

Schlüssel zum Verständnis des Kohlenstoff-Kreislaufes im Ozean: Foraminiferen der Tiefsee

ONNO GROSS

Foraminiferen sind einzellige Organismen (Protozoa), deren kalkige Gehäuse sich besonders gut zur Erforschung der zeitlichen und räumlichen Dynamik der Ozeane eignen. Doch unsere Kenntnisse der Biologie und Ökologie dieser Einzeller stehen noch am Anfang, ihre ökologische Bedeutung für das Ökosystem Tiefsee ist erst ansatzweise verstanden. Foraminiferen spielen anscheinend eine wichtige Rolle bei der primären Umsetzung des absinkenden toten Phytoplanktons aus der oberen Wassersäule und sind unmittelbar an der Remineralisierung von Kohlenstoff am Tiefseeboden beteiligt.

Marine Foraminiferen bauen ihr Gehäuse entweder aus einer organischen Zellwand, einer Mischung aus organischem Material und feinen Sandpartikeln oder aus hartschaligen kalkigen Skeletten. Diese harten Schalen von benthischen und pelagischen Foraminiferen bleiben in den Meeressedimenten fossil erhalten und bieten eine Quelle an Informationen zur biologischen Evolution und zur Biostratigraphie vergangener und rezenter mariner Ökosysteme.

Die eukaryotischen Foraminiferen zeigen eine komplexe cytoplasmische Organisation und besitzen Pseudopodien (Scheinfüßchen). Diese senden ein Netz aus granulären ▶ Rhizopodien und dünnen ▶ Filopodien vom Zellkörper aus [11]. Die Foraminiferenzelle wird von einer organischen Hülle geschützt, die im einfachsten Falle nur aus einer unperforierten Kammer mit einer Mündung (Apertur) für die Rhizopodien besteht. Andere Arten verstärken die organische Schicht mit Sandkörnern aus der

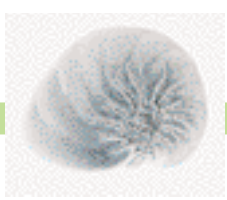
ABB. 1 Eine Foraminifere der Gattung *Allogromia* sp. ingestierte UV-leuchtende Mikrosphären-Partikel (Durchmesser 10 µm) an der Sedimentoberfläche und transportierte sie bei der Wanderung durchs Sediment weiter (276-fach). Trotz ihrer Dominanz in der Meiofauna der Tiefsee ist über die Wechselwirkungen der Foraminiferen mit der Umwelt und anderen Organismen im Benthos noch sehr wenig bekannt.

näheren Umgebung oder sezernieren und deponieren Calcitkörnchen auf der organischen Schalenhülle. Kalkbildende Foraminiferen haben meist Poren in ihrer Schale und eine oder mehrere Mündungen. Beim Wachstum bleibt zwischen den einzelnen Schalenkammern die ehemalige Mündung als Öffnung übrig. Die Poren, lateinisch das Foramen = Loch, haben der Gruppe ihren Namen gegeben („Lochträger“).

Die Formenmannigfaltigkeit dieser Einzeller variiert zwischen einfachen Röhren (derartige „primitive“ Formen sind bereits aus dem frühen Kambrium vor 540 Millionen Jahren bekannt) und vielkammerigen, spiraligen Gebilden. Einige Foraminiferen können einen Durchmesser von mehr als zehn Zentimetern erreichen (beispielsweise *Stannophyllum zonarium*, Ordnung Xenophyophorida in der Tiefsee) und gehören somit zu den größten bekannten lebenden Protozoen. Meistens werden Foraminiferen aber nur 0,05 Zentimeter groß.

Untersuchungen deuten auf ein sehr frühes Vorkommen einfacher nachtschaliger Formen – vermutlich weit vor den fossilen Funden aus dem Kambrium – hin [14]. Die komplexe Organisation des Cytoplasmas und der Schale, das Vorkommen in diversen Habitaten von der Salzwiese bis zur Tiefsee und in den oberen Wasserschichten der

Die mit einem grünen Pfeil markierten Begriffe werden im Glossar auf Seite 336 erklärt.



Ozeane zeigen das große Anpassungsvermögen dieser Organismen.

Große Artenvielfalt und Abundanz im Sandlückensystem

Von den derzeit geschätzten 3500 bis 4000 rezenten Foraminiferenarten (gegenüber 40.000 fossilen Arten) kommen circa 1000 Arten in der Tiefsee unterhalb von 500 Meter Wassertiefe vor, das heißt unterhalb der küstennah beeinflussten Schelfzone. Innerhalb des europäischen Meeresgebietes, von der Norwegischen See bis zum östlichen Mittelmeer, wurden in der Literatur mehr als 1100 verschiedene Foraminiferenarten beschrieben [5]. Die meisten Foraminiferen leben auf Schalen, Steinen, Seegräsern oder im Sand und Schlamm des Meeresbodens (benthisch) – nur etwa 40 Arten leben planktisch im Freiwasser der Ozeane. Der größte Teil der benthischen Arten lebt in der obersten Bodenschicht (0-10 Zentimeter), einige Foraminiferen wurden jedoch bis in mehr als 25 Zentimeter Sedimenttiefe nachgewiesen. Viele Arten bilden aus Detritusmaterial kunstvolle Zysten, die als Ruhe-, Fress-, Kammerbau- oder Reproduktionszysten dienen (Abbildungen 2 bis 7).

Mikropaläontologen unterscheiden das Habitat weiter in drei Lebensräume: tief infaunale Arten, die immer in tiefen Sedimentzonen (> 3 cm Tiefe) leben, flach infaunale Arten, die nur die oberste Sedimentschicht besiedeln (0-3 cm Tiefe) und temporär an der Oberfläche vorkommen und Arten, die erhöhte Substrate (epifaunal) bevorzugen [13]. Manche Foraminiferen leben epizoisch auf den Skeletten der sessilen größeren Makrofauna (beispielsweise Riffforallen), oder lassen sich sogar auf vagilen Organismen, wie Asseln (Isopoden) oder Seegurken (Holothurien) finden.

An manchen Orten sind diese Einzeller so zahlreich, dass die Sedimente fast nur aus Foraminiferenschalen bestehen, so zum Beispiel an den „roten Stränden“ von Bermuda, deren Farbe von den roten Schalen der Foraminifere *Homotrema rubrum* herrührt. Auch innerhalb der Biozönos des Tiefseebenthos kommen Foraminiferen häufig mit hohen Abundanzen (mehr als 2000 Individuen / cm²) vor und stellen teilweise einen erheblichen Anteil an der benthischen Biomasse [5].

Die Artenvielfalt der Foraminiferen innerhalb von Tiefseeproben ist extrem hoch: innerhalb von 10 cm³ Sedimentfläche können 200 bis 300 ► Morphospecies unterschieden werden.

Ursache dieser hohen Diversität scheint die Heterogenität der Lebensbedingungen im Mikorelief des Meeresbodens zu sein. Aber auch zahlreiche biotische Wechselwirkungen führen zu vielfältigen Nischen im Mikrohabitat, die von den Protozoen eingenommen werden können. Foraminiferen sind neben Bakterien bedeutende Nahrungskonkurrenten bei der Umsetzung der aus den produktiven Oberflächenschichten des Meeres sedimentierten organischen Partikel. In den meisten Proben dominieren Foraminiferen quantitativ gegenüber den übrigen Gruppen der

Meiofauna. Allerdings ist derzeit wenig über die biologischen Wechselwirkungen mit anderen Einzellern und Metazoengruppen (beispielsweise Nematoden, Harpacticiden) bekannt.

Foraminiferen als Schlüssel vergangener Ozeane

Zusammen mit den Überresten der abgesunkenen planktischen Foraminiferen bilden die benthischen Foraminiferenschalen ausgedehnte Sedimentschichten in den Ozeanen. Als dominante Organismengruppe im Meer dienen sie hervorragend als Werkzeug für stratigraphische, paläo-ökologische und paläo-ozeanografische Untersuchungen. Diese Mikrofossilien geben Geologen als Leitfossilien Hinweise auf neue Erdöllagerstätten – daher gibt es auch eine große Anzahl taxonomischer Arbeiten über diese Tiergruppe. Foraminiferen sind aber auch für Archäologen hilfreich – beispielsweise befinden sich diese Fossilien auch im Kalksteinmaterial der Pyramiden (► Nummuliten).

Paläontologen können die Fossilienreste zur Rekonstruktion vergangener Umwelten heranziehen: Finden sich fossile Foraminiferenarten in einer Sedimentprobe, können aus der Verbreitung heutiger Arten Rückschlüsse auf die vergangenen Lebensbedingungen gezogen werden. Aus den in den Proben vorkommenden fossilen Arten lassen sich über die Diversität, die relativen Anteile von planktischen und benthischen Formen oder den Anteilen verschiedener Schalentypen vielfältige paläo-ökologische Aussagen ableiten [3].

Schalenisotopen und Vitaleffekte

Das marine Carbonatsystem spielt eine ausgesprochen wichtige Rolle im Meerwasser, da es den für viele biogeochemische Reaktionen wichtigen pH-Wert reguliert sowie den Austausch von CO₂ zwischen Biosphäre, Lithosphäre, Atmosphäre und Ozean steuert. Foraminiferen haben einen großen Einfluss auf das marine Carbonatsystem, denn die planktischen und benthischen Einzeller bilden eine Kalk-

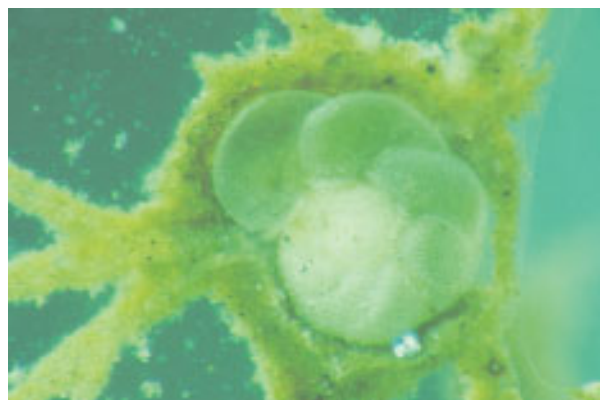
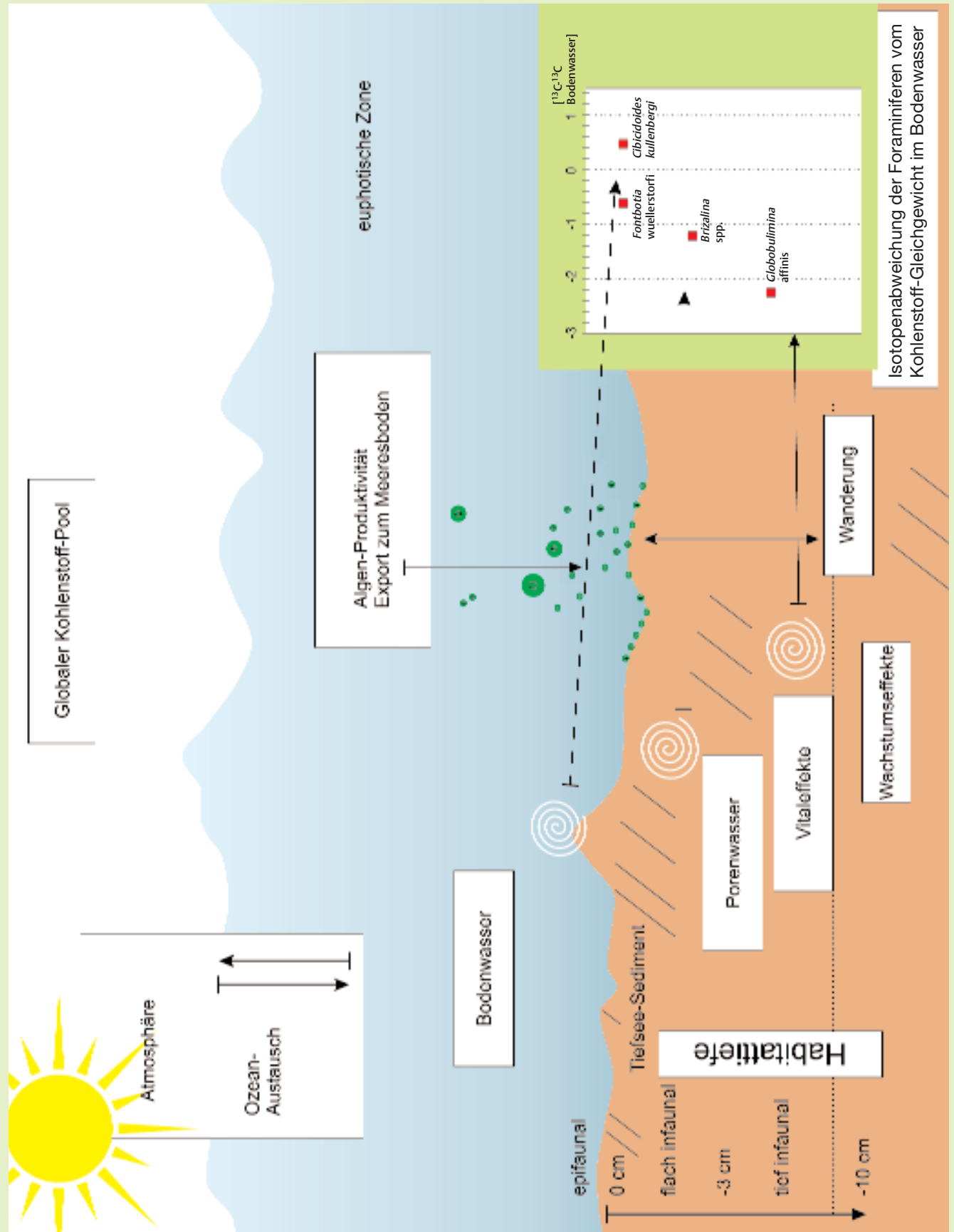


ABB. 2 *Fontbotia wuellerstorfi* in einer Kammerbauzyste am Aquariumglas. Die Foraminifere (Mittelmeer, 405 m) lebte mehrere Wochen in dieser Zyste, baute eine leicht verkalkte Kammer und resorbierte sie wieder (38-fach).





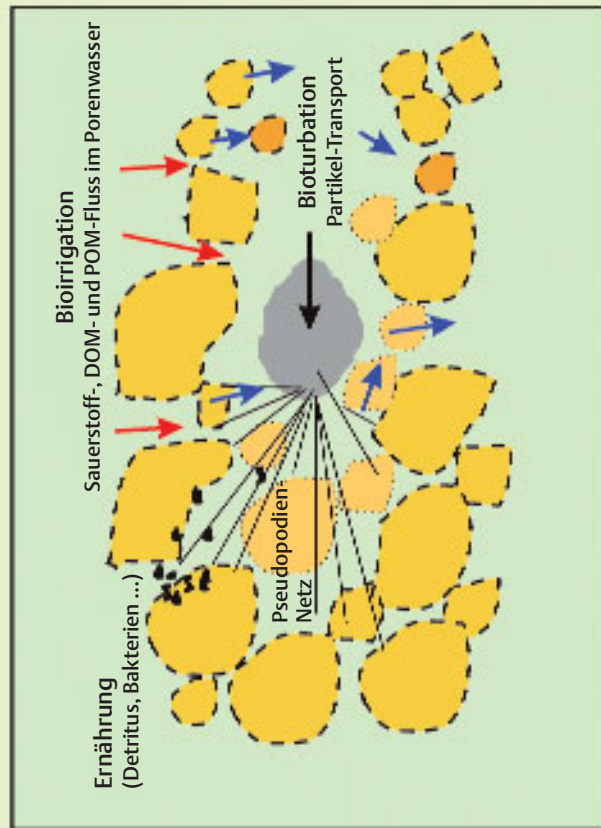
Foraminiferen sind einzellige Tiere mariner Biotope mit GröÙen von Bruchteilen eines Millimeters bis zu mehr als zehn Zentimeter. „GroÙforaminiferen“ des warmen Flachwassers vergangener erdgeschichtlicher Epochen traten nicht selten massenhaft und gesteinsbildend auf („Nummulitenkalk“). Auch der Globigerinenschlamm der heutigen Tiefsee bis etwa 4000 Meter Tiefe setzt sich überwiegend aus den Kalkgehäusen planktischer Foraminiferen zusammen. Die Einzeller binden bei ihrer Schalenbildung große Mengen an CO₂ aus dem Meerwasser und fungieren als „biologische Pumpe“, indem sie Calciumcarbonat in die Tiefsee transportieren. Durch das Auflösen der Schalen wird der Kohlenstoff als HCO₃⁻ wieder in den marinen Kreislauf eingebracht.

Bei der Kalzifikation der Foraminiferenschalen nimmt die Zelle Kohlenstoff aus der Umgebung auf. Dabei wird das in dem Moment vorhandene Verhältnis der Isotopen ¹²C/¹³C oder ¹⁸O/¹⁶O festgehalten. Dieses Isotopenverhältnis ist aber abhängig von verschiedenen großskaligen (Änderungen im globalen C-Pool durch Atmosphären/Ozean-Dynamik und Oberflächenproduktivität), mittelskaligen (Alter der Wassermassen) und kleinskaligen Faktoren (Porenwasser- und Vital-

effekte). So ändert sich die globale Verfügbarkeit der Isotopen beispielsweise durch eine verstärkte Verdunstung oder vermehrten Wasserzufluss besonders in den Windregionen und am Äquator oder durch die Verdünnung durch Flusseinträge. Auch wird während der Photosynthese das gegenüber CO₂ etwas im Überschuss vorhandene ¹²C verwendet. Ein Teil der Algen sinkt nun nach dem Absterben in die Tiefe, so dass die oberen Meeresschichten immer ¹³C angereichert sind und die unteren Wassermassen ¹²C angereichert sind.

Die Differenz des ¹²C/¹³C Gehäusecarbonats benthischer Foraminiferen in Relation zu einem Standard (Standard Bodenwasser SMOW oder einer Carbonatprobe eines Belemnitenrostrum PDB) ist daher ein wichtiges Werkzeug zur Analyse des marinen Carbonatsystems und der Klimaschwankungen vergangener Erdzeitalter. Voraussetzung dafür ist eine Kenntnis der Autökologie und Lebensweise der Foraminiferen, die für viele Arten insbesondere aus der Tiefsee jedoch noch nicht vorliegen.

MODELLKALKULATION ZUR BIOTURBATIONSLEISTUNG



Einfluss der Foraminiferenwanderung auf das Sedimentregime. Bioirrigation (Porenwasserfluss von partikulärem (POM) und gelöstem (DOM) organischem Material) und Bioturbation (Partikeltransport) werden durch passive und aktive Pseudopodienarbeit bei der Wanderung und durch die Sporenbildung bewirkt.

Durch die Bewegung benthischer Foraminiferen wird die oberste Sedimentschicht des Meeresbodens in der Tiefsee stetig umgelagert, ein Prozess, der Bioturbation genannt wird. Um die Auswirkungen dieser Partikelumlagerung durch das Meiobenthos zu errechnen, müssen die gemessenen Wandergeschwindigkeiten und Beobachtungen zur Spurenbreite der Foraminiferen verwendet werden: Vol_{Turb} ist das zu berechnende, theoretisch verdrängte Sedimentvolumen (mm³/min) einer einzelnen Foraminifere oder Foraminiferengemeinschaft. Die verdrängte Sedimentmenge errechnet sich aus dem Verhältnis von Gangquerschnittsfläche und Länge des Ganges pro Zeit:

$$\text{Vol}_{\text{Turb}} = A_{\text{Quer}} \times L_{\text{Gang}}$$

wobei A_{Quer} die Gangquerschnittsfläche der Foraminifere – zur Berechnung der Gangbreite A_{Quer} kann auch die Gehäusebreite ($A_{\text{Quer}} = \pi (B_{\text{Geh}}/2)^2$) als Wirkungsquerschnitt dienen – und L_{Gang} der zurückgelegte Weg pro Zeit [µm/min] ist. Setzt man in die Formel beispielsweise maximale Geschwindigkeitswerte von *Allogromia* spp. bei 10 °C ($v = 10 \mu\text{m}/\text{min}$; $L_{\text{Gang}} = 0,01 \text{ mm}$) mit einer Gehäusebreite von ($B_{\text{Geh}} = 1 \text{ mm}$; $A_{\text{Quer}} = \pi (B_{\text{Geh}}/2)^2 = 0,79$) ein ($\text{Vol}_{\text{Turb}} = 0,79 \times 0,01 \text{ mm}^3/\text{min} = 0,0079 \text{ mm}^3/\text{min}$), ergibt sich eine Sedimentverdrängung von 0,0079 mm³/min für *Allogromia* sp.

Eine Beispielforaminifere würde bei hypothetischer Dauerwanderung pro Tag also insgesamt 11,37 mm³ und hochgerechnet pro Jahr ≈ 4 cm³ (4152,24 mm³) verdrängen. Unter Annahme einer Abundanz von 100 Individuen (Größenklasse 1 mm) wäre die Gesamtbioturbation dieser Fauna etwa 400 cm³/Jahr. Das heißt: Viermal pro Jahr würden alle Sedimentpartikel des ersten Sedimentzentimeters nur durch die Bioturbation der Foraminiferen verlagert werden.

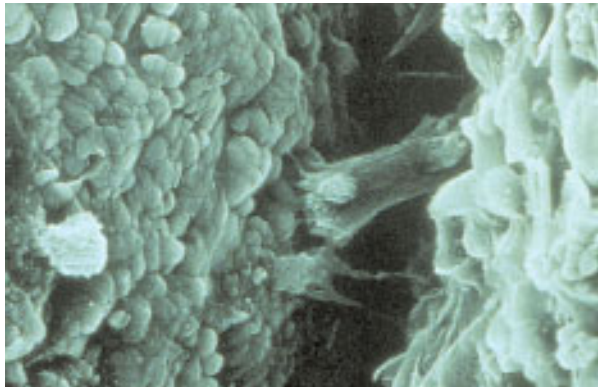


ABB. 3 Details einer Zystenwand von *Fontbotia wuellerstorfi*. Die Foraminifere (links) baute sich eine Fresszyste mit einer deutlich verstärkten Zystenwand aus Diatomeen- und Detritusmaterial (rechts, 2021-fach).

schale und binden große Mengen an CO_2 („biologische Pumpe“). Nach dem Tiefentransport des Calciumcarbonats wird durch das Auflösen der Schalen Kohlenstoff als HCO_3^- wieder in den Kreislauf eingebracht.

Über die Schalenchemie der Foraminiferen kann zudem die Chemie des Meerwassers, in der die Foraminifere aufgewachsen ist, für vergangene Zeiträume rekonstruiert werden. Methoden zur Ermittlung paläo-ozeanografischer Verhältnisse durch Foraminiferenschalen sind neben der Spurenelementanalyse zur Ermittlung der Alkalität und der Analyse der Bor-Isotopen zur Ermittlung des paläo-PH-Werts insbesondere die Messung der stabilen Sauerstoff-Isotopen für die Ermittlung der paläo-Wassertemperatur und die Analyse der Kohlenstoff-Isotopen als Indikator für die vergangene biologische Produktivität im Ozean. Solche paläo-ozeanografischen Stellvertreterdaten (Proxies) sind ein wichtiges Werkzeug zur Rekonstruktion biogeochemischer

Stoffkreisläufe und somit auch der globalen Zirkulation vergangener Ozeane (siehe hierzu auch den Kasten auf den Seiten 334 und 335).

Für die Sauerstoff-Isotopen ^{18}O und ^{16}O geht man von der Annahme aus, dass Foraminiferenschalen sich im Gleichgewicht mit dem im Meerwasser befindlichen Verhältnis bilden. Aus den Änderungen des Verhältnisses in den Schalen lassen sich somit Rückschlüsse auf Temperaturänderungen in der geologischen Vergangenheit ziehen. Dieses Verhältnis ist dabei abhängig von der Wassertemperatur: im warmen Wasser nimmt der Anteil leichter Isoto-

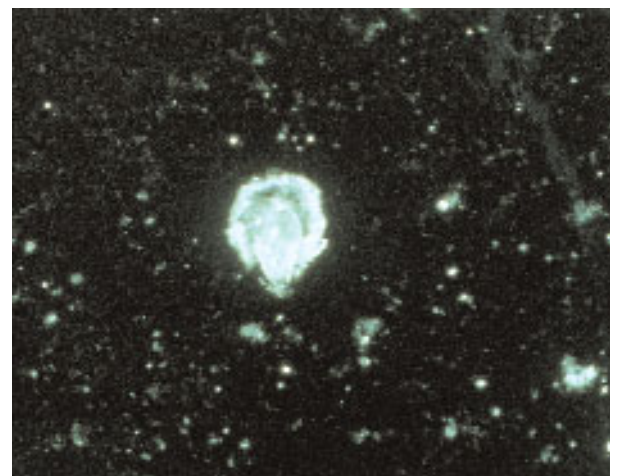


ABB. 4 Die zumeist flach infaunal in den ersten Zentimetern der Sedimentoberfläche lebende Foraminifere *Bulimina marginata*. (Mittelmeer, 249 m) beim Bauen einer Reproduktionszyste am Glas. Nach Fertigstellung der Zyste erfolgte die Reproduktion beziehungsweise Gametenfreisetzung innerhalb dieses Kokons, quasi in einer Art Brutpflege. Nach 14 Tagen wurden in näherem Umkreis circa 50 juvenile *Buliminen* beobachtet (77-fach).

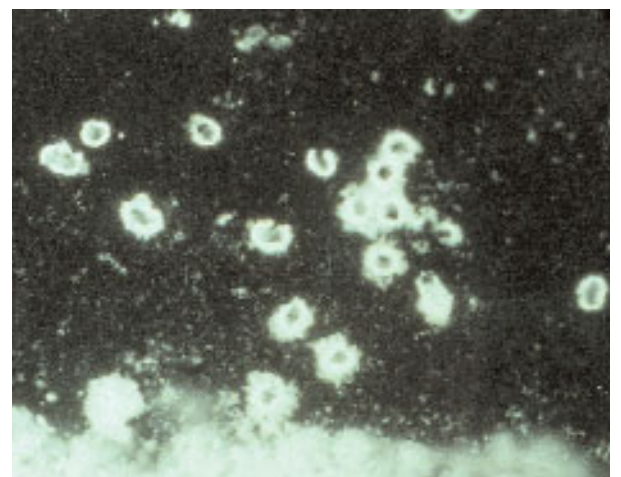


ABB. 5 Juvenile *Bulimina marginata* in Ruhe- und Kammerbauzysten. Jedes der jungen drei- bis vierkammerigen Individuen sitzt in einer eigenen kleinen Zyste am Glas. Nach dem erfolgten Kammerbau wandern die Juvenilen etwas weiter, um erneut eine Zyste zu bauen (34-fach).

GLOSSAR

Filopodien: Unverzweigte, zylindrische Einzelpseudopodien.

K-Strategen: autökologische Anpassung von Organismen an stabile Umwelten (z.B. durch lange Lebenserwartung, geringe Reproduktionsrate, Brutpflege usw.).

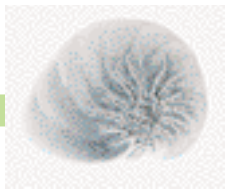
Morphospecies: morphologisch deutlich unterscheidbare Formtypen, die aber noch nicht als Arten beschrieben worden sind.

Nummuliten: seit dem Alttertiär weit verbreitete, stratigrafisch wichtige und gesteinsbildende Warmwasserforaminiferen mit Kanalsystem in der Schalenwandung aus der Gruppe um die Gattung *Nummulites*.

photische Zone: lichtdurchflutete Zone im Meer.

Reproduktions- und Kammerbauzysten: zum Kammerbau, zur Vorbereitung der Gametenbildung oder zur Verdauung errichtete Kokons aus Sedimentkörnern um eine Foraminiferenzelle.

Rhizopodien: netzartiges Gewebe feiner, sich verzweigender Plasmastränge (Reticulopodien) mit mehr oder minder deutlicher Körnchenströmung.



pen durch die Verdunstungsprozesse ab. Weltweite Untersuchungen von Sauerstoff-Isotopen in planktischen und benthischen Foraminiferenschalen von hunderten von Tiefseebohrkernen wurden genutzt, um die vergangenen Wassertemperaturen der Ozeane zu rekonstruieren und damit die Klimaschwankungen der Erde zu erforschen [3].

Die Kohlenstoff-Isotopen werden in der Paläo-Ozeanografie und Paläo-Ökologie als Proxies für die Produktivität in der photischen Zone verwendet. Die Zusammensetzung des $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$ -Verhältnisses des ozeanischen Kohlenstoffs wird primär durch die biologische Wiederverwertung von ^{13}C vermindertem organischem Material (Phytoplankton, Bakterien usw.) und durch die Effekte des Gasaustausches an der Grenze zwischen Atmosphäre und Wasseroberfläche kontrolliert. Auch die Oberflächenproduktivität kann somit anhand der Kohlenstoff-Isotopen im Gehäusecarbonat der benthischen Foraminiferen ermittelt werden. Doch einige Faktoren, insbesondere die komplizierten Prozesse im Porenwasser der Sedimente und durch den Stoffwechsel hervorgerufene biologische Effekte – so genannte „Vitaleffekte“ – stehen einer detaillierten Analyse noch im Wege.

Wie schwierig die Interpretation der Isotopendaten sein kann, soll kurz an einem Beispiel aufgeführt werden. So wurde bis vor kurzem von der benthischen Foraminiferenart *Fontbotia wuellerstorfi* und anderen epifaunalen Arten vermutet, dass sie ihr Calcitskelett relativ nah zum Kohlenstoffisotopenverhältnis des umgebenden Bodenwassers sezernieren. Damit wäre diese Foraminiferenart gut geeignet, Stellvertreterdaten für die Bodenwasserchemie vergangener Ozeane zu liefern. Neuere Untersuchungen zeigen jedoch, dass einige ^{13}C -Werte von *Fontbotia* sehr viel niedriger als das umgebende Seewasser liegen können.

An gleichzeitigen Messungen im Wasser und im Sediment auf einem Probenstranspekt im Südatlantik wurden diese Unterschiede mit der hohen biologischen Produktion in diesen Gebieten in Beziehung gebracht. Dabei steigt durch die vorwiegend mikrobielle Respiration des organischen Materials der Anteil an ^{12}C im Wasser. Bei der Aufnahme von Kohlenstoff durch die Foraminiferenzelle führt dies daher zu einer Anreicherung der leichteren ^{12}C -Isotopenkonzentrationen im Calcit in den Gehäusen infaunaler Arten. Bei hohem organischem Stoffeintrag müssen also selbst vom Porenwasser unabhängige epifaunale Arten ihr Gehäuse in einer stark ^{13}C verminderten Umgebung kalzifizieren – ein als „Mackensen-Effekt“ bekannt gewordenes Phänomen [12].

Welche Umweltfaktoren das Isotopenverhältnis der Foraminiferenschale beeinflussen können, wurde detailliert bisher erst für wenige planktische Foraminiferen dokumentiert. Symbionten, Nahrungsqualität oder die Carbonatchemie können das Isotopenverhältnis dabei um bis zu 1,5 Prozent verändern. Für die im Meeresboden lebenden Foraminiferen stehen zwei Fragen im Vordergrund des paläo-ökologischen Interesses: zum einen die Frage nach



ABB. 6 *Nonion commune*, eine infaunale, benthisch lebende Foraminifere. REM-Aufnahme, 140-fach.

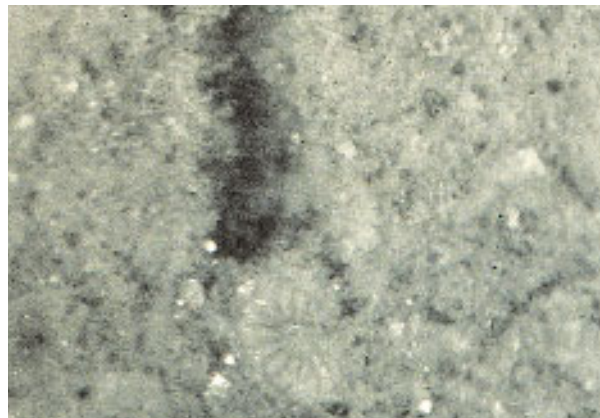


ABB. 7 Wanderungsspuren von *Nonion commune* im Sediment, 29-fach

dem Habitat benthischer Foraminiferen, zum anderen die Frage nach der Ernährungsweise. Mit der Wahl des Habitats, d. h. mit dem örtlichen Wechsel des Aufenthaltsorts innerhalb der obersten Zentimeter im Sediment, und mit der Ernährungsweise können sich gleichzeitig die detailliert messbaren Parameter (beispielsweise Isotopen-, Schwermetallgehalt) der kalzifizierten Gehäuse von Foraminiferen verändern. Diese autökologischen Informationen sind notwendig, um die gespeicherten Isotopensignale der Foraminiferenschalen besser interpretieren zu können.

Von der Wahl des Habitats

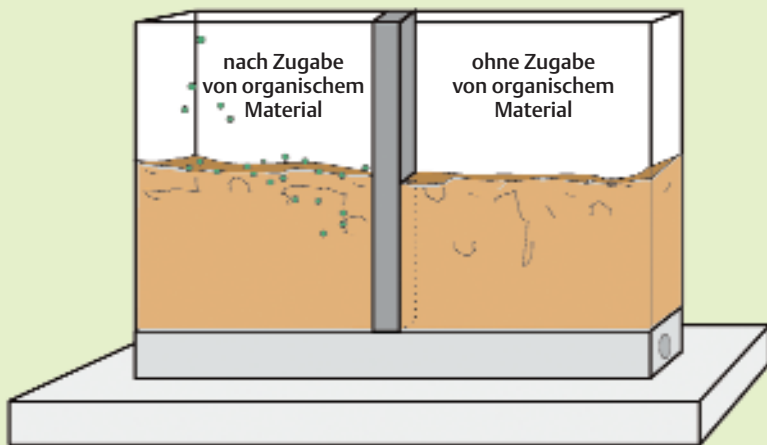
In neueren Ansätzen wird das bisherige mikropaläontologische Habitatkonzept – d. h. die Foraminiferen bevorzugen einen kleinskaligen Aufenthaltsort innerhalb des heterogenen Sedimentverbandes (epifaunales, flach und tief infaunales „Mikrohabitat“) – als nicht mehr statisch, sondern weitaus dynamischer angesehen [9]. So fanden sich in Felduntersuchungen im Laufe eines Jahres einige Foraminiferenarten in Abhängigkeit von Sauerstoff- und Futtergehalt

an der Oberfläche und auch in tieferen Sedimentzonen (Abbildungen 8 und 9).

Erst durch Laborversuche lassen sich Informationen über die Lebensweise und Lebensspanne benthischer Tiefsee-Foraminiferen und Informationen über die auslösenden

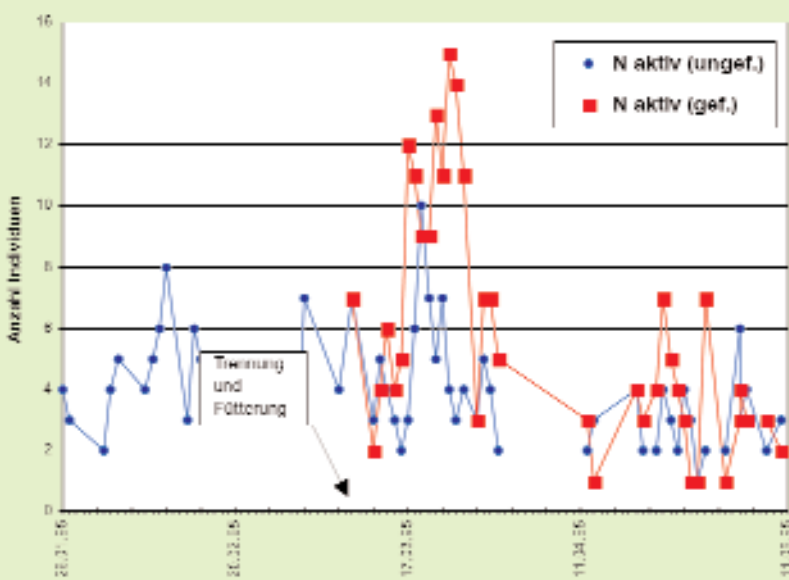
Faktoren und den Ort der Kalzifizierung gewinnen [3]. Untersuchungen an Laboraquarien zeigten tatsächlich eine hohe Variabilität der Habitattiefe der meisten Arten: In Kulturen wurden nicht nur „epifaunale“ Arten (beispielsweise *Fontbotia wuellerstorfi*) im Sediment, sondern auch „tief infaunale“ Arten (beispielsweise *Globobulimina affinis*) flach infaunal an der Sedimentoberfläche gefunden. Anscheinend steuern die beiden Faktoren Sauerstoff und Futter die jeweilige Verteilung der Foraminiferen im Sediment. Anzeiger solcher teils kurzzeitiger Habitat-Wechsel lassen sich auch in der Tiefsee finden: Arten wie beispielsweise *Epistominella exigua* besiedeln die in der Tiefsee meist nur kurzzeitig vorhandene Phytodetritus-Lage aus abgestorbenen Algen im ersten Sedimentzentimeter und kommen dann gehäuft an der Oberflächenschicht der Sedimente vor. Theoretisch spielen sich während dieser Zeit nach dem Absinken der Frühjahrsalgenblüte auch vermehrt wichtige Lebensvorgänge wie Kammerbau und Reproduktion ab. Tatsächlich scheinen einige der „opportunistischen“, meist kleineren, und auch weichschaligen Foraminiferenarten die Reproduktion auf einen saisonalen Nahrungseintrag hin abzustimmen [5, 7].

ABB. 8 FORAMINIFERENREAKTION BEI GESTEIGERTEM FUTTEREINTRAG



Nach Trennung eines Aquariums wird durch Zugabe organischen Materials (hier durch Zugabe der Grünalge *Chlorella*) auf eine Seite ein künstlicher Phytodetrituseintrag simuliert. Die Wanderaktivitäten benthischer Foraminiferen im Sediment werden dabei mit Hilfe eines seitlich ins Sediment ausgerichteten Binokulars über die Zeit protokolliert.

ABB. 9 FORAMINIFERENREAKTION BEI GESTEIGERTEM FUTTEREINTRAG



Die Individuen auf der Nahrungsseite des Aquariums zeigen eine deutlich gesteigerte Aktivität nach dem Eintrag. Im Gegensatz zu den Individuen im nicht mit organischen Substanzen gefütterten Sediment sind der Anteil wandernder Foraminiferen und auch die Geschwindigkeit bei der Futtersuche (nicht gezeigt) durch den Phytodetrituseintrag stark erhöht.

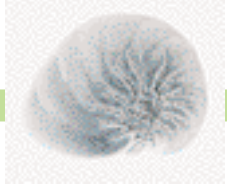
Erste Untersuchungen aus Laborhälterungen bestätigen – wenn auch durch die Kultursituation nicht uneingeschränkt – dass einige Foraminiferen kurzlebig und auf einen engen ökologischen Bereich hin adaptiert sind. Solche Arten wären hilfreich für das Erkennen kurzzeitiger Veränderungen der Umweltbedingungen. Beispielhaft kann die Art *Bulimina marginata* als typische opportunistisch lebende Foraminiferenart gelten. ► Reproduktions- und Kammerbauzyklen wurden nur in der obersten Sedimentschicht beobachtet [7].

Anpassungen an Nahrungsknappheit

Der Großteil der kalkschaligen Tiefseeforaminiferen scheint sich jedoch nicht saisonal zu reproduzieren. Bisher konnten zwar erst wenige vollständige Zeitreihen aus der Tiefsee gewonnen werden, doch wurden in den vorhandenen Sedimentproben keine eindeutigen Anzeichen auf vermehrte juvenile Kalkschalen im Jahresgang gefunden. Hier spielen vermutlich die Nahrungsansprüche und die hohe Lebenserwartung dieser Einzeller eine Rolle.

Benthische Tiefseeforaminiferen sind meist omnivore Detritusfresser. In den Nahrungsspektren dieser Foraminiferen wurden unter anderem Bakterien, Cyanobakterien, Phytoplankter, Copepoden, gelöstes organisches Material und Aggregate des Phytodetritus gefunden.

Obwohl der meist saisonale Futtereintrag in der Tiefsee eine sofortige Reproduktion bei Foraminiferen vermuten lässt, ist der Nachweis angesichts der hohen technischen Schwierigkeiten bei der Tiefseeforschung noch nicht erbracht. Im Labor nahmen jedoch flach infaunale Arten bevorzugt frisches Algenmaterial auf: Arten der Gattungen *Rosalina* und *Bulimina* ernährten sich von den zugegebenen Futteralgen (*Chlorella*) und bildeten bevorzugt an der Oberfläche Fress- und danach Reproduktionszyklen aus De-



tritus- und Sedimentmaterial. Im Gegensatz dazu ernähren sich tief infaunale Foraminiferenarten (> 3 cm) vermutlich vorwiegend von eingemischtem Detritus beziehungsweise älterem organischem Material oder in diesen Zonen vermuteten speziellen Bakterien. Solche Arten scheinen in ihrer Reproduktion also nicht vom saisonalen Futtereintrag abhängig zu sein.

Ein anderer Grund für den fehlenden Nachweis saisonaler Reproduktionsleistung der meisten Tiefsee-Foraminiferen mag in ihrer relativ langen Lebenserwartung zu finden sein. Häufige kalkschalige Arten der Tiefsee wie *Gavelinopsis* spp., *Gyroidinoides* spp., *Cibicidoides* spp. und *Fontbotia wuellerstorfi* besitzen Lebensspannen von mehr als drei Jahren [7], haben geringe Reproduktionsraten und verhalten sich also erstaunlicherweise als typische K-Strategen (geringe Anzahl Nachkommen, hohe Lebenserwartung). Die unterschiedlichen Lebensphasen der Foraminiferen unter verschiedenen Umweltbedingungen werden in dem Verhältnis der Schalenisotopen damit nur in der Summe festgehalten. Langlebige, euryöke Arten wären also Anzeiger der durchschnittlichen Bedingungen von Monaten oder Jahren und verhindern so präzise Interpretationen.

Wanderung im Sediment

Ein weiteres biologisches Merkmal erschwert die Aussagekraft der Isotopenanalyse: Foraminiferen sind ausgesprochen aktive Mitbewohner der Sedimente und keineswegs inaktiv. Dass sich Foraminiferen mit Hilfe eines Netzwerks schlanker Pseudopodien fortbewegen, erkannte schon 1835 der erste bedeutende Foraminiferenforscher Dujardin anhand einer wandernden *Elphidium* sp. [4]. Spätere Forscher entdeckten in den Pseudopodiensträngen eine bidirektionelle Körnchenströmung und erkannten darin Mitochondrien und Granulakörnchen („Granulareticula“). In den speziellen Längsbündeln der Reticulopodien wurden Mikrotubuli als Versteifungselemente dokumentiert, an denen nach dem Actin-Myosin-Modell die Reaktionen für die Kontraktionen stattfinden [15].

Die Pseudopodien und andere Austülpungen des Cytoplasmas strömen dabei aus einer oder mehreren Mündungen der Foraminifere und in einigen Fällen auch durch die Poren der Gehäusewand [6]. Während der Wanderung im Sediment bilden einige Foraminiferenarten vor der Mündung eine Höhlung aus, in die die Pseudopodienstränge ausstrahlen. Die distalen Enden verankern sich dabei im Substrat und durch Kontraktionen innerhalb der Pseudopodien wird die Foraminifere vorwärts gezogen.

Die laterale und vertikale Bewegung benthischer Foraminiferen steht mit mehreren Faktoren im Zusammenhang, von denen die Temperatur, der Sauerstoffgehalt und die Nahrungskonzentration im Sediment die wichtigsten sind. Während bei zunehmender Temperatur die Wanderungsaktivität der meisten Arten erhöht wird, was durch erhöhte Stoffwechselaktivität erklärt werden kann, verursachen

wechselnde Konzentrationen von Sauerstoff oder Nahrung unterschiedliche Verhaltensreaktionen [10].

Tendenziell meiden die meisten Foraminiferen sauerstoffarme Sedimentschichten und fliehen daher zur Sedimentoberfläche oder versuchen, erhöhte Substrate (u. a. Wurmröhren) aufzusuchen [1]. Im Meeresboden werden Sedimente durch die Aktivitäten größerer Tiere stetig bioturbiert und die Foraminiferen müssen sich gegebenenfalls aus größerer Sedimenttiefe wieder an die nahrungsreiche Oberfläche hervorgraben.

Allerdings ist die Bioturbationsrate in den Sedimenten der Tiefsee gegenüber dem Flachwasser stark vermindert. Versuche mit lumineszenten Partikeln an Tiefsee-Sedimenten im Labor haben zeigen können, dass es hier gerade durch die Wanderungen von Foraminiferen zu einer stetigen Umlagerung der Sedimente kommt (siehe Kasten 335). Neuartige Versuche mit fluoreszenten Färbemethoden und Kunstharzen beweisen die unmittelbare Kopplung zwischen Sediment und Mikroorganismus [2]. Möglicherweise ist es diese sehr aktive, aufs Sedimentgefüge einwirkende Dynamik der Foraminiferen, die die Isotopendaten im Porenwasser so variieren lässt und dadurch die Interpretation zur Zeit so erschwert.

Zusammenfassung

Foraminiferen haben einen großen Einfluss auf das marine Carbonatsystem, sei es durch den Entzug von großen Mengen CO₂ aus dem Meerwasser durch die Bildung der Kalkschalen, sei es durch ihre bedeutende ökologische Rolle bei der Remineralisation von organischen Substanzen im Benthos. Daneben spielen Foraminiferen eine hervorragende Rolle als Leitfossilien zur Ermittlung vergangener Umweltbedingungen und Klimaschwankungen.

Wenig ist allerdings über die Biologie der Tiefwasserarten bekannt. Laborversuche zeigen einige vielversprechende Ansätze bei der Lösung wichtiger Fragen zur Autökologie einzelner Arten, zur Bestimmung der Remineralisationsleistung, zu Fragen der Kalkschalenbildung und zum Vitaleffekt bei der Isotopen-Fraktionierung während der Schalenbildung.

INTERNET

Europäischer Foraminiferenkatalog des European Register of Marine Species (ERMS):

www.marbef.org/data/erms.php

AG Mikropaläontologie Universität Bonn/ Labor Martin Langer:

www.paleontology.uni-bonn.de/institut/personal/LANGER/INDEX.HTM

University of Berkeley:

www.ucmp.berkeley.edu/foram/foramintro.html

Glossary of Terms used in Foraminiferal Research:

www.ucmp.berkeley.edu/people/jlipps/glossary.html

Literatur

- [1] E. Alve, J. M. Bernhard, Vertical migratory response of benthic foraminifera to controlled oxygen concentrations in an experimental mesocosm, *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1995, 116, 137-151.
- [2] J. Bernhard, K. R. Buck, M. A. Farmer, S. S. Bowser, The Santa Barbara Basin is a symbiosis oasis, *Nature* 2000, 403, 77-80.
- [3] G. T. Chandler, D. F. Williams, H. J. Spero, G. Xiaodong, Sediment microhabitat effects on carbon isotopic signatures of microcosm-cultured benthic foraminifera, *Limnology & Oceanography* 1995, 41, 680-688.
- [4] F. Dujardin, Observations sur les Rhizopodes et les Infusories, *Comptes Rendus, Acad. Sci. Paris* 1835, 1, 338-340.
- [5] A. J. Gooday, L. A. Levin, P. Linke, T. Heeger, The role of benthic foraminifera in the deep-sea food webs and carbon cycling. In: G. T. Rowe, V. Pariente (Hrsg.): *Deep-Sea food chains and the global carbon cycle*, Kluwer Academic Publishers, NATO Asi Ser. C. 1992, 360, 63-91.
- [6] K.G. Grell, Reticulopodien, *Biol. Unserer Zeit* 1993, 5, 267-272.
- [7] O. Groß, Investigations on autecology, migration and bioturbation of living benthic deep-sea Foraminifera (Protozoa), *Berichte aus dem Zentrum für Meeres- und Klimaforschung, Reihe E: Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft* 1998, 15, 256.
- [8] O. Groß, Foraminifera. In: M.J. Costello, C. S. Emblow, R. White (Hrsg.), *European Register of Marine Species. A check-list of marine species in Europe and a bibliography of guides to their identification*, Patrimoines naturels 2001, 50, 60-75.
- [9] F. J. Jorissen, H. C. de Stigter, J. G. V. Widmark, A conceptual model explaining benthic foraminiferal microhabitats, *Marine Micropaleontology* 1995, 26, 3-15.
- [10] H. Kitazato, Locomotion of some benthic foraminifera in and on sediments, *J. Foram. Res.* 1988, 18, 344-349.
- [11] J. J. Lee, O. R. Anderson, *Biology of Foraminifera*, Academic Press, London, 1991.
- [12] A. Mackensen, H. W. Hubberten, T. Bickert, G. Fischer, D. K. Fütterer, The ^{13}C in benthic foraminiferal tests of *Fontbotia wuellerstorfi* (Schwager) relative to the ^{13}C of dissolved inorganic carbon in southern ocean deep water: implications for glacial ocean circulation models, *Paleoceanography* 1993, 8, 587-610.
- [13] J. W. Murray, *Ecology and palaeoecology of benthic foraminifera*, Longman Scientific & Technical, Harlow, U.K., 1991, 397.
- [14] J. Pawlowski, I. Bolivar, J. Fahrni, C. De Vargas, S. S. Bowser, Naked foraminiferans revealed, *Nature* 1999, 399.
- [15] J. J. Travis, S. S. Bowser, The motility of foraminifera. In: J. J. Lee, O. R. Anderson (Hrsg.) *The Biology of Foraminifera*, Academic Press, London, 1991, 91-155.

Der Autor



Onno Groß, geb. 1964, Studium der Biologischen Ozeanografie in Hamburg und Tübingen, Promotion über Tiefseeforaminiferen 1998 bei Prof. Dr. Ch. Hemleben und Prof. Dr. H. Thiel. Mitarbeit im ERMS (European Register of Marine Species) Projekt und Aufbau eines Katalogs europäischer Foraminiferen. Außerdem tätig als Wissenschaftsjournalist und Gründer der Meeresschutzorganisation DEEPWAVE e.V. Spezialgebiete: Ökologie der Meiofauna, benthische Foraminiferen, Biodiversität mariner Protozoen, Biologie der Tiefsee, Kryptozoologie der Cephalopoda, Selachier und weiterer Seeungeheuer.

Korrespondenz:

Dr. Onno Groß, Hegestraße 46 b,
D-20251 Hamburg, Email: Onnogross@aol.com



ABB. 10 *Inspiration Tiefsee: Die Skulptur „Bulimina marginata 1:6000“ der Künstlerin Anna Mandel (www.annamandel.de) zeigt maßstabsgetreu das überlebensgroße Abbild einer Tiefseeforaminifere. Die Skulptur ist im Bildhauergarten der Kunstakademie Karlsruhe zu besichtigen.*