

**Die Eisalgenflora des Weddellmeeres (Antarktis):
Artenzusammensetzung und Biomasse sowie
Ökophysiologie ausgewählter Arten**

**Sea Ice Algae of the Weddell Sea (Antarctica):
Species Composition, Biomass, and Ecophysiology
of Selected Species**

Annette Bartsch

Annette Bartsch

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung
Columbusstraße; 2850 Bremerhaven; Bundesrepublik Deutschland

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die 1989 am Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Bremen angefertigt wurde. Der Daten-Anhang der Originalarbeit sowie in der Originalarbeit enthaltene Farbfotos wurden hier nicht wiedergegeben.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Zusammenfassung.....	1
Summary.....	3
1. Einleitung.....	5
1.1. Meereisbildung und Meereistypen.....	5
1.2. Die Eislebensgemeinschaft.....	7
1.3. Das Weddellmeer.....	9
1.4. Probleme, Fragestellung und Ziele	11
2. Material und Methoden.....	13
2.1. Arbeitsabläufe	13
2.1.1. Probengewinnung.....	13
2.1.2. Diatomeenkulturen.....	13
2.1.2.1. Basiskulturen.....	13
2.1.2.2. Versuchsdurchführung Salz- und Temperaturtoleranz	16
2.1.2.3. Simulation der Eisschmelze	17
2.2. Arbeitsmethoden.....	17
2.2.1. Auszählen der Proben.....	17
2.2.2. Inhaltsstoffe	19
2.2.2.1. Chlorophyll <i>a</i>	19
2.2.2.2. Prolin.....	19
2.2.3. Physikalische Messungen	20
2.2.4. Nährsalze.....	20
3. Ergebnisse.....	21
3.1. Umweltbedingungen	21
3.1.1. Eissituation.....	21
3.1.1.1. ANT V/2 (Juli - September 1986).....	21
3.1.1.2. ANT V/3 (Oktober - Dezember 1986).....	22
3.1.2. Physikalische Eismessungen.....	26
3.1.2.1. Licht.....	26
3.1.2.2. Temperatur und Salinität.....	31
3.1.3. Nährsalze.....	33
3.2. Biologie des Meereises.....	36
3.2.1. Qualitative Auswertung.....	36
3.2.1.1. Artenbestand.....	36
3.2.1.2. Lebenszustand.....	39
3.2.1.3. Dauerstadien	39
3.2.2. Quantitative Auswertung	42
3.2.2.1. Räumliche Unterschiede (horizontal)	42
3.2.2.2. Räumliche Unterschiede (vertikal).....	53
3.2.2.3. Saisonale Veränderungen.....	56
3.2.2.4. Vergleich der Biomasse Eis - Wassersäule	64
3.3. Versuche	67
3.3.1. Salz- und Temperaturreistenz von Eisdiatomeen.....	67
3.3.2. Osmotisch wirksame Substanzen.....	69

3.3.3. Simulation der Eisschmelze	70
4. Diskussion.....	75
4.1. Methodische Probleme.....	75
4.1.1. Probennahme.....	75
4.1.2. Probenverarbeitung.....	76
4.1.3. Taxonomie.....	76
4.1.4. Versuche.....	76
4.2. Eisalgenflora des Weddellmeeres.....	77
4.3. Modifizierende Faktoren.....	80
4.3.1. Bei der Eisbildung wirksame Faktoren.....	80
4.3.1.1. Eisbildungsgeschwindigkeit und Zusammensetzung des Phytoplanktons	80
4.3.1.2. Physikalische Anreicherungsmechanismen	82
4.3.2. Im Eis wirksame Faktoren	83
4.3.2.1. Licht.....	83
4.3.2.2. Temperatur und Salinität.....	86
4.3.2.3. Raumangebot.....	89
4.3.2.4. Nährsalze.....	89
4.3.2.5. Beweidung.....	90
4.3.2.6. Salzlaugenwanderung.....	91
4.4. Die Bedeutung der Eisalngengesellschaft.....	91
4.5. Abschlußbetrachtung und Ausblicke	93
5. Literatur	97
6. Anhang.....	106
Danksagung.....	110

Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war die Beschreibung der klein- und großräumigen sowie saisonalen Verteilung von Algen und deren Biomasse im winterlichen Meereis des Weddellmeeres, um daraus ein Gesamtbild der die Eisalngengesellschaft modifizierenden Umweltfaktoren ableiten zu können.

Die Untersuchungen wurden während des Winter-Weddell-See-Projektes 1986 von Juli bis Dezember an Bord des Forschungsschiffes "Polarstern" im Gebiet des nordöstlichen und östlichen Weddellmeeres (58° bis 77° S, 8° O bis 32 ° W) durchgeführt. Zusätzlich wurden Eiskerne der "Polarstern"-Expedition ANT III/3 vom Januar und Februar 1985 aus dem östlichen Weddellmeer berücksichtigt.

An mehr als 70 Stationen wurden physikalische (Salzgehalt, Licht, Temperatur), chemische (Nährsalze) und glaziologische (Eistextur) Parameter im Eis gemessen. An 30 Eisstationen erfolgte eine intensive biologische Bearbeitung mit Bestimmung der Artenzusammensetzung und Biomasse (Chlorophyll *a*) der Eisalngengesellschaft.

In Laborexperimenten wurde die Reaktion ausgewählter Diatomeenarten auf veränderte Temperaturen und Salzgehalte getestet; zusätzlich wurde experimentell die Eisschmelze simuliert.

Die Eislebensgemeinschaft setzte sich vorwiegend aus kleinen pennaten Diatomeen mit *Nitzschia cylindrus* als im gesamten Gebiet dominierender Art zusammen. Lokal bzw. zeitlich begrenzt traten die Haptophyceae *Phaeocystis pouchetii*, *Nitzschia closterium* und zentrische Diatomeen in hoher Abundanz auf. Diatomeendauersporen wurden nur vereinzelt gefunden, während Chrysophyceencysten die oberen Eisschichten von Festeiskernen der Expedition ANT III/3 beherrschten.

Nur wenige Arten waren auf bestimmte Bereiche des Eises beschränkt. So fehlten *Chaetoceros neogracile* und Chrysophyceencysten in den unteren Eisschichten, während *Amphiprora kufferathii*, *Berkeleya rutilans* und *Nitzschia stellata* als typische Vertreter der Bodengesellschaft auftraten.

Regionale Unterschiede führten zur Abgrenzung verschiedener Bereiche: der nördliche Packeisgürtel war durch ein verstärktes Auftreten von *Chaetoceros dicaeta*, *Nitzschia kerguelensis*, *Nitzschia prolongatoides* und *Dactyliosolen tenuijunctum* charakterisiert. In Neueiskernen der Küstenpolynya dominierten *Thalassiosira antarctica* und *Tropidoneis glacialis*, während ältere Eiskerne in diesem Gebiet von verschiedenen Vertretern der Gattung *Nitzschia* beherrscht wurden. In Küstenfesteiskernen traten in den unteren Eisschichten vorwiegend koloniebildende Arten wie *Amphiprora kufferathii*, *Berkeleya rutilans* und verschiedene Nitzschien auf.

Über den Untersuchungszeitraum war ein kontinuierlicher Anstieg der pflanzlichen Biomasse festzustellen. Im nördlichen Packeisgürtel kam es zur Ausbildung einer Algenblüte in den oberen Eisschichten mit *Phaeocystis pouchetii* und *Nitzschia closterium*. Der mittlere Chlorophyllgehalt stieg von 0,6 auf mehr als 5 µg/l an. In Küstenfesteiskernen entwickelte sich ein Biomassemaximum mit Chlorophyllkonzentrationen über 1000 µg/l (Januar) in den unteren Eisschichten.

Die Konzentration der pflanzlichen Biomasse im Eis war im Winter und Frühjahr gegenüber der Wassersäule deutlich erhöht.

In Laborexperimenten wurde eine hohe Salz- und Temperaturreistenz ausgewählter Eisdiatomeen festgestellt. Zellteilungen wurden bis zu einer Salinität von 90 ‰ und einer

Zusammenfassung

Temperatur von $-5,5^{\circ}\text{C}$ beobachtet. Die Erhöhung der Salinität wirkte sich dabei stärker als die Temperaturerniedrigung auf die Wachstumsrate der Diatomeen aus. Algen, die über einen Zeitraum von 20 Tagen einem Salzgehalt von 150 ‰ und einer Temperatur von $-7,5^{\circ}\text{C}$ ausgesetzt waren, wurden durch diese Umweltbedingungen nicht geschädigt. Ansteigende Salzgehalte und sinkende Temperaturen führten dabei zu einer intrazellulären Prolinreicherung. Diese Aminosäure hält das intrazelluläre osmotische Potential im Gleichgewicht zur hyperosmotischen Umgebung und verhindert die Eisbildung in den Zellen.

In einem Versuch zur Simulation der Eisschmelze zeigten Diatomeen, die während des Winters im untersuchten Eiskern eingeschlossen waren, unmittelbar nach ihrer Freisetzung in die Wassersäule eine intensive Teilungsaktivität.

Der Vergleich der Artenzusammensetzung mit Untersuchungen anderer Autoren im Weddellmeer ergibt eine gute Übereinstimmung. Hinsichtlich der Biomasse- und Artenverteilung in Küstenfesteiskernen zeigen sich deutliche Parallelen zu Festeiskernen aus dem Rossmeer.

Die Bedeutung der Eisalgen als Primärproduzenten, Nahrungsquelle und Saatpopulation wird dargestellt. Dabei ist besonders ihre Funktion als winterliches Nahrungsreservoir für tierische Organismen hervorzuheben.

Die verschiedenen im Eis wirksamen Umweltparameter werden diskutiert. Dabei zeigen sich Vernetzungen dieser Parameter sowie Wechselwirkungen zwischen dem Eis und der Wassersäule. Infolgedessen sollten die Umweltfaktoren nicht isoliert voneinander bewertet werden.

Summary

The aim of this thesis was to determine the small and large scale distribution of microalgae as well as their biomass in sea ice of the Weddell Sea during winter and to determine the effect of environmental factors on the sea ice community as a whole.

The investigations were done during the Winter Weddell Sea Project 1986 (WWSP 86) on R.V. POLARSTERN from July to December. The areas of investigation were the north eastern and eastern Weddell Sea between 58° to 77° S and 8° E to 32° W. Additional ice cores collected during the R.V. POLARSTERN cruise ANT III/3 to the eastern Weddell Sea during January and February 1985, were also analyzed.

Parameters determined in ice cores from over 70 stations were: Physical (light, temperature), chemical (salinity, nutrients) and glaciological (ice texture). Extensive biological analyses (algal species enumeration, chlorophyll *a* determination) were done on ice cores from 30 stations.

The reaction of selected sea ice diatoms to changes in temperature and salinity was tested in the laboratory. Growth of sea ice algae was followed in a simulated ice melt experiment.

The sea ice community comprises mainly small pennate diatoms with *Nitzschia cylindrus* being the dominant species in the entire area of investigation. *Phaeocystis pouchetii*, *Nitzschia closterium* as well as centric diatoms were locally and temporally very abundant. Resting spores were seldom found while chrysophycean cysts were ubiquitous in the upper layers of fast ice cores collected during ANT III/3.

Very few species were restricted to specific zones in the ice: *Chaetoceros neogracile* und chrysophycean cysts were usually absent from the bottom layers, while *Amphiprora kufferathii*, *Berkeleya rutilans* und *Nitzschia stellata* preferred this zone.

Regional differences in species composition could, however, be discerned: The northern packice belt was characterized by the frequent presence of *Chaetoceros dictyota*, *Nitzschia kerguelensis*, *Nitzschia prolongatoides* and *Dactyliosolen tenuijunctum*. *Thalassiosira antarctica* and *Tropidoneis glacialis* dominated in new-ice cores from the coastal polynya whereas older ice cores from this area were dominated by the genus *Nitzschia*. Fast-ice cores were characterized by bottom layers of the colony forming *Amphiprora kufferathii* and *Berkeleya rutilans* as well as various *Nitzschias*.

An increase in sea ice-algal biomass was observed during the period of investigation, while a bloom of *Phaeocystis pouchetii* and *Nitzschia closterium* developed in the upper layers of sea ice from the northern packice belt. The mean chlorophyll *a* content increased from 0.6 up to 5 µg/l. The chlorophyll *a* content in the bottom layers of fast ice cores reached levels of over 1000 µg/l in January.

During winter and spring, the algal biomass in sea ice was significantly higher than in the water column.

Selected sea ice diatoms showed a strong resistance to very low temperatures and high salinities. Cell division was still observed at a salinity of 90 ‰ and a temperature of -5,5° C. Growth was affected more by a salinity increase than a drop in temperature. Diatoms which had been subjected to a salinity of 150 ‰ and temperature of -7,5° C for 20 days did not appear to suffer any detrimental effects. Salinity increases and a simultaneous temperature decrease resulted in the elevation of the intracellular proline levels in the diatoms. The amino acid proline regulates the intracellular osmotic potential and prevents ice formation in the diatom cells.

Summary

An experiment simulating the ice melt showed that diatoms frozen into the ice during winter, resumed rapid growth immediately after being released into the water.

A comparison of the algal species distribution obtained in this study with results of other authors for the same area shows a good agreement while biomass and species composition of fast ice cores closely resembles those in fast ice cores from the Ross Sea.

The significance of sea ice algae as primary producers, food source and seeding population is discussed. Their importance as a winter food reserve for zooplankton is emphasized.

The various environmental parameters effective in the ice are discussed. It is clear that interrelationships exist within the sea ice as well as between the ice and the underlying water column indicating that these should not be assessed apart.

1. Einleitung

Ein grundlegendes Charakteristikum des antarktischen Ozeans ist die saisonal stark schwankende Meereisbedeckung. Im September erreicht das Meereis mit $20 \times 10^6 \text{ km}^2$ seine maximale Ausdehnung und nimmt im Laufe des Südsommers bis auf etwa $4 \times 10^6 \text{ km}^2$ (Februar) ab (PARKINSON et al., 1987) (Abb. 1). Neben seiner klimatologischen und ozeanographischen Bedeutung stellt es eine wichtige Lebensgrundlage für viele antarktische Organismen dar. Das antarktische Meereis besteht zu 80 % aus einjährigem Eis, das jedes Jahr im Herbst und Winter neu gebildet wird.

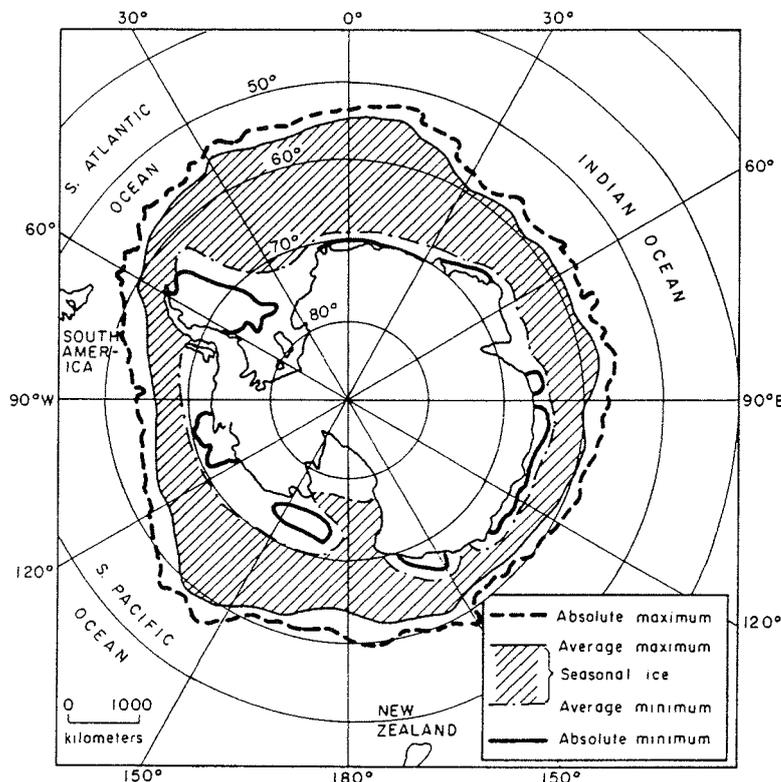


Abb. 1: Die Ausdehnung des Meereises in der südlichen Hemisphäre mit einer Bedeckung von mehr als 1/8 (aus MAYKUT (1985); nach CENTRAL INTELLIGENCE AGENCY, 1978).

1.1. Meereisbildung und Meereistypen

Kühlt sich im Herbst das Meerwasser so weit ab, daß sein Gefrierpunkt unterschritten wird, bilden sich nahe der Oberfläche nadel- oder plättchenförmige Eiskristalle (Abb. 2 B). Die Kristalle bestehen aus reinem Wasser, so daß der Salzgehalt der zurückbleibenden flüssigen Phase kleinräumig erhöht wird. Anschließend frieren die Kristalle zu größeren Gebilden zusammen (Abb. 2 C), wobei das salzreiche Meerwasser zum Teil mit eingeschlossen wird. Das Meereis besteht somit aus einem System von Kristallen und dazwischenliegenden Laugenkanälen und -taschen (Lakunen). Zwischen dem Salzgehalt des eingeschlossenen Wassers (Lauge) und der Temperatur des umgebenden Eises herrscht ein thermodynamisches Gleichgewicht: der Salzgehalt der Lauge ist eine Funktion der Umgebungstemperatur. Sinkt die Umgebungstemperatur (Abb. 2 D), wird dieses Gleichgewicht gestört. Als Folge davon friert

Einleitung

zusätzliches Eis aus, wodurch das Volumen der Lakunen kleiner wird und sich der Salzgehalt der Lauge erhöht. Dieser Vorgang dauert so lange an, bis das zuvor beschriebene Gleichgewicht wieder erreicht ist. Steigt die Temperatur (Abb. 2 E), schmilzt nach dem gleichen Prinzip Eis ab: das Volumen der Salztaschen nimmt zu und der Salzgehalt der Lauge fällt. Unter Zugrundelegung eines linearen Temperaturgradienten von der Eisober- zur Eisunterseite kann die Temperatur der Salzlauge für jede Eisschicht mit Hilfe der Eisdicke und der Lufttemperatur bestimmt werden.

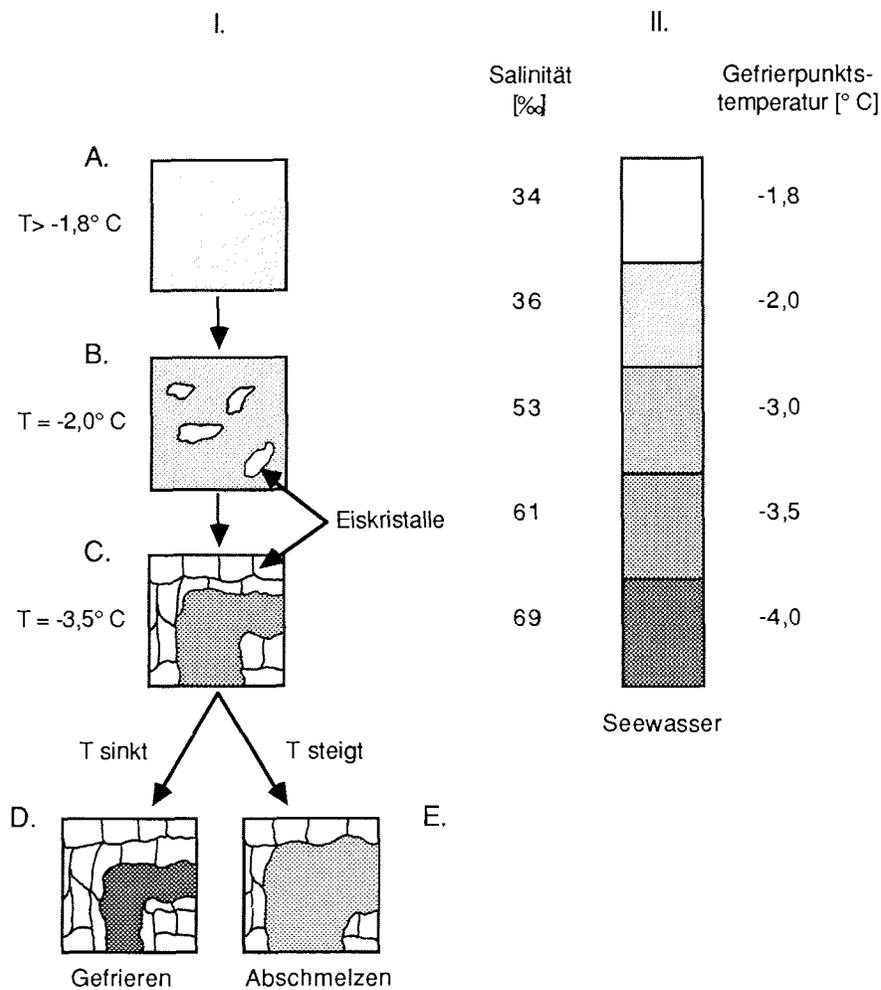


Abb. 2: I. Eisbildung und thermodynamisches Gleichgewicht im Meereis. Zunehmend dichtere Punktierungen kennzeichnen ansteigende Salzgehalte der eingeschlossenen Lauge, die zusammen mit ihren Gefrierpunkts-temperaturen in Teilabbildung II. dargestellt sind.

Aus der Laugentemperatur kann die entsprechende Salinität nach den Gleichungen von ASSUR (1958) berechnet werden:

$$S = \frac{1000T}{T-54,11}$$

$$T > -8,2^{\circ} \text{ C}$$

$$S = \frac{62,4-10,31 T}{1,0624-0,01031 T}$$

$$-22,9^{\circ} \text{ C} < T < -8,2^{\circ} \text{ C}$$

(T = Temperatur der Salzlauge in °C; S = Salinität der Salzlauge in ‰)

Aufgrund der niedrigen Lufttemperaturen im antarktischen Winter kann die Temperatur im Meereis auf Werte unter -5° C absinken und dementsprechend die Salinität der eingeschlossenen Lauge auf über 100 ‰ ansteigen (GRANT und HORNER, 1976; KOTTMEIER und SULLIVAN, 1988).

In Abhängigkeit von den Umgebungsbedingungen entstehen verschiedene Eistypen (WEEKS und ACKLEY, 1982; LANGE, 1988):

- **säulenförmiges Eis:** Entsteht bei ruhiger Meeresoberfläche bzw. an der Unterseite einer bereits gebildeten Meereisdecke und besteht aus langen Kristallen, die parallel zur Richtung des Wärmeaustausches ausgerichtet sind. Erreicht säulenförmiges Eis eine Dicke von einigen Dezimetern, wird der Wärmeaustausch zwischen Wasser und Atmosphäre so weit eingeschränkt, daß das weitere Wachstum nur noch sehr langsam erfolgt ($< 0,5 \text{ cm/Tag}$).
- **granuläres Eis:** Bei turbulenter Wasseroberfläche (z.B. durch Wellenbewegung) bilden sich nadel- oder plättchenförmige Eiskristalle, die zunächst einen Eisbrei bilden. Dieser reichert sich an der Oberfläche an und wächst zu Scheiben zusammen, die durch fortgesetztes Scheuern die Form kreisrunder Teller von annähernd gleicher Größe mit aufgebogenen Rändern annehmen (**Pfannkuchen**). Die Pfannkuchen wachsen schließlich zur geschlossenen Treibeisdecke zusammen. Vollzieht sich dieser Vorgang unter seitlichem Druck, finden Überschiebungen statt und es entsteht **Packeis** mit Preßeisrücken von mehreren Metern Dicke. Die Turbulenzen gewährleisten einen steten Wärmeaustausch, so daß sehr hohe Eisbildungsraten von mehr als 1 cm pro Stunde erreicht werden (ACKLEY et al., 1980, GOW et al., 1982).
- **Plättchen-Eis:** Besteht aus zusammengefrorenen Eisplättchen mit einem Durchmesser von mehreren Zentimetern und einer Dicke von wenigen Millimetern. Eisplättchen können im nicht verfestigten Zustand bis zu 5 m dicke Schichten unter dem Eis bilden. Dieser Eistyp ist auf küstennahes Festeis beschränkt und wurde bisher nur bei Schollen gefunden, die nicht weiter als 35 km von der Eisschelfkante entfernt waren (LANGE et al., 1989).

Bei der Eisbildung werden im Wasser enthaltene Organismen in den Lakunen zwischen den Eiskristallen eingeschlossen. In der Zeit zwischen Einschluß und Eisschmelze sind diese Algen den im Eis herrschenden Umweltbedingungen ausgesetzt. Diese sind im Herbst und Winter durch ein geringes Lichtangebot, tiefe Temperaturen und hohe Salzgehalte gekennzeichnet.

1.2. Die Eislebensgemeinschaft

Bereits vor 150 Jahren berichteten HOOKER (1847) aus der Antarktis und EHRENBERG (1853) aus der Arktis von Organismen im Meereis. Über einen Zeitraum von 120 Jahren wurden zahlreiche Berichte über im Eis vorkommende Algen veröffentlicht (CLEVE und GRUNOW, 1880; CLEVE, 1883; HEIDEN und KOLBE, 1928 u.v.a.), die sich jedoch auf taxonomische und biogeographische Fragestellungen beschränkten. In diesem Zeitraum wurden 500 Arten bzw. Artengruppen beschrieben, deren taxonomische Stellung auch heute zum Teil noch unklar ist. Erst Ende der 50er und Anfang der 60er Jahre wurden neue Methoden entwickelt, die eine Quantifizierung der Leistungen und Anforderungen dieser Organismen ermöglichten. Es

Einleitung

wurden Biomasse- und Primärproduktionsbestimmungen durchgeführt (BUNT und LEE, 1970; HSIAO, 1980; KOTTMEIER und SULLIVAN, 1988) und die Reaktionen auf Veränderungen wichtiger Umweltparameter wie Licht und Salinität geprüft (BUNT und LEE, 1972; GRANT und HORNER, 1976; PALMISANO und SULLIVAN, 1982). Entsprechend der vertikalen Anordnung der Organismen wurden verschiedene Eishabitate beschrieben (MEGURO, 1962; BUNT und WOOD, 1963; WHITAKER, 1977). HORNER et al. (1988) faßten diese Beobachtungen zusammen und definierten verschiedene Organismengesellschaften (Abb. 3):

a) Oberflächengesellschaften (Surface assemblages)

a1) Infiltrationsgesellschaft (Infiltration assemblage):

im Bereich der Eis-Schnee-Grenze, in die Seewasser eingesickert ist

a2) "Pool-Gesellschaft" (Pool assemblage):

in flüssigkeitsgefüllten Vertiefungen auf der Oberfläche, die durch Schmelzen oder Überfluten entstehen

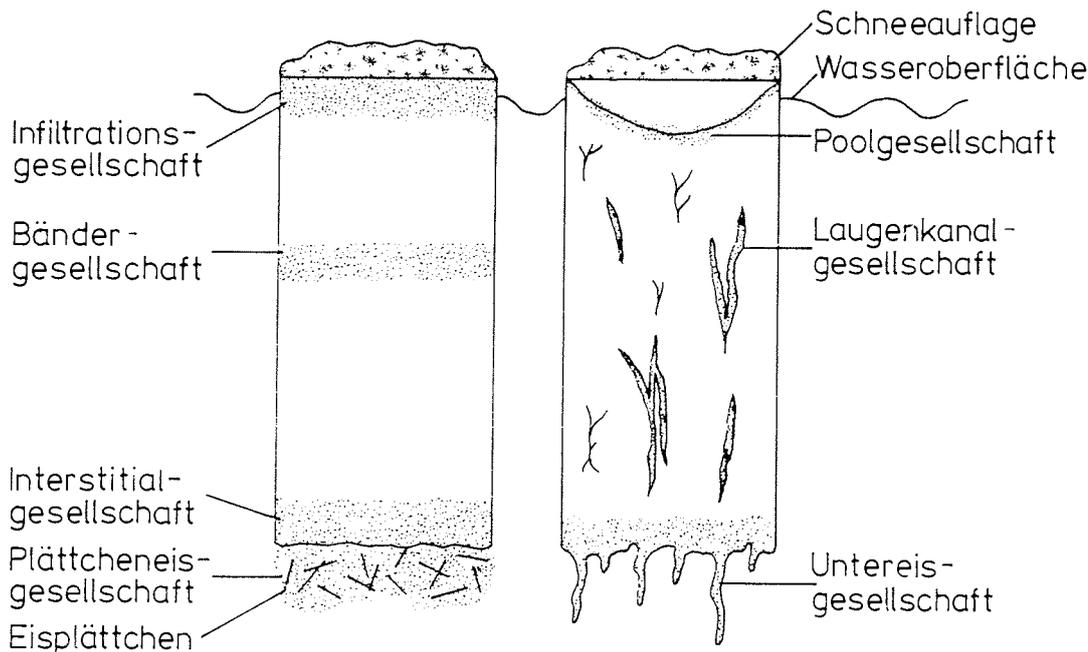


Abb. 3: Schematische Darstellung der verschiedenen Eisalngesellschaften (nach HORNER et al., 1988; verändert).

b) "Inner"-Eis-Gesellschaften (Interior assemblages)

b1) Bändergesellschaft (Band assemblage):

Bodengesellschaft, unter die sich andere Schollen geschoben haben oder unter der sich neues Eis gebildet hat

b2) Laugenkanalgesellschaft (Brine channel assemblage):

in Salzlaugentaschen und -kanälen sowie in Spalten und Rissen

c) **Gesellschaften der Eis-Wasser-Grenzzone bzw. Bodengesellschaften (Bottom assemblages)**

- c1) Interstitialgesellschaft (Interstitial assemblage):
zwischen Eiskristallen
- c2) Untereisgesellschaft (Sub-ice assemblage):
Matten und/oder Vorhänge, die locker an der Eisunterseite angeheftet sind

Hinzuzufügen ist die von diesen Autoren nicht aufgeführte

- d) **Plättcheneisgesellschaft** (BUNT, 1963; GARRISON et al., 1986):
zwischen nicht verfestigten Eisplättchen unter der festen Eisdecke

Bodengesellschaften treten vorwiegend im McMurdo Sound (165° O, 78° S) (BUNT, 1963; PALMISANO und SULLIVAN, 1983) und in der Lutzow-Holm Bucht (38° O, 69° S) (HOSHIAI, 1977 und 1981) auf. Oberflächen- und "Inner"-Eis-Gesellschaften wurden insbesondere für das Untersuchungsgebiet dieser Arbeit, das Weddellmeer beschrieben (GARRISON und BUCK, 1982; CLARKE und ACKLEY, 1984)

1.3. Das Weddellmeer

Das Weddellmeer liegt im atlantischen Sektor des Antarktischen Ozeans und wird im Süden und Osten vom Antarktischen Kontinent, im Westen von der Antarktischen Halbinsel und im Norden vom Scotia-Rücken begrenzt (Abb. 4). Im Nordosten fehlt eine natürliche Begrenzung (HELLMER und BERSCH, 1985). Die ca. 2500 km lange Küste wird fast ausschließlich von der Schelfeiskante gebildet. Die Fläche des Weddellmeeres entspricht in etwa der des Mittelmeeres, wobei rund 25 % der Gesamtfläche auf den Kontinentalschelf im Süden entfallen. Der Abfall des im östlichen Weddellmeer bis zu 90 km und im Bereich des Filchner-Schelfeises 400 km breiten Kontinentalschelfes zur Tiefsee hin liegt in 400 bis 600 m Tiefe. An einigen Stellen ist dieser Schelf sehr flach. So wurden z.B. in der Atka-Bucht (70° 30' S; 8° W)

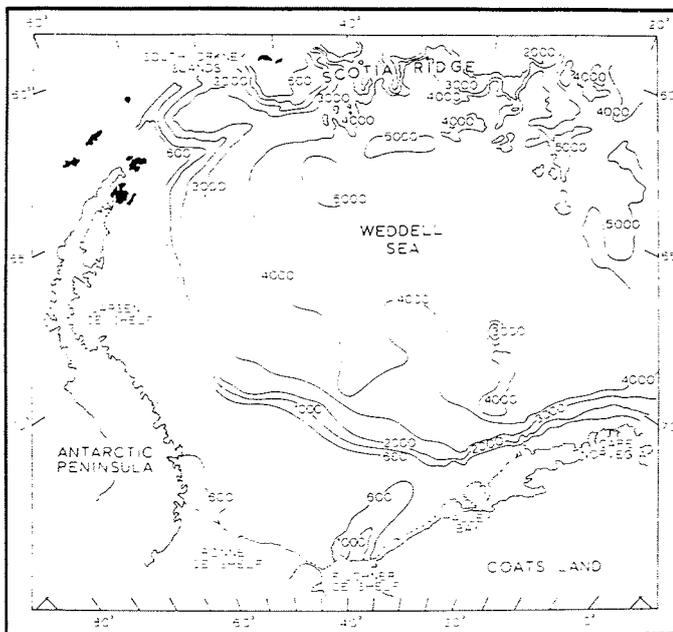


Abb. 4: Bathymetrie des Weddellmeeres. Tiefen in Metern (aus: CARMACK und FOSTER, 1977)

Einleitung

zum Teil Wassertiefen von 90 Metern gemessen (KLAGES, pers. Mitt.). Das zentrale Becken besitzt eine durchschnittliche Tiefe von 4400 m. Auffällig sind außerdem in den Schelf eingetieft Rinnen, deren größte die 1200 m tiefe Depression ist, die teilweise unter dem Filchner-Eisschelf liegt.

Das Weddellmeer ist das antarktische Gebiet mit der größten jahreszeitlichen Veränderung der Eisbedeckung. Die größte Ausdehnung wird im August mit $4,36 \times 10^6 \text{ km}^2$, die geringste im Februar mit $1,14 \times 10^6 \text{ km}^2$ erreicht (ROPELEWSKI, 1983). Im September liegt die nördliche Eisgrenze zwischen 56° und 57° S . Die gesamte östliche Schelfeisküste ist im Sommer eisfrei. Große Gebiete des Weddellmeeres (so das gesamte Gebiet westlich von 25° W) sind ständig eisbedeckt. Die mittlere Eisdicke beträgt etwa 1m bei einjährigem (vorherrschend im östlichen Teil) und 3 m bei mehrjährigem Eis (vorherrschend im Bereich der Antarktischen Halbinsel).

50 bis 70 % des Weddellmeer-Eises besteht aus rasch gebildetem granulärem Eis, das vorwiegend in Polynyas und Waken (offene Wasserflächen) entsteht (LANGE et al., 1989). Von 1973 bis 1977 entstand im Packeis des östlichen Weddellmeeres eine riesige Polynya von etwa $2,5 \times 10^5 \text{ km}^2$ (Ausdehnung: 63° bis 71° S und 30° W bis 15° O) (MARTINSON et al., 1981). Kleinere küstennahe Polynyen entstehen in diesem Gebiet regelmäßig durch ablandige Winde, die das Meereis nach Westen verfrachten. Im Winter sind Polynyen Gebiete mit intensiver Neueisbildung.

Die Zirkulation des Weddellmeeres wird durch den westlichen Teil eines über dem Weddell-Becken liegenden, langgestreckten zyklonischen Wirbels bestimmt. Die allgemeine Zirkulation ist nach CARMACK und FOSTER (1977) (Abb. 5) gekennzeichnet durch

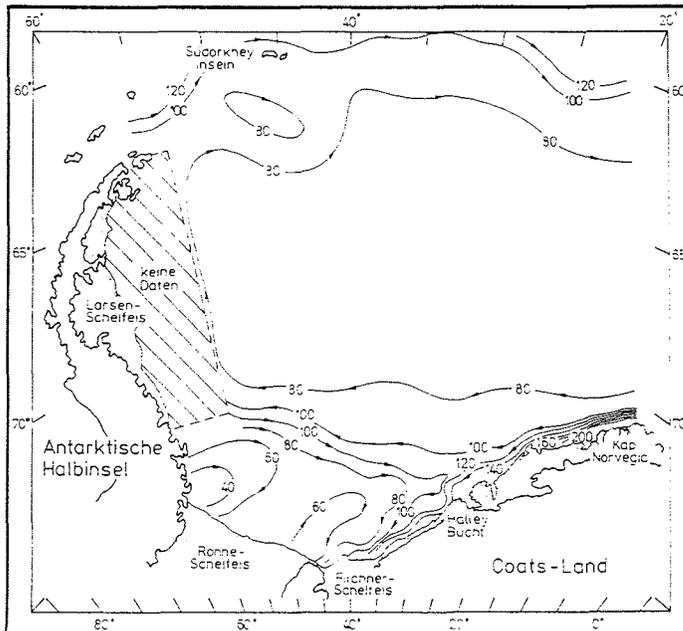


Abb. 5: Strömungsverhältnisse im Weddellmeer, dargestellt an der dynamischen Topographie der $0,5 \text{ MPa}$ -Oberfläche relativ zu 3 MPa . Die Pfeile geben die relative Richtung der Strömung an (nach CARMACK und FOSTER, 1977; verändert).

- eine langsame zyklonische Bewegung über dem ozeanischen Becken,
- zwei zyklonische Kreisel über dem zentralen und südwestlichen Kontinentalschelf,
- eine intensive westwärts gerichtete Oberflächenströmung entlang des Kontinentalschelfrandes, die Geschwindigkeiten bis zu 40 cm/sec erreicht und
- eine zwischen 30° und 40° W beginnende Strömung von neugebildetem Weddellmeer-Bodenwasser, die im Uhrzeigersinn dem Rand des zentralen Beckens folgt.

1.4. Probleme, Fragestellung und Ziele

In den letzten 30 Jahren hat sich das Wissen über die im Meereis lebenden Organismen vervielfacht. Insbesondere in ökologischer und physiologischer Hinsicht wurden mit Hilfe neuer Methoden Informationen über die im Eis stattfindenden Prozesse gesammelt.

Bei der ökologischen Untersuchung von Eislebensgemeinschaften eines bestimmten Gebietes steht zunächst ihre Beschreibung mit folgenden zentralen Fragen im Vordergrund:

- Welche Organismen treten in welcher Häufigkeit im Eis auf?
- Wie groß ist die pflanzliche und/oder tierische Biomasse?
- Wie sind die Organismen vertikal und horizontal (klein- und großräumig) im Eis verteilt?
- Wie ändern sich Artenzusammensetzung und Biomasse saisonal?

Zu diesen Punkten finden sich in der Literatur zahlreiche Angaben über ausgewählte Gebiete der Antarktis. Insbesondere im McMurdo Sound haben amerikanische Wissenschaftler, ausgehend von der dortigen Landstation, intensive Langzeituntersuchungen durchgeführt, die sich mit saisonalen Aspekten und der Wachstumsdynamik der dortigen Eislebensgemeinschaft beschäftigen (PALMISANO und SULLIVAN, 1983; GROSSI und SULLIVAN, 1985; PALMISANO et al., 1987 a; u.a.). Im Weddellmeer erfordern solche Untersuchungen den Einsatz moderner Eisbrecher, so daß intensive Studien wie im McMurdo Sound bisher nicht vorlagen.

Im Rahmen des Winter-Weddell-See-Projektes 1986 (=WWSP) mit FS "Polarstern" bestand zum ersten Mal die Möglichkeit, Proben über einen langen zusammenhängenden Zeitraum (Juli - Dezember 1986) in einem großen Gebiet (gesamtes östliches und nordöstliches Weddellmeer) mit hoher Auflösung (ca. 100 Stationen) zu gewinnen. Unter Berücksichtigung bereits vorhandener Arbeiten aus dem nordöstlichen Weddellmeer (ACKLEY et al., 1979; GARRISON und BUCK, 1985) war somit die Möglichkeit gegeben, die zuvor aufgeführten Fragen zu beantworten. Dabei wurden vorwiegend die im Eis auftretenden Algen betrachtet.

HOSHIAI (1977 und 1981) sowie GARRISON et al. (1986) stellten fest, daß die pflanzliche Biomassekonzentration im Eis im Laufe des Frühlings stark ansteigt. Es kann somit davon ausgegangen werden, daß zumindest ein Teil der im Eis eingeschlossenen Algen den Winter überlebt, obwohl sie während dieser Jahreszeit tiefen Temperaturen und hohen Salzgehalten ausgesetzt sind (vergl. 1.1.).

Im zweiten Teil dieser Arbeit wurden daher unter Berücksichtigung der im Freiland gemessenen physikalischen Parameter Laborversuche zur Salz- und Temperaturreistenz ausgewählter Diatomeenarten durchgeführt. Das Schwergewicht wurde auf die Bereiche gelegt, die bisher unzureichend oder überhaupt noch nicht untersucht sind:

- Temperaturen unterhalb -2° C
- Salzgehalte bis 150 ‰
- Wachstumsraten **und** Überlebensfähigkeit der Algen unter den zuvor aufgeführten Bedingungen

Daran anschließend wurde die Frage gestellt, welche intrazellulären Mechanismen zu einer erhöhten Salz- und Temperaturreistenz führen.

Zur Ergänzung wurde die Reaktion von Diatomeen aus verschiedenen Eistiefen auf eine simulierte Eisschmelze untersucht.

Einleitung

Zentrale Punkte der vorliegenden Arbeit sind somit

1. die Charakterisierung der Eisalngemeinschaften des Weddellmeeres und
2. die Betrachtung der die Eisalngemeinschaft beeinflussenden Umweltfaktoren unter besonderer Berücksichtigung von Salzgehalt und Temperatur.

Hieraus können Aussagen über die Bedeutung der Eisalngesellschaft (z.B. als Nahrungsquelle und Saatpopulation) abgeleitet werden.

2. Material und Methoden

Die Beschreibung der Methoden gliedert sich in zwei Abschnitte: zunächst werden komplexe Arbeitsabläufe zusammenhängend beschrieben und daran anschließend die einzelnen Arbeitsmethoden und verwendeten Geräte erläutert .

2.1. Arbeitsabläufe

2.1.1. Probengewinnung

Für die Untersuchungen wurden Meereiskerne folgender Antarktisexpeditionen mit FS "Polarstern" aus dem Weddellmeer verwendet:

ANT V/2: Juli bis September 1986;
nördlicher Packeisgürtel (58° bis 69°S; 5°W bis 10°O)

ANT V/3: Oktober bis Dezember 1986;
östliches Weddellmeer (58° bis 76°S; 33°W bis 1°O)

Diese beiden Expeditionen waren Teil des Winter-Weddell-See-Projektes (WWSP).

Zusätzlich wurden Daten der Expedition ANT III/3 (Januar bis Februar 1985; östliches Weddellmeer von 70° bis 78°S, 7° bis 45° W) hinzugezogen. Die Stationskarte (Abb. 6) kennzeichnet die biologisch intensiv bearbeiteten Eisstationen. Genauere Angaben über Forschungsziele, Fahrtverlauf und Ergebnisse dieser Expeditionen sind den Fahrtberichten zu entnehmen (HEMPEL, 1985; SCHNACK-SCHIEL, 1987).

Die Meereisuntersuchungen während des WWSP stellten ein multidisziplinäres Projekt zur Erforschung der winterlichen Eisbedingungen dar. An 60 (ANT V/2) bzw. 35 (ANT V/3) Eisstationen wurden insgesamt 421 Eiskerne mit 10 bzw. 7,5 cm Durchmesser gewonnen, deren Verarbeitung in Abbildung 7 dargestellt ist.

Weiterhin wurden folgende ergänzende Messungen auf dem Eis durchgeführt:

- Messung der Schnee- und Lufttemperatur,
- Lichtprofil durch das Bohrloch und die darunterliegende Wassersäule bis zu einer Tiefe von 10 m und
- 1 bis 2 Eisdicken-Profile über eine Entfernung von 70 bis 100 m, bestehend aus Bohrlöchern mit einem Durchmesser von 6,25 cm im Abstand von 1 m, zur Messung von Schnee- und Eisdicke (vorwiegend ANT V/2).

An nahezu allen Eisstationen wurden auch in der Wassersäule bis zu einer Tiefe von 270 m Proben genommen.

Für die botanische Bearbeitung wurden 2 Eiskerne (Abb. 7; Kerne D und E) direkt nach dem Bohren auf dem Eis in 10 cm-Abschnitte gesägt, in Plastikdosen verpackt und in einer Kühlbox zum Schiff transportiert, um sie vor hohen Lichtintensitäten und Temperaturen unter -2° C zu schützen. Die Eisproben wurden im Dunkeln aufgetaut und anschließend sofort entsprechend dem Schema weiterverarbeitet. Neben Lebendbeobachtungen und der Konservierung von Probenmaterial für die spätere Weiterbearbeitung stand dabei der Ansatz von Diatomeenkulturen für ökophysiologische Untersuchungen im Vordergrund.

2.1.2. Diatomeenkulturen

2.1.2.1. Basiskulturen

Um Material für Algenkulturen zu gewinnen, wurden 10 cm-Eiskernabschnitte in 8 Litern 0,45 µm filtriertem Seewasser bei 0° C und 15 µEm⁻²sec⁻¹ aufgetaut. Zur Herstellung unialgalen Kulturen wurden einzelne Algenzellen nach der Methode von PRINGSHEIM (1954) isoliert und

Material und Methoden

in mit F/2-Medium (GUILLARD und RYTHER, 1962) angereichertem Seewasser kultiviert. Der Ausgangs-pH der Kulturmedien wurde mittels verdünnter HCl oder NaOH auf 7,0 eingestellt. Da eine Sterilisation der Gefäße und Kulturlösungen insbesondere während der Expeditionen nicht möglich war, wurde folgendermaßen vorgegangen:

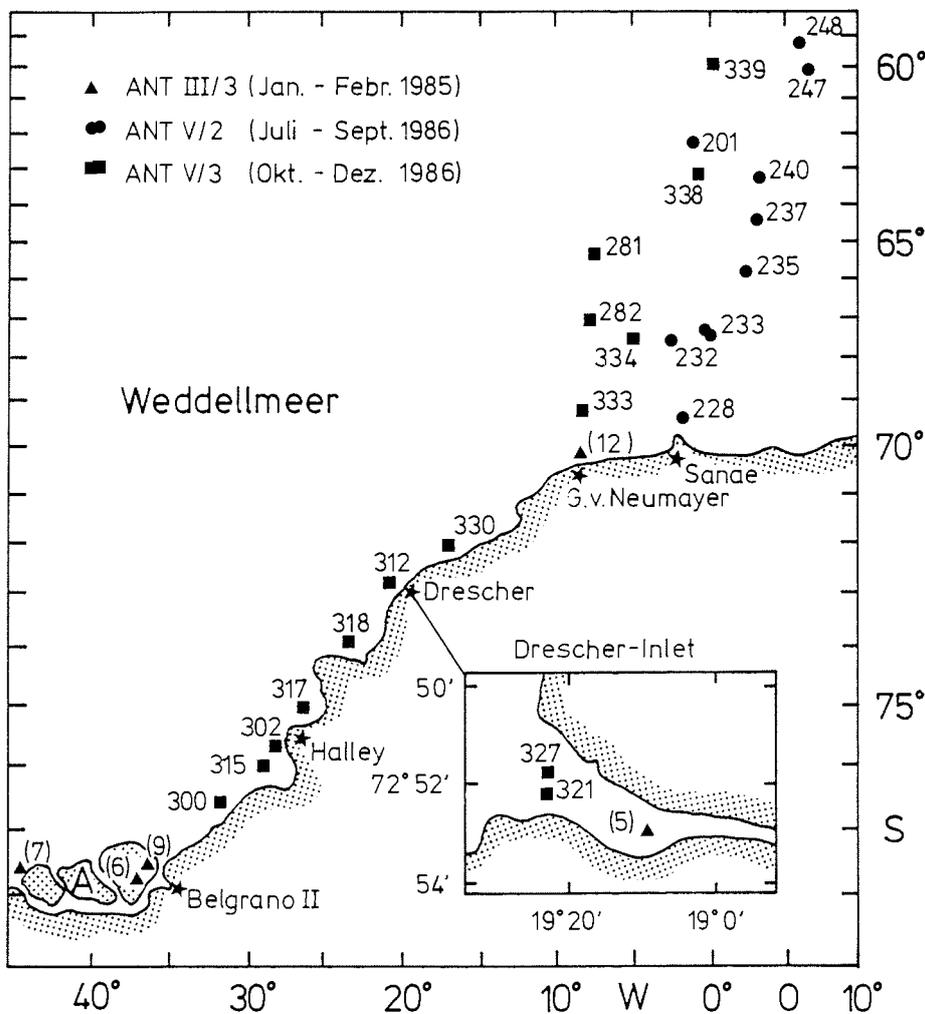


Abb. 6: Stationskarte der biologisch intensiv bearbeiteten Eiskerne. 1986 erfolgte die Numerierung der Stationen nach den Jahrestagen, so daß aus der Stationsnummer die zeitliche Abfolge der Probenahmen ersichtlich ist. Während ANT III/3 hatten sich die Eisinseln (A) bei 78°S 40°W noch nicht abgelöst; die eingezeichneten Stationen sind Meereisstationen im Bereich des Festeises.

Kern:

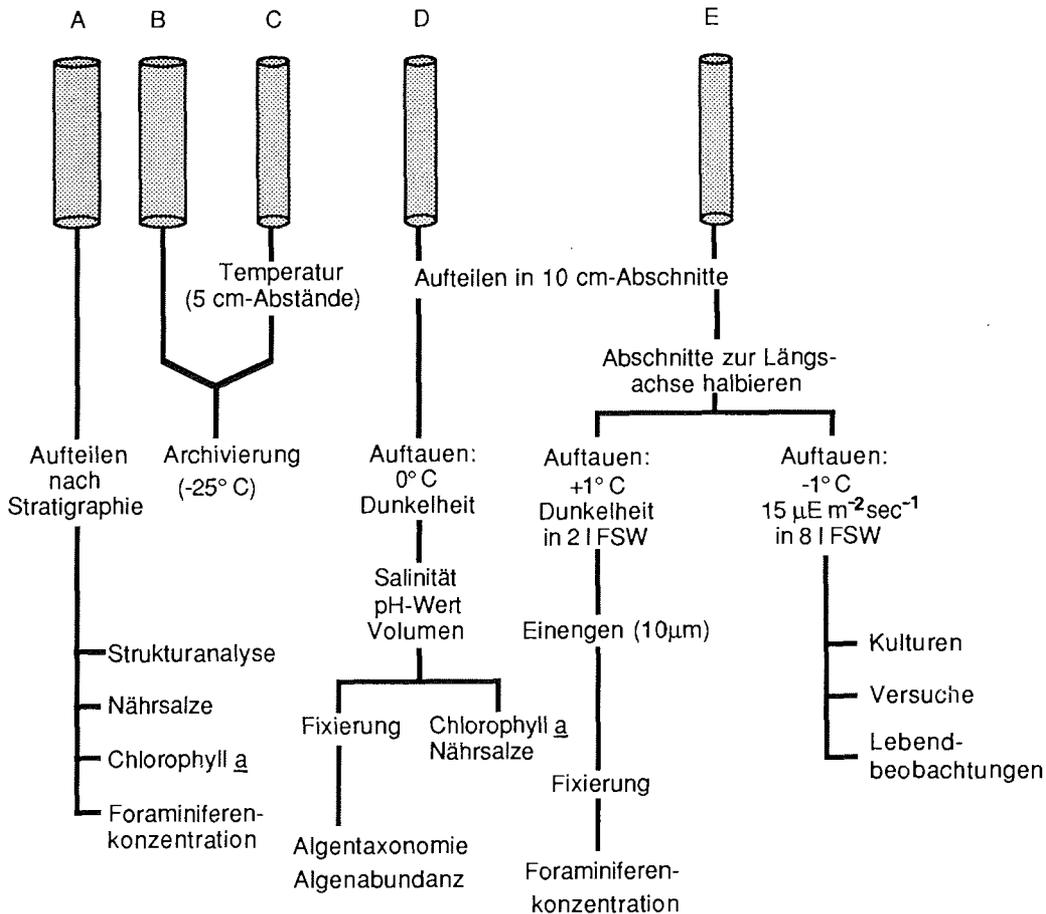


Abb. 7: Bearbeitung der gewonnenen Eiskerne
 FSW = über 0,45 µm filtriertes Seewasser
 Kerne A und B: $\varnothing = 10$ cm
 Kerne C, D und E: $\varnothing = 7,5$ cm

- Spülen der Gefäße mit 5 %iger HCl (zum Abtöten und Ablösen der Algenzellen),
- Spülen der Gefäße mit deionisiertem Wasser (wenn möglich bei 90° C),
- Trocknen und Desinfizieren durch kurzzeitiges Erhitzen auf 130° C im Wärmeschrank.

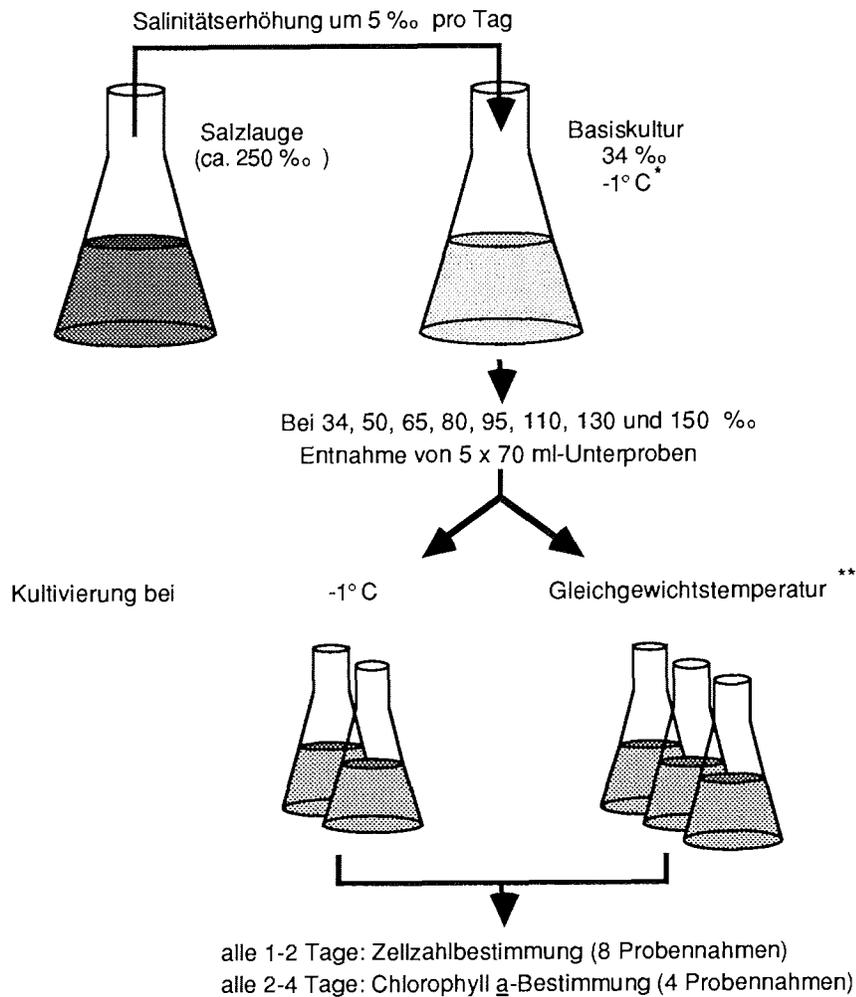
Das verwendete Seewasser und die F/2-Kulturlösungen wurden ebenfalls im Wärmeschrank teilsterilisiert.

Die Algen wurden bis zu ihrer experimentellen Verwendung bei den oben angegebenen Licht- und Temperaturbedingungen in 500 ml Erlenmeyerkolben ohne Belüftung und ohne regelmäßige Durchmischung kultiviert. Alle drei bis vier Wochen wurden die Kulturen geschüttelt und nachfolgend 5 bis 10 ml in neues Medium überführt. Die Restkulturen wurden verworfen.

Material und Methoden

2.1.2.2. Versuchsdurchführung: Salz- und Temperaturtoleranz

Durch Eindampfen von antarktischem Seewasser bei 50° C wurde konzentrierte Salzlauge von 250 ‰ hergestellt, die anschließend über 0,45 µm-Faltenfilter gereinigt wurde. Von dieser konzentrierten Lauge wurde täglich ein bestimmtes Volumen zu einer Unialgkultur zugefügt, so daß deren Salinität um jeweils 5 ‰ anstieg. Bei bestimmten Salinitäten (Abb. 8 a) wurden je



* Die Basiskultur wurde bei 65, 95 und 130 ‰ an die jeweilige Gleichgewichtstemperatur angepaßt

** Gleichgewichtstemperaturen:

34 und 50 ‰:	-1,0°C
65 und 80 ‰:	-3,5°C
95 und 110 ‰:	-5,5°C
130 und 150 ‰:	-7,5°C

Abb. 8 a: Durchführung des Versuches zur Salz- und Temperaturtoleranz verschiedener Diatomeenarten, Teil A: Erhöhung des Salzgehaltes und Erniedrigung der Temperatur

fünf Unterproben entnommen und bei der betreffenden Salinität sowie der Gleichgewichtstemperatur (3 Unterproben) bzw. -1°C (2 Unterproben) weiterkultiviert. Alle 1 bis 2 Tage wurden diese Unterproben gut geschüttelt und Proben zur Chlorophyll *a*- und Zellzahlbestimmung entnommen. Insgesamt wurden 8 Probennahmen über einen Zeitraum von 8 bis 16 Tagen durchgeführt. Zu Beginn und am Ende des Probennahmezeitraumes wurden pH-Wert und Salinität kontrolliert.

Die Versuche wurden in umgebauten Kühltruhen durchgeführt, wobei die Algen einer Lichtintensität von $15\ \mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$ in einem Hell-Dunkel-Rhythmus von 12:12 Stunden ausgesetzt waren. Sowohl das als Kulturmedium verwendete Seewasser als auch die Salzlauge waren mit F/2 angereichert, um in jedem Fall eine ausreichende Nährsalzkonzentration zu gewährleisten.

Da lediglich vier Kühltruhen zur Verfügung standen, konnten die Basis- und die Unterkulturen nur bei jeder zweiten Salinitätsstufe (34, 65, 95 und 130‰) den Gleichgewichtstemperaturen (-1 , $-3,5$, $-5,5$ und $-7,5^{\circ}\text{C}$) angepaßt werden. Die Temperaturkonstanz in den Kühltruhen betrug $\pm 0,2^{\circ}\text{C}$.

Nach Beendigung der Probennahme wurden die Kulturen, bei denen kein Wachstum erfolgt war, entsprechend dem zuvor beschriebenen Schema mit F/2 angereichertem, destilliertem Wasser zu den Ausgangsbedingungen (34‰ , -1°C) zurückgeführt und die Probennahme wiederholt (Abb. 8 b).

Aus den Zellkonzentrationen wurden die jeweiligen Wachstumsraten nach EPPLEY (1977) bestimmt:

$$\text{Wachstumsrate } k \text{ (Zellteilungen/Tag)} = \frac{1}{t} \log_2 \frac{N}{N_0}$$

N = Zellkonzentration (Zellen/ml)

N_0 = Ausgangszellkonzentration (Zellen/ml)

t = Zeit (Tage)

2.1.2.3. Simulation der Eisschmelze

An mehreren Stationen wurden die entsprechend Abbildung 7 (Kern E) in 8 Litern filtriertem Seewasser aufgetauten Eiskernabschnitte in transparenten 10 l-Polycarbonat-Ballonflaschen über einen Zeitraum von 22 Tagen im Kühlcontainer bei -1°C und einem Hell-Dunkel-Wechsel von 8 : 16 Stunden (Lichtintensität = $15\ \mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$) gehältert. Nach dem Auftauen der Eisstücke wurde regelmäßig die Artenzusammensetzung (alle 2 - 3 Tage) und die Chlorophyll *a*-Konzentration (alle 4 - 6 Tage) bestimmt. Zu Beginn und Ende des Versuches wurden Salzgehalt, pH-Wert und Nährsalzkonzentration überprüft. Die Wachstumsraten häufiger Arten wurden entsprechend der unter 2.1.2.2. aufgeführten Formel bestimmt.

2.2. Arbeitsmethoden

2.2.1. Auszählen der Proben

Alle qualitativen und quantitativen Untersuchungen wurden an Eiskernproben durchgeführt, die direkt nach dem Auftauen mit borax-gepuffertem Formol (Endkonzentration 0,4 %) fixiert worden waren (THRONSEN, 1978). Die Proben wurden mit einem Umkehr-Mikroskop (Leitz Labovert) entsprechend der Utermöhl-Methode (UTERMÖHL, 1958) ausgezählt. Da zum überwiegenden Teil sehr kleine Zellen ($< 50\ \mu\text{m}$) vorkamen, wurde im wesentlichen mit 300 bzw. 800-facher Vergrößerung gearbeitet. Bei Proben mit einem höheren Anteil größerer Zellen wurden zusätzliche Zählungen bei 80 - und 200 - facher Vergrößerung durchgeführt. In

Material und Methoden

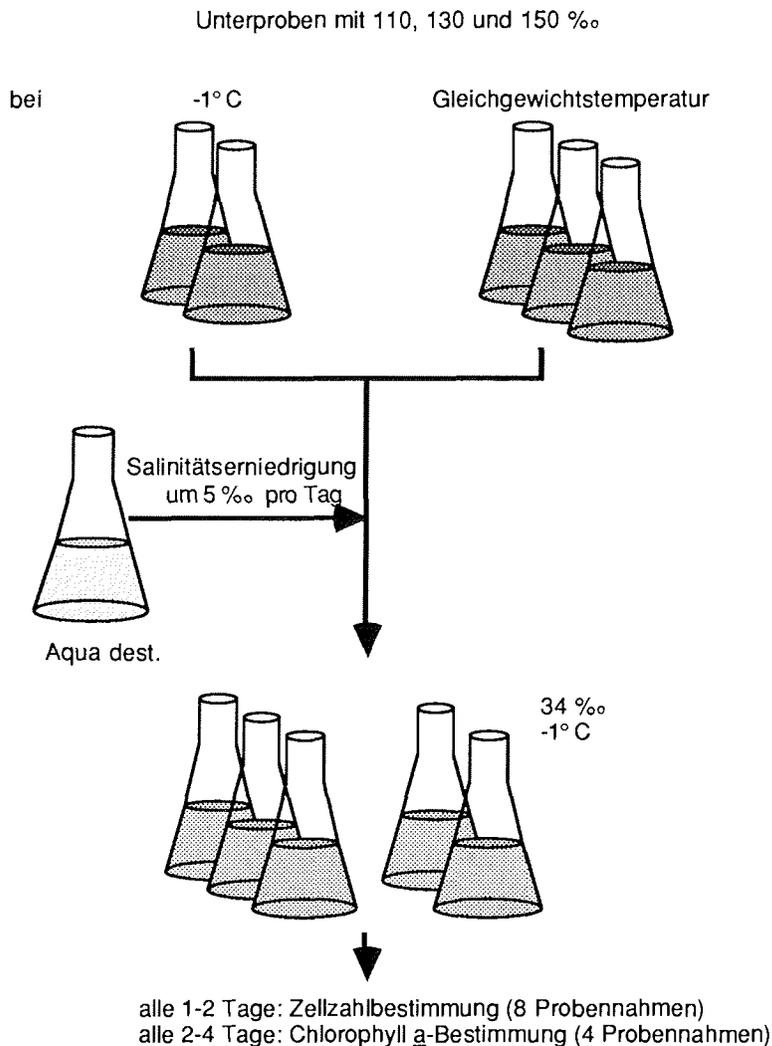


Abb. 8 b: Durchführung des Versuchs zur Salz- und Temperaturtoleranz verschiedener Diatomeenarten, Teil B: Rückführung zu den Ausgangsbedingungen

allen Fällen, wo dies möglich war, wurden mindestens 400 Zellen (mehr als 50 Zellen der dominanten Art) gezählt, um den Zählfehler gering zu halten (EDLER, 1979). Gezählt wurden diagonale, sich kreuzende Streifen nach UTERMÖHL (1958). Die sedimentierten Probenvolumina betragen 0,5 bis 100 ml mit Sedimentationszeiten zwischen 3 und 72 Stunden. Auf die Verwendung von 100 ml Sedimentationszylindern wurde weitgehend verzichtet, da Konvektionsströmungen das Absedimentieren sehr kleiner Zellen verhindern können (NAUWERCK, 1963).

Diatomeen, die regelmäßig oder häufig vorkamen und unter dem umgekehrten Mikroskop nicht identifiziert werden konnten, wurden anhand von Dauerpräparaten bzw. mittels Rasterelek-

tronenmikroskopie (REM) bestimmt. Die Reinigung (Oxidation) und Präparation der Diatomeenschalen erfolgte nach HASLE und FRYXELL (1970). Naphrax (Brechungsindex = 1,65) diente als Einbettungsmittel für die Dauerpräparate. Für die REM-Bearbeitung wurden gereinigte Diatomeenzellen auf Nucleoporefilter gebracht, da so ein gleichmäßiger Hintergrund erzielt wird (PAERL und SHIMP, 1973).

Die Bestimmung der Diatomeen erfolgte nach HASLE (1964, 1965 a und b) [Gattung *Nitzschia*], JOHANSEN und FRYXELL (1985) [Gattung *Thalassiosira*] sowie PRIDDLE und FRYXELL (1985) [Zentrische Diatomeen]. Außerdem wurden, insbesondere für die Bestimmung pennater Diatomeen, ältere Expeditionsberichte herangezogen (VAN HEURCK, 1909; HEIDEN und KOLBE, 1928; HUSTEDT, 1958; MANGUIN, 1960).

Zur Kennzeichnung und Abgrenzung der Gemeinschaften wurden leicht bestimmbare Größen wie das Vorhandensein oder Fehlen einzelner Arten sowie die Diversität und Äquität benutzt. Der Diversitätsindex nach Shannon-Wiener (SHANNON und WEAVER, 1963) kennzeichnet die Beziehung zwischen der Artenzahl und der Häufigkeit einzelner Arten:

$$\text{Diversitätsindex } H = -\sum_{i=1}^s \frac{n_i}{N} \log_2 \frac{n_i}{N}$$

N = Gesamtindividuenzahl

n_i = Individuenzahl der Art i

s = Gesamtartenzahl

Die Äquität charakterisiert die Verteilung der Individuen auf die einzelnen Arten (PIELOU, 1975):

$$\text{Äquität } e = \frac{H}{\log_2 s}$$

H = Diversitätsindex

s = Gesamtartenzahl

e = 0, wenn die Gesellschaft aus nur einer Art besteht
e = 1, wenn alle Arten in gleicher Individuenzahl auftreten

2.2.2. Inhaltsstoffe

2.2.2.1. Chlorophyll a

Der Chlorophyll a-Gehalt wurde als Anhaltspunkt für die in den Proben vorhandene Biomasse benutzt. Für die Chlorophyll a- und Phaeopigment-Bestimmung wurden Unterproben der aufgetauten Eiskernabschnitte bzw. Kulturproben über Whatman GF/C-Filter filtriert. Diese wurden tiefgefroren und die Messungen am Alfred-Wegener-Institut in Bremerhaven mit einem Turner-Fluorometer nach EVANS und O'REILLY (1966) durchgeführt. Im folgenden wird der Chlorophyll a-Gehalt für die Wassersäule in mg/m³ und für Eiskerne sowie Kulturen in µg/l angegeben.

2.2.2.2. Prolin

Entsprechend dem unter 2.1.2.2. geschilderten Schema wurden Salzgehalt und Temperatur einer 2,5 Liter-Kultur derselben Diatomeenart verändert. Die Unterkulturen (je 250 ml) wurden nach 3 bis 4 Wochen aufgeteilt (2 x 100 ml), mittels Zentrifugation eingeengt und anschließend in flüssigem Stickstoff tiefgefroren. An den verbliebenen 50 ml wurden Salinität und pH überprüft sowie die Zellzahl bestimmt, um den Prolingehalt pro Zelle zu ermitteln.

Der intrazelluläre Prolingehalt der tiefgefrorenen Algenzellen wurde nach der Methode von BATES et al. (1973) bestimmt.

2.2.3. Physikalische Messungen

Die Lichtmessungen wurden mit einem LI-COR Quantum Radiometer durchgeführt. Die verwendeten Sensoren messen die photosynthetisch aktive Strahlung (PAR) im Wellenlängenbereich 400-700 nm in der Einheit $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$ ($1 \mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1} = 6,02 \cdot 10^{17}$ Photonen $/\text{m}^2 \text{sec}^{-1}$).

Im Feld wurde die Strahlung im Bohrloch und in der unterliegenden Wassersäule bis zu einer Tiefe von 10 m (Oberfläche bis 4 m im Abstand von 25 cm, 4 bis 10 m im Abstand von 1 m) mit einem sphärischen Quantum-Sensor (LI-193SB) bestimmt, der die von allen Seiten auftretende PAR mißt.

In den Experimenten wurde ein Unterwassersensor (LI-192SB) verwendet, der die Strahlung entsprechend dem Lambert'schen Cosinus - Gesetz mißt.

Die Salinität der aufgetauten Eiskernabschnitte sowie der gesammelten Salzlake wurde während der Expedition mit einem Konduktometer (LF 191 der Firma WTW) gemessen. Bei den Versuchen wurde ein Mikroprozessor-Hochleistungskonduktometer (LF 2000/CON, Firma WTW) verwendet. Beide Geräte waren temperaturkompensiert.

Alle gemessenen Flüssigkeiten wurden auf 5 bis 10 ‰ verdünnt, da in diesem Bereich der Meßfehler der Elektroden minimale Werte (0,5 % des Mittelwertes ± 2 Digits) erreichte.

Der pH-Wert von aufgetauten Eiskernabschnitten, Kulturlösungen und verwendetem Seewasser wurde mit einem pH-Meter mit Temperaturkompensation (pH 191, Firma WTW) bestimmt.

2.2.4. Nährsalze

Unterproben der aufgetauten Eiskerne wurden bei -80°C tiefgefroren und die Konzentration der Nährsalze Phosphat, Silikat, Nitrit, Nitrat und Nitrit (bei einigen Proben zusätzlich Ammonium) mit einem Technicon Autoanalyser von J.C. Jennings, L. Gordon und S. Moore (College of Oceanography, Oregon State University; Corvallis, USA) bestimmt. Diese Werte liegen niedriger als die tatsächliche Nährsalzkonzentration in den Salzlakunen, da die geschmolzenen Eiskristalle die Nährsalzkonzentration herabsetzen. Dieser Fehler ist temperaturabhängig, da das Verhältnis Kristallvolumen / Salzlakunenvolumen mit abnehmender Temperatur ansteigt.

Um diesen Effekt näher zu untersuchen, wurden 15 bzw. 25 cm tiefe Löcher ins Eis gebohrt, in denen sich Salzlake sammelte, deren Nährsalzzusammensetzung ebenfalls bestimmt wurde.

3. Ergebnisse

Die nachfolgenden Ergebnisse basieren auf unterschiedlich großen Probenmengen. So wurden für die Licht- und Temperaturangaben die Messungen von 70 bis 80 Eisstationen und für die biologische Bearbeitung die Zählungen von 25 bis 30 Stationen zugrunde gelegt. Im folgenden werden grundsätzliche Trends aufgezeigt, wobei die abgebildeten Eiskerne jeweils repräsentative Beispiele darstellen. Die Interpretation einzelner Sachverhalte, auf die in der Diskussion nicht mehr im Detail eingegangen wird, ist an einigen Stellen in den Ergebnisteil eingeflossen.

3.1. Umweltbedingungen

3.1.1. Eissituation

Detaillierte Informationen zur Eissituation von Juli bis Dezember 1986 sind den Arbeiten von CASARINI und MASSOM (1987) [Eisverhältnisse ANT V/2], WADHAMS et al. (1987) [Eisdicken ANT V/2], EICKEN et al. (1988) [Eisverhältnisse ANT V/3], LANGE et al. (1989) [Eistextur ANT V/2] sowie EICKEN und LANGE (im Druck) [Eistextur ANT V/3] zu entnehmen. Im folgenden werden die wichtigsten Beobachtungen für diesen Zeitraum zusammenfassend dargestellt. Bei allen untersuchten Meereiskernen handelte es sich, unabhängig von deren Dicke, um einjähriges Eis.

Während der Expedition ANT III/3, die im antarktischen Hochsommer stattfand, war das östliche Weddellmeer mit Ausnahme weniger Treibeisfelder weitgehend eisfrei. Bei den gesammelten Eiskernen handelte es sich ausschließlich um Küstenfesteisreste.

3.1.1.1. ANT V/2 (Juli - September 1986)

Das erste Eis wurde am 18. Juni bei 58°46' S, 1° W angetroffen. Dieses Eis bildete die nördliche Grenze einer etwa 270 km breiten Eiskantenzone; eine deutlich abgegrenzte Eiskante war nicht erkennbar. Zunächst traten sehr kleine Eispfannkuchen mit einem Durchmesser von 10 bis 20 cm auf, die nach Süden hin an Größe zunahm (Durchmesser 1 - 3 m) und zu Schollen zusammenwachsen. Die Schollengröße stieg kontinuierlich von 20 auf 200 m an. Bei etwa 62° S war eine geschlossene Eisdecke erreicht. Die zu festen Schollen zusammengewachsenen Pfannkuchen aus granulärem Eis bildeten den Haupteistyp im Untersuchungsgebiet. Säulenförmiges Eis trat während dieser Expedition im gesamten Untersuchungsgebiet nur vereinzelt auf (Abb.9). Die mittlere Eisdicke nicht übereinandergeschobener Schollen betrug 40 - 60 cm mit einer Schneeauflage von 5 - 15 cm. Bei 70° S traten zunehmend Schollenüberschiebungen auf, die zu Eisbarrieren von mehreren Metern Dicke führten. Die aus Eisbändern bestehende Eiskantenzone hatte im September die gleiche räumliche Ausdehnung wie im Juli. Die äußerste Eiskante wurde am 7. September bei 55°55' S und 7°05' O erreicht.

Die Eisdicke während ANT V/2 (Abb. 10) wurde durch zwei sich überlagernde Faktoren bestimmt:

- a) den Zeitfaktor (= zunehmende Eisdicke infolge des fortschreitenden Winters) und
- b) den geographischen Faktor (= zunehmende Eisdicke von Norden nach Süden).

In der Zeit vom 19. Juli bis zum 19. August wurde ein Netzwerk aus neun Eis- und einer Wasserboje aufgebaut, mit deren Hilfe die Eisdrift verfolgt werden konnte (Abb. 11). Das Eis bewegte sich vorwiegend in nördlicher bzw. in nordöstlicher Richtung. Die zurückgelegte Strecke (Anfangs- und Endpunkt) von ca. 160 km in ca. 20 Tagen ergibt eine durchschnittliche Driftgeschwindigkeit von 8 km/Tag.

Ergebnisse

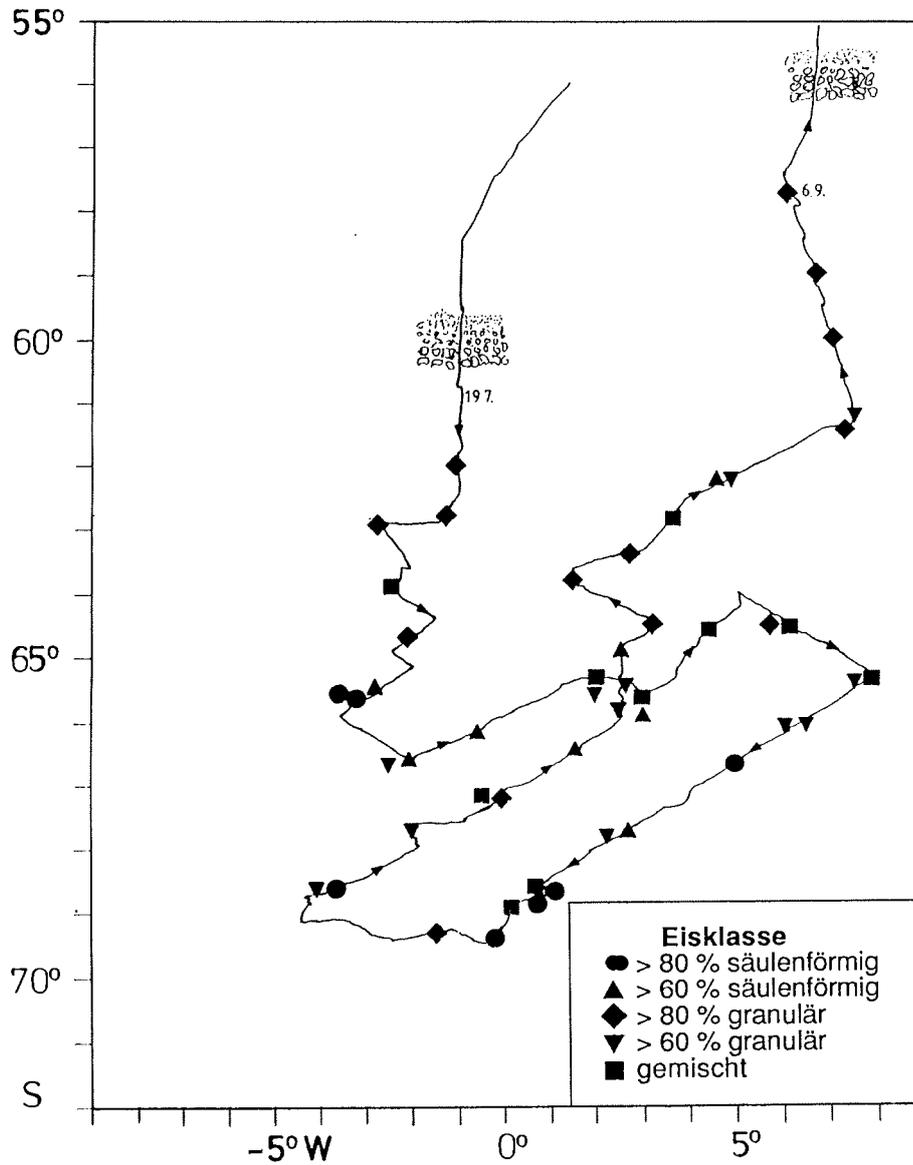


Abb. 9: Geographische Verteilung der während ANT V/2 angetroffenen genetischen Eisklassen (aus: LANGE et al., 1989)

3.1.1.2. ANT V/3 (Oktober - Dezember 1986)

Die nördliche Eisgrenze wurde bei etwa 58° S, 2°19' O am 4. Oktober erreicht. Das Eis bestand zunächst aus Eisstreifen und erodierten Schollenresten. Bis etwa 60°50' S machte sich die Dünung bemerkbar, obwohl bereits nach etwa 150 km (59° 30' S) eine Eisbedeckung von 90 bis 100 % erreicht war. Von 63° bis 70° S bestand die Eisdecke aus 50 - 100 cm dicken, großen

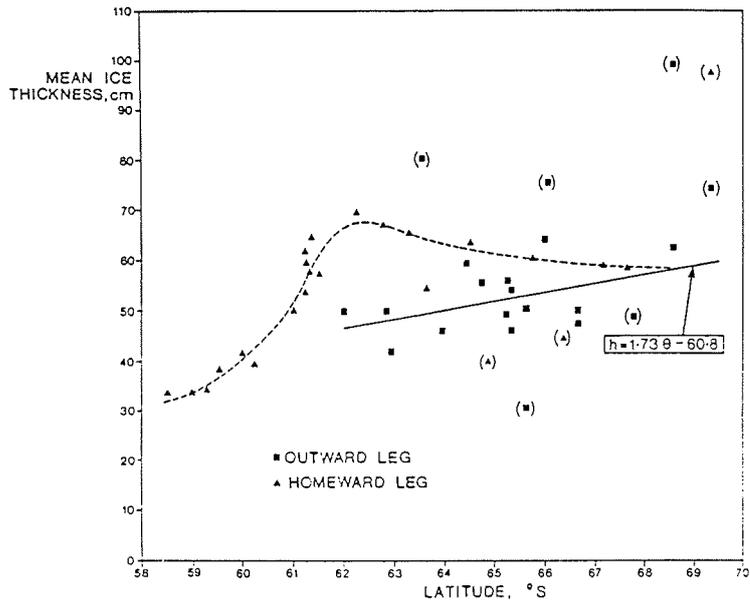


Abb. 10: Mittlere Eisdicke während ANT V/2 unter Berücksichtigung von Profilen aus vorwiegend nicht deformiertem, verfestigtem Pfannkuchen-Eis (aus WADHAMS et al., 1987)

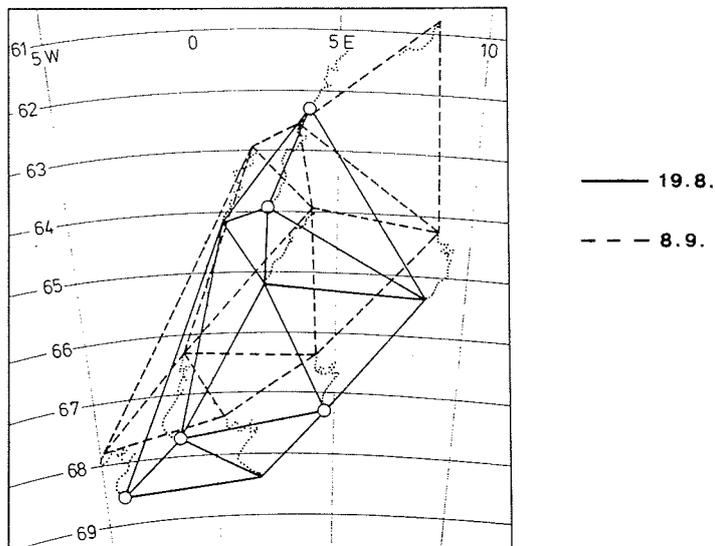


Abb. 11: Bojennetzwerk am 19. August (erster Tag des kompletten Netzwerkes) und 8. September 1986 (letzter Tag im Untersuchungsgebiet). Kreise kennzeichnen Stationen mit Strömungsmessern; die Stationen befinden sich an den Ecken der Dreiecke. Punktierte Linien geben die täglichen Positionen der Bojen an (aus ANONYMOUS; in SCHNACK-SCHIEL, 1987)

Ergebnisse

Schollen (Bedeckung 60 bis 90 %). Im Bereich von Schollenüberschiebungen betrug die Eisdicke im Mittel 2 bis 3 m. Einige Preßeisrücken erreichten jedoch Mächtigkeiten von ca. 10 m. Zwischen den Schollen traten offene Wasserflächen auf (3-8 km breit, bis zu 32 km lang), auf denen intensive Neueisbildung stattfand.

Am 12. Oktober erreichte "Polarstern" nahe der Atka-Bucht die bis zu 25 Seemeilen breite Küstenpolynya. Polarstern operierte vom 12.10. bis zum 28.11. in der Polynya zwischen dem Küstenfesteis und dem Packeisgürtel zwischen 70°30' S und 77° S. Die Eissituation wurde durch die jeweiligen Windbedingungen bestimmt: es herrschten überwiegend ablandige Winde, die zu einer mehrere Kilometer breiten offenen Wasserfläche führten, auf der rege Neueisbildung stattfand. Dieses neugebildete dünne Eis (Dicke 20 - 50 cm) wurde nach Westen zum Packeisgürtel transportiert und dabei häufig überschoben. An Tagen mit auflandigen Winden sowie an Küstenvorsprüngen wurden dichte Preßeisfelder angetroffen.

Bei der Rückfahrt von der Küste zur Eiskante wurde zunächst dichtes Packeis durchquert. Danach wechselten Gebiete mit dichterem Eis und freie Wasserflächen ab. Zur Eiskante (58°40' S) hin nahm die Schollengröße kontinuierlich von 30-50 m auf 3-5 m ab, wobei die Eisschollen an der Unterseite erodiert und an der Oberseite stark aufgeweicht waren.

Die Eisstruktur (Abb. 13) entsprach im nördlichen Packeisgürtel mit vorherrschendem granulärem Eis der Situation von ANT V/2. Nur beim küstennahen Festeis war der Anteil von säulenförmigem Eis höher.

In Abhängigkeit von der geographischen Lage wurden folgende mittlere Eisdicken beobachtet:

Hinfahrt durch Packeisgürtel	50-100 cm
Polynyagebiet: Neueis (Packeis)	20- 50 cm
altes Festeis	100-200 cm
Rückfahrt durch Packeisgürtel	30- 60 cm

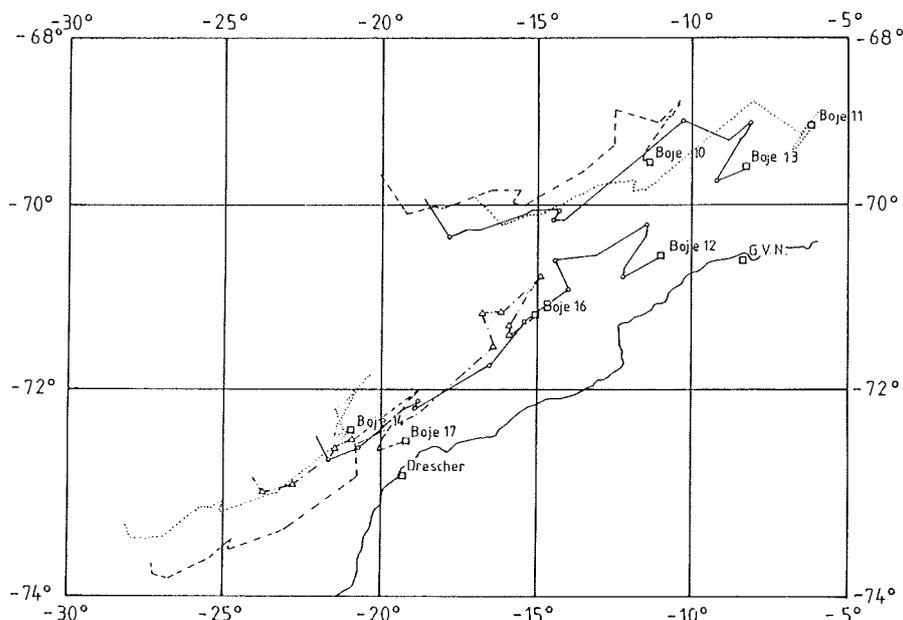


Abb. 12: Anfangs- und Endpositionen der ARGOS-Bojen (Mitte Oktober und Ende November) im östlichen Weddellmeer (aus KOTTMEIER et al., 1987)

Ergebnisse

Die während ANT V/2 ausgebrachten Bojen zur Eisdriftbestimmung wurden durch Bojen im Küstenbereich ergänzt. Die Messungen der Bojen ließen für die Zeit von Mitte Oktober bis Ende November eine Eisdrift in vorwiegend südwestlicher bzw. westsüdwestlicher Richtung erkennen (Abb. 12).

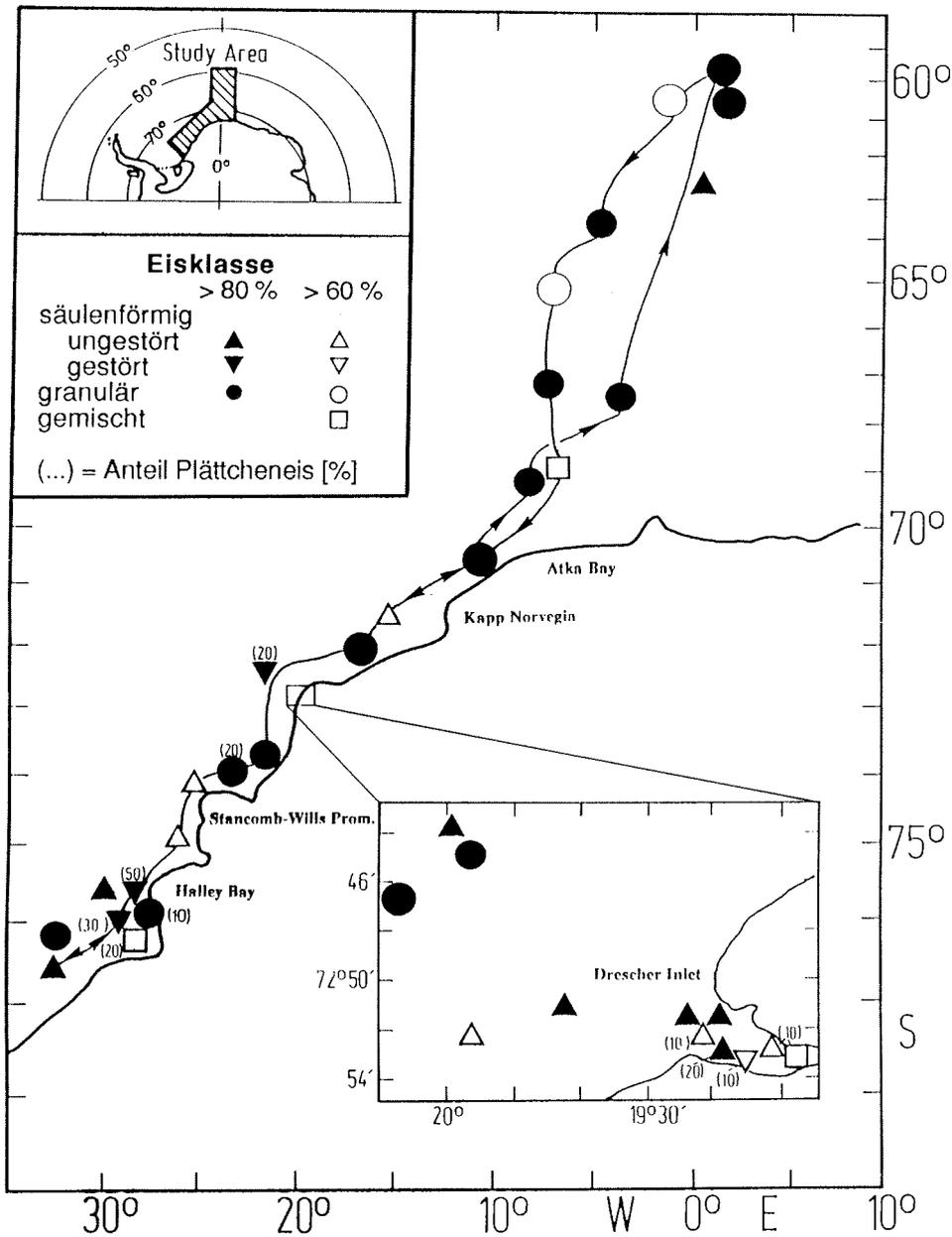


Abb. 13: Geographische Verteilung der während ANT V/3 angetroffenen genetischen Eisklassen (aus EICKEN und LANGE, im Druck)

3.1.2. Physikalische Eismessungen

An allen Eisstationen wurde die Temperaturverteilung im Eis sowie die Lichtintensität im und unter dem Eis gemessen. Der Aussagewert dieser Parameter ist relativ gering, da es sich um Momentaufnahmen handelt: die Lichtintensität hängt im wesentlichen von der Einstrahlung ab und kann sich kurzfristig ändern (Wolken etc.); die Eistemperatur (und somit auch die Salinität) wird durch die Lufttemperatur bestimmt und ändert sich mit dieser in einem Zeitraum von Stunden (Eisoberfläche) bzw. Tagen (tiefere Eisschichten).

Es können jedoch aus den gesammelten Daten einige grundsätzliche Feststellungen abgeleitet werden:

3.1.2.1. Licht

Folgende Parameter kommen als die das Lichtregime im Eis beeinflussenden Faktoren in Betracht:

- Einstrahlung
- Algenanreicherungshorizonte
- Schneeeauflage
- Eistextur
- Eistemperatur

Die den im Eis lebenden Algen zur Verfügung stehende Lichtmenge wird im wesentlichen durch die **Einstrahlung** bestimmt. Unabhängig von der Größe der Einstrahlung nimmt die Intensität in den oberen 25 cm des Eises um ca. 90 % ab (Abb. 14). In den darunterliegenden Schichten beträgt die Abnahme jeweils 40 bis 60 % (pro 25 cm) des oberhalb gemessenen Wertes, unabhängig von der jeweiligen **Eistextur** (Abb. 15).

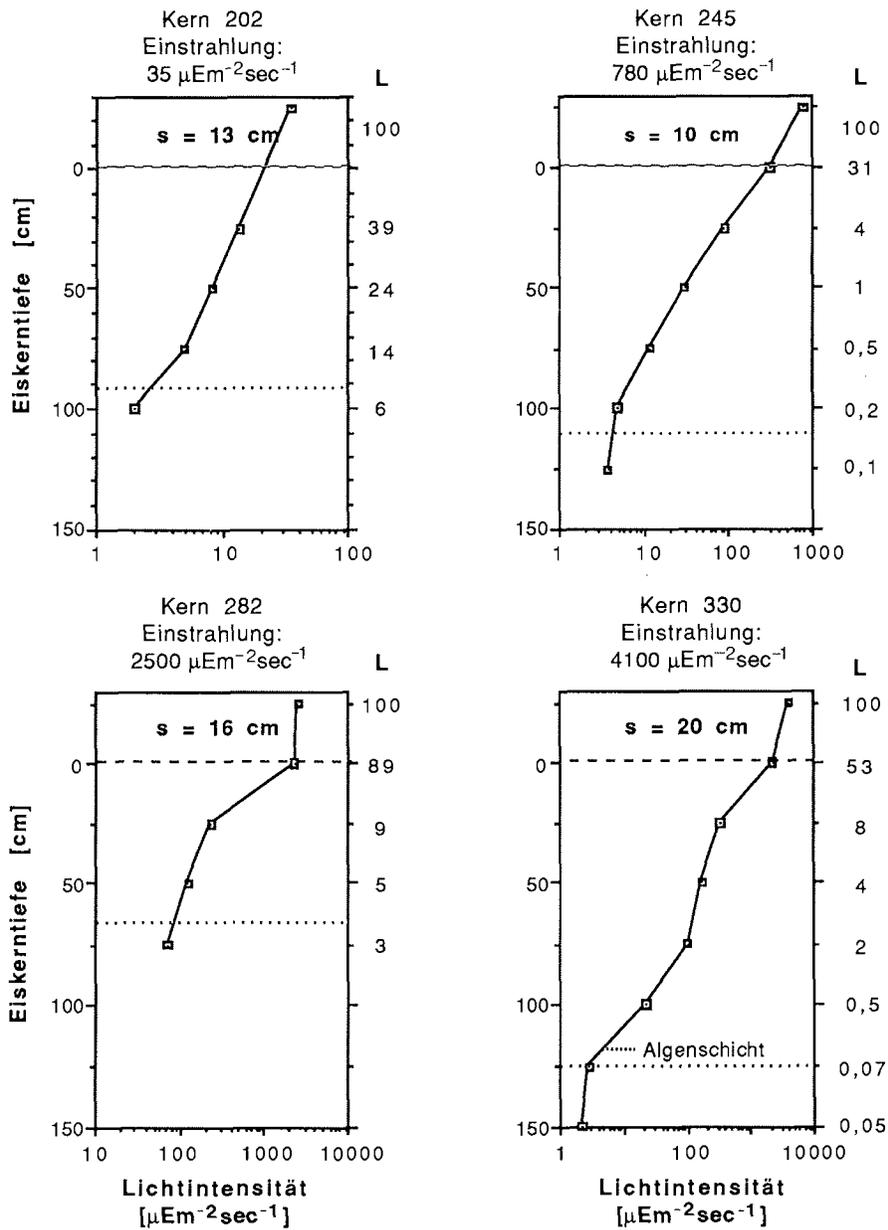
Die **Eistemperatur** beeinflusst das Verhältnis Eiskristallvolumen : Salztaschenvolumen und bewirkt somit Veränderungen in der Feinstruktur des Eises, die sich jedoch nicht erkennbar auf die Lichtdurchlässigkeit auswirken (Abb. 16).

Vielfach wird in der Literatur von einer Verminderung der Lichtintensität infolge **Schneeeauflage** berichtet (THOMAS, 1963; HORNER und SCHRADER, 1982). Dies konnte bei den hier dargestellten Lichtmessungen nicht eindeutig nachgewiesen werden (Abb. 17). Ergebnisse von PALMISANO et al. (1987 b) zeigen ebenfalls, daß die Lichtabnahme nicht mit der Schneedicke korreliert ist. So bewirkten 5 cm Schneeeauflage zum Teil eine Abnahme der photosynthetisch aktiven Strahlung (PAR) um nahezu 80 % gegenüber schneefreiem Eis, während die Abnahme bei 10 cm Schneeeauflage weniger als 50 % betrug. Möglicherweise ist nicht die Schneedicke, sondern die Beschaffenheit (Grad der Verdichtung) von vorrangiger Bedeutung.

Algenanreicherungshorizonte bewirken eine verstärkte Abnahme der Lichtintensität. Insbesondere hohe Chlorophyllkonzentrationen über 100 µg/l führen zu einer hohen Lichtabsorption von über 90 % (Abb. 18 A und D).

Aus diesen Beobachtungen ergeben sich folgende Lichtwerte im Eis:

obere Schichten:	ca. 10% der Einstrahlung
Eisunterseite (Eisdicke 50 cm):	> 1 % der Einstrahlung
" (Eisdicke 100 cm):	0,1 - 1 % der Einstrahlung
" (Eisdicke 200 cm):	< 0,1 % der Einstrahlung
" (Eisdicke 100 cm mit 10-20 cm dickem Anreicherungshorizont)	< 0,1 % der Einstrahlung



--- Eisobergrenze
 Eisuntergrenze

s = Schneeauflage
 L = Lichtintensität [%] relativ zur Einstrahlung

Abb. 14: Lichtprofile im Eis bei unterschiedlicher Einstrahlung.
 Eistyp: vorwiegend granuläres Eis

Ergebnisse

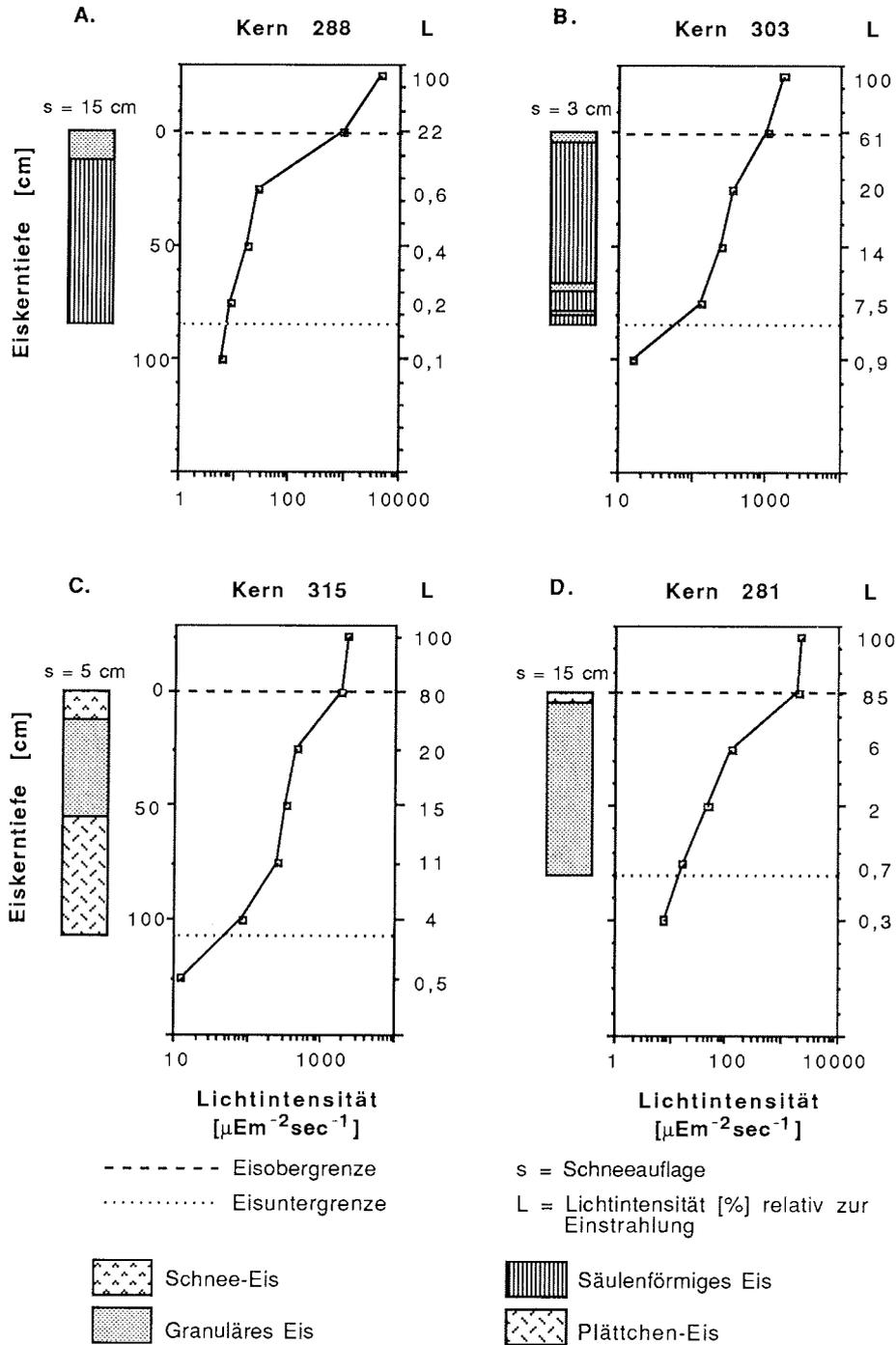


Abb. 15: Lichtprofile in Eiskernen mit unterschiedlicher Eistextur

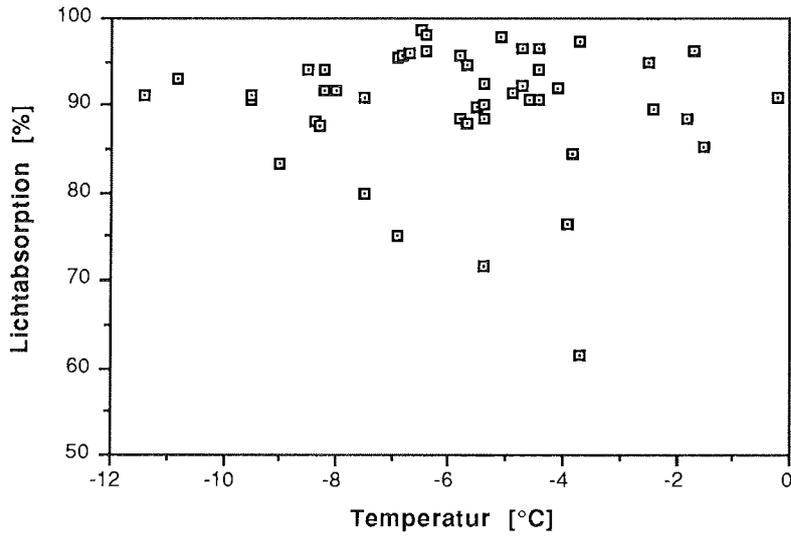


Abb. 16: Prozentuale Abnahme der Lichtintensität in 25 cm Eistiefe in Abhängigkeit von der Eistemperatur

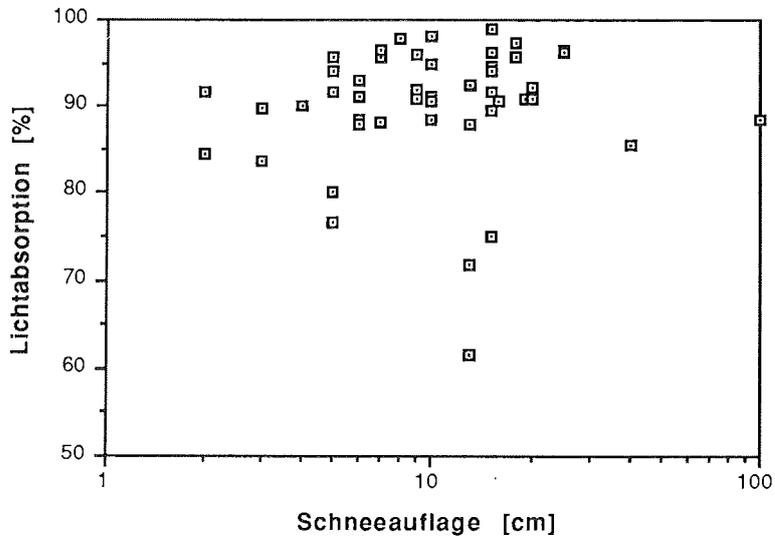


Abb. 17: Prozentuale Abnahme der Lichtintensität in 25 cm Eistiefe in Abhängigkeit von der Schneeauflage

Ergebnisse

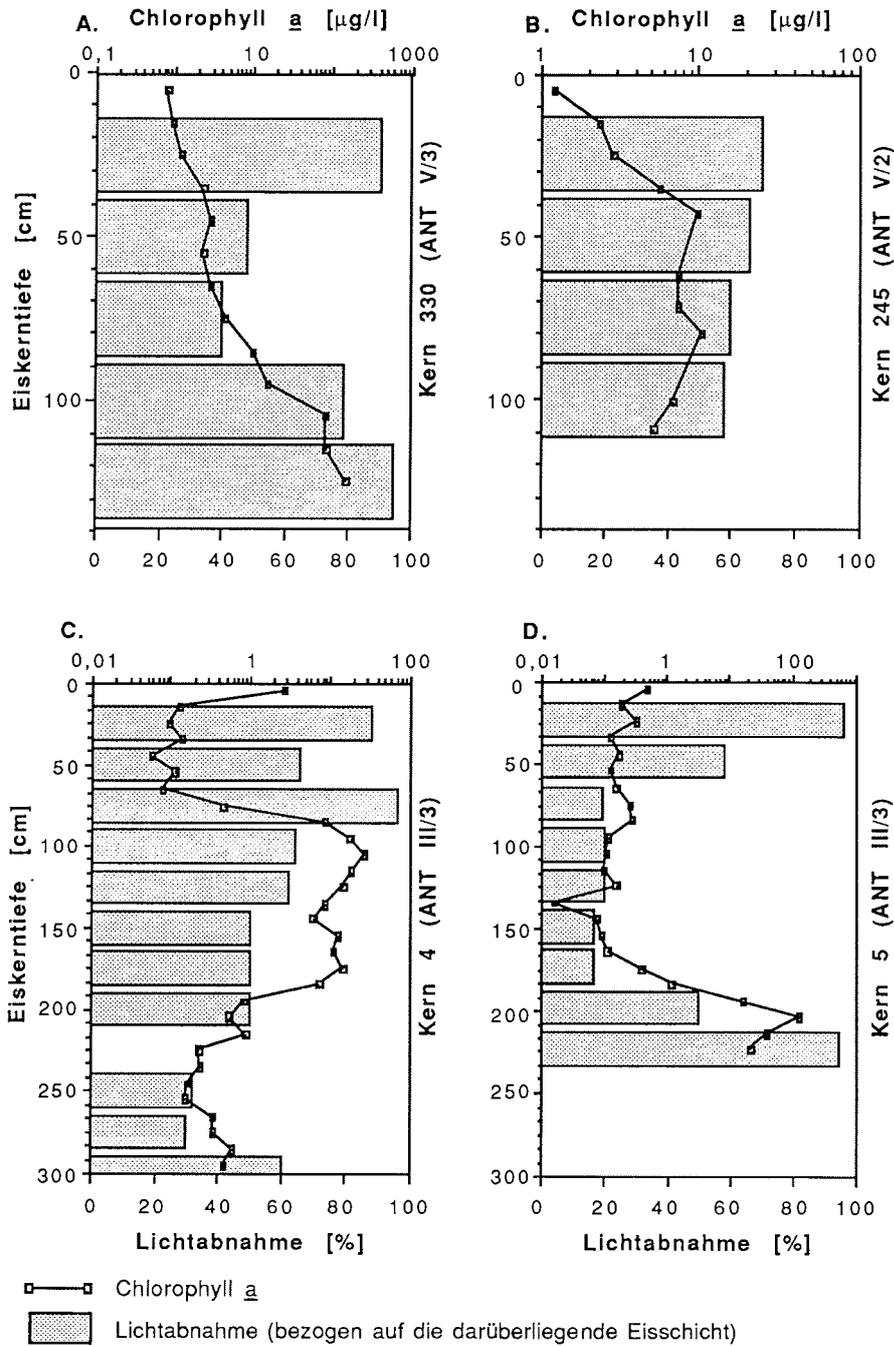


Abb. 18: Prozentuale Abnahme der Lichtintensität in Abhängigkeit von der Chlorophyllkonzentration

3.1.2.2. Temperatur und Salinität

Während des WWSP stieg die Temperatur im Eis linear von der an der Oberfläche gemessenen Minimaltemperatur bis auf Werte um -2°C in der unteren Eisschicht an (Abb. 19). Die tiefste an der Oberfläche gemessene Temperatur lag bei -15°C . Die durchschnittliche Minimaltemperatur betrug -5 bis -7°C ; Temperaturen unter -10°C wurden auch im antarktischen Winter nur selten gemessen (Abb. 19). Es lassen sich keine Zusammenhänge zwischen Eistemperatur und anderen Faktoren erkennen (Abb. 20), da

1. sich die Umgebungstemperatur innerhalb weniger Stunden stark ändern kann (so sank z.B. am 13.8.86 bei $68^{\circ}9'$ S die Lufttemperatur innerhalb von 15 Stunden von $-2,2^{\circ}\text{C}$ auf $-19,3^{\circ}\text{C}$) und
2. die Schneebedeckung, die einen Isolationseffekt besitzt, durch die Windverdriftung sehr variabel ist.

Die im antarktischen Sommer um den Gefrierpunkt schwankenden Lufttemperaturen beeinflussten die Eistemperaturen während ANT III/3 grundlegend. Die Temperaturverteilung lag im gesamten Eiskern gleichmäßig oberhalb von -5°C mit Maximalwerten um 0°C an der Oberfläche (Abb. 20 A). Die Temperaturen lagen zum Teil über dem Gefrierpunkt von Seewasser mit 34 ‰ Salzgehalt und sind im Eis nur möglich durch die starke Aussüßung dieser Kerne (vergl. Abb. 21 C). Sie kennzeichnen Eis, das sich unmittelbar vor dem Abschmelzen befindet.

Der Temperaturgradient im Eis wird demnach durch längerfristige Temperaturveränderungen (Tage bis Wochen) bestimmt, wobei die Dauer und Dicke der Schneeeauflage eine modifizierende Rolle spielt. Der Einfluß der Schneebedeckung wird in geschützten schelfeis kantennahen Gebieten (wie z. B. dem Drescher-Inlet) größer sein als im nördlichen Packeisgebiet.

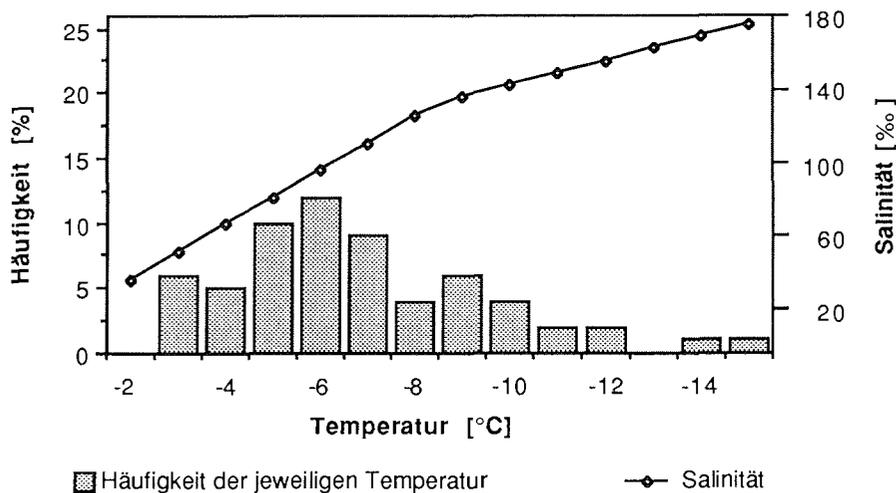


Abb. 19: Häufigkeitsverteilung der in der oberen Eisschicht gemessenen Temperaturen sowie die zugehörigen, berechneten Salinitäten der eingeschlossenen Salzlauge

Der Salzgehalt in den Eislakunen und -kanälen wird durch die in der betreffenden Eisschicht herrschende Temperatur bestimmt (siehe Kapitel 1.2.). Daher gelten für seine zeitliche und räumliche Variabilität im Eis die gleichen Einschränkungen und Charakteristika wie für die

Ergebnisse

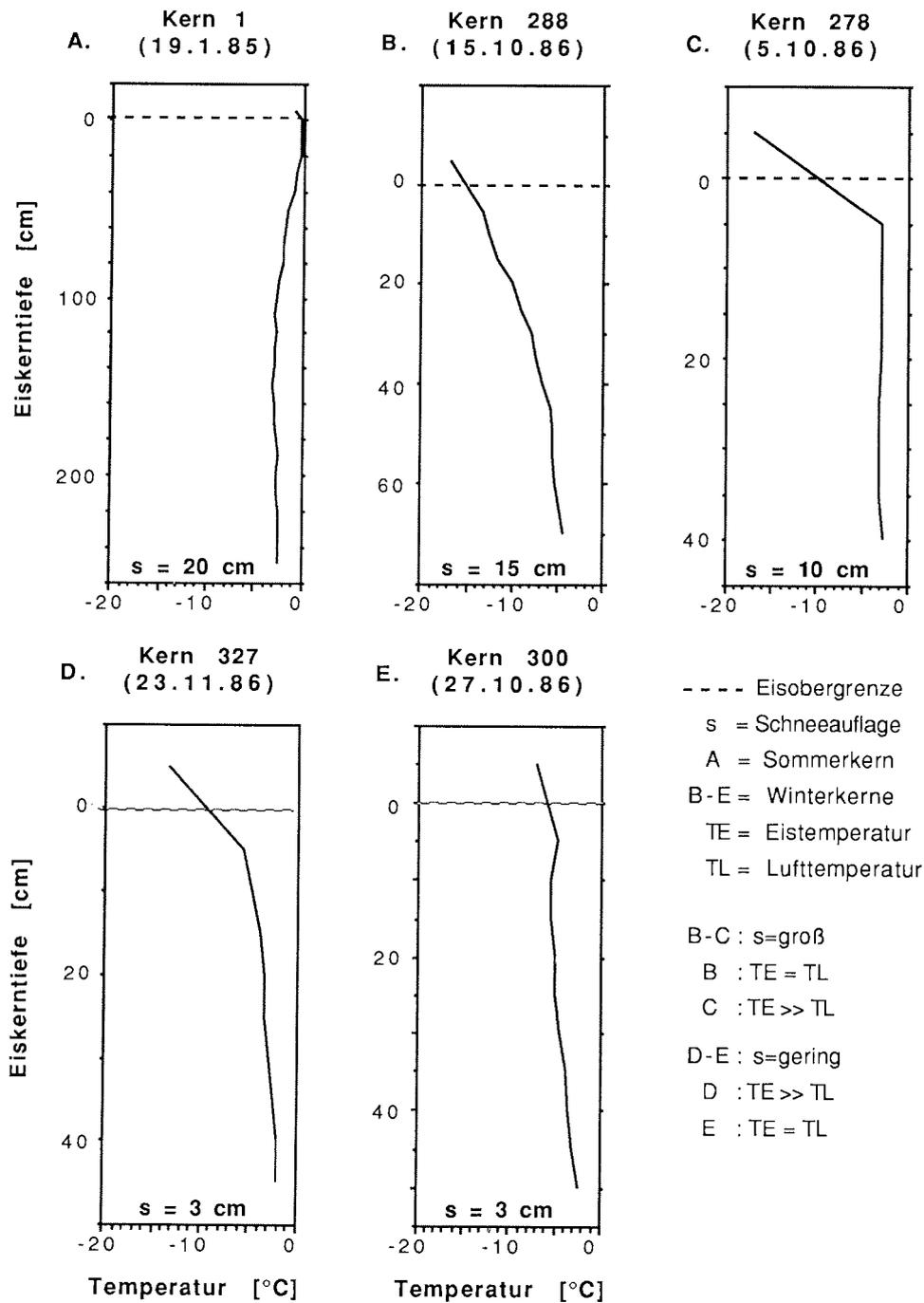


Abb. 20: Beispiele für Temperaturprofile im Eis bei verschiedenen Lufttemperaturen und Schneedicken

Temperatur. Die den angegebenen Eistemperaturen entsprechenden Salinitäten sind Abb. 19 zu entnehmen.

An allen aufgetauten Eiskernabschnitten wurde der Salzgehalt bestimmt. Dieser Wert ist kein Maß für die in den Salzlakunen herrschende Salinität, gibt jedoch Auskunft über die im Eis stattfindenden Vertikalbewegungen der Salzlauge.

Während der Winterexpedition befand sich das Salinitätsmaximum in den oberen 10 cm des Eises mit mittleren Werten von $10,6 \pm 2,7 \text{ ‰}$ ($n = 38$). Die Salinität nahm kontinuierlich mit der Eistiefe auf die Hälfte ab und lag in der unteren Eisschicht bei $5,4 \pm 1,3 \text{ ‰}$ ($n = 41$) (Abb. 21 A). In einigen Eiskernen wurden in den oberen 1 bis 5 cm Maximalwerte zwischen 20 und 35 ‰ angetroffen (Abb. 21 B).

Bei den im Hochsommer gewonnenen Eiskernen (ANT III/3) ergab sich ein völlig anderes Bild. In der oberen Eisschicht wurde mit Werten unter 5 ‰ das Salinitätsminimum gemessen. Die Salinität war über den größten Teil der Eissäule mit 3 - 7 ‰ konstant und stieg in den unteren 20 bis 40 cm auf Werte um 10 ‰ an (Abb. 21 C).

3.1.3. Nährsalze

Der Nährsalzgehalt der aufgetauten Eiskernabschnitte war sehr variabel mit folgenden mittleren Konzentrationen:

Nährsalz	Mittlere Konzentration [$\mu\text{mol/l}$]	Bereich [$\mu\text{mol/l}$]
Silikat	10,0	1,0 - 20,0
Phosphat	0,5	0,1 - 8,0
Nitrat	4,0	1,0 - 23,0

In vielen Eiskernen wurden die maximalen Nährsalzkonzentrationen in den oberen Eisschichten gemessen (Abb. 22 A). Es traten jedoch regelmäßig Abweichungen einzelner Nährsalze (insbesondere Phosphat) (Abb. 22 B) oder aller Nährsalze (Abb. 22 C) von diesem Schema auf. Eine Korrelation von Nährsalzkonzentration und pflanzlicher Biomasse war nicht feststellbar.

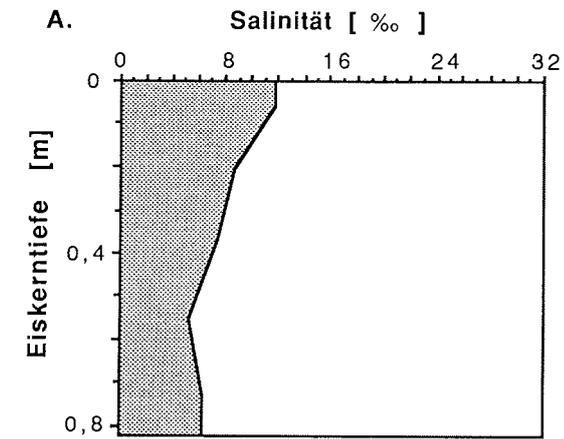
Genauer soll auf diese Werte nicht eingegangen werden, da sie wenig über die tatsächliche Nährsalzkonzentration in den Salzlakunen aussagen: Die Werte liegen unter den wirklichen Nährsalzkonzentrationen, da die geschmolzenen Süßwassereiskristalle eine Verdünnung bewirken. Dieser Effekt ist temperaturabhängig, da das Verhältnis Kristallvolumen/Salzlakunenvolumen mit abnehmender Temperatur ansteigt.

Um einen Eindruck über die den Algen in den Lakunen zur Verfügung stehende Nährsalzkonzentration zu bekommen, wurden Laugenproben aus 15 bzw. 25 cm Eistiefe analysiert, die hohe Konzentrationen aufwiesen:

Nährsalz	Mittlere Konzentration [$\mu\text{mol/l}$]	Bereich [$\mu\text{mol/l}$]
Silikat	177,2	124,8 - 225,9
Phosphat	2,8	0,2 - 6,8
Nitrat	55,0	13,4 - 94,5
Ammonium	1,9	0,8 - 2,8

Die Salzgehalte dieser Salzlaugenproben lagen zwischen 70 und 120 ‰ ($\bar{x} = 99 \text{ ‰}$).

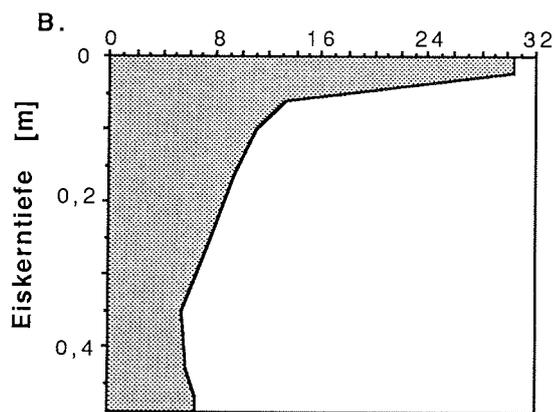
Ergebnisse



Kern 288 (ANT V/3)

Datum: 15.10.1986

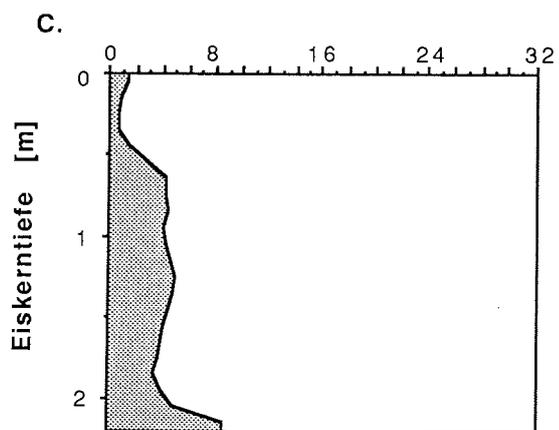
Position: 72°53' S
19°11' W



Kern 218 (ANT V/2)

Datum: 6.8.1986

Position: 66°40' S
05°03' W



Kern 11 (ANT III/3)

Datum: 15.2.1985

Position: 72°30' S
17°20' W

Abb. 21: Salinitätsprofile (aufgetaute Eiskernabschnitte) ausgewählter Eiskerne

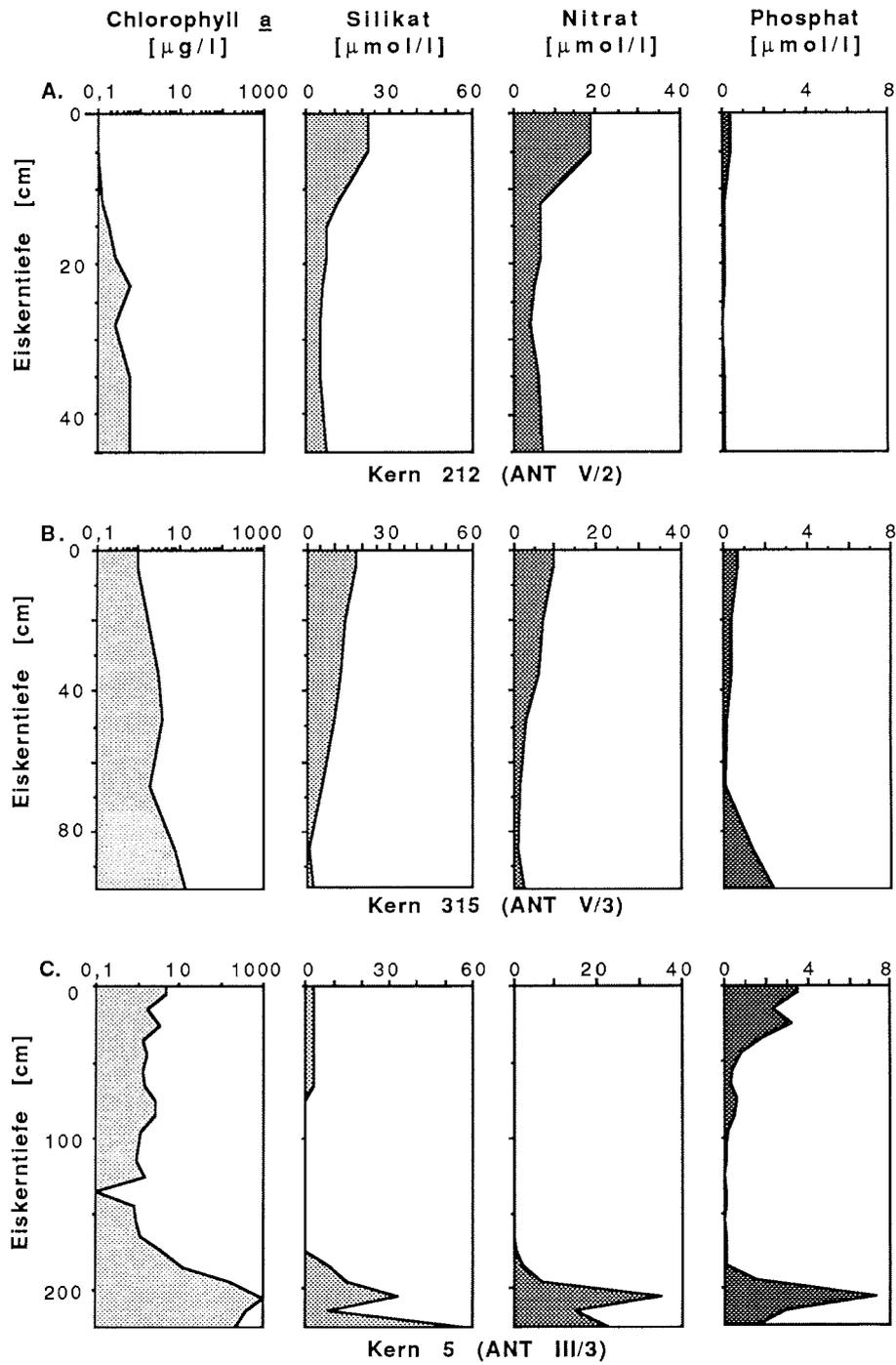


Abb. 22: Nährsalzkonzentration und Biomasseverteilung in ausgewählten Eiskernen (aufgetaute Eiskernabschnitte)

3.2. Biologie des Meereises

3.2.1. Qualitative Auswertung

3.2.1.1. Artenbestand

In allen untersuchten Eisproben wurden Organismen (vorwiegend Einzeller) gefunden, die sich auf die verschiedensten systematischen Gruppen verteilen. Bestimmungen bis zum Artniveau beschränkten sich im wesentlichen auf die wichtigste Gruppe, die Diatomeen. Für die Bestimmung unbeschalteter Formen wie z.B. Flagellaten wäre eine andere Probenaufbereitung notwendig gewesen, da die erhebliche Salinitätsabnahme beim Auftauen des Eises (von zum Teil mehr als 100 ‰ auf weniger als 10 ‰ innerhalb von 24 Stunden) zu einer Gestaltveränderung bzw. zum Platzen unbeschalteter Formen führt (GARRISON und BUCK, 1986; eigene Beobachtungen). Dies war jedoch bei der großen Probenanzahl nicht durchführbar. Außerdem sind bei einer Fixierung mit gepuffertem Formol, die besonders gut für die Bestimmung von Diatomeen unter dem Umkehr-Mikroskop geeignet ist, Flagellen oft nicht mehr zu identifizieren, so daß in einigen Fällen Verwechslungen mit Chromatophoren zerstörter Diatomeenzellen nicht auszuschließen sind. Im folgenden werden die auftretenden (systematischen) Gruppen kurz vorgestellt (Großbuchstaben verweisen auf die jeweilige Fototafel):

a) Diatomeen (Tafel 1)

Die Diatomeen stellten mit 67 identifizierten Arten die artenreichste und häufigste Gruppe dar. Pennate Formen, die überwiegend zur Gattung *Nitzschia* gehören, beherrschten die Eisflora. Die im gesamten Untersuchungsgebiet zu allen Jahreszeiten dominierende Art war *Nitzschia cylindrus* (A). Einige Arten bildeten insbesondere in den unteren Eisschichten lange Zellketten (*Amphiprora kufferathii* (B), verschiedene *Nitzschia*-Arten (C)) oder mit Einzelzellen angefüllte Schläuche (*Berkeleya rutilans* (D)). Zentrische Diatomeen traten in fast allen Proben auf, jedoch meist mit deutlich geringerer Abundanz als pennate Formen. Nur wenige zentrische Arten waren (lokal beschränkt) von größerer Bedeutung (*Chaetoceros dichæta* (E), *Thalassiosira antarctica*).

Während die zentrischen Diatomeen durch typische Phytoplanktonformen repräsentiert waren (Gattungen *Chaetoceros*, *Thalassiosira* und *Rhizosolenia*), traten bei den pennaten Diatomeen auch benthische Formen auf (*Berkeleya rutilans* sowie die Gattungen *Pleurosigma* und *Navicula*).

Die Diatomeenflora bestand vorwiegend aus kleinen Formen (< 50 µm). So beschränkte sich die Gattung *Chaetoceros* weitestgehend auf die Gruppe Hyalochaeta mit sehr zarten Formen, während Arten der Gruppe Phaeoceros (*Ch. criophilum*, *Ch. bulbosum* u.a.) sehr selten waren.

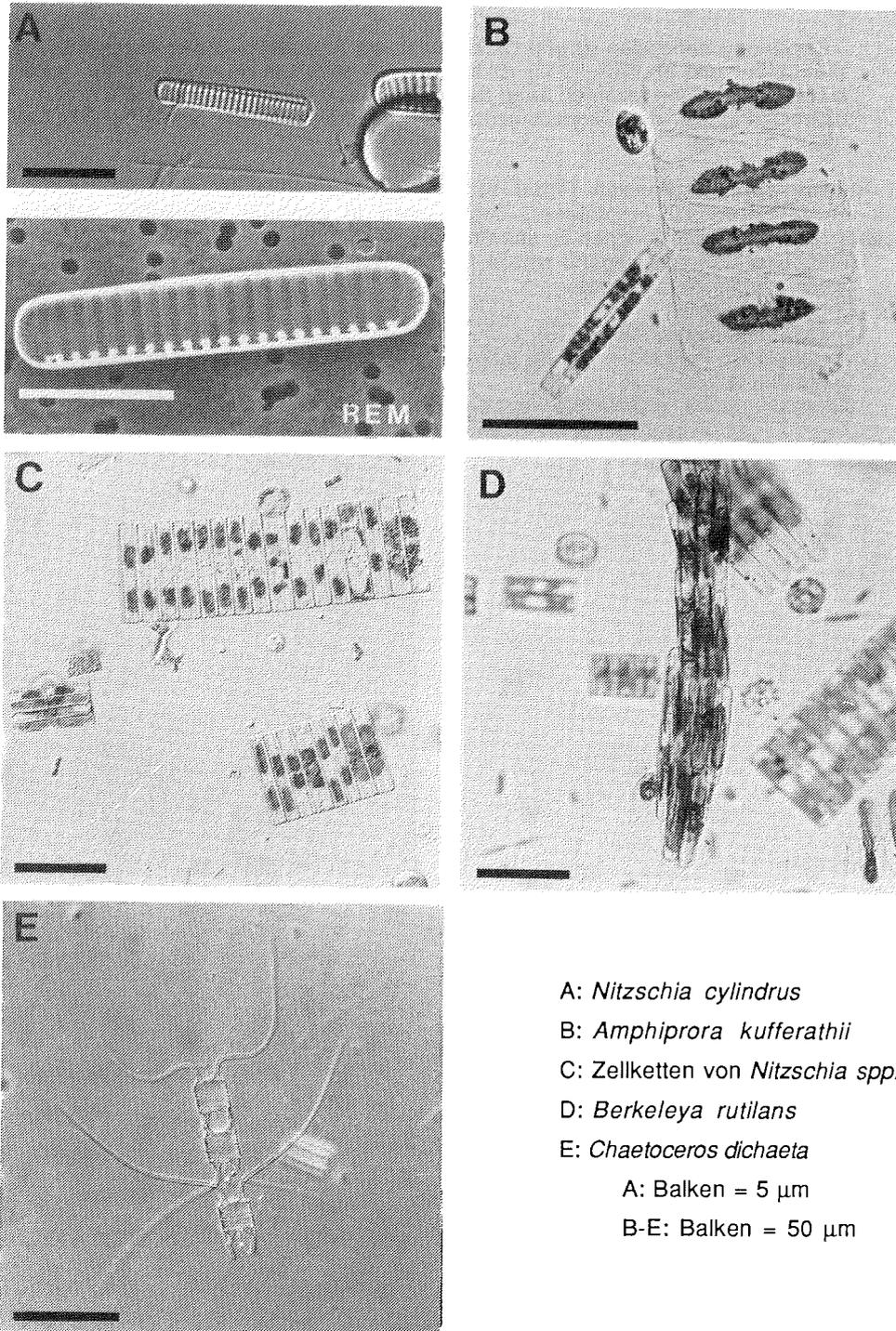
Im Phytoplankton häufige Diatomeengattungen mit großen Zellen wie *Corethron*, *Odontella*, *Thalassiothrix* und *Rhizosolenia* kamen im Eis nur in Einzelexemplaren vor. Nitzschien gehörten zum Großteil zur Gruppe Fragilariopsis mit kleinen, kompakten Formen, während die relativ großen Vertreter der Gruppe Pseudonitzschia fast völlig fehlten.

Alle identifizierten Diatomeenarten sind in Anhang A aufgelistet. Des weiteren traten verschiedene Vertreter folgender Gruppen auf:

b) Autotrophe Nicht-Diatomeen (Tafel 2)

Zu dieser Gruppe gehören

- der relativ seltene Silicoflagellat *Distephanus speculum*, von dem ausschließlich leere Kieselsäureskelette gefunden wurden,
- Dinoflagellaten der Gattung *Amphidinium/Gymnodinium*,
- verschiedene andere Flagellatengruppen mit sehr kleinen Formen (< 10 µm). Auffällig war die in großen Gallertkugeln mit bis zu 100 Zellen auftretende Haptophyceae *Phaeocystis pouchetii* (A), die im Eis zum Teil von großer Bedeutung war sowie



Tafel 1: Diatomeen aus dem Meereis des Weddellmeeres

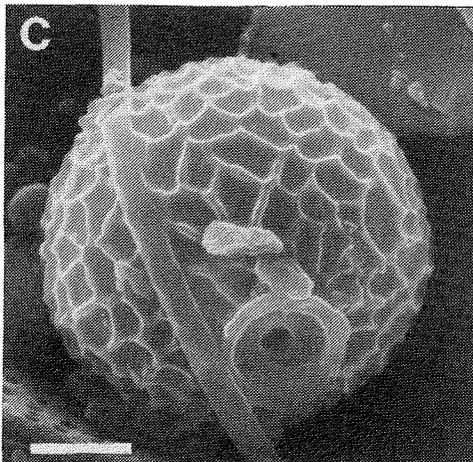
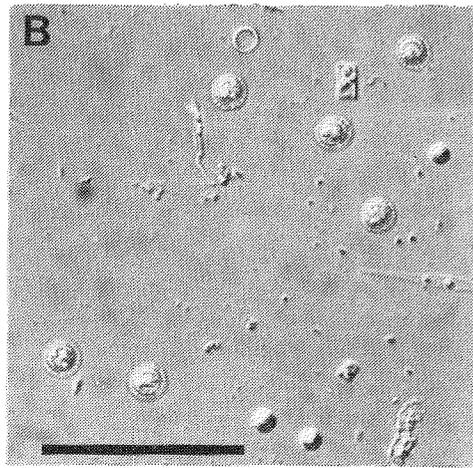
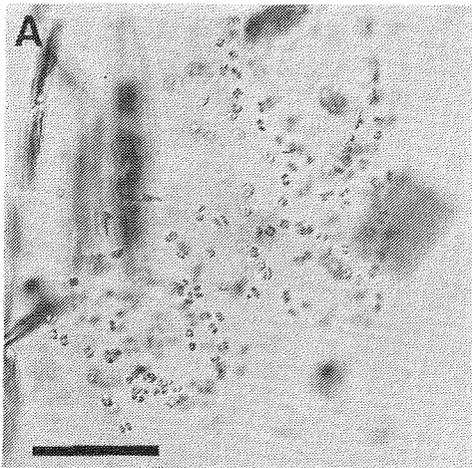
Ergebnisse

- Chrysophyceencysten (B und C), die auch als Archaeomonaden bezeichnet werden (MITCHELL und SILVER, 1982). Es handelt sich dabei um kieselige, marine Cysten, die bisher noch keinen rezenten Arten zugeordnet werden konnten und deshalb oft in einer eigenen Familie, den Archaeomonadiceae zusammengefaßt werden (DEFLANDRE, 1932).

c) Heterotrophe Protozoen (Tafel 3)

Die im Verhältnis zu autotrophen Organismen in geringer Häufigkeit auftretenden heterotrophen Einzeller gehörten zu den Gruppen

- Dinoflagellaten (vorwiegend nackte Formen wie z.B. *Polykrikos* sp. (A) sowie einige wenige gepanzerte Vertreter),
- Choanoflagellaten,
- holotrich bewimperte Ciliaten (B),
- verschiedene Tintinniden (C), die jedoch ausschließlich während der Expedition ANT III/3 gefunden wurden und
- die planktonische Foraminifere *Neogloboquadrina pachyderma* (D).



A: *Phaeocystis pouchetii*

B: Chrysophyceencysten

C: Chrysophyceencyste (REM)

A, B: Balken = 50 μ m

C: Balken = 2 μ m

Tafel 2: Autotrophe Nicht-Diatomeen aus dem Meereis des Weddellmeeres

d) Metazoen (Tafel 3)

In einigen wenigen Fällen und in geographisch eng begrenztem Gebiet wurden lebende Metazoen im Eis gefunden. Dies waren

- calanoide Copepodennauplii (E)
- adulte Harpacticiden und
- eine Flügelschnecke

3.2.1.2. Lebenszustand

Die Vitalität der einzelnen Organismenarten ist am besten an Frischmaterial zu bestimmen. Allerdings ließen die großen Probenmengen in vivo-Beobachtungen nur an einigen ausgewählten Stichproben zu. Als zusätzliches Kriterium für den Lebenszustand wurde daher das Vorhandensein und Aussehen des Zellplasmas (z.B. Plasmolysegrad) benutzt. Dabei muß jedoch berücksichtigt werden, daß die einzelnen Arten sehr unterschiedlich auf die Formolfixierung reagieren. Folgende Aussagen können getroffen werden:

1. Alle häufig bzw. dominant auftretenden Diatomeen machten in den mittleren und unteren Eisschichten einen intakten, vitalen Eindruck. Bei den meisten Zellen waren die Chromatophoren gut sichtbar, intensiv grün-braun gefärbt, und das Cytoplasma füllte die gesamte Zelle aus. Einige pennate Diatomeen wie z.B. *Nitzschia closterium* und *Navicula criophila* zeigten im Frischmaterial kriechende Bewegungen. Viele Arten bildeten Zellketten, die auf rege Teilungsaktivität hinweisen. Allerdings waren diese Zellketten meist auf die unteren Eisschichten beschränkt. In den oberen Eisschichten traten bei vielen dieser Arten verstärkt beschädigte Zellen (abgebrochene Zellfortsätze, Schalenbruchstücke), Zellen mit stark plasmolysiertem Cytoplasma und gräulichen Chromatophoren sowie leere Diatomeenschalen auf.
2. Große, nur vereinzelt auftretende Diatomeen mit zarten Zellfortsätzen (*Corethron criophilum*, *Chaetoceros criophilum*) sowie die Gattungen *Rhizosolenia* und *Thalassiothrix* lagen vorwiegend als leere Kieselsäureschalen, die zum Teil beschädigt waren, vor. Teilungsstadien bzw. Zellketten wurden nicht gefunden.
3. Viele Nichtdiatomeen waren in frisch aufgetauten Eiskernstücken sehr aktiv. So zeigten Dinoflagellaten und Ciliaten, die zum Teil aus den oberen Eisschichten stammten, eine intensive Bewegung. *Neogloboquadrina pachyderma* und Harpacticiden konnten über mehrere Monate in Kultur gehalten werden.

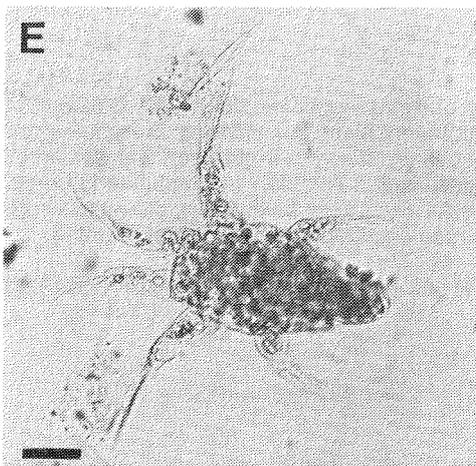
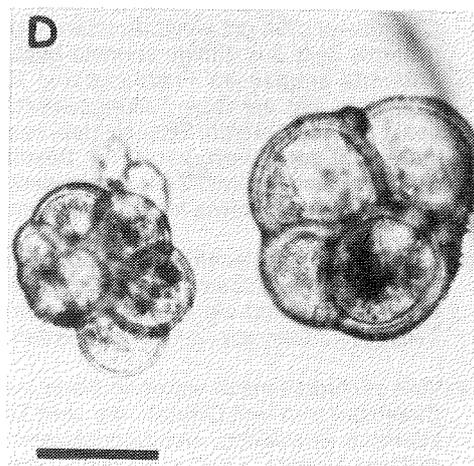
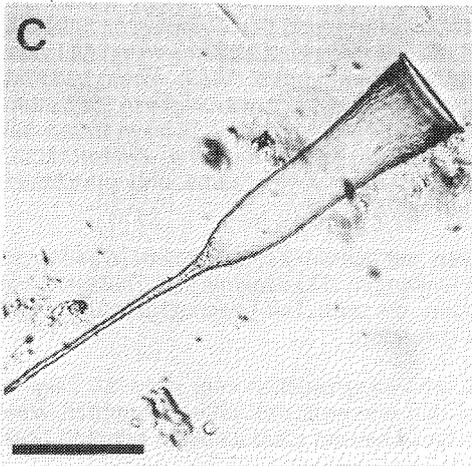
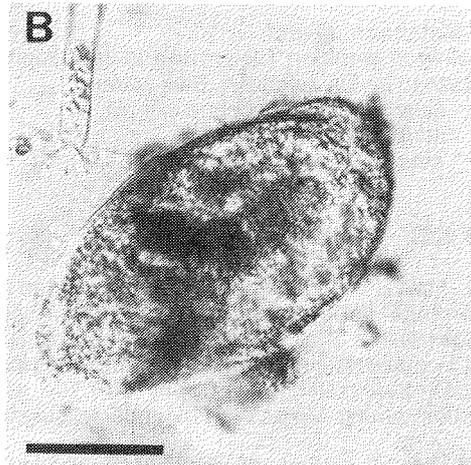
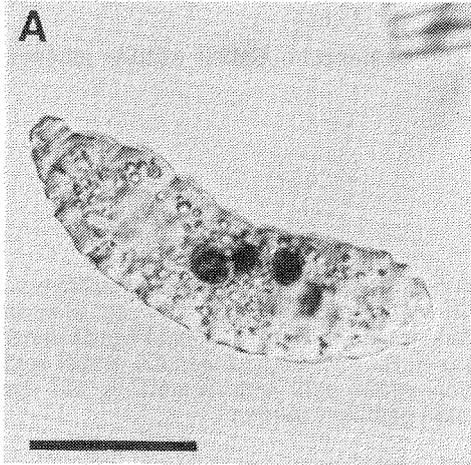
3.2.1.3. Dauerstadien

Dauersporen traten nur bei wenigen Diatomeenarten und in geringer Häufigkeit auf. Dies beruht zum Teil darauf, daß die meisten pennaten Diatomeen nicht zur Bildung morphologisch erkennbarer Ruhestadien fähig sind. Aber auch bei den zentrischen Diatomeen war der Anteil an Dauersporen so gering, daß sie in den Abbildungen unter 3.2.2. nicht in Erscheinung treten. Eine Ausnahme bildete die vereinzelt vorkommende Art *Eucampia balaustium*, die ausschließlich als Dauerspore auftrat. Von folgenden Arten wurden Dauersporen beobachtet (Tafel 4):

Chaetoceros Typ A (A) (bisher nicht beschriebene Art, vergleiche hierzu NÖTHIG, 1988)
Chaetoceros neglectum
Eucampia balaustium (C)
Odontella weissflogii (B)
Stellarima microtrias
Thalassiosira antarctica

Flagellatencysten traten während des WWSP ebenfalls nur selten auf. Ein völlig anderes Bild zeigte sich in den oberen Schichten der Eiskerne von ANT III/3 aus dem südlichen Weddellmeer, in denen verkieselte Chrysophyceencysten (vergl. Tafel 2) dominierten.

Ergebnisse



A: *Polykrikos* sp. (Dinoflagellat)

B: Ciliat

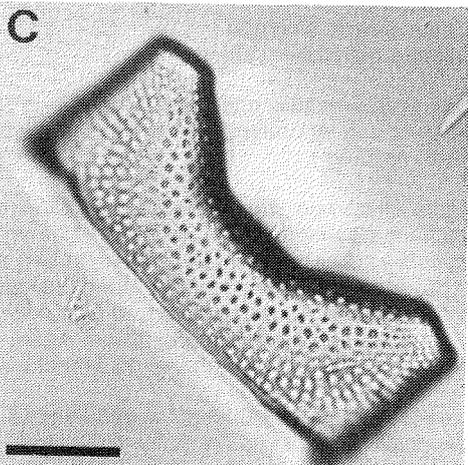
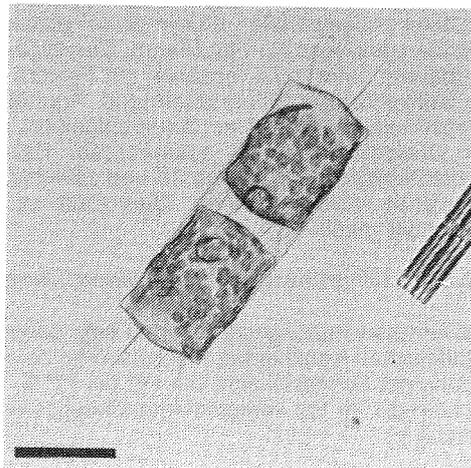
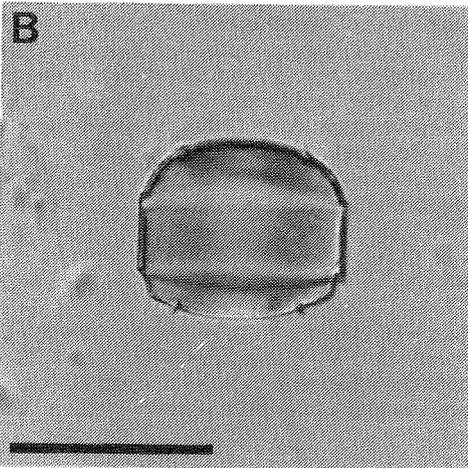
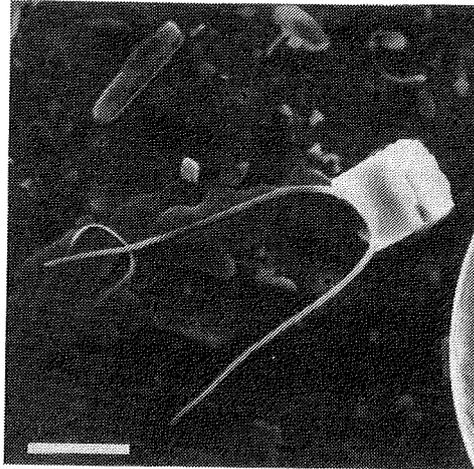
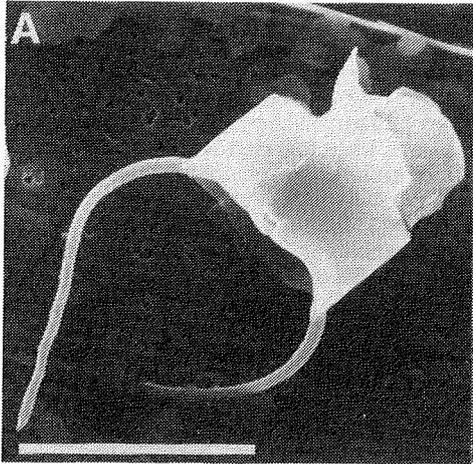
C: Tintinnide

D: *Neogloboquadrina pachyderma*
(Foraminifere)

E: Copepodennauplius

Balken = 100 μ m

Tafel 3: Protozoen und Metazoen aus dem Meereis des Weddellmeeres



A: *Chaetoceros* Typ A (REM)

B: *Odontella weissflogii*

C: *Eucampia balaustium*

A, C: Balken = 10 μm

B: Balken = 50 μm

Tafel 4: Dauersporenbildende Diatomeen aus dem Meereis des Weddellmeeres (linke Seite = Dauerspore, rechte Seite = vegetative Zelle)

3.2.2. Quantitative Auswertung

Den nachfolgend dargestellten Ergebnissen liegt Probenmaterial von drei Antarktisexpeditionen zugrunde, die sich über einen großen jahreszeitlichen (Juli bis Februar) und geographischen Rahmen (58° bis 77° S) erstreckten. Im folgenden werden verschiedene übergeordnete Zusammenhänge abgehandelt und anhand ausgewählter repräsentativer Stationen illustriert.

Bei der Darstellung der Artenzusammensetzung der bearbeiteten Eiskerne wurden Flagellaten und einige Diatomeenarten zu Gruppen zusammengefaßt. Bei den Diatomeen handelt sich um

- sehr seltene Arten einer Gattung,
- Arten, die unter dem umgekehrten Mikroskop nicht eindeutig zu unterscheiden waren und
- Arten, deren Schalenmerkmale durch den gut erhaltenen Zellinhalt nicht erkennbar waren.

Detaillierte Angaben, welche Formen zusammengefaßt wurden, sind im Anhang vermerkt.

Zusätzlich sind in die Ergebnisse Informationen von stichprobenartig quantitativ und/oder qualitativ ausgewerteten Eiskernen mit eingeflossen. In den nachfolgenden Abbildungen sind Abundanzangaben für Flagellaten, Dinoflagellaten und Chrysophyceencysten aufgelistet, die, wie bereits unter 3.2.1. erwähnt, mit Fehlern behaftet sind. Aus diesem Grund beziehen sich die aufgeführten Diversitäten und Äquitäten nur auf Diatomeen. Bei der Diatomeen-Artenverteilung wurden nur Arten aufgeführt, die in mindestens einer Eisschicht mehr als 10 % der Diatomeenzellzahl ausmachten. Bei den Kapiteln 3.2.2.1. und 3.2.2.2. ist zu berücksichtigen, daß räumliche und zeitliche Unterschiede nicht völlig losgelöst voneinander betrachtet werden können. Dies führt zu Überschneidungen, die einige Querverweise notwendig machten.

3.2.2.1. Räumliche Unterschiede (horizontal)

Das Untersuchungsgebiet gliedert sich geographisch in das ozeanische Gebiet nördlich des antarktischen Kontinentes (Packeisgürtel zwischen 58° und 70° S) und das küstennahe Gebiet entlang der Schelfeiskante von 70° bis 77° S. Entsprechend dieser geographischen Gliederung konnten die im Eis vorkommenden häufigeren Arten in drei Gruppen eingeteilt werden (siehe Anhang):

- Arten, die im gesamten Untersuchungsgebiet auftreten,
- Arten, die auf den Packeisgürtel nördlich 70° S beschränkt sind und
- Arten, die hauptsächlich entlang der Schelfeiskante gefunden werden.

Seltene Arten wurden ausgeklammert, da sie sehr unregelmäßig und zufällig verteilt in den Proben auftraten. Entsprechend ihrer Präsenz, Absenz und Abundanz in den Proben wurden die Diatomeen in Häufigkeitsgruppen eingeteilt (vergl. Anhang).

Die im **gesamten Untersuchungsgebiet** häufigste Diatomee war *Nitzschia cylindrus*. Sie trat in allen untersuchten Eiskernabschnitten in Erscheinung und machte in einigen Fällen mehr als 90 % der Gesamtdiatomeenzellzahl aus. *N. cylindrus* dominierte in 59 % aller Proben aus dem nördlichen Untersuchungsgebiet und in 40 % der Proben entlang der Schelfeiskante. Weitere im gesamten Gebiet häufig vorkommende Arten waren *Nitzschia curta* und *Chaetoceros neogracile*, die jedoch nur in Einzelfällen als dominante Arten in Erscheinung traten. Arten, die im Untersuchungsgebiet in geringerer Abundanz vorkamen, sind dem Anhang zu entnehmen.

Einige Diatomeen waren überall anzutreffen, wiesen jedoch Verbreitungsschwerpunkte auf: zu diesen gehören *Tropidoneis glacialis*, *Porosira pseudodenticulata* und *Nitzschia subcurvata* mit Verbreitungsschwerpunkt im Küstenbereich sowie *Nitzschia closterium*, *Navicula criophila* und *Rhizosolenia alata*, die im nördlichen Packeisgürtel mit erhöhter Abundanz auftraten.

Aufgrund der überragenden Bedeutung von *N. cylindrus* wird im folgenden die Abgrenzung verschiedener Gesellschaften in erster Linie anhand der Artenzusammensetzung begleitender Diatomeen vorgenommen.

Der **nördliche Packeisgürtel** wurde von Juli bis September sowie im Oktober und Dezember beprobt. Die pflanzliche Biomasse war jahreszeitlichen Veränderungen unterworfen, die in Kapitel 3.2.2.2. dargestellt werden. An dieser Stelle sei lediglich angemerkt, daß das Chlorophyll *a* relativ gleichmäßig über die gesamte Eissäule verteilt war und sich im Bereich von 0,05 bis 10 µg/l bewegte.

Die Eisalgengemeinschaft des nördlichen Packeisgebietes wurde durch die Arten *Chaetoceros dicaeta*, *Dactyliosolen tenuijunctum*, *Nitzschia kerguelensis*, *Nitzschia prolongatoides* und *Nitzschia angulata* charakterisiert. Diese Arten waren in allen Proben vorhanden und insbesondere *Ch. dicaeta*, *N. kerguelensis* und *N. prolongatoides* bildeten oft mehr als 10 % der Diatomeenzellzahl. In 18 % der Proben aus diesem Gebiet war eine dieser drei Arten dominant. Ausschließlich im Norden auftretende, regelmäßige Begleitarten waren *Thalassiosira gracilis*, *Dactyliosolen antarcticum*, *Nitzschia turgiduloides*, *Nitzschia ritscheri*, *Nitzschia pseudonana* und *Nitzschia obliquecostata*. Abbildung 23 zeigt die Biomasse- und Artenverteilung eines für den nördlichen Packeisgürtel typischen Kernes. Hohe Diversitäten ($H \approx 3$) und Äquitäten ($e > 0,6$) kennzeichneten die artenreiche Diatomeenflora dieses Gebietes. Jahreszeitlich bedingte Massenentwicklungen einzelner Arten in den oberen Eisschichten führten zu Unregelmäßigkeiten in der Artenzusammensetzung und Diversität (wie z.B. die hohen Zellzahlen von *Nitzschia closterium* und Flagellaten in den oberen Eisschichten des Kernes 240; Abb. 23), ließen jedoch stets die Grundstruktur der Gesellschaft erkennen.

Entlang der **Schelfeiskante** traten neben *N. cylindrus* *Nitzschia subcurvata* (24 %), *Thalassiosira antarctica* (16 %) und *Tropidoneis glacialis* (16 %) als dominante Arten auf (in Klammern = Prozentanteil der Proben, in der die jeweilige Art dominierte). Alle drei Arten wiesen Verbreitungsschwerpunkte auf:

<i>N. subcurvata</i> :	südlichste Stationen bei 76° S
<i>Th. antarctica</i> :	73 bis 76° S, insbesondere im Gebiet um Halley Bay
<i>T. glacialis</i> :	im Bereich des Drescher-Inlets bei 72° S

Da es sich jedoch immer nur um Einzelkerne handelte, in denen diese Arten vorherrschten, wurde auf eine weitere geographische Unterteilung dieses Gebietes verzichtet. Begleitende häufige Arten dieses Gebietes waren *Chaetoceros Typ A*, *Nitzschia neglecta*, *Nitzschia vanheurckii*, *Porosira spp.* und *Stellarima microtrias*.

Während Eisdicke und Verteilung der pflanzlichen Biomasse im nördlichen Packeisgebiet ein einheitliches Bild boten, wurden entlang der Schelfeiskante drei verschiedene Eistypen angetroffen:

1. wenige Tage altes Neueis, das in der Küstenpolynya entsteht und Dicken bis zu 60 cm aufweist,
2. ältere treibende Eisschollen mit Eisdicken um 100 cm,
3. Küstenfesteis mit Eisdicken von 100 bis über 200 cm.

Bei allen untersuchten **Neueiskernen** (Abb. 24 und 25) lag das Chlorophyllmaximum an der Eisunterseite. Die Chlorophyllkonzentrationen in dieser Schicht hingen von der Eisdicke ab und betragen bei einer Dicke zwischen 20 und 30 cm 2-10 µg/l, während bei einer Dicke von 40 bis 50 cm Werte um 30 µg/l erreicht wurden. Bei diesen dickeren Kernen trat außerdem ein Chlorophyll-Nebenmaximum von 3-10 µg/l in der oberen Eisschicht auf. Die Gesellschaft setzte sich aus den zuvor aufgelisteten Arten zusammen, wobei Verschiebungen der Artenzusammensetzung über die Eistiefe gering waren. In jeweils 26 % dieser Proben dominierten *Thalassiosira antarctica* bzw. *Tropidoneis glacialis*, der Rest wurde von *Nitzschia*

Eiskern 240 (ANT V/2) Geographische Position: 62°46' S 03°43' W
 Datum: 28.8.1986

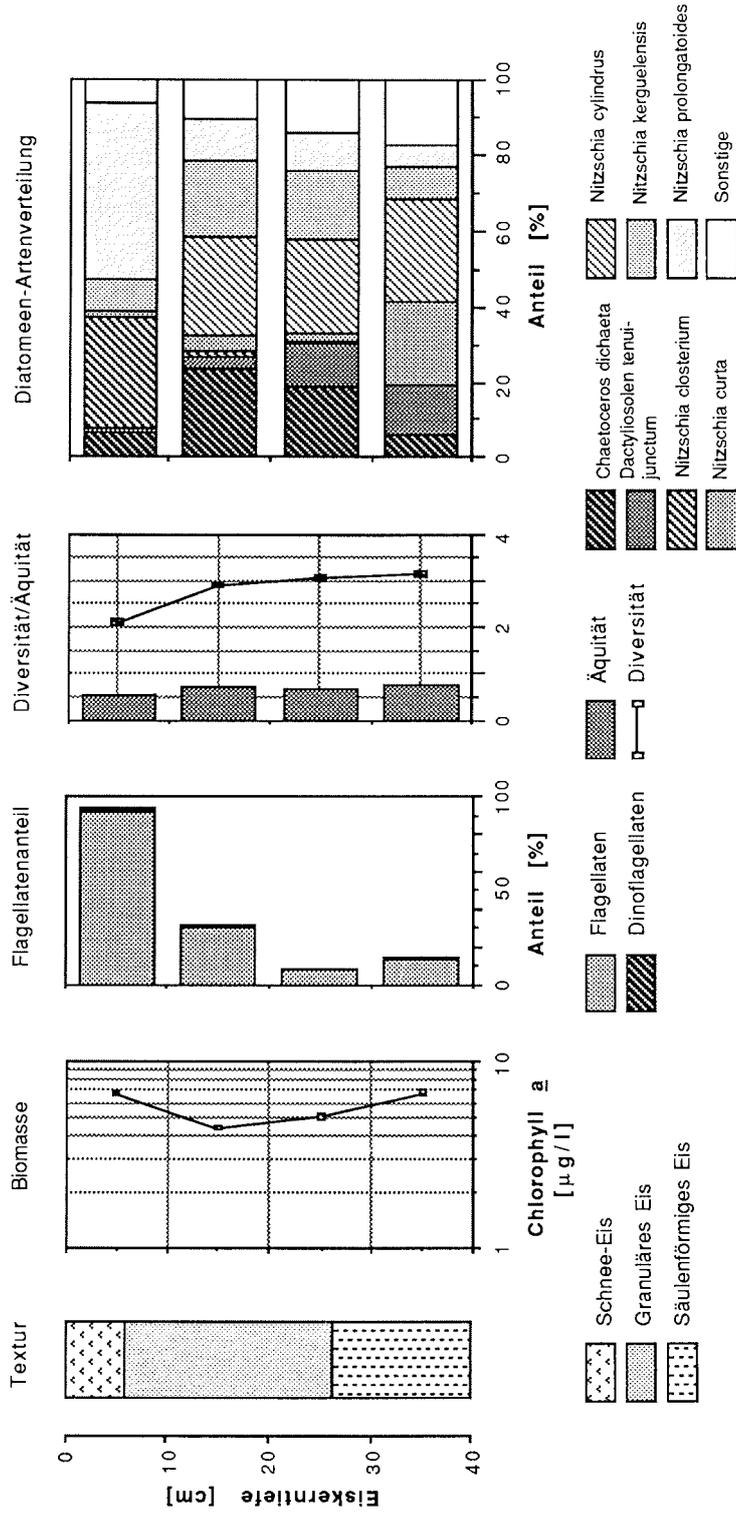


Abb. 23: Organismen- und Biomasseverteilung im nördlichen Packeisgürtel

Eiskern 312 (ANT V/3) Geographische Position: 72°47' S
20°11' W

Datum: 8.11.1986

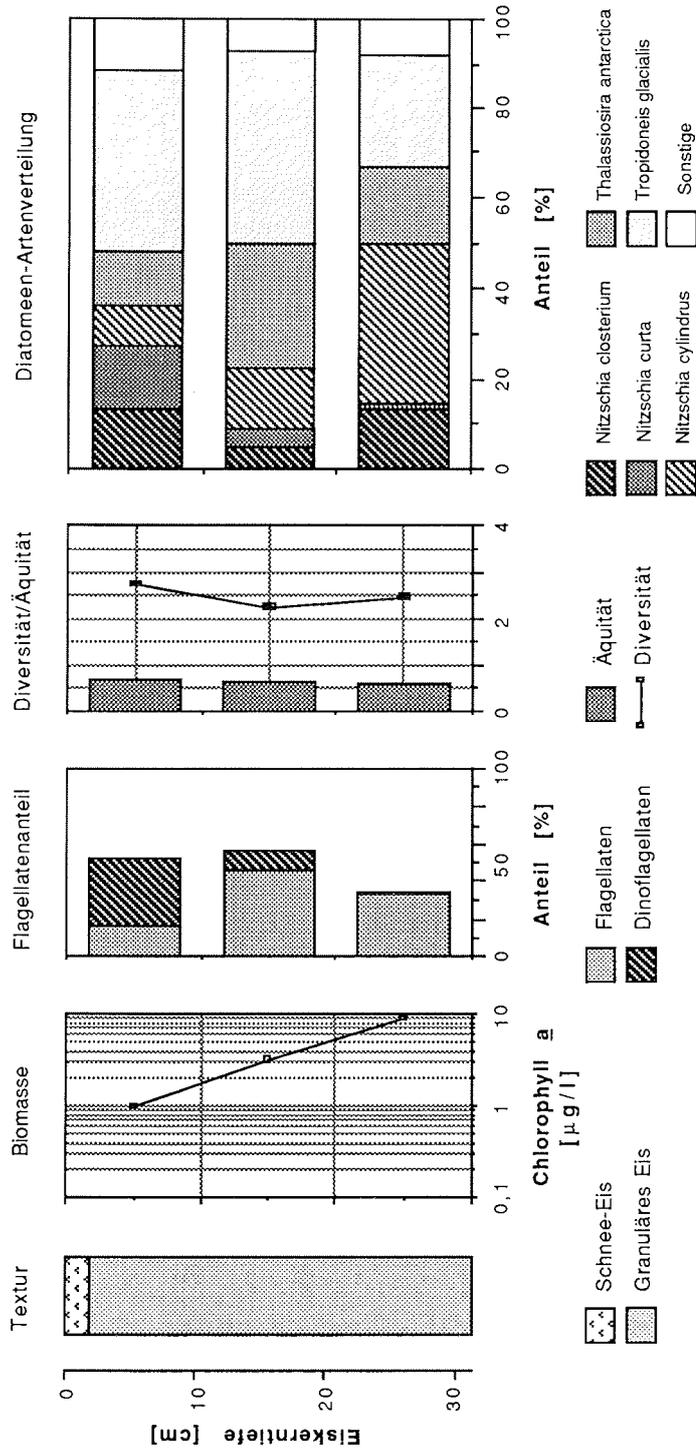


Abb. 24: Organismen- und Biomasseverteilung in Neueis mit sehr geringer Dicke aus dem Bereich der Küstenpolynya

Eiskern 302 (ANT V/3)

Geographische Position: 75°29' S
27°02' W

Datum: 29.10.1986

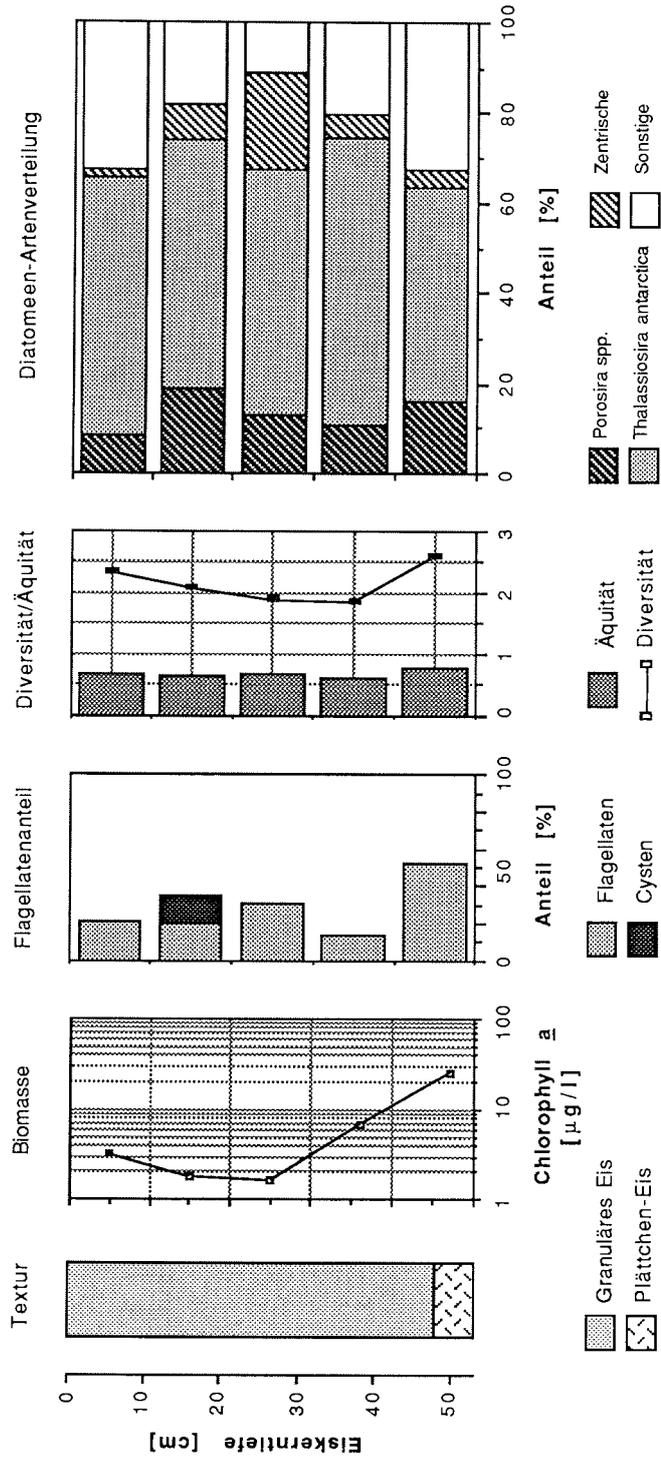


Abb. 25: Organismen- und Biomasseverteilung im Neueis mit mittlerer Dicke aus dem Bereich der Küstenpolynya

cylindrus und *Nitzschia subcurvata* bestimmt. Die Diversität lag mit Werten um 2,5 geringfügig unter der des nördlichen Packeisgebietes.

Die **älteren Eisschollen** (Abb. 26) wiesen ebenfalls ein Biomassemaximum in den unteren Eisschichten auf, die Chlorophyllgehalte lagen jedoch mit ca. 100 µg/l deutlich über denen des Neueises. Die hohen Zellkonzentrationen in den unteren Eisschichten (bis zu 10⁸ Zellen/l) bewirkten eine Braunfärbung des Eises. In den darüberliegenden Schichten war die Chlorophyllkonzentration mit weniger als 10 µg/l deutlich geringer. Die Artenzusammensetzung unterschied sich nicht grundsätzlich von der der Neueiskerne, dominant waren jedoch stets *N. cylindrus* bzw. *N. subcurvata*. In den unteren Eisschichten stellten diese Arten zusammen mit weiteren Nitzschien mehr als 90 % der Gesamtdiatomeenzahl. Zusätzlich traten hier regelmäßig, wenn auch in geringer Abundanz, große pennate Formen wie *Amphiprora kufferathii*, *Berkeleya rutilans*, *Nitzschia stellata* und *Nitzschia taenia* auf.

Diese zuletzt genannten Arten waren in den unteren Schichten der **Küstenfesteiskerne** (Abb. 27), wo sie ketten- oder schlauchförmige Zellaggregate bildeten, von großer Bedeutung. Die Biomasse war ähnlich wie in den zuvor dargestellten älteren Eisschollen verteilt, wobei sehr große vertikale Unterschiede auftraten (Biomasse der unteren Eisschichten = 1000 x Biomasse der oberen Eisschichten). Eine quantitative Auswertung der mittleren und oberen Eisschichten war nicht möglich, die qualitative Analyse entsprach dem allgemeinen Bild dieses Gebietes.

Abschließend sollen zwei Sonderfälle abgehandelt werden:

1. Im südwestlichen Teil des nördlichen Packeisgürtels (ca. 68° S, 2° W) wurden verstärkt wenige Quadratmeter große Bereiche dickeren Eises (Eisdicke ca. 100 cm) angetroffen (Kerne 231-233). Während sich das umgebende, dünne Eis hinsichtlich Biomasse und Artenzusammensetzung nicht von den anfangs erwähnten Eiskernen unterschied (Abb. 28 a), war das dickere Eis durch völlig andere Verhältnisse gekennzeichnet (Abb. 28 b):
 - der mittlere Chlorophyllgehalt betrug mehr als 10 µg/l,
 - das Chlorophyllmaximum lag mit Werten über 25 µg/l in den unteren Eisschichten,
 - die Organismengemeinschaft wurde von *N. cylindrus* dominiert, die 75 - 95 % der Gesamtdiatomeenzahl ausmachte,
 - als begleitende Arten traten fast ausschließlich kleine Nitzschien (*N. prolongatoides*, *N. subcurvata*, *N. turgiduloides*) sowie *Chaetoceros neogracile* auf,
 - der Diversitätsindex lag mit 0,5 bis 1,5 extrem niedrig.

Zellkonzentrationen von 10⁷ bis 10⁸ Zellen/l bewirkten eine Braunfärbung der unteren Eisschichten, wie sie zuvor bereits für die älteren Küsteneisschollen erwähnt wurde.

2. Festeiskerne der Sommerexpedition ANT III/3 aus dem östlichen und südlichen Weddellmeer wurden ergänzend bearbeitet. Hinsichtlich Eisdicke und Biomasseverteilung (Abb. 29) zeigten sie die gleichen Charakteristika wie die zuvor beschriebenen Küstenfesteiskerne. Im Bereich des südlichen Weddellmeeres war in den unteren Eisschichten *Nitzschia stellata* von Bedeutung, die den Großteil der Diatomeenbiomasse stellte. Dominante Diatomeen waren *N. cylindrus* und *Chaetoceros neogracile*. Der obere und mittlere Teil dieser Eiskerne wurde fast ausschließlich von Flagellaten und Chrysophyceencysten besiedelt, auf die bis zu 90 % der Gesamtzellzahl entfielen. Chrysophyceencysten wurden während der Winterexpedition an keiner Station in nennenswerter Anzahl angetroffen.

Abbildung 30 zeigt zusammenfassend die Zuordnung aller bearbeiteten Eiskerne zu den zuvor abgegrenzten Gruppen.

Eiskern 315 (ANT V/3) Geographische Position: 75°59' S
28°17' W

Datum: 11.11.1986

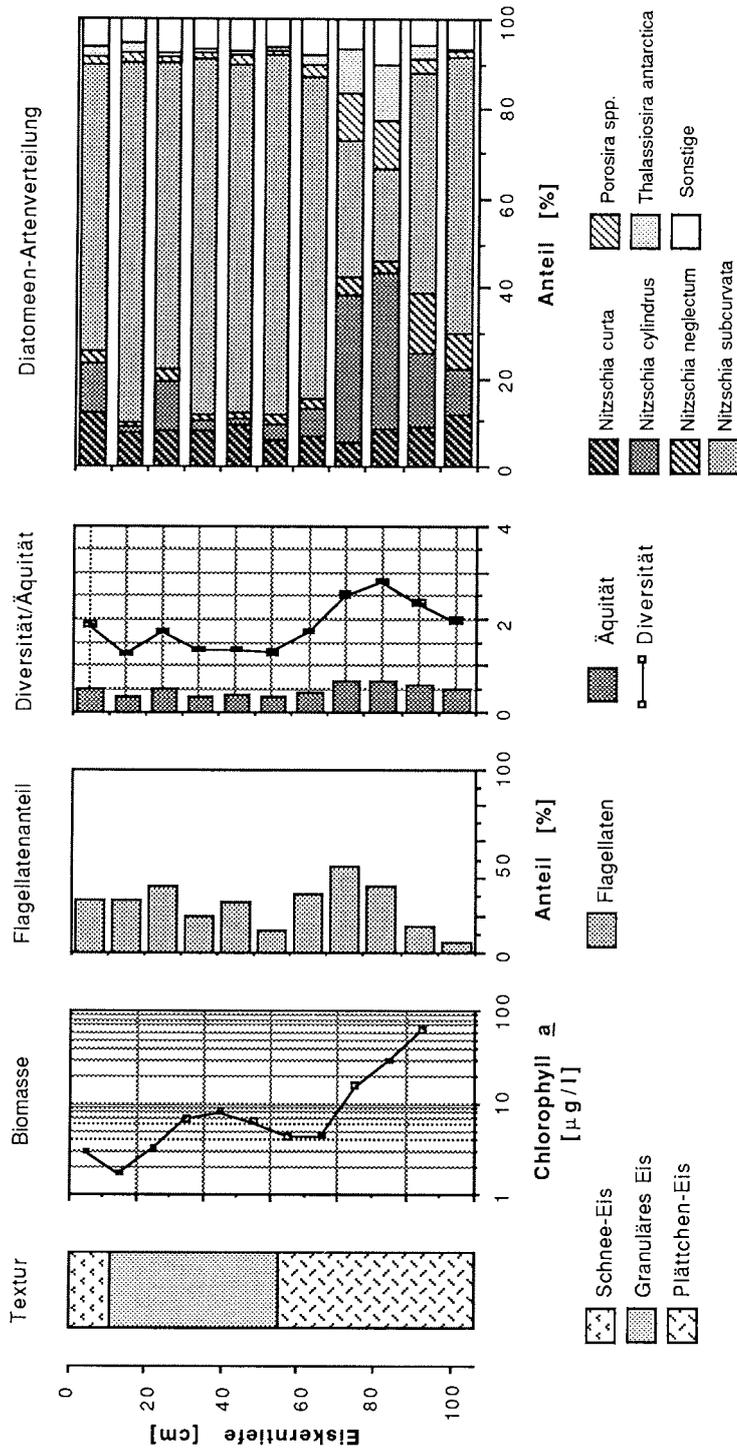


Abb. 26: Organismen- und Biomasseverteilung in älteren Eisschollen des Küstenpolynyagebietes

Eiskern 322 (ANT V/3)

Geographische Position: 72°53' S

Datum: 18.11.1986

19°11' W

- 49 -

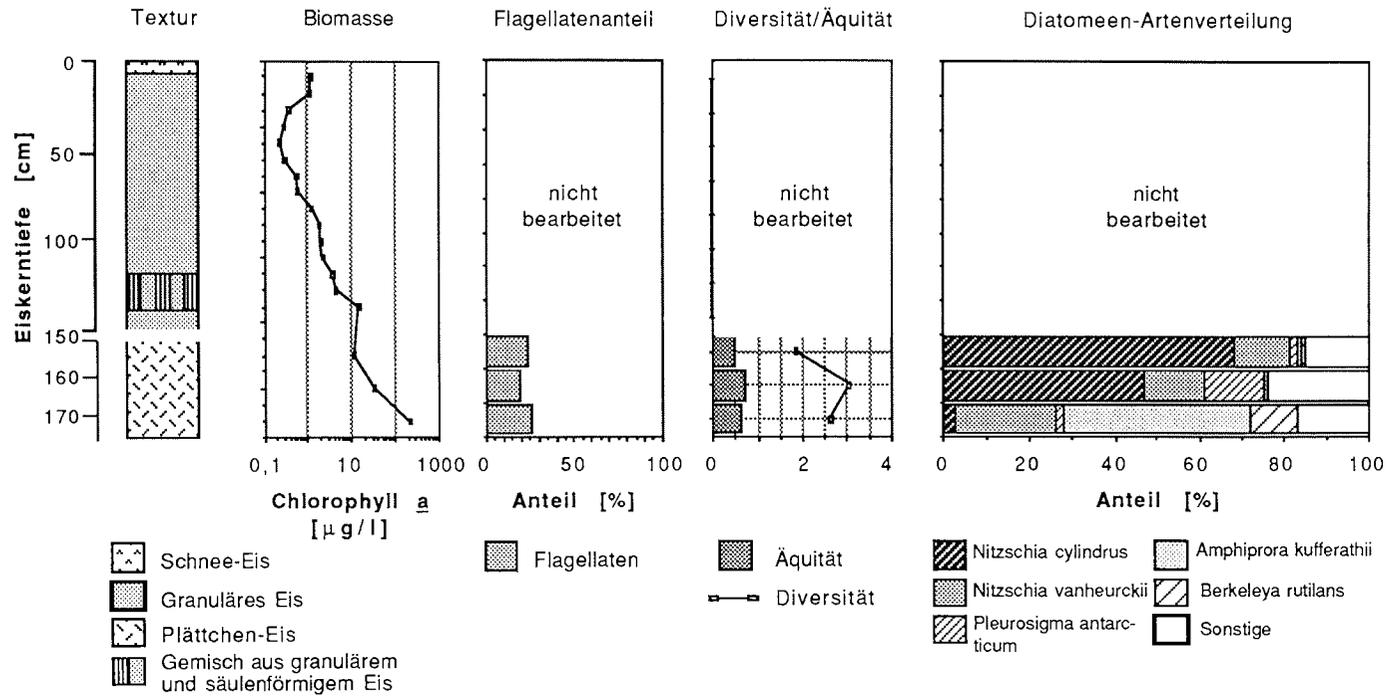


Abb. 27: Organismen- und Biomasseverteilung in Küstenfesteis des Drescher-Inlets

Eiskern 23304 (ANT V/2) Geographische Position: 67°07' S 00°03' W
 Datum: 21.8.1986

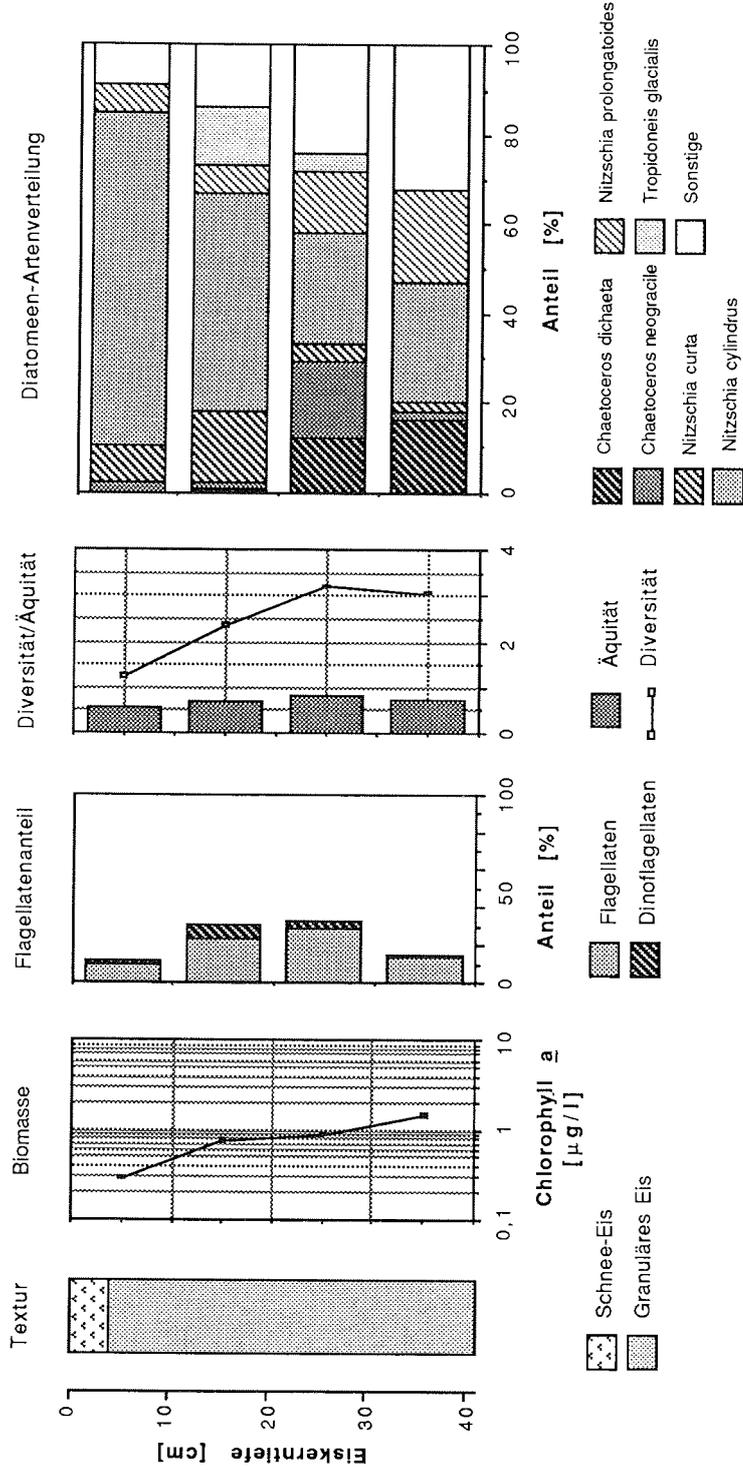


Abb. 28 a: Organismen- und Biomasseverteilung in dünnem Packeis an Station 233 (nördlicher Packeisgürte)

Eiskern 23306 (ANT V/2)

Geographische Position: 67°07' S
00°03' W

Datum: 21.8.1986

- 51 -

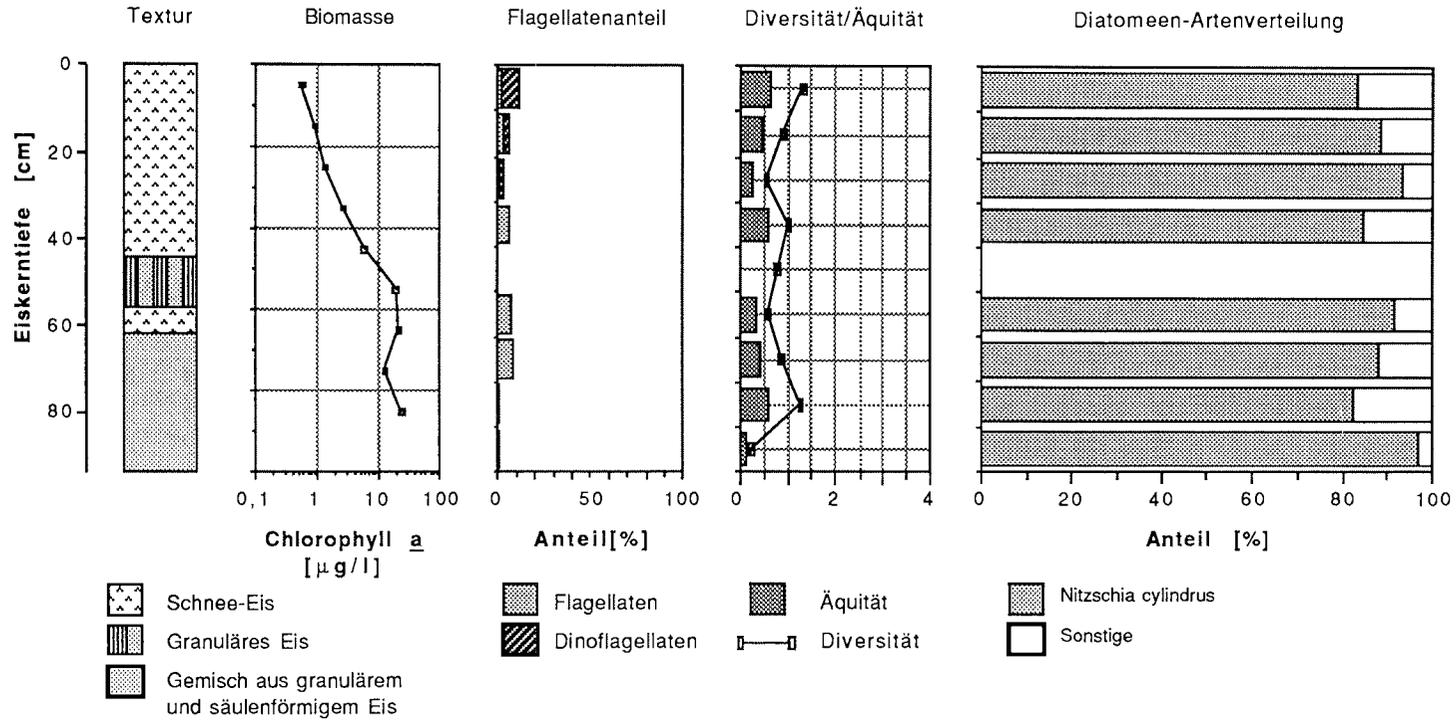


Abb. 28 b: Organismen- und Biomasseverteilung in dickem, an der Unterseite braun gefärbtem Packeis an Station 233 (nördlicher Packeisgürtel)

Eiskern 6 (ANT III/3) Geographische Position: 74°42' S
 Datum: 4.2.1985 36°58' W

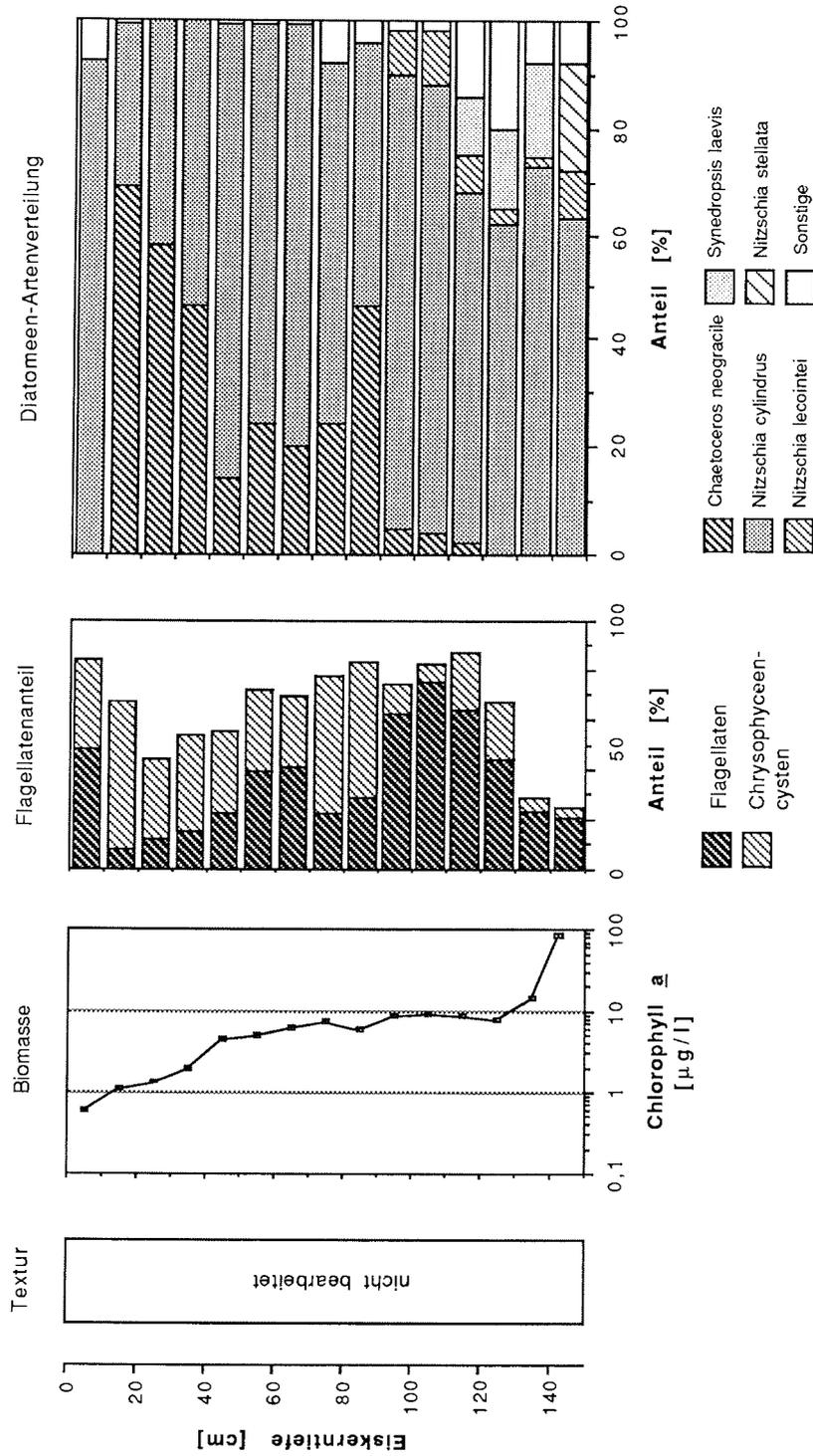


Abb. 29: Organismen- und Biomasseverteilung in Küstenfesteis während der Sommerexpedition 1984/85

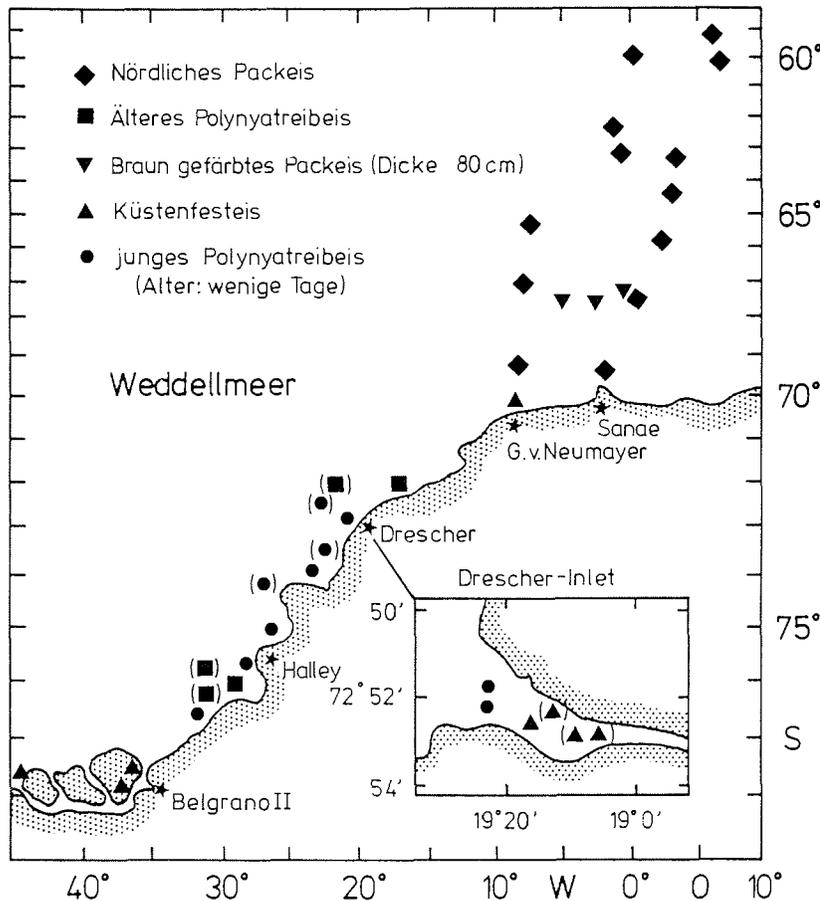


Abb. 30: Räumliche Verteilung verschiedener Meereistypen mit unterschiedlichen Eisalgengesellschaften [() = ergänzend bearbeitete Eiskerne]

3.2.2.2. Räumliche Unterschiede (vertikal)

Grundsätzlich gab es keine Art, die völlig auf bestimmte Eisbereiche beschränkt war. Weniger häufige Arten waren gleichmäßig über die gesamte Eisdicke verteilt. Hinsichtlich der Verteilung dominanter Arten lassen sich folgende Gruppen unterscheiden (Abb. 31) (Großbuchstaben beziehen sich auf die jeweilige Teilabbildung):

- die meisten Arten, die in einzelnen Kernen dominant auftraten, waren in den betreffenden Kernen über die gesamte Eissäule dominant oder zumindest sehr häufig. Hierzu gehörten *Nitzschia cylindrus*, *Nitzschia subcurvata*, *Chaetoceros dicaeta*, *Thalassiosira antarctica* und *Tropidoneis glacialis* (A, B und F).
- Chaetoceros neogracile* war in den oberen und mittleren Eisschichten zum Teil sehr häufig (> 20 % der Diatomeen) bzw. dominant. Nahe der Eisunterseite trat diese Art stets nur vereinzelt auf. Diese Verbreitungscharakteristik war in Kernen von ANT III/3 als auch von ANT V/3 gleichermaßen zu beobachten (D und I). Eine ähnlich Verbreitung zeigten auch die während ANT III/3 auftretenden Chrysophyceencysten, die oft mit *Ch. neogracile*

Ergebnisse

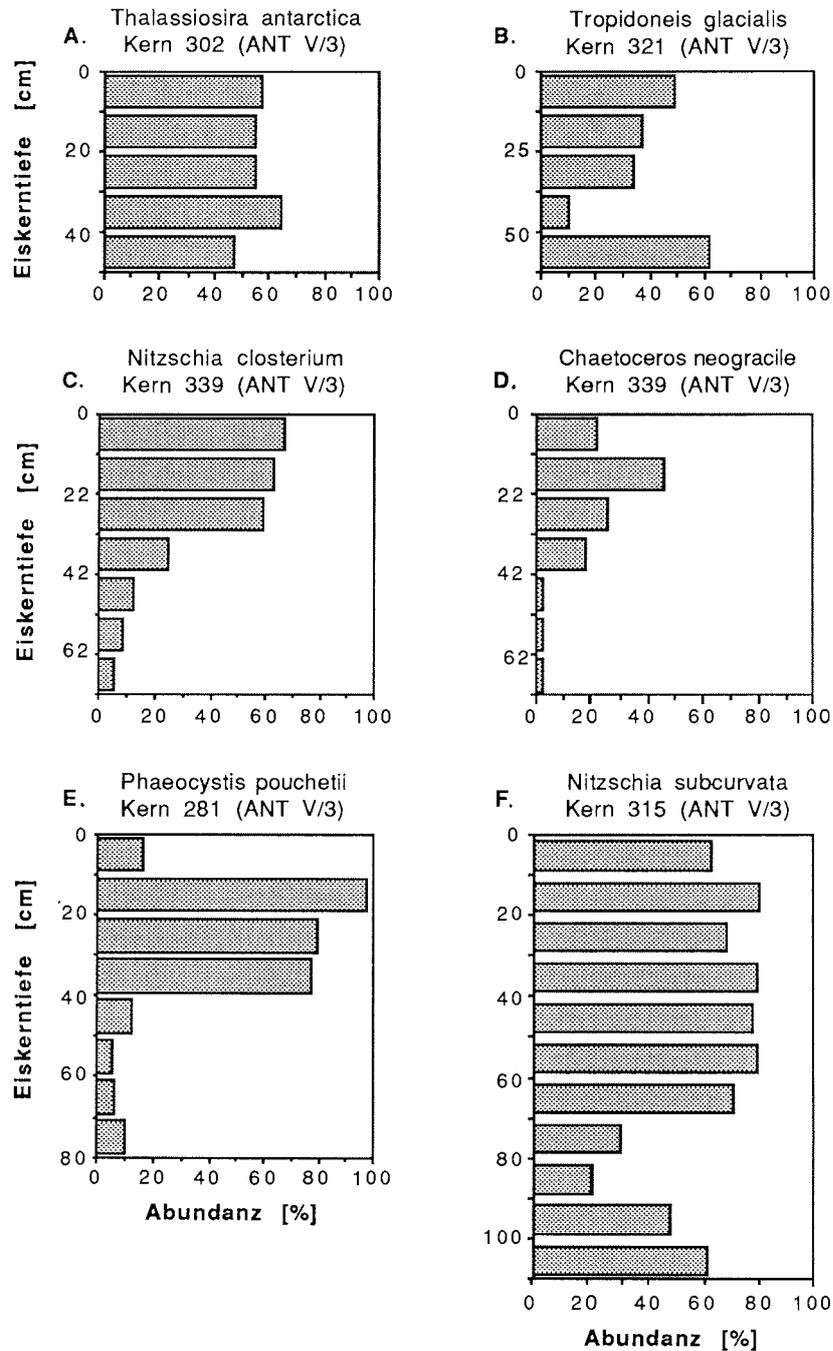
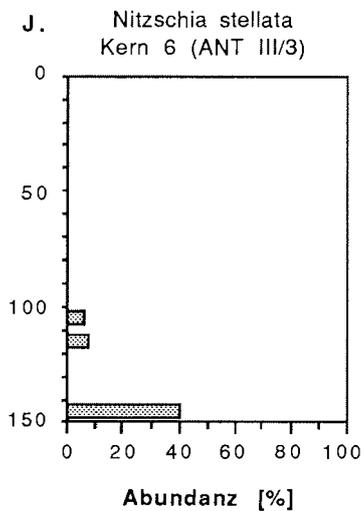
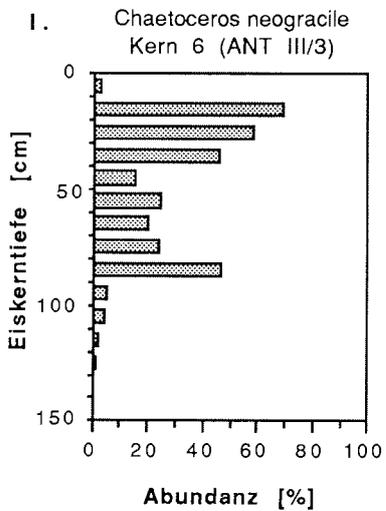
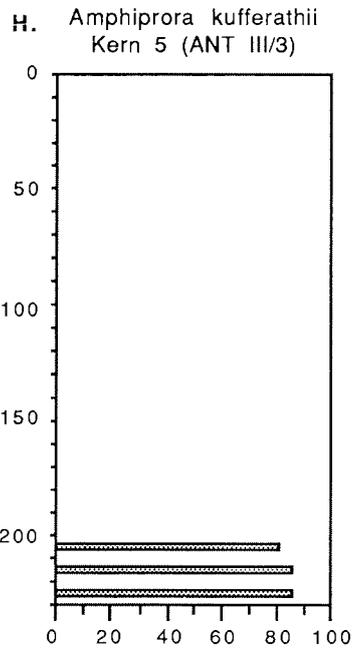
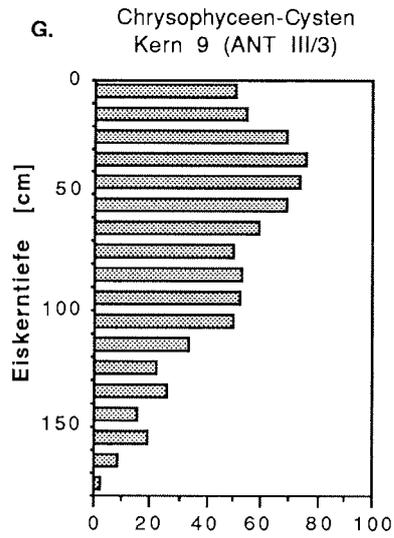


Abb. 31: Vertikalverteilung ausgewählter Eisorganismen. Die Abundanzangaben der aufgeführten Diatomeen beziehen sich auf die Gesamtdiatomeenzahl, die der Nichtdiatomeen auf die Gesamtzellzahl (Fortsetzung nächste Seite)



Fortsetzung Abbildung 31: Vertikalverteilung ausgewählter Eisorganismen.
Genauere Erläuterungen siehe vorherige Seite

Ergebnisse

gemeinsam die Eisflora bestimmten und in den unteren Schichten gegenüber Diatomeen völlig in den Hintergrund traten (G).

- c) *Amphiprora kufferathii*, *Berkeleya rutilans* und *Nitzschia stellata* wurden entlang der Schelfeiskante in allen Eiskernabschnitten als Einzelzellen gefunden, traten aber nur in den unteren 10 - 30 cm in großen Zellaggregaten als dominante oder sehr häufige Arten auf (H und J).
- d) *Nitzschia closterium* war im allgemeinen gleichmäßig über die Eissäule verteilt. Die im nördlichen Bereich beobachtete Massenentwicklung war jedoch, ebenso wie bei *Phaeocystis pouchetii*, auf die oberen Eisschichten beschränkt (C und E).

3.2.2.3. Saisonale Veränderungen

Die saisonale Veränderung der Eislebensgemeinschaft wird im folgenden

1. an Kernen des nördlichen Packeisgürtels, der in der Zeit von Juli bis Dezember 1986 viermal durchfahren wurde und
2. an Festeiskernen vom Drescher-Inlet (72°53' S; 19°20' W), aus dem Proben vom Oktober/November 1986 sowie Januar/Februar 1985 vorliegen, aufgezeigt.

a) Nördlicher Packeisgürtel

Für den nördlichen Packeisgürtel liegen vier Probenserien vor, deren zeitliche Abstände sowie einige wichtige Kerndaten Tabelle 1 zu entnehmen sind. Die Entwicklung der mittleren Eisdicke entspricht der jahreszeitlichen Eisentwicklung: Die ersten drei Probenserien fallen in die Zeit, in der das Eis noch wächst und sich nach Norden ausbreitet, während im Dezember die nördliche Eisgrenze, bedingt durch Abschmelzprozesse, bereits wieder nach Süden verschoben ist. Die beginnende Eisschmelze war auch an der geringeren Eisdicke dieser Eiskerne, an der stark aufgeweichten Eisoberseite sowie an der erodierten Eisunterseite der Schollen zu erkennen. Die Chlorophyllkonzentration und Artenzusammensetzung (Abb. 32 bis 35) lassen folgende Entwicklung erkennen:

Die unteren Eisschichten sind über den gesamten Zeitraum durch die für dieses Gebiet typische artenreiche Gesellschaft mit *Nitzschia cylindrus*, *Nitzschia prolongatoides*, *Nitzschia curta*, *Nitzschia kerguelensis*, *Chaetoceros dichæta* und *Dactyliosolen tenuijunctum* als häufigsten Arten gekennzeichnet. Entsprechend liegen die Diversitäts- und Äquitätsindizes dieser Schichten mit $H \approx 3$ und $e > 0,5$ sehr hoch. Die Chlorophyllkonzentration war im Juli mit Werten unter 1 µg/l sehr gering, stieg von Juli bis September / Oktober auf etwa 10-fache Werte an und blieb dann relativ konstant. Entsprechend erhöhte sich die Diatomeenkonzentration um eine Zehnerpotenz von 10^6 auf 10^7 Zellen/l. Die leichte Abnahme im Dezember ist auf ein Abschmelzen der unteren Eisschichten zurückzuführen (siehe oben). Flagellaten machten in diesen Schichten über den gesamten Zeitraum maximal 50 % der Gesamtzellzahl aus.

Tabelle 1: Saisonale Veränderungen bei Eiskernen des nördlichen Packeisgürtels

	Bearbeitete Kerne	Zeit [Tage]	Mittlere Eisdicke [cm]	Mittlerer Chlorophyllgehalt [µg/l]		
				Gesamtkern	obere Eis schicht	untere Eis schicht
Juli '86	5	0	50	<1	0,5	0,6
Sept. '86	6	35	65	5	1,3	5,5
Okt. '86	4	75	70	6	1,4	6,0
Dez. '86	3	130	45	4	7,0	5,1

Eiskern 201 (ANT V/2) Geographische Position: 62°03' S
 01°00' W
 Datum: 20.7.1986

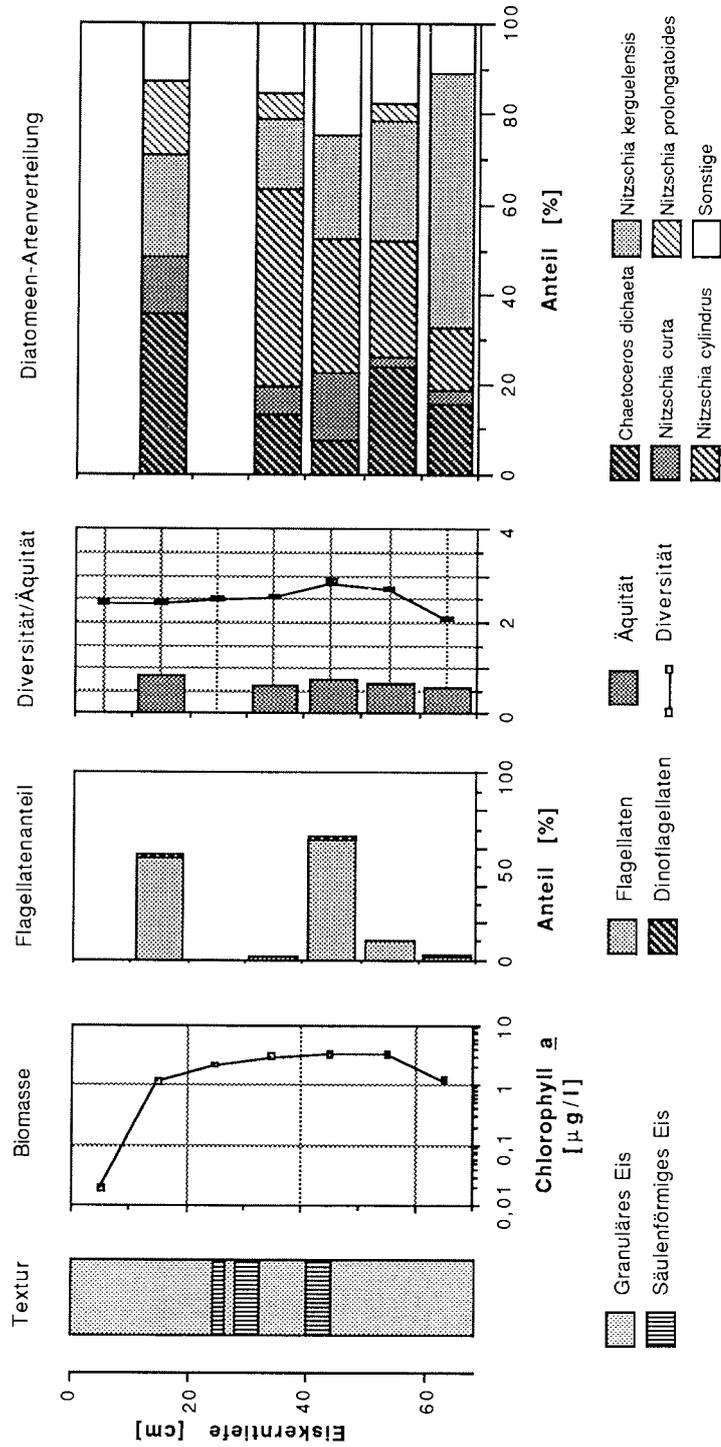


Abb. 32: Organismen- und Biomasseverteilung im nördlichen Packeisgürtel im Juli 1986

Eiskern 247 (ANT V/2) Geographische Position: 60°30' S
07°17' E

Datum: 4.9.1986

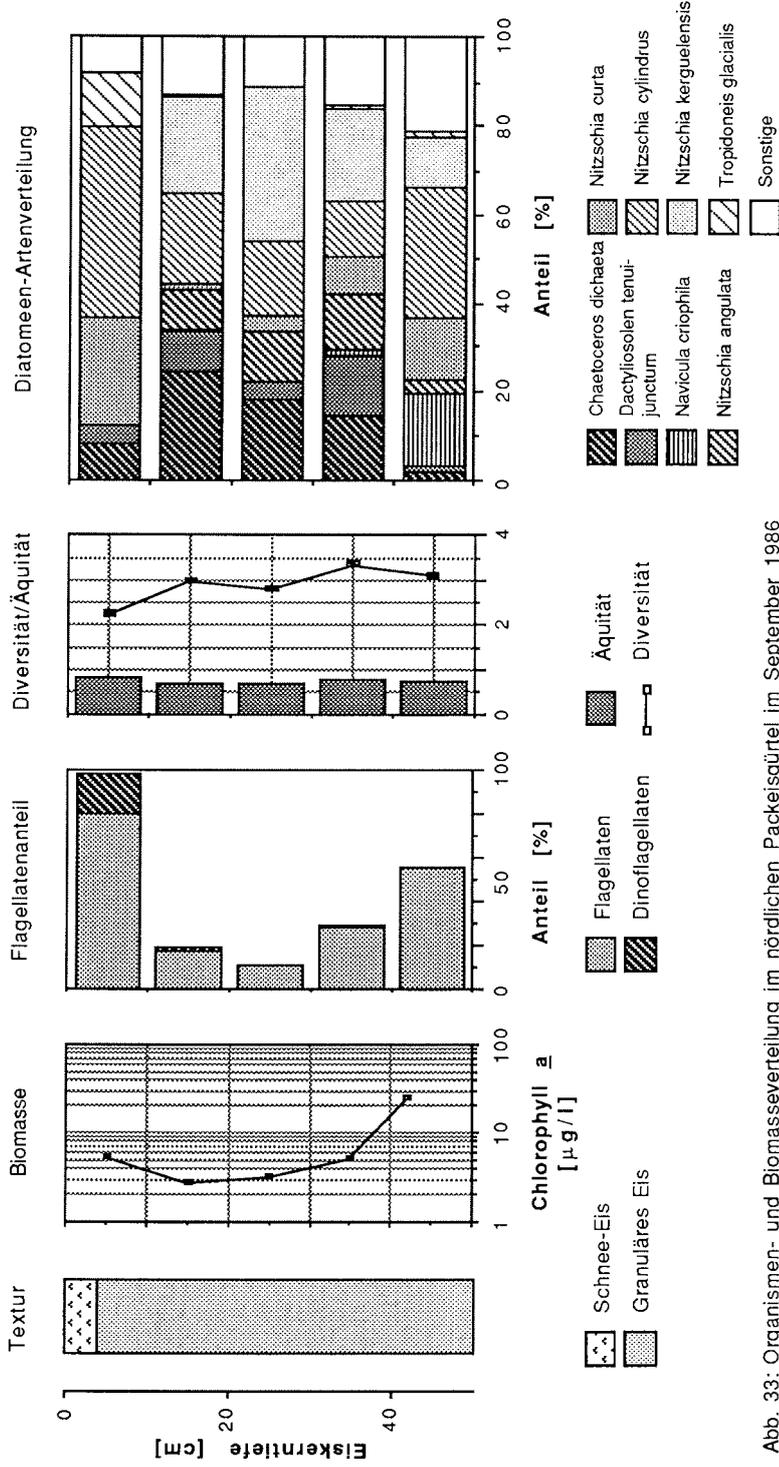


Abb. 33: Organismen- und Biomasseverteilung im nördlichen Packeisgürtel im September 1986

Eiskern 281 (ANT V/3) Geographische Position: 65°07' S
 Datum: 8.10.1986 07°10' W

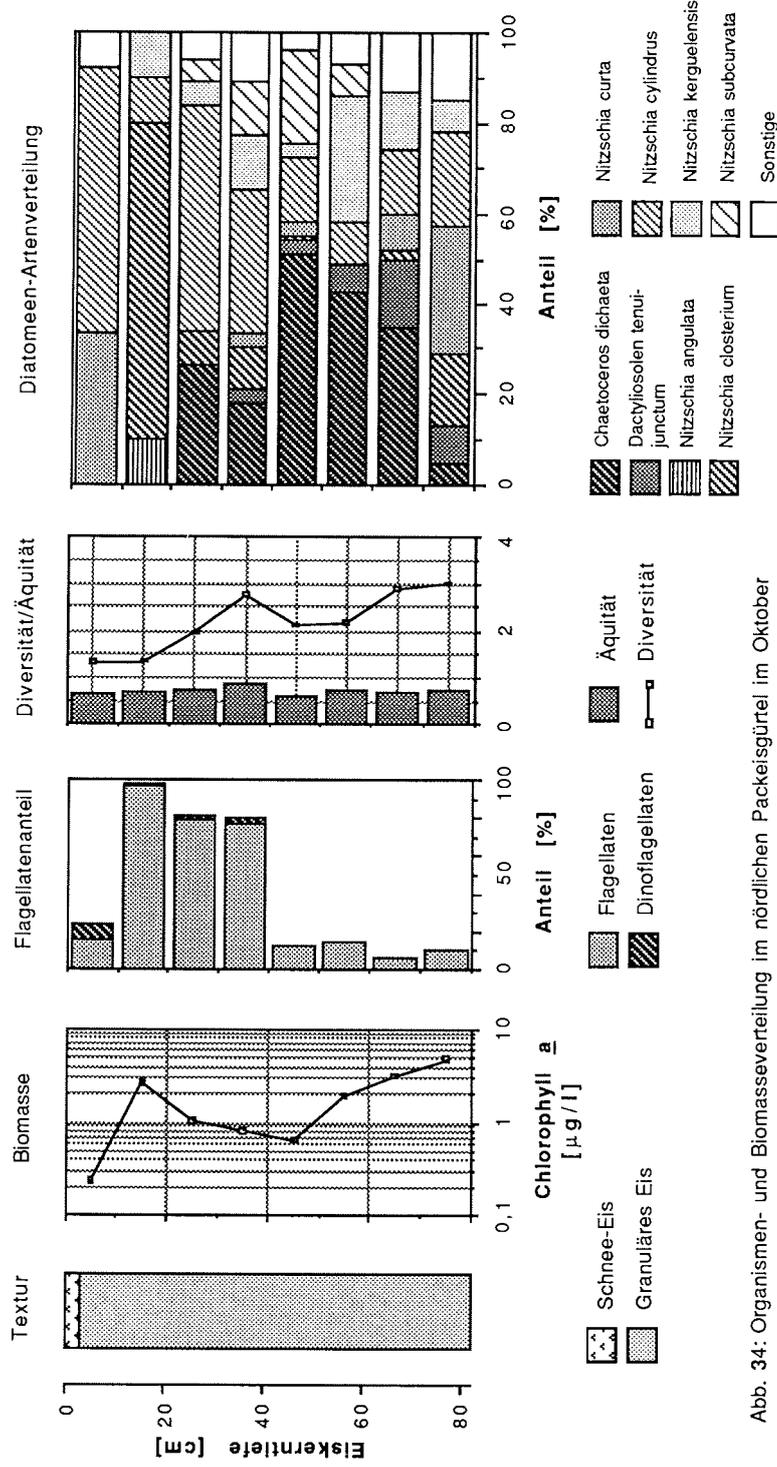


Abb. 34: Organismen- und Biomasseverteilung im nördlichen Packeisgürtel im Oktober

Eiskern 339 (ANT V/3) Geographische Position: 59°58' S
 Datum: 5.12.1986 00°25' E

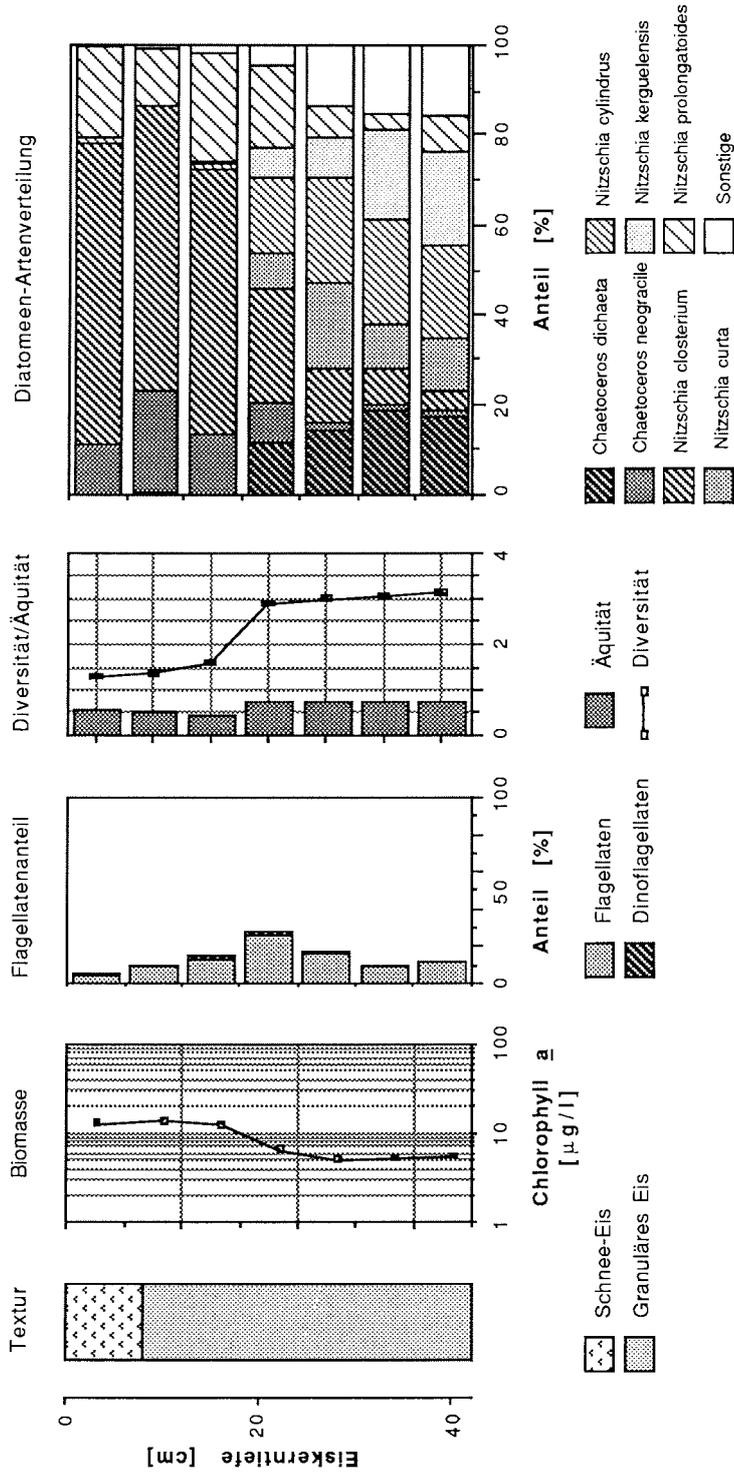


Abb. 35: Organismen- und Biomasseverteilung im nördlichen Packeisgürtel im Dezember

In den oberen 20 bis 30 cm des Eises traten im Untersuchungszeitraum größere Veränderungen auf. Der zu Beginn der Expedition im Juli sehr niedrige Chlorophyllgehalt von weniger als 1 µg/l erhöhte sich in den ersten 3 Monaten auf die dreifache Konzentration (Kerne vom September und Oktober). Nach sechs Monaten war das 10- bis 15-fache des Ausgangswertes erreicht. Dieser Anstieg der pflanzlichen Biomasse bewirkte eine Verlagerung des Chlorophyllmaximums an die Eisoberseite. Die Zellzahl stieg in diesem Zeitraum von 10⁶ auf mehr als 2 x 10⁸ Zellen/l an.

Bei den Kernen vom Juli (Abb. 32) betrug das Verhältnis Flagellaten : Diatomeen ungefähr 1:1, wobei die Artengemeinschaft der zuvor für die unteren Eisschichten beschriebenen entsprach. Im September und Oktober (Abb. 33 und 34) war der Flagellatenanteil stark angestiegen. Das Verhältnis Flagellaten : Diatomeen betrug 40:1, wobei die Flagellatenkonzentration (Zellen/l) um den Faktor 10 bis 100 höher war als zu Beginn der Untersuchungen. Die Flagellatenflora wurde fast ausschließlich von *Phaeocystis pouchetii* bestimmt, die kugelige, gallertige Kolonien mit zum Teil mehr als 100 Zellen bildete. In einigen Eiskernen (vergl. hierzu Abb. 23) führten erhöhte Abundanz von *Nitzschia closterium* nahe der Eisoberfläche zu einer Abnahme der ansonsten hohen Diatomeendiversitätsindices. Die Zellkonzentration von *N. closterium* war jedoch in allen Fällen bedeutend geringer als die von *Ph. pouchetii*.

Im Zeitraum von September bis Dezember (Abb. 35) blieb die Flagellatenkonzentration mit 10⁷ Zellen/l konstant. Aufgrund einer enormen Zunahme von *Nitzschia closterium* von 10⁵ (Sept./Okt.) auf annähernd 10⁸ Zellen/l (Dez.) verschob sich das Verhältnis Flagellaten : Diatomeen auf 1:10 bis 1:25. Dies führte in den oberen Eisschichten zu einer artenarmen, von *N. closterium* dominierten Gesellschaft mit sehr niedrigen Diversitätsindices von weniger als 1,5.

b) Drescher-Inlet

Abbildung 36 zeigt die Chlorophyllverteilung dreier Festeiskerne aus dem mittleren Teil des Drescher-Inlets, wobei zu berücksichtigen ist, daß der Januarkern von 1985 stammt. Alle Kerne wiesen in den oberen Eisschichten geringe Chlorophyllkonzentrationen (< 10 µg/l) auf. Nahe der Eisunterseite stieg die pflanzliche Biomasse von Oktober bis Januar von 20 auf 2000 µg/l Chl *a* an. In den unteren Schichten trat eine Eisalgen-Gesellschaft bestehend aus *Amphiprora kufferathii*, *Berkeleya rutilans*, *Nitzschia vanheurckii* und *Pleurosigma antarctica* auf, deren Zusammensetzung sich über den zeitlichen Bereich der Probenahmen nicht veränderte. Lediglich die Abundanzverhältnisse verschoben sich leicht (Abb. 37): Im Oktober dominierten verschiedene Nitzschien (*N. cylindrus*, *N. curta* und *N. vanheurckii*), wobei *A. kufferathii* und *B. rutilans* als regelmäßige Begleitarten auftraten. Zum Frühjahr hin gewann insbesondere *A. kufferathii* zunehmend an Bedeutung; die zuvor dominanten Nitzschien blieben jedoch bedeutsam. Während alle erwähnten Arten im Spätwinter als Einzelzellen auftraten, bildeten sie im Frühjahr bei angestiegener Biomasse lange Zellketten (vergl. hierzu Tafel 1). Die oberen Eisschichten wurden aufgrund der geringen Biomasse nicht quantitativ bearbeitet. Die qualitative Analyse ergab jedoch keine grundlegenden Unterschiede zu der in den unteren Eisschichten beobachteten Artzusammensetzung.

Vergleicht man die zuvor dargestellten Entwicklungen, lassen sich grundlegende Unterschiede erkennen:

Saisonale Entwicklung im

	Nördlichen Packeisgürtel	Drescher-Inlet
Maximale Biomassezunahme:	an der Eisoberseite	an der Eisunterseite
Verschiebungen in der Artenzusammensetzung:	groß	gering
Diversitätsindices in Eisschicht mit Biomassemaximum:	gering	hoch
Vorkommen von Flagellaten:	zum Teil sehr hoch	stets gering
Dominante Arten:	<i>Nitzschia closterium</i> <i>Phaeocystis pouchetii</i>	<i>Amphiprora kufferathii</i> <i>Berkeleya rutilans</i> <i>Nitzschia spp.</i>

Ergebnisse

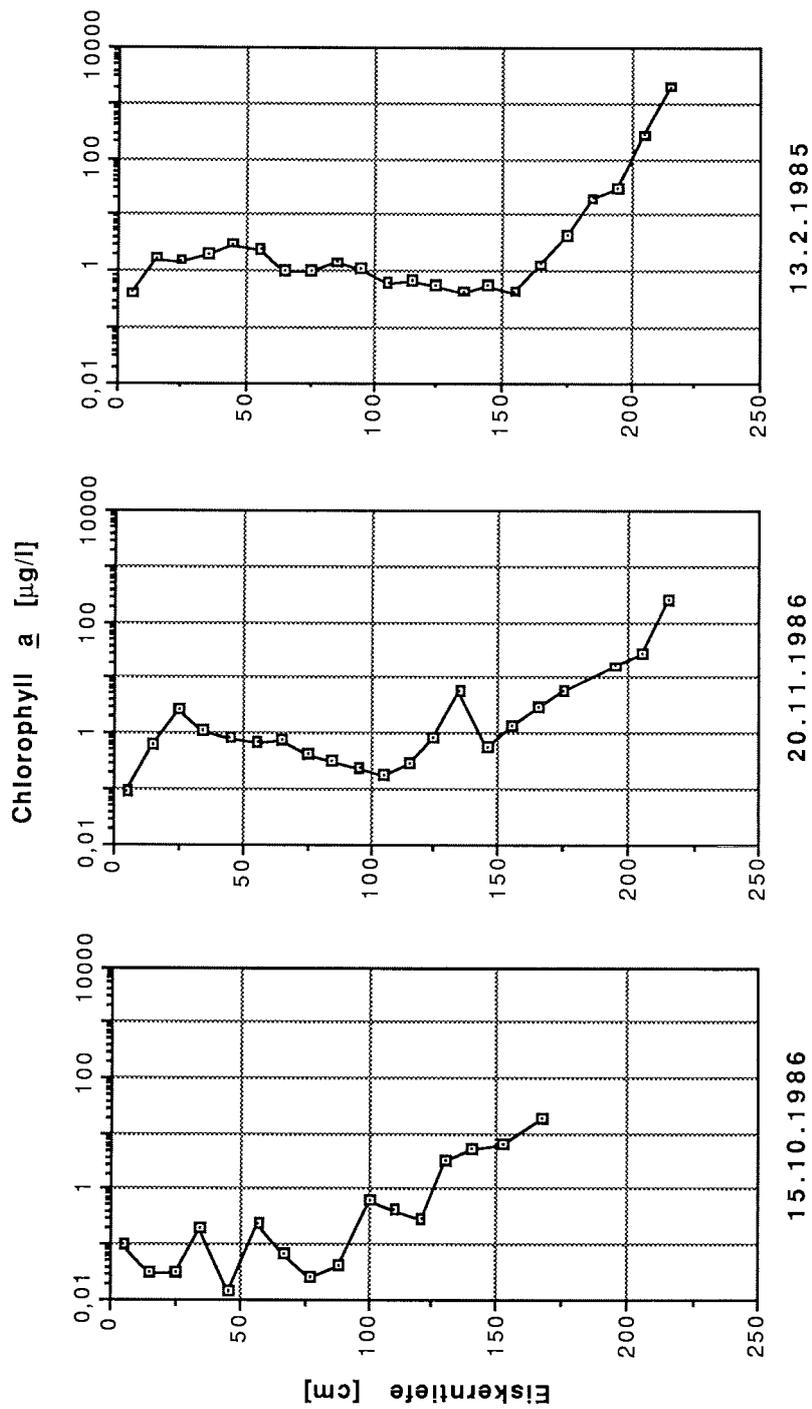


Abb. 36: Saisonale Veränderungen der pflanzlichen Biomasse im Drescher-Inlet (72°53' S; 19°20' W)

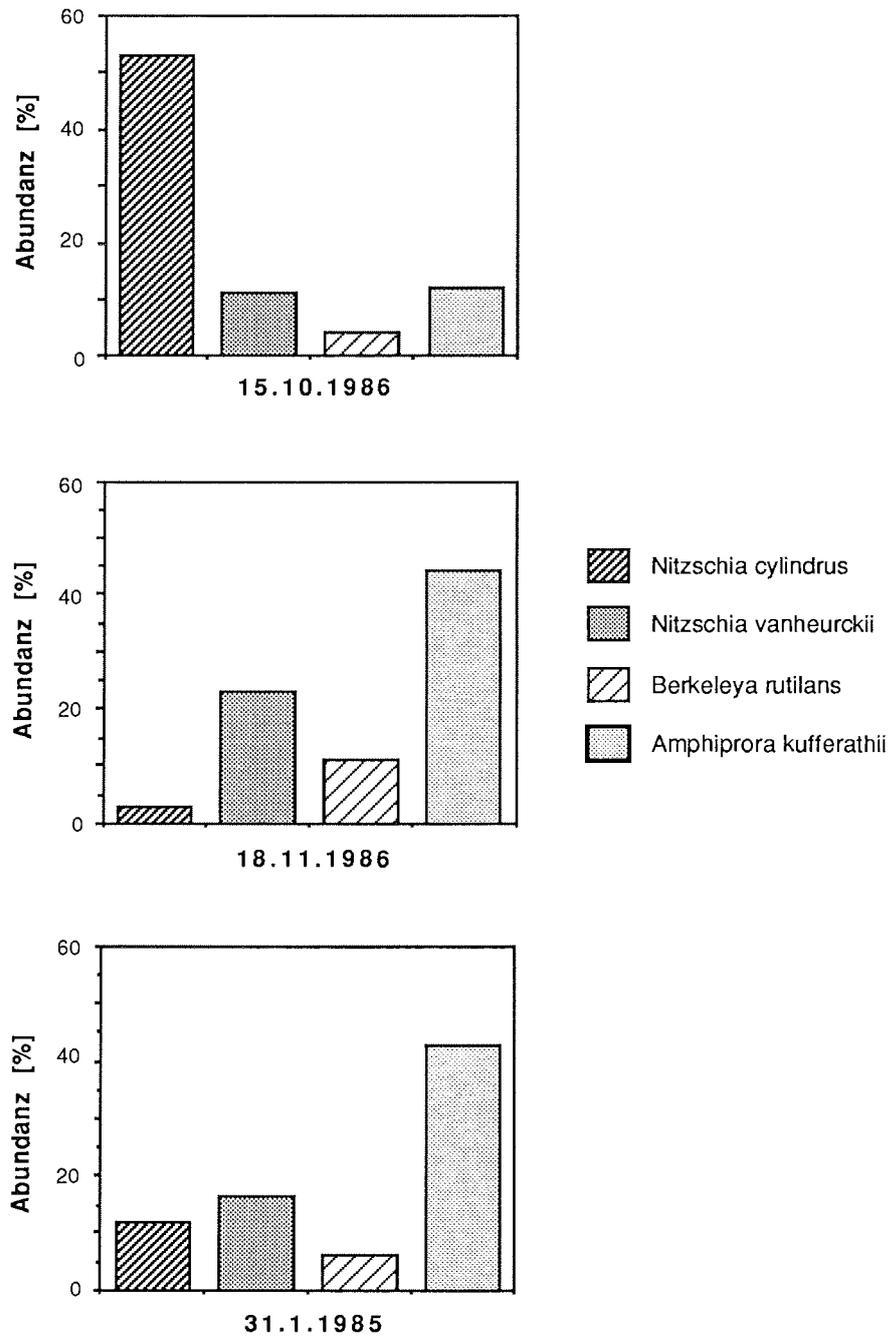


Abb. 37: Saisonale Veränderung der Abundanz dominanter Diatomeen in der untersten Eisschicht des Drescher-Inlets

Ergebnisse

3.2.2.4. Vergleich der Biomasse Eis - Wassersäule

An nahezu allen Eisstationen wurde die Wassersäule bis zu einer Tiefe von 270 m beprobt. Während ANT V/2 lagen die Chlorophyllkonzentrationen in der durchmischten Zone zwischen 0,01 und 1,24 mg/m³ mit Maximalwerten nahe der Eiskante. Konzentrationen über 0,70 mg/m³ waren auf wenige Stationen beschränkt; im überwiegenden Teil des Untersuchungsgebietes (südlich 60° S) lagen die Chlorophyllkonzentrationen unter 0,10 mg/m³ (Abb. 38).

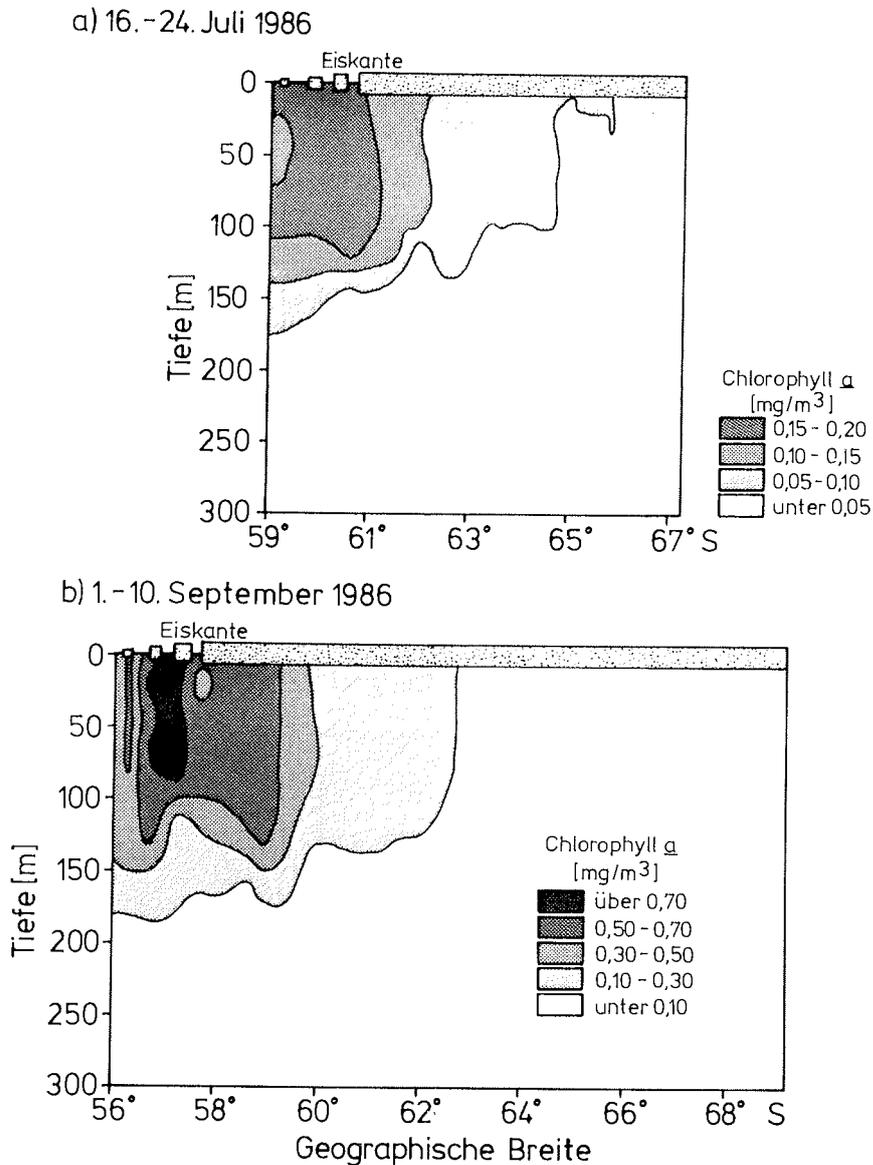


Abb. 38: Verteilung der Chlorophyll *a*-Konzentration in der Wassersäule während ANT V/2

Während der ersten Hälfte von ANT V/3 wurden im Bereich der Küstenpolynya außerordentlich geringe Chlorophyllkonzentrationen mit $0,01 \text{ mg/m}^3$ an der schelf- und $0,07 \text{ mg/m}^3$ an der meereiszugewandten Seite der Polynya gemessen (GIESKES et al., 1987). Nach dem 1. November stieg der Chlorophyllgehalt langsam an. Am größten war die Zunahme im Übergangsbereich Polynya - Meereis, obwohl auch hier die Werte $0,25 \text{ mg/m}^3$ nicht überstiegen. Nahe der Schelfeiskante war so gut wie keine Veränderung zu erkennen.

Eine Ausnahme bildete ein ausgedehntes Gebiet südlich 74° S , in dem hohe Algenkonzentrationen unter dem Eis mit Chlorophyllwerten über $100 \mu\text{g/l}$ (SMETACEK et al., in Vorber.) zu einer intensiven Braunfärbung dieser Wasserschichten führten.

Ein Vergleich der im Eis (bzw. an der Eisunterseite) und im Wasser vorhandenen Biomasse ist in verschiedener Hinsicht von Bedeutung:

1. Ist die Biomasse am Eisbildungsort und zur Eisbildungszeit bekannt, kann die Anreicherung von Organismen bei der Eisbildung quantifiziert werden.
2. Die den Konsumenten an der Eisunterseite zur Verfügung stehende Phytoplanktonmenge kann mit der Phytoplanktonbiomasse in der Wassersäule verglichen werden .

zu 1.:

Während ANT V/3 wurde im Bereich der Küstenpolynya dünnes Eis (mittlere Dicke = 50 cm) mit einem Alter von maximal 3 bis 4 Tagen angetroffen (EICKEN, pers. Mitt.). Gleichzeitig wurden in den oberen 50 m der Wassersäule konstant niedrige Chlorophyllkonzentrationen gemessen. Die Chlorophyllkonzentration im Eis lag in allen untersuchten Fällen deutlich über der der Wassersäule (Tabelle 2). In Eiskernen, die aus einem Gemisch von granulärem und säulenförmigen Eis bzw. aus granulärem Eis bestanden, wurde in der unteren Eisschicht eine mehr als 200-fach erhöhte pflanzliche Biomassekonzentration beobachtet. Selbst in der Eistiefe mit der geringsten Chlorophyllkonzentration lagen diese Werte 17 bzw. 25-fach über denen der Wassersäule. In den vorwiegend aus säulenförmigem Eis bestehenden Kernen war die Anreicherung in diesen Schichten deutlich geringer.

Tabelle 2: Chlorophyll *a*-Konzentration in neu gebildetem Küstenpolynyaeis und in den darunterliegenden 50 m der Wassersäule.
In Klammern ist der Faktor angegeben, um den die Chlorophyllkonzentration im Eis gegenüber der Wassersäule erhöht ist.

Kern	Eisdicke [cm]	Eistyp	Wasser	Chlorophyll <i>a</i> [$\mu\text{g/l}$]		
				Minimum	untere 10 cm	Mittelwert
287 a	39	> 60 % säulenförmig	0,04	0,08 (2)	2,0 (50)	0,3 (7,5)
287 b	42	> 80 % säulenförmig	0,01	0,02 (2)	1,2 (120)	0,8 (80)
307	28	gemischt	0,01	0,25 (25)	3,7 (370)	2,0 (200)
311	36	gemischt	0,03	0,50 (17)	6,5 (217)	2,2 (73)
312	31	> 80 % granulär	0,04	1,00 (25)	9,0 (225)	4,4 (110)

zu 2.:

Um die den Konsumenten der Wassersäule zur Verfügung stehende Algenbiomasse zu bestimmen, wurde die Chlorophyllkonzentration der oberen 50 m der Wassersäule mit der der Eisunterseite verglichen. Die Werte für die Eisunterseite sind als Minimalwerte anzusehen, da Chlorophyllmessungen nur für die unteren 10 cm der Eissäule vorliegen, eine Braunfärbung durch extrem hohe Diatomeenkonzentrationen meistens jedoch in den unteren 1 bis 2 cm am stärksten in Erscheinung trat. Es kann davon ausgegangen werden, daß für Konsumenten wie z.B. den Krill (*Euphausia superba*) je nach Beschaffenheit der Eisunterseite eine Eisschicht von

Ergebnisse

0,5 cm (glatte Unterseite) bis 5 cm (stark strukturierte Unterseite infolge angewachsener Eisplättchen oder einsetzender Erosion) zugänglich ist.

In allen Fällen war die Chlorophyllkonzentration in der unteren Eisschicht gegenüber der Wassersäule deutlich erhöht. Diese Erhöhung schwankte über einen weiten Bereich (bis zu zwei Zehnerpotenzen). Sie lag im Mittel für den nördlichen Packeisgürtel bei einem Faktor von 30 (Bereich: 3 bis 104) (Tabelle 3). Im Gebiet der Küstenpolynya wurden Werte erreicht, die im Mittel mehr als 500-fach über denen der Wassersäule lagen. Alle diese Kerne waren Wochen bis Monate alt. Es können keine genauen Aussagen über Bildungszeitpunkt und -ort gemacht werden; daher wurden die unter 1. erläuterten Berechnungen nicht durchgeführt.

Tabelle 3: Gegenüberstellung der in der Wassersäule und in der unteren Eisschicht vorhandenen pflanzlichen Biomasse

Kern	Datum	Breite	Länge	Biomasse (Chlorophyll a [$\mu\text{g/l}$])		
				Wasser	Eis	F
Nördlicher Packeisgürtel						
201	20.07.	62°03' S	00°58' W	0,08	1,20	15
202	21.07.	62°50' S	01°19' W	0,07	0,32	5
203	22.07.	62°55' S	02°46' W	0,07	0,90	13
207	26.07.	66°39' S	02°05' W	0,03	0,59	20
210	29.07.	65°19' S	02°08' E	0,03	0,62	21
216	4.08.	65°20' S	08°00' E	0,04	2,40	60
218	6.08.	66°40' S	05°03' E	0,06	0,67	11
219	7.08.	67°45' S	02°43' E	0,04	0,79	20
234	22.08.	66°23' S	01°37' E	0,04	1,62	41
237	25.08.	64°28' S	03°14' E	0,06	2,44	41
247	4.09.	60°00' S	07°02' E	0,25	25,24	100
248	5.09.	58°58' S	06°43' E	0,59	1,75	3
280	7.10.	63°25' S	04°50' W	0,10	10,44	104
282	9.10.	67°10' S	06°55' W	0,10	0,89	9
285	12.10.	70°41' S	10°16' W	0,03	0,25	8
339	5.12.	59°58' S	00°25' W	0,50	5,57	11
Mittelwert:						30
Meridian:						18
Küstenpolynya:						
290	17.10.	72°25' S	20°55' W	0,06	120,53	2009
300	27.10.	76°33' S	32°39' W	0,04	5,03	126
303	30.10.	75°47' S	29°10' W	0,06	37,38	623
307	3.11.	72°51' S	19°41' W	0,03	3,59	120
314	10.11.	76°06' S	28°24' W	0,10	25,90	259
318	14.11.	73°57' S	23°07' W	0,17	41,10	242
Mittelwert:						563
Meridian:						250

F = Anreicherungsfaktor Eis : Wassersäule

3.3. Versuche

3.3.1. Salz- und Temperaturresistenz von Eisdiatomeen

Wie bereits unter 3.1.2.2. erläutert wurde, herrschen in den oberen Eisschichten im Winter tiefe Temperaturen und hohe Salzgehalte. Da die Algen im Untersuchungsgebiet über die gesamte Eismatrix verteilt waren, ist ein Teil von ihnen diesen Bedingungen für mehr oder weniger lange Zeit (je nach der Entfernung von der Eisoberfläche) ausgesetzt. Wie Diatomeen auf solche Bedingungen reagieren, ist bisher kaum untersucht. Mögliche Reaktionen sind

- fortgesetzte Stoffwechselaktivität
- Übergang in eine Ruhephase
- Absterben.

Bei den Lebenduntersuchung während des WWSP wurden, auch in den oberen Eisschichten, viele nicht plasmolytierte Diatomeenzellen gefunden (siehe 3.2.1.2.). Um die physiologische Aktivität ausgewählter Algenarten zu bestimmen, wurde anhand von Versuchen die Reaktion im Eis lebender Diatomeen auf die im Winter auftretenden Salz- und Temperaturbedingungen untersucht .

Der Versuch wurde mit drei Arten durchgeführt, die sich in ihrem Vorkommen im Eis voneinander unterscheiden:

- a) *Nitzschia cylindrus*, die wichtigste Eisdiatomee, konnte im gesamten Untersuchungsgebiet in allen Eisschichten dominant auftreten,
- b) *Thalassiosira antarctica* konnte ebenfalls in allen Eisschichten sehr häufig auftreten, wobei sie jedoch auf das südliche Untersuchungsgebiet beschränkt war und
- c) *Amphiprora kufferathii*, die regional begrenzt im Bereich des Drescher-Inlets in großer Abundanz vorkam, wobei sie im wesentlichen auf die unteren Eisschichten beschränkt war.

Entsprechend den physikalischen Feldmessungen (vergl. 3.1.2.2.) lag der untersuchte Bereich zwischen -1 und $-7,5^{\circ}\text{C}$ und zwischen 34 und 150 ‰. Die getesteten Temperaturen lagen um etwa $0,5^{\circ}\text{C}$ höher als die Gleichgewichtstemperaturen, um eine Eisbildung in den Kulturgefäßen infolge Temperaturschwankungen der Kühltruhen zu vermeiden. Untersuchungen, die Salinitäten von mehr als 100 ‰ bzw. Temperaturen unter -2°C berücksichtigen, fehlen in der Literatur bisher völlig.

Abbildung 39 zeigt für die drei untersuchten Arten die Wachstumsraten, bezogen auf die getesteten Salzgehalte. Folgendes läßt sich erkennen:

- Die drei Arten verhalten sich ähnlich. Bei 34 ‰ werden Wachstumsraten zwischen 0,4 und 0,5 Zellteilungen/ Tag erreicht. Diese nehmen im Bereich von 34 bis 100 ‰ linear ab, bei 70 ‰ beträgt die Wachstumsrate nur noch 50 % des ursprünglichen Wertes. Oberhalb von 100 ‰ finden keine Zellteilungen statt.
- Die Veränderungen der Wachstumsraten bei -1°C und bei Gleichgewichtstemperatur verliefen sehr ähnlich. Es findet somit keine gegenseitige Verstärkung dieser beiden Strebfaktoren statt.

Anschließend wurden die Kulturen, bei denen kein Wachstum stattgefunden hatte (110 - 150 ‰) zu den Ausgangsbedingungen von 34 ‰ und -1°C zurückgeführt, um zu überprüfen, ob die Zellen diese Bedingungen, denen sie 16 Tage ausgesetzt waren, überlebt haben. Es zeigte sich, daß

- die Zellzahl nach Erreichen von 34 ‰ und -1°C bereits deutlich angestiegen war. Die über den Rückführungszeitraum von 19 bzw. 23 Tagen berechnete mittlere Wachstumsrate entsprach der mittleren Wachstumsrate beim ersten Teil des Versuches (Tab. 4). Es kann somit davon ausgegangen werden, daß die Zellteilungen

Ergebnisse

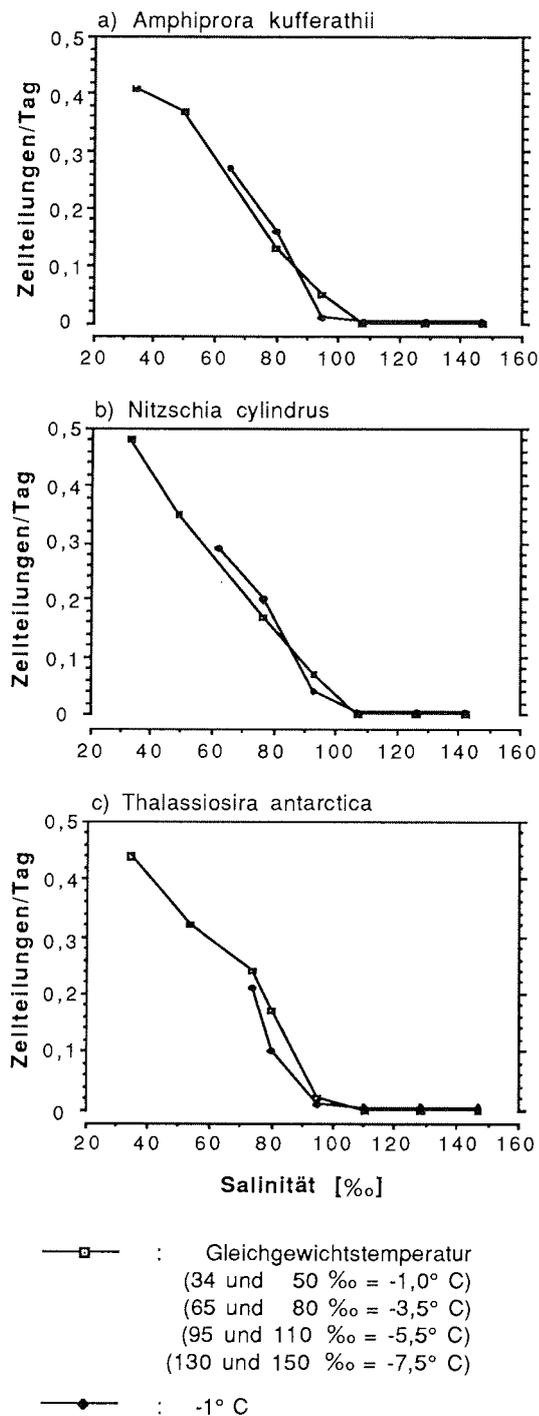


Abb. 39: Wachstumsraten ausgewählter Diatomeenarten in Abhängigkeit von Salinität und Temperatur

Ergebnisse

im gleichen Salinitätsbereich wieder einsetzen, in dem sie zuvor zum Stillstand gekommen waren (90 - 100 ‰).

- die Wachstumsraten bei 34 ‰ und -1° C mit Werten zwischen 0,4 und 0,5 Zellteilungen/Tag denen der Basiskultur entsprachen (Tab. 5).

Tabelle 4: Mittlere Zellteilungsrate (gemittelt über den gesamten Salinitäts- und Temperaturbereich) bei *Thalassiosira antarctica* bei der Erhöhung ($=\mu_h$) und anschließenden Erniedrigung ($=\mu_n$) des Salzgehaltes und entsprechender Erniedrigung bzw. Erhöhung der Temperatur

Ansatz	μ_h [Zellteilungen/Tag]	μ_n [Zellteilungen/Tag]
130 ‰ ; -7,5°C	0,17	0,17
130 ‰ ; -1,0°C	0,15	0,13
150 ‰ ; -7,5°C	0,15	0,14
150 ‰ ; -1,0°C	0,14	0,12

Tabelle 5: Wachstumsraten (Zellteilungen pro Tag) vor dem Versuch (A) und nach Rückführung der Algen von hohen Salzgehalten und niedrigen Temperaturen zu 34 ‰ und -1°C

Salzgehalt [‰]; Temperatur [° C]	<i>Amphiprora</i> <i>kufferathii</i>	<i>Nitzschia</i> <i>cylindrus</i>	<i>Thalassiosira</i> <i>antarctica</i>
A: 34	0,41	0,48	0,44
nach Rückführung von			
110	0,43	0,41	0,52
130	0,39	0,47	0,47
150	0,38	0,46	0,39
110, -1	keine Messung	0,46	0,48
130, -1	0,40	0,49	0,44
150, -1	0,35	0,41	0,38

3.3.2. Osmotisch wirksame Substanzen

Die unter 3.3.1. beschriebenen Versuche haben gezeigt, daß Eisalgen die im Eis herrschenden Salz- und Temperaturverhältnisse tolerieren können.

Dazu müssen die Diatomeen

- a) ihr intrazelluläres osmotisches Potential im Gleichgewicht zu der stark hyperosmotischen Umgebung aufrechterhalten und
- b) sich gegen intrazelluläre Eisbildung bei Temperaturen unter -2° C schützen.

Ergebnisse

Um Anhaltspunkte über die hierzu notwendigen Mechanismen zu erhalten, wurde die intrazelluläre Konzentration der Aminosäure Prolin, von der bekannt ist, daß sie von verschiedenen Diatomeenarten bei Salzstreß angereichert wird (SCHOBERT, 1974 und 1980; LIU und HELLEBUST, 1976), bei verschiedenen Salinitäten bestimmt.

Bei allen drei Diatomeenarten stieg die Prolinkonzentration bei 65 und 95 ‰ gegenüber dem Ausgangswert linear an (Abb. 40). *Thalassiosira antarctica* und *Nitzschia cylindrus* verhalten sich sehr ähnlich mit einer Verdoppelung bzw. Verdreifachung der Konzentration von einer Salinitätsstufe zur nächsten. Bei *Amphiprora kufferathii* findet eine sehr starke Erhöhung auf mehr als 50-fache Konzentrationen statt. Der hohe Prolinanstieg in den Zellen von *A. kufferathii* deutet an, daß es sich bei dieser Art um eine reine "Prolinalge" handelt, die ihr intrazelluläres

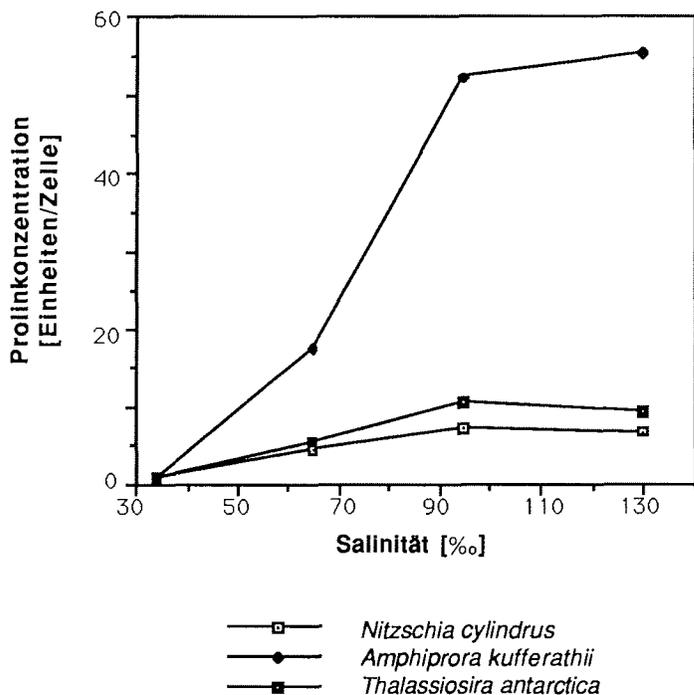


Abb. 40: Relativer Anstieg der intrazellulären Prolinkonzentration in Abhängigkeit von der Salinität bei Gleichgewichtstemperatur (Prolinkonzentration bei 34 ‰ = 1)

osmotisches Potential im Salinitätsbereich bis 100 ‰ ausschließlich mit Hilfe dieser Aminosäure aufrechterhält, während *N. cylindrus* und *Th. antarctica* zusätzlich andere Substanzen wie anorganische Ionen oder Glycerin akkumulieren. Im Bereich über 100 ‰ (in dem Bereich, in dem keine Zellteilungen mehr stattfinden), blieb die Prolinkonzentration bei den untersuchten Arten in etwa konstant. Auch dieses Verhalten erklärt sich durch eine zunehmende Bedeutung anderer osmoregulatorisch wirksamer Substanzen.

3.3.3. Simulation der Eisschmelze

Die winterliche Streßsituation der Eisalgen ist durch das Auftreten extremer Salz- und Temperaturbedingungen gekennzeichnet. Im antarktischen Frühjahr sind diese Organismen einer andersartigen Streßsituation ausgesetzt, da beim Schmelzen des Eises starke

Temperatur- und Salinitätsveränderungen innerhalb kurzer Zeiträume auftreten. An mehreren Eiskernen wurde der Schmelzvorgang für die einzelnen Tiefenabschnitte der Eissäule simuliert und das Wachstum häufiger Algenarten nach deren Freisetzung im Wasser bestimmt.

Die Ergebnisse werden am Beispiel eines Eiskernes, der im November 1986 an der seeseitigen Kante des Drescher-Inlets (72° 53' S, 19° 30' W) gewonnen wurde, dargestellt. Der untersuchte Eiskern (Abb. 42) hatte eine Länge von 65 cm. Er bestand zum überwiegenden Teil aus säulenförmigem Eis (A), die Temperatur stieg linear von -4,4° C an der Oberfläche bis auf -2,2° C an der Eisunterseite an (B). Der Chlorophyllgehalt lag zwischen 5 und 12 µg/l und erreichte in der unteren Schicht ein Maximum von 43 µg/l (D). Die Eisorganismengemeinschaft setzte sich aus Diatomeen, Flagellaten unterschiedlicher Gruppen (Dinoflagellaten, Choanoflagellaten etc.) sowie Ciliaten zusammen. Pennate Diatomeen stellten in allen Abschnitten die häufigste Gruppe dar. In den oberen drei Tiefenstufen waren die häufigen Arten relativ gleichmäßig verteilt. Von 39 bis 52 cm dominierte *Nitzschia cylindrus* mit 69 % aller Diatomeenzellen und in der unteren Schicht *Tropidoneis glacialis* mit 61 %. Bis auf wenige Ausnahmen lag der Anteil leerer Diatomeenschalen unter 10 %. Im Versuch wurden nur Diatomeenarten berücksichtigt, die zumindest in einer Tiefenstufe mehr als 10 % der Gesamtdiatomeenzahl stellten (E). Flagellaten, die im Mittel 25 % und in keinem Fall mehr als 50 % der Gesamtzellzahl ausmachten, wurden nicht berücksichtigt.

Der Chlorophyllgehalt stieg während des Versuches für alle Tiefenabschnitte exponentiell an (Abb. 41). In keinem Fall war eine anfängliche lag-Phase zu erkennen. Der Chlorophyllanstieg war in den Abschnitten 26 bis 52 cm am größten, lag jedoch auch in den übrigen Abschnitten nur geringfügig darunter.

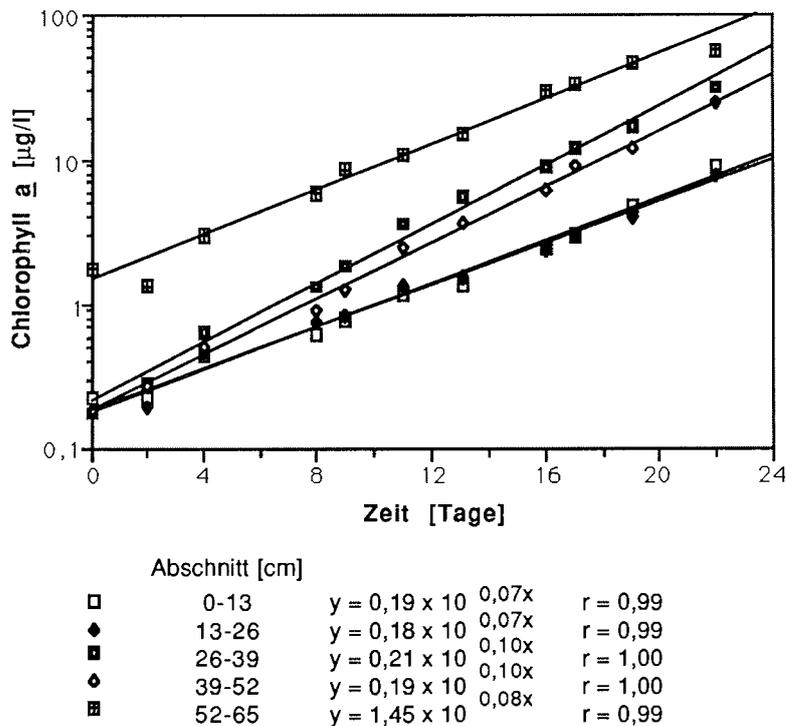


Abb. 41: Anstieg der Chlorophyll a-Konzentration in Abhängigkeit von Eistiefe und Zeit

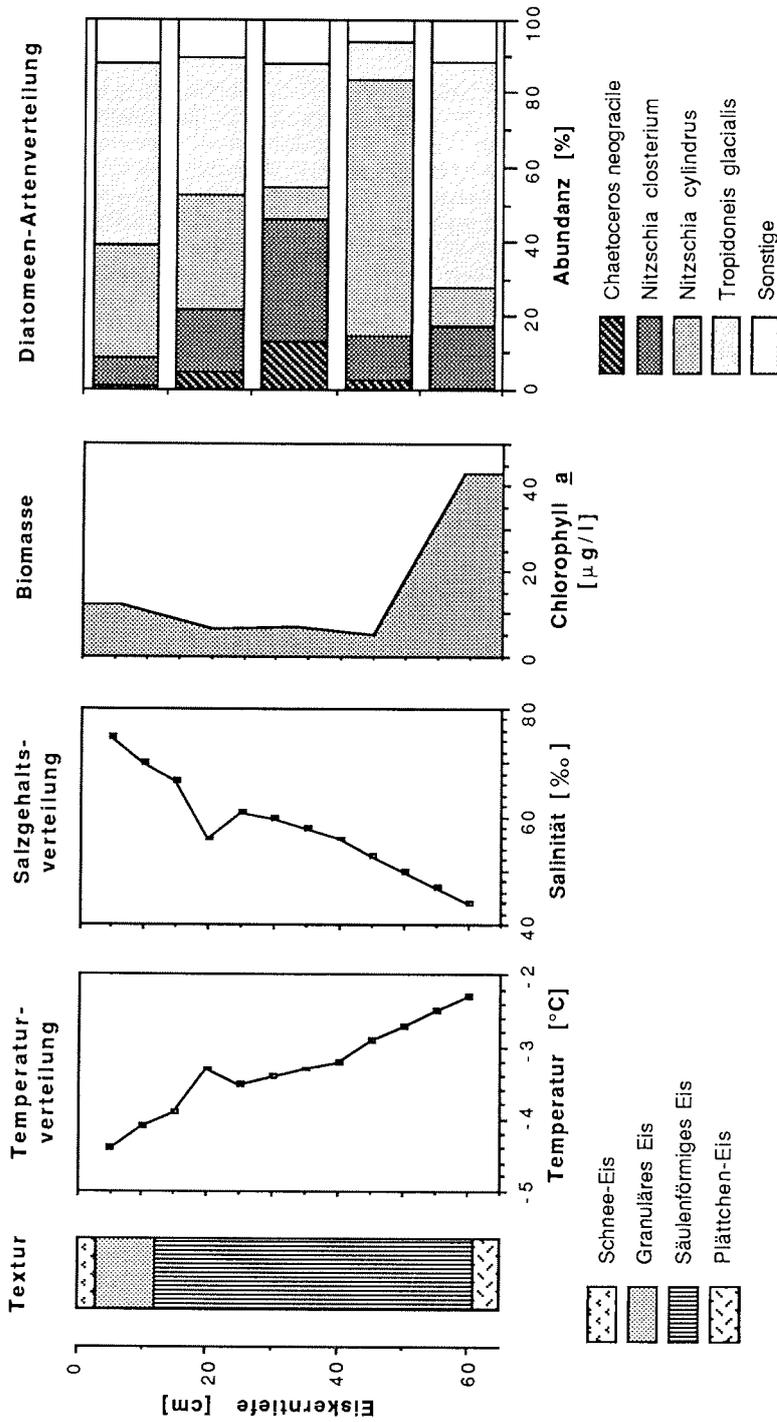


Abb. 41: Verteilung ausgewählter physikalischer und chemischer Parameter in Eiskern 321 (ANT V/3; 17.11.1986)
 Geographische Position: 72°53' S
 19°11' W

Ergebnisse

Die Wachstumsraten der häufigsten Diatomeenarten wiesen deutliche Unterschiede auf (Tab. 6): Während *N. cylindrus* in allen Schichten ähnliche Wachstumsraten besaß, zeigten alle anderen Arten eine Verminderung der Wachstumsrate in Abschnitt 0-13 cm, die bei *Chaetoceros neogracile* allerdings noch nicht sehr ausgeprägt war. Bei *T. glacialis* fanden im Bereich von 0-26 cm keine Zellteilungen statt.

Das Verhältnis volle : leeren Diatomeenschalen zeigt im zeitlichen Verlauf des Versuches folgende Charakteristika (Abb. 43):

- Bei der 1. Probennahme nach dem Auftauen beträgt der Anteil leerer Diatomeenschalen in allen Fällen weniger als 10 %.
- In vielen Fällen nimmt der Anteil leerer Schalen anschließend kurzfristig zu.
- Am Ende des Experiments sind leere Diatomeenschalen ohne Bedeutung. Ihre absolute Anzahl bleibt konstant, der relative Anteil nimmt jedoch aufgrund der Teilung intakter Zellen stetig ab.
- Ausnahmen bilden
 - a) *Ch. neogracile*, bei der so gut wie keine leeren Schalen gefunden werden und
 - b) *T. glacialis*, bei der in den beiden oberen Tiefenabschnitten am Ende des Versuches keine Zellen mit Inhalt vorhanden sind.

Tabelle 6: Wachstumsraten häufiger Diatomeenarten in den einzelnen Tiefenabschnitten des Eises

Eiskern- abschnitt [cm]	<i>Nitzschia cylindrus</i>	<i>Nitzschia closterium</i>	<i>Tropidoneis glacialis</i>	<i>Chaetoceros neogracile</i>
0 -13	0,37	0,18	0	0,39
13-26	0,28	0,33	0	0,52
26-39	0,28	0,38	0,28	0,45
39-52	0,29	0,32	0,20	0,48
52-65	0,37	0,32	0,25	- - -

Ergebnisse

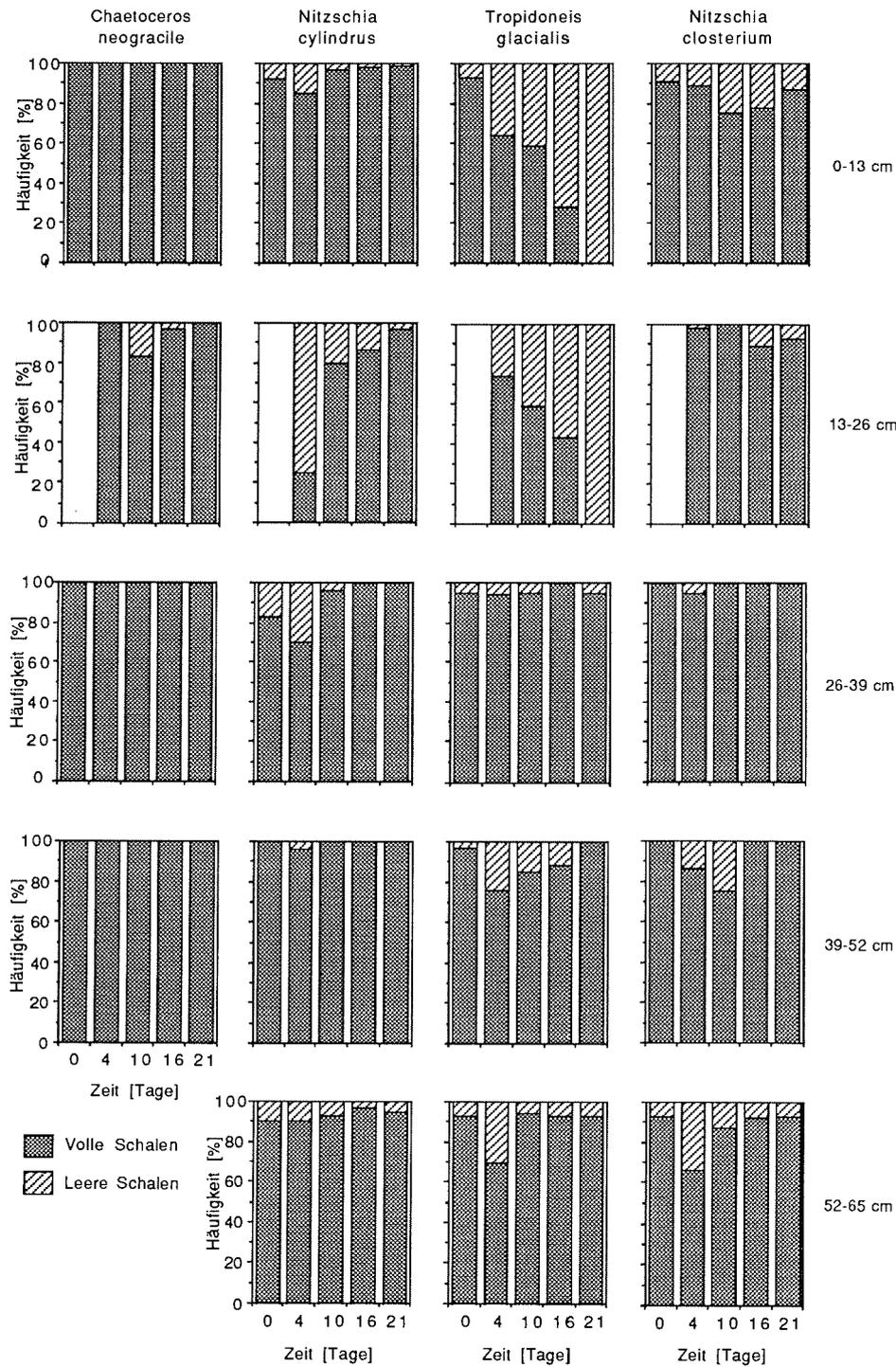


Abb. 43: Relative Häufigkeit voller und leerer Diatomeenschalen im Verlauf des Eisschmelzesimulationsversuches

4. Diskussion

Ziel der Arbeit ist es, den Kenntnisstand über die Faktoren zu erweitern, die zur Ausbildung bestimmter Eislebensgemeinschaften führen und deren Artenzusammensetzung und Biomasse sowohl saisonal als auch klein- und großräumig verändern. Diese Faktoren werden unter 4.3. im einzelnen erläutert. Zuvor werden einige methodische Schwierigkeiten diskutiert (4.1.). Es folgt ein Vergleich der Diatomeenartenzusammensetzung mit Ergebnissen anderer Autoren (4.2.). Unter 4.4. wird auf die Bedeutung der Meereislebensgemeinschaft eingegangen. Zum Abschluß (4.5.) werden die Ergebnisse im Gesamtzusammenhang betrachtet sowie sich ergebende weiterführende Fragen und Perspektiven aufgezeigt.

4.1. Methodische Probleme

4.1.1. Probennahme

Folgende Schwierigkeiten sind bei der Untersuchung der im Eis lebenden Organismen zu berücksichtigen:

- a) *In situ*-Messungen der physikalischen und chemischen Umweltparameter werden durch die Unzugänglichkeit der Salzlakunen erschwert. Die Anwendung von Mikroelektroden zur Messung von Sauerstoff, Schwefelwasserstoff und pH-Wert gehört zu den Standardmethoden bei der Untersuchung von Sedimenten (REVSBECH et al., 1983). Für Untersuchungen innerhalb der Eismatrix sind diese Elektroden aufgrund der Substrathärte nicht geeignet (GÄTJE, pers. Mitt.). Die Bestimmung oben genannter Parameter ist daher auf indirekte Messungen (aufgetaute Proben), theoretische Berechnungen (Bestimmung der Salinität über die gemessene Eistemperatur) und mit großen Fehlern behaftete Methoden (vergl. Kap. 2.2.4.: Messung ausgeflossener Salzlauge) beschränkt.
- b) C^{14} -Produktivitätsmessungen stoßen ebenfalls auf methodische Schwierigkeiten (SCHRADER et al., 1982; PALMISANO und SULLIVAN, 1983). In dieser Arbeit wurden daher Veränderungen der Chlorophyllkonzentration als Indiz für stattfindende Produktion benutzt. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, daß
 - die intrazelluläre Chlorophyllkonzentration von Umweltfaktoren wie z.B. der Lichtstärke beeinflusst wird (BUNT, 1968) und
 - tiefe Temperaturen einen Abbau des Chlorophylls in toten Zellen verhindern können.
- c) Beim Herausziehen des Eiskernes aus der Eisscholle treten Veränderungen des Milieus auf. So sinkt die Eistemperatur aufgrund der oft herrschenden niedrigen Lufttemperaturen ab, Salzlauge läuft aus der Eismatrix heraus und Feinmessungen des Sauerstoffgehaltes sind nicht mehr möglich.
- d) Die horizontale Verteilung der Eisorganismen ist einer starken "patchiness" unterworfen. Daher können bei Biomasse-Hochrechnungen aufgrund der punktuellen Probennahme mehr oder weniger große Fehler auftreten.
- e) Beim Durchbrechen des Eisbohrers durch die Eisunterseite kann die unterste Eisschicht mit ihren locker anhängenden Algenmatten (Untereisgesellschaft) abbrechen (SASAKI und WATANABE; 1984). Während des WWSP wurde an einigen Stationen mit Hilfe eines Unterwasservideosystems der Eisbohrvorgang verfolgt. In keinem Fall konnte ein Verlust der Bodenschicht beobachtet werden, so daß diese Fehlermöglichkeit hier nicht berücksichtigt wird. In mehreren Fällen wurden die Proben jedoch durch mechanischen Abrieb von kleinen Partikeln des Bohrers verunreinigt, wodurch die quantitative Auswertung teilweise erschwert wurde.

4.1.2. Probenverarbeitung

Der Salzgehalt in den Eislakunen liegt deutlich höher als im Meerwasser und erreicht Werte von über 100 ‰. Die Salinität aufgetauter Eiskernabschnitte beträgt etwa 5 bis 10 ‰ (vergl. 3.1.2.2.). Beim Auftauvorgang, der bei 0° C etwa 24 Stunden dauert, treten somit in kurzer Zeit große Salinitätsveränderungen auf. Dies führt zum Platzen vieler unbeschalteter Phytoplanktonformen und somit zu Veränderungen in der Zusammensetzung der Organismengemeinschaft. Dies kann vermieden werden, indem die Eisstücke in größeren Seewasservolumina (2-4 Liter) aufgetaut werden (GARRISON und BUCK, 1986). Für eine quantitative Auswertung ist jedoch nachfolgend eine Volumeneinengung nötig, was für die große Probenanzahl im Rahmen dieser Arbeit nicht durchführbar war. Die hier vorliegenden Flagellatenkonzentrationen sind als Minimalwerte anzusehen. Allgemeine Folgerungen und der Vergleich der Proben sind sicher möglich, auf absolute Angaben wurde jedoch weitgehend verzichtet.

Des weiteren muß berücksichtigt werden, daß Organismen (z.B. Dinoflagellaten) im Eis als eingekapselte Dauerstadien vorliegen können und während des Auftauvorganges möglicherweise wieder aktiv werden (ELBRÄCHTER, pers. Mitt.). Dieser Vorgang ist für die Diatomeen bei den vorliegenden Untersuchungen ohne Bedeutung, da sonst die verkieselten Schalen der Dauersporen in den Proben vorhanden gewesen wären.

4.1.3. Taxonomie

Weit mehr als 100 im Eis auftretende Diatomeenarten wurden für die Antarktis beschrieben (HORNER, 1985 a). Insbesondere in den älteren Arbeiten (KARSTEN, 1906) wurden bereits beschriebene Arten als "neue Spezies" klassifiziert, deren Zuordnung zur gültigen Bezeichnung sehr zeitaufwendig ist. In vielen Fällen ist auch heute noch nicht eindeutig geklärt, ob es sich bei den von den einzelnen Autoren aufgeführten Diatomeen um identische oder um verschiedene Arten handelt (z.B. innerhalb der Gattungen *Pleurosigma* und *Navicula*). Einige Gruppen wie z.B. die Gattungen *Nitzschia* (HASLE 1964, 1965 a und b) und *Thalassiosira* (JOHANSEN und FRYXELL, 1985) wurden in den letzten Jahren vollständig überarbeitet. Eine Revision bei weniger häufigen pennaten Gruppen steht noch aus. Die Benutzung unterschiedlicher Literaturquellen ist sicherlich dafür verantwortlich, daß z.B. für den McMurdo Sound (165° O; 78° S) und Mirny Station (ca. 92° O; 63° S) Artenlisten vorliegen, die in keiner der 20 häufigsten Arten übereinstimmen (BUNT und WOOD, 1963; BUJNITSKY, 1968). Die Taxonomie der Eisdiatomeen ist in einem Stadium, in dem auch nach mehr als 100 Jahren Arbeit auf diesem Gebiet immer noch bisher nicht beschriebene Arten entdeckt werden (z.B. Vertreter der Gattung *Synedropsis*; HASLE, pers. Mitt.).

4.1.4. Versuche

Für die Durchführung der Experimente mit Eisorganismen gilt einschränkend, daß die Organismen nicht in ihrem natürlichen Lebensraum, den Salzlakunen, untersucht werden können. Da bisher keine exakten Messungen der dort herrschenden Umweltbedingungen vorliegen, ist es nicht möglich, die Umwelt der Eisdiatomeen genau zu simulieren. Da bei dieser Arbeit die Untersuchung von Salinität und Temperatur im Mittelpunkt stand, wurde eine konstante Lichtintensität von $15 \mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$ gewählt und den Algen durch Anreicherung der Kulturlösungen mit F/2-Medium ausreichende Nährsalzkonzentrationen zur Verfügung gestellt.

MAESTRINI et al. (1986) geben für arktische Eisalgen der Bodengesellschaft bei Dauerbelichtung mit $91 \mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$ und einer Temperatur von 4-5° C Verdopplungszeiten von ca. 17 Tagen (nicht nährsalzangereicht) bzw. 8 Tagen (optimal mit Nährsalzen angereicht) an und weisen darauf hin, daß in der Literatur aufgeführte kürzere Verdopplungszeiten von 2 bis 7 Tagen auf hohen Kulturtemperaturen bzw. irrelevant hohen Nährsalzkonzentrationen beruhen. In den unter 3.3. beschriebenen Versuchen wurden kürzere Verdopplungszeiten festgestellt. Sie betragen bei Algen aus der untersten Eisschicht im Eisschmelze-Simulationsversuch in natürlichem, nicht angereichertem Seewasser bei -1° C 2,7 bis 4 Tage und liegen damit unwesentlich höher als in den mit F/2 angereicherten Versuchen (2,1 bis 2,5 Tage bei 34 ‰

und -1°C). Die geringen Wachstumsunterschiede in der vorliegenden Arbeit beruhen auf einer unterschiedlichen Beleuchtungsdauer von 8 bzw. 12 Stunden/Tag. Vielmehr ist zu erwarten, daß die von MAESTRINI et al. (1986) ermittelten niedrigen Teilungsraten auf einer Photoinhibition der kultivierten Algen beruhen (vergl. hierzu Tab. 7, Kap. 4.3.2.1.).

4.2. Eisalgenflora des Weddellmeeres

Bis auf wenige Ausnahmen im südlichen Untersuchungsgebiet wird das Meereis des Weddellmeeres überwiegend von pennaten Diatomeen sowie von verschiedenen Flagellatengruppen besiedelt. Flagellaten wurden in den bisherigen Untersuchungen kaum berücksichtigt, und auch in dieser Arbeit war keine exakte Identifizierung und Zellzahlbestimmung möglich. Im Mittel treten Flagellaten genauso häufig auf wie Diatomeen, wobei ihr Anteil an der Gesamtzellzahl stark schwankt (< 10% bis > 90%). Ihre Biomasse ist geringer als die Diatomeenbiomasse, da es sich überwiegend um sehr kleine Formen mit einem Zelldurchmesser um 2 µm handelt.

Der Großteil der Diatomeen gehört zur Gattung *Nitzschia* mit *Nitzschia cylindrus* als regelmäßigster und häufigster Art im gesamten Untersuchungsgebiet. *N. cylindrus* dominierte in 69 von 134 Eisproben, in weiteren 40 machte sie mehr als 10 % der Gesamtdiatomeenzahl aus. Unterschiede lassen sich daher in erster Linie anhand verschiedener Begleitarten herausarbeiten.

a) Bereich der östlichen Schelfeiskante

In diesem Gebiet wurde zwischen 70° und 76° S Eis mit einer Dicke zwischen 20 und 200 cm untersucht. Während es sich bei Kernen mit mehr als 150 cm Dicke um im Herbst gebildetes Küstenfesteis handelte, bestanden die dünneren Schollen im Winter im Bereich der Küstenpolynya aus neu gebildetem Treibeis (EICKEN, pers. Mitt.).

Für im Winter gebildetes **Polynya-Treibeis** liegen aufgrund der Unzugänglichkeit dieses Gebietes bisher keine Untersuchungen vor. Aus den unter 3.2.2.4. vorgestellten Ergebnissen geht hervor, daß die Biomasse in diesem Eis gegenüber der Wassersäule stark erhöht ist. Die Diatomeengesellschaft zeichnet sich neben den typischen im Eis auftretenden kleinen Vertretern der Gattung *Nitzschia* (*N. cylindrus*, *N. curta*, *N. subcurvata*) durch einen hohen Anteil zentrischer Arten wie z.B. *Thalassiosira antarctica* und *Chaetoceros Typ A* aus, die über die gesamte Eisdicke gleichmäßig verteilt sind.

In der Regel werden Eisalngengesellschaften von pennaten Diatomeen dominiert (BURKHOLDER und MANDELLI, 1965; CLARKE und ACKLEY, 1983). Lediglich BUNT und WOOD (1963) sowie WATANABE (1982) beschreiben zentrische Diatomeen als dominante Arten im Meereis, wobei die von WATANABE aufgeführten Arten (*Coscinodiscus furcatus* [= *Stellarima microtrias*] und *Porosira pseudodenticulata*) in meinen Proben als regelmäßige Begleitarten auftraten. *Thalassiosira antarctica* und *Chaetoceros Typ A* wurden bisher noch nicht als häufig vorkommende Eisalgen beschrieben. EL-SAYED (1981) fand jedoch hohe Konzentrationen an *Thalassiosira tumida* in Assoziation mit Plättcheneis im südwestlichen Weddellmeer. SMETACEK et al. (in Vorber.) beobachteten während ANT V/3 südlich von 74° S ein ausgedehntes Gebiet, in dem die Wasserschicht direkt unter dem Eis aufgrund einer Massenentwicklung von *Thalassiosira antarctica* braun gefärbt war. Dieses "Braunwasser" trat stets in Verbindung mit Eisplättchen auf, wobei *Th. antarctica* jedoch auf das Interstitialwasser beschränkt war. In diesem Gebiet wurde auch das Meereis über seine gesamte Dicke von zentrischen Diatomeen (*Thalassiosira antarctica*, *Stellarima microtrias* und *Porosira spp.*) beherrscht.

Über die **Festeis**-Organismengemeinschaft aus dem südlichen und östlichen Weddellmeer liegen ebenfalls nur sporadische Untersuchungen vor (GERSONDE, 1986). Die untersuchten Festeiskerne der Expeditionen ANT III/3 und ANT V/3 zeigen ein sehr heterogenes Bild mit folgenden Charakteristika:

Diskussion

- in einigen Kernen, insbesondere aus dem Bereich der Vahsel- und Gould- Bucht, dominieren in den oberen Eisschichten Chrysophyceen bzw. -cysten;
- die Diatomeenbiomasse ist in den unteren Eisschichten konzentriert;
- dominant und regelmäßig treten einige Diatomeenarten der Gattung *Nitzschia* auf (*N. subcurvata*, *N. cylindrus*, *N. vanheurckii*); in einigen Abschnitten sind *Chaetoceros neogracle*, *Nitzschia stellata*, *Amphiprora kufferathii* und *Berkeleya rutilans* von großer Bedeutung.

Zur Arbeit von GERSONDE (1986), der im Januar/Februar 1983 und 1984 die Verteilung von Mikroorganismen mit Kieselsäureschale im Meereis des südlichen Weddellmeeres untersuchte, ergeben sich folgende Parallelen:

1. Die Anreicherung von *Chaetoceros neogracle* in den oberen bzw. mittleren Eisschichten (bei GERSONDE als *Chaetoceros simplex-socialis* Gruppe beschrieben).
2. Die Dominanz von Chrysophyceencysten in den oberen Eisschichten der Vahsel- und Gould-Bucht und ein Diatomeenmaximum in der unteren Eisschicht.
3. Das Vorherrschen von *Nitzschia cylindrus*. Die Dominanz von *N. cylindrus* wird auch durch die Untersuchungen von GARRISON und BUCK (1985) bestätigt, die 32 Eisproben untersuchten (30°-38° W; 69°-73° S). Angaben zum Eistyp wurden von diesen Autoren nicht gemacht.

Die im Drescher-Inlet beobachtete Bodengesellschaft wurde in ähnlicher Ausprägung für andere Festeisgebiete der Antarktis beschrieben. So wird die Meereisgesellschaft im McMurdo Sound von *Amphiprora* spp., *Pleurosigma* spp., *Nitzschia stellata* (LEVENTER und DUNBAR, 1987) bzw. *Amphiprora kufferathii*, *Nitzschia stellata* und *Fragilaria islandica* (GROSSI und SULLIVAN, 1985) beherrscht, wobei das Biomassemaximum wie in den vorliegenden Untersuchungen in den unteren 10 cm des Eises angetroffen wird. PALMISANO und SULLIVAN (1983) beschreiben für das gleiche Gebiet eine Bodengesellschaft mit *N. stellata*, *A. kufferathii* und einer schlauchbildenden Diatomee, bei der es sich um *Berkeleya rutilans* handelt. BUNT und WOOD (1963) geben ebenfalls die Gattungen *Amphiprora*, *Pleurosigma* und *Nitzschia* als wichtige Elemente der Algengesellschaft der unteren Eisschicht im McMurdo Sound an. Die meisten dieser Arten sind auch im Drescher-Inlet in der Bodengesellschaft von Bedeutung, während *N. stellata* die vorherrschende Art der unteren Eisschicht in der Gould- und Vahsel-Bucht (77° 45' S; 36° 26' bzw. 44° 54' W) ist.

b) Packeisgürtel zwischen 60° und 70° S

Neben verschiedenen Nitzschien (*N. cylindrus*, *N. kerguelensis*, *N. prolongatoides* und *N. angulata*) treten regelmäßig zentrische Arten wie *Chaetoceros dichæta* und *Dactyliosolen tenuijunctum* auf. Im September wurde in den oberen Eisschichten eine *Phaeocystis pouchetii*-Blüte beobachtet, die im Dezember von einer Massenentwicklung von *Nitzschia closterium* überlagert wurde.

Da dieses Gebiet leichter zugänglich ist als die Schelfeiskantenregion, liegen mehrere Untersuchungen amerikanischer Wissenschaftler zum Vergleich vor (WEPOLEX-Projekt, 1981 und AMERIEZ-Projekt, 1983). Diese Untersuchungen stimmen in ihren Hauptaussagen mit den hier vorgestellten Ergebnissen überein:

1. Massenentwicklungen von *Phaeocystis pouchetii* werden für das Eis des Weddellmeeres von GARRISON und BUCK (1985) sowie FRYXELL und KENDRICK (1988) beschrieben. In anderen Gebieten der Antarktis bildet diese Alge dichte Blüten in der Wassersäule, so z.B. nahe dem Ross-Eisschelf (EL-SAYED et al., 1983) und im McMurdo Sound (PALMISANO et al., 1986).
2. Oberflächennahe Anreicherungen von *Nitzschia closterium* fand BURCKLE (1987) im Oktober/November im Weddellmeer und WHITAKER (1977) als Packeis-Infiltrationsgesellschaft nahe Signy Island (South Orkneys).
3. Auch die übrigen abundanten Arten werden von anderen Autoren regelmäßig aufgeführt. CLARKE und ACKLEY (1983) fanden *Nitzschia cylindrus*, *Nitzschia closterium* und *Nitzschia prolongatoides* als häufige Diatomeen während der WEPOLEX-Expedition im nördlichen Weddellmeer, GARRISON et al. (1987) geben *Phaeocystis pouchetii* und *Nitzschia*

cylindrus als dominante Arten für das nordwestliche Weddellmeer an. BURCKLE (1987) beschreibt für das gleiche Gebiet eine "Kaltwasser"-Eisgesellschaft, die unter anderem von *Nitzschia kerguelensis*, *Nitzschia curta*, *Nitzschia angulata* und *Thalassiosira gracilis* gebildet wird. Die während des WWSP in diesem Gebiet häufig gefundenen zentrischen Formen (*Chaetoceros dichæta*, *Dactyliosolen tenuijunctum*) werden nicht erwähnt. Die von BURCKLE (1987) beobachtete "Kaltwasser"-Diatomee *Thalassiothrix antarctica* wurde bei dieser Untersuchung nicht gefunden.

4. Gute Übereinstimmungen bestehen hinsichtlich Chlorophyll *a*-Konzentration und -Vertikalverteilung mit der Arbeit von GARRISON und BUCK (in Vorber.), in der Biomasseuntersuchungen der Jahre 1980 bis 1987 zusammengefaßt werden. Herauszustreichen sind folgende Ergebnisse:
 - Winteruntersuchungen im Bereich der antarktischen Halbinsel (WINCRUISE 87) ergaben eine gleichmäßige Verteilung des Chlorophylls über die gesamte Eissäule mit relativ niedrigen Werten unter 5 µg/l.
 - Im Frühjahr wurden im nördlichen Packeisgürtel des zentralen Weddellmeeres (60°-62°S; 36°-40° W; AMERIEZ 83) Chlorophyllmaxima in der Oberflächeneisschicht mit mehr als 50 µg Chl *a*/l gemessen, die mit der *Phaeocystis pouchetii*- und *Nitzschia closterium*-Blüte während des WWSP vergleichbar sind.
 - Abgesehen von diesen Oberflächenanreicherungen lag der über die Eissäule gemittelte Chlorophyllgehalt über das gesamte Jahr in diesem Gebiet bei weniger als 5 µg/l und bestätigt somit die in dieser Arbeit gemessenen Konzentrationen (vergl. Tab. 1).

c) Charakteristika der Eisalgenflora des Weddellmeeres

Die vorangegangenen Ausführungen zeigen, daß sich trotz großer Variationsbreiten allgemeingültige Aussagen herausarbeiten lassen, die mit den Angaben anderer Autoren übereinstimmen:

1. Sukzession in den oberen Eisschichten des nördlichen Packeisgürtels: Die in den Wintermonaten in ihrer Artenzusammensetzung ausgeglichene Eisalgenegesellschaft wird im September/Oktobre von *Phaeocystis pouchetii* bestimmt, die vor Einsetzen der Eisschmelze im Dezember von einer Massenentwicklung von *Nitzschia closterium* überlagert wird. Da die Algen im Eis in Lakunen eingeschlossen sind, äußern sich Sukzessionen im Eis nicht durch das Auftreten und Verschwinden einzelner Arten (wie in der Wassersäule, bedingt durch Sedimentationsprozesse), sondern durch Verschiebungen in der relativen Häufigkeit einzelner Arten. Ein Herausspülen von Zellen mit absinkender und auslaufender Salzlauge findet im Winter bei tiefen Eistemperaturen nicht statt. Bedeutung erlangt dieser Prozeß jedoch unmittelbar vor bzw. bei der Eisschmelze, wenn die Eistemperatur in etwa der des umgebenden Seewassers entspricht und die Laugentaschen bereits stark erweitert sind. Die oben beschriebene Sukzession wurde an Eiskernen untersucht, die sich noch nicht in diesem Stadium befanden.
2. Vertikale Zonierung: Bestimmte Arten treten vorwiegend in bestimmten Eisschichten auf. So sind *N. closterium* und *Ph. pouchetii* ausschließlich in Oberflächengesellschaften dominant, *Chaetoceros neogracile* und Chrysophyceencysten werden vorwiegend in mittleren Eisschichten gefunden und koloniebildende Arten wie *Amphiprora kufferathii* und *Berkeleya rutilans* sind sowohl im Weddell- als auch im Rossmeer auf die Bodengesellschaft beschränkt.
3. Typische Eisalgenegesellschaften des Weddellmeeres: Die Eisalgenegesellschaften im Weddellmeer werden von *Nitzschia cylindrus* beherrscht. Es bestehen jedoch geographische Unterschiede, so daß anhand von Vorhandensein und Abundanz der Begleitarten folgende Gesellschaften unterschieden werden können:
 - **nördliche Packeisgesellschaft** im Gebiet zwischen 70° S und der nördlichen Packeisgrenze: mit *Nitzschia kerguelensis*, *Nitzschia prolongatoides*, *Nitzschia angulata*, *Chaetoceros dichæta* und *Dactyliosolen tenuijunctum*. Das Eis wird über die gesamte Eissäule relativ gleichmäßig besiedelt. Es handelt sich vorwiegend um Arten, deren Hauptverbreitungsgebiet in der subantarktischen und nördlichen antarktischen Zone zu finden ist (HASLE, 1969).

Diskussion

- **südliche Polynya-Packeisgesellschaft** entlang der östlichen Schelfeisküste: mit *Thalassiosira antarctica*, *Tropidoneis glacialis*, *Chaetoceros Typ A*, *Nitzschia subcurvata* und *Nitzschia vanheurckii*. Die Besiedlung der gesamten Eissäule ist ebenfalls relativ gleichmäßig, wobei vorwiegend planktonische Arten beobachtet wurden.
- **südliche Küsten-Festeisgesellschaft**: mit verschiedenen Nitzschien, *Amphiprora kufferathii*, *Berkeleya rutilans*, *Pleurosigma antarctica*, *Nitzschia stellata* und Chrysophyceen(cysten). Die Diatomeen sind auf die unteren, Chrysophyceen auf die oberen Eisschichten beschränkt. Es handelt sich überwiegend um koloniebildende Diatomeen der südlichen antarktischen Zone (HASLE, 1969) mit einem relativ hohen Anteil benthischer Formen (*B. rutilans*, *P. antarctica*).

Die Ausprägung dieser verschiedenen Gesellschaften kann durch zahlreiche Faktoren wie z.B. lokal begrenzte Besonderheiten der Umwelt, Ausgangsbedingungen bei der Eisbildung, ökologische Amplitude einzelner Arten, Beweidung und Sukzession beeinflusst werden. Viele Fragen zu diesen Faktoren sind noch offen (KREBS et al., 1987) und sollen im folgenden Abschnitt näher diskutiert werden.

4.3. Modifizierende Faktoren

Betrachtet man die Faktoren, die die Ausprägung der Eisalgen-gesellschaft beeinflussen, muß zwischen den bei der Eisbildung wirksamen Parametern und den im Eis vorliegenden Umweltfaktoren unterschieden werden.

4.3.1. Bei der Eisbildung wirksame Faktoren

4.3.1.1. Eisbildungsgeschwindigkeit und Zusammensetzung des Phytoplanktons

Der horizontale Transport oberflächennaher Wasserschichten erfolgt durch Oberflächenströmungen (vergl. hierzu Kap. 1.3.). Die Eisdrift wird zusätzlich durch die vorherrschende Windrichtung bestimmt, so daß die horizontale Eisbewegung nicht immer mit der darunterliegenden Wassermasse übereinstimmt (Kap. 3.1.1.). Im Laufe der Eisbildung kann das Eis mit Wasserkörpern in Berührung kommen, die unterschiedliche Phytoplanktongesellschaften beherbergen. Dies ist insbesondere dann bedeutsam, wenn die Eisbildung über einen längeren Zeitraum abläuft.

Die Eisbildungsrate ist abhängig von Eisdicke und Eistyp (granuläres bzw. säulenförmiges Eis). Zu Beginn der Eisbildung erfolgt diese, unabhängig vom Eistyp, mit relativ hohen Geschwindigkeiten von mehreren Zentimetern pro Tag. Da bei der Bildung von granulärem Eis Turbulenzen einen stetigen Wärmeaustausch mit der Atmosphäre gewährleisten, werden bei diesem Eistyp hohe Bildungs-raten auch bei einer Dicke von mehreren Dezimetern aufrechterhalten. Bei säulenförmigem Eis wird der Wärmeaustausch mit zunehmender Dicke eingeschränkt, so daß das weitere Wachstum sehr langsam verläuft. Dies ist bei Eisdicken unter einem halben Meter von geringer Bedeutung, führt jedoch bei Festeis von mehr als 100 cm Dicke zu Bildungs-raten von weniger als 0,5 cm pro Tag (MAYKUT, 1986). So war auch der Dickenzuwachs im Drescher-Inlet in der Zeit von Oktober bis Dezember mit ca. 30 cm gering.

Das Wachstum des aus säulenförmigem Eis bestehenden Küstenfesteises erfolgt kontinuierlich mit geringer Bildungsrate von April bis Dezember. In diesem Zeitraum ändert sich die Phytoplanktonbiomasse und -artenzusammensetzung in der Wassersäule stark (mäßige Biomassekonzentration im Herbst bei einsetzender Eisbildung; äußerst geringe Konzentration im Winter). Folglich tritt eine starke vertikale Zonierung der Organismengemeinschaft im Eis auf. Als Beispiel seien die Festeiskerne von ANT III/3 (vergl. hierzu 3.2.2.1.) angeführt, in denen Chrysophyceencysten die oberen und Diatomeen die unteren Eisschichten besiedelten. Das Auftreten von Chrysophyceen-Dauerstadien spricht gegen das Zustandekommen ihrer Dominanz in den oberen Eisschichten infolge verstärkter Teilungsaktivität.

Bei innerhalb weniger Tage gebildetem granulären Eis (Eis des nördlichen Packeisgürtels sowie Küstenpolynya-Neueis) spielen Veränderungen in der Wassersäule eine untergeordnete Rolle. Dieses Eis ist durch eine relativ gleichmäßige vertikale Arten- und Biomasseverteilung ($Chl_{max} < 10 \times Chl_{min}$) gekennzeichnet.

Das im Bereich der Küstenpolynya untersuchte Neueis mit geringer Eisdicke (< 30 cm) befand sich noch in seinem Bildungsgebiet. Dementsprechend handelte sich bei den im Eis gefundenen Diatomeen um Arten, die zu dieser Zeit auch in der Wassersäule, wenn auch in bedeutend geringerer Konzentration, angetroffen wurden (eigene Beobachtungen; SCHAREK, pers. Mitt.).

Ältere Eiskerne, die innerhalb kurzer Zeiträume entstanden und anschließend verdriftet wurden, können Auskunft über die Herkunft des Eises vermitteln, indem man die auftretenden Arten mit der Phytoplanktonzusammensetzung verschiedener geographischer Gebiete vergleicht. Für das Weddellmeer liegen mit Ausnahme von NÖTHIG (1988), die das Gebiet bei 72° S, 20° W bearbeitete, keine Arbeiten mit hoher räumlicher und zeitlicher Auflösung vor. Zusätzliche Informationen geben KOZLOVA (1964) und HASLE (1969), die aus Untersuchungen im indischen und pazifischen Sektor des antarktischen Ozeans allgemeine Angaben zur Verbreitung wichtiger Diatomeenarten ableiten. Die geographische Abgrenzung folgt nachstehender Terminologie:

subantarktische Zone = nördlich der Antarktischen Konvergenz
nördliche antarktische Zone = Antarktische Konvergenz bis ca. 70° S
südliche antarktische Zone = südlich von 70° S.

Die im nördlichen Packeisgürtel zwischen 60° und 70° S angetroffene Eisalgengesellschaft stimmt in ihrer Zusammensetzung mit den Angaben dieser Autoren überein. So werden als typische Arten der nördlichen antarktischen Zone unter anderem *Chaetoceros dictyota*, *Nitzschia pseudonana* und *Nitzschia prolongatoides* angegeben, die im hier untersuchten Probenmaterial ihren Verbreitungsschwerpunkt nördlich der Schelfeiskante haben. Keine der von HASLE (1969) für die subantarktische Zone angegebenen Arten wurde im Eis gefunden. Formen, deren südliche Verbreitungsgrenze zwischen Antarktischer Konvergenz und Eiskante liegt (z.B. *Thalassiothrix antarctica*), traten in den nördlichen Eisproben in Einzelexemplaren auf. Unter Berücksichtigung der Eisdriftdaten ist anzunehmen, daß die Eiskerne des nördlichen Packeisgürtels auch in diesem geographischen Breitenbereich (= nördliche antarktische Zone) gebildet wurden.

Ferner kann gefolgert werden, daß die im Oktober und November im Bereich der Küstenpolynya angetroffenen dickeren Eisschollen (Dicke ca. 100 cm; z.B. Kern 315, Abb. 24) nicht aus Packeis der nördlichen antarktischen Zone bestehen, welches mit dem Küstenstrom entlang der Schelfeiskante in dieses Gebiet transportiert wurde. Vielmehr handelt es sich um älteres, im Bereich der Schelfeiskante gebildetes Eis. So wird die Diatomeenflora dieser Kerne von neritischen Phytoplanktonarten der südlichen antarktischen Zone wie *Nitzschia cylindrus*, *Nitzschia subcurvata* und *Nitzschia curta* bestimmt (KOZLOVA, 1964; GUILLARD und KILHAM, 1977), während die zuvor erwähnten nördlichen (vorwiegend ozeanischen) Arten fehlen.

Im Vergleich mit der von NÖTHIG (1988) im Januar und Februar 1985 durchgeführten Phytoplanktonanalyse im Küstenbereich ergibt sich als Gemeinsamkeit die hohe Abundanz von *N. cylindrus* und *N. curta*. Im Phytoplankton des Küstenbereiches traten häufig Vertreter der nördlichen antarktischen Zone (z.B. *Dactyliosolen tenuijunctum*, *Chaetoceros dictyota*, *Thalassiosira gracilis* und *Phaeocystis pouchetii*) auf, die im winterlichen Meereis dieses Gebietes fehlten. Möglicherweise erreichen Ende Dezember/Anfang Januar entsprechend der unter 3.1.1.2. dargestellten Eisdrift zunehmend Schollen aus der nördlichen Packeiszone das Küstengebiet, die nach ihrem Abschmelzen die Phytoplanktonzusammensetzung der Wassersäule mitbestimmen.

4.3.1.2. Physikalische Anreicherungsmechanismen

Unter 3.2.2.4. wurde gezeigt, daß die pflanzliche Biomasse im Eis gegenüber der Wassersäule deutlich erhöht ist. Eine Anreicherung von Biomasse im Eis kann durch zwei Mechanismen hervorgerufen werden:

- Wachstum von Algenzellen (wird unter 4.3.2. abgehandelt)
- physikalische Anreicherung von Zellen bei der Eisbildung.

Im wenige Tage alten Polynya-Neueis wurden im Mittel 8- (säulenförmiges Eis) bis 200-fache Biomasseerhöhungen (gemischtes bzw. granuläres Eis) gegenüber der Wassersäule angetroffen. Nach EPPLEY (1972) hängt die maximale Wachstumsrate von der Temperatur ab. Eine Extrapolation dieses Zusammenhanges auf $-1,8^{\circ}\text{C}$ führt zu maximalen Wachstumsraten von 0,76 Teilungen pro Tag. Algenwachstum allein kann daher bei dem geringen Alter des Polynyaeeises die hohen Anreicherungsfaktoren nicht erklären; eine vorangegangene physikalische Anreicherung muß erfolgt sein.

Verschiedene Theorien wurden in den letzten Jahren entwickelt, um diesen Prozeß zu erklären:

1. Das "Abernten" der Wassersäule durch aufsteigende Eiskristalle, bei dem Algenzellen entweder als Kristallisationskerne dienen oder an den Eiskristallen infolge von Anziehungskräften hängenbleiben (ACKLEY, 1982; GARRISON et al., 1983 a).
2. In neuerer Zeit wird verstärkt die Ansicht vertreten, daß beim horizontalen Durchfluß von Oberflächenwasser durch den unverfestigten Eisbrei die Algenzellen auf den Eiskristallen angereichert werden. Nach ACKLEY et al. (1987) bewirkt die Wellenbewegung diesen horizontalen Durchfluß.
3. Abgelöste Eisplättchen, die sich als sogenanntes Ankereis in flachen Meeresgebieten (oberhalb 33 m) am Boden bilden (DAYTON et al., 1969), können in Bodennähe und beim Aufstieg Algenzellen sammeln.

Nach GARRISON et al. (1983 b) sind die Algengesellschaften im Neueis und im Wasser hinsichtlich Artenzusammensetzung und relativer Häufigkeit der Arten sehr ähnlich, so daß von unselektiven Anreicherungsmechanismen ausgegangen werden kann. Eigene Beobachtungen bestätigen dies. Die unter 1. und 2. aufgeführten Mechanismen beziehen sich in erster Linie auf die Anreicherung von Algenzellen in granulärem Eis.

Über die Anreicherung von Phytoplankton bei der Bildung von säulenförmigem Eis ist bisher nichts bekannt. Die unter 3.2.2.4. dargestellten Ergebnisse ergeben für säulenförmiges Eis (Anreicherungsfaktor 2 bis 120) eine geringere Anreicherungseffizienz als für granuläres bzw. gemischtes Eis (Anreicherungsfaktor 17 bis 370). Während sich der minimal gemessene Anreicherungsfaktor von 2 auch durch Wachstum erklären läßt, erfordert die bis zu 120-fache Chlorophyllerhöhung in den unteren Eisschichten des säulenförmigen Eises ebenfalls eine physikalische Akkumulation.

Die geringere Effizienz gegenüber granulärem Eis läßt sich durch die unterschiedlichen Bildungsmechanismen der beiden Eisstypen erklären:

- a) Granuläres Eis bildet sich bei turbulenter Wasseroberfläche (vorwiegend infolge Wellenbewegung). Dadurch ist der unter 2. beschriebene horizontale Durchfluß gegenüber der bei ruhiger Oberfläche stattfindenden Säuleneisbildung erhöht.
- b) Bei der Bildung von granulärem Eis steigen, ebenfalls bedingt durch die Turbulenzen, Eiskristalle zur Oberfläche auf, wobei Algenzellen "abgeerntet" werden. Beim säulenförmigen Eis entfällt dieser Vorgang, da das Wachstum durch direkten Zuwachs an der Eisunterseite erfolgt.

Während des WWSP dominierte granuläres Eis, so daß vorwiegend die unter 1. und 2. angeführten Mechanismen zur physikalischen Anreicherung von Algenzellen im Eis führten. Da diese Prozesse auf die oberen Wasserschichten beschränkt sind, handelt es sich bei den eingeschlossenen Diatomeen ausschließlich um Vertreter des Phytoplanktons. Bei der Bildung von säulenförmigem Eis sind ebenfalls die oberflächennahen Wasserschichten beteiligt (vergl.

S. 3), so daß sich die Artenzusammensetzung nicht von der des granulären Eises unterscheidet.

Benthische Algen (z.B. *Berkeleya rutilans*), die im Plankton nicht angetroffen werden, waren auf Plättcheneisschichten von Festeiskernen im Bereich der Schelfeiskante beschränkt. Ihr Einschluß ins Eis erfolgt nach dem unter 3. beschriebenen Mechanismus durch aufsteigende Eisplättchen, wobei dieser Prozeß im Weddellmeer nicht auf die von DAYTON et al. (1969) angeführten geringen Wassertiefen beschränkt ist. So beobachteten DIECKMANN et al. (1986) große Mengen Eisplättchen im Bereich des Filchner-Schelfeises in einer Tiefe von 250 m.

Da diese benthischen Arten in einem physiologisch aktiven Zustand im Eis angetroffen wurden (Koloniebildung), müssen sie am Meeresboden

- a) ausreichende Lichtmengen vorfinden um dort aktiv zu sein, was im Weddellmeer wohl nur an sehr wenigen Stellen der Fall ist (z.B. bei einer Wassertiefe von 90 m im Bereich der Atka-Bucht) oder
- b) ihre aktive Phase ins Eis verlegt haben und die eisfreie Zeit als Ruhestadien am Meeresboden überdauern. In dieser Form könnten auch pelagische Arten mit Hilfe des Ankereises (Eisplättchen) zur Oberfläche transportiert und ins Eis eingeschlossen werden.

Das Auftreten von Plättcheneis ist jedoch, insbesondere bei Küstentreibeis, nicht zwangsläufig an das Vorhandensein benthischer Algen gekoppelt (vergl. Abb. 25 und 26), da

- sich Eisplättchen wahrscheinlich auch oberhalb des Meeresbodens in der freien Wassersäule bilden können und
- die unverfestigten Plättchen unter dem Eis ein stabilisiertes Habitat bilden, in dem es zur Massenentwicklung von Phytoplanktonalgen kommen kann (SMETACEK et al., in Vorber.). Diese Arten bestimmen nach der Verfestigung der Plättchen maßgeblich die Eisflora.

4.3.2. Im Eis wirksame Faktoren

Während die bei der Eisbildung wirksamen Faktoren Einfluß darauf nehmen, welche Organismen in welcher Zahl im Eis eingeschlossen werden, bestimmen die im Eis wirksamen Faktoren das weitere Schicksal dieser Organismen. Im Gegensatz zu häufigen, intakt erscheinenden Arten wie *Nitzschia cylindrus* traten verschiedene andere Diatomeen vorwiegend als Schalen ohne Inhalt bzw. in geringer Abundanz auf (*Asteromphalus* spp., *Rhizosolenia* spp. etc.). Bei letzteren handelt es sich um Arten, die nach ihrem Einschluß ins Eis in ein physiologisches und/oder morphologisches Ruhestadium übergehen (z.B. *Eucampia balaustium*) oder aber infolge ungünstiger Umweltbedingungen absterben. Die hierfür verantwortlichen Faktoren werden im folgenden abgehandelt.

4.3.2.1. Licht

In der Wassersäule wird die Primärproduktion in erster Linie durch das Lichtregime bestimmt (SAKSHAUG und HOLM-HANSEN, 1984). In polaren Gebieten sind die Lichtverhältnisse hinsichtlich Einstrahlung und Tageslänge großen saisonalen Schwankungen unterworfen (HEGSETH und SAKSHAUG, 1983; SAKSHAUG, in Vorber.). Im Winter kommt die Primärproduktion, bedingt durch die geringe Einstrahlung in Verbindung mit der lichtabsorbierenden Eisdecke, weitgehend zum Erliegen.

Im Eis nimmt die Lichtintensität bereits in den oberen 25 cm um 90 % der Oberflächeneinstrahlung ab (Kap. 3.1.2.1.). An der Unterseite von einjährigem Festeis werden bei ca. 5 cm Schneeeauflage weniger als 0,5 % der einfallenden Strahlung gemessen. Das Licht ist daher auch im Eis für typische Phytoplanktonorganismen ein wichtiger begrenzender Faktor (SULLIVAN et al., 1985). Viele der im Eis in hoher Abundanz auftretenden Algen sind jedoch in hohem Maße schattenadaptiert (BUNT, 1968; PALMISANO et al., 1985), so daß sie bereits bei weniger als 0,1 % der Einstrahlung (weniger als $1 \mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$) wachsen können (SULLIVAN et al., 1982). Das Photosynthesemaximum dieser Arten wird bei 20 - 60 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$ erreicht (PALMISANO et al., 1985 und 1986). Während das Phytoplankton der Wassersäule in erster Linie durch geringe Lichtintensitäten limitiert wird, kann bei diesen Eisalgen eine

Diskussion

Photoinhibition auftreten (Tabelle 7). COTA (1985) spricht von einer obligaten Schattenadaptation bei arktischen Algen der Eis-Bodengesellschaft.

Die in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnisse zeigen, daß

1. im Bereich des nördlichen Packeisgürtels die Biomasse im Eis mit zunehmender Einstrahlung und Tageslänge bei gleichbleibend niedrigen Eistemperaturen und entsprechend hohen Salzgehalten ansteigt (Kap. 3.2.2.1.),
2. es in den Oberflächenschichten des Eises bei mehr als $100 \mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$ (Kern 281, Abb. 15 und 34) zu einer Massenentwicklung von *Phaeocystis pouchetii* und *Nitzschia closterium* kommt.

Die Schattenadaptation der Eisalgen ist daher differenziert zu betrachten: Bei zunehmender Einstrahlung mit fortschreitender Jahreszeit passen sich auch die im Eis lebenden Algen zum Teil an höhere Lichtintensitäten an. Nach SOEDER und STENGEL (1974) ist die Adaptationszeit abhängig von den vorherrschenden Lichtbedingungen, unter denen die Arten leben, wobei einigen Arten eine Anpassung unmöglich ist. Artsspezifische Adaptationszeiten und -fähigkeiten an veränderte photische Bedingungen beschreiben auch RIVKIN und VOYTEK (1987) für antarktische Diatomeen. Mit Sicherheit ist auch die Anpassungsfähigkeit der in dieser Arbeit untersuchten Algen sehr unterschiedlich. So wird die Oberflächenblüte durch zwei Kosmopoliten (*Ph. pouchetii* und *N. closterium*) bestimmt, die in anderen geographischen Regionen bei hohen Lichtintensitäten leben. Bei typischen pennaten Diatomeen der Bodengesellschaft tritt dagegen die Photoinhibition bereits bei sehr geringen Lichtintensitäten in Erscheinung (Tab. 7). Die in der Eisplättchengesellschaft beobachteten zentrischen Diatomeen sind Mitbestandteil des sommerlichen Phytoplanktons und zeigen auch bei höheren Lichtintensitäten keine Photosynthesehemmung. Die von COTA (1985) beschriebene obligate Schattenadaptation trifft daher lediglich auf einen Teil der Eisdiatomeen zu.

Aus den in dieser Arbeit aufgeführten Ergebnissen zur Entwicklung und Zusammensetzung verschiedener Algengesellschaften bzw. Algenblüten im Eis läßt sich unter Berücksichtigung der zuvor zitierten Literatur folgende Zuordnung der mit dem Eis assoziierten Algen ableiten:

- A. Oberflächengesellschaften und -blüten:** setzen sich aus kosmopolitischen Arten zusammen, die sich in kurzer Zeit an starke Änderungen der Lichtverhältnisse anpassen können. Im Sommer sind sie Teil des Phytoplanktons der Wassersäule und werden im Herbst wieder ins Eis eingeschlossen.
- B. Interne Gesellschaften:** Die Anpassung an zunehmende Lichtintensitäten verläuft langsamer als bei Gruppe A. Daher spielen sie bei Oberflächenblüten eine untergeordnete Rolle, obwohl sie im Winter in den oberen Schichten häufiger sind als Vertreter der Gruppe A. Da eine Anpassung möglich ist, werden diese Arten im Sommer häufig im Phytoplankton gefunden (NÖTHIG, 1988). In diese Gruppe gehören typische Eisdiatomeen wie *Nitzschia cylindrus* und *Nitzschia curta*.
- C. Plättcheneisgesellschaft:** Sie besteht vorwiegend aus zentrischen Diatomeen (SMETACEK und SCHAREK, pers. Mitt.), die im Eis, das sich im Herbst bildet, in geringer Abundanz auftreten (eigene Untersuchungen, PALMISANO und SULLIVAN, 1985). Diese Diatomeen können sich ebenfalls an zunehmende Einstrahlung anpassen und bilden nach bzw. bei der Eisschmelze eine wichtige Komponente der Wassersäulenfrühjahrsblüte. Da Eisplättchen bei der Neueisbildung im Herbst nicht angetroffen werden, ist anzunehmen, daß diese Arten am Ende der Wassersäulenblüte zu Boden sinken, in ein Ruhestadium übergehen und im Winter mit Hilfe von Eisplättchen zur Eisunterseite transportiert werden (DAYTON et al., 1969).
- D. Bodengesellschaft:** Die Bodengesellschaft von küstennahen Festeiskernen setzt sich sowohl im Weddell- als auch im Rossmeer zu einem großen Teil aus benthischen Formen wie *Berkeleya rutilans* und *Pleurosigma antarctica* zusammen, die in der Wassersäule nur sehr selten als leere Schalen auftreten. Bei diesen Arten handelt es sich um obligat

Tabelle 7: Kennzeichen der Photosynthese-Einstrahlungskurve verschiedener Eislebensgemeinschaften

Autor	Gesellschaft	Dominante Gruppen	I-max* [$\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$]	Photoinhibition	Natürliches Lichtangebot [$\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$]
Cota (1985)	Bodengesellschaft (Arktis)	<i>Nitzschia, Navicula, Amphiprora, Pleurosigma</i>	2,7 - 8,5	bei weniger als 15 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$	5 - 11
		<i>Nitzschia, Navicula Amphiprora, Pleurosigma</i>	23 - 25	keine Inhibition bis 75 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$	23 - 50
Palmisano u. Sullivan (1985)	Eisplättchengesellschaft (Antarktis)	Zentrische Diatomeen	20	keine Inhibition bis 80 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$	6
Palmisano et al. (1985)	Bodengesellschaft (Antarktis)	<i>Nitzschia, Pleurosigma, Berkleya</i>	21	bei mehr als 25 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$	7,4
Palmisano et al. (1986)	Wasser unter dem Eis (Eisdicke: 1,18 -1,83 m) (Antarktis)	<i>Phaeocystis pouchetii</i>	328-352	keine Inhibition bis 1000 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$?
Bunt (1964)	Wasser 10-15 m unter dem Eis (Antarktis)	<i>Phaeocystis pouchetii</i>	57	keine Inhibition bis 200 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$?
Rivkin u. Voytek (1987)	Wasser an der Eiskante (Antarktis)	<i>Nitzschia kerguelensis</i>	400	> 450 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$?
		<i>Thalassiosira scotia</i>	450	> 450 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$?
	Wasser unter dem Eis (Antarktis)	<i>Nitzschia kerguelensis Thalassiosira scotia</i>	300 - 400 50 - 60	> 300 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$ > 60 $\mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$? ?

*: Lichtintensität des Photosynthesemaximums

Diskussion

schattenadaptierte Organismen (COTA, 1985; PALMISANO et al., 1985), die nach der Eisschmelze zu Boden sinken, um als Ruhestadien oder, bei geringer Wassertiefe, als aktive Zellen den Sommer zu überdauern. Sie werden entsprechend Gruppe C zur Eisunterseite transportiert, eingeschlossen und können unter den Schwachlichtbedingungen an der Eisunterseite ($< 10 \mu\text{Em}^{-2}\text{sec}^{-1}$) eine beträchtliche Biomasse entwickeln. Sie nutzen das Eishabitat im Sinne eines "umgekehrtes Sandlückensystems".

4.3.2.2. Temperatur und Salinität

a) Temperatur

Die Eistemperaturen betragen im Winter 1986 nahe der Oberfläche im Mittel -5 bis -8 °C mit Extremwerten unter -14 °C. Im Bereich der Eisunterseite lagen die Temperaturen mit -2 bis -3 °C nur geringfügig unter denen der Wassersäule. Untersuchungen zum Temperaturverhalten antarktischer Algen sind vorwiegend auf Arten der Wassersäule beschränkt. Der Bereich unterhalb des Gefrierpunktes von Seewasser (-1,8 °C) wurde bisher nicht untersucht, da eine gleichzeitige Salinitätserhöhung zwingend notwendig ist um das Gefrieren zu vermeiden.

NEORI und HOLM-HANSEN (1982) führen folgende Temperaturcharakteristika für antarktisches Phytoplankton auf:

1. Es handelt sich überwiegend um obligat psychrophile Arten. Eine fakultative Psychrophilie ist bei einigen Arten möglich, bisher allerdings noch nicht nachgewiesen.
2. Dem Phytoplankton fehlt die genetische Fähigkeit, die wachstumshemmenden Einflüsse niedriger Temperaturen zu kompensieren.
3. Maximale Wachstumsraten werden bei Temperaturen erreicht, die einige Grad über den Wassersäulentemperaturen liegen.
4. Die Temperatur ist im Sommer bei hohem Nährsalzangebot und Lichtsättigung der wichtigste limitierende Faktor.

Da die meisten Eisalgen auch in der Wassersäule auftreten, ist anzunehmen, daß sie bei Temperaturen über -1,8 °C diesen Regeln folgen. Dies wird auch durch BUNT (1968) bestätigt, der bei den Eisdiatomeen *Fragilaria sublinearis* (= *Nitzschia sublinearis*) und *Synedra* sp. maximale Wachstumsraten von 0,9 - 1,0 Teilungen pro Tag bei 4 - 6 °C fand, die den Werten der Gleichung EPPLEY's (1972) entsprechen. EPPLEY (1972) ermittelte die Veränderung der Wachstumsrate einzelliger Algen anhand Daten aus der Literatur und kommt zur folgenden Gleichung

$$\mu_{\max} = 0,851 \times (1,066)^T$$

Diese gibt die maximal zu erwartende Wachstumsrate für Temperaturen unter 40 °C an. Aus der Formel folgt, daß die maximale spezifische Wachstumsrate mit zunehmender optimaler Wachstumstemperatur ansteigt.

Die unter 3.3. aufgeführten Ergebnisse bei -1 °C und 34 ‰ stimmen nach ihrer Umrechnung auf Dauerlichtbedingungen ebenfalls gut mit dem Modell von Eppley überein (Abb. 44). Die Nährsalzkonzentration hat dabei keinen Einfluß auf die Wachstumsrate. Ebenso ergeben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den einzelnen, in Unialgalkulturen getesteten Diatomeen und der natürlichen Mischpopulation des Eisschmelze-Simulationsversuches, so daß dieses Verhalten als typisch für die im Eis lebenden Diatomeen angesehen werden kann.

Bisher wurden nur tiefe Temperaturen oberhalb des Gefrierpunktes von Seewasser behandelt. Unterhalb -1,8 °C sind die Algen gezwungen, auf molekularer Basis die Kältefestigkeit des Cytoplasmas zu erhöhen. Dies geschieht durch die intrazelluläre Erhöhung der Zucker- und Enzymkonzentration (JØRGENSEN, 1968; SOEDER und STENGEL, 1974), die zu einer Herabsetzung des Gefrierpunktes des Cytoplasmas führt. Die Abbildungen 39 und 44 verdeutlichen, daß die Wachstumsraten bei -1 °C sich nicht signifikant von denen der Gleichgewichtstemperaturen (-3,5 °C bei 65 und 80 ‰; -5,5 °C bei 95 ‰) unterscheiden, so daß diese Werte nicht mehr der Eppley'schen Gleichung folgen. Dies ergibt erste Hinweise auf

eine veränderte Reaktion der Algen auf Temperaturen unter dem Gefrierpunkt, die jedoch durch intensivere Untersuchungen gestützt werden müßten. Die niedrigen Wachstumsraten bei $-3,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ sind auf den Einfluß der Salinität zurückzuführen und werden unten (siehe Salinität) abgehandelt.

Die Rückführungsversuche (Kap. 3.3.1.) zeigen, daß Temperaturen von $-7,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ über einen Zeitraum von 20 Tagen die Eisdiatomeen nicht bzw. nicht nachhaltig schädigen, so daß das Wachstum nach ihrer Rückführung zu $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ sofort wieder aufgenommen werden kann.

Bei solchen Laborversuchen muß berücksichtigt werden, daß über einen längeren Zeitraum konstante Temperaturen getestet werden. Bei kurzfristigen Temperaturänderungen im Freiland hingegen kann sich das Temperaturmaximum bzw. -minimum deutlich von dem bei konstanter Temperatur unterscheiden (SOEDER und STENGEL, 1974, nach unveröffentlichten Daten von HEGEWALD und PAYER).

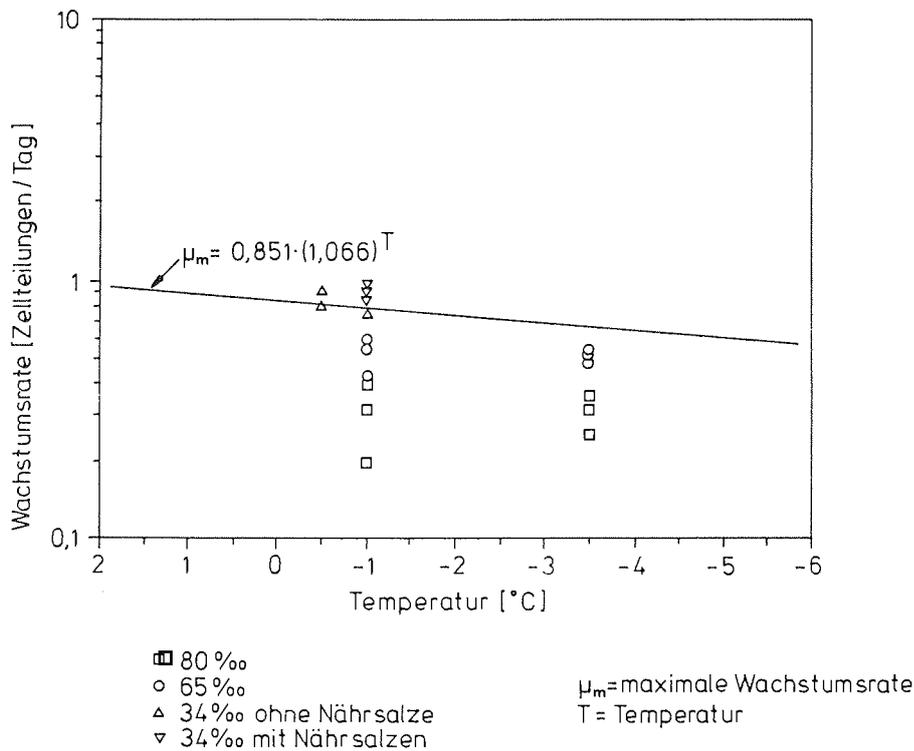


Abb. 43: Abhängigkeit der Wachstumsrate von Temperatur und Salinität (basierend auf den Experimenten dieser Arbeit) im Vergleich zu der von EPPLEY (1972) ermittelten Geraden

b) Salinität

Die Salinität in den Salzlakunen wird entsprechend Kapitel 1.3. durch die Umgebungstemperatur bestimmt. Der Salzgehalt der eingeschlossenen Lauge lag in 15 bzw. 25 cm Eistiefe je nach Temperatur zwischen 65 und 120 ‰. Nahe der Eisoberfläche können Werte über 150 ‰ erreicht werden, während sich die Salinität in den Bodenschichten kaum von der der Wassersäule unterscheidet.

Diskussion

Dementsprechend wurden in den Versuchen zur Salz- und Temperaturreistenz Salzgehalte von 34 bis 150 ‰ berücksichtigt. Das Wachstum nahm mit ansteigender Salinität kontinuierlich ab, wobei oberhalb von 100 ‰ keine weitere Zunahme der Zellzahl feststellbar war. Aus Abbildung 44 geht hervor, daß sich die Salinität stärker auf das Wachstum auswirkt als die Temperatur. Ebenso wie zuvor für den Temperatureinfluß geschildert, fand keine nachhaltige Schädigung der Zellen statt: Die Diatomeen überlebten den Salzstreß und nahmen das Wachstum bei geringeren Salinitäten sofort wieder auf. Das Verhalten der drei getesteten Diatomeenarten war identisch, obwohl sie in ihrem natürlichen Lebensraum bei unterschiedlichen Salinitäten wachsen: So ist die auf die Bodenschichten des Eises beschränkte *Amphiprora kufferathii* im Gegensatz zu der auch an der Eisoberfläche lebenden *Nitzschia cylindrus* im Winter keinen stark erhöhten Salinitäten ausgesetzt.

Vergleichbare Untersuchungen wurden bisher kaum durchgeführt. GRANT und HORNER (1976) testeten arktische Eisdiatomeen im Bereich von 5 - 70 ‰. Sie fanden kein Wachstum oberhalb von 60 ‰, da sie die Algen nicht schrittweise an höhere Salinitäten anpaßten. KOTTMEIER und SULLIVAN (1988) stellten bei antarktischen Eisalgen physiologische Aktivität bis nahe 90 ‰ fest, wobei sowohl Kohlenstoff-Fixierung als auch Thymidin- und Uridinaufnahme im oberen Salinitätsbereich stark abnahmen. Die obere gemessene Wachstumsgrenze stimmt gut mit den in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnissen überein; die Reaktion der Algen auf Salzgehalte von mehr als 100 ‰ sowie die Überlebensfähigkeit der Zellen wurde von den Autoren nicht untersucht.

Maximale Wachstumsraten wurden bei "normalen" Salzgehalten von 34 ‰ erzielt, bei denen auch das physiologische Aktivitätsmaximum gemessen wurde (KOTTMEIER und SULLIVAN, 1988). Es findet somit keine genetische Anpassung an hohe Salzgehalte statt, sondern die Algen besitzen lediglich eine stark ausgeprägte Salztoleranz und sind als euryhaline Organismen anzusehen.

Der hyposaline Bereich ($S < 34$ ‰) wurde in dieser Arbeit nicht berücksichtigt. Untersuchungen liegen von GRANT und HORNER (1976), VARGO et al., (1986) sowie KOTTMEIER und SULLIVAN (1988) vor. Während GRANT und HORNER Wachstum bei 5 ‰ beobachteten, stellten die übrigen Autoren eine deutlich herabgesetzte Teilungsrate bzw. physiologische Aktivität unterhalb von 20 ‰ fest. Ein Teil der im Eis lebenden Algenzellen kann daher bei der Eisschmelze aufgrund der auftretenden hypotonischen Bedingungen geschädigt oder abgetötet werden (GARRISON und BUCK, 1986; PALMISANO et al., 1987 a). Dies zeigt sich auch in dem in dieser Arbeit beschriebenen Simulationsversuch zur Eisschmelze: In den meisten Fällen stieg der Anteil leerer Diatomeenschalen nach dem Auftauen zunächst an; bei *Tropidoneis glacialis* - Zellen aus den oberen Eisschichten konnte dieser Effekt nicht kompensiert werden. Da HELMCKE (pers. Mitt.) eine hohe Bakterienaktivität in den während des WWSP untersuchten Eiskernen nachwies, ist auszuschließen, daß diese Zellen bereits im Eis abgestorben sind. In diesem Fall hätte der Abbau der organischen Substanz bereits im Eis stattgefunden.

Es konnte für alle untersuchten Arten nachgewiesen werden, daß die Salztoleranz zumindest teilweise auf eine Erhöhung der intrazellulären Prolinkonzentration zurückzuführen ist. Neben Prolin als einer der wichtigsten Substanzen werden von marinen Algen gemäßigt Breiten unter Salzstreß auch Kationen, Anionen sowie andere organische Verbindungen intrazellulär angereichert. Hierzu gehören weitere Aminosäuren, Saccharose, Polyole sowie DMSP (β -Dimethylsulphonio-propionat) und QAC's (= quaternary ammonium compounds) (SCHOBERT, 1977; DICKSON und KIRST, 1987; EDWARDS et al., 1987). Die von den einzelnen Arten bevorzugte Substanz ist artspezifisch. Die hier durchgeführten Versuche zur Prolinakkumulation sind als Pilotstudie zu sehen, die Anhaltspunkte dafür geben, daß die Anpassungsmechanismen bei antarktischen Eisalgen sich nicht grundlegend von denen der Algen aus gemäßigten Breiten unterscheiden.

4.3.2.3. Raumangebot

Die Algenzellen sind in den Salzlakunen von Eiskristallen umgeben, deren Volumen mit sinkender Temperatur zunimmt (Kap. 1.2.). Eine mechanische Schädigung bzw. Zerstörung von Zellen infolge sich verkleinernder Lakunen wurde bisher in der Literatur nicht erwähnt. Nach Modellberechnungen von KIPFSTUHL (pers. Mitt.) (entsprechend den Gleichungen von FRANKENSTEIN und GARNER, 1967) nimmt das Laugenvolumen bei einer Salinitätssteigerung von 40 ‰ auf 150 ‰ (das entspricht einer Temperaturabnahme von -2° C auf -10,9° C) auf 8 % des Ausgangswertes ab. Für Laugentaschen in säulenförmigem Eis gibt HORNER (1985 b) Durchmesser in der Größenordnung um 0,05 mm an. Unter Annahme einer mittleren Höhe der Laugentasche von ca. 1 mm und gleichmäßiger Eisbildung in vertikaler und horizontaler Richtung nimmt der Durchmesser bei den oben aufgeführten Veränderungen auf 0,02 mm ab.

Wenn auch die räumliche Ausdehnung von Laugenkanälen und -taschen in weiten Grenzen schwankt, kann doch davon ausgegangen werden, daß der Raum für große Phytoplanktonformen zunehmend eingeschränkt wird. Zu diesen sind neben kompakten Formen wie *Odontella weissflogii* (ø 60-84 µm), *Stellarima microtrias* (ø 58-72 µm) und *Actinocyclus actinochilus* (ø 30-80 µm) vor allem auch Arten mit langen zarten Zellfortsätzen wie *Corethron criophilum* und *Chaetoceros*-Arten der Gruppe *Phaeoceros* (*Ch. criophilum*, *Ch. bulbosum* var. *atlanticum*) zu zählen (Größenangaben nach PRIDDLE und FRYXELL, 1985). Diese Arten werden in den oberen Eisschichten mit niedrigen mittleren Temperaturen und entsprechend geringen Laugenvolumina nur in geringen Abundanzen mit einem hohen Anteil an Zellen ohne Inhalt angetroffen. Von Bedeutung sind diese großen Formen ausschließlich in den Bodengesellschaften einiger Festeiskerne, wo ihnen wesentlich mehr Raum zur Verfügung steht.

In den oberen Eisschichten dominieren sehr kleine Vertreter wie kompakte Nitzschien der Gruppe *Fragilariopsis* und *Chaetoceros neogracile*, deren Breite inklusive Setae 20-30 µm nicht überschreitet. Bei größeren Formen wie *Nitzschia closterium* und *Tropidoneis glacialis* handelt es sich stets um sehr schlanke Diatomeen mit einer Breite von weniger als 30 µm. Diese Arten können auch in sehr kleinen Lakunen leben, wobei ihre Zellteilungsaktivität durch das zur Verfügung stehende Raumangebot limitiert werden kann.

4.3.2.4. Nährsalze

Physikalisch betrachtet (d.h. ohne Berücksichtigung von Organismenaktivität) wird die Nährsalzkonzentration im Eis entsprechend Kap. 1.2. durch die Temperatur bestimmt und steigt wie die Salinität mit abnehmender Temperatur in den Salzlakunen an. Eine Abnahme der Nährsalzkonzentration kann (entsprechend der Verminderung des Salzgehaltes) auf physikalischem Weg durch Laugenwanderung erfolgen (vergl. Kap. 4.3.2.6.). Da ein Absinken der Lauge während des Winters im Weddellmeer nicht beobachtet wurde (Kap. 3.1.2.2.), beruht in dieser Jahreszeit eine Abnahme der Nährsalzkonzentration auf der Aktivität der eingeschlossenen Algen.

Die im Interstitialwasser gemessenen Nährsalzkonzentrationen umfaßten einen sehr weiten Bereich; die Mittelwerte lagen um das 2 bis 3-fache höher als die von NÖTHIG (1988) im Januar/Februar in der euphotischen Zone der Wassersäule bestimmten Werte (Vestkapp-Gebiet bei 72° S, 20° W). Der Salzgehalt des Interstitialwassers entsprach mit 70 bis 120 ‰ in etwa der 2,5 bis 3-fachen Meerwasserkonzentration, so daß sich die Nährsalzgehalte mit einer rein physikalischen Anreicherung erklären lassen. Lediglich die gemessenen Minimalwerte weisen auf eine Verminderung durch pflanzliche Organismen hin. Vergleichende Werte sind in der Literatur kaum zu finden, da die Nährsalzkonzentration in der Regel an aufgetauten Eiskernproben bestimmt wurde (GRAINGER, 1977; HORNER und SCHRADER, 1982). Diese Messungen ergeben kein korrektes Bild von der Umgebung, in der die Eisalgen leben, da die aufgetauten Eiskristalle das hypersaline Interstitialwasser der Lakunen verdünnen. Lediglich ALEXANDER et al. (1974) untersuchten Interstitialwasser der unteren Eisschichten. Sie fanden bei Salinitäten von 20,4 - 34,1 ‰ Phosphat- und Silikatwerte, die denen der Wassersäule

Diskussion

entsprachen, doppelte Nitrat- und Nitritwerte sowie um eine Größenordnung erhöhte Ammoniumkonzentrationen. Aus den oberen Eisbereichen liegen keine Literaturangaben vor.

Eine vollständige Aufzehrung einzelner Nährsalze wurde im gesamten Untersuchungszeitraum (Juli bis Dezember) nicht beobachtet und wird auch zu einem späteren Zeitpunkt nicht eintreten, da die Eisschmelze im Dezember bereits eingesetzt hatte. Es muß jedoch berücksichtigt werden, daß trotz ausreichender mittlerer Konzentrationen kleinräumig in abgeschlossenen Lakunen, in denen sich Algen entwickeln, eine Einstellung des Wachstums aufgrund von Nährsalzaufzehrung auftreten kann. Dies gilt vorwiegend im Bereich der Bodengesellschaft, wo die physikalische Nährsalzanreicherung gering (infolge Temperaturen, die sich nur wenig von denen der Wassersäule unterscheiden; Kap. 3.1.2.2.) und die Algenbiomasse zum Teil sehr hoch ist. Eine Wachstumslimitierung infolge Stickstoffmangels wurde von MAESTRINI et al. (1986) und DEMERS et al. (1987) für Bodengesellschaften der Arktis nachgewiesen.

4.3.2.5. Beweidung

Zahlreiche tierische Organismen sind mit dem Meereis assoziiert, wobei zwischen einer internen Eisfauna (= Tiere, die in den Salzlakunen leben) und einer Untereisfauna (= Tiere, die sich an der Eis-Wasser-Grenze oder dicht darunter aufhalten) zu unterscheiden ist.

Während des WWSP wurden als regelmäßige Vertreter der internen Eisfauna Foraminiferen, Ciliaten, heterotrophe Dinoflagellaten und Choanoflagellaten in den Salzlakunen gefunden. Außerdem traten vereinzelt Tintinniden und Copepoden (bzw. Copepodennauplii) auf. Die meisten dieser Organismen waren aktiv (z.B. Bewegung der Ciliaten und Pseudopodienbewegung der Foraminiferen). ANDRIASHEV (1968) fand im Eis verschiedene Copepoden, Amphipoden und Polychaeten. Bei den im Eis lebenden Ciliaten, Foraminiferen, Crustaceen handelt es sich um herbivore Organismen, die sich von den sie umgebenden Eisalgen ernähren (SPINDLER, pers. Mitt.).

Nach ACKLEY et al. (1987) ist die Abundanz der Vertreter der internen Eisfauna im Winter gegenüber der Wassersäule um den Faktor 10 bis 1000 erhöht. Während des WWSP wurden hohe Foraminiferen- und Ciliatenkonzentrationen (bis zu 1000 Foraminiferen/l aufgetauten Eises) nur in Kernen des nördlichen Packeisgürtels angetroffen. Im Bereich der Schelfeiskante fehlten diese Gruppen fast vollständig (ACKLEY et al., 1987; SPINDLER und DIECKMANN, pers. Mitt.).

Die Untereisfauna setzte sich im Winter 1986 überwiegend aus Krill (*Euphausia superba*) und zu einem geringeren Teil aus kleinen Copepoden sowie verschiedenen Ctenophoren, die als Sekundärkonsumenten anzusehen sind, zusammen. Krill wurde im gesamten Untersuchungsgebiet von 59° - 76° S angetroffen (jedoch ausschließlich unter Packeis) und war überwiegend auf die eisnahen Wasserschichten (bis zu 1 m unter dem Eis) beschränkt (MARSCHALL, 1988). Der Krill sitzt bei der Nahrungsaufnahme direkt am Eis und kratzt mit Hilfe seiner Thorakopoden den Algen-Oberflächenfilm ab (O'BRIEN, 1987; MARSCHALL, 1988). Copepoden hingegen bevorzugen lockere, unverfestigte Eis-Wasser-Mischungen an der Unterseite, in denen sie sich von Eisdiatomeen und kleinen Flagellaten wie *Phaeocystis pouchetii* ernähren (RUNGE und INGRAM, 1988; SCHIEL-SCHNACK, pers. Mitt.). Weitere Vertreter der Untereisfauna sind Amphipoden (RICHARDSON und WHITAKER, 1979) und verschiedene Fischspecies wie z.B. *Trematomus borchgrevinki*, der im Winter in großen Schulen auftritt (ANDRIASHEV, 1968).

Da im Winter kaum Phytoplankton in der Wassersäule vorhanden ist (Kap. 3.2.2.4.), stehen auch den nahe der Eisunterseite lebenden Organismen nur die im Eis eingeschlossenen Algen als Nahrungsquelle zur Verfügung. Dabei ist diesen Tieren nur die unterste Eisschicht zugänglich. Die Dicke dieser Schicht hängt von der Eisbeschaffenheit ab: sie ist bei glatter Eisunterseite sehr gering (wenige Millimeter), während bei stark erodiertem Eis oder Anreicherungen von Eismatsch unter der festen Eismatrix ein bedeutend größerer Bereich von mehreren Zentimetern genutzt werden kann.

Der Freßdruck der internen Eisfauna ist lokal (innerhalb einzelner Salzlakunen) sicherlich von Bedeutung, insgesamt jedoch als gering anzusehen. So betrug im Eis des Weddellmeeres während des AMERIEZ-Projektes 1983 die Kohlenstoffkonzentration der Diatomeenpopulation im Mittel 350 mg/m^3 . Die entsprechenden Werte für die regelmäßig auftretenden Ciliaten lagen bei 20 mg C/m^3 (GARRISON et al., 1986). Auch MEGURO et al. (1967) bezeichnen das Eis als Lebensraum mit vermindertem Freßdruck.

An der Unterseite des Packeises hingegen findet eine starke Beweidung durch den Krill statt. Nach MARSCHALL (1988) ist ein einziges Krill-Individuum in der Lage, eine ca. 600 cm^2 große, mit Eisalgen bewachsene Glasplatte innerhalb von 15 min abzuweiden. Dieser Freßdruck ist mit dafür verantwortlich, daß sich im Packeis des Weddellmeeres während des WWSP keine Eisalgenblüte in der untersten Eisschicht entwickelte wie sie für das Küstenfesteis beschrieben wurde.

4.3.2.6. Salzlaugenwanderung

Der Salzgehalt von geschmolzenem Neueis beträgt ca. 12 bis 14 ‰ (COX und WEEKS, 1974; EICKEN, pers. Mitt.). Das in älterem Eis zu erwartende Salinitätsprofil würde ein Maximum an der Eisoberseite und eine stetige Salinitätsabnahme nach unten hin aufweisen. Ein solches stationäres Profil wird in der Regel nicht gefunden (COX und WEEKS, 1974; WEEKS und ACKLEY, 1982), da die eingeschlossene Lauge in Bewegung ist. Nach UNTERSTEINER (1968) wird diese Wanderung durch mehrere Prozesse bewirkt, von denen die Abwärtsbewegung der Lauge infolge der Schwerkraft als Hauptfaktor für die verminderten Salzgehalte an der Eisoberfläche angesehen wird. Dieser Vorgang beruht darauf, daß in der Regel die Temperatur mit der Eistiefe zunimmt; das führt an der Oberfläche zu kälterer und somit auch dichter Lauge, die, der Erdanziehungskraft folgend, nach unten sinkt. Dieser Vorgang wird von verschiedenen Autoren (ALEXANDER et al., 1974; HSIAO, 1980) als Mechanismus angesehen, der zur Anreicherung von Algen in den Bodenschichten des Eises führt.

Dies trifft im Winter für das im Weddellmeer untersuchte Eis nicht zu. So zeigten viele Kerne das anfangs erwähnte Salinitätsmaximum an der Oberfläche mit Werten, die nicht unter denen von Neueis liegen (10 bis 15 ‰). Hohe Salzgehalte in den Oberflächenschichten wurden im Oktober und Dezember auch in den Eiskernen aus dem Drescher-Inlet angetroffen, zu einem Zeitpunkt, als die Bodengesellschaft sich bereits ausbildete. Es kann somit ausgeschlossen werden, daß sich die Algen dieser Gesellschaft infolge Laugenwanderung angesammelt haben. Ein intensives Absinken von Salzlauge wurde lediglich in Eiskernen während ANT III/3 festgestellt, die sich bei Temperaturen um -2° C unmittelbar vor dem Schmelzen befanden, in denen jedoch die Bodengesellschaft schon voll ausgeprägt war.

In mehreren Fällen wies die Eisoberflächenschicht Anfang Oktober Salzgehalte von mehr als 20 ‰ auf, die durch eine aufwärts gerichtete Laugenwanderung infolge extrem niedriger Lufttemperaturen zustande kommen (EICKEN, pers. Mitt.). Da kurz darauf die *Phaeocystis pouchetii*-Blüte in der oberen Eisschicht in Erscheinung trat, ist denkbar, daß diese aufwärts gerichtete Laugenbewegung neben dem Teilungswachstum von *Ph. pouchetii* zu einer zusätzlichen Zellanreicherung an der Eisoberfläche geführt hat.

4.4. Die Bedeutung der Eisalngengesellschaft

Die Beobachtungen und Versuche haben gezeigt, daß im Eis lebende Algen den Winter überleben und in dieser Zeit auch wachsen können. Die Primärproduktion wird somit in einer Jahreszeit aufrechterhalten, in der die Wassersäule fast frei ist von pflanzlicher Biomasse. Die Höhe der Primärproduktion im Eis ist unterschiedlich zu bewerten: In der winterlichen Bodengesellschaft verläuft die Kohlenstoff-Fixierung infolge Lichtmangels relativ langsam (BUNT und LEE, 1970), während in der spätwinterlichen Infiltrationsgesellschaft die C^{14} -Fixierung um den Faktor 30 über der der Wassersäule liegen kann (BURKHOLDER und MANDELLI, 1965). Selbst unter Zugrundelegung einer geringen Primärproduktion stellt das Eis ein außergewöhnliches Habitat dar, da sich die Biomasse über einen Zeitraum von ca. 10

Diskussion

Monaten ohne nennenswerte Verluste (fehlende Sedimentation, mäßige Beweidung) akkumulieren kann. So betrug der **mittlere** Chlorophyllgehalt kurz vor der Eisschmelze in Treibeiskernen 4,4 µg/l und in Festeiskernen bis zu 80 µg/l, obwohl hier die Biomasse im wesentlichen auf das untere Fünftel der Eiskerne konzentriert ist (Abb. 36). Dieses Reservoir an pflanzlicher Biomasse, das im Winter und Frühjahr im Eis vorhanden ist, bedingt seine Bedeutung für andere Komponenten des antarktischen Ökosystems:

- a) Im Winter stellen die Eisalgen für die im Eis lebenden Ciliaten, Foraminiferen und Metazoen die einzige verfügbare Nahrungsquelle dar (GARRISON et al., 1986). Das reichliche Nahrungsangebot ermöglicht tierischen Organismen, den Winter aktiv zu überdauern und bei der Eisschmelze in einem guten physiologischen Zustand in die Wassersäule entlassen zu werden.
- b) Die im Winter in der Wassersäule lebenden Organismen wie Krill und Copepoden ernähren sich von Eisalgen der Boden- bzw. Eisplättchengesellschaft (vergl. Kap. 4.3.2.5.). Dieses Verhalten ermöglicht ihnen das aktive Überleben in einem System, das ihnen im Winter keine ausreichende Nahrung zur Verfügung stellt. Kapitel 3.2.2.4. hat gezeigt, daß die Nahrungskonzentration an der Eisunterseite gegenüber der winterlichen Wassersäule um ein Vielfaches erhöht ist. Mittlere Chlorophyllwerte in den Bodenschichten des Polynyaees weisen mit fast 40 µg/l Werte auf, die selbst im Frühjahr und Sommer in der Wassersäule nur selten erreicht werden. Es steht den tierischen Organismen somit ein Nahrungsreservoir zur Verfügung, das eine Winterruhe oder energieaufwendige Wanderungen in nördlichere Gebiete überflüssig macht. Benthische Filtrierer hingegen werden wohl kaum von dieser winterlichen Nahrungsquelle profitieren können, da im Winter sehr wenig Biomasse aus dem Eis entlassen wird (hierauf weisen die geringen Chlorophyllwerte in der Wassersäule hin) und diese bereits in der Wassersäule von den zuvor aufgeführten Zooplanktern konsumiert wird.
- c) Die Versorgung tierischer Organismen in der Wassersäule mit Eisalgen ist insbesondere im Frühjahr, wenn die Eisschmelze einsetzt, von großer Bedeutung. Beim Beginn der Eisschmelze ist zunächst noch eine Eisdecke vorhanden und das Lichtangebot unter dem Eis ist relativ gering, so daß sich die Entwicklung der Wassersäulenfrühjahrsblüte noch in einem Anfangsstadium mit geringer Biomassekonzentration befindet. Für das Weddellmeer kommt hinzu, daß die Algen über die gesamte Eissäule verteilt sind und somit über einen langen Zeitraum an die Wassersäule abgegeben werden. Diese kontinuierliche Langzeitabgabe ist für Konsumenten günstiger als die kurzfristige hohe Algenfreisetzung in Gebieten, in denen die Eisalgen auf die Bodengesellschaft beschränkt sind (ACKLEY et al., 1979).
- d) Die Simulationsversuche zur Eisschmelze zeigten, daß viele Algen nach ihrer Freisetzung in der Wassersäule (weiter)wachsen. Ein Teil der Algen dient somit als Saatpopulation, was durch die identische Artenzusammensetzung im Eis und in der Wassersäule bestätigt wird (HASLE, 1969; ACKLEY et al., 1979; GARRISON und BUCK, 1985). Das Wachstum dieser freigesetzten Zellen wird durch die Stabilisierung der Wassersäule infolge Anreicherung salzarmen Schmelzwassers in der oberen Wasserschicht und das zunehmende Lichtangebot gefördert.

Da jedoch nicht alle im Eis lebenden Algenarten in der Wassersäule gute Wachstumsbedingungen vorfinden (vergl. obligat schattenadaptierte Arten, Kap. 4.3.2.1.) und Arten der Oberflächengesellschaft durch hohe Lichtintensitäten besonders gefördert werden, können die Abundanzverhältnisse in der Wassersäulenfrühjahrsblüte gegenüber der Algenblüte im Eis deutlich verschoben sein (GARRISON et al., 1983 b). Insbesondere die in den unteren Schichten der Festeiskerne zu einer Braunfärbung des Eises führenden Arten wie z.B. *Amphiprora kufferathii*, *Berkeleya rutilans* und *Nitzschia stellata* werden in der Literatur in keinem Fall als Bestandteile von Phytoplanktonblüten erwähnt.

Die im Eis enthaltene hohe Algenbiomasse ist für die Wassersäule auch insofern von Bedeutung, als nur durch das Vorhandensein dieses großen Inoculums ein **schneller** Aufbau der maximalen Wassersäulenbiomasse möglich ist (BUNT, 1968).

4.5. Abschlußbetrachtung und Ausblicke

In der vorliegenden Arbeit wurde die zeitliche und räumliche Arten- und Biomasseverteilung in Eiskernen aus dem Weddellmeer beschrieben und darauf aufbauend der Einfluß von Umweltfaktoren auf ausgewählte Arten betrachtet.

Die Untersuchungen wurden vorwiegend im antarktischen Winter durchgeführt. Diese Jahreszeit ist durch eine extreme Ausprägung verschiedener Umweltfaktoren gekennzeichnet. Während in der Wassersäule Lichtmangel von ausschlaggebender Bedeutung ist, kommen im Eis zusätzliche Streßfaktoren wie hohe Salinitäten, niedrige Temperaturen und ein limitiertes Raumangebot hinzu.

Aus den durchgeführten deskriptiven und experimentellen Untersuchungen läßt sich folgendes Bild ableiten:

Der Einschluß der Algen ins Eis kann auf verschiedenen Wegen erfolgen, wobei eine Anreicherung von Algenzellen in den Laugenkanälen und -taschen stattfindet. Einige Arten gehen im Eis in ein inaktives Stadium über bzw. sterben ab (insbesondere in den oberen Eisschichten). Der überwiegende Teil der eingeschlossenen Arten verbringt den Winter und das Frühjahr im Eis in einem steten Wechsel von aktiven Phasen, in denen Zellteilung stattfindet, und (vorwiegend physiologischen) Ruhephasen. Wachstum und physiologische Aktivität äußerten sich in der Zunahme der Chlorophyllkonzentration über den Untersuchungszeitraum, durch intakt aussehende Zellen ohne Plasmolyseerscheinungen und das Auftreten von langen Zellketten, die auf rege Teilungsaktivität hinweisen. Der ständige Wechsel zwischen aktiven und passiven Phasen ist möglicherweise für das seltene Auftreten von Diatomeen-Dauersporen verantwortlich: Dauersporenbildung erfordert die Ausbildung neuer Kieselsäureschalen und ist daher in erster Linie dazu geeignet, eine über längere Zeit anhaltende Ruhephase zu überdauern, während Zellen, die sich in einer physiologischen Ruhephase befinden, ihre Stoffwechselaktivität schnell wieder aufnehmen können.

In den Ausführungen unter 4.3. wurden die einzelnen Umweltfaktoren isoliert voneinander betrachtet. Ihre Auswirkung auf die im Eis eingeschlossenen Algen ist in Tabelle 8 zusammenfassend dargestellt. In der Realität ist das Meereis ein überwiegend offenes System, für das grenzüberschreitende Material- und Energieflüsse von und zur Wassersäule von großer Bedeutung sind. Außerdem gibt es, ebenso wie in der Wassersäule, zahlreiche Mechanismen, die im Eis Inhomogenitäten erzeugen und eine fleckenhafte Verteilung der Organismen (patchiness) auf groß- und kleinräumiger Ebene hervorrufen. Im folgenden soll diese Komplexität an einigen Beispielen ansatzweise dargestellt werden.

a) Wechselwirkungen der im Eis wirksamen Umweltfaktoren

Viele Umweltfaktoren können nicht isoliert betrachtet werden, da sie direkt voneinander abhängig sind. So bewirkt ein Absinken der Eistemperatur gleichzeitig den Anstieg der Salinität in den Salzlakunen sowie eine Verkleinerung des den Algen zur Verfügung stehenden Lebensraumes. Auch MADDUX und JONES (1964) sowie PALMISANO et al. (1987 a) weisen in ihren Arbeiten auf das Zusammenspiel der Umweltfaktoren im Eis hin.

Innerhalb der Eissäule wirken verschiedene Kombinationen der Umweltfaktoren auf die Algen. So sind die oberen Eisschichten im Winter durch höchste Einstrahlungsraten, gleichzeitig aber auch durch die tiefsten Eistemperaturen und höchsten Salinitäten gekennzeichnet. In den unteren Eisschichten hingegen finden eingeschlossene Algen Salz- und Temperaturverhältnisse vor, die sich nur wenig von denen der Wassersäule unterscheiden, wobei aber auch das Lichtangebot ähnlich gering wie in der Wassersäule ist. Als zusätzlich limitierender Faktor ist nahe der Eisunterseite die Beweidung durch die Untereisfauna (vergl. 4.3.2.5.) zu berücksichtigen. Somit entstehen im Eis verschiedene Habitate, die Arten mit

Tabelle 8: Auswirkung der im winterlichen Meerereis auf die eingeschlossenen Algen wirkenden Umweltfaktoren

Umweltfaktor	Wechselwirkung mit anderen Faktoren	Nachweis	Einfluß	Bemerkungen
A: Niedrige Temperaturen	bedingt durch A	Messung	wachstumshemmend	} Einfluß B > Einfluß A
B: Erhöhte Salinität		Messung	wachstumshemmend	
C: Geringes Lichtangebot		gefolgert aus: PALMISANO et al. (1986) RIVKIN und VOYTEK (1987)	wachstumshemmend	
D: Geringes Raumangebot	abhängig von A	PALMISANO et al. (1985) COTA (1985)	wachstumsfördernd	} artspezifisch
E: Nährsalzanreicherung	abhängig von A entsprechend B	abgeleitet	wachstumshemmend Zellschädigung	als Folge intensiver Zellteilungen nur bei großen Arten
F: Beweidung im Eis: an Eisunterseite:	abhängig vom Zeitpunkt der Eisbildung	abgeleitet	kein Einfluß	
G: Salzlagenwanderung	abhängig von A bedingt durch B	MARSCHALL et al. (1987)	Biomasseverringeringung	in einzelnen Lakunen
		abgeleitet	Biomasseverringeringung	
			kein Einfluß	

unterschiedlichen Ansprüchen gute Lebensmöglichkeiten bieten und zum Teil zu einer vertikalen Zonierung der Arten führen.

Weiterhin können die Umweltfaktoren auch durch die Algen selbst modifiziert werden. So führt starkes Teilungswachstum im Eis zu einer Verringerung des Lichtangebotes, insbesondere für Organismen in den darunterliegenden Schichten. Kleinräumig (in einzelnen Lakunen) kann Wachstum zu einer Limitierung des zur Verfügung stehenden Raumes und der Nährsalze führen. Zudem bewirken die Algen bei zunehmender Einstrahlung infolge Lichtabsorption und gesteigerter Stoffwechselaktivität eine kleinräumige Erwärmung des Eises, was zu Veränderungen in ihrem Habitat führt. Wird dadurch beispielsweise ein Absinken von Salzlauge induziert, können die Organismen in tiefergelegene Bereiche des Eises mit veränderten Umweltbedingungen gelangen, die nun ihrerseits wieder die Aktivität der Algen beeinflussen.

b) Zeitliche Veränderung der Bedeutung der Faktoren

Die Bedeutung der einzelnen Umweltfaktoren ist jahreszeitlichen Veränderungen unterworfen. So führen im Herbst, wenn noch relativ viele Phytoplanktonzellen in der Wassersäule vorhanden sind, bei der Eisbildung wirksame physikalische Anreicherungsmechanismen zu einer hohen Biomasse im Neueis. Im Winter, bei nahezu phytoplanktonfreier Wassersäule, tritt die physikalische Anreicherung in den Hintergrund. Hohe Biomassekonzentrationen im Neueis, welches im Winter gebildet wird, sind nur durch Wachstum möglich. Damit werden zu dieser Zeit die im Eis wirkenden, das Wachstum beeinflussenden Umweltfaktoren bedeutsam. Im Spätwinter können, zumindest lokal begrenzt, Phänomene wie die von SMETACEK et al. (in Vorber.) beschriebene Untereisblüte die Biomasse im Neueis wesentlich mitbestimmen.

c) Gegenseitige Beeinflussung von Eis und Wassersäule

NÖTHIG (1988) weist in Zusammenhang mit der Phytoplankton sukzession im Weddellmeer darauf hin, daß von Jahr zu Jahr andere Arten dominant auftreten können. Die Dominanz der Arten wird, bei ähnlichen Wachstumsraten, durch ihr "seeding potential" (Zellkonzentration der einzelnen Arten) bestimmt.

Dieser Prozeß ist auch bei der Ausprägung der Eisorganismengemeinschaft von grundlegender Bedeutung. Somit ist für die Eisbesiedlung nicht nur die qualitative, sondern in erster Linie die quantitative Zusammensetzung des Phytoplanktons zur Zeit der Eisbildung ausschlaggebend. Dies zeigt sich deutlich an Eiskernen aus dem Gebiet, in dem eine Untereisblüte von *Thalassiosira antarctica* und anderen zentrischen Arten auftrat. Die Flora dieser Eiskerne wurde von ebendiesen zentrischen Diatomeen beherrscht, die in der Regel im Eis stets von untergeordneter Bedeutung sind.

Ähnlich wie das Inoculum der Wassersäule die Zusammensetzung der Eislebensgemeinschaft mit beeinflußt, wirkt das "seeding potential" der Eisalgen auf die Wiederbesiedlung der Wassersäule bei der Eisschmelze im Frühjahr. So setzten sich nach dem Auftauen im Eisschmelze-Simulationsversuch nur solche Arten durch, die bereits im Eis zu den häufigsten Vertretern zählten, obwohl zahlreiche andere Diatomeenarten im Eis als intakte Zellen auftraten. Diese Arten überlebten zwar den Auftauvorgang und teilten sich ebenfalls, ihr Anteil an der Gesamtzellzahl nahm jedoch kontinuierlich ab.

Bei Betrachtungen zur Wiederbesiedlung der Wassersäule im Frühjahr müssen jedoch auch andere Prozesse berücksichtigt werden. Im Weddellmeer sind dies neben der Freisetzung von Eisalgen

- die horizontale Ausbreitung von Untereisblüten und
 - der Eintrag von phytoplanktonreicheren Wasserkörpern aus nördlichen, eisfreien Gebieten.
- Die Bedeutung dieser drei Prozesse ist regional verschieden.

Über die Wechselwirkungen zwischen Eis und Wassersäule ist bisher wenig bekannt. So wurde zwar zuvor geschildert, daß die Untereisblüte von zentrischen Diatomeen die Artenzusammensetzung im Eis grundlegend beeinflußt, ungeklärt bleibt jedoch zunächst die

Diskussion

Frage nach der Herkunft dieser Algen: Die Untereisblüte könnte einerseits durch die Freisetzung von Algen aus dem Eis induziert worden sein, andererseits könnte sie ihren Ausgang auch von Phytoplanktonzellen genommen haben, die im Herbst aus der Wassersäule zum Boden absedimentierten und im Winter von Eisplättchen zurück an die Wasseroberfläche transportiert wurden.

In den bisherigen Arbeiten zur Ökophysiologie der Eisorganismen wurde der Einfluß einzelner Faktoren auf ausgewählte Arten untersucht. Somit liegt ein gutes Basiswissen über die Toleranzgrenzen dieser Arten vor. In Zukunft sollten verstärkt die Vernetzung und das Zusammenwirken der Einzelfaktoren sowie die gegenseitige Beeinflussung der im Eis lebenden Organismen berücksichtigt werden.

Ein weiterer, bisher nur wenig berücksichtigter Aspekt, ist der auf Seite 95 angesprochene Einfluß der Algen auf die sie umgebende Umwelt.

Auch die Wechselwirkungen zwischen den Organismen im Eis und in der Wassersäule (sowohl Flora als auch Fauna) sind bisher wenig untersucht. Dabei ist insbesondere das weitere Schicksal verschiedener Artengruppen nach ihrer Freisetzung aus dem Eis aufzuklären.

Da Laborexperimente nie die Vielzahl der in der Natur wirksamen Mechanismen berücksichtigen können, sind in diesem Zusammenhang Feldbeobachtungen und Simulationsexperimente im Freiland von großer Bedeutung.

5. Literatur

- ACKLEY, S.F. (1982): Ice scavenging and nucleation: two mechanisms for incorporation of algae into newly-formed sea ice. *Eos* **63**: 54
- ACKLEY, S.F.; K.R. BUCK und S. TAGUCHI (1979): Standing crop of algae in the sea ice of the Weddell Sea region. *Deep-Sea Res.* **26**: 269-282
- ACKLEY, S.F.; A.J. GOW; K.R. BUCK und K.M. GOLDEN (1980): Sea ice studies in the Weddell Sea aboard USCGC Polar Sea. *Antarct. J. U.S.* **15**: 84-86
- ACKLEY, S.F.; G. DIECKMANN und H. SHEN (1987): Algal and foram incorporation into new sea ice. *Eos* **68** : 1736
- ALEXANDER, V.; R. HORNER und R.C. CLASBY (1974): Metabolism of arctic sea ice organisms. IMS Report R 74-4. Univ. of Alaska, Fairbanks/Alaska: 1-120
- ANDRIASHEV, A.P. (1968): The problem of the life community associated with the antarctic fast ice. In: CURRIE, R.J. (Hrsg.): Symposium on Antarctic Oceanography. Scott Polar Research Institute, Cambridge: 147-155
- ANONYMOUS (1987): Meteorology: Surface buoy network. In: SCHNACK-SCHIEL, S. (Hrsg.): Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). Ber. zur Polarf. **39**: 106-111
- ASSUR, A. (1958): Composition of sea ice and its tensile strength. In: NATIONAL ACADEMY OF SCIENCE: Arctic Sea Ice. National Research Council Publ. **598**, Washington, D.C.: 106-138
- BATES, L.S; R.P. WALDREN und I.D. TEARE (1973): Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil* **39**: 205-207
- BUINITSKY, V.K. (1968): The influence of microalgae on the structure and strength of antarctic sea ice. *Oceanology (USSR)* **8**: 771-776
- BUNT, J.S. (1963): Diatoms of antarctic sea ice as agents of primary production. *Nature* **14**: 197-200
- BUNT, J.S. (1968): Some characteristics of microalgae isolated from antarctic sea ice. In: LLANO, G.A. und W.L. SCHMITT (Hrsg.): Biology of the Antarctic Seas III. *Antarct. Res. Ser.* **11**: 1-14
- BUNT, J.S. und C.C. LEE (1970): Seasonal primary production in antarctic sea ice at McMurdo Sound in 1967. *J. Mar. Res.* **28**: 304-320
- BUNT, J.S. und C.C. LEE (1972): Data on the composition and dark survival of four sea-ice microalgae. *Limnol. Oceanogr.* **17**: 458-461
- BUNT, J.S. und E.J.F. WOOD (1963): Microalgae and antarctic sea-ice. *Nature* **199**: 1254-1255
- BURCKLE, L.H. (1987): Diatom distribution in the Weddell Gyre region during late winter. *Micropaleontology* **33** : 177-184
- BURKHOLDER, P.R. und E.F. MANDELLI (1965): Productivity of microalgae in antarctic sea ice. *Science* **149**: 872-874

Literatur

- CARMACK, E.C. und T.D. FOSTER (1977): Water masses and circulation in the Weddell Sea. In: DUNBAR, M.J. (Hrsg.): Polar Oceans. Arctic Inst. of North America, Calgary/Alberta: 151-165
- CASARINI, M.P. und R. MASSOM (1987): Winter Weddell Sea Project. Sea ice observations. Leg 1: June - September 1986. Scott Polar Research Inst., Cambridge: 1-161
- CENTRAL INTELLIGENCE AGENCY (1978): Polar Regions Atlas. GC 78 - 10040. U.S. Government Printing Office, Washington, D.C.: 12
- CLARKE, D.B. und S.F. ACKLEY (1983): Relative abundance of diatoms in Weddell Sea pack ice. *Antarct. J. U.S.* (Review): 181-182
- CLARKE, D.B. und S.F. ACKLEY (1984): Sea ice structure and biological activity in the antarctic marginal ice zone. *J. Geophys. Res.* **89**: 2087-2095
- CLARKE, D.B.; S.F. ACKLEY und M. KUMAI (1984): Morphology and ecology of diatoms in sea ice from the Weddell Sea. CRREL Report **84-5**; Hanover, N.H.: 1-41
- CLEVE, P.T. (1883): Diatoms collected during the expedition of the Vega. *Vega-Exped. Vetenskap. lakttag.* **3**: 457-517
- CLEVE, P.T. und A. GRUNOW (1880): Beiträge zur Kenntniss der arctischen Diatomeen. *K. Sven. Vetenskapsakad. Handl.* **17**
- COTA, G.F. (1985): Photoadaptation in high arctic ice algae. *Nature* **315**: 219-222
- COX, G.F.N. und W.F. WEEKS (1974): Salinity variations in sea ice. *J. Glaciol.* **13** : 109-120
- DAYTON, P.K.; G.A. ROBILIARD und A.L. DEVRIES (1969): Anchor ice formation in McMurdo Sound, Antarctica, and its biological effects. *Science* **163**: 273-274
- DEFLANDRE, G. (1932): Archaeomonadiceae, une famille nouvelle de Protistes fossiles a loge siliceux. *C.R. Séanc. Acad. Sci., Paris*, **194**: 1859-1861
- DEMERS, S.; J.-C. THERRIault und L. LEGENDRE (1987): Responses of sea-ice microalgae to nutrients. *ICES Symp. / No.* **63**: 1-6
- DICKSON, D.M.J. und G.O. KIRST (1987): Osmotic adjustment in marine eukaryotic algae: the role of inorganic ions, quaternary ammonium, tertiary sulphonium and carbohydrate solutes. I. Diatoms and a rhodophyte. *New Phytol.* **106**: 645-655
- DIECKMANN, G.; G. ROHARDT, H. HELLMER und J. KIPFSTUHL (1986): The occurrence of ice platelets at 250 m near the Filchner Ice Shelf and its significance to sea ice biology. *Deep-Sea Res.* **33**: 141-148
- EDLER, L. (1979): Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *Phytoplankton and chlorophyll.* *BMB Publ.* **5**: 1-38
- EDWARDS, D.M.; R.H. REED; J.A. CHUDEK; R. FOSTER und W.D.P. STEWART (1987): Organic solute accumulation in osmotically stressed *Enteromorpha intestinalis*. *Mar. Biol.* **95**: 583-592
- EHRENBERG, C.G. (1853): Über neue Anschauungen des kleinsten nördlichen Polarlebens. *Monatsber., Akad. Wiss., Berlin*: 522-529
- EICKEN, H. und M.A. LANGE (im Druck): Development and properties of sea ice in the coastal regime of the southeastern Weddell Sea. *J. Geophys. Res.*

- EICKEN, H.; T.C. GRENFELL und B. STONEHOUSE (1988): Sea ice conditions during an early spring voyage in the eastern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Rec.* **24** (149): 49-54
- EL-SAYED, S.Z. (1981): Observations on phytoplankton bloom in the Weddell Sea. In: LLANO, G.A. und WALLEN, J.E. (Hrsg.): *Biology of the Antarctic Seas IV*. *Antarct. Res. Ser.* **17**: 301-312
- EL-SAYED, S.Z.; D.C. BIGGS und O. HOLM-HANSEN (1983): Phytoplankton standing crop, primary productivity, and near-surface nitrogenous nutrient fields in the Ross Sea, Antarctica. *Deep-Sea Res.* **30**: 871-886
- EPPLEY, R.W. (1972): Temperature and phytoplankton growth in the sea. *Fish. Bull.* **70** : 1063-1084
- EPPLEY, R.W. (1977): The growth and culture of diatoms. In: WERNER, D. (Hrsg.): *The biology of diatoms*. Blackwell Scientific Publications, Oxford London Edinburgh Melbourne: 24-64
- EVANS, C.A. und J.E. O'REILLY (1966): A handbook for the measurement of chlorophyll a in netplankton and nanoplankton. National Oceanic and Atmospheric Administration, Highlands/N.J.: 1-44
- FRANKENSTEIN, G. und R. GARNER (1967): Equations for determining the brine volume of sea ice from -0,5° to -22,9° C. *J. Glac.* **6** : 943-944
- FRYXELL, G.A. und G.A. KENDRICK (1988): Austral spring microalgae across the Weddell Sea ice edge: spatial relationships found along a northward transect during AMERIEZ 83. *Deep-Sea Res.* **35**: 1-20
- GARRISON, D.L. und K.R. BUCK (1982): Sea ice algae in the Weddell Sea. I. Biomass distribution and the physical environment. *EOS* **63**: 47
- GARRISON, D.L. und K.R. BUCK (1985): Sea-ice algal communities in the Weddell Sea: species composition in ice and plankton assemblages. In: GRAY, J.S. und M.E. CHRISTIANSEN (Hrsg.): *Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms*. John Wiley & Sons, New York: 103-122
- GARRISON, D.L. und K.R. BUCK (1986): Organism losses during ice melting: a serious bias in sea ice community studies. *Polar Biol.* **6**: 237-239
- GARRISON, D.L. und K.R. BUCK (in Vorber.): Seasonal and spatial distribution of algal biomass in antarctic pack ice.
- GARRISON, D.L.; S.F. ACKLEY und K.R. BUCK (1983 a): A physical mechanism for establishing algal populations in frazil ice. *Nature* **306**: 363-365
- GARRISON, D.L.; K.R. BUCK und M.W. SILVER (1983 b): Studies of ice-algal communities in the Weddell Sea. *Antarctic J. U.S.* (Review): 179-180
- GARRISON, D.L.; C.W. SULLIVAN und S.F. ACKLEY (1986): Sea ice microbial communities in Antarctica. *BioScience* **36** : 243-250
- GARRISON, D.L.; K.R. BUCK und G.A. FRYXELL (1987): Algal assemblages in antarctic pack ice and in ice-edge plankton. *J. Phycol.* **23**: 564-572

Literatur

- GERSONDE, R. (1986): Siliceous microorganisms in sea ice and their record in sediments in the southern Weddell Sea (Antarctica). In: RICARD, M. (Hrsg.): Proceedings of the Eighth International Diatom Symposium, Paris 1984. Koeltz, Koenigstein: 549-566
- GIESKES, W.W.C.; M. ELBRÄCHTER; U. RABSCH; R. SCHAREK; K. SCHAUMANN; V. SMETACEK und C.VETH (1987): Phytoplankton and heterotrophic microorganisms in the water column. In: SCHNACK-SCHIEL, S. (Hrsg.): Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). Ber. zur Polarf. **39**: 190-196
- GOW, A.J.; S.F. ACKLEY; W.F. WEEKS und J.W. GOVONI (1982): Physical and structural characteristics of antarctic sea ice. Ann. Glaciol. **3**: 113-117
- GRAINGER, E.H. (1977): The annual nutrient cycle in sea-ice. In: DUNBAR, M.J. (Hrsg.): Polar Oceans. The Arctic Institute of North America, Calgary/Alberta: 285-299
- GRANT, W.S. und R.A. HORNER (1976): Growth responses to salinity variations in four arctic ice diatoms. J. Phycol. **12**: 180-185
- GROSSI, S.M. und C.W. SULLIVAN (1985): Sea ice microbial communities. V. The vertical zonation of diatoms in an antarctic fast ice community. J. Phycol. **21**: 401-409
- GUILLARD, R.R.L. und J.H. RYTHER (1962): Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt and *Detonula confervacea* (Cleve) Gran.. Can. J. Microbiol. **8**: 229-239
- GUILLARD, R.R.L. und P. KILHAM (1977): The ecology of marine planktonic diatoms. In: WERNER, D. (Hrsg.): The biology of diatoms. Blackwell Scientific Publications, Oxford London Edinburgh Melbourne: 372-469
- HASLE, G.R. (1964): *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. I. Some marine species of the groups Nitzschiella and Lanceolatae. Skr. Norske Vidensk.-Akad. I. Mat.-Nat. Kl. N.S. **16**: 1-48
- HASLE, G.R. (1965 a): *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. II. The group Pseudonitzschia. Skr. Norske Vidensk.-Akad. I. Mat.-Nat. Kl. N.S. **18**: 1-45
- HASLE, G.R. (1965 b): *Nitzschia* and *Fragilariopsis* species studied in the light and electron microscopes. III. The genus *Fragilariopsis*. Skr. Norske Vidensk.-Akad. I. Mat.-Nat. Kl. N.S. **21**: 1-49
- HASLE, G.R. (1969): An analysis of the phytoplankton of the Pacific Southern Ocean: abundance, composition and distribution during the Brategg Expedition, 1947-48. Hvalråd Skr. **52**: 6-128
- HASLE, G.R. und G.A. FRYXELL (1970): Diatoms: Cleaning and mounting for light and electron microscopy. Trans. Amer. Microsc. Soc. **89**: 469-474
- HEGSEK, E.N. und E. SAKSHAUG (1983): Seasonal variation in light- and temperature-dependent growth of marine plankton diatoms in *in situ* dialysis cultures in the Trondheimsfjord, Norway (63° N). J. exp. mar. Biol. Ecol. **67**: 199-220
- HEIDEN, H. und R.W. KOLBE (1928): Die marinen Diatomeen der deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. Dtsch. Süd-Polar-Exped. 1901-1903, **8**: 447-715
- HELLMER, H.H. und M. BERSCH (1985): The Southern Ocean. Ber. zur Polarf. **26**: 1-115
- HEMPEL, G. (1985): Die Expedition ANTARKTIS III mit FS "Polarstern" 1984/1985. Ber. zur Polarf. **25**: 1-209

- HOOKER, J.D. (1847): The botany of the antarctic voyage of H.M. discovery ships *Erebus* and *Terror* in the years 1839-1843. I. Flora Antarctica. Reprint 1963, J. Cramer Verlag, Weinheim: 1-574
- HORNER, R.A. (1985 a): Algal species reported from sea ice (appendix). In: HORNER, R.A. (Hrsg.): Sea ice biota. CRC Press, Boca Raton/Florida: 191-203
- HORNER, R.A. (1985 b): Ecology of sea ice microalgae. In: HORNER, R.A. (Hrsg.): Sea ice biota. CRC Press, Boca Raton/Florida: 83-103
- HORNER, R.A. und G.C. SCHRADER (1982): Relative contributions of ice algae, phytoplankton, and benthic microalgae to primary production in nearshore regions of the Beaufort Sea. *Arctic* **35**: 485-503
- HORNER, R.A.; E.E. SYVERTSEN; D.P. THOMAS und C. LANGE (1988): Proposed terminology and reporting units for sea ice algal assemblages. *Polar Biol.* **8** : 249-253
- HOSHIAI, T. (1977): Seasonal change of ice communities in the sea ice near Syowa Station, Antarctica. In DUNBAR, M.J. (Hrsg.): Polar Oceans. Arctic Inst. of North America, Calgary/Alberta: 307-317
- HOSHIAI, T. (1981): Proliferation of ice algae in Syowa Station area, Antarctica. *Mem. Nat. Inst. Polar Res.* **35**: 1-12
- HSIAO, S.J.C. (1980): Quantitative composition, distribution, community structure and standing stock of sea ice microalgae in the Canadian Arctic. *Arctic* **33**: 768-793
- HUSTEDT, F. (1958): Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. Deutsche antarktische Expedition 1938/39, Band 2. Geogr.-Kartogr. Anstalt "Mundus", Hamburg: 103-191
- JOHANSEN, J.R. und G.A. FRYXELL (1985): The genus *Thalassiosira* (Bacillariophyceae): studies on species occurring south of the Antarctic Convergence Zone. *Phycologia* **24**: 155-179
- JØRGENSEN, E.G. (1968): The adaptation of plankton algae. II. Aspects of the temperature adaptation of *Skeletonema costatum*. *Physiologia Pl.* **21**: 423-427
- KARSTEN, G. (1906): Das Phytoplankton des Antarktischen Meeres nach dem Material der deutschen Tiefsee-Expedition 1898-1899. *Deutsche Tiefs.-Exp.* **II,2**: 1-136
- KOTTMEIER, C.; H.-J. BELITZ; D. ENGELBART; R. HARTIG und R. SURKOW (1987): Meteorology. In: SCHNACK-SCHIEL, S. (Hrsg.): Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). *Ber. zur Polarf.* **39**: 175-182
- KOTTMEIER, S.T. und C.W. SULLIVAN (1988): Sea ice microbial communities (SIMCO). 9. Effects of temperature and salinity on rates of metabolism and growth of autotrophs and heterotrophs. *Polar Biol.* **8**: 293-304
- KOZLOVA, O.G. (1964): Diatoms of the Indian and Pacific Sectors of the Antarctic. (Russ. Original: Akademiya Nauk SSR. Institut Okeanologiya, Moskau 1962). Englische Übersetzung: Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem: 1-191
- KREBS, W.N.; J.H. LIPPS und L.H. BURCKLE (1987): Ice diatom floras, Arthur Harbor, Antarctica. *Polar Biol.* **7**: 163-171
- LANGE, M.A. (1988): Basic properties of antarctic sea ice as revealed by textural analysis of ice cores. *Ann. Glaciol.* **10**: 95-101

Literatur

- LANGE, M.A.; S.F. ACKLEY; P. WADHAMS; G. DIECKMANN und H. EICKEN (1989): Development of sea ice in the Weddell Sea, Antarctica. *Ann. Glaciol.* **12**: 92-96
- LEVENTER, A. und R.D. DUNBAR (1987): Diatom flux in McMurdo Sound, Antarctica. *Marine Micropaleontology* **12**: 49-64
- LIU, M.S. und J.A. HELLEBUST (1976): Effects of salinity and osmolarity of the medium on amino acid metabolism in *Cyclotella cryptica*. *Can. J. Bot.* **54**: 938-948
- MADDUX, W.S. und R.F. JONES (1964): Some interactions of temperature, light intensity, and nutrient concentration during the continuous culture of *Nitzschia closterium* and *Tetraselmis sp.* *Limnol. Oceanogr.* **9**: 79-86
- MAESTRINI, S.Y.; M. ROCHET; L. LEGENDRE und S. DEMERS (1986): Nutrient limitation of the bottom-ice microalgae biomass (southern Hudson Bay, Canadian Arctic). *Limnol. Oceanogr.* **31** : 969-982
- MANGUIN, E. (1960): Les diatomées de la Terre Adélie campagne du "Commandant Charcot" 1949-1950. *Ann. des Sc. Nat., Bot.* **12**: 223-363
- MARSCHALL, H.-P. (1988): The overwintering strategy of antarctic krill under the pack-ice of the Weddell Sea. *Polar Biol.* **9**: 129-135
- MARTINSON, D.G.; P.D. KILLWORTH und A.L. GORDON (1981): A convective model for the Weddell Polynya. *J. Phys. Oceanogr.* **11**: 466-488
- MAYKUT, G.A. (1985): The ice environment. In: HORNER, R.A. (Hrsg.): *Sea ice biota*. CRC Press, Boca Raton/Florida: 21-83
- MAYKUT, G.A. (1986): The surface heat and mass balance. In: UNTERSTEINER, N. (Hrsg.): *The geophysics of sea ice*. Plenum Press, London: 395-463
- MEGURO, H. (1962): Plankton ice in the antarctic ocean. *Antarct. Rec.* **14**: 72-74
- MEGURO, H.; K. ITO und H. FUKUSHIMA (1967): Ice flora (bottom type): a mechanism of primary production in polar seas and the growth of diatoms in sea ice. *Arctic* **20**: 114-133
- MITCHELL, J.G. und M.W. SILVER (1982): Modern archaeomonads indicate sea-ice environments. *Nature* **296**: 437-439
- NAUWERCK, A. (1963): Die Beziehung zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symb. bot. Ups.* **17**: 1-163
- NEORI, A. und O. HOLM-HANSEN (1982): Effect of temperature on rate of photosynthesis in antarctic phytoplankton. *Polar Biol.* **1**: 33-38
- NÖTHIG, E.-M. (1988): Untersuchungen zur Ökologie des Phytoplanktons im südöstlichen Weddellmeer im Januar/Februar 1985. *Ber. zur Polarf.* **53**: 1-118
- O'BRIEN, D.P. (1987): Direct observations of the behavior of *Euphausia superba* and *Euphausia crystallorophias* (Crustacea: Euphausiacea) under pack ice during the antarctic spring of 1985. *J. Crustac. Biol.* **7** : 437-448
- PAERL, H.W. und S.L. SHIMP (1973): Preparation of filtered plankton and detritus for study with scanning electron microscopy. *Limnol. Oceanogr.* **18**: 802-805

- PALMISANO, A.C. und C.W. SULLIVAN (1982): Physiology of sea ice diatoms. I. Response of three polar diatoms to a simulated summer-winter transition. *J. Phycol.* **18**: 489-498
- PALMISANO, A.C. und C.W. SULLIVAN (1983): Sea ice microbial communities (SIMCO). I. Distribution, abundance, and primary production of ice microalgae in McMurdo Sound, Antarctica in 1980. *Polar Biol.* **2**: 171-177
- PALMISANO, A.C. und C.W. SULLIVAN (1985): Physiological response of micro-algae in the ice-platelet layer to low-light conditions. In: SIEGFRIED, W.R.; P.R. CONDY und R.M. LAWS (Hrsg.): *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 84-88
- PALMISANO, A.C.; J. B. SOOHOO und C.W. SULLIVAN (1985): Photosynthesis-irradiance relationships in sea ice microalgae from McMurdo Sound, Antarctica. *J. Phycol.* **21**: 341-346
- PALMISANO, A.C.; J. B. SOOHOO; S.L. SOOHOO; S.T. KOTTMEIER; L.L. CRAFT und C.W. SULLIVAN (1986): Photoadaptation in *Phaeocystis pouchetii* advected beneath annual sea ice in McMurdo Sound, Antarctica. *J. Plankt. Res.* **8**: 891-906
- PALMISANO, A.C.; J. B. SOOHOO und C.W. SULLIVAN (1987 a): Effect of four environmental variables on photosynthesis-irradiance relationships in antarctic sea-ice microalgae. *Mar. Biol.* **94**: 299-306
- PALMISANO, A.C.; J.B. SOOHOO; R.L. MOE und C.W. SULLIVAN (1987 b): Sea ice microbial communities. VII. Changes in under-ice spectral irradiance during the development of Antarctic sea ice microalgal communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **35**: 165-173
- PARKINSON, C.L.; J.C. COMISO; H.J. ZWALLY; D.J. CAVALIERI; P. GLOERSEN und W.J. CAMPBELL (1987): *Arctic Sea Ice, 1973-1976: Satellite Passive-Microwave Observations*. Scientific and Technical Information Branch, NASA SP-489, Washington, D.C.: 1-296
- PIELOU, E.C. (1975): *Ecological diversity*. John Wiley & Sons, New York: 1-165
- PRIDDLE, J. und G.A. FRYXELL (1985): *Handbook of the common plankton diatoms of the southern ocean: Centrales except the genus Thalassiosira*. Br. Antarct. Surv., Cambridge: 1-159
- PRINGSHEIM, E.G. (1954): *Algenreinkulturen - ihre Herstellung und Erhaltung*. Fischer-Verlag, Jena: 1-110
- REVSBECH, N.P.; B.B. JØRGENSEN und T.H. BLACKBURN (1983): Microelectrode studies of the photosynthesis and O₂, H₂S, und pH profiles of a microbial mat. *Limnol. Oceanogr.* **28**: 1062-1074
- RICHARDSON, M.G. und T.M. WHITAKER (1979): An antarctic fast-ice food chain: observations on the interaction of the amphipod *Pontogeneia antarctica* Chevreux with ice-associated micro-algae. *Br. Antarct. Surv. Bull.* **47**: 107-115
- RIVKIN, R.B. und M.A. VOYTEK (1987): Photoadaptations of photosynthesis and carbon metabolism by phytoplankton from McMurdo Sound, Antarctica. 1. Species-specific and community responses to reduced irradiances. *Limnol. Oceanogr.* **32**: 249-259
- ROPELEWSKI, C.F. (1983): Spatial and temporal variations in antarctic sea-ice (1973-82). *J. Clim. Appl. Met.* **22**: 470-473

Literatur

- RUNGE, J.A. und R.G. INGRAM (1988): Underice grazing by planktonic, calanoid copepods in relation to a bloom of ice microalgae in southeastern Hudson Bay. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 280-286
- SAKSHAUG, E. (in Vorber.): The physiological ecology of polar phytoplankton. In: REY, F. und V. ALEXANDER (Hrsg.): *Marine living systems of the far north*.
- SAKSHAUG, E. und O. HOLM-HANSEN (1984): Factors governing pelagic production in polar oceans. In: HOLM-HANSEN, O.; L. BOLIS und R. GILLES (Hrsg.): *Marine phytoplankton and productivity. Lecture notes on coastal and estuarine studies, Vol. 8*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York: 1-18
- SASAKI, H. und K. WATANABE (1984): Underwater observations of ice algae in Luetzow-Holm Bay, Antarctica. *Antarct. Rec.* **81**: 1-8
- SCHNACK-SCHIEL, S. (1987): Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). *Ber. zur Polarf.* **39**: 1-258
- SCHOBERT, B. (1974): The influence of water stress on the metabolism of diatoms. I. Osmotic resistance and proline accumulation in *Cyclotella meneghiniana*. *Z. Pflanzenphysiol.* **74**: 106-120
- SCHOBERT, B. (1977): The influence of water stress on the metabolism of diatoms. II. Proline accumulation under different conditions of stress and light. *Z. Pflanzenphysiol.* **85**: 451-461
- SCHOBERT, B. (1980): Proline catabolism, relaxation of osmotic strain and membrane permeability in the diatom *Phaeodactylum tricorutum*. *Physiologia Plantarum* **50**: 37-42
- SCHRADER, G.C.; R.A. HORNER und G.F. SMITH (1982): An improved chamber for in situ measurement of primary productivity of arctic sea ice algae. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39**: 522-524
- SHANNON, C.E. und W. WEAVER (1963): *The mathematical theory of communication*. Univ. of Illinois Press, Urbana: 1-117
- SMETACEK, V.; L.I. GORDON; R. SCHAREK; H. EICKEN; E. FAHRBACH; G. ROHARDT und S. MOORE (in Vorber.): Ice platelet layers support phytoplankton blooms along southern Weddell Sea ice shelf.
- SOEDER, C. und E. STENGEL (1974): Physico-chemical factors affecting metabolism and growth rate. In: STEWART, W.D.P. (Hrsg.): *Algal physiology and biochemistry*. Botanical Monographs, Vol. 10. Blackwell, Oxford London Edinburgh Melbourne: 714-740
- SULLIVAN, C.W.; A.C. PALMISANO; S.T. KOTTMEIER und R. MOE (1982): Development of the sea ice microbial community in McMurdo Sound, Antarctica. *Antarct. J. U.S.* **17**: 155-157
- SULLIVAN, C.W.; A.C. PALMISANO; S.T. KOTTMEIER; S.M. GROSSI und R. MOE (1985): The influence of light on growth and development of the sea-ice microbial community of McMurdo Sound. In: SIEGFRIED, W.R.; P.R. CONDY und R.M. LAWS (Hrsg.): *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg: 78-83
- THOMAS, C.W. (1963): On the transfer of visible radiation through sea ice and snow. *J. Glaciol.* **4**: 481-484

- THRONDSSEN, J. (1978): Preservation and storage. In: SOURNIA, A. (Hrsg.): Phytoplankton manual. UNESCO, Paris: 69-74
- UNTERSTEINER, N. (1968): Natural desalination and equilibrium salinity profile of perennial sea ice. J. Geophys. Res. **73** : 1251-1257
- UTERMÖHL, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt. int. Ver. theor. angew. Limnol. **9**: 1-38
- VAN HEURCK, H. (1909): Diatomées. Resultats du voyage du S.Y. "Belgica" en 1897-9 sous le commandement de A. de Gerlache du Gomery. Rapports Scientifiques: Botaniques. Exped. Antarct. Belg. **5** : 1-129
- VARGO, G.A.; K. FANNING; C. HEIL und L. BELL (1986): Growth rates and the salinity response of an antarctic ice microflora community. Polar Biol. **5**: 241-247
- WADHAMS, P.; M.A. LANGE und S.F. ACKLEY (1987): The ice thickness distribution across the atlantic sector of the antarctic ocean in midwinter. J. Geophys. Res. **92**, C13: 14,535-14,552
- WATANABE, K. (1982): Centric diatom communities in antarctic sea ice. Antarct. Rec. **74**: 119-126
- WEEKS, W.F. und S.F. ACKLEY (1982): The growth, structure and properties of sea ice. CRREL Report **82-1**; Hanover, N.H.:1-130
- WHITAKER, T.M. (1977): Sea ice habitats of Signy Island (South Orkneys) and their primary productivity. In: LLANO, G.A. (Hrsg.): Adaptations within Antarctic Ecosystems. Gulf Publ., Houston/Texas: 75-82

6. Anhang

Auf den folgenden Seiten sind alle identifizierten Diatomeenarten aufgelistet. Zusätzlich wird für jede Art ein Abbildungsnachweis angeführt. Dabei wurden solche Arbeiten ausgewählt, in denen möglichst viele der gefundenen Arten abgebildet sind. Außerdem sind Angaben zur großräumigen Verbreitung und Häufigkeit der Diatomeen im Eis des Weddellmeeres angefügt.

Bei der quantitativen Bearbeitung (Kap. 3.2.2.) wurden folgende Artengruppierungen vorgenommen:

- *Nitzschia cylindrus* = überwiegend *N. cylindrus*, in einigen Fällen mit wenigen *Nitzschia pseudonana* (waren in Seitenansicht nicht zu unterscheiden)
- *Nitzschia angulata* = überwiegend *N. angulata*, in einigen Fällen mit wenigen *Nitzschia separanda* (waren in Seitenansicht nicht zu unterscheiden)
- Pennate = sehr seltene Vertreter der Gattungen *Navicula*, *Pinnularia*, *Thalassiothrix* und *Licmophora*
- Zentrische = seltene Vertreter der Gattungen *Coscinodiscus*, *Thalassiosira* und *Actinocyclus*
- *Asteromphalus* spp. = *A. hookeri*, *A. hyalinus* und *A. parvulus*
- *Chaetoceros* spp. = Vertreter der Gruppe *Phaeoceros* (nach PRIDDLE und FRYXELL, 1985): *Ch. criophilum*, *Ch. bulbosum*, *Ch. gaussii* und *Ch. pendulum*
- *Porosira* spp. = *P. glacialis* und *P. pseudodenticulata*
- *Rhizosolenia* spp. = *Rh. hebetata* und *Rh. styliformis*
- *Nitzschia* spp. (Gruppe *Fragilariopsis*) = in Seitenansicht nicht identifizierbare Zellen aller Arten dieser Gruppe (nach HASLE, 1965 a)
- *Tropidoneis* spp. = überwiegend *T. belgicae* sowie selten eine nicht eindeutig zuzuordnende Art (evtl. *T. gaussii* oder *T. glacialis*)
- *Nitzschia prolongatoides* = *N. prolongatoides* und *Synedropsis hyperboroides* (hierbei handelt es sich um eine neue Gattung, deren Beschreibung in Vorbereitung ist (HASLE, pers. Mitt.). Da bisher keine Literaturangaben vorliegen und *S. hyperboroides* ebenso wie *N. prolongatoides* im umgekehrten Mikroskop völlig strukturlos erscheint, wurde diese Art als Seitenansicht von *N. prolongatoides* angesehen und mit dieser zusammengefaßt. Es läßt sich aber sagen, daß *N. prolongatoides* vorwiegend auf den nördlichen Packeisgürtel und *S. hyperboroides* auf den Schelfeiskantenbereich konzentriert sind. Wie häufig *N. prolongatoides* im südlichen Untersuchungsgebiet ist, läßt sich nicht rekonstruieren.

Erläuterungen zur Tabelle:

**Spalte A = geographische Verbreitung im Bereich des Weddellmeeres
(selten oder vereinzelt auftretende Arten wurden nicht
berücksichtigt)**

N = vorwiegend im Norden

S = vorwiegend im Süden

U = sowohl im Norden als auch im Süden

Spalte B = Abundanz der Arten

s = selten (in weniger als 10 der 134 Proben)

e = vereinzelt (in mehr als 10 Proben, aber immer nur in Einzelexemplaren)

r = regelmäßig (in mehr als 5 Proben mit mehr als 1% Häufigkeit)

h = häufig (in mehr als 10 Proben mit mehr als 1% Häufigkeit sowie in mehreren
Proben mit mehr als 10% Häufigkeit)

d = sehr häufig (in vielen Proben mit mehr als 10% Häufigkeit und in mehr als 5 Proben
dominant)

() = lokal mit dieser Häufigkeit, sonst geringere Häufigkeit

Art	Abbildungsnachweis	A	B
<i>Actinocyclus actinochilus</i> (Ehrenberg) Simonsen	Hustedt (1958) [als <i>Charcotia actinochilus</i>]		e
<i>Amphiprora kufferathii</i> Manguin	Manguin (1960)	N S	r h
<i>Amphiprora oestrupii</i> Van Heurck	Manguin (1960)	S	r
<i>Amphora antarctica</i> Hustedt	Hustedt (1958)		e
<i>Asteromphalus hookeri</i> Ehrenberg	Priddle u. Fryxell (1985)		s
<i>Asteromphalus hyalinus</i> Karsten	Priddle u. Fryxell (1985)		e
<i>Asteromphalus parvulus</i> Karsten	Hustedt (1958)		e
<i>Berkeleya rutilans</i> (Trent.) Cleve var. <i>antarctica</i> (Harw.) Grunow	Manguin (1960) [als <i>Amphipleura rutilans</i>]	S	r
<i>Chaetoceros bulbosum</i> (Ehrenberg) Heiden var. <i>bulbosum</i> Castracane var. <i>atlanticum</i> Mangin	Priddle u. Fryxell (1985) Priddle u. Fryxell (1985)		e s
<i>Chaetoceros criophilum</i> Castracane	Priddle u. Fryxell (1985)		e
<i>Chaetoceros dictyota</i> Ehrenberg	Priddle u. Fryxell (1985)	N	d
<i>Chaetoceros gaussii</i> Heiden u. Kolbe	Heiden u. Kolbe (1928)		s
<i>Chaetoceros neglectum</i> Karsten	Manguin (1960)		e
<i>Chaetoceros neogracile</i> Van Ledingham	Priddle u. Fryxell (1985)	U	h
<i>Chaetoceros pendulum</i> Karsten	Priddle u. Fryxell (1985)		s
<i>Chaetoceros</i> Typ A	(vorliegende Arbeit)	S	h
<i>Corethron criophilum</i> Castracane	Priddle u. Fryxell (1985)	U	r
<i>Coscinodiscus oculus-iridis</i> Ehrenberg	Priddle u. Fryxell (1985)		e
<i>Dactyliosolen antarcticum</i> Castracane	Priddle u. Fryxell (1985)	N	r
<i>Dactyliosolen tenuijunctum</i> (Manguin)	Manguin (1960) [als <i>Rhizosolenia tenuijuncta</i>]	N	h
<i>Eucampia antarctica</i> (Castracane) Mangin	Priddle u. Fryxell (1985)	S	(r)
<i>Licmophora</i> sp.			s
<i>Navicula criophila</i> (Castracane) De Toni	Hustedt (1958)	N S	h r
<i>Navicula glaciei</i> Van Heurck	Van Heurck (1909)		e
<i>Navicula jejunoides</i> Van Heurck	Van Heurck (1909)		s

Anhang

Art	Abbildungsnachweis	A	B
<i>Nitzschia angulata</i> (O'Meara) Hasle	Hasle(1965 b) [als <i>N. rhombica</i>]	N	h
<i>Nitzschia barkleyi</i> Hustedt	Hasle (1965 a)	N	s
<i>Nitzschia closterium</i> (Ehrenberg) W. Smith	Hasle (1964)	S	(d)
<i>Nitzschia curta</i> (Van Heurck) Hasle	Hasle (1965 b)	U	h
<i>Nitzschia cylindrus</i> (Grunow) Hasle	Hasle (1965 b)	U	d
<i>Nitzschia kerguelensis</i> (O'Meara) Hasle	Hasle (1965 b)	N	d
<i>Nitzschia lecointei</i> Van Heurck	Hasle (1964)	U	r
<i>Nitzschia neglecta</i> Hustedt	Hustedt (1958)	S	h
<i>Nitzschia obliquecostata</i> (Van Heurck) Hasle	Hasle (1965 b)	N	r
<i>Nitzschia prolongatoides</i> Hasle	Hasle (1965 a)	N	d
<i>Nitzschia pseudonana</i> (Hasle) Hasle	Hasle (1965 b)	N	r
<i>Nitzschia ritscheri</i> (Hustedt) Hasle	Hasle (1965 b)	N	r
<i>Nitzschia separanda</i> (Hustedt) Hasle	Hasle (1965 b)		e
<i>Nitzschia stellata</i> Manguin	Manguin (1960)	S	(h)
<i>Nitzschia subcurvata</i> Hasle	Hasle (1964)	N	h
		S	d
<i>Nitzschia sublineata</i> Hasle	Hasle (1965 b)	U	r
<i>Nitzschia taenia</i> Hustedt	Hustedt (1958)	S	(r)
<i>Nitzschia turgiduloides</i> Hasle	Hasle (1965 a)	N	r
<i>Nitzschia vanheurckii</i> (Peragallo) Hasle	Hasle (1965 b)	S	h
<i>Odontella weissflogii</i> (Janisch) Grunow	Priddle u. Fryxell (1985)		e
<i>Pinnularia quadratarea</i>	Heiden u. Kolbe (1928)		
var. <i>bicuneata</i> A.S.		S	(r)
var. <i>constricta</i>			e
<i>Pleurosigma antarctica</i>			
var. <i>angusta</i> Heiden	Heiden u. Kolbe (1928)	S	(r)
<i>Porosira glacialis</i> (Grunow) Jorgensen	Priddle u. Fryxell (1985)	U	r
<i>Porosira pseudodenticulata</i> (Hustedt) Zhuse	Priddle u. Fryxell (1985)	N	r
		S	h
<i>Rhizosolenia alata</i> Brightwell			
var. <i>indica</i> (H. Peragallo) Hustedt	Priddle u. Fryxell (1985)	N	h
		S	r
var. <i>inermis</i> (Castracane) Hustedt	Priddle u. Fryxell (1985)	N	h
		S	r
<i>Rhizosolenia hebetata</i>			
var. <i>semispina</i> (Hensen) Gran	Priddle u. Fryxell (1985)		s
<i>Rhizosolenia styliformis</i> Brightwell	Priddle u. Fryxell (1985)	S	
<i>Stellarima microtrias</i> (Ehrenberg)	Manguin (1960)	S	h
Hasle und Sims	[als <i>Coscinodiscus furcatus</i>]		
<i>Synedra reinboldii</i> (Van Heurck)	Van Heurck (1909)	N	r
<i>Synedropsis hyperboroides</i> [Hasle gen. nov.]	Manguin (1960)	S	r
	[als <i>Nitzschia aciculariformis</i>]		
<i>Synedropsis laevis</i> [Hasle gen. nov.]	Heiden u. Kolbe (1928)	U	r
	[als <i>Cymatosira laevis</i>]		
<i>Thalassionema elegans</i> Hustedt	Hustedt (1958)	S	(r)
<i>Thalassiosira antarctica</i> Comber	Johansen u. Fryxell (1985)	S	d
<i>Thalassiosira gracilis</i> (Karsten) Hustedt	Hustedt (1958)	N	h
<i>Thalassiosira lentiginosa</i> (Janisch) Fryxell	Clarke et al. (1984)		e
<i>Thalassiosira oliverana</i> (O'Meara)	Priddle u. Fryxell (1985)		s
Makarova u. Nikolaev			
<i>Thalassiosira perpusilla</i> Kozlova	Johansen u. Fryxell (1985)	N	r
<i>Thalassiosira ritscheri</i> (Hustedt) Hasle	Johansen u. Fryxell (1985)		e
<i>Thalassiosira tumida</i> (Janisch) Hasle	Johansen u. Fryxell (1985)		e
<i>Thalassiothrix</i> sp.			s

Anhang

Art	Abbildungsnachweis	A	B
<i>Tropidoneis belgicae</i> (Van Heurck) Heiden <i>Tropidoneis glacialis</i> Heiden	Manguin (1960) Clarke et al. (1984)	U N S	r h d

Danksagung

Danksagung

Herrn Prof. Gotthilf Hempel danke ich für die Überlassung des Themas, für die Bereitstellung meines Arbeitsplatzes und für die Teilnahme an den beiden Antarktisexpeditionen 1986, die diese Arbeit erst ermöglichten.

Mein besonderer Dank gilt meinem Doktorvater Prof. Victor Smetacek, der mich als Doktorand übernommen hat, mich bei meiner Arbeit frei schalten und walten ließ und mich zu wichtigen wissenschaftlichen Denkansätzen, nicht nur im Rahmen dieser Arbeit, führte.

Besonders bedanken möchte ich mich auch bei Gerhard Dieckmann, der mir das technische "Know-how" vermittelte und der mir bei der Lösung aller auftretenden Probleme hilfreich zur Seite stand.

Ulrike Babst, Katja Knauer und Kerstin Beyer sei für die Mithilfe bei der Bewältigung der täglich anfallenden Routinearbeiten herzlichst gedankt.

Bei der Arbeitsgruppe Kirst, Universität Bremen, und insbesondere bei Herrn Prof. Kirst selbst, bedanke ich mich für die Beratung und Unterstützung bei den ökophysiologischen Untersuchungen.

Ich bedanke mich bei Manfred Lange und Hajo Eicken, die mir auf anschauliche Weise die Glaziologie des Meereises näherbrachten sowie bei Rainer Gersonde, der mich in die Geheimnisse der Diatomeentaxonomie einwies.

Dank gebührt auch der Crew von FS "Polarstern" und den Fahrleitern Prof. Augstein und Prof. Hempel, die meiner Arbeit viel Interesse entgegenbrachten und mir Probennahmen auch unter schwierigen Bedingungen ermöglichten.

Evi Nöthig, Michael Klages und Renate Scharek danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes, ihre anregenden Kritiken und Kommentare sowie die freundschaftliche psychologische Unterstützung.

Außerdem möchte ich mich recht herzlich bei meinen Eltern und meinen Freunden bedanken, die mich insbesondere am Ende dieser Arbeit seelisch aufbauten und mir meine schlechten Launen nicht verübelt haben.

Außerdem sei der Deutschen Forschungsgemeinschaft, die mich im Rahmen des Projektes LA 542/1 drei Jahre unterstützt hat, gedankt.