

Definition und Charakteristiken

Makroskopische Aggregate aus Detritus, lebenden Organismen und anorganischen Stoffen, bekannt als Meeresschnee, sind im Ozean sowohl als einzigartige, teilweise isolierte Mikroumgebungen als auch als Transportmittel von Bedeutung: Ein Großteil der von der Oberfläche stammenden Stoffe im Ozean gelangt als Meeresschnee in das Ozeaninnere und auf den Meeresboden.

Ein Großteil der Schwebstoffe im Ozean besteht aus Aggregaten organischer Detritus, Mikroorganismen und Tonmineralien. Diese Partikel sind zwischen wenigen Mikrometern und vielen Zentimetern groß und kommen in der pelagischen Zone aller Weltmeere reichlich und allgegenwärtig vor. Als Meeresschnee werden hier diejenigen aggregierten Partikel im Ozean definiert, die größer als 500 µm sind.

Meeres-Schnee ist eine allgemeine Kategorie, die Aggregate unterschiedlichster Herkunft, Morphologien und Eigenschaften umfasst. Die Struktur der Aggregate variiert daher entlang eines Kontinuums von zerbrechlichen, porösen, losen Verbindungen kleinerer Partikel und Organismen (Abb. 2a) bis hin zu hochkohäsiven, robusten, gelatinösen Strukturen, die von Zooplankton gebildet werden (Abb. 2b). Viele enthalten offensichtliche Schleimmatrizen, in denen Detritus und Kotpellets eingebettet sind (Abb. 2c, d). Die Formen reichen von kompakten Kugeln (Abb. 2b) bis zu Kometen (Abb. 2c), Strängen und Platten. Aufgrund seiner vielfältigen Ursprünge sind die Eigenschaften von Meeresschnee sehr variabel.

Wichtigkeit:

Makroskopische Aggregate aus Detritus, lebenden Organismen und anorganischen Stoffen, bekannt als Meeresschnee, sind im Ozean sowohl als einzigartige, teilweise isolierte Mikroumgebungen als auch als Transportmittel von Bedeutung: Ein Großteil der von der Oberfläche stammenden Stoffe im Ozean gelangt als Meeresschnee in das Ozeaninnere und auf den Meeresboden. Als Mikrohabitate enthalten Meeres-Schnee-Aggregate angereicherte mikrobielle Gemeinschaften und chemische Gradienten, in denen Prozesse der Photosynthese, Zersetzung und Nährstoffregeneration in hohem Maße ablaufen.

Meeresschnee ist sowohl ein einzigartiger, teilweise isolierter Lebensraum in der Wassersäule als auch ein Transportmedium, das lebende und nichtlebende Materialien während ihres Weges durch den Ozean umlenkt. Als Mikrohabitat besitzt er eine komplexe feste Oberfläche und ein halb isoliertes Innenmilieu, das sich chemisch und physikalisch deutlich vom umgebenden Wasser unterscheiden kann. Dieses Mikrosystem weist eigene, intensivierte Gemeinschaften, chemische Gradienten und Grenzflächen zwischen Feststoff und Wasser auf. Organismen und Stoffe, die darin eingeschlossen sind, bewegen sich zudem entlang von Sinkenbahnen, die durch die

physikalischen Eigenschaften des Aggregats bestimmt werden – nicht mehr durch ihre eigenen. Die Zugehörigkeit zu einem größeren Aggregat kann daher das Absinken beschleunigen oder verlangsamen.

Darüber hinaus beherbergen diese makroskopischen Aggregate reichhaltige Detritusgemeinschaften aus Bakterien, Phytoplankton, Flagellaten und Protozoen, deren Konzentrationen in der Regel um viele Größenordnungen höher sind als im umgebenden Meerwasser (SILVER SHANKS und TRENT, 1978), was darauf hindeutet, dass Meeres-Schnee ein wichtiger Ort für biologische Prozesse der Produktion, Zersetzung und Nährstoffrückführung in der Wassersäule sein könnte. Aggregate bieten nicht nur dauerhafte chemische Mikrohabitatem für Mikroorganismen (ALLDREDGE und COHEN, 1987), sondern sind auch Nahrungsquellen für große Partikelfresser wie Fische und Zooplankton (ALLDREDGE, 1972, 1976). Fortschritte in unserem Verständnis der Eigenschaften und der Häufigkeit von Meeresschnee wurden durch Probleme bei der Probenahme und Quantifizierung dieser empfindlichen Aggregaten in der Natur behindert.

Sampling Problems

Die Schwierigkeiten bei der Untersuchung großer Aggregaten wurden bereits in den frühesten Arbeiten anerkannt, und zwar sowohl von Forschern, die In-situ Beobachtungen durchführten, als auch von solchen, die Wasserproben in Flaschen sammelten. Die Existenz von Meeresschnee blieb bis zum Aufkommen der direkten Unterwasserbeobachtung weitgehend unbemerkt, da Meeresschnee zerbrechlich ist und durch routinemäßige Methoden der Probenahme und anschließenden Handhabung häufig zerbricht (NISHIZAWA, FUKUDA und INOUE, 1954; RILEY, 1963). Es wurden verschiedene Schritte bei der routinemäßigen Handhabung von Partikeln identifiziert, die zu einer Zerstörung oder einem Verlust von Aggregaten führen. Wenn Proben mit Wasserflaschen entnommen werden, können große Partikel übersehen werden, da sie dazu neigen, sich im ruhigen Wasser im Inneren der Wasserflasche abzusetzen und unter den Zapfhahn zu sinken (CALVERT und McCARTNEY, 1979). Partikel, die noch in der Schwebe sind, können zerbrechen, wenn sie durch den Hahn der Wasserprobenflasche fließen (GIBBS und KONWAR, 1983). Alternativ werden Partikel, die mit Pumpen gewonnen werden, häufig beim Durchfließen der Schläuche und der Pumpe fragmentiert (GIBBS, 1981). Der Transport und die Lagerung von Wasserproben, die Partikel enthalten, führen ebenfalls entweder zur Disaggregation oder zur Verklumpung von Aggregaten (ALLDREDGE und SILVER, persönliche Beobachtung). Die Aufbereitung von Wasserproben für die Zählung kann zum Zerbrechen von Partikeln führen. Wenn Partikel auf Filtern gesammelt werden sollen, zerbrechen einige Aggregaten beim Pipettieren oder Ansaugen durch die Probenahmeöffnung des Zählers (GIBBS, 1982a; GIBBS, 1982b). Ein Großteil unseres heutigen Verständnisses des Größenspektrums von Partikeln im Meer basiert auf diesen letzteren, zerstörerischen

Methoden der automatisierten Zählung (SIMPSON, 1982). Sollten Aggregaten diese verschiedenen Angriffe während der Sammlung und Handhabung überstehen, ist es unwahrscheinlich, dass sie in den meisten Proben gefunden werden, da die untersuchten Wassermengen in der Regel vergleichsweise gering sind. In Oberflächengewässern, in denen typischerweise nur wenige Schnee-Partikel pro Liter vorkommen (siehe 3, unten), werden in der Regel nur wenige Dutzend oder Hunderte Milliliter für die mikroskopische oder Partikelanalyse verarbeitet. Das Problem ist in tiefen Gewässern noch gravierender, wo die Schneemenge oft auf einige Dutzend pro Kubikmeter oder weniger reduziert ist. Solche volumenbezogenen Probleme bei der Untersuchung der Häufigkeit millimetergroßer Partikel wurden bereits in früheren Studien erkannt (SHELDON, PRAKASH und SUTCLIFFE, 1972). Die kombinierte Auswirkung dieser Probenahmeprobleme führt zu einer Unterschätzung der Häufigkeit von Meeresschnee. Vor kurzem wurden in zwei Studien Vergleiche zwischen den Größenspektren der vor Ort gemessenen Partikel und denen desselben Wassers, das im Labor analysiert wurde, angestellt (EISMA, 1987; BALE und MORRIS, 1987). Beide Studien zeigten, dass die Anzahl der großen Partikel in den Laborproben geringer war als in den Messungen vor Ort und dass es einen entsprechenden Anstieg der Häufigkeit kleiner Partikel in den Laborproben gab. Folglich kamen die Autoren beider Studien zu dem Schluss, dass zur Bewertung der Partikelgrößenverteilung in aquatischen Umgebungen Methoden vor Ort erforderlich sind.

Messungen der Häufigkeit von Meeresschnee sind nun für eine Vielzahl von Standorten nahe der Oberfläche verfügbar. Die Häufigkeit von Partikeln pro Liter im oberen 30-Meter Bereich reicht von null bis zu maximal etwa 500; übliche neritische Werte liegen bei 1–10 pro Liter (Tabelle I). Es gibt erhebliche Schwankungen sowohl in der Anzahl als auch in der Größe der Aggregate im Laufe der Zeit an einzelnen Standorten (z. B. Werte für Monterey Bay, Tabelle I), einschließlich über den Gezeitenzyklus in flachen Gewässern (WELLS und SHANKS, 1987)

Entstehung:

ORIGINS OF MARINE SNOW Trotz ihrer stark variablen physikalischen Eigenschaften, ihres Aussehens und ihrer Zusammensetzung entsteht Meeresschnee im Wesentlichen über zwei grundlegende Bildungswege: (1) Aggregate, die neu gebildet werden – vor allem durch schleimproduzierende Meeresorganismen wie bestimmte Zooplankton- und Phytoplanktonarten; (2) Aggregate, die durch biologisch verstärkte physikalische Zusammenlagerung kleinerer Partikel entstehen (siehe Abb. 5). Über die genauen Mechanismen der Bildung von Meeresschnee ist bislang wenig bekannt, noch weniger über die Geschwindigkeit der Aggregatbildung und die Umweltfaktoren, die diese beeinflussen. Für fundierte Vorhersagen über Häufigkeit und Größenverteilung von Aggregaten an bestimmten Orten und Zeitpunkten fehlen quantitative Daten (a) (b) den umweltbedingten Bedingungen zu: der Aggregatbildung, den Produktionsraten unter

verschiedenen Umweltbedingungen und (c) der relativen Bedeutung der beiden Bildungswege in unterschiedlichen ozeanographischen Regionen. 5.1 De novo production of macroaggregates by marine organisms Schleimhaltige Nahrungsstrukturen des Zooplanktons sowie die gallertartigen Hälften mancher mariner Phytoplanktonarten werden zu Meeresschnee-Aggregaten, sobald sie verlassen werden oder zu zerfallen beginnen. Auch manche flockigen Kotpellets können als Meeresschnee eingestuft werden. 5.1.1 Zooplankton and other animal sources. Zooplankton kann zu bestimmten Zeiten und in bestimmten Regionen die wichtigste Quelle für Meeresschnee sein (PREZELIN und ALLDREDGE, 1983; CARON, DAVIS, MADIN und SIEBURTH, 1982). Appendicularien, die im Plankton häufig vorkommen, ernähren sich mithilfe eines gallertartigen „Hauses“ aus Mucopolysacchariden, das ein komplexes System aus Filtern und Kanälen enthält (Abb. 2b, 4c). Phytoplankton, Bakterien, Kotpellets und Mikroaggregate lagern sich an den äußeren Filtern, der Oberfläche oder im inneren Filtersystem ab. Diese Häuser variieren stark in der Größe – von wenigen hundert Mikrometern bis über 30 cm Durchmesser (BARHAM, 1979), wobei die meisten 1–20 mm groß sind (ALLDREDGE und MADIN, 1982). Einzelne Appendicularien produzieren und verwerfen täglich 4–16 solcher Häuser (TAGUCHI, 1982; GORSKY, FISHER und FOWLER, 1984; FENAUX, 1985). Die aufgegebenen Häuser werden zu Mikroaggregaten, die vielfältige Detritusgemeinschaften enthalten – sowohl solche, die sich während der Nutzung des Hauses entwickelt haben, als auch später zugewanderte Mikroorganismen aus dem Meerwasser (ALLDREDGE, 1972; DAVOLL und SILVER, 1986). Die Produktionsrate der Häuser steigt linear mit der Temperatur und ist bei höheren Nahrungsdichten größer (FENAUX, 1985). Larvaceen sind nicht nur in der euphotischen Zone wichtige Produzenten von Meeresschnee, sondern auch in lichtlosen Tiefen. Die gigantische Larvacee Bathochordaeus bildet 30–100 cm große Häuser in der unteren euphotischen Zone und bis in mindestens 700 m Tiefe (BARHAM, 1979; YOUNGBLUTH, 1984). Tauchfahrzeuge beobachteten dort mehrere verlassene Häuser pro Kubikmeter (BARHAM, 1979). Auch kleinere Larvaceenarten leben in der Tiefe: YOUNGBLUTH (1984) und DAVOLL (1986) fanden mehrere Arten mit Dichten von bis zu 10 Individuen pro m^3 im Mesopelagial nahe Bermuda. Die hohe tägliche Produktionsrate bedeutet, dass verworfene Appendicularienhäuser überall dort eine wichtige Quelle für Meeresschnee sind, wo diese Tiere häufig vorkommen. Vor Kalifornien wurden Dichten von bis zu 80 Häusern pro Liter gemessen (PREZELIN und ALLDREDGE, 1983), und in der Kaneohe-Bucht (Hawaii) wurden Flussraten von $8,9 \times 10^4$ Häusern pro m^2 und Tag berichtet (TAGUCHI, 1982). In der Santa Barbara-Channel und im Golf von Kalifornien waren 6 % bzw. 24 % der über mehrere Saisons gesampelten Aggregate eindeutig identifizierbare Appendicularienhäuser; die Dichte lag dort zwischen 0 und 1 Haus pro Liter (ALLDREDGE, 1979). Auch die schleimigen Fangnetze mancher thecosomater Pteropoden (GILMER, 1972) treten gelegentlich in großen Mengen in Oberflächengewässern (CARON, DAVIS, MADIN und SIEBURTH, 1982) und im Mesopelagial (YOUNGBLUTH, 1984) auf, doch fehlen Daten zu ihrer Produktionsrate und Bedeutung als Quelle von Meeresschnee. Foraminiferen produzieren ebenfalls

Schleimflocken in unteren euphotischen und oberen mesopelagischen Schichten (YOUNGBLUTH, 1984; ALLDREDGE und YOUNGBLUTH, 1985) und können dort beträchtlich zu Sedimentfallenfängen beitragen (GOWING und SILVER, unveröffentlicht). Schleim, der von verschiedenen anderen Meerestieren produziert wird, kann ebenfalls als Ausgangspunkt für Meeresschnee-Aggregate dienen. Zu den Schleimquellen gehören abgestoßener Korallenschleim aus Korallenriffen (COLES und STRATHMAN, 1973), zerfallendes gallertartiges Plankton und Eimassen sowie Schleim, den Nesseltiere und andere Tiere während der Nahrungsaufnahme oder zur Verteidigung absondern. Die quantitative Bedeutung dieser Quellen ist unbekannt, aber wahrscheinlich gering. Kotmaterial von Dolioliden kann hingegen eine bedeutende Quelle von Meeresschnee darstellen, besonders in neritischen Gewässern, in denen Dolioliden häufig vorkommen. Dieses flockige Kotmaterial besitzt keine peritrophe Membran (POMEROY und DEIBEL, 1980) und sinkt etwa zehnmal langsamer als gleich große Kotpellets anderer Zooplankter (BRULAND und SILVER, 1981). Dolioliden können in Schwarmdichten von bis zu 1600 Individuen pro m³ auftreten; in solchen Phasen entfernen sie den Großteil der Partikel aus dem Wasser (DEIBEL, 1985) und verpacken diese als Meeresschnee. Obwohl keine direkten Daten zur Kotproduktion existieren, muss die Schneebildung während solcher Blüten erheblich sein. Auch andere Arten von Kotmaterial bilden Meeresschnee. Manche Tiefseefische produzieren lockeres, nicht durch eine peritrophe Membran gebundenes Kotmaterial. Obwohl dieses Material sehr schnell sinkt, erschweren seine unregelmäßige Struktur und klebrige Konsistenz die Identifikation in Sedimentfallen (ROBISON und BAILEY, 1981). Zusätzlich trägt die Larve der pelagischen Penäiden-Garnele *Solenocera atlantidis* zur Bildung von Meeresschnee bei: Sie zieht eine ungetrennte peritrophe Membran hinter sich her, die mehrere Körperlängen misst und zahlreiche Mikroorganismen, Kotpellets und Detritus enthält, von denen sich die Larve ernährt. Wenn diese Struktur sich ablöst, entsteht daraus ein großer Meeresschnee-Aggregat (YOUNGBLUTH, 1982). Phytoplankton Viele Phytoplanktonarten bilden Schleimhüllen um ihre Kolonien. Solange die Zellen gesund sind, gelten diese Strukturen technisch nicht als Meeresschnee. Wenn die Kolonien jedoch absterben, altern oder zu zerfallen beginnen, liefern ihre Schleimmatrizen das Grundgerüst für die Bildung von Aggregaten. Die gallertartigen Hüllen von zwölf Arten der Diatomeengattung *Thalassiosira* können blattartig oder röhrenförmig sein und mehrere Zentimeter Länge erreichen (FRYXELL, GOULD und WATKINS, 1984). Die verwobenen Fibrillen dieser Hüllen (Abb. 4d) waren auffällige Bestandteile des Partikelflusses in Sedimentfallen von der Basis der euphotischen Zone bis in 2000 m Tiefe vor Kalifornien (SILVER, unveröffentlicht). Viele Prymnesiophyten – eine Gruppe goldener Algen, zu der auch Coccolithophoriden gehören – bilden gallertartige Kolonialstadien, die schnell absinken und dabei weiteres pelagisches Material in die Tiefe transportieren. Ein besonders häufiger Schleimproduzent ist *Phaeocystis pouchetii*. Gesunde, aktiv wachsende Kolonien sind in der Regel bakterienfrei. Sobald das Wachstum jedoch abnimmt, wird die Produktion bakterizider Substanzen reduziert, die Kolonien werden dicht von Bakterien besiedelt, beginnen zu altern und zerfallen

schließlich (BATJE und MICHAELIS, 1986; DAVIDSON und MARCHANT, 1987). Diese Kolonien stellten in der Barentssee den Hauptanteil des absinkenden Materials dar (WASSMANN, 1987). Im Panama-Becken beobachtete HONJO (1982a) einen massiven saisonalen Abfluss von *Umbilicosphaera sibogae*. Die Schleimkolonien sanken rasch und transportierten verschiedenste biogene und lithogene Partikel bis in rund 4000 m Tiefe. In der Nordsee dominierten Schleimaggregate von *Emiliania huxleyi* das Material in Sedimentfallen nach einem kurzen Oberflächenblüte-Ereignis (CADÉE, 1985). Auch *Corymbellus aureus*, ein weiterer prymnesiophytischer Koloniebildner, produzierte am Ende seiner Blüte große Mengen absinkenden Materials (CADÉE, 1986). Blüten nicht-schleimbildender Diatomeen sind ebenfalls weltweit bedeutende Quellen von Meeresschnee (SMETACEK, 1985). Diese Aggregate entstehen jedoch nicht neu, sondern durch physikalische Kollisionen zwischen Zellen und Zellketten und werden daher im nächsten Abschnitt behandelt. Insgesamt ist die quantitative Bedeutung gallertbildender Phytoplanktonarten schwer zu erfassen, da episodische Schneebildung während Blüten in Routineproben oft übersehen wird. Dennoch kann die Einsedimentation solcher Kolonien ein wichtiger Transportmechanismus für oberflächenbürtiges Material zum Meeresboden sein. Bentische Makroalgen tragen wahrscheinlich ebenfalls, wenn auch in geringem Maße, zur Bildung von Meeresschnee bei. Schleim, der von treibenden *Sargassum*-Arten (pers. Beobachtung ALLDREDGE) oder von Kelp (LINLEY, NEWELL und BOSMA, 1981) abgestoßen wird, kann als Matrix für Aggregatbildung dienen.

Biologically enhanced physical aggregation

Die genauen Mechanismen, durch die Meeresschnee in der Natur durch die Aggregation von Einzelpartikeln entsteht, sind bislang kaum erforscht. Allerdings existiert umfangreiche Literatur zu Partikel-Partikel-Interaktionen in wässrigen Systemen (STUMM & MORGAN, 1981; O'MELIA, 1987), zur Koagulation in natürlichen Gewässern (LERMAN, 1979; McCRAVE, 1984; SHOLKOVITZ, 1976; EISMA, 1986) und zur Flockung in Abwassersystemen (PAVONI et al., 1972; ADAMSE et al., 1984), die eine wichtige Grundlage für zukünftige Forschung bildet. Fünf Klassen von Partikeln wirken als Bausteine für Meeresschnee (Abb. 4): Phytoplankton, Mikroorganismen, Kotpellets, anorganische Partikel (insbesondere Tonminerale) und Mikroaggregate. Welche Faktoren die Produktion, Häufigkeit und Größenverteilung dieser Partikel steuern, liegt weit außerhalb des Umfangs dieser Übersicht. Klar ist jedoch: Die Verfügbarkeit und Eigenschaften dieser Komponenten bestimmen maßgeblich, wie viel Meeresschnee entsteht. Mikroaggregate – die „organischen Aggregate“ nach RILEY (1963) – sind zentrale Bausteine der Schneebildung. Sie entstehen durch zahlreiche, noch wenig verstandene Prozesse: spontane Bildung aus gelösten organischen Stoffen, Adsorption von DOM auf kolloidalen Partikeln (JOHNSON & COOKE 1980), Einlagerung in lösenden Luftblasen, Salzflockung humusreicher Stoffe beim Vermischen von Süß- und Meerwasser (SHOLKOVITZ 1976), sowie bakterielle Aggregation (SHELDON et al., 1967; LINLEY & FIELD, 1982). Auch lebende Diatomeen – besonders kettenbildende Arten –

spielen eine bedeutende Rolle als Ausgangspartikel. SMETACEK (1985) schlug vor, dass nährstoffgestresste Diatomeenblüten zu großen Flocken aggregieren, die schnell absinken und so Ruheformen in die Tiefe transportieren. ALLDREDGE beobachtete solche Diatomeenflocken von Zentimetergröße in der Southern California Bight. Diese enthielten zahlreiche Diatomeen, besonders Chaetoceros, sowie Kotpellets, Flagellaten und Protozoen. Die Sinkgeschwindigkeiten lagen bei 50–200 m/Tag – ein bis zwei Größenordnungen schneller als für einzelne Diatomeenketten. Die Bildung solcher Flocken könnte erklären, warum Diatomeen und andere Mikroorganismen weltweit in Sedimenten direkt unter ihren Oberflächenpopulationen zu finden sind – trotz der langsam sinkenden Einzelzellen und ihrer potenziellen Lösung während des Absinkens. Kotpellets wurden lange als Haupttransportweg angenommen, doch neue Studien zeigen, dass große Mengen an Phytoplankton direkt, ohne Passage durch einen Verdauungstrakt, absinken können (RICE et al., 1986). Diese pulsförmige, oft saisonale Schneebildung tritt häufig auf, bevor Zooplankton in hoher Dichte vorhanden ist. Kameraaufnahmen des Meeresbodens zeigten frühe, große Algenflocken, während später im Jahr der Transport verstärkt über Fäzes erfolgt (LAMPITT, 1985; BILLETT et al., 1983). Sedimentfallen deuteten ebenfalls darauf hin, dass Meeresschnee viele saisonale Diatomeenblüten transportiert, da die Schalen zu intakt sind, um ein Durchlaufen von Verdauungssystemen zu überstehen (GERSONDE & WEFER, 1987). Diatomeen, Mikroaggregate und andere Komponenten sind jedoch nur die Bausteine – zur Bildung von Meeresschnee müssen diese Partikel erst zusammengebracht und anschließend verklebt werden. Diese beiden Schritte sind unabhängig voneinander: Das Zusammenbringen erfolgt vor allem über physikalische Prozesse; das Verkleben wird überwiegend biologisch und chemisch gesteuert. Beide Mechanismen werden im Folgenden separat betrachtet.

Bringing particles together

McCAVE (1984) untersuchte die vier wichtigsten Mechanismen, die Partikel im Ozean zusammenbringen: Brownsche Bewegung, Strömungsscherung (laminar und turbulent), differenzielles Absinken sowie tierische Nahrungsaufnahme. Er kam zu dem Schluss, dass tierische Nahrungsaufnahme der dominierende Mechanismus sein muss, durch den Partikel zu ausreichend großen Aggregaten zusammengeführt werden, um wesentlich zum Materialtransport im Meer beizutragen. Von den physikalischen Prozessen dominiert die Brownsche Bewegung die Interaktionen sehr kleiner Partikel, während differenzielles Absinken bei ähnlich großen Partikeln im Bereich 1–100 µm in Oberflächengewässern am wichtigsten ist. Seine Berechnungen zeigen, dass Kollisionen kleiner Partikel mit größeren, die zur Bildung meeresschneetypischer Aggregate führen, hauptsächlich durch Scherung gesteuert werden. Scherung führt sowohl zu Kollisionen ähnlich großer Partikel als auch zu effizienterem „Abfischen“ kleiner Partikel durch große, im Vergleich zu differenziellem Absinken. Daher ist zu erwarten, dass in Bereichen mit hohem Schergradienten und hohen Partikelkonzentrationen – wie der oberen Mischschicht – die Kollisionsraten und damit

die Bildung von Meeresschnee deutlich erhöht sind. Tatsächlich werden in Oberflächengewässern etwa eine Größenordnung mehr Meeresschneeaggregaten gefunden als in der Tiefsee. Differenzielles Absinken kann jedoch in speziellen Fällen, etwa bei Diatomeenflockung, ebenso bedeutend sein. SMETACEK (1985) schlug vor, dass nährstoffgestresste Diatomeen innerhalb von Blüten schneller absinken, sich beim Sinken durch Setae, Fibrillen oder ausgeschiedenen Schleim verfangen und so größere Flocken bilden. Tatsächlich zeigen frisch gebildete Diatomeenflocken im Feld meist eine kometähnliche Form mit nach unten ausgerichteten, eingefangenen Zellketten (Abb. 2a), was darauf hindeutet, dass langsamer sinkende Ketten im Nachstrom eines schnell sinkenden Aggregats eingefangen werden. EISMA (1986) vermutete, dass Flockung in Ästuaren vor allem unter Bedingungen viskoser Strömung erfolgt und dass Turbulenz, die Aggregate sowohl bilden als auch zerstören kann, die maximale Größe der Makroflocken bestimmt. Empirische Daten zum Zusammenhang zwischen Scherung, Partikelkonzentration und der Rate der Meeresschneebildung im Ozean fehlen bisher. Die Schlussfolgerungen von McCRAVE und EISMA stellen daher überprüfbare Hypothesen für die zukünftige Forschung dar.

5.2.2 Bonding particles together

Sobald Partikel zusammengeführt wurden, müssen sie auch aneinander haften. Die physikalischen und chemischen Mechanismen der Partikelinteraktion im Kolloidbereich sind umfassend beschrieben (STUMM & MORGAN, 1981; O'MELIA, 1987). In Meerwasser tragen suspendierte Partikel eine Hülle aus adsorbiertem, negativ geladenem organischem Material (NEIHOF & LOEB, 1972, 1974), die eine elektrostatische Abstoßung verursacht. Diese kann durch Van-der-Waals-Kräfte überwunden werden, die stark zunehmen, sobald Partikel in unmittelbare Nähe zueinander gelangen. Die Haftwahrscheinlichkeit kollidierender Sedimentpartikel ist gering — meist deutlich unter 10 % (ALI, O'MELIA & EDZWALD, 1984; ALI, 1985). Allerdings behandelt die klassische Partikeltheorie Partikel als klar abgegrenzte kugelförmige Einheiten, während natürliche Meeresaggregate nicht kugelförmig, nicht scharf begrenzt und nicht rein kolloidal sind. Zudem besitzen viele anorganische Tonpartikel kaum biologische Komponenten, während fast alle Partikelklassen, die Meeresschnee bilden, selbst Organismen enthalten (Phytoplankton, Bakterien) oder dichte detritale Gemeinschaften tragen (Kotpellets, Mikroaggregate, viele Tonminerale). Die jahrzehntelange Debatte über die Frage, ob Bakterien für die Bildung von Mikroaggregaten notwendig sind (KRANCK & MILLIGAN, 1980; BIDDANDA, 1985; JOHNSON et al., 1986), spielt für echten Meeresschnee keine Rolle, da alle natürlichen Mikroaggregate Bakterien, kleine Algen und teils Protozoen enthalten (RILEY, 1970). Selbst künstlich gebildete Mikroaggregate werden innerhalb von drei Stunden von Bakterien besiedelt (JOHNSON et al., 1986). Zwei biologisch vermittelte Mechanismen scheinen die physikalische Aggregation zu Meeresschnee deutlich zu verstärken: (1) die Produktion von klebrigem Schleim, Exopolymeren oder Zelllyseprodukten, die die Haftwahrscheinlichkeit bei Partikelkollisionen erhöhen, und (2) biologische

Veränderungen der effektiven Größe oder Oberflächeneigenschaften von Partikeln, wodurch Kollisionswahrscheinlichkeiten steigen. Auch wenn unser Verständnis dieser Prozesse im Ozean noch begrenzt ist, soll dieser Abschnitt — trotz seines spekulativen Charakters — neue Forschung anregen.

5.2.2.1 Biological glues

Extrazelluläres polymeres Material, das von lebenden oder lysierten Zellen ausgeschieden wird, ist in nahezu allen natürlichen Systemen allgegenwärtig. Bakterien geben insbesondere während Wachstumsrückgang und Absterben komplexe Mucopolysaccharide und verwandte Makromoleküle an ihren Zelloberflächen ab (HARRIS & MITCHELL, 1973; CALLEJA, 1984). In aquatischen Systemen treten diese Exopolymere in vielen strukturellen Varianten auf und erfüllen zahlreiche Funktionen. Sie dienen als klebrige Fasern, die Bakterien an Oberflächen anhaften lassen, bilden kapselartige Sekrete und fördern die Bindung von gelöstem organischem Material, das über Wachstum und Polymerexkretion in partikuläre Form überführt wird (PAERL, 1973, 1978). Durch diesen Mechanismus wurde die Aggregation von Mikroaggregaten zu größeren Makroaggregaten eindeutig nachgewiesen. Exopolymere erhöhen die Wahrscheinlichkeit, dass natürliche Partikel bei einer Kollision aneinanderhaften und Meeresschnee bilden. Die Flockung von Mikroorganismen in Abwasser liefert hierfür ein gut untersuchtes Modell: Zelloberflächen-Polymer interagieren miteinander, haften spezifisch an Partikeloberflächen und bilden Polymerbrücken zwischen Zellen (BUSCH & STUMM, 1968). Für solche Brücken müssen Polymere an einer Oberfläche adsorbieren und zugleich freie Segmente in das Medium hineinragen, sodass sie an benachbarten Partikeln anhaften können. Obwohl aggregierende Partikel gleich negativ geladen sind, ist eine Reduktion des elektrostatischen Potenzials nicht zwingend notwendig. Die Polymere wirken als sehr starke Flockungsmittel — entfernt man sie, zerfallen selbst stabile Aggregate wieder. Umgekehrt führt die Zugabe von isolierten mikrobiellen Polymeren zu starker Flockung anorganischer Partikel wie Kaolinit oder Silikat. Aggregation tritt bei Mikroorganismen in allen Wachstumsphasen auf, ist jedoch am stärksten bei niedrigem oder fehlendem Wachstum (CALLEJA, 1984). Bakterien in porösen Flocken können große Moleküle besser aufnehmen, was den evolutionären Vorteil der Flockung unter Nährstoffstress erklären könnte (LOGAN & HUNT, 1987). HARRIS & MITCHELL (1973) führen Flockung unter Stress sowohl auf erhöhte Exopolymerproduktion als auch auf Zellyse zurück. Zellyse spielt dabei eine wichtige Rolle, da freigesetzte Polysaccharide, Proteine und DNA äußerst effektive Flockungstreiber sind (VALLOM & McLOUGHLIN, 1984). Nicht alle Bakterien produzieren gleich wirksame Flockungsagenten — die „Qualität“ der Exopolymere kann entscheidend sein (AL-SHAHWANI et al., 1986). Einige Stämme können sogar sowohl Flockung fördern als auch durch ein Exoenzym wieder auflösen (TAGO & AIDA, 1977). Dies zeigt, wie komplex die Rolle bakterieller Exkrete in marinen Aggregationsprozessen ist. Zwar sind reine Bakterienflocken im Ozean selten (SEKI, 1971), doch die große Zahl an Bakterien auf Aggregaten — oft in Phasen geringen Wachstums (ALLDREDGE et al.,

1986; ALLDREDGE & YOUNGBLUTH, 1985) — deutet auf hohe Exopolymermengen hin. Diese Polymere sind zudem widerstandsfähig gegenüber mikrobiellem Abbau. Ihre Anwesenheit erleichtert die Partikelhaftung stark, sodass theoretisch Anhaftungswahrscheinlichkeiten von bis zu 100 % möglich sind. Über die Rolle von Phytoplankton-Exsudaten als Flockungsagenten ist deutlich weniger bekannt. Fest steht jedoch: Unter Nährstoffstress steigt die Produktion extrazellulären Schleims stark an (MYKLESTAD, 1974; DEGENS & ITTEKOT, 1984), und diese Polymere können Zellen beim Zusammenstoß miteinander verkleben (SMETACEK, 1985). Einige Diatomeen in der Brandungszone scheiden sogar organische Schichten aus, die Tonpartikel an ihre Oberfläche binden können (LEWIN et al., 1980). Phytoplankton-Exsudate wirken zudem oberflächenaktiv (WILSON & COLLIER, 1972; ZUTIC et al., 1981). Solche Surfactants lagern sich an Grenzflächen an – etwa Partikeloberflächen – und spielen nachweislich eine Rolle in Flockungsprozessen (HUNTER & LISS, 1979). Obwohl Flockung in alternden Phytoplanktonkulturen im Labor sehr häufig vorkommt, ist weitgehend unklar, wie oft Exsudate von Diatomeen und anderen Algen im offenen Wasser tatsächlich Aggregation auslösen. Auch Phytoplanktonsterben und Zelllyse können starke Flockungsstoffe freisetzen – darunter DNA (VALLOM & McLOUGHLIN, 1984). GIESKES & ELBRACHTER (1986) zeigten, dass Diatomeenzellen zerfallen und Zellbestandteile wie Chloroplasten freisetzen können. Zusätzlich kann übermäßiges Abweiden durch Zooplankton Zellen zerstören und ihre löslichen sowie partikulären Bestandteile freisetzen. Die Bedeutung der Zelllyse für die schnelle Flockung von Diatomeenblüten ist noch ungeklärt – aber möglicherweise zentral.

5.2.3.2 Biologically increased size in aggregates

Obwohl inzwischen einige biologische Modelle zur Aggregation in aquatischen Systemen existieren, reichen die physikalischen Beschreibungen natürlicher Aggregate bislang nicht aus. Die theoretischen Grundlagen zu Partikel-Partikel-Interaktionen wurden überwiegend für kolloidgroße Partikel mit glatten, regelmäßigen Oberflächen entwickelt. Natürliche Aggregate besitzen dagegen hochkomplexe, unregelmäßige Strukturen: Diatomeen-Setae und -Fibrillen, bakterielle Fibrillen, Kapselmaterial und Exopolymerketten ragen weit aus den Aggregatoberflächen heraus (PAERL, 1975; BIDDANDA, 1986) und vergrößern ihre effektive Partikelgröße. Diese Ausstülpungen erhöhen die Kollisionswahrscheinlichkeit mit umgebenden Partikeln. MASSALSKI & LEPPARD (1979) sowie LEPPARD (1984) dokumentierten solche fibrillären Kolloide auf Phytoplankton und Detrituspartikeln in Süßwasserseen; marine Beispiele sind zwar selten beschrieben, doch Elektronenmikroskopaufnahmen mariner Flocken (BIDDANDA, 1986) deuten darauf hin, dass sie auch im Ozean vorkommen. Auf molekularer Ebene verändern bakterielle Fibrillen und Exopolymere die Oberflächenladung der Partikel so, dass Aggregation begünstigt wird. Die unregelmäßigen Formen und Vorsprünge der Partikel sowie ihre schnellen Sinkgeschwindigkeiten (Reynoldszahlen 1–30; ALLDREDGE & GOTSCHALK, im Druck) erzeugen zudem komplexe Strömungsmuster. Geschwindigkeitsgradienten im

Nachstrom sinkender Aggregate können die Partikelaufnahme erhöhen. Auch ausgeschiedener Schleim beeinflusst die Oberflächenchemie und vergrößert die effektive Aggregatoberfläche. Dadurch werden physikalische Grenzen schwer bestimmbar, und die lokalen Strömungsfelder – zusätzlich modifiziert durch Viskositätsverändernde Exsudate – schwer vorhersagbar. Um die Oberflächeneigenschaften und Sinkdynamik solcher gel- und solüteabgebender Partikel zu verstehen, sind neue physikalische Modelle dringend nötig.

6. BREAKDOWN AND LOSS

Zwei biologische Prozesse tragen zum Abbau oder zur Verkleinerung von Aggregaten bei: ihre Aufnahme durch Zooplankton oder Nekton sowie ihr mikrobieller Abbau. Weitere physikalische Prozesse, die zum Verlust von Aggregaten führen, umfassen das Absinken, laterale Verdriftung sowie die Zerstückelung der Partikel durch Turbulenz und Durchmischung.

6.1 Consumption

Der Verzehr von Meeresschnee verringert die Größe der Aggregate und verändert ihre physikalischen sowie chemischen Eigenschaften. Während die meisten Zooplankter kleine Partikel zu größeren Einheiten „umpacken“, gibt es Zooplankton- und Nektonarten – etwa Salpen, Dolioiden und manche Fische –, die große Makroaggregate direkt fressen. Sie verwandeln diese in kleinere, kompaktere und dichtere Kotpellets, die weniger leicht abbaubares organisches Material enthalten (ALLDREDGE & MADIN, 1982). Auch kleine Copepoden und Euphausiidenlarven weiden die Oberflächen großer Aggregate ab und produzieren kleine Kotpellets (ALLDREDGE, 1972, 1976). Quantitative Daten zur Bedeutung dieses Fraßes – sowohl für ozeanische Nahrungsnetze als auch für die Partikeldynamik – fehlen bislang. Dass die Häufigkeit von Meeresschnee unterhalb der epipelagischen Zone um etwa eine Größenordnung abnimmt, zeigt jedoch, dass dieses Thema dringend untersucht werden muss: Entweder werden die Aggregate von Detritusfressern verbraucht, oder sie zerbrechen an der Basis der Mischschicht, was ihre beobachtete Häufigkeit in der Tiefe reduziert. Unterhalb der Tiefe der täglichen Vertikalwanderung (ca. 1000–1500 m) sind bathypelagische und abyssopelagische Organismen fast vollständig auf Meeresschnee und Kotpellets als organische Nahrungsquelle angewiesen. Die Suche nach solchen Partikeln könnte erleichtert werden: Biolumineszenz von angehefteten Mikroorganismen macht Meeresschnee für Konsumenten möglicherweise sichtbar und „bewirbt“ ihn gewissermaßen (ORZECH & NEALSON, 1984).

6.2 Decomposition

Die Rolle von Mikroorganismen als Zersetzer in der pelagischen Zone sowie die Geschwindigkeit dieser Prozesse wurden intensiv untersucht. Bakterielle Zersetzung

verändert vor allem die chemische Zusammensetzung und den Nährwert der Aggregate. Mit zunehmender Tiefe steigen die C:N-Verhältnisse und der Anteil refraktärer Stoffe sowohl in kleinen Aggregaten (RILEY, 1970) als auch im Fluss großer Partikel (SEUSS, 1980; MARTIN et al., 1987). Das deutet darauf hin, dass Meeresschnee und anderes absinkendes Detritusmaterial im Laufe der Zeit zunehmend nährstoffärmer wird. Allerdings scheint mikrobielle Zersetzung kein Hauptmechanismus für Zerfall oder Größenreduktion von Aggregaten zu sein. Weniger als 10 % der heterotrophen Aktivität im Meerwasser entfällt auf angeheftete Bakterien (AZAM & HODSON, 1977; DUCKLOW & KIRCHMAN, 1983), und diese sind nur selten metabolisch aktiver als frei lebende Formen (ALLDREDGE et al., 1986). Zudem wird leicht verfügbares organisches Material auf Aggregaten meist sehr schnell – oft innerhalb der ersten 48 Stunden nach Entstehung – verbraucht (POMEROY et al., 1984), sodass der Großteil der natürlichen Aggregate bereits „verbraucht“ und nährstoffarm ist. Auch wenn sehr lockere Aggregate durch Abbau labiler Bestandteile teilweise zerfallen können, scheint mikrobielle Aktivität insgesamt ebenso häufig zur Aggregation (PAERL, 1973, 1974) wie zur Fragmentierung beizutragen.

6.3 Sinking

Das Absinken ist ein zentraler Mechanismus, durch den Aggregate aus der pelagischen Zone entfernt werden. Partikel, die Meeresschnee ähneln, gehören zu den häufigsten Bestandteilen vieler Sedimentfallen (FOWLER & KNAUER, 1986) und stellen meist den Hauptanteil des eingetragenen Materials dar (ASPER, 1987). Das wissenschaftliche Interesse konzentriert sich besonders darauf, welche Rolle Meeresschnee beim Transport adsorbiert und eingebetteter Stoffe in die Tiefe spielt. Vorhersagen dazu bleiben jedoch unsicher, da die Sinkeigenschaften dieser Aggregate noch unzureichend bekannt sind. Es existiert eine Vielzahl von Messungen zu Sinkgeschwindigkeiten unterschiedlicher Meeresschneetypen aus Labor und Feld (Tabelle 7). Die Werte reichen von 1 bis 368 m/Tag. Viele Laborwerte fallen künstlich hoch aus, da Aggregate beim Einsammeln und Handling zusammengedrückt werden (ALLDREDGE & GOTSCHALK, im Druck). ASPER (1986) schätzte Sinkgeschwindigkeiten, indem er sowohl den Fluss als auch die Menge an Meeresschnee fotografisch in einer Sedimentfalle erfasste (Sinkgeschwindigkeit = Fluss / Konzentration). Seine Ergebnisse zeigen, dass mehrere „Typen“ von Meeresschnee existieren: manche sinken schnell, andere extrem langsam. Rasch absinkende, frische Aggregate können von der Oberfläche in die Tiefe wandern und dabei langsamere Partikel „einsammeln“. Alte, leichte und refraktäre Aggregate hingegen stammen möglicherweise aus Resuspension an Kontinentalrändern und werden in mittleren Tiefen seitlich transportiert. Im Panama-Becken waren die kleinen Aggregate (1–2,5 mm) überraschenderweise schneller (36 m/Tag) als die größeren (4–5 mm), die nur etwa 1 m/Tag sanken. Diese langsamen Sinkraten widersprechen LALs (1977) Vorhersage, dass nur extrem kleine Partikel (<5 µm) über große Distanzen ins offene Meer transportiert werden.

ALLDREDGE & GOTSCHALK führten die einzige Studie durch, in der ungestörte, frei treibende Aggregate direkt im Ozean vermessen wurden. Sie bestimmten Sinkgeschwindigkeiten relativ zu einer neutralschwebenden Farbstoffmarkierung.

Aggregate mit 2,4–75 mm Länge sanken im Mittel 74 ± 39 m/Tag. Die Sinkrate war eine exponentielle Funktion von Durchmesser und Trockengewicht. Die überschüssige Dichte

(Aggregate minus Meerwasser) variierte über vier Größenordnungen, mit einem Median von $0,14 \text{ kg/m}^3$.

Die Autoren vermuten, dass die Dichte lebender Aggregate – wie Diatomeenflocken – durch deren eigene Auftriebsregulation beeinflusst wird. Zudem nimmt die Überschussdichte während des Absinkens in dichteres Tiefenwasser ab, was zu geringeren Sinkgeschwindigkeiten und zur Ansammlung von Meeresschnee an Wasserschichtgrenzen führen kann (ASPER, 1986). Solche Anreicherungen wurden auch mit abnehmender Turbulenz an Diskontinuitätszonen in Verbindung gebracht (HUNT, 1980).

Es gibt umfangreiche Felddaten, die zeigen, dass ein Teil des Meeresschnees rasch durch

die Wassersäule absinkt. Dies wurde bereits erläutert und wird zusätzlich durch Beobachtungen zur schnellen Sedimentation von Phytoplanktonblüten in flachen Meeren

(z. B. BODUNGEN et al., 1981; SMETACEK, 1985; SKJOLDAL & WASSERMANN, 1986) sowie in tiefen Ozeanbecken bestätigt (BILLETT et al., 1983; LAMPITT, 1985; TAKAHASHI, 1986).

Weitere Hinweise auf schnelle Einsedimentation liefern stark saisonale Signale in bathypelagischen Lebensräumen, die direkt die Produktion und Populationsstruktur der oberflächennahen Wasserschichten widerspiegeln (DEUSER et al., 1981; HONJO, 1982a).

Dennoch bedeutet eine hohe Sinkgeschwindigkeit nicht, dass alle Partikel sofort aus Oberflächengewässern entfernt werden. Modelle (LANDE & WOOD, 1987) und Felddaten

zu Kotpellets (ALLDREDGE et al., 1987) zeigen, dass viele Aggregate für Tage bis Wochen in der Mischschicht verbleiben oder sich an der Sprungschicht ansammeln können. Das stimmt mit den Berechnungen von EPPELEY et al. (1983) überein, die eine Aufenthaltszeit von Partikeln in Oberflächengewässern von mehreren Wochen oder länger vorschlagen. Um die Bedeutung der Sedimentation als Mechanismus des Aggregatverlusts korrekt einzurordnen, ist wesentlich mehr Forschung nötig – insbesondere zu den Auswirkungen

physikalischer Durchmischungsprozesse auf Häufigkeit, Tiefenverteilung und Sinkverhalten von Meeresschnee.

6.4 Lateral Advection

Die laterale Verdriftung von Meeresschnee – insbesondere aus aggregatreichen Schelf- und Hanggewässern oder aus dort vorkommenden suspendierten Sedimenten – könnte ein zentraler Faktor sein, der die vertikale und horizontale Verteilung von Meeresschnee in bestimmten Meeresregionen bestimmt (ASPER, 1986). Tatsächlich wird lateraler Transport von Shelf- und Hangbereichen häufig herangezogen, um mitteltiefe Plumes unterschiedlichster Stoffe zu erklären (z. B. HONJO, 1982b; MARTIN & KNAUER, 1985).

Wie bedeutend dieser laterale Transport für die tatsächliche Verteilung von Meeresschnee ist, bleibt jedoch offen. Eine Klärung hängt davon ab, ob Methoden entwickelt werden können, die die Häufigkeit und Größenverteilung von Meeresschnee schnell, dreidimensional und möglichst in Echtzeit erfassen.