

# Copyright ©

---

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Das Werk bzw. der Inhalt darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtsinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

Copyright and Moral Rights for this thesis are retained by the author and/or other copyright owners. The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

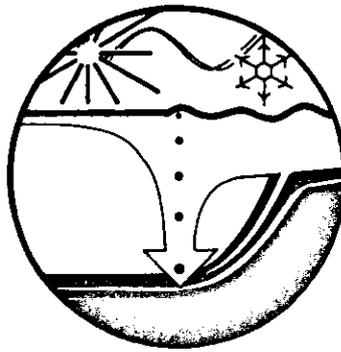
BERICHTE

26. Aug. 1990

aus dem

**SONDERFORSCHUNGSBEREICH 313**

**"SEDIMENTATION IM EUROPÄISCHEN NORDMEER"**



Nr. 21

**Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur  
Ernährungsbiologie benthischer Foraminiferen**

THOMAS HEEGER

Nr. 21

**Elektronenmikroskopische Untersuchungen zur Ernährungsbiologie  
benthischer Foraminiferen**

**Thomas Heeger**



## Abstract

Foraminifera are an important group among the deep sea benthos with high abundance and biomass values. In spite of their importance, little is known about their biology and ecology. The aim of this work is to analyse the nutrition and role of Foraminifera in the benthic foodweb.

16 Foraminifera species were isolated from the Western Baltic Sea, the North Sea, the Greenland- Norwegian Sea, the Weddell Sea and the Philippines. The samples were taken by a modified multiple corer with integrated fixation equipment to obtain specimens in a natural environment and in good condition. The electron microscopic results indicate the presence of a heterogeneous spectrum of particles from less than 1 $\mu$ m (bacteria, silicate structures) up to 25 $\mu$ m (pennate Diatoms) in the food vacuoles. The protoplasm of different chambers is functionally specialized. In high vacuolized young chambers the food particles are non-selectively ingested. Digestion is restricted to the young and middle chambers, while the older chambers store reserve products (lipid vesicles) in condensed protoplasm. The utilization of food depends on its availability. With low particle flux rates, their digestion requires more time than with high flux rates. Undigestible material is egested and not stored.

Epibenthic Foraminifera are adapted to optimize the food conditions with spiculae of sponges (*Rupertina stabilis*), elevated substrata (*Cibicidoides wuellerstorfi*) or self agglutinated tubes (*Miliolinella vigilax*), on order to catch laterally transported particles. In a simulated sedimentation experiment on board the food vacuoles of the Foraminifera contained muscle tissue and collagen fibers after a period of three days. Even endobenthic Foraminifera migrate to the surface and consume sedimented food particles. In none of the experiments was there a difference between the unfed controls and the Foraminifera from the natural environment.

Of the 22 Macrofauna specimens investigated only 8 ingested Foraminifera. Sipunculids are supposed to feed selectively on Foraminifera. In two species there are possibly symbiotic organisms. *Pyrgo murrhina* contains bacteria with enlarged genomes that might indicate symbiotic activity and *Elphidium excavatum clavatum* contains isolated chloroplasts. Virus-like particles in the protoplasm of two individuals of *Elphidium excavatum clavatum* induced cytopathological effects.

The importance and key function of Foraminifera for the deep sea community is characterized by their ability to utilize a wide food spectrum at low trophic levels and their metabolic adaptation to seasonal particle fluxes.

1.	<b>Einleitung</b> .....	1
2.	<b>Material und Methoden</b> .....	3
2.1.	Stationen der Probennahme .....	3
2.2.	Untersuchungsgebiete.....	6
2.3.	Artenliste.....	7
2.4.	Probennahme.....	8
2.4.1.	Großkastengreifer (GKG) und Reineckgreifer (RG) .....	8
2.4.2.	Agassiztrawl.....	9
2.4.3.	Multicorer.....	9
2.5.	Mikroskopie.....	11
2.5.1.	Transmissionselektronenmikroskopie (TEM).....	11
2.5.2.	Deagglutination und Dekalzifikation.....	13
2.5.3.	Saure Phosphatase-Reaktion.....	14
2.5.4.	Rasterelektronenmikroskopie (REM).....	15
2.5.5.	Lichtmikroskopie.....	15
2.6.	Fütterungsexperimente .....	16
2.6.1.	Europäisches Nordmeer.....	16
2.6.2.	Nordsee.....	16
2.7.	Untersuchungen der Makrofauna- Gastralinhalte .....	17
3.	<b>Ergebnisse</b> .....	18
3.1.	Charakterisierung des Foraminiferencytoplasmas.....	18
3.2.	Nahrungsspektren der Foraminiferen verschiedener Biotope.....	21
3.3.	Ernährungsbiologie .....	22
3.3.1.	Ingestion.....	22
3.3.1.1.	Aperturstopfen und Pseudopodienaktivität.....	22
3.3.1.2.	Partikelaufnahme und -selektion.....	24
3.3.2.	Digestion (Tafel 5- 10,15,16).....	25
3.3.2.1.	Nahrungsvakuolen und Reservestoffeinlagerungen.....	25
3.3.2.2.	Saure Phosphatase-Reaktion (Tafel 16).....	26
3.3.3.	Defäkation (Tafel 17,18) .....	27
3.3.3.1.	Defäkationsvakuolen.....	27
3.3.3.2.	Stercomata und Kristallbildung.....	28
3.4.	Kammerspezialisierungen (Tafel 19,20).....	29
3.5.	Adaptionen (Tafel 21,22,23).....	30
3.6.	Fütterungsexperimente (Tafel 24,25).....	31
3.6.1.	Europäisches Nordmeer.....	31

3.6.2.	Nordsee.....	31
3.7.	Räuber.....	32
3.8.	Parasiten und Symbionten (Tafel 26,27,28,29,30).....	34
3.9	Fototafeln 1 — 30.....	38
	<b>Tafel 1:</b>	
	TEM-Aufnahmen von Zellkernen verschiedener Foraminiferenarten.....	39
	<b>Tafel 2:</b>	
	TEM-Aufnahmen von Zellorganellen im Foraminiferencytoplasma.....	41
	<b>Tafel 3:</b>	
	TEM-Aufnahmen von Zellorganellen und Besonderheiten im Foraminiferenplasma.....	43
	<b>Tafel 4:</b>	
	TEM-Aufnahmen von Besonderheiten des Foraminiferencytoplasmas.	45
	<b>Tafel 5:</b>	
	TEM-Aufnahmen von Nahrungsvakuolen im Foraminiferenplasma verschiedener Ökosysteme.....	47
	<b>Tafel 6:</b>	
	TEM-Aufnahmen von Nahrungsvakuolen im Plasma der antarktischen <i>Miliolinella vigilax</i> .....	49
	<b>Tafel 7:</b>	
	TEM-Aufnahmen von Nahrungsvakuolen im Plasma der tropischen Art <i>Rosalina globularis</i> .....	51
	<b>Tafel 8:</b>	
	TEM-Aufnahmen der Nahrungsvakuolen im Plasma von Foraminiferen des Europäischen Nordmeeres.....	53
	<b>Tafel 9:</b>	
	TEM-Aufnahmen der Nahrungsvakuolen im Plasma von Foraminiferen des Europäischen Nordmeeres.....	55
	<b>Tafel 10:</b>	
	TEM-Aufnahmen von Nahrungsvakuolen im Plasma der Foraminiferen des Europäischen Nordmeeres.....	57
	<b>Tafel 11:</b>	
	REM-Aufnahmen von Aperturstopfen verschiedener Foraminiferenarten.....	59
	<b>Tafel 12:</b>	
	REM-Aufnahmen von Partikelaggregationen im Aperturbereich bei verschiedenen Foraminiferenarten.....	61
	<b>Tafel 13:</b>	
	TEM-Aufnahmen von Planktonfallenmaterial aus 500m Wassertiefe und Vergleich mit Ultradünnschnitten durch die jüngste Kammer verschiedener Foraminiferenarten.....	63
	<b>Tafel 14:</b>	
	TEM-Aufnahmen von den jüngsten Kammerbereichen verschiedener Foraminiferenarten.....	65
	<b>Tafel 15:</b>	
	TEM-Aufnahmen der Digestion und Resorption bei verschiedenen Foraminiferenarten.....	67



<b>Tafel 16:</b>	
TEM-Aufnahmen der Sauren Phosphatase-Reaktion im Plasma verschiedener Foraminiferenarten.....	69
<b>Tafel 17:</b>	
TEM-Aufnahmen von Defäkationsvakuolen verschiedener Foraminiferenarten.....	71
<b>Tafel 18:</b>	
TEM-Aufnahmen von Defäkationsprodukten verschiedener Foraminiferenarten.....	73
<b>Tafel 19:</b>	
Lichtmikroskopische- und TEM-Aufnahmen von Kammerspezialisierungen verschiedener Foraminiferenarten.....	75
<b>Tafel 20:</b>	
TEM-Fotomontage aus 20 Negativen eines Plasmaquerschnittes von <i>Miliolinella vigilax</i> .....	77
<b>Tafel 21:</b>	
REM-Aufnahmen von <i>Miliolinella vigilax</i> .....	79
<b>Tafel 22:</b>	
REM- und lichtmikroskopische Aufnahmen epibenthischer Foraminiferen.....	81
<b>Tafel 23:</b>	
REM-Aufnahmen verschiedener epibenthischer Foraminiferenarten.....	83
<b>Tafel 24:</b>	
TEM-Aufnahmen von gefütterten Foraminiferenarten.....	85
<b>Tafel 25:</b>	
TEM-Fotomontage aus 8 Negativen einer kompletten Kammer von <i>Quinqueloculina sp.</i> .....	87
<b>Tafel 26</b>	
REM-Aufnahmen von Ektoparasiten und Gehäuseperforationen verschiedener Foraminiferenarten.....	89
<b>Tafel 27</b>	
Lichtmikroskopische- und REM-Aufnahmen von Nematoden und Partikelaggregationen bei verschiedenen Foraminiferen.....	91
<b>Tafel 28:</b>	
TEM-Aufnahmen symbiontischer Bakterien bei verschiedenen Foraminiferenarten.....	93
<b>Tafel 29:</b>	
TEM-Aufnahmen symbiontischer Bakterien im Plasma von <i>Pyrgo murrhina</i> .....	95
<b>Tafel 30:</b>	
TEM-Aufnahmen von virusähnlichen Partikeln infizierter Foraminiferen und Cytoplasmaübersicht einer nicht infizierten <i>Elphidium excavatum clavatum</i> .....	97
<b>4. Diskussion.....</b>	<b>99</b>
4.1. Methodenkritik.....	99
4.2. Räuber und Parasiten.....	101
4.2.1. Räuber.....	101
4.2.2. Parasiten.....	104

4.3.	Adaptionen an Lebensbedingungen verschiedener Biotope.....	106
4.3.1.	Das Verhältnis von Peroxisomen zu Mitochondrien im Cytoplasma.....	106
4.3.2.	Optimierung des Nahrungserwerbes durch epibenthische Lebensweise.....	107
4.3.3.	Lebensgemeinschaften mit Bakterien und isolierten Chloroplasten.....	108
4.3.4.	Reaktionen der Foraminiferen auf einen simulierten Sedimentationseintrag.....	110
4.4.	Nahrungsspektren der Foraminiferen .....	111
4.5.	Ernährungsbiologie .....	120
4.6.	Die Bedeutung der Foraminiferen in benthischen Ökosystemen.....	123
5.	<b>Zusammenfassung</b> .....	<b>126</b>
6.	<b>Literaturverzeichnis</b> .....	<b>128</b>

## 1. Einleitung

Foraminiferen gehören zu den Protozoen und sind zahlenmäßig die größte Ordnung unter den Granuloretikulosa (Hausmann 1985). Mit 2,5% der bekannten Arten (LEE 1980) sind Foraminiferen eine der wichtigsten Tiergruppe überhaupt und stellen einen hohen Biomasseanteil im marinen Ökosystem (HESSLER 1974). Die Bedeutung als fossile Dokumentatoren geologischer Zusammenhänge, für die Rekonstruktion vorzeitlicher Lebensräume und die Anzeige von Ölvorkommen ist seit langem bekannt. Das Wissen über ihre Ökologie und ihre biologischen Wechselbeziehungen mit anderen Organismen ist trotz vieler Publikationen über Verbreitung (BOLTOVSKOY und LENA 1971; BELANGER und STREETER 1980; BASOV und KUHSID 1983; MURRAY 1984) und Biomasse (PAUL und MENZIES 1974; GERLACH 1978; ALTENBACH 1985) lückenhaft.

Die Besiedlung extremer Lebensräume durch Foraminiferen, erfordert detaillierte Kenntnisse über Spezialisierungen und Anpassungen, um erfolgreiche paläontologische Interpretationen zu ermöglichen (CORLISS 1985). Aktuopaläontologische Studien haben gezeigt, daß Verteilung und Lebensweise der Foraminiferen eng mit den Umweltfaktoren verknüpft sind (ALTENBACH et al. 1987).

In erster Linie bildet die Verfügbarkeit von Nahrungsmaterial die existenzielle Basis für Foraminiferen (Smetacek 1984; GOODAY 1986). Ihre eigenen Ansprüche und Wechselbeziehungen mit anderen Organismen im benthischen Nahrungssystem sind wenig untersucht (LIPPS und VALENTINE 1970).

Rückschlüsse von Verbreitungsmustern auf die Ökologie der Foraminiferen durch klassische Färbemethoden wie Bengalrosa und Sudan Schwarz B führen häufig zu Fehlinterpretationen, weil nicht nur lebende Foraminiferen gefärbt werden, sondern die Gehäuse oft noch Restplasma oder Sekundärbesiedler enthalten, die gleichfalls eine Färbung hervorrufen (BERNHARD 1988; 1989). Auch die Aktivitätsmessungen isolierter Foraminiferen schließen das Risiko der unrichtigen Deutung durch foraminiferenfremde Gehäusebesiedler nicht gänzlich aus. Kombiniert man diese Methoden mit ultrastrukturellen Untersuchungen an Foraminiferen, so werden Vergleiche und Rückschlüsse auf die biologischen und physiologischen Situationen der Foraminiferen möglich. Der Vorteil der Elektronenmikroskopie liegt in der direkten Darstellung von Nahrungspartikel im Cytoplasma der Foraminiferen. Dies führt zu Erkenntnissen über

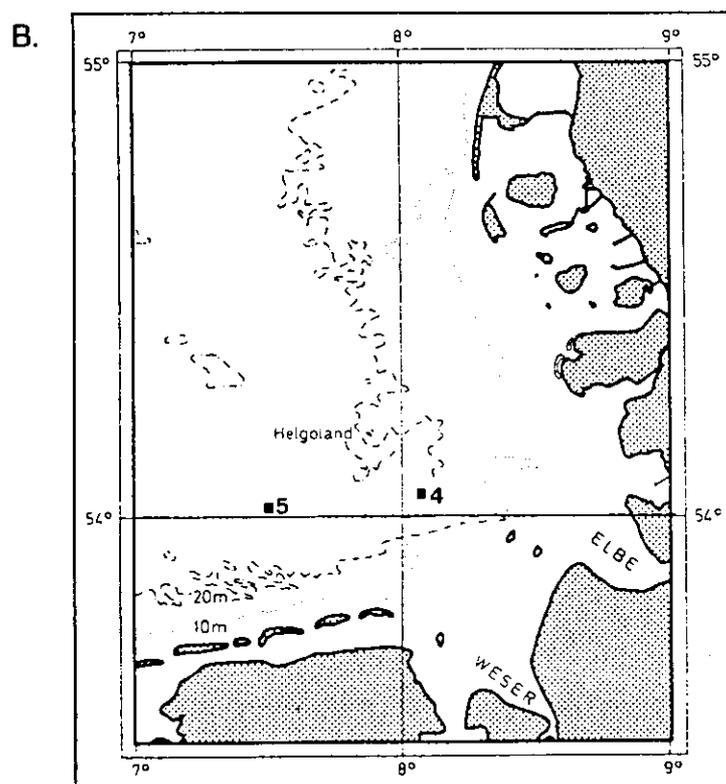
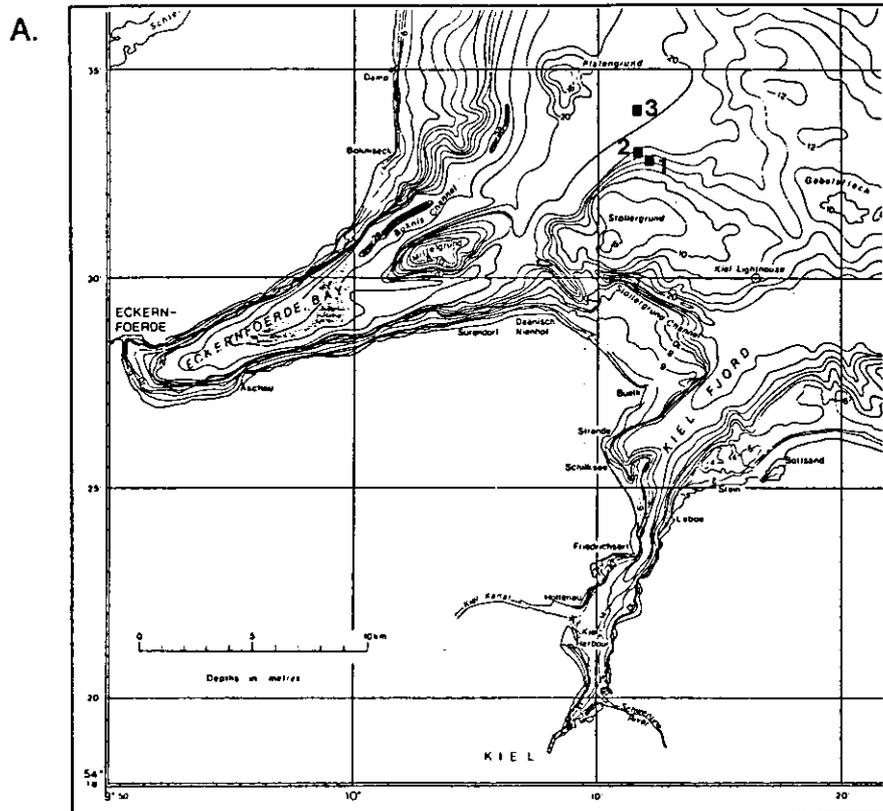
Ernährungsbiologie und der Bedeutung von Foraminiferen für benthische Faunengemeinschaften.

Von Tiefseeforaminiferen aus dem natürlichen Biotop sind bisher kaum elektronenmikroskopische Studien bekannt (GOLDSTEIN und CORLISS 1989). Die Arbeiten befassen sich meist mit in Kultur gehaltenen Foraminiferen und deren Nahrungsansprüchen (LENGSFELD 1969; LEE 1974; LEE 1980), oder mit Beobachtungen über Flachwassergemeinschaften (ANDERSON und BE 1978; BUZAS 1978; BRAND und LIPPS 1982).

Die Ursache für den Mangel an ultrastrukturellen Publikationen über benthische Foraminiferen liegt in der problematischen Bearbeitung. Die üblichen Fixierungen der Elektronenmikroskopie müssen für Foraminiferen aufgrund morphologischer (Karbonatgehäuse) und physiologischer (Störungssensibilität) Eigenschaften modifiziert werden, wenn auf zellulärem Niveau die natürlichen Biotopsituationen erhalten bleiben sollen.

Die vorliegende Arbeit soll, eingebettet im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 313 "Sedimentation im Europäischen Nordmeer", die Rolle der Foraminiferen in benthischen Ökosystemen untersuchen. Der Schwerpunkt liegt auf der ultrastrukturellen Erfassung natürlicher Nahrungsspektren von Foraminiferen aus verschiedenen Biotopen. Dazu sollen die ernährungsbiologischen Aspekte hinsichtlich besonderer Spezialisierungen elektronenmikroskopisch untersucht werden. Im experimentellen Teil werden die Reaktionen und Stoffwechseladaptionen von Foraminiferen an saisonale Sedimentationsereignisse dargestellt. Weiterhin wird die Bedeutung der Foraminiferen selbst für andere benthische Organismen im Nahrungsnetz untersucht.

2.1. Stationen der Probennahme



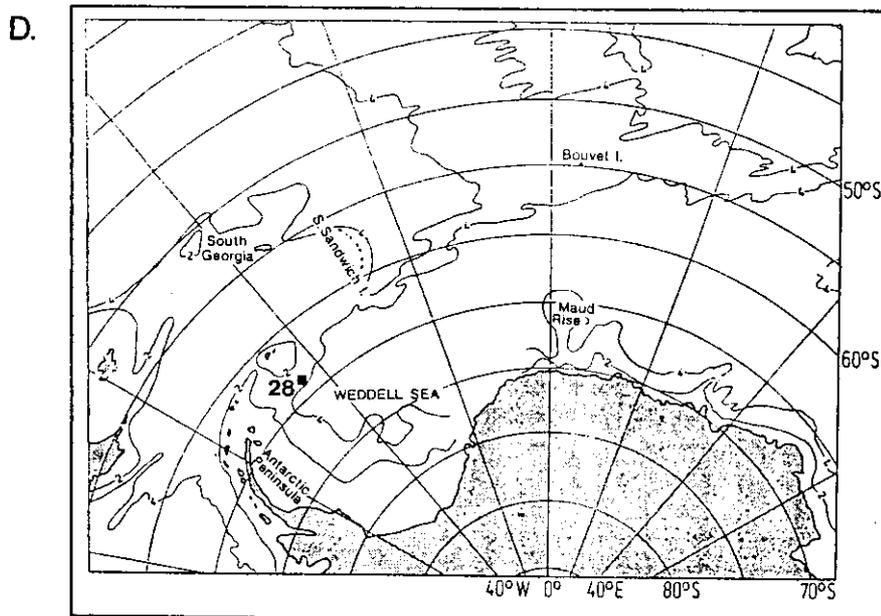
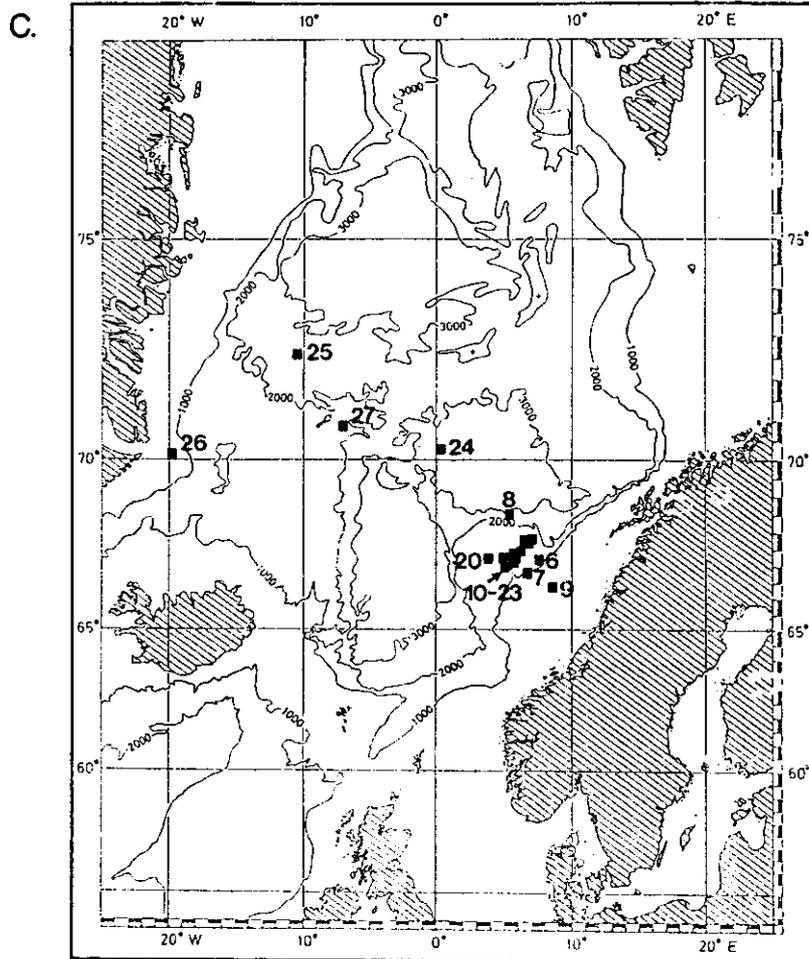


Abbildung 1: Stationskarten der Probennahme.

A) Ostsee, B) Nordsee, C) Europäisches Nordmeer, D) Antarktis (Weddell See)

**Tabelle 1: Stationsliste der Probennahme**

(Tiefe in Metern, GKG= Großkastengreifer, RG= Reineckgreifer, MC= Multicorer, AGT= Agassiztrawl, L= Littorina, A= Alkor, PO= Poseidon, M= Meteor, PS= Polarstern)

<u>Nummer</u>	<u>Datum</u>	<u>Station</u>	<u>Tiefe</u>	<u>Gerät</u>	<u>Schiff</u>	<u>Position</u>
<b>Ostsee</b>						
1	01.03.88		19	RG	L	54°32,80N 10°13,50E
2	30.06.87		19	RG	A	54°33,00N 10°13,00E
3	30.06.87		18	RG	A	54°34,00N 10°13,00E
<b>Nordsee</b>						
4	03.02.89		22	MC	PO 154/2	54°03,00N 08°05,00E
5	04.02.89		34	MC	PO 154/2	54°01,00N 07°49,00E
<b>Europ. Nordmeer</b>						
6	23.10.87	1117	2027	GKG	PO 141/2	67°42,18N 07°57,65E
7	23.10.87	1120	990	GKG	PO 141/2	66°59,06N 07°45,15E
8	24.10.87	1128	2526	GKG	PO 141/2	68°31,96N 05°30,32E
9	26.10.87	1144	500	GKG	PO 141/2	66°50,60N 08°04,00E
10	19.08.88	468	1245	MC	M 7/4	67°44,10N 05°54,80E
11	21.08.88	476	1427	MC	M 7/4	67°39,10N 05°47,00E
12	21.08.88	479	1296	AGT	M 7/4	67°40,90N 05°47,30E
13	21.08.88	480	1434	GKG	M 7/4	67°39,00N 05°46,90E
14	23.08.88	489	1293	MC	M 7/4	67°46,60N 06°00,00E
15	23.08.88	492	1288	AGT/GKG	M 7/4	67°46,60N 06°00,07E
16	25.08.88	504	1324	MC	M 7/4	67°48,20N 06°01,30E
17	25.08.88	507	1347	GKG	M 7/4	67°47,90N 06°00,90E
18	26.08.88	512	1289	GKG	M 7/4	67°46,40N 05°55,50E
19	27.08.88	519	1325	GKG/MC	M 7/4	67°41,40N 05°51,80E
20	28.08.88	527	1229	GKG/MC	M 7/4	67°41,90N 03°42,50E
21	29.08.88	529	1240	GKG	M 7/4	67°44,10N 05°54,70E
22	30.08.88	532	1395	GKG/MC	M 7/4	67°40,40N 05°50,00E
23	30.08.88	533	1243	AGT/MC/GKG	M 7/4	67°44,10N 05°55,60E
24	01.09.88	536	3299	GKG/MC	M 7/4	70°03,30N 00°02,80E
25	03.09.88	537	2247	MC	M 7/4	72°35,60N 10°29,10W
26	15.09.88	568	397	MC	M 7/5	70°23,60N 19°19,90W
27	19.09.88	578	620	MC	M 7/5	70°57,80N 07°17,40W
<b>Antarktis<sup>(1)</sup></b>						
28	12.09.85	241	210	GKG	PS III/3	60°45,19S 46°49,58W
<b>Philippinen<sup>(2)</sup></b>						
29						

(1)= Die Proben wurden freundlicherweise von Dr.M. SPINDLER (Bremerhaven) zur Verfügung gestellt.

(2)= Die Proben stammen aus dem Privataquarium von Dr.ALTENBACH (Kiel) und wurden freundlicherweise für die Untersuchungen überlassen.

## 2.2 Untersuchungsgebiete

Aus fünf verschiedenen Biotopen wurden insgesamt 16 Foraminiferenarten isoliert und fixiert. Im Folgenden werden die Gebiete bezüglich der Verhältnisse charakterisiert, die die Nahrungssituation von Foraminiferen beeinflussen können.

### **Ostsee:**

stabile Wasserschichtung im Sommer, intensive Blütensedimentation, geringe Wassertiefe, Foraminiferen aus dem euphotischen Bereich

### **Nordsee:**

Schlick und Feinsand, reich an organischem Detritus, geringe Wassertiefe, Oberflächenstromgeschwindigkeiten bis  $1,5 \text{ ms}^{-1}$ , hoher Schwebstoffanteil, Foraminiferen aus dem euphotischen Bereich

### **Europäisches Nordmeer:**

Vöring- Plateau: unterschiedliche Sedimente (toniger bis sandiger Silt), warmes Oberflächenwasser (Norwegenstrom, Ausläufer des Golfstromes) mit atlantischer Planktongemeinschaft, Wassertiefe ca. 1200- 1400m

Ostgrönlandstationen: kalte, salzreiche Wassermassen arktischer Herkunft, lange eisbedeckt, intensive Blütensedimentation, Wassertiefe ca. 400-600m

### **Weddell See:**

Feinsand mit siltigem Anteil, terrigener Einfluß, Wassertiefe ca. 250m

### **Philippinen:**

Proben von der philippinischen Westküste, 3-jährige Hälterung im Aquarium, Durchschnittstemperatur  $23^{\circ}\text{C}$ , 12h Tag/Nacht-Rhythmus, starker Algenwuchs, Trockenfutterzugabe

### 2.3. Artenliste

- Ostsee:** *Ammotium cassis* (Parker 1870)  
 Stationen 1-3 Loeblich und Tappan 1953,S.33,T.2,Fig. 12-18  
 Lituolidae de Blainville 1827  
*Elphidium excavatum clavatum* (Cushman 1930b)  
 Lutze 1965,S.96,T.15,Fig. 40,41  
 Elphiidae Galloway 1933
- Nordsee:** *Quinqueloculina seminula* Linne (1758)  
 Stationen 4-5 Barker 1960,S.10,T.5,Fig.6  
 Hauerinidae Schwager 1876  
*Quinqueloculina* sp. (d'Orbigny 1826)  
 Loeblich und Tappan 1988,S.336,T.344,Fig.8-13,17-22  
 Hauerinidae Schwager 1876  
*Triloculina rotunda* d'Orbigny 1826  
 Cushman 1929,S.59,T.14,Fig.3a-c  
 Hauerinidae Schwager 1876
- Europ.Nordmeer:** *Cibicides refulgens* (Montfort 1808)  
 Stationen 6-27 Barker 1960,S.190,T.92,Fig.7-9  
 Cibicidae Cushman 1927  
*Cibicides lobatulus* (Walker und Jacob 1798)  
 Barker 1960,S.192,T.93,Fig.1,4,5  
 Cibicidae Cushman 1927  
*Cibicoides wuellerstorfi* (Schwager 1866)  
 Lutze 1979,S.426,T.1,Fig.5a,b  
 Cibicidae Cushman 1927  
*Discanomalina* sp. Asano 1951  
 Loeblich und Tappan 1988,S.637,T.718,Fig.1-9  
 Gavellinellidae Hofker 1957  
*Marginulina planata* Phleger und Parker 1951  
 Phleger und Parker 1951,S.9,T.4,Fig.21-22,T.5,Fig.1  
 Vaginulinidae Reuss 1860  
*Melonis zaandami* (Van Voorthuysen 1952)  
 Lutze 1979,S.426,T.1,Fig.7

Nonionidae Schultze 1854  
*Miliolinella vigilax* Vella 1957  
Zheng 1988, S.252, T.21, Fig.2-4  
Hauerinidae Schwager 1876  
*Pyrgo murrhina* (Schwager 1866)  
Lutze 1979, S.426, T.1, Fig.4a,b  
Hauerinidae Schwager 1876  
*Quinqueloculina seminula*  
*Quinqueloculina* sp.  
*Rupertina stabilis* Wallich 1877  
Barker 1960, S.202, T.98, Fig.1-12  
Victoriellidae Chapman und Crespin 1930  
*Triloculina rotunda*  
*Triloculina* sp. d'Orbigny 1826  
Loeblich und Tappan 1988, S.344, T.351, Fig.19-21  
Hauerinidae Schwager 1876

**Weddell- See:** *Miliolinella vigilax* Zheng 1988

Station 28

**Philippinen:** *Rosalina globularis* d'Orbigny 1826

Station 29 Barker 1960, S.178, Fig.13

Rosalinidae Reiss 1963

## 2.4. Probennahme

### 2.4.1. Großkastengreifer (GKG) und Reineckgreifer (RG)

Der Großkastengreifer (nach dem Prinzip von REINECK 1958, 1963) und der Reineckgreifer wurden nach dem Meeresbodeneinsatz an Deck gehievt und die Sedimentblöcke von 50x50x60cm (GKG) und 20x20x40cm (RG) von oben beprobt. Ein Teil der Oberfläche wurde mit einem Spachtel bis zu 3cm tief abgetragen und in Portionen von 10-20ml Sediment in 2,5% Glutardialdehyd gefüllte Probengläschen fixiert. An Bord von POSEIDON und METEOR wurde ein Teil der gewonnenen Proben sofort über ein 250µm Sieb mit gekühltem Seewasser gewaschen. Aus der Fraktion größer als 250µm, wurden einzelne Foraminiferen unter dem Binokular für Enzymnachweise isoliert.

#### 2.4.2. Agassiztrawl

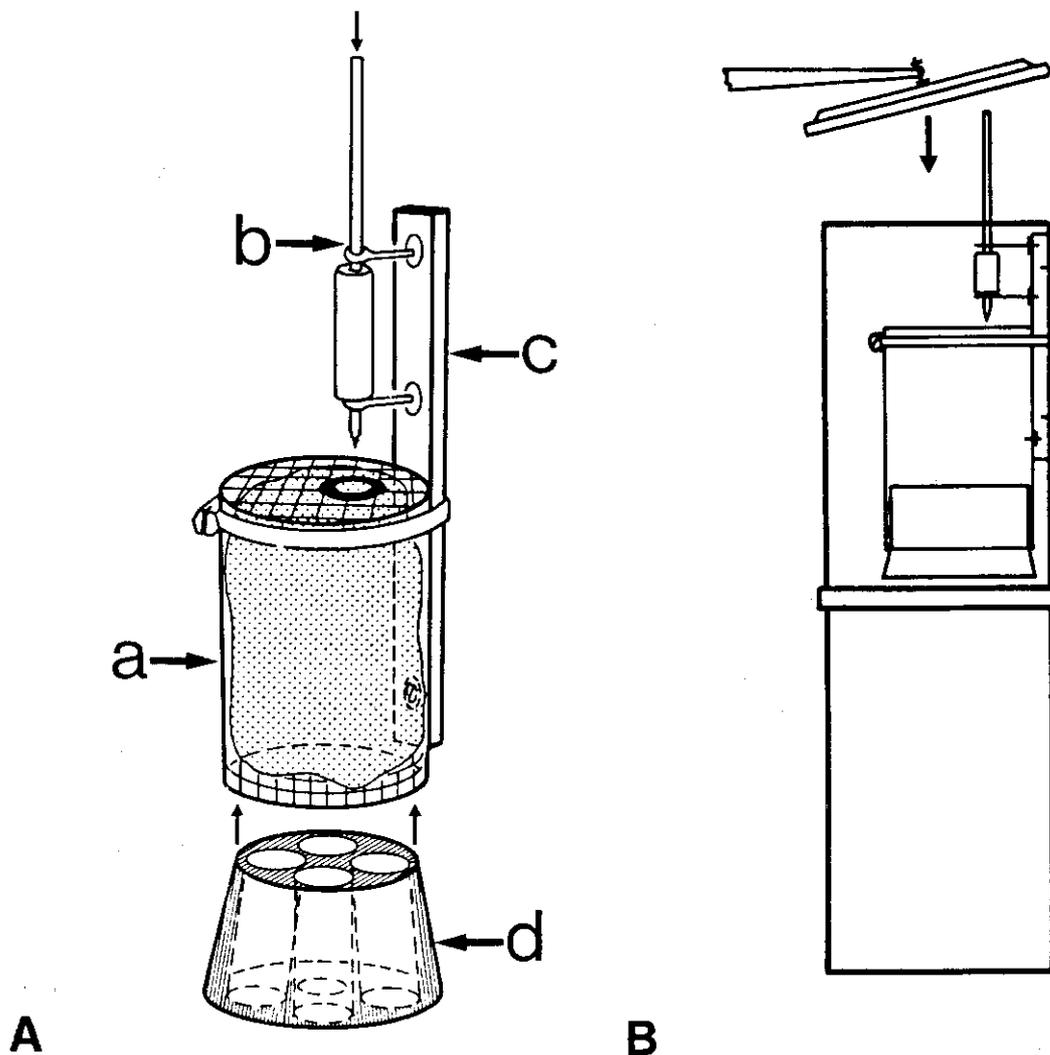
Zur großflächigen qualitativen Gewinnung der Makrofauna wurde an 3 Stationen auf der METEOR Expedition Reise Nr.7/4 das Agassiztrawl eingesetzt (Abb 1C, Nr.23 Hangfuß; Nr.12 Hang; Nr.15 kuppennahe Station). Der Bodenkontakt und somit die Schleppstrecke wurden über einen Windenlastenschreiber dokumentiert. Die Schleppdauer betrug zwischen 19 und 43 min. An Bord wurde der Fang sortiert und in boraxgepuffertem, 4%igem Formalin fixiert.

#### 2.4.3. Multicorer

Dem SFB 313 stand für die METEOR Expedition Nr.7 zum Europäischen Nordmeer ein Multicorer zur Verfügung (BARNETT et al. 1984). Der Vorteil gegenüber dem GKG liegt in der sehr langsamen Eindringgeschwindigkeit, die es ermöglicht, frisch sedimentiertes und extrem feines Sedimentmaterial unverspült zur Oberfläche zu bringen. Die acht 63 cm langen (10 cm Innendurchmesser) Plexiglasrohre wurden mit Böden und Deckeln automatisch dicht geschlossen. Über den Kernen steht das Originaltiefenwasser. Die Kerne sind an Bord unempfindlich gegen natürliche Schiffsbewegungen und Erschütterungen, welche die weitere Bearbeitung mit sich bringt. Von Deckeln und Böden befreit, wurden die Kerne über einen Stempel gestülpt. Das Wasser konnte ablaufen und der Sedimentkern sukzessiv von oben bearbeitet werden. Die gesamte Oberfläche bis 1cm Tiefe wurde mit einem Spachtel abgetragen, ein Teil sofort mit 2,5% Glutardialdehyd fixiert, ein anderer Teil über ein 250µm Sieb gespült und lebende Foraminiferen unter dem Binokular mit Köhltisch (LINKE 1989) bei 2-4°C ausgelesen.

Zur Verbesserung der Fixierung wurde ein modifiziertes Plexiglasrohr für den Multicorer entwickelt, um die Fixierung unmittelbar nach der Probennahme am Meeresboden vorzunehmen (Abb.2).

Die funktionellen Einheiten der Fixierungseinrichtung setzen sich aus PVC Befestigungsschiene, Drahtkäfig mit Glutardialdehyd gefülltem Kondom, Stahlstab und Gummistopfen zusammen (Abb. 2A). Das Kondom wurde mit 230ml konzentrierter (25%iger) Glutardialdehydlösung gefüllt und verknotet. Von unten wurde ein Gummistopfen in den Käfig gepresst, der für einen festen Sitz des Kondoms sorgte. Nach der Probennahme am Meeresboden wurde das Plexi-



**Abbildung 2: Fixierungseinsetz und Funktionsprinzip im Multicorer**

A) Detailzeichnung der Fixierungseinrichtung.

a= Käfig mit Fixierungsflüssigkeit gefülltem Kondom

b= Stahlstab mit Führung

c= PVC Haltevorrichtung

d= durchbohrter Gummistopfen

B) Halbschematische Zeichnung des Plexiglasrohres mit dem Fixierungseinsetz. Der Deckel (Pfeil) verschließt nach der Probennahme das Rohr und schlägt dabei auf den Stahlstab. Die Stabspitze dringt in das Kondom mit konzentrierter Fixierungsflüssigkeit. Das Kondom platzt, mischt sich mit dem Wasser über dem Sedimentkern und fixiert die Sedimentoberfläche am Meeresboden.

glasrohr über die mechanische Auslösevorrichtung des Multicorers verschlossen. Dabei schlägt der Deckel auf den Stahlstab, die Spitze dringt in das Kondom ein und die Fixierungsflüssigkeit mischt sich mit dem überstehenden Wasser (Abb. 2B). Der Wasserüberstand betrug abzüglich des Fixierungseinsatzes und je nach Sedimentfüllhöhe der Kerne 2,0-2,5l Wasser, so daß eine Fixierkonzentration zwischen 2,3% und 2,8% erzielt wurde. Zur Fixierung unter *in situ* Druckbedingungen konnte der Multicorer bis zu 30min auf Tiefe gehalten werden. An Deck wurde der Fixierungseinsatz von außen abgeschraubt und vorsichtig entfernt. Bei jedem Kern wurde von oben der erste Zentimeter der Sedimentschicht mit einem um 90° gebogenen Löffel abgetragen und in Gläschen mit 2,5% Glutardialdehyd überführt.

## 2.5. Mikroskopie

### 2.5.1. Transmissionselektronenmikroskopie (TEM)

Mit Ausnahme der Foraminiferen für die Phosphatasedarstellung wurden alle Individuen in 2,5% Glutardialdehyd fixiert. Diese Konzentration ergab die besten Resultate. Die Fixierzeiten betragen zwischen 3 h und mehreren Wochen. Selbst bei langer Aufbewahrung in Glutardialdehyd konnten nur geringe Unterschiede zu sofort weiterbehandelten Exemplaren (alle Proben von POSEIDON 141/1) festgestellt werden, so daß an Bord auf die Postfixierung mit Osmiumtetroxid verzichtet wurde.

#### TEM-Aufbereitung:

- 2,5% Glutardialdehyd in gefiltertem Seewasser 3h bis mehrere Wochen
- 3 x spülen in 0,1M Phosphat- oder 0,1M Natriumcacodylatpuffer pH 7,2 je 10min
- Postfixierung in 1% OsO<sub>4</sub> (in 0,1M Phosphatpuffer pH 7,2) für 2-3h
- 3 x spülen in 0,1M Phosphat - oder 0,1M Natriumcacodylatpuffer pH 7,2 je 10min
- Dekalzifikation in 0,2M Ethylendinitrilotetraacetat (EDTA)
- 3 x spülen in 0,1M Phosphat- oder 0,1M Natriumcacodylatpuffer pH 7,2 je 10min
- Entwässerung in aufsteigender Alkoholreihe 30/50/70/80/90/95/100% je 10min
- 2 x 100% je 30min



- Propylenoxid 2 : 1 h
- Propylenoxid 3 : 1 ERL 1h
- Propylenoxid 1 : 1 ERL 1h
- Propylenoxid 1 : 3 ERL 1h
- ERL rein über Nacht
- Einbettung
- Polymerisation bei 70°C 12h

ERL= Vinylcyclohexene	10,0g
DER (Weichmacher)	6,0g
Nonenylenbernsteinsäureanhydrid	26,0g
Dimethylaminoäthanol	0,4g

Zur Herstellung härteren Kunststoffes wurde die Zugabe des Weichmachers bis auf 4,0g reduziert.

### Schneidetechnik

Die Blöckchen wurden mit handelsüblichen, entfetteten Rasierklingen unter dem Binokular zugespitzt und auf Trapezform getrimmt. Die Semidünnschnitte waren 350µm dick und wurden mit einer Drahtöse vom Messertrog gefischt und auf einen Objektträger übertragen. Die Semidünnschnitte wurden bei 80°C getrocknet, gefärbt und mit ENTELLAN und Deckgläsern eingedeckt.

Die relative Position der angeschnittenen Kammern in den Blöckchen wurde protokolliert. Für die 70-90nm dicken Ultradünnschnitte wurde ein DUPONT Diamantmesser mit 4mm Schneidekante verwendet. Als Schneidegeräte standen ein REICHERT OM U3 und ein REICHERT ULTRACUT E zur Verfügung. Zum Strecken der Schnitte wurde Chloroform mit einem Holzstäbchen über die im Messertrog aufschwimmenden Schnitte geführt. Formvar befilmte Kupfernetzchen (Polyslot, Slot Grid 2x1mm, 100mm mesh) wurden seitlich in die Tröge eingetaucht, um die Schnitte aufzunehmen.

### Kontrastieren

Jeweils 5 Grids wurden mit der Kante in eingeschnittene Silikonschläuche gesteckt und simultan durch die Kontrastierreihe geführt:

1% Uranylacetat	10min (WATSON 1958)
70%Methanol	30sec
Methanol/A. bidest	30sec
A. bidest.	30sec.
0,5% Bleicitrat	10min (REYNOLDS 1963)

Uranylacetat und Bleicitrat wurden vorher durch einen 0,2µm Filter von Ausfällungen gereinigt. Um Bleicarbonatpräzipitate in der Bleicitratlösung während des Kontrastiervorganges zu vermeiden, wurden NaOH Pillen (binden den Luft CO<sub>2</sub> Anteil) um das Kontrastiergefäß gestreut.

Die TEM Untersuchungen wurden an einem SIEMENS 101 und einem ZEISS 109 bei 60/80 kV durchgeführt. Die fotografische Dokumentation erfolgte auf AGFA Negativplatten und Ilford FP 4 120/220 Rollfilm.

Die cytologischen Flächenmessungen wurden mit dem Cursor des ZEISS Graphictable MOP 80 an 20 x 30cm vergrößerten TEM-Fotos vorgenommen.

### 2.5.2. Deagglutination und Dekalzifikation

Eine direkte TEM Bearbeitung agglutinerter und kalkschaliger Foraminiferen ist aufgrund der erforderlichen homogenen Objekthärte nicht möglich. Die harten Siliciumkörnchen oder Kalzitwände der Testa werden vom Messer nur unvollständig geschnitten und reißen aus dem Kunststoffblöckchen. Die Methode, agglutinierte Foraminiferen auf Kalksubstraten zu kultivieren, bis neue Kammern aus Kalk gebaut werden, schied aufgrund der beabsichtigten Untersuchung von Nahrungsvakuolen mit natürlichen Inhalten aus. Mit *Ammotium cassis* aus der Kieler Bucht wurde in verschiedenen Ansätzen versucht, agglutinierte Foraminiferen für ultrastrukturelle Untersuchungen aufzuschließen.

#### Zentrifugation

Zunächst wurden die Foraminiferen in 2,5% Glutardialdehyd fixiert und anschließend 24h mit 0,2 M EDTA (pH 7,2) behandelt, um die Kittsubstanz aus Eisenhydroxid anzulösen. Zentrifugationsreihen bis 6000U min<sup>-1</sup> 20min konnten den festen Quarzverband nicht auflösen. Höhere Zentrifugationsgeschwindigkeiten sprengten einzelne Siliziumkörnchen ab, an denen Teile des Protoplasten hafteten.

#### Ultraschall

Im Ultraschallbad wurden fixierte Tiere nach wenigen Sekunden von dem agglutinierten Gehäuse befreit. Der Protoplast reißt dabei gleichfalls auf und wird für weitere ultrastrukturelle Bearbeitung unbrauchbar.

### Präparation

Fixierte Foraminiferen wurden 24h mit 0,2M EDTA pH 7,2 behandelt. Mit feinen Präpariernadeln wurde auf die einzelnen Kammern sanfter Druck ausgeübt, bis der agglutinierte Verband an einer Stelle einbrach. Der Protoplast ließ sich so Kammer für Kammer aus dem Gehäuse lösen. Andere Arten wie *Hippocrepina* sp. und *Cribrostomoides subglobosum* hatten zu brüchige oder zu kompakte Gehäuse, welche die Präparation ohne mechanische Zerstörung des Protoplasten nicht gewährleisteten.

### Dekalzifikation

Nach Glutardialdehyd und OsO<sub>4</sub> Fixierungsstufen wurden die kalkschaligen Foraminiferen in 0,2M EDTA (pH 7,2) Lösung entkalkt. Die Dekalzifikationszeiten betragen je nach Kammeraufbau zwischen 5h für *Elphidium excavatum clavatum* und bis zu 48h für *Pyrgo murrhina*. Die Endpunktbestimmung bei *Cibicides lobatulus* gestaltete sich schwierig, weil sich innen liegende Kammerwände nur zögernd auflösten. Mit der Dauer der EDTA Einwirkung stieg die Instabilität der einzelnen Kammern zueinander. Teilweise in Kammern zerfallene Foraminiferen wurden ebenfalls eingebettet.

### 2.5.3. Saure Phosphatase-Reaktion

Das Leitenzym für Lysosomen, die saure Phosphatase, wurde nach KARNOVSKY-Fixierung und Inkubation im GOMORI-Medium dargestellt (HAUSMANN 1985). Die Fixierdauer betrug 3h und die Inkubation im 37°C warmen GOMORI-Medium 30-180min. Der Phosphatasenachweis beginnt mit der PO<sub>4</sub><sup>3-</sup> Abspaltung vom Substrat (Natrium-β-glycerophosphat) durch das Enzym Phosphatase. Bleinitrat wird als Bleiphosphat ausgefällt, womit eine Verlagerung vom Ort der Enzymaktivität verhindert wird. Im elektronenmikroskopischen Bild stellt sich die Phosphatase durch elektronendichte Bleiphosphatpartikel dar.

#### KARNOVSKY-Fixierung:

2g Paraformaldehyd bei 60°C in 25ml Wasser lösen (1N NaOH zutropfen). Nach dem Abkühlen 10ml 8%iges Glutardialdehyd dazugeben und mit 0,2M Cacodylatpuffer (pH 7,2) auf 50ml ergänzen und den pH von 7,0 mit 1N HCl einstellen. Dann 4 x Auswaschen mit 0,1M Natriumacetatpuffer bei pH 5,5 für 10min, tropfenweise 10ml 3%iges Substrat (Natrium-β-glycerophosphat) zuge-

ben und mit Wasser auf 90ml auffüllen. Den pH auf 5,5 mit 10%iger Essigsäure einstellen und das GOMORI-Medium bei 37°C im Wasserbad inkubieren. Zur Kontrolle werden 10 mMol NaF zugesetzt, welches die Substratspaltung durch Inhibition aller aktiven Enzyme im sauren pH verhindert.

#### **2.5.4. Rasterelektronenmikroskopie (REM)**

Die als lebend angesprochenen Foraminiferen wurden isoliert, fixiert und wie folgt aufgearbeitet:

- 2,5% Glutardialdehyd in gefiltertem Seewasser 3h bis mehrere Wochen
- 3 x spülen in 0,1 M Cacodylatpuffer pH 7,2 10min
- Entwässerung in aufsteigender Alkoholreihe  
30/50/70/80/90/95/100% je 10min
- Kritisch-Punkt-Trocknung mit CO<sub>2</sub>
- aufkleben mit Graphit-Kleber

Die üblichen Probenkammern hatten eine zu große Maschenweite für Foraminiferen, so daß 1,5ml Reaktionsgefäße (EPPENDORF 3810), an beiden Seiten mit 100µm Gaze bespannt, eingesetzt wurden. Die nötige Oberflächenleitfähigkeit der Objekte wurde durch Bedampfen mit einer Goldpalladiumschicht (30nm Schichtdicke) bei 0,05 bar Argonatmosphäre hergestellt (Sputtergerät: SCD 004 BALZERS UNION). Die Präparate wurden am SEMCO NANOLAB 7 und CAMBRIDGE STEREOSCAN S4 untersucht, Filmmaterial war ILFORD FP4 135 mm.

#### **2.5.5. Lichtmikroskopie**

Zur Dokumentation der Semidünnschnitte wurden mit einem LEITZ DIALUX 20 Mikroskop und WILD MPS 45/56 Fotoaufsatz fotografiert (Filme: ILFORD FP4/AGFA AP 100).

Das Binokular WILD M 8 war mit einem OLYMPUS OM 2N/OM 2S Kamerasystem ausgerüstet (ILFORD FP4 135 mm Filmmaterial).

## 2.6. Fütterungsexperimente

### 2.6.1. Europäisches Nordmeer

An Bord der METEOR Expedition Reise Nr. 7 sollten von verschiedenen Arbeitsgruppen die Reaktionen der Benthosgemeinschaft auf ein simuliertes Sedimentationsereignis, unter kontrollierten Hälterungsbedingungen, untersucht werden. Dazu wurden von der Kuppenzentralstation M468 (Nr.10) mit 12 Multicorereinsätzen über 90 Kerne gewonnen und auf 3 zur Hälterungsanlage umgebauten, handelsüblichen Tiefkühltruhen (Temp. zw.  $-1^{\circ}\text{C}$  und  $0^{\circ}\text{C}$ ) verteilt. Die Sauerstoffversorgung wurde durch kontinuierliche Belüftung und die Temperaturkonstanz über ein Kontaktthermometer sichergestellt. Nach 4 Tagen Hälterung wurden die Kerne mit  $1,1\text{g Cm}^{-2}$  gefüttert (errechnet über C/N-Analyse). Das Futter wurde wie folgt gefangen und aufbereitet:

- Anreicherung von Seewasser aus 0-150m Wassertiefe über ein  $20\mu\text{m}$  Planktonnetz
- Planktonfänge mit einem Ringnetz ( $500\mu\text{m}$  Maschenweite) aus dem Oberflächenwasser bis 150m Tiefe
  
- mechanische Zerkleinerung
- autoklaviert 10min
- Zentrifugation  $1200\text{U min}^{-1}$ ; verwerfen des Lipidüberstandes
- 3 x waschen mit filtriertem Seewasser

Durch diese Aufbereitung wurden gelöste Substanzen entfernt, ATP und Exoenzyme zerstört. Es wurden 5ml Futtermenge (=  $8,3\text{mg C}$ ) pro Kern gefüttert und weitgehend gleichmäßig auf die Sedimentoberfläche verteilt. Weiter wurden am Tag der Probennahme und direkt vor der Fütterung Kontrollkerne beprobt, um später Hälterungsartefakte ausschließen zu können.

### 2.6.2. Nordsee

Ein zweites Fütterungsexperiment sollte die Reaktionsfähigkeit der Foraminiferen aus der Nordsee nach einer längeren Hälterungsphase ohne Fütterung

auf eine Algenblütensedimentation zeigen. Dazu wurden mit dem Multicorer je 4 Kerne von den Stationen (Nr.4/5) gewonnen, kontinuierlich belüftet und bei 4 - 6°C ( $\pm 1^\circ\text{C}$ ) gehältert. Nach 8 Wochen wurden 6 Kerne mit einer Algenkultur (je 10 mg C pro Kern) gefüttert, in verschiedenen Abständen beprobt (am 1.Tag der Fütterung, 2.Tag, 3.Tag, 5.Tag, 7.Tag und 10.Tag nach der Fütterung) und für TEM/REM fixiert. Jeweils ein Kontrollkern wurde am Tag der Probennahme und am Tag der Fütterung beprobt, um einmal die natürliche Situation und mögliche Hälterungsauswirkungen festzustellen.

### **Futtermalgen:**

Die Algenkultur *Dunaliella bioculata* stammte vom Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen. Die Kulturmedien wurden nach GUILLARD (1962) und STEIN (1973) angesetzt. Vor der Fütterung wurden die Algen 30min gekocht.

## **2.7. Untersuchungen der Makrofauna- Gastralinhalte**

Zur Untersuchung von Foraminiferenräubern wurde mit dem Agassiztrawl und Großkastengreifern auf dem Vöring-Plateau Makrofauna gesammelt (Abb.1C). Es wurden an 6 Stationen (Nr. 13/15/17/19/21/22) GKG-Proben entnommen, die oberen 10 $\mu\text{m}$  eines jeden Sedimentkastens über Siebkaskaden geschlämmt und der Rückstand des 1mm Siebes in Borax gepuffertem, 4%igen Formalin fixiert. Alle Tiere wurden nach Größen vermessen; Ophiuriden und Asteroiden jeweils von der Armspitze bis zum gegenüberliegendem Ende der Körperplatte. Unter dem Binokular wurden nach Präparation der Magen- und Darminhalte die aufgenommenen Foraminiferen gezählt und in planktische und benthische Formen differenziert. Eine individuelle Artbestimmung war aufgrund angelöster und teilzertrümmerter Gehäuse nicht möglich.

### 3. Ergebnisse

#### 3.1. Charakterisierung des Foraminiferencytoplasmas

Die Ultrastruktur des Foraminiferencytoplasmas ist, verglichen mit anderen Protozoen oder Metazoen, außerordentlich komplex.

Zum einen liegt dies in der Differenzierung des Protoplasten selbst, der vielfältige morphologische und physiologische Voraussetzungen erfüllen muß. So wird die gesamte Stoffwechsellistung, Kammerbau und Reproduktion von einer einzigen Zelle übernommen. Dies führt zu spezialisierten Plasmabereichen, die unterschiedliche Aufgaben übernehmen. Junge Kammern enthalten feine Pseudopodienstränge, die für Transportprozesse in die Zelle hinein und aus der Zelle heraus zuständig sind. Das Plasma mittlerer Kammerbereiche ist Zentrum der Verdauungsprozesse. In älteren Kammern werden im komprimierten Plasma Reservestoffe gespeichert.

Andererseits ist die Plasmakomplexität durch die heterogene Palette der ingestierten Nahrungspartikel von Bakterien, Cyanophyten, Chlorophyten, Diatomeen, über Coccolithophoriden, Ciliaten, Radiolarien, Pflanzenmaterialien, organischen Detritus, bis hin zu Larvenstadien von Metazoen, Metazoenresten und sogar Pollen gekennzeichnet (NUGLISCH 1985). Die Fixierung dieser verschiedenen Feinstrukturen kann nur ein Kompromiß sein.

#### **Nucleus (Tafel 1)**

Bei adulten Foraminiferen ist der somatische Zellkern in mittleren und alten Kammerbereichen zu finden. Er ist sphärisch bis ellipsoid und zwischen 18µm (*Quinqueloculina seminula*) bis 25µm groß (*Elphidium excavatum clavatum*, Tafel 1a,c). Das Nucleoplasma ist feingranulär und enthält zahlreiche Nucleoli, meist an der Peripherie des Kerns mit elektronendichtem Heterochromatin (Tafel 1c). Die Kernmembran differenziert sich in eine innere und äußere Membran. Dazwischen liegt die perinucleäre Zisterne mit einzelnen tubulären Strukturen. Der cytoplasmatischen Membran des Kerns liegt eine 25nm dünne Schicht fibrösen Materials auf, die der *Lamina fibrosa* ähnelt. Diese Schicht ist bisher als Auflage der inneren Membran beschrieben worden (Tafel 1b).

**Golgi-Apparat (Tafel 2)**

Der bis  $2\mu\text{m}$  große Golgi-Apparat besteht aus 8-10 zisternenartigen Dictyosomen mit glatter Oberfläche. Es lassen sich eine gerade bis konvexe Generations- und eine konkave Sekretionsseite erkennen (Tafel 2a,b,c). Diese morphologisch- funktionelle Polarität entsteht durch die Bildung neuer Dictyosomen an der konvexen Seite und der Abschnürung sekretorischer Vesikel an der konkaven Seite. Golgi-Apparate sind häufig neben Nahrungsvakuolen und in Cytoplasmasträngen zu finden.

**Peroxisomen (Tafel 2)**

Die Peroxisomen sind membranungrenzte, sphärische  $0,5-0,7\mu\text{m}$  große Organellen (Tafel 2c,d). Im Innern liegt in feingranulärer Matrix ein  $70-80\text{nm}$  breites cristallines Nucleoid. Es besteht aus mehreren tubulären Untereinheiten. Peroxisomen kommen verstärkt in älteren Kammerbereichen vor. Sind viele Mitochondrien im Plasma, finden sich wenige Peroxisomen und umgekehrt.

**Mitochondrien (Tafel 2)**

Die Mitochondrien sind rund bis ovoid und  $0,5-0,7\mu\text{m}$  groß. Sie werden von einer Doppelmembran umgrenzt. Zwischen beiden Einheitsmembranen ist ein  $6-8\text{nm}$  breiter intercristaler Raum. Die innere Membran ist gefaltet oder tubulär eingestülpt. Die Matrix ist feingranulär und im Querschnitt lassen sich  $25\text{nm}$  große Vesikel feststellen, die je nach Schnittebene *granula intramitochondrialia* oder Einfaltungen der inneren Membran sein können (Tafel 2a,e,f). In Pseudopodien und jungen Kammerbereichen sind Mitochondrien besonders zahlreich.

**Endoplasmatisches Retikulum (Tafel 3)**

Das endoplasmatische Retikulum (ER) bildet netzartige Zisternen und tubuläre Membransysteme von  $25-30\text{nm}$  Durchmesser (Tafel 3a). Das Retikuloplasma wird von einer Einheitsmembran umschlossen. Es ist als glattes und rauhes ER in allen Zellbereichen zu finden und kommt häufig zusammen mit Lipidvesikeln vor.

**Mikrotubuli (Tafel 3)**

Mikrotubuli sind parallel angeordnete,  $25\text{nm}$  feine Stütz- und Kontraktionselemente im gesamten Cytoplasma (Tafel 3b). In *Elphidium excavatum clavatum* wurden über  $20\mu\text{m}$  lange Mikrotubuli in Pseudopodien aus jungen Kammerbe-

reichen mikroskopiert. Die Zahl der Mikrotubuli ist in transportaktiven Zellteilen höher, verglichen mit alten Kammern.

### **Sekretvesikel (Tafel 3)**

An der Peripherie des Plasmas und in den Pseudopodien sind häufig 0,5-0,7µm große, ovale Vesikel (Tafel 3c,d). Sie sind von einer Membran umschlossen und heben sich durch ihre feinfilamentöse Strukturierung von anderen Plasmaeinschlüssen besonders ab. Fusionen dieser Vesikel mit Nahrungsvakuolen sind nicht beobachtet worden.

### **Vakuolisierung und Kondensierung des Plasmas (Tafel 3)**

Junge Kammern sind oft stark vakuolisiert. Bei *Ammotium cassis* werden die Vakuolen in der gesamten Zelle bis 20µm groß und die Plasmastränge auf 15-20nm reduziert (Tafel 3e). In fast allen Foraminiferen werden das Plasma und die Zellorganellen in älteren Kammern komprimiert; die wenigen noch vorhandenen Vakuolen enthalten Nahrungsreste (Tafel 3f).

### **Inner Organic Lining (IOL) (Tafel 4)**

Das IOL ist eine 0,1-0,4µm dicke Membran an der Innenseite der Kalkwand (Tafel 4a,b,c,d). Mit jedem Kammerbau wird der IOL eine neue Schicht aufgelagert. Im ultrastrukturellen Bild ist die Ausprägung der Schichten eine Möglichkeit, das "Alter" der Kammer zu bestimmen. Die Affinität der IOL zur Kalkschale ist gegenüber der zum Cytoplasma höher, deshalb kann durch die Dekalzifikation während der TEM- Aufbereitung ein Zwischenraum entstehen (Tafel 4f).

### **Porenausstülpungen (Tafel 4)**

Die Poren sind 2 bis 6µm breit, doch findet durch sie kein partikulärer Stoffaustausch statt (Tafel 4b,c,d). Sie werden mit homogenen, feingranulären Plasmastopfen verschlossen, die durch die Kalkwand bis zur "Futtercyste" reichen. Organellen sind an den Poren nicht konzentriert.

### **Kammerübergänge (Tafel 4)**

Die Verbindungen einzelner Kammern untereinander sind 8-10µm große Öffnungen, die den Austausch aller Organellen und Stoffwechselprodukte ermöglichen. An den Übergängen lassen sich Kanalisierungseffekte in Form von starker Konzentration des Plasmas feststellen (Tafel 4f). Vereinzelt sind

diese Konzentrationen so verdichtet, daß der partikuläre Austausch verhindert werden kann (Tafel 4e).

### 3.2. Nahrungsspektren der Foraminiferen verschiedener Biotope (Tafel 5,6,7,8,9,10)

In den Nahrungsvakuolen der Foraminiferen sind die Nahrungspartikel der charakteristischen Lebensgemeinschaften aus unterschiedlichen Biotopen zu differenzieren. Die sedimentierenden oder lateral transportierten Nahrungspartikel werden durch die Nahrungskette geschleust und erreichen die Foraminiferen oft erst in stark abgebauter und modifizierter Form. Die Palette der im Foraminiferenplasma mikroskopierten Nahrungsorganismen und -partikel ist breit gefächert. Die Größenskalen reichen von 1µm (Bakterien) bis zu 35µm messenden Aggregationen organischer Reste (*Pyrgo murrhina* Tafel 17m).

Die beiden untersuchten Ostseeformen *Elphidium excavatum clavatum* und *Ammotium cassis* weisen wenig Nahrungsvakuolen auf. In *E. excavatum clavatum* konnten keine Nahrungsvakuolen mikroskopiert werden, vermutlich werden ihre Nahrungsansprüche von den häufig vorhandenen isolierten Chloroplasten erfüllt. Im Plasma und den Aperturstopfen von *A. cassis* sind bis 20µm große pennate und zentrische Diatomeen zu finden (Tafel 5a,b). Die Partikelvariation ist bei den Foraminiferen aus der Ostsee am geringsten. *Quinqueloculina seminula*, *Quinqueloculina sp.* und *Triloculina rotunda* von den Nordseestationen zeigen ein kompaktes Plasma, auch in jungen Kammerbereichen. In den Nahrungsvakuolen sind ausschließlich gramnegative Bakterien und bis 25µm große, lamellenartig strukturierte, nicht identifizierte Partikel (Tafel 5c,d,e). Die Bakterien sind von einer Vakuolenmembran umhüllt und frei im Plasma zu finden.

5-8µm große Diatomeen füllen den Hauptteil der Nahrungsvakuolen von *Miliolinella vigilax* aus der Antarktischen Weddell See (Tafel 6a-d). In frisch gebildeten Vakuolen enthalten die Diatomeen komplette Chloroplasten mit Thylakoidstapeln, Lipidtropfen und Stärkekörnchen.

Die tropische Art *Rosalina globularis* von den Philippinen ernährt sich hauptsächlich von 2-3µm großen pennaten Diatomeen (Tafel 7a,b,c). Vereinzelt sind 1-2µm messende Cyanophyceen in den Vakuolen, aber nicht im freien Plasma wie bei *Quinqueloculina seminula* und *Pyrgo murrhina* zu finden (Tafel 7d). Die Nahrungsvakuolen enthalten weiterhin 4-8µm große sphärische bis ovoide, cystenartige Partikel (Tafel 7c,e,f). Sie sind meist von einer 20-30nm

dünnen "Hüllmembran" umgeben, die in einer feinfilamentösen Matrix 1-2µm große, elektronendichte Vesikel einschließt. Diese Partikel sind ausschließlich bei *R. globularis* zu finden.

Die Foraminiferen aus dem Europäischen Nordmeer haben sehr vielfältige Nahrungspartikel im Cytoplasma, die nur zu einem Teil identifiziert werden konnten (Tafel 8a-f, 9a-f, 10a,b). Unter den identifizierten Partikel dominieren coccale und thecate Algen, Dinoflagellaten, kleinwüchsige pennate Diatomeen und Cuticulareste von Copepoden bei epibenthischen Arten. Im Plasma der endobenthischen *Pyrgo murrhina* und *Melonis zaandami* sind häufig gram-positive und -negative Bakterien, sowie vereinzelt Algenreste und cystenartige Partikel zu finden. *Triloculina* sp. und *Quinqueloculina seminula* von Stationen vor Ostgrönland (Nr. 26;27) dokumentieren in den Nahrungsvakuolen die frische Sedimentation einer pennaten Diatomeenblüte. Im Plasma sind 10-25µm große pennate Kieselalgen und Dinoflagellaten in dicht aneinandergedrängten Nahrungsvakuolen aller Verdauungsstadien (Tafel 10c,d,e). Die Diatomeen enthalten in noch nicht angedauten Vakuolen Zellorganellen und Speicherstoffe.

### 3.3. Ernährungsbiologie

#### 3.3.1. Ingestion

##### 3.3.1.1. Aperturstopfen und Pseudopodienaktivität (Tafel 11,12,13,14)

Die Funktionen der Pseudopodien (mit Mikrotubuli) und Filopodien (ohne Mikrotubuli) sind sehr vielschichtig. Sie dienen zunächst der Oberflächenvergrößerung des Foraminiferenprotoplasten. Die wichtigste Aufgabe liegt in der Aufnahme, Abgabe und dem Transport gelöster und partikulärer Stoffe. Die Pseudo- und Filopodien verkleben Nahrungsteile mit adhäsiven Substanzen auf der Oberfläche und kontrahieren sich. Des weiteren verstopfen sie durch Aggregation potentieller Nahrungspartikel und -reste die Apertur und schützen damit den Protoplasten.

REM- Aufnahmen zeigen bei allen als lebend angesprochenen Foraminiferen einen ausgeprägten Aperturstopfen (Tafel 11c). Dieser besteht aus herange-

zogenem Futtermaterial (Tafel 11e,f), Detritus unter  $0,5\mu\text{m}$  und wieder ausgeschleusten unverdaulichen Nahrungsresten. Der mit dem Binokular gut erkennbare Stopfen wird, kombiniert mit anderen Merkmalen, als Indikator für die Identifikation lebender Individuen benutzt. Bei abgestorbenen Tieren sind die Gehäuse mit feinen Sedimentpartikeln oder bis  $35\mu\text{m}$  großen Stercomata gefüllt, ein Stopfen ist nicht vorhanden (Tafel 11 a,b). *Q. seminula* und *Quinqueloculina* sp. aus der Nordsee bilden hierbei eine Ausnahme (Tafel 11 d). Vor der Apertur befinden sich bei vielen toten Tieren Aggregationen aus vorwiegend feinen Detrituspartikeln und bis mehreren Millimeter langen, fadenartig verzweigten Resten, vermutlich pflanzlicher Herkunft (Tafel 26a). Ein Großteil der identifizierbaren Partikel vor der Mündung besteht aus Coccolithophoriden (*Coccolithus pelagicus*, *Emiliana huxleyi*), sowie zentrischen und pennaten Diatomeen (Tafel 12a,b,c,e,f), die oft nur in Bruchstücken erhalten sind.

Die Annahme, daß die Nahrungspartikel im dreidimensionalen REM- Bild leichter zu identifizieren seien als der Inhalt unterschiedlich verdauter Nahrungsvakuolen im zweidimensionalen TEM- Bild, bestätigte sich nicht. Die Masse der vorwiegend kalzitischen Coccolithophoriden verdeckt die ebenfalls im Aperturstopfen vorhandenen Partikel, die im Cytoplasma mikroskopiert werden. Versuche, den Stopfen von dekalzifizierten Foraminiferen rasterelektronenmikroskopisch darzustellen, waren nicht möglich, weil zum einen die Stützfunktion der Kalkschale und die aufgelösten Coccolithophoriden fehlten, zum anderen die Verbindung von Stopfen und Cytoplasma durch Pseudopodien allein nicht ausreichte, den Stopfen zu halten.

Ultradünnschnitte im Bereich des Übergangs von Aperturstopfen zu der jüngsten Kammer zeigen im Querschnitt  $0,2\mu\text{m}$  bis  $0,4\mu\text{m}$  große Pseudo- und Filopodien mit Zellorganellen (Tafel 14a-d). Nahrungspartikel liegen zwischen den Plasmasträngen und sind noch nicht in Vakuolen aufgenommen. Diese Schnittebene suggeriert die Existenz eines Lakunensystems. Die sukzessive Fortführung der Schnittsequenzen in tiefere Ebenen älterer Kammern dokumentiert die Aufnahme der Partikel in Nahrungsvakuolen (Tafel 14e,f).

### 3.3.1.2. Partikelaufnahme und -selektion

Die Nahrungsaufnahme wird von verschiedenen Faktoren reguliert. An erster Stelle rangiert die Verfügbarkeit von Nahrungsorganismen. Epibenthischen Arten mit speziellen Adaptionen zum optimalen Nahrungserwerb bietet sich der Zugriff auf frische, vertikal und lateral transportierte Nahrung, während den endobenthischen und auf dem Sediment lebenden Arten, unter starkem Fraßdruck der Konkurrenz, oft nur bereits weiter zersetzte Partikel oder Destruenten selbst zur Verfügung stehen. In Zeiten "mageren" Partikelflusses mit hauptsächlich minderwertiger Nahrungszufuhr sind in hochspezialisierten und endobenthischen Arten Nahrungsvakuolen ähnlichen Inhalts zu finden, sofern laterale Partikelfrachten unberücksichtigt bleiben. Bei starken Sedimentationsereignissen mit qualitativ hochwertiger Nahrung zeigen die im Sediment lebenden Foraminiferen zu Beginn ein fast unverändertes Spektrum ingestierter Partikel, im Gegensatz zu den spezialisierten Arten, die nun bis an die Grenzen der Aufnahmefähigkeit des Plasmas gefüllt sind (Tafel 10e).

Ein weiterer wesentlicher Faktor bei sprunghaft angestiegenem Nahrungsangebot ist die in Verbindung mit der Aufnahmefähigkeit stehende Leistung der Foraminiferen, Membranmaterial zu synthetisieren, schnell zur Cytoplasmamembran zu transportieren und Vakuolen zu bilden. Die Erhöhung der Verdauungsgeschwindigkeit und Egestion von Resten trägt gleichfalls zur Bereitstellung von Membranen bei.

Die Morphologie der Gehäuse limitiert die Möglichkeiten der Nahrungsaufnahme in zweifacher Hinsicht. Einmal werden durch die natürliche Weite der Aperturöffnungen die Maximalgrößen von Nahrungspartikeln festgelegt und zum anderen beschränkt das umgebende Gehäuse die Plasmazunahme durch zahlreiche, volle Nahrungsvakuolen. Eine aktive Partikelselektion der Pseudo- und Filopodien kann nicht festgestellt werden.

Zur weiteren Differenzierung und Identifikation planktischer und benthischer Nahrungsorganismen wurde eine Fraktion aus den Sedimentfallen (500m Wassertiefe) für die TEM präpariert und ebenfalls entkalkt. Tafel 13 zeigt eine Zusammenstellung der häufig im Bereich des Stopfens und der jüngsten Kammern mikroskopierten Nahrungspartikel. Die Aufnahmen a,c,e sind Schnitte durch Sedimentfallenmaterial vom Vöring-Plateau, die Aufnahmen b,d,f stammen von *Cibicides refulgens*, *Cibicidoides wuellerstorfi* und *Miliolinella vigilax* aus dem Europäischen Nordmeer. Die Tabelle 2 zeigt, daß die beiden

Hauptkomponenten sedimentierender Materials von Ciliaten und Minipellets (kleine Kotballen) gebildet werden. Im Plasma sind keine Ciliaten zu finden, vermutlich werden diese schon während des weiteren Absinkens bis zum Meeresboden von Bakterien abgebaut. Silikatische, 1-2 $\mu$ m große Reste in Verdauungsvakuolen könnten von partiell ingestierten Minipellets stammen. Diese Reste kommen häufig in Foraminiferen vor, die nur minderwertige Nahrung zur Verfügung haben.

### Tabelle 2:

Auswertung der Sedimentfalle VP 3-20 (verankert auf dem Vöring-Plateau in 500m Wassertiefe vom 10.10.87 - 20.10.87). Die Werte wurden von den Planktologen des SFB 313 freundlicherweise zur Verfügung gestellt.

Inhalt	[Anzahl m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup> ]
zylindrische Kotballen	3,8
sphärische Kotballen	138,6
Foraminiferen	0,7
Diatomeen	1,2
Tintinnen	2,7
Ciliaten	214,2

### 3.3.2. Digestion (Tafel 5- 10,15,16)

#### 3.3.2.1. Nahrungsvakuolen und Reservestoffeinlagerungen

Die Pseudo- und Filopodien transportieren die festgehefteten Nahrungspartikel durch Kontraktion in die jüngste Kammer. Dort verdichten sich die Plasmafortsätze, und die Phagozytose beginnt mit der Einstülpung des Cytoplasmas. Die Nahrungspartikel werden von einer Membran umschlossen und weiter in ältere Kammern transportiert. Auf diesem Weg verschmelzen viele 0,1-0,3 $\mu$ m große Vesikel (Acidosomen) mit der Vakuolenmembran und säuern den Inhalt an, um das pH- Optimum für Verdauungsenzyme herzustellen. Die Lysosomen geben ihre Enzyme in die Vakuole ab, die bis zur Verdauung aller verwertbaren Inhaltsstoffe ihr Volumen beibehält. Tafel 15a,c,f zeigt die sukzessive

Verdauung eines thecaten Dinoflagellaten. An den Membranen der Verdauungsvakuolen werden kleine Abschnürungen und Verschmelzungen von Vesikel mikroskopiert, die gelöste und partikuläre Substanzen in das Cytoplasma transferieren (Tafel 15d,e). Die meisten Verdauungsvakuolen sind bis auf wenige Ausnahmen in den jungen und mittleren Kammerbereichen zu finden. Einige Vakuolen, die in ältere Kammern transportiert werden, haben schwer abzubauen Inhalte.

Die Foraminiferen aus Gebieten oder Jahreszeiten mit geringer Nahrungszufuhr (vom Vöring-Plateau *Pyrgo murrhina*, *Melonis zaandami*, *Quinqueloculina seminula* und *Quinqueloculina sp.*, Nr.10/11/14) enthalten in alten Kammern häufiger Vakuolen, gegenüber guternährten Tieren (von den Ostgrönlandstationen *Quinqueloculina seminula* und *Triloculina sp.*, Nr.26,27) mit der Vakuolenkonzentration in jungen Kammern. Es wird aus dieser Beobachtung eine kürzere Verweildauer der Nahrungsvakuolen im Plasma abgeleitet. Bei günstigen Nahrungsbedingungen ist die rasche Aufnahme hochwertiger Stoffe erforderlich, um die Vakuolenmembran für erneute Phagozytose zu liefern. Die Resorptionsvorgänge in Zeiten minimalen Partikelflusses können ausgedehnt werden, weil die Membransynthesierung und Enzymverfügbarkeit keinen Engpaß für die Nahrungsaufnahme bzw. Verwertung darstellen.

Im elektronenmikroskopischen Bild sind die Einlagerungen von Lipidvesikeln in allen untersuchten Foraminiferen zu erkennen (Tafel 15g, 17i,j). Sie sind rund bis ellipsoid, nicht von einer Membran umgeben und 2-4µm groß. Die Anzahl der Lipidvesikel ist ein Indikator für den Ernährungszustand. Sie sind vorwiegend in mittleren bis alten Kammern (Tafel 19f, 20). Das Vorkommen von Kohlenhydratreservestoffen in Form von Glykogen kann nicht eindeutig nachgewiesen werden. Die oft extrem kleinen, 15-30nm messenden Partikel können im vielfältig strukturierten Plasma leicht mit Ribosomen verwechselt werden.

### 3.3.2.2. Saure Phosphatase-Reaktion (Tafel 16)

Die saure Phosphatase-Reaktion wurde auf der POSEIDON Expedition 1987 zum norwegischen Schelfhang und zum Vöring- Plateau an *Cibicidoides wuellerstorfi* und *Cibicides lobatulus* getestet. Das Leitenzym saure Phosphatase wird über die Abspaltung von  $\text{PO}_4^{3-}$  als Bleiphosphatausfällung dargestellt. Die Orte der Enzymaktivität sind im elektronenmikroskopischen Bild als kleine, elektronendichte Körnchen zu erkennen.

Die Dauer der Inkubation von 30min im GOMORI- Medium ergibt einen unspezifischen Bleiphosphatniederschlag an der Peripherie des Cytoplasmas. Die Körnchen liegen nicht konzentriert in den Enzymvesikeln (Lysosomen), sondern verteilen sich am Rand des Plasmas. Die Golgi-Apparate und Nahrungsvakuolen enthalten keine Präzipitate, ebensowenig die Kammerzentren. Auch die Kontrolle (Inhibition der Substratspaltung durch NaF) weist keine Niederschläge auf. Die Inkubationszeiten von 30min sind offensichtlich zu kurz, um die Enzymaktivität im gesamten Plasma darzustellen.

Daher wurde die Dauer der Inkubation auf der METEOR Expedition 1988 zum Vöring-Plateau bei den untersuchten Arten *Miliolinella vigilax*, *Cibicidoides wuellerstorfi* und *Triloculina rotunda* auf 3h erhöht. Geringe unspezifische Bleiphosphatausfällungen sind weiterhin in allen Plasmabereichen vorhanden (Tafel 16a-d). Vermutlich sind zu kurze Auswaschzeiten des Mediums der Grund für diese Niederschläge.

Die Foraminiferen vom Vöring-Plateau, die im Hälterungsexperiment untersucht wurden, hatten vor der Fütterung nur wenig Vakuole im Plasma, die allerdings auch in älteren Kammern zu finden waren. Enzymaktivitäten sind nur an Golgi-Apparaten und in den Digestionsvakuolen selbst zu finden. Lysosomen werden nicht beobachtet.

Besonders ausgeprägte Bleiphosphatkonzentrationen in lysosomalen Vesikeln (0,3-0,5 $\mu$ m) und Digestionsvakuolen werden im Plasma der Foraminiferen mikroskopiert (Tafel 16 b,d,e), die durch Fütterung einen hochwertigen Nahrungsschub zur Verfügung hatten. Die Präzipitate finden sich vorwiegend in jungen Kammern. Nur vereinzelt sind in älteren Kammern Niederschläge zu beobachten, die zum einen auf ungenügenden Auswaschungen beruhen können, zum anderen schwache Enzymreaktionen auf schwer verdauliche Vakuoleninhalte sind. Die ungefütterten Foraminiferen zeigen im gesamten Plasma keine dichten Bleiphosphataggregationen, sondern geringe unspezifische Niederschläge.

### **3.3.3. Defäkation (Tafel 17,18)**

#### **3.3.3.1. Defäkationsvakuolen**

Nach der Verdauung zeigen die Vakuolen keine Enzymaktivität mehr. Die Vakuoleninhalte werden teilweise komprimiert und in die jüngste Kammer

transportiert. Dort verschmilzt die Vakuolenmembran mit der Plasmamembran und der Inhalt wird nach außen abgegeben. Die Pseudo- und Filopodien lagern die Reste entweder direkt am Aperturstopfen ab, oder transportieren sie weit auf das Gehäuse hinaus (Tafel 21).

Die Größe der Vakuolen ist variabel und wird von den Nahrungsstoffen beeinflusst. Die kleinsten beobachteten Vakuolen sind  $1\mu\text{m}$ , die größten bis  $35\mu\text{m}$ . Es werden im Plasma hauptsächlich Wandmaterialien von coccalen Algen und silikatische Reste der Endo- und Hypothecen mikroskopiert (Tafel 17b,e,g-m). Die Thecen der Kieselalgen werden aufgebrochen und ineinandergeschachtelt (Tafel 7a); dort werden weitere silikatische Strukturen angelagert. Die Defäkationsvakuolen mit unverwertbaren Wandstrukturen coccaler Algen fusionieren schon im Plasma und werden nicht einzeln zur Apertur transportiert (Tafel 8d,17e). Bei Foraminiferen, die Diatomeen und Algen in Nahrungsvakuolen aufweisen, werden gemeinsame Defäkationsvakuolen gebildet, die beide Reststrukturen enthalten (Tafel 18e).

Ein breites Spektrum nicht identifizierter, unverdaulicher organischer Partikel findet sich in fast allen Foraminiferenarten. Dies kann einmal an der längeren Verweildauer schwer abbaubarer Reste liegen (nicht bei Foraminiferen mit gesättigtem Nahrungsangebot), andererseits zeigt es die Vielfalt und unspezifische Ingestion verfügbarer Nahrungspartikel.

### 3.3.3.2. Stercomata und Kristallbildung

Stercomata sind Aggregationen organischer Reste, die im gesamten Zellbereich auftreten. Sie werden aus vorwiegend silikatischen Abbauprodukten von Diatomeenthecen gebildet und sind typische Defäkationsvakuolen. Im Plasma bei allen untersuchten Foraminiferen sind kleinere Einschlüsse unter  $1\mu\text{m}$  zu finden. Diese Reste stammen vermutlich von Copepodenkotballen, die in winzigen Bruchstücken ingestiert werden. Im Gehäuse von *Pyrgo murrhina* (Nr.14) mit weit degeneriertem Plasma (stark vakuolisiert, Auflösungserscheinungen der Organellen, reduziertes Plasma ohne Reservestoffe) sind bis  $35\mu\text{m}$  große Kotballen (Tafel 17m). Es treten bei Tieren mit intakten Protoplasten keine Stercomata in diesen Größen auf. Das Fehlen des Aperturstopfens und der beginnende Gehäusezerfall unterstützen die Annahme, daß die Kotballen in das Gehäuse gespült wurden und keine aktive Aufnahme stattfand. Die Häufigkeit der silikatischen Einschlüsse unter  $1\mu\text{m}$  nimmt bei Individuen aus Gebieten oder Jahreszeiten geringer Nahrungszufuhr (*Q. seminula*, *T. rotunda*, und *P. murrhina*

vom Vöring-Plateau) deutlich zu, verglichen mit Foraminiferen in sehr guten Nahrungszuständen (*Q. seminula* von den Ostgrönlandstationen). Diese Einschlüsse stammen vermutlich von Kotballen und nicht von Foraminiferen abgebauten Diatomeen.

Die Bildung von Stercomata aus kleinen und großen pennaten Diatomeen ist in Tafel 8a und Tafel 17i,j dargestellt. Die Diatomeenschalen werden auf 2-3µm abgebaut und in Vakuolen aneinandergelagert (Tafel 7a). Die Defäkationsvakuolen werden zum Plasmastopfen transportiert und dort egestiert (Tafel 18e,f). Das Foraminiferengehäuse ist vom Aperturstopfen bis über das erste Drittel (bei *M. vigilax* über das komplette Gehäuse) von einer ca. 8 µm dicken Schicht vermutlich ausgeschiedener Partikel überzogen, denn sie entsprechen dem Größenbereich der im Plasma komprimierten Reste (Tafel 18a,b).

Partikelbildungen in Form von 0,2-1,5µm großen runden kristallinen Ablagerungen sind ausschließlich bei Foraminiferen (epibenthische *M. vigilax* und endobenthische *P. murrhina*) vom Hälterungsexperiment des Vöring-Plateaus, 10 Tage nach der Fütterung zu mikroskopieren. Die Lithosomen (Kristalle) bestehen aus abwechselnd hellen und elektronendichten, konzentrischen Materialablagerungen (Tafel 18e,f). Sie finden sich in mittleren bis jüngeren Kammerbereichen und häufig im Aperturstopfen.

#### 3.4. Kammerspezialisierungen (Tafel 19,20)

Im mikroskopischen Bild zeigen die einzelnen Kammern der Foraminiferen ein differenziertes Aussehen. Der Aperturstopfen wird von feinen Plasmasträngen aus der jüngsten Kammer durchzogen. Das Plasma erscheint daher stark vakuolisiert und aufgelockert (Plasmaschaum). Die folgenden jungen Kammern enthalten viele Nahrungsvakuolen in Verdauungsfrühstadien und Defäkationsvakuolen kurz vor der Egestion (Tafel 19a-d,f, 20). In mittleren bis älteren Zellbereichen wird das Plasma weiter verdichtet, die Vakuolen nehmen ab, und die Anzahl an Lipidvesikel nimmt zu (Tafel 20). Die Lipidvesikel befinden sich anfangs in elektronendichten, konzentrierten Plasmasträngen, die in älteren Kammern als homogene feingranuläre Grundcytoplasmastrukturen aufgelöst werden. Die ältesten Kammern enthalten häufig in Grundplasma eingebettete Lipidvesikel.

In wenigen Foraminiferen ist das Plasma von den jungen Kammern in mittlere Zellbereiche zurückgezogen. Bei *Quinqueloculina seminula* aus der Nordsee und einigen *Rosalina globularis* aus den Tropen sind die jungen Kammern

plasmafrei (Tafel 19e). Vor der Apertur ist ein Partikelstopfen aus Detritus zu beobachten. Im TEM- Bild ist bei diesen Tieren zu erkennen, daß der Stopfen nicht von Pseudo- und Filopodien durchzogen ist und daß keine Plasmaverbindung zwischen der ersten plasmagefüllten Kammer zur Apertur besteht. Die nachfolgenden Kammern enthalten bereits konzentriertes Plasma und die typische Vakuolisierung fehlt. Es sind weder Nahrungsvakuolen noch Defäkationsvakuolen vorhanden. Die Zellmembran zeigt keine Degenerationserscheinungen und im Plasma findet sich die übliche Organellenausstattung, allerdings mit reduzierter Anzahl von Golgi- Apparaten und Mitochondrien.

### 3.5. Adaptionen (Tafel 21,22,23)

Einige benthische Foraminiferen zeigen hohe Spezialisierungen, die ihre Möglichkeiten zur Nahrungsaufnahme, oder zum Nahrungsangebot allgemein verbessern. *Miliolinella vigilax* vom Vöring-Plateau und der Antarktischen Weddell See agglutiniert aus Detrituspartikeln einen Stiel, der mit bis zu 12mm Länge (Tafel 21a,b) über die Sedimentoberfläche ragt. Der hohle Stiel teilt sich an der Basis in "wurzelartige" Ausläufer, die zur Verankerung im Sediment dienen. Die Länge und der Durchmesser des Stiels korrelieren mit der Gehäusegröße der Foraminifere (ALTENBACH pers. Mitt.). Das Kalkgehäuse ist mit der Mündung nach oben orientiert und wird von einer Hülle umgeben. Der Aperturstopfen, die Hülle und das Detritusmaterial des Stiels sind in Zusammensetzung und Größenspektrum der Partikel identisch (Tafel 21c-f).

Die Herkunft der Partikel ist mit Ausnahme vereinzelter Coccolithophoriden- und Diatomeenreste nicht zu bestimmen. *Rupertina stabilis* vom Europäischen Nordmeer heftet sich auf Hartsubstrate und erhebt sich so über die Sedimentoberfläche. Der Aperturstopfen ist mit Schwammnadeln durchsetzt und wird als Stützskelett für das ausgespannte Pseudo- und Filopodiennetz benutzt (Tafel 22a). Das Cytoplasma dieser Foraminiferen ist stark konzentriert und enthält zahlreiche Lipidvesikel. Es finden sich nur wenig Nahrungsvakuolen.

Die Borsten und Dorsalschuppen eines erranten Polychaeten (Aphroditidae) vom norwegischen Schelfhang dienen *Cibicidoides wuellerstorfi*, *Cibicides sp.* und *Discanomalina sp.* als Substrat (Tafel 22b-f,23). Die Tiere verkleben ihre Gehäuse an den Borsten und Schuppen mit adhäsiven Sekreten. Die Verklebung ist ausreichend haftfähig, so daß adulte *Cibicides sp.* an dünnen Lateralsetae ausreichend Halt finden (Tafel 23c). Es bilden sich Partikelaggregate um die Anheftungsstellen, die vereinzelt bis 100µm große Tintinnenreste

oder planktische Foraminiferen verkleben (Tafel 22f,23b). Die Mündungen sind gefüllt mit Coccolithophoriden und mit nicht identifizierbarem Detritusmaterial unter  $0,5\mu\text{m}$ . *C. wuellerstorfi* ist mit der Umbilikalseite an die Borste geheftet. Das Tier muß sich beim Bau einer neuen Kammer von der Borste lösen (Tafel 23a,b).

### 3.6. Fütterungsexperimente (Tafel 24,25)

#### 3.6.1. Europäisches Nordmeer

Die Foraminiferen *Miliolinella vigilax*, *Quinqueloculina sp.*, *Q. seminula*, *Triloculina rotunda* und *Pyrgo murrhina* aus dem Hälterungsexperiment zeigen 1 Tag nach der Fütterung einen ausgeprägten Aperturstopfen. Die Ultradünnschnitte von Foraminiferen, die 3 Tage nach der Fütterung fixiert wurden, dokumentieren die Ingestion frischen planktischen Materials (Tafel 24c-d). Die Aufbereitung des Futters modifizierte die ursprünglichen Strukturen, so daß die Bestimmung erschwert wurde. In der jüngsten Kammer sind Nahrungsvakuolen mit coccalen Algen und Stercomata zu erkennen (Tafel 24a). Bei *T. rotunda* sind  $2-3\mu\text{m}$  große sphärische Nahrungspartikel im Plasma, die konzentrisch angeordnete, hohle Fortsätze tragen (Tafel 24c). *M. vigilax*, *Q. seminula* und *P. murrhina* haben Muskelgewebeteile und Kollagenfasern im Plasma. Die Kollagenfasern bestehen aus einzelnen  $100\text{nm}$  breiten Fibrillen, die die typische  $64\text{ nm}$  Periodizität der Anordnung von Tropokollagenmolekülen aufweisen (Tafel 24f; WELSCH und STORCH 1976). Muskelgewebe ist auch am 6. Tag nach der Fütterung vereinzelt in den Nahrungsvakuolen enthalten. Am 10. Tag nach der Fütterung ist die Anzahl der Nahrungsvakuolen bei *M. vigilax* reduziert und es werden verstärkt Stercomata gebildet. Bei einigen Individuen von *Q. seminula* und *T. rotunda* finden sich immer noch unverdaute Diatomeen im Plasma, aber nur wenig neugebildete Ingestionsvakuolen. Die Anzahl der Lipidvesikel ist gegenüber Foraminiferen vor der Fütterung vervielfacht. In jungen Kammerbereichen sind Kristallbildungen (Lithosomen) bei *P. murrhina* und *M. vigilax* zu mikroskopieren (Tafel 18c,d).



### 3.6.2. Nordsee

Auf der Oberfläche der gefütterten Sedimentkerne bildet sich nach 4h ein dünner, grünlicher Belag, bestehend aus Futteralgen, der nach 24h nicht mehr sichtbar ist. Die untersuchten Foraminiferenarten *Quinqueloculina sp.*, *Quinqueloculina seminula* und *Triloculina rotunda* des Fütterungsexperimentes zeigen mit Ausnahme eines ausgeprägten Plasmastopfes (ebenfalls bei abgestorbenen Tieren vorhanden) keine Reaktion auf den Nahrungseintrag. Das Plasma ist kompakt und enthält selbst in jungen Kammerbereichen nur wenig Vakuolen. Pseudo- und Filopodien sind nicht ausgebildet. In den Nahrungsvakuolen sind Bakterien, silikatische Einschlüsse und bis zu 25µm große, nicht identifizierte Partikel zu finden (Tafel 25). Der Inhalt der Vakuolen unterscheidet sich nicht von den ungefütterten Foraminiferen, die direkt nach der Probennahme und am Tag der Fütterung fixiert wurden (Tafel 5 d,e).

### 3.7. Räuber

Die Ergebnisse über Anzahlen ingestierter Foraminiferen aller untersuchter Makrofaunaorganismen sind in Tab.4 zusammengefaßt.

**Tabelle 3:**

Benthische Meio- und Makrofauna ohne Foraminiferen in Gastral- und Darmräumen.

Spezies	(Anzahl)	Spezies	(Anzahl)
<i>Malettia sp.</i>	55	<i>Harpinia sp.</i>	7
<i>Arca sp.</i>	10	<i>Gnathia sp.</i>	2
<i>Desmosoma sp.</i>	10	Amphinomidae	9
Copepoda	6	Opheliidae	2
Cumacea	8	Paranoidae	3
Tanaidacea	5	Lyssianassidae	3
Nematoda	59	<i>Haploops sp.</i>	4

Tabelle 4:

Durchschnittswerte benthischer und planktischer Foraminiferen aus Gastral- und Darmräumen benthischer Makrofaunaorganismen (Standardabweichung in Klammern). Die 6 GKG-Stationen sind zusammengefaßt. AGT= Agassiztrawl, GKG= Großkastengreifer.

Station	Spezies	Anzahl	Größe [mm]	benthische Foraminiferen	planktische Foraminiferen
M479 Nr.12 AGT	<i>Pontaster tenuispinus</i>	23	64,7 (11,7)	30,3 (51,8)	29,4 (44,3)
	<i>Bathycrinus sp.</i>	16	11,4 (2,2)	10,0 (9,6)	9,2 (10,7)
	<i>Ophiactis abyssicola</i>	19	24,3 (6,4)	6,8 (6,4)	7,3 (10,7)
	<i>Ophiocten gracilis</i>	34	19,3 (5,1)	4,8 (7,9)	2,8 (3,4)
M492 Nr. 15 AGT	<i>Pontaster tenuispinus</i>	126	60,8 (9,4)	4,7 (6,2)	4,6 (6,8)
	<i>Ophiactis abyssicola</i>	49	20,5 (6,7)	4,6 (4,2)	4,6 (6,9)
	<i>Ophiocten gracilis</i>	62	15,9 (3,2)	3,8 (3,5)	2,8 (3,2)
M533 Nr. 23 AGT	<i>Pontaster tenuispinus</i>	18	65,7 (11,9)	37,0 (56,7)	37,3 (47,3)
	<i>Ophiocten gracilis</i>	12	23,9 (8,9)	9,0 (10,5)	5,5 (5,7)
	<i>Ophiura sp.</i>	14	31,1 (9,6)	6,7 (10,9)	7,6 (10,9)
M480 Nr. 13	<i>Nephasoma sp.</i>	28	22,6 (8,0)	33,0 (19,7)	9,6 (7,9)
M492 Nr. 15					
M507 Nr. 17					
M519 Nr. 19					
M529 Nr. 21					
M532 Nr. 22					
GKG	<i>Notomastus sp.</i>	126	Bruchstücke	0,8 (2,4)	4,7 (5,1)
	Owenidae	28	Bruchstücke	1,8 (2,2)	4 (3,8)
	<i>Ophiocten gracilis</i>	29	21,8 (6,1)	7,8 (7,5)	8,3 (9,9)

Von insgesamt 22 Arten haben 14 keine intakten Foraminiferengehäuse im Gastralraum oder Darm (Tabelle 3). Bei 7 Arten und einer Familie sind komplette Gehäuse und Bruchstücke zu finden. Der Asteroide *Pontaster tenuispinus* aus den Agassiztrawlfängen hat durchschnittlich gleich viele benthische und planktische Foraminiferen im Magen. Auf der Hang- (M 479) und Fußstation (M 533) betragen die Anzahlen der gefressenen Foraminiferen bis zum 6-8-fachen gegenüber der kuppennahen Station (M 492). Neben den intakten Foraminiferengehäusen und zahlreichen Bruchstücken sind mucöse Aggregate aus nicht identifizierbarem Material, Teilen von Pteropodenschalen und Sedimentpartikel zwischen den Magendivertikeln zu finden. Über 80% der Gastralräume waren leicht geöffnet und der Magen teilweise hervorgestülpt. Die Ophiuriden *Ophiactis abyssicola*, *Ophiocten gracilis* und *Ophiura sp.* haben hauptsächlich schleimiges Detritusmaterial und auffällig viele Sedimentkörner im Magen. Die Zahlen ingestierter Gehäuse schwanken pro Individuum im Mittel zwischen 3,8-9,0 benthischen und 2,8-7,6 planktischen Foraminiferen. Bei *Ophiocten gracilis*

aus den Großkastengreiferproben liegen die Durchschnittswerte der ingestierten Foraminiferen mit 7,8 (benthischen) und 8,3 (planktischen) geringfügig höher, verglichen mit den Agassiztrawlfängen. Die Gastralräume sind bei 2/3 der untersuchten Tiere leicht geöffnet.

Die Sipunculiden (*Nephasoma sp.*) haben mit durchschnittlich der 3-fachen Anzahl benthischer Foraminiferengehäuse (33,0) gegenüber planktischer Gehäuse (9,6) die zweithöchsten Werte überhaupt. Am Darmanfang sind die Foraminiferengehäuse unzerstört, gegen Ende des Darms nur noch in Bruchstücken zu finden. Im Gehäuse von einigen benthischen Foraminiferen aus dem vorderen Darmbereich der Sipunculiden ist noch Plasmafärbung zu erkennen. Es sind keine sandschaligen Foraminiferen oder Sedimentkörner im Darm. Die Polychaeten *Notomastus sp.* und Vertreter der Owenidae haben nur wenig Foraminiferen ingestiert. Sedimentmaterial, Foraminiferenbruchstücke und intakte Gehäuse sind in allen Darmbereichen zu finden. *Bathycrinus sp.* von der Hangstation (479) hat durchschnittlich 10 benthische und 9,2 planktische Foraminiferen im Magen. Foraminiferenbesiedelung auf der untersuchten Makrofauna wurde in keinem Fall beobachtet.

### 3.8. Parasiten und Symbionten (Tafel 26,27,28,29,30)

#### Ektoparasiten

Bei *Quinqueloculina sp.* aus der Nordsee (Nr.4;5) werden an 6 Individuen im REM- Bild zwei Typen von becherförmigen Parasitenresten mikroskopiert. Der erste Typ ist oval und ca. 100µm groß (Tafel 26a,b). Er ist mit der Basis an der Foraminifere festgeheftet, die Außenseite ist offen und enthält eine eingespülte pelagische Foraminifere. Der zweite Typ ist 80µm groß und rund (Tafel 26c,d). Die Verbindung zum Gehäuse der Foraminifere wird durch einen verjüngten Stiel hergestellt. Die Detailaufnahme 26d zeigt einen 5µm breiten Wulst, mit deutlichen Auflösungserscheinungen des Karbonates um den Stiel. Es ist unklar, ob die beobachteten Reste nur "Hüllen" verlassener Ektoparasiten sind oder ob die Parasiten durch den Präparationsvorgang mechanisch zerstört wurden.

#### Löcher in Foraminiferengehäusen

Die Gehäuse von *Pyrgo murrhina* aus dem Europäischen Nordmeer weisen häufig 20-100µm große Löcher auf (Tafel 26e,f). Von 100 lichtmikroskopisch untersuchten *P. murrhina*-Gehäusen sind 67 perforiert. Die Löcher finden sich

überall im Gehäuse, bevorzugte Bereiche werden nicht festgestellt. Die 67 Gehäuse mit Löchern wurden dekalzifiziert und auf Sekundärbesiedelung untersucht. Die Foraminiferen sind mit Sedimentmaterial angefüllt, Metazoen werden nicht gefunden.

#### **Nematoden in Foraminiferengehäusen**

Bei zwei *Pyrgo murrhina* Individuen, die für die TEM aufbereitet wurden, sind nach der Dekalzifikation Nematoden zu erkennen (Tafel 27 a,b). Die Foraminiferen sind aufgrund eines ausgeprägten Plasmastopfs als lebend angesprochen worden. Es ist nicht auszuschließen, daß Löcher vorhanden waren. Die Nematoden sind durch die Nachfixierung mit Osmiumtetroxid schwarz kontrastiert. Die Abbildung 27b zeigt 60-80µm große, ovale Nematodeneier im Foraminiferengehäuse. Die Nematoden können durch auffällige Kopf- und Schwanzcharakteristika als Stephanolaimus- Verwandte identifiziert werden (JENSEN pers. Mitt.).

#### **Foraminiferengehäuse mit Partikelagglutination**

Auf dem Gehäuse einer *Cibicides sp.* vom Norwegischen Schelfhang ist zwischen der zweit- und drittjüngsten Kammer eine ca. 100µm große, hügelartige Partikelagglutination zu erkennen (Tafel 27c,d,e). Die einzelnen Partikel sind 5-20µm groß. Sie bestehen nicht aus Nahrungsresten. Auf einer Seite ist eine 20µm breite Öffnung, die sich nach innen fortsetzt. Die Apertur von *Cibicides sp.* ist mit Coccolithophoriden angefüllt.

#### **Bakterien im Foraminiferencytoplasma**

Im Plasma von *Ammotium cassis* aus der Ostsee sind 1-2µm große, membranumgrenzte, bakterienähnliche Einschlüsse (Tafel 28a,b). Die DNA ist schlecht erhalten und es fehlen Polyphosphatgranula, um sie eindeutig zu identifizieren. Es ist zweifelhaft, ob es sich um Bakterien handelt.

*Rosalina globularis* aus den Tropen enthält in Nahrungsvakuolen Cyanobakterien mit typischer Wandstruktur. Gramnegative Bakterien mit Polyhydroxybuttersäure in Speichervesikeln sind zwischen einzelnen Kammern zu beobachten (Tafel 28c,d). *Quinqueloculina seminula* von den Nordseestationen hat in Nahrungsvakuolen und im freien Plasma gramnegative Bakterien (Tafel 25,28f). Das Genom ist im Verhältnis zur Bakterienzelle abnormal groß. In einigen Individuen mit degeneriertem Plasma finden sich grampositive Bakterien (Tafel 28e).

Bei *P. murrhina* aus dem Europäischen Nordmeer kommen 3 Bakterientypen in hoher Dichte im Plasma vor. Die Bakterien werden in jungen Kammerbereichen mit feinen Plasmasträngen mikroskopiert. Das Plasma in älteren Kammern zeigt keine morphologischen Unterschiede, verglichen mit Foraminifern der gleichen Station, die keine Bakterien enthalten. Typ 1 ist 0,6-1,0 $\mu\text{m}$  groß, grampositiv und enthält ein vergrößertes Genom. Die grampositiven Bakterien zeigen die charakteristisch dicke Zellwand aus Peptidoglycan. Den Bakterienzellwänden sind Ausscheidungsprodukte (Polymere) aufgelagert, die durch Ausbildung feiner Stränge untereinander verbunden sind (Tafel 29a,b). Typ 2 ist 0,8-1,5 $\mu\text{m}$  groß, gramnegativ und enthält elektronendichte Polyphosphatgranula (Tafel 29c,d). Der 3. Typ ist 1-1,5 $\mu\text{m}$  groß, gramnegativ und enthält zellfüllende Speichergranula mit Polyhydroxybuttersäure (Tafel 29e,f).

#### Virenähnliche Partikel im Cytoplasma

Bei zwei Individuen von *Elphidium excavatum clavatum* aus der Ostsee sind Virenpartikel im Plasma zu finden (Tafel 30a,b,c). Die Partikel sind ca. 100nm groß, hexagonal, unbehüllt und haben einen 65 nm elektronendichten "Kern". Sie werden nur in jungen Kammern gefunden und kommen in Gruppen an cytoplasmatischen Einschlüssen, oder in mikrokristalliner Anordnung vor. An jeweils fünf vergrößerten TEM-Aufnahmen zweier infizierter und fünf nicht infizierter *E. excavatum clavatum* wurden Flächenmessungen an Lipidvesikeln, isolierten Chloroplasten und Vakuolen durchgeführt (Tab. 5).

**Tabelle 5:**

*Elphidium excavatum clavatum*. Vergleichende Flächenmessungen von Plasmakompartimenten virusinfizierter und nicht infizierter Foraminiferen auf 100 $\mu\text{m}^2$  standardisiert (Standardabweichung in Klammern).

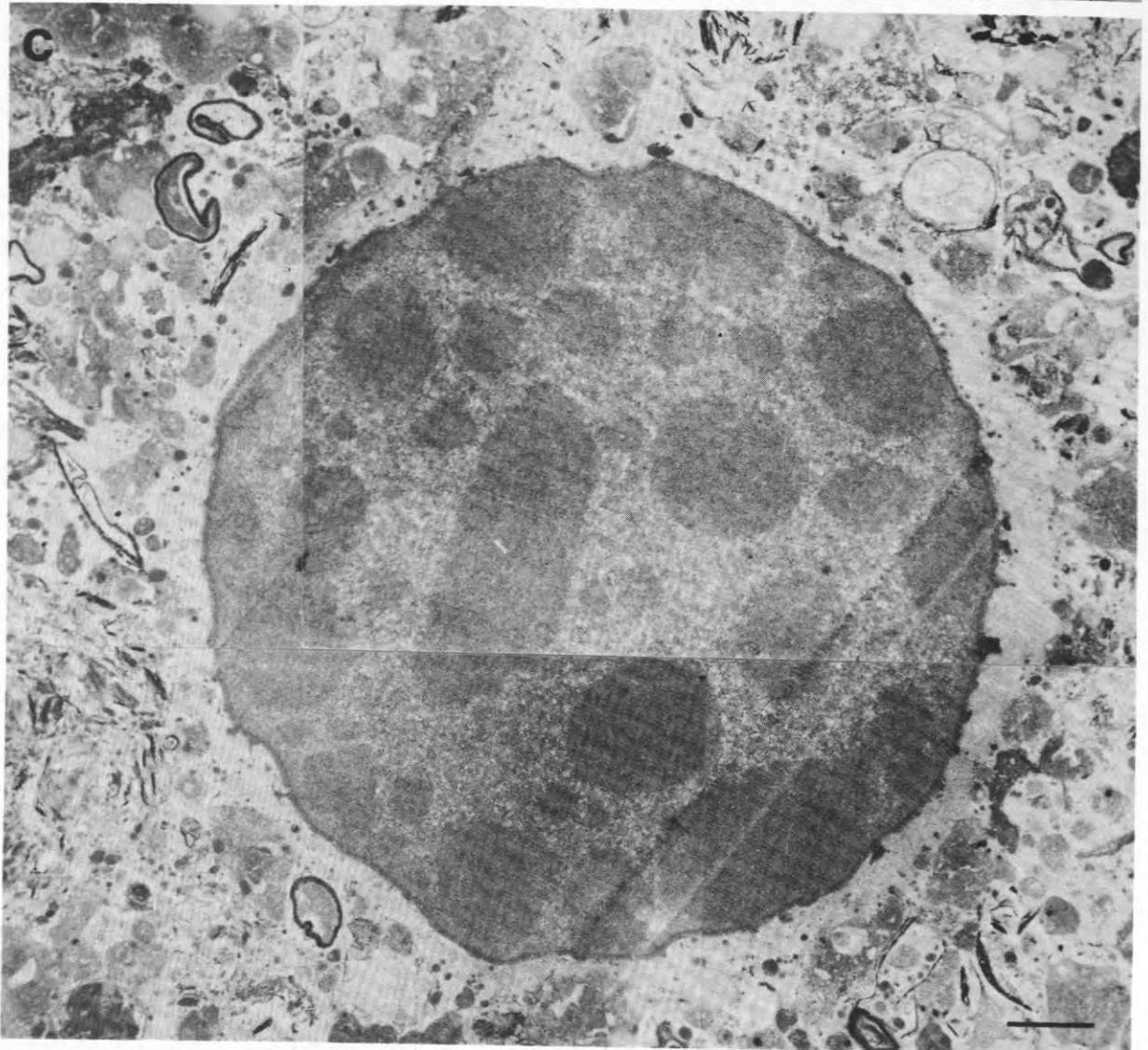
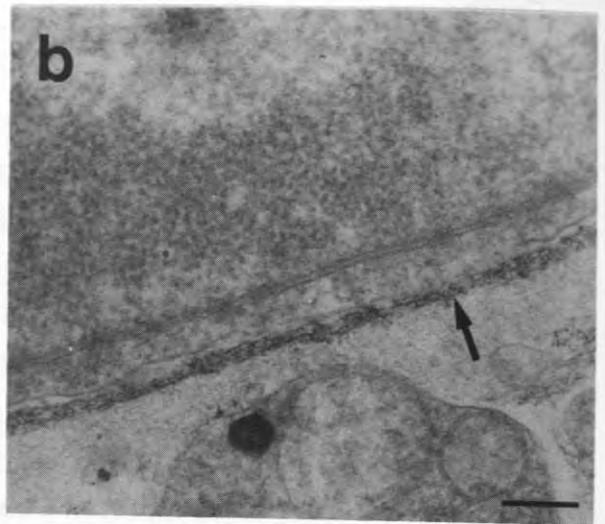
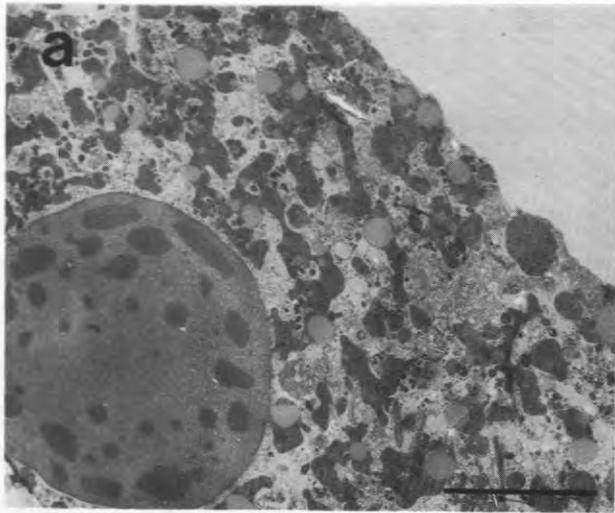
	Lipidvesikel ( $\mu\text{m}^2$ )	Chloroplasten ( $\mu\text{m}^2$ )	Vakuolen ( $\mu\text{m}^2$ )
<b>Virusinfiziert</b>	9,8 (2,5)	11,9 (1,4)	61,4 (3,5)
<b>nicht infiziert</b>	16,6 (2,4)	12,8 (1,8)	42,1 (5,2)
<b>Differenz (%)</b>	40,7	7,0	31,4

Der Cytoplasmavergleich infizierter und nicht infizierter Foraminiferen zeigt deutlich morphologische Unterschiede (Tafel 30d,e). In infizierten Tieren beträgt die Fläche der Lipidvesikel mit  $9,8\mu\text{m}$ , gegenüber  $6,6\mu\text{m}$  nicht infizierter Tiere knapp 60%. Die Fläche der isolierten Chloroplasten infizierter Foraminiferen ist mit 7% nur geringfügig kleiner verglichen mit gesunden Tieren. Die Vakuolisierung bei Foraminiferen mit Viruspartikeln ist um 31,4% signifikant vergrößert.

### Isolierte Chloroplasten

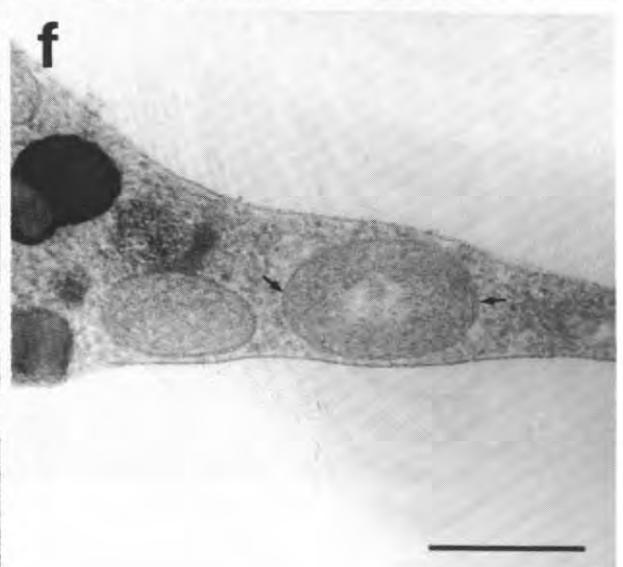
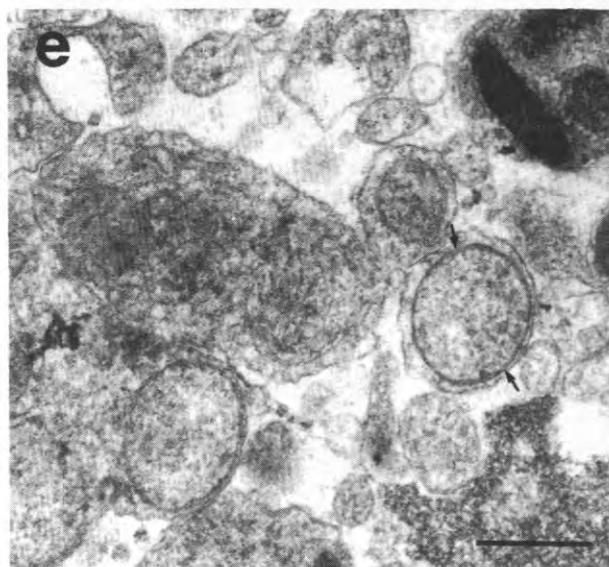
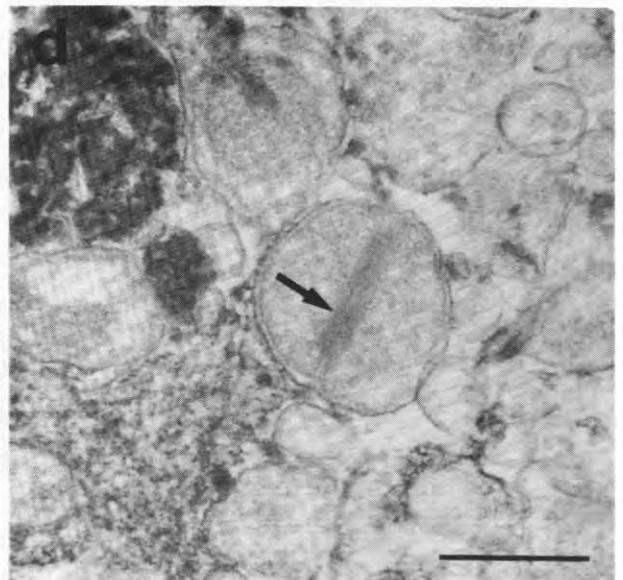
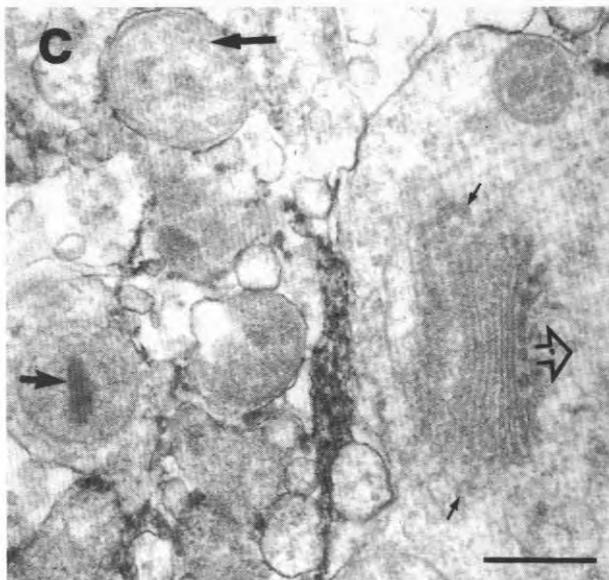
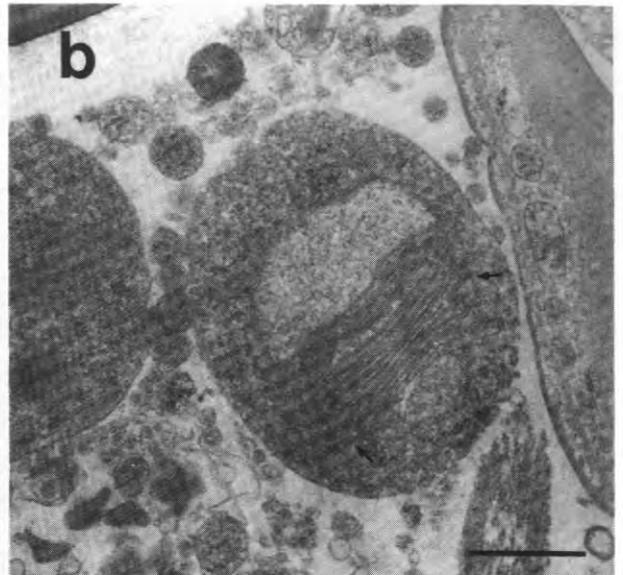
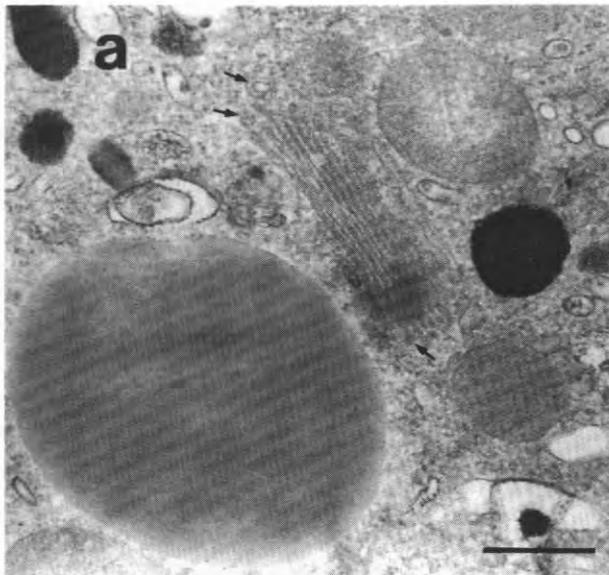
Im Cytoplasma von *Elphidium excavatum clavatum* sind  $1\text{-}2\mu\text{m}$  große, nackte Chloroplasten zu erkennen (Tafel 30d). Sie sind im Querschnitt rund bis ovoid und enthalten Membranstapel (Thylakoide). In den Thylakoiden befinden sich ca.  $0,2\mu\text{m}$  große Stärkegrana, die von verdichteten Plasmabereichen (Pyrenoiden) gebildet werden.

Ein Sedimentkern mit *E. excavatum clavatum* wurde 48h von einer Seite dauerbelichtet, ein anderer Sedimentkern 48h im Dunkeln gehältert. Die Foraminiferen reagieren nicht positiv phototaktisch auf die einseitige Belichtung. Anschließend wurden je fünf Foraminiferen für die TEM fixiert. Die Ultradünnschnitte zeigen bei allen Foraminiferen eine ungerichtete Chloroplastenverteilung im Plasma. Konzentrierte Ansammlungen isolierter Chloroplasten an der Zellperipherie sind nicht festzustellen.



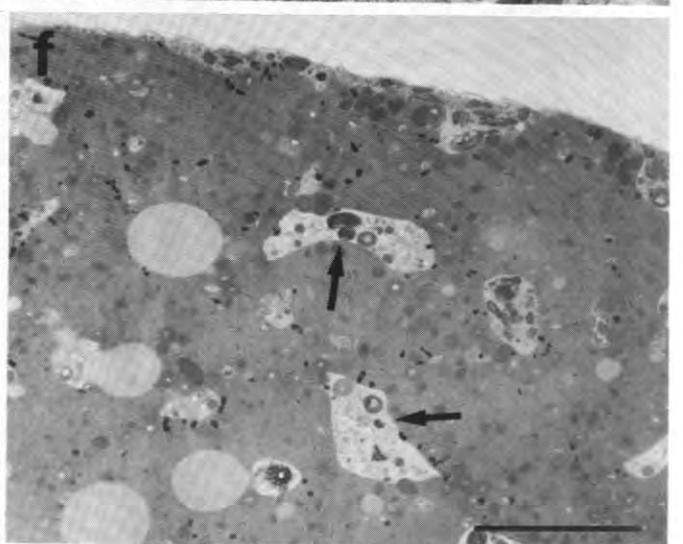
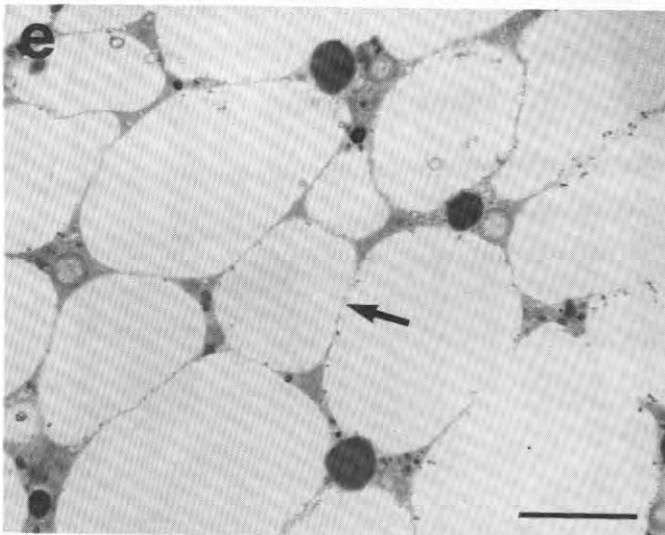
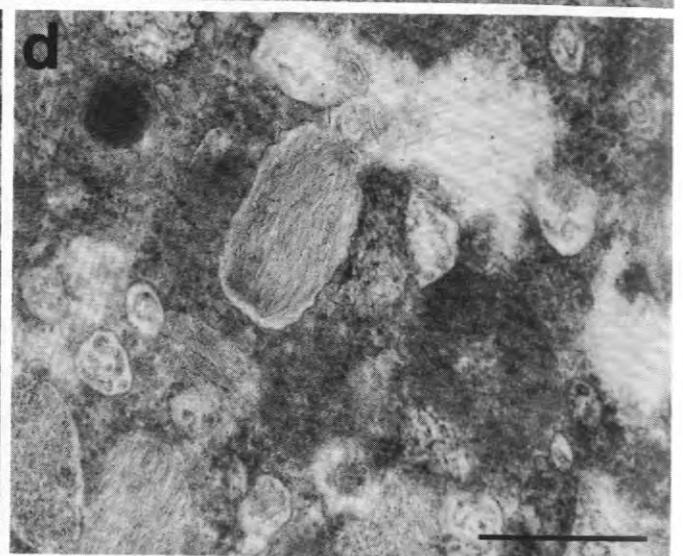
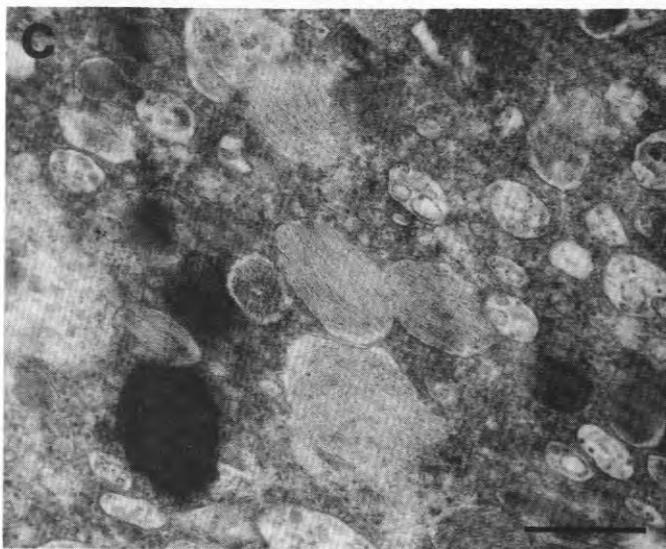
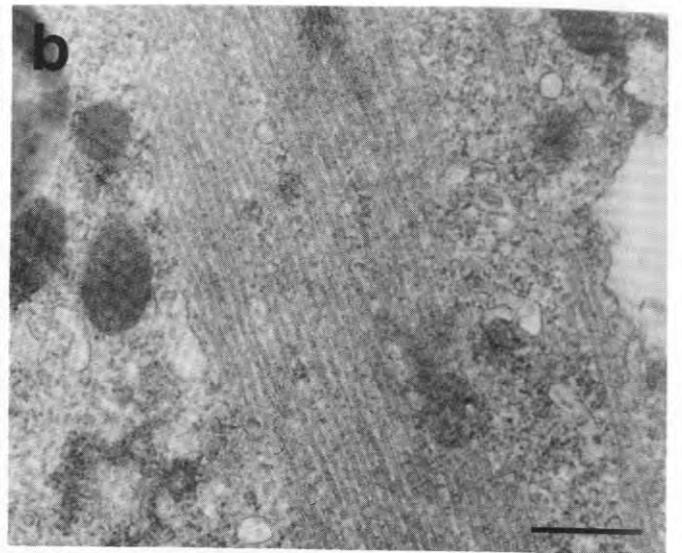
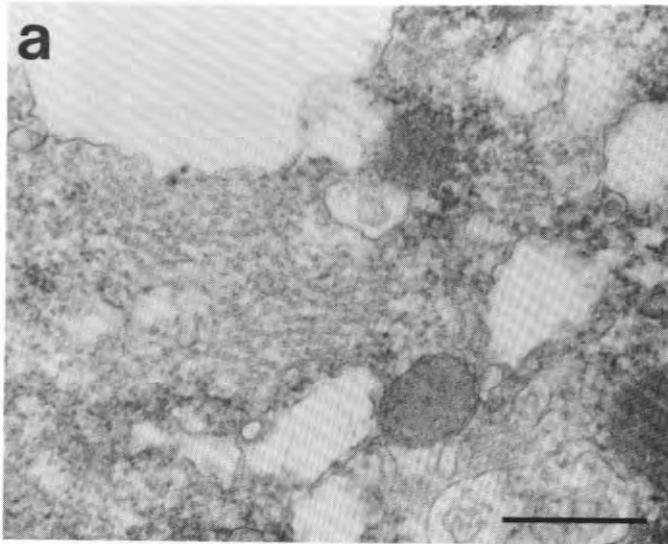
**Tafel 1: TEM-Aufnahmen von Zellkernen verschiedener Foraminiferenarten.**

- a) *Quinqueloculina seminula*. Ultradünnschnitt durch das verdichtete Plasma mit einem 18 $\mu$ m großen Nucleus. Im Kern sind elektronendichte Nucleoli mit Heterochromatin zu erkennen.  
Skala= 10 $\mu$ m
- b) *Miliolinella vigilax*. Detailaufnahme der Kernmembran. Deutlich ist die Differenzierung in eine innere und äußere Membran ersichtlich. Die innere Membran zeigt den typisch 3-schichtigen "unit membrane" Aufbau zweier elektronendichter und einer zentralen, helleren Schicht. Der cytoplasmatischen (äußeren) Membran liegt eine 25nm feinfilamentöse Schicht auf (Pfeil).  
Skala= 0,2 $\mu$ m
- c) *Cibicoides wuellerstorfi*. Fotomontage aus 4 Negativen. Dieser Querschnitt zeigt den Nucleus mittlerer Kammern. Im granulären Nucleoplasma (Chromatin) setzen sich die elektronendichteren Nucleoli (Heterochromatin) ab. Das Plasma enthält Nahrungsvakuolen mit coccalen Algenresten.  
Skala= 2 $\mu$ m



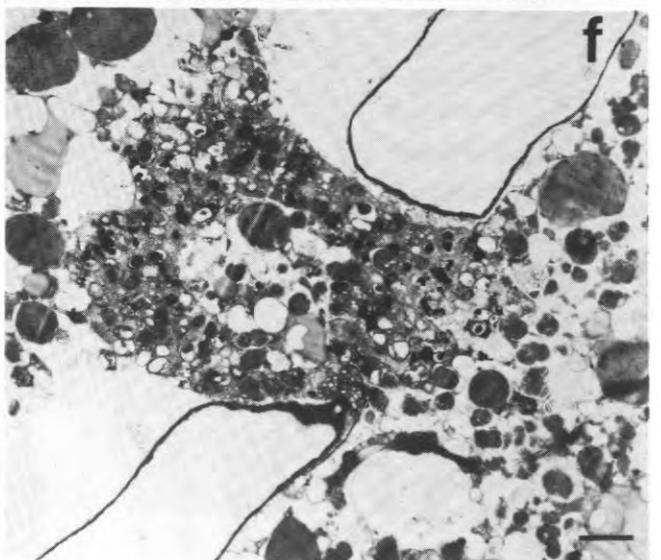
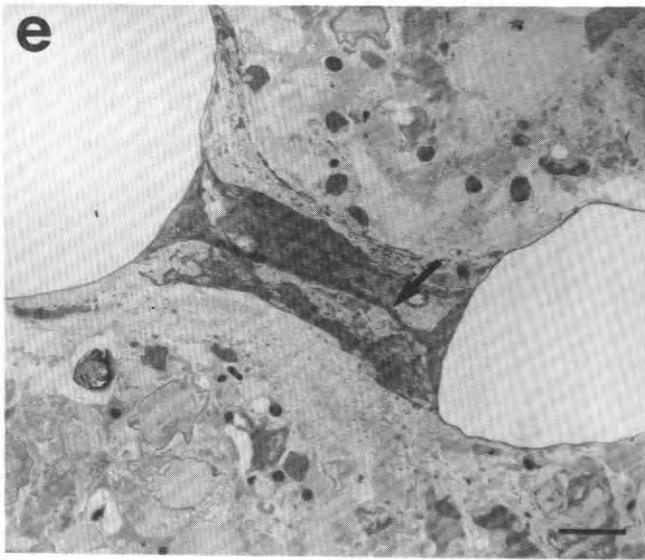
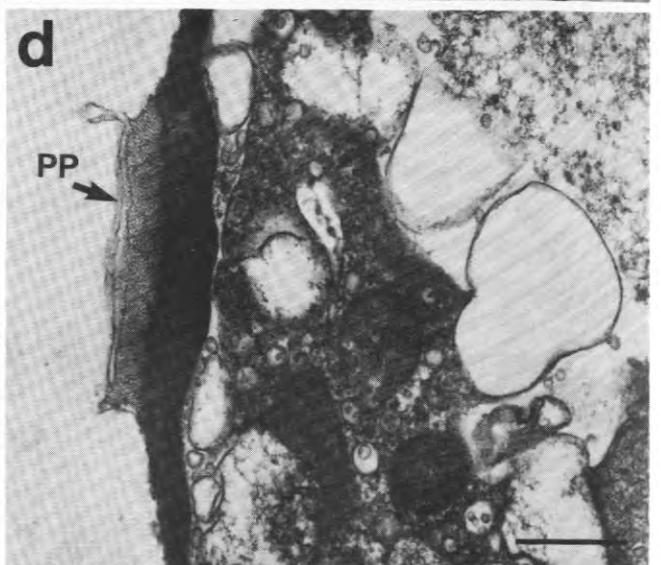
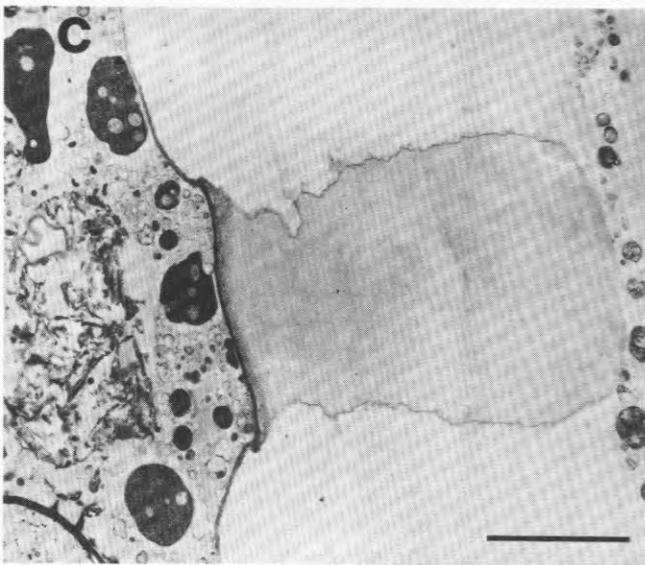
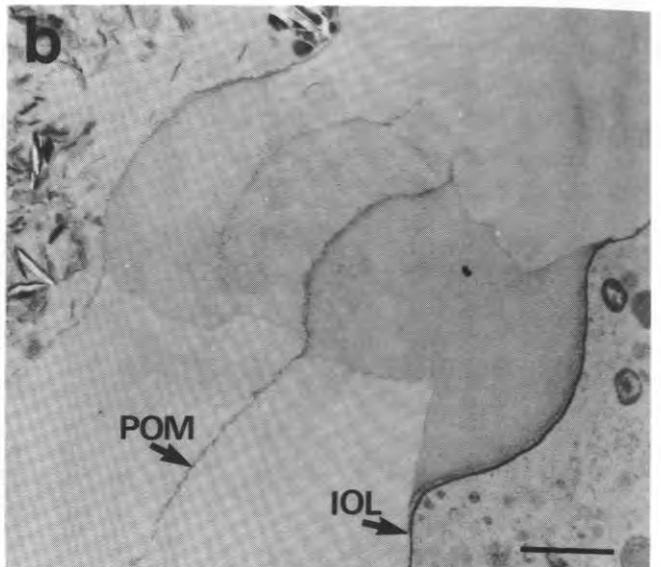
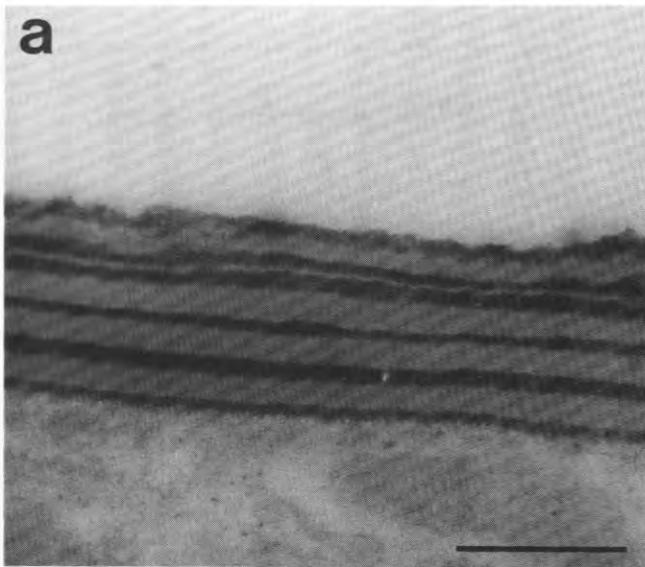
**Tafel 2: TEM-Aufnahmen von Zellorganellen im Foraminiferencytoplasma.**

- a) *Ammotium cassis*. Die Aufnahme zeigt einen Golgi-Apparat im Querschnitt. Er besteht aus 8-10 Dictyosomen. An den Stapelenden sind Vesikelabschnürungen zu erkennen (Pfeile).  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- b) *Triloculina rotunda*. Im kondensierten Plasmastrang einer jungen Kammer ist ein sekretorisch aktiver Golgi-Apparat. Die Pfeile weisen auf Vesikelbildungen.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- c) *Pyrgo murrhina*. Das Bild zeigt die funktionelle Polarität des Golgi-Apparates mit einer weniger ausgeprägten konvexen Generationsseite und einer konkaven Sekretionsseite (Hohlpfeil). Die kleinen Pfeile markieren Sekretionsvesikel. Am oberen Bildrand ist ein Mitochondrium mit Doppelmembran und tubulären inneren Membranstrukturen zu erkennen (langer Pfeil). Der kurze Pfeil weist auf die kristallinen Einschlüsse eines Peroxisoms.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- d) *Pyrgo murrhina*. Der Schnitt zeigt ein membranumgrenztes Peroxisom mit einem 70-80nm breiten, kristallinen Nucleoid im Plasma (Pfeil).  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- e) *Quinqueloculina sp.* Querschnitt durch das Pseudopodiennetz der jüngsten Kammer, das zahlreiche Mitochondrien enthält. Die Mitochondrien sind an der Doppelmembran (Pfeile) von anderen Zellkompartimenten zu unterscheiden.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- f) *Ammotium cassis*. Längsschnitt durch ein Pseudopodium mit Mitochondrien. Auch hier ist die Doppelmembran klar strukturiert (Pfeile), während sich die tubulären Einfaltungen der inneren Membran nicht eindeutig identifizieren lassen.  
Skala= 0,5 $\mu$ m



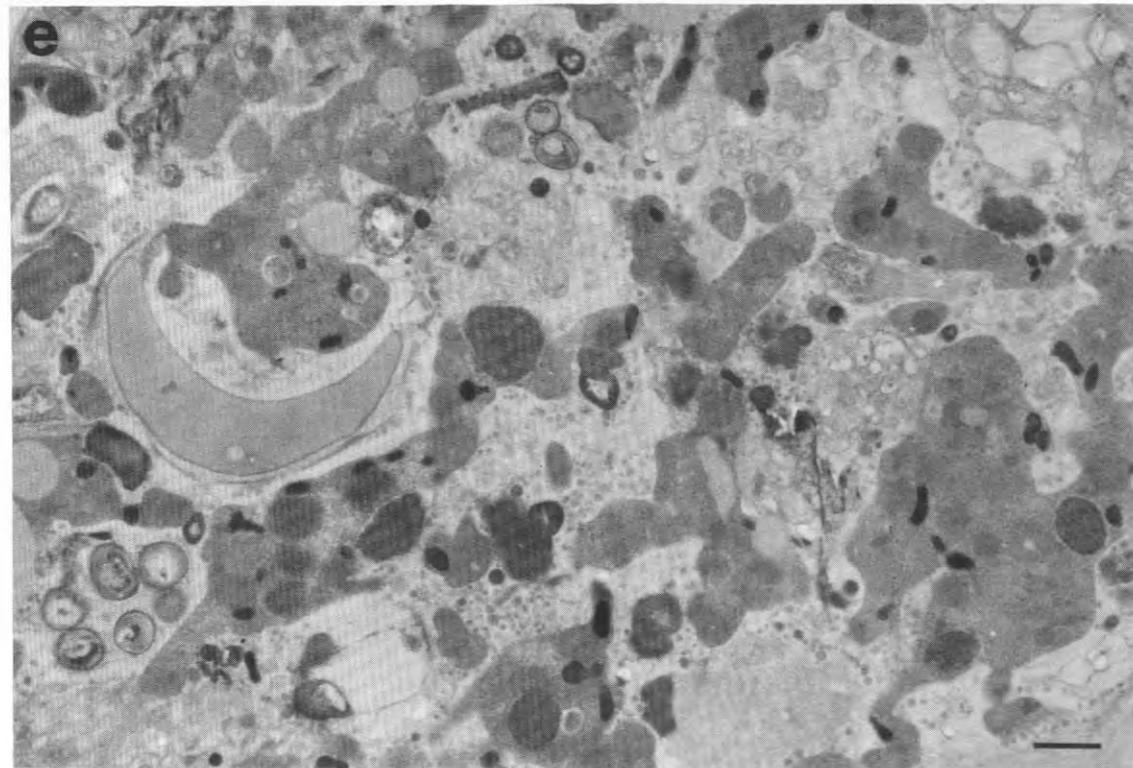
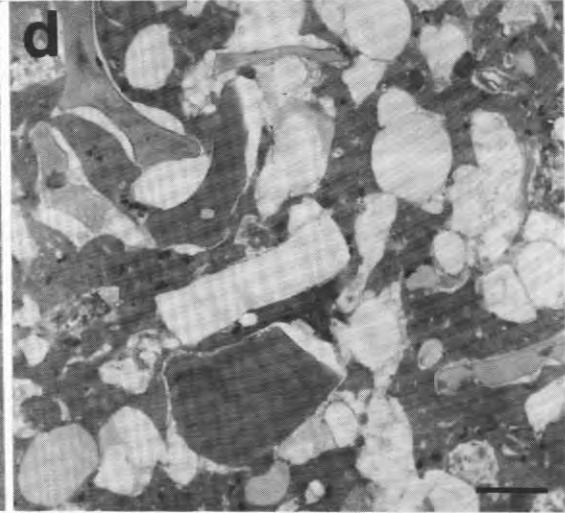
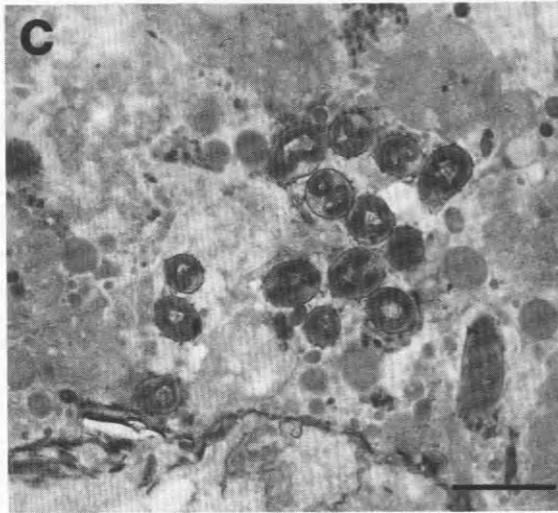
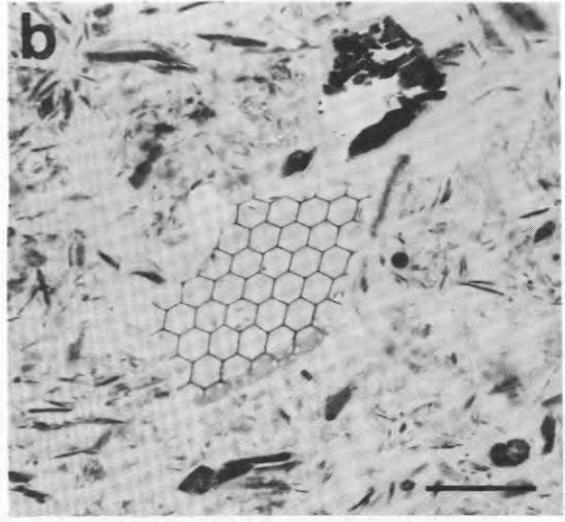
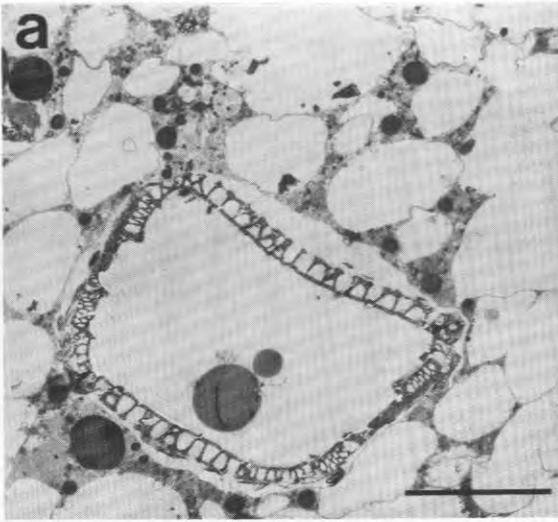
**Tafel 3: TEM-Aufnahmen von Zellorganellen und Besonderheiten im Foraminiferenplasma.**

- a) *Cibicides lobatulus*. Querschnitt durch glattes endoplasmatisches Retikulum.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- b) *Elphidium excavatum clavatum*. Das Bild zeigt parallel angeordnete Mikrotubuli in jungen Kammern. Die Mikrotubuli unterstützen Transport und Bewegungsprozesse im Plasma.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- c),d) *Triloculina sp.* In Pseudopodien und an der Plasmaperipherie sind häufig Vesikel mit feinfilamentösem Inhalt zu erkennen. Es wird vermutet, daß sie adhäsive Substanzen oder Kalzitvorstufen zum Kammerbau transportieren.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- e) *Ammotium cassis*. Extrem stark vakuolisiertes Cytoplasma in einer mittleren Kammer. Die feinen Plasmastränge sind auf weniger als 20 nm reduziert. Die älteste Kammer ist normal vakuolisiert.  
Skala= 5 $\mu$ m
- f) *Quinqueloculina seminula*. Die Aufnahme zeigt das komprimierte Plasma einer mittleren Kammer. Reservespeicherstoffe (Lipidvesikel) sind nicht auf die älteren Kammern begrenzt, sondern im gesamten Zellkörper verteilt.  
Skala= 5 $\mu$ m



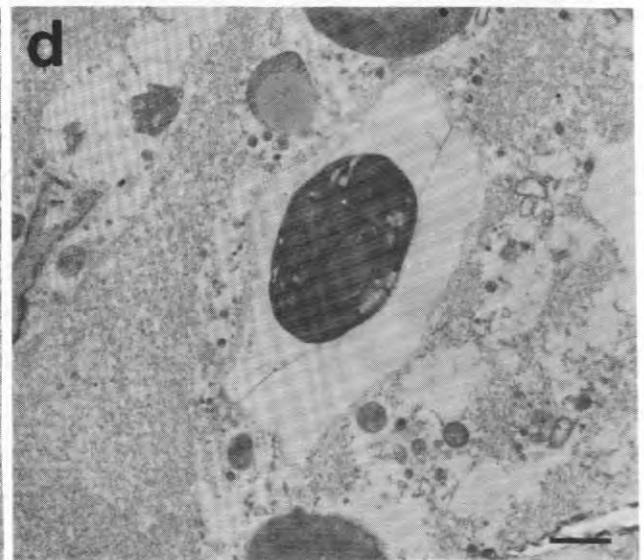
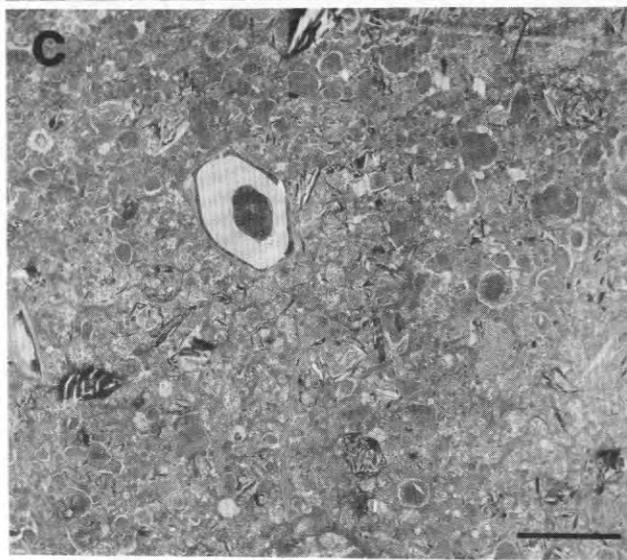
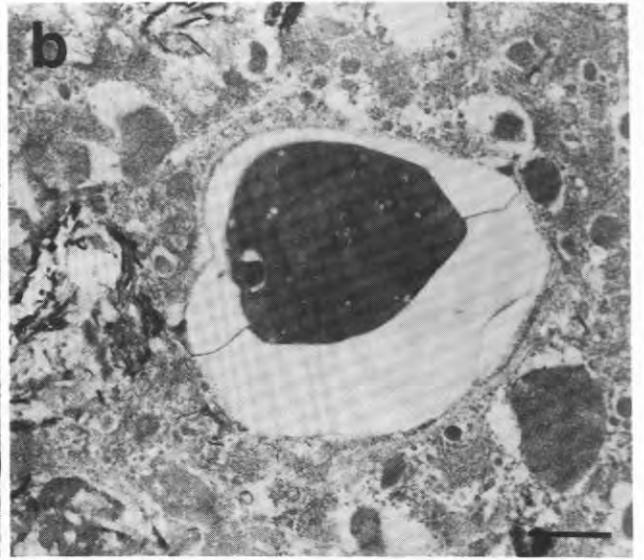
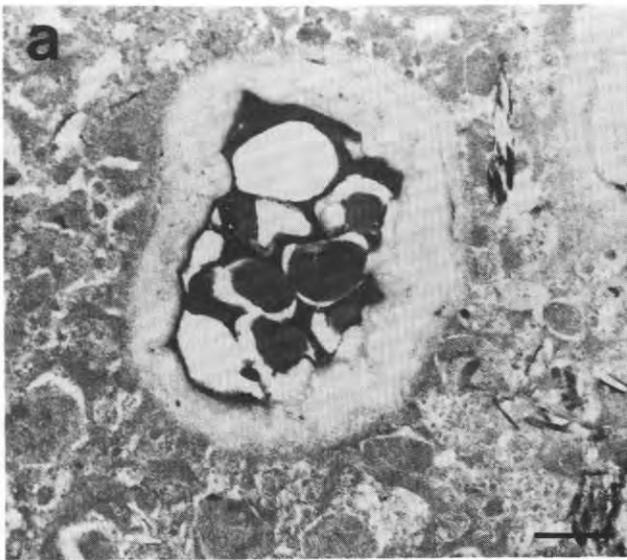
**Tafel 4: TEM-Aufnahmen von Besonderheiten des Foraminiferencytoplasmas.**

- a) *Cibicidoides wuellerstorfi*. Unkontrastierter Ultradünnschnitt mit einem 6-schichtigen inner organic lining (IOL), das die Kammern umschließt.  
Skala= 0,2 $\mu$ m
  
- b) *Cibicidoides wuellerstorfi*. Aufnahme eines Porenstopfens mit homogenem Inhalt. Die primary organic membrane (POM) ist Ort der Kalzifikation bei neuem Kammerbau. IOL= inner organic lining  
Skala= 2 $\mu$ m
  
- c) *Cibicidoides wuellerstorfi*. Das Bild zeigt den Plasmastopfen einer jungen Kammer. Es ist kein partikulärer Austausch zwischen Cytoplasma und des Gehäuse umgebenden Mediums festzustellen. Mitochondrien sind nicht an der plasmatischen Seite des Stopfens konzentriert.  
Skala= 2 $\mu$ m
  
- d) *Elphidium excavatum clavatum*. Die Aufnahme zeigt eine Porenplatte (PP) über der IOL Membran.  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- e) *Cibicides refulgens*. Die Kammerverbindung zeigt eine elektronendichte Plasmakonzentration zwischen zwei jungen Kammern. Der Pfeil weist auf stark komprimiertes Plasma, das den Austausch von Zellkompartimenten verhindern kann.  
Skala= 2 $\mu$ m
  
- f) *Elphidium excavatum clavatum*. Die Kammerverbindung ist eine 8-10  $\mu$ m große Öffnung, die den Austausch von Plasma mit allen Organellen und Nahrungsvakuolen ermöglicht.  
Skala= 2 $\mu$ m



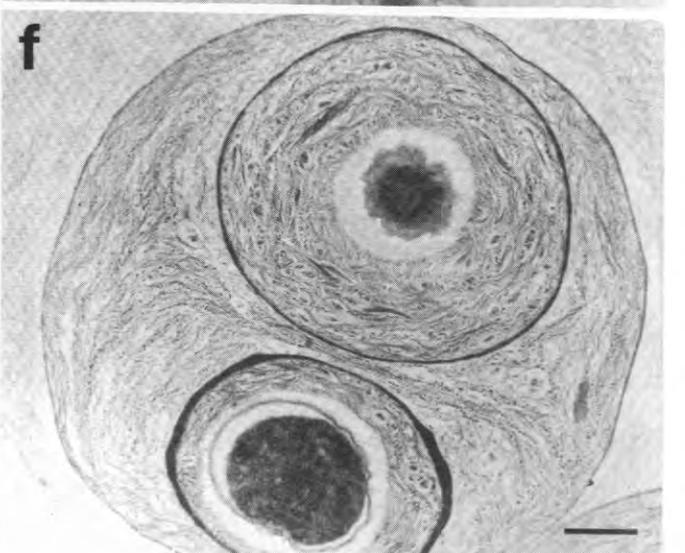
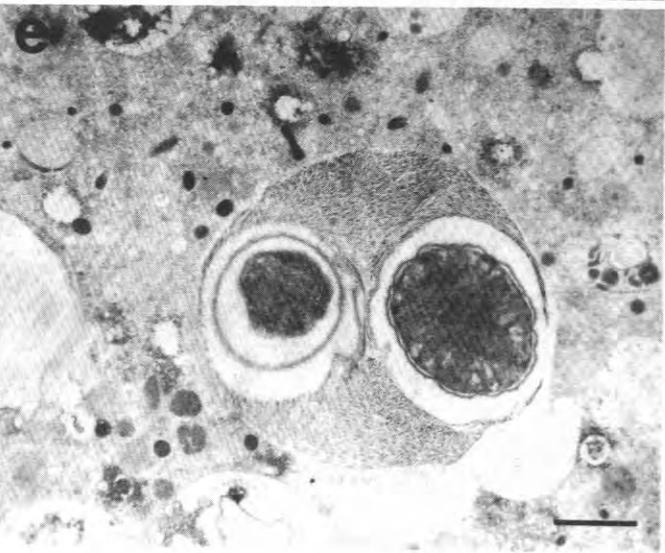
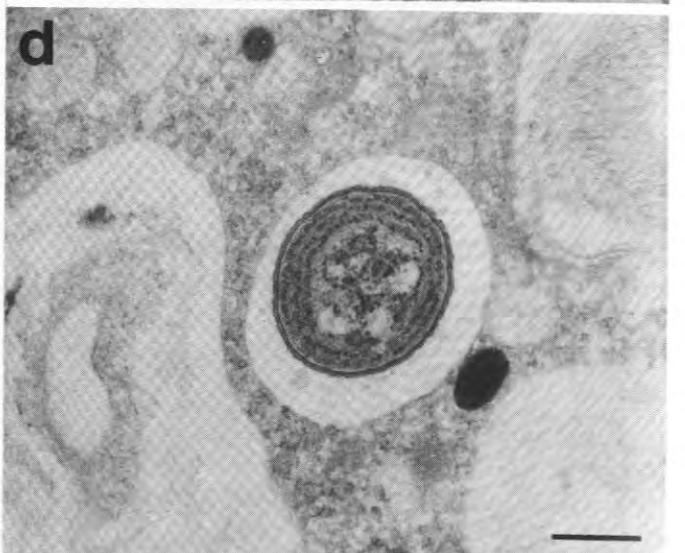
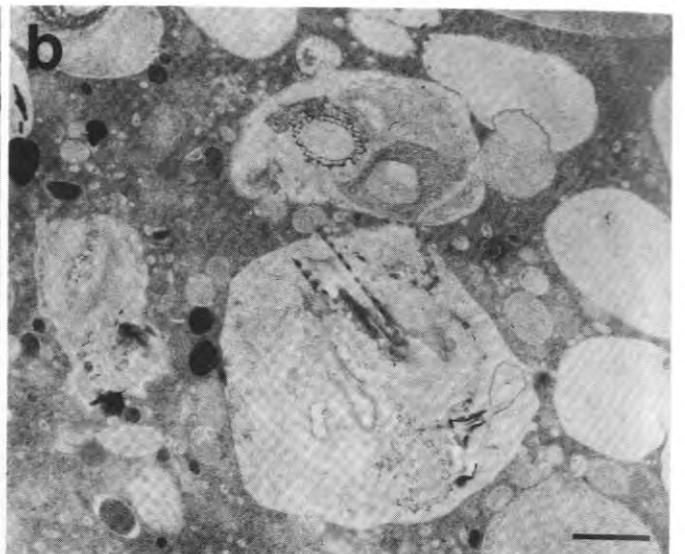
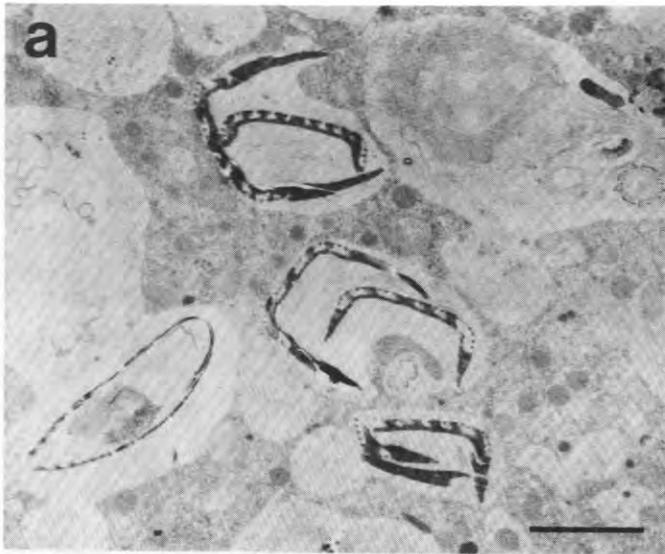
**Tafel 5: TEM-Aufnahmen von Nahrungsvakuolen im Foraminiferenplasma verschiedener Ökosysteme.**

- a) *Ammotium cassis*. Das Bild zeigt eine Nahrungsvakuole mit einer weitgehend verdauten Diatomee.  
Skala= 10 $\mu$ m
- b) *Ammotium cassis*. Vor der Apertur befinden sich im Plasmastopfen Diatomeenbruchstücke und silikatische Reste, die vermutlich ausgeschieden wurden.  
Skala= 2 $\mu$ m
- c) *Quinqueloculina seminula*. Das Bild zeigt gramnegative Bakterien in Nahrungsvakuolen.  
Skala= 1 $\mu$ m
- d),e) *Quinqueloculina seminula*. Die Aufnahmen zeigen Nahrungsvakuolen mit alten Bakterienzellen und lamellierten, nicht identifizierten Nahrungsresten.  
Skala= d) 2 $\mu$ m; e) 1 $\mu$ m



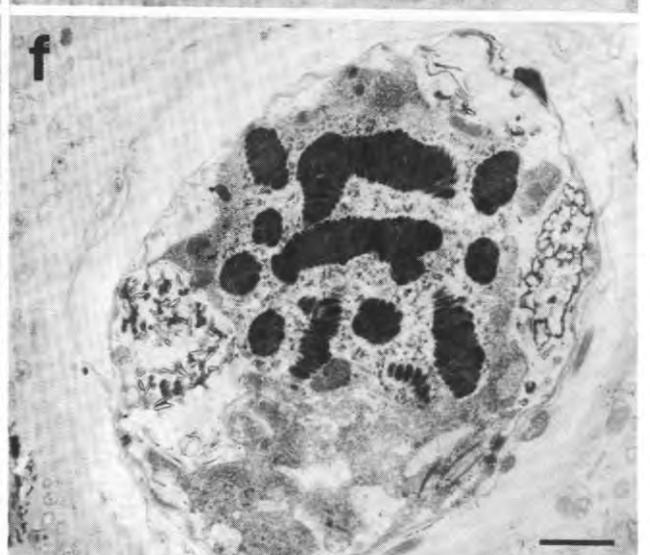
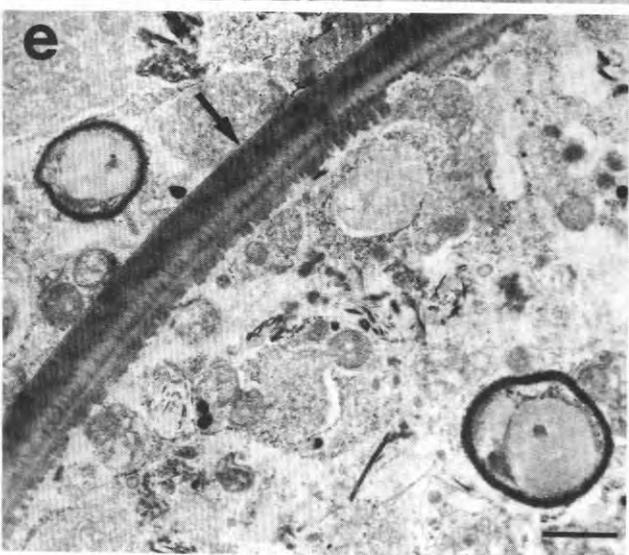
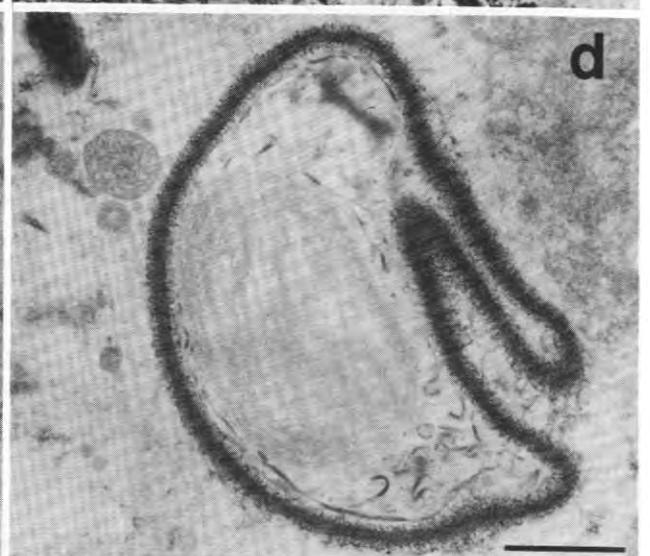
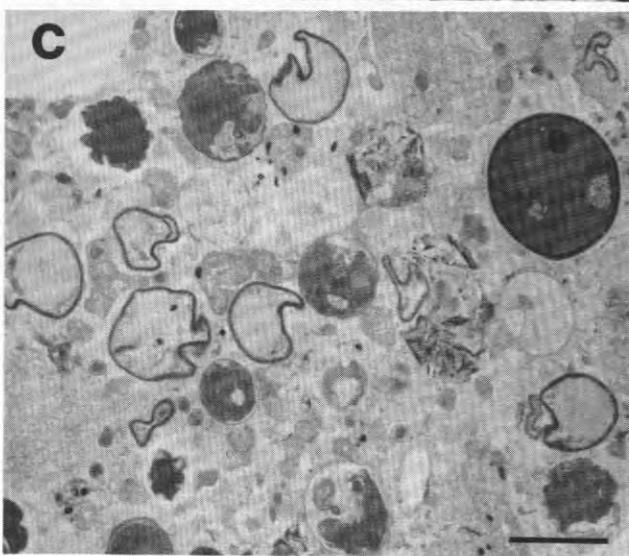
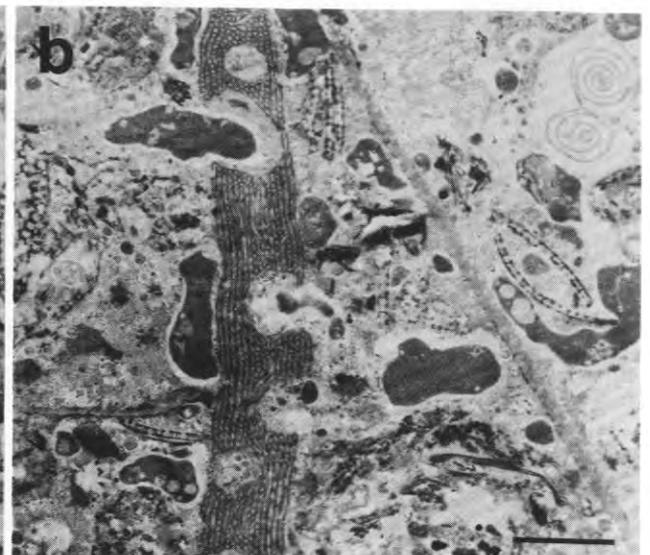
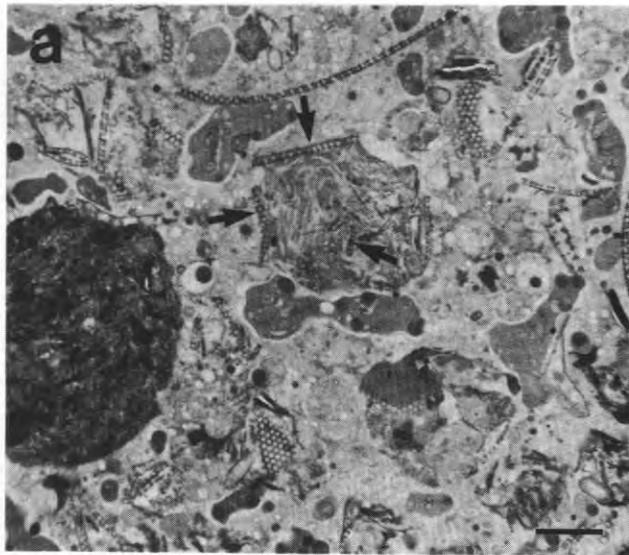
**Tafel 6: TEM-Aufnahmen von Nahrungsvakuolen im Plasma der antarktischen *Miliolinella vigilax*.**

- a) Unbekannte Struktur vermutlich pelagischer Herkunft, da in ähnlichen Nahrungsvakuolen Chloroplasten zu finden waren.  
Skala= 1 $\mu$ m
- b) Nahrungsvakuole mit einem unverdauten Chloroplasten. Das Plasma enthält zahlreiche silikatische Reste.  
Skala= 1 $\mu$ m
- c) Plasmaüberblick mit mehreren Nahrungsvakuolen. Die Diatomee im Zentrum des Bildes enthält einen unverdauten Chloroplasten.  
Skala= 5 $\mu$ m
- d) Nahrungsvakuole mit degenerierter Diatomeentheca. Der Chloroplast ist noch gut erhalten; die Thylakoide, das Pyrenoid und Stärkegranula sind zu erkennen.  
Skala= 1 $\mu$ m
- e) Das Bild zeigt eine Nahrungsvakuole mit einer pennaten Diatomee. Die silikatische Epi- und Hypotheca ist erhalten, der Chloroplast weitgehend abgebaut.  
Skala= 1 $\mu$ m
- f) Unbekannter, bis 12 $\mu$ m großer, häufig mikroskopierter Nahrungsrest in einer Vakuole.  
Skala= 2 $\mu$ m



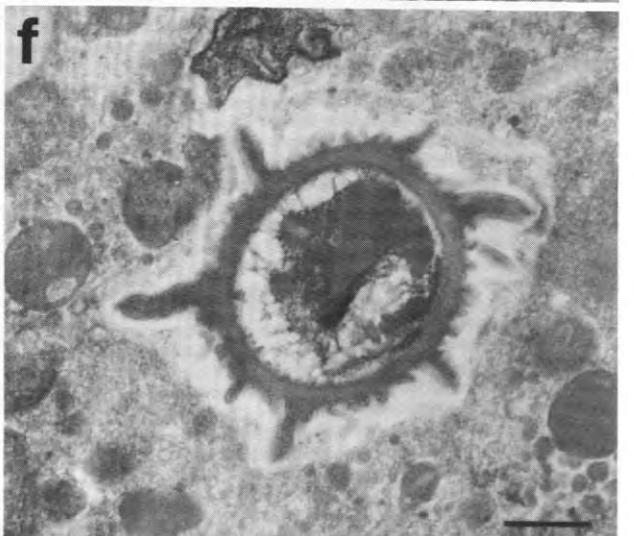
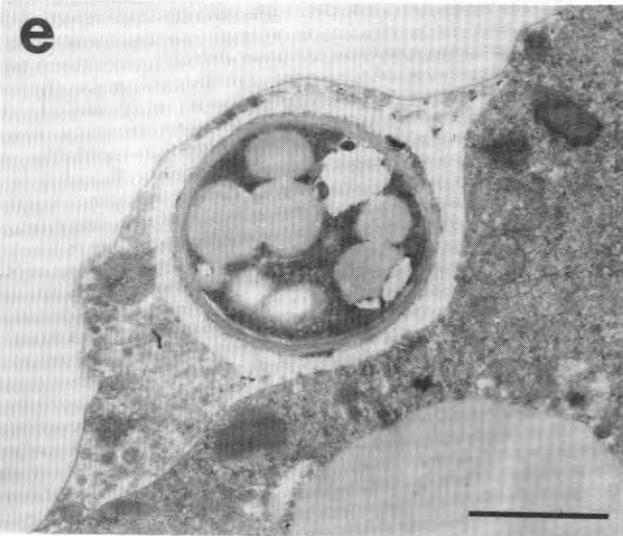
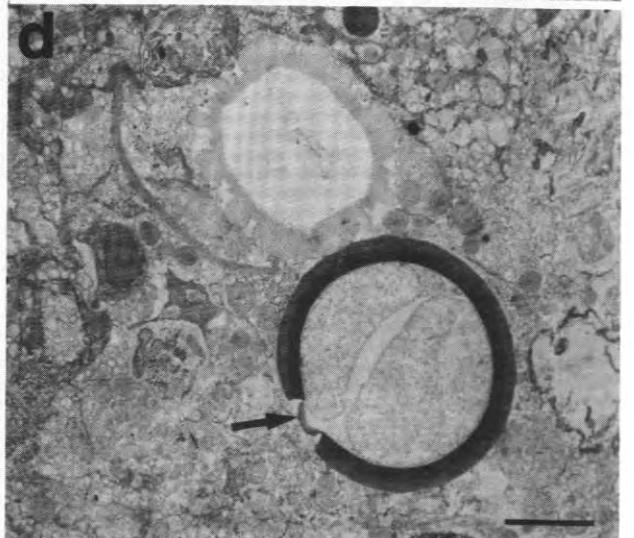
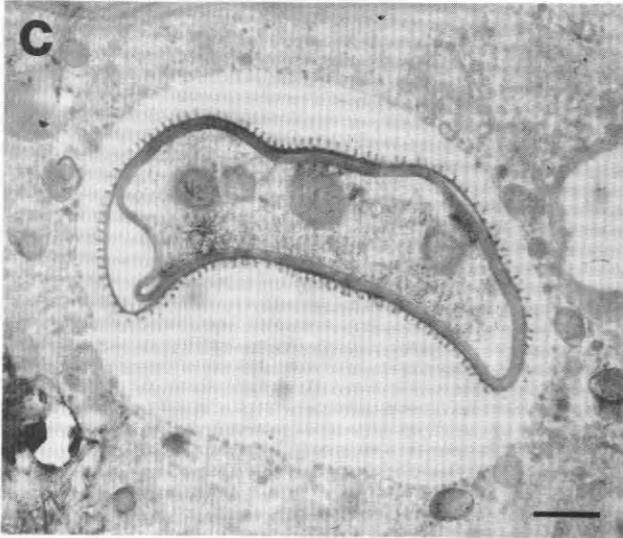
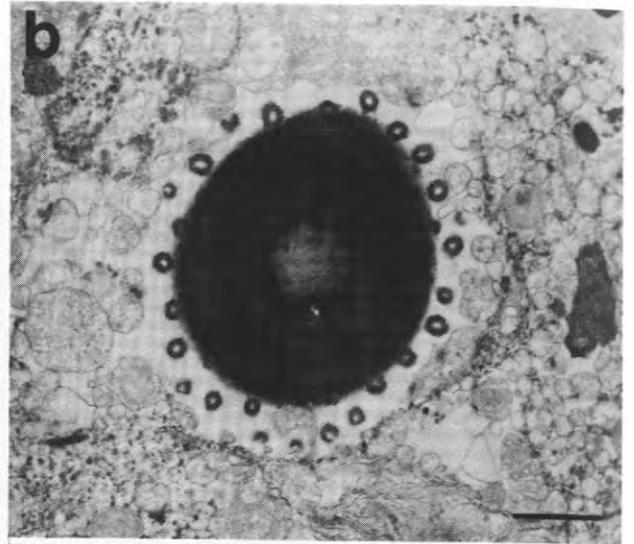
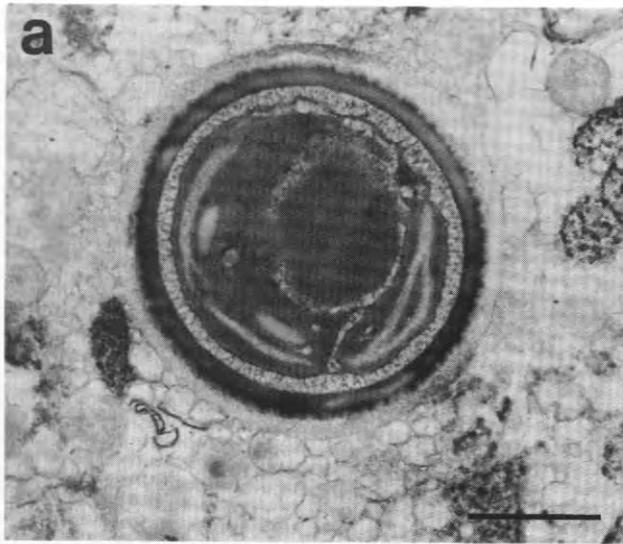
**Tafel 7: TEM-Aufnahmen von Nahrungsvakuolen im Plasma der tropischen Art *Rosalina globularis*.**

- a) Zentrische und pennate Diatomeen in verschiedenen Verdauungsstadien. Die Nahrungsvakuolen zeigen die Kompression der abgebauten Diatomeenthecen. Diese Defäkationsvakuolen bilden die Vorstufe von Stercomata.  
Skala= 2 $\mu$ m
- b) Nahrungsvakuolen mit unverdaulichen Resten. Silikatische Diatomeenschalen und nicht definierbare Strukturen bilden den Hauptteil der Verdauungsvakuolen.  
Skala= 1 $\mu$ m
- c) Übersichtsaufnahme eines abgebauten pennaten Diatomeenrestes. Die silikatischen Wandstrukturen sind noch nicht komprimiert.  
Skala= 2 $\mu$ m
- d) Das Bild zeigt eine frisch ingestierte Blaualge in der jüngsten Kammer.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- e),f) Unbestimmbare, häufig vorkommende, cystenartige Partikel in Nahrungsvakuolen. Die Partikel besitzen eine dünne Membran, die eine feinfilamentöse Masse mit zwei wiederum membranumgrenzten, elektronendichten Einschlüssen umgeben. Die osmiophilen Einschlüsse enthalten gefaltete, tubuläre Innenstrukturen.  
Skala= 1 $\mu$ m



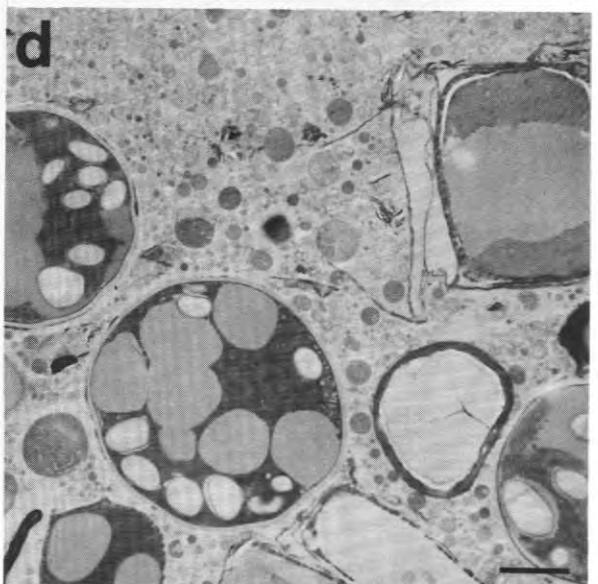
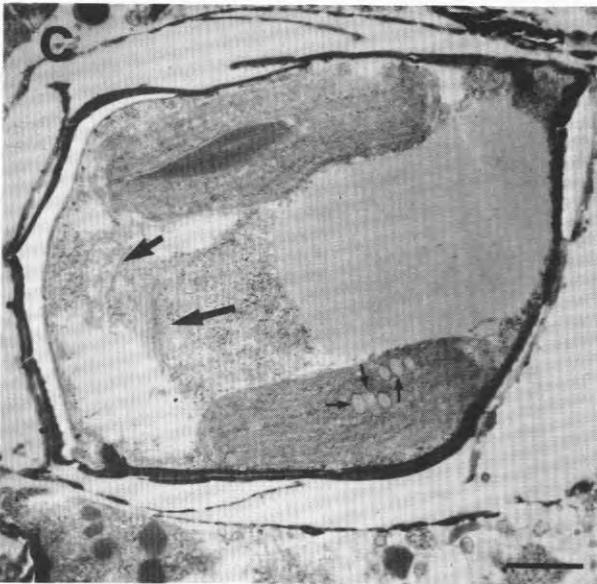
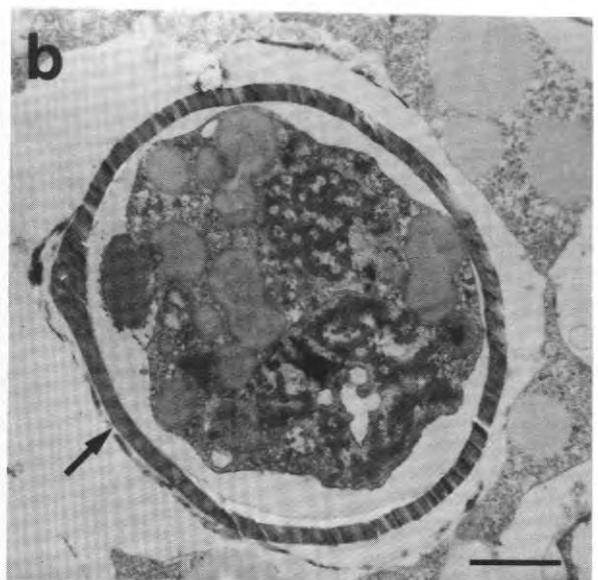
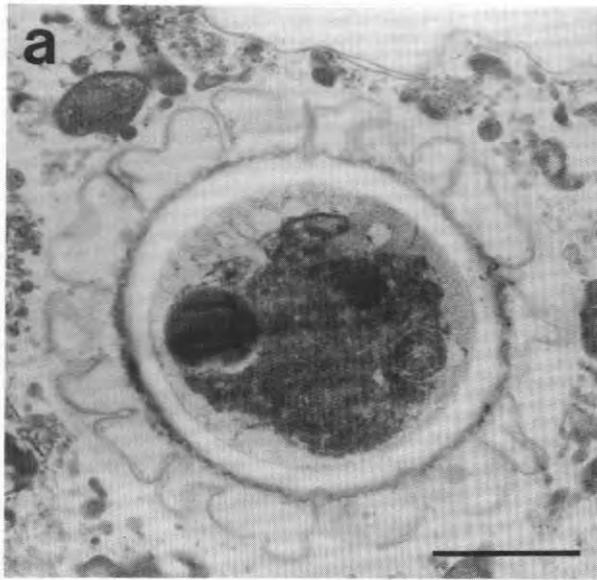
**Tafel 8: TEM-Aufnahmen der Nahrungsvakuolen im Plasma von Foraminiferen des Europäischen Nordmeeres.**

- a) *Cibicides refulgens*. In jungen Kammern mit kondensierten Cytoplasmasträngen werden kleine pennate Diatomeenreste komprimiert (Pfeile) und ausgeschieden.  
Skala= 2 $\mu$ m
- b) *Cibicides refulgens*. Querschnitt durch eine junge Kammer mit Nahrungs- und Defäkationsvakuolen.  
Skala= 2 $\mu$ m
- c) *Miliolinella vigilax*. Die Aufnahme zeigt zahlreiche Nahrungsvakuolen mit coccalen und thecaten Algen. Das pelagische Material ist frisch ingestiert und noch weitgehend unverdaut.  
Skala= 2 $\mu$ m
- d) *Miliolinella vigilax*. Detailaufnahme einer coccalen Alge mit einem unverdauten Chloroplasten. Die Algenwandreste werden in Defäkationsvakuolen zusammengeschlossen und egestiert.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- e) *Miliolinella vigilax*. Das Bild zeigt ein Teil Cuticula und coccale Algen in Nahrungsvakuolen. Die Cuticula läßt sich am typischen Aufbau identifizieren (Pfeil).  
Skala= 1 $\mu$ m
- f) *Miliolinella vigilax*. Querschnitt durch einen Dinoflagellaten in einer frisch gebildeten Nahrungsvakuole. Der Flagellat enthält riesige, elektronendichte Chromosomen.  
Skala= 1 $\mu$ m



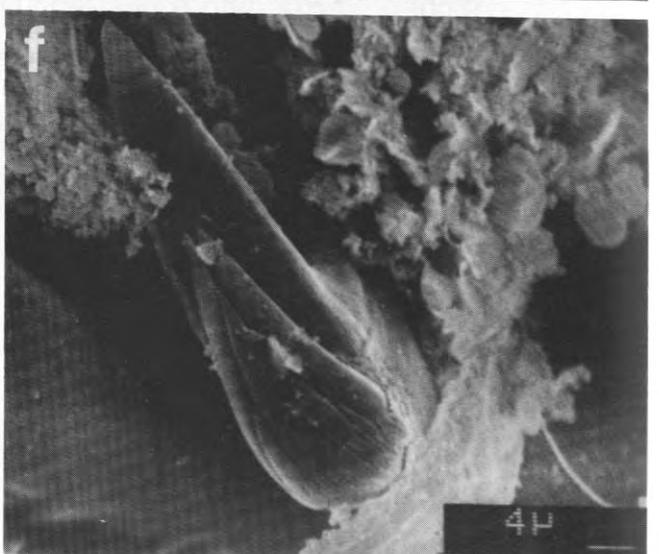
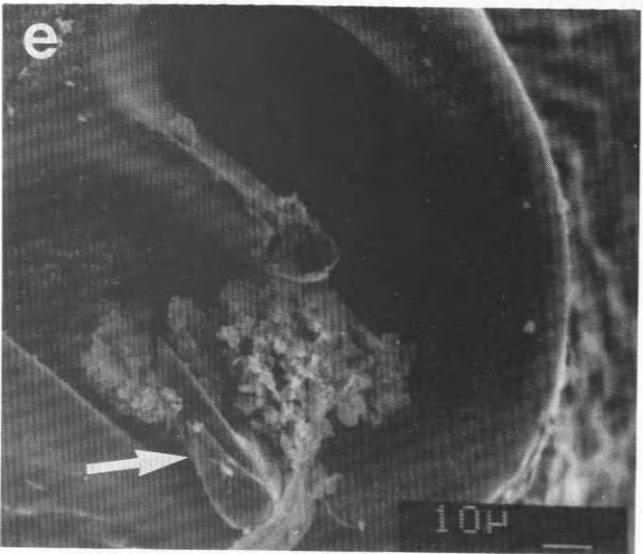
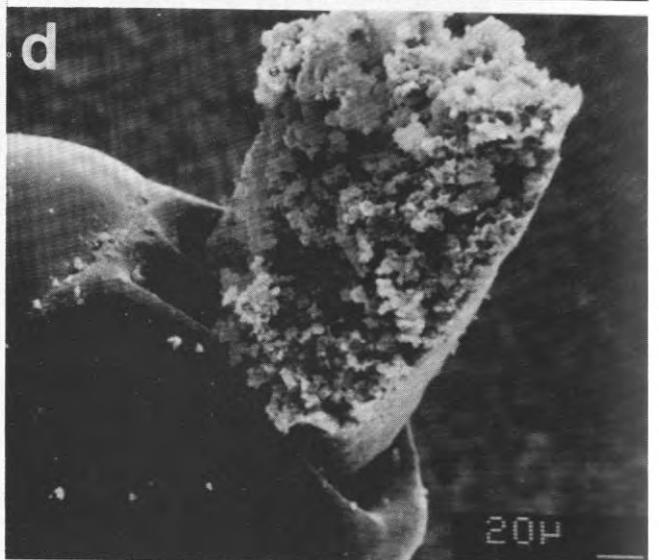
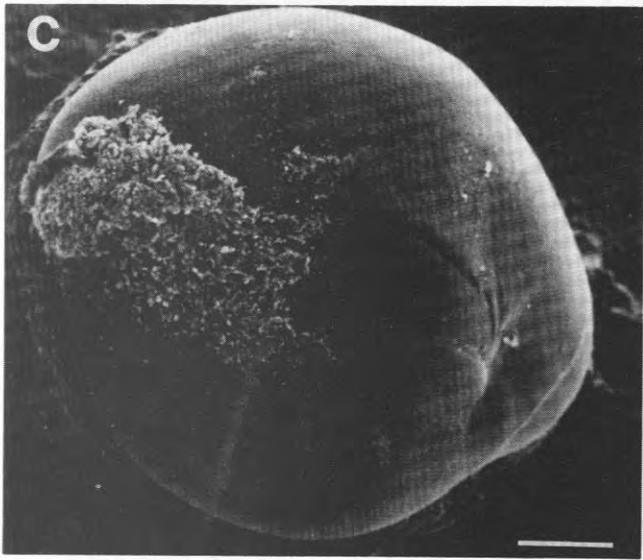
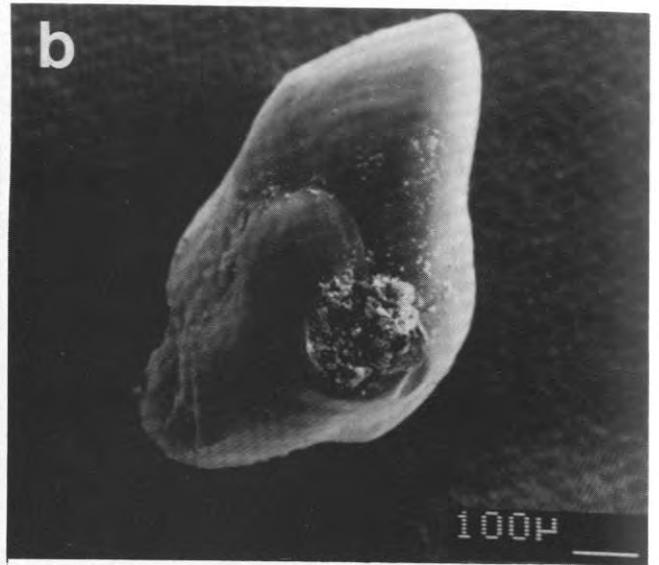
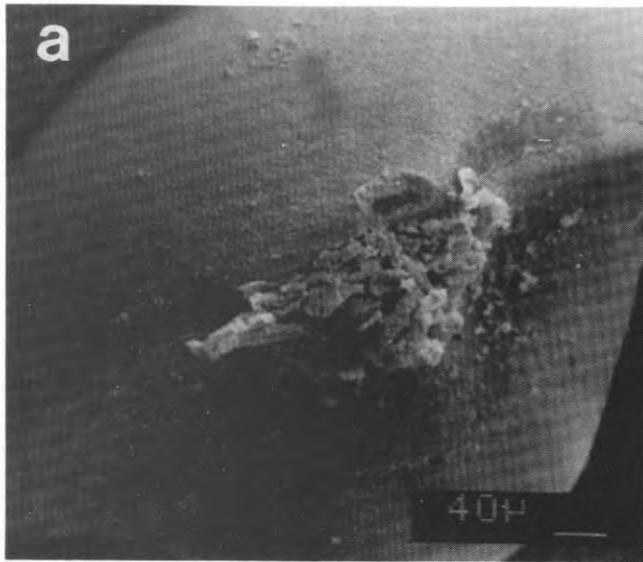
**Tafel 9: TEM-Aufnahmen der Nahrungsvakuolen im Plasma von Foraminiferen des Europäischen Nordmeeres.**

- a), b) *Pyrgo murrhina*. Nahrungsvakuolen mit nicht identifizierten Partikeln.  
Skala= 1 $\mu$ m
- c) *Triloculina sp.* Unbekannte Nahrungspartikel in Nahrungsvakuolen mittlerer Kammerbereiche.  
Skala= 1 $\mu$ m
- d) *Melonis zaandami* Das Bild zeigt zwei Nahrungsvakuolen mit pelagischem Material. Die Strukturen der oberen Vakuole sind häufig in Proben von Sedimentfallen. Die untere Vakuole enthält vermutlich eine pflanzliche Spore. Der Pfeil weist auf eine dünne Stelle in der Kapselwand, die der Keimöffnung dienen könnte.  
Skala= 2 $\mu$ m
- e) *Triloculina sp.* Nahrungsvakuole mit thecater Alge.  
Skala= 1 $\mu$ m
- f) *Triloculina sp.* Unbekannter, häufiger Nahrungspartikel.  
Skala= 0,5 $\mu$ m



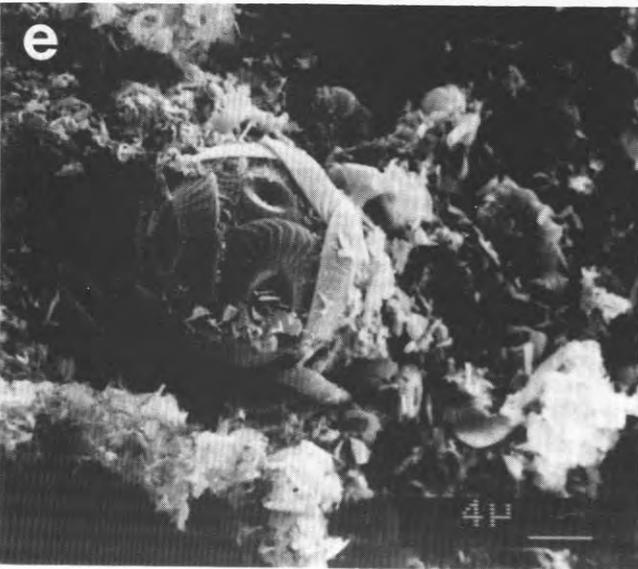
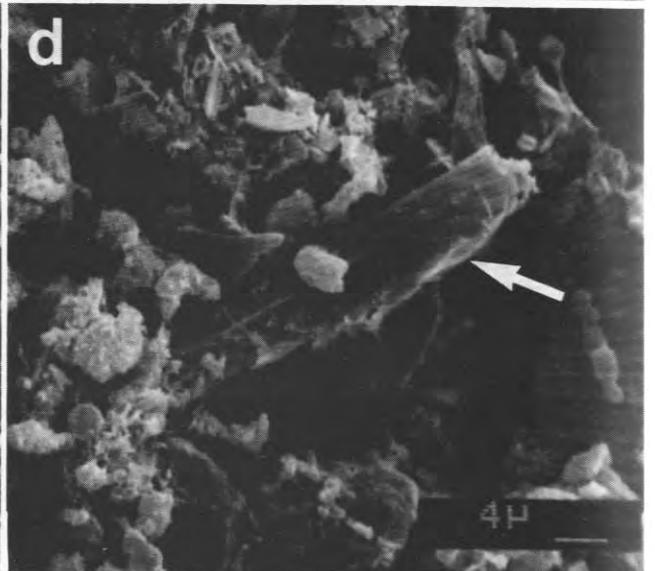
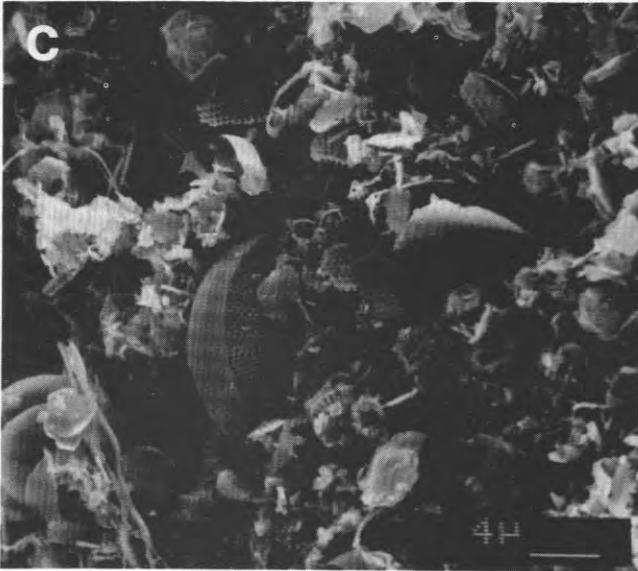
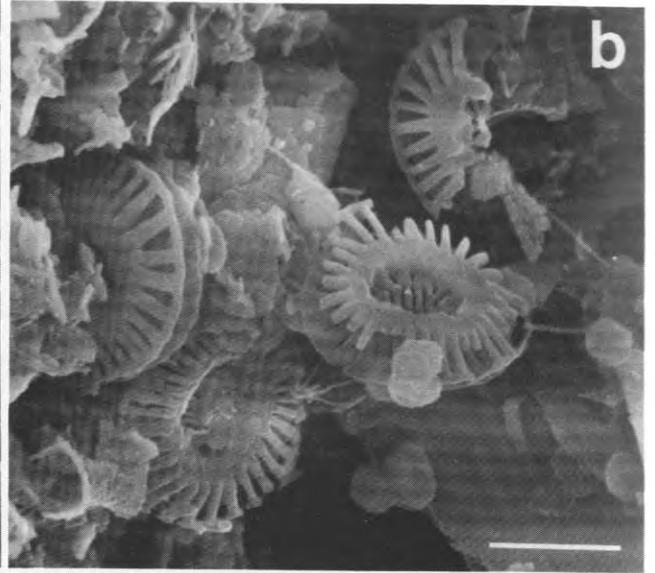
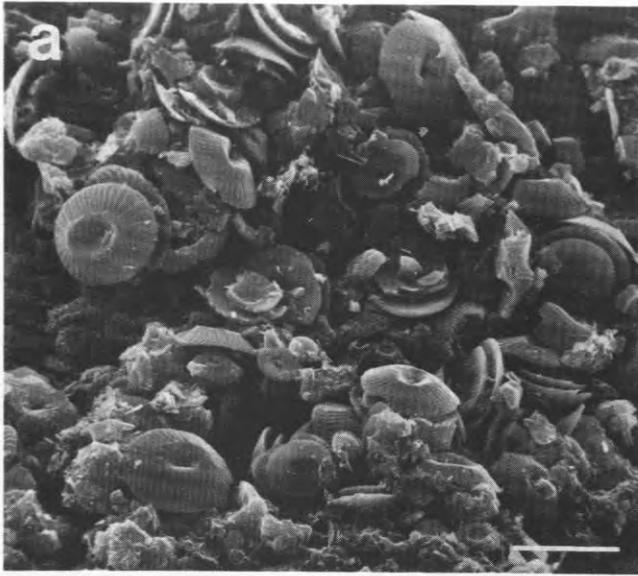
**Tafel 10: TEM-Aufnahmen von Nahrungsvakuolen im Plasma der Foraminiferen des Europäischen Nordmeeres.**

- a) *Triloculina* sp. Nahrungsvakuole mit nicht identifiziertem Nahrungspartikel.  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- b) *Quinqueloculina seminula*. Nahrungsvakuole in mittleren Kammerbereichen. Das Wandmaterial des unbekanntes Partikels ist im ultrastrukturellen Bild eindeutig als silikatisch nachzuweisen (Pfeil). Skala= 1 $\mu$ m
  
- c) *Quinqueloculina seminula*. Das Bild zeigt eine Verdauungsvakuole mit einer pennaten Diatomee. Der Inhalt ist noch nicht abgebaut und kann in Thylakoidstapel, Lipidvesikel, Mitochondrium und Golgi-Apparat differenziert werden (große Pfeile). In den Chloroplasten sind Stärkegranula zu erkennen (kleine Pfeile).  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- d) *Triloculina* sp. Nahrungsvakuolenansammlung mit thecaten Algen und großen pennaten Diatomeen in der jüngsten Kammer.  
Skala= 2 $\mu$ m
  
- e) *Quinqueloculina seminula*. Querschnitt durch eine junge Kammer mit zahlreichen Verdauungsvakuolen. Die pennaten Diatomeen und thecaten Algen sind frisch ingestiert und dokumentieren die Aufnahmekapazität des Plasmas.  
Skala= 5 $\mu$ m



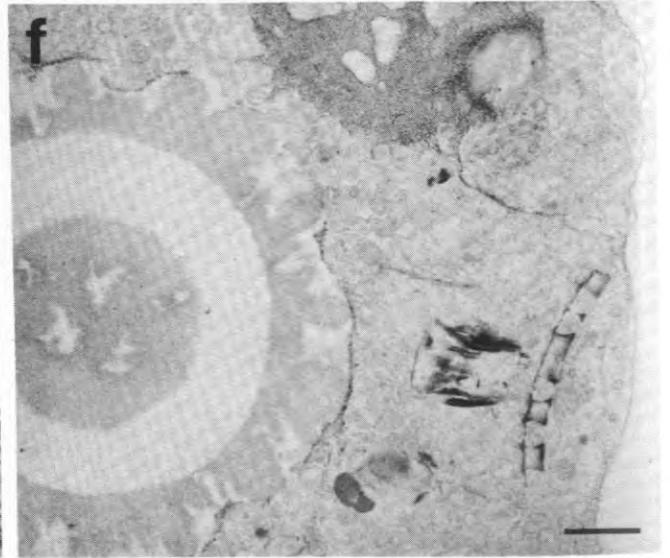
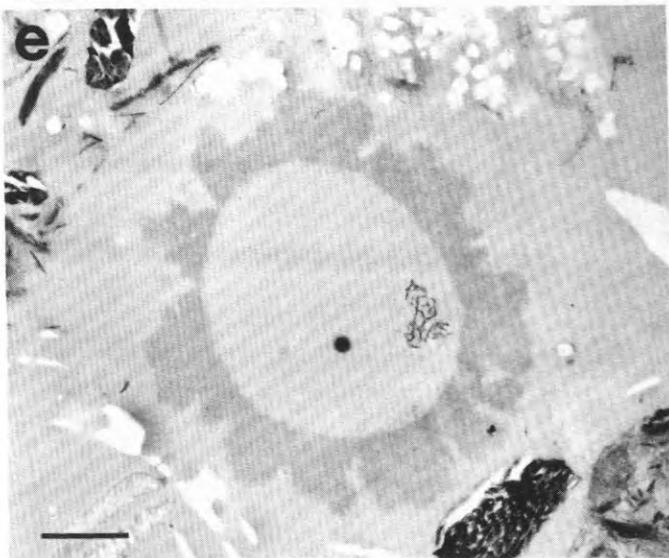
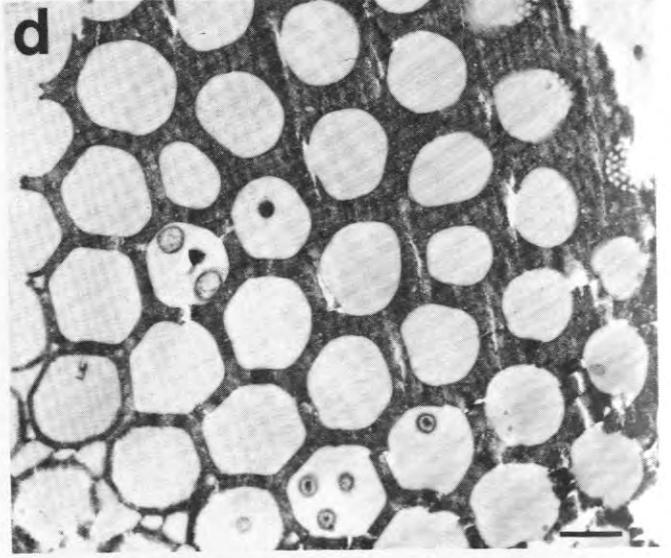
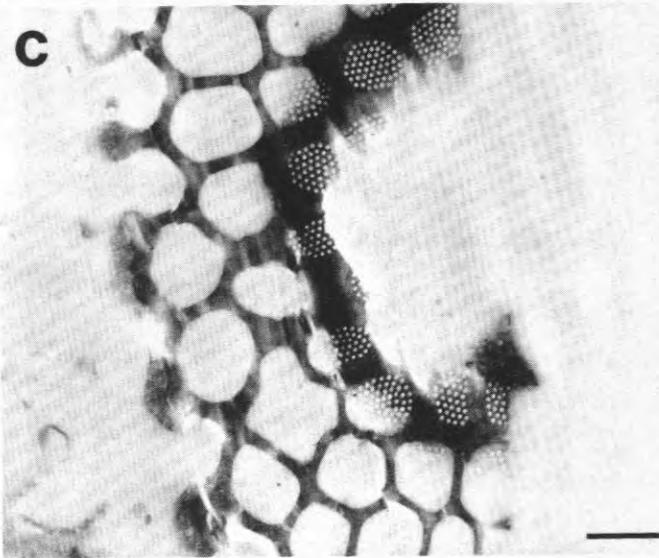
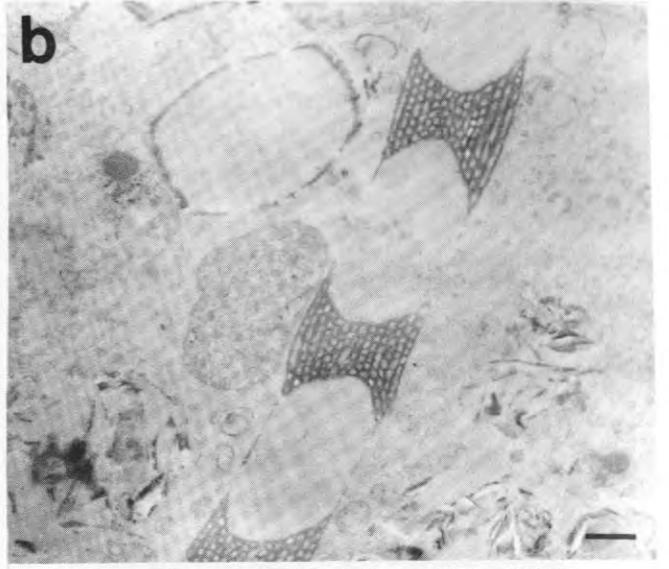
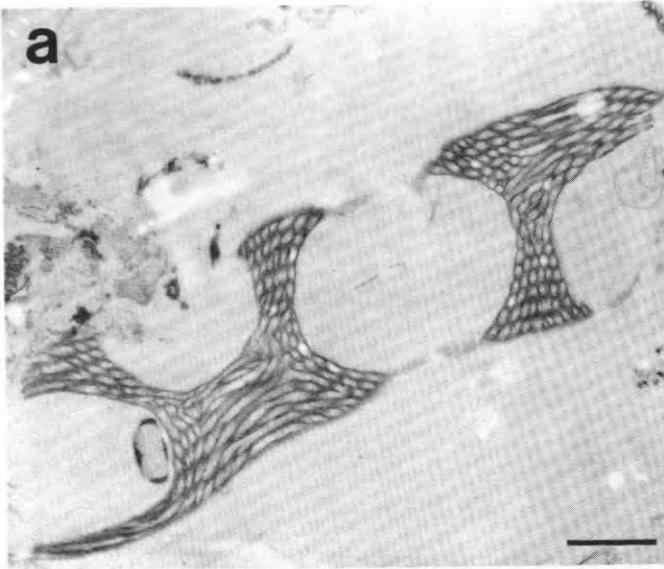
**Tafel 11: REM-Aufnahmen von Aperturstopfen verschiedener Foraminiferenarten.**

- a) *Pyrgo murrhina*. Das Bild zeigt ein abgestorbenes Tier mit Partikelaggregaten vor der Mündung. Im Lichtmikroskop kann dieser "Pseudo-stopfen" zu einer Fehlinterpretation hinsichtlich des physiologischen Zustandes führen.
- b) *Quinqueloculina sp.* Bei dieser Aufnahme ist kein Stopfen zu erkennen. Die Mündung ist mit Detrituspartikeln verstopft.
- c) *Quinqueloculina sp.* Partikelaggregation bei einem Individuum mit "normalem" physiologischen Zustand. Oft ragt die Futtercyste mit ausgeschiedenen Partikeln weit über das Gehäuse.
- d) *Quinqueloculina sp.* Aperturstopfen aus Detritusaggregaten bei einem toten Tier. Stopfen dieser Ausprägung sind nur bei Nordseeforaminiferen mikroskopiert worden.
- e), f) *Quinqueloculina sp.* Die Bilder zeigen die Mündung mit Detritus und einem Copepodenrest (Pfeil).



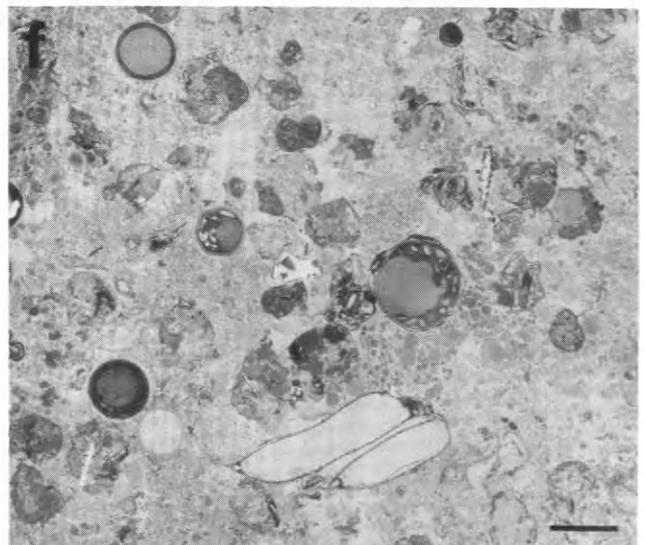
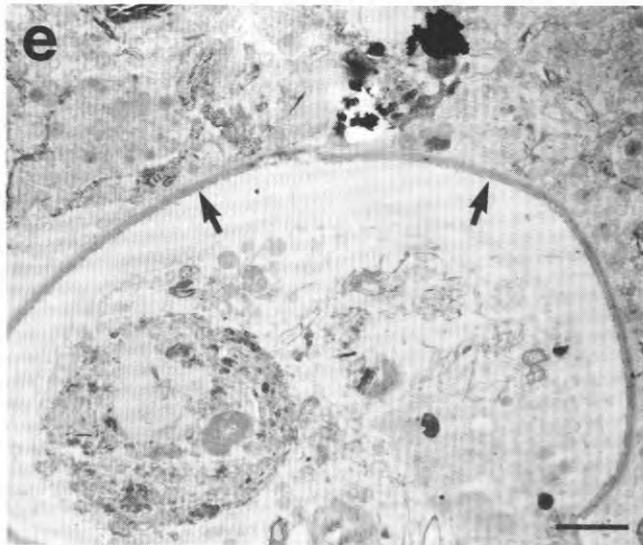
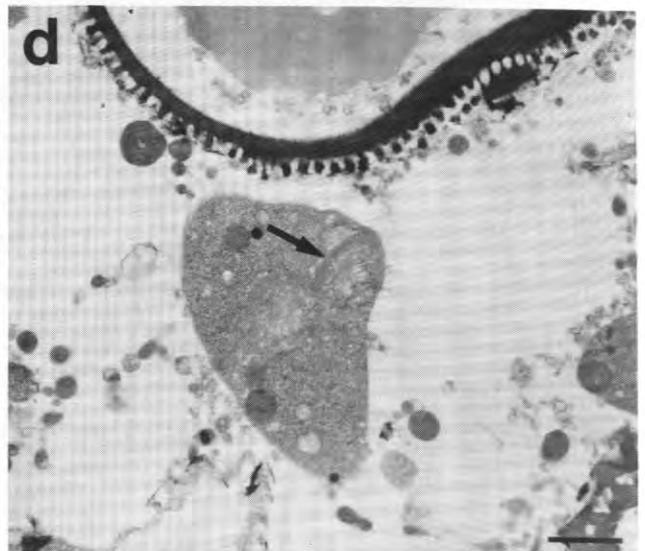
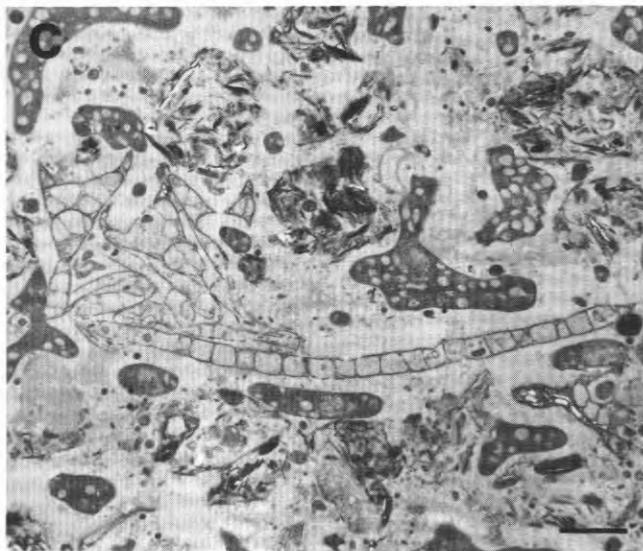
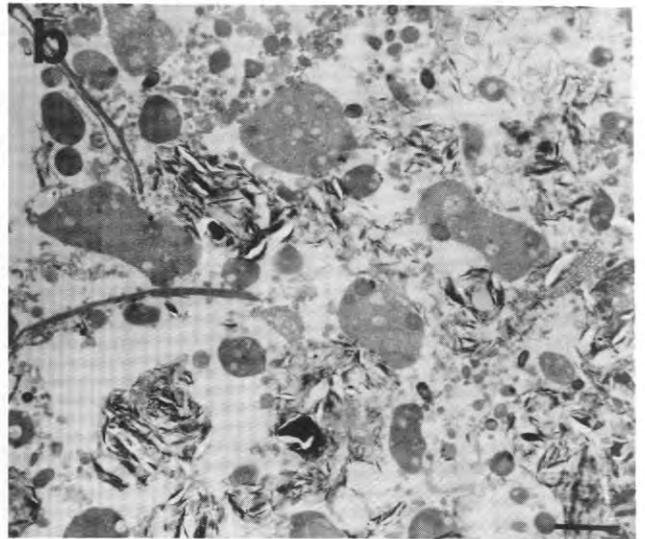
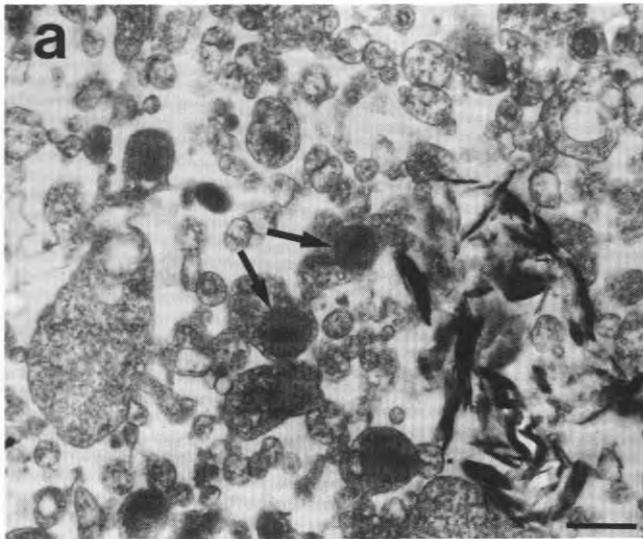
**Tafel 12: REM-Aufnahmen von Partikelaggregationen im Aperturbereich bei verschiedenen Foraminiferenarten.**

- a) *Cibicides refulgens*. Coccolithophoridenreste vor der Mündung (*Coccolithus pelagicus*)  
Skala= 10µm
- b) *Cibicides lobatulus*. Kalkplättchen von *Emiliana huxleyi* im Aperturbereich.  
Skala= 2µm
- c) *Miliolinella vigilax*. Reste zentrischer Diatomeen und nicht identifizierbare Partikelansammlungen im Aperturstopfen.
- d) *Miliolinella vigilax*. Extremitätenrest eines Copepoden im Stopfen vor der Apertur.
- e), f) *Quinqueloculina* sp. Coccosphären und Detrituspartikel von *Coccolithus pelagicus* im Aperturstopfen.



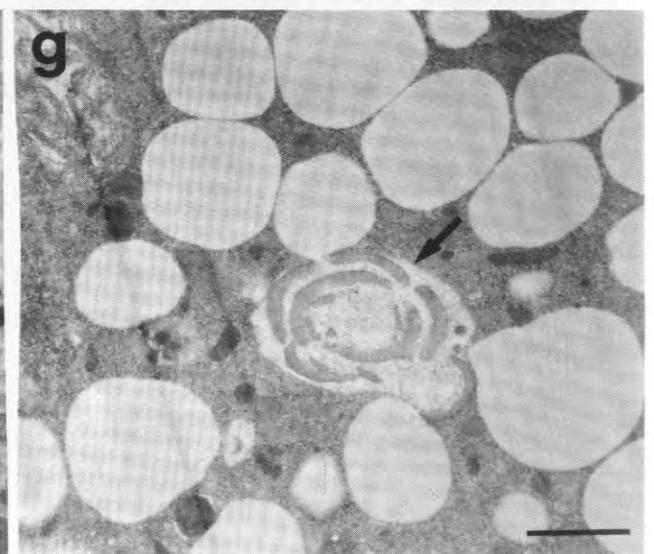
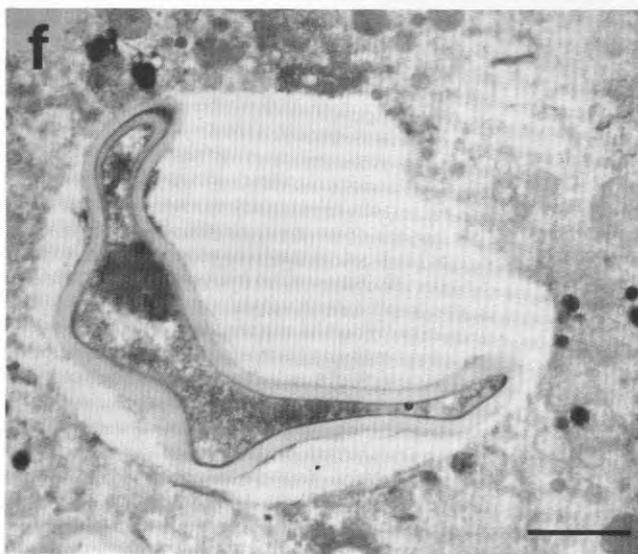
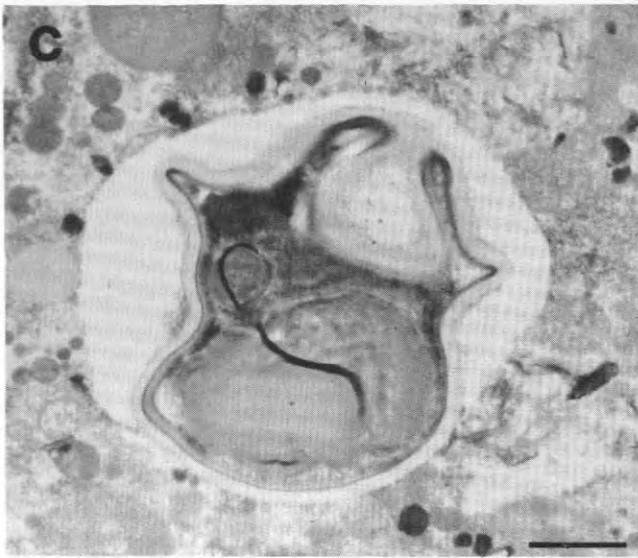
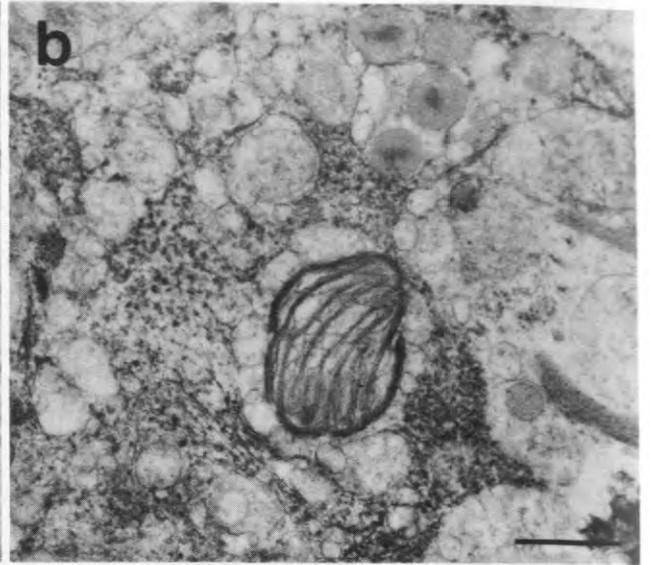
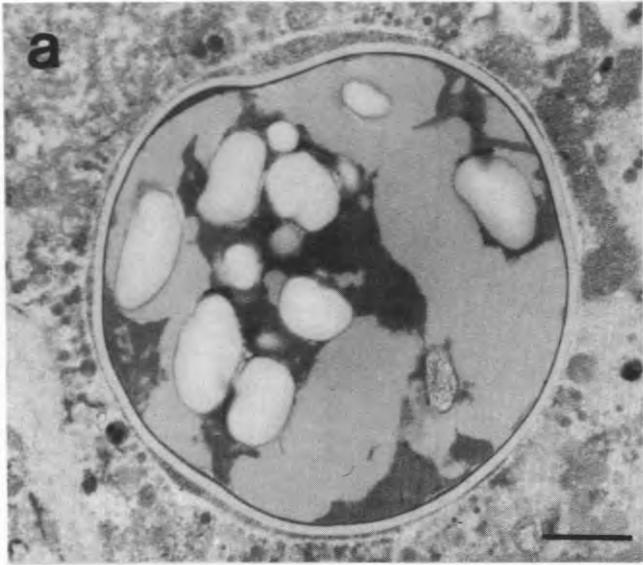
**Tafel 13: TEM-Aufnahmen von Planktonfallenmaterial aus 500 m Wassertiefe und Vergleich mit Ultradünnschnitten durch die jüngste Kammer verschiedener Foraminiferenarten.**

- a) Planktonfallenmaterial. Reste pennater Diatomeen, ohne Zellorganellen.  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- b) *Cibicides refulgens*. Pennater Diatomeenrest im Aperturstopfen. Einzelne Filopodien haben Kontakt mit der Diatomee und transportieren sie bis zur Cytoplasmamembran. Dort werden sie phagozytiert.  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- c) Planktonfallenmaterial. Tintinnenrest mit Poren  
Skala= 0,5 $\mu$ m
  
- d) *Cibicidoides wuellerstorfi*. Tintinnenrest im Aperturstopfen. Pseudo- und Filopodien sind nicht zu erkennen.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
  
- e) Planktonfallenmaterial. Nicht identifizierter pelagischer Partikel.  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- f) *Miliolinella vigilax*. Nicht identifizierter Partikel pelagischer Herkunft und kleine pennate Diatomee im Plasma.  
Skala= 1 $\mu$ m



**Tafel 14: TEM-Aufnahmen von den jüngsten Kammerbereichen verschiedener Foraminiferenarten.**

- a) *Quinqueloculina sp.* Pseudo- und Filopodien im Bereich des Übergangs von Aperturstopfen und Cytoplasma. Einzelne Plasmastränge enthalten Peroxisomen. Die 0,5  $\mu\text{m}$  großen silikatischen Partikel werden vermutlich zum Plasma transportiert.  
Skala= 0,5 $\mu\text{m}$
- b) *Quinqueloculina sp.* Querschnitt durch Pseudo- und Filopodien mit zahlreichen Nahrungspartikeln. Die Plasmastränge enthalten Zellorganellen wie Mitochondrien und Golgi-Apparat.  
Skala= 2 $\mu\text{m}$
- c) *Cibicidoides wuellerstorfi*. Das Bild zeigt Diatomeenreste und silikatische Partikel, die von Plasmasträngen zur Cytoplasmamembran transportiert werden.  
Skala= 2 $\mu\text{m}$
- d) *Quinqueloculina seminula*. Nicht identifizierter Partikel im extrazellulären Bereich des Aperturstopfens. Pseudopodien mit Zellorganellen transportieren die Partikel.  
Skala= 1 $\mu\text{m}$
- e) *Pyrgo murrhina* Plasma des Phagozytosebereiches der jüngsten Kammer im Überblick. Die Pfeile weisen auf ingestierte Cuticulareste.  
Skala= 2 $\mu\text{m}$
- f) *Quinqueloculina seminula*. Querschnitt im Bereich des Plasmastopfens und der jüngsten Kammer. Das Bild zeigt thecate Dinoflagellaten, pennate Diatomeen und coccale Algen kurz vor der Phagozytose.  
Skala= 5 $\mu\text{m}$



**Tafel 15: TEM-Aufnahmen der Digestion und Resorption bei verschiedenen Foraminiferenarten.**

a),c),f) *Quinqueloculina seminula*. Nahrungsvakuolen mit thecaten Dinoflagellaten in unterschiedlichen Verdauungsstadien. Die Vakuolenmembran umschließt den Nahrungsorganismus sehr dicht. Im Dinoflagellaten sind Lipidvesikel und andere Speicherstoffe zu erkennen.

Skala= 1 $\mu$ m

b) *Pyrgo murrhina*. Nahrungsvakuole mit einem stark angedauten Plastiden. Die Thylakoidstapel sind weitgehend abgebaut und aufgelockert.

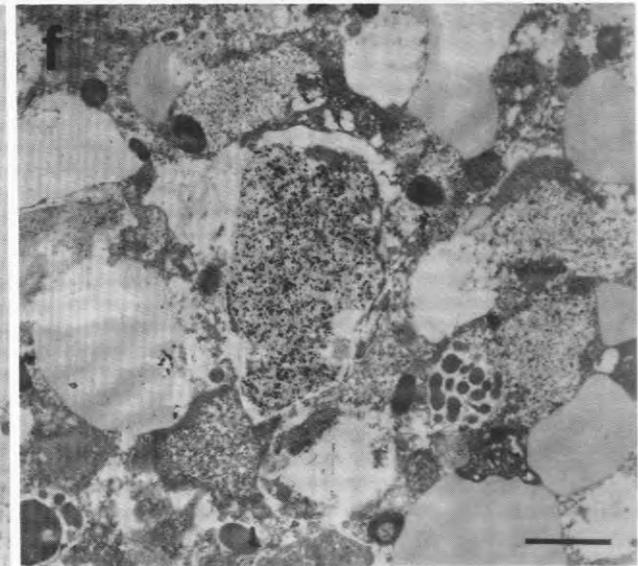
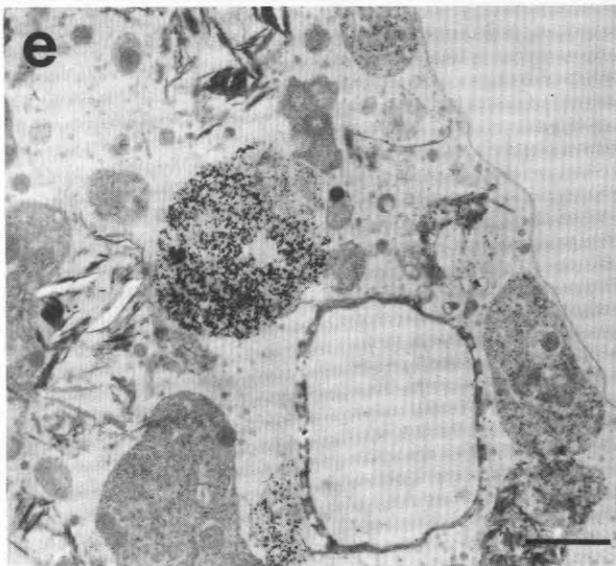
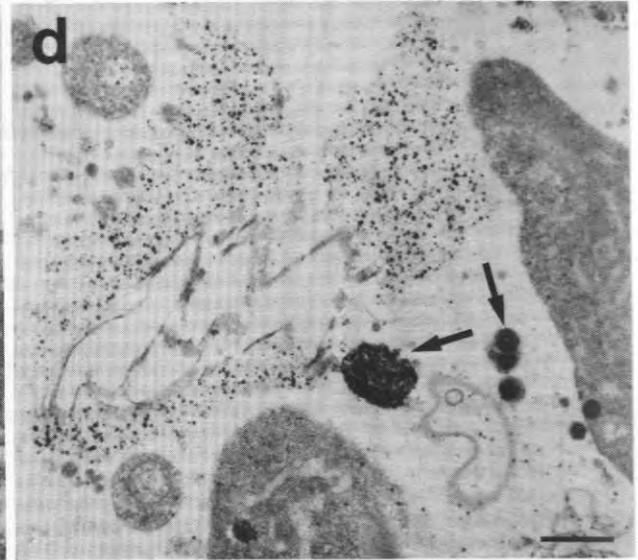
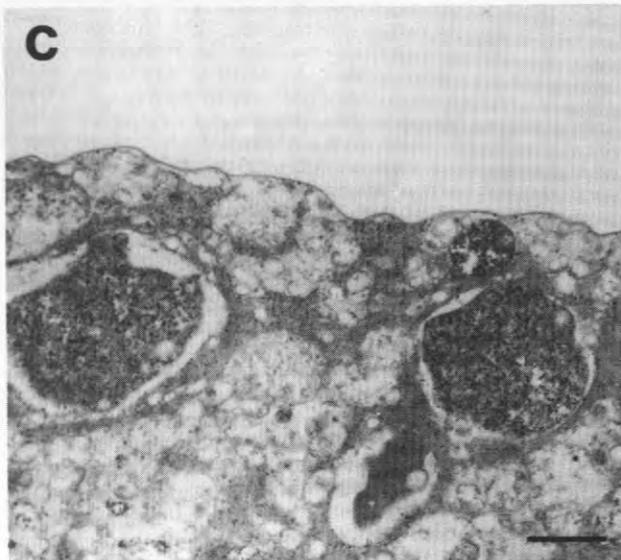
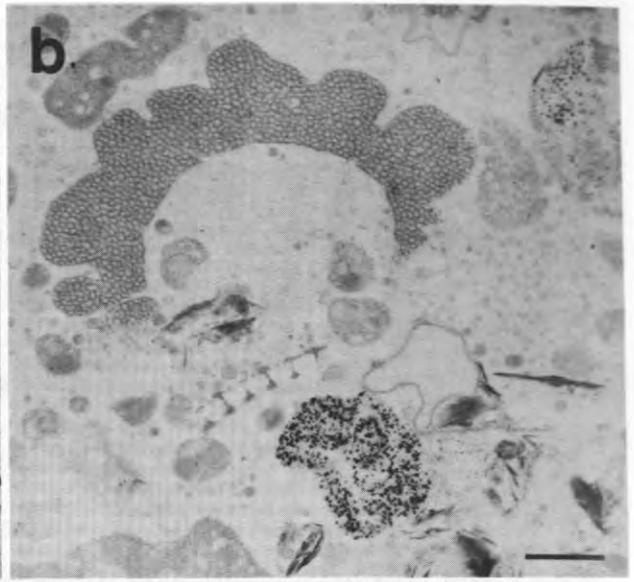
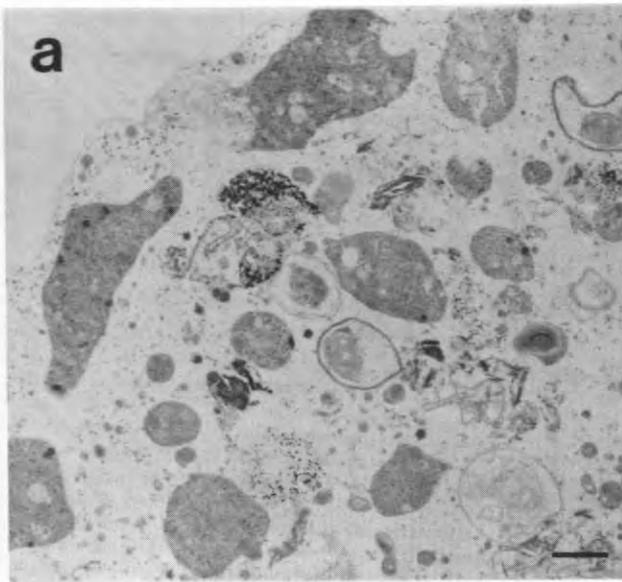
Skala= 0,5 $\mu$ m

d),e) *Ammotium cassis*. An den Vakuolenmembranen bilden sich Vesikel und transportieren Sekrete in die Vakuole, oder resorbieren gelöste und partikuläre Substanzen.

Skala= 0,2 $\mu$ m

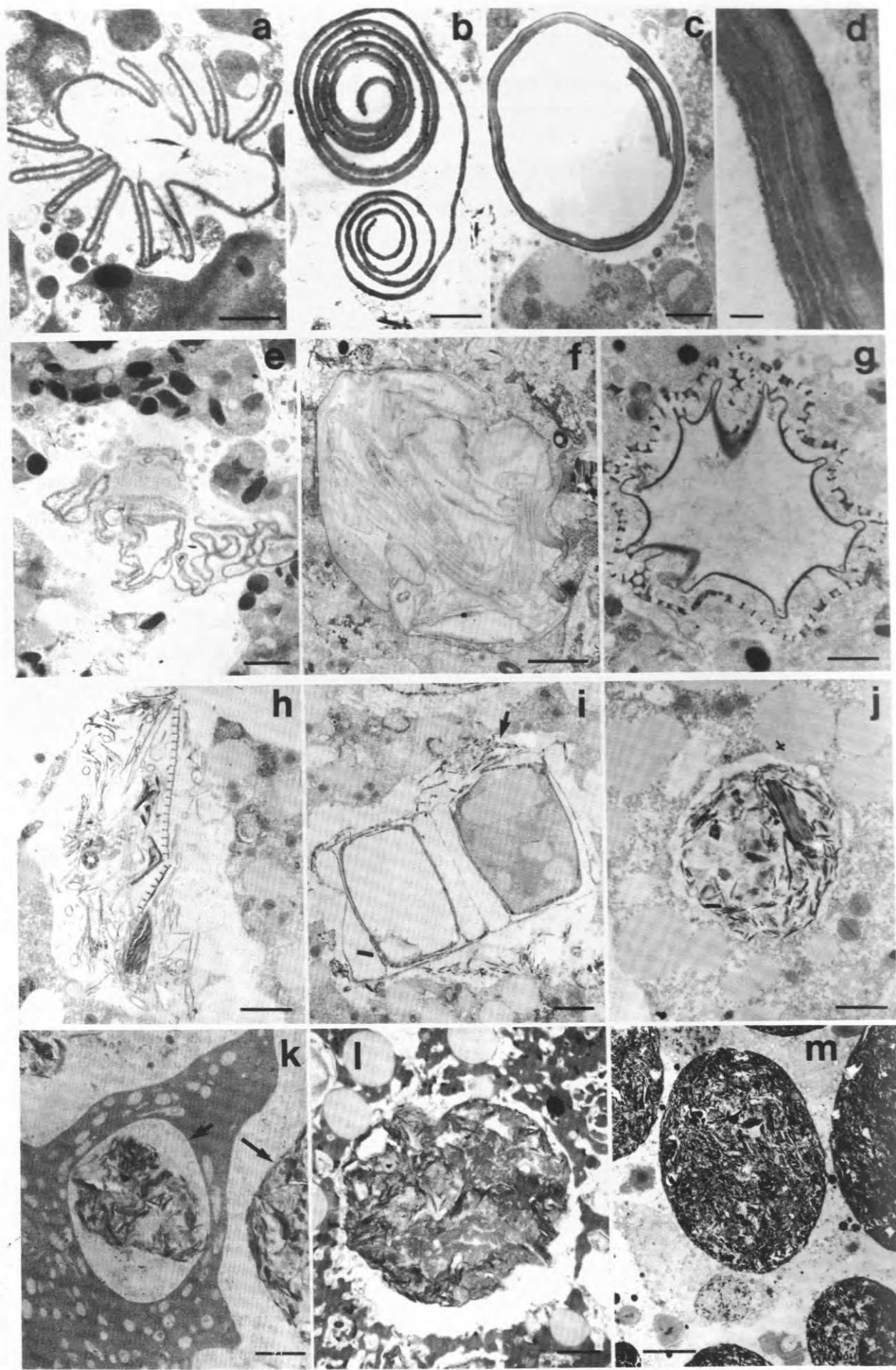
g) *Marginulina planata*. Das Bild zeigt Lipidvesikel im mittleren Kammerbereich und eine Defäkationsvakuole mit unverdauten Algenwandresten.

Skala= 2 $\mu$ m



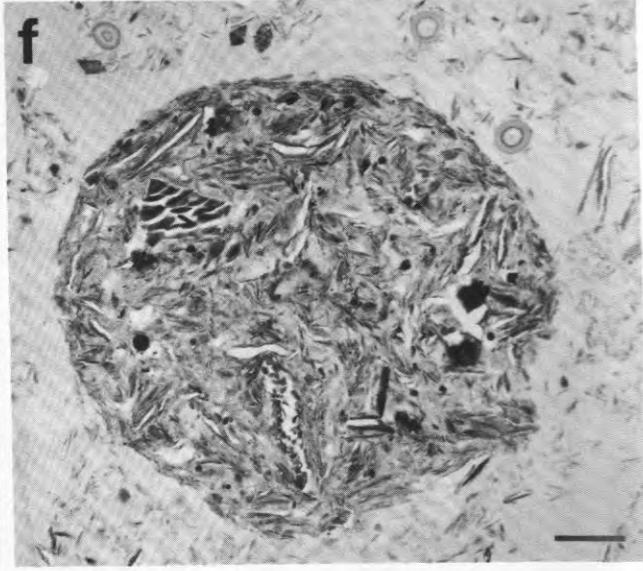
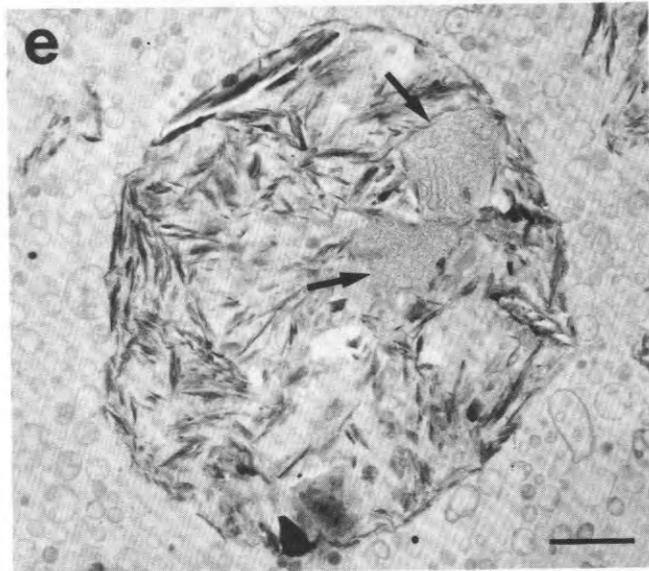
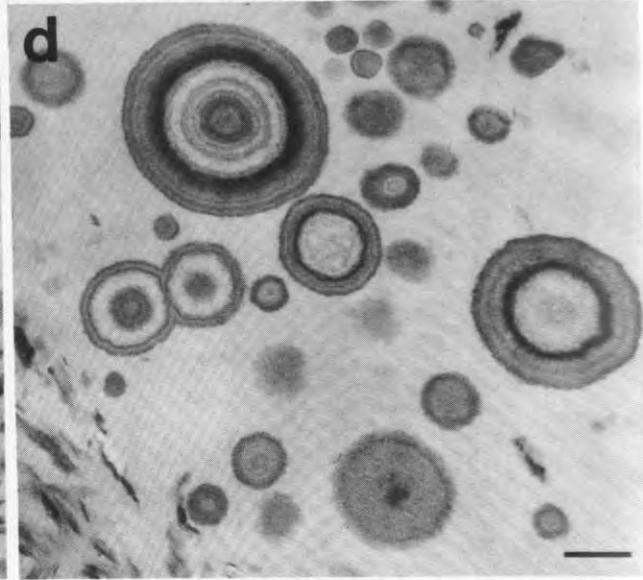
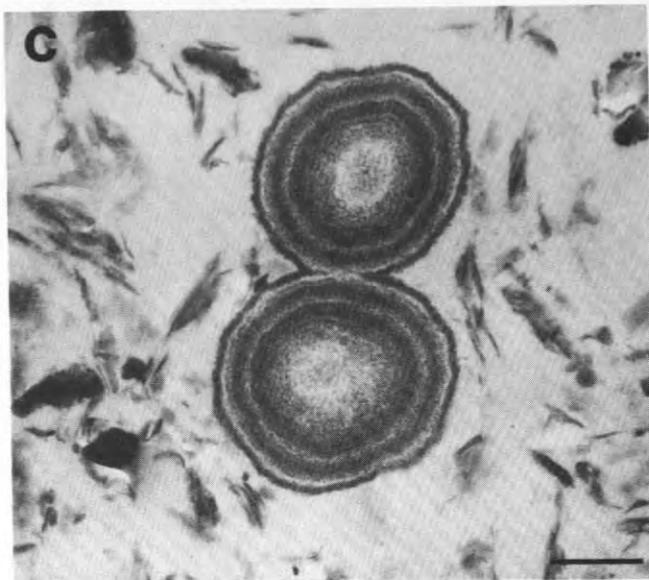
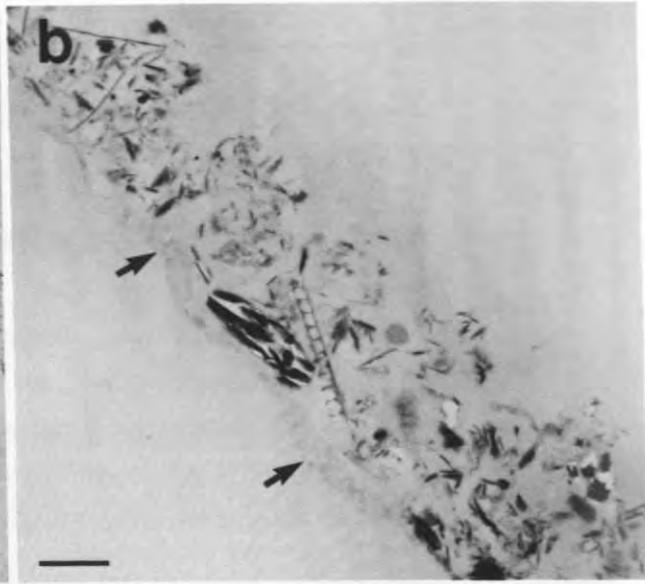
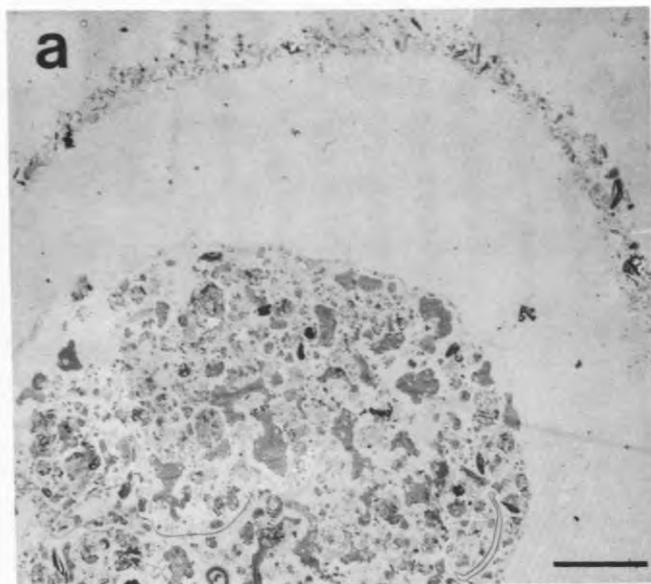
**Tafel 16: TEM-Aufnahmen der Sauren Phosphatase-Reaktion im Plasma verschiedener Foraminiferenarten.**

- a) *Miliolinella vigilax*. Die Aufnahme dokumentiert in kleinen, elektronendichten Bleiphosphatgranula das Enzymvorkommen. Diffuse Verteilung der Granula ist ein Reaktionsartefakt.  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- b) *Miliolinella vigilax*. Schnitt im Bereich der jungen Kammer mit Nahrungspartikeln und deutlichem Enzymnachweis.  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- c) *Triloculina rotunda*. Das Bild zeigt zwei Digestionsvakuolen in fortgeschrittenem Stadium. Die Inhalte der Vakuolen sind homogen und nicht mehr strukturiert.  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- d) *Miliolinella vigilax*. Intensive Phosphatasereaktion in Lysosomen unterschiedlicher Größe (Pfeile). Die unspezifischen Niederschläge am Nahrungspartikelrest sind vermutlich Artefakte.  
Skala= 2 $\mu$ m
  
- e) *Miliolinella vigilax*. Nahrungsvakuole im Verdauungsfrühstadium. Die Vakuole ist noch im jungen Kammerbereich, kurz nach der Phagocytose.  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- f) *Cibicidoides wuellerstorfi*. Nahrungsvakuoleninhalt mit deutlichem Enzymnachweis.  
Skala= 1 $\mu$ m



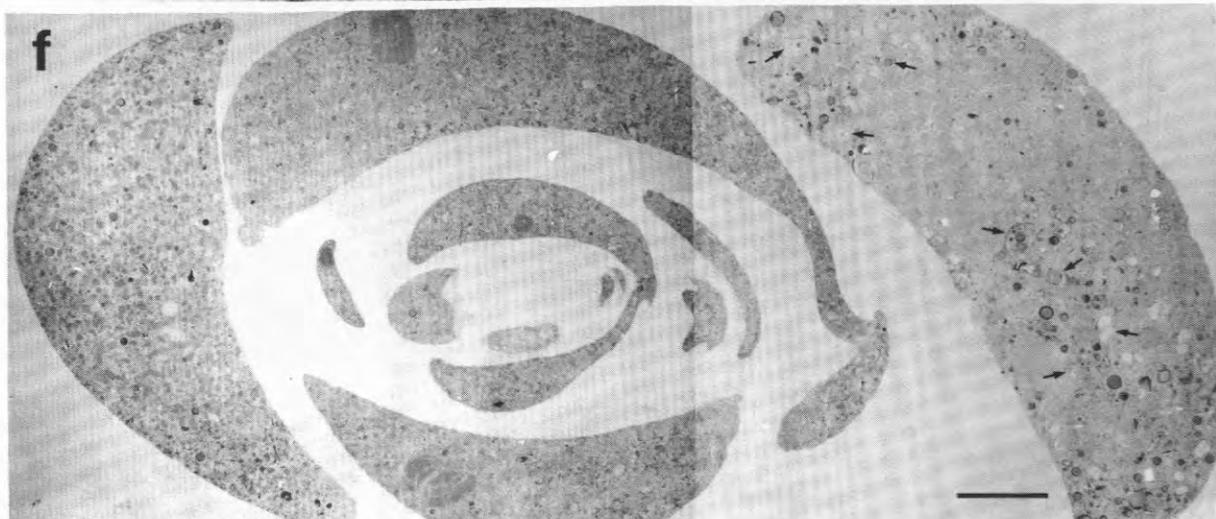
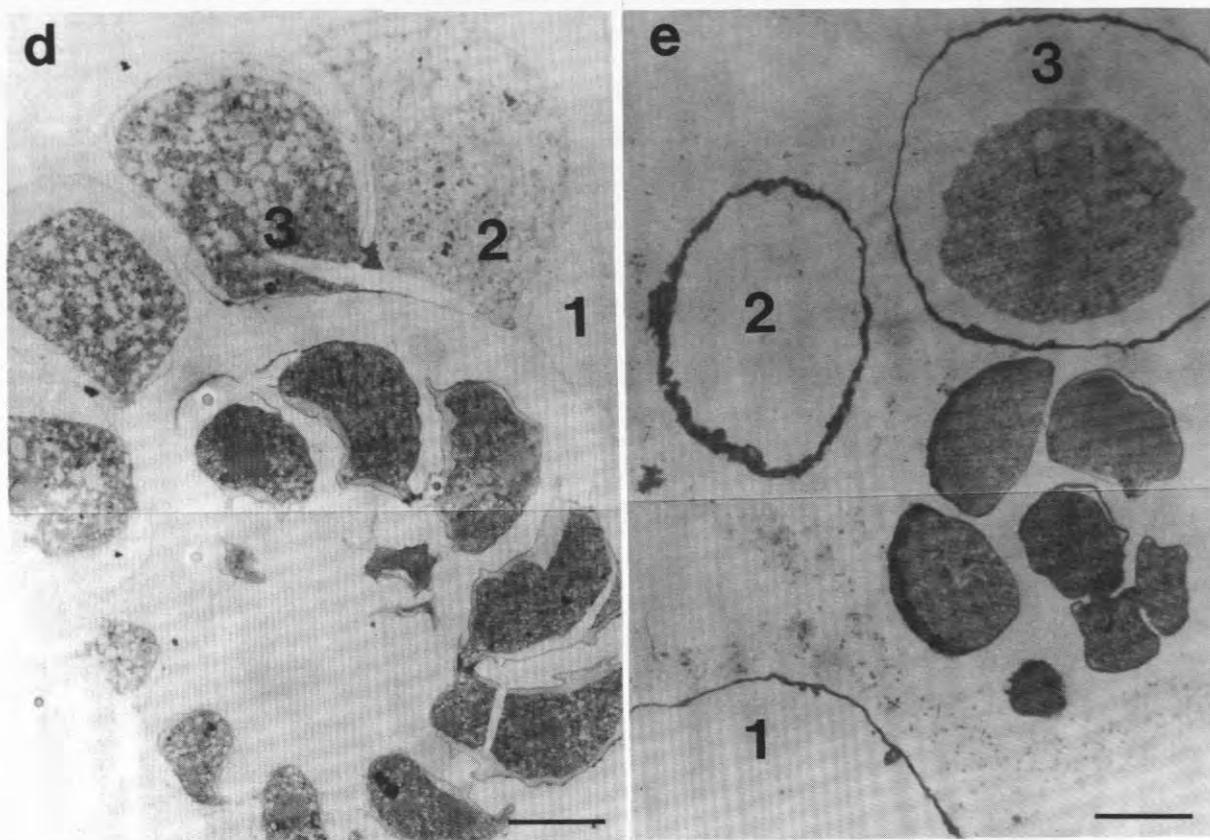
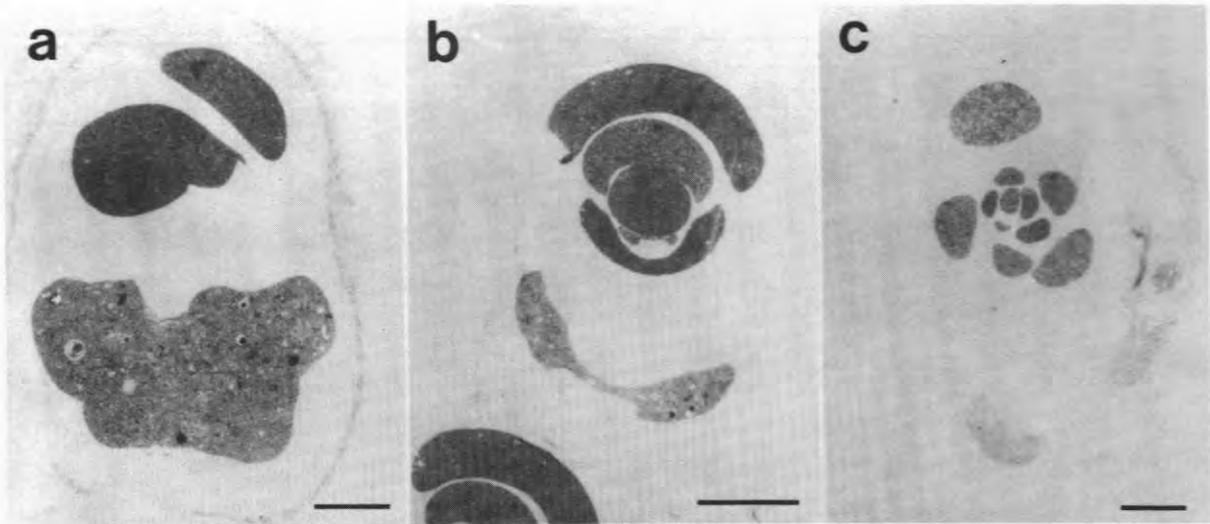
**Tafel 17: TEM-Aufnahmen von Defäkationsvakuolen verschiedener Foraminiferenarten**

- a) *Triloculina refulgens*. Nicht identifizierte Wandstruktur eines Nahrungsrestes. Skala= 0,5 $\mu$ m
- b) *Quinqueloculina seminula*. Ausgeschiedener Algenwandrest im Bereich des Plasmastopfens. Skala= 1 $\mu$ m
- c),d) *Triloculina sp.* Wandstruktur mit ausgeprägter Schichtung im Bereich des Plasmastopfens. Skala= 1 $\mu$ m; 0,1 $\mu$ m
- e) *Quinqueloculina seminula*. Zellwandreste von coccalen Algen. Skala= 1 $\mu$ m
- f) *Pyrgo murrhina*. Komprimierter Defäkationsvakuoleninhalt mit unbestimmter Herkunft. Skala= 0,5 $\mu$ m
- g) *Quinqueloculina sp.* Degenerierte silikatische Wandstruktur. Skala= 1 $\mu$ m
- h) *Quinqueloculina seminula*. Defäkationsvakuole mit Resten pennater Diatomeen. Skala= 1 $\mu$ m
- i),j) *Quinqueloculina sp.* Nahrungsvakuole mit pennater Diatomee. Die Thecen werden aufgebrochen und die silikatischen Reste der Kieselskelette in Defäkationsvakuolen (Stercomata) komprimiert. Skala= 2 $\mu$ m; 1 $\mu$ m
- k) *Cibicidoides wuellerstorfi*. Defäkationsvakuole in konzentriertem Cytoplasmastrang, rechts daneben bereits exocytiertes Stercom. Skala= 1 $\mu$ m
- l) *Quinqueloculina seminula*. Stercomatabildung in mittleren Kammerbereichen. Skala= 2 $\mu$ m
- m) *Pyrgo murrhina*. Riesige, bis 35 $\mu$ m große Stercomata von pelagischen Organismen, die in Gehäusen mit degeneriertem Cytoplasma mikroskopiert werden. Skala= 5 $\mu$ m



**Tafel 18: TEM- Aufnahmen von Defäkationsprodukten verschiedener Foraminiferenarten.**

- a),b) *Miliolinella vigilax*. "Futtercyste" außerhalb des Gehäuses mit vermutlich ausgeschiedenen, unverwertbaren Nahrungsresten.  
Skala= 10 $\mu$ m; 2 $\mu$ m
- c) *Pyrgo murrhina*. Kristalle mit konzentrischen Materialablagerungen. Kristallbildungen treten nur bei Individuen auf, die mit Copepoden gefüttert wurden.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- d) *Miliolinella vigilax*. Kristalle unterschiedlicher Größe im Plasmastopfenbereich.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- e) *Triloculina sp.* Defäkationsvakuole mit silikatischen Resten und komprimierten Zellwänden coccaler Algen (Pfeile).  
Skala= 1 $\mu$ m
- f) *Quinqueloculina sp.* Stercomata und Kristalle im Plasmastopfenbereich.  
Skala= 2 $\mu$ m



**Tafel 19: Lichtmikroskopische- und TEM-Aufnahmen von Kammer-spezialisierungen verschiedener Foraminiferenarten.**

- a) *Miliolinella vigilax*. Das Bild zeigt eine ausgeprägte "Detritushülle" um das Gehäuse (Pfeil). Die jüngste Kammer enthält zahlreiche Nahrungsvakuolen.  
Skala= 100µm
- b) *Pyrgo murrhina*. Die jüngste Kammer enthält Nahrungsvakuolen, die mittleren und älteren Kammern zeigen komprimiertes Plasma.  
Skala= 300µm
- c) *Quinqueloculina sp.* Die Aufnahme zeigt deutlich die abnehmende Vakuolisierung der älteren Kammern.  
Skala= 100µm
- d) *Cibicides lobatulus*. Das Plasma aus Kammer Nr.1 ist zurückgezogen. Die Kammern 2 und 3 sind vakuolisiert, die folgenden Kammern enthalten verdichtetes Plasma mit Reservestoffen.  
Skala= 50µm
- e) *Rosalina globularis*. Die Kammern 1 und 2 sind plasmafrei. In der 3.Kammer ist das Plasma bereits komprimiert. Der physiologische Zustand ist unbekannt.  
Skala= 50 µm
- f) *Triloculina refulgens*. Dieser Schnitt zeigt in der jungen Kammer rechts viele Nahrungsvakuolen (Pfeile). Die mittleren Kammern enthalten nur noch vereinzelt Vakuolen und es sind häufiger Reservestoffe im Plasma. Die ältesten Kammern enthalten hauptsächlich Lipidvesikel.  
Skala= 50µm

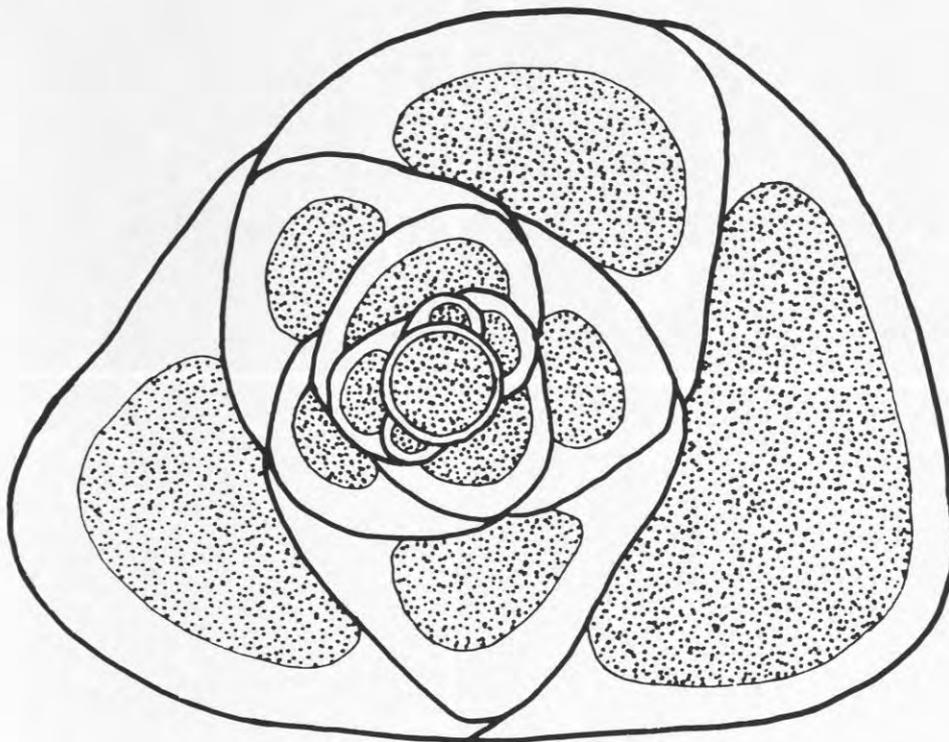


**Tafel 20: TEM-Fotomontage aus 20 Negativen eines Plasmaquerschnittes von *Miliolinella vigilax*.**

Die junge, große Kammer enthält zahlreiche Nahrungsvakuolen mit vorwiegend coccalen Algen in unterschiedlichen Verdauungszuständen. In den folgenden Kammern steigt die Anzahl an Lipidvesikeln, vereinzelt Verdauungsvakuolen werden in ältere Kammern transportiert. Das Plasma ist in älteren Kammern deutlich dichter.

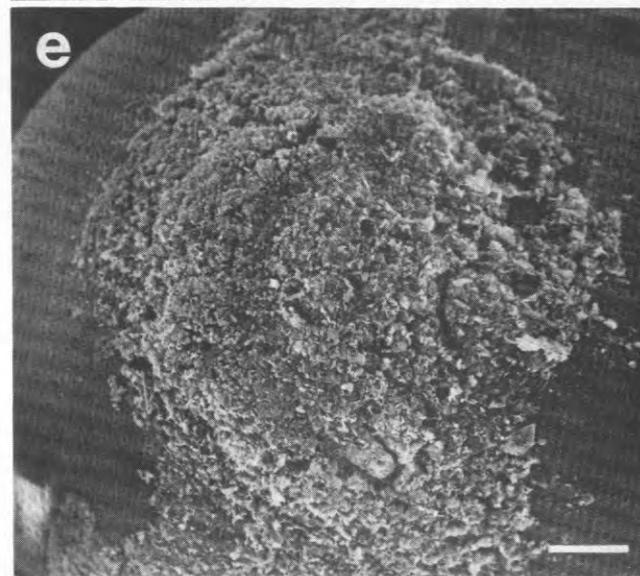
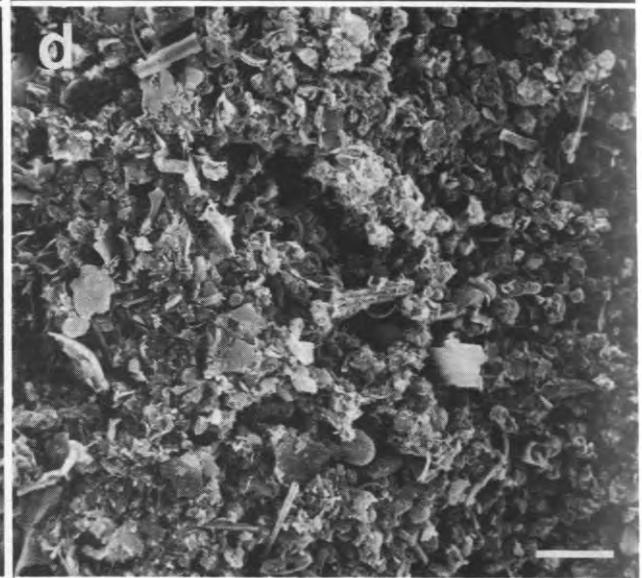
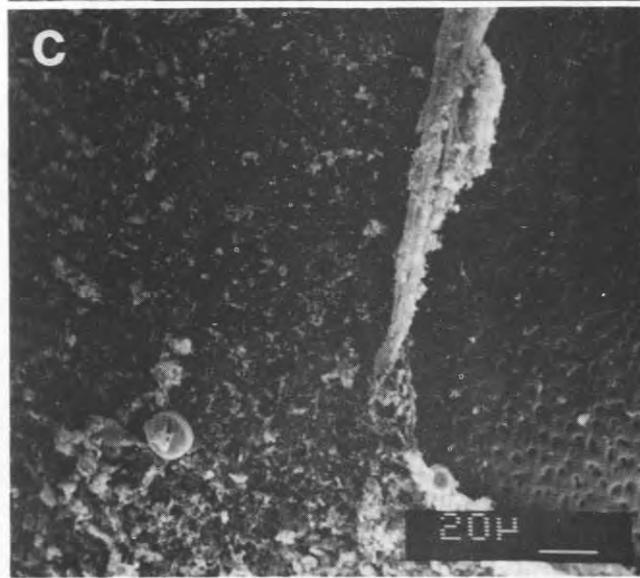
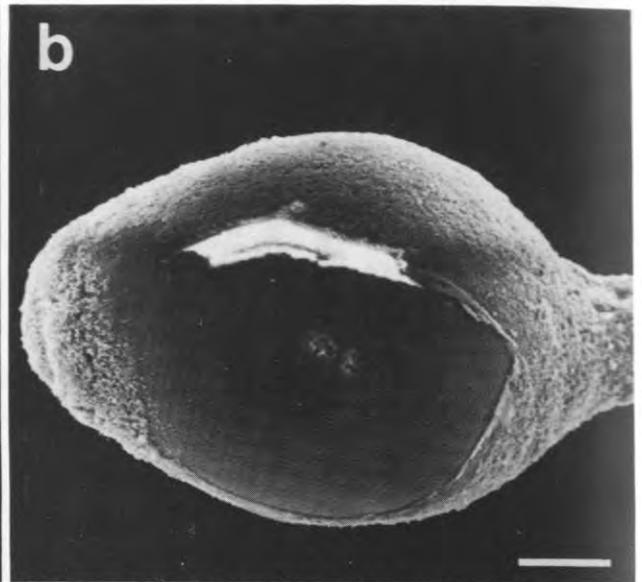
Der Querschnitt zeigt einen kryptoquingueloculinen Aufbau. Diese Kammeranordnung ist artspezifisch und diente zur Identifikation.

Skala= 10 $\mu$ m



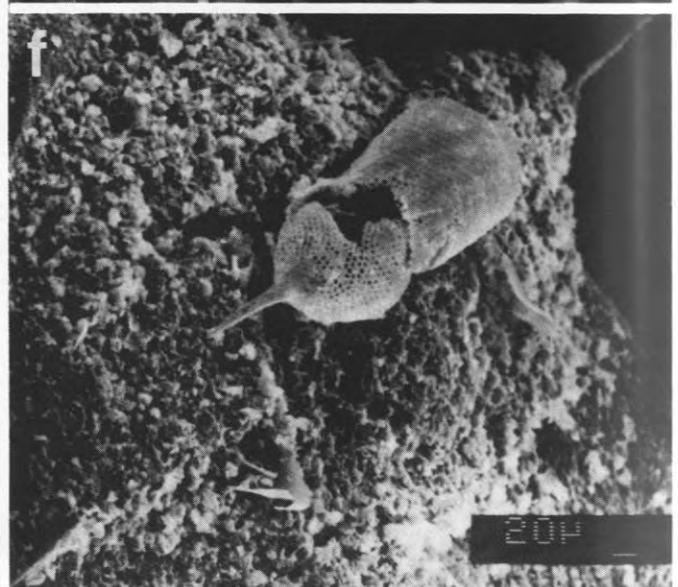
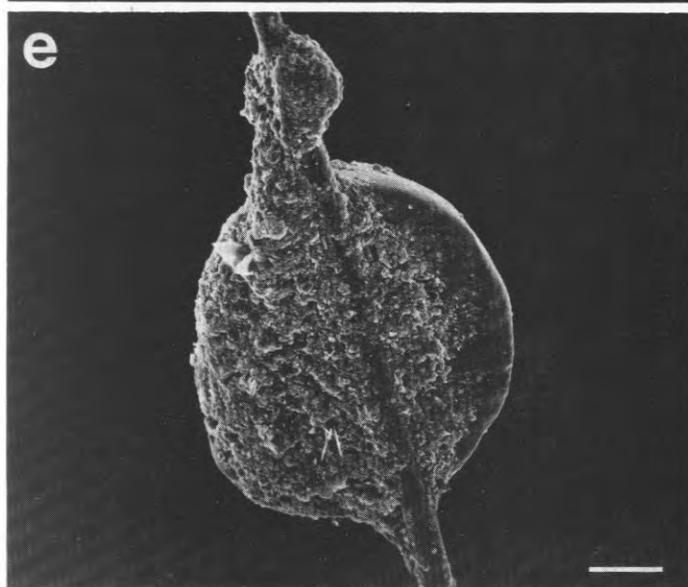
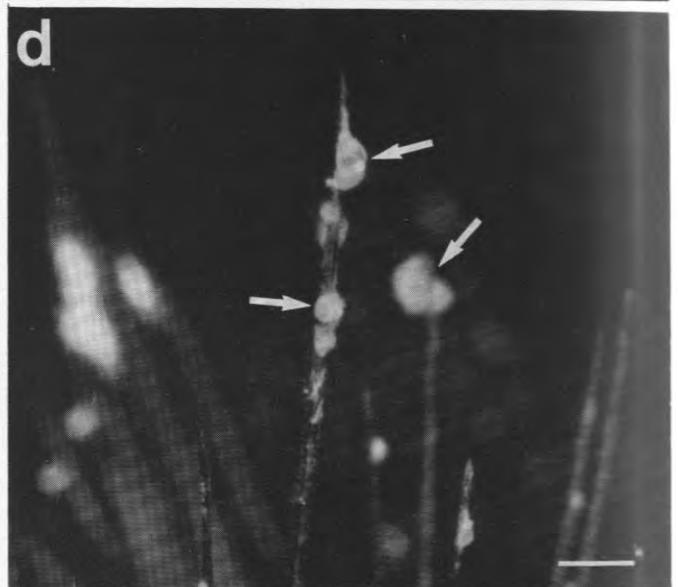
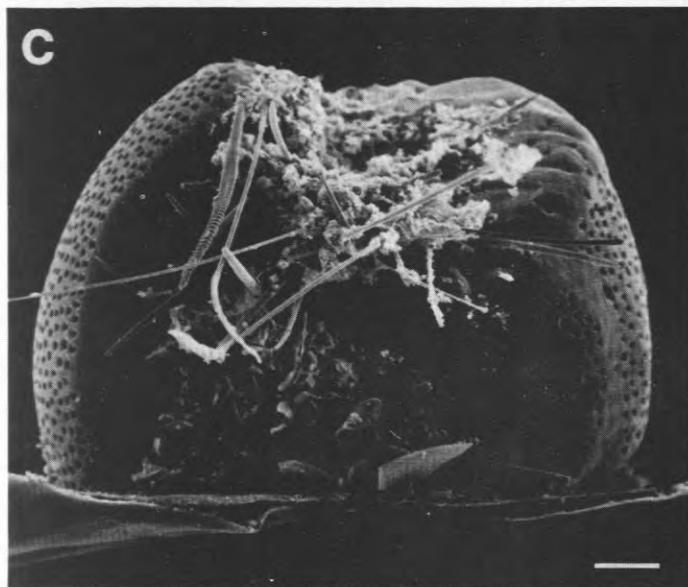
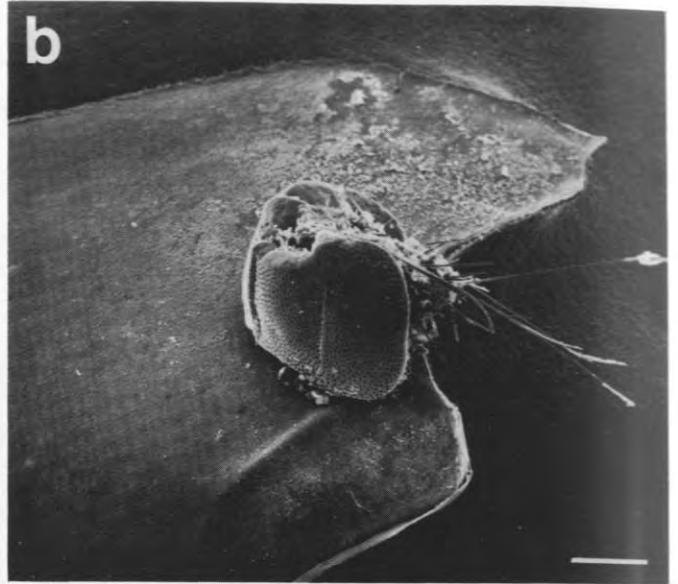
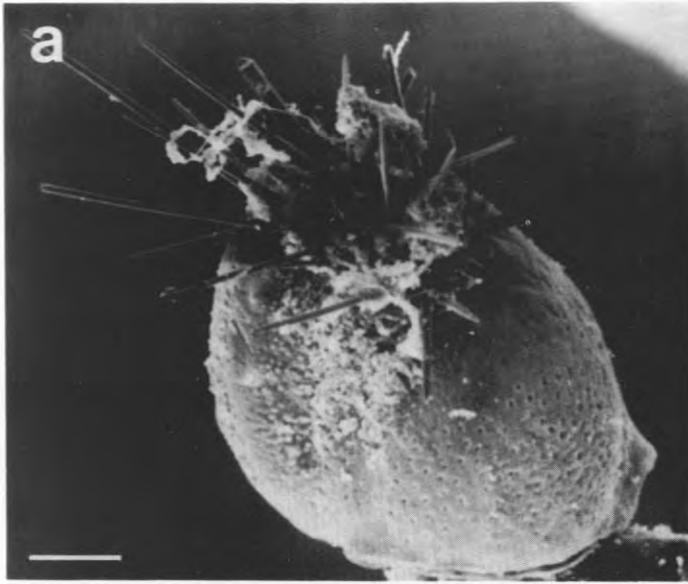
Kammeraufbau von *Miliolinella vigilax* (Nach Zheng 1988).

Skala= 100 $\mu$ m



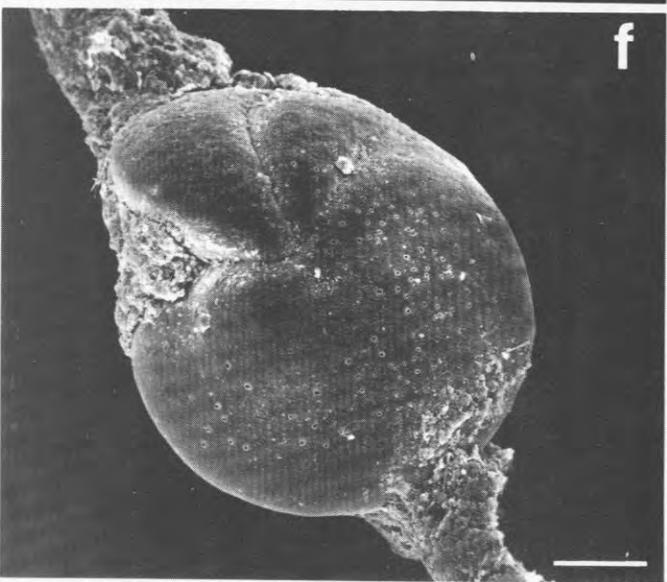
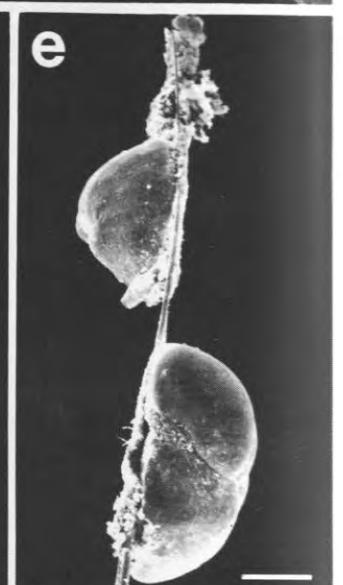
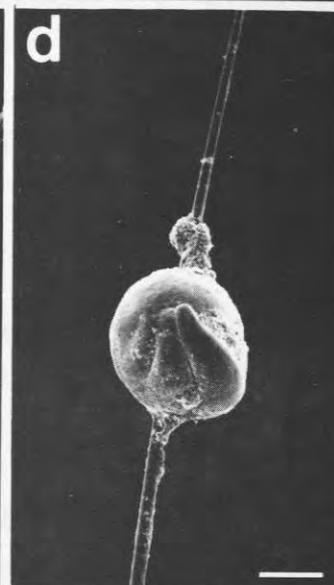
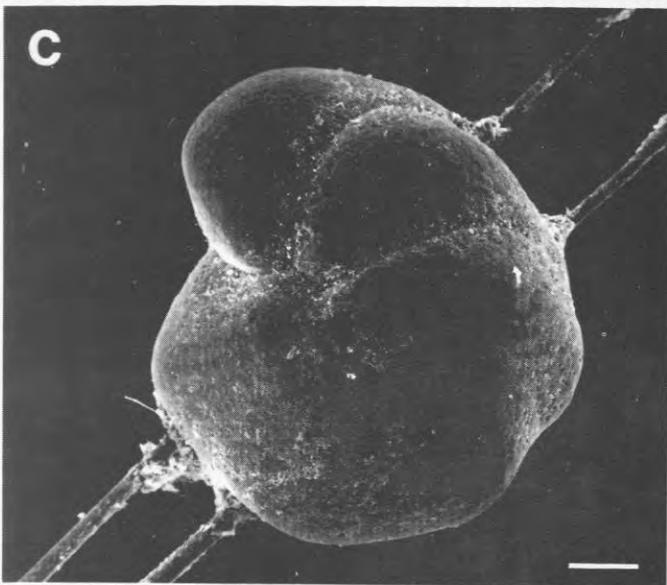
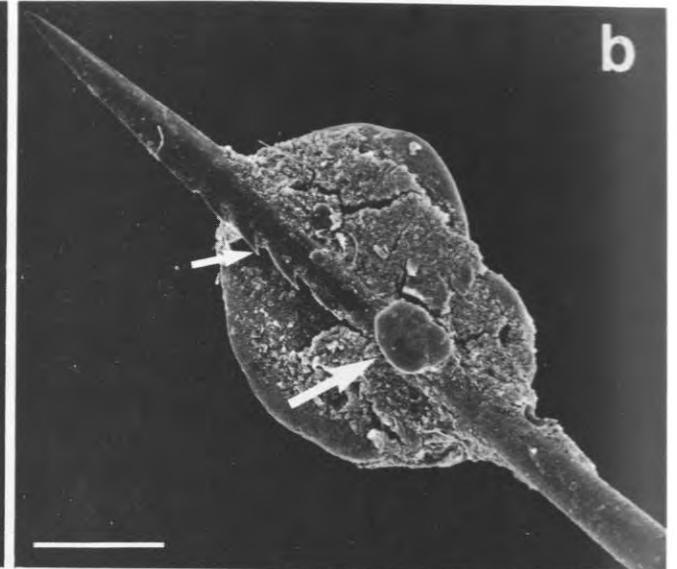
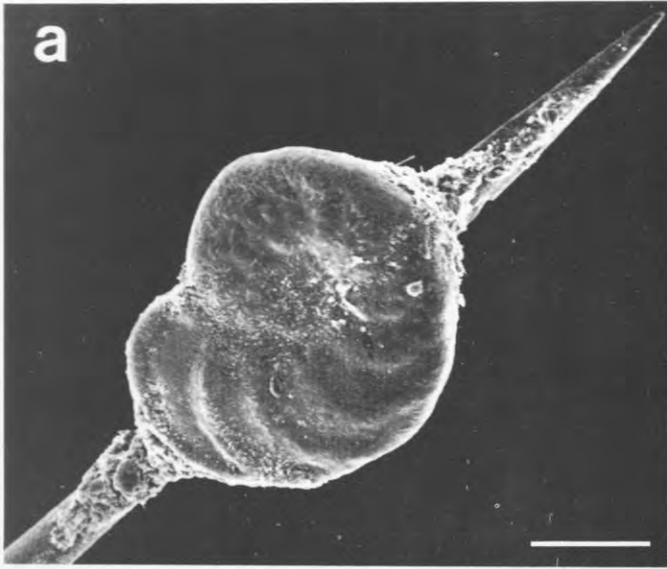
**Tafel 21: REM- Aufnahmen von *Miliolinella vigilax*.**

- a),b) Lateralansichten des Gehäuses und des "Stiels"..Die hellen Querlinien und die partiell fehlende Detritushülle sind Präparationsartefakte.  
Skala= 500 $\mu$ m; 200 $\mu$ m
- c),d) Die Detritushülle um das Gehäuse setzt sich aus kleinen, bis auf einzelne Diatomeenreste unbekanntem Partikeln zusammen.  
Skala= 10 $\mu$ m
- e),f) Der Aperturstopfen enthält feine Detrituspartikel, Diatomeenreste und Coccolithophoridenbruchstücke, die sich in Größe und Zusammensetzung nicht von den Partikeln der Detritushülle unterscheiden.



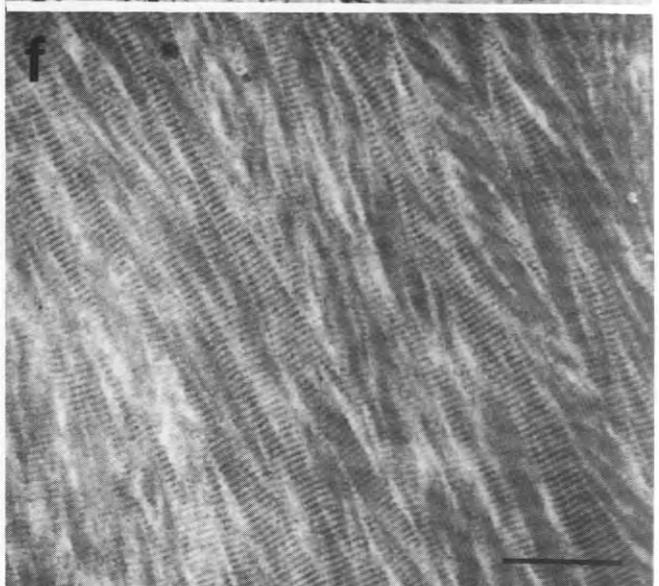
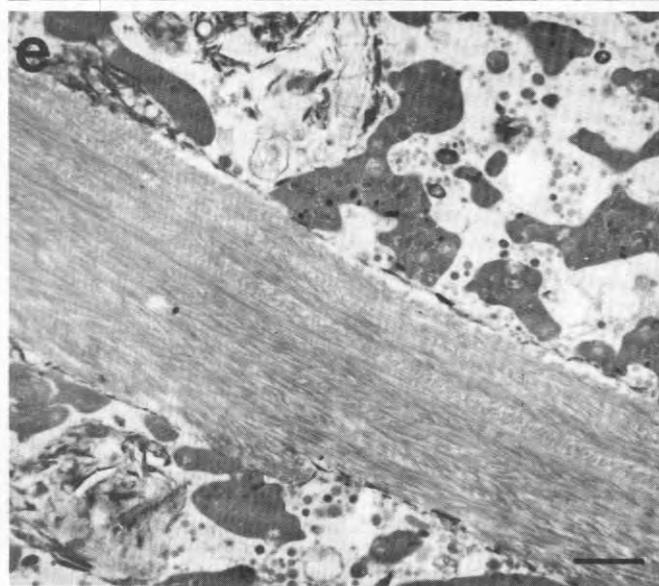
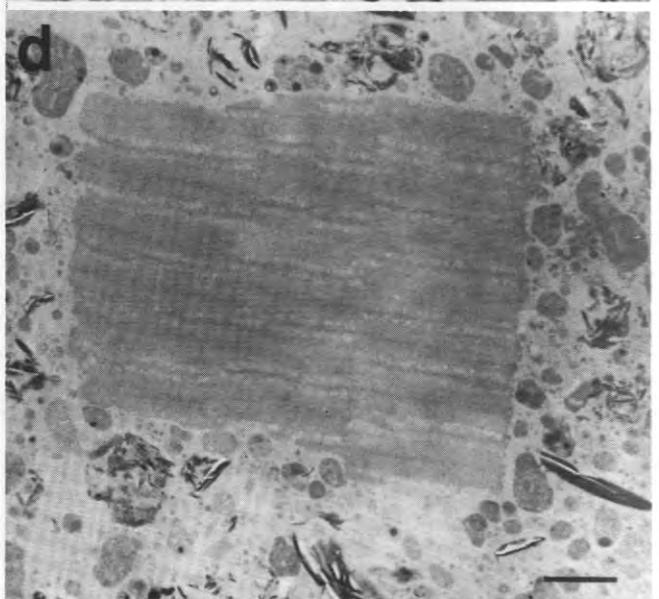
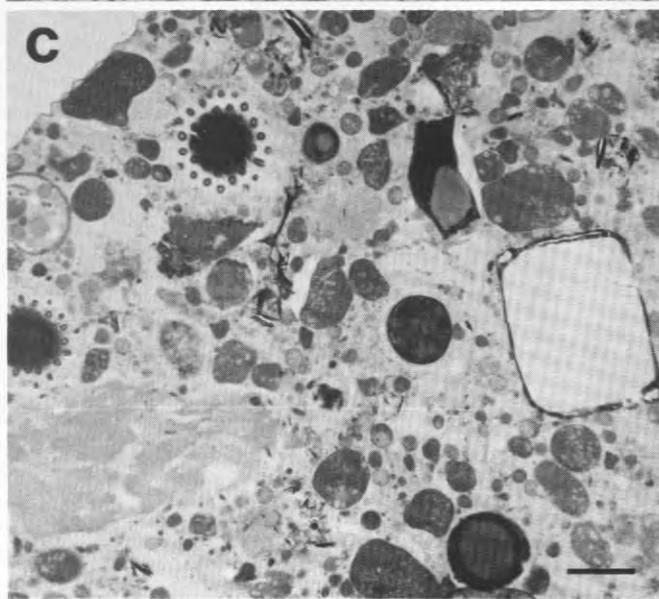
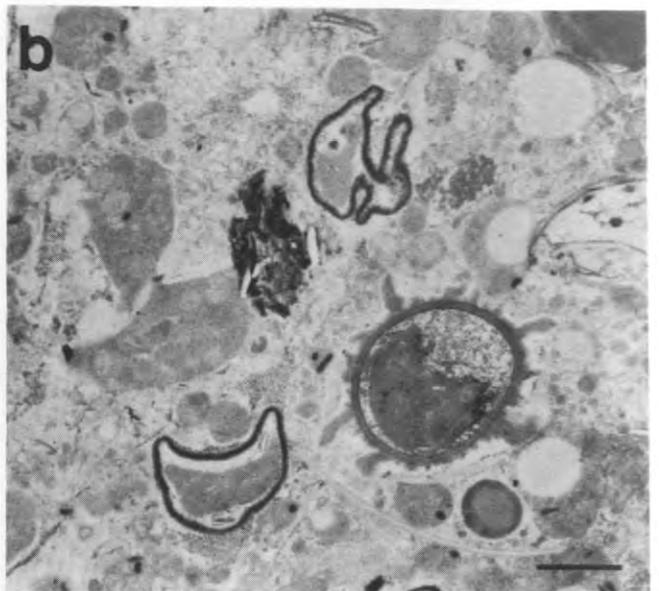
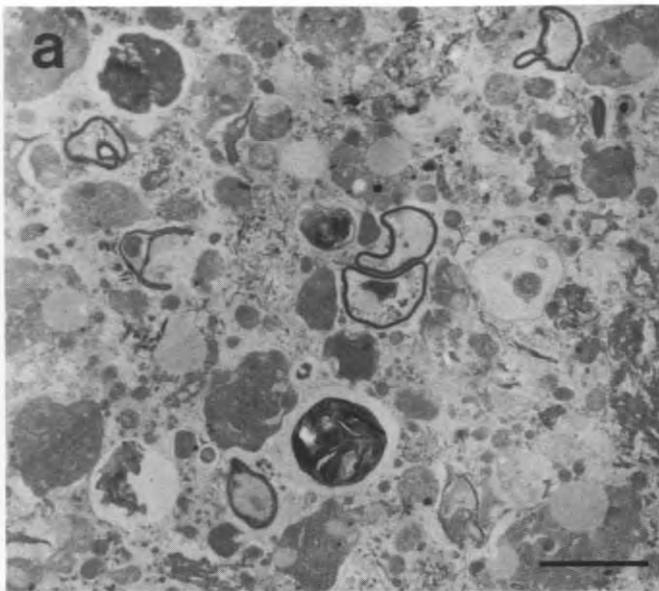
**Tafel 22: REM- und lichtmikroskopische Aufnahmen epibenthischer Foraminiferen.**

- a) *Rupertina stabilis*. Das Pseudo- und Filopodiennetz wird durch Schwammnadeln verstärkt, die im Aperturbereich angesammelt sind. Feine Plasmastränge zwischen den stabilen Nadeln ermöglichen eine effektive Ausnutzung des Partikelflusses.  
Skala= 200 $\mu$ m
- b) *Discanomalina sp.* Das Bild zeigt die dorsale Chitinplatte eines erranten Polychaeten mit einer festgehefteten Foraminifere.  
Skala= 500 $\mu$ m
- c) *Discanomalina sp.* Im Aperturbereich sind zahlreiche Schwammnadeln, die die Plasmastränge stützen.  
Skala= 100 $\mu$ m
- d) Lichtmikroskopische Übersichtsaufnahme der Lateralsetae eines erranten Polychaeten.  
Skala= 1 mm
- e),f) *Cibicidoides wuellerstorfi*. Die Bilder zeigen Rückseiten der Foraminiferen mit Kittsubstanz. Vereinzelt bleiben große Sedimentpartikel (Tintinnenreste) auf den verkitteten Aggregationen haften.  
Skala= 100 $\mu$ m



**Tafel 23: REM-Aufnahmen verschiedener epibenthischer Foraminiferenarten.**

- a),b) *Cibicidoides wuellerstorfi*. Die Aufnahmen zeigen die Vorder- und Rückseite der Anheftung an die Borste. Die Foraminifere ist mit der Umbilikalseite verklebt. Die Borsten tragen Widerhaken (kleiner Pfeil). Der große Pfeil weist auf eine verkeimte, pelagische Foraminifere.  
Skala= 200 $\mu$ m
- c) *Cibicides sp.* Das Bild zeigt eine, mit zwei Borsten verkittete, Foraminifere.  
Skala= 100 $\mu$ m
- d) *Cibicides sp.* Die Kittsubstanz umhüllt die komplette Borste.  
Skala= 200 $\mu$ m
- e) *Cibicides sp.* Zwei Individuen mit Borsten verklebt.  
Skala= 200 $\mu$ m
- f) *Cibicides sp.* Die oberen und unteren Anheftungsstellen der Gehäuse sind durch Partikelaggregationen verstärkt.  
Skala= 100 $\mu$ m
- g) *Cibicides sp.* Die Aperturbereiche sind mit Coccolithophoridenresten verstopft.  
Skala= 100 $\mu$ m



**Tafel 24: TEM-Aufnahmen von gefütterten Foraminiferenarten.**

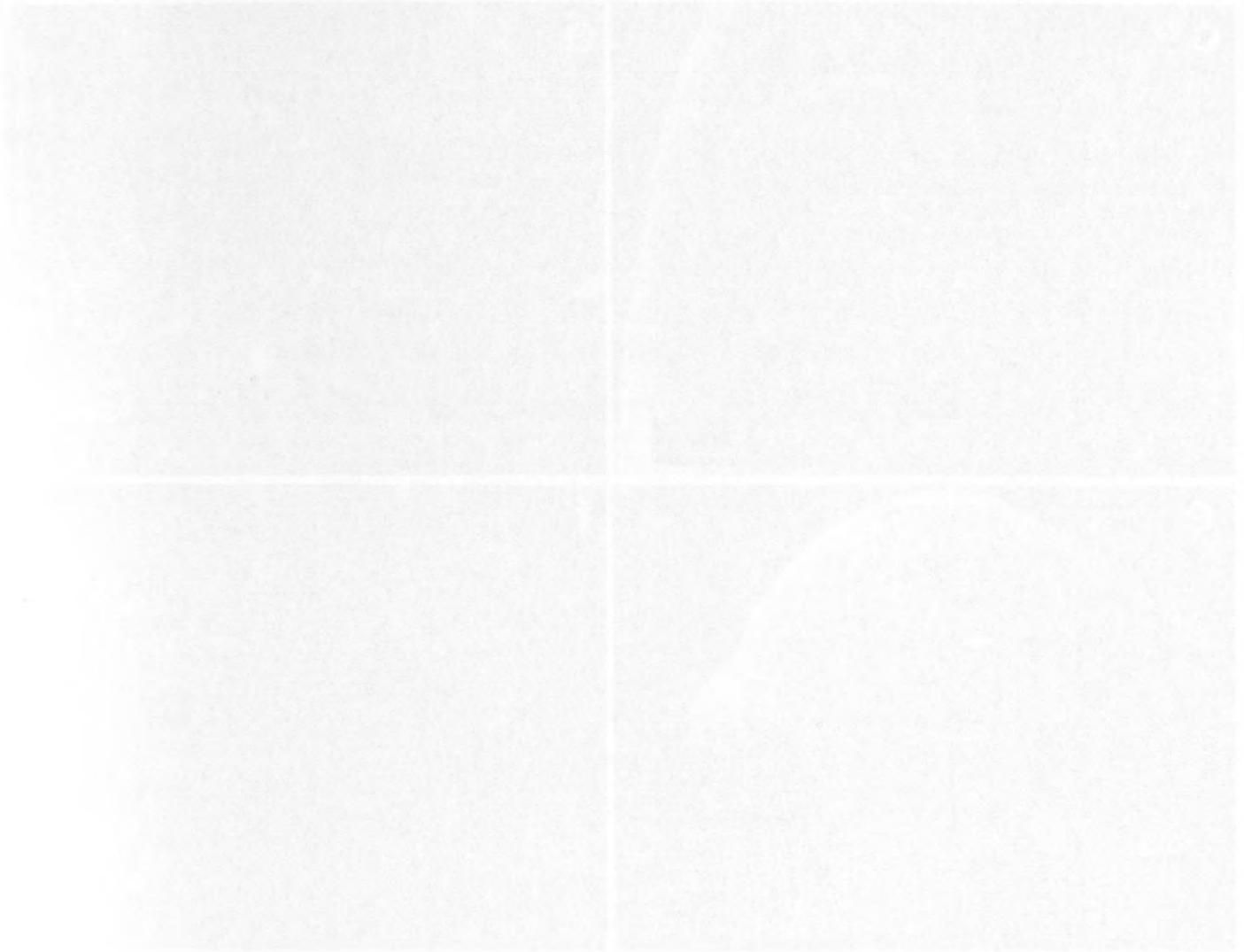
- a) *Quinqueloculina sp.* Im Plasma sind zahlreiche Nahrungsvakuolen mit verschiedenen coccalen und thecaten Algen.  
Skala= 2 $\mu$ m
  
- b) *Miliolinella vigilax.* In mittleren Kammerbereichen sind Nahrungsvakuolen mit frischen Inhalten zu mikroskopieren.  
Skala= 1 $\mu$ m
  
- c) *Triloculina rotunda.* Plasmaüberblick mit pennaten Diatomeen, coccalen Algen und unbekanntem Partikeln.  
Skala= 2 $\mu$ m
  
- d) *Miliolinella vigilax.* Muskelgewebe im Plasma einer jungen Kammer.  
Skala= 2 $\mu$ m
  
- e),f) *Quinqueloculina seminula.* Die Aufnahmen zeigen Kollagenfasern im Plasma einer jungen Kammer. Die Fasern zeigen die typische 64nm Periodizität, die durch die Anordnung der Tropocollagenmoleküle entsteht.  
Skala= 2 $\mu$ m; 0,5 $\mu$ m

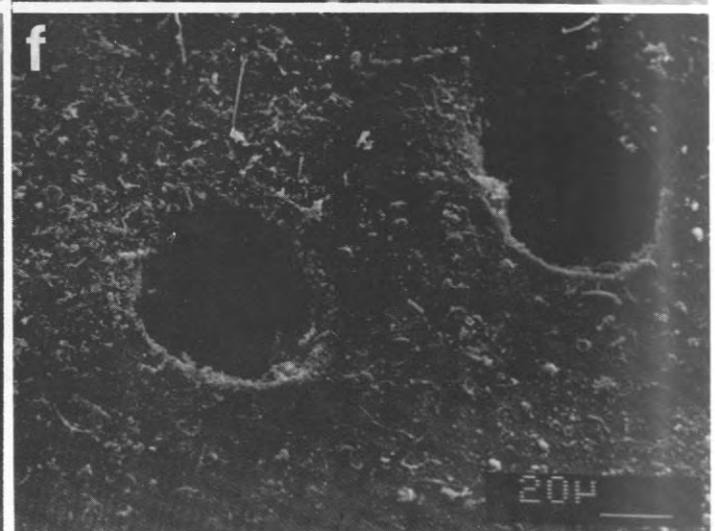
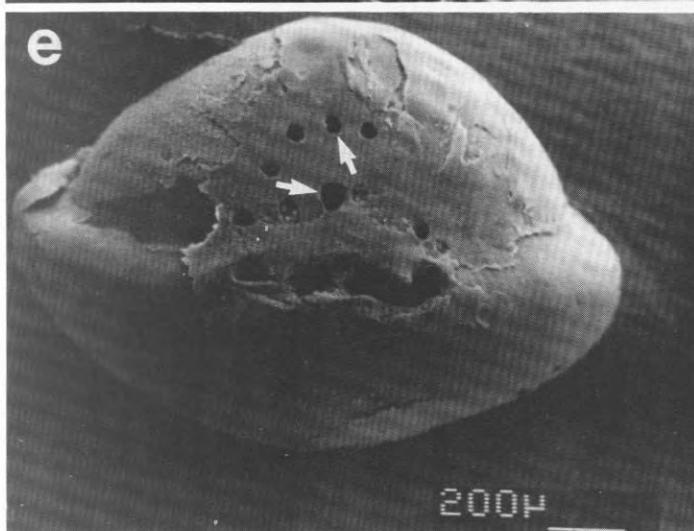
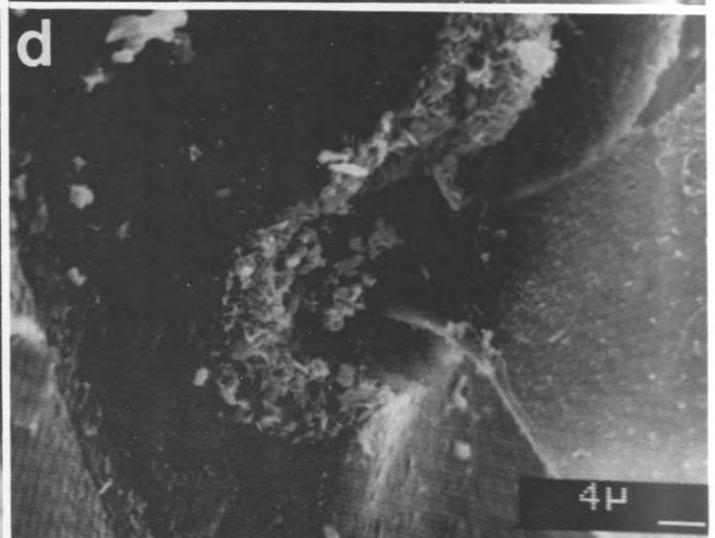
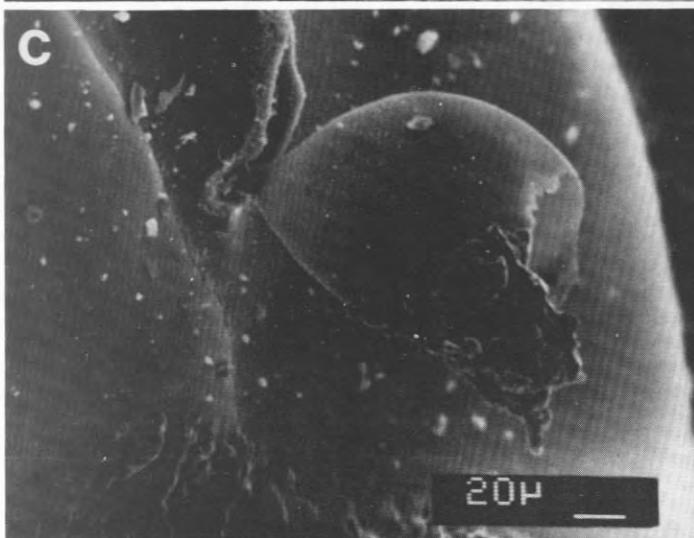
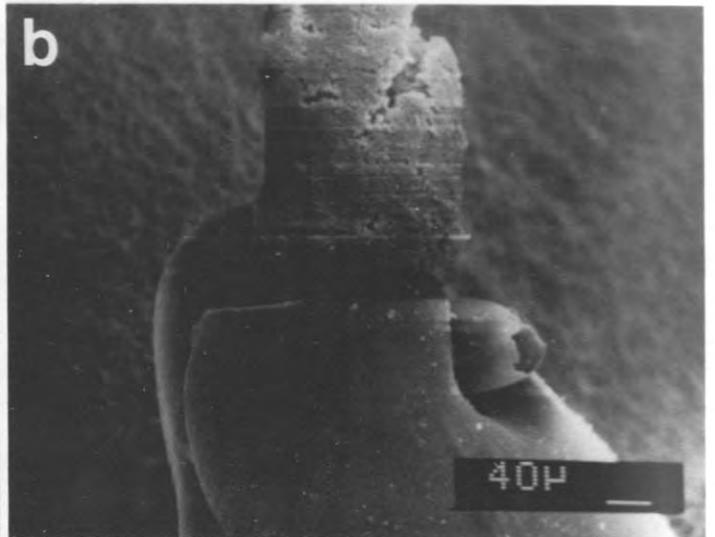
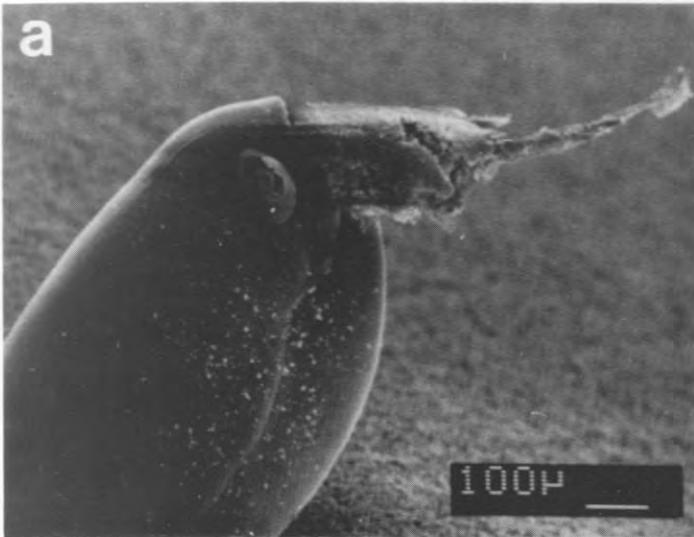


**Tafel 25: TEM-Fotomontage aus 8 Negativen einer kompletten Kammer von *Quinqueloculina sp.***

Das Bild zeigt einen Kammerüberblick mit wenig Vakuolen. Es sind bis 25µm lange, lamellierte Partikel zu erkennen, die nicht identifiziert wurden. In Nahrungsvakuolen und im freien Plasma sind gramnegative Bakterien zu finden.

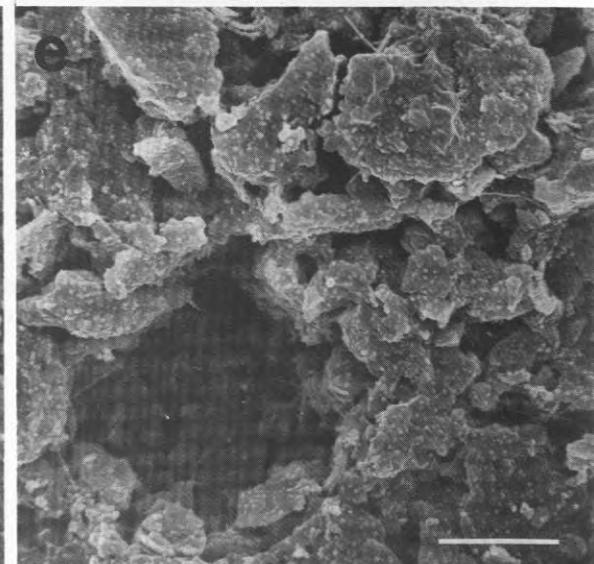
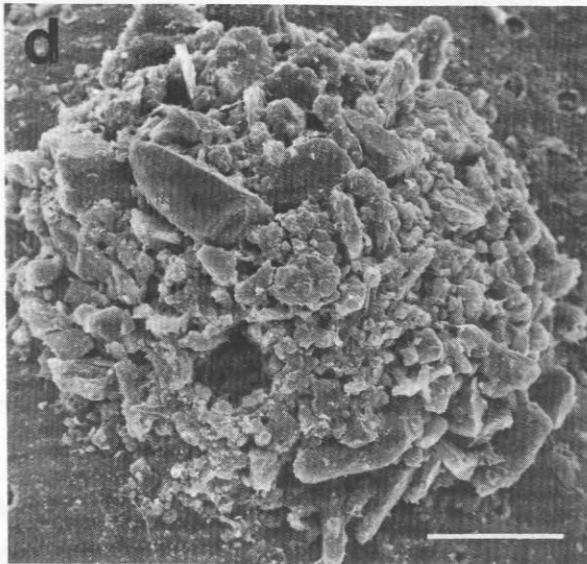
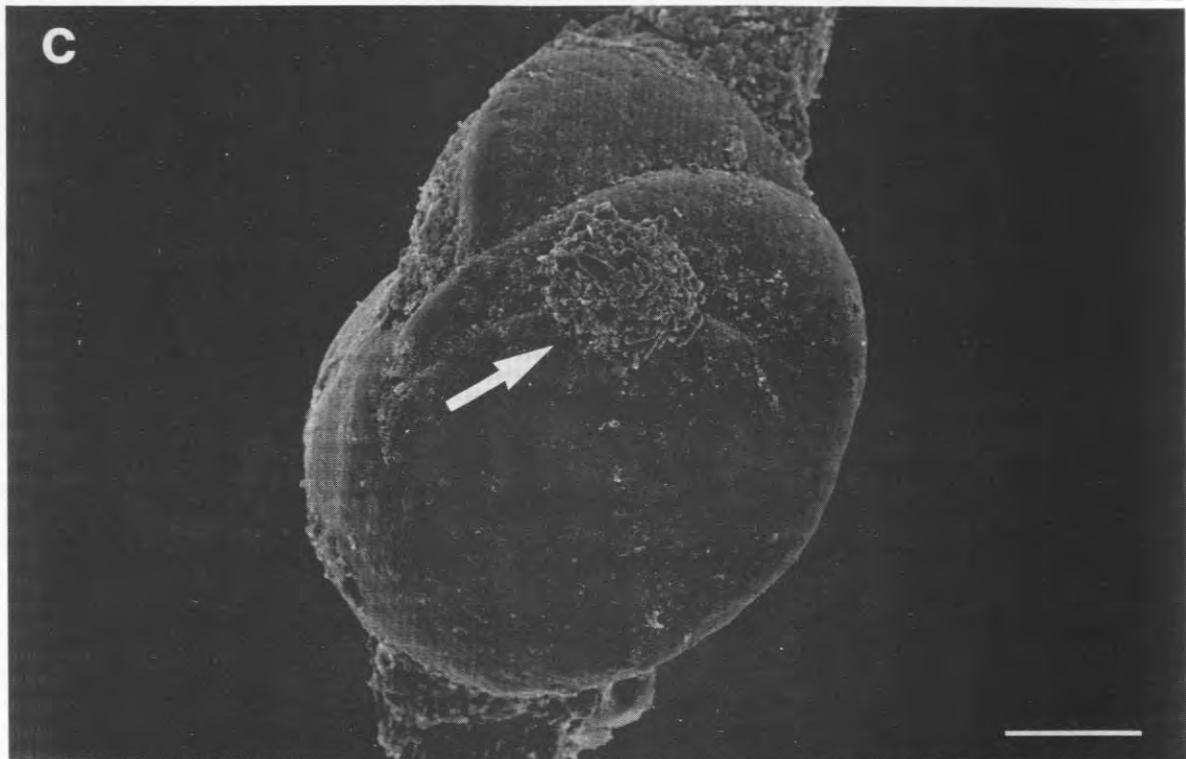
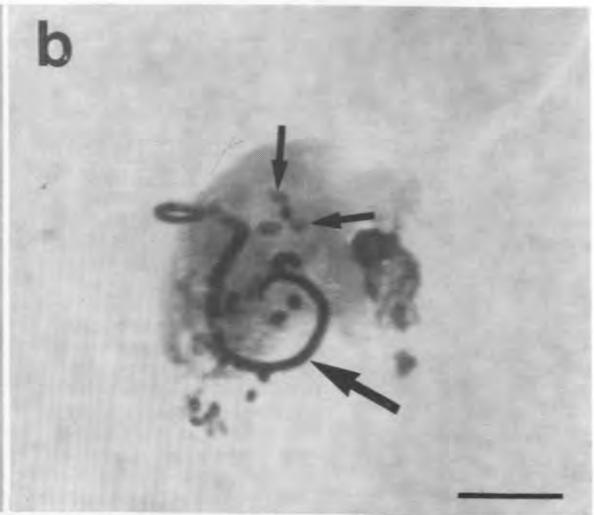
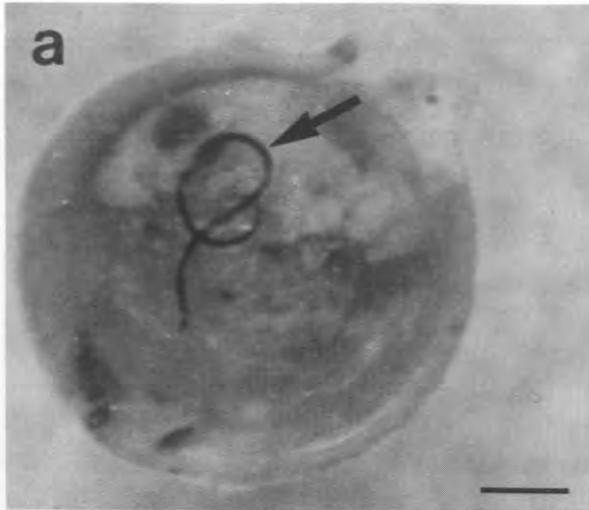
Skala= 10µm





**Tafel 26: REM-Aufnahmen von Ektoparasiten und Gehäuseperforationen verschiedener Foraminiferenarten.**

- a),b) *Quinqueloculina sp.* Die Aufnahme zeigt einen ovalen Ektoparasitenrest auf dem Gehäuse. An der Festheftungsstelle ist die Testa verformt .
- c),d) *Quinqueloculina sp.* Am Gehäuse ist ein Ektoparasitenrest festgeheftet. Mit einem stiel förmigen Fortsatz wird die Kalkwand durchdrungen. Die Wand zeigt um die perforierte Stelle deutliche Auflösungserscheinungen.
- e),f) *Pyrgo murrhina*. Die Bilder zeigen Perforationen im Gehäuse unbekannter Ursache.



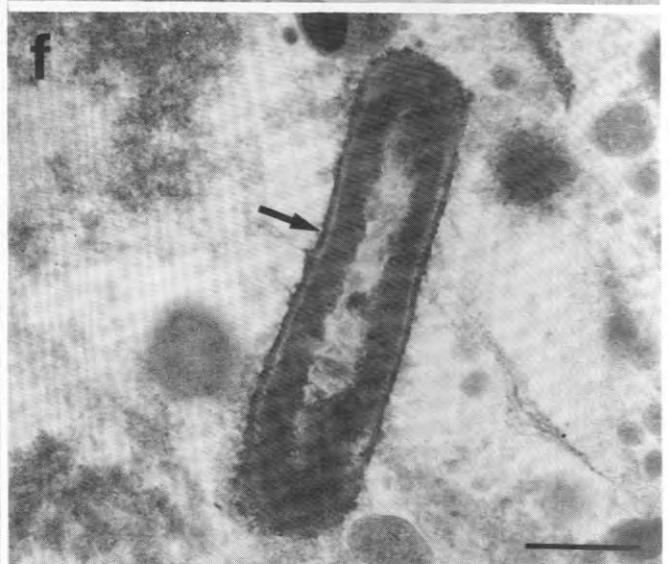
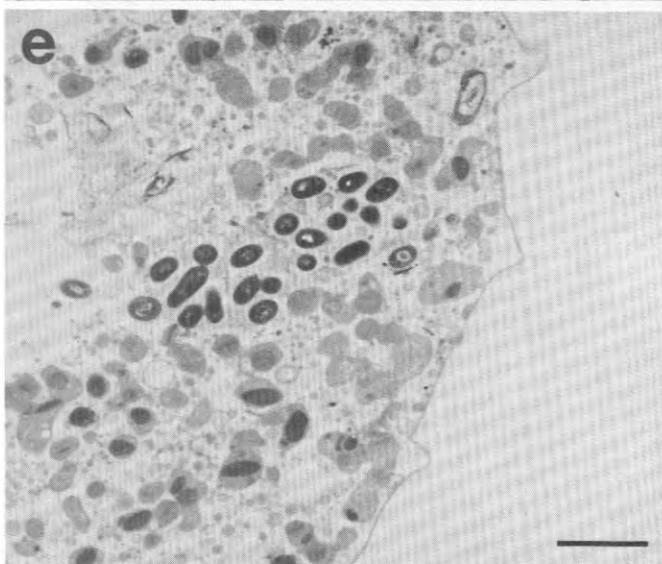
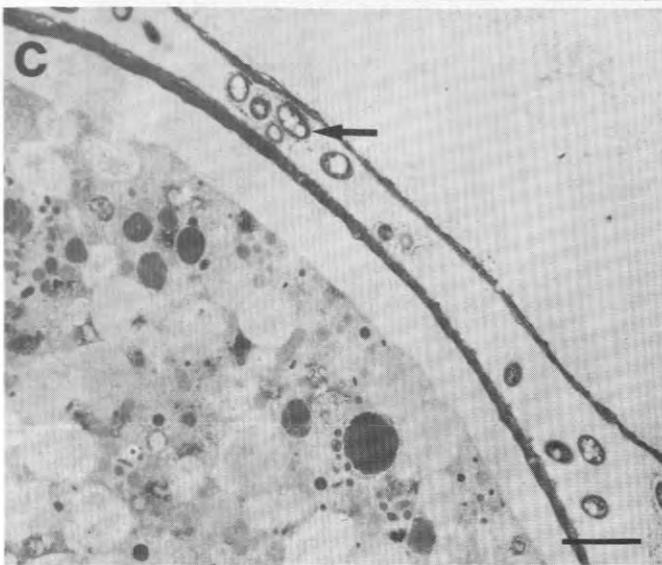
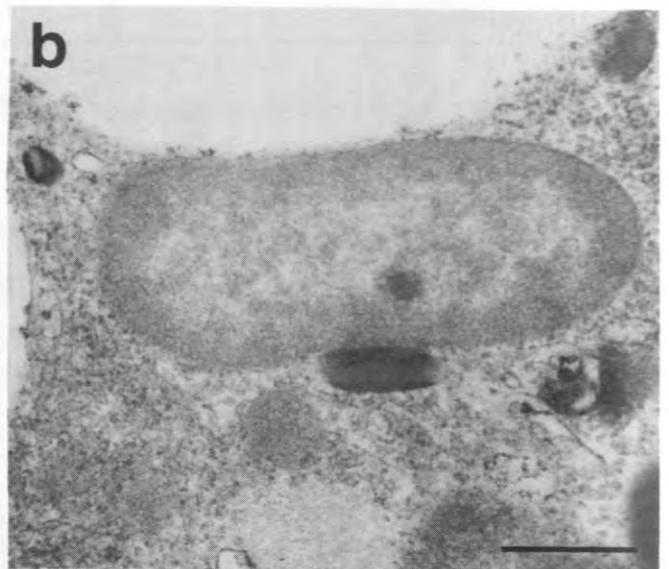
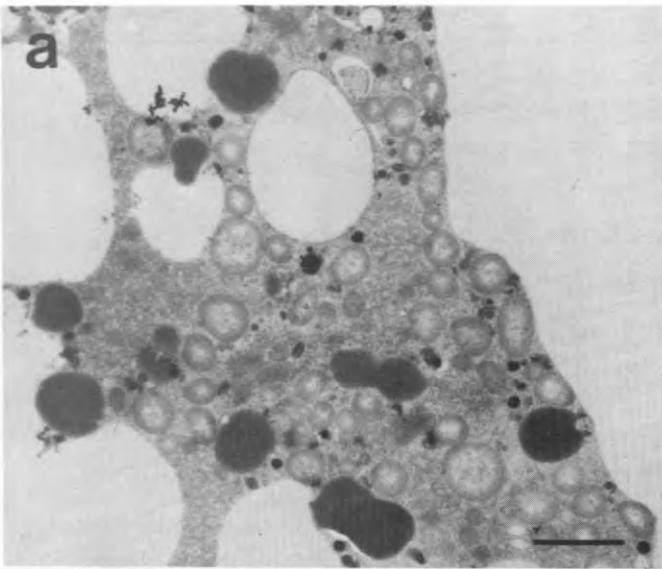
**Tafel 27: Lichtmikroskopische- und REM-Aufnahmen von Nematoden und Partikelaggregationen bei verschiedenen Foraminiferen.**

a),b) *Pyrgo murrhina* Die Aufnahmen zeigen dekalzifizierte Individuen mit Nematoden innerhalb der Gehäuse (große Pfeile). Das Plasma ist degeneriert. Die kleinen Pfeile weisen auf Nematodeneier.

Skala= 500 $\mu$ m

c),d),e) *Cibicides sp.* Die Bilder zeigen eine festgeheftete Foraminifere auf der Borste eines erranten Polychaeten. Zwischen der zweit- und drittjüngsten Kammer ist auf dem Gehäuse eine hügelige Partikelaggregation, mit einer 15 $\mu$ m großen Öffnung, zu sehen.

Skala= 100 $\mu$ m; 25 $\mu$ m; 10 $\mu$ m



**Tafel 28: TEM-Aufnahmen symbiontischer Bakterien bei verschiedenen Foraminiferenarten.**

a),b) *Ammotium cassis*. Im Plasma sind zahlreiche Einschlüsse. Es sind vermutlich Bakterien, obwohl es keine Hinweise auf Polyphosphatgranula und DNA-Strukturen gibt.

Skala= 2 $\mu$ m; 0,5 $\mu$ m

c) *Rosalina globularis*. Gramnegative Bakterienzellen mit Speichergranula zwischen den Kammern.

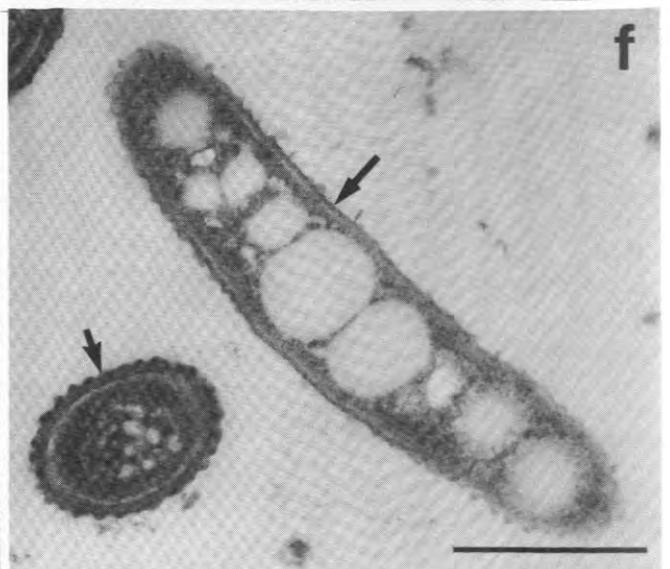
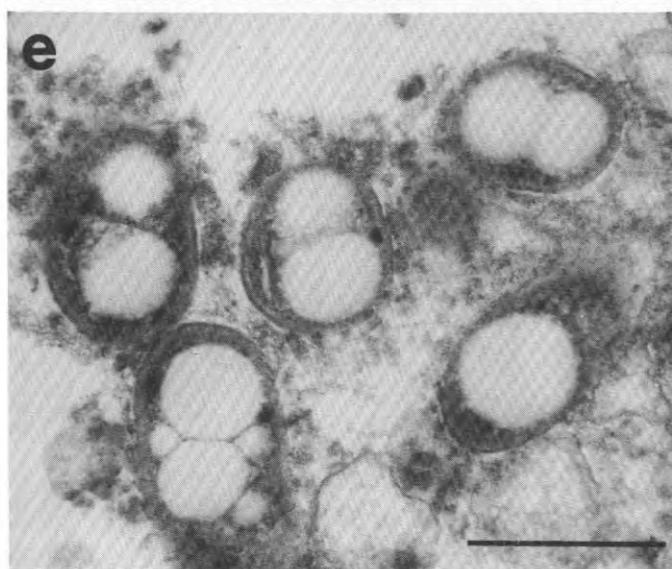
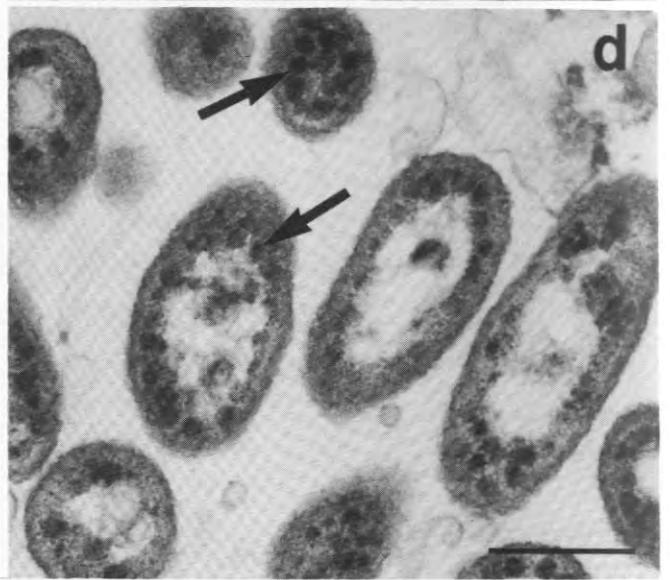
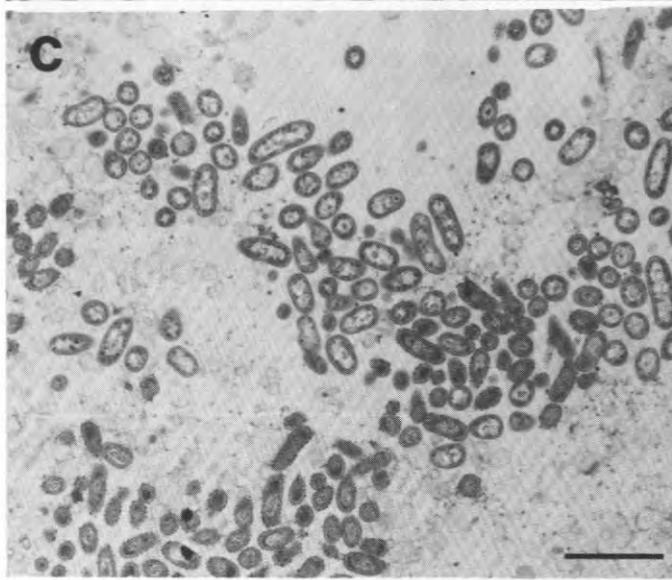
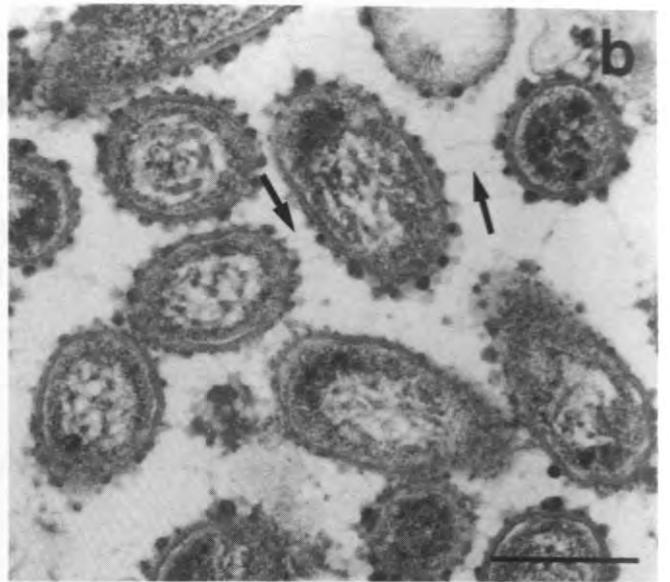
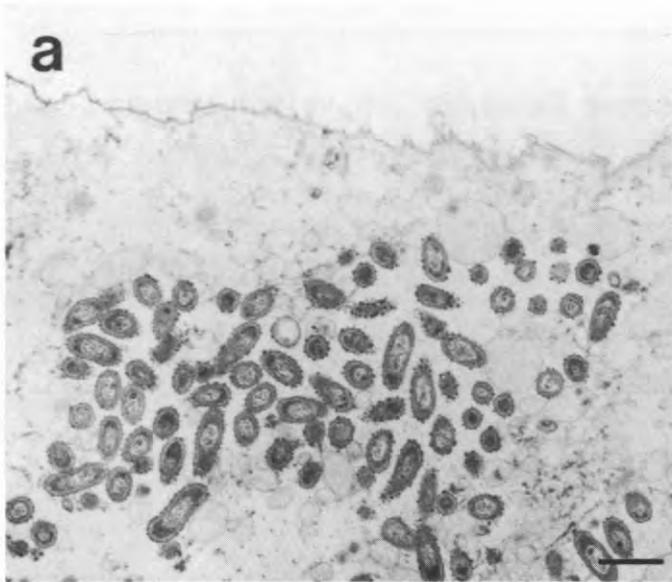
Skala= 2 $\mu$ m

d) *Rosalina globularis*. Nahrungsvakuole mit Blaualge.

Skala= 0,5 $\mu$ m

e),f) *Quinqueloculina sp.* Gramnegative Bakterien im degenerierten Plasma. Die Bakterien im freien Plasma haben Schleimfäden ausgebildet. Der Pfeil weist auf die typisch gramnegative Zellwand.

Skala= 2 $\mu$ m; 0,5 $\mu$ m



**Tafel 29: TEM- Aufnahmen symbiontischer Bakterien im Plasma von *Pyrgo murrhina*.**

a),b) Bakterientyp 1. Die grampositiven Bakterienzellen sind frei im Plasma und haben Polymerauflagerungen (Ausscheidungsprodukte). Diese elektrodichten Vesikel sind mit feinen Strängen untereinander verbunden (Pfeile).

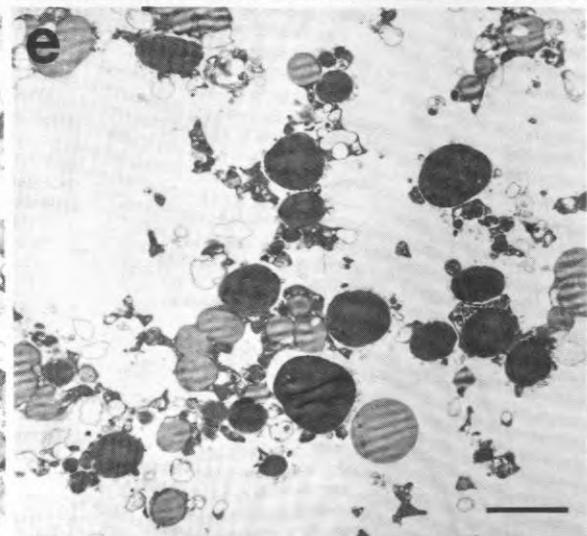
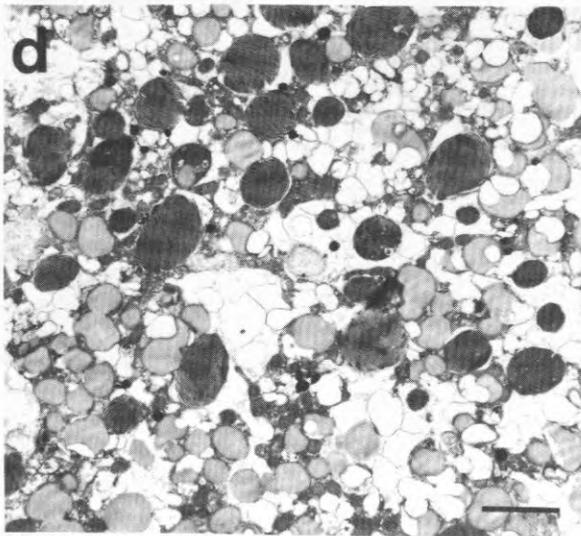
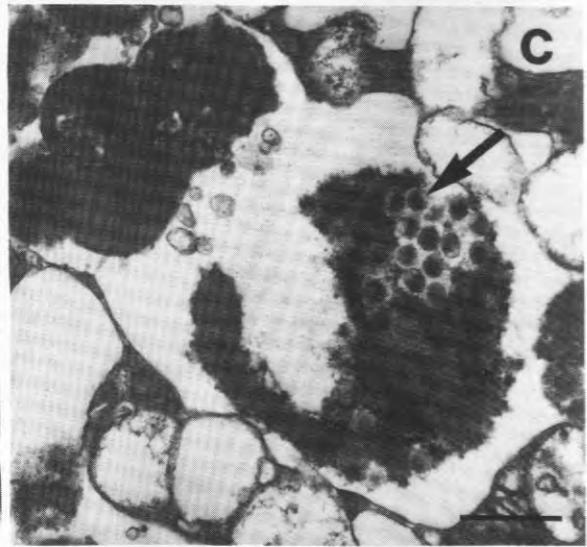
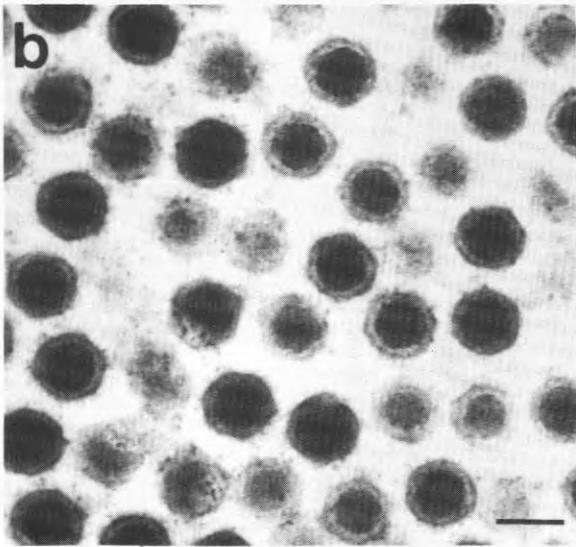
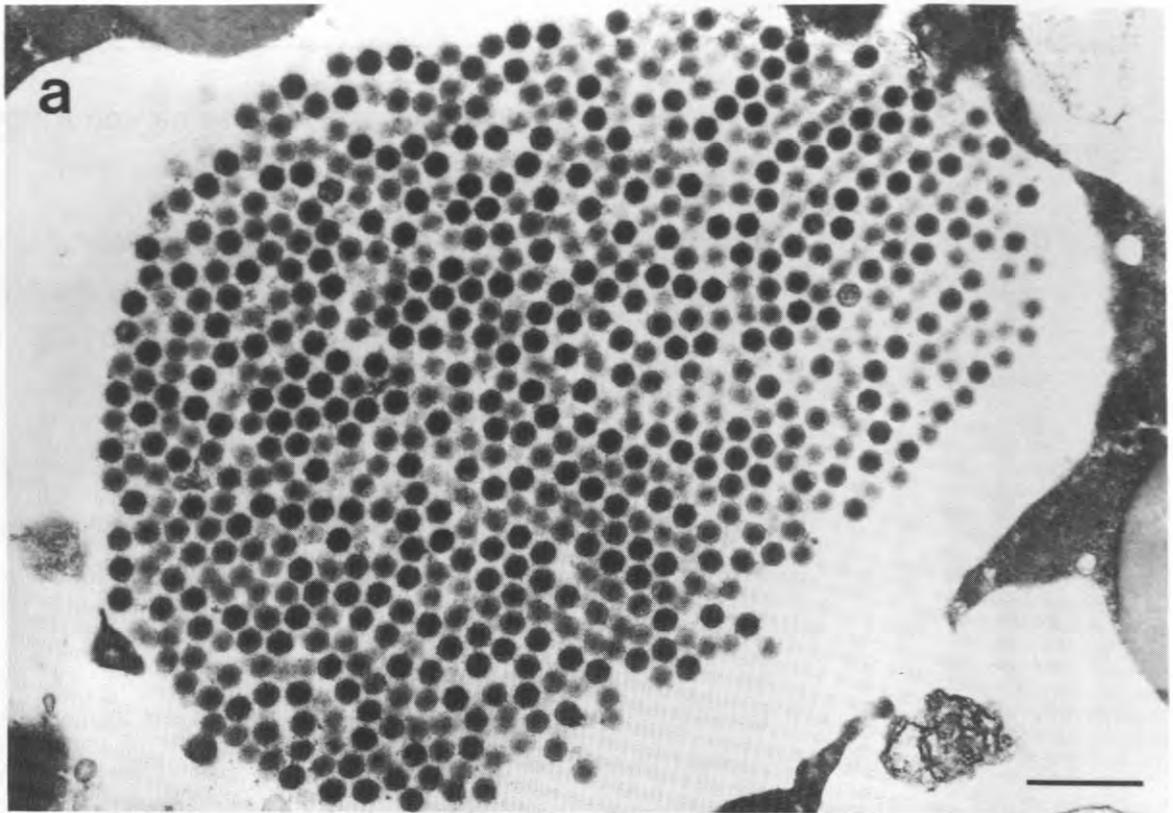
Skala= 1 $\mu$ m; 0,5 $\mu$ m

c),d) Bakterientyp 2. Die gramnegativen Zellen sind frei im Plasma junger Kammern zu finden. Sie enthalten osmiophile Polyphosphatgranula (Pfeile).

Skala= 2 $\mu$ m; 0,5 $\mu$ m

e),f) Bakterientyp 3. Die Aufnahmen zeigen gramnegative Bakterien im Längs- und Querschnitt. Sie sind frei im Plasma zu finden und enthalten auffällig viele Speichervesikel.

Skala= 0,5 $\mu$ m



**Tafel 30: TEM-Aufnahmen von virusähnlichen Partikeln infizierter Foraminiferen und Cytoplasmaübersicht einer nicht infizierten *Elphidium excavatum clavatum*.**

- a) Mikrokristalline Anordnung von Virenpartikeln im Plasma einer jungen Kammer.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- b) Detailaufnahme der hexagonalen Virenpartikel. Sie sind unbehüllt und haben einen ca. 65nm breiten, osmiophilen "Kern", der von einem inneren, hellen Kapsid umgeben ist.  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- c) Viruspartikel an Plasmakompartimenten (Pfeil).  
Skala= 0,5 $\mu$ m
- d) Plasmaquerschnitt im Überblick von nicht infizierten Individuen, mit isolierten Chloroplasten, Lipidvesikeln und Vakuolen.  
Skala= 2 $\mu$ m
- e) Plasmaquerschnitt im Überblick von infizierten Individuen, mit reduzierten Lipidvesikeln und starker Vakuolisierung.  
Skala=2 $\mu$ m

## 4. Diskussion

### 4.1. Methodenkritik

Die deskriptiv-morphologische Bearbeitung von Benthosforaminiferen erfordert eine adäquate Probennahme, um bis zur Fixierung die natürlichen Biotopbedingungen so wenig wie möglich zu verändern. Da dieser Anspruch mit den aktuellen Methoden nur zum Teil zu erfüllen ist, müssen die Schlußfolgerungen kritisch bewertet werden.

Von Beginn der Probennahme am Meeresboden, über Sieb- und Ausleseverfahren, bis hin zur Fixierung vergehen mindestens 3 Stunden. In dieser Zeitspanne können physiologische Prozesse ablaufen, die die Ultrastruktur so verändern, daß sie nicht mehr den natürlichen Lebenssituationen entspricht. Andererseits zeigen die gehälterten Foraminiferen, daß sie auch nach einer Störung in der Lage sind, hohe Stoffwechselleistungen zu erbringen. Dies führt zu dem Schluß, daß die Ergebnisse für Interpretationen der Foraminiferenbiologie brauchbar sind, aber nur unter Vorbehalt generelle Gültigkeit besitzen.

Die Probennahme ist durch den Einsatz des Multicorers gegenüber dem Großkastengreifer grundlegend verbessert worden. Schiffsbewegungen verspülen die Oberfläche des GKG's so stark, daß nicht mehr von der Erhaltung des natürlichen Biotops ausgegangen werden kann. Die epibenthische Foraminifere *Miliolinella vigilax* wurde bis 1 cm tief in das Sediment geschwemmt. Diese groben Störungen werden durch den Multicorer vermieden. Häufige Primärreaktionen der Foraminiferen auf Störungen ihrer Umwelt (Erschütterungen, Turbulenzen etc.) beginnen mit der Kontraktion des peripheren Plasmanetzes. Die Folge ist eine Konzentration des gesamten Protoplasten. Insofern ist fraglich, ob das Fehlen des "Plasmaschaumes" (feine Pseudopodien- und Filopodien-systeme in und vor der jüngsten Kammer) auf eine störungsinduzierte Kontraktion der Plasmaausläufer zurückzuführen ist, oder ob es sich um eine Stoffwechseladaptation an Phasen stark eingeschränkter Nahrungszufuhr handelt.

Die Verwendung der Binokular-Kühltisch Kombination (LINKE 1989) auf der METEOR Reise Nr.7 ermöglichte Auslesearbeiten bei Temperaturen um 2°C. Erwärmung über 6°C schädigt die Foraminiferen irreversibel; wegen beginnen-

der Autolyseprozesse scheiden sie für ultrastrukturelle Untersuchungen aus. Bei den Proben von der POSEIDON Expedition 141 wurde noch kein Kühltisch eingesetzt, sondern die Petrischalen mit den Foraminiferen von außen mit Seewassereis gekühlt. Die schlechtere Strukturhaltung von Membranen bei 4 Individuen von *Rupertina stabilis* und *Cibicides lobatulus* wird auf diese Temperaturschwankungen während der Sieb- und Auslesearbeiten zurückgeführt.

Die Ansprache von Foraminiferen als lebend wurde durch äußere Charakteristika, wie plasmagefärbtes Gehäuse (nicht erkennbar bei dickwandigen Gehäusen von *Pyrgo murrhina*, *Quinqueloculina seminula* und *Triloculina rotunda*), ausgeprägten Aperturstopfen und Plasmaausläufer vorgenommen. Diese Identifikation ist für physiologisch intakte Individuen unzureichend. Plasmafärbung kann durch eingespülte, bakterienbesiedelte Sedimentpartikel oder Metazoen im Gehäuse entstehen und ist kein eindeutiges Kennzeichen von lebendem Plasma. Aperturstopfen aus aggregierten Partikel kommen auch bei Individuen vor, die keine Nahrungspartikel aufnehmen und den Stoffwechsel reduziert haben. Bei diesen Tieren erfüllt der Stopfen offenbar eine Schutzfunktion, um die Gehäuseöffnung vor Parasiten und Räubern zu bewahren. Die Pseudopodien- und Filopodienausbildung ist ein guter Indikator für aktive Foraminiferen. Leider erhielten sich die Tiere bei den Ausleseverfahren nach der Probennahme nur selten soweit, daß sie Plasma-netze ausbildeten.

Der Individualzustand untersuchter Foraminiferen ist ein weiterer unbekannter Faktor in der Beurteilung des Protoplasten. Erlaubt die Komposition des Cytoplasmas (Nahrungsvakuolen, Lipidvesikel, Organellenausstattung) noch Rückschlüsse auf die stoffwechselphysiologischen Aktivitäten und Biotopbedingungen, so bleiben individuelle Merkmale wie Alter, Größe und Fortpflanzungsstadium meist unberücksichtigt.

Die Strukturhaltung des Cytoplasmas ist suboptimal, die besten Resultate wurden mit 2,5% Glutaraldehyd und anschließender  $\text{OsO}_4$  Fixierung erzielt. Vermutlich bildet das kompakte Karbonatgehäuse in Verbindung mit der IOL (Inner Organic Lining) eine Barriere, die das Eindringen des Fixans stark verlangsamt. Inkubationszeiten bis zu 48h in EDTA zur Auflösung des Karbonatgehäuses sind einer idealen Strukturhaltung ebenfalls abträglich. Des weiteren kann davon ausgegangen werden, daß der rasche Druckabfall bei der Probennahme ohne *in situ* Fixierung ultrastrukturelle Modifikationen verursacht.

So wird von *Paramecium sp.* bei 100-250bar Druck eine Veränderung der Cilienbewegung beschrieben, die durch Verschiebung der  $\text{Ca}^{2+}$ -Ionenkonzentration verursacht wird (OTTER et al. 1987). Im umgekehrten Fall ist anzunehmen, daß die druckadaptierten Foraminiferen der Tiefsee durch die Probennahme ohne Dekompression geschädigt werden. Davon wären bei einer Veränderung der Ionenkonzentrationen alle mit Mikrotubuli assoziierten Strukturen betroffen, die die Hauptteile des Zellgerüsts bilden.

Trotz aller methodischen Schwierigkeiten hat sich gezeigt, daß die Nahrungspartikel von der Aufnahme bis zur Abgabe im Foraminiferencytoplasma ultrastrukturell verfolgt werden können. Die Elektronenmikroskopie ist somit eine geeignete Methode, um natürliche Nahrungssituationen von Foraminiferen zu charakterisieren.

Die Erhaltungszustände der Makrofauna aus den Agassiztrawlfängen sind durch den Wasserstaudruck im Steert während der Schlepp- und Hievzeiten wesentlich schlechter, verglichen mit den Proben aus dem Großkastengreifer. Besonders Asteroiden und Ophiuriden weisen Extremitätenverluste, sowie geöffnete und ausgestülpte Gastralräume auf. Soweit die Probenanzahl das Aussortieren von stark geschädigtem Material zuließ, wurden nur Tiere mit weitgehend geschlossenen Gastralräumen in den Auswertungen berücksichtigt. Dabei ist denkbar, daß Tiere mit geschlossenen Gastralräumen bereits zum Zeitpunkt der Auswertung Gastralrinne ausgefüllt haben können.

## 4.2. Räuber und Parasiten

### 4.2.1. Räuber

Die Foraminiferen nehmen durch ihre Verbreitung und Biomasse eine wichtige Rolle als potentielle Nahrungsquelle für andere benthische Organismen ein. Eine Vielzahl von Tiergruppen sind als Konsumenten von Foraminiferen beschrieben worden (Tabelle 6). Hierbei muß zwischen Detritus- bzw. Sedimentfressern, die nur zufällig Foraminiferen ingestieren, und selektiven Räufern, die sogar auf bestimmte Arten spezialisiert sind (BILYARD 1974), unterschieden werden. Zu ersteren zählt die detritivore Makrofauna, zu letzteren kleine Organismen, die ihre Ernährungsbedürfnisse mit einzelnen Foraminiferen befriedigen können. Juvenile Makrofauna kann gleichfalls zu selektiven Foraminiferen-

räubern gehören und später im Adultstadium zu anderen Futterquellen übergehen, wie der Flachwassergastropode *Olivella biplicata* (HICKMAN und LIPPS 1983). Hoher Fraßdruck durch viele unselektive Räuber kann die Foraminiferenpopulation stark reduzieren (CHRISTIANSEN 1958).

**Tabelle 6:**  
Räuber von Foraminiferen

Foraminifera	<i>Spiculosphon radiata</i>	Christiansen (1964)
Nematoda		Sliter (1971)
Sipunculida	<i>Phascolion cryptus</i>	Buzas und Carle (1979)
Scaphopoda		Bilyard (1974)
Polychaeta	<i>Cirratulidae</i>	Buzas und Carle (1979)
Gastropoda	<i>Olivella biplicata</i>	Hickman und Lipps (1983)
	<i>Philine alata</i>	Brand und Lipps (1982)
	<i>Philine orientalis</i>	Taylor (1980)
	<i>Retusa obtusa</i>	Berry (1988)
Isopoda	<i>Ilyarachna abyssorum</i>	Wilson und Thistle (1985)
Cirripedia	<i>Balanus crenatus</i>	Glasstetter und Senn (1985)
Decapoda	<i>Penaeus merguensis</i>	Moriarty und Barclay (1981)
		Chong und Sasekumar (1981)
Asteroidea	<i>Crago vulgaris</i>	Myers (1943)
	<i>Thoraster cylindratus</i>	Briggs (1985)
	<i>Styracaster horridus</i>	Briggs (1985)
Holothuroidea	<i>Psychropotes semperiana</i>	Briggs (1985)
Pisces	<i>Gobionellus boleosoma</i>	Carle und Hastings (1982)
	<i>Eucinostomus gula</i>	Kerschner et al. (1985)

Die Ergebnisse der Makrofauna-Untersuchung zeigen, daß mit Ausnahme von Sipunculiden alle der Gruppe unselektiver Foraminiferenräubern zuzurechnen sind. Die Asteroidea haben mit bis zu 37 ingestierten Foraminiferen pro Individuum die höchsten Werte überhaupt. Diese Zahlen sind sicherlich noch zu niedrig, weil die Gastralräume vor der Fixierung geöffnet waren und daher Verluste der Mageninhalte nicht auszuschließen sind. Gegen eine selektive Ernährungsweise spricht die Größe der Asteroidea und Ophiuriden, für deren Stoffwechsel einzelne Foraminiferen nicht genügen, sowie die Menge anderer

Nahrungspartikel und die gleiche Anzahl benthischer und planktischer Foraminiferen im Magen. Das genaue Verhältnis von benthischen zu planktischen Foraminiferen im Sediment des Vöring-Plateaus ist nicht bekannt. Es ist anzunehmen, daß selektive Räuber benthische Foraminiferen mit plasmagefüllten Gehäusen den bereits abgebauten oder leeren planktischen Foraminiferen vorziehen (BOLTOVSKOY und LENA 1970).

NAUEN (1978) geht bei einem mittelgroßen *Asterias rubens* (50g Naßgewicht) von einem täglichen Bedarf in Höhe 1% des Körpergewichtes aus. Das bedeutet, er müßte täglich 50 000 bis 100 000 Foraminiferen (5-10µg Naßgewicht pro Foraminifere; THOMSEN 1989) fressen, um seine Nahrungsansprüche mit Foraminiferen allein zu befriedigen. Daraus folgt, daß die Makrofauna pro Zeiteinheit nicht genug Nahrung aufnehmen kann, wenn sie ausschließlich kleine Meiofaunaorganismen suchen, jagen und fressen muß (GERLACH 1978).

Bei Sipunculiden ist die selektive Ernährungsweise mit Foraminiferen als Nahrung allein günstiger. Die Biomasse einzelner Sipunculiden beträgt zwischen 1,4 und 28mg Naßgewicht (errechnet nach ROMERO-WETZEL 1987; 1989). Die durchschnittliche Anzahl ingestierter Foraminiferen liegt mit 33 in der erforderlichen Größenordnung des Nahrungsbedarfs. ROMERO-WETZEL (1989) fand 268 bis 11 000 Gänge pro m<sup>2</sup>, wobei einem Individuum ca. 30 Gänge zuzuordnen sind und errechnete, daß bei den höchsten Siedlungsdichten die gesamte Oberfläche als Einzugsgebiet für Nahrung genutzt werden könnte.

Die Zahl der von *Nephasoma sp.* ingestierten benthischen Foraminiferen ist um den Faktor 3 höher als die Zahl planktischer Foraminiferen. Dies deutet auf eine aktive Selektion nach plasmagefüllten Foraminiferen, die eine hochwertige Nahrungsquelle darstellen. Bei dem Sipunculiden *Nephasoma nicolasi* wurde 48% organisches Material im Darm nachgewiesen, gegenüber 8,6% im umgebenden Sediment, was gleichfalls für selektive Nahrungsaufnahme hochwertigen Futtermaterials spricht (THOMPSON 1980).

Als weitere selektive Foraminiferenräuber sind Scaphopoden beschrieben worden (BILYARD 1974; DAVIES 1988). An den bearbeiteten Stationen wurde nur eine leere Scaphopodenschale gefunden, so daß diese Beobachtungen nicht bestätigt und ergänzt werden können.

#### 4.2.2. Parasiten

Die Unterscheidung zwischen Räuber und Parasiten ist bei Foraminiferen problematisch. Es ist nicht klar, ob zum Beispiel Nematoden im Gehäuse kalkschaliger Foraminiferen nur Teile vom Wirtsplasma fressen (Parasit), oder die Foraminiferen abtöten (Räuber). GOODAY (1984) hat die Gehäuse von mehr als 16000 Foraminiferen auf Metazoenbesiedelung untersucht. Der Hauptteil der Gehäusebewohner von agglutinierten Foraminiferen sind Sipunculiden, gefolgt von Nematoden, Polychaeten, harpacticoiden Copepoden, Isopoden, Amphipoden, Tanaidaceen und Hydroiden. Die meisten Gehäuse enthalten kein Foraminiferencytoplasma, daraus folgerte GOODAY (1984), daß die Gehäuse nur zum Schutz aufgesucht werden.

Zur Differenzierung von Lebend- und Totfauna wird bei Foraminiferen Bengalrosa eingesetzt. Die Färbung von Gehäusen die leer erscheinen, kann sowohl durch bakterienbesiedeltes Sedimentmaterial und durch Restcytoplasma der Foraminiferen verursacht werden. Es ist anzunehmen, daß die Nematoden und andere Metazoen diese Nahrungsquellen nutzen.

Im Gehäuse von zwei *Pyrgo murrhina* sind Nematoden und Nematodeneier mikroskopiert worden. Es ist nicht sicher, ob Löcher in den Gehäusen vorhanden waren. Von 100 untersuchten Gehäusen sind 67 perforiert, aber nicht besiedelt. Die Durchmesser der Löcher sind variabel und messen von 20µm bis 100µm.

SLITER (1971) schließt von 3,7-14,3µm großen Löchern in bestimmten Gehäusearealen auf gezielt bohrende Nematoden. Die Löcher von bohrenden Gastropoden ist um das 10-fache höher, was die Vermutung von SLITER unterstützt die Nematoden seien die Verursacher der Gehäuseperforationen. Über den Mechanismus des Bohrens oder Dekalzifizierens der Foraminiferengehäuse durch die Nematoden werden keine Angaben gemacht.

Die Nematoden des Europäischen Nordmeers setzen sich vorwiegend aus Räubern, Sediment-, Episubstrat- und Aasfressern zusammen (JENSEN 1988). Vorrichtungen zum Bohren oder besondere Sekretdrüsen, die zur Auflösung des Gehäuses führen könnten, sind nicht bekannt (JENSEN pers. Mitt.). Wenn die Löcher von den Nematoden stammen, ist fraglich, wieso sie nicht die Aperturöffnung benutzen, um in das Gehäuse einzudringen. Bei lebenden

Foraminiferen ist es zum einen von der Lebensposition abhängig (epibenthische Foraminiferen haben die Apertur von der Sedimentoberfläche weg zum Partikelstrom orientiert) und von möglichen Maßnahmen der Foraminiferen gegen Parasitenbefall. Der Aperturstopfen bildet mit aggregierten Partikeln eine natürliche Barriere. Weiter ist anzunehmen, daß die adhäsiven Substanzen der Pseudopodien einen Nematoden ernsthaft gefährden könnten, verklebt und ingestiert zu werden. Sollten die Nematoden nur zum Schutz Foraminiferengehäuse aufsuchen (GOODAY 1984), so bietet sich die Besiedlung der zahlreichen leeren Gehäuse durch die Apertur an.

Die Ergebnisse lassen zwei Schlüsse zu. Entweder die Nematoden besiedeln leere Gehäuse und die Löcher stammen nicht von ihnen, oder Nematoden nutzen plasmagefüllte Foraminiferen als Nahrungsquelle und suchen sich einen Weg über dünnere Wandstrukturen oder Poren (SLITER 1971), um in das Gehäuseinnere vorzudringen. Die richtige Interpretation kann nur über den experimentellen Nachweis der Räuber-Beute Beziehungen zwischen Nematoden und Foraminiferen erfolgen.

Auf *Quinqueloculina sp.* aus der Nordsee sind ektobiontische Reste zu finden, die mit einem stielähnlichen Fortsatz die Karbonatwand durchdrungen haben. Ähnliche ektobiontische Organismen sind bei *Ammotium cassis* aus der Ostsee beobachtet worden (LINKE pers. Mitt.). Der eingedrungene Fortsatz deutet auf eine parasitische Funktion. Die direkten Konsequenzen für den Wirt sind unbekannt.

Viren sind im marinen Milieu in hohen Konzentrationen von bis zu  $5 \times 10^6$ - $15 \times 10^6 \times \text{ml}^{-1}$  zu finden (BERGH et al. 1989). Sie sind selten in Protozoen und bisher noch nicht in Foraminiferen mikroskopiert worden (LAUCKNER 1980). Bei zwei Individuen von *Elphidium excavatum clavatum* aus der Ostsee konnten virusähnliche Partikel identifiziert werden. Die morphologische Analyse des Durchmessers und das Vorkommen der typisch mikrokristallinen Anordnung weist auf eine Iridovirusinfektion (DEVAUCHELLE 1977; DEVAUCHELLE et al. 1985). Vorausgesetzt, das Plasma mit vielen Lipidvesikeln und wenig Vakuolen spiegelt einen besseren physiologischen Zustand wider, verglichen mit stark vakuolisiertem Plasma und reduzierten Lipidvesikeln, dann hat die Infektion cytopathologische Auswirkungen. Infizierte Foraminiferen haben nur 60% der Lipidvesikel und 31% mehr Vakuolen im Plasma, gegenüber nicht infizierten Foraminiferen. Ultrastrukturelle Veränderungen von Wirtszell-Lysosomen und

der Verlust der Inhalte als zelluläre Reaktion werden bei Fischen nach einer Virusinfektion beobachtet (LIVERSIDGE et al. 1985).

Die Zusammenhänge von cytopathologischen Effekten und Virusinfektionen müssen durch die begrenzte Anzahl von untersuchten Individuen und deren unbekanntem physiologischen Zustände zum Zeitpunkt der Fixierung kritisch erwogen werden. Die Tatsache der Virusinfestation mit Vermehrungsstadien in Foraminiferen ist davon unberührt und für die Diskussion der Virenverbreitung bzw. Transformation von grundsätzlicher Bedeutung. Weltweit leben Foraminiferen mit hohen Biomassewerten, die ein großes Vektorpotential für Viruskrankheiten darstellen. Ihre engen Nahrungsbeziehungen mit Bakterien und Metazoen unterstützen die Vermutung, sie können als mögliche Krankheitsüberträger für ein breites Artenspektrum dienen.

#### **4.3. Adaptionen an Lebensbedingungen verschiedener Biotope**

Saisonal bedingte vertikale Nahrungsschübe (Rice et al. 1986) erfordern Ausdauer in Zeiten eingeschränkter Nahrungszufuhr und flexible Reaktionsfähigkeit, um Nahrungskonkurrenten zuvorzukommen. Diese Voraussetzungen erfüllen die Foraminiferen durch sofortige Bereitstellung von Membranmaterial zur Phagozytose und durch kaltadaptive Enzym-Mechanismen. Starke Vakuolisierung und Abbau von Reservestoffen sind die stoffwechselphysiologischen Möglichkeiten, um Phasen geringerer Nahrungszufuhr zu überdauern. Die Vergleiche zwischen Sedimentfallenmaterial (Tafel 13) und aufgenommenen Nahrungspartikeln zeigen die unselektive Ingestion aller nutzbaren Kohlenstoffquellen, die durch längere Verweilzeiten im Plasma optimal ausgeschöpft werden (3.3.2.1.).

##### **4.3.1. Das Verhältnis von Peroxisomen zu Mitochondrien im Cytolplasma**

Das erhöhte Vorkommen von Peroxisomen bei endobenthischen Foraminiferen (*Pyrgo murrhina*, *Quinqueloculina seminula*, *Triloculina rotunda*), verbunden mit reduzierter Mitochondrienanzahl wird auf niedrige Sauerstoffkonzentrationen im Sediment und auf die peroxisomalen, biochemischen Funktionen zurückgeführt. Es wird davon ausgegangen, daß im Laufe der Evolution die Peroxisomen und ihre Funktionen durch die von Mitochondrien ersetzt worden sind (NYHOLM

und NYHOLM 1975). Diese Interpretation stützt sich auf die Präsenz peroxisomaler Enzyme im Ciliaten *Tetrahymena pyriformis*, die am Krebs-Kornberg-Zyklus beteiligt sind (BAUDHUIN et al. 1965b), und auf die Tatsache, daß in Pflanzenzellen alle Enzyme dieses Zyklus in Peroxisomen vorkommen (BREIDENBACH und BEEVERS 1967). So wird der Ablauf der Glykolyse in sauerstoffarmen Sedimenten auf die enzymatische Ausstattung der Peroxisomen zurückgeführt, die zur kompletten Glykolyse fähig sind (BAUDHUIN 1972), und das Fehlen der Mitochondrien erklären. ANDERSON und TUNTIVATE-CHOY (1984) beschreiben in planktischen Foraminiferen und Radiolarien dichte Assoziationen von Mitochondrien und Peroxisomengruppen und leiten daraus evolutionsphysiologische Verknüpfungen ab. Verschiedene Evolutionsstufen werden durch das Verhältnis Peroxisomen zu Mitochondrien angedeutet, wobei vielen Mitochondrien und wenig Peroxisomen im Plasma eine höhere Evolutionsstufe zugeordnet wird (NYHOLM und NYHOLM 1975). Folgt man dieser Argumentation, so bedeutet es für endobenthische Foraminiferen mit vielen Peroxisomen ein niedrigeres Entwicklungsniveau, verglichen mit epibenthischen Arten, die vorwiegend Mitochondrien besitzen.

#### 4.3.2. Optimierung des Nahrungserwerbes durch epibenthische Lebensweise

Die Optimierung des Nahrungserwerbes bildet die Grundlage für eine erfolgreiche Existenz benthischer Foraminiferen. Dies wird durch verschiedene Methoden, wie verbesserte Fangeffizienz (Schwammnadeln bei *Rupertina stabilis*, agglutinierte Röhre bei *Miliolinella vigilax*) und durch Besiedlung epibenthischer Substrate erreicht. Von sessilen Organismen ist die Foraminiferenbesiedelung schon bekannt. So werden epibiontische Foraminiferen auf Algen (ATKINSON 1970), Hydroiden (DOBSON und HAYNES 1973), Brachiopoden (ZIMWALT und DELACA 1980) und Bivalviern (KORRINGA 1951) beschrieben. Weitere Vorteile für die Nahrungsaufnahme und Verbreitung der Foraminiferenarten entstehen bei der Nutzung mobiler Substrate (LIPPS 1983). Solche Epizönosen sind von *Cibicides lobatulus* auf Isopoden (MOORE 1985) und *Cibicidoides wuellerstorfi* auf Pantopodenextremitäten (LINKE 1989) beschrieben worden. Eine extreme Form epibenthischer Besiedlung zeigt das Festheften von *Cibicidoides wuellerstorfi* und *Discanomalina* sp. an den Lateralsetae und Dorsalelythren eines erranten Polychaeten (Aphroditidae). Die Nutzung des lebenden Transportmittels ist kein Einzelfall, denn über 50% der Borsten sind mit

einer oder mehreren Foraminiferen besiedelt (Tafel 23). Der Polychaet selbst ist allesfressend und lebt räuberisch auf und in der obersten Sedimentschicht. Die Foraminiferen erhalten durch die Wühltätigkeit Zugriff auf resuspendierte Partikel. Die Besiedlung dieses Lebenssubstrates setzt für Foraminiferen Erkennungsmechanismen, rasche Migration und Sekretbildung zum Festheften voraus. Teilweise sind sie an zu dünne Borsten geheftet, so daß zur Stabilisierung eine weitere Borste benutzt wird. Andere untersuchte Makrofaunaorganismen wie Asteroideen und Ophiuriden sind nicht von Foraminiferen besiedelt. Vermutlich unterbinden die zur Selbstreinigung und Fortbewegung eingesetzten Pedicellarien und Ambulacralfüßchen das Festheften von Foraminiferen.

#### 4.3.3. Lebensgemeinschaften mit Bakterien und isolierten Chloroplasten

Eine Anpassung besonderer Art ist bei vorwiegend endobenthischen Foraminiferen die Nutzung von Bakterien oder ihrer Assimilate. Bei den Foraminiferen *Pyrgo murrhina*, *Quinqueloculina seminula* und *Rosalina globularis* haben die Bakterien im Plasma vergrößerte Genome im Verhältnis zum übrigen Zellvolumen. Dies deutet auf parasitische oder symbiotische Funktion (HIRSCH pers. Mitt.). Parasitismus ist bis auf wenige Individuen von *Pyrgo murrhina* auszuschließen, weil das Plasma keine Degenerationserscheinungen zeigt und sich die Bakterien in Digestionsvakuolen verschiedener Stadien befinden. Cytologisch intakte *Pyrgo murrhina* haben bis zu 3 Typen von Bakterien in den jüngsten Kammern. Die Häufigkeit der Bakterien, verbunden mit zahlreichen polymeren Ausscheidungsprodukten (Tafel 29b) unterstützt die Vermutung symbiotischer Funktion. Die Bakterien leben in einem konstanten Zellmilieu. Der Vorteil für die Foraminiferen liegt in der Verwertung von bakteriellen Stoffwechselprodukten oder der Bakterien selbst.

Isolierte Chloroplasten mit Thylakoidstapeln und Stärkegranula in allen Plasmabereichen von *Elphidium excavatum clavatum* deuten ebenfalls auf eine symbiotische Ernährungsweise. Bei planktischen und benthischen Foraminiferen aus der euphotischen Zone sind Symbionten weit verbreitet (HEMLEBEN et al. 1989; LEE 1980). Die Palette symbiotischer Algen reicht von Diatomeen über Chlorophyten, Rhodophyten und Dinoflagellaten, bis hin zu isolierten Chloroplasten (REIMER und LEE 1988). Die Vorteile dieser Lebensgemeinschaft liegen in der Schutzfunktion des Gehäuses und der Bereitstellung

von Nährstoffen für die Algen. Die Gehäuse können besondere Wandstrukturen aufweisen, um den Lichtbedürfnissen der Symbionten gerecht zu werden (HAYNES 1965). Die Nahrungsbedürfnisse der Foraminiferen werden ganz oder zum Teil durch die Endosymbionten gedeckt (McENERY und LEE 1981). Es können die Stoffwechselprodukte oder die Symbionten selbst genutzt werden. Des weiteren verbessert die Anwesenheit symbiontischer Algen die Kalzifikationsrate, so daß Foraminiferen zum Aufbau von Riffen die gleiche Menge Kalziumkarbonat liefern können, wie Korallenpolypen (HALLOCK 1981). Bemerkenswert ist das Vorkommen von isolierten Chloroplasten in *Elphidium excavatum clavatum* aus 19 m Wassertiefe der Kieler Bucht mit stark reduzierten Lichtverhältnissen, im Vergleich zu den Lichtverhältnissen tropischer Flachwasserformen wie *Heterostegina depressa* (LEUTENEGGER 1983). Die symbiontische Funktion ist nicht direkt bewiesen worden, sondern stützt sich bei *E. excavatum clavatum* auf ultrastrukturelle Ergebnisse:

- Es finden sich keine Nahrungsvakuolen im Plasma, dennoch deutet die hohe Anzahl von Lipidvesikeln auf einen guten Ernährungszustand. Bei Foraminiferen ohne Symbionten dominieren im Sommer (Probennahme Ende Juni) volle Nahrungsvakuolen mit Diatomeen und Zooplanktonresten im Plasma. Vermutlich erfüllen die isolierten Chloroplasten mit ihren Assimilaten die Nahrungsanforderungen von *E. excavatum clavatum*.
- Ein Hauptargument für die Symbiontentese sind die gleichen physiologischen Zustände der Chloroplasten. Die Anordnung der Thylakoidstapel mit Stärkegranula entspricht in keinem Fall Verdauungs- oder Degenerationsstadien, wie sie bei ingestierten Algen mit Chloroplasten in *Miliolinella vigilax* von der Antarktisstation beobachtet wurden.

Gegen eine symbiontische Funktion ist die Beobachtung, daß die Chloroplasten im Cytoplasma ungerichtet verteilt sind. Selbst tropische Foraminiferen wie *Amphistegina lessonii* positionieren die symbiontischen Diatomeen unmittelbar an den Poren, um ein Maximum an Lichtausbeute zu erzielen (LEUTENEGGER 1983). In einem Hälterungsexperiment von *E. excavatum clavatum* bei 48 stündiger Dunkelheit und einseitiger Beleuchtung konnte weder positiv phototaktisches Verhalten der Foraminiferen selbst, noch eine Ausrichtung der Chloroplasten an die Gehäuseperipherie beobachtet werden.

Die Erkennungsschritte für mögliche Endosymbionten sind von CAVALIER-SMITH und LEE (1985) ausführlich diskutiert worden. Nach dieser Modellvorstellung laufen folgende Prozesse ab:

Der potentielle Endosymbiont wird von einer phagosomalen Membran umschlossen. Diese Membran trägt lysosomenspezifische Rezeptoren, die im Normalfall die Lysosomen erkennen. Die Lysosomen fusionieren mit der Membran und bilden eine klassische Digestionsvakuole.

Der Vorgang unterbleibt in drei Fällen:

- Die phagosomale Membran reißt auf und der Endosymbiont trägt keine Rezeptoren für die Fusion mit den Lysosomen
- Die lysosomenspezifischen Rezeptoren werden inaktiviert
- Die Verdauungsenzyme erfüllen ihre Funktion nicht

Die Fähigkeit der Foraminiferen, Bakterien, Algen oder deren Chloroplasten zu erkennen und zu nutzen, ist eine grundlegende Ergänzung der Ernährungsbiologie.

#### **4.3.4. Reaktionen der Foraminiferen auf einen simulierten Sedimentationseintrag**

Die Adaptionen der Foraminiferen an Lebensräume, die von saisonalen Nahrungsschüben geprägt sind, zeigen sich morphologisch in Plasmadifferenzierungen und physiologisch in flexiblen Leistungen der Organellen. Dies kann nicht nur aus ultrastrukturellen Untersuchungen von Foraminiferen aus verschiedenen Biotopen und Jahreszeiten gefolgert werden, sondern wurde durch ein Hälterungsexperiment nachgewiesen (3.6.2.). Die gefütterte Menge von  $1,1 \text{ g Cm}^{-2}$  liegt im Größenbereich des natürlichen Sedimentationseintrages (GRAF 1989). Resultat des Hälterungsexperimentes vom Vöring-Plateau ist die Akzeptanz und Verdauung der angebotenen Nahrung bei allen untersuchten Foraminiferenarten. Die Hälterung scheint das Umfeld der Foraminiferen nicht gestört zu haben, denn die Foraminiferen am Tag der Probennahme zeigen die gleiche Plasmazusammensetzung wie 4 Tage später die Foraminiferen am Tag der Fütterung .

Endobenthische Foraminiferen reagieren mit einer Zeitverzögerung von weniger als 3 Tagen auf die Fütterung. Dann werden Nahrungspartikel in das Plasma aufgenommen, die im natürlichen Biotop nur von epibenthisch lebenden Foraminiferen ingestiert werden. So zeigt *Pyrgo murrhina* im Plasma die Aufnahme von Muskelgewebeteilen (vermutlich von den gefütterten Copepoden) und von nicht verwertbaren Produkten, die als Kristalle ausgeschieden werden. Diese Kristallbildungen (Lithosomen) sind typisch für

Foraminiferen, deren Nahrung hauptsächlich aus Copepoden besteht (HAUSMANN 1985). Nach 10 Tagen ist die Anzahl der neugebildeten Nahrungsvakuolen reduziert, was auf die Verwertung des Futters hinweist. Von planktischen Foraminiferen aus tropischen Gewässern werden bei *Globigerinoides sacculifer* Verdauungszeiten für einen Copepoden zwischen 26h (SPINDLER et al. 1984) und 3,3 Tagen (CARON und BE 1984) angegeben. Vergleicht man diese Verdauungszeiten mit der gesamten Futterverwertung im Experiment nach 10 Tagen, so kann man von einer natürlichen Reaktion der Foraminiferen auf den simulierten Futtereintrag ausgehen. Physiologische Stoffwechsellmessungen an isolierten Foraminiferen zeigen einen Tag nach der Fütterung einen signifikanten Anstieg der ETS-Aktivität und nach 3 Tagen höhere ATP- Gehalte, verglichen mit der ungefütterten Kontrolle (LINKE 1989). Nach insgesamt 10 Tagen erreichen die ATP- Werte das Niveau der Kontrolle. Dies bedeutet, daß das Futter bereits komplett verwertet ist. Aus den Ergebnissen ist die rasche Mobilisierung des Stoffwechsels auf den Nahrungseintrag abzuleiten. Das Auftreten von Aktivitätsspitzenwerten wird auf die ungleiche Verteilung des Futters zurückgeführt, wodurch einzelne Foraminiferen bevorteilt werden. Am Tiefseeboden kommt es zu ähnlichen heterogenen Partikelverteilungen des sedimentierten Materials (LAMPITT 1985).

#### 4.4. Nahrungsspektren der Foraminiferen

Die ultrastrukturellen Ergebnisse der Nahrungsvakuolenanalyse von Foraminiferen verschiedener Biotope zeigen, daß die Nahrungswahl primär durch die Verfügbarkeit von Nahrungspartikeln bestimmt wird. Die Verfügbarkeit wiederum hängt von biotischen und abiotischen Faktoren ab. Die Wasserströmungen mit definierten Temperatur- und Salzgehaltsverhältnissen und mit charakteristischen Planktongemeinschaften bestimmen im wesentlichen Qualität und Quantität des vertikalen Partikelflusses. Dies bedeutet jedoch nicht, daß das sedimentierende Material die Zusammensetzung und Verteilung der Planktonorganismen in den oberen Wasserschichten reflektieren muß (BATHMANN et al. 1987, 1990). Selektives Fraßverhalten in der euphotischen Zone und Unterschiede in der Abbaubarkeit von Nahrungsorganismen führen zu verstärkten (Diatomeenschalen) oder abgeschwächten (Mikroflagellaten) Signalen im vertikalen Partikelfluß.



### Die Bedeutung hydrographischer Verhältnisse für das Nahrungsspektrum

Es unterscheiden sich die Nahrungsvakuoleninhalte von Foraminiferen des Vöring-Plateaus völlig von Foraminiferen der Ostgrönlandstromstationen. Über das Vöring-Plateau strömt warmes atlantisches Wasser des Norwegenstromes zum Nordkap und nach Spitzbergen, während die Ostgrönlandstromstationen von kalten, arktischen Wassermassen und deren Dynamik beeinflusst werden. Die Foraminiferen (epibenthische Arten ausgenommen) des Vöring-Plateaus zeigen stark abgebaute Nahrungspartikel auch in neu gebildeten Verdauungsvakuolen. Aufgrund der eisbedingten Verzögerung der Phytoplanktonblüte und der damit späteren Sedimentation weist das Plasma von Foraminiferen der Ostgrönlandstromstationen (26/27) zahlreiche Nahrungsvakuolen mit frisch ingestierten Diatomeen auf. Dies bedeutet weiter, daß der vertikale Partikelfluß nicht nur von der typischen Planktonzusammensetzung abhängt, sondern einer saisonal gesteuerten Varianz unterliegt. Hohe Sedimentationsraten, die mit dem Zusammenbruch der Phytoplanktonpopulation einsetzen sind auf wenige Monate des Jahres beschränkt (BILLET et al. 1983). In dieser Zeit müssen auf der Sedimentoberfläche oder im Sediment lebende Arten, die indirekt auf die Nutzung des vertikalen Partikelflusses angewiesen sind, wie *Quinqueloculina seminula*, *Triloculina rotunda*, *Pyrgo murrhina* und *Melonis zaandami*, ihren Metabolismus auf energiezehrende Prozesse (Wachstum, Reproduktion und Reservestoffspeicherung) konzentrieren.

Die Quantität der sedimentierenden Partikel wird durch die zurückgelegte Strecke von der Wasseroberfläche bis zum Meeresboden entscheidend beeinflusst. So führt der Zusammenbruch einer Phytoplanktonblüte im flachen Wasser der Kieler Bucht zu einem hochwertigeren Nahrungssignal am Boden (GRAF et al. 1983), verglichen mit mehrfach die Nahrungskette passierenden Partikeln, die den Boden des Vöring-Plateaus nach 1200m Wassersäule erreichen. Der Hauptabbau wird hier von coprophagen Copepoden geleistet, die ausgeschiedene Kotballen mit teilweise noch intakten Diatomeen wiederum zerkleinern und die Bakterienbesiedelung auf der peritrophen Membran der Kotballen nutzen (LAMPITT et al. 1989). Dieses von LAMPITT als coprophage und "coprohexe" bezeichnete Verhalten führt zur Oberflächenvergrößerung und bietet Bakterien weitere Möglichkeiten, die sedimentierenden Teile abzubauen.

Das Nahrungsspektrum epibenthischer Arten wie *Rupertina stabilis*, *Cibicides lobatulus*, *Cibicidoides wuellerstorfi* und *Miliolinella vigilax*, erweitert sich durch

die Nutzung des lateralen Partikelstromes (GRAF 1988, 1989). Die Größe dieser Komponente wird zum einen von der Strömungsgeschwindigkeit und zum anderen von der Topographie des Meeresbodens (Schelfränder, Kontinentalhänge, Kuppen und Täler) bestimmt. Hohe Strömungsgeschwindigkeiten des Bodenwassers wirken mechanisch auf die Resuspension und transportieren pro Zeiteinheit mehr potentielle Nahrungspartikel. Die Stellen starker Lateraladvektion werden durch geringere Mächtigkeiten des Holozäns dokumentiert (RUMOHR pers. Mitt.). Diese Zusammenhänge des erhöhten lateralen und verminderten vertikalen Partikelflusses zeigen sich in den Besiedlungsmustern hochspezialisierter Foraminiferen. So wurden 200 km nördlich des Vöring-Plateaus in 600-800m Wassertiefe Individuen von *Rupertina stabilis* mit einer Biomasse bis zu  $17,1 \text{ ng cm}^{-2}$  gefunden (LUTZE und ALTENBACH 1987). Diese Foraminifere benutzt Schwammnadeln, die sternförmig von der Apertur in den freien Wasserstrom gerichtet sind und das Pseudopodiennetz stabilisieren (ALTENBACH 1990). Durch diese Adaption wird die Oberflächenvergrößerung von Pseudo- und Filopodien ermöglicht, die ohne Schwammnadelstabilisierung dem lateralen Wasserstrom nicht widerstehen könnten. *Rupertina stabilis* repräsentiert über 40% der vorkommenden Foraminiferenarten (LUTZE und ALTENBACH 1987) in einer Lebensgemeinschaft mit vorwiegend dem gleichen Ernährungstyp ("Suspensionsfiltrierer"). Es handelt sich bei dieser Spezialanpassung um die analoge Entwicklung einer passiven Filtriereinrichtung, denn es wird kein Wasserstrom über metachronen Cilienschlag erzeugt, wie es bei aktiven Filtrierern (Porifera, Bivalvia) der Fall ist.

Die intensive Nutzung des Partikelstromes spiegelt sich in der Zusammensetzung der Vakuoleninhalte wider. So ist die epibenthische *Miliolinella vigilax* vom Vöring-Plateau ernährungsphysiologisch auf einem höheren Niveau, verglichen mit endobenthischen Arten wie *Quinqueloculina seminula* oder *Triloculina rotunda*. Die Hauptunterschiede bestehen in der Anzahl und dem qualitativen Inhalt der Nahrungsvakuolen, sowie der Menge an Reservestoffspeicherung. Während *Miliolinella vigilax* weitgehend intakte thecate Algen und Dinoflagellaten in Vakuolen aufweist, dominieren bei im Sediment lebenden Foraminiferen silikatische Reste, Bakterien und nicht identifizierte Strukturen. Reservestoffeinlagerungen in Form von Lipidvesikeln sind nur vereinzelt vorhanden. Von der Bildung immer neuer Vakuolen läßt sich ableiten, daß die endobenthischen Foraminiferen nicht im Stadium reduzierter Stoffwechselaktivität sind, sondern auch ein geringes Nahrungsangebot nutzen.

Es ist fraglich, wieso im Sediment lebende Arten nicht an die Oberfläche kommen, um sich den direkten Zugriff auf sedimentierende Partikel zu sichern. Ihre Gehäusemorphologie bietet keine Erklärung für den Verbleib im Sediment, vergleicht man die ähnlichen Baupläne von *Miliolinella vigilax* und *Quinqueloculina seminula*. Vermutlich gibt es eine weitere Nahrungsquelle, außerhalb von Sedimentationsereignissen, die in der Aufnahmemöglichkeit resuspendierter und gelöster organischer Stoffen besteht (FENCHEL 1987), wie sie von bakteriellen Destruenten zur Verfügung gestellt werden. Die Größe und Bedeutung dieser Ressource kann nicht direkt über Ultrastrukturanalysen erfasst werden, aber die kontinuierliche Stoffaufnahme außerhalb saisonaler Einträge unterstützt die Vermutung, daß solche Nahrungsnischen ausgenutzt werden.

In diesem Zusammenhang sind die Reaktionen der Foraminiferen auf den Futterimpuls von  $1,1 \text{ g C m}^{-2}$  im Hälterungsexperiment bemerkenswert. Endobenthische Foraminiferen verlassen mit geringer Zeitverzögerung gegenüber epibenthischen Foraminiferen ihr Habitat und kommen an die Oberfläche, um an der ungewöhnlich reichen Nahrungsquelle teilzuhaben. Es ist bekannt, daß nach der Frühjahrsblüte Phytodetritusmaterial aus der euphotischen Zone absinkt und für benthische Organismen eine hochwertige Kohlenstoffquelle bereitstellt (BILLET et al. 1983). GOODAY (1988) differenziert die Foraminiferen in opportunistische, spezialisierte Phytodetritusfresser wie Allogromiden und Rotaliden, gegenüber Saccamiden und Astrorhiziden, die im Sediment bleiben. Die den Phytodetritus besiedelnden Foraminiferen sind meist epibenthische Kalkschaler (im Sinne von auf der Sedimentoberfläche lebend) mit glatten, abgerundeten Gehäusen (KITAZATO 1988). Im Gegensatz dazu stehen die verzweigten und tubulär gebauten Astrorhiziden, die aufgrund komplexer Morphologie nur schwer beweglich und daher unfähig sind, große Phytodetritusaggregate zu besiedeln.

Diese natürlichen Beobachtungen aus dem Biotop, verbunden mit experimentellen Ergebnissen, verdeutlichen die rasche Reaktionsfähigkeit von Foraminiferen auf saisonale Sedimentationsereignisse hinsichtlich

- der Erkennung, Migration und Kolonisierung,
- der Stoffaufnahme und des Biomassewachstums,
- der Reproduktion,
- und der Reservestoffeinlagerung.

## Nahrungsspektren von Foraminiferen aus verschiedenen Biotopen.

**Tabelle 7:**

Nahrungsspektren einiger benthischer Foraminiferen

Spezies	Nahrung	Quelle
<i>Allogromia laticollaris</i>	Bakterien	Lengsfeld (1969)
	Algen, Diatomeen	Bowser et al. (1985)
<i>Astrammmina rara</i>	Gelöstes org. Material	Delaca (1986)
	Kl. benth. Metazoen	
<i>Bolivina doniezi</i>	<i>Nitzschia angularis</i>	Sliter (1970)
<i>Cylindrogullmia alba</i>	Bakterien	Nyholm und Nyholm (1975)
<i>Elphidium crispum</i>	Diatomeen,	Jepps (1942)
	Flagellaten,Eier,Cysten	Myers (1943)
<i>Globulimina affinis</i>	Detritus,Bakterien	Goldstein und Corliss (1985)
<i>Notodendrodes antarcticos</i>	Gelöstes org. Material	Delaca et al. (1981)
<i>Quinqueloculina lata</i>	Algen,Bakterien	Muller und Lee (1969)
<i>Quinqueloculina sp.</i>	Copepoden	Christiansen (1971)
<i>Rosalina leei</i>	Bakterien	Muller und Lee (1969)

Die Variationen der Nahrungspartikel sind bei *Ammotium cassis* und *Elphidium excavatum clavatum* aus der Ostsee ausgesprochen gering. Mit Ausnahme weniger silikatischer Reste von kleinwüchsigen Diatomeen sind keine Digestionsvakuolen zu finden. Die Probenahme vor der Planktonblüte und die vermutlich symbiontische Ernährung von *E. excavatum clavatum* erklären das Fehlen frisch ingestierter Partikel. Das Plasma von *A. cassis* besteht, neben Bereichen mit konzentrierten Organellen und spärlichen Lipidvesikel, hauptsächlich aus einem durch alle Kammern reichenden Vakuolensystem. Es handelt sich bei dieser Cytoplasmastruktur um eine "Ruhestellung" mit gedrosseltem Stoffwechsel. Die ultrastrukturellen Befunde zeigen, daß das Plasma in diesen saisonal geprägten Phasen durch enorme Vakuolisierung charakterisiert wird. Das Vakuolensystem bietet zwei Vorteile: Es garantiert die sofortige Bereitstellung des Membranmaterials zur Bildung von Digestionsvakuolen bei sprunghaft ansteigendem Nahrungsangebot und die Erhaltung des Zellvolumens zum Stofftransport.

*Quinqueloculina seminula* und *Triloculina rotunda* von den Nordseestationen zeigen ein außergewöhnlich kompaktes Plasma mit wenig Vakuolen, wie es sonst nur bei *Rupertina stabilis*, *Cibicidoides wuellerstorfi* und *Cibicides sp.* nach der Sommersedimentation zu finden war. Der physiologische Zustand ist, im Vergleich mit Foraminiferen vom Vöring-Plateau, ausgezeichnet. Die Organellenausstattung mit vielen Golgi-Apparaten und Mitochondrien sowie Reservestoffeinlagerungen in älteren Kammerbereichen läßt eigentlich aktive Protoplasten vermuten. Die hydrographischen Verhältnisse der Nordseestationen mit hohen Strömungsgeschwindigkeiten ( $1,5\text{ms}^{-1}$ ), geringen Wassertiefen (22-34m) und hohen Schwebstoff-Frachten, bedingt durch die Nähe der Elbmündung, weisen auf eine kontinuierliche, nährstoffreiche Versorgung hin. Unverständlich ist daher das Ausbleiben der Foraminiferenreaktion auf die experimentelle Fütterung mit dem Chlorophyten *Dunaliella bioculata*. Jebram (1984) fütterte *Myxotheca areneliga* und *Rotaliella heterocaryotica* erfolgreich mit *Dunaliella*-Kulturen. Es ist fraglich, ob die Foraminiferen aus dem natürlichen Biotop physiologisch intakt waren. Für einen "normalen" Zustand spricht die Gesamtkomposition des Cytoplasmas und der Nahrungsvakuolen. Der ausgeprägte Aperturstopfen ohne identifizierbare Nahrungspartikel, in Verbindung mit dem Fehlen von Pseudo- und Filopodien, erfüllt vermutlich eine reine Schutzfunktion für den Protoplasten und keine "Schleusenfunktion" für Nahrungspartikel. Die gleichen Stopfenbildungen bei abgestorbenen Foraminiferen unterstützen die Annahme einer physiologischen Schädigung unbekannter Art.

Die Überlegung, daß die Futteralgen in tieferliegende Sedimentschichten durch bioturbierende Organismen eingearbeitet wurden, bevor die Foraminiferen auf den Nahrungseintrag reagieren konnten, ist unwahrscheinlich. Verschiedene Autoren beschreiben die enorme Kolonisierungsgeschwindigkeit größerer Phytodetritusaggregate durch migrationsfähige Foraminiferen (GOODAY 1988; GOODAY und LAMBSHEAD 1989). Nach Abwägung der Ergebnisse bleibt die Folgerung, daß die Foraminiferen der Nordseestationen offensichtlich schon vor der Probennahme in ihrer natürlichen Lebensweise "gestört" waren. Diese Störung äußert sich in dem Fehlen der Pseudo- und Filopodien zwischen der Apertur und dem eigentlichen Plasma, fehlender Neubildung von Digestionsvakuolen und Reaktionsunfähigkeit auf reichhaltigen Nahrungseintrag.

Bei der tropischen Foraminifere *Rosalina globularis* wurden hauptsächlich kleine pennate Diatomeen und Cyanophyceen in Nahrungsvakuolen anstatt der erwarteten Symbionten mikroskopiert. Die günstigen Lichtverhältnisse im Aquarium würden Ernährung durch Symbionten zulassen. Das Fehlen der Symbionten deutet entweder auf das Fehlen der bevorzugten Algenarten, oder auf günstige Futterbedingungen durch die regelmäßige Fütterung hin. Die eingeschränkten Bedingungen im Aquarium, verbunden mit der Zugabe von Trockenfutter erlauben keine direkte Projektion auf die natürlichen Verhältnisse.

Die epibenthische Foraminifere *Miliolinella vigilax* aus der Weddell See zeigt eine andere Zusammensetzung der Nahrungsvakuoleninhalte, verglichen mit Individuen der gleichen Art vom Vöring-Plateau. Das Plasma ist wenig vakuolisiert; die Diatomeen und Dinoflagellaten sind frisch ingestiert. Bei *M. vigilax* vom Europäischen Nordmeer weisen die Nahrungspartikel bereits fortgeschrittene Abbaustadien auf. Die geringe Wassertiefe von nur 210m bei den Weddell See Proben ermöglicht die Sedimentation in 2-3 Tagen ( $100\text{-}150\text{md}^{-1}$  BILLET et al. 1983) und einen intensiven Nahrungsschub. Bei kurzen Sedimentationswegen durch die Wassersäule sinkt die Wahrscheinlichkeit für organische Partikel, mehrfach die Nahrungskette zu passieren.

In der Wassersäule der südöstlichen Weddell See dominieren Flagellaten und kleine Diatomeen, während an Stationen nahe der Schelfeiskante die Zahl größerer Diatomeen überwiegt (NÖTHIG und BODUNGEN 1989). In den Sedimentfallen (zwischen 80 und 380m Tiefe) finden sich runde, ellipsoide oder trianguläre Kotballen von 30-300 $\mu\text{m}$  Größe mit intakten Diatomeenketten, jedoch ohne Plasmahalt. Die Diatomeen und Dinoflagellaten in den Vakuolen von *M. vigilax* dokumentieren die Sedimentation von Planktonorganismen (Probenahme im September 1985). Im Februar 1985 wurden diese Planktonorganismen im Wasser nachgewiesen, während das Fallenmaterial ausschließlich Kotballen mit 0,6% POC insgesamt und 0,5% Kohlenstoff des Phytoplanktons, verglichen mit der Wassersäule darüber, enthält (NÖTHIG und BODUNGEN 1989). Solche niedrigen Sedimentationsraten von nur 1% des "standing stock" an Kotballen, die 10-90% der Gesamtsedimentation ausmachen, werden auch aus der Norwegischen See berichtet (BATHMANN et al. 1987). Diese unterschiedlichen Ergebnisse von spärlicher Kotballensedimentation auf der einen Seite und vollen Nahrungsvakuolen mit den häufigsten Planktonorganismen im Plasma von *M. vigilax* andererseits, verdeutlichen die ausgeprägt saisonal bedingte Zufuhr organischen Materials.

Die Strukturen mikroskopierter Nahrungspartikel im Cytoplasma der Foraminiferen vom Europäischen Nordmeer sind außerordentlich vielfältig. Bei den epibenthischen Arten *Rupertina stabilis* und *Cibicides lobatulus* vom Norwegischen Kontinentalhang enthalten die Nahrungsvakuolen häufig kleinwüchsige, pennate Diatomeen. In älteren Kammerbereichen werden über 50% des Plasmavolumens von Lipidvesikeln ausgefüllt. Die physiologischen Zustände der Foraminiferen (Probennahme im November) lassen auf eine Anpassung an kontinuierliche Nahrungszufuhr "mittlerer" Qualität schließen. Die energiezehrenden Stoffwechselprozesse der Reproduktion, des Kammerbaus und Wachstums sind vermutlich abgeschlossen und die Reservestoffeinlagerungen dienen zur Überbrückung von Nahrungsengpässen. Im Gegensatz dazu zeigen die Foraminiferen von den Vöring-Plateau Stationen ein differenzierteres Aussehen. Epibenthische Arten wie *Miliolinella vigilax*, *Cibicidoides wuellerstorfi* und *Cibicides sp.* enthalten vereinzelt Digestionsvakuolen mit einer breiten Palette ingestierter Nahrungspartikel und Reservestoffeinlagerungen (Probennahme im August). Im Plasma der endobenthischen Foraminiferen *Pyrgo murrhina* und *Melonis zaandami* sind bis auf wenige Ausnahmen nur silikatische Reste, Bakterien und eine geringe Anzahl Lipidvesikel. Diese Nahrungsspektren spiegeln, zusammen mit der Plasmakomposition, die typische Präsedimentationsphase wider. Die Beprobung einer fast identischen Station (Nr. 10/22) 11 Tage später zeigt im Plasma Nahrungsvakuolen mit coccalen Algen, Copepodenreste und Dinoflagellaten. Das Sedimentationsereignis stellt den Foraminiferen am Meeresboden hohe organische Einträge zur Verfügung. Die Reaktionen von *Triloculina sp.*, *Quinqueloculina seminula* und *Pyrgo murrhina* auf die Nahrungszufuhr läßt sich in der Plasmastruktur erkennen. Ausgeprägte Aperturstopfen, Pseudopodien- und Filopodiensysteme, sowie Digestions- und Egestionsvakuolen kennzeichnen die Aktivität auf den Partikelfluß.

Soweit die Ausbildung und Inhalte von Nahrungsvakuolen nicht nur den Zeitpunkt, sondern auch die Menge und Qualität einer Sedimentation reflektieren, ist der Zusammenbruch der Planktonpopulation von den Ostgrönlandstationen (Nr. 26/27) in seiner Intensität unübertroffen. Die Hauptkomponenten werden von 10-25µm großen, pennaten Diatomeen und Dinoflagellaten gebildet. Das Plasma von *Q. seminula* und *Triloculina sp.* ist bis an die Kapazitätsgrenze mit Digestionsvakuolen gefüllt. MYERS (1943) beschreibt bei *Peneroplis sp.* von einem Korallenriff, daß die Zooxanthellen und

Nahrungspartikel an Volumen und Masse das restliche Protoplasma übertreffen können. Mitochondrien und Golgi-Apparate sind auffällig zahlreich in den kompakten Plasmasträngen und deuten auf eine Höchstleistung des Stoffwechsels.

**Ultrastrukturelle Kennzeichen verschiedener Nahrungszustände**

Die ultrastrukturelle Analyse des Foraminiferencytoplasmas erlaubt anhand von charakteristischen Merkmalen die Zuordnung eines bestimmten Stoffwechselstadiums (Tabelle 8).

**Tabelle 8:**

Schema zur Einordnung ultrastruktureller Charakteristika des Foraminiferencytoplasmas in verschiedene physiologische Nahrungszustände.

	Nach einem Sedimentationsereignis	Kontinuierliche Partikelzufuhr	Vor einem Sedimentationsereignis
<b>Mündungsbereich</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Aperturstopfen und Pseudo-/Filopodien-systeme ausgeprägt</li> <li>- Nahrungspartikel identifizierbar</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Aperturstopfen mit Detritus verklebt</li> <li>- Pseudo-/Filopodien-systeme reduziert</li> <li>- Nahrungspartikel extrem klein</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Aperturstopfen reduziert</li> <li>- keine Pseudo-und Filopodien-systeme</li> <li>- Nahrungspartikel nicht identifizierbar</li> </ul>
<b>junger Kammerbereich</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Ingestions/ Digestions-vakuole häufig</li> <li>- identische Nahrungspartikel</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- große Vakuolen</li> <li>- wenig Nahrungsvak. mit schwer abbaubaren Materialien</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- extrem vakuolisiert</li> <li>- Plasma zurückgezogen</li> <li>- keine Ingestions-vakuolen</li> </ul>
<b>mittlerer Kammerbereich</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- wenige Digestions-vakuolen</li> <li>- einzelne Lipidvesikel</li> <li>- viele Organellen</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- viele verschiedene Partikel in Digestions-vakuolen</li> <li>- kaum Lipidvesikel</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- wenige Digestions-u. Egestionsvakuolen</li> <li>- Organellen reduziert</li> <li>- keine Lipidvesikel</li> </ul>
<b>älterer Kammerbereich</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Plasma komprimiert</li> <li>- kaum Vakuolen</li> <li>- bis über 50% Lipid-vesikel im Plasma</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Plasma komprimiert</li> <li>- stark vakuolisiert</li> <li>- einige Egestionsvak.</li> <li>- Lipidvesikel zw.10% u. 20% im Plasma</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>- riesige Vakuolen</li> <li>- Lipidvesikel unter 10% im Plasma</li> </ul>

So läßt das zahlreiche Vorkommen von Nahrungspartikeln im Aperturbereich und die Bildung der Ingestionsvakuolen in komprimierten Plasmasträngen der Pseudo- und Filopodien auf eine intensive Stoffaufnahme (z.B. nach Sedimentation einer Planktonblüte im Frühjahr) schließen. In jüngeren und mittleren Kammern sind in diesem Fall häufig Digestionsvakuolen mit gleichem Inhalt und zahlreiche Organellen zu finden. Die älteren Kammerbereiche

werden durch spärliche Vakuolisierung, komprimiertes Plasma und viele Lipideinlagerungen geprägt.

Die kontinuierliche Nahrungsversorgung außerhalb intensiver saisonaler Partikelflüsse zeichnet sich durch extrem kleine Detritusreste und nicht identifizierbare Bruchstücke im Aperturstופן aus. Die Pseudo- und Filopodien sind kontrahiert und transportieren nur wenig Partikel. Die Digestionsvakuolen enthalten Nahrungsreste, welche bis in mittlere Kammerbereiche auftreten. Das Plasma ist allgemein stark vakuolisiert und enthält Digestionsvakuolen mit schwer abbaubaren Materialien. Die Anzahl von Reservestoffen ist reduziert und nimmt ca. 10-20% der Schnittfläche auf der Ebene älterer Kammern ein. Auch in Phasen vor einem Sedimentationsereignis, in denen ein reduzierter Stoffwechsel nur durch Abbau von Reservestoffen aufrechterhalten werden kann, ist das Plasma aus den jüngsten Kammern zurückgezogen. Es sind keine Ingestionsvakuolen ausgebildet und nur vereinzelt Digestionsvakuolen mit Reststrukturen zu finden. Die Organellenausstattung ist spärlich und Lipid-vesikel kommen nur vereinzelt in älteren Kammern vor. Die Vakuolen nehmen den Hauptteil des Plasmas ein.

#### 4.5. Ernährungsbiologie

Die ermittelten Nahrungsspektren lassen auf die Ingestion verschiedener Materialien und Partikel schließen. Die trophischen Beziehungen spannen sich von der Aufnahme gelöster organischer Substanzen, über herbivore, carnivore, symbiontische bis hin zu omnivoren Ernährungsmodi. Direkte Nutzung gelöster organischer Substanzen ist bei *Notodendrodes antarcticos* aus einer oligotrophen Umgebung des McMurdo Sounds nachgewiesen worden (DELACA et al. 1980; DELACA 1982). Ausschließlich herbivore Ernährung ist von *Rosalina globularis* beschrieben (SLITER 1965), während carnivore Ernährung bei vielen Foraminiferenarten vorkommt (BOLTOVSKY und WRIGHT 1976). Die meisten Foraminiferen sind opportunistisch und nutzen alle Nahrungsquellen, die sich in ihrem Habitat bieten (LIPPS 1983). Mit der Nutzung verschiedener Nahrungsquellen sind morphologische und physiologische Voraussetzungen verknüpft, die die Stoffaufnahme erst ermöglichen. Diese variantenreichen Ernährungsmechanismen basieren alle auf direktem Kontakt der Zelloberfläche mit potentiellen Nahrungspartikel (FENCHEL 1987). Das Prinzip ist in vielerlei Hinsicht optimiert und den

Erfordernissen der Mikrohabitate angepasst worden. Der erste Schritt ist die Vergrößerung der Zelloberfläche, um pro Volumeneinheit Plasma ausreichende "Fangkapazität" zur Verfügung zu haben. Diese Oberflächenvergrößerung wird durch Pseudopodien- und Filopodiensysteme realisiert und ist auf den Bereich der Apertur beschränkt, denn die Porenöffnungen fungieren nicht als Schleusen für Plasmaausläufer (LEUTENEGGER und HANSEN 1979).

Der zweite Schritt ist die Maximierung der Fangeffizienz, ohne das externe Plasmanetz zu gefährden. Dazu werden von *R. stabilis* (LUTZE und ALTENBACH 1987; ALTENBACH 1990) und *Discanomalina* sp. Schwammspiculae als tragende Gerüstkonstruktion für die Aufspannung von Pseudopodien- und Filopodiennetzen benutzt. Vermutlich selbst sekretierte Kalzitnadeln werden weiter von *Carterina spiculotesta* eingesetzt, um Plasmaausläufer zu schützen (DEUTSCH und LIPPS 1966). In Analogie dazu übernehmen auf die Oberfläche des peripheren Plasmanetzes agglutinierte Partikel bei *Cibicides* sp. die potentielle Schutzfunktion (NYHOLM 1961).

Obengenannte Mechanismen und Anpassungen im Nahrungserwerb beziehen sich im wesentlichen auf sessile, wenig migrationsfähige Arten. Foraminiferen, die indirekt von Partikelströmungen abhängen und hohe motile Aktivität besitzen, sind nicht auf maximale Oberflächen zum Nahrungserwerb angewiesen. Vielmehr ist hier der "Fangerfolg" gegen den Energieaufwand durch die Jagd zu rechnen und dieser ist primär von der Beutegröße abhängig. FENCHEL (1987) beschreibt bei Ciliaten die Dominanz von "raptorial feeding", wenn das Größenverhältnis zwischen Beute und Räuber 0,1 überschreitet. Bei kleineren Nahrungsorganismen wird "filter feeding" als effizientere Fangtechnik angewendet. Setzt man bei schwammnadeltragenden Foraminiferen einen kontinuierlichen Wasserstrom voraus, so ist diese Ernährungsform, hinsichtlich des Nahrungserwerbes, mit der aktiver Filtrierer vergleichbar.

Die Ergebnisse der Bakterienaufnahme bei *Pyrgo murrhina* scheinen diese Beobachtungen zu ergänzen. Bakterien sind um den Faktor 3 kleiner, verglichen mit Diatomeen oder Flagellaten. Bei *Pyrgo murrhina* liegt jedoch der "raptorial feeding" Ernährungstyp vor, obwohl die Bakterien zu den kleinsten aufgenommenen Partikel generell gehören. Das Problem dieser Ernährung ist die Diskrepanz zwischen dem Energieverlust durch die Fangtechnik, gegenüber dem Energiegewinn durch die Nahrung selbst.

Nach obengenanntem Zusammenhang zwischen Größe der Beute und Größe des Räubers würde sich die Nutzung der Bakterien durch Foraminiferen aus

zwei Gründen ausschließen. Einmal ist im Sediment das energiesparende, passive "filter feeding" nicht anwendbar und zum anderen das "raptorial feeding" im Vergleich zum Fangergebnis, aufgrund der geringen Bakteriengröße ungenügend. Das Plasma von verschiedenen *Pyrgo murrhina* Individuen zeigt gegenüber dem Plasma von *Quinqueloculina seminula* und *Triloculina sp.* physiologisch vergleichbare Ernährungszustände. Daraus ergibt sich die Folgerung, daß die verfügbare Menge an Bakterien die Nutzung über die weniger effektive Fangtechnik ermöglicht. Denkbar wäre "gardening" von Bakterien durch ein günstiges Milieu in jungen Kammerbereichen, oder die symbiontische Nutzung im Plasma direkt.

Bei allen untersuchten Foraminiferen übernehmen die Pseudo- und Filopodien die Hauptaufgabe der Stoffaufnahme. Adhäsive Substanzen werden vom Golgi-Apparat synthetisiert und in Form von 0,5-1µm großen, membrangebundenen Vesikeln zu den Plasmaausläufern transportiert (ALEXANDER und DELACA 1987). Die feinfibrösen Inhalte verschmelzen mit der Außenmembran und dienen zum Festheften der Nahrungspartikel auf den Pseudo- und Filopodien (ANDERSON und BE 1976). Mikrotubuli und kontraktile Proteinfibrillen sorgen für den Partikeltransport in die jüngste Kammer (HEMLEBEN et al. 1989). In diesem verdichteten Plasmanetz werden die Partikel von Membranen umschlossen und Ingestionsvakuolen entstehen. Ultradünnschnitte im Bereich der Apertur oder jüngsten Kammer suggerieren die Existenz eines Lakunensystems. Die Querschnittebene zeigt sphärische Pseudo- und Filopodien, dazwischen einzelne Nahrungspartikel, die nicht von Membranen umschlossen sind. LENGSELD (1969) interpretierte dieses Schnittbild nach elektronenmikroskopischen Untersuchungen an *Allogromia laticollaris* als Lakunensystem und folgerte daraus extrazelluläre Verdauung bei Foraminiferen, mit Analogien zum Darm bei höheren Tieren. Diese Verdauungsthese widerspricht den etablierten Vorstellungen der Phagozytose bei Protozoen (GRELL 1973). Das alkalische Seewasser würde beispielsweise das Leitenzym der Lysosomen, die saure Phosphatase mit einem Wirkungsoptimum bei einem pH-Wert um 5, von der Verdauung ausschließen. Weitere Kritik an der "extrazellulären Verdauung" (ANDERSON und BE 1976a) wird von BOWSER et al. (1985) durch den Nachweis der klassischen Phagozytose mit membranumhüllten Nahrungspartikel bei verbesserten Fixierungen unterstützt. In tieferen Schnittebenen und nachfolgenden Kammerbereichen sind die Partikel in Digestionsvakuolen eingeschlossen.

Die Aufnahmegeschwindigkeit von Nahrungsteilen ist einmal von der verfügbaren Menge und den physiologischen Anpassungen abhängig. So sollte man annehmen, daß niedrige Wassertemperaturen und saisonale Sedimentationsereignisse rasche Nahrungsaufnahme wegen der langsam anlaufenden Synthese- und Sekretionsprozesse nicht ermöglichen. In diesem Zusammenhang wurde jedoch von der antarktischen Foraminifere *Astrammina rara* beschrieben, daß Transportprozesse unter 0°C (-1,8°C) durch mechano-enzymatische Adaptionen mit den Leistungen von Foraminiferen temperierter Gewässer vergleichbar sind (BOWSER und DELACA 1985). Daraus erklärt sich die schnelle Reaktion auf Nahrungseinträge in Verbindung mit "vorsynthetisiertem" Membranmaterial (Vakuolen).

Die ultrastrukturellen Ergebnisse der Foraminiferen von den Ostgrönlandstationen zeigen, daß die Aufnahmekapazität des Plasmas nicht durch fehlendes Membranmaterial oder verlangsamte Sekretproduktion limitiert wird. Der weitere Prozeß von Ingestions-, Digestions- und Egestionsvakuolenbildung läuft in den bei Protozoen allgemein beschriebenen Schritten ab (HAUSMANN 1985). Die Nahrungsvakuolen bei Foraminiferen durchlaufen keine festgelegten Wege in der Zelle, sondern bestimmte Zellbereiche sind auf den Stoffaustausch spezialisiert. Die Phagocytose ist auf die jüngsten Kammern beschränkt, während die eigentliche Verdauung mit Lysosomenfusion und Resorptionsvorgängen vorwiegend in mittleren Kammerbereichen stattfindet. Dort werden die unverdaulichen oder minderwertigen Nahrungsreste in Egestionsvakuolen komprimiert, zur Apertur transportiert und abgegeben.

Bei *Miliolinella vigilax*, *Cibicides sp.* und *Cibicoides wuellerstorfi* werden die Reste auf das Gehäuse oder das Substrat abgelagert. Der Transport von Digestionsvakuolen in alte Kammern ist selten. Diese Beobachtung bei Foraminiferen vom Vöring-Plateau mit suboptimalen Ernährungsbedingungen läßt erstens auf eine längere Verweildauer der Vakuolen und zweitens auf eine intensivere Nutzung schwer verdaulicher Reste im Plasma schließen. Häufig sind kleine silikatische Partikel, Detritus und Wandmaterialien von Algen in diesen Vakuolen. Im Gegensatz dazu werden bei Foraminiferen der Ostgrönlandstationen Verdauungsvakuolen mit silikatischen Resten von Diatomeen schnell wieder zur Apertur zwecks Ausscheidung transportiert. Dies ermöglicht einen raschen Durchsatz von hochwertigen Nahrungsstoffen mit effizienten Abbauraten. Zusammengefaßt bedeutet das optimale Ausbeute durch schnelle "Regeneration" des Membranmaterials unter günstigen

Nahrungskonditionen und Ausnutzung minderwertiger organischer Partikel in Zeiten minimaler Nahrungszufuhr. Reservestoffeinlagerungen in Form von Lipidvesikeln werden Mengenproportional zum Nahrungsfluß bei allen Foraminiferen in mittleren bis alten Kammerbereichen mikroskopiert (HEMLEBEN et al. 1989). Glykogenspeicherung als  $\beta$ -Partikel (WELSCH und STORCH 1976) oder  $\alpha$ -Partikelaggregate zwischen 15 und 30nm konnten nicht zweifelsfrei von Ribosomen unterschieden werden, daher ist die Reserveeinlagerung als Glykogen fragwürdig.

#### 4.6. Die Bedeutung der Foraminiferen in benthischen Ökosystemen

Die trophischen Interaktionen der Foraminiferen im benthischen Ökosystem sind weitgehend unbekannt (LIPPS und VALENTINE 1970; LIPPS 1983; GOODAY 1986). Dennoch werden die Foraminiferen in den ökologischen Untersuchungen der letzten 20 Jahre mehr und mehr favorisiert. Ihre Bedeutung ergibt sich aus der weltweiten Verbreitung von über 4 000 rezenten Arten (TAPPAN 1971), mit Biomassewerten, die die der Makrofauna übertreffen können (PAUL und MENZIES 1974; ALTENBACH und SARNTHEIM 1989). Mikropaläontologen haben erkannt, wie wichtig die Biologie der Foraminiferen für paläozeanographische und stratigraphische Interpretationen ist (LUTZE und THIEL 1987). Ihre interessante Stellung beruht nicht nur auf der hohen Biomasse, sondern vor allem auf enormen "turnover" Raten (GERLACH et al. 1985). Dieses Produktivitätspotential impliziert die intensive Nutzung von Nährstoffen und die Umsetzung in Biomasse. Für kleine Räuber, die selektiv Foraminiferen fressen und für Makrofaunaorganismen, die Foraminiferen zusammen mit anderem Material ingestieren, bilden sie eine wesentliche Nahrungsgrundlage. Die Mehrzahl der benthischen Organismen, die auf gleicher oder höherer trophischer Ebene wie die Foraminiferen stehen, sind direkt oder indirekt von ihnen abhängig.

Das Erfolgsprinzip benthischer Foraminiferen basiert auf ihren besonderen Fähigkeiten. Schon die Artenvielfalt suggeriert hohe Spezialisierungsformen, die extreme Habitatbesiedelungen ermöglichen. Dazu gehören morphologische Modifikationen der Gehäuse, um den Anforderungen bestimmter Lebensräume gerecht zu werden. So sind kleine, längliche und schmale Gehäuse für endobenthische Lebensweise besser geeignet, als großwüchsig verzweigte Formen (GOODAY 1988). Physiologische Spezialisierungen wie die Symbiose

mit Bakterien, um über die Nutzung der Assimilate oder der Bakterien selbst Habitate zu besiedeln, die von minimalen Partikelflüssen geprägt sind, ergänzen morphologische Adaptionen.

Ein weiterer Aspekt, der die Spezialisierung der Zelle erfordert, ist die saisonal stark schwankende Partikelfracht. Diese Saisonalität zwingt heterotrophe Organismen zu Anpassungen, um sowohl Phasen intensiver als auch minimaler Nahrungsflüsse zu überleben. Foraminiferen verhalten sich bei reichem Nahrungsangebot opportunistisch, indem sie ihren Stoffwechsel sofort auf verstärkte Nahrungsaufnahme einstellen. Nur die hochwertigen, rasch aufzuschließenden Bestandteile der verfügbaren Nahrung werden akzeptiert und in Reservestoffe umgesetzt. Dieses Verfahren sichert den pro Zeiteinheit schnellsten Durchsatz von Nahrungspartikeln. Es ist anzunehmen, daß die physiologischen Höchstleistungen der Reproduktion und des Kammerbaus nach dieser Phase eingeleitet werden.

Die Untersuchungen der Foraminiferen von unterschiedlichen Gebieten und Jahreszeiten haben gezeigt, daß es keine ausgeprägten Hungerphasen gibt. Den Foraminiferen stehen vielmehr immer nutzbare minimale Nahrungsquellen zur Verfügung, die in Verbindung mit dem Abbau von Reservestoffen oder der Nutzung von Symbionten ausreichen, einen reduzierten Stoffwechsel aufrechtzuerhalten. Die Verwertung von Kohlenstoffressourcen in Zeiten eingeschränkter Nahrungszufuhr ist von besonderer Bedeutung, weil die Foraminiferen Biomasse aufbauen und in das Nahrungsnetz einbringen. Diese Bereitstellung des Potentials wird über weitere Anpassungen, wie die Nutzung des lateralen Partikeltransportes, ergänzt.

Generell ist das breit angelegte Nahrungsspektrum der Foraminiferen die günstigste Basis, alle angebotenen Kohlenstoff- und Stickstoffquellen voll auszuschöpfen. Dabei können sie ihre omnivore Ernährungsweise den saisonalen Erfordernissen anpassen und sich zum Beispiel bei einer intensiven Phytoplanktonsedimentation nur auf hochwertige Diatomeen spezialisieren.

Die Foraminiferen setzen Nahrungspartikel auf niedriger trophischer Ebene in Biomasse um und stellen sie für räuberische Meio- und Makrofauna zur Verfügung. Diese Schlüsselposition zeigt ihre Bedeutung als elementares Glied im Nahrungsnetz. Ihre hohen Anpassungen an extreme Lebensräume, verbunden mit besonderen Stoffwechselleistungen, sichern ihnen eine Vorrangstellung in benthischen Ökosystemen.

## 5. Zusammenfassung

Diese Arbeit wurde im Rahmen des Sonderforschungsbereich 313 Teilprojekt A3 angefertigt und beschäftigt sich mit der Ernährungsbiologie von benthischen Foraminiferen und ihrer Bedeutung für das Nahrungsnetz. Dazu wurden aus 5 unterschiedlichen Biotopen insgesamt 16 Foraminiferenarten isoliert und elektronenmikroskopisch bearbeitet.

Das Cytoplasma der untersuchten Foraminiferen ist durch die Heterogenität der Nahrungsmaterialien komplex strukturiert. Das Größenspektrum der identifizierbaren Nahrungspartikel reicht von silikatischen Resten unter  $1\mu\text{m}$  bis zu  $25\mu\text{m}$  großen, intakten Diatomeenketten. Der Hauptteil der Nahrungsvakuoleninhalte setzt sich aus pennaten und zentrischen Diatomeen, thecaten Dinoflagellaten, coccalen Algen, Bakterien und silikatischen Aggregaten zusammen.

Das Plasma in den einzelnen Kammern ist auf bestimmte Stoffwechselleistungen spezialisiert. In jungen stark vakuolisierten Kammerbereichen werden die Nahrungspartikel nicht selektiv phagocytiert. Die Verdauung findet bis in mittlere Kammern statt, die durch konzentriertes Plasma mit vielen Mitochondrien, endoplasmatischem Retikulum und Golgi-Apparaten gekennzeichnet sind. Reservestoffe werden in älteren Zellbereichen gespeichert.

Die Ausnutzung und Verweildauer der Nahrungsvakuolen im Cytoplasma sinkt mit steigendem Nahrungsangebot. Schwer abbaubare silikatische Reste und Wandmaterialien werden bei günstigen Nahrungsbedingungen rasch über die Apertur abgegeben. Es werden keine unverdaulichen Produkte im Plasma eingelagert.

Die Foraminiferen zeigen spezielle Adaptionen zur Optimierung des Nahrungserwerbes. *Rupertina stabilis* setzt Schwammnadeln und *Miliolinella vigilax* eine agglutinierte Röhre zur Nutzung lateraler Partikeltransporte ein. *Cibicidoides wuellerstorfi*, *Cibicides sp.* und *Discanomalina sp.* verkitten die Gehäuse auf den Borsten eines erranten Polychaeten und nutzen die resuspendierten Partikel durch dessen Wühltätigkeit. So erhalten epibenthische Foraminiferen verglichen mit endobenthischen Arten Zugriff auf Nahrungspartikel in weniger abgebautem Zustand.

In einem an Bord durchgeführten Hälterungsexperiment reagieren alle untersuchten Foraminiferen auf den simulierten Sedimentationseintrag. Endobenthische Foraminiferen verlassen mit geringer Zeitverzögerung ihr Habitat

und kommen zur Nahrungsaufnahme an die Sedimentoberfläche. Nach 3 Tagen sind Muskelfilamente und Kollagenfasern von Futterorganismen in den Nahrungsvakuolen zu finden. Nach 10 Tagen zeigen sich die für Copepodennahrung typischen Kristalle (Lithosomen). Die ungefütterten Foraminiferen der Kontrolle unterscheiden sich zu keinem Zeitpunkt ultrastrukturell von den Foraminiferen aus dem Biotop am Tag der Probenahme.

Die Magen- und Darmuntersuchungen der Makrofauna zeigen, daß Ophiuriden, Asteroiden und Crinoiden die Foraminiferen nicht selektiv aufnehmen. Die Sipunculiden (*Nephasoma sp.*) zeigen durch die dreifache Anzahl an plasmagefüllten benthischen Foraminiferen in ihrem Darm ein selektives Ernährungsverhalten. Von insgesamt 22 untersuchten Makrofauna-Arten haben 14 keine Foraminiferen aufgenommen.

Im Plasma junger Kammerbereiche von *Pyrgo murrhina* finden sich ein grampositiver und zwei gramnegative Bakterientypen. Die vergrößerten Genome der Bakterienzellen weisen auf eine symbiontische Tätigkeit hin

Bei Individuen von *Elphidium excavatum clavatum* sind virenähnliche Partikel im Plasma. Sie kommen einzeln an Zellkompartimenten und in mikrokristalliner Anordnung vor. Die Partikel gleichen morphologisch den Iridoviren. Die virusinfizierten Foraminiferen zeigen stärker vakuolisierendes Plasma und eine reduzierte Anzahl an Lipidvesikeln, verglichen mit nicht infizierten Foraminiferen.

Das Cytoplasma von *Elphidium excavatum clavatum* sind isolierte Chloroplasten. Sie befinden sich nicht in Digestionsvakuolen und zeigen keine Abbaustadien. Das Fehlen von Nahrungsvakuolen verweist auf die Nutzung von Assimilaten durch die Foraminiferen.

Die Ergebnisse der Nahrungsuntersuchungen zeigen, daß die Foraminiferen

- ein breites Nahrungsspektrum auch auf niedrigerer trophischer Ebene nutzen
- den Nahrungserwerb durch spezielle Adaptionen optimieren
- und ihren Stoffwechsel an saisonale Nahrungsschübe anpassen können.

Die Foraminiferen nehmen durch ihre weltweite Verbreitung, hohe Biomasse und vielfältigen morphologischen und physiologischen Fähigkeiten eine Schlüsselposition im benthischen Nahrungsnetz ein.

## 6. Literaturverzeichnis

ALEXANDER, S.P. & DELACA, T.E. (1987):  
Feeding adaptations of the Foraminiferan *Cibicides refulgens* living epizoically and parasitically on the Antarctic scallop *Adamussium colbecki*.  
Biol. Bull., 173: 136-159

ALTENBACH, A.V.; Geolog.-Paläontolog. Institut , Univ. Kiel

ALTENBACH, A.V.; UNSÖLD, G. & WALGER, E. (1987):  
The hydrodynamic environment of *Sacchoriza ramosa* (Brady).  
Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, 6: 47-68

ALTENBACH, A.V. & SARNTHEIM, M. (1989):  
Productivity record in benthic Foraminifera.  
In: Productivity of the Ocean: Present and Past. Berger, W.H.; Smetacek, V.S. & Wefer, G. (eds). John Wiley & Sons Limited: 255-269

ALTENBACH, A.V. (1985):  
Die Biomasse der benthischen Foraminiferen Auswertungen von "Meteor"- Expeditionen im östlichen Nordatlantik.  
Dissertation, Univ. Kiel, 167 S

ALTENBACH, A.V. (1990):  
Konstruktive Optimierung und Werkzeuggebrauch bei Einzellern.  
Natur und Museum, 120: 15-19

ANDERSON, O.R. & BE, A.W.H. (1976a):  
A cytochemical fine structure study of phagotrophy in a planktonic Foraminifer *Hastigerina pelagica* d'Orbigny.  
Biol. Bull., 151: 437-449

ANDERSON, O.R. & BE, A.W.H. (1978):  
Recent advances in Foraminifera fine structure research.  
In: Hedley, R.H., Adams, C.G. (eds.): Foraminifera, 3: 122-202

ANDERSON, O.R. & TUNTIVATE-CHOY, S. (1984):  
Cytochemical evidence for peroxisomes in planktonic Foraminifera.  
J. Foram. Res., 14: 203-205

ATKINSON, K. (1970):  
The marine flora and fauna of the Isles of Scilly. Foraminifera.  
J. Nat. Hist., 4: 387-398

BARKER, R.W. (1960):  
Taxonomic notes on the species figured by H.B. Brady.  
Soc. Econ. Paleont. Miner., Spec. Publ., 9: 238 p

- BARNETT, P.R.O.; WATSON, J. & CONELLY, D. (1984):  
A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf bathyal and abyssal sediments.  
*Oceanol. Acta*, 7: 399-408
- BASOV, I.A. & KHUSID, T.A. (1983):  
Biomass of the benthic Foraminifera in sediments of the Sea of Okhotsk.  
*Oceanology*, 23: 489-495
- BATHMANN, U.V.; NOJI, T.T.; VOSS, M. & PEINERT, R. (1987):  
Copepod faecal pellets: abundance, sedimentation and content at a permanent station in the Norwegian Sea in May/June 1986.  
*Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 38: 45-51
- BATHMANN, U.V.; PEINERT, R.; NOJI, T.T. & BODUNGEN, V. B. (1990):  
Pelagic origin and fate of sedimenting particles in the Norwegian Sea.  
*Prog. Oceanogr.* in press.
- BAUDHUIN, P. (1972):  
Peroxisomes.  
In: *Handbook of Molecular Cytology*. Lima-de-Faria, A. (ed). North Holland, Amsterdam
- BAUDHUIN, P.; MÜLLER, M.; POOLE, B. & DEDUVE, C. (1965):  
Non-mitochondrial oxidizing particles (microbodies) in rat liver, kidney and in *Tetrahymena pyriformis*.  
*Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 20: 53-59
- BELANGER, P.E. & STREETER, S.S. (1980):  
Distribution and ecology of benthic Foraminifera in the Norwegian-Greenland Sea.  
*Mar. Micropal.*, 5: 401-428
- BERGH, O.; BOERSHEIM, K.Y.; BRATBAK, G. & HELDAL, M. (1989):  
High abundances of viruses found in aquatic environments.  
*Nature*, 340: 467-468
- BERNHARD, J.M. (1988):  
Postmortem vital staining in benthic Foraminifera: Duration and importance in population and distributional studies.  
*J. Foram. Res.*, 18: 143-146
- BERNHARD, J.M. (1989):  
The distribution of benthic Foraminifera with respect to oxygen concentration and organic carbon levels in shallow-water Antarctic sediments.  
*Limnol. Oceanogr.*, 34: 1131-1141
- BERRY, A.J. (1988):  
Annual cycle in *Retusa obtusa* (Montagu) (Gastropoda, Ophistobranchia) of reproduction, growth and predation upon *Hydrobia ulvae* (Pennant).  
*J. Exp. Mar. Ecol.*, 117: 197-209

- BILLET, D.S.M.; LAMPITT, R.S.; RICE, A.L. & MANTOURA, R.F.C. (1983):  
Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos.  
*Nature*, 302: 520-522
- BILYARD, G.R. (1974):  
The feeding habits and ecology of *Dentalium entale stimpsoni* Henderson.  
*Veliger*, 17: 126-138
- BOLTOVSKOY, E. & LENA, H. (1970):  
On the decomposition of the protoplasm and sinking velocity of the planktonic Foraminifers.  
*Int. Rev. Ges. Hydrobiol.*, 55: 797-804
- BOLTOVSKOY, E. & LENA, H. (1971):  
The Foraminifera (except family Allogromiidae) which dwell in fresh water.  
*J. Foram. Res.*, 1: 71-76
- BOLTOVSKOY, E. & WRIGHT, R. (1976):  
Recent Foraminifera.  
Junk, The Hague
- BOWSER, S.S. & DELACA, T.E. (1985b):  
Rapid intracellular motility and dynamic membrane events in an Antarctic Foraminifer.  
*Cell Biol. Int. Rep.*, 9: 901-910
- BOWSER, S.S.; MCGEE-RUSSELL, S.M. & RIEDER, C.L. (1985):  
Digestion of prey in Foraminifera is not anomalous: a correlation of light microscopic, cytochemical, and HVEM technics to study phagotrophy in two allogromids.  
*Tiss. Cell*, 17: 823-839
- BRAND, T.E. & LIPPS, H. (1982):  
Foraminifera in the trophic structure of Antarctic marine communities.  
*J. Foram. Res.*, 12: 96-104
- BREIDENBACH, R.W. & BEEVERS, H. (1967):  
Association of the glyoxylate cycle enzymes in a novel subcellular particle from castor bean endosperm.  
*Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 27: 462-469
- BRIGGS, K.B. (1985):  
Deposit feeding by some deep-sea megabenthos from Venezuela Basin: selective or non-selective.  
*Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 21: 127-134
- BUZAS, M.A. & CARLE, K. (1979):  
Predators of Foraminifera in the Indian River Florida.  
*J. Foram. Res.*, 9: 336-340

- BUZAS, M.A. (1978):  
Foraminifera as prey for benthic deposit feeders: Results of predator exclusion experiments.  
J. Mar. Res., 36: 617-625
- CARLE, K.J. & HASTINGS, P.A. (1982):  
Selection of meiofaunal prey in the Darter Goby *Gobionellus boleosoma* (Gobiidae).  
Estuaries, 5: 316-318
- CARON, D.A. & BE, A.W.H. (1984):  
Predicted and observed feeding rates of the spinose planktonic Foraminifer *Globigerinoides sacculifer*.  
Bull. Mar. Sci., 35: 1-10
- CAVALIER-SMITH, J. & LEE, J.J. (1985):  
Protozoa as hosts for endosymbionts and the conversion of symbionts into organelles.  
J. Protozool., 32: 376-379
- CHONG, V.G. & SARSEKUMAR, A. (1981):  
Food and feeding habit of the white prawn *Penaeus merguensis*.  
Mar. Ecol. Prog. Ser., 5: 185-191
- CHRISTIANSEN, B. (1958):  
The Foraminifera fauna in the Drobak Sound in the Oslo Fjord (Norway).  
Nutt. Mag. Zool., 6: 5-91
- CHRISTIANSEN, B. (1964):  
*Spiculosiphon radiata*, a new Foraminifera from northern Norway.  
Astarte, 25: 1-8
- CHRISTIANSEN, B. (1971):  
Notes of the biology of Foraminifera.  
Vie et Milieu suppl., 22: 465-478
- CORLISS, B.H. (1985):  
Microhabitats of benthic Foraminifera within deep-sea sediments.  
Nature, 314: 435-438
- CUSHMAN, J.A. (1929):  
The Foraminifera from the Atlantic Ocean. Part 6: Miliolidae, Ophtalmidiidae and Fischerinidae.  
Smithsonian Inst. of the U.S. National Museum, 104: 129 p
- DAVIES, G. (1988):  
Seasonal cycles in deep-sea scaphopod diets in the Rockall Trough and the associated reproductive strategy.  
5th Deep-Sea Biol. Symp. Brest. (Abstract).

- DELACA, T.E. (1982):  
Use of dissolved amino acids by the Foraminifer *Notodendrodes antarcticos*.  
*Am. Zool.*, 22: 683-690
- DELACA, T.E. (1986):  
The morphology and ecology of *Astrammima rara*.  
*J. Foram. Res.*, 16: 216-223
- DELACA, T.E.; LIPPS, J.J. & HESSLER, R.R. (1980):  
The morphology and ecology of a new large agglutinated Antarctic Foraminifer  
(Textulariina: Notodendrodidae nov.).  
*J. Linnean Soc.*, 69: 205-224
- DEUTSCH, S. & LIPPS, J.H. (1976):  
Test structure of the Foraminifera *Carterina*.  
*J. Paleontol.*, 50: 312-317
- DEVAUCHELLE, G. (1977):  
Ultrastructural characterization of an iridovirus from the marine worm *Nereis  
diversicolor* (O.F. Müller).  
*Virology*, 81: 237-246
- DEVAUCHELLE, G.; STOLTZ, D.B. & DARCY-TRIPPIER, F. (1985):  
Comparative ultrastructure of iridoviridae.  
In: Willis, D.B. (ed.) *Current topics in microbiology and immunology*. Springer  
Verlag, Heidelberg: 1-21
- DOBSON, M. & HAYNES, J. (1973):  
Association of Foraminifera with hydroids on the deep shelf.  
*Micropal.*, 19: 78-90
- FENCHEL, T. (1987):  
Ecology of Protozoa. The Biology of free-living phagotrophic Protists.  
Brock, T.D. (ed.) *Sci. Tech Publ.* Springer Verlag: 197p
- GERLACH, S.A. (1978):  
Food-chain relationships in subtidal silty sand marine sediments and the role of  
meiofauna in stimulating bacterial productivity.  
*Oecologia*, 33: 55-69
- GERLACH, S.A.; HAHN, A.E. & SCHRAGE, M. (1985):  
Size spectra of benthic biomass and metabolism.  
*Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 26: 161-173
- GIULLARD, R.R.L. & RYTHER, J.H. (1962):  
Studies of marine planktonic diatoms.  
*J. Microbiol.*, 8: 229-239
- GLASSTETTER, M. & SENN, D.G. (1985):  
Nutrition et repartition de *Balanus crenatus* (Cirripedia, Crustacea) sur les côtes  
Français de la Manche.  
*Rev. suisse Zool.*, 92: 787-793

- GOLDSTEIN, S. & CORLISS, B. (1989):  
Deposit feeding in selected deep-sea benthic Foraminifera.  
Third intern. Conference on Paleo-Oceanography. Abstract Vol. Blackwell Sci. Publ. (Abstract).
- GOODAY, A.J. & LAMBSHEAD, P.J.D. (1989):  
Influence of seasonally deposited phytodetritus on benthic Foraminiferal populations in the bathyal northeast Atlantic: the species response.  
Mar. Ecol. Prog. Ser., 58: 53-67
- GOODAY, A.J. (1984):  
Records of deep-sea benthic rhizopod tests inhabited by metazoans in the northeast Atlantic.  
J. Nat. Hist., 18: 765-784
- GOODAY, A.J. (1986):  
Meiofaunal Foraminiferans from the bathyal Porcupine Seabight (northeast Atlantic): size structure, standing stock, taxonomic composition, species diversity and vertical distribution in the sediment.  
Deep Sea Res., 33: 1345-1373
- GOODAY, A.J. (1988):  
A response by benthic Foraminifera to the deposition of phytodetritus in the deep-sea.  
Nature, 332: 70-73
- GRAF, G. (1988):  
Die Reaktionen des Benthals auf den saisonalen Partikelfluß und die laterale Advektion, sowie deren Bedeutung für Sauerstoff- und Kohlenstoffbilanzen.  
Habilitationsschrift, Univ. Kiel: 77 S
- GRAF, G. (1989):  
Benthic-pelagic coupling in a deep-sea community.  
Nature, 341: 437-439
- GRAF, G.; SCHULZ, R.; PEINERT, R. & MEYER-REIL, L.-A. (1983):  
Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow-water station in the Western Kiel Bight: I. Analysis of processes on a community level.  
Mar. Biol., 77: 235-246
- GRELL, K.G. (1973):  
Protozoology.  
Springer Verlag New York: 544 p
- HALLOCK, P. (1981):  
Light dependence in *Amphistegina*.  
J. Foram. Res., 11: 40-46
- HAUSMANN, K. (1985):  
Protozoologie.  
Georg Thieme Verlag Stuttgart: 351 p

- HAYNES, J. (1965):  
Symbiosis, wall structure and habitat in Foraminifera.  
Contrib. Cushman Found. Foram. Res., 16: 40-43
- HEMLEBEN, C.; SPINDLER, M. & ANDERSON, O.R. (1989):  
Modern planktonic Foraminifera.  
Springer Verlag New York: 363 p
- HESSLER, R.R. (1974):  
The structure of deep benthic communities from central oceanic waters.  
In: Miller, C.B. (ed.). The Biology of the Oceanic Pacific. Oregon State Univ.  
Press, Corvallis: 79-93
- HICKMAN, C.S. & LIPPS, J.H. (1983):  
Foraminiferivory: Selective ingestion of Foraminifera and test alterations produced by the neogastropod *Olivella*.  
J. Foram. Res., 13: 108-114
- HIRSCH, P.; Mikrobiol. Inst., Univ. Kiel
- JEBRAM, D. (1984):  
On the nutrition of benthic Foraminiferans.  
Arch. Protistenk., 128: 295-298
- JENSEN, P. (1988):  
Nematode assemblages in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea.  
Deep Sea Res., 35: 1173-1184
- JENSEN, P.; Mar. Biol. Lab. Helsingør, Univ. Kopenhagen
- JEPPE, M.W. (1942):  
Studies on *Polystomella lamarck* (Foraminifera).  
J. Mar. Biol. Ass. U. K.; 25: 607-666
- KERSCHNER, B.A.; PETERSON, M.S. & GILMORE, R.G. (1985):  
Ecotopic and ontogenetic trophic variation in Mojarras (Pisces: Gerreidae).  
Estuar., 8: 311-322
- KITAZATO, H. (1988):  
Locomotion of some benthic Foraminifera in and on sediments.  
J. Foram. Res., 18: 344-349
- KORRINGA, P. (1951):  
The shell of *Ostrea edulis* as a habitat (Mollusca, Bivalvia).  
Arch. Neerl. Zool., 10: 32-152
- LAMPITT, R.S. (1985):  
Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension.  
Deep Sea Res., 32: 885-897

- LAMPITT, R.S.; NOJI, T. & BODUNGEN, V.B. (1990):  
What happens to zooplankton fecal pellets? Implications for material flux.  
Mar. Biol., 104: 15-23
- LAUCKNER, G. (1980):  
Diseases of Protozoa.  
In: Kinne, O. (ed.). Diseases of marine animals 1, Wiley & Sons, Chichester: 75-127
- LEE, J.J. (1974):  
Towards understanding the niche of Foraminifera.  
In: Foraminifera. Headley, R.H. & Adams, C.G. (eds.). Acad. Press London: 207-260
- LEE, J.J. (1980):  
Nutrition and physiology of the Foraminifera.  
In: Biochemistry and Physiology. Levandowsky, M. & Hunter, S.H. (eds.) Acad. Press New York, 3: 43-66
- LENGSFELD, A.M. (1969):  
Nahrungsaufnahme und Verdauung bei der Foraminifere *Allogromia laticollaris*.  
Helgol. wiss. Meeresunters., 19: 385-400
- LEUTENEGGER, S. & HANSEN, H.J. (1979):  
Ultrastructural and radiotracer studies of pore function in Foraminifera.  
Mar. Biol., 54: 11-16
- LEUTENEGGER, S. (1983):  
Specific host-symbiont relationship in larger Foraminifera.  
Micropal., 29: 111-125
- LINKE, P. (1989):  
Lebendbeobachtungen und Untersuchungen des Energiestoffwechsels benthischer Foraminiferen aus dem Europäischen Nordmeer.  
Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, 18: 123 S
- LINKE, P.; Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel
- LIPPS, J.H. & VALENTINE, J.W. (1970):  
The role of Foraminifera in the trophic structure of marine communities.  
Lethaia, 3: 279-286
- LIPPS, J.H. (1983):  
Biotic interaction in benthic Foraminifera.  
In: Tevesz & McCall (eds.) Plenum Press New York: 331-376
- LIVERSIDGE, J.; MUNRO, A.L.S.; SCHLOTFELDT, H.J. & EVELYN, T.P.T. (1985):  
Fischpathogene Viren.  
In: Roberts, R.J. & Schlotfeldt, H.J. (eds.) Grundlagen der Fischpathologie. Parey-Verlag Hamburg: 112-173

- LOEBLICH, A. & TAPPAN, H (1953):  
Arctic Foraminifera.  
Smithsonian Miscellaneous collections, Washington, 121: 150 p
- LOEBLICH, A. & TAPPAN, H. (1988):  
Foraminiferal genera and their classification. Van Nostrand Reinhold Co. New York: 1182 p
- LUTZE, G.F. & ALTENBACH, A.V. (1987):  
*Rupertina stabilis* (Wallich), eine hochangepaßte, filtrierende Benthos-Foraminifere.  
Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, 6: 31-46
- LUTZE, G.F. & THIEL, H. (1987):  
*Cibicidoides wuellerstorfi* und *Planulina arimensis*, elevated epibenthic Foraminifera.  
Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, 6: 17-30
- LUTZE, G.F. (1965):  
Zur Foraminiferen-Fauna der Ostsee.  
Meyniana, 15: 75-142
- LUTZE, G.F. (1979):  
Benthic Foraminifera at site 397: Faunal fluctuations and ranges in the Quaternary.  
Initial Rep. of the Deep-Sea drilling Proj., 47: 419-431
- MCENERY, M.E. & LEE, J.J. (1981):  
Cytological and fine structure studies of 3 species of symbiont-bearing larger Foraminifera from the Red Sea.  
Micropal., 27: 71-83
- MOORE, P.G. (1985):  
*Cibicides lobatulus* (Protozoa: Foraminifera) living epizoic on *Astacilla longicornis* (Crustacea: Isopoda) in the North Sea.  
J. Nat. Hist., 19: 129-133
- MORIARTY, D.J.W. & BARCLAY, M.C. (1981):  
Carbon and nitrogen content of food and the assimilation efficiencies of penaeid prawns in the Gulf of Carpentaria.  
Aust. J. Freshwater Res., 32: 245-251
- MULLER, W.A. & LEE, J.J. (1969):  
Apparent indispensability of bacteria in Foraminiferan nutrition.  
J. Protozool., 16: 471-478
- MURRAY, J.W. (1984):  
Benthic Foraminifera: some relationships between ecological observations and palaeoecological interpretations.  
Benthos'83; 2nd Int. Symp. Benthic Foraminifera: 465-469

- MYERS, E.H. (1943):  
Life activities of Foraminifera in relation to marine ecology.  
Proc. Amer. Philos. Soc., 86: 439-458
- NAUEN, C.E. (1978):  
Populationsdynamik und Ökologie des Seesterns *Asterias rubens* L. in der Kieler Bucht.  
Rep. Sonderforschungsbereich 95, Univ. Kiel: 216 S
- NÖTHIG, E.-M. & BODUNGEN, V.B. (1989):  
Occurrence and vertical flux of faecal pellets of probably protozoan origin in the southeastern Weddell Sea (Antarctica).  
Mar. Ecol. Prog. Ser., 56: 281-289
- NUGLISCH, K. (1985):  
Foraminiferen- marine Mikroorganismen.  
Neue Brehm-Bücherei, Ziemsen Verlag, Wittenberg: 174 S
- NYHOLM, K.-G. & NYHOLM, P.-G. (1975):  
Ultrastructure of monothalamous Foraminifera.  
Zoon, 3: 141-150
- NYHOLM, K.-G. (1961):  
Morphogenesis and biology of the Foraminifer *Cibicides lobatulus*.  
Zool. Bid. Uppsala, 33: 157-196
- OTTER, T.; BOURNS, B.; FRANKLIN, S.; RIEDER, C. & SALMON, E.D. (1987):  
Hydrostatic pressure effects on cytoskeletal organization and ciliary motility: a calcium hypothesis.  
In: Current Perspectives in High Pressure Biology. Jannasch, H.W.; Marquis, R.E. & Zimmermann, A.M. (eds.) Acad. Press: 341p
- PAUL, A.Z. & MENZIES, R.J. (1974):  
Benthic ecology of the high Arctic deep-sea.  
Mar. Biol., 27: 251-262
- PHLEGER, F. B. & PARKER, F.L. (1951):  
Ecology of Foraminifera. Northwest Gulf of Mexico. Part II. Foraminifera Species.  
Geological Soc. Memories
- REIMER, C.W. & LEE, J.J. (1988):  
New species of endosymbiotic diatoms (Bacillariophyceae) inhabiting larger Foraminifera in the Gulf of Elat (Red Sea), Israel.  
Proc. Acad. Nat. Sci. Phil., 140: 339-351
- REINECK, H.E. (1958):  
Kastengreifer und Lötrohre "Schnepfe". Geräte zur Entnahme ungestörter orientierter Meeresgrundproben.  
Senckenbergiana leth., 39: 42-56

- REINECK, H.E. (1963):  
Der Kastengreifer.  
Natur und Museum, 93: 102-108
- REYNOLDS, E. (1963):  
The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron-microscopy.  
J. Cell Biol., 17: 208-212
- RICE, A.L.; BILLETT, D.S.M.; FRY, J.; LAMPITT, R.S.; MANTOURA, R.F.C. & MORRIS, R.J. (1986):  
Seasonal deposition of phytodetritus to the deep-sea floor.  
Proc. R. Soc. Edinburgh, 88: 265-279
- ROMERO-WETZEL, M.B. (1987):  
Sipunculans as inhabitants of very deep, narrow burrows in the deep-sea sediments.  
Mar. Biol., 96: 87-91
- ROMERO-WETZEL, M. (1989):  
Struktur und Bioturbation des Makrobenthos auf dem Vöring-Plateau (Norwegische See).  
Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, 13: 204 S
- RUMOHR, J.; Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel
- SLITER, W.V. (1965):  
Laboratory experiments on the life cycle and ecologic controls of *Rosalina globularis* d'Orbigny.  
J. Protozool., 12: 210-215
- SLITER, W.V. (1970):  
*Bolivina doniezi* Cushman and Wickenden in clone culture.  
Cushman Found. Foram. Res. Contr., 21: 87-99
- SLITER, W.V. (1971):  
Predation on benthic Foraminifers.  
J. Foram. Res., 1: 20-29
- SMATACEK, V. (1984):  
The supply of food to the benthos.  
In: Flows of energy and materials in marine ecosystems. Fasham, M.J.R. (ed.)  
Nato Conf. Ser. Mar. Sci. Plenum Press New York: 517-548
- SPINDLER, M.; HEMLEBEN, C.; SALOMONS, J.B. & SMIT, L.P. (1984):  
Feeding behavior of some planktonic Foraminifers in laboratory cultures.  
J. Foram. Res., 14: 237-249
- SPINDLER, M.; Alfred Wegener Institut für Polarforschung, Bremerhaven

- STEIN, J.R. (1973):  
Handbook of phycological methods, culture methods and growth measurements.  
Cambridge Univ. Press: 448 p
- TAPPAN, H. (1971):  
Foraminiferida.  
McGraw-Hill Encyclop. Sci. Tech., 5: 467-475
- TAYLOR, J.D. (1980):  
Diets of sublittoral predatory gastropods of Hong Kong.  
Proc. First Int. Mar. Biol. Workshop. Moton, B.S. & Tseng, C.K. (eds.). Univ.  
Press Hong Kong: 907-920
- THOMPSON, B.E. (1980):  
A new bathyal sipunculan from Southern California, with ecologic notes.  
Deep Sea Res., 27: 951-957
- THOMSEN, L.A. (1989):  
Bakterien und Meiofauna in Gangsystemen der Makrofauna.  
Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, 19: 1-77
- WASSMANN, P. (1989):  
Sedimentation of organic matter and silicate from the euphotic zone of the  
Barents Sea.  
Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer., 188: 108-114
- WATSON, M.L. (1958):  
Staining of tissue sections for electron microscopy with heavy metals.  
J. Biochem. Biophys. Cytol., 4: 475-478
- WELSCH, U. & STORCH, V. (1976):  
Comparative animal cytology and histology.  
Dales, R.D. (ed.). Sidgwick & Jackson Biol. Ser. London: 343 p
- WILSON, G.D.F. & THISTLE, D. (1985):  
Amuletta, a new genus for *Ilyarachna abyssorum* Richardson 1911 (Isopoda:  
Asellota: Eurycopidae).  
J. Crust. Biol., 5: 350-360
- ZHENG, S. (1988):  
The agglutinated and porcellaneous Foraminifera from the East China Sea.  
Chinesisch mit englischer Zusammenfassung: 337 p
- ZIMWALT, G.S. & DELACA, T.E. (1980):  
Utilization of brachiopod feeding currents by epizoic Foraminifera.  
J. Paleontol., 54: 477-484

