



Universität Rostock  
Mathematisch - Naturwissenschaftliche Fakultät  
Institut für Biowissenschaften  
Aquatische Ökologie - Abteilung Meeresbiologie



## **Diplomarbeit**

# **„Untersuchung der Bioturbationsaktivität von Organismen verschiedener funktioneller Gruppen mit Partikeltracern“**

Vorgelegt von Judith Rahel Rau  
geb. am 08.07.79 in Filderstadt

Gutachter: PD Dr. Stefan Forster, Dr. Martin Powilleit

Rostock, November 2007

---

Einleitung.....	1
Material und Methoden.....	4
2.1 Versuchskonzept und Probennahme.....	4
2.1.1 Probengewinnung.....	4
2.2 Untersuchte Organismen.....	5
2.2.1 <i>Nereis (Hediste) diversicolor</i> (O.F. Müller 1776), Polychaeta.....	5
2.2.2 <i>Macoma balthica</i> (Linnaeus 1757), Bivalvia.....	5
2.3 Durchführung des Versuchs.....	6
2.3.1 Herstellung und Behandlung der Kerne.....	6
2.3.2 Einsetzen der Versuchstiere.....	6
2.3.3 Algenzüchtung und Messung des Chlorophyllgehaltes.....	7
2.3.4 Zugabe der Luminophoren.....	7
2.3.5 Weiterbehandlung der Kerne.....	8
2.4 Auswertung.....	8
2.4.1 Fotografieren der Proben.....	8
2.4.2 Bearbeitung und Auswertung der Bilder.....	9
2.4.3 Vergleichbarkeit zur manuellen Auswertung, Sensitivität und Wiederfundrate.....	10
2.5 Weitere sedimentbiologische Methoden.....	11
2.5.1 Korngrößenanalyse und organischer Gehalt des Sediments.....	11
2.5.2 Wassergehalt, Porosität und Korrektur der Schichtdicke.....	11
2.6 Hintergründe zur Modellierung und praktische Anwendung.....	12
2.6.1 Biodiffuser - Modell nach CRANK (1975).....	13
2.6.2 Gallery - Diffuser - Modell.....	14
2.6.3 Praktische Modellierung.....	16
2.7 Statistik.....	18
Ergebnisse.....	19
3.1 Charakterisierung des Sediments.....	19
3.2 Organismen.....	20
3.3 Partikeltransport.....	20
3.3.1 Sensitivität und Wiederfundrate.....	20
3.3.2 Kontrollen.....	23
3.3.3 Partikeltransport von <i>Nereis diversicolor</i> .....	25
3.3.4 Partikeltransport von <i>Macoma balthica</i> .....	32
3.4 Anpassung der modellierten Daten an experimentelle Profile.....	38

---

3.4.1 Crank - Modell.....	38
3.4.2 Gallery Diffuser - Modell.....	39
3.5 Bedeutung der Eingrabetiefe für den Partikeltransport .....	41
3.5.1 <i>Nereis diversicolor</i> .....	41
3.5.2 <i>Macoma balthica</i> .....	41
Diskussion.....	43
4.1 Kontrollartefakte.....	43
4.2 Bedeutung der Porosität und des Wassergehalts.....	45
4.3 Partikeltransport von <i>Nereis diversicolor</i> .....	45
4.4 Partikeltransport von <i>Macoma balthica</i> .....	50
4.5 Einordnung der Methode und Methodenkritik.....	54
4.6 Auswirkungen der Bioturbation.....	57
4.7 Räumliche und zeitliche Aspekte des Partikeltransports und ihre Modellierung .....	58
4.8 Modellvergleich .....	62
Zusammenfassung .....	66
Literatur .....	68
Anhang .....	72
Danksagung .....	85
Eidesstattliche Erklärung.....	86

## Einleitung

Der Begriff der Bioturbation wird über die mechanische Arbeit von Organismen am und im Sediment sowie die Irrigation des Porenwassers und der Wassersäule definiert (GILBERT et al., 2007). Der vor allem durch Makrofauna induzierte Partikeltransport hat eine sowohl qualitative, als auch quantitative Bedeutung für marine benthische Ökosysteme (DUPORT et al., 2006). Nahrungsaufnahme, differenzierte Grabaktivitäten, Bau und Instandhaltung von Röhren sowie Ventilation (CARADEC et al., 2004) führen zu einer Umverteilung von Partikeln und interstitiellem Wasser in Sedimenten und beeinflussen die biogeochemischen Prozesse im Substrat (FRANÇOIS et al., 2002; MAIRE 2006). Dies ist insbesondere in Bezug auf den Abbau von organischem Material von großer Bedeutung (GRANBERG et al., 2005). Ausgehend von der natürlichen dreidimensionalen Verteilung von Partikeln im Sediment erfolgt die Modellierung des Partikeltransports häufig über die Konzentration von Partikeln in horizontalen Schichten, was zu einer eindimensionalen Projektion des Partikeltransports führt (GILBERT et al., 2003). In eindimensionalen, vertikalen Modellen (CRANK 1975; BERNER 1980; BOUDREAU 1986) wird Partikeltransport mathematisch auf Grundlage der Diffusion beschrieben (FRANÇOIS et al., 2002). Dabei kann die diffusionsanaloge Verteilung von Partikeln im Sediment nach einem Pulseintrag unter folgender Annahme nach dem 2. Fick'schen Gesetz beschrieben werden: der Partikeltransport muss mit gleicher Wahrscheinlichkeit über kurze Strecken und in alle Richtungen erfolgen.

Darüber hinaus lässt sich der Partikeltransport in Abhängigkeit von Raum und Zeit über ein zweidimensionales Matrix - Modell quantifizieren (FRANÇOIS et al., 2002). Die Beschreibung der Veränderung einer Tracerkonzentration erfolgt über einen diffusionsanalogen Biodiffusions- und einen advektiven Biotransport - Term. Der biologisch induzierte advektive Biotransport umfasst dabei sowohl rein advektiven, als auch „non - local“ Transport, bei welchem Partikel über angrenzende Schichten hinweg transportiert werden (BOUDREAU 1997). Die Modellierung des Partikeltransports erfolgt ferner in Abhängigkeit von funktionellen Gruppen, innerhalb welcher Organismen aufgrund ihrer analogen Effekte auf Ökosystemprozesse zu künstlichen Einheiten zusammengefasst werden (GÉRINO et al., 2003). Die Gruppierung kann dabei auf verschiedenen Grundlagen erfolgen, beispielsweise anhand von trophischen Ebenen, Gilden oder Ernährungstypen, aber auch die Art des Ökosystems stellt einen entscheidenden Faktor dar (GÉRINO et al., 2003). Die Bioturbation und ihre mechanischen Auswirkungen auf das Sediment, beziehungsweise die daraus resultierenden physikalischen, geochemischen und biologischen Veränderungen führen zu einer Definition der

funktionellen Gruppen auf Grundlage der Durchmischungsaktivität. In der Literatur werden nach BOUDREAU (1986) und FRANÇOIS et al., (2001) für die Bioturbation 5 funktionelle Gruppen unterschieden.

In der Gruppe der „Biodiffuser“ werden Organismen zusammengefasst, deren Aktivitäten zu einer diffusionsanalogen Durchmischung des Sediments führen. Die Bewegung der Sedimentpartikel erfolgt dabei zufällig über kurze Distanzen in Raum und Zeit (BOUDREAU 1997). Bewegungen, wie sie beispielsweise verschiedene Bivalvia innerhalb des Sedimentkörpers ausführen, resultieren in einer diffusiven Durchmischung des Sediments. Bei der von FRANÇOIS et al., (2002) definierten funktionellen Gruppe der „Gallery - Diffuser“ handelt es sich um Organismen, die ein dichtes System aus Galerien, Röhren und Höhlen bauen. Im Unterschied zur Gruppe der „Biodiffuser“ erfolgt der Sedimenttransport jedoch nicht zufällig. Die aus der Aktivität der „Gallery - Diffuser“ resultierende Sedimentdurchmischung kann im oberen, dichten Galeriesystem mit diffusionsanalogen Prozessen beschrieben werden. Der Transport in die unteren Bereiche der vereinzelt Röhren hingegen erfolgt „non - local“ über mehrere Schichten hinweg (FRANÇOIS et al., 2002).

Für die Gruppe der „upward - conveyor“ ist eine vertikale Position im Sediment charakteristisch, was beispielsweise für Oligochaeten der Gattung *Tubifex* zutrifft. Der Organismus lebt mit dem Kopf voran im Sediment und nimmt in der Tiefe Substrat auf, das an der Sedimentoberfläche ausgeschieden wird. Aus dieser Lebensweise resultiert sowohl ein aufwärts gerichteter aktiver „non - local“, als auch ein passiver, in die Tiefe gerichteter, advektiver Transport. Durch diese Bioadvktion lagert sich Material an der Sedimentoberfläche an, aus der ein advektiver Transport relativ zur Referenz-Sedimentfläche resultiert (GÉRINO et al., 2003).

Umgekehrt führt die ebenfalls vertikale Ausrichtung der mit dem Kopf an der Oberfläche des Sediments lebenden Sipunculida, die zur Gruppe der „inverse - conveyor“ gezählt werden, zu einem aktiven „non - local“ Transport von der Sedimentoberfläche in die Tiefe. Innerhalb der Gruppe der „Regenerator“ befinden sich grabende Organismen, die Sediment aus der Tiefe an die Sedimentoberfläche transportieren. Dort erfolgt über Resuspension ein Abtransport des Materials. Diese Aktivität, wie sie beispielsweise bei Winkerkrabben vorgefunden wird, führt einerseits zu einer aktiven diffusionsanalogen Durchmischung, andererseits resultiert daraus nach dem Verlassen des Baus ein passiver „non - local“ Transport von Oberflächensediment in die Tiefe des Baus (GÉRINO et al., 2003).

Die quantitative Auswertung der Bioturbation basiert auf der Analyse verschiedener natürlicher ( $^{14}\text{C}$  und  $^{210}\text{Pb}$ ) und artifizierlicher Tracer (MAHAUT et al., 1987). Insbesondere die Verwendung von Luminophoren eignet sich für die Beschreibung des spezifischen Transports einzelner Partikel, da diese aus natürlichen Sedimentpartikeln gewonnen und mit einer dünnen Schicht fluoreszierender Farbe umgeben werden. Luminophoren weisen eine hohe Abriebfestigkeit und Haltbarkeit auf und können eingesetzt werden, um Partikelbewegungen zu markieren, ohne das Sediment zu beeinflussen (BOUDREAU 1986).

In der vorliegenden Arbeit erfolgte die Untersuchung der Bioturbationsaktivität von Organismen verschiedener funktioneller Gruppen stellvertretend für die Gruppe der „Biodiffuser“ an *Macoma balthica* (Bivalvia: Tellinidae) sowie für die Gruppe der „Gallery - Diffuser“ an *Nereis diversicolor* (Polychaeta: Nereidae). Die Quantifizierung der Partikeldurchmischung erfolgte dabei in Sedimentmikrokosmen mit Hilfe von Luminophoren. Darüber hinaus wurde die Bedeutung einer Algenblüte für die Durchmischungsaktivität der Organismen, die durch die zusätzliche Nahrung stimuliert werden sollten, untersucht. Ausgehend von der Ökologie der Organismen beziehungsweise den Charakteristika der jeweiligen funktionellen Gruppe wurden die Ergebnisse anschließend über ein analytisches Modell (CRANK 1975) und ein numerisches Modell (POGGIALE et al., 2002) modelliert und interpretiert.

Die Untersuchung der Bioturbationsaktivität von *Nereis diversicolor* und *Macoma balthica* in Bezug auf die funktionellen Gruppen erfolgte anhand folgender Hypothesen:

- ❖ Die Höhe der Partikeldurchmischung ist abhängig von der funktionellen Gruppe und unterscheidet sich für die untersuchten Organismen.
- ❖ *Nereis diversicolor* als „Gallery - Diffuser“ zeigt einen größeren Effekt auf die Durchmischung von Partikeln als der „Biodiffuser“ *Macoma balthica*.
- ❖ Eine zusätzliche Stimulierung der Organismen mit einer simulierten Algenblüte führt aufgrund des größeren Nahrungsangebots zu erhöhter Aktivität der Organismen und damit zu erhöhter Partikeldurchmischung.

## Material und Methoden

### 2.1 Versuchskonzept und Probennahme

Das Versuchskonzept umfasst zwei unabhängig voneinander durchgeführte Versuchsreihen, die sich in Bezug auf die zusätzliche Stimulierung einer Versuchsreihe durch eine simulierte Algenblüte voneinander unterscheiden. Beide Versuchsreihen umfassen 12 Sedimentmikrokosmen. Jeweils 4 Kerne der Versuchsreihen wurden mit *Nereis diversicolor* beziehungsweise *Macoma balthica* besiedelt, die übrigen 4 Kerne jeder Reihe wurden als Kontrollen verwendet. Für die Kerne der ersten Versuchsreihe (Reihe A) wurden Luminophoren als Tracer eingesetzt, die zweite Versuchsreihe (Reihe B) wurde mit einer Suspension aus Algen und Luminophoren versehen. Der schematische Ablauf des Versuchs lässt sich Abbildung 1, die genaue Terminologie Tabelle 1 entnehmen.

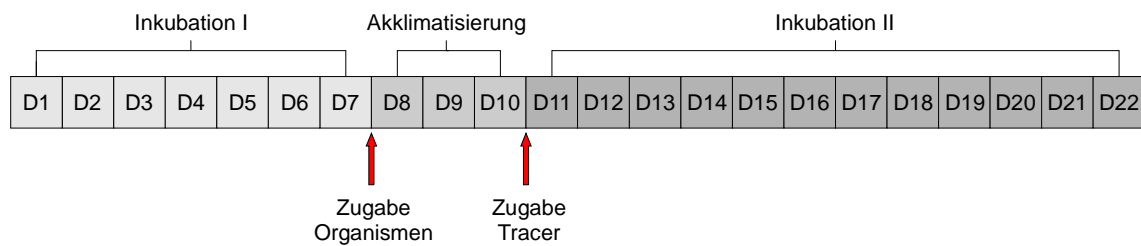


Abbildung 1: Ablaufschema der Versuchsreihen A und B; die gesamte Versuchsdauer beträgt 22 Tage (D); die roten Pfeile repräsentieren jeweils die Zugabe der Organismen und des Tracers.

#### 2.1.1 Probengewinnung

Das für die Herstellung der Kerne verwendete Sediment wurde am 23.04.2007 mittels Stechzylinder an der Unterwarnow am Breitling (Schnatermann) ungefähr 20 m vom Ufer entfernt aus etwa 1 m Tiefe entnommen und vor Ort durch ein Sieb mit der Maschenweite 1 mm vorgesiebt, um Makrofauna aus dem Sediment auszuschließen. Das aufgefangene Siebwasser wurde im Labor für einen zweiten Siebdurchlauf mit Sieben der Maschenweite 500 µm verwendet, um große Organismen der Meiofauna zu entfernen. Anschließend wurde das Sediment mit dem abgesunkenen partikulären organischen Material des Siebwassers versetzt, homogenisiert und bis zur weiteren Verarbeitung dunkel bei 14°C gelagert.

Die Versuchsorganismen wurden am 22.05.2007 (Reihe A) und am 04.07.2007 (Reihe B) am Schnatermann gesammelt, indem Oberflächensediment mit einer maximalen Tiefe von 30 cm mit Stechzylinder und Spaten gestochen und durch ein Sieb der Maschenweite 1 mm

gesiebt wurde. Für die Ansätze wurden am Untersuchungsort 30 l Biotopwasser, das eine Salinität von 10 PSU hatte, entnommen.

**Tabelle 1 Übersicht über die Terminologie und Behandlung der Kerne**

Bezeichnung	Kern Nr.	Organismen Art & Anzahl	Behandlung
(KA)	1 – 4	azoische Kontrollen	Luminophoren
(MA)	5 – 8	<i>M. balthica</i> ; n = 5	Luminophoren
(NA)	9 – 12	<i>N. diversicolor</i> ; n = 4	Luminophoren
(KB)	21 – 24	azoische Kontrollen	Luminophoren & Chlorophyll
(MB)	25 – 28	<i>M. balthica</i> ; n = 5	Luminophoren & Chlorophyll
(NB)	29 – 32	<i>N. diversicolor</i> ; n = 4	Luminophoren & Chlorophyll

## 2.2 Untersuchte Organismen

### 2.2.1 *Nereis (Hediste) diversicolor* (O.F. Müller 1776), Polychaeta

Der zur Familie der Nereidae gehörende, ca. 20 cm lange Vielborster mit deutlich gezeichneter roter Mittellinie kommt in allen Naturräumen vor und besiedelt vorzugsweise brackige, organisch leicht angereicherte, lenitische Küstengewässer und lagunenartige Habitats von Nordafrika bis Nordeuropa (ZETTLER et al., 2004; COSTA et al., 2006). Innerhalb der Ostsee ist der euryöke Polychaet weit verbreitet und wird bis in den Bottnischen und Finnischen Meerbusen nachgewiesen. Den extremen Schwankungen von verschiedenen Umweltfaktoren wie Salinität und Temperatur tritt er mit einer hohen physiologischen Toleranz gegenüber, die es ihm ermöglicht auch in Flussmündungen mit einer Salinität von <1 PSU einzudringen (ZETTLER et al., 2004). Häufig ist *Nereis* in sehr hoher Abundanz anzutreffen (KRISTENSEN 1988), die für das Warnowästuar mit über 5000 Individuen m<sup>-2</sup> und einer Biomasse von über 5 g m<sup>-2</sup> (Aschefreies Trockengewicht) angegeben wird (ZETTLER et al., 2004).

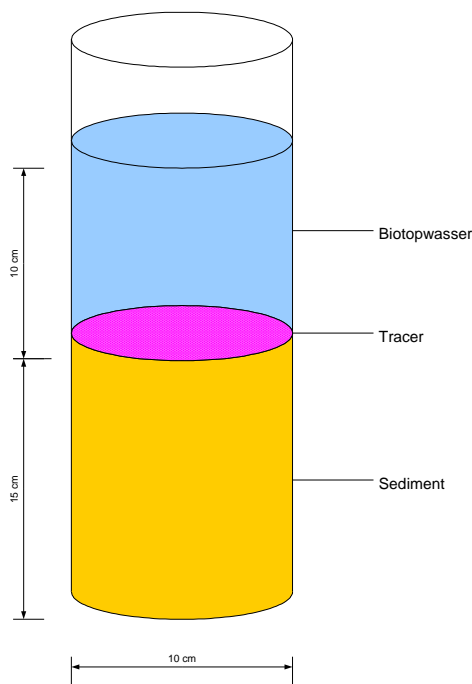
### 2.2.2 *Macoma balthica* (Linnaeus 1757), Bivalvia

Die bis 30 mm große baltische Plattmuschel gehört zur Familie der Tellinidae und ist von der Ostsee über die Nordsee bis zur iberischen Halbinsel verbreitet. Innerhalb der Ostsee wird die Verbreitungsgrenze mit Bottnischem und Finnischem Meerbusen angegeben (ZETTLER et al., 2004). *Macoma* ist vorwiegend im Flachwasser von Außenküsten zu finden, meidet stark ausgesüßte innere Küstengewässer und bevorzugt sandige und schlickige Böden (TALLQVIST 2001). Die Plattmuschel weist eine breite Salinitäts- und Temperaturtoleranz auf (2 - 37 PSU und 0 - 18°C) und kann ein Alter von 5 - 10 Jahren erreichen (www.marlin.ac.uk).

Im Flachwasser der Mecklenburger Bucht werden in 6 bis 20 m Tiefe eine maximale Abundanz von über 1000 Individuen  $m^{-2}$ , eine durchschnittliche Dichte von 200 Individuen  $m^{-2}$  und eine durchschnittliche Biomasse von 8 g  $m^{-2}$  (Aschefreies Trockengewicht) erreicht (ZETTLER et al., 2004).

## 2.3 Durchführung des Versuchs

### 2.3.1 Herstellung und Behandlung der Kerne



**Abbildung 2: Schematischer Aufbau eines Sedimentmikrokosmos.**

Für die Herstellung der Kerne wurden 24 PVC - Röhren (Abbildung 2) mit einem Innendurchmesser von 10 cm und einer Höhe von ca. 80 cm verwendet. 12 Röhren wurden jeweils mit einem als Boden dienenden Zylinder und einem Gummistopfen versehen, für die übrigen Röhren wurde ein System aus kleinen, handelsüblichen Plastikbällen und Gummistopfen verwendet (WINKELMANN 2007). Die Röhren wurden bis auf eine Höhe von 20 cm mit Sediment aufgefüllt und mit Biotopwasser überschichtet, bis eine 10 cm hohe Wassersäule erreicht war. Anschließend wurde jeder Kern ca. 5 Minuten auf einer Zellmühle gerüttelt, um möglicherweise bei

der Befüllung entstandene Luftblasen zu entfernen. Nach dem Absinken des aufgerüttelten partikulären Materials in der Wassersäule über Nacht wurden die belüfteten Kerne für 7 Tage bei 14°C und einem Tag-Nacht-Rhythmus von 12 : 12 Stunden unter einer Lichtbank inkubiert.

### 2.3.2 Einsetzen der Versuchstiere

Das Sammeln und Einsetzen der Versuchstiere erfolgte jeweils am Tag der Probennahme, um unnötigen Stress für die Tiere zu vermeiden. Nach der Bestimmung der Körpermaße mit einer Genauigkeit von  $\pm 0,1$  cm und des Feuchtgewichts auf  $\pm 0,01$  g mit einer Feinwaage (SARTORIUS® CP324S) wurden die Versuchstiere in die Sedimentmikrokosmen eingesetzt. Tiere, die sich nach 24 Stunden nicht ins Sediment eingegraben

hatten, wurden durch ähnliche Individuen ersetzt. Die Kerne wurden unter gleich bleibenden Bedingungen für weitere 3 Tage inkubiert, um eine Akklimatisierung der Tiere zu ermöglichen.

### 2.3.3 Algenzüchtung und Messung des Chlorophyllgehaltes

Für die in Reihe B zugegebene Algensuspension wurden 3 l „Modified Bold’s Basal Medium“ (MBBM) hergestellt (STARR et al., 1993). Anschließend wurden 3 Parallelen mit 200 ml MBBM - Medium und 2 ml *Chlorella vulgaris* (SAG 211 – 11b) versetzt und bei Tageslicht sowie ca. 25°C inkubiert. Nach jeweils drei Tagen erfolgte eine Verdünnung der Ansätze mit weiteren 200 ml Medium, bis jede Algensuspension ein Volumen von einem Liter umfasste. Um eine homogene Ausgangskonzentration der Suspension zu ermöglichen, wurden zur Algenengewinnung alle drei Ansätze miteinander vermischt. Für die Herstellung der konzentrierten Algensuspensionen wurden 12 mal 50 ml Ausgangssuspension in 100 ml „Tubes“ überführt, bei 4000 U/min für 5 Minuten zentrifugiert (Megafuge 1.0 R, HERAEUS-INSTRUMENTS) und bis auf 5 ml dekantiert. Die dekantierten Proben wurden auf 50 ml mit Ausgangssuspension aufgefüllt, erneut zentrifugiert und dekantiert. Dieser Vorgang wurde wiederholt, bis pro Tube 200 ml Ausgangssuspension zu 5 ml Probensuspension konzentriert waren. Anschließend wurden die Proben für 24 Stunden bei -18°C gefroren, für 12 Stunden aufgetaut und erneut für 12 Stunden bei -18°C eingefroren, um ein Wachstum der Algen während des Versuchs auszuschließen.

Die Bestimmung des Chlorophyllgehalts des Ausgangssediments erfolgte mit 90 %-igem Aceton (JEFFREY et al., 1975). Für die Messung des Chlorophyllgehalts der Algensuspension (PORRA et al., 1989) wurde in drei Parallelen 1 ml der Suspension auf einen Glasfaserfilter filtriert. Nach der Zugabe von 3 ml Dimethylformamid (DMF) wurde das Chlorophyll für 12 Stunden bei 4°C dunkel extrahiert.

Die Messung des Chlorophyllgehalts des Ausgangssediments und der zugegebenen Algensuspension erfolgte mit einem Photometer (Spectronic Genesys 5, SPECTRONIC INSTRUMENTS®).

### 2.3.4 Zugabe der Luminophoren

Nach der 3-tägigen Inkubation wurde das Sediment der Kerne der Reihe A gleichmäßig mit einer Suspension aus 5 ml Biotopwasser und 2 g Luminophoren (PARTRAC TRACER JK, 146 Magenta, 130 micron) überschichtet. Für die Kerne der Reihe B erfolgte die Herstellung der Suspension aus jeweils 5 ml konzentrierter Algensuspension und 2 g

Luminophoren. Das Aufbringen der Luminophoren erfolgte bei beiden Reihen mit einer 1 ml Spritze (BRAUN Injekt F) gleichmäßig in kreisförmigen Bewegungen. Anschließend wurden die Kerne für 12 Tage inkubiert.

#### 2.3.5 Weiterbehandlung der Kerne

Nach Ablauf der Inkubationszeit wurde der Wasserkörper der Kerne vorsichtig mit einem Schlauch entfernt. Die direkt über der Sedimentoberfläche liegende Wasserschicht wurde ab einer Höhe von 1 cm separat aufgefangen, um einen Verlust resuspendierter Luminophoren auszuschließen. Anschließend wurde der Sedimentkörper in horizontale Schichten mit einer Schichtdicke von 0,5 cm für die Schichten 1 - 4 geschnitten. Für alle nach unten anschließenden Schichten wurde eine Höhe von 1 cm gewählt. Die Anzahl der untersuchten Schichten wurde abhängig von der Eingrabbtiefe der Versuchstiere festgelegt. Anschließend wurden die Proben gewogen und bei -18°C eingefroren. Für die Trocknung des Sediments wurden Gefriertrocknungsanlagen (LYOVAC GT 2 und CHRIST alpha 1-4) verwendet, in denen die Proben für ca. 30 Stunden bei einer Temperatur von 24°C und einem Druck von 1 bar getrocknet wurden. Die trockenen Proben wurden erneut gewogen, homogenisiert und bis zur Analyse dunkel und trocken gelagert.

## 2.4 Auswertung

### 2.4.1 Fotografieren der Proben

Für die Erstellung der Luminophorenprofile wurden pro Sedimentschicht drei Unterproben von jeweils 0,25 g entnommen, was  $0,24 \pm 0,08$  % des Trockengewichts der Proben entspricht. Anschließend wurden die Proben in mit Mattlack geschwärmte Petrischälchen (Durchmesser = 9 cm) überführt. Das Fotografieren der Unterproben (PANASONIC LUMIX DMC-FZ5) erfolgte in einer schwarzen Box unter UV-Licht (BENDA LABORGERÄTE, Nu-8KL) bei den Wellenlängen UV-C 254 nm und UV-A 366 nm. Alle weiteren Angaben lassen sich aus Abbildung 3 entnehmen.

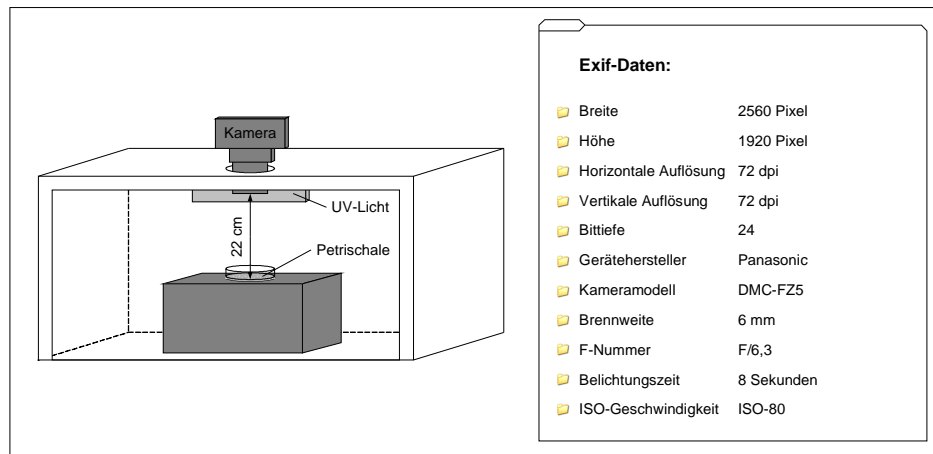


Abbildung 3: Schematischer Aufbau der Foto-Box und Exif - Daten (Exchangeable image file format) der Kamera.

#### 2.4.2 Bearbeitung und Auswertung der Bilder

Die Bearbeitung und Auswertung der Bilder Abbildung 4 erfolgte mit der Software ImageJ 1.3.8. Zunächst wurde das schemenhaft auf den Bildern zu erkennende Petrischälchen mit einem Kreistool markiert und ausgeschnitten, um Randeffekte durch fluoreszierende Partikel auszuschließen. Eventuell einzeln aufgetretene blau fluoreszierende Staubpartikel wurden manuell mit schwarzer Farbe retuschiert, da diese nach dem anschließenden Konvertieren in ein binäres Format (8 bit) fälschlicher Weise als Luminophoren deklariert würden.

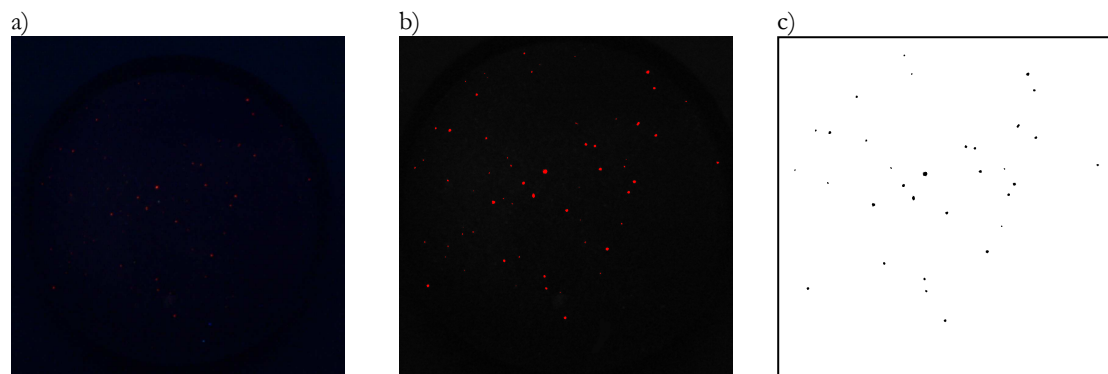


Abbildung 4: unter UV-Licht fluoreszierende Luminophoren; a) unbearbeitetes Bild; b) bearbeitetes Bild; c) Ausgabemaske der analysierten Partikel.

Über den Befehl „Adjust: Threshold“ wurde der obere Schwellenwert des Bildes auf 20, der untere Schwellenwert auf 255 gelegt. Das Festlegen dieses Wertes erfolgte anhand der Bilder der tiefsten Schicht eines Kerns, auf dem noch Luminophoren nachweisbar waren und wurde anschließend für alle Bilder beibehalten. Abschließend wurde die Anzahl der

Luminophoren, beziehungsweise die Anzahl der Pixel über den Befehl „Analyze Particles“ bestimmt. Hierfür wurde die Mindestgröße der zu zählenden Partikel auf 12 Pixel und die „Circularity“ auf einen Bereich zwischen 0 - 1,0 gesetzt. Die minimale Pixelgröße der Luminophoren wurde aus dem Vermessen einzelner Luminophoren ermittelt. Für die weiteren Auswertungen wurde lediglich die Anzahl der Pixel und nicht die Anzahl der Partikel in Betracht gezogen, da bei fluoreszierenden Luminophoren kreisförmige Lichthöfe um die Partikel entstehen, die sich bei zu dichter Lage überschneiden. Da sich die Partikel jedoch über die Software nicht voneinander trennen lassen, würden zwei zu dicht beieinander liegende Luminophoren als ein Partikel interpretiert werden. Analysiert man hingegen die Pixelzahl beider Luminophoren, erhält man trotz Überschneidung einzelner Pixel das genauere Maß für die tatsächliche Anzahl an Partikeln.

#### 2.4.3 Vergleichbarkeit zur manuellen Auswertung, Sensitivität und Wiederfundrate

Um die Methode der Erstellung von Luminophorenprofilen über die rechnerbasierte Auswertung digitaler Bilder auf ihre Aussagekraft hin zu überprüfen und die Vergleichbarkeit zu Ergebnissen anderer Arbeiten zu ermöglichen, wurde eine manuelle Zählung der Luminophoren eines Kerns durchgeführt. Dafür wurden aus dem ersten Horizont drei Sedimentproben von 0,05 g entnommen. Für alle übrigen Schichten wurde analog zur digitalen Auswertung eine Unterprobengröße von 0,25 g gewählt.

Um ein Maß für die Sensitivität der Methode zu erhalten, beziehungsweise den Überlappungsfehler der fluoreszierenden Luminophoren zu quantifizieren, wurden für einen Kern die drei entnommenen Unterproben jedes Horizonts jeweils dreimal fotografiert. Nach jedem Foto erfolgte die Neuverteilung der Luminophoren innerhalb des Petrischälchens durch vorsichtiges Rütteln. Aus der Abweichung der Profile voneinander wurde anschließend eine Genauigkeit der Methode bestimmt.

Um die Wiederfundrate der Luminophoren innerhalb eines Kerns zu bestimmen, wurden 0,025 g reine Luminophoren abgewogen, fotografiert und wie bereits beschrieben analysiert. Aus den Ergebnissen wurde eine theoretische Ausgangspixelzahl für eine Masse von 2 g reinen Luminophoren bestimmt, die mit der Summe der reell wieder gefundenen Luminophoren aus allen Schichten verglichen wurde.

## 2.5 Weitere sedimentbiologische Methoden

### 2.5.1 Korngrößenanalyse und organischer Gehalt des Sediments

Zur Bestimmung der Korngrößenverteilung wurde ca. 100 g Ausgangssediment eingewogen und für 24 Stunden bei 60°C im Trockenofen getrocknet. Anschließend wurde die Probe durch Siebe der Maschenweiten 500, 250, 125 und 63 µm gesiebt. Der Anteil an Sediment < 63 µm wurde in einer Photoschale aufgefangen. Für die anschließende Analyse der Korngrößenverteilung wurden die Korngrößen in der Phi - Skala angegeben, die sich über den negativen Logarithmus zur Basis 2 der Siebgröße (mm) errechnet. Ferner wurden der Median und der Sortierungsgrad der Proben (FOLK et al., 1957) ermittelt.

Für die Bestimmung des organischen Gehalts des Sediments wurde in drei Parallelen ein Sedimentvolumen von 5 cm<sup>3</sup> für 12 Stunden bei 60°C getrocknet und anschließend für weitere 12 Stunden bei 500°C in einem Muffelofen verascht. Aus der Gewichts Differenz zwischen trockener und verglühter Probe wurde der Glühverlust kalkuliert. Der organische Kohlenstoffgehalt der Probe entspricht ca. 50 % des Glühverlustes (CRAFT et al., 1991).

### 2.5.2 Wassergehalt, Porosität und Korrektur der Schichtdicke

Zur Ermittlung des Wassergehalts der Kerne wurde sowohl das Feuchtgewicht (FG), als auch das Trockengewicht (TG) der einzelnen Schichten nach der Gefriertrocknung mit einer Waage (SARTORIUS® CP324S) ermittelt. Die Angabe des Wassergehalts der Schichten erfolgte als Gewichtsprozent des Feuchtgewichts. Darüber hinaus wurde über die Gleichungen 1 und 2 die Porosität Phi ( $\phi$ ) bestimmt:

$$\text{Gl. 1 und Gl. 2} \quad \text{Vol}\% = \frac{\frac{FG - TG}{1,007}}{\frac{FG - TG}{1,007} + \frac{TG}{2,65}} \quad \text{und} \quad \phi = \frac{\text{Vol}\%}{100}$$

Die Dichte des Seewassers bei 14°C und 10 PSU liegt bei 1,007 g cm<sup>-3</sup>, für die Dichte der Sedimentkörner wurde der Wert für Quarz mit 2,65 g cm<sup>-3</sup> zugrunde gelegt. Die Kalkulation der tatsächlichen Schichtdicken erfolgte über das in der Porosität ermittelte Volumen und das Feuchtgewicht der einzelnen Proben.

## 2.6 Hintergründe zur Modellierung und praktische Anwendung

Die Modellierung der Profile beziehungsweise die Quantifizierung des Partikeltransports erfolgte auf Grundlage der Bioturbationsmodelle von CRANK (1975) sowie von FRANÇOIS et al., (2002) und POGGIALE et al., (2002). Die Partikeldurchmischung im Modell nach CRANK (1975) ergibt sich aus der Lösung der diagenetischen Grundgleichung (s. unten) unter definierten Randbedingungen, die den pulsformigen Eintrag eines inneren Partikels beschreibt. Biodiffusion definiert die Transportaktivität von Organismen über einen diffusionsanalogen Term in der diagenetischen Gleichung (DUPORT et al., 2006). Die Angabe des Biodiffusionskoeffizienten ( $D_b$ ) erfolgt in [ $\text{cm}^2 \text{y}^{-1}$ ]. Über diese eindimensionale Modellierung hinaus wurde von FRANÇOIS et al., (2001) ein mechanisches, zweidimensionales Modell entwickelt, das auf Grundlage der funktionellen Gruppen die raum- und zeitabhängige Veränderung einer Tracerkonzentration im Sediment über Biodiffusion und Biotransport beschreibt. Die zweite Dimension wird dabei durch einen vertikalen und horizontalen Transport von Partikeln definiert (s. unten).

Biotransport umfasst nach BOUDREAU (1986) biologisch induzierten advektiven Transport. Dabei kann zwischen den Mechanismen der reinen Advektion, die den Transport von Partikeln von der Sedimentoberfläche in die Tiefe beschreibt und einem „non - local“ - Term unterschieden werden. Nicht - kontinuierlicher Transport beispielsweise von „conveyor-belt-feedern“ führt zu einem Transport von Partikeln aus der Tiefe der Bauten an die Oberfläche. Der Biotransportkoeffizient ( $\alpha$ ) dient als Maß für Transportraten und wird in [ $\text{cm y}^{-1}$ ] angegeben.

## 2.6.1 Biodiffuser - Modell nach CRANK (1975)

Die Kalkulation der Biodiffusionskoeffizienten ( $D_b$ ) erfolgte über ein eindimensionales biodiffusives Modell nach CRANK (1975), das im weiteren Verlauf der Arbeit als Crank - Modell bezeichnet wird. Grundlage bildet eine diagenetische Grundgleichung (CRANK 1975), die die diffusionsanaloge Verteilung einer Tracerkonzentration ( $C$ ) bei einem pulsartigen Eintrag und unter „non - steady - state“ Bedingungen in Abhängigkeit von der Zeit ( $t$ ) und der Tiefe ( $z$ ) beschreibt:

$$\text{Gl. 3} \quad \frac{\partial C}{\partial t} = D_b \frac{\partial^2 C}{dz^2}$$

Akkumulation und Abbauprozesse können vernachlässigt werden, da die betrachteten Zeitskalen des Experiments sehr klein sind und es sich zusätzlich um einen konservativen, d.h. nicht zerfallenden Tracer handelt. Eine analytische Lösung der diagenetischen Grundgleichung (CRANK 1975) liefert Gleichung 4:

$$\text{Gl. 4} \quad C(z,t) = \frac{M_A}{\sqrt{\pi D_b t}} \exp\left(\frac{-z^2}{4D_b t}\right)$$

Die Änderung der Konzentration ( $C$ ) wird in Abhängigkeit von der Sedimenttiefe ( $z$ ) und der Zeit ( $t$ ) bei bekannter Anfangskonzentration ( $M_A$ ) an partikulären Tracern, die zum Zeitpunkt  $t = 0$  auf die Sedimentoberfläche  $z = 0$  aufgebracht wurden, beschrieben.

Dabei wurden folgende Annahmen gemacht:  $D_b$  und  $M$  verhalten sich konstant (1) und der Transport von Luminophoren erfolgt nur vertikal von der Oberfläche in die Tiefe des Sediments (2). Darüber hinaus müssen folgende obere (4a) und untere (4b) Randbedingungen gelten:

$$\text{Randbedingung 4a} \quad \frac{\partial C}{\partial z} = 0 \quad \text{bei } z = 0$$

$$\text{Randbedingung 4b} \quad C(z \rightarrow +\infty, t) = 0$$

Die Oberflächenkonzentration ( $M$ ) an Tracern wurde aus der Summe aller Luminophoren, die in jedem Kern wieder gefunden wurden, kalkuliert, die Experimentdauer wurde mit 12 Tagen angesetzt.

### 2.6.2 Gallery - Diffuser - Modell

Das von POGGIALE et al., (2002) und FRANÇOIS et al., (2002) beschriebene Bioturbationsmodell wurde auf Grundlage der funktionellen Gruppen aufgebaut. Im mechanischen Durchmischungsmodell der „Gallery - Diffuser“ (GD - Modell) wird die Veränderung einer Tracerverteilung in Abhängigkeit von der Konzentration und der Zeit durch das gleichzeitige Wirken der Prozesse der Biodiffusion und des Biotransports beschrieben. Die Quantifizierung des Partikeltransports erfolgt daher für jede funktionelle Gruppe unterschiedlich. Folglich beruht die biologisch implizierte Neuverteilung von Sedimentpartikeln auf der diffusionsanalogen Durchmischung von Partikeln in einer oberen Region des Baus, in der intensive Grabaktivitäten zu verzeichnen sind, und dem schnellen Biotransport von Partikeln von oberen in untere Sedimentschichten (FRANÇOIS et al., 2002).

Für die Bioturbationsmodelle nach FRANÇOIS et al., (2002) wird ein Sedimentvolumen in eine Matrix aus verschiedenen Sektionen und horizontalen und vertikalen Zellen unterteilt. Die Partikeltransportaktivität eines Organismus innerhalb einer Sektion erfolgt dann je nach Durchmischungsmodus der funktionellen Gruppe in einem Bereich von  $n_i$  Zellen weit und  $n_j$  Zellen tief. Für den diffusionsanalogen Transport innerhalb der oberen Schichten der funktionellen Gruppe der „Gallery - Diffuser“ wird für jede Zelle ein Austausch von Partikeln mit den vier direkt angrenzenden Nachbarzellen beschrieben. Eine Ausnahme bilden dabei Randzellen, die die Sedimentdurchmischung räumlich begrenzen. Die Zellen der Oberflächenschicht werden durch strömungsinduzierte physikalische Durchmischung und durch den Verlust an Partikeln, die in die Tiefe des Sediments transportiert werden, definiert. Der untere Bereich des Baus, in welchem vereinzelte Röhren liegen, wird über den Mechanismus des Biotransports definiert. Hier erfolgt eine Anreicherung von Partikeln, die aus der Summe der biologischen Aktivitäten der Organismen resultiert und den Transport von Partikeln aus den oberen Schichten in die Tiefe beschreibt. Über Differentialgleichungen kann nun die Veränderung der Tracerkonzentration in den Zellen der Biodiffusionszone bzw. der Biotransportzone modelliert werden (FRANÇOIS et al., 2002). Diese Modellbeschreibung wurde in DUPORT (2007) vereinfacht dargestellt.

Grundlage des Modells über die Verteilung von Luminophoren durch Bioturbation bildet die allgemeine diagenetische Grundgleichung von BERNER (1980):

$$\text{Gl. 5} \quad \frac{\partial C}{\partial t} = D_b \left( \frac{\partial^2 C}{\partial z^2} \right) + R(C(z,t))$$

Gleichung 5 beschreibt dabei die Verteilung von Luminophoren in Abhängigkeit von der Dauer ( $t$ ) und der Sedimenttiefe ( $z$ ) unter Verwendung eines Bioturbationskoeffizienten ( $D_b$ ) und eines Reaktionsterms  $R(C)$ , der den nicht-kontinuierlichen Transport von Tracern beinhaltet und nach FRANÇOIS et al., (2002) über folgende Randbedingungen definiert wird:

$$\text{Randbedingung 5a} \quad R(C(z,t)) = \frac{r}{z_2 - z_1} \int_0^{x_1} C(x,t) dx \quad \text{wenn } z \in [z_1; z_2]$$

$$\text{Randbedingung 5b} \quad R(C(z,t)) = -rC(z,t) \quad \text{wenn } z \in [0; z_1]$$

Die Randbedingungen 5a und 5b beinhalten die Umverteilung von Partikeln über den Biotransportkoeffizienten ( $r$ ) und die Tiefenvariablen  $x$  und  $z$ . Die Variablen  $z_1$  und  $z_2$  bilden die obere beziehungsweise untere Grenze der Tracerverteilung,  $x_1$  (obere Grenze) und  $x_2$  (untere Grenze) definieren die Schichtdicke des an der Oberfläche aufgetragenen Tracers. Der Biotransportkoeffizient ( $r$ ) wird dabei einerseits über die Menge an Tracern, die die Oberflächenschicht  $[0; x_1]$  verlassen hat (5b) und andererseits über die Neuverteilung von Tracern innerhalb der oberen und unteren Grenzen  $z_1$  und  $z_2$  (5a) definiert.

$$\text{Randbedingung 5c} \quad R(C(z,t)) = 0 \quad \text{wenn } z > z_2$$

Randbedingung 5c beschreibt die untere Grenze der Tracerverteilung, unterhalb der kein Transport von Luminophoren erfolgt. Darüber hinaus muss für die Ausgangsbedingungen gelten, dass sich zum Zeitpunkt  $t = 0$  alle Luminophoren in der Oberflächenschicht  $[x_1; x_2]$  befinden (Gleichung 6).

$$\text{Gl. 6} \quad C(z,0) = \begin{cases} C_0 & \text{wenn } z \in [x_1; x_2] \\ 0 & \text{else} \end{cases}$$

Über Gleichung 7 wird die Neumann Bedingung (zero flux) definiert

$$\text{Gl. 7} \quad \frac{\partial C}{\partial z}(0,t) = \lim_{z \rightarrow +\infty} \frac{\partial C}{\partial z}(z,t) = 0$$

### 2.6.3 Praktische Modellierung

Der durch die Bioturbation hervorgerufene Partikeltransport lässt sich über ein Tiefenprofil der Tracer im Sediment quantifizieren. Die Erstellung der Profile erfolgte dabei aus der Schichtdicke der korrigierten Sedimenthorizonte und der Pixelanzahl pro Horizont. Die pro Kern analysierte Pixelanzahl wurde in allen Schichten  $x > 0,5$  um den entsprechenden Mittelwert der aus den Kontrollen ermittelten Pixelanzahl korrigiert, um methodisch bedingten Partikeltransport beziehungsweise die Verschleppung von Luminophoren durch die Kernwände auszuschließen.

Die Ermittlung des Biodiffusions- sowie des Biotransportkoeffizienten erfolgte in beiden Modellen iterativ über den Vergleich der experimentell bestimmten mit den modellierten Profilen, indem die Summe der gewichteten Abweichungsquadrate über alle Tiefen minimiert wurde (Gl. 8):

$$\text{Gl. 8} \quad \sum_{i=\min}^{\max} \frac{(obs_i - cal_i)^2}{(obs_i + 1)}$$

Dabei entspricht  $i$  der Anzahl der Sedimentschichten der Matrix,  $\min$  der Oberflächenschicht,  $\max$  der tiefsten analysierten Schicht,  $obs_i$  der Menge an experimentell ermittelten Tracern pro Sedimentschicht und  $cal_i$  der kalkulierten Menge an Tracern pro Sedimentschicht (FRANÇOIS et al., 2002). Für die Modellierung der Daten mit dem GD - Modell wurde ein Code von J.-C. POGGIALE und F. GILBERT für das Programm MATLAB® 7.4.0 (R2007a) verwendet. Der Code beinhaltet eine Script- und eine Parameterdatei, die durch eine Textdatei ergänzt wird, in welcher die experimentell bestimmten Luminophoren- beziehungsweise Pixelprofile aufgeführt sind.

Um ein Modellprofil zu simulieren wird in der Parameterdatei ein Bezug zum Datensatz hergestellt, der modelliert werden soll. Anschließend werden in derselben Datei die dafür notwendigen Parameter definiert. Tabelle 2 führt die zu definierenden Parameter auf.

Innerhalb der Profildateien wurde die Tiefe des ersten Sedimenthorizonts durch Null ersetzt. Die Dauer der Simulation wurde mit  $p(1) = 12$  Tagen der Dauer des Experiments angepasst. Die maximale Tiefe der Simulation  $p(2)$  ergab sich aus den experimentell ermittelten Daten und wurde für KA 1 - 4 und KB 21 - 24 auf 6 cm, für MA 5 - 8 und MB 25 - 28 auf 13 cm sowie für NA 9 - 12 und NB 29 - 32 auf eine Tiefe von 16 cm gesetzt. Die numerischen Parameter der Diskretisierung  $p(3) = 0,05$  und  $p(4) = 0,05$  wurden von den Autoren vorgegeben und nicht verändert. Die Sedimentationsrate ( $p(5) = 0$ ) sowie die

Abbaurrate ( $p(6) = 0$ ) können aufgrund der kurzen Dauer des Experiments vernachlässigt werden. Die im Modell geforderte Ausgangsmenge an Tracern wurde kernspezifisch aus der Summe der in den einzelnen Schichten wieder gefundenen Luminophoren ermittelt. Für die Schichtdicke der aufgetragenen Luminophoren wurden 0,1 cm angenommen. Daraus ergibt sich für die Parameter  $p(10) = 0$  und  $p(11) = 0,1$  cm.

**Tabelle 2: Modellparameter für den „gallery - diffuser“ - MATLAB - Code**

**Grundlegende Parameter:**

p(1)	Dauer der Simulation (d)
p(2)	Maximale Tiefe der Simulation (cm)
p(3), p(4)	Numerische Parameter: Zeit- /Raumschritte
p(5)	Sedimentationsrate (cm d <sup>-1</sup> )
p(6)	Abbaurrate (Menge d <sup>-1</sup> )
p(7)	Ausgangsmenge des verwendeten Tracers
p(8)	Maximale Tiefe der Biodiffusion (cm)
p(9)	Maximale Tiefe des Biotransports (cm)
p(10) , p(11)	Schichtdicke der Tracerschicht (cm)

**Optimierungsparameter:**

p(12), p(13)	Anzahl Db und r die modelliert werden
p(14), p(16)	Minimaler und maximaler Db
p(15), p(17)	Minimaler und maximaler r

Nach der Definition der Parameter und der Modellierung eines Profils werden die Ergebnisse in einer Grafik visualisiert und in Form einer Textdatei abgespeichert, die sowohl die Schichtdicke und die experimentell ermittelten Daten, als auch die modellierten Daten, einen Biodiffusionskoeffizienten (Db), einen Biotransportkoeffizienten (r) und eine Fehlerangabe enthält. Über die Grafik und die Optimierung der Parameter kann nun die beste Annäherung der modellierten Parameter an die experimentell bestimmten Daten, die einer minimalen Fehlerangabe entsprechen, ermittelt werden.

Die Modellierung aller Daten erfolgte im Hinblick auf die Vergleichbarkeit mit anderen Modellen über mehrere Szenarien:

- Szenario a: Für die Modellierung können sowohl die Biodiffusion als auch der Biotransport in Betracht gezogen werden
- Szenario b: Die Modellierung der Daten erfolgte nur über die Biodiffusion
- Szenario c: Die Profile werden nur über Mechanismen des Biotransports beschrieben

Die maximale Eindringtiefe der Luminophoren wird nach DUPORT (2007) als Tiefe definiert, über welche 99 % des eingegrabenen Tracers integriert wurden. Als weiteres Maß für die Beschreibung des Partikeltransports wurde die Summe der Luminophoren, die nach einer Zeit von 12 Tagen unterhalb von 0,5 cm bzw. 4 cm aufgefunden wurden, kalkuliert.

## 2.7 Statistik

Um die Bioturbationskoeffizienten beziehungsweise die Biotransportkoeffizienten der beiden Kernreihen miteinander zu vergleichen, wurde der Mann-Whitney-U-Test für nicht normalverteilte und unabhängige Daten beziehungsweise kleine Stichproben verwendet. Hierbei wurde als Signifikanzniveau  $p < 0,05$  festgelegt.

Die Partikeldurchmischungskoeffizienten wurden weiterhin als Funktion der mittleren beziehungsweise maximalen Eingrabbtiefe sowohl durch eine lineare Regressionsanalyse, als auch durch eine einfaktorische Varianzanalyse (ANOVA) analysiert. Die notwendige Prüfung auf Normalverteilung der Daten wurde mit einem nicht - parametrischen Test nach Kolmogorov-Smirnov durchgeführt. Für nicht normal verteilte Daten erfolgte eine Transformation der Daten über die Quadratwurzel.

## Ergebnisse

### 3.1 Charakterisierung des Sediments

Das verwendete Sediment kann aufgrund seiner Korngrößenverteilung als gut sortierter Feinsand mit einem Median von 2,67 (Phi), was einer Korngröße von 157  $\mu\text{m}$  entspricht, charakterisiert werden. Sedimentpartikel mit einer Korngröße  $>125 \mu\text{m}$  dominierten das Sediment mit einem Anteil von 65,25 %. Der Anteil an Korngrößen  $>250 \mu\text{m}$  lag bei 6,97 %, Ton und Siltpartikel wurden mit 26,30 % repräsentiert. Aus den Quartilen  $Q_2 = 206 \mu\text{m}$  und  $Q_1 = 117 \mu\text{m}$  wurde ein Sortierungsgrad von  $S_0 = 0,41$  berechnet.

Für den Vergleich des Wassergehalts und der Porosität aller Versuchsansätze erfolgte die Auswertung der Parameter bis in die unterste, allen Sedimentkernen gemeinsame Schicht, was einer Sedimenttiefe von 5 cm (Horizont 7) entspricht. Der mittlere Wassergehalt der Kerne nahm in Versuchsreihe A von  $23,30 \pm 1,33 \%$  [FG] (Mittelwert  $\pm$  Standardabweichung) in der Oberflächenschicht auf  $19,68 \pm 1,14 \%$  [FG] in Schicht 7 ab. Im Vergleich dazu wurde in der Oberflächenschicht für Versuchsreihe B ein deutlich höherer Wassergehalt ( $28,78 \pm 2,41 \%$  [FG]) ermittelt, der sich in Schicht 7 auf  $19,80 \pm 0,57 \%$  [FG] verringerte (Tabelle 12, Anhang).

Auch für die Porosität ( $\phi$ ) der einzelnen Sedimenthorizonte ergab sich damit eine Abnahme mit der Tiefe von  $0,44 \pm 0,02 \%$  (Versuch A) und  $0,51 \pm 0,03 \%$  (Versuch B) an der Oberfläche auf  $0,39 \pm 0,02 \%$  (A) und  $0,39 \pm 0,01 \%$  (B) in einer Sedimenttiefe von 4 - 5 cm.

Die Analyse des Chlorophyll - a - Gehalts des Ausgangssediments ergab einen Wert von  $17,87 \pm 1,98 \mu\text{g cm}^{-3}$ . Darüber hinaus lag der Gehalt an organischer Materie im Ausgangssediment bei  $0,63 \pm 0,05 \%$  des Trockengewichts, was einem Gehalt an organischem Kohlenstoff von  $0,32 \pm 0,03 \%$  des Trockengewichts entspricht.

Für die Chlorophyll - a - Konzentration der Algensuspension, die in Kombination mit den Luminophoren auf Versuchsreihe B aufgebracht wurde, wurde eine Konzentration von  $62,54 \pm 3,96 \mu\text{g ml}^{-1}$  ermittelt.

### 3.2 Organismen

Für die in Versuchsreihe MA und MB eingesetzten *Macoma balthica* wurde ein mittleres Feuchtgewicht von  $0,54 \pm 0,02$  g (MA) beziehungsweise  $0,58 \pm 0,05$  g (MB) ermittelt (Tabelle 13, Anhang). Die Abmessungen der Schalenlängen (MA:  $1,33 \pm 0,03$  cm und MB:  $1,45 \pm 0,02$  cm) und Schalenbreiten (MA:  $1,01 \pm 0,05$  cm und MB:  $1,08 \pm 0,04$  cm) zeigen, dass die für Versuchsreihe MA gewählten Organismen im Mittel geringfügig größer waren. Das Feuchtgewicht der eingesetzten *Nereis diversicolor* lag insgesamt im Bereich von 0,37 bis 0,51 g, was für NA im Mittel ein Feuchtgewicht von  $0,42 \pm 0,06$  und für NB  $0,47 \pm 0,03$  g bedeutet. Die Länge der lebenden Organismen (MA:  $6,0 \pm 0,23$  cm und MB:  $6,5 \pm 0,36$  cm) variiert je nach Kontraktionszustand sehr stark und sollte daher nur als Richtwert für die ungefähre Größe verwendet werden.

Da sich eine *M. balthica* in Kern MA7 nach 24 Stunden nicht eingegraben hatte, wurde sie durch ein ähnliches Tier ersetzt. In NB 31 wurde an Versuchstag D19 ein toter *N. diversicolor* entfernt, der jedoch aufgrund der fortgeschrittenen Laufzeit des Experiments nicht durch ein anderes Individuum ersetzt wurde. Diese in Bezug auf die gesamten Versuche sehr geringe Mortalitätsrate lässt auf gute Versuchsbedingungen schließen.

### 3.3 Partikeltransport

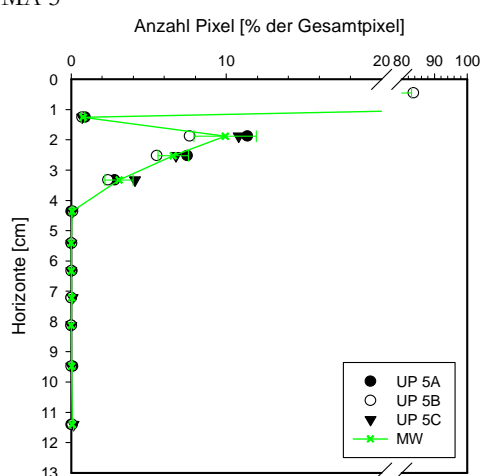
#### 3.3.1 Sensitivität und Wiederfundrate

Die zur Modellierung verwendeten Profile wurden aus den Mittelwerten der drei analysierten Unterproben pro Sedimenthorizont errechnet. Abbildung 5 zeigt exemplarisch die Kerne mit den innerhalb der Versuchsreihen aufgetretenen höchsten Standardabweichungen, die im Mittel für MA5 einen Anteil von 0,66 % der Gesamtluminophoren und bei MB28 0,43 % der Gesamtluminophoren ausmacht. Die für die gesamten Versuchsreihen ermittelte Standardabweichung liegt bei Versuchsreihe A (0,39 % der Gesamtluminophoren) geringfügig höher als bei Versuchsreihe B (0,29 % der Gesamtluminophoren). Um eine mögliche Überlappung der Pixelhöfe der fluoreszierenden Luminophoren zu bestimmen, wurden für KB24 drei Unterproben jedes Horizonts jeweils dreimal mit unterschiedlicher Verteilung der Luminophoren fotografiert (Abbildung 6a). Die drei analysierten Luminophorenprofile weisen eine hohe Ähnlichkeit zueinander auf. Die aus den Profilen ermittelte Standardabweichung (Tabelle 26, Anhang) der Pixel pro Horizont liegt im Bereich von 0,02 bis 0,18 % der Gesamtluminophoren. Die Luminophoren - Analysemethode schwankt folglich maximal um 0,18% und mittlere 0,12% der Gesamtluminophoren.

Tabelle 3: Mittelwerte der manuellen Auszählung dreier Unterproben (n Lumis [UP]), kalkulierte Anzahl pro Horizont (n Lumis [pro Horizont]) und relative Anzahl Lumis [% der Gesamtlumis]; im Vergleich dazu sind die Ergebnisse der Software-Analyse in relativer Anzahl der Pixel [% der Gesamtpixel] und deren Standardabweichung (SD) dargestellt.

Sedimenttiefe [cm]	n Lumis [UP]	n Lumis [Horizont]	n Lumis [%]	n Pixel [%]	SD
0,33	769	1175387	98,72	98,26	0,77
0,98	34	10386	0,87	1,27	0,48
1,58	15	4047	0,34	0,31	0,13
2,15	2	583	0,05	0,09	0,09
2,85	0	0	0,00	0,01	0,01
3,75	0	166	0,01	0,04	0,02
4,72	0	0	0,00	0,02	0,05

a) MA 5



b) MB 28

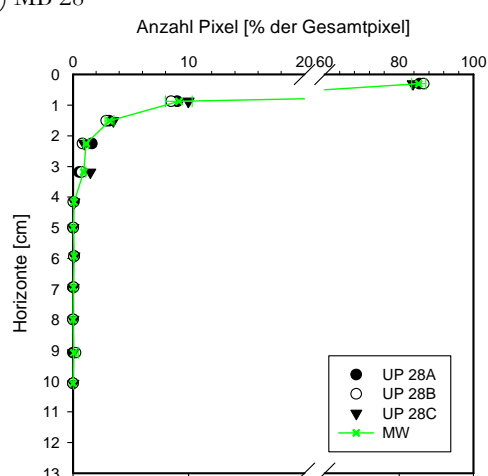
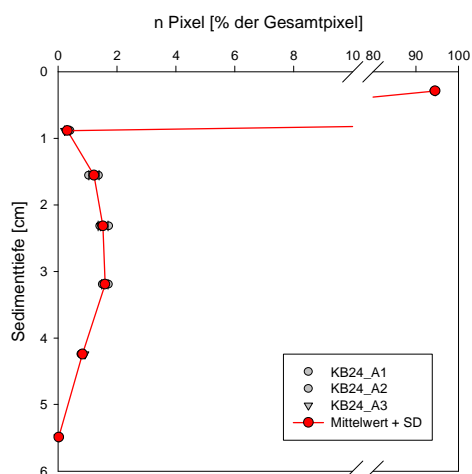


Abbildung 5: Luminophorenprofile aus drei analysierten Unterproben (UP A – C) und deren Mittelwert (grüne Datenpunkte) mit Standardabweichung; a) MA 5 und b) MB 28.

a)



b)

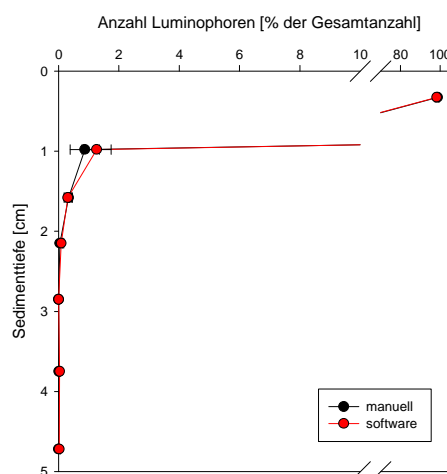


Abbildung 6: a) Sensitivität: jeweils eine Unterprobe der Sedimenthorizonte von KB24 wurde dreimal mit verschiedenen Verteilungen fotografiert. Dargestellt sind die drei Unterproben (KB24\_A1 bis KB24\_A3) mit Mittelwert und Standardabweichung (SD). b) manuelle Auszählung eines Kerns KA1 (n = 3); relative Anzahl der gezählten Luminophoren [% der Gesamtluminophoren] (manuell) und relative Anzahl der Pixel [% der Gesamtpixel] aus den über die Software ermittelten Ergebnissen.

Die Ergebnisse der manuellen Auszählung der Luminophoren (Tabelle 26, Anhang) eines Kerns KA1 sind in Tabelle 3 zusammengefasst. Um die Vergleichbarkeit der manuellen Auszählung der fluoreszierenden Partikel mit den durch die Software analysierten Pixeldaten zu ermöglichen, erfolgte die Auswertung der Profile in Relation zur Gesamtsumme der jeweiligen Auswertungseinheit. In Abbildung 6b lässt sich erkennen, dass sich die beiden durch verschiedene Methoden analysierten Profile nicht wesentlich voneinander unterscheiden. In beiden Profilen konnten über 98 % der Gesamtluminophoren in der Oberflächenschicht nachgewiesen werden, im Anschluss an diese Schicht zeigen beide Profile eine exponentielle Abnahme. Die für die Profile ermittelte Standardabweichung nimmt bis auf geringfügige Änderungen in den letzten beiden analysierten Sedimenthorizonten mit zunehmender Tiefe ab.

Die Wiederfundrate des Tracers wurde über die Analyse reiner Luminophorenproben ohne ungefärbte Sandkörner kalkuliert. Für eine Probe von 2 g wurde eine mittlere Pixelzahl von  $2,66 \cdot 10^7$  Pixel ermittelt. Die aus der Differenz zur Summe der tatsächlich wiedergefundenen Luminophoren berechnete Wiederfundrate liegt in Versuchsreihe A ( $79,62 \pm 13,33$  %) im Mittel geringfügig niedriger als in Versuchsreihe B ( $81,41 \pm 8,39$  %). Die Größe der Luminophoren [Pixel] wurde für alle analysierten Sedimenthorizonte aus der Division der Anzahl der gezählten Pixel durch die der Anzahl der gezählten Partikel kalkuliert. Dabei wurde die Oberflächenschicht nicht mit in die Berechnungen einbezogen, da die mögliche Überlappung der fluoreszierenden Partikel zu einer Überschätzung ihrer Größe führen würde. Insgesamt konnte eine mittlere Partikelgröße von 30 Pixeln ermittelt werden. Die mittlere Partikelgröße der Versuchsreihe A ( $27 \pm 5$  Pixel) liegt dabei nicht signifikant über der mittleren Partikelgröße der Versuchsreihe B ( $31 \pm 3$  Pixel). Die für die einzelnen Versuchsansätze gemittelten Ergebnisse lassen sich dem Anhang (Tabelle 14) entnehmen.

### 3.3.2 Kontrollen

Für die azoischen Kontrollen wurde der Partikeltransport bis in eine Tiefe von 6 cm untersucht (Tabellen 16 und 17, Anhang). In Bezug auf die Gesamtanzahl der in den Kernen wiedergefundenen Luminophoren wurden in den Kontrollen der Reihe KA in der Oberflächenschicht 95,66 - 99,61 % des Tracers, in Reihe KB 93,53 - 96,70 % des Tracers detektiert. Über die ersten vier Horizonte nahm die Anzahl der transportierten Luminophoren exponentiell ab. In der ersten Schicht unterhalb der Oberfläche konnten noch maximal 2,81 % der Gesamtluminophoren nachgewiesen werden. Für die maximale Eindringtiefe der Tracer bei KA wurde eine Tiefe von  $1,28 \pm 0,33$  cm ermittelt (Abbildung 7 a-d). Die Kontrollen der Reihe KB weisen hingegen ein davon differenziertes Profil auf (Abbildung 7e-h). In allen Kernen konnte unterhalb der Oberfläche ein Minimum an Luminophoren (0,11 - 0,76 % der Gesamtluminophoren) nachgewiesen werden. Im Anschluss an diesen Horizont erfolgte in allen Fällen eine erneute Zunahme der Luminophoren, die in den Profilen KB23 (Abbildung 7g) und KB24 (Abbildung 7h) bei ca. 1,5 cm ihr Maximum findet. In KB21 (Abbildung 7e) ist dieser Peak sehr deutlich ausgeprägt und liegt in einer Tiefe von etwa 2,8 cm. KB22 (Abbildung 7f) weicht von diesem Schema ab, denn das Profil zeigt bis in eine Tiefe von 4 cm eine kontinuierliche Zunahme an Luminophoren. Innerhalb der letzten analysierten Schicht erfolgt eine leichte Abnahme, ein Absinken der Luminophoren bis auf die Nullgrenze bleibt jedoch aus. Die maximale Eindringtiefe der Luminophoren lag innerhalb der Kerne der Versuchsreihe B im Bereich von  $3,29 \pm 1,15$  cm.

Um die Größenordnung dieses Partikeltransports einschätzen zu können, wurde der Partikeltransport der Kontrollen über beide Modelle quantifiziert (Tabelle 4). Dabei konnte in Bezug auf die Höhe der Transportkoeffizienten für kein Modell ein signifikanter Unterschied zwischen den Versuchsreihe KA und KB festgestellt werden ( $p > 0,05$ ).

	<b>Crank Db</b> [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	<b>GD Db</b> [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	<b>GD r</b> [cm y <sup>-1</sup> ]		<b>Crank Db</b> [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	<b>GD Db</b> [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	<b>GD r</b> [cm y <sup>-1</sup> ]
<b>KA1</b>	0,59	0,02	0,04	<b>KB1</b>	0,42	0,06	0,07
<b>KA2</b>	0,59	0,05	0,08	<b>KB2</b>	0,68	0,07	0,02
<b>KA3</b>	1,04	0,01	0,06	<b>KB3</b>	0,51	0,05	0,01
<b>KA4</b>	1,19	0,02	0,05	<b>KB4</b>	0,39	0,04	0,09
<b>MW ± SD</b>	<b>0,85 ± 0,31</b>	<b>0,03 ± 0,02</b>	<b>0,06 ± 0,02</b>		<b>0,50 ± 0,13</b>	<b>0,06 ± 0,01</b>	<b>0,05 ± 0,03</b>

Tabelle 4: Biodiffusionskoeffizienten der Kontrollen; die Quantifizierung erfolgte über das analytische Crank - Modell und das numerisch gelöste GD - Modell. Angaben mit Mittelwert (MW) und Standardabweichung (SD).

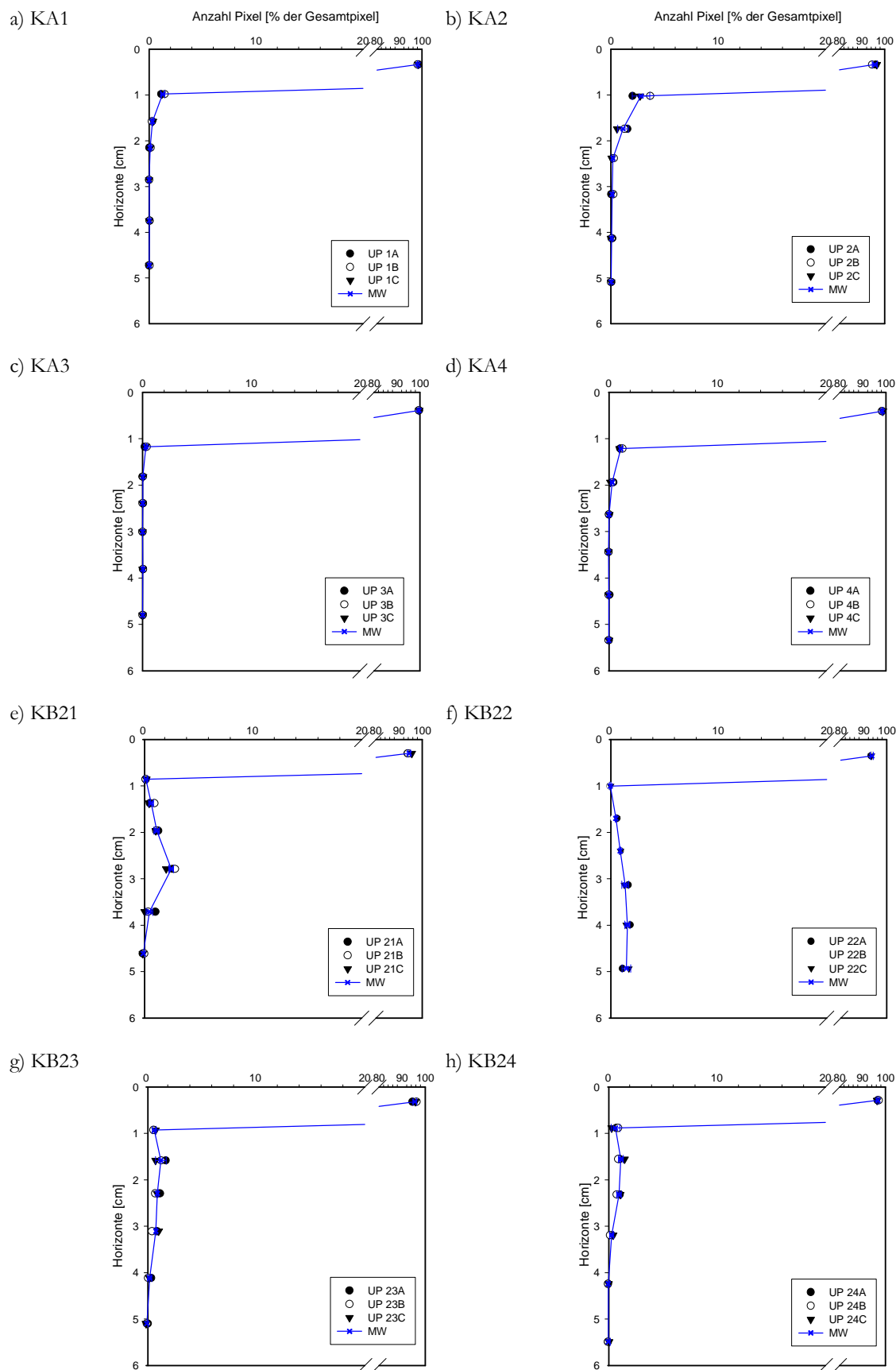
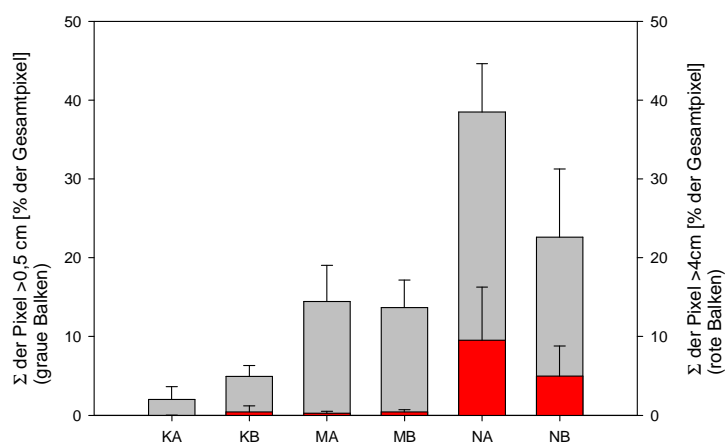


Abbildung 7: Kontrollen der Versuchsreihe KA (Kerne 1-4) ohne zusätzlichen und KB (Kerne 21-24) mit zusätzlichem Nahrungspuls; dargestellt sind die jeweils drei analysierten Unterproben (UP) mit Mittelwert (blaue Datenpunkte, MW) und Standardabweichung.

### 3.3.3 Partikeltransport von *Nereis diversicolor*

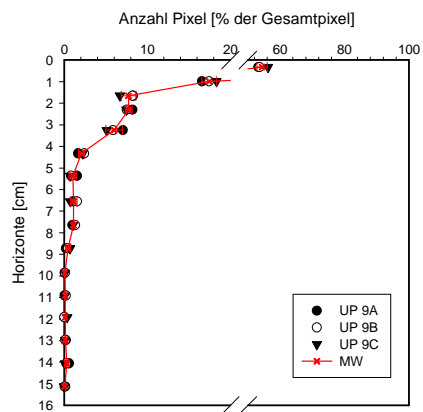
Der Partikeltransport für die mit *Nereis diversicolor* besiedelten Kerne wurde bis in eine Tiefe von 15 cm untersucht (Tabellen 22 bis 25, Anhang). In den Kernen der Reihe NA konnte ein Anteil von 54,43 - 67,89 % der Gesamtluminophoren in der Oberflächenschicht nachgewiesen werden, wohingegen dieser Anteil in Reihe NB mit 64,53 - 85,65 % der Gesamtluminophoren etwas höher ausfällt. Die Profile der beiden Versuchsreihen (Abbildung 9) weisen untereinander starke Ähnlichkeiten auf: Innerhalb NA erfolgt eine exponentielle Abnahme der Luminophoren bis in eine Tiefe von etwa 4 cm. In NB endet diese exponentielle Abnahme bei etwa 5 cm. Im Anschluss daran findet sich bis auf wenige Ausnahmen in beiden Versuchsreihen eine quasi-uniforme Verteilung der Luminophoren wieder. Im Vergleich der beiden Ansätze zeigt dieses Muster jedoch innerhalb NB eine deutlich homogenere Ausprägung, denn hier weicht nur NB29 (Abbildung 9e) von diesem generellen Schema ab. Im Profil dieses Kerns lassen sich zwei weitere Akkumulationen von Luminophoren im Bereich von 6 und 10 cm feststellen. Die Profile der Versuchsreihe NA hingegen variieren stärker. Insbesondere bei NA10 (Abbildung 9b) und NA11 (Abbildung 9c) sind in der Tiefe mehrere Peaks zu erkennen, die bei NA 10 die deutlichste Ausprägung finden. Das Luminophoreninventar ab einer Tiefe von 0,5 cm (4 cm) (Tabelle 14, Anhang und Abbildung 8) zeigt, dass der Partikeltransport in NB mit  $22,61 \pm 8,65$  % ( $4,99 \pm 3,82$  %) deutlich geringer ausfällt, als die in Reihe A ermittelten  $38,53 \pm 6,12$  % ( $9,52 \pm 6,78$  %) der Gesamtluminophoren.

Die maximale Eindringtiefe der Luminophoren lag bei NA in einer Tiefe von  $8,83 \pm 1,76$  cm, wohingegen bei NB ( $9,24 \pm 4,04$  cm) eine etwas größere maximale Eindringtiefe, aber auch eine größere Standardabweichung zu verzeichnen ist (Tabelle 15, Anhang).

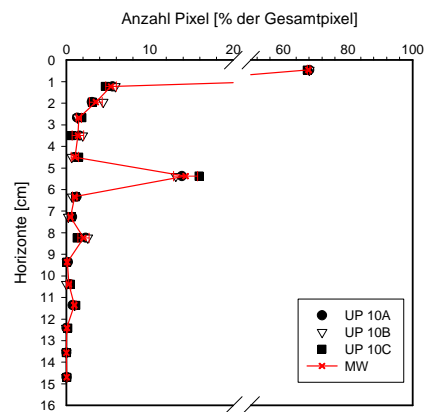


**Abbildung 8: Luminophoreninventar: Mittelwerte ( $n = 4$ ) der Summen der Luminophoren unterhalb 0,5 cm (graue Balken) bzw. 4 cm (rote Balken) [% der Gesamtluminophoren] mit Standardabweichung;**

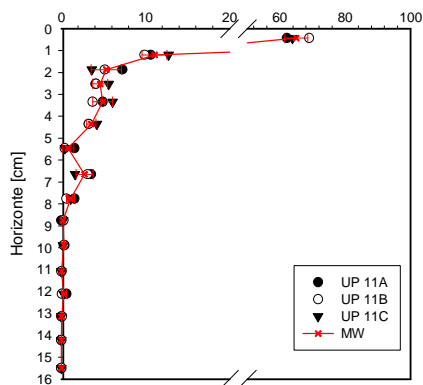
a) NA9



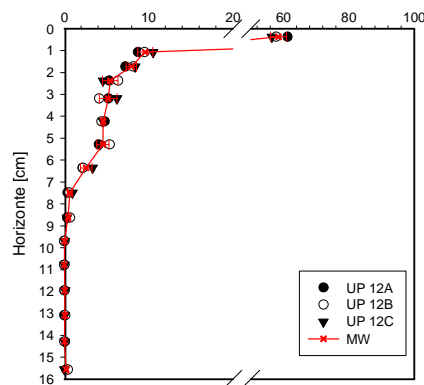
b) NA10



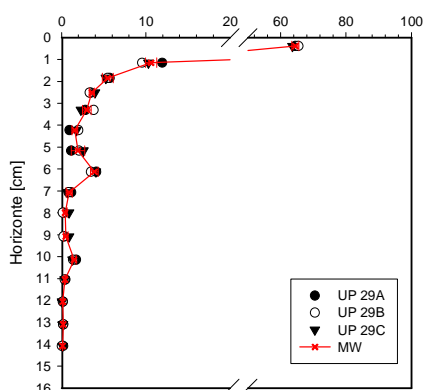
c) NA11



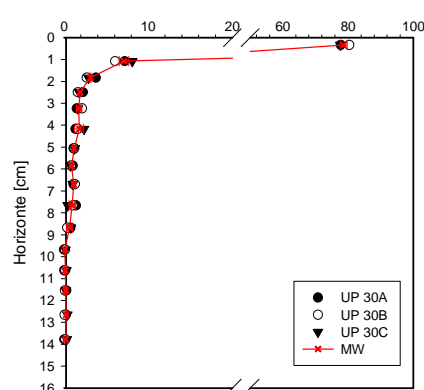
d) NA12



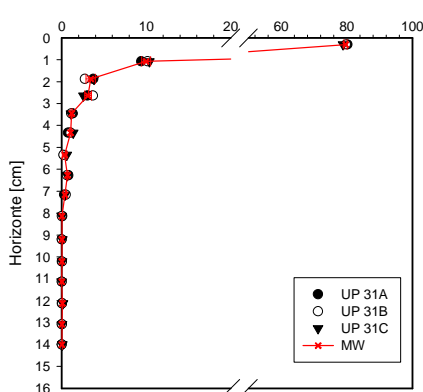
e) NB29



f) NB30



g) NB31



h) NB32

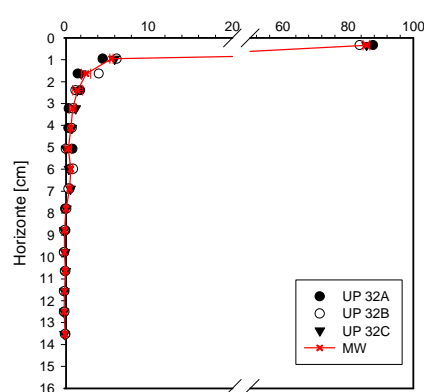
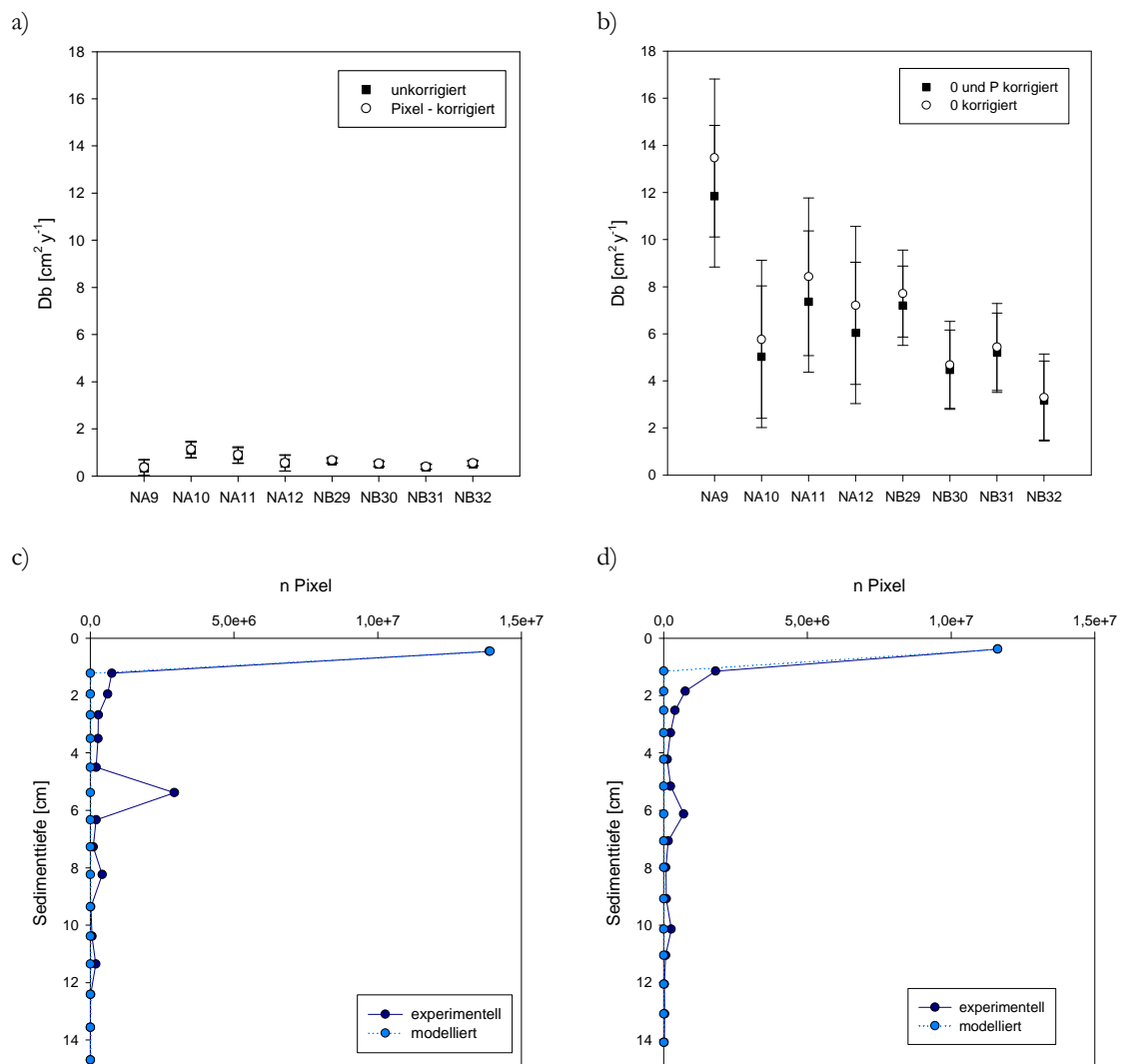


Abbildung 9: Versuchsreihe (n = 4 *Nereis diversicolor*) ohne (NA) und mit (NB) zusätzlichem Nahrungspulv; dargestellt sind die jeweils drei analysierten Unterproben (UP) mit Mittelwert (rote Datenpunkte, MW) und Standardabweichung.

### Quantifizierung des Partikeltransports über das Crank -Modell

Für die Modellierung wurden die Luminophorenprofile um die mittlere Pixelanzahl der Kontrollen korrigiert. In Abbildung 10 sind exemplarisch für NA (Abbildung 10c) und NB (Abbildung 10d) modellierte Profile dargestellt. Die ermittelten Biodiffusionskoeffizienten der Versuchsreihe ohne zusätzlichen Nahrungspuls (NA:  $0,74 \pm 0,34 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) weisen auf eine geringfügig höhere Partikeldurchmischung hin als der in NB ( $0,54 \pm 0,11 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) quantifizierte Partikeltransport. Die Koeffizienten mit zusätzlichem Nahrungspuls (NB) weisen im Gegensatz zu den Parallelen der Reihe A eine höhere Konsistenz auf (Tabelle 5).



**Abbildung 10: Biodiffusionskoeffizienten (Crank – Modell); a) Durchmischungskoeffizienten der unkorrigierten und um Pixel der Kontrollen korrigierten Profile (Angaben mit Standardabweichung ( $n = 4$ )); b) Nullkorrigierte und null- und pixelkorrigierte (0 und P korrigierte) Koeffizienten (Angaben mit Standardabweichung ( $n = 4$ )); c) experimentelles und modelliertes Profil NA10 und d) experimentelles und modelliertes Profil NB 29.**

Im Vergleich dazu liegen die Werte der unkorrigierten Profile (NA:  $0,72 \pm 0,33 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und NB:  $0,52 \pm 0,10 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) nicht signifikant unter den um die Pixel korrigierten Versuchsreihen (NA:  $0,74 \pm 0,34 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und NB:  $0,54 \pm 0,11 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ). In keinem der analysierten Fälle konnte ein signifikanter Unterschied zwischen den Partikeltransportkoeffizienten der Versuchsreihe ohne (NA) und mit (NB) zusätzlichem Nahrungspuls ermittelt werden.

#### *Die Nullkorrektur*

Um eine Vergleichbarkeit zu den über das GD - Modell modellierten Ergebnissen zu ermöglichen, wurde der Nullpunkt der Tiefenachse an die obere Grenze (Oberfläche) der ersten Schicht gelegt. Diese Maßnahme führt bei den nicht um die Pixel der Kontrollen korrigierten Kernen zu einem deutlichen Anstieg der Koeffizienten (NA:  $8,71 \pm 3,35 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und NB:  $5,28 \pm 1,85 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) (Abbildung 10b und Tabelle 5). In Bezug auf die bereits um die Pixel korrigierten Kerne ergeben sich aus der zusätzlichen „Nullkorrektur“ etwas geringere Durchmischungskoeffizienten (NA:  $7,57 \pm 3,01 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und NB:  $5,01 \pm 1,68 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ). Die Veränderung der Mächtigkeit des ersten Sedimenthorizontes führt im Vergleich zu den jeweils nicht um 0 korrigierten Daten zu einer signifikanten Änderung der Durchmischungskoeffizienten ( $p < 0,05$ ).

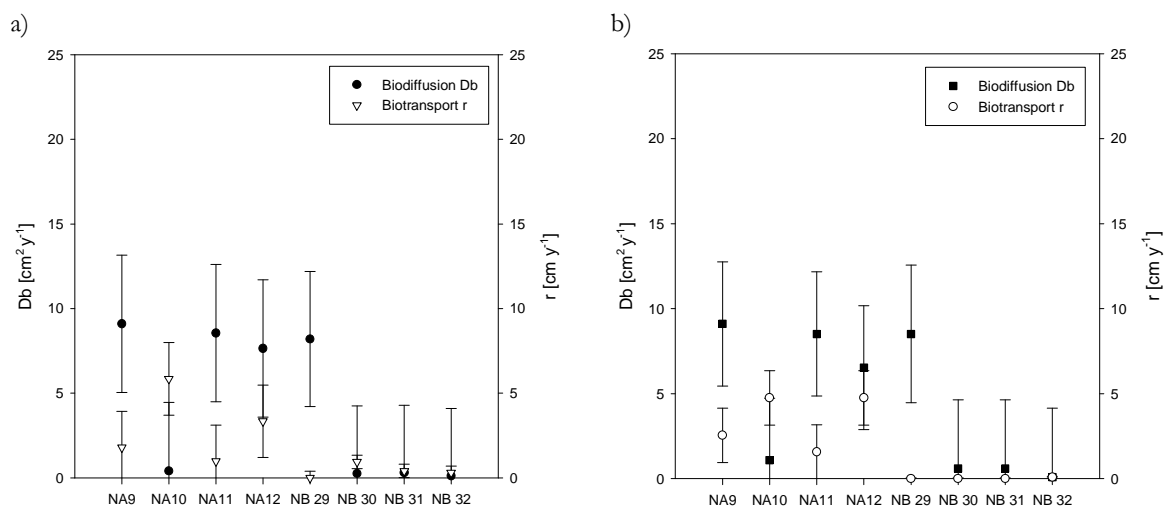
**Tabelle 5: Biodiffusionskoeffizienten (Crank - Modell); dargestellt sind die um die Pixel der Kontrollen korrigierten Werte (P korrigiert), die unkorrigierten Werte, die um Pixel und 0 korrigierten (P und 0 korrigiert) und die um 0 korrigierten Werte mit Mittelwert ( $n = 4$ ) und Standardabweichung (SD); die Signifikanz  $p$  (Mann-Whitney-U-Test) bezieht sich auf den Vergleich der Versuchsreihen NA und NB.**

	Db [ $\text{cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ] P korrigiert	Db [ $\text{cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ] 0 u. P korrigiert	Db [ $\text{cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ] unkorrigiert	Db [ $\text{cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ] 0 – korrigiert
NA9	0,37	11,84	0,36	13,47
NA10	1,14	5,03	1,11	5,76
NA11	0,90	7,37	0,87	8,42
NA12	0,56	6,04	0,55	7,20
<b>Mittelwert <math>\pm</math> SD</b>	<b>0,74 <math>\pm</math> 0,34</b>	<b>7,57 <math>\pm</math> 3,01</b>	<b>0,72 <math>\pm</math> 0,33</b>	<b>8,71 <math>\pm</math> 3,35</b>
NB29	0,68	7,19	0,64	7,71
NB30	0,53	4,47	0,51	4,68
NB31	0,41	5,20	0,39	5,44
NB32	0,56	3,17	0,53	3,29
<b>Mittelwert <math>\pm</math> SD</b>	<b>0,54 <math>\pm</math> 0,11</b>	<b>5,01 <math>\pm</math> 1,68</b>	<b>0,52 <math>\pm</math> 0,10</b>	<b>5,28 <math>\pm</math> 1,85</b>
<b>Signifikanz <math>p</math></b>	<b><math>p = 0,468</math></b>	<b><math>p = 0,149</math></b>	<b><math>p = 0,386</math></b>	<b><math>p = 0,083</math></b>

### Quantifizierung des Partikeltransports über das GD - Modell

Die Quantifizierung des Partikeltransports erfolgt in Szenario a über die Koeffizienten des Biotransports ( $r$ ) und der Biodiffusion ( $Db$ ). Für die untere Grenze des Biotransports ( $p(9)$ ) wurde die oben beschriebene maximale Eingrabbtiefe der Luminophoren gewählt.

Die auf Grundlage der experimentellen Profile festgelegte untere Grenze der Biodiffusion ( $p(8)$ ) von 4 cm (Tabelle 7) führt innerhalb NA zu Biodiffusionskoeffizienten im Bereich von  $0,41$  bis  $9,1 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ . Im Vergleich dazu zeigt die diffusionsanaloge Durchmischung der Reihe NB mit  $0,11$  bis  $8,20 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  keinen signifikanten Unterschied (Abbildung 11a). Der für eine Tiefe ab 4 cm definierte Biotransport (NA:  $3,00 \pm 2,14 \text{ cm y}^{-1}$  und NB:  $0,42 \pm 0,40 \text{ cm y}^{-1}$ ) hingegen weist auf wesentlich höhere Durchmischung innerhalb der Versuchsreihe ohne zusätzlichen Nahrungspuls (NA) hin und unterscheidet sich signifikant von NB ( $p < 0,05$ ).



**Abbildung 11: Partikeltransportkoeffizienten von *Nereis diversicolor* (GD - Modell) mit Standardabweichung ( $n = 4$ ); a) untere Grenze der Biodiffusion  $p(8) = 4 \text{ cm}$ ; b) untere Grenze der Biodiffusion  $p(8) = 2 \text{ cm}$ .**

Insgesamt zeigen die Koeffizienten der einzelnen Versuchsreihen bis auf NA10 und NB29 eine hohe Konsistenz. Der Partikeltransport in NA10 verweist mit  $5,85 \text{ cm y}^{-1}$  auf vergleichsweise hohen Biotransport im Zusammenhang mit einer relativ geringen Biodiffusion von  $0,41 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ . Umgekehrt wurde mit  $8,20 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  in NB29 ein für die Versuchsreihe relativ hoher Biodiffusionskoeffizient und keine Partikeldurchmischung durch advective Prozesse ermittelt.

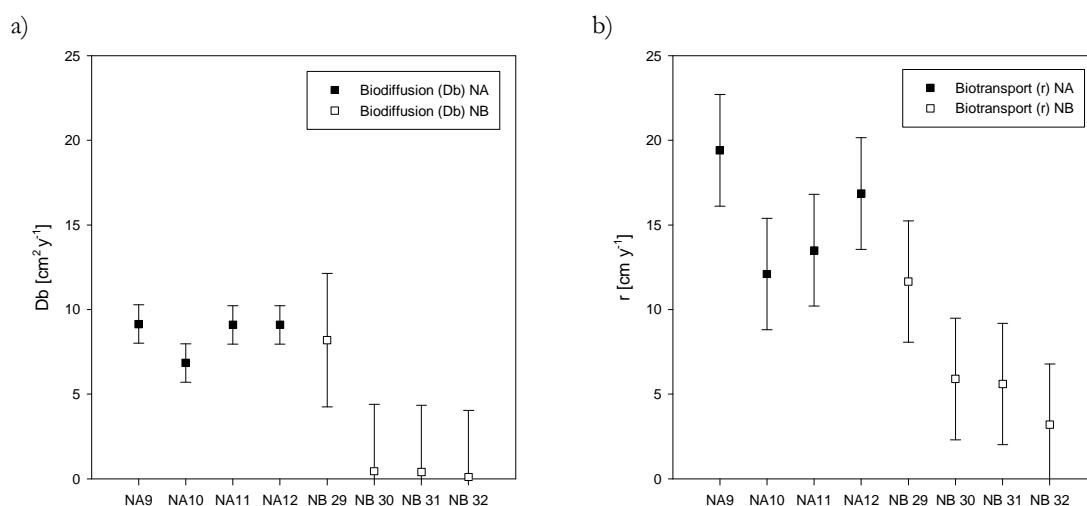
Durch ein Anheben der unteren Grenze der Diffusion auf 2 cm (Tabelle 7 und Abbildung 11b) konnte ein Absinken der Biodiffusionskoeffizienten (NA:  $6,31 \pm 3,64 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) und ein parallel dazu verlaufender Anstieg des Biotransports (NA:  $3,41 \pm 1,61 \text{ cm y}^{-1}$ ) ermittelt werden. Im Gegensatz dazu führt diese Grenzänderung innerhalb der Versuchsreihe NB

zu einem höheren Biodiffusionskoeffizienten ( $2,45 \pm 4,05 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) und niedrigerem advektiven Transport ( $0,02 \pm 0,05 \text{ cm y}^{-1}$ ). Die statistische Überprüfung ergab für den Vergleich NA und NB in Bezug auf den mittleren Biodiffusionskoeffizienten keinen signifikanten Unterschied, wohingegen sich die beiden Versuchsreihen in Bezug auf den Biotransport signifikant voneinander unterscheiden ( $p < 0,05$ ).

#### *Modellierung über rein diffusionsanaloge beziehungsweise advektive Prozesse*

Die Modellierung des Partikeltransports bis in eine Tiefe von 12 cm unter Ausschluss der advektiven Transportprozesse (Tabelle 6 und Abbildung 12a) führt zu Biodiffusionskoeffizienten (NA:  $8,55 \pm 1,13 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und NB:  $2,29 \pm 3,94 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ), die sich signifikant voneinander unterscheiden ( $p < 0,05$ ). So konnte für die Versuchsreihe ohne zusätzliche Nahrungsstimulation eine deutlich höhere Partikeldurchmischung festgestellt werden.

Auch über die Modellierung der Daten über rein advektive Prozesse (Tabelle 6 und Abbildung 12b) ergibt sich für Versuchsreihe NA ( $15,46 \pm 3,30 \text{ cm y}^{-1}$ ) ein höherer Partikeltransport als für Versuchsreihe NB ( $6,59 \pm 3,58 \text{ cm y}^{-1}$ ), was durch eine Signifikanz von  $p = 0,021$  unterstrichen wird. Die Modellierung der Datensätze, deren oberste Sedimentschicht nicht künstlich auf Null gesetzt wurde, ergab einerseits konsistente Biodiffusionskoeffizienten, die für Reihe NA und NB alle im Bereich von 4,75 bis  $8,85 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  liegen. Andererseits konnten jedoch für den Biotransport keine aussagekräftigen Ergebnisse erzielt werden und auch der vom Programm ermittelte Fehlerwert lag deutlich über den sonst erzielten Ergebnissen.



**Abbildung 12: Partikeltransportkoeffizienten von *Nereis diversicolor* (GD - Modell); Angaben mit Standardabweichung (n = 4); a) Modellierung erfolgte über Biodiffusion; b) Modellierung über Biotransport.**

Tabelle 6: Partikeltransportkoeffizienten von *Nereis diversicolor* (GD - Modell); die Modellierung erfolgte a) über reine Biodiffusion und b) über reinen Biotransport; Angaben mit Mittelwert (MW) und Standardabweichung (SD).

Biodiffusion				Biotransport			
Kern	Db [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	r [cm y <sup>-1</sup> ]	error	Kern	Db [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	r [cm y <sup>-1</sup> ]	Error
NA 9	9,15	0	11,23	NA 9	0	19,40	17,53
NA 10	6,85	0	15,52	NA 10	0	12,10	13,68
NA 11	9,10	0	9,08	NA 11	0	13,50	10,66
NA 12	9,10	0	12,56	NA 12	0	16,85	11,46
<b>MW ± SD</b>	<b>8,55 ± 1,13</b>		<b>12,10 ± 2,69</b>	<b>MW ± SD</b>		<b>15,46 ± 3,30</b>	<b>13,33 ± 3,08</b>
NB 29	8,20	0	7,47	NB 29	0	11,65	11,02
NB 30	0,46	0	7,68	NB 30	0	5,90	6,68
NB 31	0,41	0	10,47	NB 31	0	5,60	9,79
NB 32	0,11	0	5,73	NB 32	0	3,20	5,29
<b>MW ± SD</b>	<b>2,29 ± 3,94</b>		<b>7,84 ± 1,96</b>	<b>MW ± SD</b>		<b>6,59 ± 3,58</b>	<b>8,19 ± 2,66</b>

Tabelle 7: Partikeltransportkoeffizienten von *Nereis diversicolor* (GD – Modell); untere Grenze der Biodiffusion bei 1) p(8) = 4 cm und 2) p(8) = 2 cm; Angaben mit Mittelwert (MW) und Standardabweichung (SD).

p(8)=4				p(8)=2		
Kern	Db [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	r [cm y <sup>-1</sup> ]	error	Db [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	r [cm y <sup>-1</sup> ]	Error
NA 9	9,10	1,80	11,22	9,10	2,55	10,48
NA 10	0,41	5,85	13,98	1,09	4,76	14,05
NA 11	8,55	0,99	8,93	8,52	1,57	8,61
NA 12	7,65	3,35	11,16	6,54	4,76	10,15
<b>MW ± SD</b>	<b>6,43 ± 4,06</b>	<b>3,00 ± 2,14</b>	<b>11,32 ± 2,07</b>	<b>6,31 ± 3,65</b>	<b>3,41 ± 1,61</b>	<b>10,82 ± 2,30</b>
NB 29	8,20	0,00	7,47	8,52	0,00	7,48
NB 30	0,26	0,95	7,47	0,60	0,00	7,77
NB 31	0,31	0,41	10,46	0,60	0,00	10,60
NB 32	0,11	0,31	5,65	0,10	0,10	5,75
<b>MW ± SD</b>	<b>2,22 ± 3,99</b>	<b>0,42 ± 0,40</b>	<b>7,76 ± 1,99</b>	<b>2,45 ± 4,05</b>	<b>0,02 ± 0,05</b>	<b>7,90 ± 2,01</b>

### 3.3.4 Partikeltransport von *Macoma balthica*

Die Untersuchung des Partikeltransports von *Macoma balthica* erfolgte bis in eine maximale Tiefe von 12 cm (Tabellen 22-25, Anhang). Der Anteil der in der Oberflächenschicht verbliebenen Luminophoren liegt bei MA im Bereich von 79,40 bis 89,44 % der Gesamtluminophoren und damit geringfügig niedriger als bei MB (82,71 - 91,09 % der Gesamtluminophoren).

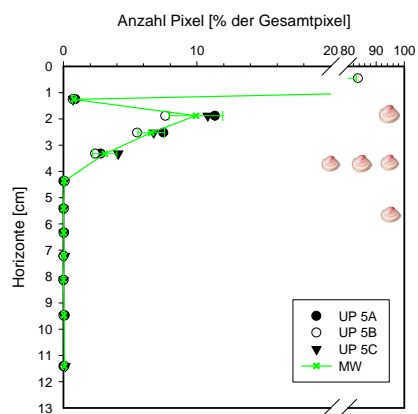
Das Eingrabverhalten der Versuchstiere zeigte in beiden Versuchsreihen ein ähnliches, jedoch leicht variierendes Muster (Abbildung 13) mit einer bevorzugten Eingrabetiefe zwischen 1 und 2 cm. Lediglich in MA5 mit 3 Individuen in Schicht 3 - 4 cm und in MB25 mit einem Individuum in einer Tiefe von unter 7 cm weicht das Eingrabverhalten der Tiere deutlich ab. Die mittleren Eingrabetiefen der Organismen von MA und MB unterscheiden sich jedoch nicht signifikant voneinander.

Die Kernprofile der Kerne MA6, MA7 und MA8 sowie die gesamten Profile der Versuchsreihe MB weisen sehr große Ähnlichkeiten auf, da die Anzahl der Luminophoren bis auf eine Ausnahme in allen Profilen annähernd exponentiell abnimmt (Abbildung 13). Die maximale Eindringtiefe der Luminophoren konnte in beiden Versuchsreihen (MA:  $2,99 \pm 0,37$  cm und MB:  $2,97 \pm 0,53$  cm) in einer ähnlichen Tiefe ermittelt werden. Für die weitere Analyse wurde aus den Eingrabetiefen der Individuen eine mittlere Eingrabetiefe ( $z$  mittel) der Organismen pro Kern (Tabelle 15, Anhang) berechnet.

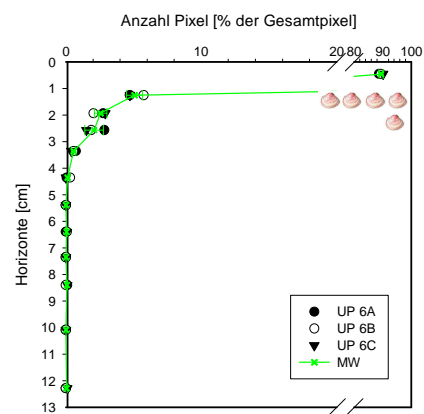
MA5 (Abbildung 13a) zeigt ein vom generellen Schema deutlich abweichendes Profil mit einem ersten Minimum von 0,77 % der Gesamtluminophoren unter der Oberfläche in einer Tiefe von 1,25 cm. Die Anzahl an Luminophoren der übrigen Parallelen in der entsprechenden Schicht, die im Mittel bei  $7,25 \pm 1,99$  % der Gesamtluminophoren liegt, verdeutlicht diesen Unterschied. Unterhalb des Minimums zeigt das Profil von MA 5 mit 9,93 % der Gesamtluminophoren ein deutlich ausgeprägtes Maximum an transportierten Partikeln, die anschließend kontinuierlich bis in eine maximale Eindringtiefe von 3,32 cm abnehmen.

Das Luminophoreninventar (Abbildung 8) liegt bei Reihe MA für eine Tiefe ab 0,5 cm im Bereich von 14,43 % der Gesamtluminophoren. Für die Tiefe ab 4 cm konnten noch 0,27 % der Gesamtluminophoren nachgewiesen werden. Mit 13,67 % ( $z > 0,5$ ) und 0,44 % ( $z > 4$  cm) der Gesamtluminophoren fällt diese Summe in Versuchsansatz MB nur minimal geringer aus.

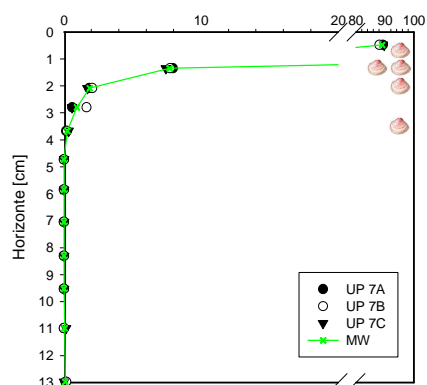
a) MA5



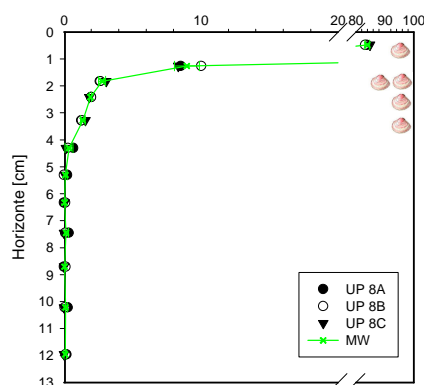
b) MA6



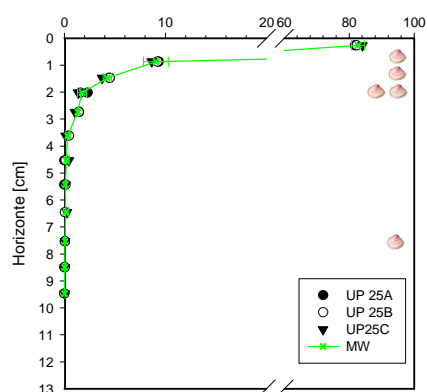
c) MA7



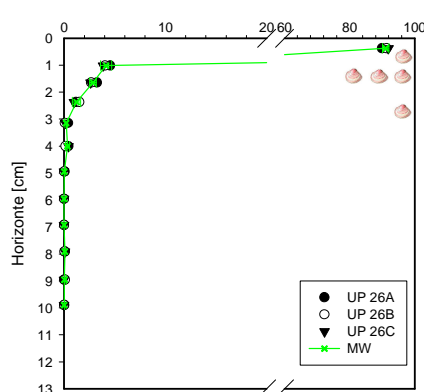
d) MA8



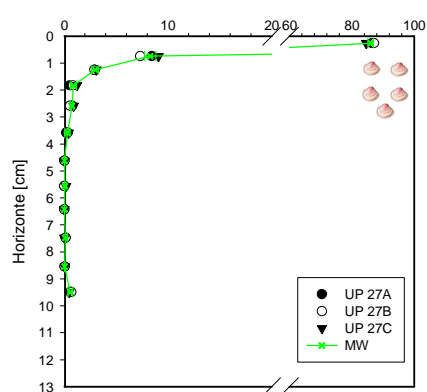
e) MB25



f) MB26



g) MB27



h) MB28

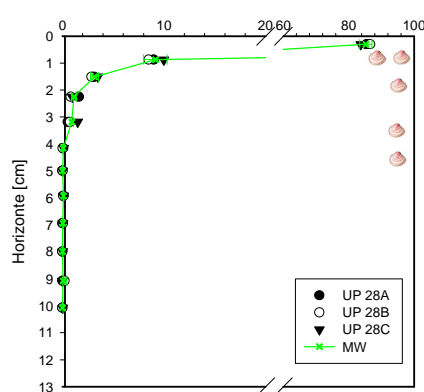


Abbildung 13 Versuchsreihe *M. balthica* (n = 5); ohne (MA) und mit (MB) zusätzlichem Nahrungspuls; dargestellt drei Unterproben (UP), Mittelwert (grüne Datenpunkte) und Standardabweichung sowie die Eingrabetiefen der Organismen.

### Quantifizierung des Partikeltransports über das Crank - Modell

Die Quantifizierung des Partikeltransports nach CRANK (1975) ergab für die um die Pixel der Kontrollen korrigierten Kerne (Abbildung 14a) der Versuchsreihen MA eine signifikant ( $p < 0,05$ ) höhere Partikeldurchmischung ( $3,17 \pm 1,61 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) als für MB ( $0,46 \pm 0,27 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ).

Die methodisch durch die Röhrenwände entstandene Luminophorenverschleppung lässt sich über die nicht korrigierten Profile (MA:  $3,60 \pm 1,69$  und MB:  $0,44 \pm 0,25 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) quantifizieren. Für den Vergleich der korrigierten und nicht korrigierten Profile der Reihen MA und MB konnte jedoch für die methodisch bedingte Verschleppung von Luminophoren kein signifikanter Einfluss auf die Ergebnisse ermittelt werden.

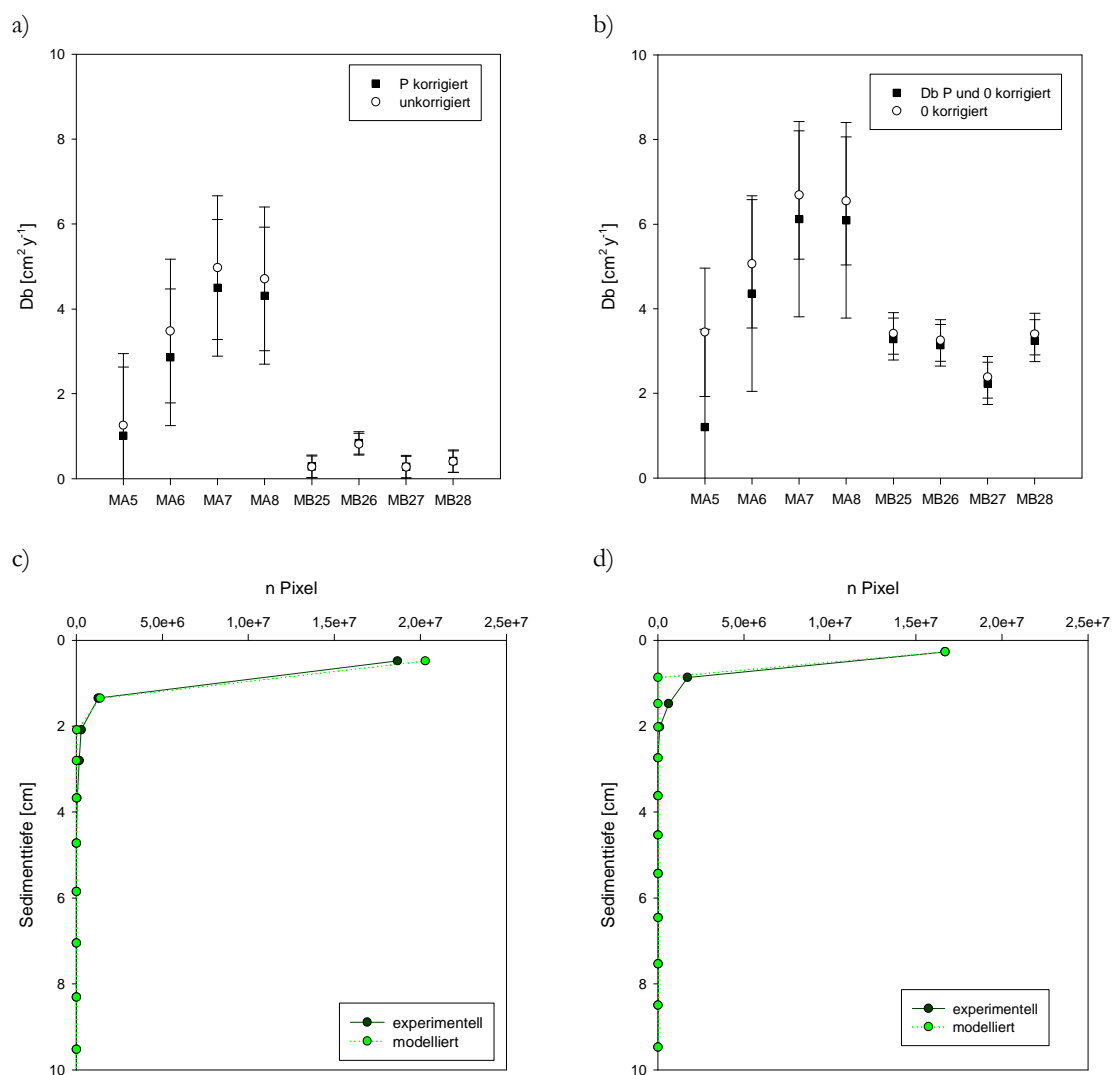


Abbildung 14: Biodiffusionskoeffizienten von *Macoma balthica* (Crank - Modell); a) unkorrigierte und um Pixel der Kontrollen korrigierte Profile b) Nullkorrigierte und null- und pixelkorrigierte Koeffizienten; Angaben mit Standardabweichung ( $n = 4$ ); c) und d) experimentell bestimmte und modellierte Profile MA 7 und MB 25.

*Die Nullkorrektur*

Die für die Vergleichbarkeit mit dem Modell nach (POGGIALE et al., 2002) notwendige „Nullkorrektur“ (Tabelle 8) resultiert im Vergleich zu den unkorrigierten Daten in erhöhten Durchmischungskoeffizienten (MA:  $5,44 \pm 1,52$  und MB:  $3,11 \pm 0,49$   $\text{cm}^2 \text{y}^{-1}$ ). Die statistische Überprüfung ergab jedoch lediglich für Versuchsaufbau MB einen signifikanten Unterschied ( $p < 0,05$ ).

Für die bereits um die Pixel korrigierten Profile (Tabelle 8) ergeben sich durch die zusätzliche „Nullkorrektur“ Koeffizienten, die sich in ihrer Höhe (MA:  $4,44 \pm 2,31$   $\text{cm}^2 \text{y}^{-1}$  und MB:  $2,98 \pm 0,50$   $\text{cm}^2 \text{y}^{-1}$ ) nicht signifikant voneinander unterscheiden ( $p > 0,05$ ).

**Tabelle 8 Biodiffusionskoeffizienten (Crank - Modell): um Pixel der Kontrollen korrigierte Werte (P korrigiert), unkorrigierte Werte, um Pixel und 0 korrigierte (P und 0 korrigiert) und um 0 korrigierte Werte mit Mittelwert (n = 4) und Standardabweichung (SD); die Signifikanz p (Mann-Whitney-U-Test) bezieht sich auf den Vergleich der Versuchsreihen MA und MB.**

	Db [ $\text{cm}^2 \text{y}^{-1}$ ] P - korrigiert	Db [ $\text{cm}^2 \text{y}^{-1}$ ] 0 und P korrigiert	Db [ $\text{cm}^2 \text{y}^{-1}$ ] unkorrigiert	Db [ $\text{cm}^2 \text{y}^{-1}$ ] 0 - korrigiert
MA 5	1,02	1,21	1,26	3,45
MA 6	2,86	4,36	3,48	5,06
MA 7	4,50	6,12	4,97	6,69
MA 8	4,31	6,09	4,71	6,55
MW $\pm$ SD	<b><math>3,17 \pm 1,61</math></b>	<b><math>4,44 \pm 2,31</math></b>	<b><math>3,60 \pm 1,69</math></b>	<b><math>5,44 \pm 1,52</math></b>
MB 25	0,29	3,28	0,28	3,42
MB 26	0,84	3,14	0,81	3,25
MB 27	0,28	2,24	0,27	2,38
MB 28	0,42	3,25	0,40	3,40
MW $\pm$ SD	<b><math>0,46 \pm 0,27</math></b>	<b><math>2,98 \pm 0,50</math></b>	<b><math>0,44 \pm 0,25</math></b>	<b><math>3,11 \pm 0,49</math></b>
Signifikanz p	<b>p = 0,021</b>	<b>p = 0,248</b>	<b>p = 0,021</b>	<b>p = 0,021</b>

*Quantifizierung des Partikeltransports über das GD - Modell*

Für die Modellierung der Daten mit dem MATLAB Code erfolgte die Festsetzung der unteren Grenze der Biodiffusion anhand der Eingrabbtiefe der Organismen für die Tiefen 1, 2 und 3 cm, für die untere Grenze des Biotransports wurde die maximale Eindringtiefe der Luminophoren gewählt. Die in einer Tiefe von 1 cm (p(8)) limitierten Biodiffusionskoeffizienten (MA:  $0,03 \pm 0,01$   $\text{cm}^2 \text{y}^{-1}$  und MB:  $0,06 \pm 0,03$   $\text{cm}^2 \text{y}^{-1}$ ) unterscheiden sich nicht signifikant voneinander (Tabelle 9 und Abbildung 15a). Auch in Bezug auf die Biotransportkoeffizienten (MA:  $3,73 \pm 1,77$   $\text{cm} \text{y}^{-1}$  und  $1,91 \pm 0,72$   $\text{cm} \text{y}^{-1}$ ) lässt sich zwischen den Versuchsreihen kein signifikanter Unterschied feststellen. Mit der Absenkung der unteren Grenze des diffusionsanalogen Partikeltransports (p(8)) auf 2 cm (Abbildung 15b) beziehungsweise 3 cm (Abbildung 15c) konnte über die Modellierung eine Zunahme der Biodiffusionskoeffizienten und gleichzeitig eine Abnahme des mittleren advektiven Partikeltransports quantifiziert werden.

Tabelle 9 Partikeltransportkoeffizienten von *Macoma balthica* (GD - Modell): untere Grenzen der Diffusion  $p(8)$  bei 1 cm, 2 cm und 3 cm; Angaben mit Mittelwert (MW) und Standardabweichung (SD); untere Grenze des Biotransports  $p(9) = 5$  cm.

Kern	$p(8) = 1$			$p(8) = 2$			$p(8) = 3$		
	Db [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	r [cm y <sup>-1</sup> ]	error	Db [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	r [cm y <sup>-1</sup> ]	error	Db [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	r [cm y <sup>-1</sup> ]	error
MA 5	0,04	6,20	8,06	0,15	2,86	8,86	0,25	1,99	10,94
MA 6	0,02	2,30	2,65	0,05	1,26	3,65	0,05	0,97	4,25
MA 7	0,02	2,60	5,20	0,10	0,39	6,35	0,10	0,25	6,42
MA 8	0,05	3,80	6,56	0,11	1,84	7,94	0,20	0,68	8,22
MW ±	<b>0,03 ±</b>	<b>3,73 ±</b>	<b>5,62 ±</b>	<b>0,10 ±</b>	<b>1,59 ±</b>	<b>6,70 ±</b>	<b>0,15 ±</b>	<b>0,97 ±</b>	<b>7,46 ±</b>
SD	<b>0,01</b>	<b>1,77</b>	<b>2,30</b>	<b>0,04</b>	<b>1,03</b>	<b>2,28</b>	<b>0,09</b>	<b>0,74</b>	<b>2,83</b>
MB 25	0,06	2,71	8,81	0,21	0,16	9,54	0,21	0,16	9,55
MB 26	0,02	1,55	3,68	0,06	0,31	4,25	0,06	0,16	4,33
MB 27	0,09	1,12	8,12	0,16	0,00	8,28	0,16	0,00	8,28
MB 28	0,06	2,28	8,58	0,16	0,10	9,21	0,16	0,05	9,22
MW ±	<b>0,06 ±</b>	<b>1,91 ±</b>	<b>7,30 ±</b>	<b>0,15 ±</b>	<b>0,14 ±</b>	<b>7,82 ±</b>	<b>0,15 ±</b>	<b>0,09 ±</b>	<b>7,85 ±</b>
SD	<b>0,03</b>	<b>0,72</b>	<b>2,43</b>	<b>0,06</b>	<b>0,13</b>	<b>2,44</b>	<b>0,06</b>	<b>0,08</b>	<b>2,40</b>

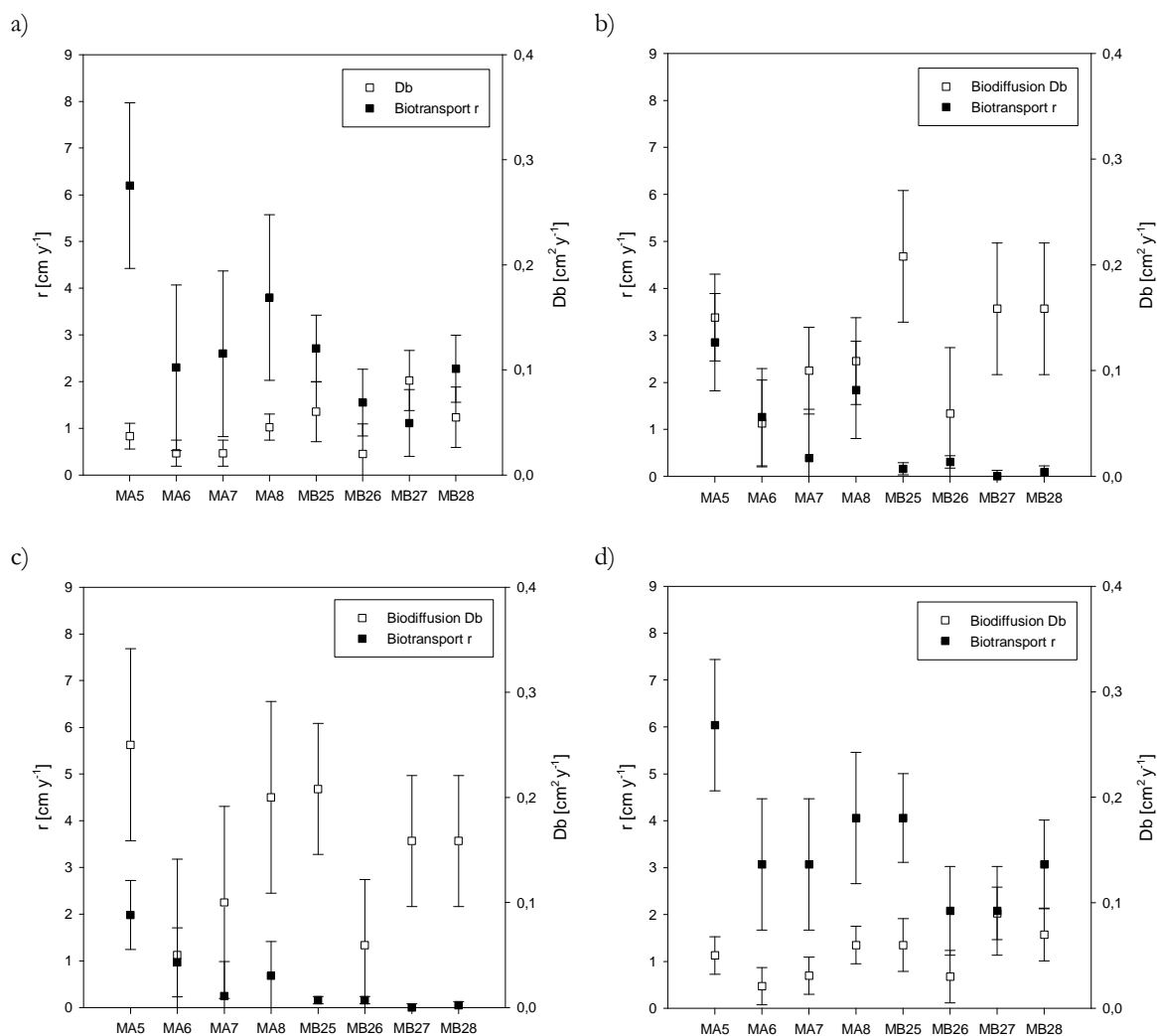


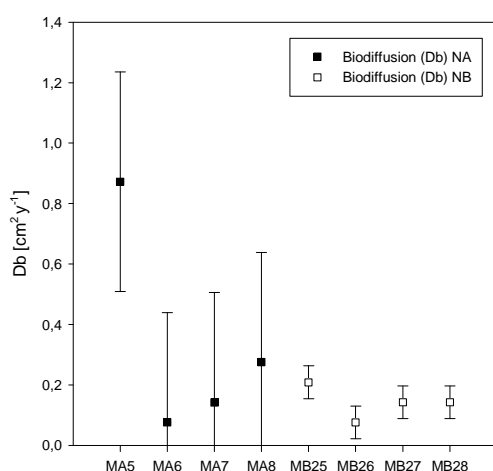
Abbildung 15: Partikeltransport von *Macoma balthica* (GD - Modell); a) untere Grenze der Biodiffusion  $p(8) = 1$  cm, b)  $p(8) = 2$  cm und c)  $p(8) = 3$  cm und Standardabweichung ( $n = 4$ ); d) Partikeltransportkoeffizienten (GD - Modell); Profile wurden nicht um Pixel der Kontrollen korrigiert.

Der über diffusionsanaloge Prozesse beschriebene Partikeltransport unterscheidet sich innerhalb der Versuchsreihen MA und MB weder bei der unteren Grenze von 2 cm noch in einer Tiefe von 3 cm signifikant. In Bezug auf den Biotransport lässt sich sowohl für  $p(8) = 2$  ( $p < 0,05$ ) als auch für  $p(8) = 3$  ( $p < 0,05$ ) ein signifikanter Unterschied zwischen den Versuchsreihen mit und ohne Algenblüte feststellen. Insgesamt weisen alle ermittelten Werte innerhalb ihrer Parallelen eine hohe Konsistenz auf.

#### Modellierung über rein diffusionsanaloge beziehungsweise advective Prozesse

Für die Modellierung der Ergebnisse über rein diffusionsanaloge Partikeldurchmischung (Tabelle 10) wurden Biodiffusionskoeffizienten (MA:  $0,34 \pm 0,36 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und MB:  $0,14 \pm 0,05 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) quantifiziert, die sich nicht signifikant voneinander unterscheiden (Abbildung 16a). Darüber hinaus konnte auch für die Simulation über rein advective (Abbildung 16b) Prozesse (MA:  $4,94 \pm 2,11 \text{ cm y}^{-1}$  und MB:  $3,71 \pm 1,19 \text{ cm y}^{-1}$ ) kein signifikanter Unterschied ermittelt werden. Einzige Auffälligkeit des Versuchsansatzes bildet MA5, der mit einem Biodiffusionskoeffizienten von  $0,87 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und einem Biotransportkoeffizienten  $7,65 \text{ cm y}^{-1}$  immer auf eine hohe Durchmischungsaktivität hinweist. Die Analyse der reinen Biodiffusion beziehungsweise des reinen Biotransports der nicht um die Pixel der Kontrollen korrigierten Profile liefert im Vergleich zu den korrigierten Kernen leicht erhöhte Partikeltransportkoeffizienten. Die statistische Auswertung der Daten ergab jedoch im Vergleich der korrigierten mit den unkorrigierten Profilen, also für die Subtraktion der methodischen Luminophorenverschleppung, in keinem Fall einen signifikanten Unterschied.

a)



b)

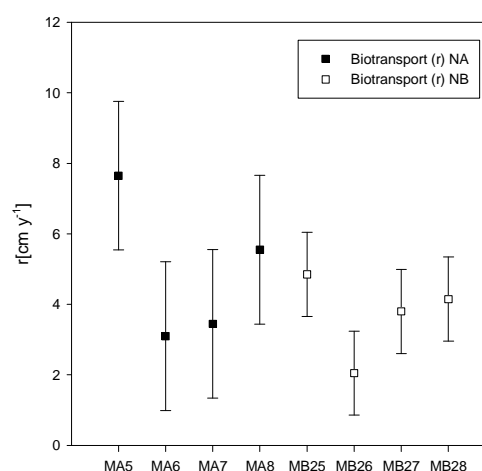


Abbildung 16: Partikeltransportkoeffizienten von *M. balthica* (GD - Modell); a) Modellierung über reine Biodiffusion (Db), b) Modellierung über reinen Biotransport (r). Angaben mit Standardabweichung ( $n = 4$ ).

**Tabelle 10: Partikeltransportkoeffizienten von *M. balthica* (GD – Modell): Modellierung über reine Biodiffusion (Db) bzw. reinen Biotransport (r) der um die Pixel der Kontrollen korrigierten Profile; Angaben mit Mittelwert (MW) und Standardabweichung (SD).**

Biodiffusion				Biotransport			
Kern	Db [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	r [cm y <sup>-1</sup> ]	Error	Kern	Db [cm <sup>2</sup> y <sup>-1</sup> ]	r [cm y <sup>-1</sup> ]	Error
MA 5	0,87	0	11,69	MA 5	0	7,65	9,05
MA 6	0,08	0	4,43	MA 6	0	3,10	3,13
MA 7	0,14	0	6,66	MA 7	0	3,45	5,52
MA 8	0,28	0	8,38	MA 8	0	5,55	6,87
MW ± SD	0,34 ± 0,36		7,79 ± 3,06	MW ± SD		4,94 ± 2,11	6,15 ± 2,48
MB 25	0,21	0	9,55	MB 25	0	4,85	8,64
MB 26	0,08	0	4,31	MB 26	0	2,05	3,81
MB 27	0,14	0	8,28	MB 27	0	3,80	7,78
MB 28	0,14	0	9,26	MB 28	0	4,15	8,43
MW ± SD	0,14 ± 0,05		7,85 ± 2,42	MW ± SD		3,71 ± 1,19	7,16 ± 2,27

Die Modellierung über beide Transportprozesse der nicht um die Pixel der Kontrollen korrigierten Profile (Abbildung 15d) ergab Biodiffusionskoeffizienten von MA:  $0,04 \pm 0,02 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und MB:  $0,06 \pm 0,03 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  sowie Biotransportkoeffizienten von MA:  $4,06 \pm 1,40 \text{ cm y}^{-1}$  und MB:  $2,82 \pm 0,95 \text{ cm y}^{-1}$ . Der statistische Vergleich der um die Pixel korrigierten mit den nicht korrigierten Profilen ergab jedoch analog zu den um die Pixel der Kontrollen korrigierten Ergebnisse weder für die Diffusions- noch für die Biotransportkoeffizienten einen signifikanten Unterschied.

### 3.4 Anpassung der modellierten Daten an experimentelle Profile

#### 3.4.1 Crank - Modell

Die Anpassung der modellierten Daten an die experimentell ermittelten Luminophorenprofile erfolgte im analytischen Modell über die Minimierung der gewichteten Summe der Abweichungsquadrate. Diese kann daher als Maß für die Güte der Anpassung der Profile aneinander herangezogen werden (Tabelle 11). Für die Kerne der Versuchsreihen MA und MB konnte dabei in Bezug auf das gesamte Experiment eine ähnlich gute Anpassung der modellierten Daten erreicht werden. Die Versuchsreihe NA zeigt dabei im Mittel eine größere Abweichung der modellierten Daten von den experimentell ermittelten Profilen als Versuchsreihe NB, was über die höhere Summe der Abweichungsquadrate belegt wird.

**Tabelle 11: Anpassung der modellierten Profile an experimentell ermittelte Daten über die Summe der Abweichungsquadrate; Grundlage bilden die um die Pixel der Kontrollen korrigierten Profile; Angaben in  $10^6$  Pixel.**

	Summe d. Ab.quadr.	Bezeichnung	Summe d. Ab.quadr.
MA 5	2,03	MB 25	1,26
MA 6	0,58	MB 26	0,72
MA 7	0,32	MB 27	1,16
MA 8	0,97	MB 28	1,15
<b>Mittelwert</b>	<b>0,97</b>	<b>Mittelwert</b>	<b>1,07</b>
NA 9	4,23	NB 29	2,51
NA 10	3,03	NB 30	1,50
NA 11	2,78	NB 31	1,49
NA 12	3,59	NB 32	0,97
<b>Mittelwert</b>	<b>3,41</b>	<b>Mittelwert</b>	<b>1,62</b>

### 3.4.2 Gallery Diffuser - Modell

Als Maß für die Güte der Anpassung der nach POGGIALE et al., (2002) modellierten Daten an die experimentellen Profile dient der zusammen mit den Bioturbationskoeffizienten angegebene Fehlerwert. Die für *Nereis diversicolor* modellierten Szenarien und die daraus resultierenden Profile sind in Abbildung 17 exemplarisch dargestellt.

Die Simulation des rein diffusionsanalogen Partikeltransports erreichte insgesamt eine gute Anpassung, was durch den geringeren Fehler belegt wird (Tabelle 6). Die Beschreibung der Durchmischung durch advective Prozesse ist mit einem geringfügig höheren Fehler behaftet. Im Vergleich dazu erreichen die Profile, die über die Kombination aus beiden Prozessen modelliert wurden, mit den geringsten Fehlern die beste Anpassung der modellierten an die experimentellen Daten (Tabelle 7).

Abbildung 18 zeigt exemplarisch die für die Versuchsreihen mit *Macoma balthica* (MA und MB) simulierten Szenarien und die daraus resultierenden Profile. Hierbei ist zu erkennen, dass sich die über die verschiedenen Szenarien simulierten Profile unterschiedlich gut an die experimentell ermittelten Daten anpassen.

Die Modellierung über Mechanismen des Biotransports weist dabei im Gegensatz zu den Ergebnissen von *N. diversicolor* die bessere Anpassung auf als die entsprechende Simulation über rein diffusionsanaloge Durchmischung (Tabelle 10). Die beste Anpassung der modellierten Daten an die experimentell ermittelten Profile wird durch die Kombination aus Biodiffusion und Biotransport erreicht (Tabelle 9). Hierbei ist jedoch die Abhängigkeit der Ergebnisse von der Eingrabbtiefe zu beachten, denn je tiefer diese gewählt wird, desto größer wird der ausgegebene Fehler.

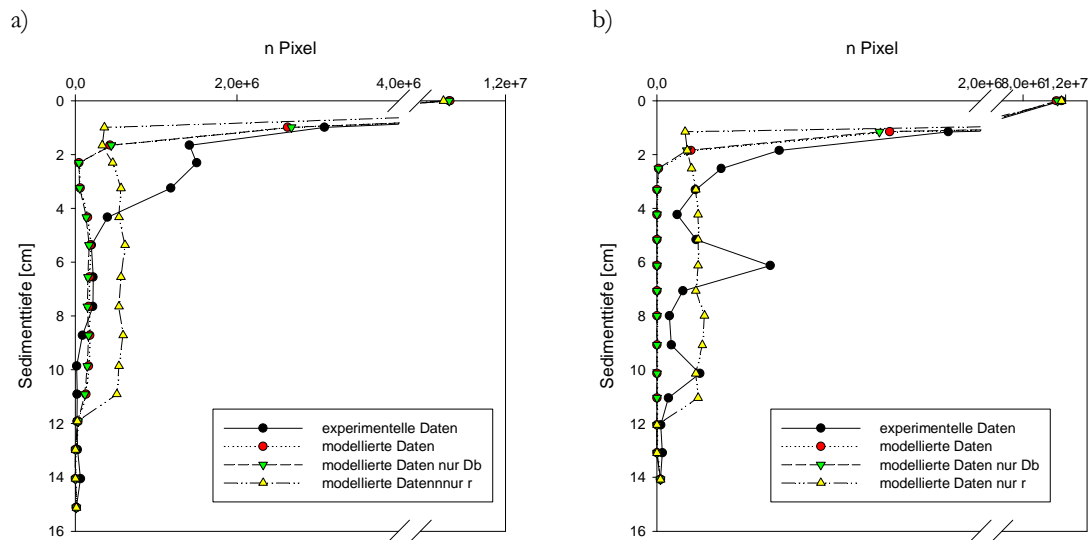


Abbildung 17: Partikeltransportkoeffizienten von *Nereis diversicolor* (GD - Modell); „modellierte Daten“ werden dabei über die Kombination aus Biodiffusion und Biotransport beschrieben; „modellierte Daten nur Db“ beschreibt die Simulation über reine Biodiffusion, „modellierte Daten nur r“ entspricht der Modellierung über reinen Biotransport; a) NA 9; b) NB 29;

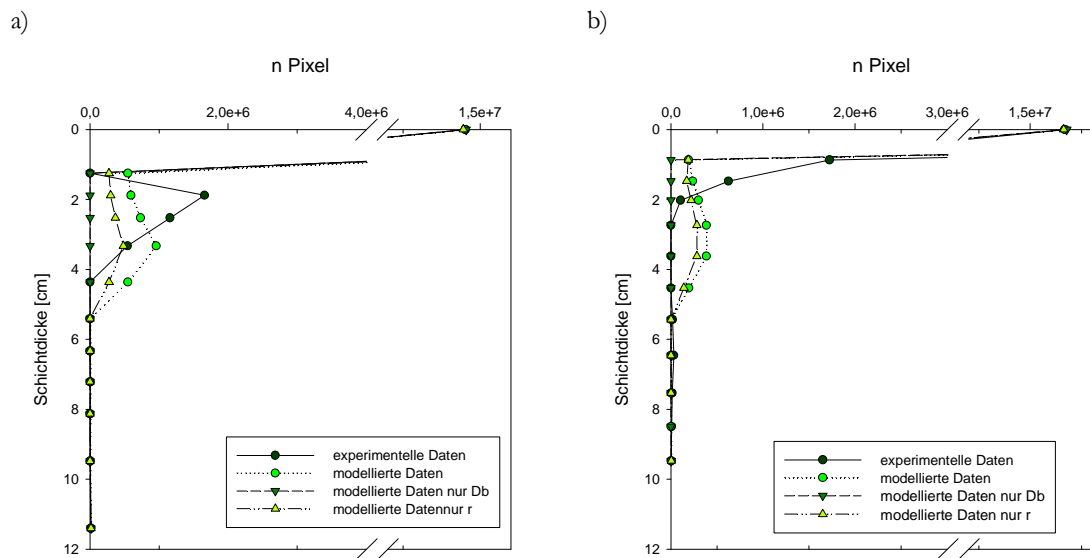


Abbildung 18: Modellierung des Partikeltransports (GD - Modell); „modellierte Daten“ werden dabei über die Kombination aus Biodiffusion und Biotransport beschrieben; „modellierte Daten nur Db“ beschreibt die Simulation über reine Biodiffusion, „modellierte Daten nur r“ entspricht der Modellierung über reinen Biotransport; a) MA5 b) MB25

### 3.5 Bedeutung der Eingrabetiefe für den Partikeltransport

#### 3.5.1 *Nereis diversicolor*

Die Bedeutung der maximalen Eingrabetiefe für die Partikeltransportkoeffizienten wurde aufgrund der unterschiedlichen Profile NA und NB für beide Versuchsreihen getrennt voneinander analysiert. Für die Versuchsreihe NA ohne die zusätzliche Zugabe der Algensuspension konnte für keinen Modellansatz eine signifikante Beziehung zwischen der Höhe der Durchmischungskoeffizienten und der maximalen Eingrabetiefe der Organismen hergestellt werden. Im Gegensatz dazu wurde für die Versuchsreihe mit zusätzlichem Chlorophyllpuls (NB) in Bezug auf die Biodiffusionskoeffizienten eine signifikante Zunahme der Durchmischungintensität mit der maximalen Eingrabetiefe ermittelt ( $r^2 = 0,944$ ,  $F = 33,499$ ,  $p < 0,05$ ). Werden jedoch die Ergebnisse von Versuchskern NB29, die sich sowohl durch die Höhe der Durchmischungskoeffizienten, als auch durch die große Eingrabetiefe deutlich von den übrigen Ergebnissen der Versuchsreihe NB (Tabelle 7) unterscheiden, nicht mit in die Berechnungen einbezogen, kann für keine Modellierung eine signifikante Beziehung zwischen der maximalen Eingrabetiefe und der Höhe der Durchmischungskoeffizienten ermittelt werden.

#### 3.5.2 *Macoma balthica*

Die lineare Regressionsanalyse der mittleren Eingrabetiefe von *Macoma balthica* mit den Partikeltransportkoeffizienten (Abbildung 19) ergab für die Biodiffusion eine positiv signifikante Regression ( $r^2 = 0,830$ ,  $F = 29,252$ ,  $p = 0,002$ ). Darüber hinaus konnte ebenfalls für den Biotransport ( $r^2 = 0,812$ ,  $F = 25,879$ ,  $p = 0,002$ ) eine positiv signifikante Beziehung zur mittleren Eingrabetiefe der Organismen ermittelt werden. Damit kann die Variation der abhängigen Variablen des Partikeltransports gut durch die unabhängige Variable der mittleren Eingrabetiefe der Organismen beschrieben werden. Lediglich für die über das Crank - Modell ermittelte Biodiffusion ( $r^2 = 0,319$ ,  $F = 2,807$ ,  $p = 0,145$ ) konnte keine signifikant positive Regression ermittelt werden.

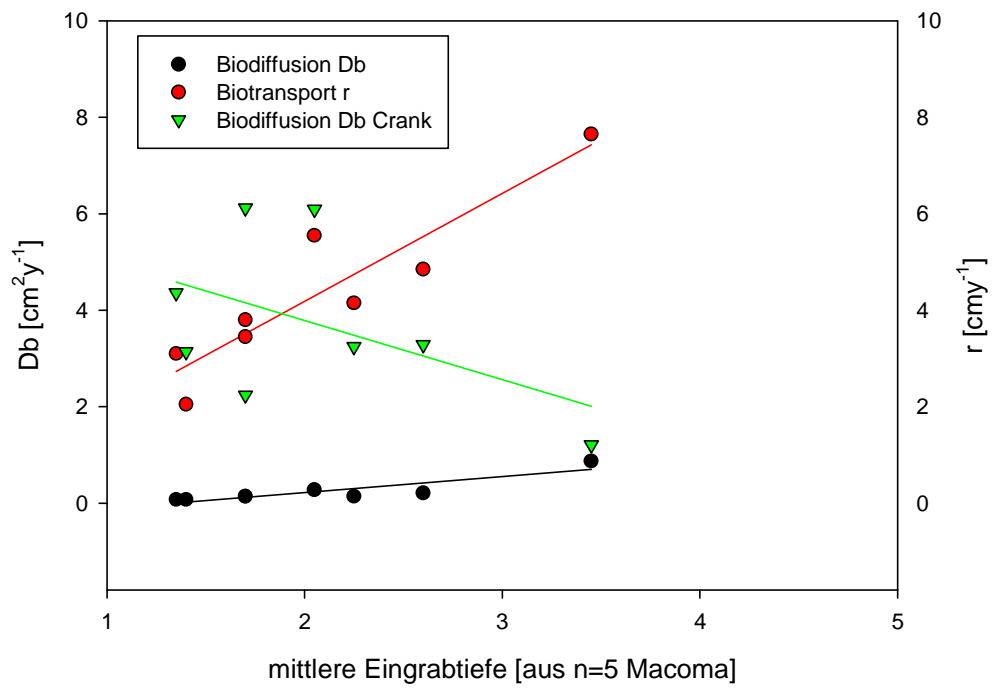


Abbildung 19: lineare Regression der mittleren Eingrabetiefe von *Macoma balthica* ( $n = 5$ ) mit den Partikeltransportkoeffizienten;

## Diskussion

### 4.1 Kontrollartefakte

Die azoischen Kontrollen der beiden getrennt voneinander angesetzten Versuchsreihen zeigen im Profilverlauf deutliche Unterschiede. Im Gegensatz zur erwarteten exponentiellen Abnahme der Luminophoren in Versuchsreihe KA bis in eine Tiefe von 2 cm konnte in allen Kontrollen der Versuchsreihe KB ein Transport von Luminophoren bis in eine Tiefe von 3 cm (maximal 5 cm) ermittelt werden (Abbildung 20).

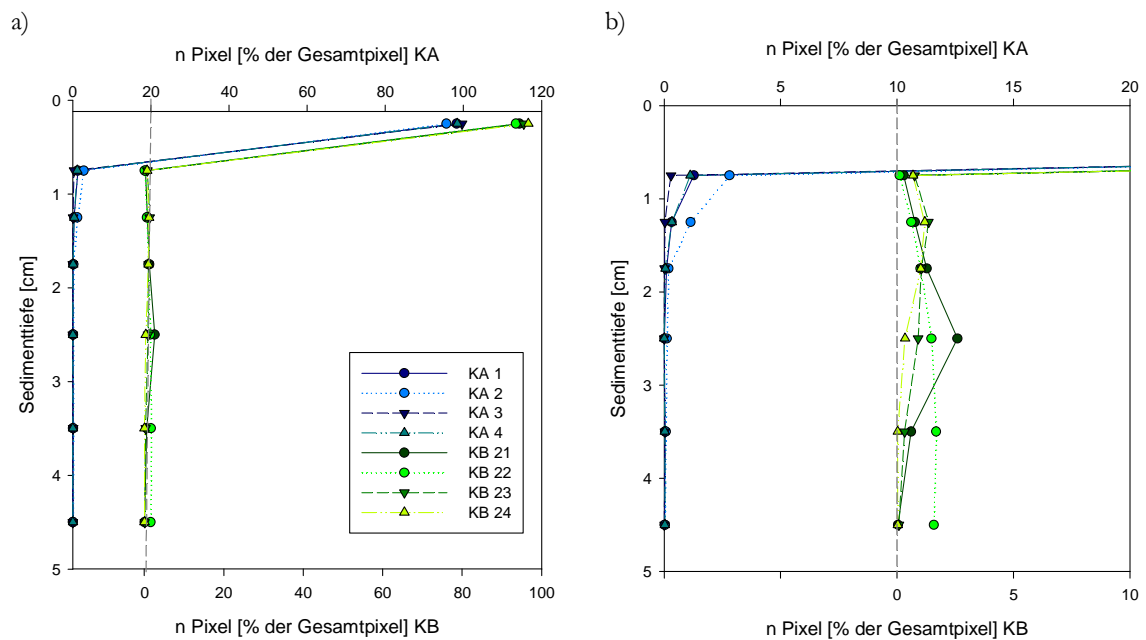


Abbildung 20: Luminophorenprofile der azoischen Kontrollen; a) Versuchsreihen KA ohne zusätzlichen Nahrungspuls auf der oberen Abszisse und KB mit zusätzlichem Nahrungspuls auf der unteren Abszisse; b) Unterer Konzentrationsbereich des selben Profils.

Ein methodischer Fehler bei der Behandlung und Bearbeitung der Kerne kann ausgeschlossen werden, da beispielsweise eine Verschleppung von Luminophoren in den Profilverläufen von KB eher einen exponentiellen Verlauf erzeugen würde.

Möglicherweise könnten Porenwasserflüsse beziehungsweise ein Massentransport kleiner, suspendierter Luminophorenpartikel (BRADSHAW et al., 2006) eine Beförderung von Luminophoren in die Tiefe verursachen. Da die verwendeten Luminophoren mit einer Korngröße von 130  $\mu\text{m}$  jedoch im Bereich der mittleren Korngröße des verwendeten Sediments liegen und auch die Porosität und der Wassergehalt beider Kontrollen nicht stark voneinander abweichen, erscheint ein Transport in der analysierten Größenordnung und Tiefe unwahrscheinlich. Der Abrieb von fluoreszierender Farbe von den Luminophoren und damit verbunden ein Transport kleiner fluoreszierender Partikel über

das Porenwasser kann aufgrund des Vergleichs der mittleren Pixelgröße, die für beide Versuchsreihen analysiert wurden, ausgeschlossen werden, da sich die transportierten Luminophorenpartikel in ihrer mittleren Größe nicht unterscheiden.

Ferner könnte ein durch konvektive Strömungen der Belüftungsanlage erzeugter advektiver Partikeltransport (HÜETTEL et al., 1996) sowie ein durch Aufsteigen von Luftblasen aus dem Sediment induzierter Transport von Partikeln in die Tiefe diskutiert werden. Eine Erklärung der Profilverläufe in Bezug auf die genannten Ursachen erscheint jedoch nicht plausibel, da die Profile durch „Peaks“ charakterisiert werden, die klassischerweise durch Mechanismen des Biotransports entstehen.

Die Aktivität von bioturbierender Meiofauna liefert die plausibelste Erklärung für die Profilverläufe, da das verwendete Sediment lediglich durch ein Sieb der Maschenweite 500 µm gesiebt wurde. Die zusätzliche Stimulierung der Kerne mit der Algensuspension könnte dabei die Entwicklung von Meiofauna im Sediment begünstigt haben. Optisch konnten nur Vertreter der Nematoda nachgewiesen werden. Diese sind in der Lage Gallerien zu produzieren und einen Partikeltransport bis in eine Tiefe von 20 mm (MERMILLOD-BLONDIN et al., 2003b) zu verursachen. Die Transportrate von gelösten Substanzen im Sediment kann durch eine natürliche Meiofauna - Population um das bis zu 2,3 - fache angehoben werden (ALLER et al., 1992).

Die von BRADSHAW et al., (2006) in azoischen Versuchskernen ermittelten Biodiffusions- und Biotransportkoeffizienten ( $D_b$ :  $0,85 \pm 0,47 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und  $r$ :  $6,68 \pm 0,67 \text{ cm y}^{-1}$ ) erscheinen, auch im Kontext der übrigen Untersuchungen, ungewöhnlich hoch. Die Kalkulationen des Partikeltransports azoischer Kerne in BERG et al. (2001) von  $2,8 \pm 1,5 * 10^{-7} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$  ( $8,83 \pm 4,73 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) würden ebenso auf eine für Meiofauna eher unwahrscheinlich hohe Partikeldurchmischung hinweisen.

Grundsätzlich lässt sich das analysierte Luminophoreninventar der Kontrollen beider Versuchsreihen gut mit Ergebnissen ähnlicher Arbeiten vergleichen (MERMILLOD-BLONDIN et al., 2004; OUELLETTE et al., 2004). So können die Ergebnisse trotz der Artefakte für die Einordnung des Partikeltransports der mit Organismen besetzten Kerne verwendet werden. Die durch die Wände der PVC - Röhren verursachte methodische Partikelverschleppung übt keine signifikante Auswirkung auf die Quantifizierung des Partikeltransports aus, was Ergebnisse vergleichbarer Untersuchungen (F. Gilbert 2007, pers. Mitteilung) bestätigt. Das Verwerfen des beeinflussten Sedimentrandes als methodische Alternative kann daher eher als Verlust angesehen werden, da während der Versuche ein Eingraben der Organismen im Bereich der Röhrenwände beobachtet werden konnte.

## 4.2 Bedeutung der Porosität und des Wassergehalts

Die Aktivität bioturbierender Makro- und Meiofauna führt zu einer physikalischen Modifikation der Sedimentstruktur, was sich beispielsweise über den Wassergehalt und die Porosität des Sediments charakterisieren lässt. Für die artifiziellen Sedimentkerne konnte wie erwartet eine Abnahme des Wassergehalts und der Porosität mit zunehmender Sedimenttiefe nachgewiesen werden. Die generelle geringe Schwankungsbreite kann dabei als Maß für die Güte der hergestellten Sedimentkerne herangezogen werden.

Schlecht homogenisiertes und mit Luftblasen versetztes Sediment hätte eine deutlich geringere Konsistenz der Parameter verursacht. Von MERMILLOD-BLONDIN et al., (2003a) konnte im Zusammenhang mit Bioturbationsaktivitäten verschiedener Makrofauna eine Erhöhung der Porosität in tieferen Sedimentschichten nachgewiesen werden. Die Ursachen hierfür sind beispielsweise im Grab- und Ventilationsverhalten und den Mechanismen der Nahrungsaufnahme von *N. diversicolor* begründet. Darüber hinaus lässt sich auch ein Einfluss von Porositätsgradienten auf die Durchmischung von partikulären Tracern feststellen (MULSOW et al., 1998).

## 4.3 Partikeltransport von *Nereis diversicolor*

Die Modellierung des Partikeltransports über zwei verschiedene Modelle zeigt, dass die Durchmischung von an der Oberfläche aufgebrachten Partikeln sowohl auf Grundlage von Mechanismen der Biodiffusion als auch durch Biotransport beschrieben werden kann (DUPORT et al., 2006). Die Zuordnung von *Nereis diversicolor* zur funktionellen Gruppe der „gallery-diffuser“ (FRANÇOIS et al., 2001) konnte über die analysierten Luminophorenprofile bestätigt werden.

Der bis zu 20 cm große Polychaet baut 10 - 15 cm tiefe U-, L- oder Y- förmige Röhren (DAVEY 1994), die in ein oberes, dicht verzweigtes Galeriesystem und daran anschließende untere einzelne Röhren gegliedert werden können (FRANÇOIS et al., 2002). Charakteristisch für die „Gallery - Diffuser“ lässt sich die Partikeldurchmischung im Galeriesystem mit diffusionsanalogen Durchmischungsprozessen (Biodiffusion) beschreiben. Die in tieferen Sedimentschichten aufgetretene Akkumulation von Luminophoren resultiert aus advektiven beziehungsweise „non - local“ Biotransportprozessen (DUPORT et al., 2006).

Die Baukonstruktion von *N. diversicolor* lässt sich in zwei Phasen unterteilen. Während der Aufbauphase eines neuen Baus gräbt sich der Polychaet innerhalb weniger Minuten ins Sediment ein und verdrängt beziehungsweise verlagert so Sedimentpartikel. Der daraus

resultierende Partikeltransport kann daher eher als gering eingestuft werden (DAVEY 1994; OUELLETTE et al., 2004). Durch die Instandhaltung, bei der die Röhrenwände mit Sedimentpartikeln, die an der Oberfläche mit Schleim vermischt wurden, ausgekleidet werden, wird ein größerer multidimensionaler Partikeltransports initiiert (FRANÇOIS et al., 2002).

Die Simulation einer Algenblüte in Versuchsreihe NB und die damit herbeigeführte zusätzliche Stimulierung der Organismen führt nicht, wie hypothetisch angenommen, zu erhöhtem Partikeltransport. In der Summe verweist das Luminophoreninventar der Versuchsreihe mit zusätzlicher Algenblüte sowohl in Bezug auf diffusionsanaloge, als auch auf advektive Transportprozesse auf deutlich geringere Partikeldurchmischung, als entsprechendes Inventar der Versuchsreihe ohne zusätzliche Stimulierung. Dieser geringere Partikeltransport lässt sich durch die Fähigkeit der Organismen, den Modus der Nahrungsaufnahme zu wechseln, erklären. *Nereis diversicolor* kann als Generalist mit großem Beutespektrum bezeichnet werden, das fragmentiertes organisches Material und Detritus ebenso, wie Mikrozoobenthos, Diatomeen und Makrozoobenthos umfasst (COSTA et al., 2006). Dabei werden je nach Nahrungsverfügbarkeit verschiedene Strategien angewandt. Als omnivorer Depositfeeder erbeutet der Polychaet Nahrung an der Oberfläche in der Umgebung seines Galleriesystems (CHRISTENSEN et al., 2002). Die Nahrung wird dabei außerhalb der Röhre gesammelt, indem der Körper um bis zu 50 % nach außen gestreckt wird. Der eigentliche Fressvorgang findet entweder direkt an der Oberfläche oder im Galleriesystem statt (KRISTENSEN et al., 2003; DUPORT et al., 2006). Darüber hinaus ist *Nereis* in der Lage, als sowohl herbivorer Organismus an Makrophyten zu weiden, als auch in Form eines carnivoren Prädatoren gegenüber Mikro- und Makrozoobenthos aufzutreten (COSTA et al., 2006). Die hohe Aktivität der Organismen, hervorgerufen durch die aktive Nahrungssuche an der Oberfläche und im oberen Bereich des Galleriesystems bis in eine Tiefe von ca. 4 cm (Abbildung 21) in den Kernen ohne zusätzlichen Nahrungsimpuls, resultiert in hoher Partikeldurchmischung. Dieses mobile „Deposit - feeding“ (WHEATCROFT et al., 1990) ist charakteristisch für *Nereis diversicolor* und zeichnet sich durch hohe Biodiffusionskoeffizienten aus. Im Vergleich dazu führt die zusätzliche Stimulation der Organismen durch die Algenblüte zu einer geringeren diffusiven Durchmischung der oberen Sedimentbereiche.

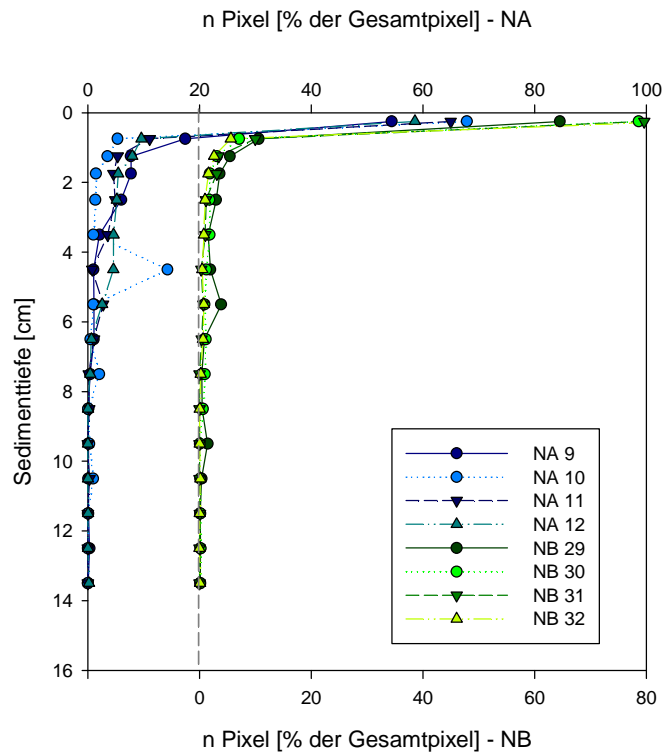


Abbildung 21 Vergleichende Darstellung der Luminophorenprofile der Versuchsreihen NA (Kerne 9 – 12) ohne zusätzlichen Nahrungspuls auf der oberen Abszisse und NB (Kerne 29 – 32) mit zusätzlichem Nahrungspuls auf der unteren Abszisse.

Unterhalb des Bereiches der diffusiven Durchmischung ist eine für *N. diversicolor* charakteristische Akkumulation von Partikeln in verschiedenen Tiefen des Baus zu verzeichnen. In der Übertragung auf die Bauten können diese durch Biotransport verursachten Anreicherungen an Luminophoren einerseits den Röhregrund und andererseits horizontale Röhrensektionen widerspiegeln (DUPORT et al., 2006). Über den direkten Transport hinaus können Partikel auch indirekt über das Anheften am Organismus (WHEATCROFT et al., 1990) und über das Hineinfallen in die Tiefen des Baus gelangen (DUPORT et al., 2006), was beispielsweise auch für *Halicryptus spinulosus* beschrieben wurde (POWILLEIT et al., 1994)

Für den Bau und Erhalt von Röhren beziehungsweise eines ganzen Röhrensystems ist ein hoher Energie- und Zeitaufwand notwendig (WHEATCROFT et al., 1990). Dieser Sachverhalt spiegelt sich auch in der maximalen Eingrabbtiefe wider. Bei geringem Nahrungsangebot muss viel Energie für die Nahrungssuche an der Oberfläche aufgewendet werden, woraus geringere Grab- und Erhaltaktivitäten abgeleitet werden können. Die ermittelte maximale Eingrabbtiefe von etwa 9 cm ist vergleichbar mit Ergebnissen von MERMILLOD-BLONDIN et al., (2004) und DUPORT et al., (2006), die mit maximalen 8,5 cm beziehungsweise 10 cm ähnliche Eingrabbtiefen ermitteln konnten.

Die Makrofauna in Weichboden- Sedimenten wird überwiegend von „Deposit - feedern“ dominiert, die aufgrund ihrer Nahrungsgewohnheiten einen sehr großen Partikeltransport bewirken. Ein Großteil der potentiell aufgenommenen Nahrung wird wieder ausgeschieden, wobei der Umsatz pro Tag ein Vielfaches des Körpergewichts ausmachen und nur 5% des aufgenommen Volumens tatsächlich verwertet werden kann (WHEATCROFT et al., 1990). Dieser im Verhältnis zum aufgenommenen Sedimentvolumen relativ geringe Anteil an verwertbarer Nahrung wird durch einen hohen Partikelumsatz ausgeglichen. Vielfach ist damit auch eine Partikelselektivität verbunden. Partikel, die ingestiert und unverdaut wieder ausgeschieden werden, werden als Pseudofaeces bezeichnet, der für „Deposit - feeder“ einen Anteil von bis zu 80 % ausmachen kann (WHEATCROFT et al., 1990).

Im Gegensatz zum „Deposit – feeding“ kann der Polychaet bei entsprechendem Nahrungsangebot, beispielsweise einer hohen Konzentration an Phytoplankton in der Wassersäule, zum Modus des „Suspensions - feeding“ übergehen. Hierfür sondert er in der Galerie ein Schleim - Netz (RIISGARD 1994) ab und erzeugt durch undulierende Bewegungen eine Strömung, die zu einer Anreicherung des Schleimnetzes mit organischem Material, Phytoplankton, Bakterien und Mikrophytobenthos führt (RIISGARD 1994; COSTA et al., 2006). Dieses Ventilationsverhalten (Bioirrigation) ist für Organismen der funktionellen Gruppe der „gallery - diffuser“ charakteristisch (CHRISTENSEN et al., 2002; GERINO et al., 2003; MERMILLOD-BLONDIN et al., 2004; GERINO, et al., 2003). Der durch die Bioirrigation erzeugte Wasserstrom stellt Nahrungspartikel zur Verfügung und entfernt Metabolite (MICHAUD et al., 2005). Darüber hinaus wird der Abbau von vergrabener, partikulärem organischen Material angeregt, da das mikrobielle Wachstum aufgrund der erhöhten Verfügbarkeit von Sauerstoff gefördert wird (KRISTENSEN et al., 2003). Die vermehrte Ventilation im Gegensatz zu Phasen der aktiven Nahrungssuche führt im Sediment zu geringerer Partikeldurchmischung, die sich sowohl in geringeren Bio-diffusionskoeffizienten, also auch niedrigeren Biotransportraten niederschlägt (Abbildung 21). Darüber hinaus kann spekuliert werden, dass durch das Wegfallen des hohen energetischen Aufwands für die Nahrungssuche mehr Energie für die zusätzliche Erweiterung der Tiefe des Baus genutzt werden könnte, was durch die größere Eingrabbtiefe in Versuchsreihe NB belegt werden könnte (Tabelle 15, Anhang). Hierbei ist jedoch zu beachten, dass die große Eingrabbtiefe der Organismen in NB29 das Ergebnis stark beeinflusst, denn die maximalen Eingrabbtiefen der übrigen Organismen liegen im Bereich von 6 bis 9 cm und weisen eher auf geringere Grabaktivitäten während des vermehrten „Suspensions - feedings“ hin. Für die Höhe der Durchmischungskoeffizienten scheint die

maximale Eingrabbtiefe der Organismen also nicht von Bedeutung zu sein. Die großen Abweichungen der Ergebnisse des Versuchskerns NB29 von den übrigen Kernen der Versuchsreihe NB dürfen aufgrund der für eine lineare Regressionsanalyse geringen Anzahl an Proben nicht überbewertet werden. Die von COSTA et al., (2006) angestellte Vermutung, eine zusätzliche Algenblüte stimuliere die Filtration anstelle der Aufnahme von Sedimentpartikeln, kann durch die Ergebnisse unterstrichen werden. In Bezug auf das verwendete Algenmaterial muss jedoch diskutiert werden, dass es sich bei *Chlorella vulgaris* um einen limnischen Vertreter handelt, der in der natürlichen Umgebung der Versuchsorganismen nicht in Form einer Blüte nachgewiesen werden kann. Das Verbreitungsgebiet der Grünalge umfasst jedoch auch südliche Bereiche der Ostsee (PANKOW 1990). Konsequenter Weise wird dadurch die Frage aufgeworfen, ob *Chlorella vulgaris* prinzipiell zur Stimulierung der Nahrungsaufnahme verwendet werden kann. Da die Grünalgen eine Größe von 2 - 7 µm, eine dünne Zellwand und einen hohen Chlorophyllgehalt aufweisen (PANKOW 1990), scheinen sie als potentielle Nahrung durchaus geeignet.

Auf die Zugabe der Algensuspension konnte insbesondere bei *Nereis diversicolor* eine deutliche Reaktion beobachtet werden, indem in allen Versuchskernen Organismen an der Oberfläche erschienen (Abbildung 22a). So kann die Zugabe der Suspension durchaus als Stimulation bewertet werden, gibt jedoch keine Auskunft darüber, ob das angebotene organische Material auch tatsächlich in Form von Nahrung aufgenommen und verwertet wurde. Das von COSTA et al., (2006) beschriebene sehr breite Nahrungsspektrum veranlasst dennoch dazu, die Grünalge als mögliche Nahrungsquelle einzuordnen.

a)



b)

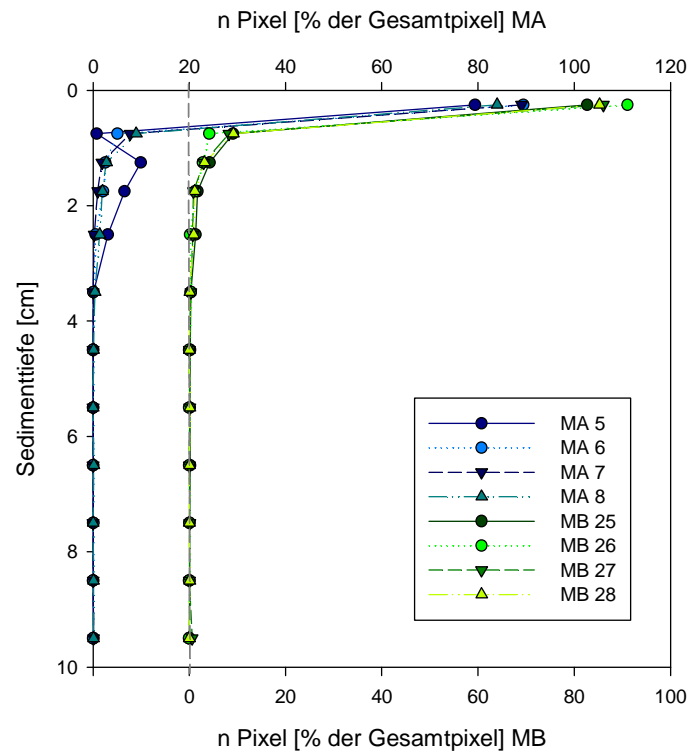


Abbildung 22: a) Während und kurz nach der Zugabe der Luminophoren - Algensuspension konnte ein Erscheinen von *N. diversicolor* an der Oberfläche beobachtet werden. b) Für *M. balthica* typische Oberflächenstruktur.

Die mit dem GD - Modell quantifizierten Durchmischungskoeffizienten ( $D_b$ :  $6,43 \pm 4,06 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  (NA) und  $2,22 \pm 3,99 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  (NB);  $r$ :  $3,00 \pm 2,14 \text{ cm y}^{-1}$  (NA) und  $0,42 \pm 0,40 \text{ cm y}^{-1}$  (NB)) lassen sich in die Reihe vergleichbarer Arbeiten von FRANÇOIS et al., (2002) MERMILLOD-BLONDIN et al., (2004) und DUPORT et al., (2006) einordnen. Einzelne Parameter des jeweiligen Versuchsaufbaus, wie beispielsweise eine Inkubationszeit von 9 Tagen und eine Temperatur von  $26^\circ\text{C}$  (DUPORT et al., 2006) müssen bei diesem Vergleich jedoch berücksichtigt werden, da der Partikeltransport sowohl durch die Temperatur (OUELLETTE et al., 2004), als auch durch die Inkubationszeit (s.u.) beeinflusst wird.

#### 4.4 Partikeltransport von *Macoma balthica*

Aus vertikalen Luminophorenprofilen lässt sich grundsätzlich je nach Profilverlauf eine Zuordnung des untersuchten Organismus zu verschiedenen funktionellen Gruppen vornehmen. Dabei werden Profile mit exponentieller Tracerabnahme der Gruppe der „Biodiffuser“ zugeordnet, wohingegen eine Akkumulation von Luminophoren unter der Oberfläche auf „non - local“ Transport und somit auf die Gruppe der „conveyor“ hinweist (FRANÇOIS et al., 2002; MAIRE 2006). Anhand der erhaltenen Luminophorenprofile, die bis auf MA5 einen charakteristischen exponentiellen Verlauf zeigen, lässt sich der Versuchsorganismus zur funktionellen Gruppe der „Biodiffuser“ zuordnen (Abbildung 23a). *Macoma balthica* wird in die Gruppe der fakultativen Depositfeeder eingeordnet und kann je nach Umweltbedingungen zwischen „Deposit“- und „Suspensions - feeding“ wechseln (MICHAUD et al., 2006; BREY 1991; LIN 1994; BRADSHAW et al., 2006). Während des „Depositfressens“ werden mit dem Einströmsiphon organisches Material, Diatomeen und andere Mikroalgen von der Sedimentoberfläche pipettiert, was an der Sedimentoberfläche charakteristische Fraßspuren (Abbildung 22b) hervorruft (BREY 1991). Die Größe der ingestierbaren Partikel liegt dabei in einem Bereich von 1 bis  $300 \mu\text{m}$  (GILBERT, 1977 in LIN 1994). Der Aktionsradius an der Oberfläche verkleinert sich mit zunehmender Eingrabbtiefe. Ferner korreliert die maximale Größe der aufgenommenen Partikel linear mit der Länge des Organismus (BREY 1991). Da *M. balthica* jedoch nicht Partikel einer bestimmten Größe auswählt, sondern die Größe der Partikel durch die Siphongröße determiniert wird, kann von einer passiven Größenselektion gesprochen werden (BREY 1991). Das Ausmaß des „Deposit - feeding“ fällt dabei mit steigender Eingrabbtiefe der Organismen und der Anzahl an suspendierten Nahrungspartikeln (TALLQVIST 2001). Für die mittleren Eingrabbtiefen der Organismen konnte in dieser Untersuchung jedoch kein signifikanter Unterschied festgestellt werden.



**Abbildung 23:** Vergleichende Darstellung der Luminophorenprofile der Versuchsreihen MA (Kerne 5 – 8) ohne zusätzlichen Nahrungspuls auf der oberen Abszisse und MB (Kerne 25 – 28) mit zusätzlichem Nahrungspuls auf der unteren Abszisse.

Bei hohen Konzentrationen an Phytoplankton in der Wassersäule ist *M. balthica* in der Lage, den Modus der Nahrungsaufnahme zu wechseln (LIN 1994) und Seston aus der Wassersäule zu filtrieren. Hierfür wird die Siphonspitze direkt über der Sedimentoberfläche positioniert. Während der Versuche konnte die Entstehung kleiner Löcher an der Sedimentoberfläche (Abbildung 22b), nicht jedoch die Art der Nahrungsaufnahme beobachtet werden. Es kann angenommen werden, dass die Zugabe der Algensuspension in Versuchsreihe MB den Modus der Nahrungsaufnahme stimulierte. In Bezug auf den Partikeltransport und die Partikeltransportkoeffizienten konnte zwischen den Versuchsansätzen mit und ohne zusätzlichen Nahrungspuls kein signifikanter Unterschied festgestellt werden. Die Ursachen hierfür sind schwer einzuschätzen. Sternförmige Fraßspuren an der Sedimentoberfläche in beiden Versuchsreihen belegen die Nahrungsaufnahme durch „Deposit - feeding“. Ob und in welcher Frequenz jedoch auf den Modus des „Suspensions - feeding“ zurückgegriffen wurde, ging aus den Untersuchungen nicht hervor, da direkte Beobachtungen dazu fehlen.

Untersuchungen belegen, dass der Filtration von Nahrungspartikeln aus der Wassersäule große Bedeutung zugemessen werden kann, obwohl *Macoma balthica* aufgrund der funktionellen Morphologie besser an das „Deposit - feeding“ angepasst scheint (LIN 1994).

Die Eindringtiefe von *Macoma balthica* ins Sediment wird maßgeblich durch die Länge der Siphone determiniert und liegt bei ca. 4 cm (MICHAUD et al., 2005; BRADSHAW et al., 2006; Mermillod-Blondin et al., 2003), was durch die eigene Untersuchung bestätigt werden konnte. In einzelnen Fällen lag diese Tiefe mit bis zu 8 cm deutlich über den in der Literatur angegebenen Werten. Sowohl Variationen der vertikalen Eingrabetiefe, als auch horizontale Bewegungen im Sediment, in Abhängigkeit von der Schalengröße und dem Sedimenttyp, wurden für *M. balthica* nachgewiesen (TALLQVIST 2001; BITTNER 2005), konnten während der eigenen Versuche jedoch nicht beobachtet werden.

Der exponentielle Verlauf der Luminophorenprofile (Abbildung 23) lässt sich durch die Mechanismen der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang mit dem Grabverhalten der Tiere erklären. Vertikale und horizontale Bewegungen von *M. balthica* im Sediment können, verursacht durch die Verdrängung der Schale und der damit verbundenen Bewegung des Fußes sowie der Siphone, zu einer diffusiven Durchmischung des Sediments führen. Im Gegensatz zum aktiven Transport von Sedimentpartikeln durch das Pipettieren von Nahrungspartikeln an der Sedimentoberfläche und die Abgabe von Faeces mit dem Ausströmsiphon, kann diese bewegungsinduzierte Umverteilung von Partikeln als eher gering eingeschätzt werden, da ein Erscheinen der Versuchsorganismen an der Oberfläche beziehungsweise daraus resultierende Spuren während des Experiments nicht nachgewiesen werden konnten.

Eine weitere passive Möglichkeit des Partikeltransports, der insbesondere für *Macoma* typisch erscheint, wird von WHEATCROFT et al., (1990) mit „Incidental movement“ beschrieben. Durch die Aktivität des Siphons während der Nahrungssuche an der Oberfläche werden Partikel zufällig über kurze Strecken transportiert, aber nicht ingestiert. Daraus resultiert zwar kein Luminophorentransport in die Tiefe, die mit hoher Frequenz stattfindende Partikelverschiebung kann jedoch mit diffusionsanalogem Partikeltransport beschrieben werden.

Aus der maximalen Eindringtiefe der Luminophoren, die mit ca. 3 cm oberhalb der maximalen Eingrabetiefe der Organismen lokalisiert wurde, kann vermutet werden, dass die Abgabe von Faeces mit dem kurzen Ausströmsiphon in Bereichen oberhalb der Schale, also der tatsächlichen Eingrabetiefe, erfolgte. Der so resultierende Partikeltransport lässt sich als klassischer „non - local“ Transport (Biotransport) beschreiben. Als Konsequenz dieser Betrachtungen scheint eine Zuordnung von *Macoma balthica* zur funktionellen Gruppe der „conveyer“ durchaus möglich. Die aus den Versuchen ermittelten Profile hingegen zeigen jedoch mit Ausnahme des Versuchskerns MA 5 (Abbildung 13a) eine deutliche exponentielle Abnahme der Anzahl der Luminophoren mit der Tiefe. Dieser

Effekt kann durch die Anzahl der Versuchsorganismen ( $n = 5$ ) pro Kern in Zusammenhang mit der jeweiligen Eingrabbtiefe erklärt werden. Einen ausschlaggebenden Faktor für den Profilverlauf der Versuchskerne bildet die vertikale Verteilung der Organismen im Sediment. Insbesondere durch den Vergleich der Luminophorenprofile von MA5 (Abbildung 13a) und MA8 (Abbildung 13d) kann dieser Effekt beschrieben werden, denn die erhaltenen Profile spiegeln die Summe aller Transportereignisse von 5 Individuen pro Versuchskern wider. Schon die veränderte Position eines Individuums im Sediment vermag die Veränderung eines gesamten Profils hervorrufen. Für die überwiegende Anzahl der Organismen konnte eine Position in vertikal aneinandergrenzenden Sedimenthorizonten ermittelt werden, die in Kombination mit der abnehmenden Anzahl der Organismen mit der Tiefe einen exponentiellen Verlauf der Luminophorenprofile wahrscheinlich macht. Werden, wie in MB5, MB6, MB26 und MB28 nicht alle aneinandergrenzenden Sedimentschichten besetzt, lässt sich dies im Profilverlauf durch eine lokale Erhöhung der Tracerkonzentration erkennen. Aus der in MA5 auftretenden einmaligen Konstellation der Eingrabbtiefen und dem in einer Tiefe von ca. 2 cm abgebildeten Luminophorenmaximum lässt sich ableiten, dass der Partikeltransport überwiegend „non - local“ erfolgte. Diese Annahme kann durch Profile, die in Untersuchungen von BRADSHAW et al., (2006) einen ähnlichen Verlauf aufweisen, bestätigt werden. Insbesondere in Bezug auf lange Zeitintervalle lässt sich ein Angleichen des Verlaufs von Luminophorenprofilen, die durch advektive Durchmischung produziert wurden, an diffusionsanaloge, exponentiell verlaufende Profile feststellen (BOUDREAU 1986; WHEATCROFT et al., 1990).

Für die Modellierung über das GD - Modell konnte eine positiv signifikante Beziehung zwischen der mittleren Eingrabbtiefe von *Macoma balthica* und dem resultierenden Partikeltransport ermittelt werden. Organismen, die sich tiefer ins Sediment eingegraben hatten, zeigten sowohl höhere Biodiffusions- als auch höhere Biotransportaktivitäten als entsprechend weniger tief eingegrabene Individuen. Im Gegensatz dazu konnte für die über das Crank - Modell quantifizierten Durchmischungskoeffizienten keine Abhängigkeit von der Eingrabbtiefe nachgewiesen werden. Daher darf die Bedeutung der mittleren Eingrabbtiefe für die Höhe der Partikeldurchmischung von *Macoma balthica* nicht überbewertet werden. Die Eingrabbtiefe der Organismen korreliert darüber hinaus positiv mit der Schalenlänge der Tiere (LIN 1994). Damit steht auch der Modus der Nahrungsaufnahme in Zusammenhang. Während des „Suspensions - feeding“ kann sich *M. balthica* tiefer ins Sediment eingraben, da der Siphon knapp über der Sedimentoberfläche positioniert wird und nicht wie bei der Aufnahme von Partikeln über das „Deposit -

feeding“ zusätzlich ausgestreckt werden muss. So kann *Macoma balthica* durch die Änderung des Nahrungsmodus und der damit verbundenen größeren Eingrabetiefe epibenthischen Prädatoren ausweichen (TALLQVIST 2001).

Der über das GD - Modell quantifizierte Partikeltransport fällt in Bezug auf vergleichbare Ergebnisse von BRADSHAW et al., (2006) ( $Db: 0,82 \pm 0,73 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  r:  $2,85 \pm 1,92 \text{ cm y}^{-1}$ ,  $n = 5$ ) in dieser Arbeit etwas geringer aus. Da in der zitierten Untersuchung jedoch keine Angaben zur Definition der unteren Grenze der Biodiffusion gemacht werden, was die Höhe der Koeffizienten maßgeblich determiniert, lassen sich die Ergebnisse nicht weiter vergleichen. Die höheren Koeffizienten können ferner durch den Ausschluss von Kernen, die nur einen geringen Partikeltransport in die Tiefe aufwiesen, begründet werden. Untersuchungen des Partikeltransports von *Abra ovata* und *A. nitida* über das Crank – Modell ergaben Biodiffusionskoeffizienten im Bereich von  $14,56$  bis  $69,73 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  (*A. ovata*) und  $2,47$  bis  $16,14 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  (*A. nitida*) (MAIRE 2006). Diese weisen im Vergleich zu *Macoma balthica* auf höhere Durchmischung hin, ermöglichen jedoch eine generelle Einordnung der nach (CRANK 1975) modellierten Ergebnisse (s.u.).

#### 4.5 Einordnung der Methode und Methodenkritik

Das digitale Fotografieren der einzelnen Sedimenthorizonte unter UV-Licht und die anschließende softwarebasierte Analyse der Luminophoren führt zu großen Zeitersparnissen bei der Auswertung der Versuche, da die sehr zeitaufwändige manuelle Auszählung der einzelnen Proben durch eine standardisierte Auswertung ersetzt wird. Auch der bei der manuellen Auszählung entstehende individuelle Zählfehler kann so minimiert werden. Darüber hinaus ermöglicht diese Auswertungsform die Analyse größerer Unterproben, was die Genauigkeit der Daten erhöht, da insbesondere sehr klein gewählte Stichproben zu großen Abweichungen der Profile untereinander führen können. Diese Genauigkeit der Methode wird durch die große Ähnlichkeit der drei parallel ausgewerteten Unterproben und der daraus erstellten Luminophorenprofile unterstrichen.

Um einen Vergleich der Luminophorenprofile dieser Arbeit mit manuell ausgewerteten Profilen zu ermöglichen und die Qualität der erhaltenen Daten einzuschätzen, erfolgte die Auszählung der Luminophoren eines Kerns manuell. Die Ergebnisse zeigen dabei, dass die in Bezug auf die Gesamtluminophorenzahl relativen Profile eine große Ähnlichkeit zueinander aufweisen. So können Luminophorenprofile, die über verschiedene Methoden ausgewertet wurden, im relativen Profil durchaus miteinander verglichen werden.

*Sensitivität des GD - Modells*

Innerhalb des MATLAB - basierenden „Gallery - Diffuser“ - Modells müssen verschiedene Parameter auf Grundlage von Beobachtungen und Ökologie der Organismen definiert werden. Die Auswirkung der Änderung einzelner Parameter auf die erhaltenen Bioturbationskoeffizienten wurde über verschiedene Sensitivitätstests veranschaulicht, um eine Einschätzung der Qualität der gesamten Ergebnisse zu ermöglichen.

Für die maximale Tiefe der Simulation ( $p(2)$ ) wurde die tatsächlich ausgewertete Sedimenttiefe zugrunde gelegt. Eine Änderung dieses Parameters zeigte keine Auswirkungen auf die Höhe der Biodiffusions- beziehungsweise Biotransportkoeffizienten, die Größe des ausgegebenen Fehlers stieg jedoch an.

Die Simulation des Partikeltransports für *Macoma balthica* erfolgte unter der Annahme einer unteren Grenze der Biodiffusion ( $p(8)$ ) von 1, 2 und 3 cm. Diese Festlegung orientiert sich dabei an der mittleren Eingrabetiefe der Organismen beziehungsweise der theoretischen Lage der Ausströmsiphone im Sediment. Für die untere Grenze des Biotransports wurde die maximale Eindringtiefe der Luminophoren zugrunde gelegt. Die Absenkung der unteren Grenze der Biodiffusion resultiert wie erwartet in einer Zunahme der Biodiffusionskoeffizienten und synchron dazu in einer Abnahme des über Biotransport modellierten Partikeltransports. Die Höhe der Durchmischungskoeffizienten zwischen MA und MB unterscheidet sich dabei nur in Bezug auf den Biotransport ab einer Tiefe von 2 beziehungsweise 3 cm signifikant. Der über advektive Mechanismen modellierte Biotransport wird bei der zusätzlich durch eine Algenblüte stimulierten Versuchsreihe NB sehr gering. Möglicherweise lässt sich dieser Umstand durch das vermehrte „Suspensions – feeding“ der Organismen erklären. Durch die direkte Aufnahme der Nahrungspartikel aus der Wassersäule verringert sich der Anteil der transportierten Partikel in die Tiefe deutlich.

Bei der Modellierung des Partikeltransports von *Nereis diversicolor* wurde die Sensitivität des Modells in Bezug auf die untere Grenze der Biodiffusion durch ein Anheben dieser Grenze auf eine Tiefe von 2 cm überprüft. Innerhalb der Versuchsreihe NA konnte so ein erwartungsgemäßes Absinken der Biodiffusionskoeffizienten und parallel dazu ein Ansteigen des Biotransports ermittelt werden. In der Versuchsreihe NB mit zusätzlicher Algenbiomasse hingegen resultiert aus der Grenzänderung der gegenteilige Effekt. Die Ursache hierfür könnte in der Arbeitsweise beziehungsweise der Natur des Modells begründet liegen. Biodiffusion und Biotransport lassen sich nicht zu einem Gesamtpartikeltransport summieren. Das reine Ansteigen eines Koeffizienten durch die Änderung eines Parameters führt nicht notwendiger Weise zum Absinken des anderen Parameters und die Beschreibung eines Profils über mehrere Transportmechanismen kann

---

so mehrere, durch einen gleichen Fehlerwert charakterisierte, optimale Anpassungen der modellierten Daten an die experimentell ermittelten Profile hervorrufen.

Die Änderung der unteren Grenze der Biotransports ( $p(9)$ ) hingegen zeigte weder bei *Macoma balthica*, noch bei *Nereis diversicolor* Auswirkungen auf die Höhe der Durchmischungskoeffizienten. Es konnte lediglich ein Anstieg des durch den Code angegebenen Fehlers beobachtet werden. Daraus lässt sich für die Modellierung schließen, dass der Einfluss der unteren Grenze des Biotransports ab einer bestimmten Sedimenttiefe, in welcher nur noch geringer Partikeltransport zu verzeichnen ist, vernachlässigbar wird.

Generell muss bei der Modellierung der Luminophorenprofile beachtet werden, dass die Parameter auf Annahmen beruhen, die aus der Summe der Aktivitäten der Organismen resultieren. Das Verhalten der einzelnen Versuchstiere und der damit assoziierte Partikeltransport vermag von der allgemeinen Betrachtung durchaus abzuweichen.

#### 4.6 Auswirkungen der Bioturbation

Die Anwesenheit bioturbierender Makrofauna hat großen Einfluss auf die im Sediment ablaufenden biogeochemischen Prozesse. Die Beeinflussung hängt dabei sowohl von der Beschaffenheit des Sediments und des organischen Materials, als auch von der Abundanz und Größe der Organismen sowie ihrer funktionellen Gruppe ab (DAVEY 1994). Abgelagertes organisches Material gelangt durch passive Advektion, strömungsbedingte Durchmischung und die Mechanismen der Bioturbation in tiefere Sedimentschichten. Insbesondere durch das Graben von Gängen und Röhren wird eine Vergrößerung der Sediment - Wasser - Grenzfläche hervorgerufen, was mit der Schaffung steiler chemischer Gradienten und kurzer diffusiver Distanzen einhergeht (GRANBERG et al., 2005). Optisch lässt sich das beispielsweise durch die helleren Wände des Baus von *Nereis diversicolor* erkennen, die sich deutlich vom umgebenden dunkler gefärbten, reduzierenden Sediment abheben (DAVEY 1994). Aus den biodiffusiven Aktivitäten von *Macoma balthica* resultiert eine oxidierte Sedimentschicht von mehreren Zentimetern, die relativ zum „Gallery - Diffuser“ - System globaler und homogener erscheint (MICHAUD et al., 2005). Darüber hinaus kann die Bioturbationsaktivität von *Macoma balthica* zur Erhöhung der Oberflächenrauigkeit und einer erhöhten Resuspension, beispielsweise durch die Abgabe von Pseudofaeces in Verbindung mit Schleimproduktion, beitragen (MICHAUD et al., 2005). Grabaktivitäten der benthischen Makrofauna führen zu erhöhtem Abbau von organischem Material und der Vereinfachung des mikrobiellen Stoffwechsels im Sediment (MICHAUD et al., 2005), da mikrobielle Prozesse durch die Umlagerung von Partikeln insbesondere im Bereich der Chemokline stimuliert werden (KRISTENSEN et al., 2003). Die Auswirkungen bioturbierender Makrofauna, die durch den Transport gelöster Substanzen hervorgerufen werden, zeigen jedoch häufig deutlichere Effekte als entsprechender Partikeltransport (BRADSHAW et al., 2006). Der erhöhte Austausch von Porenwasser mit der Wassersäule, hervorgerufen durch Bioirrigation, sorgt für eine zusätzliche Bereitstellung von reaktiven Elektronenakzeptoren ( $O_2$  und  $NO_3^-$ ) im reduzierten Sediment (MERMILLOD- BLONDIN et al., 2004). So kann in anoxischen Sedimenten ein aerober Abbau von organischem Material an Gangwandungen und Röhren ermöglicht werden (KRISTENSEN et al., 2003). Die durch *Macoma balthica* hervorgerufene kontinuierliche Diffusion von Sauerstoff ins Sediment zeigt im Gegensatz zur periodischen Ventilation, die bei *Nereis diversicolor* mit der Erzeugung von biologischen Strukturen verbunden ist, einen geringeren Effekt (MICHAUD et al., 2005). Darüber hinaus wird durch Mechanismen der Irrigation der Abtransport von Metaboliten ( $NH_4^+$ ) begünstigt. Durch die erhöhten Sauerstoffkonzentrationen im Sediment kann die

Immobilisierung von remineralisiertem Phosphat durch Adsorption oder Ausfällung mit Eisenoxiden erfolgen (MICHAUD et al., 2005). Untersuchungen von MERMILLOD-BLONDIN et al., (2004) konnten für *Nereis diversicolor* eine Erhöhung der Abgabe von Phosphat in die Wassersäule um das 5- fache nachweisen. Im Vergleich dazu konnte für *Macoma balthica* in Bezug auf eine erhöhte Phosphatfreisetzung kein Ergebnis erzielt werden (MICHAUD et al., 2006). Die Zufuhr von Sauerstoff ins Sediment durch Ventilation begünstigt die Oxidation von Ammonium zu Nitrat durch nitrifizierende Bakterien (MERMILLOD-BLONDIN et al., 2004), die an den Gangwänden von *Nereis diversicolor* häufig in hoher Anzahl nachgewiesen werden konnten (KRISTENSEN 1988). Eng mit der Nitrifikation verflochten müssen auch Prozesse der Denitrifikation betrachtet werden. Ruhephasen und erhöhte Respiration der „Gallery - Diffuser“ können zu schnell eintretenden anaeroben Bedingungen in den Bauten führen (MICHAUD et al., 2005), was die Denitrifikation beziehungsweise die Ammonifikation zu stimulieren vermag. So reduziert die Aktivität benthischer Makrofauna nicht nur den totalen organischen Kohlenstoff (TOC), sondern verringert auch den totalen Stickstoff (TN) im Sediment (MERMILLOD-BLONDIN et al., 2004). Ferner konnte in Untersuchungen von Mermillod-Blondin et al., (2004) eine Reduktion von sulfatreduzierenden Bakterien in den oberen Bereichen eines Baus nachgewiesen werden. Diese Ausführungen zeigen, dass *Nereis diversicolor* einen größeren Effekt auf den Abbau von organischem Material ausübt, was im Vergleich zu *Macoma balthica* mit der größeren Eingrabbtiefe (MERMILLOD-BLONDIN et al., 2004) und der Schaffung biologischer Strukturen begründet werden könnte. Dabei kann der Ventilationsphase (Bioirrigation) von *Nereis diversicolor* mehr Bedeutung zugemessen werden, als der reinen Partikel-durchmischung (MICHAUD et al., 2006). Untersuchungen belegen, dass die Oxidation von Kohlenstoff durch Irrigation um 80 % gesteigert, wohingegen die durch Partikeltransport verursachte Oxidation um lediglich 10 % erhöht wird (Kristensen et al., 2003). Ferner ruft der Irrigationseffekt, den *Macoma balthica* auf das Sediment ausübt, nur begrenzte chemische Veränderungen hervor, da Wasser, das durch die Siphone gepumpt wird, nicht direkt mit dem umgebenden Sediment in Berührung kommt (MERMILLOD-BLONDIN et al., 2004).

#### **4.7 Räumliche und zeitliche Aspekte des Partikeltransports und ihre Modellierung**

Bei der Modellierung des experimentell ermittelten Partikeltransportes müssen räumliche und zeitliche Aspekte in Betracht gezogen werden. Die tatsächlichen Sedimenthorizonte mit einer Schichtdicke von 0,5 bis 1 cm entsprechen nicht der Auflösung der modellierten Profile mit einer Schrittlänge von 0,05 cm (POGGIALE et al., 2002). Die diffusionsanaloge Durchmischung des Sediments setzt voraus, dass Partikel immer nur über direkt

aneinandergrenzende Sedimentschichten in die Tiefe transportiert werden (FRANÇOIS et al., 2002). Partikel, die in einer bestimmten Tiefe des Sediments liegen, wurden also bereits durch alle oberhalb liegenden Sedimentschichten befördert.

Nach (WHEATCROFT 1998) kann die Durchmischung eines Sediments durch die Kombination aus Schrittlänge und verschiedenen langen Ruhephasen beschrieben werden (Random Walk Model). Die Schrittlänge beschreibt dabei die Strecke zwischen zwei Punkten, über welche die einzelnen Partikel transportiert werden. Dabei ist das Ausmaß der Biodiffusion beziehungsweise der Wert des Biodiffusionskoeffizienten von der durchschnittlich zurückgelegten Strecke der Partikel und der Dauer der Ruhephasen abhängig. Werden die Sedimenthorizonte im Modell zu mächtig gewählt, steigt die Schrittlänge und der Transport eines einzelnen Partikels kann nicht mehr diffusionsanalog beschrieben werden, da der Partikel über mehrere Sedimentschichten hinweg transportiert werden müsste. Partikeltransport über mehrere Schichten hinweg erfolgt „non - local“. Die mittlere vertikale Schrittlänge begrenzt so die Möglichkeit, Luminophorenprofile über den Mechanismus der Biodiffusion sinnvoll zu modellieren, da die Schrittlänge auf der Annahme eines diffusionsanalogen Transports beruht (WHEATCROFT 1998). Ferner ist die Art des Partikeltransports ausschlaggebend für die Zeit, die ein Partikel für eine zu transportierende Strecke benötigt (FRANÇOIS et al., 2002). Diese Transportzeit inklusive aller Ruhephasen determiniert das Alter der Partikel im Sediment und damit auch ihre Weiterverarbeitung beziehungsweise Verwertung. In Bezug auf den Verlauf mögen sich so Profile der verschiedenen funktionellen Gruppen ähneln, die mit den Profilen verbundenen geochemischen Prozesse können sich jedoch grundlegend unterscheiden (FRANÇOIS et al., 2002).

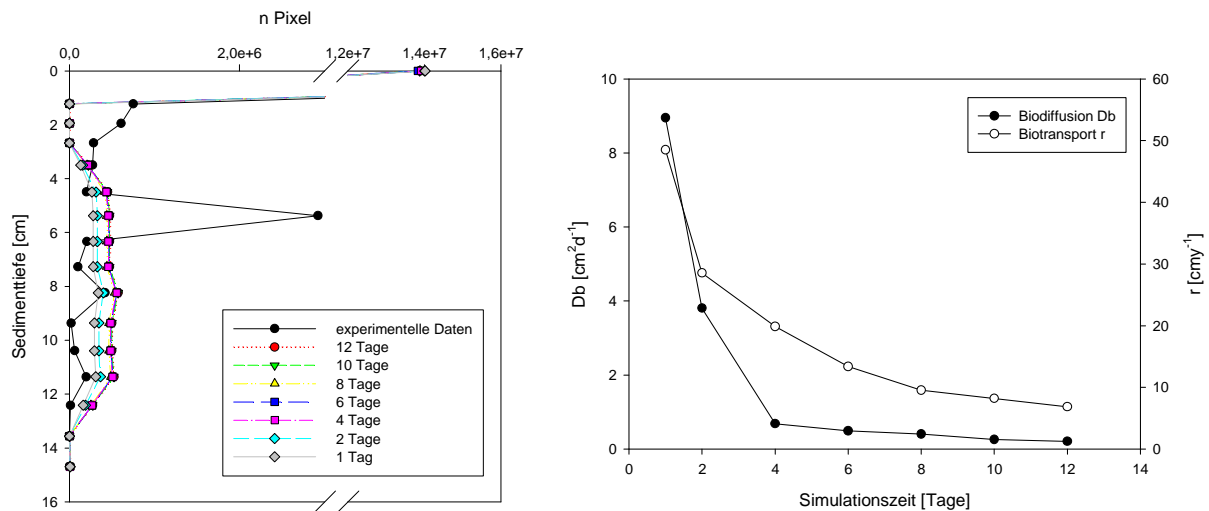
Die von der Zeit abhängige Partikeldurchmischung wird hauptsächlich durch die Veränderung der Aktivität der Makrofauna beeinflusst. Diese Aktivität ist dabei von verschiedenen Faktoren, wie dem Nahrungsangebot, dem Schwanken von Umweltfaktoren und der Zusammensetzung der Gemeinschaft abhängig (GÉRINO et al., 1998). So unterliegt die Partikeldurchmischung saisonalen Veränderungen, die einerseits durch die Abundanz, Größe und Aktivität der Organismen und andererseits durch die Zusammensetzung und das Wechselspiel ganzer Tiergemeinschaften beeinflusst wird.

Auch die Art des Tracers, die Qualität und der organische Gehalt sind für die Quantifizierung des Partikeltransports von Bedeutung (WHEATCROFT et al., 1990). Für die Untersuchung der Partikeldurchmischung innerhalb kurzer Versuchszeiträume werden häufig nicht - konservative Tracer verwendet, wie (relativ) kurzlebige, natürlich vorkommende Radioisotope ( $^{234}\text{Th}$ ,  $^7\text{Be}$  und  $^{210}\text{Pb}$ ) oder Chlorophyll a (BRADSHAW et al.,

2006). Diese Tracer ermöglichen eine Untersuchung natürlicher, ungestörter Versuchskerne und liefern eine stark variierende, jedoch realistische Quantifizierung des Partikeltransports (GÉRINO et al., 1998). Alternativ dazu kann die Veränderung des Partikeltransports über die Zeit durch die Zugabe künstlicher Tracer ( $^{137}\text{Cs}$ , Luminophoren) analysiert werden. Untersuchungen von GÉRINO et al., (1998) ergaben bei pulsartigem Eintrag von Luminophoren und Chlorophyll a an der Oberfläche ähnliche Partikeltransportgeschwindigkeiten. Im Vergleich dazu lag die aus  $^{234}\text{Th}$  ermittelte Partikeldurchmischung immer unterhalb der für Chlorophyll a und Luminophoren ermittelten Werte (GÉRINO et al., 1998; BRADSHAW et al., 2006).

Im Kontext der zeitlichen Aspekte steht auch die Versuchsdauer. Die Koeffizienten der Partikeldurchmischung müssen in Abhängigkeit von der Experimentdauer betrachtet werden. Aufgrund der Variation der Aktivität der Organismen im Sediment kommen so in Bezug auf verschiedene Zeitabschnitte unterschiedliche Koeffizienten zustande. Von MAIRE (2006) konnten beispielsweise insbesondere in Bezug auf die Anfangsphasen von Experimenten mit partikulären Tracern hohe Bioturbationskoeffizienten ermittelt werden, die dann im Laufe des Experiments stetig geringer wurden. Die in der vorliegenden Arbeit quantifizierte Partikeldurchmischung trifft jedoch keine Aussagen über die zeitabhängige Durchmischung und spiegelt lediglich die Summe der Aktivitäten innerhalb des Versuchszeitraumes von 12 Tagen wider.

Um die Zeitabhängigkeit der Modellierung über das GD - Modell näher zu beleuchten, wurde die Dauer der Simulation ( $p(1)$ ) für einen Versuchskern schrittweise verändert. Diese artifizielle Simulation des experimentellen Profils erfolgte für 1, 2, 4, 6, 8, 10 und 12 Tage (Abbildung 24a). Aus Abbildung (Abbildung 24b) lässt sich diese Abhängigkeit der Durchmischungskoeffizienten von der Dauer der Simulation erkennen. Simulationszeiten von nur wenigen Tagen benötigen hohe Durchmischungskoeffizienten, um die experimentell ermittelten Profile zu beschreiben. Mit zunehmender Simulationszeit kann eine exponentielle Abnahme der Koeffizienten beschrieben werden. Innerhalb der Simulationszeit von 8 bis 12 Tagen ändern sich die Durchmischungskoeffizienten nur noch geringfügig. Hierbei ist zu beachten, dass Ergebnisse einer zeitabhängigen Untersuchung der Bioturbationsaktivität je nach Dauer des Experiments unterschiedliche Partikelverteilungen und Profilverläufe hervorrufen würden, die in Bezug auf den zeitlichen Verlauf nicht mit Abbildung 24b verglichen werden könnten.



**Abbildung 24:** Abhängigkeit des GD - Modells von der Zeit; a) experimentelle Daten und modellierte Profile; dabei wurde nur die Dauer der Simulation  $p(1)$  variiert; b) Abhängigkeit der Partikeltransportkoeffizienten von der künstlich veränderten Simulationszeit;

Darüber hinaus werden nicht alle Partikel eines Sedimentkerns mit der gleichen Häufigkeit transportiert. Oberflächennahe Partikel unterliegen einer stärkeren Durchmischung als Partikel in der Tiefe eines Sediments. So steigen die Ruhephasen mit zunehmender Tiefe an. Dies liegt in der abnehmenden Abundanz von Organismen mit der Tiefe begründet. Auch für die Schrittlänge kann eine Zunahme mit der Tiefe festgestellt werden, da mit der Eingrabbtiefe häufig auch die Größe der Organismen ansteigt (WHEATCROFT et al., 1990). Die ein- beziehungsweise zweidimensionale Simulation von experimentell ermittelten Luminophorenprofilen spiegelt immer die Summe aller Transportprozesse im Sediment wider. Dabei kann weder über einzelne Organismen, die einen Partikel in alle Richtungen bewegen und so eine multidimensionale Durchmischung verursachen (WHEATCROFT et al., 1990), noch über die verschiedenen Phasen des Partikeltransports eine Aussage getroffen werden (MAIRE 2006). Ferner wird für die diffusionsanaloge Durchmischung eine zufällige, nicht gerichtete Bewegung der Partikel vorausgesetzt. Im Gegensatz dazu verhalten sich jedoch weder die Verteilung noch die Aktivitäten von Organismen im Sediment in Bezug auf Raum und Zeit zufällig (GÉRINO et al., 1998). Für den durch Organismen verursachten Partikeltransport lässt sich eine Tendenz der Bewegungsrichtung von der Sedimentoberfläche in die Tiefe beobachten

#### 4.8 Modellvergleich

Eindimensionale diffusive Modelle ermöglichen häufig eine gute Anpassung der modellierten an die experimentell ermittelten Profile, die Voraussagekraft der Modelle ist jedoch eher gering einzuschätzen, da keine explizite Verbindung zwischen der eigentlichen Aktivität des Organismus und dem daraus resultierenden Partikeltransport erfolgt (FRANÇOIS et al., 2002).

Die über das eindimensionale Crank - Modell simulierten Daten weisen eine gute Anpassung an die exponentiell verlaufenden Luminophorenprofile auf (Abbildung 14c). Über die gewichtete Summe der Abweichungsquadrate kann dies unterstrichen werden. Insbesondere für die Versuchsreihen mit *Macoma balthica* spiegeln die modellierten Profile den experimentell ermittelten Profilverlauf gut wider. Die durch den Biotransport der Organismen hervorgerufene Akkumulation von Tracern in bestimmten Sedimenttiefen lässt sich über dieses Modell jedoch nur unzureichend beschreiben (Abbildung 10).

Im Gegensatz dazu betrachtet das zweidimensionale GD - Modell raum- und zeitabhängige Veränderungen von Tracerkonzentrationen auf Grundlage der funktionellen Gruppen. Die Veränderung der Luminophorenkonzentration wird dabei enger mit der charakteristischen Aktivität der Organismen und dem daraus resultierenden Partikeltransport vernetzt (FRANÇOIS et al., 2002). Insbesondere durch die Trennung von Biodiffusion und Biotransport wird eine bessere Anpassung des Modells an die experimentell ermittelten Daten ermöglicht (Abbildung 17 und Abbildung 18).

Ausschlaggebend für die Anpassung der modellierten an die experimentell ermittelten Luminophorenprofile ist die Art des „Kurvenfittings“, das in beiden Modellen über die gewichtete Summe der Abweichungsquadrate erfolgte. Diese relative Differenz zwischen experimentellen und modellierten Luminophorenkonzentrationen ermöglicht über die Gewichtung einen Ausgleich der hohen und geringen Tracerkonzentrationen (FRANÇOIS et al., 2002). Eine Anpassung der modellierten Profile über die reine Summe der Abweichungsquadrate im Crank - Modell würde zu Durchmischungskoeffizienten führen, die beispielsweise bei *Nereis diversicolor* auf einen 10 fach höheren Partikeltransport hinweisen würden. Die sich daraus ergebenden Unterschiede insbesondere im oberen Bereich des Sedimentkörpers werden aus Abbildung 25 ersichtlich.

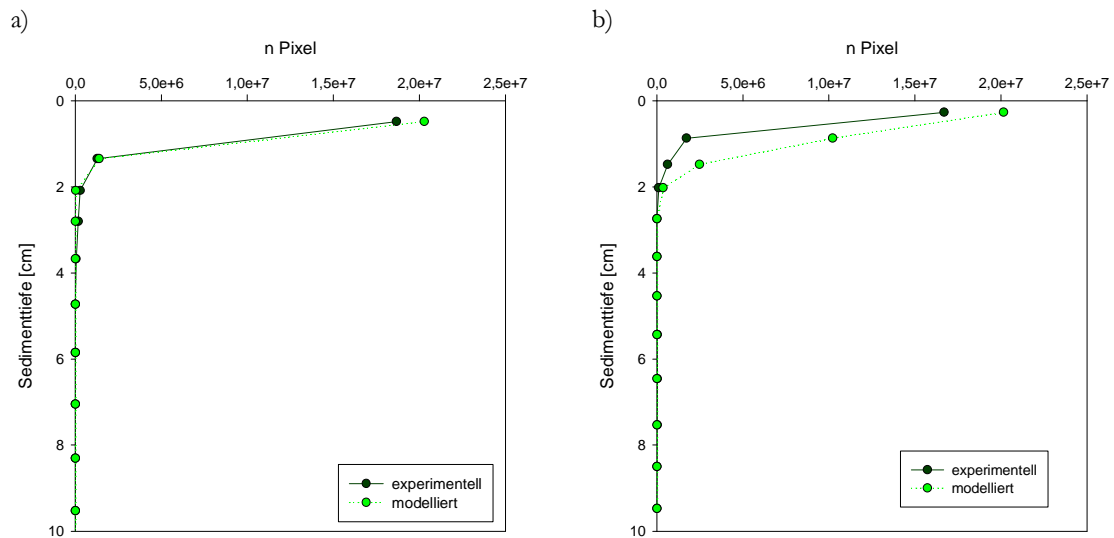
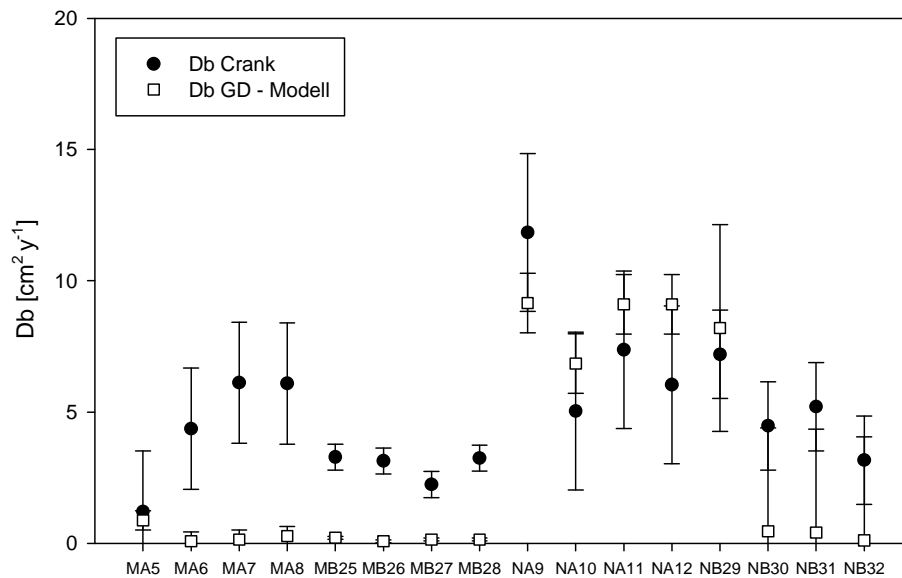


Abbildung 25: Auswirkung der Art der Anpassung der modellierten an die experimentell ermittelten Profile; a) die Anpassung über die gewichtete Summe der Abweichungsquadrate; b) die Anpassung über die Summe der Abweichungsquadrate.

Da sich das analytische Crank - Modell aufgrund der unterschiedlichen Lösungsansätze nur bedingt mit dem numerischen GD - Modell vergleichen lässt, kann auch der über die Modelle quantifizierte Partikeltransport nicht uneingeschränkt gleichgesetzt werden. Da in beiden Modellen Partikeldurchmischung jedoch über diffusionsanaloge Prozesse beschrieben wird, sollte ein Vergleich der Ergebnisse auf dieser Ebene durchaus erfolgen (Abbildung 26). Für die Partikeldurchmischung von *Nereis diversicolor* konnte insgesamt eine vergleichbare Höhe der reinen Biodiffusionskoeffizienten ermittelt werden. In Bezug auf die verschiedenen Versuchsansätze zeigt sich jedoch, dass das GD - Modell sensitiver auf Höhenunterschiede der Partikeldurchmischung reagiert. Die geringere Durchmischung des Sediments in den Versuchsansätzen mit zusätzlichem Nahrungspuls führt in der Modellierung über das GD - Modell zu deutlich geringeren Koeffizienten, als die entsprechende Quantifizierung über das Crank - Modell. In Analogie dazu kann auch die Interpretation des Partikeltransports von *Macoma balthica* erfolgen. Die Unterschiede in Bezug auf die Höhe der Durchmischungskoeffizienten, die über die Stimulation der Nahrungsaufnahme hervorgerufen wurden, werden mit dem GD - Modell sensibler herausgearbeitet. Auch in der direkten Gegenüberstellung der Partikeltransportkoeffizienten des Crank - Modells von *Macoma balthica* und *Nereis diversicolor* lässt sich erkennen, dass Unterschiede in Bezug auf die Größenordnung des Partikeltransports weniger deutlich quantifiziert werden können, als die Koeffizienten des GD - Modells dies ermöglichen. Eine mögliche Ursache hierfür kann in der zunehmenden Komplexität der Modellumgebung des auf einer Matrix basierenden MATLAB - Modells gesehen werden,

denn die Modellierung erfasst in zweidimensionaler Weise räumliche und zeitliche Aspekte des Partikeltransports.



**Abbildung 26: Vergleich der Biodiffusionskoeffizienten (Db) des Crank - Modells und des GD - Modells von *M. balthica* (MA, MB) und *N. diversicolor* (NA, NB); Angaben mit Standardabweichung (n = 4).**

Die Modellierung des Partikeltransports innerhalb des GD - Modells erfolgte in Bezug auf verschiedene Szenarien, die jeweils für rein diffusionsanaloge und rein advective Transportmechanismen, beziehungsweise die Kombination beider Prozesse stehen.

Die beste Anpassung der modellierten an die experimentellen Daten wurde in allen Luminophorenprofilen für die Modellierung über die Kombination aus beiden Transportmechanismen erreicht. Darüber hinaus lassen sich für *Nereis diversicolor* die erhaltenen Profile über Mechanismen der Biodiffusion genauer beschreiben, als über rein advective Prozesse. Im Gegensatz dazu erreichen modellierte Daten von *Macoma balthica* eine bessere Anpassung an die experimentell ermittelten Profile, wenn die Simulation auf Grundlage des Biotransports erfolgt. So scheint sich die aus den Kernprofilen und der ökologischen Betrachtung hypothetisierte Zuordnung von *Macoma balthica* zur funktionellen Gruppe der „conveyor“ auch über die Modellierung der Daten zu bestätigen.

Um eine Vergleichbarkeit der Modelle zu ermöglichen, wurde der erste Sedimenthorizont der Luminophorenprofile auch für die Modellierung nach (CRANK 1975) durch Null ersetzt. Diese Korrektur bewirkt eine signifikante Änderung der Durchmischungskoeffizienten beider Organismengruppen in Bezug auf bereits um die mittlere Pixelanzahl der Kontrollen korrigierte Profile. Die über diese Korrektur modellierten Durchmischungskoeffizienten veranschaulichen die Schwierigkeiten bei der globalen Interpretation des

durch Makrofauna induzierten Partikeltransports auf Grundlage verschiedener Modelle, denn aus den unterschiedlichen Arbeitsweisen und Modellumgebungen resultiert auch eine differenzierte Quantifizierung der Durchmischungsaktivität. In der von SOETAERT et al., (1996) entwickelten Modellfamilie beispielsweise wird die Verteilung eines Tracers in 5 aufeinander aufbauenden Modellen sowohl diffusionsanalog, als auch über kontinuierliche „non - local“ Durchmischung beschrieben. Bei der Modellierung muss jedoch die konstante Zufuhr des Tracers (steady-state) beachtet werden.

Ein Vergleich der verschiedenen Bioturbationsmodelle insbesondere in Bezug auf die variierenden Modellbedingungen ist daher für die globale Einordnung der Bioturbationsaktivität unumgänglich.

## Zusammenfassung

Die vorliegende Arbeit befasst sich mit der Bioturbationsaktivität von Organismen verschiedener funktioneller Gruppen, die mittels partikulärer Tracer (Luminophoren) quantifiziert wurde. Der Schwerpunkt wurde dabei auf die funktionellen Gruppen der „Biodiffuser“ und „Gallery - Diffuser“ gelegt, indem der Partikeltransport von *Macoma balthica* und *Nereis diversicolor* untersucht wurde. Um einen Vergleich der Durchmischungsintensität der Organismen beziehungsweise ihrer funktionellen Gruppen zu ermöglichen, wurden äquivalente Versuchsbedingungen gewählt.

Für die Untersuchungen wurden Sedimentmikrokosmen mit einem Sedimentkörper und einer darüber liegenden Wassersäule hergestellt. Über an der Sedimentoberfläche aufgebrauchte Luminophoren und ihren durch die Makrofauna induzierten Transport in die Tiefe lässt sich die Partikeldurchmischung quantifizieren. Die Anzahl der in die Versuchskerne eingesetzten Organismen (*N. diversicolor*  $n = 4$ , *M. balthica*  $n = 5$  pro Versuchskern) wurde in Analogie zur natürlichen Abundanz der Tiere in der Ostsee gewählt. Die anschließende Auswertung der Luminophorenkonzentrationen erfolgte auf Grundlage der Erstellung von digitalen Bildern und ihrer softwarebasierten Analyse. Diese Methode ermöglicht im Vergleich zur manuellen Auszählung der Luminophoren große Zeitersparnisse bei der Auswertung der Versuche. Da darüber hinaus der bei der manuellen Zählung auftretende individuelle Zählfehler entfällt, resultiert daraus eine höhere Genauigkeit. Die Quantifizierung des Partikeltransports erfolgte über zwei verschiedene Bioturbationsmodelle. Das analytische Crank - Modell ermöglicht eine eindimensionale vertikale Modellierung der experimentell ermittelten Luminophorenkonzentrationen ausgehend vom diffusionsanalogen Transport von Sedimentpartikeln. Im Gegensatz dazu kann der Partikeltransport über ein Matrix- Modell nach POGGIALE et al., (2002) zweidimensional über Biodiffusion und eine advective beziehungsweise „non - local“ - Komponente (Biotransport) simuliert werden.

Die über das Crank - Modell ermittelten „nullkorrigierten“ Biodiffusionskoeffizienten von *Nereis diversicolor* ( $7,57 \pm 3,01 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) sind den über das GD - Modell modellierten Ergebnissen ähnlich ( $8,55 \pm 1,13 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ). Die Auswirkungen der Veränderung einzelner Parameter, wie beispielsweise die Umlegung des Nullpunkts der Tiefenachse an die Oberfläche der ersten Schicht, werden durch die nicht „nullkorrigierten“ Ergebnisse ( $0,74 \pm 0,34 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ), die auf eine deutlich geringere Durchmischungsaktivität hinweisen, widergespiegelt. Dies verdeutlicht die Komplexität der Modelle sowie die Schwierigkeiten bei der Quantifizierung und der Beurteilung der Bioturbation. Ferner bestätigen die

Ergebnisse der zweidimensionalen Modellierung des Partikeltransports (Db:  $6,43 \pm 4,06 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und r:  $3,00 \pm 2,14 \text{ cm y}^{-1}$ ) eine Zuordnung von *N. diversicolor* zur funktionellen Gruppe der „Gallery - Diffuser“. Im Vergleich dazu konnte für die funktionelle Gruppe der „Biodiffuser“ über *Macoma balthica* eine geringere Partikeldurchmischung festgestellt werden. Der in Bezug auf die funktionellen Gruppen auftretende Unterschied konnte dabei über die Modellierung nach POGGIALE et al., (2002) deutlicher herausgearbeitet werden (Db:  $0,15 \pm 0,09 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$  und r:  $0,97 \pm 0,74 \text{ cm y}^{-1}$ ), als es die Modellierung der Daten nach CRANK (1975) ( $3,17 \pm 1,61 \text{ cm}^2 \text{ y}^{-1}$ ) ermöglicht. Darüber hinaus lässt sich sowohl über die ermittelten Luminophorenprofile, als auch über die Anpassung der modellierten an die experimentell ermittelten Daten eine Zuordnung von *Macoma balthica* zur funktionellen Gruppe der „conveyor“ vermuten.

Durch die Zugabe einer Algensuspension (*Chlorella vulgaris*,  $62,54 \pm 3,96 \text{ } \mu\text{g Chl. a ml}^{-1}$ ) wurde weiterhin die Auswirkung eines zusätzlichen Nahrungspulses auf die Durchmischungsaktivität von *Nereis diversicolor* und *Macoma balthica* untersucht. Die Stimulation der Organismen führt dabei nicht, wie hypothetisch angenommen, zu erhöhtem Partikeltransport. Beide Versuchsorganismen sind in der Lage den Modus der Nahrungsaufnahme bei entsprechendem Nahrungsangebot in der Wassersäule zu wechseln. Die durch die simulierte Algenblüte induzierte Verhaltensänderung hin zum „Suspensions - feeding“ führt zu geringerem Partikeltransport. Über den Vergleich beider Modelle konnte gezeigt werden, dass das numerische gelöste Matrix - Modell aufgrund der höheren Komplexität der Modellumgebung sensitiver auf Unterschiede im Partikeltransport reagiert, als das analytische Crank - Modell.

Generell eignet sich die Modellierung experimentell ermittelter Luminophorenprofile gut, um die Bioturbationsaktivität von Organismen zu quantifizieren. Ein- und zweidimensionale Modelle spiegeln jedoch Transportprozesse im Sediment wider, die aus der Summe aller Aktivitäten der Organismen im Sediment resultieren. So müssen Einschränkungen in Bezug auf zeitliche und räumliche Aspekte des Partikeltransports sowie auf multidimensionale Durchmischung gemacht werden.

Die Betrachtung funktioneller Gruppen erscheint hilfreich, um die Vielfalt und Komplexität ökologischer Systeme auf grundlegende und verständliche Informationen zu reduzieren. Die Reduktion einer Art auf die Zugehörigkeit zu einer funktionellen Gruppe und die abstrakte Modellierung von Transportprozessen ist jedoch ohne die gleichzeitige Betrachtung der Ökologie der Organismen nicht ausreichend, denn die Modellierung der Bioturbation wird maßgeblich durch Parameter beeinflusst, die die Biologie und das Verhalten der Organismen widerspiegeln.

---

**Literatur**

- ALLER RC, ALLER, J Y (1992). Meiofauna and solute transport in marine muds. *Limnology and Oceanography* 37(5): 1018 - 1033.
- BERNER RA (1980). *Early diagenesis: A theoretical approach*. Princeton University Press, Princeton, New-Jersey.
- BERG P, RYSGAARD S, FUNCH P, SEJR MK (2001). Effects of bioturbation on solutes and solids in marine sediments. *Aquatic Microbial Ecology* 26: 81 - 94.
- BITTNER O (2005). Einfluss von *Macoma balthica* (Linnaeus, 1758) auf das Eroionsverhalten eines sandigen Sediments – Ein Ringkanalexperiment. Diplomarbeit, Institut für Biowissenschaften Universität Rostock, 48 pp.
- BOUDREAU B (1986). Mathematics of tracer mixing in sediments: II. Non local mixing and biological conveyor-belt phenomena. *American Journal of Science* 286: 199-238.
- BOUDREAU B (1997). *Diagenetic Models and Their Implementation: Modelling Transport and Reactions in Aquatic Sediments*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York.
- BRADSHAW C, KUMBLAD L, FAGRELL A (2006). The use of tracers to evaluate the importance of bioturbation in remobilising contaminants in Baltic sediments. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 66(1 - 2): 123 - 134.
- BREY T (1991). Interactions in soft bottom benthic communities: Quantitative aspects of behaviour in the surface deposit feeders *Pygospio elegans* (Polychaeta) and *Macoma balthica* (Bivalvia). *Helgoland Marine Research* 45: 301 - 316.
- CARADEC S, GROSSI V, HULTH S, STORA G, GILBERT F (2004). Macrofaunal reworking activities and hydrocarbon redistribution in an experimental sediment system. *Journal of Sea Research* 52: 199 - 210.
- CHRISTENSEN M, BANTA GT, ANDERSEN O (2002). Effects of the polychaetes *Nereis diversicolor* and *Arenicola marina* on the fate and distribution of pyrene in sediments. *Marine Ecology Progress Series* 237(159–172).
- COSTA PF, OLIVEIRA RF, DA FONSECA LC (2006). Feeding Ecology of *Nereis diversicolor* (O.F. Müller) (Annelida, Polychaeta) on Estuarine and Lagoon Environments in the Southwest Coast of Portugal. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences* 1(2): 114 - 126.
- CRAFT CB, SENECA ED, BROOME SW (1991). Loss on Ignition and Kjeldahl Digestion for Estimating Organic Carbon and Total Nitrogen in Estuarine Marsh Soils: Calibration with Dry Combustion. *Estuaries* 14 (2): 175-179.
- CRANK J (1975). *The Mathematics of Diffusion*. Oxford University Press Inc., New York second edition.
- DAVEY J JT (1994). The architecture of the burrow of *Nereis diversicolor* and its quantification in relation to sediment-water exchange. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 179: 115-130.

- DUPORT E, STORA G, TREMBLAY P, GILBERT F (2006). Effects of population density on the sediment mixing induced by the gallery-diffuser *Hediste* (*Nereis*) *diversicolor* O.F. Mueller, 1776. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 336(1): 33-41.
- DUPORT EE (2007). Benthic macrofauna and sediment reworking quantification in contrasted environments in the Thau Lagoon. *Estuarine, coastal and shelf science* 72(3): 522-533.
- FOLK RL, WARD WC (1957). Brazos River bar, a study in the significance of grain size parameters. *Journal of Sedimentary Petrology* 27(3-27).
- FRANÇOIS F, GERINO M, STORA G, DURBEC JP, POGGIALE JC (2002). Functional approach to sediment reworking by gallery-forming macrobenthic organisms: modeling and application with the polychaete *Nereis diversicolor*. *Marine Ecology progress Series* 229: 127 - 136.
- FRANÇOIS F, POGGIALE JC, DURBEC JP, STORA G (2001). A new model of bioturbation for a functional approach to sediment reworking resulting from macrobenthic communities. In: Aller JY, Woodin SA., Aller RC (Eds.), *Organism-Sediment Interactions*. The Belle W. Barush Library in Marine Science, University of South Carolina, Columbia 21: 73-86.
- GÉRINO M, ALLER RC, LEE C, COCHRAN JK, ALLER JY, GREEN MA., HIRSCHBERG D (1998). Comparison of Different Tracers and Methods Used to Quantify Bioturbation During a Spring Bloom: 234-Thorium, Luminophores and Chlorophyll a. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 46: 531 - 547.
- GÉRINO M, STORA G, FRANÇOIS-CARCAILLET F, GILBERT F, POGGIALE JC, MERMILLOD-BLONDIN F, DESROSIERS G, VERVIER P (2003). Macro-Invertebrate functional groups in freshwater and marine sediments: a common mechanistic classification. *VIE MILIEU* 53 (4): 221-231.
- GILBERT F, HULTH S, GROSSI V, POGGIALE JC, DESROSIERS JC, ROSENBERG R, GÉRINO M, FRANÇOIS-CARCAILLET F, MICHAUD E, STORA G (2007). Sediment reworking by marine benthic species from the Gullmar Fjord (Western Sweden): Importance of faunal biovolume. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 348: 133- 144.
- GILBERT F, HULTH S, STROMBERG N, RINGDAHL K, POGGIALE JC (2003). 2-D optical quantification of particle reworking activities in marine surface sediments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 285–286: 251– 263.
- GRANBERG ME, HANSEN R, SELCK H (2005). Relative importance of macrofaunal burrows for the microbial mineralization of pyrene in marine sediments: impact of macrofaunal species and organic matter quality. *Marine Ecology Progress Series* 288: 59 - 74.
- HUETTEL M, FORSTER S, ZIEBIS W (1996). Flow-induced uptake of organic matter in permeable sediments. *Limnology and Oceanography* 41: 309-322.

- JEFFREY SW, HUMPHREY GF (1975). New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c1 and c2 in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen* 167(191-194).
- KRISTENSEN E (1988). Benthic Fauna and Biogeochemical Processes in Marine Sediments: Microbial Activities and Fluxes. Nitrogen Cycling in Coastal Marine Environments.
- KRISTENSEN EE, MIKKELSEN OL (2003). Impact of the burrow-dwelling polychaete *Nereis diversicolor* on the degradation of fresh and aged macroalgal detritus in a coastal marine sediment. *Marine ecology progress series*. 265: 141-154.
- LIN JJ (1994). Effects of suspended food availability on the feeding mode and burial depth of the Baltic clam, *Macoma balthica*. *Oikos*. 69: 28-36.
- MAHAUT ML, GRAF G (1987). Luminophore tracer technique for bioturbation studies. *Oceanologica acta* 10(3): 323-328
- MAIRE, O., O. (2006). Effects of food availability on sediment reworking in *Abra ovata* and *A. nitida*. *Marine ecology progress series*. 319: 135-154.
- MERMILLOD-BLONDIN F, GAUDET JP, GERINO M, DESROSIERS G, CREUZE DES CHATELLIERS M (2003a). Influence of macroinvertebrates on physico-chemical and microbial processes in hyporheic sediments. *Hydrological Processes* 17: 779 - 794.
- MERMILLOD-BLONDIN F, MARIE S, DESROSIERS G, LONG B, DE MONTETY L, MICHAUD E, STORA G (2003b). Assessment of the spatial variability of intertidal benthic communities by axial tomodesitometry: Importance of fine-scale heterogeneity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 287(2): 193-208.
- MERMILLOD-BLONDIN F, ROSENBERG R, FRANÇOIS-CARCAILLET F, NORLING K, MAUCLAIRE, L (2004). Influence of bioturbation by three benthic infaunal species on microbial communities and biogeochemical processes in marine sediment. *Aquatic Microbial Ecology* 36(3): 271-284.
- MICHAUD E, DESROSIERS G, MERMILLOD-BLONDIN F, SUNDBY B, STORA G (2005). The functional group approach to bioturbation: The effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the *Macoma balthica* community on sediment oxygen uptake. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 326(1): 77-88.
- MICHAUD E, DESROSIERS G, MERMILLOD-BLONDIN F, SUNDBY B, STORA G (2006). The functional group approach to bioturbation: II. The effects of the *Macoma balthica* community on fluxes of nutrients and dissolved organic carbon across the sediment-water interface. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 337(2): 178-189.
- MULSOW S, BOUDREAU BP, SMITH JA (1998). Bioturbation and porosity gradients. *Limnology and Oceanography* 43 (1): 1 - 9.
- OUELLETTE D, DESROSIERS G, GAGNE, JP, GILBERT F, POGGIALE JC, BLIER PU, STORA G (2004). Effects of temperature on in vitro sediment reworking processes by a

- gallery biodiffusor, the polychaete *Neanthes virens*. Marine Ecology Progress Series 266: 185-193.
- PANKOW H. (1990). Ostsee-Algenflora. Gustav Fischer Verlag Jena.
- POGGIALE JC, GILBERT F (2002). Gallery-Diffuser-Model: A Matlab Code for Practical Biotransport Quantification in Sediments.
- PORRA RJ, THOMPSON WA, KRIEDEMANN PE (1989). Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equations for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophyll standards by atomic absorption spectroscopy. Biochim. Biophys. Acta 975(284-294).
- POWILLEIT M, KITLAR J, GRAF G. (1994). Particle and fluid bioturbation caused by the priapulid worm *Halicryptus spinulosus* (V. Seibold). Sarsia 79(109-117).
- RIISGARD HU (1994). Filter-feeding in the polychaete *Nereis diversicolor*: a review. Netherlands Journal of Aquatic Ecology 28(3-4): 453-458.
- SOETAERT K, HERMAN PMJ, MIDDELBURG JJ, HEIP C, H.S., DE STIGTER HS, VAN WEERING TCE, EPPING E, HELDER W (1996). Modelling 210Pb-derived mixing activity in ocean margin sediments: diffusive versus non-local mixing. Journal of Marine Research 54: 1207-1277.
- STARR RC, ZEIKUS JA (1993). UTEX – The culture collection of algae at the University of Texas in Houston. Journal of Phycology Supplement 29(1 - 106).
- TALLQVIST M (2001). Burrowing behaviour of the Baltic clam *Macoma balthica*: effects of sediment type, hypoxia and predator presence. Marine ecology progress series 212: 183 - 191.
- WHEATCROFT RA (1998). Notes - The impact of population abundance on the deposit-feeding rate of a cosmopolitan polychaete worm. Limnology and oceanography. 43: 1948-1953.
- WHEATCROFT RA, JUMARS PA, SMITH CR, NOWELL ARM (1990). A mechanistic view of the particulate biodiffusion coefficient: Step lengths, rest periods and transport directions. Journal of Marine Research 48: 177 - 207.
- WINKELMANN K (2007). Vergleichende Untersuchungen zur Nährstofffreisetzung bei *Marenzelleria neglecta* (Sikorski and Bick, 2004) und *M. viridis* (Verrill, 1873). Diplomarbeit, Institut für Biowissenschaften Universität Rostock, pp.80
- ZETTLER M, RÖHNER M (2004). Die Biodiversität in der deutschen Nord- und Ostsee: Verbreitung und Entwicklung des Makrozoobenthos der Ostsee zwischen Fehmarnbelt und Usedom. BFG-1421 Band 3: 1 - 175.

Besuchte Internetseiten:

<http://www.marlin.ac.uk/species/Macomabalthica.htm>; November 2007

## Anhang

Tabelle 12: Wassergehalt und Porosität der Versuchskerne; dargestellt sind die über alle Sedimentschichten eines Versuchskerns gemittelten Werte, sowie die aus den jeweils 4 Parallelen gemittelten Werte (MW) mit Standardabweichung (SD).

Reihe A	Wassergeh.	Porosität		Reihe B	Wassergeh.	Porosität	
	[% FG]	[Vol %]	Phi Ø		[% FG]	Vol %	Phi Ø
KA 1	20,20	39,92	0,40	KB 21	22,64	43,26	0,43
KA 2	20,56	40,48	0,40	KB 22	21,53	41,88	0,42
KA 3	20,63	40,59	0,41	KB 23	22,28	42,92	0,43
KA 4	21,13	41,32	0,41	KB 24	21,63	41,93	0,42
MW ± SD	20,63±0,38	40,58±0,58	0,41±0,01	MW ± SD	22,02±0,53	42,50±0,70	0,42±0,01
MA 5	22,60	43,05	0,43	MB 25	19,06	38,26	0,38
MA 6	20,18	39,95	0,40	MB 26	18,96	38,10	0,38
MA 7	20,15	39,90	0,40	MB 27	18,74	37,76	0,38
MA 8	21,11	41,23	0,41	MB 28	19,14	38,38	0,38
MW ± SD	21,01±1,15	41,03±1,48	0,41±0,01	MW ± SD	18,97±0,17	38,12±0,27	0,38±0,00
NA 9	18,44	37,28	0,37	NB 29	18,60	37,55	0,38
NA 10	19,61	39,09	0,39	NB 30	18,52	37,42	0,37
NA 11	18,80	37,85	0,38	NB 31	18,54	37,45	0,37
NA 12	19,67	39,18	0,39	NB 32	17,93	36,51	0,37
MW ± SD	19,13±0,61	38,35±0,94	0,38±0,01	MW ± SD	18,40±0,31	37,23±0,49	0,37±0,00

Tabelle 13: Mittleres Feuchtgewicht und Maße der Organismen pro Kern (MA, MB n = 5, NA, NB n = 4; MW = Mittelwert, SD = Standardabweichung).

	FG [g]	Länge [cm]	Breite [cm]		FG [g]	Länge [cm]
MA 05	0,54 ± 0,17	1,36 ± 0,22	1,04 ± 0,23	NA 09	0,48 ± 0,20	6,25 ± 0,96
MA 06	0,50 ± 0,17	1,34 ± 0,15	1,06 ± 0,13	NA 10	0,37 ± 0,19	6,25 ± 0,96
MA 07	0,57 ± 0,20	1,30 ± 0,20	0,96 ± 0,18	NA 11	0,46 ± 0,25	5,75 ± 0,96
MA 08	0,55 ± 0,19	1,32 ± 0,19	0,98 ± 0,23	NA 12	0,37 ± 0,19	5,75 ± 0,50
MW ± SD	0,54 ± 0,02	1,33 ± 0,03	1,01 ± 0,05	MW ± SD	0,42 ± 0,06	6,0 ± 0,23
MB 25	0,59 ± 0,20	1,46 ± 0,22	1,08 ± 0,11	NB 29	0,49 ± 0,05	6,75 ± 1,26
MB 26	0,58 ± 0,24	1,48 ± 0,25	1,10 ± 0,17	NB 30	0,51 ± 0,05	6,5 ± 1,0
MB 27	0,60 ± 0,31	1,40 ± 0,25	1,02 ± 0,19	NB 31	0,47 ± 0,05	6,5 ± 0,58
MB 28	0,55 ± 0,22	1,46 ± 0,22	1,12 ± 0,15	NB 32	0,41 ± 0,11	6,25 ± 0,50
MW ± SD	0,58 ± 0,05	1,45 ± 0,02	1,08 ± 0,04	MW ± SD	0,47 ± 0,03	6,5 ± 0,36

Tabelle 14: Luminophoreninventar: Summe der Luminophoren unterhalb 0,5 cm bzw. 4 cm aus den Mittelwerten der 4 Parallelen mit Standardabweichung und Ergebnisse der Kalkulation der Größe der Luminophoren unterhalb einer Tiefe von 0,5 cm über die analysierte Pixelanzahl. Dargestellt sind die über alle Horizonte ab einer Tiefe von 0,5 cm gemittelten Werte mit Standardabweichung aus jeweils 4 Parallelen.

Versuchs- ansatz	$\Sigma$ Luminophoren [% der Gesamtpixel]	$\Sigma$ Luminophoren [% der Gesamtpixel]	Größe der Luminophoren [pixel]
	z > 0,5 cm	z > 4 cm	z > 0,5 cm
KA	1,99 ± 1,64	0,02 ± 0,01	26 ± 7
KB	4,95 ± 1,37	0,44 ± 0,76	34 ± 3
MA	14,43 ± 4,60	0,27 ± 0,23	24 ± 6
MB	13,67 ± 3,51	0,44 ± 0,29	28 ± 3
NA	38,53 ± 6,12	9,52 ± 6,78	33 ± 3
NB	22,61 ± 8,65	4,99 ± 3,82	32 ± 4

Tabelle 15: Tatsächliche und mittlere kalkulierte (z mittel) Eingrabbtiefe von *Macoma balthica* und maximale Eingrabbtiefe (z max) von *Nereis diversicolor*; Jedes x repräsentiert dabei ein Individuum (n=5).

Horizonte [cm]	MA 5	MA 6	MA 7	MA 8	MB 25	MB 26	MB 27	MB 28
0 bis 0,5								
0,5 bis 1			x	x	x	x		x x
1 bis 1,5	X	x x x x	x x		x	x x x	x x	
1,5 bis 2		x	x	x x	x x		x x	x
2 bis 3				x		x	x	
3 bis 4	x x x		x	x				x
4 bis 5								x
5 bis 6	X							
6 bis 7								
7 bis 8					x			
z mittel	3,45	1,35	1,7	2,05	2,6	1,4	1,7	2,25

<i>N. diversicolor</i>	NA9	NA10a	NA11	NA12	NB29	NB30	NB31	NB32
z max	8,72	11,36	7,76	7,49	15,1	8,68	6,28	6,89

In den folgenden Tabellen werden die Rohdaten des Versuchs zusammengefasst: Tabelle 16 (S.71, Kontrollen der Reihe A, Kerne 1-4); Tabelle 17 (S. 72, Kontrollen der Reihe B, Kerne 21-24); Tabelle 18 (S.73, Versuch MA, Kerne 5-6); Tabelle 19 (S.74, Versuch MA, Kerne 7-8); Tabelle 20 (S.75, Versuch MB, Kerne 25-26); Tabelle 21 (S.76, Versuch MB Kerne 27-28); Tabelle 22 (S. 77, Versuch NA, Kerne 9-10); Tabelle 23 (S.78, Versuch NA, Kerne 11-12); Tabelle 24 (S. 79, Versuch NB, Kerne 29-30); Tabelle 25 (S.80, Versuch NB, Kerne 31-32).

Horizonte [cm]	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% der Gesamtpixel ]					Pixelgröße	Wassergeh. [% FG]	Porosität		
	a	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW			Vol %	Phi	
KA1																	
0,33	1368	1814	1852	35827827	27354342	22326353	28502841	98,45	97,95	98,32	98,24	0,26	56	23,53	44,74	0,45	
0,98	32	37	26	416980	413620	271266	367289	1,15	1,48	1,19	1,27	0,18	38	21,32	41,63	0,42	
1,58	11	10	10	112592	72853	85272	90239	0,31	0,26	0,38	0,32	0,06	32	21,19	41,44	0,41	
2,15	2	7	3	9321	46605	24759	26895	0,03	0,17	0,11	0,10	0,07	23	20,22	40,02	0,40	
2,85	0	1	0	0	7561	0	2520	0,00	0,03	0,00	0,01	0,02	17	17,15	35,27	0,35	
3,75	1	1	0	23971	11486	0	11819	0,07	0,04	0,00	0,04	0,03	36	18,50	37,40	0,37	
4,72	0	3	0	0	21260	0	7087	0,00	0,08	0,00	0,03	0,04	14	19,49	38,92	0,39	
KA2																	
0,33	1687	1612	1096	24182939	20844558	25648247	23558581	96,00	94,44	96,53	95,66	1,09	51	22,56	43,39	0,43	
1,02	43	48	56	508642	810402	725115	681386	2,02	3,67	2,73	2,81	0,83	41	21,38	41,72	0,42	
1,74	23	21	12	391986	281316	154581	275961	1,56	1,27	0,58	1,14	0,50	41	20,91	41,03	0,41	
2,38	4	7	2	50409	65668	17984	44687	0,20	0,30	0,07	0,19	0,12	38	20,96	41,10	0,41	
3,17	1	2	1	6753	56104	16623	26493	0,03	0,25	0,06	0,11	0,12	38	19,45	38,85	0,39	
4,13	2	2	0	35808	14691	0	16833	0,14	0,07	0,00	0,07	0,07	28	19,63	39,13	0,39	
5,09	1	0	1	13448	0	8276	7241	0,05	0,00	0,03	0,03	0,03	21	19,00	38,17	0,38	
KA3																	
0,39	1505	1512	1327	26298242	19904792	22985242	23062759	99,66	99,50	99,67	99,61	0,10	43	22,19	42,87	0,43	
1,17	6	11	8	54423	78962	63656	65680	0,21	0,39	0,28	0,29	0,10	32	21,95	42,53	0,43	
1,82	0	2	1	0	8718	11832	6850	0,00	0,04	0,05	0,03	0,03	22	21,09	41,30	0,41	
2,39	2	0	0	14550	0	0	4850	0,06	0,00	0,00	0,02	0,03	25	20,88	40,99	0,41	
3,01	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	20,08	39,80	0,40	
3,81	1	2	0	12212	12700	0	8304	0,05	0,06	0,00	0,04	0,03	17	19,84	39,45	0,39	
4,80	1	0	0	8309	0	0	2770	0,03	0,00	0,00	0,01	0,02	14	18,36	37,17	0,37	
KA4																	
0,41	1450	1313	1504	22261006	20016069	21557291	21278122	98,31	98,32	98,67	98,44	0,21	40	23,62	44,87	0,45	
1,21	13	13	16	245069	261561	221675	242768	1,08	1,28	1,01	1,13	0,14	45	21,74	42,24	0,42	
1,94	9	5	6	103792	72969	39315	72025	0,46	0,36	0,18	0,33	0,14	34	21,64	42,09	0,42	
2,63	1	1	1	7647	6918	17114	10559	0,03	0,03	0,08	0,05	0,03	29	20,58	40,55	0,41	
3,44	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	20,22	40,01	0,40	
4,36	2	0	0	19844	0	0	6615	0,09	0,00	0,00	0,03	0,05	21	20,18	39,95	0,40	
5,34	1	0	1	5974	0	11948	5974	0,03	0,00	0,05	0,03	0,03	18	19,89	39,52	0,40	

Horizonte [cm]	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% der Gesamtpixel ]					Pixelgröße	Wassergeh. [% FG]	Porosität		
	a	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW			Vol %	Phi	
KB21																	
0,30	2010	1917	1808	19726349	18555040	19735478	19338956	93,82	93,88	95,58	94,43	0,58	45	32,04	55,37	0,55	
0,86	9	6	11	56758	50796	66774	58110	0,27	0,26	0,32	0,28	0,15	28	23,21	44,30	0,44	
1,37	16	23	16	136708	209288	121794	155930	0,65	1,06	0,59	0,77	0,22	34	21,77	42,27	0,42	
1,96	30	23	21	295936	241714	246613	261421	1,41	1,22	1,19	1,27	0,24	32	21,07	41,26	0,41	
2,79	31	31	25	568930	581202	442774	530969	2,71	2,94	2,14	2,60	0,23	37	20,06	39,77	0,40	
3,71	11	7	4	242042	98195	34885	125041	1,15	0,50	0,17	0,61	0,29	40	20,23	40,02	0,40	
4,61	0	2	0	0	27798	0	9266	0,00	0,14	0,00	0,05	0,12	30	20,10	39,83	0,40	
KB22																	
0,35	1904	1630	1857	23920442	24816301	21983584	23573442	93,27	93,94	93,37	93,53	0,63	42	24,99	46,71	0,47	
1,00	2	3	4	21256	27409	32723	27129	0,08	0,10	0,14	0,11	0,05	32	22,77	43,70	0,44	
1,70	11	11	11	182154	115390	165560	154368	0,71	0,44	0,70	0,62	0,06	36	21,21	41,46	0,41	
2,40	23	19	20	262835	252934	243632	253134	1,02	0,96	1,03	1,01	0,06	41	20,95	41,09	0,41	
3,13	27	19	17	449810	339383	327018	372070	1,75	1,28	1,39	1,48	0,32	42	20,24	40,04	0,40	
3,99	23	26	26	494187	412471	365344	424001	1,93	1,56	1,55	1,68	0,24	39	20,21	40,00	0,40	
4,93	19	25	22	314483	453523	426221	398076	1,23	1,72	1,81	1,58	0,40	36	20,33	40,18	0,40	
KB23																	
0,32	1921	1637	1968	21633222	23521883	22257159	22470755	94,52	96,28	95,73	95,51	0,71	46	27,38	49,80	0,50	
0,93	18	20	18	167409	166608	203988	179335	0,73	0,68	0,88	0,76	0,16	36	23,45	44,64	0,45	
1,58	33	23	18	413236	337943	204167	318449	1,81	1,38	0,88	1,36	0,49	37	21,82	42,35	0,42	
2,30	25	21	23	294188	204653	236966	245269	1,29	0,84	1,02	1,05	0,07	32	21,23	41,50	0,41	
3,11	14	13	16	230478	134981	270422	211960	1,01	0,55	1,16	0,91	0,08	32	20,84	40,92	0,41	
4,11	7	3	4	108353	46437	76861	77217	0,47	0,19	0,33	0,33	0,18	31	20,51	40,45	0,40	
5,10	1	2	0	39420	19272	0	19564	0,17	0,08	0,00	0,08	0,09	45	20,75	40,79	0,41	
KB24																	
0,29	1869	1746	2080	23356200	23445674	22469826	23090567	96,64	97,12	96,33	96,70	0,36	52	28,90	51,68	0,52	
0,88	17	16	7	187213	226952	80360	164842	0,77	0,94	0,34	0,69	0,40	42	21,89	42,44	0,42	
1,56	17	21	23	264418	229448	355769	283212	1,09	0,95	1,53	1,19	0,22	39	20,88	40,98	0,41	
2,32	18	18	16	264537	194126	266924	241862	1,09	0,80	1,14	1,01	0,22	35	20,25	40,05	0,40	
3,19	8	4	7	87908	44432	113707	82015	0,36	0,18	0,49	0,35	0,19	27	20,07	39,79	0,40	
4,24	1	0	1	6949	0	14477	7142	0,03	0,00	0,06	0,03	0,07	19	19,70	39,23	0,39	
5,49	0	0	2	0	0	25244	8415	0,00	0,00	0,11	0,04	0,16	19	19,75	39,30	0,39	

Horizonte [cm]	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% der Gesamtpixel ]					Pixelgröße	Wassergeh.		Porosität	
	a	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW		[% FG]	Vol %	Phi	
MA5																	
0,45	957	1190	1013	12630868	18053299	12904720	14529629	77,33	83,59	77,29	79,40	3,63	32	22,60	43,45	0,43	
1,25	17	12	12	147839	150113	119571	139174	0,91	0,70	0,72	0,77	0,12	31	22,59	43,44	0,43	
1,88	171	160	172	1854314	1648309	1803892	1768838	11,35	7,63	10,80	9,93	2,01	39	22,28	42,99	0,43	
2,52	88	81	85	1221027	1191728	1126070	1179608	7,48	5,52	6,74	6,58	0,99	39	20,87	40,98	0,41	
3,33	32	33	43	456514	511136	685660	551103	2,79	2,37	4,11	3,09	0,91	34	20,02	39,71	0,40	
4,36	0	2	2	0	21518	14202	11907	0,00	0,10	0,09	0,06	0,05	21	33,11	56,57	0,57	
5,41	0	1	0	0	5890	0	1963	0,00	0,03	0,00	0,01	0,02	13	20,13	39,87	0,40	
6,33	1	0	0	7823	0	0	2608	0,05	0,00	0,00	0,02	0,03	20	27,28	49,67	0,50	
7,22	0	0	1	0	0	17210	5737	0,00	0,00	0,10	0,03	0,06	41	19,84	39,44	0,39	
8,13	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	18,67	37,66	0,38	
9,48	1	0	0	16365	0	0	5455	0,10	0,00	0,00	0,03	0,06	19	19,63	39,12	0,39	
11,41	0	1	1	0	16365	25093	13819	0,00	0,08	0,15	0,08	0,08	19	19,58	39,04	0,39	
MA6																	
0,45	1125	1037	1042	15839720	14009304	14783595	14877540	88,78	89,37	90,17	89,44	0,70	32	21,94	42,51	0,43	
1,25	66	70	59	843845	902336	774510	840230	4,73	5,76	4,72	5,07	0,59	39	22,28	43,00	0,43	
1,93	48	27	40	490703	320519	476386	429203	2,75	2,04	2,91	2,57	0,46	34	21,51	41,90	0,42	
2,56	43	28	26	508052	294831	247417	350100	2,85	1,88	1,51	2,08	0,69	38	21,20	41,45	0,41	
3,35	8	5	4	131234	87818	66110	95054	0,74	0,56	0,40	0,57	0,17	34	20,20	39,99	0,40	
4,35	1	2	0	9057	49310	0	19456	0,05	0,31	0,00	0,12	0,17	39	20,34	40,19	0,40	
5,39	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	20,83	40,91	0,41	
6,39	0	2	2	0	11578	12967	8182	0,00	0,07	0,08	0,05	0,04	13	21,04	41,23	0,41	
7,35	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	19,48	38,91	0,39	
8,40	2	0	2	18053	0	16361	11471	0,10	0,00	0,10	0,07	0,06	15	20,20	39,98	0,40	
10,08	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	20,14	39,89	0,40	
12,28	0	0	1	0	0	17523	5841	0,00	0,00	0,11	0,04	0,06	16	19,23	38,53	0,39	

Horizonte [cm]	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% der Gesamtpixel ]					Pixelgröße	Wassergeh. [% FG]	Porosität		
	a	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW			Vol %	Phi	
MA7																	
0,48	1204	1017	941	20144877	16741456	19127476	18671270	89,30	88,14	89,77	89,07	0,84	41	24,10	45,52	0,46	
1,35	135	105	113	1794983	1470023	1582164	1615723	7,96	7,74	7,43	7,71	0,27	38	23,00	44,01	0,44	
2,08	29	28	30	417183	392186	365500	391623	1,85	2,06	1,72	1,88	0,18	40	21,73	42,22	0,42	
2,80	10	19	12	135736	312907	125377	191340	0,60	1,65	0,59	0,95	0,61	39	20,92	41,05	0,41	
3,67	2	3	4	38016	44099	74004	52040	0,17	0,23	0,35	0,25	0,09	34	20,49	40,41	0,40	
4,73	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	20,43	40,33	0,40	
5,85	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	20,41	40,29	0,40	
7,05	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	20,56	40,51	0,41	
8,31	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	20,44	40,34	0,40	
9,53	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	19,42	38,80	0,39	
10,99	0	0	2	0	0	32393	10798	0,00	0,00	0,15	0,05	0,09	19	19,92	39,57	0,40	
12,98	1	2	0	28192	32703	0	20298	0,12	0,17	0,00	0,10	0,09	18	19,84	39,44	0,39	
MA8																	
0,48	1289	1238	1040	22134295	19152484	18422680	19903153	83,81	83,21	84,87	83,96	0,84	38	23,34	44,48	0,44	
1,26	175	180	152	2253053	2305741	1813606	2124133	8,53	10,02	8,35	8,97	0,91	44	22,68	43,56	0,44	
1,83	70	64	71	693722	613196	669464	658794	2,63	2,66	3,08	2,79	0,25	39	21,94	42,51	0,43	
2,42	38	39	23	522428	460574	399672	460892	1,98	2,00	1,84	1,94	0,09	44	21,60	42,03	0,42	
3,28	16	20	15	336364	298990	339478	324944	1,27	1,30	1,56	1,38	0,16	37	20,87	40,97	0,41	
4,30	8	5	3	183750	66150	30380	93427	0,70	0,29	0,14	0,37	0,29	36	20,90	41,02	0,41	
5,30	5	0	2	67475	0	19208	28895	0,26	0,00	0,09	0,11	0,13	25	20,78	40,84	0,41	
6,33	0	3	2	0	23920	13000	12307	0,00	0,10	0,06	0,05	0,05	14	20,55	40,50	0,41	
7,45	3	2	0	93307	22130	0	38479	0,35	0,10	0,00	0,15	0,18	39	20,07	39,79	0,40	
8,71	0	3	0	0	32784	0	10928	0,00	0,14	0,00	0,05	0,08	19	26,36	48,51	0,49	
10,22	2	1	0	76284	14571	0	30285	0,29	0,06	0,00	0,12	0,15	35	19,73	39,28	0,39	
11,96	2	2	0	50301	27437	0	25913	0,19	0,12	0,00	0,10	0,10	21	19,34	38,68	0,39	

Horizonte [cm]	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% der Gesamtpixel ]					Pixelgröße	Wassergeh. [% FG]	Porosität		
	a	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW			Vol %	Phi	
MB25																	
0,27	1815	1971	1632	16982822	14838634	18295209	16705555	81,79	82,32	84,01	82,71	1,99	44	30,35	53,42	0,53	
0,87	142	118	133	1943533	1664198	1882878	1830203	9,36	9,23	8,65	9,08	1,24	44	21,74	42,23	0,42	
1,48	94	83	80	932643	810321	815662	852875	4,49	4,50	3,75	4,24	0,41	37	21,41	41,76	0,42	
2,02	45	31	31	479792	288679	297524	355332	2,31	1,60	1,37	1,76	0,44	37	20,66	40,66	0,41	
2,74	15	16	14	306312	257428	230519	264753	1,48	1,43	1,06	1,32	0,02	39	19,83	39,43	0,39	
3,62	5	5	1	84193	85074	29974	66414	0,41	0,47	0,14	0,34	0,20	41	19,64	39,14	0,39	
4,53	0	2	5	0	21111	100156	40422	0,00	0,12	0,46	0,19	0,29	35	19,19	38,46	0,38	
5,43	0	3	2	0	24366	29924	18097	0,00	0,14	0,14	0,09	0,14	25	19,30	38,63	0,39	
6,46	2	1	4	23660	11830	57906	31132	0,11	0,07	0,27	0,15	0,23	21	19,09	38,30	0,38	
7,53	1	1	1	11195	14116	18984	14765	0,05	0,08	0,09	0,07	0,01	30	18,85	37,94	0,38	
8,50	0	1	1	0	9670	10688	6786	0,00	0,05	0,05	0,03	0,06	20	18,70	37,70	0,38	
9,48	0	0	1	0	0	8604	2868	0,00	0,00	0,04	0,01	0,07	17	18,65	37,62	0,38	
MB26																	
0,38	1625	1412	1720	20819187	22307252	23664939	22263793	89,99	91,37	91,91	91,09	0,97	43	26,08	48,14	0,48	
1,02	104	113	115	1053197	985646	989413	1009419	4,55	4,04	3,84	4,14	0,55	36	22,47	43,26	0,43	
1,65	64	50	55	752662	654090	675565	694106	3,25	2,68	2,62	2,85	0,34	35	21,15	41,37	0,41	
2,37	21	28	20	274427	372567	251165	299386	1,19	1,53	0,98	1,23	0,42	36	20,13	39,87	0,40	
3,15	6	2	4	92103	23551	29860	48505	0,40	0,10	0,12	0,20	0,13	29	19,54	39,00	0,39	
4,01	7	2	4	98824	36144	108890	81286	0,43	0,15	0,42	0,33	0,19	41	19,17	38,42	0,38	
4,95	1	0	0	15128	0	0	5043	0,07	0,00	0,00	0,02	0,05	30	19,26	38,57	0,39	
5,96	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	19,00	38,16	0,38	
6,93	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	19,01	38,18	0,38	
7,91	1	1	1	21286	9523	26888	19232	0,09	0,04	0,10	0,08	0,01	34	18,87	37,97	0,38	
8,96	0	3	0	0	25439	0	8480	0,00	0,10	0,00	0,03	0,17	16	18,85	37,94	0,38	
9,90	1	0	0	7738	0	0	2579	0,03	0,00	0,00	0,01	0,04	17	18,56	37,49	0,37	

Horizonte [cm]	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% der Gesamtpixel ]					Pixelgröße	Wassergeh. [% FG]	Porosität		
	a	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW			Vol %	Phi	
MB27																	
0,26	1773	1530	1895	19460240	20744770	17125700	19110237	86,40	87,16	84,60	86,05	0,91	54	30,80	53,95	0,54	
0,74	222	193	212	1900793	1744589	1836164	1827182	8,44	7,33	9,07	8,28	0,55	43	23,14	44,21	0,44	
1,25	66	59	61	665616	687690	628826	660711	2,96	2,89	3,11	2,98	0,34	38	20,54	40,49	0,40	
1,83	15	20	24	117664	201283	245781	188243	0,52	0,85	1,21	0,86	0,31	32	20,02	39,71	0,40	
2,59	12	8	12	172592	129913	185255	162587	0,77	0,55	0,92	0,74	0,16	33	19,00	38,17	0,38	
3,58	2	5	6	41215	80759	81316	67763	0,18	0,34	0,40	0,31	0,27	28	19,15	38,40	0,38	
4,62	0	1	0	0	6640	0	2213	0,00	0,03	0,00	0,01	0,08	13	18,88	37,98	0,38	
5,57	0	0	2	0	0	34443	11481	0,00	0,00	0,17	0,06	0,11	38	19,74	39,30	0,39	
6,43	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	18,65	37,63	0,38	
7,48	3	2	0	27979	33974	0	20651	0,12	0,14	0,00	0,09	0,24	19	18,61	37,57	0,38	
8,55	1	1	1	8447	8003	10226	8892	0,04	0,03	0,05	0,04	0,01	20	18,37	37,20	0,37	
9,50	7	4	4	129371	162685	94391	128816	0,57	0,68	0,47	0,57	0,21	46	17,75	36,22	0,36	
MB28																	
0,30	1676	1423	1949	16370567	20014339	17411999	17932302	85,49	86,62	83,69	85,26	1,90	43	28,88	51,65	0,52	
0,88	193	190	198	1724701	1961931	2076588	1921073	9,01	8,49	9,98	9,16	1,14	39	22,05	42,68	0,43	
1,51	49	50	54	599253	663600	724712	662522	3,13	2,87	3,48	3,16	0,39	36	20,97	41,12	0,41	
2,25	19	13	16	311837	189585	200117	233846	1,63	0,82	0,96	1,14	0,20	39	20,29	40,12	0,40	
3,18	7	9	10	104019	172805	312056	196293	0,54	0,75	1,50	0,93	0,18	41	19,65	39,16	0,39	
4,16	2	1	1	17279	10115	26129	17841	0,09	0,04	0,13	0,09	0,05	32	20,17	39,94	0,40	
5,00	0	1	1	0	6352	8470	4941	0,00	0,03	0,04	0,02	0,05	18	19,58	39,05	0,39	
5,93	2	1	2	22025	20452	22025	21500	0,12	0,09	0,11	0,10	0,05	25	19,23	38,52	0,39	
6,94	0	1	1	0	14467	9300	7922	0,00	0,06	0,04	0,04	0,06	23	19,10	38,32	0,38	
7,99	0	0	1	0	0	7322	2441	0,00	0,00	0,04	0,01	0,06	13	18,94	38,08	0,38	
9,08	0	5	0	0	53372	0	17791	0,00	0,23	0,00	0,08	0,37	19	18,62	37,58	0,38	
10,08	0	0	1	0	0	6330	2110	0,00	0,00	0,03	0,01	0,05	13	18,35	37,17	0,37	

Horizonte [cm]	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% der Gesamtpixel ]					Pixelgröße [% FG]	Wassergeh. Vol %	Porosität	
	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW	Phi			a	
NA9	1207	1100	1004	10936571	10599900	10501382	10679284	53,33	53,69	56,26	54,43	1,60	35	27,04	49,38	0,49
0,33	1207	1100	1004	10936571	10599900	10501382	10679284	53,33	53,69	56,26	54,43	1,60	35	27,04	49,38	0,49
0,99	215	232	251	3401467	3446680	3422800	3423649	16,59	17,46	18,34	17,46	0,88	46	22,36	43,12	0,43
1,66	144	124	104	1702650	1620396	1250255	1524433	8,30	8,21	6,70	7,74	0,90	39	21,76	42,25	0,42
2,31	126	114	105	1685880	1488257	1398968	1524369	8,22	7,54	7,50	7,75	0,41	42	21,21	41,47	0,41
3,25	53	49	43	1451807	1159675	951009	1187497	7,08	5,87	5,10	6,02	1,00	39	19,42	38,81	0,39
4,33	20	29	25	340829	472940	414224	409331	1,66	2,40	2,22	2,09	0,38	36	20,26	40,06	0,40
5,37	9	6	7	315059	164484	131224	203589	1,54	0,83	0,70	1,02	0,45	46	18,38	37,21	0,37
6,56	10	13	6	222397	303534	137174	221035	1,08	1,54	0,73	1,12	0,40	39	21,86	42,41	0,42
7,65	11	13	12	201503	256818	193107	217143	0,98	1,30	1,03	1,11	0,17	37	19,63	39,12	0,39
8,72	3	4	7	43073	89686	129809	87523	0,21	0,45	0,70	0,45	0,24	32	19,41	38,80	0,39
9,86	1	1	2	10984	19655	16764	15801	0,05	0,10	0,09	0,08	0,02	21	19,03	38,21	0,38
10,91	1	2	1	12566	40211	13069	21949	0,06	0,20	0,07	0,11	0,08	33	18,88	37,99	0,38
11,92	0	0	3	0	0	64803	21601	0,00	0,00	0,35	0,12	0,20	40	18,40	37,24	0,37
12,98	3	1	2	37553	24644	17603	26600	0,18	0,12	0,09	0,13	0,05	23	16,59	34,36	0,34
14,06	5	2	2	118961	46451	22093	62502	0,58	0,24	0,12	0,31	0,24	37	18,51	37,41	0,37
15,13	2	1	0	24376	9972	0	11449	0,12	0,05	0,00	0,06	0,06	21	18,24	36,99	0,37
NA10																
0,46	1016	1023	1062	13612899	13640162	14387106	13880056	68,11	68,09	67,47	67,89	0,36	31	22,84	43,78	0,44
1,23	109	104	87	1105188	1174972	996081	1092080	5,53	5,87	4,67	5,36	0,62	39	23,41	44,58	0,45
1,95	40	51	45	611825	886794	662499	720373	3,06	4,43	3,11	3,53	0,78	38	21,07	41,26	0,41
2,68	21	23	33	260841	267289	393313	307148	1,31	1,33	1,84	1,49	0,30	41	21,19	41,44	0,41
3,50	20	18	8	314285	395844	128312	279480	1,57	1,98	0,60	1,38	0,71	35	20,46	40,37	0,40
4,50	12	8	14	190481	127972	317469	211974	0,95	0,64	1,49	1,03	0,43	38	18,61	37,56	0,38
5,38	168	176	193	2769527	2632418	3389936	2930627	13,86	13,14	15,90	14,30	1,43	41	20,81	40,88	0,41
6,33	14	9	12	243136	137352	235936	205475	1,22	0,69	1,11	1,00	0,28	32	19,43	38,82	0,39
7,27	9	3	10	139424	42689	123367	101826	0,70	0,21	0,58	0,50	0,25	35	20,68	40,69	0,41
8,24	23	19	15	459651	516404	278712	418256	2,30	2,58	1,31	2,06	0,67	39	20,59	40,56	0,41
9,36	2	1	1	36311	14304	12654	21089	0,18	0,07	0,06	0,10	0,07	29	20,47	40,39	0,40
10,39	6	0	5	87996	0	98812	62269	0,44	0,00	0,46	0,30	0,26	35	18,66	37,65	0,38
11,36	7	15	11	147846	197295	244246	196462	0,74	0,98	1,15	0,96	0,20	36	19,63	39,12	0,39
12,41	0	0	1	0	0	39078	13026	0,00	0,00	0,18	0,06	0,11	68	19,39	38,76	0,39
13,56	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	18,91	38,03	0,38
14,69	1	0	1	6691	0	15612	7434	0,03	0,00	0,07	0,04	0,04	20	19,62	39,11	0,39

Horizonte [cm]	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% der Gesamtpixel ]					Pixelgröße [% FG]	Wassergeh. Vol %	Porosität		
	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW	Phi			a		
NA11																	
0,43	1001	1014	847	11732980	12513092	9498340	11248137	62,16	68,98	63,84	64,99	3,56	29	22,71	43,61	0,44	
1,20	155	133	130	2005924	1795263	1897227	1899471	10,63	9,90	12,75	11,09	1,48	43	22,07	42,70	0,43	
1,87	95	79	46	1368644	939062	537947	948551	7,25	5,18	3,62	5,35	1,82	40	21,19	41,44	0,41	
2,52	73	71	71	770393	749951	840022	786789	4,08	4,13	5,65	4,62	0,89	34	20,44	40,33	0,40	
3,34	49	36	44	929033	674298	907056	836795	4,92	3,72	6,10	4,91	1,19	39	19,96	39,62	0,40	
4,35	37	31	31	611636	591548	626438	609874	3,24	3,26	4,21	3,57	0,55	35	19,08	38,30	0,38	
5,46	10	5	4	296466	71756	61056	143093	1,57	0,40	0,41	0,79	0,67	36	17,44	35,73	0,36	
6,65	33	25	10	667812	566004	241188	491668	3,54	3,12	1,62	2,76	1,01	36	19,73	39,27	0,39	
7,76	12	6	10	293595	111619	166106	190440	1,56	0,62	1,12	1,10	0,47	39	19,35	38,69	0,39	
8,76	0	4	2	0	53021	32665	28562	0,00	0,29	0,22	0,17	0,15	30	20,10	39,84	0,40	
9,89	3	4	2	72109	49870	29652	50544	0,38	0,27	0,20	0,29	0,09	25	19,09	38,30	0,38	
11,08	1	0	0	9399	0	0	3133	0,05	0,00	0,00	0,02	0,03	17	19,07	38,28	0,38	
12,11	2	1	3	118079	10179	41735	56664	0,63	0,06	0,28	0,32	0,29	56	18,71	37,72	0,38	
13,14	0	1	0	0	13460	0	4487	0,00	0,07	0,00	0,02	0,04	24	18,80	37,86	0,38	
14,22	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	18,41	37,26	0,37	
15,50	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	17,40	35,66	0,36	
NA12																	
0,38	983	1012	1018	11855019	10432822	10344394	10877412	61,30	57,83	56,52	58,55	2,47	31	23,18	44,25	0,44	
1,08	160	144	159	1692078	1719398	1926676	1779384	8,75	9,53	10,53	9,60	0,89	39	23,36	44,51	0,45	
1,73	125	138	139	1405588	1476743	1540274	1474202	7,27	8,19	8,42	7,96	0,61	39	27,38	49,80	0,50	
2,38	96	102	79	1032488	1154892	840349	1009243	5,34	6,40	4,59	5,44	0,91	37	21,80	42,32	0,42	
3,19	60	42	57	1015349	746476	1139172	966999	5,25	4,14	6,22	5,20	1,04	36	20,25	40,05	0,40	
4,24	49	43	53	926285	793128	844912	854775	4,79	4,40	4,62	4,60	0,20	33	20,96	41,11	0,41	
5,29	45	48	43	795124	972715	772420	846753	4,11	5,39	4,22	4,57	0,71	37	20,62	40,60	0,41	
6,36	17	21	25	417011	400397	616379	477929	2,16	2,22	3,37	2,58	0,68	41	20,50	40,43	0,40	
7,49	6	5	7	76720	111907	175359	121329	0,40	0,62	0,96	0,66	0,28	35	19,94	39,59	0,40	
8,63	4	9	7	65913	123939	59153	83002	0,34	0,69	0,32	0,45	0,21	22	20,44	40,33	0,40	
9,70	0	0	1	0	0	11658	3886	0,00	0,00	0,06	0,02	0,04	23	19,81	39,39	0,39	
10,79	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	18,73	37,75	0,38	
11,95	0	1	1	0	7051	19391	8814	0,00	0,04	0,11	0,05	0,05	23	19,62	39,11	0,39	
13,09	0	1	1	0	22459	11230	11230	0,00	0,12	0,06	0,06	0,06	30	20,12	39,86	0,40	
14,29	1	0	0	14321	0	0	4774	0,07	0,00	0,00	0,02	0,04	22	19,26	38,56	0,39	
15,56	3	2	0	43705	77126	0	40277	0,23	0,43	0,00	0,22	0,21	38	19,73	39,27	0,39	

Sedimenttiefe [cm]	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% der Gesamtpixel ]					Pixelgröße [% FG]	Wassergeh. Vol %	Porosität		
	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW	Phi			a		
NB29																	
0,39	1127	1177	1132	11495327	11878214	11488604	11620715	64,56	65,47	63,58	64,53	1,07	30	26,12	48,20	0,48	
1,15	127	109	123	2129090	1737744	1865956	1910930	11,96	9,58	10,33	10,62	0,66	45	22,62	43,48	0,43	
1,85	97	81	75	1019175	989683	946221	985026	5,72	5,45	5,24	5,47	0,65	38	21,66	42,12	0,42	
2,52	60	56	65	620859	605346	718658	648288	3,49	3,34	3,98	3,60	0,30	32	21,17	41,41	0,41	
3,31	39	43	30	507064	691051	415511	537876	2,85	3,81	2,30	2,99	0,51	33	20,48	40,40	0,40	
4,23	11	19	17	165526	365019	321006	283851	0,93	2,01	1,78	1,57	0,35	38	20,15	39,91	0,40	
5,17	15	24	34	205462	377978	471786	351742	1,15	2,08	2,61	1,95	0,79	32	20,23	40,02	0,40	
6,13	39	33	29	734305	631644	736834	700928	4,12	3,48	4,08	3,89	0,46	41	19,88	39,50	0,40	
7,07	16	9	8	205237	150923	125546	160569	1,15	0,83	0,69	0,89	0,35	33	19,94	39,59	0,40	
7,99	3	2	7	48308	25603	158450	77454	0,27	0,14	0,88	0,43	0,23	40	19,81	39,40	0,39	
9,08	3	3	7	64309	42048	159537	88632	0,36	0,23	0,88	0,49	0,26	33	19,47	38,88	0,39	
10,14	17	17	12	309888	250686	236810	265795	1,74	1,38	1,31	1,48	0,24	37	19,25	38,55	0,39	
11,05	6	4	5	81213	68069	64313	71198	0,46	0,38	0,36	0,40	0,09	30	18,91	38,03	0,38	
12,06	2	1	1	33788	26343	13172	24434	0,19	0,15	0,07	0,14	0,06	32	18,69	37,70	0,38	
13,09	2	2	2	37154	38172	27993	34440	0,21	0,21	0,15	0,19	0,00	34	18,21	36,94	0,37	
14,08	1	1	1	34224	8424	23693	22114	0,19	0,05	0,13	0,12	0,00	42	18,36	37,18	0,37	
NB30																	
0,34	1585	1366	1324	15055642	15976164	14925770	15319192	77,81	80,43	77,67	78,63	1,07	43	32,76	56,18	0,56	
1,08	112	96	108	1394123	1204899	1557543	1385522	7,20	6,07	8,10	7,13	0,58	35	23,14	44,21	0,44	
1,84	68	58	56	732933	538382	554969	608762	3,79	2,71	2,89	3,13	0,09	29	21,44	41,79	0,42	
2,49	38	34	37	434063	324883	344653	367866	2,24	1,64	1,79	1,89	0,15	34	20,69	40,70	0,41	
3,23	23	26	25	295081	425146	316758	345662	1,52	2,14	1,65	1,77	0,32	32	20,16	39,92	0,40	
4,17	18	20	25	266815	329654	453336	349935	1,38	1,66	2,36	1,80	0,52	33	19,73	39,27	0,39	
5,06	18	17	14	221112	243902	243103	236039	1,14	1,23	1,26	1,21	0,13	36	19,85	39,45	0,39	
5,84	19	12	11	201958	164919	147765	171547	1,04	0,83	0,77	0,88	0,24	31	19,81	39,40	0,39	
6,69	17	15	11	217641	256872	195690	223401	1,12	1,29	1,02	1,15	0,22	33	19,53	38,98	0,39	
7,66	17	13	8	273798	206000	82922	187573	1,41	1,04	0,43	0,96	0,39	28	19,28	38,59	0,39	
8,68	12	5	11	151073	75537	151073	125894	0,78	0,38	0,79	0,65	0,38	26	19,03	38,21	0,38	
9,68	0	1	2	0	24353	27905	17419	0,00	0,12	0,15	0,09	0,11	34	18,80	37,85	0,38	
10,62	1	2	2	5588	28872	49828	28096	0,03	0,15	0,26	0,14	0,07	36	18,46	37,34	0,37	
11,54	4	1	2	49880	19453	33918	34417	0,26	0,10	0,18	0,18	0,13	30	18,25	37,01	0,37	
12,65	3	1	4	42970	14099	71840	42970	0,22	0,07	0,37	0,22	0,22	24	18,04	36,68	0,37	
13,78	1	2	4	7253	31082	60611	32982	0,04	0,16	0,32	0,17	0,18	27	17,77	36,25	0,36	

Sedimenttiefe [cm]	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% der Gesamtpixel]					Pixelgröße [% FG]	Wassergeh. Vol %	Porosität		
	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW	Phi			a		
NB31																	
0,31	1591	1488	1568	15682536	16152161	15339011	15724570	80,27	79,77	78,86	79,64	0,52	41	28,61	51,33	0,51	
1,08	125	129	125	1837898	2060975	2015060	1971311	9,41	10,18	10,36	9,98	0,52	36	23,04	44,07	0,44	
1,88	68	49	66	730890	554599	739784	675091	3,74	2,74	3,80	3,43	0,55	35	22,50	43,32	0,43	
2,64	41	46	39	597568	748094	501891	615851	3,06	3,69	2,58	3,11	0,40	36	21,25	41,52	0,42	
3,46	20	20	19	257374	226957	212918	232416	1,32	1,12	1,09	1,18	0,08	30	20,44	40,34	0,40	
4,33	12	13	14	146472	209455	266579	207502	0,75	1,03	1,37	1,05	0,11	33	19,86	39,47	0,39	
5,35	4	3	8	45466	40180	115781	67142	0,23	0,20	0,60	0,34	0,27	25	20,35	40,20	0,40	
6,28	12	10	11	158186	129532	121289	136335	0,81	0,64	0,62	0,69	0,06	32	20,26	40,07	0,40	
7,17	4	7	4	58254	101312	70412	76659	0,30	0,50	0,36	0,39	0,19	30	19,42	38,81	0,39	
8,14	1	0	0	14722	0	0	4907	0,08	0,00	0,00	0,03	0,06	30	19,10	38,33	0,38	
9,21	0	0	1	0	0	15634	5211	0,00	0,00	0,08	0,03	0,07	26	19,04	38,23	0,38	
10,22	0	1	1	0	9301	6201	5167	0,00	0,05	0,03	0,03	0,05	18	18,62	37,59	0,38	
11,13	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0	18,42	37,28	0,37	
12,12	1	1	2	6835	8939	25238	13671	0,03	0,04	0,13	0,07	0,06	20	18,24	36,99	0,37	
13,08	0	1	1	0	6181	7132	4437	0,00	0,03	0,04	0,02	0,06	14	18,22	36,97	0,37	
14,00	0	0	1	0	0	13346	4449	0,00	0,00	0,07	0,02	0,06	27	18,11	36,79	0,37	
NB32																	
0,33	1451	1585	1611	21131726	16190314	17784025	18368688	87,67	83,57	85,71	85,65	1,05	43	28,41	51,08	0,51	
0,96	123	129	126	1108052	1213278	1248087	1189806	4,60	6,26	6,02	5,62	0,18	36	24,18	45,62	0,46	
1,64	39	54	39	395304	799708	429156	541389	1,64	4,13	2,07	2,61	0,56	34	22,23	42,93	0,43	
2,40	37	23	30	464686	262680	322991	350119	1,93	1,36	1,56	1,61	0,58	32	21,39	41,73	0,42	
3,23	10	15	20	136200	220190	285566	213985	0,57	1,14	1,38	1,03	0,39	31	20,09	39,82	0,40	
4,12	8	10	7	129936	175822	186726	164161	0,54	0,91	0,90	0,78	0,13	43	19,40	38,78	0,39	
5,07	10	3	5	243830	41741	45814	110462	1,01	0,22	0,22	0,48	0,39	36	19,30	38,63	0,39	
5,99	13	14	10	181171	208347	117761	169093	0,75	1,08	0,57	0,80	0,19	32	19,34	38,68	0,39	
6,89	11	8	9	155965	104635	156459	139019	0,65	0,54	0,75	0,65	0,19	30	19,00	38,17	0,38	
7,80	3	2	4	34445	53434	58733	48870	0,14	0,28	0,28	0,23	0,08	37	18,92	38,05	0,38	
8,79	3	1	0	34113	7058	0	13724	0,14	0,04	0,00	0,06	0,18	18	18,40	37,24	0,37	
9,79	0	0	1	0	0	22572	7524	0,00	0,00	0,11	0,04	0,05	50	18,58	37,52	0,38	
10,65	2	2	4	25898	29917	35722	30512	0,11	0,15	0,17	0,14	0,09	26	18,23	36,97	0,37	
11,57	1	0	1	13672	0	8413	7362	0,06	0,00	0,04	0,03	0,06	21	17,92	36,50	0,36	
12,51	0	1	0	0	7915	0	2638	0,00	0,04	0,00	0,01	0,05	17	18,04	36,68	0,37	
13,53	2	1	1	38403	26015	10530	24982	0,16	0,13	0,05	0,11	0,08	30	17,39	35,64	0,36	

**Tabelle 26: Sensitivität und manuelle Auszählung der Luminophoren**

Horizonte	Anzahl Pixel			Pixel pro Horizont:				Anzahl Pixel [% d. Gesamtpixel]					Pixelgröße
[cm]	a	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW	
0,29	1742	1995	1969	22269265	19849981	20323845	20814364	94,29	94,59	94,61	94,49	0,18	47
0,88	7	8	5	72118	85364	48864	68782	0,31	0,41	0,23	0,31	0,09	35
1,56	27	22	23	324368	216959	269057	270128	1,37	1,03	1,25	1,22	0,17	32
2,32	22	16	18	405756	297157	309886	337600	1,72	1,42	1,44	1,53	0,17	45
3,19	24	25	22	355453	359276	334910	349880	1,50	1,71	1,56	1,59	0,11	31
4,24	6	6	8	183568	169091	195729	182796	0,78	0,81	0,91	0,83	0,07	47
5,49	1	1	0	8187	8187	0	5458	0,03	0,04	0,00	0,02	0,02	12
Manuelle Auszählung KA1													
Horizonte	Anzahl Luminophoren			Luminophoren pro Horizont				Anzahl Luminophoren [% d. Gesamtluminophoren]					
[cm]	a	b	c	a	b	c	MW	a	b	c	MW	STABW	
0,33	769	776	763	1174878	1185573	1165711	1175387	98,80	98,80	98,57	98,72	0,13	
0,98	36	30	36	10997	9164	10997	10386	0,92	0,76	0,93	0,87	0,09	
1,58	12	15	17	3312	4139	4691	4047	0,28	0,34	0,40	0,34	0,06	
2,15	0	2	4	0	583	1165	583	0,00	0,05	0,10	0,05	0,05	
2,85	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
3,75	0	1	0	0	499	0	166	0,00	0,04	0,00	0,01	0,02	
4,72	0	0	0	0	0	0	0	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	

## Danksagung

Am Ende meiner Arbeit möchte ich mich ganz herzlich bei allen bedanken, die so tatkräftig zum Gelingen meiner Diplomarbeit beigetragen haben:

- ✿ Stefan Forster für das Thema, die Begeisterung und all die Unterstützung während meiner ganzen Diplomarbeitszeit
- ✿ Martin Powilleit für ein immer offenes Ohr, viele fachliche Ratschläge und sehr hilfreiche Kommentare beim Verfassen der Arbeit
- ✿ Florian Peine der Ansprechpartner nebenan für die schnelle Hilfe zwischendurch
- ✿ Gerd Graf, Holger Pielenz, Frau Meier, Frau Buchta und der Arbeitsgruppe Meeresbiologie für die angenehme Arbeitsatmosphäre, die technische Unterstützung sowie größere und kleinere Hilfen
- ✿ Kai Winkelmann für einen genialen Traum, gemeinsame Erörterungen und eine nie langweilige Zeit im Labor
- ✿ Birgit Martin für die Hilfe beim „Schlachten“, beim Korrekturlesen und die schönen Gespräche zwischendurch
- ✿ Sebastian für Erste Hilfe beim Gefriertrocknen
- ✿ Jens, André (LKU) und Sylvia Klein (IOW) für die Unterstützung bei den Gefriertrockenorgien
- ✿ Gerrit, Micha und Stefan fürs Fehlerfinden und die gute konstruktive Kritik
- ✿ Udo für dezentrale Sicherungskopien, die Schwätzchen und die Zigarette zwischendurch
- ✿ Kirstin (Mitstreiterin am anderen Ende des Telefons) für großen Informationsaustausch, aufmunternde Gespräche und Durchhalteparolen
- ✿ Mensen-um-halb-zwei-Gruppe für entspannende Mittagspausen (ihr fehlt mir sehr!)
- ✿ Michael Rau und Maria Kiamilidis-Brucker für große mentale Unterstützung, ein nie versiegendes Interesse an meiner Arbeit und nobelpreiswürdige Methodenentwicklung (Bratenschlauch)
- ✿ Beatrix Rau für die lieben Wünsche und Hilfe beim Durchhalten
- ✿ Stephan für alles!

## **Eidesstattliche Erklärung**

Hiermit erkläre ich an Eides statt, dass ich die vorliegende Arbeit mit dem Titel „Untersuchung der Bioturbationsaktivität von Organismen verschiedener funktioneller Gruppen mit Partikeltracern“ selbständig angefertigt habe. Ich habe dazu keine anderen als die von mir angegebenen Hilfsmittel und Quellen verwendet und den benutzten Werken inhaltlich oder wörtlich entnommene Stellen als solche kenntlich gemacht.

Rostock, den