

Untersuchung zur Verteilung, ökologischen Rolle und
trophischen Stellung der Thecosomata (Gastropoda:
Opisthobranchia) auf einem Schnitt von der Küste in die
offene See im Auftriebsgebiet vor Namibia

vorgelegt von
Björn Kullmann
geboren am
08.12.1987

Universität Hamburg
Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft

Erscheinungsjahr
2011

1. Gutachter: Prof. Dr. Christian Möllmann
2. Gutachter: Dr. Rolf Koppelman

Hiermit bestätige ich, dass die vorliegende Arbeit von mir selbständig verfasst wurde und ich keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel – insbesondere keine im Quellenverzeichnis nicht benannten Internet-Quellen – benutzt habe und die Arbeit von mir vorher nicht einem anderen Prüfungsverfahren eingereicht wurde. Die eingereichte schriftliche Fassung entspricht der auf dem elektronischen Speichermedium. Ich bin damit einverstanden, dass die Bachelorarbeit veröffentlicht wird.

Ort, Datum, Unterschrift

Inhaltsverzeichnis

Zusammenfassung	I
Abstract	II
1. Einleitung	1
1.1 Fragestellung	5
3. Ergebnisse	11
3.1 Hydrographie	11
3.2 Taxonomie der Thecosomata	12
3.3 Tiefenverteilung der Thecosomata und tageszeitliche Unterschiede	13
3.4 Verteilung der Thecosomata auf einem Schnitt von der Küste in den offenen Ozean	21
3.5 Trophische Stellung der Thecosomata	22
4. Diskussion	28
4.1 Verteilung der Thecosomata	28
4.2 Trophische Stellung	31
4.3 Fazit	32
5. Literatur	33
Anhang	

Zusammenfassung

Die ökologische Rolle der Thecosomata (beschaltete Flügelschnecken) im Ökosystem des nördlichen Benguela-Auftriebgebietes ist nur wenig erforscht und schlecht verstanden. Deshalb behandelte diese Arbeit die Erfassung aller im Gebiet vorkommenden Arten, deren vertikalen und horizontalen Verteilungen und deren trophischen Stellungen. Für die taxonomischen und trophischen Untersuchungen wurden während einer Fahrt mit dem deutschen Forschungsschiff *Maria S. Merian* (MSM 17/3; Februar 2011) Planktonproben auf einem Transekt vor Walvis Bay mithilfe eines 1 m² MOCNESS (Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System) mit einer Maschenweite von 333 µm genommen. Die trophische Einordnung wurde mithilfe von $\delta^{15}\text{N}$ und $\delta^{13}\text{C}$ Isotopenverhältnisanalysen durchgeführt. Zusätzlich zu den Proben aus dem Februar, wurden Proben von einer Forschungsfahrt mit dem britischen Forschungsschiff *Discovery* (D 365) auf dem selben Transekt vom September 2010 untersucht, um jahreszeitliche Unterschiede in den Isotopenverhältnissen feststellen zu können.

Es hat sich gezeigt, dass sich Thecosomata kaum auf dem Schelf aufgehalten haben. Die höchsten Abundanzen und Bestände wurden an der Schelfkante beobachtet. Im offenen Ozean gingen die Konzentrationen wieder zurück, wobei die Diversität konstant blieb. Alle Proben wurden von *Limacina bulimoides* (max. Abundanz 22465 Ind. 1000 m⁻³), *Limacina inflata* (max. Abundanz 15479 Ind. 1000 m⁻³) und *Desompterus papilio* (max. Abundanz 4290 Ind. 1000 m⁻³) dominiert.

Die Isotopenverhältnisanalyse hat ergeben, dass die Thecosomata einen $\delta^{13}\text{C}$ Wert zwischen -20,5‰ und -23,9‰ haben, was darauf hindeutet, dass sie ihre Hauptkohlenstoffquelle der POM (Particulate Organic Matter) ist. Die $\delta^{15}\text{N}$ Analyse ergab im Südherbst (MSM 17/3; Februar 2011) Werte zwischen 9 und 13‰ und im Südfrühling (D365; September 2010) Werte zwischen 4 und 6‰. Innerhalb der Werte aus dem Südherbst und -frühling konnten keine signifikanten Unterschiede zwischen Schelf, Schelfkante und dem offenen Ozean festgestellt werden. Allerdings sind die Werte vom Südherbst signifikant höher als jene aus dem Südfrühling. Gründe dafür, wie Veränderungen im Stickstoffkreislauf, werden diskutiert. Die untersuchten Thecosomata befanden sich alle zwischen der ersten und zweiten trophischen Ebene und nehmen damit die Rolle Primär- oder maximal Sekundärkonsumenten im Nahrungsnetz ein.

Abstract

The ecological role of Thecosomata (shelled sea butterflies) in the northern Benguela upwelling system is sparsely investigated and poorly understood. Hence, the task of this study is to determine all present thecosomata species, their vertical and horizontal distributions and their trophic positions. Plankton samples for taxonomical and trophical analyses were taken on a transect off Walvis Bay during a cruise of the research vessel *Maria S. Merian* (MSM 17/3; February 2011) by using a 1 m² MOCNESS (Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System) with a mesh size of 333 µm. The trophic analyses are based on the stable isotope ratios of nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$) and carbon ($\delta^{13}\text{C}$). Additional samples for trophical analyses derived from a cruise of the british research vessel *Discovery* (D 365; September 2010) on the same transect. This helped to figure out seasonal differences.

The lowest concentration of Thecosomata was found on the shelf. Highest abundances were observed at the shelf-break. Offshore, the abundances decreased while the diversity remained at the same level. All samples were dominated by the species *Limacina bulimoides* (max. abundance 22465 Ind. 1000 m⁻³), *Limacina inflata* (max. abundance 15479 Ind. 1000 m⁻³) and *Desompterus papilio* (max. abundance 4290 Ind. 1000 m⁻³).

The $\delta^{13}\text{C}$ values were between -20,5‰ und -23,9‰, indicating that POM (Particulate Organic Matter) was the main carbon source of the investigated Thecosomata. The $\delta^{15}\text{N}$ value in February 2011 was between 9 and 13‰ and between 4 and 6‰ in September 2010. No significant difference were found within seasons. However, the February data were significantly higher than those from September. Reasons for this issue, like changes in the nitrogen cycle, are discussed. The $\delta^{15}\text{N}$ values indicated a trophic level between 1 and 2. Thus, the investigated Thecosomata seem to inherit the role of primary or maximal secondary consumers in the food web.

1. Einleitung

Das Benguela-Auftriebsgebiet

Vor der Küste Namibias und Südafrikas befindet sich eine der produktivsten Meeresströmungen der Welt – der Benguela-Strom. Dieser Oberflächenstrom hat eine maximale latitudinale Ausdehnung von circa 14° S bis 37° S und lässt sich grob in einen nördlichen (Abb. 1) und einen südlichen Bereich teilen, welche durch das intensive Hauptauftriebsgebiet vor Lüderitz bei ungefähr 27° S und 15° O getrennt wird (Heymans *et al.*, 2004). In diesem Gebiet herrscht ganzjährig ein starker auftriebsfördernder Süd-Ost-Wind herrscht (Shannon und Pillar, 1986).

Im Allgemeinen bezeichnet man als „Auftrieb“ das Aufsteigen von Tiefenwasser an die Oberfläche. Entdeckt wurde dieses Phänomen von dem schwedischen Physiker Vagn Walfrid Ekman (Ekman, 1905), der eine Erklärung für die Beobachtungen des Norwegischen Polarforschers Fridtjof Nansen suchte, dass Eismassen sich in einem Winkel von 20 - 40° versetzt zur Windrichtung bewegen. Daraufhin entwickelte der Schwede eine Theorie, die auch den Auftrieb erklärt. Nach Ekman (Ekman, 1905) funktioniert der Auftrieb am Beispiel des Benguela-Stroms wie folgt: Entlang der Küste Namibias weht der SO-Passat. Das vom

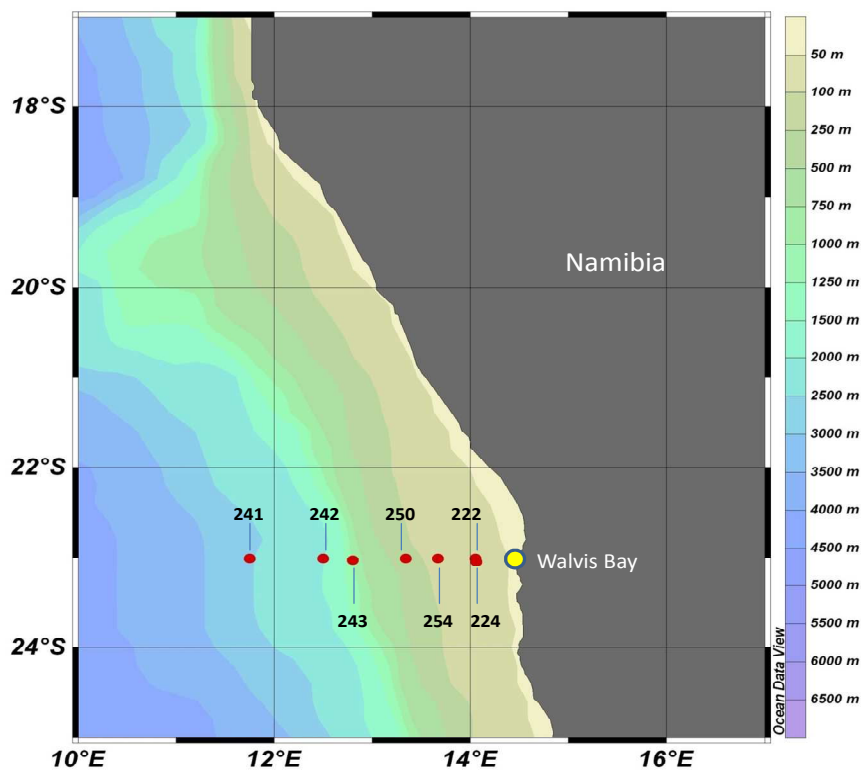


Abb. 1: Untersuchte Stationen (rote Punkte) im nördlichen Benguela-Gebiet vor Namibia

Wind bewegte Oberflächenwasser bewegt seinerseits die darunter liegende Wasserschicht, die bedingt durch die Corioliskraft um 20-40° auf der Südhalbkugel gegen den Uhrzeigersinn beziehungsweise auf der Nordhalbkugel mit dem Uhrzeigersinn verdriftet wird. Diese Schicht bewegt ihrerseits die darunterliegende Schicht, die ebenfalls nach links verdriftet wird. Dieses sich fortsetzende Muster ging als „Ekmanspirale“ (Abb. 2) in die Literatur ein. In der Summe wird das Oberflächenwasser im rechten Winkel zur Windrichtung, das heißt in Richtung offene See transportiert. Das fehlende Volumen wird durch Tiefenwasser aus 100 bis 300 Metern Tiefe ausgeglichen (Abb. 3), was weitreichende ökologische Folgen bedingt.

Tiefenwasser ist kalt und nährstoffreich, weil dort keine Primärproduzenten leben, die die Nährstoffe verbrauchen. Wird dieses Wasser nun an die Oberfläche transportiert, wird die euphotische Zone stark mit Nährstoffen angereichert (Currie, 1953). Die hohe Nährstoffkonzentration bietet Algen optimale Wachstumsbedingungen, was dazu führt, dass die Primärproduktion in Auftriebsgebieten allgemein sehr hoch ist. Durch solch ein enormes Überangebot kommt es nach der „Intermediate Disturbance Theory“ (IDT) von Connell (1978) dazu, dass nur relativ wenige Arten zu einer Dominanz gelangen. Denn nach der IDT

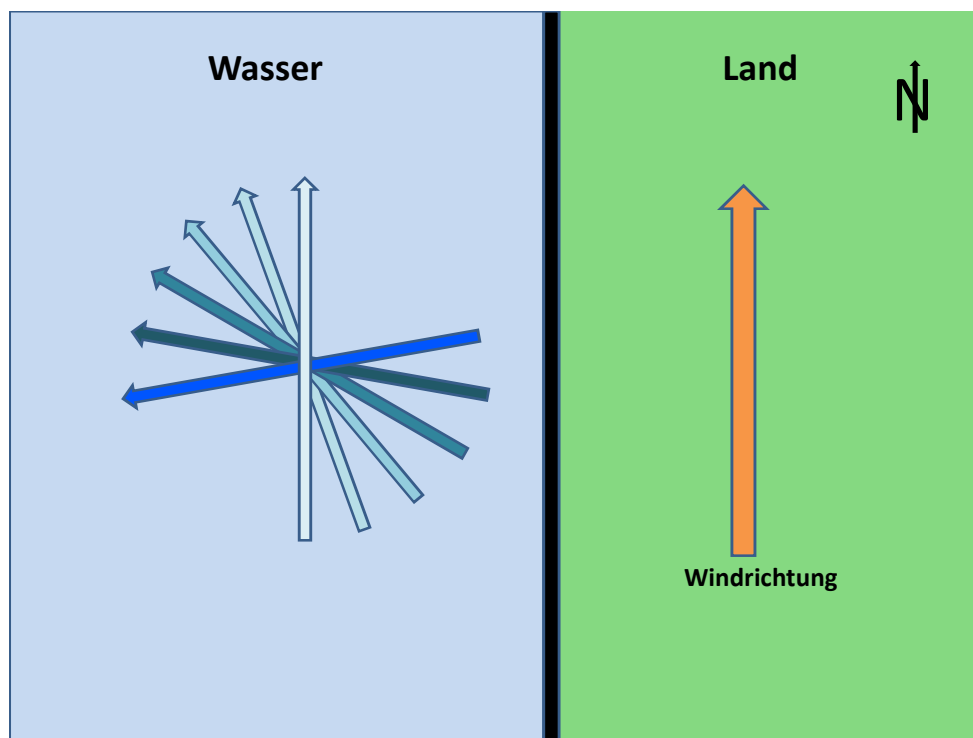


Abb. 2: Eine schematische Darstellung der Ekmanspirale. Zu sehen ist die Auswirkung der Corioliskraft auf die Bewegungsrichtung der unterschiedlichen Wasserschichten in einem Auftriebsgebiet auf der Südhalbkugel (bspw. der Benguela-Strom). Der orange Pfeil gibt die Windrichtung an. Der weiße Pfeil stellt die Bewegungsrichtung des Oberflächenwassers dar. Die immer dunkler werdenden Pfeile zeigen schematisch die Strömungsrichtung der tieferen Wasserschichten. Je dunkler die Farbe, desto tiefer ist die Wasserschicht.

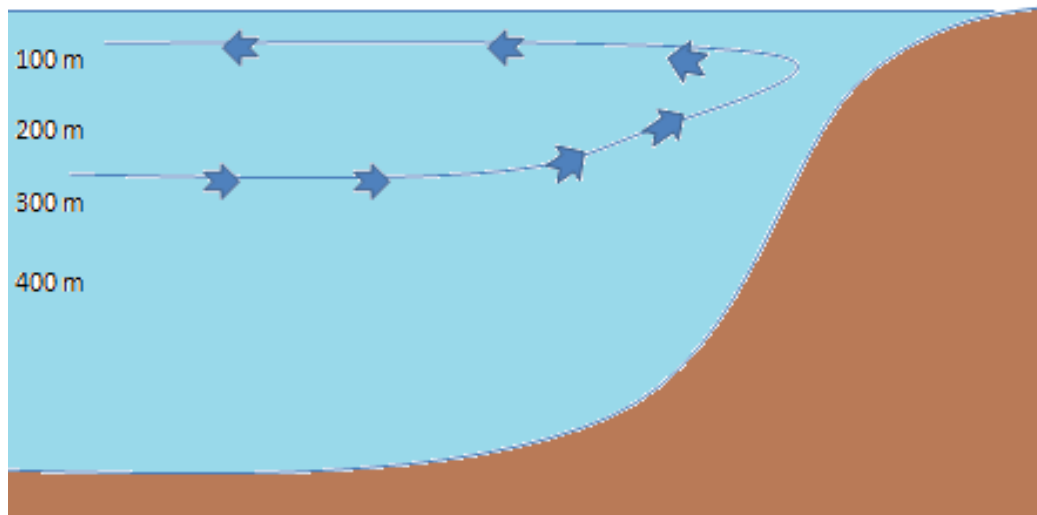


Abb. 3: Seitenansicht des Auftriebsprozesses nach Ekman. Die blauen Pfeile stellen die Strömung des Wassers dar. Die Windrichtung ist senkrecht zur Bildebene und man schaut Richtung Norden, wobei der Wind in die selbige weht.

ist die Diversität der Arten dann am höchsten, wenn die natürlichen Störungen und das Nährstoffangebot moderat sind. Daher ist das Nahrungsnetz in Auftriebsgebieten in der Regel klein und besteht hauptsächlich aus großen Phytoplanktonzellen, Zooplankton und planktivoren Clupeiformes wie beispielsweise Sardellen (*Engraulis encrasicolus*) und Stöckern (*Trachurus trachurus*) (Ryther, 1969).

Das Auftriebsgebiet hat nicht nur Auswirkungen auf den marinen Lebensraum, sondern beeinflusst maßgeblich auch das Festland. So ist die Küstenregion Namibias eine der trockensten Wüsten der Welt, was darauf zurückzuführen ist, dass das kalte Wasser die feuchten Luftmassen abkühlt, sodass der meiste Regen fällt, bevor dieser die Küste erreicht. So kann es zu Dürreperioden von einer Länge bis zu zehn Jahren kommen (Dupont *et al.*, 2005).

In Nahrungsnetzen, insbesondere in denen von Auftriebsgebieten, nimmt das Zooplankton eine Schlüsselrolle ein, weil es die niedrigen trophischen Ebenen mit den höheren verbindet (Plagányi *et al.*, 1999), denn den meisten größeren heterotrophen Organismen sind die kleinen photosynthetisch aktiven Phytoplanktonzellen nicht zugänglich (Bartram, 1980: als Zitat aus Plagányi *et al.*, 1999). Diese gelangen durch Ciliaten und anderen Vertretern des Mikrozooplanktons in das Nahrungsnetz, sodass die Energie der Primärproduktion auch bis

zu den höheren trophischen Ebenen gelangt (Aberle *et al.*, 2010). Die Rolle der mikrobiellen Schleife, also dem Transport von organischem Material von Bakterien zu größeren Zooplanktern und die Rolle von Protozoen im Auftrieb ist noch weitgehend ungeklärt. In diesem Zusammenhang haben zuletzt Aberle *et al.* (2010) mithilfe von Isotopenanalysen die Bedeutung der Omnivorie vieler Copepoda Taxa belegen können, da diese in der Regel den Hauptbestandteil der Biomasse eines marinen Nahrungsnetzes ausmachen und die wahrscheinlich häufigste Tiergruppe der Welt sind (Turner, 2004). Neben den Copepoda spielen aber auch andere Primärkonsumenten wie die Thecosomata eine wichtige Rolle.

Die Taxonomie der Thecosomata und ihre ökologische Bedeutung

Die Thecosomata sind ein Taxon der Gastropoda, genauer der Opisthobranchia, setzen sich aus den beiden Taxa Eu- und Pseudothecosomata zusammen und wurden früher gemeinsam mit den Gymnosomata als Pteropoda (dt. Flügelschnecken) bezeichnet (van der Spoel, 1967 und 1976). Klussmann-Kolb und Dinapoli (2006) konnten durch molekulare Methoden belegen, dass die Theco- und Gymnosomata Schwestergruppen der Anaspidae sind und zusammen mit diesen eine monophyletische Gruppe innerhalb der Opisthobranchia bilden. Die vorliegende Arbeit befasst sich jedoch ausschließlich mit den Thecosomata. Eu- und Pseudothecosomata unterscheiden sich dadurch, dass die ersteren eine Schale aus Aragonit bilden (Glaçon *et al.*, 1994) und die letzteren lediglich einen gelatinösen Pseudoconch produzieren (van der Spoel, 1976). Innerhalb der Euthecosomata unterscheidet man zwei Taxa: Zum einen die Limacinidae (Beispiel *Limacina bulimoides*), welche eine links gewundene Schale besitzen und die Cavoliniidae (Beispiel *Clio pyramidata*) mit einer ungewundenen Schale.

Bei den Pseudothecosomata unterscheidet man nach van der Spoel (1976) die drei Taxa Cymbuliidae, Desompteridae und Peraclididae. Die Cymbuliidae zeichnen sich durch den Besitz eines großen gelatinösen, durchsichtigen Pseudoconch aus, in dem sich der eigentliche Körper des Tieres ohne feste Verbindung zum Pseudoconch befindet (Beispiel *Cymbulia parvidentata*). Desompteridae haben ihren Pseudoconch sekundär wieder verloren, sehen morphologisch den Cymbuliidae ähnlich sind jedoch mit einer maximalen Körperlänge von drei Millimetern kleiner (Beispiel *Desompterus papilio*). Peraclididae haben wie die Limacinidae eine linksgewundene Schale, unterscheiden sich von diesen allerdings durch das häufige Vorhandensein von Mustern auf der Schale und dass die letzte Windung häufig in einem langen Kiel endet (Beispiel *Peraclis apicifulva*).

Ökologisch betrachtet spielen Thecosomata eine wichtige Rolle, weil sie in einigen Gebieten bis zu einem Viertel der Biomasse einer Zooplanktongemeinschaft ausmachen können und sogar, zumindest in Polarregionen, Krill als Hauptbestandteil des Zooplanktons übertreffen können (McNeil und Mearns, 2008). Sie sind im gesamten Ozean vertreten, von den kalten polaren Breiten bis zu den tropischen Regionen und von der Oberfläche bis in das Bathypelagial (Parra-Flores und Gasca, 2009). Die Euthecosomata haben ihre höchste Abundanz im Epipelagial bis 200 Meter (Parra-Flores und Gasca, 2009), wohingegen Pseudothecosomata hauptsächlich in etwas tieferen Wasserschichten vorkommen (van der Spoel, 1999). Sie filtrieren das Wasser mit einem Schleimnetz (Gilmer und Harbison, 1986), nehmen die kleineren partikulären organischen Schwebeteilchen (engl. Particulate Organic Matter, POM) auf und scheiden die für sie unbrauchbaren Stoffe in Form von größeren Pellets, sogenannten Faeces, wieder aus. Diese sinken schneller zu Boden, was den Kohlenstofffluss und damit die Nährstoffanreicherung der aphotischen Zone innerhalb der Wassersäule stark beeinflusst (Manno *et al.*, 2010).

1.1 Fragestellung

Die Verteilung von Thecosomata ist im Auftriebsgebiet vor Namibia nur wenig erforscht und auch über ihre trophische Stellung ist nur wenig bekannt. Lediglich im südlichen Benguela-Auftriebsgebiet fanden bisher Untersuchungen statt (Dadon und Masello, 1999). Daher ist das Ziel dieser Arbeit ihre Häufigkeiten in den verschiedenen Wassertiefen bis 1000 m festzustellen und durch Isotopenverhältnisanalysen von Kohlenstoff ($\delta^{13}\text{C}$) und Stickstoff ($\delta^{15}\text{N}$), um ihre Position im Nahrungsnetz und ihre Hauptnahrungsquelle zu ermitteln. Dabei ist zu vermuten, dass sie die Rolle der Primär- oder Sekundärkonsumenten einnehmen (z.B. Richoux und Froneman, 2009; Aberle *et al.*, 2009). Ihr Anteil am gesamten Zooplankton im nördlichen Benguela-Gebiet scheint relativ gering zu sein (Jung, 2010), obwohl sie ein wichtiger Bestandteil des Nahrungsnetzes sind. Gründe für diese Diskrepanz werden diskutiert.

Bei der vorliegenden Arbeit liegt ein Fokus auf der unterschiedlichen vertikalen und horizontalen Verteilung und taxonomischen Diversität der Thecosomata auf dem Schelf, dem Schelfhang und des offenen Ozeans. Hierbei wird erwartet, dass die höchste Artenzahl und Abundanz in den ozeanischen Proben des Epipelagials zu beobachten sein wird, weil es keine

echten Flachwasserarten gibt und sie sehr selten in größeren Tiefen zu finden sind (van der Spoel, 1999). Küstennah mit starkem Auftriebseinfluss wird hingegen mit weniger Arten und auch geringeren Abundanzen gerechnet, da die Nahrungskette eher kurz und artenarm ist. Dadon und Masello (1999) haben in Oberflächenproben aus dem südlichen Benguela-Gebiet die Gattung *Limacina* und speziell die Art *Limacina bulimoides* als stark dominierend beobachtet, weshalb erwartet wird, dass dies bei den für diese Arbeit bearbeiteten Proben ähnlich ist. Gründe für die Dominanz werden diskutiert.

2. Material und Methoden

Probennahme

Die Planktonproben wurden während einer Reise des Forschungsschiffs Maria S. Merian (MSM 17/3), im Rahmen des BMBF-Projekts Geochemistry and Ecology of the Namibian Upwelling System (GENUS) vor der Küste Namibias auf einem Transekt vor Walvis Bay gesammelt. Zur Probennahme wurde ein 1 m² Doppel Multiple Opening/Closing Net and Environmental Sensing System (MOCNESS) mit zweimal neun parallelen Netzen pro Seite und einer Maschenweite von 333 µm verwendet (Wiebe *et al.*, 1985). Das Netz wurde mit einer Geschwindigkeit von ungefähr zwei Knoten durch das Wasser gezogen, wobei es mit 0,5 m s⁻¹ gefiert und gehievt wurde. Sämtliche Gerätedaten wie Tiefe, Gerätewinkel und Durchfluss wurden elektronisch übermittelt und aufgezeichnet. Die Öffnung des Netzes entspricht bei einem Gerätewinkel von 45° genau einem Quadratmeter. Aufgrund der Bewegung des Schiffes und den Strömungsverhältnissen, wurde ein Winkel zwischen 35 und 55° als akzeptabel angesehen. Die dadurch variierende Netzöffnung wurde bei der Berechnung der filtrierten Volumina berücksichtigt. Die eine Hälfte der Proben wurde in einer mit Natriumtetraborat gepufferten 4%igen Formaldehydlösung fixiert, während die andere bei -80°C eingefroren wurde, um diese später für die Analyse der stabilen Isotopenverhältnisse zu verwenden.

Tab. 1: Fangdaten der Doppel MOCNESS Hols des Walvis Bay – Transekts
Lokalzeit + 2 Stunden

UTC =

Hol	Station	Datum	Startzeit [UTC]	Wassertiefe [m]	Probenintervalle [Tiefe in m]
01	222	30.01.2011	14:10	134	100-50-25-0
02	224	30.01.2011	20:45	134	100-50-25-0
07	241	05.02.2011	19:14	2960	1000-800-600-400-200-100-50-25-0
08	241	06.02.2011	06:23	2960	1000-800-600-400-200-100-50-25-0
09	242	06.02.2011	15:26	1700	1000-800-600-400-200-100-50-25-0
10	242	06.02.2011	21:23	1650	1000-800-600-400-200-100-50-25-0
11	243	07.02.2011	01:17	930	800-600-400-200-100-50-25-0
12	243	07.02.2011	10:34	930	800-600-400-200-100-50-25-0
13	250	08.02.2011	09:27	350	300-200-100-50-25-0
14	254	08.02.2011	21:32	155	140-100-50-25-0

Das Netz wurde in entsprechend der Wassertiefe entweder bis mindestens 100 m oder bis zu einer maximalen Tiefe von 1000 m bei den ozeanischen Stationen herabgelassen (Tab. 1). Es wurde an den Stationen 241, 242 und 243 ein Tag- und ein Nachthol durchgeführt um eventuelle tageszeitliche Unterschiede feststellen und vergleichen zu können.

Daten zur Hydrographie wie Temperatur und Salinität wurden mithilfe einer CTD (Conductivity, Temperature, Depth) -Rosette erhoben.

Probenbearbeitung

Bevor die Planktonproben im Labor sortiert wurden, erfolgte die Teilung in die Fraktionen >5 mm, 2-5 mm, 1-2 mm, 0,5-1 mm und <0,5 mm mit einer Siebkette. Später wurden alle Individuen zusammengezählt. Die Teilung erfolgte aufgrund anderer Untersuchungen, die in dieser Arbeit keine Rolle spielen. Waren die Proben zu groß, wurden diese geteilt (siehe Anhang). Die Fänge wurden im Labor mithilfe eines Binokulars in einer Sortierlösung untersucht und taxonomisch bestimmt, wobei das ermittelte Volumen dazu diente, die Abundanz des Zooplanktons in Individuen pro 1000 m³ (Ind. 1000 m⁻³) angeben zu können. Die Sortierlösung setzt sich aus 0,5% Propylenphenoxetol, 5% Propylenglycol und 94,5% H₂O (Leitungswasser) zusammen (Steedman, 1976).

Die Individuen wurden, soweit dies möglich war mit dem Schlüssel von van der Spoel (1967) unter Zuhilfenahme der Abbildungen aus Boltovskoy's (1999) *Zooplankton of the South Atlantic* durchgeführt und bis auf Artniveau bestimmt. Ihre Abundanz wurde in Individuen pro m³ angegeben. Neben der der Untersuchung der Verteilung, wurde mittels Tag- und Nachthols an den gleichen Stationen, eine Untersuchung zur tageszeitlichen, lichtabhängigen vertikalen Migration durchgeführt.

Um die Position der Thecosomata im Nahrungsnetz zu bestimmen wurde das Isotopenverhältnis $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$ bestimmt. Für die Interpretation wurde davon ausgegangen, dass ein Organismus in der Regel zwischen 3 und 4‰ stabile N-Isotope relativ zu seiner Nahrung anreichert (Post, 2002). Für die Isotopenanalyse wurde die Probe in gekühltem Leitungswasser sortiert, weil etwaige Konservierungschemikalien die Analyse beeinflussen könnten. Thecosomata ohne Schale wie *Desompterus papilio* oder *Cymbulia sibogae* wurden auf einem GF/C Whatman Glasfaserfilter in einem Trockenschrank bei 60 °C mindestens 24 Stunden getrocknet. Der Filter wurde vorher bei 450 °C gemuffelt, sodass keine weiteren organischen Partikel auf dem Glasfaserfilter waren. Anderen Arten wie *Limacina bulimoides* wurde vor der Trocknung die Schale mittels 2 N HCL unter CO₂ Bildung entfernt, weil das Carbonat in der Schale die $\delta^{13}\text{C}$ Messung signifikant beeinflusst hätte (Richoux und Froneman, 2009). Die danach schalenlosen Körper wurden gründlich mit entionisiertem Wasser nachgespült, um eventuell entstandene Chlorid-Verbindungen aus der Probe zu waschen. Die getrockneten Proben auf den Glasfaserfiltern wurden in 1,5 mL Eppendorfgefäße nach Berlin, an das Isotopenlabor am Museum für Naturkunde der Humboldt Universität, geschickt und dort untersucht. Als Basiseinheit für die Isotopenanalyse dient ein Thermo Finnigan DeltaV Isotopenverhältnismassenspektrometer (IRMS). Für die gasförmige Aufbereitung organischer Proben wird ein EA- 1112 CHN-Analyser der Firma Thermo verwendet, der mit einem CONFLO III-Interface an das IRMS gekoppelt ist.

Der Gehalt von stabilen Isotopen wird in Promille angegeben und errechnet sich wie folgt:

$$\delta^{15}\text{N} \text{ oder } \delta^{13}\text{C} = [(R_{\text{Probe}} - R_{\text{Standard}})/R_{\text{Standard}}]*1000$$

Hierbei ist R entweder $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ oder $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ist. Im Falle des Stickstoffs wurde sich auf das Verhältnis von ^{15}N zu ^{14}N der Luft und beim Kohlenstoff auf das ^{13}C und ^{12}C Verhältnis von Fossilien bezogen, die in der aus der Kreide stammenden Pee Dee Formation (PeeDee Belemnite; PDB) im Osten der USA gefunden wurden (Ehleringer und Rundel, 1989).

Es wurden Proben aus dem Südherbst (Februar 2011) und dem Südfrühling (September 2010) untersucht (Tab. 2). Die Proben aus dem Südherbst wurden während einer Fahrt der Maria S. Merian (MSM17/3) genommen und die Proben aus dem Südfrühling stammen von einer Fahrt der Discovery (D356). Alle Proben stammen aus den oberen 200 m der Wassersäule, wobei mehrere Tiefenstufen zusammengefasst wurden.

Tab. 2: Liste der untersuchten Arten mit den genauen Fangdaten

Datum	Art	Lokation	Station	Position		Fahrt
				Latitude	Longitude	
06.02.2011	<i>Limacina bulimoides</i>	Ozeanisch	242	23°00.59'S	12°29.99'E	MSM 17/3
06.02.2011	<i>Diacria rampali</i>	Ozeanisch	242	23°00.59'S	12°29.99'E	MSM 17/3
06.02.2011	<i>Clio pyramidiata</i>	Ozeanisch	242	23°00.59'S	12°29.99'E	MSM 17/3
08.02.2011	<i>Desompterus papilio</i>	Schelfkante	250	23°00.71'S	13°20.32'E	MSM 17/3
08.02.2011	<i>Clio pyramidiata</i>	Schelfkante	250	23°00.71'S	13°20.32'E	MSM 17/3
08.02.2011	<i>Cymbulia sibogae</i>	Schelfkante	250	23°00.71'S	13°20.32'E	MSM 17/3
08.02.2011	<i>Diacria rampali</i>	Schelfkante	250	23°00.71'S	13°20.32'E	MSM 17/3
08.02.2011	<i>Diacria trispinosa</i>	Schelf	254	23°00.47'S	13°40.17'E	MSM 17/3
08.02.2011	<i>Clio pyramidiata</i>	Schelf	254	23°00.47'S	13°40.17'E	MSM 17/3
20.09.2010	<i>Clio pyramidiata</i>	Ozeanisch	16	22° 50.00'S	11° 48.02'E	D356
20.09.2010	<i>Limacina inflata</i>	Ozeanisch	16	22° 50.00'S	11° 48.02'E	D356
20.09.2010	<i>Diacria trispinosa</i>	Ozeanisch	16	22° 50.00'S	11° 48.02'E	D356
19.09.2010	<i>Clio pyramidata</i>	Schelfkante	15	23° 03.38'S	13° 02.90'E	D356
19.09.2010	<i>Diacria trispinosa</i>	Schelfkante	15	23° 03.38'S	13° 02.90'E	D356
22.09.2010	<i>Diacria trispinosa</i>	Schelf	17+18	23° 02.24'S + 23°00.09'S	13° 29.97'E + 13°59.95'E	D356
22.09.2010	<i>Diacria rampali</i>	Schelf	17+18	23° 02.24'S + 23°00.09'S	13° 29.97'E + 13°59.95'E	D356
22.09.2010	<i>Clio pyramidiata</i>	Schelf	17+18	23° 02.24'S + 23°00.09'S	13° 29.97'E + 13°59.95'E	D356

Neben den einzelnen Arten wurden auch die $\delta^{15}\text{N}$ Werte für POM ermittelt. Die untersuchten Wasserproben wurden mithilfe einer CTD-Rosette gesammelt. Sowohl die Stationen, als auch die Messmethode waren identisch. Wassermengen von 2 bis 21 Litern wurden durch gemuffelten und gewogenen GF Filtern (Durchmesser: 47 mm; Porengröße: $\sim 0,7 \mu\text{m}$) filtriert. Die Filter wurden anschließend bei 40°C über Nacht getrocknet. Die Stickstoffisotopenverhältnisanalyse wurde mithilfe eines Massenspektrometers durchgeführt (THERMO/Finnigan MAT 252), welches mittels eines THERMO/Finnigan Conflo III-interface an einem Carlo EA 2500 Element Analyser gekoppelt war. Mithilfe der POM-Daten konnte die Trophische Ebene (engl. Trophic Level, TL) bestimmt werden. Dazu wurde folgende Formel verwendet:

$$TL = \frac{\delta^{15}N_{Theco} - \delta^{15}N_{POM}}{3.4}$$

Dabei ist $\delta^{15}N_{Theco}$ der ermittelte Wert der Thecosomata-Art und $\delta^{15}N_{POM}$ der größte oder kleinste ermittelte Wert des POM der unterschiedlichen Lokationen (Schelf, Schelfkante, offener Ozean). Der Wert 3,4 ist die angenommene Stickstoffisotopenanreicherung pro trophischer Ebene (Post, 2002).

3. Ergebnisse

3.1 Hydrographie

Auf dem Walvis Bay-Transekt (Südherbst; MSM 17/3) wurde an neun Stationen mittels CTD-Rosette ein Tiefenprofil für Salinität und Temperatur erstellt (Abb. 4). Obwohl ein starker auftriebsfördernder Wind herrschte, wurde küstennah nur eine circa 40 m Tiefe auftriebsaktive Wasserschicht entdeckt. Die höchste Oberflächenwassertemperatur wurde an den Aussenstationen gemessen und lag in der Regel bei 22 °C. In den Flachwasserbereichen sank die Temperatur hingegen auf bis zu 17°C. Die höchste Salinität wurde im Oberflächenwasser der ozeanischen Stationen gefunden und lag bei rund 35,6 PSU. Auf dem Schelf sank die Salinität auf 35,3 PSU. Im Tiefenbereich von 200 bis 400 m, wurde eine Salinität von unter 34,5 PSU gemessen. In einer Tiefe von etwa 50 m war die Temperatursprungschicht.

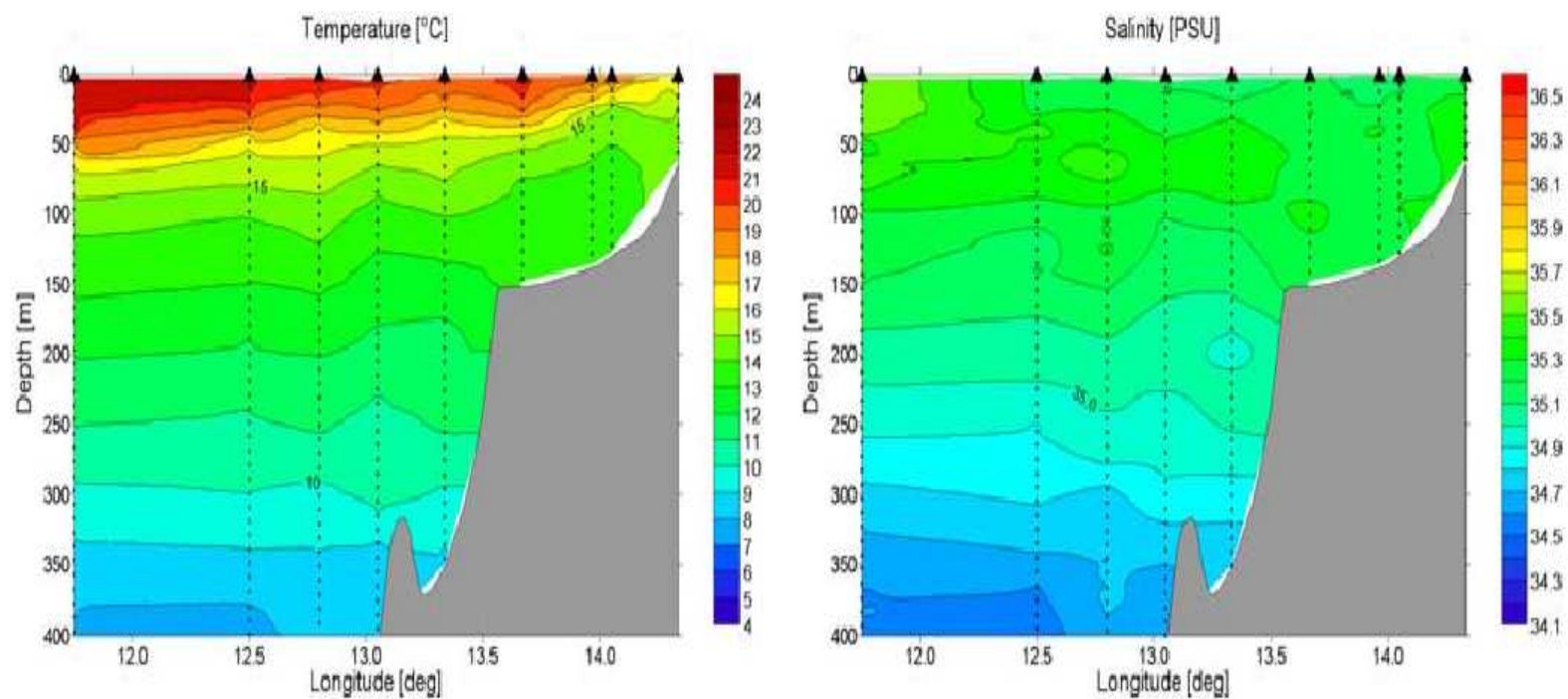


Abb. 4: Temperatur (links) und Salinität (rechts) bis zu einer Tiefe von 400 m auf dem Walvis Bay-Transekt (nach Mohrholz und Heene, 2011: Fahrtbericht MS Merian 17/3)

3.2 Taxonomie der Thecosomata

In dem untersuchten Gebiet wurden insgesamt 19 unterschiedliche Arten aus elf Gattungen gefunden und bestimmt (Tab. 3). Die Auflistung trifft keine Aussage über die Häufigkeit, Verteilung und Bedeutung der Arten, denn dieses wird später in allen Einzelheiten beschrieben.

Tab. 3 Liste der gefundenen und bestimmten Arten* des untersuchten Gebietes

Euthecosomata	Cavoliniidae	<i>Cavolinia inflexa</i> (Lesueur, 1813)	
		<i>Clio cuspidata</i> (Bosc, 1812)	
		<i>Clio pyramidiata</i> (Linnaeus, 1767)	
		<i>Clio recurva</i> (Childern, 1823)	
		<i>Creseis acicula</i> (Rang, 1828) <i>forma acicula</i> (Rang, 1828)	
		<i>Creseis virgula</i> (Rang, 1828)	
		<i>Cuvierina columnella</i> (Rang, 1828) <i>forma atlantica</i> (Van der Spoel, 1970)	
		<i>Diacria danae</i> (Van der Spoel, 1968)	
		<i>Diacria rampali</i> (Dupont, 1979)	
		<i>Dicria trispinosa</i> (De Blainville, 1821)	
		<i>Hyalocylis striata</i> (Rang, 1828)	
		<i>Styliola subula</i> (Quoy und Gaimard, 1827)	
		Limacinidae	<i>Limacina bulimoides</i> (d'Orbigny, 1836)
			<i>Limacina helicoides</i> (Jeffreys, 1877)
<i>Limacina inflata</i> (d'Orbigny, 1836)			
<i>Limacina lesueuri</i> (d'Orbigny, 1836)			
Pseudothecosomata	Cymbuliidae	<i>Cymbulia parvidentata</i> (Pelseneer, 1888)	
		<i>Cymbulia sibogae</i> (Tesch, 1903)	
	Desompteridae	<i>Desompterus papilio</i> (Chun, 1889)	
	Peraclididae	<i>Peraclis apicifulva</i> (Meisenheimer, 1906)	
		<i>Peraclis reticulata</i> (d'Orbigny, 1836)	

* Die Reihenfolge ist alphabetisch

3.3 Tiefenverteilung der Thecosomata und tageszeitliche Unterschiede

Schelf

Auf der ersten und küstennächsten Schelf-Station (St. 222) wurde lediglich eine Art in der Tiefenstufe von 50-100 m gefunden (Tab. 4).

Tab. 4: Liste der identifizierten Art mit ihrer Abundanz in den unterschiedlichen Tiefenstufen auf der Station 222

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]		
	0-25	25-50	50-100
<i>Limacina inflata</i>	0	0	72

Die nächste Station (St. 224) auf dem Schnitt in die offene See zeigte zwei Arten, wobei *Limacina inflata* mit max. 271 Ind. 1000 m⁻³ eine etwa achtmal höhere Abundanz als *Desompterus papilio* mit max. 31 Ind. 1000 m⁻³ aufwies (Tab. 5). Des Weiteren schien sich *L. inflata* eher in den oberen Wasserschichten aufzuhalten, wohingegen *D. papilio* die größeren Tiefen bevorzugte.

Tab. 5: Liste der identifizierten Art mit ihrer Abundanz in den unterschiedlichen Tiefenstufen auf der Station 224

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]			
	0-25	25-50	50-75	75-100
<i>Limacina inflata</i>	271	15	0	0
<i>Desompterus papilio</i>	0	15	31	31

Am Rande des Schelfes (St. 254) konnten bereits sieben unterschiedliche Thecosmata Taxa indentifiziert werden (Tab. 6). Die bei Weitem höchste Abundanz wies *Desompterus papilio* mit max. 184 Ind. 1000 m⁻³ auf, wobei diese Art sich in den tieferen Wasserschichten aufhielt. Andere Arten wie *Limacina inflata* waren recht gleichmäßig in den oberen Zonen vertreten. Unter 100 Metern wurden nur noch wenige Individuen beobachtet.

Tab. 6: Liste der identifizierten Art mit ihrer Abundanz in den unterschiedlichen Tiefenstufen auf der Station 254

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]			
	0-25	25-50	50-100	100-140
<i>Desompterus papilio</i>	0	0	184	74
<i>Limacina bulimoides</i>	0	27	5	6
<i>Limacina inflata</i>	19	13	16	0
<i>Peraclis apicifulva</i>	0	0	5	0
<i>Cymbulia sibogae</i>	0	13	0	0
<i>juvenile Cavolinia sp.</i>	0	13	0	0
<i>juvenile Clio sp.</i>	10	13	0	0

Schelfkante

Als Schelfkante wird hier der Übergang vom Flachwasser in die abyssalen Tiefen bezeichnet. Es wurden zwei Stationen (250 und 243) beprobt. Station 250 mit 350 m Wassertiefe ist der Beginn der Kante und Station 243 mit 930 m Wassertiefe wurde als Ende der Schelfkante definiert.

An der Station 250 wurden insgesamt zehn unterschiedliche Thecosomata Taxa gefunden, wobei acht moderat vertreten waren (Tab. 7). Zwei davon, *Desompterus papilio* mit max. 754 Ind. 1000 m⁻³ und *Limacina inflata* mit max. 623 Ind. 1000 m⁻³, wurden aufgrund ihrer Dominanz separat dargestellt (Abb. 5). Von den Arten mit einer geringen Abundanz, hatte *Limacina bulimoides* mit bis zu 76 Ind. 1000 m⁻³ noch die größte Häufigkeit und hielt sich scheinbar bevorzugt in der obersten Wasserschicht auf.

Tab. 7: Liste der identifizierten Art mit ihrer Abundanz in den unterschiedlichen Tiefenstufen auf der Station 250

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]				
	0-25	25-50	50-100	100-200	200-300
<i>Diacria trispinosa</i>	0	0	0	6	0
<i>Clio pyramidiata</i>	0	0	0	6	0
<i>Peraclis reticulata</i>	0	0	0	3	0
<i>Limacina bulimoides</i>	76	44	28	9	0

Fortsetzung von Tab. 7

<i>Cymbulia parvidentata</i>	0	0	5,6	0	0
<i>Cavolinia inflexa inflexa</i>	0	29,0	11,2	0	0
juvenile <i>Cavolinia</i> sp.	25,3	43,5	0	0	0
<i>Limacina helicoides</i>	0	14,5	0	0	0

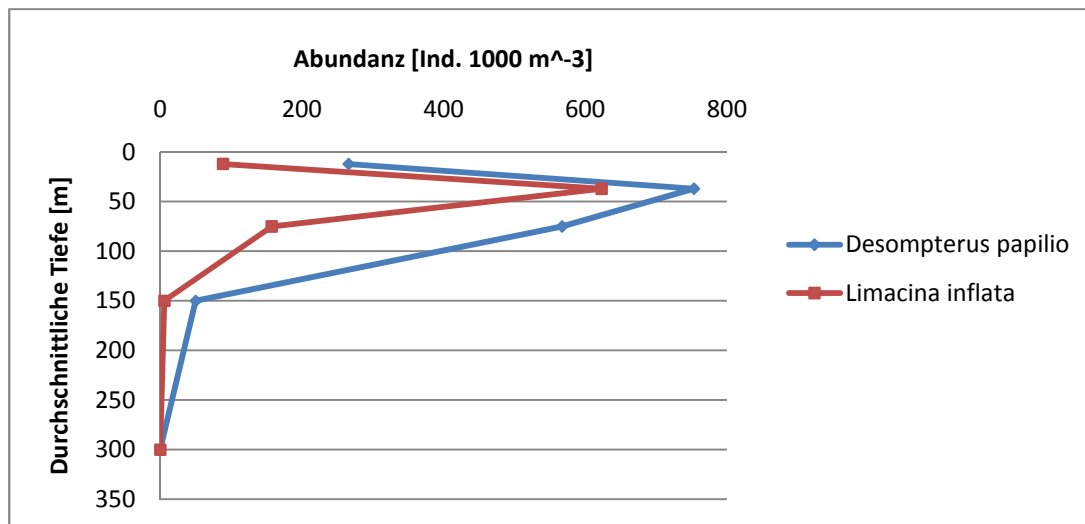


Abb. 5: Abundanz und vertikale Verteilung von *Desompterus papilio* und *Limacina inflata* auf der Station 250

Es fällt auf, dass diese beiden Arten (Abb. 5) eine sehr viel höhere Abundanz aufwiesen, als alle anderen gefundenen Taxa. Beide hielten sich anscheinend vorwiegend in den ersten 50 Metern der Wassersäule auf, wobei ihre Häufigkeit mit zunehmender Tiefe schnell abnahm.

An der äußeren Kante des Schelfs (St. 243) wurde ein Tag- und ein Nachthol durchgeführt. Nachts wurden 15 verschiedene Taxa gefunden, am Tag waren es 16. Details für einzelne andere Arten sind dem Anhang zu entnehmen. Die Verteilung der häufigsten Taxa wurde graphisch dargestellt (Abb. 6). Um die tageszeitlichen Unterschiede zu vergleichen, wurden die Abundanzen aller Thecosomata der unterschiedlichen Tiefenstufen zusammengezählt. Es fällt auf, dass an gleicher Position nachts wesentlich mehr Individuen gefangen wurden als tagsüber. Es wird jeweils die maximale beobachtete Abundanz angegeben, wobei die Tiefe keine Rolle spielt. Die höchsten Abundanzen in der Nacht zeigten *Limacina bulimoides* (max. 22465 Ind. 1000 m⁻³), *Limacina inflata* (max. 15479 Ind. 1000 m⁻³) und *Clio pyramidata* (max. 726 Ind. 1000 m⁻³). Am Tag dominierten *Limacina bulimoides* (max. 7833 Ind. 1000⁻³), *Limacina inflata* (max. 1383 Ind. 1000⁻³) und *Desompterus papilio* (max. 508 Ind. 1000⁻³).

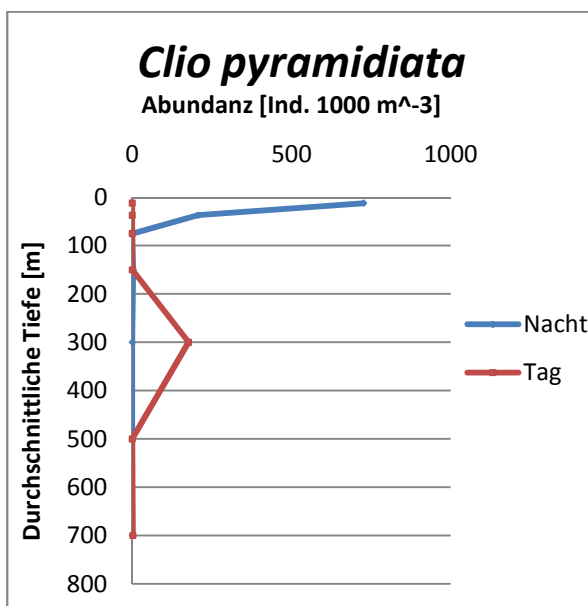
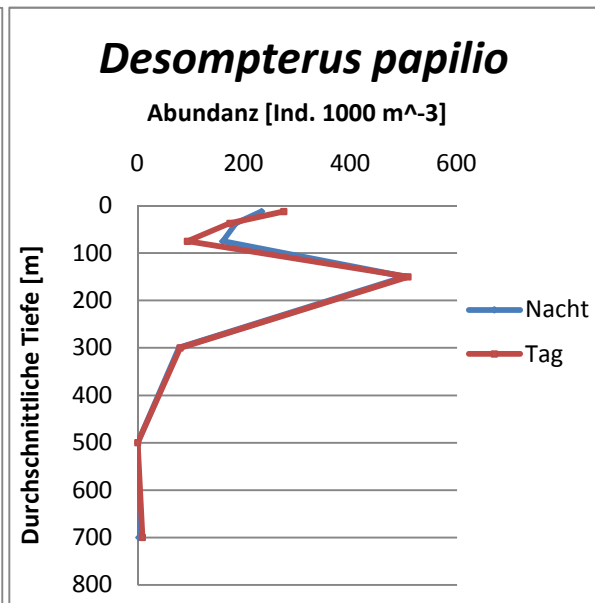
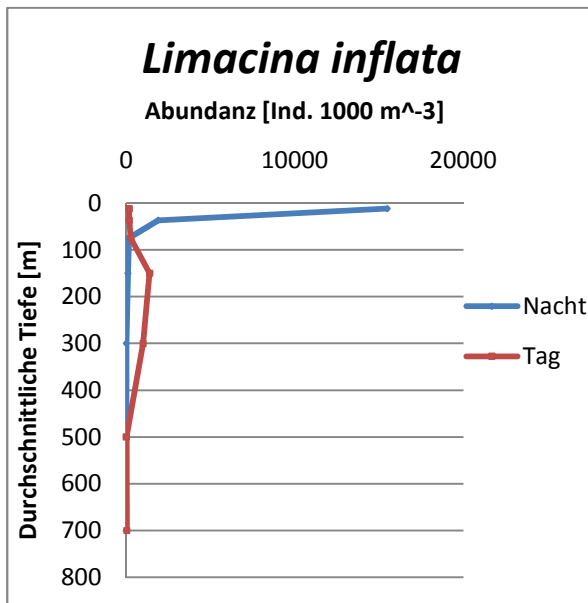
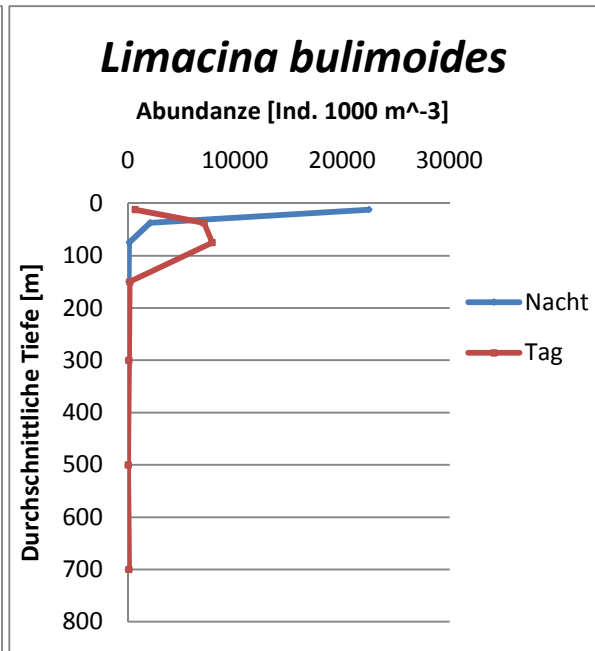
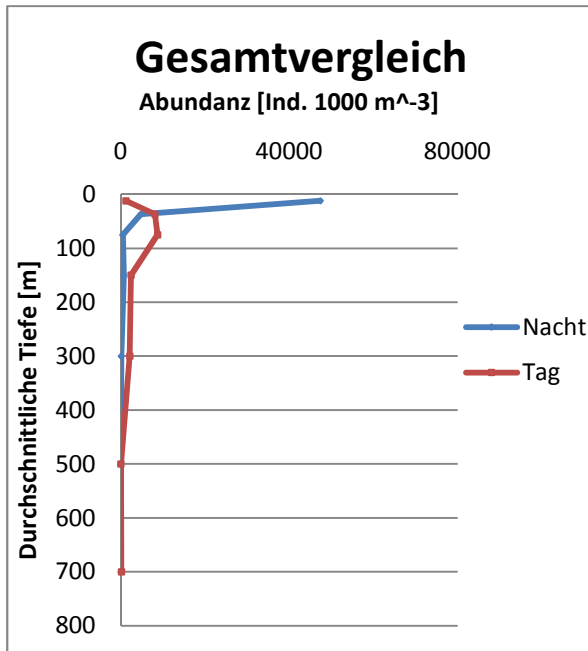


Abb. 6: Abundanzen, vertikale Verteilungen und ihre tageszeitlichen Unterschiede der häufigsten Thecosomata auf der Station 243. Links oben: *Limacina bulimoides*; Rechts oben: *Limacina inflata*; Mitte links: *Desompterus papilio*; Mitte rechts: Gesamtvergleich; Unten links: *Clio pyramidiata*

Auch bei den einzelnen Arten wie *Limacina inflata* und *Limacina bulimoides* lässt sich feststellen, dass nachts die Abundanzen um ein vielfaches höher waren, als am Tage. Eine Tiefenverschiebung ist nirgends zu erkennen. Einzig bei *Desompterus papilio* scheint die Abundanz sich nicht verändert zu haben.

Offener Ozean

Die beprobten Stationen befinden sich über dem Schelfhang und am Schelffuß und die Wassertiefe beträgt über 1000 m (St. 241 und 242). Auch hier wurde jeweils ein Tag- und ein Nachthol durchgeführt.

In den Proben der ersten ozeanischen Station (242) wurden sowohl tags als auch nachts 15 unterschiedliche Taxa identifiziert. Details sind dem Anhang zu entnehmen.

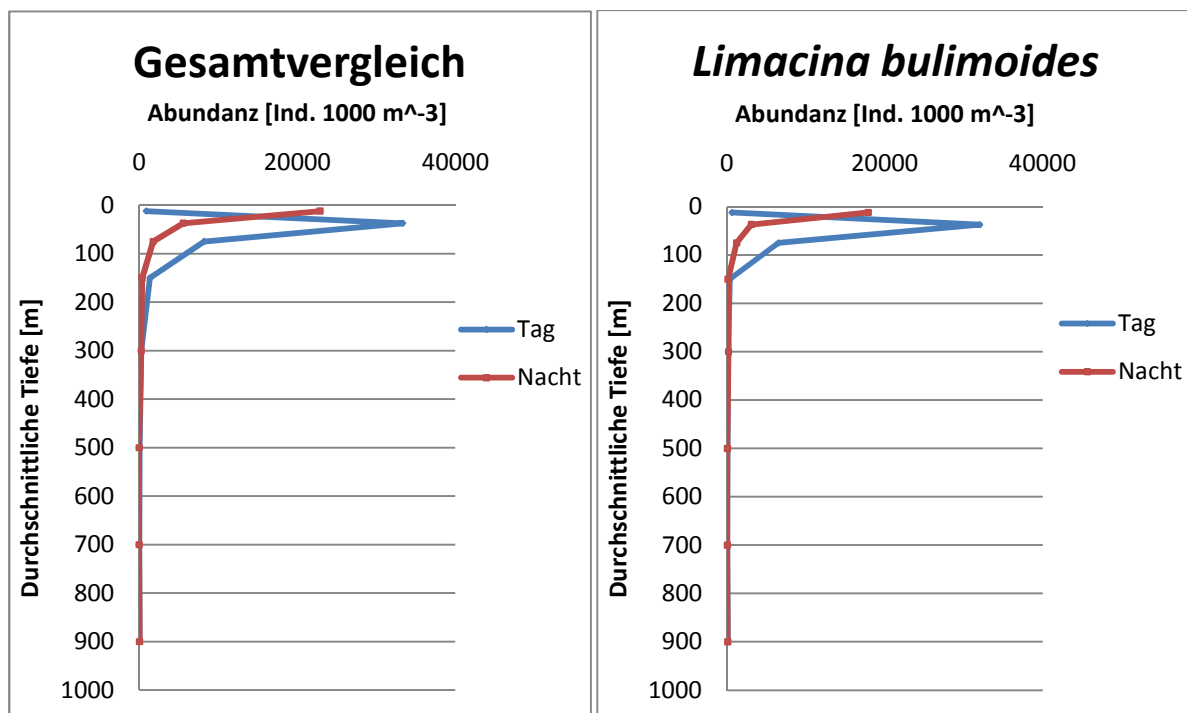
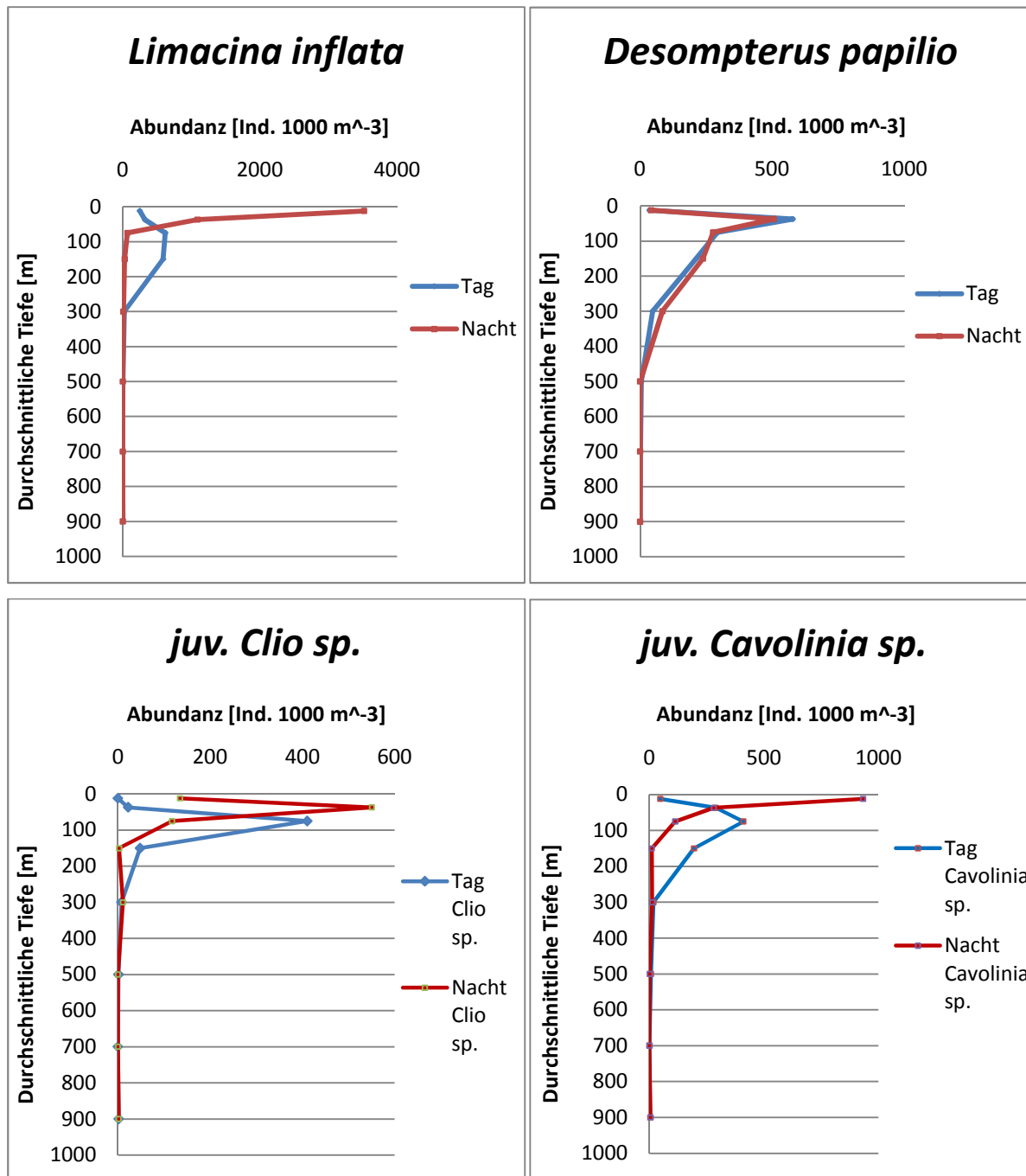


Abb. 7: Abundanz, vertikale Verteilung und ihre tageszeitliche Unterschiede: Gesamtvergleich, *Limacina bulimoides*, *Limacina inflata*, *Desompterus papilio* und den Juvenilen von *Clio sp.* und *Cavolinia sp.* auf der Station 242



Fortsetzung von Abb. 7

Bei den tageszeitlichen Unterschieden fällt auf, dass insgesamt am Tage viel mehr Individuen gefangen wurden als in der Nacht (Abb. 7). Im Gesamtvergleich sieht man, dass die meisten Taxa sich in etwa 20 bis 30 m tiefen Wasserschichten aufhielten. Allgemein lässt sich feststellen, dass die meisten Thecosomata in den ersten 100 m der Wassersäule gefunden wurden, wobei ihre Abundanz mit zunehmender Tiefe schnell abnahm. Die Proben wurden von *Limacina bulimoides* (max. 6477 Ind. 1000 m⁻³), *Limacina inflata* (max. 3521 Ind. 1000 m⁻³), *Desompterus papilio* (max. 620 Ind. 1000 m⁻³) und den juvenilen Formen von den

Gattungen *Clio* und *Cavolinia* dominiert. *Limacina bulimoides* zeigte eine leichte Tiefenverschiebung am Tage. Anders verhält es sich bei *Limacina inflata* und den Juvenilen, von denen nachts mehr gefunden wurden. Keine tageszeitlichen Unterschiede konnten bei *Desompterus papilio* festgestellt werden. Beide Juvenile zeigten Anzeichen tageszeitlicher Migration.

An der Außenstation (241), der letzten Station des Transekts und damit am Schelffuß, wurden sowohl in den Proben des Tag- als auch des Nachthols 15 unterschiedliche Taxa gefunden. Details für einzelne Arten sind dem Anhang zu entnehmen. Im Allgemeinen lässt sich auch hier wieder feststellen, dass die meisten Thecosomata sich während der untersuchten Tageszeiten in den ersten 100 m der Wassersäule aufhielten (Abb. 8). Im Gesamtvergleich lassen sich kaum tageszeitliche Unterschiede feststellen, obwohl in diesem Falles die Gesamtabundanz tags und nachts in etwa gleich hoch war. Die Proben wurden von *Limacina bulimoides* (max. 3023 Ind. 1000 m⁻³), *Desompterus papilio* (max. 4290 Ind. 1000 m⁻³) und *Limacina inflata* (max. 277 Ind. 1000 m⁻³) dominiert.

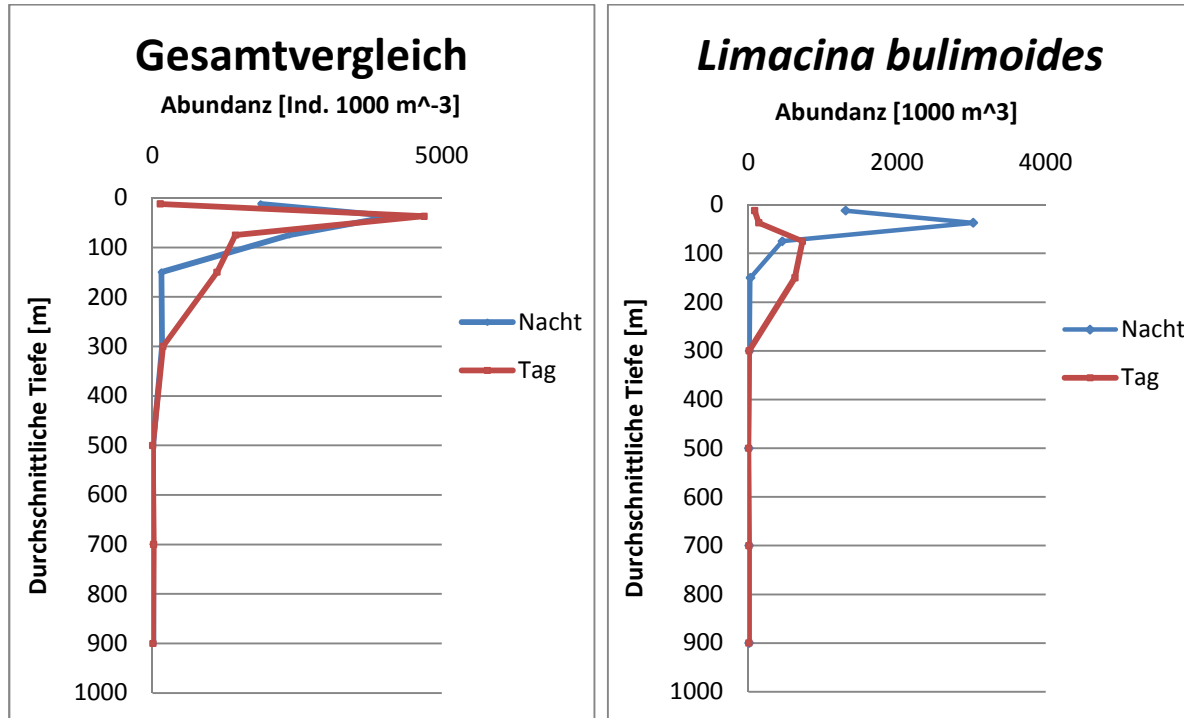


Abb. 8: Abundanz, vertikale Verteilung und ihre tageszeitliche Unterschiede von allen Thecosomata (links) und *Limacina bulimoides* (rechts) auf der Station 241

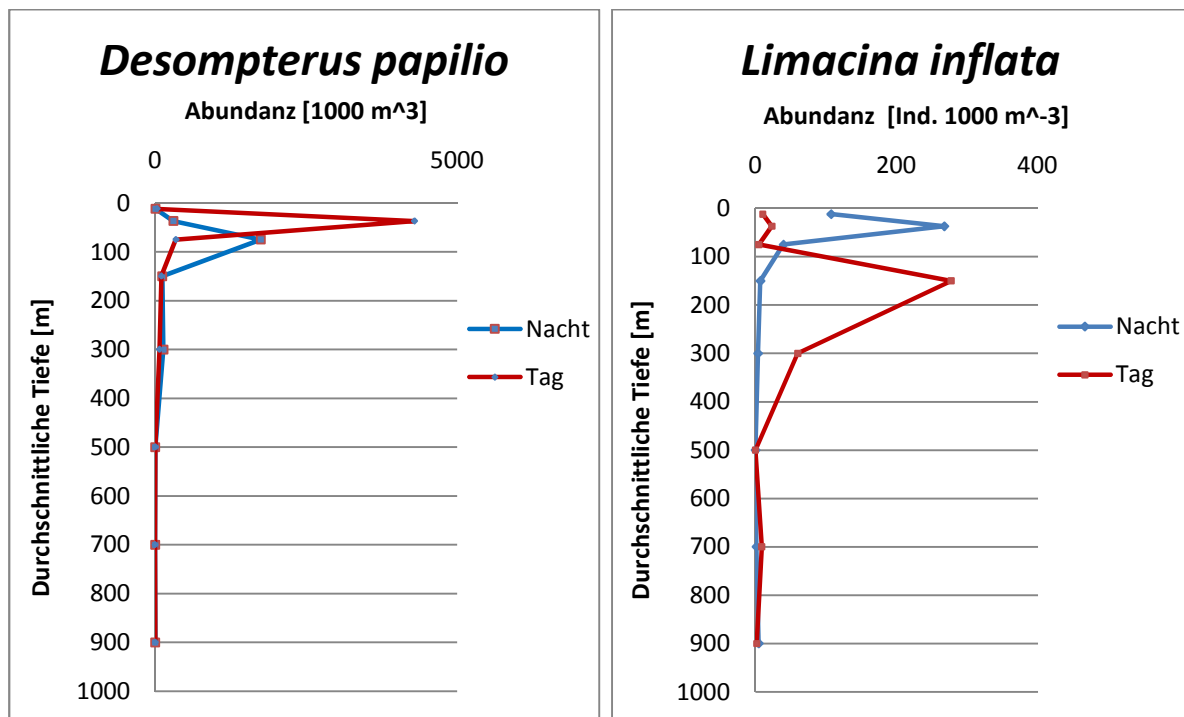


Abb. 9: Abundanz, vertikale Verteilung und ihre tageszeitliche Unterschiede von *Desompterus papilio* (links) und *Limacina inflata* (rechts) auf der Station 241

Bei *Limacina bulimoides* wurden nachts deutlich mehr Individuen vorgefunden, die sich im Vergleich zu den wenigen Individuen aus dem Taghol eher weiter oben in der Wassersäule aufgehalten haben (Abb. 8). Gegenteilig verhielt es sich bei *Desompterus papilio* (Abb. 9). Hier wurden tagsüber mehr Individuen gezählt, die sich im Gegensatz zu *Limacina bulimoides* am Tage eher in Oberflächennähe befanden. *Limacina inflata* hingegen zeigte tags und nachts eine etwa gleich hohe Abundanz. Diese war nachts in einer Tiefe von etwa 50 m am höchsten war und tags um etwa 100 m tiefenverschoben, was auf eine vertikale Migration schließen lässt.

3.4 Verteilung der Thecosomata auf einem Schnitt von der Küste in den offenen Ozean

Um den Einfluss des Auftriebsgebietes auf die Thecosomata allgemein beschreiben zu können, wurde der Bestand errechnet, der unter einem Quadratmeter bis in eine maximale Tiefe von 200 m bzw. an den flacheren Stationen bis zur größten beprobten Tiefe (Abb. 10). Zu sehen ist, dass der Bestand auf dem Schelf nur sehr klein und bis zum Beginn der Schelfkante nicht sonderlich zunimmt. Erst am Ende der Schelfkante (St. 243), wurde der mit Abstand höchste Bestand (circa 1400 Ind. m^{-2} bis 200 m) beobachtet. Mit zunehmender Wassertiefe (St. 242) nahm der Bestand auf rund 800 Ind. m^{-2} bis 200 m ab. An der Außenstation des Transekts wurde mit circa 300 Ind. m^{-2} bis 200 m der niedrigste ozeanische Bestand beobachtet.

Um eine Aussage über den Einfluss des Auftriebes auf die Diversität der Taxa treffen zu können, wurden für jede Station alle unterschiedlichen Taxa gezählt (Abb. 10). Die Diversität ist auf dem Schelf am geringsten und nimmt in Richtung Schelfkante deutlich zu. Auf den ozeanischen Stationen wurde die höchste Diversität beobachtet. Obwohl der Bestand ab etwa 1000 m Wassertiefe deutlich zurück ging, schien die geringere Individuenzahl keinen Einfluss auf die Diversität zu haben.

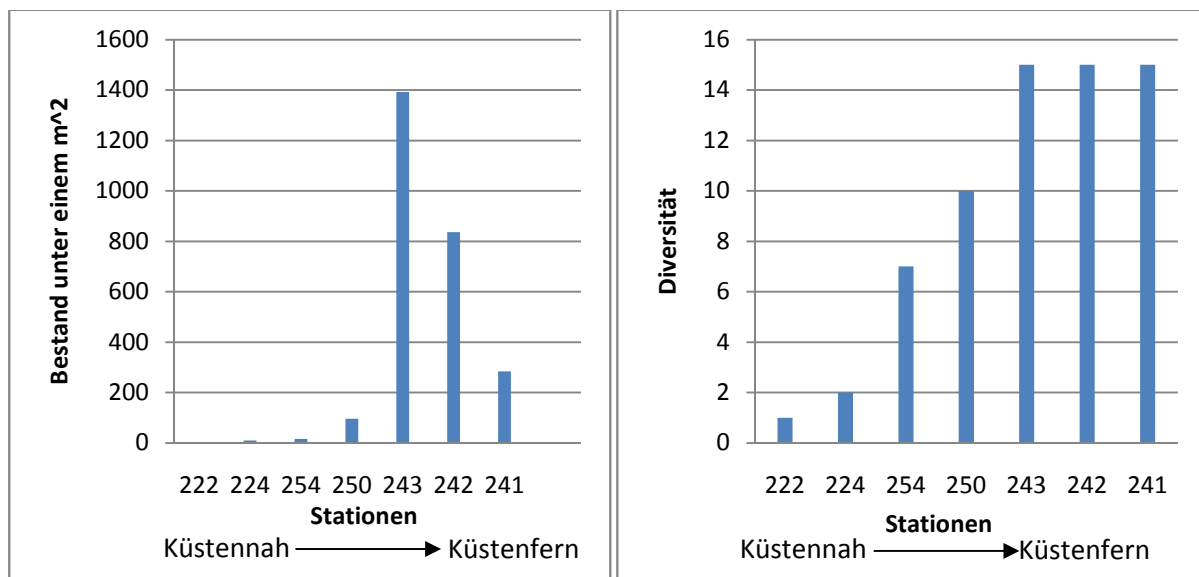


Abb. 10: Bestand aller Thecosomata auf dem untersuchten Transekt (links). Als Bestand wird hier die Gesamtzahl aller Thecosomata bezeichnet, die sich unter einem Quadratmeter bis in eine maximale Tiefe von 200 m bzw. an den flacheren Stationen bis größten beprobten Tiefe befanden. Die Diversität der Thecosomata auf dem Transekt (rechts), wobei Diversität hier als die Anzahl unterschiedlicher identifizierter Taxa bezeichnet wird.

3.5 Trophische Stellung der Thecosomata

Die trophische Stellung und die Nahrungsgrundlage der Thecosomata wurde anhand mehrerer Arten untersucht, wobei zwischen Arten unterschieden wird, die auf identische Weise auf den gleichen Stationen im Südherbst (Februar 2011; Abb. 11) und welchen die im Südfrühling (September und Oktober 2010; Abb. 12) gefangen wurden.

Im Südherbst (Februar 2011) hatten alle Arten einen $\delta^{13}\text{C}$ Wert zwischen -24‰ und -21‰ , wobei bei *Cymbulia sibogae* (Schelfkante) mit $-23,9\text{‰}$ der niedrigste und bei *Clio pyramidiata* (Ozeanisch) mit $-22,2\text{‰}$ der höchste Wert zu beobachten war. Die $\delta^{13}\text{C}$ Werte der Schelfarten waren alle im Vergleich zu den anderen Arten niedriger und lagen nahe beieinander. Die Arten von der Schelfkante hingegen streuten sehr stark, waren aber in der Regel niedriger als bei den Schelfarten und denen aus dem offenen Ozean. Die ozeanischen Arten waren in etwa in der gleichen Größenordnung wie die Schelfarten.

Die $\delta^{15}\text{N}$ Werte lagen alle im Bereich von circa 9‰ bis circa 13‰ . *Diacria trispinosa* vom Schelf zeigte mit $8,8\text{‰}$ den niedrigsten und *Diacria rampali* aus den ozeanischen Proben

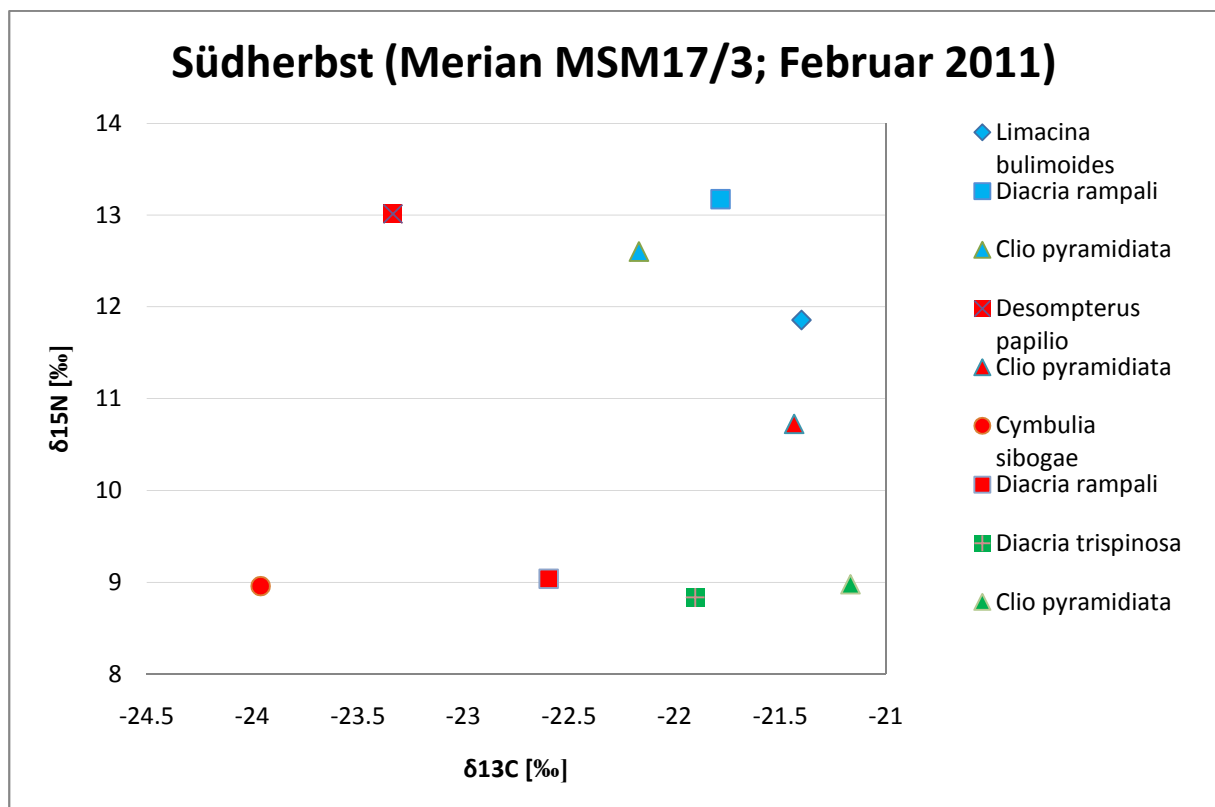


Abb. 11: Trophische Stellung der Thecosomata, die im Südherbst (Februar 2011) vor Namibia gefangen wurden. Zwei Arten wurden auf dem Schelf untersucht (grüne Markierung), vier auf der Schelfkante (rote Markierung) und drei aus dem offenen Ozean (blaue Markierung)

zeigte mit 13,2‰ den höchsten Wert. Im Allgemeinen scheinen die Schelfarten viel niedrigere Werte zu haben, als die ozeanischen Arten, wobei die Werte der Arten der Schelfkante über den ganzen Bereich streuen. Mit Ausnahme *Desompterus papillos* liegen diese jedoch unter denen der ozeanischen Arten. Es konnten jedoch für alle Arten keine statistisch signifikanten Unterschied (T-Test; p immer $>0,05$) zwischen den unterschiedlichen Lokationen festgestellt werden.

Die untersuchten Arten aus dem Südfrühling (September 2010) hatten alle einen $\delta^{13}\text{C}$ Wert zwischen -23,6‰ und -20,5‰. Den niedrigsten Wert zeigte *Clio pyramidata* (-23,6‰) aus den Schelf-Proben und den höchsten Wert *Diacria trispinosa* (-20,5‰) aus dem offenen Ozean. Allgemein haben die Schelfarten die niedrigsten Werte, wohingegen die ozeanischen Arten die höchsten zeigten. Die beiden untersuchten Arten von der Schelfkante lagen in etwa zwischen dem höchsten und niedrigsten Wert der ozeanischen Arten.

Die $\delta^{15}\text{N}$ Werte lagen zwischen etwa 4‰ und 6‰, wobei *Limacina inflata* aus den

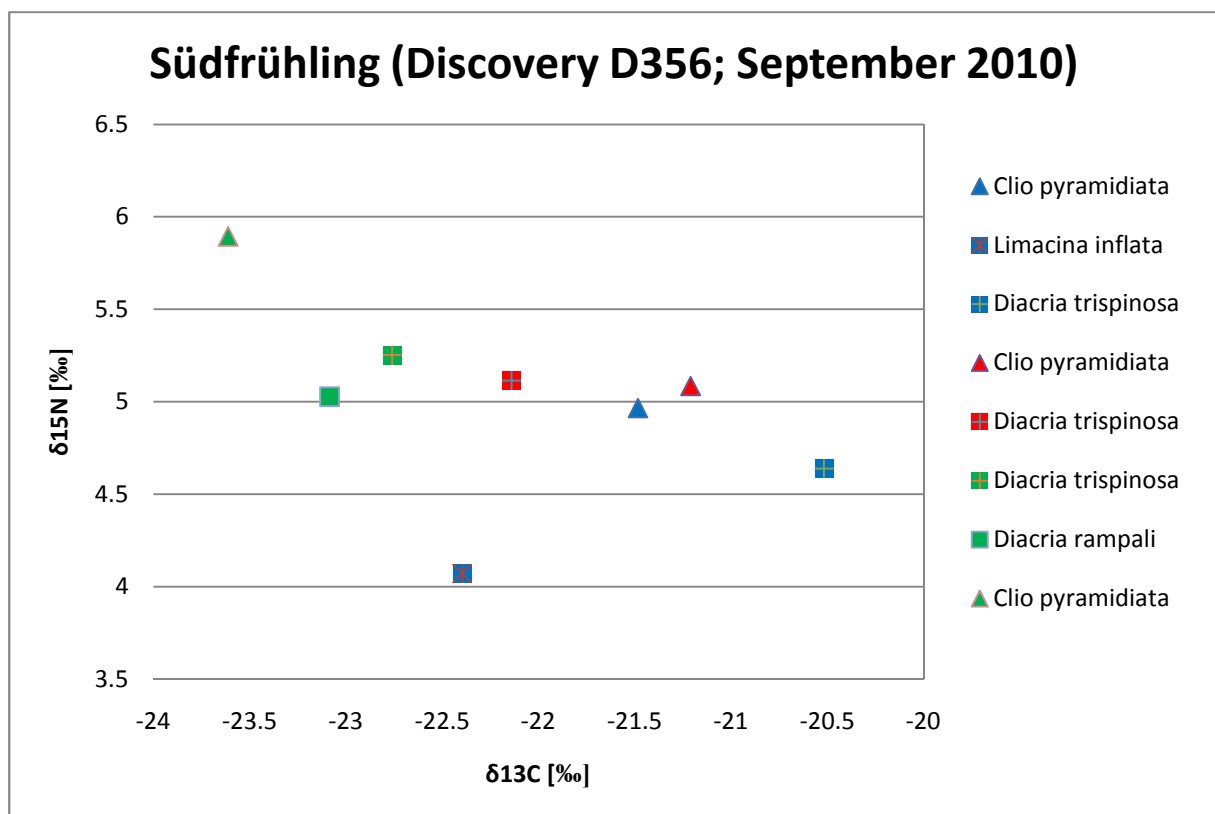


Abb. 12: Tropische Stellung der Thecosomata, die im Südfrühling (September 2010) vor Namibia gefangen wurden. Drei Arten wurden auf dem Schelf untersucht (grüne Markierung), zwei auf der Schelfkante (rote Markierung) und zwei aus dem offenen Ozean (blaue Markierung)

ozeanischen Proben mit 4,1‰ den niedrigsten Wert hatte und *Clio pyramidiata* vom Schelf mit 5,9‰ den höchsten. Die Werte der Arten von der Schelfkante lagen in etwa zwischen den ozeanischen Arten und den Schelfarten. Zwischen dem Schelf und der Schelfkante, sowie dem Schelf und dem offenen Ozean konnten keine statistisch signifikanten Unterschiede festgestellt werden (T-Test; p immer $>0,05$). Lediglich die Werte der Arten von der Schelfkante und dem offenen Ozeans unterscheiden sich signifikant voneinander (T-Test, $p < 0,05$).

Für den direkten jahreszeitlichen Vergleich wurden die Werte der einzelnen Arten jeweils auf dem Schelf, der Schelfkante und dem offenen Ozean gemittelt und ihre Standardabweichung bestimmt (Abb. 13). Die $\delta^{13}\text{C}$ Werte vom Schelf aus dem Frühling unterscheiden sich statistisch nicht signifikant von denen aus dem Herbst (T-Test; $p > 0,05$). Gleiches gilt für die Werte der Proben aus dem offenen Ozean. Die Werte der Schelfkante unterscheiden sich zwar

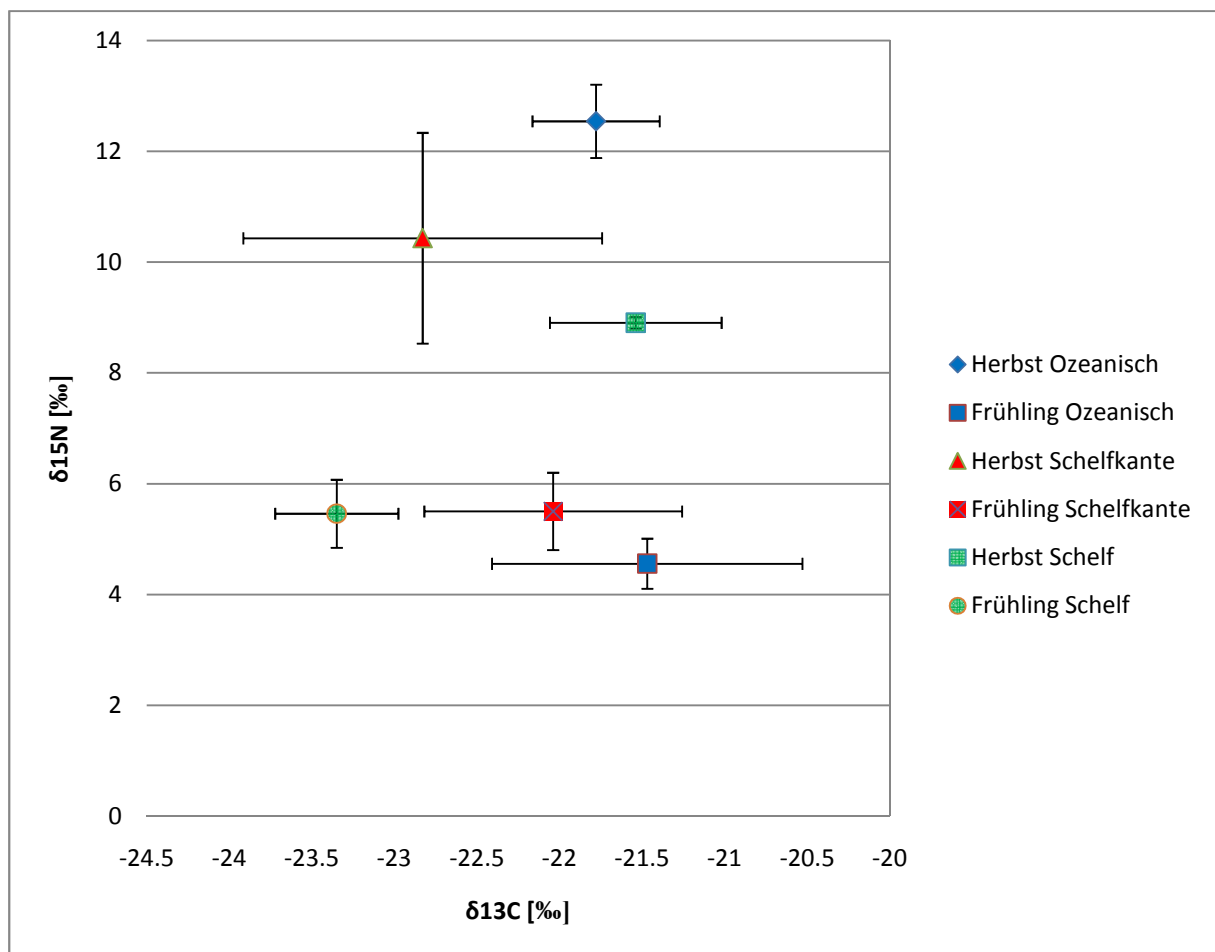


Abb. 13: Vergleich der trophischen Stellungen der Thecosomata zu zwei unterschiedlichen Jahreszeiten. Dargestellt sind die Mittelwerte und Standardabweichungen der Arten auf dem ebenfalls Schelf (orange Markierungen), auf der Schelfkante (grüne Markierungen) und der ozeanischen Arten (blaue Markierungen).

nicht signifikant, was jedoch mit $p=0,07$ sehr dicht an der Signifikanzgrenze ist. Eventuell wird sich bei der Auswertung weiterer Proben ein signifikanter Unterschied zeigen. Beim jahreszeitlichen Vergleich der $\delta^{15}\text{N}$ Werte konnten in allen Regionen (Schelf, Schelfkante, offener Ozean) signifikante Unterschiede festgestellt werden (T-Test für alle; $p<0,05$).

Als Bezugswert wurden neben den Thecosomata auch das partikuläre organische Material aus dem Südherbst (Februar 2011) und aus dem Südfrühling (September 2010) hinsichtlich seines Stickstoffisotopenverhältnisses ($\delta^{15}\text{N}$) untersucht (Lahajnar, unveröffentlichte Daten; Abb. 14).

Auf dem Schelf ist der $\delta^{15}\text{N}$ Wert des POM an der Oberfläche bei etwa 7‰, nimmt zu Beginn bis etwa 30 m auf circa 5‰ ab, steigt dann bis 100 m auf etwa 10‰ an und fällt wieder um etwa 2‰ bis zur maximalen Tiefe von 126 m auf etwa 8‰. Die andere Schelfstation zeigt ein ähnliches Bild. Von der Oberfläche (etwa 7‰) fällt der Wert bis in eine Tiefe von 30 m auf circa 6‰ und steigt danach bis zur maximalen Tiefe von 145 m auf etwa 9‰ an. Die Werte der Schelfkante aus dem Südherbst liegen ebenfalls bei etwa 7‰ an der Oberfläche, fallen dann bis 20 m Tiefe um 2‰, um wieder auf 7‰ zu steigen, was bis zur maximalen Tiefe von 75 m konstant bleibt.

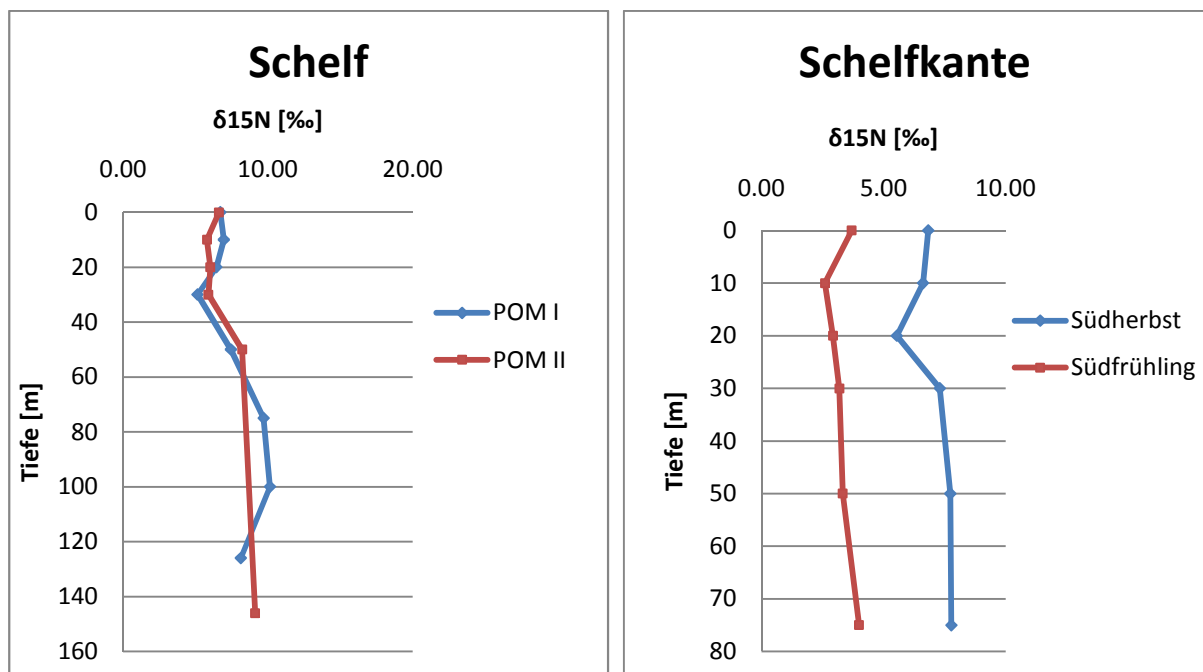
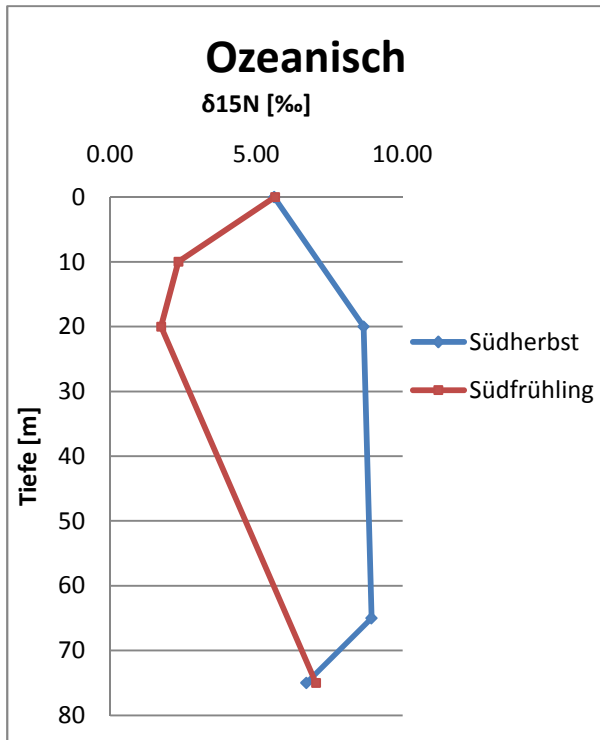


Abb. 14: $\delta^{15}\text{N}$ Werte aus dem Südherbst (Februar 2011) und dem Südfrühling (September 2010) des POM vom Schelf, der Schelfkante und dem offenen Ozean. Auf dem Schelf sind für den Südfrühling keine Werte verfügbar. POM I und POM II kommen beide vom Schelf aus dem Südherbst.



Fortsetzung von Abb. 14

Der $\delta^{15}\text{N}$ Wert an der Schelfkante ist an der Oberfläche im Südfrühling mit etwa 4‰ etwas geringer als im Herbst. Dieser sinkt zu Beginn mit zunehmender Tiefe auf etwa 3‰ ab, um dann bis zu einer Tiefe von 75 m auf etwa 4‰ zuzunehmen. Die Oberflächenwerte der ozeanischen Station sind mit etwa 6‰ im Südherbst und Südfrühling gleich hoch. Jener fällt jedoch in den ersten Metern auf etwa 3‰, und steigt dann wieder konstant bis zur maximalen Tiefe von 75 m auf den Ausgangswert an. Die Werte aus dem Südherbst hingegen steigen erst stark auf circa 9‰ an, bleibe lange konstant, fallen dann jedoch ebenfalls bis zur maximalen Tiefe von 75 m auf den Ausgangswert zurück.

Ausgehend vom POM als Primärnahrung wurde die trophische Ebene der einzelnen Arten bestimmt (Tab. 8). Alle untersuchten Arten liegen dicht an der ersten trophischen Ebene. Es sind also überwiegend Primärkonsumenten.

Tab. 8: Trophische Ebene der untersuchten Arten

Datum	Lokation	Art	$\delta^{15}\text{N}$ [‰]	$\delta^{15}\text{N}_{\text{POM}}$ [‰]	Trophische Ebene
06.02.2011	Ozeanisch	<i>Limacina bulimoides</i>	11,9	5,6-8,9	0,8-1,8
06.02.2011	Ozeanisch	<i>Diacria rampali</i>	13,2	5,6-8,9	1,3-2,2
06.02.2011	Ozeanisch	<i>Clio pyramidata</i>	12,6	5,6-8,9	1,1-2,1
08.02.2011	Schelfkante	<i>Desompterus papilio</i>	13,0	5,5-7,8	1,5-2,2
08.02.2011	Schelfkante	<i>Clio pyramidata</i>	10,7	5,5-7,8	0,9-1,5
08.02.2011	Schelfkante	<i>Cymbulia sibogae</i>	9,0	5,5-7,8	0,4-1,0
08.02.2011	Schelfkante	<i>Diacria rampali</i>	9,0	5,5-7,8	0,4-1,0
08.02.2011	Schelf	<i>Diacria trispinosa</i>	8,8	5,1-10,1	-0,5-1,1
08.02.2011	Schelf	<i>Clio pyramidata</i>	9,0	5,1-10,1	-0,3-1,2
20.09.2010	Ozeanisch	<i>Clio pyramidata</i>	5,0	1,8-7,0	-0,6-0,9
20.09.2010	Ozeanisch	<i>Limacina inflata</i>	4,1	1,8-7,0	-0,9-0,7
20.09.2010	Ozeanisch	<i>Diacria trispinosa</i>	4,6	1,8-7,0	-0,7-0,8
19.09.2010	Schelfkante	<i>Clio pyramidata</i>	5,1	2,6-7,7	-0,8-0,7
19.09.2010	Schelfkante	<i>Diacria trispinosa</i>	5,1	2,6-7,7	-0,8-0,7
22.09.2010	Schelf	<i>Diacria trispinosa</i>	5,3	NV	NV
22.09.2010	Schelf	<i>Diacria rampali</i>	5,0	NV	NV
22.09.2010	Schelf	<i>Clio pyramidata</i>	5,9	NV	NV

NV = Nicht verfügbar; Werte waren zum Zeitpunkt der Auswertung noch nicht verfügbar

4. Diskussion

4.1 Verteilung der Thecosomata

In der zu Beginn formulierten Fragestellung wurde davon ausgegangen, dass sich die Mehrzahl der Thecosomata im Epipelagial bis etwa 200 m Wassertiefe aufhalten. Dies wird durch die Ergebnisse belegt, denn ab circa 150 m Tiefe nimmt die Individuenzahl auf allen untersuchten Stationen schnell ab. Zwar kamen auch in tieferen Wasserschichten einige Arten wie zum Beispiel *Cymbulia parvidentata* und *Cymbulia sibogae* vor, aber dies nur vereinzelt und auch nicht auf allen Stationen gleichmäßig. Nach van der Spoel (1999) scheinen die Arten dieser Gattung und *Limacina helicina* die Einzigen, die dauerhaft in Tiefen von über 200 m leben. Im Allgemeinen hat sich gezeigt, dass die Gesamtabundanz der Thecosomata tags etwas tiefenverschoben ist, was auf eine tageszeitlich vertikale Migration schließen lässt. Ungewöhnlich ist, dass häufig tags oder nachts auf der gleichen Station innerhalb von einem halben Tag wesentlich weniger Individuen vorgefunden wurden (siehe Abb. 6, 7, 8 und 9). Eine mögliche Erklärung für diesen Sachverhalt könnte eine sehr inhomogene räumliche Verteilung der Thecosomata sein. Um dies belegen zu können, schlage ich vor mit einem kleinen Netz, beispielsweise einem Mehrfachschließnetz, mehrere gleichmäßig verteilte Stationen auf einer bestimmten Fläche um eine Transektstation herum zu beproben. So wäre man in der Lage ein Tiefen- und Flächenprofil zu erstellen und eine Aussage über die Homogenität der Verteilung zu treffen.

Weiterhin wurde in der Ausgangshypothese formuliert, dass sowohl die Abundanzen und auch die Diversität mit wachsender Distanz zur Küste zunehmen würden. Zwei Gründe gab es für diese Annahme. Zum einen wurden noch keine echten Schelfarten entdeckt, die dort dauerhaft leben (van der Spoel, 1999) und zum anderen ist durch den Auftrieb die Nahrungskette kurz, das heißt die photosynthetisch aktiven Zellen sehr groß, weswegen größere Mesozooplankter dominieren müssten (Ryther, 1969). Die Ergebnisse scheinen dies zu bestätigen, denn küstennah wurden nicht nur die kleinsten Bestände gefunden, sondern auch die geringste Artendiversität beobachtet (Abb. 11). Nicht zu erwarten war allerdings, dass die Bestände im offenen Ozean wieder abnahmen, obwohl die Diversität unverändert hoch blieb. Am Ende der Schelfkante wurde der größte Bestand beobachtet, was eventuell dadurch zu erklären ist, dass dort der Einfluss des Auftriebes genau so groß ist, dass die Thecosomata durch ihre Stellung in der Nahrungskette bevorzugt werden. Eine Möglichkeit dies bei zukünftiger Erforschung herauszufinden ist eine Magen- und Darminhaltsanalyse der

Thecosomata durchzuführen und mit dem vorhandenen Mikrozoo- und -phytoplanktonabundanzen zu vergleichen. Wenn die Taxa im Magen und Darm der Tiere mit denen übereinstimmen, die die größten Abundanzen aufweisen, könnte man so die Bestandsspitze am Ende der Schelfkante vielleicht erklären.

Die Ergebnisse haben gezeigt, dass die Thecosomata-Gemeinschaft hauptsächlich von den drei Arten *L. bulimoides* (größte Abundanz 22465 Ind. 1000 m⁻³), *L. inflata* (größte Abundanz 15479 Ind. 1000 m⁻³) und *Desompterus papilio* (größte Abundanz 4290 Ind. 1000 m⁻³) dominiert wird. Es entspricht den Erwartungen, dass die Gattung *Limacina* und speziell die Art *Limacina bulimoides* in den größten Abundanzen vorkommt. Dieser Hypothese lag die von Dadon und Masello (1999) höchste jemals gefundene Euthecosomata Abundanz von 352366 Ind. 1000 m⁻³ der Art *L. bulimoides* zugrunde, welche im südlichen Benguela-Gebiet beobachtet wurde. Es fällt aber auf, dass selbst die größten in meiner Arbeit festgestellten Abundanzen von *Limacina bulimoides* noch um ein vielfaches geringer sind, als die, die Dadon und Masello (1999) beobachtet haben (Tab. 9). Ein möglicher Grund hierfür ist, dass damals ein Netz mit einer Maschenweite von 100 µm verwendet wurde, wohingegen hier mit 333 µm eine wesentlich gröbere Maschenweite gewählt wurde. Weiterhin berichteten Dadon und Masello, dass über 90% ihrer gefundenen Individuen Juvenile waren. Das bedeutet, dass das hier verwendete Netz offensichtlich eine zu große Maschenweite hat, um tatsächlich alle Thecosomata erfassen zu können. Nichtsdestotrotz ist die aktuell beobachtet Abundanz wesentlich höher als in anderen Regionen der Weltmeere.

Die Art *Limacina inflata* verdient besondere Aufmerksamkeit, denn sie ist vermutlich die häufigste der ganzen Welt (Lalli und Wells, 1978). *L. inflata* ist in fast allen Teilen der Weltmeere in den sehr hohen Abundanzen zu finden (Tab. 9) und ist wahrscheinlich der erfolgreichste marine Gastropode der Welt (Lalli und Wells, 1978).

Tab. 9: Abundanzen (Ind. 1000 m⁻³) von *Limacina inflata* und *Limacina bulimoides* in verschiedenen Regionen der Weltmeere. (k.D. = keine Daten)

Gebiet	<i>L. inflata</i>	<i>L. bulimoides</i>	Quelle
Südliches Benguela-Gebiet	38300	352366	Dadon und Masello, 1999
Nördliches Benguela-Gebiet	15479	22465	Diese Studie
South Baja Kalifornien	13800	k.D.	Sanchez Hidalgo und Anda, 1994
Sargasso See	11673	2856	Chen und Bé, 1964
Indischer Ozean	k.D.	1196	Sakthivel, 1977
Barbados	6292	k.D.	Lalli und Wells, 1973
Chinesisches Meer	4010	486	Rottman, 1976

Der Grund für die weltweite Dominanz von *Limacina inflata* wurde von Lalli und Wells (1978) ausführlich diskutiert. Nach ihnen unterscheidet sich der Reproduktionsmechanismus von *L. inflata* ganz entscheidend von den anderen Arten der Gattung, obwohl alle Arten protandrische Hermaphroditen sind. Im Unterschied zu den anderen Arten entlässt *L. inflata* Spermatophoren, was sicher stellt, dass alle produzierten Spermatozoen zum nächstgelegenen Geschlechtspartner übertragen werden. Die anderen Arten entlassen hingegen einzelne freie Spermien, wobei der Befruchtungserfolg deutlich geringer ist als bei *Limacina inflata*. Des Weiteren produziert *L. inflata* mit durchschnittlich 45 Eiern zwar deutlich weniger Jungtieren als andere Arten (5936 Eier bei *L. helicina*, 260 Eier bei *L. retroversa*: Lalli und Wells, 1978). Aber die, die produziert werden, bleiben lange in der Mantelhöhle des Muttertiers, bis die Überlebenschancen viel höher ist. Außerdem ist die Zeitspanne, die die Jungtiere bis zur Geschlechtsreife allein im freien Wasser verbringen viel kürzer.

Lediglich im Benguela Strom scheint *Limacina bulimoides* *L. inflata* überlegen zu sein. Ein Grund dafür könnte sein, dass es so viele Individuen von *L. bulimoides* gibt, dass die geringe Spermienübertragungsquote anscheinend keine Rolle spielt. Warum sich *L. bulimoides* gegen die anderen Arten mit ähnlichem Reproduktionsmechanismus durchsetzt, könnte an einem kürzeren Lebenszyklus liegen oder an einer höheren Eierproduktion. Weiterführende Forschung wäre notwendig.

Für *Desompterus papilio*, den dritthäufigsten Thecosomata, liegen keine Vergleichswerte vor, was darauf schließen lässt, dass in der vorliegenden Arbeit das erste Mal die Verteilung detailliert dieser Art ermittelt wurde. Im Vergleich ist jedoch die größte beobachtete Abundanz von *Desompterus papilio* um etwa ein Fünftel geringer als bei *L. bulimoides* und etwa ein Drittel geringer als bei *L. inflata*.

4.2 Trophische Stellung

Die gemessenen $\delta^{13}\text{C}$ Werte für die Thecosomata lagen alle in einem Bereich von -20,5‰ und -23,9‰. Nach Peterson und Fry (1987) liegen diese Werte in etwa bei dem durchschnittlichen $\delta^{13}\text{C}$ Werten des POM (-22‰) im Ozean. Des Weiteren wird ebenda gezeigt, dass marines Phytoplankton einen durchschnittlichen $\delta^{13}\text{C}$ Wert zwischen -24 und -19‰ aufweist, weshalb dieses als Hauptkohlenstoffquelle der untersuchten Thecosomata angesehen werden kann. Frühere Untersuchungen an den $\delta^{13}\text{C}$ Werten der Pteropoda zeigten Werte zwischen -20,7 und -20,3‰ (entlang der subtropischen Konvergenzzone: Richoux und Froneman, 2010) und sind zwar damit durchschnittlich niedriger als in den hier untersuchten Proben. Trotzdem vermuten die Autoren auch dort POM als Hauptkohlenstoffquelle.

Die $\delta^{15}\text{N}$ Werte variierten jahreszeitlich stark und lagen zwischen 4‰ (*Limacina inflata*) und 13‰ (*Diacria rampali*). Mit der Annahme, dass jede höhere trophische Ebene etwa 3-4‰ mehr $\delta^{15}\text{N}$ angereichert hat (Post, 2002) und basierend auf den gemessenen POM-Werten als Primärnahrung, kann festgestellt werden, dass das Spektrum des Messwerte sich über eine bis maximal zwei trophische Ebenen erstreckt. In früheren Studien wurden Werte der Pteropoda zwischen -1‰ und +1‰ (Nördliches Rotes Meer: Aberle *et al.*, 2010) und zwischen etwa 0,5‰ und 5,5‰ (Subtropische Konvergenzzone: Richoux und Froneman, 2009) ermittelt. Bei der Untersuchung im Roten Meer wurden durchschnittliche $\delta^{15}\text{N}$ POM Werte um 0‰ gefunden, was im Wesentlichen durch den hohen atmosphärischen Stickstoffeintrag durch Stickstofffixierer zu erklären ist. Bei Richoux und Froneman (2009) wurden $\delta^{15}\text{N}$ POM Werte um 4‰ gemessen. Beide Werte sind durchschnittlich niedriger als in dieser Studie. Nimmt man jedoch den $\delta^{15}\text{N}$ Wert des POM als Basiswert zur Berechnung der trophischen Ebene, gelangen beide Studien ebenfalls zu dem Ergebnis, dass die untersuchten Tiere sich im wesentlichen auf der ersten trophischen Ebene befinden und damit die Rolle als Primärkonsumenten einnehmen. Es ist jedoch zu beachten, dass in beiden zitierten Studien lediglich von „Pteropoda“ gesprochen wird, was also Eu- und Pseudothecosomata als auch Gymnosomata miteinschließt.

Zu dem Ergebnis, dass Thecosomata Primärkonsumenten sind, sind auch Gilmer und Harbison (1986) gekommen, die mithilfe von Magen- und Darminhaltsanalysen belegen könnten, dass Thecosomata sich in der Regel herbivor ernähren. Ebenda wurde auch festgestellt, dass sowohl die Mageninhalte als auch die Faeces in der Regel aus kleinen wahrscheinlich photosynthetisch aktiven Zellen bestanden, was ihre Rolle als Primärkonsumenten belegt hat.

Eine Erklärung für die höheren Basiswerte im Südherbst (Februar 2011) könnte Auftreiben von tiefen Nitrat sein, welches enorm hohe $\delta^{15}\text{N}$ Werte zwischen 10 und 40‰ aufweisen kann (Cline und Kaplan, 1975; Mariotti *et al.*, 1980; Owens, 1985). Dies würde allerdings den hydrographischen Daten widersprechen, die eine nur 40 m dünne auftriebsaktive Wasserschicht erkennen lassen. Weitere mögliche Erklärungen für die erhöhten Werte im Südherbst (Februar 2011) sind die Aufnahme von ^{15}N angereichertem Ammonium des Phytoplanktons (Ostrom *et al.*, 1997), welches den Thecosomata als Nahrung dient oder auch Veränderungen im Stickstoffkreislauf oder der mikrobiellen Schleife. Die niedrigeren $\delta^{15}\text{N}$ Werte aus dem Südfrühling könnten durch atmosphärische Stickstoffeinträge erklärt werden, da dieser in der Regel bei konstant 0‰ liegt (Peterson und Fry, 1987) und daher die Werte des POM und damit der Thecosomata eher werden lassen. Allerdings wurden im Untersuchungsgebiet bisher noch keine Stickstofffixierer nachgewiesen (Wasmund, pers. Mitt). Der Stickstoffkreislauf ist bisher jedoch nur wenig erforscht und schlecht verstanden, weswegen an dieser Stelle auf die aktuelle Forschung im Rahmen des GENUS Projekts verwiesen wird, welche die Aufklärung ebendieser grundlegender Stoffkreisläufe im Benguela-Gebiet zum Ziel hat.

4.3 Fazit

Die ausgewerteten Ergebnisse haben generell die formulierten Hypothesen bestätigt. In Küstennähe, also da wo der Auftriebseinfluss am größten war, wurde die wenigsten Thecosomata gefunden, auf dem Schelfhang allerdings die meisten und in Richtung offener See wieder geringere Konzentrationen. Die Diversität der Arten nahm mit zunehmender Entfernung von der Küste zu. Unklar ist jedoch, ob dies dem Einfluss des Auftriebes verschuldet ist, oder ob dies nicht auch ohne Auftrieb zu beobachten gewesen wäre. Gerade im Hinblick auf die geringe Auftriebsaktivität im Untersuchungszeitraum kann ein direkter Zusammenhang nicht einwandfrei belegt werden.

Am Tage wurden in fast allen Proben die meisten Thecosomata im tiefen Epipelagial gefunden, wohingegen diese sich nachts eher in den oberen Wasserschichten aufhielten. Es konnte also gezeigt werden, dass die Thecosomata einer tageszeitlichen vertikalen Migration unterliegen. Die Analyse der stabilen Isotopenverhältnisse $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$ hat ergeben, dass die untersuchten Thecosomata als Kohlenstoffquelle hauptsächlich POM und Phytoplankton nutzen.

Es wurde ein signifikanter Unterschied zwischen den untersuchten Arten aus dem Südfrühling und dem Südherbst beobachtet, was im Wesentlichen durch die unterschiedlichen $\delta^{15}\text{N}$ Werte des POM zu beiden Jahreszeiten erklärt werden konnte.

5. Literatur

- Aberle, N., Hansen, T., Boettger-Schnack, R., Burmeister, A., Post, A. F. and Sommer, U. (2010) Differential routing of “new“ nitrogen toward higher trophic levels within the marine food web of the Gulf of Aqaba, Northern Red Sea, *Marine Biology*, Vol. 157, Pages 157-169
- Boltovskoy, D. (Herausgeber) *et al.* (1999) South Atlantic Zooplankton. Volume I , 1-1705. Backhuys Publishers, The Netherlands.
- Chen, C. and Bé, A.W.H. (1964) Seasonal distribution of euthecosomatous pteropods in the surface waters of five stations in the western North Atlantic. *Bull. Mar. Sci. Gulf Caribb* Vol 14, Pages 185-220
- Cline, J.D. and Kaplan, I.R. (1975) Isotopic fractionation of dissolved nitrate during denitrification in the eastern tropical north Pacific Ocean, *Marine Chemistry*, Vol. 3, Pages 99-271
- Currie, R. (1953) Upwelling in the Benguela Current, *Nature*, Vol. 171, Pages 497-500
- Dupont, L. M., Donner, B., Vidal, L., Pérez, E. M. and Wefer, G. (2005) Linking desert evolution and coastal upwelling: Pliocene climate change in Namibia, *Geology*, Vol. 33, No. 6 Pages 461-464
- Ekman, V.W. (1905) On the influence of the earth's rotation on ocean currents, *Arkiv Mat. Astr. Fysik*, Vol 2, Pages 1-52
- Gilmer, R. W. and Harbison, G. R. (1986) Morphology and field behavior of pteropod mollusks: feeding methods in the families Cavoliniidae, Limacinidae and Peraclididae (Gastropoda: Thecosomata), *Marine Biology*, Vol. 91, Pages 47-57
- Glaçon, G., Rampal, J., Gaspard, D., Guillaumin, D. und Staerker, T.S. (1994) Thecosomata (Pteropods) and Their Remains in Late Quaternary Deposits on the Bougainville Guyot and the Central New Hebrides Island Arc, *Proceedings of the Ocean Drilling Program*, Vol. 134, Pages 319-336
- Heymans, J.J., Shannon, L.J. und Jarre, A. (2004). Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s, and 1990s *Ecological Modelling* Vol. 172, 175-195
- Lalli CM, Wells FE (1973) Brood protection in an epipelagic thecosomatous pteropod, *Spiratella* (“*Limacina*”) *infata* d'Orbigny). *Bull mar Sci*, Vol. 23, Pages 933-941
- Lalli, C.M. and Wells, F.E. (1978) Reproduction in the genus *Limacina* (Opisthobranchia: Thecosomata), *Journal of Zoology*, London, Vol. 186, Pages 95-108
- Manno, C., Tirelli, V., Accornero, A. and Fonda Umani, S. (2010) Importance of the contribution of *Limacina helicina* faecal pellets to the carbon pump in Terra Nova Bay, *Journal of Plankton Research*, Vol. 32, No. 2, Pages 145-152
- Mariotti, A., Lancelot, C. and Billen, G. (1984) Natural isotopic composition of nitrogen as a tracer of origin for suspended organic matter in the Scheldt estuary, *Geochim. Cosmochim. Acta*, Vol. 48, Pages 55-549

- McNeil, B. I. and Matear, R. J. (2008) Southern Ocean acidification: A tipping point at 450-ppm atmospheric CO₂, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Vol. 105, No. 48, Pages 18860-18864
- Ostrom, N.E., Macko, S.A., Deibel, D. and Thomson, J. (1997) Seasonal variation in the stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry of a coastal cold ocean environment, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, Vol. 61, No. 14, Pages 2929-2942
- Owens, N.J.P. (1985) Variations in the natural abundance of ¹⁵N in estuarine suspended particulate matter: A specific indicator of biological processing, *Estuarine, Coastal Shelf Sci.* Vol. 20, Pages 10-505
- Parra-Flores, A and Gasca, R (2009) Distribution of pteropods (Mollusca: Gastropoda: Thecosomata) in surface waters (0-100 m) of the Western Caribbean Sea (winter, 2007)
- Plagányi, É.E., Hutchings, L., Field, J.G. und Verheye, H.M. (1999). A model of copepod population dynamics in the southern Benguela upwelling region, *Journal of Plankton Research*, Vol. 21 no.9, 1691-1724
- Post, D. M. (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, Methods And Assumption, *Ecology*, Vol 83, No. 3, Pages 703-718
- Rottman M (1976) Euthecosomatous pteropods (Mollusca) in the Gulf of Thailand and the South China Sea: seasonal distribution and species associations. *Naga Rep* Vol. 4, No.6, Pages 1- 17
- Ryther, J.H. (1969). Photosynthesis and Fish Production in the Sea, *Science, New Series*, Vol. 166, No.3901, 72-76
- Sakthivel, M. (1977) Further studies of plankton ecosystems in the eastern Indian Ocean. VIII. Seasonal, diurnal and latitudinal variations in the abundance of Euthecosomata along the 110°E meridian. *Aust J mar Freshwat Res* Vol. 28, Pages 645-662
- Sánchez Hidalgo and Anda M. (1994) Distribución y abundancia de los Thecosomata (Gastropoda) recolectados con red Calvet en Agosto de 1985, frente a Bahõa Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Investigaciones mar ICIMAR* Vol. 9, No. 2, Pages 63-77
- Shannon, L.V. and Pillar, S.C. (1986) *Oceanography and Marine Biology Ann. Rev.* Aberdeen University Press, Vol. 24, Pages 65-170
- Steedman, H.F. (1976) General and applied data on formaldehyde fixation and preservation of marine zooplankton. Pp. 103-154 in *Zooplankton Fixation and Preservation*. (H. F. Steedman, ed.). The Unesco Press, Paris, 350 pp.
- Steele, J.H., Thorpe, S.A. and Turekian, K.K. (2009). *Ocean Currents: A Derivative of the Encyclopedia of Ocean Sciences*, 2. Auflage
- Turner, J. T. (2004) The Importance of Small Planktonic Copepods and Their Roles in Pelagic Marine Food Webs, *Zoological Studies*, Vol. 43, No. 2, Pages 255-266
- van der Spoel, S. (1967) Euthecosomata – a group with remarkable development stages (Gastropoda, Pteropoda), *J. Noorduijn en Zoon N.V., Gorinvehem 1967, Zoological Museum - Amsterdam*
- van der Spoel, S. (1976) Pseudotheicosomata, Gymnosomata and Heteropoda (Gastropoda), Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht 1976, Institute of Taxonomic Zoology – Amsterdam
- Wiebe, P.H., Morton, A.W., Bradley, A.M., Backhus, R.H., Craddock, J.E., Barber, V. and Flierl, G.R. (1985) New Developments in the MOCNESS, An apparatus for sampling zooplankton and mikronekton, *Marine Biology*, Vol. 87, Pages 313-323

Anhang

MOC-D-01 / Station 222

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]		
	0-25	25-50	50-100
<i>Limacina inflata</i>	0	0	71,8

MOC-D-02 / Station 224

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]			
	0-25	25-50	50-75	75-100
<i>Desompterus papilio</i>	0	15	3	30
<i>Limacina inflata</i>	270,8	15	0	0

MOC-D-07 / Station 241

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]							
	0-25	25-50	50-100	100-200	200-400	400-600	600-800	800-1000
<i>Cavolinia inflexa</i> <i>forma inflexa</i>	64	0	0	0	7	0	0	0
<i>Clio pyramidata</i>	0	70	40	0	0	0	0	0
<i>Creseis acicula</i>	7	23	0	0	0	0	0	0
<i>Cuvierina</i> <i>columnella forma</i> <i>atlantica</i>	7	12	0	0	0	0	0	0
<i>Desompterus papilio</i>	7	302	1747	118	137	1	0	2
<i>Diacria rampali</i>	7	0	0	0	0	0	0	0
<i>Diacria trispinosa</i>	36	12	0	0	0	0	0	0
<i>Hyalocylis striata</i>	257	46	10	5	4	1	0	0
<i>Juv. Cavolinia sp.</i>	14	104	49	0	0	0	0	0
<i>Limacina</i> <i>bulimoides</i>	1307	3023	455	26	14	5	9	9

Fortsetzung MOC-D-7 / Station 241

<i>Limacina inflata</i>	107	267	40	7	3	0	1	5
<i>Limacina lesueuri</i>	7	0	0	0	0	0	0	0
<i>Peraclis apicifulva</i>	0	267	20	0	2	6	1	2
<i>Peraclis reticulata</i>	0	0	5	0	0	0	0	0
<i>Styliola subula</i>	57	23	0	0	0	0	0	0

MOC-D-08 / Station 241

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]							
	0-25	25-50	50-100	100-200	200-400	400-600	600-800	800-1000
<i>Cavolinia inflexa</i> <i>forma inflexa</i>	10	0	0	5	9	0	0	0
<i>Clio pyramidiata</i>	0	0	0	0	12	0	0	0
<i>Creseis acicula</i> <i>forma acicula</i>	0	12	0	0	0	0	0	0
<i>Desompterus papilio</i>	31	4290	343	106	74	5	0	4
<i>Diacria danae</i>	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Diacria rampali</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Juv. Cavolinia sp.</i>	0	23	132	0	0	0	0	0
<i>Juv. Clio sp.</i>	0	0	0	58	12	0	0	0
<i>Limacina bulimoides</i>	83	140	726	625	8	0	6	5
<i>Limacina inflata</i>	10	23	5	277	60	0	9	2
<i>Limacina lesueuri</i>	0	0	0	3	0	0	0	0
<i>Peraclis apicifulva</i>	0	0	20	0	6	0	4	0
<i>Peraclis reticulata</i>	0	0	10	0	0	0	3	0
<i>Styliola subula</i>	0	0	0	5	3	0	0	0

MOC-D-09 / Station 242

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]							
	0-25	25-50	50-100	100-200	200-400	400-600	600-800	800-1000
<i>Limacina bulimoides</i>	588	31989	6477	298	99	37	6	64
<i>Juv. Cavolinia sp.</i>	47	289	410	194	18	6	0	4
<i>Limacina inflata</i>	247	322	621	588	23	4	0	4
<i>Juv. Clio sp.</i>	0	22	410	48	8	1	0	2
<i>Desompterus papilio</i>	35	578	292	212	47	5	1	0
<i>Cymbulia parvidentata</i>	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Clio pyramidiata</i>	0	22	0	0	31	4	0	0
<i>Cavolinia inflexa forma inflexa</i>	0	0	0	0	28	3	0	0
<i>Peraclis apicifulva</i>	0	44	15	3	3	4	0	0
<i>Peraclis reticulata</i>	0	0	0	8	0	0	0	0
<i>Styliola subula</i>	0	0	5	0	5	0	0	0
<i>Diacria trispinosa</i>	0	0	0	3	4	0	0	0
<i>Diacria rampali</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Limacina lesueuri</i>	0	0	0	8	0	0	0	0
<i>Hyalocylis striata</i>	0	78	0	13	0	0	0	0

MOC-D-10 / Station 242

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]							
	0-25	25-50	50-100	100-200	200-400	400-600	600-800	800-1000
<i>Juv. Cavolinia sp.</i>	933	281	112	10	12	1	0	5
<i>Limacina inflata</i>	3521	1090	66	28	8	0	0	2
<i>Limacina bulimoides</i>	1757	3045	1179	88	145	0	1	42

Fortsetzung MOC-D-10 / Station 242

<i>Juv. Clio sp.</i>	134	551	117	3	11	0	0	2
<i>Clio recurva</i>	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Cavolinia inflexa</i> <i>forma inflexa</i>	0	22	0	3	1	0	0	0
<i>Desompterus papilio</i>	42	506	276	238	85	0	0	0
<i>Limacina lesueuri</i>	17	0	0	0	1	0	0	0
<i>Peraclis apicifulva</i>	0	0	0	3	1	0	0	0
<i>Peraclis reticulata</i>	0	11	5	0	0	0	0	0
<i>Clio pyramidiata</i>	202	45	5	0	0	0	0	0
<i>Styliola subula</i>	0	0	5	0	0	0	0	0
<i>Hyalocylis striata</i>	160	11	0	0	0	0	0	0
<i>Cymbulia sibogae</i>	0	11	0	0	0	0	0	0
<i>Diacria trispinosa</i>	17	0	0	0	0	0	0	0

MOC-D-11 / Station 243

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]						
	0-25	25-50	50-100	100-200	200-400	400-600	600-800
<i>Cavolinia inflexa</i> <i>forma inflexa</i>	575	54	0	3	0	0	0
<i>Clio pyramidiata</i>	726	207	0	3	0	0	0
<i>Clio recurva</i>	0	11	5	0	0	0	0
<i>Cymbulia</i> <i>parvidentata</i>	0	11	0	3	0	0	0
<i>Desompterus papilio</i>	233	185	160	502	78	0	2
<i>Diacria rampali</i>	14	0	0	0	0	0	0
<i>Diacria trispinosa</i>	27	0	0	0	0	0	0
<i>Hyalocylis striata</i>	247	0	0	0	0	0	0
<i>Juv. Cavolinia sp.</i>	6822	65	31	11	1	0	0
<i>Juv. Clio sp.</i>	534	217	5	3	0	0	0

Fortsetzung MOC-D-11 / Station 243

<i>Limacina bulimoides</i>	22466	2065	93	52	0	0	7
<i>Limacina inflata</i>	15479	1891	155	99	4	0	0
<i>Peraclis apicifulva</i>	14	22	0	0	0	0	0
<i>Peraclis reticulata</i>	41	22	0	0	0	0	0
<i>Styliola subula</i>	151	11	0	0	0	0	0

MOC-D-12 / Station 243

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]						
	0-25	25-50	50-100	100-200	200-400	400-600	600-800
<i>Clio pyramidiata</i>	0	0	0	0	176	0	2
<i>Styliola subula</i>	0	0	0	3	0	0	2
<i>Desompterus papilio</i>	275	173	94	508	80	0	9
<i>Cavolinia inflexa forma inflexa</i>	0	0	5	3	57	0	2
<i>Limacina bulimoides</i>	648	7080	7833	147	70	0	69
<i>Limacina inflata</i>	165	173	260	1383	999	0	27
<i>Peraclis apicifulva</i>	11	53	5	0	4	0	4
<i>Juv. Cavolinia sp.</i>	66	360	438	228	485	0	6
<i>Cymbulia sibogae</i>	0	0	0	3	0	0	0
<i>Hyalocylis striata</i>	0	0	36	33	0	0	0
<i>Creseis virgula</i>	0	0	0	3	0	0	0
<i>Limacina lesueurii</i>	0	0	0	3	0	0	0
<i>Diacria trispinosa</i>	0	0	5	0	0	0	0
<i>Peraclis reticulata</i>	0	13	31	0	0	0	0
<i>Limacina helicoides</i>	0	27	0	0	0	0	0

MOC-D-13 / Station 250

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]				
	0-25	25-50	50-100	100-200	200-300
<i>Cavolinia inflexa</i> <i>forma inflexa</i>	0	29	11	0	0
<i>Clio pyramidiata</i>	0	0	0	6	0
<i>Cymbulia</i> <i>parvidentata</i>	0	0	6	0	0
<i>Desompterus papilio</i>	266	754	567	50	0
<i>Diacria trispinosa</i>	0	0	0	6	0
<i>Juv. Cavolinia sp.</i>	25	44	0	0	0
<i>Limacina</i> <i>bulimoides</i>	76	44	28	9	0
<i>Limacina helicoides</i>	0	15	0	0	0
<i>Limacina inflata</i>	89	623	157	6	0
<i>Peraclis reticulata</i>	0	0	0	3	0

MOC-D-14 / Station 254

Art	Abundanzen [Ind. 1000 m ⁻³] in den Tiefenstufen [m]			
	0-25	25-50	50-75	75-100
<i>Desompterus papilio</i>	0	0	184	74
<i>Peraclis apicifulva</i>	0	0	5	0
<i>Limacina inflata</i>	19	13	16	0
<i>Limacina</i> <i>bulimoides</i>	0	27	5	6
<i>Cymbulia sibogae</i>	0	13	0	0
<i>Juv. Cavolinia sp.</i>	0	13	0	0
<i>Juv. Clio sp.</i>	10	13	0	0

Ergebnisse der Isotopenanalyse

Südherbst (MSM 17/3; Februar 2011))

Lokation	Art	$\delta^{15}\text{N}$ [‰]	$\delta^{13}\text{C}$ [‰]
Ozeanisch	<i>Limacina bulimoides</i>	11,86	-21,40
Ozeanisch	<i>Diacria rampali</i>	13,17	-21,78
Ozeanisch	<i>Clio pyramidiata</i>	12,60	-22,17
Schelfkante	<i>Desompterus papilio</i>	13,01	-23,33
Schelfkante	<i>Clio pyramidiata</i>	10,72	-21,43
Schelfkante	<i>Cymbulia sibogae</i>	8,96	-23,96
Schelfkante	<i>Diacria rampali</i>	9,04	-22,60
Schelf	<i>Diacria trispinosa</i>	8,83	-21,90
Schelf	<i>Clio pyramidiata</i>	8,98	-21,17

Südfrühling (D356, September 2010)

Lokation	Art	$\delta^{15}\text{N}$ [‰]	$\delta^{13}\text{C}$ [‰]
Ozeanisch	<i>Clio pyramidiata</i>	4,97	-21,48
Ozeanisch	<i>Limacina inflata</i>	4,07	-22,40
Ozeanisch	<i>Diacria trispinosa</i>	4,64	-20,52
Schelfkante	<i>Clio pyramidiata</i>	5,09	-21,21
Schelfkante	<i>Diacria trispinosa</i>	5,11	-22,14
Schelf	<i>Diacria trispinosa</i>	5,25	-22,76
Schelf	<i>Diacria rampali</i>	5,03	-23,09
Schelf	<i>Clio pyramidiata</i>	5,89	-23,61

Liste der geteilten Proben

Hol	Station	Netz	Teilungsfaktor
MOC-D-01	222	L2	1/2
MOC-D-01	222	L3	1/2
MOC-D-01	222	L4	1/2
MOC-D-02	224	L5	1/2
MOC-D-02	224	L6	1/2
MOC-D-02	224	L7	1/2
MOC-D-02	224	L8	1/2
MOC-D-08	241	L4	1/2
MOC-D-09	242	R8	1/2
MOC-D-10	242	L9	1/2
MOC-D-11	242	L8	1/2
MOC-D-12	243	L3	1/2
MOC-D-12	243	L4	1/10
MOC-D-13	250	L6	1/2