

**Die planktische Foraminifere *Neogloboquadrina pachyderma*
(Ehrenberg) im Weddellmeer, Antarktis.**

**The planktonic foraminifere *Neogloboquadrina pachyderma*
(Ehrenberg) in the Weddell Sea, Antarctica.**

Doris Berberich

**Ber. Polarforsch. 195 (1996)
ISSN 0176 - 5027**

Doris Berberich

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung
D-27568 Bremerhaven

*Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer
Dissertation, die 1995 dem Fachbereich Biologie/Chemie der
Universität Bremen vorgelegt wurde*

INHALT

Danksagung	1
Zusammenfassung	2
Summary	4
1. Einleitung	7
2. Material und Methoden	11
2.1. Untersuchungsgebiete	11
2.2. Probennahme	15
2.3. Bearbeitung der Proben	16
2.4. Berechnungsverfahren	17
2.5. Angewandte Statistik	18
3. Ergebnisse	20
3.1. Ontogenie	20
3.1.1. Morphologische Veränderungen während der Ontogenie	20
3.1.2. Quantitative Ontogenie	22
3.1.2.1. Wachstum	22
3.1.2.2. Abhängigkeit des Wachstums vom Proloculusdurchmesser	23
3.1.2.3. Ontogenetische Variabilitäten	25
3.1.2.4. Anmerkungen zur Ontogenie der rechts gewundenen Variante von <i>N. pachyderma</i>	37
3.2. Ökologie	39
3.2.1. Saisonale Variationen in der Besiedlung der Wassersäule	39
3.2.1.1. Sommerbestand des Vestkapp-Gebietes (ANT III/3)	39
3.2.1.2. Population während herbstlicher Eisbildungsprozesse des südöstlichen Weddellmeeres (ANT X/3)	50
3.2.1.3. Bestand an der winterlichen Eisgrenze des östlichen Weddellmeeres (ANT V/2)	58
3.2.1.4. Individuenbestand im Winter des östlichen Weddellmeeres (inkl. Vestkapp / ANT V/3)	63
3.2.1.5. Geographische Variabilität der Population des gesamten winterlichen Weddellwirbels (ANT VIII/2)	70
3.2.2. Besiedlung des Eises zu unterschiedlichen Jahreszeiten	75
3.2.2.1. Sommerliche Besiedlung des Eises im östlichen Weddellmeer (ANT IX/3)	75
3.2.2.2. Akkumulation von Individuen im Eis im Laufe herbstlicher Eisbildungsprozesse (ANT X/3)	76
3.2.2.3. Überwinterung im Eis des östlichen Weddellmeeres (ANT V/2 und ANT V/3)	81
3.2.2.4. Besiedlung des Eises im winterlichen Weddellwirbel (ANT VIII/2)	82
3.2.3. Saisonaler Vergleich der Population von Eis und Wassersäule	86
3.2.3.1. Sommerlicher Bestand des östlichen Weddellmeeres (ANT III/3 und ANT IX/3)	86
3.2.3.2. Population zu Zeiten herbstlicher Eisbildungsprozesse (ANT X/3)	88
3.2.3.3. Winterlicher Bestand des Neueises und der Wassersäule im östlichen Weddellmeer (ANT V/2)	94
3.2.3.4. Population des östlichen Weddellmeeres im Winter (ANT V/3)	94
3.2.3.5. Geographische Variabilität des im Weddellwirbel lebenden Bestandes (ANT VIII/2)	95
3.2.3.6. Resümee zum Vergleich der beiden Habitate	97

4. Diskussion	98
4.1. Ontogenie	98
4.1.1. Morphologische Veränderungen während der Ontogenie.....	98
4.1.2. Quantitative Ontogenie.....	98
4.1.2.1. Wachstum.....	98
4.1.2.2. Abhängigkeit des Wachstums vom Proloculusdurchmesser.....	99
4.1.2.3. Ontogenetische Variabilitäten.....	100
4.1.2.4. Anmerkungen zur Ontogenie der rechts gewundenen Variante von <i>N. pachyderma</i>	108
4.1.3. Fazit zur Ontogenie.....	109
4.2. Ökologie	111
4.2.1. Saisonalität des in der Wassersäule lebenden Bestandes.....	111
4.2.1.1. Sommerbestand des Vestkapp-Gebietes (ANT III/3).....	111
4.2.1.2. Population während herbstlicher Eisbildungsprozesse im südöstlichen Weddellmeer (ANT X/3).....	117
4.2.1.3. Bedeutung der winterlichen Eisgrenze im östlichen Weddellmeer (ANT V/2).....	121
4.2.1.4. Winterliche Besiedlung des östlichen Weddellmeeres (einschl. Vestkapp-Gebiet; ANT V/3).....	123
4.2.2. Besiedlung des Eises.....	126
4.2.2.1. Sommerliche Besiedlung des Eises im östlichen Weddellmeer (ANT III/3 und ANT IX/3).....	127
4.2.2.2. Einschluß ins Eis im Laufe herbstlicher Eisbildungsprozesse (ANT X/3).....	128
4.2.1. Geographische Variabilität in der Besiedlung des winterlichen Weddellwirbels (ANT VIII/2).....	136
4.3. Einige ausgewählte Aspekte zur Bestandsentwicklung	141
4.3.1. Beobachtungen zur Existenz anderer Arten.....	141
4.3.2. Saisonale Bestandszahlen.....	141
4.3.3. Reproduktion.....	143
4.3.4. Wachstum im Eis.....	147
4.3.5. Stellung im Nahrungsnetz.....	151
4.3.6. „Patchiness“.....	152
4.3.7. Wird das $\delta^{18}\text{O}$ -Signal der Kalkschale durch die Besiedlung des Eises beeinflusst ?.....	153
4.4. Lebenszyklus	155
5. Quellenangabe	165
6. Anhang	178

DANKSAGUNG

Mein besonderer Dank gilt meinem Doktorvater und Betreuer Herrn *Prof. Dr. Victor Smetacek*, der mir immer hilfsbereit zur Seite stand.

Allen freundlichen Mitarbeitern des *Alfred-Wegener-Institutes*, die mir ihre Zeit widmeten, sei herzlichst gedankt.

Bei Herrn *Prof. Dr. Michael Spindler* und *Dr. Gerhardt S. Dieckmann* möchte ich mich für die Ermöglichung der Teilnahme an der Antarktisexpedition ANT X/3 bedanken. Zudem überließen sie mir einige sehr wichtige Daten, ohne die die Durchführung dieser Arbeit nicht möglich gewesen wäre.

Besonders herzlich möchte ich mich bei der stets hilfreichen *Crew von FS "Polarstern"* bedanken.

Für die Überlassung einiger für mich sehr wichtiger hydrographischer und biologischer Daten möchte ich mich bei *Gerd Rohardt, Gerhardt Dieckmann, Renate Scharek, Eva-Maria Nöthig, Dr. Prof. Gunter Krause, Ulrich Bathmann, Jürgen Weissenberger* und *Hajo Eicken* bedanken. Ohne Bereitstellung dieser Daten wäre es mir nicht möglich gewesen, meine Arbeit in diesem Stil anzufertigen.

Auch bei *Kerstin Beyer* möchte ich mich für die sorgfältige Bearbeitung eines sehr großen und wichtigen Teils des Probenmaterials bedanken.

Besonders unterstützend waren die anregenden Kritiken und Kommentare bei der hilfreichen Durchsicht des Manuskripts von *Jelle Bijma, Gerhard Dieckmann* und *Michael Spindler*. Nützlich war auch die Bearbeitung eines Teils des Manuskripts durch meine Studienfreundin *Kerstin Krane* und die von *Steffen Schützwohl* durchgeführten Korrekturen.

Für die Hilfe bei der Bewältigung statistischer Probleme möchte ich mich bei *Helmut Kukert* bedanken.

Auch der *Deutschen Forschungsgemeinschaft* sei gedankt für die dreijährige Unterstützung im Rahmen des Schwerpunktprogramms "Antarktisforschung".

Besten Dank möchte ich all meinen *Freunden, Freundinnen* und meiner *Familie* aussprechen, die mich während der Zeit meiner Dissertation immer wieder seelisch unterstützten und aufbauten.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Verbreitung, Saisonalität und Populationsentwicklung von *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg) im Weddellwirbel in Abhängigkeit von Hydrographie und Meeresverhältnissen war Gegenstand der Studien. Die verwendeten Proben wurden während sechs Expeditionen mit FS "Polarstern" in das Weddellmeer mittels des Multinetzes, Apsteinnetzes und Eisbohrers gewonnen. Es handelte sich hierbei um die Expeditionen ANT III/3 (Januar 1985), ANT V/2 (Juli bis September 1986), ANT V/3 (Oktober / November 1986), ANT VIII/2 (September / Oktober 1989), ANT IX/3 (Januar bis März 1991) und ANT X/3 (April / Mai 1992).

Ontogenetische Studien an planktischen Foraminiferen ermöglichen eine natürlichere Klassifikation, Taxonomie und Phylogenie, hierdurch wird eine exaktere Zuordnung der Schalen zu den Arten und Gattungen gewährleistet. Wie viele andere planktische Foraminiferen besitzt *N. pachyderma* fünf verschiedene Entwicklungsstadien: Proloculus, juveniles, neanisches, adultes und terminales Stadium. Diese Entwicklungsstadien lassen sich aufgrund morphologischer Merkmale und biometrischer Messungen unterscheiden. In der Morphologie äußert sich dies in der Veränderung der Ultrastruktur, Anordnung der Kammern, Bildung von Poren, Morphologie der Apertur und Bildung von reproduktiven Merkmalen. Die Zuordnung zu den Entwicklungsstadien mittels biometrischer Analysen erfolgt anhand des allometrischen Wachstums.

Der Proloculusdurchmesser beeinflusst bereits von Beginn an das zukünftige Wachstum des Individuums bedeutend. Foraminiferen mit kleinem Proloculus bleiben im Wachstum hinter Tieren mit großem Proloculus zurück, zudem benötigen sie mehr Kammern, um eine vergleichbare Schalengröße zu erreichen. Möglicherweise wird die Proloculusgröße in entschiedenem Maße vom Ernährungszustand der Elterngeneration vorherbestimmt, verursacht durch die sich jahreszeitlich verändernden Umweltbedingungen.

Die Größe des Proloculus (erste Kammer) und (unter anderem hieraus resultierend) die sukzessive Größenzunahme pro angebaute Kammer unterliegen einer klaren Saisonalität. Individuen der sommerlich geschichteten Wassersäule mit erhöhtem Phytoplanktonbestand besaßen vergleichsweise große Proloculi und größere Kammern. Exemplare der winterlich durchmischten Wassersäule mit niedrigem Phytoplanktonbestand wiesen dagegen einen sehr kleinen Proloculusdurchmesser und geringere Kammergrößen auf. Auch die im Herbst im Eis zu beobachtende höhere durchschnittliche Größenzunahme pro angefügter Kammer im Vergleich zur bereits winterlich geprägten Wassersäule deutet auf die Abhängigkeit von günstigeren Lebensbedingungen (Eis) hin.

Im Weddellmeer unterliegt die Populationsdynamik der Foraminiferen einer ausgeprägten Saisonalität. Im Sommer, in Anwesenheit einer schmelzwasserinduzierten Oberflächenschichtung und hieraus resultierendem erhöhten Phytoplanktonbestand und erhöhten Temperaturen, wurden im südöstlichen Weddellmeer die höchsten Individuenzahlen angetroffen. Die in dieser Jahreszeit zu beobachtende Besiedlung des Wasserkörpers mit unterschiedlichen Alters- und Reifestadien weist auf eine ausgeprägte vertikale Wanderung ontogenetischer Entwicklungsstadien hin. Juvenile Individuen entwickelten sich hauptsächlich in den oberen 100 m der Wassersäule. Nach dem Erreichen einer Gehäusegröße von ca. 230 μm fand eine Wanderung in tiefere Schichten der Wassersäule

statt. In 100 bis 200 m Tiefe konnten Anzeichen für eine bevorstehende Reproduktion beobachtet werden, welche unterhalb 200 m Tiefe vollendet wurde. Der Kreislauf schloß sich letztendlich, indem die aus der Reproduktion hervorgegangenen Juvenilen zur Wasseroberfläche empor stiegen, um dort heranzuwachsen.

Die während der herbstlichen Eisbildungsprozesse angetroffene Population befand sich in einer Übergangssituation zwischen der Population des Sommers und des Winters. Typische sommerliche Charakteristika dieses Bestandes waren ein relativ großer Proloculusdurchmesser und ein hoher Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen. Infolge der ausgeprägten Reproduktion und der in der Wassersäule stattfindenden Eiskristallbildung konnte eine sehr hohe Anreicherung von Juvenilen im sich neu bildenden Meereis beobachtet werden. Ein großer Anteil der im südlichen Ozean lebenden Population verbringt, ausgelöst durch diesen Einschluß, zumindest einen Teil seiner Ontogenie im Eis.

Im Winter besiedelte nur ein reduzierter Bestand die Wassersäule, aufgrund des durchmischten, eisbedeckten Wasserkörpers und des hieraus resultierenden schwach entwickelten Phytoplanktonbestandes. In der Wassersäule herrschte eine relativ homogen strukturierte Population mit kaum entwickelten reproduktiven Merkmalen vor. Es konnte somit keine ontogenetische Wanderung festgestellt werden.

Im Eis wurde ein vielfach höherer Individuenbestand beobachtet als in der darunter gelegenen winterlichen Wassersäule. Diese Anreicherung erfolgte unter sehr starker Abhängigkeit vom Typ und Alter des Eises. So konnten im Pfannkucheneis im Vergleich zum säulenförmigen Eis sehr viele Individuen angetroffen werden. Pfannkucheneis entsteht unter turbulenten Wetterbedingungen durch Körncheneisbildung in den oberen Metern der Wassersäule. Durch Filtriereffekte der zur Wasseroberfläche empor steigenden Eiskristalle werden die planktischen Foraminiferen im Eis angereichert. Säulenförmiges Eis entsteht hingegen hauptsächlich während ruhiger Wetterbedingungen an der Grenzfläche zwischen Wasseroberfläche und Atmosphäre. Die Organismen gelangen somit hauptsächlich aufgrund einer aktiven Wanderung in dieses Habitat.

Die meist etwas größeren Exemplare des älteren und mächtigeren Eises lassen auf Wachstum in diesem Habitat schließen. Demgegenüber fand im Eis keine Reproduktion statt. Da jedoch im Eis prä-reproduktive Merkmale beobachtet wurden, wandert möglicherweise ein Teil der im Eis herangewachsenen Individuen nach dem Erreichen der Reproduktionsgröße in die Wassersäule zur Fortpflanzung ab.

N. pachyderma nutzt das Eis als ein wichtiges zur Überwinterung dienendes Habitat und verwendet die dort reichlich vorhandene Eisalgenbiomasse als Nahrungsquelle. Es ist davon auszugehen, daß sich die im Eis herrschenden, relativ günstigen Lebensbedingungen fördernd auf die Entwicklung der Gesamtpopulation des Antarktischen Ozeans auswirken. Hierdurch wird es dieser Art auch außerhalb des kurzen antarktischen Sommers möglich, einen relativ hohen Individuenbestand zu erhalten. Die in dieser Region anzutreffende erhebliche saisonale Fluktuation in der Meereisausdehnung begünstigt das Überleben von Organismen, die an diesen Lebensraum angepaßt sind.

Zusätzlich konnten geographische Variationen in der Besiedlung des gesamten winterlichen Weddellwirbels beobachtet werden. Diese betrafen den Individuenbestand des Eises und der Wassersäule. In ein- und zweijährigem Eis und der darunter gelegenen Wassersäule (westlicher Wirbel) dominierten die größten Individuen mit großem Proloculus. Im Gegensatz hierzu herrschten im jüngeren Eis und der darunter gelegenen Wassersäule (östlicher Wirbel) kleinere Exemplare mit kleineren Proloculi vor. Mög-

licherweise ist dieser Unterschied mit der existierenden Eisbedeckung und der im Uhrzeigersinn verlaufenden Verfrachtung des im Weddellwirbel anzutreffenden Eises zu erklären. So wurde ein Teil des im Westen im Eis lebenden Bestandes vermutlich (zur Zeit herbsthlicher Eisbildungsprozesse) im Osten eingeschlossen und über einen längeren Zeitraum (bis zu 1 1/2 Jahren) in dieses Gebiet transportiert.

Die Ähnlichkeiten des Bestandes von Eis und Wassersäule weisen auf eine gegenseitige Beeinflussung der Populationen beider Habitats hin. Dies wird unterstützt durch die Tatsache, daß vorherrschende Winde, Eisbildungsprozesse und Strömungen die Individuenbestände beider Habitats eigentlich in unterschiedliche Regionen verfrachten müßten.

Der Foraminiferenbestand des Weddellmeeres wird beeinflußt durch die großräumigen zyklonischen Strömungen des Weddellwirbels, dem Eintrag von Individuen aus dem Antarktischen Zirkumpolarstrom, dem Einschluß der Individuen in das Eis, der Verfrachtung des Eises, der Entlassung von Exemplaren aus dem Eis und der saisonalen Bildung einer schmelzwasserinduzierten Oberflächenschichtung.

SUMMARY

The distribution, seasonal development and population dynamics of *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg) were analysed in relation to hydrographic and sea ice regimes in the Weddell Sea. Samples were taken during six expeditions with R.V. "Polarstern" to the Weddell Sea using Multi net, Apstein net and ice corer. The expeditions were ANT III/3 (January 1985), ANT V/2 (July to September 1986), ANT V/3 (October / November 1986), ANT VIII/2 (September / October 1989), ANT IX/3 (January to March 1991) and ANT X/3 (April / May 1992).

Ontogenetic studies facilitate a more natural classification, taxonomy and phylogeny as well as the illumination of evolutionary lineages. Like other planktonic foraminifers *N. pachyderma* passes through five stages during its ontogenetic development: Prolocular, juvenile, neanic, adult and terminal stage. The transition from one ontogenetic stage to the next is characterised by biometric measurements and morphological changes, which were documented through scanning electron microscopy. Significant differences during the transition from one ontogenetic stage to the next, are changes in the crystalline ultrastructure of the test, arrangement of chambers, formation of pores, morphology of the aperture and initiation of reproductive signs. Biometrical analyses revealed a phased pattern in successive chamber-by-chamber increases of maximum test size, resulting in allometric growth.

Proloculus size significantly influences the specific growth rate of individuals. Specimens with small proloculi attain smaller shell sizes than specimens with larger proloculi. In addition they require more chambers to reach a certain shell size. Perhaps proloculus size is predetermined to a large extent by the parental nutritional state, which may in turn be affected by seasonally changing environmental factors.

Data revealed that proloculus size (first chamber) and successive chamber-by-chamber increases of maximum test size, are seasonally dependent. Individuals with large proloculi and chambers, were observed in summer while a melt water induced stratified water column, with phytoplankton blooms. In contrast, individuals with small proloculi and chambers, were noticed during winter in the mixed water column being virtually devoid of phytoplankton. The advanced average chamber-by-chamber increase of maximum test size for individuals in ice, during autumn, compared to specimens in the water column, also indicates a dependence on favourable living conditions as they exist, for example, in the ice.

In the Weddell Sea, population dynamics of planktonic foraminifers are influenced by strong seasonal changes. In the south-eastern Weddell Sea the highest individual numbers were found in summer during the occurrence of melt water induced stratified waters with high phytoplankton blooms and higher temperatures. In this season a pronounced vertical migration during the ontogenetic development was observed in the water column, which was colonised by different growth and maturity stages. In the upper 100 m of the water column juveniles developed after reaching a shell size of 230 μm they migrate to deeper layers. First signs of approaching reproductive maturity were observed between 100 and 200 m. Below 200 m depth, individuals were mature. Finally new juveniles appear and ascend to the surface where they grow to complete the life cycle.

In autumn, during ice formation the resident population was characterised by a state of transition from summer to winter. Typical summer-like features are individuals with large proloculi and a high percentage of specimens with reproductive structures. A high accumulation of juveniles in the newly formed sea ice was observed, resulting from an enhanced rate of reproduction and intense new ice formation in the water column. In the southern ocean, a large proportion of the population spend at least part of their ontogeny in the sea ice.

During winter, the water column is nearly devoid of foraminifera, probably because the well mixed ice-covered water column is almost barren of phytoplankton organism. In the water column a relatively homogenous-structured population can be found: nearly all individuals lack any reproduction signs. Thus no ontogenetic migration was observed during winter.

Sea ice in winter contains far more foraminifers than the underlying water column. Their accumulation in the ice is influenced by the type and the age of the ice. Many individuals are incorporated into the ice during the pancake cycle, whereas columnar ice rarely harbours foraminifera. Pancake ice is formed dynamically during rough weather conditions by frazil ice formation in the upper few meters of the water column. The crystals rise to the surface, where they aggregate. Planktonic foraminifers are concentrated in the ice by filtering effects (harvesting or scavenging) of the rising ice crystals. Under relatively calm weather conditions and low temperatures, the ice freezes into a solid and continuous columnar ice cover. There is less incorporation of foraminifera by rising ice crystals, thus the organisms reach this habitat mainly by active migration.

Many foraminifers are able to survive and grow in the ice, as indicated by the larger test sizes of specimens found mainly in older and thicker ice. However, no reproduction takes place in the ice. Probably they grow in the ice until they reach their reproduction size,

afterwards they migrate into the water column to reproduce. This is established by the occurrence of only pre-reproduction signs of individuals living in the ice.

N. pachyderma uses the ice as an important habitat to overwinter since algae biomass is high and serves as a food source. Consequently this species is able to survive in high abundances outside the short Antarctic summer. High seasonal fluctuations of the sea ice cover in this region, favours the survival of organisms specially adapted to this habitat.

In addition, geographical variations in the population structure were observed in winter over the entire Weddell Gyre in both the ice and the water column population. In one and two year old ice and the underlying water column (western part) the largest specimens with the largest proloculi predominated. In contrast, in younger ice and the underlying water column (eastern part) the smallest proloculi can be found. This spatial and temporal differentiation of the populations in the ice and the water may be related to the ice cover and the clock wise rotation of the ice in the Weddell Gyre. At least part of the older population living in the ice in the western area of the Weddell Sea were incorporated into the ice during the ice formation processes in autumn in the eastern Weddell Sea and transported into this region over a long time span of up to 1½ years.

The similarity in foraminifera population-structure both living in the ice and the water column point toward a mutual influence between the individuals of these two habitats. This assumption is supported by the fact that the prevailing winds, ice formation processes and currents would cause the transport of specimens in both habitats into different areas.

In the Weddell Sea, foraminifera standing stock is influenced by the large scale cyclonic currents within the Weddell Gyre. The input of individuals from the Antarctic Circumpolar Current, the incorporation of individuals into the ice, the transport of the ice, the release of organisms from the ice and the seasonal meltwater induced stratification of the surface.

1. EINLEITUNG

Planktische Foraminiferen nehmen zwar hinsichtlich ihrer Biomasse und Artenzahl nur einen sehr geringen Prozentsatz am gesamten Zooplankton ein; ihre Kalkgehäuse, welche unaufhörlich zum Meeresboden sinken, bilden jedoch in Gebieten mit hoher Produktivität den sogenannten "Globigerinen-Schlamm" (Vincent und Berger 1981). Dieser ist für die Paleozoozoographie und Paleoklimatologie von besonderer Bedeutung, um biostratigraphische Analysen durchzuführen, denn planktische Foraminiferen stellen wichtige Leitfossilien seit der höheren Unterkreide dar (Ziegler 1983).

Im Gegensatz zu den lückenhaften Kenntnissen zur Biologie von *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg) sind die Informationen über die artenreicheren tropischen Foraminiferen recht beachtlich. Zytologische und histologische Untersuchungen wurden vorgenommen, um diejenigen Vorgänge zu erfassen, die für die Umsetzung der genetischen Information in Morphologie, Stoffwechsel, Reizfähigkeit, Aktivität, Schalenbildung und Reproduktion verantwortlich sind (Lee et al. 1965, Fèbvre-Chevalier 1971, Anderson und Bé 1976a,b, Hemleben et al. 1977, Anderson und Bé 1978, Bé et al. 1983, Anderson 1984).

Im Vergleich hierzu fanden Arbeiten zur Ökologie vor allen Dingen an Arten statt, welche in subtropischen und gemäßigten Breiten beheimatet sind. In den nördlichen Subtropen, in der Nähe von Bermuda, wird die Verbreitung der planktischen Foraminiferen intensiv beeinflusst von ausgeprägten saisonalen Veränderungen der Oberflächenhydrographie. Hier führen zusätzliche Überlagerungen durch regionale Einflüsse zu einer Veränderung dieser jahreszeitlich bedingten Faunenzusammensetzung (Bé 1960, Tolderlund und Bé 1971, Deuser et al. 1981a, Williams 1981). Jones (1964), Bé und Hamlin (1967), Bé et al. (1971) und Hutson (1977) führten vergleichbare Untersuchungen in ähnlichen geographischen Arealen durch. Im Gegensatz zu diesen umfassenden Forschungsarbeiten sind entsprechende Studien in niederen und hohen Breiten selten (Thunell und Reynolds 1984).

Derartige Untersuchungen sind für geologische Fragestellungen von besonderer Bedeutung. So führt die Bestimmung der saisonal beeinflussten Faunenzusammensetzung und der hierdurch induzierten Sedimentationsrate planktischer Foraminiferen zu einem besseren Verständnis der Thanatozönose (Tolderlund und Bé 1971, Thunell und Reynolds 1984). Dementsprechend variierende Sedimentationen führen zu einer Veränderung des Sauerstoffisotopensignals planktischer Foraminiferen (Deuser 1978, Williams et al. 1979, Deuser et al. 1981a, Williams 1981, Curry et al. 1983).

Möglicherweise differenzierte sich *N. pachyderma* (Ehrenberg) von *Globorotalia continuosa* (Blow) im obersten Abschnitt des Neogens. Identische morphologische Charakteristika sind unter anderem die Ultrastruktur, die ungewöhnliche Windungsweise mit einer leichten Reduktion der Kammerzahl pro Windung im terminalen Stadium und die Lippe und Orientierung der Apertur. *N. pachyderma* ist als Turborotaloid ein Mitglied des wichtigen und kontinuierlichen Bestandes känozoisch planktischer Foraminiferen. Aus ihnen entwickelten sich zum Beispiel Fohsella, Menardella und Hirsutella (Bandy 1972).

N. pachyderma ist eine der wichtigsten planktischen Foraminiferen zur Rekonstruktion quartärer und spät känozoischer Epochen höherer Breitengrade anhand mariner Ablager-

ungen (Healy-Williams 1984). Aus zahlreichen Untersuchungen geht hervor, daß die Drehrichtung und die Kammerzahl der letzten Windung bedeutende Übereinstimmungen mit den Wassermasseneigenschaften aufweist (Ericson 1959, Bandy 1960, Herb 1968, Kennett 1968, Malmgren und Kennett 1972, Vella 1974, Vella et al. 1975).

Bandy et al. (1969) beschrieben die Vereisung des südlichen Alaskas vor circa 13 Millionen Jahren (Miozän) mit Hilfe des Eintrags der planktischen Kaltwasserforaminifere *N. pachyderma*. Auch Vilks (1969) stellte Veränderungen des Klimas und/oder Meeresspiegels während des Holozäns mit Hilfe von *N. pachyderma* und einiger anderer benthischer Foraminiferenarten in der kanadischen Arktis dar. Außerdem beschrieb er im selben Gebiet die Löslichkeit von Gehäusen an dieser Art anhand von Fängen aus dem Wasser und Sediment (Vilks 1975). Keller (1978) nutzte morphologische Variationen im Nordpazifischen Ozean zu paleoklimatologischen Analysen. Dowsett und Poore (1990) bestimmten das Klima mit Hilfe pliozäner und holozäner Ablagerungen des Nordatlantiks.

Im südwestpazifischen Ozean differenzierte Kennett (1968) die Wassermassen anhand unterschiedlicher Morphotypen von *N. pachyderma*. Malmgren und Kennett (1972) untersuchten verschiedene phänotypische Variationen anhand Drehrichtung und biometrischer Daten im südlichen Pazifik. Sie unterschieden in diesem Gebiet die Wassermassen mit Hilfe 18 verschiedener planktischer Foraminiferenarten und der Drehrichtung von *N. pachyderma* (Malmgren und Kennett 1973). Srinivasan und Kennett (1974) stellten paleoklimatologische Zyklen der letzten 6 Millionen Jahre anhand der sekundären Verkalkung im Südpazifik dar. Sie unterschieden Wassermassen mit Hilfe der Ultrastruktur vom späten Miozän bis zur Gegenwart (Kennett und Srinivasan 1974). Im Gegensatz hierzu beschrieben Williams und Keany (1978) im südlichen Indischen Ozean 12 eiszeitliche und zwischeneiszeitliche Zyklen anhand biostratigraphischer Ablagerungen und Sauerstoffisotopenanalysen. Malmgren (1984, 1985) stellte die Löslichkeit von Gehäusen planktischer Kaltwasserforaminiferen im südlichen Atlantischen Ozean dar.

Bandy und Theyer (1971) führten morphologische Untersuchungen an Individuen aus Sedimentproben und Planktonfängen in beiden Hemisphären durch. Hecht (1976) lieferte Hinweise zur optimalen Temperatur pleistozäner planktischer Foraminiferen mit Hilfe ihrer Größenverteilung. Klimaveränderungen anhand pleistozäner Sedimente (Santa Barbara, California) wurden dargestellt von Patterson et al. (1990).

Beobachtungen an rezenten Exemplaren von *N. pachyderma* niedriger Breitengrade, z.B. des Nordatlantiks, lieferten bereits wichtige Aspekte zur saisonalen und geographischen Verbreitung dieser Art (Bé 1959, Bé und Hamlin 1967, Cifelli und Smith 1970, Bé et al. 1971, Tolderlund und Bé 1971). In der Sargassosee im Gebiet um Bermuda stellte Bé (1960) die jahreszeitliche Verbreitung dar, andere Studien wurden im Nordostpazifik realisiert von Reynolds und Thunell (1985, 1986) und Reynolds-Sautter und Thunell (1989). Untersuchungen zur Ökologie und Morphometrie fanden von Kahn (1981) im Nordostpazifik statt. Thunell und Reynolds (1984) lieferten weiterführende Einblicke in die saisonale Fluktuation im Panama Bassin. Forschungsarbeiten von Bé und Hutson (1977) brachten fortgesetzte Erkenntnisse zur Ökologie und geographischen Verbreitung im indischen Ozean. Boltovskoy (1971, 1973) lieferte wichtige Hinweise zum Vorkommen im Südatlantik. Hayward (1983) beschrieb die Zonierung der planktischen Foraminiferen in den Gewässern um Neuseeland.

In den polaren Gebieten der Arktis und Antarktis stellt *N. pachyderma* die einzige speziell an diesen extremen Lebensraum angepaßte Art dar. Dort herrscht fast ausschließlich diese planktische Foraminifere vor. Im Gegensatz hierzu ist die Biozönose der subpolaren

Gebiete vielfältiger und beheimatet auch andere Arten wie *Globigernia quinqueloba*, *Globigerina bulloides*, *Globigerinita bradyi*, *Globorotalia scitula*, *Globorotalia inflata*, *Globigerinita glutinata* und *Globorotalia truncatulinoides* (Bé 1977).

Zur Verbreitung und Ökologie von *N. pachyderma* in den arktischen Gewässern wurden Untersuchungen von Bé (1960), Vilks (1973), Arikawa (1983), Taniguchi und Bé (1985), Carstens (1988), Herman und Andersen (1989) und Carstens und Wefer (1992) durchgeführt. Carsola (1953) berichtete über ihr Vorkommen im arktischen Eis. Saisonale Untersuchungen im Weddellmeer mit Hilfe von Sedimentfallenexperimenten fanden statt von Wefer et al. (1982), Fischer et al. (1988), Wefer et al. (1990), Wefer und Fischer (1991) und Donner und Wefer (1994). Im Gegensatz zur Arktis stellt *N. pachyderma* in der Antarktis ein bedeutendes Mitglied der Eislebensgemeinschaft dar. Dieser Unterschied läßt sich mit den unterschiedlichen Eisbildungsprozessen und den unter anderem damit einhergehenden andersartigen Texturbeschaffenheiten des Eises in der Antarktis im Vergleich zur Arktis erklären (Spindler 1990). Untersuchungen an Individuen der Wassersäule der Antarktis fehlen fast vollständig, während Studien zum Einschluß in das Eis der Antarktis sehr häufig sind (Lipps und Krebs 1974, Spindler und Dieckmann 1986, Spindler 1990, Spindler et al. 1990, Dieckmann et al. 1991, Spindler 1991).

Von größtem wissenschaftlichem Wert vor allen Dingen für die Taxonomie sind Schalen junger Tiere. Um die Zuordnung der Gehäuse zu den Arten und Gattungen besser deuten zu können, wurden deshalb schon früh ontogenetische Studien durchgeführt (Rhumbler 1911, Brönnimann 1950, Parker 1962). Auch jüngere Untersuchungen in dieser Richtung brachten weitere Einblicke in die Ontogenie planktischer Foraminiferen und somit auch ihrer Verwandtschaftsverhältnisse (Brummer et al. 1986, 1987 und Wei et al. 1992). Entwicklungsbiologische Analysen an Gehäusen von *N. pachyderma* fanden bereits von Bé (1960), Olsson (1971), Arikawa (1983) und Healy-Williams (1984) statt.

Fragestellung:

- Welche morphologischen und biometrischen Veränderungen können in der ontogenetischen Entwicklung dieser Art beschrieben werden ?
- Sind während der ontogenetischen Entwicklung saisonale Variabilitäten von Bedeutung ?
- Wie äußern sich saisonal bedingte Bestandsschwankungen ?
- Durch welche biotische und abiotische Faktoren werden derartige saisonale Fluktuationen beeinflusst ?
- Inwiefern ist die Bestandsentwicklung von der Phytoplanktonbiomasse abhängig, stellt diese Foraminifere somit ein Indikator für Produktivität dar ?
- Finden innerhalb der Wassersäule vertikale Wanderungen während der ontogenetischen Entwicklung statt ?
- Fördert die Population der herbstlichen Eisbildungsprozesse die Besiedlung des Meereseises ?
- Variiert die quantitative Besiedlung aufgrund des vorzufindenden Eistypes ?

- Inwiefern beeinflusst das Habitat Eis die in ihm lebende Population ?
- Wie bedeutend ist die Überwinterung in diesem Habitat für den Fortbestand der Population in diesem extremen polaren Lebensraum ?
- Findet eine gegenseitige Beeinflussung der Populationen von Eis und Wassersäule statt ?
- Inwieweit wird die Population des Weddellmeeres beeinflusst durch die großräumigen zyklonischen Strömungen des Weddellwirbels, dem Einschluß von Tieren in das Eis, dem Eintrag von Individuen aus dem Antarktischen Zirkumpolarstrom und dem Eis, der Verfrachtung des Eises und der saisonalen Bildung einer schmelzwasserinduzierten Oberflächenschichtung ?

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Untersuchungsgebiete

Um die saisonale und geographische Abhängigkeit der Foraminiferenpopulation zu untersuchen, wurde das Probenmaterial ganzer Expeditionen (ANT V/2, ANT VIII/2, ANT X/3) und Teile des Probenmaterials einzelner Fahrtabschnitte (ANT III/3, ANT V/3, ANT IX/3) bearbeitet (Abb. 1; Tab. 1 Anhang):

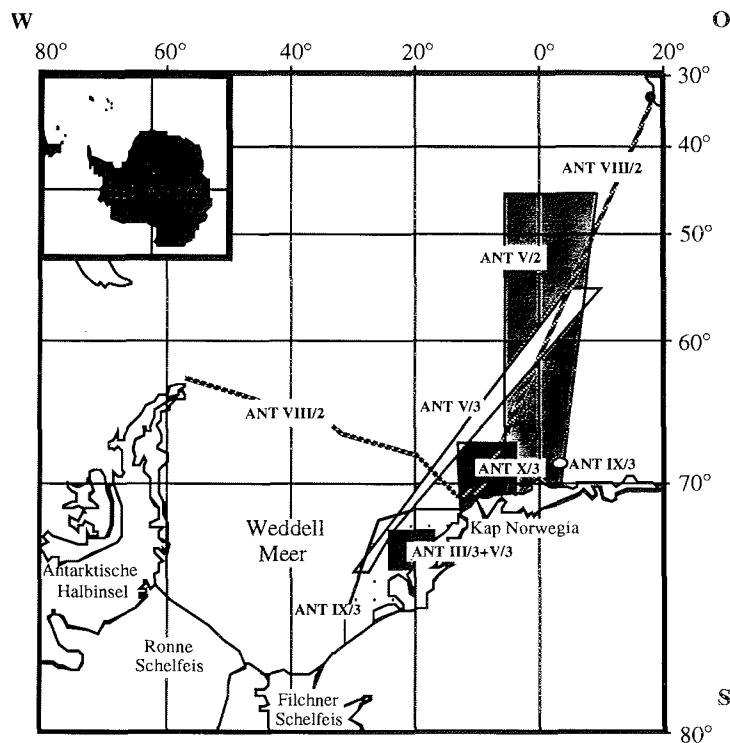


Abb. 1 Lage der Untersuchungsgebiete.

- ANT III/3; 03.01.1985-05.03.1985; Sommer
- ANT V/2; WWSP '86; 27.06.1986-17.09.1986; Winter
- ANT V/3; WWSP '86; 29.09.1986-14.12.1986; Spätwinter bis Frühjahr
- ANT VIII/2; WWGS '89; 11.09.1989-30.10.1989; Spätwinter
- ANT IX/3; 03.01.1991- 28.03.1991; Sommer
- ANT X/3; 27.03.1992-19.05.1992; Herbst

WWSP: "Winter Weddell See Projekt"

WWGS: "Winter Weddell Gyre Study"

Eine Auflistung der Quellen von biotischen und abiotischen Parametern ist in Tabelle 2 (Anhang) dargestellt.

Sommerexpedition ANT III/3:

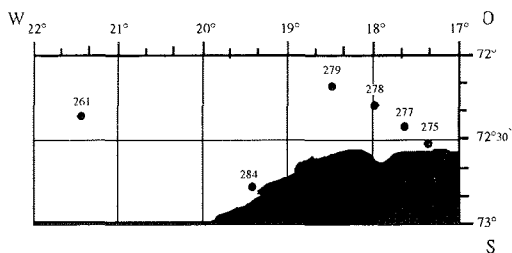


Abb. 2 Stationen (Wassersäule) der Sommerexpedition ANT III/3 (Vestkapp-Gebiet).

Zur Darstellung der Populationsstruktur des kurzen antarktischen Sommers wurden die Daten aus der Wassersäule des Vestkapps herangezogen (Abb. 2). Die Proben zu dieser Untersuchung wurden vom 24. bis 31. Januar 1985 gewonnen. Zur genaueren Beschreibung des Untersuchungsgebietes siehe Hempel (1985).

Winterexpedition ANT V/2:

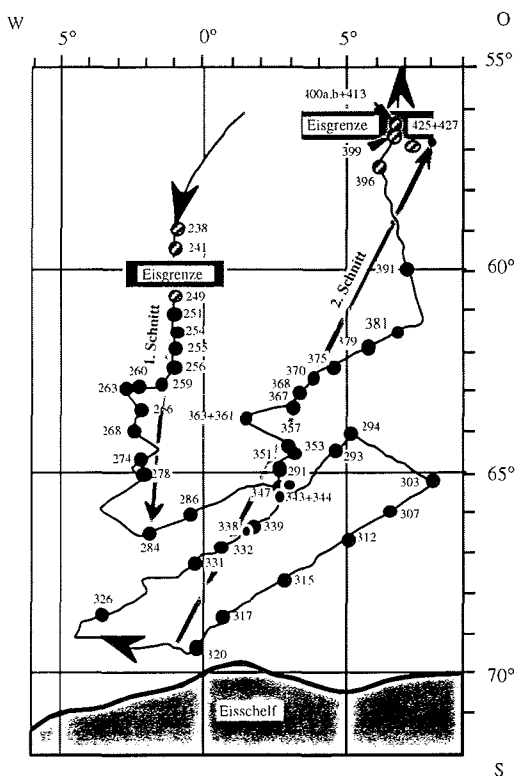


Abb. 3 Fahrtroute der Polarstern während der Winterexpedition ANT V/2.

- Multinetz- und Apsteinnetzstationen
- ⊗ Stationen von Eis und Wassersäule

Die Fahrtroute der "Polarstern" gliederte sich in zwei Abschnitte (Abb. 3). Der 1. Schnitt in südliche Richtung von der Eiskante ins Packeis begann am 18. Juli 1986 auf Position 59°S/1°W nördlich der Eisgrenze (St. 238) und endete am 26. Juli 1986 auf Position 66°40'S/2°W (St. 284). Der 2. Schnitt besaß einen nahezu entgegengesetzten Verlauf, jedoch um ca. 30° in östliche Richtung geneigt. Er begann am 8. August 1986 zwischen den Stationen 326 und 320 etwa auf Position 69°17'S/0°51'W und endete am 9. September 1986 östlich der Station 413 annähernd auf Position 56°55'S/8°3'O, in der Nähe der Eiskante. Mit Hilfe dieser beiden Schnitte konnten die Situationen dargestellt werden, welche in etwa in der Mitte des Winters und des Spätwinters anzutreffen waren. Die Beschreibung dieses Fahrtabschnittes kann Schnack-Schiel (1987) entnommen werden.

Winterexpedition ANT V/3:

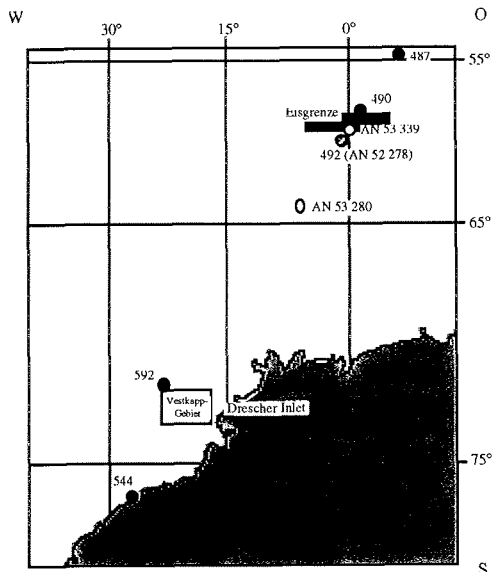


Abb. 4 Übersicht zur Lage der Stationen des Fahrtabschnittes ANT V/3 (Kasten: Vestkapp-Gebiet; siehe Abb. 5).

- Multinetzstationen
- ⊘ Multinetz- und Eisstationen
- Eisstationen

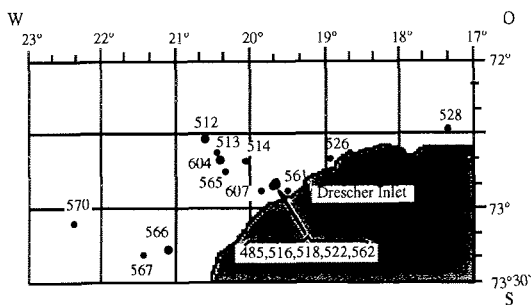


Abb. 5 Stationen (Wassersäule) der Winterexpedition ANT V/3 (Vestkapp-Gebiet).

Das Untersuchungsgebiet dieses Fahrtabschnittes (östlicher Weddellwirbel) reichte von der Nordgrenze des winterlichen Packeisgürtels (59°) bis in das südöstliche Weddellmeer (77°). Die Untersuchungen im Gebiet des Schelfrandes mit der Küstenpolynia vor Vestkapp (ca. 72°) von Mitte Oktober bis Mitte November lagen im Schwerpunktprogramm dieses Fahrtabschnittes (Schnack-Schiel 1987).

Die Daten wurden aufgrund des abweichenden Arbeitsgebietes und unterschiedlicher Messmethoden in zwei Datenklassen eingeteilt (Abb. 4 und 5). Die Individuen der ersten Datenklasse (I) stammen von einigen Stationen, welche auf einem Schnitt von der Nordgrenze des winterlichen Packeisgürtels (über die Westwind-Drift) bis in das südöstliche Weddellmeer lagen (Abb. 4). Sie wurden Anfang Oktober gefangen (Winter).

Die Individuen der zweiten Datenklasse (II) stammen aus dem Bereich des Schelfrandes und der Küstenpolynia vor Vestkapp, sie wurden von Mitte Oktober bis Mitte November (Winter) gewonnen (Abb. 5). Diese Organismen dienen zu einem saisonalen Vergleich mit den Exemplaren, welche während der Sommerexpedition ANT III/3 im Vestkapp-Gebiet erhalten wurden. Eine Beschreibung der Expedition ANT V/3 wurde von Schnack-Schiel (1987) veröffentlicht.

Winterexpedition ANT VIII/2:

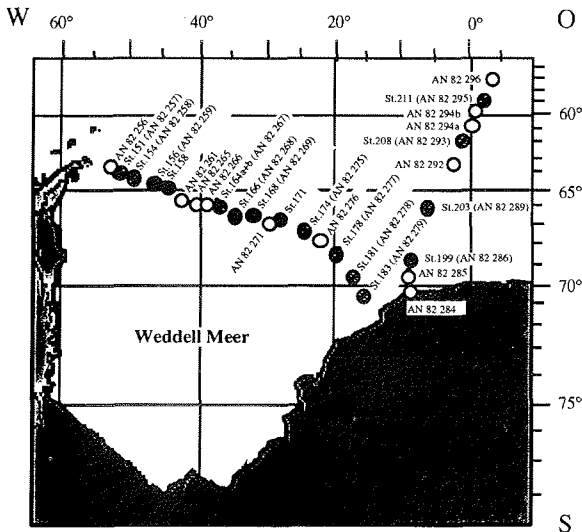


Abb. 6 Stationen auf der Fahrtroute von "Polarstern" durch den Weddellwirbel während der Winterexpedition ANT VIII/2 (WWGS 1989).

- Multinetzstationen
- Multinetz- und Eisstationen
- Eisstationen

Beide Schnitte (Abb. 6) dieses Fahrtabschnittes von der Antarktischen Halbinsel zur Georg-von-Neumayer-Station (1. Schnitt) und von dort nordwärts nach Kapstadt (2. Schnitt) durchquerten den Weddellwirbel (Augstein et al. 1991). Der 1. Schnitt begann am 13. September 1989 auf Position 63°29'S / 51°43'W (AN 82 256) und endete am 6. Oktober 1989 auf Position 70°21'S / 13°25'W (St. 183). Der 2. Schnitt begann am 11. Oktober 1989 auf Position 70°31'S / 8°10'W (AN 82 284) und endete am 23. Oktober 1989 auf Position 57°16'S / 4°2'O (AN 82 296). Von besonderem Interesse war die Untersuchung der Wechselwirkung von Eis und Wassersäule. Eine detaillierte Beschreibung des Fahrtverlaufes wurde von Augstein et al. (1991) veröffentlicht.

Sommerexpedition ANT IX/3:

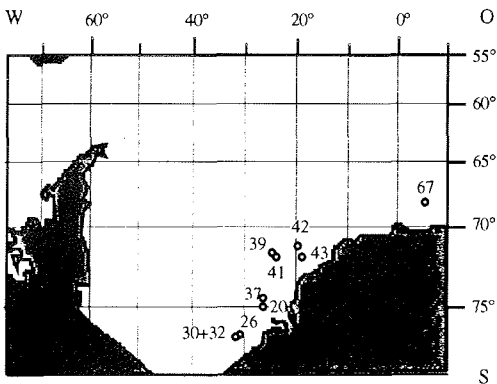
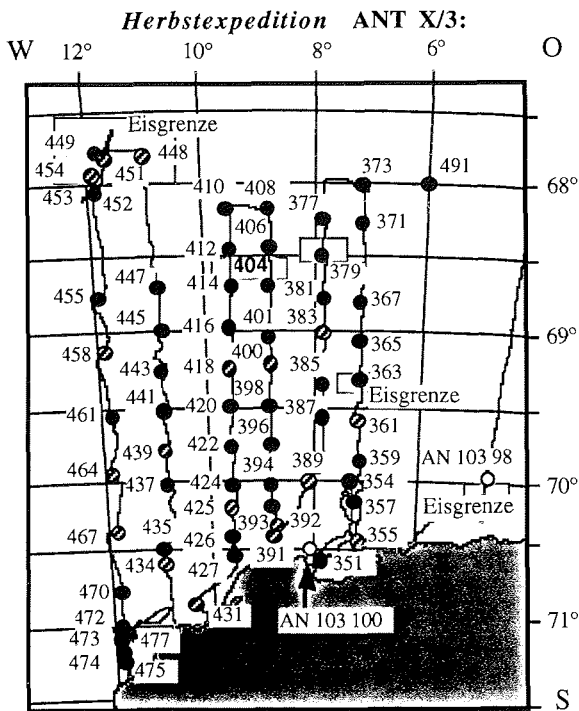


Abb. 7 Eisstationen während der Sommerexpedition ANT IX/3.

Von diesem Fahrtabschnitt, der im südlichen Sommer durchgeführt wurde, standen Daten aus Eisproben zur Verfügung (Abb. 7). Diese wurden auf dem schelfeisnahen Gebiet im östlichen und südöstlichen Weddellmeer und auf einem Schnitt zur Polarsternkuppe gewonnen (Weissenberger 1992). Eine detaillierte Beschreibung des Untersuchungsgebietes fand von Bathmann et al. (1992) statt.



Dieser Fahrtabschnitt stand unter dem Motto "Herbst im Eis". Er diente zur Untersuchung der Eisbildungsprozesse im östlichen und südöstlichen Weddellmeer. Auf mehreren Nord/Süd- und Süd/Nordschnitten (Abb. 8) von der Eiskante ins Packeis in einem Gebiet zwischen 67°30'-71°S und 12°-6°O wurde der Einschluß von Organismen ins Eis und deren Vitalität im Eis untersucht (Spindler et al. 1993). Die vorrückende Eiskante wurde im Laufe von 7 Schnitten mehrere Male durchquert. Auf diese Weise wurde es möglich, Proben aus unterschiedlichen Stadien des neugebildeten Eises und der Wassersäule zu erhalten, da es sich hier um ein Gebiet mit schneller Eisbildung handelt (Gleitz und Thomas 1993). Eine Darstellung der Fahrtroute wurde von Spindler et al. (1993) erarbeitet.

Abb. 8 Fahrtroute der "Polarstern" während der Herbstexpedition ANT X/3.

- Multinetzstationen
- ⊘ Multinetz- und Eisstationen
- Eisstationen

2.2. Probennahme

Wassersäule:

Multinetzfänge (Maschenweite: 100 μm ; Netzöffnungsfläche: 0,25 m^2 ; Weikert & John 1981) wurden aus fünf verschiedenen Fangtiefen erhalten. Die Fangtiefen richteten sich unter anderem nach den Wassermassen (siehe hierzu Tab. 1 Anhang). Die Hievgeschwindigkeit betrug 0,5 bis 1 $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$.

Die vertikalen Apsteinnetze (Maschenweite: 20 μm ; Netzöffnungsfläche: 240,5 cm^2) wurden im Laufe der Winterexpedition ANT V/2 aus 60 m Wassertiefe gezogen, während die der Herbstexpedition ANT X/3 bis 50 m Tiefe reichten. Das Netz mußte per Hand gezogen werden, da die Hievgeschwindigkeiten der Winden des Schiffes zu schnell waren.

Die Proben wurden direkt nach dem Fang mit 4%-igem boraxgepuffertem Formaldehyd fixiert und zur späteren Untersuchung aufbewahrt. Einige der Proben wurden aufgrund der hohen Individuenzahlen mit einem Planktonteiler geteilt.

Das filtrierte Volumen wurde aus der Fangtiefe und der Netzöffnungsfläche unter Voraussetzung einer 100%-igen Filtrationseffizienz der Netze berechnet.

Eis:

Die Eisproben wurden mittels eines 3" und 4" CRELL Bohrers gewonnen. Die zu Vergleichen dienenden Kerne (Chlorophyll a-Gehalt, Salinität, Temperatur, Nährstoffe usw.) wurden so nahe wie möglich beieinander gebohrt. Zur genaueren Beschreibung der Methodik siehe Weissenberger (1992).

Die ersten Buchstaben und Ziffern der Proben kennzeichnen die Expedition (z.B. ANT X/3 = AN 103), während die letzten drei Ziffern den Tag nach dem julianischen Kalender definieren (z.B. 296 = 23.10.1989).

Die Individuen der Eisproben wurden soweit wie möglich bereits auf dem Schiff aussortiert und bis zur weiteren Bearbeitung im Alfred-Wegener-Institut mit 4%-igem boraxgepuffertem Formaldehyd fixiert.

2.3. Bearbeitung der Proben

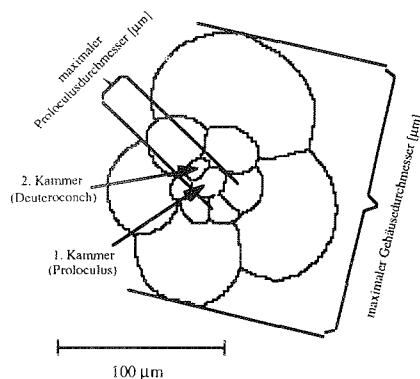


Abb. 9 Bestimmung des maximalen Gehäuse- und Proloculusdurchmessers.

Die Individuen des Eises, der Multinetz- und Apsteinnetzfüge wurden gleichermaßen behandelt. Um das Aussortieren zu erleichtern wurden die Proben zunächst in einem Becherglas rotierend bewegt, bis sich die schwereren Foraminiferen (und unter anderem auch andere Organismen) im Zentrum des Gefäßes befanden. Auf diese Weise wurde das Material nach der Dichte fraktioniert. Anschließend wurde die Materie, welche sich im Zentrum des Gefäßes befand, mit einer Pipette abgesaugt und aussortiert. Dies wurde solange wiederholt, bis keine Foraminiferen mehr gefunden wurden. Das Aussortieren und Zählen erfolgte unter einem Binokular.

Zum Vermessen wurden die Exemplare mit der Umbilikalseite nach oben in Utermöhlkammern aufgereiht. Anschließend wurde die Windungsrichtung, der Verkalkungsgrad und das Auftreten von Kümmerkammern protokolliert. Außerdem wurde (für die Expeditionen ANT X/3 und ANT VIII/2) erfaßt, ob es sich um ein während des Fanges noch lebendes oder bereits totes Tier handelte, indem das Gehäuse auf Zytoplasmahalte überprüft wurde. Unter einem Umkehrmikroskop wurde schließlich bei einer bestimmten Anzahl der Tiere die maximale Gesamt- und Proloculusgröße vermessen (Abb. 9) und die Kammern gezählt.

Mit einem Elektronenmikroskop der Firma Philips (Typ SEM 515) wurden rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von Individuen der Winterexpedition ANT VIII/2 und der Herbstexpedition ANT X/3 angefertigt.

Eine Beschreibung der Stationspositionen, der Entnahmemethoden und der Bearbeitungsweisen der Proben befindet sich in Tabelle 1 (Anhang).

2.4. Berechnungsverfahren

Berechnung von "Residual"-Werten:

Diese Berechnungen dienen zur Darstellung der Populationsstruktur in Abhängigkeit von der Tiefe und der Eisbedeckung. Zunächst wurden alle Individuen unabhängig von diesen Bedingungen zusammengefaßt und die durchschnittliche relative Häufigkeit jeder Größenklasse ermittelt. Um den Trend der Größenentwicklung darzustellen, wurden anschließend sogenannte "Residuals" errechnet. Die durchschnittliche relative Häufigkeit jeder Größenklasse der gesamten Fangperiode repräsentiert die zu erwartende Häufigkeit, falls eine homogene Größenverteilung in der Population angenommen wird. Wird nun dieser Wert von der wirklich vorgefundenen Häufigkeit (in einer bestimmten Tiefe oder Entfernung von der Eiskante) subtrahiert, erhält man einen Wert, welcher angibt, ob eine bestimmte Größenklasse überrepräsentiert (positiver Wert) oder unterrepräsentiert (negativer Wert) ist. Somit geben die "Residuals" an, inwieweit ein Wert vom erwarteten Wert, der einer nicht realen stabilen Population entstammt, abweicht. Die Trends wurden dargestellt als Isolinien (Bijma et al. 1990). Hierzu wurde auf einem Apple Macintosh Rechner das Contourenprogramm von SYSTAT 5.0 (1990) genutzt.

Berechnung der sukzessiven Größenzunahme pro angefügter Kammer:

Zur Beschreibung der Wachstumskurve (Kap. 3.1.2.1., Abb. 10) wurden alle Individuen von *N. pachyderma* (sinistral) der Expedition ANT V/2 herangezogen. Es wurden die Exemplare dieser Expedition gewählt, da das Material mit einem Apsteinnetz der Maschenweite 20 µm gewonnen wurde. Es kann deshalb angenommen werden, daß alle Größenklassen repräsentativ vertreten sind. Die Auftragung des maximalen Gehäusedurchmessers gegen die Kammerzahl beruht auf der Berechnung der durchschnittlichen Schalengröße bei unterschiedlicher Kammerzahl mittels aller vorhandenen Tiere.

Die Größenzunahme, die anhand der Individuen anderer Expeditionen beschrieben wurde, diente lediglich vergleichenden Zwecken. Gründe hierfür sind zum einen die Anwendung des Multinetzes (Maschenweite: 100 µm), so daß ein wichtiger Teil der Population den Kalkulationen nicht zur Verfügung stand. Zum anderen fanden die Berech-

nungen anderer Expeditionen meist auf der Basis einer geringeren Foraminiferenzahl statt.

2.5. Angewandte Statistik

Standardfehler (Std.Fehler):

Der Standardfehler (s_Y) z.B. des Mittelwertes ist die Standardabweichung (s) der Verteilung der Mittelwerte für Proben einer bestimmten Probengröße (n). Die Standardabweichung (Std.Abweichung) bestimmt somit die Abweichung von einem Mittelwert, während der Standardfehler (Std.Fehler) die Abweichung von Mittelwerten feststellt (Sokal und Rohlf 1981).

Da es jedoch nur in den seltensten Fällen möglich ist, eine große Anzahl von Proben der Probengröße (n) zu erhalten, aus welchen die Standardabweichung der Mittelwerte direkt kalkuliert werden kann, muß die Standardabweichung der Mittelwerte (Standardfehler) von einer einzigen Probe errechnet werden (Sokal und Rohlf 1981). Die hierzu angewandten Formeln findet man bei Sokal und Rohlf (1981) und Bortz et al. (1990).

Der Standardfehler drückt aus, inwieweit der Mittelwert einer wiederholten Probennahme der Probengröße (n) dem Mittelwert der Population entspricht. Der 95%-ige Standardfehler gibt die Spannweite an, in welcher mit 95%-iger Wahrscheinlichkeit der Mittelwert der Population liegt (Sokal und Rohlf 1981).

Rangvarianzanalyse nach Kruskal-Wallis:

Parametrische, d.h. verteilungsgebundene Tests sind nur unter speziellen Voraussetzungen gültig und aussagekräftig. Formal gesehen muß in jedem Einzelfall belegt werden, daß diese Voraussetzungen gegeben sind (Bortz et al. 1990).

Bei parametrischen Tests ist der zu prüfende statistische Kennwert in der Regel die Varianzhomogenität bzw. bei kleineren Stichproben ($n < 30$) die Normalverteilung. Sind die Voraussetzungen für parametrische Tests nicht erfüllt, muß ein nichtparametrischer Test angewandt werden (Bortz et al. 1990).

Da ein Großteil der untersuchten Proben diesen Voraussetzungen nicht genügte, wurde ein nichtparametrischer (verteilungsfreier) Test gewählt. Es wurden somit keine Mittelwerte verglichen, sondern Ränge. Dies bedeutet, daß den einzelnen Meßwerten der unterschiedlichen Proben entsprechend ihres Wertes Ränge zugeordnet wurden. Mit dem angewandten Test wurde nun überprüft, inwieweit sich die Rangplätze der einzelnen Proben unterscheiden.

Hierzu wurde die Rangvarianzanalyse nach Kruskal-Wallis (als a-posteriori-Test) bei $\alpha = 0,05$ genutzt. Dieser Test ermöglicht es, daß jede der Stichproben jeder anderen zu vergleichenden Probe paarweise gegenübergestellt werden kann, um festzustellen, zwischen welchen Proben bedeutsame Unterschiede bestehen (Bortz et al. 1990).

Eine präzise Beschreibung des Tests von Kruskal-Wallis mit angewandten Formeln und die vorangegangenen Entscheidungskriterien sind Bortz et al. (1990) zu entnehmen. Die durchschnittlichen Ränge der einzelnen Stichproben wurden mit Hilfe des Statistikprogramms Stat View errechnet (Stat View™ SE + Graphics, 1988).

Test auf Abweichung von der Normalverteilung:

Normalerweise wird empfohlen, die Prüfung, je nachdem, ob varianzhomogene bzw. bei kleineren Stichproben ($n < 30$) normalverteilte Meßwerte vorliegen, in Form einer Augenscheinprüfung vorzunehmen. Denn im allgemeinen tritt erst beim Nichteinhalten einer oder mehrerer Voraussetzungen eine problematische Verzerrung parametrischer Tests auf (Bortz et al. 1990). Bei bestimmten Anforderungen ist es jedoch zulässig, einen kalkulierbaren Test anzuwenden, welcher auf Abweichung von der Normalverteilung prüft.

Es gibt zwei Arten, auf welche eine Häufigkeitsverteilung von der Normalverteilung abweicht. Die eine Art ist die "skewness", was Asymmetrie bedeutet. In diesem Fall ist ein Teil des Graphen verzerrter als der andere. Bei derartigen Häufigkeitsverteilungen stimmen Median und Mittelwert nicht überein.

Eine andere Art ist die "kurtosis". Bei einem "leptokurtischen" Graphen konzentrieren sich die meisten Werte nahe dem Mittelwert und sehr wenige Werte befinden sich an den Enden der Verteilung. Eine "platykurtische" Häufigkeitsverteilung ist extrem flach mit sehr vielen Werten an den Enden des Graphen. Eine bimodale Verteilung ist eine extrem "platykurtische" Kurve. Im Gegensatz hierzu besitzt eine "mesokurtische" Kurve eine gemäßigte Verteilung an der Spitze und den Enden des Graphen (Feldman et al. 1984).

Auf dem Apple Macintosh-Rechner (Power Book 145) wurde mit Hilfe des Statistikprogramms Stat View die "kurtosis" der Proben errechnet (Stat View™ SE + Graphics 1988). Die hierzu verwendete Gleichung kann Feldman et al. (1984) entnommen werden.

Ein negativer Wert der "kurtosis" charakterisiert einen "platykurtischen" und ein positiver Wert einen "leptokurtischen" Graphen. Der absolute Wert sagt wenig über die wahre Verteilung aus. Hierzu muß ein Test auf signifikante Abweichung von der Normalverteilung herangezogen werden (Sokal und Rohlf 1981). Die hierzu angewendeten Formeln und die vorausgegangenen Entscheidungskriterien können Feldman et al. (1984) entnommen werden.

3. ERGEBNISSE

3.1. Ontogenie

Bisher fanden nur sehr wenige ontogenetische Studien an *N. pachyderma* statt. Erste Analysen wurden in der Arktis an Individuen aus Plankton- und Sedimentproben durchgeführt (Bé 1960, Vilks 1973). Olsson (1971) beobachtete die Größenverteilung von Tieren aus Sedimentproben des Pleistozäns. Exemplare aus der Subarktis waren ontogenetisches Forschungsobjekt einer japanischen Studie (Arikawa 1983).

3.1.1. Morphologische Veränderungen während der Ontogenie

Mit Hilfe rasterelektronenmikroskopischer Aufnahmen können verschiedene Entwicklungsstadien aufgrund morphologischer Merkmale unterschieden werden, ähnlich wie auch für andere Arten planktischer Foraminiferen beschrieben (Brummer et al. 1986, 1987):

Proloculus Stadium:

Dieses Stadium entsteht aus der Verschmelzung zweier Gameten zur Zygote, welche sich vermutlich zu einer sphärischen ersten Kammer entwickelt. Das proloculus Stadium wurde bisher nur sehr selten beobachtet. Brummer et al. (1987) nehmen an, daß es sich bei den von Bé et al. (1985) gefundenen Proloculi irrtümlicherweise um verkalkte Dinoflagellatenzysten handelt. Jedoch auch von Ketten und Edmond (1979) und Bishop et al. (1980) konnten Proloculi beobachtet werden. Ein Grund für das nur sehr spärliche Auffinden dieses ein-kammerigen Stadiums ist vermutlich seine sehr geringe Verkalkung. Dies führt zu einem Zerbrechen der Tiere während des Fangens und Fixierens. Möglicherweise tritt die Verkalkung auch erst mit der Bildung der zweiten Kammer ein, oder aber die erste und zweite Kammer wird gleichzeitig gebildet. Die meist ebene Wand zwischen erster und zweiter Kammer scheint ein Indiz für die simultane Bildung dieser beiden Kammern zu sein (Bijma pers. Kom.). Dem proloculus Stadium fehlen Poren.

Juveniles Stadium (Tafel 1 a - h):

Das juvenile Stadium beginnt mit der Bildung der zweiten Kammer (Deuteroconch), die bedeutend kleiner ist als der Proloculus. Weitere Kammern werden in planspiraler Anordnung hinzugefügt, mit ähnlicher Morphologie, aber an Größe kontinuierlich zunehmend. Die Anzahl hängt in entscheidendem Maße von der Größe des Proloculus ab. Häufig besteht dieses Stadium aus 6 Kammern, welche die erste Windung bilden. Auf der Spiralseite befinden sich auf den Suturen Poren, während die Umbilikalseite nur in Ausnahmefällen Poren besitzt. Die Textur erscheint noch relativ glatt und die Position der Apertur ist marginal extra umbilikal, sie besitzt noch keine Lippe.

Neanisches Stadium (Tafel 2 a - d):

Im neanischen Stadium ändert sich die Form und Anordnung der Kammern. Die Kammern werden größer und runder, zudem wechselt ihre Position, die trochospirale Anordnung schreitet fort. Die Apertur verändert ihre Morphologie. Sie wandert von zunächst relativ marginal bis mehr oder weniger umbilikal, es beginnt die Bildung einer Lippe. Die Poren bedecken auf der Spiralseite mehr oder weniger die gesamte Schalenoberfläche, was für die Umbilikalseite noch nicht zutrifft. Die Bildung einer körnigen Feintextur beginnt. In der fortschreitenden Entwicklung werden meist fünf Kammern hinzugefügt, welche die zweite Gehäusewindung bilden. Diese Entwicklungsstufe wird charakterisiert durch morphologische Veränderungen, die den Übergang vom juvenilen zum erwachsenen Stadium beschreiben.

Adultes Stadium (Tafel 3 a - e):

Die trochospirale Anordnung der Kammern schreitet fort, die Textur wird zunehmend körniger. 4, 4^{1/2} und 5 Kammern formen die letzte Windung. Eine für erwachsene Tiere charakteristische Apertur mit jedoch (teilweise) immer noch nicht vollständig gestalteter Lippe wird gebildet. Die Kammern, welche zu diesem Stadium gehören, besitzen Poren. In der fortschreitenden Entwicklung kommt es zur Vorbereitung auf die Reproduktion.

Terminales Stadium (Tafel 4 a - g):

Während dieses Stadiums wird die Reproduktion eingeleitet. In der äußeren Morphologie wird dies unter Umständen sichtbar in der Bildung von gametogenetischen Merkmalen, wie Anbau einer Kümmerkammer als letzter Kammer und gametogenetischer Verkalkung. Aufgrund der sekundären Verkalkung werden die Poren fortschreitend unsichtbarer. Meist wird nur eine (letzte) Kammer angefügt. Die Apertur (mit Lippe) wird zusammengezogen und weist zunehmend zum Umbilikus. Am Ende dieses Stadiums bleibt nach dem Entlassen der Gameten schließlich nur noch ein leeres Gehäuse zurück. Parallel zu dieser Entwicklung treten charakteristische Veränderungen im Zytoplasma auf, wie zum Beispiel Vakuolisierung des Zellplasmas und Zellteilung (Hemleben et al. 1989).

Die durchschnittliche Gehäusegröße und Kammerzahl beim Wechsel von einem ontogenetischen Stadium zum nächsten wurde anhand biometrischer Analysen errechnet, welche im Kapitel 3.1.2.1. beschrieben werden. Die in Tabelle 1 angegebenen Werte stimmen mit den morphologischen Veränderungen weitgehend überein.

3.1.2. Quantitative Ontogenie

3.1.2.1. Wachstum

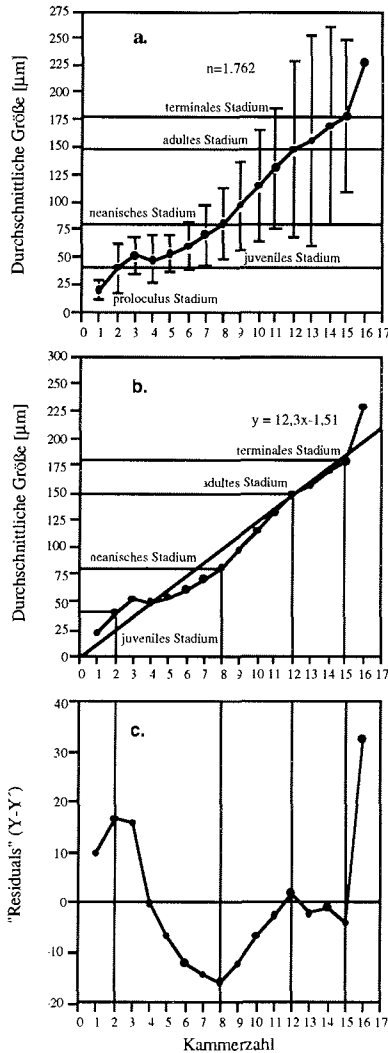


Abb. 10 Sukzessive Größenzunahme je Kammer, errechnet anhand des durchschnittlichen Gehäusedurchmessers bei unterschiedlicher Kammerzahl aller Individuen der Winterexpedition ANT V/2. a. Wachstumskurve (die Fehlerbalken entsprechen der Standardabweichung), b. Wachstumskurve und Regressionsgerade, c. Differenz zwischen durchschnittlicher Gehäusegröße und Regressionsgerade (Y-Y': "Residuals")

Mit Hilfe biometrischer Analysen läßt sich die Entwicklung planktischer Foraminiferen beschreiben. Hierzu dienen unter anderem Wachstumskurven, aus welchen artspezifische Steigungen hervorgehen. Die Wachstumskurve von *N. pachyderma* weist eine sigmoidale Veränderung der durchschnittlichen Gehäusegröße auf (Abb. 10a). Der unterschiedliche Steigungsgrad der Kurve deutet auf eine in verschiedene Phasen gliederbare Größenzunahme der Tiere hin (Allometrie).

Aufgrund dieser Phasen lassen sich, ähnlich wie für andere Foraminiferenarten (Brummer et al. 1986, 1987), auch für *N. pachyderma* fünf ontogenetische Entwicklungsstadien (proloculus, juveniles, neanisches, adultes und terminales Stadium) beschreiben. Derartige Unterteilungen mögen recht willkürlich erscheinen, aber fortschreitende Untersuchungen führen zu einer immer größeren Verifizierung derartiger Hypothesen.

Die durchschnittliche Gehäusegröße und Kammerzahl zu Beginn der einzelnen Stadien ist in Tabelle 1 aufgeführt. Der Übergang von einem ontogenetischen Stadium zum nächsten wird überwiegend durch die allometrische Größenzunahme bestimmt. Ein zusätzliches, nicht so maßgebendes Entscheidungskriterium, ist die Anzahl der Kammern. Ausnahmen hiervon stellen die Anfänge des proloculus und juveniles Stadiums dar, der Beginn dieser Stadien wird ausschließlich durch die Kammerzahl festgelegt.

Tab. 1 Durchschnittliche Gehäusegröße und Kammerzahl beim Übergang von einem ontogenetischen Entwicklungsstadium zum Nächsten.

Entwicklungsstadium	Gehäusegröße ± Std.Abweichung	Kammerzahl	Anzahl der Individuen [n]
Proloculus Stadium	20,6 µm ± 4,5	1	1.767
Juveniles Stadium	39,9 µm ± 11,4	2	4
Neanisches Stadium	80,9 µm ± 16,2	8	262
Adultes Stadium	148,2 µm ± 39,7	12	43
Terminales Stadium	178,6 µm ± 34,8	15	3

Anhand der Subtraktion der durchschnittlichen Gehäusegrößen (bei entsprechender Kammerzahl) von der Regressionsgeraden, ermittelt auf der Basis dieser durchschnittlichen Größenzunahmen je angefügter Kammer, ergeben sich Differenzen. Diese Werte kennzeichnen die Abweichung vom linearen Wachstum (Y-Y', Residuals) (Abb. 10b). Aus ihnen läßt sich eine Kurve mit negativer und positiver Steigung darstellen (Abb. 10c), welche ebenfalls auf ein allometrisches Wachstum hinweist. Aus Abbildung 10c wird ersichtlich, daß jede Phase durch einen Wechsel von positiver zu negativer Steigung der Kurve und umgekehrt gekennzeichnet ist. Diese Umkehrpunkte beschreiben den Beginn der verschiedenen Entwicklungsphasen.

Aus den dargestellten Kurven von Abbildung 10 (a,b,c) ergeben sich somit vergleichbare Resultate in der Beschreibung der ontogenetischen Entwicklungsstadien.

Aus den dargestellten Kurven von Abbildung 10 (a,b,c) ergeben sich somit vergleichbare Resultate in der Beschreibung der ontogenetischen Entwicklungsstadien.

3.1.2.2. Abhängigkeit des Wachstums vom Proloculusdurchmesser

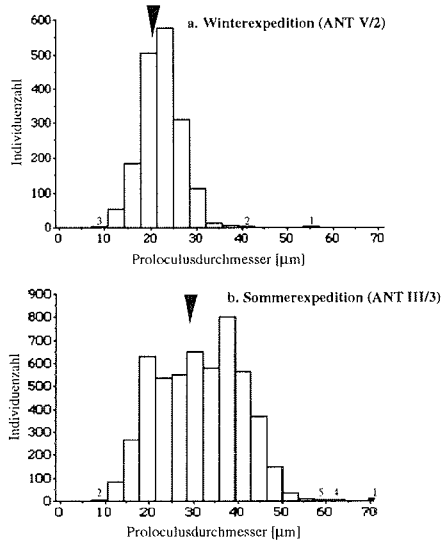


Abb. 11 Größenfrequenzen des Proloculusdurchmessers; Längenintervall: 3,57 µm; ▲: Mittelwert.

Innerhalb einer Art wird die sukzessive Größenzunahme pro angefügter Kammer sehr stark vom Durchmesser des Proloculus beeinflusst. Die Entwicklung des Proloculus der Individuen der Expedition ANT V/2 ist Abbildung 11a und Tabelle 4 zu entnehmen (Apsteinnetz; Maschenweite: 20 µm; Wassertiefe: 0-60 m). Die durchschnittliche Größe des Proloculus betrug 21 µm und die Spannweite lag zwischen 7 und 54 µm. Auf eine Abweichung von diesen Daten infolge saisonaler und geographischer Einflüsse wird später in diesem Kapitel eingegangen.

Aus der Darstellung der Größenzunahme pro angebaute Kammer bei unterschiedlichen Proloculusintervallen erhält man nahezu nebeneinander verlaufende Kurven mit jedoch unterschiedlichem Steigungsgrad (Abb. 12a).

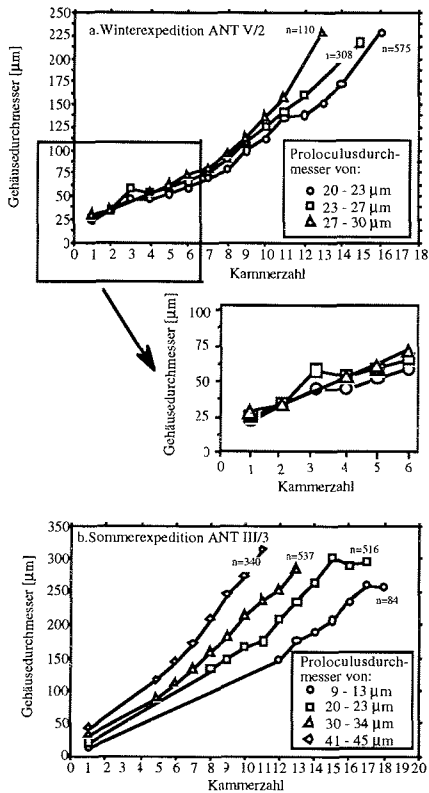


Abb. 12 Sukzessive Größenzunahme je Kammer bei unterschiedlichen Proloculusdurchmessern.

Tab. 2 Maximal erreichte durchschnittliche Gehäusegröße und Kammerzähl der Individuen der Sommerexpedition ANT III/3 bei unterschiedlicher Proloculusgröße.

Proloculusintervall:	Kammerzahl:	Gehäusegröße:
8,9 - 12,5 μm	17	259,4 μm
19,6 - 23,2 μm	15	302,7 μm
30,3 - 33,9 μm	13	285,0 μm
41,1 - 44,6 μm	11	313,5 μm

Tab. 3 Maximal erreichte durchschnittliche Gehäusegröße und Kammerzähl der Individuen der Winterexpedition ANT V/2 bei unterschiedlicher Proloculusgröße.

Proloculusintervall:	Kammerzahl:	Gehäusegröße:
19,6 - 23,1 μm	16	228,0 μm
23,2 - 26,7 μm	15	216,6 μm
26,8 - 30,3 μm	13	228,0 μm

Jede dieser Kurven repräsentiert eine Wachstumskurve bei variierenden Proloculusdurchmessern. Die jeweils erreichte durchschnittliche Gehäusegröße und Kammerzähl bei unterschiedlicher Proloculusgröße ist Tabelle 2 zu entnehmen.

Diese Illustration repräsentiert die Abhängigkeit der Größenzunahme vom Proloculusdurchmesser. Mit zunehmender Proloculusgröße stieg die Größenzunahme je angebaute Kammer.

Nur in den unteren Bereichen der Kurven (Tiere mit kleiner Kammerzähl) ergeben sich Überschneidungen. Diese Diskontinuitäten sind eventuell auf die geringe Anzahl an Exemplaren mit kleiner Kammerzähl zurückzuführen.

Ausgeprägter konnte dieses Resultat anhand der Größenzunahme bei unterschiedlichen Proloculusdurchmessern der Individuen der Sommerexpedition ANT III/3 beschrieben werden (Maschenweite: 100 μm; Wassertiefe: 0-1.000 m; Abb. 12b). Die Größe des Proloculus lag zwischen 7 und 71 μm und der Mittelwert betrug 30 μm (Abb. 11b, Tab. 4).

Die im Laufe dieser Expedition mit dem Multinetz (Maschenweite: 100 μm) gewonnenen Individuen besaßen eine breitere Spannweite der Proloculusgröße als die Exemplare der Winterexpedition ANT V/2. Hinzu kam, daß auch Tiere mit großem und kleinem Proloculus eine für adulte Tiere entsprechende Größe erreichten. Es sollte bei dieser Darstellung darauf hingewiesen werden, daß während dieser Expedition nur Individuen mit mehr als 4 Kammern in den Proben enthalten waren, aufgrund der angewandten Methodik.

Diese Darstellung bei vier verschiedenen Proloculusgrößen zeigt noch deutlicher die Abhängigkeit der Größenzunahme

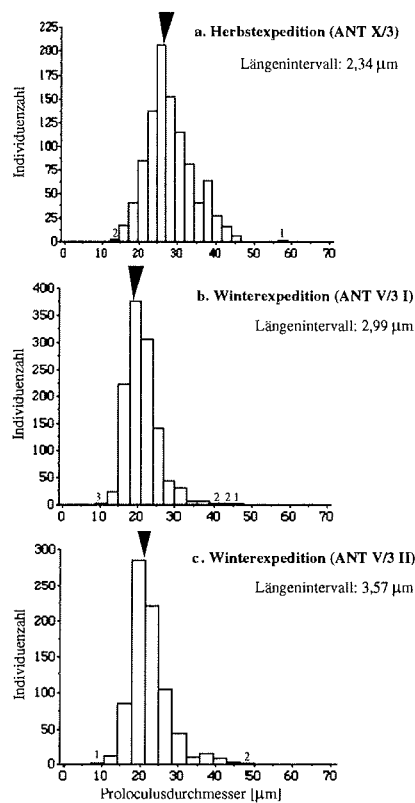
vom Proloculus. Es wird von neuem ersichtlich, daß Tiere mit großem Proloculus weniger Kammern benötigen, um ihre endgültige Größe zu erreichen als Tiere mit kleinem Proloculus. Die Wachstumskurven der Individuen mit den beiden kleinsten Proloculusintervallen weisen bei hoher Kammerzahl Unregelmäßigkeiten auf, was auf die

geringe Anzahl an Exemplaren zurückzuführen ist, mit denen diese Wachstumskurven bei hoher Kammerzahl errechnet wurden. Die jeweils erreichte Gehäusegröße bei unterschiedlicher Proloculusgröße ist Tabelle 3 zu entnehmen.

3.1.2.3. Ontogenetische Variabilitäten

Maximaler Proloculusdurchmesser:

Saisonale Variabilität:



Mit Hilfe des Mittelwertes, der Spannweite und der Verteilung des Proloculusdurchmessers ist es möglich, verschiedene taxonomische Klassen zu unterscheiden (Parker 1962, Brummer et al. 1987). Zudem gehen aus Untersuchungen zur Größenhäufigkeitsverteilung des Proloculusdurchmessers an Individuen von *N. pachyderma* aus dem Weddellmeer eindeutig jahreszeitlich (Winter, Herbst und Sommer) bedingte Unterschiede hervor (Abb. 11, 13 und Tab. 4). Dieser Differenz wurde als signifikant beurteilt.

Die Daten der Expedition ANT V/3 wurden aufgrund des etwas verschiedenen Arbeitsgebietes und unterschiedlicher Messmethoden in zwei Datenklassen eingeteilt (zur genaueren Beschreibung siehe Material und Methoden, Kap. 2.1.).

Abb. 13 Größenfrequenzen des Proloculusdurchmessers; ▲ : Mittelwert.

Tab. 4 Jahreszeitlich hervorgerufene Variationen der durchschnittlichen Proloculusgröße.

Expedition	Saison	Mittelwert ±Std.Abweichung	±Std.Fehler	Bereich [µm]	Anzahl	"kurtosis"	Fanggerät (Maschenweite)
ANT III/3	Sommer	29,5 µm ± 9,5	± 0,13	7,1 - 71,4	5246	-0,69	Multinetz (100 µm)
ANT X/3	Herbst	27,0 µm ± 6,1	± 0,18	12,3 - 56,4	1140	0,17	Multinetz (100 µm)
ANT V/3 I	Winter	19,7 µm ± 4,3	± 0,13	9 - 44,9	1165	3,41	Multinetz (100 µm)
ANT V/3 II	Winter	20,8 µm ± 5,4	± 0,19	7,1 - 46,4	792	3,42	Multinetz (100 µm)
ANT V/2	Winter	20,6 µm ± 4,5	± 0,11	7,1 - 53,8	1765	1,96	Apsteinnetz (20 µm)

Aufgrund der errechneten "kurtosis" kann man annehmen, daß die Stichprobe der Sommerexpedition ANT III/3 mit einer Wahrscheinlichkeit von 1 zu 1.000 ($\alpha=0,001$) nicht einer Population entnommen wurde, welche eine Normalverteilung des Proloculusdurchmessers aufwies (Abb. 11b und Tab. 4). Aus den Berechnungen ergibt sich vielmehr ein ausgesprochen "platykurtischer" Graph, welcher auf eine bimodale Verteilung hindeutet (Beschreibung des Tests siehe Material und Methoden; Kap. 2.5.). Die Berechnungen zur "kurtosis", anhand der Proloculushäufigkeiten der Individuen der Winterexpedition ANT V/3 (I und II) (Abb. 13b,c und Tab. 4), wurden mit einer Wahrscheinlichkeit von 1 zu 1.000 ($\alpha=0,001$) an einer Population mit einem "leptokurtisch" verteiltem Proloculusdurchmesser durchgeführt. Diese Art der Verteilung ist das Gegenteil eines "platykurtischen" Graphen. Ein "leptokurtischer" Graph wurde auch bei den Individuen der Herbstexpedition ANT X/3 angetroffen (Abb. 13a, Tab. 4), mit einer Wahrscheinlichkeit von 5 aus 100 ($\alpha=0,05$).

Aus einem saisonalen Vergleich der Häufigkeitsverteilungen des Proloculusdurchmessers mit der Phytoplanktonbiomasse, dargestellt im Chlorophyll a-Gehalt, gehen Gemeinsamkeiten hervor (Tab. 4 und 5). Aus dieser Gegenüberstellung der Daten resultiert, daß zur Jahreszeit (ANT III/3) mit den höchsten Chlorophyllwerten in der oberflächennahen Schicht der höchste Mittelwert des Proloculusdurchmessers angetroffen wurde.

Tab. 5 Saisonale Variationen der Phytoplanktonkonzentration in der oberflächennahen Schicht.

Expedition:	Phytoplanktonbiomasse Chlorophyll a-Gehalt [$\mu\text{g.l}^{-1}$]:		
	Minimum:	Maximum:	Quelle:
ANT III/3	2,5	3,2	Nöthig 1988
ANT X/3	0,04	0,4	Dieckmann et al. 1993
ANT V/3 I	0,005	0,4	Scharek 1991
ANT V/3 II	0,01	0,25	Scharek 1991

Variabilität in der vertikalen Verbreitung der Wassersäule:

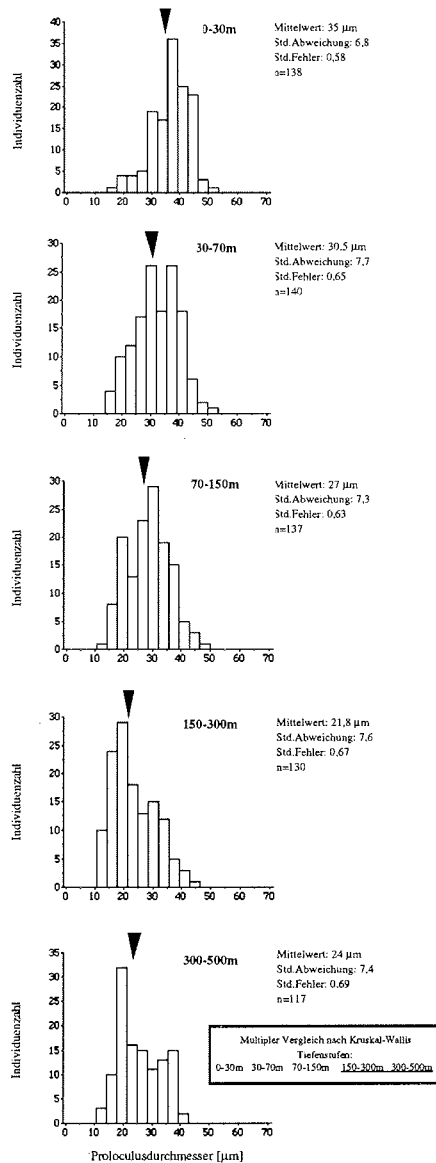


Abb. 14 Größenfrequenzen des Procolusdurchmessers in verschiedenen Schichten der Wassersäule während der Sommerexpedition ANT III/3 auf Station 284; Längenintervall: 3,57 µm; ▲ : Mittelwert. Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Nicht nur jahreszeitlich, sondern auch in der vertikalen Verbreitung der Wassersäule wurden signifikante Unterschiede in der durchschnittlichen Procolusgröße der Individuen sichtbar. Das Ausmaß dieser Differenz war jedoch wiederum von der Jahreszeit abhängig.

Der bedeutendste Unterschied trat bei den Tieren der Sommerexpedition ANT III/3 in Erscheinung. Während dieser Expedition besaßen (auf sämtlichen Stationen) alle Exemplare der oberen Wasserschichten ein signifikant größeres Procolusdurchmesser als die Individuen der unteren beprobten Wasserschichten. Ein Beispiel hierfür ist Station 284 (Abb. 14). Der Mittelwert der Procolusgröße dieser Station fiel gleichmäßig bis in eine Tiefe von 300 m. Ein minimaler Anstieg des Mittelwertes konnte im Tiefenintervall von 300 bis 500 m beobachtet werden.

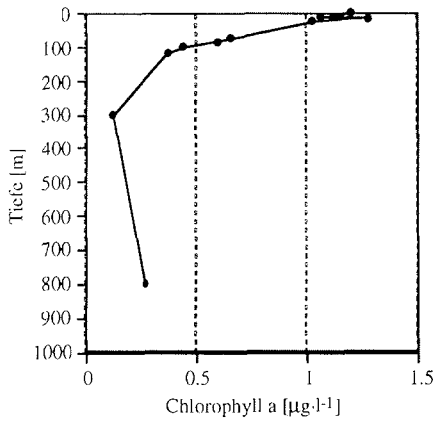


Abb. 15 Phytoplanktonbiomasse der Sommerexpedition ANT III/3 auf Station 284.

Anhand der Verteilung der Phytoplanktonbiomasse konnten ähnliche Veränderungen dargestellt werden (Abb. 15). Der Chlorophyll a-Gehalt lag bis in eine Tiefe von 27 m bei einem Wert von über $1 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$, danach kam es zu einer allmählichen Verringerung bis in 120 m Tiefe nur noch ein Wert von $0,37 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ anzutreffen war.

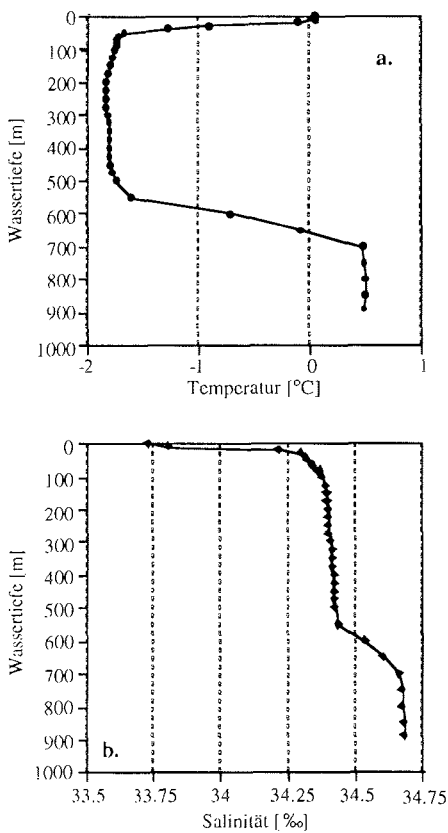


Abb. 16 Hydrographische Daten der Sommerexpedition ANT III/3 auf Station 284; a Temperatur, b. Salinität.

Aufgrund der Temperaturdaten konnten zwei Sprungschichten beschrieben werden (Abb. 16a). Die obere Sprungschicht kennzeichnete den Übergang von saisonaler Oberflächenschicht zu Winterwasser. Sie begann in etwa 20 m Tiefe mit einem Wert von $-0,1^{\circ}\text{C}$ und endete in etwa 60 m Tiefe bei einer Temperatur von $-1,8^{\circ}\text{C}$. Die zweite Sprungschicht setzte in 500 m Tiefe mit einer Temperatur von $-1,6^{\circ}\text{C}$ ein und erreichte in 650 m Tiefe eine Temperatur von $0,4^{\circ}\text{C}$. Aus der Salinität ging in etwa dasselbe vertikale Profil hervor, mit niedrigeren Werten in der Oberflächenschicht, induziert durch Schmelzwassereintrag (Abb. 16b).

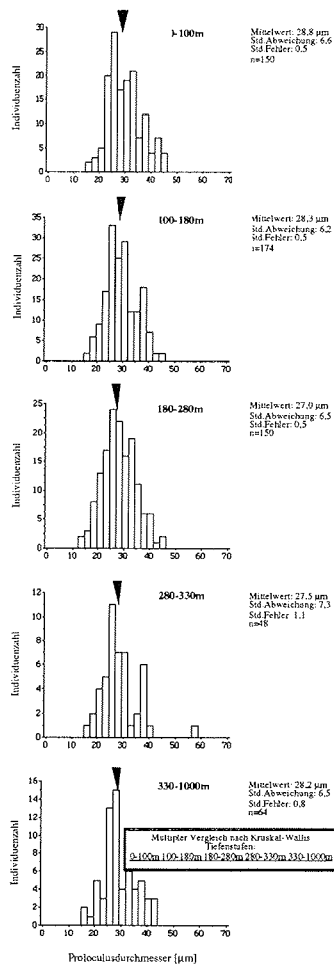


Abb. 17 Größenhäufigkeiten des Proculusdurchmessers in unterschiedlichen Schichten der Wassersäule während der Herbstexpedition ANT X/3 auf Station 467; Längenhäufigkeit: 2,45 µm; ▲ : Mittelwert. Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

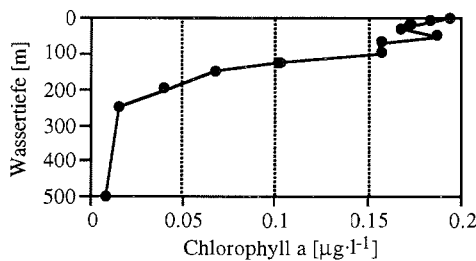


Abb. 18 Phytoplanktonbiomasse während der Herbstexpedition ANT X/3 auf Station 467.

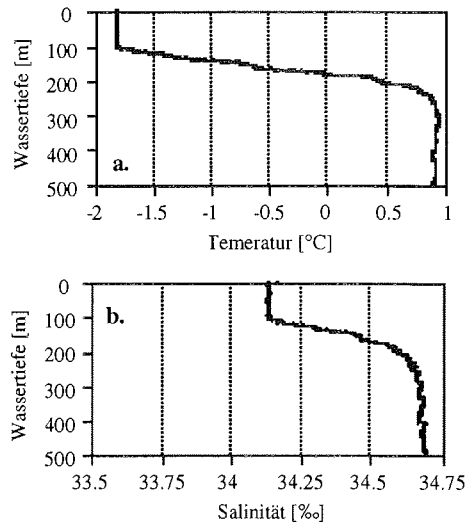


Abb. 19 Hydrographische Daten während der Herbstexpedition ANT X/3 auf Station 467; a. Temperatur; b. Salinität.

Relativ geringe Veränderungen in der vertikalen Verteilung der Größenhäufigkeiten des Proculusdurchmessers wurden während der *Herbstexpedition ANT X/3* (Abb. 17) beobachtet. Aus den relativ großen Mittelwerten ergab sich kein signifikanter Unterschied.

Den bereits vorhandenen winterlichen Verhältnissen entsprechend, konnte in der (aufgrund dieses Parameters geschichteten) Wassersäule eine nur sehr geringe Phytoplanktonbiomasse festgestellt werden (Abb. 18).

Die Hydrographie wurde durch eine relativ stark ausgebildete Sprungschicht charakterisiert, die in 100 m Tiefe begann und in 200 m Tiefe endete (Abb. 19a,b). Das Winterwasser nahm die oberen 100 m der Wassersäule ein (Temperaturen: ca. -1,8°C; Salinitäten: ca. 34,1‰). Unterhalb dieser Wasserschicht lag das warme Tiefenwasser (Temperatur: ca. 0,9°C; Salinitäten: ca. 34,7‰).

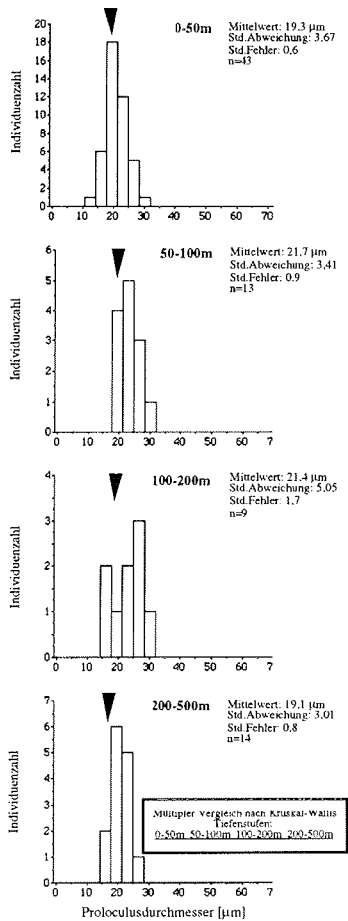


Abb. 20 Größenhäufigkeiten des Procolodusdurchmessers in unterschiedlichen Schichten der Wassersäule während der Winterexpedition ANT V/3 auf Station 526; Längenintervall: 3,57 µm; ▲: Mittelwert. Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

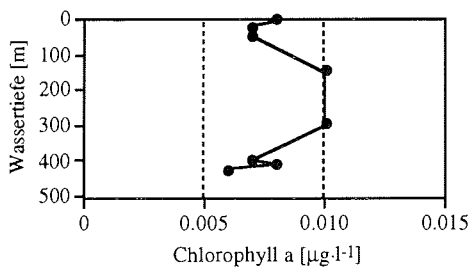


Abb. 21 Phytoplanktonbiomasse der Winterexpedition ANT V/3 auf Station 508 (unmittelbare Nähe zu St. 526).

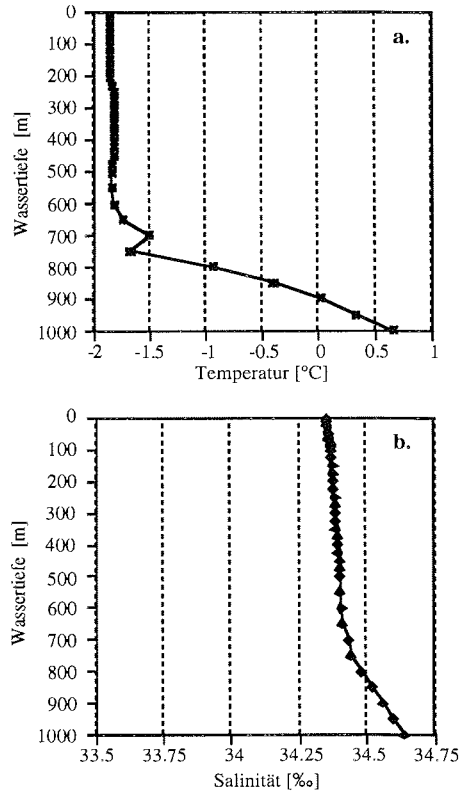


Abb. 22 Hydrographische Daten während der Winterexpedition ANT V/3 auf Station 526; a. Temperatur; b. Salinität.

Die Individuen der Winterexpedition ANT V/3 besaßen in der gesamten Wassersäule eine relativ gleichmäßige, nicht signifikant variierende Häufigkeitsverteilung des Procolodusdurchmessers (Abb. 20). Die Wassersäule war, den winterlichen Verhältnissen entsprechend, sehr verarmt an Phytoplankton (Abb. 21). Die oberen 600 m der Wassersäule waren, wie die hydrographischen Daten zeigen, durchmischt (Abb. 22a). Die Temperatur blieb bis in eine Tiefe von 600 m relativ konstant bei einem Wert um $-1,8^{\circ}\text{C}$ (Winterwasser). Die Sprungschicht in 600 m Tiefe spiegelte sich auch in der Salinität wider (Abb. 22b).

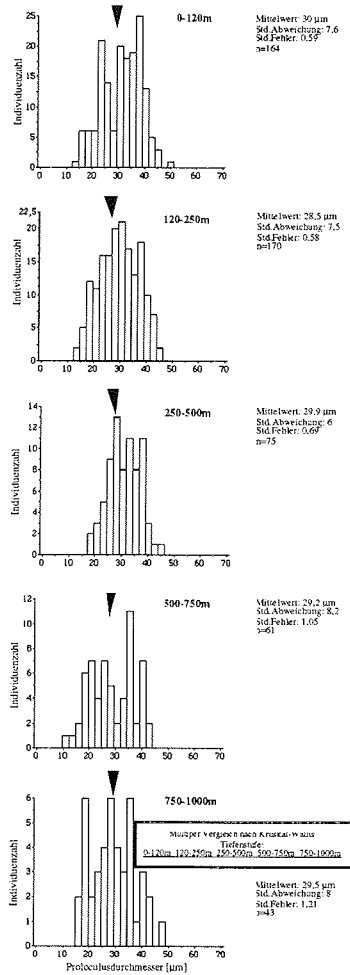


Abb. 23 Größenhäufigkeiten des Proculusdurchmessers in unterschiedlichen Wasserschichten während der Winterexpedition ANT VIII/2 auf Station 158; Längenintervall: 2,45 µm; ▲ : Mittelwert. Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

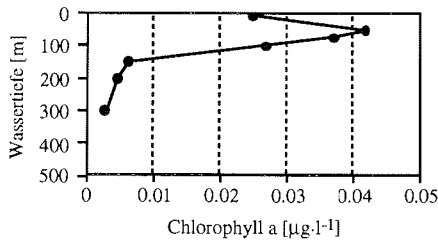


Abb. 24 Phytoplanktonbiomasse während der Winterexpedition ANT VIII/2 auf Station 158.

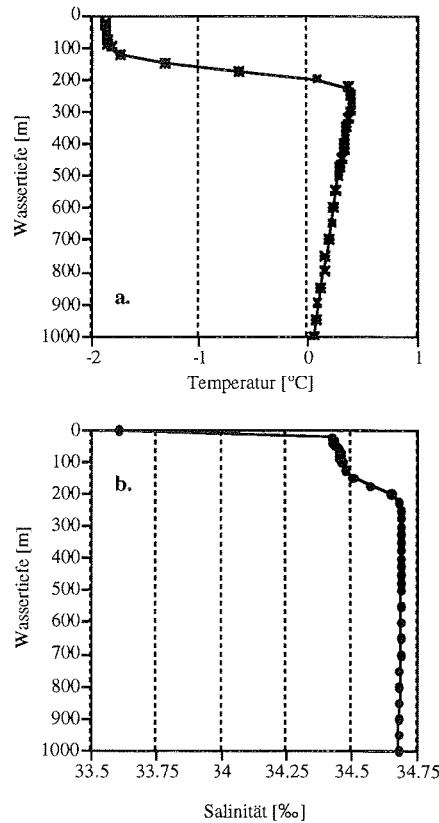


Abb. 25 Hydrographische Daten der Winterexpedition ANT VIII/2 auf Station 158; a. Temperatur; b. Salinität.

Auch während der *Winterexpedition ANT VIII/2* wiesen die Individuen in der vertikalen Verteilung der Wassersäule eine nur sehr geringfügige Variation im Proculusdurchmesser auf. Vor allen Dingen im westlichen Teil des Schnittes von der Antarktischen Halbinsel bis Kapp Norvegia besaßen die Tiere in der gesamten Wassersäule einen vergleichsweise großen Proculus. Als Beispiel hierfür wurde die Station 158 herangezogen, die mit großer Sicherheit unter einer zweijährigen Eisdecke lag (Abb. 23).

Der Phytoplanktonbestand war in diesem Gebiet zu dieser Jahreszeit nur sehr schwach entwickelt. Unterhalb des Max-

imums in ca. 50 m Tiefe konnte eine kontinuierliche Abnahme der Biomasse beobachtet werden (Abb. 24). Das Winterwasser (Temperatur: von $-1,9$ bis $-1,8^{\circ}\text{C}$; Salinität: von 34,4 bis 34,5‰)

bestimmte die oberen 100 m der Wassersäule unterhalb der Eisdecke (Abb. 25a,b). Darunter lag wiederum das warme Tiefenwasser mit höherer Temperatur und Salinität.

Geographische Variabilität:

Signifikante geographische Variationen in der durchschnittlichen Proloculusgröße wiesen die Individuen der Winterexpedition ANT VIII/2 im Eis und der Wassersäule (Tiefe: bis 3.000 m) auf

(Abb. 26). Aufgrund der unterschiedlich angewandten Fangmethodik in Eis und Wassersäule wurden zu diesem Vergleich nur Tiere über $125\ \mu\text{m}$ Gehäusegröße herangezogen.

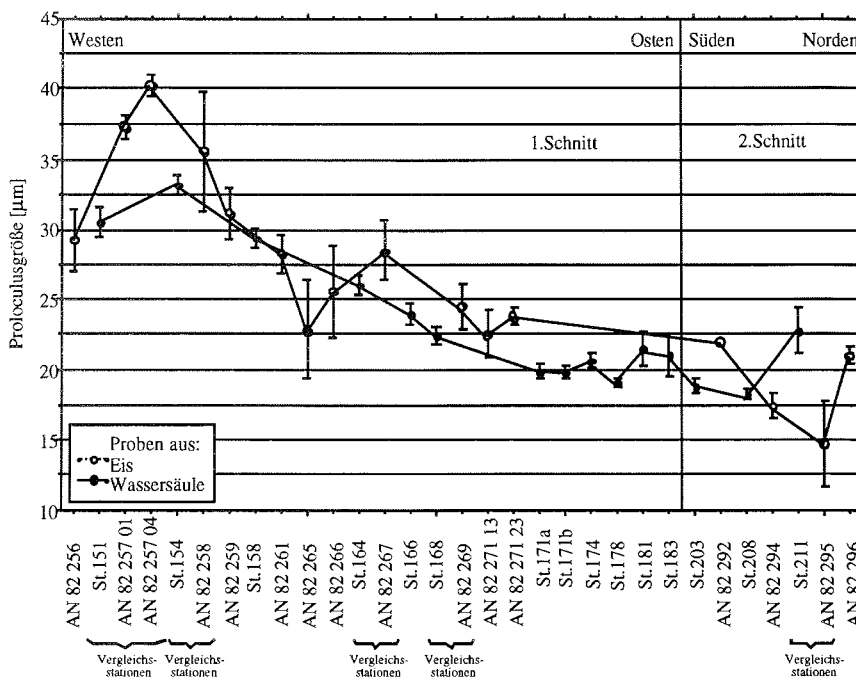
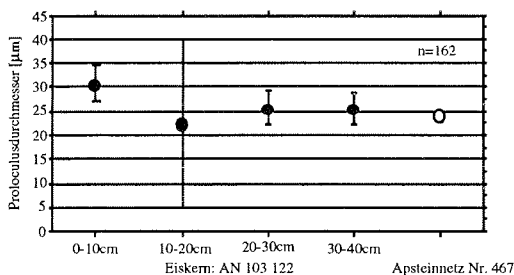


Abb. 26 Geographische Variabilität in der durchschnittlichen Proloculusgröße der Individuen ($>145\ \mu\text{m}$) aus Eis ($n=1.509$) und Wassersäule ($n=3.944$) des winterlichen Weddellwirbels während der Winterexpedition ANT VIII/2 (95% Std. Fehler; Vergleichsstationen: Positionen der Wassersäulenstationen entsprechen der des Eises).

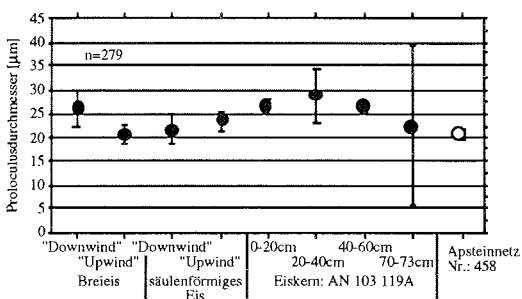
Während des 1. Schnittes kam es von Westen (Maximum in der Wassersäule: 33 μm ; im Eis: 40 μm) in Richtung Osten bis zum Zentrum (St. 171a) des Wirbels zu einer kontinuierlichen Abnahme des Proloculusdurchmessers der im Eis und der Wassersäule lebenden Individuen (zur genauen Beschreibung der Schnitte siehe Material und Methoden; Kap. 2.1.). Die Exemplare der

verbleibenden Stationen dieses Schnittes und des Schnittes von der Georg-von-Neumayer-Station bis nach Kapstadt überschritten einen durchschnittlichen Wert von 22 μm nicht (Ausnahme: AN 82 292; St. 211). Bemerkenswert ist, daß während des 1. Schnittes kurz nach dem Erreichen des Wirbelzentrums kaum noch Individuen im Eis vorhanden waren.

Variabilität in Eis und Wassersäule:



a. Vergleich der Proben aus Eis (AN 103 122) und Wassersäule (Apsteinnetz) von Station 467.



b. Vergleich der Proben aus Eis (AN 103 119A) und Wassersäule (Apsteinnetz) von Station 458.

Abb. 27 Vergleich der durchschnittlichen Proloculusgröße der Individuen aus Eis und Wassersäule der Herbstexpedition ANT X/3 (95% Std. Fehler).

- Probe aus Eis
- Probe aus Wassersäule

In einigen Fällen wurden signifikante Unterschiede in der durchschnittlichen Proloculusgröße innerhalb eines Eiskernes und zwischen dem Eiskern und der darunter gelegenen Wassersäule sichtbar (Abb. 27). Als Beispiele sollen an dieser Stelle zwei Stationen der Herbstexpedition ANT X/3 dienen.

Auf Station 467 (Kern: AN 103 122) konnte nur ein sehr geringer Unterschied im Mittelwert des Proloculusdurchmessers im Vergleich von Apsteinnetz zu Eiskerndaten beobachtet werden (Abb. 27a). Der einzige deutliche Unterschied wurde beim Vergleich des Eiskernabschnittes von 0-10 cm mit der Wassersäule ersichtlich, wobei die Individuen des Eises einen Mittelwert von 31 μm und die der Wassersäule einen Mittelwert von 24 μm aufwiesen.

Die durchschnittliche Proloculusgröße stellte auf Station 458 (Kern: AN 103 119A) (Abb. 27b) vor allen Dingen in den oberen Eiskernabschnitten von 0-20 cm (27 μm) und 40-60 cm (26 μm) einen relevanten Unterschied im Vergleich zur Wassersäule bis 50 m Tiefe (21 μm) dar. Die Durchschnittswerte der Individuen der dünneren Neueisproben, wie Breieis und säuliges Eis, lagen etwas über dem Wert der Individuen der Wassersäule.

Größenentwicklung:

Saisonale Variabilität:

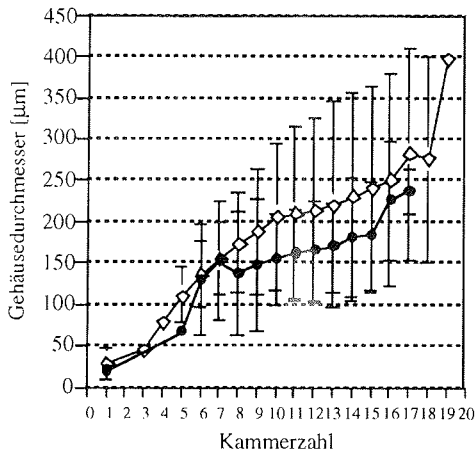


Abb. 28 Saisonaler Vergleich der Größenentwicklung anhand von Individuen der Sommerexpedition ANT III/3 (\diamond ; $n=1.957$) und der Winterexpedition ANT V/3 (\bullet ; $n=5.245$) (die Fehlerbalken entsprechen der Standardabweichung).

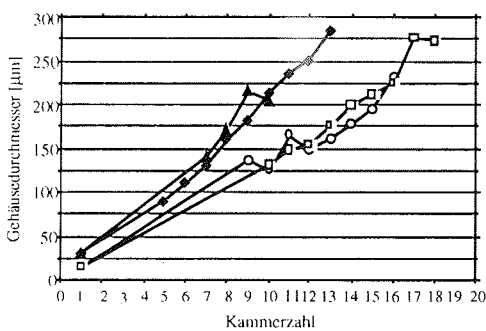


Abb. 29 Entwicklung der Gehäusegröße ausgehend von unterschiedlichen Proloculusdurchmessern (weiß: $14,4 \mu\text{m}$; schwarz: $32,1 \mu\text{m}$) anhand von Individuen der Sommerexpedition ANT III/3 (\blacklozenge , \blacksquare) und der Winterexpedition ANT V/3 (\blacktriangle , \circ), $n=892$.

Die Größenzunahme der Exemplare der Sommerexpedition (ANT III/3) und der Winterexpedition (ANT V/3) wies eine eindeutig saisonal bedingte Differenz auf (Abb. 28), vergleichbar dem Mittelwert des Proloculusdurchmessers (siehe Tab. 4). Juvenile besaßen eine analoge Entwicklung, ab 8 Kammern trat jedoch eine deutliche Differenz in Erscheinung. So besaßen die Tiere der Sommerexpedition mit 8 Kammern eine durchschnittliche Größe von $174 \mu\text{m}$, während die Tiere der Winterexpedition nur eine durchschnittliche Größe von $138 \mu\text{m}$ erreichten. Bei Foraminiferen mit 15 Kammern betrug dieser Wert für die Sommerpopulation $241 \mu\text{m}$ und für die Winterpopulation $185 \mu\text{m}$. Ab 16 Kammern kam es jedoch zu einer Annäherung, wobei allerdings eine Wachstumsdifferenz erhalten blieb. Alle Tiere, die während der Winterexpedition gefangen wurden, besaßen maximal 17 Kammern, während die Individuen der Sommerexpedition maximal 19 Kammern erreichten.

Die von der Jahreszeit beeinflusste unterschiedliche Größenzunahme wird zum Teil vom Proloculusdurchmesser hervorgerufen (Abb. 29). Dies resultiert aus den Wachstumskurven anhand von Individuen der Sommerexpedition (ANT III/3) und der Winterexpedition (ANT V/3) bei unterschiedlicher Proloculusgröße. Die Exemplare dieser Expeditionen besaßen nahezu identische Größenzunahmen pro angefügter Kammer in Abhängigkeit vom Proloculusdurchmesser.

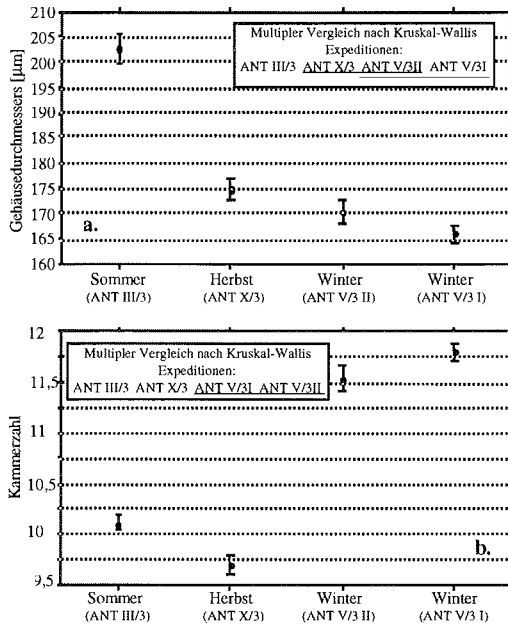


Abb. 30 Saisonal bedingte Variationen im Mittelwert der a) Gehäusegröße und der b) Kammerzahl (95% Std. Fehler). Auf signifikante Unterschiede wurde mit Hilfe des Tests von Kruskal-Wallis geprüft ($\alpha=0,05$). Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Tab. 6 Saisonal verursachte Variationen in der durchschnittlichen Gehäusegröße (Wassertiefe: 0-1.000 m).

Expedition:	Saison:	Gehäusegröße ± Std.Abweichung	± Std. Fehler	Anzahl [n]
ANT III/3	Sommer	202,7 µm ± 63,3	1,53	11.374
ANT X/3	Herbst	174,6 µm ± 46,7	1,07	1.901
ANT V/3 I	Winter	166 µm ± 35,3	0,92	1.462
ANT V/3 II	Winter	170,3 µm ± 35,6	1,19	893

Tab. 7 Saisonal verursachte Variationen in der durchschnittlichen Kammerzahl (Wassertiefe: 0-1.000 m).

Expedition:	Saison:	Kammerzahl ± Std.Abweichung	± Std. Fehler	Anzahl [n]
ANT III/3	Sommer	10,1 ± 2,7	0,04	5.249
ANT X/3	Herbst	9,7 ± 1,7	0,05	993
ANT V/3 I	Winter	11,8 ± 1,5	0,05	991
ANT V/3 II	Winter	11,5 ± 1,9	0,07	793

Die Saisonalität in der Populationsentwicklung wird noch deutlicher beim direkten Vergleich der durchschnittlichen Gehäusegröße und Kammerzahl der Individuen aus Sommer, Herbst und Winter. Die Lage der Untersuchungsgebiete, nahe "Kapp Norvegia", war nahezu identisch.

Der Mittelwert des Gehäusedurchmessers aller Exemplare der einzelnen Expeditionen variierte in Abhängigkeit von der Jahreszeit (Abb. 30a, Tab. 6). Deutlich zu erkennen ist ein signifikanter Unterschied zwischen den Tieren der Sommerexpedition und den Tieren der Herbst- und Winterexpedition.

Die durchschnittliche Kammerzahl wurde ebenfalls durch Saisonalität geprägt (Abb. 30b, Tab. 7). Auffällig in diesem Fall war die signifikant höhere Anzahl an Kammern der Individuen der Winterexpedition (ANT V/3) gegenüber den Exemplaren der Sommerexpedition (ANT III/3).

Aus den Tabellen wird ersichtlich, daß die Individuen der Winterexpedition (ANT V/3) durchschnittlich mehr Kammern besaßen, jedoch eine geringere durchschnittliche Gehäusegröße erreichten als die Tiere der Sommerexpedition (ANT III/3). Im Gegensatz hierzu erreichten die Exemplare der Sommerexpedition (ANT III/3) im Maximum zwei Kammern mehr (Abb. 28) als die Individuen der Winterexpedition (ANT V/3).

Variabilität zwischen Eis und Wassersäule:

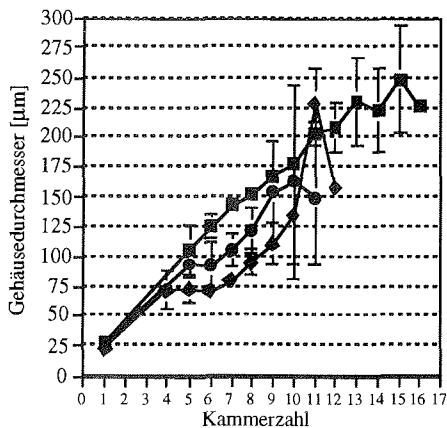


Abb. 31 Entwicklung der Größenzunahme errechnet anhand von Individuen erhalten mit Hilfe unterschiedlicher Fangmethodik aus Wassersäule (■: Multinetz, Maschenweite: 100 µm, n=430; ◆: Apsteinnetz, Maschenweite: 20 µm, n=114) und Eis (•: Maschenweite: 20 µm; n=48) während der Herbstexpedition ANT X/3 auf Station 467 (die Fehlerbalken entsprechen dem 95%-igem Standardfehler).

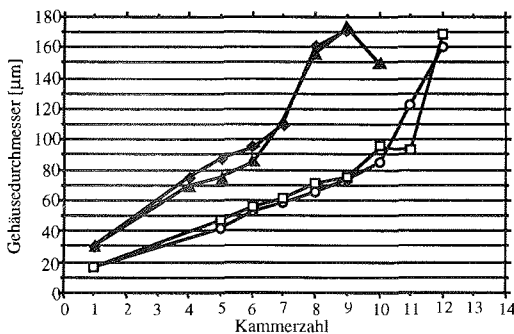


Abb. 32 Entwicklung der Gehäusegröße ausgehend von unterschiedlichen Proloculusdurchmessern (weiß: 16,4 µm; schwarz: 30,4 µm) anhand von Individuen aus der Wassersäule (○ ▲) und dem Eis (□ ◆); n=27.

Zu dieser Untersuchung dienten Individuen der Herbstexpedition (ANT X/3). Während dieses Fahrtabschnittes wurden Proben mit Hilfe des Multinetzes (Maschenweite: 100 µm; Wassertiefe: 0-1.000 m), des Apsteinnetzes (Maschenweite: 20 µm; Wassertiefe: 0-50 m) und des Eisbohrers (gesiebt über 20 µm) gewonnen (Abb. 31). Somit ist es möglich Ergebnisse, die mit Hilfe unterschiedlicher Fangmethodik erhalten wurden, zu vergleichen.

Auf Station 467 wurde bereits ab 5 Kammern eine Differenz in der Größenzunahme der Tiere aus Eisbohrkernen, Apsteinnetzen und Multinetzen sichtbar. Die Wachstumskurve mit der höchsten Größenzunahme pro angebaute Kammer wurde für Exemplare aus dem Multinetz errechnet. Individuen, die mit Hilfe des Apsteinnetzes gefangen wurden, besaßen die geringste durchschnittliche Gehäusegröße pro Kammer, während die Tiere des Eises etwas größere Kammern aufwiesen. Ab einer Anzahl von 11 Kammern, für welche zur Berechnung der durchschnittlichen Gehäusegröße der Individuen aus Eis und Apsteinnetz nur sehr wenige Foraminiferen zur Verfügung standen, kam es zu einer diffusen Überschneidung der Graphen.

Auch in diesem Fall wird die sukzessive Größenzunahme von der Größe des Proloculusdurchmessers beeinflusst (Abb. 32). Somit besaßen die Individuen des Eises und der Wassersäule (Apsteinnetz) bei gleicher Proloculusgröße einen nahezu identischen Wachstumsverlauf.

3.1.2.4. Anmerkungen zur Ontogenie der rechts gewundenen Variante von *N. pachyderma*

Variationen in der Proloculusgröße:

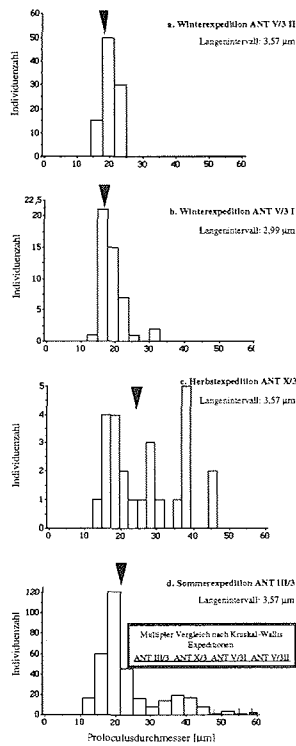


Abb. 33 Größenhäufigkeiten des Proloculusdurchmessers von *N. pachyderma* (dextral), ▲: Mittelwert. Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Da der Proloculus für die Größenentwicklung von besonderer Bedeutung ist, soll hier auf die Proloculusgröße der rechts gewundenen Variante von *N. pachyderma* näher eingegangen werden. Die Mittelwerte des Proloculusdurchmessers des dextralen Morphotypes der Expeditionen ANT III/3, ANT X/3, ANT V/3 (I+II) und ANT V/2 (Abb. 33, Tab. 8) lagen etwas niedriger als die der sinistralen Form.

Für diesen Typ ergaben sich keine ausgeprägten saisonalen Variationen im Mittelwert der Proloculusgröße. Die Größenhäufigkeitsverteilung des Proloculusdurchmessers der Individuen der Expedition ANT III/3 besaß einen bimodalen Verlauf.

Tab. 8 Saisonal verursachte Variationen in der durchschnittlichen Proloculusgröße des rechts gewundenen Morphotypes von *N. pachyderma*.

Expedition	Saison	Mittelwert ±Std.Abweichung	±Std.Fehler	Bereich	Anzahl	Fanggerät (Maschenweite)
ANT III/3	Sommer	21,9 µm ± 9,1	± 0,5	10,7 - 57,1 µm	330	Multinetz (100 µm)
ANT X/3	Herbst	25,8 µm ± 10,1	± 2,02	12,3 - 44,1 µm	25	Multinetz (100 µm)
ANT V/3 I	Winter	17,6 µm ± 3,6	± 0,53	12 - 29,9 µm	47	Multinetz (100 µm)
ANT V/3 II	Winter	18,4 µm ± 2,4	± 0,25	14,3 - 21,4 µm	95	Multinetz (100 µm)
ANT V/2	Winter	19,5 µm ± 4,9	± 0,47	10,7 - 35,7 µm	109	Apsteinnetz (20 µm)

Größenentwicklung:

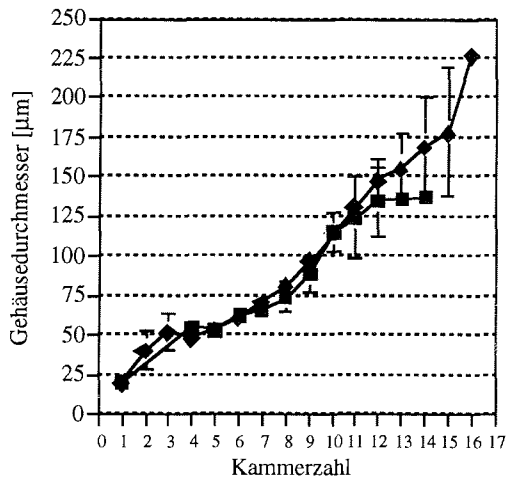


Abb. 34 Sukzessive Größenzunahme je angefügter Kammer von *N. pachyderma* (sinistral) (◆ : n=1.762) und *N. pachyderma* (dextral) (■ : n=130), errechnet mit Hilfe von Individuen der Expedition ANT V/2 (95% Std. Fehler).

Zur Darstellung der Wachstumskurve der rechts gewundenen Variante von *N. pachyderma* wurden Exemplare der Winterexpedition ANT V/2 verwendet. Aus dem Material dieser Expedition standen 130 Individuen des rechts gewundenen und 1.776 Exemplare des links gewundenen Morphotypes von *N. pachyderma* zur Verfügung. Aufgrund der relativ geringen Anzahl der rechts gewundenen Variante muß mit Diskontinuitäten in der Berechnung der Wachstumskurve gerechnet werden. Aus diesem Grund fehlen in der Darstellung der Wachstumskurve Tiere mit 2 und 3 Kammern. Abbildung 34 zeigt einen sehr ähnlichen Verlauf der Wachstumskurve für die links (sinistral) und rechts (dextral) gewundene Form. Ab einer Anzahl von 12 Kammern fiel jedoch eine Differenz in der Größenzunahme auf. Mit 14 Kammern betrug die durchschnittliche maximale Gehäusegröße der rechts gewundenen Variante 134 µm, während die der links gewundenen Variante einen Wert von 170 µm aufwies.

3.2. Ökologie

3.2.1. Saisonale Variationen in der Besiedlung der Wassersäule

Ökologische Untersuchungen an *N. pachyderma* mit Hilfe von Sedimentfallenmaterial aus dem Weddellmeer wurden durchgeführt von Wefer et al. (1982), Fischer et al. (1990), Wefer und Fischer (1991) und Donner und Wefer (1994). Vergleichbare Arbeiten in der Arktis mittels Planktonfängen fanden von Vilks (1973), Carstens (1988) und Carstens und Wefer (1992) statt. In den polaren Gebieten wird die Verbreitung dieser planktischen Foraminifere ausgesprochen von der Ausdehnung des Meereises beeinflusst. In anderen Breitengraden gibt es keine abiotischen Umweltfaktoren, die derartig intensiv die Populationsdynamik der Organismen bestimmen.

3.2.1.1. Sommerbestand des Vestkapp-Gebietes (ANT III/3)

Hydrographie:

Die Daten vom Vestkapp-Gebiet der Sommerexpedition dienten zur Darstellung der Situation des kurzen antarktischen Sommers im südöstlichen Weddellmeer. Innerhalb des Untersuchungszeitraumes war dieses Gebiet (Abb. 2) eisfrei. Eine sehr flache saisonale Oberflächenschicht (ca. 30 m) mit Temperaturen über 0°C (Abb. 35a) und einer Salinität von unter 34‰ (Abb. 35b) lag über dem östlichen Schelfwasser. Diese relativ stabile Schichtung resultierte hauptsächlich aus der Eisschmelze. Das darunter gelegene kalte (ca. -1,8°C) und salzhaltigere (34,3 bis 34,4‰) östliche Schelfwasser verlor von den neritischen zu den ozeanischen Stationen zunehmend an Mächtigkeit. So reichte dieser Wasserkörper auf den sehr nahe der Küste gelegenen Stationen bis in eine Tiefe zwischen 400 (St. 271) und 550 m (St. 284), während er auf den ozeanischen Stationen nur noch bis in eine Tiefe von ca. 150 m (St. 268, 261) beobachtet werden konnte. Unterhalb dieser Wasserschicht lag das warme Tiefenwasser (Temperatur: ca. 0,6°C, Salinität: ca. 34,7‰) (Rohardt pers. Kom.).

Phytoplankton:

Der überwiegende Teil der Phytoplanktonbiomasse, dargestellt am Chlorophyll a-Gehalt, wurde in der flachen saisonalen Oberflächenschicht gemessen (Abb. 35c). Unterhalb dieser Schicht kam es zu einer abrupten Abnahme des Bestandes. Auffällig war die Zunahme des Phytoplanktons in der saisonalen Oberflächenschicht von den ozeanischen zu den neritischen Stationen von Werten unterhalb 1 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ auf einen Wert von über 3,5 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ (Nöthig 1988).

Foraminiferenbestand:

Der Foraminiferenbestand (hingegen) stieg ausgehend von den neritischen zu den ozeanischen Stationen (Abb. 35d). Dies äußerte sich in einer Zunahme des Bestandes in der oberen Wasserschicht von 0,03 Ind. $\cdot\text{l}^{-1}$ der küstennächsten Station (St. 275) auf einen Wert von über 0,7 Ind. $\cdot\text{l}^{-1}$ auf einer ozeanischen Station (St. 279). Eine Ausnahme stellt die tiefste Station 261 dar (Tiefe: 4.040 m). Hier wurden vergleichsweise wenige

Individuen gezählt. Auf den ozeanischen Stationen lag das Maximum nicht in der flachen saisonalen Oberflächenschicht, sondern in einer darunter gelegenen Tiefenstufe (Maschenweite: 100 μm).

Auch die Größenverteilung der Foraminiferen wies auf eine Abhängigkeit von der Wassertiefe hin (Abb. 35e). Dies wurde deutlich anhand der Größenverteilung dargestellt mit Hilfe von Residuals. So wurden auf den ozeanischen Stationen im Vergleich zur Gesamtpopulation (Abb. 42), größere Individuen angetroffen als auf den neritischen Stationen.

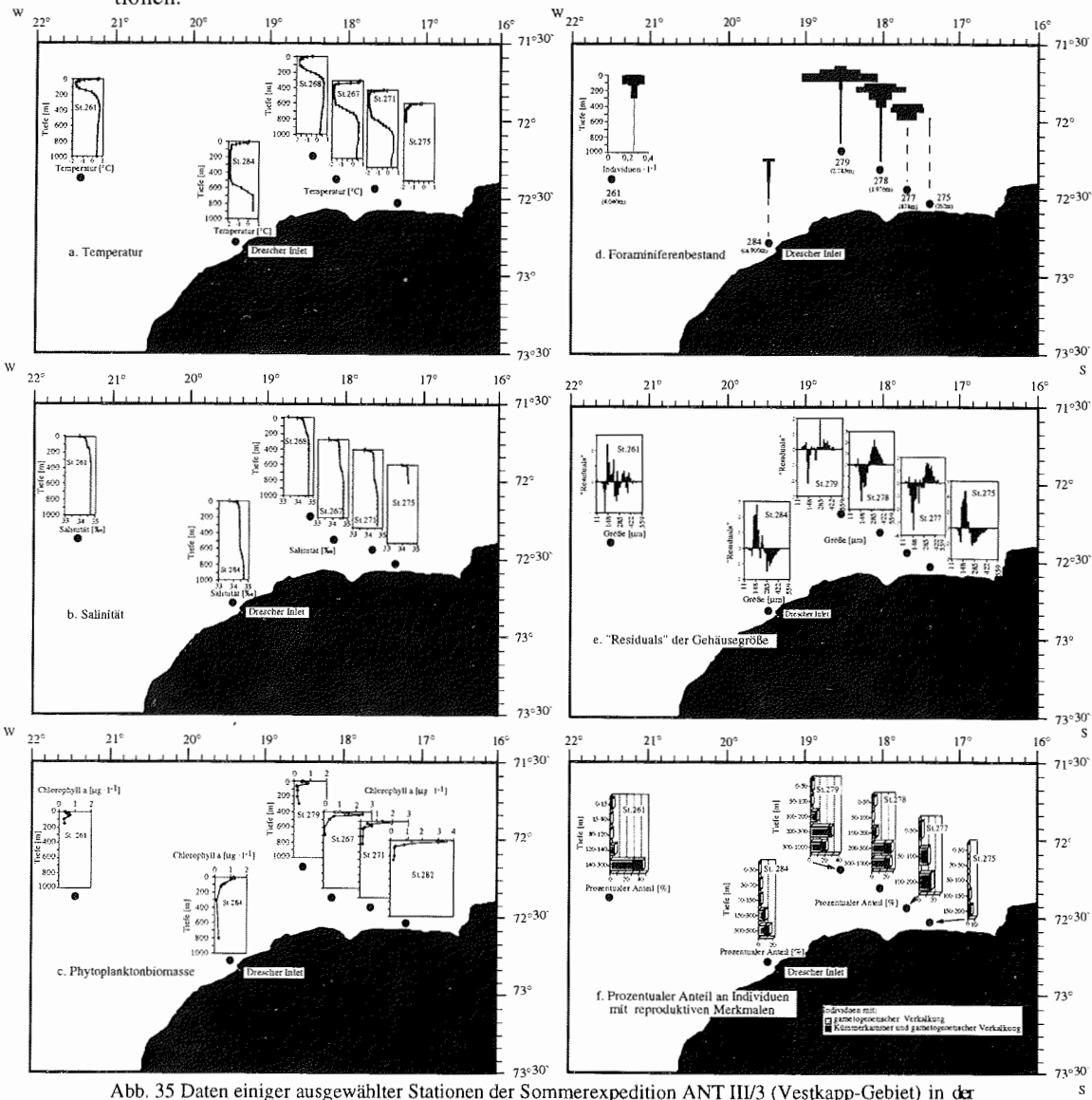


Abb. 35 Daten einiger ausgewählter Stationen der Sommerexpedition ANT III/3 (Vestkapp-Gebiet) in der Wassersäule (die unterbrochenen Linien der Abbildung d kennzeichnen Bereiche der Wassersäule in denen keine Proben genommen wurden).

Analog hierzu wurde auf den ozeanischen Stationen ein höherer prozentualer Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen gezählt (Abb. 35f) als auf den neritischen Stationen. Auf der relativ weit von der Küste entfernten 2.783 m

tiefen Station 279 besaßen bis zu 29% der Tiere reproduktive Merkmale, während auf der 262 m tiefen küstennahen Station 275 nur bis maximal 5% der Exemplare reproduktive Merkmale trugen.

Vertikale Verbreitung in der Wassersäule (Bps. 278):

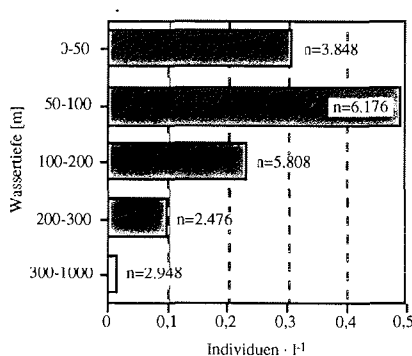
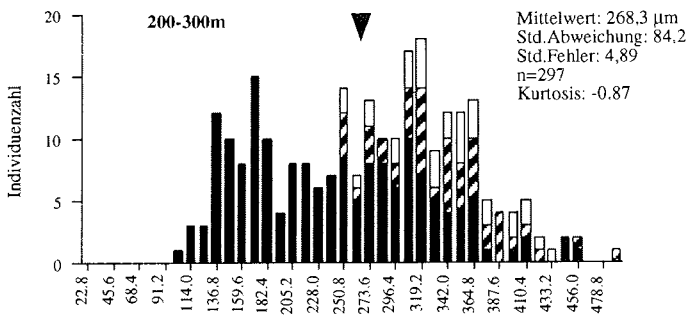
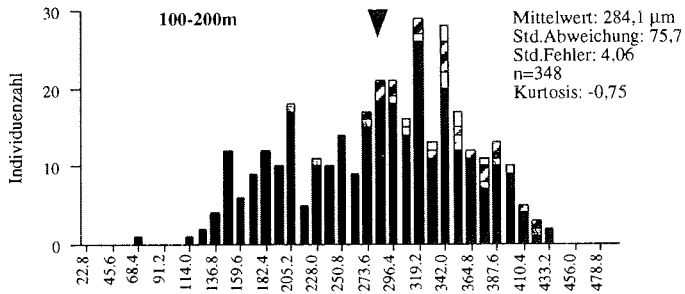
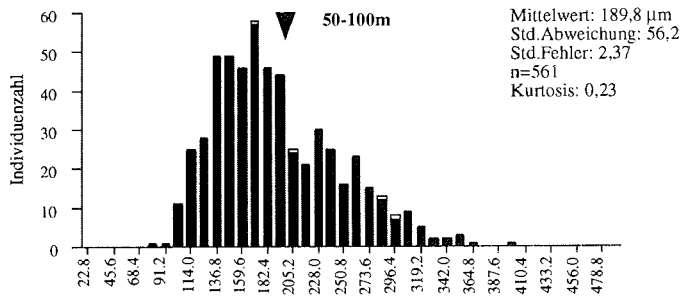
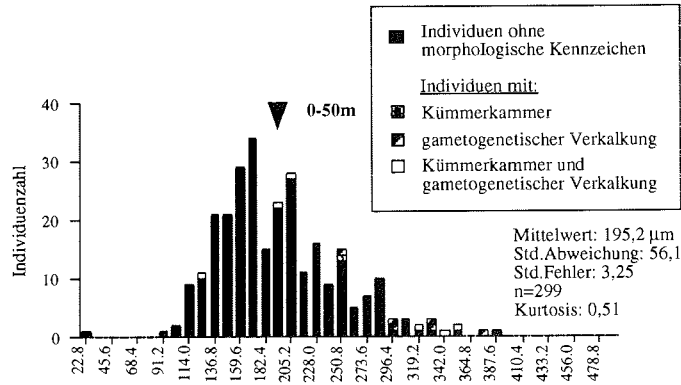


Abb. 36 Abundanzen in unterschiedlichen Schichten der Wassersäule während der Sommerexpedition ANT III/3 auf Station 278.

Da aus der vertikalen Verteilung des Bestandes in der Wassersäule wichtige Erkenntnisse zur Populationsdynamik gewonnen werden können, soll zur Darstellung dieser Resultate die Station 278 als Beispiel herangezogen werden. Auf dieser Station lag das Maximum des Bestandes von 0,494 Ind.·l⁻¹ in 50 bis 100 m Wassertiefe (Abb. 36). Wie bereits beschrieben, wurde somit auch auf dieser Station das Maximum an Individuen nicht in der oberen Wasserschicht, sondern in einem tieferen Bereich an-

getroffen. Es konzentrierten sich 74% der Exemplare bis 1.000 m Tiefe auf die oberen 200 m der Wassersäule.

Nicht nur die absolute Abundanz veränderte sich mit der Tiefe, sondern auch die Größenverteilung (Abb. 37). Bis in eine Wassertiefe von 100 m herrschten Individuen unter ca. 230 μm vor, danach kam es in einer Wassertiefe von 100 bis 200 m zu einer Dominanz von Individuen über 230 μm . Unter einer Wassertiefe von 100 m erschienen neben den größeren Individuen zunehmend kleinere Exemplare (<230 μm). Dies induzierte einen bimodalen Verlauf der Größenverteilung unterhalb dieses Bereiches der Wassersäule, was auch mit Hilfe eines statistischen Testes bestätigt wurde. Ferner wurden unterhalb einer Tiefe von 200 m zunehmend Foraminiferen mit reproduktiven Merkmalen beobachtet, wobei vor allen Dingen Tiere ab einer Gehäusegröße von 230 μm hiervon betroffen waren.



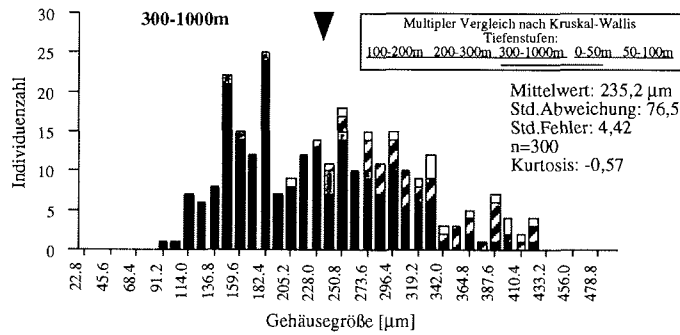


Abb. 37 Längenhäufigkeiten der Gehäusegröße in der Wassersäule während der Sommerexpedition ANT III/3 auf Station 278; Längenintervall: 11,4 µm; \blacktriangledown : Mittelwert. Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

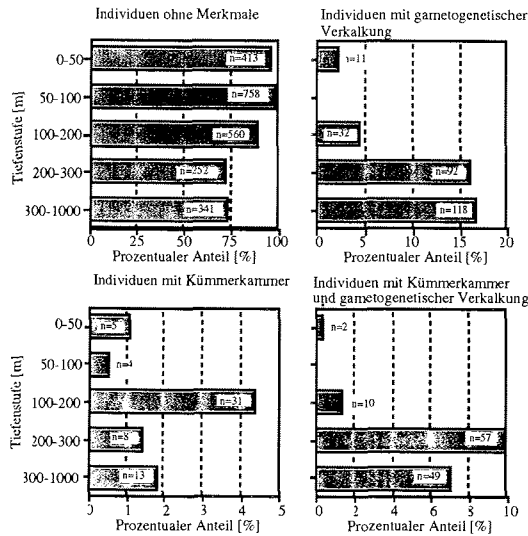


Abb. 38 Prozentualer Anteil unterschiedlicher Morphotypen in der Wassersäule während der Sommerexpedition ANT III/3 auf Station 278.

Der Anstieg reproduzierender Morphotypen mit zunehmender Wassertiefe wird auch aus der Darstellung des prozentualen Anteils am gesamten Individuenbestand unterschiedlicher Wasserschichten deutlich (Abb. 38). Der relative Anteil an Exemplaren mit reproduktiven Merkmalen stieg von zunächst 3% in einer Wassertiefe von 0 bis 50 m auf maximal 26% in einer Wassertiefe von 200 bis 300 m an. Somit wurde noch über der zweiten Temperatursprungschicht der höchste prozentuale Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen beobachtet. Beachtenswert ist, daß in der Wasserschicht von 100 bis 200 m Tiefe prozentual die meisten Tiere mit Kümmerkammern (4%) anzutreffen waren, während unterhalb 200 m Tiefe sehr viele Individuen mit Kümmerkammern und gleichzeitig gametogenetischer Verkalkung (7% bis 10%) gezählt wurden.

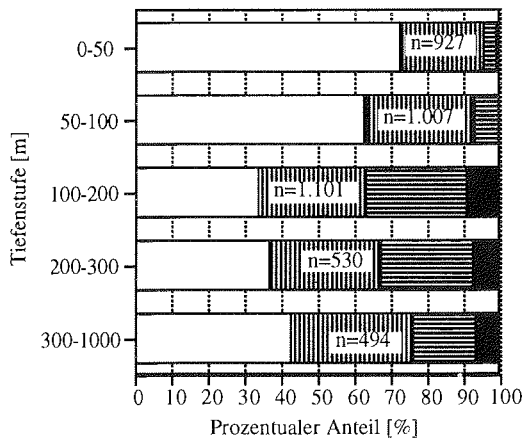


Abb. 39 Größenklassenverteilung in der Wassersäule während der Sommerexpedition ANT III/3 (□ : 137-205 µm, ▨ : 217-285 µm, ▩ : 296-365 µm, ■ : 376-467 µm).

Aus einer Zusammenfassung aller Individuen und Tiefenstufen der Sommerexpedition ergab sich eine charakteristische prozentuale Größenverteilung der in der Wassersäule lebenden Exemplare (Abb. 39). Bis 100 m Tiefe dominierten Tiere unter einer Schalengröße von 205 µm. Dahingegen waren Foraminiferen des Größenintervalls von 217 bis 285 µm relativ gleichmäßig in allen Wasserschichten vertreten. In einer Wassertiefe von 100 bis 200 m wurden die meisten größeren Tiere von 296 bis 365 µm angetroffen, insgesamt 37%. In den darunter gelegenen Tiefenstufen kam es wieder zu einer Zunahme kleinerer Individuen bis 205 µm und einer Abnahme größerer Exemplare über 296 µm. Unterhalb einer Wassertiefe von 100 m erreichte das größte Intervall von 376 bis 467 µm einen bedeutenden Anteil.

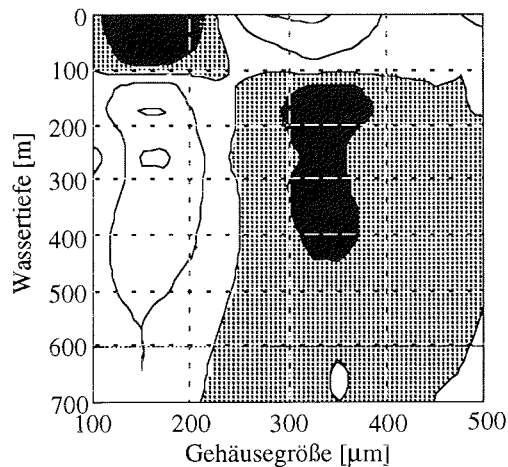
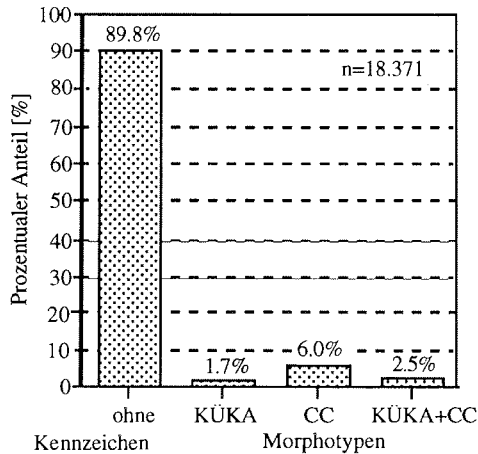


Abb. 40 Isolinienplott der "Residuals" errechnet aus der Gehäusegröße und der Wassertiefe während der Sommerexpedition ANT III/3 (n=1.048). Die schattierten Flächen kennzeichnen Bereiche erhöhter Abundanzen. Die Grenzen zu diesen Flächen stellen die Nullisolinie dar.

Ein ähnliches Bild konnte aus einem Isoliniendiagramm erhalten werden (Abb. 40), errechnet wiederum anhand aller Individuen und Tiefenstufen dieser Expedition. Auch aus diesem ging hervor, daß *N. pachyderma* eine von der Entwicklungsstufe und somit der Gehäusegröße abhängige Tiefe bevorzugt. Die schattierten Flächen zeigen relativ erhöhte Abundanzen an. Über 100 m Wassertiefe lebten bevorzugt Tiere knapp unterhalb 230 µm Schalengröße, während in den tiefer gelegenen Wasserschichten vor allen Dingen größere Exemplare dominierten. Aus dieser Darstellung geht ein drastischer Wechsel der Größenstadien in 100 m Wassertiefe hervor.

Gametogenese:



Morphologische Untersuchungen an 18.371 Exemplaren der Sommerexpedition (Wassertiefe: 0-1.000 m) ergaben 1.106 Tiere mit gametogenetischer Verkalkung (6%) und 452 Individuen mit Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung (3%). 311 Foraminiferen (2%) besaßen lediglich eine Kümmerkammer (Abb. 41).

Abb. 41 Prozentualer Anteil unterschiedlicher Morphotypen am Gesamtbestand während der Sommerexpedition ANT III/3 (Wassertiefe: 1.000 m; KÜKA = Kümmerkammer, CC = gametogenetische Verkalkung).

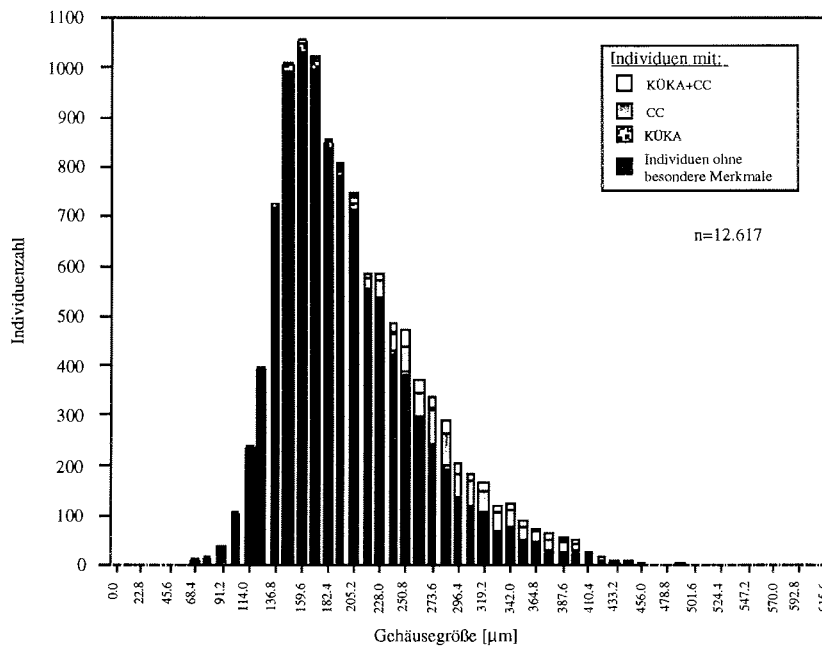


Abb. 42 Längenhäufigkeitsverteilung des gesamten Individuenbestandes der Sommerexpedition ANT III/3. Plus Anteil verschiedener Morphotypen an unterschiedlichen Gehäusegrößen (Wassertiefe: 0-1.000 m; KÜKA = Kümmerkammer, CC = gametogenetische Verkalkung; Längenintervall: 11,4 µm).

Das Maximum der Längenhäufigkeiten des gesamten Individuenbestandes (Wassertiefe: 0-1.000 m) dieser Sommerexpedition lag bei 160 μm (Abb. 42). Nur sehr wenige kleinere Tiere besaßen reproduktive Merkmale. Erst mit zunehmender Größe von ca. 137 μm erkennt man vermehrt Exemplare mit gametogenetischer Verkalkung. Nicht so häufig konnten Individuen mit Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung gemeinsam beobachtet werden. Tiere, die nur Kümmerkammern besaßen, waren bereits bei einer kleineren Gehäusegröße von 80 μm anzutreffen.

Beim Vergleich der durchschnittlichen Gehäusegrößen unterschiedlicher Morphotypen fällt auf, daß Exemplare mit Kümmerkammern durchschnittlich eine kleine Gehäusegröße erreichten. Im Gegensatz hierzu besaßen Individuen mit gametogenetischer Verkalkung und Individuen, welche gleichzeitig eine Küm-

merkammer und gametogenetische Verkalkung trugen, im Durchschnitt ein größeres Gehäuse (Tab. 9).

Tab. 9 Vergleich der durchschnittlichen Gehäusegröße unterschiedlicher Morphotypen (ANT III/3, Sommer).

Morphotypen :	Gehäusegröße (\pm Std.Abweichung)	Anzahl [n]
ohne besondere morphologische Kennzeichen	199,0 $\mu\text{m} \pm 64,6$	11.379
Kümmerkammer (KÜKA)	220,7 $\mu\text{m} \pm 78,8$	205
gametogenetische Verkalkung (CC)	295,2 $\mu\text{m} \pm 60,0$	732
Kümmerkammer und gametogenetische Verkalkung (KÜKA+CC)	292,0 $\mu\text{m} \pm 60,2$	306

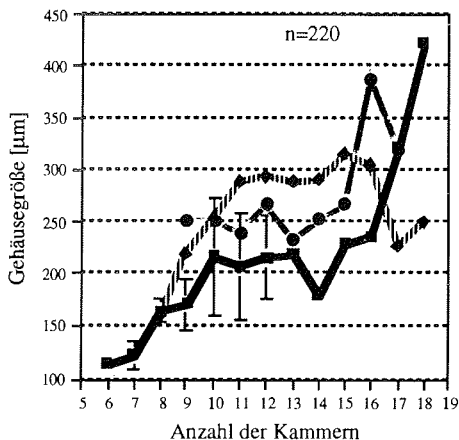


Abb. 43 Durchschnittliche Gehäusegröße bei unterschiedlicher Kammerzahl verschiedener Morphotypen der Sommerexpedition ANT III/3 (Morphotypen: Individuen mit ■ : Kümmerkammer, ● : gametogenetische Verkalkung, ◆ : Kümmerkammer und gametogenetische Verkalkung).

Auch beim Vergleich der sukzessiven Größenzunahme pro angefügter Kammer unterschiedlicher Morphotypen wurden eindeutige Unterschiede in der Größenentwicklung sichtbar (Abb. 43). So besaßen Individuen mit Kümmerkammern ab der 11. Kammer eine um ca. 80 μm kleinere durchschnittliche Gehäusegröße bei entsprechender Kammerzahl als Exemplare mit gametogenetischer Verkalkung. Tiere mit Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung lagen in ihrer Größenentwicklung ziemlich genau zwischen diesen beiden Morphotypen. Ihre durchschnittliche Gehäusegröße betrug ca. 250 μm . Ein interessantes Resultat dieser Darstellung ist die relativ konstante durchschnittliche Gehäusegröße der unterschiedlichen Morphotypen innerhalb einer bestimmten Kammerzahl (ca. 11 bis 15 Kammern).

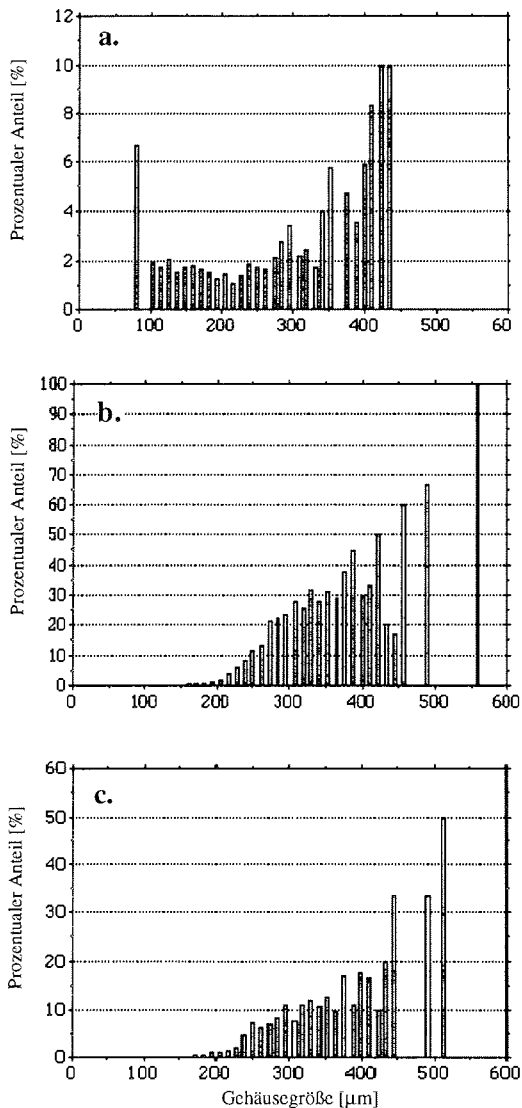


Abb. 44 Prozentualer Anteil unterschiedlicher Morphotypen an der Längenhäufigkeitsverteilung der Individuen der Sommerexpedition ANT III/3 ($n=11.374$). Individuen mit: a. Kümmerkammer, b. gametogenetischer Verkalkung, c. Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung. Zu beachten ist die unterschiedliche Skalierung der Prozentwert-Achsen; Längenintervall: $11,4 \mu\text{m}$.

Ab der siebzehnten Kammer kam es jedoch zu einer gegenläufigen Entwicklung. Exemplare mit Kümmerkammern zeigten einen abrupten Anstieg der durchschnittlichen Gehäusegröße, während Individuen mit gametogenetischer Verkalkung eine Verminderung in ihrer durchschnittlichen Größe aufwiesen. Diese abweichende Entwicklung basiert allerdings auf der Berechnung mittels sehr weniger Tiere.

Aus dem prozentualen Anteil verschiedener Morphotypen an unterschiedlichen Gehäusedurchmessern konnte ein zunehmender Reifungsgrad mit fortschreitendem Wachstum abgeleitet werden (Abb. 44). Individuen, die nur das Merkmal Kümmerkammer trugen, waren prozentual nur sehr untergeordnet vertreten (Abb. 44a). Ein Maximum von 10% aller Exemplare knapp über $400 \mu\text{m}$ Gehäusegröße besaß dieses Merkmal, während nur 2% der Tiere von 100 bis $300 \mu\text{m}$ eine Kümmerkammer aufwiesen. Foraminiferen mit gametogenetischer Verkalkung waren häufiger vertreten (Abb. 44b), über 30% der Individuen über $330 \mu\text{m}$ Gehäusegröße besaßen eine gametogenetische Verkalkung. Seltener anzutreffen waren wiederum Exemplare mit Kümmerkammern und gametogenetischer Verkalkung. Dies ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, daß Kümmerkammern vergleichsweise spärlich gebildet wurden (Abb. 44c). Ab einer Gehäusegröße von $200 \mu\text{m}$ stieg der prozentuale Anteil dieses Morphotypes kontinuierlich an. Jedoch erst ab einer Gehäusegröße von $450 \mu\text{m}$ wurde ein Wert von 30% überschritten.

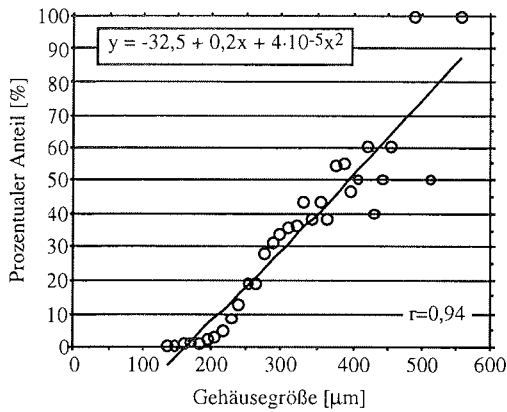
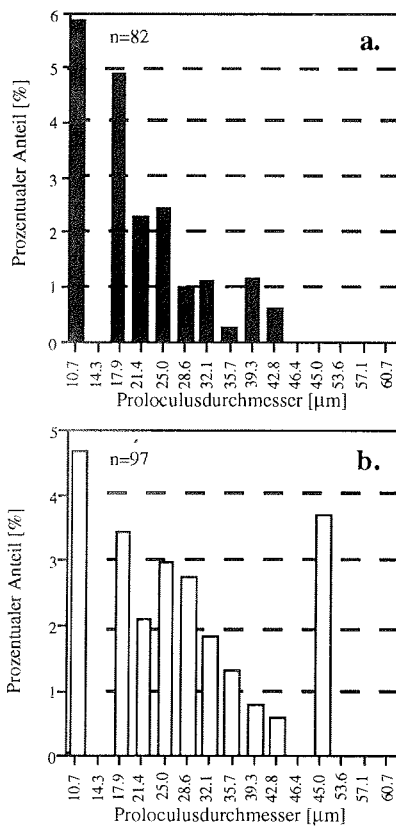


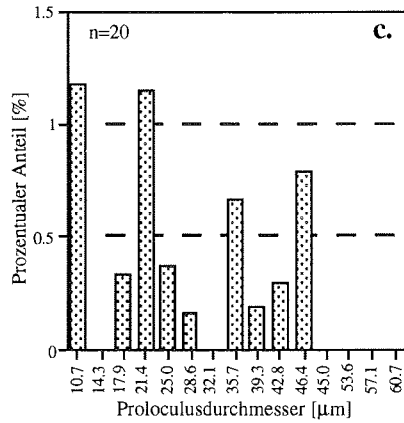
Abb. 45 Reproduktionsrate als Funktion der Größe errechnet anhand des absoluten Anteils an Individuen mit gametogenetischer Verkalkung der Sommerexpedition ANT III/3 (n=11.374).

Aus dem prozentualen Anteil reproduktiver Merkmale (gametogenetische Verkalkung) an unterschiedlichen Gehäusegrößen des Gesamtbestandes erhält man anhand einer Regressionsgeraden die Reproduktionsrate (Abb. 45). Aus dieser wird ersichtlich, daß unter 200 µm gewöhnlicherweise keine Gametogenese durchgeführt wird. Danach stieg der prozentuale Anteil reproduzierender Individuen mit zunehmender Gehäusegröße stetig an. 45% der Exemplare knapp über 350 µm Gehäusegröße besaßen eine gametogenetische Verkalkung.



Bemerkenswert scheint die Abhängigkeit der Entwicklung unterschiedlicher Morphotypen vom Proloculusdurchmesser zu sein (Abb. 46). Der prozentuale Anteil verschiedener Morphotypen sank mit zunehmendem Proloculusdurchmesser. Bei einem Proloculusdurchmesser von ca. 11 µm besaßen 6% der Exemplare eine Kümmerkammer (Abb. 46a), während dies bei einem Proloculusdurchmesser von 32 µm für nur 1% der Tiere zutrif.

Ein ähnliches Bild erhielt man bei der Untersuchung der Foraminiferen mit gametogenetischer Verkalkung (Abb. 46b). 5% der Individuen mit einer Proloculusgröße von 11 µm besaßen eine gametogenetische Verkalkung, während nur 2% der Exemplare mit einem Proloculusdurchmesser von 32 µm dieses Merkmal aufwiesen.



Ein etwas abweichendes Bild erhielt man aufgrund der Darstellung der Individuen mit Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung (Abb. 46c). Für diese Tiere konnte keine derartig vergleichbar eindeutige Tendenz beschrieben werden. Wahrscheinlich ist dies auf die relativ geringen Individuenzahlen zurückzuführen, mit denen diese Werte berechnet wurden.

Abb. 46 Prozentualer Anteil verschiedener Morphotypen an Individuen mit unterschiedlichen Proloculusgrößen während der Sommerexpedition ANT III/3 (n=4.495); Individuen mit a. Kümmerkammer, b. gametogenetischer Verkalkung, c. Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung. Längenintervall: 3,57 µm.

3.2.1.2. Population herbstlicher Eisbildungsprozesse im südöstlichen Weddellmeer (ANT X/3)

Bestand des gesamten Untersuchungsgebietes:

Hauptziele dieser Herbstexpedition waren Studien zur Bedeutung der herbstlichen Eisbildungsprozesse für den Einschluß von Organismen ins Eis. Ein weiterer Aspekt lag in der Ermittlung der Wichtigkeit des Eises als Habitat für den Populationsbestand unterschiedlicher Taxa (Ciliaten, Flagellaten, Copepoden etc.). Hierzu dienten die auf mehreren Schnitten vom offenen Wasser ins Packeis und vom Packeis ins offene Wasser gewonnenen Erkenntnisse.

Mit den senkrecht zur Küstenlinie durchgeführten Schnitten wurde im Osten des Untersuchungsgebietes begonnen und im Westen abgeschlossen (Abb.8). In diesem Gebiet zwischen $67^{\circ}30'$ - $71^{\circ}S$ und 12° - $6^{\circ}O$ kam es in einem Zeitraum von 21 Tagen zu einem allmählichen Vorrücken der Eiskante von ca. $70^{\circ}S$ auf ca. $67^{\circ}30'S$ (dies entspricht in etwa 280 km) (Abb. 47a). Auf den ersten Schnitten war nur die Wassersäule der südlichsten Stationen mit Eis bedeckt, während gegen Ende der Untersuchung im gesamten Areal eine Eisdecke anzutreffen war. Meist fanden die Eisbildungsprozesse nach dem sogenannten Pfannkuchenzyklus statt.

Hydrographie:

Zu Beginn der Untersuchung lag (auf den nördlichsten Stationen des ersten Schnitt) die durchschnittliche Temperatur innerhalb der oberen 50 m der Wassersäule bei über $-1^{\circ}C$ (Abb. 47b). Während des Untersuchungszeitraumes konnte zunehmend ein Rückzug dieses etwas wärmeren Oberflächenwassers in Richtung Norden beobachtet werden und das Winterwasser mit einer Temperatur von unter $-1,8^{\circ}C$ bestimmte schließlich die gesamte Oberflächenschicht.

Die Veränderungen der durchschnittlichen Salinität innerhalb der oberen 50 m der Wassersäule waren relativ geringfügig (Abb. 47c). Das zu Anfang der Untersuchungen im Süden der Schnitte vorgefundene salzärmere Wasser unter 34‰ wurde durch das Schmelzen des Festeises hervorgerufen. Mit dem Fortschreiten der Eisbildungsprozesse kam es zu einer Zunahme der Salinität in der Oberflächenschicht. Dies wurde vor allem auf dem letzten Schnitt deutlich, wo auf der nördlichsten Station ein Maximalwert von über 34,3‰ beobachtet werden konnte.

Phytoplankton:

Zur Darstellung der Phytoplanktonbiomasse wurde der Chlorophyll a-Gehalt in 10 m Wassertiefe herangezogen (Abb. 47d). Die Werte waren, entsprechend der winterlichen Wassersäule, gering ($\leq 0,4 \mu g \cdot l^{-1}$). Das Maximum der Phytoplanktonbiomasse stimmte nicht eindeutig mit der Eiskante überein. Zu Beginn der Untersuchungen lag es einige Kilometer nördlich der Eiskante, mit zunehmender Eisausdehnung verlagerte sich das Maximum entgegengesetzt zur Eisausdehnung zunehmend südwärts. Auf dem letzten Schnitt befand es sich einige Kilometer (ca. 270 km) südlich des Packeisrandes.

Foraminiferenbestand:

Auch der Maximalwert des Foraminiferenbestandes (zwischen 0,3 und 0,6 Ind. \cdot l⁻¹ / Apsteinnetz, Maschenweite: 20 μ m, Wassertiefe: 0-50 m) wurde zunächst etwas nördlich der Eiskante beobachtet (Abb. 47e). Er verlagerte sich jedoch wiederum entgegengesetzt der Eisausdehnung zunehmend in südliche Richtung unterhalb des Packeises. Die Höchstwerte der Foraminiferenzahlen lagen im allgemeinen etwas nördlicher als die der Phytoplanktonbiomasse.

Aus morphologischen Untersuchungen ging hervor, daß der Individuenbestand der Apsteinnetze (Maschenweite: 20 μ m; Wassertiefe: 0-50 m) einen relativ geringen prozentualen Anteil an Exemplaren mit reproduktiven Merkmalen aufwies. Von insgesamt 1.008 analysierten Individuen besaßen nur 3 Exemplare eine gametogenetische Verkalkung, also 0,3%. Dahingegen trugen 17 Foraminiferen (2%) das Merkmal Kümmerkammer.

Die Gesamtheit der in den Multinetzen enthaltenen Individuen (Maschenweite: 100 μ m; Wassersäule bis 1.000 m Tiefe) wies auf eine erhöhte Reproduktion hin. Von 2.355 analysierten Exemplaren besaßen 104 eine gametogenetische Verkalkung und 48 eine Kümmerkammer sowie gametogenetische Verkalkung. Hieraus ergab sich ein prozentualer Anteil von insgesamt 7%. 111 Tiere (6%) trugen eine Kümmerkammer.

Tab. 10 Vergleich der durchschnittlichen Gehäusegröße unterschiedlicher Morphotypen (ANT X/3, Herbst).

Morphotypen :	Gehäusegröße (\pm Std.Abweichung)	Anzahl [n]
ohne besondere morphologische Kennzeichen	167,0 μ m \pm 42,1	1.453
Kümmerkammer (KÜKA)	154,1 μ m \pm 30,6	99
gametogenetische Verkalkung (CC)	215,6 μ m \pm 55,3	97
Kümmerkammer und gametogenetische Verkalkung (KÜKA+CC)	221,9 μ m \pm 52,0	48

Individuen (Multinetz; Wassertiefe: 0-1.000m; Maschenweite: 100 μ m) mit gametogenetischer Verkalkung und Exemplare, welche gleichzeitig eine Kümmerkammer und gametogenetische Verkalkung trugen, erreichten die höchste durchschnittliche Gehäusegröße. Im Gegensatz hierzu besaßen Tiere mit Kümmerkammer eine niedrigere durchschnittliche Größe als Foraminiferen ohne besondere Kennzeichen (Tab. 10).

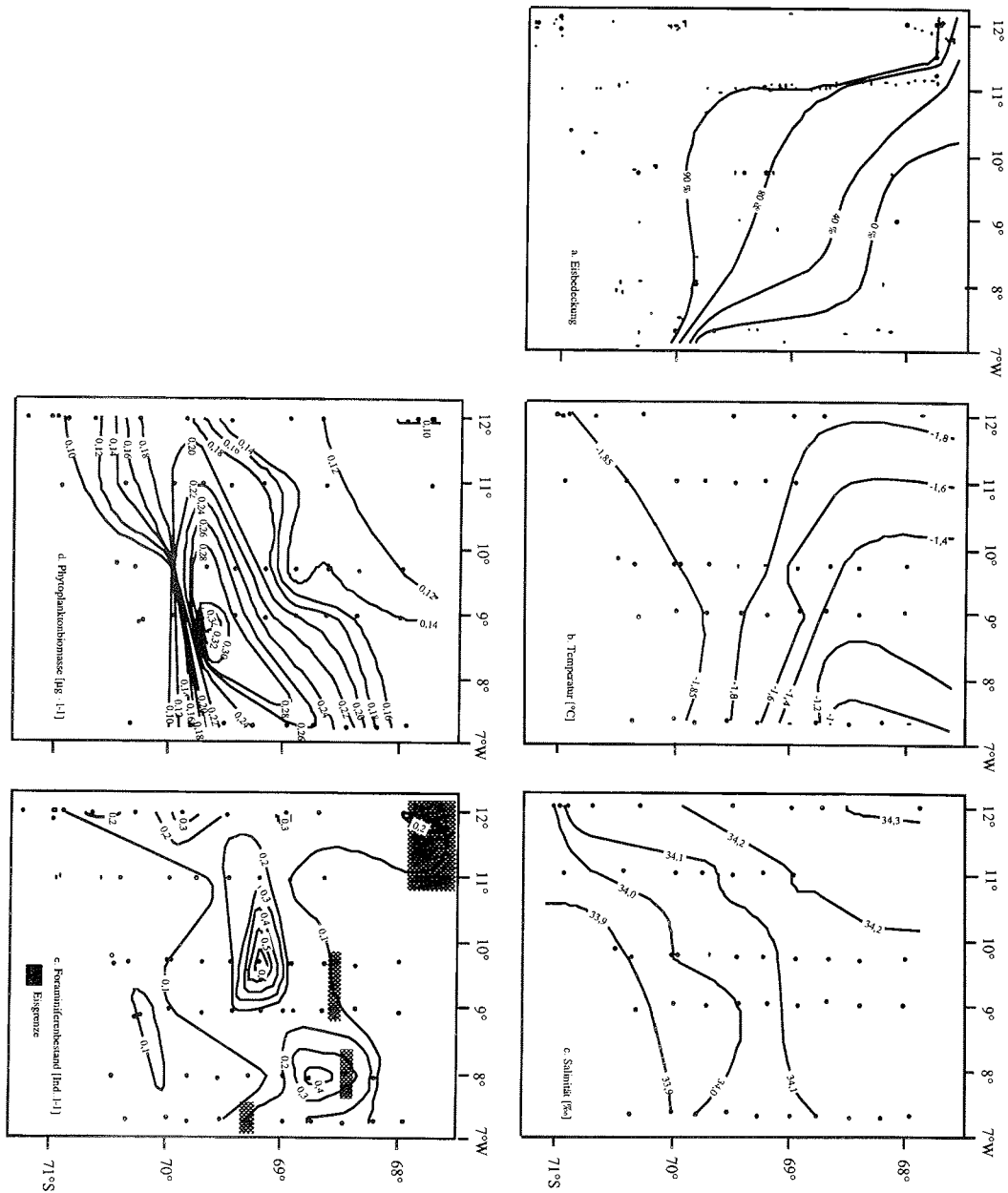


Abb. 47 Eisbedeckungsgrad, hydrographische Daten (Durchschnittswerte der oberen 50 m der Wassersäule), Phytoplanktonbiomasse (in 10 m Tiefe) und Foraminiferenbestand (durchschnittliche Individuenzahl der oberen 50 m der Wassersäule; Maschenweite: 20 µm) im Untersuchungsgebiet der Herbstexpedition ANT X/3.

Besiedlung des westlichsten Schnittes:

Aus bereits durchgeführten Untersuchungen gehen erhöhte Foraminiferenbestände im Gebiet um die Eisgrenze hervor (siehe z.B. Kap. 3.2.1.1.; 3.2.1.3.). Was die Bildung speziell dieses Bestandsmaximums südlich des Eisrandes während der herbstlichen Eisbildungsprozesse auslöst ist unklar. Deshalb soll dieser Befund anhand eines vertikalen Profilschnittes durch den westlichen Transekt genauer analysiert werden (Abb. 48).

Hydrographie:

Im Laufe dieses Schnittes war eine fast vollständig ausgebildete Eisdecke vorhanden. Unterhalb des Eises lag eine ca. 100 m mächtige Wasserschicht, das Winterwasser (Temperatur: $-1,8^{\circ}\text{C}$, Abb. 48a; Salinität: 34,5‰, Abb. 48b). Nur auf dem Kontinentalsockel nahm diese Wasserschicht die gesamte Höhe der Wassersäule ein. Unterhalb dieses Wasserkörpers befand sich das warme Tiefenwasser (Temperatur: $0,6^{\circ}\text{C}$; Salinität: 34,7‰).

Phytoplankton:

Die sehr niedrige, für winterliche Verhältnisse charakteristische, Phytoplanktonbiomasse wies eine ausgesprochene Schichtung auf (Abb. 48c). In den oberen 100 m der Wassersäule wurden die höchsten Werte gemessen. Unterhalb einer Wassertiefe von 150 m waren nur noch selten Werte über $0,02 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ vorhanden.

Auf der nördlichsten Station lagen die Werte in der Oberflächenschicht bei $0,1 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ (St. 449). In Richtung Süden kam es zu einem allmählichen Anstieg des Wertes auf über $0,18 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ (St. 464, 467). Danach konnte auf der südlichsten Station wiederum ein für die Oberflächenschicht sehr niedriger Wert von $0,04 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ (St. 476) beobachtet werden.

Foraminiferenbestand:

Auch aus dem Foraminiferenbestand gingen eindeutig erhöhte Werte in der ca. 100 m mächtigen Oberflächenschicht hervor (Abb. 48d). Unterhalb dieser Schicht kam es zu einer abrupten Bestandsminderung. Hier wurde nur noch ein Bruchteil des in der gesamten Wassersäule vorhandenen Individuenbestandes gezählt. Auffallend war der sehr geringe Foraminiferenbestand in der Oberflächenschicht der beiden nördlichsten Stationen von unter $0,011 \text{ Ind}\cdot\text{l}^{-1}$ (St. 452, St. 455), im Vergleich zu $0,266 \text{ Ind}\cdot\text{l}^{-1}$ auf einer südlicher gelegenen Station (St. 467). Südlich dieser Station kam es wiederum zu einer Abnahme des Bestandes auf einen Wert von unter $0,012 \text{ Ind}\cdot\text{l}^{-1}$ (St. 275). Während dieses Schnittes glichen sich die Verteilungen des Foraminiferen- und Phytoplanktonbestandes sehr.

Auffällig war der sehr hohe prozentuale Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen. Diese Exemplare erreichten auf der nördlichsten (St. 452) und einer südlichen (St. 467) Station in der reproduktiven Zone einen Anteil von annähernd 45% (Abb. 49).

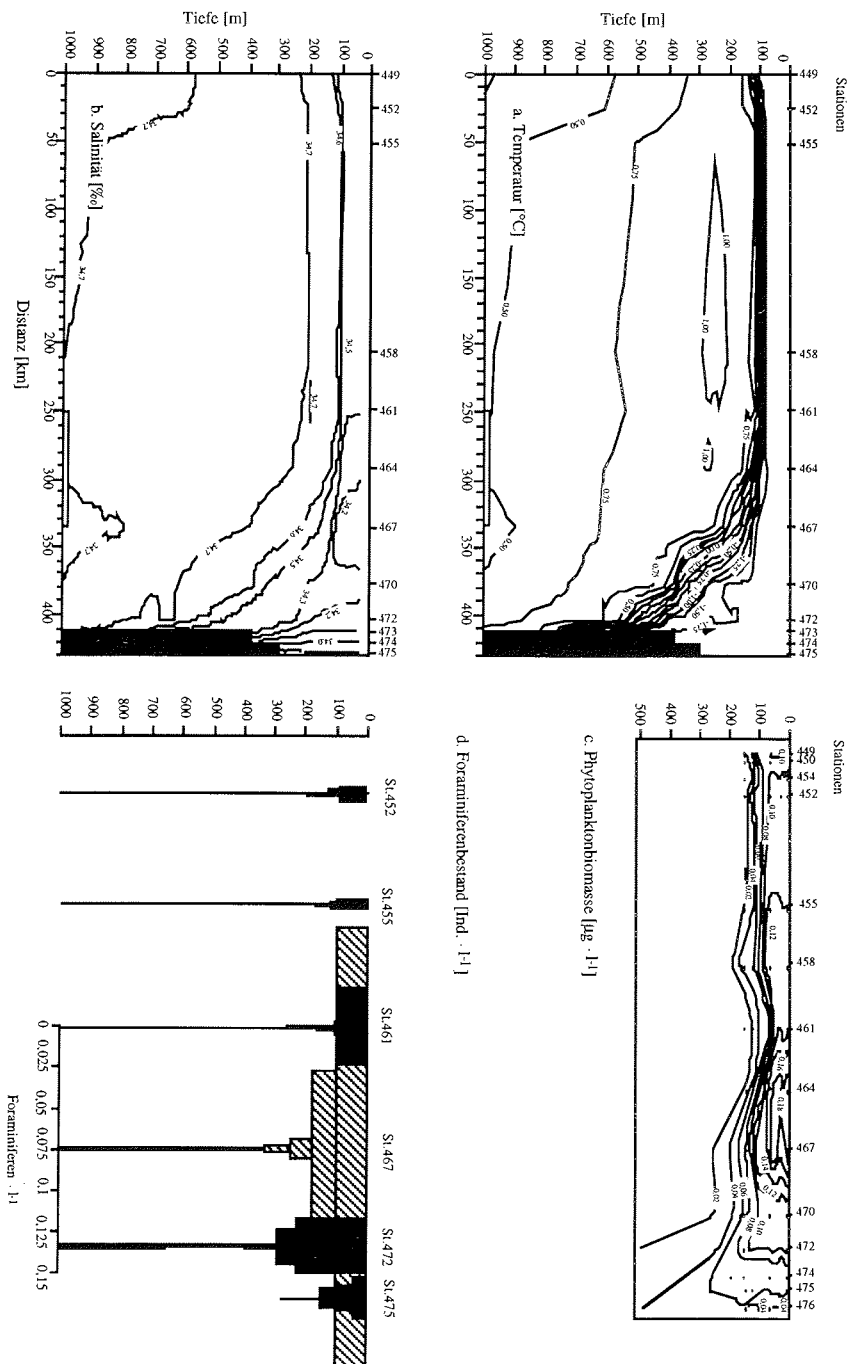


Abb. 48 Hydrographische Daten, Phytoplanktonbiomasse und Foraminiferenbestand im Laufe des westlichsten Nord / Süd-Schnittes während der Herbstexpedition ANT X/3 (der Foraminiferenbestand von Station 467 wurde schraffiert dargestellt).

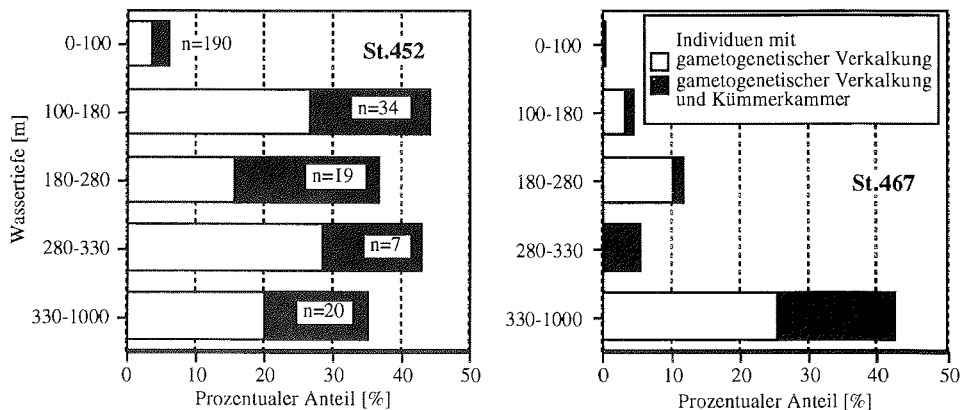


Abb. 49 Prozentualer Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen auf zwei Stationen des westlichsten Nord / Süd-Schnittes während der Herbstexpedition ANT X/3.

Vertikale Besiedlung der Wassersäule (Bsp. St. 467):

Um auf die Abundanzen und Größenverteilungen während des eben beschriebenen Schnittes nochmals genauer einzugehen, wurde als Beispiel die Station 467 herangezogen, auf welcher das Maximum des Bestandes zu finden war. Diese Station besaß eine den anderen Stationen vergleichbare vertikale Verteilung des Foraminiferenbestandes.

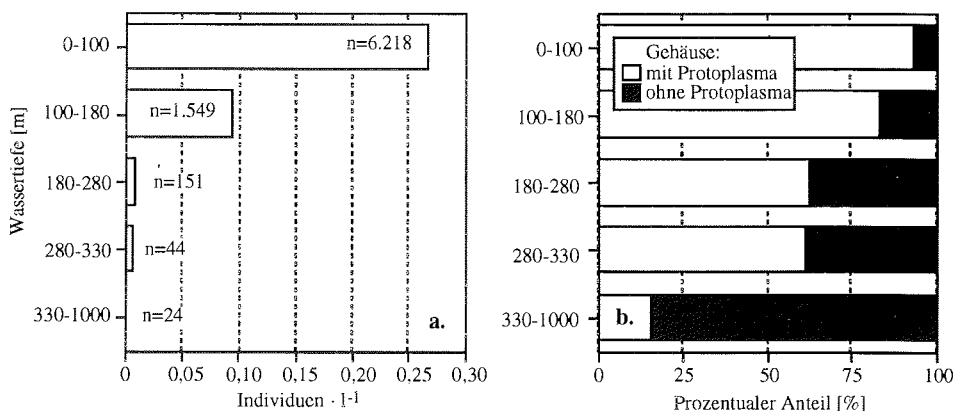


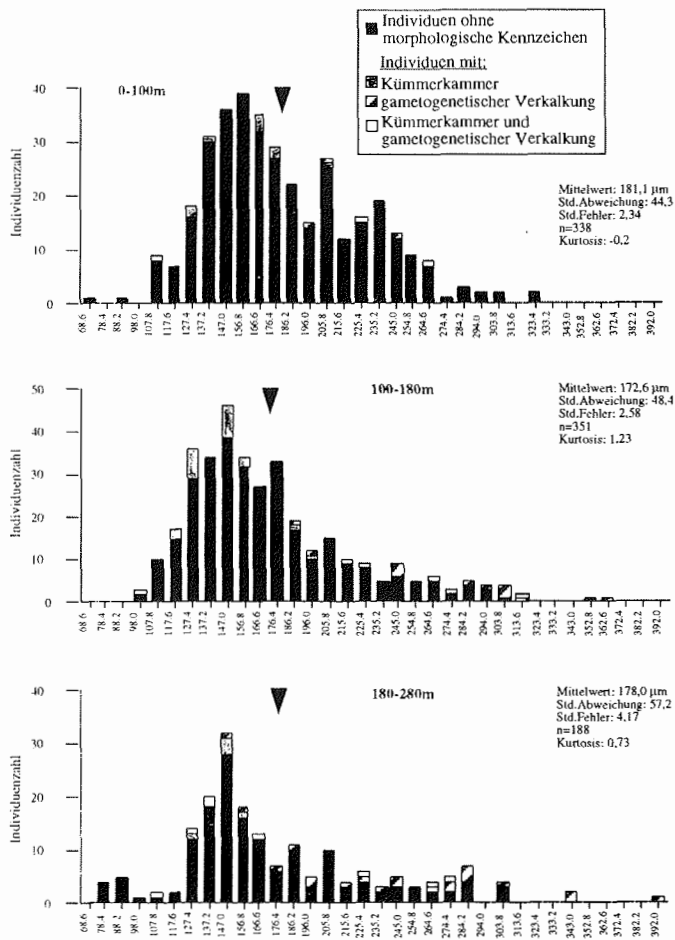
Abb. 50 Individuenbestand in der Wassersäule während der Herbstexpedition ANT X/3 auf Station 467. a. Abundanzen, b. Prozentualer Anteil an Gehäusen mit und ohne Zytoplasma gefüllt.

Das Maximum von 0,266 Ind.·l⁻¹ befand sich in den oberen 100 m der Wassersäule (Abb. 50a). Danach konnte eine stetige Abnahme der Individuenzahlen beobachtet werden. Unterhalb einer Wassertiefe von 280 m, sank der Bestand auf weniger als 0,1 Ind.·l⁻¹. Es lebten 95% der Individuen bis 1.000 m Tiefe in den oberen 180 m der Wassersäule. Auffällig war die stetige Zunahme an leeren Gehäusen mit zunehmender

Wassertiefe (Abb. 50b). Unterhalb einer Tiefe von 330 m lagen knapp über 80% der Schalen ohne Zytoplasma vor.

Es ergab sich eine gute Übereinstimmung mit der Phytoplanktonbiomasse (Abb. 18; Kap. 3.1.2.3.). In den oberen 100 m der Wassersäule wurde ein Wert von ca. 0,18 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ gemessen. Danach kam es zu einer allmählichen Abnahme der Biomasse, bis in einer Wassertiefe von 250 m nur noch 0,02 $\mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ Chlorophyll a vorhanden war.

Zu dieser Jahreszeit lag eine ausgesprochen homogene Größenverteilung in der Wassersäule vor (Abb. 51). Das Maximum der Längenhäufigkeiten aller Foraminiferen dieser Station befand sich in allen Tiefenstufen fast genau bei 150 μm .



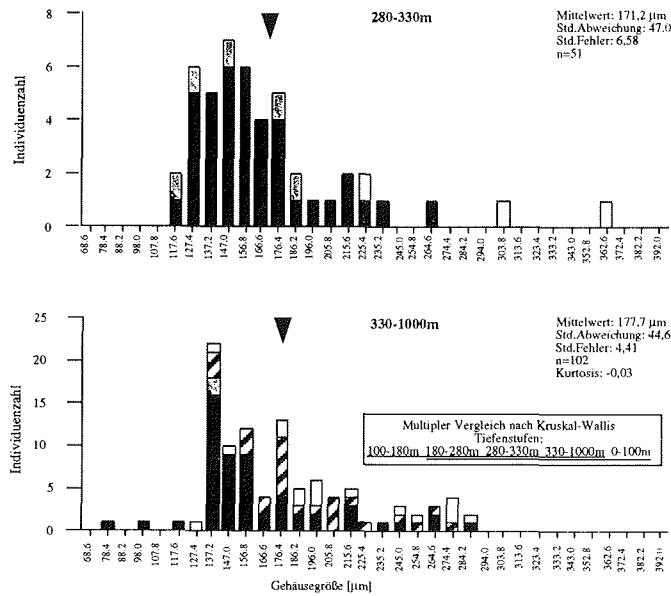


Abb. 51 Längenhäufigkeiten der Gehäusegröße in der Wassersäule während der Herbstexpedition ANT X/3 auf Station 467; Längenintervall: 9,35 µm; Mittelwert: \blacktriangleright Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

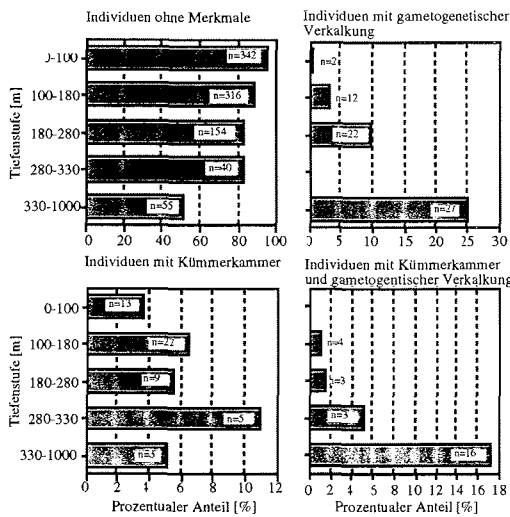


Abb. 52 Prozentualer Anteil unterschiedlicher Morphotypen in der vertikalen Verteilung der Wassersäule während der Herbstexpedition ANT X/3.

Der prozentuale Anteil an Exemplaren mit reproduktiven Merkmalen war, vergleichbar den anderen Stationen dieser Expedition, relativ hoch. In der oberen Wasserschicht besaßen nur 1% der Individuen eine gametogenetische Verkalkung (Abb. 52), bereits in einer Wassertiefe von 180 bis 280 m betrug dieser Wert 11%. In der unteren Wasserschicht (330 bis 1.000 m) besaßen 43% der Tiere eine gametogenetische Verkalkung.

Auffällig war der hohe prozentuale Anteil an Foraminiferen mit Kümmerkammern von über 11% in einer Wasserschicht von 280 bis 330 m. Im Vergleich hierzu lebte unterhalb dieser Wasserschicht ein erhöhter Individuenbestand von 17%, welcher eine Kümmerkammer sowie gametogenetische Verkalkung aufwies. Bei dieser Darstellung ist zu erwähnen, daß nicht in allen Gehäusen, die reproduktive Merkmale trugen, das Zytoplasma vollständig aufgelöst war.

3.2.1.3. Bestand an der winterlichen Eisgrenze des östlichen Weddellmeeres (ANT V/2)

Die während dieses Fahrtabschnittes erhobenen Daten dienten zur Darstellung der in der winterlichen, eisbedeckten Wassersäule des östlichen Weddellmeeres herrschenden Verhältnisse, unter Einfluß der Eisgrenze. Um auf die saisonalen Veränderungen vom Winter zum Spätwinter genauer einzugehen, wurde die Route der "Polarstern" durch das Packeis in zwei Schnitte eingeteilt (Abb. 3).

1. Schnitt:

Zur Darstellung dieses Schnittes (ca. 850 km Länge) wurden nur diejenigen Stationen herangezogen, die in unmittelbarer Nähe von 1° westlicher Länge lagen. Er verlief von Norden nach Süden und reichte von 59°00'S bis 66°40'S. Die Eisgrenze befand sich bei 60°S.

Hydrographie:

Anhand der ozeanographischen Daten konnte ein an der Unterseite des Eises gelegener Wasserkörper, das sogenannte Winterwasser (Temperatur: ca. -1,6°C bis -1,8°C; Abb. 53a) beschrieben werden. Dieses Wasser reichte bis in ca. 100 m Tiefe. Am Eisrand war eine Temperaturerhöhung zu erkennen. Im warmen Tiefenwasser (unter ca. 100 m Wassertiefe) in der Nähe des "Maud Rises" waren die schon von Gordon und Huber (1990) beschriebenen Wasserblasen mit einer Temperatur von über 1°C zu finden. Auch aus dem Salzgehalt ergab sich eine in ca. 100 m Tiefe gelegene Sprungschicht und am Eisrand konnte eine leichte Verringerung der Salinität beobachtet werden (Abb. 53b).

Phytoplankton:

Eine den hydrographischen Daten vergleichbare Schichtung konnte auch anhand des Chlorophyll a-Gehaltes beschrieben werden (Abb. 53c). Dieser Bestandsaufbau des Phytoplanktons war jedoch noch nicht im Süden erkennbar, sondern trat erst deutlicher mit dem Erreichen des Eisrandes in Erscheinung. Auf der südlichsten Station unter dem Eis wurde ein Chlorophyll a-Gehalt von 0,03 µg·l⁻¹ gemessen, der am Eisrand auf 0,17 µg·l⁻¹ anstieg. Circa 70 km vor dem Eisrand (St. 247) wurde ein Chlorophyllmaximum von 0,2 µg·l⁻¹ beobachtet.

Foraminiferenbestand:

Der Foraminiferenbestand wies ebenfalls auf einen Anstieg der Abundanzen am Eisrand hin (Abb. 53d). So fand man auf der südlichsten Station 0,003 Ind.·l⁻¹ unter dem Eis, während die 0,025 Ind.·l⁻¹ der nördlichsten Station ein Maximum darstellen. Aus der vertikalen Zonierung dieses Individuenbestandes ging keine Schichtung in der Nähe der Eiskante hervor, sondern vielmehr ein gleichförmiger Anstieg der Abundanzen von 400 m Tiefe bis zur Wasseroberfläche. Auch wurde horizontal eher eine gleichmäßige Zunahme der Foraminiferenzahlen von Süden nach Norden in Richtung Eisrand beobachtet.

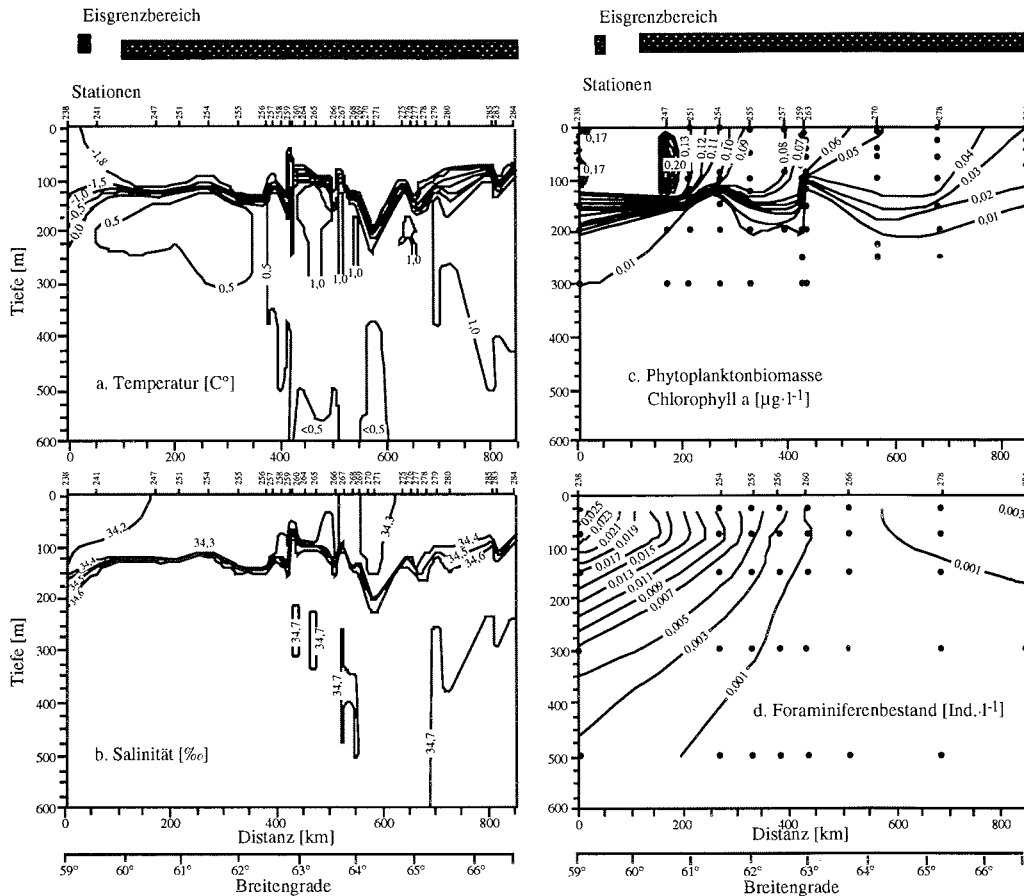


Abb. 53 Hydrographische Daten, Phytoplanktonbiomasse und Foraminiferenbestand des 1. Nord / Süd-Schnittes während der Winterexpedition ANT V/2.

2. Schnitt:

Dieser Schnitt verlief nicht direkt von Süden nach Norden, sondern ca. um 30° in nord-östliche Richtung geneigt über die Kuppe des "Maud Rises" hinweg. Die Stationen lagen zwischen $55^\circ 30' \text{S}$ und $68^\circ 24' \text{S}$. Die Eisgrenze befand sich bei $56^\circ 30' \text{S}$.

Hydrographie:

Unterhalb des Packeises dieses ungefähr 1.500 km langen Schnittes lag typischerweise ebenfalls das Winterwasser ($-1,6^\circ\text{C}$ bis $-1,8^\circ\text{C}$). Es reichte bis in über 100 m Wassertiefe. Zum Eisrand hin fand eine Erwärmung statt (Abb. 54a). So stieg auf der nördlichsten Station die Temperatur an der Oberfläche auf ca. -1°C an. Die für die Flanken des "Maud Rises" charakteristischen wärmeren Wasserblasen traten während dieses Schnittes verstärkt auf. Eine derartige Blase fand man auch unterhalb des Eisrandes. Die Sprungschicht in ca. 100 m Tiefe konnte auch durch die Salinität bestätigt werden (Abb. 54b). Am Eisrand befand sich ein Wasserkörper geringeren Salzgehaltes.

Phytoplankton:

Im Chlorophyllgehalt konnte man erst ca. 600 km vor dem Eisrand eine deutliche Schichtung erkennen (Abb. 54c). Auf der südlichsten Station wurde ein Chlorophyllgehalt von $0,03 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ unterhalb der Eisdecke gemessen, dieser Wert stieg an der nördlichsten Station auf $0,37 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ an. 400 km südlich der Eiskante befand sich als Maximum ein Chlorophyllwert von $1,24 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ in der Wassersäule.

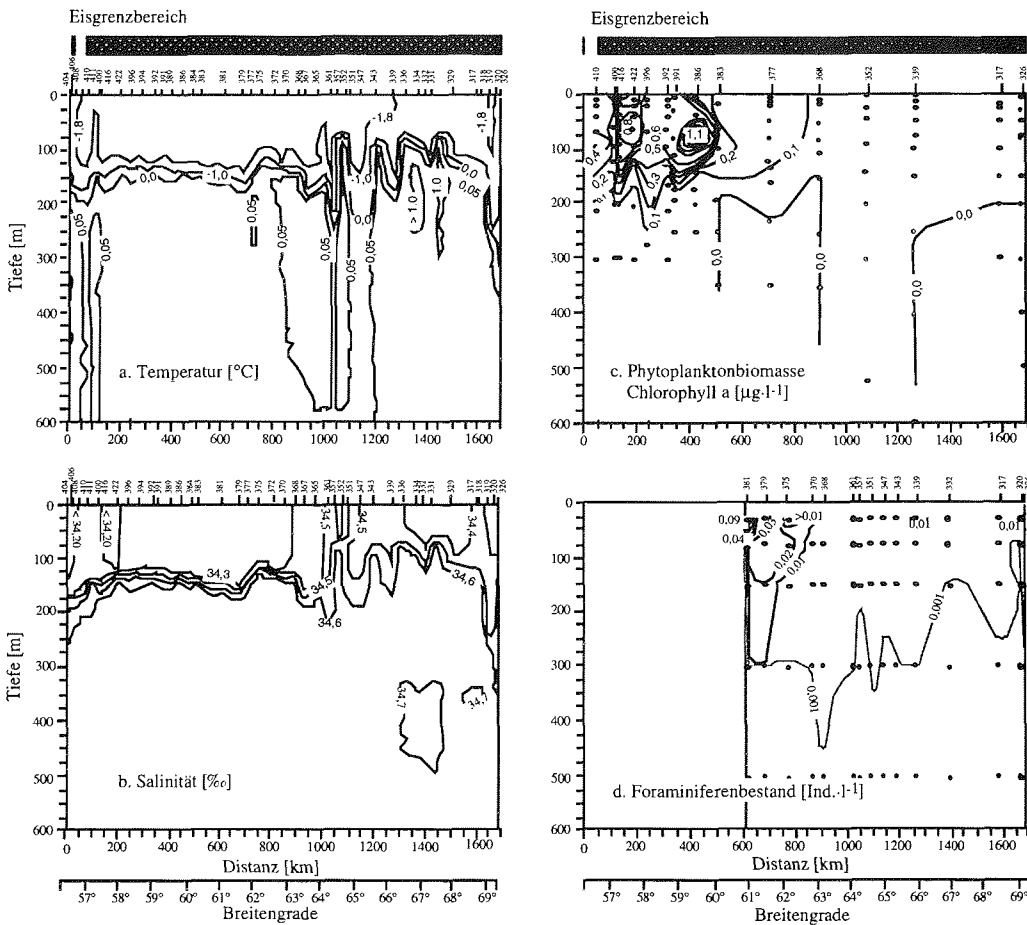


Abb. 54 Hydrographische Daten, Phytoplanktonbiomasse und Foraminiferenbestand des 2. Schnittes während der Winterexpedition ANT V/2 (Anmerkung zu Abbildung d: Leider war der Phytoplanktonbestand nördlich von Station 381 derartig hoch, daß die Maschen des Multinetzes verstopften und somit eine Auswertung des Foraminiferenbestandes in diesem Gebiet unmöglich war).

Foraminiferenbestand:

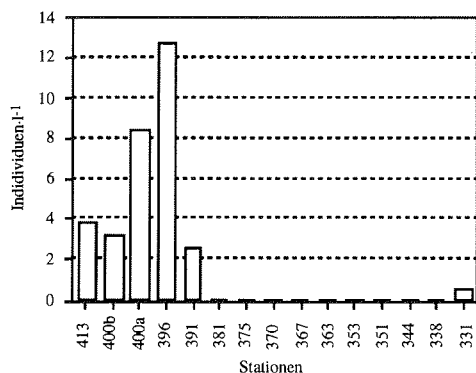


Abb. 55 Individuenbestand der Apsteinnetze (Maschenweite: 20 μ m) bis 60 m Wassertiefe während des 2. Schnittes der Winterexpedition ANT V/2, n=1.323.

Knapp 600 km vor dem Eisrand (nördlich der Station 381) war der Phytoplanktonbestand derartig hoch, daß die Maschen des Multinetzes verstopften und somit eine Auswertung des Materials dieses Ge-

bietes unmöglich war. Dennoch konnte man bereits 600 km vor dem Eisrand eine Erhöhung des Foraminiferenbestandes beobachten (Abb. 54d). So wurden auf der südlichsten Station 0,011 Ind. \cdot l⁻¹ gezählt (St. 326), während es ca. 600 km vor dem Eisrand 0,096 Ind. \cdot l⁻¹ waren (St. 381).

Aus den Apsteinnetzdaten resultiert jedoch, daß die Erhöhung des Bestandes ca. 600 km südlich der Eiskante noch extremer gewesen sein muß (Abb. 55). Etwa 250 km (St. 396) vor der Eiskante war in der Probe des Netzes ein Maximalwert von 12,7 Ind. \cdot l⁻¹ enthalten, während der Bestand vor dem Ausfall des Multinetzes unter 0,55 Ind. \cdot l⁻¹ blieb. Mit den Daten des Apsteinnetzes ist jedoch keine exakte quantitative Aussage möglich.

Vergleich der beiden Schnitte:

Aus dem Vergleich der beiden Schnitte läßt sich eine Saisonalität zwischen mittlerem und spätem Winter erkennen. Man muß jedoch berücksichtigen, daß der 1. Schnitt kürzer ist als der 2. Schnitt. So begann der 1. Schnitt ca. 500 km südlich des 2. Schnittes.

Die Eiskante lag während des 1. Schnittes (ca. 60°S) südlicher als im Laufe des 2. Schnittes (ca. 56°30'S) (Dieckmann et al. 1991). Es kam somit zu einem Vorrücken der Eiskante um ca. 390 km.

Die Wassermassen der beiden Schnitte wiesen auf keine Veränderung infolge der fortschreitenden Jahreszeit hin, die Chlorophyllwerte stiegen innerhalb dieser zwei Monate an. Parallel hierzu wurde

eine Erhöhung des Foraminiferenbestandes beobachtet, die schon alleine aus den Fängen des Multinetzes ersichtlich wurde. Dies äußerte sich in einem Anstieg des Maximalwertes von 0,026 Ind. \cdot l⁻¹ auf Position 59°S/1°W (St. 238), der nördlichsten Station des 1. Schnittes (Eisrand), auf 0,096 Ind. \cdot l⁻¹ auf Position 63°07'S / 3°19'W (St. 368) ca. 600 km vor dem Eisrand des 2. Schnittes. Man muß jedoch annehmen, daß der wirkliche Anstieg noch um ein Vielfaches über diesen Werten lag. Dies zeigen die extrem hohen Individuenzahlen des Apsteinnetzes.

Zusammenfassende Darstellung einiger Daten beider Schnitte:

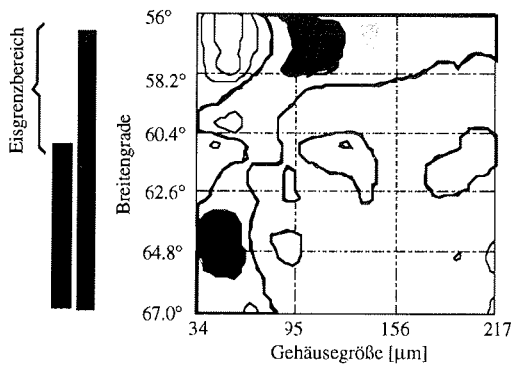
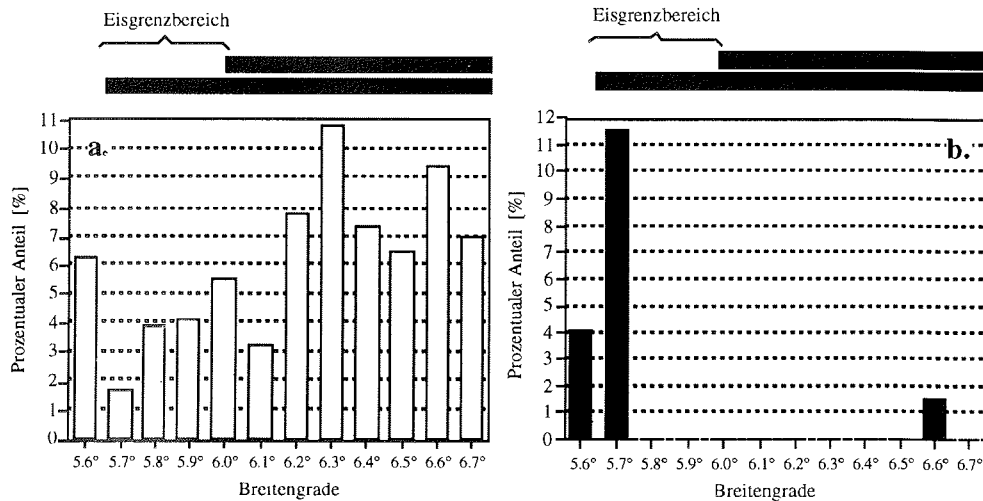


Abb. 56 "Residuals" der Größenklassen geplottet als Funktion des Breitengrades (entspricht der Entfernung von der Eiskante) während der Winterexpedition ANT V/2. Die schattierten Flächen geben einen erhöhten Bestand an Individuen unterschiedlicher Gehäusegrößen in einem bestimmten Gebiet an (Apsteinnetz: Tiefe: 0-60 m; Maschenweite: 20 µm; Eisgrenzbereich: der rechte Balken entspricht der Eisgrenze am 18.7.1986 und der linke Balken der Eisgrenze am 7.9.1986; n=2.803).

Zur Darstellung der Größenverteilung diente ein Isolinienplott. Hierzu wurden die Daten der beiden Schnitte zusammengefaßt. Aus den errechneten "Residuals" der Gehäusegrößen ging eine Zunahme größerer Individuen in Richtung Eisrand hervor (Abb. 56). Von 56° bis 58° Süd bestand die Population hauptsächlich aus Exemplaren über 80 µm Gehäusegröße. Im Gegensatz hierzu herrschten in der Population vom 58. bis 67. Breitengrad hauptsächlich Tiere unter einer Schalengröße von ca. 80 µm vor. In diesem Gebiet waren nur vereinzelt größere Foraminiferen vorhanden.



Ab.57 Prozentualer Anteil unterschiedlicher Morphotypen in Abhängigkeit von der Eisbedeckung in der Wassersäule während der Winterexpedition ANT V/2. Individuen mit a. Kümmerkammern, b. gametogenetischer Verkalkung (Apsteinnetz: Tiefe: 0-60 m; Maschenweite:

20 µm; Eisgrenzbereich: der obere Balken entspricht der Eisgrenze am 18.7.1986 und der untere Balken entspricht der Eisgrenze am 7.9.1986; n=3.309).

Von 3.309 untersuchten Foraminiferen besaßen 70 eine gametogenetische Verkalkung. Somit wiesen insgesamt 2% der Tiere reproduktive Merkmale auf. Die eisrandabhängige Verteilung der Foraminiferen mit Kümmerkammer war gegensätzlich zu Abundanz und Größenverteilung (Abb. 57a). Es konnte eine Zunahme des prozentualen Anteils an Individuen mit Kümmerkammern (6%) unterhalb des Eises beobachtet werden. Tiere mit gametogenetischer Verkalkung wurden hingegen fast ausschließlich am Eisrand getroffen (Abb. 57b).

3.2.1.4. Individuenbestand im Winter des östlichen Weddellmeeres (inkl. Vestkapp / ANT V/3)

Die Daten dieser Expedition wurden zur Darstellung zweier verschiedener Situationen genutzt. Zum einen wurden die winterlichen Verhältnisse in der Wassersäule auf einem Schnitt vom Antarktischen Zirkumpolarstrom ins südöstliche Weddellmeer dargestellt. Zum anderen dienten die Daten, welche im Vestkapp-Gebiet erhoben wurden, zur Beschreibung der winterlichen Gegebenheiten in der eisbedeckten Wassersäule des südöstlichen Weddellmeeres.

Schnitt vom Antarktischen Zirkumpolarstrom ins südöstliche Weddellmeer:

Zur Untersuchung dieser winterlichen Verhältnisse dienten einige Stationen der Expedition ANT V/3, die auf einem Schnitt von der Eiskante des östlichen Weddellmeeres über das Vestkapp-Gebiet bis ca. 76° Süd lagen (Abb. 4).

Phytoplankton:

Auf der nördlichsten im Antarktischen Zirkumpolarstrom gelegenen Station, der eisfreien Wassersäule, wurde die höchste Phytoplanktonbiomasse mit einem Wert von $0,63 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ gemessen (Abb. 58a). Die südlicher gelegenen Stationen zeigten Variationen in der Mikroalgenbiomasse (bis ca. $0,3 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), die jedoch nicht mit der Nähe zur Eiskante zu erklären waren. Auf einer relativ weit südlich in der südlichen Küstenpolynia gelegenen Station wurde sogar ein Wert von $0,62 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ beobachtet, welcher der Größenordnung des Antarktischen Zirkumpolarstroms entsprach.

Foraminiferenbestand:

Der Foraminiferenbestand sank von Norden in Richtung Süden (Abb. 58b). Die ca. 400 km nördlich der Eiskante beprobte Station (St. 487) erreichte den höchsten Bestand von $5,016 \text{ Ind.}\cdot\text{l}^{-1}$ in einer Tiefenstufe von 0 bis 50 m, während die südlichste Station (St. 544) ihr Maximum von $0,027 \text{ Ind.}\cdot\text{l}^{-1}$ in einer Wasserschicht von 50 bis 100 m Tiefe aufwies. Die Verringerung des Individuenbestandes verlief jedoch nicht kontinuierlich. So wurden auf Station 592 in der Nähe des Vestkapp-Gebietes die niedrigsten Abundanzen gezählt. Im Gegensatz hierzu lag auf dieser Station einer der höchsten Phytoplanktonwerte vor.

Auf den meisten Stationen konnte bereits unterhalb einer Tiefe von 50 m eine abrupte Minderung im Bestand beobachtet werden. Deshalb kann man annehmen, daß auf Station 490 in der Oberflächenschicht eine noch höhere Abundanz vorhanden gewesen sein muß,

das sich beim Wert in der Wassertiefe von 0 bis 500 m um eine durchschnittliche Konzentration von 0,6 bis 0,8 mg · l⁻¹ handelt.

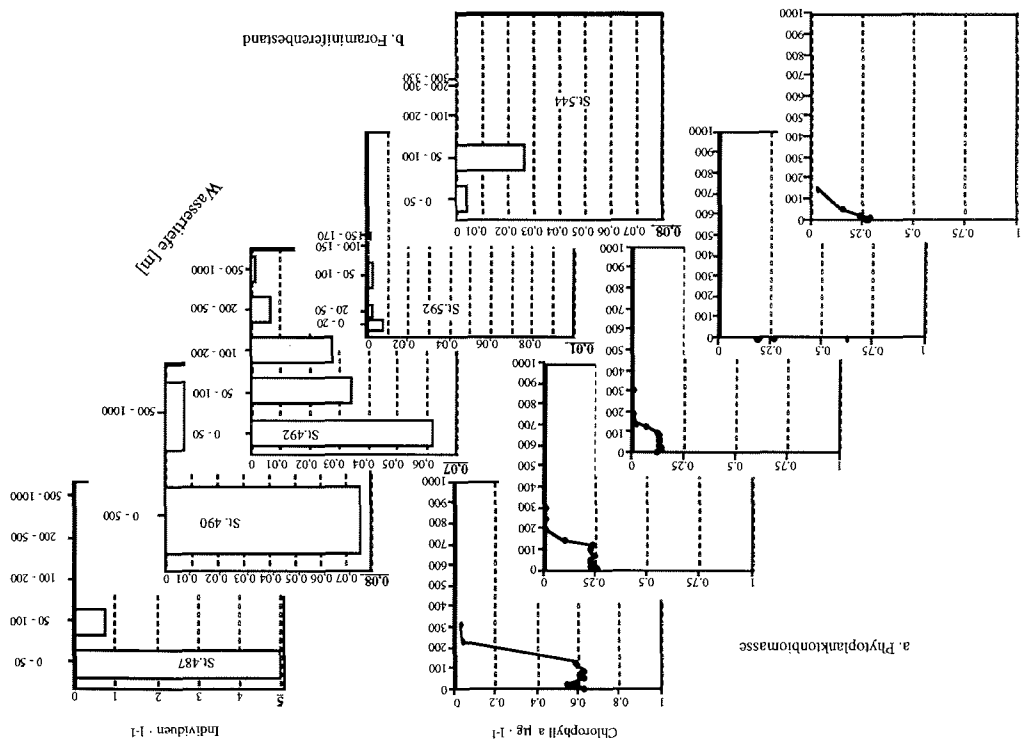


Abb. 58 Foraminiferenbestand und Phytoplanktonbiomasse während der Winterexpedition ANT V/3, von der Eisante bis ins südöstliche Weddellmeer (zur Position der Stationen siehe Abb. 4). Die Eisgrenze befand sich zwischen Station 490 und 492 (zu beachten ist die unterschiedliche Skalierung der Achsen des Individuenbestandes).

Untersuchungen im Vestkapp-Gebiet:

Die während der Expedition ANT V/3 im Gebiet des Vestkapps gewonnenen Daten dienen zur Darstellung der winterlichen Verhältnisse in der Küstenpolynia unter fast vollständiger Eisbedeckung (Abb. 5). Die gewonnenen Resultate wurden zu einem saisonalen Vergleich, mit denen während des Sommers (ANT III/3) erhaltenen Ergebnissen aus demselben Gebiet, herangezogen.

Hydrographie:

Unterhalb der Eisdecke lag die durchmischte Winterwasserschicht (Temperatur: -1,8°C, Abb. 59a; Salinität: ca. 34,4‰, Abb. 59b). Die Mächtigkeit dieser Oberflächenschicht variierte in Abhängigkeit von der Wassertiefe relativ stark. Sie erreichte auf der nerti-

schen Station 526 eine Tiefe von 700 m und stieg auf der ozeanischen Station 512 auf eine Tiefe unter 200 m an. Unterhalb dieser Schicht lag das warme Tiefenwasser (Temperatur: ca. 0,6°C; Salinität: ca. 34,7‰).

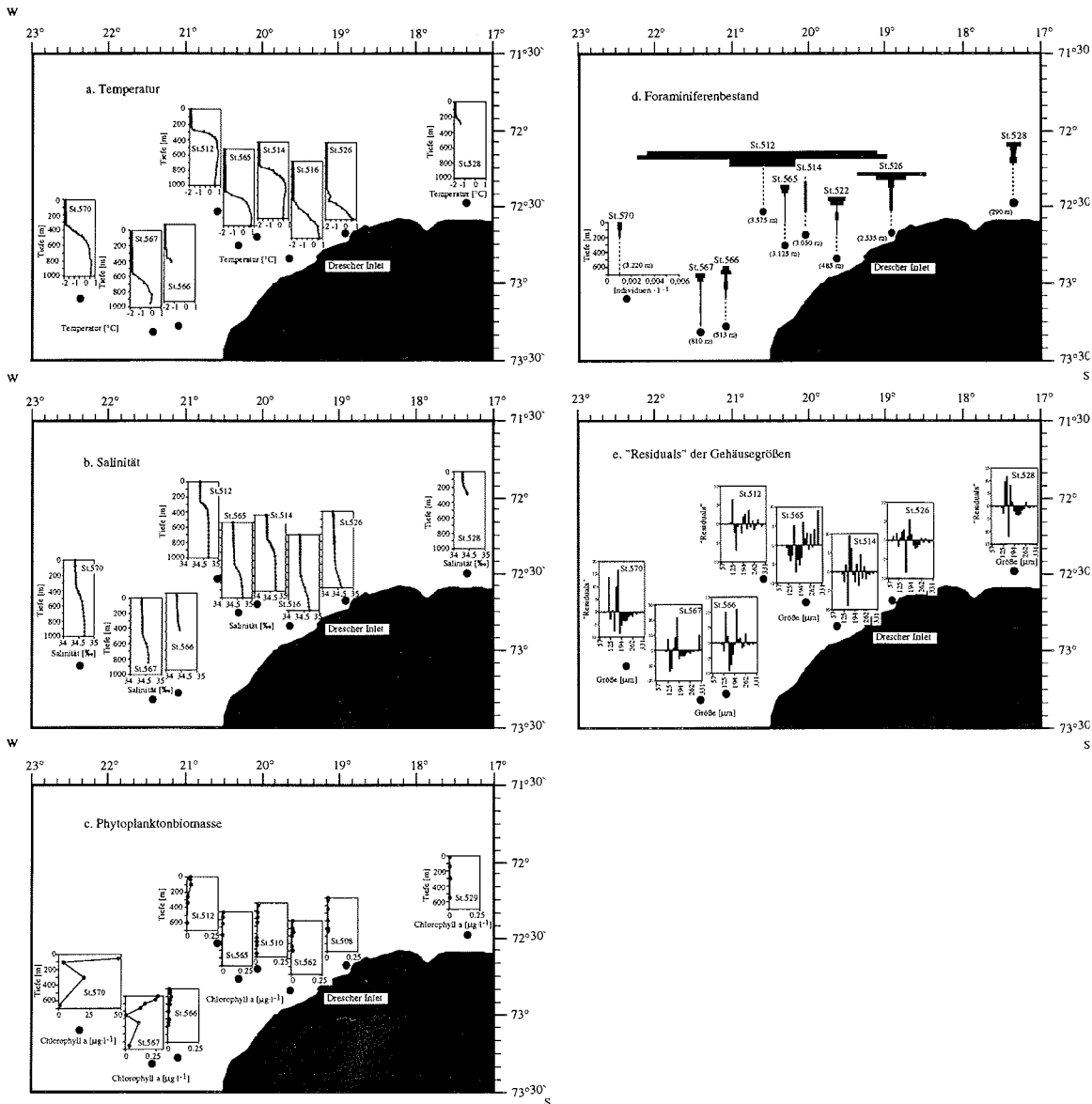


Abb. 59 Daten einiger ausgewählter Stationen der Winterexpedition ANT V/3 (Vestkapp-Gebiet) in der Wassersäule (die unterbrochenen Linien der Abbildung d kennzeichnen Bereiche der Wassersäule in denen keine Proben genommen wurden).

Phytoplankton:

Die Wassersäule dieser winterlichen Jahreszeit war relativ verarmt an Phytoplankton (Abb. 59c). Nur in Ausnahmefällen wurde ein Wert von über $0,1 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ Chlorophyll a in der Oberflächenschicht gemessen. Ausnahmen

(z.B. St. 512) stellten die beiden westlichsten Stationen (St. 570, 567) dar. Hier befanden sich über $25 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ in der Oberflächenschicht und eine Schichtung war deutlich zu erkennen.

Foraminiferenbestand:

Im Aufbau des Foraminiferenbestandes konnte keine Abhängigkeit von der Phytoplanktonbiomasse festgestellt werden (Abb. 59d). Die Werte in der Oberflächenschicht blieben mit einigen Ausnahmen unter $0,006 \text{ Ind}\cdot\text{l}^{-1}$. Meist lag das Maximum der Individuenzahlen direkt an der Wasseroberfläche. Im Vergleich hierzu befand sich das Bestandsmaximum während der Sommerexpedi-

tion ANT III/3 (Vestkapp-Gebiet) gewöhnlich in einem etwas tieferen Bereich.

In dieser winterlichen Wassersäule war auch die Größenverteilung innerhalb des Untersuchungsgebietes relativ heterogen (Abb. 59e). Aus den "Residuals", errechnet auf Basis der Gesamtpopulation (siehe Abb. 64), ging keine Abhängigkeit von der Wassertiefe hervor.

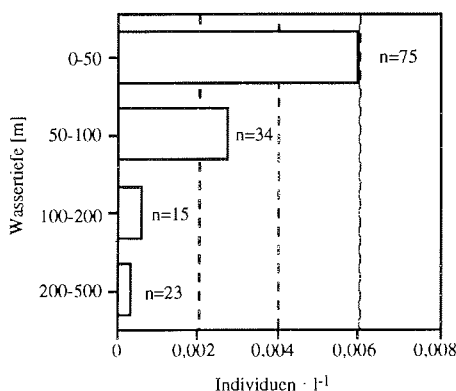
Vertikale Verteilung in der Wassersäule (Bsp. St. 526):

Abb. 60 Abundanzen in der Wassersäule während der Winterexpedition ANT V/3 auf Station 526.

Um auf die Abundanzen und Größenverteilungen während dieser Expedition in der vertikalen Verteilung der Wassersäule genauer einzugehen, wurde der Individuenbestand der Station 526 als Beispiel herangezogen (Abb. 60). Auf dieser Station befand sich das Maximum von $0,006 \text{ Ind}\cdot\text{l}^{-1}$ in den oberen 50 m der Wassersäule. Es konzentrierten sich somit 74% der Individuen bis 500 m Tiefe auf die oberen 100 m der Wassersäule.

Die geringe Phytoplanktonbiomasse (Abb. 21, Kap. 3.1.2.3.), einer in unmittelbarer Nähe (zur Station 526) liegenden Station (St. 508), ist vergleichbar dem sehr niedrigen Foraminiferenbestand.

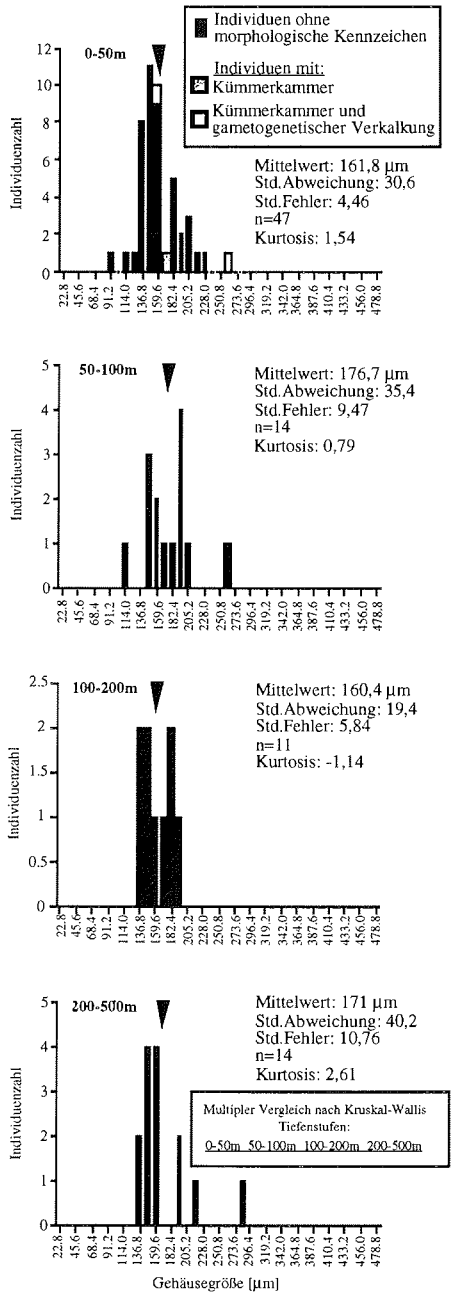


Abb. 61 Längenhäufigkeiten der Gehäusegrößen in unterschiedlichen Schichten der Wassersäule während der Winterexpedition ANT V/3 auf Station 526; Längenintervall: 11,4 µm; ▲: Mittelwert. Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Die Größenverteilung der Individuen wies auf relativ geringe Differenzen zwischen den einzelnen Tiefenstufen hin (Abb. 61). Die Mittelwerte unterschieden sich nicht signifikant. Exemplare mit gametogenetischer Verkalkung waren auf Station 526 nur sehr spärlich, in der oberen Wasserschicht anzutreffen. Von insgesamt 43 Foraminiferen besaßen 2 Individuen reproduktive Merkmale (5%). Aber auch Tiere mit Kümmerkammern konnten nur sehr vereinzelt beobachtet werden.

Eine nahezu homogene Verteilung der Größenklassen in der Wassersäule konnte aus der Zusammenfassung aller Individuen und Tiefenstufen dieser Expedition erhalten werden (Abb. 62), wobei in dieser winterlichen Wassersäule Exemplare der Größenklasse bis 205 µm dominierten. Diese bestritten fast ununterbrochen den Hauptbestand (90%) der bis in 200 m Wassertiefe lebenden Population. Alle Größenintervalle waren mehr oder weniger gleichmäßig in allen Tiefenstufen anzutreffen.

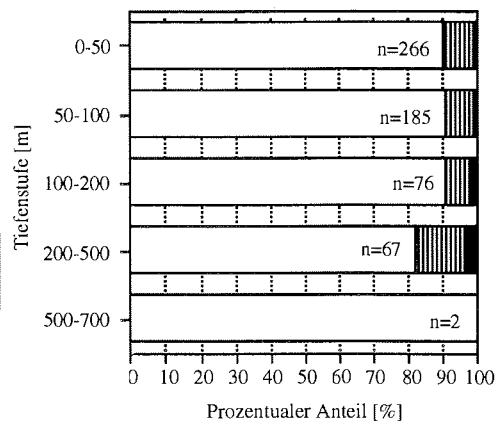


Abb. 62 Größenklassenverteilung in unterschiedlichen Schichten der Wassersäule während der Winterexpedition ANT V/3. Größenintervalle: □: 137 - 205 µm, ▨: 217 - 285 µm, ■: 296 - 365 µm.

Gametogenese:

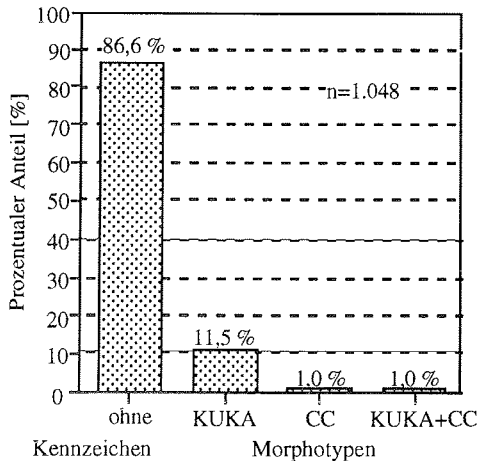


Abb. 63 Prozentualer Anteil an unterschiedlichen Morphotypen am Gesamtbestand während der Winterexpedition ANT V/3 (Wassertiefe: 0-1.000 m; KUKA = Kümmerkammer, CC = gametogenetische Verkalkung).

Es wurden 1.048 Individuen von *N. pachyderma* auf reproduktive Merkmale untersucht. Darunter befanden sich 10 Tiere mit gametogenetischer Verkalkung und 8 Exemplare mit Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung (Abb. 63). Das Merkmal Kümmerkammer wurde bei 91 Foraminiferen beobachtet.

Das Maximum der Längenhäufigkeiten aller Individuen dieser Winterexpedition (Tiefe: 0-1.000 m) lag bei einem Wert von 140 μm (Abb. 64). Kümmerkammern wurden bei Exemplaren ab einer Gehäusegröße von 125 μm beobachtet, während das Merkmal gametogenetische Verkalkung erst ab einer Größe von 148 μm anzutreffen war. Tiere mit Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung wurden nur sehr vereinzelt gezählt.

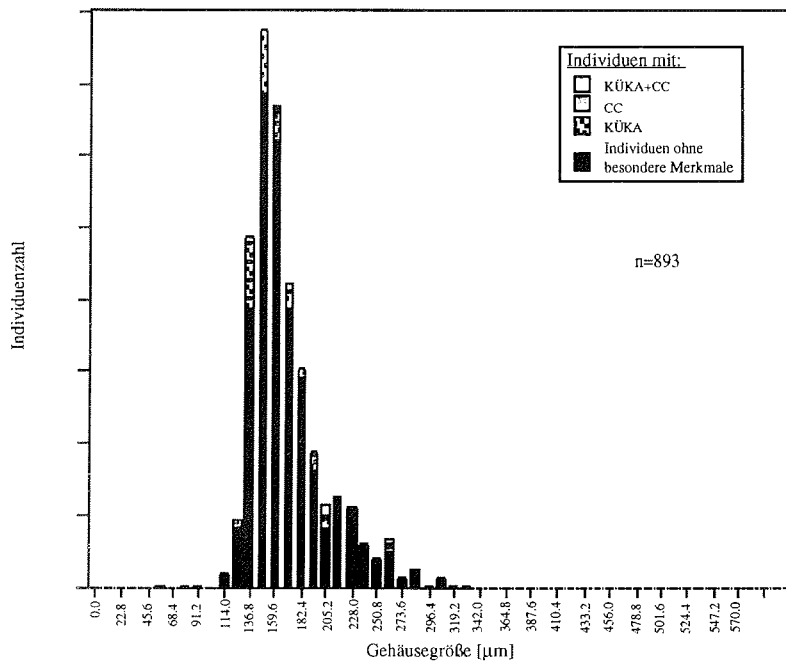


Abb. 64 Längenhäufigkeiten des gesamten Individuenbestandes der Winterexpedition ANT V/3. Plus Anteil verschiedener Morphotypen an unterschiedlichen Gehäusegrößen (Wassertiefe: 0-1.000 m; KUKA = Kümmerkammer, CC = gametogenetische Verkalkung; Längenintervall: 11,4 μm).

Tab. 11 Vergleich der durchschnittlichen Gehäusegröße unterschiedlicher Morphotypen (ANT V/3; Winter).

Morphotypen:	Schalengröße (\pm Std.Fehler)	Anzahl [n]
ohne besondere morphologische Kennzeichen	170,1 $\mu\text{m} \pm 34,6$	784
Kümmerkammer (KÜKA)	159,9 $\mu\text{m} \pm 28,2$	91
gametogenetische Verkalkung (CC)	233,7 $\mu\text{m} \pm 53,5$	10
Kümmerkammer und gametogenetische Verkalkung (KÜKA+CC)	228,0 $\mu\text{m} \pm 49,9$	8

Ähnlich wie während der Sommerexpedition (ANT III/3) besaßen die verschiedenen Morphotypen variierende durchschnittliche Gehäusegrößen (Tab. 11). Diese Schalengrößen nahmen jedoch einen niedrigeren Wert ein als die der Exemplare der Sommerexpedition. Tiere mit Kümmerkammer erreichten zu dieser Jahreszeit eine geringere durchschnittliche Größe als Individuen ohne besonderes morphologisches Kennzeichen.

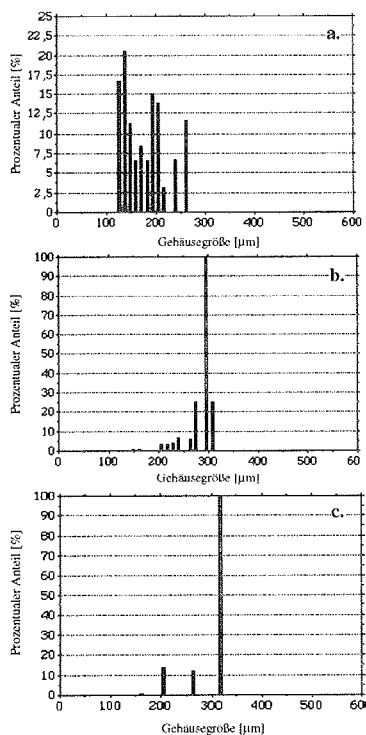


Abb. 65 Prozentualer Anteil unterschiedlicher Morphotypen an der Längenhäufigkeitsverteilung der Individuen der Winterexpedition ANT V/3 (n=893). Individuen mit a. Kümmerkammern, b. gametogenetischer Verkalkung, c. Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung. Zu beachten ist die unterschiedliche Skalierung der Prozentwertachsen; Längenintervall: 11,4 μm .

Während der winterlichen Jahreszeit wies der prozentuale Anteil verschiedener Morphotypen an unterschiedlichen Gehäusedurchmessern eine sehr unregelmäßige Verteilung auf. Kümmerkammern wurden von Tieren zwischen 125 bis 262 μm Gehäusegröße gebildet (Abb. 65a). Bei einer Gehäusegröße von 137 μm besaß ein Maximum von 21% der Exemplare eine Kümmerkammer.

Der prozentuale Anteil an Foraminiferen mit gametogenetischer Verkalkung war nicht sehr hoch (Abb. 65b). Nur vernachlässigbar wenige Individuen unterhalb einer Gehäusegröße von 150 μm besaßen eine gametogenetische Verkalkung. Ein kontinuierlicher Anstieg des prozentualen Anteils konnte mit zunehmender Gehäusegröße beobachtet werden. Bei einer Größe von ca. 300 μm wies schließlich ein Maximum von 100% eine gametogenetische Verkalkung auf. Aufgrund der sehr wenigen Exemplare mit Kümmerkammern und gametogenetischer Verkalkung kann keine Aussage über deren Verteilung gemacht werden (Abb. 65c).

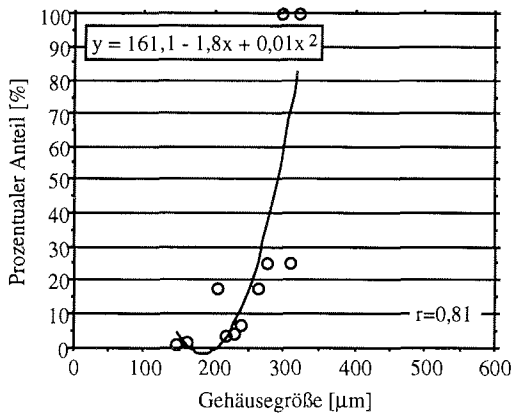


Abb. 66 Reproduktionsrate als Funktion der Größe errechnet aufgrund des absoluten Anteils an Individuen mit gametogenetischer Verkalkung der Winterexpedition ANT V/3 (n=893).

Die Reproduktionsrate wurde dargestellt als Regressionsgerade errechnet aus dem prozentualen Anteil aller Foraminiferen mit gametogenetischer Verkalkung (Abb. 66). Unter 200 μm fand gewöhnlicherweise, ähnlich wie bei den Exemplaren der Sommerexpedition (ANT III/3; siehe Kap. 3.2.1.1.), keine Gametogenese statt. Ab dieser Gehäusegröße stieg der prozentuale Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen, mit zunehmender Schalengröße, stetig an. Aufgrund der Regressionsgeraden wurde, bei einer Gehäusegröße knapp unter 300 μm , eine Reproduktionsrate von nahezu 45% beobachtet.

3.2.1.5. Geographische Variabilität der Population des gesamten Weddellwirbels (ANT VIII/2)

Die Daten dieser Expedition dienen zur Darstellung geographischer Variationen des Individuenbestandes in der winterlichen Wassersäule des Weddellwirbels unter fast völliger Eisbedeckung. Hierzu wurde die Fahrtroute der *Polarstern* in zwei Schnitte geteilt (Abb.6).

1. Schnitt (Antarktische Halbinsel bis Kapp Norvegia):

Im Verlauf des 1. Schnittes wurde, ausgehend vor der Antarktischen Halbinsel bis Kapp Norvegia, der gesamte Weddellwirbel durchquert (Länge ca. 2.100 m).

Hydrographie:

Das Winterwasser (Temperaturen: $-1,8^{\circ}\text{C}$, Abb. 67a; Salinitäten: 34,5‰, Abb. 67b) reichte als kontinuierlich vorhandene Mischungszone bis in 100 bzw. 200 m Tiefe. Nur im Westen besaß diese Schicht eine Mächtigkeit von über 250 m Tiefe und im Südosten war die gesamte Wassersäule über dem Kontinentalsockel durchmischt. Die bis in größere Tiefe reichende Temperatursprungschicht in diesen Gebieten kennzeichnet das Einfließen von Wassermassen im Osten und das Ausfließen im Westen (Deacon 1979, Comiso und Gordon 1987). Unterhalb der durchmischten Oberflächenschicht lag das warme Tiefenwasser (Temperatur: 0 bis $0,8^{\circ}\text{C}$; Salinität: ca. 34,7‰). Darunter befand sich das antarktische Bodenwasser (Temperatur: 0 bis $-0,8^{\circ}\text{C}$; Salinität: 34,6 bis 34,7‰).

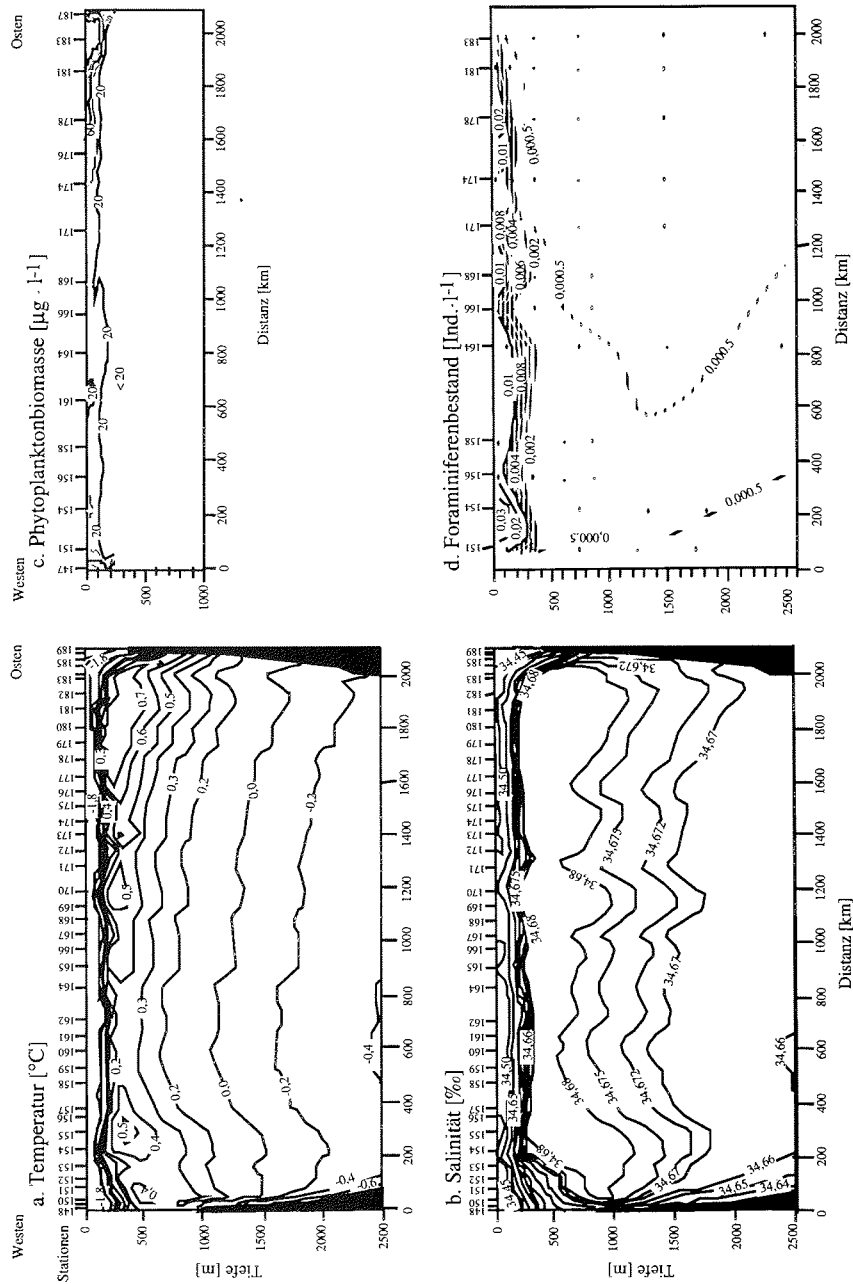


Abb. 67 Daten des 1. Schnittes (von nordwestlicher nach südöstlicher Richtung) durch das Weddellmeer während der Winterexpedition ANT VIII/2 vom 13. September 1989 bis 6. Oktober 1989.

Phytoplankton:

Die Phytoplanktonbiomasse (Abb. 67c), dargestellt mit Hilfe des Chlorophyll a-Gehaltes, wies über den gesamten Untersuchungszeitraum hinweg einen sehr geringen Wert auf. Die westlich und östlich an das Weddellmeer angrenzenden Wirbel besaßen die höchsten Biomassewerte, wobei auf der östlichen Flanke sogar ein Wert von $60 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ überschritten wurde. Meist konzentrierte sich das Maximum des Phytoplanktonbestandes in den oberen 120 m der Wassersäule.

Foraminiferenbestand:

Die höchsten Abundanzen im Foraminiferenbestand von über $0,006 \text{ Ind}\cdot\text{l}^{-1}$ wurden in den oberen 200 m der Wassersäule gezählt (Abb. 67d), während unterhalb einer Tiefe von 400 m meist nur unter $0,001 \text{ Ind}\cdot\text{l}^{-1}$ vorhanden waren. Ähnlich wie für die Phytoplanktonbiomasse wurde ein erhöhter Bestand an der westlichen und östlichen Flanke des Wirbels beobachtet, wo über $0,02 \text{ Ind}\cdot\text{l}^{-1}$ gezählt wurden. Ein leichter Anstieg der Individuenzahl konnte auch im Zentrum des Weddellwirbels nachgewiesen werden.

2. Schnitt (Kapp Norvegia bis Kapstadt):

Im Verlauf des 2. Schnittes durchquerte die Polarstern den östlichen Teil des Weddellwirbels. Dieser Transekt von der Georg-von-Neumayer-Station nach Kapstadt endete ca. 400 km südlich der Eiskante (Länge ca. 1.600 km).

Hydrographie:

Die Mischungszone, das Winterwasser (Temperatur: ca. $-1,8^\circ\text{C}$, Abb. 68a; Salinität: 34,4‰, Abb. 68b), reichte fast überall bis in 100 m Tiefe. Auf den südlichsten Stationen (500 bis 600 km zu Beginn des Schnittes) lag die Sprungschicht jedoch etwas tiefer und es wurden etwas höhere Temperaturen gemessen. Unterhalb dieser Schicht lag wiederum das warme Tiefenwasser, das unter einer Tiefe von ca. 1.200 m vom antarktischen Bodenwasser abgelöst wurde.

Foraminiferenbestand:

Aus dem Foraminiferenbestand ging eine eindeutige Zunahme der Individuenzahlen in nördliche Richtung zur Eiskante hervor (Abb. 68c). In der Oberflächenschicht der beiden südlichen Stationen (St. 199 und St. 203) wurde ein Individuenbestand von $0,004 \text{ Ind}\cdot\text{l}^{-1}$ nicht überschritten, während auf der nördlichsten Station bis zu $0,03 \text{ Ind}\cdot\text{l}^{-1}$ gezählt wurden.

Die in diesem Fall unterschiedlich beprobten Tiefenintervalle sollten berücksichtigt werden, da auf jeder Station mit zunehmender Tiefe eine Abnahme des Bestandes beobachtet werden konnte. Demnach können weite Tiefenintervalle (vor allen Dingen in der oberen Wassersäule; St. 203) einen niedrigeren Individuenbestand in der jeweiligen Wasserschicht vortäuschen. Hiermit könnte eventuell die extreme

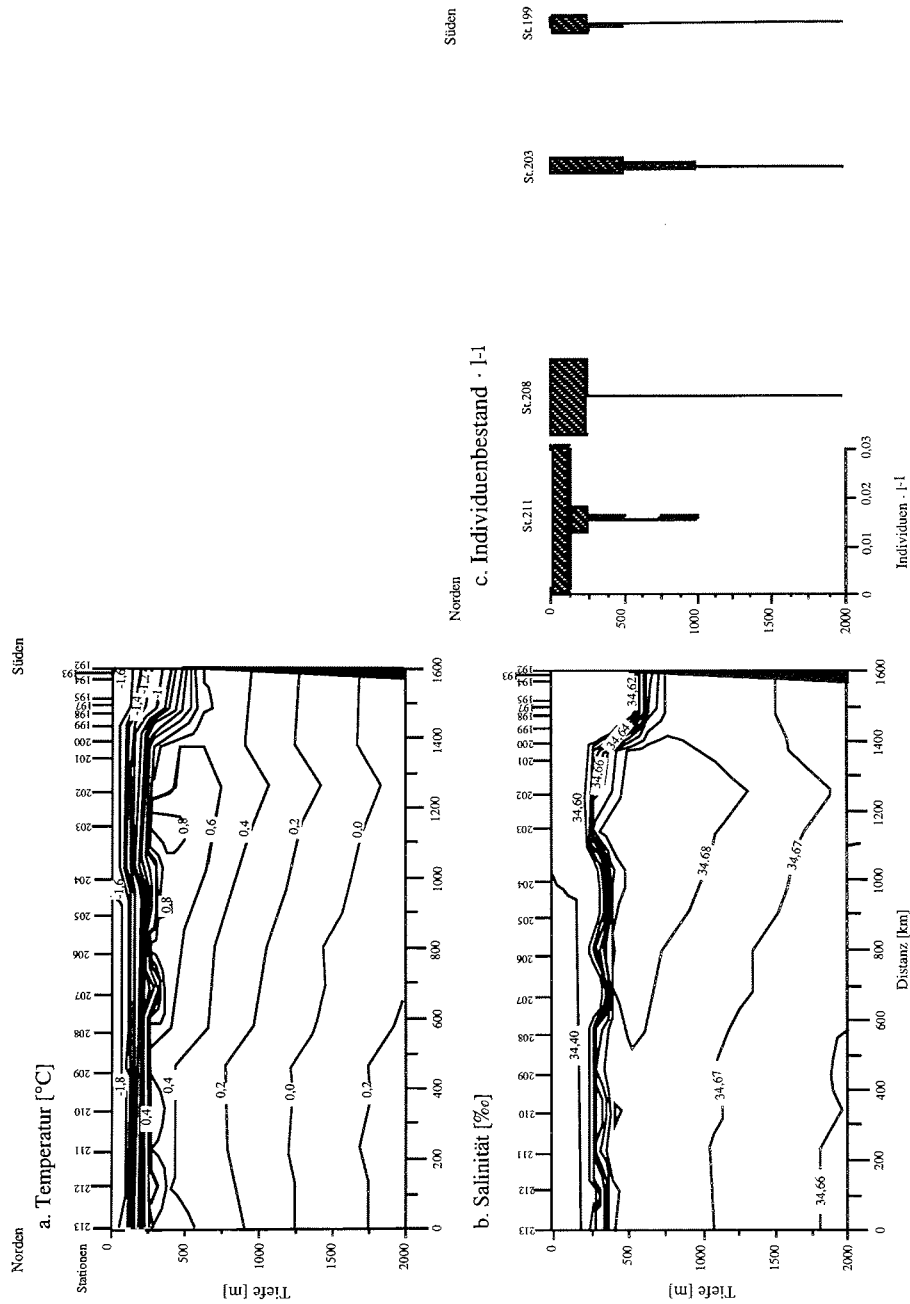


Abb. 68 Daten des 2. Schnittes der Winterexpedition ANT VIII/2 von Kapp Norvegia nach Kapstadt vom 11. Oktober 1989 bis 23. Oktober 1989.

Zunahme des Bestandes zur Eiskante erklärt werden. So konnte durch Zusammenfassen der beiden oberen Tiefenstufen (zu 0 bis 250 m) der nördlichsten Station 211 ein etwas abgeschwächter Bestandsanstieg von durchschnittlich $0,018 \text{ Ind.}\cdot\text{l}^{-1}$ im Vergleich zur südlich-

sten Station mit $0,004 \text{ Ind.}\cdot\text{l}^{-1}$ beobachtet werden. Aufgrund der unterschiedlichen Tiefenintervalle ist keine exakte Aussage über die von den Individuen bevorzugte Wassertiefe möglich.

Existenz verschiedener Morphotypen:

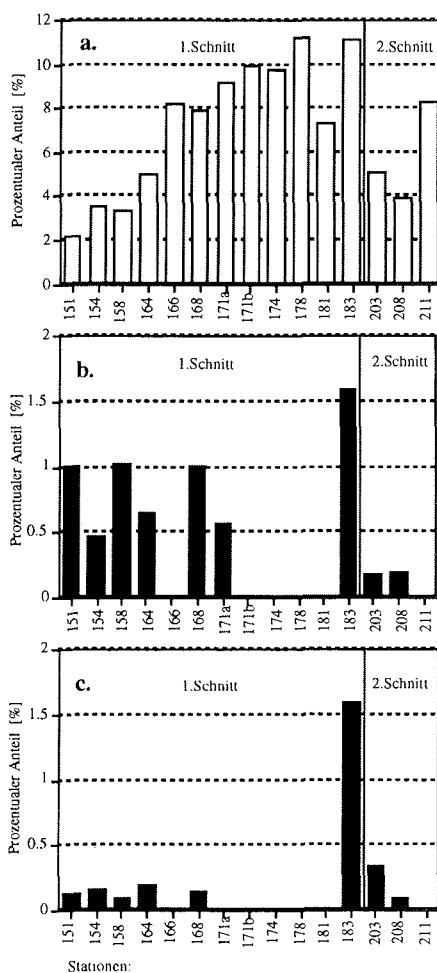


Abb. 69 Prozentualer Anteil unterschiedlicher Morphotypen in der Wassersäule (Wassertiefe: 0-3.000 m) im Laufe der beiden Schnitte während der Winterexpedition ANT VIII/2 (n=9.339). Individuen mit a. Kümmerkammern (n=523), b. gametogenetischer Verkalkung (n=47), c. Kümmerkammern und gametogenetischer Verkalkung (n=12).

Der prozentuale Anteil an unterschiedlichen Morphotypen war in der Wassersäule zu dieser Jahreszeit relativ gering. Von insgesamt 9.339 untersuchten Tieren besaßen 47 eine gametogenetische Verkalkung (1%) und 12 eine Kümmerkammer und gametogenetische Verkalkung (0,1%). Insgesamt 523 Individuen besaßen das Merkmal Kümmerkammer (6%).

Auffallend war die prozentuale Zunahme der Individuen mit Kümmerkammern in der Wassersäule von Westen nach Osten während des 1. Schnittes und ein vergleichsweise geringer Anteil auf dem 2. Schnitt (Abb. 69a). Diese Exemplare besaßen ein relativ großes durchschnittliches Gehäuse. Dessen Wert im Minimum $157 \mu\text{m}$ auf Station 154 und im Maximum $177 \mu\text{m}$ auf Station 168 erreichte.

Der relativ geringe prozentuale Anteil an Foraminiferen mit gametogenetischer Verkalkung konzentrierte sich fast ausschließlich auf die westlichsten Stationen des 1. Schnittes (Abb. 69b). Bis etwa zur Mitte dieses Schnittes waren bis zu 1% der Individuen gametogenetisch verkalkt. Im östlichen Teil dieses Schnittes waren keine gametogenetisch verkalkten Tiere in der Wassersäule vorhanden, mit Ausnahme der letzten Station. Auf dem 2. Schnitt wurde wiederum ein sehr geringer Anteil an gametogenetisch verkalkten Exemplaren angetroffen. Die Gesamtheit der gametogenetisch verkalkten Individuen erreichte

einen sehr großen Gehäusedurchmesser. Das Minimum der durchschnittlichen Werte betrug 211 μm auf Station 168 und das Maximum der Mittelwerte betrug 307 μm auf Station 158.

Foraminiferen mit Kümmerkammern und gametogenetischer Verkalkung wiesen

eine ähnliche Verteilung auf wie Individuen mit lediglich gametogenetischer Verkalkung (Abb. 69c). Während der ersten Hälfte des 1. Schnittes betrug deren Anteil jedoch noch nicht einmal 0,2%.

3.2.2. Besiedlung des Eises zu unterschiedlichen Jahreszeiten

Im Weddellmeer wird die Entwicklung der Population durch den regelmäßig wiederkehrenden Einschluß ins Meereis entschieden beeinflusst. Deshalb soll im

nachfolgenden Kapitel auf den zu unterschiedlichen Jahreszeiten im Eis lebenden Bestand näher eingegangen werden.

3.2.2.1. Sommerliche Besiedlung des Eises im östlichen Weddellmeer (ANT IX/3)

Tab. 12 Individuenbestand der Eiskerne während der Sommerexpedition ANT IX/3.

Eiskern	Stärke	Anzahl [n]	Ind.·m ⁻²	Ind.·l ⁻¹
AN 93 067	6 cm	56	12.619	210,3
AN 93 042	50 cm	123	27.842	55,7
AN 93 043	65 cm	136	30.784	46,6
AN 93 037	155 cm	303	68.585	44,2
AN 93 039	162 cm	5	1.132	0,7
AN 93 026	170 cm	5	1.132	0,7
AN 93 030	175 cm	2	453	0,3
AN 93 032	193 cm	31	7.017	3,6
AN 93 020	231 cm	25	5.659	2,5

Die im Sommer im Eis lebende Population wurde anhand von Eisproben aus dem östlichen Weddellmeer der Expedition ANT IX/3 dargestellt (Abb. 7). Die in diesen Eiskernen enthaltenen Abun-

danz können Tabelle 12 entnommen werden.

Auch in diesem Fall konnte der Einfluß der Eismächtigkeit auf die im Eis lebende Population beobachtet werden (Abb. 70a). So besaßen Exemplare mächtigerer Eiskerne im Mittelwert ein signifikant größeres Gehäuse als Individuen dünnerer Eiskerne. Aus der durchschnittlichen Proloculusgröße ging eine gegenläufige Tendenz hervor (Abb. 70b). So besaßen Individuen dickerer Eiskerne einen signifikant kleineren Proloculus als Exemplare dünnerer Eiskerne.

Von 878 untersuchten Exemplaren wies nur ein einziges eine gametogenetische Verkalkung (0,1%) auf. Es wurden zudem 42 Individuen (3,5%) mit Kümmerkammern gezählt, die ein relativ großes Gehäuse von durchschnittlich 225 μm besaßen.

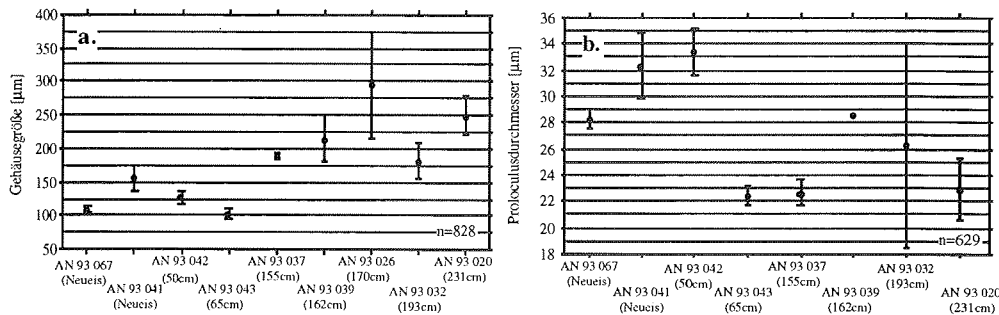


Abb. 70 Veränderungen im Mittelwert von a. Gehäuse- und b. Proloculusgröße während der Sommerexpedition ANT IX/3, infolge unterschiedlicher Eismächtigkeiten (95% Std.Fehler).

3.2.2.2. Akkumulation von Individuen im Eis im Laufe herbstlicher Eisbildungsprozesse (ANTX/3)

Vor allen Dingen in der Antarktis ist der immer wiederkehrende Einschluß eines großen Teils der Population von *N. pachyderma* ins Meereis von besonderer Bedeutung. Aus diesem Grunde sollen die Resultate erhalten aus den Eisproben dieser Expedition dazu dienen, die Bedeutung des Habitats Eis für den Fortbestand der Population zu erhellen.

Aus dem Probenmaterial dieser Expedition standen 10 Breieisproben, 9 Proben säulenförmigen Eises, 7 Pfannkucheneiskerne und 6 Packeiskerne für Analysen zur Verfügung. Es ergaben sich hinsichtlich des Einschlusses interessante Ergebnisse. Aus diesen resultiert, daß der quantitative Einschluß ins Eis in entschiedenem Maße durch den Typ des Eises beeinflusst wird. Zudem übertraf der Foraminiferenbestand des Eises um ein Vielfaches den Bestand der Wassersäule (Abb. 71).

Im Breieis waren im Vergleich zu den anderen Eistypen die wenigsten Individuen enthalten (Abb. 71a). Beim Vergleich der Breieisproben untereinander fallen starke Bestandschwankungen auf. Unter Berücksichtigung der Eisverhältnisse wird deutlich, daß in den Breieisproben, die älteres und dickeres Eis umgeben (AN 103 106, AN 103 116A, AN 103 117B, AN 103 118B und AN 103 119A), die höchsten Individuenzahlen festgestellt wurden. Im Gegensatz hierzu wurden in den Breieisproben, in deren Umgebung keine mächtigeren Eisschollen (AN 103 107A und AN 103 108) vorhanden waren, vergleichsweise wenige Exemplare angetroffen.

In den Pfannkucheneisproben (Abb. 71b) herrschte ein vielfach höherer Individuenbestand als in den Breieisproben. Auch im säuligen Eis (Abb. 71c) wurden weniger Tiere gezählt als im Pfannkucheneis. Säulenförmiges Eis variierte sehr stark in seinem Bestand. In den Packeisproben existierten sehr viele Foraminiferen (Abb. 71d), wobei wiederum große Bestandsschwankungen anzutreffen waren. Das Maximum (AN 103 102) der gefundenen Individuen der Packeiskerne entsprach dem absoluten Maximum der gesamten Eisproben.

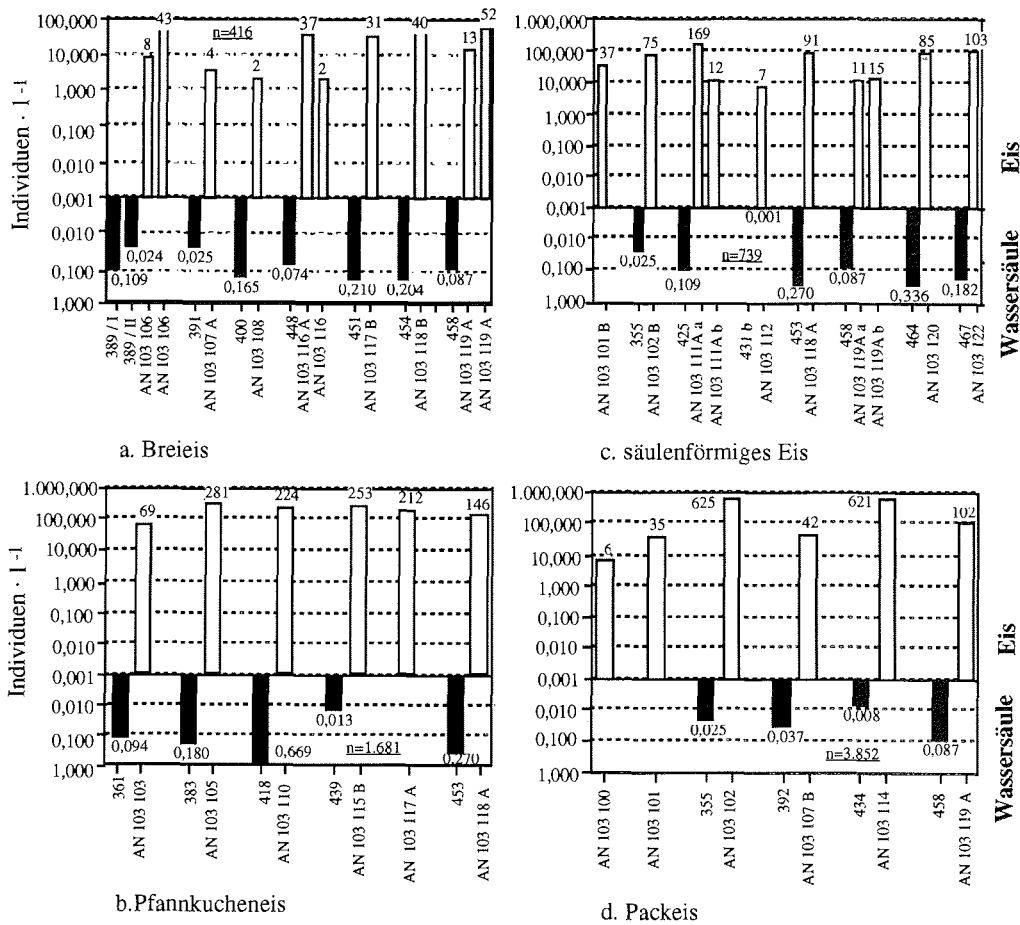


Abb. 71 Anreicherung von Foraminiferen in unterschiedlichen Eistypen. Vergleich der durchschnittlichen Individuenzahl verschiedener Eistypen, mit dem Bestand in der darunter gelegenen Wassersäule bis 50 m Tiefe (zu beachten ist die logarithmierte Skala; die Konzentrationsangabe wurde hochgerechnet anhand der Bohrfläche und der Kernlänge auf ein Volumen von 1 m x 1 m x 1 m).

Aufgrund der absoluten integrierten Werte (Individuen pro m²) konnten ebenfalls Differenzen in der Individuenzahl infolge unterschiedlicher Eistypen beobachtet werden (Tab. 3 Anhang).

Aus den durchschnittlichen Abundanzen der unterschiedlichen Eistypen gingen Übereinstimmungen mit den dazu gehörenden durchschnittlichen Eismächtigkeiten hervor (Tab. 13). Besonders auffallend war die höchste durchschnittliche Individuenzahl des Packeises.

Tab. 13 Vergleich der durchschnittlichen Individuenzahl unterschiedlicher Eistypen mit deren durchschnittlicher Mächtigkeit (Berechnung der Konzentration siehe Abb. 71).

Eistyp:	Foraminiferenbestand [Ind. · l ⁻¹]	Eismächtigkeit [cm]
Breieis	23	5
Pfannkucheneis	198	35
säuliges Eis	61	19
Packeis	239	103
Plättcheneis	38	5

Während dieser Untersuchungen schien keine Abhängigkeit der im Eis anzutreffenden Abundanzen von der geographischen Lage der Eisproben zu bestehen (Abb. 72a). So herrschten zwar in einigen südlich gelegenen Packeiskernen (eventuell auch in Abhängigkeit von der Eismächtigkeit) die höchsten Individuen-

dichten, aus einem Vergleich der etwas weiter nördlich gelegenen Pfannkucheneiskerne mit den Kernen säuligen Eises geht jedoch eine größere Abhängigkeit vom Eistyp hervor.

Die absoluten Bestandszahlen deuten nicht darauf hin, daß die im Eis lebenden Foraminiferen von der im Eis vorhandenen absoluten Eisalgenbiomasse beeinflusst werden (Abb. 72b). So wurden in Kernen mit hohen Individuendichten niedrige Eisalgenbiomassen gemessen und umgekehrt.

Von insgesamt 940 Foraminiferen der Eisproben besaßen 4 Tiere (0,4%) eine gametogenetische Verkalkung und somit reproduktive Merkmale. Diese erreichten mit durchschnittlich 203 µm einen relativ großen Gehäusedurchmesser. 12 relativ kleine Exemplare (\bar{x} =80 µm), also insgesamt 1% der Individuen, besaßen eine Kümmerkammer.

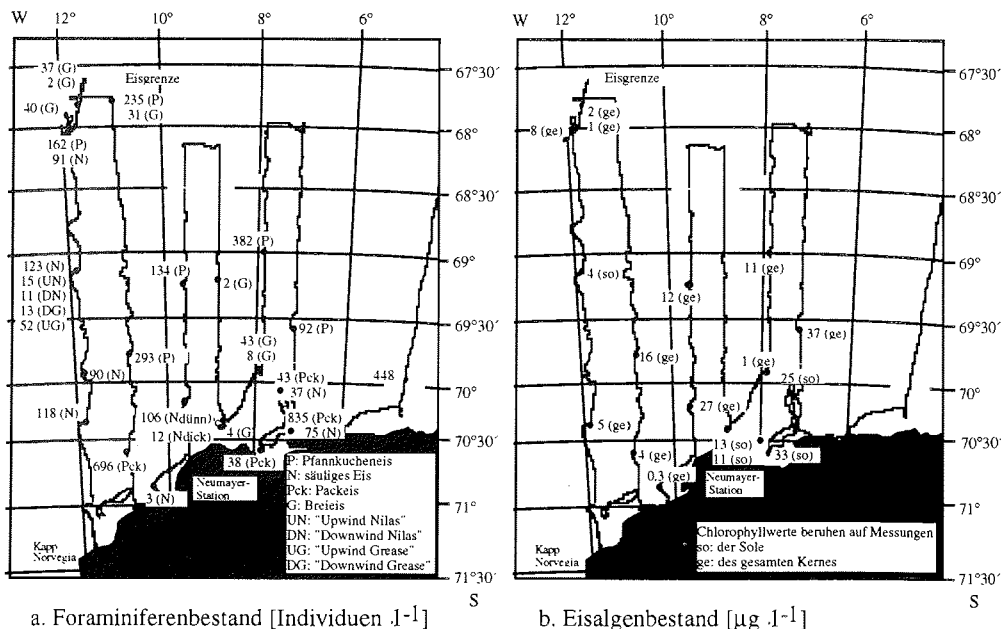


Abb. 72 Foraminiferenbestand und Eisalgenbiomasse der Eiskerne während der Herbstexpedition ANT X/3

Individuenbestand des Eiskernes AN 103 119A:

Der Eiskern AN 103 119A (säuliges Eis / Pfannkucheneis) wurde an der Station 458 genommen. Er besaß hohe Abundanzen in den unteren und niedrige Abundanzen in den oberen Eisschichten (Abb. 73). Leere Gehäuse waren vor allen Dingen in den oberen Bereichen vorhanden. In den beiden unteren Eiskernabschnitten von 40 bis 60 cm und von 60 bis 70 cm wurden jeweils 186 und 181 Ind. \cdot l $^{-1}$ gezählt. Im Gegensatz hierzu existierte im oberen Eiskernabschnitt von 0 bis 20 cm ein Minimum von 10 lebenden Ind. \cdot l $^{-1}$. Die im Laufe dieser Eisarbeiten genommenen Neueisproben (AN 103 119B) besaßen einen geringeren Individuenbestand. Die Breieisproben enthielten durchschnittlich 33 Ind. \cdot l $^{-1}$, während im säuligen Eis durchschnittlich 13 Ind. \cdot l $^{-1}$ vorhanden waren.

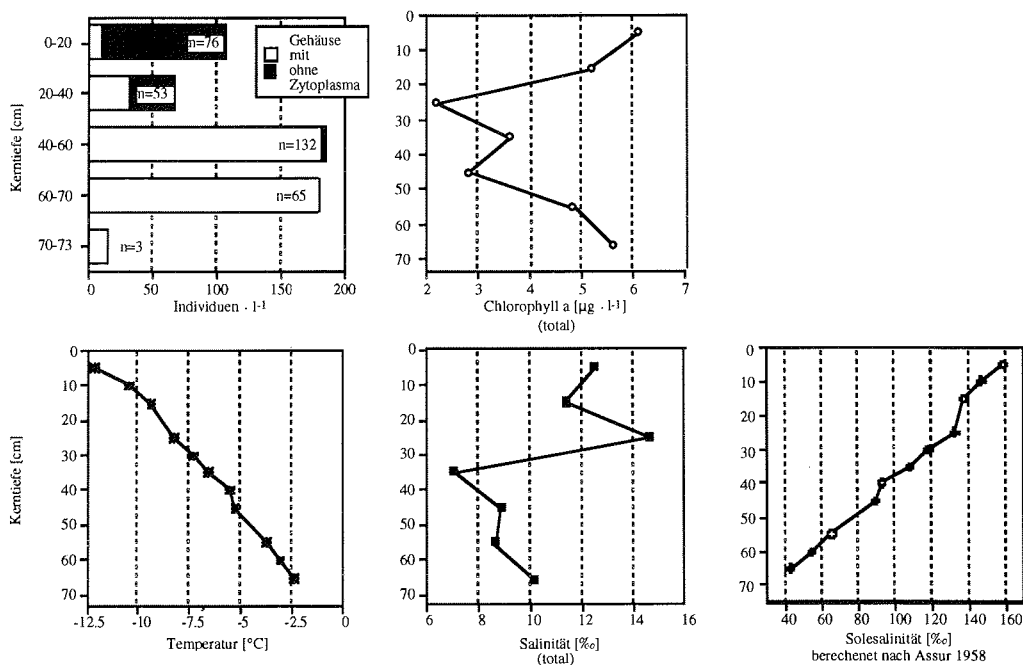
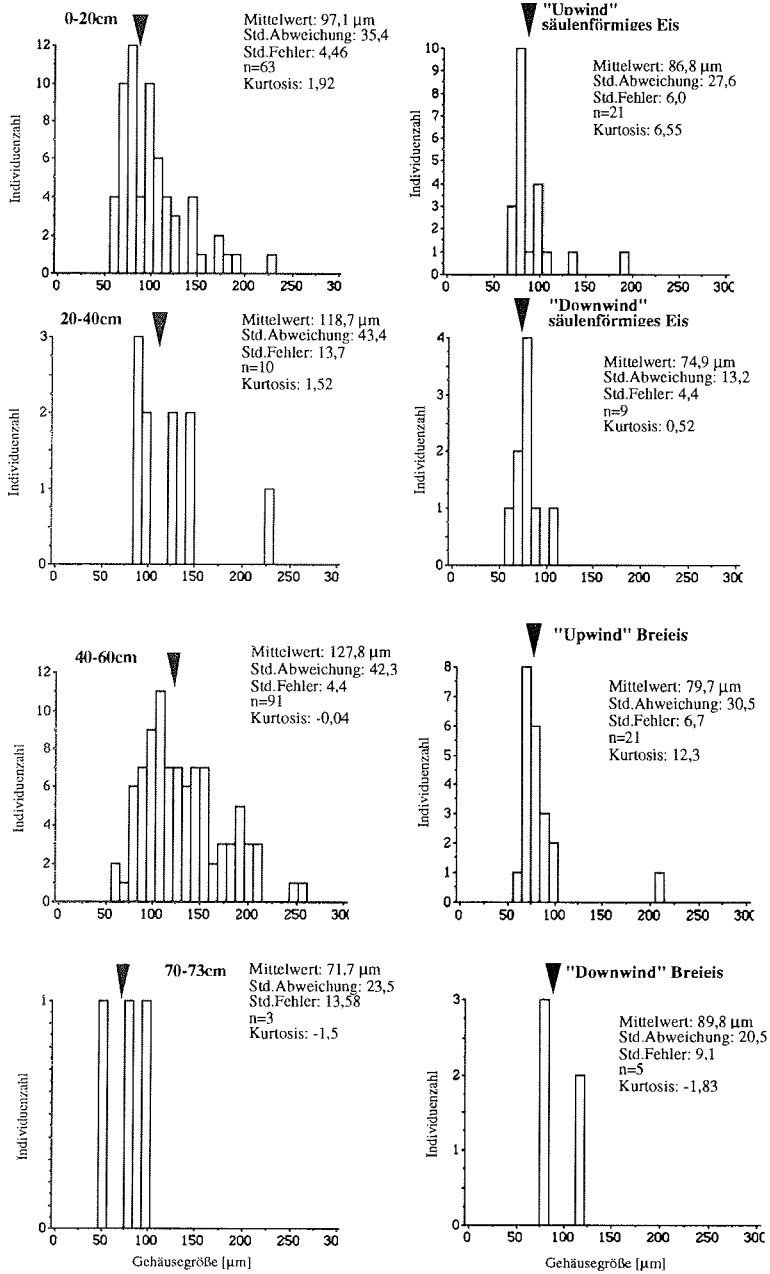


Abb. 73 Daten des Packeisernes AN 103 119A während der Herbstexpedition ANT X/3. Die Solesalinität wurde berechnet aus der Temperatur nach der Gleichung von Assur (1958).

Die Verteilung der Eisalgenbiomasse stimmte im unteren Abschnitt des Kernes mehr oder weniger mit dem Foraminiferenbestand überein. Allerdings kann man aus der Foraminiferenverteilung einen Beginn des Bestandsanstiegs etwas oberhalb des Mikroalgenbestandes erkennen. Dies ist jedoch eventuell auf das Probenintervall von 40 bis 60 cm und somit auf die Methodik zurückzuführen. Das Maximum der Algenbiomasse im oberen Bereich des Eiskernes deckt sich mit der erhöhten Anzahl an leeren Gehäusen.

Die Temperatur stieg, ausgehend von einem Wert von ca. -12°C in der oberen Eisschicht, kontinuierlich an und erreichte in der untersten Schicht einen Wert von etwa -2,5°C. Die Gesamtsalinität besaß einen für einjähriges Eis charakteristischen C-förmigen Verlauf. Aus der Solesalinität, errechnet anhand der Temperatur (nach Assur 1958), ging eine kontinuierliche Abnahme von einem Extremwert um ca. 160‰ in der oberen Eisschicht bis ca. 40‰ in der untersten Eisschicht hervor.



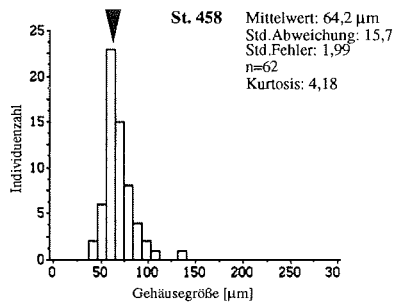


Abb. 74 Längenhäufigkeiten der Gehäusegrößen auf Station 458 erhalten von Individuen aus der Wassersäule (Tiefe: 0-50 m), eines darüber gelegenen Kernes (AN 103 119A) und Neueisproben (AN 103 119B) während der Herbstexpedition ANT X/3 (Längenintervalle: 9,35 µm). Ursache für die geringere Individuenzahl (n) im Vergleich zur Abundanz (siehe Abb. 75), ist die Beschädigung einiger Individuen; \blacktriangledown : Mittelwert.

Auch die Häufigkeitsfrequenzen der Gehäusegrößen wiesen auf deutliche Differenzen in den einzelnen Eisschichten hin (Abb. 74). Das Maximum der Längenhäufigkeiten der Individuen des Apsteinetzes befand sich bei knapp über 50 µm, während dieser Wert bei den Tieren des Eises minimal höher lag. Auch die Größenverteilung der Foraminiferen

der Neueisproben besaß ein Maximum der Längenhäufigkeiten etwas über dem der Individuen der Wassersäule (Abb. 74).

Von insgesamt 265 im Eis enthaltenen Exemplaren besaß nur ein einziges Individuum eine gametogenetische Verkalkung.

3.2.2.3. Überwinterung im Eis des östlichen Weddellmeeres (ANTV/2 und ANTV/3)

Tab. 14 Individuenbestand im Eis während der Winterexpeditionen ANT V/3.

Eiskern:	Stärke:	Anzahl [n]:	Ind.·m ⁻²	Ind.·l ⁻¹
AN 53 339	41,0 cm	1.898	241.661	732,3
AN 53 278	56,5 cm	1.700	216.451	1.492,8
AN 53 280	93,0 cm	726	92.437	246,5

Zu dieser Untersuchung des Eises als Überwinterungshabitat des östlichen Weddellmeeres dienten Individuen aus Eiskernen unterschiedlicher Stärke und Neueisproben der beiden Winterexpeditionen ANT V/2 und ANT V/3. Die Individuenzahlen wiesen auf keine Abhängigkeit von der Mächtigkeit des Eises hin (Tab. 14). Aus den Neueisproben konnten aufgrund mangelnder Volumenangaben keine Individuenzahlen berechnet werden.

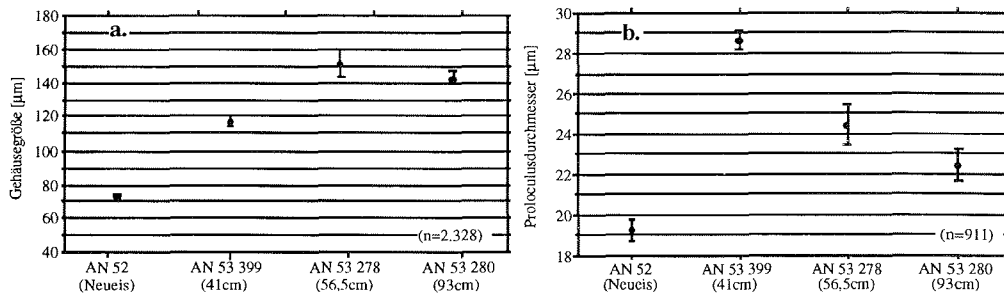


Abb. 75 Variationen im Mittelwert von a. Gehäuse- und b. Proloculusgröße in Eisproben der Winterexpeditionen ANT V/2 und ANT V/3 mit unterschiedlicher Mächtigkeit (95% Std. Fehler).

Auch aus der zusammenfassenden Untersuchung dieser beiden Expeditionen resultiert (ähnlich der Sommerexpedition ANT IX/3) ein signifikanter Anstieg der durchschnittlichen Gehäusegröße mit zunehmender Stärke des Eises (Abb. 75a).

Bei den aus den Eisproben der Winterexpedition ANT V/3 stammenden Exemplaren sank der Proloculusdurchmesser mit zunehmender Mächtigkeit der Kerne signifikant. Allerdings wies er bei den Foraminiferen der Neueisproben der Winterexpedition ANT V/2 den niedrigsten Wert auf (Abb. 75b).

Der Prozentsatz an Tieren mit reproduktiven Merkmalen war während der Winterexpedition ANT V/2 im Eis relativ gering. Von 804 untersuchten Exemplaren besaßen 4 eine gametogenetische Verkalkung (0,5%). Diese erreichten im Durchschnitt eine Gehäusegröße von 164 µm. 202 Individuen besaßen eine Kümmerkammer (25%). Von insgesamt 2.094 untersuchten Exemplaren der Winterexpedition ANT V/3 formte ein einziges Tier eine gametogenetische Verkalkung (0,05%), welches eine Gehäusegröße von 308 µm erreichte. 21 Individuen (1%) trugen eine Kümmerkammer.

3.2.2.4. Besiedlung des Eises im winterlichen Weddellwirbel (ANT VIII/2)

Auf der Route von FS "Polarstern" während der "WWGS" 1989 wurde zweimal der Weddellwirbel durchquert (Abb. 6). Aufgrund dessen lassen sich, wie bereits erwähnt, zwei Schnitte darstellen (siehe Kap. 2.1.).

Im Laufe der durchgeführten Untersuchungen wurde Eis verschiedenen Alters und unterschiedlicher Mächtigkeit angetroffen. Im Westen des 1. Schnittes

nahe der Antarktischen Halbinsel waren sehr unterschiedlich starke übereinander geschobene ein- und zweijährige Eisschollen vorhanden (mittlere Eismächtigkeit: 1,66 m; mittlere Schneehöhe 0,56 m; Eicken 1995; Abb.100).

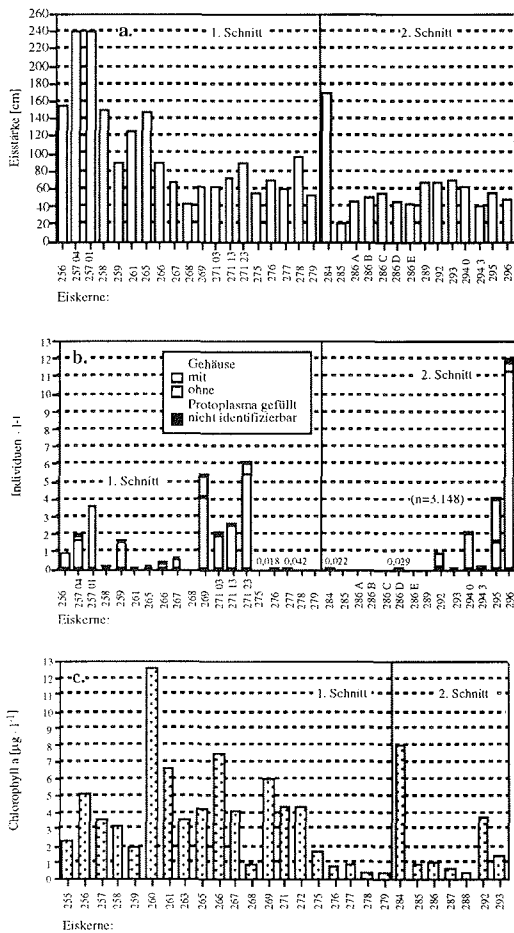


Abb. 76 Eismächtigkeit (a.), Foraminiferenbestand (b.) und Phytoplanktonbiomasse (c.) des Eises während der Winterexpedition ANT VIII/2 (zum Verlauf der Schnitte siehe Kapitel: Material und Methoden, Abb.6).

Da das Eis in östliche Richtung immer jünger wurde, stimmte die Mächtigkeit (Abb. 76a) und das Alter des Eises relativ eindeutig überein. Während des 1. Schnittes vom Westen bis zum Mittelpunkt des Wirbels sank die Eisstärke, die Schneebedeckung und die Variabilität in der Mächtigkeit des Eises. Im Osten war schließlich nur noch einjähriges Eis mit geringer Schneebedeckung (mittlere Eismächtigkeit: 0,66 m; mittlere Schneehöhe 0,18 m; Eicken 1995) präsent (Nöthig et al. 1991). Während des 2. Schnittes herrschten ähnliche Verhältnisse wie im östlichen Teil des 1. Schnittes.

Die Höhe der Abundanz der im Eis lebenden Foraminiferen entsprach nicht der Mächtigkeit des Eises (Abb. 76b). So wurde ein Maximum der Abundanz zu Beginn des 1. Schnittes im Westen nahe der Antarktischen Halbinsel angetroffen und ein weiteres noch höheres Maximum befand sich in der Mitte des Transekts. Nach diesem Maximum waren nur noch sehr wenige oder keine Individuen in den Eiskernen enthalten. Auf dem 2. Schnitt konnte das absolute Maximum in Richtung Norden mit zunehmender Nähe zur Eisgrenze beobachtet werden

Die absolute Eisalgenbiomasse (Abb. 76c), stimmte ebenfalls nicht mit dem Foraminiferenbestand überein. Die Mikroalgenbiomasse ist wahrscheinlich (mit Ausnahme der ersten Kerne des 1. Schnittes) eher von der Mächtigkeit des Eises abhängig. In den Eiskernen des 2. Schnittes wurde eine relativ niedrige Eisalgenbiomasse gemessen. Eine leichte Erhöhung konnte jedoch ebenfalls am Eisrand (und in der Nähe des Kontinents) beobachtet werden.

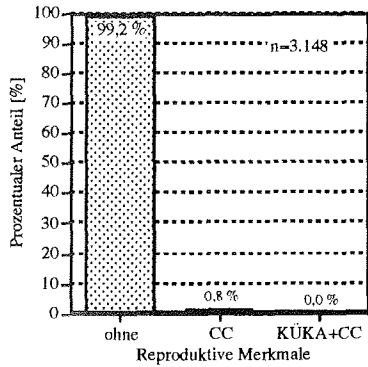


Abb. 77 Prozentualer Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen im Eis während der Winterexpedition ANT VIII/2 (CC: gametogenetische Verkalkung, KÜKA: Kümmerkammer).

Aus morphologischen Untersuchungen der im Eis lebenden Individuen dieser Expedition ging hervor, daß von insgesamt 2.701 untersuchten Exemplaren 21 Tiere (1%) eine gametogenetische Verkalkung trugen (Abb. 77). Das Kennzeichen Kümmerkammer wurde bei 152 Foraminiferen (6%) beobachtet.

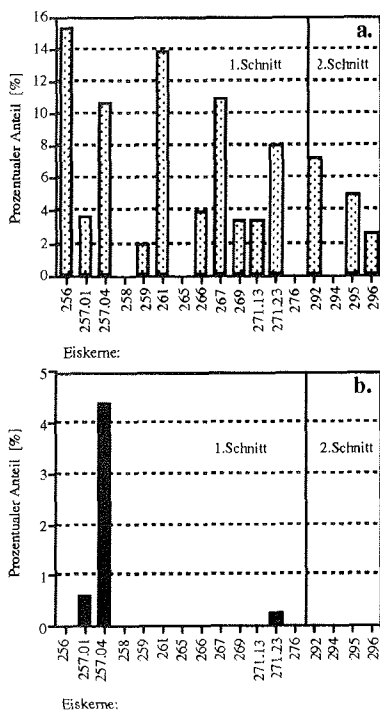


Abb. 78 Prozentualer Anteil an unterschiedlichen Morphotypen im Eis im Verlauf der beiden Schnitte während der Winterexpedition ANT VIII/2 (n=3.148); Individuen mit a. Kümmerkammern, b. gametogenetischer Verkalkung.

Im westlichen Teil des 1. Schnittes wurde in einigen Eiskernen ein relativ hoher prozentualer Anteil an großen Individuen (durchschnittlich ca. 200 μm) mit Kümmerkammern festgestellt (Abb. 78a). Dahingegen waren im östlichen Teil dieses Schnittes kaum Tiere mit Kümmerkammern im Eis vorhanden. Auch im Laufe des 2. Schnittes bildeten nur wenige Foraminiferen eine Kümmerkammer. Fast alle im Eis anzutreffenden Exemplare mit gametogenetischer Verkalkung befanden sich in den westlichen Eiskernen (Abb. 78b).

Besiedlungsstrukturen des Eises:

Der Foraminiferenbestand des Eises wurde durch drei unterschiedliche Besiedlungsmuster charakterisiert, ähnlich den von Nöthig et al. (1991) beschriebenen Eisalgengesellschaften. Kennzeichen dieser Besiedlungsmuster war die in den unterschiedlichen Schichten des Eises anzutreffende Anreicherung der Foraminiferen (Abb. 79, 80). Diese Besiedlungsstrukturen wurden charakterisiert durch eine interne Besiedlung (Besiedlung im mittleren Bereichen des Eises), eine Bodenbesiedlung (Besiedlung in den untersten Schichten des Eises) und eine interne und Bodenbesiedlung gleichzeitig.

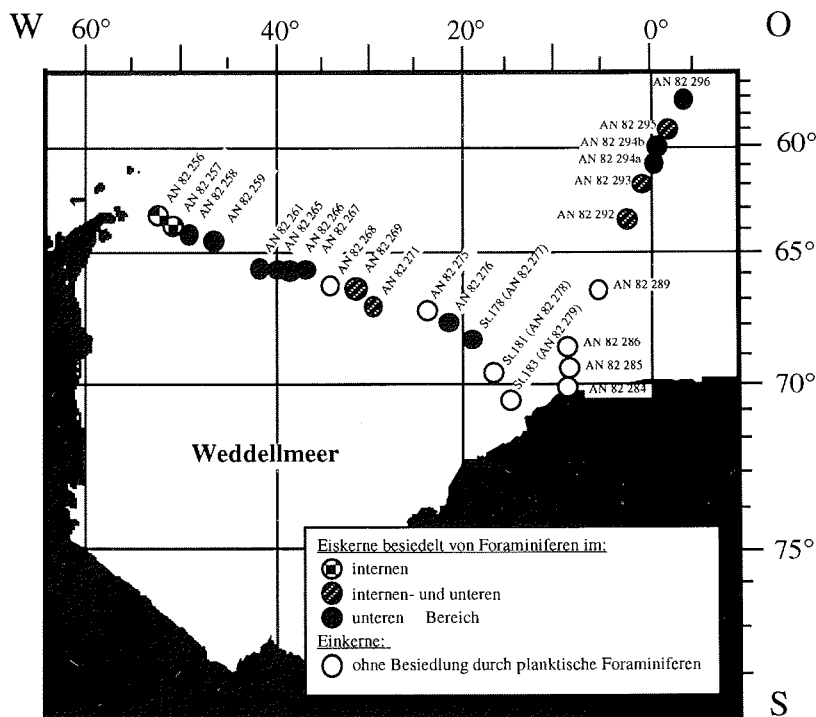


Abb. 79 Besiedlung der Eiskerne auf der Fahrtroute von "Polarstern" durch den Weddellwirbel während der Winterexpedition ANT VIII/2.

Während des 1. Schnittes konnte eine relativ geordnete Verteilung dieser Besiedlungsmuster (des im Eis lebenden Foraminiferenbestandes) beobachtet werden (Abb. 79). So besaßen die beiden westlichsten Kerne eine interne Besiedlung, im Gegensatz hierzu konzentrierte sich der Individuenbestand bis zum Zentrum des Wirbels auf die unterste Schicht des Eises (Bodenbesiedlung). Im Zentrum des Wirbels wurde schließlich eine interne und Bodenbesiedlung gleichzeitig angetroffen. Östlich des Zentrums besaßen noch einige Eiskerne eine Bodenbesiedlung. Die Eiskerne bis zum Ende dieses Schnittes beherbergten schließlich keine Individuen.

Während des 2. Schnittes war die Besiedlung relativ uneinheitlich. Zunächst wurden (mit Ausnahme des ersten Kernes) keine Individuen im Eis beobachtet, danach wechselten sich Kerne mit Bodenbesiedlung und interner und Bodenbesiedlung gleichzeitig relativ unregelmäßig ab.

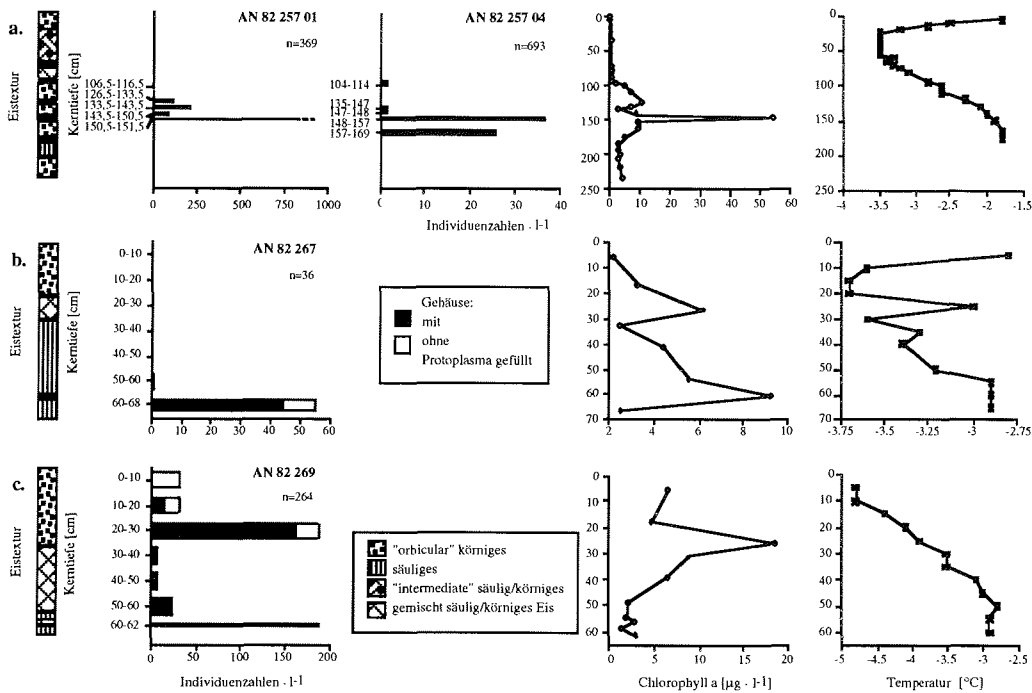


Abb. 80 Beispiele für unterschiedliche Besiedlungsstrukturen der Eiskerne während der Winterexpedition ANT VIII/2. Die zu Vergleichszwecke herangezogenen Parameter (wie: Eistextur, Chlorophyll a-Gehalt und Temperatur) entstammen Kernen aus unmittelbarer Nähe des zur Untersuchung des Foraminiferenbestandes gewonnenen Kernes. Eiskern mit der Besiedlung von Foraminiferen im a. internen Bereich, b. unteren Bereich, c. internen- und unteren Bereich gleichzeitig.

3.2.3. Saisonaler Vergleich der Population von Eis und Wassersäule

3.2.3.1. Sommerlicher Bestand des östlichen Weddellmeeres (ANT III/3 und ANT IX/3)

Wie bereits mehrfach festgestellt, findet im Eis keine Reproduktion statt. Auch der im Sommer im Eis anzutreffende sehr niedrige Bestand an Exemplaren mit reproduktiven Merkmalen (0,1%) festigt diese Theorie. Im Gegensatz hierzu wies der sehr hohe Bestand an Individuen mit reproduktiven Merkmalen (9%) in der Wassersäule auf eine rege Fortpflanzung zu dieser Jahreszeit in diesem Habitat hin.

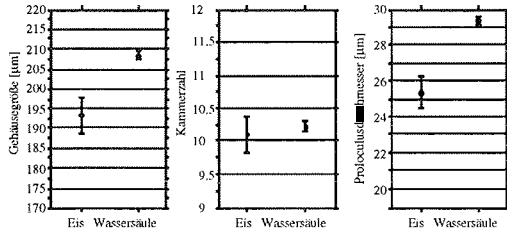


Abb. 81 Vergleich der Sommerpopulation (> 125 µm) des Eises (ANT IX/3, n=455) und der Wassersäule (ANT III/3, n=10.954) des südöstlichen Weddellmeeres, anhand der durchschnittlichen Gehäusegröße, Kammerzahl und des Procolculusdurchmessers (95% Std. Fehler).

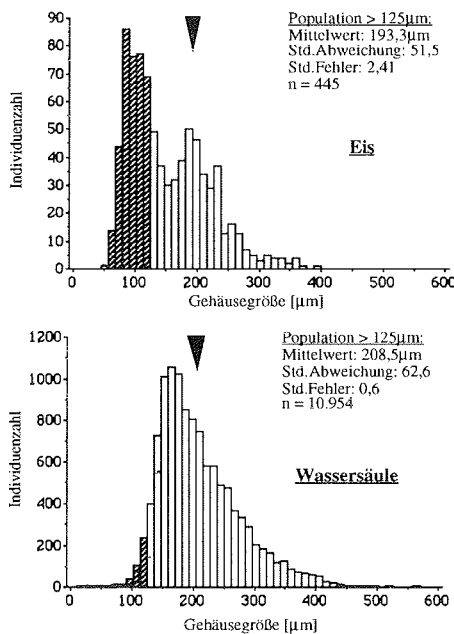


Abb. 82 Längenhäufigkeitsverteilung der Population des Eises und der Wassersäule während des Sommers im südöstlichen Weddellmeer (die schraffierten Balken stellen den Individuenbestand unter 125 µm Gehäusegröße dar); ▲: Mittelwert.

Beim Vergleich der durchschnittlichen Gehäusegröße der im Eis (ANT IX/3) und in der Wassersäule (ANT III/3) lebenden Individuen sollte darauf hingewiesen werden, daß sich die beiden Untersuchungsgebiete nicht vollständig decken. So liegen die Eiskerne zwischen 70° und 76°34' Süd im östlichen Weddellmeer. Dahingegen konzentrierten sich alle Stationen der Wassersäule auf das flächenmäßig relativ kleine Vestkapp-Gebiet zwischen 72°11' und 72°46' Süd. Zudem wurden aufgrund der unterschiedlichen Fangmethodik der Individuen des Eises (Maschenweite: 20 µm) und der Wassersäule (Maschenweite: 100 µm; Wassertiefe: 0-1.000 m) zu diesem Vergleich nur Exemplare über 125 µm Gehäusegröße herangezogen.

Aus dem Vergleich der Gehäusegröße des im Eis und in der Wassersäule lebenden Bestandes ergab sich eine zu vernachlässigende Differenz (ca. 15 µm) (Abb. 81). Die Größenverteilung des Gesamtbestandes (auch < 125 µm) der im Eis lebenden Individuen wies jedoch zwei Maxima auf (Abb. 82). Auch die durchschnittliche Kammerzahl dieser beiden Populationen unterschied sich kaum. Die Differenz der Mittelwerte des Procolculusdurchmessers betrug ca. 4 µm, wobei die Tiere des Eises in diesem Fall einen niedrigeren Mittelwert erreichten.

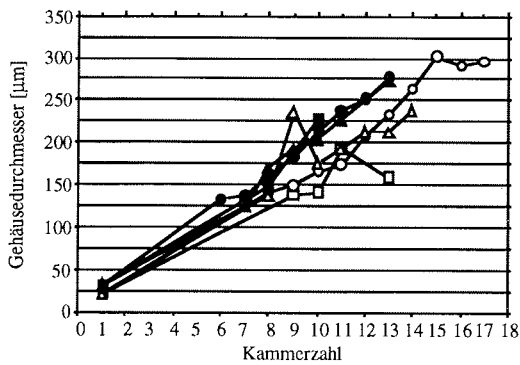


Abb. 83 Entwicklung der Gehäusegröße ausgehend von unterschiedlichen Proloculusdurchmessern (weiß: 21,4; schwarz: 32,1 μm) der Individuen ($>125 \mu\text{m}$) aus Neueis (\blacksquare, \square ; $n=12$), Eiskernen ($\blacktriangle, \triangle$; $n=74$) und der Wassersäule (\bullet, \circ ; $n=1.061$) der Sommerexpedition ANT IX/3.

Auch zu dieser Jahreszeit ergab die sukzessive Größenzunahme je angefügter Kammer eine sehr starke Abhängigkeit vom Proloculusdurchmesser (Abb. 83). Individuen mit gleicher Proloculusgröße wiesen einen nahezu identischen Wachstumsverlauf auf (siehe Kap. 3.1.2.3.)

3.2.3.2. Population zu Zeiten herbstlicher Eisbildungsprozesse (ANT X/3)

Wie bereits erwähnt wurde im Eis ein vielfach höherer Individuenbestand angetroffen als in der darunter gelegenen Wassersäule. Die Quantität hing in entschiedenem Maße vom Typ des Eises ab. Die maximalsten Anreicherungsfaktoren betragen für Breieis 387 ($\bar{x}=220$), für Pfannkucheneis 19.013 ($\bar{x}=4.437$), für säuliges Eis 8.661 ($\bar{x}=1.965$) und für Packeis 74.660 ($\bar{x}=25.508$).

Der relativ geringe Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen im Eis (0,4%) wies, wie bereits für andere Jahreszeiten beschrieben, auf keine im Eis stattfindende Fortpflanzung hin (Maschenweite: 20 μm). Dies traf auch auf die oberen 50 m der Wassersäule (0,3% zu (Maschenweite: 20 μm)). Dagegen signalisierte der relativ hohe prozentuale Anteil an Exemplaren mit reproduktiven Merkmalen (7%), in der bis 1.000 m Tiefe reichenden Wassersäule (Maschenweite: 100 μm), eine rege

Reproduktion während dieser herbstlichen Eisbildungsprozesse.

Aufgrund der vergleichbaren Fangmethodik der Exemplare aus Eis (Maschenweite: 20 μm) und Wassersäule (Maschenweite: 20 μm ; Wassertiefe: 0-50 m) wurde der gesamte Individuenbestand zum Vergleich von Gehäuse- und Proloculusgröße herangezogen.

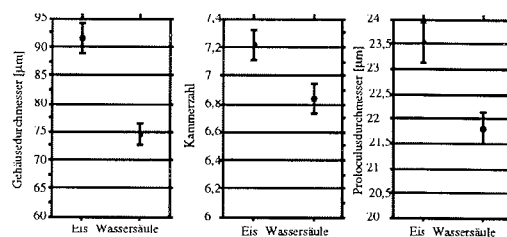


Abb. 84 Vergleich der Population des Eises ($n=714$) und der Wassersäule ($n=833$) im südöstlichen Weddellmeer während der herbstlichen Eisbildungsprozesse (ANT X/3), anhand der durchschnittlichen Gehäusegröße, Kammerzahl und des Proloculusdurchmessers (95% Std. Fehler).

Die Gesamtheit der im Eis lebenden Exemplare besaß im Durchschnitt mit $92\ \mu\text{m}$ einen größeren Gehäusedurchmesser als die Tiere der Wassersäule mit $75\ \mu\text{m}$ (Abb. 84, Tab. 15). Diese

etwas größeren Individuen des Eises wiesen zudem vernachlässigbar mehr Kammern und einen wenig größeren Proloculusdurchmesser auf.

Population während des westlichsten Schnittes:

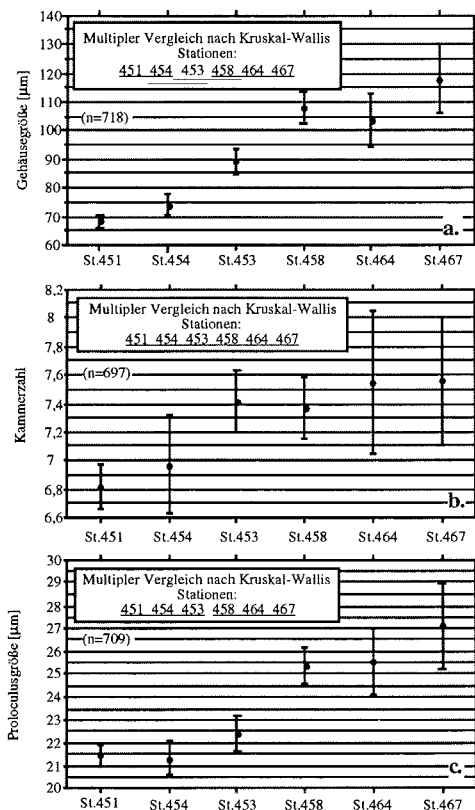


Abb. 85 Veränderung von durchschnittlichen Gehäuseparametern (a. Gehäusegröße, b. Kammerzahl, c. Proloculusgröße) im Eis während des westlichsten Nord/Süd-Schnittes von der Eiskante ins Packeis. Die Eisproben wurden auf den einzelnen Stationen unabhängig von der Eistextur zusammengefaßt (Maschenweite: $20\ \mu\text{m}$; 95% Std. Fehler). Auf signifikante Unterschiede wurde mit Hilfe des Tests von Kruskal-Wallis geprüft ($\alpha=0,05$). Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Um auf die Abhängigkeit der Populationsentwicklung vom Eisbedeckungsgrad während der herbstlichen Eisbildungsprozesse näher einzugehen, wurde der Individuenbestand des westlichsten Nord/Süd-Schnittes (von der Eiskante ins Packeis) dargestellt. Hierzu wurden alle Individuen einer Station unabhängig vom jeweiligen Eistyp zusammengefaßt.

Die Population des Eises wies eine kontinuierliche und signifikante Zunahme der durchschnittlichen Gehäusegröße vom Eisrand ins Packeis auf (Abb. 85a). Dies traf auch für die durchschnittliche Kammerzahl zu, die jedoch keine signifikanten Differenzen hervorbrachte (Abb. 85b). Der Mittelwert des Proloculus der im Eis lebenden Exemplare besaß ebenfalls eine signifikante Zunahme in südliche Richtung (Abb. 85c)

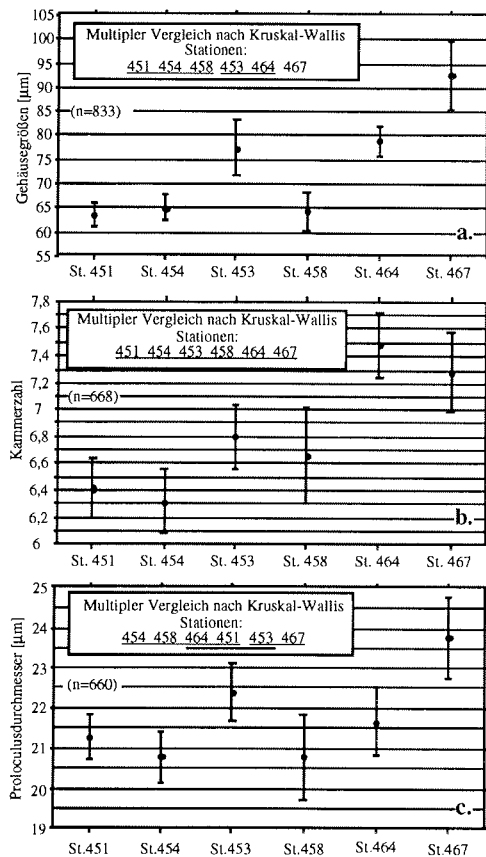


Abb. 86 Veränderung von durchschnittlichen Gehäuseparametern (a. Gehäusegröße, b. Kammerzahl, c. Proloculusgröße) in der Wassersäule während des westlichsten Nord/Süd-Schnittes von der Eisgrenze ins Packeis (Apsteinnetz; Tiefe: 0-50 m; Maschenweite: 20 µm; 95% Std. Fehler). Auf signifikante Unterschiede wurde mit Hilfe des Tests von Kruskal-Wallis geprüft ($\alpha=0,05$). Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Während dieses Schnittes besaßen auch die Individuen der Wassersäule eine signifikante Zunahme der Gehäusegröße von Norden in Richtung Süden (Abb. 86a). Die Ursache für diese Zunahme des Mittelwertes lag nicht in einem Verschwinden kleinerer Exemplare, sondern im Erscheinen größerer Tiere. Auch die durchschnittliche Kammerzahl wies eine zunehmende, jedoch nicht signifikante Tendenz auf (Abb. 86b). Der Mittelwert des Proloculusdurchmessers veränderte sich in südliche Richtung nur geringfügig. Die markanteste Veränderung konnte jedoch auf Station 467 beobachtet werden (Abb. 86c). So unterschied sich der Mittelwert des Proloculus der auf der südlichsten Station lebenden Tiere signifikant vom Mittelwert der Exemplare der meisten anderen Stationen.

Ein deutlicherer Unterschied konnte anhand der Individuen der Multinetze (Maschenweite: 100 µm; Wassertiefe: 0-1.000 m) beschrieben werden. So besaßen die Exemplare der nördlichsten Multinetzstation 452 (von 23 bis 26 µm) einen bedeutend kleineren Proloculusdurchmesser im Vergleich zu den Tieren der südlichsten Multinetzstation 467 (von 27 bis 29 µm).

Beim Vergleich der Populationen von Eis und Wassersäule ist von Bedeutung, daß die Individuen des Eises im allgemeinen ein größeres Gehäuse, mehr Kammern und einen größeren Proloculus besaßen als die Exemplare der Wassersäule.

Population unterschiedlicher Eistypen:

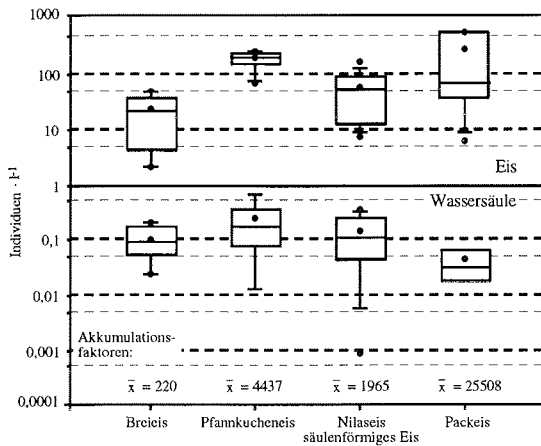


Abb. 87 Vergleich der Individuenzahlen verschiedener a. Eistypen und b. der darunter gelegenen Wassersäule (Wassertiefe: 0-1.000 m), anhand des Mittelwertes (\bullet), des Medians (Querbalken), der Quantilen ("box plots") und des oberen und unteren 95%-igen Grenzbereiches (Linien), (\circ : außerhalb der errechneten Werte liegende Daten). Wobei zu beachten ist, daß ein Austausch des Wasserkörpers seit dem Beginn der Eisbildungsprozesse stattgefunden hat.

Um einen Einblick in die durch unterschiedliche Eistypen beeinflusste Populationsentwicklung, zu ermöglichen, wurden alle Individuen der entsprechenden Eistypen und der darunter gelegenen Wassersäule zusammengefaßt.

Beim Vergleich der Individuenbestände von Eis und Wassersäule wird sichtbar, daß der Median (und Mittelwert) der Abundanzen der im Pfannkucheneis lebenden Individuen im Vergleich zum Median (und Mittelwert) der restlichen Eistypen erhöht war (Abb. 87a). Dieser Befund ist in etwa analog zu dem der in der Wassersäule unterhalb der jeweiligen Eistypen lebenden Foraminiferenbeständen (Abb. 87b). Eine generelle Abweichung geht aus dem in der Wassersäule unterhalb des Packeises lebenden Individuen hervor. Dort wurde der niedrigste Median der Abundanzen festgestellt. Im Vergleich hierzu besaßen die Packeiskerne die höchste Variabilität in den Abundanzen (siehe Abb. 72; Kap. 3.2.2.2.).

Aus der Darstellung der durchschnittlichen Gehäusegrößen resultierte eine deutliche Abhängigkeit vom Eistyp (Abb. 88a). Ausgehend von Breieis über Pfannkucheneis, säuliges Eis und Packeis, nahm die durchschnittliche Gehäusegröße zu. Nur der Unterschied zwischen den Tieren des Pfannkucheneises und säuligen Eises erwies sich als nicht signifikant. Im Vergleich hierzu wurde die

Differenz in der durchschnittlichen Kammerzahl insgesamt als nicht signifikant bestätigt (Abb. 88b). Der Proloculusdurchmesser stieg wiederum ausgehend von Brei- zu Packeis an (Abb. 88c). Nur zwischen den Individuen des Brei- und Pfannkucheneises bestand kein signifikanter Unterschied.

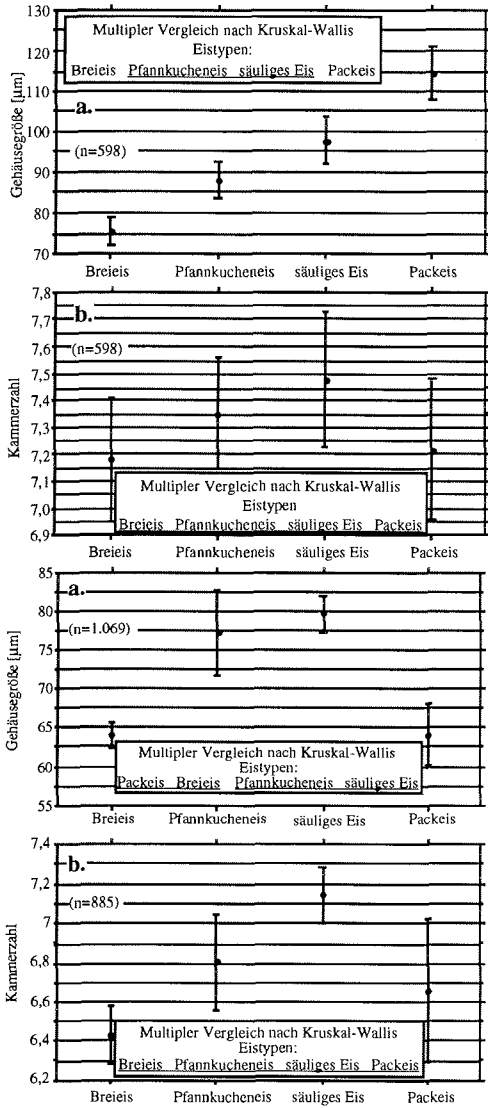


Abb. 89 Veränderung von durchschnittlichen Gehäuseparametern (a. Gehäusegröße, b. Kammerzahl, c. Proloculusgröße) der in der Wassersäule unterhalb verschiedener Eistypen lebenden Individuen (95% Std. Fehler). Auf signifikante Unterschiede wurde mit Hilfe des Tests von Kruskal-Wallis geprüft ($\alpha=0,05$). Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

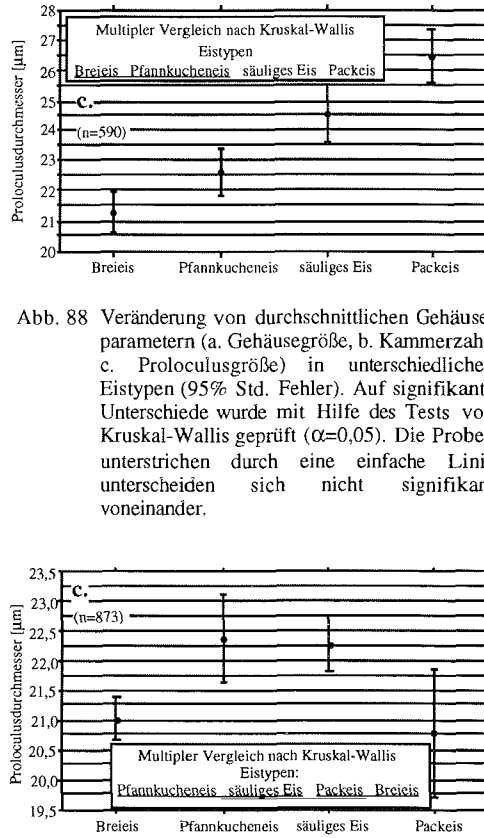


Abb. 88 Veränderung von durchschnittlichen Gehäuseparametern (a. Gehäusegröße, b. Kammerzahl, c. Proloculusgröße) in unterschiedlichen Eistypen (95% Std. Fehler). Auf signifikante Unterschiede wurde mit Hilfe des Tests von Kruskal-Wallis geprüft ($\alpha=0,05$). Die Proben unterstrichen durch eine einfache Linie unterscheiden sich nicht signifikant voneinander.

Um einen Vergleich der Population von Eis und Wassersäule zu ermöglichen, wurden auch die entsprechenden Daten der Wassersäule dargestellt. In der Wassersäule unterhalb des Pfannkucheneises und des säulenförmigen Eises wurden größere Foraminiferen (Abb. 89a) mit mehr Kammern (Abb. 89b) und einem größeren Proloculusdurchmesser (Abb. 89c) beobachtet als unterhalb des Breieises. Dahingegen entsprachen die Individuen der Wassersäule unterhalb des Packeises im Durchschnitt in ihrer Kammerzahl, Gehäuse-, und Proloculusgröße nahezu den in der Wassersäule unterhalb des Breieises lebenden Exemplaren.

Erwähnenswert sind die niedrigeren Werte sowohl für Kammzahl, Gehäuse- als auch Proloculusgröße, der in der Wassersäule lebenden Individuen im

Gegensatz zu den im Eis wohnenden Exemplaren (Abb. 88, 89).

Individuenbestand des Eiskerns AN 103 119A:

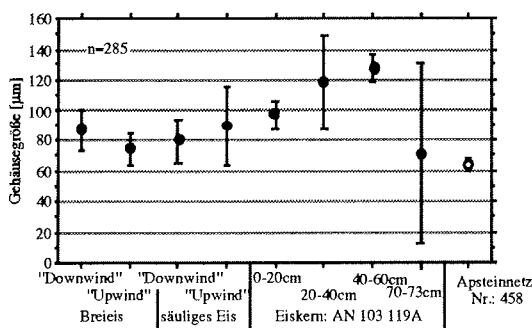


Abb. 90 Variationen der durchschnittlichen Gehäusegröße infolge des Einschusses von Individuen in das Eis auf Station 458 (95% Std. Fehler); Proben aus ● : Eis, ○ : Wassersäule.

Die Abundanz in der Wassersäule an dieser Station (Apsteinnetz; Tiefe: 0-50 m; Maschenweite: 20 µm) nahm, im Vergleich zum darüber gelegenen Eis (AN 103 119A), mit 0,087 Ind.·l⁻¹ einen relativ geringen Wert ein. Dort wurden meist mehr als 50 Ind.·l⁻¹ gezählt (siehe Abb. 73). Selbst die Abundanzen der Neueisproben besaßen einen vielfach höheren Wert als die der Wassersäule (siehe Kap. 3.2.2.2.).

Um sichtbar zu machen, in welchen Bereichen des Eises größere Foraminiferen anzutreffen waren, wurde (siehe Abb. 74, Kap.3.2.2.2.) als Beispiel die durchschnittliche Gehäusegröße der im Eis und in der Wassersäule lebenden Exemplare auf Station 458 (Eiskern: AN 103 119A) dargestellt (Abb. 90). Hieraus resultierte, daß wie in den meisten untersuchten Eiskernen die Größenverteilung der Tiere zwischen den einzelnen Eiskernabschnitten und der Wassersäule eindeutige Differenzen aufwies. Die in den mittleren Eiskernabschnitten lebenden Individuen besaßen den größten durchschnittlichen Gehäusedurchmesser. Ihre Größe lag ebenfalls bedeutend über der Gehäusegröße der Tiere des Apsteinnetzes (Wassersäule). Dahingegen unterschieden sich die Exemplare des Neueises (Breieis und säuliges Eis) in der Gehäusegröße kaum von den Individuen der Wassersäule.

3.2.3.3. Winterlicher Bestand des Neueises und der Wassersäule im östlichen Weddellmeer (ANT V/2)

Während der Winterexpedition ANT V/2 ins östliche Weddellmeer besaßen die Individuen des Eises (0,5%) und der Wassersäule (2%) nur sehr wenige Kennzeichen, welche auf eine Reproduktion hinwiesen.

Die nachfolgenden Daten beruhen auf Messungen, die am gesamten Individuenbestand des Eises (Apsteinnetz; Maschenweite: 20 μm) und der Wassersäule (Maschenweite: 20 μm ; Wassertiefe: 0-60 m) durchgeführt wurden. Allerdings wurden zur Darstellung des Bestandes der Wassersäule nur Exemplare der eisbedeckten und nicht der eisfreien Wassersäule herangezogen. Zudem standen für diese Vergleichszwecke nur Tiere aus Neueisproben zur Verfügung (zur Lage des Untersuchungsgebietes siehe Abb. 3).

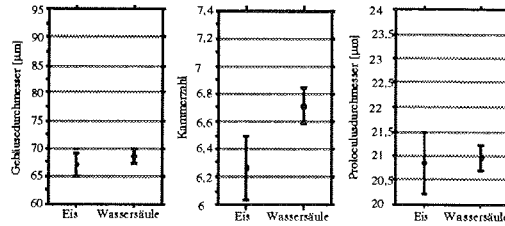


Abb. 91 Vergleich der gesamten Winterpopulation (ANT V/2) des Eises (n=303) und der eisbedeckten Wassersäule (n=1.417) des östlichen Weddellmeeres, anhand der durchschnittlichen Gehäusegröße, Kammerzahl und des Proloculusdurchmessers (95% Std. Fehler).

Der Vergleich der Gehäuseparameter (Schalengröße, Kammerzahl, Proloculusgröße) der Individuen des Neueises und der Wassersäule ergab eine zu vernachlässigende Differenz (Abb. 91).

3.2.3.4. Population des östlichen Weddellmeeres im Winter (ANT V/3)

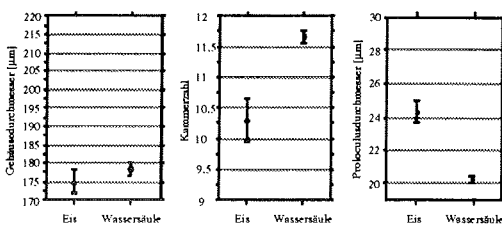


Abb. 92 Vergleich der Winterpopulation (> 125 μm) des Eises (n=811) und der eisbedeckten Wassersäule (n=2.216) des östlichen Weddellmeeres während der Expedition ANT V/3, anhand der durchschnittlichen Gehäusegröße, Kammerzahl und des Proloculusdurchmessers (95% Std. Fehler).

Der winterlichen Jahreszeit entsprechend, besaß die Population der Wassersäule während der Expedition ANT V/3 (zur Lage des Untersuchungsgebietes siehe Abb. 4) einen nur sehr geringen Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen (2%). Das selbe traf auch für die Population des Eises zu (0,05%).

Die Daten dieser Expedition aus der Wassersäule wurden mit Hilfe des Multinetzes (Maschenweite: 100 μm ; Tiefe: 0-1.000 m) erhoben. Um einen Vergleich mit den Eisdaten (Maschenweite: 20 μm) zu ermöglichen, wurden deshalb nur Individuen über 125 μm Gehäusegröße herangezogen.

Zu dieser Jahreszeit besaßen die Foraminiferen, beim Vergleich von Eis und Wassersäule (Abb. 92), einen ignorierbaren Unterschied in der durchschnittlichen Gehäusegröße und Kammerzahl.

Dahingegen konnte bei den Exemplaren des Eises ein um ca. $4,6 \mu\text{m}$ größerer Proloculusdurchmesser als bei den Individuen der Wassersäule festgestellt werden.

3.2.3.5. Geographische Variabilität des im Weddellwirbel lebenden Bestandes (ANT VIII/2)

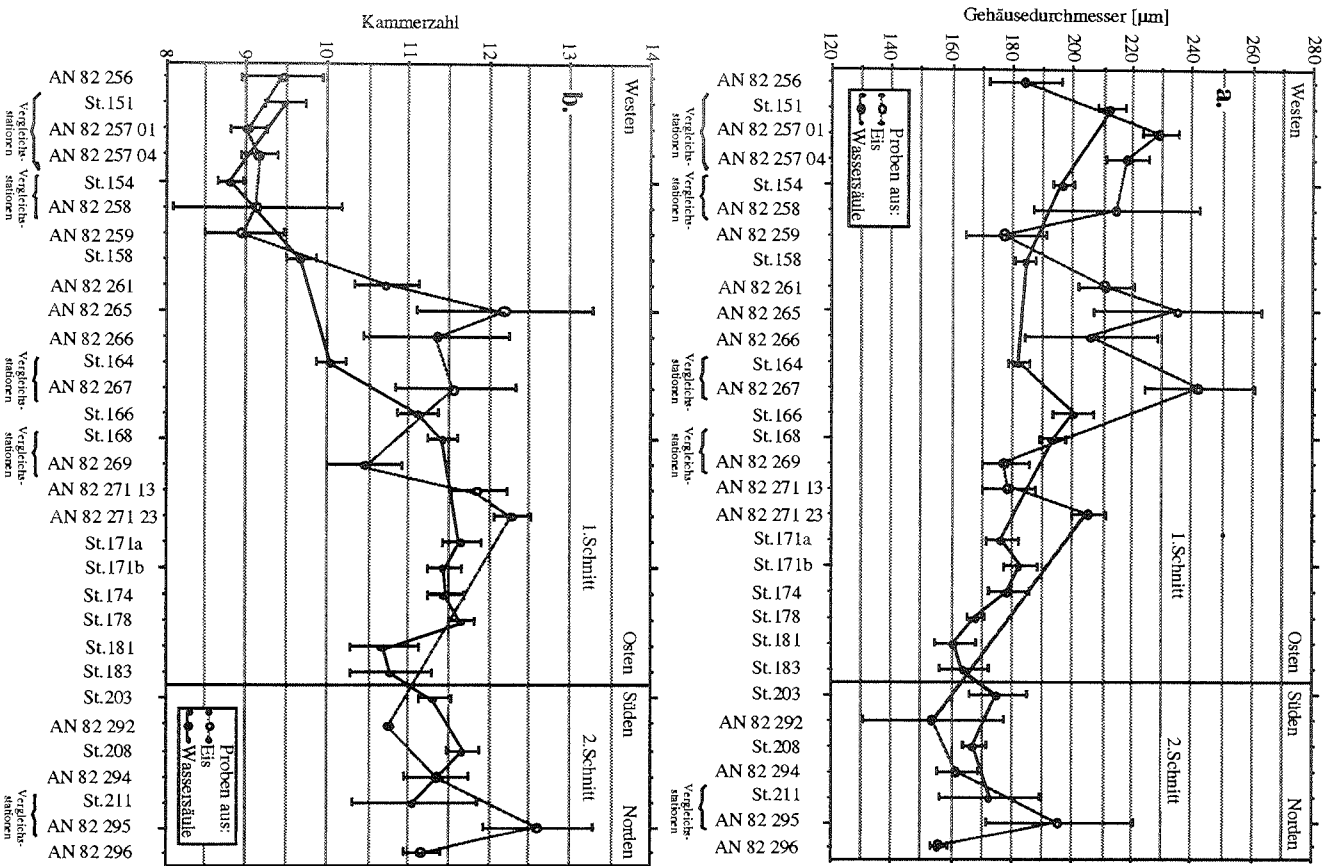
Auch während dieser Expedition wurde, den Erfahrungen entsprechend, im Eis (1%) und in der Wassersäule (1%) ein nur sehr geringer prozentualer Anteil an Foraminiferen mit reproduktiven Merkmalen angetroffen (zur Lage des Untersuchungsgebietes siehe Abb. 6).

Zur Darstellung der unterschiedlichen Gehäusegrößen und Kammerzahlen dienten nur Individuen über $125 \mu\text{m}$ Schalengröße, da die Exemplare des Eises (Maschenweite: $20 \mu\text{m}$) und der Wassersäule (Maschenweite: $100 \mu\text{m}$) mit Hilfe unterschiedlicher Methodik gewonnen wurden.

Aus der durchschnittlichen Gehäusegröße der Population des Eises und der Wassersäule resultierte ein etwas höherer Wert der westlich des Zentrums lebenden Individuen im Gegensatz zu den östlich des Zentrums lebenden Exemplaren (Abb. 93a). Die Tiere des östlichen Teils des 1. Schnittes und des gesamten 2. Schnittes wiesen gewöhnlich eine durchschnittliche Gehäusegröße unter $180 \mu\text{m}$ auf, während sie im westlichen Teil des 1. Schnittes überwiegend einen durchschnittlichen Wert von über

$180 \mu\text{m}$ erreichten. Zudem besaßen die im Eis lebenden Foraminiferen des westlichen Teils des 1. Schnittes meist ein größeres Gehäuse als die Exemplare der Wassersäule.

Der Mittelwert der Kammerzahl verhielt sich konträr zur Gehäusegröße. So besaßen die Individuen im Eis und der Wassersäule im westlichen Teil des Untersuchungsgebietes eine geringere durchschnittliche Kammerzahl als die Exemplare des östlichen Areals (Abb. 93b). Allerdings konnte diese Veränderung in der Kammerzahl in einem westlicheren Gebiet als für die Gehäusegröße beobachtet werden. So besaßen die Tiere während des ersten Drittels des 1. Schnittes im Durchschnitt zwischen 9 und 10 Kammern, während die Foraminiferen der restlichen Proben im Durchschnitt meist über 11 Kammern anfügten. Die Individuen des Eises und der Wassersäule besaßen nahezu denselben Mittelwert der Kammerzahl. Zur Variabilität der durchschnittlichen Proloculusgröße siehe Abbildung 26 (Kap. 3.1.2.3.).



Abh. 93 Geographische Variabilität in der durchschnittlichen a. Gehäusegröße und b. Kammerzahl der Individuen ($> 145 \mu\text{m}$) des Eises ($n=1.830$) und der Wasserzähle ($n=5.779$) des wintertlichen Weddellwittels, während der Winterexpedition ANT VIII/2 (95% Std. Fehler; Vergleichsstationen: Positionen der Stationen des Wassers entsprechen der des Eises).

3.2.3.6. Resümee zum Vergleich der beiden Habitats

Beim saisonalen Überblick zum Vergleich der Populationen von Eis und Wassersäule ergaben sich Differenzen, welche unter anderem die Gehäusegröße betrafen. Dies wurde sichtbar anhand der Daten der Herbstpopulation (ANT X/3), der Sommerpopulation (ANT III/3 und ANT IX/3) und des Individuenbestandes

des westlichen Teils des 1. Schnittes durch den Weddellwirbel (ANT VIII/2) (Tab. 15). Im Gegensatz hierzu unterschieden sich die Populationen des Eises und der Wassersäule der restlichen Winterexpeditionen (ANT V/2, ANT V/3) kaum in der Gehäusegröße.

Tab. 15 Saisonal hervorgerufener Unterschied zwischen der Population des Eises und der Wassersäule in durchschnittlicher Kammerzähl, Gehäuse- und Proloculusgröße.

	Sommer*		Herbst*		Winter		Winter*		Winter*	
	Eis ANT IX/3	Wasser ANT III/3	Eis ANT X/3	Wasser ANT X/3	Eis ANT V/2	Wasser ANT V/2	Eis ANT V/3	Wasser ANT V/3	Eis ANT VIII/2	Wasser ANT VIII/2
Gehäusegröße [µm]	193,3	208,5	91,5	74,7	67,1	80,9	175,0	172,1	202,9	186,1
Kammerzahl	10,1	10,2	7,2	6,8	6,3	7,6	10,3	11,8	10,5	10,6
Proloculusgröße [µm]	25,4	29,4	23,5	21,8	20,8	20,6	24,3	19,7	29,6	24,5
					Wassersäule: mit ohne		Wassersäule: mit ohne		Eisbedeckung	
Gehäusegröße [µm]					68,5	99,7	178,2	167,5		
Kammerzahl					6,7	8,9	11,7	12,4		
Proloculusgröße [µm]					21,0	19,6	20,1	18,9		

* Zum Vergleich des Individuenbestandes dienten Exemplare über 125 µm Gehäusegröße, da die Individuen aus Eis (Gaze: 20 µm) und Multinetz (Maschenweite: 100 µm) stammen.

4. DISKUSSION

4.1. Ontogenie

4.1.1. Morphologische Veränderungen während der Ontogenie

Wie bei allen planktischen Foraminiferen wird auch das Wachstum (und somit der Anbau der Kammern) von *N. pachyderma* während des Überganges von einem Entwicklungsstadium zum nächsten vom Erscheinen (bzw. Verschwinden) unterschiedlicher morphologischer Merkmale bestimmt (siehe Tafeln 1 bis 4; Anhang). Dies äußert sich in der Veränderung der Ultrastruktur, der Anordnung der Kammern, der Bildung von Poren, der Morphologie der Apertur und der Bildung von reproduktiven Merkmalen. Aufgrund dieser morphologischen Veränderungen lassen sich fünf verschiedene Entwicklungsstadien beschreiben (siehe Kap. 4.1.2.1.). Wahrscheinlich ändert sich parallel zu diesen Variationen die Stoffwechselphysiologie des Tieres als Antwort auf die in den verschiedenen Entwicklungsstadien einwirkenden Umweltfaktoren. Im Laufe des Wachstums können diese Wechsel in der Morphologie dazu führen, daß Individuen unterschiedlicher Entwicklungsstadien irrtümlicherweise verschiedenen Arten oder sogar Gattungen zugeordnet werden.

Die in den Planktonproben der zentralen Arktis gefundene Art wurde zunächst fälschlicherweise als *Globigerina eggeri* Rhumbler oder *G. bulloides* d'Orbigny gedeutet, während *N. pachyderma* die häufigste Art in den Sedimentproben dieses Gebietes war. Aus der genaueren Untersuchung der Exemplare aus Plankton- und Sedimentproben resultierte, daß nur eine einzige Art in der zentralen Arktis lebt und zwar *N. pachyderma*. Die vorgefundenen morphologischen Variationen basierten auf der Anwesenheit unterschiedlicher Entwicklungsstadien (Bé 1960). Aus dieser Untersuchung wird die Bedeutung der Ontogenie für taxonomische Studien deutlich, ohne die eine korrekte Zuordnung der Exemplare zu den unterschiedlichen Arten nicht möglich wäre.

Auch für *Orbulina universa* ist aufgrund ihrer ontogenetischen Entwicklung eine Zuordnung zu vier verschiedenen Gattungen denkbar. Juvenile Stadien können zu *Turborotalia*, neanische Stadien zu *Globigerina*, adulte Stadien zu *Globigerinoides* und terminale Stadien zu *Orbulina* gestellt werden (Hemleben et al. 1989).

4.1.2. Quantitative Ontogenie

4.1.2.1. Wachstum

Aus den durchgeführten Untersuchungen resultiert ein für die ontogenetische Entwicklung von *N. pachyderma* charakteristisches allometrisches Wachstum (Abb. 10). Dies bedeutet, daß mit der Bildung der Kammern eine variierende Größenzunahme stattfindet. Die anhand biometrischer Analysen erhaltene Wachstumskurve beschreibt fünf verschiedene Entwicklungsphasen. Diese werden als proloculus, juveniles, neanisches, adultes und terminales Stadium bezeichnet (Berberich et al. in Vorb.b). Aus Vergleichen mit morphologischen Analysen geht eine mehr oder weniger deutliche Übereinstimmung hervor. Somit wird das allometrische Wachstum auch durch die Skelettmorphologie beschrieben. Parallel zu dieser variablen Größenzunahme ändert sich wahrscheinlich die

Stoffwechselphysiologie im Laufe der Entwicklung. Signes et al. (1993) fanden, daß die Gehäusegröße in entschiedenem Maß das Verhältnis von Schalenoberfläche und Verkalkungsgrad zu Biomasse bestimmt.

Diese Einteilung in Entwicklungsstadien sollte jedoch nicht zu formell angesehen werden, denn wie in allen biologischen Prozessen finden derartige Wechsel von einem Stadium zum nächsten eher kontinuierlich und dynamisch statt. Individuen, welche von diesem Schema abweichen, stellen eine immer wiederkehrende Ausnahme dar.

Auch aus den Studien von Brummer et al. (1987) resultiert eine phasenhafte Größenzunahme während der Ontogenie, welche sich in einem allometrischen Wachstum äußert. Diese Autoren fanden beim Übergang der ontogenetischen Entwicklungsphasen einen jähen artspezifischen Wechsel im Wachstum. Die verschiedenen Stadien beruhen auf morphologischen Merkmalen und können somit zudem quantitativ bestimmt werden. Diese Stadien beschreiben mit fortschreitender Entwicklung eine variierende Vergrößerung des Zytoplasmas. Parallel hierzu ändert sich das Ernährungsverhalten und die Stoffwechselphysiologie.

Allerdings muß man darauf verweisen, daß *N. pachyderma* keine derartig ausgeprägte Variationen im Wachstum aufweist, wie zum Beispiel für *Globigerinoides sacculifer* oder *Globigerinoides ruber* von Brummer et al. (1987) beschrieben.

4.1.2.2. Abhängigkeit des Wachstums vom Proloculusdurchmesser

Bereits zu Beginn der Entwicklung wird das Wachstum der Foraminifere entschieden vom Proloculusdurchmesser vorherbestimmt (Abb. 12). So bleiben Exemplare mit kleinerer erster Kammer oft in ihrem Wachstum hinter Tieren mit großer erster Kammer zurück. Die Reproduktionsgröße ist jedoch mehr oder weniger konstant unabhängig vom Proloculusdurchmesser. Individuen mit kleinerem Proloculus benötigen deshalb mehr Kammern, um eine für die Reproduktion ausreichende Gehäusegröße zu erreichen.

Je größer der Proloculus ist, desto größer ist die sukzessive Größenzunahme mit jeder angebauten Kammer. Deshalb ist die Bestimmung des Entwicklungsstadiums anhand der Schalengröße korrekter als anhand der Kammerzahl. Allerdings sollten, wenn möglich beide Entscheidungskriterien einbezogen und gegeneinander abgewogen werden, da zum Beispiel der Beginn des proloculus und des juvenilen Stadiums ausschließlich aus der Kammerzahl resultiert.

Auch Brummer et al. (1987) stellten aufgrund von Untersuchungen an *G. sacculifer* und *G. ruber* fest, daß zur Bestimmung des Entwicklungsstadiums die Schalengröße vor der Kammerzahl herangezogen werden sollte. Sie beschrieben eine für jede Art charakteristische Wachstumskurve. Daneben scheint die Größenzunahme pro Kammer innerhalb einer Art von der Proloculusgröße abhängig zu sein. Dies zeigt ein Beispiel von *G. ruber*: Je größer der Proloculus ist, desto höher ist die sukzessive Größenzunahme pro angebauter Kammer. Dies bedeutet, daß ein Individuum mit großem Proloculus weniger Kammern benötigt, um eine bestimmte Größe zu erreichen, als ein Individuum mit kleinem Proloculus. Die Proloculusgröße bestimmt maßgeblich die endgültige Größenentwicklung und Kammerzahl einer Art.

Arikawa's (1983) Resultate anhand von Studien an *N. pachyderma* weisen darauf hin, daß es angebrachter ist, das Entwicklungsstadium mit Hilfe der Gehäusegröße und der Kammerzahl gleichzeitig zu bestimmen. Denn die Kammerzahl zeigt nicht immer das Entwicklungsstadium planktischer Foraminiferen an. Auch Arikawa erkannte die Abhängigkeit vom Proloculusdurchmesser. Er fand anhand des Vergleichs von Gehäuse- und Proloculusgröße bei *N. pachyderma* aus dem Nordpazifik, daß bei erwachsenen Tieren die Schalengröße fast konstant ist, unabhängig vom Proloculusdurchmesser. Die Kammerzahl im letzten Stadium wird somit vom Proloculusdurchmesser vorherbestimmt. Auch Wei et al. (1992) nahmen an, daß die Proloculusgröße in erheblichem Umfang die Gehäusegröße von *G. inflata* beeinflusst. Zudem wird bei dieser Art die Höhe der ontogenetischen Entwicklung maßgebend von der Proloculusgröße vorherbestimmt und somit schließlich auch, ob ein Individuum die endgültige Größe erreicht und Gameten produziert.

Entgegen dieser Annahme wurden aus Sedimentproben der Subantarktis auch kleine gametogenetisch verkalkte Gehäuse entnommen (Niebler pers. Kom. 1994). Dies könnte darauf hinweisen, daß *N. pachyderma* auch in jüngeren Entwicklungsstadien in der Lage ist zu reproduzieren. Auch Carstens (1988) nahm an, daß *N. pachyderma* in der Arktis selbst in jüngeren Entwicklungsstadien die Fähigkeit besitzt, sich fortzupflanzen.

4.1.2.3. Ontogenetische Variabilitäten

Maximaler Proloculusdurchmesser:

Vertikale Variabilität innerhalb der Wassersäule in Abhängigkeit von der Jahreszeit:

Brummer et al. (1987) stellten bei *G. sacculifer*, *G. ruber* und *Globigerinella aequilateralis* eine von der geographischen Region unabhängige Größenverteilung des Proloculusdurchmessers fest. Auch die rechts gewundene Form von *N. pachyderma* besaß während der vorliegenden Untersuchung (Weddellmeer) keine beachtenswerten Variationen.

Arikawa (1983) fand im Nordpazifik (Subarktis/Japan) bei der links gewundenen Variante eine Spannweite von 7 bis 26 μm . Auch in der Barentssee (Arktis) wurde eine entsprechende Spannweite von 12 bis 31 μm ($\bar{x}=22 \mu\text{m}$) beobachtet (Berberich et al. in Vorb.a). Die von Vilks (1973) errechneten Mittelwerte im Arktischen Ozean (Maschenweite: 200 μm) betragen jeweils 37 bzw. 31 μm . Im südatlantischen Ozean (47°S bis 53°S / 30°W) ergab sich eine Spannweite von 7 bis 28 μm (Sverdløve und Bé 1985).

Im Weddellmeer besitzt diese Foraminifere die größte Proloculusspannweite unter den planktischen Foraminiferen (Berberich et al. in Vorb.c). Von Hemleben et al. (1989) wird eine Spannweite von 11 bis 54 μm mit einem Mittelwert von 29 μm aufgeführt (Daten der Sommerexpedition ANT III/3). Auch Sverdløve und Bé (1985) geben für *N. pachyderma* die höchste Variabilität in der Größenverteilung des Proloculusdurchmessers innerhalb der planktischen Foraminiferen an.

Die Spannweite und der Mittelwert des Proloculusdurchmessers wird entschieden von der Jahreszeit beeinflusst. Einen sehr hohen Mittelwert im Proloculusdurchmesser besaßen

die Individuen des südöstlichen Weddellmeeres im Sommer (Abb. 11, 14 und Tab. 4, 5). Zu dieser Jahreszeit lag eine schmelzwasserinduzierte Oberflächenschicht von 50 bis 80 m Stärke mit erhöhten Temperaturen von ca. 0°C (und niedrigen Salinitäten < 34‰) über einer Zunge östlichen Schelfwassers (< -1,8°C) (Hempel 1985). Unter anderem infolge dieser hydrographischen Gegebenheiten kam es in dieser Oberflächenschicht zur Entwicklung von Phytoplanktonblüten (von 2,5 bis 3,2 µg·l⁻¹; Nöthig 1988). Zu dieser Jahreszeit lebten in und direkt unterhalb dieser saisonalen Oberflächenschicht mit vorteilhaften Lebensbedingungen hauptsächlich Tiere mit großem Proloculus. Mit zunehmender Tiefe verringerte sich die Proloculusgröße der Individuen.

Zur Zeit der Probennahme der Herbstexpedition (ANT X/3) herrschten in der Wassersäule bereits winterliche Bedingungen (Temperatur: ca. -1,8°C; Salinität: < 34,2‰; Abb. 13, 17 und Tab. 4, 5) unterhalb des entstandenen Eises (Krause et al. 1993). Diese Verhältnisse wurden zudem gekennzeichnet durch niedrige Phytoplanktonwerte (von 0,04 bis 0,4 µg·l⁻¹; Dieckmann et al. 1993). In der gesamten Wassersäule dominierten Individuen mit großem Proloculus, wahrscheinlich aufgrund der Übergangssituation zwischen Sommer und Winter. Sicherlich ist zumindest ein Teil der Foraminiferen mit großem Proloculus unter vorteilhafteren (noch sommerlichen) Bedingungen entstanden, zu einer Zeit, als in der Wassersäule noch ein höherer Phytoplanktonbestand herrschte (siehe Kap. 4.2.1.2.).

Im Gegensatz hierzu besaßen die Individuen der Winterpopulation (ANT V/3) unter ungünstigen Lebensbedingungen einen vergleichsweise niedrigen Mittelwert im Proloculusdurchmesser über die gesamte Wassersäule hinweg (Abb. 13, 20 und Tab. 4, 5). Zu dieser Jahreszeit lagen in diesem durchmischten Wasserkörper niedrige Temperaturen (von -2°C bis -1,6°C) und hohe Salinitäten (von ca. 34,4‰) vor (Schnack-Schiel 1987), charakteristisch für Winterwasser und östliches Schelfwasser. Dieser durchmischte Wasserkörper wurde durch eine fast völlige Abwesenheit des Phytoplanktons (von 0,005 bis 0,4 µg·l⁻¹; Scharek 1991) gekennzeichnet.

Die Variabilität des Proloculusdurchmessers kann auf die sich ändernden Lebensbedingungen zurückgeführt werden. Vermutlich besitzen Individuen, die in einer wärmeren Jahreszeit mit höherem Phytoplanktonbestand entstehen, durchschnittlich einen größeren Proloculus. Diese Bedingungen sind vor allen Dingen in der Oberflächenschicht im Sommer gegeben. Mit zunehmender Tiefe verringert sich das Nahrungsangebot und der Proloculusdurchmesser. Auch die im Winter, in der gesamten Wassersäule, vorhandenen Tiere mit kleinem Proloculus weisen auf eine Variabilität infolge des veränderten Ernährungszustandes (und der Lebensbedingungen) hin (siehe jedoch auch Kap. 4.4.1.).

Möglicherweise besitzen diejenigen Individuen einen größeren Proloculus, die aus der Verschmelzung zweier Gameten entstehen, welche reichhaltig mit Nährstoffen versorgt sind. Diese Gameten entstammen wahrscheinlich besser ernährten Elterntieren. Es ist nicht anzunehmen, daß sich das kurzlebige, einige Stunden bis maximal 1 bis 2 Tage dauernde proloculare Stadium selbst ernährt und somit derartig extrem auf Umwelteinflüsse mit einer Veränderung des Durchmessers zu reagieren vermag.

Gegebenenfalls führt die Aufnahme zusätzlicher gelöster organischer Verbindungen (DOM) der Zygote in Kombination mit den bereits vorhandenen Reservestoffen (z.B. Lipide) zu einer Vergrößerung des Zytoplasmas bis zur Größe des Proloculus (oder der

beiden ersten Kammern; siehe Kap. 3.1.1.). Denn die Größe eines Gameten beträgt lediglich 3-5 μm (Hemleben et al. 1989), während der Proloculusdurchmesser meist einen Wert von 20 μm überschreitet. Unter der Annahme der Verkalkung mit dem Erscheinen der zweiten Kammer ist eine hohe Reservestoffansammlung (einschl. DOM-Aufnahme) von noch größerer Bedeutung, um diesen längeren Zeitraum zu überdauern und eine entsprechende Schalengröße zu erreichen.

Die Variabilität des Proloculusdurchmessers bei der rezenten benthischen Foraminifere *Operculina ammonoides* vom Golf von Elat wird außerordentlich von Umweltbedingungen beeinflusst. Zudem weisen Untersuchungen auf eine direkte Übereinstimmung zwischen Proloculusgröße und Produktivität hin. In diesem Fall ist das Kennzeichen reproduktiven Erfolges nicht unbedingt die Produktion von mehr Juvenilen, sondern von größeren Juvenilen mit größerem Proloculus (Fermont et al. 1983).

Aus einer Untersuchung von Sverdløve und Bé (1985) an planktischen Foraminiferen ging hervor, daß nicht-bestachelte Arten, die in einer größeren Tiefenzone leben, gewöhnlich einen größeren Proloculus besitzen als bestachelte Formen. Innerhalb einer Art leben jedoch Tiere mit großem Proloculus wiederum bevorzugt in warmem und gut belichtetem Wasser mit hoher Produktion nahe der Wasseroberfläche, während Tiere mit kleinem Proloculus ein geringeres Wachstum in größerer Tiefe aufweisen.

Eventuell läßt sich die relativ große saisonale Variabilität des Proloculusdurchmessers auch mit einem Wechsel zwischen sexueller und asexueller Generation erklären (siehe Kap. 4.4.1.). Aufgrund dieser Annahme könnte die Hypothese aufgestellt werden, daß die Generation mit kleinem Proloculus im Winter dominiert und sexuell reproduziert. Im Gegensatz hierzu würde sich die Generation mit großem Proloculus als Teil der Sommerpopulation in der Oberflächenschicht möglicherweise asexuell fortpflanzen.

In diesem Fall würde somit die megalosphärische Generation eine asexuelle Fortpflanzung durchführen, während sich die mikrosphärische Generation sexuell durch Gameten vermehrt. Bei benthischen Foraminiferen findet die Gametogenese gewöhnlich in einer konträren Generation statt. Nach Boltovskoy und Wright (1976) wäre im Falle eines Generationswechsels planktischer Foraminiferen eine Abweichung von dem für benthische Formen charakteristischen Generationswechsel jederzeit möglich.

Brummer et al. (1987) fanden jedoch bei allen von ihnen untersuchten Arten (planktischer Foraminiferen) eine relativ gleichmäßige Verteilung der Proloculusgröße. Individuen, die auf zufällige Weise aus verschiedenen Gegenden mit Hilfe eines Planktonnetzes gefangen wurden, aber auch Exemplare aus dem Sediment, besaßen eine gleichmäßige Verteilung der Proloculusgröße im selben Umfang, welcher für Gamonten (diploit) charakteristisch ist. Somit wurde angenommen, daß eine mikrosphärische und megalosphärische Generation, wie sie bei benthischen Foraminiferen beobachtet wurde, nicht auf planktische Formen übertragbar ist. Die sexuelle Fortpflanzung ist also der vorherrschende oder einzige Reproduktionsmodus planktischer Foraminiferen.

Gegen die These eines Generationswechsels planktischer Foraminiferen haben sich auch Sverdløve und Bé (1985) ausgesprochen, da die Variationen in der Proloculusgröße innerhalb einer Probentiefe oder aber zwischen verschiedenen Probentiefen ohne Abstufung (nicht bimodal) erfolgten. Außerdem sprechen, ihrer Meinung nach, die Maxima

der Nährstoffkonzentrationen und der Lichtintensitäten, welche ebenfalls in den oberen 30 m der Wassersäule vorherrschten, gegen die These eines Generationswechsels. Der kombinierte Einfluß hoher Temperaturen, hoher Nährstoffkonzentrationen und hoher Lichtintensitäten im oberen Bereich der euphotischen Zone führt zur Produktion von großen Proloculi. Dahingegen induzieren die niedrigen Werte dieser Parameter, in den unteren Wasserschichten, ein verlangsamtes Wachstum und somit kleinere Proloculi.

Ebenso nahmen Hemleben et al. (1989) an, daß der sexuelle Reproduktionsmodus bei planktischen Foraminiferen wahrscheinlich der vorherrschende ist. Auch sie verwiesen bei ihrer Begründung auf die unimodale Verteilung des Proloculusdurchmessers.

Die Häufigkeitsverteilung der Proloculusgröße während der Sommerexpedition ANT III/3 besaß eine bimodale Tendenz, was auf einen zweifachen Reproduktionsmodus hindeuten könnte (siehe Kap. 2.5.). Demnach könnten die Tiere mit kleinerem Proloculus den Gamonten darstellen, während die Exemplare mit großem Proloculus Agamonten wären. Im Gegensatz hierzu wiesen die Größenhäufigkeitskurven der Winterexpedition ANT V/3 (I und II) keine derartigen Tendenzen in der Verteilung des Proloculusdurchmessers auf.

Es war infolge zu geringer Individuenzahlen nicht möglich, in der vertikalen Verteilung der Wassersäule signifikante Tendenzen zu errechnen. Allerdings besaßen die Foraminiferen auf Station 284 der Sommerexpedition (ANT III/3) in einer Wassertiefe von 300 bis 500 m eine sichtbar bimodale Häufigkeitsverteilung im Proloculusdurchmesser. Auf dieser Station war zudem eine bimodale Verteilung zwischen den einzelnen Tiefenstufen zu erkennen.

Auch das Verhältnis von mikrosphärischen zu megalosphärischen Exemplaren (benthischer Foraminiferen) kann durch Umweltbedingungen beeinflusst werden. So sind mikrosphärische Individuen weit häufiger unter ungünstigen Bedingungen anzutreffen. Manchmal sind zu dieser Zeit megalosphärische Tiere überhaupt nicht anwesend. Diese Situation kann möglicherweise im Winter vorgefunden werden (Boltovskoy und Wright 1976). Die benthische Foraminifere *Rotalia beccarii flevensis* (Zuidersee) überlebt die harten Winterbedingungen oder heißen Mittsommerbedingungen nur in Form der mikrosphärischen Generation. Die megalosphärische Form ist nur anwesend im Frühjahr und Herbst (Hofker 1930b).

Boltovskoy und Boltovskoy (1970) wiesen anlässlich von Untersuchungen in der Brainsfield Straße auf eine mikrosphärische und makrosphärische Generation bei *G. quinqueloba* hin.

Auch Christiansen (1965) berichtete, aufgrund von Studien an der planktischen Foraminifere *G. rubra* im Golf von Neapel (Wassertiefe ca. 200 m), von einer mikrosphärischen Bodenform mit vielen kleinen Nukleoli. Diese stellte wahrscheinlich den Agamonten dar. Dahingegen besaß die makrosphärisch planktisch lebende Form einen großen Nukleolus und verkörperte vermutlich den Gamonten. Es könnte sich jedoch bei der Bodenform um eine nackte benthische Foraminifere handeln, welche das sedimentierte leere Gehäuse der planktischen Form als Wohngehäuse nutzt. Moodley (1992) konnte mit Hilfe von gehälterten Individuen beobachten, wie eine nackte Foraminifere eine leere *Quinqueloculina*-Schale besiedelte.

Im Gegensatz zu den von Christiansen (1965) erhaltenen Resultaten berichteten Bishop et al. (1977) von der Besiedlung der Wassersäule mit beiden Generationen. Die megalosphärische Generation überwiegt in der oberen Wasserschicht, während die mikrosphärische Form in der darunter liegenden existiert. Es wurde ein Wechsel der Generationen zwischen den verschiedenen Bereichen der Wassersäule angenommen.

Das selbe Resultat erhielt Arikawa (1983) bei der Untersuchung einiger planktischer Foraminiferenarten an der Küste Japans. Unter diesen Arten befand sich auch *N. pachyderma*. Er fand heraus, daß Tiere mit großem Proloculus oberhalb einer Tiefe von 30 m leben, während Tiere mit kleinem Proloculus in einer Tiefe von 50 bis 100 m dominieren. Diese Tatsache zeigt, daß die Proloculusgröße sehr genau mit der Wassertemperatur (milden Lebensbedingungen) übereinstimmt. Bei einer Temperatur von weniger als 1°C dominieren Individuen mit kleinem Proloculus, während in wärmerem Wasser Individuen mit großem Proloculus vorherrschen. Er nahm deshalb an, daß auch planktische Foraminiferen mikrosphärische und megalosphärische Generationen besitzen. Diese entsprechen sexuellen und asexuellen Generationen, die in verschiedenen Wasserschichten und Jahreszeiten alternieren.

Vilks (1973) stellte ebenfalls die Hypothese eines Generationswechsels (im Arktischen Ozean) auf, wobei zur megalosphärischen sich asexuell fortpflanzenden Form kleinere Individuen mit größerem Proloculus zählen. Im Gegensatz hierzu besitzt die mikrosphärische, sich sexuell fortpflanzende Form größere Schalen und einen kleineren Proloculusdurchmesser.

Gegen die Hypothese eines Generationswechsels spricht, daß eine asexuelle Fortpflanzung bei planktischen Foraminiferen noch nie beobachtet wurde. Jedoch konnte eine Gametenproduktion bei allen bisher untersuchten Arten nachgewiesen werden (e.g. für *Hastigerina pelagica*, *O. universa* von Ketten & Edmond, 1979). *H. pelagica* entläßt zum Beispiel regelmäßig im lunaren Zyklus Gameten, ohne Unterbrechung durch einen anderen Fortpflanzungsmodus. Dieser auch bei anderen planktischen Foraminiferen beobachtete synchronisierte Reproduktionszyklus schließt im Prinzip die Notwendigkeit eines Generationswechsels aus (z.B.: Spindler et al. 1979, Bijma et al. 1990, Erez et al. 1991).

Auch geben Hemleben et al. (1989) und Lee et al. (1991) an, daß sich planktische Foraminiferen grundsätzlich, wenn nicht sogar ausschließlich sexuell fortpflanzen. Allerdings sind fortgesetzte Untersuchungen zur Bestätigung dieser Annahme erforderlich (siehe Kap. 4.4.1.).

Geographische Variabilität:

Zu einer auffälligen Veränderung des Proloculusdurchmessers kam es im Laufe der beiden Schnitte während der Winterexpedition ANT VIII/2 im Eis und in der Wassersäule (Abb. 26). In der gesamten Wassersäule war nur sehr wenig Phytoplankton vorhanden und vollständige Winterbedingungen herrschten unterhalb der Eisbedeckung (Abb. 67, 68, siehe Kap. 3.2.1.5.). In beiden Habitaten konnte keine Übereinstimmung des Proloculuswertes mit der Phytoplanktonbiomasse nachgewiesen werden.

Eine Beziehung mit dem Alter des Eises ist jedoch anzunehmen, wobei überwiegend in ein- bis zweijährigem Eis und der darunter gelegenen Wassersäule (westliches Gebiet)

Individuen mit größerem Proloculusdurchmesser lebten. Im Gegensatz hierzu herrschten vor allen Dingen im jüngeren Eis und der darunter gelegenen Wassersäule (östliches Gebiet) Exemplare mit kleineren Proloculi vor.

Möglicherweise resultiert der große Proloculusdurchmesser im westlichen Teil des Untersuchungsgebietes aus der Anwesenheit des älteren Eises. Aus Eisdriftdaten resultiert (Kottmeier & Sellmann 1995) die Bildung eines Teils dieses Eises (einschließlich der Anreicherung von Organismen) während herbstlicher Eisbildungsprozesse im östlichen Weddellmeer und eine Verfrachtung über einen Zeitraum von ca. 1 $\frac{1}{2}$ Jahren (Eicken 1995) in die Nähe der Antarktischen Halbinsel. Aber auch in anderen Arealen des Weddellwirbels (als im Untersuchungsgebiet der Herbstexpedition ANT X/3, siehe Kap. 4.2.1.2.) ist der Einschluß von Organismen ins Eis unter derartigen Verhältnissen anzunehmen (siehe Kap. 4.4.2.). Kennzeichen des unter herbstlichen Bedingungen in der Wassersäule lebenden Bestandes ist ein relativ großer Proloculusdurchmesser. Hierdurch werden somit auch die im Eis anzutreffenden Individuen charakterisiert. Die ähnlichen Werte in der Proloculusgröße der in diesen beiden Habitaten lebenden Tiere könnten Indizien für eine gegenseitige Beeinflussung beider Populationen darstellen (siehe Kap. 4.2.3.). Dieser Austausch ist folglich intensiver beim Vorhandensein älteren Eises.

Das Eis stellt während der winterlichen Jahreszeit für Mikroalgen (Nahrungsquelle von *N. pachyderma*) ein günstiges Habitat dar. Möglicherweise sind die im Eis lebenden planktischen Foraminiferen in der Lage, den Vorteil des besseren Nahrungsangebotes (im Vergleich zu winterlichen Verhältnissen) zu nutzen. Unter der Annahme des Wachstums bis zur Reproduktionsgröße im Eis und daran anschließender aktiver Wanderung aus dem Eis in die Wassersäule zur Fortpflanzung (siehe Kap. 4.3.4.) ist unter Umständen die nachfolgende Generation in der Lage, größere Proloculi zu produzieren. Dies ist gegebenenfalls mit dem vorteilhafteren physiologischen Ernährungszustand der Eltern-generation zu begründen. Diese Eltern-generation entläßt reichlich mit Nährstoffen versetzte Gameten, welche nach der Verschmelzung zur Zygote eine neue Generation mit nun großem Proloculus bilden (Abb. 94, Kap. 4.2.3.). Infolge des Vorhandenseins von älterem Eis, das über einen längeren oder permanenten Zeitraum hinweg besteht, wandern die in der Wassersäule lebenden jüngeren Individuen in das Eis ein, um die vorteilhafteren Lebensbedingungen dieses Habitats zu nutzen (siehe Kap. 4.2.3.). Der Austausch der Population von Eis und Wassersäule, welcher somit vor allen Dingen während des Vorhandenseins von älterem Eis von Bedeutung ist, ruft folglich die Existenz von Individuen mit größeren Proloculi in diesen beiden Habitaten hervor.

Die im Osten des Untersuchungsgebietes im Eis lebenden Tiere mit kleinerem Proloculus sind wahrscheinlich während nicht mehr ganz so günstiger Ernährungsbedingungen in der winterlichen Wassersäule entstanden und ins Eis eingeschlossen worden. Es ist anzunehmen, daß das unter herbstlichen Bedingungen (in diesem Gebiet) gebildete und reich besiedelte Eis (siehe Kap. 4.2.1.2.) bereits nach Norden oder Westen verfrachtet wurde (Hibler und Ackley 1983) (siehe Kap. 4.2.3.). Der kontinuierliche Austausch der Populationen ist im jüngeren Eis dieses östlichen Gebietes, aufgrund seines kürzeren Bestehens, wahrscheinlich reduziert. Ein Großteil der im Eis lebenden Individuen wandert nicht aus dem Eis um zu reproduzieren, sondern gelangt erst mit der Eisschmelze passiv in die Wassersäule. Aufgrund der anschließend fehlenden Meereisbedeckung (in diesem Gebiet) kann die direkt nachfolgende Generation der aus dem Eis stammenden Exemplare mit großem Proloculus nicht erneut ins Eis einwandern. Deshalb wird nur die

Proloculusgröße der kommenden, zunächst in der Wassersäule lebenden, Generation durch die günstigeren Bedingungen des Eises beeinflusst. Die kontinuierlich entstehenden Generationen leben nach der Eisschmelze zunächst eine unterschiedlich lange Zeit in der Wassersäule.

Größenentwicklung:

Saisonale Variabilität:

Die Wachstumskurven, errechnet mittels Exemplaren aus Sommer (ANT III/3) und Winter (ANT V/3), wiesen deutliche Differenzen auf (Abb. 28). Individuen der Sommerpopulation formten größere Kammern als Tiere der Winterpopulation.

Ursache dieses Unterschiedes war zum großen Teil die saisonale Variabilität des Proloculusdurchmessers. Dieser wies im Sommer (Abb. 11, Tab. 4) einen höheren Mittelwert und eine weitere Spannweite auf als im Winter (Abb. 13, Tab. 4). Anschaulich wird dies beim Vergleich der Wachstumskurven der Individuen des Sommers und Winters, ausgehend von unterschiedlichen Proloculusdurchmessern (Abb. 29). Diese Tiere besaßen bei gleicher Proloculusgröße annähernd die gleiche sukzessive Größenzunahme pro angebaute Kammer, unabhängig von der Jahreszeit. Aus dieser Untersuchung resultiert erneut die Bedeutung des Proloculusdurchmessers für die Größenentwicklung.

Besonders im Sommer (ANT III/3), zu einer Jahreszeit mit ausgeprägter Oberflächenschichtung der Wassersäule (Temperatur: $0,1^{\circ}\text{C}$; Salinität: $33,7\text{‰}$) und damit einhergehender Phytoplanktonentwicklung ($> 2 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), wurden hauptsächlich große Tiere ($\bar{x}=203 \mu\text{m}$) mit geringer Kammerzahl ($\bar{x}=10$) angetroffen (Abb. 30, Tab. 6, 7). Im Gegensatz hierzu herrschten im Winter (ANT V/3), bei durchmischter Wassersäule (Winterwasser; Temperatur: $-1,8^{\circ}\text{C}$; Salinität: $34,4\text{‰}$) und geringer Phytoplanktonentwicklung ($< 0,04 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$), kleinere Individuen (ANT V/3 I = 166 und ANT V/3 II = $170 \mu\text{m}$) mit höherer Kammerzahl ($\bar{x}=12$) vor. Die geringe durchschnittliche Gehäusegröße ($\bar{x}=175 \mu\text{m}$; Kammern: $\bar{x}=10$) der aus dem Herbst stammenden Foraminiferen stimmte mit dem Vorhandensein einer relativ mächtigen kalten und salzarmen Oberflächenschicht (Winterwasser; Temperatur: ca. $-1,8^{\circ}\text{C}$; Salinität: ca. $34,1\text{‰}$) und niedriger Phytoplanktonbiomasse ($< 0,35 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) überein. Demnach sind Individuen in der Lage, in Anwesenheit günstigerer Lebensbedingungen (erhöhter Phytoplanktonbestand, evtl. auch erhöhte Temperaturen), größere Gehäuse zu erreichen.

Die gegensätzliche Tendenz von Gehäusegröße und Kammerzahl ist wiederum zum großen Teil auf den Proloculusdurchmesser zurückführbar, welcher im Sommer einen größeren durchschnittlichen Wert erreichte. Wie bereits anhand der Wachstumskurven beschrieben, benötigen Individuen mit größerem Proloculus weniger Kammern, um eine für die Reproduktion nötige Gehäusegröße zu erreichen als Exemplare mit kleinerem Proloculus (Abb. 12; Kap. 4.1.2.2.). Anzunehmen ist, daß die darauffolgenden, im Sommer angelegten Kammern zudem größer sind als die im Winter geformten Kammern.

Variabilität zwischen Eis und Wassersäule:

Der Proloculusdurchmesser der Individuen der Herbstexpedition ANT X/3 wies in einigen Fällen Differenzen auf (Abb. 27a,b). In sehr dickem und älterem Eis kann in den oberen und mittleren Abschnitten des Eiskernes ein signifikanter Unterschied des Proloculusdurchmessers, im Vergleich zur Wassersäule beobachtet werden. Die Art und Weise dieser Differenz läßt darauf schließen, daß die durchschnittliche Proloculusgröße der Individuen des Eises hauptsächlich vom, zum Zeitpunkt der Eisbildung, in der Wassersäule vorhandenen Organismenbestand verursacht wird. Sie wird somit letztendlich dadurch hervorgerufen, daß möglicherweise sehr nahe an der Wasseroberfläche (<< 50 m Tiefe) vor allen Dingen Tiere mit großem Proloculus leben und diese im Laufe der stattfindenden Eisbildungsprozesse vorrangig ins Eis eingeschlossen werden.

Andererseits könnten gegebenenfalls Individuen mit kleinerem Proloculus aufgrund ihres somit ebenfalls kleineren Gehäuses (siehe Abb. 12), durch anhaltenden Wellengang, nach dem zunächst unselektiven Einschluß ins Eis wieder aus diesem Habitat gespült werden (siehe Kap. 4.3.4., Bijma pers. Kom. 1995).

Auch die Wachstumskurven der Individuen der Herbstexpedition (ANT X/3), die mit Hilfe unterschiedlicher Methodik erhalten wurden, wiesen Differenzen auf (Abb. 31).

Die Exemplare des Multinetzes (Maschenweite: 100 μm) besaßen, infolge der unterschiedlichen Fangmethodik, eine deutlich stärkere Größenzunahme pro angebaute Kammer als die Tiere des Apsteinnetzes (Maschenweite: 20 μm). Die größeren Individuen der Multinetze besaßen weniger Kammern als die kleineren Individuen der Apsteinnetze. Möglicherweise werden zudem aufgrund der höheren Stauung vor der Öffnung des Apsteinnetzes (kleinere Öffnungsfläche und Maschenweite) vor allen Dingen größere Individuen beim Hieven dieses Netzes ausselektiert. Auch dies könnte die Differenz in der durchschnittlichen Gehäusegröße der Individuen aus Multinetz und Apsteinnetz bei entsprechender Kammerzähl erhöhen.

Die, trotz gleicher Maschenweite (20 μm), unterschiedlichen Wachstumskurven der Individuen aus Eis und Apsteinnetz lassen sich vermutlich auf die größeren Kammern der im Eis lebenden Tiere zurückführen (siehe Kap. 4.3.4.). Verursacht da in diesem Habitat günstigere Lebensbedingungen herrschen als in der winterlichen Wassersäule (siehe Kap. 4.2.2.2.). Die Exemplare des Eises besaßen jedoch zudem im Durchschnitt einen signifikant größeren Proloculusdurchmesser (27 μm) als die Individuen der Wassersäule (24 μm) (Wassertiefe: 0-50 m). Aufgrund von Untersuchungen kann man auf eine sehr starke Abhängigkeit der Größenzunahme vom Proloculusdurchmesser schließen (Abb. 32).

Möglicherweise wird ein Teil der Differenz zudem durch einen methodischen Unterschied verursacht. So resultiert das größere Gehäuse und somit auch der größere Proloculusdurchmesser der Individuen des Eises im Vergleich zur Wassersäule möglicherweise aus der Stauung des Wassers, die vor der Öffnung des Apsteinnetzes entsteht. Diese führt zu einer selektiven Entfernung größerer Organismen aus der erhaltenen Planktonprobe.

4.1.2.4. Anmerkungen zur Ontogenie der rechts gewundenen Variante von *N. pachyderma*

Vergleichende Untersuchungen der links und rechts gewundenen Variante sind vor allen Dingen für taxonomische Fragestellungen von besonderem Interesse.

Cifelli und Smith (1970), Cifelli (1973) und Olsson (1976) nahmen aufgrund morphologischer Untersuchungen das Vorhandensein zweier unterschiedlicher Arten an. Im Vergleich hierzu plazierte Arikawa (1983) die links und rechts gewundene Form von *Globigerina pachyderma* sogar zu verschiedenen Gattungen. So zählte er die links gewundene Form zur Gattung *Globigerina*, während er die rechts gewundene Variante mit *Globobulimina dutertrei* (d'Orbigny) gleichsetzte.

Bé und Tolderlund (1971) hingegen geben an, daß die rechts gewundene Form von *G. pachyderma* der subpolaren Gewässer und Übergangswassermassen möglicherweise eine morphologische Übergangsform zu *G. dutertrei* darstellt. Im Gegensatz hierzu nimmt Parker (1962) das Vorhandensein von Unterarten an. Letztendlich ist es jedoch schwer zu entscheiden, ob es sich um eine Unterart oder eine phänotypische Variante handelt.

Reynolds und Thunell (1986) teilten die Population von *N. pachyderma* im Nordostpazifik in zwei Varianten ein. Gruppe A ist hauptsächlich links gewunden, besitzt eine kristalline Ultrastruktur und ist zu Zeiten mit Oberflächentemperaturen unter 8°C dominant. Im Gegensatz hierzu ist Gruppe B hauptsächlich rechts gewunden, weist eine retikuläre Ultrastruktur auf und herrscht zu Zeiten mit Oberflächentemperaturen über 8°C vor.

Auch Tolderlund und Bé (1971) behaupten, daß diese ökophänotypische Variante in ihrer geographischen und saisonalen Verbreitung von der Wassertemperatur abhängig zu sein scheint (Tolderlund und Bé 1971). Die links gewundene Population von *N. pachyderma* bevorzugt subpolares und polares Wasser, während die rechts gewundene Form in subpolaren Gewässern und Übergangswassermassen lebt (Bandy und Theyer 1971, Bé und Tolderlund 1971).

Zur Rekonstruktion derartiger Verwandtschaftsverhältnisse dienen unter anderem auch biometrische Analysen. Die resultierenden Wachstumskurven zeigen artspezifische Steigungen. Die Größenzunahme der sinistralen und dextralen Variante von *N. pachyderma* besaß einen relativ gleichförmigen Verlauf, was folglich auf enge Verwandtschaftsverhältnisse hinweist (Abb. 34). Allerdings wird ab einer Anzahl von 12 Kammern eine Differenz in der Größenzunahme pro angebaute Kammer ersichtlich. Die links gewundene Form erreichte ab 12 Kammern einen auffällig größeren Schalendurchmesser als die rechts gewundene Variante. Dies ist eventuell damit zu begründen, daß der typische Lebensraum der rechts gewundenen Form eigentlich erst ab der Subantarktis beginnt. Dort herrschen keine derartig extremen Lebensbedingungen wie sie für die Antarktis charakteristisch sind. Demnach ist die geringere Größenzunahme der rechts gewundenen Variante vermutlich auf die für diese Form in der Antarktis herrschenden suboptimalen Bedingungen zurückzuführen. Aufgrund der Annahme des engen Verwandtschaftsverhältnisses könnte es sich um ökophänotypische Varianten, möglicherweise auch Unterarten, handeln.

4.1.3. Fazit zur Ontogenie

In der ontogenetischen Entwicklung von *N. pachyderma* kann man fünf verschiedene Entwicklungsstadien aufgrund morphologischer Untersuchungen und biometrischer Messungen unterscheiden: Proloculus, juveniles, neanisches, adultes und terminales Stadium.

In der Morphologie äußert sich dies in der Veränderung der Ultrastruktur, der Anordnung der Kammern, der Bildung von Poren, der Morphologie der Apertur und der Bildung von reproduktiven Merkmalen. Dahingegen erfolgt die Zuordnung zu den Entwicklungsstadien mit Hilfe biometrischer Analysen aufgrund des allometrischen Wachstums.

Wahrscheinlich findet beim Übergang von einem Entwicklungsstadium zum nächsten eine stoffwechselphysiologische Veränderung im Zytoplasma statt, als Antwort auf die in den verschiedenen Stadien einwirkenden Umweltfaktoren und auf die wechselnde Lebensweise.

Die Größe des Proloculusdurchmessers unterliegt sehr starken saisonalen Einflüssen. In und direkt unterhalb der schmelzwasserinduzierten sommerlichen Oberflächenschicht mit erhöhtem Phytoplanktonbestand wurden die höchsten durchschnittlichen Proloculuswerte gemessen. Im Gegensatz hierzu herrschten im Winter unter sehr extremen Bedingungen mit durchmischter Wassersäule und geringem Phytoplanktonbestand Individuen mit sehr kleinem Proloculus in der gesamten Wassersäule vor.

Bereits zu Beginn der Entwicklung wird das zukünftige Wachstum in entschiedenem Maße vom Proloculusdurchmesser vorherbestimmt. Individuen mit kleinem Proloculus bleiben im Wachstum hinter Tieren mit großem Proloculus zurück, zudem benötigen sie mehr Kammern, um ihre endgültige Schalengröße zu erreichen.

Die sukzessive Größenzunahme unterliegt deutlichen saisonalen Schwankungen. Die höhere Größenzunahme der Sommerpopulation im Vergleich zur Winterpopulation basiert zum Teil auf der Abhängigkeit des Wachstums vom Proloculusdurchmesser und resultiert aus dem größeren durchschnittlichen Proloculus und dessen weiterer Spannweite, der im Sommer lebenden Individuen. Bei gleicher Proloculusgröße besaßen die Foraminiferen der Sommer- und Winterexpedition einen nahezu identischen Wachstumsverlauf.

Ein vergleichbares Resultat ergab sich auch aus der Größenzunahme der Exemplare aus Eis und Wassersäule des Herbstes. Die im Eis lebenden Exemplare wiesen größere Kammern als die Tiere der Wassersäule auf. Wahrscheinlich wurde dies hervorgerufen durch die, im Vergleich zur bereits winterlich geprägten Wassersäule, günstigeren Lebensbedingungen des Eises. Aufgrund differenzierterer Analysen ergab sich jedoch wiederum eine sehr starke Abhängigkeit vom Proloculusdurchmesser. Dieser nahm im Eis einen höheren Wert ein als in der Wassersäule. Weiterführenden Untersuchungen konnte entnommen werden, daß auch die Aufenthaltsdauer im Eis entschieden die Größenentwicklung beeinflusst (siehe Kap. 4.3.4.).

Auch geographische Variationen in der Besiedlung des Weddellwirbels konnten beobachtet werden. In ein- und zweijährigem Eis (westliches Gebiet) und der darunter gelegenen Wassersäule herrschten Individuen mit großem Proloculusdurchmesser vor. Im Gegensatz hierzu dominierten in jüngerem Eis (östliches Gebiet) und der darunter gelegenen Wassersäule Exemplare mit kleinerem Proloculus. Vermutlich wurde diese Variabilität verursacht durch die bestehenden Eisbildungsprozesse, Eisdrift- und Strömungsverhältnisse (siehe Kap. 4.2.3.).

Eventuell kann die saisonale Variation der Proloculusgröße und somit auch des Wachstums auf die unterschiedlichen Ernährungszustände der Elterngeneration zurückgeführt werden, ausgelöst durch die sich jahreszeitlich verändernden Umweltbedingungen.

Polare Gebiete stellen extreme Lebensräume dar. Aufgrund dessen sind besondere Anpassungen der dort lebenden Organismen notwendig. Deshalb könnte ein Generationswechsel, ähnlich wie bei benthischen Formen beschrieben, bei den dort lebenden planktischen Foraminiferen einen Vorteil in der Überlebenschance darstellen. Die relativ großen Variationen in der Proloculusgröße könnten Indizien für diese Hypothese sein. Sverdløve und Bé (1985), Hemleben et al. (1989) und Lee et al. (1991) wiesen jedoch darauf hin, daß sich planktische Foraminiferen gewöhnlich sexuell fortpflanzen.

Die relativ ähnliche Größenzunahme der sinistralen und dextralen Form von *N. pachyderma* weist auf enge Verwandtschaftsverhältnisse hin. Möglicherweise handelt es sich um ökophänotypische Varianten oder Unterarten. Die links gewundene Form erreichte jedoch während eines höheren Entwicklungsstadiums einen größeren Gehäusedurchmesser als die rechts gewundene Form. Dies wird möglicherweise dadurch hervorgerufen, da die rechts gewundene Variante in subantarktischen Gewässern und Übergangswassermassen beheimatet ist. Dieses Habitat wird durch keine derartig extremen Lebensbedingungen gekennzeichnet wie die antarktischen Gebiete.

4.2. Ökologie

4.2.1. Saisonalität des in der Wassersäule lebenden Bestandes

In höheren Breitengraden unterliegt die Bestandsentwicklung, auch anderer planktischer Foraminiferenarten, einem sehr starken Einfluß saisonaler Veränderungen biotischer und abiotischer Faktoren.

4.2.1.1. Sommerbestand des Vestkapp-Gebietes (ANT III/3)

Eisrandgesellschaft:

Im südöstlichen Weddellmeer konnte im Vestkapp-Gebiet innerhalb einer relativ kurzen sommerlichen eisfreien Zeit ein bedeutender Anstieg der Individuenzahlen beobachtet werden (Abb. 35). Dieser Bestandsanstieg kann auf die saisonalen Veränderungen der biotischen und abiotischen Parameter zurückgeführt werden.

Möglicherweise stellt das Eis einen Lebensraum für planktische Organismen dar, welche als "Saatpopulation" für den Phytoplankton- (Smith und Nelson 1985, Garrison 1991) und Foraminiferenbestand am Eisrand fungieren. Der Bestandsanstieg konnte jedoch nicht ausschließlich durch den Eintrag von Individuen aus dem schmelzenden Eis verursacht worden sein. Dies zeigen die relativ hohen durchschnittlichen Anreicherungs-faktoren, die während der Herbstexpedition (ANT X/3) erhalten wurden (siehe Kap. 3.2.2.2.). Selbst auf diese vergleichsweise hohe Anreicherung (relativ zu winterlichen Daten) ist der sommerliche Bestand der Wassersäule nicht zurückführbar. Deshalb muß im Anschluß an die Entlassung aus dem Eis oder dem Eintrag aus anderen Gebieten der erhöhte Individuenbestand durch eine hohe Fortpflanzungsrate, infolge der günstigen sommerlichen Lebensbedingungen in der Wassersäule, verursacht worden sein.

So ermöglicht das leichtere Schmelzwasser (wärmer, salzärmer) der zurückweichenden Eisdecke die Bildung einer stabilen Schichtung, wodurch eine optimale Lichtintensität für das Phytoplanktonwachstum bei ausreichendem Nährstoffangebot garantiert wird. Nicht nur der Schmelzwassereintrag führt zur Erwärmung dieser Oberflächenschicht, sondern auch die Wärmeabsorption dieser relativ flachen und leichten Deckschicht während einer konstant 24-stündigen Lichteinstrahlung des südlichen Ozeans (Smith und Nelson 1983).

Die sehr hohe Primärproduktion an der zurückweichenden Eiskante des südlichen Ozeans steht im völligen Kontrast zur ansonsten meist niedrigen Produktivität in den übrigen Gebieten dieses Areal (Holm-Hansen et al. 1977). Das Phytoplanktonwachstum des Weddellmeeres ist in den höheren Breitengraden in Abhängigkeit von der Eisbedeckung somit grundsätzlich auf einige Monate beschränkt (v. Bodungen et al. 1986, Nöthig et al. 1991a).

Aus Untersuchungen gehen starke örtliche und zeitliche Variationen in der Sedimentation von organischem Karbonat und biogenem Opal im südlichen Ozean hervor. Küstenregionen stellen Gebiete höchster Produktion dar (Wefer et al. 1990). Das Vestkapp ist eine Region mit hoher Primärproduktion (Nöthig 1988). Somit wird die erhöhte Produktion auch durch geographische Faktoren beeinflusst.

In der Antarktis wirken, anders wie in der Arktis (Rey und Loeng 1985), die Nährstoffe in der Oberflächenschicht durch immer wiederkehrende Mischungsvorgänge mit dem darunter liegenden Wasserkörper (warmes Tiefenwasser) nicht limitierend. Deshalb kommt es zu keinem Zusammenbruch des Phytoplanktonbestandes infolge Nährstoffmangels (Nöthig 1988). Auch dies fördert die Entwicklung der Foraminiferenpopulation. Aber ebenfalls in der Arktis konnte eine sehr starke Abhängigkeit der Bestandsentwicklung von *N. pachyderma* von saisonalen Veränderungen der biotischen und abiotischen Parameter festgestellt werden (Berberich et al. in Vorb.a).

Auf alle Fälle dienen die am Eisrand entstehenden Algenblüten als ausgezeichnete Nahrungsquelle für diese nicht-bestachelte planktische Foraminifere und fördern (evtl. in Kombination mit den hydrographischen Gegebenheiten) deren Bestandsaufbau. Unter der Annahme einer einmal im Jahr stattfindenden Reproduktion (Bijma pers. Kom. 1995) wird wahrscheinlich, aufgrund dieser in der sommerlichen Wassersäule herrschenden günstigeren Bedingungen, die Mortalität reduziert. Geht man von kürzeren Reproduktionszyklen aus, fördern diese vorteilhaften Lebensbedingungen den Bestandsaufbau durch höhere Fortpflanzungsraten und zusätzlich durch eine Verringerung der Mortalität. Vermutlich findet mit fortschreitend günstigeren Bedingungen in der sommerlichen Wassersäule ein zunehmend, zur Phase des Mondes, synchronisierter Reproduktionszyklus statt (Berberich et al. in Vorb.a).

Auch Vilks (1973) fand im Arktischen Ozean mit zunehmender Schichtung des Wasserkörpers einen Anstieg des Foraminiferenbestandes. So sind im Winter nur 0,4% der Sommerpopulation vorhanden. Das Verschwinden des Eises, der Auftrieb des Tiefenwassers, die Sommeroberflächentemperaturen von ca. 4°C und die erhöhte Phytoplanktonbiomasse sind für die hohen Foraminiferenzahlen im Sommer verantwortlich zu machen. Unter derartig optimalen Bedingungen herrschen kurze Generationszeiten, während unter nicht-optimalen Verhältnissen Ruhephasen eingelegt werden. Um, ausgehend vom winterlichen Bestand, die Zahlen des Sommers zu erreichen sind 1 bis 3 Generationen nötig.

Etwas niedrigere Bestandszahlen (ca. 0,255 Ind.·l⁻¹; Maschenweite: 100 µm) konnten von Arikawa (1983) auf der von ihm untersuchten, im subarktischen Gebiet gelegenen Station beobachtet werden. Dort herrschte ein ähnlich hoher Phytoplanktonbestand, jedoch lagen in der saisonalen Oberflächenschicht höhere Temperaturen vor (ca. 8°C). Die Bestandszahlen auf der im Übergangsbereich (zu gemäßigten Breitengraden) gelegenen Station waren geringer. Dort beobachtete er einen niedrigeren Phytoplanktonbestand, aber noch höhere Temperaturen (ca. 18°C). Aus seinen Berechnungen ging eine Umsatzrate von 14 Tagen hervor.

Horizontale Verbreitung im Vestkapp-Gebiet:

Die kontinuierliche Zunahme der Individuenzahlen (Abb. 35d) von den neritischen zu den ozeanischen Stationen steht im Kontrast zur Zunahme der Phytoplanktonbiomasse (Abb. 35c) in Richtung Küste. Somit sind in diesem Fall vermutlich die pelagischen Verhältnisse (Wassertiefe) bedeutender für den Populationsaufbau als die in der Wassersäule vorhandenen Mikroalgen. Das Ergebnis der meisten durchgeführten Untersuchungen ist jedoch, eine sehr starke Abhängigkeit des Foraminiferenbestandes vom Algenbestand. Vilks (1973) fand ebenfalls im Arktischen Ozean in Küstennähe weniger oder keine Foraminiferen.

Eine genauere Differenzierung des Phytoplanktonbestandes verdeutlicht, daß die relativ hohe Phytoplanktonbiomasse der küstennahen Stationen hauptsächlich durch *Phaeocystis* verursacht wurde. Diese erhöhte Abundanz von *Phaeocystis* in unmittelbarer Nähe zum Eisrand wurde unter anderem zurückgeführt auf die anhaltende Eisschmelze während des gesamten Untersuchungszeitraumes und den hierdurch ausgelösten Eintrag von Zellen, die als Saatpopulation dienen (Nöthig 1988). Weiterhin können sedimentierte und anschließend resuspendierte Ruhesporen (auch anderer Arten) in flacheren Meeresgebieten eine derartige Phytoplanktonblüte induzieren (Smetacek 1985).

Ursache dieser konträren Bestandsentwicklung von planktischen Foraminiferen und Phytoplankton könnte somit der hohe Anteil von *Phaeocystis* an der Gesamtalgenbiomasse in Küstennähe sein. Verursacht da *Phaeocystis* schleimige Kolonien bildet, welche z.B. auch von Filtrierern nicht aufgenommen werden (Weiße 1983). In Küstennähe wurden hauptsächlich sehr große Kolonien gefunden, weshalb eine Abweidung durch Protozooplankton ausgeschlossen wird. Auch ist bisher nur bekannt, daß sich z.B. Tintinnen von solitären *Phaeocystis*-Flagellaten ernähren können (Admiraal und Venekamp 1986). Die sehr kleine pennate Diatomee *Nitzschia cylindrus*, die vor allen Dingen auf den ozeanischen Stationen vorherrschte (Nöthig 1988), stellt hingegen eine sehr viel bessere Nahrungsquelle für *N. pachyderma* dar.

Bereits durchgeführte Untersuchungen wiesen meist auf eine gute Übereinstimmung zwischen Phytoplanktonbiomasse und Foraminiferenbestand hin. Die hier beobachtete Abweichung kann somit, wie bereits beschrieben, nicht nur anhand der pelagischen Verhältnisse, sondern auch mit der Veränderung der Artenzusammensetzung des Phytoplanktonbestandes erklärt werden. Aufgrund der Differenzierung des Artenbestandes ist somit dennoch ein Einfluß des Phytoplanktons denkbar. Dies zeigt deutlich, daß weiterführende, jedoch sehr arbeitsaufwendige Untersuchungen (wie z.B.: Transmissionselektronenmikroskopische Aufnahmen) notwendig sind, um die genaueren Zusammenhänge zwischen Algen- und Foraminiferenbestand zu illustrieren.

Im Sommer findet die Reproduktion meist in einer Wassertiefe von 200 bis 300 m statt (siehe Abb. 35f) und ist somit relativ unabhängig von der vorzufindenden zweiten Sprungschicht (Übergang vom Winterwasser zum warmen Tiefenwasser). Die Sprungschicht verlagerte sich von den neritischen (Wassertiefe: ca. 400 bis 500 m) zu den ozeanischen Stationen (Wassertiefe: ca. 150 m) in immer flacheres Wasser. Somit nutzen diese planktischen Foraminiferen die Sprungschicht nicht als einen Ort, an welchem sich die Individuen sammeln, um zu reproduzieren.

Im Osten des Untersuchungsgebietes fand die Reproduktion im östlichen Schelfwasser statt (östlich von Station 278), während im Westen die Reproduktion (westlich von Station 279) im warmen Tiefenwasser erfolgte. Auch dies kann die Bestandsentwicklung beeinflussen.

Parallel zur Erhöhung des Foraminiferenbestandes mit zunehmender Wassertiefe wurde ein Anstieg des prozentualen Anteils an Individuen mit reproduktiven Merkmalen beobachtet. Diese Feststellung kann als ein Indiz für eine erhöhte Reproduktion auf den ozeanischen Stationen angesehen werden. Eventuell wird dies verursacht durch den Anstieg der 2. Sprungschicht zu den ozeanischen Stationen auf ca. 150 m Tiefe. Folglich könnten sich die milden Bedingungen des warmen Tiefenwassers (unterhalb der

2. Sprungschicht) fördernd auf die sich zur Reproduktion vorbereitenden Tiere auswirken. Dies würde somit einen Anstieg der Reproduktionsrate induzieren. Es ist jedoch auch durchaus denkbar, daß hierdurch den Gameten und Nachkommen eine höhere Überlebenschance garantiert wird und dies einen Anstieg des Foraminiferenbestandes auslöst.

Die Ausnahme der Station 284, auf welcher trotz einer Wassertiefe von ca. 900 m relativ wenige Foraminiferen mit reproduktiven Merkmalen gezählt wurden, spricht möglicherweise ebenfalls für diese Theorie. Auf dieser Station lag das warme Tiefenwasser unterhalb 600 m Tiefe.

Carstens und Wefer (1992) hingegen fanden in der Arktis in Abhängigkeit von den hydrographischen Bedingungen eine Veränderung in der vertikalen Verteilung des Verkalkungsgrades. Auf den südlichsten Stationen, im atlantisch geprägten Wasser mit nicht völliger Eisbedeckung, konnte der höchste Verkalkungsgrad unterhalb einer Tiefe von 100 m, also unterhalb der Dichtesprungschicht beobachtet werden. Dahingegen wurde im Norden im arktisch geprägten Wasser mit vollständiger Eisbedeckung der höchste Verkalkungsgrad in flacherem Wasser von 50 bis 100 m Tiefe angetroffen.

Auch während der Herbstexpedition (ANT X/3) konnte eine Verlagerung der Reproduktionstiefe in flacheres Wasser (letztendlich unterhalb der Sprungschicht) in Richtung Eisrand beobachtet werden (siehe Kap. 3.2.1.2., Abb. 49).

Vertikale Besiedlung der Wassersäule:

Die spezielle sommerliche Prägung des Individuenbestandes im gesamten Vestkapp-Gebiet wurde auch aus der vertikalen Verteilung der Population in der Wassersäule ersichtlich. Die maximalsten Abundanzen während der Sommerexpedition (Gehäusegröße: $>100 \mu\text{m}$) wurden meist nicht direkt in der Oberflächenschicht, sondern in einer tieferen Zone, unmittelbar unterhalb der Temperatursprungschicht, beobachtet (Abb. 35, 36). Im allgemeinen lagen sie unterhalb einer Wassertiefe von 50 m und somit unterhalb des Maximums der Phytoplanktonbiomasse, die sich in der saisonal bedingten wärmeren Oberflächenschicht befand.

Allerdings muß man in Erwägung ziehen, daß möglicherweise in der Oberflächenschicht juvenile Exemplare unterhalb $100 \mu\text{m}$ Gehäusegröße vorherrschten, die ein Bestandsmaximum in dieser Wasserschicht verursacht haben könnten. Diese Aussage kann leider nicht überprüft werden, da nur Multinetzfänge der Maschenweite $100 \mu\text{m}$ zur Verfügung standen. Ein derartiger Aufenthalt in der saisonalen Oberflächenschicht könnte sich fördernd auf die Entwicklung der Nachkommen auswirken. Diese befänden sich somit während ihrer ersten sehr angreifbaren Entwicklungsstadien unter milderer günstigeren Lebensbedingungen (höhere Phytoplanktonbiomasse und höhere Temperatur), die z.B. in der winterlich geprägten Wassersäule nicht anzutreffen sind (siehe Kap. 4.2.1.4.). Im Laufe der vorliegenden Untersuchung wurden in den oberen 100 m der Wassersäule vor allen Dingen Tiere bis ca. $230 \mu\text{m}$ gezählt (Abb. 37).

Auch Arikawa (1983) konnte beobachten, daß sich im Sommer (Mai und Juni) das Maximum des Foraminiferenbestandes (Maschenweite: $100 \mu\text{m}$) auf der im subarktischen Wasser gelegenen Station in ca. 50 m Tiefe befand. Folglich lag es in unmittelbarer Nähe oder direkt unterhalb der Wasserschicht mit dem Maximum der Chlorophyll a-Konzentration und somit in der euphotischen Zone. Ein zweites, geringeres Maximum (welches

hauptsächlich auf leere Gehäuse zurückzuführen war) konnte in ca. 150 bis 200 m Tiefe angetroffen werden, dort befand sich das Minimum der Chlorophyll a-Konzentrationen.

Das von Arikawa (1983) gefundene obere Maximum ist vergleichbar zum Maximum des Foraminiferenbestandes im Sommer. Das Fehlen des zweiten Maximums in der reproduktiven Zone ist eventuell auf die unterschiedliche Methodik zurückzuführen, denn Arikawa benutzte (in der vertikalen Ausrichtung) feiner aufgelöstere Probenintervalle. Somit kann eventuell eine leicht erhöhte Abundanz einer tieferen Wasserschicht durch weitere Tiefenintervalle verloren gehen. Dies geht letztendlich aus einer Zusammenfassung der Fangtiefen in Tiefenintervalle vergleichbar der hier vorliegenden Untersuchung hervor. Hieraus resultierte das Maximum der Abundanz, zu Zeiten Arikawa's Studien, von $0,255 \text{ Ind.}\cdot\text{l}^{-1}$ in einer Wassertiefe zwischen 41 und 90 m und eine kontinuierliche Abnahme des Bestandes mit zunehmender Tiefe.

Ontogenetische Wanderung:

Um auf die in der Wassersäule stattfindenden reproduktiven Vorgänge genauer einzugehen, wurde als Beispiel die Station 278 zur exakteren Beschreibung herangezogen (Abb. 36). Ausgehend von der Größenverteilung und dem Erscheinen reproduktiver Merkmale in den verschiedenen Wasserschichten, kann man auf eine Wanderung dieser Organismen in unterschiedliche Bereiche der Wassersäule während ihrer ontogenetischen Entwicklung schließen (Abb. 37).

In und direkt unterhalb der saisonalen Oberflächenschicht (mit erhöhter Temperatur und Phytoplanktonbiomasse; Wassertiefe: 100 m) lebten im Sommer hauptsächlich kleinere Foraminiferen, die noch kaum Zeichen einer bevorstehenden Reproduktion trugen. Die meisten Tiere (Gehäusegröße: $>100 \mu\text{m}$) wuchsen jedoch nicht direkt in der Oberflächenschicht heran, sondern unterhalb des Chlorophyll a-Maximums und der Temperatursprungschicht. In diesem Bereich der Wassersäule (50 bis 100 m) herrschte das Maximum des Foraminiferenbestandes, mit zunehmender Tiefe kam es zu einer Abnahme der Abundanz. In diesen tieferen Zonen der Wassersäule dominierten reifere und größere Exemplare, von welchen bereits bedeutende Anteile reproduktive Merkmale trugen.

Hieraus kann man folgern, daß der größte Teil des Wachstums innerhalb der oberen 100 m der Wassersäule abgeschlossen wird. Somit wandern diese Organismen nachdem sie eine gewisse zur Reproduktion nötige Größe (von ca. $230 \mu\text{m}$; Abb. 40) erreicht haben aus der günstigeren Oberflächenschicht in eine tiefere Zone. Unterhalb einer Tiefe von 100 m findet wahrscheinlich die Vorbereitung zur Reproduktion statt. Diese wird unterhalb einer Wassertiefe von 200 m abgeschlossen, was anhand des relativ hohen prozentualen Anteils an Tieren mit gametogenetischer Verkalkung sichtbar wird (Abb. 38). Die aus der Reproduktion hervorgegangenen Juvenile steigen zur Wasseroberfläche empor, um dort heranzuwachsen.

Wie bereits oben erwähnt, findet die Vorbereitung zur Reproduktion in einer Tiefe von 100 bis 200 m statt. Dies kann auf die Anwesenheit von Foraminiferen mit Kümmerkammern in dieser Wasserschicht zurückgeführt werden. Unter 200 m Tiefe verschwanden die Individuen mit diesem morphologischen Charakteristika (Abb. 38). Wahrscheinlich handelt es sich unterhalb 200 m Tiefe bei den Tieren, die simultan eine Kümmerkammer und gametogenetische Verkalkung trugen, hauptsächlich um die Exemplare mit Kümmerkammern aus 100 bis 200 m Tiefe, welche nun nach Ankunft in

dieser Tiefe eine gametogenetische Verkalkung angelegt haben. Dies könnte somit ein Kennzeichen für den dortigen Abschluß der Reproduktion sein.

Derartige ontogenetische Wanderungen sind vor allen Dingen für die Nachkommen von besonderer Bedeutung. Sie entstehen somit in einer Tiefenzone, in der die Wahrscheinlichkeit geringer ist, eventuelle Räuber anzutreffen (Erez et al. 1991). Unter anderem hieraus resultiert die Bedeutung vorteilhafterer Lebensbedingungen für den Bestandsaufbau, insbesondere während der ersten Entwicklungsphasen der Nachkommen.

Auch Arikawa (1983) nahm an, daß die Reproduktion von *N. pachyderma* in einer Tiefe zwischen 200 und 300 m stattfindet. Er fand leere, stark verkalkte Gehäuse unterhalb einer Tiefe von 200 m. Jüngere Stadien herrschten unterhalb 30 m Tiefe vor, während unter einer Tiefe von 50 m adulte Tiere dominierten.

Ein ähnliches Ergebnis fand Bé (1965). Aus seinen Untersuchungen resultiert, daß einige Arten planktischer Foraminiferen in ihrem Lebenszyklus ein Altersstadium besitzen, welches in tieferem Wasser lebt. In dieser subphotischen Zone findet die Reproduktion statt.

Ein gegenteiliges Resultat wurde von Carstens und Wefer (1992) in der Arktis beobachtet. Danach besaß *N. pachyderma* einen erhöhten Anteil an Exemplaren über 160 µm Gehäusegröße im Oberflächenwasser, während in tieferen Wasserschichten kleinere Individuen vorherrschten. Allerdings wurde ein bedeutender Anteil an Individuen mit gametogenetischer Verkalkung nur in tieferem Wasser angetroffen, abhängig von den hydrographischen Verhältnissen unter 50 bzw. 100 m Tiefe.

Eventuell kann anhand der Einteilung des gesamten Individuenbestandes in unterschiedliche Größenklassen (Abb. 39) die Wassersäule während des Sommers (ANT III/3) in verschiedene Zonen gegliedert werden: 1.) Eine produktive Zone, in der Wachstum stattfindet (0 m bis 100 m). 2.) Eine reproduktive Zone, in der die Reproduktion erfolgt (unterhalb 200 m Tiefe) und somit juvenile kleinere Tiere entstehen, die im Laufe ihrer Entwicklung in höhere Wasserschichten abwandern. In dieser Zone beginnt auch das Absinken post-gametogenetischer und somit leerer Gehäuse zum Meeresboden. Ein weiterer Flux entsteht aus der Mortalität juveniler Organismen, welche nicht in der Lage sind, in höhere Wasserschichten aufzusteigen. Diese Mortalität ist wahrscheinlich direkt nach der Verschmelzung der beiden Gameten am höchsten und erreicht somit in der Zone der Reproduktion ihr größtes Ausmaß.

Auch aufgrund der unterhalb einer Wassertiefe von 100 m anzutreffenden bimodalen Größenverteilung ist ein solches Resultat anzunehmen (Abb. 37). Das gleichzeitige Vorhandensein adulter und juveniler Individuen ist Kennzeichen einer hohen Reproduktion. Die zwischen 330 und 1.000 m Tiefe gefangenen Juvenile stellen wahrscheinlich diejenigen dar, die der Mortalität unterlegen sind und absinken. Dahingegen steigen die juvenilen Foraminiferen, welche zwischen 100 bis 200 m Tiefe gefangen wurden, zur Wasseroberfläche (hauptsächlich zwischen 0 bis 100 m Tiefe) empor um dort heranzuwachsen.

Bijma und Hemleben (1994) fanden ein ähnliches Bild bei der tropischen Foraminifere *G. sacculifer*. Die nicht der Mortalität unterlegenen Juvenile steigen zur Wasseroberfläche empor, wachsen einige Tage heran (< 14 Tage), bis sie schließlich ab einer bestimmten Gehäusegröße (> 200 µm) in tiefere Wasserschichten abwandern und reproduzieren.

Ein etwas anderes Bild als die Untersuchungen in der Antarktis an der polaren planktischen Foraminifere *N. pachyderma* ergaben die Studien von Bé et al. (1985) im Panama Bassin an Foraminiferen der tropischen oder gemäßigten Breitengrade. So leben größere und reifere Individuen ($>333 \mu\text{m}$) der Kaltwasserarten (*Globorotalia theyeri* und *G. duterrei*) von Juli bis August am abundantesten in der euphotischen Zone im Maximum des Chlorophylls und der Primärproduktion, direkt unterhalb der Mischungszone. Juvenile ($<333 \mu\text{m}$) sind dort um ein vielfaches abundanter als erwachsene Tiere. Die Reproduktion erfolgt vor dem Absinken in der euphotischen Zone.

Die links gewundene Variante von *N. pachyderma* besitzt ihren optimalen Lebensraum in polaren und subpolaren Wassermassen (Bé 1977). Ein Teil des Wachstums findet im kälteren Wasserkörper (Winterwasser oder östliches Schelfwasser) statt. Infolge ihrer physiologischen Anpassung wird dieser Art somit auch bei niedrigen Temperaturen Wachstum ermöglicht.

4.2.1.2. Population während herbstlicher Eisbildungsprozesse im südöstlichen Weddellmeer (ANT X/3)

Man kann, obwohl sich die Untersuchungsgebiete nicht genau decken, die Population der Herbstexpedition (ANT X/3) als eine Population ansehen, die eine jahreszeitliche Übergangstellung zwischen der Sommer- (ANT III/3; Kap. 4.2.1.1.) und Winterpopulation (ANT V/3; Kap. 4.2.1.4.) einnimmt.

Horizontale Verbreitung:

Mit der Senkung des Sonnenstandes, der hierdurch ausgelösten Abkühlung der Atmosphäre, und dem Aufkommen der herbstlichen Stürme beginnt, aufgrund der Zirkulation des Wasserkörpers, die Auflösung der saisonalen Oberflächenschicht. Infolgedessen gewinnt die Winterwasserschicht mit niedrigen Temperaturen ($-1,8^\circ\text{C}$; Abb. 47b) und hohen Salinitäten (34,3‰; Abb. 47c) an Mächtigkeit (Rohardt pers. Kom. 1995). Mit dem Fortschreiten dieser Prozesse findet die Abkühlung des Wassers bis zum Gefrierpunkt statt und es entstehen letztendlich Eiskristalle in der Wassersäule.

Aus einer zusammenfassenden Beschreibung von Hellmer und Bersch (1985) geht hervor, daß die jährliche Ausdehnung der Eisdecke der Lufttemperatur, die direkt an der Meeresoberfläche herrscht, zeitversetzt um 1,5 bis 3 Monate folgt. Im Herbst und Winter wird somit die Eisausdehnung, in den polaren Gebieten der südlichen Hemisphäre, hervorgerufen durch sinkende Lufttemperaturen.

Die Ausdehnung und der Rückzug der Eisdecke wird wahrscheinlich zudem verursacht durch den ozeanischen vertikalen Wärmetransport, wobei die Intensität von der maximalen Temperatur des warmen Tiefenwassers abhängig ist (Gordon und Huber 1984). Diese resultiert aus Mischungsvorgängen zwischen der Temperatur des relativ warmen Tiefenwassers des Antarktischen Zirkumpolarstroms und der Temperatur des kalten Tiefenwassers des Weddellwirbels (Bagriantsev et al. 1989). Es kommt lokal nur dann zur Bildung von Eis, wenn durch die Atmosphäre der Mischungszone Wärme schneller

entzogen wird als durch das warme Tiefenwasser eingetragen werden kann (Gordon und Huber 1984).

Während der hier dargestellten Untersuchung konnte eine Ausdehnung des Eises von ca. 280 km beobachtet werden (Abb. 47a).

Entgegengesetzt zur Eisausdehnung verlagerte sich das Maximum des Phytoplankton- und Foraminiferenbestandes zunehmend in Richtung Süden (Abb. 47d,e). Das Maximum dieser beiden Bestände lag zunächst etwas vor der Eiskante und nahm schließlich im Zuge der fortschreitenden Eisbildungsprozesse einen Platz unterhalb des Packeises ein. Bereits durchgeführte Untersuchungen zeigten, daß es gewöhnlicherweise zu einem Anstieg des Bestandes im Gebiet der Eiskante und einschließlich nördlich davon kommen kann (siehe Kap. 4.2.1.1., Kap. 4.2.1.3., Kap. 4.2.1.4., Kap. 4.2.1.). Aber auch während der Winterexpedition ANT V/2 ins östliche Weddellmeer konnte im Laufe des 2. Schnittes das Maximum des Foraminiferenbestandes (Apsteinnetz) etwas südlich der Eiskante beobachtet werden, wahrscheinlich aufgrund des Einflusses des Antarktischen Zirkumpolarstroms (siehe Kap. 4.2.1.3.).

Was im Falle der Herbstexpedition zu einer Lage des absoluten Maximums ausschließlich südlich der Eiskante führt, ist unklar. Eventuell kann dies durch die sich verlagernde Phytoplanktonbiomasse hervorgerufen worden sein, die eine bedeutende Nahrungsquelle für diese planktische Foraminifere darstellt. Möglicherweise wurde die Position des Maximums auch durch den bestehenden Austausch der Populationen von Eis und Wassersäule im Laufe der rasch fortschreitenden Eisbildungsprozesse ausgelöst (siehe Kap. 4.2.3.). Ein Bestandsmaximum in der Nähe der Eisgrenze könnte, vor allen Dingen während der kontinuierlich stattfindenden herbstlichen Eisausdehnung, zu einem noch stärkeren Einschluß von juvenilen Organismen führen (aufgrund von aufsteigenden Eiskristallen; siehe Kap. 4.2.2.2.).

Aus Untersuchungen an Algen ging hervor, daß auch diese im Eis sehr stark akkumulieren (Garrison et al. 1983, Horner 1985, Weissenberger 1992). Auch El-Sayed (1971) maß im späten Sommer im südlichen Weddellmeer eine Phytoplanktonkonzentration von bis zu $190 \mu\text{m}\cdot\text{l}^{-1}$ Chlorophyll a in dichten, flachen Streifen Breieises, möglicherweise verursacht durch günstige Wachstumsbedingungen, die durch die bestehende Eismatrix hervorgerufen wurden (Smetacek et al. 1992). Diese Faktoren können sich ebenfalls fördernd auf das Wachstum der im Eis lebenden Foraminiferen zu dieser Jahreszeit auswirken, gegenüber den Exemplaren, welche die längst winterliche Wassersäule bewohnten. Bereits durchgeführte Untersuchungen zeigten (siehe Kap. 4.3.4.), daß Foraminiferen unter derart günstigen Lebensbedingungen des Eises eventuell so lange heranwachsen, bis sie eine zur Reproduktion nötige Gehäusegröße erreicht haben und anschließend aus dem Eis wandern um zu reproduzieren. Hiermit kann möglicherweise der erhöhte Bestand an Individuen unterhalb des Packeises im Laufe dieser herbstlichen Eisbildungsprozesse erklärt werden. Gegen diese Theorie spricht das relativ geringe Alter des während dieses Fahrtabschnittes angetroffenen Eises.

Ein Argument für ausgeprägtes Wachstum im Eis (während herbstlicher Eisbildungsprozesse) ist möglicherweise ein physiologisch günstiger Ernährungszustand der Foraminiferen, welcher sommerlichen Verhältnissen entspricht. Im Zusammenwirken mit den im Eis anzutreffenden vorteilhaften Lebensbedingungen könnte dies für einen Teil der Individuen zu einem relativ raschen Erreichen der Reproduktionsgröße (im Vergleich zu

sommerlichen Verhältnissen) führen und somit diese Exemplare veranlassen aus dem Eis auszuwandern um zu reproduzieren. Der relativ große Proloculusdurchmesser dieser Population spricht für eine Entstehung unter vorteilhafteren Lebensbedingungen (eventuell handelt es sich um eine Restpopulation der sommerlichen Jahreszeit).

Der herbstliche Bestand wurde charakterisiert durch bereits verminderte Individuenzahlen im Vergleich zum Sommer (ANT III/3), jedoch noch etwas höhere Abundanzen gegenüber dem Winter (ANT V/3). *N. pachyderma* besaß während der herbstlichen Eisbildungsprozesse trotz winterlicher Bedingungen mit niedriger Phytoplanktonbiomasse (und niedrigen Temperaturen; in der Wassersäule) eine sehr hohe Reproduktionsrate. Dies wurde deutlich aus dem sehr hohen prozentualen Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen, welcher trotz winterlicher Wassersäule der Reproduktionsrate des Sommers (ANT III/3) entsprach (siehe Kap. 3.2.1.1.; Abb. 35f, 38). Wahrscheinlich lag dies daran, da es sich zum großen Teil um Individuen handelte, die der zurückliegenden sommerlichen Jahreszeit entstammen. Infolge dieser sehr hohen Fortpflanzungsrate wird es jedes Jahr sehr vielen juvenilen Organismen ermöglicht, ins sich neu bildende Eis eingeschlossen zu werden, um in diesem Habitat ohne größerem Feinddruck mit reichlichem Nahrungsangebot zu überwintern.

In Abhängigkeit von der Entfernung zur Eiskante kam es jedoch zu einer Verlagerung der Reproduktionstiefe (innerhalb des warmen Tiefenwassers). Auf der südlichsten Station lag sie zunächst unterhalb einer Wassertiefe von 330 m (maximaler Anteil: 43%), während sie sich auf der nördlichsten Station (Abb. 49) unterhalb 90 m Tiefe befand (maximaler Anteil: 44%). Demnach erfolgte die Fortpflanzung im südlichen Gebiet unabhängig von der Sprungschicht und verlagerte sich in Richtung Norden zur Eiskante in immer flacheres Wasser und somit schließlich in einen Bereich fast direkt unterhalb der Sprungschicht.

Auf alle Fälle profitieren die im Eis eingeschlossen lebenden Foraminiferen von der genügend vorhandenen Eisalgenbiomasse. Somit kann die Überwinterung im Eis als eine Strategie angesehen werden, um die Überlebenschance in einer Jahreszeit, in der die Wassersäule sehr verarmt an Phytoplankton ist, zu erhöhen. Zudem ist der Raubdruck geringer, da nicht sehr viele carnivore Metazoa das Eis besiedeln (Carey 1985, Stretch et al. 1988, O'Brien 1987). Allerdings wurden während der Sommerexpedition ANT III/3 lebendige Copepoden, Pteropoden und Polychaetenlarven in den Solekanälchen gefunden (Hempel 1985). Man kann annehmen, daß auch diese einen Raubdruck auf die im Eis lebenden Foraminiferen ausüben können. Im Eis herrschen zudem extremere Temperaturen und Salinitäten.

Vertikale Verbreitung:

Die Expedition ANT X/3 fand während des späten Herbstes statt. Die Proben zur Station 467 (Abb. 50) wurden genommen, als der Herbst bereits vorüber war und laut hydrographischer Daten vollkommene Winterbedingungen in der Wassersäule herrschten. Diese Winterbedingungen waren gekennzeichnet durch das Fehlen einer saisonalen warmen Oberflächenschicht und dem Vorhandensein einer einheitlich kalten Winterwasserschicht über dem warmen Tiefenwasser (Krause et al. 1993). Auch die niedrigen Chlorophyllwerte im Untersuchungsgebiet zeigten klare Winterverhältnisse an. Dahin-

gegen kennzeichneten die Nährstoffkonzentrationen mit den Merkmalen vorangegangener Blüten den späten Sommer und frühen Herbst (Dieckmann et al. 1993).

Nach Zwierz (1993) wiesen die Stationen, der meisten vorangegangenen Schnitte, eine noch nicht vollständig ausgebildete kalte Oberflächenschichtung auf. Während dieser Schnitte hatte sich das Winterwasser noch nicht völlig entwickelt. Dies konnte auch dem Horizontalprofil entnommen werden (Abb. 47b,c). Die Wassersäule während des westlichsten Schnittes schien jedoch in Bezug auf Hydrographie und Phytoplanktonbiomasse bereits winterlich geprägt gewesen zu sein.

Dahingegen hatte sich der reduzierte Foraminiferenbestand aller Wahrscheinlichkeit nach noch nicht diesen Gegebenheiten angepaßt und trug noch Merkmale, die auf eine sommerliche Herkunft schließen lassen. Zu dieser Jahreszeit lag das Maximum der Abundanz des Foraminiferenbestandes in der oberen Schicht der Wassersäule (im Winterwasser) noch über der Sprungschicht (Übergang von Winterwasser zu warmem Tiefenwasser), welche in etwa 100 m Wassertiefe begann (Abb. 50).

Die relativ gleichmäßige Längenhäufigkeitsverteilung der Schalen- (Abb. 51) und der Proloculusgröße (Abb. 17, Kap. 3.1.2.3.) bis zu einer Tiefe von 1.000 m, die für winterliche Verhältnisse charakteristisch ist, steht in völligem Kontrast zur hohen Reproduktionsrate in dieser Jahreszeit. Aufgrund dessen läßt sich keine eindeutige ontogenetische Wanderung der Entwicklungsstadien in unterschiedliche Bereiche der Wassersäule darstellen. Zu diesem Gegensatz gehört die relativ kleine durchschnittliche Gehäusegröße im Vergleich zu sommerlichen Daten und der vergleichsweise große Proloculusdurchmesser im Vergleich zu winterlichen Werten.

Die homogene Verteilung der Gehäuse- und Proloculusgröße wurde trotz einer ausgeprägten Sprungschicht in 100 m Tiefe vorgefunden. Somit kann man annehmen, daß die gleichmäßige Verteilung dieser Gehäuseparameter nicht alleine der Durchmischung des Wasserkörpers und somit der darin lebenden Population zugeschrieben werden kann (siehe Kap. 4.2.1.4.). Möglicherweise spielen auch andere winterliche Bedingungen, wie z.B. das Fehlen einer saisonal bedingten Oberflächenschichtung und hieraus resultierender niedriger Phytoplanktonbiomasse (Abb. 18, Kap. 3.1.2.3.; und niedriger Temperatur) eine Rolle. Aufgrund dieser Verhältnisse war der Foraminiferenbestand nicht in der Lage, eine Populationsstruktur aufzubauen vergleichbar zur sommerlichen Situation.

Der relativ große Proloculusdurchmesser ist möglicherweise, neben der hohen Reproduktionsrate, ein Indiz für das Vorhandensein einer Restpopulation (infolge der relativ langen Generationszeit) aus der sommerlichen Jahreszeit. Somit ist dieser Populationsaufbau viel eher auf die Übergangssituation zwischen Sommer und Winter zurückzuführen. Aufgrund dieser homogenen Verteilung (Schalen- und Proloculusgröße) läßt sich keine exakte Aussage darüber treffen, in welcher Wassertiefe das Wachstum stattfand. Dies könnte zusammen mit dem reduzierten Individuenbestand auf die bereits herrschenden winterlichen Bedingungen zurückgeführt werden.

4.2.1.3. Bedeutung der winterlichen Eisgrenze im östlichen Weddellmeer (ANT V/2)

Während der Winterexpedition ANT V/3 (einige Wochen später) lag die nördliche Grenze des Meereises im selben Gebiet wie die Frontenzone zwischen dem kaltem Weddellwirbel und dem wärmeren Zirkumpolarstrom (Scharek 1991). Sie besaß somit eine, den hier durchgeführten Untersuchungen (ANT V/2), vergleichbare Lage.

In der winterlichen eisbedeckten Wassersäule des östlichen Weddellmeeres war ein sehr niedriger Foraminiferenbestand, im Vergleich zum Bereich des Eisrandes anzutreffen (ANT V/2; vom 18. Juli 1986 bis 9. September 1986). Dort herrschten sehr hohe Abundanzen. (Abb. 53, 54). Diese Bestände erreichten jedoch bei weitem nicht die des Sommers (ANT III/3) im Gebiet des südöstlichen Weddellmeeres (siehe Kap. 4.2.1.1.; Vestkapp-Gebiet).

Eine Erhöhung der Phytoplanktonbiomasse an der Eiskante wurde schon mehrfach beobachtet. Dieser Anstieg kann hervorgerufen werden durch die fortschreitende Schichtung des Wassers, ausgelöst durch die Zufuhr von salzärmerem Wasser der Eisschmelze (Smith und Nelson 1985, Spies 1987). Möglicherweise stellt das Eis auch einen Lebensraum für planktische Organismen dar, welche als "Saatpopulation" für den Phytoplanktonbestand am Eisrand dienen (Smith und Nelson 1985, Garrison 1991).

Auch im nordwestlichen Weddellmeer kam es zur Bildung einer Eisrandblüte, verursacht aufgrund der Stabilisierung der Oberflächenschicht durch Schmelzwasser (Sullivan et al. 1988). Bianchi et al. (1992) fanden an der Weddell-Scotia-Konfluenz im Frühjahr eine Erhöhung der Phytoplanktonbiomasse, die auf das Zusammenwirken der Eisschmelze und der Frontenzone zwischen Weddell- und Scotiaoberflächenwasser zurückzuführen war. Scharek (1991) stellte die Hypothese auf, daß die Frontenzone des östlichen Weddellwirbels im Frühjahr aufgrund der schwächeren Gradienten zu einer Destabilisierung der Schmelzwasserzunge führt. Allerdings fördert sie vor der Schmelze vermutlich das Phytoplanktonwachstum. Auch Dieckmann (1987) vermutete an der winterlichen Eisgrenze in diesem Gebiet eine Erhöhung des Phytoplanktonbestandes aufgrund von Fronteneffekten.

In unmittelbarer Nähe des Eisrandes wurde eine leichte Erhöhung der Temperatur und eine leichte Abnahme der Salinität in der Oberflächenschicht beobachtet (Abb. 53a,b, 54a,b). Diese Schicht stellt das Antarktische Oberflächenwasser dar, sie geht unter dem Eis über in das Winterwasser. In der Eisrandzone werden die hydrographischen Eigenschaften dieser Schicht, durch immer wiederkehrende Frier- und Schmelzprozesse, beeinflusst (Limbert et al. 1989). Ganz in der Nähe der Eiskante wird diese Mischungszone niemals bis auf 0°C herabgekühlt. Dies bedeutet, wenn die maximale Ausdehnung der Eisdecke erreicht ist, wirkt die Eiskantenregion als eine Eissenke. Das herantransportierte Eis schmilzt (Hibler und Ackley 1983). Im Winter strömt auf diese Weise ca. 60% des Eises aus dem Weddellwirbel (Limbert et al. 1989). An der Eiskante findet somit eine sehr hohe Konzentration von Schmelzwasser statt (Hibler und Ackley 1983).

Die Bildung einer saisonalen Oberflächenschicht aufgrund des Schmelzwassereintrags garantiert dem Phytoplankton (und damit der Nahrungsquelle von *N. pachyderma*) eine ausreichende Lichtintensität, da die Zellen nicht durch Zirkulation unterhalb die euphotische Zone transportiert werden (Smith und Nelson 1986). Die relativ hohe Mächtigkeit des Antarktischen Oberflächenwassers von ca. 100 m könnte einen Hinweis darauf liefern, daß in diesem Fall Phytoplanktonzellen auch unterhalb die euphotische Zone ver-

frachtet werden. Nach Smith und Nelson (1985) beträgt im Weddellmeer die durchschnittliche Tiefe der euphotischen Zone 33 m (Ausnahme: Winter des südöstlichen Weddellmeeres: 200 m; Elbrächter et al. 1987; siehe Kap. 4.2.1.4) und die der durchmischten Zone 55 m. Nur dort wo die Durchmischungszone flacher als 40 m ist, als Folge z.B. der Eisschmelze, können sich hohe Konzentrationen des Phytoplanktons entwickeln (Lochte und Smetacek 1995). Somit ist anzunehmen, daß es sich bei dieser Mischungszone nicht um eine schmelzwasserinduzierte saisonale Oberflächenschicht handelt.

Ein ähnliches Bild wurde auch nach Frühjahrsbeginn festgestellt. Die Ausbildung flacher Schmelzwasserschichten, im Gebiet der nördlichen Meereiskante, wurde durch den geringen Dichteunterschied von zirkumpolarem Wasser und Schmelzwasser verzögert. So nahmen die Bestände dort nicht zu (Scharek 1991).

Gegen eine klassische Eisrandblüte mit gut ausgebildeter Oberflächenschichtung spricht zudem deren Anwesenheit gewöhnlicherweise bis ca. 300 km vor dem Eisrand in der eisfreien Wassersäule. Dort gewährleistet eine optimale Schichtung der Wassersäule dem Phytoplankton eine ausreichende Lichtintensität und ein genügendes Nährstoffangebot (Nelson et al. 1987). In diesem Fall konnte die Zunahme der Abundanz jedoch bereits einige Kilometer südlich des Eisrandes unterhalb der Eisdecke beobachtet werden. Dort lag keine geschichtete Wassersäule vor, das Winterwasser befand sich unterhalb der Eisbedeckung. Aufgrund der Eisdecke stand dem Phytoplankton nur eine sehr geringe Lichtintensität zur Verfügung. Dies müßte eigentlich zu einer verminderten Entwicklung des Phytoplanktons (Nahrungsquelle der Foraminiferen) und somit auch des Foraminiferenbestandes führen.

Scharek (1991) fand, daß die gleiche qualitative und ähnliche quantitative Artenzusammensetzung der Diatomeen auf einen Austausch zwischen dem Oberflächenwasser des südlichen Antarktischen Zirkumpolarstroms und der nördlichen Weddellwirbelflanke hinweist. Das schlechte mikroskopische Erscheinungsbild bzw. die relative Zunahme der leeren Zellen sowie Schalen dieser Arten unter dem Eis wies auf eine Lebens- und Teilungsunfähigkeit infolge Lichtmangels hin (Scharek 1991). Dieser Fronteneffekt könnte somit auch dazu beitragen, daß die planktischen Foraminiferen mit Hilfe des Antarktischen Zirkumpolarstroms in die nördliche Flanke des Weddellwirbels transportiert werden. Während der einige Wochen später durchgeführten Expedition ANT V/3 (siehe Kap. 4.2.1.4.) wurden auf der einzigen im Antarktischen Zirkumpolarstrom (günstigere Lebensbedingungen) gelegenen Station die höchsten absoluten Individuenzahlen während der gesamten Untersuchung beobachtet (Abb. 58). Ein Eintrag dieser Tiere vom Nordwesten unterhalb die Eisdecke ist zu dieser Jahreszeit somit durchaus denkbar.

Diese Erhöhung der Abundanz am Eisrand des nordöstlichen Weddellmeeres ist folglich wahrscheinlich weniger (wie bereits von Dieckmann (1987) und Scharek (1991) festgestellt) auf die Bildung einer schmelzwasserinduzierten Oberflächenschichtung (siehe Kap. 4.2.1.1.) als auf einen Fronteneffekt zwischen dem Antarktischen Zirkumpolarstrom (mit erhöhten Temperaturen und hoher Lichteinstrahlung infolge fehlender Eisbedeckung) und dem Weddellwirbel zurückzuführen.

Die Zunahme der Abundanz auf dem 2. Schnitt im Vergleich zum 1. Schnitt, in der Nähe der Eiskante unterhalb der Eisdecke, ist eventuell einem stärkeren Einfluß des Antarktischen Zirkumpolarstroms im Spätwinter gegenüber dem mittleren Winter zuzuschreiben.

Parallel zum Bestandsanstieg im Gebiet um die Eisgrenze wurden auch größere Individuen in der Wassersäule angetroffen (Abb. 56). Dies kann eventuell auf die günstigeren Lebensbedingungen in der eisfreien Wassersäule (Antarktischer Zirkumpolarstrom) zurückgeführt werden. Dort findet, aufgrund der besseren Lichtverhältnisse (im Vergleich zur eisbedeckten Wassersäule), eine verstärkte Phytoplanktonproduktion statt. Hierdurch wird das Nahrungsangebot für diese planktische Foraminifere erhöht.

Den winterlichen Bedingungen entsprechend, war der prozentuale Anteil an Foraminiferen mit reproduktiven Merkmalen gering. Auffällig war die Zunahme von relativ kleinen Individuen mit Kümmerkammern unterhalb des Eises (Abb. 57a). Dieser Anstieg kann auf eine Streßsituation, aufgrund der unter der Eisbedeckung herrschenden extremen Lebensbedingungen, zurückgeführt werden (siehe Kap. 4.3.3.). Im Gegensatz hierzu kam es, fast ausschließlich am Eisrand, zum Erscheinen von Tieren mit gametogenetischer Verkalkung (reproduktives Merkmal; Abb. 57b). Diese Resultate lassen darauf schließen, daß unterhalb des Eises in der winterlichen Wassersäule keine oder aber eine nur sehr geringe Reproduktion stattfindet, während sich nur die Population der eisfreien Wassersäule fortpflanzt (in Anwesenheit günstigerer Lebensbedingungen).

Von Carstens und Wefer (1992) wird angenommen, daß *N. pachyderma* die einzige richtige polare Art der Arktis ist, die sogar unter totaler Eisbedeckung zu reproduzieren vermag. Dies wurde mit der Feststellung begründet, daß unterhalb der Eisdecke zunehmend Individuen mit Kümmerkammern und gametogenetischer Verkalkung anzutreffen waren.

4.2.1.4. Winterliche Besiedlung des östlichen Weddellmeeres (einschl. Vestkapp-Gebiet; ANT V/3)

Während dieser Winterexpedition herrschte in der Wassersäule trotz günstiger Nährstoff- und Beleuchtungsverhältnisse (Secchi-Sichttiefe: 79 m) tiefster Winter (Hempel 1987). Zu dieser Jahreszeit betrug die Temperatur in der durchmischten Oberflächenschicht auf der nördlichsten im Antarktischen Zirkumpolarstrom gelegenen eisfreien Station $-0,7^{\circ}\text{C}$. Die Temperatur kühlte in Richtung Süden auf $-1,8^{\circ}\text{C}$ ab und kennzeichnete somit das Winterwasser und östliche Schelfwasser (Scharek 1991). Dieser Wasserkörper besaß eindeutige Unterschiede in seiner Mächtigkeit. Er reichte auf Station 490 etwas nördlich der Eiskante (ca. 380 km) nur bis in eine Tiefe von ca. 125 m, während im Süden eine Mächtigkeit von mehreren hundert Metern zu beobachten war (Rohardt pers. Kom.).

Scharek et al. (1994) geben an, daß vom Eisrand in Richtung Süden die Phytoplanktonbiomasse von $0,26 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ auf $0,09 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ fiel. Die Station des Antarktischen Zirkumpolarstroms (St. 487) erreichte ein Maximum von ca. $0,6 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ (ca. 400 km vor der Packeisgrenze). Dieses wurde vermutlich verursacht durch Wachstum infolge höheren Lichtangebotes (fehlende Eisbedeckung).

Wie bereits aus den Daten anderer Expeditionen (siehe Kap. 4.2.1.3., Kap. 4.2.3.) entnommen werden konnte, so wurde auch während dieser Winterexpedition, mit zunehmender Nähe zum Eisrand (im Norden), eine Erhöhung der Foraminiferenzahlen festgestellt (Abb. 58b). In der Region des Antarktischen Zirkumpolarstroms wurden die während der gesamten Untersuchung höchsten Foraminiferenzahlen gezählt ($5,016 \text{ Ind.}\cdot\text{l}^{-1}$). Dieser hohe Individuenbestand in der winterlichen Wassersäule des

nordöstlichen Weddellwirbels übertraf sogar die Abundanzen des kurzen antarktischen Sommers ($0,739 \text{ Ind.}\cdot\text{l}^{-1}$) im südöstlichen Weddellmeer während der Expedition ANT III/3 (Abb. 35, Kap. 4.2.1.1.).

Auch von anderen Taxa wurde eine höhere Abundanz im wärmeren Wasser des Antarktischen Zirkumpolarstroms beobachtet (Ommanney 1936, Foxton 1956). Smetacek et al. (1989) geben ebenfalls eine im allgemeinen vergleichsweise niedrige Produktion im Antarktischen Wasser an. Untersuchungen zur Phytoplanktonverteilung zeigen jedoch einen höheren Bestand in der sommerlichen Wassersäule des südöstlichen Weddellmeeres ($0,5$ bis $2,5 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$; Nöthig 1988) im Vergleich zum winterlichen Antarktischen Zirkumpolarstrom ($0,6 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$; Scharek 1991).

Es ist zu vermuten, daß die im nordöstlichen Wirbel anzutreffende winterliche Eisrandbesiedlung hauptsächlich auf der Ausbildung von Fronteneffekten und nicht so sehr im Aufbau von stabilen Oberflächenschichten beruht (Scharek 1991; siehe hierzu auch Kap. 4.2.1.3.).

Das Eis der südlichen Polynia in Schelfrandnähe war durch keine sehr hohe Besiedlung von *N. pachyderma* gekennzeichnet (Dieckmann et al. 1991). Es wird angenommen, daß sich aufgrund der offensichtlich mehrere Wochen anhaltenden stabilen Verhältnisse in der Plättcheneisschicht ein erhöhter Mikroalgenbestand aufbauen konnte (Smetacek et al. 1992). Die erhöhten Zellzahlen in der darunter gelegenen Wasserschicht resultierten aus einem Heraussinken der Sole mit den darin enthaltenen Eisalgen (Scharek 1991). Der auf der südlichsten Station 544 festgestellte erhöhte Foraminiferenbestand in der Wassersäule basiert somit nicht auf einem Heraussinken der Foraminiferen aus dem Eis ins Wasser, sondern wahrscheinlich eher auf einer Nutzung der aus dem Eis und der Plättcheneisschicht stammenden Eisalgen als Nahrungsquelle. Eine Nutzung durch Herbivore der aus dem Eis stammenden Algen in diesem Gebiet wurde bereits von Smetacek et al. (1992) angenommen.

Vestkapp-Gebiet:

Die Resultate der im Spätwinter durchgeführten Untersuchungen im Vestkapp-Gebiet dienten einem direkten saisonalen Vergleich mit den während des Sommers (ANT III/3) gewonnenen Daten aus dem selben Gebiet. Zu dieser Jahreszeit war die Küstenpolynia durch anhaltende Eisbildungsprozesse fast völlig mit Eis bedeckt. Der obere Bereich der Wassersäule wurde charakterisiert durch eine relativ mächtige durchmischte Wasserschicht, dem Winterwasser.

Sehr niedrige Chlorophyllkonzentrationen wurden während der ersten Hälfte dieses Fahrtabschnittes am Eisschelf an der Oberfläche und in größerer Wassertiefe gemessen (Scharek 1991). Vermutlich deshalb, da vor dem 1. November die Polynia immer noch zum großen Teil mit Eis bedeckt war und deshalb nicht genügend Licht in die Wassersäule eindringen konnte, um eine Phytoplanktonproduktion auszulösen. Dort, wo die Wassersäule nicht mit Eis bedeckt war, reichte die euphotische Zone bis in 200 m Wassertiefe und die Nährstoffe (Phosphat, Nitrat und Silikat) wirkten nicht limitierend. Nach dem 1. November war die Polynia die meiste Zeit über eisfrei und ein kontinuierlich langsamer Anstieg der Phytoplanktonbiomasse konnte beobachtet werden (Elbrächter et

al. 1987). Eicken et al. (1988) hingegen stellten erst ab Mitte November den Beginn der Eisschmelze im Küstenpolyniagebiet fest.

In diesem Gebiet lag eine Abhängigkeit des Phytoplanktonbestandes von der Wassertiefe vor. Die meisten in der Küstenpolynia untersuchten Stationen befanden sich im Küstenstrom. Der Phytoplanktonbestand nahm auf diesen im Küstenstrom liegenden Stationen von den neritischen (St. 508 und 509 ca. $0,01 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) zu den ozeanischen (ca. $0,25 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) Stationen zu. Auch unterschied sich die quantitative Artenzusammensetzung der ozeanischen Stationen von den neritischen Stationen (Scharek 1991).

In der winterlichen Wassersäule wurde ein um ein vielfaches niedrigerer Foraminiferenbestand festgestellt (Abb. 59d) als zur sommerlichen Jahreszeit. Dies kann auf das sehr geringe Lichtangebot, infolge des Fehlens einer saisonalen Oberflächenschicht zusammen mit der herrschenden Eisbedeckung, zurückgeführt werden. All dies trug zu einer sehr starken Verarmung der Wassersäule an Phytoplankton bei (Abb. 59c). Hierdurch ergab sich (in der Wassersäule) ein unzureichendes Nahrungsangebot für diese sich herbivor ernährende Foraminifere.

Während der Winterexpedition herrschte das Maximum des Foraminiferenbestandes ($> 100 \mu\text{m}$) hauptsächlich in den oberen 100 m der Wassersäule und somit im Winterwasser vor. Es stimmte fast eindeutig mit der Phytoplanktonbiomasse überein. Innerhalb des Untersuchungsgebietes (Vergleich auf einzelne Stationen bezogen) konnte jedoch keine direkte Beeinflussung des Foraminiferenbestandes durch die Phytoplanktonbiomasse festgestellt werden. Die mehr oder weniger großen Bestandsschwankungen der Foraminiferenpopulation waren auch nicht mit den pelagischen Verhältnissen zu erklären. Dasselbe traf für die Gehäusegröße der Individuen zu.

Eine Ausnahme hiervon stellt die Station 512 (und St. 513) dar. Der auf dieser Station gefundene erhöhte Individuenbestand resultiert möglicherweise aus der Lage im Übergangsbereich von Weddellwirbel- zu Küstenstromwasser. Auch Scharek (1991) fand eine unterschiedliche quantitative Artenzusammensetzung der Diatomeen beim Vergleich dieser beiden Gebiete. Neben dem Einfluß des dort herrschenden erhöhten Phytoplanktonbestandes ist es durchaus möglich, daß auch im Winter eine minimale Reproduktion stattfindet. Allerdings ist bisher noch nichts über die Wassertiefe bekannt, in welcher diese erfolgt. Nimmt man jedoch eine den sommerlichen Verhältnissen entsprechende Tiefe von ca. 200 bis 300 m an, so könnte die Lage der Sprungschicht auf diesen Stationen (von etwas über 200 m) die Entwicklung der Gameten und Nachkommen günstig beeinflussen. Da diese (in diesem Gebiet: St. 512, 513) im warmen Tiefenwasser (höhere Temperatur) unter milderer Bedingungen entstanden. Auch hiermit könnte der erhöhte Bestand in diesem Gebiet erklärt werden.

Somit können auch hydrographische Bedingungen zur Dezimierung des Bestandes in der winterlichen Wassersäule führen. Eine Verringerung des Wachstums aufgrund niedriger Temperaturen des Winters ist jedoch nur eingeschränkt anzunehmen, da auch im Sommer ein großer Teil des Wachstum im Winterwasser und östlichen Schelfwasser stattfindet (Gehäusedurchmesser $> 100 \mu\text{m}$; Kap. 4.2.1.1.). Es ist allerdings denkbar, daß im Sommer viele Juvenile ($< 100 \mu\text{m}$) zunächst in der saisonalen Oberflächenschicht heranwachsen. Diese Exemplare sind somit den dort herrschenden milderer Bedingungen (z.B. höhere Temperatur) ausgesetzt und unterliegen einer geringeren Mortalität. Die in

der gesamten winterlichen Wassersäule herrschenden ungünstigen Bedingungen führen somit zu einer Verminderung des Bestandes.

Die im Winter nur sehr unbedeutend entwickelte, wenn überhaupt stattfindende Reproduktion erfolgt, wie bereits (oben) erwähnt, fast ausschließlich im Winterwasser. Ein Teil der Sommerpopulation reproduziert jedoch im warmen Tiefenwasser. Auch dies könnte zu einem höheren Bestandsaufbau in der sommerlichen Wassersäule im Vergleich zum Winter führen. Denn wahrscheinlich unterliegen die Gameten und Nachkommen im Sommer einer geringeren Mortalität, da im warmen Tiefenwasser mildere Bedingungen (z.B. höhere Temperatur) herrschen.

Vertikale Verbreitung in der Wassersäule:

Um den Einfluß der winterlichen Bedingungen auf die Entwicklung der Population in den unterschiedlichen Schichten der Wassersäule exakter darzustellen, wurde als Beispiel Station 526 (Abb. 60) herangezogen. Der sehr geringe Individuenbestand der winterlichen Wassersäule wies auf dieser Station nur in der oberen Wasserschicht direkt unterhalb der Eisbedeckung einen sehr bedeutungslosen Anteil gametogenetisch verkalkter Exemplare auf. Dies ist wiederum Zeichen einer sehr reduziert (wenn überhaupt) stattfindenden Reproduktion in der winterlichen Wassersäule.

Die Foraminiferenpopulation dieser Winterexpedition besaß eine relativ geringe Gehäusegröße, deren Längenhäufigkeitsverteilung in den unterschiedlichen Wasserschichten zudem kaum variierte (Abb. 61). Aufgrund dessen ist es nicht möglich, diese winterliche Wassersäule in unterschiedliche, von bestimmten Entwicklungsstadien bevorzugte Zonen der Reproduktion und des Wachstums einzuteilen (Abb. 62). Dies ging auch aus der gleichmäßigen Verteilung des Procolusdurchmessers hervor (Abb. 20, Kap. 3.1.2.3.).

Die nicht anzutreffende Besiedlung des Wasserkörpers mit unterschiedlichen ontogenetischen Entwicklungsstadien ist, neben den ungünstigen in der winterlichen Wassersäule herrschenden Bedingungen (niedrige Phytoplanktonbiomasse und Temperatur), auch der Durchmischung des Wasserkörpers und der darin lebenden Population zuzuschreiben. Hierdurch wird die Entstehung eines Bestandes verhindert, der auf Wachstum und Reproduktion hinweist.

4.2.2. Besiedlung des Eises

Das Habitat Eis spielt eine bedeutende Rolle in der Entwicklung des im Weddellwirbel lebenden Bestandes. Vermutlich erhält *N. pachyderma*, durch die ausgeprägte Anpassung an diesen extremen Lebensraum, einen Vorteil in ihrer Überlebensstrategie gegenüber anderen Foraminiferenarten. Ein Indiz hierfür könnte sein, daß z.B. in der Arktis die bestachelte planktische Foraminifere *T. quinqueloba* in höheren Breitengraden anzutreffen ist als in der Antarktis. Möglicherweise, weil in der Arktis das Eis kein derartig bedeutender Lebensraum für *N. pachyderma* darstellt wie in der Antarktis.

Deshalb ist in der nördlichen Hemisphäre *N. pachyderma* kein regelmäßiges Mitglied der Eislebensgemeinschaft. Im Gegensatz hierzu wird sie im Weddellmeer regelmäßig ins Meereis eingeschlossen. Für diese Diskrepanz zwischen diesen beiden Ökosystemen sind vor allen Dingen die unterschiedlichen Eisbildungsprozesse und die andersartigen

Lebensbedingungen innerhalb des Eises verantwortlich zu machen (Spindler 1991). Deshalb wurde diese Art bisher fast ausschließlich im antarktischen Meereis angetroffen.

4.2.2.1. Sommerliche Besiedlung des Eises im östlichen Weddellmeer (ANT III/3 und ANT IX/3)

Von dieser Expedition stehen keine exakten Angaben über das Alter der Eiskerne zur Verfügung (lediglich Hypothesen). Mit zunehmender Mächtigkeit des Eises wurde (bei zunehmender Gehäusegröße (Abb. 70a) und abnehmendem Proloculusdurchmesser (Abb. 70b)) eine abnehmende Individuenzahl (Tab. 12) beobachtet.

Es konnte eine geographische Abhängigkeit der im Eis gezählten Abundanzen festgestellt werden. Kerne, die nördlich von ca. $75^{\circ}30'S$ (AN 93 037, AN 93 042, AN 93 043, AN 93 067) gewonnen wurden (mit Ausnahme: AN 93 039), enthielten im Durchschnitt mehr als $44 \text{ Ind.} \cdot \text{l}^{-1}$, während die südlicher gelegenen Kerne (AN 93 026, AN 93 030, AN 93 032) im Durchschnitt weniger als $4 \text{ Ind.} \cdot \text{l}^{-1}$ enthielten. Leider standen für diese geographischen Analysen keine entsprechenden Vergleichsdaten aus der Wassersäule (vom selben Jahr) zur Verfügung.

Auch Spindler und Dieckmann (1991) fanden nördlich von 73° Süd zahlreiche lebende und tote Individuen in den Kernen, während den Kernen südlich von $77^{\circ}S$ diese Organismen in der Regel fehlten. Zwischen diesen Breitengraden wurden keine Eisproben genommen.

Die Schelfstationen der Sommerexpedition ANT IX/3 lagen im Küstenstrom, im Gegensatz hierzu befanden sich die südlicheren Stationen in der südlichen Flanke des Weddellwirbels. Aus vielen Untersuchungen ging bereits hervor, daß Küstensysteme sehr einzigartig im südlichen Ozean sind, mit deutlich höherer Phytoplanktonbiomasse und Produktion als in den ozeanischeren Regionen (El-Sayed & Taguchi 1981, Hayes et al. 1984, v. Bodungen et al. 1988, Estrada & Delgado 1990, Nöthig et al. 1991a, Tréguer & Jacques 1992).

Möglicherweise könnte dies den höheren Bestand der nördlicheren Eiskerne erklären. Man sollte jedoch in diese Betrachtung, die Verfrachtung des Eises einbeziehen (siehe Kap. 4.2.3.). Denn es ist laut Eisdriftdaten (Eicken 1995) anzunehmen, daß die mächtigeren Eiskerne des Südens im vorherigen Winter im nordöstlichen Weddellmeer entstanden sind und in dieses Gebiet verfrachtet wurden. Der Bestand des Eises würde somit von der Population der Wassersäule zum Zeitpunkt der Entstehung des Eises resultieren. Deshalb sollte man auch in diesen Eiskernen einen höheren Bestand erwarten, außer wenn eine gegenseitige Beeinflussung beider Individuenbestände existiert (siehe Kap. 4.2.3.).

Aufgrund der relativ geringen Differenz in der Gehäusegröße zwischen den Individuen des Eises (ANT IX/3) und der Wassersäule (ANT III/3) ist (auf den ersten Blick) keine exakte Aussage über die unterschiedliche Entwicklung der Populationen dieser beiden Habitate möglich (Abb. 81). Bei einer genaueren Differenzierung wird jedoch deutlich, daß die größeren Exemplare vor allen Dingen die mächtigeren Eiskerne im südlichen Bereich des Untersuchungsgebietes besiedelten (Abb. 70). Die Positionen dieser Eiskernstationen befanden sich deutlich südlicher als die Positionen der in der Wassersäule gelegenen Stationen. Im Gegensatz hierzu herrschten in den dünneren Eiskernen (hauptsächlich: Neueis) im nördlichen Teil des Untersuchungsgebietes (überwiegend Vestkapp-Gebiet) kleinere Tiere vor.

Ursache für den leicht erhöhten Mittelwert des Proloculusdurchmessers (entspricht der Population der Oberflächenschicht des Sommers), insbesondere der Individuen der Neueisproben, ist wahrscheinlich die zu dieser Jahreszeit stattfindende sehr hohe Reproduktion in der eisfreien Wassersäule. Die hierdurch entstehenden in der Oberflächenschicht lebenden juvenilen Individuen mit großem Proloculus werden möglicherweise in das sich auch im Sommer stellenweise neu bildende Eis eingeschlossen. Hiermit sind die im jüngeren Eis anzutreffenden kleineren Exemplare mit größerem Proloculus zu erklären.

Gleitz (1993) fand zu einem späteren Zeitpunkt während dieser Expedition in einem vergleichbaren Gebiet die Entwicklung einer Phytoplanktonblüte und nahmen deshalb eine saisonal geschichtete Wassersäule an (Vergleiche hierzu: Kap. 4.2.1.1.). In den letzten Wochen dieser Untersuchung wurde zudem eine intensive Neueisbildung beobachtet, die zum Einschluß eines großen Teils des Oberflächenplanktons führte.

Die in den mächtigeren Eiskernen im südlichen Teil des Untersuchungsgebietes lebenden größeren Individuen deuten möglicherweise auf Wachstum im Eis hin (siehe Kap. 4.3.4.). Die Tiere dieser mächtigeren Eiskerne besaßen jedoch zudem kleinere Proloculi. Diese Eisschollen stammen wahrscheinlich aus dem vorherigen Jahr. Laut Eisdriftdaten (Kottmeier und Sellmann 1995) ist eine Verfrachtung aus dem nordöstlichen ins südöstliche Weddellmeer denkbar (siehe Kap. 4.2.3.).

Gleitz (1993) fand in höheren Breitengraden (während der Expedition ANT IX/3) des südlichen Ozeans in Gebieten, in denen das Eis auch im Sommer nicht vollständig schmilzt, die Entwicklung von Phytoplanktonblüten in den einzigartigen Lebensräumen des schmelzenden porösen sommerlichen Meereises. Möglicherweise fördert dieses relativ hohe Nahrungsangebot des Eises, das Wachstum der dort lebenden Foraminiferen.

4.2.2.2. Einschluß ins Eis im Laufe herbstlicher Eisbildungsprozesse (ANTX3)

Schon aus dem Namen der Expedition "Herbst im Eis" geht deutlich das Ziel dieses Fahrtabschnittes hervor. Spezialisten unterschiedlichster Taxa untersuchten während der herbstlichen Eisbildungsprozesse den Einschluß von Organismen und deren späteres Leben im Eis. So wurden auch weitere Erkenntnisse über das Leben von *N. pachyderma* im Eis gewonnen. Die erhaltenen Individuenzahlen aus Eis unterschiedlicher Beschaffenheit und unterschiedlichen Alters bestätigen viele gewonnene Resultate (Spindler und Dieckmann 1986, Spindler 1990, Spindler et al. 1990, Dieckmann et al. 1991).

Besiedlung des Eises:

Allen hier unterschiedenen Eistypen (Breieis, Pfannkucheneis, säuliges Eis und Packeis) ist die sehr hohe Anreicherung von Individuen im Eis im Vergleich zur Wassersäule gemeinsam (Abb. 71; Tab. 3 Anhang).

Die hohe Anreicherung von Individuen im *Breieis* ist auf seine Entstehung zurückzuführen (Abb. 71a). Die Eiskristalle und -plättchen (Durchmesser von wenigen bis etwa 10 mm; Eicken pers. Kom. 1995) dieses Eistypes entstehen unter rauen Wetterbedingungen unter dem Einfluß von Wind und Wellen zunächst in den oberen, meist ca.

5 m Metern der Wassersäule (Eicken pers. Kom. 1995). Die vertikale Distanz kann sicherlich jedoch auch mehrere 10, möglicherweise auch mehrere 100 Meter erreichen (Reimnitz et al. 1993). Von dort steigen die Eiskristalle zur Wasseroberfläche empor, reichern sich an Ort und Stelle an und bilden schließlich einen Eisbrei, der sich langsam verfestigt. Die Kristalle sieben während ihres Aufstiegs zur Wasseroberfläche die Organismen (Ackley 1982, Garrison et al. 1983) und somit auch die Foraminiferen aus der Wassersäule, wodurch sie in das sich bildende Eis eingeschlossen werden. Während der vorliegenden Untersuchungen war das Eis dieses Typs nur einige Tage alt.

Ein Teil der Anreicherung kann jedoch auch durch Organismen verursacht worden sein, die als Kristallisationskeime dienen (Ackley 1982). Allerdings können die Zellen ebenfalls durch sogenannte "propagating wave fields" in das Eis gelangen. Durch Wellenbewegung wird Meerwasser in das Eis gespült und die darin enthaltenen Organismen bleiben im Eis haften (Ackley et al. 1987, Shen und Ackermann 1990).

Aus Laboruntersuchungen ging hervor, daß der Einschluß von Algenzellen aufgrund von "Langmuir"-Zirkulation effektiver ist als infolge Wellenganges, da aufgrund dieses Mechanismus Eiskristalle zunächst mehrfach durch die Wassersäule gewirbelt werden. Wenn der Auftrieb der Eiskristalle einen bestimmten Schwellenwert erreicht, verweilen die Kristalle im Abtriebsbereich der "Langmuir"-Zellen (Martin und Kauffmann 1981, Weeks und Ackley 1982). Durch diese Bänder zirkuliert weiterhin Wasser, weshalb fortgesetzt suspendierte Partikel wie z.B. Algenzellen herausfiltriert werden (Garrison et al. 1989).

Dahingegen nahmen Reimnitz et al. (1993) aufgrund von Tankexperimenten an, daß die Kristallisation nicht auf fremden Partikeln stattfindet und zudem die Eiskristalle auch über keine Adhäsionskräfte verfügen. Somit ist die Aufnahme von Organismen ein rein mechanischer Prozeß. Auf diese Art und Weise werden auch größere Organismen in die Zwischenräume eingeschlossen, wie z.B. Copepoden, Amphipoden, kleine Medusen, Crustaceen-Panzer und größere Algen- und Pflanzenbruchstücke.

Die Anreicherung im *Pfannkucheneis* (Abb. 71b) übertraf bei weitem die des Breieises (Abb. 71a). Dies kann auf die fortschreitenden Eisbildungsprozesse zurückgeführt werden. Denn unter dauerhaft rauhen Wetterbedingungen wird aus Breieis schließlich Pfannkucheneis. Die kontinuierliche Entstehung von Eiskristallen in der Wassersäule und deren Filtriereffekte führen zu einer anhaltenden Akkumulation planktischer Foraminiferen. Wind- und Wellenbewegungen lösen eine abgestufte Anhäufung suspendierten Materials aus (Weeks und Ackley 1982).

Seinen Namen verdankt dieses Eis, der Entstehung handteller- bis bettgroßer Eisplatten, die aufgrund des Wellenganges aneinanderreiben und somit hochgezogene Ränder besitzen. Dieses Eis gewinnt, durch Überschiebungen und Aufpressungen an Mächtigkeit, wodurch große Schollen oder durchgängige Eisdecken entstehen (Eicken 1995).

Aufgrund dieses Eisbildungsmechanismus kann eine Anreicherung von Organismen im Eis erfolgen, welche bei weitem die der Wassersäule übertrifft (Maykut 1985). Die Akkumulation im Pfannkucheneis wird jedoch limitiert, da die kontinuierlich zunehmende Eismächtigkeit zu einer Dämpfung des einwirkenden Wellenganges führt. Dies trägt zu einer Stagnation in der Bildung von Eiskristallen in der Wassersäule unterhalb der Eisdecke bei. Hierdurch wird bereits nach einigen Stunden oder Tagen das Erliegen der Anreicherung verursacht (Dieckmann pers. Kom. 1995). Aus Laboruntersuchungen ging

hervor, daß die Akkumulation aufgrund von Wellengang zu Beginn der Eisbildung vergleichsweise hoch war und mit zunehmender Dauer abnahm (Weissenberger und Grossmann, eingereicht).

Die Anreicherung im *säulenförmigen Eis* lag unter der des Pfannkucheneises (Abb. 71c). Diese Differenz wird hauptsächlich dadurch verursacht, da säuliges Eis meist unter ruhigen Wetterbedingungen an der Grenzfläche zwischen Wassersäule und Atmosphäre entsteht. Somit kann es nur sekundär zu einer Inkorporation von Individuen infolge aufsteigender Eiskristalle kommen, wie sie für Brei- und Pfannkucheneis beschrieben wurde. Eventuell führt eine aktive Wanderung von Foraminiferen aus der Wassersäule ins Eis zur gefundenen Anreicherung.

Möglicherweise entsteht säulenförmiges Eis jedoch zunächst, ähnlich wie Breieis, zu Zeiten unruhiger Wetterbedingungen in Form aufsteigender Eiskristalle in der Wassersäule. Nach dem baldigen Einsetzen ruhiger Wetterbedingungen erfolgt die Bildung des Eises schließlich nur noch an der Grenzfläche zwischen Wassersäule und Atmosphäre. Somit findet nach diesem Zeitpunkt keine Anreicherung von Organismen in Form aufsteigender Eiskristalle statt (Eicken pers. Kom. 1995).

Ackley et al. (1987) nehmen jedoch an, daß sich während der Bildung säulenförmigen Eises gewöhnlicherweise keine Anreicherung aufgrund empor steigender Eiskristalle (welche Organismen einfangen) und von "propagating wave fields" ereignen.

Allerdings kann möglicherweise eine im Ausmaß nicht bekannte physikalische (passive) Anreicherung durch aufsteigende Eiskristalle in Form von "double diffusion" erfolgen. Dieser Prozeß wird im Laufe der Eisbildung hervorgerufen, indem die absinkende dichtere Sole Wärme schneller aufnimmt als sie Salz verliert. Hierdurch werden angrenzende Wasserkörper unterhalb ihres Gefrierpunktes (entsprechend ihrer Salinität) abgekühlt. Daraufhin geschieht die Bildung eines Eiskristalls, welches infolge seines Auftriebs zur Wasseroberfläche emporsteigt. Das hierdurch entstehende Wasser sinkt erneut ab, bei einer nun veränderten Gleichgewichtsgefrieretemperatur und -salinität. Dieser Prozeß wird durch die Fähigkeit der Sole begrenzt, Wärme aufzunehmen. Bis zu diesem Zeitpunkt entstehen kontinuierlich neue Eiskristalle (Weeks und Ackley 1982).

Die Produktion dieser durch "double diffusion" gebildeter Eiskristalle ist am intensivsten in direkter Nähe zur Eisdecke, wo der Temperaturunterschied zwischen dem Wasser und der herausfließenden Sole am größten ist. Es wird angenommen, daß auf diese Weise ein bedeutender Teil des antarktischen Unterwassereises unterhalb einer säulenförmigen Eisdecke gebildet wird. Die ineinander hackenden Platten enthalten große Solezellen. Diese Zwischenräume werden daraufhin im Laufe des zunehmenden Gefrierprozesses mit säulenförmigen Eiskristallen gefüllt (Lewis und Weeks 1971).

Eine Anreicherung von Organismen im säulenförmigen Eis kann jedoch auch dadurch hervorgerufen werden, da z.B. Algen während der Neueisbildung eine geringere Dichte besitzen, hierdurch zur Oberfläche empor steigen und ins Eis eingeschlossen werden. Auch aufgrund dieses Phänomens kann im Eis eine höhere Anreicherung als in der Wassersäule stattfinden. Diese Schlußfolgerung ist jedoch rein spekulativ (Weissenberger 1992). Von Reimnitz et al. (1993) wurde mit Hilfe von Tankexperimenten jedoch ebenfalls festgestellt, daß bevorzugt Scheiben mit neutraler Dichte ins Eis eingeschlossen wurden. Möglicherweise läßt sich diese Hypothese auch auf planktische Foraminiferen (und andere Eistypen) übertragen.

Zum *Packeis* wurden alle Eisschollen ab einer Mächtigkeit von 50 cm gezählt. Diese entwickelten infolge unterschiedlicher Eisbildungsprozesse (Abb. 71d). Deshalb bestanden die Eiskernabschnitte aus Eis verschiedener Beschaffenheit. Hiermit sind die sehr variablen Individuenzahlen dieses Eistypes zu erklären. Es wurde ein Maximum von 625 Ind. \cdot l⁻¹ (AN 103 102; Mächtigkeit: 67 cm) und ein Minimum von 6 Ind. \cdot l⁻¹ (AN 103 100; Mächtigkeit: 130 cm) festgestellt. Die Eiskerne (AN 103 100, 101, 107; Mächtigkeiten jeweils: 174 cm, 130 cm, 121 cm) in der Nähe der Schelfeiskante wiesen die niedrigsten Individuenzahlen auf.

Ein bedeutender Teil der im südlichen Ozean lebenden Population von *N. pachyderma* gelangt im Laufe der Eisbildungsprozesse ins Meereis (Lipps und Krebs 1974, Spindler und Dieckmann 1986, Spindler et al. 1990, Dieckmann et al. 1991). Dabei ist der sogenannte Pfannkuchenzyklus der vorwiegende Eisbildungsprozeß der vorrückenden Eiskante im zentralen Weddellmeer. Dahingegen trägt säulenförmiges Eis nur sehr wenig zur Eisbedeckung bei und gemischt körnig/säulenförmiges Eis entsteht nur in hoch konvergenten Küstenregionen (Lange et al. 1989).

Im Frühjahr und Sommer werden die im Eis herangewachsenen Organismen durch die Eisschmelze wieder in die Wassersäule entlassen. Ein ähnliches Phänomen wurde bereits für Mikroalgen beschrieben (Clarke und Ackley 1983, Garrison et al. 1983, Clarke und Ackley 1984).

Die sehr fleckenhafte Verbreitung im Eis wird durch die unterschiedliche Entstehungsgeschichte und die hieraus resultierenden Strukturen hervorgerufen (Lange et al. 1989). Deshalb ist die Besiedlung in körnchenförmigem Eis deutlich höher als in säulenförmigem Eis (Weissenberger 1992). Körniges Eis entsteht hauptsächlich in der Wassersäule und besitzt sehr viele Zwischenräume und somit Lebensraum für Organismen. Dahingegen wird säuliges Eis vor allen Dingen an der Wasseroberfläche gebildet und beherbergt relativ wenige Organismen in den schmälere Solekanälchen (Spindler und Dieckmann 1986, Spindler 1990, Spindler et al. 1990, Dieckmann et al. 1991). Neben der Entstehungsgeschichte und der Morphologie des Eises wird die in diesem Habitat anzutreffende Besiedlung von der während der Eisbildung in der Wassersäule anwesenden Organismengemeinschaft bestimmt, da ein mehr oder weniger unselektiver Einschluß von Lebewesen stattfindet (Spindler et al. 1990, Dieckmann et al. 1991).

Die Solekanälchen und -taschen bilden den Lebensraum der Eisorganismen (Spindler et al. 1990, Dieckmann et al. 1991, Weissenberger et al. 1992). Der für diese Organismen zur Verfügung stehende Raum (somit die Solekanälchen und -taschen) ist (neben der Entstehungsgeschichte) sehr stark abhängig von unterschiedlichen physikalischen (z.B. Temperaturveränderungen), chemischen (z.B. Fällungstemperatur der Salze) und biologischen Prozessen (z.B. Absorption langwelliger Strahlung durch Algen), die auf das Eis während seiner Entwicklung einwirken (Gow et al. 1982, Weeks und Ackley 1982, Maykut 1985, Lange et al. 1989).

Die Anordnung der Solekanälchen wird in hohem Maße durch die Eistextur bestimmt (Eicken 1991). Mit zunehmendem Alter des Eises schreitet die Umgestaltung der Eiskristalle fort (Weeks und Ackley 1982). Der Durchmesser der Kanäle wird beeinflusst durch die im Eis herrschende Temperatur (Weissenberger et al. 1992). Temperaturver-

änderungen des Eises rufen interne Schmelz- und Gefrierprozesse der Sole hervor, die das Solevolumen des Eises verändern (Maykut 1985). Mit abnehmender Temperatur wird der Verzweigungsgrad der Solekanälchen verringert (Weissenberger 1992). Nach der Bildung des Eises spielen somit weitere physikalische Umgestaltungsprozesse eine Rolle (Maykut 1985).

Körniges Eis wird durch ein verzweigtes Netzwerk der Solekanälchen charakterisiert. Die Abstände zwischen den Verzweigungen sind nur wenig größer als die Durchmesser der Porenräume selbst. Die Solekanäle erreichen im Maximum einen Durchmesser von höchstens 1 mm, meistens sind sie jedoch etwas schmaler als 0,5 mm (Weissenberger et al. 1992).

In säuligem Eis besitzen die Solekanälchen eine senkrechte Ausrichtung mit nur sehr geringem Verzweigungsgrad. Die Abstände zwischen den Verzweigungen betragen ein Mehrfaches der Durchmesser der Solekanäle. Die Dicke der Solekanälchen (meist 100 bis 200 μm) weist eine sehr starke Temperaturabhängigkeit auf (Weissenberger et al. 1992).

Somit steht in körnigem Eis den Foraminiferen mehr Platz zur Verfügung als in säuligem Eis. Allerdings sollte man annehmen, daß auch aufgrund der Dimension der Solekanälchen im säuligen Eis für diese Tiere genügend Raum vorhanden sein sollte, da meist juvenile Individuen unterhalb einer Schalengröße von 200 μm eingeschlossen wurden.

Aus Untersuchungen an Diatomeen geht ein gegensätzliches Resultat hervor. Während der Eisbildung (Ergebnis eines Experimentes) wurden über 50% der Zellen der großen Diatomeenart *Thalassiosira tumida* zerstört (Grossmann und Gleitz 1993). Wahrscheinlich schränkt die räumliche Begrenzung das Wachstum von solchen Diatomeenarten ein, deren maximalste Abmessung 40 μm überschreitet (Gleitz und Thomas 1993). Auch führt während der Eisbildung eine mechanische Zerstörung von großen Diatomeenarten und von Arten mit langen Stacheln zu einem Ausschluß der Besiedlung durch diese Arten (Bartsch 1989).

Eventuell kann die stabilere Kalkschale der Foraminiferen bewirken, daß diese Tiere während der Eisbildung und den späteren Umgestaltungsprozessen nicht beschädigt werden. Die während der Herbstexpedition eingeschlossenen Individuen besaßen nur sehr selten einen Gehäusedurchmesser von über 200 μm . Allerdings wurden während der Winterexpedition ANT VIII/2 im westlichen Teil des 1. Schnittes im säulenförmigen Eis relativ viele große Tiere auch über 200 μm Gehäusegröße gefunden (siehe Kap. 4.2.3.).

Es ist ebenso zu erwarten, daß der Stoffwechsel der einzelnen Taxa eine besondere Rolle bei der Besiedlung des Eises spielt. In einigen Bereichen des Eises herrschen relativ extreme Temperaturen und Salinitäten. Aus weiterführenden Untersuchungen ging jedoch hervor, daß *N. pachyderma* vor allen Dingen Bereiche des Eises besiedelt, in denen keine sehr extremen Temperaturen und Salinitäten herrschen (siehe unten).

Eicken (1995) gibt an, daß die Solekanälchen und -poren einen der extremsten Lebensräume auf der Erde darstellen. Die Temperaturen während der Wintermonate liegen weit unterhalb der ausgeglichenen Verhältnisse in der Deckschicht. Dagegen führt die sommerliche Erwärmung zu einer Angleichung an die in der Wassersäule herrschenden Lebensbedingungen.

Vertikale Verteilung im Eis:

Der 73 cm mächtige Eiskern (AN 103 119A) wies eine charakteristische vertikale Verteilung der Individuenzahlen, mit erhöhten Abundanzen lebender Tiere in den untersten Eisschichten, auf (Abb. 73). Die beiden Maxima der Eisalgenbiomasse stimmten relativ gut mit dem Foraminiferenbestand überein. Aus einer genaueren Differenzierung der Bestandsmaxima geht jedoch hervor, daß das obere Maximum durch leere Gehäuse hervorgerufen wurde. Im Vergleich hierzu handelte es sich beim unteren Maximum um noch lebende Exemplare, die von der als Nahrungsquelle zu Verfügung stehenden erhöhten Eisalgenbiomasse profitierten.

In diesen untersten Eisschichten erreichte die Temperatur Werte, die denen der Wassersäule angeglichen waren. Ähnlich verhielt es sich mit der Solesalinität, errechnet aus der Gleichgewichtstemperatur (nach Assur 1958). Diese niedrigeren Salinitätswerte der untersten Eisschichten waren bereits den Werten der Wassersäule sehr stark angenähert.

In den meisten Eiskernen lag das Maximum der Individuenzahlen in einer Eisschicht, in der somit keine extremen Temperaturen und Salinitäten herrschten. Vielmehr war in diesen Eisschichten die Temperatur und Salinität den Werten der Wassersäule mehr oder weniger angeglichen. Es handelte sich meist um die untersten Bereiche, welche in einem Austausch mit der Wassersäule stehen.

Nicht in allen Kernen befand sich das Maximum des Foraminiferenbestandes in der Nähe des Maximums der Eisalgenbiomasse. Man kann jedoch annehmen, daß auch in den anderen Schichten des Eises genügend Eisalgen als Nahrungsquelle für den dort lebenden Foraminiferenbestand zur Verfügung standen. Diese niedrigeren Werte (bis ca. $4 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$) näherten sich oder übertrafen sogar Algenblüten in der Wassersäule des südöstlichen Weddellmeeres. Während der Sommerexpedition ANT III/3 wurde in der saisonalen Oberflächenschicht ein Maximum von $3,2 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ beobachtet (Nöthig 1988). Im Südpolarmeer werden selbst bei Algenblüten nie Werte von $15 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ überschritten und in der produktiven Nordsee erreichen diese Werte zu Zeiten der Frühjahrsblüte nur etwa 20 bis $50 \mu\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$ (Spindler und Dieckmann 1991).

Die vertikale Zonierung im Eis kann hervorgerufen werden, durch einen Transport von Individuen aus den oberen Schichten des Eises in tiefere, infolge der ausfließenden Sole. Zudem kann eine aktive Wanderung dieser Tiere in Bereiche des Eises stattfinden, in denen günstigere Lebensbedingungen herrschen. Auch Dieckmann et al. (1991) nahmen an, daß das Maximum des Foraminiferenbestandes in den untersten Schichten des Eises auf eine Wanderung von Exemplaren aus anderen Eisschichten zurückgeführt werden kann.

In den meisten Kernen herrschten die größten Foraminiferen in den mittleren Schichten des Eises vor (Abb. 74). Man kann annehmen, daß sich die hier aufhaltenden Individuen von der reichlich vorhandenen Algenbiomasse ernährten und auch heranwachsen. Es zeigt sich eindeutig, daß in den meisten Eisproben die leeren Gehäuse der oberen Eisschichten kleinere Durchmesser besaßen als die noch mit Protoplasma gefüllten Gehäuse tieferer Eisschichten. Hieraus kann man schließen, daß die leeren Gehäuse von Tieren stammen, die den Einschluß ins Eis oder die späteren Umgestaltungsprozesse nicht überlebten und abgestorben sind. Da sie keinerlei Anzeichen einer Reproduktion besaßen, kann man annehmen, daß diese Individuen vor der Zersetzung ihres Zytoplasmas keine Fortpflanzung vollzogen haben. Dahingegen wuchsen die Individuen, welche den Ein-

schluß ins Eis überlebten, heran und wanderten teilweise auch in tiefere Schichten des Eises ab (siehe hierzu aber auch Kap. 4.4.1.). Es konnten in diesem Habitat keine Anzeichen einer Reproduktion festgestellt werden.

Entwicklung des Bestandes in Eis und Wassersäule:

Abundanzen:

Die Bestandszahlen des Eises während der Herbstexpedition ANT X/3 schienen kaum von der in der Wassersäule vorhandenen Abundanz beeinflusst zu werden (Abb. 47e, 72a). So wurden in den Eiskernen, die in der Nähe des Bestandsmaximums der Wassersäule beprobt wurden, parallel dazu keine erhöhten Individuenzahlen gezählt. Dies widerspricht jedoch bereits durchgeführten Untersuchungen, nach denen der Einschluß von Organismen ins Eis sehr stark durch den in der Wassersäule vorhandenen Bestand beeinflusst wird (Dieckmann et al. 1991).

Die Ursache liegt vermutlich darin, da die größte Menge des Eises im nördlichen Weddellmeer hauptsächlich im Herbst gebildet wird, wenn das Eis nach Norden verfrachtet wird und im warmen Wasser schmilzt. Somit ist das Vorrücken der Eiskante hauptsächlich ein advektiver Prozeß (Hibler und Ackley 1983). Aus diesem Grund sollte man erwarten, daß die im Eis und in der Wassersäule lebende Population während dieser raschen Eisbildungsprozesse nicht übereinstimmt. Dies ist den unterschiedlichen Bestandszahlen zu entnehmen. Aus Untersuchungen zur Schalen- und Proloculusgröße dieses Individuenbestandes gingen jedoch weitgehende Übereinstimmungen hervor. Hieraus könnte man eventuell auf eine gegenseitige Beeinflussung beider Populationen schließen.

Größenentwicklung:

Die Gesamtheit der Individuen des Eises besaß während des westlichsten Nord/Süd-Schnittes einen etwas größeren Gehäusedurchmesser als die Exemplare der Wassersäule (17 µm; Abb. 84). Die Differenz in der Gehäusegröße zwischen den einzelnen Eisproben variierte jedoch sehr. So unterschieden sich die Individuen des neu gebildeten Eises (wie z.B.: Breieis: 76 µm) kaum von den Exemplaren der Wassersäule (81 µm), während sich in älteren Eisproben (wie z.B.: Packeis: 115 µm) größere Tiere aufhielten (Tab. 15; Abb. 88a).

Vergleichbares resultierte aus der Größenzunahme im Verlauf des westlichsten Schnittes von der Eiskante (63 µm) ins Packeis (92 µm). Es konnte eine zunehmende Schalengröße mit zunehmender Entfernung von der Eiskante beobachtet werden (Abb. 85a).

Auch innerhalb eines Eiskerns konnten bedeutende Größenunterschiede festgestellt werden. So besaßen die Individuen des Eiskerns AN 103 119A in einer Schicht von 40 bis 60 cm eine durchschnittliche Gehäusegröße von 128 µm, während die Exemplare der darunter gelegenen Wassersäule einen Wert von 64 µm aufwiesen (Abb. 90).

Dies liefert eindeutige Indizien dafür, daß die Differenz in der Gehäusegröße der Foraminiferen der Wassersäule und der verschiedenen Eisproben nicht ausschließlich durch die zum Zeitpunkt der Eisbildung in der Wassersäule anwesende Population hervorgerufen wird (Abb. 86, 89). Möglicherweise handelt es sich um eine Variation der Gehäusegröße aufgrund des Eisalters (Abb. 88a, 95). Diese Differenz gewann mit zu-

nehmender Entwicklung des Eises an Bedeutung. Sie weist somit auf im Eis stattfindendes Wachstum hin (siehe Kap. 4.3.4.).

Auch Gleitz und Thomas (1993) nehmen an, daß sich das ins Neueis eingeschlossene Phytoplankton relativ schnell den Bedingungen des Eises anpaßt und die Primärproduktion aufrecht erhalten bleibt (Gleitz und Thomas 1993). Aufgrund dessen kommt es in der Hochantarktis nicht zu einem Erlöschen der Primärproduktion mit dem Aufbau der Eisdecke, sondern sie bleibt über einen bedeutenden Zeitraum hinweg (Wochen) bestehen (Gleitz 1993). Da diese Mikroalgen eine wichtige Nahrungsquelle für den Foraminiferenbestand darstellen, muß man mit einem fördernden Einfluß rechnen.

Die Individuen des Eises besaßen nur vernachlässigbar wenige Kammern mehr (0,4) als die der Wassersäule (Abb. 84). Diese Differenz nahm ebenfalls etwas in Abhängigkeit vom Typ (Abb. 85b, 86b) und Alter (Abb. 88b, 89b) des Eises zu. Möglicherweise werden im Eis aufgrund der besseren Ernährungsgrundlage größere, jedoch nicht zusätzliche Kammern gebildet (siehe Kap. 4.3.4.).

Auch die Differenz in der Proloculusgröße war relativ gering (2 µm; Abb. 84). Entsprechend zu Gehäusegröße und Kammerzahl erwies sich dieser Unterschied jedoch wiederum variabel, je nach Alter und Typ des Eises (Abb. 85c, 86c, 88c, 89c, Tab. 16). Die Ursache ist darin zu suchen, da möglicherweise Individuen mit größerem Proloculus sehr nahe der Wasseroberfläche (<< 50 m Tiefe) leben und vor allem diese durch die fortschreitenden Eisbildungsprozesse ins Eis eingeschlossen werden.

Die ähnlichen Tendenzen von Proloculus- und Gehäusegröße wiesen wiederum auf die sehr starke Abhängigkeit des Wachstums vom Proloculusdurchmesser hin (siehe Kap. 3.1.2.3.; Abb. 32). Daraus kann man schließen, daß ein Teil der Größenentwicklung (des im Eis lebenden Bestandes) auf den größeren Proloculusdurchmesser zurückzuführen ist. Vorangegangene Untersuchungen signalisieren eindeutig einen relativ simultanen Wachstumsverlauf bei gleicher Proloculusgröße, unabhängig vom bewohnten Habitat. Somit benötigen Individuen mit großem Proloculus weniger Kammern um eine bestimmte Schalengröße zu erreichen als Exemplare mit kleinem Proloculus (Abb. 12; Kap. 3.1.2.2.). Allerdings wird die endgültige Gehäusegröße zudem eindeutig von der Aufenthaltsdauer im Eis beeinflusst (siehe Kap. 4.2.2.1.). Demzufolge ist die variable Größenzunahme nicht vollständig auf die Größe des Proloculus zurückführbar (siehe Kap. 4.3.4.).

Die ähnlichen Werte von Kammerzahl, Gehäuse- und Proloculusgröße in beiden Habitaten stellen Indizien für einen Austausch der Populationen von Eis und Wassersäule dar (siehe Kap. 4.2.3.). So kann die kontinuierliche Veränderung der durchschnittlichen Proloculusgröße im Eis nicht mit Wachstum erklärt werden. Denn nach dem Anbau der Kammern ist eine Veränderung ihrer Größe nicht mehr möglich. Das selbe trifft somit auch für den Proloculus zu. Folglich ist die Veränderung der Proloculusgröße von der Bildung einer neuen Generation abhängig. Wird angenommen, daß keine Reproduktion im Eis stattfindet (siehe jedoch Kap. 4.4.1.), so wird die Größe des Proloculus der sich im Eis befindlichen Exemplare vom Individuenbestand bestimmt, welcher zum Zeitpunkt der Eisbildung in der Wassersäule anwesend war. Dies wird dadurch bestätigt, da die Individuen der Wassersäule und des Eises ähnliche Proloculusgrößen besaßen. Allerdings muß man damit rechnen, daß der Wasserkörper unterhalb des Eises im Laufe der

Zeit wechselt (unter anderem durch eine nach Norden gerichtete Verfrachtung des Eises; siehe oben) und folglich auch der darin lebende Individuenbestand.

4.2.3. Geographische Variabilität in der Besiedlung des winterlichen Weddellwirbels (ANT VIII/2)

Die Untersuchungen während dieses Fahrtabschnittes dienten vor allen Dingen der Darstellung geographisch bedingter Variationen des Individuenbestandes der winterlichen Wassersäule und des Eises im Weddellwirbel und dessen gegenseitiger Beeinflussung.

Besiedlung der Wassersäule:

Im Laufe des 1. Schnittes wurden keine Tauprozesse beobachtet und eine typische Winterwasserschicht war ausgebildet (Foster und Carmack 1976, Gordon und Huber 1990). In die Wassersäule drangen aufgrund der starken Schneebedeckung des Eises keine bedeutenden Mengen an Licht ein. Hierdurch und da nur eine relativ schwache Schichtung ausgebildet war, fand keine sehr hohe Primärproduktion des Phytoplanktons statt (Nöthig et al. 1991).

Diesen winterlichen Verhältnissen entsprechend, wurden in der Wassersäule sehr wenige Foraminiferen angetroffen (Abb. 67d, 68c). Der Individuenbestand wies eine deutliche vertikale Schichtung auf. Der Anstieg des Bestandes an den beiden Flanken des Wirbels im Laufe des 1. Schnittes stimmte nicht vollkommen mit der dort vorzufindenden Erhöhung des Phytoplanktons überein (Abb. 67c). So wurde der Anstieg des Foraminiferenbestandes in etwas weiterer Entfernung von der Küste beobachtet, als der Anstieg der Phytoplanktonbiomasse (siehe auch Kap. 4.2.1.1.). Die relativ geringfügige Erhöhung des Individuenbestandes im Zentrum des Wirbels (St. 168) befand sich in einem Gebiet mit minimalster Mikroalgenbiomasse (Nöthig et al. 1991).

Im Laufe dieses 1. Schnittes kam es in den oberen 150 m der Wassersäule von Westen nach Osten zu einer allmählichen Abnahme des Foraminiferenbestandes, die jedoch nicht anhand des Isoliniendiagramms (Abb. 67d) zu erkennen war. Diese nur sehr schwach entwickelte Bestandsminderung konnte nicht auf die ozeanographischen Verhältnisse und die Phytoplanktonbiomasse zurückgeführt werden. Eventuell wurde sie durch die variierende Eisbedeckung hervorgerufen. Die Mächtigkeit und in diesem Fall auch das Alter des Eises nahm im Laufe dieses Schnittes ab. So bestand das Eis im Westen des Wirbels bis ca. zum Zentrum hauptsächlich aus ein- bis zweijährigen übereinander geschobenen Schollen, während das Eis im Osten einjährig war.

Obwohl der Frühling heranbrach (Augstein et al. 1991), lagen in der Wassersäule während des 2. Schnittes von Kap Norvegia nach Kapstadt noch vollkommene winterliche Verhältnisse vor. Die durchmischte Winterwasserschicht befand sich noch vollständig ausgebildet unterhalb des Eises und die Eisdecke selbst war mehr oder weniger komplett vorhanden. Während dieses Schnittes kam es zu einem Anstieg der Individuenzahlen in Richtung Norden zur Eiskante (Abb. 68c), ähnlich wie bereits für andere Fahrtabschnitte beschrieben (siehe Kap. 4.2.1.3., Kap. 4.2.1.4.).

Besiedlung des Eises:

Bei der Untersuchung des im Eis lebenden Individuenbestandes konnten unterschiedliche Besiedlungsstrukturen in Abhängigkeit von der geographischen Position der Eiskerne, deren Alter, Textur und Mächtigkeit (Abb. 79, 80), beobachtet werden.

Auffällig war, daß im Laufe des 1. Schnittes vor allen Dingen in den Kernen mit interner Besiedlung und gleichzeitig interner und Bodenbesiedlung, die höchsten Individuenzahlen enthalten waren (Abb. 76b, 79).

In einigen Eiskernen scheint das Besiedlungsmuster von der im Eis vorhandenen Eisalgenbiomasse beeinflusst zu werden (Abb. 80). Aber auch die Eistextur bestimmt, jedoch nicht in allen Fällen, die Besiedlung des Eises (siehe Kap. 4.2.2.2.). So wurde im Eiskern AN 82 257 (Westen des Untersuchungsgebietes) mit interner Besiedlung eine sehr hohe Abundanz angetroffen, dieser Kern besaß einen hohen Anteil granulärer Beschaffenheit und das Maximum der Eisalgenbiomasse im mittleren Bereich (Abb. 80a). Dahingegen war im Kern AN 82 256, ebenfalls mit interner Besiedlung, zwar eine Übereinstimmung mit der Eisalgenbiomasse zu erkennen, aber die Eistextur im mittleren Bereich wies nur einen sehr geringen Anteil granulärer Beschaffenheit auf.

Auch die Eiskerne in der Mitte des Transekts mit gleichzeitig interner- und Bodenbesiedlung, besaßen einen erhöhten Anteil an granulärer Beschaffenheit (Abb. 80c). Die Eiskerne der zweiten Hälfte der Schnittes, welche keine oder aber nur sehr wenige Individuen in den untersten Schichten beherbergten, bestanden zum großen Teil aus einer säulenförmigen Textur. Ferner besiedelten die Foraminiferen hauptsächlich Bereiche des Eises, in denen die Temperatur knapp über dem Gefrierpunkt lag und somit der Wassersäule mehr oder weniger angeglichen war (siehe Kap. 4.2.2.2.).

Im Gegensatz zu vorangegangenen Studien wurden jedoch auch zwei- bis mehrjährige Eisschollen (AN 82 256, AN 82 257) untersucht (Abb. 80a). Vor allen Dingen das westliche Weddellmeer wird charakterisiert durch das Vorhandensein von ein- bis zweijährigem Eis. Kennzeichen dieser mehrjährigen Kerne ist sehr häufig eine interne Besiedlung (Dieckmann pers. Kom.). Somit ist diese Besiedlung der westlichsten Kerne eventuell auch auf deren Alter und nicht nur auf das Vorhandensein einer granulären Eistextur zurückzuführen.

Möglicherweise ist ein Teil des Bestandes (unterer Eisschichten) durch sommerliche Tauprozesse (an der Grenze zwischen Eis und Wassersäule) in die Wassersäule gelangt, die Population im nun mittleren Bereich ist somit im Eis zurückgeblieben. Dieses Eis wurde im darauffolgenden Herbst und Winter erneut Eisbildungsprozessen ausgesetzt, die (abgesehen von der Eisbildung aufgrund des Schnees) an der Unterseite der Schollen erfolgten. Diese Eisbildungsprozesse in der winterlichen eisbedeckten Wassersäule führen nur zu einer sehr geringen Anreicherung von Organismen im Eis. Dieser neu gebildete Bereich des Eises ist folglich nur sehr schwach besiedelt. Allerdings wurde schon mehrfach auf eine Wanderung von Foraminiferen innerhalb des Eises geschlossen (siehe Kap. 4.2.2.2.). Auch Mikroalgen begeben sich, wenn man eine im unteren Bereich besiedelte Eisscholle umdreht, wieder zur nun neuen unteren Seite des Eises zurück (Weissenberger pers. Kom. 1995). Möglicherweise unterbleibt in diesen westlichen Kernen eine solche Wanderung, da im mittleren Bereich der Schollen relativ hohe Mikroalgenbiomassen und Temperaturen herrschen (Abb. 80a).

Im Laufe des 2. Schnittes war die heterogene Verteilung der Besiedlungsstrukturen im Vergleich zum 1. Schnitt auffällig (Abb. 79). Der Wechsel zwischen Eiskernen mit Bodenbesiedlung und interner und Bodenbesiedlung zugleich kann eventuell auf die in den Kernen anzutreffende unterschiedliche Eistextur zurückgeführt werden.

Entgegen bereits gewonnenen Erfahrungen (Spindler et al. 1990, Dieckmann et al. 1991) wurden zu Beginn des 2. Schnittes keine Individuen in den Eiskernen gezählt (Ausnahme: Kern AN 82 284). Im Gegensatz hierzu konnte im Norden ein relativ hoher Bestand beobachtet werden (Kap. 4.3.2.).

Vergleich der Populationen von Eis und Wassersäule:

Die vorzufindenden geographischen Variationen in der Besiedlung des Eises und der Wassersäule im Weddellwirbel resultieren aus den herrschenden Eisdrift- und Strömungsverhältnissen. Diese werden in erster Linie durch die vorhandenen Winde beeinflusst. Die durchschnittlichen Windgeschwindigkeiten im westlichen Weddellmeer betragen je nach Jahreszeit von $2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Sommer) bis $7,9 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Frühjahr). Sie besitzen somit weit- aus höhere Geschwindigkeiten als die Eisdrift, die zwischen $0,05 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Sommer) und $0,25 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (Frühjahr) schwankt (Kottmeier et al. 1992). Die Strömungsgeschwindigkeit weist keinen so hohen Wert auf wie die Eisdrift. Im Zentrum des Wirbels existieren Strömungsgeschwindigkeiten von nur wenigen Zentimetern pro Sekunde (Carmack und Foster 1975, Fahrbach et al. 1991), während an den Grenzen des Wirbels 10 bis $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ gemessen wurden (Kottmeier und Hartig 1990, Fahrbach et al. 1991).

Das Zentrum des Wirbels befindet sich aufgrund der Untersuchungen von Kottmeier und Hartig (1990), die auf Studien der Eisdrift beruhen, und von Comiso und Gordon (1987), welche auf der Studie geopotentieller Anomalien basieren, in der Nähe von $68^\circ\text{S}/30^\circ\text{W}$. Die Positionen der Stationen mit gleichzeitig interner- und Bodenbesiedlung liegen in unmittelbarer Nähe dieser geographischen Daten.

Die Eisdrift des zirkumantarktischen Meereisgürtels wird, wie bereits erwähnt, hauptsächlich vom Wind bestimmt. Die Verdriftung des Eises im Weddellwirbel findet somit im Osten von Norden nach Süden, im Süden von Osten nach Westen, im Westen an der antarktischen Halbinsel vorbei von Süden nach Norden und im Norden schließlich von Westen nach Osten statt (Hibler und Ackley 1983). Im Gegensatz hierzu wird die Strömung des darunter gelegenen (Winter) Wassers in erster Linie (Ausnahme: Küstenregionen) durch die bestehende Eisdrift verursacht (Eicken pers. Kom. 1995). Diese Faktoren bewirken im Weddellwirbel eine im Uhrzeigersinn weisende Zirkulation der Eis- und Wassermassen, wobei Drift- und Strömungsgeschwindigkeiten nicht übereinstimmen.

Die Populationen beider Habitate wurden zu dieser Jahreszeit wie folgt charakterisiert. Eine Erhöhung des Bestandes im Eis (Abb. 76b) wurde dort festgestellt, wo auch viele Individuen in der Wassersäule lebten (Abb. 67d). Dies betraf die westliche Flanke und das Zentrum des Wirbels. Genau in diesen Gebieten, mit erhöhter Individuenzahl im Eis und der Wassersäule, herrschte zudem eine interne Besiedlung. Eine Ausnahme hiervon stellte die östliche Flanke des 1. Schnittes dar. Dort kam es zu einer Erhöhung des Be-

standes in der Wassersäule, welche jedoch nicht von der Individuenzahl des Eises reflektiert wurde. In diesem Areal waren meist keine Tiere in den Eiskernen vorhanden.

Die Individuen im westlichen Teil des 1. Schnittes im Eis und der Wassersäule erreichten einen größeren Gehäusedurchmesser als im östlichen Teil des Schnittes. Während des 2. Schnittes besaßen die Exemplare einen ähnlich großen Gehäusedurchmesser wie im östlichen Teil des 1. Schnittes. Somit war festzustellen, daß mit abnehmendem Alter und abnehmender Mächtigkeit des Eises (Abb. 76) die Gehäuse- (Abb. 93a) und Proloculusgröße (Abb. 26, Kap. 3.1.2.3.) der im Eis und in der Wassersäule lebenden Individuen sank. Eine gegenteilige Tendenz konnte anhand der Kammerzähl festgestellt werden (Abb. 93b).

Das in Uhrzeigersinn rotierende Zirkulationssystem des Weddellwirbels verursacht eine Zeitspanne von ca. 1½ Jahren für den vollen Umlauf einer Eisscholle vom östlichen Weddellmeer bis zur Antarktischen Halbinsel (Eicken 1995). Auf dieser Zeitdauer beruht möglicherweise das größere Gehäuse der im Eis lebenden Individuen des westlichen Weddellmeeres (siehe Kap. 4.3.4.). Diese wurden vermutlich hauptsächlich als juvenile Stadien unter herbstlichen Bedingungen im östlichen Weddellwirbel eingeschlossen und besitzen deshalb zudem einen vergleichsweise großen Proloculusdurchmesser (siehe Kap. 4.2.1.2.). Aber auch in anderen Arealen des Weddellwirbels ist ein Einschluß von Organismen unter derartigen Verhältnissen anzunehmen (siehe Kap. 4.4.2.).

Der niedrige prozentuale Anteil an Foraminiferen mit gametogenetischer Verkalkung besaß seinen höchsten Wert vor allen Dingen im älteren Eis im Westen des 1. Schnittes, deshalb ist eine Reproduktion in diesem Habitat auszuschließen (Abb. 78b). Aber auch Individuen mit Kümmerkammern wurden hauptsächlich im Eis dieses Gebietes angetroffen (Abb. 78a). Deren relativ großer Gehäusedurchmesser deutet darauf hin, daß dieses Merkmal in diesem Fall möglicherweise aufgrund einer bevorstehenden Reproduktion angelegt wurde. In der Wassersäule dieses Gebietes wurde ein etwas erhöhter prozentualer Anteil an Exemplaren mit gametogenetischer Verkalkung (und Kümmerkammer) vorgefunden (Abb. 69a,b).

Geht man von Wachstum im Eis und einem Austausch der Populationen dieser beiden Habitate aus, bilden die meisten herangewachsenen Exemplare des Eises (Kap. 4.3.4.) vermutlich erst nach dem Erreichen der Wassersäule eine gametogenetische Verkalkung. Die Höhe der Reproduktion aufgrund dieses Phänomens scheint jedoch nicht sehr bedeutend zu sein, dies zeigen die sehr niedrigen prozentualen Werte an Tieren mit gametogenetischer Verkalkung in der Wassersäule dieses Gebietes. Diese sind typisch für die winterliche Wassersäule, in der keine oder aber nur eine sehr geringe Reproduktion stattfindet.

Anscheinend wirkt sich in diesem Fall die Existenz des in dieses Gebiet verfrachteten älteren Eises, aufgrund seiner Diagenese (in Übereinstimmung mit den darin lebenden Organismen), positiv auf das Wachstum der in diesem Habitat und in der Wassersäule lebenden Individuen aus. Dies kann möglicherweise auf die relativ hohe Gehäuse- (Abb. 93) und Proloculusgröße (Abb. 26, Kap. 3.1.2.3.) der in diesem Areal aus beiden Habitaten stammenden Individuen zurückgeführt werden.

Aufgrund des geringen Lichteintrages ist in ganzjährig eisbedeckten Gebieten (auch in den Sommermonaten), die Primärproduktion in der Wassersäule erheblich eingeschränkt (Eicken 1995). Dies müßte eigentlich zu einem reduzierten Wachstum (und somit kleineren Proloculi) in der Wassersäule dieses Areals führen. Infolge der hohen Schalen- und Proloculusgröße in beiden Habitaten kann auf eine gegenseitige Beeinflussung beider Populationen geschlossen werden. Dies wird eventuell dadurch hervorgerufen, da in Anwesenheit einer ständig bestehenden Eisbedeckung konstant Deformationshöhlen gebildet und zerstört werden, wodurch kontinuierlich photosynthetisch fixiertes Karbonat in das Nahrungsnetz der Wassersäule gelangt (Gleitz 1993). Möglicherweise erreichen auch auf derartige Wege planktische Foraminiferen das Wasser.

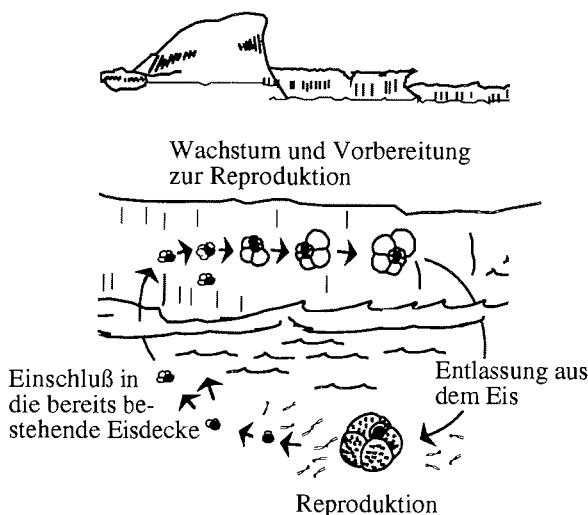


Abb. 94 Schematisierte Darstellung eines aktiven bzw. passiven Austausches der Individuen zwischen (älterem) Eis und der Wassersäule (ANT VIII/2; Westen).

Aus den vorliegenden Daten ergeben sich somit einige charakteristische Übereinstimmungen der im Eis und in der Wassersäule lebenden Populationen über eine relativ große geographische Distanz hinweg. Diese offenbaren sich in den Abundanzen (Abb. 67d, 76b), der Ausbildung reproduktiver Merkmale (Abb. 69, 78), den Kammerzahlen (Abb. 93b), der Gehäusegröße (Abb. 93a), dem Proloculusdurchmesser (Abb. 26) und der Besiedlungsstrukturen des Eises (Abb. 79, 80). Die vorhandenen Resultate lieferten jedoch lediglich Indizien für einen aktiven bzw. passiven Austausch der Populationen von Eis und Wassersäule (Abb. 94 und Kap. 4.1.2.3.). Ähnliche Verhältnisse in Eis und Wassersäule, die auf eine gegenseitige Beeinflussung hinweisen, wurden zu fast allen Jahreszeiten und in nahezu allen untersuchten Gebieten angetroffen (siehe Kap. 4.2.2.2.).

Eine gegenseitige Beeinflussung der Populationen von Eis und Wassersäule wird durch die Beobachtung unterstützt, da die Besiedlung des Eises erheblich von der zum Zeitpunkt der Eisbildung in der Wassersäule vorhandenen Population abhängig ist (Spindler et al. 1990). Im Anschluß an die Anreicherung im Eis werden die in diesen beiden Habitaten lebenden Bestände in unterschiedliche Gebiete des Weddellmeeres transportiert. Dies wird verursacht, durch die unterschiedlichen Drift- und Strömungsgeschwindigkeiten des Eises und des Oberflächenwassers. Aus diesem Grunde dürften sich beide Populationen in keiner Weise ähneln.

Auch Nöthig et al. (1991a) fanden, daß während dieser Expedition quer durchs gesamte Weddellmeer eine klare Abhängigkeit des im Eis lebenden Organismenbestandes von den hydrographischen Verhältnissen in der darunter gelegenen Wassersäule zu bestehen schien.

4.3. Einige ausgewählte Aspekte zur Bestandsentwicklung

4.3.1. Beobachtungen zur Existenz anderer Arten

Stellenweise war es möglich, vor allen Dingen in den nördlichen Bereichen des Untersuchungsgebietes, auch andere Arten planktischer Foraminiferen zu protokollieren. Deren Abundanzen trugen jedoch nicht entscheidend zum Verständnis der Biologie von *N. pachyderma* bei. Zu diesen Arten gehörten in der Nähe der Antarktischen Halbinsel bis ca. 65° Süd: *G. ruber* (d'Orbigny), *Globigerina bulloides* d'Orbigny, *N. dutertrei* (d'Orbigny) und *T. quinqueloba* (Natland). Als Ausreißer können einige Individuen von *T. quinqueloba* und ein Exemplar von *G. bulloides* im Eis dieses Gebietes gewertet werden. In der Wassersäule des östlichen Weddellmeeres war bis ca. 62° Süd *T. quinqueloba* anzutreffen.

Donner und Wefer (1995) fanden im Gebiet des Maud Rises (65°S) neben *N. pachyderma* auch *G. quinqueloba*, *G. ruber* und *Globigerinita glutinata* (Tab. 19). Sie führten dies auf die existierende Polynia zurück. So findet ein Transport von Saatpopulationen aus anderen Regionen statt. Infolge des in der Polynia herrschenden Auftriebs gelangen die Organismen zur Wasseroberfläche, wo sie reproduzieren.

4.3.2. Saisonale Bestandszahlen

Wassersäule:

Die voran geschilderten Studien wiesen auf eine ausgesprochene Saisonalität in der Populationsentwicklung hin. Die höchsten Abundanzen konnten in der Oberflächenschicht des Sommers (ANT III/3) im südöstlichen Weddellmeer (Vestkapp) beobachtet werden (Tab. 16). Dahingegen handelte es sich beim winterlichen Individuenbestand (ANT V/3) des selben Gebietes um deutlich reduzierte Zahlen.

Tab. 16 Saisonale Entwicklung der maximalen Bestandszahlen in den oberen Bereichen der Wassersäule.

Jahreszeit	Gebiet	Expedition	Maximale Bestandszahlen [Ind. l ⁻¹]	
			von:	bis:
Sommer	- Vestkapp -	ANT III/3	0,739	0,03
Herbst	- südöstliches - - Weddellmeer -	ANT X/3	0,266	0,007
Winter	- Vestkapp-	ANT V/3	0,022	0,001
Winter	- Weddellwirbel -	ANT VIII/2	0,037	0,005
Winter	- Eisrand -	ANT V/3	0,062	0,001
Winter	- ACC -	ANT V/3	5,016	
Winter	- Eisrand -	ANT V/2	0,096	0,001

Eine Übergangssituation zwischen diesen beiden Jahreszeiten konnte mit Hilfe der während der herbstlichen Eisbildungsprozesse gewonnenen Daten dargestellt werden. Diese Resultate stammen aus einem etwas nordöstlicher gelegenen Gebiet.

Die im Laufe des Winters im Vestkapp-Gebiet erhaltenen Werte sind typisch für den gesamten mit Eis bedeckten winterlichen Weddellwirbel (ANT VIII/2). Leicht erhöhte Bestandszahlen konnten in den Küstenregionen des Wirbels (Küstenstrom) erhalten werden.

Aus Untersuchungen zur winterlichen Eisrandgesellschaft des östlichen Weddellmeeres (ANT V/2, ANT V/3) gingen Individuenzahlen hervor, welche die des gesamten winterlichen Weddellwirbels übertrafen, wahrscheinlich induziert durch den Einfluß des Antarktischen Zirkumpolarstroms (ACC). Unterstützt wird dieser Befund durch die höchsten Bestandszahlen der gesamten Untersuchung, die auf einer direkt im Antarktischen Zirkumpolarstrom gelegenen Station des östlichen Weddellwirbels (ANT V/3) beobachtet wurden. Deren Zahlen übertrafen sogar die des sommerlichen südöstlichen Weddellmeeres. Somit scheint das Gebiet südlich der Antarktischen Divergenz selbst im Sommer für diese an extreme Verhältnisse angepaßte Art nicht unbedingt ein derartig günstiger Lebensraum darzustellen wie das Gebiet des Antarktischen Zirkumpolarstroms.

Eis:

Während der Herbstexpedition (ANT X/3) konnte im Laufe der Entwicklung des Eises (z.B. vom Breieis zum Pfannkucheneis) eine Zunahme der Individuenzahlen im Eis infolge einer fortschreitenden Anreicherung beobachtet werden (Abb. 71, Tab. 13).

Tab. 17 Maximale und minimale durchschnittliche Abundanzen in den Eiskernen unterschiedlicher Jahreszeiten.

Saison	Expedition	Abundanzen [Ind. l ⁻¹]	
		maximal	minimal
Sommer	ANT IX/3	210	0,3
Herbst	ANT X/3	835	32
Winter	ANT V/3	746	247
Winter	ANT VIII/2	12	0.018

Aus dem Individuenbestand des Eises anderer Expeditionen (ANT IX/3 (Tab. 12), ANT V/3 (Tab. 14), ANT VIII/2 (Abb. 76b) ergab sich jedoch kein Zusammenhang zwischen der Mächtigkeit des Eises (und somit mehr oder weniger auch dessen Alter) und des in ihm lebenden quantitativen Bestandes.

Auffällig war der sehr hohe Individuenbestand in den Eiskernen der Winterexpedition ANT V/3 (Position: winterliche Eisgrenze des nordöstlichen Weddellmeeres), dieser übertraf den Bestand anderer Expeditionen um ein vielfaches (Tab. 17). Dies könnte möglicherweise auf den Einfluß des Antarktischen Zirkumpolarstroms zurückgeführt werden, welcher zu dieser Jahreszeit in diesem Gebiet einen sehr hohen Foraminiferenbestand beherbergt (siehe Kap. 4.2.1.3., Kap. 4.2.1.4.). Die bereits veröffentlichten Daten der Expedition ANT V/2, zeigen ein ähnliches Verteilungsmuster der Foraminiferen im Eis wie in der Wassersäule. So wurden in Eisrandnähe sehr viele Tiere im Eis gefunden, im Gegensatz zum Eis in Schelfnähe, wo nur sehr wenige Foraminiferen im Eis eingeschlossen waren (Dieckmann et al. 1991). Es scheint, daß *N. pachyderma* vor allen Dingen im Spätwinter vom Nordwesten (durch den Antarktischen Zirkumpolarstrom) ins nordöstliche Weddellmeer transportiert wird. Dies führt infolge der fortschreitenden Eisbildungsprozesse zum Einschluß dieser Tiere in das Eis, wo sie akkumulieren. Möglicherweise unterliegen die Kerne, welche dieses Gebiet erreichen, zudem einer fortgesetzten Anreicherung von Individuen aufgrund sogenannter "propagating wave fields" (siehe Kap. 4.2.2.2.).

Andererseits könnte es sich auch um Kerne handeln, welche im Laufe von herbstlichen Eisbildungsprozessen gebildet wurden, somit reich mit Foraminiferen besiedelt sind und in dieses Gebiet verfrachtet wurden (Kap. 4.2.1.2.).

Nur zwei sehr nahe der Schelfeiskante entnommene Packeiskerne (AN 103 114, AN 103 102) der Herbstexpedition ANT X/3 (Abb. 72) näherten sich den Werten der Expedition ANT V/3. Die Population der Sommerexpedition ANT IX/3 (Tab. 12, siehe Kap. 3.2.2.1.) wurde ebenfalls durch keine derartig hohen Bestände ausgezeichnet. Besonders die Population des Eises der Winterexpedition ANT VIII/2 (Abb. 76b) erreichte im gesamten Weddellwirbel keine vergleichbar extremen Werte.

Möglicherweise ist die erhöhte Individuenzahl der Eiskerne in der Nähe des Antarktischen Zirkumpolarstroms auf die dort herrschende enorme Akkumulation und den Transport von Eiskernen in dieses Gebiet zurückzuführen. Diese Hypothese wird unterstützt durch den im Eis lebenden Individuenbestand des 2. Schnittes der Winterexpedition ANT VIII/2. Eventuell wird die sehr schwache Besiedlung des Eises im Süden dieses Schnittes durch die Verfrachtung des Eises in nördliche Richtung im Laufe der Eisbildungsprozesse hervorgerufen. Dies führt zum Wegtransport von unter herbstlichen Bedingungen gebildeten und somit reich besiedelten Eisschollen. Verursacht werden derartige Verfrachtungen unter anderem deshalb, da die größte Ausdehnung der Eisdecke im Herbst erfolgt, wenn das Eis nach Norden verfrachtet wird und im warmen Wasser schmilzt (Hibler und Ackley 1983). Im Winter hingegen entsteht in diesem Gebiet das Eis hauptsächlich über einer sehr schwach besiedelten Wassersäule, was zu einer sehr geringen bis keinen Anreicherung an Exemplaren in den Eiskernen führt (siehe Kap. 4.2.3.).

Anhand der Individuenzahlen des Eises konnte keine Saisonalität festgestellt werden. Aufgrund des Fehlens einer saisonal bedingten Erhöhung des im Eis lebenden Bestandes kann eine Reproduktion im Eis ausgeschlossen werden (siehe aber Kap. 4.4.1.).

Aus diesem zusammenfassenden Überblick kann man somit folgern, daß in niederen Breitengraden mehr Tiere im Eis eingeschlossen leben als in höheren Breiten, relativ unabhängig von der Jahreszeit und vom Typ des Eises. Die zu beobachtenden geographischen Variationen sind somit eher mit dem zur Zeit der Eisbildung in der Wassersäule vorhandenen Individuenbestand, mit der anschließenden Verfrachtung des Eises und den in der Wassersäule am Untersuchungsort herrschenden Bestandsverhältnissen zu erklären (siehe Kap. 4.2.3.).

Spindler et al. (1990) hingegen fanden in geographisch identischen Regionen eine Zunahme der im Eis lebenden Individuen von Frühjahr bis Sommer.

4.3.3. Reproduktion

Kümmerkammern:

Der relativ hohe prozentuale Anteil an Individuen mit Kümmerkammern (12%, Abb. 63) während des Winters (ANT V/3) und deren verhältnismäßig kleine durchschnittliche Gehäusegröße von 160 μm (Tab. 11) (kleiner als Exemplare mit normal geformter letzter Kammer: $\bar{x} = 170 \mu\text{m}$) deuten ausgesprochen auf die Bildung infolge einer Stresssituation

hin. Auch während anderer Winterexpeditionen (ANT V/2 und ANT VIII/2: 6%) wurden verhältnismäßig viele Individuen mit Kümmerkammern beobachtet.

Die relativ wenigen Individuen mit Kümmerkammern während des Sommers (ANT III/3: 2%, Abb. 41) besaßen ein vergleichsweise großes Gehäuse. Dieses erreichte im Mittelwert einen größeren Durchmesser ($\bar{x}=221 \mu\text{m}$; Tab. 9) als das der Tiere mit normal geformter letzter Kammer ($\bar{x}=199 \mu\text{m}$). Ihre Gehäusegröße entsprach einer für reproduzierende Exemplare charakteristischen Größe (Individuen mit gametogenetischer Verkalkung: \bar{x} : ca. $295 \mu\text{m}$; Tab. 9). Dies könnte darauf hinweisen, daß zu dieser Jahreszeit Kümmerkammern unter anderem auch aufgrund einer Reproduktion angelegt werden. Eine Kümmerkammer würde in diesem Fall, wie bereits für *G. sacculifer* von Hemleben et al. (1987) angenommen, anstatt einer normal geformten letzten Kammer angelegt und nicht eine zusätzlich gebildete Kammer darstellen.

Aber bereits im Laufe der herbstlichen Eisbildungsprozesse (ANT X/3: 6%) wurden vergleichsweise viele Kümmerkammern, von relativ kleinen Individuen, geformt ($154 \mu\text{m}$; Tab. 10). Zu dieser Jahreszeit bestand eine noch rege Reproduktion in der jedoch bereits winterlich geprägten Wassersäule.

Ebenfalls auf die Bildung infolge von Umweltstreß weist der relativ hohe prozentuale Anteil an Individuen mit Kümmerkammern unterhalb der Eisdecke im Laufe der Untersuchungen zur winterlichen Eisrandgesellschaft des östlichen Weddellmeeres hin (Abb. 57a, Kap. 3.2.1.3.). Im Gegensatz hierzu wurden Tiere mit gametogenetischer Verkalkung fast ausschließlich am Eisrand beobachtet.

Auch Berger (1970) und Hecht und Savin (1972) nahmen bereits an, daß die Bildung einer Kümmerkammer die Folge ungünstiger Lebensbedingungen ist. So ist es möglich, daß Individuen in ihrer Entwicklung unter Streßbedingungen eine oder mehrere Kümmerkammern anbauen und schließlich das Wachstum mit normalgeformten Kammern fortsetzen.

Aus Untersuchungen an *G. sacculifer* geht hervor, daß das komplizierte Wirken von Salinität und Temperatur (vor allen Dingen) die Bildung einer Kümmerkammer beeinflusst. Exemplare mit normal geformten Kammern besitzen eine Reproduktionsrate, aus der in etwa eine mittlere Lebensdauer resultiert. Dahingegen besitzen bei niedrigen Temperaturen Individuen mit längerer Überlebensdauer meist eine Kümmerkammer. Diese Zeitspanne beträgt jedoch nur einige Tage (Hemleben et al. 1987).

Individuen mit Kümmerkammern des Winters (während unvorteilhafter Lebensbedingungen) stellen somit eventuell diejenigen dar, welche diese Kammer aufgrund einer Streßsituation gebildet haben. Man muß annehmen, daß die im Winter sehr reduziert, wenn überhaupt stattfindende Reproduktion zur Bildung von Gameten und Nachkommen führt, welche unter den ungünstigen winterlichen Bedingungen eine nur sehr geringe Überlebenschance aufweisen.

Aus Untersuchungen, die von Bijma et al. (1990) an *G. sacculifer*, *G. ruber*, *Globigerinoides conglobatus*, *Gobigerinella siphonifera*, *O. universa*, *N. dutertrei* und *Globorotalia menardii* durchgeführt wurden, ging hervor, daß die Häufigkeit der Bildung einer Kümmerkammer bei diesen Arten unter extremen Temperaturen und Salinitäten reduziert ist. Somit ist eine Kümmerkammer kein Zeichen von Umweltstreß. Es wird für diese

Organismen unter extremen Umweltbedingungen zunehmend schwieriger, das Fortpflanzungsstadium zu erreichen und zu reproduzieren.

Hemleben et al. (1989) nahmen an, daß der Anbau einer Kümmerkammer als reproduktives Merkmal auf der übermäßigen Entleerung des Zytoplasmas an Kalziumionen während der Gametogenese beruht und nicht die Folge von Umweltstreß ist. Die an die Bildung einer Kümmerkammer anschließende terminale Kalzitausschüttung und/oder Verkalkung verändert die Oberflächentextur und die Gesamtmorphologie des Gehäuses bei vielen Arten.

Ein mögliches Kennzeichen für die Bildung von Kümmerkammern aufgrund von Reproduktionsstreß ist deren häufig anzutreffende schwache Verkalkung. Die enge Beziehung der Bildung dieser Kammer zur Reproduktion läßt die Vermutung zu, daß in einigen Fällen die Bildung der letzten Kammer zur völligen Entleerung des Kalziumkarbonat-Depots führen würde. Aufgrund dessen wäre das Anlegen einer gametogenetischen Verkalkung nicht mehr möglich. Deshalb findet häufig eine relativ schwache Verkalkung dieser letzten und zudem kleineren Kammer statt (Bijma pers. Kom. 1995).

Vorliegende Daten lassen darauf schließen, daß es möglicherweise zwei Ursachen für die Bildung von Kümmerkammern bei *N. pachyderma* gibt (Abb. 44, 65). Kümmerkammern aufgrund von Umweltstreß werden meist von kleineren Individuen unter ungünstigen Lebensbedingungen gebildet. Häufig setzten diese Exemplare anschließend ihr Wachstum mit normal geformten Kammern fort. Die zur Verfügung stehenden Daten lassen darauf schließen, daß dieser Einfluß die hauptsächlichste Ursache für die Bildung dieses Merkmals ist. Im Gegensatz hierzu werden Kümmerkammern infolge von Reproduktionsstreß vor allen Dingen von größeren Individuen angelegt. Dies ist überwiegend während vorteilhafter Lebensbedingungen zu beobachten.

Gametogenetische Verkalkung:

Der prozentuale Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen lag während des Sommers (ANT III/3: 9%; Abb. 41) erheblich über den Werten der Winters (ANT V/2: 2%; ANT V/3: 2%, Abb. 63; ANT VIII/2: 1%). Zudem erreichten die Individuen mit reproduktiven Merkmalen im Sommer (CC: 295 µm, CC+KÜKA: 292 µm; Tab. 9) eine höhere durchschnittliche Schalengröße als die Individuen im Winter (CC: 234 µm, CC+KÜKA: 228 µm; Tab. 11). Dies läßt auf eine rege Fortpflanzung in der Wassersäule des südöstlichen Weddellmeeres während der sommerlichen Jahreszeit schließen. Im Vergleich hierzu wies die Winterpopulation des gesamten Weddellwirbels keine oder aber eine nur sehr schwach entwickelte Reproduktion auf.

Im Herbst (ANT X/3: 7%) erreichte die Population des südöstlichen Weddellmeeres einen dem sommerlichen Bestand vergleichbaren Anteil an Exemplaren mit reproduktiven Merkmalen. Diese hohe Reproduktion während herbstlicher Eisbildungsprozesse vermag einen intensiven Einschluß von juvenilen Individuen in das sich neu bildende Meereis auszulösen (siehe Kap. 4.2.1.2.).

Reproduktionsrate:

Eine gametogenetische Verkalkung wurde von den Individuen des Sommers (137 μm ; Abb. 44b,c) und des Winters (148 μm ; Abb. 65b,c) bereits ab einer relativ kleinen Gehäusegröße angelegt. Carstens (1988) stellte bei Individuen aus der Grönlandsee ab einer Gehäusegröße von 80 μm einen Beginn der Bildung von Kümmerkammern und gametogenetischer Verkalkung fest.

Unterhalb einer Gehäusegröße von 200 μm fand während beider Jahreszeiten gewöhnlich keine Reproduktion statt. Ein Beginn des terminalen Stadiums wurde aufgrund ontogenetischer Messungen bei 179 μm angegeben (Tab. 1). Die Individuen dieses Stadiums besaßen eine durchschnittliche Größe von ca. 225 μm (Kap. 3.1.2.1., Abb. 10). Die Resultate dieser beiden Darstellungen stimmen somit durchaus überein.

Die Reproduktionsraten, errechnet anhand der Individuen des Sommers (Abb. 45) und des Winters (Abb. 66), zeigten deutlich unterschiedliche Entwicklungen. Die Population des Sommers wies, im Vergleich zur Winterpopulation, erst bei einem größeren Gehäusedurchmesser einen erhöhten Anteil an Individuen mit gametogenetischer Verkalkung auf. Da während der Gametogenese das Zytoplasma fast vollständig in Gameten aufgelöst wird, werden wahrscheinlich unter günstigen Bedingungen im Sommer von den zu dieser Jahreszeit reproduzierenden größeren Individuen mehr und größere Gameten gebildet, welche möglicherweise außerdem reichlicher mit Reservestoffen ausgerüstet sind (siehe Kap. 4.1.2.3.). Dies könnte ebenfalls zur Erhöhung des Reproduktionserfolges in der sommerlichen Wassersäule gegenüber dem Winter führen. Somit findet unter ungünstigen Bedingungen im Winter bei einer kleineren Gehäusegröße die Reproduktion statt, die jedoch zu dieser Jahreszeit nur sehr reduziert (wenn überhaupt) durchgeführt wird.

Größendifferenz unterschiedlicher Morphotypen:

Die Entwicklung der sukzessiven Größenzunahme pro angebaute Kammer der Sommerpopulation (ANT III/3) wies, bezogen auf einzelne Morphotypen, eindeutige Differenzen auf (Abb. 43). Die Exemplare mit Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung lagen in ihrer Größenentwicklung zwischen den Individuen mit Kümmerkammer und den Individuen mit gametogenetischer Verkalkung.

Die geringe durchschnittliche Gehäusegröße der Individuen mit ausschließlich Kümmerkammern läßt sich auf deren letzte kleine Kammer zurückführen. Die Differenz dieser Exemplare von 40 μm zu den Individuen mit Kümmerkammer und gametogenetischer Verkalkung wird hervorgerufen durch die sekundär angelegte Kalkschicht, deren Stärke demnach 20 μm beträgt. Die zusätzliche Differenz von weiteren 40 μm zu den Individuen mit ausschließlich gametogenetischer Verkalkung könnte einen Wert für die Reduzierung der Schalengröße aufgrund einer Kümmerkammer darstellen.

Auch aufgrund rasterelektronenmikroskopischer Aufnahmen mit Hilfe von Querschnitten durch Gehäusewände, durchgeführt von Schiebel (1991), konnte eine Dicke der sekundär angelegten Kalkschicht von 20 μm gemessen werden. Das selbe Resultat erhielt Arikawa (1983) anhand seiner Untersuchungen im Nordpazifik.

4.3.4. Wachstum im Eis

Während der herbstlichen Eisbildungsprozesse wurden mit zunehmender Entfernung von der Eiskante (von Norden in Richtung Süden) und mit zunehmendem Alter des Eises (von Breieis über Pfannkucheneis zu Packeis; Abb. 88a, 95) größere Individuen im Eis und in der darunter gelegenen Wassersäule festgestellt (siehe Kap. 4.2.2.2.). Zudem handelte es sich bei den Individuen des Eises um etwas größere Exemplare im Vergleich zu denen der darunter gelegenen Wassersäule (Abb. 89a). Die zunehmende Schalengröße läßt auf im Eis stattfindendes Wachstum schließen.

In vergleichbarem Umfang nahm der Proloculusdurchmesser zu (Abb. 88c). Bereits durchgeführte Untersuchungen stellten dar (siehe Kap. 4.1.2.3.; Abb. 32), daß Individuen bei gleicher Proloculusgröße einen nahezu identischen Wachstumsverlauf aufwiesen, unabhängig vom Habitat. Somit repräsentiert sich eine hohe Abhängigkeit des Wachstums vom Proloculusdurchmesser.

Auch die im Sommer (ANT IX/3) erhaltenen Eisproben deuteten auf eine ausgesprochene Abhängigkeit des Wachstums vom Proloculusdurchmesser hin (Kap. 3.2.2.1.; Abb. 83). Unabhängig vom Habitat (Wassersäule, Eisschollen, Neueis) besaßen die Exemplare (Gehäusegröße: >125 µm) eine nahezu identische Größenentwicklung, beeinflusst lediglich vom Proloculusdurchmesser.

Vor allen Dingen in den mächtigeren Eisschollen (zweifelsohne aus dem vorangegangenen Jahr) im Süden des Untersuchungsgebietes wurden die größten Individuen (Abb. 70, 95) mit jedoch kleinem Proloculus beobachtet. Im Gegensatz hierzu befanden sich im nördlichen Gebiet im jüngeren Eis hauptsächlich kleinere Individuen mit großem Proloculus. Hieraus kann man schließen, daß der Wachstumsverlauf eindeutig vom Proloculusdurchmesser vorherbestimmt wird, jedoch nicht unbedingt (Habitat: Eis) die erreichbare Gehäusegröße. So können Individuen mit kleinem Proloculus infolge eines längeren Aufenthaltes im Eis durchaus einen großen Schalendurchmesser erreichen.

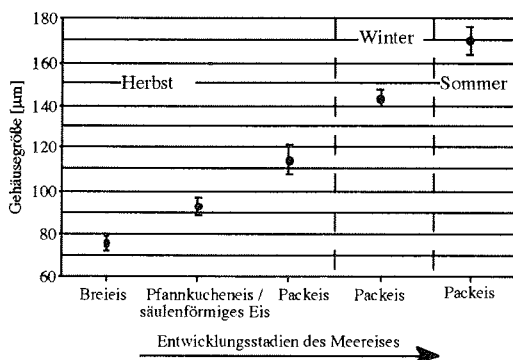


Abb. 95 Größenzunahme der im Eis eingeschlossen lebenden Individuen während der Entwicklung des Eises (Herbst: ANT X/3, n=6.688; Winter: ANT V/3, n=2.328; Sommer: ANT IX/3, n=828).

Ähnliches konnte auch für die im Eis lebenden Individuen der Winterexpeditionen ANT V/2 und ANT V/3 (Abb. 95) nachgewiesen werden (siehe Kap. 3.2.2.3; Abb. 75a). Die im Eis vorhandenen Individuen dieser Winterexpeditionen wiesen eine (jedoch nicht kontinuierlich) zunehmende Gehäusegröße mit zunehmender Eismächtigkeit auf. Vor allen Dingen in den Neueisproben wurden die kleinsten Exemplare angetroffen. Auch dies läßt auf im Eis stattfindendes Wachstum schließen, wobei jedoch der Proloculusdurchmesser eine nahezu gegensätzliche Entwicklung aufwies (Abb. 75b).

Der Bestand der älteren Eiskerne der Fahrtabschnitte ANT VIII/2 (Westen; Kap. 4.2.3.; Abb. 93a) und ANT IX/3 (Südosten; Kap. 4.2.2.1.; Abb. 70a), eingeschlossen teilweise unter herbstlichen Eisbildungsprozessen, besaß einen vergleichsweise hohen Anteil an Individuen über 200 µm Schalengröße. Im Vergleich hierzu wurden während herbstlicher Eisbildungsprozesse (siehe Kap. 4.2.2.2.; Abb. 88a) meist jüngere Individuen im Eis akkumuliert. Möglicherweise deutet auch dies auf im Eis stattfindendes Wachstum hin, verursacht durch die relativ lange Aufenthaltsdauer in diesem Habitat.

Auch die in mächtigeren (älteren) Eisschollen (ANT VIII/2, Kap. 3.2.2.4., Abb. 78a; ANT IX/3, Kap. 3.2.2.1.) anzutreffenden großen Individuen mit Kümmerkammern weisen auf im Eis erfolgende Wachstumsvorgänge hin. Sie besaßen teilweise eine für reproduzierende Individuen charakteristische Gehäusegröße (siehe Kap. 3.1.2.1.). Insbesondere für Foraminiferen, welche in mehrjährigem Eis leben, kann dies von großer Bedeutung sein. Sie gelangen durch die Eisschmelze nur in die Wassersäule, wenn die untere Schicht der Eisdecke schmilzt. Ist dies nicht der Fall, wachsen sie unter Umständen im Eis solange heran, bis sie ihre Reproduktionsgröße erreicht haben und wandern anschließend in die Wassersäule (selbst im Winter) um zu reproduzieren (ANT VIII/2 {Westen}, Kap. 4.2.3.).

Andererseits könnte die Größenzunahme beim Vergleich von Eis und Wassersäule (ANT X/3, Kap. 4.2.2.2.) zum Teil auch durch die angewandte Methodik hervorgerufen worden sein. Denn aufgrund der Konstruktion des Apsteinnetzes (Fangtiefe: 50 m) werden, infolge der vor der Öffnung entstehenden Stauung des Wassers, möglicherweise hauptsächlich größere Organismen selektiv der Planktonprobe ferngehalten (siehe Kap. 4.1.2.3.).

Reimnitz et al. (1993) fanden eine selektive Präferenz (Experiment) während der Kristallisation in der Wassersäule zu größeren Fraktionen für Diatomeen und Foraminiferen, vermutlich da es sich um fossile Exemplare handelte.

Es besteht zudem die Möglichkeit, daß der größere Proloculusdurchmesser der Individuen des Eises dadurch hervorgerufen wurde, da vor allen Dingen diese Exemplare in den obersten Schichten der Wassersäule leben (<< 50 m) und somit vorrangig diese während der stattfindenden Eisbildungsprozesse ins Eis eingeschlossen werden (siehe Kap. 4.2.2.2.). Die im Eis lebenden Individuen mit größerem Proloculus benötigen weniger Kammern, um einen größeren Schalendurchmesser zu erreichen (siehe Kap. 4.1.2.2.).

Gegen ausgeprägte Wachstumsvorgänge im Eis sprechen die nur leicht erhöhten Kammerzahlen (Abb. 85b, 88b, Tab. 15) in diesem Habitat gegenüber den Individuen der Wassersäule (Abb. 86b, 89b, Tab. 15). Möglicherweise könnte dies ein Indiz dafür sein, daß vor allen Dingen kleinere Individuen (mit zudem kleinerem Proloculus) durch einwirkenden Wellengang selektiv aus dem Eis entfernt werden (Bijma pers. Kom. 1995). Hierfür spricht der größere Proloculusdurchmesser der Individuen des Eises, die deshalb meist ein größeres Gehäuse bei geringerer Kammerzahl erreicht haben (Kap. 4.1.2.2., Abb. 12). Diese großen Exemplare werden somit vorrangig in den Solekanälchen zurückgehalten. Auch während der Winterexpedition ANT VIII/2 wurden

im westlichen Areal größere Individuen mit zudem größerem Proloculus, aber geringerer Kammerzahl, im Eis angetroffen (siehe Kap. 3.1.2.3., Abb. 26; Kap. 3.2.3.5., Abb. 93a,b).

Reimnitz et al. (1993) beobachteten eine achtfach höhere Planktonkonzentration in der Eiskristallprobe im Vergleich zur herausgeflossenen Sole. In der Eiskristallprobe befand sich hauptsächlich größeres Plankton (noch lebende Copepoden) und organische Bruchstücke, während die Chlorophyllwerte (*Chaetoceros neogracile* und *Nitzschia sp.*) eine gegensätzliche Entwicklung aufwiesen.

Das Ausspülen von Organismen aus dem Eis kann auch mit Hilfe von Experimenten dargestellt werden, die anhand von Zentrifugation den Anteil und Organismenbestand der ausschleudbaren Sole analysierten. Die Stärke des Solestroms, der beim Ausschleudern entsteht genügt nicht, um den gesamten Organismenbestand aus dem Eis zu schwemmen. Lebende Zellen bleiben stärker im Eis haften als tote. Aus den Zellzahlen und Chlorophyllgehalten ging hervor, daß sich die Ausschleudermethode nicht zur Gewinnung einer repräsentativen Probe eignet. Es befanden sich ca. 70% der vorhandenen Chlorophyllmenge in der eingeschlossenen Sole, welche nur 20% der Gesamtsolemenge beinhaltet (Weissenberger 1992). Allerdings kann man unter der Annahme, daß bereits ein Drittel der im Eis lebenden Organismen entfernt werden, auf eine erhebliche Veränderung in der Zusammensetzung des Individuenbestandes schließen.

Es ist jedoch zu erwarten, daß die einwirkenden Wellen keine derartige Kraft auf die Organismen ausüben wie die Zentrifugalkraft des Ausschleuderns. Zudem werden in jüngerem körnigem Eis die Organismen stärker zurückgehalten als in älterem Eis (welches für die Versuche von Weissenberger (1992) herangezogen wurde) (Eicken pers. Kom. 1995).

Bereits nach einer relativ kurzen Eisbildungsphase wird der einwirkende Wellengang derartig gedämpft, daß unterhalb der Eisdecke keine weiteren Eiskristalle gebildet werden (Weissenberger 1992). Deshalb ist ein Herausspülen von Organismen aus dem Eis durch Wellengang nach diesem Zeitraum im Prinzip nicht mehr denkbar. Bisher wurde zudem, anhand der Durchmischung der Wassersäule mit Eiskristallen und infolge des Durchflusses durch eine neue Eisschicht, lediglich eine Anreicherung von Algenzellen beobachtet (Weissenberger und Grossmann, eingereicht).

Die im Eis lebenden Organismen besitzen häufig Mechanismen, um sich der Entfernung aus diesem Habitat zu widersetzen. Die Alge *Nitzschia subcurvata* (Länge: 50 µm; Dicke: 6-8 µm) bleibt nicht einfach im Eis stecken, sondern haftet an den Wänden der Eiskristalle (Weissenberger 1992). Diatomeen benutzen hierfür einen unbekanntes Klebstoff, sie leben zudem hauptsächlich in den Zwischenräumen der Kristalle (Dieckmann und Kipfstuhl 1995).

Obwohl *N. pachyderma* ein größeres Gehäuse besitzt als die im Eis siedelnden Eisalgen und somit nicht in der Lage ist, in die kleinsten Verzweigungen der Solekanälchen und -taschen vorzudringen, sollte man erwarten, daß auch diese Organismen die Fähigkeit besitzen, sich dem Herausspülen zu widersetzen. So nehmen sie, aufgrund ihrer ausstrahlenden Rhizopodien, in der Wassersäule ein vielfach größeres Volumen ein als das ihres Kalkgehäuses. Deshalb ist anzunehmen, daß sie mit Hilfe dieser Fortsätze in der Lage sind, sich in den Solekanälchen zu verankern. Dies resultierte auch aus Kulturunter-

suchungen, während derer die am Boden des Gefäßes lebenden Individuen sich mit Hilfe ihrer Rhizopodien festhielten. Nicht-bestachelte Formen bleiben unter Kulturbedingungen nicht in der Wassersäule schweben, sondern sinken zum Boden des Kulturgefäßes.

Bedeutung des im Eis vorhandenen Kalziumkarbonats:

Es ist anzunehmen, daß die im Eis zu beobachtende Bestandsentwicklung beeinflusst wird durch die in diesem Habitat herrschenden abiotischen Verhältnisse. Somit ist auch das Wachstum im Eis abhängig von den zum Aufbau des Kalkgehäuses zur Verfügung stehenden Stoffen.

Auch die Eigenschaften des Wassers beeinflussen die Verfügbarkeit des Calcits. So ist die Fällung des Calcits in warmem und flachem Wasser erleichtert, aber keinesfalls auf diesen Typ des Wassers beschränkt. Seine Löslichkeit ist gering. In rezenten Meeren ist die Kalklösung vor allen Dingen in kalten Tiefengewässern verbreitet (Ziegler 1986). Aufgrund des Kalziumkarbonatgehaltes des Wassers läßt sich eine Erklärung für die Artenzonierung benthischer Foraminiferen finden (Boltovskoy und Wright 1976).

Das Meerwasser ist um den Faktor 5 bis 6 übersättigt an Kalzit und Aragonit. Aufgrund des Vorhandensein anderer Ionen wird jedoch die Ausfällung des Kalziumkarbonats verhindert (Kuile 1991). Möglicherweise entziehen die Organismen der Lösung, in der die Verkalkung stattfindet Ionen, woraufhin die Verkalkung spontan erfolgt (Borowitzka 1977, Chalker 1983, Swart 1983). Der energieaufwendige Entzug von Ionen und Transport von Kalzium und Karbonat in Bereiche des Zytoplasmas, in denen letztendlich die Verkalkung stattfindet (Konzentrationserhöhung speziell dieser Stoffe), stehen im Einklang mit der sogenannten "organic matrix" Theorie, welche der "Anlage" entspricht (Kuile 1991). Diese "Anlage" ist letztendlich für die Verkalkung während der Kammerbildung verantwortlich (Hemleben et al. 1977, Angell 1979, Bé et al. 1979, Angell 1980). Sie besteht aus dem "cytoplasmic envelope", einer dünnen Lamina und der "primary organic membrane", einer nicht lebenden filamentartigen Grundmasse auf der die Verkalkung erfolgt (Hemleben et al. 1989).

Beim Gefrieren von Meerwasser (Gefrierpunkt: -2°C) und damit der Bildung des Meereises findet eine Ansammlung konzentrierter Sole in den Poren und Kanälen statt, da das Kristallgitter des Eises den Einbau von Ionen nur in beschränktem Maße zuläßt (Harrison und Tiller 1963). Mit fortschreitender Abkühlung wird die Sole immer konzentrierter und schließlich kommt es zum Niederschlag verschiedener fester Salze. Diese einzelnen Salze fallen bei unterschiedlichen Temperaturen aus. Kalziumkarbonat ($\text{CaCO}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$) ist das erste feste Salz, welches bei einer Temperatur von $-2,2^{\circ}\text{C}$ beginnt zu kristallisieren (Weeks und Ackley 1982).

Wassermasseneigenschaften sind, wie bereits erwähnt, für die Verfügbarkeit des Kalziumkarbonats dieser Organismen von Bedeutung. Somit ist anzunehmen, daß auch die im Eis herrschenden Verhältnisse die Bildung des Kalkgehäuses und folglich auch die Wachstumsvorgänge beeinflussen. Da bereits bei einer relativ hohen Temperatur von $-2,2^{\circ}\text{C}$ das Kalziumkarbonat beginnt als festes Salz auszufallen, muß die Aufnahme dieses Stoffes ein mehr oder weniger großes Problem für diese Organismen darstellen. Denn es wird angenommen, daß die Substanzaufnahme durch die Zellwand meist in Form gelöster

Stoffe erfolgt. Die im Eis festgestellten Wachstumsvorgänge lassen jedoch darauf schließen, daß für *N. pachyderma* diese Anforderung zu bewältigen ist. Bisher ist jedoch nur sehr wenig, über physiologische Mechanismen zur Kalziumaufnahme planktischer Foraminiferen, bekannt (Hemleben et al. 1989).

4.3.5. Stellung im Nahrungsnetz

Nahrungsquelle:

Aus den vorliegenden Untersuchungen geht hervor, daß Mikroalgen und planktische Foraminiferen sehr häufig gemeinsam in den Wassermassen verfrachtet werden. Schon deshalb ist eine sehr enge Kopplung dieser beiden Organismenbestände anzutreffen. Zudem stellt das Phytoplankton die hauptsächliche Nahrungsquelle dieser nicht-bestachelten planktischen Foraminifere dar.

Scharek (1991) nahm an, daß Diatomeen den Hauptanteil der Phytoplanktonbiomasse bestreiten, da das Vorkommen der Flagellaten im östlichen Weddellmeer relativ gering war. Garrison et al. (1991) hingegen fanden an der winterlichen Eiskante im nordwestlichen Weddellmeer eine Zusammensetzung des Phytoplanktons von 38% Dinoflagellaten, 35% andere autotrophe Flagellaten und 27% Diatomeen. In den eisbedeckten Gebieten waren die Dinoflagellaten und autotrophen Flagellaten vergleichsweise gering vertreten.

In Kultur gehaltene Tiere fraßen hauptsächlich Diatomeen (Spindler und Dieckmann 1986). Vorläufige Ergebnisse deuten an, daß herbivore Foraminiferen mit Hilfe dieser Nahrungsquelle (Diatomeen) die Möglichkeit zum Aufbau eines großen Bestandes in relativ geringer Zeit erhalten können. Diesen planktischen Foraminiferen steht somit nur ein Teil des in der Wassersäule vorhandenen Phytoplanktons als Nahrungsquelle zur Verfügung (siehe Kap. 4.2.1.1.).

Eine hohe Nachkommenzahl und kurze Generationszeit (ca. 14 bis 15 Tage) während der Phytoplanktonblüten des Frühjahres wurde bei *N. pachyderma* bereits im Nordpazifik (Subarktis) beobachtet (Arikawa 1983). Aus Kulturuntersuchungen von Bé et al. (1981) an *G. sacculifer* ging eine schnellere Reifung und die höhere Wahrscheinlichkeit einer Gametogenese mit zunehmender Fütterungshäufigkeit hervor.

Eine große Abhängigkeit von der Mikroalgenbiomasse resultiert auch aus Untersuchungen zu im Eis lebenden Beständen, wobei in diesem Habitat häufig pennate Diatomeen von Bedeutung sind (Weissenberger 1992). So befanden sich vor allen Dingen in den unteren Schichten des Eises sehr viele Tiere, dort wo meist eine erhöhte Eisalgenbiomasse anzutreffen war. Allerdings offenbaren die Werte der anderen Bereiche des Eises eine ausreichend vorhandene Algenbiomasse auch für hier lebende Foraminiferen (siehe Kap. 4.2.2.2.).

Weiterführende Untersuchungen könnten aufschlußreiche Einblicke in die Stellung, der unterschiedlichen Entwicklungsstadien dieser planktischen Foraminifere, im pelagischen Nahrungsnetz liefern.

Räuber:

Bisher ist nur sehr wenig über die Räuber planktischer Foraminiferen bekannt, da die Schalen meist mechanisch zerstört werden während der Nahrungsaufnahme und aufgrund der Kalklösung im wahrscheinlich sauren Darm des Räubers (Hemleben et al. 1989).

Bradbury et al. (1970) geben aufgrund von Studien im Indischen Ozean Pteropoda, Euphausiacea, Sergestida und Tunicata als Räuber an. Bisläng ist weder eine Art bekannt, die auf planktische Foraminiferen spezialisiert wäre, noch für welche Arten sie eine hauptsächlichste Nahrungsgrundlage darstellen. Obwohl der Nährwert planktischer Foraminiferen nicht sehr hoch ist, sollte der auf sie ausgeübte Raubdruck durch Makrozooplankton und Nekton nicht unterschätzt werden (Hemleben et al. 1989).

Kotballen von Salpen beinhalten meist juvenile Schalen planktischer Foraminiferen. Derartige Exemplare repräsentieren ein gutes Zytoplasma zu Gehäuseverhältnis, um ein ausreichendes Nährstoffangebot zu gewährleisten. Die Entlassung sehr vieler Gameten und somit die Bildung sehr vieler Juveniler gewährleistet das Überleben der Arten, da vor allen Dingen ein starker Raubdruck auf juvenile Stadien besteht (Bé 1977).

Brand und Lipps (1982) fanden in antarktischen Holothurien *N. pachyderma*. Diese fressen zumindest über einen gewissen Zeitraum diese planktische Foraminifere. Sie repräsentiert jedoch nur einen kleinen Teil ihrer Nahrung.

4.3.6. "Patchiness"

"Patchiness" wird, durch physikalische und biologische Faktoren, verursacht. Wirbel, Gezeitenströmungen, "Langmuir"-Zirkulationen, Konvergenzen, Divergenzen und Turbulenzen sind für die fleckenhafte Verbreitung im Wasserkörper verantwortlich (Parsons et al. 1984).

Unterschiedliche Fangergebnisse können unter anderem durch "Langmuir"-Zirkulationen hervorgerufen werden. Nees (1949) entdeckte, daß Planktonproben, welche parallel zur Windrichtung gezogen wurden, variabler waren als Planktonproben erhalten im rechten Winkel zur Windrichtung. Somit ergeben in Anwesenheit von "Langmuir"-Streifen, im rechten Winkel zur Windrichtung genommene Probenahmen ein repräsentativeres Bild, als parallel zur Windrichtung gezogene Proben. Netze, welche parallel zur Windrichtung gewonnen wurden, können innerhalb der Streifen hohe Individuendichten aufweisen und zwischen den Streifen niedrige Bestände (Parsons et al. 1984). Laut Platt et al. (1975) sind somit die physikalischen und biologischen Ursachen für "Patchiness" immer sehr schwer vollständig von der Fangmethodik zu trennen.

Auch während der vorliegenden Untersuchung konnte eine fleckenhafte Verbreitung des Planktons beobachtet werden, die meist auf physikalische und biologische Faktoren zurückzuführen war. Zudem lagen auf Stationen mit wiederholter Probenahme (z.B.: Abb. 55) unterschiedliche Verteilungsmuster vor, obwohl identische Umweltbedingungen gemessen wurden. Möglicherweise können die beobachteten Variationen sich verändernden Lebensbedingungen zugeschrieben werden, welche nicht protokolliert wurden.

Ähnliches resultierte aus Beobachtungen des im Eis lebenden Foraminiferenbestandes (z.B.: Abb. 71, 76). In von der geographischen Lage nahezu identischen Eiskernen wurden unterschiedliche Abundanzen gezählt. Wobei jedoch die relative Verteilung im Eiskern mehr oder weniger identisch war.

Ein vergleichbares Bild konnte aus einer Untersuchung des im Eis lebenden Foraminiferenbestandes im Drescher Inlet erhalten werden. Die Kerne befanden sich weniger als 30 cm voneinander entfernt. In zwei Fällen glich sich die vertikale Verteilung des Bestandes sehr, die absoluten Individuenzahlen waren jedoch total verschieden (Spindler und Dieckmann 1986).

"Patchiness" der im Eis lebenden Foraminiferen wird sehr stark beeinflusst durch die zur Verfügung stehende Nahrung (Spindler und Dieckmann 1986). Eine fleckenhafte Verbreitung der Diatomeen im Eis wurde bereits von Bunt und Lee (1970), Clasby et al. (1976), Alexander und Cooney (1979) und Clarke und Ackley (1984) beschrieben.

4.3.7. Wird das $\delta^{18}\text{O}$ -Signal der Kalkschale durch die Besiedlung des Eises beeinflusst ?

Die Fraktionierung des $\delta^{18}\text{O}$ -Signals von Foraminiferenkalk und des umgebenden Meerwassers ist eine Funktion der Temperatur. Der Wert des $\delta^{18}\text{O}$ -Signals erlaubt die Rekonstruktion der Temperatur fossiler Ozeane. *N. pachyderma* ist die Schlüsselart zur Darstellung der $\delta^{18}\text{O}$ -Signale höherer Breitengrade. Diese Signale geben jedoch einige Rätsel in ihrer Interpretation auf, da bisher nur sehr wenig über die Ökologie dieser Art bekannt ist und die $\delta^{18}\text{O}$ -Zusammensetzung des Oberflächenwassers höherer Breitengrade sehr variiert.

Die $\delta^{18}\text{O}$ -Zusammensetzung des Meerwassers kann anhand der Salinität bestimmt werden. In höheren Breitengraden wird die Beziehung zwischen der $\delta^{18}\text{O}$ -Zusammensetzung des Meerwassers und der Salinität, durch die Bildung des Meereises und den Schmelzwassereintrag der Gletscher, aufgehoben (Craig und Gordon 1965). Aus der Gegenüberstellung von Temperatur und Salinität resultiert ein sehr starkes saisonales Signal in den oberen 25 m der Wassersäule, im Gegensatz hierzu wird der darunter gelegene Wasserkörper (25 bis 100 m) und die Wasserschicht in welcher die maximalste gametogenetische Verkalkung (200 bis 300 m) erfolgt nicht durch die Bildung und das Schmelzen des Meereises beeinflusst. Diese Faktoren bestimmen die, aus den $\delta^{18}\text{O}$ -Signalen der Wassersäule, kalkulierten Gleichgewichtswerte.

Vergleiche des $\delta^{18}\text{O}$ -Signals anhand von Individuen aus Sedimentkernen mit Gleichgewichtswerten errechnet für eine Sommer- und Winterpopulation (Daten eines Transekts durch den Weddellwirbel) sollten zur Klärung einiger Fragen dienen. Hierzu wurde das Größen / Biomasse-Verhältnis (Abb. 96) für prä- und post-gametogenetische Individuen aufgestellt und die Gleichgewichtswerte nach Shackleton (1974) errechnet (Abb. 97).

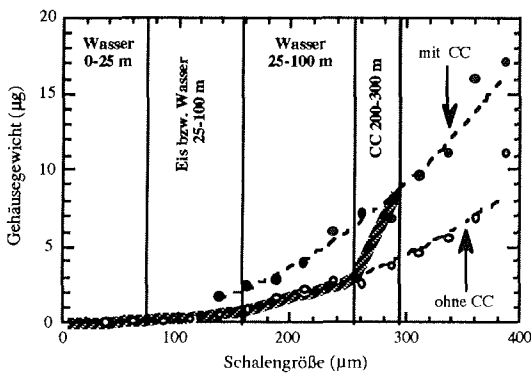


Abb. 96 Schalenlänge zu Biomasse-Verhältnis während des Aufenthaltes in Wassersäule und Eis (die schraffierte Linie kennzeichnet das im Eis angenommene Wachstum; CC: gametogentische Verkalkung).

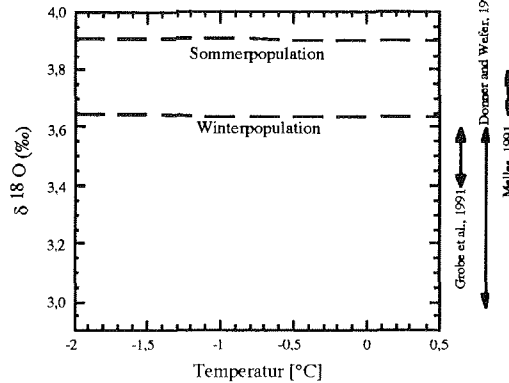


Abb. 97 Errechnete Gleichgewichtswerte einer hypothetischen Sommer- und Winterpopulation (Zitate: Werte von Gehäusen aus dem Sediment).

Für die Winterpopulation (Abb. 97; untere Linie) wurde eine Wachstumsphase innerhalb der Solekanäle des Eises angenommen, wobei die Individuen durchschnittlich bei einer Gehäusegröße von ca. 75 µm ins Eis eingeschlossen wurden. Im Laufe der Entwicklung des Eises (vom Breieis zu Pfannkucheneis/säuliges Eis; Abb. 95; Kap. 4.3.4.) wuchsen die Individuen heran. Im Frühjahr wurden sie bei einer durchschnittlichen Gehäusegröße von 157 µm aus dem Eis als Saatpopulation entlassen. Während des Frühlings und Sommers reproduzierten sie synchronisiert zur Phase des Mondes (Berberich et al. in Vorb.a) bei einer durchschnittlichen Größe von 294 µm in einer Tiefe zwischen 200 und 300 m. Im Gegensatz hierzu wurde für die Sommerpopulation (Abb. 97; obere Linie) ein vollständiges Wachstum in der Wassersäule hypothetisiert.

Ergebnisse basierend auf den Berechnungen :

- 1.) Der Gleichgewichts- $\delta^{18}\text{O}$ -Wert der Winterpopulation wäre unter der Annahme des Wachstums im Eis um 0,3‰ leichter als für Gehäuse, welche nur unter sommerlichen Bedingungen produziert würden.
- 2.) Im Weddellwirbel wird nur die oberste Schicht durch saisonale Temperaturzyklen beeinflusst (an den Grenzen des Wirbels erreicht der saisonale Temperaturzyklus im Gegensatz hierzu tiefere Zonen). Nur leicht verkalkte frühe ontogenetische Entwicklungsstadien bewohnen diese Wasserschicht. Daher ist dieser Temperatureffekt auf die endgültige Schale zu vernachlässigen.
- 3.) Für die Dichte von *N. pachyderma* im Packeis (untere Kurve) wurde ein durchschnittliche Zahl von 1.105 Ind.·m⁻² errechnet (siehe Kap. 3.2.2.2.). Die totale Sedimentation im Sommer (Donner und Wefer 1995) erreichte annähernd das 1- bis 4-fache der gesamten Saatpopulation des Eises. Somit muß für die Werte der Sedimentproben eine stärkere Annäherung zur Sommerpopulation (obere Linie) angenommen werden.

- 4.) Die Differenz des $\delta^{18}\text{O}$ -Wertes zwischen den Gehäusen aus dem Sediment und errechneten Werten deutet darauf hin, daß die Schalen bei höherer Temperatur, niedrigeren $\delta^{18}\text{O}$ -Werten des umgebenden Wassers (evtl. Besiedlung des Eises; $\delta^{18}\text{O}$ der Sole: $-4,6\text{‰}$) oder außerhalb des Gleichgewichts (aufgrund von stoffwechselphysiologischen Effekten) gebildet werden.

4.4. Lebenszyklus

S O M M E R : (Abb. 98a, Tab. 18)

Wassersäule:

Die Populationsdynamik von *N. pachyderma* unterliegt im Weddellmeer sehr starken saisonalen Einflüssen. Die milden Bedingungen der sommerlichen Wassersäule fördern die Entwicklung des Foraminiferenbestandes. Aus der Anwesenheit einer schmelzwasserinduzierten stabilen Oberflächenschicht (warm, salzarm, flach) und der Zunahme der Tageslänge resultiert ein erhöhter Phytoplanktonbestand (Smith und Nelson 1983).

In der Eisrandzone findet zu dieser Jahreszeit die höchste Produktion statt (Holm-Hansen et al. 1977). Durch das erhöhte Nahrungsangebot (und erhöhter Temperaturen in der Oberflächenschicht) wird der Aufbau des sommerlichen Bestandes der planktischen Foraminiferen induziert. Die anzutreffenden Individuenzahlen, im Vestkapp-Gebiet, lagen bei weitem über denen des Winters.

Eine Art "Modell"-Population besiedelte den Wasserkörper des Vestkapp-Gebietes. Diese war gekennzeichnet durch eine Zunahme der Individuenzahlen, der Gehäusegrößen und der reproduktiven Merkmale von den küstennahen zu den ozeanischen Stationen.

Zudem konnte eine vertikale Zonierung der Wassersäule mit verschiedenen Alters- und Reifestadien beobachtet werden. Dies weist auf die Wanderung ontogenetischer Entwicklungsstadien in unterschiedliche Bereiche der Wassersäule während ihres Wachstums hin. Jüngere Individuen wuchsen hauptsächlich in den oberen 100 m der Wassersäule bis zu einer Gehäusegröße von ca. 230 μm heran, danach wanderten sie in tiefere Bereiche der Wassersäule ab. Möglicherweise findet die Vorbereitung zur Reproduktion in 100 bis 200 m Tiefe statt, diese wird unterhalb einer Tiefe von 200 m abgeschlossen. Die aus der Reproduktion hervorgegangenen Juvenile stiegen zur Wasseroberfläche empor um dort heranzuwachsen.

Derartige ontogenetische Wanderungen erhöhen die Überlebenschance der Arten. Sie führen dazu, daß die Reproduktion in einem tieferen Bereich der Wassersäule stattfindet. Dort herrschen häufig mildere Bedingungen, wie z.B. die Erniedrigung des Fraßdrucks durch Räuber.

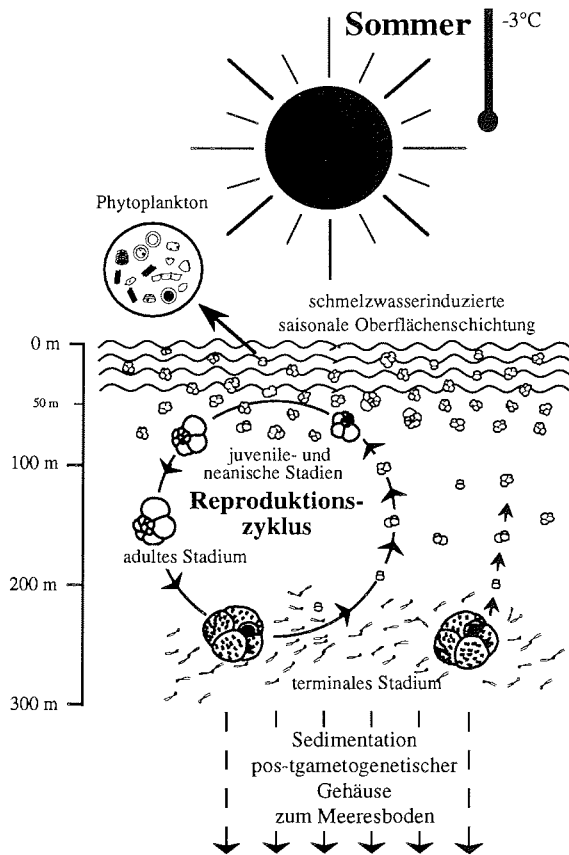


Abb. 98a Entwicklung des Bestandes unter sommerlichen Bedingungen.

Eis:

Im Sommer (und Frühjahr) gelangen die meisten herangewachsenen Individuen durch die Eisschmelze in die Wassersäule. Die im nicht durch die Eisschmelze betroffenen Eis lebenden Tiere besaßen als Zeichen der Überwinterung und des Wachstums (unter günstigeren Lebensbedingungen im Vergleich zur winterlichen Wassersäule) ein relativ großes Gehäuse. Die in diesen mächtigeren Eiskernen lebenden größeren Exemplare (mit Kümmerkammer) wandern eventuell in die Wassersäule um zu reproduzieren.

Dahingegen handelte es sich bei den im jüngeren Eis anzutreffenden Individuen meist um juvenile Organismen, die im Laufe der intensiv stattfindenden sommerlichen Reproduktion in der Wassersäule entstanden sind und ins sich stellenweise neu bildende Eis eingeschlossen wurden.

HERBST : (Abb. 98b, Tab. 18)

Wassersäule:

Mit der Abkühlung der Atmosphäre und der Entwicklung der herbstlichen Stürme findet die Auflösung der saisonalen Oberflächenschichtung statt (Rohardt pers. Kom. 1995). Infolgedessen verringert sich das Lichtangebot. Durch die Entstehung einer Meereisdecke und die Abnahme der Tageslänge wird der Lichtmangel in der Deckschicht um ein Vielfaches verstärkt (Elbrächter et al. 1987). Dies führt zur Verringerung der Primärproduktion (Scharek 1991). Auf diese Weise wird den planktischen Foraminiferen ihre Nahrungsquelle entzogen, was zu einer Dezimierung des Bestandes aufgrund ungünstiger Lebensbedingungen führt.

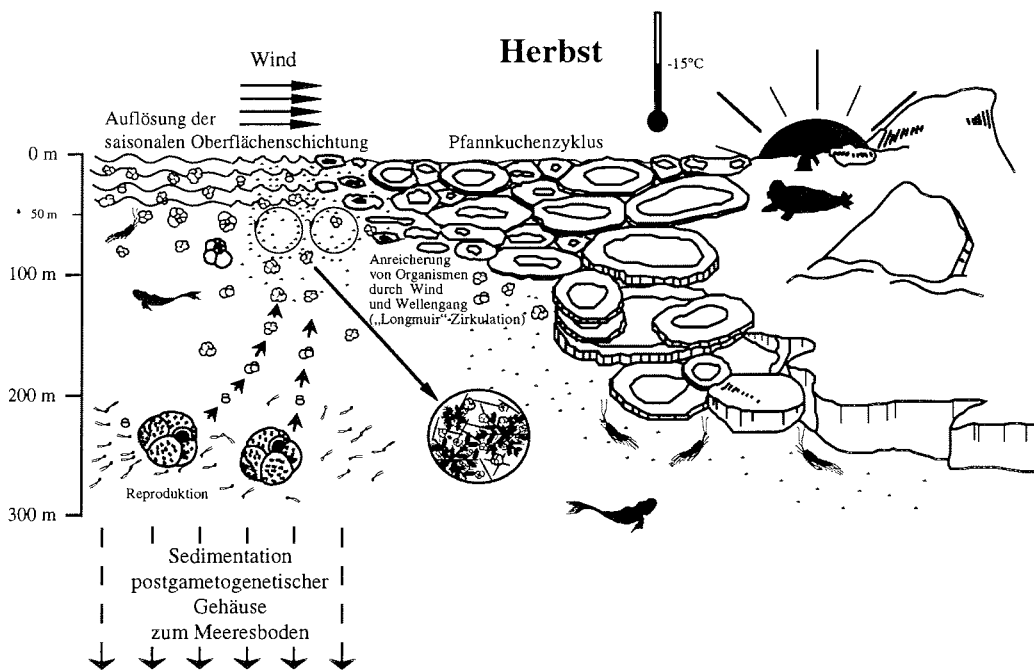


Abb. 98b Entwicklung des Bestandes während herbstlicher Eisbildungsprozesse.

Auffällig war, daß während der herbstlichen Eisbildungsprozesse eine Population die Wassersäule des südöstlichen Weddellmeeres besiedelte, welche eindeutige Kennzeichen einer Übergangspopulation zwischen Sommer und Winter trug. Deutlich wurde dies in einem sehr hohen Anteil an Individuen mit reproduktiven Merkmalen (vergleichbar zum sommerlichen Bestand), was ein eindeutiges Symptom für eine intensiv stattfindende Fortpflanzung ist. Hierdurch wurde es sehr vielen Juvenilen ermöglicht, in das sich neu bildende Eis eingeschlossen zu werden, um dort unter vorteilhafteren Lebensbedingungen als in der winterlichen Wassersäule zu überwintern.

Auch der relativ große Proloculusdurchmesser der unterhalb des Eises lebenden Individuen wies eindeutig darauf hin, daß es sich bei diesen Exemplaren um eine Restpopulation handelte, welche hauptsächlich unter sommerlichen milderer Bedingungen entstanden ist. Im Gegensatz hierzu ist die homogene vertikale Häufigkeitsverteilung der Gehäuse- und Proloculusgröße und die relativ niedrige Abundanz Kennzeichen für die in diesem Wasserkörper vorliegenden winterlichen Bedingungen.

Eis:

Die hauptsächlich in der Wassersäule entstehenden Eiskristalle fangen während ihres Aufstiegs zur Wasseroberfläche Organismen ein und reichern sie in der sich bildenden Eiskecke an. Aufgrund der zu dieser Jahreszeit in der Wassersäule intensiv stattfindenden Reproduktion erfolgt die maximalste Anreicherung dieser planktischen Foraminiferen im Meereis.

Alle Eistypen (Ausnahme: Breieis) wurden meist von mehr Foraminiferen besiedelt als die gesamte darunter gelegene 50 m tiefe Wassersäule. Somit kann man annehmen, daß juvenile Individuen, welche aufgrund der Reproduktion in einer tieferen Wasserschicht (meist unterhalb 200 m Tiefe) entstehen, relativ schnell zur Wasseroberfläche emporsteigen und dort in das sich bildende Eis eingeschlossen werden.

Die Anreicherung erfolgte unter sehr starker Abhängigkeit vom Typ und Alter des Eises. So konnten im körnchenförmigen Eis (gebildet infolge des Pfannkuchenzykluses), im Vergleich zum säulenförmigen Eis, sehr viele Individuen gezählt werden. Pfannkucheneis entsteht unter rauen Wetterbedingungen in den oberen Metern der Wassersäule. Aufgrund der Auffangkräfte der zur Wasseroberfläche empor steigenden Eiskristalle werden die planktischen Foraminiferen im Eis angereichert. Im Gegensatz hierzu entsteht säulenförmiges Eis hauptsächlich unter ruhigen Wetterbedingungen an der Grenzfläche zwischen Wasseroberfläche und Atmosphäre. Ein Teil dieses Eises wird jedoch vermutlich zunächst in Anwesenheit rauher Wetterbedingungen in Form aufsteigender Eiskristalle in der Wassersäule gebildet. Nach dem Einsetzen ruhiger Wetterbedingungen erlischt die passive Inkorporation. Danach gelangen die Organismen fast ausschließlich aufgrund einer aktiven Wanderung in dieses Habitat.

Zudem wird die Besiedlung des Eises beeinflusst durch den während der Eisbildung in der Wassersäule anwesenden Organismenbestand. Ferner finden im Anschluß an die Bildung des Eises weitere Umgestaltungsprozesse statt, beeinflusst durch physikalische, chemische und biologische Faktoren.

WINTER : (Abb. 98c, Tab. 18)*Wassersäule:*

Die winterlichen ozeanographischen Gegebenheiten der Wassersäule wurden charakterisiert durch das Fehlen einer saisonalen warmen Oberflächenschicht und dem Vorhandensein einer mächtigen einheitlich kalten durchmischten Winterwasserschicht unterhalb der Eisdecke (Rohardt pers. Kom. 1994). Infolge der geringen Lichtintensitäten war die Wassersäule verarmt an Phytoplankton, vergleichbar zum gesamten sehr schwach entwickelten winterlichen Foraminiferenbestand.

Diese Population wies in der vertikalen Zonierung der Wassersäule eine gleichförmige Größen- und Proculusverteilung auf, entsprechend dem herbstlichen Bestand. Sie wurde jedoch gekennzeichnet durch eine stark reduzierte Ausbildung reproduktiver Merkmale. In dieser winterlichen Wassersäule ist somit eine ontogenetische Wanderung und eine intensive Reproduktion auszuschließen. Der relativ hohe Anteil an Individuen mit Kümmerkammern während der gesamten winterlichen Jahreszeit und deren vergleichsweise geringe Gehäusegröße sind eindeutige Kennzeichen einer Streßsituation.

Eis:

Häufig wurden im Eis etwas größere Foraminiferen angetroffen als in der durch ungünstige Lebensbedingungen charakterisierten winterlichen Wassersäule. Dies traf vor allen Dingen auf den Individuenbestand des mächtigeren und älteren Eises zu. Aufgrund dessen kann man auf im Eis stattfindendes Wachstum schließen.

Demgegenüber fand in diesem Habitat keine Reproduktion statt. Dies wird, anhand des sehr geringen Anteils an Individuen mit reproduktiven Merkmalen, ersichtlich. Möglicherweise kann jedoch im Eis stellenweise eine Vorbereitung zur Reproduktion beobachtet werden. So wurden vor allen Dingen in mächtigeren Eiskernen größere Individuen mit Kümmerkammern angetroffen. Gegebenenfalls wandert, ein Teil der im Eis heran gewachsenen Individuen, nachdem erreichen der Reproduktionsgröße aus dem Eis um sich fortzupflanzen.

Die vorliegenden Studien verdeutlichen, daß für diese planktischen Foraminiferen das Eis ein wichtiges, zur Überwinterung dienendes Habitat darstellt. Durch den Einschluß ins Eis wird ihre Überlebenschance, in einer Jahreszeit mit unvorteilhaften Lebensbedingungen in der winterlichen Wassersäule, erhöht. Die im Eis vorhandenen Algen dienen als ausgezeichnete Nahrungsquelle. Hierdurch wird es dieser Art auch außerhalb des kurzen antarktischen Sommers ermöglicht, einen relativ hohen Individuenbestand zu erhalten. Die Foraminiferen leben in einem System mit im Vergleich zur Wassersäule geringerem Raubdruck und benötigen keine Energie zur Aufrechterhaltung ihres Auftriebs. Auch aufgrund der erheblichen saisonalen Fluktuation in der Meereisausdehnung stellt die Anpassung an diesen Lebensraum einen außerordentlichen Vorteil ihrer Überlebensstrategie dar.

Man kann die Hypothese aufstellen, daß die Populationen von Eis und Wassersäule in einem sich gegenseitig beeinflussenden Austausch stehen. Dies geht aus den ähnlichen Werten der Gehäuseparameter der in Eis und Wassersäule lebenden Populationen hervor. Somit könnte man auf eine aktive Wanderung ins Eis und auch aus dem Eis schließen.

Diese Theorie der Interaktion wird unterstützt durch die Tatsache, da die Eisrift (hauptsächlich beeinflusst durch die vorherrschenden Winde) in Kombination mit den hydrographischen Verhältnissen eigentlich zu einer unterschiedlichen Verfrachtung des in diesen beiden Habitaten lebenden Bestandes führen müßte.

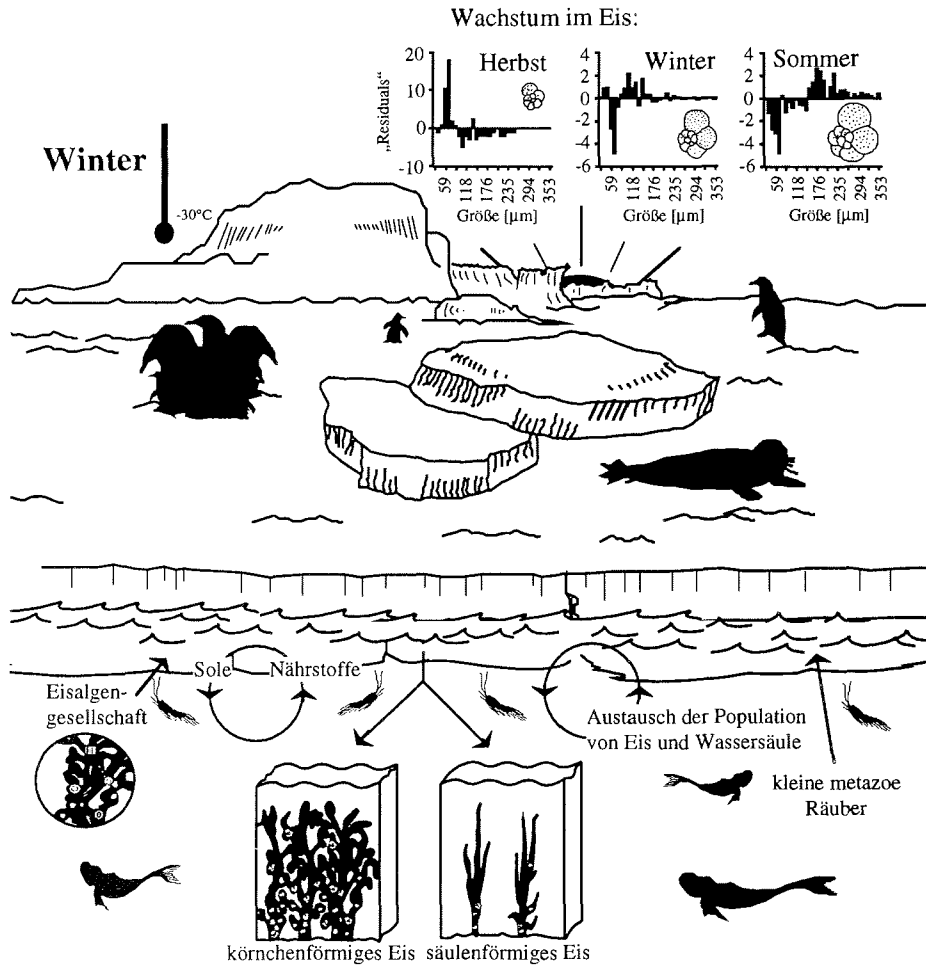


Abb. 98c Entwicklung des Bestandes unter winterlichen Bedingungen.

Ferner wird der winterliche Bestand des Eises und der Wassersäule eindeutig beeinflusst von der jährlichen Variabilität der Eisausdehnung.

FRÜHLING : (Abb. 98d, Tab. 18)

Im Frühjahr und Sommer werden die zum Teil im Eis herangewachsenen Organismen durch die Eisschmelze wieder in die Wassersäule entlassen. Diese fördern den Bestandsaufbau in der sommerlichen Wassersäule (Smith und Nelson 1985, Garrison 1991).

Insbesondere im Küstenpolynia-Gebiet verhindern interne Schelfrandwellen, Wind, das Aufsteigen von Schelfeisschmelzwasser und die topographischen Strukturen den raschen Aufbau einer seichten warmen Deckschicht (Scharek 1991). Dies trägt zur relativ kurzen Wachstumsperiode in der Wassersäule des südöstlichen Weddellmeeres bei.

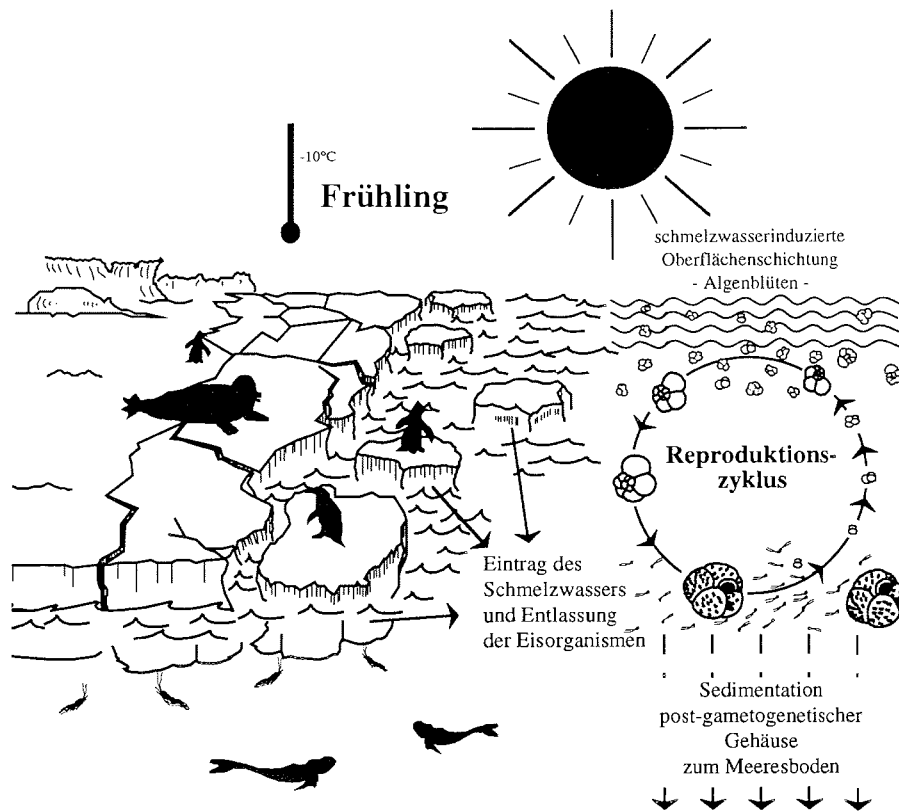


Abb. 98d Entwicklung des Bestandes während der Tauprozesse im Frühjahr.

Tab. 18 Übersicht zu den wichtigsten saisonalen Bestandsentwicklungen.

	Sommer	Herbst	Winter
Wassersäule:			
Abundanz	hoch	mittel	niedrig
Wachstum	hoch	niedrig	langsam
Reproduktion	hoch	hoch	kaum entwickelt
ontogenetische Wanderung	ausgeprägt	reduziert	nicht entwickelt
Proloculusmittelwert	groß	klein - groß	klein
Eis:			
Habitat	relativ unbedeutend	Einschluß ins Eis	vorherrschende Besiedlung
Wachstum	vorhanden	vorhanden	evtl. reduziert
Reproduktion	evtl. Vorbereitung	-	evtl. Vorbereitung

Hypothese eines Generationswechsels (siehe Kap. 4.1.2.3.):

Im Sommer (ANT III/3) wurden in und direkt unterhalb der saisonalen Oberflächenschicht durchschnittlich kleinere Individuen (Abb. 37) mit im Mittelwert größeren Proloculi (Abb. 14) beobachtet. Bei nur sehr wenigen dieser Exemplare waren reproduktive Merkmale vorhanden. Im Gegensatz hierzu herrschten in tieferen Zonen der Wassersäule größere Individuen mit kleinerem Proloculus (und erhöhtem Anteil an reproduktiven Kennzeichen) vor. Auch aus der Abnahme des prozentualen Anteils reproduktiver Merkmale mit zunehmendem Proloculusdurchmesser des Gesamtbestandes (Sommerpopulation der Expedition ANT III/3) geht ein Fehlen reproduktiver Kennzeichen bei Individuen mit großen Proloculusdurchmessern hervor (Abb. 46).

Möglicherweise könnte diese Beobachtung ein Indiz für einen in der Antarktis stattfindenden Generationswechsel sein, ähnlich wie für benthische Arten beschrieben (siehe hierzu Kap. 4.1.2.3.). Hieraus würde resultieren, daß die oben genannte Population mit großem Proloculus (evtl. etwas kleinere Individuen) die megalosphärische (asexuelle) Generation darstellt. Diese würde demnach in der euphotischen Zone der Wassersäule in der Nähe des Phytoplanktonmaximums leben und keine reproduktiven Merkmale aufweisen (Abb. 99). In dieser Zone der Wassersäule würde somit die asexuelle Fortpflanzung erfolgen, aus welcher die mikrosphärische Generation mit kleinen Proloculi hervorgeht. Auch diese könnte in der Oberflächenschicht heranwachsen und zur Reproduktion in die Tiefe abwandern.

Somit repräsentieren wahrscheinlich die größeren Individuen der tieferen Schichten (unterhalb 200 m Tiefe) mit kleinem Proloculus und relativ gut entwickelten reproduktiven Merkmalen die mikrosphärische (sexuelle) Generation. Diese würde sich sexuell mit Hilfe von Gameten in diesem Bereich der Wassersäule fortpflanzen. Nach der Bildung der Zygote können die hieraus resultierenden Juvenile mit großem Proloculus (megalos-

phärische Generation) zur Wasseroberfläche empor steigen, um dort heranzuwachsen. Aus dieser Hypothese würde ein Alternieren der Generationen zwischen den einzelnen Schichten der Wassersäule resultieren.

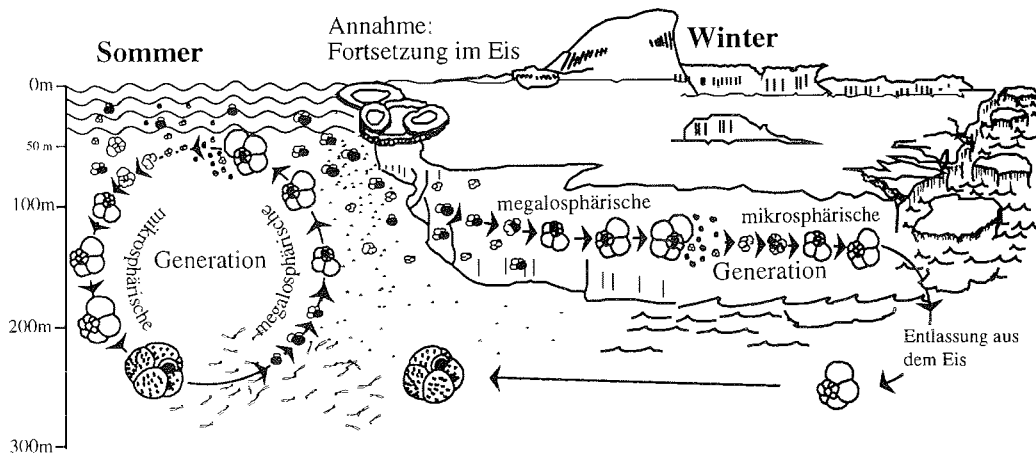


Abb. 99 Generalisierte Darstellung des Reproduktionszykluses unter Annahme eines Generationswechsels. Die Generation mit schwarzem Proloculus stellt den Agamonten (megalosphärische Generation) und die Generation mit weißem Proloculus den Gamonten (mikrosphärische Generation) dar.

Dahingegen findet in der winterlich durchmischten Wassersäule kein Wechsel der Generationen statt. Zu dieser Jahreszeit wurden fast ausschließlich Individuen mit kleinen Proloculi in der gesamten Wassersäule beobachtet (mikrosphärische Generation) (Kap. 4.2.1.4.).

Gegebenenfalls setzen diese Organismen das Alternieren ihrer Generationen im Eis fort. So wurden während herbstlicher Eisbildungsprozesse relativ viele Individuen mit großem Proloculus ins Eis eingeschlossen (siehe Kap. 4.2.2.2.). Auch im winterlichen westlichen Weddellwirbel herrschten im Eis sehr viele Individuen mit großem Proloculus vor. Wahrscheinlich wurde ein Teil dieser Individuen (Restpopulation des Sommers) im östlichen Weddellwirbel während herbstlicher Eisbildungsprozesse ins Eis eingeschlossen und aufgrund der uhrzeigerförmigen Verfrachtung des Eises in dieses Gebiet transportiert.

Eventuell wachsen diese Individuen im Eis solange heran, bis sie in der Lage sind, sich asexuell zu vermehren. Hiermit lassen sich gegebenenfalls die kleineren Proloculi der

Individuen einiger Kerne des Winters im östlichen Weddellmeer (Abb. 75) und des Sommers im extrem südöstlichen Weddellmeer (Abb. 70) erklären.

Ein weiteres Indiz hierfür könnte der Individuenbestand des Eiskerns AN 103 119A darstellen. Dort konnten relativ viele Gehäuse ohne Zytoplasma mit vergleichsweise großen Proloculi im oberen Bereich des Kerns beobachtet werden (Abb. 27b). Möglicherweise führten diese Individuen eine asexuelle Fortpflanzung durch, die hieraus entstandenen Juvenile (mit kleinen Proloculi) wanderten schließlich in tiefere Bereiche des Eies, wo sie heranwuchsen.

Es wird angenommen, daß planktische Foraminiferen gewöhnlicherweise keinen Generationswechsel durchführen (Hemleben et al. 1989, Lee und Anderson 1991). Da das Weddellmeer aufgrund seiner abiotischen Umweltbedingungen ein extremes Ökosystem repräsentiert, wäre eine Abweichung von dem für planktische Foraminiferen üblichen Lebenszyklus bei *N. pachyderma* durchaus denkbar. Einen Hinweis liefert die relativ große Variation in der Proloculusgröße von im Weddellmeer lebenden Exemplaren dieser Art (siehe Kap. 4.1.2.3.). Eine derartige Variation konnte bisher bei noch keiner planktischen Foraminiferenart nachgewiesen werden. Eine relativ geringe Spannweite in der Proloculusgröße wurde auch bei Individuen von *N. pachyderma* beobachtet, die nicht aus dem Weddellmeer stammen (Arikawa 1983, Sverdløve und Bé 1985, Berberich et al. in Vorb.a).

Möglicherweise spielen im Weddellwirbel die relativ großen Variationen in der Meereis- ausdehnung und die vorherrschenden Eisbildungsprozesse eine bedeutende Rolle. Aufgrund dessen wird jedes Jahr ein bedeutender Teil der in diesem Lebensraum anzutreffenden Foraminiferen ins Meereis eingeschlossen. Vermutlich löst dies eine relativ große Variabilität des Proloculusdurchmessers bei im Weddellmeer lebenden Exemplaren aus. Infolge dieses variierenden Proloculusdurchmessers wurde auf einen Wechsel der Generationen bei im Weddellmeer lebenden Exemplaren dieser Art geschlossen. Bisher konnte eine derartig aussagekräftige Beobachtung für andere Arten und Meeresgebiete nicht nachgewiesen werden. Eventuell führt die Ähnlichkeit des Eises mit dem benthischen Lebensraum zur Rekonstruktion des asexuellen Fortpflanzungsmodus.

Auch Vilks (1973) stellte im Arktischen Ozean, infolge der Variationen der Proloculusgröße, die Hypothese eines Generationswechsels auf und brachte diese Annahme in Zusammenhang mit einer im Eis oder auf dem Meeresboden lebenden Generation.

5. QUELLENANGABE

- Ackley, S. F. (1982): Ice scavenging and nucleation: two mechanisms for incorporation of algae into newly-forming sea ice (abstract). EOS. Trans. Am. Geophys. Union, 63 (3), pp. 45.
- Ackley, S. F. Dieckmann, G. S. & Shen, H., (1987): Algal and foram incorporation into new sea ice (abstract). EOS. Trans. Am. Geophys. Union, 68, pp. 1736.
- Admiraal, W. & Venekamp, L. A. H. (1986): Significance of tintinnid grazing during bloom of *Phaeocystis* sp. (Haptophyceae) in Dutch coastal waters. Neth. J. Sea Res., 20, p. 61-66.
- Alexander, V., Cooney, R. T. (1979): The Bering Sea ice-edge ecosystem. Final report to national oceanic and atmospheric administration.
- Anderson, O. R. (1984): Cellular specialisation and reproduction in planktonic foraminifera and radiolaria. In: Steidinger, K. A. & Walker, L. M. (eds.): Marine plankton life cycle strategies, 158, p. 35-66.
- Anderson, O. R. & Bé, A. W. H. (1976a): A cytochemical fine structure study of phagotrophy in a planktonic foraminifer, *Hastigerina pelagica* (d'Orbigny). Biol. Bull., Columbia University, Palisades, New York, 151, p. 437-449.
- Anderson, O. R. & Bé, A. W. H. (1976b): The ultrastructure of a planktonic foraminifer, *Globigerinoides sacculifer* (Brady), and its symbiotic dinoflagellates. J. Foram. Res., 6, p. 1-21.
- Anderson, O. R. & Bé, A. W. H. (1978): Recent advances in foraminiferal fine structure research. In: Hedley, R. H. & Adams, C. G. (eds.): Foraminifera. London, New York, San Francisco, 1, p.122-202.
- Angell, R. W. (1979): Calcification during chamber development in *Rosalina floridana*. J. Foram. Res., 9, p. 341-353.
- Angell, R. W. (1980): Test morphogenesis (chamber formation) in the foraminifer *Spiroloculina hyalina* Schulze. J. Foram. Res., 10, p. 89-101.
- Arikawa, R. (1983): Distribution and taxonomy of *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg) off the Sanriku Coast, Northeast Honshu, Japan. Tohoku Univ. Sci. Repts., Ser. 2 (Geol.), 53, p. 103-157.
- Assur, A. (1958): Composition of sea ice and its tensile strength. In: National academy of science: Arctic sea ice. National research council publ., Washington, D. C., 598, p. 106-138.
- Augstein, E., Bagriantsev, N. & Schenke, H. W. (1991): Die Expedition Antarktis VIII/1-2, 1989 mit der Winter Weddell Gyre Study der Forschungsschiffe "Polarstern" und "Akademik Fedorov". Ber. Polarforsch., 84, pp. 134.
- Bagriantsev, N. V., Gordon, A. L. & Huber, B. A. (1989): Weddell gyre: temperature maximum stratum. J. Geophys. Res., 94, p. 8331-8334.
- Bandy, O. L. (1960): The geologic significance of coiling ratios in the foraminifer *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg). J. Paleontology, 34 (4), p. 671-681.
- Bandy, O. L. (1972): Origin and development of *Globorotalia* (*Turborotalia*) *pachyderma* (Ehrenberg). Micropaleontology, 18, p. 294-318.
- Bandy, O. L., Butler, E. A. & Wright, R. C. (1969): Alaskan upper Miocene marine glacial deposits and the *Turborotalia pachyderma* datum plane. Science, 166, p. 607-609.

- Bandy, O. L. & Theyer, F. (1971): Growth variation in *Globorotalia pachyderma* (Ehrenberg). *Antarct. Jour.*, 6, p. 172-174.
- Bartsch, A. (1989): Die Eisalgenflora des Weddellmeeres (Antarktis): Artenzusammensetzung und Biomasse sowie Ökophysiologie ausgewählter Arten. *Ber. Polarforsch.*, 63, pp. 110.
- Bathmann, U., Schulz-Baldes, M., Fahrbach, E., Smetacek, V. & Hubberten, H.-W. (1992): Die Expedition Antarktis IX/1-4 des Forschungsschiffs "Polarstern" 1990/91. *Ber. Polarforsch.*, 92, pp. 403.
- Bé, A. W. H. (1959): Ecology of recent planktonic foraminifera: Part 1. Areal distribution in the western North Atlantic. *Micropaleontology*, 5 (1), p. 77-100.
- Bé, A. W. H. (1960): Ecology of recent planktonic foraminifera: Part 2. Bathymetric and seasonal distributions in the Sargasso-Sea off Bermuda. *Micropaleontology*, 6, p. 373-392.
- Bé, A. W. H. (1965): The influence of depth on shell growth in *Globigerinoides sacculifer* (Brady). *Micropaleontology*, 11, p. 81-97.
- Bé, A. W. H. (1977): An ecological, zoogeographic and taxonomic review of recent planktonic foraminifera. In: Ramsay, A.T.S. (ed.): *Oceanic Micropaleontology*. London, 1 (1), p. 1-100.
- Bé, A. W. H. & Hamlin, W. H. (1967): Ecology of recent planktonic foraminifera: Part 3. Distribution in the North Atlantic during the summer of 1962. *Micropaleontology*, New York, 13 (1), p. 87-106.
- Bé, A. W. H. & Tolderlund, D. S. (1971): Distribution and ecology of living planktonic foraminifera in surface waters of the Atlantic and Indian Oceans. In: Funnel, B. M. & Riedel, W. R. (eds.): *The micropaleontology of oceans*. p. 105-149.
- Bé, A. W. H., Vilks, G. & Lott, L. (1971): Winter distribution of planktonic foraminifera between the Grand Banks and the Caribbean. *Micropaleontology*, 17 (1), p. 31-42.
- Bé, A. W. H. & Hutson, W. H. (1977): Ecology of planktonic foraminifera and biogeographic patterns of life and fossil assemblages in the Indian Ocean. *Micropaleontology*, 23 (4), p. 369-414.
- Bé, A. W. H., Hemleben, C., Anderson, O. R. & Spindler, M. (1979): Chamber formation in planktonic foraminifera. *Micropaleontology*, 25, p. 294-306.
- Bé, A. W. H., Caron, D. A. & Anderson, O. R. (1981): Effects of feeding frequency on life processes of the planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer* in laboratory culture. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 61, p. 257-277.
- Bé, A. W. H., Anderson, O. R. & Faber, W. W. Jr. (1983): Sequence of morphological and cytoplasmic changes during gametogenesis in the planktonic foraminifer *Globigerinoides sacculifer* (Brady). *Micropaleontology*, 29, p. 310-325.
- Bé, A. W. H., Bishop, J. K. B., Sverdløve, M. S. & Gardner, W. D. (1985): Standing stock, vertical distribution and flux of planktonic foraminifera in the Panama Basin. *Mar. Micropaleontol.*, 9, p. 307-333.
- Berberich, D., Nöthig, E.-M. and Dieckmann, G. S. (in Vorbereitung a): Seasonal succession and lunar periodicity of planktonic foraminifera in the central Barents Sea, measured with a sediment trap.
- Berberich, D., Bijma, J., Dieckmann, G., S. & Spindler, M. (in Vorbereitung b): Ontogeny of *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg) in the Weddell Sea, Antarctica.
- Berberich, D., Spindler, M., Dieckmann, G., S. & Bijma, J. (in Vorbereitung c): Seasonal and geographic variations in the ontogeny of *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg), Weddell Sea.

- Berger, W. H. (1970): Planktonic foraminifera: differential production and expatriation off Baja California. *Limnol. Oceanogr.*, 15, p. 183-204.
- Bianchi, F., Boldrin, A., Cioce, F., Dieckmann, G., Kuosa, H., Larsson, A.-M., Nöthig, E.-M., Sehlstedt, P.-I., Socal, G. & Syvertsen, E. E. (1992): Phytoplankton distribution in relation to sea ice, hydrography and nutrients in the north-western Weddell Sea in early spring 1988 during EPOS. *Polar Biol.*, 12, p. 225-235.
- Bijma, J., Erez, J. & Hemleben, C. (1990): Lunar and semi-lunar reproductive cycles in some spinose planktonic foraminifers. *J. Foraminiferal Res.*, 20 (2), p. 117-127.
- Bijma, J. & Hemleben, C. (1994): Population dynamics of the planktic foraminifer *Gobigerinoides sacculifer* (Brady) from the central Red Sea. *Deep-Sea Res.*, 41 (3), p. 511-530.
- Bishop, J. K. B., Edmond, J. M., Ketten, D. R., Bacon, M. P. & Silker, W. B. (1977): The chemistry, biology and vertical flux of particulate matter from the upper 400 m of the equatorial Atlantic Ocean. *Deep-Sea Res.*, 24, p. 511-548.
- Bishop, J. K. B., Collier, R. W., Kettens, D. R. & Edmond, J. M. (1980): The chemistry, biology, and vertical flux of particulate matter from the upper 1500 m of the Panama Basin. *Deep-Sea Res.*, 27A, p. 615-640.
- Bodungen, B. v., Smetacek, V., Tilzer, M. M. & Zeitschel, B. (1986): Primary production and sedimentation during spring in the Antarctic Peninsula region. *Deep-Sea Res.*, 33 (2), p. 177-194.
- Bodungen, B. v., Nöthig, E.-M., & Siu, Q. (1988): New production of phytoplankton and sedimentation during summer 1985 in the southeastern Weddell Sea. *J. Comp. Biochem. Physiol.*, 90B, p. 475-487.
- Boltovskoy, E. (1971): Ecology of the planktonic foraminifera living in the surface layer of Drake Passage. *Micropaleontology*, Buenos Aires, Argentina, 17 (1), p. 53-68.
- Boltovskoy, E. (1973): Daily vertical migration and absolute abundance of living planktonic foraminifera. *J. Foraminiferal Res.*, 3 (2), p. 89-94.
- Boltovskoy, E. & Boltovskoy, D. (1970): Foraminíferos planctónicos vivos del mar de la flota (Antarctica). *Rev. Esp. Micropaleontol.*, 2, p. 27-44.
- Boltovskoy, E. & Wright, R. (1976): Recent foraminifera. The Hague, pp. 515.
- Borowitzka, M. A. (1977): Algal calcification. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.*, 15, p. 189-223.
- Bunt, J. S., & Lee, C. C. (1970): Seasonal primary production in Antarctic sea ice at McMurdo Sound in 1967. *J. Mar. Res.*, 28, p. 304-320.
- Bortz, J., Lienert, G. A. & Boehnke, K. (1990): Verteilungsfreie Methoden in der Biostatistik. Springer-Verlag, pp. 939.
- Bradbury, M. G. et al. (1970): Studies in the fauna associated with the deep scattering layers in the equatorial Indian Ocean, conducted on R/V Te Vega during October and November 1964. In: Farquhar, G. B. (ed.): Proc. of an international symposium on biological sound scattering in the ocean, p. 409-452.
- Brand, K. & Lipps, J. H. (1982): Foraminifera in the trophic structure of shallow-water Antarctic marine communities. *J. Foram. Res.*, 12, p. 96-104.
- Brönnimann, P. (1950): Occurrence and ontogeny of *Globigerinatella insueta* Cushman and Stainforth from the Oligocene of Trinidad, B.W.I.. *Contr. Cushman Found. Foram. Res.*, 1, p. 80-82.
- Brummer, G.-J., A., Hemleben, C. & Spindler, M. (1986): Planktonic foraminiferal ontogeny and new perspectives for micropaleontology. *Nature*, 319, p. 50-52.

- Brummer, G.-J., A., Hemleben, C. & Spindler, M. (1987): Ontogeny of extant spinose planktonic foraminifera (Globigerinidae): a concept exemplified by *Globigerinoides sacculifer* (Brady) and *G. ruber* (d'Orbigny). *Mar. Micropaleontol.*, 2, p. 357-381.
- Carey, A. G. Jr. (1985): Marine ice fauna: Arctic. In: Horner, R. A. (ed.): *Sea-ice biota*. CRC press, Boca Raton, Florida, p. 173-190.
- Carmack, E. C. & Foster, T. D. (1975): Circulation and distribution of oceanographic properties near the Filchner ice shelf. *Deep-Sea Res.*, 22, p. 77-90.
- Carsola, A. J. (1953): Possible planktonic occurrence of *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg). *J. Paleontology*, 27 (5), p. 742-752.
- Carstens, J. (1988): Verteilung planktischer Foraminiferen in Oberflächenwässern der Framstraße, Nordatlantik. Diplomarbeit am Fachbereich Geowissenschaften der Universität Bremen, pp. 57.
- Carstens, J. & Wefer, G. (1992): Recent distribution of planktonic foraminifera in the Nansen Basin, Arctic Ocean. *Deep-Sea Res.*, 39, p. 507-524.
- Chalker, B. E. (1983): Calcification by corals and other animals on the reef. In: Barnes, D. J. (ed.): *Perspectives on coral reefs*, p. 29-45.
- Christiansen, B. O. (1965): A bottom form of the planktonic foraminifer *Globigerinoides rubra* (d'Orbigny, 1839). *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 34, p. 197-202.
- Cifelli, R. (1973): Observations on *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg) and *Globigerina incompta* Cifelli from the North Atlantic. *J. Foram. Res.*, 3, p. 157-166.
- Cifelli, R. & Smith, R. K. (1970): Distribution of planktonic foraminifera in the vicinity of the North Atlantic current. *Smithson. Contrib. Paleobiology*, 4, p. 1-52.
- Clarke, D. B. & Ackley, S. F. (1983): Relative abundance of diatoms in Weddell Sea pack ice. *Antarct. J. U. S. (Review)*, p. 181-182.
- Clarke, D. B. & Ackley, S. F. (1984): Sea ice structure and biological activity in the Antarctic marginal ice zone. *J. Geophys. Res.*, 89, p. 2087-2095.
- Clasby, R. C., Alexander, V. & Horner, R. (1976): Primary productivity of sea-ice algae. In: Hood, D. W. (ed.): *Assessment of the marine environment: selected topics*. Institute of marine science. University of Alaska, Fairbanks (AK), p. 289-304.
- Comiso, J. C. & Gordon, A. L. (1987): Recurring polynyas over the Cosmonaut Sea and Maud Rise. *J. Geophys. Res.*, 92, p. 2819-2834.
- Craig, H. & Gordon, L. I. (1965): Deuterium and oxygen-18 variation in the ocean and marine atmosphere. In: Schenk, D. & Corless, B. H. (eds.): *Symp. P.R.O.G. Marine chemistry, Occ. Publ. 3*, University of Rhode Island, Narragansett, p. 277-374.
- Curry, W. B., Thunell, R. C. & Honjo, S. (1983): Seasonal changes in the isotopic composition of planktonic foraminifera collected in Panama Basin sediment traps. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 64, p. 33-43.
- Deacon, G. E. R. (1979): The Weddell gyre. *Deep-Sea Res.*, 26, p. 981-995.
- Deuser, W. G. (1978): Stable isotope paleoclimatology: a possible measure of past seasonal contrast from foraminiferal tests. *New Zealand Dept. Sci. Ind. Res., Bull.*, 220, p. 55-60.
- Deuser, W. G., Ross, E. H., Hemleben, C. & Spindler, M. (1981a): Seasonal changes in composition, numbers, mass, size, and isotopic composition of planktonic foraminifera settling into the deep Sargasso Sea. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 33, p. 103-127.

- Dieckmann, G. S. (1987): High phytoplankton biomass at the advancing ice-edge in the northern Weddell Sea during winter (abstract.). EOS. Trans. Am. Geophys. Union, 68, pp. 1765.
- Dieckmann, G. S., Spindler, M., Lange, M. A., Ackley, S. F. & Eicken, H. (1991): Antarctic sea ice: a habitat for the foraminifer *Neogloboquadrina pachyderma*. J. Foraminiferal Res., 21, p. 182-189.
- Dieckmann, G. S., Zwang, Z., Stürcken-Rodewald, M., Klauke, U., Koch, V. & Schmidt, W. (1993): Water column biology (phytoplankton and nutrients). Ber. Polarforsch., 121, p. 51-58.
- Dieckmann, G. S. & Kipfstuhl, S. (1995): Unterwassereis und grüne Eisberge. In: Hempel, I & Hempel, G. (Hrs.): Biologie der Polarmeere. Gustav Fischer Verlag, p. 86-94.
- Donner, B. & Wefer, G. (1994): Flux and stable isotope composition of *Neogloboquadrina pachyderma* and other planktonic foraminifers in the Southern Ocean (Atlantic sector). Deep-Sea Res., 41 (11/12), p. 1733-1743.
- Dowsett, H. J. & Poore, R. Z. (1990): A new planktic foraminifer transfer function for estimating Pliocene-Holocene paleoceanographic conditions in the North Atlantic. Mar. Micropaleontol., 16, p. 1-23.
- Eicken, H. (1991): Quantifizierung von Meereiseigenschaften: Automatische Bildanalyse von Dünnschnitten und Parametrisierung von Chlorophyll- und Salzgehaltsprofilen. Ber. Polarf., 82, pp. 105.
- Eicken, H. (1995): Wie polar wird ein Polarmeer durch das Meereis ? In: Hempel, I & Hempel, G. (Hrs.): Biologie der Polarmeere. Gustav Fischer Verlag, p. 58-76.
- Eicken, H., Grenfell, T. C. & Stonehouse, B. (1988): Sea ice conditions during an early spring voyage in the eastern Weddell Sea, Antarctica. Polar Rec., Great Britain, 24, p. 49-54.
- Elbrächter, M., Gieskes, W. W. C., Rabsch, U., Scharek, R., Schaumann, K., Smetacek, V. & Veth, C. (1987): Phytoplankton and heterotrophic microorganisms in the water column. In: Schnack-Schiel, S. (ed.): Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). Ber. Polarforsch., 39, p. 190-196.
- El-Sayed, S. (1971): Observations on phytoplankton bloom in the Weddell Sea. In: Llano, G. A. & Wallen, I. E. (eds.): Biology of the Antarctic Seas IV. American Geophysical Union, Antarct. Res. Ser., 17, p. 301-312.
- El-Sayed, S. & Taguchi, S. (1981): Primary production and standing crop of phytoplankton along the ice-edge in the Weddell Sea. Deep-Sea Res., 28A (9), p. 1017-1032.
- Erez, J., Almogi-Labin, A. & Avraham, S. (1991): On the life history of planktonic foraminifera: lunar reproduction cycle in *Globigerinoides sacculifer* (Brady). Paleoceanography, 6 (3), p. 295-306.
- Estrada, M. & Delgado, M. (1990): Summer phytoplankton distribution in the Weddell Sea. Polar Biol., 10, p. 441-449.
- Ericson, D. B. (1959): Coiling direction of *Globigerina pachyderma* as a climatic index. Science, 130 (3369), p. 219-220.
- Fahrbach, E., Knoche, M. & Rohardt, G. (1991): An estimate of water mass transformation in the southern Weddell Sea. Mar. Chem., 35, p. 25-44.
- Feldman, D. S. Jr., Gagnon, J., Hofmann, R. & Simpson, J. (1984): Stat view II: the solution for data analysis and presentation graphics. Abacus Concepts, Inc., Berkeley, pp. 278.

- Fermont, W. J. J., Kreulen, R. & Van der Zwaan, G. J. (1983): Morphology and stable isotopes as indicators of productivity and feeding patterns in recent *Operculina ammonoides* (Gronovius). *J. Foraminiferal Res.*, 13(2), p. 122-128.
- Fèbvre-Chevalier, C. (1971): Constitution ultrastructurale de *Globigerina bulloides* d'Orbigny, 1826 (Rhizopoda-Foraminifera). *Protistologica*, 7, p. 311-324.
- Fischer, G., Fütterer, D., Gersonde, R., Honjo, S., Ostermann, D. & Wefer, G. (1988): Seasonal variability of particle flux in the Weddell Sea and its relation to ice cover. *Nature*, 335, p. 426-428.
- Foster, T. D. & Carmack, E. C. (1976): Temperature and salinity structure in the Weddell Sea. *J. Phys. Oceanogr.*, 6, p. 36-44.
- Foxton, P. (1956): The distribution of the standing crop of zooplankton in the Southern Ocean. *Discovery Reports*, 28, p. 191-236.
- Garrison, D. L. (1991): Antarctic sea-ice biota. *Amer. Zool.*, 31, p. 17-33.
- Garrison, D. L., Ackley, S. F. & Buck, K. R. (1983): A physical mechanism for establishing algal populations in frazil ice. *Nature*, 306, p. 363-365.
- Garrison, D. L., Close, A. R. & Reimnitz, E. (1989): Algae concentrated by frazil ice: evidence from laboratory experiments and field measurements. *Antarct. Sci.* 1 (4), p. 313-316.
- Garrison, D. L., Buck, K. R. & Gowing, M. M. (1991): Plankton assemblages in the ice-edge zone of the Weddell Sea during the austral winter. *J. Mar. Systems*, 2, p. 123-130.
- Gleitz, M. (1993): Produktionsbiologische Untersuchungen an Phytoplankton und Meereseisalgen der Hochantarktis im jahreszeitlichen Verlauf. Dissertation, Universität Bremen, pp. 165.
- Gleitz, M. & Thomas, D. N. (1993): Variation in phytoplankton standing stock, chemical composition and physiology during sea-ice formation in the southeastern Weddell Sea, Antarctica. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 173, p. 211-230.
- Gordon, A. L. & Huber, B. A. (1984): Thermohaline stratification below the Southern Ocean sea ice. *J. Geophys. Res.*, 89, p. 641-648.
- Gordon, A. L. & Huber, B. A. (1990): Southern Ocean winter mixed layer. *J. Geophys. Res.*, 95 (C7), p. 11655-11672.
- Gow, A. J., Ackley, S. F., Weeks, W. F. & Govoni, J. W. (1982): Physical and structural characteristics of Antarctic sea ice. *Ann. Glaciol.*, 3, p. 113-117.
- Grossmann, S. & Gleitz, M. (1993): Microbial responses to experimental sea-ice formation: implications for the establishment of Antarctic sea-ice communities. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 173, p. 273-289.
- Harrison, J. D. & Tiller, W. A. (1963): Controlled freezing of water. In: Kingery, W. D. (ed.): Ice and snow - processes, properties, and applications. Cambridge, Mass., M.I.T. press, p. 215-225.
- Hayes, P. K., Whitaker, T. M. & Fogg, G. E. (1984): The distribution and nutrient status of phytoplankton in the Southern Ocean between 20° and 70°W. *Polar Biol.*, 3, p. 153-165.
- Hayward, B. W. (1983): Planktic foraminifera (protozoa) in New Zealand waters: a taxonomic review. *New Zealand J. Zool.*, 10, p. 63-74.
- Healy-Williams, N., Williams, D. F. & Ehrlich, R. (1984): Quantification of morphotypes in *Neoglobobadrina pachyderma* using Fourier shape analysis. *Antarct. J.*, p. 138-140.
- Hecht, A. D. (1976): The oxygen isotope record of foraminifera in deep-sea sediment. In: Hedley, R. H. & Adams, C. G. (eds.): *Foraminifera*, 2, p. 1-43.

- Hecht, A. D. & Savin, S. M. (1972): Phenotypic variation and oxygen isotope ratios in recent planktonic foraminifera. *J. Foram. Res.*, 2, p. 55-67.
- Hellmer, H. & Bersch, M. (1985): The Southern Ocean: a survey of oceanographic and marine meteorological research work. *Ber. Polarforsch.*, 26, pp. 115.
- Hemleben, C., Bé, A. W. H., Anderson, O. R. & Tuntivate-Choy, S. (1977): Test morphology, organic layers and chamber formation of the planktonic foraminifer *Globorotalia menardii* (d'Orbigny). *J. Foram. Res.*, 7, p. 1-25.
- Hemleben, C., Spindler, M., Breitingner, I. & Ott, R. (1987): Morphological and physiological responses of *Globigerinoides sacculifer* (Brady) under varying laboratory conditions. *Mar. Micropaleontol.*, 12, p. 305-324.
- Hemleben, C., Spindler, M. & Anderson, O. R. (1989): Modern planktonic foraminifera. Springer-Verlag, New York, Berlin, Heidelberg, London, Paris, Tokyo, pp. 363.
- Hempel, G. (1985): Die Expedition Antarktis III mit FS "Polarstern" 1984/85. *Ber. Polarforsch.*, 25, pp. 209.
- Hempel, G. (1987): Zusammenfassung und Fahrtverlauf. In: Schnack-Schiel, S. (ed.): Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). *Ber. Polarforsch.*, 39, p. 127-133.
- Herb, R. (1968): Recent planktonic foraminifera from sediments of the Drake Passage, Southern Ocean. *Eclogae geol. Helv.*, 61, p. 467-480.
- Herman, Y. & Andersen, O. G. N. (1989): Foraminifera and pteropoda beneath the Arctic sea ice: new distributions. In: Herman, Y. (ed.): The Arctic Seas. Van Nostrand Reinhold Company, New York, p. 223-234.
- Hibler III, W. D. & Ackley, S. F. (1983): Numerical simulation of the Weddell Sea pack ice. *J. Geophys. Res.*, 88, p. 2873-2887.
- Hofker, J. (1930b): Notizen über die Foraminiferen des Golfes von Neapel: *Publ. Staz. Zool. Napoli*, 10, p. 365-405.
- Holm-Hansen, O., El-Sayed, S. Z., Franceschini, G. A. & Cuhel, R. L. (1977): Primary production and the factors controlling phytoplankton growth in the Southern Ocean. In: Llano, G. A. (ed.): Adaptations within Antarctic ecosystems, Gulf, Huston, Texas, p. 11-50.
- Horner, R. A. (1985): Ecology of sea ice microalgae. In: Horner, R. A. (ed.): Sea-ice biota. CRC press, Boca Raton, Florida, p. 83-103.
- Huber, B. A., Mele, P. A., Haines, W. E., Gordon, A. L., Jennings, J. C., Gordon, L. I., Weiss, R. F., VanWoy, F. A. & Salameh, P. K. (1989): CTD and hydrographic data from cruise ANT V/2 of R/V Polarstern. Lamont-Doherty Geological Observatory, Palisades, New York, pp. 568.
- Hutson, W. H. (1977): Variations in planktonic foraminiferal assemblages along north-south transects in the Indian Ocean. *Mar. Micropal.*, 2, p. 47-66.
- Jones, J. I. (1964): The ecology and distribution of living planktonic foraminifera of the West Indies and adjacent waters. Ph. D. Thesis, Univ. of Wisconsin, pp. 193.
- Kahn, M. I. (1981): Ecological and paleoecological implications of the phenotypic variation in three species of living planktonic foraminifera from the northeastern Pacific Ocean (50°N, 145°W). *J. Foram. Res.*, 11 (3), p. 203-211.
- Keller, G. (1978): Morphologic variation of *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg) in sediments of the marginal and central northeast pacific ocean and paleoclimatic interpretation. *J. Foram. Res.*, 8 (3), p. 208-224.

- Kennett, J. P. (1968): Latitudinal variation in *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg) in surface sediments of the southwest Pacific Ocean. *Micropaleontology*, 14, p. 305-318.
- Kennett, J. P. & Srinivasan, M. S. (1974): Surface ultrastructural variation in the polar planktonic foraminifer *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg). *Antarctic Journal*, p. 263-265.
- Ketten, D. R. & Edmond, J. M. (1979): Gametogenesis and calcification of planktonic foraminifera: *Nature*, 278, p. 546-548.
- Kottmeier, C. & Hartig, R. (1990): Winter observations of the atmosphere over Antarctic sea ice. *J. Geophys. Res.*, 16, p. 16550-16551.
- Kottmeier, C., Olf, J., Frieden, W. & Roth, R. (1992): Wind forcing and ice motion in the Weddell Sea region. *J. Geophys. Res.*, 97, p. 20373-20383.
- Kottmeier, C. & Sellmann, L. (eingereicht, 1995): Atmospheric and oceanic forcing of Weddell Sea ice motion. *J. Geophys. Res.*
- Krause, G., Maul, A., Ohm, K., Plugge, R., Lütjeharms, J., Phillips, R., Rigg, G. & Valentine, H. (1993): Physical oceanography. In: Spindler, M., Dieckmann, G., Thomas, D. (eds.): *Die Expedition Antarktis X/3 mit FS "Polarstern" in 1992*. *Ber. Polarforsch.*, 121, pp. 5-15.
- Kuile, B. ter (1991): Mechanisms for calcification and carbon cycling in algal symbiont-bearing foraminifera. In: Lee, J. J. & Anderson, R. O. (eds.): *Biology of foraminifera*. Academic press limited, p. 73-89.
- Lange, M. A., Ackley, S. F., Wadhams, P., Dieckmann, G. S. & Eicken, H. (1989): Development of sea ice in the Weddell Sea, Antarctica. *Ann. Glaciol.*, 12, p. 92-96.
- Lee, J. J., Freudenthal, H. D., Kossov, V. & Bé, A. W. H. (1965): Cytological observations on two planktonic foraminifera, *Globigerina bulloides* d'Orbigny, 1826 and *Globigerinoides ruber* (d'Orbigny, 1839) Cushman, 1927. *J. Protozool.*, 12, p. 531-542.
- Lee, J. J. & Anderson, O. R. (1991): *Biology of foraminifera*. Academic press, London, San Diego, New York, Boston, Sydney, pp. 368.
- Lee, J. J., Faber, W. W. Jr., Anderson, O. R. & Pawlowski, J. (1991): Life cycles of foraminifera. In: Lee, J. J. & Anderson, R. O. (eds.): *Biology of foraminifera*. Academic press limited, p. 285-334.
- Lewis, E. L. & Weeks, W. F. (1971): Sea ice: some polar contrasts. In: Deacon, G. E. R. (ed.): *Symposium on Antarctic ice and water masses*. Scientific committee for Antarctic research, Tokyo, p. 23-34.
- Limbert, D. W. S., Morrison, S. J., Sear, C. B., Wadhams, P. & Rowe, M. A. (1989): Pack-ice motion in the Weddell Sea in relation to weather systems and determination of a Weddell Sea sea-ice budget. *Ann. Glaciol.*, 12, p. 104-112.
- Lipps, J. H. & Krebs, W. N. (1974): Planktonic foraminifera associated with Antarctic sea ice. *J. Foraminiferal. Res.*, 4, p. 80-85.
- Lochte, K. & Smetacek, V. (1991): Was steuert die Produktivität des Planktons im Südpolarmeer? In: Hempel, I & Hempel, G. (Hrs.): *Biologie der Polarmeere*. Gustav Fischer Verlag, p. 104-115.
- Malmgren, B. A. (1984): Ranking of selective dissolution of modern cool-water planktonic foraminifera, South Atlantic. *Antarctic Journal*, p. 98-99.
- Malmgren, B. A. (1985): Dissolution effects on size distribution of recent planktonic foraminiferal species, South Atlantic Ocean. In: Hsü, K. J., & Weissert, H. J. (eds.): *South Atlantic Paleoceanography*, Great Britain, p. 11-23.

- Malmgren, B. A. & Kennett, J. P. (1972): Biometric analysis of phenotypic variation: *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg) in the South Pacific Ocean. *Micropaleontology*, 18, p. 241-248.
- Malmgren, B. A. & Kennett, J. P. (1973): Recent planktonic foraminiferal distribution in high latitudes of the South Pacific: a multivariate statistical study. *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleoecol.*, 14, p. 127-136.
- Martin, S. & Kauffmann, P. (1981): A field and laboratory study of wave damping by grease ice. *J. Glaciol.*, 27, p. 283-313.
- Maykut, G. A. (1985): The ice environment. In: Horner, R. A. (ed.): *Sea-ice biota*. CRC press, Boca Raton, Florida, p. 21-82.
- Moodley, L. (1992): "Squatter" behaviour in soft-shelled foraminifera. *Mar. Micropaleontol.*, p. 107-113.
- Nees, J. C. (1949): A contribution to aquatic population dynamics. Ph. D. Thesis, University of Wisconsin, Madison.
- Nelson, D. M., Smith, W. O. Jr., Gordon, L. I. & Huber, B. A. (1987): Spring distribution of density, nutrients, and phytoplankton biomass in the ice-edge zone of the Weddell-Scotia Sea. *J. Geophys. Res.*, 92, p. 7181-7190.
- Nöthig, E.-M. (1988): Untersuchungen zur Ökologie des Phytoplanktons im südöstlichen Weddellmeer (Antarktis) im Januar/Februar 1985. *Ber. Polarforsch.*, 53, pp. 118.
- Nöthig, E.-M., Bathmann, U., Jennings, J. C. Jr., Fahrbach, E., Gradinger, R., Gordon, L. I. & Makarov, R. (1991): Regional relationships between biological and hydrographical properties in the Weddell gyre in late Austral winter 1989. *Mar. Chem.*, 35, p. 325-336.
- Nöthig, E.-M., Bodungen, B.v. & Sui, Q. (1991): Phyto- and protozooplankton biomass during Austral summer in surface waters of the Weddell Sea and vicinity. *Polar Biol.*, 11, p. 293-304.
- Olsson, R. K. (1971): Pliocene-Pleistocene planktonic foraminiferal biostratigraphy of the northeastern Pacific. In: Farinacci, A., (ed.): *Proceedings of the second planktonic conference*. Rome, Edizioni Tecnoscienza, 1, p. 921-928.
- Olsson, R. K. (1976): Wall structure, topography and crust of *Globigerina pachyderma* (Ehrenberg). In: Takayanagi, Y. & Saito, T. (eds.): *Selected papers in honor of Prof. Kiyoshi Asano*. Progress in micropaleontology, Spec. Pub., New York, p. 244-257.
- Ommanney, F. D. (1936): *Rhincalanus gigas* (Brady), a copepod of the southern macroplankton. *Discovery Reports*, 13, p. 277-384.
- O'Brien, D. P. (1987): Direct observations of the behaviour of *Euphausia superba* and *E. crystallophias* (Crustacea: Euphausiacea) under pack ice during the Antarctic spring of 1985. *J. Crustacean Biology*, 7, p. 437-448.
- Parker, F. L. (1962): Planktonic foraminiferal species in Pacific sediments. *Micropaleontology*, 8, p. 219-254.
- Parsons, T. R., Takahashi, M & Hargrave, B. (1984): *Biological oceanographic processes*. Pergamon press, pp. 330.
- Patterson, R. T., Brunner, C. A., Capo, R. & Dahl, J. (1990): A paleoenvironmental study of early to middle Pleistocene foraminifera of the Santa Barbara formation at Santa Barbara, California. *J. Paleont.*, 64 (1), p. 1-25.
- Platt, T., Denman, K. L. & Jassby, A. D. (1975): The mathematical representation and prediction of phytoplankton productivity. *Tech. Rep. 523, Fish Mar. Sev., Environ. Canada*, pp. 110.

- Reimnitz, E., Clayton, J. R., Kempema, E. W., Payne, J. R. & Weber, W. S. (1993): Interaction of rising frazil with suspended particles: tank experiments with applications to nature. *Cold Reg. Sci. Technol.*, 21, p. 117-135.
- Rey, F. & Loeng, H. (1985): The influence of ice and hydrographic conditions on the development of phytoplankton in the Barents Sea. In: Gray, J. S. & Christiansen, M. E. (eds.): *Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms*. John Wiley & Sons, New York, p. 49-63.
- Reynolds, L. A. & Thunell, R. C. (1985): Seasonal succession of planktonic foraminifera in the subpolar North Pacific. *J. Foraminiferal Res.*, 15, p. 282-301.
- Reynolds, L. A. & Thunell, R. C. (1986): Seasonal production and morphologic variation of *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg) in the northeast Pacific. *Micropaleontology*, Department of Geology, University of South Carolina, 32 (1), p. 1-18.
- Reynolds-Sautter, L. A. & Thunell, R. C. (1989): Seasonal succession of planktonic foraminifera: results from a four-year time-series sediment trap experiment in the northeast Pacific. *J. Foraminiferal Res.*, 19 (4), p. 253-267.
- Rhumbler, L. (1911): Die Foraminiferen (Thalamophoren) der Plankton-Expedition. Erster Teil: Die allgemeinen Organisations-Verhältnisse der Foraminiferen. *Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung* (1909), 3, pp. 331.
- Scharek, R. (1991): Die Entwicklung des Phytoplanktons im östlichen Weddellmeer (Antarktis) beim Übergang vom Spätwinter zum Frühjahr. *Ber. Polarforsch.*, 94, pp. 195.
- Scharek, R., Smetacek, V., Fahrbach, E., Gordon, L. I., Rohardt, G. & Moore, S. (1994): The transition from winter to early spring in the eastern Weddell Sea, Antarctica: Plankton biomass and composition in relation to hydrography and nutrients. *Deep-Sea Res.*, 41 (8), p. 1231-1250.
- Schiebel, A. (1991): Lösungsexperimente an *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg 1861) sinistral. Diplom-Arbeit, Universität Kiel, pp. 50.
- Schnack-Schiel, S. (1987): Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). *Ber. Polarforsch.*, 39, pp. 258.
- Shackleton, N. J. (1974): Attainment of isotopic equilibrium between ocean water and the benthonic foraminifera genus *Uvigerina*: isotopic changes in the ocean during the last glacial. In: Labeyrie, J. (ed.): *Des Variation du climat au cours du Pleistocène*. CNRS, p. 203-209.
- Shen, H. T. & Ackermann, N. L. (1990): Wave-induced sediment enrichment in coastal ice covers. In: Ackley, S. F. & Weeks, W. F. (eds.): *Sea ice properties and processes*, CRREL Monograph 90-1, p. 100-102.
- Signes, M., Bijma, J., Hemleben, C. & Ott, R. (1993): A model for planktic foraminiferal shell growth. *Paleobiology*, 19 (1), p. 71-91.
- Smetacek, V. (1985): Role of sinking in diatom life-history cycles: ecological, evolutionary and geological significance. *Marine Biol.*, 84, p. 239-251.
- Smetacek, V., Scharek, R. & Nöthig, E.-M. (1989): Introduction to Antarctic ecosystem research. *Circumpolar J.*, 2-3, p. 49-64.
- Smetacek, V., Scharek, R., Gordon, L. I., Eicken, H., Fahrbach, E., Rohardt, G. & Moore, S. (1992): Early spring phytoplankton blooms in ice platelet layers of the southern Weddell Sea, Antarctica. *Deep-Sea Res.*, 39 (2), p. 153-168.
- Smith, W. O. Jr. & Nelson, D. M. (1983): Oceanography of the Antarctic marginal ice zone. *Antarct. J.*, p. 190-192.

- Smith, W. O. Jr. & Nelson, D. M. (1985): Phytoplankton bloom produced by a receding ice-edge in the Ross Sea: spatial coherence with the density field. *Science*, 227, p. 163-166.
- Smith, W. O. Jr. & Nelson, D. M. (1986): Importance of ice-edge phytoplankton production in the Southern Ocean. *Bio Science*, 36, p. 251-257.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1981): *Biometry*. W. H. Freeman and Company, San Francisco, pp. 859.
- Spies, A. (1987): Phytoplankton in the marginal ice zone of the Greenland Sea during summer, 1984. *Polar Biol.*, 7, p. 195-205.
- Spindler, M. (1990): A comparison of Arctic and Antarctic sea ice and the effects of different properties on sea-ice biota. In: Bleil, U. & Thiede, J. (eds.): *Geological history of the Polar Oceans: Arctic versus Antarctic*. Kluwer Academic Publishers, p. 173-186.
- Spindler, M. (1991): Mikroorganismen in extremen Lebensräumen: Polares Meereis. *Biologie in unserer Zeit*, VCH Verlagsgesellschaft, Weinheim, 1, p. 49-51.
- Spindler, M., Hemleben, C., Bayer, U., Bé, A. W. H. & Anderson, O. R. (1979): Lunar periodicity of reproduction in the planktonic foraminifer *Hastigerina pelagica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1, 1, p. 61-64.
- Spindler, M. & Dieckmann, G. S. (1986): Distribution and abundance of the planktic foraminifer *Neogloboquadrina pachyderma* in sea ice of the Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biol.*, 5, p. 185-191.
- Spindler, M., Dieckmann, G. S. & Lange, M. A. (1990): Seasonal and geographic variations in sea-ice community structure of the Weddell Sea, Antarctica. In: Kerry, K. R. & Hempel, G. (eds.): *Antarctic ecosystems, ecological change and conservation*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, p. 129-135.
- Spindler, M. & Dieckmann, G. S. (1991): Das Meereis als Lebensraum. *Spektrum Wiss.*, 2, p. 48-57.
- Spindler, M., Dieckmann, G. S. & Thomas, D. (1993): Die Expedition Antarktis X/3 mit FS "Polarstern" 1992. *Ber.Polarforsch.*, 121, pp. 122.
- Srinivasan, M. S., Kennett, J. P. (1974): Secondary calcification of the planktonic foraminifer *Neogloboquadrina pachyderma* as a climatic index. *Science*. 186, p. 630-632.
- Stretch, J. J., Hamner, P. P., Hamner, W. M., Michel, W. C., Cook, J. & Sullivan, C. W. (1988): Ice algae foraging behavior of the Antarctic krill, *Euphausia superba* Dana. *Marine ecology progress series*, 44, p. 131-139.
- Sverdløve, M. S. & Bé, A. W. H. (1985): Taxonomic and ecological significance of embryonic and juvenile planktonic foraminifera. *J. Foraminiferal Res.*, 15, p. 235-242.
- Swart, P. K. (1983): Carbon and oxygen isotope fractionation in scleractinian corals: A review. *Earth Sci. Rev.*, 19, p. 51-80.
- Taniguchi, A. & Bé, A. W. H. (1985): Variation with depth in the number of chambers in planktonic foraminiferal shells. *J. Oceanogr. Soc. Japan*, 41, p. 56-58.
- Thunell, R. C. & Reynolds, L. A. (1984): Sedimentation of planktonic foraminifera: seasonal changes in species flux in the Panama Basin. *Micropaleontology*, 30 (3), p. 243-262.
- Tréguer, P. & Jacques, G. (1992): Dynamics of nutrients and phytoplankton, and fluxes of carbon, nitrogen and silicon in the Antarctic Ocean. *Polar Biol.*, 12, p. 149-162.

- Tolderlund, D. S. & Bé, A. W. H. (1971): Seasonal distribution of planktonic foraminifera in the western North Atlantic. *Micropaleontology*, 17, p. 297-329.
- Vella, P. (1974): Coiling ratios of *Neogloboquadrina pachyderma* (Ehrenberg): variations in different oze fractions. *Geol. Soc. America, Bull.*, 85, p. 1421-1424.
- Vella, P., Ellwood, B. B., Watkins, N. D. (1975): Surface-water temperature changes in the Southern Ocean southwest of Australia during the last one million years. *Quat. Stud.*, New Zealand, Wellington, p. 297-309.
- Vilks, G. (1969): Recent foraminifera in the Canadian Arctic. *Micropaleontology*, 15 (1), p. 35-60.
- Vilks, G. (1973): A study of *Globorotalia pachyderma* (Ehrenberg) in the Canadian Arctic, Halifax, Nova Scotia, pp. 216.
- Vilks, G. (1975): Comparison of *Globorotalia pachyderma* (Ehrenberg) in the water column and sediments of the Canadian Arctic. *J. Foraminiferal Res.*, 5, p. 313-325.
- Vincent, E. & Berger, W. H. (1981): Planktonic foraminifera and their use in paleoceanography. In: Emiliani, C. (ed.): *The oceanic lithosphere: the sea*. Chap. 25, New York, 7, p. 1025-1119.
- Weeks, W. F. & Ackley, S. F. (1982): The growth, structure and properties of sea ice. *CRELL Monogr.* 82-1, Cold Reg. Res. and Eng. Lab., Hanover, N. H., pp. 116.
- Wefer, G., Suess, E., Balzer, W., Liebezeit, G., Müller, P. J., Ungerer, A. & Zenk, W., (1982): Fluxes of biogenic components from sediment trap deployment in circumpolar water of the Drake Passage. *Nature*, 299, p. 145-147.
- Wefer, G., Fischer, G., Fütterer, D. K., Gersonde, R., Honjo, S. & Ostermann, D., (1990): Particle sedimentation and productivity in Antarctic waters of the Atlantic sector. In: Bleil, U. & Thiede, J. (eds.): *Geological history of the Polar Oceans. Arctic versus Antarctic*, p. 363-379.
- Wefer, G. & Fischer, G., (1991): Annual primary production and export flux in the Southern Ocean from sediment trap data. *Mar. Chem.*, 35, p. 597-613.
- Wei, K.-Y., Zhang, Z.-W. & Wray, C. (1992): Shell ontogeny of *Globorotalia inflata* (I): growth dynamics and ontogenetic stages. *J. Foraminiferal Res.*, 22 (4), p. 318-327.
- Weikert, H. & John, H. C. (1981): Experiences with a modified multiple opening-closing plankton net. *J. Plankton Res.*, 3, p. 167-177.
- Weiß, T. (1983): Feeding of calanoid copepoda in relation to *Phaeocystis pouchetii* blooms in the German Wadden Sea area off Sylt. *Mar. Biol.*, 74, p. 87-94.
- Weissenberger, J. (1992): Die Lebensbedingungen in den Solekanälchen des antarktischen Meereises. *Ber. Polarforsch.*, 111, pp. 159.
- Weissenberger, J., Dieckmann, G. S., Gradinger, R. & Spindler, M. (1992): Sea ice: a cast technique to examine and analyze brine pockets and channel structure. *Limnol. Oceanogr.*, 37 (1), p. 179-183.
- Weissenberger, J. & Grossmann, S. (eingereicht 1995): Experimental formation of sea ice: importance of water circulation and wave action for incorporation of phytoplankton and bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*
- Williams, D. F. (1981): Seasonal stable isotopic variations in living planktonic foraminifera from Bermuda plankton tows. *Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleoecol.*, 33, p. 71-102.
- Williams, D. F. & Keany, J. (1978): Comparison of radiolarian/planktonic foraminiferal paleoceanography of the Subantarctic Indian Ocean. *Quat. Res.*, 9, p. 71-86.

- Williams, D. F., Bé, A. W. H. & Fairbanks, R. G. (1979): Seasonal oxygen isotopic variations in living planktonic foraminifera off Bermuda. *Science*, 206, p. 447-449.
- Ziegler, B. (1983): *Spezielle Paläontologie: Protisten, Spongien und Coelenteraten, Mollusken. Einführung in die Paläobiologie Teil 2.* E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, pp. 409.
- Ziegler, B. (1986): *Allgemeine Paläontologie: Einführung in die Paläobiologie Teil 1.* E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, pp. 248.
- Zwierz, M. (1993): Cruise Antarktis X/3 of RV "Polarstern". CTD-Report: *Ber. Polarforsch.*, 128, pp. 84.

6. ANHANG

Tab. 1 Positionsdaten der Stationen, Entnahmemethodiken und Bearbeitungsweisen der Proben.

ANT III/3													
Datum	Wassersäule		Ortstiefe [m]	Tiefenstufe [m]		Maschenweite	Eis Stat.Nr.	Gerät	Kerntiefe	Position			
	Gerät	Stat.Nr.		von	bis					Bearbeitung	Bearbeitung	Breite	Länge
24.01.1985	MN	261	4040	140	300	100 µm	2			72	21	S 21 27 W	
				120	140	100 µm							
				80	120	100 µm							
				15	80	100 µm							
29.01.1985	MN	276	262	150	200	100 µm	2			72	32	S 17 22 W	
				100	150	100 µm							
				50	100	100 µm							
				30	50	100 µm							
				0	30	100 µm							
29.01.1985	MN	277	878	200	100	100 µm	2			72	26	S 17 40 W	
				50	100	100 µm							
				0	50	100 µm							
29.01.1985	MN	278	1978	1000	300	100 µm	2			72	18	S 18 7 W	
				200	300	100 µm							
				200	100	100 µm							
				100	50	100 µm							
29.01.1985	MN	279	2783	1000	300	100 µm	2			72	11	S 18 29 W	
				200	300	100 µm							
				200	300	100 µm							
				100	50	100 µm							
				50	0	100 µm							
31.01.1985	MN	284a	ca.900	300	500	100 µm	2			72	46	S 19 27 W	
				150	300	100 µm							
				70	150	100 µm							
				30	70	100 µm							
				0	30	100 µm							
				300	500	100 µm							
				150	300	100 µm							
				70	150	100 µm							
	284b				300	500	100 µm	2					
					150	300	100 µm						
					70	150	100 µm						
					30	70	100 µm						
	284c				300	500	100 µm	2					
					150	300	100 µm						
					70	150	100 µm						
					30	70	100 µm						
284d				300	500	100 µm	2						
				150	300	100 µm							
				70	150	100 µm							
				30	70	100 µm							

ANT V/2												
Datum	Wassersäule		Ortstiefe [m]	Tiefenstufe [m]		Maschenweite	Eis Stat.Nr.	Gerät	Art der Eisprobe	Position		
	Gerät	Stat.Nr.		von	bis					Bearbeitung	Bearbeitung	Breite
18.07.1986	APSN	238	5280	0	60	20 µm	2 AN 52 238	Elmer	Neuels	2	59	0 S 1 0 W
18.07.1989		241	4709				AN 52 241	Elmer	Plannkuchen	2	59	30 S 0 60 W
19.07.1989		249	5221				AN 52 249	Kescher	Plannkuchen	2	60	45 S 0 60 W
19.07.1986	APSN	251	5376	0	60	20 µm	2	Boot	Plannkuchen	2	60	60 S 0 60 W
19.07.1986	MN	254	5342	0	50	100 µm	1				61	30 S 0 59 W
				50	100	100 µm						
				100	200	100 µm						
				200	400	100 µm						
				400	600	100 µm						
20.07.1986	APSN	255	5342	0	60	20 µm	2			61	59 S 1 1 W	
21.07.1986	MN	256	5321	0	50	100 µm	1				62	29 S 1 1 W
				50	100	100 µm						
				100	200	100 µm						
				200	400	100 µm						
				400	600	100 µm						
21.07.1986	APSN	259	5301	0	60	20 µm	2			62	54 S 1 16 W	

22.07.1986	MN	260	5279	0	50	100 µm	1	62 55 S	2	1 W
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
22.07.1986	APSN	263	5278	0	60	20 µm	2	62 55 S	2	43 W
23.07.1986	MN	266	5215	0	50	100 µm	1	63 39 S	2	2 W
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
23.07.1986	APSN	268	5184	0	60	20 µm	2	63 58 S	2	28 W
24.07.1986	APSN	274	5123	0	60	20 µm	2	64 41 S	1	57 W
25.07.1989	MN	278	4984	0	50	100 µm	1	65 12 S	2	3 W
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
26.07.1986	APSN	284	4787	0	60	20 µm	2	66 38 S	2	4 W
	MN			0	50	100 µm	1			
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
27.07.1986	APSN	286	3870	0	60	20 µm	2	66 0 S	0	17 W
01.08.1986	APSN	291	2954	0	60	20 µm	2	65 22 S	1	31 O
	MN			0	50	100 µm	1			
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
02.08.1986	APSN	293	2890	0	60	20 µm	2	64 30 S	4	23 O
03.08.1986	MN	294	3817	0	50	100 µm	1	64 1 S	4	59 O
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
04.08.1986	APSN	303	4789	0	60	20 µm	2	65 20 S	7	57 O
	MN			0	50	100 µm	1			
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
05.08.1986	APSN	307	4309	0	60	20 µm	2	65 55 S	6	42 O
06.08.1986	APSN	312	4137	0	60	20 µm	2	66 39 S	4	60 O
	MN			0	50	100 µm	1			
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
07.08.1986	APSN	315	4534	0	60	20 µm	2	67 47 S	2	39 O
	MN			0	50	100 µm	1			
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
08.08.1986	MN	317	4361	0	50	100 µm	1	68 26 S	1	4 O
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
15.08.1986	MN	320	1858	0	50	100 µm	1	69 29 S	0	22 W
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
19.08.1986	MN	326	4204	0	50	100 µm	1	68 24 S	2	47 W
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
21.08.1986	APSN	331	4677	0	60	20 µm	2	67 11 S	0	1 W
21.08.1986	MN	332	4657	0	50	100 µm	1	66 60 S	0	28 W
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			
22.08.1986	APSN	338	4022	0	60	20 µm	2	66 23 S	1	38 O
22.08.1986	MN	339	3737	0	50	100 µm	1	66 18 S	1	55 O
					50	100	100 µm			
					100	200	100 µm			
					200	400	100 µm			
					400	600	100 µm			

23.08.1986	MN 343	3304	0	50	100 µm	1																65 52 S 2 31 O
			50	100	100 µm	1																
			100	200	100 µm	1																
			200	400	100 µm	1																
			400	600	100 µm	1																
23.08.1986	APSN 344	3081	0	60	20 µm	2																85 46 S 2 32 O
23.08.1986	MN 347	2141	0	50	100 µm	1																65 23 S 2 32 O
			50	100	100 µm	1																
			100	200	100 µm	1																
			200	400	100 µm	1																
			400	600	100 µm	1																
24.08.1986	APSN 351	1753	0	60	20 µm	2																64 54 S 2 30 O
	MN		0	50	100 µm	1																
			50	100	100 µm	1																
			100	200	100 µm	1																
			200	400	100 µm	1																
			400	600	100 µm	1																
25.08.1986	APSN 353	2211	0	60	20 µm	2																84 36 S 3 6 O
	MN 357	2392	0	50	100 µm	1																84 14 S 2 34 O
			50	100	100 µm	1																
			100	200	100 µm	1																
			200	400	100 µm	1																
			400	600	100 µm	1																
26.08.1986	MN 361	3746	0	50	100 µm	1																63 55 S 1 39 O
			50	100	100 µm	1																
			100	200	100 µm	1																
			200	400	100 µm	1																
			400	600	100 µm	1																
26.08.1986	APSN 363	5239	0	60	20 µm	2																63 37 S 1 28 O
27.08.1986	APSN 367	5000	0	60	20 µm	2																63 18 S 3 7 O
	MN 368	5249	0	50	100 µm	1																63 7 S 3 19 O
			50	100	100 µm	1																
			100	200	100 µm	1																
			200	400	100 µm	1																
			400	600	100 µm	1																
28.08.1986	APSN 370	5349	0	60	20 µm	2																62 46 S 3 43 O
	MN		0	50	100 µm	1																
			50	100	100 µm	1																
			100	200	100 µm	1																
			200	400	100 µm	1																
			400	600	100 µm	1																
29.08.1986	APSN 375	5333	0	60	20 µm	2																62 16 S 4 48 O
	MN		0	50	100 µm	1																
			50	100	100 µm	1																
			100	200	100 µm	1																
			200	400	100 µm	1																
			400	600	100 µm	1																
29.08.1986	MN 379	5262	0	50	100 µm	1																61 59 S 5 38 O
			50	100	100 µm	1																
			100	200	100 µm	1																
			200	400	100 µm	1																
			400	600	100 µm	1																
30.08.1986	APSN 381	5350	0	60	20 µm	2																61 30 S 8 32 O
	MN		0	50	100 µm	1																
			50	100	100 µm	1																
			100	200	100 µm	1																
			200	400	100 µm	1																
			400	600	100 µm	1																
05.09.1986	APSN 391	5380	0	60	20 µm	2																58 58 S 8 42 O
08.09.1986	APSN 396	4969	0	60	20 µm	2	AN 52 396	Kescher	2													57 30 S 6 1 O
06.09.1986		4978					AN 52 399			Neuellsprobe	2											56 40 S 8 35 O
07.09.1986	APSN 400a	4906	0	60	20 µm	2	AN 52 400			Neuellsprobe	2											56 30 S 8 41 O
07.09.1986	APSN 400b	4908	0	60	20 µm	2																56 30 S 8 41 O
08.09.1986	APSN 413	4773	0	60	20 µm	2																56 29 S 7 15 O
09.09.1986		4184					AN 52 425			Neuellsprobe	2											57 10 S 7 16 O
09.09.1986							AN 52 427			Neuellsprobe	2											56 58 S 7 11 O

ANT V/3

Datum	Wassersäule		Orstiefe [m]	Tiefenstufe [m]		Maschenweite	Es Stat.Nr. Bearbeitung	Gerät	Kerntiefe Bearbeitung	Position	
	Gerät	Stat.Nr.		von	bis					Breite	Länge
03.10.1986	MN	487	2950	500	1000	100 µm	2			54	39 S 8 1 W
				200	500	100 µm	2				
				100	200	100 µm	2				
				50	100	100 µm	2				
04.10.1986	MN	490	4950	500	1000	100 µm	2			58	6 S 2 14 W
				0	500	100 µm	2				

ANT VIII/2

Datum	Wassersäule			Tiefenstufe [m]			Maschenweite	Es		Position		
	Gerät	Stat.Nr.	Ortstiefe [m]	von	bis	Stat.Nr.		Gerät	Kerntiefe Bearbeitung	Breite	Länge	
13.09.1989								AN 82 256	Bohrer	155 cm	2	63 29 S 51 43 W
14.09.1989	MN	151	2503	0	250	100 µm	2	AN 82 257 04	Bohrer	240 cm	2	63 47 S 50 54 W
				250	500	100 µm	2	AN 82 257 01	Bohrer	240 cm	2	63 47 S 50 54 W
				500	1000	100 µm	2					
				1000	1500	100 µm	2					
				1500	2000	100 µm	2					
15.09.1989	MN	154	4066	0	50	100 µm	2	AN 82 258	Bohrer	152 cm	2	64 7 S 48 3 W
				150	500	100 µm	2					
				500	1000	100 µm	2					
				1000	1700	100 µm	2					
				1700	2000	100 µm	2					
16.09.1989	MN	156	4488	0	120	100 µm	1	AN 82 259	Bohrer	89 cm	2	64 29 S 45 35 W
				120	200	100 µm	1					
				200	500	100 µm	1					
				500	750	100 µm	1					
				750	1000	100 µm	1					
17.09.1989		158a	4582	0	120	100 µm	2					64 41 S 43 38 W
				120	200	100 µm	2					
				200	500	100 µm	2					
				500	750	100 µm	2					
				750	1000	100 µm	2					
		158b	4582	0	120	100 µm	1					64 37 S 43 31 W
				120	200	100 µm	1					
				200	500	100 µm	1					
				500	750	100 µm	1					
				750	1000	100 µm	1					
18.09.1989								AN 82 261	Bohrer	125 cm	1	
22.09.1989								AN 82 265	Bohrer	147 cm	2	65 25 S 40 19 W
23.09.1989								AN 82 266	Bohrer	90 cm	1	65 40 S 38 46 W
24.09.1989		164a	4781	0	250	100 µm	2	AN 82 267	Bohrer	66 cm	1	65 40 S 36 32 W
				250	500	100 µm	2					
				500	1000	100 µm	2					
				1000	2000	100 µm	2					
				2000	3000	100 µm	2					
		164b		0	25	100 µm	1					
				25	50	100 µm	1					
				50	100	100 µm	1					
				100	150	100 µm	1					
				150	250	100 µm	1					
25.09.1989		166	4716	0	120	100 µm	2	AN 82 268	Bohrer	42 cm	1	66 25 S 33 59 W
				120	250	100 µm	2					
				250	500	100 µm	2					
				500	750	100 µm	2					
				750	1000	100 µm	2					
26.09.1989		168	4740	0	120	100 µm	2	AN 82 269	Bohrer	62 cm	2	66 37 S 31 29 W
				120	250	100 µm	2					
				250	500	100 µm	2					
				500	750	100 µm	2					
				750	1000	100 µm	2					
27.09.1989		171a	4805	0	250	100 µm	2					66 42 S 27 13 W
				250	500	100 µm	2					
				500	1000	100 µm	2					
				1000	2000	100 µm	2					
27.09.1989		171b	4805	0	25	100 µm	2					66 39 S 27 11 W
				25	50	100 µm	2					
				50	100	100 µm	2					
				100	150	100 µm	2					
				150	250	100 µm	2					
								AN 82 271 03	Bohrer	82 cm	1	
								AN 82 271 13	Bohrer	73 cm	2	
								AN 82 271 23	Bohrer	89 cm	2	
02.10.1989		174	4864	0	100	100 µm	2	AN 82 275	Bohrer	55 cm	1	67 25 S 23 44 W
				100	250	100 µm	2					
				250	500	100 µm	2					
				500	1000	100 µm	2					
				1000	2000	100 µm	2					
03.10.1989								AN 82 276	Bohrer	70 cm	2	67 48 S 21 18 W
04.10.1989		178	4799	0	120	100 µm	2	AN 82 277	Bohrer	60 cm	1	68 23 S 18 46 W
				120	250	100 µm	2					
				250	500	100 µm	2					
				500	1000	100 µm	2					
				1000	2000	100 µm	2					
05.10.1989		181	4752	0	100	100 µm	2	AN 82 278	Bohrer	96,5 cm	1	69 38 S 15 42 W
				100	250	100 µm	2					
				250	500	100 µm	2					
				500	1000	100 µm	2					
				1000	2000	100 µm	2					
06.10.1989		183	2937	0	250	100 µm	2	AN 82 279	Bohrer	53 cm	1	70 21 S 13 25 W
				250	500	100 µm	2					
				500	1000	100 µm	2					
				1000	2000	100 µm	2					
				2000	2730	100 µm	2					

17.04.1992	APSN 394	0	50	20 µm	1				69 59 S 9 1 W	
	APSN 396	0	50	20 µm	1				69 43 S 8 58 W	
	APSN 398	0	50	20 µm	1	AN103108	5 cm	1	69 27 S 9 0 W	
	APSN 400	0	50	20 µm	1				69 12 S 8 58 W	
	APSN 401	0	50	20 µm	1				69 3 S 8 5 W	
	APSN 404	0	50	20 µm	1				68 40 S 8 59 W	
18.04.1992	APSN 408	0	50	20 µm	1				68 24 S 9 0 W	
	APSN 408	0	50	20 µm	1				68 8 S 9 0 W	
	APSN 410	0	50	20 µm	1				68 8 S 9 44 W	
	APSN 412	0	50	20 µm	1				68 24 S 9 43 W	
19.04.1992	APSN 414	0	50	20 µm	1				68 40 S 9 41 W	
	APSN 416	0	50	20 µm	1	AN103110	Bohrer	40 cm	1	68 58 S 9 43 W
	APSN 418	0	50	20 µm	1				69 13 S 9 45 W	
	APSN 420	0	50	20 µm	1				69 28 S 9 45 W	
20.04.1992	APSN 422	0	50	20 µm	1				69 44 S 9 45 W	
	APSN 424	0	50	20 µm	1	AN103111	Bohrer	30 cm	1	69 59 S 9 44 W
	APSN 425	0	50	20 µm	1	AN103111		5 cm	1	70 6 S 9 44 W
	APSN 426	0	50	20 µm	1				70 21 S 9 44 W	
	APSN 427	0	50	20 µm	1				72 29 S 9 42 W	
21.04.1992	APSN 428	0	50	20 µm	1	AN103112	Bohrer	28 cm	1	70 30 S 9 40 W
23.04.1992	APSN 431	0	50	20 µm	1	AN103114	Bohrer	52 cm	1	70 54 S 10 18 W
	APSN 434	0	50	20 µm	1				70 38 S 11 8 W	
24.04.1992	APSN 435	0	50	20 µm	1				70 26 S 11 8 W	
	APSN 437	0	50	20 µm	1	AN103115	Bohrer	35 cm	1	70 1 S 10 80 W
	APSN 439	0	50	20 µm	1				69 46 S 11 0 W	
	APSN 441	0	50	20 µm	1				69 29 S 10 58 W	
25.04.1992	APSN 443	0	50	20 µm	1				69 14 S 11 1 W	
	APSN 445	0	50	20 µm	1				68 58 S 10 58 W	
	APSN 447	0	50	20 µm	1	AN103116A			66 40 S 11 1 W	
	APSN 448	0	50	20 µm	1	AN103116		5 cm	1	67 47 S 11 11 W
						AN103118		5 cm	1	
26.04.1992	APSN 449	0	50	20 µm	1	AN103117A	Bohrer	32 cm	2	67 45 S 12 0 W
	APSN 451	0	50	20 µm	2	AN103117B		5 cm	2	67 38 S 11 48 W
						AN103117C	Bohrer		2	67 38 S 11 48 W
	APSN 452	0	50	20 µm	2				67 40 S 11 44 W	
	MN	0	90	100 µm	2				68 0 S 12 3 W	
		90	130	100 µm	2					
		130	200	100 µm	2					
		200	330	100 µm	2					
27.04.1992	APSN 453	330	1000	100 µm	2	AN103118A	Bohrer	30 cm	2	
		0	50	20 µm	2	AN103118A	Bohrer	14 cm	2	68 0 S 12 8 W
						AN103118B		5 cm	2	
28.04.1992	APSN 454	0	50	20 µm	2				67 54 S 12 6 W	
	APSN 455	0	50	20 µm	2				68 44 S 12 7 W	
	MN	0	100	100 µm	1					
		100	120	100 µm	1					
		120	170	100 µm	1					
		170	350	100 µm	1					
		350	1000	100 µm	1	AN103119A		5 cm	2	
	APSN 458	0	50	20 µm	2	AN103119A		5 cm	2	69 8 S 12 2 W
						AN103119A		5 cm	2	
						AN103119A		5 cm	2	
						AN103119A	Bohrer	73 cm	2	
	APSN 461	0	50	20 µm	2				69 31 S 11 58 W	
	MN	0	80	100 µm	1					
		80	100	100 µm	1					
		100	180	100 µm	1					
		180	250	100 µm	1					
29.04.1992		250	1000	100 µm	1	AN103120	Bohrer	44 cm	2	
01.05.1992	APSN 464	0	50	20 µm	2	AN103122	Bohrer	42 cm	2	69 54 S 12 0 W
	APSN 467	0	50	20 µm	2				70 18 S 11 57 W	
	MN	0	100	100 µm	2					
		100	180	100 µm	2					
		180	280	100 µm	2					
		280	330	100 µm	2					
		330	1000	100 µm	2					
02.05.1992	APSN 470	0	50	20 µm	1				70 42 S 11 60 W	
	APSN 472	0	50	20 µm	1				70 55 S 12 1 W	
	MN	0	230	100 µm	2					
		230	290	100 µm	1					
		290	400	100 µm	1					
		400	650	100 µm	1					
		650	1000	100 µm	1					
	APSN 473	0	50	20 µm	1				71 0 S 12 5 W	
	APSN 474a	0	50	20 µm	1				71 6 S 12 1 W	
	APSN 474b	0	50	20 µm	1					
	APSN 475	0	50	20 µm	1				71 10 S 12 0 W	
	MN	0	50	100 µm	1					
		50	100	100 µm	1					
		100	150	100 µm	1					
		150	200	100 µm	1					
03.05.1992		200	280	100 µm	1					
06.05.1992	APSN 477	0	50	20 µm	1				71 5 S 11 54 W	

09.05.1992	APSN 491	0	50	20 µm	1	68	9	S	6	5	W
	APSN 497a	0	50	20 µm	1	58	50	S	3	0	W
12.05.1992	APSN 497b	0	50	20 µm	1						
	APSN 499	0	50	20 µm	1	54	20	S	3	23	W

- * Angewandte Bearbeitungsmethodik: 1 Die Individuen wurden gezählt
 2 Die Individuen wurden vermessen (Schalen- und Proloculusgröße), die Kammern gezählt und die Windungsrichtung des Gehäuses bestimmt.

Gerät: MN: Multinetz
 APSN: Apsteinnetz

Tab. 2 Quellen der biotischen und abiotischen Parameter.

Expedition:	Phytoplanktonbiomasse	Hydrographische Daten	Eisalgenbiomasse	Salinität und Temperatur (Eis)	Eistextur
ANT III/3	E.-M. Nöthig (1988)	G. Rohardt (pers. Kom.)			
ANT V/2	G. Dieckmann (pers. Kom.)	Huber et al. (1989)			
ANT V/3	R. Scharek (1991)	G. Rohardt (pers. Kom.)			
ANT VIII/2	Nöthig et al. (1991)	G. Rohardt (pers. Kom.)	Weissenberger (1992)	Weissenberger (1992)	H. Eicken (pers. Kom.)
ANT IX/3				Weissenberger (1992)	
ANT X/3	Dieckmann et al. (1993)	Krause et al. (1993)	Weissenberger (1992)	Weissenberger (1992)	Weissenberger (1992)

Tab. 3 Vergleich der Abundanzen von Eis (unterschiedlicher Textur) und Wassersäule (50 m Tiefe) der Expedition ANT X/3 (Konzentrationsangabe des Eises [Ind.l⁻¹] beruht auf dem Solevolumen).

Eistextur	Kermlänge [cm]	Foraminiferen pro Kern [n]	Foraminiferen [Ind.l ⁻¹]	Abundanzen [Ind.m ⁻²]		Foraminiferen pro Netz [n]
				Eis	Wassersäule (50 m)	
Breieis	5 cm	53	8,296	AN 103 106 414,8	St. 389 I 5.446	131
		121	43,214	AN 103 106 2.160,7	St. 389 II 1.206	29
	5 cm	12	3,947	AN 103 107 197,4	St. 391 1.247	30
	5 cm	18	2,071	AN 103 108 103,6	St. 400 8.232	198
	5 cm	62	36,905	AN 103 116A 1.845,2	St. 448 3.700	89
		12	2,143	AN 103 116 107,1		
	5 cm	46	31,293	AN 103 117B 1.564,6	St. 451 10.477	252
	5 cm	54	39,706	AN 103 118B 1.985,3	St. 454 10.186	245
	5 cm	9	13,139	AN 103 119A 656,9	St. 458 4.365	105
		30	51,724	AN 103 119A 2.586,2		
Pfann- kucheneis	50 cm	152	92,121	AN 103 103 34.405,8	St. 361 4.698	113
	20 cm	248	381,539	AN 103 105 56.135,8	St. 383 8.981	216
	40 cm	396	133,784	AN 103 110 89.636,1	St. 418 33.469	805

	35 cm	391	292,884	AN 103 115B 88.504,4	St. 439 665	16
	32 cm	300	235,294	AN 103 117A 67.906,2		
	30 cm	194	161,667	AN 103 118A 43.912,7	St. 453 13.512	325

säulen- förmiges Eis	8 cm	13	36,783	AN 103 101B 2.942,6		
	10 cm	33	74,697	AN 103 102B 7.469,7	St. 355 1.247	30
	30 cm	224	105,660	AN 103 111A 50.703,27	St. 425 5.447	131
	5 cm	7	11,667	AN 103 111A 583,3		
	28 cm	19	3,030	AN 103 112 2.037,2	St. 431 42	1
	14 cm	194	90,542	AN 103 118A 12.675,8	St. 453 13.512	325
	5 cm	14	10,526	AN 103 119A 526,3	St. 458 4.365	105
	5 cm	26	14,857	AN 103 119A 742,9		
	44 cm	166	90,217	AN 103 120 37.574,7	St. 464 16.713	402
42 cm	191	118,266	AN 103 122 43.233,6	St. 467 9.105	219	

Packeis:	174 cm	46	7,530	AN 103 100 10.412,3		
	130 cm	201	43,179	AN 103 101 45.497,1		

	67 cm	1850	835,215	AN 103 102 418.754,7	St. 355 1.247	30
	121 cm	224	52,459	AN 103 107B 50.703,3	St. 392 1.829	44
	52 cm	1427	696,098	AN 103 114 323.007	St. 434 416	10
	73 cm	328	122,846	AN 103 119A 74.244,1	St. 458 4.365	105

Tafeln zur Ontogenie (siehe Kap. 3.1.1.)

Tafel 1: Licht- und Elektronenmikroskopische Aufnahmen *juvener Stadien* von *N. pachyderma* (Ehrenberg).

- a) 2-kammeriges Tier (40-fache Vergrößerung) (ANT VIII/2)
- b) Spiralseite eines 3-kammerigen Tieres; 58,2 μm (ANT VIII/2, AN 82 296, 17-27 cm).
- c) Spiralseite eines 4-kammerigen Tieres; 37 μm (ANT VIII/2, AN 82 295, 10-13 cm).
- d) letzte Kammer des Tieres von Aufnahme c.
- e) Umbilikalseite eines 5-kammerigen Tieres; 57,5 μm (ANT VIII/2, AN 82 295, 10-13 cm).
- f) Proloculus des Tieres von Aufnahme e.
- g) letzte Kammer des Tieres von Aufnahme e.
- h) Spiralseite eines 5-kammerigen Tieres; 38,3 μm (ANT VIII/2, AN 82 296, 17-27 cm).

Maßstäbe: a, b = 20 μm ; c, e, f, h = 10 μm ; d, g = 5 μm .

Tafel 2: Elektronenmikroskopische Aufnahmen *neanischer Stadien* von *N. pachyderma* (Ehrenberg).

- a) Spiralseite eines 8-kammerigen Tieres (Beginn des neanischen Stadiums); 61,2 μm (ANT VIII/2, AN 82 295, 10-13 cm).
- b) letzte Kammer des Tieres von Aufnahme a.
- c) Umbilikalseite eines 83,8 μm großen Tieres (mittleres neanisches Stadium), (ANT VIII/2, AN 82 295, 13-23 cm).
- d) Spiralseite eines 10-kammerigen Tieres; 117,6 μm (fortgeschrittenes neanisches Stadium), (ANT VIII/2, St. 174, 100-250 m).

Maßstäbe: a, c, d = 20 μm ; b = 5 μm .

Tafel 3: Elektronenmikroskopische Aufnahmen *adulter Stadien* von *N. pachyderma* (Ehrenberg).

- a) Spiralseite eines 12-kammerigen Tieres; 176,4 μm (ANT VIII/2, AN 82 296, 46-48 cm).
- b) Umbilikalseite eines 12-kammerigen Tieres; 176,4 μm (ANT VIII/2, AN 82 296, 46-48 cm).
- c) Spiralseite eines 11-kammerigen Tieres mit Kümmerkammer; 235,2 μm (ANT VIII/2, AN 82 267).
- d) letzte Kammer des Tieres von Aufnahme c.
- e) Umbilikalseite eines 11-kammerigen Tieres mit Kümmerkammer; 176,4 μm (ANT X/3, St. 452, 0-90m).

Maßstäbe: a, b = 40 μm ; c, e = 50 μm ; d = 10 μm .

Tafel 4: Elektronenmikroskopische Aufnahmen *terminaler Stadien* von *N. pachyderma* (Ehrenberg).

- a) Spiralseite eines gametogenetisch verkalkten Tieres mit Kümmerkammer; 245 μm (ANT X/3, St. 467, 180-280 m).
- b) Umbilikalseite eines gametogenetisch verkalkten Tieres mit Kümmerkammer; 11 Kammern; 215,6 μm (ANT X/3, St. 452, 0-90 m).
- c) vorletzte Kammer des Tieres von Aufnahme b.
- d) Umbilikalseite eines gametogenetisch verkalkten Tieres mit 12 Kammern; 343 μm (ANT X/3, St. 467, 180-280 m).
- e) Umbilikalseite eines fortgeschritten gametogenetisch verkalkten Tieres; 225,4 μm (ANT X/3, St. 467, 180-280 m).
- f) Umbilikalseite eines fortgeschritten gametogenetisch verkalkten Tieres mit 11 Kammern; 186,2 μm (ANT X/3, St. 467, 180-280 m).
- g) Umbilikalseite eines fortgeschritten gametogenetisch verkalkten Tieres; 147 μm (ANT X/3, St. 467, 180-280 m).

Maßstäbe: a, c, e, f = 50 μm ; b = 100 μm ; d = 20 μm ; g = 40 μm .

