

S 6641

D 848

Aus dem Institut für Meereskunde
an der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Zur Verbreitung
auto-, mixo- und heterotropher Ciliaten
im Plankton der Grönlandsee



Diplomarbeit

vorgelegt von
Herbert Auf dem Venne

Kiel
Juli 1990

Inhaltsverzeichnis

1. Einleitung	1
2. Hydrographie des Untersuchungsgebietes	4
3. Material und Methoden	9
3.1 Untersuchungsgebiet und -zeitraum	9
3.2 Übersicht über den Stationsverlauf	9
3.3 Messung nichtbiologischer Parameter	10
3.3.1 Salzgehalt und Temperatur, Grad der Eisbedeckung	10
3.3.2 Nährsalze	12
3.4 Biologische Parameter	12
3.4.1 Chlorophyll a	12
3.4.2 Mikroskopische Untersuchungen	12
3.4.2.1 Epifluoreszenzmikroskopische Zählungen	12
3.4.2.2 Lichtmikroskopische Untersuchung der Ciliaten	14
3.4.2.3 Berechnung der Biomasse	17
3.5 Übersicht über die Taxonomie und Systematik einiger planktischer Ciliaten	18
4. Ergebnisse	22
4.1 Die Reise ARK V/2	22
4.1.1 Der Schnitt 1	22
4.1.1.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie und Eisbedeckung	22
4.1.1.2 Chlorophyll, Nährsalze Silikat und Nitrat...	22
4.1.1.3 Epifluoreszenzzählungen	25
4.1.2 Der Schnitt 2	28
4.1.2.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie und Eisbedeckung	28
4.1.2.2 Chlorophyll, Nährsalze Silikat und Nitrat...	28
4.1.2.3 Epifluoreszenzzählungen	31
4.1.3 Der Schnitt 3	34
4.1.3.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie und Eisbedeckung	34
4.1.3.2 Nährsalze Nitrat und Silikat, Chlorophyll ..	36
4.1.3.3 Epifluoreszenzzählungen	36
4.2 Die Reise MET 8	41
4.2.1 Der Schnitt 4	41
4.2.1.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie	41

4.2.1.2 Chlorophyll	41
4.2.1.3 Epifluoreszenzzählungen	41
4.2.2 Der Schnitt 5	44
4.2.2.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie	44
4.2.2.2 Chlorophyll	47
4.2.2.3 Epifluoreszenzzählungen	47
4.2.3 Der Schnitt 6	50
4.2.3.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie	50
4.2.3.2 Chlorophyll	50
4.2.3.3 Epifluoreszenzzählungen	54
4.3 Zusammenfassung der Ergebnisse der Epifluoreszenz-	
zählungen	54
4.4 Lichtmikroskopische Untersuchungen mittels QPS	55
4.4.1 Zusammensetzung der Proben nach Arten und	
Formen	55
4.4.2 Zellzahlen und Biomassen der Ciliaten	57
4.4.3 Vergleich der Ergebnisse aus Epifluoreszenz	
zählungen mit denen der QPS	62
5. Diskussion	65
5.1 Kritische Betrachtung der Methoden	65
5.2 Auto- und Mixotrophie bei planktischen Ciliaten - ein	
Überblick	70
5.3 Diskussion der Ergebnisse	72
5.4 Die Stellung der Ciliaten im Nahrungsnetz der Kleinst	
organismen	86
6. Zusammenfassung	90
7. Literaturverzeichnis	92
8. Anhang	103

Danksagung

An dieser Stelle möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. J. Lenz ganz herzlich bedanken für die Vergabe des Themas, eines Arbeitsplatzes sowie für die Geduld und Mühe, auch kurzfristig noch wertvolle Korrekturen stilistischer Art anzubringen.

Mein weiterer Dank gilt den Schiffsführungen und den jeweiligen Mannschaften der Forschungsschiffe POLARSTERN und METEOR, die auch bei teilweise recht widrigen Wind- und Wetterverhältnissen für ein sicheres Arbeiten über und unter Deck sorgten und stets mit Rat und vor allem auch Tat zur Seite standen. Den Fahrtleitern J. Meincke und D. Quadfasel sei gedankt für die gute Kooperationsbereitschaft und das Verständnis bei den Stationsplanungen und -durchführungen sowie für die Bereitstellung hydrographischer Daten der Expedition.

Für Chlorophyll- und Nährsalzdaten sowie Daten über die Eisbedeckung möchte ich mich weiterhin bei H. J. Hirche, G. Kattner (AWI Bremerhaven), K. Knickmeier und M. Baumann bedanken.

Gegenüber Rolf Gradinger fühle ich mich ganz besonders zu Dank verpflichtet. Seine Übersicht als "Arbeitsgruppenleiter" und sein für kleine und große Fragen stets offenes Ohr trugen ganz wesentlich zur erfolgreichen Durchführung der Expeditionen bei. Seine Hilfsbereitschaft und Geduld in Verbindung mit seiner sympathischen, aufopferungsvollen Art hatten maßgebliche Anteile auch bei der Fertigstellung der Arbeit.

Für die (mehr als wertvollen) Hilfen von Frank Jochem, der durch seine Zauberei am Computer das Gesamtbild prägte, sowie von Hanna Giesenhagen, Stefan Härtling, Christoph Schletter, Gerd Kämmer und Katharina Pörksen, die (auch zu nächtlicher Stunde) keine Mühe scheuten, um der Arbeit ein "Layout" zu geben, möchte ich mich ganz besonders bedanken. Hanna Giesenhagen, Anette Klingberg und Stefan Härtling danke ich außerdem für die Rücksichtnahme und großzügige Toleranz gegenüber nur mangelhaft nachgekommener Pflichten meinerseits.

Mein allergrößter Dank gilt jedoch meinen Eltern, die mir letztendlich ein interessantes Studium erst ermöglichten.

Abkürzungsverzeichnis

- AIW : Arctic/Atlantic Intermediate Water
- ARK V/2 : Expedition Arktis V des Polarforschungsschiffes
Polarstern, 2. Fahrtabschnitt
- ASW : Arctic Surface Water
- AW : Atlantic Water
- AWI : Alfred-Wegener-Institut für Polar- und
Meeresforschung, Bremerhaven
- CTD : Conductivity, Temperature, Density Measuring Device
- DAPI : 4'6-Diamidino-2-Phenylindol
- DNA : DesoxyriboNucleicAcid
- EGC : East Greenland Current
- GSDW : Greenland Sea Deep Water
- Haptor.C. : Haptoride Ciliaten
- LAIW : Lower Arctic/Atlantic Intermediate Water
- M. rubrum : Mesodinium rubrum
- MET 8/1+2 : Meteor Reise 8, Fahrtabschnitt 1 und 2
- Oligotr. C.,mix.: oligotriche Ciliaten, mixotroph
- Oligotr. C.,het.: oligotriche Ciliaten, heterotroph

PW : Polar Water

QPS : Quantative Protargol Stain

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

RAC : Return Atlantic Current

RWTH Aachen: Rheinisch-Westfälische Technische Hochschule Aachen

UAIW : Upper Arctic/Atlantic Intermediate Water

UV : Ultraviolett

WSC : West Spitsbergen Current (Westspitzbergenstrom)

1. Einleitung

Planktische Ciliaten nehmen innerhalb des Nahrungsnetzes der Kleinstorganismen, des sogenannten "microbial loop" (Azam et al., 1983) eine Schlüsselstellung ein. Sie fressen kleinere Flagellaten wie auch Bakterien und tragen so selbst zur Regeneration von Nährstoffen bei, die wiederum das Phytoplanktonwachstum anregen können. Andererseits stellen sie ein wichtiges Bindeglied zu höheren Trophiestufen dar. So ist bekannt, daß sie von Meso- und Makrozooplanktern, z. B. Copepoden, gefressen werden (Sorokin, 1981).

Die Ansicht, nach der sich Ciliaten rein heterotroph ernähren, unterlag in den letzten Jahren einer Modifizierung. Es war seit langem bekannt, daß der im Meer und Brackwasser lebende, kosmopolitische Ciliat Mesodinium rubrum endosymbiontische Chloroplasten enthält, mit denen er, wie man heute weiß, autotroph lebt. M. rubrum hat gegenüber seinen nächsten Verwandten den Zellmund reduziert und ist damit zur phagotrophen Nahrungsaufnahme nicht mehr befähigt. Er vermag ungiftige "Red Tides" zu bilden und wird heute konsequenterweise dem Phytoplankton zuordnet (Sieburth et al., 1978; Crawford, 1989). Dennoch erweckte die Entdeckung von offensichtlich funktionsfähigen Chloroplasten in einer anderen Ciliatengruppe, den sogenannten Oligotrichen, in letzter Zeit verstärktes wissenschaftliches Interesse. Diese Gruppe dominiert vielfach die Zellzahlen und Biomassen planktischer Ciliatenpopulationen. Die in ihnen gefundenen Chloroplasten stammen offensichtlich aus gefressenen Phytoplanktern. Sie werden jedoch allem Anschein nach über längere Zeit nicht verdaut und bleiben dabei funktionsfähig (Stoecker et al., 1987 und 1988). Die Bedeutung dieser sogenannten Mixotrophie, bei der der Stoffwechsel aus phagotropher Nahrungsaufnahme und Photosyntheseprodukten bestritten wird, ist noch weitgehend unbekannt. Jedoch können mixotrophe Formen nach neueren Untersuchungen im Sommer erhebliche Anteile an den Gesamtpopulationen haben und bis zu 90 % aller Oligotrichen stellen (Stoecker et al., 1987).

Der allgemeine Kenntnisstand über das Vorkommen und die Bedeutung dieser Organismen in höheren Breiten ist vergleichsweise dürftig. Insbesondere trifft dies für die Grönlandsee zu. Meunier (1910) untersuchte die Planktonzusammensetzung in der Barents- und Karasee. Aus dieser Arbeit stammen viele Erstbeschreibungen planktischer Ciliaten überhaupt. Tibbs (1968) befaßte sich mit dem Protozooplankton, welches von der Eisinsel ARLIS I auf ihrer Drift im Arktischen Ozean gefangen wurde. Aus der Gruppe der Ciliaten wurden aber nur gehäusebauende Formen, die Tintinnen, berücksichtigt. Mamaeva (1983) untersuchte die Ciliatenpopulationen in der Beringsee. Sie fand hohe Zellzahlen und Biomassen u. a. der Arten Laboea strobila und Tontonia appendiculariformis, von denen Mixotrophie bekannt ist (Laval-Peuto & Febvre, 1986; Laval-Peuto et al., 1986; Stoecker et al., 1988). Taniguchi (1984) bearbeitete das Mikrozooplankton auf einem Schnitt durch die Bering- und Chukchisee. Bolms (1986) und Gradinger (1986) berücksichtigten Ciliaten bei ihren Untersuchungen des Mikrozo- und Phytoplanktons der Framstraße. Jedoch erfolgte die Probenbearbeitung bei Bolms (1986) nach Anreicherung des Mikrozooplanktons über Netzgaze, wobei große Anteile vor allem nackter Ciliaten verloren gegangen sein dürften (Smetacek, 1981; Sorokin, 1981). Gradinger (1986) unterscheidet in seiner Arbeit nur M. rubrum und von ihm als heterotroph angenommene, andere Ciliaten. M. rubrum vermochte im eisbedeckten Ostgrönlandstrom bis zu 25 % zum Gesamtphytoplanktonkohlenstoff beizutragen. In einigen Fällen war die Biomasse heterotropher Ciliaten bis zu 25 % höher als die des Phytoplanktons.

Auf zwei Expeditionen in die Grönlandsee im späten Frühjahr und Spätherbst 1988 bot sich erstmals die Möglichkeit, die Häufigkeit und relativen Anteile auto-, mixo- und heterotropher Formen zu verschiedenen Jahreszeiten zu erfassen. Im Vordergrund standen dabei die Fragen, wie hoch diese Anteile sind, und ob es Unterschiede zwischen der Situation im späten Frühjahr und im Spätherbst gibt. Weiterhin sollten auch räumliche

Verbreitungsmuster untersucht werden. Im Mittelpunkt standen hier horizontale und vertikale Verteilungen sowie die Faktoren, die sie beeinflußt haben könnten. Ein weiterer Schwerpunkt galt der taxonomischen Analyse der Ciliatenpopulationen, die mit einem speziellen Färbeverfahren, der sogenannten Quantitativen Protargolfärbung, durchgeführt wurde.

2. Hydrographie des Untersuchungsgebietes

Als Grönlandsee wird das Seegebiet zwischen der ostgrönländischen Küste, der Insel Jan Mayen sowie Spitzbergen bezeichnet. Abb. 1 gibt eine Übersicht über die geographische Lage, die Bodentopographie und die wichtigsten Strömungen dieses und angrenzender Meeresgebiete.

Im Norden schließt sich der Grönlandsee der Arktische Ozean (Nordpolarmeer) an. Beide sind zwischen Ostgrönland und Spitzbergen offen miteinander verbunden. Diese etwa 600 km breite Öffnung, die sogenannte Framstraße¹, stellt den größten und tiefsten (ca. 2600 m) aller Zugänge zum Arktischen Ozean dar.

Östlich und südlich grenzen drei weitere Seegebiete an die Grönlandsee. Bei ihnen handelt es sich östlich der Verbindungslinie zwischen Spitzbergen und dem Nordkap Norwegens um die flache Barentssee, südlich und südwestlich um die Norwegische See bzw. die Islandsee einschließlich der Dänemarkstraße zwischen Island und Grönland.

Das Strömungssystem der Grönlandsee ist charakterisiert durch einen großen, zyklonalen Wirbel, den sogenannten Grönlandseewirbel. Er wird im wesentlichen aufrechterhalten von zwei meridionalen Hauptströmungen, dem auf der Ostseite nordwärts fließenden Westspitzbergenstrom (WSC, West Spitsbergen Current) sowie dem in entgegengesetzter Richtung fließenden Ostgrönlandstrom (EGC, East Greenland Current) auf der Westseite.

Der Westspitzbergenstrom entstammt als nördlicher Ausläufer dem Norwegenstrom und damit letztendlich dem Golfstromsystem. Der Norwegenstrom führt warmes, salzreiches Atlantisches Wasser (6-8 °C, S >35.0) entlang des norwegischen Kontinentalabhangs nordwärts und erreicht schließlich den Barentsschelf. Hier biegt ein Teil des Norwegenstromes als Nordkapstrom nach Osten in die Barentssee ab, der restliche Teil, der nunmehr Westspitzbergen

¹ benannt nach dem Schiff "FRAM", welches im Jahre 1896 nach seiner berühmten, dreijährigen Drift im Packeis durch diese Passage wieder ins offene Wasser gelangte.

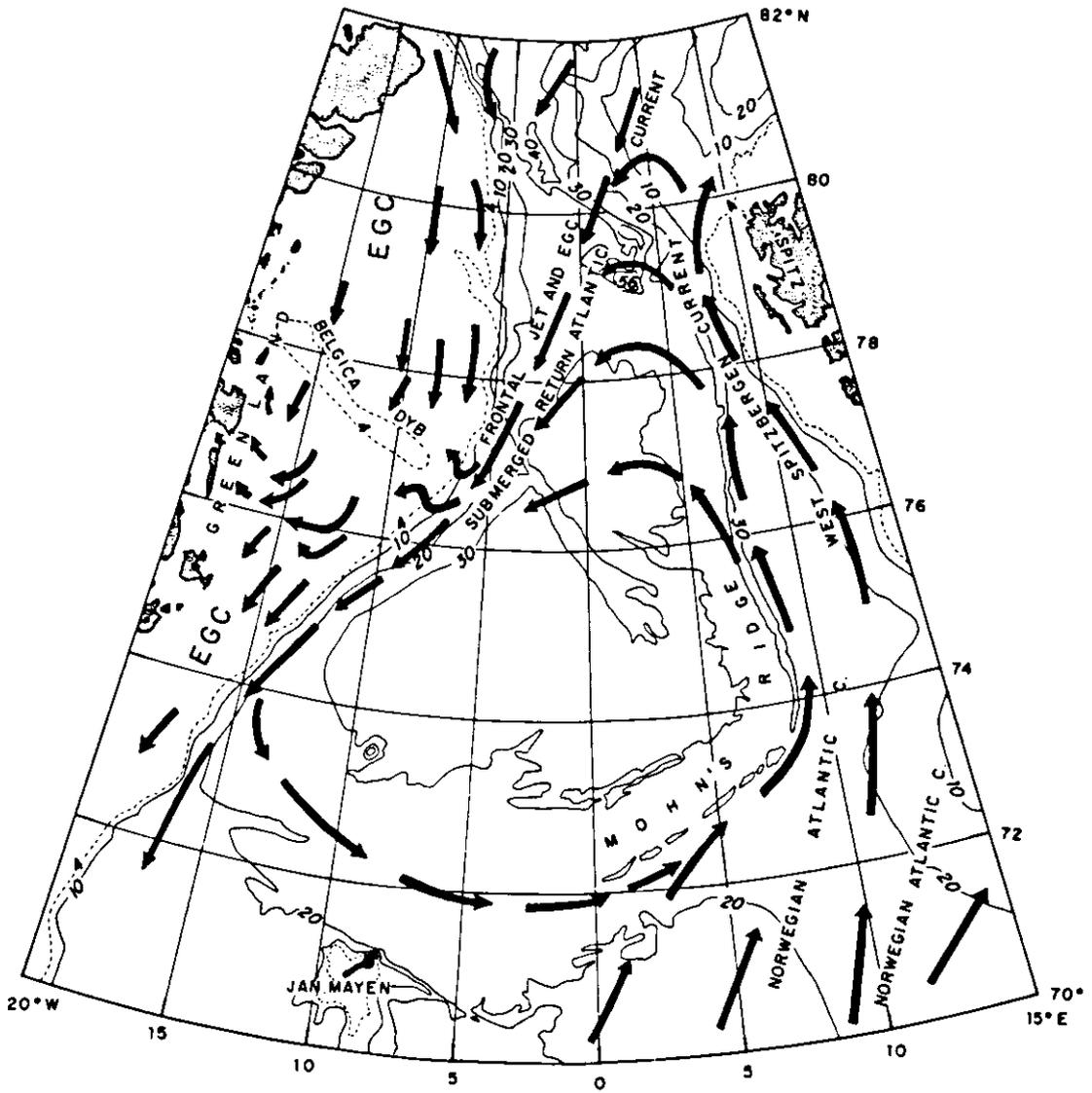


Abb. 1: Übersicht über Strömungssysteme und Bathymetrie in der Grönland- und Norwegischen See. Tiefenangaben in Hectometern (aus Paquette et al., 1985)

strom genannt wird, fließt weiter entlang des Kontinentalabhanges nach Norden. Seiner ca. 800 m dicken Schicht Atlantischen Wassers ist kaltes (-1 bis 0 °C) und etwas salzärmeres ($S \geq 34,9$) Wasser unterlagert. Nordwestlich von Spitzbergen trifft der WSC - sein AW hat noch mehr als 3 °C - auf die kalte, salzarme Deckschicht des Arktischen Ozeans. Sie wird gebildet aus Polarem Wasser (PW) mit niedriger Temperatur (normalerweise $T < 0$ °C) und geringem Salzgehalt ($S < 34,4$). Infolge seiner durch den hohen Salzgehalt bedingten größeren Dichte taucht das Atlantische Wasser unter das Polare Wasser und spaltet sich in einer Tiefe von 200 - 900 m wiederum auf. Ein Teil des AW fließt weiter nordwärts in den Arktischen Ozean, ein größerer Teil bewegt sich jedoch als Atlantischer Rückstrom (Return Atlantic Current, RAC) zunächst westwärts und schließt sich dann dem Ostgrönlandstrom an (Coachman & Aagard, 1974).

Der Ostgrönlandstrom stellt mit einem Volumentransport von etwa 35 Sv (Aagard, 1970; Coachman & Aagard, 1974) den Hauptausstrom aus dem Arktischen Ozean dar. Er fließt über dem grönländischen Schelf und entlang des Kontinentalabhanges südwärts. Sein vertikaler Aufbau ist charakterisiert durch drei Schichten unterschiedlichen Volumentransportes. Die obere, ca. 150 m dicke Schicht besteht aus kaltem, salzarmem PW des Arktischen Ozeans. Sie führt an ihrer Oberfläche ständig eine Eisdecke aus mehrjährigem Packeis mit sich. Diese ist jedoch nicht vollständig geschlossen. Zwischen dem Eis befinden sich Rinnen und Waken, und an verschiedenen Stellen, vor allem dicht an der grönländischen Küste sowie auf ihrem Schelf, entstehen oftmals aufgrund verschiedener hydrographischer und meteorologischer Bedingungen charakteristische eisfreie Flächen, sogenannte Polynyas (Wadhams, 1986). Sogenanntes Atlantisches Zwischenwasser (AIW, Atlantic Intermediate Water) ist der Schicht Polaren Wassers zwischen ca. 150 m und 800 m Tiefe unterlagert. Es entstammt aus der Vermischung von Polarem und Atlantischem Wasser des RAC. An dieser Stelle sei auf die in der Literatur oftmals verwirrende Nomenklatur hingewiesen. Das Atlantische Zwischenwasser wird von manchen Autoren (z. B. Swift, 1986) auch als Arktisches Zwischenwasser bezeichnet. PW und AIW stellen

ca. 22 bzw. 61 % des Gesamttransportes des EGC. Die dritte Schicht, das Tiefenwasser, liefert ca. 7 % (Wadhams, 1986). Man findet es im EGC unterhalb von etwa 800 m Tiefe.

Ähnlich wie der Norwegen- und Westspitzbergenstrom ist auch der Ostgrönlandstrom topographisch gelenkt, das heißt, er versucht, den Linien gleicher Tiefe zu folgen. Dieses Verhalten zeigt sich in einer charakteristischen Abzweigung, dem sogenannten Jan Mayen Strom. Dieser löst sich nördlich der Jan Mayen Bruchzone zwischen der Insel Jan Mayen und Grönland vom Ostgrönlandstrom ab und transportiert PW und Eis oftmals weit ostwärts. Er bildet den südlichen Abschluß des Grönlandseewirbels. Seine Existenz war bereits Wal- und Robbenfängern bekannt, die auf ihrem Weg in die "Nordbukta" ("Nordbucht") diesen "Isodden" ("Eisvorsprung") weiträumig umfuhren (Wadhams, 1986).

Der übrige Teil des Ostgrönlandstromes fließt weiter in südlicher Richtung in die Islandsee und Dänemarkstraße.

Swift (1986) unterteilt die Grönlandsee in drei Regionen, die er Polare, Arktische und Atlantische Domäne nennt. Die Polare Domäne umfaßt im wesentlichen den EGC, die Atlantische Domäne den WSC. Als Abgrenzungen gegeneinander verwendet er die in der Grönlandsee vorwiegend meridional verlaufenden Fronten. Unter Fronten versteht man eng begrenzte Gebiete, in denen sich hydrographische Parameter (z. B. Temperatur und/oder Salzgehalt) über geringe horizontale Entfernungen hinweg stark ändern. Zwischen Polarer und Arktischer Domäne verläuft die Polarfront, zwischen Arktischer und Atlantischer Domäne die Arktisfront.

Die Wassermassen der Polaren und Atlantischen Domäne (PW und AIW einerseits, AW andererseits) wurden bereits angesprochen. In der Arktischen Domäne, also dem zentralen Teil des Grönlandseewirbels liegen kompliziertere Verhältnisse vor. Hier entstehen Mischprodukte und Modifikationen aus den "Input"-Wassermassen (Swift, 1986) PW und AW.

Swift (1986) unterteilt das AIW der Arktischen Domäne in eine obere (UAIW, Upper Arctic Intermediate Water) und untere Schicht

(LAIW, Lower Arctic Intermediate Water). Beide werden zumindest während des Sommers überlagert von Arktischem Oberflächenwasser (ASW, Arctic Surface Water). Es wird gebildet aus PW des Jan Mayen Stromes, abgekühltem AW sowie Schmelzwasser. Durch sein Absinken infolge der winterlichen Abkühlung liefert es neues UAIW. Dieses wird unterlagert von LAIW, das seinerseits aus abgekühltem AW entsteht.

Die mit ca. 70 % des Volumens der Grönlandsee größte Wassermasse ist jedoch das sich vertikal daran anschließende, sehr kalte ($T \approx -1,1$ bis $-1,3$ °C) Grönlandsee-Tiefenwasser (GSDW, Greenland Sea Deep Water), welches durch Abkühlung von vermischten Wassermassen aus UAIW und LAIW aufgrund tiefreichender Konvektion sowie möglicherweise aus Doppeldiffusionsprozessen an Grenzschichten entsteht (Swift 1986). Es stellt bei Salzgehalten von 34,88 bis 34,90 das dichteste Wasser der Grönlandsee dar.

3. Material und Methoden

3.1. Untersuchungsgebiet und -zeitraum

Auf zwei Expeditionen in die Grönlandsee wurden epifluoreszenz- und lichtmikroskopische Untersuchungen an planktischen Ciliaten vorgenommen.

Die erste der beiden Expeditionen auf dem Polarforschungsschiff "POLARSTERN" (Reise ARK V/2) führte im späten Frühjahr vom 6.6. bis 4.7.1988 in das Seegebiet zwischen 71° und 78° N und 18° E bis 19° W.

Das Arbeitsgebiet der zweiten Expedition auf dem Forschungsschiff "METEOR" (Reise MET 8/1+2) im Spätherbst 1988 (27.10. bis 18.12.1988) befand sich auf ähnlicher geographischer Breite (71° bis 78° N) und östlicher Länge (17° E), erstreckte sich aber aufgrund fehlender Eisgängigkeit der "METEOR" mit 6° W nicht so weit westlich.

3.2 Übersicht über den Stationsverlauf

Auf der "POLARSTERN"-Reise ARK V/2 wurden auf drei hydrographisch-biologischen Schnitten an insgesamt 22 Stationen Wasserproben zur fluoreszenzmikroskopischen Untersuchung planktischer Ciliaten genommen. Eine Übersicht über die Lage der Stationen gibt Abb. 2. Der Datenanhang A enthält die genauen Positionen und Wassertiefen der einzelnen Stationen. Die drei Schnitte führten jeweils aus dem offenen Wasser in das eisbedeckte Wasser des Ostgrönlandstromes. Sie werden im folgenden als die Schnitte 1, 2 und 3 bezeichnet.

Auf der "METEOR"-Reise MET 8/1+2 wurden ebenfalls auf insgesamt drei Schnitten Wasserproben für epifluoreszenzmikroskopische sowie zusätzlich auch für lichtmikroskopische Untersuchungen genommen. Der erste Schnitt (hier Schnitt 4 genannt) entfiel auf den 1., die beiden anderen auf den 2. Fahrtabschnitt (Abb. 3a, 3b).

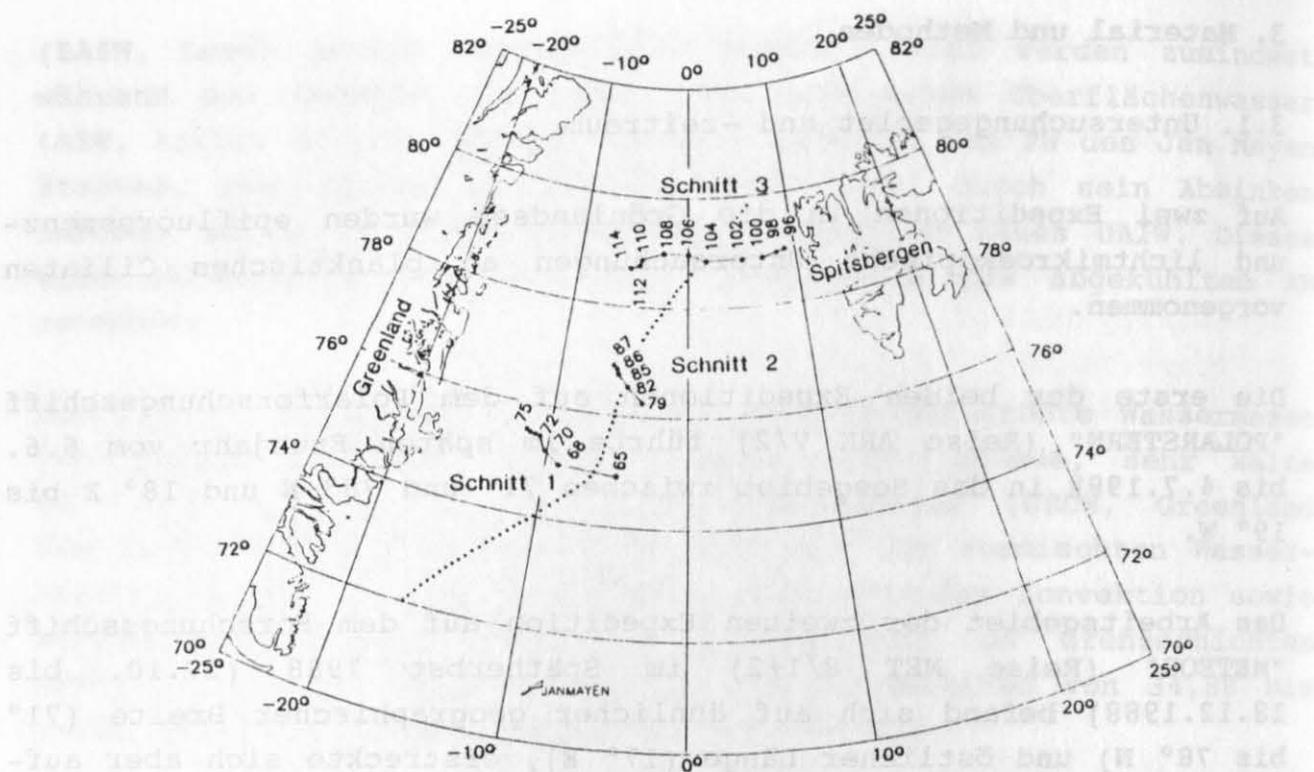


Abb. 2: Übersicht über die Lage der Schnitte und der bearbeiteten Stationen auf der Reise ARK V/2. Der ungefähre Verlauf der Eiskante ist punktiert (.....) eingezeichnet.

Auf den Verlauf und die Lage der Schnitte im einzelnen wird im Ergebnisteil näher eingegangen.

3.3 Messung nichtbiologischer Parameter

3.3.1 Salzgehalt und Temperatur, Grad der Eisbedeckung

Auf den beiden Reisen wurde die Temperatur und der Salzgehalt jeweils mit einer Multisonde (CTD) von der jeweiligen Arbeitsgruppe 'Physikalische Ozeanographie' an Bord gemessen. Die unkorrigierten Rohdaten stellten freundlicherweise E. FAHRBACH

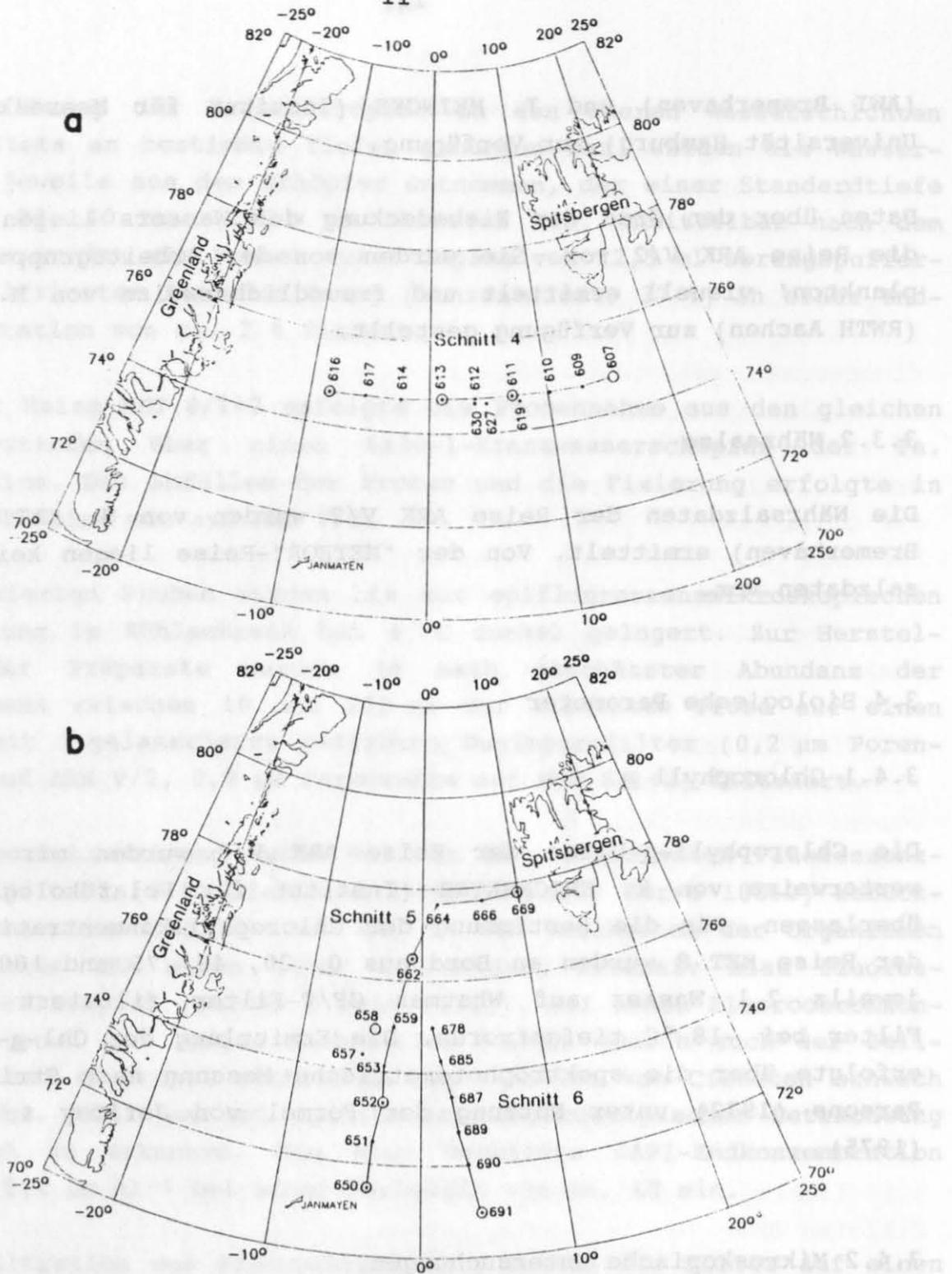


Abb. 3: Übersicht über die Lage der Schnitte und der bearbeiteten Stationen auf der Reise MET 8/1 (a) sowie MET 8/2 (b).

- Symbole:
- Epifluoreszenzzählungen
 - QPS-Zählungen
 - ⊙ Epifluoreszenz- und QPS-Zählungen

(AWI Bremerhaven) und J. MEINCKE (Institut für Meereskunde der Universität Hamburg) zur Verfügung.

Daten über den Grad der Eisbedeckung des Wassers liegen nur für die Reise ARK V/2 vor. Sie wurden von der Arbeitsgruppe 'Phytoplankton' visuell ermittelt und freundlicherweise von M. BAUMANN (RWTH Aachen) zur Verfügung gestellt.

3.3.2 Nährsalze

Die Nährsalzdaten der Reise ARK V/2 wurden von G. KATTNER (AWI Bremerhaven) ermittelt. Von der "METEOR"-Reise liegen keine Nährsalzdaten vor.

3.4 Biologische Parameter

3.4.1 Chlorophyll a

Die Chlorophyll-a-Daten der Reise ARK V/2 wurden mir dankenswerterweise von K. KNICKMEYER (Institut für Polarökologie Kiel) überlassen. Für die Bestimmung der Chlorophyllkonzentrationen auf der Reise MET 8 wurden an Bord aus 0, 20, 40, 75 und 100 m Tiefe jeweils 2 l Wasser auf Whatman GF/F-Filter filtriert und die Filter bei -18 °C tiefgefroren. Die Ermittlung des Chl-a-Gehaltes erfolgte über die spektrophotometrische Messung nach Strickland & Parsons (1972) unter Nutzung der Formel von Jeffrey & Humphrey (1975).

3.4.2 Mikroskopische Untersuchungen

3.4.2.1 Epifluoreszenzmikroskopische Zählungen

Auf der Reise ARK V/2 wurden Wasserproben aus 0 bis 100 m Tiefe direkt aus einem 24x5-l-Kranzwasserschöpfer vorsichtig in Braunglasflaschen (250 ml) abgefüllt. Dabei wurde auf die Vermeidung von größeren Turbulenzen und Blasenbildung besonders geachtet. Da

die Auslösung der Wasserschöpfer in den oberen Wasserschichten nicht stets an bestimmte Tiefen gebunden war, wurden die Wasserproben jeweils aus dem Schöpfer entnommen, der einer Standardtiefe von 0, 20, 40 bzw. 100 m am nächsten kam. Unmittelbar nach dem Abfüllen wurden die Proben durch Zugabe von 12,5 ml boraxgepufferter, filtrierter Formalinlösung (konzentriert, 37 %) in einer Endkonzentration von ca. 2 % fixiert.

Auf der Reise MET 8/1+2 erfolgte die Probennahme aus den gleichen Standardtiefen über einen 6x30-l-Kranzwasserschöpfer der Fa. Hydro-Bios. Das Abfüllen der Proben und die Fixierung erfolgte in gleicher Weise wie auf ARK V/2.

Die fixierten Proben wurden bis zur epifluoreszenzmikroskopischen Auszählung im Kühlschrank bei 4 °C dunkel gelagert. Zur Herstellung der Präparate wurden je nach geschätzter Abundanz der Organismen zwischen 10 und 250 ml der fixierten Probe auf einen zuvor mit Irgalanschwarz gefärbten Nucleoporefilter (0,2 µm Porenweite auf ARK V/2, 0,8 µm Porenweite auf MET 8/1+2) filtriert.

Zur Fluorochromierung wurde auf den DNA-spezifischen Fluoreszenzfarbstoff DAPI (4'6-Diamidino-2-Phenylindol; Serva 18860) zurückgegriffen. Dieser bildet mit der in den Zellkernen der Organismen enthaltenen DNA einen unter UV-Anregung intensiv blau fluoreszierenden Komplex (Porter & Feig, 1980). Bei hohen Fluorochromkonzentrationen und langen Färbezeiten werden jedoch auch der Zellkörper und eventuell vorhandene Membranellen von Ciliaten schwach angefärbt. Sie sind bei epifluoreszenzmikroskopischer Betrachtung deutlich zu erkennen. Die hier verwandte DAPI-Endkonzentration betrug 0,4 µg ml⁻¹ bei einer Färbezeit von ca. 10 min.

Nach Filtration und Fluorochromierung wurden die Filter auf einen Objektträger überführt, mit einem Tropfen Immersionsöl (Fa. Croma) benetzt und von einem Deckglas abgedeckt. Bis zur Zählung wurden solche Präparate bei 4 °C im Kühlschrank gelagert. Die Auszählung erfolgte innerhalb von 3 (ARK V/2), 9 (MET 8/1) bzw. maximal 25 (MET 8/2) Tagen nach der Probennahme unter einem Zeiss-Epifluoreszenzmikroskop, welches mit den Filtersätzen 487701 (UV-Anregung) und 487709 (Blauanregung) ausgerüstet war.

Zur Bestimmung der Ciliatenanzahl wurden bei UV-Anregung (bis auf wenige Ausnahmen) stets die ganze Filterfläche bei 160- bis 250-facher Vergrößerung ausgezählt. Nach Entdeckung eines Ciliaten wurde zur Entscheidung über das Vorliegen von Mixo- oder Heterotrophie anschließend unter höherer Vergrößerung (400x) auf Blaulichtanregung umgeschaltet und auf mögliche Chlorophyll-Autofluoreszenz geachtet. Dadurch ließen sich eventuell vorhandene Chloroplasten erkennen und auszählen. Bei einer Zahl von mehr als 20 Chloroplasten pro Ciliat wurde Mixotrophie angenommen. In den meisten Fällen von angenommener Mixotrophie überstieg die Anzahl der Chloroplasten jedoch mehr als das Doppelte des obigen Wertes. Manchmal war auch eine deutliche allgemeine Rotfluoreszenz des Plasmas zu beobachten (Laval-Peuto & Rassoulzadegan, 1988). Auf die Unterscheidung zwischen Mixo- und Heterotrophie wird in der Diskussion näher eingegangen.

Der funktionell autotrophe Ciliat Mesodinium rubrum wurde im fluoreszenzmikroskopischen Bild unter Blaulichtanregung anhand seiner charakteristischen, orangenen Fluoreszenz in Verbindung mit seiner Zellform erkannt und gezählt (McManus & Fuhrman, 1986).

Wenn in dieser Arbeit im folgenden von autotrophen Ciliaten gesprochen wird, so ist stets und ausschließlich M. rubrum damit gemeint.

3.4.2.2 Lichtmikroskopische Untersuchung der Ciliaten

Zur lichtmikroskopischen Analyse und Zählung der planktischen Ciliaten über die sogenannte "Quantitative Protargolfärbung" (QPS, Quantitative Protargol Stain; Montagnes & Lynn, 1987) wurden auf der Reise MET 8/1+2 Wasserproben aus den Standardtiefen 0, 20, 40 und 100 m direkt aus dem Schöpfer in 25 ml Bouins Fixierflüssigkeit (Lee et al., 1985) enthaltende Braunglasflaschen (250 ml) abgefüllt. Bei der Bouinsschen Fixierflüssigkeit handelt es sich um eine gesättigte Lösung von Pikrinsäure in konzentriertem, boraxgepuffertem Formalin (37 %). Kurz vor der Fixierung der Probe wurde ihr Eisessig (1 % Endkonzentration in der Probe) zugegeben.

QPS Arbeitsablauf

1. Filtration
2. Spülen mit Leitungswasser
3. Einbettung in Agar (2,5 %)
4. Kaliumpermanganat (0,5 %)
5 min
5. Leitungswasser
ca. 10 min
6. Oxalsäure (5 %, "frisch")
5 min
7. Leitungswasser
ca. 10 min
8. Protargol-Lösung
12 - 24 h
9. Hydrochinon (1 %), gelöst in
Natriumsulfit (5 %)+Natriumcarbonat (4 %)
5 - 10 min
10. Leitungswasser
5 min
11. Goldchlorid (0,5 %)
ca. 15 sec. (evtl. länger oder kürzer!)
12. Oxalsäure (2 %)
ca. 2 min
13. Leitungswasser
5 min
14. Natriumthiosulfat (5 %, "frisch")
5 min (nicht länger!)
15. Leitungswasser
5 min (wenigstens!)
16. Entwässerung in Isopropylalkohol
(30 - 50 - 70 - 95 - 3 x 100 %)
je 5 min (100 % "frisch!")
17. Xylol (3 x 100 %)
je 5 min (letzter "frisch!")
18. Gemisch aus 20 % Xylol
und 80 % Entellan
mindestens 30 min
19. Montage auf Objektträger mit Entellan

Abb. 4: Übersicht über den Arbeitsablauf bei der QPS.
Erläuterungen im Text.

Die Präparation und Aufarbeitung der Proben mittels der Quantitativen Protargolfärbung erfolgte später im Institut für Meereskunde, Kiel.

Diese erst in jüngster Zeit entwickelte Methode vereint ein für die Ciliatentaxonomie und -bestimmung wichtiges Färbeverfahren (Dale & Small, 1983), die Protargolfärbung, mit der quantitativen Überführung der Organismen auf eine Filteroberfläche. Bei der Protargolfärbung werden Strukturen am Ansatz der Cilien (Basalkörper) hervorgehoben, deren Muster oftmals artspezifisch sind. Außerdem werden Zellkerne deutlich sichtbar.

Die Präparation und Färbung folgte im wesentlichen dem Verfahren von Montagnes & Lynn (1987). Abb. 4 zeigt schematisch ihren Ablauf. Man kann ihn in drei Abschnitte unterteilen:

- a) die Filtration der Probe auf eine Filteroberfläche mit anschließender Einbettung in Agar (Schritte 1 bis 3)
- b) das eigentlichen Färbeverfahren (Schritte 4 bis 15)
- c) die Entwässerung der gefärbten Probe mit anschließender Einbettung zum Dauerpräparat (Schritte 16 bis 19).

Der Arbeitsablauf soll im folgenden kurz erläutert werden.

Die Filtration der fixierten Wasserprobe (250 ml) erfolgte auf zuvor mit Bleistift nummerierte Cellulosenitratfilter (Fa. Sartorius, 1,2 μ m). Nach Spülen mit ein wenig Leitungswasser wurde der gerade trockene Filter mit heißem, flüssigem Agar (2,5 %, Fa. Fluka) bedeckt, indem ein Tropfen des Agars an einem heißen Objektträger hängend vorsichtig auf die Filteroberfläche abgesenkt wurde. Der erstarrende Agar bettet dabei die Partikel auf der Filteroberfläche ein. Nach dem Erkalten wurde der Filter vorsichtig entfernt und bis zur Weiterbehandlung in Leitungswasser überführt. Die folgende Färbung mit Protargol (Silberproteinat, Albumosesilber; Fa. Balzers Union) und die Entwässerung erfolgte in Färbetrögen des Coplin-Typs. Die Konzentration der Färbechemikalien und Färbezeiten sind der Abb. 4 zu entnehmen. Montagnes

(1986) und Montagnes & Lynn (1987 und 1988) und geben Einzelheiten zu den Färbeschritten an.

Zur Vorbereitung auf die Montage des Filters als Dauerpräparat wurde dieser anschließend in einer Isopropylalkoholreihe (jeweils 5 min in 30, 50, 70, 90 und 3 x 100 %) entwässert. Ihr folgte die dreimalige Behandlung mit 100 % frischem Xylol (jeweils 5 min). Beim Eintauchen in Xylol wird der bis dahin schneeweiße Filter transparent. Nach einem weiteren, mindestens halbstündigen Bad in einem Gemisch (1:4) aus Xylol und dem Montierharz Entellan (Fa. Merck) wurde der Filter auf einen Objektträger gelegt, mit einem Tropfen Entellan versehen und mit einem Deckglas (40 mm x 26 mm) abgedeckt. Die im Xylolbad erworbene Transparenz des Filters bleibt auch nach dem Erhärten des Harzes erhalten. Sie ermöglicht die Durchlichtmikroskopie unter Nutzung der Ölimmersionstechnik.

Die Auszählung der Filter erfolgte mittels eines inversen Mikroskops (Fa. Zeiss). Hierbei wurde stets die gesamte Filterfläche unter 250-facher Vergrößerung rasterartig abgefahren. Gefundene Ciliaten wurden unter Ölimmersion bei 1000-facher Vergrößerung mikroskopiert und mit Hilfe eines zuvor kalibrierten Okularmikrometers individuell vermessen.

Die Bestimmung der nackten Ciliaten erfolgte unter Zuhilfenahme folgender Literatur: Corliss, J. O. (1979), Fauré-Fremiet (1924), Kahl (1930 - 1935), Leegard (1915 und 1920), Lynn & Montagnes (1988), Lynn et al. (1988), Maeda (1986), Maeda & Carey (1985), Montagnes et al. (1988) und Small & Lynn (1985).

Zur Bestimmung der Tintinnen wurde auf Marschall (1969) zurückgegriffen.

3.4.2.3 Berechnung der Biomasse

Die Abschätzung der Biomasse der Ciliaten erfolgte über die Bestimmung der Biovolumina der QPS-Proben unter Nutzung eines Faktors (siehe unten) zur Umrechnung von Biovolumen in Biomasse.

Die Zellform wurde einfachen geometrischen Körpern zugeordnet und anschließend deren Volumina mit den Zellmaßen berechnet (Edler, 1979; Montagnes, 1986). Eine durch die Fixierung bedingte Schrumpfung der Zellen um ca. 20 % (Brownlee, 1982) wurde hierbei berücksichtigt. Als geometrische Körper dienten Kugel, Halbkugel, Kugelsegment, Kegel, Rotationsellipsoid mit kreisförmigem Querschnitt sowie Kombinationen aus diesen.

Nicht in jedem Falle waren Länge und Breite bzw. Durchmesser eindeutig zu vermessen. Dann wurde das fehlende Maß geschätzt. Die mittleren Zellvolumina einiger häufiger Ciliaten wurden aus Proben aller Tiefen der beiden Stationen 607 und 613 bestimmt. Sie sind im Datenanhang aufgeführt. Bei Tintinnen erfolgte die Berechnung des Biovolumens nicht über die Vermessung des Gehäuses, sondern ebenso nur über den Zellkörper (Gilron & Lynn, 1989).

Die Umrechnung von Biovolumen in Biomasse erfolgte mit dem von Putt & Stoecker (1989) vorgeschlagenen Faktor von $0,14 \text{ pg C } \mu\text{m}^{-3}$.

3.5 Übersicht über die Taxonomie und Systematik einiger planktischer Ciliaten

Vor der Darstellung der Ergebnisse soll an dieser Stelle eine Übersicht über die oft verwirrende Nomenklatur der Ciliatengruppen gegeben werden. Seit dem Erscheinen des als klassisch anzusehenden Werkes von Kahl (1930 - 1935) war die Systematik der Ciliaten einem ständigen Wandel unterzogen. Ganze taxonomische Gruppen wurden seitdem umbenannt oder neu eingeordnet.

Die in der vorliegenden Arbeit verwendete Nomenklatur orientiert sich an der von Small & Lynn (1985) vorgeschlagenen, neueren Systematik. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die taxonomische Stellung der im Probenmaterial dieser Arbeit gefundenen Gattungen.

Demnach läßt sich der Stamm der Ciliophora in drei Unterstämme unterteilen, die Postciliodesmatophora, Rhabdophora und Cyrtophora, die jeweils wiederum mehrere Klassen in sich vereinen.

Stamm: CILIOPHORA Doflein, 1901

Unterstamm: POSTCILIOESMATOPHORA Gerassimova & Seravin, 1976

Klasse: SPIROTRICHEA Bütschli, 1889

Unterklasse: Choreotrichia Small & Lynn, 1985

Ordnung Choreotrichida Small & Lynn, 1985

Unterordnung Tintinnina Kofoid & Campbell, 1929

Unterordnung Strombidinopsina Small & Lynn, 1985

- Strombidinopsidae Small & Lynn, 1985

Unterordnung Strobilidiina Small & Lynn, 1985

Strobilidiidae Kahl in Doflein & Reichenow, 1929

- Strobilidium Schewiakoff, 1893

(Leegardiellidae Lynn & Montagnes, 1988)

(- Leegardiella Lynn & Montagnes, 1988)

(incertae sedis:

- Lohmanniella Leegard, 1915)

Ordnung Oligotrichida Bütschli, 1887

Halteriidae Claparède & Lachmann, 1859

- Halteria Dujardin, 1841

Strombidiidae Fauré-Fremiet, 1970

- Laboea Lohmann, 1908

- Strombidium Claparède & Lachmann, 1859

- Tontonia Fauré-Fremiet, 1914

Unterstamm RHABDOPHORA Small, 1976

Klasse PROSTOMATEA Schewiakoff, 1869

Ordnung Prostomatida Schewiakoff, 1896

Holophryidae Perty, 1852

- Holophrya Ehrenberg, 1833

Ordnung Prorodontida Corliss, 1974

Colepidae Ehrenberg, 1838

- Tiarina Bergh, 1881

Prorodontidae Kent, 1881

- Prorodon Ehrenberg, 1833

- Spiroprorodon Fenchel & Lee, 1972

Klasse LITOSTOMATEA Small & Lynn, 1981

Unterklasse Haptorina Corliss, 1974

Ordnung Haptorida Corliss, 1974

Didiniidae Poche, 1913

- Didinium Stein, 1859

(- Cyclotrichium Meunier 1910)

Enchelyidae Ehrenberg, 1838

- Enchelys O. F. Müller, 1773

Mesodiniidae Jankowski, 1976

- Askenasia Blochmann, 1895

- Mesodinium Stein, 1863

- Myrionecta Jankowski, 1976

Ordnung Pleurostomatida Schewiakoff, 1896

Amphileptidae Bütschli, 1889

- Litonotus Wresniowski, 1870

(syn.: Litonotus Wresniowski, 1870)

Klasse POLYHYMENOPHORA Jankowski, 1967

Unterklasse: Spiotricha Bütschli, 1889

Ordnung Oligotrichida Bütschli, 1887

Unterordnung Tintinnina Kofoid & Campbell, 1929

Unterordnung Oligotrichina Bütschli, 1887

Halteriidae Claparède & Lachmann, 1859

- Halteria Dujardin, 1841

Strombidiidae Fauré-Fremiet, 1970

- Laboea Lohmann, 1908

- Strombidium Claparède & Lachmann, 1859

- Tontonia Fauré-Fremiet, 1914

Strobilidiidae Kahl in Doflein & Reichenow, 1929

- Strobilidium Schewiakoff, 1893

- Lohmanniella Leegard, 1915

Tabelle (1): Übersicht über die Systematik einiger planktischer Ciliaten (aus: Small & Lynn, 1985; in Klammern: Ergänzungen nach Corliss, 1979, sowie Lynn & Montagnes, 1988). Auf der rechten Seite ist die abweichende, aber hier benutzte Nomenklatur der oligotrichen Ciliaten (Unterordnung Oligotrichina, unterstrichen) nach Corliss (1979) angegeben. Von mit einem Sternchen (*) versehene Gattungen sind wichtige Plankter bekannt, jedoch nicht im Material dieser Arbeit gefunden oder nicht mit Sicherheit bestimmt worden.

Aus allen drei Unterstämmen sind marine Plankter bekannt, jedoch wurden Vertreter der Cyrtophora im Material dieser Arbeit nicht gefunden. Deshalb soll hier nur auf die wichtigsten Gruppen der beiden verbleibenden Unterstämme eingegangen werden.

Der Unterstamm der Postciliodesmatophora beinhaltet innerhalb der Klasse der Spirotrichea die Choreotrichia, die im marinen Plankton wohl wichtigste Gruppe überhaupt. Sie nimmt den Rang einer Unterklasse mit zwei Ordnungen ein. Innerhalb der Ordnung der Choreotrichida finden wir die bekannten Tintinnen (Unterordnung Tintinnina). Sie sind durch den Besitz eines oftmals kompliziert strukturierten Gehäuses ausgezeichnet, in das sie sich zurückziehen können. Außerdem werden neuerdings (Lynn & Montagnes, 1988) aufgrund morphologischer Merkmale auch unbeschaltete Gattungen (u. a. Strobilidium, Leegardiella, Lohmanniella) in die Ordnung Choreotrichida einbezogen. Ihnen stehen die ebenfalls nackten Vertreter der Ordnung Oligotrichida gegenüber (z. B. Strombidium, Tontonia, Laboea).

Abweichend von der neueren taxonomischen Einordnung nach Small & Lynn (1985) werden in dieser Arbeit auch die oben erwähnten nackten Vertreter aus der Ordnung der Choreotrichida als oligotriche Ciliaten im weiteren Sinne bezeichnet. Dies erfolgt in Anlehnung an die ältere, traditionelle und auch in der aktuellen Literatur noch häufig verwandte Nomenklatur nach Corliss (1979, Unterordnung Oligotrichina) und Fauré-Fremiet (1969). Außerdem sprechen praktische Erwägungen für diese Einordnung. So können etwa die im fluoreszenzmikroskopischen Bild nicht erkennbaren Unterschiede, z. B. im Feinbau der Membranellenkränze, unbeachtet bleiben. Die Tintinnen stehen demnach allein aufgrund des Besitzes eines Gehäuses den oligotrichen Ciliaten i. w. S. gegenüber.

Aus dem Unterstamm der Rhabdophora seien hier die haptoriden Ciliaten erwähnt. Sie stellen eine eigene Ordnung innerhalb der Unterklasse Haptoria und der Klasse der Litostomatea dar. Vertreter ihrer Gattungen Mesodinium, Askenasia und Cyclotrichium wurden regelmäßig im Probenmaterial von MET 8/1+2 gefunden. Einem Vorschlag von Lindholm et al. (1988) folgend wird der Name Mesodinium rubrum (Lohmann, 1908) Hamburger & Buddenbrock, 1911 in

der vorliegenden Arbeit beibehalten und gegenüber den Synonymen Myrionecta rubra (Lohmann, 1908) Jankowski, 1975 und Cyclotrichium meunieri Powers, 1932 bevorzugt.

4. Ergebnisse

4.1. Die Reise ARK V/2

4.1.1 Der Schnitt 1

4.1.1.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie und Eisbedeckung

Bei Schnitt 1 handelte es sich um den südlichsten der auf dieser Reise bearbeiteten Schnitte. Er war ca. 200 km lang und erstreckte sich auf etwa 75° N verlaufend von 5° W (Station 65) bis nach 11° 30' W (Station 75). Er führte, wie alle weiteren Schnitte dieser Reise auch, vom offenen in das eisbedeckte Wasser des Ostgrönlandstromes hinein.

Die Abb.5a und 5b zeigen die Temperatur- und Salzgehaltsverteilung des Schnittes in den oberen 100 m der Wassersäule. Man erkennt eine Schichtung des Wasserkörpers mit einer im Westen (Station 75) ca. 70 m mächtigen Auflage polaren Wassers. Diese nahm nach Osten hin an Dicke ab, was am Verlauf der Isohalinen besonders deutlich wird. AIW wurde innerhalb der betrachteten Wassersäule nur im Bereich der Stationen 69 und 70 angetroffen, wo es unterhalb von ca. 60 bis 70 m Tiefe einen Mischwasserkörper zum PW unterlagerte. Letzterer reichte mit Temperaturen deutlich unterhalb 0 °C, aber Salzgehalten von 34,4 bis knapp 34,9 im Osten des Schnittes an die hier nur ca. 10 m dicke Deckschicht polaren Wassers. Das PW dürfte hier durch Schmelzprozesse ausgesüßt gewesen sein, was durch die erhöhten Temperaturen in Oberflächennähe gestützt wird.

Die Eisbedeckung (Abb. 5c) stieg von der eisfreien Station 65 nach Westen hin an. Sie erreichte jedoch nur maximal 65 Prozent.

4.1.1.2 Chlorophyll, Nährsalze Silikat und Nitrat

Die Nitrat- und Silikatkonzentrationen (Abb. 6b, 6c) lagen östlich der Station 68 in den oberen 20 m stets unter 1 $\mu\text{mol l}^{-1}$. Nach Westen hin sowie mit der Tiefe nahmen beide deutlich zu. Insgesamt

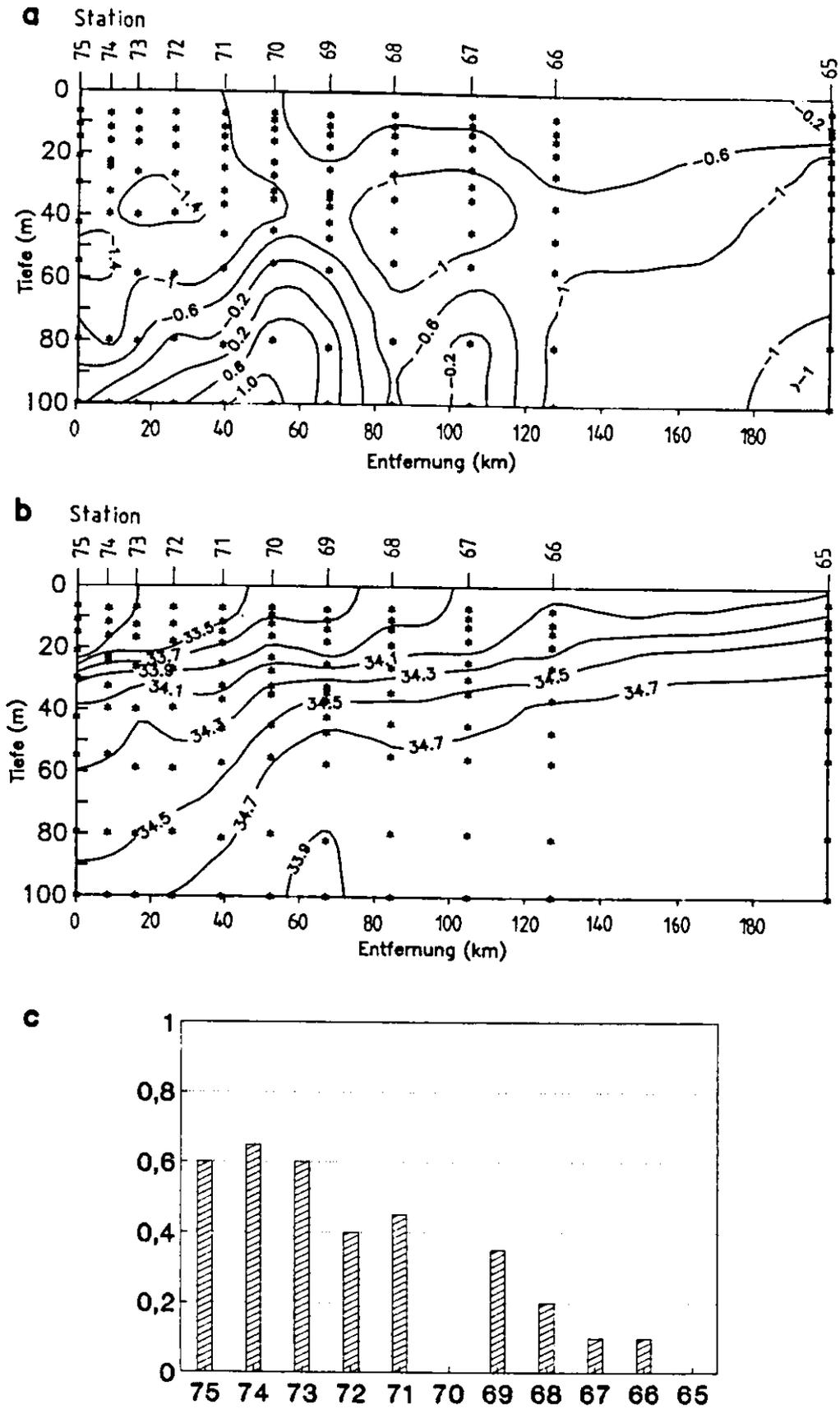


Abb. 5: Verteilungen von Temperatur (a; in °C), Salzgehalt (b) und Grad der Eisbedeckung (c) auf Schnitt 1.

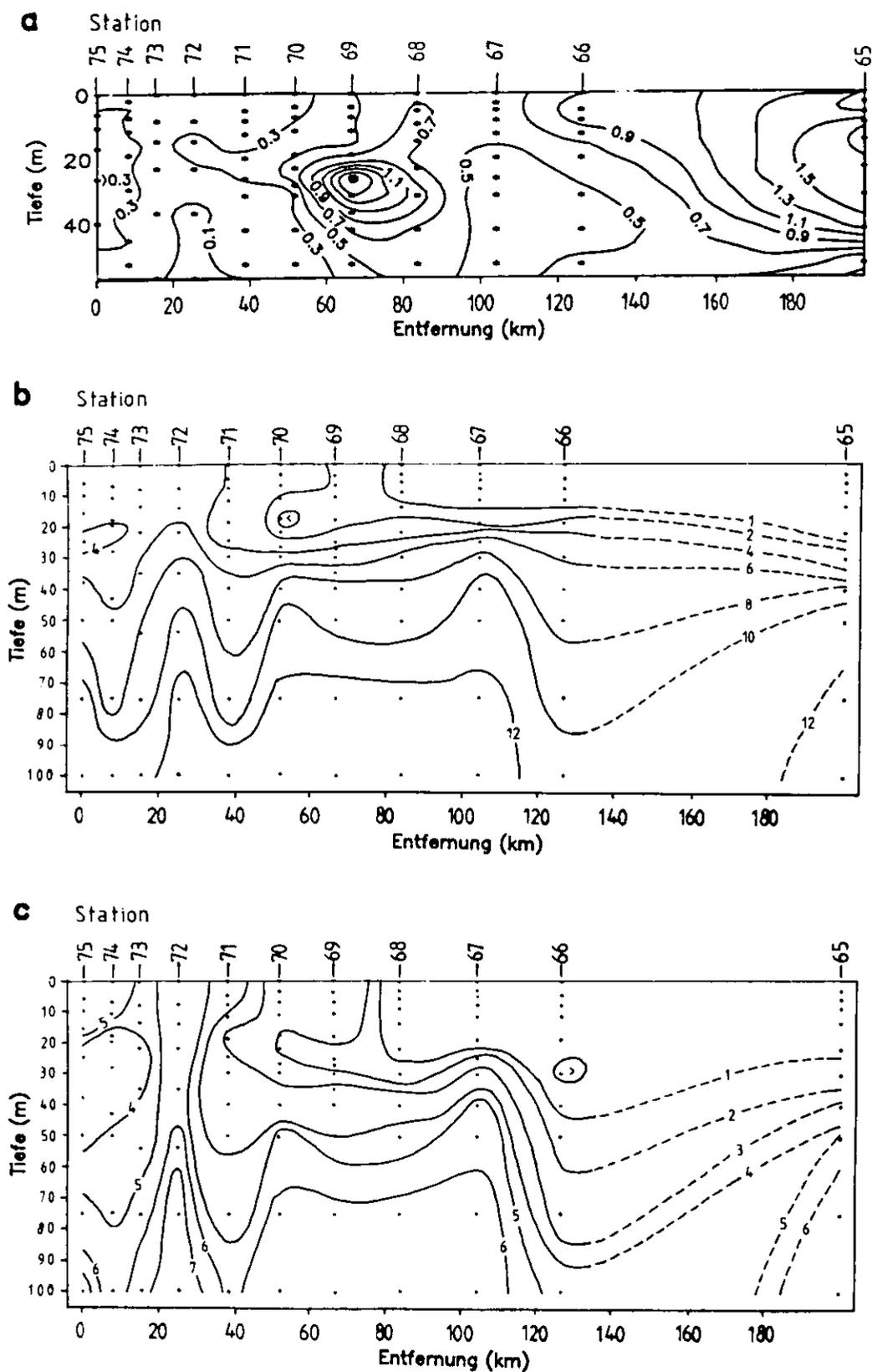


Abb. 6: Verteilungen von Chlorophyll (a; in $\mu\text{g l}^{-1}$), Nitrat (b; in $\mu\text{mol l}^{-1}$) und Silikat (c; in $\mu\text{mol l}^{-1}$) auf Schnitt 1.

kann man hier also von einer Erniedrigung der Nährsalze in der Oberflächennähe des schwach oder nicht eisbedeckten Teiles des Schnittes sprechen. Dies wird durch die Verteilung der Chlorophyllkonzentrationen (Abb. 6a) gestützt. Diese nahmen ebenfalls nach Westen hin ab. Maximale Chlorophyllwerte wurden mit ca. $1,8 \mu\text{g l}^{-1}$ an Station 65 in 14 m Tiefe erreicht. Auffällig ist die lokal sehr hohe Konzentration an Station 69, wo in 25 m Tiefe mehr als $1,8 \mu\text{g l}^{-1}$ gemessen wurden. Eine Nährsalzverknappung ist hier jedoch nicht erkennbar.

4.1.1.3 Epifluoreszenzzählungen

Die über die Epifluoreszenzmikroskopie gefundenen Ciliaten lassen sich in drei Gruppen einordnen: mixo- und heterotrophe Oligotriche sowie Tintinnen. Außerdem kommt als vierte Komponente der funktionell autotrophe Ciliat Mesodinium rubrum hinzu.

Abb. 7 und Tab. 2 zeigen die Gesamtzahl der Ciliaten sowie die absoluten und prozentualen Zusammensetzungen der Populationen in den vier beprobten Standardtiefen. Es sei an dieser Stelle darauf hingewiesen, daß die Stationsabstände in diesen und folgenden Abbildungen nicht maßstabsgerecht aufgetragen sind.

Die Gesamtpopulationen der Ciliaten waren in Oberflächennähe am größten, hier wurden Zellzahlen zwischen 1000 (Station 75) und 11000 l^{-1} (Station 74) erreicht. In 20 m Tiefe nahmen die Gesamtzahlen bereits deutlich ab, ein Trend, der sich in 40 m Tiefe fortsetzte. An Station 70 wurde jedoch in 20 m Tiefe die mit mehr als 16000 Zellen l^{-1} größte Ciliatendichte der ganzen Reise erreicht. In 100 m Tiefe wurden Ciliaten nur noch vereinzelt angetroffen. Die Zellzahlen lagen hier stets unter 100 l^{-1} .

Die prozentuale Zusammensetzung der Populationen zeigte in Oberflächennähe hohe Anteile auto- bzw. mixotropher Ciliaten vor allem im westlichen Teil des Schnittes. Hier waren bis zu 86 % aller Ciliaten mixo- oder autotroph. An Station 74 dominierten mixotrophe Oligotriche, auf die allein 74 % (entsprechend 8000 Zellen l^{-1}) entfielen. An Station 65 dagegen wurden sie kaum ange

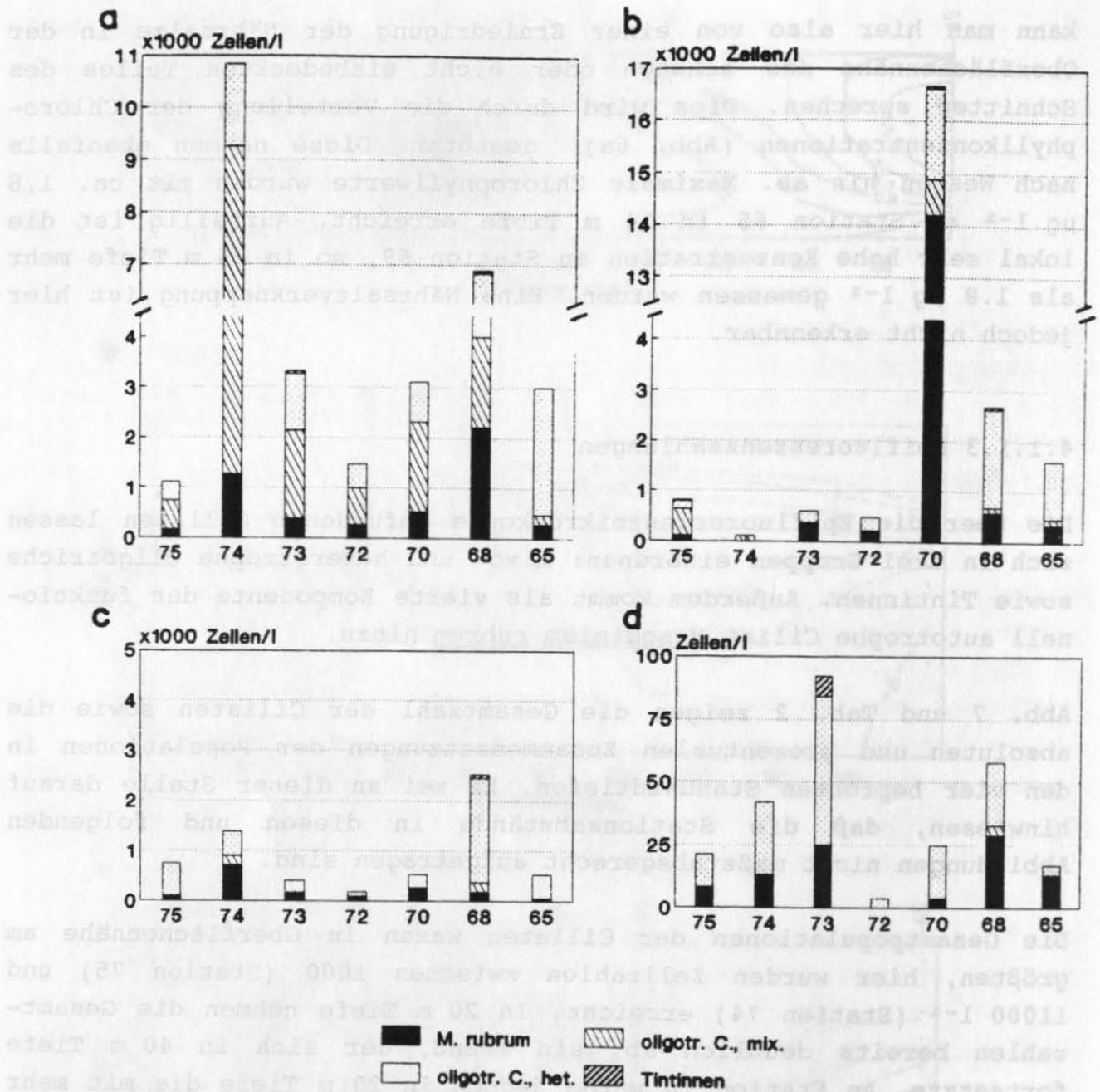


Abb. 7: Verteilungen der Ciliaten in den vier Standardtiefen 0 (a), 20 (b), 40 (c) und 100 (d) m auf Schnitt 1. Unter den einzelnen Abbildungen sind die Stationsnummern angegeben.

Abkürzungen:

M. rubrum: Mesodinium rubrum

oligotr. C., het.: heterotrophe

oligotriche Ciliaten

oligotr. C., mix.: mixotrophe oligotriche Ciliaten

Tab. 2: Übersicht über die relativen Anteile der Ciliatengruppen (in %) sowie über die maximalen Gesamtzählfehler (nach EDLER, 1979)

Schnitt: 1

Tiefe:	Station:	75	74	73	72	70	68	65
0 m								
	Zellen gezählt	21	103	126	28	59	131	76
	max. Fehler (%)	45	20	18	39	26	18	24
	Tintinnen	0	0	2	0	0	1	0
	oligotr. C., het.	33	15	34	32	25	41	84
	oligotr. C., mix.	52	74	52	50	58	26	7
	M. rubrum	14	12	12	18	17	32	9
20 m								
	Zellen gezählt	31	4	45	18	317	51	122
	max. Fehler (%)	37	100	30	48	12	28	19
	Tintinnen	3	0	0	0	0	2	0
	oligotr. C., het.	19	0	38	56	10	73	71
	oligotr. C., mix.	65	100	4	0	4	4	8
	M. rubrum	13	0	58	44	85	22	20
40 m								
	Zellen gezählt	28	105	95	14	20	96	80
	max. Fehler (%)	39	20	21	55	46	21	23
	Tintinnen	0	0	0	0	0	3	0
	oligotr. C., het.	89	34	59	57	50	82	91
	oligotr. C., mix.	4	15	3	7	5	7	0
	M. rubrum	7	50	38	36	45	7	9
100 m								
	Zellen gezählt	5	10	22	1	6	14	4
	max. Fehler (%)	92	67	44 (>>100)		85	55	100
	Tintinnen	0	0	9	0	0	0	0
	oligotr. C., het.	60	70	64	(100)	83	43	25
	oligotr. C., mix.	0	0	0	0	0	7	0
	M. rubrum	40	30	27	0	17	50	75

troffen. Ihre relativen und absoluten Anteile nahmen mit der Tiefe deutlich ab. M. rubrum erreichte seine maximale Oberflächendichte mit ca 2200 Individuen l^{-1} an Station 68.

Das Ciliatenmaximum in 20 m Tiefe an Station 70 wurde zu 85 % (14200 Zellen l^{-1}) von M. rubrum gebildet. Obwohl die Abundanzen von M. rubrum mit der Tiefe abnahmen, blieben die relativen Anteile doch in 40 und 100 m Tiefe hoch. So wurden z. B. an Station 74 in 40 m Tiefe noch 700 Zellen l^{-1} von M. rubrum gefunden, was einem Anteil von 50 % entspricht. An Station 65 wurden in 100 m Tiefe nur 4 Zellen überhaupt gezählt, davon waren jedoch drei Zellen von M. rubrum.

4.1.2 Der Schnitt 2

4.1.2.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie und Eisbedeckung

Der Schnitt 2 verlief in nordwestlicher Richtung über eine Strecke von 100 km zwischen den Stationen 79 ($76^{\circ} 15'N$, $3^{\circ} 27'W$) und 87 ($76^{\circ} 55'N$, $6^{\circ} 00'W$).

Die Abb. 8a und 8b zeigen westlich der Station 80, an der etwa die Polarfront gekreuzt wurde, eine nach NW hin zunehmend dickere Schicht polaren Wassers. Diese war bei Station 81 bereits 50 m dick und nahm ab Station 85 die gesamten oberen 100 m ein. AIW fand sich zwischen den Stationen 81 bis 85 unterhalb einer Tiefe von etwa 80 m.

Die Eisbedeckung (Abb. 8c) nahm nach NW erst jenseits der Station 84 deutlich zu. Sie erreichte gegen Ende des Schnittes einen Grad von ca. 45 Prozent.

4.1.2.2 Chlorophyll, Nährsalze Silikat und Nitrat

Die Chlorophyllkonzentrationen (Abb. 9a) erreichten im südwestlichen Teil des Schnittes in den oberen 20 bis 30 m Tiefe Konzentrationen von mehr als $1 \mu g l^{-1}$. Diese nahmen jenseits der Station

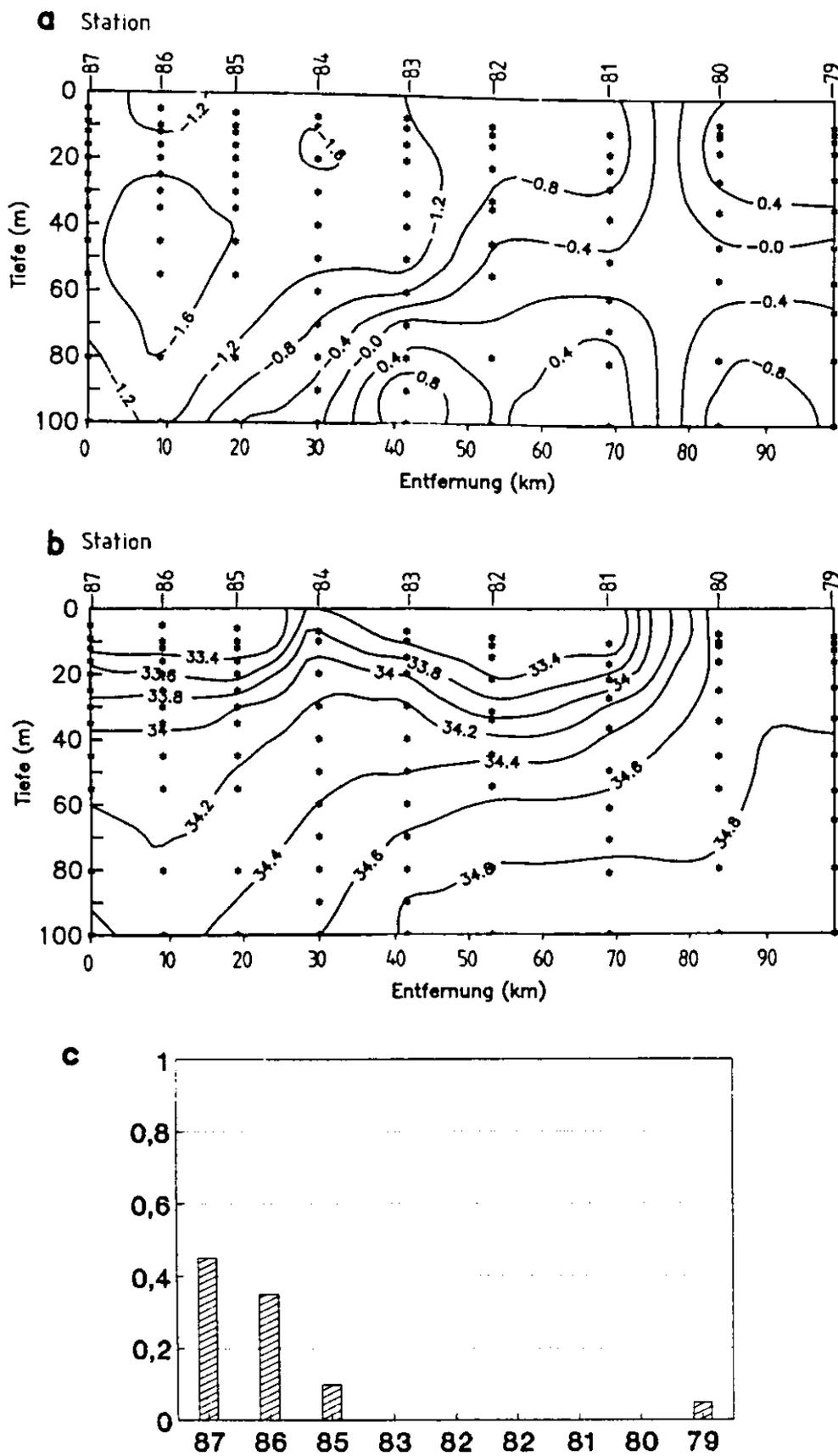


Abb. 8: Verteilungen von Temperatur (a; in °C), Salzgehalt (b) und Grad der Eisbedeckung (c) auf Schnitt 2.

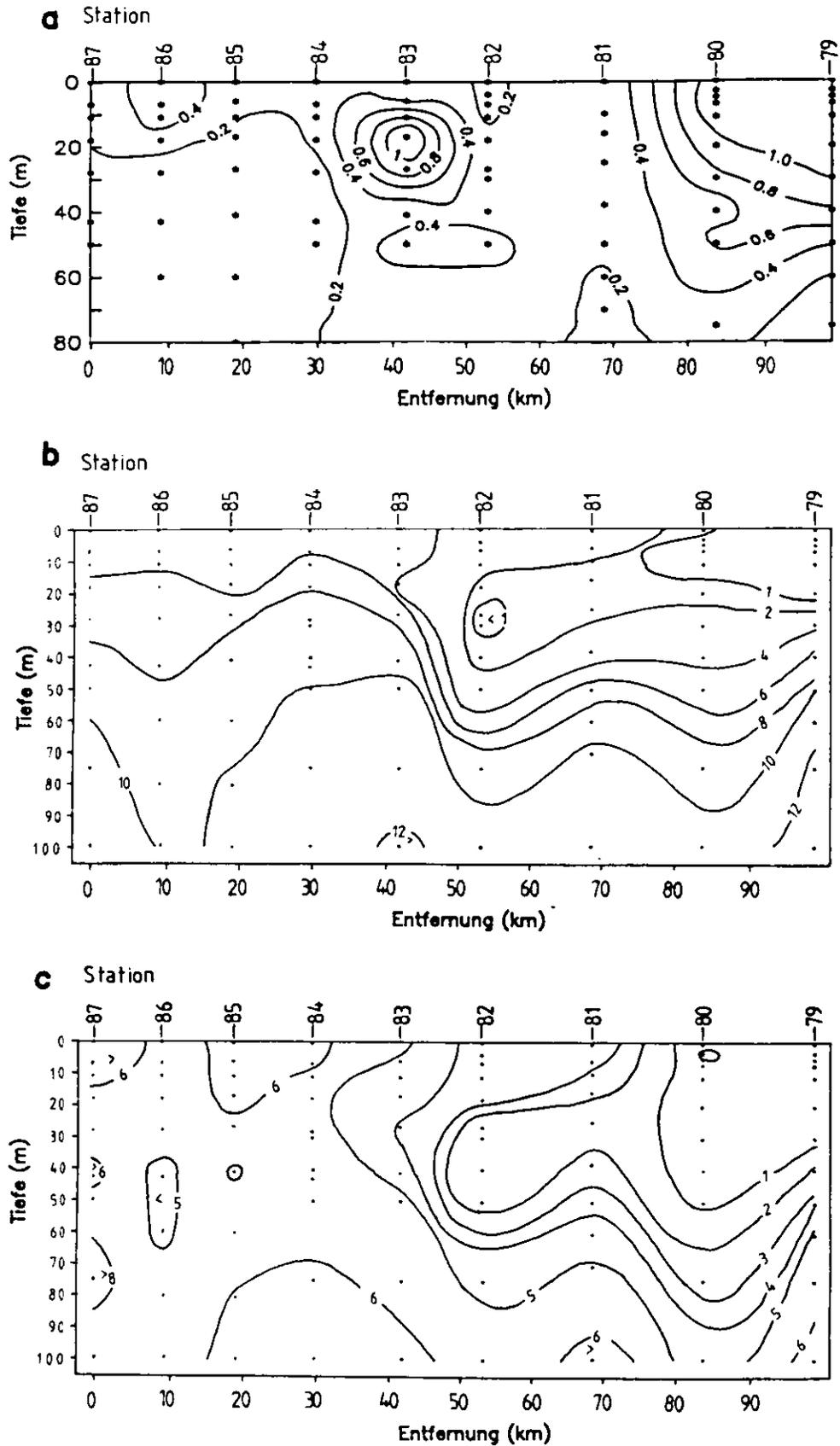


Abb. 9: Verteilungen von Chlorophyll (a; in $\mu\text{g l}^{-1}$), Nitrat (b; in $\mu\text{mol l}^{-1}$) und Silikat (c; in $\mu\text{mol l}^{-1}$) auf Schnitt 2.

80 schnell auf Werte unter $0,4 \mu\text{g l}^{-1}$ ab. Ein lokales Maximum wurde an der Station 83 in 17 m Tiefe mit einer Konzentration von $1,2 \mu\text{g l}^{-1}$ vorgefunden.

Die Nährsalze Nitrat und Silikat (Abb. 9b, 9c) waren an den Stationen 79 und 80 in den oberen 30 bzw. 40 m stark verarmt. Hier wurden Konzentrationen von weniger als $2 \mu\text{mol l}^{-1}$ (Nitrat) bzw. $1 \mu\text{mol l}^{-1}$ (Silikat) gemessen. Die Verknappung erstreckte sich zwischen 20 und 40 m Tiefe bis etwa Station 82. Sowohl mit der Tiefe als auch mit dem weiteren Verlauf des Schnittes nahmen die Nährsalzkonzentrationen zu. Eine Nutrikline lag zwischen den Stationen 79 und 83 im Tiefenhorizont von 30 bis 70 m Tiefe. In Oberflächennähe wurden gegen Ende des Schnittes Nitrat- und Silikatkonzentrationen von 4 bzw. $6 \mu\text{mol l}^{-1}$ gemessen.

4.1.2.3 Epifluoreszenzzählungen

Die Abb. 10 und Tab. 3 zeigen die Ergebnisse der Zellzählungen des 2. Schnittes.

Auffällig waren die gegenüber Schnitt 1 deutlich niedrigeren Abundanzen. Die Zelldichten an der Oberfläche schwankten zwischen 450 und etwa 1000 Zellen l^{-1} . Die maximale Populationsdichte von etwa 1550 Zellen l^{-1} wurde an Station 82 in 40 m Tiefe vorgefunden. Ein ähnlicher Wert wurde an gleicher Station auch in 20 m Tiefe bestimmt. Eine deutliche Abnahme der Zellzahlen mit der Tiefe war besonders an den drei nordwestlichen Stationen 85, 86 und 87 ausgeprägt, unterhalb von 40 m Tiefe auch an allen weiteren untersuchten Stationen des Schnittes. Die beiden südöstlichen Stationen 79 und 82 wiesen erheblich höhere Zellzahlen auf als die drei nordwestlicher gelegenen Stationen 85, 86 und 87.

Die Zusammensetzung der Populationen zeigte an der Oberfläche hohe Anteile mixotropher Oligotricher. So wurden an der südöstlichsten Station 79 mit 750 Zellen l^{-1} (entsprechend 78 % der Gesamtzahl) die höchste Dichte oligotricher Mixotropher des gesamten Schnittes gefunden. Die Station 82 war dagegen stark von heterotrophen Ciliaten dominiert. Dies wurde besonders deutlich in 40 m Tiefe,

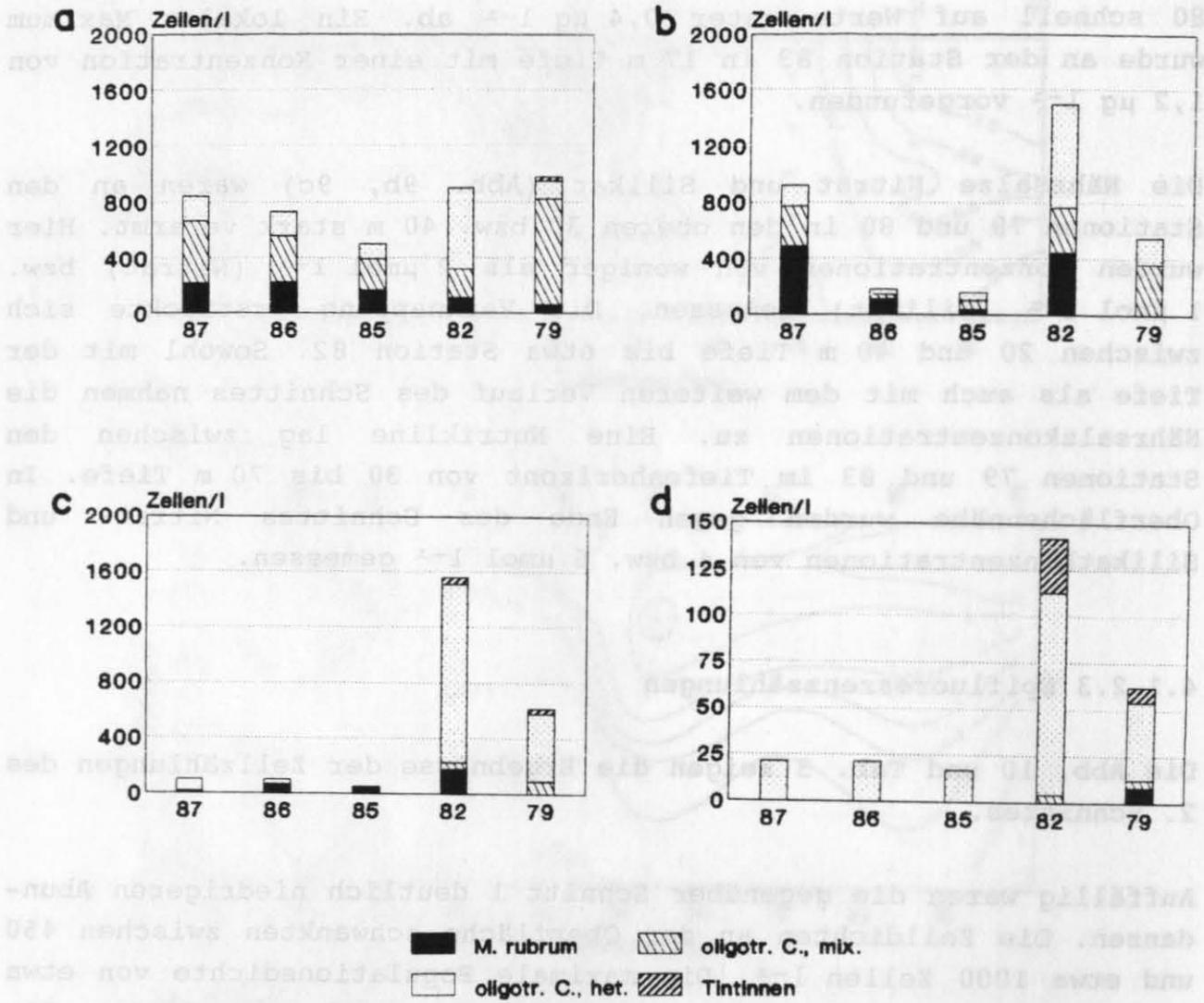


Abb. 10: Verteilungen der Ciliaten in den vier Standardtiefen 0 (a), 20 (b), 40 (c) und 100 (d) m auf Schnitt 2. Abkürzungen: wie in Abb. 7.

Die Zusammenfassende der Populationen zeigte an der Oberfläche hohe Anteile mikroskopischer Organismen. So wurden an der oberflächennahen Station 79 mit 150 Zellen l⁻¹ (entsprechend 78 % der Gesamtzahl) die höchste Dichte oligotropher Mikroorganismen des gesamten Schnittes gefunden. Die Station 82 war dagegen stark von heterotrophen Ciliaten dominiert. Diese wurden besonders deutlich in 20 m Tiefe. In 40 m Tiefe war die Dichte der Ciliaten am geringsten. Die Stationen 85 und 87 wiesen ebenfalls geringere Dichten an Ciliaten auf. Die Stationen 82 und 79 wiesen ebenfalls höhere Zellzahlen auf als die anderen Stationen. Die beiden oberflächennahen Stationen 79 und 82 wiesen ebenfalls höhere Zellzahlen auf als die anderen Stationen. Die Stationen 85 und 87 wiesen ebenfalls geringere Dichten an Ciliaten auf.

Tab 3: Übersicht über die relativen Anteile der Ciliatengruppen (in %) sowie über die maximalen Gesamtzählfehler (nach EDLER, 1979)

Schnitt: 2

Tiefe:	Station:	87	86	85	82	79
0 m						
	Zellen gezählt	80	69	95	17	37
	max. Fehler (%)	23	25	21	49	34
	Tintinnen	0	0	0	0	3
	oligotr. C., het.	21	23	21	65	14
	oligotr. C., mix.	54	46	46	24	78
	M. rubrum	25	30	33	12	5
20 m						
	Zellen gezählt	92	42	30	57	21
	max. Fehler (%)	21	31	38	27	45
	Tintinnen	0	0	0	0	0
	oligotr. C., het.	23	19	40	49	33
	oligotr. C., mix.	43	19	40	21	67
	M. rubrum	34	62	20	30	0
40 m						
	Zellen gezählt	24	23	9	89	35
	max. Fehler (%)	42	43	71	22	35
	Tintinnen	0	0	0	3	6
	oligotr. C., het.	83	35	0	82	80
	oligotr. C., mix.	13	4	0	3	14
	M. rubrum	4	61	100	11	0
100 m						
	Zellen gezählt	5	5	4	34	15
	max. Fehler (%)	92	92	100	35	52
	Tintinnen	0	0	0	21	13
	oligotr. C., het.	100	100	100	76	67
	oligotr. C., mix.	0	0	0	3	7
	M. rubrum	0	0	0	0	13

wo etwa 1200 Zellen l^{-1} ermittelt wurden. In den oberen 20 m stiegen die Anteile auto- und mixotropher Ciliaten westlich der Station 82 im Verlauf des Schnittes an. Dieser Anstieg resultierte aus der Zunahme der Gesamtzellzahlen bei gleichbleibend hohen Anteilen Auto- und Mixotropher von zusammen etwa 80 Prozent. Die relativen und absoluten Anteile der mixotrophen Oligotrichen sanken deutlich mit der Tiefe, ebenso die Zellzahlen von M. rubrum.

Tintinnen waren von untergeordneter Bedeutung. So wurden während des ganzen Schnittes maximal 50 Tintinnen l^{-1} gefunden, in vielen Proben fehlten Tintinnen völlig.

4.1.3 Der Schnitt 3

4.1.3.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie und Eisbedeckung

Bei Schnitt 3 handelte es sich um einen Ost-West-Schnitt auf etwa 79° N quer durch die Framstraße. Er begann unweit westlich von Spitzbergen mit Station 96 (9° E) und endete nach einer Strecke von 310 km mit Station 114 ($5^{\circ} 27' W$). Er war damit der längste Schnitt der Reise.

Die Temperatur- und Salzgehaltsverteilung (Abb. 11a und 11b) zeigt westlich der Station 106 PW, welches an Station 107 bereits die gesamten oberen 100 m einnahm. Bei Station 106 stiegen die Isolinien des Salzgehaltes und vor allem der Temperatur steil an, was die Lage der Polarfront andeutet. Östlich davon befand sich in den oberen 60 m ein relativ warmer Mischwasserkörper mit Temperaturen oberhalb von $0^{\circ}C$ und Salzgehalten von kleiner als 34,8. AW wurde nur in einem eng begrenzten Bereich an den Stationen 100 und 101 in 60 bis 80 m Tiefe vorgefunden. Hier stiegen die Salzgehalte geringfügig über 35,0 und die Temperaturen erreichten hier maximal etwa $3,3^{\circ}C$.

Östlich der Polarfront verlief der Schnitt in eisfreiem, warmem Oberflächenwasser (Abb. 11c). Westlich der Polarfront nahm der Grad der Eisbedeckung schnell zu, was an den Stationen 109 und 110

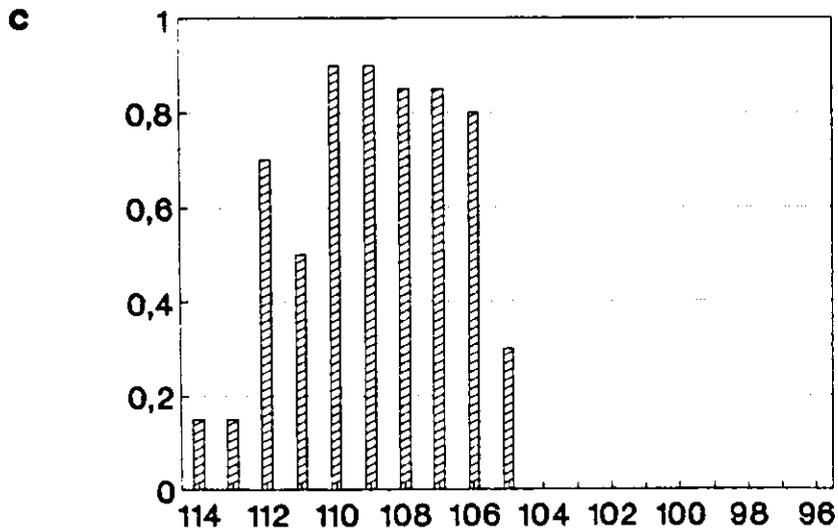
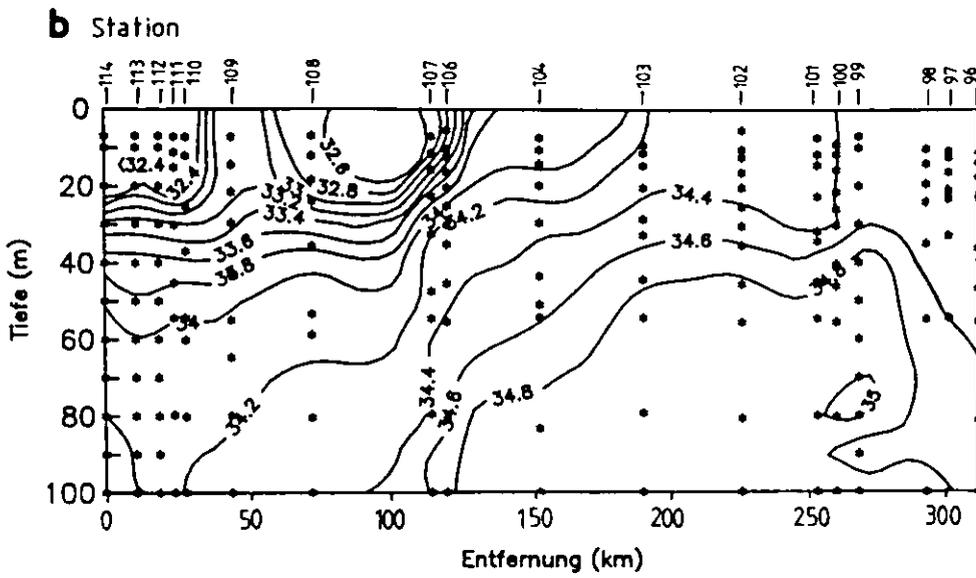
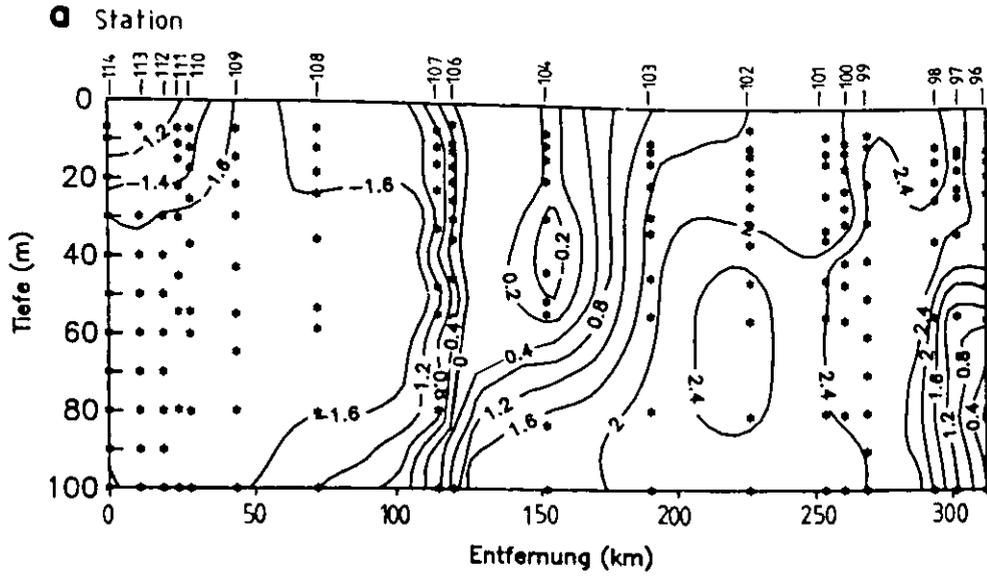


Abb. 11: Verteilungen von Temperatur (a; in °C), Salzgehalt (b) und Grad der Eisbedeckung (c) auf Schnitt 3.

zu einer fast geschlossenen Eisdecke (90 % Bedeckung) führte. Von Station 111 bis 114 nahm die Eisbedeckung jedoch wieder deutlich ab.

4.1.3.2 Nährsalze Nitrat und Silikat, Chlorophyll

Der Verlauf der Polarfront im Bereich der Station 106 spiegelte sich auch in der Verteilung der Nährsalze Nitrat (Abb. 12b) und Silikat (Abb. 12c) wider. Östlich der Polarfront wurde eine ca. 40 m dicke, deutlich nährsalzverarmte Schicht vorgefunden. Die Konzentrationen von Nitrat und Silikat lagen hier jeweils unter $2 \mu\text{mol l}^{-1}$. Unterhalb dieser Schicht sowie westlich davon stiegen beide Konzentrationen im Wasser schnell an. Gegen Ende des Schnittes wurden in Oberflächennähe Werte von $>8 \mu\text{mol l}^{-1}$ (Silikat) bzw. $4 \mu\text{mol l}^{-1}$ (Nitrat) gemessen.

Die Chlorophyllverteilung (Abb. 12a) entlang des Schnittes zeigte ein weniger deutliches Bild. Zwar wurden im östlichen Teil die höchsten Werte für Chl a gemessen, sie überstiegen aber nur ausnahmsweise $1 \mu\text{g l}^{-1}$ und waren damit generell sehr niedrig. Unterhalb von 60 m Tiefe im östlichen Teil sowie in der gesamten Wassersäule westlich der Station 104 wurde eine Konzentration von $0,4 \mu\text{g l}^{-1}$ nicht mehr überschritten, ab Station 106 und Tiefen unterhalb 30 m war die Chlorophyllkonzentration kleiner als $0,2 \mu\text{g l}^{-1}$.

4.1.3.3 Epifluoreszenzzählungen

Die Verteilung der Ciliaten entlang des Schnittes (Abb. 13) zeigt in allen vier Standardtiefen ein recht einheitliches Bild mit hohen bis sehr hohen Populationsdichten östlich der Polarfront sowie deutlich niedrigeren Werten westlich davon. So wurde an der Oberfläche der Station 98 eine maximale Zahl von knapp 11000 Zellen l^{-1} , westlich der Station 106 dagegen maximal 700 Zellen l^{-1} gefunden. Auch hier lag eine Abnahme der Zellzahlen von der Oberfläche bis in 100 m Tiefe vor. Sie war zwischen 40 und 100 m

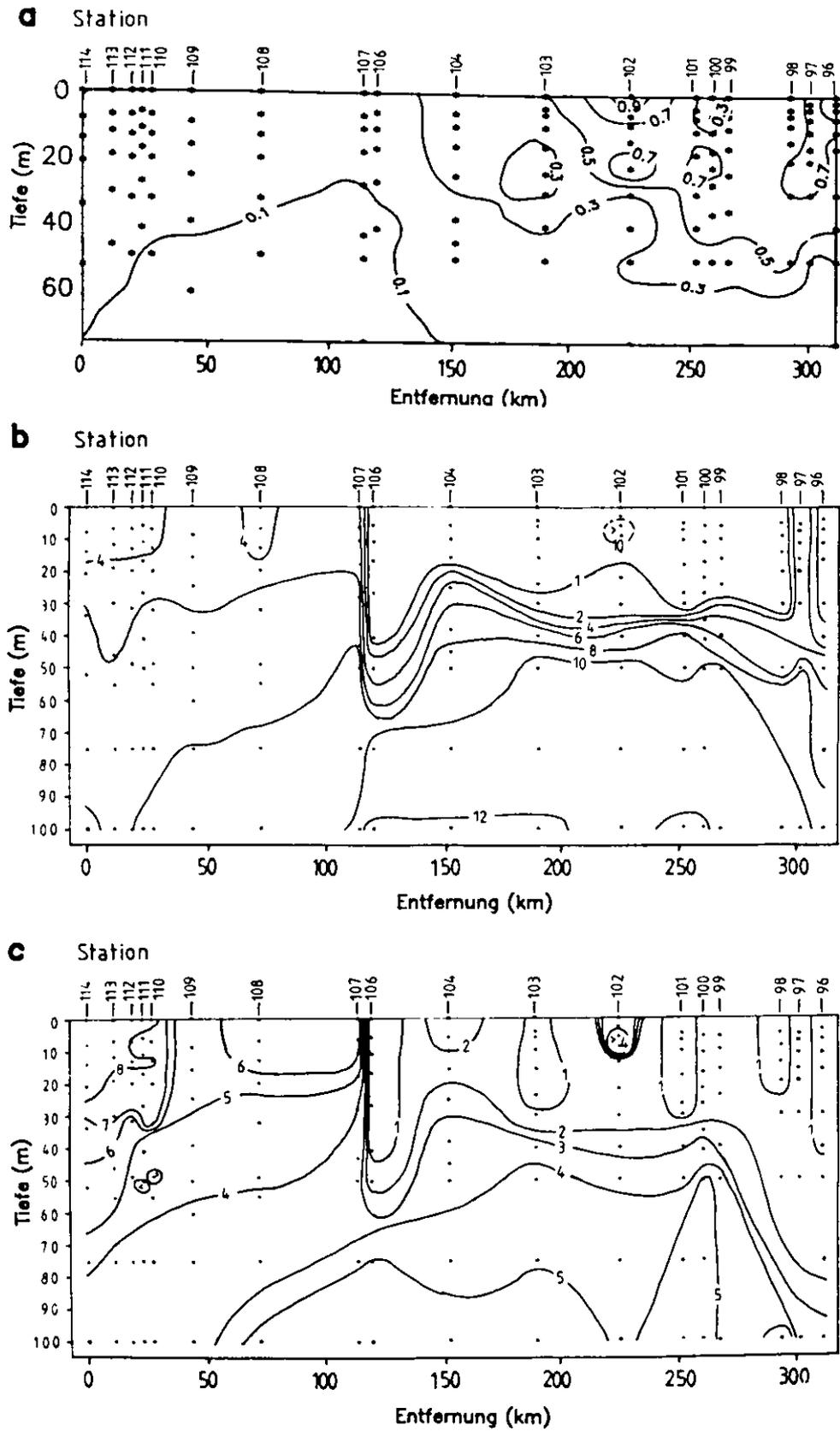


Abb. 12: Verteilungen von Chlorophyll (a; in $\mu\text{g l}^{-1}$), Nitrat (b; in $\mu\text{mol l}^{-1}$) und Silikat (c; in $\mu\text{mol l}^{-1}$) auf Schnitt 3.

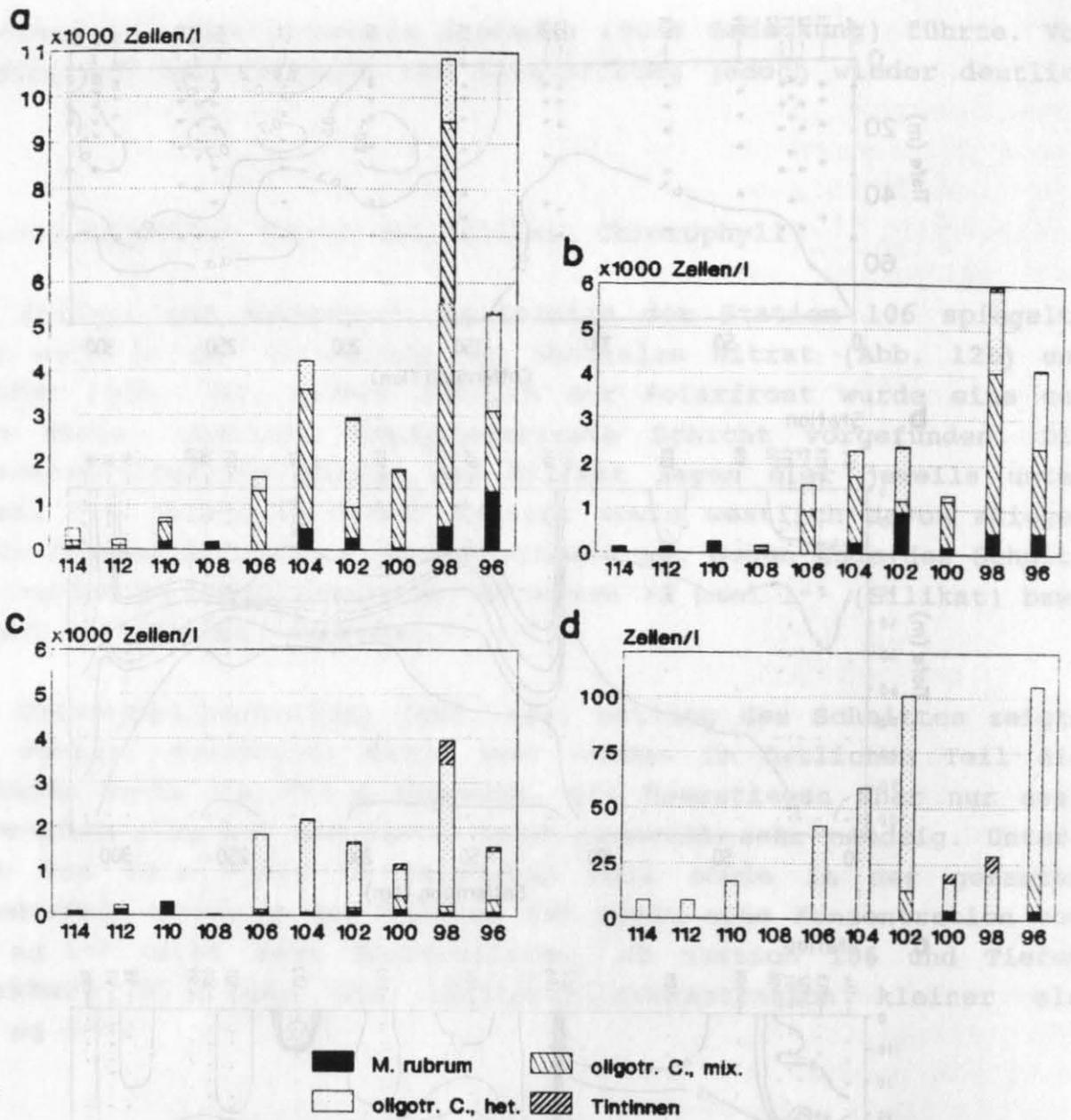


Abb. 13: Verteilungen der Ciliaten in den vier Standardtiefen 0 (a), 20 (b), 40 (c) und 100 (d) m auf Schnitt 3. Abkürzungen: wie in Abb. 7.

Tab. 4: Übersicht über die relativen Anteile der Ciliatengruppen (in %) sowie über die maximalen Gesamtzählfehler (nach EDLER, 1979)

Schnitt: 3

Tiefe:	Station:	114	112	110	108	106	104	102	100	98	96
0 m											
Zellen gezählt		45	22	167	32	31	80	56	171	103	101
max. Fehler (%)		30	44	16	37	37	23	27	16	20	20
Tintinnen		0	0	0	0	0	0	2	0	0	1
oligotr. C., het.		60	64	13	22	19	15	66	2	13	41
oligotr. C., mix.		27	36	62	6	81	74	23	95	83	34
M. rubrum		13	0	25	72	0	11	9	2	5	25
20 m											
Zellen gezählt		30	32	62	24	58	87	91	285	113	156
Fehler		38	37	26	42	56	22	21	12	19	17
Tintinnen		0	0	0	13	0	0	1	0	1	1
oligotr. C., het.		23	16	16	54	40	25	49	10	31	42
oligotr. C., mix.		7	34	18	0	60	64	11	79	60	46
M. rubrum		70	50	66	33	0	10	38	11	8	12
40 m											
Zellen gezählt		22	56	72	3	69	123	94	132	113	88
Fehler		44	27	24 (>100)		25	18	21	18	19	22
Tintinnen		5	0	0	13	0	1	2	11	14	6
oligotr. C., het.		41	45	8	54	93	97	88	51	81	70
oligotr. C., mix.		0	5	0	0	4	1	3	27	4	18
M. rubrum		55	50	92	33	3	2	6	11	2	6
100 m											
Zellen gezählt		2	2	4	0	10	14	24	5	7	25
max. Fehler (%)	(>100)(>100)			100		67	55	42	92	80	41
Tintinnen		0	0	0		0	0	0	20	0	0
oligotr. C., het.		100	100	100		100	100	88	60	13	80
oligotr. C., mix.		0	0	0		0	0	13	0	83	16
M. rubrum		0	0	0		0	0	0	20	5	4

am stärksten ausgeprägt. Die Zellzahlen lagen in 100 m Tiefe bei maximal 100 Zellen l^{-1} .

Die relativen Anteile auto- bzw. mixotropher Ciliaten (Tab. 4) waren in den oberen 20 m mit Werten zwischen 32 und 97 % generell hoch. Vor allem an Station 98 wurden in 0 und 20 m Tiefe sehr hohe Dichten mixotropher Oligotricher festgestellt. Hier entfielen 83 % aller vorgefundenen Ciliaten auf die Gruppe der mixotrophen Oligotrichen, was einer Zellzahl von knapp 9000 l^{-1} entspricht. Wurden hier die höchsten Absolutwerte gefunden, so stieg an der Nachbarstation 100 ihr relativer Anteil auf 95 % der Gesamtpopulationen. M. rubrum war in Bezug auf die absoluten Zelldichten demgegenüber oft von untergeordneter Bedeutung, erreichte jedoch relative Anteile von maximal 92 % in 40 m Tiefe der Station 110.

Mit der Tiefe nahmen vor allem die mixotrophen Oligotrichen ab, in 40 und 100 m Tiefe waren sie fast bedeutungslos. Demgegenüber nahm die relative Bedeutung der heterotrophen Oligotrichen zu, an Station 104 und 106 wurden von ihnen in 40 m Tiefe sogar mehr gefunden als in Oberflächennähe. In 100 m Tiefe dominierten sie an allen Stationen deutlich über alle anderen Gruppen.

Die Tintinnen waren, ähnlich wie bereits auf den Schnitten 1 und 2, kaum in den Proben vertreten, sie erreichten jedoch an Station 98 in 40 m Tiefe mit mehr als 500 Zellen l^{-1} die höchste Dichte aller beprobten Stationen der Reise. Hier war ihre Population stark von Acanthostomella norvegica dominiert.

4. 2 Die Reise MET 8

4.2.1 Der Schnitt 4

4.2.1.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie

Dieser zonale Schnitt erstreckte sich zwischen den Stationen 607 und 616 auf der Breite von 74° N. Er hatte eine Gesamtlänge von 700 km.

Die Abb. 14a und 14b zeigen in seinem östlichen Teil bis etwa zur Station 611 hohe Temperaturen (>3 °C) und Salzgehalte ($S>34,9$) in den oberen 100 m der Wassersäule, die dem AW des Westspitzbergenstromes zuzuschreiben waren. Westlich der Station 611 nahmen Temperatur und Salzgehalt oberhalb von 40 m Tiefe schnell ab auf Werte unter 0 °C bzw. 34,4. Dabei lag PW über AIW.

4.2.1.2 Chlorophyll

Die Chlorophyllkonzentrationen (Abb. 14c) entlang des Schnittes waren mit Maximalwerten von $0,19 \mu\text{g l}^{-1}$ insgesamt sehr niedrig. Eine Abnahme mit der Tiefe war nur westlich der Station 612 zu verzeichnen, wo unterhalb von 70 bis 80 m (an Station 614 allerdings unterhalb 30 m) Werte $<0,1 \mu\text{g l}^{-1}$ gemessen wurden.

4.2.1.3 Epifluoreszenzzählungen

Die Stationen 619, 627 und 630 werden hier dem Schnitt 4 zugeordnet, obwohl sie geringfügig weiter südlich des Hauptschnittes lagen.

Konnten die auf der Reise ARK V/2 gefundenen Ciliaten noch in vier Gruppen (M. rubrum, mixo- und heterotrophe Ciliaten sowie Tintinnen) eingeordnet werden, so machte das regelmäßige Antreffen gänzlich anderer Formen deren Einordnung in zwei weitere Kategorien erforderlich. Sie wurden als haptoride sowie sonstige Ciliaten bezeichnet. Beide beherbergen ausschließlich heterotrophe Vertre

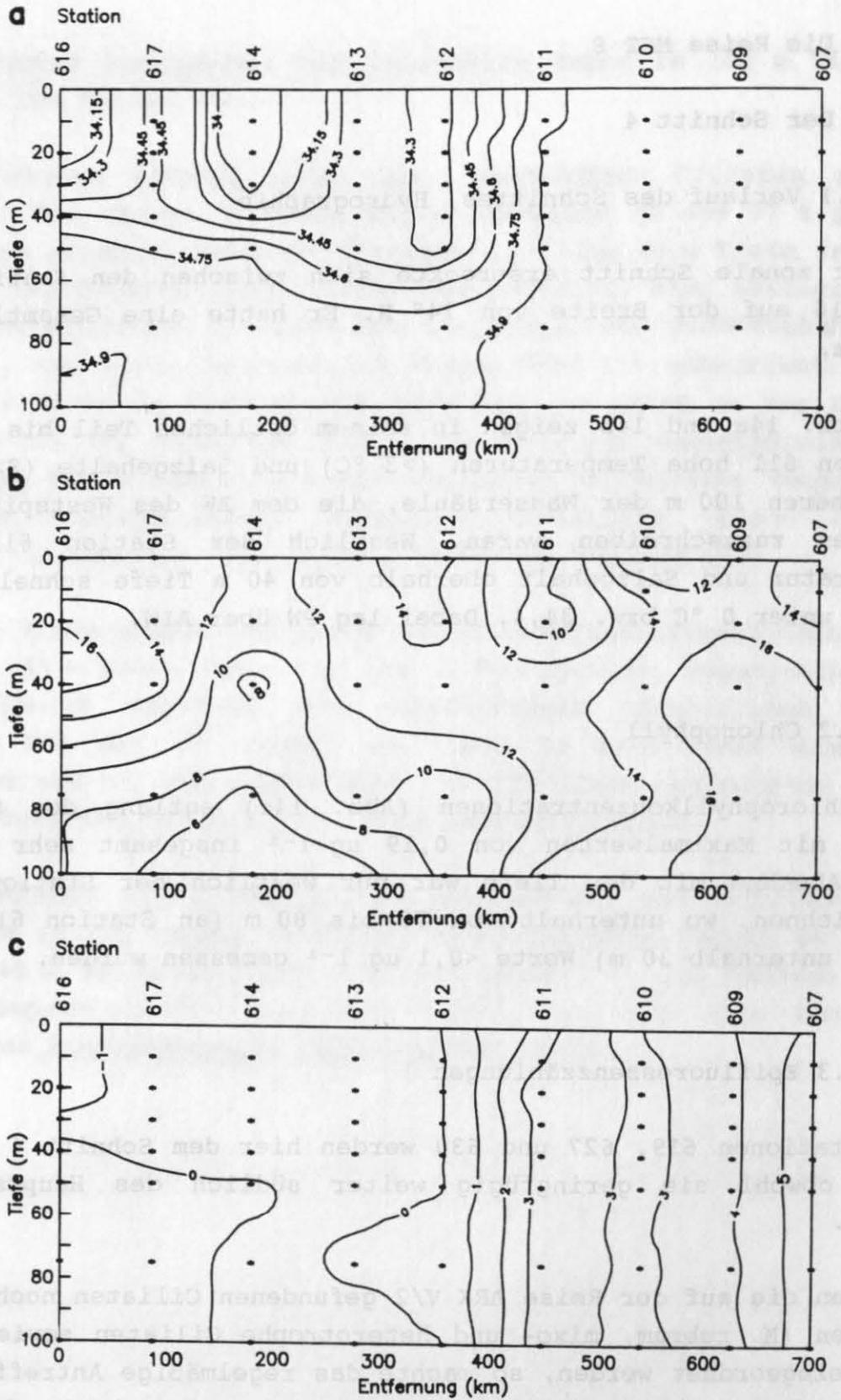


Abb. 14: Verteilungen von Temperatur (a; in °C), Salzgehalt (b) und Chlorophyll (c; $\cdot 10^{-2} \mu\text{g l}^{-1}$) auf Schnitt 4.

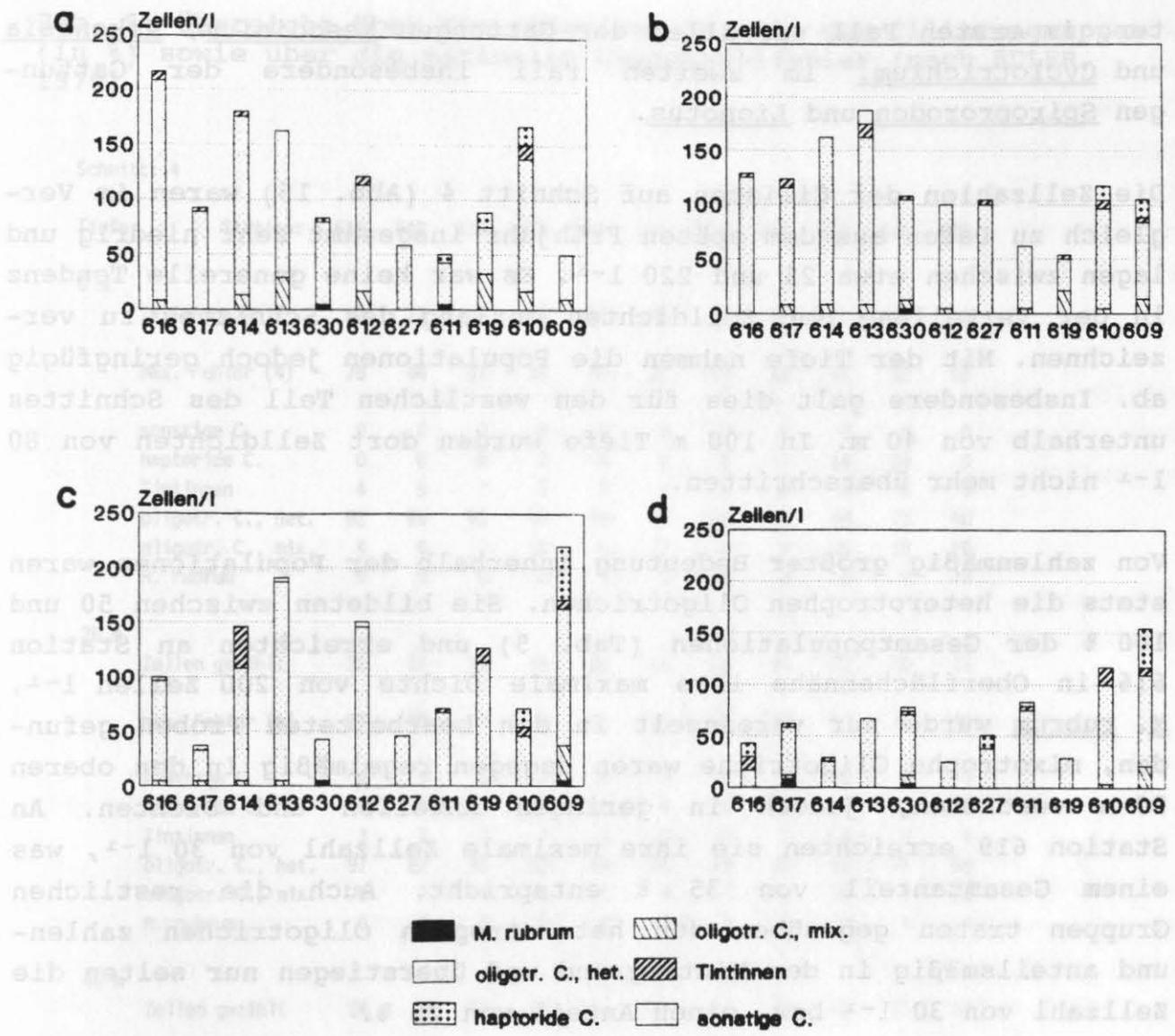


Abb. 15: Verteilungen der Ciliaten in den vier Standardtiefen 0 (a), 20 (b), 40 (c) und 100 (d) m auf Schnitt 4. Abkürzungen: wie in Abb. 7, jedoch zusätzlich: haptoride C.: haptoride Ciliaten. sonstige C. : sonstige Ciliaten

ter, im ersten Fall vor allem der Gattungen Mesodinium, Askenasia und Cyclotrichium, im zweiten Fall insbesondere der Gattungen Spiroprorodon und Lionotus.

Die Zellzahlen der Ciliaten auf Schnitt 4 (Abb. 15) waren im Vergleich zu Daten aus dem späten Frühjahr insgesamt sehr niedrig und lagen zwischen etwa 25 und 220 l^{-1} . Es war keine generelle Tendenz in der Verteilung der Zelldichten entlang des Schnittes zu verzeichnen. Mit der Tiefe nahmen die Populationen jedoch geringfügig ab. Insbesondere galt dies für den westlichen Teil des Schnittes unterhalb von 40 m. In 100 m Tiefe wurden dort Zelldichten von 80 l^{-1} nicht mehr überschritten.

Von zahlenmäßig größter Bedeutung innerhalb der Populationen waren stets die heterotrophen Oligotrichen. Sie bildeten zwischen 50 und 100 % der Gesamtpopulationen (Tab. 5) und erreichten an Station 616 in Oberflächennähe ihre maximale Dichte von 200 Zellen l^{-1} . M. rubrum wurde nur vereinzelt in den bearbeiteten Proben gefunden, mixotrophe Oligotriche waren dagegen regelmäßig in den oberen 20 m vertreten, jedoch in geringen Anteilen und Dichten. An Station 619 erreichten sie ihre maximale Zellzahl von 30 l^{-1} , was einem Gesamtanteil von 35 % entspricht. Auch die restlichen Gruppen traten gegenüber den heterotrophen Oligotrichen zahlen- und anteilmäßig in den Hintergrund und überstiegen nur selten die Zellzahl von 30 l^{-1} bzw. einen Anteil von 25 %.

4.2.2 Der Schnitt 5

4.2.2.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie

Der Verlauf dieses Schnittes konnte in zwei Abschnitte untergliedert werden (vergl. Abb. 2c). Der erste Teil verlief annähernd meridional zwischen $71^{\circ} 31' N$ und $4^{\circ} W$ (St. 650) sowie $77^{\circ} 41' N$ und $1^{\circ} E$ (Station 664). Im zweiten Teil knickte er zonal nach Osten ab und endete bei Station 669 auf $77^{\circ} 45' N$ und $9^{\circ} 56' E$. Seine Länge umfaßte 695 km im ersten und weitere 204 km im zweiten Teil. Die etwas westlich des eigentlichen Schnittes gelegenen Stationen 657 und 658 werden hier mit aufgeführt.

Tab. 5: Übersicht über die relativen Anteile der Ciliatengruppen (in %) sowie über die maximalen Gesamtzählfehler (nach EDLER, 1979)

Schnitt: 4

Tiefe:	Station:	616	617	614	613	630	612	627	611	619	610	609
0 m												
	Zellen gezählt	52	22	43	40	20	31	14	12	21	40	5
	max. Fehler (%)	28	44	31	32	46	37	55	60	45	32	92
	sonstige C.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	haptoride C.	0	0	0	3	5	6	0	17	14	10	0
	Tintinnen	4	5	2	0	0	6	0	0	0	8	0
	oligotr. C., het.	92	95	91	80	90	74	100	75	48	73	80
	oligotr. C., mix.	4	0	7	18	0	13	0	0	38	10	20
	M. rubrum	0	0	0	0	5	0	0	8	0	0	0
20 m												
	Zellen gezählt	31	30	39	45	26	24	25	15	13	28	25
	max. Fehler (%)	37	38	33	30	41	42	41	52	57	39	41
	sonstige C.	0	0	0	7	0	0	0	0	0	0	0
	haptoride C.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	11	16
	Tintinnen	3	7	0	7	4	0	4	0	8	7	4
	oligotr. C., het.	97	87	95	82	85	96	96	93	54	79	68
	oligotr. C., mix.	0	7	5	4	8	4	0	7	38	4	12
	M. rubrum	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
40 m												
	Zellen gezählt	24	9	35	46	10	36	11	17	30	17	53
	max. Fehler (%)	42	71	35	30	67	34	63	49	38	49	27
	sonstige C.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	haptoride C.	4	11	0	2	0	3	0	0	0	24	23
	Tintinnen	0	0	26	0	0	0	0	0	10	12	4
	oligotr. C., het.	92	78	71	95	90	97	100	93	90	65	57
	oligotr. C., mix.	4	11	3	2	0	0	0	7	0	0	15
	M. rubrum	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	2
100 m												
	Zellen gezählt	10	15	7	16	19	6	12	20	7	29	37
	max. Fehler (%)	67	52	80	50	47	85	60	46	80	38	34
	sonstige C.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	haptoride C.	30	0	0	0	5	0	25	5	0	3	24
	Tintinnen	30	7	14	0	5	0	0	5	0	14	5
	oligotr. C., het.	40	73	86	100	74	100	75	90	100	79	57
	oligotr. C., mix.	0	7	0	0	11	0	0	0	0	3	14
	M. rubrum	0	13	0	0	5	0	0	0	0	0	0

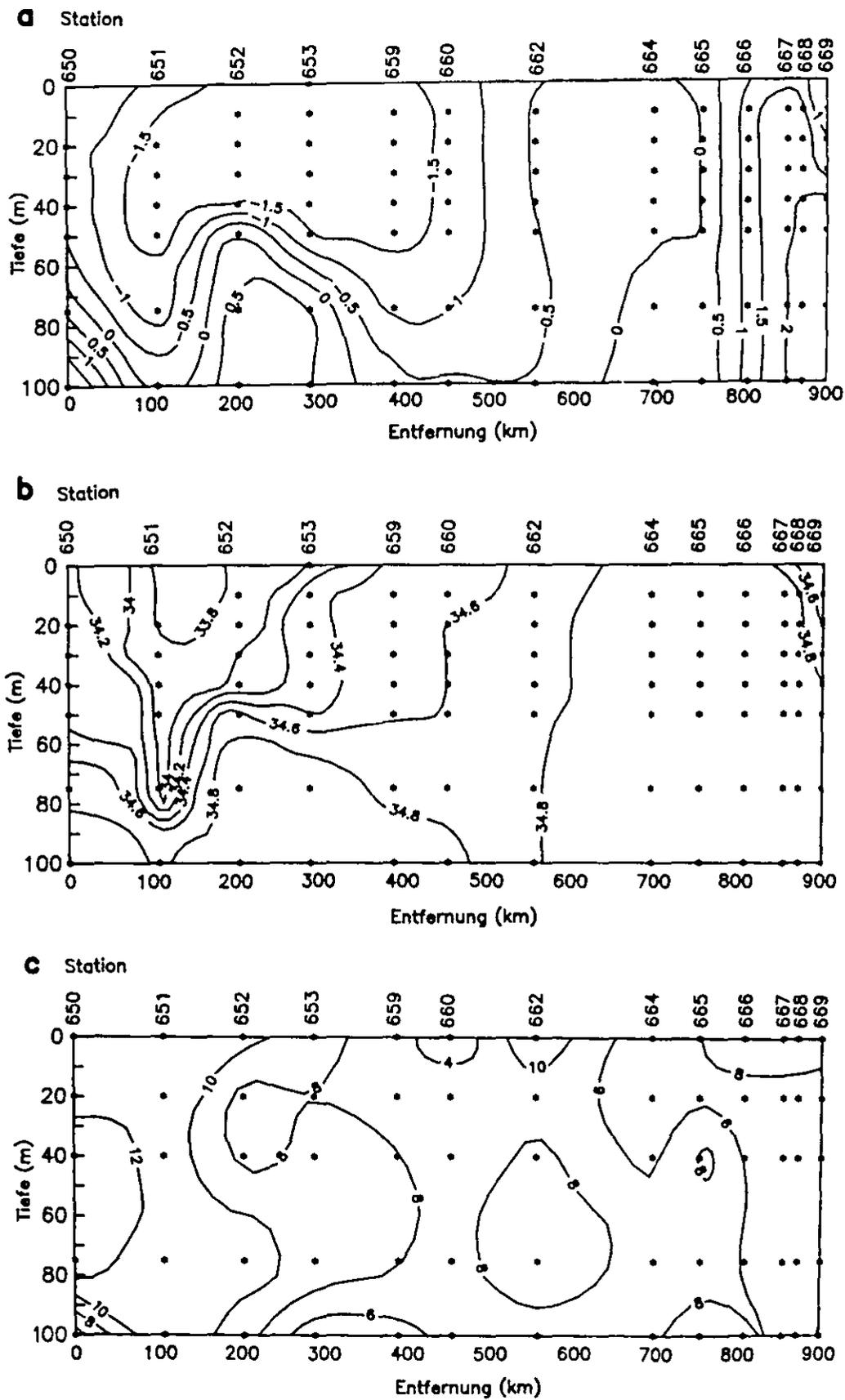


Abb. 16: Verteilungen von Temperatur (a; in °C), Salzgehalt (b) und Chlorophyll (c; $\cdot 10^{-2} \mu\text{g l}^{-1}$) auf Schnitt 5.

Die Temperatur- und Salzgehaltsverteilungen (Abb. 16a und 16b) zeigen PW zwischen den Stationen 650 und 653 in den oberen 40 bis 80 m der Wassersäule, welches AIW überlagert. An den Stationen 651 bis 658 wurde an der Oberfläche treibendes Pfannkucheneis vorgefunden. Die Neueisbildung hatte hier also bereits eingesetzt. Die Größe der einzelnen Platten erreichte an Station 657 das Maximum mit mehreren Metern im Durchmesser. Hier wurde wahrscheinlich der Jan-Mayen-Strom gekreuzt.

Nördlich der Station 653 wurde das PW von AIW abgelöst, welches bis zur Station 665 die oberen 100 m der Wassersäule bildete. Östlich dieser Station trat der Schnitt in AW des Westspitzbergenstromes ein.

Die Stationen 657 und 658 zeigten unterhalb von 15 m einen sehr kalten Mischwasserkörper mit Temperaturen von $-1,7\text{ }^{\circ}\text{C}$ und Salzgehalten zwischen 34,4 und 34,9.

4.2.2.2 Chlorophyll

Die Chlorophyllverteilung (Abb. 16c) zeigt innerhalb der allgemein sehr niedrigen Konzentrationen von maximal $0,12\text{ }\mu\text{g l}^{-1}$ die höchsten Werte an den südlichen Stationen des Schnittes. Nach Norden und Westen hin nahm der Chlorophyllgehalt von mehr als $0,1\text{ }\mu\text{g l}^{-1}$ auf weniger als $0,06\text{ }\mu\text{g l}^{-1}$ ab.

4.2.2.3 Epifluoreszenzzählungen

Die Zellzahlen (Abb. 17) lagen auf diesem Schnitt zwischen etwa 50 und 450 Ciliaten l^{-1} . Die höchsten Dichten wurden dabei in 20 m Tiefe zwischen den Stationen 650 und 657 gefunden, wo die Populationen aus mindestens 200 Zellen l^{-1} bestanden. Eine Abnahme der Zellzahlen mit der Tiefe war insbesondere in diesem Teil zu beobachten, in 100 m Tiefe lagen sie hier unter 100 l^{-1} . Im nördlichen und nordöstlichen Teil des Schnittes waren die Zellzahlen dagegen an allen Stationen mit Ausnahme von 664 und 669 in allen Tiefen gering ($<150\text{ Zellen l}^{-1}$).

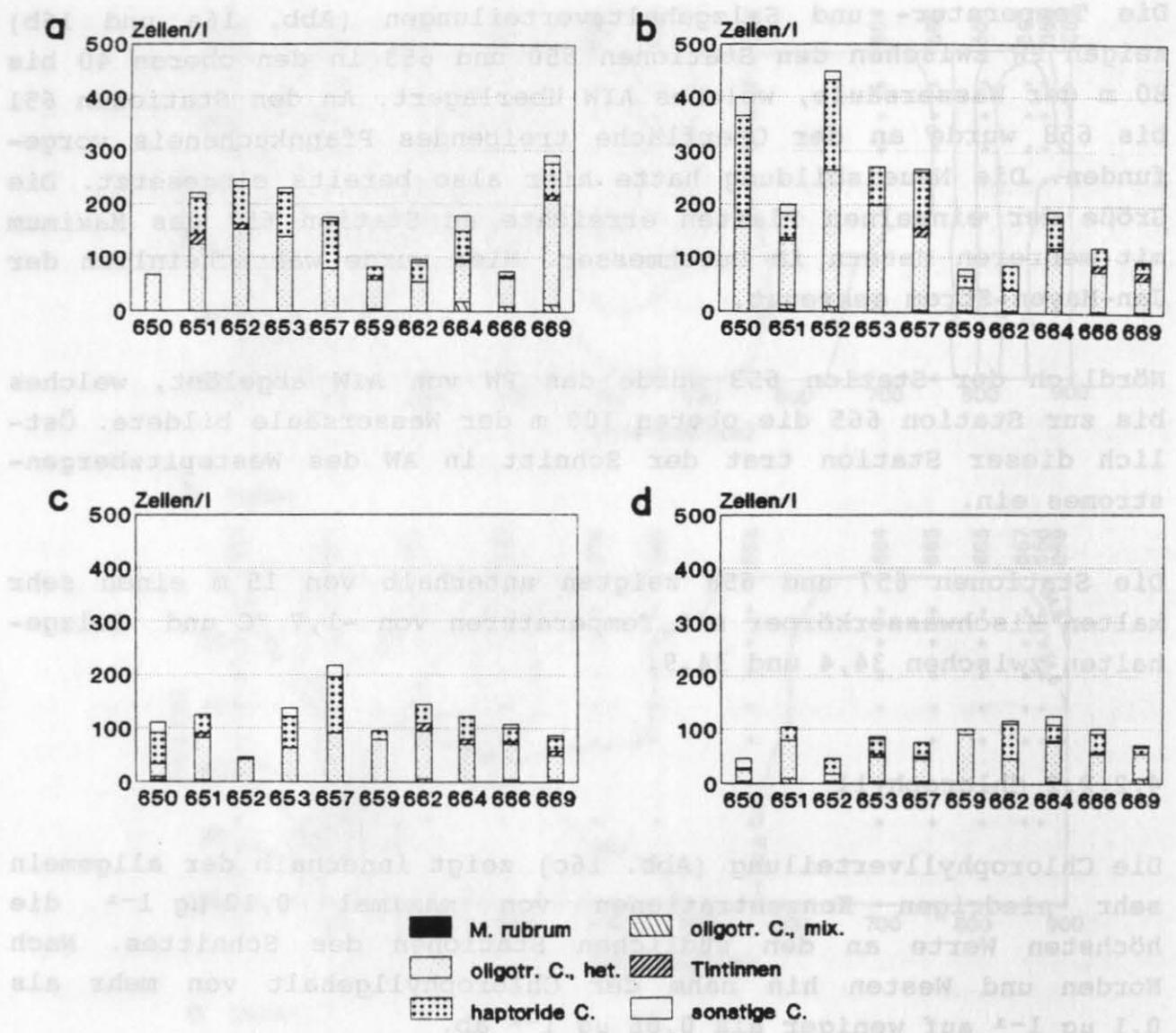


Abb. 17: Verteilungen der Ciliaten in den vier Standardtiefen 0 (a), 20 (b), 40 (c) und 100 (d) m auf Schnitt 5. Abkürzungen: wie in Abb. 7 und 15.

Heterotrophe Oligotriche stellten im allgemeinen die größten Anteile an den Gesamtpopulationen (Tab. 6). Hohe Anteile erreichten jedoch auch die haptoriden Ciliaten. Sie vermochten in einigen Proben die Oligotrichen zu übertreffen, so z. B. an Station 650 in 20 m Tiefe, wo 200 Haptoride und 150 heterotrophe Oligotriche l^{-1} zusammen 90 % der Gesamtpopulationen bildeten. M. rubrum sowie mixotrophe Oligotriche waren zahlen- und anteilmäßig unbedeutend. Ähnliches galt für die verbleibenden Gruppen.

4.2.3 Der Schnitt 6

4.2.3.1 Verlauf des Schnittes, Hydrographie

Dieser ca. 460 km lange Schnitt umfaßte Stationen zwischen den Nummern 678 bis 691. Er verlief aus dem zentralen Teil des Grönlandseewirbels (Station 678, 75° N, $0^{\circ} 51'E$) in Richtung SSW bis auf die Breite von 71° N.

Die Temperatur- und Salzgehaltsverteilungen (Abb. 18a und 18b) zeigen zwischen den Stationen 678 und 687 kaltes ($<-1,5^{\circ}C$), salzärmeres ($S<34,6$) AIW in den oberen 100 m der Wassersäule. An der Station 687 hatte es aufgrund seines niedrigen Salzgehaltes von weniger als 34,4 polaren Charakter. Hier und auch an den ersten beiden Stationen wurde Neueisbildung in Form von Pfannkucheneis beobachtet. Südöstlich der Station 687 nahmen Temperatur und Salzgehalte schnell zu, und es wurde die Arktisfront passiert. An den Stationen 690 und 691 bildete AW die oberen 100 m der Wassersäule.

4.2.3.2 Chlorophyll

Die über die Tiefe homogen verteilten Chlorophyllkonzentrationen (Abb. 18c) waren generell sehr niedrig und erreichten nur an Station 689 Werte über $0,1 \mu g l^{-1}$.

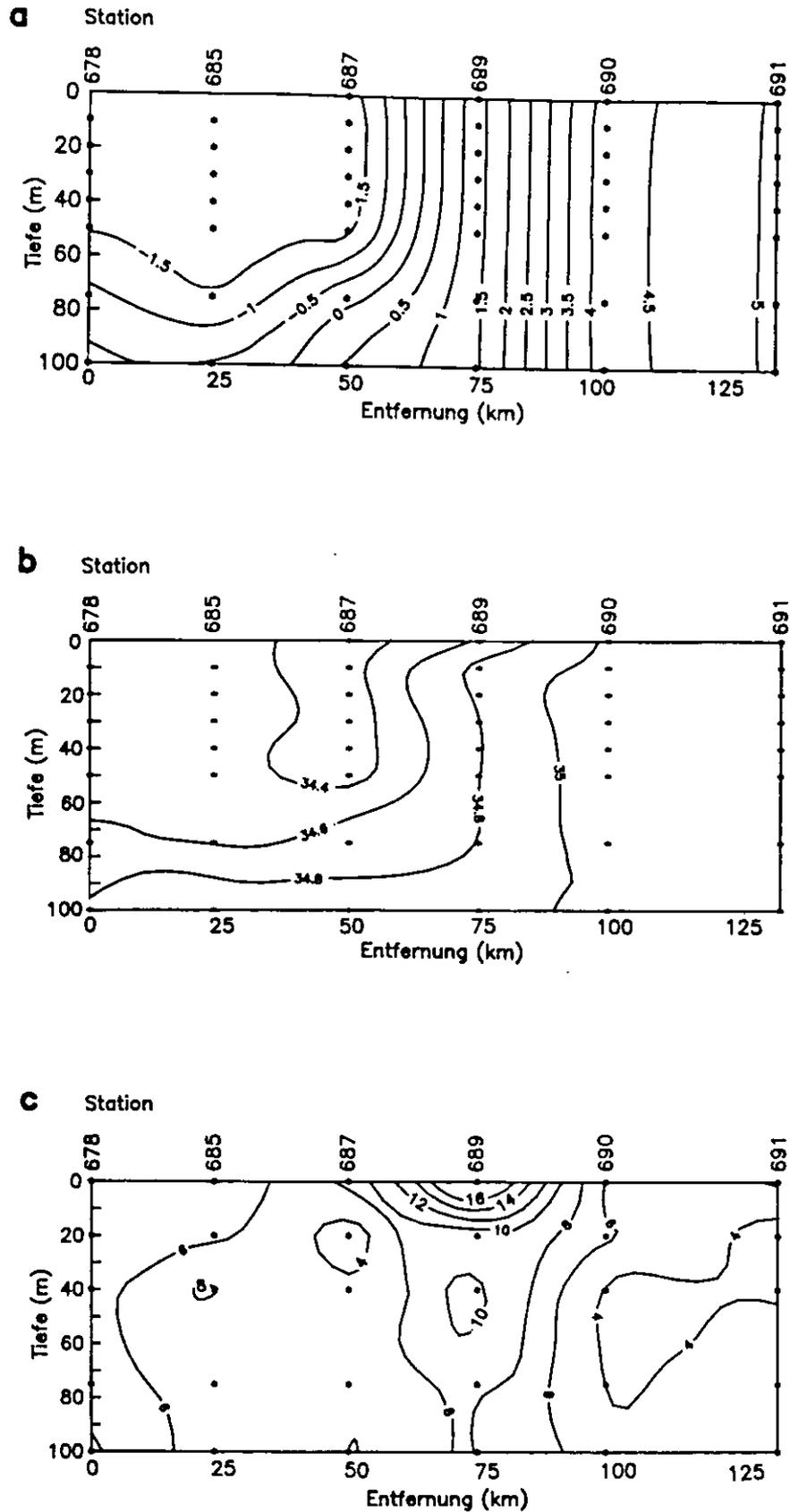


Abb. 18: Verteilungen von Temperatur (a; in °C), Salzgehalt (b) und Chlorophyll (c; $\cdot 10^{-2} \mu\text{g l}^{-1}$) auf Schnitt 6.

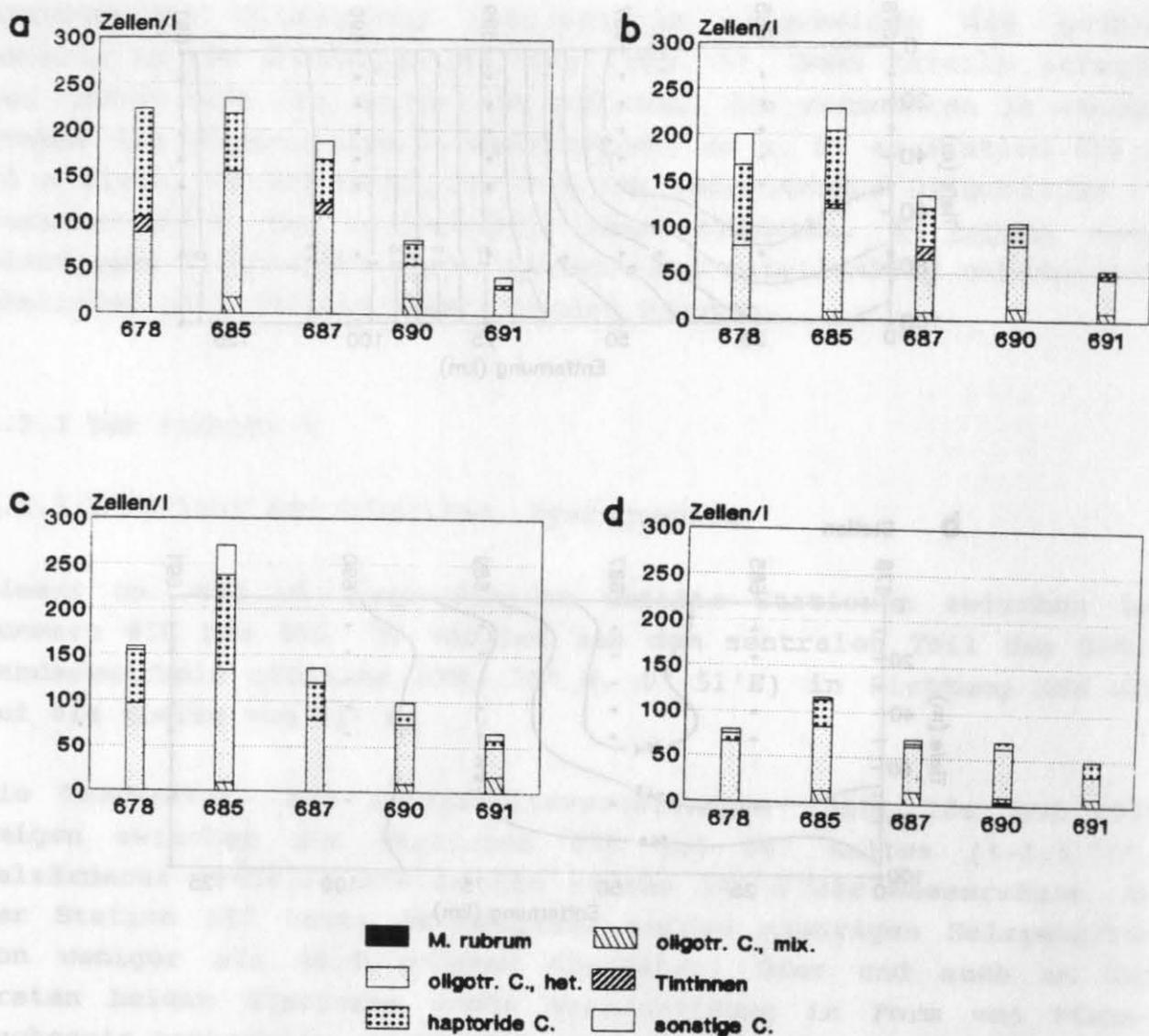


Abb. 19: Verteilungen der Ciliaten in den vier Standardtiefen 0 (a), 20 (b), 40 (c) und 100 (d) m auf Schnitt 6. Abkürzungen: wie in Abb. 7 und 15.

Abb. 18: Verteilungen von Temperatur (°C), Salzgehalt (‰) und Chlorophyll ($\mu\text{g l}^{-1}$) auf Schnitt 6.

Tab. 7: Übersicht über die relativen Anteile der Ciliatengruppen (in %) sowie über die maximalen Gesamtzählfehler (nach EDLER, 1979)

Schnitt: 6

Tiefe:	Station:	678	685	687	690	691
0 m						
	Zellen gezählt	53	56	46	19	10
	max. Fehler (%)	27	27	30	47	67
	sonstige C.	0	5	7	5	20
	haptoride C.	54	27	30	26	10
	Tintinnen	8	0	7	0	0
	oligotr. C., het.	40	59	56	47	70
	oligotr. C., mix.	0	7	0	21	0
	M. rubrum	0	0	0	0	0
20 m						
	Zellen gezählt	48	55	32	25	13
	max. Fehler (%)	29	27	37	41	57
	sonstige C.	17	11	9	4	0
	haptoride C.	43	35	32	20	8
	Tintinnen	0	2	9	0	8
	oligotr. C., het.	40	49	44	64	69
	oligotr. C., mix.	0	4	6	12	15
	M. rubrum	0	0	0	0	0
40 m						
	Zellen gezählt	38	65	33	24	16
	max. Fehler (%)	33	25	36	42	50
	sonstige C.	3	13	6	4	13
	haptoride C.	37	38	36	20	12
	Tintinnen	0	0	0	0	0
	oligotr. C., het.	61	46	58	67	50
	oligotr. C., mix.	0	3	0	8	25
	M. rubrum	0	0	0	0	0
100 m						
	Zellen gezählt	18	28	17	17	12
	max. Fehler (%)	48	39	49	49	60
	sonstige C.	0	0	0	0	0
	haptoride C.	12	29	12	12	34
	Tintinnen	0	0	0	0	0
	oligotr. C., het.	89	61	71	76	50
	oligotr. C., mix.	0	11	18	6	17
	M. rubrum	0	0	0	6	0

4.2.3.3 Epifluoreszenzzählungen

Die Verteilung der Ciliatenpopulationen entlang des Schnittes (Abb.19) zeigte in allen Tiefen ein recht einheitliches Bild. Im nordwestlichen Teil bis etwa zur Station 687 wurden hohe Werte von bis zu 270 Zellen l^{-1} gefunden, die gegen Ende des Schnittes auf etwa 50 l^{-1} zurückgingen. An der Station 685 wurden stets die maximalen Dichten festgestellt. In 100 m Tiefe überschritt die Zellzahl nur an dieser Station den Wert von 100 l^{-1} geringfügig, eine Abnahme der Gesamtzahlen mit der Tiefe unterhalb von 40 m war somit deutlich feststellbar.

Die gezählten Ciliaten entstammten zumeist der Gruppe der heterotrophen Oligotrichen, auf die in den meisten Fällen mehr als 50 % der Gesamtpopulationen entfielen (Tab. 7). Mixotrophe Oligotriche wurden auf diesem Schnitt zwar in vergleichsweise hohen Anteilen von bis zu 25 % gefunden, ihre Gesamtzahlen aber lagen bei maximal 20 l^{-1} . M. rubrum wurde nur in einer Probe überhaupt gefunden. Die restlichen Anteile entfielen auf Tintinnen, sonstige und vor allem haptoride Ciliaten. Letztere waren in 0 und 20 m Tiefe der Station 678 sogar in größeren Abundanzen vertreten als die heterotrophen Oligotrichen.

4.3 Zusammenfassung der Ergebnisse aus Epifluoreszenzzählungen

Die im späten Frühjahr auf der Reise ARK V/2 durchgeführten Epifluoreszenzzählungen zeigten hohe Ciliatendichten von einigen hundert bis zu mehreren tausend Zellen l^{-1} in den oberen Wasserschichten. Höhere Zellzahlen wurden in Mischwasserkörpern oder im PW an Stationen mit fehlender oder nur geringer Eisbedeckung vorgefunden. Unterhalb einer Tiefe von 40 m nahm die Abundanz der Ciliaten auf wenige Zellen l^{-1} ab.

Auf dieser Reise im späten Frühjahr war der Anteil der auto- und mixotrophen Ciliaten an den Gesamtpopulationen generell hoch in den oberen 20 m der Wassersäule. In einigen Fällen konnten diese beiden Gruppen die Gesamtpopulationen fast ganz dominieren. Ihre

Anteile nahmen mit der Tiefe deutlich ab. Tintinnen waren an allen Stationen sehr selten.

Demgegenüber lieferten die Ergebnisse der im Herbst genommenen Proben ein völlig unterschiedliches Bild. Die Gesamtciliatenzahlen waren insgesamt erheblich niedriger und erreichten nur wenige hundert Zellen l^{-1} , die mit der Tiefe geringfügig abnahmen. Die Zusammensetzung der Populationen im Herbst unterschied sich deutlich von denen des späten Frühjahrs. M. rubrum und mixotrophe Oligotriche waren vergleichsweise selten, an ihre Stelle traten heterotrophe Formen aus der Gruppe der Oligotrichen sowie vor allem der Haptoriden. Letztere fehlten im Plankton des späten Frühjahrs völlig.

4.4 Lichtmikroskopische Untersuchungen mittels QPS

4.4.1 Zusammensetzung der Proben nach Arten und Formen

Tab. 8 enthält eine Übersicht über die in den Proben von 10 Stationen gefundenen Ciliaten. Insgesamt konnten etwa 60 verschiedene Ciliaten unterschieden werden, eine Bestimmung gelang aber vielfach nur bis zum Niveau von Gattungen, in wenigen Fällen konnte nur eine Einordnung in höhere taxonomische Einheiten erfolgen. Unsichere Bestimmungen sind mit einem Fragezeichen versehen.

Aus der Tabelle wird ersichtlich, daß etwa 45 Arten von nackten Ciliaten 15 Tintinnenarten gegenüberstanden. Von 4 Tintinnenarten (Acanthostomella norvegica, Parafavella gigantea, P. edentata und P. sp.) wurden in den Proben Cysten gefunden. Innerhalb der nackten Ciliaten dominierten hinsichtlich ihrer Formenvielfalt die Oligotrichen über alle anderen Gruppen. Eine Übersicht über die Häufigkeit der Ciliaten in den Proben gibt Tab. 8. Als Maß für die Häufigkeit wurde hier einerseits die Präsenz, das heißt die Anzahl der Proben (von 40 bearbeiteten), in denen der betreffende Ciliat gefunden wurde, sowie andererseits die Abundanz, das heißt die Summe aller gezählten Zellen dieser Art aus allen Proben verwendet.

Tab. 8: Häufigkeit der Ciliaten in den QPS-Proben und ihr Anteil in % an der Gesamtzahl aller gezählten Ciliaten.

	gefund. Anzahl (Proben von 40)	gezählte Zellen (Summe)	%		gefund. Anzahl (Proben von 40)	gezählte Zellen (Summe)	%
Oligotriche Ciliaten:				Tintinnen:			
<i>Strombidium cf. dalum</i>	33	570	10.9	<i>Acanthostomella norvegica</i>	3	3	0.1
<i>S. compressum</i>	35	507	9.7	<i>Parafavella edentata</i>	4	7	0.1
<i>S. capitatum</i>	28	171	3.3	<i>Parafavella obtusangula</i>	1	1	
<i>S. delicatissimum</i>	39	410	7.8	<i>Parafavella denticulata</i>	1	1	
<i>S. constrictum</i>	10	18	0.3	<i>Parafavella sp.</i>	1	1	
<i>S. coronatum</i>	3	4	0.1	<i>Ptychocyclis obtusa</i>	8	16	0.3
<i>S. sp. (S. cornucop.?)</i>	28	112	2.1	<i>Ptychocyclis minor</i>	1	1	
<i>S. tressum (?)</i>	2	10	0.2	<i>Salpingella curta</i>	9	18	0.3
<i>S. conicum (?)</i>	7	13	0.2	<i>Salpingella secata</i>	4	4	0.1
<i>S. crassulum (?)</i>	2	3	0.1	<i>Salpingella acuminata (?)</i>	1	1	
<i>S. wulffi (?)</i>	2	2		<i>Salpingella sp.</i>	9	14	0.3
<i>S. sp. (unidentif.)</i>	36	122	2.3	<i>Salpingacantha undata</i>	1	1	
<i>Laboea strobila</i>	5	7	0.1	<i>Amphorides amphora</i>	1	1	
				<i>Eutintinnus sp.</i>	2	2	
				<i>Cymatocylis sp.</i>	1	1	
<i>Tontonia ovalis</i>	13	25	0.5	Cysten:			
<i>T. gracillima</i>	2	2		<i>Acanthostomella norvegica</i>	3	6	0.1
<i>T. poopsia</i>	1	1		<i>Parafav. sp.</i>	1	1	
<i>T. appendiculariformis</i>	1	1		<i>Parafav. gigantea</i>	1	4	0.1
<i>T. cf. caudata</i>	4	7	0.1	<i>Parafav. edentata</i>	1	4	0.1
<i>T. sp.</i>	1	1		(leere Gehäuse)			
<i>Leegardiella ovalis</i>	31	131	2.5	Haptorida:			
<i>L. sol</i>	25	47	0.9	<i>Didinium gargantua</i>	2	2	
<i>L. sp. A</i>	17	28	0.5	<i>Mesodinium rubrum</i>	23	84	1.6
<i>L. sp. B</i>	6	12	0.2	- <i>Myrianecta rubra</i>			
<i>L. sp. C</i>	6	8	0.2	<i>Mesodinium cf. pulex</i>	22	113	2.2
<i>L. sp. D</i>	3	7	0.1	<i>Mesodinium sp. A</i>	30	155	3
<i>Strobilidium marinum</i>	2	2		<i>Mesodinium sp. B</i>	2	5	0.1
<i>S. spiralis</i>	6	11	0.2	<i>Cyclotrichium cf. cyklokaryon</i>	18	38	0.7
<i>S. multinucleatum</i>	8	8	0.2	<i>Cyclotrichium sp. A</i>	37	302	5.8
<i>S. sp. A</i>	9	9	0.2	<i>Cyclotrichium sp. B</i>	3	4	0.1
<i>S. epacrum</i>	3	3	0.1	<i>Cyclotrichium sp. C</i>	5	6	0.1
<i>Lohmanniella sp.</i>	40	367	7	<i>Askenasia sp.</i>	37	910	17.3
				<i>Enchelys gracilis (?)</i>	5	6	0.1
				sonstige Ciliaten:			
				<i>Spiroprorodon sp.</i>	29	74	1.4
				<i>Lionotus (?) sp.</i>	37	664	12.7
				<i>Ciliat A</i>	26	76	1.4
				<i>Ciliat B</i>	11	30	0.6
				<i>Ciliat C</i>	8	20	0.4
				(andere unident.)	21	53	1

In fast allen Proben (mehr als 30 von 40) wurden die Oligotrichen Strombidium cf. dalum, Strombidium delicatissimum, Strombidium compressum, Leegardiella ovalis und Lohmanniella sp., die Haptoriden Cyclotrichium sp. und Askenasia sp. sowie ein unter Vorbehalt als Lionotus sp. bestimmter Ciliat gefunden. Diese acht Arten bildeten etwa 75 % der gezählten Ciliaten überhaupt. Lohmanniella wurde in jeder Probe gefunden, jedoch wurden möglicherweise unter dieser Bezeichnung auch unbekannte Vertreter der nahe verwandten Gattung Strobilidium eingeordnet, die sich von Lohmanniella nicht eindeutig trennen ließen.

4.4.2 Zellzahlen und Biomassen der Ciliaten

In den Abb. 20 und 21 sind die Zellzahlen und Biomassen der in fünf Gruppen eingeteilten Ciliaten dargestellt. Die Einteilung erfolgte in die bereits aus der Darstellung der Epifluoreszenzzählungen bekannten Kategorien, jedoch konnten mixo- und heterotrophe Oligotriche nicht unterschieden werden.

Die über die QPS-Methode ermittelten Zellzahlen lagen zwischen 50 und 1400 Ciliaten l^{-1} . Die Station 691, an der in allen Tiefen weniger als 100 Zellen l^{-1} gefunden wurden, fällt durch die sehr niedrigen Dichten gegenüber allen anderen auf. Die größten Populationen wurden an den Stationen 616 und 613 gezählt, wo in den oberen 40 m der Wassersäule zwischen 1100 und knapp 1400 Zellen l^{-1} anzutreffen waren.

Ein ähnliches Bild liefert die Verteilung der Biomassen (Abb. 21). Niedrige Werte von 100 bis 240 ng C l^{-1} wurden an der Station 691 gefunden, die höchsten Werte wiederum an den Stationen 616 (940 ng C l^{-1} in 20 m Tiefe) und 613 (735 ng C l^{-1} an der Oberfläche).

Zellzahlen und Biomassen stiegen also im Verlauf des Schnittes 4 nach Westen hin an. Innerhalb der Stationen des 5. Schnittes wurden die höchsten Zellzahlen und Biomassen an den Stationen 658 und 662 gefunden.

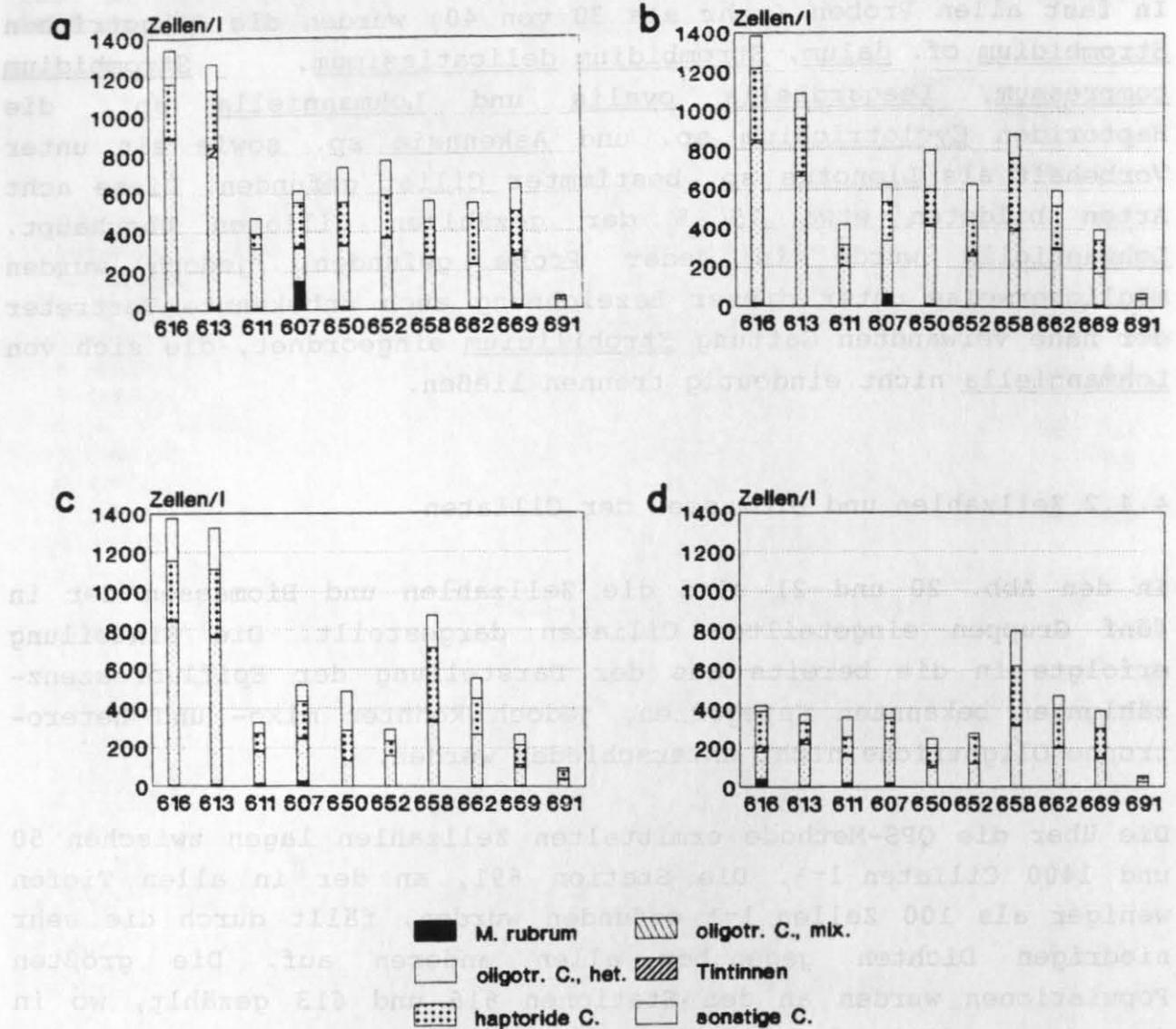


Abb. 20: Abundanzen (Zellen l^{-1}) der Ciliaten in den vier Standardtiefen 0 (a), 20 (b), 40 (c) und 100 m (d) an 10 Stationen, ermittelt über QPS. Abkürzungen: siehe Abb. 15.

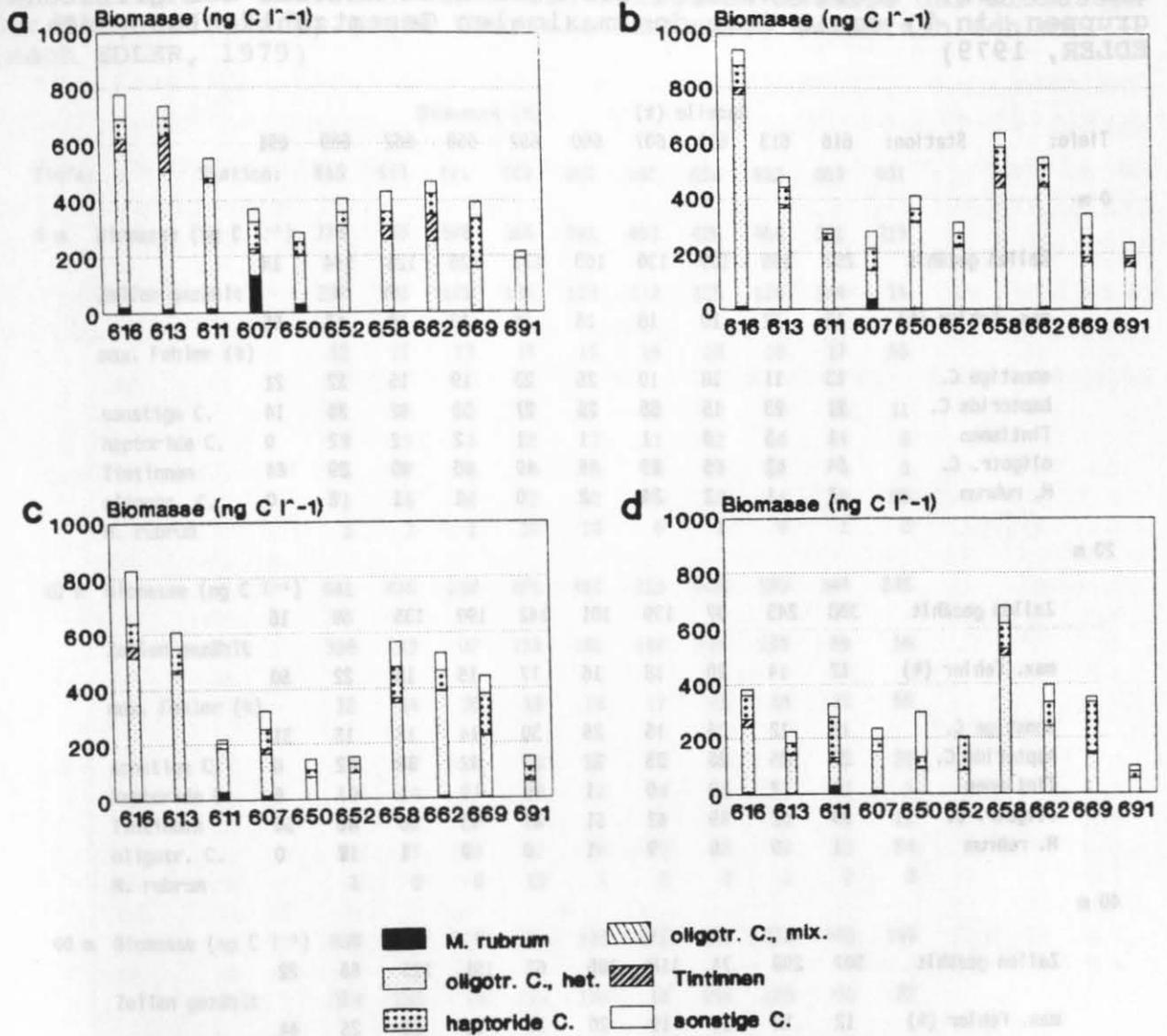


Abb. 21: Biomassen (ng C l⁻¹) der Ciliaten in den vier Standardtiefen 0 (a), 20 (b), 40 (c) und 100 m (d) von 10 Stationen, ermittelt über QPS. Abkürzungen: siehe Abb. 15.

Tab. 9: QPS- Übersicht über die relativen Anteile der Ciliaten-
gruppen (in %) sowie über den maximalen Gesamtzählfehler (nach
EDLER, 1979)

Tiefe:	Station:	Anteile (%)									
		616	613	611	607	650	652	658	662	669	691
0 m											
	Zellen gezählt	297	285	109	136	163	172	126	124	144	14
	max. Fehler (%)	12	12	19	18	16	16	18	18	17	55
	sonstige C.	13	11	18	10	25	23	19	15	22	21
	haptoride C.	21	23	15	36	26	27	33	42	34	14
	Tintinnen	1	3	0	1	1	1	2	2	2	0
	oligotr. C.	64	62	65	29	45	49	46	40	39	64
	M. rubrum	1	1	2	24	2	0	1	1	3	0
20 m											
	Zellen gezählt	308	243	97	139	181	142	199	135	89	16
	max. Fehler (%)	12	14	20	18	16	17	15	18	22	50
	sonstige C.	12	12	25	16	25	30	14	13	15	31
	haptoride C.	27	25	26	33	22	27	42	36	42	6
	Tintinnen	1	2	0	0	1	2	2	1	1	6
	oligotr. C.	59	62	49	42	51	41	43	48	40	56
	M. rubrum	1	0	0	9	1	0	0	1	2	0
40 m											
	Zellen gezählt	307	298	74	118	106	62	191	125	66	22
	max. Fehler (%)	12	12	24	19	20	26	15	18	25	44
	sonstige C.	16	16	19	17	42	21	19	18	26	23
	haptoride C.	22	26	26	36	32	26	42	33	33	41
	Tintinnen	0	1	4	4	0	0	0	1	2	0
	oligotr. C.	61	57	50	42	26	53	39	47	36	32
	M. rubrum	0	1	4	4	0	0	0	1	2	0
100 m											
	Zellen gezählt	93	85	81	88	57	71	179	62	87	15
	max. Fehler (%)	21	22	23	22	27	24	16	26	22	52
	sonstige C.	8	13	30	11	21	6	21	15	23	33
	haptoride C.	44	24	25	25	37	55	38	11	38	33
	Tintinnen	5	6	1	0	4	0	1	2	1	0
	oligotr. C.	33	56	40	59	39	39	40	73	38	33
	M. rubrum	10	1	5	5	0	0	0	0	0	0

Tab. 10: QPS - Übersicht über die relativen Anteile der Biomassen der Ciliaten (in %) sowie über die maximalen Gesamtzählfehler (nach EDLER, 1979)

		Biomasse (%)									
Tiefe:	Station:	616	613	611	607	650	652	658	662	669	691
0 m	Biomasse (ng C l ⁻¹)	778	735	546	366	282	403	426	464	391	215
	Zellen gezählt	297	285	109	136	163	172	126	124	144	14
	max. Fehler (%)	12	12	19	18	16	16	18	18	17	55
	sonstige C.	11	6	13	12	11	13	17	9	15	11
	haptoride C.	9	9	3	26	17	11	12	16	44	0
	Tintinnen	6	17	0	4	0	0	11	21	0	0
	oligotr. C.	71	66	82	22	62	76	59	54	40	88
	M. rubrum	3	2	2	36	10	0	1	0	1	0
20 m	Biomasse (ng C l ⁻¹)	941	476	289	281	411	315	638	550	344	240
	Zellen gezählt	308	243	97	139	181	142	199	135	89	16
	max. Fehler (%)	12	14	20	18	16	17	15	18	22	50
	sonstige C.	6	7	6	23	12	12	8	5	23	21
	haptoride C.	9	14	7	28	11	14	15	12	23	5
	Tintinnen	3	2	0	0	1	1	7	2	4	11
	oligotr. C.	81	77	87	37	76	72	69	80	48	64
	M. rubrum	1	0	0	13	1	0	0	1	2	0
40 m	Biomasse (ng C l ⁻¹)	830	608	219	323	145	152	569	526	443	149
	Zellen gezählt	307	298	74	118	106	62	191	125	66	22
	max. Fehler (%)	12	12	24	19	20	26	15	18	25	44
	sonstige C.	23	10	6	21	27	17	16	12	15	26
	haptoride C.	10	13	8	22	16	20	19	14	33	26
	Tintinnen	5	2	1	6	0	0	3	0	1	6
	oligotr. C.	61	74	73	47	57	63	61	73	50	41
	M. rubrum	1	1	12	5	0	0	0	1	0	0
100 m	Biomasse (ng C l ⁻¹)	382	226	328	235	297	206	680	396	349	98
	Zellen gezählt	93	85	81	88	57	71	179	62	87	15
	max. Fehler (%)	21	22	23	22	27	24	16	26	22	52
	sonstige C.	6	18	15	16	56	2	9	16	5	19
	haptoride C.	24	18	46	19	12	56	13	22	53	26
	Tintinnen	7	1	4	0	1	0	4	0	2	0
	oligotr. C.	61	61	27	61	31	41	74	61	40	55
	M. rubrum	2	1	8	4	0	0	0	0	0	0

Die Zusammensetzung der Populationen und vor allem der Biomassen (Abb. 21 und Tab. 9, 10) zeigte in den meisten Proben eine Dominanz der Oligotrichen über andere Gruppen. So entfielen im Mittel 47 % der Ciliaten und 60 % der Biomassen auf diese Gruppe. In einigen Fällen (z B. in Oberflächennähe der Station 662, an Station 652 in 100 m Tiefe) hatten jedoch haptoride Ciliaten ähnlich hohe oder höhere Anteile. M. rubrum war selten und trug nur bis zu 25 % der Gesamtzahl bzw. 36 % der -biomasse bei (Station 607). Tintinnen waren in Bezug auf ihre Zellzahl und Biomasse im allgemeinen von geringer Bedeutung.

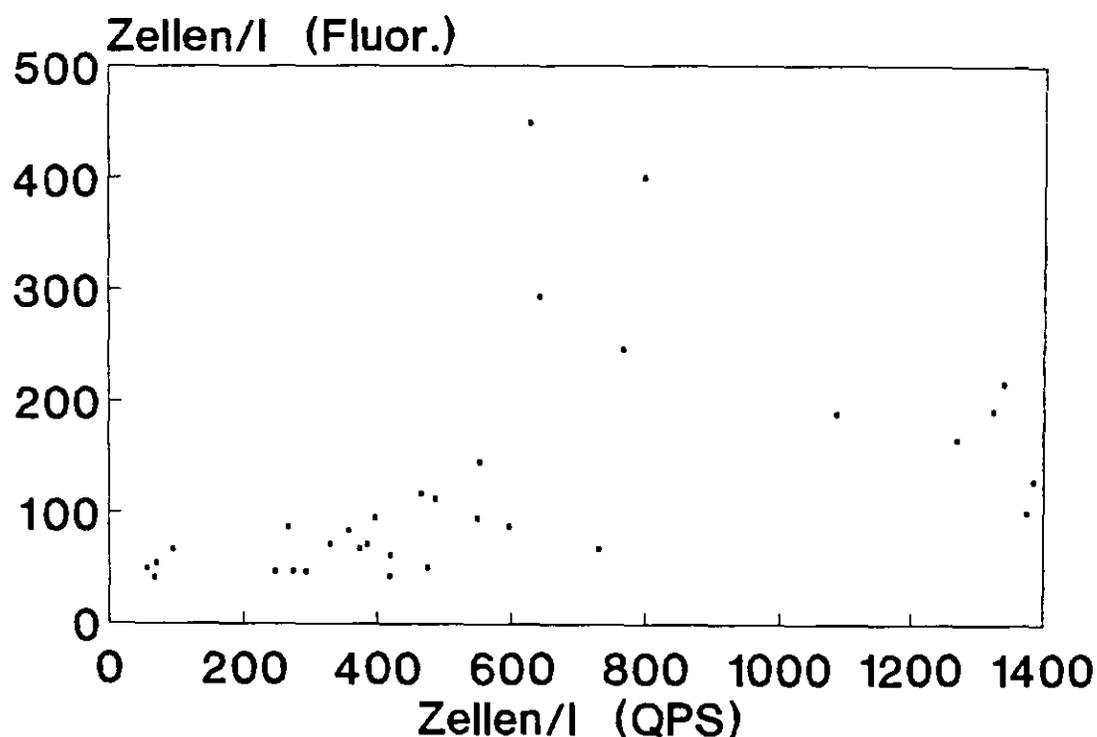


Abb. 22: Vergleich der Gesamtzellzahlen aus QPS- und Epifluoreszenzzählungen von 8 Stationen.

4.4.3 Vergleich der Ergebnisse aus Epifluoreszenzzählungen mit denen der QPS

Von acht Stationen lagen sowohl Epifluoreszenzzählungen als auch QPS-Zählungen vor. Tab. 11 zeigt einen Vergleich der Zählbeute

Tab. 11: QPS - Vergleich mit Epifluoreszenzzählungen (Zellen l⁻¹)

Tiefe:	Oligotr.			hapt. C.			sonst. C.			gesamt:			
	QPS	FL.	%	QPS	FL.	%	QPS	FL.	%	QPS	FL.	%	
0 m	Stat.:												
	616	860	208	24.2	275	0	0	172	0	0	1338	216	16.1
	613	775	162	20.9	293	4	1.4	138	0	0	1268	166	13.1
	611	307	38	12.4	75	8	10.7	84	0	0	475	50	10.5
	650	314	67	21.3	222	0	0	177	0	0	730	67	9.2
	652	367	154	42	218	71	32.6	178	13	7.3	767	246	32.1
	662	222	55	24.8	230	35	15.2	85	5	5.9	549	95	17.3
	669	253	209	82.6	221	61	27.6	137	13	9.5	641	292	45.6
	691	44	29	65.9	13	4	30.8	9	8	88.9	66	41	62.1
20 m	616	820	125	15.2	364	0	0	169	0	0	1384	129	9.3
	613	665	162	24.4	270	0	0	129	13	10.1	1086	188	17.3
	611	202	62	30.7	110	0	0	107	0	0	419	62	14.8
	650	403	158	39.2	177	208	117.5	200	33	16.5	797	399	50.1
	652	257	264	102.7	169	168	99.4	187	16	8.6	626	448	71.6
	662	287	42	14.6	222	45	20.3	75	0	0	596	87	14.6
	669	162	62	38.3	168	16	9.5	53	4	7.5	396	95	24
	691	43	46	107	4	4	100	18	0	0	69	54	78.3
40 m	616	839	96	11.4	301	4	1.3	218	0	0	1375	100	7.3
	613	750	187	24.9	347	4	1.2	209	0	0	1323	191	14.4
	611	166	67	40.4	88	0	0	57	0	0	328	71	21.6
	650	132	29	22	155	58	37.4	199	21	10.6	486	112	23
	652	158	42	26.6	75	4	5.3	58	0	0	291	46	15.8
	662	261	95	36.4	182	35	19.2	101	0	0	552	145	26.3
	669	96	50	52.1	97	24	24.7	56	4	7.1	266	86	32.3
	691	34	50	147.1	40	8	20	17	8	47.1	95	66	69.5
100 m	616	140	17	12.1	182	13	7.1	34	0	0	417	43	10.3
	613	214	67	31.3	85	0	0	48	0	0	372	67	18
	611	140	75	53.6	89	4	4.5	106	0	0	357	83	23.2
	650	100	25	25	88	4	4.5	49	17	34.7	246	46	18.7
	652	119	17	14.3	132	29	22	22	0	0	273	46	16.8
	662	199	46	23.1	196	66	33.7	66	4	6.1	465	116	24.9
	669	145	54	37.2	146	13	8.9	88	4	4.5	383	71	18.5
	691	25	33	132	17	16	94.1	13	0	0	55	49	89.1

beider Methoden sowohl für die Gesamtciliatenzahlen als auch für die Oligotrichen und Haptoriden.

Die Zählbeute der Epifluoreszenzzählungen war im Vergleich zur QPS erheblich niedriger. Zwischen beiden traten Differenzen von bis zu 90 % auf, im Mittel wurden epifluoreszenzmikroskopisch nur etwa 29 % der Zellen aus den parallelen QPS-Proben erfaßt. An der Station 691 war gegenüber allen anderen Stationen die Abweichung in allen Tiefen allerdings erheblich geringer. Hier waren jedoch auch die Gesamtzellzahlen ungewöhnlich klein, so daß die Gesamtzählfehler (50 bis 67 % bei den Epifluoreszenzzählungen und 44 bis 55 % bei der QPS) sehr groß waren.

Abb. 22 zeigt den Vergleich als Punktdiagramm. Eine Korrelation zwischen beiden Zählmethoden anhand der Gesamtciliatenzahlen konnte jedoch nicht gefunden werden ($r=0,46$; $n=32$).

5. Diskussion

Die nachfolgende Diskussion gliedert sich in vier Abschnitte. Zu Beginn erfolgt eine allgemeine, kritische Betrachtung der Methoden. Diese untersucht mögliche Fehler und stellt einen Vergleich an zwischen den Ergebnissen der Epifluoreszenzzählungen und der QPS. Abschließend werden Vor- und Nachteile beider Methoden in Hinsicht auf unterschiedliche Fragestellungen angeführt.

Anschließend wird eine Übersicht über den heutigen Wissensstand bezüglich der Auto- und Mixotrophie bei Ciliaten gegeben, um vor diesem Hintergrund die gefundenen Ergebnisse mit solchen aus anderen Untersuchungen vergleichen zu können. Hierbei soll den Fragen nachgegangen werden, ob die Ergebnisse, insbesondere über die Grade der Auto- und Mixotrophie bei Ciliaten, ungewöhnlich sind und welche Faktoren sie beeinflusst haben könnten. In diesem Zusammenhang wird auf Licht und Nahrungsangebot als bedeutende Parameter eingegangen.

Abschließend soll die Stellung der Ciliaten im pelagischen Nahrungsnetz beleuchtet und ein Ausblick auf weitere mögliche Forschungsansätze und Perspektiven gegeben werden.

5.1 Kritische Betrachtung der Methoden

Alle Schritte von der eigentlichen Probennahme über ihre Fixierung und Weiterverarbeitung bis hin zu ihrer Zählung bergen vielfältige Fehlermöglichkeiten, derer man sich bei der Interpretation der Ergebnisse bewußt sein sollte. Sie sollen im folgenden in chronologischer Weise angesprochen werden.

Die Probennahme entlang der Schnitte erfolgte mit unterschiedlichen Stationsabständen. Die Entfernungen zwischen zwei Stationen eines Schnittes, an denen Epifluoreszenzzählungen durchgeführt wurden, lagen zwischen etwa 10 und 160 km. Diese Horizontalauflösung ist zu gering, um kleinräumige Unterschiede zu erfassen. Ähnliches gilt für die vertikale Auflösung. Es wurden Proben aus vier verschiedenen Tiefen bis maximal 100 m Wassertiefe unter-

sucht. Oftmals werden aber charakteristische Abweichungen von einer homogenen Verteilung der Organismen in marinen Ökosystemen angetroffen, welche auf verschiedenen hydrographischen (z. B. Windeinfluß, Wirbel) und biologischen (z. B. unterschiedliche Wachstumsbedingungen, Schwarmverhalten) Faktoren beruhen (z. B. Parsons et al., 1984; Steele, 1976). Solche fleckenhafte Verteilungen (engl.: patchiness) umfassen räumliche Skalen im Bereich von wenigen Metern bis zu hunderten von Kilometern. Holm-Hansen et al. (1970) geben dafür ein Beispiel. Kleinräumige Änderungen können demnach über größerskalige Probenahmen nur zufällig erfaßt werden. Indizien für solche Patchinessphänomene wurden auf der Reise ARK V/2 gefunden. Als Beispiel sei hier die Station 70 in 20 m Tiefe genannt, wo M. rubrum in einer besonders großen Abundanz von 14000 Zellen l^{-1} vorkam.

Den räumlichen Inhomogenitäten können zeitliche überlagert sein. So können beispielsweise viele Mesozooplankter tägliche Vertikalwanderungen durchführen (z. B. Longhurst, 1976). Dale (1987) konnte in einem abgeschlossenen norwegischen Fjord artspezifisches Migrationsverhalten planktischer Ciliaten feststellen. Die Wanderungstrecken lagen typischerweise bei wenigen Metern und waren möglicherweise lichtinduziert. Auch Stoecker et al. (1989) fanden Indizien für tägliche Wanderungen von oligotrichen Ciliaten und M. rubrum. Von M. rubrum sind Phototaxis und Rheotaxis (Schwimmen gegen Wasserströmungen) bekannt (Lindholm, 1985). Smith & Barber (1979) berechneten für M. rubrum tägliche Vertikalwanderungen von bis zu 40 m im Auftriebsgebiet vor Peru. In Wasserkörpern mit hoher Stabilität der Wassersäule, wie z. B. im eisbedeckten PW, sind solche Migrationen denkbar. Die konstanten Tageslängen und die damit verbundenen Lichtverhältnisse in den Untersuchungszeiträumen sprechen aber gegen eine größere Bedeutung von Vertikalwanderungen bei arktischen Ciliaten. Dennoch sollten weitere zeitliche Aspekte nicht unberücksichtigt bleiben. Aufgrund der großen Dynamik der Wechselbeziehungen, z. B. zwischen Phyto- und Protozooplanktern, sind erhebliche Veränderungen von Abundanz innerhalb kurzer Zeit möglich. Smetacek (1984) beobachtete bei Tankexperimenten, wie der planktische Ciliat Lohmanniella sp. in wenigen Tagen eine Phytoplanktonblüte dezimierte, wobei sein Bestand stark anwuchs, aber ähnlich schnell wieder abnahm.

Der Probennahme schloß sich die Weiterbearbeitung, insbesondere die Fixierung der Probe an. Aufgrund der hohen Empfindlichkeit vor allem nackter Ciliaten gegenüber jeglicher Behandlung treten hierbei erhebliche Verluste auf (Gifford, 1985). Dale & Burkill (1982) erwähnten die Sensibilität der Ciliaten gegenüber Blasenbildungen und Temperaturschwankungen in der Probe. Beide Faktoren wurden beim Abfüllen der in dieser Arbeit benutzten Proben jedoch weitgehend vermieden. Verluste bei der Fixierung mit Formalin (0,4 % Endkonzentration) wurden von den gleichen Autoren mit ca. 20 % angegeben. Stoecker et. al. (1987, 1989) schätzten die Verluste bei ähnlicher Fixierung (Formalin, 2 % Endkonzentration) auf 10 bis 20 %. Außerdem können einzelne Arten durch die Fixierung gegenüber anderen selektiv verschwinden oder ihre Form bis zur Unkenntlichkeit verändern (T. Dale, persönl. Mitt.). Tintinnen können bei Fixierung ihr Gehäuse verlassen.

Bei der Auszählung der Proben ist mit weiteren Fehlern zu rechnen. Bei schlechten Färbungen oder bei hohem Gehalt der Proben an Detritus könnten einige Ciliaten übersehen worden sein. Insbesondere trifft dies für die Epifluoreszenzzählungen zu.

Zur Entscheidung über das Vorliegen von Auto- oder Mixotrophie wurde auf die Autofluoreszenz der Chloroplasten bei Blaulichtanregung zurückgegriffen. Diese verblaßt jedoch auch dann mit der Zeit, wenn die Proben bis zur Zählung bei 4 °C im Kühlschrank gelagert werden. Stoecker et al. (1989) vermochten ihre Proben noch innerhalb von 5 Wochen auszuzählen. Obwohl die Auszählung der Proben dieser Arbeit innerhalb von maximal 25 Tagen erfolgte, kann eine Unterschätzung auto- und mixotropher Ciliaten nicht mit Sicherheit ausgeschlossen werden. Ein Entscheidungskriterium über Mixo- und Heterotrophie wird von Stoecker et al. (1987; 1989) nicht streng definiert. In dieser Arbeit wurde als willkürliche Definition für Mixotrophie das Vorhandensein von mindestens 20 Chloroplasten pro Zelle benutzt. Auch eine allgemeine Rotfluoreszenz, wie sie Laval-Peuto & Rassoulzadegan (1988) beobachteten, wurde als Indiz für Mixotrophie verwandt. Diese Autoren nutzten auch die Verschiebung der Autofluoreszenz alter, teilweise verdauter Chloroplasten zum Gelben hin sowie ihre relative Lage im

Ciliatenplasma als Entscheidungskriterium. So liegen "intakte" Chloroplasten peripher. Insgesamt dürften Fehlinterpretationen sehr gering sein.

Die bisher aufgeführten Fehler sind vermutlich klein gegenüber statistischen Zählfehlern. Aufgrund sehr niedriger Abundanzen (insbesondere in Proben aus 100 m Tiefe) konnten z. T. nur weniger als 10 Zellen gezählt werden. Eine Erhöhung des filtrierten Probenvolumens erschien hier ungeeignet, da sie schnell zu den oben erwähnten maskierenden Effekten führt, die die Zählungen erheblich erschweren. Edler (1979) gab für die Utermöhlmethode maximale Zählfehler in Abhängigkeit von der Anzahl erfaßter Zellen an:

4 Zellen gezählt:	± 100 % Fehler
16 Zellen gezählt:	± 50 % Fehler
50 Zellen gezählt:	± 28 % Fehler
75 Zellen gezählt:	± 24 % Fehler
100 Zellen gezählt:	± 20 % Fehler
400 Zellen gezählt:	± 10 % Fehler.

Die in den Tabellen des Ergebnisteiles angegebenen Fehler beruhen auf Interpolationen zwischen diesen Werten.

Montagnes & Lynn (1987) verglichen Utermöhl- und QPS-Zählungen mit Lebendbeobachtungen. Beide Methoden unterschätzten die Zellzahlen natürlicher Populationen um ca. 13 %, jedoch bestanden bei monospezifischen, "empfindlichen" Laborkulturen Unterschiede zwischen beiden Zählmethoden. Je nach artspezifischer Zusammensetzung der Proben kann also eine unterschiedliche Zählabweichung bei der QPS-Zählung auftreten.

Die Abschätzungen der Biomassen aus den QPS-Zählungen sind mit zusätzlichen Fehlern behaftet, die in der Methodik begründet liegen. Diese besteht aus zwei Schritten, der Bestimmung der Biovolumina über die Zuordnung der vermessenen Ciliaten zu geeigneten geometrischen Formen sowie der Umrechnung der Biovolumina in Kohlenstoff.

Von den häufigeren Ciliaten wurden nur an zwei Stationen Messungen der Zellmaße durchgeführt. Sie dienten als Grundlage für ihre Biovolumina auch an anderen Stationen. Die Ergebnisse sind im Datenanhang B aufgeführt. Eine unterschiedliche Größenstruktur der Zellen an anderen Stationen kann aber nicht ausgeschlossen werden.

Weiterhin werden die Gesamtbiovolumina jeder Probe in besonderem Maße vom Vorhandensein weniger, aber sehr großer Zellen beeinflusst. So hat beispielsweise eine 80 μm lange und 60 μm breite, konisch geformte Zelle ungefähr das gleiche Biovolumen wie 64 gleichartige, aber nur 20 μm lange Zellen.

Zur Umrechnung von Biovolumen in Biomasse wurde auf den von Putt & Stoecker (1989) vorgeschlagenen, experimentell ermittelten Faktor von 0,14 $\text{pg C } \mu\text{m}^{-3}$ zurückgegriffen. Ältere Werte lagen dagegen mit 0,07 bis 0,11 $\text{pg C } \mu\text{m}^{-3}$ deutlich niedriger. Die Autoren merken jedoch an, daß der Kohlenstoffgehalt in den Zellen starken Schwankungen unterworfen und nach ihren Berechnungen auch zwischen 0,06 und 0,22 $\text{pg C } \mu\text{m}^{-3}$ liegen kann. Aufgrund dieser Überlegungen sollten die Biomassen nur als Abschätzungen bewertet werden, die aber wahrscheinlich, ebenso wie auch die Zellzahlen, Mindestwerte darstellen.

An dieser Stelle soll sich ein Vergleich der Ergebnisse der Epifluoreszenzzählungen und der QPS anschließen. Generell waren die über die QPS ermittelten Zellzahlen erheblich höher. Diese Unterschiede könnten mehrere Ursachen haben. Vermutlich dürften sie zu einem Großteil auf der unterschiedlichen Fixierung beruhen. So ist der Fixierungsergebnis nach der Bouin-Fixierung besser als nach Fixierung mit 2 % (Endkonzentration) Formalin (Leakey et al., 1988). Dies dürfte sowohl geringere Verluste als auch einen besseren Zustand der Zellen in den QPS-Präparaten zur Folge gehabt haben. Trotzdem wurden auch haptoride Ciliaten in den Epifluoreszenzproben regelmäßig gefunden. Es ist zu vermuten, daß diese Gruppe besonders empfindlich auf die Fixierung reagiert, da ihre Vertreter offenbar (ähnlich wie auch M. rubrum) nicht über festere Pellikularstrukturen verfügen. Besonders unterschätzt wurde die Kategorie "sonstige Cilaten".

Neben der Fixierung kommen unterschiedliche Zähleffizienzen bei der Mikroskopie für die großen Differenzen in Frage. Das epifluoreszenzmikroskopische Bild liefert nur geringe Informationen über die Körpergestalt und vor allem die Cilienstrukturen. Dagegen werden die Kerne hervorragend von DAPI gefärbt. Die Anordnung der Kerne trug wesentlich zur teilweise nachträglichen Identifizierung einiger Formen aus den Epifluoreszenzzählungen bei. Die Zeit, die zur Mikroskopie eines bestimmten Ciliaten verbleibt, ist eng begrenzt, denn die hohe UV-Exposition führt schon nach einer Minute zum deutlichen Verblässen der DAPI-Fluoreszenz und eventuell vorhandener Autofluoreszenz. Insbesondere bei hohem Grad an maskierendem Detritus dürfte die Zählausbeute bei QPS deshalb höher ausfallen.

Ideal zur Bestimmung der Mixo- und Heterotrophiegrade der Ciliaten dürfte sich ein Epifluoreszenz-Utermöhlmikroskop eignen, auf das Stoecker et al. (1987; 1989) zurückgriffen. Es ermöglicht die gleichzeitige Kombination epifluoreszenz- und lichtmikroskopischer Untersuchung der Zellen in einer sedimentierten Probe. Dies kommt jedoch für den Schiffseinsatz nicht in Frage. Die QPS ist dagegen eine für taxonomische Zwecke erfolversprechende Methode. Die Möglichkeit zur Nutzung der Ölimmersionsmikroskopie von Dauerpräparaten ist ein entscheidender Vorteil. Allerdings ist die Präparation zeitaufwendig und übungsbedürftig.

5.2 Auto- und Mixotrophie bei planktischen Ciliaten - ein Überblick

Im Jahre 1908 beschrieb Lohmann unter dem Namen Halteria rubra einen planktischen Ciliaten der westlichen Ostsee, der in Endosymbiose mit Flagellaten zu leben schien. Hamburger & von Buddenbrock (1911) erkannten seine Zugehörigkeit zu der Gattung Mesodinium. Kahl (1930) hielt die "roten Einschlüsse" in den Zellen von M. rubrum für "eine kleine ovale Blaualge ($5 \times 3 \mu$), die wohl ursprünglich als Nahrung aufgenommen wird, sich dann im Innern stark vermehrt und endlich purpurrot verfärbt...". Eine Endosymbiose wurde für M. rubrum also bereits seit seiner Erstbeschreibung vermutet, seitdem war er das Objekt vieler Studien, insbeson-

dere solcher, die sich mit seinen häufig beobachteten Massenentwicklungen befaßten. Diese wurden weltweit registriert, so z. B. in den Auftriebsgebieten vor der südamerikanischen Küste (z. B. Smith & Barber, 1979). Lindholm (1985) und Taylor et al. (1971) geben Übersichten über beobachtete Rotfärbungen ("red tides") des Wassers, die auf M. rubrum zurückzuführen waren. In solchen, ungiftigen Blüten wurden Zellzahlen von bis zu 2000 ml^{-1} ermittelt. Zu Anfang der 70er Jahre wurden elektronenmikroskopische Ultrastrukturuntersuchungen zur Klärung der Assoziation des Ciliaten und seiner beherbergten Chloroplasten durchgeführt (Taylor et al., 1971). Später wurden auch Photosyntheseraten von M. rubrum gemessen. Sie konnten während einer Massenblüte extrem hoch sein ($2000 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ bei einem Chlorophyllgehalt von bis zu $125 \text{ } \mu\text{g l}^{-1}$; Smith & Barber, 1979). Weitere Ultrastruktur- (Hibberd, 1977; Lindholm et al., 1988) sowie Pigmentuntersuchungen (Mc Manus & Fuhrman, 1986) führten zu der Erkenntnis, daß hier eine obligate Symbiose eines Ciliaten mit einer Cryptophycee vorliegt. Die phagotrophe Ernährung ist bei M. rubrum niemals beobachtet worden, er hat gegenüber seinen nächsten, unpigmentierten Verwandten den Zellausgang eingebüßt (Taylor, 1982). Versuche, M. rubrum im Labor unter Lichtabschluß zu halten, gelangen nur für 2 bis 4 Wochen oder schlugen gänzlich fehl (Wistbacka, 1982; zitiert in Lindholm, 1985). Phototaktisches Verhalten und Vertikalwanderungen wurden an ihm beobachtet. Diese Erkenntnisse führten zu der heutigen Auffassung, daß M. rubrum konsequenterweise dem Phytoplankton zuzuordnen ist (Smetacek, 1981; Gradinger, 1986, Crawford, 1989).

Wurde also eine symbiontische Beziehung zwischen Ciliaten und beherbergten Chloroplasten bei M. rubrum frühzeitig vermutet, so blieb ihre Entdeckung in anderen marinen Ciliaten lange unbeachtet. Fauré-Fremiet (1948) gab erste Hinweise für das Vorhandensein von Chloroplasten in Strombidium oculatum, einem Bewohner von Gezeitentümpeln. Anfang der 70er Jahre fanden Holm-Hansen et al. (1970) sowie Blackburn et al. (1973) Indizien für offenbar funktionsfähige Chloroplasten im Plasma von Prorodon sp. sowie in Oligotrichen der Gattung Strombidium. Aber erst Mitte der 80er Jahre wurde diese Beobachtung erneut aufgegriffen. Seitdem wurde die Beherbergung von Chloroplasten in planktischen Ciliaten

systematisch in Hinsicht auf ihre Verbreitung, ihre Ultrastruktur und ihre Bedeutung hin untersucht. Man geht heute davon aus, daß die im peripheren Plasma oftmals in tadellosem Zustand frei vorgefundenen Chloroplasten aus der phagotrophen Aufnahme von autotrophen Organismen stammen. Sie werden zunächst nicht vom Ciliaten verdaut und bleiben längere Zeit funktionsfähig (Laval-Peuto & Febvre, 1986; Laval-Peuto et al., 1986; Laval-Peuto & Rassoulzadegan, 1988). Hin und wieder müssen sie jedoch ersetzt werden. Ebenso können sie sich nicht selbständig in der Ciliatenzelle teilen. Experimentelle Untersuchungen führten zu der Annahme obligater Mixotrophie bei Laboea strobila (Stoecker et al., 1988).

Die für diese Beobachtungen geprägte Nomenklatur ist sehr verwirrend und ungenau. So ist verschiedentlich die Rede von "chlorophyll-containing ciliates", von "plastidic ciliates" (Laval-Peuto & Rassoulzadegan, 1988), von Chloroplastenretention (Zurückhaltung von Chloroplasten) (Stoecker et al., 1987) sowie sogar von der "Versklavung" (Stoecker et al., 1988/1989) der Chloroplasten durch Ciliaten. Andererseits spiegelt sich in dieser Begriffsvielfalt der bisher noch recht lückenhafte Kenntnisstand wider. Deshalb soll in der vorliegenden Arbeit nur von Mixotrophie die Rede sein.

5.3 Diskussion der Ergebnisse

In diesem Kapitel sollen die gefundenen Ergebnisse auf die Frage hin untersucht werden, ob die Zellzahlen im Vergleich zu anderen Meeresgebieten ungewöhnlich sind, und ob die Verteilungen auf biotische oder abiotische Faktoren zurückgeführt werden können.

Im späten Frühjahr wurden hohe Zellzahlen planktischer Ciliaten in den oberen Wasserschichten regelmäßig angetroffen. Ihre Abundanzen sanken jedoch auf wenige Zellen l^{-1} in 100 m Tiefe. Dabei nahmen die in Oberflächennähe teilweise sehr hohen Abundanzen und relativen Anteile auto- und mixotropher Ciliaten deutlich ab. Tintinnen waren zahlenmäßig unbedeutend.

Die Dominanz nackter Ciliaten gegenüber Tintinnen wird in zunehmendem Maße dokumentiert (z. B. Leppänen & Bruun, 1986;

Leakey et al., 1988). Vermutlich ist die Bedeutung der Tintinnen gegenüber nackten Ciliaten in der älteren Literatur überbewertet worden. Dies kann auf die Verwendung möglicherweise nicht adäquater Methoden zurückgeführt werden. Netzzüge halten Tintinnen aufgrund ihres rigiden Gehäuses zurück (Smetacek, 1981; Burkill, 1982), während nackte Ciliaten vielfach die Maschen passieren oder zerstört werden.

Sorokin (1981) führt an, daß nur etwa 5 bis 30 % der Biomasse planktischer Ciliaten den Tintinnen zuzurechnen ist. Ihre relative Bedeutung scheint jedoch im neritischen Bereich größer zu sein (Sieburth, 1979; Burkill, 1982). Taniguchi (1984) führt niedrige Tintinnenzahlen in arktischen Gewässern auf nicht näher spezifizierte, für sie ungünstige Umweltbedingungen zurück. Ihm zufolge müssen Strömungen aus dem Süden (z. B. aus dem Golfstromsystem) der Arktis ständig neue Populationen zuführen, da die vorhandenen auf Dauer nicht erfolgreich überleben können. Tibbs (1968) untersuchte Protozoen aus Netzfängen und Planktonproben, die während der Drift der Eisinsel ARLIS I durch den Arktischen Ozean gewonnen wurden. Von diesen Organismen wurden leider nur solche berücksichtigt, die über feste Skelettstrukturen verfügten (Silico- und Dinoflagellaten, Foraminiferen, Radiolarien und Tintinnen). Außerdem konnten nur qualitative Angaben über die Zusammensetzungen gemacht werden. Von 26 identifizierten Protozoenarten waren drei den Tintinnen zuzurechnen.

Die geringen, in der vorliegenden Arbeit gefundenen Tintinnenzahlen scheinen also nicht ungewöhnlich zu sein. Jedoch sei an dieser Stelle noch einmal an die Möglichkeit erinnert, daß die lebenden Tintinnen bei Fixierung ihre Gehäuse verlassen können und als solche dann nicht mehr erkenntlich sind. Bei der Auswertung der QPS-Proben wurde diesem Umstand Rechnung getragen, und es wurden leere Gehäuse mit angegeben. Die Zahlen leerer Tintinnengehäuse waren jedoch auch in diesen Proben gegenüber denen unbeschalteter Ciliaten gering.

Die allgemein beobachtete Abnahme der Ciliatenzahlen mit der Tiefe kann möglicherweise im Zusammenhang mit der Ernährungsweise

stehen. Deshalb soll an dieser Stelle auf den Nahrungsbedarf planktischer Ciliaten eingegangen werden.

Smetacek (1981) dokumentierte bei planktischen Ciliaten die Fähigkeit zur Ingestion von Phytoplanktonzellen, die gleich groß oder sogar größer waren als der betreffende Ciliat selbst. Hierbei handelte es sich vorwiegend um Diatomeen und Dinoflagellaten. Andererseits sind von planktischen Ciliaten auch räuberische Vertreter bekannt (z. B. die Gattung Didinium; teilweise sehr illustrative Hinweise darauf geben z. B. Meunier, 1910 und Kahl, 1930), die andere Ciliaten mit Hilfe ihres Mundapparates ergreifen und fressen. Im Gegensatz dazu ist jedoch die filtrierende Ernährungsweise die für die meisten planktischen Ciliaten weitaus bedeutendste. Die Nahrungspartikel werden dabei über oftmals komplizierte Wimperapparate aus dem Wasser zurückgehalten und dem Cytostom (Zellmund) zugeführt. Dort erfolgt die phagotrophe Aufnahme. Einzelheiten über den Aufbau des Mundapparates und der Filtration bei Oligotrichen finden sich z. B. bei Laval-Peuto et al. (1986) und Jonsson (1986). Das Nahrungsspektrum planktischer Ciliaten war der Gegenstand umfangreicher Untersuchungen. Heute wissen wir, daß die Ciliaten vorwiegend Pico- (Größe: 0,2 bis 2 μm) und Nanoplankter (2 bis 20 μm) fressen (diese Einteilung in Größenklassen geht auf ein von Sieburth et al. 1978 vorgeschlagenes logarithmisches System zurück, welches sich allgemein durchgesetzt hat). Porter et al. (1985) geben eine auf neuen Erkenntnissen beruhende Übersicht über die verschiedenen Gruppen, die in diesen Größenklassen vertreten sind.

Dem Picoplankton sind dabei sowohl prokaryotische Organismen (Bakterien, kugel- oder stabförmige Cyanobakterien) als auch eukaryotische Zellen (heterotrophe Flagellaten mit einer Größe von bis zu 1 μm und autotrophe, begeißelte und unbegeißelte Organismen von 1 bis 2 μm) zuzurechnen. Das Nanoplankton enthält Diatomeen, auto-, mixo- und heterotrophe Flagellaten und auch verschiedene Gruppen kleiner Ciliaten (Sherr et al., 1986). Die Grazing- und Wachstumsraten von Ciliaten in Abhängigkeit von der Konzentration und der Zusammensetzung dieser Nahrungsorganismen sind in den letzten Jahren intensiv untersucht worden (z. B. Heinbokel, 1978a und 1978b; Gast, 1985; Jonsson, 1986; Rassoulzadegan et al., 1988;

Sherr & Sherr, 1987). Stoecker (1988) faßt in einer Literaturarbeit die Ergebnisse solcher Untersuchungen zusammen.

Insgesamt sind hohe Ciliatenzahlen und -biomassen mit der Verteilung solcher, als Nahrung dienender Organismen gut korreliert (Sorokin, 1981).

Leider liegen nur von jeweils einem Schnitt jeder Reise Daten über die Verteilung von Pico- und Nanoflagellaten sowie von Bakterien vor (Gradinger, im Druck). Es handelt sich um die Schnitte 2 und 5 (Abb. 23 und 24; der Schnitt 5 endet jedoch bereits bei Station 664). Auf Schnitt 2 nahmen sowohl die Zellzahlen auto- und heterotropher Flagellaten als auch die der Bakterien in Richtung NW, also mit Annäherung an den EGC hin, deutlich ab. Die dort gefundene Erniedrigung der Nitratkonzentration (Abb. 9b) kann aber vermutlich nicht nur auf die höheren Zellzahlen der Nanoflagellaten zurückgeführt werden, sondern auf hohe Abundanzen der koloniebildenden Haptophyceae Phaeocystis pouchetii (Verteilung nicht abgebildet). Diese dürfte jedoch für die Ernährung der Ciliaten bedeutungslos sein. Weiterhin war stets eine Abnahme der Bakterien- und Flagellatenzahlen mit der Tiefe feststellbar. Die entsprechenden Abundanzen auf Schnitt 5, also im Spätherbst, waren ungefähr um eine Größenordnung geringer als die des späten Frühjahrs. Auch hier war eine Erniedrigung aller Abundanzen mit der Tiefe deutlich, ebenso wurden hohe Populationsdichten vor allem autotropher Flagellaten sowie der Bakterien an den südlichen Stationen (bis etwa Station 652) gefunden. Dies spiegelt sich auch sehr schön in den Verteilungen der Ciliaten wider. Insbesondere gilt dies für Schnitt 5. Bei Schnitt 2 kann man ein entsprechendes Verteilungsmuster der Ciliaten unterhalb einer Tiefe von 40 m entdecken. Nimmt man einmal die Station 87 aus, so gilt dies bereits für eine Tiefe von 20 m.

Insgesamt kann also das in den verschiedenen Tiefen vorgefundene Nahrungsangebot eine damit korrelierte Verteilung der Ciliaten mit der Tiefe gut erklären.

Die Einordnung der Zellzahlen auto- und mixotropher Ciliaten ist dagegen schwieriger. Bisher liegen nur wenige Veröffentlichungen

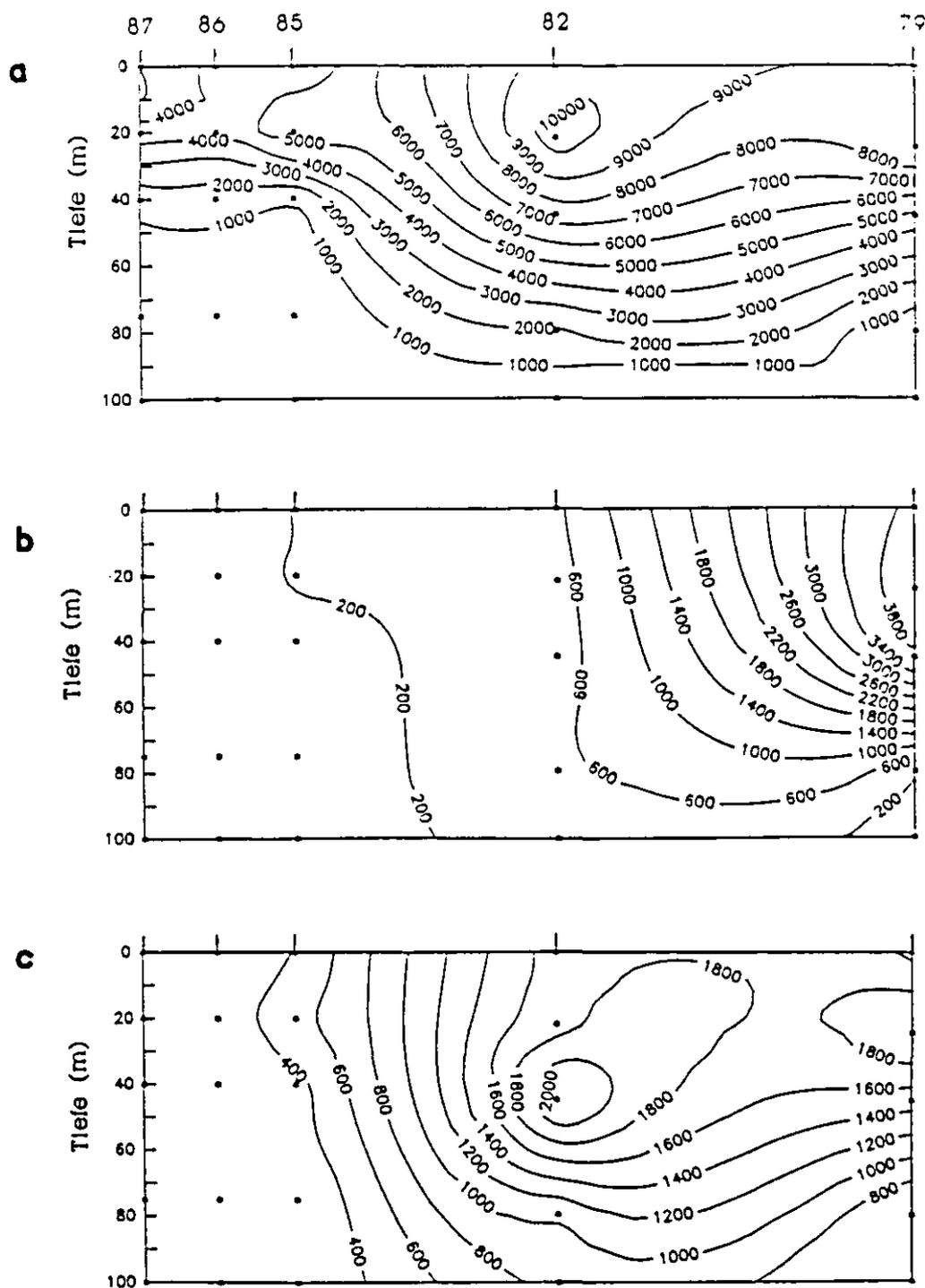


Abb. 23: Verteilung der auto- (a; Zellen ml⁻¹) und heterotrophen Pico- und Nanoflagellaten (b; Zellen ml⁻¹) sowie der Bakterien (c; $\cdot 10^3$ Zellen ml⁻¹) auf Schnitt 2 (aus: Gradinger, im Druck).

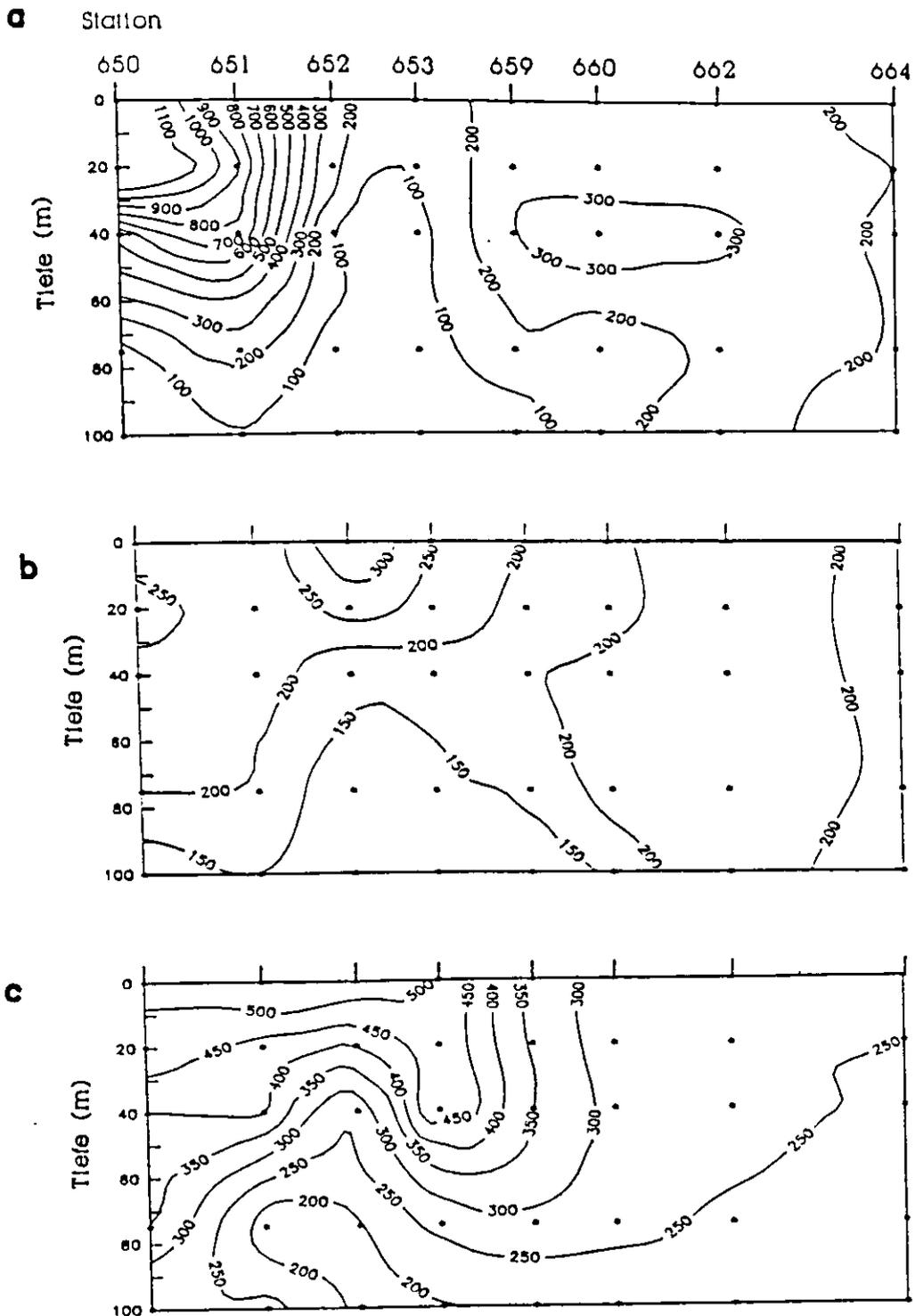


Abb. 24: Verteilung der auto- (a; Zellen ml^{-1}) und heterotrophen Pico- und Nanoflagellaten (b; Zellen ml^{-1}) sowie der Bakterien (c; $\cdot 10^3$ Zellen ml^{-1}) auf dem ersten Teil des Schnittes 5 (aus: Gradinger, im Druck).

vor, die eine Unterscheidung zwischen auto- und mixotrophen Formen berücksichtigen. In besonderem Maße gilt dies für Gebiete in höheren Breiten. So existiert diesbezüglich nur eine Publikation in Form eines kurzen Abstracts (Putt, 1990). Die Autorin gibt Werte für die Abundanzen planktischer Ciliaten aus der Island-, Grönland- und auch Barentssee für den Sommer 1988 an. Sie fand an der Oberfläche dieser drei Seegebiete 795 bis 824 und in 50 m Tiefe 251 bis 394 Zellen l^{-1} . Verglichen mit den in der vorliegenden Arbeit gefundenen Werten sind diese Gesamtzellzahlen gering. Dabei entfielen auf auto- und mixotrophe Ciliaten an der Oberfläche zwischen 58 und 63 %, in 50 m Tiefe 14 bis 25 % der Gesamtzellzahlen. Die von ihr gefundenen Ergebnisse sind also durchaus vergleichbar mit den in dieser Arbeit gefundenen. Weiterhin führte die Autorin Untersuchungen zur relativen Bedeutung der Mixotrophie für die Ciliaten durch. An zwei Stationen in der Barentssee fand sie bei einem Vertreter der Gattung Strombidium relative Photosyntheseraten, die pro Tag 13 bis 36 % des Zellkohlenstoffgehaltes entsprachen. Der durchschnittliche Chlorophyllgehalt der Ciliatenpopulationen entsprach 4 bis 15 % des Gesamtchlorophyllgehaltes des Wassers. Insgesamt kommt sie zu der Auffassung, daß Ciliaten wichtige Beiträge zur Gesamtchlorophyllkonzentration leisten können und über die Nutzung von Photosyntheseprodukten ihr Wachstum und ihre Überlebensfähigkeit steigern. Der Autorin zufolge gilt dies in besonderem Maße für polare Gewässer, wenn wie im vorliegenden Fall die Phytoplanktonkonzentrationen gering sind. Leider steht eine über diesen Abstract hinausgehende Veröffentlichung ihrer Ergebnisse noch aus.

Hohe Anteile auto- und mixotropher Ciliaten sind also offensichtlich nicht ungewöhnlich. Dies wird durch Untersuchungen aus anderen Gebieten bestätigt. Stoecker et al. (1987) geben einen Jahresgang der Ciliatenpopulationen von Woods Hole an der nordamerikanischen Atlantikküste an. Sie fanden die höchsten Gesamtzellzahlen während des Sommers, wo im Juni bis zu 22000 Zellen l^{-1} erreicht wurden. Oligotriche Ciliaten und Tintinnen bildeten zusammen über 95 % der Gesamtpopulationen. Mixotrophe Vertreter hatten daran hohen Anteil. Angaben über das Vorkommen von M. rubrum werden von den Autoren nicht gemacht. In Oberflächennähe beherbergten während des Frühlings und Sommers 45 %, während

des Herbstes und Winters wenigstens 10 % der planktischen Ciliaten Chloroplasten. In einigen Sommermonaten waren mehr als 90 % der Oligotrichen als mixotroph anzusehen. Zum Vergleich nahmen die Autoren an anderen Orten während des Sommers weitere Proben, in denen sie ähnlich hohe Anteile Mixotropher fanden. Sie kommen zu dem Schluß, daß die Retention von Chloroplasten durch planktische Ciliaten ein weitverbreitetes Phänomen zu sein scheint.

Dies konnten Stoecker et al. (1989) in einer späteren Arbeit erneut bestätigen. Im Frühsommer 1987 untersuchten sie auf drei Schnitten, die jeweils aus flachem in tieferes Wasser führten, die Verteilung auto-, mixo- und heterotropher Ciliaten im Golf von Maine. Sie fanden Zellzahlen innerhalb der euphotischen Zone von 580 bis 13000 Zellen l^{-1} mit wiederum hohen Anteilen auto- und mixotropher Ciliaten. Diese lagen zwischen 21 und 81 % der Gesamtpopulationen. M. rubrum war nur an den Stationen mit einer Wassertiefe von weniger als 100 m bedeutsam. Hier vermochte er im Durchschnitt 30 % der Ciliatenzahlen und 12 bis 65 % ihrer Biomasse zu stellen. Tintinnen waren stets heterotroph, stellten aber nur maximal 8 % aller heterotrophen Ciliaten und waren zahlenmäßig von geringer Bedeutung.

Insgesamt scheinen also hohe Anteile von Ciliaten, die sich auto- oder mixotroph ernähren, zumindest im Sommer nicht ungewöhnlich zu sein. Es liegen zwei Arbeiten vor, die sich mit dem Vorkommen solcher Ciliaten im Herbst und Winter beschäftigen. Stoecker et al. (1987) fanden im Herbst und Winter niedrige Werte sowohl für die Zellzahlen als auch für die relativen Anteile dieser Gruppen. Laval-Peuto & Rassoulzadegan (1988) untersuchten zu dieser Jahreszeit die taxonomische Zusammensetzung planktischer Ciliaten an der südfranzösischen Mittelmeerküste. Von 32 beobachteten Arten innerhalb der Oligotrichen zeigten 13 rote Autofluoreszenz unter dem Epifluoreszenzmikroskop. Allerdings machen die Autoren keine Angaben über die Abundanzen der einzelnen Arten, und damit über die Zusammensetzung der Populationen in ihren Proben.

Um dennoch die auf der Fahrt MET 8 vorgefundene Situation besser einschätzen zu können, soll vergleichend auf weitere Literatur zurückgegriffen werden, in der nicht speziell Auto- und Mixotro-

phie planktischer Ciliaten berücksichtigt sind. Montagnes & Lynn (1989) sowie Montagnes et al. (1988) geben Jahresgänge von M. rubrum bzw. heterotropher Ciliaten im Golf von Maine an. Sie fanden die höchsten Abundanzen und Biomassen von M. rubrum gegen Ende des Winters bis in den Frühling hinein. Die Zellzahlen lagen zu diesen Zeiten jedoch nur zwischen 400 und 1300 l⁻¹. Im Sommer und vor allem im Herbst waren Zellzahlen und Biomassen am niedrigsten. Allerdings beobachteten sie deutliche Änderungen der Zellvolumina. Wiederum wurden dabei höchste Werte vom Ende des Winters bis zum Anfang des Sommers vorgefunden. Ein ähnliches Bild zeigten die Abundanzen der von den Autoren als heterotroph bezeichneten anderen Ciliaten. Die Zellzahlen waren am höchsten (bis etwa 6000 l⁻¹) im Frühling und Sommer und am geringsten (<1000 l⁻¹) im Herbst und Winter. Die von den Autoren als heterotroph eingestufteten Ciliaten dürften jedoch mit großer Wahrscheinlichkeit auch mixotrophe Formen beinhaltet haben. Smetacek (1981) fand in der Kieler Bucht insofern ein anderes Bild, als die Abundanzen und Biomassen der Ciliaten im Herbst nochmal deutlich höhere Werte gegenüber der Sommer- und Wintersituation zeigten. Diese waren vor allem auf die Arten Lohmanniella sp., Strombidium "conicum", Tiarina fusus und Tontonia appendiculariformis zurückzuführen. Auch Strombidium strobilus (= Laboea strobila) war während des Sommers und des Herbstes weit verbreitet. Dies ist insofern interessant, als die Arten T. appendiculariformis und Laboea strobila als mixotroph beschrieben wurden. Außerdem ist Mixotrophie auch von S. conicum bekannt (Stoecker et al., 1988/1989). Laval-Peuto & Rassoulzadegan (1988) ordnen ihn jedoch nicht als Mixotrophen ein.

Aus diesen Literaturangaben geht also hervor, daß hohe Grade von Mixotrophie bei Oligotrichen durchaus nicht ungewöhnlich sind und weiterhin, daß sie möglicherweise eine große Bedeutung im Hinblick auf die Gesamtpopulationen haben können. Eine Abnahme der Gesamtzellzahlen wie auch der auto- und mixotrophen Anteile im Herbst und Winter ist dokumentiert, wenn auch in borealen Gebieten ein vorübergehendes Maximum der Zellzahlen auftreten kann.

Es stellt sich die Frage nach möglichen Ursachen für diese Beobachtungen.

Einer der für aquatische, autotrophe Organismen wichtigsten und oftmals limitierenden Faktoren ist das im Wasser vorhandene Lichtklima als Voraussetzung für das Wachstum der Primärproduzenten.

Das Lichtklima der höheren Breiten wird vor allem durch zwei wesentliche Parameter beeinflusst: die geographische Breite, die Bewölkung und (falls vorhanden) den Grad der Eis- und Schneebedeckung des Wassers. Durch die geographische Breite ist die Tageslänge im Jahresgang determiniert. Polwärts der Polarkreise (ca. $66^{\circ} 30' N$ bzw. S) herrscht im Winter eine von der geographischen Breite abhängige, unterschiedlich lange Polarnacht. In dieser Zeit wie auch während des analogen Polartages im Sommer passiert die Sonne den Horizont im Tagesgang nicht. Weiterhin nimmt die Höhe des maximalen Sonnenstandes mit der geographischen Breite ab und tägliche Schwankungen der Lichtstärke werden geringer. Die Beziehung zwischen geographischer Breite und Tageslänge im Jahresgang ist in Abb. 25 dargestellt. Sie zeigt, daß auf der Reise ARK V/2 der 24-stündige Polartag herrschte. Demgegenüber fiel ein Großteil der Reise MET 8 in die Polarnacht.

Neben der Bewölkung ist der Grad der Eisbedeckung ein weiterer, wichtiger Faktor, der das Lichtklima im Wasser entscheidend beeinflussen kann. Eine zusätzlich vorhandene Schneedecke auf dem Eis setzt das Lichtangebot unmittelbar drastisch herab. Um eine Vorstellung von den Lichtverhältnissen im eisbedeckten und offenen Wasser zu bekommen, seien Werte von Baumann (1990) genannt. Er gibt für die Quantenstromdichte unter einer ca. 60 cm dicken Eisdecke mit einer zusätzlichen, 10 cm dicken Schneedecke einen Wert von $12 \mu E m^{-2} s^{-1}$ an. Ihr steht im eisfreien Wasser auf $80^{\circ} N$ bei einem sonnigen Tag eine Quantenstromdichte von $450 \mu E m^{-2} s^{-1}$ gegenüber. Das Licht nimmt außerdem mit der Tiefe nach einer Exponentialfunktion ab.

Die Lichtverhältnisse dürften direkten Einfluß auf die gefundenen Verteilungen von M. rubrum gehabt haben. Smith & Barber (1968) fanden in einer Untersuchung einer Blüte von M. rubrum im Auftriebsgebiet vor Peru extrem hohe Photosynthese- und Produktionsraten. Hohe Photosyntheseraten von 6 bis $16 \text{ mg C (mg Chl } a)^{-1} \text{ h}^{-1}$

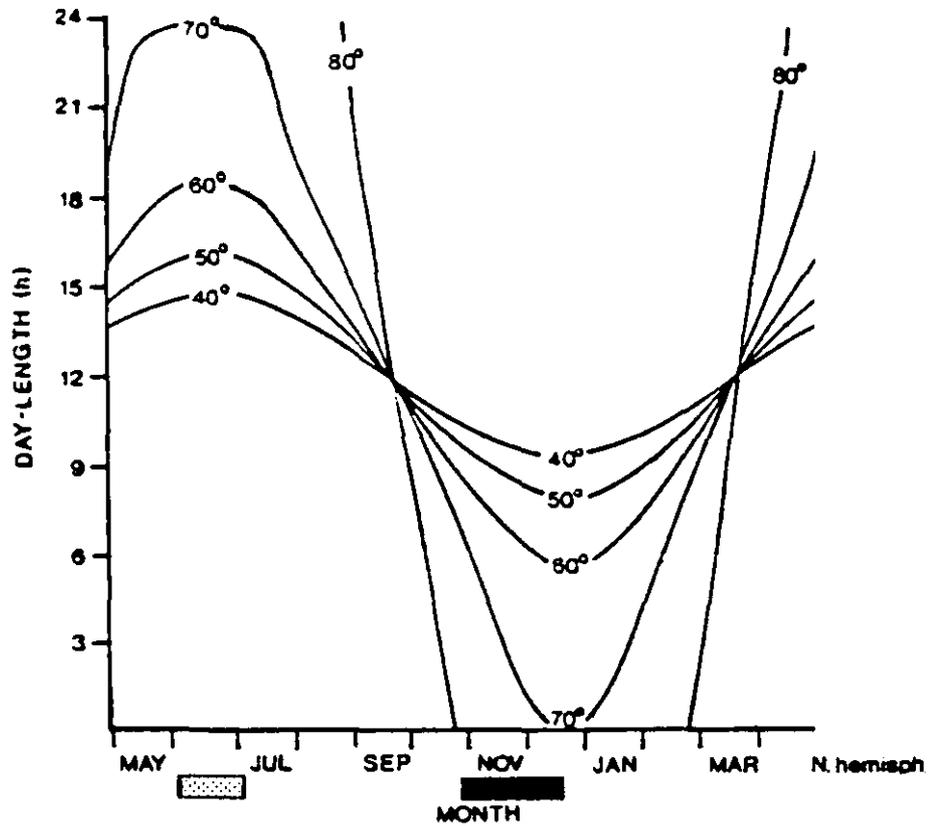


Abb. 25: Jahresgang der Tageslänge auf verschiedenen geographischen Breiten. Die Expeditionszeiträume von ARK V/2 und MET 8 sind eingetragen (aus: Sakshaug & Holm-Hansen, 1984; verändert).

▨ ARK V/2

■ MET 8/1+2

wurden bei einer Lichtstärke erreicht, die wenigstens 15 % des Oberflächenwertes betrug. Maximale Werte wurden in der 50%-Lichttiefe gemessen. Die Autoren geben auch eine Erklärung für das Auftreten lokal sehr hoher Zellkonzentrationen. So zeigt M. rubrum Phototropismus, d. h. er schwimmt morgens bei Zunahme der Beleuchtung auf das Licht zu (positive Phototaxis), bei Verminderung der Beleuchtungsstärke gegen Abend oder in nährsalzverarmtem Wasserin umgekehrter Richtung. Es kann demnach zu Ausbildungen von Schichten hoher Zellkonzentrationen kommen, die vertikale Wanderungen im Tagesverlauf zeigen. Kalkulationen der Autoren schätzen die zurückgelegten Strecken auf bis zu 40 m. Die Aufrechterhaltung solcher Schichten erklären Smith & Barber (1979) folgendermaßen: die Zellen am unteren Ende der Schicht befinden sich in einem suboptimalen Lichtklima und schwimmen nach oben, wo sie bei guten Lichtbedingungen zwischen 10 und 100 % des Oberflächenwertes ihr orientiertes Schwimmen einstellen. Dadurch werden sie wieder von Turbulenzen in schlechteres Lichtklima geführt, aus dem sie wieder lichtorientiert entweichen. Als Beispiel geben die Autoren eine in 40 m Tiefe gemessene Chlorophyllkonzentration von 60 mg Chl a m⁻³ an. Jeweils 10 m darüber und darunter betrug sie dagegen nur 2 mg Chl a m⁻³. Lindholm (1985) nennt jedoch noch eine weitere Verhaltensweise von M. rubrum, die Rheotaxis, als eine mögliche Ursache für solche, lokal sehr hohen Zellkonzentrationen. Dabei handelt es sich um das Anschwimmen gegen Wasserströmungen, insbesondere solchen, die den Organismus vom Licht wegführen würden. Taylor (1982) erklärt hierüber die Akkumulation von M. rubrum an der Oberfläche absinkender Wassermassen.

Auch andere Autoren (z. B. McManus & Fuhrman, 1986) fanden die höchsten Zellzahlen von M. rubrum in Oberflächennähe, obwohl auch Zellen in 100 m Tiefe regelmäßig angetroffen wurden (z. B. Leegard, 1920).

Wenngleich auch die in einer Blüte vorgefundenen Zellzahlen und Chlorophyllwerte um Größenordnungen von denen in der Grönlandsee differieren, so vermag doch das o. a. Verhalten von M. rubrum die an einigen Stationen (z. B. Station 70 in 20 m Tiefe) angetroffenen, vergleichsweise sehr hohen Zellkonzentrationen zu erklären. Eine tägliche Vertikalwanderung von M. rubrum erscheint jedoch

bei Berücksichtigung der als recht konstant angenommenen Lichtverhältnisse im Tagesgang unwahrscheinlich. Stabile Schichtungen könnten allerdings zu Akkumulationen von M. rubrum in optimalen Lichtbedingungen geführt haben.

Das Lichtklima dürfte neben dem Nahrungsangebot auch für die im späten Frühjahr vorgefundenen Vertikalverteilungen mixotropher Oligotricher mitverantwortlich sein .

Zur relativen Bedeutung beider Faktoren liegen inzwischen erste Untersuchungen vor (Stoecker et al., 1988; Stoecker et al., 1988/1989). An Laboea strobila, für den Mixotrophie offensichtlich obligat ist (Stoecker et al., 1988; Hinweise darauf geben auch McManus & Fuhrman, 1986), konnte in Laborversuchen festgestellt werden, daß er sowohl Licht als auch Nahrung in Form von Algen zum Wachstum benötigt. Aus Hungerversuchen ging hervor, daß seine Überlebensfähigkeit in der Dunkelheit deutlich herabgesetzt war. Interessant ist in diesem Zusammenhang auch, daß sich das mittlere Zellvolumen in der Dunkelheit ebenfalls verringerte (Stoecker et al., 1988). Ähnliche Ergebnisse wurden auch bei Strombidium capitatum und Strombidium chlorophilum beobachtet. Es zeigt sich hier, daß sowohl ein ausreichendes Nahrungsangebot als auch gute Lichtbedingungen Voraussetzungen für hohe Zellzahlen und Biomassen mixotropher Ciliaten sein dürften.

Damit lassen sich umgekehrt auch die niedrigen Zellzahlen im Spätherbst, insbesondere aber auch die niedrigen Anteile auto- und mixotropher zu dieser Jahreszeit erklären.

Es stellt sich dabei die Frage, wie groß die Populationen im weiteren Verlauf des Winters, also bei Fortdauer der Polarnacht, sind, und wie sie im folgenden Jahr während der relativ kurzen Vegetationsperiode wieder aufgebaut werden.

Zur Überdauerung ungünstiger Zeiträume bei nackten, planktischen Ciliaten liegen bisher recht geringe Kenntnisse vor. Jedoch ist die Bildung von Cysten bei Tintinnen bereits gut dokumentiert (z. B. Reid & John, 1978; Paranjape, 1980). Cysten von Tintinnen wurden im Material der QPS-Proben vereinzelt gefunden. Zwar

berichtete Fauré-Fremiet (1948, zitiert in Reid, 1987) bereits über das Vorkommen von Cysten bei Strombidium oculatum, der in Gezeitentümpeln tidenabhängige En- und Excystierungen zeigt. Aber erst Reid (1987) berichtete erstmals von Encystierungen eines planktischen Oligotrichen, den er unter Vorbehalt als Strombidium crassulum identifizierte und der allem Anschein nach mixotroph war. Es handelte sich um massenhafte Cystenbildungen gegen Ende April bis Anfang Mai an der SW-Küste Englands. Die auslösenden Faktoren für diese Erscheinung blieben aber unklar, ebenso die Beantwortung der Frage nach der Bedeutung der Encystierungen zu diesem Zeitpunkt des Jahres. Lindholm (1985) vermutet Cystenbildungen bei M. rubrum-Populationen der nördlichen Ostsee, die vielleicht wichtig für das Überleben während des Winters sein könnten.

Ob En- und Excystierungsvorgänge auch im offenen Wasser der Grönlandsee von Bedeutung sind, darf zumindest stark angezweifelt werden. Es ist unwahrscheinlich, daß herabsinkende Cysten oder aus diesen stammende, excystierte Zellen aus größerer Tiefe wieder emporsteigen, um zum Aufbau neuer Populationen im euphotischen Bereich beizutragen. In neritischen Gebieten, z. B. auf dem ausgedehnten Schelf der Barentssee, könnte dies jedoch durchaus denkbar sein.

Vermutlich kommt dem WSC eine wichtige Rolle bei dem Wiederaufbau der Populationen in der kurzen Vegetationsperiode zu, wie es Taniguchi (1984) in ähnlicher Weise für die Tintinnen des Arktischen Ozeans annimmt. Der Westspitzbergenstrom führt dabei ständig Populationen borealen Ursprungs mit dem AW in das Gebiet. Nach dem Absinken unter das PW westlich von Spitzbergen wird ein Großteil über den RAC in den EGC eingespeist und wieder in Richtung Süden geführt.

Gegen Ende des Frühjahrs steigt die verfügbare Lichtmenge schnell an, Schmelzprozesse oder nachfolgende Erwärmungen im Eisrandbereich können zu stabilen Schichtungen führen, die das Planktonwachstum begünstigen. Es kommt zu einer kurzen sommerlichen Vegetationsperiode, in deren Verlauf mit einer Zeitverzögerung vermutlich auch die Ciliatenzahlen ansteigen. Bei Abnahme der Beleuch-

tungsstärken gegen Ende des Sommers könnten obligat mixotrophe Ciliaten benachteiligt sein gegenüber fakultativ mixotrophen oder vielleicht auch gegenüber heterotrophen. An diesem Punkt stellt sich die Frage, ob es unter planktischen Ciliaten fließende Übergänge zwischen rein Autotrophen, Mixotrophen oder Heterotrophen gibt. Hierauf soll im nächsten Abschnitt eingegangen werden.

5.4 Die Stellung der Ciliaten im Nahrungsnetz der Kleinstorganismen

Die Entdeckung hoher Anteile auto- und vor allem auch mixotropher Ciliaten in Planktonpopulationen könnte zu einer neuen Bewertung ihrer Stellung im Nahrungsnetz der Kleinstorganismen, des sogenannten "microbial loop" (Azam et al., 1983) führen. Abb. 26 zeigt schematisch seinen Aufbau. Das Nahrungsnetz kann in eine auto- und heterotrophe Komponente gegliedert werden, zwischen der gelöste organische Verbindungen (DOC, dissolved organic matter) vermitteln. Sie stammen vor allem aus Exsudationsprozessen des Phytoplanktons und bilden die Wachstumsgrundlage freilebender Bakterien. Diese wandeln die gelöste organische Substanz in ihre Biomasse um, die damit größeren filtrierenden Organismen zur Verfügung steht. Die Bakterien werden von heterotrophen Nanoflagellaten gefressen, die selbst wiederum von Ciliaten dezimiert werden. Größere Meso- und Makrozooplankter (z. B. Copepoden, Barthel, 1988) profitieren von den Ciliaten. Heute wissen wir, daß dieses Bild stark vereinfacht ist. Das Grazing von Vertretern des Pico-planktons durch Ciliaten (z. B. Bakterien; Gast 1985, Sherr & Sherr, 1987) wurde an anderer Stelle bereits erwähnt. Durch ihre Freßaktivität vermögen Nanoflagellaten und Ciliaten aber auch Nährsalze zu regenerieren, die wiederum der autotrophen Komponente zugute kommen.

Die Bedeutung der Ciliaten liegt also in ihrer Position als Bindeglied zwischen dem Nano- und Picoplanton einerseits und dem größeren Meso- und Makrozooplankton andererseits. Letzteres vermag diese kleinen Fraktionen nicht effizient zu nutzen. Dennoch können Protozoen einschließlich der Ciliaten nach Angaben von Sieburth & Davis (1982) über ihr Grazing auch das Bakterienwachstum stimulieren. So hält der Grazingdruck die Bakterien in der logarithmi

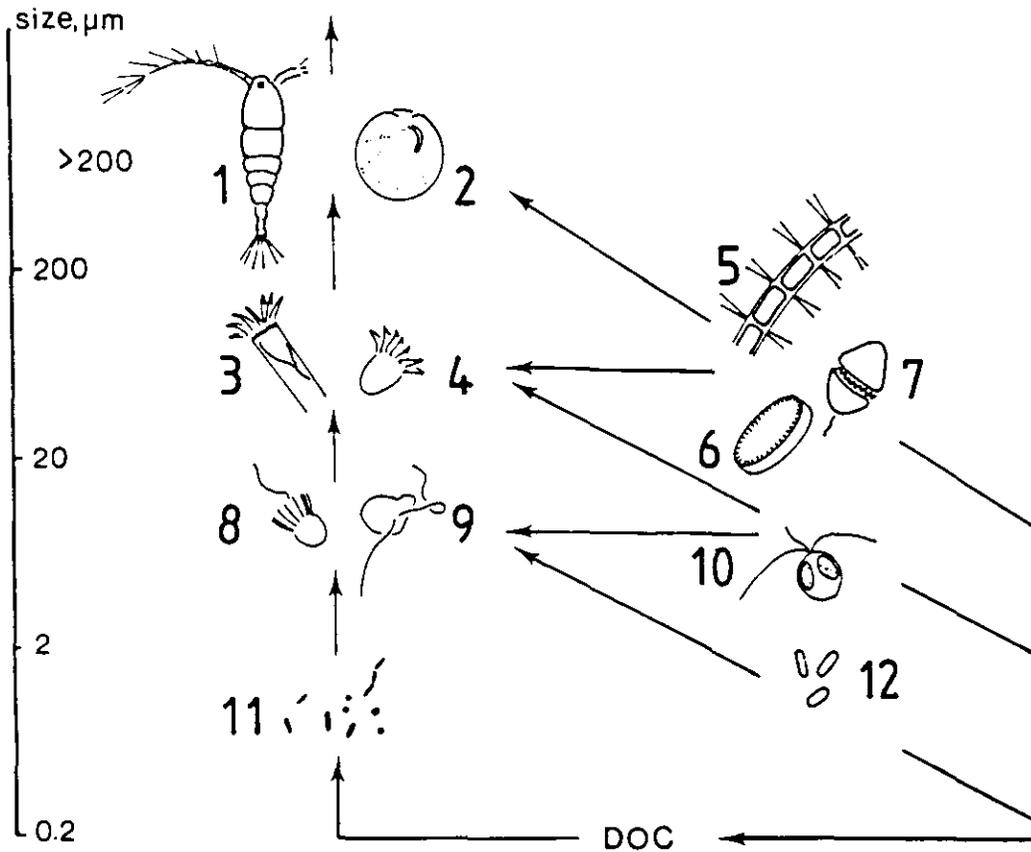


Abb. 26: Der "microbial loop" (aus: Fenchel, 1987; ergänzt). 1: Copepode; 2: *Noctiluca* (heterotropher Dinoflagellat); 3: Tintinne; 4: oligotricher Ciliat (heterotroph); 5: kettenbildende Diatomee; 6: solitäre Diatomee; 7: autotropher Dinoflagellat; 8: Choanoflagellat (heterotroph); 9: heterotropher Flagellat; 10: autotropher Flagellat; 11: Bakterien; 12: Cyanobakterien (*Synechococcus*-Typ); DOC: gelöste organische Substanz (dissolved organic matter).

schen Wachstumsphase, und die Akkumulation "seneszenten" (alternder) Zellen wird verhindert. Weiterhin werden die Bakterienzahlen klein gehalten und die Gefahr einer plötzlichen Substratlimitierung vermieden. Schließlich könnte ineffektive Grazingaktivität zum DOC-Pool beitragen, wobei den Bakterien dieses DOC wieder verfügbar gemacht wird. Insgesamt dürfte dies zu einer Stabilisierung des Systems führen.

Durch das Grazing des Protozooplanktons wird nach Ansicht von Porter et al. (1985) die ökologische Gesamteffizienz insgesamt erhöht, obwohl die Anzahl der Schritte zwischen Phytoplankton und dem größeren Zooplankton größer ist. Die Protozoen machen dem Meso- und Makrozooplankton Kohlenstoffquellen verfügbar, welche sonst verloren wären (vorwiegend DOC). Außerdem zeigen sowohl Bakterien als auch heterotrophe Protozoen hohe Wachstumseffizienzen zur Umwandlung der Nahrung in Biomasse.

Die Position der Ciliaten des "microbial loop" scheint aufgrund der Mixotrophie flexibler zu sein. So stehen mixotrophe Vertreter zwischen der auto- und heterotrophen Komponente. Die Frage drängt sich auf, ob es unter planktischen Ciliaten eine strenge Trennung zwischen auto-, mixo- und heterotrophen Formen gibt. Auf den ersten Blick scheint der Sprung vom autotrophen *M. rubrum* zu mixotrophen Ciliaten ein diskontinuierlicher zu sein. Dennoch berichteten Smith & Barber (1979) über die Abgabe, aber auch die Aufnahme, von DOC durch diesen Organismus. Ob eine solche DOC-Aufnahme mit heterotropher (hier wohl besser osmotropher) Nutzung einhergeht, ist bisher nicht geklärt. Ebenso liegen noch kaum Erkenntnisse über die Bedeutung der Mixotrophie für Ciliaten vor. So wäre experimentell zu ermitteln, ob es wirklich eine Trennung zwischen obligat und fakultativ mixotrophen Ciliaten auf Artebene gibt, oder ob der Grad der Mixotrophie vielleicht Schwankungen unterworfen sein kann. Dazu sind Informationen über die Freßraten sowohl mixo- als auch heterotropher Ciliaten nötig. Solche liegen jedoch bisher für polare Gebiete nicht vor. Die Klärung der Frage, wie mixotrophe Ciliaten gefressene Chloroplasten vor der Verdauung schützen und längere Zeit funktionsfähig erhalten, könnte sogar neues Licht auf die Endosymbiontenhypothese werfen (Lindholm et al. 1989).

Höhere Breiten bieten sich aufgrund ihrer extremen Saisonalität zur Klärung solcher Fragen an.

Ungeklärt ist auch die Rolle der im Spätherbst zahlreich gefundenen nackten, aber nicht zu den Oligotrichen gehörenden Ciliaten. Heterotrophe, haptoride Ciliaten sind in der Literatur kaum erwähnt. Ihre recht hohen Anteile im Spätherbst verdienen erhöhte Aufmerksamkeit. Sie sollten eine Schlüsselstellung einnehmen bei Untersuchungen, die sich mit der Klärung der Sukzession des Ciliatenplanktons im Jahresgang beschäftigen.

Gerade solche ökologischen Untersuchungen sollten jedoch möglichst auf Artniveau durchgeführt werden. Voraussetzungen dazu sind gute Kenntnisse über die genauen taxonomischen Zusammensetzungen der Populationen. Moderne Silberimprägnationsmethoden werden vermutlich zu der Neubeschreibung und Entdeckung vieler Arten führen. Die QPS ist eine solche vielversprechende Methode. Jedoch ist sie zeitaufwendig und beruht auf fixiertem Material. Unzweifelhaft sind Lebendbeobachtungen dringend erforderlich. Dale & Burkill (1982) entwickelten zu diesem Zweck ein Verfahren, in dem Temperaturänderungen und ihre verheerenden Effekte weitgehend reduziert sind. Lebendbeobachtungen können so eine Einschätzung der Verlustraten wie auch der Formänderung der Organismen bei der Fixierung geben. Unter Nutzung dieser Techniken sind neue Erkenntnisse zur Zusammensetzung der Ciliaten zu erwarten.

6. Zusammenfassung

1. Auf zwei zu verschiedenen Jahreszeiten durchgeführten Schiffs-Expeditionen in die Grönlandsee wurden Untersuchungen an planktischen Ciliaten vorgenommen. Während der ersten Reise im späten Frühjahr ("POLARSTERN"-Reise ARK V/2 vom 6.6. bis 4.7.1988) wurden die Abundanzen auto-, mixo- und heterotropher Ciliaten auf drei Schnitten mit insgesamt 22 Stationen in vier Standardtiefen (0, 20, 40 und 100 m) epifluoreszenzmikroskopisch ermittelt. Diese Untersuchungen wurden während der zweiten Reise ("METEOR"-Reise MET 8/1+2 vom 27.10. bis 18.12.1988) im Spätherbst fortgeführt. Zusätzlich wurden auf dieser Reise von 10 Stationen Wasserproben aus den vier Standardtiefen mittels einer speziellen Färbetechnik ("Quantitative Protargolfärbung", QPS) auf die taxonomische Zusammensetzung der Ciliatenpopulationen hin lichtmikroskopisch untersucht.

2. Die epifluoreszenzmikroskopisch ermittelten Zellzahlen waren im späten Frühjahr in den oberen 20 m der Wassersäule hoch und lagen zwischen einigen hundert und bis zu mehreren tausend Zellen l^{-1} . Hohe Zellzahlen wurden vor allem im eisfreien Wasser gefunden. Unterhalb einer Tiefe von 40 m sanken die Abundanzen auf wenige Zellen l^{-1} . M. rubrum als autotropher Ciliat und mixotrophe Oligotriche zeigten in den oberen Wasserschichten hohe Zellzahlen (zusammen bis zu 15000 Zellen l^{-1}) und Anteile (bis über 90 %) an den Gesamtpopulationen. Heterotrophe Oligotriche dominierten in der Tiefe. Tintinnen waren in allen Tiefen selten.

3. Im Spätherbst bot sich demgegenüber ein völlig anderes Bild. In Oberflächennähe wurden Ciliatenzahlen von wenigen hundert l^{-1} ermittelt. Sie nahmen mit der Tiefe geringfügig ab. Die Zusammensetzung der Populationen hatte sich ebenfalls geändert. M. rubrum wurde nur vereinzelt angetroffen, mixotrophe Oligotriche waren im Vergleich zum späten Frühjahr selten. Sie erreichten nur Anteile von maximal 21 % der Gesamtpopulationen. Auf heterotrophe haptoride Ciliaten, die im späten Frühjahr völlig fehlten, entfielen bis zu 54 % aller Ciliaten. Tintinnen waren wiederum selten.

4. Bei der lichtmikroskopischen Untersuchung konnten etwa 60 Arten unterschieden werden, von denen 15 den Tintinnen zuzuordnen waren. Auf acht Arten (Strombidium cf. dalum, S. delicatissimum, S. compressum, Leegardiella ovalis, Lohmanniella sp., Cyclotrichium sp. und Askenasia sp.) entfielen etwa 75 % aller gezählten Ciliaten. Die Biomassen der Ciliaten zeigten niedrige Werte zwischen 100 und 950 ng C l⁻¹.

5. Ein Vergleich zwischen Epifluoreszenz- und lichtmikroskopischen Zählungen mittels QPS ergab in parallelen Proben erheblich höhere Zählausbeuten bei der QPS. Im Mittel wurden epifluoreszenzmikroskopisch nur 28 % der in den QPS-Präparaten vorhandenen Ciliaten gezählt. Dies war u. a. wahrscheinlich auf unterschiedliche Fixierungen zurückzuführen.

6. In der Diskussion werden die gefundenen Zellzahlen und Anteile auto-, mixo- und heterotropher Ciliaten mit Literaturwerten verglichen. Es zeigt sich, daß die hohen Anteile auto- und mixotropher Formen und deren Abnahme mit der Tiefe offenbar nicht ungewöhnlich sind. Nahrungsangebot und Licht werden als mögliche Faktoren für die vorgefundenen Verteilungen diskutiert. Die Stellung der pelagischen Ciliaten im Nahrungsnetz der Kleinstorganismen wird beleuchtet. In einem Ausblick werden weitere Forschungsansätze aufgezeigt.

7. Literaturverzeichnis

- Aagard, K. (1970): Wind-driven transports in the Greenland and Norwegian Seas. *Deep-Sea Res.* 17: 281 - 291.
- 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.
- Barthel, K.-G. (1988): Feeding of three Calanus species on different phytoplankton assemblages in the Greenland Sea. *Meeresforsch.* 32: 92 - 106.
- Baumann, M. (1990): Untersuchung zur Primärproduktion und Verteilung des Phytoplanktons der Grönlandsee mit Kulturexperimenten zum Einfluß des Lichtes und der Temperatur auf Wachstum und Photosyntheseleistung arktischer Diatomeen. Dissertation, Rheinisch-Westfälische Technische Hochschule Aachen.
- Blackbourn, D. J., Taylor, F. J. R. und J. Blackbourn (1973): Foreign organelle retention by ciliates. *J. Protozool.* 20 (2): 286 - 288.
- Brownlee, D. C. (1982): Measuring the secondary production of marine planktonic tintinnine ciliates. Ph. D. dissertation. University of Maryland, Maryland.
- Bolms, G. (1986): Zur Verteilung des Mikrozooplanktons in der Framstraße zwischen Grönland und Spitzbergen. Diplomarbeit, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- 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.

- Coachman, L. K. & Aagard, K. (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.
- Corliss, J. O. (1979): The ciliated Protozoa. Characterization, classification and guide to the literature. 2nd Edition. Pergamon Press, New York. pp. 455.
- Crawford, D. W. (1989): Mesodinium rubrum: the phytoplankter that wasn't. Mar. Ecol. Prog. Ser. 58: 161 - 174.
- Dale, T. (1987): Diel vertical distribution of planktonic ciliates in Lindaspollene, Western Norway. Mar. Micr. Food Webs 2 (1): 15 - 28.
- 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. (Suppl.) 30: 16A.
- Edler, L. (1979): Recommendations for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll. The Baltic Marine Biologists Publication No. 5: 1 - 38.
- Fauré-Fremiet, E. (1924): Contribution à la connaissance des infusoires planktoniques. Bull. Biol. Fr. Belg. supplement No. 6: 1 - 171.
- Fauré-Fremiet, E. (1948): Le rythme de marée du Strombidium oculatum Gruber. Bull. Biol. France Belgique 82: 3 - 23.
- Fauré-Fremiet, E. (1969): Remarques sur la systématique des ciliés Oligotrichida. Protistologica 5: 345 - 352.

- Fenchel, T. (1987): Ecology of Protozoa. The Biology of free-living phagotrophic protists. Springer Verlag Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo. 197 pp.
- 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.
- Gilron, G. L. & D. H. Lynn (1989): Assuming a 50% cell occupancy of the lorica overestimates tintinnine ciliate biomass. Mar. Biol. 103: 413 - 416.
- Gradinger, R. (1986): Die Phytoplanktonverteilung in der Framstraße zwischen Grönland und Spitzbergen. Diplomarbeit. Kiel, 1986.
- Gradinger, R. (im Druck): Zur Bedeutung des Pico- und Nanoplanktons in polaren Regionen am Beispiel der Grönländischen See. Dissertation, Christian-Albrechts-Universität zu Kiel.
- Hamburger, C. & W. von Buddenbrock (1911): Nordische Ciliata mit Ausschluß der Tintinnoidea. Nordisches Plankton, 13: 1 - 152.
- Heinbokel, J. F. (1978a): Studies on the functional role of Tintinnids in the Southern California Bight. I. Grazing and growth rates in laboratory cultures. Mar. Biol. 47: 177 - 189.
- Heinbokel, J. F. (1978b): Studies on the functional role of Tintinnids in the Southern California Bight. II. Grazing rates of field populations. Mar. Biol. 47: 191 - 197.

- 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.
- Holm-Hansen, O., Taylor, F. J. R. und R. J. Barsdale (1970): A ciliate red tide at Barrow, Alaska. Mar. Biol. 7: 37 - 46.
- Jankowski, A. W. (1975): (A conspectus of a the new system of subphylum Ciliophora, Doflein, 1901). (Abstr.) In: Balashov, U. S. (ed.). (Account of scientific sessions on results of scientific work, year 1974: Abstracts of reports). Akad. Nauk. SSSR, Zool. Inst. Leningrad, pp. 26 - 27 (in Russian).
- Jeffrey, S. W. & G. F. Humphrey (1975): New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁, c₂ in phytoplankton. Biochem. Physiol. Pfl. 167: 191 - 194.
- 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. 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 - 398.

- 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.
- Laval-Peuto, M. & M. Febvre (1986): On plastid symbiosis in Tontonia appendiculariformis (Ciliophora, Oligotrichina). *BioSystems* 19: 137 - 158.
- Laval-Peuto, M., Salvano, P., Gayol, P. und C. Greuet (1986): Mixotrophy in marine planktonic ciliates: ultrastructural study of Tontonia appendiculariformis (Ciliophora, Oligotrichina). *Mar. Micr. Food Webs* 1 (2): 81 - 104.
- 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. Sleigh (1988): A comparison of fixatives for the quantification of pelagic ciliate populations (Abstract). In: P. H. Burkill & Reid, P. C. (eds.): Protozoa and their role in marine processes. NATO ASI Workshop, Plymouth 1988. .
- 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.
- Leegard, C. (1915): Untersuchungen über einige Planktonciliaten des Meeres. *Nyt. Mag. f. Naturv.* 53: 1 - 37.
- Leegard, 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. Brunn (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.
- Lindholm, T. (1985): Mesodinium rubrum - a unique photosynthetic ciliate. *Adv. Aqu. Microbiol.* 3: 1 - 48.
- Lindholm, T., Lindroos, P. und A.-C. Mörk (1988): Ultrastructure of the photosynthetic ciliate Mesodinium rubrum. *Biosystems* 21: 141 - 149.
- Lindholm, T. & A. C. Mörk (1989): Symbiotic algae and plastids in planktonic ciliates. *Mem. Soc. Fauna Flora Fennica* 65: 17 - 22.
- Lohmann (1908): Untersuchung zur Feststellung des vollständigen Gehaltes des Meeres an Plankton. *Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen, Kiel*, 10: 129 - 370.
- Longhurst, A. R. (1976): Vertical migrations. In: Cushing, D. H. & J. J. Walsh (eds): *The ecology of the seas*. Blackwell Scientific Publications. pp. 116 - 140.
- 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 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.
- Marschall, S. M. (1969): Protozoa. Order Tintinnida. *Zooplankton Sheets* 117 - 127. *Conseil International pour l'exploration de la mer*.

- 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. (1983): Planktonic infusorians in the Bering Sea. Sov. J. Mar. Biol. 9: 180 - 185.
- 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.
- 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. (1986): The annual cycle of planktonic ciliates in the waters surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine: estimates of biomass and production. Masters Thesis, University of Guelph, Canada.
- Montagnes, D. J. S. & D. H. Lynn (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 (1989): The annual cycle of Mesodinium rubrum in the waters surrounding the Isles of Shoals, Gulf of Maine. J. Plankton Res. 11: 193 - 201.
- 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.
- 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. (1980): Occurrence and significance of resting cysts in an hyaline tintinnid Helicostomella subulata (Ehr.) Jörgensen. J. exp. mar. Biol. Ecol. 48: 23 - 33.
- Parsons, T. R., Takahashi, M. und B. Hargraves (1984): Biological oceanographic processes. 3rd Edition. Pergamon Press, Oxford. pp. 330.
- 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 Sanders, R.W. (1985): Protozoa in planktonic food webs. J. Protozool. 32 (3): 409 - 415.
- Powers, P. B. A. (1932): Cyclotrichium meunieri sp. n: cause of red water in the Gulf of Maine. Biol. Bull., 63: 74 - 80.
- Putt, M. (1990): Abundances, photosynthetic rates and pigment content of chlorophyll-containing ciliates in the Nordic Seas. (Abstract). Eos 71 (2): 80.
- 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.

- 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.
- Reid, P. C. & A. W. G. John (1978): Tintinnid cysts. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 58: 551 - 557.
- 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.
- Sherr, E. B. & B. F. Sherr (1987): High rates of consumption of bacteria by pelagic ciliates. *Nature* 325: 710 - 711.
- 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.
- Sieburth, J. McN. (1979): *Sea microbes*. Oxford University Press, New York. 491 pp.
- Sieburth, J. McN. & P. G. Davis (1982): The role of heterotrophic nanoplankton in grazing and nurturing of planktonic bacteria in the Sargasso und Caribbean Seas. *Ann. Inst. Oceanogr.* 58: (Suppl.): 285 - 296.
- 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.

- 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. 393-440.
- 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. & Barber, R. T. (1979): A carbon budget for the autotrophic ciliate Mesodinium rubrum. J. Phycol. 15: 27 - 33.
- Sorokin, Y. I. (1981): Microheterotrophic organisms in marine ecosystems. In: Longhurst, A. R. (ed.): Analysis of marine ecosystems. pp. 293 - 342.
- Steele, J. (1976): Patchiness. In: Cushing, D. H. & J. J. Walsh (eds.): The ecology of the seas. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 98 - 115.
- Stoecker, D. K. (1988): Are marine planktonic ciliates suspension-feeders? J. Protozool. 35 (2): 252 - 255.
- 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. and L. H. Davis (1988/1989): Enslavement of algal chloroplasts by four Strombidium spp. (Ciliophora, Oligotrichida). Mar. Microb. 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.
- Strickland, J. H. D. & T. R. Parsons (1972): A practical handbook of seawater analysis. 2nd edition. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.* 167. 310 pp.
- 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.
- 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.
- Tibbs, J. F. (1968): On some planktonic protozoa taken from the track of drift station ARLIS I, 1960-61. *Arctic*, 20: 247 - 254.
- Wistbacka, R. J. (1982): Mesodinium rubrum fysiologi - en introduktion. M. Sc. thesis, Abo Akademi, Abo.
- Wadhams, P. (1986): The ice cover. In: Hurdle, B. G. (ed.): *The Nordic Seas*. Springer Verlag New York, Berlin, Heidelberg, Tokyo. pp. 21 - 84.

8. Anhang

Stationsliste

	Datum	Zeit (GMT)	Position		Tiefe (m)
			Breite	Länge	
ARK V/2					
Schnitt 1					
Station:	65 17.06.	17.05	74°55.6'N	05°00.7'W	3602
	68 18.06.	13.09	74°59.9'N	09°01.8'W	3323
	70 19.06.	03.07	75°14.6'N	10°02.5'W	2890
	72 19.06.	10.40	75°27.0'N	10°47.1'W	1800
	73 19.06.	17.30	75°28.6'N	11°06.5'W	1324
	74 20.06.	01.24	75°30.4'N	11°21.3'W	942
	75 20.06.	04.26	75°32.4'N	11°37.5'W	415
Schnitt 2					
Station:	79 21.06.	17.27	76°14.7'N	03°27.8'W	3638
	82 22.06.	03.34	76°33.1'N	04°38.9'W	2583
	85 22.06.	12.28	76°47.7'N	05°30.1'W	1642
	86 22.06.	15.27	76°51.7'N	05°45.2'W	1364
	87 22.06.	18.02.	76°55.0'N	06°00.3'W	1025
Schnitt 3					
Station:	96 25.06.	22.32	78°59.9'N	09°00.2'E	204
	98 26.06.	02.46	78°57.5'N	08°07.1'E	1001
	100 26.06.	09.04	78°53.5'N	06°44.6'E	1616
	102 26.06.	22.05	78°53.0'N	05°00.3'E	2667
	104 27.06.	09.56	78°52.5'N	01°35.6'E	2557
	106 27.06.	16.56	78°58.8'N	00°00.7'E	2787
	108 28.06.	08.00	79°02.4'N	02°19.9'W	2567
	110 28.06.	20.53	78°51.4'N	04°23.0'W	1798
	112 29.06.	03.34	78°44.3'N	04°38.3'W	1298
	114 29.06.	11.04	78°42.3'N	05°26.9'W	414
MET 8/1					
Schnitt 4					
Station:	607 06.11.	06.25	74°45.6'N	15°39.7'E	593
	609 06.11.	16.30	74°45.1'N	12°57.1'E	2189
	610 07.11.	05.20	74°45.5'N	10°04.2'E	2507
	611 07.11.	14.23	74°46.4'N	06°59.0'E	2380
	612 07.11.	23.24	74°45.2'N	03°41.0'E	3608
	613 08.11.	06.46	74°45.2'N	00°57.8'E	3731
	614 08.11.	22.53	74°45.0'N	02°28.9'W	3582
	616 10.11.	05.27	74°43.0'N	08°29.6'W	3303
	617 10.11.	23.20	74°45.5'N	05°30.3'W	3528
	619 13.11.	18.20	74°40.6'N	07°15.9'E	2258
	627 14.11.	11.13	74°39.8'N	04°37.9'E	2857
	630 14.11.	17.50	74°40.4'N	03°39.4'E	3641

MET 8/2

Schnitt 5

Station:	650	25.11.	21.55	71°31.3'N	03°56.5'W	2863
	651	26.11.	12.49	72°29.6'N	03°33.5'W	3020
	652	27.11.	02.25	73°20.7'N	03°15.3'W	2995
	653	27.11.	14.45	74°07.0'N	03°00.6'W	3606
	657	28.11.	19.14	74°20.9'N	04°55.2'W	3496
	658	29.11.	10.27	75°00.2'N	04°00.3'W	3599
	659	29.11.	21.15	74°59.9'N	02°30.1'W	3656
	662	30.11.	17.40	76°30.3'N	01°01.4'W	3100
	664	01.12.	11.08	77°41.5'N	01°10.3'E	3119
	666	03.12.	03.00	77°44.1'N	05°58.1'E	2441
	669	03.12.	18.45	77°45.2'N	09°56.5'E	893

Schnitt 6

Station:	678	06.12.	12.10	74°59.8'N	00°50.6'E	3727
	685	09.12.	18.16	74°17.1'N	01°28.7'E	3756
	687	10.12.	14.25	73°30.4'N	02°14.5'E	3380
	689	11.12.	15.00	72°45.2'N	02°44.6'E	2469
	690	11.12.	21.24	72°00.7'N	03°19.7'E	2739
	691	12.12.	06.10	71°00.0'N	04°00.5'E	3136

Ergebnisse der Epifluoreszenzzählungen

Stat.	Tiefe (m)	Oligotr. Oligotr.			Tint.	Haptor.	sonst. C.	Summe:
		M. rubrum	mix.	het.				
ARK V/2 65	0	276	197	2522	0		2995	
	20	1028	411	3577	0		5016	
	40	144	0	1501	0		1645	
	100	13	0	4	0		17	
68	0	2211	1789	2842	53		6895	
	20	579	105	1947	53		2684	
	40	184	184	2079	79		2526	
	100	29	4	25	0		58	
70	0	526	1789	789	0		3104	
	20	14211	684	1737	53		16685	
	40	237	26	263	0		526	
	100	4	0	21	0		25	
72	0	263	737	474	0		1474	
	20	211	0	263	0		474	
	40	66	13	105	0		184	
	100	0	0	4	0		4	
73	0	395	1737	1132	53		3317	
	20	342	26	224	0		592	
	40	405	34	630	0		1069	
	100	25	0	59	8		92	
74	0	1263	8000	1579	0		10842	
	20	0	105	0	0		105	
	40	697	211	474	0		1382	
	100	13	0	29	0		42	
75	0	158	579	368	0		1105	
	20	105	526	158	26		815	
	40	53	26	658	0		737	
	100	8	0	13	0		21	
79	0	53	763	132	26		974	
	20	0	368	184	0		552	
	40	0	88	491	35		614	
	100	8	4	42	8		62	
82	0	105	211	579	0		895	
	20	447	316	737	0		1500	
	40	175	53	1281	53		1562	
	100	0	4	109	29		142	
85	0	163	232	105	0		500	
	20	32	63	63	0		158	
	40	47	0	0	0		47	
	100	0	0	17	0		17	
86	0	221	337	168	0		726	
	20	109	34	34	0		177	
	40	59	4	34	0		97	
	100	0	0	21	0		21	
87	0	211	453	179	0		843	
	20	487	281	147	0		915	
	40	4	13	84	0		101	
	100	0	0	21	0		21	

Stat.	Tiefe (m)	Oligotr. Oligotr.			Tint.	Haptor.	sonst. C.	Summe:
		M. rubrum	mix.	het.				
96	0	1316	1789	2158	53		5316	
	20	474	1895	1711	26		4106	
	40	88	281	1088	88		1545	
	100	4	17	84	0		105	
98	0	526	8947	1368	0		10841	
	20	474	3579	1842	53		5948	
	40	70	140	3193	561		3964	
	100	0	0	21	8		29	
100	0	42	1716	42	0		1800	
	20	142	1034	128	0		1304	
	40	123	316	588	132		1159	
	100	4	0	13	4		21	
102	0	263	684	1947	53		2947	
	20	921	263	1184	26		2394	
	40	105	53	1456	35		1649	
	100	0	13	88	0		101	
104	0	474	3105	632	0		4211	
	20	237	1474	579	0		2290	
	40	35	18	2088	18		2159	
	100	0	0	59	0		59	
106	0	0	1316	316	0		1632	
	20	0	921	605	0		1526	
	40	53	79	1684	0		1816	
	100	0	0	42	0		42	
108	0	121	11	37	0		169	
	20	53	0	86	20		159	
	40	0	7	13	0		20	
	100	0	0	0	0		0	
110	0	173	438	93	0		704	
	20	173	46	42	0		261	
	40	278	0	25	0		303	
	100	0	0	17	0		17	
112	0	0	84	147	0		231	
	20	67	46	21	0		134	
	40	118	13	105	0		236	
	100	0	0	8	0		8	
114	0	63	126	284	0		473	
	20	88	8	29	0		125	
	40	51	0	38	4		93	
	100	0	0	8	0		8	
MET 8/1+2 607	0	0	0	50	0	0	50	
	20	0	75	75	25	0	175	
	40	0	13	63	0	0	76	
	100	0	17	46	8	0	71	
609	0	0	10	40	0	0	50	
	20	0	13	71	4	17	105	
	40	4	33	125	8	50	220	
	100	0	21	88	8	38	155	

Stat.	Tiefe (m)	Oligotr. Oligotr.			Tint.	Haptor.	sonst.	C.	Summe:
		M. rubrum	mix.	het.					
610	0	0	17	121	13	17	0	168	
	10	0	4	92	8	13	0	117	
	40	0	0	46	8	17	0	71	
	100	0	4	96	17	4	0	121	
611	0	4	0	38	0	8	0	50	
	20	0	4	58	0	0	0	62	
	40	0	0	67	4	0	0	71	
612	100	0	0	75	6	4	0	85	
	0	0	17	96	8	8	0	129	
	20	0	4	96	0	0	0	100	
613	40	0	0	146	0	4	0	150	
	100	0	0	25	0	0	0	25	
	0	0	29	133	0	4	0	166	
	20	0	8	154	13	0	13	188	
614	40	0	58	129	0	4	0	191	
	100	0	4	63	0	0	0	67	
	0	0	13	163	4	0	0	180	
	20	0	8	154	0	0	0	162	
616	40	0	4	104	38	0	0	146	
	100	0	0	25	4	0	0	29	
	0	0	8	200	8	0	0	216	
	20	0	0	125	4	0	0	129	
617	40	0	4	92	0	0	0	96	
	100	0	0	17	13	0	0	30	
	0	0	0	88	4	0	0	92	
	20	0	8	108	8	0	0	124	
619	40	0	4	29	0	4	0	37	
	100	8	4	46	4	0	0	62	
	0	0	33	42	0	13	0	88	
	20	0	21	29	0	0	0	50	
627	40	0	0	113	0	0	0	113	
	100	0	0	29	0	0	0	29	
	0	0	0	58	0	0	0	58	
	20	0	0	100	0	0	0	100	
630	40	0	0	46	0	0	0	46	
	100	0	0	38	0	13	0	51	
	0	4	0	75	0	4	0	83	
	20	4	8	92	4	0	0	108	
650	40	4	0	38	0	0	0	42	
	100	4	8	58	4	4	0	78	
	0	0	0	67	0	0	0	67	
	20	0	0	158	0	208	33	399	
651	40	4	4	25	0	50	21	104	
	100	0	4	21	0	4	17	46	
	0	0	0	125	20	65	10	220	
	20	4	8	121	4	46	17	200	
652	40	0	4	79	8	34	0	125	
	100	0	8	71	0	25	0	104	
	0	0	0	154	8	81	13	256	
	20	0	8	256	0	168	16	448	
	40	0	0	42	0	4	0	46	
	100	0	4	13	0	29	0	46	

Stat.	Tiefe (m)	Oligotr. Oligotr.			Tint.	Haptor.	sonst.	C.	Summe:
		M. rubrum	mix.	het.					
653	0	0	0	140	0	80	10	230	
	20	0	0	200	0	70	0	270	
	40	0	0	63	0	58	17	138	
	100	0	0	46	4	29	4	83	
657	0	0	0	79	0	88	8	175	
	20	0	4	138	13	104	8	267	
	40	0	0	92	0	104	21	217	
	100	0	4	42	4	25	4	79	
659	0	0	4	54	8	16	0	82	
	20	0	4	42	0	29	4	79	
	40	0	0	79	0	16	0	95	
	100	0	0	92	0	8	0	100	
662	0	0	0	55	0	35	5	95	
	20	0	4	38	0	46	0	88	
	40	0	5	90	15	35	0	145	
	100	0	0	46	0	66	4	116	
664	0	0	17	75	4	54	29	179	
	20	0	0	117	4	59	8	188	
	40	0	0	71	8	42	0	121	
	100	0	4	71	4	34	12	125	
666	0	0	8	54	4	8	0	74	
	20	0	4	71	13	33	0	121	
	40	0	4	67	4	29	4	108	
	100	0	0	54	4	38	4	100	
669	0	0	13	196	8	62	13	292	
	20	0	4	58	13	16	4	95	
	40	0	4	46	8	24	4	86	
	100	0	8	46	0	13	4	71	
678	0	0	0	88	17	117	0	222	
	20	0	0	79	0	88	33	200	
	40	0	0	96	0	59	4	159	
	100	0	0	67	0	8	0	75	
680	0	0	17	96	0	4	13	130	
	20	0	0	8	0	8	0	16	
	40	0	0	21	0	4	0	25	
	100	0	0	21	0	4	0	25	
682	0	0	0	46	0	38	4	88	
	20	0	21	71	13	8	8	121	
	40	0	4	38	0	8	17	67	
	100	0	0	63	4	29	16	112	
683	0	0	8	42	0	34	21	105	
	20	0	4	50	0	16	26	96	
	40	0	0	58	4	25	17	104	
	100	0	0	50	0	24	8	82	
685	0	0	17	138	0	62	17	234	
	20	0	8	113	4	79	25	229	
	40	0	8	125	0	104	33	270	
	100	0	13	71	0	33	0	117	
687	0	0	0	108	13	58	13	192	
	20	0	8	58	13	42	13	134	
	40	0	0	79	0	49	8	136	
	100	0	13	50	0	8	0	71	
690	0	0	17	38	0	21	4	80	

Stat.	Tiefe (m)	Oligotr. Oligotr.			Tint.	Haptor.	sonst.	C.	Summe:
		M. rubrum	mix.	het.					
	20	0	13	67	0	21	4	105	
	40	0	8	67	0	20	4	99	
	100	4	4	54	0	8	0	70	
691	0	0	0	29	0	4	8	41	
	20	0	8	38	4	4	0	54	
	40	0	17	33	0	8	8	66	
	100	0	8	25	0	16	0	49	

Ergebnisse der QPS-Zählungen

Stat. Tiefe	Zellen l-1						Biomasse (ng C l ⁻¹)					
	(m)	M. rubrum	Oligotr.	Tint.	Haptor.	sonst. C.	Summe:	M. rubrum	Oligotr.	Tint.	Haptor.	sonst. C.
607	0	147	173	4	218	62	604	131.2	79.6	15.3	94.6	45.4
	20	58	258	0	204	98	617	35.2	105.0	0.0	78.1	63.4
	40	22	218	9	186	89	524	14.9	151.6	18.0	69.9	68.4
	100	18	231	0	98	44	391	9.1	142.6	0.0	44.5	38.6
611	0	9	315	0	71	89	484	12.6	450.0	0.0	13.9	69.4
	20	0	213	0	111	107	431	0.0	251.4	0.0	20.2	17.9
	40	13	164	4	84	62	329	27.2	159.0	2.4	17.4	12.4
	100	18	142	4	89	107	360	27.9	87.7	13.5	150.0	49.4
613	0	18	781	40	293	133	1265	14.0	487.2	128.4	64.1	40.9
	20	0	666	18	266	129	1079	0.0	368.3	8.9	64.7	34.1
	40	9	750	9	346	209	1323	7.5	451.4	11.6	78.2	59.2
	100	4	213	22	89	49	377	3.0	137.3	3.2	41.1	41.6
616	0	18	839	13	275	173	1319	22.6	552.0	44.0	70.1	89.0
	20	13	804	18	364	169	1368	11.2	764.3	25.0	80.9	59.6
	40	4	826	13	302	218	1363	5.4	510.1	39.0	84.3	190.8
	100	40	138	22	182	31	413	8.4	233.7	28.5	90.1	21.4
650	0	18	329	4	191	182	724	26.9	175.5	1.1	48.0	30.9
	20	4	408	9	178	204	804	4.2	311.4	2.2	45.8	47.3
	40	0	124	0	151	195	471	0.0	82.4	0.0	23.0	39.8
	100	0	98	9	93	53	253	0.0	92.4	2.2	35.9	166.2
652	0	0	377	4	204	178	764	0.0	306.7	1.1	44.3	51.2
	20	0	258	13	169	191	630	0.0	227.6	4.6	43.6	38.8
	40	0	147	0	71	58	275	0.0	96.4	0.0	29.8	26.0
	100	0	124	0	173	18	315	0.0	84.9	0.0	116.2	4.8
658	0	4	258	9	182	107	559	4.9	253.5	45.4	51.7	71.0
	20	0	382	13	369	120	884	0.0	442.9	44.0	98.8	52.0
	40	0	329	4	355	160	848	0.0	346.7	18.0	111.0	93.4
	100	0	320	4	302	169	795	0.0	501.2	25.2	89.9	63.7
662	0	4	222	9	231	84	551	1.0	248.6	95.6	73.8	43.5
	20	4	289	9	218	80	599	6.3	439.0	11.6	66.4	26.5
	40	4	262	4	182	102	555	5.4	383.9	0.9	72.3	64.0
	100	0	200	4	31	40	275	0.0	242.8	1.5	88.9	62.9
669	0	22	249	13	218	138	639	4.0	154.8	0.8	172.4	58.8
	20	9	160	4	164	58	395	6.7	163.7	15.5	77.7	80.9
	40	4	107	9	98	75	293	2.2	222.6	5.4	148.0	64.7
	100	0	147	4	147	89	386	0.0	140.6	8.1	184.2	16.6
691	0	0	40	0	9	13	62	0.0	189.5	0.0	0.7	24.5
	20	0	40	4	4	22	71	0.0	153.1	25.6	11.2	49.9
	40	0	31	4	40	22	98	0.0	61.3	9.4	39.4	38.6
	100	0	22	0	22	22	67	0.0	54.1	0.0	25.0	18.9

Biovolumina und Biomassen der häufigsten Ciliaten
(ermittelt an Station 607 und 613, 0 bis 100 m)

	vereinf. Zellform	Anzahl n	mittl. Biovol. (μm^3)	Stand. abw.	mittl. Biomasse (pg C)	Stand. abw.	Stand. abw. (%)
Strombidium cf. dalum							
(klein, Länge <20 μm)	Kege1	65	515	278	72	39	54
(mittel, Länge 20-25 μm)	Kege1	22	627	143	88	20	23
(länglich, Länge >25 μm)	Kege1	27	920	231	129	32	25
Strombidium compressum	Kege1 + Hkug.	28	6451	1576	903	221	24
Strombidium delicatissimum	Konus	46	223	95	31	13	42
Strombidium capitatum	Kege1 + Hkug.	24	11569	3813	1620	534	33
Mesodinium cf. pulex	Kege1 + Hrot.ell.	30	355	143	50	20	40
Mesodinium sp. A	Kege1 + Kugel	18	1285	354	180	50	27
Cyklotrichium sp. A	Hrot.ellips.	23	4162	2757	583	386	66
Askenasia sp.	Kege1	58	980	462	137	65	47
Lionotus (?) sp.	Rot.ellips.	33	958	445	134	62	46

Abkürzungen: Hkug. : Halbkugel
Hrot.ellips.: halber Rotationsellipsoid
Rot.ellips.: Rotationsellipsoid

Hiermit erkläre ich an Eides statt, daß ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe.

Kiel, im Juli 1990

Herbert Kf de

E r k l ä r u n g

Hiermit erkläre ich, daß ich die vorliegende Arbeit selbständig angefertigt und keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel benutzt habe.

Ferner erkläre ich, daß ich mit der Einstellung dieser Arbeit in die Fachbibliothek des Biologiezentrums bzw. des Instituts für Meereskunde der CAU einverstanden bin.

und der Universitätsbibliothek

Kiel, den 1.8.1990

..... Arbeit v. J. L.
.....