6) als bei denen der vorher an 20 °C akklimatisierten Kulturen (SWL 2). Bei beiden Schwachlicht-Experimenten (SWL 1 & 2) lag das Optimum im Bereich von 15 °C bis 20 °C.

Im folgenden bezieht sich die Betrachtung der verschiedenen Wachstumsphasen ausschließlich auf die Zellvermehrung.

### 7.1.2 Zellulärer Chlorophyll $a$ -Gehalt

Bei SWL 2 wurden die höchsten zellulären Chlorophyllgehalte berechnet (Abb. 53d), bei SWL 1 um einen Faktor 2 niedrigere (Abb. 52d) und im Starklicht die geringsten Konzentrationen ermittelt (Abb. 51d). Bei höherer Belichtung (STL) nahm das intrazelluläre Chlorophyll  $a$  zunächst auf ein Maximum zu (25 °C auf 0,45, Tag 3; 20 °C auf 0,26, Tag 2; 15 °C auf 0,22, Tag 4 und 10 °C auf 0,28 pg Zelle<sup>-1</sup>, Tag 6) und wurde anschließend bei den genannten Temperaturen jeweils auf ein Niveau von etwa 0,05 pg Zelle<sup>-1</sup> reduziert. Nur bei 5 °C variierte der Chlorophyllgehalt während der Zeit ohne ausgeprägtes Maximum z.T. deutlich unterhalb von 0,1 pg Zelle<sup>-1</sup>.

Unter Starklichtbedingungen nahm der zelluläre Chlorophyllgehalt in den exponentiellen Phasen der Zellvermehrung (vgl. Abb. 51a, Tag 3) mit steigender Temperatur von 10 °C (0,12 pg Zelle<sup>-1</sup>) nahezu beständig auf 0,45 pg Chl.  $a$  Zelle<sup>-1</sup> zu (25 °C; Abb. 55 aus Abb. 51d, Tag 3). In den stationären Wachstumsphasen waren die zellulären Chlorophyllkonzentrationen dagegen deutlich geringer und bei den genannten Temperaturen nahezu identisch (Tag 10, < 0,1 pg Zelle<sup>-1</sup>).

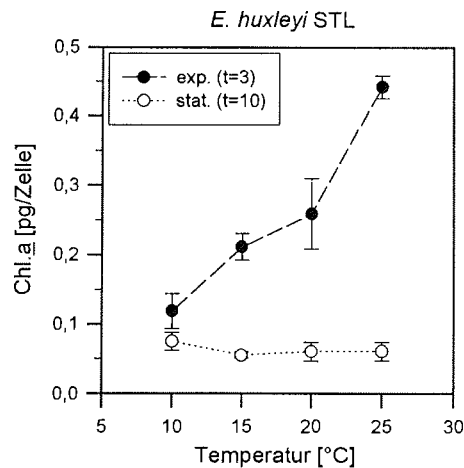


Abb. 55: Zellulärer Chlorophyll *a*-Gehalt von *E. huxleyi* in Abhängigkeit der Temperatur an gemeinsamen Tagen (*t*) des exponentiellen (Tag 3) und stationären Wachstums (Tag 10; STL = Starklicht,  $60 \mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , zuvor an  $10 \text{ }^\circ\text{C}$  akklimatisiert). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$ ).

Im Schwachlicht (SWL 1, zuvor an  $10 \text{ }^\circ\text{C}$  akklimatisiert) änderte sich die zelluläre Chlorophyll *a*-Konzentration bei  $5 \text{ }^\circ\text{C}$  und  $25 \text{ }^\circ\text{C}$  über zwei Wochen nur geringfügig ( $< 0,1 \text{ pg Zelle}^{-1}$ ), während bei  $10 \text{ }^\circ\text{C}$ ,  $15 \text{ }^\circ\text{C}$  und  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  von  $0,05$  auf  $0,48$  ( $10 \text{ }^\circ\text{C}$ ) bzw.  $0,55 \text{ pg Zelle}^{-1}$  ( $15 \text{ }^\circ\text{C}$  und  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ , Tag 10) beständig Chlorophyll akkumuliert wurde (Abb. 52d). Danach blieb dieses Niveau etwa konstant.

Die Zellvermehrung (SWL 1) war auf drei Temperaturen beschränkt ( $10 \text{ }^\circ\text{C}$ ,  $15 \text{ }^\circ\text{C}$  und  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ , vgl. Tab. 12, zellulärer Chlorophyllgehalt vs. Temperatur während unterschiedlicher Wachstumsphasen nicht explizit dargestellt). Bei diesen Temperaturen waren die zellulären Chlorophyllgehalte in der exponentiellen Phase (Tag 10) annähernd gleich (ca.  $0,55 \text{ pg Zelle}^{-1}$ ) und entsprachen etwa denen der stationären Phase (Tag 14; vgl. Abb. 52a), nur in der stationären Phase der  $10 \text{ }^\circ\text{C}$ -Ansätze war der Chlorophyllgehalt etwas geringer ( $0,48 \text{ pg Zelle}^{-1}$ ).

Die zuvor an  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  akklimatisierten Kulturen (SWL 2) zeigten bei  $5 \text{ }^\circ\text{C}$  wiederum keine zelluläre Chlorophyll-Akkumulation (Abb. 53d). Bei  $15 \text{ }^\circ\text{C}$  und  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  wurde mehr Chlorophyll aufgebaut ( $0,25$  bzw.  $0,3$  bis  $1,1$  bzw.  $1,05 \text{ pg Zelle}^{-1}$ ) als bei  $10 \text{ }^\circ\text{C}$  und  $25 \text{ }^\circ\text{C}$ , wo die zelluläre Chlorophyllkonzentration von  $0,25$  auf  $0,45$  ( $10 \text{ }^\circ\text{C}$ ) bzw.  $0,65 \text{ pg Chl. a Zelle}^{-1}$  anstieg ( $25 \text{ }^\circ\text{C}$ , je Tag 14).

Bei diesem Experiment wurde nur bei  $15 \text{ }^\circ\text{C}$  und  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  eine Zellvermehrung festgestellt (SWL 2, vgl. Tab. 12; zellulärer Chlorophyllgehalt vs. Temperatur während unterschiedlicher Wachstumsphasen nicht explizit dargestellt). Hier enthielten die Zellen im exponentiellen Stadium (Tag 10) bei  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  mehr Chlorophyll als die bei  $15 \text{ }^\circ\text{C}$  (ca.  $1$  bzw.  $0,7 \text{ pg Zelle}^{-1}$ ). In der stationären Phase (Tag 14) war der zelluläre Chlorophyllgehalt bei  $15 \text{ }^\circ\text{C}$  und  $20 \text{ }^\circ\text{C}$  ähnlich ( $1,1$  bzw.  $1,0 \text{ pg Zelle}^{-1}$ ).

### 7.1.3 DMSP-Konzentration und zellulärer DMSP-Gehalt

Im Starklicht entsprachen die DMSP-Konzentrationen der *E. huxleyi*-Ansätze (STL, Abb. 51c) bei 5 °C, 15 °C, 20 °C und 25 °C etwa dem Verlauf der Zellvermehrung (vgl. Abb. 51a). Die DMSP-Konzentrationen waren bei 15 °C und 20 °C nahezu identisch und stiegen nach 2 Tagen von etwa 1 auf maximal 11 bzw. 10 nmol mL<sup>-1</sup> an (Tag 9), bei 25 °C wurde das Maximum von 7 nmol mL<sup>-1</sup> ebenfalls zu diesem Zeitpunkt erreicht. Bei 5 °C blieb die Konzentration über 13 Tage hinweg nahezu konstant (1 nmol mL<sup>-1</sup>), während bei 10 °C mit 14 nmol mL<sup>-1</sup> (Tag 10) die höchste DMSP-Konzentration gemessen und bis zum 13. Tag auf 11 nmol mL<sup>-1</sup> reduziert wurde.

Im Vergleich zum Starklicht waren die DMSP-Konzentrationen der verschiedenen Temperaturansätze der beiden Schwachlicht-Experimente deutlich geringer und folgten ebenfalls tendenziell dem Verlauf der Zellvermehrung. Bei den zuvor an 10 °C akklimatisierten Kulturen (SWL 1, Abb. 52c) nahmen nur die DMSP-Gehalte der Ansätze bei 10 °C und 15 °C von 1,2 bzw. 1,4 nmol mL<sup>-1</sup> auf 1,7 bzw. 2 nmol mL<sup>-1</sup> geringfügig zu. Bei 5 °C und 25 °C wurde der DMSP-Gehalt von 1,2 bzw. 1,5 auf 0,4 nmol mL<sup>-1</sup> reduziert, während sich die Konzentrationen der 20 °C-Ansätze innerhalb der 2 Wochen kaum änderten.

In den zuvor an 20 °C akklimatisierten Kulturen (SWL 2) lagen die DMSP-Konzentrationen aller Temperaturansätze deutlich unter denen von SWL 1 (Abb. 53c). Bei 15 °C und 20 °C war eine leichte Akkumulation von 0,3 nmol mL<sup>-1</sup> auf 0,6 bzw. 0,5 nmol mL<sup>-1</sup> zu verzeichnen, während die DMSP-Gehalte der übrigen Temperaturansätze über 14 Tage hinweg konstant blieben (ca. 0,2 nmol mL<sup>-1</sup>).

Der zelluläre DMSP-Gehalt von *E. huxleyi* war im Starklicht bei 20 °C und 25 °C bereits zu Beginn (Abb. 51e, Tag 0) deutlich geringer als bei 10 °C und 15 °C. Anschließend zeigten alle Ansätze einen vorübergehenden Anstieg (Abb. 51e; 5 °C aufgrund der sehr geringen Zell- bzw. DMSP-Konzentrationen und einem daher vermutlich überschätzten DMSP Zelle<sup>-1</sup> nicht dargestellt). Bei 10 °C wurde zunächst DMSP akkumuliert (von 8 auf maximal 16 fmol Zelle<sup>-1</sup>, Tag 6) und nach 13 Tagen wieder die ursprüngliche Konzentration erreicht. Auch bei 15 °C und 20 °C wurde zwischenzeitlich DMSP angereichert (von 8 auf 12 bzw. 5 auf 10 fmol Zelle<sup>-1</sup>, Tag 0 und 2) und anschließend wieder auf etwa 7 fmol Zelle<sup>-1</sup> reduziert (Tag 10). Bei 25 °C wurde der DMSP-Gehalt während der lag-Phase (vgl. Abb 51a) von 5 auf 2,5 fmol Zelle<sup>-1</sup> verringert, erreichte am 5. Tag ein Maximum von 11 fmol Zelle<sup>-1</sup> und gegen Ende ein ähnliches Niveau wie bei den beiden vorhergehenden Temperaturen.

Abbildung 56 zeigt die Temperaturabhängigkeit des zellulären DMSP-Gehaltes von *E. huxleyi* in unterschiedlichen Wachstums- bzw. Entwicklungsphasen.

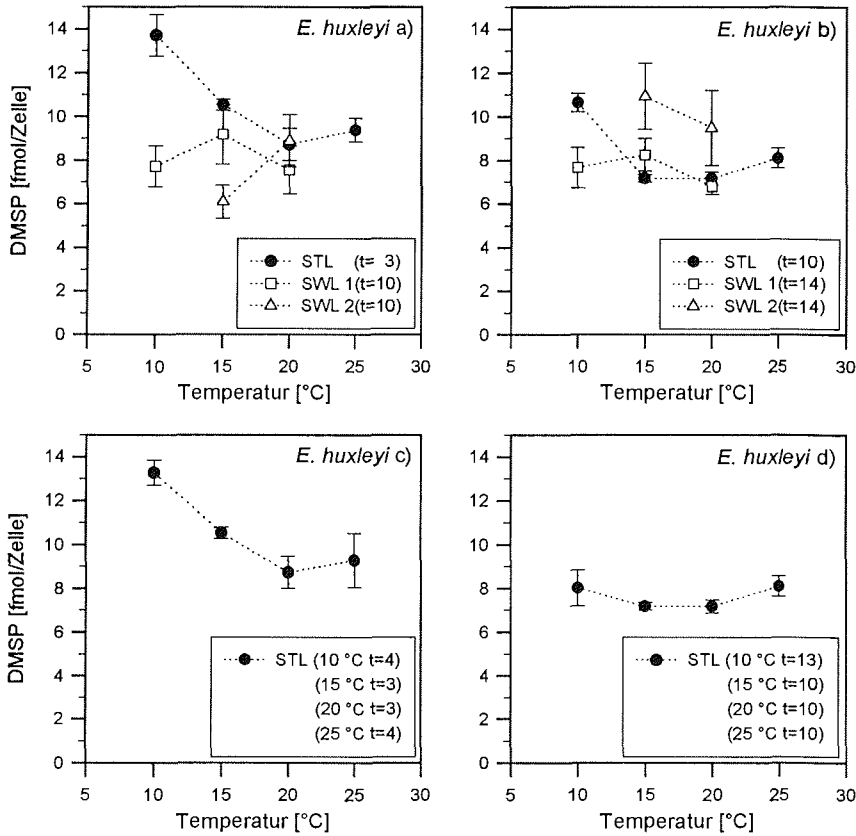


Abb. 56: a) und b): Zellulärer DMSP-Gehalt von *E. huxleyi* im Stark- (STL) und Schwachlicht (SWL) in Abhängigkeit der Temperatur, an gemeinsamen Tagen (t) des exponentiellen (a) und stationären Wachstums (b). c) und d): Zellulärer DMSP-Gehalt von *E. huxleyi* im Starklicht (STL) am jeweils 2. Tag (t) des exponentiellen Wachstums (c) und am Versuchsende (d). STL und SWL 60 bzw. 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ; STL und SWL 1 zuvor an 10 °C akklimatisiert, SWL 2 zuvor für 2 Wochen an 20 °C akklimatisiert. Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 4).

Im Starklicht lagen die zellulären DMSP-Gehalte von *E. huxleyi* an gemeinsamen Tagen des exponentiellen Wachstums (Tag 3) generell über denen der stationären Phase (Tag 10, Abb. 56a & b). Beide Kurvenverläufe zeigten ein Maximum bei 10 °C, während die Minima bei 20 °C (Abb. 56a: 8,8 fmol DMSP Zelle<sup>-1</sup>) bzw. 15 °C und 20 °C auftraten (Abb. 56b: ca. 7 fmol DMSP Zelle<sup>-1</sup>). Die hier dargestellte Temperaturabhängigkeit beruht auf gemeinsamen Tagen während des exponentiellen und stationären Wachstums, die Dauer der lag-Phasen war jedoch bei den unterschiedlichen Temperaturen nicht einheitlich (vgl. Abb. 51a). Daher wurden im Stark-



licht zusätzlich die einzelnen lag-Phasen berücksichtigt und die zellulären DMSP-Gehalte bei unterschiedlichen Temperaturen am jeweiligen 2. Tag des exponentiellen Wachstums (Abb. 56c) zugrunde gelegt. Im Starklicht war in beiden Darstellungen des exponentiellen Wachstums (Abb. 56a & c) ein deutlicher Temperatureffekt zu erkennen. Darüber hinaus wurden die DMSP-Gehalte am Ende des Experimentes betrachtet (Abb. 56d), da sich die 10 °C-Ansätze am 10. Tag (Abb. 56b) noch im Übergang zur stationären Phase befanden (vgl. Abb. 51a). Somit basierte der "Temperatureffekt" in der "stationären Phase" auf einer unterschiedlichen Entwicklung in den Temperaturansätzen. Nach Berücksichtigung der jeweiligen stationären Phase zeigte sich, daß der zelluläre DMSP-Gehalt bei 10 °C bis 25 °C offenbar auf ein temperaturunabhängiges Niveau reduziert wurde (Abb. 56d).

Im Vergleich zu den Starklichtansätzen war der DMSP-Gehalt der Zellen bei beiden Schwachlicht-Experimenten geringer (SWL 1 Abb. 52e; SWL 2 Abb. 53e) und blieb innerhalb der verschiedenen Ansätze nahezu konstant. Im Schwachlicht 1 variierte der DMSP-Gehalt bei 5 °C um 5 fmol Zelle<sup>-1</sup>, bei 10 °C um 7, bei 15 °C um 9, bei 20 °C um 7,5 und bei 25 °C wiederum um 7 fmol DMSP Zelle<sup>-1</sup>.

In den Ansätzen, in denen Zellvermehrung auftrat (SWL 1, 10 °C bis 20 °C, vgl. Tab. 12), lagen die zellulären DMSP-Gehalte während der exponentiellen (Tag 10) etwas über denen der stationären Wachstumsphase (Tag 14, Abb. 56a & b). Beide Kurven zeigten ein geringfügig ausgeprägtes Maximum bei 15 °C.

In den zuvor an 20 °C akklimatisierten Kulturen trat in den Temperaturansätzen 15 °C und 20 °C Wachstum auf (SWL 2; vgl. Tab. 12). Bei exponentieller Zellvermehrung wurde bei 20 °C mit 9 fmol Zelle<sup>-1</sup> mehr DMSP berechnet als bei 15 °C (6 fmol Zelle<sup>-1</sup>, Tag 10; Abb. 56a). Umgekehrt war der zelluläre DMSP-Gehalt in der stationären Phase bei 15 °C größer als bei 20 °C (11 bzw. 9,5 fmol DMSP Zelle<sup>-1</sup>, Tag 14; Abb. 56b). Insgesamt war der DMSP-Gehalt während der stationären Zellvermehrung höher als in der exponentiellen Phase (SWL 2).

#### 7.1.4 DMSP:Chl.a-Verhältnis

Das Verhältnis von DMSP:Chl.a zeigte im Starklicht bei allen Ansätzen eine ähnliche Entwicklung (Abb. 51f, 5 °C aufgrund der z.T. äußerst geringen Chlorophyllgehalte und einem dadurch wahrscheinlich überschätztem DMSP:Chl.a nicht dargestellt). Das höchste Verhältnis wurde für 10 °C berechnet. Nach 3 Tagen wurde das ursprüngliche Verhältnis von 110 bis 120 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> auf ein Minimum von 55 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> reduziert (Tag 6), dessen Wert sich bis

zum 13. Tag etwa verdreifacht hat. Temperaturen von 15 °C, 20 °C bzw. 25 °C führten nach ähnlichem bzw. geringerem Anfangsverhältnis (115, 63 bzw. 57 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup>) und vorübergehender Reduktion (Tag 2 bis 4) zu einem Verhältnis von 125 (20 °C), 130 (15 °C) und 140 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> (25 °C; je Tag 10). Je wärmer die Temperatur, desto schneller erfolgte die zwischenzeitliche Abnahme des DMSP:Chl.a-Verhältnisses. Die anschließende Zunahme setzte dementsprechend bei den wärmeren Temperaturen früher ein.

Insgesamt lag das DMSP:Chl.a-Verhältnis während exponentieller Zellvermehrung (Tag 3) deutlich unter dem in der stationären Phase (Tag 10; Abb. 57).

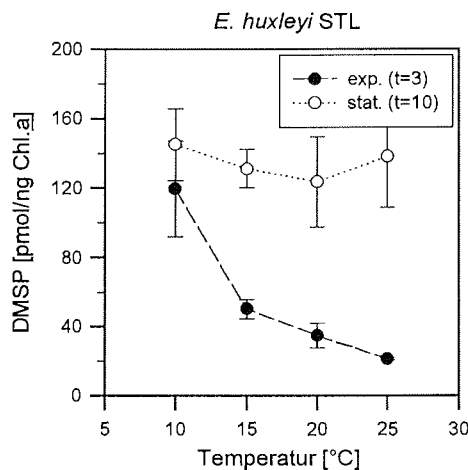


Abb. 57: DMSP:Chl.a-Verhältnis von *E. huxleyi* in Abhängigkeit der Temperatur an gemeinsamen Tagen (t) des exponentiellen (Tag 3) und stationären Wachstums (Tag 10; STL = Starklicht, 60  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , zuvor an 10 °C akklimatisiert). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 4).

In der exponentiellen Phase wurde für 10 °C das höchste DMSP:Chl.a-Verhältnis berechnet (120 pmol [ng Chl.a]<sup>-1</sup>), das mit steigenden Temperaturen auf etwa 20 pmol [ng Chl.a]<sup>-1</sup> (25 °C) abnahm. In der stationären Phase dagegen variierte das Verhältnis ohne ausgeprägten Trend zwischen 125 (20 °C) und 145 pmol [ng Chl.a]<sup>-1</sup> (10 °C).

Auch im Schwachlicht zeigte das DMSP:Chl.a-Verhältnis bei den zuvor an 10 °C akklimatisierten Kulturen (SWL 1) bei allen Temperaturansätzen eine abnehmende Tendenz (Abb. 52f). Innerhalb von 2 Tagen wurde das Verhältnis bei 10 °C, 15 °C und 20 °C von anfänglich 124, 150 bzw. 160 pmol [ng Chl.a]<sup>-1</sup> auf weniger als 40 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup>, nach 14 Tagen schließlich auf weniger als 20 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> reduziert. Das DMSP:Chl.a-Verhältnis verringerte sich bei 5 °C und 25 °C dagegen langsam kontinuierlich von 125 bzw. 155 zu Beginn auf 40 bzw. 110 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> (Tag 14).

Bei den zuvor an 20 °C akklimatisierten Kulturen (SWL 2) war das DMSP:Chl.a-Verhältnis der verschiedenen Temperaturansätze insgesamt niedriger als bei SWL 1 (Abb. 53f). Mit Ausnahme der Ansätze bei 5 °C, wo das Verhältnis von 18 auf über 40 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> anstieg, nahm das DMSP:Chl.a-Verhältnis von etwa 27 auf 10 bis 19 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> ab (Tag 14).

Im Schwachlicht entsprach das DMSP:Chl.a-Verhältnis der exponentiellen Zellvermehrung insgesamt dem der stationären Phase und war innerhalb der beiden Schwachlicht-Experimente jeweils nahezu identisch (SWL 1 bei 10 °C bis 20 °C zwischen 13 und 17 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup>; SWL 2 bei 15 °C und 20 °C: 8 bzw. 10 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup>; vgl. Abb. 52f, Abb. 53f, Tag 10; nicht explizit dargestellt).

## 7.2 ERGEBNISSE *Nitzschia lecointei*

### 7.2.1 Wachstum

#### 7.2.1.1 Relative Zellgröße

Die relative Zellgröße von *N. lecointei* wurde ebenfalls zytometrisch erfasst, absolute Zellvolumina dagegen der Arbeit von WANZEK (1994) entnommen, der die Zellgrößen von jeweils 100 Organismen bei unterschiedlichen Temperaturen lichtmikroskopisch bestimmt hat.

Im Gegensatz zu *E. huxleyi* wurde bei *N. lecointei* weder in Abhängigkeit der Temperatur noch über den Zeitraum von 9 Tagen eine Verringerung der Zellgröße festgestellt (Abb. 58). Die mittlere Zellgröße aller Temperaturansätze variierte im Kulturverlauf um 224 relative Einheiten FSC (SD 15,1; n=33).

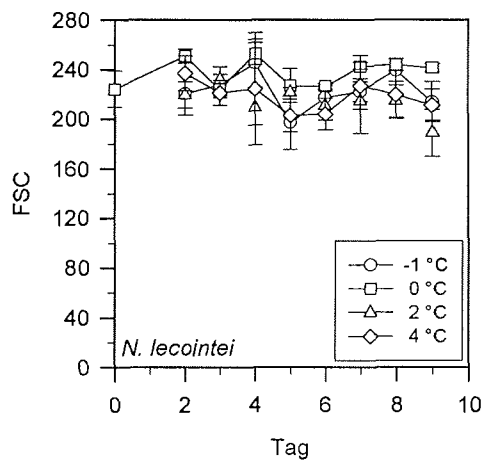


Abb. 58: Zellgröße in relativen Einheiten (FSC = "forward light scatter") von *N. lecointei* in Abhängigkeit der Temperatur über einen Zeitraum von 9 Tagen ( $20 \mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , zuvor an  $0 \text{ }^\circ\text{C}$  akklimatisiert). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$ ).

#### 7.2.1.2 Zellzahl und Chlorophyll *a*-Konzentration

Die Zellzahlen der Diatomee *N. lecointei* sind in Abbildung 59a über den Untersuchungszeitraum von 9 Tagen dargestellt.

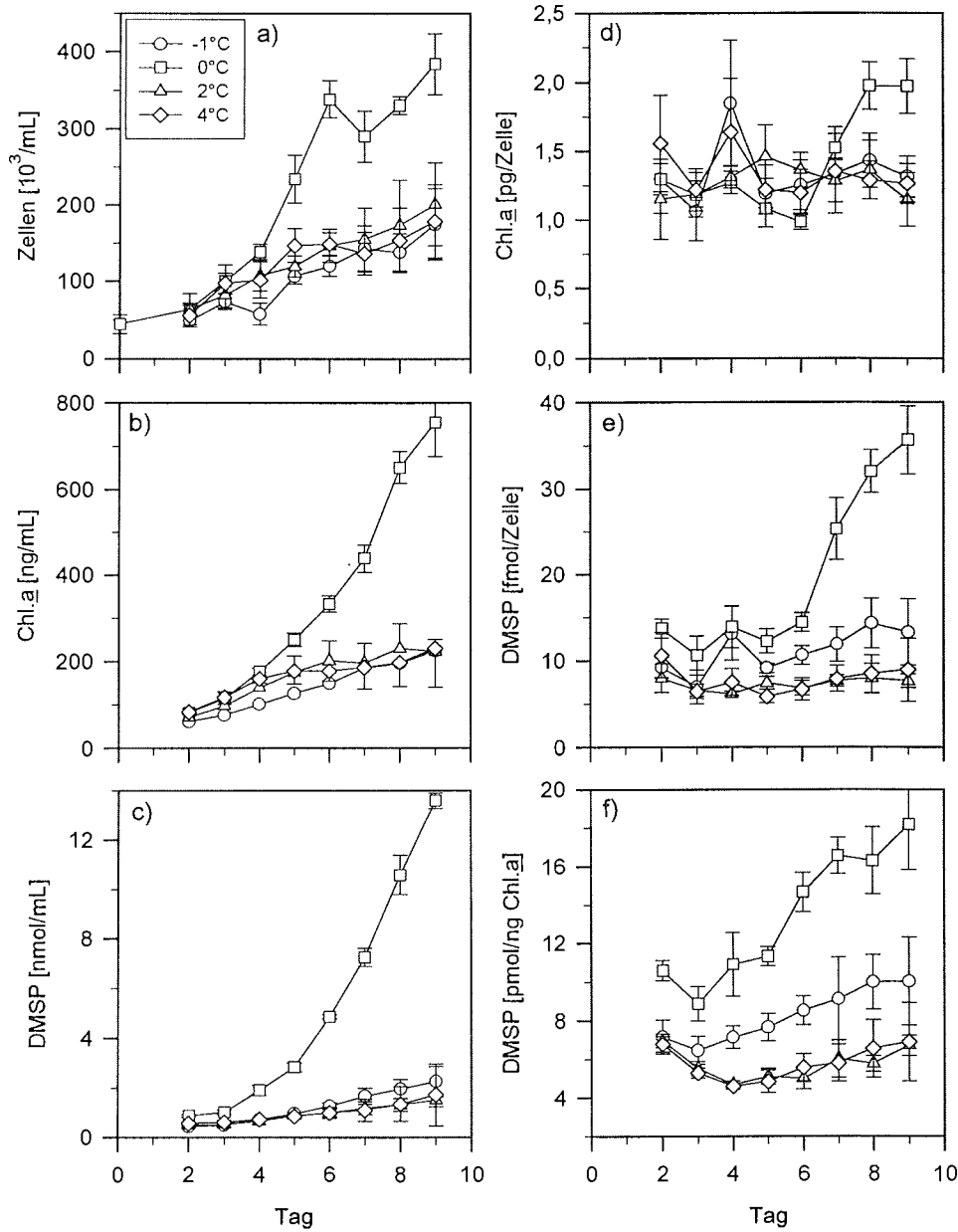


Abb. 59: Zellzahl (a), Chlorophyll *a*- (b) und DMSP-Konzentration (c) in den Kulturen, zellulärer Chlorophyll- (d) und DMSP-Gehalt (e) sowie DMSP:Chl.*a*-Verhältnis (f) von *N. lecontei* in Abhängigkeit der Temperatur bei  $20 \mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  über einen Zeitraum von 9 Tagen (zuvor an  $0^\circ\text{C}$  akklimatisiert). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$ ).

Die an 0 °C akklimatisierten Kulturen von *N. lecointei* erzielten die höchsten Zellvermehrungsraten (0,42 d<sup>-1</sup>), d.h. die Zellen dieser Ansätze benötigten für eine Verdopplung ihrer Zellzahlen etwa 1,65 Tage, maximal wurden 4 x 10<sup>5</sup> Zellen mL<sup>-1</sup> erreicht (Tab. 14). In der Orgel führten Temperaturansätze bei -1 °C und 4 °C zu geringeren Wachstumsraten (0,31 bzw. 0,33 d<sup>-1</sup>) und beanspruchten demnach für die Verdopplung der Zellzahlen einen längeren Zeitraum von 2,24 bzw. 2,1 Tagen. Bei 2 °C zeigte *N. lecointei* die niedrigsten Wachstums- (0,22 d<sup>-1</sup>) bzw. Verdopplungszeiten (3,15 d). Dies ist möglicherweise auf die starken Temperaturschwankungen innerhalb dieser Ansätze zurückzuführen (vgl. Kap. 2.4.5.1; Tab. 1). Die nach 9 Tagen erreichten Zelldichten bei -1 °C, 2 °C und 4 °C entsprachen etwa der Hälfte der Zellzahlen, die in den 0 °C-Ansätzen bestimmt wurden (1,8 bis 2 x 10<sup>5</sup> Zellen mL<sup>-1</sup>).

Tab. 14: Wachstumsraten  $\mu$  [d<sup>-1</sup>] von *N. lecointei* in Abhängigkeit der Temperatur bei 20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (zuvor an 0 °C akklimatisiert). Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen (SD; n = 4) der Wachstumsraten und die daraus resultierenden Verdopplungszeiten  $t_d$  [d], Teilungsraten  $\nu$  [d<sup>-1</sup>] sowie die maximal erreichten Zelldichten.

<i>Nitzschia lecointei</i>	Temperatur [°C]	Wachstumsrate [d <sup>-1</sup> ]	SD	Verdopplungszeit [d]	Teilungsrate [d <sup>-1</sup> ]	max. Zelldichte [x 10 <sup>5</sup> mL <sup>-1</sup> ]
	-1	0,31	0,148	2,24	0,45	1,8
	0	0,42	0,019	1,65	0,61	3,8
	2	0,22	0,044	3,15	0,32	2,0
	4	0,33	0,045	2,10	0,48	1,8

Die Chlorophyllkonzentration in den verschiedenen Ansätze nahm innerhalb von 9 Tagen nahezu kontinuierlich zu (Abb. 59b). Basierend auf den Chlorophyll-Messungen erzielte *N. lecointei* bei Stammkulturentemperatur (0 °C) etwas höhere Wachstumsraten (0,35 d<sup>-1</sup>) als in den Ansätzen bei 2 °C und 4 °C (0,30 bzw. 0,32 d<sup>-1</sup>; Tab. 15). Dies führte dementsprechend zu kürzeren Chlorophyll-Verdopplungszeiten von 2,0 (0 °C) gegenüber 2,3 bzw. 2,2 Tagen (2 °C bzw. 4 °C). Bei -1 °C wurden die niedrigsten Chlorophyll-Wachstumsraten (0,22 d<sup>-1</sup>) für *N. lecointei* bestimmt und für eine Verdopplung der Chlorophyllkonzentration entsprechend längere Zeit benötigt (3,13 d). Die bei 0 °C maximal erreichte Chlorophyllkonzentration (755 ng mL<sup>-1</sup>) lag deutlich über der aller übrigen Temperaturansätze (223 bis 231 ng mL<sup>-1</sup>, Faktor 3,3 bis 3,4).

Tab. 15: Wachstumsraten  $\mu$  [ $d^{-1}$ ] basierend auf Chlorophyll-Messungen von *N. lecoincei* in Abhängigkeit der Temperatur bei  $20 \mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (zuvor an  $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$  akklimatisiert). Angegeben sind Mittelwerte und Standardabweichungen (SD;  $n = 4$ ) der Chlorophyll-Wachstumsraten und die daraus resultierenden Chlorophyll-Verdopplungszeiten  $t_d$  [d], -Teilungsraten  $\nu$  [ $d^{-1}$ ] sowie die maximal erreichten Chlorophyllkonzentrationen [ $\text{ng mL}^{-1}$ ].

<i>Nitzschia lecoincei</i>	Temperatur [ $^{\circ}\text{C}$ ]	Chl. <u>a</u> -Wachstumsrate [ $d^{-1}$ ]	SD	Chl. <u>a</u> -Verdopplungszeit [d]	Chl. <u>a</u> -Teilungsrate [ $d^{-1}$ ]	max. Chl. <u>a</u> -Konz. [ $\text{ng mL}^{-1}$ ]
	-1	0,22	0,017	3,15	0,32	225
	0	0,35	0,012	1,98	0,50	755
	2	0,30	0,080	2,31	0,43	223
	4	0,32	0,048	2,17	0,46	231

7.2.1.2.1 Vergleich der beiden Wachstumsparameter

Im Vergleich zu *E. huxleyi* war bei *N. lecoincei* für das Verhältnis von Zellvermehrung zu Chlorophyllwachstum kein Trend erkennbar (Abb. 60).

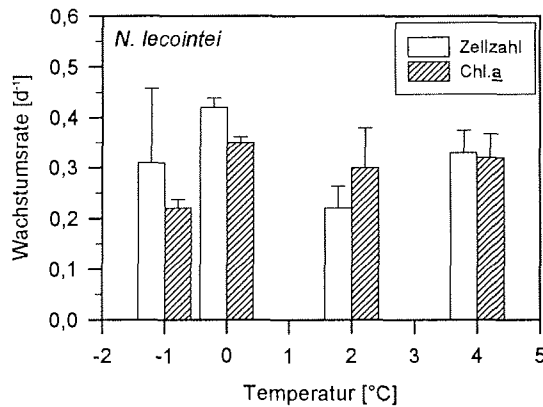


Abb. 60: Vergleich der Wachstumsraten  $\mu$  [ $d^{-1}$ ] für Zellvermehrung und Chlorophyllzunahme von *N. lecoincei* in Abhängigkeit der Temperatur bei  $20 \mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (zuvor an  $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$  akklimatisiert). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen aller untersuchten Kulturen ( $n = 4$ ).

Die auf den Chlorophyll-Messungen basierenden Wachstumsraten von *N. lecoincei* lagen nicht durchweg über denen der Zellvermehrung, sondern waren prinzipiell ähnlich mit einem jeweiligen Optimum bei  $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$ . Die niedrigste Zellvermehrungsrate wurde bei  $2 \text{ }^{\circ}\text{C}$  bestimmt, während die geringste Chlorophyll-Wachstumsrate bei  $-1 \text{ }^{\circ}\text{C}$  berechnet wurde. Die Wachstumsraten der Zellvermehrung waren bei

-1 °C und 0 °C um den Faktor 1,4 bzw. 1,2 höher als die der Chlorophyllzunahme. Bei 2 °C war dies umgekehrt, während sich die Raten bei 4 °C etwa entsprachen.

### 7.2.2 Zellulärer Chlorophyll $a$ -Gehalt

Im Vergleich zu *E. huxleyi* war der zelluläre Chlorophyllgehalt der größeren *N. lecoincei* deutlich höher. Im Untersuchungszeitraum variierte der Chlorophyllgehalt bei -1 °C, 2 °C und 4 °C ohne erkennbaren Trend zwischen 1 und 1,8 pg Chl. $a$  Zelle $^{-1}$  (Abb. 59d). Bei diesen Temperaturen lag der Chlorophyllgehalt in der exponentiellen Phase der Zellvermehrung (Tag 4) über dem der stationären Phase (Abb. 61, Tag 9; Wachstumsphasen vgl. Abb. 59a & b), nur bei 0 °C enthielten die Zellen in der stationären mehr Chlorophyll als in der exponentiellen Phase. Hier wurde zunächst eine tendenzielle Abnahme von 1,3 (Tag 2) auf 1 pg Chl. $a$  Zelle $^{-1}$  (Tag 6) mit anschließender Akkumulation auf 2 pg Chl. $a$  Zelle $^{-1}$  festgestellt (Tag 8 und 9).

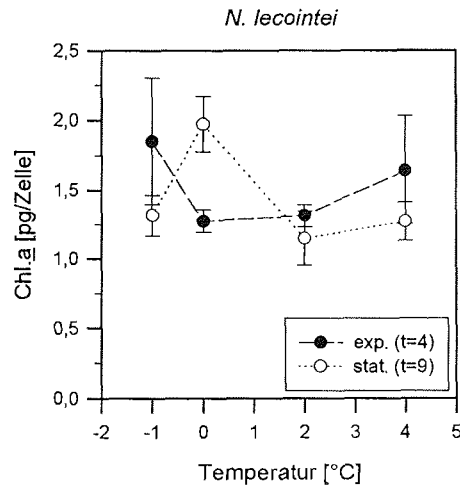


Abb. 61: Zellulärer Chlorophyll  $a$ -Gehalt von *N. lecoincei* in Abhängigkeit der Temperatur an gemeinsamen Tagen ( $t$ ) des exponentiellen (Tag 4) und stationären Wachstums (Tag 14; 20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , zuvor an 0 °C akklimatisiert). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$ ).



## 7.2.3 DMSP-Konzentration und zellulärer DMSP-Gehalt

Die DMSP-Konzentrationen in den verschiedenen Temperaturansätzen von *N. lecoincei* spiegelten tendenziell die Entwicklung der Zellvermehrung wider (Abb. 59c), nur bei 0 °C wurde über den gesamten Zeitraum eine exponentielle Zunahme der DMSP-Konzentration von 1 (Tag 2) auf fast 14 nmol mL<sup>-1</sup> verzeichnet (Tag 9). In den übrigen Temperaturansätzen stieg der DMSP-Gehalt in den Kulturen geringfügig von etwa 1 nmol mL<sup>-1</sup> kontinuierlich auf 1,5 bis 2 nmol mL<sup>-1</sup> an.

Der zelluläre DMSP-Gehalt von *N. lecoincei* (Abb. 59e) blieb bei -1 °C (etwa 10 fmol Zelle<sup>-1</sup>), 2 °C und 4 °C ( etwa 8 fmol Zelle<sup>-1</sup>) innerhalb der 9 Tage etwa konstant. Bei diesen Temperaturen entsprach der zelluläre DMSP-Gehalt in den exponentiellen Phase der Zellvermehrung (Tag 4) etwa dem der stationären Phase (Abb. 62, Tag 9; Wachstumsphasen vgl. Abb. 59a & b). Bei 0 °C (Temperatur der Stammkulturen) dagegen betrug der zelluläre DMSP-Gehalt bis zum Ende der exponentiellen Zellvermehrung (Tag 6; vgl. Abb. 59a) etwa 13 fmol Zelle<sup>-1</sup>, der in der stationären Phase rapide auf bis zu 36 fmol Zelle<sup>-1</sup> anstieg (Tag 9).

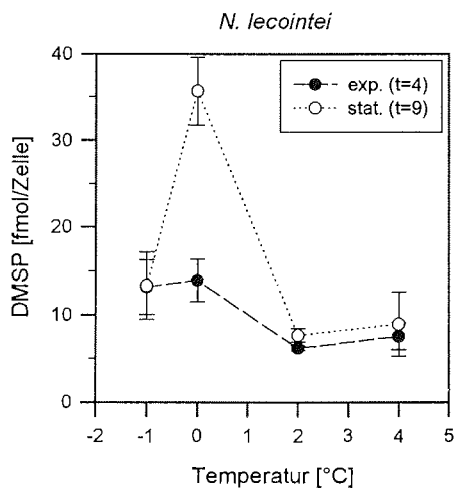


Abb. 62: Zellulärer DMSP-Gehalt von *N. lecoincei* in Abhängigkeit der Temperatur an gemeinsamen Tagen (t) des exponentiellen (Tag 4) und stationären Wachstums (Tag 14; 20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , zuvor an 0 °C akklimatisiert). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen ( $n = 4$ ).

7.2.4 DMSP:Chl.a-Verhältnis

Im Vergleich zu *E. huxleyi* enthielt *N. lecoincei*, normiert auf Chlorophyll, deutlich weniger DMSP (Abb. 59f). Bei *N. lecoincei* lag das DMSP:Chl.a-Verhältnis in der exponentiellen Phase der Zellvermehrung (Tag 4) generell unter dem des stationären Wachstums (Abb. 63, Tag 9; Wachstumsphasen vgl. Abb. 59a & b). Bei 0 °C und -1 °C erhöhte sich das DMSP:Chl.a-Verhältnis nach zwischenzeitlicher Abnahme (von 11 bzw. 7 auf 9 bzw. 6,5 pmol [ng Chl.a]<sup>-1</sup>, Tag 3) nahezu kontinuierlich auf 18 bzw. 10 pmol [ng Chl.a]<sup>-1</sup> (Tag 9). Bei den beiden wärmeren Temperaturen (2 °C und 4 °C) war das DMSP:Chl.a-Verhältnis insgesamt geringer, nahm von 7 pmol [ng Chl.a]<sup>-1</sup> bis zum 4. Tag vorübergehend auf 4,5 pmol [ng Chl.a]<sup>-1</sup> ab und erreichte am 9. Tag etwa das ursprüngliche Verhältnis.

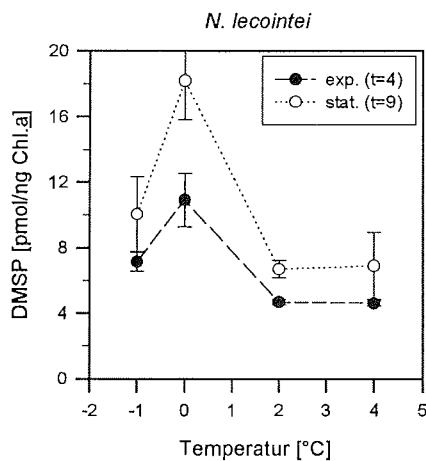


Abb. 63: DMSP:Chl.a-Verhältnis von *N. lecoincei* in Abhängigkeit der Temperatur an gemeinsamen Tagen (t) des exponentiellen (Tag 4) und stationären Wachstums (Tag 14; 20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , zuvor an 0 °C akklimatisiert). Dargestellt sind Mittelwerte und Standardabweichungen (n = 4).

### 7.3 DISKUSSION DER LABOREXPERIMENTE

Ziel der Laboruntersuchungen war, den potentiellen Einfluß der Temperatur auf den DMSP-Gehalt anhand der beiden, für die untersuchten Meeresgebiete relevanten Arten nachzuweisen. Da Temperaturschwankungen unter natürlichen Bedingungen kurzfristig auftreten können, wurde auf eine vorherige Akklimatisation an die verschiedenen Temperaturen (mit Ausnahme der Stammkulturen) verzichtet und die Reaktion der Organismen direkt im Anschluß an eine Temperaturänderung verfolgt.

Im folgenden wird zunächst das Wachstum beider Spezies unter den verschiedenen Temperatur- und Lichtbedingungen anhand der Wachstumsparameter Zellzahl und Chlorophyll *a*-Konzentration der Kulturen charakterisiert. Zudem werden die abiotischen Faktoren Licht, Temperatur und Nährstoffversorgung betrachtet, die das Wachstum beeinflussen bzw. limitieren, um diese Komponenten anschließend bei der Diskussion des potentiell temperaturabhängigen DMSP-Gehaltes der Organismen zu berücksichtigen. Die Coccolithophoride *Emiliana huxleyi* und die antarktische Diatomee *Nitzschia lecontei* werden aufgrund der Taxonomie und ihrer Verbreitung in verschiedenen Habitaten bzw. Temperaturregimen jeweils getrennt diskutiert.

#### 7.3.1 Bezugsgrößen

In der Pflanzenphysiologie gibt es keine allgemein verbindlichen Bezugsgrößen. Die Wahl der Bezugsgröße hängt von der Fragestellung und den Eigenschaften des Untersuchungsobjektes ab (SCHOPFER 1986). Im Rahmen dieser Arbeit dienten sowohl die Zellzahl als auch die Chlorophyllkonzentration als Bezugsgrößen. Die Zellzahl ist eine biologische Einheit, bei der die Zellgröße variieren (Kap. 7.3.2) und mit einer Änderung des osmotischen Volumens einhergehen kann (Kap. 7.3.5). Auch die Chlorophyllkonzentration bleibt im Verlauf der Kultivierung nicht konstant und wird von abiotischen Faktoren wie Licht, Temperatur und Nährstoffversorgung beeinflusst (Kap. 7.3.2.1 und 7.3.3). Die Bestimmung anderer Bezugsgrößen wie z.B. Frisch- oder Trockengewicht, Stickstoff-, DNA- oder Proteingehalt erfordert jedoch im Vergleich mehr Biomasse und war daher ungeeignet, um das relativ geringe Kulturvolumen (max. 180 mL) regelmäßig über einen Zeitraum von 9 bis 14 Tagen zu beproben. Zudem ist auch eine kulturbedingte Änderung dieser Parameter nicht ausgeschlossen.

### 7.3.2 Wachstum

Das Wachstum von Algen wird durch abiotische Parameter wie z.B. Licht, Temperatur, Salinität und der Nährstoffversorgung beeinflusst. Bei Mikroalgen kann das Wachstum einerseits das der einzelnen Zellen, andererseits die Zellzahlzunahme einer Population beschreiben. Die Wachstumsrate ist ein Maß der spezifischen Wachstumsleistung einer Population. Der Wachstumsverlauf von statischen (Batch-) Kulturen wird fast ausschließlich von der Bruttowachstumsrate bestimmt, da keine Verluste durch Freißfeinde auftreten (SOMMER 1994). Nach Inokulieren und kurzer Anpassungszeit (lag-Phase) nimmt das Wachstum der Population zunächst exponentiell (logarithmisch) zu. Insbesondere die fortschreitende Aufzehrung der Nährstoffressourcen (vgl. Kap. 7.3.2.3) führt zu einer Abnahme der Wachstumsrate, bis das Wachstum in der stationären Phase schließlich zum Stillstand kommt. Bei Planktern wird statt der Individuenzahl auch häufig deren Biomasse (z.B. anhand des Chlorophyllgehaltes) bestimmt, um das Wachstum einer Population zu charakterisieren (KOHL und NICKLISCH 1988, SOMMER 1994).

Im Rahmen dieser Arbeit wurde das Wachstum in den verschiedenen Ansätzen anhand der Zellvermehrung und der Chlorophyllzunahme untersucht und im folgenden auch als Zell- bzw. Populations- und Chlorophyllwachstum bezeichnet. Das Wachstum von einzelnen Zellen wurde nicht berücksichtigt, dennoch eine licht- bzw. temperaturbedingte Änderung der relativen Zellgröße im Verlauf der Kultivierung betrachtet. Insbesondere der Teilungsmodus von Diatomeen führt zu einer fortschreitenden Abnahme der durchschnittlichen Größe der Tochterzellen (MIZUNO 1991). Darüber hinaus können abiotische Parameter wie Licht, Temperatur und Salinität die Zellgröße von Diatomeen beeinflussen. So nimmt das Zellvolumen von *Navicula* sp. im Starklicht ( $50 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) mit steigender Salinität zu, von *Chaetoceros* sp. dagegen ab (NOTHNAGEL 1994). Im Schwachlicht ( $5 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) stellte der Autor fest, daß die deutlich geringeren Zellvolumina von *Chaetoceros* sp. bei drei untersuchten Salinitäten nur geringfügig divergierten. Bei Diatomeen wird für sinkende Temperaturen sowohl eine Zunahme als auch eine Verringerung des Zellvolumens beschrieben und läßt damit keine einheitlichen Aussagen zu (THOMPSON et al. 1992). Das durchschnittliche Zellvolumen von *Nitzschia lecointei* wird von abnehmenden Temperaturen (von  $4 \text{ }^\circ\text{C}$  auf  $-3,5 \text{ }^\circ\text{C}$ ) nicht beeinflusst, erst die temperaturbedingte Erhöhung der Salinität von 34 auf 60 PSU bei  $-3,5 \text{ }^\circ\text{C}$  führt zu einer Abnahme des Zellvolumens ( $35$  bis  $40 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; WANZEK 1994). Auch die Zytometermessungen der relativen Zellgröße ("forward light scatter", FSC) deuten darauf hin, daß die Größe von *N. lecointei* sowohl im Vergleich der Temperaturen untereinander als auch in deren Kulturverlauf nur geringfügig variierte (vgl. Abb. 58). Daher konnten sowohl temperatur- als auch

zeitlich bedingte Änderungen der Zellgröße dieser Spezies vernachlässigt werden. Auch eine tagesperiodische Änderung wurde außer acht gelassen, da bei *N. lecointei* zytometrisch über einen Zeitraum von 27 Stunden keine Variation der relativen Zellgröße festgestellt wurde (0 °C; JOCHEM und MEYERDIERKS unveröff.).

Bei der Coccolithophoride *Emiliana (Coccolithus) huxleyi* ist die Zellgröße abhängig von Belichtungsdauer und Lichtintensität. Größere Zellen treten nach längeren Lichtperioden und höheren Lichtintensitäten auf, während kleinere Zellen in kürzeren Lichtphasen und bei geringeren Lichtintensitäten gebildet werden (PAASCHE 1967; vgl. Kap. 2.4.1). Im Tagesverlauf wird für diese Art bei einer Zellgröße von 4,3 bis 5,3 µm eine Variation von etwa 20 % beschrieben (VAN BLEIJSWIJK et al. 1994).

In Synchronkulturen befinden sich im Idealfall alle Zellen zu einem Zeitpunkt in demselben Entwicklungsstadium. Ein täglicher, einheitlicher Probenahmezeitpunkt kann bei einem Teilungszyklus von 24 Stunden (exponentielle Phase) homologe Stadien bzw. Zellgrößen gewährleisten, auch wenn das Zellvolumen tagesperiodisch variiert. Synchronisiertes Wachstum wird bei *E. huxleyi* nicht nur in Laborkulturen bei regelmäßigem Licht-Dunkel-Wechsel (LDW), sondern auch im Freiland beobachtet (PRÉZELIN 1992). Die Zellteilung dieser Spezies erfolgt bei unterschiedlichen Photoperioden in der Dunkelperiode (bei jeweils einer Teilung pro Tag, PAASCHE 1967; LDW 18:6, LINSCHOOTEN et al. 1991). In Kulturen mit höheren Wachstumsraten teilen sich etwa 25 % bis 35 % der Zellen auch während der Lichtphase (LDW 18:6; VAN BLEIJSWIJK et al. 1994). In logarithmischen Kulturen des hier untersuchten *E. huxleyi*-Isolates wurde anhand von DNA-Färbungen zytometrisch eine Synchronisation der Zellteilung festgestellt (18 °C, LDW 14:10, 80 µmol Photonen m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; JOCHEM und MEYERDIERKS eingereicht). An zwei aufeinander folgenden Tagen teilten sich die Zellen jeweils zu Beginn der Lichtphase und mit Einsetzen der Dunkelperiode wurde die DNA-Replikation (S-Phase) eingeleitet. Bei *E. huxleyi* dauern DNA-Replikation (S) und Mitose (G<sub>2</sub>+M) etwa 3 und 5 Stunden (LDW 14:10; JOCHEM und MEYERDIERKS eingereicht). Somit ist eine Dunkelperiode von 10 Stunden ausreichend, um DNA-Replikation und Mitose im Dunkeln zu absolvieren. Unter der Annahme, daß die Zellteilung durch verschiedene Licht-Dunkel-Wechsel synchronisiert wird, indem sich Replikations- und Mitosedauer angleichen, teilten sich die Zellen auch bei einer kürzeren Dunkelperiode (LDW 18:6) mit Beginn der Lichtphase. Im Starklicht teilten sich die Zellen bei 15 °C, 20 °C und 25 °C etwa einmal pro Tag (vgl. Tab. 12). Da die Ansätze stets 6 Stunden nach Lichtbeginn beprobt wurden, lagen vermutlich einheitliche Stadien bzw. Zellgrößen vor (G<sub>1</sub>-Phase). Daher konnte im Starklicht bei genannten Temperaturen zunächst eine tagesperiodische Volumenvariation von *E. huxleyi* durch die vermutete Synchronisation und die tägliche, zeitgleiche Beprobung vernachlässigt werden. Bei 10 °C (STL) und unter

Schwachlichtbedingungen war die Zellteilung in bezug auf den LDW nicht synchron, da die Algen, insbesondere im Schwachlicht, Teilungsraten aufwiesen, die deutlich über 24 Stunden hinausgingen. In diesen Ansätzen konnten daher trotz identischer Probenahmezeiten unterschiedliche Zellvolumina nicht ausgeschlossen werden.

Wenngleich eine tagesperiodische Volumenvariation weitgehend vernachlässigt werden konnte, verringerte sich die Zellgröße von *E. huxleyi* im Kulturverlauf sowohl im Stark- als auch im Schwachlicht (vgl. Abb. 50). Im Starklicht wurden die Zellen bei allen Temperaturen (außer 5 °C) während der exponentiellen Zellvermehrung auf eine vergleichbare Größe reduziert, mit Einsetzen der stationären Phase wurde diese Zellgröße beibehalten (vgl. Abb. 50a; Kap. 7.3.2.1). Somit sind die Zellgrößen in den verschiedenen Temperaturansätzen zu einem gegebenen Zeitpunkt vergleichbar, im jeweiligen Kulturverlauf dagegen nicht.

Auch im Schwachlicht wurde die Zellgröße innerhalb der ersten 2 bis 4 Tage verringert und blieb anschließend nahezu konstant, obwohl die Zellvermehrung deutlich geringer war als im Starklicht (vgl. Tab. 12). Insbesondere für die Betrachtung von absoluten Konzentrationen ist die Zellgröße von fundamentaler Bedeutung. Bezüglich der Zellzahl fallen variable Zellgrößen nicht ins Gewicht, ein Bezug auf z.B. das absolute Zellvolumen kann dagegen zu unterschiedlichen DMSP-Konzentrationen führen (Kap. 7.3.5).

### 7.3.2.1 Vergleich Zellvermehrung und Chlorophyllzunahme

Für den Vergleich von Zellvermehrung und Chlorophyllwachstum stehen in der Literatur kaum Daten zur Verfügung, da bei Wachstumsuntersuchungen meist nur einer der beiden Parameter betrachtet wird. Somit ist der folgende Vergleich hauptsächlich auf die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit beschränkt. Neben der Zellzahl diente die Chlorophyllkonzentration in erster Linie als Bezugsgröße für den DMSP-Gehalt der Organismen, um anhand des DMSP:Chl.a-Verhältnisses einen ersten Hinweis auf das DMSP-Potential einer Population zu erhalten (Kap. 7.3.5).

Bei *E. huxleyi* traten Zellvermehrung und Chlorophyllzunahme nur bedingt nebeneinander auf (vgl. Abb. 51a & b). Im Starklicht verliefen Zellvermehrung und Chlorophyllzunahme zunächst parallel, bis mit Beginn der stationären Zellvermehrung die Chlorophyllkonzentration in den Ansätzen reduziert wurde. Im Schwachlicht setzte die logarithmische Chlorophyllzunahme dagegen generell vor der exponentiellen Zellvermehrung ein (SWL 1: Abb. 52a & b; SWL 2: Abb. 53a & b). Diese Phänomene werden auf zellulärer Ebene diskutiert (Kap. 7.3.3.1).

Insgesamt wurden im Starklicht höhere Wachstumsraten als im Schwachlicht erreicht. Dabei waren die auf den Chlorophyllmessungen basierenden Wachstumsraten generell höher als die der Zellvermehrung, aber deren Verhältnis variierte in Abhängigkeit von Temperatur und Lichtintensität. Darüber hinaus zeigten beide Wachstumsparameter unterschiedliche Temperaturoptima. Im Starklicht nahm das Chlorophyllwachstum tendenziell mit steigender Temperatur zu und erreichte ein Optimum bei 20 °C bzw. 25 °C, das der Zellvermehrung lag dagegen im Bereich von 15 °C bis 25 °C (vgl. Abb. 54a). Für beide Temperaturoptima können im Rahmen dieser Arbeit nur Bereiche angegeben werden. Kleinere Temperaturintervalle (< 5 °C) würden vermutlich zu ausgeprägteren Optima der beiden Parameter führen. MJAALAND (1956) gibt für drei *E. (Coccolithus) huxleyi*-Isolate bei Dauerlicht und geringeren Lichtintensitäten (600 Lux; etwa 12  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) ein Optimum der Zellvermehrung nahe 20 °C an. PAASCHE (1967) kultivierte *E. (Coccolithus) huxleyi* bei Lichtsättigung des Wachstums (0,07  $\text{cal cm}^{-2} \text{min}^{-1}$ ; etwa 205  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) und beschreibt ebenfalls ein Optimum im Bereich von 20 °C.

Im Schwachlicht (SWL 1 & 2) war die Zellvermehrung von *E. huxleyi* extrem lichtlimitiert (Kap. 7.3.2.2) und die Wachstumsraten der Temperaturansätze variierten geringfügig (0,04 bis 0,08  $\text{d}^{-1}$ ; vgl. Tab. 12, Abb. 54b & c). Unter ähnlichen Kulturbedingungen bestimmten VAN BLEIJSWIJK et al. (1994) für *E. huxleyi* bei 10 °C und 15 °C identische Wachstumsraten, die auf eine temperaturunabhängige Zellvermehrung hindeuten (8,7  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Im Schwachlicht war die Zellvermehrung des hier untersuchten *E. huxleyi*-Isolates dagegen temperaturabhängig, aber weniger sensitiv als im Starklicht. Lichtlimitiertes Wachstum von Algen zeigt oftmals eine geringere Temperatursensitivität als lichtgesättigtes Wachstum (RAVEN und GEIDER 1988). Die Autoren führen dies auf unterschiedliche Verhältnisse von temperaturabhängigen und -unabhängigen Prozessen innerhalb der Zelle zurück. Dazu wird die Temperaturabhängigkeit der Zellvermehrung im Stark- und Schwachlicht separat diskutiert (Kap. 7.3.2.4.2).

Im Gegensatz zur Zellvermehrung erreichten die auf Chlorophyllmessungen basierenden Wachstumsraten im Schwachlicht (SWL 1 & 2; vgl. Abb. 54b & c; Kap. 7.3.2.4) jeweils ein Optimum bei 15 °C bis 20 °C. Die Wachstumsraten von Schwachlicht 2 waren jedoch gegenüber denen von Schwachlicht 1 deutlich verringert. Vermutlich führte die Kombination aus unvollständiger Temperatur-Akklimatisation der 20 °C-Stammkulturen (SWL 2; Kap. 7.3.2.4.1) und anschließender Photoakklimatisation an die geringen Lichtintensitäten (Kap. 7.3.2.2) zu reduziertem Chlorophyllwachstum. Der zelluläre Chlorophyllgehalt war dagegen bei Schwachlicht 2 am höchsten (Kap. 7.3.3.1).

Bei *N. lecointei* verliefen Zellvermehrung und Chlorophyllwachstum nahezu parallel und erreichten ähnliche Wachstumsraten (vgl. Abb. 60). Beide Parameter wiesen ein Optimum bei 0 °C auf. Bei *Nitzschia seriata* (Arktis) waren die auf Chlorophyllmessungen basierenden Wachstumsraten gegenüber denen der Zellvermehrung nicht signifikant verschieden (SMITH et al. 1994). Die Autoren stellen jedoch ausschließlich die Zellvermehrung dar. Sie hatten den Organismus zuvor an die verschiedenen Temperaturen akklimatisiert und das Wachstum war lichtgesättigt (25  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Unter diesen Voraussetzungen könnte das Wachstum von *N. lecointei* sowohl anhand der Zellvermehrung als auch anhand des Chlorophyllwachstums dokumentiert werden.

Zellvermehrung und Chlorophyllwachstum beschreiben verschiedene Phänomene des Wachstums und führten bei *E. huxleyi* und *N. lecointei* zu unterschiedlichen Ergebnissen. Für *E. huxleyi* ergab sich insgesamt ein variables Verhältnis von Zellvermehrung und Chlorophyllzunahme, da insbesondere die Lichtintensität beide Wachstumsraten unterschiedlich beeinflusste. Bei *N. lecointei* dagegen könnte die Bestimmung der Chlorophyllzunahme die der Zellvermehrung ersetzen. Daher sollte bei künftigen Untersuchungen zuvor geprüft werden, welcher der beiden Parameter unter den jeweiligen Bedingungen geeignet ist, um das Wachstum einer Population zu charakterisieren. In den folgenden Kapiteln beziehen sich die Wachstumsphasen ausschließlich auf die Zellvermehrung.

### 7.3.2.2 Lichtintensität

In der vorliegenden Arbeit wurden die Experimente mit *E. huxleyi* bei 60  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  als "Starklichtbedingungen" bezeichnet. Starklicht kann entweder eine Lichtsättigung oder, bei hohen Bestrahlungsstärken, eine Photoinhibition hervorrufen. Hierbei wird zwischen der Lichtsättigung der Photosynthese und der des Wachstums unterschieden. Die Lichtsättigung des Wachstums erfolgt zumeist bei zwei- bis dreimal niedrigeren Photonenflussraten als im Fall der Photosynthese (LÜNING 1985). So wird die Wachstumsrate z.B. durch mangelnde Nährstoffversorgung eingeschränkt oder nicht-photosynthetische, aber lichtabhängige Reaktionen schon bei Bestrahlungsstärken gesättigt bzw. gehemmt, die die Photosyntheserate noch zu steigern vermögen. Die Lichtsättigung des Wachstums ist erreicht, wenn bei weiterer Erhöhung der Photonenflussrate keine Steigerung der Wachstumsrate mehr erfolgt. Die o.g. Photonenflussrate wurde jedoch nicht auf diese Lichtsättigung überprüft. VAN BLEIJSWIJK et al. (1994) dokumentierten für *E. huxleyi* bei 10 °C



und 15 °C unter vergleichbaren Kulturbedingungen (LDW 18:6, pH 8,0) lichtgesättigtes Wachstum der Zellvermehrung zwischen 70 und 155  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  mit einer Rate von 0,8 bzw. 0,9  $\text{d}^{-1}$ . In der vorliegenden Arbeit wurden bei diesen Temperaturen Wachstumsraten von 0,48 bzw. 0,68  $\text{d}^{-1}$  bestimmt (60  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; vgl. Tab. 12). Dies entspricht etwa 60 % bzw. 76 % der Wachstumsraten, die von den genannten Autoren angegeben werden. Somit war das Populationswachstum von *E. huxleyi* unter "Starklichtbedingungen" nicht lichtgesättigt und der Terminus "Starklicht" nicht im o.g. Sinne zu verstehen.

Eine physiologische Anpassung an unterschiedliche Lichtintensitäten oder -Qualitäten wird nach FALKOWSKI und LAROCHE (1991) als Photoakklimatisation bezeichnet und beeinflusst das Wachstum sowie die Photosyntheseleistung von Algen (FALKOWSKI 1980, 1984 a, PRÉZELIN 1981, RICHARDSON et al. 1983, PALMISANO et al. 1985, HARRISON und PLATT 1986, CULLEN und LEWIS 1988). In gewissem Umfang sind alle Algen zu einer Photoakklimatisation fähig (FALKOWSKI und LAROCHE 1991), die bereits nach etwa einer Zellgeneration oder früher auftritt (FALKOWSKI 1984 b, POST et al. 1985, CULLEN und LEWIS 1988). Bei *E. huxleyi* führte die Verringerung der Photonenflussrate auf 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (etwa 7 % des Starklichts) zu extrem lichtlimitiertem Populationswachstum. Die Zellvermehrung erreichte nur etwa 6 % bis 13 % der Wachstumsraten wie bei den entsprechenden Temperaturen im Starklicht. Die Mechanismen der Photoakklimatisation an niedrige Lichtintensitäten werden auf zellulärer Ebene diskutiert (Kap. 7.3.3.1).

Bei der Diatomee *N. lecoincei* entsprachen die Wachstumsraten der Zellvermehrung bei 0 °C (Stammkulturen) denen, die von WANZEK (1994) für diese Temperatur angegeben werden. Der Autor kultivierte die Spezies bei einem LDW 12:12 und 35 bis 40  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . In der vorliegenden Arbeit wurde dagegen bei längeren Lichtphasen (LDW 18:6), aber geringeren Photonenflussraten (20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) kultiviert. Das Wachstum von Mikroalgen wird nicht allein von der Lichtintensität, sondern vielmehr von der gesamten täglichen Photonenmenge bestimmt (MORTAIN-BERTRAND 1989). Die Photonenmenge von etwa 1,3 mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  entsprach etwa den 1,5 bis 1,7 mol Photonen  $\text{m}^{-2} \text{d}^{-1}$  von WANZEK (1994; berechnet aus WANZEK 1994). Somit wurden die im Vergleich geringeren Photonenflussraten durch die längeren Lichtperioden kompensiert und resultierten in identischen Wachstumsraten. Dennoch war das Wachstum von *N. lecoincei* bei 20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  vermutlich nicht lichtgesättigt, da der Lichtsättigungswert für die Photosynthese bei 0 °C mit 60  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  angegeben wird (WANZEK 1994). Bei zwei- bis dreimal niedrigeren Photonenflussraten wäre die Lichtsättigung des Wachstums somit nach LÜNING (1985) erst oberhalb von 20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  erreicht.

## 7.3.2.3 Nährstofflimitierung

Für eine Beurteilung der nährstoffbedingten Wachstumslimitierung sind die gelösten Nährstoffkonzentrationen (im Medium) und die Zellquoten (Nährstoffgehalte in der Zelle) ausschlaggebend (SOMMER 1994). Als Basis für die Kulturmedien diente Nordseewasser, dessen Nährstoffkonzentrationen nicht bekannt waren. Im Meerwasser variiert der Nährstoffgehalt in Abhängigkeit der Wassertiefe und der Jahreszeit. Die wichtigsten Stickstoff (N)-Quellen der Primärproduktion sind Nitrat und Ammonium, deren Konzentrationen in den Weltmeeren meist unter 40  $\mu\text{M}$  betragen. Bei lokalen Verschmutzungen sind auch wesentlich höhere Werte möglich, während die Konzentrationen bei intensiver Primärproduktion unter die Nachweisgrenze absinken können (SOMMER 1994). Phosphor (P) liegt im Wasser und in biologischen Verbindungen als freies Orthophosphat-Ion oder als Phosphorsäureester vor. Die Phosphorkonzentration beträgt in den Weltmeeren meist unter 3  $\mu\text{M}$ , die bis unter die Nachweisgrenze gezehrt werden kann (SOMMER 1994). Um eine ausreichende Nährstoffversorgung in den Kulturen zu gewährleisten (in Kulturen sind die Zellzahlen gegenüber denen in natürlichen Habitaten um ein Vielfaches höher), wurde dem Nordseewasser für die Kultivierung von *E. huxleyi* f/20-Nährlösung zugesetzt (vgl. Kap. 2.4.2). Damit enthielt das Medium mindestens 88  $\mu\text{M}$  Nitrat und 3,6  $\mu\text{M}$  Phosphat. Der theoretische Nährstoffverbrauch für die Biomassezunahme in den Kulturen (Differenz der Zellzahl zwischen Inokulum und dem Untersuchungsende) wurde anhand des zellulären Kohlenstoffgehaltes berechnet, der über das Zellvolumen geschätzt wurde. Bei einem mittleren Zelldurchmesser (d) von 5  $\mu\text{m}$  wurde das Zellvolumen von *E. huxleyi* nach Gleichung 4 kalkuliert:

Gleichung 4:  $\text{Zellvolumen } [\mu\text{m}^3] = \pi d^3 [\mu\text{m}] / 6$  (nach EDLER 1979)

Daraus ergab sich für *E. huxleyi* ein mittleres Zellvolumen von 65,45  $\mu\text{m}^3$ . Nach EDLER (1979) wird angenommen, dass bei Phytoplankton (außer Diatomeen) das Zellvolumen dem Plasmavolumen (PV) entspricht. Der organische zelluläre Kohlenstoffgehalt (C) wurde nach folgender Gleichung berechnet:

Gleichung 5:  $C [\text{pg/Zelle}] = 0,11 \times \text{PV } [\mu\text{m}^3]$  (STRATHMANN 1967)

Danach betrug der zelluläre Kohlenstoffgehalt von *E. huxleyi* etwa 7,2 pg Zelle<sup>-1</sup> (0,6 pmol C Zelle<sup>-1</sup>) und liegt damit in einem Bereich, der für diese Spezies angegeben wird (13 pg C Zelle<sup>-1</sup>, HOLLIGAN et al. 1984; 4,2 pg C Zelle<sup>-1</sup>, BALCH et al. 1992). Nach REDFIELD et al. (1963) beträgt das stöchiometrische C:N:P-Verhältnis in marinen Planktonorganismen durchschnittlich 106:16:1. Obwohl die Zellquoten artspezi-

fisch variieren können (SOMMER 1994), wurde aus dem zellulären Kohlenstoffgehalt anhand des *Redfield*-Verhältnisses der theoretische Verbrauch an Nitrat und Phosphat für die Biomassezunahme (s.o.) in den akklimatisierten Ansätzen abgeschätzt. In den Starklichtansätzen von *E. huxleyi* (10 °C) führte vermutlich sowohl eine Nitrat- als auch eine Phosphatlimitierung zu einer Verringerung des Wachstums (stationäre Phase), da rechnerisch etwa 116 µM Nitrat und 7 µM Phosphat verbraucht wurden. Damit waren die Nitrat- und Phosphatkonzentrationen im Medium vermutlich aufgezehrt. Das Wachstum der Schwachlichtansätze war dagegen nicht nährstofflimitiert, da nach einem geschätzten Verbrauch von etwa 3 µM (SWL 1, 10 °C) bzw. 2 µM Nitrat (SWL 2, 20 °C) und etwa < 0,2 µM Phosphat (SWL 1 und 2) für eine Biomassezunahme noch genügend Nährstoffe zur Verfügung standen.

Für die *N. lecoincei*-Kulturen wurde dem Nordseewasser eine zehnfach höhere Nährstoffkonzentration (*f/2*-Nährlösung) zugesetzt. Für die pennate Diatomee *N. lecoincei* wurde zur Bestimmung des Plasmavolumens bei einem durchschnittlichen Gesamtzellvolumen von 996,5 µm<sup>3</sup> (0 °C) ein Schalenanteil von 15 % berücksichtigt und ein zellulärer Kohlenstoffgehalt von 93,5 pg Zelle<sup>-1</sup> berechnet (WANZEK 1994). Der Nährstoffverbrauch für die Biomassezunahme wurde ebenfalls anhand des *Redfield*-Verhältnisses (s.o.) überschlagen. Während die Temperaturansätze bei -1 °C, 2 °C und 4 °C nicht Nährstoff-limitiert waren, wurde für die 0 °C-Kulturen ein Nährstoffverbrauch von etwa 397 µM Nitrat bzw. 25 µM Phosphat geschätzt. Eine Verdopplung der maximal erreichten Zellzahl (vgl. Tab. 14: 0 °C, 3,8 x 10<sup>5</sup> mL<sup>-1</sup>) würde jedoch weitere 447 µM Nitrat und 28 µM Phosphat erfordern. Somit verblieben im Medium nur etwa 38 µM Nitrat, dagegen ergäbe sich für Phosphat in bezug auf die Nährstoffzugabe ein Defizit von etwa 17 µM. Diese Differenz könnte auch durch eine maximale Konzentration von 3 µM Phosphat im Nordseewasser (s.o.) nicht ausgeglichen werden. Somit war das Wachstum von *N. lecoincei* bei 0 °C am Ende des Experimentes vermutlich Phosphat-limitiert, doch auch eine Nitratlimitation konnte anhand dieser Überschlagsrechnung nicht ausgeschlossen werden. Insbesondere die Nitratlimitierung könnte den zellulären DMSP-Pool beeinflussen (Kap. 7.3.5.3.1).

#### 7.3.2.4 Temperatur

Die Temperatur beeinflusst die Stoffwechselaktivitäten und biochemischen Strukturen von Algen (vgl. Kap. 1). Wachstum bezieht die meisten metabolischen Aktivitäten von Organismen ein und wird daher oftmals gewählt, um den Temperatureffekt auf den Organismus als Ganzes zu betrachten (ARAGNO 1981; Kap. 7.3.2.4.2). Bei suboptimalen Temperaturen kann das Wachstum durch einige besonders tempera-

tursensitive Prozesse limitiert sein (RAVEN und GEIDER 1988). Dieser Temperatureffekt kann verringert werden, indem sich die Eigenschaften des limitierenden Prozesses und/oder die Ressourcenverteilung in der Zelle ändern, indem die Kapazität bzw. Quantität im Verhältnis zu den übrigen Bestandteilen des katalytischen, strukturellen Speicherapparates der Zelle zunimmt (RAVEN und GEIDER 1988). Darüber hinaus ist der Temperatureffekt bei Lichtlimitierung oftmals weniger ausgeprägt als bei Lichtsättigung (RAVEN und GEIDER 1988; Kap. 7.3.2.4.2).

Im allgemeinen hat eine Umweltänderung umso stärkere Auswirkungen auf einen Organismus, je schneller sie eintritt. Je mehr Zeit dem Organismus für eine Anpassung zur Verfügung steht, desto grundlegender kann er seinen Stoffwechsel umstrukturieren (HOCHACHKA und SOMERO 1980). Eine solche Anpassung wird auch als Akklimatisation bzw. Adaptation bezeichnet.

### 7.3.2.4.1 Akklimatisation

Der Begriff "Akklimatisation" beschreibt einen passiven Prozeß (LOBBAN et al. 1985) und wird in der Literatur häufig synonym für "Adaptation" verwendet. Im allgemeinen wird dabei zwischen einer genotypischen und phänotypischen Adaptation unterschieden. Die genotypische Adaptation ist eine genetische Anpassung an veränderte Umweltbedingungen des Habitats. Im Verlauf längerer Zeiträume entstehen zunächst zufällig neue Genotypen, die dem Organismus eine bessere Adaptation an wachstumslimitierende Faktoren ermöglichen und somit einen Selektionsvorteil bieten können (HECKER 1988). Die phänotypische Adaptation ist dagegen die kurzfristige Anpassung eines Genotyps an variierende Umweltfaktoren innerhalb genetisch determinierter Grenzen (HECKER 1988) und wird im folgenden als Akklimatisation bezeichnet.

Die meisten Studien zur Temperatur-Akklimatisation erfolgten an Algen, die bereits mehrere Wochen bei den entsprechenden Temperaturen kultiviert wurden (DAVISON 1991). Unter natürlichen Bedingungen treten Temperaturschwankungen jedoch kurzfristig auf. Es wird vermutet, daß die Akklimatisation innerhalb weniger Stunden nach einer Temperaturänderung einsetzt (LYNCH und THOMPSON 1984, MICHEL et al. 1989). In der vorliegenden Arbeit wurden die verschiedenen Temperaturansätze (mit Ausnahme der Stammkulturen) nicht akklimatisiert, um die Reaktion der Algen direkt im Anschluß an eine Temperaturänderung bzw. den Akklimatisationsverlauf zu verfolgen. Im folgenden wird zunächst der Akklimatisationsgrad der verschiedenen Stammkulturen (*E. huxleyi* 10 °C und 20 °C, *N. lecoincei* 0 °C) diskutiert.

In kontinuierlichen Batch-Kulturen (Inokulum aus exponentieller Wachstumsphase) dauert die Temperatur-Akklimatisation von *E. huxleyi* etwa 5 bis 20 Generationen, bevor konstante Wachstumsraten auftreten (BRAND 1982). Das hier untersuchte *E. huxleyi*-Isolat wurde zuvor 8 Monate bei 10 °C kultiviert (vorher 15 °C in Groningen), indem wöchentlich Zellen aus der exponentiellen Phase überimpft wurden. Bei einer Verdopplungs- bzw. Generationszeit von 1,44 d und einer fünf-tägigen exponentiellen Phase brachten die 10 °C-Stammkulturen (STL; vgl. Tab. 12, Abb. 51a) in einer Woche mindestens drei Generationen hervor. Damit waren diese Kulturen nach BRAND (1982) bereits innerhalb von etwa 2 bis 7 Wochen vollständig an 10 °C akklimatisiert. Die Stammkulturen für das zweite Schwachlichtexperiment (SWL 2, 20 °C) wurden zuvor für 2 Wochen unter Starklichtbedingungen kultiviert. Anschließend waren die Kulturen trotz kürzerer Verdopplungs- bzw. Generationszeiten (0,96 d; vgl. Tab. 12) vermutlich noch nicht vollständig an 20 °C akklimatisiert, weil die exponentielle Phase, im Vergleich zu den 10 °C-Kulturen, kürzer war (2 Tage; vgl. Abb. 51a) und sich so wöchentlich nur etwa 2 Generationen entwickelten. Nach BRAND (1982) wäre eine vollständige Temperatur-Akklimatisation erst nach mehr als 2 bis 10 Wochen erreicht.

In natürlichen Planktongemeinschaften toleriert *E. huxleyi* einen ausgedehnten Temperaturbereich zwischen 0 °C und  $\geq 20$  °C (BRAARUD et al. 1953, PAASCHE 1968, REINHARDT 1972) und wird auch vor Spitzbergen bei Temperaturen unterhalb von 0 °C angetroffen (BALCH et al. 1991). Das hier untersuchte *E. huxleyi*-Isolat tolerierte einen Temperaturbereich von 5 °C bis 25 °C. Bei 5 °C zeigte die Art zwar kein Wachstum, hat diese Temperatur aber über den Zeitraum von 13 Tagen überlebt. Die obere Wachstumsgrenze liegt bei etwa 27 °C (PAASCHE 1967, 1968). Mit ihrem außergewöhnlich breiten Temperaturbereich ist die Art eine der wenigen Coccolithophoriden, die jenseits der antarktischen Konvergenz auftritt (MCINTYRE und BÉ 1967).

*N. lecointei* kommt in den Küsten- bzw. Eisrandregionen des antarktischen Kontinents sowie im Meereis vor (vgl. Kap. 2.4.3). Dort liegen die Wassertemperaturen nahe dem Gefrierpunkt des Meerwassers (etwa -1,9 °C bei 34,5 PSU), die weiter nördlich durch zunehmenden Wärmeaustausch im Sommer auf etwa 5 °C an der Wasseroberfläche ansteigen (PRIDDLE 1990). Im Meereis dagegen können die Temperaturen im antarktischen Winter an der Eisoberfläche -5 °C bis -15 °C erreichen, die bis zur unteren Eisschicht auf Werte um -2 °C ansteigen (Weddell Meer; BARTSCH 1989). Bei *N. lecointei* nehmen die Wachstumsraten der Zellvermehrung nach Temperatur-Akklimatisation (2 Wochen) mit steigender Temperatur von -3,5 °C bis 4 °C zu und erreichen ein Optimum bei etwa 4 °C (WANZEK 1994). In der genannten Arbeit nahm die Zellvermehrung bei 6 °C deutlich ab, eine Temperatur von 8 °C erwies sich erst nach Langzeitinkubation (7 Tage) als letal. Die ver-

stärkste Abnahme der Wachstumsraten bei  $-3,5\text{ °C}$  führt WANZEK (1994) auf die temperaturbedingte Erhöhung der Salinität auf 60 PSU zurück. Anhand des Temperaturoptimums und der Tatsache, daß die Art auch unterhalb von  $0\text{ °C}$  signifikantes Wachstum zeigt, wurde sie von WANZEK (1994) als obligat psychrophil identifiziert. Damit ist *N. lecointei* gut an die niedrigen Temperaturen ihres Habitats angepaßt (WANZEK 1994). FIALA und ORIOL (1990) stellten bei 7 weiteren antarktischen Diatomeen ein Wachstumsoptimum zwischen  $3\text{ °C}$  und  $5\text{ °C}$  fest. In der vorliegenden Arbeit wurden dagegen die höchsten Wachstumsraten für die akklimatisierten Stammkulturen ( $0\text{ °C}$ ) berechnet und entsprachen zugleich denen, die von WANZEK (1994) für diese Temperatur angegeben werden (vgl. Kap. 7.3.2.2). Bei  $-1\text{ °C}$ ,  $2\text{ °C}$  und  $4\text{ °C}$  waren die hier ermittelten Wachstumsraten im Vergleich deutlich geringer, da die Ansätze nicht bzw. nicht vollständig an diese Temperaturen akklimatisiert waren.

In der vorliegenden Arbeit wurden die Organismen (mit Ausnahme der Stammkulturen) nach einer kurzfristigen Temperaturänderung untersucht. Da das Wachstum die meisten metabolischen Prozesse einbezieht (ARAGNO 1981), wird im folgenden die Temperaturabhängigkeit der Zellvermehrung diskutiert.

### 7.3.2.4.2 Temperaturabhängigkeit der Zellvermehrung

Die Zellvermehrung einzelliger Algen nimmt mit steigender Temperatur kontinuierlich zu, nach Überschreiten eines Optimums dagegen rapide ab (EPPLEY 1972). Im Vergleich zu temperierten Algen variieren die Wachstumsraten antarktischer Diatomeen ebenfalls als Funktion der Temperatur, doch das Optimum wird innerhalb eines Anstiegs von wenigen Graden erreicht (FIALA und ORIOL 1990).

EPPLEY (1972) beschreibt die maximale Wachstumsrate photoautotropher einzelliger Algen als Funktion der Temperatur ( $T$ , [ $^{\circ}\text{C}$ ]) und stellte für den Temperaturbereich von  $2\text{ °C}$  bis  $40\text{ °C}$  anhand von Literaturdaten, die weitgehend von Dauerlichtkulturen stammten, folgende Beziehung auf:

$$\text{Gleichung 6:} \quad \log_{10} v = 0,0275 T - 0,070 \quad (\text{EPPLEY 1972})$$

Die Wachstumsrate  $v$  wird von dem Autor in "doublings per day" angegeben und entspricht der Teilungsrate, aber nicht der Wachstumsrate  $\mu$  [ $\text{d}^{-1}$ ] (vgl. Kap. 2.4.5.3, Gleichung 1 & 3). Seither dient Gleichung 6 allgemein zur Vorhersage maximaler Wachstums- bzw. Teilungsraten von Phytoplankton. Im folgenden werden die Schwachlichtexperimente von *E. huxleyi* nicht berücksichtigt, da das Wachstum

extrem lichtlimitiert war (vgl. Kap. 7.3.2.2). Auch bei höheren Lichtintensitäten war das Wachstum von *E. huxleyi* (STL) und *N. lecoincei* (60 bzw. 20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) nicht lichtgesättigt (vgl. Kap. 7.3.2.2). Die Teilungsraten (vgl. Tab. 12 & 14) lagen bei allen Temperaturen unter den maximalen Raten, die nach EPPLEY vorhergesagt werden (Gleichung 6, Tab. 16). Darüber hinaus war das Wachstum vermutlich durch die kürzere Belichtungsdauer (LDW 18:6 gegenüber Dauerlicht, s.o.) bzw. geringere tägliche Photonenmenge eingeschränkt (vgl. Kap. 7.3.2.2). Die Daten der Eppleyschen Beziehung wurden dagegen überwiegend unter Bedingungen erhoben, bei denen allein die Temperatur wachstumslimitierend war (EPPLEY 1972).

Tab. 16: Teilungsraten  $\nu$  [ $\text{d}^{-1}$ ] von *E. huxleyi* (STL, 60  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), *N. lecoincei* (20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) und maximale Teilungsraten  $\nu$  [ $\text{d}^{-1}$ ] nach EPPLEY (1972; Gleichung 6) in Abhängigkeit der Temperatur.

	Temperatur [°C]	Teilungsrate [ $\text{d}^{-1}$ ]	max. Teilungsrate [ $\text{d}^{-1}$ ] nach EPPLEY
<i>E. huxleyi</i> STL	10	0,69	1,60
	15	0,98	2,20
	20	1,04	3,02
	25	0,94	4,14
<i>N. lecoincei</i>	-1	0,45	0,80
	0	0,61	0,85
	2	0,32	0,97
	4	0,48	1,10

Die Eppleysche Gleichung ermöglicht für den Temperaturbereich von 2 °C bis 40 °C realistische Vorhersagen, deren Anwendung für niedrigere Temperaturen (< 2 °C) jedoch fraglich ist. Das Wachstum von *N. lecoincei* war nicht lichtgesättigt, die Kulturen wurden im Licht-Dunkel-Wechsel kultiviert (LDW 18:6; vgl. Kap. 7.3.2.2) und waren mit Ausnahme der Stammkulturen (0 °C) nicht bzw. nicht vollständig temperaturakklimatisiert (vgl. Kap. 7.3.2.4.1). Die Teilungsraten lagen daher z.T. deutlich unter den maximalen Raten, die nach der Eppleyschen Beziehung vorhergesagt werden (Gleichung 6, Tab. 16). Die der akklimatisierten Ansätze von WANZEK (1994) waren höher oder entsprachen den hier ermittelten Raten, lagen aber dennoch unterhalb der Eppleyschen Beziehung. WANZEK (1994) führt dies auf die suboptimale Lichtintensität und eine kürzere Belichtungsdauer (LDW 12:12) gegenüber Dauerlichtkulturen zurück. Viele arktische und antarktische Phytoplanktonarten weisen geringere als die maximalen Teilungsraten nach EPPLEY (1972) auf (JACQUES 1983, SPIES 1987a, SOMMER 1989: 13 von 15 Arten; FIALA und ORIOL 1990, SMITH et al. 1994, WANZEK 1994). Andere Autoren bestimmten jedoch höhere Raten als nach der Eppleyschen Beziehung vorhergesagt und führen dies auf eine gute Anpassung

der psychrophilen bzw. psychrotoleranten Arten an die niedrigen Temperaturen des arktischen (BAUMANN 1990) bzw. antarktischen Ökosystems zurück (KOTTMEIER und SULLIVAN 1988). Die Autoren beider Arbeiten vermuten, daß die *Eppleysche* Gleichung für niedrige Temperaturen nicht zutrifft, da zum Zeitpunkt ihrer Aufstellung im unteren Temperaturbereich keine Daten zur Verfügung standen.

Die Temperaturabhängigkeit physiologischer Raten kann einerseits durch die *Arrhenius*-Beziehung, andererseits durch den Temperaturquotienten  $Q_{10}$  beschrieben werden. Anhand der *Arrhenius*-Beziehung wird die Rate einer chemischen Reaktion als Funktion der Energie ausgedrückt, die zur Aktivierung der Reaktionspartner benötigt wird (VINCENT 1988). Bezüglich der Wachstumsraten beschreibt die *Arrhenius*-Beziehung die durchschnittliche Aktivierungsenergie ( $E_a$ ) aller Stoffwechselreaktionen, die das Wachstum von Organismen bestimmen.

Im Vergleich zu akklimatisierten Kulturen (vgl. Kap. 7.3.2.4) deuten die geringeren Wachstumsraten bzw. unterschiedlichen Temperaturoptima der nicht-akklimatisierten Ansätze von *E. huxleyi* (STL) und *N. lecointei* darauf hin, daß eine Temperatur-Akklimatisation Voraussetzung ist, die sog. Kardinaltemperaturen für das Wachstum einer Spezies zu ermitteln (Minimal- bzw. Maximaltemperatur und Wachstumsoptimum; ARAGNO 1981). Bei mangelnder Temperatur-Akklimatisation sind die potentiellen spezifischen Wachstumsraten noch nicht erreicht. Daher wurde im Rahmen dieser Arbeit auf die graphische Darstellung der *Arrhenius*-Beziehung und damit auf die Bestimmung der Kardinaltemperaturen beider Spezies verzichtet.

Zudem wird die Temperaturabhängigkeit physiologischer Raten annähernd mit der *Van't Hoff'schen* Regel beschrieben. Eine Temperaturerhöhung um 10 °C bewirkt eine Erhöhung der Reaktionsgeschwindigkeit um einen Faktor ( $Q_{10}$ ) von 1,4 bis 4 (SOMMER 1994). Nach EPPLEY (1972) beträgt der  $Q_{10}$ -Wert für das Wachstum 1,88. Geringere Temperaturintervalle (< 10 °C) werden in der modifizierten Gleichung nach KOTTMEIER und SULLIVAN (1988) berücksichtigt:

Gleichung 7: 
$$\log Q_{10} = (10 / (t_1 - t_2)) \log (k_1 / k_2)$$

$t_1$  = höhere Temperatur [°C]  
 $t_2$  = niedrigere Temperatur [°C]

$k_1$  = physiologische Rate bei höherer Temperatur  
 $k_2$  = physiologische Rate bei niedrigerer Temperatur

Der  $Q_{10}$ -Wert ist ein nahezu konstanter Faktor, um den sich bei Temperaturerhöhung die Geschwindigkeit eines Prozesses vor Erreichen des Optimums steigert (KOHL 1985). In der vorliegenden Arbeit lag das Wachstumsoptimum von *E. huxleyi* etwa bei 20 °C (STL) bzw. 15 °C (SWL1 und 2), das von *N. lecointei* bei 0 °C (vgl. Kap. 7.3.2.1). Somit ergab sich für die Berechnung der  $Q_{10}$ -Werte von *E. huxleyi* ein Bereich zwischen 10 °C und 20 °C (STL) bzw. 15 °C (SWL 1; vgl. Tab. 12), von *N.*



*lecointei* zwischen  $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$  und  $0\text{ }^{\circ}\text{C}$  (vgl. Tab. 14, Gleichung 7;  $Q_{10}$ -Werte nicht explizit gezeigt).

Für *E. huxleyi* wurde im Starklicht zwischen  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  und  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  ein  $Q_{10}$ -Wert von 2,01 berechnet (Gleichung 7). Demnach würde eine Temperaturerhöhung um  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  in einer Verdopplung der Wachstumsgeschwindigkeit resultieren. Im Bereich von  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  bis  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$  (STL) wurde dagegen ein geringerer Quotient von 1,12 ermittelt. In diesem Temperaturbereich lag das Wachstumsoptimum von *E. huxleyi* (vgl. Kap. 7.3.2.1), so daß die Temperaturerhöhung um  $5\text{ }^{\circ}\text{C}$  nur noch zu einer geringfügigen Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit führte. Insgesamt ergab sich für den Bereich von  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  bis  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$  ein  $Q_{10}$ -Wert von 1,42. Die  $5\text{ }^{\circ}\text{C}$ -Intervalle haben die Wachstumsgeschwindigkeit gegenüber der Differenz von  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  offensichtlich über- bzw. unterschätzt. Dennoch können extrapolierte  $Q_{10}$ -Werte (Intervall  $< 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) die Temperaturabhängigkeit verschiedener Bereiche differenzieren. Da die  $Q_{10}$ -Werte unterschiedlicher Temperaturbereiche variieren können, sind die Intervalle für den Vergleich verschiedener Spezies bzw. Isolate von fundamentaler Bedeutung.

Im Vergleich zur vorliegenden Arbeit erreichte *E. huxleyi* bei Lichtsättigung im Temperaturbereich zwischen  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  und  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  einen geringeren  $Q_{10}$  von 1,24 (berechnet aus VAN BLEIJSWIJK et al. 1994, "type A"-Isolat). Ein anderes Isolat zeigte dagegen in diesem Temperaturbereich und Dauerlicht (550 Lux, etwa  $11\text{ }\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) einen höheren  $Q_{10}$  von 7,29 (berechnet aus MJAALAND 1956, P<sub>3</sub>-Isolat). Für dieses Isolat wurde zwischen  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  und  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$  ein  $Q_{10}$  von 4,46 ermittelt (berechnet aus MJAALAND 1956). Das Optimum dieses Isolates lag bei  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ , so daß die Temperaturerhöhung von  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  auf  $20\text{ }^{\circ}\text{C}$  zu einer, im Verhältnis ebenfalls geringeren Steigerung der Wachstumsgeschwindigkeit führte (s.o.). Acht weitere marine temperierte Phytoplanktonarten wiesen im Bereich von  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  bis  $25\text{ }^{\circ}\text{C}$   $Q_{10}$ -Werte des Wachstums zwischen 1,8 und 3,1 auf (THOMPSON et al. 1992). Die Autoren berechneten anhand der untersuchten Spezies einen mittleren  $Q_{10}$  von 2,5 (SD  $\pm 0,4$ ) und vermuten, daß das Wachstum mariner autotropher Planktonorganismen einen mittleren  $Q_{10}$  von 2,0 überschreitet.

Im Schwachlicht betrug der  $Q_{10}$  des Wachstums von *E. huxleyi* 1,78 (SWL 1,  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  bis  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$ ), der auf eine geringere Temperaturabhängigkeit hindeutet als im Starklicht ( $Q_{10} = 2,01$ ). Lichtlimitiertes Wachstum ist oftmals weniger temperatursensitiv als lichtgesättigtes Wachstum (RAVEN und GEIDER 1988). So nimmt der  $Q_{10}$  des Wachstums der arktischen Diatomee *Detonula confervacea* im Bereich von  $2\text{ }^{\circ}\text{C}$  bis  $7\text{ }^{\circ}\text{C}$  bei 35 PSU mit steigender Lichtintensität von 1,1 (200 fc; etwa  $43\text{ }\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) auf 3,66 zu (1800 fc; etwa  $388\text{ }\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ;  $Q_{10}$  berechnet aus SMAYDA 1969). Demnach war auch die Temperatursensitivität des Wachstums dieser Spezies lichtabhängig. Süßwasser-Diatomeen und -Chlorophyten zeigten dagegen in extremem Schwachlicht ( $10\text{ }\mu\text{mol Photonen m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ , LDW 3:21)

bei 8 °C und 16 °C temperaturunabhängige Zellvermehrungsraten (GIBSON und FOY 1989). Auch VAN BLEIJSWIJK et al. (1994) bestimmten für *E. huxleyi* unter Lichtlimitierung ( $8,7 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) bei 10 °C und 15 °C identische Wachstumsraten, d.h. im Schwachlicht war das Wachstum dieses Isolates temperaturunabhängig (vgl. Kap. 7.3.2.1). Das Auftreten einer verringerten oder fehlenden Temperatursensitivität im Schwachlicht ist offenbar nicht nur art-, sondern könnte bei *E. huxleyi* auch isolatspezifisch sein. So wies BRAND (1982) anhand der Reproduktionsraten von 73 *E. huxleyi*-Isolaten aus dem westlichen Nord-Atlantik eine genetische Variabilität innerhalb dieser Spezies nach.

Bei Licht- und Nährstoffsättigung kann ein Temperatureffekt vor Erreichen des Optimums zunächst durch langsamere "downstream" Prozesse und die anschließende, ebenfalls temperaturabhängige Ressourcenverteilung in der Zelle erklärt werden (GEIDER 1987, RAVEN und GEIDER 1988). Lichtlimitiertes Wachstum ist dagegen in erster Linie durch eine zunehmende Verteilung der verfügbaren Ressourcen auf die Pigmente und Polypeptide des "light-harvesting" Systems gekennzeichnet (RAVEN und GEIDER 1988; Kap. 7.3.3.1). Demnach war im Schwachlicht die Quantität der verbliebenen Ressourcen und damit die gesamte Stoffwechselaktivität der am Wachstum beteiligten Prozesse gegenüber der des Starklichts reduziert, das vermutlich zu dem weniger ausgeprägten Temperatureffekt führte.

Antarktisches Phytoplankton zeigt im Bereich von -2 °C bis 5 °C  $Q_{10}$ -Werte des Wachstums zwischen 1,37 und 2,23 (TILZER und DUBINSKY 1987). FIALA und ORIOL (1990) berechneten für sieben antarktische Diatomeenarten im Bereich von 0 °C bis 4 °C  $Q_{10}$ -Werte zwischen 1,6 und 5,8, während *Chaetoceros* sp. und *Fragilariopsis kerguelensis* zwischen 3 °C und 5 °C sogar einen  $Q_{10}$  von 9,6 bzw. 27,6 aufwiesen (berechnet aus JACQUES 1983). Nach WANZEK (1994) nehmen die  $Q_{10}$ -Werte akklimatisierter *N. lecoincei*-Kulturen im Bereich von -2 °C bis 4 °C (2 °C-Intervall) mit sinkenden Temperaturen leicht zu. Zwischen -2 °C und 0 °C wurde von dem Autor ein  $Q_{10}$ -Wert von 5,9 bestimmt, d.h. die Wachstumsgeschwindigkeit wurde bei 0 °C gegenüber der bei -2 °C erhöht. Demnach werden die Wachstumsraten von *N. lecoincei* mit sinkenden Temperaturen stärker inhibiert (WANZEK 1994). In der vorliegenden Arbeit wurde für *N. lecoincei* im Bereich von -1 °C bis 0 °C ein  $Q_{10}$ -Wert von 20,8 ermittelt. In den meisten antarktischen Ökosystemen haben die  $Q_{10}$ -Werte verschiedener physiologischer Prozesse oftmals einen Wert von 2,0 überschritten und deuten damit eine starke Reaktion auf geringe Temperaturzunahmen an (VINCENT 1988). SMITH et al. (1994) dagegen widerstrebt, den "scheinbaren" Unterschieden sehr kleiner Temperaturintervalle (z.B. -1,6 °C bis -0,5 °C) bei einer geringen Anzahl von Kulturen große Bedeutung beizumessen, da sie sehr schwer zu reproduzieren und adäquat zu kontrollieren sind. Die Autoren ermittelten für

*Nitzschia seriata* im Temperaturbereich von -1,6 °C bis 10 °C einen  $Q_{10}$  von 1,9 ("fitted to Arrhenius function"). Im Bereich von -0,5 °C bis 0 °C resultierte jedoch ein  $Q_{10}$  von 16,4 (berechnet nach Tab. 1 aus SMITH et al. 1994). Der hier ermittelte  $Q_{10}$ -Wert von 20,8 beruht ebenfalls auf einem kleinen Temperaturintervall (1 °C), das den Temperatureffekt vermutlich überschätzt (s.o.). Tatsächlich wurde bei -1 °C eine mittlere Temperatur von -0,84 °C erzielt ( $n=32$ ,  $SD \pm 0,098$ ; vgl. Kap. 2.4.5.1), so daß das Temperaturintervall weiter verringert wird und ein noch höherer  $Q_{10}$  resultiert. Insbesondere bei kleinen Temperaturintervallen könnte eine Überschätzung auch mathematisch bedingt sein, da auf den Temperaturbereich von 10 °C exponentiell extrapoliert wurde (nach Umformung von Gleichung 7). Bei psychrophilen Arten wie z.B. *N. lecointei* ist diese Extrapolation jedoch notwendig, da zwischen dem Gefrierpunkt des Meerwassers und dem Wachstumsoptimum (vgl. Kap. 7.3.2.4.1) oftmals kein Temperaturintervall von 10 °C zur Verfügung steht.

Auch ohne vorherige Akklimation der Temperaturansätze deuten die  $Q_{10}$ -Werte der Wachstumsraten auf eine, je nach Spezies und Lichtintensität unterschiedlich ausgeprägte, Temperaturabhängigkeit hin, die nach vollständiger Akklimation definitiv determiniert werden kann, d.h. wenn konstante Wachstumsraten auftreten. Generell wäre damit eine Temperatur-Akklimation der Organismen Voraussetzung, die Reaktionsgeschwindigkeiten physiologischer Prozesse anhand des Temperaturquotienten  $Q_{10}$  zu charakterisieren. Nach einer Akklimation würden die Wachstumsraten gegenüber den nicht-akklimatisierten Ansätzen vermutlich steigen, indem die Organismen ihren Stoffwechsel zunehmend umstrukturieren, um den Temperatureffekt zumindest teilweise zu kompensieren (vgl. Kap. 1). Im Vergleich zu den hier ermittelten  $Q_{10}$ -Werten würden höhere Wachstumsraten bei *E. huxleyi* (z.B. 15 °C) einen höheren  $Q_{10}$ -Wert (Bereich 10 °C bis 15 °C), bei *N. lecointei* (-1 °C) dagegen einen niedrigeren  $Q_{10}$ -Wert bewirken (Bereich -1 °C bis 0 °C). Zudem würde der Temperaturbereich von *N. lecointei* vor Erreichen des Optimums erweitert (-2 °C bis 4 °C, WANZEK 1994; vgl. Kap. 7.3.2.4.1 und 7.3.2.4.2) und für die Extrapolation des  $Q_{10}$  ein größeres Intervall zur Verfügung stehen ( $> 1$  °C).

Der  $Q_{10}$  des Wachstums kann sowohl bei temperierten als auch bei polaren Spezies einen Wert von 2,0 artspezifisch überschreiten und wird offenbar um so größer, desto kleinere Temperaturintervalle betrachtet werden. Insbesondere hohe  $Q_{10}$ -Werte sehr kleiner Intervalle könnten mathematisch bedingt sein und somit die Reaktion der Organismen auf eine Temperaturänderung durchaus überschätzen. Somit ist für Organismen, die nur einen begrenzten Temperaturbereich tolerieren, die Anwendung des Temperaturquotienten  $Q_{10}$  mit einer Extrapolation über den physiologisch tolerierten Bereich hinaus fraglich. Statt dessen könnte der Tempera-

tureffekt von psychophilen Organismen beispielsweise anhand eines  $Q_2$  realistisch charakterisiert werden.

### 7.3.3 Zellulärer Chlorophyll $a$ -Gehalt

Der zelluläre Chlorophyllgehalt wurde anhand der Zellzahl und der Chlorophyllkonzentration in den Kulturen berechnet, die beide als Bezugsgrößen für den DMSP-Gehalt der Organismen dienten. Bei *E. huxleyi* (STL 15 °C, 20 °C und 25 °C) konnte eine tagesperiodische Variation der Zellgröße in bezug auf den Zeitpunkt der Probenahmen weitgehend vernachlässigt werden (vgl. Kap. 7.3.2). Während der exponentiellen Wachstumsphase haben sich die Zellgrößen jedoch verringert (vgl. Kap. 7.3.2). Zudem waren die Zellen im Schwachlicht kleiner als im Starklicht (Kap. 7.3.3.1). Somit konnten die zellulären Chlorophyllgehalte von *E. huxleyi* nicht als absolut betrachtet werden, während die von *N. lecontei* auf nahezu konstanten Zellgrößen basierten und als absolut aufgefaßt werden konnten. Im folgenden werden die zellulären Chlorophyllgehalte in Abhängigkeit der Lichtintensität, der Temperatur und der Wachstumsphase diskutiert. In der Literatur wurde jedoch überwiegend die exponentielle Phase untersucht, so daß für einen Vergleich der unterschiedlichen Wachstumsphasen nur wenig Daten zur Verfügung stehen.

#### 7.3.3.1 Lichtintensität und Photoakklimatisation

Im Starklicht nahm der zelluläre Chlorophyllgehalt von *E. huxleyi* in der exponentiellen Phase der Zellvermehrung in den Temperaturansätzen zu (10 °C bis 25 °C) und wurde jeweils mit Beginn der stationären Phase wieder reduziert (vgl. Abb. 51d). Dieses Phänomen wurde ebenfalls bei der Diatomee *Navicula salinarum* beobachtet (20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Dauerlicht; KLEIN 1988). Eine Verringerung des Pigmentgehaltes sorgt dafür, daß die Antennen der Photosysteme im Starklicht nicht zu viele Photonen absorbieren, damit die Reaktionszentren nicht inaktiviert werden. Auf diese Weise wird eine Photoinhibition vermieden (LÜNING 1985). Das Wachstum von *E. (Coccolithus) huxleyi* wird ab einer Beleuchtungsstärke von etwa 25.000 Lux inhibiert (MJAALAND 1956; etwa 500  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Unter Starklichtbedingungen war das Wachstum jedoch nicht lichtgesättigt (vgl. Kap. 7.3.2.2). Somit diente die Reduktion der zellulären Chlorophyllgehalte vermutlich nicht zur Vermeidung einer Photoinhibition, sondern könnte auf Nährstofflimitierung in der stationären

Wachstumsphase zurückgeführt werden. So nimmt z.B. der zelluläre Chlorophyllgehalt der Diatomee *Ditylum brightwellii* unter Stickstoffmangel ab (EPPLEY und SLOAN 1966). Bei den meisten Pflanzen äußert sich fortgeschrittener Stickstoffmangel in einem Abbau von Chlorophyll und Proteinen, während der Fettgehalt der Zellen relativ ansteigt (RICHTER 1982). Auf diese Weise findet die autotrophe Zelle eine Alternative für ihre Substanzproduktion, da in Abwesenheit von Stickstoff keine Neubildung von Aminosäuren und Nucleotiden möglich ist (RICHTER 1982). Da das Wachstum von *E. huxleyi* in der stationären Phase vermutlich durch Stickstoffmangel limitiert wurde (vgl. Kap. 7.3.2.3), könnte das Chlorophyll metabolisiert und für andere zelluläre Verbindungen genutzt worden sein.

Nach Anzucht im Starklicht wurde *E. huxleyi* auch im Schwachlicht untersucht, indem die Lichtintensität auf  $4 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  reduziert (SWL 1 & 2) und die anschließende Photoakklimatisation anhand des zellulären Chlorophyll  $a$ -Gehaltes dokumentiert wurde. Im allgemeinen wird bei niedrigen Lichtintensitäten eine zunehmende Verteilung von verfügbaren Ressourcen auf die Pigmente und Polypeptide, die an denlichtsammelnden Reaktionen beteiligt sind, beobachtet (RAVEN und GEIDER 1988). Im Schwachlicht erhöhte *E. huxleyi* ihren zellulären Chlorophyllgehalt, bevor die Zellvermehrung einsetzte (vgl. Kap. 7.3.2.1). So war der Chlorophyllgehalt im Schwachlicht höher als im Starklicht (SWL 2 > SWL 1 > STL; vgl. Abb. 53d, 52d & 51d). Unter lichtlimitierenden Bedingungen nimmt der zelluläre Chlorophyllgehalt zu, um den Lichteffect auf das verringerte Wachstum (vgl. Kap. 7.3.2.2) zumindest teilweise zu kompensieren und die Nutzung des verfügbaren Lichts zu optimieren (FALKOWSKI und OWENS 1980). RAVEN und GEIDER (1988) vermuten, daß durch die Zunahme derlichtsammelnden Pigmente Energieversorgung und Energieverbrauch in der Zelle ausgeglichen werden. Einerseits würde bei niedrigen Photonenfluenzraten der Umbau des einfallenden Lichtes in zelluläres Material durch ein höheres Verhältnis vonlichtsammelnden Pigmenten zu "downstream" Katalysatoren gesteigert werden. Andererseits könnten die Algen bei hohen Photonenfluenzraten ein niedrigeres Verhältnis und damit eine geringere Tendenz zur Photoinhibition aufweisen (RAVEN und GEIDER 1988).

Im natürlichen Habitat aquatischer Mikroalgen variiert nicht nur die Lichtintensität, die mit zunehmender Tiefe reduziert wird, sondern auch die Lichtqualität, indem das Wasser durchdringendes Licht selektiv filtert (RICHARDSON et al. 1983). Darüber hinaus wird die obere Wasserschicht durch Turbulenz beeinflusst, die viele Phytoplankter auch vertikal mittransportiert und so deren Position im Lichtgradienten der euphotischen Zone verändert (SOMMER 1994). Somit können sich die zumeist konstanten Lichtverhältnisse im Labor deutlich von natürlichen Bedingungen unterscheiden, wo die Algen ihren Stoffwechsel schnell an abrupte Änderungen der Lichtverhältnisse adaptieren müssen (FIALA und ORIOL 1990). Eine Akklimatisation an

unterschiedliche Lichtbedingungen tritt bereits nach einer Zellgeneration oder früher auf (FALKOWSKI 1984b, POST et al. 1985, CULLEN und LEWIS 1988; vgl. Kap. 7.3.2.2).

Viele Algen können jeweils einer von zwei Strategien der Photoakklimatisation zugeordnet werden (FALKOWSKI und OWENS 1980), die beide durch eine Änderung der zellulären Pigmentgehalte sowie deren Zusammensetzung gekennzeichnet sind (PRÉZELIN und ALBERTE 1978, FALKOWSKI und OWENS 1980, PERRY et al. 1981, RICHARDSON et al. 1983). Bei Lichtlimitierung kann die Chlorophyll *a*-Zunahme einerseits auf einer Vergrößerung der photosynthetischen Einheiten und andererseits auf einer steigenden Anzahl der Reaktionszentren beruhen (FALKOWSKI und OWENS 1980). Beide Strategien sind effektiv (FALKOWSKI und OWENS 1980) und innerhalb verschiedener Algenklassen (PERRY et al. 1981, FALKOWSKI et al. 1985, FISHER et al. 1989) bzw. Isolate derselben Spezies verbreitet (GALLAGHER et al. 1984). *E. huxleyi* (Klasse Prymnesiophyceae) und *N. lecointei* (Klasse Bacillariophyceae) enthalten neben Chlorophyll *a* die Pigmente Chlorophyll *c*,  $\beta$ -Carotin sowie verschiedene Xanthophylle (VAN DEN HOEK et al. 1993). Bei *E. huxleyi* wurde die Photoakklimatisation anhand des zellulären Chlorophyll *a*-Gehaltes dokumentiert, der im Schwachlicht (SWL 1 & 2) nahezu kontinuierlich anstieg (vgl. Abb. 52d & 53d). Im Rahmen dieser Arbeit wurde nicht untersucht, welche der beiden Strategien zu höheren Chlorophyllgehalten führte.

Darüber hinaus ist die Photoakklimatisation oftmals mit einer Änderung des Zellvolumens verbunden (MYERS 1946, POST et al. 1985). Eine Photoakklimatisation an niedrige Lichtintensitäten kann den Lichteffect auf das verringerte Wachstum teilweise kompensieren, indem nicht allein die Chlorophyllgehalte zunehmen, sondern auch das Zellvolumen reduziert wird (FALKOWSKI und OWENS 1980). Auch bei *E. huxleyi* ging die Erhöhung der zellulären Chlorophyllgehalte im Schwachlicht mit einer Reduktion der Zellgrößen einher (vgl. Abb. 50). Die Zellen waren bis zu 50 % kleiner als die der entsprechenden Temperaturansätze des Starklichts. PAASCHE (1967) stellte bei dieser Spezies im Schwachlicht, verbunden mit kurzen Photoperioden, sogar eine Verringerung auf 35 % bis 26 % gegenüber dem Zellvolumen bei Lichtsättigung und Dauerlicht fest (Reduktion von  $57 \mu\text{m}^3$  auf 15 bis  $20 \mu\text{m}^3$ ,  $21^\circ\text{C}$ ). Demnach können die zellulären Chlorophyllgehalte nicht als absolut betrachtet werden, sobald z.B. auf das absolute Zellvolumen bezogen wird. Im Rahmen dieser Arbeit wurden die Chlorophyllgehalte jedoch ausschließlich auf die Zellzahl berechnet und somit relative Änderungen betrachtet (vgl. Kap. 7.3.2).

Im Vergleich zu *E. huxleyi* (STL) variierte der zelluläre Chlorophyllgehalt von *N. lecointei* bei  $20 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  im Untersuchungszeitraum ohne ausgeprägten Trend (vgl. Abb. 59d). In den  $0^\circ\text{C}$ -Ansätzen war der zelluläre Chlorophyllgehalt in der stationären Phase (Tag 9) höher als während exponentieller Zellvermehrung (Tag 4). Obwohl das Wachstum bei dieser Temperatur vermutlich ebenfalls durch

Stickstoffmangel zum Erliegen kam (s.o., vgl. Kap. 7.3.2.3), wurde der Chlorophyllgehalt in der stationären Phase offensichtlich nicht reduziert bzw. metabolisiert.

### 7.3.3.2 Temperatur

#### 7.3.3.2.1 Wachstumsphasen

Im allgemeinen nimmt der zelluläre Chlorophyllgehalt während des exponentiellen Wachstums mit steigender Temperatur zu (GEIDER 1987, RAVEN und GEIDER 1988, THOMPSON et al. 1992). Bei einigen Arten, wie z.B. der temperierten Diatomee *Skeletonema costatum*, ist der Chlorophyllgehalt auch umgekehrt proportional zur Temperatur ( $3\text{ °C} > 18\text{ °C}$ ; MORTAIN-BERTRAND et al. 1988). THOMPSON et al. (1992) untersuchten acht Phytoplanktonarten, die bei  $25\text{ °C}$  stets signifikant höhere Chlorophyllgehalte aufwiesen als bei  $10\text{ °C}$  und dokumentierten für die Diatomee *Chaetoceros simplex* eine lineare Zunahme. Im Starklicht nahm auch der zelluläre Chlorophyllgehalt von *E. huxleyi* während der exponentiellen Phase nahezu kontinuierlich mit steigenden Temperaturen von  $10\text{ °C}$  bis  $25\text{ °C}$  zu (vgl. Abb. 55, Tag 3). In der stationären Phase (Tag 10) war der zelluläre Chlorophyllgehalt dagegen bei allen Temperaturen vergleichbar gering und offenbar von der Temperatur unbeeinflusst. Der Chlorophyllgehalt wurde vermutlich durch Stickstoffmangel (vgl. Kap. 7.3.3.1) auf ein temperaturunabhängiges Niveau reduziert, das ausreichte, um die Zellfunktionen in der stationären Phase aufrechtzuerhalten.

Im Gegensatz zum Starklicht wurden die zellulären Chlorophyllgehalte im Schwachlicht (SWL 1) anscheinend weder von der Temperatur noch von der Wachstumsphase beeinflusst (vgl. Abb. 52d). Lediglich in der exponentiellen Phase der zuvor an  $20\text{ °C}$  akklimatisierten Ansätze enthielten die Zellen bei  $20\text{ °C}$  mehr Chlorophyll als bei  $15\text{ °C}$  (SWL 2, Tag 10; vgl. Kap. 7.1.3 & Abb. 53d; SWL 1 & 2 zellulärer Chlorophyllgehalt vs. Temperatur nicht explizit dargestellt). Daraus ließ sich jedoch keine tendenzielle Temperaturabhängigkeit bei Lichtlimitierung ableiten.

Bei *N. lecoincei* nimmt der zelluläre Chlorophyllgehalt während der exponentiellen Phase mit sinkenden Temperaturen ab (WANZEK 1994). In den nicht bzw. nicht vollständig akklimatisierten Ansätzen der vorliegenden Arbeit dagegen trat bei demselben Isolat eine "U"-förmige Temperaturabhängigkeit auf (vgl. Abb. 61). Mit Ausnahme der  $0\text{ °C}$ -Ansätze waren die Chlorophyllgehalte in der exponentiellen (Tag 4) höher als in der stationären Phase (Tag 9), wie im Fall von *E. huxleyi* (STL). Bei  $0\text{ °C}$  wurde dagegen tendenziell Chlorophyll akkumuliert (vgl. Abb. 59d), obwohl das

Wachstum bei dieser Temperatur vermutlich ebenfalls durch Stickstoffmangel stagnierte (vgl. Kap. 7.3.2.3 und 7.3.3.1).

Bei *E. huxleyi* (STL) und *N. lecoincei* wurde während des exponentiellen Wachstums eine unterschiedlich ausgeprägte Temperaturabhängigkeit der zellulären Chlorophyllgehalte festgestellt, die im Schwachlicht (*E. huxleyi*) anhand der vorliegenden Daten nicht eindeutig belegt werden konnte. Daher wurden die zellulären Chlorophyllgehalte anhand des Temperaturquotienten  $Q_{10}$  abgeschätzt (vgl. Kap. 7.3.2.4.2) und im folgenden zunächst sog. zelluläre Akkumulationsraten berechnet (cf. Li 1980).

### 7.3.3.2.2 Temperaturabhängigkeit des Chlorophyll *a*-Gehaltes

Die zelluläre Akkumulationsrate  $p$  einer Verbindung [ $\mu\text{g Zelle}^{-1} \text{d}^{-1}$ ] kann anhand ihres zellulären Gehaltes  $q$  [ $\mu\text{g Zelle}^{-1}$ ] und der Wachstumsrate  $\mu$  [ $\text{d}^{-1}$ ] für eine gegebene Temperatur  $T$  [ $^{\circ}\text{C}$ ] berechnet werden (Li 1980):

Gleichung 8: 
$$p(T) = \mu(T) * q(T) \quad (\text{nach Li 1980, modifiziert})$$

Gleichung 8 gilt lediglich für kontinuierliche Kulturen, in Batch-Kulturen ist keine konstante zelluläre Zusammensetzung während des Wachstums gewährleistet (Li 1980). Dennoch wendete der Autor Gleichung 8 für akklimatisierte Batch-Kulturen an, wies jedoch darauf hin, daß Schlußfolgerungen kritisch zu betrachten sind.

In den vorliegenden Batch-Kulturen variierte der zelluläre Chlorophyllgehalt von *E. huxleyi* während der exponentiellen Phasen (STL, SWL 1 & 2; vgl. Abb. 51d, 52d & 53d). Daher wurden die zellulären Akkumulationsraten anhand der mittleren Chlorophyllgehalte für die Tage des exponentiellen Wachstums berechnet (Tab. 17; STL: 10 °C, 15 °C & 25 °C Tag 2-4, 20 °C Tag 1-3; SWL 1: 10 °C & 15 °C, Tag 8-12; Gleichung 8) und die Temperaturabhängigkeit der Akkumulationsraten anhand von  $Q_{10}$ -Werten abgeschätzt (vgl. Kap. 7.3.2.4.2, Gleichung 7). Zwar nahmen die zellulären Chlorophyllgehalte bei Schwachlicht 2 von 15 °C auf 20 °C zu, führten in bezug auf die Wachstumsraten jedoch zu abnehmenden Akkumulationsraten (nicht dargestellt,  $Q_{10} < 1$ ). *N. lecoincei* bleibt in der folgenden Betrachtung ebenfalls unberücksichtigt, da im Bereich von -1 °C und 0 °C ein extrem hoher  $Q_{10}$ -Wert resultierte, der vermutlich mathematisch bedingt ist (vgl. Kap. 7.3.2.4.2).



Tab. 17: Chlorophyll *a*-Akkumulationsraten von *E. huxleyi* (Gleichung 8), berechnet aus den Wachstumsraten  $\mu$  [ $d^{-1}$ ] (vgl. Tab. 12) und den mittleren zellulären Chlorophyllgehalten während exponentieller Zellvermehrung ( $n = 3$  Tage mit Minimum und Maximum in Klammern, basieren auf  $n=4 d^{-1}$ ; Erklärung siehe Text). Daraus resultierende  $Q_{10}$ -Werte (Gleichung 7) im Vergleich zu denen des Wachstums. STL = Starklicht, SWL 1 = Schwachlicht 1, 60 bzw. 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , STL und SWL 1 zuvor an 10 °C akklimatisiert, T = Temperatur.

<i>E. hux.</i>	T. [°C]	Wachstums- rate $\mu$ [ $d^{-1}$ ]	$Q_{10}$ des Wachstums	Mittl. zellulärer Chl. <i>a</i> -Gehalt [ $\mu\text{g Zelle}^{-1}$ ]	Chl. <i>a</i> -Akku.- Rate [ $\mu\text{g Zelle}^{-1} d^{-1}$ ]	$Q_{10}$ der Chl. <i>a</i> -Akku.- Rate
STL	10	0,48	2,01	0,106 (0,046-0,154)	0,051	6,40
	15	0,68	1,12	0,189 (0,132-0,225)	0,129	1,44
	20	0,72	< 1	0,215 (0,126-0,259)	0,155	2,36
	25	0,65		0,366 (0,277-0,380)	0,238	
SWL 1	10	0,06	1,78	0,473 (0,440-0,528)	0,028	2,47
	15	0,08		0,551 (0,533-0,561)	0,044	

Im Vergleich zum Starklicht (STL) deuten die geringeren  $Q_{10}$ -Werte der Chlorophyll-Akkumulation im Schwachlicht (SWL 1, 10 °C bis 15 °C) auf eine weniger ausgeprägte Temperatursensitivität hin. Somit ist neben dem Wachstum vermutlich auch der Temperatureffekt auf die zellulären Chlorophyllgehalte von *E. huxleyi* im Schwachlicht geringer und damit lichtabhängig (vgl. Kap. 7.3.2.4.2). Für einen Literaturvergleich stehen jedoch keine Daten zur Verfügung.

Nach LI (1980) nimmt der zelluläre Gehalt einer Verbindung in Abhängigkeit der Temperatur zu, wenn die Akkumulationsrate eine größere relative Änderung aufweist als die Wachstumsrate. Die  $Q_{10}$ -Werte der Chlorophyllraten lagen sowohl im Stark- als auch im Schwachlicht über denen der Wachstumsraten. Demnach ist die zelluläre Chlorophyllzunahme von *E. huxleyi* offenbar stärker temperaturabhängig als die Zellvermehrung. Dieses Phänomen tritt auch bei anderen Phytoplanktern auf (LI 1980). Anhand von Literaturdaten ermittelte der Autor die Chlorophyllraten einiger Arten. Daraus wurden  $Q_{10}$ -Werte der Chlorophyll-Akkumulation der für diese Arbeit relevanten Temperaturbereiche berechnet, die z.T. deutlich höher waren als die des Wachstums (Gleichung 8; berechnet nach Tab. 1 aus LI 1980). Im Bereich von 10 °C bis 15 °C ergaben die Chlorophyll-Akkumulationsraten der Diatomeen *Phaeodactylum tricornutum* (LI und MORRIS 1982) und *Skeletonema costatum* (SAKSHAUG 1977) einen  $Q_{10}$  von 4,9 bzw. 9,1, während das Wachstum in diesem Temperaturbereich geringere  $Q_{10}$ -Werte von 3,3 bzw. 2,0 aufwies. Die ebenfalls von YODER (1979) untersuchte *S. costatum* zeigte zwischen 10 °C und 16 °C  $Q_{10}$ -Werte von 8,8 (Chlorophyll-) und 3,1 (Wachstumsraten), im Bereich von 16 °C bis 22 °C waren die  $Q_{10}$ -Werte beider Raten identisch (1,3). Für die Cryptophyce *Cryptomonas ovata* (CLOERN 1977) lagen die  $Q_{10}$ -Werte der Chlorophyllzunahme

zwischen 8 °C und 14 °C sowie im Bereich von 14 °C bis 20 °C mit 22,78 bzw. 8,18 über denen des Wachstums (7,5 bzw. 5,8). Die Chlorophycee *Dunaliella tertiolecta* (EPPLEY und SLOAN 1966, EPPLEY 1972) zeigte sowohl zwischen 12 °C und 16 °C als auch zwischen 20 °C und 25 °C höhere  $Q_{10}$ -Werte der Chlorophyll-Akkumulation von 9,1 bzw. 2,4 gegenüber 6,7 bzw. 1,7 (Wachstum). Lediglich im Bereich von 16 °C bis 20 °C war der  $Q_{10}$  der Chlorophyll-Akkumulation bei dieser Spezies etwas geringer als der des Wachstums (1,8 bzw. 2,0). Insgesamt wies die Chlorophyllzunahme in den unteren Temperaturbereichen eine größere relative Änderung auf als nahe des Optimums (vgl. Kap. 7.3.2.4.2).

Auch unter der Annahme, daß Gleichung 8 für die mittleren zellulären Chlorophyllgehalte der *E. huxleyi*-Batch-Kulturen gilt, können die daraus ermittelten  $Q_{10}$ -Werte nicht als absolut betrachtet werden, da die Ansätze, mit Ausnahme der Stammkulturen, noch nicht vollständig an die jeweiligen Temperaturen akklimatisiert waren (vgl. Kap. 7.3.2.4.2). Dennoch zeigten die Akkumulationsraten, daß sowohl die Lichtintensität als auch die Temperatur den zellulären Chlorophyllgehalt beeinflussten. Die  $Q_{10}$ -Werte der Akkumulationsraten wiesen auf eine deutliche Temperaturabhängigkeit hin, die offenbar die des Wachstums übersteigt.

### 7.3.4 Einfluß von abiotischen Faktoren auf Zellgröße, Zellvermehrung und zellulären Chlorophyll $a$ -Gehalt

Tabelle 18 faßt den Einfluß von Lichtintensität und Temperatur auf die Parameter Zellgröße, Zellvermehrung und Chlorophyllgehalt von *E. huxleyi* und *N. lecoincei* im Kulturverlauf zusammen, die parallel zum zellulären DMSP-Gehalt bzw. DMSP:Chl.  $a$ -Verhältnis betrachtet wurden.

Tab. 18: Einfluß von Licht und Temperatur auf die relative Zellgröße, die Zellvermehrung und den zellulären Chlorophyllgehalt von *E. huxleyi* und *N. lecoincei* im Kulturverlauf. *E. huxleyi* STL = Starklicht, SWL = Schwachlicht, 60 bzw. 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; *N. lecoincei* 20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (ja = abhängig, nein = unabhängig, \* = bezogen auf die Temperaturansätze, in denen Wachstum auftrat, exp. und stat. = exponentielle und stationäre Wachstumsphase, n.u. = nicht untersucht).

	<i>E. huxleyi</i>		<i>N. lecoincei</i>	
<b>Zellgröße</b>				
- Kulturverlauf	ja	Abnahme innerhalb von 2-5 Tagen (STL & SWL)*	nein	
- Licht	ja	(STL > SWL)	n.u.	
- Temperatur	nein	(STL & SWL)*	nein	
<b>Zellvermehrung</b>				
- Licht	ja	(STL > SWL)	n.u.	
- Temperatur	ja	(STL > SWL)	ja	
- Nährstoff-limitiert (stat.)	ja	STL (Nitrat/Phosphat)	ja	0 °C (Phosphat)
	nein	SWL	nein	-1, 2 und 4 °C
<b>Chlorophyllgehalt</b>				
- Kulturverlauf	ja	STL Zu-/Abnahme (exp. > stat.)*	ja	0 °C Zunahme (exp. < stat.)
	ja	SWL Zunahme	nein	(-1, 2 und 4 °C)
- Licht	ja	(STL < SWL)	n.u.	
- Temperatur	ja	(STL > SWL)	ja	

Die Zellgröße und der Chlorophyll *a*-Gehalt variierten artspezifisch. Die Zellgröße von *E. huxleyi* war von der Temperatur unbeeinflusst, verringerte sich jedoch im Kulturverlauf sowohl im Stark- als auch im Schwachlicht. *N. lecoincei* dagegen änderte ihre Zellgröße weder im Kulturverlauf noch bei unterschiedlichen Temperaturen.

Die Zellvermehrung wird von der Lichtintensität, der Temperatur und der fortschreitenden Nährstoffzehrung beeinflusst. So zeigte *E. huxleyi* im Starklicht höhere Wachstumsraten als im Schwachlicht. Auch der Temperatureffekt war im Starklicht deutlicher ausgeprägt. In der stationären Phase kam das Wachstum von *E. huxleyi* (STL) und *N. lecoincei* (0 °C) durch Nährstoffmangel zum Erliegen. Bei *E. huxleyi* im Schwachlicht (SWL 1 & 2) und in den übrigen Temperaturansätzen von *N. lecoincei* trat dagegen keine Nährstofflimitierung auf. In diesen Ansätzen wurde das Wachstum in erster Linie durch Lichtlimitierung und/oder die Temperaturänderungen beeinträchtigt.

Der zelluläre Chlorophyllgehalt änderte sich im Kulturverlauf und wird von den abiotischen Faktoren Licht und Temperatur deutlich beeinflusst (Tab. 18). Als physiologisch variabler und beeinflusster Parameter erscheint somit der Chlorophyllgehalt weniger geeignet, um als Bezugsgröße für einen ebenfalls physiologisch variablen Parameter wie z.B. DMSP zu dienen (vgl. Kap. 7.3.6). So könnten Unterschiede im DMSP:Chl.a-Verhältnis variierende DMSP-Gehalte suggerieren, die jedoch durch die Variabilität des Chlorophyllgehaltes hervorgerufen werden (vgl. Kap. 7.3.6).

### 7.3.5 Zellulärer DMSP-Gehalt

Der zelluläre DMSP-Gehalt mariner Algen wird von abiotischen und biotischen Faktoren wie Licht (KARSTEN et al. 1990b, 1991a), Temperatur (KARSTEN et al. 1992), Salinität (DICKSON und KIRST 1986), Nährstoffversorgung (GRÖNE und KIRST 1992) und dem Zellalter beeinflusst (KELLER 1991, STEFELS und VAN BOEKEL 1993). Im folgenden wird zunächst die DMSP-Konzentration von polaren und temperierten Phytoplanktonspezies verglichen. Anschließend werden die zellulären DMSP-Gehalte von *E. huxleyi* und *N. lecointei* in Abhängigkeit von der Lichtintensität, der Wachstumsphase und der Temperatur diskutiert.

Aufgrund der Formenvielfalt und unterschiedlicher Größen des Phytoplanktons läßt sich der zelluläre DMSP-Gehalt verschiedener Spezies oder Isolate nicht direkt vergleichen. So legen z.B. KELLER et al. (1989a) das Gesamtzellvolumen zugrunde, ohne das artspezifische, osmotische Volumen zu berücksichtigen sowie zwischen Arten, die Vakuolen bzw. keine Vakuolen besitzen, zu unterscheiden. Für organische Osmolyte ist nicht nur das osmotische, sondern insbesondere das Cytoplasmavolumen relevant, da organische Osmolyte wie z.B. DMSP vermutlich im Cytoplasma lokalisiert sind (KIRST 1990).

Bei Diatomeen ergibt sich das osmotische Volumen aus der Differenz von Gesamtzellvolumen und Schalenanteil. So liegen z.B. die Schalenanteile der antarktischen Eisdiatomeen *Chaetoceros* sp. und *Navicula* sp. zwischen 7 % und 10 % des absoluten Zellvolumens (NOTHNAGEL 1994). Darüber hinaus müßte der Anteil der Vakuolen am osmotischen Volumen der jeweiligen Spezies berücksichtigt werden, um die DMSP-Konzentration im Cytoplasma zu berechnen. So haben die Vakuolen der Diatomeen *Chaetoceros* sp. und *Navicula* sp. einen relativen Anteil von 15 % bzw. 26 % am osmotischen Volumen (NOTHNAGEL 1994), die von *Stephanodiscus biderans* und *Fragilaria capucina* liegen mit 62 % bzw. 36 % deutlich darüber (SICKO-GOAD et al. 1977). Nach Berücksichtigung der artspezifischen Schalen- und/oder

Vakuolenanteile ist die DMSP-Konzentration des Cytoplasmas entsprechend höher als bezüglich des Gesamtzell- bzw. osmotischen Volumens. So beträgt beispielsweise die DMSP-Konzentration des osmotischen Volumens von *Navicula* sp. 50 mM (34 PSU, 50  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; NOTHNAGEL 1994). Berechnet auf das Cytoplasmavolumen (73 % des osmotischen Volumens; NOTHNAGEL 1994) ist die DMSP-Konzentration von *Navicula* sp. etwa um den Faktor 1,4 höher und beträgt 68,5 mM (berechnet aus NOTHNAGEL 1994). Somit repräsentiert die DMSP-Konzentration des Gesamtzellvolumens nicht die des Cytoplasmas, die jedoch für einen direkten Vergleich verschiedener Spezies ausschlaggebend wäre. Der DMSP-Gehalt von Phytoplanktern wird überwiegend auf die Zellzahl und/oder auf das Gesamtzellvolumen der Organismen bezogen. Das osmotische bzw. cytoplasmatische Volumen bleibt zumeist unberücksichtigt, da diese Bestimmungen relativ aufwendig sind. Insbesondere bei Organismen mit mehreren kleinen oder verzweigten Vakuolen wären elektronenmikroskopische Untersuchungen notwendig. Auch im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden die osmotischen Volumina von *E. huxleyi* und *N. lecointei* sowie eine mögliche licht- und/oder temperaturbedingte Änderung des osmotischen Volumens vernachlässigt. Im folgenden beziehen sich sämtliche Konzentrationsangaben des zellulären DMSP jeweils auf das mittlere Gesamtzellvolumen während des exponentiellen Wachstums. Der DMSP-Gehalt in den verschiedenen Wachstumsphasen wird separat diskutiert (Kap. 7.3.5.3.1).

Innerhalb des marinen Phytoplanktons gehören die Prymnesiophyceae zu den bedeutenden DMSP-Produzenten (KELLER et al. 1989a, KELLER 1991). Repräsentant dieser Klasse ist die Coccolithophoride *E. huxleyi*, die dem Nanoplankton zugeordnet wird (vgl. Kap. 2.4.1). Der zelluläre DMSP-Gehalt von *E. huxleyi* ist zwar relativ gering, bezogen auf das Gesamtzellvolumen jedoch mit dem der Dinophyceae vergleichbar, die eine weitere bedeutende Klasse darstellen (KELLER et al. 1989a). Der zelluläre DMSP-Gehalt der größeren *N. lecointei* entspricht etwa dem von *E. huxleyi*, bezüglich des Gesamtzellvolumens ist die DMSP-Konzentration jedoch erheblich geringer (Kap. 7.3.5.3.2). So gehören die meisten Diatomeen zu den weniger bedeutenden DMSP-Produzenten, die dennoch in großer Zellzahl, wie z.B. einer Diatomeenblüte, deutlich zum DMSP-Gehalt einer Phytoplanktonpopulation beitragen könnten (KELLER et al. 1989a).

## 7.3.5.1 DMSP-Gehalt polarer und temperierter Phytoplanktonspezies

Einige arktische und antarktische Diatomeen wie *Chaetoceros socialis*, *Navicula* sp., *Nitzschia curta*, *N. frigida*, *N. lecointei* und *Thalassiosira tumida* sind DMS- bzw. DMSP-Produzenten (BAUMANN et al. 1994, LEVASSEUR et al. 1994, NOTHNAGEL 1994, WANZEK 1994). Der maximale zelluläre DMSP-Gehalt einer arktischen Eisdiatomeengesellschaft betrug  $1,2 \text{ pg Zelle}^{-1}$ , die zu etwa 57 % von der pennaten *N. frigida* dominiert wurde (LEVASSEUR et al. 1994). Dieser Gehalt ist geringer als der höchste, der für temperierte pennate Diatomeenkulturen angegeben wird (*Cylindrotheca closterium* mit  $1,5 \text{ pg Zelle}^{-1}$ , KELLER et al. 1989a). LEVASSEUR et al. (1994) bezogen in ihre Berechnungen vermutlich auch Organismen ein, die kein DMSP synthetisieren, so daß der zelluläre Gehalt der DMSP-synthetisierenden Spezies unterschätzt wurde. Auch eine Überschätzung ist nicht ausgeschlossen, da das DMSP auch von kleinen Spezies (Picoplankton  $< 2 \text{ }\mu\text{m}$ , cf. SIEBURTH et al. 1978) stammen könnte, die bei der Zellzählung nicht erfaßt wurden. Darüber hinaus wäre für einen Vergleich die DMSP-Konzentration, zumindest die des Zellvolumens, von entscheidender Bedeutung. Insbesondere bei Mischpopulationen ist diese Bestimmung jedoch äußerst schwierig, da zunächst die potentiellen DMSP-Produzenten ermittelt und deren Gehalte separat quantifiziert werden müßten.

Die antarktische Eisdiatomee *Navicula* sp. enthält bei  $4 \text{ }^\circ\text{C}$  etwa  $13,5 \text{ fmol DMSP Zelle}^{-1}$ , das bezüglich des Gesamtvolumens einer Konzentration von  $45,5 \text{ mM}$  entspricht ( $296 \text{ }\mu\text{m}^3$ , 34 PSU,  $50 \text{ }\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; berechnet aus NOTHNAGEL 1994). Die größere *N. lecointei* weist bei  $0 \text{ }^\circ\text{C}$  einen ähnlichen zellulären DMSP-Gehalt von  $17,4 \text{ fmol Zelle}^{-1}$  auf (berechnet aus WANZEK 1994), bezogen auf das Gesamtvolumen dagegen eine geringere Konzentration von  $17,5 \text{ mM}$  ( $996,5 \text{ }\mu\text{m}^3$ , 34 PSU, 35 bis  $40 \text{ }\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; WANZEK 1994). In der vorliegenden Arbeit wurden bei  $0 \text{ }^\circ\text{C}$   $14,0 \text{ fmol DMSP Zelle}^{-1}$  bzw. eine Konzentration von  $14,1 \text{ mM}$  festgestellt (32 PSU,  $20 \text{ }\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; vgl. Kap. 7.3.5.3.2). Insgesamt liegen die DMSP-Konzentrationen der polaren pennaten Diatomeen *N. lecointei* und *Navicula* sp. in einem Bereich, der auch für temperierte Spezies wie *Nitzschia laevis* ( $7,3 \text{ mM}$ ), *Cylindrotheca closterium* ( $41,4 \text{ mM}$ ,  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ ; KELLER et al. 1989a) und *Phaeodactylum tricorutum* angegeben wird ( $48,5 \text{ mM}$  bei etwa 25 PSU und  $69,3 \text{ mM}$  bei etwa 44 PSU; berechnet aus DICKSON und KIRST 1987a). Sowohl temperierte als auch polare pennate Diatomeen enthalten somit DMSP-Konzentrationen, die sie als weniger bedeutende DMSP-Produzenten charakterisieren ( $< 50 \text{ mM}$ ; KIRST 1995). Innerhalb der Bacillariophyceae ist die ästuarine *Melosira nummuloides* mit  $264,2 \text{ mM}$  (Ordnung Centrales,  $20 \text{ }^\circ\text{C}$ ; KELLER et al. 1989a) die einzige bisher bekannte Art mit höherer zellulärer DMSP-Konzentration. Nach der Klassifikation

von KIRST (1995) gehört diese Spezies zu den Organismen, die bedeutende Mengen an DMSP synthetisieren (50 bis 800 mM).

Der zelluläre DMSP-Gehalt verschiedener Isolate der kosmopolitischen *E. huxleyi* variiert bei unterschiedlichen Temperaturen (vgl. Kap. 7.3.5.3.2) von 0,5 bis 2,1 pg Zelle<sup>-1</sup> (2,9 bis 12,5 fmol Zelle<sup>-1</sup>), das einer Zellkonzentration von 72 bis 166,4 mM entspricht (26,4 bis 70,7 µm<sup>3</sup> Gesamtzellvolumen; TURNER et al. 1988, KELLER et al. 1989a, KELLER 1991, MATRAI und KELLER 1994, WOLFE und STEINKE 1996). In der vorliegenden Arbeit variierte der DMSP-Gehalt im Starklicht bei Temperaturen von 10 °C bis 25 °C zwischen 13,8 und 8,8 fmol Zelle<sup>-1</sup> bzw. Konzentrationen von 211 bis 135 mM (vgl. Abb. 56a).

Im Freiland liegen die DMSP-Gehalte von *E. huxleyi* mit 0,2 bis 21,2 pg Zelle<sup>-1</sup> (1,2 bis 124 fmol Zelle<sup>-1</sup>) über denen von Laborkulturen (0,5 bis 1 pg Zelle<sup>-1</sup> bzw. 2,9 bis 5,9 fmol Zelle<sup>-1</sup>; keine zelluläre Konzentration bzw. Zellgrößen angegeben; MATRAI und KELLER 1993). Auch MALIN et al. (1993) bestimmten *in situ* mit 3 pg Zelle<sup>-1</sup> (17,6 fmol Zelle<sup>-1</sup>) bzw. 276 mM vergleichsweise höhere Zellgehalte bzw. -Konzentrationen. Die Autoren schließen jedoch eine Überschätzung nicht aus, da das DMSP auch von einer geringen Anzahl kleiner Spezies stammen könnte, die bei der Berechnung nicht berücksichtigt wurden. Im Freiland könnten höhere zelluläre DMSP-Konzentrationen auch auf eine geringere Zellgröße zurückgeführt werden. Die Zellgröße von *E. huxleyi* ist abhängig von Lichtintensität und Belichtungsdauer (vgl. Kap. 7.3.2). Abgesehen von hohen Zelldichten, die zur Selbstbeschattung führen können, werden die Organismen im Labor effektiver belichtet als im Freiland, wo deren Position im Lichtgradienten der euphotischen Zone variieren kann (vgl. Kap. 7.3.3.1). Somit könnten im Labor größere Zellen und dementsprechend geringere zelluläre DMSP-Konzentrationen als im Freiland resultieren.

Sowohl in Laborkulturen als auch im Freiland liegen die DMSP-Gehalte von *E. huxleyi* in einem Konzentrationsbereich, der auch für andere temperierte Spezies der Prymnesiophyceae quantifiziert wurde. Bezogen auf das jeweilige Gesamtzellvolumen enthält beispielsweise *Prymnesium parvum* 210 mM (DICKSON und KIRST 1987b) bzw. 112 mM DMSP (KELLER et al. 1989a), *Pleurocystis (Hymenomonas) carterae* 120 mM (DACEY und WAKEHAM 1986), 170 mM (KELLER et al. 1989a) und 150 mM (berechnet aus VAIRAVAMURTHY et al. 1985). KELLER et al. (1989a) geben für zwei *Phaeocystis* sp.-Isolate Gesamtzellkonzentrationen von 260 bzw. 113 mM DMSP an, während STEFELS und VAN BOEKEL (1993) für diese Gattung 71 mM quantifizierten.

*E. huxleyi* ist weltweit von der Arktischen bis zur Antarktischen Konvergenz verbreitet (MCINTYRE und BÉ 1967), in der Arktis wird diese Spezies nicht und im Südpolarmeer nur selten abundant (BROWN und YODER 1994). Als Vertreter der Prymne-

siophyceae wird daher die ebenfalls kosmopolitische *Phaeocystis pouchetii* bzw. *Phaeocystis* sp. betrachtet, die oftmals mit hohen DMS-Konzentrationen in der Wassersäule des Südpolarmeeres in Zusammenhang gebracht wird (bis zu 290 nmol DMS L<sup>-1</sup>, Prydz Bay, GIBSON et al. 1989, 1990; bis zu 193 nmol DMS L<sup>-1</sup>, Weddell Meer, FOGELQVIST 1991; bis zu 250 nmol DMS L<sup>-1</sup>, nördlich der Antarktischen Halbinsel, KIRST et al. 1993; vgl. Kap. 4.3.1). Diese DMS-Konzentrationen sind deutlich höher als im Beringmeer (Sub-Arktis, bis zu 17 nmol DMS L<sup>-1</sup>; BARNARD et al. 1984) und im Ärmelkanal (bis zu 24 nmol DMS L<sup>-1</sup>; HOLLIGAN et al. 1987). Somit könnten die Prymnesiophyceae der Polargebiete mehr DMS bzw. DMSP als in kaltgemäßigten bzw. temperierten Breiten produzieren. Auch innerhalb der marinen Makroalgen enthalten polare Chlorophyceae z.B. der Ordnung Ulvales mehr DMSP als Spezies kalttemperierter bis tropischer Regionen (KARSTEN et al. 1990a, BISCHOFF et al. 1994). Die Autoren beider Arbeiten vermuten, daß der DMSP-Gehalt dieser Organismen mit der mittleren Temperatur des jeweiligen Habitates korreliert. Polare pennate Diatomeen dagegen weisen bezüglich ihres Gesamtzellvolumens DMSP-Konzentrationen auf, die trotz niedriger Temperaturen etwa denen temperierter Regionen entsprechen. Auch antarktische Phytoplanktongemeinschaften zeigten im offenen Südpolarmeer keine höheren partikulären DMSP-Konzentrationen als in temperierten und tropischen Regionen (MEYERDIERKS et al. 1997; vgl. Kap. 4.3.3). Obwohl der DMSP-Gehalt von Phytoplanktern (*N. lecointei* WANZEK 1994; *E. huxleyi* diese Arbeit) und einigen polaren Makroalgen mit sinkender Temperatur zunimmt (KARSTEN 1991, KÜCK 1996; Kap. 7.3.5.3.2), treten höhere DMSP-Gehalte bei polaren Phytoplanktonarten vermutlich nicht grundsätzlich, sondern artspezifisch auf.

#### 7.3.5.2 Lichtintensität

Der DMSP-Gehalt antarktischer und temperierter grüner Makroalgen ist mit der Lichtintensität korreliert (KARSTEN et al. 1991a). Die Autoren bestimmten bei 55  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  höhere DMSP-Gehalte als bei 30  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Darüber hinaus wird der DMSP-Gehalt antarktischer Grünalgen von der Lichtperiode beeinflusst (KARSTEN et al. 1990b). Die Autoren stellten fest, daß der DMSP-Gehalt der unter fluktuierenden antarktischen Tageslängen kultivierten Makroalgen in Perioden mit zu- bzw. abnehmender Tageslänge ansteigt bzw. abnimmt und vermuten daher eine lichtabhängige DMSP-Akkumulation. LEVASSEUR et al. (1994) berichten, daß sich Anfang Mai der zelluläre DMSP-Gehalt einer Eisdiatomeengesellschaft parallel zur Biomassezunahme erhöhte. Die Autoren schlossen eine Artenverschiebung,



Änderung der Salinität oder Temperatur sowie Nitratlimitierung als Ursache aus und vermuten ebenfalls eine lichtabhängige DMSP-Synthese, da das Wachstum der Organismen zuvor lichtlimitiert war. Auch die Prasinophyceae *Tetraselmis subcordiformis* zeigte nach Steigerung der Lichtintensität von 70 auf 105  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  eine Erhöhung des zellulären DMSP-Gehaltes (um den Faktor 4), während der DMSP-Gehalt nach 48 Stunden Dunkelheit um etwa 70 % gegenüber dem bei 70  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$  verringert wurde (GRÖNE 1991). Der Autor vermutet ebenso eine lichtabhängige DMSP-Synthese, da sowohl Sulfatreduktion für die Synthese schwefelhaltiger Aminosäuren als auch Methylierung der DMSP-Vorstufe (Methionin; GREENE 1962) stark energieabhängig sind. Dagegen ist die L-[ $^{35}\text{S}$ ]-Methionin-Aufnahme bei *T. subcordiformis* nicht lichtabhängig ( $\leq 150 \mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; MEYERDIERKS 1991). In der vorliegenden Arbeit waren die zellulären DMSP-Gehalte von *E. huxleyi* im Schwachlicht (SWL 1 & 2) bis zu 45 % geringer als die der entsprechenden Temperaturansätze des Starklichts (vgl. Abb. 56a). Diese Differenz resultierte aus der Zunahme im Starklicht (exponentielle Phase; vgl. Abb. 51e; Kap. 7.3.5.3.1), während die DMSP-Gehalte im Schwachlicht (SWL 1 & 2, zuvor 60  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) über zwei Wochen hinweg nahezu konstant blieben (vgl. Abb. 52e & 53e). Somit ist auch die DMSP-Synthese von *E. huxleyi* lichtabhängig. Im Schwachlicht (SWL 1) wurde DMSP weder synthetisiert noch metabolisiert, letzteres könnte jedoch nach längerer Dunkelkultivierung auftreten. Lediglich die zuvor an 20 °C akklimatisierten Ansätze von Schwachlicht 2 zeigten bei 20 °C ähnliche Gehalte wie im Starklicht, sind jedoch aufgrund unterschiedlicher Akklimatisationstemperaturen nicht direkt miteinander vergleichbar (STL zuvor an 10 °C akklimatisiert; Kap. 7.3.5.3.2).

Nach einmonatiger Dunkelkultivierung grüner Makroalgen berichten KARSTEN et al. (1990b), daß der DMSP-Gehalt zweier Ulotrichales-Arten nahezu konstant blieb, während der zweier Acrosiphoniales in dieser Zeit deutlich abnahm. Die ebenfalls grüne Makroalge *Enteromorpha bulbosa* reduzierte ihren zellulären DMSP-Gehalt nach 170 Tagen Dunkelheit (KARSTEN et al. 1990b). KARSTEN (1991) vermutet, daß DMSP als sekundärer Energiespeicher dient, indem es als Substrat für den respiratorischen Stoffwechsel genutzt wird. Demgegenüber stellte NOTHNAGEL (1994) nach 42 Tagen Dunkelkultivierung der Eisdiatomee *Navicula* sp. nur eine geringfügige Änderung der DMSP-Konzentration fest (zuvor 50  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , LDW 12:12) und bezweifelt daher eine sekundäre Speicherfunktion. Zumindest im Schwachlicht scheint die Coccolithophoride *E. huxleyi* das DMSP nicht als sekundären Energiespeicher zu nutzen, dennoch ist eine Metabolisierung bei Dunkelkultivierung nicht ausgeschlossen.

Auch die Freisetzung von DMS, dem Spaltprodukt des DMSP, ist lichtabhängig (VETTER und SHARP 1993). So nahm z.B. bei der Diatomee *Skeletonema costatum* die DMS-Konzentration im Medium bei 380  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  während exponentieller sowie stationärer Wachstumsphasen schneller und deutlicher zu als bei reduzierter Lichtintensität (38  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Dennoch waren die mittleren Produktionsraten bei beiden Lichtintensitäten nicht grundlegend verschieden (VETTER und SHARP 1993). BAUMANN et al. (1994) untersuchten die DMS-Freisetzung von *Phaeocystis antarctica* und drei antarktischen Diatomeen in Abhängigkeit der Lichtintensität. Im Gegensatz zu *P. antarctica* und *Chaetoceros socialis* stellten die Autoren im Starklicht (350  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) lediglich bei *Thalassiosira tumida* und *Nitzschia curta* maximale DMS-Produktionsraten fest. Demnach scheint die DMS-Freisetzung nicht bei allen Spezies gleichermaßen lichtabhängig zu sein. VETTER und SHARP (1993) unterstützen die Hypothese des klimatischen "feedback"-Mechanismus der DMS-Produktion (vgl. Kap. 1), vermuten aber, daß aufgrund unterschiedlicher Produktionsraten verschiedener Phytoplanktonspezies die Artenzusammensetzung für die Beeinflussung der gesamten DMS-Emission bedeutender ist als der Lichteffect.

### 7.3.5.3 Temperatur

#### 7.3.5.3.1 Wachstumsphasen

Der zelluläre DMSP-Gehalt von Phytoplanktern kann im Wachstumsverlauf variieren (KELLER 1991, STEFELS und VAN BOEKEL 1993). Somit ist neben der Artenzusammensetzung auch das Entwicklungsstadium der Organismen ausschlaggebend für den DMSP-Gehalt natürlicher Phytoplanktongemeinschaften (MATRAI und KELLER 1993). Das Zellalter scheint jedoch den DMSP-Gehalt verschiedener Spezies nicht gleichermaßen zu beeinflussen. Bei *Hymenomonas (Syracosphaera) carterae* (Prymnesiophyceae) beispielsweise ist der zelluläre DMSP-Gehalt unabhängig von der Wachstumsphase, aber proportional zur Zellbiomasse (ACKMAN et al. 1966). Auch der DMSP-Gehalt der Diatomee *Skeletonema costatum* entspricht während der exponentiellen etwa dem der stationären Phase (MATRAI und KELLER 1994). Nach TURNER et al. (1988) und KELLER (1991) enthält *E. huxleyi* im Wachstumsverlauf nahezu konstante Mengen an zellulärem DMSP. MATRAI und KELLER (1994) beschreiben für *E. huxleyi* in beiden Wachstumsphasen ähnliche DMSP-Gehalte. Dennoch deutet ihre graphische Darstellung auf eine kontinuierliche Verringerung in der stationären Phase hin (von 0,26 pg DMSP(S) Zelle<sup>-1</sup>, exponentielle Phase, Tag

6, auf 0,17 bis 0,10 pg DMSP(S) Zelle<sup>-1</sup>, Tag 9 bzw. 39). Auch der zelluläre DMSP-Gehalt des hier untersuchten *E. huxleyi*-Isolates war in den stationären Phasen der verschiedenen Temperaturansätze um 30 % bis 50 % geringer als während exponentieller Zellvermehrung (Starklicht, maximaler DMSP-Gehalt jeweils 100 %, vgl. Abb. 51e, Abb. 56a & b). Aufgrund der Größe und Polarität des Moleküls ist es unwahrscheinlich, daß DMSP intakte Zellmembranen passiert, da die Membranpermeabilität, im Vergleich zu ungeladenen Molekülen, stark herabgesetzt ist (VAIRAVAMURTHY et al. 1985, KELLER et al. 1989b). In *E. huxleyi*- und weiteren Phytoplanktonkulturen ist die DMS-Freisetzung minimal und das DMSP verbleibt sowohl in der exponentiellen als auch in der stationären Phase in der Zelle (TURNER et al. 1988, KELLER et al. 1989a, KELLER 1991). Somit kann eine DMS- bzw. DMSP-Freisetzung des hier untersuchten *E. huxleyi*-Isolates vernachlässigt werden, statt dessen wurde das zelluläre DMSP in der stationären Phase metabolisiert.

Nach einer Temperaturerhöhung tritt bei ektothermen Organismen im allgemeinen eine Folge verschiedener Reaktionen auf (PROSSER 1964). Abhängig vom Ausmaß der Temperaturänderung kann zunächst eine "Schock-Reaktion" auftreten, die innerhalb von Minuten oder Stunden in einen "stabilisierten Zustand" übergeht, indem der Organismus mit erhöhten metabolischen Raten reagiert (PROSSER 1964). Nach Tagen oder Wochen wird schließlich ein "akklimatisierter Zustand" erreicht, der die Stoffwechsellistung bei erhöhten Temperaturen durch Kompensationsmechanismen derart verringert, daß etwa die Stoffwechselrate vor der Temperaturänderung erreicht wird (PROSSER 1964).

Nach Überführen der *E. huxleyi*-Stammkulturen (10 °C) in die Temperaturorgel wurde erstmals nach 2 Stunden beprobt (Tag 0). Zu diesem Zeitpunkt waren die zellulären DMSP-Gehalte im Starklicht bei 10 °C und 15 °C etwa identisch, während bei 20 °C und 25 °C bereits innerhalb von 2 Stunden geringere DMSP-Gehalte auftraten (vgl. Abb. 51e). Diese Verringerung könnte auf eine "Schock-Reaktion" hindeuten (cf. PROSSER 1964), da im Verhältnis zu 10 °C relativ große Temperaturdifferenzen von 10 °C und 15 °C toleriert werden mußten. Somit ist der zelluläre DMSP-Gehalt von *E. huxleyi* temperatursensitiv (Kap. 7.3.5.3.2). Direkt im Anschluß an eine Temperaturänderung könnte die Beprobung nach Minuten und/oder Stunden Aufschluß geben, in welchen Zeiträumen bzw. nach welchen Temperaturdifferenzen eine "Schock-Reaktion" auftritt. Anschließend akkumulierte *E. huxleyi* bei allen genannten Temperaturen vorübergehend DMSP. Die DMSP-Synthese erfolgte bei 10 °C, 15 °C und 20 °C noch während der lag-Phase, bei 25 °C (Tag 1) dagegen wurde der DMSP-Gehalt zunächst weiter verringert (vgl. Abb. 51a & e). Die vorübergehende DMSP-Akkumulation könnte auf einen "stabilisierten Zustand" hinweisen (cf. PROSSER 1964). Bei 15 °C und 20 °C wurde der DMSP-Gehalt noch während der exponentiellen Phase reduziert, die Verringerung bei 10 °C (Tag 6) und

25 °C (Tag 5) setzte erst nach Beginn der stationären Phase ein (vgl. Abb. 51a). Am Ende der jeweiligen stationären Phase erreichte der zelluläre DMSP-Gehalt bei allen Temperaturen etwa das ursprüngliche Niveau (vgl. Abb. 56d). In dieser Phase wurde vermutlich ein "akklimatisierter Zustand" realisiert (cf. PROSSER 1964), der von der Temperatur offenbar nicht beeinflusst wurde (Kap. 7.3.5.3.2). Im Vergleich zum Starklicht war der zelluläre DMSP-Gehalt von *E. huxleyi* im Schwachlicht (SWL 1 & 2) in unterschiedlichen Wachstumsphasen nahezu konstant (vgl. Abb. 52e, Abb. 53e).

Im Gegensatz zu *E. huxleyi* akkumulierte *N. lecointei* in der stationären Phase der an 0 °C akklimatisierten Kulturen bis zu 36 fmoI DMSP Zelle<sup>-1</sup> (36,1 mM; vgl. Abb. 59e). Damit erhöhte sich der DMSP-Gehalt um den Faktor 2,6 gegenüber der exponentiellen Phase (14,1 mM). Insbesondere in stationären Blütensituationen könnten Diatomeen, wie z.B. *N. lecointei*, erheblich zum DMSP-Gehalt natürlicher Phytoplanktonpopulationen beitragen.

Bei der Prasinophycee *Tetraselmis subcordiformis* steigt der zelluläre DMSP-Gehalt mit zunehmendem Kulturalter an (GRÖNE 1991, MEYERDIERKS 1991). Auch die zelluläre DMSP-Konzentration der Prymnesiophycee *Phaeocystis* sp. nahm von 71 nM (exponentielle Phase) auf 161 nM DMSP in der stationären Phase zu und hat sich somit mehr als verdoppelt (STEFELS und VAN BOEKEL 1993). Die Autoren vermuten, daß das Wachstum in den *Phaeocystis* sp.-Kulturen eher Phosphat- als Stickstoff-limitiert war (N:P-Verhältnis 18; vgl. Kap. 7.3.2.3) und der DMSP-Gehalt unabhängig von der Art der Nährstofflimitierung zunimmt. GRÖNE (1995) nimmt dagegen an, daß eine DMSP-Zunahme durch Nitratlimitierung gegen Ende der exponentiellen Phase bedingt ist. Bei Nitratmangel (< 0,1 mg L<sup>-1</sup>) wurde in Labor-kulturen von *E. huxleyi* eine Zunahme des partikulären DMSP um 50 % gegenüber Stickstoff-angereichertem Medium nachgewiesen (ca. 15 mg L<sup>-1</sup>; TURNER et al. 1988). Bei *T. subcordiformis* zeigte sich ein Anstieg um 76 % (GRÖNE und KIRST 1992). In der letztgenannten Arbeit wurde parallel zum erhöhten DMSP-Gehalt eine Abnahme des zellulären Proteingehaltes festgestellt. Die Autoren vermuten, daß Methionin, als Vorstufe des DMSP, aus dem metabolisierten Protein gebildet wird. Die Konzentrationen stickstoffhaltiger "compatible solutes" wie Prolin oder Glycinbetain sind bei Nitratlimitierung gering, statt dessen könnte stickstofffreies DMSP synthetisiert werden, um den verbleibenden Stickstoff anderen Zellfunktionen zu überlassen (ANDREAE 1986). In der vorliegenden Arbeit kam das Wachstum von *E. huxleyi* und *N. lecointei* in der stationären Phase durch Nährstoffmangel zum Erliegen (vgl. Kap. 7.3.2.3). So könnte die DMSP-Akkumulation von *N. lecointei* (0 °C) auf Nährstoffmangel zurückgeführt werden, *E. huxleyi* dagegen verringerte ihren zellulären DMSP-Gehalt. Demnach ist die DMSP-Zunahme bei Stickstoff- bzw. Nährstoffmangel vermutlich art- und/oder isolatspezifisch. Der Nachweis höherer DMSP-Gehalte bei Phosphatlimitierung steht jedoch noch aus.

In der stationären Phase können höhere DMSP-Gehalte auch die Folge einer Zelldifferenzierung sein (GRÖNE 1995). So bildet *T. subcordiformis* bei ungünstigen Wachstumsbedingungen (größere) Zysten, die höhere DMSP-Gehalte als ihre vegetativen Stadien aufweisen (GRÖNE 1991). Für diesen Nachweis müßte jedoch das Zell- bzw. Zystenvolumen erfaßt und absolute Konzentrationen verglichen werden. Eine Zelldifferenzierung wie z.B. die Bildung von Dauerstadien oder eine Zunahme der Zellgröße wurde jedoch weder bei *E. huxleyi* noch bei *N. lecointei* beobachtet (vgl. Kap. 7.3.2).

Auch die DMS- bzw. DMSP-Freisetzung natürlicher Phytoplanktongemeinschaften ist abhängig vom Zellalter. Abgesehen von Zooplankton "Grazing" (DACEY und WAKEHAM 1986, BELVISO et al. 1990), enzymatischer Spaltung (CANTONI und ANDERSON 1956) und bakterieller Aktivität (KIENE und SERVICE 1991) gelangt DMS bzw. DMSP auch durch absterbende Zellen während der Seneszenz in die Wassersäule bzw. ins Medium (NGUYEN et al. 1988, KELLER 1991, STEFELS und VAN BOEKEL 1993). So nimmt z.B. die extrazelluläre DMSP-Konzentration in Kulturen des Dinoflagellaten *Prorocentrum minimum* während der Seneszenz signifikant zu (MATRAI und KELLER 1994). Diese Phase wurde in der vorliegenden Arbeit weder von *E. huxleyi* noch von *N. lecointei* erreicht. MATRAI und KELLER (1993) berichten aus dem Freiland, daß höhere gelöste DMS- bzw. DMSP-Konzentrationen mit dem älteren, seneszenten Teil einer *E. huxleyi*-Blüte assoziiert waren. Somit ist die DMS- bzw. DMSP-Produktion natürlicher Phytoplanktongemeinschaften nicht nur von der Artenzusammensetzung, sondern auch vom Stadium einer Blüte abhängig.

#### 7.3.5.3.2 Temperaturabhängigkeit des DMSP-Gehaltes

Der zelluläre DMSP-Gehalt verschiedener *E. huxleyi*-Isolate variiert bei unterschiedlichen Temperaturen und den jeweiligen Kulturbedingungen. So ermittelten KELLER et al. (1989a) bei 20 °C 0,8 pg DMSP Zelle<sup>-1</sup> (4,4 fmol Zelle<sup>-1</sup>) und eine zelluläre Konzentration von 166,4 mM. Ein weiteres Isolat wies bei einem zellulären Gehalt von 1,1 pg Zelle<sup>-1</sup> (6,5 fmol Zelle<sup>-1</sup>) eine Zellkonzentration von 124,4 mM auf (KELLER 1991). In der vorliegenden Arbeit wurde bei dieser Temperatur ein DMSP-Gehalt von 8,8 fmol Zelle<sup>-1</sup> quantifiziert, der bei einem mittleren Gesamtvolumen von 65,45 µm<sup>3</sup> (vgl. Kap. 7.3.2.3) einer Konzentration von etwa 135 mM entspricht (STL). Bei einer Temperatur von 15 °C sind die hier ermittelten Zellgehalte bzw. Konzentrationen mit 10,6 fmol Zelle<sup>-1</sup> bzw. 162 mM (STL) höher als die, die für zwei weitere *E. huxleyi*-Isolate angegeben werden (3,6 bzw. 7,6 fmol Zelle<sup>-1</sup>, 113 bzw.

107 mM; WOLFE und STEINKE 1996). Insgesamt liegen die hier ermittelten zellulären Gehalte bzw. Konzentrationen von *E. huxleyi* im Bereich der Literaturdaten.

Im Starklicht nahm der zelluläre DMSP-Gehalt von *E. huxleyi* an gemeinsamen Tagen des exponentiellen Wachstums von 13,8 fmol Zelle<sup>-1</sup> (10 °C) mit steigender Temperatur kontinuierlich auf 8,8 fmol Zelle<sup>-1</sup> ab (20 °C; vgl. Abb. 56a). Auch nach Berücksichtigung der unterschiedlichen Dauer der lag-Phasen (vgl. Abb. 51a) zeigte sich ein deutlicher Temperatureffekt auf den zellulären DMSP-Gehalt (vgl. Abb. 56c). Somit wurde erstmals bei einer temperierten Phytoplanktonspezies ein temperaturabhängiger DMSP-Gehalt festgestellt, obwohl oder gerade weil die Temperaturansätze (mit Ausnahme der 10 °C-Kulturen) nicht akklimatisiert waren. Die vorübergehende DMSP-Akkumulation von *E. huxleyi* war temperaturabhängig, der "akklimatisierte Zustand" (cf. PROSSER 1964) am Ende der stationären Phasen dagegen wurde von der Temperatur nicht beeinflusst (vgl. Kap. 7.3.5.3.1). Somit scheint fraglich, ob eine vollständige Temperatur-Akklimatisation bei der temperierten Phytoplanktonspezies *E. huxleyi* einen Temperatureffekt auf den zellulären DMSP-Gehalt zeigen würde.

Im Vergleich zum Starklicht wurden im Schwachlicht keine ausgeprägten Änderungen der zellulären DMSP-Gehalte bei unterschiedlichen Temperaturen festgestellt (vgl. Abb. 56). Neben Wachstum und Chlorophyll-Akkumulation ist somit auch der DMSP-Gehalt im Schwachlicht weniger temperatursensitiv als im Starklicht. Für den zellulären DMSP-Gehalt können jedoch keine Akkumulationsraten (cf. LI 1980) berechnet werden, da der DMSP-Gehalt mit steigenden Temperaturen nicht zu-, sondern abnimmt. Die Berechnung anhand der Wachstumsraten würde die relativen Unterschiede der DMSP-Akkumulation verringern und so einen Temperatureffekt unterschätzen. Somit entfällt die Betrachtung des Temperaturquotienten  $Q_{10}$ , um die Temperaturabhängigkeit des DMSP im Stark- und Schwachlicht zu charakterisieren.

Insbesondere bei temperierten Arten ist die Funktion eines temperaturabhängigen DMSP-Gehaltes unklar, während diese Verbindung bei polaren Spezies als kryoprotektive Substanz diskutiert wird (KARSTEN et al. 1990a, KIRST et al. 1991, NISHIGUCHI und SOMERO 1992, KÜCK 1996). Im offenen Ozean sind temperierte Arten zumeist relativ geringen Temperaturschwankungen und selten der Gefahr des Gefrierens ausgesetzt. Ebenso variiert die Salinität zumeist in engen Grenzen, dennoch können diese Organismen organische Osmolyte synthetisieren bzw. akkumulieren (vgl. Kap. 1). Die scheinbar überflüssige Fähigkeit zur Synthese und Akkumulation organischer Osmolyte und/oder Kryoprotektoren könnte auch ein Relikt aus den Eiszeiten darstellen, als der Meeresspiegel niedriger und große Wassermengen in Gletschern und im Meereis fixiert waren. Demnach könnte der Salzgehalt der Meere während der Eiszeiten höher gewesen sein als zur heutigen Zeit (CHARLSON

et al. 1987, LOVELOCK 1992). Im Vergleich zu den Eiszeiten betrug die Dauer der Zwischeneiszeiten etwa ein Zehntel und war vermutlich zu kurz, um die Fähigkeit zur DMSP-Synthese zurückzuentwickeln (CHARLSON et al. 1987). Darüber hinaus gaben Eisbohrkerne aus der Antarktis Aufschluß über die atmosphärische Konzentration von Nicht-Seesalz-Sulfat und Methylsulfonat, den Oxidationsprodukten des DMS. Diese Konzentrationen deuten darauf hin, daß die DMS-Emission in glazialen Perioden höher war als während der Zwischeneiszeiten (LEGRAND et al. 1988, 1991; Kap. 8). Die erhöhte Produktivität könnte auf einer größeren Biomasse, auf einer Artenverschiebung zugunsten bedeutender DMSP-Produzenten (MALIN et al. 1992), aber auch auf einer Akkumulation organischer Osmolyte und/oder Kryoprotektoren der Organismen beruhen, um sich vor Salz- und/oder Gefrierstreß zu schützen. So nimmt der DMSP-Gehalt von Algen nicht nur mit steigenden Salinitäten zu (vgl. Kap. 1), sondern bei einigen polaren Makroalgen auch mit sinkenden Temperaturen (Chlorophyceae; KARSTEN 1991, KÜCK 1996). WANZEK (1994) wies bei der antarktischen Mikroalge *N. lecoincei* ebenfalls eine mit abnehmender Temperatur (4 °C auf -2 °C) ansteigende DMSP-Konzentration von 12,9 auf 21,5 mM nach. In der vorliegenden Arbeit trat bei demselben Isolat keine derartige Temperaturabhängigkeit auf, da die Ansätze, im Gegensatz zu denen von WANZEK (1994), nicht akklimatisiert und keine "steady state"-Bedingungen erreicht wurden. Der gesamte Stoffwechsel von *N. lecoincei* wird mit abnehmenden Temperaturen verringert (WANZEK 1994). Demnach könnte die Dauer der DMSP-Synthese bei polaren Mikroalgen, im Vergleich zu temperierten Spezies wie z.B. *E. huxleyi*, derart verlangsamt sein, daß nach kurzfristiger Temperaturänderung keine tendenzielle Temperaturabhängigkeit des zellulären DMSP auftrat. Im Gegensatz zu *E. huxleyi* ist eine vorherige Temperatur-Akklimatisation der polaren *N. lecoincei* offenbar Voraussetzung für einen, mit sinkenden Temperaturen zunehmenden DMSP-Gehalt. *N. lecoincei* enthielt bei 0 °C (Stammkulturen) 14,0 fmol DMSP Zelle<sup>-1</sup> (vgl. Abb. 62, Tag 4). Bei einem durchschnittlichen Gesamtzellvolumen von 996,5 µm<sup>3</sup> (0 °C; WANZEK 1994) entspricht dies einer Konzentration von 14,1 mM (32 PSU), während WANZEK (1994) bei dieser Temperatur eine Konzentration von 17,5 mM ermittelte (34 PSU, 35 bis 40 µmol Photonen m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, LDW 12:12). Die im Vergleich höhere DMSP-Konzentration ist nicht ausschließlich auf die höhere Lichtintensität zurückzuführen, da die unterschiedlichen Lichtperioden in ähnlichen täglichen Photonenmengen resultierten (vgl. Kap. 7.3.2.2), es sei denn, die DMSP-Synthese von *N. lecoincei* ist lichtsensitiver als das Wachstum. Darüber hinaus könnte die geringfügig höhere Salinität für die höhere Konzentration verantwortlich sein, da der DMSP-Gehalt von Mikroalgen mit steigender Salinität zunimmt (ACKMAN et al. 1966, VAIRAVAMURTHY et al. 1985, DICKSON und KIRST 1986, 1987a & b, NOTHNAGEL 1994).

Aufgrund der mit sinkenden Temperaturen zunehmenden Konzentration könnte DMSP bei polaren Spezies als kryoprotektive Substanz fungieren (KARSTEN et al. 1990a, KIRST et al. 1991, NISHIGUCHI und SOMERO 1992). DMSP hat *in vitro* bei tiefen Temperaturen (6 °C) eine stabilisierende Wirkung auf das kältelabile Enzym Phosphofruktokinase (NISHIGUCHI und SOMERO 1992). Nach Gefrieren und anschließendem Wiederauftauen zeigt DMSP in physiologisch relevanten Konzentrationen neben einer stabilisierenden auch eine stimulierende Wirkung auf die ebenfalls kältelabile Lactatdehydrogenase (KÜCK 1996). Somit könnte DMSP bei Organismen, die saisonal im Meereis eingeschlossen werden, als kryoprotektive Substanz wirken (KIRST et al. 1991). Im natürlichen Habitat ist die potentielle kryoprotektive Funktion des DMSP *in vivo* jedoch nicht separat zu charakterisieren. So sind Eisalgengemeinschaften während des saisonalen Zyklus der Eisbildung, zunehmender Eisbedeckung und der Eisschmelze großen Schwankungen der Temperatur, der Bestrahlungsstärke und der Salinität ausgesetzt (KIRST und WIENCKE 1995). Der DMSP-Gehalt von Eisalgen nimmt nicht nur mit sinkenden Temperaturen zu (*N. lecointei*; WANZEK 1994), sondern auch mit ansteigenden Salinitäten (*Navicula* sp.; NOTHNAGEL 1994), wie z.B. in den Salzlaugenkanälchen, die bei der Meereisbildung entstehen (bis über 150 PSU; BARTSCH 1989). Demgegenüber könnte die DMSP-Synthese durch ein verringertes Lichtangebot innerhalb der Eissäule beeinträchtigt werden und so einer Akkumulation entgegen wirken. Neben diesen kombinierten Effekten wäre auch eine synergistische Wirkung verschiedener organischer Osmolyte und/oder Kryoprotektoren möglich, da das Nährstoffangebot im Meereis z.T. beschränkt ist. So kann kleinräumig, wie z.B. in abgeschlossenen Lakunen oder im Bereich der Bodengesellschaft, wo *N. lecointei* vorkommt (vgl. Kap. 2.4.3) und die physikalische Nährstoffanreicherung gering ist, eine Nährstoffzehrung auftreten (BARTSCH 1989). Für Bodengesellschaften der Arktis wurde beispielsweise eine Wachstumslimitierung durch Stickstoffmangel nachgewiesen (MAESTRINI et al. 1986), welches die Synthese von (stickstofffreiem) DMSP begünstigen könnte (vgl. Kap. 7.3.5.3.1). Eine ausreichende Nährstoffversorgung dagegen könnte die Bedeutung anderer organischer Osmolyte und/oder Kryoprotektoren steigern.

Nach der Eisschmelze im Frühjahr werden die Organismen in die Wassersäule entlassen, wo die Wassertemperaturen oberhalb des Gefrierpunktes liegen. Neben den höheren Temperaturen könnten die geringeren Salinitäten zu einer Verringerung des DMSP-Gehaltes führen, während ein höheres Lichtangebot die DMSP-Synthese wiederum begünstigen würde. Die verschiedenen Faktoren, die den zellulären DMSP-Gehalt der Organismen im natürlichen Habitat beeinflussen, die synergistische Wirkung verschiedener organischer Osmolyte bzw. Kryoprotektoren und die Komplexität des *in vivo*-Stoffwechsels deuten darauf hin, daß diese Aspekte in



künftige Untersuchungen zur kryoprotektiven Wirkung des DMSP einbezogen werden müssen.

### 7.3.6 DMSP:Chlorophyll $a$ -Verhältnis

Im Freiland dient das DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis als erster Hinweis für das DMSP-Potential einer Phytoplanktonpopulation. Auch die Korrelation von DMSP und der Phytoplankton-Biomasse wird betrachtet, um deren Beziehung zu charakterisieren. Insbesondere in heterogenen Phytoplanktongemeinschaften ist diese Korrelation oftmals gering, da DMSP nicht von allen Arten synthetisiert wird (ANDREAE 1990, BÜRGERMEISTER et al. 1990, LECK et al. 1990, BELVISO et al. 1993) und die DMSP-synthetisierenden Spezies unterschiedliche DMSP- und Chlorophyllgehalte aufweisen (vgl. Kap. 7.3.5 und 7.3.3). Demgegenüber tritt eine ausgeprägte Korrelation auf, wenn eine Population von bedeutenden DMS bzw. DMSP-Produzenten dominiert wird (z.B. Coccolithophoriden-Blüte, MALIN et al. 1993; *Phaeocystis*-Blüten, GIBSON et al. 1989, 1990, KIRST et al. 1993). Darüber hinaus wird der zelluläre DMSP-Gehalt verschiedener Spezies von abiotischen und biotischen Faktoren wie Licht (vgl. Kap. 7.3.5.2), Temperatur (vgl. Kap. 7.3.5.3.2), der Wachstumsphase und dem Nährstoffangebot (vgl. Kap. 7.3.5.3.1) artspezifisch beeinflusst. Der zelluläre Chlorophyllgehalt ist ebenfalls von den genannten Parametern abhängig (vgl. Kap. 7.3.3) und somit keine konstante Bezugsgröße. Demnach kann das DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis nicht als absolut betrachtet werden. Da an Bord eines Forschungsschiffes jedoch keine quantitative Bestimmung der Phytoplankter möglich ist, kann das DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis, insbesondere für Mischpopulationen, zunächst eine Einschätzung ihres DMSP-Potentials geben, die spätere Identifizierung potentieller DMSP-Produzenten aber nicht ersetzen. Im antarktischen Meereis beispielsweise wurden z.T. extrem hohe DMSP-Gehalte gefunden, die jedoch mit einer hohen Biomasse einhergingen und dementsprechend in einem geringen DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis resultierten (KIRST et al. 1991). So werden die Eisalngengesellschaften in beiden Polarregionen überwiegend von pennaten Diatomeen dominiert (HORNER 1985), die als weniger bedeutende DMSP-Produzenten klassifiziert werden (vgl. Kap. 7.3.5). Umgekehrt könnte sich ein großes DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis einer Coccolithophoridenblüte aus der Dominanz dieser bedeutenden DMSP-Produzenten ableiten. In der vorliegenden Arbeit wurde anhand von Laborkulturen das DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis von *E. huxleyi* und *N. lecointei* in Abhängigkeit von abiotischen und biotischen Faktoren charakterisiert. Im folgenden werden die Ergebnisse auf

natürliche Phytoplanktongemeinschaften übertragen und Interpretationsmöglichkeiten für das DMSP:Chl.a-Verhältnis im Freiland aufgezeigt.

Das DMSP:Chl.a-Verhältnis wird von der Lichtintensität, der Temperatur, dem Zellalter und/oder der Nährstoffversorgung beeinflusst. Bei *E. huxleyi* variierte das DMSP:Chl.a-Verhältnis der Stammkulturen im Wachstumsverlauf zwischen 55 und 167 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> (STL 10 °C; vgl. Abb. 51f). In diesem Bereich liegt auch das mittlere DMSP:Chl.a-Verhältnis von 158 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup>, das RUSSELL und HOWARD (1996) für *E. huxleyi* angeben. Die Autoren erwähnen jedoch keine Kulturbedingungen, die sich wahrscheinlich von den hier verwendeten unterscheiden.

In der stationären Wachstumsphase lag das DMSP:Chl.a-Verhältnis von *E. huxleyi* deutlich über dem der exponentiellen Zellvermehrung (STL; vgl. Abb. 57). Das höhere Verhältnis resultierte in erster Linie aus der Chlorophyllabnahme, die auf Stickstoffmangel zurückgeführt wurde (vgl. Kap. 7.3.3.1). So könnte ein hohes DMSP:Chl.a-Verhältnis natürlicher Populationen nicht nur auf bedeutende DMSP-Produzenten hinweisen, sondern sich auch aus der Stagnation einer Blüte ableiten und/oder auf Nährstoffmangel beruhen. Darüber hinaus nahm das DMSP:Chl.a-Verhältnis in der exponentiellen Phase von 120 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> (10 °C) mit steigenden Temperaturen auf etwa 20 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> ab (25 °C; vgl. Abb. 57). In natürlichen Phytoplanktongemeinschaften könnte somit ein geringes Verhältnis nicht nur auf weniger bedeutende DMSP-Produzenten hinweisen, sondern auch auf einen verringerten Gehalt wichtiger DMSP-Produzenten hindeuten, wie z.B. bei der Coccolithophoride *E. huxleyi* bei höheren Temperaturen. Dies käme insbesondere in wärmeren Regionen wie den Tropen in Betracht.

Im Vergleich zum Starklicht war das DMSP:Chl.a-Verhältnis von *E. huxleyi* im Schwachlicht deutlich geringer (< 20 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup>). Der DMSP-Gehalt war im Schwachlicht geringfügig niedriger als im Starklicht und nahezu konstant. Somit resultierte das geringere DMSP:Chl.a-Verhältnis in erster Linie aus der Chlorophyllzunahme im Schwachlicht. In stark durchmischten Wasserkörpern könnte ein geringes DMSP:Chl.a-Verhältnis aus einem verringerten Lichtangebot resultieren, da viele Phytoplankter durch Turbulenz auch vertikal mittransportiert werden und so deren Position im Lichtgradienten der euphotischen Zone ständig variiert (vgl. Kap. 7.3.3.1). Bei Lichtlimitierung können sowohl Temperatur als auch Zellalter vernachlässigt werden, da beide Parameter das DMSP:Chl.a-Verhältnis nicht wesentlich beeinflussten (vgl. Kap. 7.1.4).

Darüber hinaus kann ein geringes DMSP:Chl.a-Verhältnis auf den niedrigen DMSP-Gehalt von weniger bedeutenden DMSP-Produzenten wie z.B. der Prasino-phycee *T. subcordiformis* (2 bis 5 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup>; MEYERDIERKS 1991) oder der pennaten Diatomee *N. lecointei* zurückgeführt werden. So weisen natürliche

Phytoplankton- und Eisalgengemeinschaften bei einem hohen Diatomeenanteil zumeist geringe DMSP:Chl.a-Verhältnisse auf, wie in den Polarregionen und im Meereis (s.o.; Übersicht in TURNER et al. 1995), aber auch im Nordost-Atlantik (vgl. Kap. 3.3.3, 4.3.4 & 5.3.3). Im Vergleich zu *E. huxleyi* (STL) war das DMSP:Chl.a-Verhältnis von *N. lecointei* mit weniger als 20 pmol DMSP [ng Chl.a]<sup>-1</sup> insgesamt deutlich niedriger und variierte in engen Grenzen (vgl. Abb. 63). Obwohl das DMSP:Chl.a-Verhältnis von *N. lecointei* während der stationären ebenfalls über dem der exponentiellen Wachstumsphase lag, waren die relativen Unterschiede, verglichen mit *E. huxleyi*, erheblich geringer. In der stationären Phase resultierte das DMSP:Chl.a-Verhältnis sowohl aus einer Erhöhung des zellulären Chlorophylls als auch aus einer DMSP-Zunahme (0 °C; vgl. Abb. 59d & e). So kann eine simultane DMSP- und Chlorophyll-Akkumulation zu einem geringen DMSP:Chl.a-Verhältnis führen.

Das DMSP:Chl.a-Verhältnis ist ein hilfreiches Verfahren, um das DMSP-Potential natürlicher Phytoplankton- bzw. Eisalgengemeinschaften abzuschätzen. Neben den abiotischen Umweltparametern und der Artenzusammensetzung sollte auch der physiologische Zustand der Organismen berücksichtigt werden, um das DMSP:Chl.a-Verhältnis im einzelnen zu erklären.

#### 7.4 VARIABILITÄT DES ZELLULÄREN DMSP-GEHALTES

Im Rahmen dieser Arbeit sollte geprüft werden, ob der DMSP-Gehalt einer temperierten Phytoplanktonspezies ebenso temperaturabhängig ist wie der polarer Mikro- (WANZEK 1994) und Makroalgen (KARSTEN 1991). Darüber hinaus weisen antarktische Makroalgen oftmals höhere DMSP-Gehalte auf als temperierte Arten (KARSTEN et al. 1990a, BISCHOFF et al. 1994). So galt es festzustellen, ob antarktische Phytoplanktonspezies ebenfalls mehr DMSP enthalten als vergleichbare Arten aus temperierten Regionen.

Im Vergleich zu temperierten Arten ist die gesamte Stoffwechselleistung der Organismen in kalten Habitaten verringert. Da das Wachstum die meisten metabolischen Prozesse einbezieht, wurde zunächst der Organismus als Ganzes betrachtet. Sowohl bei der Coccolithophoride *E. huxleyi* als auch bei der polaren Diatomee *N. lecointei* ergab sich eine Temperaturabhängigkeit des Wachstums. Im Schwachlicht war das Wachstum von *E. huxleyi* jedoch weniger temperatursensitiv als im Starklicht (vgl. Kap. 7.3.2.4.2).

## LABOREXPERIMENTE

Auch der zelluläre Chlorophyll  $a$ -Gehalt von *E. huxleyi* zeigte im Starklicht eine deutliche Temperaturabhängigkeit, die offenbar die des Wachstums übersteigt. Analog zum Wachstum war der Temperatureffekt auf die Chlorophyll-Akkumulation im Schwachlicht (SWL 1) geringer ausgeprägt als im Starklicht. *N. lecoincei* wurde nicht berücksichtigt, da der extrem hohe  $Q_{10}$ -Wert vermutlich mathematisch überschätzt wurde (vgl. Kap. 7.3.2.4.2 und 7.3.3.2.2).

Das Wachstum und der Chlorophyll  $a$ -Gehalt dienten als Parameter, um den potentiellen Einfluß der Temperatur auf den zellulären DMSP-Gehalt von Phytoplanktern zu charakterisieren. Anhand von Laborkulturen der für die untersuchten Meeresgebiete relevanten Arten wurde der DMSP-Gehalt direkt im Anschluß an eine Temperaturänderung betrachtet, da Temperaturschwankungen im Freiland kurzfristig auftreten können. In Abbildung 64 ist der Einfluß abiotischer und biotischer Faktoren auf den zellulären DMSP-Gehalt der temperierten Coccolithophoride *E. huxleyi* und der psychrophilen Diatomee *N. lecoincei* zusammengefaßt und deren DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis gegenübergestellt.

DMSP-Gehalt <i>E. huxleyi</i> (5 °C bis 25 °C)		DMSP-Gehalt <i>N. lecoincei</i> (-1 °C bis 4 °C)
	↙      ↘	
+ STL +/- SWL	⇔ Licht	⇔ n.u.
- (STL & SWL)	⇔ Zellalter (stationäre Phase)	⇔ + (0 °C) +/- (-1, 2 und 4 °C)
- (>10 °C; STL > SWL) schnell < polare Prymn.	⇔ Temperatur - DMSP-Synthese - polar : temperiert	⇔ +/- langsam ≈ temperierte Pennales
groß (STL > SWL)	⇔ DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis	⇔ klein

Abb. 64: Einfluß von abiotischen und biotischen Faktoren auf den zellulären DMSP-Gehalt der temperierten Coccolithophoride *E. huxleyi* und der polaren Diatomee *N. lecoincei* sowie DMSP:Chl. $a$ -Verhältnis (+ = Zunahme, - = Abnahme, +/- = keine Änderung, STL = Starklicht und SWL = Schwachlicht, 60 bzw. 4  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , *N. lecoincei* 20  $\mu\text{mol Photonen m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , Prymn. = Prymnesiophyceae, n.u. = nicht untersucht).

Bei *E. huxleyi* ist die DMSP-Synthese lichtabhängig, da der DMSP-Gehalt der Temperaturansätze im Starklicht während des exponentiellen Wachstums zunahm. Im Schwachlicht dagegen blieb der DMSP-Gehalt im Wachstumsverlauf nahezu konstant. Bei *N. lecoincei* wurde die Lichtabhängigkeit der DMSP-Synthese nicht explizit untersucht.

Das Zellalter scheint den zellulären DMSP-Gehalt artspezifisch zu beeinflussen. *E. huxleyi* reduzierte in der stationären Wachstumsphase ihren DMSP-Gehalt (STL), während der von *N. lecoincei* um mehr als das Doppelte anstieg (0 °C). So kann nicht generell davon ausgegangen werden, daß verschiedene Phytoplanktonarten in der stationären Phase DMSP akkumulieren. Auch taxonomisch scheint sich kein einheitliches Bild zu ergeben, da z.B. die Prymnesiophyceae *Phaeocystis* sp., im Gegensatz zu der ebenfalls dieser Klasse angehörenden *E. huxleyi*, in dieser Phase DMSP akkumuliert (STEFELS und VAN BOEKEL 1993). Bei Diatomeen stehen die Ergebnisse ebenfalls nicht in Einklang. So bleibt der DMSP-Gehalt von *Skeletonema costatum* im Kulturverlauf nahezu konstant (MATRAI und KELLER 1994), während *N. lecoincei* bei 0 °C zunehmend DMSP synthetisiert. Als Ursache für eine DMSP-Akkumulation in der stationären Phase käme eine fortgeschrittene Nährstoffzehrung in Betracht, da Phytoplankter unter Nitratlimitierung DMSP synthetisieren (TURNER et al. 1988, GRÖNE und KIRST 1992). *N. lecoincei* zeigte bei Temperaturen von -1 °C, 2 °C und 4 °C keine DMSP-Akkumulation, da diese Ansätze, im Gegensatz zu denen bei 0 °C, nicht akklimatisiert waren und/oder keine Nährstofflimitierung aufwiesen.

Bei *E. huxleyi* nahm der DMSP-Gehalt im Starklicht mit steigenden Temperaturen ab. Somit wurde erstmals bei einer temperierten Phytoplanktonspezies ein temperaturabhängiger DMSP-Gehalt festgestellt. Kombinierte Licht- und Temperaturexperimente zeigten eine synergistische Wirkung auf den zellulären DMSP-Gehalt. Bei Lichtlimitierung war der Temperatureffekt weniger ausgeprägt als im Starklicht. Demnach wird der zelluläre DMSP-Gehalt in erster Linie vom Lichtangebot beeinflusst.

Die im Bereich des Wachstumsoptimums bei 20 °C akklimatisierten Stammkulturen sollten klären, ob der DMSP-Gehalt auch umgekehrt mit sinkenden Temperaturen zunimmt. Die Kombination aus unvollständiger Temperaturakklimatisation der Stammkulturen (20 °C) und anschließender Photoakklimatisation an die niedrigen Lichtintensitäten des Schwachlichts (SWL 2) führten lediglich in den 15 °C- und 20 °C-Ansätzen zu geringfügigem Wachstum. Aus den unterschiedlichen DMSP-Gehalten dieser beiden Temperaturansätze ließ sich jedoch keine tendenzielle Temperaturabhängigkeit ableiten.

Im Gegensatz zu *E. huxleyi* zeigte die polare Diatomee *N. lecoincei* keine tendenzielle Temperaturabhängigkeit, die vermutlich erst nach vorheriger Temperaturakklimatisation auftritt, wie von WANZEK (1994) für abnehmende Temperaturen beschrieben. Insbesondere für psychrophile Organismen, die im Vergleich zu tempe-

rierten Arten eine verringerte Stoffwechsellistung aufweisen, ist somit eine vorherige Akklimatisation an unterschiedliche Temperaturen von fundamentaler Bedeutung. So dauert die DMSP-Synthese der psychrophilen Diatomee *N. lecoincei* vermutlich länger als die der temperierten Coccolithophoride *E. huxleyi*.

Die kosmopolitische Coccolithophoride *E. huxleyi* wird in den Polarregionen nicht oder nur selten abundant. Um dennoch eine Aussage über die DMSP-Gehalte der Prymnesiophyceae in verschiedenen geographischen Breiten zu machen, wurde die DMS- bzw. DMSP-Produktion von *Phaeocystis* sp. aus der Literatur verglichen. Insbesondere *Phaeocystis* sp. wird oftmals mit hohen DMS-Konzentrationen in der Wassersäule des Südpolarmeeres in Zusammenhang gebracht. So könnten polare Prymnesiophyceae höhere DMSP-Gehalte aufweisen als die temperierter Regionen. Polare pennate Diatomeen wie *N. lecoincei* (WANZEK 1994, diese Arbeit) und *Navicula* sp. (NOTHNAGEL 1994) dagegen enthalten im Vergleich zu temperierten Spezies ähnliche zelluläre DMSP-Konzentrationen. Somit sind höhere DMSP-Gehalte polarer Phytoplankter bzw. Eisalgen allenfalls artspezifisch.

Das DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis ist abhängig von der Lichtintensität, der Temperatur, dem Zellalter und/oder der Nährstoffversorgung. So kann ein hohes Verhältnis auf bedeutende DMSP-Produzenten wie z.B. *E. huxleyi* hinweisen, sich aber auch aus der Stagnation einer Blüte und/oder Nährstoffmangel ableiten. Umgekehrt deutet ein geringes DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis auf weniger bedeutende DMSP-Produzenten wie z.B. *N. lecoincei* hin und/oder auf einen verringerten DMSP-Gehalt bedeutender Produzenten, wie z.B. *E. huxleyi* bei höheren Temperaturen. Darüber hinaus führte auch die Lichtlimitierung bei *E. huxleyi* zu einem geringeren DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis. Im Vergleich zum Starklicht war der DMSP-Gehalt im Schwachlicht geringfügig niedriger und nahezu konstant. Somit resultierte das geringere DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis überwiegend aus der Chlorophyllzunahme im Schwachlicht. Dennoch ist das DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnis im Freiland ein hilfreiches Verfahren, um das DMSP-Potential von Mischpopulationen abzuschätzen. Aufgrund der Variabilität des DMSP:Chl.<sub>a</sub>-Verhältnisses sollte dieser Parameter stets im Zusammenhang mit den abiotischen und biotischen Faktoren betrachtet werden, die im Ökosystem vorherrschen. Insbesondere der physiologische Zustand der Organismen ist von fundamentaler Bedeutung.

## 8. DMSP IM OZEAN IN ABHÄNGIGKEIT VON ABIOTISCHEN UMWELTPARAMETERN UND DER PHYTOPLANKTONSTRUKTUR

Dem Ökosystem Ozean werden künftig zunehmende Temperaturen und ansteigende Meeresspiegel vorhergesagt. Eine zunehmende Erwärmung könnte das Wachstum von Coccolithophoriden und Dinophyceen begünstigen, die typische Sommerpopulationen in geschichteten Wasserkörpern darstellen (KELLER 1991) und als bedeutende DMSP-Produzenten gelten (KELLER et al. 1989a). Eine Artenverschiebung zugunsten dieser DMSP-Produzenten und/oder eine Erhöhung der Biomasse könnte die DMSP-Produktion bzw. DMS-Emission steigern und würde die zentrale Annahme der Phytoplankton-Klima-Beziehung bestätigen (CHARLSON et al. 1987, MALIN et al. 1992; vgl. Kap. 1). Andererseits deuten Eisbohrkerne aus der Antarktis darauf hin, daß die DMS-Emission während glazialer Perioden höher war als während der Zwischeneiszeiten (LEGRAND et al. 1988, 1991; vgl. Kap. 7.3.5.3.2). Nach CHARLSON et al. (1987) würde jedoch insbesondere in Kaltzeiten eine geringere DMS-Produktion erwartet (MALIN et al. 1992, MALIN 1996; vgl. Kap. 1). Während der Eiszeiten waren überwiegend Diatomeen abundant (SARNTHEIN et al. 1987), die weniger bedeutende DMSP-Produzenten darstellen (KELLER et al. 1989a). Dennoch können Diatomeen aufgrund ihrer Abundanz deutlich zum DMSP-Gehalt einer Phytoplanktonpopulation beitragen (KELLER et al. 1989a; vgl. Kap. 6 und 7.3.5), aber auch organische Osmolyte und/oder Kryoprotektoren wie DMSP akkumulieren (vgl. Kap. 7.3.5.3.2) und könnten so hohe DMS-Emissionen in glazialen Perioden verursacht haben.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit konnte gezeigt werden, daß der DMSP-Gehalt der temperierten Phytoplanktonspezies *E. huxleyi* ohne vorherige Akklimatation temperaturabhängig ist. Somit wird die DMSP-Produktion der Organismen unmittelbar von der Temperatur beeinflusst. Der zelluläre DMSP-Gehalt nahm jedoch mit steigender Temperatur nicht zu, sondern ab. Isoliert betrachtet würde eine derartige Temperaturabhängigkeit der zentralen Annahme der Phytoplankton-Klima-Beziehung widersprechen. Neben dem direkten Einfluß bestehen aber auch indirekte Beziehungen zwischen DMSP-Produktion und Temperatur, wie beispielsweise die Stabilität der Wassersäule. So wurde die Phytoplanktonentwicklung in den untersuchten Meeresgebieten und damit die partikuläre DMSP-Konzentration maßgeblich von der Stabilität beeinflusst, die in temperierten Regionen vorwiegend auf thermischer Schichtung beruht (vgl. Kap. 6). Auch zunehmender Auftrieb und/oder geänderte Nährstoffbedingungen nach Zirkulationsereignissen könnten einen indirekten Einfluß der Temperatur auf die DMSP-Produktion darstellen (MALIN et al. 1992). Auftriebsgebiete entstehen durch überwiegend ablandige Winde, die die relativ warme Oberflächenschicht in Windrichtung verdrängen. Zum Ausgleich strömt kaltes, nähr-

stoffreiches Tiefenwasser an die Oberfläche und bewirkt niedrigere Temperaturen als nach ihrer geographischen Lage zu erwarten wäre. Die Auftriebsgebiete sind ungewöhnlich nährstoff- und planktonreich (SOMMER 1994). So können sich in nährstoffreichen Gebieten auch bei niedrigen Temperaturen große Biomassen entwickeln. Solche Phänomene bestimmen als indirekte Effekte der Temperatur die Biomasse und/oder Artenzusammensetzung und beeinflussen somit die partikuläre DMSP-Konzentration in der Wassersäule.

Langfristig scheint ein direkter Temperatureinfluß auf den zellulären DMSP-Gehalt von temperierten Phytoplanktern wie *E. huxleyi* fraglich, lediglich psychrophile Organismen wie *N. lecoincei* weisen offenbar erst nach Akklimatisation einen temperaturabhängigen DMSP-Gehalt auf, der mit sinkenden Temperaturen zunimmt (WANZEK 1994). Obwohl sich polare Spezies hinsichtlich ihrer Physiologie und ihres Stoffwechsels nicht grundlegend von temperierten Arten unterscheiden (KIRST und WIENCKE 1995), scheint eine vorherige Akklimatisation nicht für alle Organismen gleichermaßen Voraussetzung, um eine tendenzielle Temperaturabhängigkeit des zellulären DMSP-Gehaltes zu manifestieren.

Kombinierte Licht- und Temperaturexperimente zeigten, daß der DMSP-Gehalt von *E. huxleyi* in erster Linie vom Lichtangebot beeinflusst wird. Der Temperatureffekt war bei Lichtlimitierung weniger ausgeprägt. Darüber hinaus wurde die partikuläre DMSP-Konzentration im Freiland vor allem von der Stabilität und damit maßgeblich vom Lichtregime beeinflusst. Sowohl die Freiland- als auch die Laborergebnisse deuten auf eine lichtabhängige DMSP-Synthese hin (vgl. Kap. 6 und 7.3.5.2). Im natürlichen Habitat wird die obere Wasserschicht durch Turbulenz beeinflusst, die viele Phytoplankter auch vertikal mittransportiert und so deren Position im Lichtgradienten der euphotischen Zone variiert (SOMMER 1994). Darüber hinaus würde eine zunehmende Wolkenbedeckung bzw. Albedo die einfallende Sonnenstrahlung verringern und schließlich zu einer Abkühlung führen (vgl. Kap. 1). Auch eine zunehmende Eisbedeckung würde das Lichtangebot in der Wassersäule verringern. Insgesamt scheint ein geringes Lichtangebot nicht nur die DMSP-Synthese selbst, sondern auch den Einfluß der Temperatur zu beeinträchtigen. Somit wird der zelluläre DMSP-Gehalt der Organismen von diesen abiotischen Umweltparametern synergistisch beeinflusst. Im natürlichen Habitat wird die partikuläre DMSP-Konzentration zu einem gegebenen Zeitpunkt nicht nur von der DMSP-Produktion, sondern auch von der Freisetzung sowie dem Abbau des DMSP bzw. DMS determiniert. So sind neben der Biomasse, der Artenzusammensetzung und dem physiologischen Zustand der Organismen auch biologische Prozesse wie Zooplankton "Grazing" und mikrobielle Aktivität relevant.



Insgesamt ist der marine Schwefelkreislauf ein komplexes System, in dem nicht nur direkte, sondern auch indirekte Beziehungen bestehen. Das globale Klimageschehen wird jedoch nicht ausschließlich vom marinen Schwefelkreislauf determiniert. Die Coccolithophoride *E. huxleyi* beispielsweise produziert nicht nur DMSP bzw. DMS, sondern gilt auch als wichtigster Produzent biogenen Calciumkarbonats (Coccolithenbildung; vgl. Kap. 2.4.1). Die Calciumkarbonatbildung setzt  $\text{CO}_2$  frei und erhöht die  $\text{CO}_2$ -Konzentration im Meerwasser (Liss et al. 1993).  $\text{CO}_2$  gehört wiederum zu den wichtigsten Treibhausgasen (LOVELOCK 1992). In der Atmosphäre würden höhere  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen zu einer Erwärmung, höhere DMS-Emissionen dagegen zu einer Abkühlung führen (Liss et al. 1993). Beide Effekte wirken demnach antagonistisch, ob und inwieweit sich diese Prozesse allerdings ausgleichen, ist vermutlich regional bedingt und bleibt fraglich (CHARLSON und WIGLEY 1994). Tatsächlich ist der globale Temperaturanstieg geringer als nach der dokumentierten Zunahme der Treibhausgase zu erwarten war (CHARLSON und WIGLEY 1994). Weitere bedeutende DMSP-Produzenten, wie z.B. Spezies der Gattung *Phaeocystis*, könnten das Klimageschehen ebenfalls in zweierlei Hinsicht beeinflussen, einerseits durch eine hohe DMS-Produktion bzw. Emission, andererseits durch  $\text{CO}_2$ -Fixierung. Beide Prozesse würden schließlich zu einer Abkühlung der Erdoberfläche führen. Darüber hinaus könnte die anhaltende Verringerung der Ozonschicht und damit die Zunahme schädlicher UV-B-Strahlung zu einer Artenverschiebung zugunsten von Organismen führen, die über entsprechende Schutzmechanismen verfügen. So bildet beispielsweise *Phaeocystis pouchetii* ein Pigment, das die schädlichen UV-B-Strahlen absorbiert (MARCHANT et al. 1991).

Im globalen Klimageschehen spielen neben dem marinen Schwefelkreislauf noch weitere, ebenfalls komplexe Systeme, wie z.B. der Kohlenstoffkreislauf, eine bedeutende Rolle. Zudem sind viele Faktoren ungeklärt oder noch gar nicht bekannt. Im natürlichen Habitat können sich verschiedene Effekte offenbar gegenseitig beeinflussen, aber nur in ihrer Gesamtheit interpretiert werden. Oftmals stehen jedoch wenige vergleichbare Daten zur Verfügung. Insbesondere im Freiland würden standardisierte Methoden und einheitliche Bezugsgrößen einen direkten Vergleich verschiedener geographischer Regionen und der dort vorherrschenden Prozesse erst ermöglichen. Auch die Betrachtung kombinierter Effekte von z.B. Temperatur, Licht und Salinität könnte der Diskussion der Phytoplankton-Klima-Beziehung entscheidende Impulse geben.

**9. LITERATUR**

- ACKLESON S., W.M. BALCH UND P.M. HOLLIGAN (1988): White waters of the Gulf of Maine. *Oceanography* 1: 18-22.
- ACKMAN R.G., C.S. TOCHER UND J. McLACHLAN (1966): Occurrence of dimethyl- $\beta$ -propiothetin in marine phytoplankton. *J.Fish.Res.Bd.Can.* 23: 357-364.
- ANDREAE M.O. (1986): The oceans as a source of biogenic gases. *Oceanus* 29: 27-35.
- ANDREAE M.O. (1990): Ocean/atmosphere interactions in the global biogeochemical sulfur cycle. *Mar.Chem.* 30: 1-29.
- ANDREAE M.O. UND H. RAEMDONCK (1983): Dimethyl sulfide in the surface ocean and the marine atmosphere: a global view. *Science* 221: 744-747.
- ANDREAE M.O., D. AMOUROUX, T.W. ANDREAE, O. DONARD, D. MEYERDIERKS, S. RAPSOMANIKIS, C. THIEL UND G. UHER (1993): Biogeochemical and atmospheric investigations by the International Air-Sea Exchange Group. In: PFANNKUCHE O., J.C. DUINKER, G. GRAF, R. HENRICH, H. THIEL UND B. ZEITZSCHEL (Hrsg.): *NORD-ATLANTIK 92, Reise Nr. 21, 16. März - 31. August 1992*. METEOR-Berichte Universität Hamburg, 93-4: 95-99.
- ARAGNO M. (1981): Responses of Microorganisms to Temperature. In: LANGE O.L., P.S. NOBEL, C.B. OSMOND UND H. ZIEGLER (Hrsg.): *Encyclopedia of Plant Physiology*. New Series 12A: 349-369, Springer-Verlag Berlin.
- BALCH W.M., P.M. HOLLIGAN, S.G. ACKLESON UND K.J. VOSS (1991): Biological and optical properties of mesoscale coccolithophore blooms in the Gulf of Maine. *Limnol.Oceanogr.* 36: 629-643.
- BALCH W.M., P.M. HOLLIGAN UND K.A. KILPATRICK (1992): Calcification, photosynthesis and growth of the bloom-forming coccolithophore, *Emiliana huxleyi*. *Cont.Shelf Res.* 12: 1353-1374.
- BALCH W.M., K. KILPATRICK, P.M. HOLLIGAN UND T. CUCCI (1993): Coccolith production and detachment by *Emiliana huxleyi* (Prymnesiophyceae). *J.Phycol.* 29: 566-575.
- BARNARD W.R., M.O. ANDREAE UND R.L. IVERSON (1984): Dimethylsulfide and *Phaeocystis poucheti* in the southeastern Bering Sea. *Cont.Shelf Res.* 3: 103-113.
- BARTSCH A. (1989): Die Eisalgenflora des Weddellmeeres (Antarktis): Artenzusammensetzung und Biomasse sowie Ökophysiologie ausgewählter Arten. *Ber.Polarforsch.* 63.
- BATES T.S., R.P. KIENE, G.V. WOLFE, P.A. MATRAI, F.P. CHAVEZ, K.R. BUCK, B.W. BLUMQUIST UND R.L. CUHEL (1994): The cycling of sulfur in surface seawater of the northeast Pacific. *J.Geophys.Res.* 99: 7835-7843.

- BAUMANN M. (1990): Untersuchung zur Primärproduktion und Verteilung des Phytoplanktons der Grönlandsee mit Kulturexperimenten zum Einfluß des Lichtes und der Temperatur auf Wachstum und Photosyntheseleistung arktischer Diatomeen. Dissertation, Rheinisch-Westfälische Technische Hochschule Aachen.
- BAUMANN M.E.M., F.P. BRANDINI UND R. STAUBES (1994): The influence of light and temperature on carbon-specific DMS release by cultures of *Phaeocystis antarctica* and three antarctic diatoms. *Mar.Chem.* 45: 129-136.
- BELVISO S., S.-K. KIM, F. RASSOULZADEGAN, B. KRAJKA, B.C. NGUYEN, N. MIHALOPOULOS UND P. BUAT-MÉNARD (1990): Production of dimethylsulfonium propionate (DMSP) by a microbial food web. *Limnol.Oceanogr.* 35: 1810-1821.
- BELVISO S., P. BUAT-MÉNARD, J.-P. PUTAUD, B.C. NGUYEN, H. CLAUSTRE UND J. NEVEUX (1993): Size distribution of dimethylsulfoniopropionate (DMSP) in areas of the tropical northeastern Atlantic Ocean and the Mediterranean Sea. *Mar.Chem.* 44: 55-71.
- BERRSHEIM H., M.O. ANDREAE, G.P. AYERS UND R.W. GILLET (1989): Distribution of Biogenic Sulfur Compounds in the Remote Southern Hemisphere. In: SALTZMAN E.S. UND W.J. COOPER (Hrsg.): *Biogenic Sulfur in the Environment*. American Chemical Society Symposium Series 393: 352-366.
- BIDWELL J.P. UND S. SPOTTE (1985): *Artificial Seawaters*. Jones and Bartlett Publishers Inc., Boston.
- BISCHOFF B., U. KARSTEN, C. DANIEL, K. KÜCK, B. XIA UND C. WIENCKE (1994): Preliminary assessment of the  $\beta$ -Dimethylsulfoniopropionate (DMSP) content of macroalgae from the tropical island of Hainan (People's Republic of China). *Aust.J.Mar.Freshwater Res.* 45: 1329-1336.
- BISSON M.A. UND G.O. KIRST (1995): Osmotic Acclimation and Turgor Pressure Regulation in Algae. *Naturwissenschaften* 82: 461-471.
- BRAARUD T. (1953): Reproduction in the marine coccolithophorid *Coccolithus huxleyi* in culture. *Pubbl.staz.zool.Napoli* 33: 110-116.
- BRAND L.E. (1982): Genetic variability and spatial patterns of genetic differentiation in the reproductive rates of the marine coccolithophores *Emiliana huxleyi* and *Gephyrocapsa oceanica*. *Limnol.Oceanogr.* 27: 236-245.
- BROWN A.D. (1976): Microbial water stress. *Bacteriological Rev.* 40: 803-846.
- BROWN A.D. UND J.R. SIMPSON (1972): Water relations of sugar-tolerant yeasts: the role of intracellular polyols. *J.Gen.Micribiol.* 72: 589-591.
- BROWN C.W. UND J.A. YODER (1994): Coccolithophorid blooms in the global ocean. *J.Geophys.Res.* 99: 7467-7482.
- BROWN T.E. UND F.L.RICHARDSON (1968): The effect of growth environment on the physiology of algae: light intensity. *J.Phycol.* 4: 38-54.

## LITERATUR

---

- BUDÉUS G., A.-A. MAUL UND G. KRAUSE (1993): Variability in the Greenland Sea as Revealed by a Repeated High Spatial Resolution Conductivity-Temperature-Depth Survey. *J.Geophys.Res.* 98: 9985-10,000.
- BÜRGERMEISTER S., R.L. ZIMMERMANN, H.-W. GEORGII, H.G. BINGEMER, G.O. KIRST, M. JANSSEN UND W. ERNST (1990): On the biogenic origin of dimethylsulfide: relation between chlorophyll, ATP, organismic DMSP, phytoplankton species, and DMS distribution in atlantic surface water and atmosphere. *J.Geophys.Res.* 95: 20,607-20,615.
- CANTONI G.L. UND D.G. ANDERSON (1956): Enzymatic cleavage of dimethylpropiothetin by *Polysiphonia lanosa*. *J.Biol.Chem.* 222: 171-177.
- CARMACK E.C. (1990): Large-Scale Physical Oceanography of Polar Oceans. In: SMITH W.O. JUN. (Hrsg.): *Polar Oceanography*. Part A: Physical Science. Academic Press, Inc., San Diego: 171-222.
- CHALLENGER F. (1959): Aspects of the organic chemistry of sulphur. Butterworths Scientific Publications London: 33-37.
- CHARLSON R.J., J.E. LOVELOCK, M.O. ANDRAE UND S.G. WARREN (1987): Oceanic phytoplankton, atmospheric sulphur, cloud albedo and climate. *Nature* 326: 655-661.
- CHARLSON R.J. UND T.M.L. WIGLEY (1994): Sulfat-Aerosole und Klimawandel. *Spektrum der Wissenschaft*, April: 46-53.
- CLOERN J.E. (1977): Effects of light intensity and temperature on *Cryptomonas ovata* (Cryptophyceae) growth and nutrient uptake rates. *J.Phycol.* 13: 389-395.
- COMISO J.C. (1991): Satellite remote sensing of polar oceans. *Journal of Marine Systems* 2: 395-434.
- CORN M., S. BELVISO, F. PARTENSKY, N. SIMON UND U. CHRISTAKI (1996): Origin and importance of picoplanktonic DMSP. In: KIENE R.P., P.T. VISSCHER, M.D. KELLER UND G.O. KIRST (Hrsg.): *Biological and Environmental Chemistry of DMSP and Related Sulfonium Compounds*. Plenum Press New York: 191-201.
- CULLEN J.J. UND M.R. LEWIS (1988): The kinetics of algal photoadaptation in the context of vertical mixing. *J.Plankton Res.* 10: 1039-1063.
- DACEY J.W.H. UND S.G. WAKEHAM (1986): Oceanic dimethylsulfide production during zooplankton grazing on phytoplankton. *Science* 233: 1314-1316.
- DACEY J.W.H. UND N.V. BLOUGH (1987): Hydroxide decomposition of DMSP to form DMS. *Geophys.Res.Lett.* 14: 1246-1249.
- DACEY J.W.H., G.M. KING UND S.G. WAKEHAM (1987): Factors controlling emission of dimethylsulphide from salt marshes. *Nature* 330: 643-645.
- DAVIS P. UND J.McN. SIEBURTH (1982): Differentiation of phototrophic and heterotrophic nanoplankton populations in marine waters by epifluorescence microscopy. *Ann.Inst.Océanogr. Paris* 58 (S): 249-260.

- DAVISON I.R. (1991): Environmental effects on algal photosynthesis: temperature. J. Phycol. 27: 2-8.
- DICKSON D.M., R.G. WYN JONES UND J. DAVENPORT (1980): Steady state osmotic adaption in *Ulva lactuca*. Planta 150: 158-165.
- DICKSON D.M.J. UND G.O. KIRST (1986): The role of  $\beta$ -dimethylsulphoniopropionate, glycine betaine and homarine in the osmoacclimation of *Platymonas subcordiformis*. Planta 167: 536-643.
- DICKSON D.M.J. UND G.O. KIRST (1987a): Osmotic adjustment in marine eukaryotic algae: the role of inorganic ions, quaternary ammonium, tertiary sulphonium and carbohydrate solutes. I. Diatoms and a Rhodophyte. New Phytol. 106: 645-655.
- DICKSON D.M.J. UND G.O. KIRST (1987b): Osmotic adjustment in marine eukaryotic algae: the role of inorganic ions, quaternary ammonium, tertiary sulphonium and carbohydrate solutes. II. Prasinophytes and Haptophytes. New Phytol. 106: 657-666.
- DI TULLIO G.R. UND W.O. SMITH JUN. (1993): Dimethyl sulfide concentrations near the Antarctic Peninsula: November 1992. Antarctic J. U.S. 28: 130-132.
- EDLER L. (Hrsg., 1979): Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea: Phytoplankton and Chlorophyll. The Baltic Marine Biologists Publ. 5: 1-38.
- EDWARDS D.M., R.H. REED UND W.D.P. STEWART (1988): Osmoacclimation in *Enteromorpha intestinalis*: long-term effects of osmotic stress on organic solute accumulation. Mar. Biol. 98: 467-476.
- ELSER J.J., M.M. ELSER UND S.R. CARPENTER (1986): Size fractionation of algal chlorophyll, carbon fixation and phosphatase activity: relationships with species-specific size distribution and zooplankton community structure. J. Plankton Res. 8: 365-383.
- EPPLEY R.W. (1972): Temperature and Phytoplankton Growth in the Sea. Fish. Bull. 70: 1063-1085.
- EPPLEY R.W. UND P.R. SLOAN (1966): Growth rates of marine phytoplankton: Correlation with light absorption by cell chlorophyll a. Physiol. Plant. 19: 47-59.
- FAHRBACH E. (1995): Die Polarmeere - ein Überblick. In: HEMPEL I. UND G. HEMPEL (Hrsg.): *Biologie der Polarmeere*. Gustav Fischer Verlag Jena: 24-44.
- FALKOWSKI P.G. (1980): Light-shade adaptation in marine phytoplankton. In: FALKOWSKI P.G. (Hrsg.): *Primary Productivity in the Sea*. Plenum Press New York: 99-119.
- FALKOWSKI P.G. (1984a): Physiological responses of phytoplankton to natural light regimes. J. Plankton Res. 6: 295-307.
- FALKOWSKI P.G. (1984b): Kinetics of adaptation to irradiance in *Dunaliella tertiolecta*. Photosynthetica 18: 62-68.

## LITERATUR

---

- FALKOWSKI P.G. UND T.G. OWENS (1980): Light-Shade Adaptation: two strategies in marine phytoplankton. *Plant Physiol.* 66: 592-595.
- FALKOWSKI P.G., Z. DUBINSKY UND K. WYMAN (1985): Growth-irradiance relationships in marine phytoplankton. *Limnol.Oceanogr.* 30: 311-321.
- FALKOWSKI P.G. UND J. LAROCHE (1991): Acclimation to spectral irradiance in algae. *J.Phycol.* 27: 8-14.
- FIALA M. UND L. ORIOL (1990): Light-Temperature Interactions on the Growth of Antarctic Diatoms. *Polar Biol.* 10: 629-636.
- FISHER T., R. SHURTZ-SWIRSKI, S. GEPSTEIN UND Z. DUBINSKY (1989): Changes in the levels of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase (Rubisco) in *Tetraedon minimum* (Chlorophyta) during light and shade adaptation. *Plant Cell Physiol.* 30: 221-228.
- FOGELQVIST E. (1991): Dimethylsulphide in the Weddell Sea surface and bottom water. *Mar.Chem.* 35: 169-177.
- FURUYA K. UND R. MARUMO (1983): The structure of the phytoplankton community in the subsurface chlorophyll maxima in the western North Pacific Ocean. *J.Plankton Res.* 5: 393-406.
- FURUYA K. UND W.K.W. LI (1992): Evaluation of photosynthetic capacity in phytoplankton by flow cytometric analysis of DCMU-enhanced chlorophyll fluorescence. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 88: 279-287.
- GALINSKI E.A. (1995): Osmoadaptation in Bacteria. In: POOLE R.K. (Hrsg.): *Advances in Microbial Physiology.* Academic Press London 37: 273-328
- GALLAGHER J.C., A.M. WOOD UND R.S. ALBERTE (1984): Ecotypic differentiation in the marine diatom *Skeletonema costatum*: influence of light intensity on the photosynthetic apparatus. *Mar.Biol.* 82: 121-134.
- GARRISON D.L., C.W. SULLIVAN UND S.F. ACKLEY (1986): Sea Ice Microbial Communities in Antarctica. *BioScience* 36: 243-250.
- GARRISON D.L., K.R. BUCK UND G.A. FRYXELL (1987): Algal assemblages in Antarctic pack ice and in ice-edge plankton. *J.Phycol.* 23: 564-572.
- GARRISON D.L. UND A.R. CLOSE (1993): Winter ecology of the sea ice biota in Weddell Sea pack ice. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 96: 17-31.
- GEIDER R.J. (1987): Light and temperature dependence of the carbon to chlorophyll a ratio in microalgae and cyanobacteria: implications for physiology and growth of phytoplankton. *New Phytol.* 106: 1-34.
- GIBSON C.E. UND R.H. FOY (1989): On temperature-independent growth of phytoplankton. *J.Plankton Res.* 11: 605-607.
- GIBSON J.A.E., R.C. GARRICK, H.R. BURTON UND A.R. MCTAGGART (1989): Dimethylsulfide concentrations in the ocean close to the Antarctic continent. *Geomicrobiology Journal* 6: 179-184.

- GIBSON J.A.E., R.C. GARRICK, H.R. BURTON UND A.R. McTAGGART (1990): Dimethylsulfide and the alga *Phaeocystis pouchetii* in antarctic coastal waters. *Mar.Biol.* 104: 339-346.
- GLEITZ M. UND D.N. THOMAS (1993): Variation in phytoplankton standing stock, chemical composition and physiology during sea-ice formation in the southeastern Weddell Sea, Antarctica. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 173: 211-230.
- GLOMBITZA K.-W. (1970): Antimikrobielle Inhaltsstoffe in Algen. *Planta med.* 18: 210-221.
- GRADINGER R. (1990): Zur Bedeutung des Pico- und Nanoplanktons in polaren Regionen am Beispiel der Grönlandischen See. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel*, Nr. 196.
- GREENE R.C. (1962): Biosynthesis of Dimethyl-beta-propiothetin. *J.Biol.Chem.* 237: 2251-2254.
- GRÖNE T. (1991): Untersuchungen zum DMSP-Metabolismus von *Tetraselmis subcordiformis* (Prasinophyceae). Dissertation Universität Bremen.
- GRÖNE T. (1995): Biogenic production and consumption of dimethylsulfide (DMS) and dimethylsulfoniopropionate (DMSP) in the marine epipelagic zone: A Review. *Journal of Marine Systems* 6: 191-209.
- GRÖNE T. UND G.O. KIRST (1992): The effect of nitrogen deficiency, methionine and inhibitors of methionine metabolism on the DMSP contents of *Tetraselmis subcordiformis* STEIN. *Mar.Biol.* 112: 497-503.
- GUILLARD R.R.L. (1975): Culture of phytoplankton for feeding marine invertebrates. In: SMITH W.L. UND M.H. CHANLEY (Hrsg.): *Culture of marine invertebrate animals*. Plenum Press New York: 29-60.
- HANSON A.D., J. RIVOAL, L. PAQUET UND D.A. GAGE (1994): Biosynthesis of 3-Dimethylsulfoniopropionate in *Wollastonia biflora* (L.) DC. *Plant Physiol.* 105: 103-110.
- HARRISON W.G. UND T. PLATT (1986): Photosynthesis-irradiance relationships in polar and temperate phytoplankton populations. *Polar Biol.* 5: 153-164.
- HASLE G.R. UND L.K. MEDLIN (1990): Family Bacillariaceae: Genus Nitzschia Section Nitzschiella. In: MEDLIN L.K. UND J. PRIDDLE (Hrsg.): *Polar marine diatoms*. British Antarctic Survey, Cambridge, UK: 177-180.
- HAY W.W., H.P. MOHLER, P.H. ROTH, R.R. SCHMIDT UND J.E. BOUDREAUX (1967): Calcerous nanoplankton zonation of the Cenozoic of the Gulf coast and Caribbean-Antillean area, and transoceanic correlation. *Trans.Gulf Coast Ass.Geol.Soc.* 17: 428-480.
- HECKER M. (1988): Der Mikroorganismus, sein Ökosystem und die molekularen Mechanismen der Adaptation. In: HECKER M. UND W. BABEL (Hrsg.): *Physiologie der Mikroorganismen*. Gustav Fischer Verlag Stuttgart: 11-25.

## LITERATUR

---

- HEYWOOD R.B. UND T.M. WHITAKER (1984): The Antarctic marine flora. In: LAWS R.M. (Hrsg.): *Antarctic Ecology*. Vol. 2, Academic Press London: 373-418.
- HOCHACHKA P.W. UND G.N. SOMERO (1980): Strategien biochemischer Anpassung. Georg Thieme Verlag Stuttgart.
- HOLLIGAN P.M., M. VIOLIER, D.S. HARBOUR, P. CAMUS UND M. CHAMPAGNE-PHILIPPE (1983): Satellite and ship studies of coccolithophore production along a continental shelf edge. *Nature* 304: 339-342.
- HOLLIGAN P.M., R.P. HARRIS, R.C. NEWELL, D.S. HARBOUR, R.N. HEAD, E.A.S. LINLEY, M.I. LUCAS, P.R.G. TRANTER UND C.M. WEEKLEY (1984): Vertical distribution and partitioning of organic carbon in mixed frontal and stratified waters of the English Channel. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 14: 111-127.
- HOLLIGAN P.M., S.M. TURNER UND P.S. LISS (1987): Measurements of dimethyl sulphide in frontal regions. *Cont.Shelf Res.* 7: 213-224.
- HONJO S. (1976): Coccoliths: Production, transportation and sedimentation. *Mar. Micropaleontol.* 1: 65-79.
- HORNER R. A. (1985): Taxonomy of sea ice microalgae. In: HORNER R.A. (Hrsg.): *Sea ice biota*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida: 147-157.
- HSIAO S.I. (1983): A Checklist of Marine Phytoplankton and Sea Ice Microalgae Recorded from Arctic Canada. *Nova Hedwigia* 37: 225-313.
- ISHIDA Y. (1968): Physiological studies on evolution of dimethyl sulfide from unicellular marine algae. *Mem.Coll.Agr. Kyoto Univ.* 94: 47-82.
- ISHIDA Y. UND KADOTA H. (1968): Participation of dimethyl- $\beta$ -propiothetin in Transmethylation reaction in *Gyrodinium cohnii*. *Bull.Jap.Soc.Scient.Fish.* 34: 699-705.
- IVERSON R.L., F.L. NEARHOOF UND M.O. ANDRAE (1989): Production of dimethylsulfonium propionate and dimethylsulfide by phytoplankton in estuarine and coastal waters. *Limnol.Oceanogr.* 34: 53-67.
- JACQUES G. (1983): Some Ecophysiological Aspects of the Antarctic Phytoplankton. *Polar Biol.* 2: 27-33.
- JAHNKE J. (1992): ICES Identification Leaflets for Plankton. No.178: Dominant Species in Phytoplankton Blooms 1. *Emiliana huxleyi* (LOHMANN) HAY and MOHLER.
- JEFFREY S.W. UND G.F. HUMPHREY (1975): New spectrophotometric equations for determining Chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem.Physiol.Pflanzen* 167: 191-194.
- JOCHEM F. (1990): Zur Struktur und Dynamik autotropher Ultraplankton-Gemeinschaften in marinen Warmwasser-Ökosystemen. Berichte aus dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel, Nr. 195.



- JOICHEM F.J., S. MATHOT UND B. QUÉGUINER (1995): Size-fractionated primary production in the open Southern Ocean in austral spring. *Polar Biol.* 15: 381-392.
- JOICHEM F.J. UND D. MEYERDIERKS (eingereicht): Simultaneous cytometric measurement of DNA cell cycle and cellular chlorophyll in marine eukaryotic phytoplankton. *J. Phycol.*
- KAMPTNER E. (1943): Zur Revision der Coccolithineen-Spezies *Pontosphaera huxleyi* LOHM. *Anz. Akademie Wiss. Wien* 11: 43-49.
- KANG S.-H. UND G.A. FRYXELL (1991): Most abundant diatom species in the water column assemblages from five leg 119 Drill sites in Prydz Bay, Antarctica: distributional patterns. In: BARRON J. UND B. LARSEN (Hrsg.): *Proceedings of the Ocean Drilling Program*. Scientific Results 119: 645-666.
- KANG S.-H. UND G.A. FRYXELL (1992): *Fragilariopsis cylindrus* (GRUNOW) KRIEGER: The most abundant diatom in water column assemblages of Antarctic marginal ice-edge zones. *Polar Biol.* 12: 609-627.
- KANG S.-H. UND G.A. FRYXELL (1993): Phytoplankton in the Weddell Sea, Antarctica: composition, abundance and distribution in the water-column assemblages of the marginal ice-edge zone during austral autumn. *Mar. Biol.* 116: 335-348.
- KARSTEN U. (1991): Ökophysiologische Untersuchungen zur Salinitäts- und Temperaturtoleranz antarktischer Grünalgen unter besonderer Berücksichtigung des  $\beta$ -Dimethylsulfoniumpropionat (DMSP)-Stoffwechsels. *Ber. Polarforsch.* 79.
- KARSTEN U., C. WIENCKE UND G.O. KIRST (1990a): The  $\beta$ -dimethylsulfoniopropionate (DMSP) content of macroalgae from Antarctica and Southern Chile. *Botanica Mar.* 33: 143-146.
- KARSTEN U., C. WIENCKE UND G.O. KIRST (1990b): The effect of light intensity and daylength on the  $\beta$ -dimethylsulphoniopropionate (DMSP) content of marine green macroalgae from Antarctica. *Plant Cell Env.* 13: 989-993.
- KARSTEN U., C. WIENCKE UND G.O. KIRST (1991a): Growth pattern and  $\beta$ -dimethylsulphoniopropionate (DMSP) content of green macroalgae at different irradiances. *Mar. Biol.* 108: 151-155.
- KARSTEN U., C. WIENCKE UND G.O. KIRST (1991b): The effect of salinity changes upon the physiology of eulittoral green macroalgae from Antarctica and southern Chile. II. Intracellular inorganic ions and organic compounds. *J. Exp. Bot.* 42: 1533-1539.
- KARSTEN U., C. WIENCKE UND G.O. KIRST (1992): Dimethylsulphoniopropionate (DMSP) accumulation in green macroalgae from polar to temperate regions: interactive effects of light versus salinity and light versus temperature. *Polar Biol.* 12: 603-607.

## LITERATUR

---

- KARSTEN U., K. KÜCK, C. DANIEL, C. WIENCKE UND G.O.KIRST (1994): A method for complete determination of dimethylsulphonioacetate (DMSP) in marine macroalgae from different geographical regions. *Phycologia* 33: 171-176.
- KARSTEN U., K. KÜCK, C. VOGT UND G.O.KIRST (1996): Dimethylsulphonioacetate production in phototrophic organisms and its physiological function as a cryoprotectant. In: KIENE R.P., P.T. VISSCHER, M.D. KELLER UND G.O. KIRST (Hrsg.): *Biological and Environmental Chemistry of DMSP and Related Sulfonium Compounds*. Plenum Press New York: 143-153.
- KELLER M.D. (1991): Dimethyl Sulfide Production and Marine Phytoplankton: The Importance of Species Composition and Cell Size. *Biological Oceanography* 6: 375-382.
- KELLER M.D., W.K. BELLOWS UND R.R.L. GUILLARD (1989a): Dimethyl sulfide production in marine phytoplankton. In: SALTZMAN E.S. UND W.J. COOPER (Hrsg.): *Biogenic Sulfur in the Environment*. A.C.S. Symposium Series 393: 167-182.
- KELLER M.D., W.K. BELLOWS UND R.R.L. GUILLARD (1989b): Dimethylsulfide production and marine phytoplankton: an additional impact of unusual blooms. In: COSPER E.M., V.M. BRICELY UND E.J. CARPENTER (Hrsg.): *Novel phytoplankton blooms*. Coastal and Estuarine Studies 35: 101-115, Springer Verlag Berlin.
- KIENE R.P. UND S.K. SERVICE (1991): Decomposition of dissolved DMSP and DMS in estuarine waters: dependence on temperature and substrate concentration. *Mar.Ecol. Prog.Ser.* 76: 1-11.
- KIRST G.O. (1990): Salinity tolerance of eukaryotic marine algae. *Annu.Rev.Plant Physiol.Plant Mol.Biol.* 41: 21-53.
- KIRST G.O. (1992): Die Phytoplankton-Klima-Beziehung am Beispiel der Algen im Meereis. *Geographische Rundschau* 44: 486-492.
- KIRST G.O. (1995): Influence of salinity on algal ecosystems. In: WIESSNER W., E. SCHNEPF UND R.C. STARR (Hrsg.): *Algae, Environments and Human Affairs*. Biopress Limited Bristol, England: 123-142.
- KIRST G.O., C. THIEL, H. WOLFF, J. NOTHNAGEL, M. WANZEK UND R. ULMKE (1991): Dimethylsulphonioacetate (DMSP) in ice-algae and its possible biological role. *Mar.Chem.* 35: 381-388.
- KIRST G.O., M. WANZEK, R. HAASE, S. RAPSOMANIKIS, S. DEMORA, G. SCHEBESKE UND M.O. ANDREAE (1993): Ecophysiology of ice algae (Antarctica): dimethylsulphonioacetate content and release of dimethylsulfide during ice melt. In: RESTELLI G. UND G. ANGELETTI (Hrsg.): *Dimethylsulphide: Oceans, Atmosphere and Climate*. Kluwer Academic Publishers Dordrecht: 23-36.
- KIRST G.O. UND C. WIENCKE (1995): Ecophysiology of polar algae. *J.Phycol.* 31: 181-199.

- KLAVENESS D. (1972): *Coccolithus huxleyi* (LOHM.) KAMPTN. II. The flagellate cell, aberrant cell types, vegetative propagation and life cycles. Br.Phycol.J. 7: 309-318.
- KLAVENESS D. (1976): *Emiliania huxleyi* (LOHMANN) HAY and MOHLER. III. Mineral deposition and the origin of the matrix during coccolith formation. Protistologica 12: 217-224.
- KLAVENESS D. UND E. PAASCHE (1971): Two different *Coccolithus huxleyi* cell types incapable of coccolith formation. Arch.Mikrobiol. 75: 382-385.
- KLEIN B. (1988): Variations of pigment content in two benthic diatoms during growth in batch cultures. J.Exp.Mar.Biol.Ecol. 115: 237-248.
- KOEVE W., S. PODEWSKI, F. POLLEHNE, B. ZEITZSCHEL, F. JOCHEM, P. KÄHLER, A. DETTMER, M. DECKERS, O. HAUPT, S. REITMEIER, S. BÖHM, P. FRITSCHKE, R. WERNER UND C. SELLMER (1993): Planktological investigations during the Winter-Spring-Summer transition at 47°N, 20°W (JGOFS). In: PFANNKUCHE O., J.C. DUINKER, G. GRAF, R. HENRICH, H. THIEL UND B. ZEITZSCHEL (Hrsg.): *NORD-ATLANTIK 92, Reise Nr. 21, 16. März - 31. August 1992*. METEOR-Berichte Universität Hamburg, 93-4: 100-115.
- KOHL J.-G. (1985): Temperatur. In: BORRIS H. UND E. LIBBERT (Hrsg.): *Pflanzenphysiologie*. Gustav Fischer Verlag Stuttgart: 518-519.
- KOHL J.-G. UND A. NICKLISCH (1988): *Ökophysiologie der Algen*. Akademie-Verlag Berlin.
- KOTTMEIER S.T. UND C.W. SULLIVAN (1988): Sea Ice Microbial Communities (SIMCO). 9. Effects of Temperature and Salinity on the Rates of Metabolism and Growth of Autotrophs and Heterotrophs. Polar Biol. 8: 293-304.
- KREBS W.N. (1983): Ecology of neritic marine diatoms, Arthur Harbor, Antarctica. Micropaleontology 29: 267-297.
- KÜCK K. (1996): Der Einfluß kompatibler Substanzen bei niedrigen Temperaturen auf die Enzyme Malatdehydrogenase (MDH) und Glucose-6-phosphat-Dehydrogenase (G6P-DH) aus *Acrosiphonia arcta* (Chlorophyta) der polaren Regionen. Dissertation Universität Bremen.
- LARHER F., J. HAMELIN UND G.R. STEWART (1977): L'acide diméthylsulfonium-3 propanoïque de *Spartina anglica*. Photochem. 16: 2019-2020.
- 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 Biol. 13: 471-481.
- LAWLOR D.W. (1990): *Photosynthese*. Georg Thieme Verlag Stuttgart.
- LECK C., U. LARSSON, L.E. BAGANDER, S. JOHANSSON UND S.HAJDU (1990): DMS in the Baltic Sea - Annual variability in relation to biological activity. J.Geophys.Res. 95: 3353-3363.

## LITERATUR

---

- LECK C., D. NILSSON, C. PERSSON, K. BIGG UND D.C. COVERT (1993): Biogenic Sulfur in the Marine Boundary Layer of the Arctic - The International Arctic Ocean Expedition, 1991. In: RESTELLI G. UND G. ANGELETTI (Hrsg.): *Dimethylsulphide: Oceans, Atmosphere and Climate*. Kluwer Academic Publishers Dordrecht: 103-115.
- LEGRAND M.R., R.J. DELMAS UND R.J. CHARLSON (1988): Climate forcing implications from Vostok ice-core sulphate data. *Nature* 334: 418-420.
- LEGRAND M., C. FENIET-SAIGNE, E.S. SALTZMAN C. GERMAIN, N.I. BARKOV UND N.V. PETROV (1991): Ice-core record of oceanic emissions of dimethylsulphide during the last climate cycle. *Nature* 350: 144-146.
- LEVASSEUR M., M. GOSSELIN UND S. MICHAUD (1994): A new source of dimethylsulfide (DMS) for the arctic atmosphere: ice diatoms. *Mar.Biol.* 121: 381-387.
- LI W.K.W. (1980): Temperature adaptation in phytoplankton: Cellular and photosynthetic characteristics. In: FALKOWSKI P. (Hrsg.): *Primary production in the sea*. Plenum Press New York: 259-279.
- LI W.K.W. UND J. MORRIS (1982): Temperature adaptation in *Phaeodactylum tricorutum* BOHLIN: photosynthetic rate compensation and capacity. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 58: 135-150.
- LINSCHOOTEN C., J.D.L. VAN BLEIJSWIJK, P.R. VAN EMBURG, J.P.M. DE VRIND, E.S. KEMPERS, P. WESTBROEK UND E.W. DE VRIND-DE JONG (1991): Role of the light-dark cycle and medium composition on the production of coccoliths by *Emiliana huxleyi* (Haptophyceae). *J.Phycol.* 27: 82-86.
- LISS P.S., G. MALIN UND S.M. TURNER (1993): Production of DMS by marine Phytoplankton. In: RESTELLI G. UND G. ANGELETTI (Hrsg.): *Dimethylsulphide: Oceans, Atmosphere and Climate*. Kluwer Academic Publishers Dordrecht: 1-14.
- LISS P.S., G. MALIN, S.M. TURNER UND P.M. HOLLIGAN (1994): Dimethyl sulphide and *Phaeocystis*: A review. *Journal of Marine Systems* 5: 41-53.
- LOBBAN C.S., P.J. HARRISON UND M.J. DUNCAN (1985): The physiological ecology of seaweeds. Cambridge University Press, Cambridge.
- LOHMANN H. (1902): Die Coccolithophoridae, eine Monographie der Coccolithen bildenden Flagellaten, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Mittelmeerauftriebs. *Arch.Protistenk.* 1: 89-165.
- LOVELOCK J.E. (1992): GAIA - Die Erde ist ein Lebewesen. Scherz Verlag Bern.
- LOVELOCK J.E., R.J. MAGGS UND R.A. RASMUSSEN (1972): Atmospheric dimethyl sulphide and the natural sulfur cycle. *Nature* 237: 452-453.
- LOVELOCK J.E. UND L. MARGULIS (1974): Biological modulation of the Earth's Atmosphere. *Icarus* 21: 471-489.
- LÜNING K. (1985): Meeresbotanik. Georg Thieme Verlag Stuttgart.

- LYNCH D.V. UND G.A. THOMPSON (1984): Chloroplast phospholipid molecular species alterations during low temperature acclimation in *Dunaliella*. *Plant Physiol.* 74: 198-203.
- MAESTRINI S.Y., M. ROCHET, L. LEGENDRE UND S. DEMERS (1986): Nutrient limitation of the bottom-ice microalgae biomass (southern Hudson Bay, Canadian Arctic). *Limnol.Oceanogr.* 31: 969-982.
- MALIN G. (1996): The role of DMSP and DMS in the global sulfur cycle and climate regulation. In: KIENE R.P., P.T. VISSCHER, M.D. KELLER UND G.O. KIRST (Hrsg.): *Biological and Environmental Chemistry of DMSP and Related Sulfonium Compounds*. Plenum Press New York: 177-189.
- MALIN G., S.M. TURNER UND P.S. LISS (1992): Sulfur: The Plankton/Climate connection. *J.Phycol.* 28:590-597.
- MALIN G., S. TURNER, P. LISS, P. HOLLIGAN UND D. HARBOUR (1993): Dimethylsulfide and dimethylsulphoniopropionate in the Northeast Atlantic during the summer coccolithophore bloom. *Deep-Sea Research I*, 40: 1487-1508.
- MARCHANT H.J., A.T. DAVIDSON UND G.J. KELLY (1991): UV-B protecting compounds in the marine alga *Phaeocystis pouchetii*. *Mar.Biol.* 109: 391-395.
- MATRAI P.A. UND M.D. KELLER (1993): Dimethylsulfide in a large-scale coccolithophore bloom in the Gulf of Maine. *Cont.Shelf Res.* 13: 831-843.
- MATRAI P.A. UND M.D. KELLER (1994): Total organic sulfur and dimethylsulfoniopropionate in marine phytoplankton: intracellular variations. *Mar.Biol.* 119: 61-68.
- MCINTYRE A. UND A.W.H. BÉ (1967): Modern Coccolithophoridae of the Atlantic Ocean-I. Placoliths and Cyrtoliths. *Deep-Sea Research* 14: 561-597.
- MCTAGGART A. UND H. BURTON (1993): Aspects of the Biogeochemistry of Dimethylsulfide (DMS) and Dimethylsulfoniumpropionate (DMSP) at an Antarctic coastal site. In: RESTELLI G. UND G. ANGELETTI (Hrsg.): *Dimethylsulphide: Oceans, Atmosphere, and Climate*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht: 43-52.
- MEYERDIERKS D. (1991): Tagesperiodische Schwankungen der Dimethylsulfoniumpropionat- (DMSP-) Akkumulation bei einzelligen Algen. Untersuchungen an Laborkulturen der Phytoplanktonalge *Tetraselmis subcordiformis* STEIN und an natürlichen Populationen der Ostsee. Diplomarbeit Universität Bremen.
- MEYERDIERKS D., B. BOLT UND G.O. KIRST (1997): Spatial and vertical distribution of particulate Dimethylsulfoniopropionate (DMSP) during spring in the Atlantic sector of the Southern Ocean. *Deep-Sea Research II* 44: 283-297.
- MICHEL C., L. LEGENDRE, J.-C. THERRIault UND S. DEMERS (1989): Photosynthetic responses of Arctic sea-ice microalgae to short-term acclimation. *Polar Biol.* 9: 437-442.

## LITERATUR

---

- MIZUNO M. (1991): Influence of cell volume on the growth and size reduction of marine and estuarine diatoms. *J. Phycol.* 27: 473-478.
- MJAALAND G. (1956): Some laboratory experiments on the coccolithophorid *Coccolithus huxleyi*. *OIKOS* 7: 251-255.
- MONASTERSKY R. (1987): The Plankton-Climate Connection. *Science News* 132: 362-365.
- MOREL A. UND R.C. SMITH (1974): Relation between total quanta and total energy for aquatic photosynthesis. *Limnol. Oceanogr.* 19: 591-600.
- MORTAIN-BERTRAND A. (1989): Effects of Light Fluctuations on the Growth and Productivity of Antarctic Diatoms in Culture. *Polar Biol.* 9: 245-252.
- MORTAIN-BERTRAND A., C. DESCOLAS-GROS UND H. JUPIN (1988): Growth, photosynthesis and carbon metabolism in the temperate marine diatom *Skeletonema costatum* adapted to low temperature and low photon-flux density. *Mar. Biol.* 100: 135-141.
- MYERS J. (1946): Influence of light intensity on photosynthetic characteristics of *Chlorella*. *J. Gen. Physiol.* 29: 429-440.
- NGUYEN B.C., S. BELVISO, N. MIHALOPOULOS, J. GOSTAN UND P. NIVAL (1988): Dimethyl sulfide production during natural phytoplanktonic blooms. *Mar. Chem.* 24: 133-141.
- NISHIGUCHI M.K. UND G.N. SOMERO (1992): Temperature- and concentration-dependence of compatibility of the organic osmolyte  $\beta$ -dimethylsulfoniopropionate (DMSP). *Cryobiol.* 29:118-124.
- NOTHNAGEL J. (1995): Der Einfluß von Salinität und Lichtintensität auf die Osmolyt-konzentration, die Zellvolumina und die Wachstumsraten der antarktischen Eisdiatomeen *Chaetoceros* sp. und *Navicula* sp. unter besonderer Berücksichtigung der Aminosäure Prolin. *Ber. Polarforsch.* 161.
- OLBERS D., V. GOURETSKI, G. SEIB UND J. SCHRÖTER (1993): Hydrographic Atlas of the Southern Ocean. Alfred Wegener Institut Bremerhaven.
- PAASCHE E. (1967): Marine plankton algae grown with light-dark cycles. I. *Coccolithus huxleyi*. *Physiol. Plant.* 20: 946-956.
- PAASCHE E. (1968): Biology and physiology of coccolithophorids. *Ann. Rev. Microbiol.* 22: 71-86.
- PALMISANO A.C. UND C.W. SULLIVAN (1985): Growth, metabolism and dark survival in sea ice microalgae from McMurdo Sound, Antarctica. In: HORNER R.A. (Hrsg.): *Sea ice biota*. CRC Press, Inc. Boca Raton, Florida: 131-146.
- PALMISANO A.C., J. BEELER SOO-HOO, D.C. WHITE, G.A. SMITH, G.R. STANTON UND L.H. BURKLE (1985): Shade-adapted benthic diatoms beneath Antarctic Sea ice. *J. Phycol.* 21: 664-667.

- PAQUET L., B. RATHINASABAPATHI, H. SAINI, L. ZAMIR, D.A. GAGE Z.-H. HUANG UND A.D. HANSON (1994): Accumulation of the compatible solute 3-dimethylsulfonio-propionate in sugarcane and its relatives, but not other gramineous crops. *Aust.J.Plant Physiol.* 21: 37-48.
- PERRY M., M. TALBOT UND R. ALBERTE (1981): Photoadaptation in marine phytoplankton: response of the photosynthetic unit. *Mar.Biol.* 62: 91-101.
- PODEWSKI S., U. BECKMANN, P. KÄHLER UND R. LINK (1993): Hydrography at 47°N, 20°W (JGOFS). In: PFANNKUCHE O., J.C. DUINKER, G. GRAF, R. HENRICH, H. THIEL UND B. ZEITZSCHEL (Hrsg.): *NORDATLANTIK 92, Reise Nr. 21, 16. März - 31. August 1992*. METEOR-Berichte Universität Hamburg, 93-4: 50-64.
- POST A.F., Z. DUBINSKY, K. WYMAN UND P.G. FALKOWSKI (1985): Physiological response of a marine planktonic diatom to transition in growth irradiance. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 25: 141-149.
- PRÉZELIN B.B. (1981): Light reaction in photosynthesis. In: PLATT T. (Hrsg.): *Physiological Bases of Phytoplankton Ecology*. *Can.Bull.Fish.Aquat.Sci.* 210: 1-43.
- PRÉZELIN B.B. (1992): Diel periodicity in phytoplankton productivity. In: BERGMAN T., H.J. GONS UND L.R. MUR (Hrsg.): *The Daily Growth Cycle of Phytoplankton*. *Hydrobiologia* 238: 1-35.
- PRÉZELIN B.B. UND R.S. ALBERTE (1978): Photosynthetic characteristics and organization of chlorophyll in marine dinoflagellates. *Proc.Nat.Acad.Sci.U.S.A.* 75: 1801-1804.
- PRIDDLE J. (1990): The Antarctic Planctonic Ecosystem. In: MEDLIN L.K. UND J. PRIDDLE (Hrsg.): *Polar Marine Diatoms*. British Antarctic Survey, Natural Environment Research Council, Cambridge: 25-34.
- PROSSER C.L. (1964): Perspectives of adaptation - theoretical aspects. In: DILL D.B., E.R. ADOLPH UND C.G. WILBER (Hrsg.): *Handbook of Physiology, Section 4. Adaptation to the Environment*. American Physiological Society Washington: 11-25.
- RAVEN J.A. UND R.J. GEIDER (1988): Temperature and algal growth. *New Phytol.* 110: 441-461.
- REDFIELD A.C., B.H. KETCHUM UND F.A. RICHARD (1963): The influence of organisms on the composition of seawater. In: HILL M.N. (Hrsg.): *The Sea*. Wiley New York: 26-77.
- REED R.H. (1983): Measurement and osmotic significance of  $\beta$ -dimethylsulfonio-propionate in marine macroalgae. *Mar.Biol. Lett.* 4: 173-181.
- REID F.M.H. (1983): Biomass estimation of components of the marine nanoplankton and picoplankton by the Utermöhl settling technique. *J.Plankton Res.* 5: 235-252.

## LITERATUR

---

- REINHARDT P. (1972): Coccolithen. Kalkiges Plankton seit Jahrmillionen. Die neue Brehm-Bücherei 453. A. Ziemsen Verlag.
- RICHARDSON K., J. BEARDALL UND J.A. RAVEN (1983): Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analysis of strategies. *New Phytol.* 93: 157-171.
- RICHTER G. (1982): Stoffwechselphysiologie der Pflanzen. 4. Aufl. Georg Thieme Verlag Stuttgart.
- RIEBESELL U., I. SCHLOSS UND V. SMETACEK (1991): Aggregation of algae released from melting sea ice: implications for seeding and sedimentation. *Polar Biol.* 11: 239-248.
- RIPER D.M., T.G. OWENS UND P.G. FALKOWSKI (1979): Chlorophyll turnover in *Skeletonema costatum*, a marine plankton diatom. *Plant Physiol.* 64: 49-54.
- RUSSELL D.W. UND A.G. HOWARD (1996): The determination of DMSP in marine algae and salt marsh plants. In: KIENE R.P., P.T. VISSCHER, M.D. KELLER UND G.O. KIRST (Hrsg.): *Biological and Environmental Chemistry of DMSP and Related Sulfonium Compounds*. Plenum Press New York: 155-163.
- SAKSHAUG E. (1977): Limiting nutrient and maximum growth rates for diatoms in Narragansett Bay. *J.Exp.Mar.Biol.Ecol.* 28: 109-123.
- SARNTHEIN M., K. WYNN UND R. ZAHN (1987): Paleoproductivity of oceanic upwelling and the effect on anthropogenic CO<sub>2</sub> and climatic change. In: BERGER W.H. UND L.D. LABEYRIE (Hrsg.): *Abrupt Climate Change*. D. Reidel Publ. Comp. Dordrecht: 311-337.
- SCHLEGEL H.G. (1981): Allgemeine Mikrobiologie. 5. Aufl. Georg Thieme Verlag Stuttgart.
- SCHOPFER P. (1986): Experimentelle Pflanzenphysiologie. Springer-Verlag Berlin.
- SICKO-GOAD L., E.F. STOERMER UND B.G. LADEWSKI (1977): A morphometric method for correcting phytoplankton cell volume estimates. *Protoplasma* 93: 147-163.
- SIEBURTH J.M. (1961): Antibiotic properties of acrylic acid, a factor in the gastrointestinal antibiosis of marine animals. *J.Bacteriol.* 82: 72-79.
- SIEBURTH J.M. (1964): Antibacterial substances produced by marine algae. *Developments in Industrial Microbiology* 5: 124-134.
- SIEBURTH J.MCN., V. SMETACEK UND J. LENZ (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol.Oceanogr.* 23: 1256-1263.
- SMAYDA T.J. (1969): Experimental observations on the influence of temperature, light, and salinity on cell division of the marine diatom, *Detonula confervaceae* (CLEVE) GRAN. *J.Phycol.* 5: 150-157.
- SMETACEK V. (1991): Die Primärproduktion der marinen Plankton-Algen. *Spektrum der Wissenschaft*, Dezember: 52-63.



- SMETACEK V., R. SCHAREK UND E.-M. NÖTHIG (1990): Seasonal and regional variation in the Pelagial and its relationship of the life history cycle of Krill. In: KERRY K.R. UND G. HEMPEL (Hrsg.): *Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conservation*. Springer Verlag Berlin: 103-114.
- SMITH S.L., W.O. SMITH, L.A. CODISPOTI UND D.L. WILSON (1985): Biological observations in the marginal ice zone of the Greenland Sea. *J.Mar.Res.* 43: 693-717.
- SMITH W.O., M.E.M. BAUMANN, D.L. WILSON UND L. ALETSEE (1987): Phytoplankton biomass and productivity in the marginal ice zone of the Fram Strait during summer 1984. *J.Geophys.Res.* 92: 6777-6786.
- SMITH W.O., N.K. KEENE UND J.C. COMISO (1988): Interannual variability in estimated primary productivity of the Antarctic marginal ice zone. In: SARHAGE D. (Hrsg.): *Antarctic Ocean and Resources Variability*. Springer Verlag Heidelberg: 132-139.
- SMITH W.O. JUN. UND E. SAKSHAUG (1990): Polar Phytoplankton. In: SMITH W.O. JUN. (Hrsg.): *Polar Oceanography. Part B: Chemistry, Biology, and Geology*. Academic Press, Inc., San Diego: 477-525.
- SMITH R.E.H., L.C. STAPLEFORD UND R.S. RIDINGS (1994): The acclimated response of growth, photosynthesis, composition, and carbon balance to temperature in the psychrophilic ice diatom *Nitzschia seriata*. *J.Phycol.* 30: 8-16.
- SOMMER U. (1989): Maximal growth rates of Antarctic phytoplankton: Only weak dependence on cell size. *Limnol.Oceanogr.* 34: 1109-1112.
- SOMMER U. (1994): Planktologie. Springer-Verlag Berlin.
- SPIES A. (1987a): Growth rates of Antarctic marine phytoplankton in der Weddell Sea. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 41: 267-274.
- SPIES A. (1987b): Phytoplankton in the Marginal Ice Zone of the Greenland Sea During Summer, 1984. *Polar Biol.* 7: 195-205.
- SPINDLER M. UND R. GRADINGER (1994): Meereis-Protisten. In: HAUSMANN K. UND B.P. KREMER (Hrsg.): *Extremophile*. VCH Verlagsgesellschaft, 27-45.
- STAUBES-DIEDERICH R. (1992): Verteilung von Dimethylsulfid, Carbonylsulfid und Schwefelkohlenstoff in Ozean und mariner Atmosphäre. *Berichte des Instituts für Meteorologie und Geophysik der Universität Frankfurt/Main*, Nr. 93.
- STAUBES R. UND H.-W. GEORGII (1993): Measurements of atmospheric and seawater DMS concentrations in the Atlantic, the Arctic and Antarctic region. In: RESTELLI G. UND G. ANGELETTI (Hrsg.): *Dimethylsulphide: Oceans, Atmosphere, and Climate*. Kluwer Academic Publishers Dordrecht: 95-102.
- STEFELS J. UND W.H.M. VAN BOEKEL (1993): Production of DMS from dissolved DMSP in axenic cultures of the marine phytoplankton species *Phaeocystis* sp. *Mar.Ecol.Prog.Ser.* 97: 11-18.

## LITERATUR

---

- STOREY R., J. GORHAM, M.G. PITMAN, A.D. HANSON UND D.A. GAGE (1993): Response of *Melanthera biflora* to salinity and water stress. J.Exp.Bot. 44: 1551-1560.
- STRATHMANN R.R. (1967): Estimating the organic carbon of phytoplankton from cell volume or plasma volume. Limnol.Oceanogr. 12: 411-418.
- STRICKLAND J.H.D. UND T.R. PARSONS (1968): A practical handbook of Seawater Analysis. Bull.Fish.Res.Bd.Can. 167.
- SWIFT J.H. UND K. AAGAARD (1981): Seasonal transitions and water mass formation in the Iceland and Greenland seas. Deep-Sea Research 28A: 1107-1129.
- THOMPSON P.A., M.-X. GUO UND P.J. HARRISON (1992): Effects of variation in temperature. 1. On the biochemical composition of 8 species of marine phytoplankton. J.Phycol. Vol. 28: 481-488.
- THRONDSSEN J. (1978): Preservation and storage. In: SOURNIA, A. (Hrsg.): *Phytoplankton manual*. UNESCO monographs on oceanic methodology 6. Paris.
- TILZER M.M. UND Z. DUBINSKY (1987): Effects of temperature and day length on the mass balance of Antarctic phytoplankton. Polar Biol. 7: 35-42.
- TURNER S.M., G. MALIN, P.S. LISS, D.S. HARBOUR UND P.M. HOLLIGAN (1988): The seasonal variation of dimethyl sulphide and dimethylsulphoniopropionate concentrations in near-shore waters. Limnol.Oceanogr. 33: 364-375.
- TURNER S.M., G. MALIN UND P.S. LISS (1989): Dimethyl Sulfide and (Dimethylsulfonio) Propionate concentrations in European Coastal and Shelf Waters. In: SALTZMAN E.S. UND W.J. COOPER (Hrsg.): *Biogenic Sulfur in the Environment*. A.C.S. Symposium Series 393: 183-200.
- TURNER S.M., P.D. NIGHTINGALE W. BROADGATE UND P.S. LISS (1995): The distribution of dimethyl sulphide and dimethylsulphoniopropionate in Antarctic waters and sea ice. Deep-Sea Research II, 42: 1059-1080.
- UTERMÖHL H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 9: 1-39.
- VAIRAVAMURTHY A., M.O. ANDREAE UND R.L. IVERSON (1985): Biosynthesis of dimethylsulfide and dimethylpropiothetin by *Hymenomonas carterae* in relation to sulfur source and salinity variations. Limnol.Oceanogr. 30: 59-70.
- VAN BLEIJSWIJK J.D.L., R.S. KEMPERS, M.J. VELDHUIS UND P. WESTBROEK (1994): Cell and growth characteristics of types A and B of *Emiliania huxleyi* (Prymnesiophyceae) as determined by flow cytometry and chemical analyses. J.Phycol. 30: 230-241.
- VAN DEN HOEK C., H.M. JAHNS UND D.G. MANN (1993): Algen. 3. Aufl. Georg Thieme Verlag Stuttgart.
- VAN DIGGELEN J., J. ROZEMA, D.M. DICKSON UND R. BROEKMAN (1986):  $\beta$ -3-dimethylsulphoniopropionate, prolin and quaternary ammonium compounds in *Spartina*

- anglica* in relation to sodium chloride, nitrogen and sulphur. *New Phytol.* 103: 573-586.
- VAN HEURCK H. (1909): Diatomées. *Expédition Antarctique Belge. Resultats du voyage du S.Y. Belgica en 1897-1898-1899 sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery. Rapport Scientifiques Botaniques* 5: 1-128.
- VETTER Y.-A. UND J.H. SHARP (1993): The influence of light intensity on dimethyl-sulfide production by a marine diatom. *Limnol.Oceanogr.* 38: 419-425.
- VINCENT W.F. (1988): *Microbial ecosystems of Antarctica.* Cambridge University Press Cambridge.
- VON BODUNGEN B. (1986): Phytoplankton growth and krill grazing during spring in the Bransfield Strait, Antarctica - implications from sediment trap collections. *Polar Biol.* 6: 153-160.
- WAKEHAM S.G. UND J.W.H. DACEY (1989): Biogeochemical Cycling of Dimethyl Sulfide in Marine Environments. In: SALTZMAN E.S. UND W.J. COOPER (Hrsg.): *Biogenic Sulfur in the Environment.* A.C.S. Symposium Series 393: 152-166.
- WANZEK M. (1994): Der Einfluß unterschiedlicher Temperaturen auf Wachstum, Photosynthese, Respiration und ausgewählte Inhaltsstoffe der antarktischen Diatomeen *Entomoneis kufferathii* MANGUIN und *Nitzschia lecointei* VAN HEURCK. Dissertation Universität Bremen.
- WATANABE K., H. SATOH UND T. HOSHIAI (1990): Seasonal variation in ice algal assemblages in the fast ice near Syowa Station in 1983/84. In: KERRY K.R. UND G. HEMPEL (Hrsg.): *Antarctic Ecosystems. Ecological Change and Conservation.* Springer Verlag Berlin: 136-142.
- WESTBROEK P., E.W. DE VRIND-DE JONG, P. VAN DER WAL, A.H. BORMAN UND J.P.M. DE VRIND (1985): Biopolymer-mediated calcium and manganese accumulation and biomineralization. *Geologie en Mijnbouw* 64: 5-15.
- WHITE R.H. (1982): Analysis of dimethyl sulfonium compounds in marine algae. *J.Mar.Res.* 40: 529-536.
- WOLFE G.V. UND M. STEINKE (1996): Grazing-activated production of Dimethyl Sulfide (DMS) by two clones of *Emiliania huxleyi*. *Limnol.Oceanogr.* 41: 1151-1160.
- YODER J.A. (1979): Effect of temperature on light-limited growth and chemical composition of *Skeletonema costatum* (Bacillariophyceae). *J.Phycol.* 15: 362-370.



**DANKSAGUNG**

Ich möchte mich bei allen, die auf die eine oder andere Weise zu dieser Arbeit beigetragen haben, sehr herzlich bedanken.

Besonderer Dank gilt Herrn Prof. Dr. G.O. Kirst für die interessante Themenstellung, für die Freiheit, das Thema nach eigenen Vorstellungen umzusetzen, seine vielfältigen Anregungen und ständige Diskussionsbereitschaft, und nicht zuletzt für die tatkräftige Unterstützung bei der Entwicklung der Temperatur-Orgel.

Herrn PD Dr. C. Wiencke möchte ich für die Begutachtung dieser Arbeit danken. Auch seinen Mitarbeitern, insbesondere Christina Langreder, möchte ich für die Bereitstellung des Meerwassers herzlich danken.

Ich danke auch den Besatzungen der Forschungsschiffe METEOR und POLARSTERN für vielfältige Hilfestellungen, ohne die eine Expedition bereits vorüber wäre, bevor sie richtig angefangen hat.

*Nordost-Atlantik M 21/2:* Herrn Prof. Dr. M.O. Andreae und Frau Dr. T.W. Andreae möchte ich für die gute Kooperation und die Bereitstellung ihrer DMSP<sub>a</sub>- und DMS-Daten danken. Auch den übrigen Mitgliedern der "International Air-Sea Exchange Group" danke ich für die Zusammenarbeit an Bord. Cornelia Thiel und Sonja Böhm sei für die Chlorophyll-Bestimmung gedankt. Darüber hinaus danke ich Cornelia für die Bestimmung des Phytoplanktons im Anschluß der Reise. Mein Dank gilt auch Sigrid Podewski, die mich in die hydrographischen Verhältnisse des Nordost-Atlantiks einführte. Weiterhin möchte ich dem Fahrtleiter Prof. Dr. B. Zeitzschel für seine vielfältige Unterstützung danken. Schließlich danke ich dem Koordinator Dr. O. Pfannkuche für die Übernahme der Reisekosten, der mir die Teilnahme an der METEOR-Expedition ermöglichte.

*Südpolarmeer ANT-X/6:* Dr. F. Jochem möchte ich für seine vielfältige Unterstützung vor, während und nach der Reise herzlich danken. Bei Bärbel Bolt bedanke ich mich für die Messung zahlreicher Chlorophyll- und DMSP-Proben an Bord. Für die Bestimmung des Phytoplanktons und die Berechnung des PPC sei Dr. R. Scharek gedankt. Mein Dank gilt auch Dr. R. Crawford für die zahlreichen Diskussionen und seine vielfältigen Anregungen sowie für das *Corethron criophilum*-Isolat. Dr. C. Veth, S. Ober und R. De Koster sei für die Bereitstellung von Meerwasser (CTD) und den hydrographischen Daten gedankt. Den Organisatoren der Southern Ocean-JGOFS Database J.W. Rommets, M.C.H. Stoll, R. Drapper, Prof. Dr. H.J.W. de Baar und Dr. C. Veth danke ich, da sie den Austausch von Daten erheblich erleichterten. Ich möchte mich auch bei J. van Franeker bedanken, der die Daten der Eisbedeckung zur Verfügung stellte. Schließlich danke ich dem Fahrtleiter Prof. Dr. V. Smetacek für seine vielfältige Unterstützung.

*Grönlandsee ARK-X/1:* Nadja Ziebarth sei für ihr großes Engagement und die Chlorophyll-Bestimmung an Bord sowie für die Bestimmung des Phytoplanktons im Anschluß der Reise herzlich gedankt. Ich bedanke mich auch bei Christian Rievesell für seine Hilfe beim "Filtrations-Marathon". Dr. G. Budéus und der CTD-Gruppe sei für die Bereitstellung von einigen hundert Litern Meerwasser gedankt. Dr. Budéus möchte ich besonders danken für die gute Koordination der Wünsche zahlreicher "Wasserinteressenten", die Einführung in die hydrographischen Verhältnisse der

## DANKSAGUNG

---

Grönlandsee und die Bereitstellung der hydrographischen Daten. Ganz herzlich danke ich Steffen Burkhardt, der nicht nur durch seinen unerschütterlichen Optimismus zu dem angenehmen Arbeitsklima an Bord beitrug, sondern auch mit einigen Labor-Utensilien aushalf. Schließlich sei auch dem Fahrleiter Dr. E. Fahrbach für seine vielfältige Unterstützung gedankt.

Ferner danke ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft für die Bereitstellung der Sachmittel und Reisekosten für das Forschungsvorhaben "Ökophysiologie von Meereisalgen: DMSP" (Ki 207/11), die die Teilnahme an den Polarexpeditionen ermöglichten.

Dr. F. Jochem möchte ich für seine vielfältige Unterstützung und die anregenden Diskussionen danken, insbesondere für die Möglichkeit zur Nutzung des Zytometers sowie für seine Hilfe bei der Messung und Auswertung der zahlreichen Proben.

Frau Roswitha Ulmke danke ich ganz herzlich für ihre Ermutigung und vielfältige Unterstützung, besonders für die Hilfe bei organisatorischen Problemen und bei der Messung zahlreicher Chlorophyll-Proben.

Bei Michael Steinke möchte ich mich für die Korrektur der englischen Zusammenfassung herzlich bedanken.

Ich danke auch den übrigen Mitgliedern der AG Kirst für das angenehme Arbeitsklima und die hilfreichen Diskussionen und Anregungen.

Bei allen Mitarbeitern der mechanischen Werkstatt des Fachbereichs 2 möchte ich mich für die häufig spontane und unbürokratische Hilfe bedanken. Insbesondere Andre Brünkers sei für seine zahlreichen Anregungen, die technische Umsetzung und Zeichnung der Temperatur-Orgel herzlich gedankt.

Ganz herzlich möchte ich Kathrin Kück, Rita Haase, Frank Jochem und Andreas Domino für das Lesen von Teilen dieser Arbeit und ihre überaus konstruktive Kritik danken. Peter Zimmermann danke ich für die graphische Umsetzung der Abbildungen 1, 5 & 6, die mein Computer und ich in dieser Form nicht zustande gebracht hätten. Bei Kathrin möchte ich mich besonders bedanken, die mich während der gesamten Arbeit nicht nur fachlich, sondern auch freundschaftlich unterstützt hat und zu allen möglichen und unmöglichen Zeiten für mich da war.

Abschließend möchte ich mich ganz herzlich bei meiner Familie und meinen Freunden bedanken, die mich durch die zahlreichen "Aufs" und "Abs" während dieser Arbeit begleitet haben und mir stets Verständnis entgegenbrachten.