

Berichte  
aus dem  
I n s t i t u t f ü r M e e r e s k u n d e  
an der  
Christian-Albrechts-Universität Kiel

DOI 10.3289/IFM-BER-262

Nr. 262  
1994

**Zur Verbreitung und ökologischen Bedeutung  
planktischer Ciliaten in zwei verschiedenen Meeresgebieten:  
Grönlandsee und Ostsee**

von  
Herbert Auf dem Venne

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden durch:  
Institut für Meereskunde an der Universität Kiel  
- Abt. Marine Planktologie -  
Düsternbrooker Weg 20  
D-24105 Kiel

---

ISSN 0341-8561

## Inhaltsverzeichnis:

Summary .....	I
List of figures .....	III
List of tables .....	VI
Danksagung .....	IX
Abkürzungsverzeichnis .....	X
1. Einleitung .....	1
2. Hydrographie der Untersuchungsgebiete .....	6
2.1 Grönlandsee und Framstraße .....	6
2.2 Ostsee .....	10
3. Material und Methoden .....	13
3.1 Herkunft des Probenmaterials .....	13
3.1.1 Die Expeditionen in arktische Gewässer (ARK VIII/1 und ARK IX/1a+b) .....	13
3.1.2 Die Expedition in die Ostsee .....	14
3.2 Probennahme und Datengewinnung .....	15
3.2.1 Biologische Parameter .....	15
3.2.1.1 Epifluoreszenzzählungen planktischer Ciliaten .....	15
3.2.1.2 Zählungen planktischer Ciliaten und Berechnung ihrer Biomasse über die Quantitative Protargolfärbung .....	16
3.2.1.3 Potentielle Produktion der planktischen Ciliaten .....	21
3.2.1.4 Größenstrukturen der Ciliaten .....	21
3.2.2 Begleitparameter .....	22
3.2.2.1 Hydrographie und Nährsalzkonzentrationen .....	22
3.2.2.2 Fraktioniertes Chlorophyll <i>a</i> sowie partikulärer organischer Kohlenstoff (POC) .....	23
4. Ergebnisse .....	24
4.1 Epifluoreszenzzählungen von Ciliaten auf der Expedition ARK IX/1a+b .....	24
4.2 Die Expedition ARK VIII/1 .....	27
4.2.1 Lage der Stationen und Eisverhältnisse .....	27
4.2.2 Hydrographie des Untersuchungsgebietes .....	29
4.2.3 Secchi-Tiefe und integrierte Phytoplanktonbiomasse .....	31
4.2.4 Vertikalverteilung von Chlorophyll <i>a</i> .....	33
4.2.5 Vertikalverteilung der Nährsalze Phosphat, Nitrat und Silikat .....	35
4.2.6 Vertikalverteilung des partikulären organischen Kohlenstoffs (POC) .....	35
4.2.7 Übersicht über die im Untersuchungsgebiet gefundenen Ciliaten .....	38
4.2.8 Integrierte Zellabundanzen und Biomassen der Ciliaten .....	39

4.2.9 Die Vertikalverteilung der Ciliaten .....	43
4.2.10 Zusammensetzung der Populationen .....	46
4.2.11 Potentielle Produktion der planktischen Ciliaten .....	49
4.2.12 Größenstruktur der Ciliatengemeinschaften .....	52
4.2.13 Größenspektren der Ciliaten an verschiedenen Stationen .....	56
4.2.14 Größenspektren einzelner Arten .....	60
4.3 Die Ostsee-Expedition BAMBI .....	63
4.3.1 Übersicht über die Lage der Stationen und ihre Hydrographie .....	63
4.3.2 Phytoplanktonbiomasse.....	63
4.3.3 Vertikale Verteilung der Nährsalze.....	68
4.3.4 Vertikale Verteilung des partikulären organischen Kohlenstoffs .....	70
4.3.5 Übersicht über die im Untersuchungsgebiet gefundenen Ciliaten .....	70
4.3.6 Integrierte Zellabundanz und Biomassen der Ciliaten .....	73
4.3.7 Vertikalverteilung der Ciliaten .....	75
4.3.8 Potentielle Produktion der Ciliaten .....	78
4.3.9 Größenstruktur der Ciliaten von BAMBI .....	81
5. Diskussion .....	83
5.1 Kritische Betrachtung angewandter Methoden.....	83
5.2 Zusammensetzung der Populationen und Verbreitung der Arten. ....	93
5.3 Zelldichten, Biomassen und Größenstrukturen der Ciliatenpopulationen .....	103
5.4 Die Saisonalität der Ciliaten im Plankton der Grönlandsee.....	110
5.5 Zur Bedeutung planktischer Ciliaten im Nahrungsnetz der Grönlandsee und Ostsee. ....	121
6. Zusammenfassung .....	137
7. Literaturverzeichnis .....	140

## Summary

The distribution and significance of planktonic ciliates were investigated in the Greenland Sea in late winter (expedition ARK IX/1a+b; 25 February to 12 April 1994) and summer (ARK VIII/1; 1 June to 19 June 1991) and in the Baltic Sea during summer (expedition BAMBI; 8 July to 18 July 1990).

During ARK IX/1a+b the abundances of auto- (*Mesodinium rubrum*), mixo- and heterotrophic ciliates in an area northwest of Svalbard and within the central Greenland Sea were determined using epifluorescence microscopy. The Quantitative Protargol Staining technique was used to investigate the composition, density and biomass of ciliate populations from the summer expeditions into the Greenland and Baltic Sea. The size of the ciliates was measured, their cell volumes calculated and size spectra of populations as well as single species were analyzed. The potential production of ciliates from ARK VIII/1 and BAMBI was estimated using an empirical formula.

Low surface cell densities of 70 to 650 ciliates  $l^{-1}$  were detected in the heavy pack ice NW of Svalbard in late winter (ARK IX/1a; March 9<sup>th</sup> - 16<sup>th</sup>). The autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum* reached densities of up to 560 cells  $l^{-1}$  and considerable fractions (up to 86 %) of the total populations. Mixotrophic oligotrichs were absent, whereas heterotrophic oligotrichs and haptorid ciliates were the most abundant groups in addition to *M. rubrum*.

Farther south, in the working area of ARK IX/1b, total numbers of ciliates were higher than in the pack ice (max. 900 cells  $l^{-1}$ ), and mixotrophic oligotrichs together with *M. rubrum* comprised a large fraction of the total population.

During summer, ciliate densities in the surface layer were much higher (420 - 10240 cells  $l^{-1}$ ) than those during late winter. Corresponding biomasses were between 0.6 and 20.8  $\mu g C l^{-1}$ . The daily production of ciliates was estimated to amount 6 to 14 % of their biomass. Abundance and biomass at depths below 20 to 40 m decreased to values of between 100 and 700 ciliates  $l^{-1}$  which correspond to between 0.2 and 3.8  $\mu g C l^{-1}$ , respectively. High values of ciliate density, biomass and production were found at stations with high phytoplankton standing stocks.

Forty-eight taxa could be differentiated within the ciliate populations of ARK VIII/1. In the East Greenland Current and the North East Water Polynya the ciliate populations were dominated by *M. rubrum* and Oligotrichs, whereas farther east *M. rubrum* was absent. *Lohmanniella oviformis* was by far the most frequently observed species, but the biomass of different *Strombidium* species often exceeded

that of *L. oviformis*. Haptorid ciliates usually comprised a large fraction of total populations, but their contribution to total biomass was moderate.

Ciliate size distributions were strongly asymmetric with most specimens belonging to the small and few ciliates to the large size classes. Very large ciliates were rarely encountered. Ciliates with a cell volume of up to  $10^4 \mu\text{m}^3$  comprised up to 76 % of integrated abundances, but only up to 33 % of the corresponding biomass.

Summer cell densities and biomasses of ciliates in the Baltic Sea (BAMBI) reached considerably higher values (max. 43900 ciliates  $\text{l}^{-1}$ ; max. 58  $\mu\text{g C l}^{-1}$ ) compared to the Greenland Sea. Daily production of ciliates approximately equalled their own biomass. A total of 22 taxa could be differentiated. Populations were dominated by *M. rubrum*, Oligotrichs (*Strombidium* and *Strobilidium* species) and Holotrichs.

Problems associated with fixation, cell counts and the determination of biomass are discussed and the estimation of potential production critically evaluated. Furthermore, an attempt is made to define the global distribution of identified species. It is shown that most of the ciliates found within the framework of this study are widely distributed, occurring from polar regions of the northern hemisphere to the Tropics or even the southern hemisphere.

Ciliate densities and biomasses in the Greenland Sea during summer are comparable to those of temperate latitudes. The corresponding values from the Baltic Sea are within the upper range of published values.

The seasonal succession of ciliate populations in the Greenland Sea is described and compared to both that of low latitudes of the southern hemisphere and that of temperate regions. The seasonal succession is similar to the classical model for polar regions, being characterized by a short growth period with a build up of large standing stocks, which are typically reduced for the rest of the year.

Finally, the importance of ciliates in the Greenland Sea and the Baltic Sea during summer is evaluated by an estimate of their ingestion rates which are assumed to be small in the Greenland Sea and considerably larger in the Baltic Sea.

## List of figures

**Fig. 1:** Currents and bathymetry of the Greenland Sea (from: Paquette *et al.*, 1985; depths in hectometers).

**Fig. 2:** Working areas of the expeditions ARK VIII/1, ARK IX/1a and ARK VIII/1b.

**Fig. 3:** Stations of the expedition BAMBI.

**Fig. 4:** Results of epifluorescence counts during the expedition ARK IX/1a+b. (a) ARK IX/1a, (b) ARK IX/1b. Values given as cells l<sup>-1</sup>. The sampling dates (ARK XI/1a, March 1993) and station numbers (ARK IX/1b) are given as numbers close to the station positions, respectively. Abbreviations: het.: heterotrophic; mix.: mixotrophic.

**Fig. 5:** Stations of the expedition ARK VIII/1. The ice conditions and the extent of the NEW-polynya are shown (based on Lara *et al.*, 1994).

○ stations, where only chlorophyll *a* and POC were measured

● stations, where ciliates were investigated in addition.

**Fig. 6:** Percentage of ice cover at the stations of ARK VIII/1. Station symbols according to fig. 5.

**Fig. 7:** Hydrography (temperature, salinity and  $\sigma_t$ ) of the ARK VIII/1 stations.

**Fig. 8:** Secchi-depths at the ARK VIII/1 stations. The "ciliate" stations are indicated as black circles.

**Fig. 9:** Integrated (surface to 100 m) phytoplankton biomass (chlorophyll *a*; mg m<sup>-2</sup>) at the ARK VIII/1 stations.

**Fig. 10:** Vertical distribution of chlorophyll *a* concentrations at the "ciliate" stations of ARK VIII/1.

**Fig. 11:** Vertical distribution of nutrients (phosphate, nitrate and silicate) at the "ciliate" stations of ARK VIII/1.

**Fig. 12:** Vertical distribution of POC at the "ciliate" stations of ARK VIII/1.

**Fig. 13:** Integrated (surface to 100 m) ciliate cell densities (left bar of each pair) and biomasses (right bar).

**Fig. 14:** Vertical distribution of ciliate cell concentrations (upper bar of each pair) and biomasses (lower bar).

**Fig. 15:** Integrated (0 - 100 m) potential production of ciliates at the ARK VIII/1 stations.

**Fig. 16:** Vertical distribution of potential production of ciliates at the ARK VIII/1 stations.

**Fig. 17:** Contribution (%) of ciliates from different size classes to total integrated (0 - 100 m) ciliate abundances (left bar of each pair) and biomasses (right bar) at the ARK VIII/1 stations.

**Fig. 18:** Size spectra of ciliate populations, given as the weighted frequency distribution (percentage of ciliates from different size classes). Skewness (S) and kurtosis (E) are indicated. (a) Cell size distribution. (b) Contribution (%) of differently sized ciliates to total ciliate biomass. (c) Size distribution expressed as equivalent spherical diameter (ESD). (d) Log-size distribution.

**Fig. 19:** Size (left) and log-size (right) distribution of ciliates at different depths. Skewness (S) and kurtosis (E) are given.

**Fig. 20:** Log-size distributions of ciliates at different stations and depths. The geometrical mean value ( $\mu\text{m}^3$ ) is given in the upper right corner of each distribution.

**Fig. 21:** Size (above; length, width and cell volume) and log-size (below) distribution of *Mesodinium rubrum*. Mean ( $\bar{x}$ ), skewness (S) and kurtosis (E) are given.  $n = 660$ .

**Fig. 22:** Size (above; length, width and cell volume) and log-size (below) distribution of *Lohmanniella oviformis*. Mean ( $\bar{x}$ ), skewness (S) and kurtosis (E) are given.  $n = 759$ .

**Fig. 23:** Hydrography of the BAMBI stations.

**Fig. 24:** Integrated and fractionated phytoplankton biomass (chlorophyll *a*, Chl *a*) at the BAMBI stations. Integration depths are given on top of each pair of bars. No data available for station 142.

**Fig. 25:** Vertical profiles of the relative chlorophyll fluorescence at the BAMBI stations.

**Fig. 26:** Vertical distribution of phytoplankton biomass (chl *a*) at the BAMBI stations. No data available for station 142.

**Fig. 27:** Vertical distribution of nutrients (phosphate, nitrate and silicate) at the BAMBI stations.

**Fig. 28:** Vertical distribution of POC at the BAMBI stations.

**Fig. 29:** Integrated abundances (left bar of each pair) and biomasses (right bar) of ciliates at the BAMBI stations.

**Fig. 30:** Vertical distribution of ciliate abundances (upper bar of each pair) and biomasses (lower bar) of ciliates at the BAMBI stations.

**Fig. 31:** Integrated potential production of ciliates at the BAMBI stations.

**Fig. 32:** Vertical distribution of ciliate potential production at the BAMBI stations.

**Fig. 33:** Contribution (%) of ciliates from different size classes to total integrated ciliate abundances (left bar of each pair) and biomasses (right bar) at the BAMBI stations.

**Fig. 34:** Generation times (days) of differently sized ciliates as a function of temperature according to the equation of Montagnes *et al.* (1988a) and Verity (1986), respectively.

**Fig. 35:** Cell densities (A, C, E, G) and biomasses (B, D, F, H) of phagotrophic ciliates, plotted vs. chlorophyll *a* concentration (ARK VIII/1: left, i. e. A - D; BAMBI: right, i. e. E - H).

Plots of both integrated values (ARK VIII/1: 0 - 100 m; BAMBI: 0 - 25 or 35 m; A, B, E, F) and those from single depths (C, D, G, H) are given.

The dotted lines in A and B indicate the 95 % confidence limits of the regression line (geometrical mean regression; drawn line). For the data sets of fig. C to H such regressions could not be given, since they were either not significant (E and F) or not normally distributed (C, D, G, H; quick test according to David *et al.*, 1954; cited in Sachs, 1978). Spearman rank correlation tests were applied to data sets with non-normally distributed parameters.

Regression parameters:

A (Geometrical Mean Regression):  $CIL = 1,51 \cdot 10^6 \cdot CHL + 9,18 \cdot 10^6$ ;  $r = 0,879$ ,  $n = 7$ ; significant ( $p < 0,01$ )

B (Geometrical Mean Regression):  $CIL = 4,92 \cdot CHL - 22,15$ ;  $r = 0,987$ ,  $n = 7$ ; highly significant ( $p < 0,001$ )

with:

CIL = integrated ciliate abundance ( $m^{-2}$ ) or biomass ( $mg\ C\ m^{-2}$ ), respectively

CHL = integrated chlorophyll *a* concentration ( $mg\ m^{-2}$ )

C (Spearman rank correlation with bond correction):  $r(s, B) = 0,749$ ,  $n = 35$ ; highly significant ( $p < 0,001$ )

D (Spearman rank correlation with bond correction):  $r(s, B) = 0,854$ ,  $n = 35$ ; highly significant ( $p < 0,001$ )

E (Geometrical Mean Regression):  $r = 0,085$ ,  $n = 5$ ; not significant

F (Geometrical Mean Regression):  $r = 0,212$ ,  $n = 5$ ; not significant

G (Spearman Rangkorrelation):  $r(s) = 0,741$ ,  $n = 25$ ; highly significant ( $p < 0,001$ )

H (Spearman Rangkorrelation):  $r(s) = 0,696$ ,  $n = 25$ ; highly significant ( $p < 0,001$ ).

## List of tables:

**Table 1:** Results of size measurements for the determination of shrinkage during QPS preparation.

Abbreviations: Standardabw.: standard deviation  
Standardf. standard error (%)

Note: 1) no true mean of cell volume (based on a single length measurement and mean of five measurements of cell width)

**Table 2:** Ciliate taxa found in the samples of ARK VIII/1.

Remarks:

- 1) uncorrected values of QPS-preparations
- 2) corrected values (assuming a shrinkage of 60 % during QPS-preparation)
- 3) taxon probably comprises several species

$\bar{x}$	=	average
s	=	standard deviation
Min.:	=	minimum value
Max.:	=	maximum value
n	=	number of values

**Table 3a:** Significance (0 - 100 m integrated abundances;  $*10^6$  ciliates  $m^{-2}$ ) of different ciliate taxa found at the ARK VIII/1 stations.

**Table 3b:** Significance (0 - 100 m integrated biomasses;  $mg\ C\ m^{-2}$ ) of different ciliate taxa found at the ARK VIII/1 stations.

**Table 4:** Synopsis of the ciliates and their sizes found in samples of BAMBI.

Remarks:

- 1) uncorrected values of QPS-preparations
- 2) corrected values (assuming a shrinkage of 60 % during QPS-preparation)
- 3) taxon probably comprises several species
- 4) habitus similar to *Laboea* (= *Strombidium*) *emergens* sensu Leegaard (1915), but not identical with *Strombidium sulcatum* sensu Lynn *et al.* (1988), which was synonymized with *S. emergens* (Montagnes *et al.*, 1990)

$\bar{x}$	=	average
s	=	standard deviation
Min.:	=	minimum value
Max.:	=	maximum value
n	=	number of values

**Table 5:** Synopsis of the global distribution of ciliate species found in this study. Classification of biogeographic provinces according to Zeitzschel (1982). The upwelling regions off the coast of South America are included in the transition zone. References given as numbers. Grey shaded areas: occurrence on the northern hemisphere (N), bright areas: occurrence on the southern hemisphere (S). Bold numbers: identification after protargol staining.

**Abbreviations:**

Pazif.: Pacific; Atlant.: Atlantic; Mittelm.: Mediterranean Sea; Schw. M.: Black Sea; Upwell.-Geb.: upwelling region.

**Table 6:** Published cell densities and biomasses of planktonic ciliates in different regions. The abbreviations following the region refer to the biogeographical province.

**Abbreviations:**

**Ciliates:**

alC: aloricate (naked) ciliates; C: ciliates (no further specifications); Mr: *Mesodinium rubrum*; Ms: *Mesodinium* sp.; pC: phagotrophic ciliates; T: tintinnids; Tf: *Tiarina fusus*; Sc: *Strombidium crassulum*

**Provinces:**

AP: Arctic Province; SA: subarctic Province; Ü: transition province; ST: subtropical province; T: tropical province

**Seasons:**

J: January; F: February; Mz: March; A: April; M: May; Jn: June; Jl: July; Ag: August; S: September; O: October; N: November; D: December

**Furthermore:**

Bottn. + Finn. Meerb.: Gulf of Bothnia and Gulf of Finland

Framstr.: Fram Strait

**Remarks:**

- 1) biomass calculated from biovolume
- 2) presumably *M. rubrum*
- 3) biomass calculated from biovolume
- 4) biomass calculated from integrated (0 - 5 m) values
- 5) pumped samples
- 6) biomass: only *M. rubrum* and Oligotrichs taken into account
- 7) reddish-brown discoloration of the water caused by ciliates
- 8) biomass given as wet weight
- 9) net samples (50 µm)
- 10) pumped samples, concentrated using 35 µm mesh

**Table 7:** Published cell densities and biomasses of planktonic ciliates in polar marine regions. Abbreviations: (see table 6; in addition: MZP: microzooplankton; Ls: *Laboea strobila*).

**Remarks:**

- 1) abundances: average from different depths
- 2) biomass as wet weight
- 3) integration of the upper 100 m; biomass as wet weight
- 4) concentrated using 20 µm gauze
- 5) biomass: tintinnids excluded
- 6) pumped samples; concentrated using 35 µm gauze; biomass given as mean of integrated (upper 100 m) values
- 7) microzooplankton dominated by ciliates
- 8) within a red tide patch caused by ciliates
- 9) outside a red tide patch caused by ciliates

- 10) net samples (50  $\mu\text{m}$ )
- 11) pumped samples; concentrated using 26  $\mu\text{m}$  gauze
- 12) biomass as integrated (upper 100 m) value
- 13) only ciliates > 50  $\mu\text{m}$  taken into account

**Table 8:** Published gross growth efficiencies (GGE) of ciliates.

Remarks:

- 1) GGE based on cell volume (increase of cell volume / ingested volume)
- 2) *Vibrio* sp. as food; GGE was higher with microflagellates as food.

**Table 9:** Significance (production and ingestion) of ciliates during ARK VIII/1 and BAMBI

Abbreviations:

int. (or integr., respectively): integrated

Prod.: production

euphot. Z.: euphotic zone

Remarks:

- 1) conversion of chlorophyll concentration (Chl) into phytoplankton standing stock (C) according to Smetacek (1975):  
Greenland Sea: ratio C : Chl = 40  
Baltic Sea: ratio C : Chl = 100
- 2) integration over the euphotic zone
- 3) integration depths: Greenland see: 0 - 100 m; Baltic Sea: 0 - maximal 35 m (see chapter 4.3.6)

## **Danksagung**

Zahlreiche Personen, bei denen ich mich an dieser Stelle bedanken möchte, haben direkt oder indirekt zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen.

Meinem Doktorvater, Prof. Dr. J. Lenz, möchte ich meinen besonderen Dank aussprechen. Er ermöglichte mir letztendlich die Erstellung dieser Arbeit, indem er mich bei auftretenden Schwierigkeiten geduldig ermunterte und mir neben einem Arbeitsplatz sein stets offenes Ohr "zur Verfügung stellte". Die mir gewährte finanzielle Förderung durch die DFG, bei der ich mich an dieser Stelle ebenfalls bedanken möchte, ist zum großen Teil auf das persönliche Engagement von Prof. Dr. J. Lenz zurückzuführen.

Dr. Rolf Gradinger hatte wesentlichen Anteil an der inhaltlichen und stilistischen Verbesserung des Manuskriptes. Für seine Geduld und Hilfsbereitschaft bei einigen täglichen und nächtlichen Diskussionen möchte ich mich bei ihm ganz herzlich bedanken.

Der Besatzung des PFS "POLARSTERN" sei ebenso für ihre Einsatzbereitschaft und Kooperation gedankt wie den jeweiligen Fahrleitern, Dr. G. Kattner, Dr. H. Eicken sowie Prof. Dr. J. Meincke. Bei der Logistik des AWI Bremerhaven, insbesondere bei Frau M. Walter, möchte ich mich bedanken für ihr Entgegenkommen und ihre Hilfsbereitschaft u. a. bei der schwierigen Deklaration von Gefahrgütern (Fixierungsmittel).

Dr. G. Kattner sowie Dr. G. Budéus (beide AWI Bremerhaven) stellten mir freundlicherweise Daten zur Nährsalzkonzentration bzw. Hydrographie zur Verfügung. Auch dafür fühle ich mich zu Dank verpflichtet.

Herrn H. Hanssen sei für die Hilfe bei der Vor- und Nachbereitung sowie Durchführung der Expedition ARK VIII/1 gedankt.

Bei den Teilnehmern der BAMBI Expedition in die Ostsee, die mir Proben aus dem Arbeitsgebiet mitbrachten, möchte ich mich ebenfalls bedanken, insbesondere bei Niko Gelpke und Stefan Härtling, die die Tücken der "Gelben Gefahr" (Bouin'sche Fixierlösung) mit List meisterten.

Weiterer Dank gebührt Claudio Richter, der mir seine Kenntnisse im CAM (computer aided mapping) zur Verfügung stellte. Karen von Juterzenka und Dr. Klemens Pütz leisteten unentbehrliche Hilfe in der Endphase. Dem "Engel vom Dekanat", Fr. Herden, gebührt ein besonderer Dank für ihr besonderes Entgegenkommen.

Für ihre Geduld und Rücksichtnahme sowie ihre ständigen Aufmunterungen verbaler und lukullischer Art möchte ich mich besonders bei Ute Kessel bedanken.

Einen besonderen Dank bin ich meinen Eltern schuldig, die mir ein Studium erst ermöglichten und damit letztendlich die Grundlage für diese Arbeit schufen.

## Abkürzungsverzeichnis:

Abb.:	Abbildung
AIW:	Arktisches Zwischenwasser
ASW:	Arktisches Oberflächenwasser
AW:	Atlantisches Wasser
bzw.:	beziehungsweise
Chl <i>a</i> :	Chlorophyll <i>a</i>
DOC:	gelöster organischer Kohlenstoff
EGC:	Ostgrönlandstrom
GSDW:	Grönlandsee-Tiefenwasser
GSP:	Grönlandseeprojekt
i. a.:	im allgemeinen
JMC:	Jan Mayen Strom
Kap.:	Kapitel
LAIW:	Unteres Arktisches Zwischenwasser
max.:	maximal
min.:	minimal
NAC:	Nordatlantischer Strom
NEW:	Nordostwasser-Polynya
pers. Mittlg.:	persönliche Mitteilung
POC:	partikulärer organischer Kohlenstoff
PP:	Primärproduktion
PPC:	Phytoplanktonkohlenstoff
PW:	Polares Wasser
QPS:	Quantitative Protargolfärbung
RAC:	Atlantischer Rückstrom
s.:	siehe
S:	Salzgehalt
St.:	Station
SV:	Sverdrup
T:	Temperatur
Tab.:	Tabelle
u. a.:	unter anderem
UAIW:	Oberes Arktisches Zwischenwasser
vgl.:	vergleiche
WSC:	Westspitzbergenstrom
z. T.:	zum Teil

## 1. Einleitung

Die Untersuchung mariner, planktischer Ciliaten kann auf eine sehr lange Geschichte zurückblicken, die bis zu den Anfängen der Lichtmikroskopie zurückreicht. So beschrieb der Erfinder des Lichtmikroskopes, Anthonie van Leeuwenhoek, als erster das Verhalten eines Planktonciliaten, den er am 27. Juli 1676 aus niederländischen Gewässern isolierte. Aufgrund seiner genauen Beschreibung konnte zweifelsfrei geschlossen werden, daß es sich hierbei um *Mesodinium rubrum* handelte, einen, wie wir heute wissen, kosmopolitischen Vertreter brackiger und mariner Gewässer (Taylor *et al.*, 1971). Er war damit der erste marine Protist überhaupt, der wissenschaftlich beobachtet wurde (Taylor *et al.*, 1971). Ihm sollte in den folgenden Jahrhunderten noch besonderes wissenschaftliches Interesse entgegengebracht werden. So beobachtete Charles Darwin während seiner berühmten Reise mit der "Beagle" (1832 - 1836) einen Ciliaten, den er aus einer Rotfärbung des Wassers (Red Tide) vor der Küste des heutigen Chile isoliert hatte. Auch hierbei handelte es sich um *Mesodinium rubrum* (Taylor *et al.*, 1971). Heute wissen wir, daß es sich bei diesem Ciliaten um einen photoautotrophen Organismus handelt, den die Endosymbiose mit einer Algenzelle (Cryptophyceae mit mehreren bis vielen Chloroplasten; Crawford, 1989; 1993) zur Photosynthese befähigt. Da ihm ein Zellmund fehlt, ist er nicht zur phagotrophen Aufnahme von Partikeln befähigt und konsequenterweise dem Phytoplankton zuzuordnen (Crawford, 1989). Die Chloroplasten der Alge verleihen ihm seine charakteristische rotbraune Färbung, die bei Massenakkumulationen zur Rotfärbung des Wassers führen kann, wie es Darwin vorfand.

*Mesodinium rubrum* wurde jedoch erst 1908 von Lohmann (unter dem Namen *Halteria rubra*) beschrieben. Zu dieser Zeit waren bereits viele andere Ciliaten entdeckt und Vorstellungen über ihre Systematik entwickelt worden (z. B. Claparède & Lachmann, 1858; Bütschli, 1887 - 1889). Zwischen der Jahrhundertwende und den 30er Jahren wurde die Erforschung von Ciliatengemeinschaften weltweit forciert. Hier sind die grundlegenden Arbeiten von Laackmann (1907), Meunier (1910), Brandt (1906, 1907), Leegaard (1915, 1920), Wulff (1919), Busch (1921, 1930) sowie von Fauré-Fremiet (1924) zu nennen. Einen Höhepunkt bildeten die umfassenden Werke über die Tintinnen des Süß- und Meerwassers (Kofoid & Campbell, 1929) sowie über alle bis dahin bekannten Ciliaten durch Kahl (1930 - 1935).

In den folgenden Jahren wurde es in der Erforschung mariner Ciliaten still. Erst gegen Ende der 60er Jahre erwachte wiederum das Interesse der Meeresforschung an Planktonciliaten (z. B. Zeitzschel, 1966, 1967, 1969). Die Untersuchung des Mikrozooplanktons, in dem Ciliaten eine maßgebliche Rolle spielen, entwickelte sich

## 1. Einleitung

---

zu dieser Zeit zu einem Schwerpunkt der Planktonforschung (z. B. Beers & Stewart, 1967; Beers & Stewart, 1969; Beers & Stewart, 1971). Neben der bis dahin vorwiegend deskriptiven Erforschung der Organismen wurden erstmals auch in größerem Umfang experimentelle Ansätze verfolgt. So gelang die Kultivierung von Tintinnen (Gold, 1970, 1971). Fenchel (1968) sowie Lee & Fenchel (1972) untersuchten die Abhängigkeit von Wachstumsraten und -toleranzen verschiedener benthischer und Meereisciliaten von der Temperatur.

Im Zuge der Entwicklung neuer Techniken, z. B. der Epifluoreszenzmikroskopie (Haas 1982), wurde kleinsten Planktonorganismen (Pico- und Nanoplanktern, Sieburth *et al.*, 1978) zu Anfang der 80er Jahre besondere Aufmerksamkeit geschenkt.

In diesem Zusammenhang entwickelten Azam *et al.* (1983) ihr Konzept des "microbial loop", das zum neuen Paradigma der Planktonforschung werden sollte und in dem Ciliaten eine entscheidende Rolle spielen. Es basiert auf der Erkenntnis, daß ein erheblicher Teil der Primärproduktion (bis zu 50 %; Fenchel, 1987) des Phytoplanktons in Form von Aminosäuren, Zuckern oder anderen organischen Verbindungen als gelöste organische Substanz (DOM: dissolved organic matter) an das Wasser abgegeben (exsudiert) werden. Diese Verbindungen werden von freilebenden Bakterien effizient aufgenommen und in Biomasse verwandelt. Davon profitieren in erster Linie kleine Protozoen (vor allem Flagellaten), die durch ihren Fraßdruck den Bestand der Bakterien auf annähernd konstantem Niveau halten. Bakterien, vor allem aber heterotrophe und auch autotrophe Flagellaten, die aufgrund ihrer geringen Größe von Metazooplanktern nicht effizient gefressen werden können, stehen damit Ciliaten als Futter zur Verfügung.

Die Ciliaten werden von größeren Zooplanktern konsumiert und stellen somit ein Bindeglied zwischen dem "microbial loop" und der klassischen Nahrungskette dar (Fenchel, 1988). Diese führt von Primärproduzenten (vor allem Diatomeen) über Crustaceen (z. B. Copepoden) zu höheren Gliedern (Fische), sie wird also durch den "Umweg" über Bakterien - Flagellaten - Ciliaten ergänzt. Dadurch wird einerseits die Anzahl der trophischen Stufen erhöht und damit der Anteil der Energie, die in die höheren Glieder der Nahrungskette einmündet, herabgesetzt (Hypothese des "energy sink"). Andererseits ist die in hohen DOC-Konzentrationen gebundene, dem Zooplankton aber nicht direkt zugängliche Energie nicht verloren, sondern wird dem Zooplankton über den Umweg des "microbial loop" überhaupt erst verfügbar gemacht (Hypothese des "energy link").

Die Stoffumsätze der Kleinstorganismen tragen zu einer schnellen Remineralisierung von Nährsalzen bei, die das Wachstum des Phytoplanktons fördern oder aufrechterhalten (regenerierte Produktion, Dugdale & Goering, 1967).

Die Erforschung des "microbial loop" entwickelte sich nach seiner Postulierung schnell zu einem Schwerpunkt der Planktonforschung, von dem auch neue Impulse für die Erforschung der in einer Schlüsselposition stehenden Ciliaten ausgingen.

So wurde die als schwierig geltende Kultivierung nackter Ciliaten vorangetrieben (Gifford, 1985; Jonsson, 1986) und das Wachstum solcher Kulturen in Abhängigkeit von Temperatur, Futterorganismen und deren Konzentration erforscht.

Andere Untersuchungen beschäftigten sich mit der Aufnahme und dem Wegfraß markierter Futterpartikel, um so Grazingraten von Ciliaten zu ermitteln (z. B. Sherr *et al.*, 1987; Sherr *et al.*, 1991; Rublee & Gallegos, 1989).

Im Rahmen der Erforschung des Nahrungsnetzes der Kleinstorganismen ("microbial loop") wurde bald klar, daß Ciliaten nicht nur als Konsumenten anzusehen sind, sondern auch zur Photosynthese beitragen können. Viele nackte Ciliaten des Planktons können in ihrem Zellplasma Chloroplasten beherbergen, die von gefressenen Algen stammen und über längere Zeit funktionsfähig erhalten bleiben (Stoecker, 1991). Im Licht vermögen sie Photosyntheseprodukte der Chloroplasten zu nutzen. Für einige Arten scheint diese mixotrophe Ernährungsweise obligat zu sein. Hinweise auf eine solche Chloroplastenretention (Blackbourn *et al.*, 1973) wurden zwar schon früh publiziert, gerieten aber bis gegen Ende der 80er Jahre in Vergessenheit.

Die seit Beginn der 80er Jahre stark experimentell ausgerichteten Forschungen an planktischen Ciliaten wurden weiterhin durch deskriptive Arbeiten ergänzt. Hier ist vor allem die zunehmende Beschäftigung mit der Taxonomie der Organismen zu nennen. Die Beantwortung ökologischer Fragestellungen wurde über lange Zeit durch die schwierige Identifikation und unzureichende Beschreibung der Organismen erschwert. Montagnes & Lynn (1987) stellten eine Technik vor, die die quantitative Erfassung und Identifizierung von Ciliaten ermöglicht, nachdem diese mit einer Silberverbindung (Protargol) imprägniert wurden. Solche Färbetechniken wurden in der klassischen Ciliatenforschung seit langem erfolgreich eingesetzt, um vor allem artspezifische Ciliatenmuster sichtbar zu machen. Sie ermöglichen wesentlich genauere Beschreibungen der Organismen, die bisher vor allem auf variablen und daher nur beschränkt geeigneten Merkmalen wie Zellgröße und -form basierten. Seit der Einführung dieser Protargoltechnik von Montagnes & Lynn (1987) wurden zahlreiche

planktische Ciliaten aus verschiedenen Meeresgebieten unter Zuhilfenahme von Protargolfärbungen neu beschrieben oder ältere Beschreibungen durch neue ergänzt.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit sollten die planktischen Ciliatengemeinschaften in zwei unterschiedlichen Klimazonen, der polaren Grönlandsee sowie der borealen Ostsee, untersucht werden.

Die pelagische Ciliatenfauna polarer Gebiete und ihre Bedeutung ist bisher nur sehr unzureichend erforscht worden. Dies ist insofern verwunderlich, als dies für Phytoplanktonorganismen nicht zutrifft. Vermutlich aufgrund der extremen Saisonalität vor allem des Lichtangebotes wurden die Phytoplanktonbestände polarer Gebiete früh zu einem interessanten Untersuchungsobjekt (Gradinger, 1990). Wesentliche Erkenntnisse zum Verständnis der Entstehung von Phytoplanktonblüten wurden in polaren und subpolaren Gebieten gewonnen (Gradinger, 1990).

Demgegenüber beschränkte sich die Beschreibung polarer Ciliatengemeinschaften des Pelagials (Meunier, 1910; Wulff, 1919) und Meereises (Nansen, 1906) zunächst auf wenige Arbeiten.

Dies änderte sich erst während der 80er Jahre, als im Rahmen des geschilderten verstärkten Interesses am Nahrungsnetz der Kleinstorganismen auch polare Gebiete berücksichtigt wurden.

Mamaeva (1983) und Taniguchi (1984) untersuchten die Bestände und Verteilung planktischer Ciliaten in der Bering- und Chukchisee. Bolms (1986) und Gradinger (1986) erfaßten bei ihren Untersuchungen des Mikrozoo- und Phytoplanktons in der Grönlandsee auch planktische Ciliaten und machten erste Angaben zu deren Biomassen. Während des Sommers gefundene Abundanzen und Biomassen zeigten nach Gradinger (1986) starke horizontale Variabilität in Abhängigkeit von der komplizierten Hydrographie (Eisbedeckung, Wassermassen) des Meeresgebietes, waren jedoch mit denen aus gemäßigten Breiten durchaus vergleichbar.

Die in anderen Meeresgebieten gegen Ende der 80er Jahre entdeckten hohen Abundanzen auto- (*M. rubrum*) und mixotropher Formen führten zu der Frage, ob diese auch in polaren Gebieten mit ihren starken saisonalen Schwankungen des Lichtangebotes zu finden sind.

Auf dem Venne (1990) fand in der sommerlichen Grönlandsee hohe bis sehr hohe Anteile dieser Formen, während die Gesamtabundanzen der Ciliaten und die Anteile

Auto- und Mixotropher zu Beginn des Winters erheblich abnahmen. Putt (1990a) untersuchte die Bedeutung dieser Ernährungsweisen für die Ciliatengemeinschaften in der spätsommerlichen Barents-, Island- und Grönlandsee. Die Autorin fand für eine der untersuchten Arten heraus, daß ihre Vertreter bei Lichtsättigung stündlich 2,5 % ihrer eigenen Biomasse photosynthetisch fixieren können. Der Beitrag von Ciliaten zur Gesamtchlorophyllkonzentration war gewöhnlich gering, konnte jedoch bis zu 25 % betragen. Putt (1990a) und später auch Antia (1991) sowie Reitmeier (1994) konnten in ihren Untersuchungen der Ciliaten- bzw. Mikrozooplanktongemeinschaften polarer Gebiete nur unzureichende Angaben zur taxonomischen Zusammensetzung der Populationen machen.

Die im Rahmen der vorliegenden Studie durchgeführten Untersuchungen der Ciliatengemeinschaften der Grönlandsee sollten einerseits bisherige Erkenntnisse zur Verbreitung der Ciliaten und der Anteile auto- und mixotropher Formen durch Daten aus dem Spätwinter und Frühling ergänzen. Andererseits sollte unter Benutzung der Protargoltechnik erstmalig eine genaue Aufschlüsselung der Taxa sowie ihrer Verbreitungsmuster während des Polarsommers vorgenommen werden. Größenstrukturen der Gemeinschaften und Abschätzungen ihrer Produktion wurden zusammen mit Ergebnissen anderer Untersuchungen zur ökologischen Beschreibung der Bedeutung von Ciliaten sowie ihrer saisonalen Sukzession in der Grönlandsee benutzt.

In ähnlicher Weise sollte die Verteilung und Zusammensetzung sowie die Biomasse und Produktion der Ciliaten in der sommerlichen Ostsee untersucht werden. Hierüber liegen bisher nur lückenhafte Erkenntnisse vor, die auf wenigen älteren (Leegaard, 1920) und jüngeren Arbeiten (Eriksson *et al.*, 1977; Smetacek, 1981; Boikova, 1984; Weisse, 1985; Mamaeva, 1988; Leppänen & Bruun, 1986) beruhen.

## 2. Untersuchungsgebiete

### 2. Hydrographie der Untersuchungsgebiete

#### 2.1 Grönlandsee und Framstraße

Die Grönlandsee hat in den letzten Jahren aufgrund ihrer Bedeutung für die Tiefenwasserbildung und damit die Belüftung der Weltmeere (Dietrich *et al.*, 1975) erhöhte wissenschaftliche Aufmerksamkeit auf sich gezogen. So wurden im Rahmen des internationalen Grönlandseeprojektes (GSP: Greenland Sea Project) zahlreiche Forschungsfahrten in dieses Gebiet unternommen und umfangreiches ozeanographisches, meteorologisches und biologisches Datenmaterial gesammelt (GSP Group, 1990).

Abb. 1 gibt einen Überblick über die Lage, Bodentopographie und das Zirkulationssystem der Grönlandsee. Im Westen bildet die Ostküste Grönlands eine natürliche Abgrenzung dieses Seegebietes, wohingegen es im Norden vom Arktischen Mittelmeer (Arktischer Ozean) durch die Framstraße getrennt wird, die als ca.

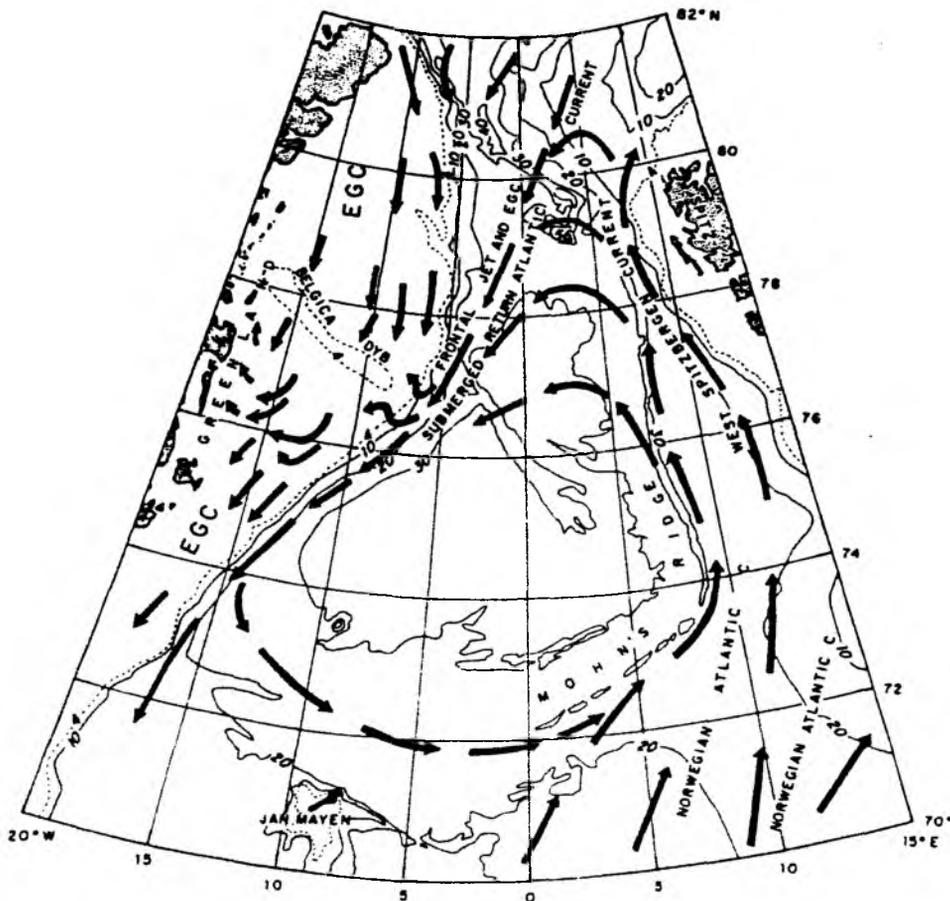


Abb. 1: Übersicht über Strömungssysteme und Bathymetrie der Grönlandsee (Tiefenangaben in Hektometern; aus Paquette *et al.*, 1985).

600 km breite und etwa 2600 m tiefe Passage zwischen Spitzbergen und Nordostgrönland liegt (Coachman & Aagaard, 1974). Im Osten und Süden läßt sich die Grönlandsee in ihrer Ausdehnung anhand der Bodentopographie definieren. So bildet der Jan Mayen Rücken mit seiner gleichnamigen Insel die südliche Begrenzung, nach Osten hin setzt sich dieser in den Mohn-Rücken und Knipkovich-Rücken fort, die als natürliche Begrenzungen des Seegebietes angesehen werden können. Dementsprechend schließt sich im Südwesten die Islandsee und im Südosten die Norwegische See an. Nach Osten hin geht die Grönlandsee jenseits der Verbindungslinie zwischen Spitzbergen und dem Nordkap Norwegens in die flache Barentssee über, die ihrerseits nach Norden hin vom tiefen Arktischen Ozean (Nordpolarmeer) abgelöst wird.

Im Zentrum der Grönlandsee liegen zwei Becken, das nördliche Boreasbecken (bis 3200 m tief) und weiter südlich das tiefere (maximal 3800 m) Grönlandseebecken. Sie sind durch den Grönlandrücken (Greenland Fracture Zone) voneinander getrennt (Coachman & Aagaard, 1974).

Die Zirkulation der Grönlandsee wird bestimmt durch einen zentralen zyklonalen Wirbel, den Grönlandseewirbel. Nach neueren Erkenntnissen vermag er sich zumindest zeitweilig in zwei zyklonale Einzelwirbel aufzuspalten, deren Zentren jeweils in den beiden genannten Becken liegen (Quadfasel & Meincke, 1987; Meincke, 1990). Dieses Wirbelsystem wird im wesentlichen durch zwei in entgegengesetzte Richtungen verlaufende Meridionalströmungen aufrechterhalten. Hierbei handelt es sich im Osten um einen Ausläufer des Golfstromsystems, den Nordatlantischen Strom (NAC: North Atlantic Current), der über den Shetland-Faröer-Rücken in die Norwegische See eindringt. Dabei führt er in seiner Deckschicht warmes ( $T > 6$  bis  $8$  °C bei Überschreiten des Rückens), salzreiches ( $S = 35,1$  bis  $35,3$ ) Atlantisches Wasser (AW) entlang des norwegischen Kontinentalabhangs nach Norden (Swift, 1986).

Auf der Höhe des Nordkaps spaltet er sich auf. Ein Ausläufer umfließt als Nordkapstrom die Nordspitze Norwegens und dringt ostwärts in die Barentssee ein. Der andere Zweig behält seine Richtung im wesentlichen bei und zieht als Westspitzbergenstrom (WSC: West Spitzbergen Current) nordwärts bis in das Gebiet der Framstraße. Hier beträgt die Temperatur seines AW immer noch mehr als  $3$  °C (Johannessen, 1986; Coachman & Aagaard, 1974) bei einem Salzgehalt von  $> 35$  (Coachman & Aagaard, 1974). Dieser hohe Salzgehalt zwingt das AW des WSC trotz vergleichsweise hoher Temperatur zum Abtauchen unter das leichtere und eisbedeckte Polare Wasser (PW), welches den Arktischen Ozean bedeckt und am Nordausgang

## 2. Untersuchungsgebiete

---

der Framstraße angetroffen wird. Nach dem Absinken spaltet sich das AW in 200 bis 900 m Tiefe wiederum auf. Ein geringer Teil dringt in nordöstlicher Richtung weiter in den Arktischen Ozean vor, der Rest schwenkt nach Westen und schließt sich in der Tiefe als Atlantischer Rückstrom (RAC: Return Atlantic Current) dem zweiten meridionalen Strömungsband der Grönlandsee, dem eisbedeckten Ostgrönlandstrom, an (Johannessen, 1986).

Dieser passiert mit einer Wasserführung von 35 bis 40 Sv\*) (Coachman & Aagaard, 1974) als Ausstrom des Arktischen Ozeans die Framstraße in südlicher Richtung und fließt dann über dem zunächst breiten (ca. 300 km), später engeren (ca. 100 km) grönländischen Schelf südwärts. Ähnlich wie auch der Nordatlantische Strom folgt er infolge topographischer Lenkung dem Kontinentalabhang. In den obereren 150 m der Wassersäule führt der Ostgrönlandstrom kaltes ( $T < 0\text{ °C}$ ) und salzarmes ( $S < 34,4$ ; Swift, 1986) PW. Dementsprechend ist er an seiner Oberfläche mit dichtem Packeis bedeckt.

Ebenfalls topographisch gelenkt zweigt auf der Höhe des Jan Mayen Rückens (etwa  $73\text{ °N}$ ) ein zungenartiger Ausläufer als Jan Mayen Strom (JMC: Jan Mayen Current) aus dem Ostgrönlandstrom in Richtung Osten ab. Von Dezember bis etwa April (Wadhams, 1986; Wadhams *et al.*, 1994) führt dieser südliche Abschluß des Grönlandseewirbelsystems dichtes Eis weit ostwärts. Der "Isodden" ("Eiszunge") war bereits den Walfängern des letzten Jahrhunderts bekannt, die auf ihrem Weg nordwärts in die zentrale Grönlandsee ("Isbukta", "Eisbucht") versuchten, diesen Eisgürtel weiträumig zu umfahren (Wadhams, 1986).

Die beiden entgegengesetzten, meridionalen Strömungen bilden zusammen mit dem zwischen ihnen liegendem Gebiet der zentralen Grönlandsee drei Bereiche, die Swift (1986) als Domänen bezeichnet. So unterscheidet er zunächst die Polare Domäne, die im wesentlichen den Ostgrönlandstrom umfaßt, von der Atlantischen im Bereich des Westspitzbergenstromes. Zwischen beiden befindet sich die Arktische Domäne.

Dementsprechend kann man zwei meridionale Grenzen mit starken horizontalen Gradienten hydrographischer (und häufig auch biologischer) Parameter, sogenannte Fronten, voneinander unterscheiden: die Polarfront als Übergang von Polarer zu Arktischer Domäne sowie die Arktisfront, die letztere von der Atlantischen Domäne trennt.

---

\*)  $1\text{ Sv} = 1\text{ Sverdrup} = 10^6\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$

Die beiden Oberflächenwassermassen der Polaren und Atlantischen Domäne (PW und AW) wurden bereits angesprochen. Sie stellen nach Swift (1986) Ausgangswassermassen für eine Reihe von Mischprodukten und deren Modifikationen dar. In diesem Zusammenhang sind vor allem zwei weitere Wassermassen zu nennen: das Arktische Zwischenwasser (AIW: Arctic Intermediate Water; von manchen Autoren auch als Atlantisches Zwischenwasser bezeichnet) sowie das Grönlandsee-Tiefenwasser (GSDW: Greenland Sea Deep Water). Das AIW findet man z. B. im Ostgrönlandstrom in 150 bis 800 m Tiefe, wo es mit Temperaturen von mehr als 0 °C und einem Temperaturmaximum von 2 °C (in 200 bis 400 m Tiefe) bei Salzgehalten von 34,88 bis 35,00 zu etwa 68 % zum Gesamtvolumentransport des EGC beiträgt (Coachman & Aagaard, 1974). Der größte Teil des AIW stammt hier in Form des RAC direkt aus dem WSC.

Im zentralen Teil der Grönlandsee (Arktische Domäne) kann man nach Swift (1986) eine untere Schicht (LAIW: Lower Arctic Intermediate Water) von einer oberen (UAIW: Upper Arctic Intermediate Water) trennen, die während des Sommers zusätzlich von Arktischem Oberflächenwasser (ASW: Arctic Surface Water) überlagert werden. Hinsichtlich der recht komplizierten Einzelheiten sei in diesem Zusammenhang auf die einschlägige Literatur verwiesen (z. B. Swift, 1986; Johannessen, 1986).

Die zweite, wichtige Wassermasse soll jedoch noch angesprochen werden. So bildet das sehr kalte ( $T < 0$  °C; typischerweise -1,1 bis -1,3 °C bei  $S = 34,88$  bis 34,90; Swift, 1986) GSDW das dichteste Wasser des Seegebietes. Es hat mit 85 % (Swift, 1986) einen erheblichen Anteil am Gesamtvolumen der Grönlandsee. Man findet es vor allem im Zentrum der Arktischen Domäne unterhalb des AIW, wo es sich bis in eine Tiefe von 50 m unter der Wasseroberfläche kuppelartig aufwölben kann, während es in der Peripherie des Wirbelsystems (so z. B. im EGC und WSC) erst unterhalb von 800 m Tiefe anzutreffen ist (Coachman & Aagaard, 1974).

Die Eisbedeckung innerhalb der Grönlandsee und Framstraße beschränkt sich gewöhnlich auf das PW des Jan Mayen Stromes und vor allem auf das des Ostgrönlandstromes. Die Eisbedeckung des EGC ist jedoch variabel und unterliegt einer erheblichen Dynamik. Auch bei fast vollständiger Bedeckung befinden sich zwischen den Eisschollen Rinnen und Waken unterschiedlicher Ausdehnung, die sich in Abhängigkeit z. B. von Strömungsmustern oder vom Wind weiter öffnen oder wieder schließen können.

## 2. Untersuchungsgebiete

---

Zusätzlich treten an bestimmten Stellen über oftmals längere Zeit charakteristische eisfreie Bereiche oder solche mit geringer Eisbedeckung auf, sogenannte Polynyas. In der Grönlandsee sind verschiedene solcher Polynyas im Ostgrönlandstrom entlang der grönländischen Küste regelmäßig anzutreffen. Zusätzlich öffnet sich im Mai in der Nähe der grönländischen Küste ein ca. 15 bis 50, manchmal bis zu 100 km breiter Streifen offenen Wassers, der bis in den Juli hinein verfolgt werden kann. Dieses als "Landwater Phenomenon" (Wadhams, 1986) bekannte Aufbrechen des Eises wird durch ablandige Winde erklärt, die nach Etablierung des sommerlichen Hochdruckgebietes über Zentralgrönland das Meereis von der Festeiskante wegführen. Dieser Streifen offenen Wassers erstreckt sich typischerweise von 69 bis 75° N, manchmal sogar bis 82° N.

In dem Gebiet südwestlich der Halbinsel Nordostrundingen, also etwa zwischen 79°30' und 81° N, bildet sich im April oder Mai, selten früher, die mit einer Ausdehnung von bis zu 44000 km<sup>2</sup> größte und gleichzeitig nördlichste Polynya, die als Nordostwasser (NEW) bekannt ist. Sie schließt sich wieder im Laufe des Septembers, ihre winterliche Eisstruktur differiert jedoch von der des übrigen Packeises. Ihre Entstehung wurde zunächst auf die eisgeschützte Lage zurückgeführt, die die Leeseite der Halbinsel bietet. Gleichzeitig sollten ablandige Winde lokale Auftriebsereignisse bewirken, die wärmeres Tiefenwasser an die Oberfläche bringen. Neuere Erkenntnisse (Schneider & Budeus, 1994) legen jedoch ihre Entstehung aufgrund eines lokalen, antizyklonalen Wirbels nahe. Dieser führt demzufolge Packeis in Festlandsnähe nordwärts, bis es auf eine weit ins freie Wasser hineinragende, vielleicht 20 m dicke permanente Festeiskante trifft. Diese überspannt als Norske  $\phi$ er Eisbarriere eine grabenartige Vertiefung des in diesem Bereich durch ein Rinnensystem gekennzeichneten Schelfs. Im Gegensatz zum mitgeführten Eis kann PW unter diese Barriere abtauchen und somit weiter nordwärts fließen, um schließlich hinter ihr an die Oberfläche zu gelangen. Durch die aufgrund fehlenden Eises geringe Albedo kommt es hier im Sommer zu einer deutlichen Erwärmung des Wassers im Oberflächenbereich, welche ihrerseits Schmelzprozesse und damit die Stabilisierung der Wassersäule fördert. Demnach wird die weitere Öffnung der NEW weniger durch lokalen Auftrieb wärmeren Wassers als vielmehr durch Erwärmung aufgrund erhöhter Sonneneinstrahlung hervorgerufen.

### 2.2 Ostsee

Im Gegensatz zur Grönlandsee stellt die Ostsee ein flaches Schelfmeer dar (durchschnittliche Tiefe: 55 m), welches, bedingt durch seine Bodentopographie und

seine relative Abgeschlossenheit, auch als Mittelmeer mit fjordähnlichem Charakter bezeichnet werden kann (Dietrich, 1974).

Die Ostsee ist mit einem Alter von nur 12000 Jahren ein aus geologischer Sichtweise sehr junges Meer. Es hatte seit seiner Entstehung eine wechselvolle Geschichte vor allem hinsichtlich seiner Salzgehalte (Dietrich & Köster, 1974a). Diese ist stark an das Zurückweichen der letzten großen Vereisung gekoppelt, die große Teile Skandinaviens mit einer bis zu 3000 m dicken Eiskappe überzog.

Heute ist die Ostsee als brackisches Gewässer anzusehen, deren Salzgehalte sowohl vertikal als auch räumlich stark differieren und zusätzlich vor allem in ihrem westlichen Teil sehr variieren. Diese Eigenschaften sind einerseits Folge des Wasserhaushaltes, andererseits der Lage und Topographie der Ostsee und ihrer Zugänge.

So wird die Bodentopographie von einem System aus Becken geprägt, welche durch verschiedene Schwellen voneinander getrennt sind. Schwellen mit geringen Satteltiefen befinden sich auch in den beiden Hauptzugängen der Ostsee, dem Großen Belt (Satteltiefe 26 m) sowie dem Sund (Satteltiefe der Drogenschwelle 7 m; Dietrich & Köster, 1974b). Durch sie findet der Hauptwasseraustausch zwischen Kattegat und Ostsee statt, der auf zwei übereinanderliegenden Hauptströmungen entgegengesetzter Richtung und hoher Stromscherung basiert.

Im oberen Bereich der Wassersäule, der hinsichtlich seiner Dicke sehr variabel sein kann, ist ein Ausstrom relativ süßen Wassers aus der Ostsee ins Kattegatt zu verzeichnen. Er resultiert aus dem Wasserüberschuß, der durch z. T. recht hohe Flußeinträge entsteht, wenn sich Niederschlag und Verdunstung im Mittel ausgleichen, wie dies für die Ostsee der Fall ist (Dietrich & Schott, 1974a). Als wichtigster Strom ist hier die Newa zu nennen, die etwa  $87 \text{ km}^3 \text{ Jahr}^{-1}$  (fast 20 % des gesamten Flußeintrags) in den Finnischen Meerbusen entwässert (Dietrich & Schott, 1974a). Durch den Flußeintrag entsteht ein Niveauunterschied der Ostseeoberfläche, der zwischen Skagerrak und Bottenwiek etwa 35 cm beträgt.

In der Tiefe strömt dagegen salzhaltigeres und daher schwereres Wasser über die Schwellen der Zugänge, um sich von dort zunächst bodennah weiter auszubreiten. Auf seinem Weg in die zentrale Ostsee kann es jedoch nur die Schwellen überwinden, deren Satteltiefen größer sind als die Tiefe, in der es sich gemäß seiner eigenen Dichte fortbewegt (Siedler & Hatje, 1974). Dabei süßt es durch Vermischung zunehmend aus, und die Salzgehalte einer bestimmten Tiefe nehmen nach Osten und

## 2. Untersuchungsgebiete

---

Nordosten, also mit größerer Entfernung von den Zugängen, ab. So liegt der Salzgehalt der Kieler Bucht in Oberflächennähe bei 15, in der Gotlandsee dagegen bei 7, während er weiter nördlich noch geringer ist. Gleichzeitig verringern sich seine vertikalen Unterschiede. Dennoch findet man in der gesamten Ostsee eine charakteristische Halokline, die salzreicheres Wasser von süßem trennt. Diese liegt in der westlichen Ostsee in einer Tiefe von 15 bis 20 m, in der Gotlandsee jedoch bei 60 bis 70 m (Graßhoff, 1974).

Das geschilderte, allgemeine Strömungsmuster unterliegt erheblicher Variabilität, die vor allem meteorologisch bedingt ist. So kann es insbesondere bei lang andauernden westlichen bzw. östlichen Windlagen durch Windstau zu hohen Niveauunterschieden und damit Druckgradienten zwischen Kattegatt und westlicher Ostsee kommen. Diese führen zu hohen Strömungsgeschwindigkeiten und charakteristischen Ein- bzw. Ausstromlagen, die mehrere Tage andauern und die gesamte Wassersäule erfassen können (Dietrich & Schott, 1974a).

Die Oberflächentemperaturen der Ostsee unterliegen charakteristischen saisonalen Schwankungen. So ist z. B. in der zentralen Bottensee im Juli mit einer Temperatur um 13 °C zu rechnen (Siedler & Hatje, 1974), während in diesem Bereich im Winter mit hoher Wahrscheinlichkeit (zwischen 50 und 70 %) Eisgang zu erwarten ist (Dietrich & Schott, 1974b).

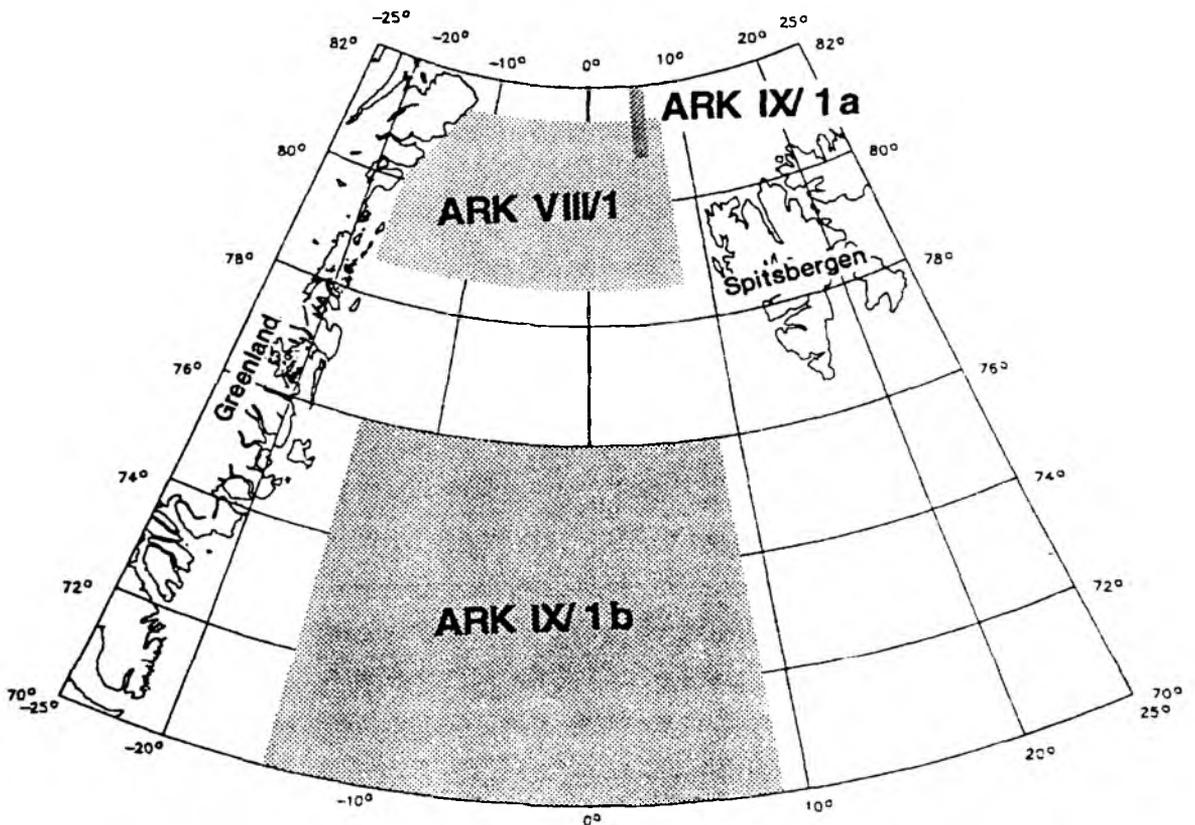
### 3. Material und Methoden

#### 3.1 Herkunft des Probenmaterials

Auf insgesamt drei Expeditionen wurden Untersuchungen zum Vorkommen planktischer Ciliaten durchgeführt. Zwei der Expeditionen führten in arktische Gewässer (Grönlandsee und angrenzende Framstraße: Expeditionen ARK VIII/1 und ARK IX/1a+b), die dritte in die westliche und zentrale Ostsee (Expedition BAMBI).

##### 3.1.1 Die Expeditionen in arktische Gewässer (ARK VIII/1 und ARK IX/1a+b)

Die Expeditionen ARK VIII/1 und ARK IX/1a+b mit PFS "POLARSTERN" führten während zwei verschiedener Jahreszeiten in die Grönlandsee und Framstraße. Abb. 2 gibt einen Überblick über die Lage der Arbeitsgebiete.



**Abb. 2:** Übersicht über die Arbeitsgebiete der Expeditionen ARK VIII/1, ARK IX/1a und ARK IX/1b.

Der Schwerpunkt der Expedition ARK VIII/1 im späten Frühjahr 1991 (1. - 19. Juni 1991, Fahrtabschnitt Bremerhaven - Tromsø) lag in der Untersuchung der sogenannten Nordostwasser-Polynya (NEW: North East Water) sowohl unter hydrographischen als auch biologischen Aspekten. Während dieser Expedition wurden Proben zur Ermittlung der Ciliatenabundanzen und Biomassen mittels der sogenannten "Quantitativen Protargolfärbung" (s. Kap. 3.2.1.2) gewonnen. Außerdem wurde die Chlorophyllkonzentration und der Gehalt des Wassers an partikulärem organischen Kohlenstoff bestimmt. Einen Überblick über den Fahrtverlauf einschließlich der Stationsdaten und Programme beteiligter Arbeitsgruppen gibt Kattner (1992).

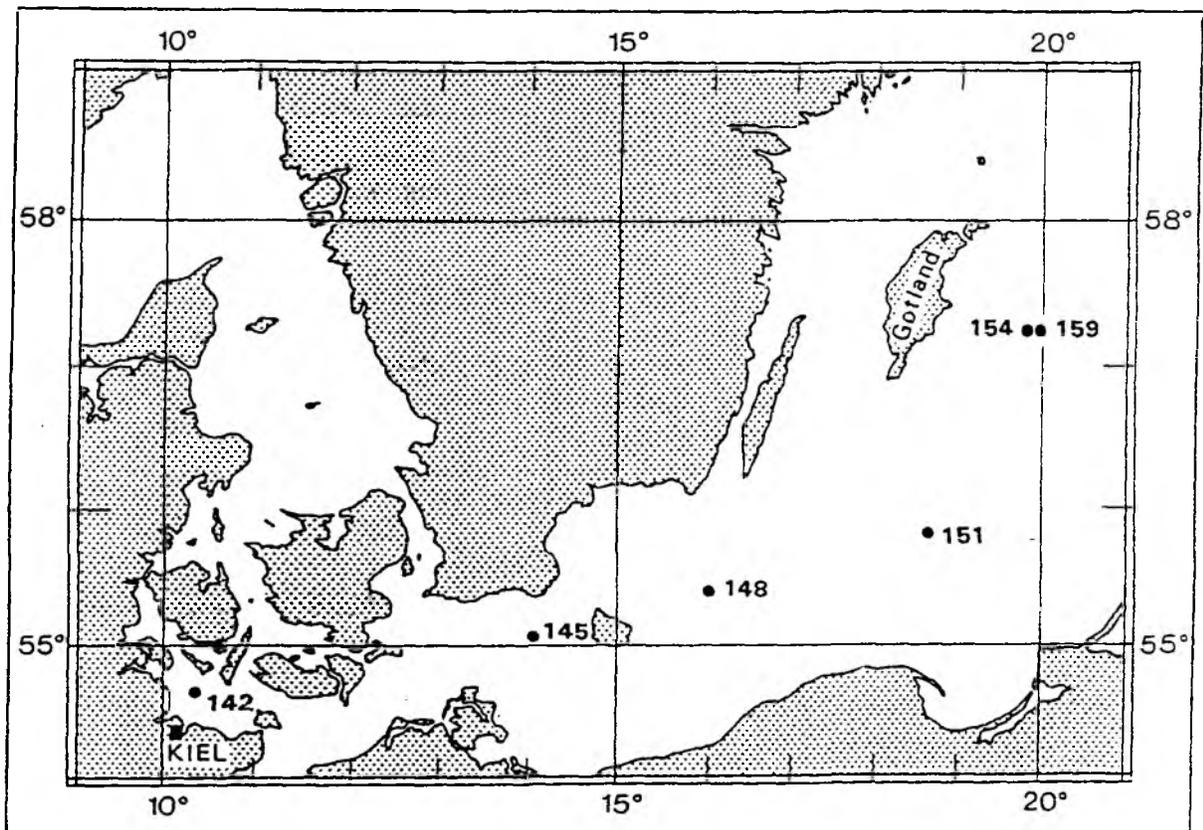
Die Expedition ARK IX/1 führte die "POLARSTERN" erstmals in die noch winterliche Arktis. Auf dem ersten Teilabschnitt (ARK IX/1a, Bremerhaven - Longyearbyen vom 25. Februar bis 23. März 1993) stand die Erforschung der hydrographischen und meteorologischen Prozesse an der Grenzschicht Eis/Atmosphäre im Vordergrund. Dazu wurde das Expeditionsschiff nordwestlich von Spitzbergen für ca. zwei Wochen fest an einer Eisscholle verankert und driftete im Zeitraum vom 7. bis 19. März mit dem Packeis des Ostgrönlandstromes. Hydrographische, glaziologische und biologische Arbeiten auf einem festen Stationsnetz in der Grönlandsee standen im Mittelpunkt des zweiten Teilabschnittes (ARK IX/1b, Longyearbyen - Bremerhaven, 23. März bis 12. April 1993).

Während beider Teilabschnitte wurden Proben zur Bestimmung des Ciliatenbestandes mittels der Epifluoreszenzmikroskopie ausgewertet (s. Kap. 3.2.1.1).

Ein Datenband (Eicken & Meincke, 1994) gibt Auskunft über Arbeiten, Stationen und erste Ergebnisse dieser Expedition.

#### 3.1.2 Die Expedition in die Ostsee

Im Rahmen der Untersuchungen mikrobieller Prozesse im Pelagial der Ostsee (BAMBI - Baltic Microbiological Investigation) wurde während des Sommers (8. - 18. Juli 1990) eine Fahrt in die westliche und zentrale Ostsee mit FS "ALKOR" durchgeführt. Hierbei wurden Stationen von der Kieler Bucht bis in die Gotlandsee (Abb. 3) zur Ermittlung des Ciliatenbestandes mittels der "Quantitativen Protargolfärbung" beprobt.



**Abb. 3:** Übersicht über die Lage der Stationen der Expedition BAMBI.

### 3.2 Probennahme und Datengewinnung

#### 3.2.1 Biologische Parameter

##### 3.2.1.1 Epifluoreszenzzählungen planktischer Ciliaten

Zur Schätzung der Abundanzen und des Mixotrophiegrades innerhalb der Ciliatenpopulationen wurden auf der Expedition ARK IX/1a+b Epifluoreszenzzählungen durchgeführt. Weil auf dem ersten Teilabschnitt eine allgemeine Stationsarbeit nicht vorgesehen war, mußten Wasserproben aus einem Eisloch in Schiffsnähe mit einem Eimer entnommen und sogleich in einen Kanister mit möglichst großem Volumen (30 l) gefüllt werden. Dieser wurde auf dem schnellsten Wege in einen Kühlcontainer des Schiffes gebracht, um das Gefrieren des Probenwassers im Kanister zu minimieren. Auf dem zweiten Teilabschnitt wurden Oberflächenproben während der allgemeinen Stationsarbeit vom Schiff aus mit einem Eimer entnommen und in gleicher Weise in den Kühlcontainer gebracht.

Aus dem am unteren Ende des Kanisters angebrachten Hahn wurde eine Unterprobe entnommen und damit eine bereits mit Formalin versetzte Braunglasflasche (250 ml) aufgefüllt (Endkonzentration: 2 % Formalin). Die fixierte Probe wurde anschließend auf einem Filtrationsgestell durch Nuclepore-Filter (Porenweite 0,8  $\mu\text{m}$ ) bei Unterdruck von bis zu 200 mbar fast ganz filtriert. Dem Restwasser über dem Filter (ca. 1-2 ml) wurde eine Lösung des DNA-spezifischen Farbstoffes DAPI (4'6-Diamidino-2-Phenylindol, Fa. SERVA Nr. 18860; Porter & Feig, 1980) in einer Endkonzentration von ca. 0,4  $\mu\text{g ml}^{-1}$  zugesetzt. Nach 15 min Färbezeit wurde die Filtration fortgesetzt, der Filter auf einen Objektträger aufgebracht und zusammen mit einem Tropfen Immersionsöl mit einem Deckglas abgedeckt. Bis zur Zählung an Bord (innerhalb von 2 Tagen nach Probennahme) wurden die Filter kühl und dunkel im Kühlschrank gelagert. Die Zählung der gesamten Filterfläche erfolgte unter einem Zeiss Epifluoreszenzmikroskop (Filtersätze 487701 und 487709) unter 250-facher Vergrößerung. Hierbei wurden zwischen 23 und 213 (Mittelwert: 73) Ciliaten gezählt, wobei vor allem in Proben des Abschnittes ARK IX/1a aufgrund sehr niedriger Abundanzen oftmals nur eine geringe Anzahl von Ciliaten pro Filter (<50) vorhanden waren. Infolge der hohen Färbekonzentrationen sowie langen Färbezeit konnten Ciliaten auf dem Filter unter UV-Licht anhand ihrer (im Falle der Oligotrichen oftmals typischen) Form oder anhand von Kernmerkmalen (Zahl, Größe) als solche erkannt und gezählt werden. Zur Entscheidung darüber, ob ein gefundener Ciliat mixotroph war, wurde auf Blaulichtanregung umgeschaltet und auf eventuell vorhandene, rote Chlorophyll-Autofluoreszenz geachtet.

#### 3.2.1.2 Zählungen planktischer Ciliaten und Berechnung ihrer Biomasse über die Quantitative Protargolfärbung

Wasserproben zur Untersuchung der Ciliatenhäufigkeiten sowie zur Bestimmung weiterer biotischer und abiotischer Parameter wurden auf den Expeditionen ARK VIII/1 und BAMBI mit einem 6x30 l Kranzwasserschöpfer aus Standardtiefen (ARK VIII/1; 5, 20, 40, 75 und 100 m) bzw. variablen Tiefen (BAMBI) gezogen.

Die für die Ciliatenuntersuchung bestimmten Proben wurden, der Empfehlung von Lee *et al.* (1985) folgend, in Braunglasflaschen (250 ml) gefüllt, die ihrerseits bereits mit konzentrierter Bouins'scher Fixierlösung versehen waren (Endkonzentration 5 %). Je nach erwarteter Abundanz wurden zwischen 20 und 250 ml der Probe filtriert und die Organismen auf dem Filter mit der "Quantitativen Protargolfärbung" (Quantitative Protargol Stain, QPS; Montagnes & Lynn, 1987) silberimprägniert. Dabei wird die Protargolfärbung, ein für die Taxonomie von Ciliaten unerlässliches cytologisches

Färbeverfahren (Foissner, 1991), auf zuvor in Agar eingeschlossene Organismen angewandt. Dazu wird die Probe zunächst auf einen Membranfilter (0,8  $\mu\text{m}$  Porenweite; Fa. Sartorius) aus Cellulosenitrat filtriert. Eine geringe Menge flüssigen Agars wird als Tropfen auf ein Deckglas aufgesetzt und dieses vorsichtig auf den Filter gelegt. Dabei breitet sich der noch heiße Agar aus und schließt die Organismen ein. Nach seinem Erkalten wird das Deckglas vorsichtig vom Filter abgelöst. Dieser wird nunmehr der eigentlichen Färbeprozedur (vgl. Lee *et al.*, 1985) unterworfen. Nach deren Beendigung schließt sich die Entwässerung der Filter und Überführung in ein xylohaltiges Einbettungsmedium an. Das Xylol führt zur Transparenz des bis dahin undurchsichtigen Filters. Dieser wird schließlich auf einen Objektträger aufgebracht und als Dauerpräparat in Einbettungsharz eingeschlossen.

Verschiedene eigene Modifikationen der beschriebenen Methode verbesserten insbesondere die Einbettung, die als oftmals kritischer Schritt bezüglich der Reproduzierbarkeit angesehen wird (Montagnes & Lynn, 1987). So erwies sich die Verengung der "benutzten" Filterfläche von ca. 23 mm auf 15 mm Durchmesser als hilfreich. Sie wurde durch Bespannen der Filterfritte mit Parafilm erreicht, in welches ein Loch entsprechender Größe geschnitten wurde. Durch die Verengung der Filterfläche wurden die Organismen in der Mitte des Filters konzentriert. Damit wurde die Gefahr der "Verschleppung" von (insbesondere großen) Organismen durch den sich ausbreitenden, noch flüssigen Agar während der Einbettung minimiert. Um weiterhin zu verhindern, daß dabei Agar über den Rand des Filters hinausläuft, wurde folgende Verbesserung der Einbettung entwickelt: der Filter wurde auf die Oberseite eines erwärmten Glasröhrchens gelegt, dessen Durchmesser geringer als der des Filters war (z. B. Rollrandflaschen). Mit einer einstellbaren Pipette wurde eine definierte Menge (ca. 80  $\mu\text{l}$ ) flüssigen Agars (1,75 %) als Tropfen auf die Mitte des Filters abgesetzt und anschließend von einem Deckglas (40mm x 25mm) bedeckt, welches vorher mit Parafilm bespannt wurde. Dies führte zur gleichmäßigen Ausbreitung des Agars, ohne daß dieser die Filterfläche überschritt. Gleichzeitig erleichterte Parafilm die spätere Ablösung des nunmehr eingebetteten Filters vom Deckglas erheblich.

Die Zählung und Identifikation der Ciliaten erfolgte unter einem inversen Mikroskop (Fa. Zeiss). Bei 250facher Vergrößerung wurde dazu mit wenigen Ausnahmen die gesamte Filterfläche des Präparates im Durchlicht auf Ciliaten hin untersucht. Die Mikroskopie eines Ciliaten erfolgte dann bei maximaler (meist 1000facher) Vergrößerung unter Nutzung der Ölimmersion. Es wurden zwischen 11 und 605 (Mittelwert ARK VIII/1: 168; Mittelwert BAMBI: 214) Ciliaten pro Probe gezählt.

### 3. Material & Methoden

---

Zur Bestimmung der Ciliaten wurde folgende Literatur benutzt: Corliss (1979), Corliss & Snyder (1986), Fauré-Fremiet (1924), Foissner *et al.* (1988), Kahl (1930 - 1932; 1935), Krainer (1991), Krainer & Foissner (1990), Leegaard (1915, 1920), Lynn & Montagnes (1988), Lynn *et al.* (1988), Maeda (1986), Maeda & Carey (1985), Martin & Montagnes (1993), Montagnes *et al.* (1988b), Montagnes *et al.* (1990), Montagnes & Lynn (1988), Petz & Foissner (1992), Small & Lynn (1985).

Die Vermessung von Ciliaten zur Berechnung ihrer Biomasse erfolgte bei den Proben von BAMBI mit Hilfe eines Okularmikrometers bei maximaler Vergrößerung. Für die Proben von ARK VIII/1 stand ein Videosystem in Verbindung mit einem IBM-kompatiblen Personalcomputer zur Verfügung. Dabei wurde das mikroskopische Bild (i. a. unter maximaler, d. h. 1000-facher Vergrößerung) von einer Videocamera (Sony CCD) aufgenommen und an den Computer übermittelt. Mit Hilfe der Software (Phytosoft) wurde das zuvor fokussierte Bild "eingefroren" und anschließend manuell mit Hilfe einer Maus vermessen. Die nötige Kalibrierung des Bildes wie auch des Okularmikrometers erfolgte über ein geeichtes Objektmikrometer. Unter Nutzung dieses Videosystems wurden nach Möglichkeit alle Ciliaten nach Länge und Breite (bzw. Durchmesser) vermessen, jedoch maximal 100 je Art. Sämtliche Einzelmessungen einer Probe wurden vom Computer als Datei gespeichert und mit Hilfe eines Tabellenkalkulationsprogrammes weiterverarbeitet. In Abhängigkeit von der individuellen Lage auf dem Filter konnte vielfach nur einer der beiden Parameter (Länge und Breite bzw. Durchmesser) bestimmt werden. Zur Berechnung der Biovolumina der über das Videosystem vermessenen einzelnen Ciliaten mußten deshalb zunächst fehlende Parameter (oftmals die Länge einer Zelle) ergänzt werden. Dazu wurden sämtliche Einzelmessungen von Ciliaten (ca. 6300) aller Proben gemeinsam nach Arten bzw. Gruppen geordnet. Zellen einer Art, die bezüglich beider Parameter vermessen worden waren, dienten zur Ermittlung des mittleren Verhältnisses von Länge und Breite, welches seinerseits Grundlage zur Ergänzung fehlender Parameter war. Die Berechnung der Zellvolumina und Biomassen der Zellen erfolgte auf der Grundlage passender geometrischer Körper (s. Datenanhang).

Sowohl bei der Fixierung als auch bei Präparation der QPS-Filter ist jedoch eine Schrumpfung der Zellen zu erwarten. Um die berechneten Zellvolumina gegen diese Schrumpfung zu korrigieren, sollte ein Schrumpfungsfaktor für Ciliaten ermittelt werden. Dazu wurde am 14. Oktober 1993 eine Wasserprobe aus 20 m Tiefe an der Station Boknis Eck (Kieler Bucht) mit Hilfe eines Nansenschöpfers gewonnen. Aus ihr wurden lebende Ciliaten (*Tiarina fusus*, *Strobilidium spiralis* und *Strombidium* sp.) individuell mit Hilfe einer dünn ausgezogenen Pasteurpipette isoliert und innerhalb eines Tropfens auf den Boden einer Utermöhlkammer überführt. Sogleich erfolgte die

Mikroskopie und Aufzeichnung der lebenden Ciliaten mittels eines Videorekorders unter schwacher Vergrößerung. Die Ciliaten wurden später wie oben erläutert computerunterstützt vermessen und die Ergebnisse mit Messungen von Exemplaren der gleichen Art aus QPS-Präparaten derselben Wasserprobe verglichen.

In Tab. 1 sind die Ergebnisse der Größenmessungen lebender und QPS-gefärbter Zellen zusammengefaßt.

**Tab. 1:** Ergebnisse der Größenmessungen zur Ermittlung der Schrumpfung durch QPS-Präparation.

Abkürzungen: Standardabw.: Standardabweichung der Meßwerte

Standardf.: Standardfehler (%) der Meßwerte

Anmerkung: 1) kein echter Mittelwert des Zellvolumens (Grundlage: eine Längenmessung sowie Mittelwert aus fünf Breitenmessungen)

	Länge ( $\mu\text{m}$ )		Breite ( $\mu\text{m}$ )		Zellvolumen ( $\mu\text{m}^3$ )	
	lebend	QPS	lebend	QPS	lebend	QPS
<b><i>Tiarina fusus</i></b>						
Mittelwert	112,0	71,5	41,3	34,3	75716	34820
Minimum	97,8	52,8	35,5	27,4	57146	17252
Maximum	127,6	85,6	45,2	49,3	96751	67092
Standardabw.	8,6	8,7	3,0	6,3	12588	15240
Standardf. (%)	7,6	12,2	7,2	18,3	16,6	43,8
Anzahl (n)	15	16	17	16	15	16
Schrumpfung (%)		36,2		16,9		54,0
<b><i>Strobilidium spiralis</i></b>						
Mittelwert	58,8	50,0	55,2	41,8	105826	(51413) <sup>1)</sup>
Minimum	54,1	---	52,5	37,9	96045	---
Maximum	63,2	---	57,5	47,7	123020	---
Standardabw.	4,5	---	2,5	3,8	14937	---
Standardf. (%)	7,7	---	4,6	9,1	14,1	---
Anzahl (n)	3	1	3	5	3	1
Schrumpfung (%)		15,0		24,3		51,4
<b><i>Strombidium sp.</i></b>						
Mittelwert	46,9	29,6	33,1	22,0	21046	5951
Minimum	36,0	22,2	27,0	18,8	10379	3412
Maximum	57,0	36,1	38,4	26,2	31580	9339
Standardabw.	7,8	4,2	4,0	2,1	7832	1801
Standardf. (%)	16,6	14,2	12,2	9,3	37,2	30,3
Anzahl (n)	8	24	8	24	8	24
Schrumpfung (%)		36,8		32,5		71,2

*Tiarina fusus* schrumpfte durch Präparation und Fixierung in der Länge um etwa 36 % (von ca. 112 auf 71  $\mu\text{m}$ ) und im Durchmesser (Breite) um etwa 17 %. Die Verringerung des kalkulierten Zellvolumens lag bei etwa 54 %. Der Cortex von *Tiarina fusus* ist mit Kalkplatten verstärkt (Small & Lynn, 1985), die sich bei Fixierung mit der sauren Bouins'schen Lösung (enthält Essigsäure in 1%-iger Endkonzentration) auflösen dürften. Tatsächlich waren in den Präparationen keine Spuren dieses Kalkskelettes mehr vorhanden.

Bei *Strombidium spiralis* war die Schrumpfung mit 51 % geringer als bei *Tiarina fusus*, es konnten jedoch nur wenige Messungen (max. 5) an dieser Art vorgenommen werden. Jerome *et al.* (1993) fanden bei *S. spiralis* stärkere Verringerungen des Zellvolumens. Diese lagen bei 62 bis 64 %.

*Strombidium* sp. wies bei weitem die größte Volumenänderung auf. Die etwa gleich hohen prozentualen Schrumpfungen der Länge und der Breite (37 bzw. 33 %) führten zu einer Volumenreduzierung um 71 %. Allerdings war hier die Berechnung mit der größten Unsicherheit behaftet. Die Lebendvermessung von *Strombidium* war aufgrund der hohen Motilität des Ciliaten (und der damit verbundenen Unschärfe der Zellumrisse im Videobild) schwieriger und daher mit einem relativ hohen Standardfehler von 12 bis 17 % des Mittelwertes behaftet. Jerome *et al.* (1993) konnten bei *Strombidium acutum* vergleichbar große Schrumpfungen von über 70 % beobachten. Als Resümee aus ihren Untersuchungen zur Ermittlung eines Korrekturfaktors an verschiedenen Ciliaten- und Dinoflagellatenarten empfehlen die Autoren eine allgemeine Korrektur des Biovolumens um den Faktor 2,5 (entsprechend einer Schrumpfung auf 40 % des Lebendbiovolumens).

Der Mittelwert aus den drei in dieser Studie ermittelten Schrumpfungsraten (58,9 %) entsprach sehr gut dem von Jerome *et al.* (1993) gefundenen Wert. Zur Korrektur des Biovolumens wurde deshalb auf den gleichen Faktor von 2,5 zurückgegriffen.

Die Berechnung der Biomasse erfolgte über den von Putt & Stoecker (1989) für Oligotriche ermittelten Umrechnungsfaktor von 0,14  $\text{pg C } \mu\text{m}^{-3}$ .

Aus den Zählergebnissen der Proben wurden integrierte Werte für Zellzahlen und Biomassen der Ciliaten berechnet. Dazu wurden an den Stationen von ARK VIII/1 die Daten der gesamten beprobte Wassersäule, also der oberen 100 m, benutzt. Die Integration erfolgte unter der Annahme, daß die Zellzahlen und Biomassen in der ersten Probentiefe (5 m) gleich denen an der Oberfläche waren. Die Integration der

entsprechenden Daten von der Fahrt BAMBI erfolgte nur bis in eine Tiefe von maximal 35 m.

### 3.2.1.3 Potentielle Produktion der planktischen Ciliaten

Die Berechnung der potentiellen Produktion der Ciliaten erfolgte nach Montagnes *et al.* (1988a). Die Autoren geben eine Formel zur Ermittlung der Wachstumsraten von Ciliaten in Abhängigkeit von Temperatur und Zellvolumen:

$$\ln(r) = 0,1438 * t - 0,3285 * \ln(V * 10^{-3}) - 1,3815$$

mit:  $r$  = Wachstumsrate ( $\text{Tag}^{-1}$ )  
 $t$  = Temperatur ( $^{\circ}\text{C}$ )  
 $V$  = zelluläres Biovolumen ( $\mu\text{m}^3$ )

Sie beruht auf einer multiplen Regression publizierter Wachstumsraten ("intrinsic growth rates"). Zur Produktionsberechnung wurde zunächst für jede in einer Probe gefundene Art das mittlere, schrumpfungskorrigierte Zellvolumen bestimmt. Unter Berücksichtigung der Temperatur, aus der die jeweilige Probe stammte, wurde anschließend die Wachstumsrate  $r$  nach Montagnes *et al.* (1988a) bestimmt. Die Produktion der Ciliaten ergab sich dann als Produkt der Biomasse jeder Art und seiner Wachstumsrate:

$$P = r * B$$

mit:  $P$  = Produktion ( $\mu\text{g C l}^{-1} \text{Tag}^{-1}$  bzw.  $\text{mg C m}^{-2} \text{Tag}^{-1}$ )  
 $B$  = Biomasse ( $\mu\text{g C l}^{-1}$  bzw.  $\text{mg C m}^{-2}$ ).

Die Problematik der Produktionsabschätzungen wird in Kap. 5.1 diskutiert.

### 3.2.1.4 Größenstrukturen der Ciliaten

Zur Charakterisierung der Größenstrukturen der Ciliaten wurden die berechneten, schrumpfungskorrigierten Zellvolumina der Ciliaten zunächst in Größenklassen eingeteilt. Bei der Klasseneinteilung wurde einerseits Wert auf die Einhaltung einer gleichen Klassenbreite gelegt (Sachs, 1978), andererseits wären oftmals viele leere Klassen die Folge gewesen. Dies sollte ebenfalls vermieden werden. Deshalb wurde

### 3. Material & Methoden

---

bei unveränderten Größenspektren die größte Klasse nach oben offen gewählt. Als Richtlinie zur Festlegung der Klassenanzahl und damit der Klassenbreite diene die Faustregel von Sturges (zitiert in Sachs, 1978):

$$k = 1 + 3,32 * \ln(n)$$

mit:            **k** = Anzahl der Klassen  
                  **n** = Stichprobenumfang.

Bei der gemeinsamen Betrachtung der Zellvolumina von Ciliaten aus verschiedenen Proben wurden die Einzeldaten einer Wichtung über ihre Abundanz unterzogen. Zur Charakterisierung der Größenverteilungen wurde die Schiefe *S* (Maß für die Unsymmetrie; links- oder rechtslastige Abweichung einer gefundenen Verteilung von einer Normalverteilung) und der Exzeß *E* (Wölbung, Kurtosis; Abweichung nach oben oder unten) nach Sachs (1978) über die Bestimmung der Potenzmomente berechnet. Bei einer idealen Normalverteilung sind die Werte für *S* und *E* gleich Null, Linkssteilheit verursacht positive Werte für *S*, und eine Überhöhung der Verteilung äußert sich analog in einem positiven Wert für *E*. Zur Entscheidung darüber, ob eine gefundene Verteilung einer Normalverteilung entspricht, diene der  $\chi^2$ -Test (Sachs, 1978).

#### 3.2.2 Begleitparameter

##### 3.2.2.1 Hydrographie und Nährsalzkonzentrationen

Daten zur Hydrographie der Stationen auf der Expedition ARK VIII/1 wurden an Bord mit einer CTD-Sonde erfaßt und von G. Budéus (AWI Bremerhaven) zur Verfügung gestellt. Ebenso überließ mir G. Kattner (AWI Bremerhaven) Daten über die Nährsalzkonzentrationen in den verschiedenen Tiefen dieser Stationen.

Die hydrographischen Daten sowie die Ermittlung der relativen Chlorophyll-Fluoreszenz auf der Expedition BAMBI erfolgte mit einer FISH-Sonde (Salzgitter Elektronik) routinemäßig vor der biologischen Probennahme. Außerdem wurden Proben zur Ermittlung der Nährsalzkonzentrationen von Mitarbeitern der Abteilung Planktologie des Institutes für Meereskunde, Kiel, abgefüllt und analysiert.

### 3.2.2.2 Fraktioniertes Chlorophyll *a* sowie partikulärer organischer Kohlenstoff (POC)

Auf der Expedition ARK VIII/1 wurde das Probenwasser zur Bestimmung von Chlorophyll *a* und partikulärer organischer Substanz (POC und PON: partikulärer organischer Kohlenstoff und Stickstoff) zunächst aus dem Wasserschöpfer jeweils in Kanister von 30 l Volumen überführt und anschließend daraus als Unterprobe von je 1 bis 2 l in kalibrierte Polyethylenflaschen gefüllt. Gleiche Volumina wurden außerdem durch eine Gaze von 20  $\mu\text{m}$  Maschenweite vorfiltriert und auf gleiche Weise abgefüllt (Fraktion  $<20 \mu\text{m}$ ). Zur Filtration wurden für die Bestimmung von Chlorophyll *a* Glasfaserfilter der Fa. Whatman (Typ GF/F) benutzt. Die Filtration zur Bestimmung der partikulären organischen Substanz erfolgte ebenfalls auf Whatman Glasfaserfiltern (Typ GF/C), diese waren jedoch zuvor bei 550 °C für 12 h vorgeglüht worden. Nach der Filtration wurden die Filter bis zur Analyse im Labor des Institutes für Meereskunde in Kiel bei -18 °C tiefgefroren. Die Bestimmung von Chlorophyll *a* erfolgte trichromatisch nach der Formel von Jeffrey-Humphrey (1975). Die Messungen der Chlorophyllkonzentrationen auf BAMBI wurden von Frau N. Scharenberg in gleicher Weise an Bord vorgenommen und zur Verfügung gestellt. Die Integration der Chlorophyllkonzentrationen erfolgte analog zu der der Ciliatendaten.

Die Bestimmung der partikulären organischen Substanz wurde in einem CHN-Analyzer (Heraeus CHN-Rapid) nach Trocknung sowie Bedampfung der Filter mit konzentrierter Salzsäure vorgenommen.

### 4. Ergebnisse

#### 4.1 Epifluoreszenzzählungen von Ciliaten auf der Expedition ARK IX/1a+b

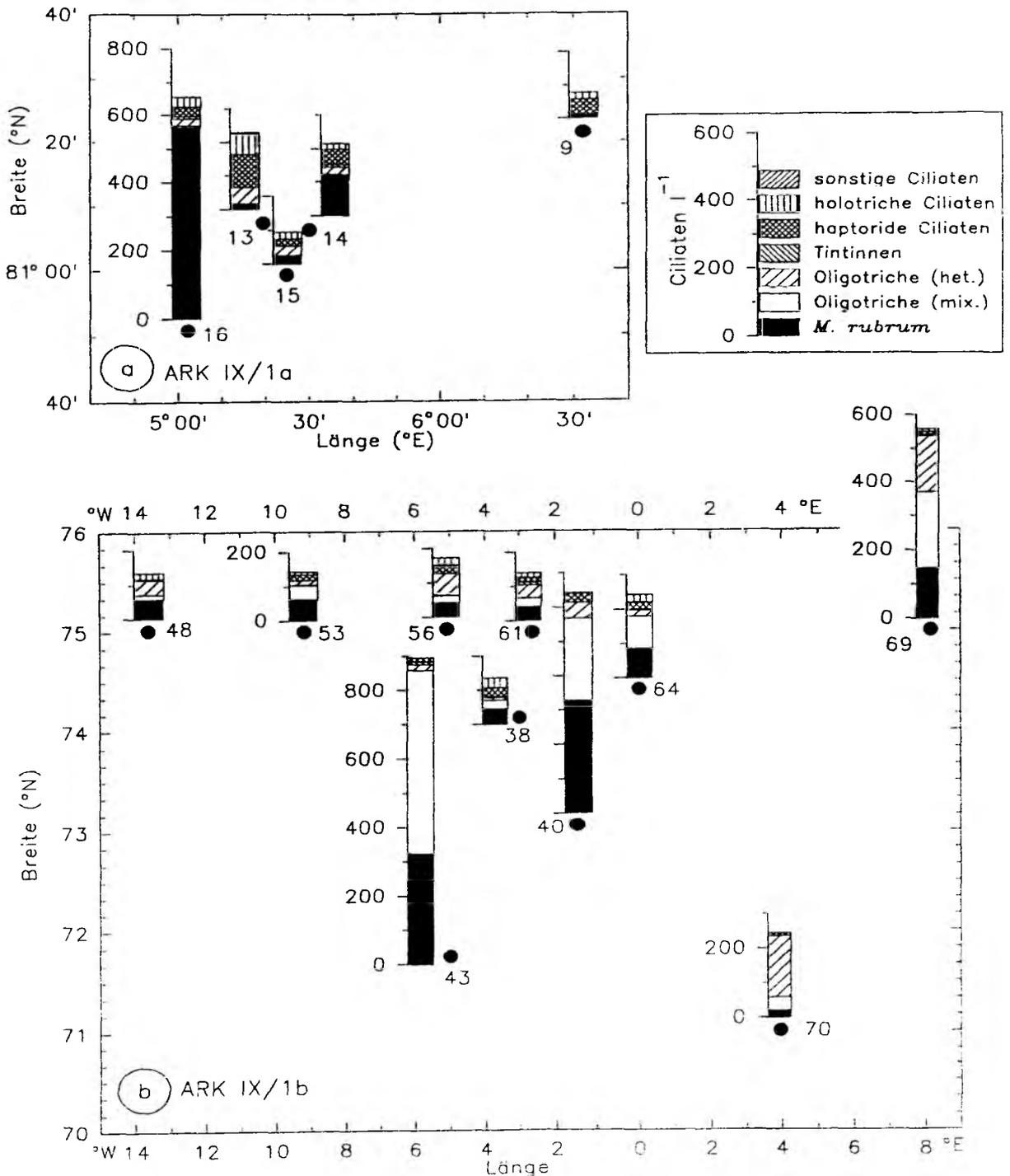
Bei der Zählung der Ciliaten in den Proben der Expedition ARK IX/1a+b konnten epifluoreszenzmikroskopisch folgende Arten bzw. Gruppen unterschieden werden: *Mesodinium rubrum*, mixo- und heterotrophe Oligotriche, Tintinnen, Haptoride, "Holotriche" (dieser Begriff stellt keine gültige taxonomische Bezeichnung mehr dar; Small & Lynn, 1985; hier wurden in Anlehnung an die ältere Literatur alle nicht näher erfassbaren Ciliaten mit mehr oder weniger gleichmäßigem Cilienbesatz eingeordnet) sowie sonstige Ciliaten (alle restlichen Ciliaten).

Die Ergebnisse der Untersuchungen sind in Abb. 4 dargestellt. Abb. 4a zeigt die Positionen der im Packeis eingeschlossenen "Polarstern" und die ermittelten Ciliatenzahlen an verschiedenen Tagen während der Drift (7.-19. März 1993; Fahrtabschnitt ARK IX/1a). Dementsprechend sind in Abb. 4b die Oberflächenabundanzen der Ciliaten auf dem Fahrtabschnitt 1b dargestellt.

Im Gebiet nordwestlich von Spitzbergen (Abb. 4a) driftete die Polarstern mit dem dichten Packeis in südwestlicher Richtung von etwa 81°22'N und 6°33'E bis etwa 80°49'N und 5°05'E. Die Wassertiefe lag dabei etwa zwischen 640 und 760 m. Hier konnten infolge ungünstiger Außenbedingungen insgesamt nur an fünf Tagen (9., 13., 14., 15. und 16. März) Wasserproben genommen und ausgewertet werden. Sie entstammten dem PW des Nordpolarmeeres, welches zum Zeitpunkt der Probennahme mit einer Temperatur in Gefrierpunktnähe (ca. -1,8 °C) als etwa 60 m dicke, homogene Schicht einem Mischwasserkörper aus bei Spitzbergen abgesunkenem AW auflag (Wadhams *et al.*, 1994).

Die Auszählung ergab in diesen Proben geringe Zellzahlen der Ciliaten von weniger als 100 bis knapp über 200 Zellen l<sup>-1</sup> Wasser. In der Probe vom 16. März 1993 wurden jedoch erheblich mehr, nämlich über 600 Zellen l<sup>-1</sup> gefunden. Diese vergleichsweise hohe Gesamtzahl war auf das Vorkommen des autotrophen Ciliaten *Mesodinium rubrum* zurückzuführen, der mit ca. 86 % die Gesamtpopulation dominierte. In den anderen Proben entfielen zwischen 10 und 57 % der Ciliaten auf diese Art. Vertreter aus der Gruppe der Haptoriden (vermutlich *Askenasia* sp.) sowie schwer zu charakterisierende holotriche Ciliaten waren zusammen mit Oligotrichen weiterhin in hohen Anteilen vertreten. Demgegenüber konnten Tintinnen nur vereinzelt in den Proben gefunden werden (max. 4 % der Gesamtpopulation). Noch seltener waren Mixotrophe aus der Gruppe der Oligotrichen, die in Proben von der

Drift insgesamt nur in zwei Individuen angetroffen wurden. Heterotrophe Oligotriche stellten bis zu 30 % der Populationen.



**Abb. 4:** Ergebnisse der Epifluoreszenzzählungen von Ciliaten auf der Expedition ARK IX/1a+b. (a) ARK IX/1a, (b) ARK IX/1b. Angaben in Zellen  $l^{-1}$ . Neben den Positionen sind jeweils das Datum der Probenahme (ARK IX/1a, März 1993) bzw. die Stationsnummer (ARK IX/1b) angegeben. Abkürzungen: het.: heterotroph; mix.: mixotroph

Für die nördlichen und westlichen Stationen des zweiten Teilabschnittes (ARK IX/1b; Abb. 4b) ergab sich ein ähnliches Bild. An den Stationen 38, 48, 53, 56 und 61 blieben die Gesamtzellzahlen unterhalb von ca. 170 Ciliaten  $l^{-1}$ . Die Eiskante des Ostgrönlandstromes lag etwa auf der Hälfte der Strecke zwischen den Stationen 48 und 53 (Ramseier *et al.*, 1994). An diesen Stationen wurden mixotrophe Oligotriche regelmäßig oder sogar häufig im Oberflächenwasser gefunden. Ihre prozentualen Anteile an den Gesamtpopulationen lagen zwischen 10 und 30 %. Damit erreichten sie jedoch nicht die zahlenmäßige Bedeutung von *Mesodinium rubrum*, der mit Anteilen von ca. 30 bis 45 % der planktischen Ciliaten deutlich häufiger vertreten war. Die übrigen Ciliaten entstammten der Gruppe der Haptoriden bzw. waren Holotriche; Tintinnen waren wiederum äußerst selten.

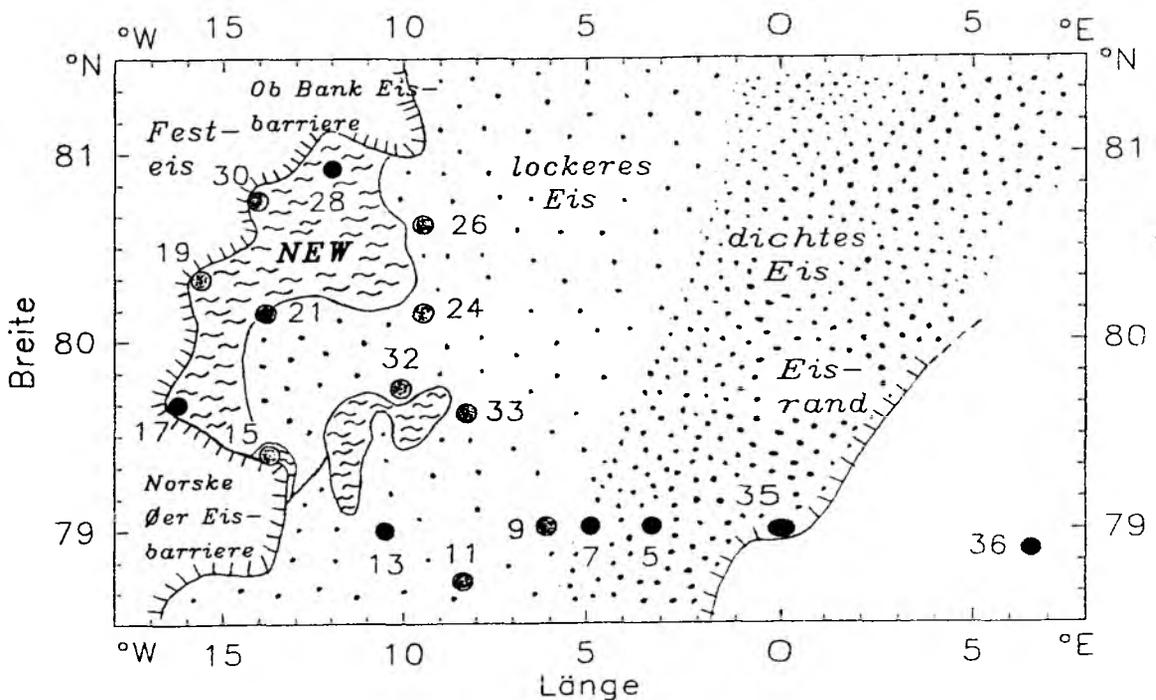
Die weiter östlich und südlich gelegenen Stationen 40, 43, 64, 69 und 70 zeichneten sich durch deutlich höhere Häufigkeiten von etwa 250 bis 900 Zellen  $l^{-1}$  aus, an denen auto- und mixotrophe Ciliaten zusammen bis zu 96 % der Gesamtpopulationen stellten. Mixotrophe Oligotriche überwogen z. T. erheblich gegenüber ihren heterotrophen Verwandten. Dies galt auch für die am weitesten östlich gelegene Station 69, die mit einer Oberflächentemperatur von  $>3,5$  °C und entsprechendem Salzgehalt über 35,0 (PSU) im AW des Westspitzbergenstromes lag. Demgegenüber wies die südlichste Station 70 vergleichsweise niedrige Zellzahlen und Anteile Auto- und Mixotropher auf. Station 40 befand sich inmitten eines dichten Eisfeldes aus Pfannkuchen- und Frazil-Ice. Der sogenannte "Odden", ein als Jan-Mayen-Strom bekannter, typischerweise eisbedeckter Ausläufer des Ostgrönlandstromes, wurde hier in einem kleinen, südlichen Restbestand angetroffen. An dieser Station wurden auch erstmals Grünfärbungen und Algenwachstum an der Eisunterseite beobachtet (Wadhams *et al.*, 1994), Hinweise auf möglicherweise höhere Phytoplanktondichten oder eine bereits begonnene Phytoplanktonblüte. Mit ca. 330 Zellen  $l^{-1}$  wurden hier auch die höchsten Abundanzen von *Mesodinium rubrum* während des 2. Fahrtabschnittes festgestellt.

Ein Vergleich der Zusammensetzung der Populationen phagotropher (also mixo- und heterotropher) Ciliaten des 1. und 2. Fahrtabschnittes zeigt, daß im Packeis nordwestlich von Spitzbergen nicht-choreotriche Ciliaten (Haptoride und Holotriche) gegenüber choreotrichen (Unterklasse Choreotrichia Small & Lynn, 1985; Tintinnen und Oligotriche i. w. S.) dominierten. In den Proben des 1. Fahrtabschnittes stellten sie nur zwischen 3 und 44 % der Phagotrophen. Demgegenüber bildeten die Choreotrichen (vor allem mixo- und heterotrophe Oligotriche) an den Stationen des 2. Fahrtabschnittes stets mehr als 41 % (maximal 98 %) der Gesamtzellzahlen, wenn man *Mesodinium rubrum* als Autotrophen ausschließt.

## 4.2 Die Expedition ARK VIII/1

## 4.2.1 Lage der Stationen und Eisverhältnisse

Abb. 5 zeigt das Untersuchungsgebiet der Expedition ARK VIII/1, das im wesentlichen die Framstraße und den Bereich der vor Nordostgrönland gelegenen NEW-Polynya umfaßt. Gleichzeitig sind die zum Zeitpunkt der Expedition vorgefundenen Eisverhältnisse skizziert. Aufgrund ihrer Lage im Arbeitsgebiet kann man zwei Stationsgruppen unterscheiden. Im südlichen Bereich bildeten die Stationen 5, 7, 9, 11, 13 sowie 35 und 36 einen Schnitt, der sich auf einer geographischen Breite von etwa 79 °N quer durch den Ostgrönlandstrom erstreckte. Dabei lag die östlichste Station 36 im eisfreien Wasser, die ebenfalls eisfreie Station 35 lag im Eisrandbereich des Ostgrönlandstromes. Die restlichen Stationen umfaßten den Ostgrönlandstrom und den Bereich der nach Osten nicht scharf abgegrenzten NEW-Polynya.

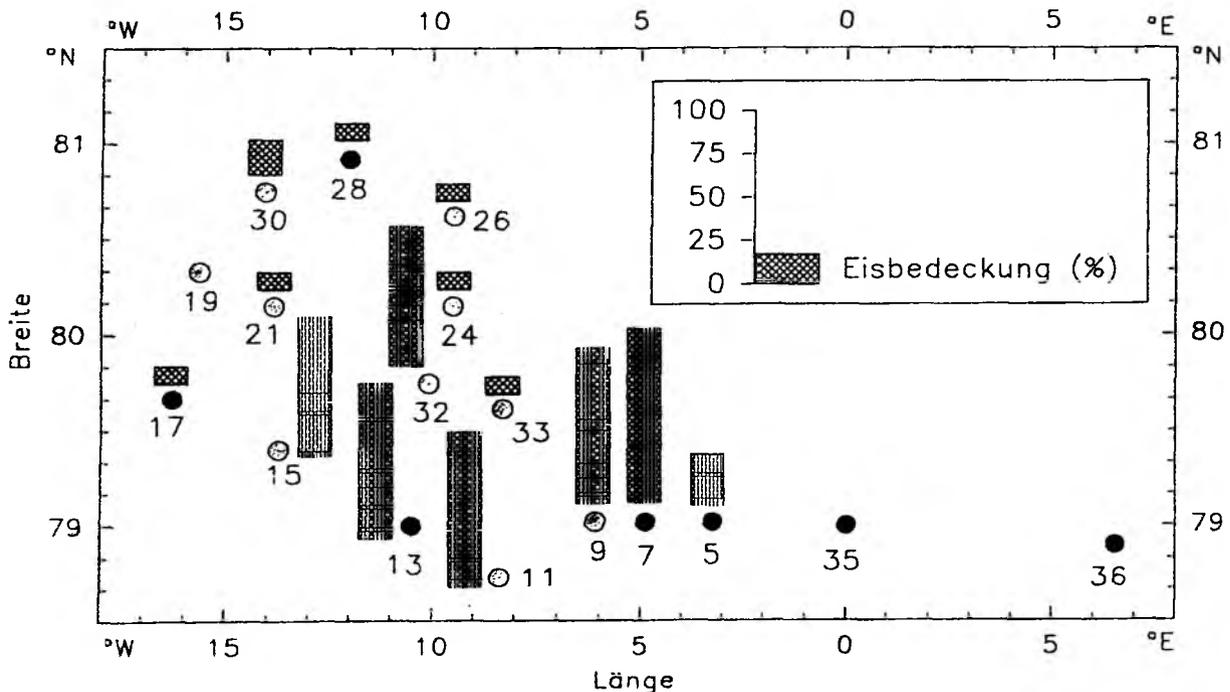


**Abb. 5:** Übersicht über die Lage der Stationen von ARK VIII/1. Der ungefähre Verlauf der Eiskante sowie der NEW-Polynya sind eingezeichnet (nach Lara *et al.*, 1994).

- Stationen, an denen Chlorophyll *a* und POC gemessen wurden
- Stationen, die zusätzlich auf Ciliaten hin untersucht wurden.

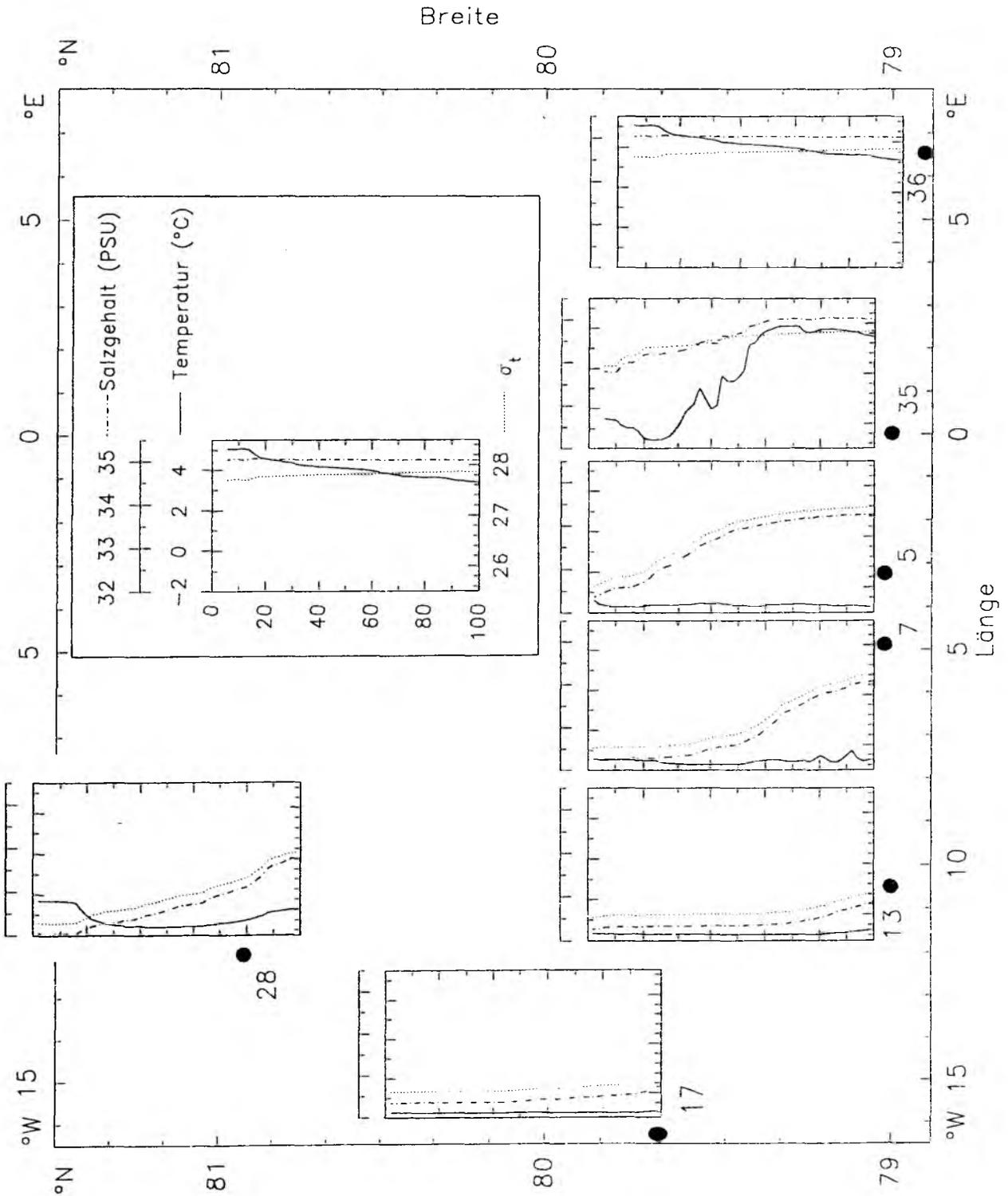
#### 4. Ergebnisse

Mit Ausnahme der in der Polynya gelegenen Station 19 sowie der östlichen Station 36 wiesen alle anderen untersuchten Stationen mehr oder weniger dichte Eisbedeckungen auf, die nach visuellen, subjektiven Schätzungen zwischen 10 und 100 % betragen (Abb. 6). Aus Abb. 6 wird ersichtlich, daß der Grad der Eisbedeckung an den südlicheren Stationen 5 bis 15 sowie an der Station 32 am höchsten war. Ein von Lara *et al.* (1994) publiziertes Satellitenbild gibt Auskunft über die Eisverhältnisse und diente als Grundlage für Abb. 5. Es wird ersichtlich, daß die Stationen 5 bis 13 inmitten des Ostgrönlandstromes lagen, was sich im hohen Grad ihrer Eisbedeckung widerspiegelt. Aus ihm ragt ein zungenartiger Ausläufer mit weniger dichtem Eis nach NW, nördlich und westlich davon hatte sich die Polynya schon weitgehend geöffnet. Die Stationen 15 und 17 lagen unmittelbar an der Norske  $\phi$ er Eisbarriere, die die scharfe südliche Begrenzung der NEW bildete (Lara *et al.*, 1994). Dicht in Landnähe befanden sich am Westrand der Polynya die Stationen 19 und 30, in ihrem nördlichen Zipfel die Station 28.



**Abb. 6:** Grad der Eisbedeckung (in %) an den Stationen von ARK VIII/1. Stationssymbole wie in Abb. 5.

## 4.2.2 Hydrographie des Untersuchungsgebietes



**Abb. 7:** Hydrographie (Temperatur, Salzgehalt und  $\sigma_t$ ) der Stationen von ARK VIII/1.

Abb. 7 zeigt die vertikale Verteilung von Temperatur und Salinität sowie der zugehörigen Dichten ( $\sigma_t$ ) in den oberen 100 m der Wassersäule für die Stationen, an denen auch Ciliaten untersucht wurden ("Ciliatenstationen"). Man erkennt, daß sich die Vertikalverteilung hydrographischer Parameter an Station 36 deutlich von denen aller anderen Stationen unterschied. An Station 36 wurde in dem betrachteten Tiefenbereich ausschließlich AW des Westspitzbergenstromes vorgefunden. Dieses hatte in Oberflächennähe (bis zu 15 m Tiefe) eine Temperatur von 5 °C, welche mit der Tiefe bis auf 3,4 °C abfiel. Das Wasser war hinsichtlich des Salzgehaltes sehr homogen, dieser lag zwischen 35,02 und 35,06. Die allmähliche Zunahme der Dichte ist also hier auf die Temperaturabnahme mit der Tiefe zurückzuführen.

Nach Westen hin wurde das AW durch AIW bzw. PW des Ostgrönlandstromes ersetzt. So bildete das PW an Station 35 mit Temperaturen zwischen -1,6 und -0,5 °C und Salzgehalten unter 34,2 die oberen 30 m der Wassersäule. Zwischen 30 und 60 m stieg die Temperatur bis auf Werte von etwa 4 °C an, wobei sich der Salzgehalt gleichzeitig auf 35,0 erhöhte. In diesem Bereich zeichnete sich der Übergang zum Atlantischen Wasser ab, welches mit Temperaturen von >3,5 °C und Salzgehalten über 35,0 unterhalb von 60 m angetroffen wurde.

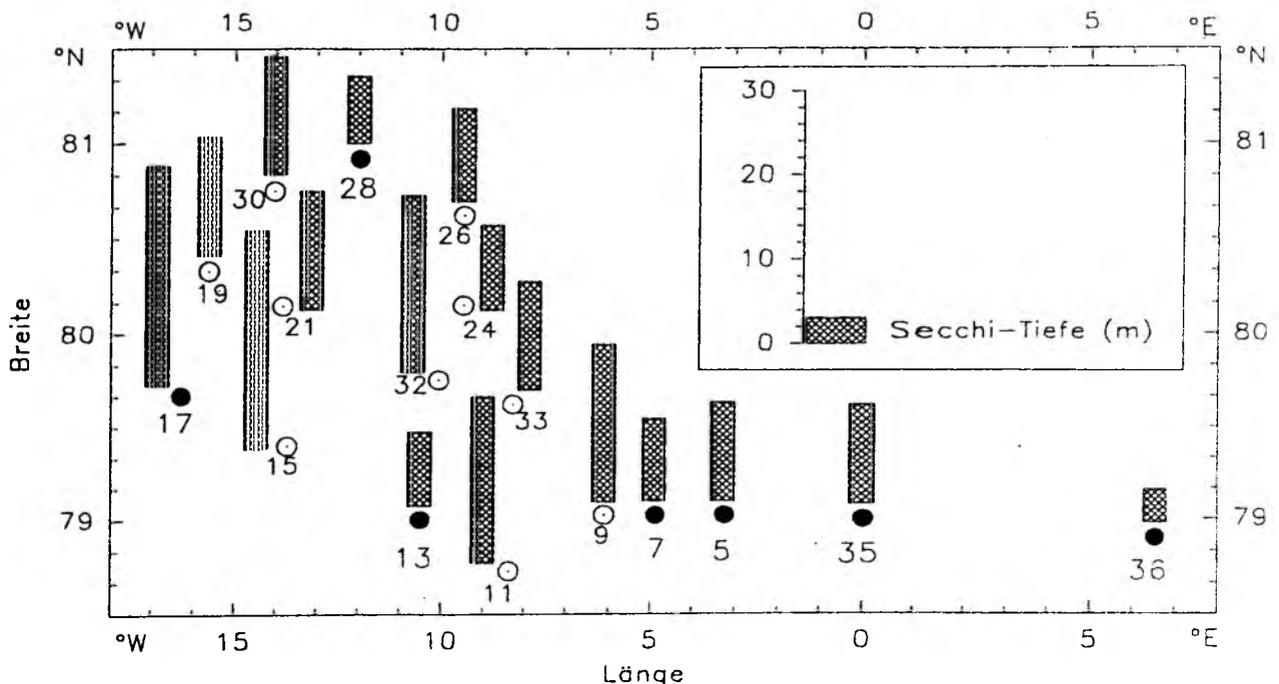
An den 5 weiteren, hier angesprochenen Stationen (St. 5, 7, 13, 17 und 28) wurden die oberen 100 m ausschließlich von PW gebildet. Dennoch wies die Vertikalverteilung der hydrographischen Parameter vor allem hinsichtlich des Salzgehaltes noch deutliche Unterschiede auf. So erhöhte sich die Mächtigkeit einer stark ausgesüßten Deckschicht von Osten nach Westen (St. 5, 7, 13 und 17). Dementsprechend verlagerte sich die Salzgehalts- und Dichtesprungschicht, die den Übergang zum AIW andeutete, nach Westen hin in größere Tiefen (die Dichte des Meerwassers wird bei diesen niedrigen Temperaturen fast ausschließlich vom Salzgehalt beeinflusst, was sich im parallelen Verlauf der Salzgehalts- und Dichteprofile widerspiegelt). An Station 5 war diese stark ausgesüßte Oberflächenschicht nur ca. 20 m dick, an Station 7 jedoch bereits 30 m und an Station 13 etwa 70 m. An Station 17. betrug die Temperatur bis in 90 m Tiefe -1,7 °C und der Salzgehalt war geringer als 32,5.

An den mit PW bedeckten Stationen war außerdem in unterschiedlichem Maße eine geringfügige Erwärmung der unmittelbaren Oberflächenschicht feststellbar, welche in Zusammenhang mit teilweise deutlich erniedrigtem Salzgehalt auf Schmelzprozesse hindeutet. So zeigte das Wasser an Station 35 eine Temperaturabnahme von ca. -0,5 °C auf -1,6 °C zwischen Oberfläche und ca. 20 m Tiefe. Am Profil der Stationen 5 und 7 ist ebenfalls eine (allerdings wesentlich geringere) Erwärmung

erkennbar, während sie an St. 13 und 17 nicht nachzuweisen war. Besonders auffällig war eine solche Erwärmung oberflächennaher Schichten in Verbindung mit Schmelzprozessen jedoch an der Polynya-Station 28. Hier konnte in den oberen 15 m eine deutliche Temperaturerhöhung von 1,3 °C gegenüber dem darunterliegenden Wasser festgestellt werden. Im gleichen Tiefenbereich lag der Salzgehalt bei nur 32,0. Er war damit wesentlich niedriger als an allen anderen hier angesprochenen Stationen. Unterhalb des starken Temperatursprunges in 15 m Tiefe nahmen der Salzgehalt und unterhalb von 40 m auch die Temperatur wieder langsam zu.

#### 4.2.3 Secchi-Tiefe und integrierte Phytoplanktonbiomasse

In Abb. 8 sind die Ergebnisse der Messungen der Secchi-Tiefen graphisch dargestellt. Die Secchi-Tiefen im Untersuchungsgebiet variierten zwischen 4 (Station 36 im Osten) und 26 m (Stationen 15 und 17). Recht klares Wasser wurde auch an den Stationen 9, 11 und 32 angetroffen. Sieht man von Station 13 einmal ab, so schienen die Secchi-Tiefen von SW nach NE hin etwas abzunehmen. An der nördlichen Station 28 verschwand die Secchi-Scheibe schon in 8 m Tiefe, ein erster Hinweis auf einen hohen Gehalt suspendierten, partikulären Materials.



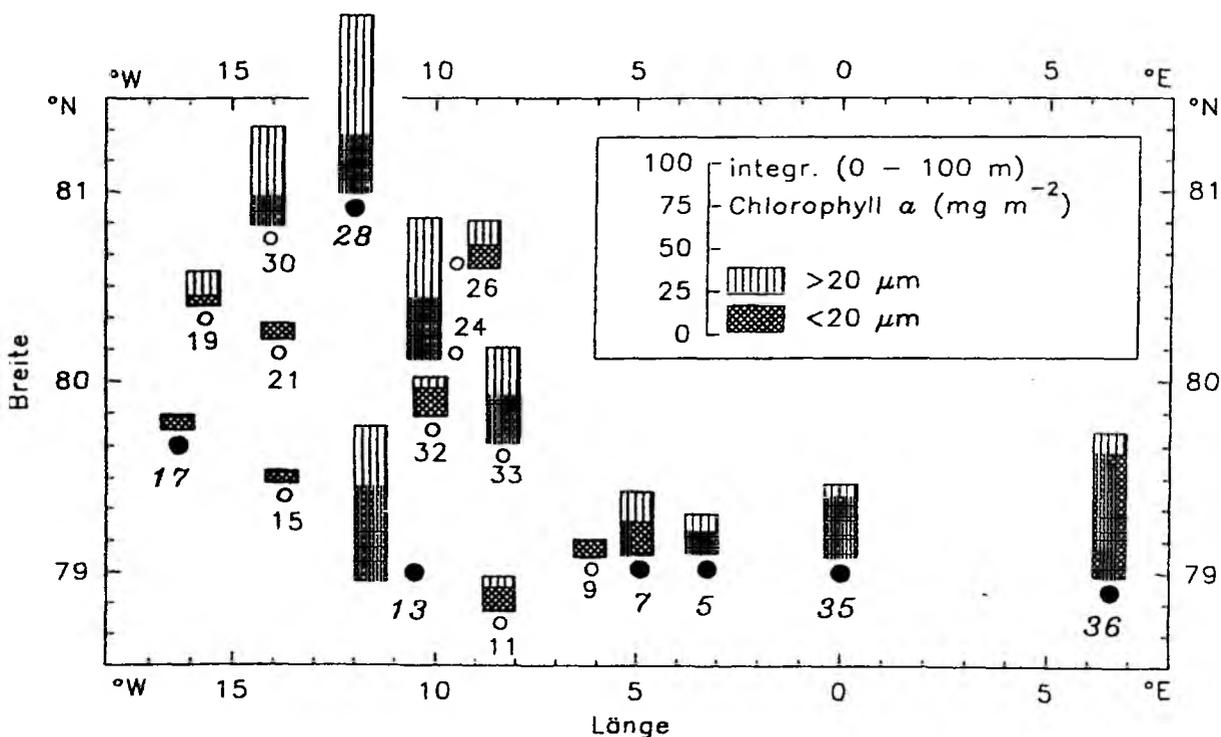
**Abb. 8:** Secchi-Tiefen an den Stationen von ARK VIII/1. Die "Ciliatenstationen" sind hervorgehoben.

#### 4. Ergebnisse

Die Verteilung der integrierten (0-100 m) Phytoplanktonbiomasse (gemessen als Chlorophyll *a*; Abb. 9) bestätigt im wesentlichen erste Hinweise aus der Transparenz des Wassers. So weisen vor allem diejenigen Stationen hohe integrierte Werte von Chlorophyll *a* auf, an denen die Secchi-Tiefe eher gering war. Beispiele hierfür erstrecken sich über das ganze Untersuchungsgebiet. An der östlichsten Station 36, wo die Secchi-Tiefe nur 4 m betrug, belief sich die integrierte Phytoplankton-Biomasse auf  $83 \text{ mg m}^{-2}$ . Im Ostgrönlandstrom und der Polynya wurden ähnlich hohe oder noch höhere Werte vor allem an den Stationen 13, 24 und 28 gefunden. An Station 28 lag die Phytoplankton-Biomasse sogar bei über  $100 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$ . Insgesamt ergibt sich somit ein Bild, welches die räumliche Verteilung der Secchi-Tiefen im wesentlichen bestätigt: hohe Phytoplankton-Biomassen waren eher nördlich und östlich zu finden (Ausnahme: Station 13).

Zwischen Secchi-Tiefe und der integrierten Phytoplanktonbiomasse bestand eine hochsignifikante, negative Korrelation (Spearman-Rangkorrelation mit Korrektur für Bindungen;  $r(s,B) = -0,834$ ;  $p < 0,001$ ).

An den integrierten Biomassen hatten die beiden Größenfraktionen (kleiner und größer  $20 \mu\text{m}$ ) unterschiedlich hohe Anteile. An den eisfreien Stationen 35 und 36



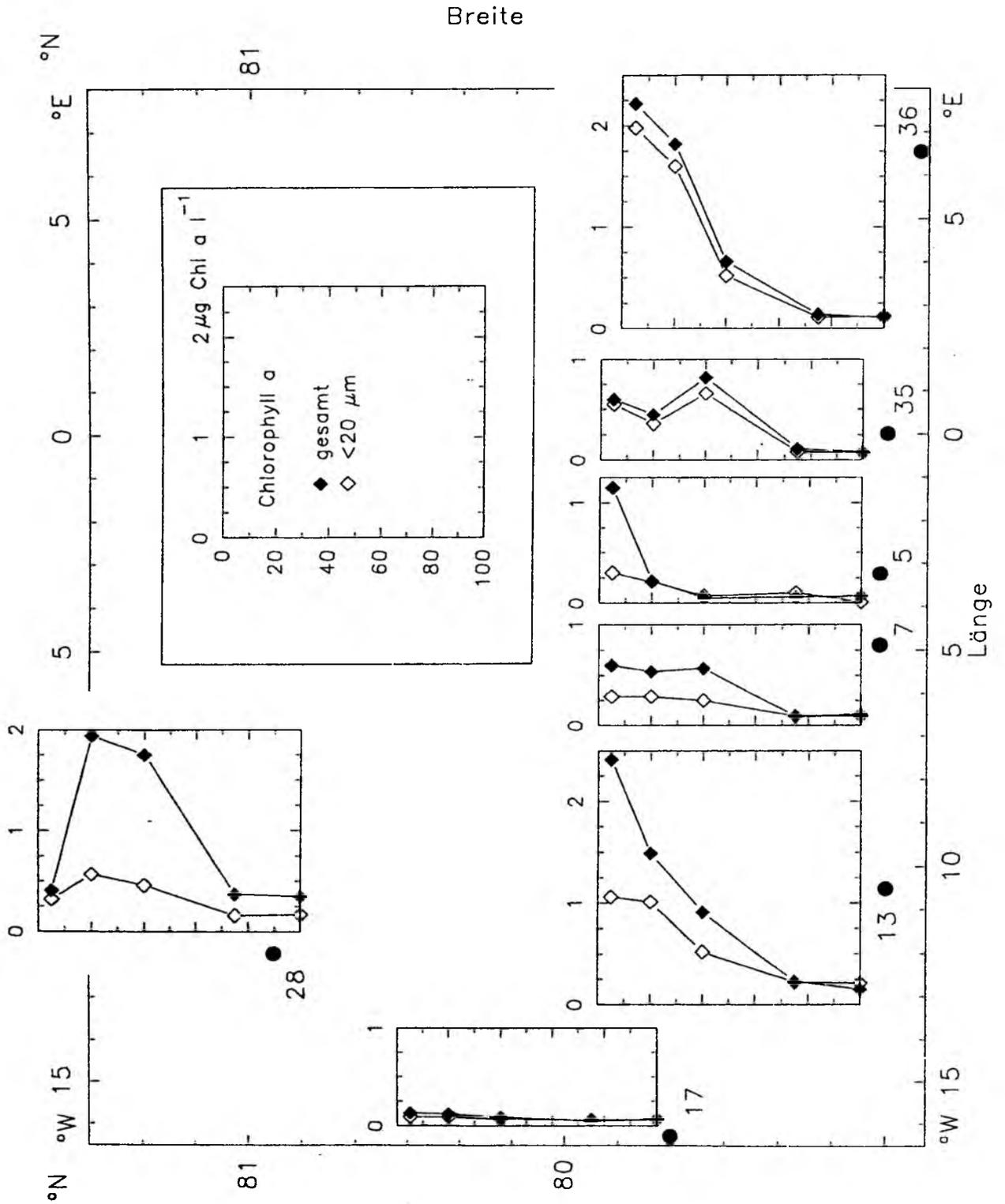
**Abb. 9:** Integrierte (Oberfläche bis 100 m Tiefe) Phytoplanktonbiomasse (Chlorophyll *a*;  $\text{mg m}^{-2}$ ) an den Stationen von ARK VIII/1.

war das Phytoplankton bei weitem von Organismen  $< 20 \mu\text{m}$  dominiert, ein Trend, der sich innerhalb des Eises wiederum vor allem im südlichen Bereich fortsetzte. Die Station 13 bildete mit einem relativ hohen Anteil der größeren Fraktion jedoch auch hier eine Ausnahme. Vor allem im nördlichen und nordwestlichen Bereich gewann die Fraktion  $> 20 \mu\text{m}$  dagegen an Bedeutung. Als Beispiele seien die Stationen 19, 28 und 30 genannt, an denen die integrierte Phytoplanktonbiomasse zu ca. 70 % auf Organismen  $> 20 \mu\text{m}$  zurückzuführen war.

#### 4.2.4 Vertikalverteilung von Chlorophyll *a*

In Abb. 10 ist die räumliche und vertikale Verteilung der Phytoplanktonbiomassen (Chlorophyll *a*) an den "Ciliatenstationen" dargestellt. Der Gesamtchlorophyllgehalt in Oberflächennähe betrug an diesen Stationen zwischen 0,1 und  $2,4 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ . Hohe Phytoplanktonkonzentrationen mit Werten über  $1,5 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  wurden sowohl im AW des Westspitzbergenstromes (St. 36) als auch im PW des Ostgrönlandstromes (St. 13) bzw. der NEW-Polynya (St. 28 in 20 m Tiefe) angetroffen. Demgegenüber wurden an den Stationen 5, 7 und 35 im oberflächennahen Wasser eher geringe Biomassen von etwa 0,5 bis  $1 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  gemessen. Besonders wenig Phytoplankton wurde an Station 17 festgestellt, wo an der Oberfläche Werte von  $0,1 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  festgestellt wurden. Mit der Tiefe nahm der Chlorophyllgehalt meistens schnell ab, an den Stationen 7, 28 und 35 war dies jedoch erst unterhalb einer Tiefe von 40 m der Fall. Die zuletzt genannten zwei Stationen wiesen außerdem deutliche Tiefenmaxima der Phytoplanktonbiomasse auf. Eine besonders große vertikale Änderung der Chlorophyllkonzentration war an Station 28 zu beobachten. Hier stieg die Phytoplanktonbiomasse zwischen 5 und 20 m Tiefe von Werten, die denen in 75 und 100 m Tiefe etwa entsprachen (ca.  $0,4 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ ), auf fast  $2 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  an.

Der Verlauf der Vertikalprofile für die Fraktion  $< 20 \mu\text{m}$  folgte dem der Gesamtbio­masse, jedoch wurden an einzelnen Stationen Unterschiede im relativen Anteil beider Größenfraktionen deutlich. So wurde das Phytoplankton an den östlichen Stationen 35 und 36 weitgehend von kleineren Organismen dominiert. Sie erreichten dabei Anteile am Gesamtchlorophyll von 70 bis 90 %. Demgegenüber waren an den Stationen 5 (in 5 m Tiefe) sowie 7 und 13 (bis in 40 m Tiefe) kleine ( $< 20 \mu\text{m}$ ) Phytoplankter von erheblich geringerer Bedeutung (25 bis 60 % der Gesamtchlorophyllkonzentrationen). In besonderem Maße trifft dies für die Station 28 zu, wo große Phytoplankter unterhalb einer Tiefe von 5 m die Gesamtbio­massen dominierten. So entfiel in 40 m Tiefe fast 75 % der Chlorophyllkonzentration auf große ( $> 20 \mu\text{m}$ ) oder kettenbildende Phytoplankter.



**Abb. 10:** Vertikalverteilung der Konzentrationen von Chlorophyll *a* an den "Ciliatenstationen" von ARK VIII/1.

#### 4.2.5 Vertikalverteilung der Nährsalze Phosphat, Nitrat und Silikat

Abb. 11 gibt für die Ciliatenstationen eine Übersicht über die vertikale Verteilung der Nährsalzkonzentrationen in den oberen 100 m der Wassersäule. An den verschiedenen Stationen waren alle Übergänge von annähernd homogener Vertikalstruktur (St. 17) bis zu deutlicher Nährsalzerschöpfung (St. 28) im oberflächennahen Bereich zu finden.

Die drei Nährsalzprofile zeigten an den westlichen Stationen 7, 13 und 28 einen ähnlichen Verlauf. Dieser war durch eine Verarmung im oberflächennahen Bereich gekennzeichnet. Dabei nahmen die Konzentrationen in dieser Stationsreihenfolge ab. An Station 28 war die Nährsalzverarmung am stärksten ausgeprägt. Die oberen 20 m waren hier mit Konzentrationen von  $<0,1$  (Nitrat),  $0,6$  (Phosphat) und  $0,8$  (Silikat)  $\mu\text{mol l}^{-1}$  als nährsalzerschöpft anzusehen. Zwischen 20 und 50 m Tiefe stiegen die Nährsalzkonzentrationen der Station 28 schnell an und erreichten in 100 m Tiefe Werte von  $10,0$  (Nitrat),  $1,1$  (Phosphat) und  $9,7$  (Silikat)  $\mu\text{mol l}^{-1}$ .

An den östlichen Stationen 5, 35 und 36 wurden hohe Konzentrationen von Nitrat (zwischen  $5,0$  und  $11,1 \mu\text{mol l}^{-1}$ ) festgestellt. Phosphat und Silikat zeigten hohe (Station 5: max.  $1,3$  bzw.  $12,8 \mu\text{mol l}^{-1}$ ) oder mittlere (St. 35) bzw. niedrige Werte (Phosphat an St. 36: max.  $0,8 \mu\text{mol l}^{-1}$ ).

Station 17 war von einer sehr einheitlichen Vertikalverteilung der drei Nährsalze im betrachteten Tiefenbereich geprägt.

#### 4.2.6 Vertikalverteilung des partikulären organischen Kohlenstoffes (POC)

Die Vertikalverteilung des POC ist in Abb. 12 dargestellt. Hohe POC-Konzentrationen von mehr als  $150 \mu\text{g C l}^{-1}$  wurden sowohl im AW des Westspitzbergenstromes (Station 36) als auch im Ostgrönlandstrom (St. 5 und 13), insbesondere jedoch in der Polynya an Station 28 gefunden, wo in 20 m Tiefe ein Maximum von etwa  $370 \mu\text{g C l}^{-1}$  registriert wurde. Im allgemeinen nahm die Konzentration des POC mit der Tiefe deutlich ab, und in 100 m Tiefe bewegte sie sich zwischen etwa  $50$  (St. 13 und 17) und  $90 \mu\text{g C l}^{-1}$ .

An Station 17 fiel wiederum die Homogenität der POC-Menge in den oberen 100 m der Wassersäule auf, wobei mit  $50$  bis  $70 \mu\text{g C l}^{-1}$  nur geringe Werte festgestellt werden konnten.

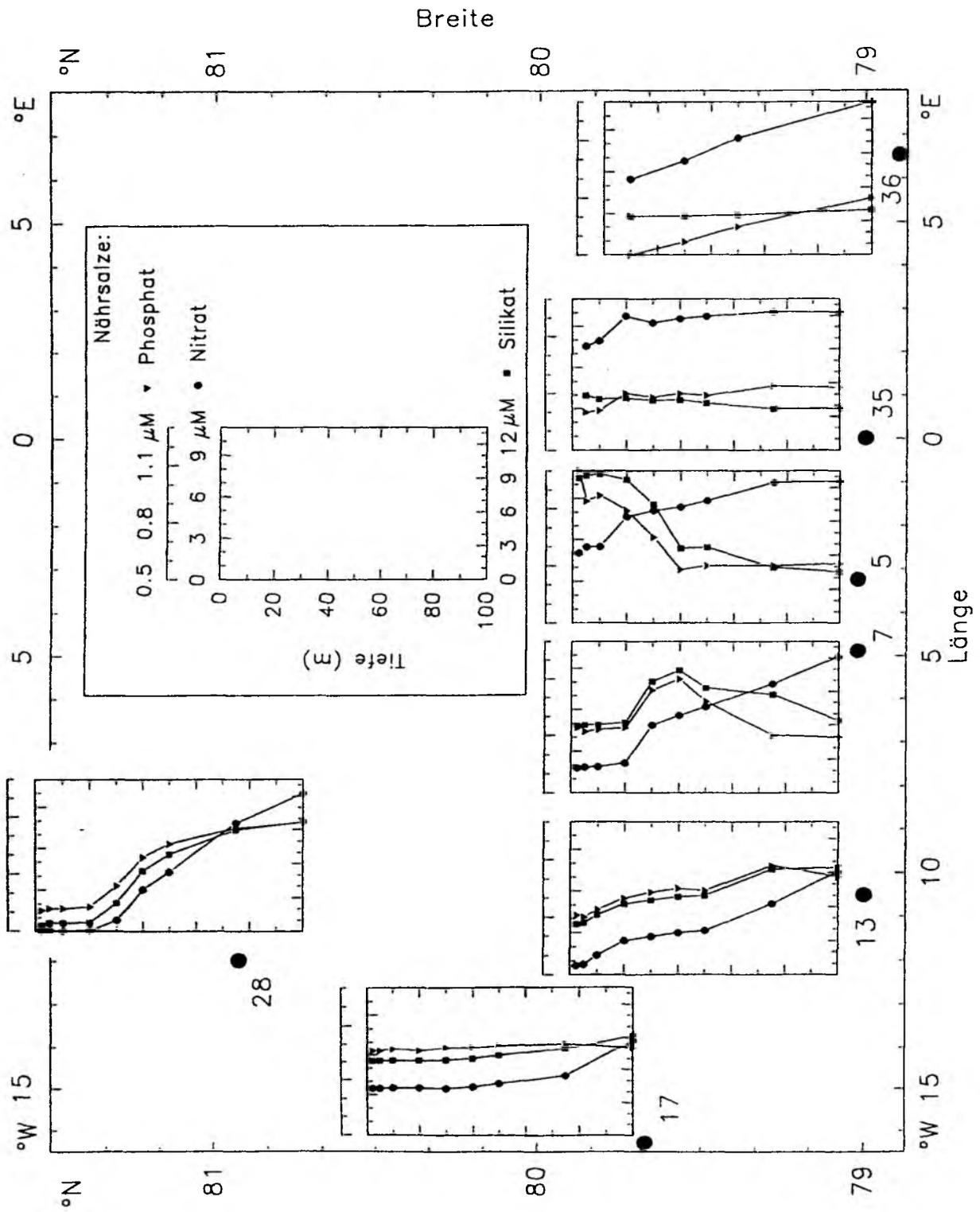


Abb. 11: Vertikalverteilung der Nährsalze Phosphat, Nitrat und Silikat an den "Ciliatenstationen" von ARK VIII/1.

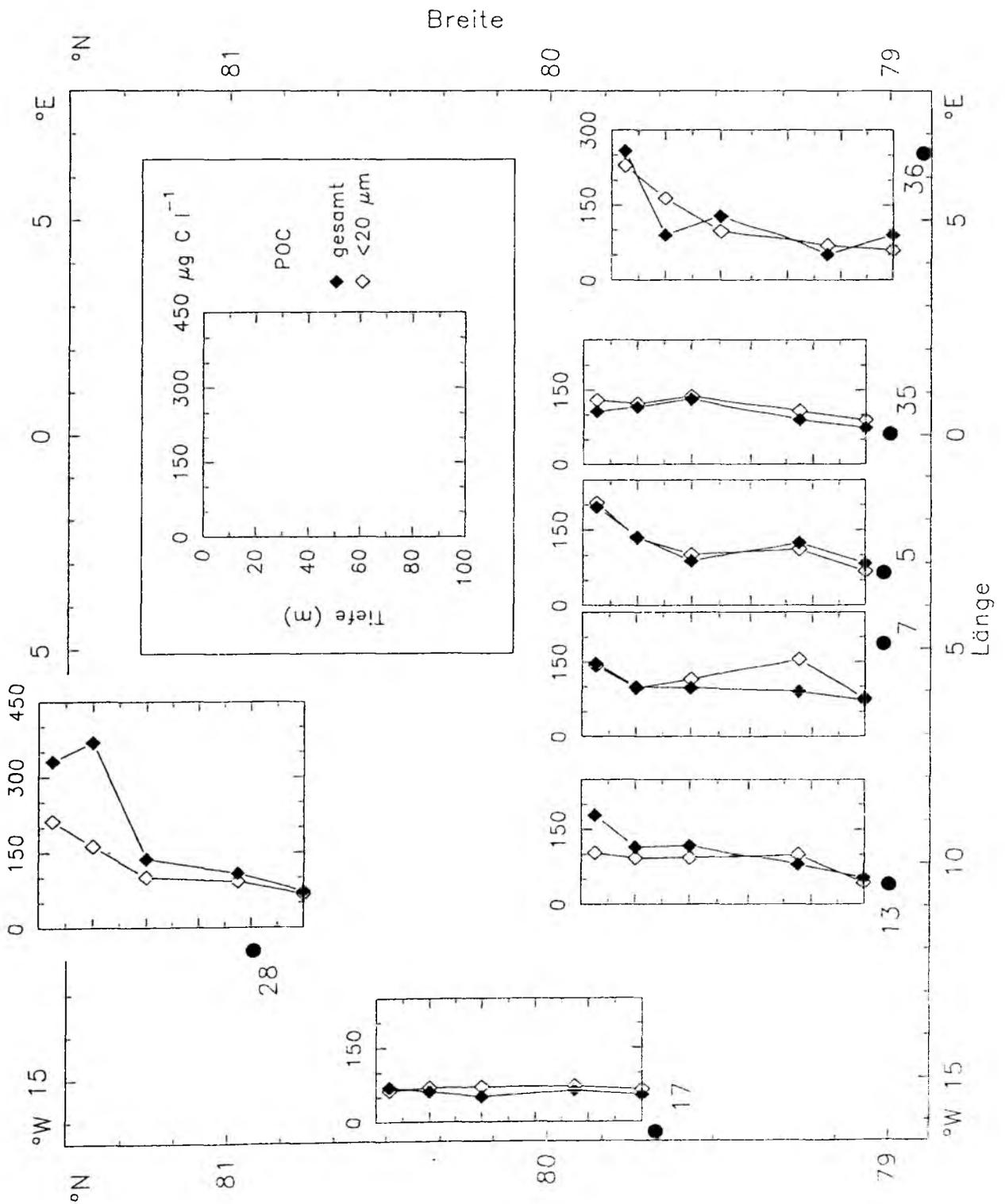


Abb. 12: Vertikalverteilung des POC an den "Ciliatenstationen" von ARK VIII/1.

Die Profile des Gesamt-POC der Stationen 5, 7 und 13 zeigten einen ähnlichen Verlauf, jedoch sind Unterschiede im relativen Anteil der beiden Größenfraktionen feststellbar. Für die Stationen 5, 7, 17, 35 und 36 ist aufgrund der oftmals (durch Meßungenauigkeiten verursachten) höheren Werte in der Fraktion  $<20 \mu\text{m}$  davon auszugehen, daß diese den POC zum größten Teil dominierte. An den Stationen 13 und vor allem 28 war demgegenüber der Anteil der kleineren Fraktion am Gesamt-POC in den oberen 40 m erheblich geringer. Hier waren zwischen 57 und 80 % (St. 13) bzw. 45 bis 72 % des gefundenen Kohlenstoffs auf Partikel  $<20 \mu\text{m}$  zurückzuführen.

Zusammenfassend lassen sich die "Ciliatenstationen" folgendermaßen charakterisieren: die östlichste Station 36 lag im warmen Wasser des Westspitzbergenstromes. Sie war durch hohe Biomassen kleiner Phytoplankter in Oberflächennähe und entsprechend hohe POC-Gehalte geprägt. An den Stationen 5, 7 und 35 wurden trotz Stratifikation geringe Phytoplanktonbiomassen und POC-Konzentrationen festgestellt. Station 17 war hinsichtlich biotischer und abiotischer Parameter durch vertikale Homogenität ausgezeichnet. Die Phytoplanktonbiomassen und POC-Konzentrationen lagen hier auf besonders niedrigem Niveau. An Station 13 und vor allem 28 waren dagegen sehr hohe Chlorophyllkonzentrationen und POC-Gehalte (St. 28) in Verbindung mit Nährsalzverarmung zu verzeichnen. Die Phytoplanktonbiomassen gingen zu großen Teilen auf Organismen  $>20 \mu\text{m}$  zurück. Diese bildeten an der eisfreien und durch Schmelzprozesse zusätzlich stratifizierten Polynyastation 28 in 20 m Tiefe ein tiefes Chlorophyllmaximum in der Nähe der Nutrikline. Hier kann von einem fortgeschrittenen Stadium der Phytoplankton sukzession ausgegangen werden, welches durch große oder kettenbildende Diatomeen geprägt ist.

### 4.2.7 Übersicht über die im Untersuchungsgebiet gefundenen Ciliaten

Insgesamt wurden in den untersuchten Proben 48 Ciliatentaxa unterschieden. Sie sind in Tab. 2 zusammen mit den Ergebnissen ihrer Größenmessungen aufgeführt. Die Artenzahl der Ciliaten war dabei vermutlich etwas höher als 48, denn in einigen angegebenen Taxa dürften mehrere verschiedene, jedoch einander sehr ähnliche Arten vertreten sein. Dies gilt insbesondere für das Taxon "holotriche Ciliaten". Aus der Tabelle wird auch die Einordnung der verschiedenen Taxa in sieben größere, semi-taxonomische Gruppen deutlich, auf die im folgenden häufig Bezug genommen wird.

Wie auch bereits bei den Epifluoreszenzzählungen kam dem haptoriden *Mesodinium rubrum* aufgrund seiner Autotrophie eine Sonderstellung zu.

Die in Hinsicht auf ihre Artenzahl und oft auch ihre Biomasse wichtigste Gruppe war die der oligotrichen Ciliaten. *Lohmanniella oviformis* und verschiedene Vertreter aus der artenreichen Gattung *Strombidium* wurden regelmäßig und in hohen Abundanzen in den Proben gefunden. Arten der Gattungen *Leegaardiella* und *Strobilidium* waren selten.

Die Gruppe der Tintinnen war nur mit den drei seltenen Gattungen *Acanthostomella*, *Ptychocyclus* und *Salpingella* vertreten.

Von größerer Bedeutung in Hinsicht auf Zelldichte und Biomasse waren dagegen heterotrophe Ciliaten aus der Gruppe der Haptoriden. Hier konnten mehrere Arten aus der Gattung *Mesodinium* unterschieden werden. 5 weitere Taxa wurden als eigene Arten aufgefaßt und der Gattung *Askenasia* zugeordnet, von der bisher nur ein Vertreter, der leicht zu identifizierende *A. stellaris*, aus dem marinen Bereich bekannt ist (Krainer & Foissner, 1990).

Aus der Gruppe der Holotrichen konnten *Balanion* sp., *Holophrya* sp. sowie insbesondere der regelmäßig in geringen Zellzahlen gefundene *Spiroprorodon* sp. als Gattungen identifiziert werden, während die Zuordnung anderer Formen offen blieb.

Nur ein Vertreter aus der Gruppe der Hypotrichen wurde im Probenmaterial entdeckt. Er wurde unter Vorbehalt als *Oxytricha* sp. bezeichnet und nur an Station 28 gefunden.

Bei einem anderen, häufig angetroffenen Ciliaten blieb eine taxonomische Einordnung ebenfalls unklar. Er wurde als Ciliat A bezeichnet und bildete zusammen mit *Condylostoma* sp. (von dem nur ein Exemplar im Probenmaterial entdeckt wurde) eine als "sonstige Ciliaten" bezeichnete eigene Gruppe.

#### 4.2.8 Integrierte Zellabundanzen und Biomassen der Ciliaten

Abb. 13 zeigt die Verteilung der über die oberen 100 m der Wassersäule integrierten Ciliatenkonzentrationen und ihrer Biomassen im Untersuchungsgebiet.

Tab. 2: Übersicht über die in den Proben von ARK VIII/1 gefundenen Ciliaten und ihre Abmessungen.

Taxon:	Länge <sup>1)</sup> (µm)					Breite <sup>1)</sup> (µm)					Zellvolumen <sup>2)</sup> (µm <sup>3</sup> )					Verhältnis Länge : Breite				
	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n
<i>Mesodinium rubrum</i>	20,4	5,6	9,0	57,1	661	13,6	4,3	7,0	32,4	797	8130	10670	840	117310	659	1,6	0,2	1,1	2,8	659
<b>Oligotriche:</b>																				
<i>Laboea strobila</i>	88,3	0,0	88,3	88,3	1	31,8	0,0	31,8	31,8	1	79640	0	79640	79640	1	2,8	0,0	2,8	2,8	1
<i>Leegaardiella ovalis</i>	26,7	5,3	14,4	44,1	26	26,3	4,5	14,3	42,9	83	31210	17150	5180	83020	25	1,0	0,1	0,7	1,3	25
<i>Leegaardiella sol</i>	34,2	0,0	34,2	34,2	1	34,3	5,6	27,7	48,7	17	54550	0	54550	54550	1	1,0	0,0	1,0	1,0	1
<i>Leegaardiella sp. 3)</i>	30,5	5,0	23,7	41,2	13	30,9	3,0	25,9	39,0	24	40430	8160	22780	48640	12	1,0	0,2	0,7	1,5	12
<i>Lohmanniella oviformis</i>	18,3	3,2	11,2	30,1	759	16,1	2,6	7,1	25,9	1486	7870	3760	2320	24970	757	1,1	0,1	0,8	2,1	757
<i>Strobilidium kahli</i>	42,3	0,0	42,3	42,3	1	14,0	0,0	14,0	14,0	1	5460	0	5460	5460	1	3,0	0,0	3,0	3,0	1
<i>Strobilidium multinucleatum</i>	36,0	4,3	28,6	42,1	7	33,1	4,2	24,7	42,8	25	71250	19970	47840	113840	7	1,0	0,1	0,8	1,2	7
<i>Strobilidium spiralis</i>	35,2	0,0	35,2	35,2	1	48,0	10,2	37,9	58,2	2	74300	0	74300	74300	1	0,9	0,0	0,9	0,9	1
<i>Strobilidium cf. epacrum</i>	48,6	4,4	41,1	56,9	8	25,6	2,6	22,1	31,5	10	20090	3820	14390	24670	8	1,9	0,2	1,7	2,2	8
<i>Strombidium conicum</i>	102,5	12,7	85,2	124,6	6	45,0	3,2	40,0	48,0	6	137280	30160	100390	187950	6	2,3	0,3	1,8	2,6	6
<i>Strombidium constrictum</i>	43,6	4,8	35,0	56,6	48	32,9	3,3	27,5	43,1	66	48260	13430	26530	87280	48	1,3	0,1	1,2	1,4	48
<i>Strombidium dalum</i>	22,2	3,0	18,3	27,5	5	12,6	1,3	11,7	15,2	5	2300	350	1930	2760	5	1,8	0,3	1,2	2,3	5
<i>Strombidium pulchrum</i>	108,4	28,8	66,1	172,5	13	50,2	16,5	22,8	80,6	13	226580	189540	23190	733730	13	2,3	0,4	1,7	3,0	13
<i>Strombidium wulffi</i>	54,2	6,0	37,7	63,7	29	31,7	3,8	24,3	42,6	31	60320	19680	24220	125830	29	1,7	0,1	1,5	2,1	29
<i>Strombidium cf. conicoides</i>	33,8	6,0	21,6	45,5	108	25,5	5,1	15,6	36,8	126	31330	18270	7670	80170	108	1,4	0,1	1,1	1,7	108
<i>Strombidium cf. delicatissimum</i>	14,2	1,7	10,4	21,4	83	9,9	1,3	7,7	13,6	86	950	360	480	2570	83	1,4	0,1	1,1	1,7	83
<i>Strombidium cf. taylori</i>	34,1	6,9	25,5	52,2	31	29,4	8,2	19,6	55,3	35	44410	43230	12900	209200	31	1,2	0,1	0,9	1,5	31
<i>Strombidium cf. tintinnodes</i>	26,6	6,2	16,0	47,3	57	15,9	4,5	10,3	28,3	57	10600	10040	2380	47470	57	1,7	0,3	1,1	2,3	57
<i>Strombidium sp. A</i>	28,3	4,3	17,3	51,5	128	25,0	3,1	16,3	44,6	200	24710	12530	6040	134100	128	1,1	0,1	0,9	1,4	128
<i>Strombidium sp. B</i>	79,0	30,1	38,6	233,1	106	36,2	8,4	14,7	60,4	163	80090	73110	13810	553670	106	2,2	0,7	1,2	5,8	106
<i>Strombidium sp. C</i>	27,6	3,2	20,9	34,0	98	20,4	2,1	16,3	31,4	98	12010	6230	3950	31490	98	1,4	0,1	0,8	1,6	98
<i>Strombidium sp. D</i>	37,6	4,0	28,6	49,9	355	27,9	2,8	22,4	39,1	355	39290	11620	22230	87310	355	1,4	0,1	1,0	1,8	355
<i>Strombidium sp. 3)</i>	35,0	15,0	11,6	76,3	54	24,8	9,7	11,2	54,2	54	19460	22260	1060	107340	54	1,5	0,5	0,8	3,2	54
<b>Tintinnen:</b>																				
<i>Acanthostomella norvegica</i>	31,7	4,5	24,8	37,1	10	21,0	1,0	19,9	22,8	10	9170	1490	6450	11190	10	1,5	0,2	1,2	1,8	10
<i>Ptychocylis sp.</i>	47,9	20,7	25,0	78,4	6	35,6	14,1	19,5	51,8	6	59120	52610	6940	137730	6	1,3	0,1	1,1	1,5	6
<i>Salpingella sp.</i>	45,5	1,9	43,7	47,4	2	9,0	1,4	7,6	10,4	2	4970	1710	3260	6670	2	5,2	0,6	4,6	5,8	2

Taxon:	Länge <sup>1)</sup> (µm)					Breite <sup>1)</sup> (µm)					Zellvolumen <sup>2)</sup> (µm <sup>3</sup> )					Verhältnis Länge : Breite				
	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n
<b>Haptoride:</b>																				
<i>Askenasia</i> sp. A	27,8	0,0	27,8	27,8	1	32,8	7,7	20,4	45,0	10	36260	0	36260	36260	1	0,9	0,0	0,9	0,9	1
<i>Askenasia</i> sp. B	20,6	3,4	12,2	29,0	46	22,6	3,0	16,1	39,2	249	18410	5550	8560	34820	45	0,8	0,2	0,4	1,7	45
<i>Askenasia</i> sp. C	18,5	3,3	13,6	26,5	22	15,3	2,2	11,4	21,3	56	4470	2140	1600	10030	22	1,2	0,1	0,9	1,5	22
<i>Askenasia</i> sp. D	16,3	7,7	7,2	30,1	6	13,1	4,7	6,2	19,6	7	3480	3400	250	10380	6	1,3	0,2	1,1	1,5	6
<i>Askenasia</i> sp. E	22,5	3,5	14,6	30,3	96	17,2	2,6	10,1	26,2	186	6730	2720	2170	17760	95	1,3	0,2	0,7	1,7	95
<i>Cyclotrichium cyclokaryon</i>	96,7	10,2	86,8	110,8	3	91,7	7,6	86,1	108,2	6	1157210	382450	874150	1697880	3	1,0	0,0	1,0	1,1	3
<i>Didinium</i> sp.	40,4	0,0	40,4	40,4	1	33,4	0,0	33,4	33,4	1	59100	0	59100	59100	1	1,2	0,0	1,2	1,2	1
<i>Mesodinium</i> sp. A	10,3	3,8	5,9	18,7	8	9,5	2,9	6,0	17,2	11	790	650	210	2120	8	1,1	0,3	0,6	1,6	8
<i>Mesodinium</i> sp. B	11,3	2,3	6,8	18,9	96	9,2	1,5	6,2	16,0	138	1350	830	490	6030	96	1,2	0,2	0,8	1,8	96
<i>Mesodinium</i> sp. C	14,2	2,7	7,8	18,4	12	8,9	2,2	5,5	14,2	12	810	480	160	2120	12	1,6	0,4	1,1	2,4	12
<i>Mesodinium</i> sp. <sup>3)</sup>	16,5	3,5	11,3	22,6	19	11,9	2,6	6,9	16,0	24	4280	2570	1060	9780	19	1,4	0,2	1,2	1,8	19
<b>Holotriche:</b>																				
<i>Balanion</i> sp.	15,2	1,7	13,4	16,9	2	13,3	0,1	13,1	13,4	2	3480	340	3150	3820	2	1,1	0,1	1,0	1,3	2
<i>Holophrya</i> sp.	32,3	0,0	32,3	32,3	2	24,0	0,0	24,0	24,0	2	24370	50	24320	24420	2	1,3	0,0	1,3	1,3	2
<i>Lionotus</i> (?) sp.	32,8	8,2	24,9	56,7	24	19,4	4,1	12,4	31,2	25	17770	12120	5790	57230	24	1,7	0,5	1,2	3,5	24
<i>Spiroprorodon</i> sp. <sup>3)</sup>	31,4	7,2	17,0	44,2	23	23,6	6,5	6,9	39,1	23	26560	18480	1050	88450	23	1,4	0,3	1,0	2,5	23
holotricher Ciliat A	27,3	4,1	17,0	35,2	94	13,3	1,7	8,9	17,2	106	6650	2420	2270	12520	94	2,0	0,2	1,6	2,7	94
holotricher Ciliat B	16,9	3,3	6,7	40,2	233	8,5	2,3	3,8	22,3	233	1420	1720	100	19650	233	2,1	0,3	1,3	3,8	233
(holotriche Ciliaten) <sup>3)</sup>	28,6	8,8	14,8	60,7	54	14,6	3,3	7,2	24,2	56	8790	5820	1020	29150	54	2,0	0,5	1,1	3,5	54
<b>Hypotriche:</b>																				
<i>Oxytricha</i> (?) sp.	39,4	4,2	32,8	49,0	13	25,9	4,8	19,5	38,1	16	17980	7100	8140	34800	12	1,5	0,1	1,2	1,7	12
<b>sonstige Ciliaten:</b>																				
Ciliat A	17,1	2,0	10,5	24,0	137	12,7	1,7	8,2	17,1	159	1810	590	570	3640	137	1,4	0,2	0,7	2,0	137
<i>Condylostoma</i> sp.	55,9	0,0	55,9	55,9	1	39,1	0,0	39,1	39,1	1	56010	0	56010	56010	1	1,4	0,0	1,4	1,4	1

## Anmerkungen:

<sup>1)</sup>unkorrigierte Werte im QPS-Präparat

<sup>2)</sup>korrigierte Werte (Annahme: Schrumpfung um 60 % bei Präparation)

<sup>3)</sup>Taxon enthält vermutlich mehrere Arten

$\bar{x}$  = Mittelwert  
s = Standardabweichung  
Min. = Minimum  
Max. = Maximum  
n = Anzahl der Meßwerte

#### 4. Ergebnisse

Die integrierten Gesamtziliatenkonzentrationen betragen zwischen 46 und  $237 \cdot 10^6$  Zellen  $m^{-2}$  und ihre Biomassen zwischen 50 und  $571 \text{ mg C } m^{-2}$ . Hohe integrierte Werte der Gesamtzellichten von mehr als  $170 \cdot 10^6$  Ciliaten  $m^{-2}$  und Biomassen von mehr als  $170 \text{ mg C } m^{-2}$  wurden vor allem an der Station 13 am Südrand der NEW sowie an Station 28 in ihrem nördlichen Teil gefunden. An den Stationen 5 und 17 waren sie demgegenüber besonders niedrig und überstiegen kaum  $45 \cdot 10^6 m^{-2}$  bzw.  $49 \text{ mg C } l^{-1}$ .

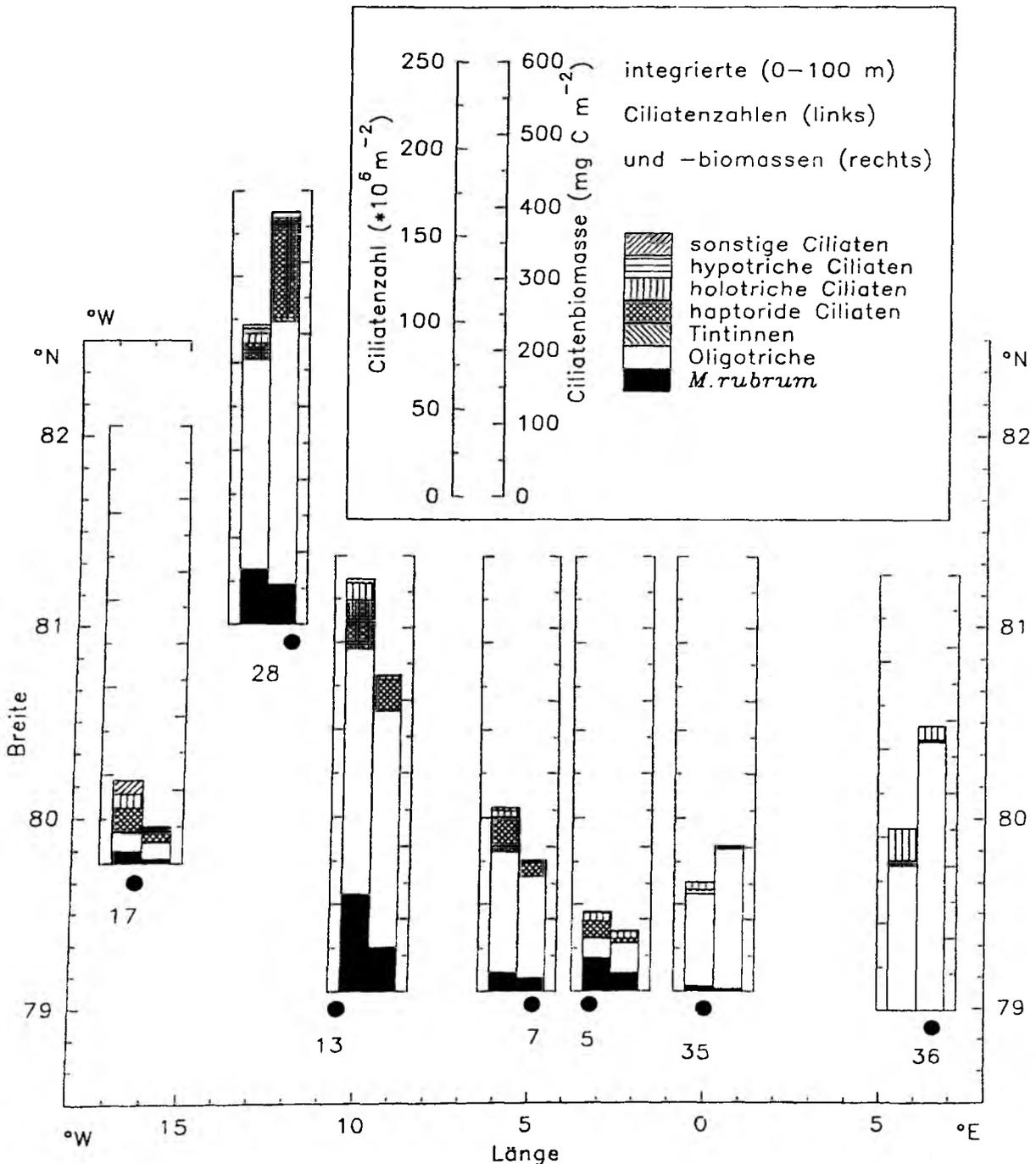


Abb. 13: Integrierte (Oberfläche bis 100 m) Zelldichten (linker Balken des Balkenpaares) und Biomassen (rechter Balken) der Ciliaten.

An den westlichen und nordwestlichen Stationen 5, 7, 13, 17 und 28 waren die Populationen von *M. rubrum*, Oligotrichen und haptoriden Ciliaten dominiert. Oligotriche bildeten an allen untersuchten Stationen mit bis zu  $370 \text{ mg C m}^{-2}$  (Station 36) die größten integrierten Biomassen und mit Ausnahmen von Station 5 und 17 auch die höchsten Zellkonzentrationen. Auf *M. rubrum* entfielen bis zu 43 % der integrierten Gesamtzellichten und 31 % der Ciliatenbiomasse (Station 5). An Station 13 wurden  $56 \cdot 10^6 \text{ M. rubrum m}^{-2}$  festgestellt, die eine Gesamtbiomasse von  $61 \text{ mg C m}^{-2}$  bildeten.

Auf heterotrophe Vertreter aus der Gruppe der Haptoriden (vor allem heterotrophe *Mesodinium*-Arten, *Cyclotrichium* oder *Askenasia* sp.) entfielen bis zu 30 % der Gesamtkonzentrationen und ein Drittel der Gesamtbiomassen (Station 17). An Station 28 übertraf ihre Biomasse trotz vergleichsweise niedriger Zelldichten die der anderen Stationen. Dies war vor allem auf die ungewöhnlich großen Zellen (trotz Schrumpfung bis zu  $110 \mu\text{m}$ ) von *Cyclotrichium cyclokaryon* zurückzuführen, der nur an der Station 28 in wenigen ( $0,8 \cdot 10^6 \text{ m}^{-2}$ ) Exemplaren gefunden wurde, aufgrund seiner Größe aber die Biomasse dominierte.

An den östlichen Stationen 35 und 36 wurden mittlere Werte in Bezug auf integrierte Zellkonzentrationen und Biomassen gefunden. Im Gegensatz zu den westlichen Stationen fehlte *M. rubrum*. Ebenso waren haptoride Ciliaten selten. Dementsprechend waren vor allem Oligotriche in Hinsicht auf Häufigkeit und Biomasseanteil von Bedeutung. So waren den Oligotrichen bis zu 84 % der integrierten Abundanzen und bis zu 95 % der integrierten Biomassen zuzuschreiben (Station 35). An Station 36 überstieg die integrierte Biomasse der Oligotrichen mit  $370 \text{ mg C m}^{-2}$  geringfügig die der Station 28.

#### 4.2.9 Die Vertikalverteilung der Ciliaten

Abb. 14 zeigt die Vertikalverteilung der Ciliaten in den 5 Standardtiefen 5, 20, 40, 75 und 100 m an den Stationen im Untersuchungsgebiet.

4. Ergebnisse

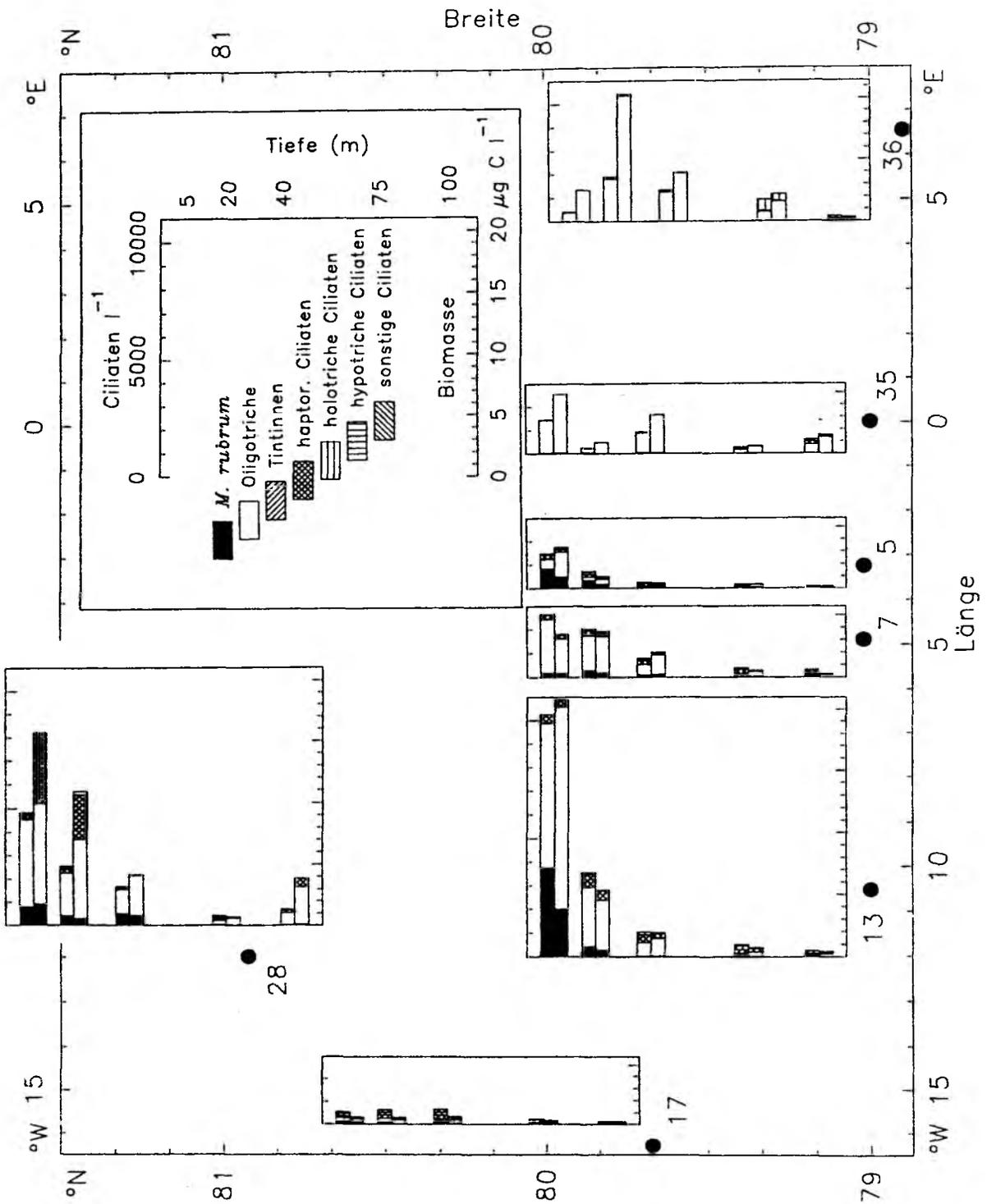


Abb. 14: Vertikalverteilung der Zellkonzentrationen (oberer Balken des Balkenpaares) und Biomassen (unterer Balken) der Ciliaten von ARK VIII/1.

Die Zellkonzentrationen und Biomassen sanken gewöhnlich von hohen Werten in Oberflächennähe (obere 20 bis 40 m) auf geringe Werte bis in 100 m ab. Diese Abnahme mit der Tiefe ist an den Profilen der Stationen 5, 7 und 17 erkennbar, insbesondere jedoch an dem der Station 13. Hier wurden in Oberflächennähe (5 m) mit über 10000 Zellen  $l^{-1}$  und fast  $21 \mu\text{g C } l^{-1}$  die höchsten Ciliatendichten und -biomassen aller untersuchten Proben gefunden. Bereits in 20 m Tiefe wurden nur noch etwa ein Drittel bzw. ein Viertel dieser Werte festgestellt. Bis in 100 m Tiefe verringerte sich die Häufigkeit der Ciliaten auf weniger als 300 Zellen  $l^{-1}$ , die eine Biomasse von nur noch  $0,4 \mu\text{g C } l^{-1}$  bildeten. In allen Tiefen sehr niedrige Zellzahlen und entsprechend geringe Biomassen waren an Station 17 zu verzeichnen. Hier wurden in 20 und 40 m Tiefe maximal etwa 650 Ciliaten  $l^{-1}$  registriert, die einer Biomasse von  $0,6 \mu\text{g C } l^{-1}$  entsprachen. In 100 m Tiefe wurden an dieser Station ca. 150 Zellen  $l^{-1}$  gefunden, die nur eine Biomasse von  $0,1 \mu\text{g C } l^{-1}$  bildeten. An den Stationen 5 und 7 wurden mit maximal 1500 bzw. 2650 Zellen  $l^{-1}$  und  $3,3$  bzw.  $3,7 \mu\text{g C } l^{-1}$  mittlere Werte in Oberflächennähe (0 bis 20 m) vorgefunden.

An Station 28 lagen die Zellzahlen und besonders die Biomassen der planktischen Ciliaten auf ähnlich hohem Niveau wie an Station 13, jedoch nahmen hier die Abundanzen und vor allem die Biomassen in der untersten Probentiefe (100 m) gegenüber denen in 75 m zu. Die im Verhältnis zu den Zelldichten hohen Werte von knapp 15 bzw.  $11 \mu\text{g C } l^{-1}$  in 5 und 20 m Tiefe dieser Station waren vor allem auf *Cyclotrichium cyclokaryon* zurückzuführen, der mit Konzentrationen von maximal 35 Zellen  $l^{-1}$  allein  $4,9 \mu\text{g C } l^{-1}$  bildete.

Die Populationen der westlichen Stationen (St. 5, 7, 13 und 17) sowie nordwestlichen Station 28 setzten sich vor allem aus *M. rubrum*, Oligotrichen und Haptoriden zusammen. *M. rubrum* erreichte maximale Zelldichten von ca. 3800 Zellen  $l^{-1}$  in Oberflächennähe (5 m) der Station 13. Diese Abundanz entsprach einem Anteil von 37 % aller in dieser Tiefe gefundenen Ciliaten an der Station. Ein noch höherer Anteil (43 %) wurde für diese Art in 5 m Tiefe an der Station 5 registriert, jedoch betrug die Absolutwerte der Zelldichten und -biomassen von *M. rubrum* hier nur etwa ein Viertel der an Station 13 gefundenen Werte. An den beiden östlichen Stationen 35 und 36 fehlte dagegen *M. rubrum* fast vollständig. Hier waren die Populationen besonders stark von Oligotrichen dominiert. So konnten in den oberen 40 m der Station 36 stets mehr als 95 % der Ciliaten und 98 % ihrer Biomasse auf Oligotriche zurückgeführt werden. Die Populationsdichten und Biomassen der Ciliaten lagen an den beiden östlichen Stationen mit maximal 1900 Zellen  $l^{-1}$  bei einer Biomasse von  $10,4 \mu\text{g C } l^{-1}$  (St. 36, 20 m Tiefe) im niedrigen bzw. mittleren Bereich.

### 4.2.10 Zusammensetzung der Populationen

Die Tabellen 3a und 3b geben einen Überblick über die taxonomische Zusammensetzung der Ciliatenpopulationen hinsichtlich ihrer Abundanzen und Biomassen.

*Lohmanniella oviformis* war der weitaus häufigste Ciliat im Plankton des Untersuchungsgebietes. Aufgrund der auf protargolgefärbten Präparaten basierenden genauen Neubeschreibung dieser Art durch Lynn & Montagnes (1988) konnte diese im Probenmaterial eindeutig identifiziert werden. Sie wurde in allen Proben und teilweise in sehr hohen Dichten von über 4000 Zellen  $l^{-1}$  (Station 13, 5 m Tiefe) bei einer integrierten Abundanz von maximal  $94 \cdot 10^6$  *L. oviformis*  $m^{-2}$  gefunden. An zwei weiteren Stationen, St. 7 und 28, waren für *L. oviformis* integrierte Abundanzen von mehr als  $50 \cdot 10^6$   $m^{-2}$  zu registrieren. Auf *L. oviformis* entfielen zwischen 4 und 70 % aller Ciliaten in den verschiedenen Proben. Besonders häufig war er in den Proben aus den oberen 40 m der Stationen 7 (zwischen 30 und 70 % aller Ciliaten), 13 (40 bis 48 %), 28 (44 bis 52 %), 35 (19 bis 53 %) sowie 36 (in 40 m Tiefe 57 %) zu finden.

Ähnlich hohe integrierte Abundanzen und Anteile an den Populationen erreichte nur *M. rubrum*, von dem an St. 13  $56 \cdot 10^6$  Zellen  $m^{-2}$  gefunden wurden. Seine Zelldichten waren an dieser Station in 5 m Tiefe mit fast 3800 Zellen  $l^{-1}$  in der gleichen Größenordnung wie die von *L. oviformis*.

Lokal hohe Abundanzen von über 1000 Zellen  $l^{-1}$  wurden nur für zwei andere Arten, *Strombidium* cf. *conicoides* (ca. 1350 Zellen  $l^{-1}$ ; St. 13 in 5 m Tiefe) und *Strombidium* sp. D (ca. 1050 Zellen  $l^{-1}$ ; St. 36, 20 m Tiefe), festgestellt. Für sie wurden jedoch nur integrierte Zelldichten von maximal 17,7 bzw.  $23,3 \cdot 10^6$  Zellen  $m^{-2}$  berechnet.

Artspezifische integrierte Zellzahlen von mehr als  $10 \cdot 10^6$  Zellen  $m^{-2}$  konnten nur bei wenigen anderen Ciliaten verzeichnet werden. Bei ihnen handelte es sich um *Strombidium* sp. B ( $14,7 \cdot 10^6$   $m^{-2}$  an St. 36) und *Strombidium* sp. C ( $11,9 \cdot 10^6$  Zellen  $m^{-2}$  an St. 28) aus der Gruppe der Oligotrichen sowie um *Askenasia* sp. B ( $15,3 \cdot 10^6$  Zellen  $m^{-2}$ ).

Nur wenige Arten hatten einen Anteil von über 5 % an den integrierten Gesamtzelldichten. Neben den bereits erwähnten Vertretern zählten dazu *Mesodinium* sp. B (Station 5 und 7 mit je etwa 8 %), Ciliat A (an St. 17 ca. 17 %) sowie

Tab. 3a: Übersicht über die Bedeutung der gefundenen Taxa hinsichtlich der integrierten (0 bis 100 m) Abundanzen (\*10<sup>6</sup> Ciliaten m<sup>-2</sup>) an den Stationen.

	St. 28	%	St. 17	%	St. 13	%	St. 7	%	St. 5	%	St. 35	%	St. 36	%
<i>Mesodinium rubrum</i>	32,3	18,8	7,0	14,8	56,5	23,8	11,2	10,6	19,8	43,0	3,4	5,3		
<b>Oligotriche:</b>														
<i>Laboea strobila</i>			0,1	0,3										
<i>Leegardiella ovalis</i>	1,6	1,0	0,5	1,0	3,4	1,4	1,5	1,5	1,2	2,5	0,3	0,4	4,1	3,9
<i>Leegardiella sol</i>	0,2	0,1	0,3	0,7	0,7	0,3			0,1	0,2	0,6	0,9	0,8	0,8
<i>Leegardiella</i> sp.			0,6	1,3	0,5	0,2	1,3	1,2	0,3	0,7	0,1	0,2		
<i>Lohmaniella oviformis</i>	77,1	44,8	4,9	10,4	93,7	39,5	51,2	48,4	5,7	12,5	25,1	39,5	24,1	23,0
<i>Strobilidium kahli</i>									0,2	0,4				
<i>Strobilidium multinucleatum</i>	1,1	0,7	0,1	0,1	1,2	0,5	0,6	0,6			0,1	0,1	0,5	0,5
<i>Strobilidium spiralis</i>	0,1	0,1							0,1	0,2				
<i>Strobilidium</i> cf. <i>epicrum</i>	1,0	0,6												
<i>Strombidium conicum</i>	0,8	0,5												
<i>Strombidium constrictum</i>	0,6	0,4			0,3	0,1	0,2	0,2	0,1	0,2	1,9	3,0	3,9	3,7
<i>Strombidium dahum</i>	0,2	0,1			0,2	0,1	0,1	0,1	0,1	0,2				
<i>Strombidium pulchrum</i>	1,2	0,7	0,1	0,1	1,2	0,5								
<i>Strombidium wulffi</i>	0,2	0,1									1,7	2,6	0,7	0,7
<i>Strombidium</i> cf. <i>conicoides</i>			0,1	0,1	17,7	7,5	4,6	4,3	0,4	1,0				
<i>Strombidium</i> cf. <i>delicatissimum</i>	1,5	0,9	1,4	3,1	5,2	2,2	2,0	1,9	0,2	0,4	0,1	0,2	0,2	0,2
<i>Strombidium</i> cf. <i>taylori</i>	2,2	1,3	0,1	0,1	2,0	0,8	0,2	0,2			0,5	0,8	0,6	0,6
<i>Strombidium</i> cf. <i>tintinnodes</i>											1,0	1,6	6,5	6,2
<i>Strombidium</i> sp. A	3,7	2,2	1,6	3,4	8,8	3,7	4,4	4,1	1,2	2,5	2,8	4,4	1,6	1,5
<i>Strombidium</i> sp. B	9,3	5,4	0,3	0,6	3,0	1,3	2,9	2,8	0,3	0,7	6,4	10,0	14,7	14,0
<i>Strombidium</i> sp. C	11,8	6,9											2,0	1,9
<i>Strombidium</i> sp. D	2,9	1,7									12,5	19,8	23,3	22,2
<i>Strombidium</i> sp.	3,8	2,2	0,6	1,2	1,8	0,7	0,4	0,4	1,2	2,6	0,3	0,4	0,4	0,3
<b>Tintinnen:</b>														
<i>Acanthostomella norvegica</i>	0,2	0,1			0,3	0,1	0,3	0,3	0,1	0,2			0,5	0,5
<i>Ptychocytis</i> sp.	0,4	0,3							0,2	0,5				
<i>Salpingella</i> sp.	0,1	0,0							0,2	0,4				
<b>Haptoride:</b>														
<i>Askenasia</i> sp. A					0,4	0,2	0,4	0,4	0,2	0,5	0,1	0,1		
<i>Askenasia</i> sp. B	3,4	2,0	5,5	11,7	15,3	6,5	5,4	5,1	1,4	3,1	0,1	0,2	0,1	0,1
<i>Askenasia</i> sp. C	0,9	0,6	1,5	3,1	0,7	0,3	1,6	1,5			0,4	0,6	1,8	1,7
<i>Askenasia</i> sp. D	0,8	0,5									0,2	0,3		
<i>Askenasia</i> sp. E	1,7	1,0	4,1	8,7	9,0	3,8	2,5	2,4	2,0	4,3	2,0	3,2	0,8	0,8
<i>Cyclotrichium cyclotaryon</i>	0,8	0,5												
<i>Didinium</i> sp.													0,1	0,1
<i>Mesodinium</i> sp. A					0,2	0,1	0,4	0,4	1,4	3,1				
<i>Mesodinium</i> sp. B	0,8	0,5	0,9	2,0	1,2	0,5	8,7	8,2	3,6	7,8				
<i>Mesodinium</i> sp. C							0,8	0,8	0,4	0,9				
<i>Mesodinium</i> sp.	0,4	0,3	1,8	3,9	1,2	0,5	0,1	0,1					0,1	0,1
<b>Holotriche:</b>														
<i>Balanion</i> sp.	0,2	0,1			0,2	0,1			0,2	0,5				
<i>Holophrya</i> sp.														
<i>Lionotus</i> (?) sp.	0,3	0,2	0,3	0,6	0,5	0,2	0,4	0,4	0,3	0,6	0,2	0,3	1,0	0,9
<i>Spiroprorodon</i> sp.	0,5	0,3	0,4	0,9	0,3	0,1	0,2	0,2	0,9	1,9	0,2	0,3	0,3	0,3
holotriche Ciliat A							0,2	0,2	0,4	0,8			0,1	0,1
holotriche Ciliat B	4,3	2,5	6,5	13,8	7,8	3,3	1,5	1,5	2,0	4,3	2,0	3,1	2,0	1,9
(holotriche Ciliaten)	0,2	0,1	0,7	1,4	1,1	0,5	1,1	1,1	0,9	2,0	1,6	2,5	14,5	13,8
<b>Hypotriche:</b>														
<i>Oxytricha</i> (?) sp.	2,8	1,6												
<b>sonstige Ciliaten:</b>														
Ciliat A	2,4	1,4	7,9	16,7	2,6	1,1	1,8	1,7	0,8	1,6	0,2	0,4		
<i>Condylostoma</i> sp.									0,1	0,2				

Holotriche (holotriche Ciliat B an St. 17 mit ca. 14 % und andere Holotriche an St. 36 mit zusammen etwa 14 %).

Die große Bedeutung von *L. oviformis* hinsichtlich seiner Zellzahlen spiegelt sich aufgrund seiner relativ geringen Größe nicht in seiner Biomasse wider (Tab. 3b). *L. oviformis* stellte zwar an allen Stationen mindestens 7 % der gesamten integrierten Ciliatenbiomasse, jedoch maximal 21 % (Station 7). Seine Biomassen lagen dabei zwischen 4,6 und 84 mg C m<sup>-2</sup> und erreichten maximale Werte von 2,8 µg C l<sup>-1</sup> (St. 13, 5 m Tiefe).

#### 4. Ergebnisse

Tab. 3b: Übersicht über die Bedeutung der gefundenen Taxa hinsichtlich der integrierten (0 bis 100 m) Biomassen ( $\text{mg C m}^{-2}$ ) an den Stationen.

	St. 28	%	St. 17	%	St. 13	%	St. 7	%	St. 5	%	St. 35	%	St. 36	%
<i>Mesodinium rubrum</i>	38,6	9,9	5,8	11,2	61,5	14,2	18,6	10,2	28,4	31,4	4,6	2,3		
<b>Oligotriche:</b>														
<i>Laboea strobila</i>			1,5	2,9										
<i>Leagardiella ovalis</i>	7,0	1,2	1,6	3,3	14,0	3,2	5,6	3,1	1,7	2,1	1,1	0,6	12,4	3,2
<i>Leagardiella sol</i>	1,5	0,3	3,2	6,5	4,6	1,1			0,5	0,6	4,3	2,1	6,9	1,8
<i>Leagardiella sp.</i>			3,0	6,0	2,8	0,7	7,9	4,4	1,5	1,7	0,5	0,3		
<i>Lohmaniella oviformis</i>	83,9	14,7	4,6	9,2	82,4	19,0	38,7	21,3	7,6	9,1	25,0	12,3	27,4	7,0
<i>Strombidium labii</i>									0,1	0,2				
<i>Strombidium multiseptatum</i>	9,7	1,7	0,3	0,6	9,7	2,2	4,8	2,7			0,3	0,2	3,3	0,8
<i>Strombidium spirale</i>	4,1	0,7							1,1	1,4				
<i>Strombidium cf. spicatum</i>	3,2	0,6												
<i>Strombidium conicum</i>	14,5	2,5												
<i>Strombidium constrictum</i>	4,1	1,1			2,6	0,6	1,9	1,0	0,6	0,8	11,9	5,9	24,2	6,2
<i>Strombidium dahan</i>	0,1	0,0			0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0				
<i>Strombidium pulchrum</i>	33,0	5,8	0,4	0,9	56,0	12,9								
<i>Strombidium wulfii</i>	1,4	0,2									13,1	6,4	6,2	1,6
<i>Strombidium cf. conicoides</i>			0,1	0,1	79,6	18,3	21,8	12,0	1,4	1,7				
<i>Strombidium cf. delicatissimum</i>	0,2	0,0	0,2	0,4	0,8	0,2	0,3	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Strombidium cf. taylori</i>	13,1	2,3	0,2	0,3	6,1	1,4	0,7	0,4			3,6	1,8	7,9	2,0
<i>Strombidium cf. tintinnoides</i>											1,3	0,6	11,2	2,9
<i>Strombidium sp. A</i>	13,7	2,4	4,6	9,2	28,7	6,6	15,8	8,7	4,4	5,2	9,3	4,6	4,2	1,1
<i>Strombidium sp. B</i>	111,6	19,6	2,0	4,0	30,8	7,1	43,1	23,7	15,7	18,7	53,9	26,6	148,8	37,9
<i>Strombidium sp. C</i>	18,2	3,2											5,6	1,4
<i>Strombidium sp. D</i>	27,9	4,9									68,6	33,9	110,7	28,2
<i>Strombidium sp.</i>	11,2	2,0	0,8	1,5	5,5	1,3	0,7	0,4	5,9	7,1	0,2	0,1	1,1	0,3
<b>Tintinnen:</b>														
<i>Acanthostomella sorvegica</i>	0,3	0,1			0,4	0,1	0,4	0,2	0,2	0,2			0,4	0,1
<i>Psychocella sp.</i>	5,2	0,9							0,3	0,3				
<i>Salpingella sp.</i>	0,0	0,0							0,2	0,2				
<b>Haptorida:</b>														
<i>Antennia sp. A</i>					2,4	0,5	2,4	1,3	1,0	1,2	0,5	0,3		
<i>Antennia sp. B</i>	7,4	1,3	11,1	22,3	30,4	7,0	10,7	5,8	2,9	3,5	0,3	0,2	0,1	0,0
<i>Antennia sp. C</i>	0,4	0,1	0,9	1,7	0,2	0,1	1,2	0,7			0,2	0,1	0,9	0,2
<i>Antennia sp. D</i>	0,5	0,1									0,1	0,0		
<i>Antennia sp. E</i>	1,5	0,3	3,2	6,4	8,5	1,9	2,3	1,2	1,5	1,8	1,2	0,6	0,6	0,1
<i>Cyclotrichum cyclotaryos</i>	126,2	22,1												
<i>Dalmanella sp.</i>													1,1	0,3
<i>Mesodinium sp. A</i>					0,1	0,0	0,0	0,0	0,2	0,2				
<i>Mesodinium sp. B</i>	0,2	0,0	0,3	0,5	0,2	0,1	1,4	0,8	0,6	0,7				
<i>Mesodinium sp. C</i>					0,1	0,0	0,1	0,0	0,1	0,1				
<i>Mesodinium sp.</i>	0,4	0,1	0,9	1,7	1,1	0,3	0,1	0,1					0,1	0,0
<b>Holotriche:</b>														
<i>Elminion sp.</i>	0,1	0,0			0,1	0,0								
<i>Holoprym sp.</i>									0,7	0,9				
<i>Lionotus (?) sp.</i>	0,6	0,1	0,4	0,9	1,3	0,3	0,6	0,4	1,2	1,4	0,4	0,2	3,0	0,8
<i>Spiroprorodis sp.</i>	1,0	0,2	1,0	2,0	0,6	0,1	0,6	0,3	5,6	6,7	0,7	0,3	1,5	0,4
holotriche Ciliat A							0,2	0,1	0,1	0,1			0,2	0,0
holotriche Ciliat B	1,3	0,2	1,3	2,6	1,7	0,4	0,3	0,1	0,2	0,3	0,4	0,2	0,3	0,1
(holotriche Ciliaten)	0,4	0,1	0,8	1,5	1,4	0,3	1,5	0,8	1,1	1,3	1,0	0,5	14,1	3,6
<b>Hypotriche:</b>														
<i>Oxytricha (?) sp.</i>	7,6	1,3												
<b>restige Ciliaten:</b>														
Ciliat A	0,6	0,1	2,1	4,2	0,7	0,1	0,4	0,2	0,2	0,2	0,1	0,0		
<i>Coelocoryca sp.</i>									0,9	1,0				

Ebenso erreichte auch *M. rubrum* hinsichtlich seiner Biomasse nicht die Bedeutung, die seinen Zelldichten entsprach. Wenn auch an Station 5 immerhin 31 % der gesamten integrierten Biomasse *M. rubrum* zuzuschreiben war, so sank an den anderen westlichen Stationen (St. 7, 13, 17 und 28) dieser Wert auf 10 bis 14 %. An St. 35 war *M. rubrum* sehr selten, und auf ihn entfiel nur 2 % der integrierten Ciliatenbiomasse. An St. 36 im AW fehlte *M. rubrum* ganz.

Demgegenüber war vor allem verschiedenen *Strombidium*-Arten eine in Relation zu ihrer Zellzahl oftmals hohe Biomasse zuzuschreiben. So lagen die Abundanzanteile (integrierte Werte) der *Strombidium*-Arten zwischen 8 und 51 %, denen aber eine integrierte Biomasse von 16 bis 82 % entsprach. Insgesamt lag die integrierte

Biomasse der *Strombidium*-Arten zwischen 8 (St. 17) und 320 mg C m<sup>-2</sup> (St. 36), wobei auf einzelne Arten (z. B. *Strombidium* sp. B an St. 36) bis zu fast 150 mg C m<sup>-2</sup> entfielen.

Nur eine andere Art erreichte lokal ähnlich hohe Werte. An Station 28 wurden für den haptoriden Ciliaten *Cyclotrichium cyclokaryon* 126 mg C m<sup>-2</sup> registriert (entsprechend 22 % der gesamten integrierten Ciliatenbiomasse). Ein anderer Haptorider, *Askenasia* sp. B, erreichte an St. 17 ebenso hohe Biomasseanteile, jedoch lagen die Absolutwerte nur bei 30 mg C m<sup>-2</sup>.

#### 4.2.11 Potentielle Produktion der planktischen Ciliaten

Abb. 15 zeigt die anhand der Formel von Montagnes *et al.* (1988a) berechnete integrierte potentielle Produktion der Ciliaten an den verschiedenen Stationen. Hohe integrierte Produktionswerte von mehr als 30 mg C m<sup>-2</sup> Tag<sup>-1</sup> wurden für die Stationen 13 und 28, insbesondere jedoch für die Station 36 berechnet. An den Stationen 13 und 28 betrug die integrierte potentielle Ciliatenproduktion 32,5 bzw. 35,8 mg C m<sup>-2</sup> Tag<sup>-1</sup>. Demgegenüber lag sie an St. 36 mit 57 mg C m<sup>-2</sup> Tag<sup>-1</sup> deutlich über diesen Werten. Obwohl die integrierten Biomassen der Stationen 13 und 28 die der Station 36 z. T. erheblich übertrafen, war die berechnete potentielle Ciliatenproduktion der Station 36 höher als die aller anderen Stationen. Diese im Verhältnis zur Biomasse deutlich höhere Produktion war vor allem auf die höhere Temperatur des AW zurückzuführen. So entsprach die tägliche Produktion in allen Tiefen der "Kaltwasserstationen" 5, 7, 13, 17 und 28 sowie in den oberen 40 m der Station 35 zwischen 5,5 und 9,4 % der gefundenen Ciliatenbiomasse. In 75 und 100 m Tiefe der Station 35 sowie in allen Tiefen der Station 36 lag dieser Anteil jedoch zwischen 14 und 15,8 %.

An den übrigen Stationen 5, 7 und 17 war die integrierte potentielle Produktion mit Werten zwischen 4,4 (St. 17) und 13,9 mg C m<sup>-2</sup> Tag<sup>-1</sup> vergleichsweise gering.

Vor allem an den beiden östlichen Stationen 35 und 36 dominierten oligotriche Ciliaten die integrierten Produktionen. So trug diese Gruppe an diesen Stationen zu etwa 92 % zur Gesamtproduktion bei. An den anderen Stationen gehörte sie zwar auch zu den Hauptproduzenten innerhalb der Ciliatengemeinschaft, ihr Beitrag zur Gesamtciliatenproduktion war jedoch deutlich geringer und lag nur zwischen 35 und 73 %. Dementsprechend stieg in dieser Hinsicht die Bedeutung von *M. rubrum* und

#### 4. Ergebnisse

von haptoriden Ciliaten, deren Anteile an der integrierten Gesamtproduktion zwischen 12 und 40 bzw. 10 und 34 % lagen.

Die anderen Ciliatengruppen erlangten hinsichtlich ihrer potentiellen Produktion nur geringe Bedeutung. Den holotrichen Ciliaten der Station 36 war jedoch mit 7,1 % fast die gesamte Produktion zuzuschreiben, die nach Abzug des hohen Anteils der Oligotrichen verblieb.

Die Vertikalverteilung der Ciliatenproduktionen (Abb. 16) zeigte wiederum hohe Ähnlichkeit mit den Vertikalprofilen der Ciliatenbiomassen an den verschiedenen Stationen. Der Einfluß der höheren Wassertemperaturen auf die Produktionswerte wird vor allem an St. 36 deutlich, wo in 20 m Tiefe mit nur der Hälfte der Biomasse ein Produktionswert erreicht wurde, der dem der Station 13 in Oberflächennähe (5 m Tiefe) entspricht.

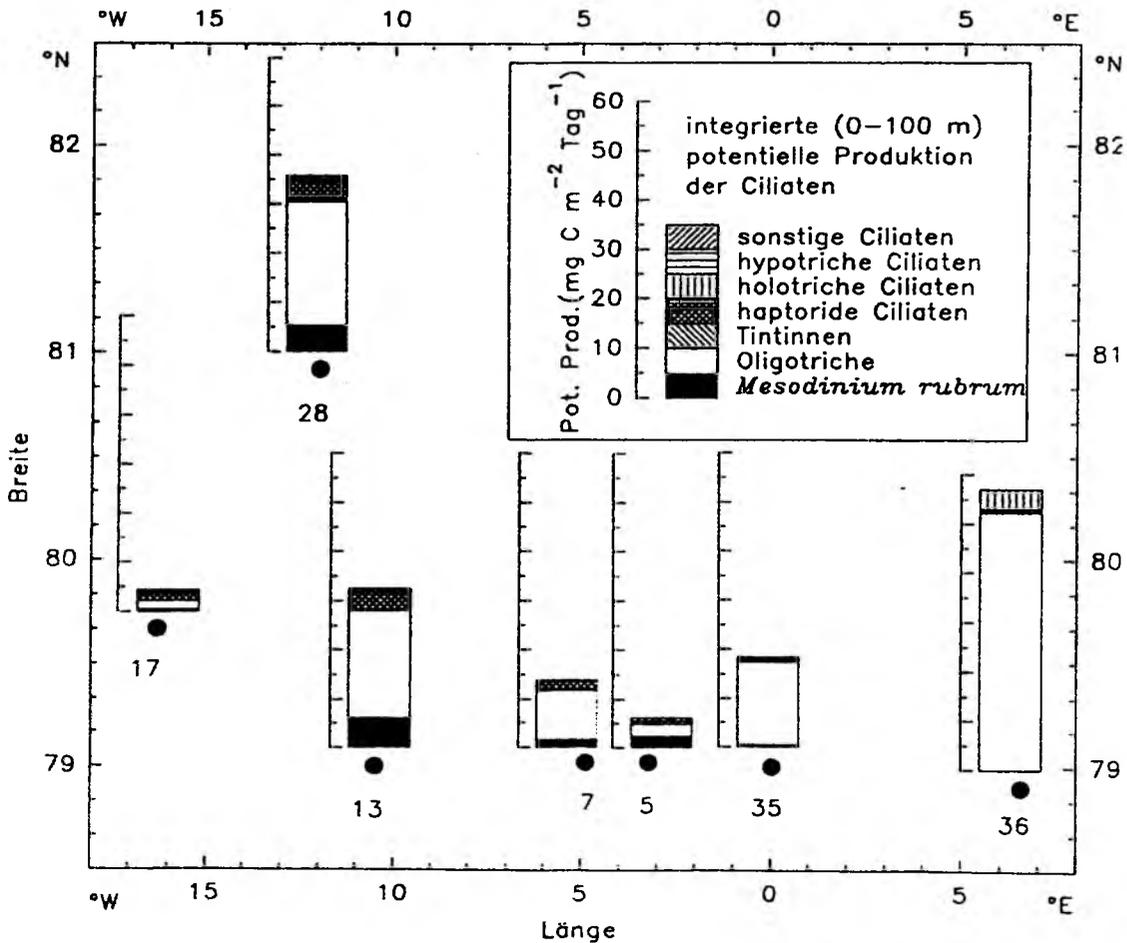
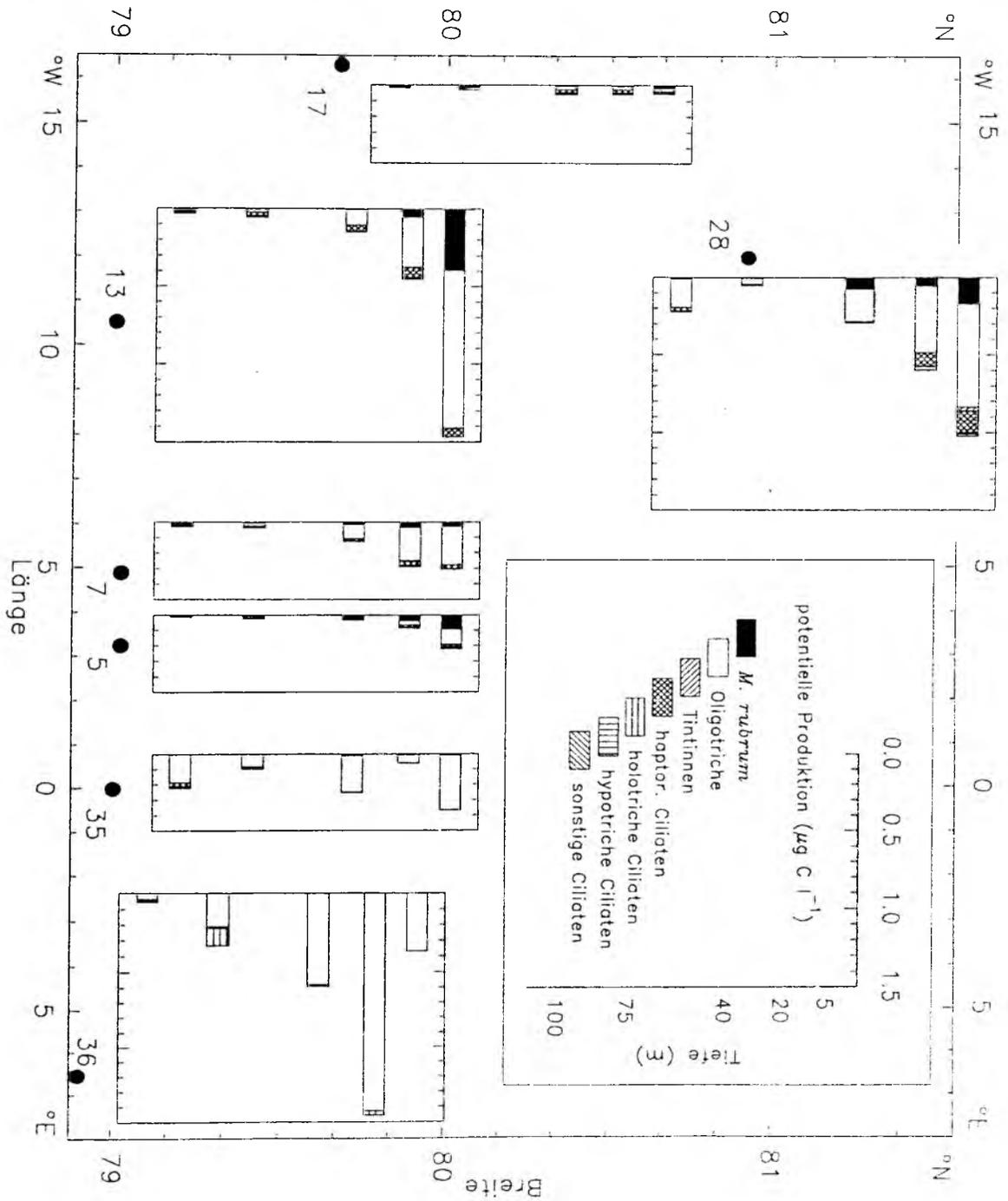


Abb. 15: Integrierte potentielle Produktion der Ciliaten an den Stationen von ARK VIII/1.

In Analogie zur Vertikalverteilung der Biomassen war im allgemeinen eine Abnahme der potentiellen Ciliatenproduktion mit der Tiefe zu verzeichnen.



**Abb. 16:** Vertikalverteilung der potentiellen Produktion der Ciliaten an den Stationen von ARK VIII/1.

4.2.12 Größenstruktur der Ciliatengemeinschaften

In Abb. 17 sind die prozentualen Anteile verschieden großer Ciliaten an ihren integrierten Gesamtzellzahlen und -biomassen dargestellt. Der Übersicht halber und um Vergleiche mit Literaturdaten zu vereinfachen, wurde hier nur eine grobe Klassifizierung gewählt. Als Klassengrenzen dienten die Zehnerpotenzen der Zellvolumina.

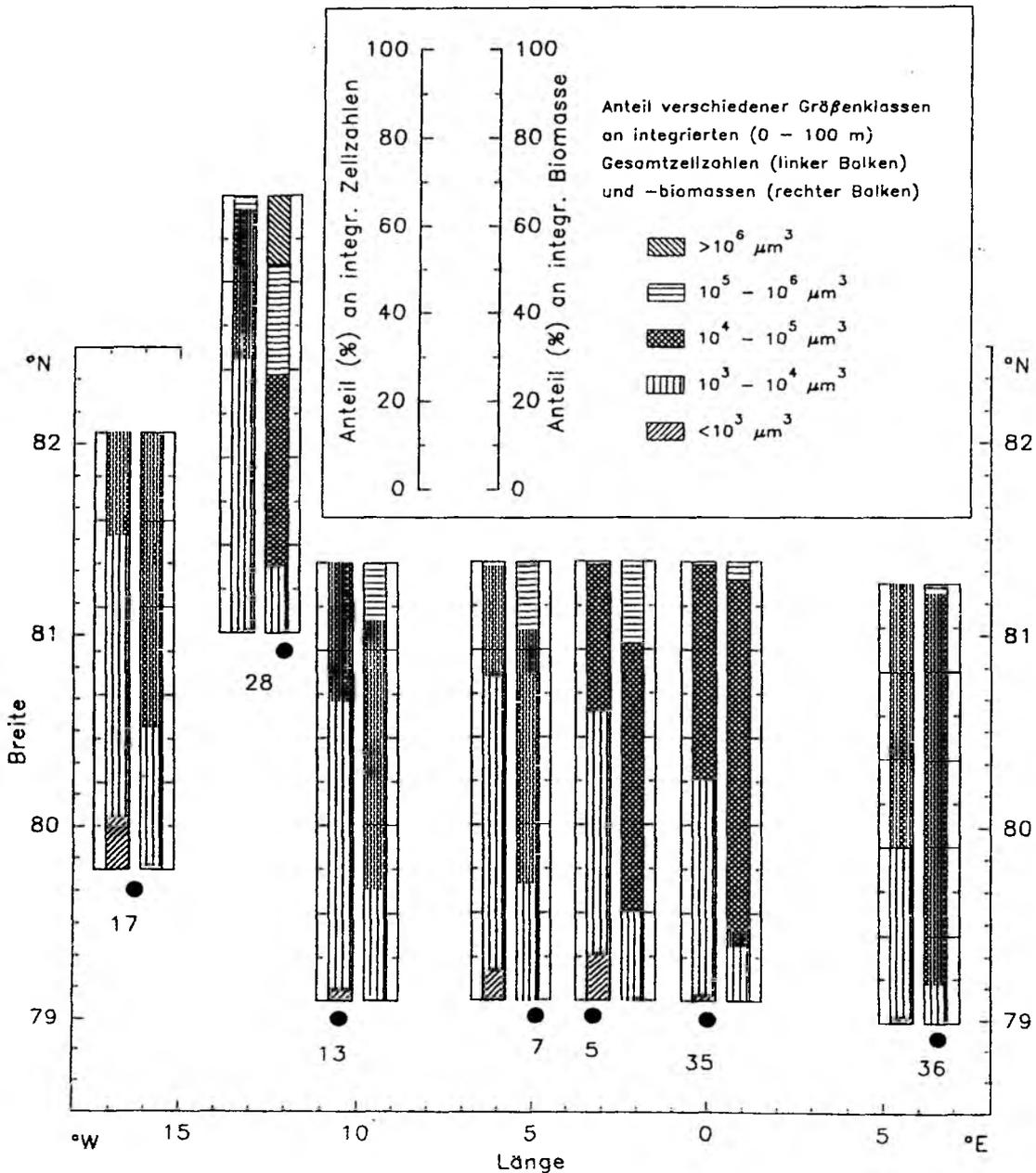


Abb. 17: Prozentualer Anteil der Ciliaten in verschiedenen Größenklassen an der gesamten integrierten Abundanz (linker Balken des Balkenpaares) und der Biomasse (rechter Balken) der Stationen von ARK VIII/1.

Mit Ausnahme der beiden westlichen Stationen 35 und 36 waren die meisten Ciliaten zwischen  $1000$  und  $10000 \mu\text{m}^3$  groß. Ihr Anteil an den integrierten Gesamtciliatenabundanz lag dabei zwischen 38 und 67 %. Dennoch trugen sie zur integrierten Biomasse mit Anteilen zwischen 9 und 32 % nur in vergleichsweise geringem Maße bei. Die Hauptmenge der integrierten Biomassen entstammte dagegen der Größenfraktion zwischen  $10000$  und  $100000 \mu\text{m}^3$  und betrug im Mittel 66 % bei einem entsprechenden Zellzahlanteil von nur 36 %. An Station 36 waren fast 89 % der gesamten integrierten Biomassen der Ciliaten auf diese Größenfraktion zurückzuführen.

Ciliaten mit einem Zellvolumen von mehr als  $10^5 \mu\text{m}^3$  waren im allgemeinen von geringer Bedeutung. Station 28 bildete in dieser Hinsicht jedoch eine Ausnahme. Hier erreichte ihre Biomasse fast  $250 \text{ mg C m}^{-2}$ , was einem für diese Fraktion hohen Beitrag von 41 % zur integrierten Gesamtbiomasse entsprach.

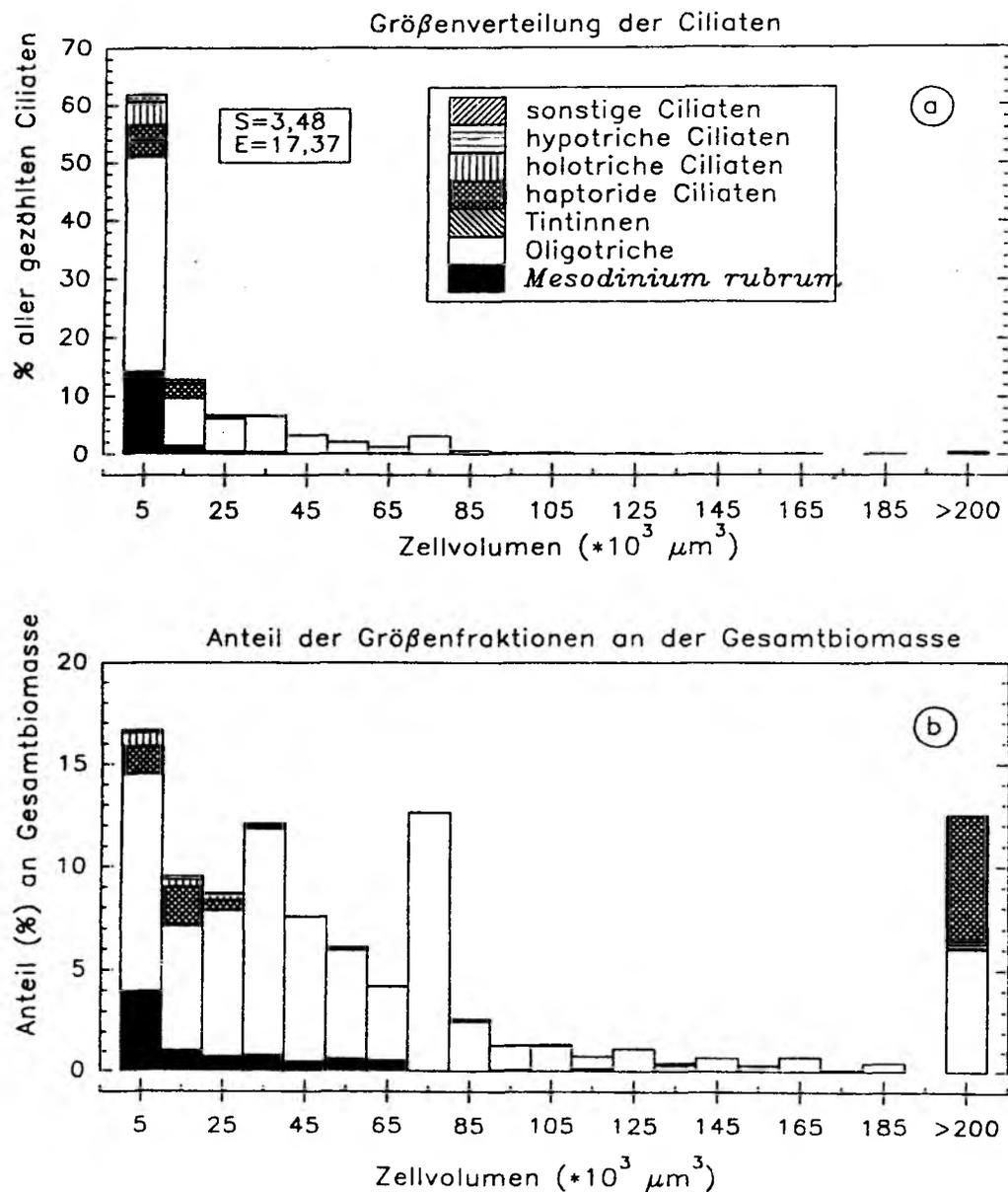
Die Größenstrukturen der Ciliatenpopulationen bei feinerer Klasseneinteilung sind in Abb. 18a bis d auf drei verschiedene Weisen dargestellt: in unveränderter Form (Abb. 18a), als äquivalenter Kugeldurchmesser (ESD: equivalent spherical diameter; in  $\mu\text{m}$ ; Abb. 18c) sowie nach Logarithmierung der berechneten Zellvolumina (Abb. 18d). Zusätzlich zeigt Abb. 18b die Beiträge der jeweiligen Größenklassen aus Abb. 18a zur Gesamtbiomasse.

Die Darstellung in unveränderter Form (Abb. 18a) verdeutlicht die Problematik der Klasseneinteilung unter der Prämisse gleicher Klassenbreite bei Vorliegen eines besonders weiten Größenspektrums. Die Variationsbreite der Zellvolumina erstreckte sich mit Zellgrößen zwischen  $10^2$  und  $1,7 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$  über mehr als vier Größenordnungen. Man erkennt, daß die weitaus meisten Ciliaten (über 60 %) jedoch nur ein Zellvolumen bis zu  $1 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3$  hatten.

Gegenüber der stark besetzten 1. Klasse waren in die nächstgrößere ( $1 \cdot 10^4$  bis  $2 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3$ ) nur noch 12,8 % aller Ciliaten einzuordnen. Etwa ein Fünftel der gefundenen Ciliaten war größer als  $2 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3$ , und etwa 0,3 % der Zellen wurde ein Zellvolumen von mehr als  $2 \cdot 10^5 \mu\text{m}^3$  zugeschrieben. *Cyclotrichium cyclokaryon* besaß Zellgrößen bis zu  $1,7 \cdot 10^6 \mu\text{m}^3$ .

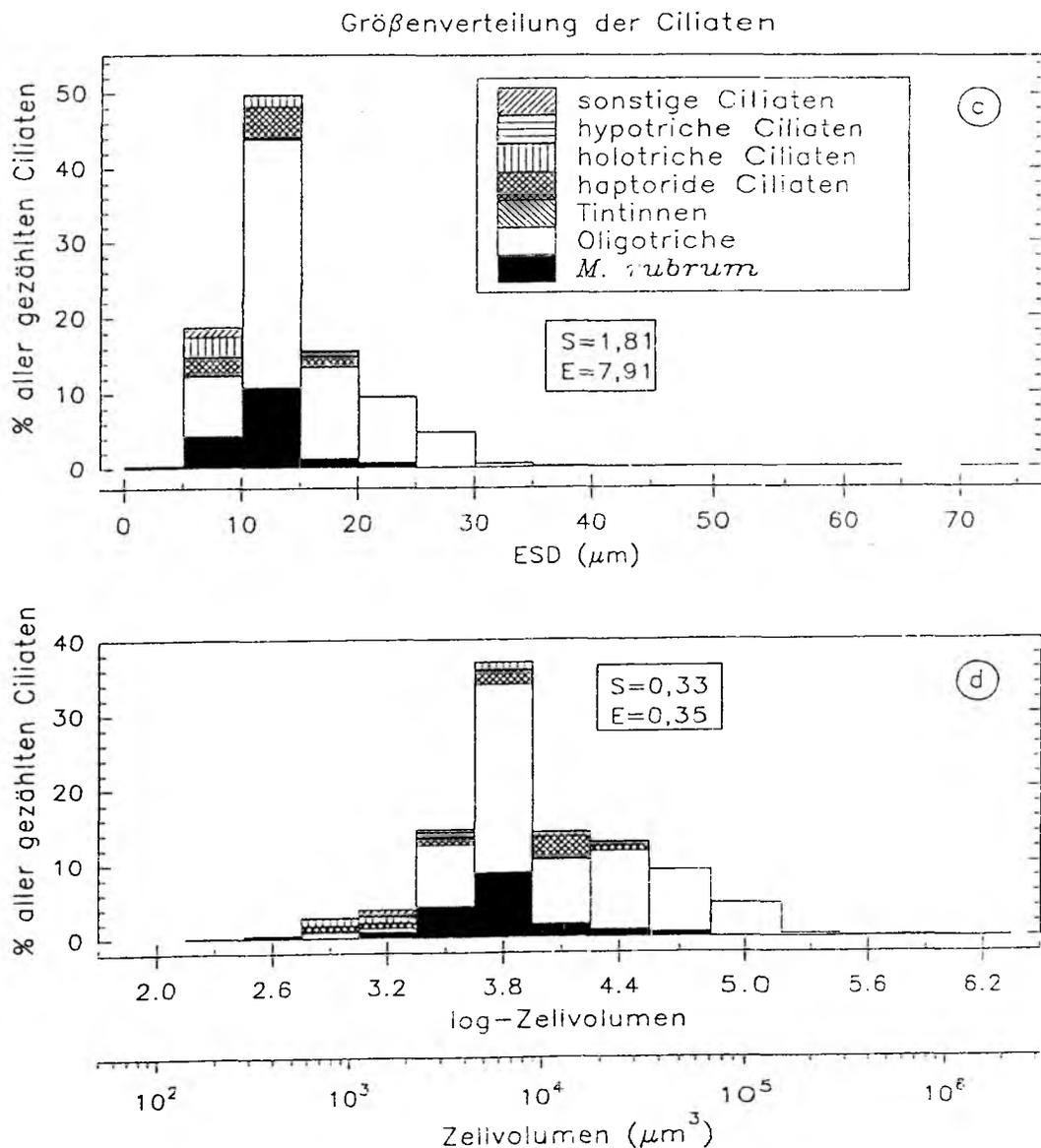
#### 4. Ergebnisse

Die Größenstruktur der Ciliaten zeigte eine stark linksschiefe ( $S = 3,48$ ) und überhöhte ( $E = 17,37$ ) Verteilung mit besonders vielen Vertretern im untersten und wenigen oder nur vereinzelt im mittleren und oberen Größenbereich. Im unteren Größenbereich bis  $3 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3$  waren alle Ciliatengruppen vertreten, wobei *M. rubrum* und Oligotriche besonders großen Anteile stellten. Im mittleren und oberen Teil des Größenspektrums waren vor allem Oligotriche zu finden.



**Abb. 18:** Größenspektren der Ciliatenpopulationen. Dargestellt ist die gewichtete Häufigkeitsverteilung der Ciliaten in den verschiedenen Größenklassen als prozentualer Anteil an allen Ciliaten. Schiefe ( $S$ ) und Exzeß (Wölbung,  $E$ ) sind angegeben. (a) Zellgröße in unveränderter Form (prozentuale Anteile). (b) prozentuale Anteile der Biomassen in den Einzelklassen an der gesamten errechneten Biomasse.

Diese einzelnen Größenklassen hatten sehr unterschiedliche Beiträge zur Biomasse der Ciliaten. Der Klasse mit Vertretern bis zu einer Größe von  $1 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3$  kam auch hier die größte Bedeutung zu. Fast 17 % der aus allen Probandaten zusammengefaßten Biomassen gingen auf Ciliaten dieser Größe zurück. Mit zunehmender Zellgröße nahm die Bedeutung der Ciliaten auch hinsichtlich ihrer Biomasse allgemein ab. Die Biomasse größerer Ciliaten ( $> 3 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3$ ) wurde vor allem von *M. rubrum* (bis zu einer Größe von etwa  $7 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3$ ) und Oligotrichen gebildet. Auffällig ist die hohe Biomasse, die von Ciliaten mit einer Größe von mehr als  $2 \cdot 10^5 \mu\text{m}^3$  gebildet wurde. Oligotriche und Haptoride trugen in etwa zu gleichen Teilen zu einem hohen Wert von fast 13 % bei.



**Abb. 18** (Fortsetzung): (c) Größenverteilung nach Berechnung des ESD. (d) Größenverteilung nach Logarithmierung.

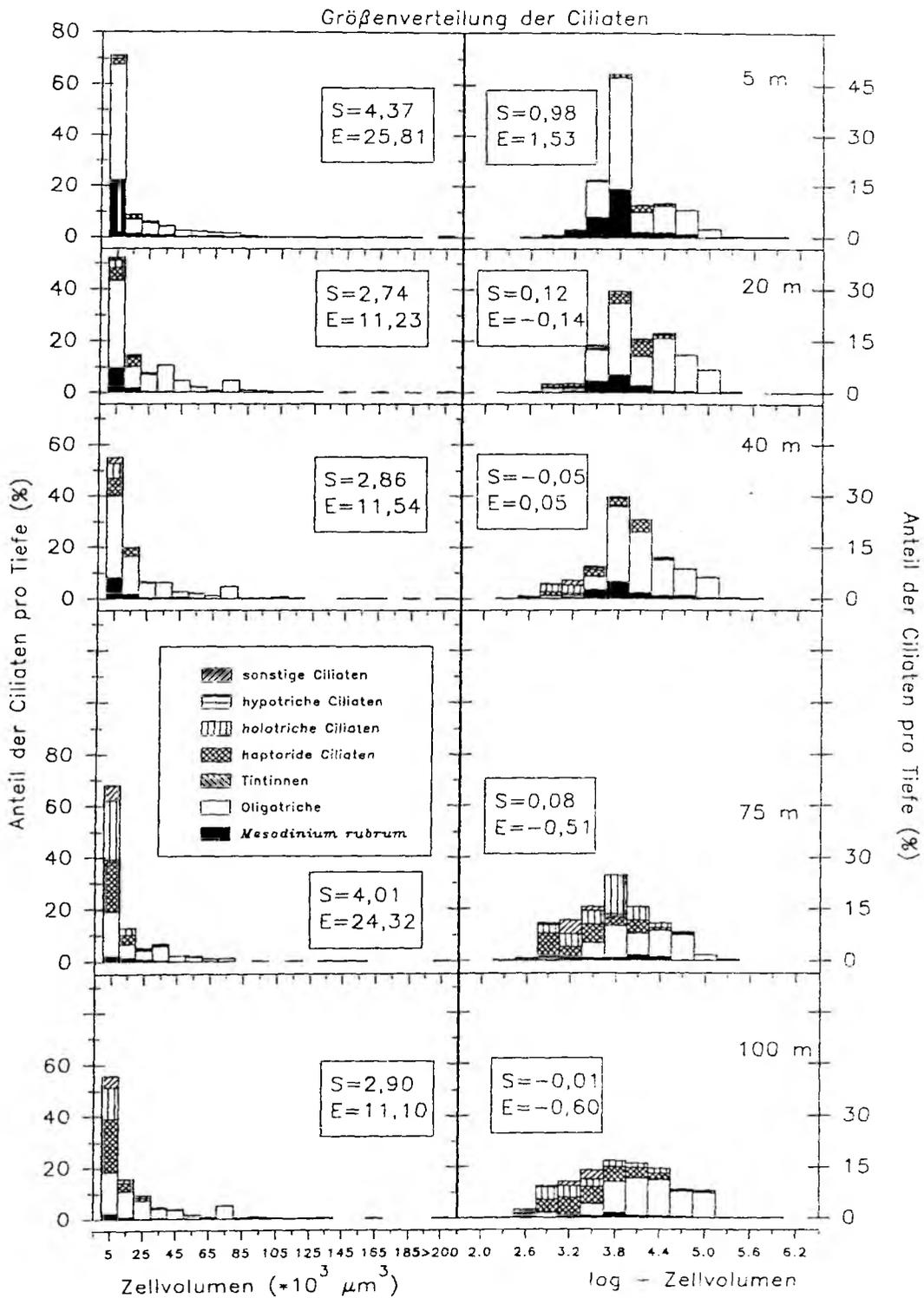
Die Umwandlung der Größen in äquivalente Kugeldurchmesser (ESD: equivalent spherical diameter; Abb. 18c), ein zur Charakterisierung von Partikelspektren als auch zur Beschreibung von Zellgrößen (z. B. Sherr *et al.*, 1986; Beers *et al.*, 1980) benutztes Verfahren, führt zu einer weniger starken, aber immer noch deutlichen Linksschiefe ( $S = 1,81$ ) und Überhöhung ( $E = 7,91$ ) der resultierenden Größenverteilung. Die meisten (etwa 50 %) als kugelförmig aufgefaßten Zellen hätten demnach einen Durchmesser zwischen 10 und 15  $\mu\text{m}$ , und etwa 20 % wären kleiner als 10  $\mu\text{m}$ .

Eine Logarithmierung der Zellvolumina (Abb. 18d) führt zu einer annähernden Normalverteilung des Größenspektrums ( $S = 0,33$ ;  $E = 0,35$ ). Sie kommt *de facto* einer Klasseneinteilung mit nach oben hin größer werdender Klassenbreite gleich. Dies wird in Abb. 18d anhand der zusätzlichen, logarithmischen Abszisse ersichtlich, die die wahre Klassenbreite jeder Klasse verdeutlicht.

Oligotriche und Haptoride Ciliaten deckten ein besonders breites Größenspektrum ab. So wurden Oligotriche gefunden, deren Zellvolumen sich mit Werten zwischen ca.  $5 \cdot 10^2$  und  $7 \cdot 10^5 \mu\text{m}^3$  über mehr als drei Größenordnungen erstreckte. Sie bildeten in den Größenklassen (Klassenmitten) von  $10^{3,5}$  bis  $10^{5,3} \mu\text{m}^3$  die zahlenmäßig bedeutendsten Ciliaten. Ein noch weiteres Größenspektrum zeigten die Haptoriden, deren Größe zwischen  $10^{2,3}$  und  $10^{6,2} \mu\text{m}^3$  fast vier Zehnerpotenzen umfaßte. Die kleinsten Vertreter waren mit nur  $100 \mu\text{m}^3$  Zellvolumen in der Gruppe der Holotrichen zu finden.

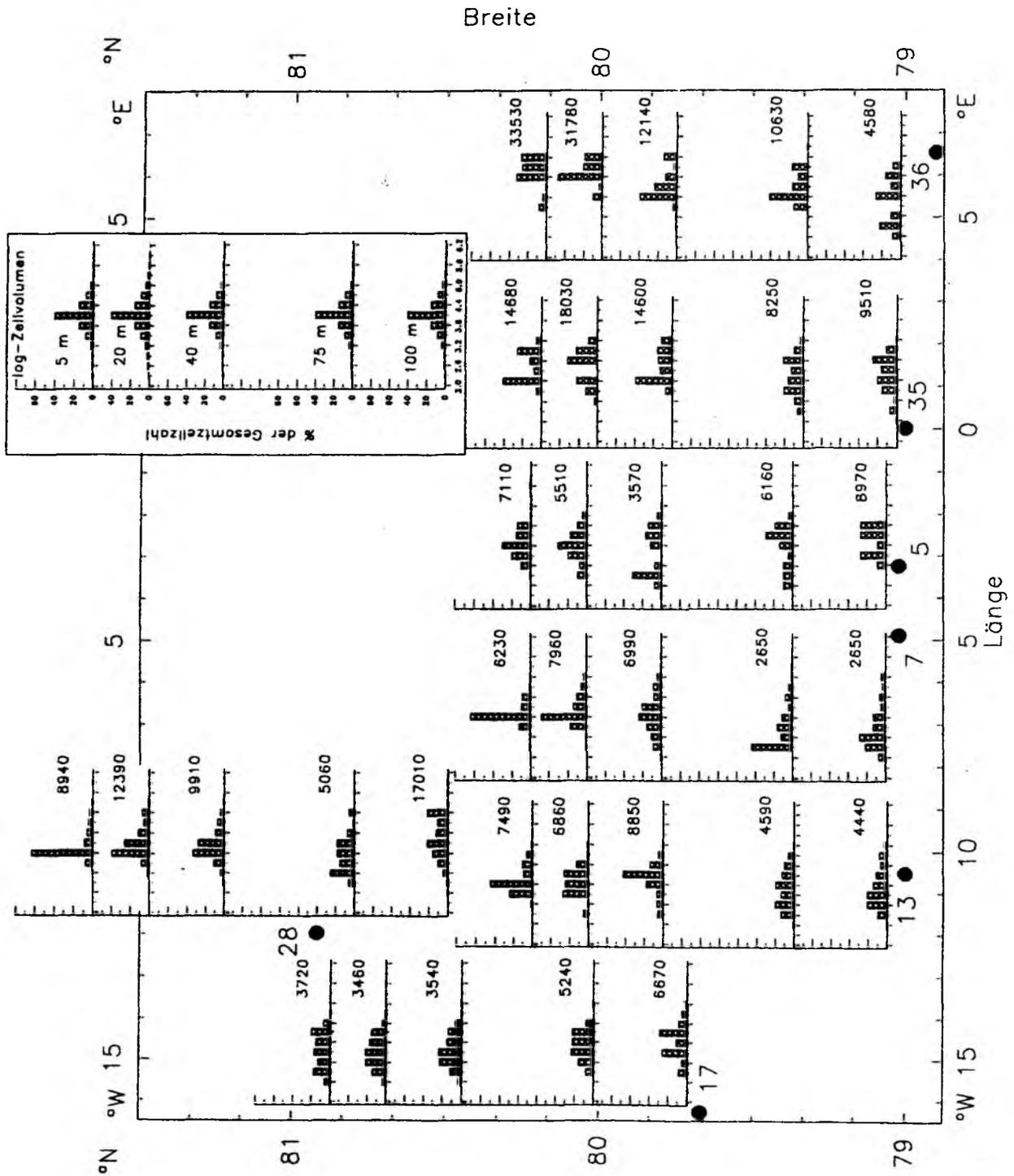
### 4.2.13 Größenspektren der Ciliaten an verschiedenen Stationen

Abb. 19 zeigt die Veränderung der Größenspektren der Ciliaten mit der Tiefe. In allen Tiefen waren stark linksschiefe ( $S = 2,74 - 4,37$ ) und überhöhte ( $E = 11,10 - 25,81$ ) Größenverteilungen festzustellen. Der hohe Anteil kleiner Zellen aus der untersten gewählten Größenklasse (bis über 70 % aller Ciliaten) war weitgehend unabhängig von der Zusammensetzung der Ciliatengemeinschaft. Diese änderte sich vertikal, indem vor allem bei *M. rubrum* eine Abnahme seines relativen Anteiles von etwa 26 % aller Ciliaten in 5 m Tiefe bis auf 4 % in 100 m Tiefe zu verzeichnen war. Umgekehrt nahmen vor allem Haptoride in gleichem Maße zu. Dabei verschob sich das Größenspektrum der Haptoriden gerinfügig hin zu größeren Formen, die jedoch insgesamt nur selten waren.



**Abb. 19:** Abhängigkeit der Größenverteilung der Ciliaten von der Probentiefe in unveränderter (links) und logarithmierter (rechts) Form. Schiefe (S) und Exzeß (E) sind angegeben.

# 4. Ergebnisse



**Abb. 20:** Übersicht über die logarithmierten Größenverteilungen an den verschiedenen Stationen. Die Zahlen neben der Verteilung geben das jeweilige geometrische Mittel (in  $\mu\text{m}^3$ ) der Zellvolumina an.

Abb. 19 verdeutlicht weiterhin die Veränderung der aus der Logarithmierung der Zellvolumina resultierenden Größenverteilung mit der Tiefe. Die in 5 m Tiefe überhöhte ( $E = 1,53$ ) und linksschiefe ( $S = 0,98$ ) log-Verteilung der Ciliatengrößen ging zunehmend in eine symmetrische über ( $S = -0,01$  in 100 m Tiefe). Außerdem wandelte sich die Überhöhung in eine Flachgipfeligkeit um ( $E = -0,60$  in 100 m Tiefe). In 40 m Tiefe zeigte die Größenstruktur starke Ähnlichkeit mit einer Normalverteilung ( $S = -0,05$ ;  $E = 0,05$ ).

Die ausgeprägte Konzentration der Ciliaten in den Größenklassen von  $10^{3,65}$  bis  $10^{3,95} \mu\text{m}^3$ , die in 5 m Tiefe zu finden war, änderte sich zugunsten einer relativen Auffüllung der benachbarten Klassen.

Die bereits erwähnte Erweiterung des Größenbereiches, in dem Haptoride in nennenswerten Anteilen gefunden wurden, wird besonders in Abb. 19 deutlich. So erreichten Haptoride in Oberflächennähe (obere 20 m) nur in zwei Größenklassen relative Zellzahlanteile von mehr als 1 %. In 100 m Tiefe traf dies jedoch für sieben benachbarte Größenklassen zu, denen Zellvolumina von etwa 300 bis  $35500 \mu\text{m}^3$  entsprachen.

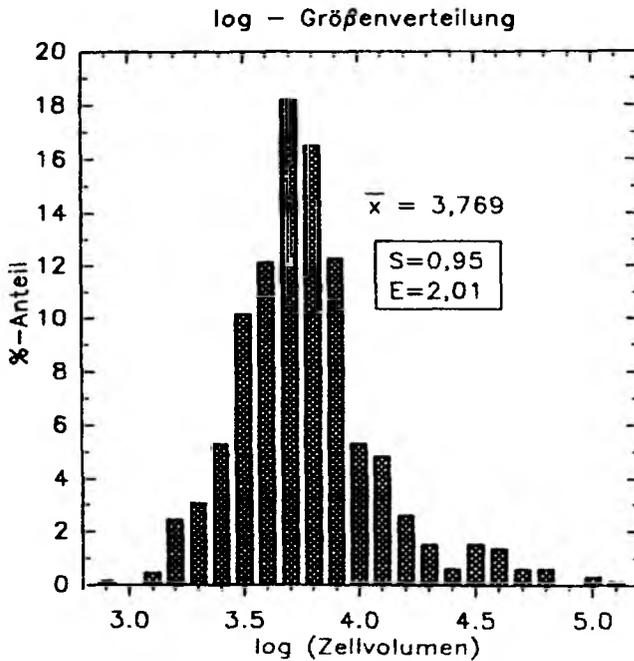
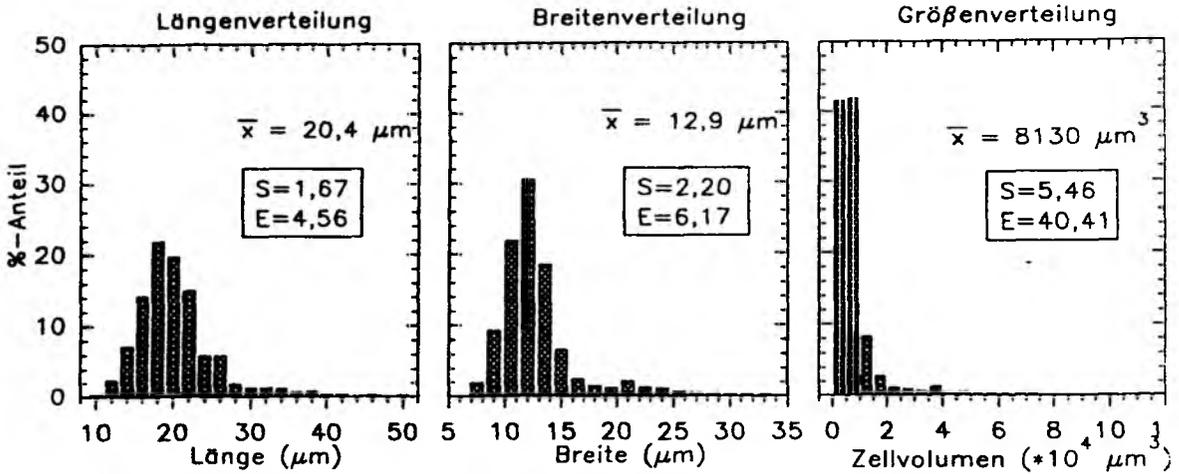
Die Größenspektren der Ciliaten an den verschiedenen Stationen sind in Abb. 20 dargestellt. Man erkennt an der östlichen Station 36 vor allem in den oberen 40 m der Wassersäule die Häufung der Ciliaten im oberen Größenbereich. Mit der Tiefe war hier eine deutliche Verringerung der durchschnittlichen Ciliatengröße (geometrisches Mittel) von  $33530 \mu\text{m}^3$  auf weniger als  $4600 \mu\text{m}^3$  festzustellen. Ähnliche Abnahmen der Zellvolumina mit der Tiefe wurden auch an den Stationen 35, 13 und vor allem an Station 7 registriert, wo das durchschnittliche Zellvolumen von etwa 6000 bis  $7000 \mu\text{m}^3$  auf  $2650 \mu\text{m}^3$  sank. Dieser Trend zu kleineren Ciliaten ist an der Verschiebung des Spektrums in den linken Bereich bei zunehmender Tiefe erkennbar. Demgegenüber wurde an anderen Stationen kein einheitlicher Trend festgestellt. So war an Station 17 beispielsweise eine Zunahme der mittleren Zellgröße von etwa 3500 auf  $6700 \mu\text{m}^3$  zu verzeichnen.

Auffällig erscheint die hohe Dominanz von Ciliaten in der Größenklasse von  $10^{3,65}$  bis  $10^{3,95} \mu\text{m}^3$  (Klassenmitte:  $10^{3,8}$ ) im Oberflächenbereich der Stationen 7 und 28, aber auch der Station 13. Sie verringerte sich bei zunehmenden Anteilen kleinerer und größerer Ciliaten mit der Tiefe (Abflachung und Verbreiterung des Größenspektrums, St. 7 und 28) oder ging in eine ähnliche Dominanz bei größerem Zellvolumen über (St. 13, 40 m Tiefe).

## 4. Ergebnisse

### 4.2.14 Größenspektren einzelner Arten

Die beiden häufigsten im Plankton gefundenen Ciliaten, *M. rubrum* und *L. oviformis*, sollen hier hinsichtlich ihrer Größenstruktur genauer analysiert werden.



*Mesodinium rubrum*

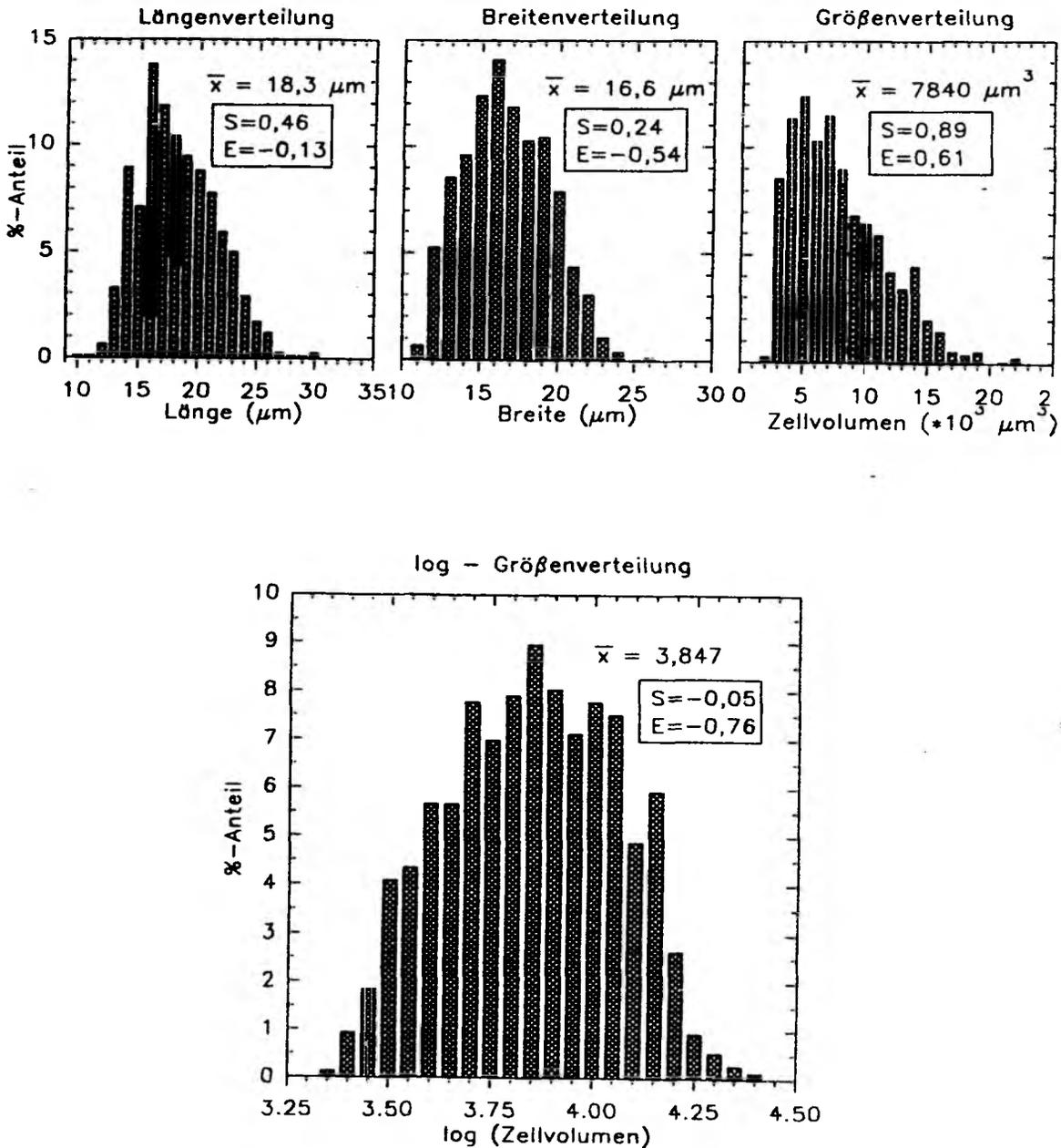
Abb. 21: Größenverteilung von *Mesodinium rubrum* in unveränderter Form (oben; Länge, Breite, Zellvolumen) und nach Logarithmierung. Mittelwert ( $\bar{x}$ ) sowie Schiefe (S) und Exzeß (E) der Verteilungen sind angegeben.  $n=660$ .

In der Abb. 21 sind die Verteilungen der Länge, der Breite sowie der berechneten Zellvolumina von *M. rubrum* in unveränderter und logarithmierter Form dargestellt. Die Parameter Länge und Breite zeigten stark linksschiefe ( $S = 1,67$  bzw.  $S = 2,20$ ) und überhöhte ( $E = 4,56$  bzw.  $E = 6,17$ ) Häufigkeitsverteilungen. Diese konnten nach einem von Sachs (1976, S. 253) zitierten Faustregel-Test als angenähert normalverteilt angesehen werden, obwohl sie sich hochsignifikant ( $\text{Chi}^2$ -Test;  $p < 0,001$ ) von einer echten Normalverteilung unterschieden. Die unkorrigierte Länge der Zellen im QPS-Präparat betrug zwischen etwa 9 und 57  $\mu\text{m}$  bei einer Breite von 7 bis 32  $\mu\text{m}$ . Die meisten Zellen waren zwischen 17,5 und 18,5  $\mu\text{m}$  lang (etwa 22 % aller gemessenen Zellen) und zwischen 11,3 und 12,8  $\mu\text{m}$  breit (ca. 30 %). Etwa 4 % der Zellen von *M. rubrum* waren länger als 31  $\mu\text{m}$ , und etwa 7,5 % waren breiter als 20  $\mu\text{m}$ . Die Häufigkeitsverteilung der aus den Einzelmessungen von Länge und Breite berechneten Zellvolumina von *M. rubrum* wies gegenüber den Einzelparametern eine noch wesentlich stärkere Linksschiefe ( $S = 5,46$ ) und Überhöhung ( $E = 40,41$ ) auf, so daß sie nicht mehr als angenähert normalverteilt angesehen werden konnte. Über 83 % der Zellen waren bis zu  $1 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3$  groß und damit den ersten beiden Größenklassen zuzurechnen. Demgegenüber hatten nur knapp 6 % der Zellen von *M. rubrum* ein Zellvolumen von über  $20000 \mu\text{m}^3$ , obwohl maximale Größen von bis zu  $117000 \mu\text{m}^3$  erreicht wurden. Die Logarithmierung der Zellvolumina führte trotz einer Schiefe von  $S = 0,95$  und einer Überhöhung von  $E = 2,01$  zu einer angenäherten Normalverteilung. Ihre Abweichung von einer echten Normalverteilung war jedoch hochsignifikant. Sieht man von geringen Schwankungen der Häufigkeiten ab, so sind die angeführten Verteilungen der Größenparameter von *M. rubrum* als eingipfelig zu bezeichnen.

Gegenüber den entsprechenden Verteilungen von *M. rubrum* waren die von *L. oviformis* (Abb. 22) charakterisiert durch deutlich größere Ähnlichkeit mit einer Normalverteilung. So lag die Schiefe der Längen- und Breitenverteilung nur bei 0,46 bzw. 0,24, und selbst die der Größenhäufigkeitsverteilung betrug nur 0,89. Außerdem zeigte die Wölbung dieser Verteilungen mit Werten zwischen -0,54 (Zelldurchmesser) und 0,61 (Größe) nur vergleichsweise geringe Abweichungen von Null. Dementsprechend führte die Logarithmierung der Zellvolumina zu einer fast idealen Symmetrie ( $S = -0,05$ ) bei geringer Abflachung ( $E = -0,76$ ) des Spektrums. Zellen von *L. oviformis* waren im QPS-Präparat zwischen 11 und 30  $\mu\text{m}$  lang bei einer Breite von 7 bis 26  $\mu\text{m}$ . Alle gefundenen Verteilungen mit Ausnahme der unveränderten Größenverteilung konnten als angenäherte Normalverteilungen aufgefaßt werden (Faustregel-Test in Sachs, 1978), obwohl sie auf hochsignifikantem Niveau ( $p < 0,001$ ) nicht einer echten Normalverteilung entsprachen. Bei ungefähr 84 % der Zellen bewegte sich die Länge zwischen Werten von 13,5 und 22,5  $\mu\text{m}$ . Hinsichtlich

#### 4. Ergebnisse

ihrer Breite fielen 85 % der Zellen in einen Bereich von 12,5 bis 20,5  $\mu\text{m}$ . Trotz der im Vergleich zu den Spektren von *M. rubrum* wesentlich geringeren Abweichung von der Normalverteilung zeigten die entsprechenden Häufigkeitsverteilungen von *L. oviformis* größere Unregelmäßigkeiten zwischen benachbarten Größenklassen. Dies wird vor allem an der logarithmierten Verteilung der Zellvolumina deutlich, wo häufige Wechsel zwischen höheren und niedrigeren Anteilen in benachbarten Klassen zur Mehrgipfeligkeit führen. Eine solche findet man zwar auch in der unveränderten Größenverteilung, jedoch ist kein klarer Trend erkennbar.



#### *Lohmanniella oviformis*

Abb. 22: Größenverteilung von *Lohmanniella oviformis* in unveränderter Form (Länge, Breite, Zellvolumen) und nach Logarithmierung. Mittelwert ( $\bar{x}$ ) sowie Schiefe (S) und Exzeß (E) der Verteilungen sind angegeben.  $n=759$ .

### 4.3 Die Ostsee-Expedition BAMBI

#### 4.3.1 Übersicht über die Lage der Stationen und ihre Hydrographie

Abb. 23 zeigt die Lage der Stationen von BAMBI zusammen mit ihrer jeweiligen Hydrographie. Die Stationen befanden sich entlang eines Schnittes quer durch die Ostsee (vgl. Abb. 3), der bogenförmig aus der Kieler Bucht (St. 142) in Richtung Osten und Nordosten verlief und östlich von Gotland endete (St. 154, 159). Im Verlauf des Schnittes wurde je eine Station westlich und nordöstlich von Bornholm (St. 145 und 148; Arkonasee und Bornholmsee) sowie der zentralen Ostsee (St. 151, südliche Gotlandsee) beprobt.

Die Station in der Kieler Bucht (St. 142, Wassertiefe: 18 m) zeigte eine ca. 12 m dicke, weitgehend homogene Deckschicht, die von einer starken Temperatur- und Salzgehaltssprungschicht begrenzt wurde. Die Temperatur der Deckschicht lag etwa bei 15,3 °C bei einem Salzgehalt von 14,5. Zwischen 12 und 16 m Tiefe stieg der Salzgehalt stark an bis auf etwa 20,3, während die Temperatur auf Werte um 11 °C fiel.

Auch an den folgenden Stationen wurde die homogene Deckschicht durch eine Sprungschicht begrenzt. Jedoch handelte es sich überwiegend um Temperatursprungschichten. Bereits an Station 145 betrug der Salzgehalt nur noch etwa 7,7 im Oberflächenbereich. Bis in eine Tiefe von 30 m nahm er bis auf Werte von 9,3 zu. Dagegen fiel im Tiefenbereich von 16 bis 30 m die Temperatur zunächst stark, dann unregelmäßig von etwa 15,4 °C auf 9,2 °C.

Mit Abnahme des Salzgehaltes in Richtung NE, wo er in der Gotlandsee (St. 154, 159) nur noch bei etwa 7 lag, wurde die kombinierte Halo- und Thermokline schließlich vollständig von einer Thermokline verdrängt. Diese hatte ihre Obergrenze zwischen 23 (St. 151) und 12 m Tiefe. Die Oberflächentemperatur der Deckschicht lag an allen Stationen zwischen 15 und 16 °C. Die entsprechenden Temperaturen in 40 m Tiefe betragen dagegen nur zwischen 6,3 (St. 148) und 4,6 °C (St. 154).

#### 4.3.2 Phytoplanktonbiomasse

Abb. 24 zeigt die integrierten (Oberfläche bis max. 35 m) und fraktionierten (gesamt und <20 µm) Biomassen (Chlorophyll *a*) des Phytoplanktons. An Station 145 wurden

#### 4. Ergebnisse

mit  $122 \text{ mg Chl } a \text{ m}^{-2}$  die höchsten Phytoplanktonbiomassen aller beprobten Stationen gefunden, obwohl hier nur über die oberen 25 m der Wassersäule integriert wurde.

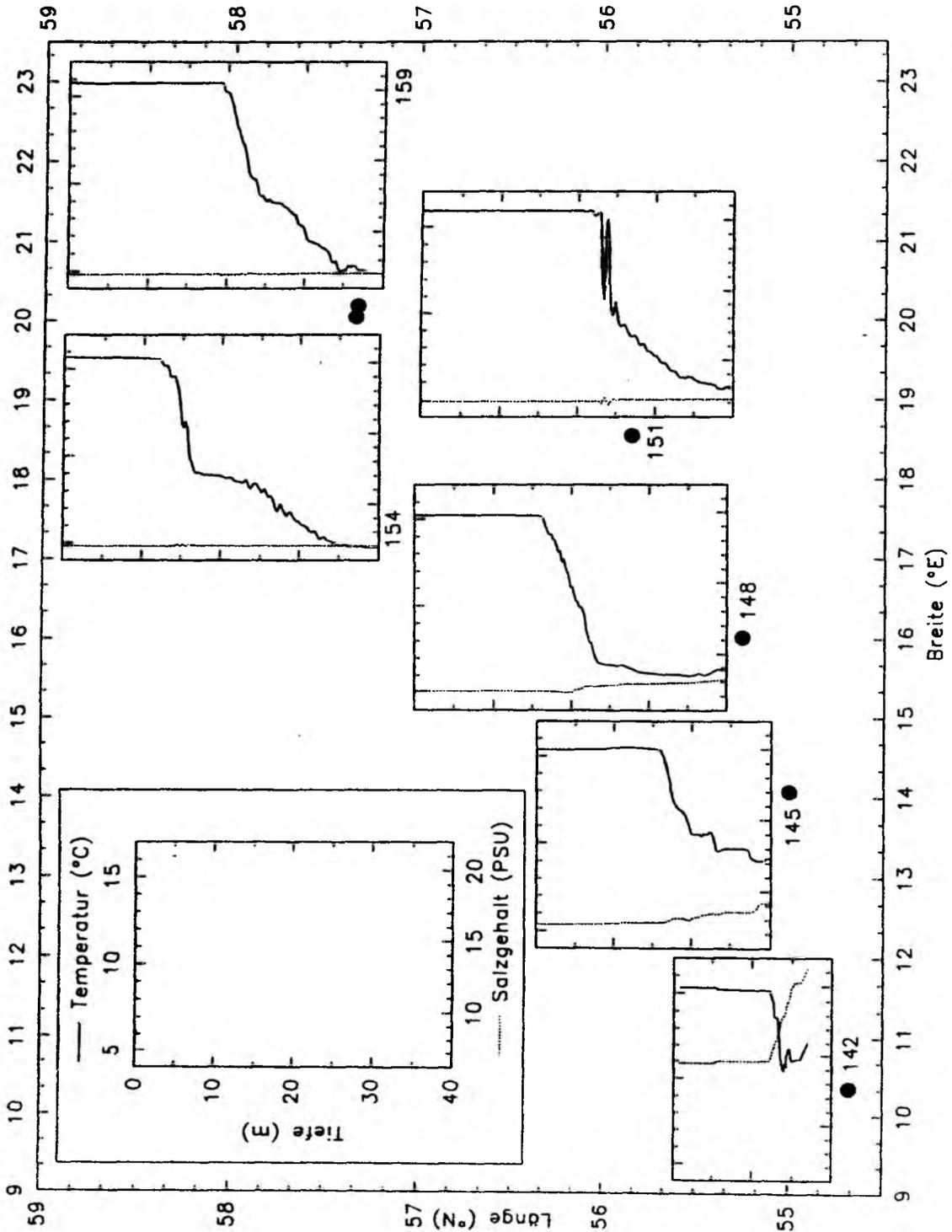
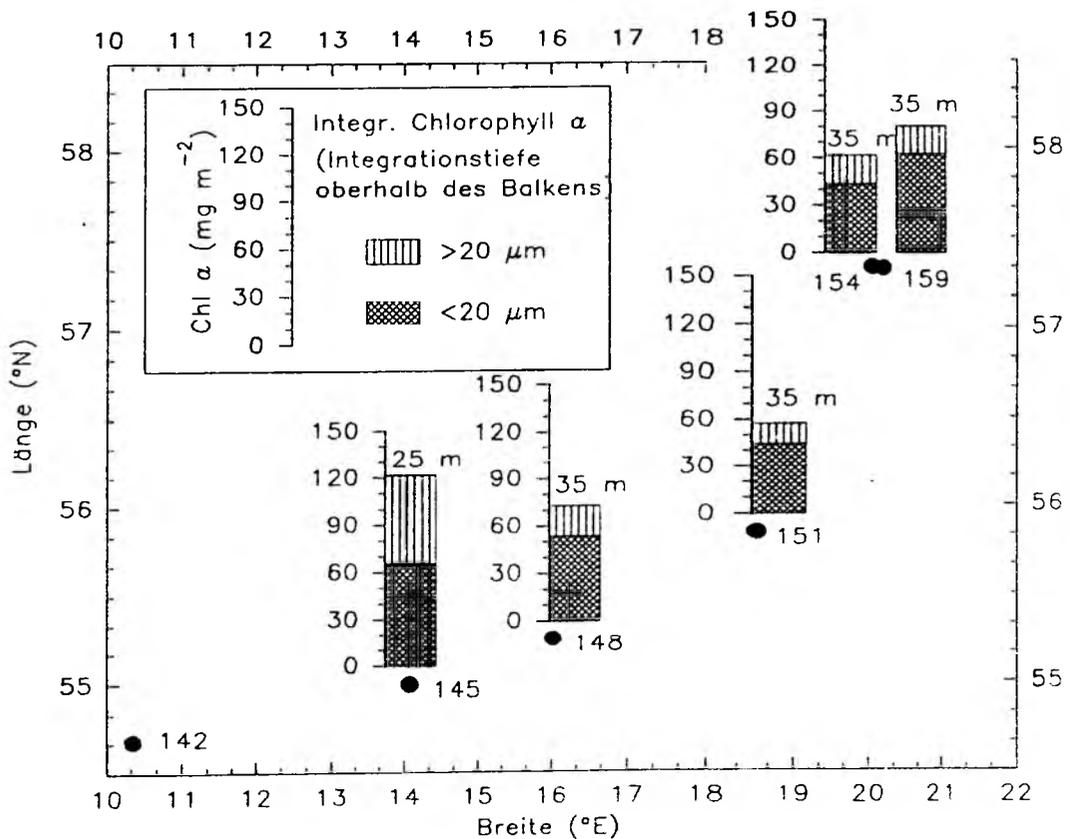


Abb. 23: Hydrographie der Stationen von BAMBI.

An den anderen Stationen lag die Chlorophyllmenge zwischen 58 (St. 151) und 80 mg Chl *a* m<sup>-2</sup> (St. 159) bei Integrationstiefen von 35 m. Mit Ausnahme der Station 145, wo auf die beiden Einzelfraktionen etwa gleich hohe Anteile entfielen, dominierte das Nanophytoplankton über das Mikrophytoplankton. Die integrierte Phytoplanktonbiomasse wurde zu 70 bis 78 % von kleinen (<20 µm) Zellen gebildet.

Die Abb. 25 und 26 zeigen die Vertikalprofile der relativen Autofluoreszenz des Chlorophylls sowie dessen gemessene Konzentrationen. Die Profile der relativen Fluoreszenz (Abb. 25) folgten denen der Temperatur vor allem an den östlichen Stationen 151, 154 und 159. Hier fiel eine schnelle, plötzliche Abnahme der bis dahin ungefähr gleich hohen Fluoreszenz mit der Untergrenze der homogenen Deckschicht zusammen. Beim Vergleich der hydrographischen Profile von St. 154 und 159 (Abb. 23), zwischen deren Aufnahme an fast gleicher Stelle etwa 24 h Stunden lagen, fällt eine etwa um 8 m differierende Deckschichtdicke auf. Diese spiegelte sich auch deutlich im Fluoreszenzprofil des Chlorophylls wider. Interne Wellen könnten für diese Schwankung verantwortlich sein.



**Abb. 24:** Integrierte, fraktionierte Phytoplanktonbiomasse (Chlorophyll *a*, Chl *a*) an den Stationen von BAMBI. Die Integrationstiefe bis zur Oberfläche ist oberhalb des Balkens angegeben. Für St. 142 liegen keine Werte vor.

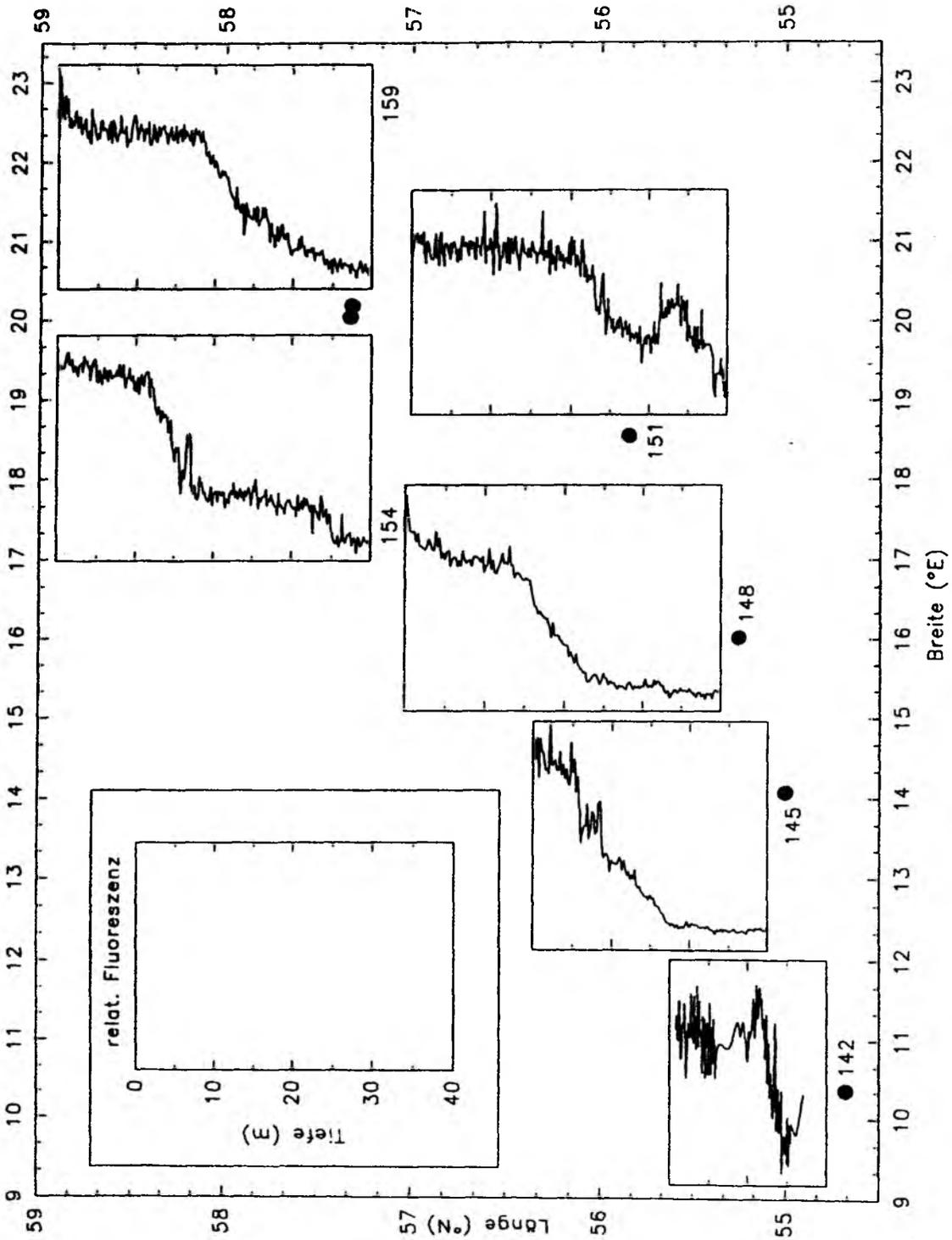
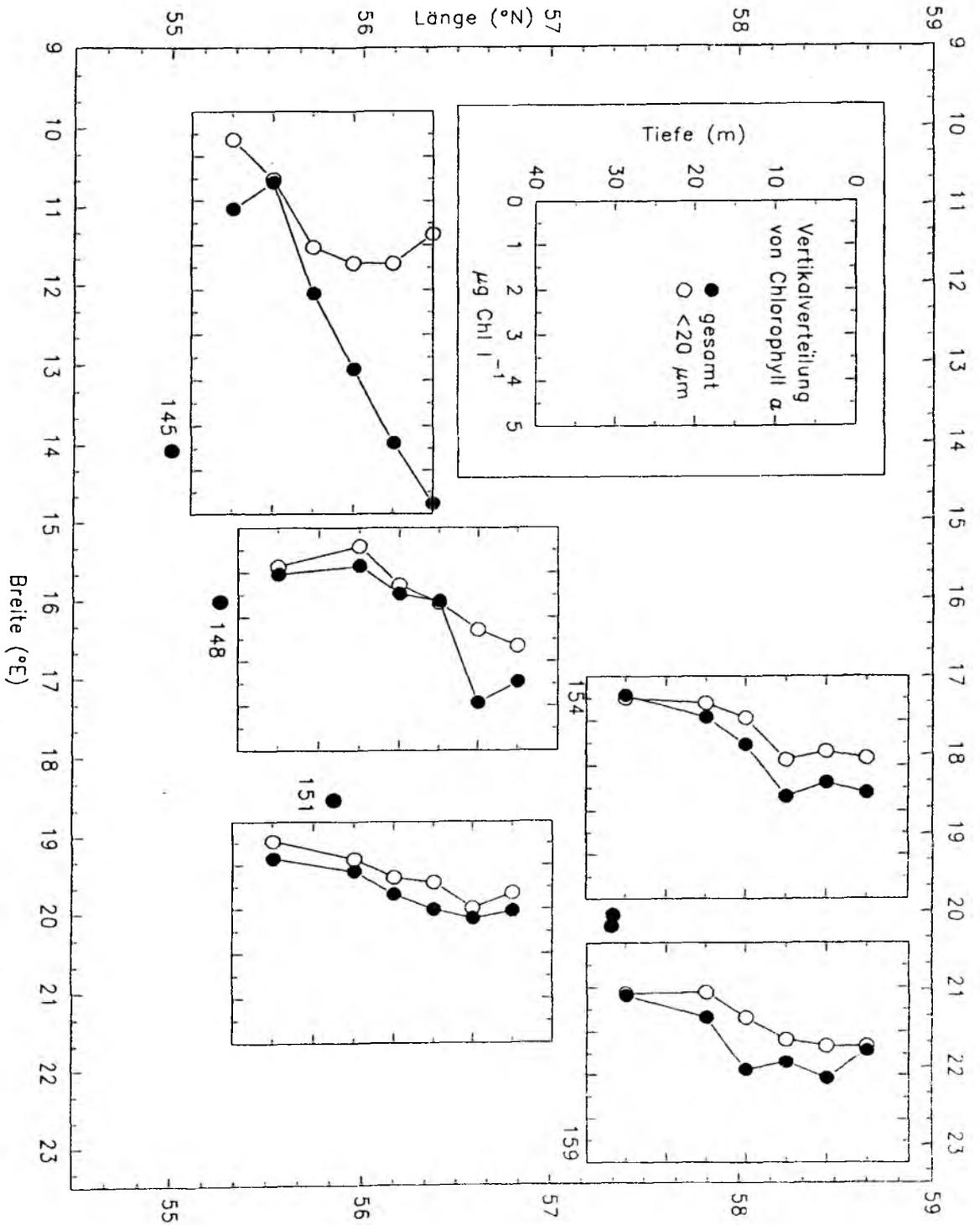


Abb. 25: Vertikalprofile der relativen Autofluoreszenz des Chlorophylls.



**Abb. 26:** Vertikalprofile der Phytoplanktonbiomasse (Chlorophyll *a*) an den Stationen der Expedition BAMBI. Für Station 142 liegen keine Werte vor.

An den westlichen Stationen 148 und vor allem 145 nahm die Autofluoreszenz des Chlorophylls dagegen schon oberhalb der Thermokline ab.

An Station 142 wurden im Deckschichtbereich stark schwankende Autofluoreszenzen registriert. In der kombinierten Thermo- und Halokline folgte ihr Profil jedoch wiederum weitgehend dem der Wassertemperatur.

Die Vertikalprofile der gemessenen Chlorophyllkonzentrationen (Abb. 26) ähneln denen der Fluoreszenz weitgehend. Wiederum ist an den Stationen 154 und 159 eine unterschiedliche Mächtigkeit der durch hohe Phytoplanktonbiomassen gekennzeichneten Deckschicht erkennbar. Diese betragen etwa  $2,5$  bis  $3 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ , sanken aber bis in  $35$  m Tiefe auf Werte von  $0,4$  bzw.  $1,2 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  ab.

Noch höhere Konzentrationen im Oberflächenbereich (bis zu  $3,9 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ ) wurden an Station 148 gemessen, dagegen überstiegen die entsprechenden Werte an St. 151 nur geringfügig  $2 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ . An allen Stationen nahm die Chlorophyllkonzentration unterhalb einer Tiefe von  $15$  bis  $20$  m deutlich ab.

Hohe Phytoplanktonbiomassen wurden an St. 145 gefunden, wo an der Oberfläche ein Spitzenwert von  $8,9 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  zu verzeichnen war. Diese Konzentration nahm jedoch mit der Tiefe schnell ab, so daß in  $20$  m Tiefe nur noch  $1,6 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  gemessen wurden. Mit Ausnahme dieser Tiefe hatte das Mikrophytoplankton an dieser Station mit  $40$  bis  $70$  % deutlich höhere Anteile an der Gesamtchlorophyllkonzentration als an den anderen Stationen. Die Bedeutung der kleineren Fraktion ( $< 20 \mu\text{m}$ ) war hinsichtlich ihres Beitrages zur Gesamtmenge an den anderen Stationen erheblich größer und betrug im Mittel  $78$  %.

### 4.3.3 Vertikale Verteilung der Nährsalze

Die Vertikalprofile der Konzentrationen der drei Nährsalze Nitrat, Phosphat und Silikat sind Abb. 27 zu entnehmen.

Die Nitratkonzentrationen im Oberflächenbereich waren an allen Stationen mit Werten von  $0$  bis  $0,3 \mu\text{M}$  sehr niedrig. Sie stiegen an St. 142 unterhalb von  $10$  m Tiefe rasch, an den anderen Stationen unterhalb von  $15$  bis  $20$  m langsam an auf Werte bis zu  $0,8 \mu\text{M}$ . Eine Ausnahme bildete in dieser Hinsicht St. 159, wo in  $35$  m Tiefe sogar niedrigere Werte als im Oberflächenbereich gemessen wurden.

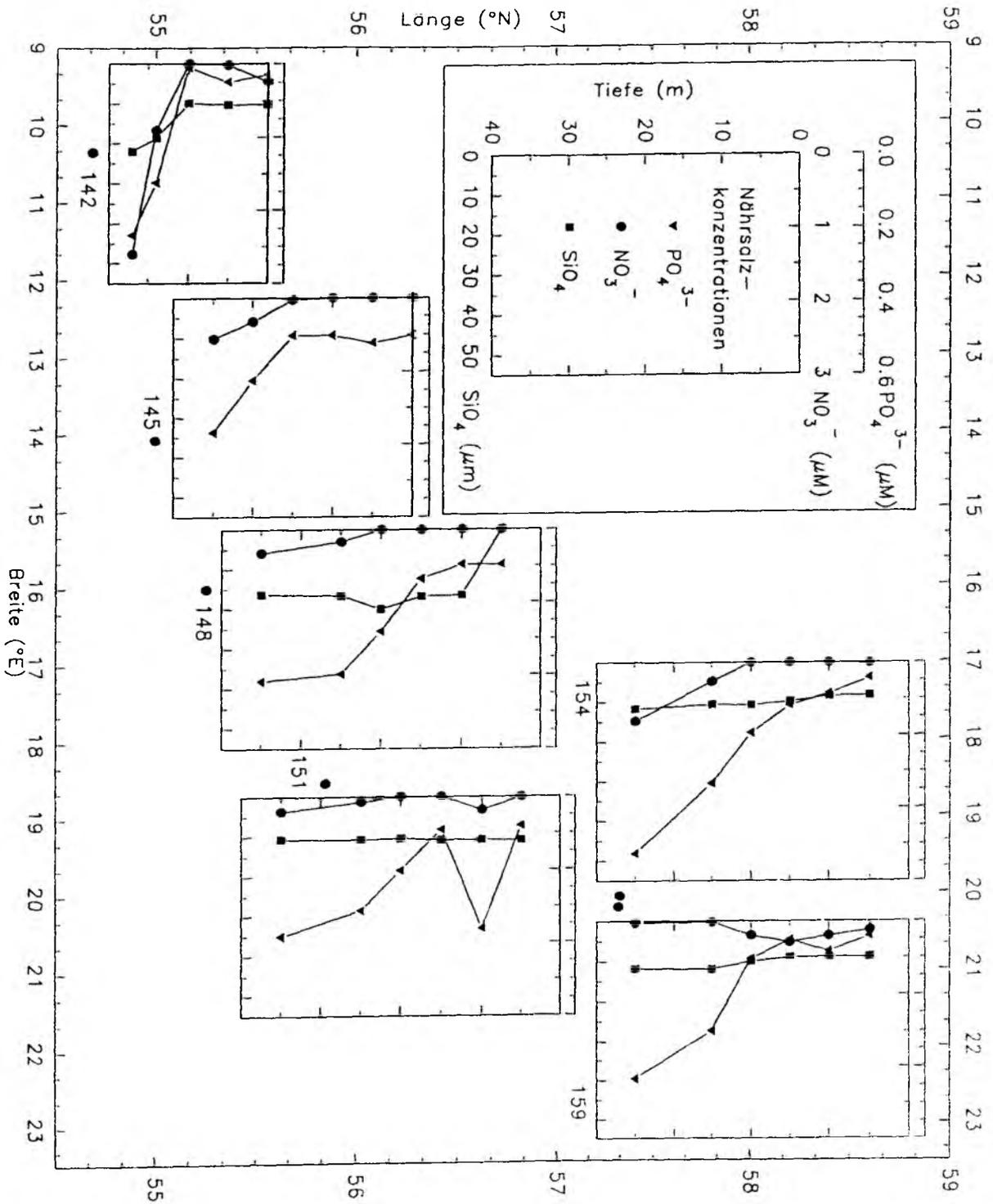


Abb. 27: Vertikalprofile der Nährsalze Phosphat, Nitrat und Silikat an den Stationen von BAMBI.

Die entsprechenden Profile der Phosphatkonzentrationen ähnelten weitgehend denen des Nitrates. Die Phosphatkonzentrationen im Oberflächenbereich (obere 10 bis 20 m) waren gegenüber Werten aus tieferen Wasserschichten deutlich niedriger und lagen zwischen 0 und  $0,1 \mu\text{M}$ , konnten jedoch lokal fast  $0,4 \mu\text{M}$  erreichen (St. 151 in 10 m Tiefe). Unterhalb von 15 bis 20 m Tiefe stiegen die Konzentrationen gelösten anorganischen Phosphates im allgemeinen auf Werte von  $0,4$  bis  $0,5 \mu\text{M}$  an.

Die Silikatkonzentrationen in den oberen 35 m der Wassersäule lagen an allen Stationen zwischen  $8$  und  $20 \mu\text{M}$ , wobei mit der Tiefe nur vergleichsweise geringfügige Zunahmen feststellbar waren. Insgesamt konnte eine Verknappung von Nährsalzen innerhalb der Deckschicht an allen Stationen festgestellt werden. Insbesondere die Nitratkonzentrationen lagen hier dicht an der Nachweisgrenze, die Phosphatkonzentrationen waren überwiegend im unteren Bereich.

### 4.3.4 Vertikalverteilung des partikulären organischen Kohlenstoffs

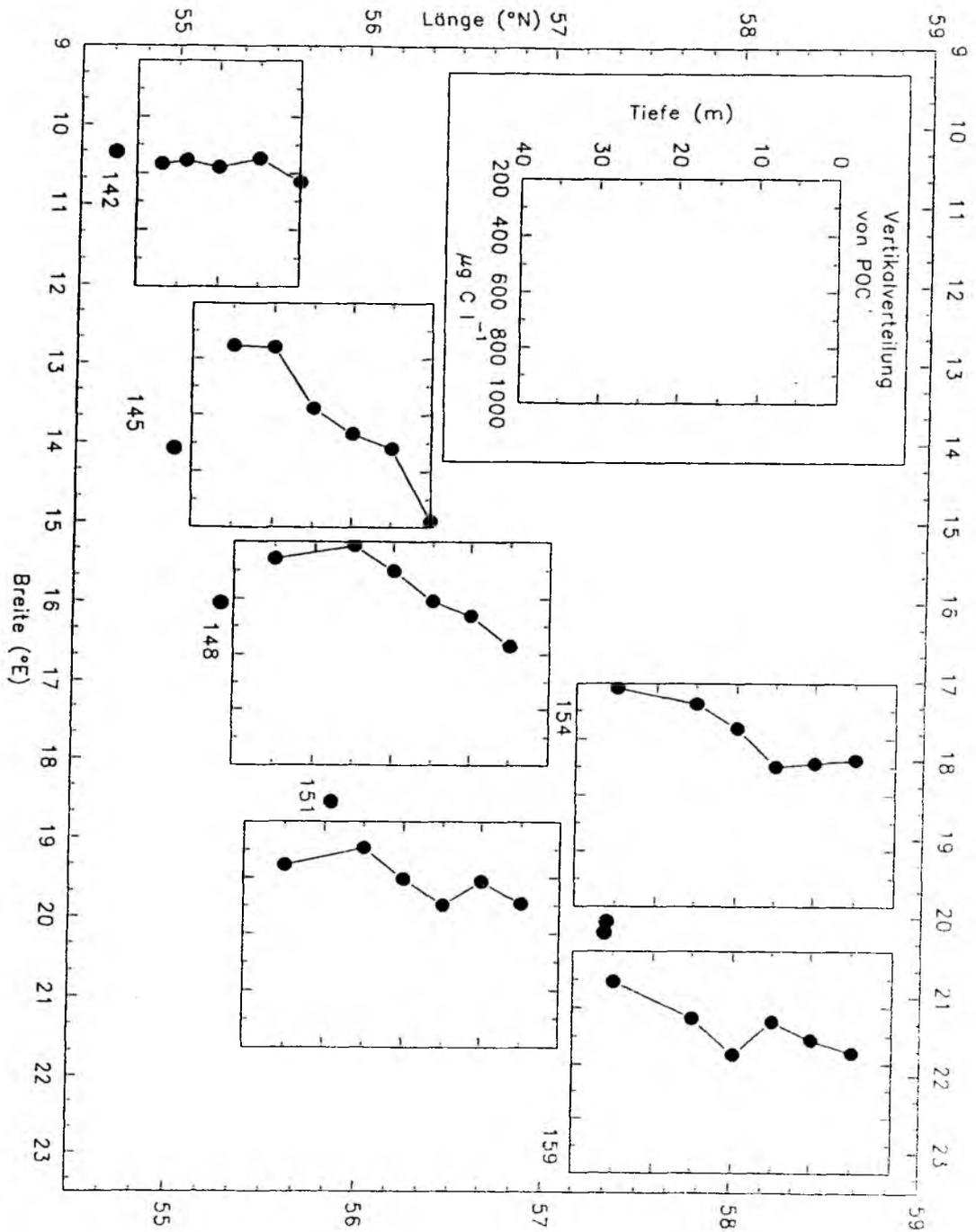
Die Vertikalprofile des POC sind in Abb. 28 dargestellt. An St. 142 wurden nur geringe vertikale Unterschiede der POC-Konzentration gemessen. Diese lagen im mittleren Bereich und betragen zwischen  $550$  und  $630 \mu\text{g C l}^{-1}$ . An allen anderen Stationen war mit der Tiefe tendenziell eine deutliche Abnahme der Konzentrationen von hohen Oberflächenwerten zwischen  $480$  (St. 154) und  $980 \mu\text{g C l}^{-1}$  (St. 145) auf niedrige Werte zwischen  $220$  (St. 154) und  $360 \mu\text{g C l}^{-1}$  (St. 151) festzustellen. Besonders hohe POC-Konzentrationen wurden an St. 145 registriert, wo in den oberen 10 m stets mehr als  $600 \mu\text{g C l}^{-1}$  gemessen wurden.

### 4.3.5 Übersicht über die im Untersuchungsgebiet gefundenen Ciliaten

In Tab. 4 sind die Ciliatentaxa aufgelistet, die in den Proben von BAMBI gefunden wurden. Außerdem gibt die Tabelle Auskunft über die Größe und Abmessungen der verschiedenen Ciliaten.

Sie lassen sich in sechs verschiedenen Gruppen zusammenfassen. Eine Sonderstellung nimmt wiederum *M. rubrum* ein, der in allen Proben identifiziert werden konnte. Die meisten Formen gehörten zu den Oligotrichen. In diese Gruppe waren *L. oviformis*, drei *Strobilidium*-Arten sowie verschiedene Vertreter der Gattung *Strombidium* einzuordnen. Ihnen stand die artenreichere Gattung *Strombidium* gegenüber. Sehr

häufig waren die kleinen *Strombidium*-Arten *S. dalum* und *S. delicatissimum*, die im Einzelfall oft schwer zu unterscheiden waren.



**Abb. 28:** Vertikalprofile des POC an den Stationen von BAMBI.

Tab. 4: Übersicht über die auf der Expedition BAMBI gefundenen Ciliaten und ihre Abmessungen.

Taxon:	Länge <sup>1)</sup> (µm)					Breite <sup>1)</sup> (µm)					Zellvolumen <sup>2)</sup> (µm <sup>3</sup> )					Verhältnis Länge : Breite				
	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n	$\bar{x}$	s	Min.	Max.	n
<i>Mesodinium rubrum</i>	21,3	6,4	10	40	212	18,1	5,6	8	30	259	12340	10810	990	58800	212	1,27	0,15	1,00	1,76	212
<b>Oligotriche:</b>																				
<i>Lohmanniella oviformis</i>	17,3	2,1	15	20	3	15,6	2,7	12	20	5	5530	2220	3180	8510	3	1,21	0,03	1,18	1,25	3
<i>Strobilidium undinum</i>	18,9	2,6	13	26	50	17,1	2,1	12	25	139	8670	3340	3180	21170	49	1,11	0,12	0,85	1,35	49
<i>Strobilidium sp. A</i>	25,4	2,5	20	30	34	27,8	3,3	18	35	104	27960	8250	10630	45240	34	0,96	0,13	0,77	1,33	34
<i>Strobilidium spiralis</i>	36,7	7,6	30	55	20	34,7	6,2	24	55	30	72060	49390	25450	245010	20	1,07	0,11	0,94	1,32	20
<i>Strobilidium sp.</i> <sup>3)</sup>	29,0	9,4	17	40	3	21,6	8,5	14	32	5	36820	23390	4910	60320	3	1,13	0,14	0,94	1,25	3
<i>Strombidium cf. emergens</i> <sup>4)</sup>	35,4	4,5	27	44	28	25,0	3,2	20	31	28	29820	9690	14140	48300	28	1,43	0,20	1,04	1,91	28
<i>Strombidium cf. reticulatum</i>	28,2	3,4	23	35	13	18,8	2,5	15	25	13	13430	4660	6770	24540	13	1,51	0,18	1,20	1,81	13
<i>Strombidium cf. conicum</i>	44,5	5,9	36	52	4	20,8	2,3	17	23	4	12900	3520	6810	15010	4	2,15	0,22	1,87	2,48	4
<i>Strombidium cf. conicoides</i>	25,7	5,6	15	33	21	20,6	3,3	15	26	25	15500	7500	4420	28320	21	1,25	0,17	1,00	1,83	21
<i>Strombidium cf. coronatum</i>	60,3	16,0	30	90	73	26,5	4,8	15	40	73	29330	14050	4420	67020	73	2,32	0,65	1,25	4,12	73
<i>Strombidium dalum</i>	16,5	2,2	12	20	80	12,6	1,8	9	17	80	1800	690	790	3780	80	1,32	0,15	1,08	1,67	80
<i>Strombidium cf. delicatissimum</i>	16,8	1,1	15	18	4	14,5	0,5	14	15	4	2300	130	2180	2500	4	1,16	0,11	1,00	1,29	4
<i>Strombidium cf. tressum</i>	21,7	4,3	15	35	58	16,3	2,0	13	23	60	8910	4160	3730	27270	58	1,33	0,22	1,06	2,00	58
<i>Strombidium sp.</i> <sup>3)</sup>	28,9	11,6	16	60	38	19,1	4,6	13	30	38	2500	8280	7300	1770	38	1,50	0,43	1,00	2,60	37
<b>Tintinnen:</b>																				
<i>Stenosomella ventricosa</i>	40,9	1,5	38	43	8	26,0	1,2	23	27	8	36340	4220	26310	41030	8	1,57	0,05	1,52	1,65	8
<b>Haptoride:</b>																				
<i>Askenasia stellaris</i>	27,5	2,5	25	30	2	28,4	4,9	20	36	20	18520	9460	9050	27980	2	1,13	0,13	1,00	1,25	2
<i>Mesodinium sp.</i>	17,5	2,3	14	20	4	13,0	2,5	10	17	4	5210	2280	2380	8610	4	1,36	0,11	1,18	1,46	4
<b>Holotriche:</b>																				
<i>Balanion sp.</i> <sup>3)</sup>	16,1	4,2	10	26	24	12,3	4,0	5	23	24	4090	3860	330	18000	24	1,35	0,20	1,05	2,00	24
<i>Holophrya sp.</i>	23,0		23	23	1	15,0		15	15	1	6770		6770	6770	1	1,53		1,53	1,53	1
holotriche Ciliaten <sup>3)</sup>	19,1	2,6	15	25	30	15,0	2,9	10	22	30	6080	3190	1960	14570	30	1,29	0,18	1,00	1,92	30
<b>Peritriche:</b>																				
peritriche Ciliaten <sup>3)</sup>	32,7	7,1	23	40	3	23,7	0,9	23	25	3	24300	6860	15930	32720	3	1,37	0,27	1,00	1,60	3

## Anmerkungen:

$\bar{x}$  = Mittelwert  
s = Standardabweichung  
Min.: = Minimum  
Max.: = Maximum  
n = Anzahl der Meßwerte

<sup>1)</sup>unkorrigierte Werte im QPS-Präparat  
<sup>2)</sup>korrigierte Werte (Annahme: Schrumpfung um 60 % bei Präparation)  
<sup>3)</sup>Taxon enthält vermutlich mehrere Arten  
<sup>4)</sup>ähnelt im Habitus *Laboea* (= *Strombidium*) *emergens* sensu Leegaard (1915), jedoch nicht identisch mit *S. sulcatum* sensu Lynn et al. (1988), der mit *S. emergens* synonymisiert wurde (Montagnes et al., 1990)

Tintinnen waren sehr selten, und nur *Stenosomella ventricosa* wurde in Proben der Station 145 entdeckt. Haptoride Ciliaten (*Askenasia stellaris* und *Mesodinium* sp.) wurden dagegen regelmäßig, jedoch in geringen Zellzahlen angetroffen. Häufigster Nicht-Oligotricher und zweithäufigster Ciliat überhaupt war *Balanion* sp. Möglicherweise handelte es sich bei diesem Taxon aber um zwei unterschiedlich große, verschiedene Arten der gleichen Gattung. Mit fädigen Blaualgen assoziierte, peritriche Ciliaten wurden an Station 151 im Probenmaterial entdeckt und gezählt.

#### 4.3.6 Integrierte Zellabundanzen und Biomassen der Ciliaten

In Abb. 29 sind die integrierten Abundanzen und Biomassen der planktischen Ciliaten an den Stationen von BAMBI dargestellt.

Vergleichsweise niedrige Zelldichten und Ciliatenbiomassen waren an St. 142 in der Kieler Bucht und an St. 148 zu verzeichnen. Hier lagen die integrierten Ciliatenabundanzen bei 1,6 bzw.  $1,2 \cdot 10^8 \text{ m}^{-2}$  und die entsprechenden Biomassen bei 141 bzw. 175  $\text{mg C m}^{-2}$ . Hierbei ist jedoch zu berücksichtigen, daß an Station 142 nur bis zu einer Tiefe von 17 m integriert wurde, was einer Integration bis fast zum Boden gleichkommt. Demgegenüber erstreckte sich die Beprobung und Integration an Station 148 über die oberen 35 m der Wassersäule. In Relation zur Integrationstiefe ergibt sich hieraus für die St. 142 eine etwa 2,7fache Abundanz und 1,7fache Biomasse gegenüber St. 148.

Die integrierten Ciliatenabundanzen der Stationen 145, 154 und 159 lagen mit Werten von 2,1 bis  $3,9 \cdot 10^8$  Zellen  $\text{m}^{-2}$  im mittleren Bereich. Ihnen entsprachen Biomassen von 323 (St. 145) bis 420  $\text{mg C m}^{-2}$ . Auch an St. 145 führt der kleinere Integrationsbereich von nur 25 m zu einer hohen mittleren Zelldichte ( $15700 \text{ Ciliaten l}^{-1}$ ) und Biomasse ( $12,9 \mu\text{g C l}^{-1}$ ).

Die Abundanzen und Biomassen der Station 151 waren die höchsten aller beprobten Stationen. Hier wurden bei Integration über die oberen 35 m der Wassersäule Gesamtciliatendichten von über  $6,3 \cdot 10^8$  Zellen  $\text{l}^{-1}$  und Biomassen von 664  $\text{mg C m}^{-2}$  berechnet. Dies entsprach einer mittleren Zellkonzentration von fast 18000 Zellen  $\text{l}^{-1}$ , die eine mittlere Biomasse von  $19 \mu\text{g C l}^{-1}$  bildeten.

Die gesamten Zellzahlen und korrespondierenden Biomassen gingen zum überwiegenden Teil auf Oligotriche zurück. Sie dominierten die Populationen mit 52 bis 91 % der Gesamtabundanzen und 55 bis 87 % der Biomassen. Die größte

#### 4. Ergebnisse

Bedeutung hinsichtlich der Zusammensetzung der Ciliatengemeinschaft erlangten Oligotriche an Station 142.

Im Verlauf des Schnittes nahm vor allem der relative Anteil von *M. rubrum* zu. An Station 159 handelte es sich bei etwa 30 % der Ciliaten um *M. rubrum*. Diese Art trug hier etwa zu einem Viertel zur Gesamtbiomasse bei.

Holotriche Ciliaten verschiedener Arten wurden an den Stationen 145, 148, 151 und 154 in nennenswerten Anteilen von 12 bis 42 % der Gesamtciliatenabundanzen gefunden, ihre Biomasse erreichte dabei Anteile bis zu 21 %.

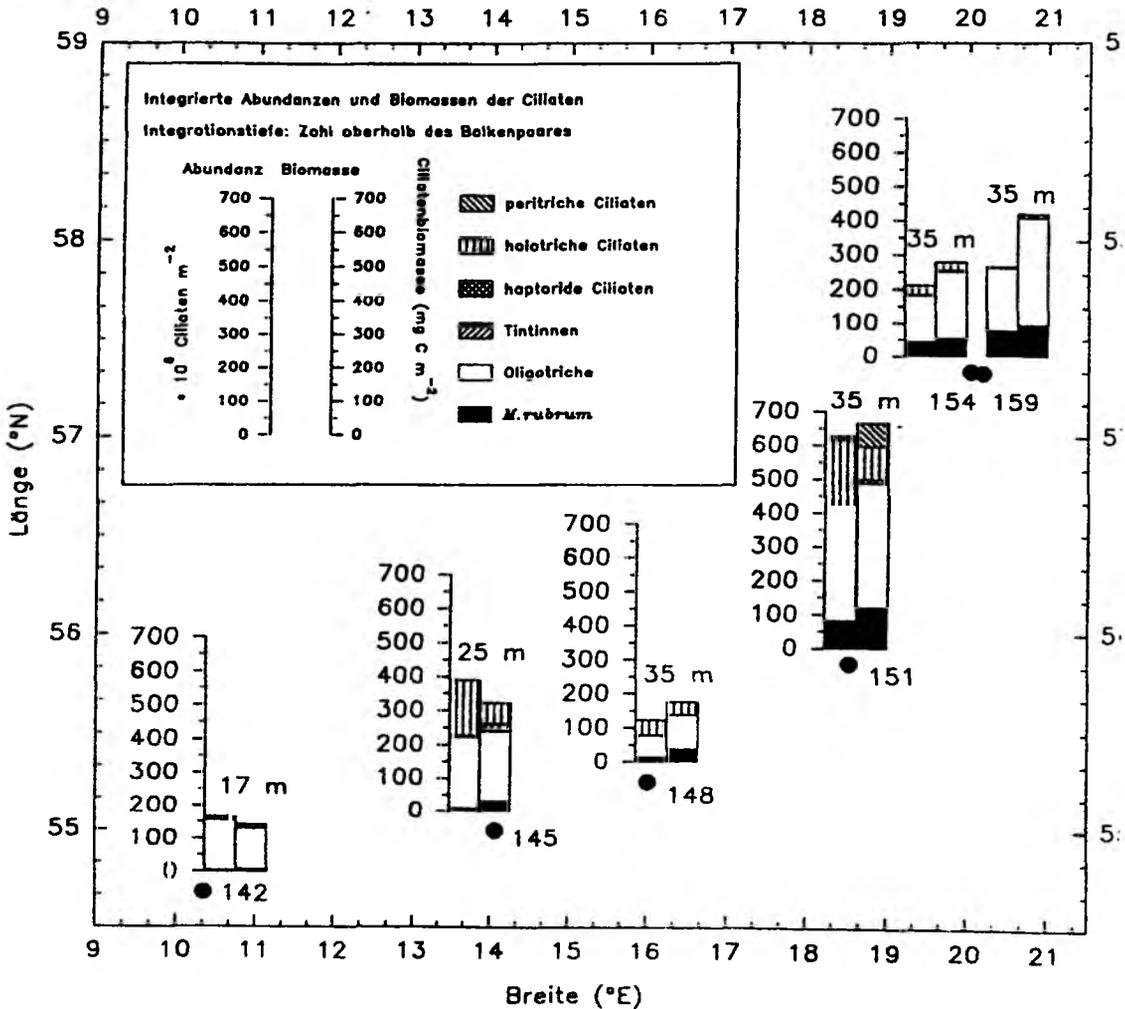


Abb. 29: Integrierte Zellzahlen (linker Balken des Balkenpaares) und Biomassen (rechter Balken) der Ciliaten an den Stationen von BAMBI. Die Integrationstiefe bis zur Oberfläche ist oberhalb des Balkens angegeben.

Tintinnen und haptoride Ciliaten waren selten. Die Biomasse von *Stenosomella ventricosa* erreichte fast 6 % der gesamten Ciliatenbiomasse an Station 145. Die mit fädigen Blaualgen an Station 151 assoziierten peritrichen Ciliaten, auf die etwa 10 % der Ciliatenbiomasse entfiel, bildeten etwa 2 % der integrierten Ciliatenabundanzen dieser Station.

#### 4.3.7 Vertikalverteilung der Ciliaten

Abb. 30 zeigt die vertikale Verteilung der Ciliatendichten und ihrer Biomassen an den verschiedenen Stationen. Innerhalb des beprobten Tiefenbereiches waren keine einheitlichen Tendenzen in der Vertikalverteilung erkennbar. So nahmen die Zelldichten der Ciliaten und ihre Biomassen an den Gotlandseestationen sowie in der Kieler Bucht allgemein mit der Tiefe ab, an anderen Stationen (145, 148, 151) war jedoch in der größten Probentiefe eine erneute Zunahme dieser Parameter festzustellen. Dennoch wurden die höchsten Werte der Ciliatenabundanzen und -biomassen im allgemeinen im Oberflächenbereich (obere 10 m) erzielt. Die Ciliatenkonzentrationen nahmen hier hohe Werte an und lagen zwischen 7000 und fast 44000 Zellen  $l^{-1}$  (St. 151). Dabei erreichten sie Biomassen von 8,5 (St. 142) bis zu  $58 \mu\text{g C } l^{-1}$  (St. 151).

Große Zelldichten ( $>20000 l^{-1}$ ) und Biomassen wurden an den Stationen 145 und 151 vor allem in 5 m Tiefe gefunden, an den Stationen 154 und 159 wurden bei mittleren Ciliatenabundanzen große Biomassen festgestellt. Vertikal waren jedoch z. T. erhebliche Unterschiede zu verzeichnen. Ein Beispiel hierfür gibt Station 145. Dort wurden in 5 m und 15 m Tiefe 27000 bzw. 19000 Ciliaten  $l^{-1}$  ermittelt, in 20 m Tiefe waren jedoch nur noch 1500 Zellen  $l^{-1}$  anzutreffen. Allerdings nahm diese Zahl in der nächstfolgenden Probentiefe (25 m) wieder auf Werte zu, die denen an der Oberfläche fast entsprachen ( $23000 l^{-1}$ ). Solche lokalen Minima in 20 bzw. 25 m Tiefe waren auch an St. 145, 148 und 151 festzustellen. Sie lagen entweder im größten Temperaturgradienten der Sprungschicht (St. 151, 25 m Tiefe) oder dicht oberhalb oder unterhalb davon (St. 148, 15 und 25 m; St. 145, 25 m).

Die Ciliatenpopulationen waren vor allem von *M. rubrum*, Oligotrichen und Holotrichen dominiert. *M. rubrum* wurde in allen Proben gefunden, jedoch in recht unterschiedlichen Abundanzen von weniger als 100 bis zu etwa 4100 Zellen  $l^{-1}$ . *M. rubrum* war in mittleren Tiefen von 20 m oftmals häufiger als in geringeren oder größeren Tiefen, so z. B. an St. 151, 154 und vor allem an St. 159, wo in 20 m Tiefe 4000 *M. rubrum*  $l^{-1}$  festgestellt wurden, während in den Proben oberhalb und

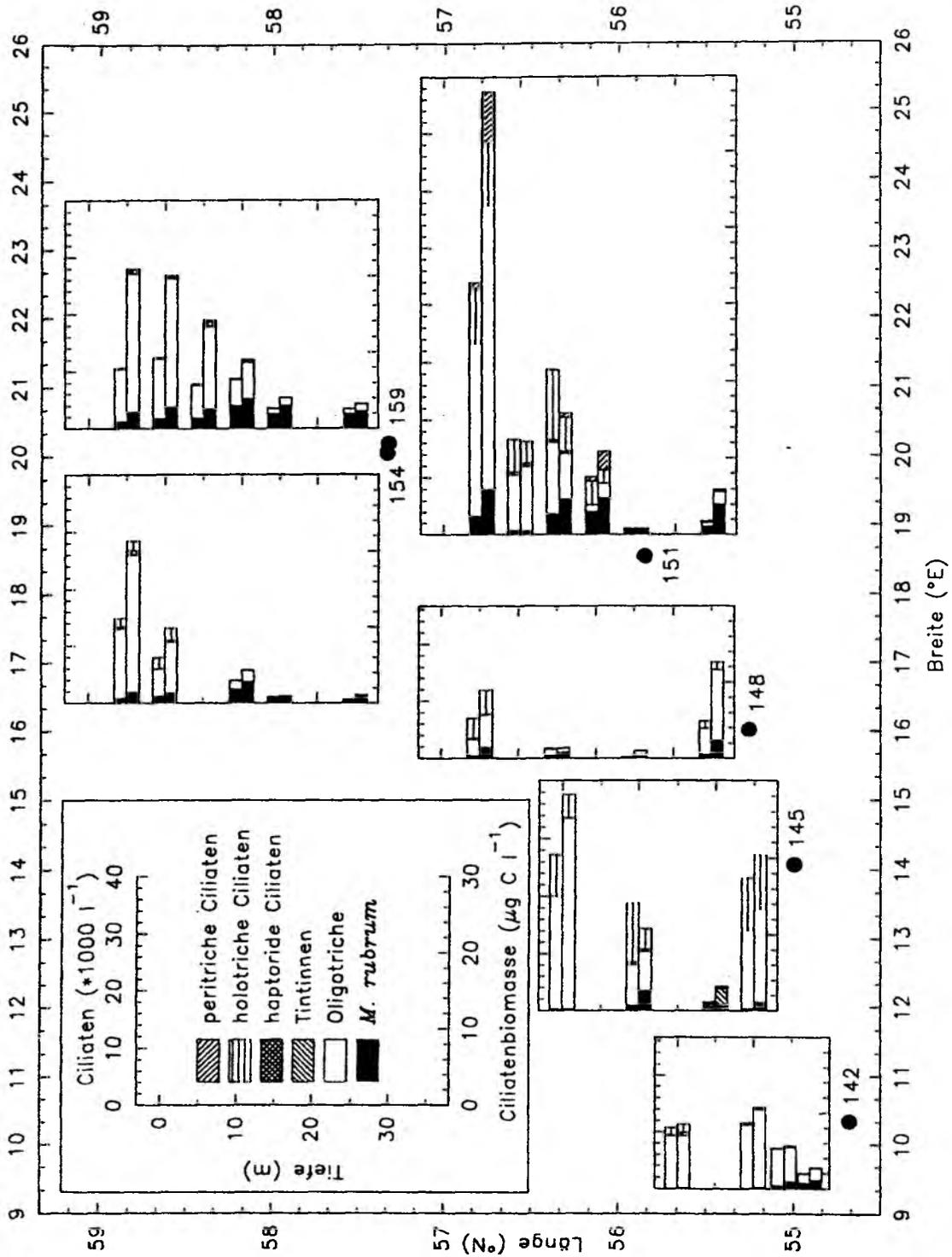


Abb. 30: Vertikalprofile der Ciliatenabundanzen (oberer Balken des Balkenpaares) und ihrer Biomassen (unterer Balken) an den Stationen von BAMBI.

unterhalb dieser Tiefe nur 1800 bzw. 2600 Zellen  $l^{-1}$  zu verzeichnen waren. Seine größte Abundanz erreichte *M. rubrum* demnach in 20 m Tiefe der Station 151, wo 4100 Zellen  $l^{-1}$  gezählt wurden, die eine Biomasse von  $4,5 \mu\text{g C } l^{-1}$  bildeten.

Weitaus höhere Zellzahlen und vor allem Biomassen waren den Oligotrichen zuzuschreiben. Diese dominierten die Populationen vorwiegend in den oberen 15 m, wo sie bis zu 96 % aller Ciliaten (St. 142, 10 m Tiefe) und 95 % der Biomassen der Ciliatengemeinschaft bildeten. Im Durchschnitt entfielen in den oberen 15 m der Wassersäule 69 % der Ciliaten und 70 % ihrer Biomasse auf Oligotriche. Eine sehr hohe Biomasse dieser Gruppe war mit  $37 \mu\text{g C } l^{-1}$  an Station 151 in 5 m Tiefe festzustellen.

Innerhalb der Oligotrichen waren vor allem kleine *Strombidium*-Arten, wie z. B. *S. dalum* und *S. delicatissimum*, sehr zahlreich. Dies galt vor allem für die westlichen Stationen 142 und 145, wo es sich bei bis zu 74 % aller Ciliaten um Vertreter dieser beiden Arten handelte. Ihre Biomassen beliefen sich dagegen nur auf bis zu 23 % der gesamten Ciliatengemeinschaft einer Tiefe.

Größere *Strombidium*-Arten, die im Einzelfall nur bis zu 14 % der Zellen stellten, konnten bis zu 36 % der Gesamtbiomassen beanspruchen.

An den westlichen Stationen dominierten *Strombidium*-Arten die Biomasse und vor allem die Zellkonzentrationen. Im Verlauf des Schnittes in Richtung NE nahm deren Häufigkeit und Bedeutung ab. Sie wurden zunehmend von *Strobilidium*-Arten, vor allem *S. undinum*, *S. sp. A* und *S. spiralis* verdrängt. So bildeten *S. undinum* und *S. sp. A* in Oberflächennähe der St. 151 zusammen zwar nur 19,4 % der Ciliaten, aber 28 % ihrer Biomasse. Obwohl die kleinen *Strombidium*-Arten mit fast 15500 Zellen  $l^{-1}$  fast doppelt so häufig waren wie die genannten *Strobilidium*-Arten, betrug ihre Biomassen demgegenüber jedoch nur weniger als ein Drittel. An Station 154 und 159 dominierte jedoch *S. undinum* allein die Zelldichten und Biomassen. In 5 m Tiefe der St. 154 waren 9100 Zellen  $l^{-1}$  oder 62 % aller Ciliaten Vertreter dieser Art. Dabei bildeten sie  $10,6 \mu\text{g C } l^{-1}$  oder 50 % der Biomasse. Zusammen mit der größeren Art *S. sp. A* (1400 Zellen  $l^{-1}$ ) bildeten diese beiden *Strobilidium*-Arten 71 % der Ciliaten und 76 % der Biomassen. An St. 159 war einer weiteren *Strobilidium*-Art, *S. spiralis*, in 5 m Tiefe mit nur 700 Zellen  $l^{-1}$  die gleiche Biomasse (etwa 28 % der Gesamtbiomasse) zuzuschreiben wie *S. undinum* mit 5150 Zellen  $l^{-1}$ . Die Bedeutung der kleinen *Strombidium*-Arten war demgegenüber vor allem in Hinsicht auf ihre Biomassen gering.

## 4. Ergebnisse

Aus der Gruppe der holotrichen Ciliaten war vor allem *Balanion* sp. mit Zellzahlen von bis zu 8800 Zellen  $l^{-1}$  (St. 145, 10 m) häufig. Dies entsprach einem Anteil von 47 % der Ciliaten in dieser Probe. Aufgrund ihrer geringen Größe war ihr Beitrag zur Biomasse jedoch mäßig (maximal 22 %; St. 145, 25 m).

### 4.3.8 Potentielle Produktion der Ciliaten

In Abb. 31 sind die potentiellen Produktionen der Ciliaten als integrierte Werte dargestellt. Eine hohe potentielle Produktion von  $716 \text{ mg C m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$  wurde für die Station mit der höchsten Ciliatenbiomasse, St. 151, errechnet. Demgegenüber belief sich diese an den Stationen 142 und 148 nur auf 140 bzw. 122  $\text{mg C m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$ .

Das Verhältnis der integrierten potentiellen Ciliatenproduktion einer Station zu seiner Biomasse (P/B) lag an den meisten Stationen dicht bei 1. An Station 148 betrug dieser Wert jedoch nur 0,70. Diese Ausnahme war auf den relativ hohen Anteil an der

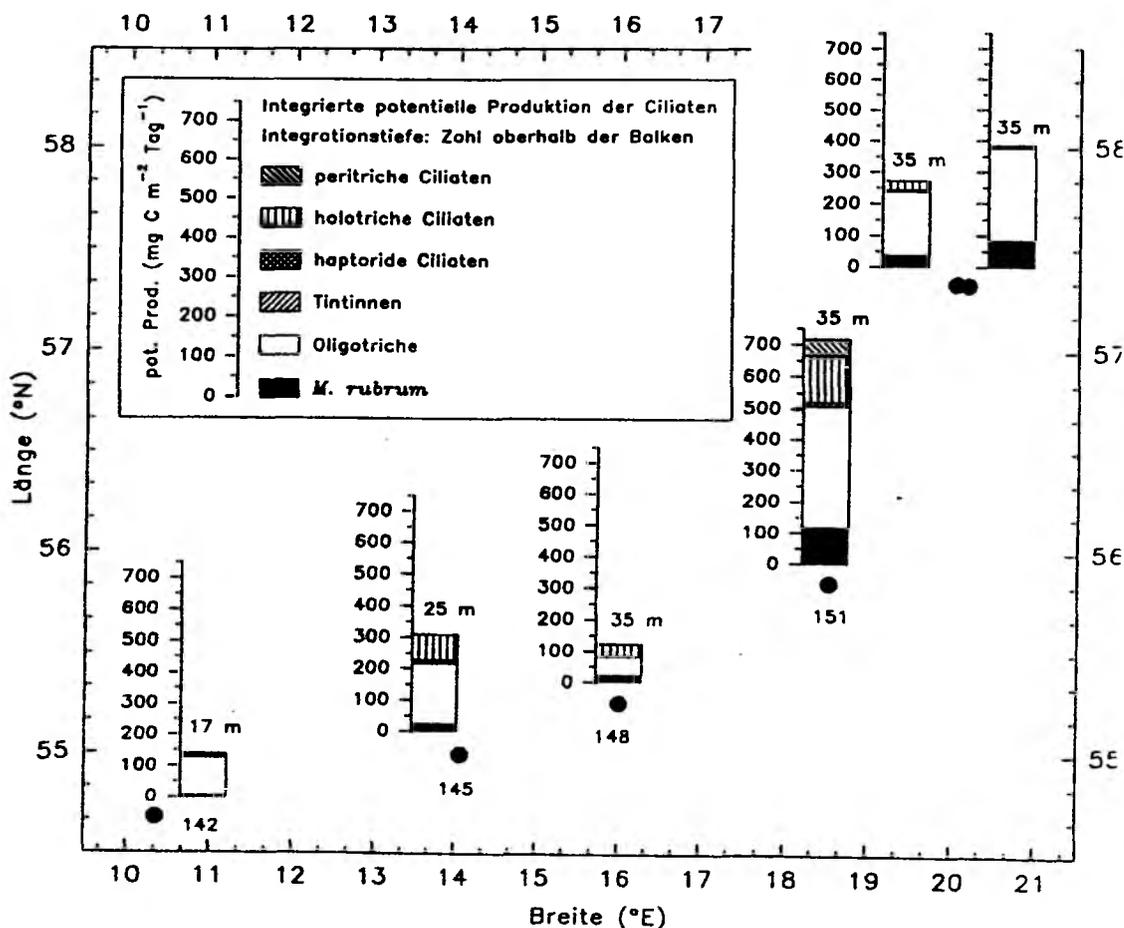


Abb. 31: Integrierte potentielle Produktion der Ciliaten an den Stationen von BAMBI.

Gesamtbiomasse zurückzuführen, der im tieferen Wasser bei relativ niedrigen Temperaturen einer entsprechend geringen Wachstumsrate unterlag. So waren an St. 148 im Tiefenintervall von 25 bis 35 m (Wassertemperatur 6,6 bis 6,0 °C) etwa 38,6 % der gesamten integrierten Ciliatenbiomasse der Station 148 zu finden. Der entsprechende Wert betrug an anderen Stationen maximal 8,7 % (St. 159).

Neben *M. rubrum* und holotrichen Ciliaten waren vor allem Oligotriche an der Ciliatenproduktion beteiligt. Die Bedeutung von *M. rubrum* stieg in dieser Hinsicht im Verlauf des Schnittes. Das galt sowohl für die Höhe als auch für den relativen Anteil an der Gesamtproduktion. So lag die potentielle Produktion von *M. rubrum* an St. 151 bei über 100 mg C m<sup>-2</sup> Tag<sup>-1</sup>, was einem Anteil von 14 % der gesamten potentiellen Ciliatenproduktion dieser Station entsprach. An Station 159 lag dieser Anteil sogar bei 22 %.

Hauptproduzenten innerhalb der Ciliatengemeinschaft waren jedoch oligotriche Ciliaten, die zwischen 47 (St. 148) und 88 % (St. 142) zur integrierten Gesamtproduktion der Ciliaten beitrugen.

An der Station mit geringsten Beiträgen seitens der Oligotrichen (St. 148) war etwa ein Drittel der Gesamtproduktion holotrichen Ciliaten zuzuschreiben, deren Bedeutung vor allem an den Stationen 148 bis 151 mit über 20 % zur Gesamtmenge erwähnenswert war.

Die vertikale Verteilung der Produktionsraten der Ciliaten (Abb. 32) spiegelt im wesentlichen die Verteilung der Biomassen an den Stationen wider. Die z. T. starken vertikalen Temperaturunterschiede hatten jedoch einen erheblichen Einfluß auf die Produktionsraten. Beispiele hierfür lieferten die Stationen 145 und 151. An St. 148 betrug die Ciliatenbiomasse in 5 m Tiefe (Wassertemperatur: 15,2 °C) nur etwa 70 % derjenigen, die in 35 m Tiefe festgestellt wurde. Dennoch war die Produktion an der Oberfläche dreimal größer als in 35 m Tiefe, wo die Wassertemperatur nur 6 °C betrug. An St. 151 lag das Verhältnis der potentiellen Produktionsrate in der Tiefe von 35 m (Wassertemperatur: 6,2 °C) zu der an der Oberfläche bei 0,02, das Verhältnis der Ciliatenbiomassen beider Tiefen lag dagegen bei 0,1. Die tägliche Ciliatenproduktion entsprach in den einzelnen Tiefen Werten von 21 bis 144 % der Biomasse.

Dementsprechend waren hohe Produktionsraten von bis zu etwa 60 µg C l<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> vor allem in der Deckschicht zu finden. Produktionsraten von mehr als 20

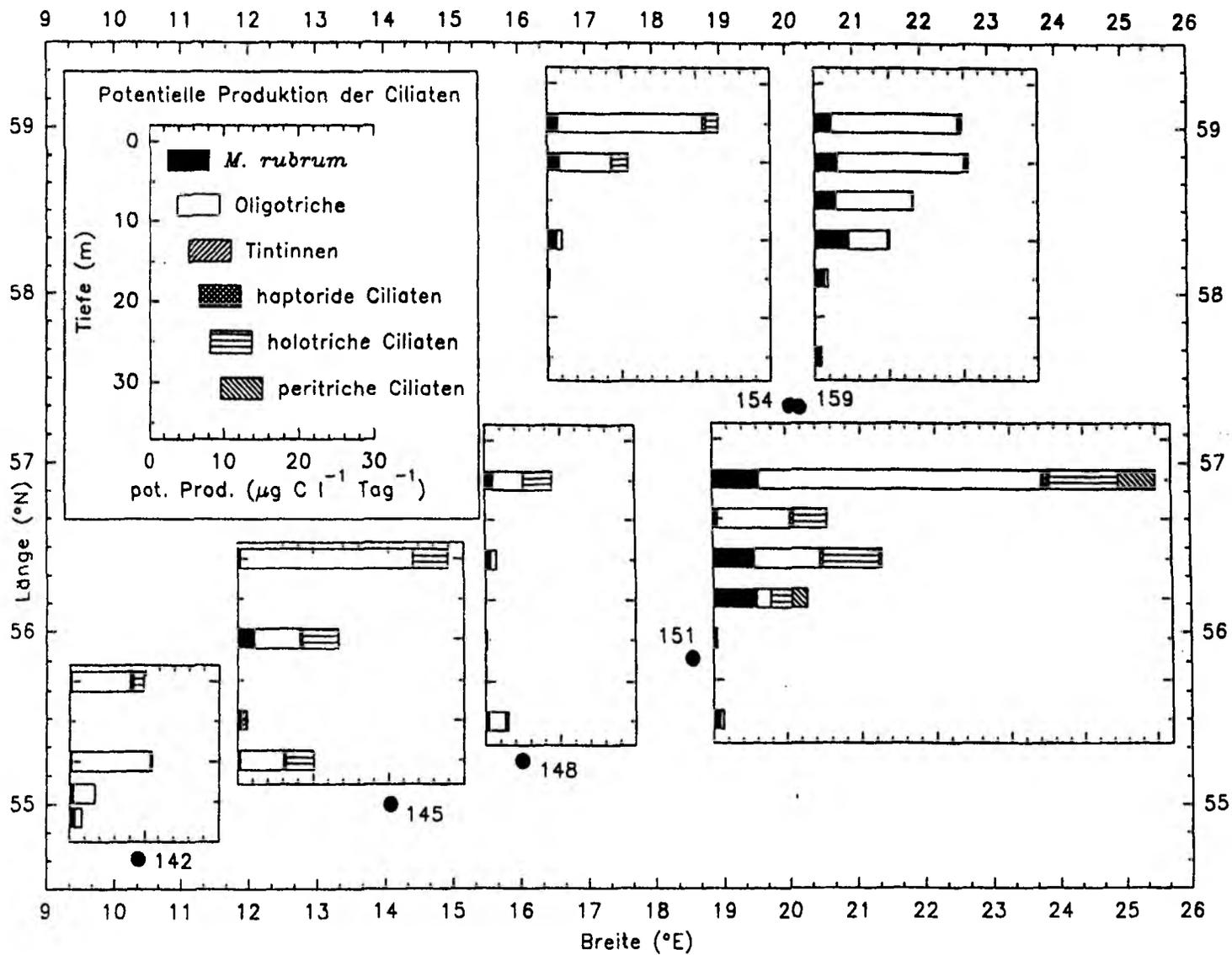
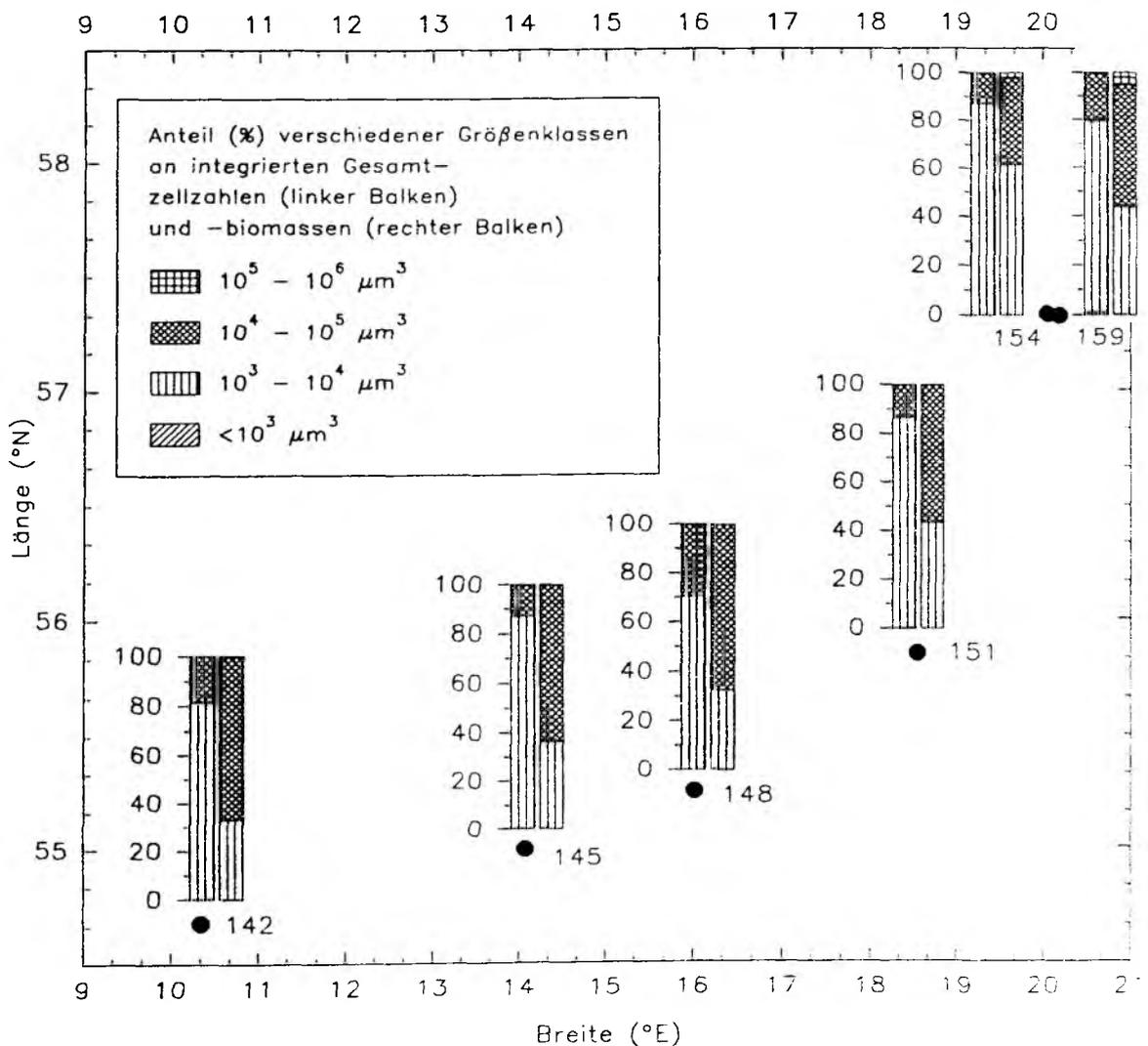


Abb. 32: Vertikalverteilung der potentiellen Produktion der Ciliaten von BAMBIL.

$\mu\text{g C l}^{-1} \text{ Tag}^{-1}$  wurden auch für den oberflächennahen Bereich der Stationen 145, 151 (bis 5 m Tiefe) und 159 (bis 10 m Tiefe) berechnet.

#### 4.3.9 Größenstruktur der Ciliaten von BAMBI

Da für die Auswertung der Proben die computerunterstützte Vermessung der Zellen nicht zur Verfügung stand, konnten im Vergleich zu den Proben von ARK 8/1 nur erheblich weniger Messungen vorgenommen werden. Eine Aufteilung der Zellen und ihrer Biomassen in verschiedene Größenordnungen zeigt Abb. 33 anhand integrierter Daten.



**Abb. 33:** Anteile (%) der Größenklassen an integrierten Gesamtzellzahlen (linker Balken) und -biomassen (rechter Balken) der Ciliaten.

Insgesamt wurden Zellvolumina gefunden, die nur vier Größenordnungen umfaßten. Zellen mit einer Größe von weniger als  $1000 \mu\text{m}^3$  sowie solche mit mehr als  $100000 \mu\text{m}^3$  wurden zwar gefunden, waren jedoch in Hinsicht auf die Beiträge sowohl zur Gesamtzellzahl als auch zur Gesamtbiomasse gering. Höchstens 1 % (St. 159) der Ciliaten war kleiner als  $1000 \mu\text{m}^3$ , ihre Biomasse zu vernachlässigen. Zellen über  $1 \cdot 10^5 \mu\text{m}^3$  waren zwar noch seltener, konnten aber aufgrund ihrer Größe immerhin bis zu 2 bzw. 5 % der Biomassen bilden.

Die bei weitem häufigsten Ciliaten (> 70 %, an St. 154 sogar 87 %) waren an allen Stationen zwischen  $1000$  und  $10000 \mu\text{m}^3$  groß. Ihre Biomasse erreichte jedoch maximal 61 % der gesamten integrierten Biomasse der Ciliaten an einer Station. Diese war dementsprechend vorwiegend auf die Zellen mit einer Größe zwischen  $10000$  und  $100000 \mu\text{m}^3$  zurückzuführen. Im mittleren und westlichen Teil des Schnittes waren dies mehr als 60 %, an den östlichen und nordöstlichen Stationen jedoch nur zwischen 40 und 60 %.

## 5. Diskussion

Die folgende Diskussion soll zunächst verschiedene, in dieser Studie angewandte Methoden kritisch beleuchten, um vor diesem Hintergrund eine differenzierte Bewertung der gefundenen Ergebnisse zu ermöglichen. Anschließend wird die Zusammensetzung der Populationen in der Grönlandsee und Ostsee mit denen aus anderen Meeresgebieten verglichen. Die Verbreitung verschiedener gefundener Arten soll unter Zuhilfenahme von Literaturdaten verglichen werden, um so zu einer Einschätzung darüber zu gelangen, ob die Populationen eher endemischen oder weit verbreiteten Charakter zeigen. Für die Grönlandsee wird erstmalig versucht, eine jahreszeitliche Sukzession planktischer Ciliatenpopulationen zu beschreiben. Abschließend soll die Bedeutung der Ciliaten im Nahrungsnetz beider Seegebiete beleuchtet werden.

### 5.1 Kritische Betrachtung angewandter Methoden

Die zunehmende wissenschaftliche Aufmerksamkeit, die sich in den letzten Jahren auf das Nahrungsnetz der Kleinstorganismen und ihrer Vertreter richtete, brachte die rasante Entwicklung völlig neuer Methoden zu ihrer Erfassung mit sich. Als Beispiele seien die Epifluoreszenzmikroskopie (Haas, 1982), automatische Bildanalyse (Sieracki & Webb, 1991) und Durchflußzytometrie (Burkill, 1987) genannt. Sehr schnell wurde deutlich, daß viele dieser Mikroorganismen sehr empfindlich und unterschiedlich auf die mit der Probennahme und -verarbeitung verbundenen Einflüsse reagieren.

Die früher weit verbreitete Benutzung von Pumpen zur Gewinnung großer Wassermengen aus verschiedenen Tiefen und ihre anschließende Filtration über Netzgaze unterschiedlicher Maschenweite (z. B. Beers & Stewart, 1967, 1969, 1971) ist zur Erfassung der Abundanzen planktischer Ciliaten aufgrund ihrer extremen Empfindlichkeit (Gifford, 1985) ungeeignet. In ähnlicher Weise führen Planktonfänge mit engmaschigen Netzen zu erheblicher Unterschätzung von Ciliatenzellichten (Sorokin, 1981; Smetacek, 1981).

So ist bekannt, daß insbesondere nackte Ciliaten nicht von der Gaze zurückgehalten werden oder sogar platzen (Gifford, 1993). Lediglich die gehäusetragenden Tintinnen lassen sich auf diese Weise anreichern (Gifford, 1993). Jedoch verlassen viele Tintinnen bei mechanischer Störung ihr Gehäuse (Paranjape & Gold, 1982; Pierce & Turner, 1992; Wasik & Mikołajczyk, 1994).

Gifford (1985) untersuchte die Reaktion lebender Oligotricher auf verschiedene Handling-Prozeduren. So führte eine Größenfraktionierung mit Gaze zu Verlusten von 23 bis 56 %, die auf mechanische Einflüsse zurückgeführt wurden. Die im allgemeinen als besonders schonend angesehene Reverse Filtration, die durch komplette Immersion der Filtergaze bei geringen Druckgradienten gekennzeichnet ist, führte zu noch höheren Verlusten. Diese lagen zwischen 75 und 77 % der Oligotrichen. Demgegenüber beziffert Sorokin (1981) die Verluste bei Konzentrierung auf über 95 %. Auch Putt (1990a) weist darauf hin, daß Oligotriche eine Filtration über die Schwerkraft, wie sie zur Fraktionierung benutzt wird, im allgemeinen nicht überleben. Das Umgießen von einem Gefäß in ein anderes verursachte Abnahmen der Zahl Oligotricher ebenso wie fortwährende langsame Durchmischung einer Probe mittels eines Planktonrades (Gifford, 1985; Ohman & Snyder, 1991).

Venrick *et al.* (1977) beobachteten ebenfalls das scheinbare Verschwinden ganzer Gruppen von Ciliaten in geschlossenen Gefäßen und weisen in diesem Zusammenhang auf daraus resultierende Schwierigkeiten bei physiologischen Ratenmessungen hin. Dale & Burkill (1982) berichten, daß Zellen von *M. rubrum* bei Kontakt mit Luftblasen platzen können. Gifford (1993) weist im Zusammenhang mit der Kultivierung Oligotricher neben der weitestgehenden Vermeidung jeglicher Turbulenzen in den Kulturgefäßen auch auf die Wichtigkeit penibler Sauberkeit hin. Kleinste Verunreinigungen in partikulärer oder Gasform (z. B. Dämpfe von Lösungs- oder Fixierungsmitteln; Tabakrauch; verunreinigte Bekleidung) können die erfolgreiche Kultivierung Oligotricher verhindern. Diese Beispiele verdeutlichen die Empfindlichkeit nackter Ciliaten auch gegenüber nichtmechanischen Einflüssen.

Nach Sorokin (1981) sollten zur Bestimmung von Ciliatenabundanzen nur Lebendzählungen durchgeführt werden, um vermutete, größere Verluste durch Fixierung zu vermeiden. Diese Zählungen sollten innerhalb einer Stunde nach Probennahme erfolgen. Auch Sime-Ngando *et al.* (1990) betonen die Notwendigkeit von Lebendzählungen. Dale & Burkill (1982) entwickelten hierzu spezielle Kammern, die Temperaturerhöhungen bei der Mikroskopie minimieren und die Zählung durch gitterartige Einsätze erleichtern. Die Lebendzählung planktischer Ciliaten erfordert Erfahrung und außerdem genügend hohe Zelldichten, um bei geringen Probenvolumina ausreichend hohe Zählereignisse zu erzielen (Sime-Ngando *et al.*, 1990). Dale & Burkill (1982) führten beispielsweise ihre Lebendzählungen an Proben mit hohen Zelldichten von 18000 bis 225000 l<sup>-1</sup> durch, die aus dem neritischen und Ästuarbereich stammten.

Da diese Voraussetzungen oftmals nicht erfüllt werden können und Lebendzählungen auf See schwierig sind, müssen Proben zur späteren Analyse mit Fixierungsmitteln konserviert werden. Verschiedene Färbeverfahren (z. B. die Protargolfärbung) lassen sich außerdem nur mit fixiertem Material durchführen. Hier treten zusätzliche Schwierigkeiten auf, die in hohem Maße vom Fixierungsmittel abhängig sind.

Bei jeder Fixierung ist mit Verlusten von Zellen zu rechnen, die zum Teil erheblich sein können. Das gleiche Fixierungsmittel kann unterschiedliche Taxa verschieden gut oder schlecht konservieren, und der Fixierungsprozeß kann die Zellgröße und ihre Morphologie verändern, letztere oftmals bis zur Unkenntlichkeit (Gold, 1970). Montagnes & Lynn (1991) weisen auf die Schwierigkeiten hin, zu denen unzureichende Fixierungen bei Originalbeschreibungen von Ciliaten führen.

Aufgrund der Bedeutung, die der Fixierung der Organismen für die Bearbeitung von Proben zukommt, sind in jüngster Zeit zahlreiche Publikationen erschienen, die sich mit ihren Auswirkungen auf planktische Ciliaten befassen. Übliche Fixierungsmittel sind z. B. Formalin, Glutaraldehyd, Lugol oder Bouin'sche Lösung, die in verschiedenen Konzentrationen und pH-Werten eingesetzt werden.

Verschiedene Autoren weisen aufgrund geringster Verlustraten auf die Überlegenheit der Fixierung mit angesäuerter Lugol-Lösung hin (Leakey *et al.*, 1994a; Jerome *et al.*, 1993), wobei jedoch sehr hohe Schrumpfraten der Zellvolumina in Kauf genommen werden müssen (Choi & Stoecker, 1989; Stoecker *et al.*, 1994; Putt & Stoecker, 1989; Ohman & Snyder, 1991). Die Eigenfärbung des Zellplasmas durch Lugol erschwert jedoch die Mikroskopie und Identifikation der Ciliaten und schließt Epifluoreszenzmikroskopie und Protargolfärbungen aus. Verschiedene Techniken zur nachträglichen Entfernung der Lugol-Eigenfärbung ("Delugolization"; Sherr & Sherr, 1993; Montagnes & Lynn, 1993) führten zu mangelhaften Protargolpräparaten (eigene, unveröffentlichte Daten).

Leakey *et al.* (1994a) sowie Stoecker *et al.* (1994) verglichen verschiedene Fixiermittel miteinander. Die Fixierung mit 5 %iger Bouin-Lösung, die auch für die QPS benutzt wurde, zeigte dabei bezüglich der Zellzahlen nur geringe Abweichungen gegenüber dem jeweils besten Fixierungsmittel (Lugol). So bestimmten Leakey *et al.* (1994a) mittlere Verluste gegenüber Lugol von 11,5 %, jedoch waren sie nur in einem Fall (*Balanion* sp.: 39,2 %) signifikant. Stoecker *et al.* (1994) zählten nur etwa 7 % mehr Zellen bei Fixierung mit 10 %iger saurer Lugol'scher Lösung als bei der mit 5 % Bouin's. Auch diese Differenz war nicht als signifikant anzusehen. Beiden

Publikationen fehlen jedoch Schätzungen der Verlustraten bei Lugolfixierung. Sime-Ngando *et al.* (1990) geben hierfür einen Wert von 23 % an. Die Verluste bei Fixierung mit Formaldehyd (1 bzw. 2 % Endkonzentration) gegenüber Lugol'scher Lösung werden von Leakey *et al.* (1994a) und Stoecker *et al.* (1994) dagegen mit 35,5 bzw. 36 % beziffert. Die Kombination dieser Werte mit dem von Sime-Ngando *et al.* (1990) ergibt also Verluste bei Formalinfixierung von schätzungsweise 50 %. Dies ist erheblich mehr als bisher angenommen. Sime-Ngando *et al.* (1990) geben bei direktem Vergleich mit Lebendzählungen der Ciliaten Verluste für Formalinfixierung von 31 % an, frühere Schätzungen von Stoecker *et al.* (1987, 1989) sowie Dale & Burkill (1982) gehen von Verlusten zwischen 10 und 20 % aus. Diese können jedoch zwischen verschiedenen Taxa stark differieren. So berichten Snyder & Ohman (1991), daß 87 % der Zellen von *Strombidinopsis cheshiri* bei der Fixierung mit Bouin'scher Lösung platzen\*).

Das Ergebnis von Zellzählungen fixierter Proben kann jedoch auch durch eine möglicherweise erforderliche Präparation der Proben sowie durch die Zählstrategie selbst beeinflusst werden. So kann es bei der Filtration fixierter Proben (z. B. Epifluoreszenzzählungen, QPS-Zählung) zur Zerstörung von Ciliaten auf dem Filter kommen (Montagnes & Lynn, 1987). Deshalb wurde in der vorliegenden Arbeit darauf geachtet, den Filtrationsunterdruck möglichst gering zu halten (<200 mbar; Montagnes & Lynn, 1987). Die Einbettung von QPS-Filtern in Agar stellt einen kritischen Schritt dar, der Erfahrung und Übung erfordert. Er wurde durch eigene Modifikationen der QPS-Technik verbessert (vgl. Kap. 3.2.1.2).

Montagnes & Lynn (1987) verglichen die Zählergebnisse der QPS-Technik mit solchen aus Lebend- und Utermöhlzählungen. Lebendzählungen lieferten die höchsten Zelldichten und geringsten Standardabweichungen. Die Utermöhl- und QPS-Technik lieferten bei Zählungen von Ciliatengemeinschaften aus dem Freiland keine signifikanten Unterschiede. Die Zählung von Parallelproben könnte in diesem Zusammenhang Aufschluß über die Variabilität der Zählergebnisse geben. Allerdings sind sie mit einem erheblichen Mehraufwand an Zählerarbeit verbunden. In dieser Studie wurde Wert auf die Zählung ganzer Filter gelegt, um bei Proben mit geringen

---

\*) Ironischerweise war die Empfindlichkeit gegenüber Fixierung für diese Art namensgebend. Der Umstand, daß nach Platzen der Zellen bei Kontakt mit Fixierungsmittel die adorale Membranellenzonenzone als erkennbarer Überrest zurückbleibt, erinnerte die Autoren an die Cheshire-Katze aus "Alice im Wunderland". Diese verschwand, ließ jedoch dabei ihr Lächeln zurück.

Zelldichten die Anzahl der Zählereignisse zu maximieren und gleichzeitig Verfälschungen des Zählergebnisses durch ungleiche Verteilung der Organismen auf dem Filter auszuschließen. Dadurch wird der Zeitaufwand für die Zählung einer Probe sehr hoch (Epifluoreszenz: ca. 1 - 2 h; QPS: oft >4 h). Deshalb wurde auf Parallelzählungen zugunsten der Untersuchung weiterer Proben verzichtet.

Die Überlegungen zur Problematik der Fixierung und Präparation der Filter machen deutlich, daß die Zählergebnisse Mindestabschätzungen darstellen.

Die Anzahl der Zählereignisse beeinflusst die Genauigkeit des Zählergebnisses erheblich. Edler (1979) gibt für die Zählung nach dem Utermöhl-Verfahren Abschätzungen für maximale Zählfehler in Abhängigkeit von der Anzahl an Zählereignissen:

Zählereignisse	maximaler Fehler:
4	±100 %
16	±50 %
50	±28 %
75	±24 %
100	±20 %
400	±10 %
40000	±1 %.

Die Ergebnisse der vorliegenden Studie basieren auf 23 bis 213 (Epifluoreszenzzählungen von ARK IX/1a+b; Mittelwert: 73) bzw. 11 bis 605 (QPS-Zählungen, Mittelwerte: ARK VIII/1: 168; BAMBI: 214) Zählereignissen. Dies ergibt nach Edler (1979) maximale Gesamtzählfehler, die im Mittel etwa 25 % (Epifluoreszenzzählungen von ARK IX/1a+b) bzw. zwischen 10 und 20 % (QPS-Zählungen) betragen.

Große Unsicherheiten bestehen hinsichtlich der Berechnung der Ciliatenbiomassen. Diese basiert üblicherweise auf der Ermittlung von Zellvolumina, die nach Vermessung der Zellen und Zuordnung passender geometrischer Körper berechnet werden. Mit Hilfe eines Umrechnungsfaktors kann dann das Zellvolumen in Kohlenstoffäquivalente umgewandelt werden.

Die Vermessung der Ciliaten während der Durchführung von Lebendzählungen ist aufgrund ihrer hohen Motilität nur in narkotisiertem Zustand oder unter Zuhilfenahme von Videotechnik möglich.

Ciliaten können ihr Zellvolumen bei Fixierung z. T. erheblich ändern. Im allgemeinen ist mit einer Schrumpfung der Zellen nach Fixierung zu rechnen, die vor allem vom Fixierungsmittel und seiner Konzentration abhängt. Ohman & Snyder (1991) konnten an *Strombidium* sp. zeigen, daß die Organismen unmittelbar nach Lugolfixierung (ca. 2 min) zunächst anschwellen, jedoch anschließend schnell schrumpften. Nach etwa 24 h war keine wesentliche Volumenänderung mehr festzustellen, die Zellen hatten aber nur noch 51 bis 61 % ihres ursprünglichen Volumens. Allerdings bestanden Unterschiede zwischen Zellen aus stationärer und solchen aus exponentieller Wachstumsphase. Letztere zeigten höhere Schrumpfraten.

Die Volumenverringerung nach Fixierung mit Bouin ist nach Untersuchungen von Leakey *et al.* (1994a) und Stoecker *et al.* (1994) geringer als bei Lugolfixierung, jedoch ist bei QPS-Präparaten infolge der Entwässerung mit einer zusätzlichen Größenabnahme zu rechnen. So berechneten Jerome *et al.* (1993) Schrumpfungen der Ciliaten nach QPS-Präparation auf 30 bis 65 % ihres Lebendzellvolumens, Bockstahler & Coats (1993) fanden demgegenüber mittlere Schrumpfungen auf 65 %. Allerdings können sich Vorder- und Hinterende von Zellen bei *Strombidium acutum* in dieser Hinsicht unterschiedlich verhalten (Jerome *et al.*, 1993). Dies kann Auswirkungen auf die Wahl geeigneter geometrischer Körper zur Simulation der Zellmorphologie haben. Ohman & Snyder (1991) berichten von morphologischen Unterschieden zwischen *Strombidium* sp. aus exponentieller und stationärer Wachstumsphase, die unterschiedliche geometrische Körper zur Zellapproximation erforderten.

Im Gegensatz zum volumenspezifischen N-Gehalt, der sich zwischen exponentieller und stationärer Wachstumsphase um einen Faktor von 2 unterschied, waren nur geringe Unterschiede hinsichtlich des Kohlenstoffanteils der Zellen zu verzeichnen. Der von Ohman & Snyder (1991) an *Strombidium* sp. aus der exponentiellen Wachstumsphase ermittelte Umrechnungsfaktor von Zellvolumen in Kohlenstoff ( $0,148 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$ ) differierte nur geringfügig von dem von Putt & Stoecker (1989) für Oligotriche ermittelten Faktor ( $0,14 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$  für Formalinfixierung), auf den auch in dieser Studie zurückgegriffen wurde. Dennoch kann der spezifische Kohlenstoffanteil verschiedener Ciliatentaxa erhebliche Unterschiede aufweisen.

Ohman & Snyder (1991) ermittelten für *Uronema marina* Kohlenstoffgehalte, die mit  $0,323 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$  mehr als doppelt so groß waren wie die von *Strombidium* sp. Berücksichtigt man ferner, daß sich die mittleren Zellvolumina einer wachsenden *Strombidium*-Kultur binnen kurzer Zeit (12 h) verdoppeln und insgesamt um den Faktor 3 differieren können (Jonsson, 1986), so ist von einer erheblichen Unsicherheit bei der Bestimmung der Ciliatenbiomassen auszugehen.

Neben den angesprochenen methodischen Unsicherheiten sind die z. T. erheblichen natürlichen Variabilitäten bei der Bewertung der Zählergebnisse zu berücksichtigen. So können kleinskalige Phänomene zu Massenakkumulationen planktischer Ciliaten führen. Die von *M. rubrum* bekannte Phototaxis (Lindholm, 1981, 1985) kann in Langmuir-Zellen oder Auftriebsgebieten zu einer starken Anreicherung der Ciliaten führen (Taylor, 1982).

Kils (1993) beobachtete in Mikroschichten von 2 bis 4 mm Breite und 8 bis 340 mm Dicke Anreicherungen der Tintinne *Stenosemella nucula*, die zu Zelldichten von bis zu  $2,15 \cdot 10^8 \text{ l}^{-1}$  führten. Dabei erzeugten die Organismen Mikroturbulenzen, die wiederum ihre eigene Konzentrierung förderten.

Neben der Bestimmung der Biomassen (standing stocks) von Organismen ist zur Bestimmung von Stoffflüssen eine Abschätzung ihrer Produktion unerlässlich. Es liegt nahe, hierzu die Biomassen zu Beginn und Ende eines Wachstumsexperimentes unter Labor- oder Freilandbedingungen zu ermitteln. Ihre Veränderung (Zuwachs) entspricht der tatsächlichen (Netto-) Produktion während der Inkubationszeit. Solche direkten Methoden sind jedoch aufgrund der geschilderten Empfindlichkeit der Ciliaten und der daraus resultierenden Unsicherheiten im Freiland schwierig. Außerdem müssen insbesondere bei niedrigen Temperaturen lange Inkubationszeiten (oftmals 24 oder 48 h) in Kauf genommen werden, um Veränderungen in ausreichender Höhe feststellen zu können. Dabei ist es häufig schwierig, konstante Bedingungen (z. B. Futterangebot) beizubehalten (Venrick *et al.*, 1977).

Indirekte Ansätze versuchen deshalb, diese Schwierigkeiten weitgehend zu minimieren oder zu umgehen. So ließe sich die Produktion von Organismen beispielsweise über ihren Wegfraß und ihre Wachstumseffizienz abschätzen. Serial Dilution Experimente, wie sie erstmals von Landry & Hasset (1982) eingesetzt wurden, bieten die Möglichkeit, die Ingestion der Futterorganismen (i. a. Phytoplankton) und deren Wachstumsrate gleichzeitig und unter Minimierung von Störungseinflüssen zu bestimmen. Sie wurden in den letzten Jahren erfolgreich zur Bestimmung der

Grazingaktivität des Mikrozooplanktons eingesetzt (z. B. Paranjape, 1987, 1988; Gifford, 1988; Antia, 1991; Thiele-Gliesche, 1992; Landry *et al.*, 1993; Kamiyama, 1994; Reitmeier, 1994). Deren verschiedene Vertreter (vor allem Protozooplankter wie Ciliaten und Dinoflagellaten, aber auch Metazoen, z. B. Nauplien) haben jedoch recht unterschiedliche Wachstumseffizienzen, so daß die Bestimmung der gemeinschaftlichen Produktion einzelner Gruppen sehr unsicher wird.

Verschiedene Autoren (Sherr & Sherr, 1983; Coats & Heinbokel, 1982) versuchten deshalb, das Wachstum von Ciliaten über die Bestimmung der Häufigkeit sich teilender Zellen (frequency of dividing cells, FDC) zu ermitteln. Dies setzt jedoch erhebliche Erfahrung und Kenntnisse über den Zellzyklus und die Dauer seiner Einzelschritte voraus. Verschiedene Stadien des Zellzyklus sind nach Anfärbung der Kerne mit Farbstoffen anhand bestimmter Muster voneinander unterscheidbar. Heinbokel (1987; 1988) konnte über die FDC nachweisen, daß Tintinnen sich bevorzugt nachts oder nachmittags teilen. Aufgrund der genannten Schwierigkeiten kam diese Methode jedoch nur selten zur Anwendung.

Andere indirekte Methoden versuchen, Ergebnisse aus Laboruntersuchungen auf das Freiland zu übertragen. So ermittelten verschiedene Studien Wachstumsraten von Ciliaten, die unter definierten Temperatur- und Futterbedingungen kultiviert wurden. Da sie üblicherweise unter Minimierung der Mortalität gewonnen wurden, ist ihre Übertragung auf Freiwasserverhältnisse jedoch nur unter Vorbehalt möglich.

Natürliche Mortalität geht in erster Linie auf Freifeinde der Ciliaten zurück. Auch Parasiten können zu erheblicher Mortalität von Ciliaten beitragen (Stoecker *et al.*, 1983). So ist der parasitische Dinoflagellat *Dubosquella cachoni* für *Eutimninus pectinis* lethal. Bis zu 50 % der Zellen dieser Tintinnenart waren nach Beobachtungen von Coats & Heisler (1989) in der Chesapeake Bay befallen. Coats *et al.* (1994) schätzen die durch *Dubosquella aspida* täglich verursachte Mortalität bei *Favella panamensis* auf bis zu 68 % seiner Biomasse. Crawford (1992) entdeckte einen Epibionten auf *M. rubrum*, bei dem es sich möglicherweise um einen Parasiten handelt.

Ebenso können Exsudate von Phytoplanktern (z. B. von *Alexandrium tamarense*, der bisweilen "Red Tides" bildet) über die Zerstörung der Zellmembran zur Lyse von Ciliaten führen (Hansen, 1989). Ob planktische Ciliaten auch von Viren befallen werden, ist derzeit nicht bekannt. Die von Viren verursachte Mortalität in so

verschiedenen Gruppen wie Bakterien, Cyanobakterien, Phyto- und auch Metazooplanktern (Fuhrman & Suttle, 1993) läßt dies jedoch vermuten.

Ein starker Einwand, der gegen die Übertragung von Wachstumsraten aus Kulturversuchen auf Freilandverhältnisse erhoben werden kann, betrifft die Optimierung des Futterangebotes. So wird gewöhnlich versucht, die Organismen in exponentieller Wachstumsphase zu halten und maximale Wachstumsraten zu erzielen. Sie dürften im Freiland aufgrund von Futterlimitierung vermutlich erheblich geringer sein (Banse, 1982).

Dies gilt auch für die Produktionsabschätzungen in der vorliegenden Studie. Sie basieren auf einer von Montagnes *et al.* (1988a) vorgeschlagenen Formel, die das Wachstum der Ciliaten in Abhängigkeit von Temperatur und Zellgröße beschreibt. Sie stützt sich auf eine multiple Regression zwischen diesen Parametern und publizierten (Fenchel, 1968; Finlay, 1978) Wachstumsraten. Diese Wachstumsraten wurden bei Temperaturen von 8,5 bis 20 °C an benthischen Ciliaten des Süß- und Meerwassers und unter nicht futterlimitierten Bedingungen ermittelt (Leakey *et al.*, 1992). In der vorliegenden Studie sowie der von Montagnes & Lynn (1989) wurde auch die Produktion des autotrophen *M. rubrum* anhand dieser Formel berechnet. Wachstumsraten für diesen Phytoplankter sind bisher nicht bekannt. Jedoch berechneten Stoecker *et al.* (1991) stündliche Kohlenstofffixierungen von *M. rubrum*, die bei Lichtsättigung und Temperaturen von 15 bis 22 °C maximal 14 % des Körperkohlenstoffs betragen. Bei einer Respiration von 4,6 % des zuvor fixierten Kohlenstoffs (Smith & Barber, 1979) wären nach grober Kalkulation Nettofixierungen von stündlich 10 % des Körperkohlenstoffs denkbar, die etwa zwei Zellteilungen pro Tag zuließen. Für eine Zellgröße von 7840  $\mu\text{m}^3$  (vgl. Kap. 4.2.14) und eine Temperatur von 18 °C liefert die Formel von Montagnes *et al.* (1988a) eine Generationszeit von 10 h, die der Überlegung genau entspricht.

Im weiteren soll der Frage nachgegangen werden, welche Auswirkungen die Anwendung der Formel von Montagnes *et al.* (1988a) zur Produktionsabschätzung bei Verlassen des Temperaturbereiches von 8,5 bis 20 °C hat.

Gilron & Lynn (1989) verglichen Wachstumsraten von Tintinnen, die sie unter Ausschluß von größeren Freßfeinden auf direkte Weise ermittelten, mit denen nach Montagnes *et al.* (1988a). In den Gewässern von Kingston Harbour, Jamaika, für die eine Temperatur von 28 °C typisch war, stellten sie erhebliche Unterschiede zwischen direkt und indirekt ermittelten Wachstumsraten fest. Die nach Montagnes *et al.*

(1988a) berechneten Wachstumsraten übertrafen die direkt ermittelten etwa um eine Größenordnung. Die Autoren führen diese Diskrepanz vor allem auf Futterlimitierung der Freilandpopulationen zurück.

In Abb. 34 ist die nach Montagnes *et al.* (1988a) berechnete Generationszeit von Ciliaten verschiedener Größe als Funktion der Temperatur dargestellt. Man erkennt, daß sich ein sehr kleiner Ciliat ( $500 \mu\text{m}^3$ ; ESD  $\approx 10 \mu\text{m}$ ) bei einer Temperatur von  $0^\circ\text{C}$  demnach ungefähr alle zwei Tage teilt, während dies bei einem großen ( $2 \cdot 10^5 \mu\text{m}^3$ ; ESD  $\approx 73 \mu\text{m}$ ) nur etwa alle 16 Tage der Fall ist. Bei niedrigen Temperaturen werden die Generationszeiten nach Montagnes *et al.* (1988a) auch bei Ciliaten mittlerer Größe (z. B.  $5000 \mu\text{m}^3$ ) sehr lang.

In einer kürzlich erschienenen Saisonalstudie der planktischen Ciliaten des südlichen Kattegats bestimmten Nielsen & Kjørboe (1994) die Wachstumsraten auf direkte Weise. Dabei wurde ein Temperaturbereich von  $4$  bis  $17^\circ\text{C}$  abgedeckt und größere Freßfeinde ausgeschlossen. Die Autoren geben ebenfalls eine Formel zur Berechnung der Wachstumsraten als Funktion von Zellgröße und Temperatur an. Sie führt bei den

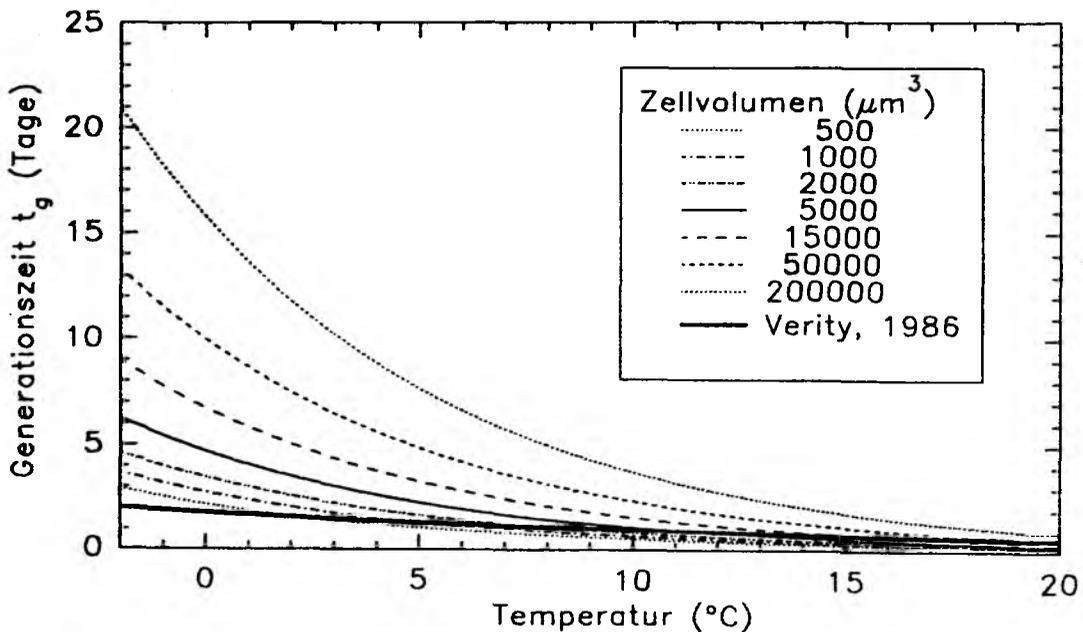


Abb. 34: Generationszeiten von Ciliaten verschiedener Zellgröße in Abhängigkeit von der Temperatur. Grundlage: Formel von Montagnes *et al.* (1988a) bzw. Verity (1986). Einzelheiten siehe Text.

oben genannten Zellgrößen zu Generationszeiten, die bei 0 °C zwischen 1,2 und 5,1 Tagen liegen. Dementsprechend würden sich die Zellen etwa 2 bis 3 mal häufiger teilen als nach der Formel von Montagnes *et al.* (1988a) vorausgesagt. Die Produktionen der Ciliatengemeinschaften von ARK VIII/1 wären nach der Formel von Nielsen & Kiørboe (1994) 2,1 bis 2,9 mal größer als die in der vorliegenden Studie berechnet.

Auch Verity (1986) konnte saisonal Wachstumsraten für Tintinnengemeinschaften der Narragansett Bay bestimmen. Sein Datensatz umfaßte einen Temperaturbereich von -1 bis 24 °C. In seine Regression zur Voraussage der Wachstumsraten geht als unabhängiger Parameter jedoch nur die Temperatur ein, während die Größe der Tintinnen unberücksichtigt bleibt. Die ermittelte Beziehung (Formel (2) in Verity, 1986) ist ebenfalls in Abb. 34 dargestellt. Sie liefert bei niedrigen Temperaturen noch wesentlich kürzere Generationszeiten. Übertragen auf die Daten von ARK VIII/1 führt dies zu Produktionswerten, die die nach Montagnes *et al.* (1988a) berechneten um das 3,0 bis 6,9fache übersteigen.

Die großen Unterschiede der auf drei verschiedene Weisen berechneten Produktionswerte verringern sich mit steigender Temperatur. Für die Daten von BAMBI liefert die Anwendung der Formel von Montagnes *et al.* (1988a) zwar immer noch die niedrigsten Produktionsraten, jedoch werden diese nach dem Modell von Nielsen & Kiørboe (1994) nur noch um maximal 92 % übertroffen. Das Verhältnis der Produktionsraten nach Verity (1986) zu denen nach Montagnes *et al.* (1988a) liegt für die BAMBI-Daten zwischen 0,6 und 2,6.

Obwohl die benutzte Formel von Montagnes *et al.* (1988a) eher Überschätzungen nahelegt (Kriterium der Futterlimitierung), ist aufgrund der o. a. Überlegungen (z. B. auch Fixierverluste) anzunehmen, daß es sich bei den Produktionsabschätzungen in der vorliegenden Arbeit um Minimalabschätzungen handelt. Dies dürfte vor allem für die Grönlandsee mit ihren niedrigen Wassertemperaturen gelten.

## 5.2 Zusammensetzung der Populationen und Verbreitung von Arten

In der vorliegenden Studie wurde *M. rubrum* als photoautotropher Ciliat den phagotrophen Formen gegenübergestellt. Letztere können wiederum in nackte (aloricat) Vertreter und gehäusetragende Tintinnen eingeteilt werden. Nackte planktische Ciliaten dominierten hinsichtlich ihrer zahlenmäßigen Bedeutung und ihrer

Biomasse in dieser Studie sowohl in der spätwinterlichen und sommerlichen Grönlandsee als auch in der Ostsee über Tintinnen. Dies steht im Einklang mit den meisten vergleichbaren Studien dieser oder anderer Meeresgebiete (z. B. Gradinger, 1986; Strom *et al.*, 1993; Reitmeier, 1994; Nielsen & Kiørboe, 1994). So schätzen Pierce & Turner (1992), daß die Zelldichten aloricator Ciliaten die der Tintinnen gewöhnlich um den Faktor 2 bis 10 übertreffen. Sorokin (1981) führt etwa 70 bis 95 % der Ciliatenbiomassen planktischer Populationen verschiedener Meeresgebiete auf nackte Vertreter zurück. Smetacek (1981) kommt in seiner saisonalen Untersuchung des Protozooplanktons an einer küstennahen Station in der Kieler Bucht zu der Auffassung, daß die Biomasse der Tintinnen über weite Teile des Jahres vernachlässigbar ist gegenüber der aloricator Formen.

Jedoch können Tintinnen lokal oder temporär von erheblicher Bedeutung vor allem im neritischen Bereich sein. So berichten Capriulo & Carpenter (1983), daß Tintinnen fast während des ganzen Jahres die dominanten Ciliaten im Long Island Sound darstellen. Die Autoren schreiben den Tintinnen im neritischen Bereich eine höhere Bedeutung zu als im ozeanischen Bereich. Diese ist nach Auffassung von Capriulo & Carpenter (1983) auf höhere Turbulenz des Wassers in Küstennähe zurückzuführen, die es den aufgrund ihres Gehäuses spezifisch relativ schweren Tintinnen eher erlaubt, in Suspension zu bleiben.

Antia (1991) und Leakey *et al.* (1994b) konnten jedoch zeigen, daß Tintinnen auch in polaren Gebieten zumindest zeitweilig von erheblicher Bedeutung sein können. So stellte Antia (1991) in der südlichen Gotlandsee ebenfalls hohe Anteile von Tintinnen an den Ciliatengemeinschaften fest. Diese lagen in Proben aus Wassertiefen unterhalb von etwa 30 m regelmäßig bei mehr als 30 %, manchmal bei über 90 %. Leakey *et al.* (1994b) registrierten in antarktischen Gewässern hohe Dichten und Biomassen von Tintinnen nur während des Südpolarsommers.

Innerhalb der nackten Ciliaten ist die hohe Bedeutung Oligotricher gut dokumentiert (z. B. Pierce & Turner, 1992; Montagnes & Lynn, 1991). In den Proben von ARK VIII/1 waren 22 bis 84 % der integrierten Gesamtzelldichten bzw. 45 bis 95 % ihrer Biomassen auf Oligotriche zurückzuführen. In der Ostsee betragen die entsprechenden Anteile zwischen 52 und 91 bzw. 55 und 87 %. Zu vergleichbaren Ergebnissen kommen auch Untersuchungen von Antia (1991) in der Grönlandsee, Leakey *et al.* (1993) an der englischen Kanalküste oder Lynn *et al.* (1991b) vor Jamaika.

Die oligotrichen Gattungen *Strombidium*, *Strobilidium*, *Tontonia*, *Laboea* und *Lohmanniella* werden neben Tintinnen vielfach als die "typischen" planktischen Ciliaten angesehen (z. B. Sorokin, 1981, Fenchel, 1987; Pierce & Turner, 1992). Im Rahmen dieser Studie kam *Strombidium*-Arten und *Lohmanniella oviformis* (sommerliche Grönlandsee) bzw. Vertretern der Gattungen *Strombidium* und *Strobilidium* (Ostsee) vielfach die größte Bedeutung hinsichtlich Zelldichten oder Biomassen phagotropher Ciliaten zu.

Der in der vorliegenden Studie häufigste oligotriche Ciliat, *L. oviformis*, wurde von Antia (1991) in der sommerlichen Grönlandsee nur an einer Station in höheren Zellzahlen (bis  $1420\ l^{-1}$ ) gefunden. In ihrer Studie bildeten vor allem Vertreter der Gattung *Strombidium*, aber auch der obligat mixotrophe *Laboea strobila*, das Gros innerhalb der Oligotrichen. Aufgrund seiner Zellgröße erlangte *Laboea strobila* hinsichtlich der Biomasse phagotropher Ciliaten besondere Bedeutung. Dieser Ciliat fehlte in den Proben, die im Rahmen dieser Studie im Sommer gewonnen wurden, fast vollständig und wurde nur in Form eines Exemplares überhaupt gefunden. An Bord vorgenommene Lebendbeobachtungen aus Anreicherungen konnten ihn jedoch im sommerlichen und spätwinterlichen Plankton der Grönlandsee nachweisen.

In der sommerlichen Ostsee (BAMBI) stellten *Strombidium*-Arten vor allem an den westlichen Stationen die Hauptvertreter innerhalb der Oligotrichen. An den östlichen Stationen bildeten vor allem *Strobilidium*-Arten den überwiegenden Teil der Zellzahlen und Biomassen. *L. oviformis* war dagegen in der Ostsee unbedeutend.

Dem stehen jedoch Beobachtungen von Leppänen & Bruun (1986) gegenüber. Die Autoren untersuchten die Ciliatenpopulationen der offenen, östlichen Ostsee während des Frühjahrs. Sie konnten zeigen, daß *L. oviformis* im Zeitraum von März bis Mitte April die bezüglich ihrer Biomasse wichtigste phagotrophe Art war. Im Laufe des Mai verlor sie jedoch an Bedeutung, und im Juni dominierte eine nicht identifizierte *Strobilidium*-Art die Biomasse phagotropher Ciliaten.

Diese Beispiele verdeutlichen die Variabilität der Zusammensetzung von Ciliatenpopulationen in polaren und borealen Gewässern. Beispiele für das bevorzugte Auftreten bestimmter Arten zu verschiedenen Zeiten wurden auch von Smetacek (1981) und Nielsen & Kiørboe (1994) dokumentiert.

Haptoride Ciliaten waren in der Ostsee selten, und ihr Biomasseanteil betrug maximal 5 %. Er war hauptsächlich auf *Askenasia stellaris* zurückzuführen. Demgegenüber

kam haptoriden Ciliaten in der winter- und sommerlichen Grönlandsee (ARK IX/1a und ARK VIII/1) eine erheblich größere Bedeutung zu. So bildeten Haptoride zwischen 3 und 30 % der integrierten Gesamtzellzahlen, und zwischen 1 und 33 % der entsprechenden Biomassen. Ihre größten Häufigkeiten hatten sie im PW des EGC und der NEW. Ähnlich hohe Anteile und Bedeutungen haptorider Ciliaten sind aus anderen Gebieten bisher weitgehend undokumentiert. Leakey *et al.* (1993) berichten vom Vorkommen Haptorider (*Cyclotrichium gigas* und *Didinium* sp.) in einem Ästuar vor Southampton, die mit zusammen etwa 11 % der Gesamtzellzahlen ca. 37 % der über das Jahr gemittelten Gesamtbiomassen bildeten. Bei diesen Arten handelte es sich jedoch um große Formen, die gewöhnlich nur in geringer Zelldichte auftreten. Sie sind in dieser Hinsicht vergleichbar mit dem Vorkommen und der Bedeutung von *Cyclotrichium cyclokaryon* im NEW (vgl. Kap. 4.2.9 und 4.2.10). Der überwiegende Teil der in den Proben von ARK VIII/1 gefundenen Haptoriden war jedoch auf erheblich kleinere Vertreter zurückzuführen, die vorläufig der Gattung *Askenasia* zugeordnet wurden. In dieser Gattung ist bisher nur eine marine Form (*Askenasia stellaris*) bekannt (Krainer & Foissner, 1990).

Leakey *et al.* (1993) führen in ihrer Artenliste auch Funde der nahe verwandten Gattung *Rhabdoaskenasia* auf, von der bisher nur eine im Süßwasser vorkommende Art bekannt ist (Krainer & Foissner, 1990). Ob es sich bei den in den Proben von ARK VIII/1 häufig gefundenen haptoriden Ciliaten um bisher noch unbeschriebene Arten handelt, müssen weitere Untersuchungen klären. Eine Studie von Martin & Montagnes (1993) macht deutlich, daß viele planktische Ciliaten vermutlich noch unbeschrieben sind. Die Autoren konnten in Proben, die sie an einer Station an nur zwei verschiedenen Tagen sammelten, insgesamt 36 Arten nachweisen. Davon waren sechs Arten noch unbeschrieben.

An diesen Beispielen wird die Problematik der korrekten Artbestimmung bei planktischen Ciliaten deutlich. Sie ist von entscheidender Wichtigkeit bei der Festlegung von Verbreitungsgrenzen einzelner Arten (Zeitzschel, 1982). Im folgenden soll versucht werden, die Verbreitung der im Rahmen dieser Studie gefundenen Arten zu charakterisieren. Dabei liegt der Schwerpunkt auf nackten Formen. Zunächst müssen jedoch einige grundsätzliche Überlegungen zur Identifikation planktischer Ciliaten angestellt werden.

Die routinemäßige Bestimmung ist für die Mehrzahl der Vertreter außerordentlich schwierig, da für viele Arten einfache lichtmikroskopisch erkennbare Kriterien fehlen, die sie von anderen unterscheiden. Morphologisch eindeutige Merkmale, wie sie z. B.

*Laboea strobila* (spiralisierte Zellform) oder *Tiarina fusus* (charakteristische Kalkplatten im Zellcortex) aufweisen, sind nur für wenige Arten bekannt. Habitus und Größe der Zellen, die in der älteren Literatur vielfach als alleinige und entscheidende Merkmale zur Artbeschreibung verwandt wurden (zahlreiche Beispiele hierfür findet man bei Maeda & Carey, 1985, und Maeda, 1986), können in Abhängigkeit vom physiologischen Zustand (z. B. Hunger; Teilungsstadien) stark variieren (z. B. Jonsson, 1986; Ohman & Snyder, 1991; Stoecker *et al.*, 1988/1989). Sie sollten deshalb nicht als entscheidende Kriterien dienen. So liegen der Beschreibung von *Lohmanniella oviformis* durch Leegaard (1915) beispielsweise mindestens drei verschiedene Arten zugrunde, denen eine ovale Zellform gemeinsam ist (Lynn & Montagnes, 1988).

Innerhalb der Tintinnen wird die Bestimmung traditionell anhand der als artspezifisch angesehenen Lorica vorgenommen (Pierce & Turner, 1993). Verschiedene Arbeiten (z. B. Laval-Peuto, 1981; Antia, 1991; Wasik & Mikolajczyk, 1994) konnten jedoch zeigen, daß auch diese erheblicher Variabilität unterliegen kann.

Ähnliche Probleme wurden in der klassischen Ciliatenforschung bereits früh erkannt, und so versuchte man, diese unzureichenden Kriterien durch andere zu ergänzen. Dies wurde durch die Entwicklung einer Reihe von cytologischen Färbeverfahren ermöglicht. Neben der Anfärbung der Zellkerne, die bezüglich Anzahl und Form häufig artspezifisch sind, liegt die der Cilienmuster sowie ihrer Ultrastruktur nahe. Dazu dienen insbesondere Imprägnationen der Zellen mit Silberverbindungen, wie z. B. Silbernitrat und Silberproteinat (Protargol). Sie machen die als artspezifisch angesehene Anordnung der Cilien (Infraciliatur; Protargolfärbung) sowie ihre im Zellcortex vorhandene Verbindungen ("Silberliniensystem"; Färbung mit Silbernitrat) sichtbar. Foissner (1991) gibt einen Überblick über solche Färbeverfahren und belegt ihre Leistungsfähigkeit durch beeindruckende Mikrophotographien. Er betrachtet solche Färbungen als Minimalvoraussetzungen für Artbeschreibungen von Ciliaten, die durch Lebendbeobachtungen und Rasterelektronenmikroskopie ergänzt werden sollten. Auf den genannten Färbeverfahren beruht die moderne Taxonomie der Ciliaten (Small & Lynn, 1985).

In die marine Planktologie hielten solche Färbemethoden erst in den letzten Jahren Einzug, obwohl zur Erforschung der Meeresfauna bereits früh auf sie zurückgegriffen wurde (Fenchel & Lee, 1972; Tuffrau, 1974). So imprägnierte Brownlee (1977) Tintinnen mit Protargol, um ihre Infraciliatur zu verdeutlichen. Zwar wurden Protargolfärbungen auch von Dale & Small (1983) bei planktischen

Ciliaten angewandt, doch führte erst die Entwicklung der Quantitativen Protargolfärbung durch Montagnes & Lynn (1987) sowie die hierauf basierende Neu- und Wiederbeschreibung verschiedener Arten (Montagnes *et al.*, 1988b; Montagnes & Lynn, 1988; Lynn *et al.*, 1988; Lynn & Montagnes, 1988; Montagnes *et al.*, 1990; Lynn *et al.*, 1991a; Choi *et al.*, 1992; Lynn & Gilron, 1993; Martin & Montagnes, 1993) zum entscheidenden Durchbruch. Diese Arbeiten werden ergänzt durch Artbeschreibungen, die auf klassischen Protargolfärbungen beruhen und an Ciliaten im Plankton des Süß- und Meerwassers (Snyder & Ohman, 1991; Foissner *et al.*, 1988; Krainer, 1991; Petz & Foissner, 1992) sowie solchen im Meereis (Corliss & Snyder, 1986; Agatha *et al.*, 1990; Petz, 1994) vorgenommen wurden. Zahlreiche andere Arbeiten griffen zur Erstellung von Artlisten auf Protargolfärbeverfahren zurück (Dale & Dahl, 1987; Montagnes *et al.*, 1988a; Gonzalez *et al.*, 1990; Auf dem Venne, 1990; Dolan, 1991a; Dolan & Coats, 1991; Lynn *et al.*, 1991b; Pilling *et al.*, 1992; Sime-Ngando *et al.*, 1992; Bockstahler & Coats, 1993; Lynn & Gilron, 1993; Leakey *et al.*, 1992, 1993, 1994a).

Völlig neue Perspektiven hinsichtlich der Artfestlegung und -bestimmung bieten moderne, immunochemische Verfahren zur Zellerkennung, wie sie von Ohman (1992) an oligotrichen Ciliaten erfolgreich ausprobiert wurden. Sie dürften jedoch wegen ihres Aufwands für routinemäßige Bestimmungen vorerst bedeutungslos bleiben.

Dieser Abriss macht deutlich, daß die Artenlisten vieler älterer Arbeiten, die nicht auf moderne Techniken zurückgreifen, kritisch zu beurteilen sind. Beobachtungen verschiedener Arten, wie z. B. *M. rubrum*, *Laboea strobila*, *Strombidium constrictum*, *Tiarina fusus* oder die Tintinnen *Acanthostomella norvegica* und *Stenosemella ventricosa*, dürften aufgrund eindeutiger Bestimmungsmerkmale jedoch auch in älteren Arbeiten als weitgehend gesichert gelten. Demgegenüber sind andere Arten (z. B. *Leegaardiella ovalis*, *Leegaardiella sol*, *Strombidium dalum*, *Strombidium wulffi*) nur in protargolgefärbten Präparaten sicher zu bestimmen.

Die Verbreitung der in dieser Studie gefundenen Ciliaten ist in Tab. 5 dargestellt. Sie basiert auf der Einteilung verschiedener Meeresgebiete in biogeographische Provinzen (Zeitzschel, 1982). Nach Zeitzschel (1982) kann man auf der Nord- und Südhalbkugel der Erde jeweils eine Warmwasserregion von einer Kaltwasserregion unterscheiden. Letztere läßt sich wiederum auftrennen in eine polare (Arktische bzw. Antarktische) sowie eine subpolare (Subarktische bzw. Subantarktische) Provinz. Der Warmwassergürtel besteht entsprechend aus der subtropischen Provinz der Nord- und Südhalbkugel sowie einer einheitlichen tropischen Provinz, die sowohl Gebiete

nördlich als auch südlich des Äquators umfaßt. Zwischen Warmwasser- und Kaltwasserregion befindet sich auf beiden Hemisphären eine Übergangszone. Die in den Tropen gelegenen Auftriebsgebiete wurden aufgrund ihrer Hydrographie (insbesondere der niedrigen Wassertemperaturen) der Übergangszone zugeordnet. In Tab. 5 sind zusätzlich weitere Aufteilungen der Verbreitungsgebiete nach verschiedenen Meeresgebieten unternommen worden.

Der Kosmopolit *M. rubrum* dürfte zu den Ciliaten gehören, deren Verbreitung weltweit am besten dokumentiert ist. Dies ist sicherlich z. T. auf die erhöhte Aufmerksamkeit zurückzuführen, die ihm als Verursacher ungiftiger Red-Tides vor allem in dem Auftriebsgebiet vor Peru entgegengebracht wurde. Taylor *et al.* (1971) dokumentieren in einem detaillierten Review die weltweite Verbreitung von *M. rubrum*, die von den Polaren Provinzen beider Hemisphären bis in die subtropische (z. B. Mittelmeer) reicht. Neuere Arbeiten (Garrison & Buck, 1989a; Garrison & Buck, 1991; Stoecker *et al.*, 1992; Kivi & Kuosa, 1994) beobachteten *M. rubrum* als Mitglied der Meereisfauna. *M. rubrum* kann als ausgesprochen euryöker Organismus angesehen werden, der bei Salzgehalten von 3 (Bottnischer Meerbusen; Lindholm, 1978) bis 39 (Mittelmeer; eigene Beobachtungen) und Temperaturen leben kann, die vom Gefrierpunkt des Meerwassers (ca.  $-1,8\text{ }^{\circ}\text{C}$ ) bis etwa  $26\text{ }^{\circ}\text{C}$  reichen.

Ebenfalls weite Verbreitungen von der Arktischen bis in die Tropische Provinz zeigen *Strombidium constrictum*, *Strombidium dalum*, *Strombidium wulffi* und *Laboea strobila*. Ihre Funde in der Grönlandsee (diese Studie) und Barentssee (*S. constrictum*, *L. strobila*: Meunier 1910; *S. wulffi*; Wulff, 1919) sowie in der Karibik vor Jamaika (Lynn & Gilron, 1993) dürfen als gesichert gelten. Ihre Verbreitung scheint mit der Ausnahme von *Laboea strobila*, der im Auftriebsgebiet vor Peru gefunden wurde (Tumantseva, 1979; zitiert in Sorokin, 1981), jedoch auf die Nordhemisphäre beschränkt zu sein. *Laboea strobila* und *S. constrictum* konnten auch im Pazifik nachgewiesen werden.

Darüberhinaus zeigen *Strobilidium spiralis* und *Strombidium conicum* weite Verbreitung. Sie wurden in Proben aus der Grönlandsee, Ostsee (*S. spiralis*), dem Europäischen Mittelmeer sowie dem Pazifik gefunden (vgl. Tab. 5). Leakey *et al.* (1994b) fanden eine Art im Probenmaterial von Signy Island (Antarktis), die *S. spiralis* stark ähnelte. Möglicherweise können weitere Untersuchungen das Vorkommen von *S. spiralis* auf der Südhalbkugel bestätigen.

**Tab. 5:** Übersicht über die globale Verbreitung der in dieser Studie gefundenen Arten. Die Einteilung der biogeographischen Provinzen erfolgte nach Zeitzschel (1982). Die Auftriebsgebiete vor der südamerikanischen Küste wurden der Übergangsprövinz zugeordnet. Die Zahlen verweisen auf die Quelle. Grau unterlegt: Vorkommen auf der Nordhalbkugel (N), hell: Vorkommen auf der Südhalbkugel (S). Fett gedruckte Ziffern: Bestimmung erfolgte nach Protargolfärbung.

Abkürzungen: Pazif.: Pazifik  
 Atlant.: Atlantik  
 Mittelm.: Mittelmeer  
 Schw. M.: Schwarzes Meer  
 Upwell.-Geb.: Auftriebsgebiet

### Quelle:

- |  |  |  |
|--|--|--|
| 1 Antia (1991)                         | 41 Stoecker <i>et al.</i> (1992)                 | 81 Boikova (1984)                      |
| 2 (diese Studie)                       | 42 Dale & Burkill (1982)                         | 82 Kivi (1986)                         |
| 3 Reitmeyer (1994)                     | 43 Coats & Heinbokel (1982)                      | 83 Leegaard (1920)                     |
| 4 Thiele-Glische (1992)                | 44 Dolan (1991a)                                 | 84 Sheldon <i>et al.</i> (1986)        |
| 5 Auf dem Venne (1990)                 | 45 Kuosa (1990)                                  | 85 Kuupo-Leinikki <i>et al.</i> (1994) |
| 6 Gradinger (1986)                     | 46 Rassoulzadegan & Etienne (1981)               | 86 Boltovskoy <i>et al.</i> (1991)     |
| 7 Bolms (1986)                         | 47 Jonsson (1989)                                | 87 T. Dale (persönl. Mittlg.)          |
| 8 Montagnes (1993)                     | 48 Dolan (1991b)                                 | 88 Mamaeva (1983)                      |
| 9 Dale (1987b)                         | 49 Rassoulzadegan (1982)                         | 89 Taniguchi (1984)                    |
| 10 Dale (1988a)                        | 50 Tumantseva (1979; zitiert in Sorokin, 1981)   | 90 Putt (1990a)                        |
| 11 Dale (1988b)                        | 51 Morosovskaya (1969; zitiert in Sorokin, 1981) | 91 Gradinger & Baumann (1991)          |
| 12 Ferriss <i>et al.</i> (1993)        | 52 Leakey <i>et al.</i> (1994a)                  | 92 Lara <i>et al.</i> (1994)           |
| 13 Lindholm & Mörk (1990)              | 53 Jerome <i>et al.</i> (1993)                   | 93 Fauré-Fremiet (1924)                |
| 14 Stoecker <i>et al.</i> (1991)       | 54 Putt & Stoecker (1989)                        | 94 Lynn <i>et al.</i> (1988)           |
| 15 Montagnes & Lynn (1989)             | 55 Stoecker <i>et al.</i> (1994)                 | 95 Montagnes <i>et al.</i> (1988b)     |
| 16 Kiffe & Purdie (1993)               | 56 Martin & Montagnes (1993)                     | 96 Leegaard (1915)                     |
| 17 McAlice (1968)                      | 57 Leakey <i>et al.</i> (1993)                   | 97 Lynn & Montagnes (1988)             |
| 18 Crawford & Purdie (1992)            | 58 Dale (1987)                                   | 98 Meunier (1910)                      |
| 19 Passow (1991)                       | 59 Krsinic (1987)                                | 99 Kahl (1932)                         |
| 20 White <i>et al.</i> (1977)          | 60 Pierce & Turner (1994)                        | 100 Wulff (1919)                       |
| 21 Jimenez & Intriago (1987)           | 61 Burkill (1982)                                | 101 Lohmann (1908)                     |
| 22 Lindholm (1978)                     | 62 Hargraves (1981)                              | 102 Lynn & Gilron (1993)               |
| 23 Smith & Barber (1979)               | 63 Dale (1987a)                                  | 103 Leppänen & Bruun (1986)            |
| 24 Wilkerson & Grunseich (1990)        | 64 Takahashi & Hoskins (1978)                    | 104 Garrison & Buck (1991)             |
| 25 Hibberd (1977)                      | 65 Dale & Dahl (1987)                            | 105 Cloern <i>et al.</i> (1994)        |
| 26 Weisse (1985)                       | 66 Mamaeva (1984a)                               |  |
| 27 Stoecker <i>et al.</i> (1989)       | 67 Leakey <i>et al.</i> (1992)                   |  |
| 28 Stoecker <i>et al.</i> (1988)       | 68 Nielsen & Kjørboe (1991)                      |  |
| 29 Putt (1990b)                        | 69 Revelante & Gilmartin (1987)                  |  |
| 30 Jonsson (1987)                      | 70 Nielsen & Kjørboe (1994)                      |  |
| 31 Bernard & Rassoulzadegan (1994)     | 71 Smetacek (1981)                               |  |
| 32 (Auf dem Venne, unveröffentlicht)   | 72 Rassoulzadegan (1979)                         |  |
| 33 McManus & Fuhrman (1986)            | 73 Sime-Ngando <i>et al.</i> (1992)              |  |
| 34 Taylor <i>et al.</i> (1971)         | 74 Filling <i>et al.</i> (1992)                  |  |
| 35 Laval-Peuto & Rassoulzadegan (1988) | 75 Pierce & Turner (1993)                        |  |
| 36 Blackburn <i>et al.</i> (1973)      | 76 Revelante & Gilmartin (1990)                  |  |
| 37 Leakey <i>et al.</i> (1994b)        | 77 Edwards & Burkill (submitted)                 |  |
| 38 Kivi & Kuosa (1994)                 | 78 Leppänen & Bruun (1988)                       |  |
| 39 Garrison & Buck (1989b)             | 79 Arndt (1991)                                  |  |
| 40 Garrison & Buck (1989a)             | 80 Andersen & Sørensen (1986)                    |  |

## Provinzen:

Art		Arktische Provinz Antarktische Provinz		Subarktische Provinz Subantarktische Provinz		Übergangsprovinzen				Subtropen			Tropen
		Pazif.	Atlantik	Pazif.	Atlantik	Pazifik	Atlantik Nordsee	Ostsee	Upwell. - Geb.	Pazif.	Atlant.	Mittelm. Schw. M.	Atlant. Karibik
<i>Mesodinium rubrum</i>	N		2, 5, 6, 34, 87 90, 91, 92	88	14, 15, 17 20, 34, 69	34, 64, 105	9, 10, 11, 14, 16, 18, 25 27, 33, 34, 52, 57, 58, 66 67, 69, 70, 74, 80*	2, 13, 19 22, 34, 71, 78 79, 81, 82, 83, 103		34	34	31, 34, 35	66
	S	41	12, 37, 38, 39, 40 104				34		21, 23, 24		34		
<i>Laboea strobila</i>	N	89	1, 2, 3, 5, 7 87, 90, 98	55, 88 89		36, 73	10, 11, 27, 28, 29, 30 33, 43, 44, 48, 52 54, 58, 65, 66 68, 70, 74, 93, 95	71			4	31, 35	66; 102
	S								50				
<i>Leegaardiella ovalis</i>	N		2, 5		97		52						
	S												
<i>Leegaardiella sol</i>	N		2, 5		97								
	S												
<i>Lohmanniella oviformis</i>	N		1, 2, 3		69, 97	73	47, 68, 69, 70, 80*, 96	2, 45, 82, 83					
	S		3										
<i>Strobilidium kahli</i>	N		2					99					
	S												
<i>Strobilidium undinum</i>	N			56									
	S												
<i>Strobilidium multinucleatum</i>	N		2, 5		97								
	S												
<i>Strobilidium spiralis</i>	N		2, 5		69, 97	8, 36, 53, 71	30, 52, 54, 57 69, 70, 80*, 96	2, 45, 82, 85			32	31, 35, 49, 84	
	S		?(37)						50				
<i>Strombidium conicum</i>	N	89	1, 2, 100	89	69	36, 64, 73	30, 57, 58, 68, 69 70, 95, 96	81, 83, 101				35, 76	
	S		3						50				
<i>Strombidium constrictum</i>	N		2, 5, 98		94	73	96					35	102
	S												
<i>Strombidium dalum</i>	N		2, 5		94		52, 74	2					102
	S												
<i>Strombidium pulchrum</i>	N		2				96						
	S												
<i>Strombidium wulffi</i>	N		2, 5, 87, 100		94		52, 74						102
	S												
<i>Acanthostomella norvegica</i>	N		1, 2, 3, 6, 7 42, 75, 86, 87, 89 3, 75	88, 89		73	11						
	S												
<i>Stenosemella ventricosa</i>	N					73	57, 60	2, 26			4, 61, 62	46, 51, 59, 72	
	S												
<i>Askenasia stellaris</i>	N						57, 77	2, 83					
	S												
<i>Cyclotrichium cyclokaryon</i>	N		2, 5, 92				93						
	S												
<i>Tiarina fusus</i>	N			88			63, 66, 68, 70, 93	2, 71					66
	S												

Anmerkungen:

\*: Limfjord (Brackwasser)

Der in der sommerlichen Grönlandsee häufige *Lohmanniella oviformis* scheint dagegen eine Kaltwasserart zu sein, die ihre südliche Verbreitungsgrenze in der Übergangszone gemäßigter nördlicher Breiten hat. Sie wurde von Sime-Ngando *et al.* (1992) auch im Pazifik nachgewiesen.

Ebenso handelt es sich bei *Acanthostomella norvegica* um eine Kaltwasserart, dessen Verbreitung jedoch von beiden Erdhemisphären gut dokumentiert ist (Pierce & Turner, 1993). Demgegenüber kommt *Stenosomella ventricosa* eher in der Warwasserregion vor (Pierce & Turner, 1993).

Für die anderen in Tab. 5 aufgeführten Arten liegen nur unzureichende Beobachtungen vor.

Tab. 5 macht deutlich, daß die Mehrheit der Studien zur Verbreitung der Ciliaten auf der Nordhalbkugel und im Atlantischen Bereich (mit Neben- und Mittelmeeren Nordsee, Ostsee, Europäisches Mittelmeer und Schwarzes Meer) durchgeführt wurden. Weitere Untersuchungen dürften zweifellos zur Erweiterung bisher unzureichend dokumentierter Verbreitungsgebiete einzelner Arten beitragen. Die in vielen Publikationen aufgeführten Formenlisten beschränken sich vielfach auf das Gattungsniveau (z. B. Lynn *et al.*, 1991b; Strom *et al.*, 1993). Beobachtungen von Vertretern aus Gattungen mit bisher wenigen bekannten Arten (z. B. *Lohmanniella*, *Leegaardiella*, *Askenasia*) lassen vermuten, daß einige Arten auch außerhalb bisher bekannter Verbreitungsgrenzen vorkommen.

Basierend auf dem vorliegenden Datenmaterial kann zusammenfassend gesagt werden, daß in der Ciliatenfauna der Grönlandsee und der Ostsee offenbar keine oder (wenn überhaupt) wenige endemische Vertreter (*Askenasia* sp. in der Grönlandsee?) zu finden sind. Stattdessen zeigen viele (nackte) Arten erstaunlich weite Verbreitungsgebiete. Diese können verschiedene Provinzen beider Erdhemisphären sowie Weltmeere umfassen.

Die Wassertemperatur scheint also nur geringen Einfluß auf die Verbreitung vieler nackter Ciliaten zu haben. In dieser Hinsicht unterscheiden sie sich von vielen Tintinnen (Zeitzschel, 1967; 1982; Pierce & Turner, 1993) und anderen Protozoen (z. B. Foraminiferen, Zeitzschel, 1982).

### 5.3 Zelldichten, Biomassen und Größenstruktur der Ciliatenpopulationen

Vergleicht man die im Rahmen dieser Studie in der sommerlichen Ostsee (BAMBI) gefundenen Zelldichten mit denen der Grönlandsee (ARK VIII/1), so waren deutlich höhere Werte phagotropher Ciliaten in der Ostsee zu verzeichnen. Sie betragen hier maximal 40600 Zellen  $l^{-1}$  gegenüber 6470 Zellen  $l^{-1}$  in der sommerlichen Grönlandsee. Die berechneten Biomassen betragen maximal 52,1 (Ostsee) bzw. 16,9  $\mu\text{g C } l^{-1}$  (sommerliche Grönlandsee). Bei Integration der gefundenen Zelldichten über die oberen 35 m der Wassersäule überstiegen die Abundanzen phagotropher Ciliaten aus der Ostsee die entsprechenden Werte aus der Grönlandsee um das 3,9 bis 6,1fache, die entsprechenden Biomassen waren in der Ostsee um den Faktor 1,5 bis 3,5 höher als in der sommerlichen Grönlandsee.

Demgegenüber unterschieden sich die maximalen Abundanzen von *M. rubrum* aus beiden Seegebieten nur geringfügig (3760 *M. rubrum*  $l^{-1}$  in der Grönlandsee; 4100 *M. rubrum*  $l^{-1}$  in der Ostsee). Die Integration über die oberen 35 m liefert jedoch für BAMBI maximale Abundanzen und Biomassen von *M. rubrum*, die diejenigen von ARK VIII/1 um den Faktor 1,4 (Abundanz) bzw. 2,1 (Biomasse) übertrafen.

Tab. 6 stellt die während des Sommers gefundenen Zelldichten und Biomassen der Ciliaten entsprechenden Werten aus anderen Gebieten gegenüber. Die Einteilung der Tabelle orientiert sich an der im vorigen Kapitel vorgestellten Unterteilung der Meeresgebiete in biogeographische Provinzen. In Tab. 6 sind jedoch keine Daten aus polaren Gebieten aufgenommen worden. Diese werden an anderer Stelle (Kap. 5.4) untersucht.

Die in beiden Seegebieten registrierten Zelldichten von *M. rubrum* lassen sich gut mit solchen aus subarktischen oder Übergangsprovinzen vergleichen (Tab. 6, oben). Sie bewegen sich im unteren bis mittleren Bereich üblicher Werte. So scheinen Zelldichten bis etwa 11000 *M. rubrum*  $l^{-1}$  für diese Art typisch zu sein, auch wenn wesentlich höhere Abundanzen von *M. rubrum* bekannt sind (z. B. bis zu  $2 \cdot 10^6$   $l^{-1}$  in Red Tides; Taylor *et al.*, 1971).

## 5. Diskussion

---

► **Tab. 6:** Zelldichten und Biomassen planktischer Ciliaten in verschiedenen Meeresgebieten. Die Abkürzung hinter der Gebietsbezeichnung steht für die jeweilige biogeographische Provinz.

Abkürzungen:

Ciliaten (Cil.):	Provinzen:	Jahreszeit:
alC: aloricate (nackte) Ciliaten	AP: Arktische Provinz	J: Januar
C: Ciliaten (keine näheren Angaben)	SA: Subarktische Provinz	F: Februar
Mr: <i>Mesodinium rubrum</i>	Ü: Übergangsprovinz	Mz: März
Ms: <i>Mesodinium</i> sp.	ST: Subtropische Provinz	A: April
pC: phagotrophe Ciliaten	T: Tropische Provinz	M: Mai
T: Tintinnen		Jn: Juni
Tf: <i>Tiarina fusus</i>		Jl: Juli
Sc: <i>Strombidium crassulum</i>		Ag: August
		S: September
		O: Oktober
		N: November
		D: Dezember

Bottn. + Finn. Meerb.: Bottnischer und Finnischer Meerbusen  
Framstr.: Framstraße

Bemerkungen:

- 1) Biomasse berechnet aus Biovolumen
  - 2) vermutlich *M. rubrum*
  - 3) Biomasse berechnet aus Biovolumen
  - 4) Biomasse berechnet aus integrierten (0 - 5 m) Werten
  - 5) Proben gepumpt
  - 6) Biomasse: nur *M. rubrum* und mixotrophe Oligotriche
  - 7) von Ciliaten verursachte rot-braune Verfärbung des Wassers
  - 8) Biomasse als Naßgewicht
  - 9) Netzfänge (50  $\mu\text{m}$ )
  - 10) Probe gepumpt, angereichert über 35  $\mu\text{m}$
- 

Die maximalen Zelldichten phagotropher Ciliaten im Oberflächenbereich liegen typischerweise zwischen 0,5 und  $15 \cdot 10^3$  Zellen  $\text{l}^{-1}$  (Sorokin, 1981), sie können jedoch ebenfalls ungewöhnlich hohe Werte von  $> 10^6$   $\text{l}^{-1}$  annehmen (Tab. 6; vgl. auch Kap. 5.1). Niedrige Abundanzen sind in tropischen und subtropischen Provinzen zu erwarten (Tab. 6, unten), obwohl in Küstennähe auch hier deutlich höhere Werte bekannt sind (z. B. Thiele-Gliesche, 1992; Tab. 6).

Publizierte maximale Abundanzen aus der Ostsee liegen überwiegend im oberen Bereich der aus Übergangsprovinzen bekannten Werte. Von verschiedenen Autoren wurden Zelldichten phagotropher Ciliaten von mehr als  $10^4$   $\text{l}^{-1}$  dokumentiert. Die im Rahmen dieser Studie in der Ostsee gefundenen Abundanzen von maximal 40600  $\text{l}^{-1}$  liegen etwa im mittleren Bereich publizierter Ostseedaten.

Die in Tab. 6 angegebenen Biomassen von *M. rubrum* erreichen maximale Werte von 80  $\mu\text{g C l}^{-1}$ . Die in der vorliegenden Studie gefundenen Biomassen für *M. rubrum* liegen also im unteren Bereich dieser Skala und sind gut vergleichbar mit den Werten

Gebiet	Cil.:	Jahreszeit	Abundanzen (Zellen/l)	Biomassen: ( $\mu\text{g C/l}$ )	Bemerkungen: Quelle:
Grönlandsee / Framstr. (AP)	Mr	Mz - A	8 - 560		(diese Studie)
Grönlandsee / Framstr. (AP)	Mr	Jn	0 - 3763	0 - 3,8	(diese Studie)
Kanadische Pazifikküste (SA)	Mr	F	149 - 3657	0,07 - 2,4	Martin & Montagnes (1993)
Kanadische Pazifikküste (SA)	Mr	N-A	0 - 11000	0 - 60,5	Takahashi & Hoskins (1978)
Golf von Maine (Ü)	Mr	gj	ca. 20 - 1300	(0 - 3,2)	1) Montagnes & Lynn (1989)
Ostsee (Ü)	Mr	Jl	30 - 4100	0,1 - 6,0	(diese Studie)
Bottn. + Finn. Meerb. (Ü)	Mr	M	0 - 5560		Leegaard (1920)
Ostsee (Ü)	Mr	Mz - Jn	320 - 8700	0 - ca. 11	Leppänen & Bruun (1986)
Bottnischer Meerbusen (Ü)	Ms	gj	max. ca. 11000		2) Eriksson <i>et al.</i> (1977)
Ärmelkanal (Ü)	Mr	Jn-Ag	0 - 11300	0 - 35,9	Pilling <i>et al.</i> (1992)
Norwegische Küste (Ü)	Mr	M	17900		Dale & Dahl (1987)
Bottnischer Meerbusen (Ü)	Mr	Jn-O	max. 100000		Lindholm & Mörk (1990)
Ärmelkanal (Ü)	Mr	gj	max. 430000		Kifle & Purdie (1993)
Golf von Maine (Ü)	Mr	gj		(0 - ca. 11,4)	3) Revelante & Gilmartin (1987)
Skagerrak (Ü)	Mr	gj		<1 - 80	Nielsen & Kioerboe (1994)

Grönlandsee / Framstr. (AP)	pC	Mz - A	70 - 570		(diese Studie)
Grönlandsee / Framstr. (AP)	pC	Jn	90 - 6470	0,2 - 16,9	(diese Studie)
Kanadische Pazifikküste (SA)	pC	F	396 - 6120	0,3 - 5,9	Martin & Montagnes (1993)
Subarktischer Pazifik (SA)	C	M-Ag	500 - 28000	ca. 0,3 - 11	Strom <i>et al.</i> (1993)
Kanadische Pazifikküste (Ü)	C	N-A		(0,26 - 1,16)	4) Takahashi & Hoskins (1978)
Ärmelkanal (Ü)	alC	gj		0,04 - 2,9	5) Burkill (1982)
Skagerrak (Ü)	T	gj		0,57 - 3,21	5)
Golf von Maine (Ü)	pC	gj		<1 - 19	Nielsen & Kioerboe (1994)
Irische See (Ü)	C	gj		(ca. 0,9 - 73,3)	3) Revelante & Gilmartin (1987)
Kanadische Pazifikküste (Ü)	T	gj	0 - 1500		Graziano (1989)
Golf von Maine (Ü)	C	Ag	90 - 3230	0,36 - 14,12	Sime-Ngando <i>et al.</i> (1992)
Long Island Sound (Ü)	C	gj	350 - 6000	(0,06 - 4,97)	1) Montagnes <i>et al.</i> (1988a)
Ärmelkanal (Ü)	alC	gj	max. 6000		Capriulo & Carpenter (1983)
Golf von Maine (Ü)	C	Jn-Ag	400 - 6300	1,3 - 69,4	Pilling <i>et al.</i> (1992)
Irische See (Ü)	T	gj	max. >7000		Sanders (1987)
Long Island Sound (Ü)	C	gj	1000 - 8000	ca. 1 - 65	Edwards & Burkill (subm.)
NW-Atlantik (Ü)	T	gj	268 - 12600		Capriulo & Carpenter (1983)
Narragansett Bay (Ü)	C	Jl	600 - 13000	(0,7 - 7,3)	6) Stoecker <i>et al.</i> (1989)
Ärmelkanal (Ü)	T	Mz-N	20 - 13900		Hargraves (1981)
Chesapeake Bay (Ü)	C	gj	700 - 16000	1,4 - 219	Leakey <i>et al.</i> (1992)
Südkalifornische Küste (Ü)	C	gj	1800 - 17200	ca. 4 - 12	Dolan & Coats (1990)
Woods Hole (Ü)	T	gj	34 - >18000		5) Heinbokel & Beers (1979)
Südkalifornische Küste (Ü)	C	gj	ca. 300 - 22000		Stoecker <i>et al.</i> (1987)
Ärmelkanal (Ü)	C	M-Jn	3000 - 29000	0,46 - 20,0	5) Beers <i>et al.</i> (1980)
Limfjord (Ü)	Sc	Mz	max. 30000		Reid (1987)
Narragansett Bay (Ü)	C	Mz - N	1400 - 162000		Andersen & Soerensen (1986)
Golf von Maine (Ü)	T	gj	10 - 270000	8 (Mittel; max. 87)	Verity (1987)
Norwegische Küste (Ü)	alC	gj	max. 540000		Sanders (1987)
Norwegische Küste (Ü)	C	M	max. 2,1*10 <sup>6</sup>	max. 2533	7) Dale & Dahl (1987)
Norwegische Küste (Ü)	Tf	N	2,8 - 3,45*10 <sup>6</sup>		Dale (1987)

Bottn. + Finn. Mb. (Ü)	pC	M	0 - 2800		Leegaard (1920)
Bottnischer Meerbusen (Ü)	pC	gj	max. ca. 4200		Eriksson <i>et al.</i> (1977)
Ostsee (Ü)	pC	Mz - Jn	300 - 10200	0 - ca. 4,5 (Mittelw.)	Leppänen & Bruun (1986)
Ostsee (Ü)	C	Jn-O	max. 30700		Boikova (1984)
Ostsee (Ü)	pC	Jl	30 - 40600	<0,1 - 52,1	(diese Studie)
Ostsee (Ü)	C	M-Jn	max. 42200	max. 1300 $\mu\text{g l}^{-1}$	8) Mamaeva (1988)
Kieler Bucht (Ü)	C	gj	max. 92000	ca. 1 - 56	Smetacek (1981)

Nordatlantik (Ü, ST)	C	Ag	max. 1000	max. 100	Mamaeva (1982)
Nordatlantik (Ü, ST)	C	A-M	0 - 4000	0 - 120 $\mu\text{g l}^{-1}$	8) Mamaeva (1984a)
Mittelmeer (ST)	C	gj		0,92 - 19,42	Rassoulzadegan <i>et al.</i> (1988)
Mittelmeer (ST)	C	gj		(max. ca. 32 $\mu\text{g C l}^{-1}$ )	3) Bernard & Rassoulzadegan (1994)
Zentraler Nordpazifik (ST)	C	Jn	325 - 927	0,10 - 0,32	Beers <i>et al.</i> (1975)
Mittelmeer (ST)	T	gj	10 - 1000		9) Rassoulzadegan (1979)
Adria (ST)	T	gj	0 - 1830		Krsinic (1987)
Nördliche Adria (ST)	C	Jl	160 - 1960	1,9 - 14,6 $\text{mm}^3 \text{m}^{-3}$	Revelante & Gilmartin (1990)
Portugiesische Küste (ST)	C	gj	2 - 23440	0 - 33,8	Thiele-Gliesche (1992)
Karibik (T)	alC	gj	970 - 3600	0,28 - 2,08	Lynn <i>et al.</i> (1991)
Östlicher tropischer Pazifik (T)	T	Mz	37 - 170	0,3 - 1,5 $\text{mm}^3 \text{m}^{-3}$	10) Beers & Stewart (1971)
	alC	Mz	119 - 720	0,4 - 2,5 $\text{mm}^3 \text{m}^{-3}$	

von Montagnes & Lynn (1989) sowie Martin & Montagnes (1993).

Die Zelldichten und Biomassen phagotropher Ciliaten der sommerlichen Grönlandsee ähneln solchen aus dem subarktischen Pazifik (Sime-Ngando *et al.*, 1992; Martin & Montagnes, 1993), der Chesapeake Bay (Dolan & Coats, 1990) oder dem Skagerrak (Nielsen & Kiørboe, 1994). Die deutlich höheren Werte aus der Ostsee (BAMBI) kommen denen von Smetacek (1981) sehr nahe, während die von Pilling *et al.* (1992) sowie Leakey *et al.* (1992) berechneten ähnlich hohen oder höheren Biomassen (max.  $219 \mu\text{g C l}^{-1}$ ) auf erheblich niedrigere Zellzahlen (max.  $16000 \text{ l}^{-1}$ ) zurückgingen.

Solche im Verhältnis zur Zelldichte sehr unterschiedlichen Biomassen fallen in Tab. 6 auch für *M. rubrum* auf. So lassen sich aus den Angaben in Tab. 6 zelluläre Biomassen für *M. rubrum* berechnen, die um den Faktor 26 differieren (ca. 0,2 bis  $5,5 \text{ ng C Zelle}^{-1}$ ).

Sieht man von Unterschieden in den verwendeten Faktoren zur Umrechnung von Zellvolumen in zelluläre Biomasse ab (vgl. Kap. 5.1), so müssen die angeführten, z. T. erheblichen Unterschiede der Biomassen bei ähnlichen Zelldichten auf eine unterschiedliche Größenstruktur der Ciliaten zurückgeführt werden.

In Kap. 4.2.12 wurde gezeigt, daß die Größenstruktur der Ciliatengemeinschaften der Grönlandsee stark linksschiefe Verteilungen zeigt. Der überwiegenden Mehrheit sehr kleiner Zellen stehen nur wenige, aber erheblich größere Zellen gegenüber. Das Spektrum der Zellvolumina erstreckte sich dabei über vier Größenordnungen. Die Gesamtbiomasse der Populationen wurde jedoch zu einem ganz erheblichen Teil von seltenen, aber sehr großen Formen bestimmt. So war der Beitrag von Zellen mit einer Größe von maximal  $10^3 \mu\text{m}^3$  zur Gesamtbiomasse praktisch zu vernachlässigen. Stattdessen wurde diese zum überwiegenden Teil von Zellen zwischen  $10^4$  und  $10^5 \mu\text{m}^3$  bestimmt. Eine verschwindend geringe Zahl von Ciliaten mit Zellvolumina von über  $10^5 \mu\text{m}^3$  erreichte hinsichtlich der Biomassen ähnliche Bedeutung wie die Zellen im Größenbereich von  $10^3$  bis  $10^4 \mu\text{m}^3$ , zu denen 39 bis 67 % der Ciliaten gehörten.

Auch in der sommerlichen Ostsee war der Hauptteil der Biomassen auf Ciliaten mit einem Zellvolumen von  $10^4$  bis  $10^5 \mu\text{m}^3$  zurückzuführen.

Verschiedene andere Arbeiten (z. B. Beers *et al.*, 1980; Strom *et al.*, 1993) beschäftigten sich ebenfalls mit der Größenstruktur von Ciliatengemeinschaften. Leakey *et al.* (1992) untersuchten den Jahresgang der Ciliatenfauna an zwei

Ästuarstationen im Ärmelkanal. Das Größenspektrum der von ihnen untersuchten Ciliaten umfaßte fast vier Größenordnungen. An beiden Stationen waren die Biomassen der Ciliaten stark von großen Formen ( $>10^4 \mu\text{m}^3$ ) dominiert, und nur im Winter konnten Ciliaten mit einem Zellvolumen zwischen  $10^3$  und  $10^4 \mu\text{m}^3$  höhere Anteile (bis 70 %) an der Gesamtbiomasse einer Station erlangen. Montagnes *et al.* (1988a) konnten in ihrer Studie dokumentieren, wie sich das Größenspektrum der Ciliaten im Golf von Maine im Jahresgang verändert. In den Sommermonaten waren die Populationen stark von sehr kleinen ( $<10^3 \mu\text{m}^3$ ) Formen dominiert, deren relative Bedeutung nahm jedoch während des Herbstes ab, und die Populationen in den Wintermonaten waren durch Ciliaten mit einem Zellvolumen von  $10^3$  bis  $10^4 \mu\text{m}^3$  geprägt. Während des Frühlings gewannen noch größere Formen ( $10^4 - 10^5$  und  $>10^5 \mu\text{m}^3$ ) an Bedeutung. Diese bestimmten auch die Biomasse während der Winter- und vor allem Frühjahrsmonate.

Leakey *et al.* (1994b) konnten dagegen an einer Station in antarktischen Gewässern zeigen, daß während der Sommer- und Herbstmonate vorwiegend größere Formen anzutreffen sind. Während des Südsommers (November bis Februar) bildeten Ciliaten mit einem Zellvolumen von mehr als  $10^5 \mu\text{m}^3$  den weitaus größten Teil der Gesamtbiomasse, obwohl ihre Zelldichten gegenüber kleinen Ciliaten ( $10^3$  bis  $10^4 \mu\text{m}^3$ ) vergleichsweise gering war. Antia (1991) beobachtete eine deutliche Abnahme der mittleren Zellvolumina gegen Ende des Polarsommers (vgl. Kap. 5.4).

Verschiedene Erklärungen für solche Verschiebungen des Größenspektrums sind denkbar. So ist anzunehmen, daß sich die taxonomische Zusammensetzung der Populationen in charakteristischer Weise ändert, wie es Smetacek (1981) für die Kieler Bucht zeigen konnte. Während der Frühjahrsblüte wären in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Montagnes *et al.* (1988a) größere Formen bevorteilt, da sie eher in der Lage sind, die für die Phytoplanktonblüte typischen größeren Diatomeen zu fressen. Mikrophage, eher kleine Formen wären andererseits während des Sommers im Vorteil, wenn der überwiegende Teil der Phytoplanktonbiomasse und seiner Produktion von Nano- und Picoplanktern gebildet wird. In eine ähnliche Richtung gehen Überlegungen von Sime-Ngando *et al.* (1992). Die Autoren führen die in ihrer Studie berechnete, vergleichsweise hohe zelluläre Biomasse von Ciliaten (welche einem hohen Zellvolumen äquivalent ist) auch auf das Vorkommen größerer Phytoplankter zurück. Kap. 5.5 beschäftigt sich mit der Frage, welche Futterorganismen für planktische Ciliaten von Bedeutung sind.

Zwei weitere Aspekte, die bei der Verschiebung des Größenspektrums hin zu großen Formen eine Rolle spielen könnten, werden von Sime-Ngando *et al.* (1992) diskutiert.

Den Autoren fiel auf, daß viele der von ihnen gefundenen Formen mixotroph waren. Mixotrophe Ciliaten (z. B. *Laboea strobila*; *Tontonia appendiculariformis*) sind häufig außerordentlich groß und tragen so verhältnismäßig stark zur Gesamtbiomasse bei. Nach Sime-Ngando *et al.* (1992) können hohe mittlere Biovolumina von Ciliatenpopulationen einen hohen Grad an Mixotrophie widerspiegeln.

Vergleichsweise hohe zelluläre Biomassen können außerdem auf geringen Fraßdruck durch Metazooplankton hinweisen (Sime-Ngando *et al.*, 1992). Metazooplankton zeigt gewöhnlich höhere Aufnahme­raten für größere Futterpartikel. Demzufolge unterliegen kleinere Ciliaten einem geringeren Fraßdruck durch größeres Zooplankton. Die Bedeutung der Ciliaten als Futter für höhere Glieder des Nahrungsnetzes wird an späterer Stelle diskutiert.

Ein anderer, denkbarer Ansatz zur Erklärung der dokumentierten Verschiebungen von Ciliaten-Größenspektren geht von einer weitgehenden Beibehaltung der taxonomischen Zusammensetzung der Populationen aus. Demzufolge wäre die Verschiebung auf Veränderungen des artspezifischen, mittleren Zellvolumens zurückzuführen. Diese wurden für verschiedene phagotrophe Arten in Kulturexperimenten nachgewiesen (vgl. Kap. 5.1). Je nach Nahrungsangebot kann das Zellvolumen (und die Zellform) von Ciliaten erheblich differieren. So berichtet Jonsson (1986) von "multi-mouthed giants", die sich bei Überangebot von Futter in Kulturen entwickelten. Andererseits können hungernde *Strombidinopsis* sp. Zwergformen entwickeln (T. Dale, persönl. Mitteilung; eigene Beobachtungen).

Verity (1987) weist auf die temperaturabhängige Variabilität des Loricavolumens (und damit auch der von Zellkörper und Lorica gebildeten Gesamtbiomasse) von Tintinnen hin.

Die bisherigen Überlegungen zur Bedeutung von Größenstrukturen bezogen sich auf phagotrophe Ciliaten. Montagnes & Lynn (1989) konnten jedoch saisonale Veränderungen des Zellvolumens auch in Freilandpopulationen von *M. rubrum* nachweisen. Seine Größe (Zellvolumen) differierte im Jahresgang um fast eine Größenordnung. Dabei wurden die höchsten Werte während des Frühjahrs festgestellt, im Sommer fiel die Größe von *M. rubrum* dagegen auf ein Minimum. Die Autoren führen dies auf die unterschiedlichen Nährsalzkonzentrationen zurück. Demnach vermag die mit *M. rubrum* vergesellschaftete, endosymbiontische Cryptophyce bei guter Nährsalzversorgung während des Frühjahrs zu wachsen und damit zur Erhöhung der Zellgröße beizutragen. Während des Sommers führt die Verschlechterung der Nährsalzversorgung zu einer Reduzierung des Zellvolumens,

was zu einem für die Nährsalzaufnahme günstigeren Verhältnis von Oberfläche zu Zellvolumen führt.

Bereits in frühen Arbeiten (z. B. Leegaard, 1920) über *M. rubrum* fiel den Autoren auf, daß dieser in mindestens zwei verschiedenen Größenvariationen zu finden war (*M. rubrum* forma maior und minor; Leegaard, 1920). Lindholm (1978) berichtet von drei Größenklassen, in die *M. rubrum* eingeteilt werden kann. Leegaard (1920) erwähnt die Möglichkeit, daß es sich bei diesen Größenvariationen um einzelne, sehr ähnliche Arten handeln könnte. Lindholm (1985) griff diesen Gedanken auf und bezeichnete *M. rubrum* als einen Artkomplex ("species complex").

Dem widersprechen Beobachtungen von Crawford (1993). Er konnte während sommerlicher Blüten von *M. rubrum* die Vergrößerung des Zelldurchmessers (15 bis 70  $\mu\text{m}$ ) und eine Erhöhung der Variationsbreite der Zellgröße gegenüber dem Winter feststellen. Außerdem dokumentierte er eine erstaunliche Variabilität der Zellform von *M. rubrum*. Die gewöhnlich hantelförmigen Zellen konnte durch fingerartige Vorsprünge, die mit Chloroplasten gefüllt waren, auf groteske Weise verändert sein. Darüberhinaus fand er freischwimmende 'Fragmente' von Zellen, sowie solche mit gestreckter Zellform, die nur sehr wenige Chloroplasten (oft weniger als 5) enthielten.

In der vorliegenden Studie konnten keine Hinweise auf distinkte Größenklassen von *M. rubrum* gefunden werden. Das Größenspektrum von *M. rubrum* zeigte vielmehr die auch allgemein für Ciliatenpopulationen gefundene typische, stark linksschiefe Verteilung. Dabei waren in etwa gleich viele Zellen von 0 bis  $5 \cdot 10^3$  bzw.  $5 \cdot 10^3$  bis  $1 \cdot 10^4 \mu\text{m}^3$  groß. Nur wenige Exemplare von *M. rubrum* zeigten ein größeres Zellvolumen. Eine Mehrgipfeligkeit der Verteilung, wie sie bei Vorliegen solcher Größenklassen zu erwarten gewesen wäre, wurde jedoch nicht beobachtet. Diesen Ergebnissen entsprechend muß die These, nach der es sich bei *M. rubrum* möglicherweise um verschiedene Arten mit unterschiedlicher Zellgröße handelt, angezweifelt werden. Auch Leegaard (1920) fand Übergänge zwischen großer und kleiner Form.

Aufgrund der vorangegangenen Überlegungen (Kap. 5.2 und dieses Kapitel) ist prinzipiell davon abzuraten, Artdiagnosen vorwiegend aufgrund von Größenunterschieden vorzunehmen.

## 5. Diskussion

---

► **Tab. 7:** Zelldichten und Biomassen planktischer Ciliaten in polaren Meeresgebieten. Abkürzungen: (s. Tab. 6; zusätzlich: MZP: Mikrozooplankton; Ls: *Laboea strobila*). Bemerkungen:

- 1) Abundanzen: Mittelwert aus verschiedenen Tiefen
  - 2) Biomasse als Naßgewicht
  - 3) integriert über obere 100 m; Biomasse als Naßgewicht
  - 4) angereichert über Gaze (20  $\mu\text{m}$ )
  - 5) Biomasse: ohne Tintinnen
  - 6) Proben gepumpt; Konzentrierung über 35  $\mu\text{m}$  Gaze; Biomasse als Mittelwert integrierte Daten (Integration über obere 100 m)
  - 7) Mikrozooplankton von Ciliaten dominiert
  - 8) innerhalb einer auf Ciliaten zurückgehenden Red Tide
  - 9) außerhalb einer auf Ciliaten zurückgehenden Red Tide
  - 10) Netzfänge (50  $\mu\text{m}$ )
  - 11) Proben gepumpt; angereichert über 26  $\mu\text{m}$  Gaze
  - 12) Biomasse über 100 m integriert
  - 13) nur Ciliaten > 50  $\mu\text{m}$  erfaßt
- 

### 5.4 Die Saisonalität der Ciliaten im Plankton der Grönlandsee

Planktonorganismen in den Gewässern der Polargebiete unterliegen besonderen abiotischen Verhältnissen, auf die zu Beginn kurz eingegangen werden soll. Allgemein ist zu erwarten, daß die Wassertemperaturen besonders niedrig sind und geringen jahreszeitlichen Schwankungen unterliegen. Dies resultiert aus den vor allem im Winter sehr niedrigen Lufttemperaturen und der oftmals auch im Sommer vorhandenen Eisbedeckung mit hoher Albedo. Die vorwiegend durch eine Schneeauflage verursachte, erhöhte Albedo schränkt die ins Wasser eindringende Strahlung stark ein. Dennoch kommt es während des Sommers vor allem auf der Südhalbkugel und auf dem arktischen Schelf zu einem charakteristischen, starken Rückzug der Eiskante aufgrund von Schmelzprozessen. Da jedoch ein Großteil der nunmehr eingestrahnten Energie zu weiterem Abschmelzen des Eises führt, kommt es während des kurzen Sommers zu keiner wesentlichen Erwärmung des Wassers. Die Lichtexposition der oberen Wasserschichten unterliegt somit starken jahreszeitlichen Schwankungen, denen im Bereich lockeren Eises auch kurzfristige Überlagerungen sein können. Letztere sind z. B. vom Wind abhängig, indem dieser das Eis in Abhängigkeit von seiner Richtung verdichtet oder auflockert.

Die saisonal unterschiedlichen Einstrahlungen sind vor allem von der Tageslänge und dem geringen (<40 - 50°; Sakshaug & Slagstad, 1991) Einfallswinkel der Sonne abhängig. Die Tageslänge bzw. die der Polarnacht wird von der geographischen Breite bestimmt.

Die für das Phytoplanktonwachstum wichtigen Nährsalzkonzentrationen polarer Gewässer sind im allgemeinen als hoch, in weiten Teilen des Antarktischen

Gebiet	Cil.:	Jahreszeit	Abundanzen (Zellen / l)	Biomassen: ( $\mu\text{g C / l}$ )	Bemerkungen: Quelle:
Barentssee	Mr	F - Mz	<1 - 3		1) T. Dale (pers. Mittlg.)
Grönlandsee / Framstraße	Mr	Mz - A	8 - 560		(diese Studie)
Barentssee	Mr	M - Jn	max. 2200		T. Dale (pers. Mittlg.)
Grönlandsee / Framstraße	Mr	Jn	0 - 600		Lara <i>et al.</i> (1994)
Grönlandsee / Framstraße	Mr	Jn	0 - 3763	0 - 3,8	(diese Studie)
Grönlandsee / Framstraße	Mr	Jn	0 - 14200		Auf dem Venne (1990)
Grönlandsee / Framstraße	Mr	Jn - Jl	0 - 1040	0 - >3	Gradinger (1986)
Barentssee	Mr	Ag	0 - 8900		T. Dale (pers. Mittlg.)
Grönlandsee / Framstraße	Mr	N - D	0 - 150	0 - 0,13	Auf dem Venne (1990)
Weddellsee (AA)	Mr	O - N	max. 800	max. 0,17	Kivi & Kuosa (1994)
Barentssee	pC	J	0 - 160		T. Dale (pers. Mittlg.)
	pC	F - Mz	20 - 58		1)
Grönlandsee / Framstraße	pC	Mz - A	70 - 570		(diese Studie)
Barentssee	pC	A	20 - 270		1) T. Dale (pers. Mittlg.)
	pC	M - Jn	max. 31300		
Grönlandsee / Framstraße	pC	Jn	90 - 6470	0,2 - 16,9	(diese Studie)
Grönlandsee / Framstraße	pC	Jn	0 - 10300		Auf dem Venne (1990)
Grönlandsee / Framstraße	pC	Jn	0 - 3200		Lara <i>et al.</i> (1994)
Beringsee	C	Jn	max. 12000	(>1000 $\mu\text{g l}^{-1}$ )	2) Mamaeva (1983)
	C	Jn	(1,7 - 23,8*10 <sup>7</sup> m <sup>-2</sup> )	(0,16 - 10,0 g m <sup>-2</sup> )	3)
Bering- und Chukchisee	C	Jn - Ag	300 - 15000		Andersen (1988)
Grönlandsee / Framstraße	Ls	Jn - Jl	0 - 86		4) Bolms (1986)
	T		0 - 66		4)
Grönlandsee / Framstraße	pC	Jn - Jl	0 - 14960	0 - >15	Gradinger (1986)
Grönlandsee	pC	Jn - Jl	20 - 4200	<0,1 - 12,6	Antia (1991)
Bering- und Chukchisee	aC	Jl	<100 - 6644		Taniguchi (1984)
	T	Jl	<50 - 4173		
Bäreninsel	pC	Jl	0 - 8620	0 - 23,3	Reitmeier (1994)
Ostgrönlandstrom	pC	Jl	450 - 5000	1,2 - 23,5	
Island-, Grönlandsee	C	Jl - Ag	17 - 1867	1,1 - 9,4	5) Putt (1990a)
Barentssee	C	Jl - Ag	132 - 2856	1,0 - 11,7	5)
Barentssee	T	Ag	0 - 314	0 - 2,1	Boltovskoy <i>et al.</i> (1991)
Barentssee	pC	Ag	0 - 12900		T. Dale (pers. Mittlg.)
Lancaster Sound (Kanadische Arktis)	C	Ag		(7,4 - 65,9 mg C m <sup>-2</sup> )	6) Paranjape (1988)
Grönlandsee	pC	Ag - S	0 - 8380	0 - 17,8	Antia (1991)
Jones Sound / Baffin Bay (Kanadische Arktis)	MZP	Ag - S	(2100 - 3200)		7) Paranjape, 1987
			(Gesamt-MZP)		
Chukchisee	C	S	5,9 - max. 6*10 <sup>5</sup>	1754 - 4111	8) Holm-Hansen <i>et al.</i> (1970)
	C	S	13000 - 19000	146 - 290	9)
Grönlandsee / Framstraße	pC	N - D	20 - 1370	0,1 - 0,9	Auf dem Venne (1990)
Antarktis	T	gj	max. 5		10) Wasik & Mikolajczyk (1994)
Antarktis	C	gj	200 - 2300	0,5 - 12,6	Leakey <i>et al.</i> (1994b)
Weddellsee	aIC	N - D + Mz	36 - 1900	0,02 - 4,8	Garrison & Buck (1989b)
	T	N - D + Mz	1 - 4,4	0,01 - 0,9	
Antarktis	T	F - Mz	<1 - 859	0 - 9	11) Boltovskoy <i>et al.</i> (1989)
Weddellsee	aIC	F - Mz	1000 - 9000		Buck & Garrison (1983)
	T	F - Mz	3000		
Weddellsee	T	Mz	max. 445	max. 1,31	Buck <i>et al.</i> (1992):
Weddell- u. Scotiasee	aIC	Jn - Ag	220 - 1900	(32 mg C m <sup>-2</sup> )	12) Garrison <i>et al.</i> (1993)
Weddell- u. Scotiasee	C	Ag	0,1 - 9	0,001 - 0,095	13) Gowing & Garrison (1992)
Weddellsee	pC	O - N	max. 1000	<0,5 - >6	Kivi & Kuosa (1994)
Antarktis	C	O - N	0 - 6400	0 - 16,3	Reitmeier (1994)

Wasserringes sogar als sehr hoch zu bezeichnen (Harrison & Cota, 1991). Sie können jedoch in Verbindung mit anderen guten Wachstumsbedingungen im Oberflächenbereich durchaus aufgezehrt werden.

Aufgrund der starken saisonalen Unterschiede vor allem der Lichtexposition der Phytoplankter, die letztendlich durch eine Schichtung des Wasserkörpers aufgrund von Schmelzprozessen in entscheidender Weise erhöht wird, ist eine charakteristische Abfolge (Sukzession) der Phytoplanktonpopulationen zu erwarten. Diese wurde für Polare Gebiete beider Hemisphären bereits eingehend untersucht und gut dokumentiert. Für die Grönlandsee sei hier auf die Arbeiten von Gradinger (1986), Gradinger & Baumann (1991) und Baumann (1990) hingewiesen.

Auch wenn vor diesem Hintergrund eine ähnliche Sukzession planktischer Ciliaten zu erwarten ist, so wurde eine solche für nördliche Polargebiete bisher nicht beschrieben. Neben frühen, vorwiegend deskriptiven Arbeiten (vgl. Kap. 1) sind Daten zur Verbreitung und zur Biomasse von planktischen Ciliaten dürftig. Tab. 7 gibt eine Übersicht über Ciliatenzahlen und ihre Biomassen aus Gewässern Höherer Breiten. Sie kann als Orientierung für die Beschreibung eines Jahresganges der Ciliaten in diesen Gebieten dienen.

Es wird deutlich, daß vor allem Kenntnisse über die Biomassen planktischer Ciliaten dieser Gebiete mangelhaft sind. Noch weniger ist über die Verbreitung der Ciliaten während der Wintermonate bekannt, da die Untersuchungen zumeist während des Sommers durchgeführt wurden.

Während des Winters ist von geringen Zelldichten planktischer Ciliaten in nördlichen hohen Breiten auszugehen. Diese Annahme stützt sich auf Untersuchungen von T. Dale (persönliche Mitteilung) sowie eigene Ergebnisse (diese Studie; ARK IX/1a). So fand Dale (persönliche Mitteilung) von Januar bis März nur maximal 160 phagotrophe Ciliaten  $l^{-1}$ . Die Zelldichten stiegen bis April bis auf etwa 270 Ciliaten  $l^{-1}$  an. Im Februar bis März konnte Dale (persönliche Mitteilung) mit Werten von max. 3  $l^{-1}$  außerdem nur sehr geringe Zellkonzentrationen von *M. rubrum* feststellen.

Dies Bild wird durch die eigenen Ergebnisse der Expedition ARK IX/1a weitgehend bestätigt. Im Packeis nordwestlich von Spitzbergen waren die Zelldichten phagotropher Ciliaten gegen Ende des Winters (März) ebenfalls gering (max. 240  $l^{-1}$ ), und in ihren Populationen waren kaum mixotrophe Oligotriche zu finden. Allerdings trat *M. rubrum* in Abundanzen auf, die mit Werten von max. 560 Zellen  $l^{-1}$  diejenigen von Dale (persönliche Mitteilung) erheblich übertreffen.

Diese hohen spätwinterlichen Konzentrationen von *M. rubrum* können möglicherweise mit der Zunahme des Lichtangebotes oder der Nutzung von DOC stehen.

Während der Expedition ARK IXa stieg die Tageslänge auf der geographischen Breite von 81°N rasch an. Lag sie gegen Ende Februar noch bei weniger als 3 h, so stieg sie bis zum 10. März bereits bis auf etwa 8 h (graphische Ermittlung nach Sakshaug & Holm-Hansen, 1984). Es ist anzunehmen, daß Populationen von *M. rubrum* recht schnell auf die Zunahme des Lichtangebotes reagieren können. Im Packeisbereich schwächt die Schneeaufgabe das Licht erheblich ab (z. B. bei einer ca. 50 cm dicken Schneedecke auf 0,1 bis 3 % des Oberflächenwertes; Sakshaug & Slagstad, 1991), so daß bis zur Eisunterseite nur noch ein Bruchteil der Oberflächenstrahlung (z. B. 0,2 %; Gradinger *et al.*, 1991) gelangt. Dennoch scheint *M. rubrum* diese geringe Lichtmenge optimal auszunutzen, indem er sich vermutlich dicht unter dem Eis aufhält. Hierzu dürfte ihn seine hohe Motilität und Phototaxis befähigen (Smith & Barber, 1979; Lindholm, 1981).

Möglicherweise kann er hier von erhöhten DOC-Pools profitieren und gelöste organische Substanz (DOM - dissolved organic matter) aufnehmen (Smith & Barber, 1979). Hinweise auf erhöhte DOM-Konzentrationen im Winter geben Gradinger (1990) bzw. Azam *et al.* (1991) für die Polargebiete der Nord- bzw. Südhalbkugel. So beobachtete Gradinger (1990) im Herbst/Winter eine verhältnismäßig schnellere Abnahme autotropher Pico- und Nanoplankter gegenüber heterotrophen Formen. Im Sommer lag das Verhältnis der Abundanzen bei 10, während es im Herbst/Winter Werte unter 1 aufwies. Nach Gradinger (1990) könnten Bakterien und heterotrophe Flagellaten nach Einbruch der Polarnacht von DOM-Pools profitieren und so möglicherweise den Polarwinter überdauern. Azam *et al.* (1991) halten eine zeitliche (und möglicherweise räumliche) Entkopplung zwischen DOM-Entstehung und ihrer Aufzehrung für möglich. Nach ihrer Ansicht könnte ein bedeutender Anteil des DOM-Pools nur sehr langsam (Turnover-Zeiten von Monaten) umgesetzt werden und so während des Sommers akkumulieren. Solche langlebigen DOM-Pools könnten z. B. aus komplexen Kohlenhydraten (Polymeren) bestehen und im Laufe des Winters und Frühjahrs abgebaut werden.

Wilkerson und Grunseich (1990) konnten für *M. rubrum* die Aufnahme von DON (dissolved organic nitrogen), Ammonium und Nitrat nachweisen. Die Nitrat- und in geringerem Maße auch die Ammoniumaufnahme waren jedoch lichtabhängig. Auf der Expedition ARK IX/1a wurden keine Messungen der Nährsalzkonzentrationen durchgeführt, jedoch ist zu erwarten, daß die Konzentrationen anorganischer Stickstoffverbindungen im Packeis und zu dieser Jahreszeit hoch waren.

Möglicherweise vermag *M. rubrum* die dicht unter der Eisdecke herrschenden Lichtbedingungen zur Photosynthese und Nährsalzaufnahme optimal zu nutzen, indem er sich aktiv in diesem Bereich aufhält. Von *M. rubrum* sind tägliche Vertikalmigrationen von bis zu 40 m bekannt (Smith & Barber, 1979), die für die Möglichkeit eines aktiven Aufenthaltes in diesem Bereich sprechen. Andere Phytoplankter sind in dieser Hinsicht aufgrund fehlender oder nur geringer Motilität benachteiligt. Da eine Stratifikation der Wassersäule im Packeis nordwestlich von Spitzbergen erst in einer Tiefe von etwa 60 m einsetzte (Wadhams *et al.*, 1994), dürfte das durchschnittliche Lichtangebot für weniger motile Phytoplankter nicht ausreichend gewesen sein. Crawford & Purdie (1992) konnten zeigen, daß *M. rubrum* aufgrund seiner Motilität gegenüber anderen Phytoplanktern hinsichtlich der Verdriftung durch Gezeitenströme im Vorteil ist. Das Vorkommen von *M. rubrum* im (Garrison & Buck, 1989a; Garrison & Buck, 1991; Stoecker *et al.*, 1992; Kivi & Kuosa, 1994) sowie unter dem Eis wird auch von Lindholm & Mörk (1990) aus der Ostsee sowie von Perriss *et al.* (1993) bestätigt.

Da unter diesen Verhältnissen von einer sehr geringen Phytoplanktendichte auszugehen ist, sind die geringen Dichten phagotropher, vor allem aber das Fehlen mixotropher Ciliaten, nicht überraschend. Mixotrophe Oligotriche haben ihre phagotrophe Ernährung im Gegensatz zu *M. rubrum* beibehalten. Die über die Ingestion von Phytoplanktern aufgenommenen Chloroplasten werden von diesen Organismen über längere Zeit funktionsfähig erhalten, müssen jedoch letztendlich laufend ersetzt werden (Stoecker, 1991). Hierzu sind sie auf ausreichend hohe Dichten geeigneter Phytoplankter (z. B. Cryptophyceen; Stoecker & Silver, 1990) und gute Lichtverhältnisse (Stoecker *et al.*, 1988; Stoecker *et al.*, 1988/1989) angewiesen. Beide Bedingungen können möglicherweise gegen Ende des Winters und im dichten Packeis nicht erfüllt werden.

Die in den Proben der Expedition ARK IX/1a in geringen Abundanzen gefundenen heterotrophen Oligotrichen ernähren sich möglicherweise von heterotrophen Pico-(Bakterien) und Nanoplanktern (Flagellaten). Denkbar wäre, daß diese heterotrophen Oligotrichen bei Zunahme der Phytoplanktonkonzentrationen zu mixotropher Lebensweise übergehen. Jedoch scheint die Mixotrophie bei der Mehrzahl der bisher daraufhin untersuchten Oligotrichen obligat und somit artspezifisch zu sein (Dolan, 1992; Stoecker *et al.*, 1988). Ein Anstieg der relativen Bedeutung mixotropher Formen, wie sie während des zweiten Teilabschnittes der Expedition (ARK IX/1b) beobachtet werden konnte, ist demnach vermutlich mit einer Veränderung der Artzusammensetzung der Populationen gekoppelt.

Das Arbeitsgebiet dieses zweiten Expeditionsabschnittes (ARK IX/1b) lag mit 6 bis 11 Breitengraden erheblich weiter südlich als das des ersten Abschnittes. Verglichen mit den Ergebnissen des ersten Teilabschnittes wurden hier bereits deutlich höhere Abundanzen phagotropher Formen (von 80 bis 573 Zellen  $l^{-1}$ ) festgestellt, während *M. rubrum* in Dichten von 20 bis 330 Zellen  $l^{-1}$  im Oberflächenplankton zu finden war. Diese Werte ähneln denen, die T. Dale (persönliche Mitteilung) im März und April in der Barentssee fand (Tab. 7).

Im Arbeitsgebiet von ARK IX/1b waren mixotrophe Oligotriche regelmäßig bis häufig im Oberflächenplankton anzutreffen. Im südwestlichen und westlichen Bereich dominierten sie die Gesamtpopulationen. Dies kann vermutlich auf die im Vergleich zum ersten Teilabschnitt bereits deutlich höhere Einstrahlungen im Arbeitsgebiet von ARK IX/1b zurückgeführt werden. Sie hatte an einigen Stationen (z. B. St. 40) Algenwachstum ermöglicht (Wadhams *et al.*, 1994). An diesen Stationen wurden auch die höchsten bakteriellen und Primärproduktionsraten der Expedition gefunden (Henriksen & Nielsen, 1994). Möglicherweise ist das sich in nordöstlicher Richtung erstreckende Band hoher Dichten vor allem mixotropher Ciliaten auf eine in diese Richtung gehende Advektion seitens des Jan Mayen Stromes zurückzuführen. Wie auch der Westspitzbergenstrom könnte dieser die Organismen aus südlichen Gebieten nordwärts transportieren und dabei unter schneller Zunahme der Tageslänge günstige Lichtbedingungen beibehalten.

Gegenüber der Situation im späten Winter / Frühjahr waren im Sommer (ARK VIII/1) vor allem deutlich höhere Gesamtzellzahlen im Oberflächenbereich festzustellen. Diese bewegten sich in den oberen 20 m der untersuchten Stationen zwischen 240 und 10240 Ciliaten  $l^{-1}$ , während im späten Winter maximal 900 Zellen  $l^{-1}$  registriert wurden. Die Zusammensetzung der Ciliatengemeinschaften hinsichtlich der Gruppen zeigte dagegen im beginnenden Frühjahr (ARK IX/1b) keine wesentlichen Unterschiede zur Sommersituation. Jedoch waren im Sommer regional erhebliche Unterschiede zwischen verschiedenen Stationen erkennbar. Diese betrafen sowohl die Häufigkeit der Ciliaten als auch die Zusammensetzung der Populationen.

*M. rubrum* wurde im PW des Ostgrönlandstromes und in der Polynya angetroffen, jedoch fehlte er an den östlichen Stationen mit AIW und AW. Auch Gradinger (1986) kam bei der Analyse der Phytoplanktongemeinschaften entlang eines Schnittes auf etwa 80°N zu vergleichbaren Ergebnissen. Inmitten des eisbedeckten Ostgrönlandstromes fand er an der westlichsten Station die höchsten Dichten und Biomassen dieses Ciliaten. Sie lagen bei 800 Zellen  $l^{-1}$  und mehr als 0,5  $\mu\text{g C } l^{-1}$ . Nach Osten hin nahmen diese deutlich ab, und an der eisfreien Station am Ostende

des Schnittes fehlte *M. rubrum* an der Oberfläche. Im Ostgrönlandstrom bildete *M. rubrum* hierbei etwa 30 % der integrierten (0 bis 40 m) Phytoplanktonbiomasse. Innerhalb des Ostgrönlandstromes stellte Gradinger (1986) hinsichtlich des Phytoplanktons die Dominanz motiler Formen (Dinoflagellaten und Flagellaten  $< 10 \mu\text{m}$ ) sowie *M. rubrum* über Diatomeen fest. Diese könnten nach seiner Auffassung die ungünstigen Lichtverhältnisse unter dem Eis durch aktive Vertikalmigrationen besser ausnutzen als die Diatomeen. Hinweise, die diese These stützen, fand er auch bei der Untersuchung einer eisfreien Station in der NEW, an der die genannten motilen Formen gegenüber Diatomeen eine untergeordnete Rolle spielten.

Putt (1990a) fand *M. rubrum* regelmäßig in Proben aus der Barents-, Grönland- und Islandsee. Jedoch fehlte *M. rubrum* an einer Station nordwestlich von Spitzbergen, die von Atlantischem Wasser beeinflusst war (Fig. 4 in Putt, 1990a). Dies stimmt mit den Ergebnissen der vorliegenden Studie und der von Gradinger (1986) weitgehend überein.

Warum *M. rubrum* im AW des WSC im Rahmen dieser Studie zwar während des späten Winters, nicht jedoch im Sommer gefunden wurde, bleibt unklar.

Die sommerliche Verteilung der Ciliaten (ARK VIII/1) im Ostgrönlandstrom und der NEW zeigte sehr unterschiedliche Zelldichten und Biomassen der Organismen vor allem im Oberflächenbereich. Es wurden Gesamtabundanzen zwischen 560 und 10240 Zellen  $\text{l}^{-1}$  festgestellt, wobei hohe Werte am Nordrand der Polynya sowie im Eis südöstlich der NEW zu verzeichnen waren, während im zentralen Bereich des EGC sowie am Westende der NEW sehr niedrige Zelldichten und Biomassen vorherrschten.

Lara *et al.* (1994) untersuchten auf derselben Expedition (ARK VIII/1) die Verteilung des Phytoplanktons und konnten ähnliche Muster feststellen. Sie fanden hinsichtlich der Horizontalverteilung verschiedener hydrographischer und biologischer Parameter im Gebiet der NEW stets eine zungenförmige Ausbreitung, die vom Südende der NEW durch ihr Zentrum nach Norden hin voranschritt. So sanken die Salzgehalte bei gleichzeitiger Temperaturerhöhung, und die Nährsalzkonzentrationen nahmen im Verlauf dieser zungenartigen Struktur ab. Die Biomasse des Phytoplanktons (gemessen als Chl *a*) stieg jedoch in gleicher Weise nach Norden hin an und erreichte maximale Werte am Nordende der NEW. Ein Band hoher Chlorophyllkonzentrationen zog sich von hier aus am Ostende der Polynya entlang in südwestlicher Richtung und bildete damit die östliche Begrenzung des zungenartigen Ausläufers.

Lara *et al.* (1994) führen diese Horizontalverteilung auf die örtliche Zirkulation und damit letztendlich auf die Entstehung bzw. Aufrechterhaltung der NEW zurück. Das am Nordende der Norske Øer Eisbarriere aufquellende, salzreiche, aber chlorophyllarme Tiefenwasser breitet sich zungenartig weiter nach Norden aus, wobei es sich, begünstigt durch die geringe oder fehlende Eisbedeckung, erwärmt (vgl. Kap. 2.1). Süßwassereintrag von Land und Eisschmelze stabilisieren die Wassersäule zusätzlich, und das Phytoplankton kann unter Aufzehrung der Nährsalze hohe Biomassen aufbauen. Dabei verlagert sich das zunächst oberflächennahe Chlorophyllmaximum weiter in die Tiefe. Am Nordende der Polynya dreht die Zirkulation nach Osten und schließlich Süden ab, was zu einem sich in dieser Richtung erstreckenden Band hoher Phytoplanktonbiomassen führt. Dieses mündet letztendlich in den EGC ein.

Die geschilderten Zirkulationsverhältnisse und Sukzessionsmuster des Phytoplanktons spiegeln sich auch deutlich in der Verteilung der in dieser Studie untersuchten biologischen Parameter, insbesondere der Verteilung der Ciliaten, wider. So war die Eisbedeckung im westlichen Teil der Polynya gering, während in diesem Bereich große Sichttiefen zu verzeichnen waren, die jedoch nach Norden hin aufgrund steigender Chlorophyllkonzentrationen abnahmen.

Das Band hoher Phytoplanktonkonzentration erstreckte sich von der Station 28 auf der Ostseite der NEW in südlicher Richtung bis zur eisbedeckten Station 13. Vor diesem Hintergrund war an Station 17, also am unmittelbaren Nordende der Norske Øer Eisbarriere, eine vertikale Homogenität biotischer und abiotischer Parameter zu erwarten. Diese wurde auch hinsichtlich der Ciliatenabundanzen angetroffen. Maximale Zellzahlen von  $650 \text{ Ciliaten l}^{-1}$  waren an anderen Stationen des Arbeitsgebietes erst für Tiefen von 40 m und mehr typisch.

An Station 28 am Nordrand der NEW wurde eine erwärmte Deckschicht und ein Chlorophyllmaximum mit vergleichsweise hohen Werten in 20 m Tiefe festgestellt. Die Ciliatenzahlen und -biomassen erreichten hier ebenfalls hohe Werte von fast  $5000 \text{ Zellen l}^{-1}$  und  $15 \mu\text{g C l}^{-1}$ . Noch höhere Abundanzen und Biomassen wurden im Oberflächenbereich der eisbedeckten Station 13 registriert, die ebenfalls hohe Phytoplanktonbiomassen aufwies. Die Ciliatenpopulationen wurden vor allem von *M. rubrum* ( $3760 \text{ Zellen l}^{-1}$ ;  $3,8 \mu\text{g C l}^{-1}$ ) und Oligotrichen ( $6100 \text{ Zellen l}^{-1}$ ;  $16,3 \mu\text{g C l}^{-1}$ ) gebildet.

Die im Vergleich zu Station 28 höheren Phytoplanktonbiomassen und das Maximum in Oberflächennähe könnten auf zusätzliche Nährsalzeinträge aus dem EGC zurückgeführt werden. Nach Lara *et al.* (1994) könnten dem am Ostende der NEW südwärts fließenden Wasser mit hoher Phytoplanktonbiomasse zusätzliche Nährsalze, vor allem Silikat und Phosphat, aus dem EGC beigemischt worden sein. Hierauf deuten nicht nur die im Vergleich zu Station 28 deutlich höheren Konzentrationen der beiden genannten Nährsalze hin, sondern auch die nur noch sehr schwache Erwärmung des Oberflächenwassers an Station 13. Die bereits vergleichsweise großen Populationen von *M. rubrum* und Oligotrichen könnten direkt oder indirekt (über Aufrechterhaltung des Phytoplanktonwachstum) von einem solchen Nährsalzeintrag profitiert haben.

Die während des Sommers gefundenen Zellzahlen und Biomassen der Ciliaten sind vergleichbar mit denen anderer Studien. Wenn auch Gradinger (1986) in der sommerlichen Framstraße mit Werten zwischen 140 und 14960 Ciliaten  $l^{-1}$  teilweise deutlich höhere Zellzahlen vorfand, so ähnelten die berechneten Biomassen von bis zu  $15 \mu\text{g C } l^{-1}$  jedoch sehr denen der vorliegenden Studie. Im allgemeinen wurden allerdings von Gradinger (1986) die höchsten Werte im Eisrandbereich festgestellt. Für eine Station in der NEW gibt der Autor Zellzahlen phagotropher Formen um  $2000 l^{-1}$  in den oberen 40 m an, die eine Biomasse zwischen 15 und  $1,5 \mu\text{g C } l^{-1}$  bildeten.

Antia (1991) registrierte während des Sommers (Juni und Juli) nördlich der Insel Jan Mayen Zelldichten phagotropher Ciliaten, die in Oberflächennähe zwischen 620 und  $4200 l^{-1}$  lagen. Ihnen entsprachen Biomassen von 2,2 bis  $12,6 \mu\text{g C } l^{-1}$ .

Auf dem Venne (1990) ermittelte in der sommerlichen Grönlandsee und Framstraße Zelldichten phagotropher Ciliaten von maximal 10300 Zellen  $l^{-1}$ . Die Populationen zeigten in geringen Tiefen (Oberfläche und 20 m) hohe Anteile auto- (*M. rubrum*) und mixotropher Formen, die zusammen über 90 % aller Ciliaten bilden konnten. *M. rubrum* wurde in Zellzahlen bis zu 14200 Zellen  $l^{-1}$  angetroffen.

Putt (1990a) untersuchte während des Sommers die Ciliatengemeinschaften der Barents-, Grönland und Islandsee. Dabei registrierte sie Abundanzen in Oberflächennähe von etwa 130 bis 2860 Zellen  $l^{-1}$ , von denen ebenfalls viele (58 - 65 %) auto- oder mixotroph waren und Biomassen von 0,4 -  $8,9 \mu\text{g C } l^{-1}$  bildeten

Die Ciliatengemeinschaften des Sommers sind also durch hohe Zelldichten (max. etwa  $15000 l^{-1}$ ) und Biomassen (max. etwa  $20 \mu\text{g C } l^{-1}$ ) in Oberflächennähe

charakterisiert, die auf hohe Anteile auto- und mixotropher Ciliaten zurückgeführt werden können.

Den Übergang von der Sommer- in die Herbstsituation dokumentiert die Arbeit von Antia (1991). Im Rahmen ihrer Untersuchungen fand die Autorin im August und September höhere Zellzahlen phagotropher Ciliaten als im Juni und Juli. So lag die mittlere Ciliatenabundanz (berechnet aus den von 0 bis 100 m Tiefe integrierten Zellzahlen) während des Sommers bei etwa  $770 \text{ Zellen l}^{-1}$ , die eine Biomasse von  $2,4 \mu\text{g C l}^{-1}$  bildeten. Gegen Ende des Sommers stellte sie dagegen eine mittlere Zellzahl von  $1220 \text{ Ciliaten l}^{-1}$  fest, der aufgrund einer Verschiebung der Populationsstruktur zugunsten kleinerer Formen nur noch  $1,4 \mu\text{g C l}^{-1}$  entsprachen. Diese Verringerung der mittleren Zellgrößen war besonders deutlich gegen Ende August, an der die integrierten Biomassen der Ciliaten bei annähernd gleichen Zellzahlen dramatisch abnahmen. Hierbei fiel das mittlere Zellvolumen der Ciliaten von  $14500$  auf  $1950 \mu\text{m}^3$ .

Der von Antia (1991) beobachteten Abnahme der Biomassen muß während des Herbstes auch eine Abnahme der Zelldichten folgen. Dies legen Ergebnisse von Auf dem Venne (1990) nahe. Er untersuchte in der Grönlandsee die Verbreitung der Ciliaten zu Beginn des Winters. Zu dieser Jahreszeit waren die Zelldichten (zwischen  $60$  und  $1370 \text{ l}^{-1}$  in Oberflächennähe) und Biomassen ( $0,2$  bis  $0,9 \mu\text{g C l}^{-1}$ ) deutlich niedriger als im Sommer. *M. rubrum* fehlte fast vollständig (max.  $150 \text{ Zellen l}^{-1}$ ). Heterotrophe Oligotriche dominierten bei weitem über ihre mixotrophen Verwandten. Die deutliche Abnahme auto- und mixotropher Ciliaten im Vergleich zu den ebenfalls untersuchten sommerlichen Verhältnissen wurde auf die mit der einsetzenden Polarnacht verbundene Dunkelheit zurückgeführt.

Zusammenfassend kann also die jahreszeitliche Sukzession der Ciliatengemeinschaften folgendermaßen beschrieben werden. Gegen Ende des Winters (vermutlich schon Ende Februar) sind unter dem Packeis Ciliaten in Zellzahlen von wenigen Hundert bis möglicherweise maximal  $1000 \text{ Zellen l}^{-1}$  zu finden, die von *M. rubrum*, heterotrophen Oligotrichen sowie Haptoriden und Holotrichen gebildet werden. Weiter südlich und möglicherweise nur außerhalb des Packeises erlangen bereits gegen Ende März mixotrophe Oligotriche große Bedeutung, wobei sie Haptoride und Holotriche zurückdrängen. Die Gesamtzelldichten der Ciliatengemeinschaften erreichen jedoch auch hier zunächst nur etwa  $1000 \text{ Zellen l}^{-1}$ .

Erst im Zuge der weiteren Sukzession nehmen die Ciliaten hinsichtlich ihrer Abundanzen und Biomassen zu und erreichen im Sommer in Oberflächennähe

## 5. Diskussion

---

Zellkonzentrationen von mehreren Tausend  $l^{-1}$  (maximal etwa  $15000 l^{-1}$ ). Die höchsten Biomassen und Ciliatenkonzentrationen sind dabei im Eisrandbereich oder im Bereich von Polynyas (z. B. NEW) zu erwarten. Mit der Tiefe nehmen neben den Zellzahlen auch die Anteile auto- und mixotropher Formen, die im Oberflächenbereich zusammen über 90 % erreichen können, zugunsten rein phagotropher Ciliaten schnell ab. In 100 m Tiefe sind zu diesem Zeitpunkt oftmals nur noch weniger als 100 Zellen  $l^{-1}$  zu finden. Gegen Ende August sind die höchsten Zellzahlen zu erwarten, aufgrund einer möglichen Verschiebung des Größenspektrums hin zu kleineren Formen führt dies jedoch nicht zwangsläufig zu einer Biomasseerhöhung der Ciliaten.

Im Laufe des Herbstes sinken mit hereinbrechender Dunkelheit der Polarnacht die Ciliatenzahlen auf Werte von wenigen hundert Zellen  $l^{-1}$  (maximal etwa  $1500 l^{-1}$ ), wobei *M. rubrum* und mixotrophe Oligotriche aus dem Plankton verschwinden. Während des Winters sinken die Zelldichten der Ciliaten noch weiter bis auf Werte in der Größenordnung von  $10^2 l^{-1}$  oder weniger.

Einen ähnlichen Jahresgang fanden Leakey *et al.* (1994b) in einer Studie der Ciliatengemeinschaften an einer Station in der Antarktischen Provinz. Die Autoren fanden einen deutlichen saisonalen Zyklus der Ciliatenabundanzen und ihrer Biomassen, wobei während des Südsommers hohe und während des Winters niedrige Werte zu verzeichnen waren. So stiegen die Zellzahlen und Biomassen gegen Ende des Süd winters mit der Eisschmelze im September / Oktober von den niedrigsten Werten (300 Ciliaten  $l^{-1}$  bzw.  $0,5 \mu g C l^{-1}$ ) bis zum Jahreswechsel auf maximal 2300 Ciliaten  $l^{-1}$  und  $12,6 \mu g C l^{-1}$  an. Tintinnen waren hinsichtlich ihrer Abundanzen nur während des antarktischen Sommers bedeutsam; zu dieser Zeit bildeten sie aber die Hauptbiomasse. Von *M. rubrum* berichten die Autoren, daß er in verhältnismäßig geringen Dichten vorkam.

Auch Gowing & Garrison (1992) berichten von einer Verringerung der Abundanzen und Biomassen der winterlichen Protozooplanktongemeinschaften in der Antarktis. Sie führen dies auf geringere Wachstumsraten und vermindertes Nahrungsangebot zurück. Die Autoren fanden während des Winters maximal etwa 10 größere ( $> 50 \mu m$ ) Ciliaten  $l^{-1}$ , meistens jedoch erheblich weniger. Diese bildeten Biomassen von maximal  $0,1 \mu g C l^{-1}$ . Bemerkenswert ist, daß etwa 10 % der gezählten größeren Ciliaten mixotroph waren und bis in einer Tiefe von 85 m vorkamen.

Die Saisonalität der Ciliaten in polaren Gebieten ist also charakterisiert durch geringe Zelldichten während des Winters, denen hohe Abundanzen während des Sommers

gegenüberstehen. Sie entspricht demnach weitgehend dem klassischen Bild der Sukzession von Phytoplankton- und Zooplanktonbiomassen in polaren Gebieten (Parsons *et al.*, 1984), wonach während einer kurzen sommerlichen Vegetationsperiode hohe Biomassen von Phytoplanktern aufgebaut werden, denen mit einer zeitlichen Verzögerung die Zooplanktonbiomassen folgen. Während des restlichen Jahres sind Phyto- und Zooplanktonbiomassen als gering anzusehen.

Die Saisonalität der Zelldichten und Biomassen planktischer Ciliaten in gemäßigten Breiten weist dagegen oftmals zwei Höhepunkte auf. So stellten Smetacek (1981) und Nielsen & Kiørboe (1994) in Jahrgängen der Kieler Bucht bzw. des Skagerraks zwei deutliche Maxima der Ciliatenbiomasse fest, die während des Frühlings und Herbstes erreicht wurden. Diese Jahrgänge entsprechen damit dem klassischen Modell für gemäßigte Breiten (Parsons *et al.*, 1984), welches von zwei Maxima der Phyto- und Zooplanktonbiomassen während des Jahres ausgeht. Sie werden im Frühjahr und (in abgeschwächter Form) im Herbst erreicht, dabei hinkt die Zooplanktonbiomasse hinter der des Phytoplanktons hinterher. Während des Sommers und des Winters sind dagegen vergleichsweise geringe Werte zu erwarten.

Übertragen auf die Ostsee wäre demzufolge im Frühjahr und Herbst mit höheren Zelldichten und Biomassen der Ciliaten zu rechnen, wie es Smetacek (1981) für die Kieler Bucht nachweisen konnte. An einer neritischen Station fand er Zelldichten, die im Frühjahr maximal  $92000\ l^{-1}$  erreichten. Die während des Sommers in der Ostsee gefundenen Abundanzen und Biomassen bewegten sich teilweise auf recht hohem Niveau. Deshalb erscheint eine wesentliche Zunahme der Werte im Frühjahr und Herbst unwahrscheinlich.

### 5.5 Zur Bedeutung planktischer Ciliaten im Nahrungsnetz der Grönlandsee und Ostsee

Planktische Ciliaten sind mit einer Zellgröße von weniger als  $10\ \mu\text{m}$  (z. B.  $7\ \mu\text{m}$ , Sherr *et al.*, 1986;  $8\ \mu\text{m}$ , Smetacek, 1981) bis über  $100\ \mu\text{m}$  (z. B. einige Tintinnen; *Cyclotrichium cyclokaryon*, s. Kap. 4.2.12) sowohl dem Nano- ( $2$  bis  $20\ \mu\text{m}$ ; vgl. Sieburth *et al.*, 1978) als auch dem Mikrozooplankton zuzuordnen. Ihren Stoffwechsel bestreiten sie entweder autotroph (*M. rubrum*; Sieburth *et al.*, 1978; Lindholm, 1985; Crawford, 1989), mixotroph (vorwiegend Oligotriche, vermutlich aber auch *Prorodon*-Arten und andere Holotriche; Blackburn *et al.*, 1973; Dolan, 1992; Holm-Hansen *et al.*, 1970; Jonsson, 1987; Stoecker, 1991; Stoecker *et al.*, 1987) oder heterotroph. Da die beiden letztgenannten Ernährungsweisen die Ingestion

partikulärer Substanz erfordern, werden sie im folgenden als phagotrophe Ernährung zusammengefaßt.

Die Verwertung aufgenommener gelöster organischer Substanzen (Osmotrophie), wie sie bei heterotrophen Flagellaten (Sherr, 1988; Sime-Ngando & Yager, 1994) und *M. rubrum* (Smith & Barber, 1979; Wilkerson & Grunseich, 1990) beobachtet wurde, dürfte für phagotrophe Ciliaten aufgrund ihres ungünstigen Verhältnisses von Zelloberfläche zu Volumen kaum von Bedeutung sein (Capriulo *et al.*, 1991; Fenchel, 1988; Porter *et al.*, 1985; Sieburth *et al.*, 1978). Dennoch berichten Pavillon & Rassoulzadegan (1980) von der Aufnahme von Biotin, Glukose und markierten Aminosäuren durch *Stenosemella ventricosa*. Diese beruht nach Angabe der Autoren sowohl auf Diffusion als auch aktivem Transport.

Obwohl aufgrund des weiten Größenspektrums der Ciliaten ein ähnlich breites hinsichtlich ingestierbarer Nahrungspartikel zu erwarten ist, versuchte Dolan (1991a) in seiner Studie der Ciliatengemeinschaften der Chesapeake Bay, die Ciliaten in drei verschiedene trophische Gruppen (Gilden) einzuordnen. Hierbei unterschied er mikrophage Formen, die Partikel von der Größe des Picoplanktons fressen, von makrophagen, die Nanoplankton und größere Organismen konsumieren. Als dritte Gruppe nennt er carnivore (räuberische) Ciliaten. Die Einteilung insbesondere der ersten beiden Gruppen ist aufgrund der zu erwartenden und auch häufig beobachteten Überschneidung von Größenspektren gefressener Nahrungspartikel im Einzelfall sicherlich problematisch, kann aber als Orientierung bei der Beschreibung von Nahrungsspektren dienen. Diese sollen im folgenden kurz erläutert werden.

Mit der Bedeutung des Picoplanktons für mikrophage Ciliaten beschäftigen sich zahlreiche Arbeiten (z. B. Dolan, 1991b; Gast, 1985; Sherr & Sherr, 1987; Hall *et al.*, 1993; Gonzalez *et al.*, 1990). Bakterien scheinen innerhalb dieser Größenklasse für die Organismen besser als Futter geeignet zu sein als coccale Cyanobakterien. *Strombidium sulcatum*<sup>\*)</sup> (Größe 20 - 30 µm; Sherr *et al.*, 1988) und *Strombidium inclinatum* lassen sich kultivieren, auch wenn ihnen nur Bakterien als

---

<sup>\*)</sup> Montagnes *et al.* (1990) weisen auf taxonomische Schwierigkeiten hin, die mit *Strombidium sulcatum* verbunden sind. Sie benennen die von Fenchel & Jonsson (1988) in ihrer Laborstudie als *Strombidium sulcatum* bezeichnete Art um in *Strombidium inclinatum*. Diese ist nach Fenchel & Jonsson (1988) als vorwiegend benthisch anzusehen und wird nur gelegentlich im Plankton angetroffen. Gleichzeitig wird jedoch *Strombidium sulcatum* für eine morphologisch ähnliche planktische Art beibehalten.

Futter angeboten werden (Rivier *et al.*, 1985; Allali *et al.*, 1994; Fenchel & Jonsson, 1988), jedoch benötigt *S. sulcatum* eine Bakteriendichte von mindestens  $1 \cdot 10^6 \text{ ml}^{-1}$ , um zu wachsen. Beide Arten zeigen allerdings deutlich besseres Wachstum, wenn sie mit 2,5 bzw. 2,8  $\mu\text{m}$  großen Flagellaten gefüttert werden (Bernard & Rassoulzadegan, 1990; Fenchel & Jonsson, 1988). Dennoch ist unbestritten, daß vor allem kleinere Ciliaten, wie sie von Sherr *et al.* (1986) als häufige Vertreter des Nanoplanktons angesehen werden, einen erheblichen Teil ihres Nahrungsbedarfs durch Bakterien abdecken. So schätzen Sherr *et al.* (1989), daß choreotriche Ciliaten mit einer Größe unter 15  $\mu\text{m}$  allein von Bakterien leben können, wenn diese in Konzentrationen von etwa  $10^6 \text{ ml}^{-1}$  vorhanden sind. Bei größeren Ciliaten besteht die Nahrungsration jedoch nur zur wenigsten als 15 % aus Bakterien (Sherr *et al.*, 1989).

Rassoulzadegan *et al.* (1988) kommen zu ähnlichen Ergebnissen. Nach ihren Beobachtungen konsumieren Oligotriche Nahrungspartikel mit einer Größe von 0,5 bis 10  $\mu\text{m}$ , während Tintinnen Nanoplankter zwischen 0,2 und 20  $\mu\text{m}$  fressen. Innerhalb der Oligotrichen bevorzugen kleinere Arten (<30  $\mu\text{m}$ ) jedoch Picoplankter (72 % ihrer Nahrung), während größere Ciliaten vor allem Organismen der Nanoplanktonfraktion konsumieren.

Cyanobakterien werden in ihrer Bedeutung als Futter für planktische Ciliaten unterschiedlich bewertet. So wurden Cyanobakterien vom *Synechococcus*-Typ wiederholt in Nahrungsvakuolen verschiedener nackter Ciliaten beobachtet (Kuosa, 1990; Sherr *et al.*, 1986; Johnson *et al.*, 1982; eigene Beobachtungen). Bernard & Rassoulzadegan (1993) fanden bei allen der von ihnen im Mittelmeer untersuchten Tintinnen Cyanobakterien in den Nahrungsvakuolen. Obwohl der Beitrag dieser Prokaryoten mit Werten von im Mittel nur 2 % der in den Nahrungsvakuolen insgesamt beobachteten Biomasse als eher gering einzustufen ist, kann die Bedeutung von Cyanobakterien für einige Arten erheblich sein. So war bei verschiedenen Arten über 50 % (maximal 63 %) der in den Nahrungsvakuolen vorhandenen Biomasse auf Cyanobakterien zurückzuführen. Stramski *et al.* (1992) konnten *Strombidium sulcatum* auf dem Cyanobakterium *Synechocystis* kultivieren. Dem stehen allerdings Ergebnisse von Verity & Villareal (1986) gegenüber, die zwei Tintinnenarten unter anderem mit *Synechococcus* fütterten, was zum Absterben der Kulturen führte. In Verhaltensexperimenten lockte *Synechococcus* im Gegensatz zu anderen Phytoplanktern kaum Ciliaten an (Verity, 1991b).

Die Bedeutung von Picoplanktern als Futter für Ciliaten dürfte in der Grönlandsee gering sein. Gradinger (1990) untersuchte die Picoplanktonbestände und ihre Umsatzraten in der sommer- und frühwinterlichen Grönlandsee. Die

Bakterienkonzentrationen erreichten ihr Maximum im Sommer, wo im eisbedeckten Ostgrönlandstrom Zelldichten von ca.  $0,35 \cdot 10^6 \text{ ml}^{-1}$  und im Eisrandbereich im späten Sukzessionsstadium des Phytoplanktons maximal ca.  $1,3 - 1,5 \cdot 10^6$  Bakterien  $\text{ml}^{-1}$  zu finden waren. Diese Abundanzen überstiegen nur unwesentlich die o. a. Mindestdichten, die Ciliaten zum Wachstum benötigen, wenn sie ihren dafür benötigten Stoffwechsel ausschließlich über die phagotrophe Aufnahme von Bakterien decken. Im Spätherbst und frühen Winter sinken die Bakterienabundanzen in der Grönlandsee unter diesen Wert ( $1 \cdot 10^6 \text{ ml}^{-1}$ , Gradinger, 1990). Bakterivore Ciliaten haben nach Fenchel (1987) volumenspezifische Filtrationsraten, die etwa um den Faktor 10 geringer sind als die von bakterivoren Flagellaten sowie makrophagen Ciliaten. Dementsprechend können sie sich nur in Gewässern mit hohen Bakteriendichten (z. B. in eutrophen Gebieten) gegenüber diesen Organismen behaupten. Tatsächlich stellte Gradinger (1990) fest, daß im Mittel die gesamte bakterielle Produktion von heterotrophen Flagellaten ingestiert wurde. Ciliaten sollten demzufolge in der Grönlandsee keine wesentliche Bedeutung für den Wegfraß von Bakterien haben.

Ähnlich oder noch geringer dürfte die Bedeutung von Picocyanobakterien als Futterorganismen für Ciliaten in der Grönlandsee sein. Picocyanobakterien kommen während des Sommers nur in extrem geringen Dichten ( $< 23 \text{ ml}^{-1}$ ) in der Grönlandsee vor (Gradinger & Lenz, 1989), im PW des EGC sind sie oftmals nicht nachweisbar (Gradinger, 1990). Zwar steigt ihre Abundanz während des Herbstes vorübergehend auf über 500 Zellen  $\text{ml}^{-1}$  an, dennoch sind diese Dichten sehr gering gegenüber solchen aus gemäßigten Breiten oder oligotrophen Gebieten. So fand beispielsweise Jochem (1990) in der Ostsee Abundanzen von Picocyanobakterien, die zwischen  $0,6$  und  $3,9 \cdot 10^5 \text{ ml}^{-1}$  lagen. Trotz der geringen Zelldichten in der Grönlandsee konnten vor allem während des Spätherbstes einzelne Cyanobakterien vom *Synechococcus*-Typ regelmäßig in Nahrungsvakuolen von (vermutlich haptoriden) Ciliaten nachgewiesen werden (eigene Beobachtungen).

Die Bedeutung von Picoplanktern als Futterorganismen für phagotrophe Ciliaten dürfte in der Ostsee höher sein als in der Grönlandsee. Diese Vermutung stützt sich auf die höheren Gesamtbakterienzahlen (während BAMBI zwischen  $1,4$  und  $10,3 \cdot 10^6 \text{ ml}^{-1}$ ; Giesenhagen, persönliche Mitteilung) und Zelldichten der Picocyanobakterien (zwischen  $0,4$  und  $6 \cdot 10^5 \text{ ml}^{-1}$ , Gradinger, persönliche Mitteilung). Kuosa (1990) stellte jedoch in einer Untersuchung zur Autofluoreszenz in Nahrungsvakuolen verschiedener Protozoen fest, daß nur eine der von ihm untersuchten Ciliatenarten *Synechococcus*-Zellen in größerer Menge ingestiert hatte.

Die meisten anderen planktischen Ciliaten wiesen nur geringe Anzahlen gefressener Cyanobakterien in ihren Nahrungsvakuolen auf.

Aufgrund der bisherigen Überlegungen muß Vertretern des Nanoplanktons eine größere Bedeutung als Futterorganismen planktischer Ciliaten zukommen.

Eine Reihe von Publikationen beschäftigen sich im Rahmen von Freiland- und vor allem Laboruntersuchungen mit der Bedeutung verschiedener Phytoplankter für das Wachstum von Ciliaten. So wurde einerseits versucht, ingestierte Algen (Ruble & Gallegos, 1989; Putt, 1991; Sherr *et al.*, 1991) oder andere Partikel (z. B. Stärkekörnchen, Heinbokel, 1978; Latexkügelchen definierter Größe; Jonsson, 1986) in Nahrungsvakuolen licht- oder epifluoreszenzmikroskopisch zu erkennen und zu quantifizieren, andererseits wurden gezielte Wachstumsversuche mit verschiedenen Futterorganismen (vor allem Flagellaten) durchgeführt. Hierbei wurde deutlich, daß die Zellgröße der Futterorganismen nur ein erstes Kriterium darstellt, welches für die Futterakzeptanz und somit für das Wachstum bedeutsam ist. So konnten für verschiedene Oligotriche optimale Partikelgrößen gefunden werden, bei der die effektivste Filtration erfolgt. Diese lagen zwischen etwa 2 bis 10  $\mu\text{m}$  (Fenchel & Jonsson, 1988; Jonsson, 1986; Sherr *et al.*, 1991; Rassoulzadegan, 1982).

Weitere Untersuchungen bestätigten jedoch frühe Beobachtungen, nach denen Ciliaten bestimmte Algen bevorzugen, während andere gleicher Größe kaum ingestiert werden oder sogar zum Absterben führen (Verity, 1986, Verity & Stoecker, 1982; Hansen, 1989). Verity (1991a) konnte zeigen, daß heterotrophe Flagellaten als Futter ähnlich geeignet sein können wie autotrophe.

Oligotriche und Tintinnen scheinen vor allem Dinoflagellaten (z. B. *Heterocapsa triquetra* oder *Scrippsiella trochoidea*) zu bevorzugen (Gifford, 1985; Rassoulzadegan *et al.*, 1988; Smetacek, 1984; Stoecker *et al.*, 1981; Stoecker *et al.*, 1984; Stoecker & Guillard, 1982; Stoecker *et al.*, 1986; Taniguchi & Takeda, 1988; Buskey & Stoecker, 1988, 1989).

Admiraal & Venekamp (1986) konnten ungewöhnlich hohe Dichten von Tintinnen (bis zu 118000 l<sup>-1</sup>) in Blüten von *Phaeocystis pouchetii* beobachten. Die Tintinnen weideten auf der Oberfläche der Kolonien einzelne Zellen ab, fraßen jedoch auch frei umherschwimmende Einzelzellen. Hansen *et al.* (1993) fanden in diesem Zusammenhang unterschiedliches Freßverhalten bei zwei verschiedenen Oligotrichen. Während *Strombidinopsis acuminatum* Einzelzellen von *Phaeocystis cf. globosa* fraß, war dies bei *Strombidium elegans* nicht der Fall. Die Autoren bezeichnen *Phaeocystis*

im Einzelzellstadium als suboptimales Futter, da es auch bei *Strombidinopsis acuminatum* nicht zu maximalen Wachstumsraten führte. Weisse & Scheffel-Möser (1990) halten Mikrozooplankter, also vor allem Ciliaten und heterotrophe Dinoflagellaten, für die Hauptkonsumenten der Einzelzellen zu Beginn einer *Phaeocystis*-Blüte. *Phaeocystis pouchetii* ist in der Grönlandsee häufig im fortgeschrittenen Sukzessionsstadium des Phytoplanktons anzutreffen (Gradinger, 1986; Gunkel, 1988).

Diatomeen (vor allem kettenbildende und solche mit langen Fortsätzen) scheinen gegenüber Flagellaten von geringerer Bedeutung als Futter für Ciliaten zu sein. Dennoch konnten Oligotriche mit *Thalassiosira pseudonana* erfolgreich kultiviert werden (Montagnes, 1990; Montagnes *et al.*, submitted). Verity & Villareal (1986) fütterten zwei *Tintinnopsis*-Arten mit verschiedenen Diatomeen. Sie fanden heraus, daß die Tintinnen nur mit solchen Diatomeen als Futter wuchsen, denen  $\beta$ -Chitin-Fäden oder Fortsätze fehlten. *Thalassiosira* lockte allerdings in den Verhaltensexperimenten von Verity (1991b) im Mittel die meisten Ciliaten an.

Die bisherigen Überlegungen zeigen, daß Flagellaten und Diatomeen die wichtigsten Futterorganismen für planktische Ciliaten in der Grönlandsee darstellen dürften. Gradinger & Baumann (1991) befaßten sich während des Polarsommers mit der Verteilung des Phytoplanktons in der Framstraße. Sie konnten in diesem Gebiet drei Phytoplanktondomänen charakterisieren, die sich in ihrer Zusammensetzung unterschieden. In der NEW fanden sie hohe Biomassen, die vorwiegend auf kettenbildende Diatomeen zurückzuführen waren. Der Ostgrönlandstrom war bei sehr niedrigen Biomassen von Flagellatengemeinschaften charakterisiert, und im Eisrandbereich konnten die Autoren Biomasse-Maxima in 20 bis 40 m Tiefe beobachten, die von Mischpopulationen aus Diatomeen, Dinoflagellaten und *Phaeocystis pouchetii* gebildet wurden. Qualitativ günstige Futterbedingungen sind demnach im Eisrandbereich sowie Ostgrönlandstrom zu erwarten. Die geringen Zelldichten der Flagellaten im EGC lassen hier jedoch wahrscheinlich keine höheren Biomassen der Ciliaten erwarten. Demgegenüber sollte in der NEW die Zelldichte der Ciliaten gering sein, da die Phytoplanktonbiomasse nach Gradinger & Baumann (1991) vorwiegend von kettenbildenden Diatomeen und z. T. solchen mit Fortsätzen (z. B. *Chaetoceros socialis*) zurückging.

Lara *et al.* (1994) konnten jedoch im Bereich der NEW drei verschiedene Phytoplanktongemeinschaften charakterisieren, die sich in ihrer relativen Zusammensetzung unterschieden. Alle drei Gemeinschaften waren hinsichtlich ihrer Phytoplanktonabundanzen von Flagellaten dominiert, jedoch konnte die

Diatomeenbiomasse die der Flagellaten übertreffen. Flagellaten dürften also auch in der NEW wesentlich zur Bildung der z. T. hohen beobachteten Ciliatenbiomassen beitragen.

In Proben der Expedition ARK VIII/1 konnten jedoch auch vereinzelt Oligotriche und Haptoride mit ingestierten Diatomeen gefunden werden. Am häufigsten handelte es sich dabei um *L. oviformis* und verschiedene *Strombidium*-Arten an den Stationen 13 und 28. Einzelne aufgenommene Diatomeen konnten bei *L. oviformis* aufgrund ihrer Größe zu einer erheblichen länglichen Verformung des ansonsten eher kugeligen Zellkörpers führen\*).

In der sommerlichen Ostsee dürfte es sich bei dem überwiegenden Teil der von Ciliaten ingestierten Organismen um Flagellaten handeln, die das Nanoplankton während BAMBI dominierten (F. Jochem, persönliche Mitteilung). Diatomeen waren in der sommerlichen Ostsee selten. Bei ihnen handelte es sich vorwiegend um kettenbildende Formen (z. B. *Chaetoceros*; F. Jochem, persönliche Mitteilung).

Die Rolle carnivorer Ciliaten ist vielfach noch unklar. Stoecker & Evans (1985) berichten von einer interessanten Dreiecksbeziehung zwischen den beiden planktischen Ciliaten *Balanion* sp. sowie *Favella* sp. einerseits und dem Dinoflagellaten *Heterocapsa triquetra* andererseits. Beide Ciliaten fressen *Heterocapsa*, jedoch vermag *Favella* auch Zellen von *Balanion* zu ingestieren. Robertson (1983) konnte zeigen, daß *Favella panamensis* kleinere Tintinnen der Gattung *Tintinnopsis* frißt. Taylor *et al.* (1971) beobachteten einen nicht identifizierten Oligotrichen, wie er *M. rubrum* fraß. Auch McManus & Fuhrman (1986) halten die Ingestion von *M. rubrum* durch *Laboea strobila* für wahrscheinlich.

Diese Beispiele machen deutlich, wie fließend die Grenzen zwischen herbi-, omni- und carnivoren Ciliaten sein können. Räuberische Formen sind hinsichtlich der Zellzahlen und Biomassen phagotropher Ciliaten gewöhnlich von geringer Bedeutung. So betrug die Zellzahl des als carnivor geltenden Haptoriden *Didinium* sp. in der sommerlichen Barentssee nur etwa 1 % der Ciliatenfauna (Dale, unpubliziert). *Didinium* wurde im Rahmen dieser Studie nur einmal überhaupt gefunden. *Tiarina*

---

\*) Leegaard (1915) benannte eine neue Gattung (*Ciliospina*) oligotricher Ciliaten. Aller Wahrscheinlichkeit war dies jedoch unberechtigt, da die gattungsspezifische, bipolar zugespitzte Zellform ihrer Vertreter auf ingestierte Diatomeen und damit einhergehende extreme Veränderungen des Zellkörpers zurückzuführen sein dürfte (Kahl, 1932). Beispiele solcher Verformungen bei Oligotrichen wurden von Smetacek (1981) dokumentiert.

► **Abb. 35:** Zelldichten (A, C, E, G) bzw. Biomassen (B, D, F, H) phagotropher Ciliaten, aufgetragen gegen die Chlorophyll *a* Konzentration während ARK VIII/1 (links, A bis D) und BAMBI (rechts, E bis H).

Aufgeführt sind jeweils die integrierten Werte (ARK VIII/1: 0 - 100 m; BAMBI: 0 - 25 bzw. 35 m; A, B, E, F) sowie die Einzelwerte (C, D, G, H).

Die gestrichelten Linien in A und B stellen den 95%-Vertrauensbereich der Regressionsgeraden (geometrical mean regression, durchgezogene Linie) dar. Für die Datensätze der Abb. C bis H konnten keine solchen Regressionen durchgeführt werden, weil sie entweder nicht signifikant waren (E und F) oder aufgrund nicht normalverteilter Parameter (Schnelltest nach David *et al.*, 1954; zitiert in Sachs, 1978) in den Datensätzen unzulässig sind (C, D, G, H). Datensätze mit nicht normalverteilten Parametern wurden über Spearman-Rangkorrelationstests auf Abhängigkeiten hin untersucht.

Regressionsparameter:

A (Geometrical Mean Regression):  $CIL = 1,51 \cdot 10^6 \cdot CHL + 9,18 \cdot 10^6$ ;  $r = 0,879$ ,  $n = 7$ ; signifikant ( $p < 0,01$ )

B (Geometrical Mean Regression):  $CIL = 4,92 \cdot CHL - 22,15$ ;  $r = 0,987$ ,  $n = 7$ ; hochsignifikant ( $p < 0,001$ )

mit  $CIL =$  integrierte Ciliatenabundanz ( $m^{-2}$ ) bzw. -biomasse ( $mg\ C\ m^{-2}$ )

$CHL =$  integrierte Chlorophyll *a* Konzentration ( $mg\ m^{-2}$ )

C (Spearman Rangkorrelation mit Korrektur für Bindungen):  $r(s, B) = 0,749$ ,  $n = 35$ ; hochsignifikant ( $p < 0,001$ )

D (Spearman Rangkorrelation mit Korrektur für Bindungen):  $r(s, B) = 0,854$ ,  $n = 35$ ; hochsignifikant ( $p < 0,001$ )

E (Geometrical Mean Regression):  $r = 0,085$ ,  $n = 5$ ; nicht signifikant

F (Geometrical Mean Regression):  $r = 0,212$ ,  $n = 5$ ; nicht signifikant

G (Spearman Rangkorrelation):  $r(s) = 0,741$ ,  $n = 25$ ; hochsignifikant ( $p < 0,001$ )

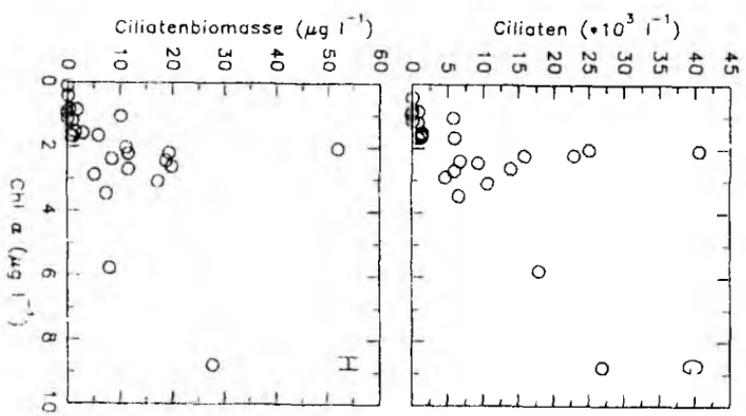
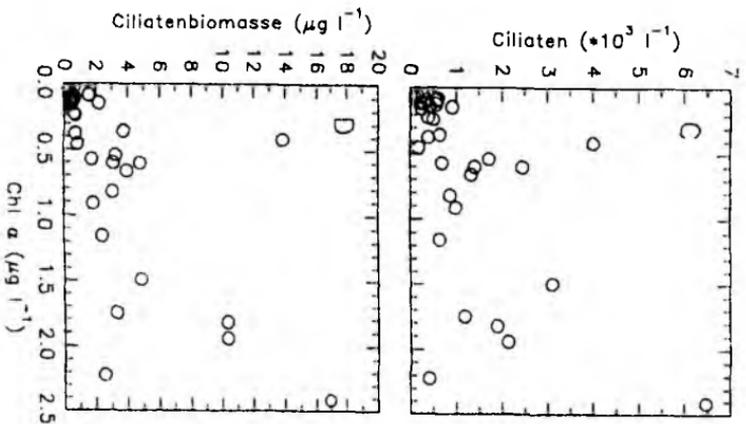
H (Spearman Rangkorrelation):  $r(s) = 0,696$ ,  $n = 25$ ; hochsignifikant ( $p < 0,001$ ).

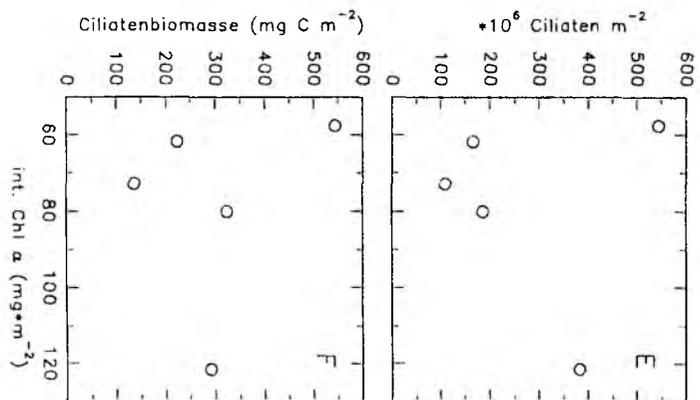
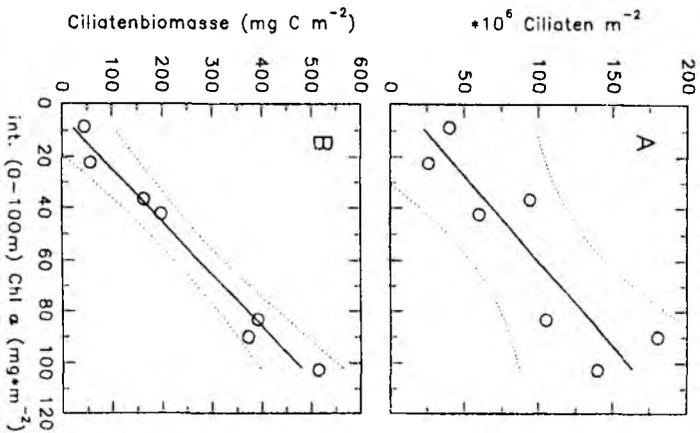
---

*fusus*, der neben Dinoflagellaten wie *Ceratium* (Smetacek, 1981) und *Dinophysis* (Hansen, 1991) auch den Ciliaten *M. rubrum* frißt (Dale, 1988b), kann jedoch Massenakkumulationen bilden (Dale, 1987a).

Aus der Gruppe der Haptoriden, die im Plankton der Grönlandsee häufig gefunden wurden, sind weitere Vertreter (*Cyclotrichium cyclokaryon*, Meunier, 1910; *Mesodinium pulex*, Dolan, & Coats, 1991; *Askenasia volvox*, Krainer & Foissner, 1990) bekannt, bei denen die Ingestion anderer Ciliaten beobachtet wurde. Jedoch konnten bei den Haptoriden aus der Grönlandsee keine Reste anderer Ciliaten in ihren Nahrungsvakuolen beobachtet werden. Die Bedeutung carnivorer Ciliaten im Plankton der Grönlandsee dürfte gewöhnlich gering sein, auch wenn an Station 28 *Cyclotrichium cyclokaryon* erhebliche Biomassen bildete. Ebenso ist in der sommerlichen Ostsee von einer geringen Bedeutung carnivorer Ciliaten auszugehen.

In diesem Zusammenhang sollen jedoch auch Formen von Kannibalismus erwähnt werden, die wiederholt in hungernden Kulturen beobachtet wurden (T. Dale, mündliche Mitteilung), jedoch bisher nicht im Freiland.





Aufgrund der bisherigen Überlegungen zum Futter planktischer Ciliaten ist zu erwarten, daß diese dort in höheren Dichten vorkommen sollten, wo das Angebot an geeigneten Futterorganismen hoch ist. Demzufolge sollten neritische Bereiche, in denen gewöhnlich aufgrund besserer Nährsalzverhältnisse höhere Phytoplanktondichten gefunden werden, höhere Zellkonzentrationen planktischer Ciliaten aufweisen als ozeanische Gebiete (Pierce & Turner, 1992).

Es liegt nahe, die Biomasse des Phytoplanktons (Chl *a*) gegen die Häufigkeit (Zelldichte oder Biomasse) der Ciliaten aufzutragen. Dies wurde von verschiedenen Autoren für Studien aus dem Süßwasser (Porter *et al.*, 1985), Ästuaren (Dolan & Coats, 1990; Revelante & Gilmartin, 1987) oder dem marinen Bereich (z. B. Lynn & Montagnes, 1991; Stoecker *et al.*, 1989) durchgeführt.

Die Ergebnisse solcher Korrelationen zwischen planktischen Ciliaten und der Chlorophyllkonzentration des Wassers können jedoch sehr unterschiedlich sein. So fanden Kivi & Kuosa (1994) sowie Garrison & Buck (1989b) in antarktischen Gewässern positive Korrelationen zwischen beiden Parametern. Porter *et al.* (1985) und Lynn & Montagnes (1991) kommen in Reviews ebenfalls zu signifikanten positiven Korrelationen für den limnischen und marinen Bereich. Stoecker *et al.* (1989) konnte im NW-Atlantik eine ähnliche Beziehung für auto- (*M. rubrum*) und mixotrophe Ciliaten nachweisen.

In anderen Studien konnten solche Korrelationen nur für bestimmte Gruppen (z. B. aloricatete Ciliaten und Chl < 20 µm, Revelante & Gilmartin, 1987; Ciliaten und Phytoplankton des bodennahen Wassers, Dolan & Coats, 1990) oder gar nicht (Sime-Ngando *et al.*, 1992; Graziano, 1989) nachgewiesen werden. Verity (1987) stellte einen Anstieg der Tintinnendichten mit steigender Nanophytoplanktonbiomasse fest, sofern diese nicht wesentlich auf *Olisthodiscus luteus*, einen für Ciliaten toxischen (Verity & Stoecker, 1982) autotrophen Flagellaten, zurückzuführen war. Boltovskoy *et al.* (1991) fanden in der Barentssee ebenso eine negative, jedoch nicht signifikante ( $p > 0,01$ ) Korrelation zwischen Abundanzen von Tintinnen und der Chlorophyllkonzentration.

Die Beziehungen zwischen der Chlorophyllkonzentration und der Häufigkeit bzw. Biomasse der Ciliaten von ARK VIII/1 bzw. BAMBI sind in Abb. 35 dargestellt. Sie führen zu signifikanten bzw. hochsignifikanten Korrelationen mit der Phytoplanktonbiomasse. Für die Daten von BAMBI waren solche Korrelationen jedoch nur hinsichtlich der Einzelwerte signifikant. Die Chlorophyllkonzentrationen

der beiden Einzelfractionen ( $>$  und  $<20\mu\text{m}$ ) zeigten durchweg schlechtere Korrelationen mit dem Vorkommen der Ciliaten als die Gesamtfraction.

Insgesamt spiegeln sich also hohe Phytoplanktonbiomassen (Chl *a*) in hohen Ciliatendichten und -biomassen wider. Paranjape (1988) konnte ähnliche Beziehungen zwischen Phytoplankton und Protozoen des Lancaster Sounds (Kanadische Arktis) nur selten finden. Er hält deshalb den Gesamtchlorophyllgehalt des Wassers für einen ungeeigneten Indikator potentiellen Futters von Protozoen. Nach seiner Auffassung sind Protozoen besser mit dem Nanophytoplankton korreliert. Die im Rahmen dieser Studie gefundenen Ergebnisse widersprechen dieser Auffassung.

Fehlende Korrelationen zwischen planktischen Ciliaten und Phytoplankton-Standing stocks können auf Phytoplanktern beruhen, die als Futter für die Ciliaten ungeeignet sind, z. B. längliche Diatomeen (Sime-Ngando *et al.*, 1992). Außerdem können Ciliaten durch Zooplanktongrazing kontrolliert und dadurch auch bei hohem Futterangebot in ihrem Bestand eingeschränkt sein (top-down control der Ciliaten durch Zooplankter; Nielsen & Kiørboe, 1991, 1994).

Das Grazing (Wegfraß, Ingestion) der Ciliaten läßt sich bei Kenntnis ihrer Bruttowachstumseffizienz (GGE: gross growth efficiency;  $\text{GGE} = \text{Produktion/Ingestion}$ ) über ihre Produktion abschätzen. Tabelle 8 gibt einen Überblick über publizierte Bruttowachstumseffizienzen von Ciliaten. In Abhängigkeit von Faktoren wie Temperatur, Futterangebot und -qualität bewegen sie sich zwischen etwa 6,5 und 82,5 %. Die meisten Werte liegen zwischen 30 und 50 % und werden von Fenchel (1987) als typisch für Protozoen angesehen. Nielsen & Kiørboe (1994) legen in ihren Berechnungen eine GGE von 40 % zugrunde.

Unter Annahme einer GGE von 40 % betragen die Ingestionsraten phagotropher Ciliaten im Arbeitsgebiet von ARK VIII/1  $<0,1$  bis  $3,6 \mu\text{g C l}^{-1} \text{Tag}^{-1}$  bzw.  $9,3$  bis  $142,7 \text{ mg C m}^{-2} \text{Tag}^{-1}$  (Tab. 9). Rechnet man den Chlorophyllgehalt (Chl) unter Zuhilfenahme eines geeigneten Faktors in Phytoplanktonkohlenstoff (PPC) um ( $\text{PPC} : \text{Chl} = 40$  bzw.  $100$ ; Smetacek, 1975), so entsprachen die täglichen Ingestionsraten mit Werten zwischen 0,7 und 20 % nur geringen Anteilen des Phytoplankton-standing stocks. Im Mittel fraßen phagotrophe Ciliaten in der sommerlichen Grönlandsee demnach 2,4 % des integrierten (0-100 m) PPC.

Baumann (1990) vergleicht verschiedene Literaturwerte zur Primärproduktion in Arktischen Gewässern. Obwohl die einzelnen Angaben stark schwanken, kann eine Primärproduktion von  $400 \text{ mg m}^{-2} \text{Tag}^{-1}$  als ein üblicher Wert für die sommerliche

**Tab. 8:** Übersicht über publizierte Bruttowachstumseffizienzen (GGE: gross growth efficiencies) von Ciliaten.**Bemerkungen:**

1) GGE auf Volumenbasis (Volumenzuwachs/ingestiertes Volumen)

2) *Vibrio* sp. als Futter; höhere GGE mit Mikroflagellaten als Futter.

Quelle:	Ciliat:	Temperatur: (°C)	GGE: (%)	Bemerkungen:
Scott (1985)	<i>Strombidium</i> sp.	21	6,5 %	
Rassoulzadegan (1982)	<i>Strombidium spiralis</i>		8 – 65 %	1)
Ohman & Snyder (1991)	<i>Strombidium</i> sp.	21	11–20	2)
Taniguchi & Kawakami (1985)	<i>Favella tarakaensis</i>	17 – 18	14,8 – 82,5 %	
Turley <i>et al.</i> (1986)	<i>Euplotes</i> sp.	15	19 %	
	<i>Uronema</i> sp.	15	27 %	
Stoecker & Evans (1985)	<i>Favella</i> sp.	15	21 – 69 %	
	<i>Balanion</i> sp.	15	25 – 61 %	
Smetacek (1984)	<i>Lohmanniella</i> sp.	10–14	25–50 %	
Verity (1985)	<i>Tintinnopsis vasculum</i>	5	36–76 %	
		10	36–70 %	
		15	30–58 %	
	<i>Tintinnopsis acuminatum</i>	15	39–72 %	
		20	26–56 %	
		25	17–45 %	
Verity (1991)	<i>Strombidium spiralis</i>	20	35–54	
	<i>Tintinnopsis dadayi</i>		38 – 54	
Sherr <i>et al.</i> (1991)	<i>Colpoda steini</i>	20	48 %	
Fenchel & Jonsson (1988)	<i>Strombidium sulcatum</i>		40 – 60 %	1)
Jonsson (1986)	<i>Strombidium spiralis</i> und <i>Strombidium reticulatum</i>	12	40 %	1)
Ohman & Snyder (1991)	<i>Uronema</i> sp.	15	49 – 70 %	
Heimböckel (1978)	5 versch. Tintinnen	18	>50 %	

Grönlandsee angesehen werden. Die in dieser Studie berechneten Ingestionsraten phagotropher Ciliaten entsprechen bei Integration über die euphotische Zone (in Abhängigkeit von der jeweiligen Station die oberen 10 bis 67 m der Wassersäule) 1,5 bis 10,9 % (Mittelwert: 4,9 %) der zu Grunde gelegten Primärproduktion ( $400 \text{ mg m}^{-2} \text{ Tag}^{-1}$ ).

Pierce & Turner (1992) geben einen Literaturüberblick über die Bedeutung des Grazings von Ciliaten. Demzufolge fressen Tintinnen zwischen 4 und 60 % der Primärproduktion (PP) neritischer Gewässer. Neuere Arbeiten, die auch nackte Ciliaten berücksichtigen, kommen zu ähnlichen Ergebnissen (z. B. Montagnes *et al.*, 1988a: 3 % der PP; Leakey *et al.*, 1992: 9 - 11 %; Lynn *et al.*, 1991b: 16 %; Strom *et al.*, 1993: 20 % der PP; Nielsen & Kjørboe, 1994: 49 %). Die für die sommerliche Grönlandsee kalkulierten Ingestionsraten liegen demnach im unteren Bereich publizierter Daten.

**Tab. 9:** Übersicht über die Bedeutung (Produktion und Ingestion) der Ciliaten während ARK VIII/1 und BAMBI.

Abkürzungen:

int. (bzw. integr.): integrierte(r)

Prod.: Produktion;

euphot. Z.: euphotische Zone

Bemerkungen:

1) Umrechnung von Chlorophyllkonzentration (Chl) in Standing stock (C) des Phytoplanktons nach Smetacek (1975):

Grönlandsee: Verhältnis C : Chl = 40

Ostsee: Verhältnis C : Chl = 100

2) Integration über die euphotische Zone

3) Integrationstiefen: Grönlandsee: 0 bis 100 m; Ostsee: 0 bis max. 35 m (vgl. Kap. 4.3.6).

	Grönlandsee (ARK VIII/1)			Ostsee (BAMBI)			Bemerkungen:
	Mittelw.	Min	Max.	Mittelw.	Min	Max.	
<b>Phytoplankton:</b>							
Chlorophyll a ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ):	0,6	0,1	2,4	2,3	0,4	8,8	
integr. Chl a ( $\text{mg m}^{-2}$ ):	55,1	8,5	102,7	78,8	57,6	121,5	
standing stock ( $\mu\text{g C l}^{-1}$ ):	23,5	2,0	96,4	228,6	43,0	879,0	1)
integr. standing stock ( $\text{mg C m}^{-2}$ ):	2204	338	4107	7876	5755	12153	1)
Primärproduktion ( $\text{mg C m}^{-2} \text{Tag}^{-1}$ ):	(400)			396	124	585	
<b>Ciliatenproduktion (<math>\mu\text{g C l}^{-1} \text{Tag}^{-1}</math>):</b>							
Gesamtciliaten:	0,3	0,0	1,5	10,6	0,2	60,0	
phagotrophe Ciliaten:	0,2	0,0	1,5	9,0	0,0	53,6	
<b>integr. Ciliatenproduktion (<math>\text{mg C m}^{-2} \text{Tag}^{-1}</math>):</b>							3)
Gesamtciliaten:	24,0	4,4	57,1	323,7	122,9	711,5	
phagotrophe Ciliaten:	21,6	3,7	57,1	275,4	100,0	597,5	
<b>int. (euphot. Z.) Prod. (<math>\text{mg C m}^{-2} \text{Tag}^{-1}</math>):</b>							2)
Gesamtciliaten:	9,5	3,5	23,0	169,7	43,2	439,9	
phagotrophe Ciliaten:	7,9	2,4	17,5	154,3	42,3	394,1	
<b>Ingestion phagotropher Ciliaten:</b>							
Ingestion ( $\mu\text{g C l}^{-1}$ ):	0,6	0,0	3,6	22,5	0,0	134,1	
Ingestion (% des PPC):	3,6	0,7	20,0	9,3	0,0	64,2	
integr. Ingestion ( $\text{mg C m}^{-2} \text{Tag}^{-1}$ ):	54,1	9,3	142,7	688,6	249,9	1493,6	
integr. Ingestion (% des PPC):	2,4	1,0	4,3	10,8	3,4	26,0	2)
integr. (euphot. Z.) Ingest. ( $\text{mg C m}^{-2} \text{Tag}^{-1}$ ):	19,6	5,9	43,7	385,7	105,9	985,2	2)
% der Primärprod. (euphot. Z.) ingestiert:	4,9	1,5	10,9	81,5	26,8	168,4	2)

Antia (1991) und Reitmeier (1994) ermittelten für das Mikrozooplankton in der Grönlandsee tägliche Grazingraten, die sich zwischen 10 und 39 % bzw. 3 und 35 % der Phytoplanktonbiomasse (Chlorophyll *a*) bewegten. Da das Mikrozooplankton in beiden Studien überwiegend von Ciliaten gebildet wurde, ist zu vermuten, daß die in der vorliegenden Arbeit verwendete Formel zur Produktions- (Montagnes *et al.*,

1988a) und damit Ingestionsberechnung bei niedrigen Wassertemperaturen zu einer Unterschätzung der Parameter führt (vgl. Kap. 5.1).

Analoge Abschätzungen für die sommerliche Ostsee (Tab. 9) liefern deutlich höhere Werte. Die Ingestion der phagotrophen Ciliaten betrug demnach täglich zwischen 0 und 64 %, bei Integration (maximal obere 35 m) im Mittel 10,8 % des PPC. Die kalkulierten Ingestionsraten führten im Verhältnis zur Primärproduktion (F. Jochem, persönliche Mitteilung) ebenfalls zu hohen Werten (im Mittel 81,5 % der Primärproduktion). Eriksson *et al.* (1977) schätzen die Ingestion durch Ciliaten an einer Station in der Bottensee auf 51 bis 64 %.

Die Bedeutung der Ciliaten als Konsumenten in der sommerlichen Grönlandsee ist aufgrund der in dieser Studie durchgeführten Berechnungen als gering anzusehen. Die Maximalwerte der Ingestion (4,3 % des integrierten PPC) wurden beispielsweise deutlich von herbivoren Copepoden übertroffen. Diese fraßen nach Angaben von Hirche *et al.* (1994) im Mittel täglich 10 % (maximal 50 %) des PPC an den Stationen von ARK VIII/1. Die integrierte Biomasse des Mesozooplanktons war ebenfalls 3,6 bis 17 mal höher als die der Ciliaten. Jedoch betrug die Sekundärproduktion des Mesozooplanktons nur das 1,5-fache der für die Ciliaten kalkulierten Produktion.

Die in der NEW ebenfalls niedrigen Freßraten phagotropher Ciliaten (1,9 % des integrierten PPC an Station 28) unterstützen die Hypothese von Hirche *et al.* (1994), nach der ein großer Teil der Phytoplanktonproduktion nicht im Pelagial der NEW konsumiert wird, sondern die NEW advektiv ("stromabwärts"; Hirche *et al.*, 1994) verläßt und / oder zugunsten einer reichhaltigen Benthosfauna sedimentiert.

Aufgrund der postulierten geringen Freßraten dürfte den phagotrophen Ciliaten in der Grönlandsee ebenfalls eine geringe Bedeutung bei der Remineralisation von Nährsalzen zukommen. So beobachteten Allali *et al.* (1994) Korrelationen zwischen der Phosphatexkretion von *Strombidium sulcatum* und seiner Ingestionsrate. Selmer *et al.* (1993) stellten im Mittelmeer fest, daß der größte Teil der Ammoniumregeneration auf Ciliaten zurückzuführen war. Ferrier-Pagès & Rassoulzadegan (1994) konnten Wachstumsstimulationen des Pico- und Nanophytoplanktons nachweisen, die auf die Aktivität von Flagellaten und Ciliaten zurückgeführt wurden. Ferrier & Rassoulzadegan (1991) kommen zu der Auffassung, daß das Wachstum des Pico- und Nanophytoplanktons durch die Aktivität der Protozoen limitiert ist. Diese führte in ihren Experimenten zu zwei- bis über zehnfacher Wachstumssteigerung bei Pico- und Nanophytoplanktern. Allerdings

konnten die Autoren keine solchen Stimulationen bei Mikrophytoplanktern (Diatomeen und Dinoflagellaten) beobachten. Die Autoren schließen daraus, daß diese Gruppen möglicherweise eher auf neue anstatt regenerierte Nährsalze angewiesen sind. Wenn diese Beobachtung auch für die Grönlandsee zutrifft, dürften Ciliaten auch dann nur geringen Einfluß auf die Produktion des Phytoplanktons im Eisrandbereich und der NEW haben, wenn ihre Grazingaktivität höher wäre als in der vorliegenden Studie angenommen. In diesen Gebieten wird das Phytoplankton vorwiegend von kettenbildenden Diatomeen (NEW) oder einer Mischgemeinschaft aus Diatomeen, Dinoflagellaten und *Phaeocystis pouchetii* geprägt (Gradinger & Baumann, 1991).

Trotz der geringen Bedeutung, die den Ciliaten in der Grönlandsee entsprechend der vorliegenden Abschätzungen hinsichtlich ihrer Ingestion und Produktion zukommt, stellen sie aufgrund ihrer Größe zusammen mit Diatomeen das wichtigste Futter für Copepoden in der nördlichen Grönlandsee dar (Barthel, 1988). Hier sind sie vor allem in der Packeisregion für Copepoden bedeutsam. Die von Barthel (1988) beobachtete, bevorzugte Ingestion von Diatomeen und Ciliaten ist auf das größere Zellvolumen dieser Organismen gegenüber dem von Flagellaten zurückzuführen. Antia (1991) stellte in der Grönlandsee fest, daß 25 bis 45 % des Mikrozooplanktonbestandes täglich von Copepoden weggefressen werden können. Das Grazing durch Copepoden führte unter den Mikroprotozoen zu täglichen Verlusten von im Mittel 18 %, konnte jedoch für einzelne Ciliatengattungen sehr hoch sein (z. B. *Strombidium* sp.: 33 - 65 %).

Von den Planktern, die Ciliaten fressen (z. B. andere Protisten, Fischlarven, Chaetognathen, Ctenophoren, Scyphozoen; Pierce & Turner, 1992; weitere Beispiele geben die Reviews von Stoecker & Capuzzo, 1990, sowie Gifford, 1991) sind Copepoden die in dieser Hinsicht am besten untersuchten Organismen (Pierce & Turner, 1992). So fressen calanoide Copepoden oftmals nicht genug Phytoplankton, um ihren Metabolismus zu decken (Gifford, 1991). Das Defizit kann jedoch durch die Ingestion von Protozoen ausgeglichen werden. Sie stellen dabei oftmals qualitativ besseres Futter für Copepoden dar als Phytoplankton (Stoecker & Egloff, 1987). Darüberhinaus können Ciliaten die Eiproduktion von *Acartia tonsa* steigern (Stoecker & Egloff, 1987).

Der dokumentierten, hohen Bedeutung planktischer Ciliaten für die Copepoden in der Grönlandsee (Barthel, 1988; Antia, 1991) stehen scheinbar niedrige Produktionen (geringe Teilungsraten nach der Formel von Montagnes *et al.*, 1988a) gegenüber. Weitere Untersuchungen sollten deshalb darauf abzielen, die Produktion

## 5. Diskussion

---

(Wachstumsraten) der Ciliaten in Inkubationsexperimenten direkt zu bestimmen, um sie mit Schätzwerten nach Montagnes *et al.* (1988a) zu vergleichen. Dabei sollte der Frage nachgegangen werden, ob die Ciliatenbestände in der Grönlandsee futterlimitiert sind (Banse, 1982) oder vom Zooplankton kontrolliert werden (top-down control; Nielsen & Kiørboe, 1994). Weitere taxonomische Untersuchungen sollten sich vor allem mit der Gruppe der Haptoriden beschäftigen. Hier ist offen, welche Arten (und möglicherweise Gattungen) die in der vorliegenden Studie z. T. hohen Zelldichten und Biomassen bilden.

## 6. Zusammenfassung

Im Rahmen der vorliegenden Studie wurde die Verbreitung und Bedeutung planktischer Ciliaten in der spätwinterlichen (Expedition ARK IX/1a+b; 25. Februar - 12. April 1993) und sommerlichen (ARK VIII/1; 1. - 10. Juni, 1991) Grönlandsee sowie während des Sommers (Expedition BAMBI; 8. - 18. Juli 1990) in der Ostsee untersucht.

Während ARK IX/1a+b wurden epifluoreszenzmikroskopische Zellzählungen zur Ermittlung der Abundanzen auto- (*Mesodinium rubrum*), mixo- und heterotropher Ciliaten nordwestlich von Spitzbergen sowie in der zentralen Grönlandsee durchgeführt. Von den Sommerexpeditionen in die Grönlandsee und Ostsee wurden Wasserproben zur Bestimmung der Ciliatendichten und ihrer Biomassen sowie der Zusammensetzung der Populationen mit Hilfe der Quantitativen Protargolfärbung untersucht. Hierbei wurden die Ciliaten vermessen, ihre Zellvolumina berechnet und so Größenspektren der Populationen sowie einzelner Arten ermittelt. Mit Hilfe einer empirischen Formel konnte die potentielle Produktionsrate der Ciliaten von ARK VIII/1 und BAMBI abgeschätzt werden.

Im dichten Packeis nordwestlich von Spitzbergen (ca. 81 °N, 5 - 7 °E; Expeditionsabschnitt ARK IX/1a) wurden im Spätwinter (9. - 16. März) geringe Zelldichten von 70 bis 650 Ciliaten l<sup>-1</sup> in Oberflächennähe festgestellt. Der autotrophe Ciliat *Mesodinium rubrum* wurde in Abundanzen von bis zu 560 Zellen l<sup>-1</sup> gefunden, wobei er erhebliche Anteile (maximal 86 %) an den Gesamtpopulationen erreichen konnte. Mixotrophe Oligotriche fehlten in diesen Proben, heterotrophe Oligotriche und haptoride Ciliaten bildeten neben *M. rubrum* die wichtigsten Gruppen.

Im weiter südlich (70 - 76 °N; 15 °E - 8 °W) gelegenen Arbeitsgebiet von ARK IX/1b waren die Gesamtzelldichten höher als im Packeis (maximal 900 Zellen l<sup>-1</sup>), neben *M. rubrum* waren hier mixotrophe Oligotriche mit hohen Anteilen vertreten.

Die Ciliatenpopulationen der sommerlichen Grönlandsee (ARK VIII/1) wiesen im Oberflächenbereich gegenüber der Situation im Spätwinter deutlich höhere Zelldichten auf (420 - 10240 Zellen l<sup>-1</sup>). Ihnen entsprachen Ciliatenbiomassen von 0,6 bis 20,8 µg C l<sup>-1</sup>. Die tägliche Produktion der Ciliaten betrug etwa 6 bis 14 % ihrer Biomasse. Abundanzen und Biomassen nahmen unterhalb von 20 bis 40 m Tiefe auf Werte von 100 bis 700 Ciliaten l<sup>-1</sup> bzw. 0,2 bis 3,8 µg C l<sup>-1</sup> in 100 m Tiefe ab. Hohe

Zelldichten, Biomassen und Produktionen wurden an den Stationen mit hoher Phytoplanktonbiomasse festgestellt.

In den Ciliatenpopulationen von ARK VIII/1 konnten 48 Taxa unterschieden werden. Die Populationen und ihre Biomassen waren im Ostgrönlandstrom und der Nordostwasser-Polynya von *M. rubrum* und Oligotrichen dominiert, im östlichen Bereich fehlte *M. rubrum*. Bei weitem häufigster Ciliat war *Lohmanniella oviformis*, seine Biomasse wurde aber oftmals von *Strombidium*-Arten übertroffen. Haptoride Ciliaten hatten gewöhnlich hohe Anteile an den Gesamtpopulationen, ihr Beitrag zur Gesamtbio­masse der Ciliaten war jedoch gering.

Die Ciliatenpopulationen zeigten stark linksschiefe Größenverteilungen mit sehr vielen kleinen Formen, wenigen Vertretern mittlerer Größe sowie sehr seltenen großen Formen. Ciliaten mit einem Zellvolumen bis zu  $10^4 \mu\text{m}^3$  bildeten bis zu 76 % der integrierten Abundanzen, jedoch nur maximal 33 % der entsprechenden Biomasse.

In der sommerlichen Ostsee (BAMBI) wurden wesentlich höhere Zelldichten (maximal 43900 Ciliaten  $\text{l}^{-1}$ ) und Biomassen (maximal  $58 \mu\text{g C l}^{-1}$ ) festgestellt. Die tägliche Produktion der Ciliaten entsprach etwa ihrer Biomasse. Es konnten 22 Taxa in der Ostsee unterschieden werden. *M. rubrum*, Oligotriche (*Strombidium*- und *Strobilidium*-Arten) und holotriche Ciliaten dominierten die Populationen.

In der Diskussion wird zunächst auf die Probleme bei der Fixierung, Zellzählung und Bestimmung der Biomassen eingegangen. Anschließend wird die Berechnung der potentiellen Produktion über die benutzte Formel kritisch beleuchtet. Die weitere Diskussion untersucht die Verbreitung der in dieser Studie gefundenen Arten. Es wird gezeigt, daß viele Arten sehr weite Verbreitungsgebiete haben. Diese können von Polargebieten der Nordhalbkugel bis in die Tropen reichen oder sich bis auf die Südhalbkugel erstrecken.

Die sommerlichen Zelldichten und Biomassen in der Grönlandsee sind mit denen aus gemäßigten Breiten vergleichbar. Die entsprechenden Werte aus der Ostsee liegen im oberen Bereich publizierter Daten.

Anhand von Literaturwerten und der Daten von beiden Grönlandsee-Expeditionen wird die saisonale Sukzession der Ciliatenpopulationen in der Grönlandsee beschrieben und mit solchen aus südpolaren oder gemäßigten Breiten verglichen. Der Jahresgang entspricht weitgehend dem klassischen Modell für Polargebiete, welches

von einer kurzen, sommerlichen Vegetationsperiode ausgeht, in der hohe Biomassen aufgebaut werden, während diese für den Rest des Jahres gering sind.

Abschließend wird die Bedeutung der Ciliaten in der sommerlichen Grönlandsee und Ostsee anhand von Abschätzungen ihrer Ingestion untersucht. Diese war gering in der sommerlichen Grönlandsee und erheblich größer in der Ostsee.

### 7. Literaturverzeichnis:

- Admiraal, W. & L. A. H. Venekamp (1986): Significance of tintinnid grazing during blooms of *Phaeocystis pouchetii* (Haptophyceae) in Dutch coastal waters. *Neth. J. Sea Res.* **20** (1): 61 - 66.
- Agatha, S., Wilbert, N., Spindler, M. und M. Elbrächter (1990): Euplotide ciliates in sea ice of the Weddell Sea (Antarctica). *Acta Protozoologica* **29** (3): 221 - 223.
- Allali, K., Dolan, J. und F. Rassoulzadegan (1994): Culture characteristics and orthophosphate excretion of a marine oligotrich ciliate, *Strombidium sulcatum*, fed heat-killed bacteria. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **105**: 159 - 165.
- Andersen, P. (1988): The quantitative importance of the "Microbial loop" in the marine pelagic: a case study from the North Bering/Chukchi seas. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **31**: 243 - 251.
- Andersen, P. & H. M. Sørensen (1986): Population dynamics and trophic coupling in pelagic microorganisms in eutrophic coastal waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **33**: 99 - 109.
- Antia, A. N. (1991): Microzooplankton in the pelagic food web of the East Greenland Sea and its role in sedimentation processes. *Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel* **33**: 1 - 109.
- Arndt, H. (1991): On the importance of planktonic protozoans in the eutrophication process of the Baltic Sea. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **76**: 387 - 396.
- Auf dem Venne, H. (1990): Zur Verbreitung auto-, mixo- und heterotropher Ciliaten im Plankton der Grönlandsee. Diplomarbeit. Universität Kiel. pp. 111.
- Azam, F., Fenchel, T., Field, J. G., Gray, J. S., Meyer-Reil, L. und F. Thingstad (1983): The ecological role of water column microbes in the sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **10**: 257 - 263.
- Azam, F., Smith, D. C. und J. T. Hollibaugh (1991): The role of the microbial loop in Antarctic pelagic ecosystems. *Polar Res.* **10** (1): 239 - 243.
- Banse, K. (1982): Cell volumes, maximal growth rates of unicellular algae and ciliates, and the role of ciliates in the marine pelagial. *Limnol. Oceanogr.* **27**: 1059 - 1071.
- Barthel, K.-G. (1988): Feeding of three *Calanus* species on different phytoplankton assemblages in the Greenland Sea. *Meeresforsch.* **32**: 92 - 106.
- Baumann, M. E. M. (1990): Untersuchungen zur Primärproduktion und Verteilung des Phytoplanktons der Grönlandsee mit Kulturexperimenten zum Einfluß des Lichtes und der Temperatur auf Wachstum und Photosyntheseleistung arktischer Diatomeen. Dissertation. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Rheinisch-Westfälischen Technischen Hochschule Aachen. pp. 129.
- Beers, J. R. & G. L. Stewart (1967): Micro-zooplankton in the euphotic zone at five locations across the California Current. *J. Fish. Res. Bd. Canada* **24** (10): 2053 - 2068.
- Beers, J. R. & G. L. Stewart (1969): Micro-zooplankton and its abundance relative to the larger zooplankton and other seston components. *Mar. Biol.* **4**: 182 - 189.

- Beers, J. R. & G. L. Stewart (1971): Micro-zooplankters in the plankton communities of the upper waters of the eastern tropical Pacific. *Deep-Sea Res.* **18**: 861 - 883.
- Beers, J. R., Reid, F. M. H. und Stewart, G. L. (1975): Microplankton of the North Pacific Central Gyre. Population structure and abundance. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* **60** (5): 607 - 638.
- Beers, J. R., Reid, F. M. H. und Stewart, G. L. (1980): Microplankton population structure in Southern California Nearshore Waters in Late Spring. *Mar. Biol.* **60**: 209 - 226.
- Bernard, C. & F. Rassoulzadegan (1990): Bacteria or microflagellates as a major food source for marine ciliates: possible implications for the microzooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **64**: 147 - 155.
- Bernard, C. & F. Rassoulzadegan (1993): The role of picoplankton (cyanobacteria and plastidic picoflagellates) in the diet of tintinnids. *J. Plankton Res.* **15** (4): 361 - 373.
- Bernard, C. & F. Rassoulzadegan (1994): Seasonal variations of mixotrophic ciliates in the northwest Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **108**: 295 - 301.
- Blackbourn, D. J., Taylor, F. J. R. und J. Blackbourn (1973): Foreign organelle retention by ciliates. *J. Protozool.* **20** (2): 286 - 288.
- Bockstahler, K. R. & D. W. Coats (1993): Grazing of the mixotrophic dinoflagellate *Gymnodinium sanguineum* on ciliate populations of Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* **116**: 477 - 487.
- Boikova, E. (1984): Ecological character of protozoans (Ciliata, Flagellata) in the Baltic Sea. *Ophelia, Suppl.* **3**: 23 - 32.
- Bolms, G. (1986): Zur Verteilung des Mikrozooplanktons in der Framstraße zwischen Grönland und Spitzbergen. Diplomarbeit. Universität Kiel. pp. 135.
- Boltovskoy, D., Alder, V. A. und F. Spinelli (1989): Summer Weddell Sea microplankton: assemblage structure, distribution and abundance, with special emphasis on the Tintinnina. *Polar Biol.* **9**: 447 - 456.
- Boltovskoy, D., Vivequin, S. M. und N. R. Swanberg (1991): Vertical distribution of tintinnids and associated microplankton in the upper layer of the Barents Sea. *Sarsia* **76**: 141 - 151.
- Brandt, K. (1906): Die Tintinnodeen der Plankton-Expedition. Tafelerklärungen nebst kurzer Diagnose der neuen Arten. *Ergebn. Plankton-Exped. Humboldt-Stiftung* **3**: 1 - 33.
- Brandt, K. (1907): Die Tintinnodeen der Plankton-Expedition. Systematischer Teil. *Ergebn. Plankton-Exped. Humboldt-Stiftung* **3**: 1 - 488.
- Brownlee, D. C. (1977): The significance of cytological characteristics as revealed by protargol silver staining in evaluating the systematics of the tintinnina. M. Sc. Thesis, University of Maryland, College Park. 139 pp.
- Buck, K. R. & D. L. Garrison (1983): Protists from the ice-edge region of the Weddell Sea. *Deep-Sea Res.* **30** (12): 1261 - 1277.

## 7. Literaturverzeichnis

---

- Buck, K. R., Garrison, D. L. und T. L. Hopkins (1992): Abundance and distribution of tintinnid ciliates in an ice edge zone during the austral autumn. *Antarctic Science* 4 (1): 3 - 8.
- Bütschli, O. (1887 - 1889): Protozoa. Abt. 3 Infusoria und System der Radiolaria. In: Bronn, H. G. (ed.): *Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs*, Vol. 1, C. F. Winter, Leipzig, pp. 1098 - 2035.
- Burkill, P. H. (1982): Ciliates and other microplankton components of a nearshore food-web: standing stocks and production processes. *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, 58 (S): 335 - 350.
- Burkill, P. H. (1987): Analytical flow cytometry and its application to marine microbial ecology. In: Sleight, M. A. (ed.): *Microbes in the Sea*. Ellis Horwood Ltd. pp. 139 - 166.
- Busch, W. (1921): Studien über Ciliaten des Nordatlantischen Ozeans und Schwarzen Meeres. *Arch. Protistenk.* 42: 364 - 378.
- Busch, W. (1930): Über marine *Strombidium*-Arten aus der Antarktischen Allgemeinen Ostströmung. *Abhandlungen und Berichte aus dem Museum für Natur- und Heimatkunde und dem Naturwissenschaftlichen Verein in Magdeburg* 6: 83 - 87.
- Buskey, E. J. & D. K. Stoecker (1988): Locomotory patterns of the planktonic ciliate *Favella* sp.: adaptations for remaining within food patches. *Bull. Mar. Sci.* 43 (3): 783 - 796.
- Buskey, E. J. & D. K. Stoecker (1989): Behavioral responses of the marine tintinnid *Favella* sp. to phytoplankton: influence of chemical, mechanical and photic stimuli. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 132: 1 - 16.
- Capriulo, G. M. & E. J. Carpenter (1983): Abundance, species composition and feeding impact of tintinnid micro-zooplankton in Central Long Island Sound. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 10: 277 - 288.
- Capriulo, G. M., Sherr, E. B. und B. F. Sherr (1991): Trophic behaviour and related community feeding activities of heterotrophic marine protists. In: Reid, P. C., Turley, C. M. und P. H. Burkill (eds.): *Protozoa and their role in marine processes*. NATO ASI Series G: Ecological Sciences, Vol. G 25). Springer-Verlag, Berlin. pp. 219 - 265.
- Choi, J. W. & D. K. Stoecker (1989): Effects of fixation on cell volume of marine planktonic protozoa. *Appl. Environm. Microbiol.* 55 (7): 1761 - 1765.
- Choi, J. K., Coats, D. W., Brownlee, D. C. und E. B. Small (1992): Morphology and infraciliature of three species of *Eutintinnus* (Ciliophora: Tintinnina) with guidelines for interpreting protargol-stained tintinnine ciliates. *J. Protozool.* 39 (1): 80 - 92.
- Claparède, E. & J. Lachmann (1858): Études sur les Infusoires et les rhizopodes. *Mémoires de l'Institut National Genevois* 6: 261 - 482 (erschienen 1859).
- Cloern, J. E., Cole, B. E. und S. W. Hager (1994): Notes on a *Mesodinium rubrum* red tide in San Francisco Bay (California, USA). *J. Plankton Res.* 16 (9): 1269 - 1276.

- Coachman, L. K. & K. Aagard, (1974): Physical oceanography of arctic and subarctic seas. In: Herman, Y. (ed.): Marine geology and oceanography of the arctic seas. Springer, New York. pp. 1 - 72.
- Coats, D. W. & J. F. Heinbokel (1982): A study of reproduction and other life cycle phenomena in planktonic protists using an acridine orange fluorescence technique. *Mar. Biol.* **67**: 71 - 79.
- Coats, D. W. & J. J. Heisler (1989): Spatial and temporal occurrence of the parasitic dinoflagellate *Dubosquella cachoni* and its tintinnine host *Eutintinnus pectinis* in Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* **101**: 401 - 409.
- Coats, D. W., Bockstahler, K. R., Berg, G. M. und J. H. Sniezek (1994): Dinoflagellate infections of *Favella panamensis* from two North American estuaries. *Mar. Biol.* **119**: 105 -113.
- Corliss, J. O. (1979): The Ciliated Protozoa. Characterization, classification, and guide to the literature. 2nd ed. Pergamon Press, London. 455 pp.
- Corliss, J. O. & R. A. Snyder (1986): A preliminary description of several new ciliates from the Antarctica, including *Cohnilembus grassei* n. sp. *Protistologica* **22** (1): 39 - 46.
- Crawford, D. W. (1989): *Mesodinium rubrum*: the phytoplankter that wasn't. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **58**: 161 - 174.
- Crawford, D. W. (1992): An epibiont on the red-water ciliate *Mesodinium rubrum*. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **72**: 261 - 264.
- Crawford, D. W. (1993): Some observations on morphological variation in the red-water ciliate *Mesodinium rubrum*. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **73**: 975 - 978.
- Crawford, D. W. & D. A. Purdie (1992): Evidence for avoidance of flushing from an estuary by a planktonic, phototrophic ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **79**: 259 - 265.
- Dale, T. (1987a): Rødt vann ved Tvedestrand - masseforekomst av flimmerdyret *Tiarina fusus*. *Fauna* **40**: 98 - 103.
- Dale, T. (1987b): Oil pollution and plankton dynamics. II. Abundance pattern of ciliates inside and outside enclosures and the responses of ciliates to crude oil during the 1980 spring bloom in Lindaspollene, Norway. *Sarsia* **72**: 197 - 202.
- Dale, T. (1988a): Oil pollution and plankton dynamics. V. Controlled ecosystem experiments in Lindaspollene, Norway, June 1980: Effects of oil, oil/nutrients, and oil/dispersant on microplankton. *Sarsia* **73**: 169 - 178.
- Dale, T. (1988b): Oil pollution and plankton dynamics. VI. Controlled ecosystem experiments in Lindaspollene, Norway, June, 1981: Effects on planktonic ciliates following nutrient addition to natural and oil-polluted enclosed water columns. *Sarsia* **73**: 179 - 191.
- Dale, T. (1990): Planktonic ciliates in the Barents Sea: species composition, vertical and seasonal density-distribution. (Abstract zum Vortrag während des PRO MARE "Symposium on Polar Marine Research", Trondheim, 12. bis 16. Mai 1990; unveröffentlicht)

## 7. Literaturverzeichnis

---

- Dale, T. & P. H. Burkill (1982): << Live counting >> - A quick and simple technique for enumerating pelagic ciliates. *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, **58** (S): 267 - 276.
- Dale, T. & E. B. Small (1983): Marine and estuarine strobilidiid oligotrich ciliates studied with protargol. *J. Protozool.* **30** (suppl): 16A.
- Dale, T. & E. Dahl (1987): Mass occurrence of planktonic oligotrichous ciliates in a bay in southern Norway. *J. Plankton Res.* **9** (5): 871 - 879.
- Dietrich, G. (1974): 1. Ostsee und Nordsee, ein einführender Vergleich. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer (eds.): *Meereskunde der Ostsee*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York. pp. 1 - 3.
- Dietrich, G. & R. Köster (1974a): Geschichte der Ostsee. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer (eds.): *Meereskunde der Ostsee*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York. pp. 5 - 10.
- Dietrich, G. & R. Köster (1974b): Bodengestalt und Bodenbedeckung. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer (eds.): *Meereskunde der Ostsee*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York. pp. 11 - 18.
- Dietrich, G. & F. Schott (1974a): Wasserhaushalt und Strömungen. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer (eds.): *Meereskunde der Ostsee*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York. pp. 33 - 41.
- Dietrich, G. & F. Schott (1974b): Eisverhältnisse. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer (eds.): *Meereskunde der Ostsee*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York. pp. 61 - 66.
- Dietrich, G., Kalle, K., Krauss, W. und G. Siedler (1975): *Allgemeine Meereskunde*. Gebrüder Bornträger Verlag Berlin, Stuttgart.
- Dolan, J. R. (1991a): Guilds of ciliate microzooplankton in the Chesapeake Bay. *Est. Coast. Shelf Sci.* **33**: 137 - 152.
- Dolan, J. R. (1991b): Microphagous ciliates in mesohaline Chesapeake Bay waters: estimates of growth rates and consumption by copepods. *Mar. Biol.* **111**: 303 - 309.
- Dolan, J. R. (1992): Mixotrophy in ciliates: a review of *Chlorella* symbiosis and chloroplast retention. *Mar. Microb. Food Webs* **6** (2): 115 - 132.
- Dolan, J. R. & D. W. Coats (1990): Seasonal abundances of planktonic ciliates and microflagellates in mesohaline Chesapeake Bay waters. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **31**: 157 - 175.
- Dolan, J. R. & D. W. Coats (1991): Preliminary prey digestion in a predacious estuarine ciliate and the use of digestion data to estimate ingestion. *Limnol. Oceanogr.* **36** (3): 558 - 565.
- Dugdale, R. C. & J. J. Goering (1967): Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. *Limnol. Oceanogr.* **12**: 196 - 206.
- Dugdale, R. C., Wilkerson, F. P., Barber, R. T., Blasco, D. und T. T. Packard (1987): Changes in nutrients, pH, light penetration and heat budget by migrating photosynthetic organisms. *Oceanol. Acta Special Issue* **6**: 103 - 107.

- Edler, L. (1979): Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll. The Baltic Marine Biologists Publication No. 5: 1 - 38.
- Edwards, E. S. & P. H. Burkill (submitted): Abundance, biomass and distribution of microzooplankton in the Irish Sea.
- Eicken, H. & J. Meincke (1994): The expedition ARKTIS-IX/1 of RV "Polarstern" in 1993. Ber. z. Polarforsch. 134.
- Eriksson, S., Sellei, C. und K. Wallström (1977): The structure of the plankton community of the Öregrundsgrepen (southwest Bothnian Sea). Helgoländer wiss. Meeresunters. 30: 582 - 597.
- Fauré-Fremiet, E. (1924): Contribution à la connaissance des infusoires planktoniques. Bull. Biol. Fr. Belg. supplement No. 6: 1 - 171.
- Fenchel, T. (1968): The ecology of marine microbenthos. III. The reproductive potential of ciliates. Ophelia 5: 123 - 136.
- Fenchel, T. (1987): Ecology of Protozoa. The Biology of free-living phagotrophic protists. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo. 197 pp.
- Fenchel, T. (1988): Marine plankton food chains. Ann. Rev. Ecol. Syst. 19: 19 - 38.
- Fenchel, T. & C. C. Lee (1972): Studies on ciliates associated with sea ice from Antarctica. I. The nature of the fauna. Arch. Protistenk. 114: 231 - 236.
- Fenchel, T. & P. R. Jonsson (1988): The functional biology of *Strombidium sulcatum*, a marine oligotrich ciliate (Ciliophora, Oligotrichina). Mar. Ecol. Prog. Ser. 48: 1 - 15.
- Ferrier, C. & F. Rassoulzadegan (1991): Density-dependent effects of protozoans on specific growth rates in pico- and nanoplanktonic assemblages. Limnol. Oceanogr. 36 (4): 657 - 669.
- Ferrier-Pagès, C. & F. Rassoulzadegan (1994): Seasonal impact of microzooplankton on pico- and nanoplankton growth rates in the northwest Mediterranean Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 108: 283 - 294.
- Finlay, B. J. (1978): Community production and respiration by ciliated protozoa in the benthos of a small eutrophic loch. Freshwater Biol. 8: 327 - 341.
- Foissner, W. (1991): Basic light and scanning electron microscopic methods for taxonomic studies of ciliated protozoa. Europ. J. Protistol. 27: 313 - 330.
- Foissner, W., Skogstad, A. und J. R. Pratt (1988): Morphology and infraciliature of *Trochiliopsis australis* N. Sp., *Pelagohalteria viridis* (Fromentel, 1876) N. G., N. Comb., and *Strobilidium lacustris* N. Sp. (Protozoa, Ciliophora). J. Protozool. 35 (4): 489 - 497.
- Fuhrman, J. A. & C. A. Suttle (1993): Viruses in marine planktonic systems. Oceanography 6 (2): 51 - 63.
- Garrison, D. L. & K. R. Buck (1989a): The biota of antarctic pack ice in the Weddell Sea and Antarctic Peninsula regions. Polar Biol. 10: 211 - 219.

- Garrison, D. L. & K. R. Buck (1989b): Protozooplankton in the Weddell Sea, Antarctica: abundance and distribution in the ice-edge zone. *Polar Biol.* **9**: 341 - 351.
- Garrison, D. L. & K. R. Buck (1991): Surface-layer sea ice assemblages in Antarctic pack ice during the austral spring: environmental conditions, primary production and community structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **75**: 161 - 172.
- Garrison, D. L., Buck, K. R. und M. M. Gowing (1993): Winter assemblages in the ice edge zone of the Weddell and Scotia Seas: composition, biomass and spatial distribution. *Deep-Sea Res.* **40** (2): 311 - 338.
- Gast, V. (1985): Bacteria as a food source for microzooplankton in the Schlei Fjord and Baltic Sea with special reference to ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **22**: 107 - 120.
- Gifford, D. J. (1985): Laboratory culture of marine planktonic oligotrichs (Ciliophora, Oligotrichida). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **23**: 257 - 267.
- Gifford, D. J. (1988): Impact of grazing by microzooplankton in the Northwest Arm of Halifax Harbour, Nova Scotia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **47**: 249 - 258.
- Gifford, D. J. (1991): The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. *J. Protozool.* **38** (1): 81 - 86.
- Gifford, D. J. (1993): Isolation and laboratory culture of marine oligotrichous ciliates. In: Kemp, P. F., Sherr, B. F., Sherr, E. B. und J. J. Cole (eds.): *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo. pp. 103 - 108.
- Gilron G. L. & D. H. Lynn (1989): Estimates of *in situ* population growth rates of four tintinnine ciliate species near Kingston Harbour, Jamaica. *Est. Coast. Shelf Sci.* **29**: 1 - 10.
- Gold, K. (1970): Cultivation of marine ciliates (Tintinnida) and heterotrophic flagellates. *Helgoländer Wiss. Meeresunters.* **20**: 264 - 271.
- Gold, K. (1971): Growth characteristics of the mass-reared tintinnid *Tintinnopsis beroidea*. *Mar. Biol.* **8**: 105 - 108.
- Gonzalez, J. M., Sherr, E. B. und B. F. Sherr (1990): Size-selective grazing on bacteria by natural assemblages of estuarine flagellates and ciliates. *Appl. Environm. Microbiol.* **56** (3): 583 - 589.
- Gowing, M. M. & D. L. Garrison (1992): Abundance and feeding ecology of larger protozooplankton in the ice edge of the Weddell and Scotia Seas during the austral winter. *Deep-Sea Res.* **39** (5): 893 - 919.
- Gradinger, R. (1986): Die Phytoplanktonverteilung in der Framstraße zwischen Grönland und Spitzbergen. Diplomarbeit. Universität Kiel. pp. 94.
- Gradinger, R. (1990): Zur Bedeutung des Pico- und Nanoplanktons in polaren Regionen am Beispiel der Grönländischen See. *Ber. Inst. Meeresk. Kiel* **196**. 162 p.
- Gradinger, R. & M. E. M. Baumann (1991): Distribution of phytoplankton communities in relation to the large-scale hydrographical regime in the Fram Strait. *Mar. Biol.* **111**: 311 - 321.

- Gradinger, R. & J. Lenz (1989): Picocyanobacteria in the high Arctic. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **52**: 99 - 101.
- Gradinger, R., Spindler, M. und D. Henschel (1991): Development of Arctic sea-ice organisms under graded snow-cover. *Polar Res.* **10** (1): 295 - 307.
- Graßhoff, K. (1974): Chemische Verhältnisse und ihre Veränderlichkeit. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer (eds.): *Meereskunde der Ostsee*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York. pp. 85 - 101.
- Graziano, C. (1989): On the ecology of tintinnids (Ciliophora: Oligotrichida) in the North Irish Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* **29**: 233 - 245.
- GSP Group (1990): Greenland Sea Project. A venture toward improved understanding of the oceans' role in climate. *Eos* **71** (24): 750 - 751 und 754 - 755.
- Gunkel, J. (1988): Zur Verbreitung von *Phyaeocystis pouchetii* im Phytoplankton der Framstraße unter besonderer Berücksichtigung der Koloniebildung. Diplomarbeit, Universität Kiel. pp. 118.
- Haas, L. W. (1982): Improved epifluorescence microscopy for observing planktonic micro-organisms. *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, **58** (S): 261 - 266.
- Hall, J. A., Barrett, D. P. und M. R. James (1993): The importance of phytoflagellate, heterotrophic flagellate and ciliate grazing on bacteria and picophytoplankton sized prey in a coastal marine environment. *J. Plankton Res.* **15** (9): 1075 - 1086.
- Hansen, F., Reckermann, M., Klein Breteler, W. C. M. und R. Riegman (1993): *Phaeocystis* blooming enhanced by copepod predation on protozoa: evidence from incubation experiments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **102**: 51 - 57.
- Hansen, P. J. (1989): The red tide dinoflagellate *Alexandrium tamarense*: effects on behaviour and growth of a tintinnid ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **53**: 105 - 116.
- Hansen, P. J. (1991): *Dinophysis* - a planktonic dinoflagellate genus which can act both as a prey and a predator of a ciliate. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **69**: 201 - 204.
- Hargraves, P. E. (1981): Seasonal variations of tintinnids (Ciliophora: Oligotrichida) in Narragansett Bay, Rhode Island, U. S. A. *J. Plankton Res.* **3** (1): 81 - 91.
- Harrison, W. G. & G. F. Cota (1991): Primary production in polar waters: relation to nutrient availability. *Polar Res.* **10** (1): 87 - 104.
- Heinbokel, J. F. (1978): Studies on the functional role of Tintinnids in the Southern California Bight. II. Grazing rates of field populations. *Mar. Biol.* **47**: 191 - 197.
- Heinbokel, J. F. (1987): Diel periodicities and rates of reproduction in natural populations of Tintinnines in the oligotrophic waters off Hawaii, September 1982. *Mar. Micr. Food Webs* **2** (1): 1 - 14.
- Heinbokel, J. F. (1988): Reproductive rates and periodicities of oceanic tintinnine ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **47**: 239 - 248.
- Heinbokel, J. F. & J. R. Beers (1979): Studies on the functional role of Tintinnids in the Southern California Bight. III. Grazing impact of natural assemblages. *Mar. Biol.* **52**: 23 - 32.

## 7. Literaturverzeichnis

---

- Henriksen, P. & A. C. Nielsen (1994): Primary production and the microbial loop. In: Eicken, H. & Meincke, J. (eds.): The Expedition ARKTIS-IX/1 of RV "Polarstern" in 1993. Ber. z. Polarforsch. 134. pp. 63-64.
- Hibberd, D. J. (1977): Observations on the ultrastructure of the cryptomonad endosymbiont of the red-water ciliate *Mesodinium rubrum*. J. mar. biol. Ass. U.K. 57, 45 - 61.
- Hirche, H.-J., Hagen, W., Mumm, N. und C. Richter (1994): The Northeast Water Polynya, Greenland Sea. III. Meso- and macrozooplankton distribution and production of dominant herbivorous copepods during spring. Polar Biol. 14: 491 - 503.
- Holm-Hansen, O., Taylor, F. J. R. und R. J. Barsdate (1970): A ciliate red tide at Barrow, Alaska. Mar. Biol. 7: 37 - 46.
- Jerome, C. A., Montagnes, D. J. S. und F. J. R. Taylor (1993): The effect of the Quantitative Protargol Stain and Lugol's and Bouin's fixatives on cell size: a more accurate estimate of ciliate species biomass. J. Euk. Microbiol. 40 (3): 254 - 259.
- Jimenez, R. & R. Intriago (1987): Observations on blooms of *Mesodinium rubrum* in the upwelling area of Ecuador. Oceanol. Acta 6 (S): 145 - 154.
- Jochem, F. (1990): Zur Struktur und Dynamik autotropher Ultraplankton-Gemeinschaften in marinen Warmwasser-Ökosystemen. Ber. Inst. Meeresk. Kiel 195. 220 p.
- Johannessen, O. M. (1986): Brief overview of the physical oceanography. In: Hurdle, B. G. (ed.): The Nordic Seas. Springer Verlag New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo. pp. 104 - 127.
- Johnson, P. W., Xu, H.-S. und J. McN. Sieburth (1982): The utilization of chroococoid cyanobacteria by marine protozooplankters but not by calanoid copepods. Ann. Inst. Océanogr., Paris 58 (S): 297 - 308.
- Jonsson, P. R. (1986): Particle size selection, feeding rates and growth dynamics of marine planktonic oligotrichous ciliates. Mar. Ecol. Prog. Ser. 33: 265 - 277.
- Jonsson, P. R. (1987): Photosynthetic assimilation of inorganic carbon in marine oligotrich ciliates (Ciliophora, Oligotrichina). Mar. Micr. Food Webs 2 (2): 55 - 68.
- Jonsson, P. (1988): Oligotrich ciliates in the sea: an experimental analysis of foraging, growth dynamics and orientation in heterogenous environments. Ph.D. Göteborgs Universitet.
- Jonsson, P. R. (1989): Vertical distribution of planktonic ciliates - an experimental analysis of swimming behaviour. Mar. Ecol. Prog. Ser. 52: 39 - 53.
- Kahl, A. (1930): Urtiere oder Protozoa. I. Wimpertiere oder Ciliata (Infusoria). 1. Allgemeiner Teil und Prostomata. In: Dahl, F. (ed.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Gustav Fischer, Jena. Bd. 18. pp. 1 - 180.
- Kahl, A. (1931): 2. Holotricha (außer den im 1. Teil behandelten Prostomata). In: Dahl, F. (ed.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Gustav Fischer, Jena. Bd. 21. pp. 181 - 399.

- Kahl, A. (1932): 3. Spirotricha. In: Dahl, F. (ed.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Gustav Fischer, Jena. Bd. 25. pp. 399 - 650.
- Kahl, A. (1935): 4. Peritricha. Chonotricha. In: Dahl, F. (ed.): Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile. Gustav Fischer, Jena. Bd. 30. pp. 651 - 886.
- Kattner, G. (1992): The expedition ARKTIS VIII/1 of RV "Polarstern" in 1991. Ber. z. Polarforsch. 113.
- Kamiyama, T. (1994): The impact of grazing by microzooplankton in northern Hiroshima Bay, the Seto Inland Seam, Japan. Mar. Biol. 119: 77 - 88.
- Kifle, D. & D. A. Purdie (1993): The seasonal abundance of the phototrophic ciliate *Mesodinium rubrum* in Southampton Water, England. J. Plankton Res. 15 (7): 823 - 833.
- Kils, U. (1993): Formation of micropatches by zooplankton-driven microturbulences. Bull. Mar. Sci. 53 (1): 160 - 169.
- Kivi, K. (1986): Annual succession of pelagic protozoans and rotifers in the Tvärminne Storfjärden, SW coast of Finland. Ophelia 4 (Suppl.): 101 - 110.
- Kivi, K. & H. Kuosa (1994): Late winter microbial communities in the western Weddell Sea (Antarctica). Polar Biol. 14: 389 - 399.
- Kofoid, C. A. & A. S. Campbell (1929): A cospectus on the marine and fresh-water Ciliata belonging to the suborder Tintinnoinea, with descriptions of new species principally from the Agassiz Expedition to the eastern tropical Pacific 1904-1905. Univ. Cal. Publ., Zool. 34: 1 - 403.
- Krainer, K.-H. (1991): Contributions to the morphology, infraciliature and ecology of the planktonic ciliate *Strombidium pelagicum* n. sp., *Pelagostrombidium mirabile* (Penard, 1916) n. g., n. comb., and *Pelagostrombidium fallax* (Zacharias, 1896) n. g., n. comb. (Ciliophora, Oligotrichida). Europ. J. Protistol. 27: 60 - 70.
- Krainer, K.-H. & W. Foissner (1990): Revision of the genus *Askenasia* Blochmann, 1895, with proposal of two new species, and description of *Rhabdoaskensia minima* N. G., N. Sp. (Ciliophora, Cyclotrichida). J. Protozool. 37 (5): 414 - 427.
- Krsinic, F. (1987): On the ecology of tintinnines in the Bay of Mali Ston (Eastern Adriatic). Est. Coast. Shelf Sci. 24: 401 - 418.
- Kuosa, H. (1990): Protozoan grazing on pico- and nanophytoplankton in the northern Baltic Sea: direct evidence from epifluorescence microscopy. Arch. Hydrobiol. 119: 257 - 265.
- Kuupo-Leinikki, P., Autio, R., Hällfors, S., Kuosa, H., Kuparinen, J. und R. Pajuniemi (1994): Trophic interactions and carbon flow between picoplankton and protozoa in pelagic enclosures manipulated with nutrients and a top predator. Mar. Ecol. Prog. Ser. 107: 89 - 102.
- Laackmann, H. (1907): Antarktische Tintinnen. Zool. Anz. 31: 235 - 239.
- Lara, R. J., Kattner, G., Tillmann, U. und H.-J. Hirche (1994): The North East Water polynya (Greenland Sea). II. Mechanisms of nutrient supply and influence on phytoplankton distribution. Polar Biol. 14: 483 - 490

## 7. Literaturverzeichnis

---

- Landry, M. R. & R. P. Hasset (1982): Estimating the grazing impact of marine micro-zooplankton. *Mar. Biol.* **67**: 283 - 288.
- Landry, M. R., Monger, B. R. und K. E. Selph (1993): Time-dependency of microzooplankton grazing and phytoplankton growth in the subarctic Pacific. *Prog. Oceanogr.* **32**: 205 - 222.
- Laval-Peuto, M.(1981): Construction of the lorica in ciliata Tintinnina. *In vivo* study of *Favella ehrenbergi*: variability of the phenotypes during the cycle, biology, statistics, biometry. *Protistologica* **17**: 249 - 272.
- Laval-Peuto, M. & F. Rassoulzadegan (1988): Autofluorescence of marine planktonic Oligotrichina and other ciliates. *Hydrobiologia* **159**: 99 - 110.
- Leakey, R.J.G., Burkill, P. H. und M. A. Sleight (1992): Planktonic ciliates in Southampton water: abundance, biomass, production, and role in pelagic carbon flow. *Mar. Biol.* **114**: 67 - 83.
- Leakey, R.J.G., Burkill, P. H. und M. A. Sleight (1993): Planktonic ciliates in Southampton water: quantitative taxonomic studies. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **73**: 579 - 594.
- Leakey, R.J.G., Burkill, P. H. und M. A. Sleight (1994a): A comparison of fixatives for the estimation of abundance and biovolume of marine planktonic ciliate populations. *J. Plankton Res.* **16** (4): 375 - 389.
- Leakey, R. J. G., Fenton, N. und A. Clarke (1994b): The annual cycle of planktonic ciliates in nearshore waters at Signy Island, Antarctica. *J. Plankton Res.* **16** (7): 841 - 856.
- Lee, J. J. & T. Fenchel (1972): Studies on ciliates associated with sea ice from Antarctica. II. Temperature responses and tolerances in ciliates from antarctic, temperate and tropical habitats. *Arch. Protistenk.* **114**: 237 - 244.
- Lee, J. J., Small, E. B., Lynn, D. H. und E. C. Bovee (1985): Some techniques for collecting, cultivating and observing protozoa. In: Lee, J. J., Hutner, S. H. und E. C. Bovee (eds.): *An illustrated guide to the protozoa*. Allen Press Inc., Kansas, USA. pp. 1 - 7.
- Leegaard, C. (1915): Untersuchungen über einige Planktonciliaten des Meeres. *Nyt. Mag. f. Naturv.* **53**: 1 - 37.
- Leegaard, C. (1920): Microplankton from the finnish waters during the month of May, 1912. *Acta Soc. Sci. Fennicae* **48**: 1 - 44.
- Leppänen, J.-M. & J.-E. Bruun (1986): The role of pelagic ciliates including the autotrophic *Mesodinium rubrum* during the spring bloom of 1982 in the open northern Baltic proper. *Ophelia* **4** (Suppl.): 147 - 157.
- Leppänen, J.-M. & J.-E. Bruun (1988): Cycling of organic matter during the vernal growth period in the open northern Baltic proper. 4. Ciliate and mesozooplankton species composition, biomass, food intake, respiration, and production. *Finn. Mar. Res.* **255**: 55-78.
- Lindholm, T. (1978): Autumnal mass development of the "Red Water" ciliate *Mesodinium rubrum* in the Aland archipelago. *Memoranda Soc. Fauna Flora Fennica* **54**: 1 - 4.

- Lindholm, T. (1981): On the ecology of *Mesodinium rubrum* (Lohmann) (Ciliata) in a stagnant brackish basin on Åland, SW Finland. Kieler Meeresforsch., Sonderh. 5: 117 - 123.
- Lindholm, T. (1985): *Mesodinium rubrum* - a unique photosynthetic ciliate. Adv. Aqu. Microbiol. 3: 1 - 48.
- Lindholm, T. & A. C. Mörk (1990): Depth maxima of *Mesodinium rubrum* (Lohmann) Hamburger & Buddenbrock - examples from a stratified Baltic Sea inlet. Sarsia 75: 53 - 64.
- Lohmann (1908): Untersuchung zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. Wiss. Meeresunters. N. F. 10: 129 - 370.
- Lynn, D. H. & G. L. Gilron (1993): Strombidiid ciliates from coastal waters near Kingston Harbour, Jamaica (Ciliophora, Oligotrichia, Strombidiidae). J. Mar. Biol. Ass. U.K. 73: 47 - 65.
- Lynn, D. H. & D. J. S. Montagnes (1988): Taxonomic descriptions of some conspicuous species of strobilidiine ciliates (Ciliophora, Choreotrichida) from the Isles of Shoals, Gulf of Maine. J. mar. biol. Ass. U.K. 68: 639 - 658.
- Lynn, D. H. & D. J. S. Montagnes (1991): Global production of heterotrophic marine planktonic ciliates. In: Reid, P. C., Turley, C. M. und P. H. Burkill (eds.): Protozoa and their role in marine processes. NATO ASI Series G: Ecological Sciences, Vol. G 25). Springer-Verlag, Berlin. pp. 281 - 307.
- Lynn, D. H., Montagnes, D. J. S. und E. B. Small (1988): Taxonomic descriptions of some conspicuous species in the family Strombidiidae (Ciliophora: Oligotrichida) from the Isles of Shoals, Gulf of Maine. J. Mar. Biol. Ass. UK. 68: 259 - 276.
- Lynn, D. H., Montagnes, D. J. S., Dale, T., Gilron, G. L. und S. L. Strom (1991a): A reassessment of the genus *Strombidinopsis* (Ciliophora, Choreotrichida) with descriptions of four new planktonic species and remarks on its taxonomy and phylogeny. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 71: 597 - 612.
- Lynn, D. H., Roff, J. C. und R. R. Hopcroft (1991b): Annual abundance and biomass of aloricate ciliates in tropical neritic waters off Kingston, Jamaica. Mar. Biol. 110: 437 - 448.
- Maeda, M. (1986): An illustrated guide to the species of the families Halteriidae and Strobilidiidae (Oligotrichida, Ciliophora), free swimming protozoa common in the aquatic environment. Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo 21: 1 - 67.
- Maeda, M. & P. G. Carey (1985): An illustrated guide to the species of the family Strombidiidae (Oligotrichida, Ciliophora), free swimming protozoa common in the aquatic environment. Bull. Ocean Res. Inst. Univ. Tokyo 19: 1 - 68.
- Mamaeva, N. V. (1982): Some data on the quantitative distribution of infusoria in the northern North Atlantic. Oceanology 22 (4): 462 - 464.
- Mamaeva, N. V. (1983): Planktonic infusorians in the Bering Sea. Sov. J. Mar. Biol. 9: 180 - 185.
- Mamaeva, N. V. (1984a): Planktonic infusorians in the Gulf Stream. Sov. J. Mar. Biol. 9 (4): 320 - 324.

## 7. Literaturverzeichnis

---

- Mamaeva, N. V. (1984b): A contribution to the study of Antarctic ciliates. Dokl. An. S.S.S.R 275 (1): 250 - 251.
- Mamaeva, N. V. (1988): Ciliates as a component of planktonic communities in the open regions of the Baltic Sea. Sov. J. Mar. Biol. 14 (4): 207 - 210.
- Martin, A. J. & D. J. S. Montagnes (1993): Winter ciliates in a British Columbian fjord: six new species and an analysis of ciliate putative prey. J. Euk. Microbiol. 40 (5): 535 - 549.
- McAlice, B. J. (1968): An occurrence of ciliate red water in the Gulf of Maine. J. Fish. Res. Bd. Canada 25 (8): 1749 - 1751.
- McManus, G. B. & J. A. Fuhrman (1986): Photosynthetic pigments in the ciliate *Laboea strobila* from Long Island Sound, USA. J. Plankton Res. 8: 317 - 327.
- Meinke, J. (1990): The Greenland Sea interannual variability. ICES C.M.1990 / C: 17 Hydrography Committee
- Meunier, A. (1910): Microplankton des mers de Barents et de Kara. In: Bulens, C. (ed.): Duc d` Orleans, Campagne Arctique de 1907. Bulen, Bruxelles, 355 pp.
- Montagnes, D. J. S. (1990): Marine Planktonic Ciliates. University of British Columbia, Department of Oceanography. Annual Report: 50 - 51.
- Montagnes, D. J. S. (1993): An investigation of the growth and feeding responses of oligotrich ciliates to food types and concentrations: an approach to assessing the potential of marine planktonic ciliate blooms. Ph. D. University of British Columbia. pp. 177.
- Montagnes, D. J. S. & Lynn, D. H. (1987): A quantitative protargol stain (QPS) for ciliates: method description and test for its quantitative nature. Mar. Micr. Food Webs 2 (2): 83 - 93.
- Montagnes, D. J. S. & D. H. Lynn (1988): A new species of *Tontonia* (Ciliophora: Oligotrichida) from the Isles of Shoals, Gulf of Maine, U. S. A.. Trans. Am. Microsc. Soc. 107 (3): 305 - 308.
- Montagnes, D. J. S. & D. H. Lynn (1989): The annual cycle of *Mesodinium rubrum* in the waters surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine. J. Plankton Res. 11 (2): 193 - 201.
- Montagnes, D. J. & D. H. Lynn (1991): Taxonomy of Choreotrichs, the major marine planktonic ciliates, with emphasis on the aloricate forms. Mar. Micr. Food Webs 5 (1): 59 - 74.
- Montagnes, D. J. S. & D. H. Lynn (1993): A Quantitative Protargol Stain (QPS) for ciliates and other protists. In: Kemp, P. F., Sherr, B. F., Sherr, E. B. und J. J. Cole (eds.): Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology. Lewis Publishers, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo. pp. 229 - 240.
- Montagnes, D. J. S., Lynn, D. H., Roff, J. C. und W. D. Taylor (1988a): The annual cycle of heterotrophic planktonic ciliates in the waters surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine: an assessment of their trophic role. Mar. Biol. 99: 21 - 30.

- Montagnes, D. J. S., Lynn, D. H., Stoecker, D. K. und E. B. Small (1988b): Taxonomic descriptions of one new species and redescription of four species in the family Strombidiidae (Ciliophora, Oligotrichida). *J. Protozool.* **35** (2): 189 - 179.
- Montagnes, D. J. S., Taylor, F. J. R. und D. H. Lynn (1990): *Strombidium inclinatum* n. sp. and a reassessment of *Strombidium sulcatum* Claparède and Lachmann (Ciliophora). *J. Protozool.* **37** (4): 318 - 323.
- Montagnes, D. J. S., Berger, J. D. und F. J. R. Taylor (submitted): The growth rate of the marine ciliate *Strombidinopsis cheshiri* Snyder and Ohman, 1991, as a function of food concentrations.
- Nansen, F. (1906): The Norwegian North Polar Expedition 1893-1896. Scientific Results, Vol. 5.
- Nielsen, T. G. & T. Kiørboe (1991): Effects of a storm event on the structure of the pelagic food web with special emphasis on planktonic ciliates. *J. Plankton Res.* **13** (1): 35 - 51.
- Nielsen T. G. & T. Kiørboe (1994): Regulation of zooplankton biomass and production in a temperate, coastal ecosystem. 2. Ciliates. *Limnol. Oceanogr.* **39** (3): 508 - 519.
- Ohman, M. D. (1992): Immunochemical recognition of oligotrich ciliates. *Mar. Biol.* **114**: 653 - 660.
- Ohman, M. D. & R. A. Snyder (1991): Growth kinetics of the omnivorous oligotrich ciliate *Strombidium* sp. *Limnol. Oceanogr.* **36** (5): 922 - 935.
- Paquette, R. G., Bourke, R. H., Newton, J. F. und W. F. Perdue (1985): The East Greenland Polar Front in autumn. *J. Geophys. Res.* **50** (C3): 4866 - 4882.
- Paranjape, M. A. (1987): Grazing by microzooplankton in the eastern Canadian arctic in summer 1983. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **40**: 239 - 246.
- Paranjape, M. A. (1988): Microzooplankton in Lancaster Sound (eastern Canadian Arctic) in summer: biomass and distribution. *Deep-Sea Res.* **35** (9): 1547 - 1563.
- Paranjape, M. A. & K. Gold (1982): Cultivation of marine pelagic protozoa. *Ann. Inst. Océanogr., Paris*, **58** (S): 143 - 150.
- Parsons, T. R., Takahashi, M. und B. Hargraves (1984): Biological oceanographic processes. 3rd Edition. Pergamon Press, Oxford. pp. 330.
- Passow, U. (1991): Vertical migration of *Gonyaulax catenata* and *Mesodinium rubrum*. *Mar. Biol.* **110**: 455 - 463.
- Pavillon, J. F. & F. Rassoulzadegan (1980): Un aspect de la nutrition chez *Stenosemella ventricosa* (Tintinnide): absorption de quelques substances organiques dissoutes marquées au <sup>14</sup>C. *J. Rech. Oceanogr.* **5**: 53-61.
- Perriss, S. J., Laybourn-Parry, J. und H. J. Marchant (1993): *Mesodinium rubrum* (*Myrionecta rubra*) in an Antarctic brackish lake. *Arch. Hydrobiol.* **128** (1): 57 - 64.

## 7. Literaturverzeichnis

---

- Petz, W. (1994): Morphology and morphogenesis of *Strombidium kryalis* nov. spec. (Ciliophora, Strombidiida) from Antarctic Sea Ice. Arch. Protistenkd. 144: 185 - 195.
- Petz, W. & W. Foissner (1992): Morphology and morphogenesis of *Strobilidium caudatum* (Fromentel), *Meseres corlissi* N. Sp., *Halteria grandinella* (Müller), and *Strombidium rehwaldi* N. Sp., and a proposed phylogenetic system for oligotrich ciliates (Protozoa, Ciliophora). J. Protozool. 39 (1): 159 - 176.
- Pierce, R. W. & J. T. Turner (1992): Ecology of planktonic ciliates in marine food webs. Rev. aquat. Sci. 6 (2): 139 - 181.
- Pierce, R. W. & J. T. Turner (1993): Global biogeography of marine tintinnids. Mar. Ecol. Prog. Ser. 94: 11 - 26.
- Pierce, R. W. & J. T. Turner (1994): Plankton studies in Buzzards Bay, Massachusetts, USA: IV. Tintinnids, 1987 to 1988. Mar. Ecol. Prog. Ser. 112: 235 - 240.
- Pilling, E. D., Leakey, R. J. G. und P. H. Burkill (1992): Marine pelagic ciliates and their productivity during summer in Plymouth coastal waters. J. mar. biol. Ass. U. K. 72: 265 - 268.
- Porter, K. G. & Y. S. Feig (1980): The use of DAPI for identifying and counting aquatic microflora. Limnol. Oceanogr. 25 (5): 943 - 948.
- Porter, K. G., Sherr, E. B., Sherr, B. F., Pace, M. und R.W. Sanders (1985): Protozoa in planktonic food webs. J. Protozool. 32 (3): 409 - 415.
- Putt, M. (1990a): Abundance, chlorophyll content and photosynthetic rates of ciliates in the Nordic Seas during summer. Deep-Sea Res. 37 (11): 1713 - 1731.
- Putt, M. (1990b): Metabolism of photosynthate in the chloroplast-retaining ciliate *Laboea strobila*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 60: 271 - 282.
- Putt, M. (1991): Development and evaluation of tracer particles for use in microzooplankton herbivory studies. Mar. Ecol. Prog. Ser. 77: 27 - 37.
- Putt, M. & D. K. Stoecker (1989): An experimentally determined carbon : volume ratio for marine "oligotrichous" ciliates from estuarine and coastal waters. Limnol. Oceanogr. 34 (6): 1097 - 1103.
- Quadfasel, D. & J. Meincke (1987): On the thermal structure of the Greenland Sea Gyre. Deep-Sea Res. 34: 1883 - 1888.
- Ramseier, R. O., Ramplee-Smith, C. und C. Stuart (1994): Microwave remote sensing: radiometer measurements, satellite and airborne observations. In.: Eicken, H. & Meincke, J. (eds.): The Expedition ARKTIS-IX/1 of RV "Polarstern" in 1993. Ber. z. Polarforsch. 134. pp. 13 - 20.
- Rassoulzadegan, F. (1979): Évolution annuelle des Ciliés pélagiques en Méditerranée nord-occidentale. II. Ciliés Oligotriches. Tintinnides (Tintinnina). Inv. Pesq. 43 (2): 417 - 448.
- Rassoulzadegan, F. (1982): Dependence of grazing rate, gross growth efficiency and food size range on temperature in a pelagic oligotrichous ciliate *Lohmanniella spiralis* Leeg., fed on naturally occurring particulate matter. Ann. Inst. Océanogr., Paris, 58 (2): 177 - 184.

- Rassoulzadegan, F. & M. Etienne (1981): Grazing rate of the tintinnid *Stenosemella ventricosa* (Clap. & Lachm.) Jörg. on the spectrum of the naturally occurring particulate matter from a Mediterranean neritic area. *Limnol. Oceanogr.* **26** (2): 258 - 270.
- Rassoulzadegan, F., Laval-Peuto, M. und R. W. Sheldon (1988): Partitioning of the food ration of marine ciliates between pico- and nanoplankton. *Hydrobiologia* **159**: 78 - 88.
- Reid, P. C. (1987): Mass encystment of a planktonic oligotrich ciliate. *Mar. Biol.* **95**: 221 - 230.
- Reitmeier, S. (1994): Untersuchungen zur Verbreitung, zur Biomasse und zum Grazing des Mikrozooplanktons in polaren Gewässern. Dissertation, Universität Kiel. pp. 114
- Revelante, N. & M. Gilmartin (1987): Seasonal cycle of the ciliated protozoan and micrometazoan biomass in a Gulf of Maine Estuary. *Est. Coast. Shelf Sci.* **25**: 581 - 598.
- Revelante, N. & M. Gilmartin (1990): Vertical water column resource partitioning by a ciliated protozoan population under stratified conditions in the northern Adriatic. *J. Plankton Res.* **12** (1): 89 - 107.
- Rivier, A., Brownlee, D. C., Sheldon, R. W. und F. Rassoulzadegan (1985): Growth of microzooplankton: a comparative study of bacterivorous zooflagellates and ciliates. *Mar. Microb. Food Webs* **1**: 51 - 60.
- Robertson, J. R. (1983): Predation by estuarine zooplankton on tintinnid ciliates. *Est. Coast. Shelf Sci.* **16**: 27 - 36.
- Ruble, P. A. & C. L. Gallegos (1989): Use of fluorescently labelled algae (FLA) to estimate microzooplankton grazing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **51**: 221 - 227.
- Sachs, L. (1978): *Angewandte Statistik*. 5. Auflage Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York.
- Sakshaug, E. & O. Holm-Hansen (1984): Factors governing pelagic production in polar oceans. In: Holm-Hansen, O., Bolis, L. und R. Gilles (eds.): *Marine Phytoplankton and Productivity*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. pp. 1 - 18.
- Sakshaug, E. & D. Slagstad (1991): Light and productivity of phytoplankton in polar marine ecosystems: a physiological view. *Polar Res.* **10** (1): 69 - 85.
- Sanders, R. W. (1987): Tintinnids and other microzooplankton - seasonal distributions and relationships to resources and hydrography in a Maine estuary. *J. Plankton Res.* **9** (1): 66 - 77.
- Schneider, W. & G. Budéus (1994): The North East Water polynya (Greenland Sea). I. A physical concept of its generation. *Polar Biol.* **14**: 1 - 9.
- Selmer, J.-S., Ferrier-Pages, C., Cellario, C. und F. Rassoulzadegan (1993): New and regenerated production in relation to the microbial loop in the NW Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **100**: 71 - 83.
- Sheldon, R. W., Nival, P. und F. Rassoulzadegan (1986): An experimental investigation of a flagellate-ciliate-copepod food chain with some observations relevant to the linear biomass hypothesis. *Limnol. Oceanogr.* **31** (1): 184 - 188.

- Sherr, E. B. (1988): Direct use of high molecular weight polysaccharides by heterotrophic flagellates. *Nature* 335: 348 - 351.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr (1983): Double-staining epifluorescence technique to assess frequency of dividing cells and bacterivory in natural populations of heterotrophic microprotozoa. *Appl. Environm. Microbiol.* 46: 1388 - 1393.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr (1987): High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature* 325: 710 - 711.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr (1993): Preservation and storage of samples for enumeration of heterotrophic protists. In: Kemp, P. F., Sherr, B. F., Sherr, E. B. und J. J. Cole (eds.): *Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology*. Lewis Publishers, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo. pp. 207 - 212.
- Sherr, E. B., Sherr, B. F., Fallon, R. D. und S. Y. Newell (1986): Small, aloricate ciliates as a major component of the marine heterotrophic nanoplankton. *Limnol. Oceanogr.* 31 (1): 177 - 183.
- Sherr, B. F., Sherr, E. B. und R. D. Fallon (1987): Use of monodispersed fluorescently labelled bacteria to estimate *in situ* protozoan bacterivory. *Appl. Environm. Microbiol.* 53 (5): 958 - 965.
- Sherr, B. F., Sherr, E. B. und F. Rassoulzadegan (1988): Rates of digestion of bacteria by marine phagotrophic protozoa: temperature dependance. *Appl. Environm. Microbiol.* 54 (5): 1091 - 1095.
- Sherr, E. B., Rassoulzadegan, F. und B. F. Sherr (1989): Bacterivory by pelagic choreotrichous ciliates in coastal waters of the NW Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 55: 235 - 240.
- Sherr, E. B., Sherr, B. F. und J. McDaniel (1991): Clearance rates of  $< 6\mu\text{m}$  fluorescently labeled algae (FLA) by estuarine protozoa: potential grazing impact of flagellates and ciliates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 81 - 92.
- Sieburth, J. McN., Smetacek, V. und J. Lenz (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relationship to plankton size fractions. *Limnol. Oceanogr.* 23: 1256 - 1263.
- Siedler, G. & G. Hatje (1974): Temperatur, Salzgehalt und Dichte. In: Magaard, L. & G. Rheinheimer (eds.): *Meereskunde der Ostsee*. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York. pp. 43 - 60.
- Sieracki, M. E. & K. L. Webb (1991): The application of image analysed fluorescence microscopy for characterising planktonic bacteria and protists. In: Reid, P. C., Turley, C. M. und P. H. Burkil (eds.): *Protozoa and their role in marine processes*. NATO ASI Series G: Ecological Sciences, Vol. G 25). Springer-Verlag, Berlin. pp. 77 - 100.
- Sime-Ngando, T., Hartmann, H. J. und C. A. Grolière (1990): Rapid quantification of planktonic ciliates: Comparison of improved live counting with other methods. *Appl. Environm. Microbiol.* 56 (7): 2234 - 2242.
- Sime-Ngando, T., Juniper, K. und A. Vézina, (1992): Ciliated protozoan communities over Cobb Seamount: increase in biomass and spatial patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 89: 37 - 51.

- Sime-Ngando T. & P. Yager (1994): Quantitative and functional importance of phagotrophic protozoa in the Northeast Water. *Ber. z. Polarforsch.* **142**: 64 - 65.
- Small, E. B. & D. H. Lynn (1985): Phylum Ciliophora Doflein 1901. In: Lee, J.J., Hutner, S. H. und E. C. Bovee (eds.): An illustrated guide to the protozoa. Allen Press Inc., Kansas, USA. p. 393 - 575.
- Smetacek, V. (1975): Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. Dissertation, Universität Kiel. pp. 151.
- Smetacek V. (1981): The annual cycle of protozooplankton in the Kiel Bight. *Mar. Biol.* **63**: 1 - 11.
- Smetacek, V. (1984): Growth dynamics of a common Baltic protozooplankter: the ciliate genus *Lohmanniella*. *Limnologica* **15** (2): 371 - 376.
- Smith, W. O. & R. T. Barber (1979): A carbon budget for the autotrophic ciliate *Mesodinium rubrum*. *J. Phycol.* **15**: 27 - 33.
- Snyder, R. A. & M. D. Ohman (1991): Description of a new species of Strombidinopsidae (Ciliophora: Choreotrichida) from coastal waters of Southern California, U.S.A. *Trans. Am. Microsc. Soc.* **110** (3): 237 - 243.
- Sorokin, Y. I. (1981): Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. In: Longhurst, A. R. (ed.): Analysis of marine ecosystems. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco. pp. 293 - 342.
- Stoecker, D. K. (1991): Mixotrophy in marine planktonic ciliates: physiological and ecological aspects of plastid-retention by oligotrichs. In: Reid, P. C., Turley, C. M. und P. H. Burkill (eds.): Protozoa and their role in marine processes. NATO ASI Series G: Ecological Sciences, Vol. G 25). Springer-Verlag, Berlin. pp. 161 - 179.
- Stoecker, D. K. & J. M. Capuzzo (1990): Predation on protozoa: its importance to zooplankton. *J. Plankton Res.* **12** (5): 891 - 908.
- Stoecker, D. K. & D. A. Egloff (1987): Predation by *Acartia tonsa* Dana on planktonic ciliates and rotifers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **110**: 53 - 68.
- Stoecker, D. K. & G. T. Evans (1985): Effects of protozoan herbivory and carnivory in a microplankton food web. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **25**: 159 - 167.
- Stoecker, D. K. & R. R. L. Guillard (1982): Effects of temperature and light on the feeding rate of *Favella* sp. (Ciliated Protozoa, Suborder Tintinnina). *Ann. Inst. Océanogr., Paris* **58** (S): 309 - 318.
- Stoecker, D. K. & M. W. Silver (1990): Replacement and aging of chloroplasts in *Strombidium capitatum* (Ciliophora: Oligotrichida). *Mar. Biol.* **107**: 491 - 502.
- Stoecker, D. K., Guillard, R. L. und R. M. Kavee (1981): Selective predation by *Favella ehrenbergii* (Tintinnida) on and among dinoflagellates. *Biol. Bull.* **160**: 136 - 145.
- Stoecker, D. K., Davis, L. H. und A. Provan (1983): Growth of *Favella* sp. (Ciliata: Tintinnina) and other microzooplankters in cages incubated *in situ* and comparison to growth *in vitro*. *Mar. Biol.* **75**: 293 - 302.

## 7. Literaturverzeichnis

---

- Stoecker, D. K., Davis, L. H. und D. M. Anderson (1984): Fine scale spatial correlations between planktonic ciliates and dinoflagellates. *J. Plankt. Res.* 6 (5): 829 - 842.
- Stoecker, D. K., Cucci, T. L., Hulburt, E. M. und C. L. Yentsch (1986): Selective feeding by *Balanion* sp. (Ciliata: Balanionidae) on phytoplankton that best supports its growth. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 95: 113 - 130.
- Stoecker, D. K., Michaels, A. E. und L. H. Davis (1987): Large proportion of marine planktonic ciliates found to contain functional chloroplasts. *Nature* 326: 790 - 792.
- Stoecker, D. K., Silver, M. W., Michaels, A. E. und L. H. Davis (1988): Obligate mixotrophy in *Laboea strobila*, a ciliate which retains chloroplasts. *Mar. Biol.* 99: 415 - 423.
- Stoecker, D. K., Silver, M. W., Michaels, A. E. und L. H. Davis (1988/1989): Enslavement of algal chloroplasts by four *Strombidium* spp. (Ciliophora, Oligotrichida). *Mar. Micr. Food Webs* 3 (2): 79 - 100.
- Stoecker, D. K., Taniguchi, A. und A. E. Michaels (1989): Abundance of autotrophic, mixotrophic and heterotrophic planktonic ciliates in shelf and slope waters. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 50: 241 - 254.
- Stoecker, D. K., Putt, M., Davis, L. und A. E. Michaels (1991): Photosynthesis in *Mesodinium rubrum*: species-specific measurements and comparison to community rates. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 73: 245 - 252.
- Stoecker, D. K., Buck, K. R. und M. Putt (1992): Changes in the sea-ice brine community during the spring-summer transition, McMurdo Sound, Antarctica. I. Photosynthetic protists. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 84: 265 - 278.
- Stoecker, D. K., Gifford, D. J. und M. Putt (1994): Preservation of marine planktonic ciliates: losses and cell shrinkage during fixation. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 110: 293 - 299.
- Stramski, D., Rassoulzadegan, F. und D. A. Kiefer (1992): Changes in the optical properties of a particle suspension caused by protist grazing. *J. Plankton Res.* 14 (7): 961 - 977.
- Strom, S.L., Postel, J. R. und B. C. Booth (1993): Abundance, variability, and potential grazing impact of planktonic ciliates in the open subarctic Pacific Ocean. *Prog. Oceanogr.* 32: 185 - 203.
- Swift, J. H. (1986): The Arctic Waters. In: Hurdle, B. G. (ed.): *The Nordic Seas*. Springer Verlag New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo. pp. 129 - 153.
- Takahashi, M. & K. D. Hoskins (1978): Winter condition of marine plankton populations in Saanich Inlet, B. C., Canada. II. Micro-Zooplankton. *J. exp. mar. Biol. Ecol.* 32: 27 - 37.
- Taniguchi, A. (1984): Microzooplankton biomass in the arctic and subarctic pacific ocean in summer. *Mem. Natn. Inst. Polar Res.*, Tokyo (special issue): 32: 63 - 76.
- Taniguchi, A. & Y. Takeda (1988): Feeding rate and behavior of the tintinnid ciliate *Favella taraikaensis* observed with a high speed VTR system. *Mar. Micr. Food Webs* 3 (1): 21 - 34.

- Taylor, F. J. R. (1982): Symbioses in marine microplankton. Ann. Inst. Océanogr., Paris, **58** (S): 61 - 90.
- Taylor, F. J. R., Blackbourn, D. J. und J. Blackbourn (1971): The red-water ciliate *Mesodinium rubrum* and its "incomplete symbionts": a review including new ultrastructural observations. J. Fish. Res. Bd. Can. **28** (3): 391 - 407.
- Thiele-Gliesche, D. (1992): Zur Ökologie pelagischer Ciliaten in der subtropischen Lagune 'Ria Formosa' (Südküste Portugal). Dissertation, Universität Kiel. pp. 105.
- Tuffrau, M. (1974): Un nouvel Euplotidae: *Cythoides balechi*, n. g., n. sp., cilié hypotriche de l'Antarctique. Protistologica **10** (3): 311 -317.
- Venrick, E. L., Beers, J. R. und J. F. Heinbokel (1977): Possible consequences of containing microplankton for physiological rate measurements. J. exp. mar. Biol. Ecol. **26**: 55 - 76.
- Verity, P. G. (1986): Growth rates of natural tintinnid populations in Narragansett Bay. Mar. Ecol. Prog. Ser. **29**: 117 - 126.
- Verity, P. G. (1987): Abundance, community composition, size distribution, and production rates of tintinnids in Narragansett Bay, Rhode Island. Est. Coast. Shelf Sci. **24**: 671 - 690.
- Verity, P. G. (1991a): Measurement and simulation of prey uptake by marine planktonic ciliates fed plastidic and aplastidic nanoplankton. Limnol. Oceanogr. **36** (4): 729 - 750.
- Verity, P. G. (1991b): Aggregation patterns of ciliates from natural assemblages in response to different prey. Mar. Micr. Food Webs **5** (1): 115 - 128.
- Verity, P. G. & D. K. Stoecker (1982): Effects of *Olisthodiscus luteus* on the growth and abundance of tintinnids. Mar. Biol. **72**: 79 - 87.
- Verity, P. G. & T. A. Villareal (1986): The relative food value of diatoms, dinoflagellates, flagellates, and cyanobacteria for tintinnid ciliates. Arch. Protistenk. **131**: 71 - 84.
- Wadhams, P. (1986): The ice cover. In: Hurdle, B. G. (ed.): The Nordic Seas. Springer Verlag New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo. pp. 21 - 84.
- Wadhams, P., Aldworth, E., Brandon, M., Crane, D., Prussen, E., Reisemann, M., Struckman, P. und S. Wells (1994): Sea ice physics. In.: Eicken, H. & J. Meincke (eds.): The Expedition ARKTIS-IX/1 of RV "Polarstern" in 1993. Ber. z. Polarforsch. **134**. pp. 71-92.
- Wasik, A. & E. Mikolajczyk (1994): Annual cycle of tintinnids in Admiralty Bay with an emphasis on seasonal variability in *Cymatocylis affinis/convallaria* lorica morphology. J. Plankton Res. **16** (1): 1 - 8.
- Weisse, T. (1985): Die Biomasse und Stoffwechselaktivität des Mikro- und Mesozooplanktons in der Ostsee. Ber. Inst. Meereskd. Kiel **144**. pp. 127.
- Weisse, T. & U. Scheffel-Möser (1990): Growth and grazing loss rates in single-celled *Phaeocystis* sp. (Prymnesiophyceae). Mar. Biol. **106**: 153 - 158.

## 7. Literaturverzeichnis

---

- White, A. L., Sheath, R. G. und J. A. Hellebust (1977): A red tide caused by the marine ciliate *Mesodinium rubrum* in Passamaquoddy Bay, including pigment and ultrastructure studies of the endosymbiont. J. Fish. Res. Bd. Canada 34: 413 - 416.
- Wilkerson, F. P. & G. Grunseich (1990): Formation of blooms by the symbiotic ciliate *Mesodinium rubrum*: the significance of nitrogen uptake. J. Plankton Res. 12 (5): 973 - 989.
- Wulff, A. (1919): Ueber das Kleinplankton der Barentssee. Wiss. Meeresunters. Helgoland. N. F. 13: 95 - 124.
- Zeitzschel, B. (1966): Die Verbreitung der Tintinnen im Nordatlantik. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 2: 293 - 300.
- Zeitzschel, B. (1967): Die Bedeutung der Tintinnen als Glied der Nahrungskette. Helgoländer wiss. Meeresunters. 15: 589 - 601
- Zeitzschel, B. (1969): Tintinnen des westlichen Arabischen Meeres, ihre Bedeutung als Indikatoren für Wasserkörper und Glied der Nahrungskette. Forsch. Ergebn. 'Meteor' (Reihe D) 4: 47 - 101.
- Zeitzschel, B. (1982): Zoogeography of pelagic marine protozoa. Ann. Inst. Océanogr., Paris 58 (S): 91 - 116.

## **Datenanhang:**

Stationsliste

Ergebnisse der Epifluoreszenzzählungen (ARK IX/1a+b)

Abundanz, Biomasse und potentielle Produktion der Ciliaten (ARK VIII/1 und BAMBI)

Zur Biovolumenberechnung benutzte geometrische Körper

Stationsliste:

ARK IX/1a+b

Station:	Datum:	Länge °N	Breite
	09.03.93	81° 21,5'	6° 32,0' E
	13.03.93	81° 07,4'	5° 19,4' E
	14.03.93	81° 06,3'	5° 30,0' E
	15.03.93	80° 59,4'	5° 24,9' E
	16.03.93	80° 50,9'	5° 02,3' E

Station	Datum	Breite °N	Länge	Tiefe (m)	Wasser- temp. (°C)	Salz- gehalt	Eisbed. (%)	Secchi- Tiefe (m)
38	02.04.94	74° 07,9'	3° 00,0' W	3645	n.D.	n.D.	n.D.	n.D.
40	03.04.94	73° 03,5'	1° 26,2' W	3206	-1,7	n.D.	80	31
43	04.04.94	71° 44,9'	4° 59,8' W	2393	-1,4	n.D.	0	29
48	06.04.94	75° 01,2'	13° 38,0' W	195	-1,6	33	90	27
53	07.04.94	75° 00,1'	9° 09,7' W	3311	-0,5	35	0	38
56	08.04.94	75° 01,4'	5° 05,0' W	3504	-0,8	35	0	32
61	09.04.94	74° 59,3'	2° 38,1' W	3689	-1,5	35	0	35
64	10.04.94	74° 25,0'	0° 00,9' E	3754	-1,4	35	10	25
69	12.04.94	75° 00,0'	8° 09,9' E	3528	3,8	35	0	n.D.
70	13.04.94	71° 00,5'	3° 57,6' E	3180	5,7	35	0	n.D.

ARK VIII/1

Station:	Datum:	Breite °N	Länge	Tiefe (m)	Zeit (UTC)
3	06.06.91	75° 01'	4° 05' W	3634	22.37
5	08.06.91	79° 01'	3° 14' W	2329	09.52
7	09.06.91	79° 01'	4° 53' W	1413	02.02
9	09.06.91	79° 01'	6° 6' W	524	14.00
11	10.06.91	78° 44'	8° 22' W	214	09.55
13	10.06.91	79° 00'	10° 30' W	301	22.36
15	11.06.91	79° 24'	13° 43' W	128	08.10
17	11.06.91	79° 40'	16° 17' W	285	14.55
19	11.06.91	80° 20'	15° 38' W	111	23.35
21	12.06.91	80° 09'	13° 50' W	142	08.25
24	12.06.91	80° 09'	9° 29' W	292	19.49
26	13.06.91	80° 37'	9° 28' W	230	06.12
28	13.06.91	80° 55'	11° 59' W	144	14.50
30	13.06.91	80° 45'	14° 03' W	211	21.13
32	14.06.91	79° 45'	10° 04' W	158	11.14
33	14.06.91	79° 37'	8° 17' W	203	15.51
35	16.06.91	79° 00'	0° 01' E	2588	11.24
36	17.06.91	78° 54'	6° 33' E	1740	01.27

BAMBI

Station:	Datum:	Position: °N	Breite °E	Tiefe: (m)
142	08.07.90	54° 40,7'	10° 20,9'	18
145	09.07.90	54° 59,9'	14° 04,6'	45
148	10.07.90	55° 15,1'	16° 01,3'	95
151	11.07.90	55° 51,0'	18° 32,7'	114
154	12.07.90	57° 20,0'	20° 02,8'	246
159	13.07.90	57° 19,5'	20° 11,3'	245

**Epifluoreszenzzählungen von Ciliaten auf ARK IX/1a+b**

**a) Zählungen von ARK IX/1a**

Zellen 1-1

Datum	<i>Mesodinium rubrum</i>	Oligotr. (mixotr.)	Oligotr. (heterotr.)	Tint.	Haptor.	Holotr.	sonstige Ciliaten	Summe:
09.03.93	8	0	2	0	48	19	0	77
13.03.93	21	0	38	0	76	59	4	198
13.03.93	13	0	59	0	118	67	0	257
14.03.93	122	0	21	8	46	17	0	214
15.03.93	21	4	29	0	21	21	0	96
16.03.93	564	4	21	8	29	29	0	655

**b) Zählungen von ARK IX/1b**

Zellen 1-1

Station	<i>Mesodinium rubrum</i>	Oligotr. (mixotr.)	Oligotr. (heterotr.)	Tint.	Haptor.	Holotr.	sonstige Ciliaten	Summe:
38	46	25	8	4	25	29	0	137
40	328	240	46	0	29	0	0	643
43	324	535	17	8	13	0	0	897
48	59	13	42	0	4	17	0	135
53	63	42	13	0	17	8	0	143
56	42	21	63	0	25	21	0	172
61	42	25	38	8	13	13	0	139
64	88	93	17	4	21	21	0	244
69	147	223	168	4	8	8	0	558
70	21	38	177	0	8	0	0	244

**Abkürzungen:**

Oligotr. (mixotr.)	mixotrophe Oligotriche
Oligotr. (heterotr.):	heterotrophe Oligotriche
Tint.:	Tintinnen
Haptor.	Haptoride
Holotr.	Holotriche

ARE VIII/1: Zahlenlisten (Ciliaten I-1):

Taxon: Tiefe (m):	SL 28					SL 17					SL 13					SL 7					SL 5					SL 35					SL 36						
	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100		
<i>Mesodinium rubrum</i>	807	412	500	18	53	149	92	101	22	4	3763	447	26	22	18	193	298	96	28	9	851	358	53	44	9	45	53	68									
<b>Oligotriche:</b>																																					
<i>Lobos strobila</i>									4																												
<i>Leogardella ovalis</i>			44	9	13	4	9	9			132	79	9	4		35	48		5	9	9	11	7	18	9			8		4	11	7	114	22			
<i>Leogardella sol</i>			9				9	4		4		26	9									5						18	4				18	9	4		
<i>Leogardella</i> sp.								13	9			13		9			17	35			9	11							9								
<i>Lobosmiella oviformis</i>	2509	1123	737	122	171	70	88	48	30	22	4053	1697	421	48	22	1864	1066	241	66	48	246	57	13	36	18	774	45	398	75	118	32	99	754	35	18		
<i>Strobilidium kahli</i>																																					
<i>Strobilidium multinickatum</i>	26	26	9			4					79	13				18	9	9											4				9	9			
<i>Strobilidium spiralis</i>	9																				9																
<i>Strobilidium</i> cf. <i>epacrum</i>	79				4																																
<i>Strobilidium conicum</i>	44		9																																		
<i>Strobilidium constrictum</i>	35	9			4						26							4	4				5						39	57					123	18	
<i>Strobilidium datum</i>	9				4							13						4					5														
<i>Strobilidium pulchrum</i>		35	18		9						79	13																									
<i>Strobilidium wulfi</i>		9																																			
<i>Strobilidium</i> cf. <i>conicoides</i>						4					1342	26	9	4	9	123	123	31		4	35																
<i>Strobilidium</i> cf. <i>delicatissimum</i>	18	9	26	13		18	26	26		4	26	211	9	26	13	35	35	35			9	5			9											18	
<i>Strobilidium</i> cf. <i>taylori</i>	9	35	44	9			4				105	39				13									31				4	31	5	105	18	4			
<i>Strobilidium</i> cf. <i>nannodes</i>																																					
<i>Strobilidium</i> sp. A	70	61	61		9	22	22	18	9	13	132	289	70	4		105	96	39	9	4	35	21	13					38	35	140	142	421	202	26		31	
<i>Strobilidium</i> sp. B	88	158	61	39	206	13		4			79	26	26	18	22	31	48	39	19	4	26					98	23	173									
<i>Strobilidium</i> sp. C	96	228	9		9																																
<i>Strobilidium</i> sp. D	79	79	18		4																																
<i>Strobilidium</i> sp.	140	70	9		48	4	4	4	9	4	53	26	9	13		18			5		9	5	13	18	9	489	105	165	4	13	205	1053	70	13		4	
<b>Dinamen:</b>																																					
<i>Acnthonotomella norvegica</i>	18										26					4	13				9															18	
<i>Psychocylis</i> sp.	35																				18																
<i>Salpingella</i> sp.					4																			7													
<b>Haptentide:</b>																																					
<i>Askenasia</i> sp. A													9	4	4			4	5	9	9				9										4		
<i>Askenasia</i> sp. B	79	61	18	18	26	53	75	61	48	35	263	276	193	53	22	123	162	31	5	4	26	42		9	9										9		
<i>Askenasia</i> sp. C																																					
<i>Askenasia</i> sp. D																																					
<i>Askenasia</i> sp. E		53	9	9	18	13	75	70	18	13	26	237	79	75	9	39	35	35	9	13	61	63			9				35	79	5					18	
<i>Cyclotrichium cyclokaryon</i>	35	18			4																																
<i>Didinium nasutum</i>																																				4	
<i>Mesodinium</i> sp. A												9						9		13	9	5	7	35													
<i>Mesodinium</i> sp. B				13	31	22		18	4	4	39		13	13		26	18	22	192	132	35	26	79	18													
<i>Mesodinium</i> sp. C																																					
<i>Mesodinium</i> sp.	18	9			4			9	53		53	18						4			18															4	
<b>Holotriche:</b>																																					
<i>Balanion</i> sp.		9														13																					
<i>Holophrys</i> sp.																																					
<i>Lionotus</i> (?) sp.	9	9				4		9			26			4		18	9							9											26	18	
<i>Scoroparcodon</i> sp.				18			9	9										4																	9	4	
holotriche Ciliat A																																					
holotriche Ciliat B	35	35	53	57	9	101	105	92	18	26	26	114	114	61					39	14	4	18	47	33			8			39	57			44			66
(holotriche Ciliaten)					13	4		13	9		13		22	18		13	9	14	18				10	14	27	8		38	4	26	5	66	434			22	
<b>Hypotriche:</b>																																					
<i>Oxytricha</i> (?) sp.	70	96	9																																		
<b>sonstige Ciliaten:</b>																																					
Ciliat A				66	35	70	127	132	31	18																											
<i>Condylostoma</i> sp.																																					

<b>Zusammen (alle Cil.):</b>	4817	2544	1676	413	696	563	654	666	282	147	10237	3546	1019	517	267	2633	2019	795	385	306	1486	735	280	187	99	1452	241	934	269	605	420	1488	1326	913	220
<b>Zusammen (holotr. Cil.):</b>	4010	2132	1178	395	643	414	562	565	260	143	6474	3101	995	495	249	2480	1721	699	357	297	635	377	227	143	90	1407	188	866	269	605	420	1488	1326	913	220
<b>sonstige Zahlenlisten:</b>	SL 28:		SL 17:		SL 13:		SL 7:		SL 5:		SL 35:		SL 36:																						
alle Cil. (Zellen n=2):	171967500		47085000		236922500		105732500		45985000		63660000		104895000																						
holotr. Cil. (Zellen n=2):	139717500		401																																

ARK VIII/1: Biomassen (mg C l<sup>-1</sup>) der Cilienta

Station: Tiefe (m):	St. 28					St. 17					St. 13					St. 7		
	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40
<i>Mesodinium rubrum</i>	1783	546	841	9	107	202	55	53	17	12	3844	562	74	44	22	329	376	211
Oligotriche:																		
<i>Laboea strobila</i>								49										
<i>Leagardiella ovalis</i>			151	55	93	20	31	30			490	321	49	30		97	189	
<i>Leagardiella sol</i>			55				77	57		25		167	61					
<i>Leagardiella</i> sp.								69	36			87		44			131	205
<i>Lehmanniella oviformis</i>	2039	1392	966	157	224	65	86	46	27	20	2828	1567	660	43	18	1243	847	238
<i>Strobilidium kahli</i>																		
<i>Strobilidium multinucleatum</i>	231	236	70		63	24					617	112				139	87	58
<i>Strobilidium spiralis</i>	331																	
<i>Strobilidium</i> cf. <i>epacrum</i>	247				12													
<i>Strobilidium concuum</i>	888		123															
<i>Strobilidium constrictum</i>	300	107			39						209						45	41
<i>Strobilidium datum</i>	3				2												1	
<i>Strobilidium pulchrum</i>		1001	423		310	35					4398	57						
<i>Strobilidium wulfi</i>		81																
<i>Strobilidium</i> cf. <i>conicoides</i>						5					5936	176	37	27	39	478	654	150
<i>Strobilidium</i> cf. <i>delicatissimum</i>	3	1	4	2		2	3	4		1	5	27	2	5	2	4	5	5
<i>Strobilidium</i> cf. <i>taylori</i>	257	173	219	29			10				319	123					54	
<i>Strobilidium</i> cf. <i>tintinnodes</i>																		
<i>Strobilidium</i> sp. A	244	192	253		27	55	78	33	29	62	422	906	255	19		332	355	153
<i>Strobilidium</i> sp. B	1412	2173	796	338	1913	56		48			847	393	266	132	167	375	544	731
<i>Strobilidium</i> sp. C	645	531	22		21													
<i>Strobilidium</i> sp. D	1224	483	125		59													
<i>Strobilidium</i> sp.	363	146	21		279	1	1	10	13	6	234	37	27	40		24		
Tintinnen:																		
<i>Acanthostomella norvegica</i>	26																	
<i>Psychocylis</i> sp.	413										33					6	18	
<i>Salpingella</i> sp.					2													
Haptotide:																		
<i>Askenasia</i> sp. A													13	42	60			9
<i>Askenasia</i> sp. B	207	109	28	39	75	94	131	137	89	98	504	529	367	132	61	257	322	51
<i>Askenasia</i> sp. C			10	2	5	2	4	15	12				2	3	6	2	2	42
<i>Askenasia</i> sp. D			13	4														
<i>Askenasia</i> sp. E		50	11	4	11	11	66	52	9	16	27	243	63	67	8	42	39	30
<i>Cyclotrichium cyclokaryon</i>	4855	3349			552													
<i>Didinium nasutum</i>																		
<i>Mesodinium</i> sp. A													2					1
<i>Mesodinium</i> sp. B				2	8	5		3	3	1		6		3	3	11	4	4
<i>Mesodinium</i> sp. C																		
<i>Mesodinium</i> sp.	13	12			4			5	24		67		11				6	
Holotriche:																		
<i>Balanion</i> sp.		4											7					
<i>Holophrya</i> sp.																		
<i>Lionotus</i> (?) sp.	25	17				5		14					54		30	27	18	
<i>Spiroprorodon</i> sp.				33			7	32						21		19		13
holotricher Ciliat A																	2	5
holotricher Ciliat B	26	10	12	15	2	13	15	11	16	8		3	20	31	14		5	5
(holotriche Ciliaten)					30	2		14	12			16		29	18		21	8
Hypotriche:																		
<i>Ovitracha</i> (?) sp.	138	297	26															
soustige Ciliaten:																		
Ciliat A				16	12	14	33	36	9	7				17	12		3	13
<i>Condylastoma</i> sp.																		
Biomasse (µg C l <sup>-1</sup> )																		
alle Cil.:	15,7	10,9	4,2	0,7	5,8	0,6	0,6	0,7	0,3	0,3	20,8	5,4	1,9	0,7	0,5	3,4	3,7	2,0
phagotr. Cil.:	13,9	10,4	3,3	0,7	3,7	0,4	0,5	0,6	0,3	0,2	16,9	4,8	1,8	0,7	0,4	3,1	3,3	1,8
integ. Biom. (mg C m <sup>-2</sup> )	St. 28:					St. 17:					St. 13:				St. 7:			
alle Cil.:	571					50					434				182			
phagotr. Cil.:	514					44					373				164			



ARK VIII/1: Produktion (mg CI-1 Tag<sup>-1</sup>) der Ciliaten

Tiefe (m):	SL 28					SL 17					SL 13					SL 7					SL 5					SL 35					SL 36				
	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100	5	20	40	75	100
<i>Mesodinium rubrum</i>	172,8	56,7	74,8	1,2	10,1	18,8	6,6	6,7	1,9	0,9	39,9	53,9	5,4	3,6	2,2	29,3	36,9	16,8	4,7	2,3	96,1	38,7	11,3	9,1	0,6	8,4	6,5	10,7							
<b>Oligotriche:</b>																																			
<i>Labea strobilis</i>									2,2																										
<i>Leopardiella ovalis</i>			10,6	3,3	5,8	1,2	2,1	2,1			33,0	20,9	2,9	1,6		7,4	12,8		1,0	3,2	1,9	1,4	0,6	1,9	2,3				2,9	1,7	6,5	3,7	50,6	15,6	
<i>Leopardiella sol</i>			3,2				3,9	2,4		1,4		9,4	3,4																15,6	3,3				14,2	11,8
<i>Leopardiella</i> sp.								4,1	2,3			4,8		2,7			7,1	11,8			2,0	3,7								5,5					2,3
<i>Lobananiella oviformis</i>	274,5	147,7	93,2	15,7	24,1	6,8	8,8	4,7	2,8	2,2	330,1	166,4	58,7	4,6	2,1	150,9	96,7	24,6	5,5	4,0	30,1	8,9	2,0	3,5	2,2	91,9	3,9	52,6	18,0	28,4	8,0	25,6	196,3	9,6	4,8
<i>Strobilidium kahli</i>																																			
<i>Strobilidium multinucleatum</i>	14,2	13,0	3,8		3,9	1,4					32,6	5,7				7,5	4,4	3,2												3,0				7,2	7,2
<i>Strobilidium spiralis</i>	12,7																				4,5														
<i>Strobilidium cf. epacrum</i>	21,3				1,0																														
<i>Strobilidium constrictum</i>	41,6		5,5																																
<i>Strobilidium constrictum</i>	18,6	5,4			2,2						10,9						2,2	1,9				2,0							32,3	39,4					93,2
<i>Strobilidium dahum</i>	0,6				0,3												0,2					0,2													13,0
<i>Strobilidium pulchrum</i>		37,9	15,8		11,5	1,7					121,8	3,6																							
<i>Strobilidium wulfi</i>		4,5																																	
<i>Strobilidium cf. conicoides</i>	0,6	0,3	0,7	0,4		0,5					377,8	9,7	2,4	1,5	2,6	32,5	40,0	9,2		1,4	8,0														
<i>Strobilidium cf. delicatissimum</i>	10,7	11,7	13,7	2,1		0,4	0,6	0,8		0,1	0,9	5,5	0,3	0,9	0,4	0,9	1,0	0,9			0,2	0,1													0,8
<i>Strobilidium cf. taylori</i>							0,7				23,0	8,7				3,6																			
<i>Strobilidium cf. tintinnodes</i>																																			
<i>Strobilidium</i> sp. A	20,4	15,0	16,7		2,2	4,2	5,3	2,7	2,0	3,9	29,9	64,4	17,2	1,2		24,2	24,5	10,1	2,5	0,7	9,1	6,1	2,7						5,7	0,5	0,8	44,5	21,1	1,7	44,5
<i>Strobilidium</i> sp. B	71,4	104,6	36,1	18,0	109,1	3,6		2,2			40,3	16,7	12,8	7,1	9,1	17,6	25,9	28,7	12,1	2,1	36,8								16,5	72,3	183,0	509,7	226,5	3,1	13,9
<i>Strobilidium</i> sp. C	79,0	45,8	1,7		1,9																														
<i>Strobilidium</i> sp. D	62,6	30,3	7,0		2,9																														
<i>Strobilidium</i> sp.	33,4	13,1	1,7		18,6	0,1	0,2	0,7	1,2	0,5	14,9	3,4	1,9	2,8		2,3			1,0		2,1	1,6	3,0	6,9	1,6	199,1	33,0	64,2			162,0	764,7	43,5	8,5	2,5
<b>Tintinnen:</b>																																			
<i>Acanthostomella norvegica</i>	2,9										3,2					0,5	1,7				1,2														4,0
<i>Pychoctylis</i> sp.	23,1																				2,2														
<i>Salpingella</i> sp.					0,3																			0,7											
<b>Haptotriche:</b>																																			
<i>Asterion</i> sp. A														1,2	2,0	2,6				0,7	2,0	4,5	2,8									4,3			
<i>Asterion</i> sp. B	19,0	10,3	2,5	3,3	6,3	8,0	11,2	10,8	7,4	7,3	42,2	44,2	30,6	10,1	4,6	21,4	27,2	4,5	0,6	1,1	4,5	7,5		1,1	1,5					4,0					1,9
<i>Asterion</i> sp. C			1,5	0,3	0,7	0,3	0,5	1,8	1,4				0,4	0,5	0,9	0,3	0,3	4,6											0,6	2,8	0,9		4,2	4,1	0,9
<i>Asterion</i> sp. D			1,2	0,8																															
<i>Asterion</i> sp. E		5,8	1,1	0,6	1,5	1,2	7,0	5,9	1,1	1,6	2,8	24,9	7,0	7,2	0,9	4,4	4,0	3,2	0,5	1,1	5,6	5,2			0,6				4,9	13,9	1,0			3,0	3,5
<i>Cyclotrichium cyclotarium</i>	120,8	68,5			13,0																														3,9
<i>Dinilium nasutum</i>																																			
<i>Mesodinium</i> sp. A																																			
<i>Mesodinium</i> sp. B				0,4	1,5	0,8		0,6	0,3	0,2		1,1		0,5	0,5	1,6	0,7	0,7	5,4	4,5	1,3	0,6	0,1	0,9	0,6										
<i>Mesodinium</i> sp. C																																			
<i>Mesodinium</i> sp.	1,8	1,2			0,5			0,6	3,2		6,4		1,4				0,5																		0,6
<b>Holotriche:</b>																																			
<i>Balanion</i> sp.		0,6																																	
<i>Holophrya</i> sp.																																			
<i>Lionotus</i> (?) sp.	2,2	1,6				0,5		1,2			4,4			1,6		2,5	1,5							2,6					1,4					12,6	9,0
<i>Spirotracodon</i> sp.				2,9			0,7	2,1						1,6		1,2		0,9			4,6	4,6	6,3						2,5	1,9					5,8
holotriche Ciliat A																	0,3	0,4				0,5	0,3												1,1
holotriche Ciliat B	3,6	1,8	2,0	2,5	0,4	2,6	2,9	2,3	1,7	1,3	0,6	3,6	4,9	2,4			1,0	0,6	0,2		0,7	1,1	0,7									0,2		3,1	3,9
(holotriche Ciliaten)					2,7	0,3		1,4	1,1		1,5		2,7	1,9		1,9	0,9	1,4	3,1			0,5	2,0			3,4	0,7	3,2	0,9	5,4	1,0	16,3		94,7	5,2
<b>Hypotriche:</b>																																			
<i>Oxytricha</i> (?) sp.	13,9	23,4	1,9																																
<b>sonatige Ciliaten:</b>																																			
Ciliat A				2,8	2,0	2,4	5,3	5,6	1,3	1,0				2,7	1,9	0,4	2,2			0,2		1,5	0,2						0,4	0,9					
<i>Condylostoma</i> sp.																																			

Produktion (µg CI-1 Tag <sup>-1</sup> )	SL 28					SL 17					SL 13					SL 7					SL 5					SL 35					SL 36				
alle Ciliaten:	1,0	0,6	0,3	0,1	6,2	0,1	0,1	0,1	0,0	0,0	1,5	0,5	0,1	0,1	0,0	0,3	0,3	0,1	0,0	0,0	0,2	0,1	0,0	0,0	0,0	0,4	0,1	0,3	0,1	0,2	0,4	1,5	0,6	0,3	0,1
plankton. Ciliaten:	0,8	0,5	0,2	0,1	6,2	0,0	0,0	0,1	0,0	0,0	1,1	0,4	0,1	0,1	0,0	0																			





## Zur Biovolumenberechnung benutzte geometrische Körper

(Anmerkung: einige Arten sind aufgrund ihrer variablen Morphologie unter verschiedenen geometrischen Körpern aufgeführt)

Abkürzungen: V = Volumen; L = Länge; ; D = Durchmesser; B = Breite, r = Radius;  
ges = gesamt

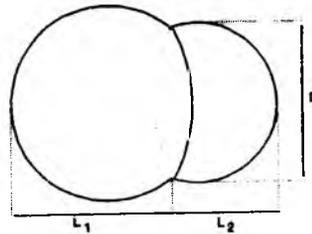
1) zwei verschieden große Kugelsegmente

$$(L_1 = 0.6 * L_{ges}; L_2 = 0.4 * L_{ges})$$

$$V_{ges} = V_1 + V_2 \\ = \pi * L_1 * (0.75 * D^2 + L_1^2) / 6 \\ + \pi * L_2 * (0.75 * D^2 + L_2^2) / 6$$

*Mesodinium rubrum*

*Mesodinium* sp.



2) Kugelsegment (halber Durchmesser < Länge < Durchmesser)

$$V = \pi * L * (0.75 * D^2 + L^2) / 6$$

*Leegaardiella sol*

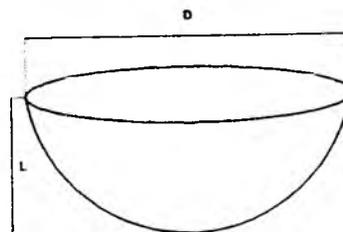
*Leegaardiella ovalis*

*Leegaardiella* sp.

*Lohmanniella oviformis*

*Askenasia* sp. A

*Askenasia* sp. B



3) Segment eines Rotationsellipsoids (mit  $L = 1.5 * a$ )

$$V = 0.1875 * \pi * D^2 * L$$

*Leegaardiella sol*

*Leegaardiella ovalis*

*Leegaardiella* sp.

*Lohmanniella oviformis*

*Leegaardiella sol*

*Strobilidium multinucleatum*

*Strobilidium spiralis*

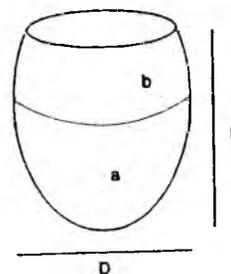
*Strobilidium undinum*

*Strobilidium* sp. A

*Strobilidium* sp. B

*Askenasia* sp. B

*Strombidium* cf. *tressum*



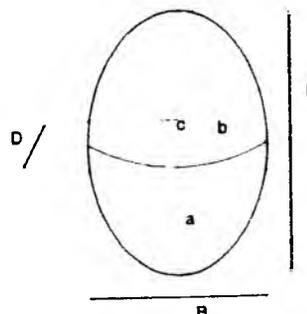
4) abgeflachter Rotationsellipsoid (mit  $c = 0.5 * b$ )

$$V = \pi * L * B^2 / 12$$

*Oxytricha* (?) sp.

*Ciliat* A

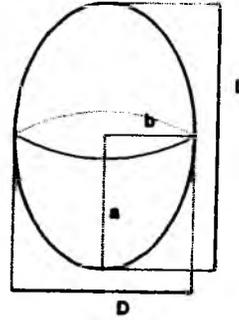
*Condylostoma* sp.



5) Rotationsellipsoid

$$V = \pi * L * D^2 / 6$$

- Strombidium* cf. *conicoides*
- Strombidium* cf. *tintinnodes*
- Strombidium* cf. *taylori*
- Strombidium* cf. *reticulatum*
- Strombidium* sp. A
- Strombidium* sp. C
- Strombidium* sp. D
- Strombidium* sp.
- Salpingella* sp.

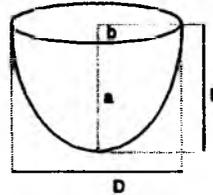


- Stenosomella ventricosa*
- Cyclotrichium cyclokaryon*
- Didinium* sp.
- Mesodinium* sp. B
- Holophrya* sp.
- Lionotus* (?) sp.
- Spiroprorodon* sp.
- holotricher Ciliat A  
(holotriche Ciliaten)
- peritriche Ciliaten

6) halber Rotationsellipsoid

$$V = \pi * L * D^2 / 6$$

- Mesodinium* sp. A
- Mesodinium* sp. C
- Balanion* sp.
- Strombidium* cf. *conicoides*



7) Halbkugel (HK) + Kegelstumpf (KS)

$$(L_{HK} = L_{KS} = 0.5 * L_{ges}; D_1 = 0.5 * D_{ges})$$

$$V = V_{HK} + V_{KS}$$

$$= \pi * D^2 / 6 + 7 * \pi * L * D^2 / 96$$

*Askenasia stellaris*



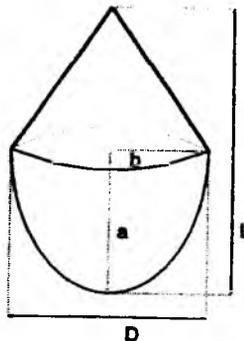
8) halber Rotationsellipsoid (HR) + Konus (K); ( $L_{HR} = L_K = 0.5 * L_{ges}$ )

$$V = V_{HR} + V_K$$

$$= \pi * L * D^2 / 12 + \pi * L * D^2 / 24$$

$$= \pi * L * D^2 / 8$$

- holotricher Ciliat B  
(holotriche Ciliaten)
- Strombidium* sp.



9) Konus ( $V = \pi * L * D^2 / 12$ )

*Strobilidium kahli*

*Strobilidium cf. epacrum*

*Strombidium conicum*

*Strombidium dalum*

*Strombidium pulchrum*

*Strombidium cf. delicatissimum*

*Strombidium sp. B*

*Strombidium sp.*

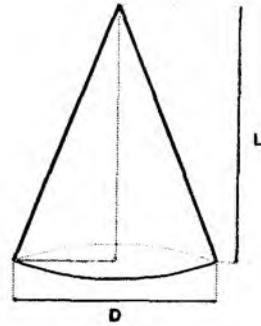
*Acanthostomella norvegica*

*Ptychocylis sp.*

*Strombidium cf. conicum*

*Strombidium cf. coronatum*

*Strombidium dalum*



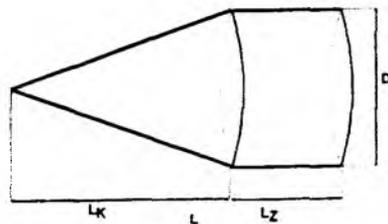
10) Konus (K) + Zylinder (Z)

( $L_K = 0.67 * L_{ges} = 2 * L_Z$ )

$$V = V_K + V_Z = \pi * L * D^2 / 18 + \pi * L * D^2 / 12$$

$$= 5 * \pi * L * D^2 / 36$$

*Strombidium wulfii*



11) Konus (K) + Zylinder (Z)

( $L_K = L_Z = 0.5 * L_{ges}$ )

$$V = V_K + V_Z = \pi * L * D^2 / 24 + \pi * L * D^2 / 8$$

*Strombidium cf. emergens*

12) Konus (K) + Kegelsegment (KS)

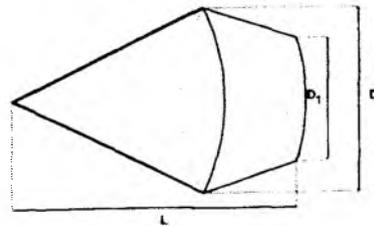
( $L_K = 0.67 * L_{ges} = 2 * L_{KS}$ ;  $D_1 = 0.67 * D_{ges}$ )

$$V = V_K + V_{KS} = \pi * L * D^2 / 18 + 19 * \pi * L * D^2 / 324$$

*Askenasia sp. C*

*Askenasia sp. D*

*Askenasia sp. E*



13) Konus (K) + Kegelsegment (KS)

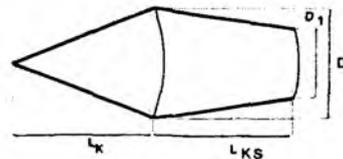
( $L_K = h_{KS} = 0.5 * L_{ges}$ ;  $D_1 = 0.625 * D_{ges}$ )

$$V = V_K + V_{KS}$$

$$= \pi * L * D^2 / 24 + 0.50391 * \pi * L * D^2 / 6$$

$$= 0.12565 * \pi * L * D^2$$

*Tiarina fusus*



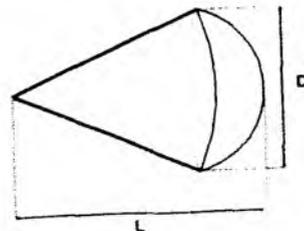
14) Konus (K) + Kugelsegment (KS)

( $L_K = 0.75 * L_{ges} = 3 * L_{KS}$ )

$$V = V_K + V_{KS}$$

$$= \pi * L * D^2 / 16 + \pi * L * (0.75 * D^2 + 0.0625 * L^2) / 6$$

*Laboea strobila*



15) Konus (K) + Halbkugel (HK)

( $L_K = 0.75 * L_{ges}$ ;  $r = 0.25 * L_{ges}$ )

$$V = V_K + V_{HK} = \pi * L * D^2 / 16 + \pi * D^2 / 12$$

*Strombidium constrictum*

