



KERNFORSCHUNGSANLAGE JÜLICH GmbH

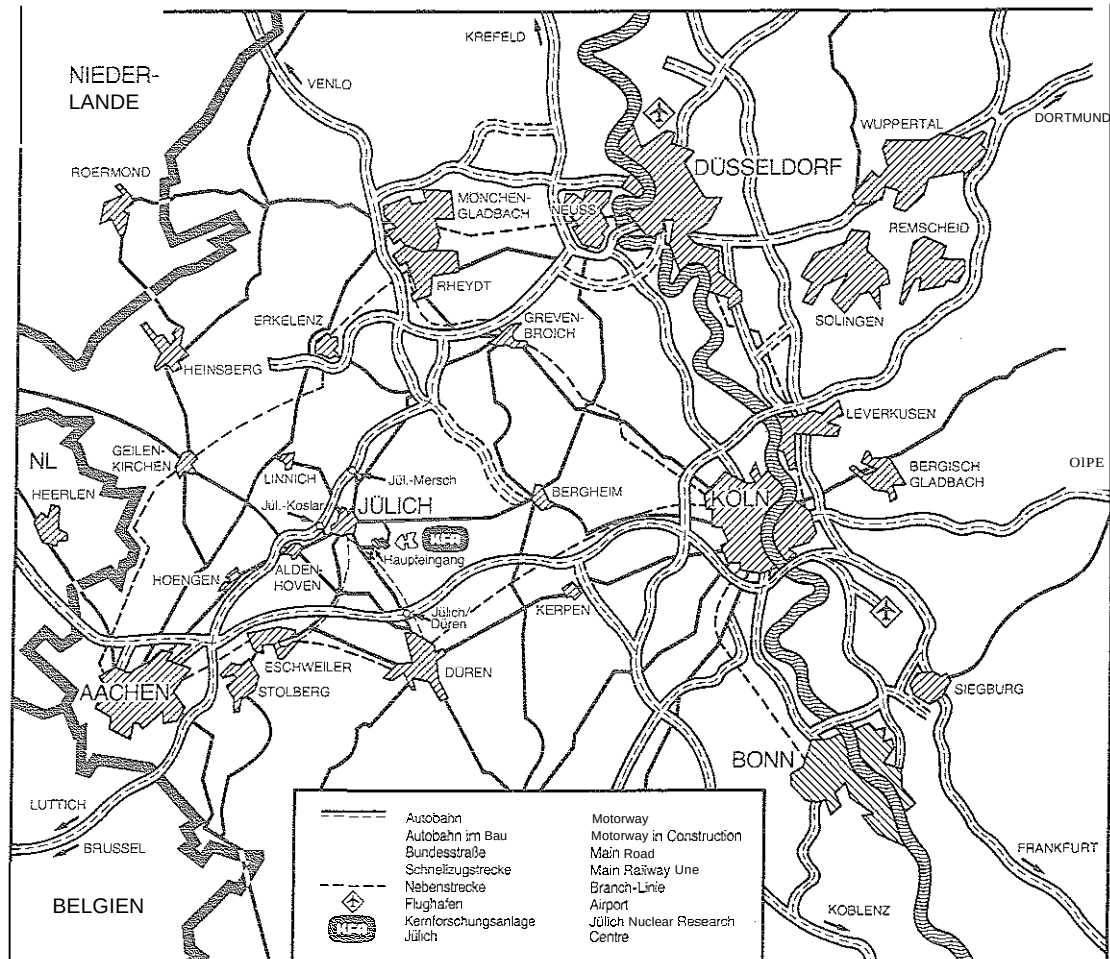
Programmgruppe
Systemforschung und Technologische Entwicklung

Angewandte Systemanalyse
Nr. 50

Foraminiferenökologie
Im Rhonedelta

von
Heinz Vos

Jüli-2110
Dezember 1986
ISSN 0366-0885



Als Manuskript gedruckt

Berichte der Kernforschungsanlage Jülich – Nr. 2110

Programmgruppe Systemforschung und Technologische Entwicklung Jül-2110

Zu beziehen durch: ZENTRALBIBLIOTHEK der Kernforschungsanlage Jülich GmbH

Postfach 1913 . 0-5170 Jülich (Bundesrepublik Deutschland)

Telefon: 02461/610 . Telex: 833556-0 kf d

**Angewandte Systemanalyse
Nr. 50**

**Foraminiferenökologie
im Rhonedeita**

von
Heinz Vos

VORWORT

In der vorliegenden Arbeit werden mit den Methoden der Systemanalyse Modelle zur Beschreibung der Dynamik geologischer und biologischer Prozesse entwickelt. Die Modellergebnisse werden für die Interpretation der Befunde aus einem rezenten Ökosystem im östlichen Teil des Rhonedeltas benutzt und die Vergleichbarkeit der für die ökologische Forschung interessanten rezenten Ökosysteme mit fossilen Ökosystemen, die das Arbeitsgebiet von Palökologie und Geologie darstellen, wird überprüft.

Angeregt wurde diese im Grenzbereich zwischen Systemanalyse, Ökologie und quantitativer Geologie angesiedelte Arbeit durch Prof. Dr. E. F. VANGEROW (RWTH Aachen). Das Datenmaterial, auf dem die Untersuchungen aufbauen, entstammt der langjährigen Forschungstätigkeit Prof. VANGEROWs im Rhonedelta. Besonderer Dank gilt Herrn Prof. VANGEROW für zahlreiche Diskussionen und die kritische Durchsicht der Manuskripte.

Herrn Prof. Dr.-Ing. H. Siemes (RWTH Aachen) sei für die Durchsicht der Arbeit, speziell unter mathematisch-statistischen Gesichtspunkten, und die Übernahme des Korreferats gedankt.

Die vorliegende Arbeit wäre ohne die zahlreichen Diskussionen und die technische Unterstützung der Kolleginnen und Kollegen an der RWTH Aachen und in der Kernnforschungsanlage Jülich nicht möglich gewesen.

Für das Schreiben des ersten Manuskripts bedanke ich mich bei Frau Dipl.-Geol. A. Wetzelaer-Schyns. Das Korrekturlesen der fertigen Arbeit übernahmen dankenswerterweise Frau U. Harre-Schnitzler und Herr Dipl.-Ökonom H. Schnitzler.

All denen, die bei der Entstehung der vorliegenden Arbeit mitgeholfen haben, möchte ich an dieser Stelle herzlich danken.

KURZFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wird die Übertragbarkeit der Ergebnisse von quantitativen rezent-ökologischen Untersuchungen auf die palökologische Interpretation fossiler Oryktozönosen analysiert.

Ziel der Palökologie ist es, anhand der Zusammensetzung der Oryktozönosen Aussagen über die Umweltbedingungen im damaligen Lebensraum, über das Paläoenvironment, zu machen. Die Basis für die Herstellung des Bezugs zwischen fossiler Oryktozönose und Paläoenvironment bildet das Studium rezenter Biozönosen und die Zuordnung dieser rezenten Gemeinschaften zu rezenten Environments. Speziell bei der ökologischen Untersuchung rezenter Mikroorganismen läßt sich neben der qualitativen Erfassung der auftretenden Organismen wegen der relativ großen Zahl von Individuen oft eine quantitative Analyse durchführen, die aufgrund der zahlenmäßig erfaßten Bedeutung einzelner Organismen und Organismengruppen für die Zusammensetzung der Gemeinschaft eine Zuordnung zu einem bestimmten Lebensraum erlaubt. Lassen sich als Ergebnis der Analyse des rezenten Untersuchungsgegenstandes bestimmten quantitativ erfaßten Biozönosen charakteristische Lebensräume zuordnen, erfolgt im Sinne des Uniformitarismus die Übertragung auf das fossile Material: Die Zusammensetzung der Oryktozönose wird analysiert, eine vergleichbare rezente Biozönose wird ermittelt und von dem für die rezente Biozönose typischen Environment auf das Paläoenvironment, das den Rahmen für die Entstehung der Oryktozönose bildete, geschlossen.

Die Problematik der Übertragung von Befunden, die an rezenten Biozönosen gewonnen werden, auf fossile Gemeinschaften erwächst - abgesehen von der Anwendung des aktualistischen Prinzips im Sinne des Uniformitarismus - aus drei verschiedenen Ursachenkomplexen, die Unterschiede in der Zusammensetzung von Biozönose und Oryktozönose hervorrufen. Dies sind

- populationsdynamisch bedingte Differenzen zwischen der quantitativen Zusammensetzung der Biozönose und der Zusammensetzung der aufgrund unterschiedlicher Sterberaten verschiedenen Taphozönose,
- geologisch bedingte Abweichungen der Zusammensetzung der Taphozönose von der Zusammensetzung der Biozönose aufgrund selektiven Transports und selektiver Zerstörung vor Einbettung ins Sediment und
- selektive Zerstörung von Organismenresten während der Diagenese, zum Beispiel durch Lösungsvorgänge.

Die Entstehung von populationsdynamisch bedingten Differenzen läßt sich anhand von fiktiven Modellen veranschaulichen. Die Analyse populationsdynamischer Modelle zeigt, daß das Fehlen von Unterschieden in der Zusammensetzung von Biozönose und Taphozönose einen unter natürlichen Bedingungen unwahrscheinlichen Sonderfall bildet.

Daß selektive Umlagerung und damit verbunden selektive Zerstörung vor der Einbettung ins Sediment zu erwarten sind, läßt sich mit Hilfe von Modellen zur Umlagerung von Sediment und Lebewesen zeigen.

Der Nachweis der aufgrund der Modelle zu erwartenden Unterschiede zwischen Biozönose und Taphozönose läßt sich durch die Untersuchung von rezenten Lebend- und Totgemeinschaften führen. Den Untersuchungsge-

genstand der vorliegenden Arbeit bildet das östliche Rhonedelta und die dort auftretenden Foraminiferen.

Das Untersuchungsgebiet läßt sich in zwei voneinander abgrenzbare Environments unterteilen: den Rand des mit dem Mittelmeer verbundenen Golf de Fos und die vom Mittelmeer abgetrennten Etangs, flache Brackwasserseen in Küstennähe.

Der Golfrand unterscheidet sich von den Etangs durch die ausgeglicheneren Lebensbedingungen im Verlauf des Jahres. Die Etangs sind mit den größeren Schwankungen von Salinität und Temperatur der für marine Organismen ungünstigere Lebensraum.

Die Analyse der Biozönosen und der Taphozönosen erfaßt Populationsdichte, Frequenz, Abundanz und Formenvielfalt der im Probenmaterial vorkommenden Foraminiferen:

Der Golfrand zeichnet sich gegenüber den Etangs durch größere Populationsdichten und eine größere Formenvielfalt aus. Die Abundanz von Textulariinen und Miliolinen ist am Golfrand größer als in den Etangs. Bei der Frequenzanalyse wird das BRAUN-BLANQUET-Verfahren mit den Methoden der Clusteranalyse kombiniert. Es läßt sich zeigen, daß die Unterschiede innerhalb der beiden Environments kleiner sind als der Unterschied zwischen den beiden Environments. Sowohl anhand der Zusammensetzung der Lebend- als auch anhand der Zusammensetzung der Totgemeinschaften ist eine Zuordnung zu den beiden Environments möglich.

Der Vergleich von Frequenz, Abundanz und Formenvielfalt weist die aufgrund der Modellrechnungen erwarteten Unterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft nach.

Für die Analyse fossiler Gemeinschaften bedeutet die Aufdeckung der Unterschiede zwischen Biozönose und Taphozönose, daß die an Biozönosen gewonnenen Erkenntnisse für palökologische Betrachtungen weniger brauchbar sind als die Analyse der bei ökologischen Untersuchungen oft nicht erfaßten rezenten Taphozönosen.

Die Analyse der jahreszeitlichen Veränderungen der aus der obersten Sedimentschicht entnommenen Taphozönosen zeigt, daß die Zusammensetzung der Taphozönosen parallel zur Entwicklung der Biozönosen mit der Jahreszeit variiert. Daraus leitet sich als Schlußfolgerung ab, daß für Vergleiche mit fossilen Oryktozönosen die unter der obersten Sedimentschicht liegenden Taphozönosen analysiert werden sollten. Biozönosen und Taphozönosen der obersten Sedimentschicht scheinen dagegen für Vergleiche mit fossilen Oryktozönosen weniger geeignet zu sein.

INHALTSVERZEICHN 15

1	Problembeschreibung	1
1.1	Palökoologie - Untersuchungsgegenstand und Analyseziele	3
1.2	System - Statistik - Simulation	11
1.3	Vereinbarungen zur Variablen- und Mengennotation	13
2	Modelle	19
2.1	Populationsdynamische Modelle	23
2.1.1	Exponentielles Populationswachstum	25
2.1.2	Einfacher Geburts- und Todesprozeß	35
2.1.3	Logistisches Populationswachstum	43
2.1.4	Logistisches Wachstum mit zyklischer Schwankung	54
2.1.5	Einfaches logistisches Konkurrenzmodell	63
2.1.6	Ein Konkurrenzmodell mit zyklischen Komponenten	71
2.1.7	Volterra-Lotka-Hode11e	71
2.1.8	Andere Modelle des Populationswachstums	79
2.1.9	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 2.1	80
2.2	Populationsentwicklung in der obersten Sedirnentschicht	83
2.2.1	Sedimentationsvorgänge - - - - -	84
2.2.2	Populationsgrößen in der obersten Sedimentschicht	90
2.2.3	Flächen- und massenbezogene Werte	92
2.2.4	Relative Populationsgrößen - Abundanz	100
2.2.5	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 2.2	103
2.3	Detritusnahrungskette und Sediment	105
2.3.1	Energie- und Massenfluß in einem Küstenökosystem	105
2.3.2	Modell mineralischer und organischer Sedimentation	110
2.3.3	Jahreszeitliche Unterschiede des organischen Anteils	113
2.3.4	Jahreszeitliche Unterschiede der Granulometrie	117
2.3.5	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 2.3	120
2.4	Entnahme der Geländeprobe und Laboruntersuchung	121
2.4.1	Probenentnahme als stochastischer Prozeß	121
2.4.2	Trocknen, Wiegen und Sieben der Probe	125
2.4.3	Binokularuntersuchung als stochastischer Prozeß	134
2.4.4	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 2.4	140
2.5	Überlegungen zur Umlagerung von Foraminiferen	141
2.5.1	Überlegungen zum HJULSTRÖH-Diagramm	141
2.5.2	Sedimentation in stehendem Wasser	144
2.5.3	Transportbeginn - Erosion	177
2.5.4	Transport als Suspension	184
2.5.5	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 2.5	187

2.6	Schlüsse von den Modellen auf reales Probenmaterial	189
2.6.1	Fiktive Thanatozönose und reales Probenmaterial	189
2.6.2	Heterogenität des Probenmaterials	191
2.6.3	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 2.6	192
3	Untersuchungen im Rhonedelta - Rahmenbedingungen	195
3.1	Probenentnahme und Zusammenfassung von Probengruppen	199
3.1.1	Ort und Zeitpunkt der Probenentnahme, Wassertiefe	199
3.1.2	Entnahmezeitpunkte am Golfrand und in den Etangs	202
3.1.3	Entnahmemonat und Wassertiefe in den Gebieten 1 bis 13	203
3.1.4	Aufgliederung in Probengruppen	207
3.1.5	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 3.1	209
3.2	Wassertemperatur und Salinität	211
3.2.1	Überblick über die Gesamtheit der Proben	211
3.2.2	Temperatur und Salinität von Etangs und Golfrand	213
3.2.3	Temperatur und Salinität in den Gebieten 1 bis 13	216
3.2.4	Temperatur) Salinität, Jahreszeit und Wassertiefe	221
3.2.5	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 3.2	229
3.3	Ergebnisse der Siebanalyse	231
3.3.1	Variablenbezeichnung und Berechnungsverfahren	233
3.3.2	Überblick über die Gesamtheit der Proben	234
3.3.3	Sedimentologischer Vergleich von Golfrand und Etangs	245
3.3.4	Sedimentologischer Vergleich der Gebiete 1 bis 13	255
3.3.5	Einflüsse von Environment, Jahreszeit und Wassertiefe	260
3.3.6	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 3.3	270
3.4	Pflanzenwuchs im Untersuchungsgebiet	273
3.4.1	Verteilung des Bewuchses bei der Probengesamtheit	273
3.4.2	Pflanzenwuchs am Golfrand und in den Etangs	274
3.4.3	Pflanzenwuchs in den Gebieten 1 bis 13	276
3.4.4	Abhängigkeit des Bewuchses von Jahreszeit und Wassertiefe	277
3.4.5	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 3.4	281
3.5	Ostracoden	283
3.5.1	Definitionen und Grundlagen für die Berechnungen	283
3.5.2	Verteilung der Ostracoden in der Probengesamtheit	286
3.5.3	Ostracoden in Golf und Etangs	289
3.5.4	Ostracoden in den Gebieten 1 bis 13	292
3.5.5	Abhängigkeit von Environment, Jahreszeit und Wassertiefe	296
3.5.6	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 3.5	299

4	Foraminiferen im Rhonedelta	301
4.1	Populationsdichte von Foraminiferen	303
4.1.1	Ermittlung flächen- und massenbezogener Daten	303
4.1.2	Übersicht über die Besiedlungsdichten im Gesamtgebiet	305
4.1.3	Golf und Etangs im Vergleich	327
4.1.4	Besiedlungsdichten in den Gebieten 1 bis 13	335
4.1.5	Jahreszeit, Wassertiefe und Populationsdichten	348
4.1.6	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 4.1	353
4.2	Stetigkeitsbetrachtungen für Foraminiferengattungen	355
4.2.1	Stetigkeit der Foraminiferengattungen - - -	358
4.2.2	Stetigkeiten in Golf und Etangs - ein Vergleich	368
4.2.3	Assoziationsstabellen nach BRAUN-BLANQUET	371
4.2.4	Stetigkeitsuntersuchungen und Clusteranalyse	385
4.2.5	Lebend-/Tot-Problematik bei Stetigkeitsbetrachtungen	416
4.2.6	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 4.2	426
4.3	Abundanzuntersuchungen für Foraminiferenpopulationen	429
4.3.1	Mindeststichprobengröße für prozentuale Werte	430
4.3.2	Berechnung der relativen Häufigkeit	438
4.3.3	Abundanz der Unterordnungen im Rhonedelta	439
4.3.4	Einflüsse von Jahreszeit und Wassertiefe	441
4.3.5	Abundanzunterschiede bei drei Gattungen	450
4.3.6	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 4.3	451
4.4	tDiversity'	453
4.4.1	Definition des Begriffs und der Indizes	453
4.4.2	'diversity' in der Probengesamtheit - - -	462
4.4.3	Golf und Etangs - ein 'diversity'-Vergleich	476
4.4.4	Zusammenfassung der Ergebnisse von Unterkapitel 4.4	491
5	Zusammenfassung der Ergebnisse	493
6	Literaturverzeichnis	507

VERZEICHNIS DER ABBILDUNGEN

Abbildung 1.	Zönosen	7
Abbildung 2.	Variablenbezeichnungen für Modellgrößen	15
Abbildung 3.	Variablenbezeichnungen für Proben aus dem Rhonedelta	16
Abbildung 4.	Modellierte Prozesse und Zweck der Modelle	20
Abbildung 5.	Wachstum der Populationen in Beispiel 1	30
Abbildung 6.	Entwicklung der Populationen in Beispiel 1	31
Abbildung 7.	Tabelle der Populationsgrößen in Beispiel 1	32
Abbildung 8.	Wachstum der Populationen in Beispiel 2	33
Abbildung 9.	Tabelle der Populationsgrößen in Beispiel 2	33
Abbildung 10.	Relative Populationsgrößen in Beispiel 2	34
Abbildung 11.	Populationsparameter für Beispiel 3	38
Abbildung 12.	Geburten und Todesfälle in Beispiel 3	39
Abbildung 13.	Totpopulationsgrößen in Beispiel 3	40
Abbildung 14.	Populationsparameter für Beispiel 4	41
Abbildung 15.	Relative Totpopulationsgrößen in Beispiel 4	42
Abbildung 16.	Langfristige Entwicklung der Populationen in Beispiel 1	43
Abbildung 17.	Populationsparameter für Beispiel 5	49
Abbildung 18.	Zuwachsraten und Zuwachs der Textulariinen in Beispiel 5	49
Abbildung 19.	Populationswachstum und Zahl lebender Individuen in Beispiel 5	51
Abbildung 20.	Entwicklung der Totpopulationen in Beispiel 5	52
Abbildung 21.	Tote Individuen in Beispiel 5	53
Abbildung 22.	Populationsparameter für Beispiel 6	57
Abbildung 23.	Zuwachsraten und Zuwachs der Miliolinen in Beispiel 6	58
Abbildung 24.	Populationswachstum in Beispiel 6	59
Abbildung 25.	Populationsgrößen in Beispiel 6	60
Abbildung 26.	Minima und Maxima der Populationsgrößen in Beispiel 6	61
Abbildung 27.	Relative Lebendpopulationsgrößen in Beispiel 6	61
Abbildung 28.	Minima und Maxima der Anteile der Lebendpopulationen in Beispiel 6	62
Abbildung 29.	Entwicklung der Lebendpopulationen in Beispiel 6	62
Abbildung 30.	Relative Totpopulationsgrößen in Beispiel 6	63
Abbildung 31.	Populationsparameter für Beispiel 7	65
Abbildung 32.	Populationsparameter für Beispiel 8	66
Abbildung 33.	Populationswachstum in Beispiel 8	67
Abbildung 34.	Lebendpopulationsgrößen in Beispiel 8	68
Abbildung 35.	Relative Lebendpopulationsgrößen in Beispiel 8	69
Abbildung 36.	Totpopulationsgrößen in Beispiel 8	70
Abbildung 37.	Logistische Parameter in Beispiel 8 - dargestellt nach Volterra-Lotka	73
Abbildung 38.	Exponentielle Populationsparameter für Beispiel 9	75
Abbildung 39.	Logistische Populationsparameter für Beispiel 9	75
Abbildung 40.	Populationswachstum in Beispiel 9	76
Abbildung 41.	Lebendpopulationsgrößen in Beispiel 9	77
Abbildung 42.	Totpopulationsgrößen in Beispiel 9	78
Abbildung 43.	Schema der Sedimentationsvorgänge	85
Abbildung 44.	Lage der Sedimentoberfläche in Beispiel 10	88
Abbildung 45.	Oberste Sedimentschicht und dokumentierte Zeit	89
Abbildung 46.	Totpopulationsgrößen in Beispiel 10	91
Abbildung 47.	Populationsdichten der Unterordnungen in Beispiel 10	94
Abbildung 48.	Miliolinendichte im Jahr 1989	95
Abbildung 49.	Rotaliinendichte im Jahr 1989	96
Abbildung 50.	Lebend- zu Totpopulationsdichten in Beispiel 10	98
Abbildung 51.	Dichten und Sedimentationsrate	99

Abbildung 52.	Abundanz der Unterordnungen in Beispiel 10	101
Abbildung 53.	Abundanzbetrachtungen in der obersten Sedimentschicht	102
Abbildung 54.	Energieflußdiagramm eines marinen Küstenökosystems	106
Abbildung 55.	Massenflußdiagramm eines marinen Küstenökosystems	108
Abbildung 56.	Massenflußdiagramm mit Aufnahme von Biomasse ins Sediment	109
Abbildung 57.	Oberste Sedimentschicht und organischer Volumenanteil	114
Abbildung 58.	Organischer Volumenanteil des Sediments in Beispiel 11	115
Abbildung 59.	Gewichtsanteil des organischen Materials in Beispiel 11	117
Abbildung 60.	Anteil der Schlämfracfraktion in der obersten Sedimentschicht	119
Abbildung 61.	Häufigkeitsverteilung für Kombinationen in Beispiel 12	123
Abbildung 62.	Mögliche Probenvolumina in Beispiel 12	124
Abbildung 63.	Mögliche Probenmassen in Beispiel 12	125
Abbildung 64.	Aus der Sedimentmasse geschätzte Entnahmeflächen	126
Abbildung 65.	Geplante, realisierte und berechnete Entnahmefläche	127
Abbildung 66.	Probenmächtigkeit und geschätzte Populationsdichte	130
Abbildung 67.	Verteilungen von Entnahmeschichtmächtigkeit und Populationsdichte	131
Abbildung 68.	Variationskurven der Gehäusegröße von Cribononion	133
Abbildung 69.	Erosions-Transport-Sedimentations-Diagramm	142
Abbildung 70.	Sinkgeschwindigkeiten für Sedimentpartikel	148
Abbildung 71.	Sinkgeschwindigkeiten für Sedimentpartikel (Tabelle)	149
Abbildung 72.	Schnitt durch Fusulinella sp.	154
Abbildung 73.	Dichteentwicklung eines Schnittes durch Fusulinella	155
Abbildung 74.	Schnitt durch Gavelinella sp.	156
Abbildung 75.	Dichteentwicklung eines Schnittes durch Gavelinella	157
Abbildung 76.	Dichteentwicklung für zwei Schnitte durch Foraminiferen	158
Abbildung 77.	Berechnete Sinkgeschwindigkeiten für Foraminiferen	159
Abbildung 78.	Sinkgeschwindigkeit und Dichte (Formfaktor = 0.7)	160
Abbildung 79.	Sinkgeschwindigkeiten in Abhängigkeit vom Formfaktor (Dichte = 1.6 mg/mg')	163
Abbildung 80.	Sinkgeschwindigkeiten in Abhängigkeit vom Formfaktor (Dichte = 2.0 mg/mg')	164
Abbildung 81.	Sinkgeschwindigkeiten für Foraminiferen und Sediment	165
Abbildung 82.	Hydraulische Äquivalentdurchmesser (Formfaktor = 0.7)	171
Abbildung 83.	Hydraulischer Äquivalentdurchmesser und Formfaktor (Dichte = 1.6 mg/mg')	172
Abbildung 84.	Hydraulischer Äquivalentdurchmesser und Formfaktor (Dichte = 2.0 mg/mg')	173
Abbildung 85.	Sinkgeschwindigkeiten: Berechnungen und Meßwerte	174
Abbildung 86.	Zwei Beispiele für beobachtete Sinkgeschwindigkeiten	176
Abbildung 87.	Kritische Geschwindigkeiten für die Erosion	179
Abbildung 88.	Tabelle der kritischen Strömungsgeschwindigkeiten für den Erosionsbeginn	180
Abbildung 89.	Optimale Foraminiferengrößen bei Erosion	181
Abbildung 90.	Optimale Größenbereiche für Foraminiferen in Quarzsand	182
Abbildung 91.	Optimale Foraminiferengrößen in Aragonitsand	183
Abbildung 92.	Kritische Geschwindigkeiten für die Suspension	185
Abbildung 93.	Berechnetes HJULSTRÖM-Diagramm für Foraminiferen und Sediment	187
Abbildung 94.	Determinanten für die Entwicklung der Biozönosen	196
Abbildung 95.	Lage der Teilgebiete	200
Abbildung 96.	Verteilung der Entnahmetiefe der Proben	202

Abbildung 97.	Vergleich der Verteilung der Entnahmemonate	203
Abbildung 98.	Tabelle der Entnahmemonate in den Gebieten 1 bis 13	204
Abbildung 99.	Tabelle der Wassertiefe in den Gebieten 1 bis 13	205
Abbildung 100.	Verteilung der Entnahmetiefe in den Gebieten 1 bis 13	206
Abbildung 101.	Aufgliederung des Probenmaterials: Stichprobengrößen	208
Abbildung 102.	Verteilungen von Wassertemperatur und Salzgehalt	212
Abbildung 103.	Aufteilung der Proben auf Salinitätsbereiche	213
Abbildung 104.	Vergleich der Summenkurven der Wassertemperatur	214
Abbildung 105.	Vergleich der Verteilungen der Salzgehalte	215
Abbildung 106.	Tabelle mit Beispielen für Salzgehalte im Golf de Fos	216
Abbildung 107.	Tabelle mit Beispielen für Salzgehalte in den Etangs	217
Abbildung 108.	Tabelle der Salzgehaltsschwankungen im Golf de Fos	218
Abbildung 109.	Tabelle der Salzgehaltsschwankungen in den Etangs	219
Abbildung 110.	Salinitätsbereiche der Untersuchungsgebiete	220
Abbildung 111.	Wassertemperaturen für Etangs und Mittelmeer nach KRUIT 1955	222
Abbildung 112.	Durchschnittliche Wassertemperaturen	223
Abbildung 113.	Euhaline Proben in verschiedenen Probengruppen	226
Abbildung 114.	Abhängigkeit der Salinität vom Entnahmemonat in den Etangs	227
Abbildung 115.	Euhaline Proben - Tests auf Homogenität	228
Abbildung 116.	Tabelle der gewählten Korngrößenklassen	233
Abbildung 117.	Verteilung der Schlämfraktion	235
Abbildung 118.	Verteilung der zweiten Siebfraktion	236
Abbildung 119.	Verteilung der dritten Siebfraktion	237
Abbildung 120.	Wassertiefe für kleinen und mittleren Feinanteil	238
Abbildung 121.	Wassertiefe für großen und mittleren Feinanteil	239
Abbildung 122.	Feinanteil bei unterschiedlichen Wassertiefen	240
Abbildung 123.	Zweite Siebfraktion bei unterschiedlichen Wassertiefen	241
Abbildung 124.	Dritte Siebfraktion bei unterschiedlichen Wassertiefen (Verteilungen)	242
Abbildung 125.	Dritte Siebfraktion bei unterschiedlichen Wassertiefen (Summenkurven)	243
Abbildung 126.	Vierte Siebfraktion bei unterschiedlichen Wassertiefen	244
Abbildung 127.	Feinanteil am Golfrand und in den Etangs	246
Abbildung 128.	Zweite Siebfraktion am Golfrand und in den Etangs	247
Abbildung 129.	Dritte Siebfraktion am Golfrand und in den Etangs	248
Abbildung 130.	Stichprobenumfänge für Kombinationen von Environment und Wassertiefe	249
Abbildung 131.	Tiefenabhängigkeit des Feinanteils in Golf und Etangs	250
Abbildung 132.	Tiefenabhängigkeit der zweiten Siebfraktion in Golf und Etangs	251
Abbildung 133.	Tiefenabhängigkeit der dritten Siebfraktion in Golf und Etangs	252
Abbildung 134.	Tiefenabhängigkeit der vierten Siebfraktion in Golf und Etangs	253
Abbildung 135.	Mittelwerte für die Anteile der sechs Siebfraktionen	255
Abbildung 136.	Anteil der Proben mit unterschiedlichem Feinanteil	257
Abbildung 137.	Bedeutung des Feinanteils in den Gebieten 1 bis 13	259
Abbildung 138.	Aufgliederung der Proben mit optimalem Feinanteil	260
Abbildung 139.	Abhängigkeit des optimalen Feinanteils vom Environment	261
Abbildung 140.	Optimaler Feinanteil - Tests auf Homogenität	263
Abbildung 141.	Feinanteil, Wassertiefe, Entnahmemonat (Golfrand)	265

Abbildung 142.	Zweite Siebfraktion, Wassertiefe, Entnahmemonat (Golfrand)	267
Abbildung 143.	Dritte Siebfraktion, Wassertiefe, Entnahmemonat (Golfrand)	268
Abbildung 144.	Vierte Siebfraktion, Wassertiefe, Entnahmemonat (Golfrand)	269
Abbildung 145.	Pflanzenwuchs an den Probenentnahmestellen	274
Abbildung 146.	Pflanzenwuchs am Golfrand und in den Etangs	275
Abbildung 147.	Verteilung der bewuchsfreien Proben auf die Gebiete	276
Abbildung 148.	Abhängigkeit des Bewuchses vom Entnahmemonat (Etangs)	277
Abbildung 149.	Anteile der Proben mit Pflanzenwuchs	278
Abbildung 150.	Abhängigkeit des Bewuchses vom Entnahmemonat (Golfrand)	279
Abbildung 151.	Bewuchsfreie Proben - Tests auf Homogenität	280
Abbildung 152.	Lebende Ostracoden pro Flächeneinheit (10 cm ²)	287
Abbildung 153.	Tote Ostracoden pro Gramm Sediment	288
Abbildung 154.	Lebende Ostracoden in Golf und Etangs	290
Abbildung 155.	Tote Ostracoden in Golf und Etangs	291
Abbildung 156.	Populationsdichten lebender und toter Ostracoden	292
Abbildung 157.	Lebende Ostracoden auf 10 cm ² und tote Ostracoden pro Gramm	294
Abbildung 158.	Lebende Ostracoden auf 10 cm ² und Feinanteil des Sediments	295
Abbildung 159.	Tote Ostracoden pro Gramm und Feinanteil des Sediments	296
Abbildung 160.	Mittlere Besiedlungsdichten lebender Ostracoden	297
Abbildung 161.	Mittlere Besiedlungsdichten toter Ostracoden	298
Abbildung 162.	Lebende Foraminiferen pro Entnahmefläche	306
Abbildung 163.	Populationsdichte lebender Foraminiferen und Feinanteil (I)	308
Abbildung 164.	Populationsdichte lebender Foraminiferen und dritte Siebfraktion (I)	310
Abbildung 165.	Populationsdichte lebender Foraminiferen und Feinanteil (II)	312
Abbildung 166.	Populationsdichte lebender Foraminiferen und dritte Siebfraktion (II)	313
Abbildung 167.	Erklärungsschema für Minimum- und Maximumfaktoren	314
Abbildung 168.	Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment	316
Abbildung 169.	Feinanteil und Anzahl toter Foraminiferen pro Gramm	317
Abbildung 170.	Dritte Siebfraktion und Anzahl toter Foraminiferen pro Gramm	319
Abbildung 171.	Besiedlungsdichte durch lebende Textulariinen	320
Abbildung 172.	Besiedlungsdichte durch lebende Miliolinen	321
Abbildung 173.	Besiedlungsdichte durch lebende Rotaliinen	322
Abbildung 174.	Tote Textulariinen pro Gramm Sediment	324
Abbildung 175.	Tote Miliolinen pro Gramm Sediment	325
Abbildung 176.	Tote Rotaliinen pro Gramm Sediment	326
Abbildung 177.	Besiedlungsdichte durch Foraminiferen in Golf und Etangs	328
Abbildung 178.	Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment in Golf und Etangs	329
Abbildung 179.	Besiedlungsdichte durch Textulariinen in Golf und Etangs	331
Abbildung 180.	Tote Textulariinen pro Gramm Sediment in Golf und Etangs	332
Abbildung 181.	Besiedlungsdichte durch Rotaliinen in Golf und Etangs	333
Abbildung 182.	Tote Rotaliinen pro Gramm Sediment in Golf und Etangs	334

Abbildung 183.	Anzahl lebender Foraminiferen auf 10 cm ² in den Gebieten 1 bis 13	335
Abbildung 184.	Lebendpopulationsdichte und Feinanteil (Tabelle)	337
Abbildung 185.	Lebende Foraminiferen auf 10 cm ² und Feinanteil des Sediments	338
Abbildung 186.	Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment in den Gebieten 1 bis 13	339
Abbildung 187.	Bedeutung des Feinanteils für die Totpopulationsdichte	340
Abbildung 188.	Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment und Feinanteil des Sediments	341
Abbildung 189.	Besiedlungsdichte und tote Foraminiferen pro Gramm Sediment	342
Abbildung 190.	Relation der Foraminiferendichten	343
Abbildung 191.	Siebfraktionen und Populationsdichte (Flächenproben)	345
Abbildung 192.	Anteil der dritten Siebfraktion und Populationsdichte (Flächenproben)	347
Abbildung 193.	Aufgliederung: Lebende Foraminiferen auf 10 cm ²	349
Abbildung 194.	Aufgliederung: Tote Foraminiferen pro Gramm	351
Abbildung 195.	Aufgliederung: Lebend- zu Totdichte für Foraminiferen	352
Abbildung 196.	Vorkommende Textulariinengattungen	358
Abbildung 197.	Stetigkeit der lebenden Textulariinengattungen	359
Abbildung 198.	Stetigkeit der toten Textulariinengattungen	360
Abbildung 199.	Stetigkeitunterschiede der Textulariinengattungen	362
Abbildung 200.	Vorkommende Rotaliinengattungen	363
Abbildung 201.	Stetigkeit der lebenden Rotaliinengattungen	364
Abbildung 202.	Stetigkeit der toten Rotaliinengattungen	366
Abbildung 203.	Stetigkeitunterschiede der Rotaliinengattungen	367
Abbildung 204.	Stetigkeit der lebenden Gattungen in Golf und Etangs	368
Abbildung 205.	Stetigkeit der toten Gattungen in Golf und Etangs	370
Abbildung 206.	Stetigkeit lebender Gattungen - unsortiert	371
Abbildung 207.	Stetigkeit lebender Gattungen - nach Zeilen sortiert	373
Abbildung 208.	Stetigkeit lebender Gattungen - vollständig sortiert	374
Abbildung 209.	Assoziationen nach der Stetigkeit lebender Gattungen	375
Abbildung 210.	Stetigkeit für lebende Elphidien und Miliolinen	376
Abbildung 211.	Stetigkeit der lebenden Miliamminen	377
Abbildung 212.	Stetigkeit für lebende Tiefwasserformen	377
Abbildung 213.	Stetigkeit für tote Elphidien und Miliolinen	378
Abbildung 214.	Stetigkeit der toten Miliamminen	379
Abbildung 215.	Stetigkeit toter "Tiefwasserformen"	380
Abbildung 216.	Stetigkeit der toten Gattungen - unsortiert	381
Abbildung 217.	Stetigkeit der toten Gattungen - nach Zeilen sortiert	382
Abbildung 218.	Stetigkeit der toten Gattungen - vollständig sortiert	383
Abbildung 219.	Assoziationstabelle der toten Gattungen	384
Abbildung 220.	Gebietsdendrogramm für Lebendstetigkeiten	388
Abbildung 221.	Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (I)	389
Abbildung 222.	Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (11)	393
Abbildung 223.	Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (111)	395
Abbildung 224.	Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (IV)	396
Abbildung 225.	Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (V)	397
Abbildung 226.	Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (VI)	398
Abbildung 227.	Gebietsdendrograph für Totstetigkeiten (I)	400
Abbildung 228.	Gebietsdendrograph für Totstetigkeiten (11)	401
Abbildung 229.	Gattungsdendrogramm für Lebendstetigkeiten (I)	404
Abbildung 230.	Gattungsdendrogramm für Lebendstetigkeiten (11)	408
Abbildung 231.	Gattungsdendrogramm für Totstetigkeiten (I)	409

Abbildung 232.	Gattungsdendrogramm für Totstetigkeiten C 11)	410
Abbildung 233.	Übersichtsdiagramm für Lebendstetigkeiten C 11)	412
Abbildung 234.	Übersichtsdiagramm für Lebendstetigkeiten C 11)	413
Abbildung 235.	Übersichtsdiagramm für Totstetigkeiten C 11)	414
Abbildung 236.	Übersichtsdiagramm für Totstetigkeiten C 11)	415
Abbildung 237.	LebendCo)-fTotCo)-Unterschiede für Stetigkeitsgrad 1	416
Abbildung 238.	LebendCo)-fTotCo)-Unterschiede für Stetigkeitsgrad 2	418
Abbildung 239.	LebendCo)-fTotCo)-Unterschiede für Stetigkeitsgrad 3	419
Abbildung 240.	LebendCo)-fTotCo)-Unterschiede für Stetigkeitsgrad 4	420
Abbildung 241.	LebendCo)-fTotCo)-Unterschiede für Stetigkeitsgrad 5	420
Abbildung 242.	Stetigkeitsunterschiede - unsortiert	421
Abbildung 243.	Clusteranalyse der Stetigkeitsunterschiede	423
Abbildung 244.	Stetigkeitsunterschiede - sortiert	425
Abbildung 245.	Tabelle der PHLEGERschen Lebendgemeinschaftsgrößen	432
Abbildung 246.	Tabelle der PHLEGERschen Totgemeinschaftsgrößen	433
Abbildung 247.	Kriterienerfüllung und verbleibende Proben C Literaturbeispiel)	434
Abbildung 248.	Stichprobengrößen bei prozentualen Daten	435
Abbildung 249.	Verbleibender Anteil der Proben bei Prozentwerten	437
Abbildung 250.	Abundanz der drei Unterordnungen	439
Abbildung 251.	Überblick über die Anteile der Unterordnungen	440
Abbildung 252.	Anteile an der Lebendgemeinschaft	441
Abbildung 253.	Abundanz der lebenden Rotaliinen bei unterschiedlichem Entnahmemonat	442
Abbildung 254.	Anteile der lebenden Unterordnungen am Golfrand	443
Abbildung 255.	Anteile an der Totgemeinschaft	444
Abbildung 256.	Abundanz der toten Rotaliinen bei unterschiedlichem Entnahmemonat	445
Abbildung 257.	Anteile der toten Unterordnungen am Golfrand	446
Abbildung 258.	Lebend- und Totgemeinschaft am Golfrand Obis 25 cm Wassertiefe	447
Abbildung 259.	Lebend- und Totgemeinschaft am Golfrand 26 bis 50 cm Wassertiefe	448
Abbildung 260.	Vier Verteilungen für die Abundanz der Rotaliinen	449
Abbildung 261.	Abundanz von Ammonia, Elphidium und Nonion	450
Abbildung 262.	Dreiecksdiagramm für drei Rotaliinengattungen am Golfrand	451
Abbildung 263.	Lebende Foraminiferengruppen je Probe	463
Abbildung 264.	Lebende Rotaliinengruppen je Probe	464
Abbildung 265.	FISHER's Index für lebende Foraminiferen	465
Abbildung 266.	FISHER's Index für lebende Rotaliinen	466
Abbildung 267.	BUZAS-GIBSON-Index für lebende Foraminiferen	467
Abbildung 268.	YULE-SIMPSON-Index für lebende Foraminiferen	468
Abbildung 269.	Tote Foraminiferengruppen je Probe	469
Abbildung 270.	Tote Textulariinen- und Rotaliinengruppen je Probe	470
Abbildung 271.	FISHER's Index für tote Foraminiferen	472
Abbildung 272.	FISHER's Index für tote Rotaliinen	473
Abbildung 273.	BUZAS-GIBSON-Index für tote Foraminiferen	474
Abbildung 274.	YULE-SIMPSON-Index für tote Foraminiferen	475
Abbildung 275.	Foraminiferengruppen in Golf und Etangs	477
Abbildung 276.	FISHER's Index für lebende Foraminiferen in Golf und Etangs	478
Abbildung 277.	Gruppen f 10 cm ² C lebende Foraminiferen) in Golf und Etangs	479
Abbildung 278.	Absoluter BUZAS-GIBSON-Index für lebende Foraminiferen in Golf und Etangs	480
Abbildung 279.	Relativer BUZAS-GIBSON-Index für lebende Foraminiferen in Golf und Etangs	482

Abbildung 280.	YULE-SIMPSON-Index für lebende Foraminiferen in Golf und Etangs	483
Abbildung 281.	Tote Foraminiferengruppen in Golf und Etangs	484
Abbildung 282.	FISHER's Index für tote Foraminiferen in Golf und Etangs	485
Abbildung 283.	Absoluter BUZAS-GIBSON-Index für tote Foraminiferen in Golf und Etangs	487
Abbildung 284.	Relativer BUZAS-GIBSON-Index für tote Foraminiferen in Golf und Etangs	488
Abbildung 285.	YULE-SIMPSON-Index für tote Foraminiferen in Golf und Etangs	490

PROBLEMBESCHREIBUNG

Basis der vorliegenden Arbeit ist ein umfangreiches Datenmaterial aus dem östlichen Teil des Rhonedeltas (Südfrankreich). Die Daten beziehen sich auf ein rezent es Environment, rezente Lebensgemeinschaften und die zugehörigen Totgemeinschaften.

Die Fragen, die sich stellen, lauten:

- e Welche Beziehungen zwischen Environment und Lebensgemeinschaft lassen sich feststellen?
- Welche Unterschiede bestehen zwischen Lebensgemeinschaft und zugehöriger Totgemeinschaft?
- Lassen sich anhand von Untersuchungen an rezenten Gemeinschaften Erkenntnisse für die Interpretation fossiler Gemeinschaften gewinnen?

Die Beziehung zwischen Ökologie und Palökologie, die Unterschiede und Gemeinsamkeiten des Untersuchungsgegenstandes und die Art des Vorgehens bei der Interpretation fossiler Gemeinschaften bilden den ersten Abschnitt des Einleitungskapitels.

Die Bedeutung von Modellen im Rahmen palökologischer Fragestellungen wird im zweiten Abschnitt des Einleitungskapitels herausgestellt.

Der dritte Abschnitt stellt die im Verlauf der nachfolgenden Kapitel benutzte Variablen- und Mengennotation vor.

1.1 PALÖKOLOGIE - UNTERSUCHUNGSGEGENSTAND UND ANALYSEZIELE

Der **Grundgedanke** für die Durchführung palökologischer¹ Studien läßt sich schon in älteren paläontologischen Werken finden. ZITTEL schreibt zum Beispiel in seinen 1895 erschienenen "Grundzügen der Palaeontologie":

"Bilden die Versteinerungen die Grundlage der historischen Geologie, so **gewähren sie auch die wichtigsten Anhaltspunkte über die Entstehung der sie umschliessenden Schichten, über die Vertheilung von Wasser und Land, über die klimatischen Verhältnisse und über die Gesetze der geographischen Verbreitung der Organismen in den verschiedenen urweltlichen Perioden. Aus dem Vergleich mit noch jetzt lebenden Formen lässt sich meist mit Sicherheit bestimmen, ob die in einem Gesteinscomplex vorkommenden Versteinerungen von Land-, Süßwasser-, Brackwasser- oder Meeresbewohnern herrühren**; daraus ergeben sich die Bedingungen, unter denen die betreffende Ablagerung entstanden ist. Aus der Verbreitung von marinen oder Süßwasserschichten lässt sich die Vertheilung von Wasser und Land in früheren geologischen Perioden ermitteln; Tiefseegebilde können nach **ihren fossilen Organismen leicht von Seichtwasser- oder Litoralablagerungen unterschieden werden, und auch über die klimatischen Verhältnisse früherer Perioden gewähren die Versteinerungen zuverlässige Andeutungen**. Die üppige und gleichförmige Kryptogamenflora der Steinkohlenformation in den verschiedenen Theilen der Erde spricht für ein feuchtwarmes und wenig nach Zonen differenzirtes Klima der damaligen Zeit; das **Vorkommen von dikotylen Pflanzen von tropischem Habitus in Kreide- und Tertiär-Ablagerungen Grönlands oder von palaeozoischen Korallenriffen in hohen Breiten beweist ebenso sicher ein milderes Klima und eine höhere Temperatur des Meerwassers in früheren Erdperioden, wie die Reste von Renthier, Lemming, Moschusochs, Eisfuchs u.a. in diluvialen Ablagerungen Mitteleuropa's für eine Eiszeit mit niedriger Jahrestemperatur Zeugniß ablegen**.

Die geographische Verbreitung der urweltlichen Organismen zeigt, dass die heutigen thier- und pflanzengeographischen Reiche und Provinzen zum Theil schon in der Tertiärzeit existierten, und dass dieselben Gesetze die Verbreitung der Lebewesen heute und in der Vergangenheit beeinflussten. In den meisten Fällen erweisen sich die Angehörigen der jetzigen Flora und **Fauna augenscheinlich als Nachkommen ausgestorbener Formen, die in demselben Verbreitungsgebiet gelebt haben**. So schliessen sich z. B. die **fossilen Säugethiere, Vögel und Reptilien der Diluvialzeit in Europa, Asien, Australien, Nord- und Süd-Amerika auf's engste an die noch jetzt in den betreffenden Welttheilen existirenden Formen an**. Australien und Süd-Amerika waren schon in der Diluvialzeit die Urheimat der Beutelthiere und Edentaten, und Europa, Asien und Nord-Amerika bildeten in der **Tertiärzeit ein einheitliches thiergeographisches Reich, das die Ahnen der Säugethiere der nördlichen Hemisphäre beherbergte**. Ein Verständniss der **Propagatiollsbedingungen unserer Pflanzen- und Thierwelt wäre ohne Kenntniss der Verbreitung der fossilen Vorläufer ganz undenkbar**. Für die Beurtheilung der Vertheilung von Festland und Meer, der klimatischen Be-

¹ Zur Wahl der hier benutzten Schreibweise "palökologisch" statt "paläoökologisch" sei auf die Fußnote in HILTERMANN (1982, Seite 153) verwiesen: "Nach RUDOLF RICHTER und ERWIN WOLFF (Senckenbergiana lethaea 35:117) wird statt Paläoökologie als terminus technicus Palökologie gebraucht. Nach E. WOLFF bestehen in solchem Falle der Häufung von Vokalen keine sprachlichen Bedenken, als Fremdworte Palethologie, Palichnologie, Palökologie, und auch Paleozän zu verwenden."

dingungen, Meeresströmungen U.s.w. in früheren Erdperioden liefert die Verbreitung der fossilen Organismen ebenfalls wichtige Anhaltspunkte." (ZITTEL, 1895, Seite 7f.).

Im Prinzip hat sich am Grundgedanken palökologischer Studien in den folgenden 90 Jahren wenig geändert. Die palökologische Fragestellung in ihrer Bedeutung für die geologische Forschung und die Einbettung in die Nachbardisziplinen stellt zum Beispiel GALL (1983, Seite V) heraus:

"Eines der Hauptziele geologischer Forschung ist die Rekonstruktion der Landschaften, die im Laufe der langen Erdgeschichte das Aussehen der Erdoberfläche geprägt haben. Eine solche Zielsetzung umfaßt die Beschreibung der Lebewesen einschließlich ihrer Lebensweisen wie auch der physikalisch-chemischen Verhältnisse in ihrem Lebensraum. Innerhalb dieses Forschungsgebietes nimmt die Paläoökologie einen bevorzugten Platz ein. Als Umweltwissenschaft untersucht sie die Wechselbeziehungen, die zwischen fossilen Organismen und Sediment bestanden, wobei sie sich auf so verschiedenartige Nachbardisziplinen wie Paläontologie, Petrographie, Sedimentologie, Geochemie u. a. stützt . . . In einer Zeit, in der sich die Grenzen zwischen den Wissenschaftsdisziplinen immer mehr verwischen, zeigt sich die Paläoökologie nicht so sehr als eine eigenständige Wissenschaft, sondern vielmehr als eine geistige Einstellung, als eine methodologische Art der Betrachtung."

Während sich die Betrachtung sowohl in der Biologie als auch in der **Paläontologie zunächst auf die Erfassung und Beschreibung der einzelnen Arten** und ihre systematische Einordnung konzentrierte ("Idiobiologie" bei BRAUN-BLANQUET, 1928, Seite 1²), wurden im Laufe der Zeit zunehmend auf ganze Tiergemeinschaften bezogene ökologische ("Biozönotik", siehe zum Beispiel HILTERMANN, 1982, Seite 153) bzw. palökologische ("palökologische Biozönotik", ebd.) Fragestellungen angegangen. Zur Betrachtung der einzelnen Arten kam die Untersuchung der Einflüsse der äußeren **Faktoren wie Licht, Temperatur, Wasserzirkulation, Gezeiten, Niederschläge, Sauerstoff, Salzgehalt, Nahrung, Substrat, Wassertiefe** usw. auf die betrachtete Art und die Analyse der Beziehungen zwischen den Organismen in einer bestimmten Umgebung ("environment"). An die Stelle der Betrachtung von Teilaspekten trat die Untersuchung von "Systemen", denn, wie HILTERMANN (1982, Seite 154) schreibt, **"ist eine Lebensgemeinschaft mehr als eine topographische Einheit. Ihre Glieder haben bestimmte lebensnotwendige Beziehungen zu ihrem Lebensart und untereinander"**.

Zur Herkunft des Begriffs sei BRAUN-BLANQUET, 1928, Fußnote auf Seite 1 zitiert: "Schon HARDY (Geogr. et vegetation des Highlands d'Ecosse, Paris 1905, S.VII) stellt der "Synecologie", dem Studium der Gesellschaften, "Idioecologie", das biologische Studium der Art gegenüber."

Zur **Begriffsdefinition von "System"** sei zum Beispiel auf KLAUS & LIEBSCHER verwiesen: "Überall, wo wir hinschauen - in der Realität ebenso wie in der Welt unserer Ideen, in denen die objektive **Realität widerspiegelt wird - finden wir gewisse Gesamtheiten, die wir als Systeme der einen oder anderen Art bezeichnen** und betrachten müssen. Wir können daher sagen, die gesamte Welt stelle ein "System von Systemen" dar. Was verstehen wir dabei eigentlich unter System? Offenbar wollen wir damit sagen, daß wir es in der objektiven Realität **ebenso wie in unserem Bewußtsein, bei den Gegenständen unseres Denkens**, nicht mit einer zusammenhanglosen Anhäufung von einzelnen Objekten, Sachverhalten, Tatbeständen zu tun haben, sondern daß **zwischen diesen einzelnen Gegebenheiten gewisse Zusammenhänge bestehen**,

Um die grundsätzliche Vorgehensweise bei der Erforschung ökologischer Systeme innerhalb der Biologie verständlich zu machen, sollen einige Sätze aus einem Einführungswerk in die allgemeine Biologie zitiert werden:

"Die moderne Biologie sucht nun mit Hilfe der experimentellen Methode, der exakten Induktion, die einzelnen Kausalreihen von der Wirkung auf die vorausgehende Ursache und von dieser immer weiter auf andere Ursachen zurückzuführen und somit die ganze Kausalkette zu analysieren. Die einzelnen Kausalreihen laufen jedoch nicht nebeneinander her. Vielmehr sind sie alle wechselseitig ebenfalls durch das Kausalprinzip miteinander verknüpft, und es gibt kein Einzelgeschehen, das nicht näher oder ferner durch alles frühere und gleichzeitige Geschehen bedingt ist. Der biologische Naturgegenstand ist eben nichts anderes als ein System von Wirkungen, und das "System" bedeutet "die Einheit des Zusammenwirkens innerhalb des komplizierten, durch mannigfaltige Gesetzmäßigkeiten gleichzeitig bestimmten Geschehens". Die organischen Naturgegenstände sind keine festen, statischen Gebilde, sondern nur "relativ konstante, dynamische Gebilde", ein System von relativ im Gleichgewicht stehenden, in durchgängiger Wechselwirkung verbundenen Kraftsystemen. Je komplexer ein solcher biologischer Naturkörper oder Vorgang ist, um so mehr sind in ihm, wiederum Systemordnungen niederer Art in wechselseitiger Zusammenwirkung eingeschlossen, und die Außenkräfte der niederen Systeme sind zugleich dann die Innenkräfte der höheren. Dieses Ineinanderstecken verschiedenartiger Systeme und Systemkomplexe ist für das Naturbegreifen von allergrößter Bedeutung." (HARTMANN, 1965, Seite 89f.).

Die beschriebene Komplexität biologischer Systeme läßt in der Regel nur die Untersuchung eng abgegrenzter Teilaspekte zu.⁴ Die Erklärung eines "kompletten Ökosystems" mit allen vorliegenden Zusammenhängen ist allenfalls ein richtungsweisendes Ziel der Forschung. Interessante Teilaspekte sind die Erforschung des Einflusses der abiotischen äußeren Faktoren (Temperatur, Salinität usw.) auf die Lebewelt, die Entwicklung der Populationen in Raum und Zeit unter Berücksichtigung des Systemgedankens (Populationsdynamik, Konkurrenz, Nahrungsketten usw.).

von denen es bestimmte, unterscheidbare Arten gibt. Alle Objekte, Gegebenheiten, Elemente usw., die zu einer bestimmten Art von Zusammenhängen gehören, können wir dementsprechend zu einem bestimmten "Typ" von Systemen zusammenfassen." (1974, Seite 28f.). In einem Satz zusammengefaßt lautet die Definition: "Ein System ist eine Gesamtheit von irgendwelchen Objekten, zwischen denen Zusammenhänge bestehen." (ebd., Seite 29).

⁴ Einige Autoren machen auch bei der Betrachtung eng abgegrenzter Subsysteme wegen der nicht erfaßten Schnittstellen zur Umgebung grundsätzliche Bedenken geltend, die nicht von der Hand zu weisen sind. SCHAFER (1985, Seite 93) schreibt zum Beispiel:

"Consider the following problem routinely encountered by ecologists attempting to relate the predictions of mathematical models to plant and animal populations in the real world:

- 1) The species understudy are embedded in more complex communities.
 - 2) The dynamics, as well as the equilibrium densities, of the species of interest undoubtedly reflect the embedding.
 - 3) As a practical matter, ecologists will probably never be able to write down the complete governing equations for any natural system.
- An unfortunate consequence of these facts is that they make the interpretation of real-world data sets difficult. In particular, the import of agreement, or lack of agreement, between theory and observation is rendered problematic."

Die Komplexität des Untersuchungsgegenstandes nimmt jedoch noch einmal erheblich zu, wenn das Untersuchungsziel die Rekonstruktion der "Paläobiozönose" und der dazugehörenden damaligen Umweltbedingungen, des Paläoenvironments, aus den fossil überlieferten Resten ehemaliger Ökosysteme ist. Um eine Vorstellung von der Komplexität der palökologisch interessanten Aspekte zu erhalten, soll ein komprimierter Abriß der Entstehung einer Fossilgemeinschaft dargestellt werden (einen Überblick über die verschiedenen zu unterscheidenden Teilsysteme gibt Abbildung 1 auf Seite 7).

Betrachtet man die Biozönose, "eine in sich geschlossene Gemeinschaft von Organismen, die im Gleichgewicht mit ihrer anorganischen Umwelt steht" (LEHMANN, 1964, Seite 44), als Ausgangspunkt für die Entstehung einer Fossilgemeinschaft, so bildet nach dem Tod der in der Biozönose vereinigten Lebewesen die "fiktive Thanatozönose"¹⁰ die erste Zwischenstufe in der Entwicklung der Fossilgemeinschaft. Die "fiktive Thanatozönose" enthält alle toten Individuen der am selben Ort lebenden Organismengesellschaft. Während die Art der in der Biozönose vertretenen Organismen in der fiktiven Thanatozönose dokumentiert wird, werden die relativen Anteile der einzelnen Arten an der Biozönose wegen der unterschiedlichen Reproduktions- und Lebensdauern in aller Regel nicht in der fiktiven Thanatozönose wiederzufinden sein. Wie die Bezeichnung "fiktive" Thanatozönose zeigt) hat diese "Gemeinschaft" nur modellmäßig Bedeutung. In der Realität treten in der Regel nur die weiter unten beschriebenen Taphozönosen auf. Dennoch soll auf die Einführung des Begriffs der fiktiven Thanatozönose als Gemeinschaft der theoretisch aus einer Biozönose stammenden toten Individuen wegen ihrer Bedeutung für das Verständnis der Entstehung einer Taphozönose nicht verzichtet werden.

In den meisten Fällen entspricht die Zusammensetzung der toten Organismen nicht der Zusammensetzung der am selben Ort lebenden Biozönosen; ein Teil der toten Organismen wird selektiv wegtransportiert, tote Organismen aus anderen Biozönosen werden antransportiert. Ein typisches Beispiel ist das Absinken nektonischer Lebewesen nach deren Tod und die Vermischung mit dem am Sedimentationsort vorliegenden toten Benthos. Die entstehende Taphozönose¹ unterscheidet sich deshalb in der Regel nicht nur quantitativ (Verhältnis der Häufigkeiten der einzelnen Arten), sondern durch

⁵ Zur Begriffsbestimmung siehe HECKER, 1965, Seite 16f.

Zitiert bei MURAWSKI (1972, Seite 23).

⁷ Der Begriff "Thanatozönose" stammt nach MURAWSKI (1972, Seite 212) von WASMUND (1927).

⁸ Zitiert bei MURAWSKI (1972, Seiten 208 und 212).

⁹ Zitiert bei MURAWSKI (1972, Seiten 152 und 212).

¹⁰ Der Begriff *Thanatozönose* wird in der Literatur häufig für "Gemeinschaften abgestorbener Organismen, die zusammen lebten und am Lebensort (alltochthon) erhalten sind" (ZIEGLER, 1980, Seite 40), gewählt. Für den in der vorliegenden Arbeit zu beschreibenden Zusammenhang muß deshalb der ursprüngliche Begriff in *fiktive Thanatozönose* umgewandelt werden.

¹¹ Die detaillierte Erörterung der widersprüchlichen Definitionen und Benutzung des Begriffs *Taphozönose* (zum Beispiel bei LEHMANN, 1964, Seite 298: "Grabgemeinschaft; eine eingebettete $\rightarrow$ Thanatozönose"; bei ZIEGLER, 1980, Seite 40: "Gemeinschaften toter Organismen, die aus verschiedenen Lebensbereichen stammen") soll nicht Gegenstand der vorliegenden Arbeit sein. Die für die vorliegende Arbeit gewählte Definition soll lediglich eine der Fragestellung angepaßte Sprachregelung darstellen, die keinen Anspruch auf allgemeine Gültigkeit erheben will.

das Hinzukommen lebensraumfremder und das selektive Verschwinden lebensraumtypischer Arten auch qualitativ von der Biozönose.

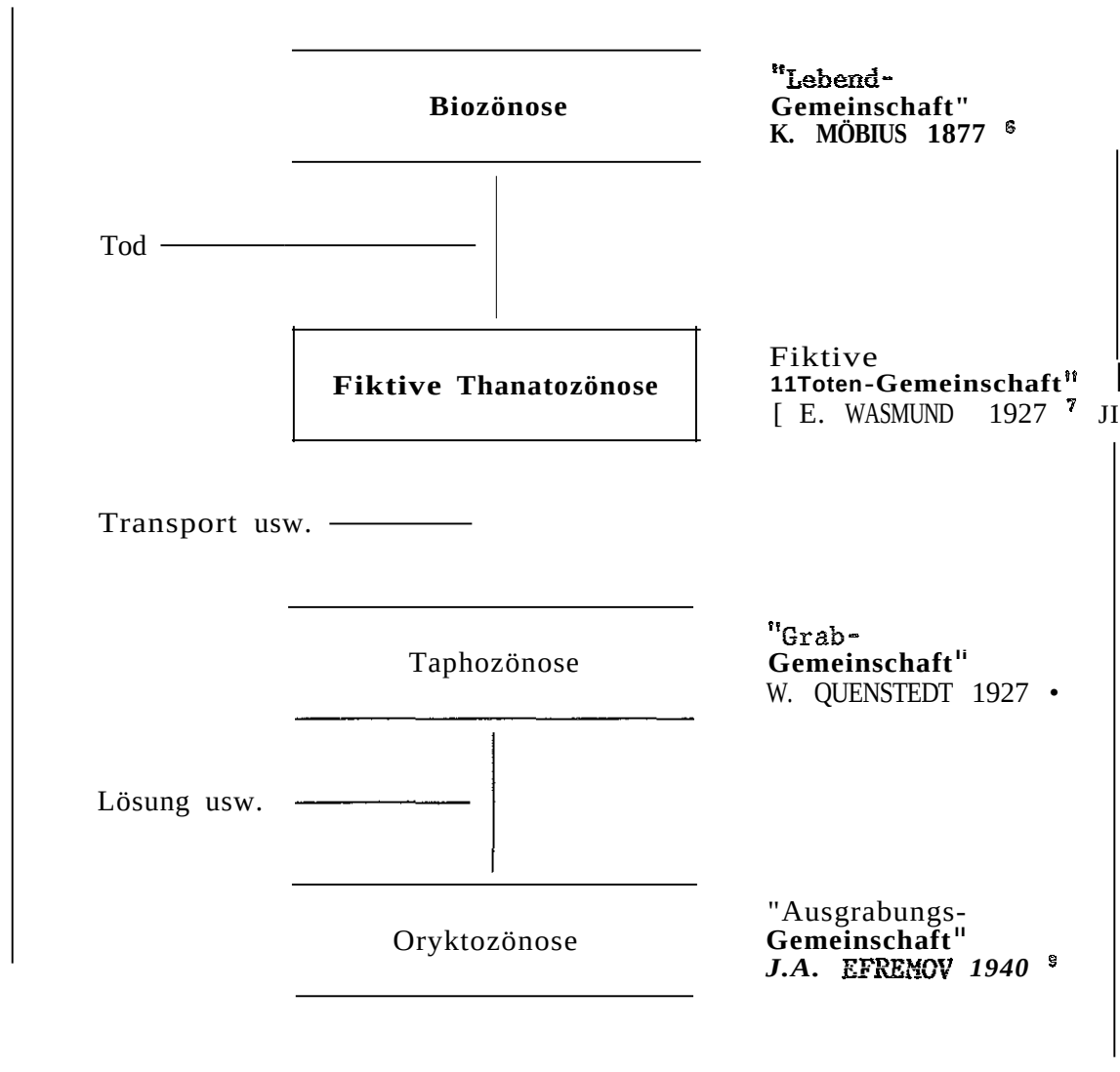


Abbildung 1. Zönosen

Eine weitere Veränderung der Taphozönose - sowohl quantitativer als auch qualitativer Art - erfolgt im Verlauf der geologischen Geschichte des Sediments, in das die Taphozönose eingebettet wird. Ein Teil der Arten ist wegen des Aufbaus der Individuen - zum Beispiel wegen des Fehlens einer festen Schale oder eines Skelettes - nur in seltenen Ausnahmefällen erhaltungsfähig und fehlt deshalb vollständig in der ausgegrabenen Fossilgemeinschaft, der Oryktozönose; bei anderen Arten werden je nach Material der erhaltungsfähigen Reste und des umgebenden Sediments die meisten Individuen durch Lösungsvorgänge vernichtet.

Betrachtet man die Reihe der vorgestellten "Zönosen" und vergegenwärtigt sich den von Stufe zu Stufe in der Entwicklung der Fossilgemeinschaft größer werdenden Unterschied zur am Anfang der Entwicklung stehenden Biozönose, erscheinen die Probleme der Rekonstruktion vergangener Biozönosen und ihrer Environments in einem neuen Licht. Wenn auch nicht unüblich, erscheint die direkte Übertragung rezentbiozönotischer Erkenntnisse auf den Fossilbefund zweifelhaft. Während ökologische Untersuchungen rezente Biozönosen und die Populationsdynamik der Lebendpopulationen untersuchen, muß für die paläobiozönotische Fragestellung der in der ökologischen Forschung vernachlässigte Aspekt der Entstehung der fiktiven Tillanatozönosen stärkere Berücksichtigung finden. Die Unterschiede zwischen rezenten Biozönosen und am gleichen Ort entstehenden Taphozönosen und ihre Erklärung anhand der biologischen und geologischen Transport- und Selektionsmechanismen!2 rücken neben dem in der zeitlichen Abfolge der Entwicklung einer Fossilgemeinschaft letzten Aspekt - der Untersuchung der Veränderung des Fossilinhalts im Verlauf der Diagenese - in den Vordergrund des Interesses.

Inwiefern die an rezentem Material gewonnenen Erkenntnisse auf erdgeschichtlich weit zurückliegende Paläobiozönosen und die aus ihnen entstandenen Oryktozönosen übertragen werden können, d.h., inwieweit sich für die gestellten Fragen die Anwendung des aktualistischen Prinzips eignet, ist schwer zu beantworten.

Die Probleme bei der Anwendung des aktualistischen Prinzips oder Uniformitarismus lassen sich beispielhaft durch ein Zitat aus einer Einführung in die Palökologie (GALL, 1983, Seite 23) belegen, das die Darstellung des Untersuchungsgegenstands und der Analyseziele der Palökologie abschließen soll:

"Während ihres Lebens unterliegen die Lebewesen dem Einfluß der physikalisch-chemischen Faktoren ihrer Umwelt. Jeder Wechsel in der Umgebung beeinflusst die Organismen: Arten verschwinden, andere kommen dazu. In den meisten Fällen sind die vorhandenen Formen oder Populationen signifikant für die Bedingungen, die in ihrem Lebensbereich herrschen. Unter der Voraussetzung, daß die fossilen Tiere und Pflanzen auch dort gelebt haben, wo sie eingebettet wurden, liefern sie interessante Informationen über ihre damalige Umwelt.

Unsere Kenntnis von den Lebensbedingungen fossiler Organismen stützen sich ausschließlich auf Beobachtungen, die an verwandten rezenten Lebewesen gemacht wurden. Dies ist das Prinzip des Uniformitarismus. Dies kann aber zu Fehlschlüssen führen, da sich die Lebensbedingungen zahlreicher Organismen im Laufe geologischer Zeiträume geändert haben können, ohne daß dies zu feststellbaren morphologischen Veränderungen geführt hat.

Aber gibt dafür ein eindrucksvolles Beispiel: in den weniger tiefen Meeren der Jura-Zeit lebten die Muscheln der Gattungen *Pholadomya*, *Trigonia* und *Astarte* in demselben Milieu. Heute liegen die Biotope dieser drei Gattungen in unterschiedlichen Bereichen: *Pholadomya* lebt in großen Meeres-tiefen, *Trigonia* begegnet man in den warmen Küstengewässern Australiens und *Astarte* lebt in den kalten Meeren.

Neuere Arbeiten über paläobotanisch ausgerichtete Studien an rezentem Material unterstreichen die Bedeutung dieser Fragestellung (vergleiche insbesondere die Veröffentlichungen von BRADSHAW, 1981, oder GREATREX, 1983).

Es bedarf daher einer großen Sorgfalt, wenn man die Lebensbedingungen der fossilen Lebewesen aus denen rezenter Formen ableiten will. Und es ist klar, daß das Risiko einer Fehlinterpretation um so größer ist, je älter das Fossil ist, d.h. je mehr sich Fauna und Flora von der heutigen unterscheiden.“

1.2 SYSTEM - STATISTIK - SIMULATION

Betrachtet man das untersuchte Ökosystem im Untersuchungsgebiet (Rhonedelta) als reales System, so sind die Gesetzmäßigkeiten, die dieses System steuern, zunächst unbekannt. Um die Gesetzmäßigkeiten aufzudecken und das reale System "Rhonedelta" mit dem speziellen Aspekt **"Foraminiferenökologie"** kennenzulernen, werden über einen Zeitraum von mehreren Jahren Messungen durchgeführt, Beobachtungen festgehalten und Proben entnommen. Die Proben werden im Labor und unter dem Binokular ausgewertet. Im Lauf der Jahre sammelt sich ein umfangreiches Datenmaterial an.

Bei allen gewonnenen Daten handelt es sich um Stichproben: bei den Probenentnahmen, da nicht das gesamte Gebiet untersucht wird und da nicht **kontinuierlich Proben entnommen werden; bei der Probenverarbeitung, da nicht** die gesamten Proben unter dem Binokular untersucht werden, sondern nur Teile der Proben.

Das vorliegende Datenmaterial wird danach mit statistischen Verfahren untersucht, um Zusammenhänge zwischen den einzelnen Meßwerten zu finden. Z.B. wird festgestellt, daß bei einer bestimmten Foraminiferengattung eine hohe Korrelation zwischen der Häufigkeit ihres Auftretens in der Probe und dem Salzgehalt am Probenentnahmeort besteht. Die Schlußfolgerung ist, daß es sich bei der vorliegenden Gattung um eine größeren **Salzgehalten besser angepaßte Gattung handelt; eine weitergehende Folgerung** ist die Umkehrung der Aussage: findet man die vorliegende Gattung in einer Probe sehr oft, kann man annehmen, daß der Salzgehalt am Entnahmeort hoch ist.

In aller Regel liegen die Zusammenhänge jedoch nicht in so klarer Form vor, sondern lassen sich auf Grund der vielfältigen und komplexen Wechselwirkungen im realen System nicht erkennen. Eine andere Frage, die die eventuell gewonnenen "Erkenntnisse" wieder in Frage stellt, ist die, ob der gefundene statistische Zusammenhang einen kausalen Zusammenhang als Ursache hat oder nicht.

Um derartige Probleme lösen zu können, ist das Verständnis der im realen System ablaufenden Vorgänge und der daraus resultierenden Daten, die aus einer Probenentnahme hervorgehen würden, erforderlich.

Bei den untersuchten Systemen - ökologisches System auf der einen und geologisches System auf der anderen Seite - handelt es sich nicht um statische Systeme, sondern um dynamische, d.h. sich mit der Zeit ändernde, Systeme. Aufgrund der Sonneneinstrahlung ist zum Beispiel die Primärproduktion von Biomasse im Sommer größer als im Winter. Infolge der Schneeschmelze ist die vom Fluß in den untersuchten Deltabereich transportierte Sedimentfracht im Frühjahr größer als im Herbst. Das Studium des Untersuchungsobjekts Rhonedelta muß also den Veränderungen des Systems im Verlauf der Zeit Rechnung tragen.

Um die Komplexität der das Untersuchungsgebiet beeinflussenden dynamischen Prozesse und ihre wechselseitigen Einflüsse in Abhängigkeit von der Zeit gedanklich zu erfassen, bietet sich in der Systemsimulation das geeignete Werkzeug:

"Systemsimulation ist die Nachahmung von Abläufen wirklicher oder gedachter Systeme mit Hilfe von physikalischen oder formalen Modellen. Unter einem Simulationslauf wird eine Abfolge von Zustandsänderungen in

der Zeit verstanden, also die Entwicklung der Zeitfunktionen aller Zustandsvariablen des Systems." (NIEMEYER, 1973, Seite 36).

"Die Systemsimulation dient primär dem Studium des Systemverhaltens in der Zeit. Durch die planvolle Variation der Modellparameter kann sie **jedoch zu einem formalen Experimentiervorgehen zur Lösung der verschiedenartigsten Probleme** ausgebaut werden. " " Ein Experiment besteht darin, daß man für einen bestimmten Satz von Modellparametern einen **Simulationslauf unternimmt, d.h. den Systemablauf über eine bestimmte Zeitstrecke nachahmt, und dabei beobachtet, wie sich die einzelnen Zustandsvariablen entwickeln. Eine Versuchsreihe entsteht durch die systematische Veränderung bestimmter Modellparameter und durch die Wiederholung der Simulationsläufe.** Aus den Reaktionen des Modellverhaltens auf die Parameteränderungen lassen sich Rückschlüsse auf das Systemverhalten gewinnen." (NIEMEYER, 1973, Seite 42).

Modelliert man im Sinne der Systemsimulation ein Abbild des realen Systems oder eines realen Subsystems in Form eines mathematischen Modells und simuliert die Entstehung des bei einer Probennahme vorliegenden Datenmaterials, **so läßt sich abschätzen, welche kausalen Zusammenhänge sich im Datenmaterial nach der Probennahme wiederfinden lassen und welche nicht. Bei dieser Simulation der Entwicklung von ökologischem und geologischem System und des Probenentnahmeverganges ist eine Variation der Modellparameter (z.B. Zeitpunkt im Jahr mit dem größten Wachstum der Population einer bestimmten Foraminiferengattung) möglich und liefert je nach Art der Modifikation der Modellkonfiguration unterschiedliche Ergebnisse.**

Für die Erfassung **genereller Zusammenhänge im Untersuchungsgebiet** kann das Studium des Systemverhaltens gedachter - fiktiver - Systeme anhand **von Rechenmodellen ausreichend sein. Die Simulation derartiger fiktiver Systeme** eröffnet die Möglichkeit, Verständnis für die im realen System möglichen Prozesse und Zusammenhänge zu entwickeln und die bei einer statistischen Untersuchung anfallenden Ergebnisse mit der angemessenen Vorsicht und Zurückhaltung zu beurteilen, um Fehlschlüsse zu vermeiden.

Für den Aufbau eines Modells, das ein reales System wie das Untersuchungsgebiet im Rhonedelta abbildet und dessen zeitliche Veränderungen darstellen soll, ist dagegen umfangreiches Datenmaterial auf der Basis von **Zeitreihenuntersuchungen erforderlich. Für den Aufbau solch eines Modells reicht das vorliegende Datenmaterial aus dem Rhonedelta nicht aus.**

Die vorliegende Arbeit beschränkt sich auf die Entwicklung einfacher theoretischer Überlegungen zur Entstehung von Thaphozöosen (siehe "Modelle" auf Seite 19) und die Auswertung eines umfangreichen Beobachtungsmaterials rezenter Gemeinschaften (Bio- und Thaphozöosen) und ihrer Rahmenbedingungen (**siehe "Foraminiferen im Rhonedelta" auf Seite 301 und "Untersuchungen im Rhonedelta - Rahmenbedingungen" auf Seite 195).** **In der einen Richtung sind Hinweise zur Analyse des Beobachtungsmaterials von den Modellen zu erwarten. In der anderen Richtung werden die Informationen, die bei der Analyse des Datenmaterials gewonnen werden, Einfluß auf die Modellvorstellungen nehmen.**

1.3 VEREINBARUNGEN ZUR VARIABLEN- UND MENGENNOTATION

In erster Linie aus schreibtechnischen Gründen - für die Niederschrift der vorliegenden Arbeit wurde das Textverarbeitungssystem SCRIPT¹⁴ verwendet - wurden im folgenden Text Variablen und Indizes in der Art der Notation gleich behandelt. Den Indexmengen entsprechen die Definitionsbereiche der Variablen; sie werden mit Großbuchstaben oder Kombinationen von Großbuchstaben und Zahlen bezeichnet¹⁴.

Die Indizes und die unabhängigen Variablen werden mit Kleinbuchstaben bezeichnet. Abhängige Variablen werden mit Großbuchstaben oder Kombinationen von Großbuchstaben und Zahlen gekennzeichnet; die zugehörigen unabhängigen Variablen bzw. Indizes folgen in Klammern; wenn keine Verwechslung mit Definitionsbereichen von Variablen oder Indexmengen möglich ist, werden die Klammern mit den unabhängigen Variablen und Indizes z.T. weggelassen.

Ist in einer Definition oder in einem Beweis die Bezeichnung einer einzelnen Realisation einer unabhängigen Variablen oder eines Indexes erforderlich, erfolgt diese durch einen Kleinbuchstaben mit nachfolgender Ziffer.

Für jeden Probenentnahmepunkt existiert eine Nummer, i.e. eine Realisation des Entnahmepunkt- oder Ortsindex o . Die Nummern 173 bis 189 sind z.B. die Indizes der Probenentnahmepunkte im Bereich des "Schilfetangs" (s. Abbildung 95 auf Seite 200). Insgesamt existieren 297 Probenentnahmepunkte; d.h. die Indexmenge für den Ortsindex o ist $O = \{ 1, \dots, 297 \}$.

Die Proben aus dem "Schilfetang" werden durch eine Teilmenge ($O_{12} = \{ 173, \dots, 189 \}$) der Indexmenge O erfasst.

Die Variable für die Zeit trägt die Bezeichnung t . Sie ist in Jahren angegeben und entspricht den Jahreszahlen im Datum. Ihr Definitionsbereich umfaßt den Zeitraum von 1960 bis 1976 (1960 heißt hier 1.1.1960 und 1976 entsprechend 1.1.1976; der Zeitpunkt 1.7.1968 wird z.B. bei dieser Art der Notation mit 1968.5 bezeichnet). Dieser Definitionsbereich läßt sich ebenfalls unterteilen in Teilbereiche, z.B. kann man einen Abschnitt T_1 abgrenzen, der den Zeitraum von Anfang 1965 bis Ende 1969 umfaßt: $T_1 = \{ t \mid 1965 \leq t \leq 1970 \}$. T_1 bildet einen Teilbereich des Definitionsbereichs oder die unendliche Menge T_1 ist eine Teilmenge der unendlichen Menge T .

Die Wassertemperatur z.B. ist abhängig von Ort und Zeit, sie läßt sich durch die abhängige Variable $TEMP(o,t)$ beschreiben. $TEMP(173,1970.5)$ ist die Realisation der abhängigen Variablen $TEMP$ am Ort mit dem Index 173 zum Zeitpunkt 1970.5 (= 1.7.1970). $TEMP(o,t)$ mit $o \in O_{12}$ und $t \in T_1$ beschreibt alle Temperaturen der Probenentnahmepunkte im "Schilfetang" in der Zeit vom 1.1.1965 bis zum 31.12.1969.

Einzelheiten zum Textverarbeitungssystem SCRIPT können der "Einführung in die Textformatierung mit GML" von BAUMANN & NAGEL (1984) und dem IBM-Handbuch "Document Composition Facility: Users Guide" (1982) entnommen werden.

¹⁴ Die gewählte Notation ist auch in anderen Bereichen üblich und zeigt speziell bei komplexeren Modellen erhebliche Vorteile gegenüber der Notation mit heruntergesetzten Indizes (siehe zum Beispiel FISHBONE et. al. (1983)).

Eine Vielzahl von Variablennamen wird sowohl für Grundgesamtheiten als auch für Stichproben aus diesen Grundgesamtheiten benutzt, sowohl in den Modellrechnungen als auch bei der Beschreibung des Probenmaterials.

Die in den Modellen benutzten Variablen werden in folgender Weise unterschieden:

- **Populationsdynamik**

Die für die Beschreibung der Populationsdynamik benutzten Größen werden durch den Variablennamen und die Liste der in Klammern stehenden Indizes gekennzeichnet. $PT(i,o,t)$ ist zum Beispiel die Anzahl der toten Individuen der i -ten Population am Ort o zum Zeitpunkt t .

- **Oberste Sedimentschicht**

Die Variablen, die nicht die gesamte Sedimentsäule, sondern nur den für eine Untersuchung interessanten obersten Abschnitt betrachten, werden durch ein Hochkomma (,) hinter dem Variablennamen als solche gekennzeichnet. Ist zum Beispiel $PT(i,o,t)$ die Größe der i -ten toten Teilpopulation am Ort o zum Zeitpunkt t , so ist $PT'(i,o,t)$ die zugehörige Variable für den genau definierten obersten Abschnitt der Sedimentsäule am Ort mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t .

- **Sedimentprobe**

Wird an der Stelle o zum Zeitpunkt t eine Geländeprobe entnommen, so schwanken sowohl Probentiefe als auch Probenfläche um die vorgegebenen Werte nach einer bestimmten Verteilung. Die Größe der i -ten toten Teilpopulation in einer am Ort mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t entnommenen Geländeprobe wird zur Unterscheidung von den beiden anderen Variablen als $PT''(i,o,t)$ bezeichnet.

- **Siebanalyse**

Die Anzahl nach der Siebanalyse in der Probe vorhandenen toten Individuen der i -ten Teilpopulation in der am Ort mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t entnommenen Probe erhält die Variablenbezeichnung $PT'''(i,o,t)$, also drei Hochkommas.

- **Binokularuntersuchung**

Die unter dem Binokular ausgezählte Anzahl der toten Individuen der i -ten Teilpopulation in der am Ort mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t entnommenen Probe wird mit vier Hochkommas als $PT''''(i,o,t)$ gekennzeichnet.

Zur Übersicht sollen die aufgeführten Beispiele für Modellvariablen in Abbildung 2 auf Seite 15 aufgelistet werden:

Variablenbezeichnung	Bedeutung der Variablen
PT (i,o,t)	Totpopulationsgröße für den gesamten Zeithorizont des populationsdynamischen Modells
PT' (i,o,t)	Totpopulationsgröße in der obersten Sedimentschicht
PT'' (i,o,t)	Totpopulationsgröße in der entnommenen Probe
PT''' (i,o,t)	Totpopulationsgröße nach der Siebanalyse
PT'''' (i,o,t)	Totpopulationsgröße als Ergebnis der Binokularuntersuchung

Abbildung 2. Variablenbezeichnungen für Modellgrößen

Bei der Bearbeitung des Probenmaterials aus dem Rhonedelta werden drei Arten von Variablen unterschieden:

• **Meßwerte und Auszählergebnisse**

Alle Variablen, die Meßwerte oder Auszählergebnisse aus dem Rhonedelta enthalten, sind durch einen hochgestellten Kreis mit einem eingeschlossenen R als originäre Rhoneprobandaten kenntlich gemacht. Ein Beispiel ist die Anzahl der in der Binokularprobe gefundenen Miliolinen: $SML^{\circ}(o,t)$.

• **Charakteristische Schätzwerte**

In einigen Fällen lassen sich Informationen, die für die Angabe zusammengesetzter Variablen benötigt werden, nur schätzen. In diesen Fällen wird ein Schätzwert eingesetzt, der als charakteristisch für das gesamte Probenmaterial angenommen wird. Diese charakteristischen Schätzwerte werden durch einen Kreis mit einem eingeschlossenen C gekennzeichnet. Ein Beispiel ist die geschätzte Mächtigkeit der Entnahmeschicht: $TPROB^{\circ}(o,t)$.

• **Berechnete Variable**

Bei den berechneten Variablen werden drei unterschiedliche Typen unterschieden:

Variablen, die aus Meßwerten und/oder Auszählergebnissen berechnet werden, wie zum Beispiel der Anteil der lebenden Miliolinen an der Lebendgemeinschaft ($SMLSFD^{\circ\circ}(o,t)$),

Variablen, die aus Schätzwerten berechnet werden, wie die aus geschätzter Porosität und geschätzter Dichte der Trockensubstanz berechnete Sedimentmasse pro Volumeneinheit (GCM©©(o,t)) und

Variablen, die aus MeßwertenjAuszählergebnissen und charakteristischen Schätzwerten berechnet werden, wie zum Beispiel die Anzahl der lebenden Miliolinen auf einer Fläche von 10 cm' (SMLCM®©(o,t)).

Zur besseren Übersicht sollen einige Beispiele für die bei der Bearbeitung **des Probenmaterials aus dem Rhonedelta unterschiedenen Variablentypen** in Abbildung 3 aufgelistet werden:

Variablenbezeichnung	Bedeutung der Variablen
	• Meß- und Auszählergebnisse (®)
SML®(o,t)	Anzahl der lebenden Miliolinen bei der Binokularuntersuchung
	• Charakteristische Schätzwerte (©)
TPROB©(o,t)	Mächtigkeit des bei der Beprobung entnommenen Sediments
	• Berechnete Werte (®®, ©© , ©©)
SMLSFT®®(o,t)	Anteil der lebenden Miliolinen an der Lebendgemeinschaft
SMLCM®©(o,t)	Mit Hilfe eines Schätzwerts berechneter Wert für die Anzahl der lebenden Miliolinen auf 10 cm²
GCM©©(o,t)	Masse des entnommenen Sediments pro Volumeneinheit

Abbildung 3. Variablenbezeichnungen für Proben aus dem Rhonedelta

Bei der Bearbeitung des Probenmaterials aus dem Rhonedelta werden an einigen Stellen neben der Darstellung der Verteilungen der betrachteten Variablen Merkmale dieser Verteilungen wie Mittelwerte, Standardabweichungen und relative Variationskoeffizienten angegeben. Die Berechnung für die genannten Charakteristika der Verteilung einer Variablen VAR®©(o,t) geschieht nach folgenden Formeln:

Bezeichnet man die Probenentnahmepunkte im Rhonedelta mit dem Ortsindex $o \in O^R$ und die Entnahmezeitpunkte mit dem Zeitindex $t \in T^R$, so lässt sich für jede Kombination von o und t eine Variable $EPR^R(o,t)$ in folgender Weise definieren:

$$EPR^R(o,t) = \begin{cases} 0 & \text{falls keine Probennahme erfolgt ist und} \\ 1 & \text{falls eine Probe entnommen worden ist.} \end{cases}$$

(1.3.1)

Die Menge aller bei der Probennahme im Rhonedelta durch die Entnahme einer Probe erfaßten Tupel (o,t) sei dann definiert als:

$$MPR^R(Q^R, T^R)$$

$$= \{ (o,t) \mid o \in O^R \wedge t \in T^R \wedge EPR^R(o,t) = 1 \}$$

(1.3.2)

Die Probenzahl $NPR^R(O^R, T^R)$ ergibt sich dann nach (1.3.3):

$$NPR^R(Q^R, T^R) = \sum_{o,t} EPR^R(o,t)$$

(1.3.3)

Der arithmetische Mittelwert für eine Variable $VAR^R(o,t)$, mit $AM^R(VAR^R(Q^R, T^R))$ bezeichnet, berechnet sich nach Formel (1.3.4) :

$$AM^R(VAR^R(Q^R, T^R)) = \frac{\sum_{(o,t) \in MPR^R(Q^R, T^R)} VAR^R(o,t)}{NPR^R(O^R, T^R)}$$

(1.3.4)

Bezeichnet man den Abstand vom arithmetischen Mittelwert bei einer Probe mit $AAM^R(VAR^R(o,t))$ und berechnet man den Abstand vom Mittelwert nach (1.3.5),

$$\begin{aligned}
 & A_{\text{M}^{\text{O}}} (\text{VAR}^{\text{O}}(\text{o}, \text{t})) \\
 &= \text{VAR}^{\text{O}}(\text{o}, \text{t}) - A_{\text{M}^{\text{O}}} (\text{VAR}^{\text{O}}(\text{O}^{\text{O}}, \text{T}^{\text{O}}))
 \end{aligned}
 \tag{ 1.3.5 }$$

so lautet die Formel für die Berechnung der Standardabweichung

$$\begin{aligned}
 & S_{\text{M}^{\text{O}}} (\text{VAR}^{\text{O}}(\text{O}^{\text{O}}, \text{T}^{\text{O}})) \\
 &= \left[\frac{\sum_{\text{(O}, \text{t})} A_{\text{M}^{\text{O}}}^2 (\text{VAR}^{\text{O}}(\text{o}, \text{t}))}{\text{NPR}^{\text{O}}(\text{O}^{\text{O}}, \text{T}^{\text{O}}) - 1} \right]^{1/2}
 \end{aligned}
 \tag{ 1.3.6 }$$

Der für Vergleiche von Standardabweichungen benutzte **Variationskoeffizient** $VK^{\text{O}} (\text{VAR}^{\text{O}}(\text{O}^{\text{O}}, \text{T}^{\text{O}}))$ berechnet sich nach Formel (1.3.7):

$$\begin{aligned}
 & VK^{\text{O}} (\text{VAR}^{\text{O}}(\text{O}^{\text{O}}, \text{T}^{\text{O}})) = \frac{\frac{S_{\text{M}^{\text{O}}} (\text{VAR}^{\text{O}}(\text{O}^{\text{O}}, \text{T}^{\text{O}}))}{A_{\text{M}^{\text{O}}} (\text{VAR}^{\text{O}}(\text{O}^{\text{O}}, \text{T}^{\text{O}}))}}{[\text{NPR}^{\text{O}}(\text{O}^{\text{O}}, \text{T}^{\text{O}}) - 1]^{1/2}}
 \end{aligned}
 \tag{ 1.3.7 }$$

Die aufgeführten Werte für Verteilungen von Variablen werden nicht nur für die Gesamtheit der Proben, sondern auch für Teilmengen in der beschriebenen Form berechnet.

Die Ermittlung aller anderen aus dem Datenmaterial berechneten Informationen wird in den entsprechenden Kapiteln erläutert.

2 MODELLE

Das zweite Kapitel behandelt die Modelle, die entwickelt werden, um die **Prozesse, die zur Entstehung der im dritten und im vierten Kapitel behandelten Daten aus dem Rhonedelta führen, besser zu verstehen und um die im Probenmaterial enthaltenen Informationen deuten zu können.**

Dies beinhaltet nicht die Entwicklung eines Modells, das die Entstehung der im Rhonedelta entnommenen Proben nachvollzieht und den im Probenmaterial vorhandenen Informationen quantitativ vergleichbare Ergebnisse liefert.

Vielmehr beschreiben die nachfolgenden Modelle den Charakter von realen Prozessen generell. Zweck der aufgeführten Modelle ist nicht die Erzeugung von Zahlen sondern die Vermittlung von Vorstellungen über den möglichen Ablauf realer Prozesse anhand von fiktiven Beispielen. Wie in anderen Bereichen der Anwendung von Modellen für komplexe Fragestellungen **soll auch hier hervorgehoben werden, "daß das Arbeiten mit Modellen nicht in erster Linie dem Erzeugen von quantitativen Lösungen oder Lösungsvorschlägen dient, sondern Einsichten in die betrachteten Problembereiche vermitteln soll.** Es geht also nicht in erster Linie um die Erzeugung von Zahlen, sondern um die Vermittlung von Verständnis für die realen Zusammenhänge. Der Hauptnutzen des Modellierens" liegt "also nicht in der Erstellung quantitativer Information, sondern in der Möglichkeit) durch mentale Auseinandersetzung mit dem Modell Erfahrungen über die Realität zu sammeln." (MÜLLER-MERBACH, 1982, Seite 9)¹⁵.

Neben dynamischen deterministischen Simulationsmodellen, die zum Beispiel für die Untersuchung der Populationsdynamik benutzt werden, stochastischen Modellen, die zum Beispiel zur Abbildung des Probenentnahmevorgangs eingesetzt werden, und physikalischen Modellen, die zum Beispiel zur Erklärung der Bedingungen für Erosion, Transport und Wiederablagerung von Sediment und Foraminiferen benutzt werden, werden eine Reihe von mentalen Modellen - das sind die nicht formalisierten Vorstellungen über den Ablauf von realen Prozessen - erörtert.

Einen Überblick über die mit Modellen behandelten Prozesse und die Zielsetzung beim Aufbau der Modelle gibt Abbildung 4 auf Seite 20.

Die im ersten Unterkapitel (2.1) des Kapitels "Modelle" vorgestellten populationsdynamischen Modelle entwickeln ein Bild möglicher Entwicklungen von Foraminiferenpopulationen. **Die in der Literatur beschriebenen Modelle werden um die Entwicklung der fiktiven Thanatozönosen erweitert. Zu erwartende Probleme bei realen Proben werden durch Modellbeispiele dargestellt.**

Die Simulation der Sedimentationsvorgänge durch ein einfaches Modell erfolgt im zweiten Unterkapitel (2.2). In diesem Zusammenhang wird die Entwicklung der lebenden und toten Teilpopulationen in der obersten Sedimentschicht diskutiert.

¹⁵ Das angeführte Zitat entstammt einer Zusammenfassung eines Aufsatzes von HUNTINGTON & WEYANT & SWEENEY (1982) zum Thema: "Modelling for Insights, not Numbers: the Experiences of the Energy Modelling Forum".

Modellierter Prozeß	Ziel der Modellierung
Populationsdynamik	Aussagen zur Dynamik der Entwicklung der absoluten und relativen Größe der Lebend- und Totpopulationen
Sedimentation + Populationsdynamik	Aussagen zur Entwicklung der Populationsgrößen in der obersten Sedimentschicht
Detritusnahrungskette	Aussagen zur Detritusbildung und zur Entwicklung von organischem Anteil und Feinanteil des Sediments im Verlauf des Jahres
Probennahme	Aussagen zur Entwicklung der Populationsgrößen in der Geländeprobe
Siebanalyse	Aussagen zur Beeinflussung des Untersuchungsmaterials durch die Siebanalyse
Binokularuntersuchung	Aussagen zur Beeinflussung des Untersuchungsmaterials beim Auszählen unter dem Binokular
Bewegung von Sediment und Foraminiferen	Aussagen zum Transportverhalten von Sediment und Foraminiferen

Abbildung 4. Modellierte Prozesse und Zweck der Modelle

Das dritte Unterkapitel (2.3) behandelt den Einfluß des Ökosystems auf **die Zusammensetzung des Sediments. Die möglichen Veränderungen des organischen Anteils und der Granulometrie in der obersten Sedimentschicht im Verlauf des Jahres werden mit Hilfe eines Modells, das eine allochthone, mineralische und eine autochthone, organische Sedimentation unterscheidet} analysiert.**

Im vierten Unterkapitel (2.4) werden Überlegungen zur Probenentnahme, zu den Problemen bei der Durchführung der Siebanalyse und bei der Untersuchung unter dem Binokular skizziert.

Das fünfte Unterkapitel (2.5) behandelt das Verhalten von Foraminiferen und Sediment unter dem Einfluß der Meeresströmungen. Die Untersuchung der Bedingungen für Erosion, Transport und Wiederablagerung von Sedimentpartikeln und Foraminiferen gibt Anhaltspunkte über den optimalen Lebensraum für Foraminiferen und die unter realen Bedingungen zu erwartenden Umlagerungsvorgänge bei lebenden Foraminiferen und bei leeren Schalen.

Im sechsten Unterkapitel (2.6) werden die weiteren Veränderungen der in den Lebendpopulationen enthaltenen Informationen auf dem Weg von der Biozönose über die fiktive Thantozönose und die Taphozönose zur Oryktozönose beschrieben. Das Problem der Heterogenität realer Proben und die Postulierung der im realen Material zu erwartenden Informationen bilden den Abschluß des Kapitels "Modelle".

Ziel des zweiten Kapitels ist es, einerseits Hypothesen über die Entstehung von bestimmten Datenkonstellationen zu aufzustellen und mögliche Erklärungen für die Phänomene, die bei der Analyse des Probenmaterials aus dem Rhonedelta auftreten, bereitzustellen. Auf der anderen Seite bietet die Untersuchung des Probenmaterials aus dem Rhonedelta eine Chance, die im zweiten Kapitel vorgestellten Modelle auf ihre Brauchbarkeit zu überprüfen.

2.1 POPULATIONSDYNAMISCHE MODELLE

Um die Zusammenhänge zwischen der Entwicklung von Lebendgemeinschaften (Biozönosen) und der Entwicklung von Totgemeinschaften (fiktiven Thanatozönosen) zu verstehen - vorausgesetzt man ist an quantitativen Fragestellungen interessiert - , ist die Beschäftigung mit aus der Ökologie bekannten Modellen des Populationswachstums ("population dynamics"¹⁶, siehe z.B. PIELOU, 1969), deren Übertragung auf die Entwicklung der Totgemeinschaften und der Vergleich beider Entwicklungserfordernisse erforderlich.

Besteht eine Gemeinschaft (Lebendgemeinschaft) aus mehreren Populationen (eine Ordnung bildet zum Beispiel die Gemeinschaft und deren Unterordnungen, Gattungen oder Arten die Populationen) , so lassen sich bei der Entnahme von Proben neben den absoluten Größen von Gemeinschaft und Populationen auch die relativen Anteile der Populationen an der Gemeinschaft angeben. Abhängig von Unterschieden im Environment (z.B. von Unterschieden bei Temperatur, Salzgehalt, Tiefe des Wassers usw.) ändern sich auch in vielen Fällen die Populationsgrößen, und zwar unterschiedlich je nach Empfindlichkeit der Population für die Änderung der Umgebung. Entsprechend verschieben sich die Anteile der Populationen an der Gemeinschaft, d.h. je nach Environment stellt sich eine charakteristische Verteilung der Populationen ein. Damit werden Schlüsse von der Verteilung der Populationen auf das Environment und umgekehrt möglich.

Entsprechend erlaubt die aus einer Lebendgemeinschaft entstehende Totgemeinschaft (Thanatozönose) solche Schlüsse, d.h. die Zusammensetzung einer Thanatozönose erlaubt Schlüsse auf das Environment zu Lebzeiten der in der Totgemeinschaft vereinigten Lebewesen, d.h. Schlüsse auf das Environment eines zurückliegenden Zeitabschnitts.

So schlüssig dieser Gedankengang auch auf den ersten Blick erscheinen mag, bei näherer Betrachtung stellt sich heraus, daß eine Reihe von Annahmen stillschweigend als gültig betrachtet werden, die eigentlich als Ausnahmeerscheinungen gedeutet werden müssen.

¹⁶ **Die Benutzung der Begriffe *Population* und *Gemeinschaft* weicht in der Literatur vom Gebrauch in der vorliegenden Arbeit ab. ODUM (1983a) definiert die beiden Begriffe zum Beispiel in folgender Weise:** "In der Ökologie ist der Begriff "*Population*", der ursprünglich für die Bezeichnung einer Gruppe von Menschen galt, erweitert worden und umfaßt nun Gruppen von Individuen jeglicher Organismenart. Gleichermaßen schließt eine *Gemeinschaft* oder *Gesellschaft* im ökologischen Sinne (zuweilen als "*biotische Gemeinschaft*" bezeichnet) sämtliche Populationen ein, die ein bestimmtes Gebiet besiedeln." (Seite 6). **In den folgenden Unterkapiteln, die sich mit populationsdynamischen Modellen beschäftigen, und in dem Kapitel, das die Befunde aus dem Rhonedelta beschreibt, werden die Begriffe *Population* und *Gemeinschaft* zum Teil weiter (Ebene der Gattungen oder sogar Unterordnungen anstelle von Arten bei den Populationen) und zum Teil enger (nur Foraminiferen anstelle von allen vorkommenden Lebewesen beim Begriff *Gemeinschaft*) gefaßt. Diese Abweichung von den üblichen Konventionen ist einerseits durch die beim Probenmaterial aus dem Rhonedelta nicht durchgeführte Bestimmung und Auszählung bis auf die Artebene bedingt. Auf der anderen Seite war die Erfassung der vollständigen Gemeinschaft - dies schließt qualitative und quantitative Beobachtungen ein - mit den für die durchgeführten Gelände- und Laborarbeiten zur Verfügung stehenden Ressourcen nicht durchzuführen.**

Auf der einen Seite existiert das Problem der nicht eindeutigen¹⁷ Abbildung der verschiedenen Environments durch die unterschiedlichen Populationsverteilungen (anders gesagt: Die gleiche Verteilung von Populationen kann durchaus in mehreren verschiedenen Environments entstehen).

Auf der anderen Seite findet sich eine Reihe populationsdynamisch schwer vertretbarer Annahmen:

- Die erste Annahme impliziert, daß die Anteile der Populationen an der Gemeinschaft während der Populationsentwicklung gleich bleiben oder - **noch extremer** - **daß die Populationen im ökologischen System nicht** als dynamische, sondern als statische Elemente aufzufassen sind.
- Die zweite Annahme erwartet die Konstanz der Anteile der Populationen an der Gemeinschaft ebenfalls für die Totpopulationen, **d.h.** auch für die relativen Häufigkeiten der toten Populationen wird keine Entwicklung angenommen.
- **Die dritte Annahme verlangt zusätzlich zu den beiden vorhergenannten Annahmen die Übereinstimmung der relativen Anteile der lebenden Populationen mit den relativen Anteilen der toten Populationen.**

Während die Frage der eindeutigen Abbildung der Environments durch die Populationsverteilungen nicht Betrachtungsobjekt dieser Arbeit ist, werden die drei letztgenannten Annahmen als Sonderfälle von populationsdynamischen Modellen vorgestellt und den üblichen Entwicklungen von Populationen gegenübergestellt."

Die vorgestellten populationsdynamischen Modelle führen, beginnend mit dem Modell des exponentiellen Wachstums, über die Modelle des Geburts- und **Todesprozesses und des logistischen Wachstums der Populationen zu einem** Modell mit zyklisch schwankendem Wachstum der Populationen. Neben den Fall sich voneinander unabhängig entwickelnder Populationen wird die Konkurrenz der Populationen gestellt. Die Komplexität der Modelle nimmt von Modell zu Modell zu. Damit einhergehend steigt die Anzahl möglicher **Entwicklungen und nehmen die Möglichkeiten, Vorhersagen über das Langzeitverhalten zu machen, ab. Der ungünstigste Fall tritt bei der Besprechung der Volterra-Lotka-Gleichung auf: Hier werden die einfachen Vorstellungen über das Wachstum der Populationen mit der Entstehung von nicht abschätzbaren Entwicklungen, dem sogenannten "Chaos", konfrontiert.**

Die aufgeführten Beispiele stellen nur einen kleinen Ausschnitt aus dem breiten Spektrum möglicher Entwicklungstendenzen für Populationen und Gemeinschaft dar. Hier soll nur eine vorhandene Problematik anhand von **Beispielen erläutert werden. Die Beispiele können als "Szenarios" unter dem Motto: "Was wäre, wenn?"** verstanden werden.¹⁸

¹⁷ Zur Definition des Begriffs "eindeutig" sei zum Beispiel auf HALMOS (1976, Seite 46) verwiesen.

In Unterkapitel 2.1 wird nur der populationsdynamische Aspekt näher betrachtet. Auf die durch Transportvorgänge verursachten Veränderungen der Lebend- und Totgemeinschaften wird in Unterkapitel 2.6 eingegangen.

¹⁸ Auch wenn eine klare und sauber abgegrenzte Definition von "Szenario" wegen der unterschiedlichen Benutzung dieses Begriffs nicht vorliegt, erscheint die Wahl der Bezeichnung "Szenario" - speziell für die kom-

Bei allen in Unterkapitel 2.1 beschriebenen Modellen der Populationsentwicklung handelt es sich um stetige, deterministische Simulationsmodelle. D.h. Generationen oder Individuen werden nicht explizit aufgeführt (keine Diskretisierung); keiner der aufgeführten Parameter ist zufallsabhängig abgebildet (keine stochastischen Elemente).

Die aufgeführten Modelle orientieren sich an Modellen für die Entwicklung von Lebendpopulationen aus der Literatur - HOFBAUER & SIGMUND (1984), ODUM (1983a), PIELOU (1969), SLOBODKIN (1962), STUGREN (1978), WILLIAMS (1964) - und sind um den für palökologische Betrachtungen wesentlichen Aspekt der Entwicklung der Totgemeinschaften erweitert worden.

2.1.1 EXPONENTIELLES POPULATIONSWACHSTUM

Eine einfache Vorstellung von Wachstum vermittelt das Modell des exponentiellen Wachstums²⁹. Bei diesem Modell richtet sich der Zuwachs der Population nach der Größe der Population. Dieser Zuwachs liegt immer bei einem unveränderlichen Anteil der Populationsgröße, oder exakt definiert:

Bezeichnet man mit "Wachstumsrate" den Anteil einer Lebendpopulationsgröße, um den die Lebendpopulationsgröße pro Zeiteinheit (Jahr) zunimmt, und ist diese Wachstumsrate im Betrachtungszeitraum konstant, spricht man von einem "exponentiellen Wachstum" der Lebendpopulation.

Liegen keine Einschränkungen des Lebendpopulationswachstums aufgrund begrenzender Faktoren vor (z.B. begrenzter Lebensraum, begrenztes Nahrungsangebot usw.), und treten keine zyklischen Schwankungen der Wachstumsraten auf (z.B. jahreszeitliche Schwankungen des Lebendpopulationswachstums) erscheint das Modell des exponentiellen

plexeren Beispiele in den folgenden Unterkapiteln 2.2 bis 2.5 - sinnvoll. Bei den im folgenden Text vorgestellten Beispielen findet zwar kein Abgleich mit in der Realität beobachteten Daten - eine Kalibrierung - statt, jedoch entspricht das Interesse des Modellbauers der bei CÜLE (1977, Seite 10) gegebenen Beschreibung: "Whatever the results of a calibration, a modeller may be interested in examining particular aspects of a theory. He may be interested in the dynamic behaviour or in what happens when alternative assumptions are put into a model. ... This is also called scenario analysis."

Wachstumsmodelle wurden auch für andere Bereiche entwickelt. In der Volkswirtschaftslehre entspricht dem Modell des exponentiellen Wachstums zum Beispiel das bei ROSE (1977, Seite 38ff.) vorgestellte "Gleichgewichtswachstum" für das reale Sozialprodukt. Wie dieses Beispiel zeigt, lassen sich sehr oft aus anderen Disziplinen Gedankengänge übernehmen. In jedem Fall ist jedoch Vorsicht bei der Übernahme am Platz, da die Unterschiede in der Nomenklatur oft erheblich sind. So führt zum Beispiel der Begriff "Gleichgewichtswachstum" leicht zu Mißverständnissen und Verwechslungen. In der vorliegenden Arbeit soll im Gegensatz zu ROSE von "Gleichgewicht" nur dann gesprochen werden, wenn sich Geburts- und Sterberate einer Population einander angleichen (siehe "Logistisches Populationswachstum" auf Seite 43), also ein "Nullwachstum" der Populationen eingetreten ist und sich sowohl bei den Lebend- als auch bei den Totpopulationen stabile Anteile an der jeweiligen Gemeinschaft herausgebildet haben.

Wachstums der Lebendpopulation als sinnvolle Abbildungsmöglichkeit der realen Lebendpopulationsentwicklung.^{z1}

Die Einführung der nachfolgenden Indizes und Variablen ermöglicht die mathematische Formulierung des exponentiellen Wachstums mehrerer Populationen und die Berechnung der absoluten und relativen (prozentualen) Populationsgrößen:

n	Anzahl der Populationen
i, i1, i2	Indizes der Populationen (i=1, ... ,n i1=1, ... ,n ; i2=1, ... ,n)
t, t1, t2	Zeitpunkte
PL(i,o,t)	Anzahl der Individuen der i-ten lebenden Population an Standort o zum Zeitpunkt t
W(i,o)	Wachstumsrate der i-ten lebenden Population an Standort o

Das exponentielle Wachstum der i-ten lebenden Population beträgt

$$\frac{d \text{ PL}(i,o,t)}{dt} = W(i,o) \cdot \text{PL}(i,o,t) \quad (2.1.1)$$

In Ausnahmefällen ist exponentielles Populationswachstum auch in der Natur anzutreffen: "Bei freilebenden Populationen wurden nur selten Vorgänge beobachtet, die der Gleichung der exponentiellen Kurve entsprechen. SEVERCOV (1951) berichtet über eine Reh-Population aus Rußland, die sich während der Jahre 1895-1905 exponentiell vermehrte. Dieser Zustand bildet aber nur einen *Grenzfall wirklicher Vorgänge*." (STUGREN, 1978, Seite 239).

ODUM (1983a, Seite 286) nennt die Randbedingungen, bei denen exponentielles Wachstum zu beobachten ist : "Die Populationen in der Natur zeigen häufig für kurze Perioden ein exponentielles Wachstum, wenn reichlich Nahrung und keine Überbevölkerung, Feinde usw. vorhanden sind. Unter solchen Bedingungen vermehrt sich die Population als Ganzes mit einer ungeheuer hohen Rate, ... "

Diese Differentialgleichung lässt sich umformen zu

$$\ln PL(i,o,t) = W(i,o) \cdot t + C(i,o) \quad (2.1.2)$$

mit der Integrationskonstanten $C(i,o)$.

Ist die Größe der i -ten lebenden Population am Standort o zum Zeitpunkt t_0 bekannt als $PL(i,o,t_0)$, lässt sich $C(i,o)$ ermitteln:

$$C(i,o) = \ln PL(i,o,t_0) - W(i,o) \cdot t_0 \quad (2.1.3)$$

Dann gilt:

$$\ln \frac{PL(i,o,t)}{PL(i,o,t_0)} = W(i,o) \cdot [t - t_0] \quad (2.1.4)$$

bzw.

$$PL(i,o,t) = PL(i,o,t_0) \cdot e^{W(i,o) \cdot [t - t_0]} \quad (2.1.5)$$

bekannt als Malthus'sche" Gleichung für das Bevölkerungswachstum.

Sind die Populationsgrößen $PL(i,o,t_0)$ und $PL(i,o,t_1)$ für die Zeitpunkte t_0 und t_1 bekannt, so berechnet sich die Wachstumsrate nach Formel (2.1.6):

$$W(i,o) = \frac{\ln \frac{PL(i,o,t_1)}{PL(i,o,t_0)}}{t_1 - t_0} \quad (2.1.6)$$

Der Anteil der i -ten lebenden Population an der lebenden Gemeinschaft (Summe der lebenden Populationen) beträgt

$$PLSPL(i,o,t) = \frac{PL(i,o,t)}{SPL(o,t)} \quad (2.1.7)$$

Die Gleichung wurde benannt nach dem englischen Ökonom Thomas Robert Malthus (1766-1834), der seine Theorie zur Bevölkerungsentwicklung in "An Essay on the Principle of Population" (1798) darlegte.

mit

$$SPL(o,t) = \sum_{k=1}^n PL(k,o,t) \quad (2.1.8)$$

oder

$$PLSPL(i,o,t) = \frac{PL(i,o,t_0) \cdot e^{W(i,o) \cdot [t - t_0]}}{\sum_{k=1}^n PL(k,o,t_0) \cdot e^{W(k,o) \cdot [t - t_0]}} \quad (2.1.9)$$

Die Anteile der Populationen an der Gemeinschaft sind in der Regel nicht konstant. Die Konstanz der Anteile der Populationen an der Gemeinschaft bildet eine Ausnahme und ist an Nebenbedingungen geknüpft, die das **beschriebene Modell stark einschränken**:

Die Größe $PLSPL(i,o,t)$ ist dann für alle Zeitpunkte t seit dem Beginn des Betrachtungszeitraums gleich, wenn die Wachstumsraten für alle n **lebenden Populationen gleich sind**:

$$\forall i_1, i_2 \in \{1, \dots, n\} \quad W(i_1, o) = W(i_2, o)$$

=>

$$\forall t_1, t_2 \geq t_0; i \in \{1, \dots, n\} \quad PLSPL(i, o, t_1) = PLSPL(i, o, t_2) \quad (2.1.10)$$

d.h. der prozentuale Anteil der i -ten lebenden Population an der lebenden Gemeinschaft ändert sich nicht im Lauf der Zeit.

Beweis

Sind alle $W(i,o)$ ($i = 1, \dots, n$) gleich $K(o)$, so gilt für jedes i

$$\begin{aligned}
 & \text{PLSPL}(i,o,t) \\
 &= \frac{\text{PL}(i,o,tO) \cdot e^{K(o) \cdot [t - tO]}}{\sum_{k=1}^n \text{PL}(k,o,tO) \cdot e^{K(o) \cdot [t - tO]}} \\
 &= \frac{\text{PL}(i,o,tO)}{\sum_{k=1}^n \text{PL}(k,o,tO)}
 \end{aligned}
 \tag{2.1.11}$$

d.h. $\text{PLSPL}(i,o,t)$ ist von t unabhängig und hat damit an einem bestimmten Standort o während des Betrachtungszeitraums einen konstanten Wert.

0

Beispiel 1

Handelt es sich bei den Populationen um die drei Unterordnungen der Ordnung *Foraminifera* (i.e. *Textulariina*, *Miliolinina* und *Roteliina*) und geht man von einer Wachstumsrate von 0.4 aus, die für alle drei Unterordnungen gleich ist, läßt sich das folgende Beispiel^o für exponentielles Wachstum von Populationen anführen:

Die Anzahl der Populationen beträgt am Standort ^o drei ($n = 3$). Die Größe der ersten Population (*Textulariina*) liegt zu Beginn des Betrachtungszeitraums ($tO = 1970$) bei 20 Exemplaren ($\text{PL}(1,o,tO) = 20$);

BOLTOVSKOY (1964) beschreibt eine Population von *Elphidium macellum* FICHTEL & MOLL, deren Größe in einem Jahr von 113 Exemplaren auf 161 Exemplare anwächst; das ist eine Zunahme der Populationsgröße um 42 Prozent im Jahr. Nach Formel (2.1.6) errechnet sich eine Wachstumsrate von 0.35. Rundet man auf 0.4 auf, ergibt sich nach jeweils einem Jahr eine Vergrößerung der Population um etwa die Hälfte der Populationsgröße zu Anfang des Jahres. Da es sich bei dem vorgestellten Beispiel 1 um einen fiktiven Fall handelt, der lediglich demonstrativen Charakter hat, wird bewußt auf die Berücksichtigung der erheblichen jahreszeitlichen Schwankungen der Populationsgröße verzichtet (BOLTOVSKOY stellt innerhalb des Untersuchungsjahres eine maximale Populationsgröße von 1703 Exemplaren der Art *Elphidium macellum* fest).

PL(1,o,...) wird im weiteren Ablauf des Beispiels "STL(o,...)" oder kurz "STL" genannt), die Größe der zweiten Population (*Miliolina*) liegt 1970 bei 40 Exemplaren ($PL(2,0,tO) = 40$; PL(1,o,...) wird im folgenden Text mit "SML(o,...)" oder kurz "SML" bezeichnet) und die Größe der dritten Population (*Rotalina*) beträgt 1970 140 Individuen ($PL(3,0,tO) = 140$; PL(3,0,...) erhält die Bezeichnung "SRL(o,...)" oder "SRL"). Die Größe der Gemeinschaft errechnet sich zu 200 Individuen im Jahre 1970 ($SPL(o,tO) = 200$; SPL(o,...) erhält den Variablennamen "SFL(o,...)" bzw. "SFL"). Die Wachstumsraten der drei Populationen sind gleich und liegen bei 40 Prozent pro Jahr. ($W(1,o) = W(2,0) = W(3,0) = 0.4$).

Das Populationswachstum für die Unterordnungen der Textulariinen, Miliolinen und Rotaliinen ist in Abbildung 5 dargestellt. Bei den Textulariinen wird, ausgehend von einem Populationszuwachs von acht Individuen pro Jahr (das Wachstum ist auf ein Jahr hochgerechnet), nach einem Jahr (zu Beginn des Jahres 1971) bereits ein Wachstum von knapp zwölf Individuen pro Jahr registriert, und ein Jahr später (zu Beginn des Jahres 1972) erreicht das Wachstum eine Größe von knapp 18 Individuen pro Jahr und ist damit bereits mehr als doppelt so groß wie zu Beginn des Betrachtungszeitraums.

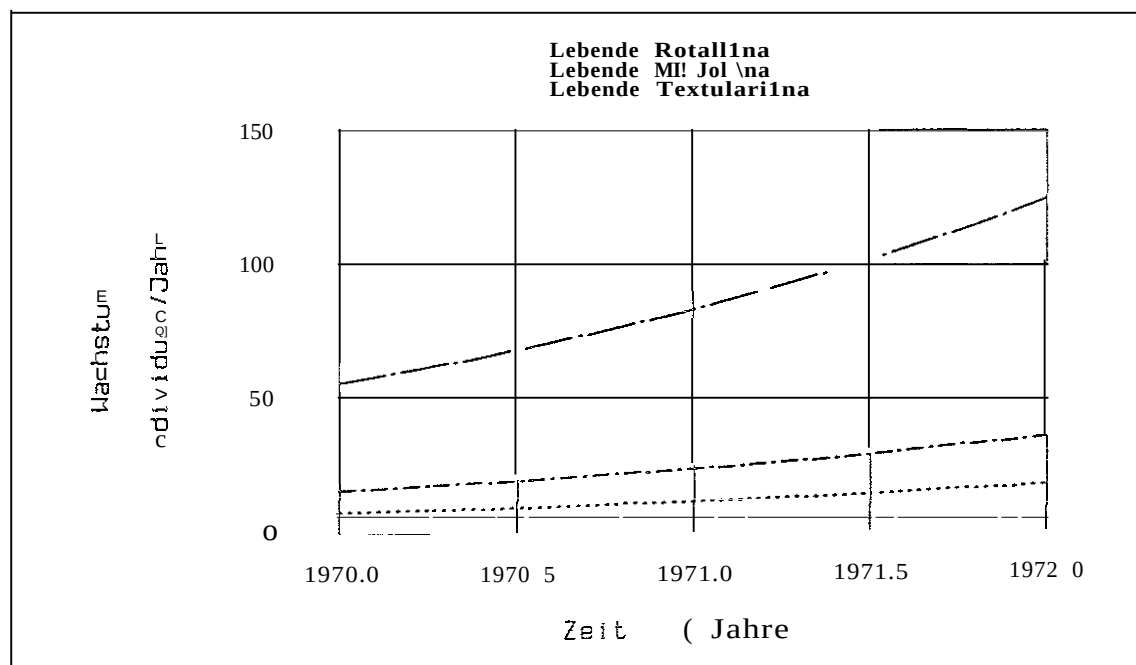


Abbildung 5. Wachstum der Populationen in Beispiel 1

Bei den Miliolinen liegt das Wachstum entsprechend der Größe der Anfangspopulation doppelt so hoch (16 Individuen pro Jahr zu Beginn des Jahres 1970, 24 zu Beginn des Jahres 1971 und 36 am Ende des Betrachtungszeitraums).

Das Wachstum der Rotaliinenpopulation steigert sich von 56 Individuen zu Beginn des Betrachtungszeitraums über 84 zu Beginn des Jahres 1971 zu 125 am Ende des Betrachtungszeitraums.

Die aus dem beschriebenen Wachstum resultierende Entwicklung der **Populationsgrößen von Textulariinen, Miliolinen und Rotaliinen ist in Abbildung 6** für den Zeitraum von Anfang 1970 bis Ende 1972 graphisch dargestellt.

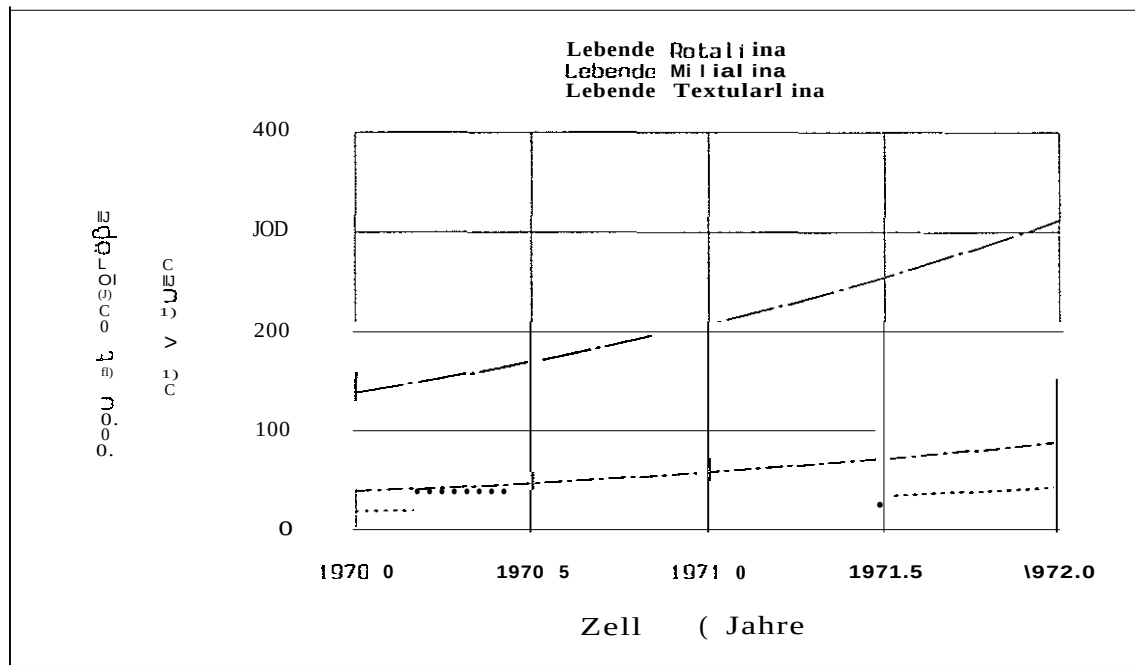


Abbildung 6. Entwicklung der Populationen in Beispiel 1

Ausgehend von 20 Individuen im Jahre 1970 wächst die Textulariinenpopulation auf etwa 30 Individuen im Jahre 1971 und auf knapp 45 im Jahre 1972. Die Miliolinenpopulation wächst von 40 Individuen zu Beginn des Betrachtungszeitraums über 60 zu Beginn des Jahres 1971 auf eine Individuenzahl von knapp 90 an. Bei den Rotaliinen vergrößert sich die Population von 140 Individuen zu Anfang über knapp 210 zu Beginn des Jahres 1971 auf mehr als 310 Individuen am Ende des Zeithorizonts.

Die Entwicklung der Größe der Gemeinschaft (Summe aller lebenden Foraminiferen) entspricht der mit dem Faktor 10 multiplizierten Kurve für die Textulariinen. Einen Überblick über die Entwicklung der **Populationen** und der **Gemeinschaft** gibt die **Tabelle in Abbildung 7** auf Seite 32 .

Zeit	Textulariina	Miliolina	Rotaliina	Foraminifera
Jahre	Anzahl lebender Individuen			
1970.0	20.0	40.0	140.0	200.0
1970.5	24.4	48.9	171.0	244.3
1971.0	29.8	59.7	208.9	298.4
1971.5	36.4	72.9	255.1	364.4
1972.0	44.5	89.0	311.6	445.1

Abbildung 7. Tabelle der Populationsgrößen in Beispiel 1

Wie sich an den in Abbildung 7 dargestellten Zahlen ablesen läßt, bleiben die Anteile der Populationen an der Gemeinschaft mit 10 Prozent für die **Textulariinen**, **20 Prozent für die Miliolinen** und **70 Prozent für die Rotaliinen** im Beobachtungszeitraum konstant.

In **Beispiel 1** ist also die Forderung nach Konstanz der Anteile der **Populationen an der Gemeinschaft erfüllt**.

Beispiel 2

Werden unterschiedliche Wachstumsraten der Populationen unterstellt, ergeben sich relative Entwicklungen, wie sie im zweiten Beispiel vorgestellt werden:

Die Größen der Anfangspopulationen entsprechen denen im ersten Beispiel; die Wachstumsrate für die erste Population (*Textulariina*) liegt jedoch bei 20 Prozent ($W(1,0) = 0.2$), für die zweite Population (*Miliolina*) bei 30 Prozent ($W(2,0) = 0.3$) und für die dritte Population (*Rotaliina*) bei 50 Prozent ($W(3,0) = 0.5$). Die Wachstumsraten für die Textulariinen und Miliolinen sind also kleiner als im ersten Beispiel, die Wachstumsrate der Rotaliinen ist dagegen größer.

Das nach diesen Annahmen berechnete Wachstum der Populationen ist in Abbildung 8 auf Seite 33 dargestellt. Der Zuwachs bei den Textulariinen beträgt zu Beginn des Betrachtungszeitraums nur noch vier Individuen pro Jahr und steigert sich nur auf knappe sechs Individuen pro Jahr am Ende des Betrachtungszeitraums. Die Miliolinen erreichen ausgehend von einem Zuwachs von zwölf Individuen pro Jahr ein Wachstum von knapp 22 Individuen pro Jahr am Ende des Betrachtungszeitraums. Demgegenüber ist der Zuwachs bei den Rotaliinen mit 70 Individuen pro Jahr zu Beginn des Jahres 1970 und mehr als 190 Individuen pro Jahr am Ende des Jahres 1972 erheblich größer als im ersten Beispiel (56 Anfang 1970 und 125 Ende 1972).

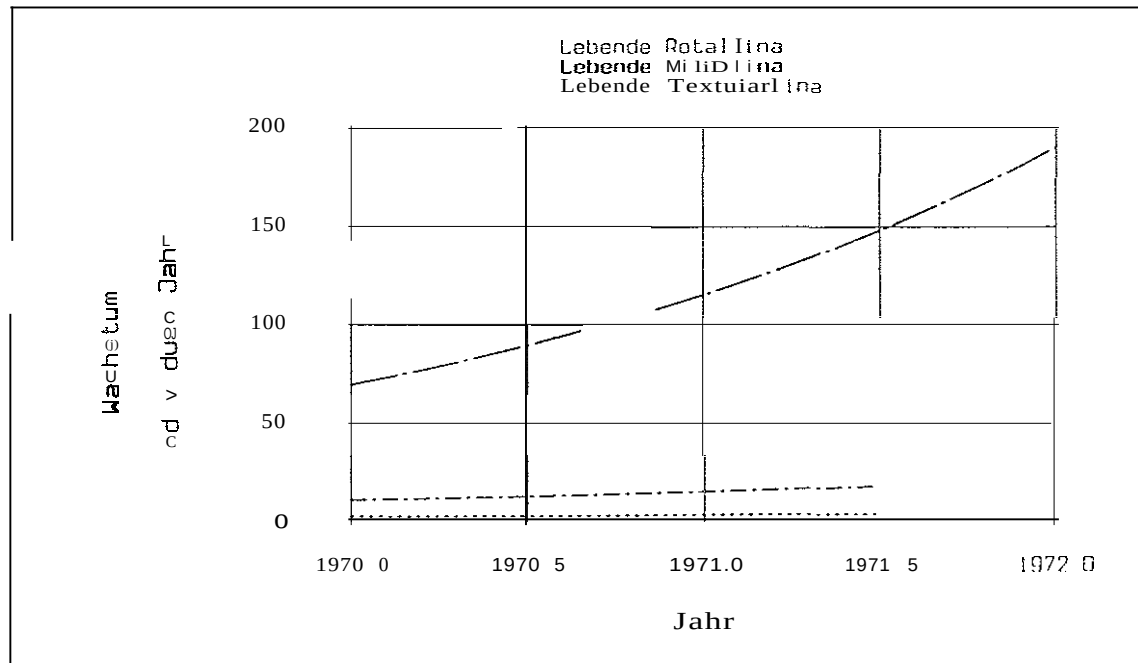


Abbildung 8. Wachstum der Populationen in Beispiel 2

Einen Überblick über die Entwicklung der Größe der Populationen und der Gemeinschaft gibt die in Abbildung 9 abgebildete Tabelle:

Zeit	Textulariina	Miliolina	Rotaliina	Foraminifera
Jahre	Anzahl lebender Individuen			
1970.0	20.0	40.0	140.0	200.0
1970.5	22.1	46.5	179.8	248.3
1971.0	24.4	54.0	230.8	309.2
1971.5	27.0	62.7	296.4	386.1
1972.0	29.8	72.9	380.6	483.3

Abbildung 9. Tabelle der Populationsgrößen in Beispiel 2

Betrachtet man die abgebildeten Werte in der Tabelle hinsichtlich der relativen Anteile der Populationen an der Gemeinschaft (Summe aller Foraminiferen), erkennt man rasch das zu erwartende Fehlen konstanter Anteile der Populationen. Die Unterordnung *Textulariina*, die zu Beginn des Betrachtungszeitraums zehn Prozent der gesamten Foraminiferen stellt, ist am Ende des Betrachtungszeitraums nur noch mit sechs Prozent am Aufbau der Gemeinschaft beteiligt (siehe Abbildung 10 auf Seite 34). Der An-

teil der Miliolinen schrumpft von 20 Prozent auf 15 Prozent zusammen, während die Unterordnung *Rotaliina* ihren Anteil von 70 Prozent am Anfang auf 79 Prozent am Ende des Betrachtungszeitraums ausbaut.

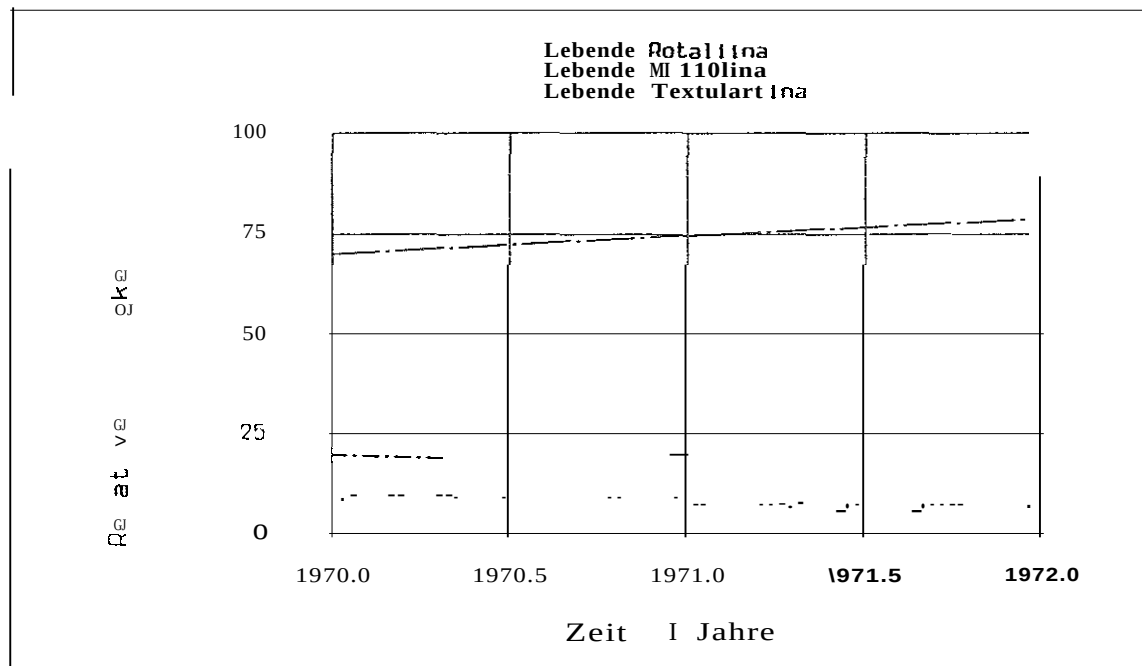


Abbildung 10_ Relative Populationsgrößen in Beispiel 2

Quintessenz der Überlegungen zum exponentiellen Populationswachstum ist also die Feststellung, daß nur im Falle gleicher Wachstumsraten aller Populationen - dieser Fall dürfte unter realen Bedingungen wenig wahrscheinlich sein - konstante Anteile der Populationen (hier der Unterordnungen *Textulariina*, *Miliolina* und *Rotaliina*) an der Gemeinschaft (hier an der Ordnung *Foraminifera*) zu erwarten sind.

2.1.2 EINFACHER GEBURTS- UND TODESPROZESS

Während beim Modell des exponentiellen Populationswachstums nur die Zunahme der Populationsgröße betrachtet wird, ohne danach zu fragen, wie diese Zunahme zustande kommt, berücksichtigt das Modell des einfachen Geburts- und Todesprozesses Änderungen der Populationsgröße, die einerseits durch den Tod von Individuen der Population, andererseits durch die Geburt **neuer Individuen verursacht werden. Hatte man beim exponentiellen Wachstum lediglich eine Wachstumsrate für die Population anzugeben, sind für die Beschreibung eines einfachen Geburts- und Todesprozesses Geburtsrate und Sterberate festzulegen.** Beides, sowohl Geburts- als auch Sterberate, ändern sich weder mit der Zeit (z.B. jahreszeitlich) noch mit der Größe der Population. Die Folge davon ist, daß die Populationsgröße entweder konstant bleibt (d.h.: Geburts- und Sterberate sind gleich), exponentiell wächst (d.h.: die Geburtsrate ist größer als die Sterberate) oder exponentiell schrumpft (d.h.: die Geburtsrate ist kleiner als die Sterberate).

Bezeichnet man die Geburtsrate der i-ten Population am Ort mit dem Ortsindex o als $G(i,o)$ und die Sterberate entsprechend mit $S(i,o)$, so läßt sich die Gleichung für die Größe der i-ten lebenden Population zum Zeitpunkt t in folgender Weise angeben:

$$PL(i,o,t) = PL(i,o,t_0) \cdot e^{(G(i,o) - S(i,o)) \cdot (t - t_0)} \quad (2.1.12)$$

mit $PL(i,o,t_0)$ als Größe der Population zum Zeitpunkt t_0 .

Der einzige Unterschied zum im vorangegangenen Abschnitt beschriebenen exponentiellen Populationswachstum besteht darin, daß sich λ und damit wird die Bedeutung des einfachen Geburts- und Todesprozesses für **palökologische Überlegungen klar - neben der Entwicklung der Größe der Lebendpopulation auch die Entwicklung der zugehörigen Totpopulation berechnen läßt.**

Beträgt die Größe der Totpopulation zum Zeitpunkt t_0 $PT(i,o,t_0)$, läßt sich die Größe der toten Population zum Zeitpunkt t_1 berechnen als

$$PT(i,o,t_1) = PT(i,o,t_0) + \int_{t_0}^{t_1} S(i,o) \cdot PL(i,o,t) dt \quad (2.1.13)$$

d.h. die Größe der Totpopulation setzt sich zusammen aus der Totpopulation zum Zeitpunkt t_0 und allen im Zeitraum von t_0 bis t_1 gestorbenen Individuen der Population.

Nach Auflösung des Integrals ergibt sich:

$$\begin{aligned}
 & PT(i,o,t_l) \\
 &= PT(i,o,t_0) \\
 &+ \frac{S(i,o)}{G(i,o) - S(i,o)} \\
 &\cdot [PL(i,o,t_0) \cdot e^{[G(i,o) - S(i,o)] \cdot [t_l - t_0]} - PL(i,o,t_0)]
 \end{aligned}
 \tag{ 2.1.14 }$$

oder unter Verwendung von (2.1.5)

$$\begin{aligned}
 & PT(i,o,t_l) = PT(i,o,t_0) \\
 &+ \frac{S(i,o)}{G(i,o) - S(i,o)} \cdot PL(i,o,t_0) \\
 &+ \frac{S(i,o)}{G(i,o) - S(i,o)} \cdot PL(i,o,t_l)
 \end{aligned}
 \tag{ 2.1.15 }$$

Der Anteil der i-ten Lebendpopulation an der Lebendgemeinschaft (i.e. an der Summe aller lebenden Populationen) zum Zeitpunkt t_l berechnet sich als:

$$PLSPL(i,o,t_l) = \frac{PL(i,o,t_l)}{\sum_{k=1}^n PL(k,o,t_l)}
 \tag{ 2.1.16 }$$

Der Anteil der i-ten Totpopulation an der Totgemeinschaft (i.e. an der Summe aller toten Populationen) beträgt:

$$PT_{SPT}(i,o,t_l) = \frac{PT(i,o,t_l)}{\sum_{k=1}^n PT(k,o,t_l)} \quad (2.1.17)$$

Die Anteile der Lebendpopulationen an der Lebendgemeinschaft bleiben konstant im Verlauf der Zeit, wenn die Differenzen zwischen Geburts- und Sterberaten der einzelnen Populationen gleich sind:

$$\begin{aligned} \forall_{i_1, i_2 \in \{ 1, \dots, n \}} \quad G(i_1, 0) - S(i_1, 0) &= G(i_2, 0) - S(i_2, 0) \\ \Rightarrow \\ \forall_{t_1, t_2 \geq t_0 ; i \in \{ 1, \dots, n \}} \quad PLSPL(i, o, t_l) &= PLSPL(i, 0, t_2) \end{aligned} \quad (2.1.18)$$

Beweis

Sind die Differenzen $G(i, o) - S(i, o)$ für alle $i \in \{ 1, \dots, n \}$ gleich $K(o)$, so gilt

$$PLSPL_{Ci,o,t} = \frac{PL_{Ci,o,t_0} \cdot e^{K(o) \cdot [t - t_0]}}{\sum_{k=1}^n PL_{(k,o,t_0)} \cdot e^{K(o) \cdot [t - t_0]}} \quad (2.1.19)$$

Damit ist $PLSPL(i, o, t)$ im speziellen Fall gleicher Unterschiede zwischen Geburts- und Sterberaten für alle Populationen wie beim Beweis für die **Konstanz der relativen Populationsgrößen beim exponentiellen Wachstum** nicht von t abhängig, also für alle t_1, t_2 gleich.

Beispiel 3

Anders als die Lebendpopulationen verhalten sich die Totpopulationen; hier genügt nicht das Vorliegen gleicher Differenzen zwischen Geburts- und Sterberaten für alle Populationen, um gleichbleibende Anteile der Populationen an der Totgemeinschaft zu allen Zeitpunkten zu gewährleisten, wie im folgenden Beispiel demonstriert wird.

Das dritte Beispiel baut auf dem ersten Beispiel auf. Den Wachstumsraten des ersten Beispiels ($W(1,0) = W(2,0) = W(3,0) = 0.4$) entsprechen die Differenzen aus Geburts- und Sterberaten im folgenden dritten Beispiel. Geburtsraten, Sterberaten und die Populationsgrößen zu Beginn des Betrachtungszeitraums werden in Abbildung 11 vorgestellt:

Population	Geburts- rate	Sterbe- rate	Lebend- populations- größe zum Zeitpunkt $t_0 = 1970$	Tot- populations- größe zum Zeitpunkt $t_0 = 1970$
	$G(i,0)$	$S(i,0)$	$PL(i,0,t_0)$	$PT(i,0,t_0)$
Textulariina	0.9	0.5	20	50
Miliolina	2.4	2.0	40	100
Rotaliina	1.9	1.5	140	350

Abbildung 11. Populationsparameter für Beispiel 3

Ausgehend von den gewählten Populationsparametern, entwickelt sich die Zahl der Geburten (wie beim "Wachstum" handelt es sich um auf ein Jahr hochgerechnete Werte) entsprechend den Werten der in Abbildung 12 auf Seite 39 dargestellten Tabelle.

Die Zahl der Geburten liegt bei den Textulariinen Anfang 1970 bei 18 Geburten pro Jahr und steigert sich mit zunehmender Populationsgröße auf 40 Geburten pro Jahr am Ende des Betrachtungszeitraums. Die, auf die **Populationsgröße bezogen, relativ große Geburtenzahl der Miliolinen** beträgt zu Beginn des Betrachtungszeitraums 96 und steigt bis zum Ende des Jahres 1972 auf 214 an. Bei den Rotaliinen ergeben sich Geburtenzahlen von 266 zu Beginn und 592 am Ende des Zeithorizontes.

Zeit	Textulariina		Miliolina		Rotaliina	
	Gebur- ten	Todes- fälle	Gebur- ten	Todes- fälle	Gebur- ten	Todes- fälle
Jahre	Individuen pro Jahr					
1970.0	18	10	96	80	266	210
1970.5	22	12	117	98	325	257
1971.0	27	15	143	119	397	313
1971.5	33	18	175	146	485	383
1972.0	40	22	214	178	592	467

Abbildung 12. Geburten und Todesfälle in Beispiel 3

Die Zahl der Todesfälle ist ebenfalls in Abbildung 12 dokumentiert. Zu Beginn des Betrachtungszeitraums sterben - auch hier wird auf das Jahr hochgerechnet - zehn Textulariinen, 80 Miliolinen und 210 Rotaliinen jährlich. Am Ende des Betrachtungszeitraums liegt die Zahl der Sterbefälle bei 22 für die Textulariinen, knapp 180 für die Miliolinen und über 460 für die Rotaliinen.

Die Entwicklung der Lebendpopulationen im dritten Beispiel entspricht derjenigen des ersten Beispiels (siehe Abbildung 7 auf Seite 32), so daß auf ihre Darstellung verzichtet wird²⁴. Die Totpopulationen wachsen im Betrachtungszeitraum von den Anfangswerten 50/100/350 für die Unterordnungen *Textulariina*/*Miliolina*/*Rotaliina* auf die Endgrößen 81/345/993 an.

Während die Entwicklung der Lebendpopulationen einen gleichbleibenden Anteil der drei Populationen an der Gemeinschaft zeigt", fällt bei den relativen Totpopulationsgrößen eine deutliche Abnahme des Anteils der **Textulariinen** und **eine Zunahme des Anteils der toten Miliolinen** auf (siehe Abbildung 13 auf Seite 40). Der Anteil der toten Rotaliinen an **der Gesamtheit der toten Foraminiferen bleibt gleich**.

Da im ersten Beispiel (exponentielles Populationswachstum) keinerlei Aussagen zu Totpopulationen gemacht werden konnten, wurde zur Vereinfachung an einigen Stellen lediglich von "Population" statt richtiger von "Lebendpopulation" gesprochen.

²⁵ Die Populationsgrößen für lebende Foraminiferen zu unterschiedlichen Zeitpunkten entsprechen denen im ersten Beispiel. Sie sind in der in Abbildung 7 auf Seite 32 dargestellten Tabelle enthalten.

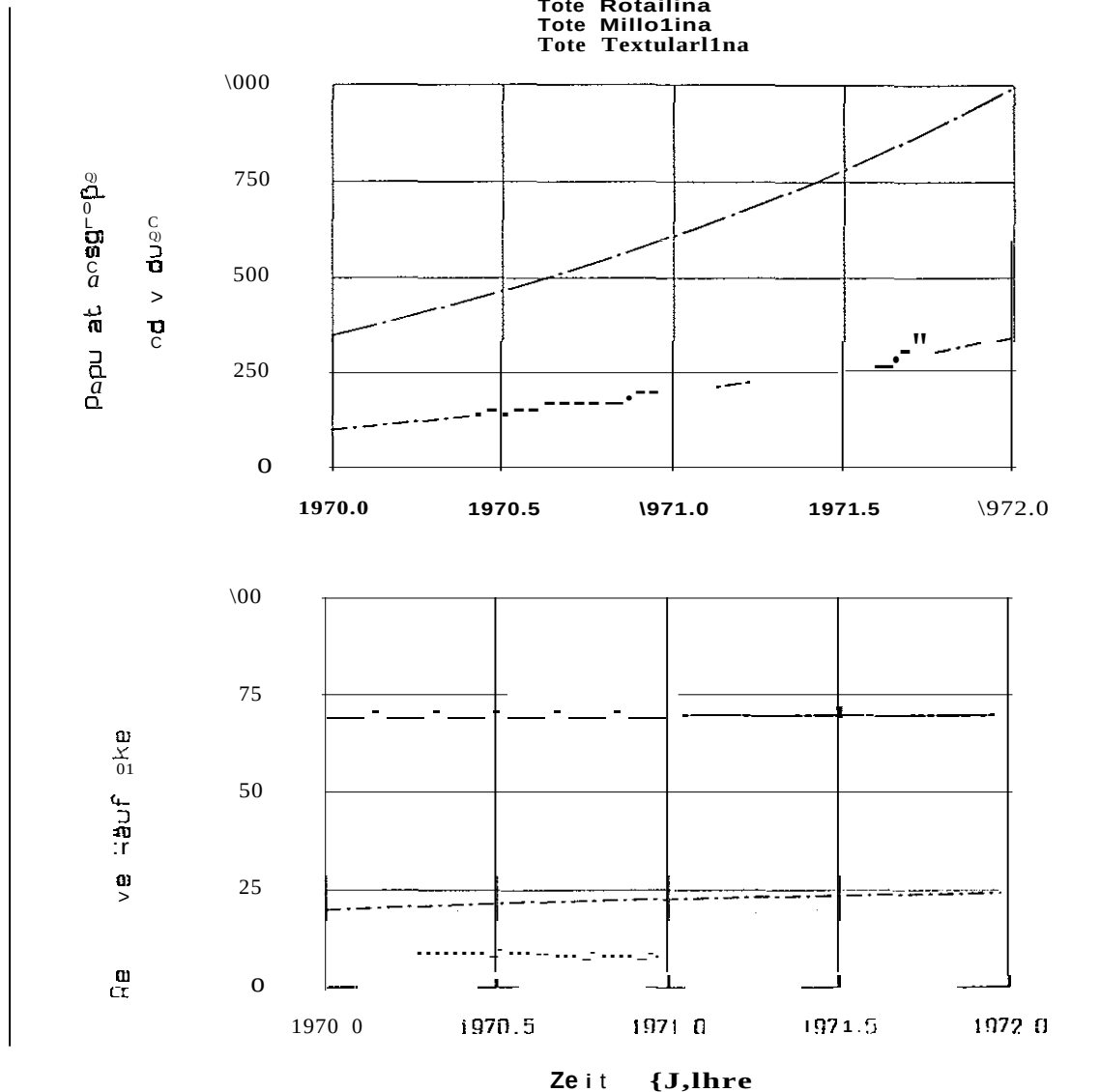


Abbildung 13. Totpopulationsgrößen in Beispiel 3

Die Schlußfolgerungen aus dem dritten Beispiel lauten:

Auch bei gleichbleibenden Anteilen der Lebendpopulationen an der Lebendgemeinschaft sind Unterschiede bei den Anteilen der Totpopulationen an der Totgemeinschaft in Abhängigkeit von den Unterschieden der **Sterberaten zu erwarten.**

- Ein an lebenden Populationen gewonnener Befund läßt sich nur in Ausnahmefällen auf Totpopulationen übertragen.

Beispiel 4

Auch wenn bei sämtlichen Populationen die Geburtsraten gleich sind und **sich die Sterberaten nicht voneinander unterscheiden, folgen daraus, wie im folgenden Beispiel verdeutlicht wird, nicht zwingend gleichbleibende Anteile der Totpopulationen an der Totgemeinschaft.**

Im vierten Beispiel wird die anfänglich vorhandene Totpopulation der **Textulariinen willkürlich sehr hoch angenommen. Die Totpopulation der Rotaliinen ist relativ zu den anderen Populationen sehr klein. Die Parameter für die Entwicklung der Populationen werden in der folgenden Tabelle wiedergegeben:**

Population	Geburts- rate	Sterbe- rate	Lebend- populations- größe zum Zeitpunkt $t_0 = 1970$	Tot- populations- größe zum Zeitpunkt $t_0 = 1970$
	$G(i,o)$	$S(i,o)$	$PL(i,o,t_0)$	$PT(i,o,t_0)$
Textulariina	0.9	0.5	20	350
Miliolina	0.9	0.5	40	100
Rotaliina	0.9	0.5	140	50

Abbildung 14. Populationsparameter für Beispiel 4

Im gewählten Beispiel liegt die Geburtsrate bei allen Populationen bei 0.9 und die Sterberate bei 0.5. Die Anfangswerte für die Größe der **Lebendpopulationen im Jahr 1970 entsprechen denen in Beispiel 2.**

Die Lebendpopulationen zeigen gleichbleibende Anteile an der Lebendgemeinschaft, **wohingegen bei den Totpopulationen wegen der Anfangsverteilung zum Zeitpunkt $t_0 = 1970$ zu Beginn eine völlig verschiedene Verteilung festgestellt werden kann, die sich erst allmählich der Verteilung der Lebendpopulationen annähert.**

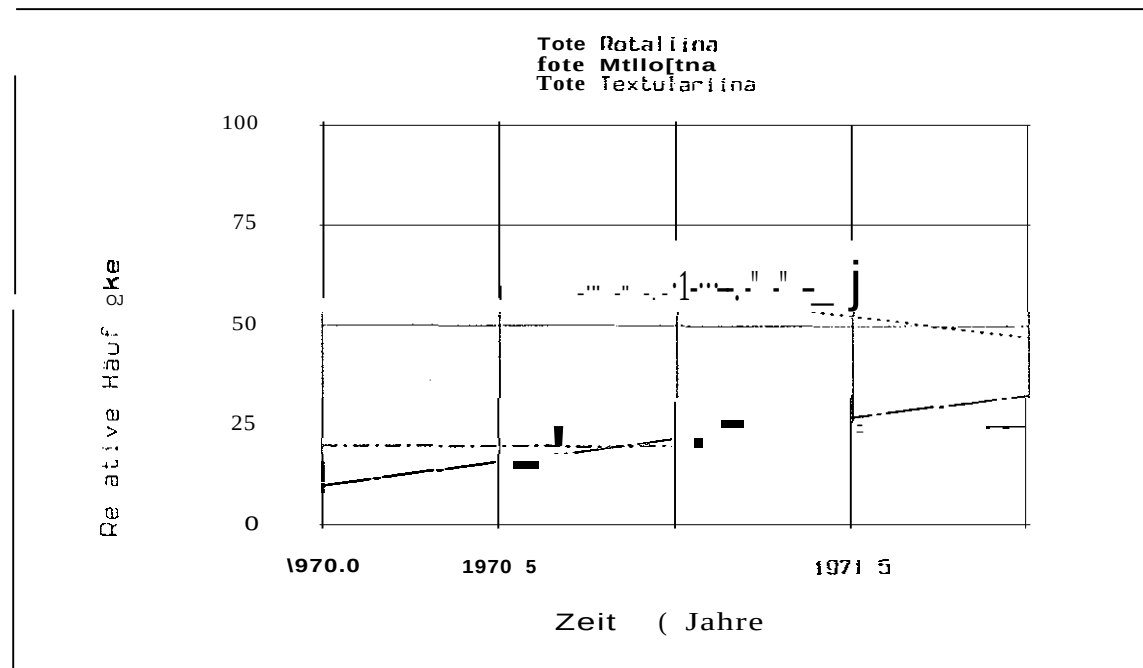


Abbildung 15. Relative Totpopulationsgrößen in Beispiel 4

Gleichbleibende Anteile der toten Populationen an der Totgemeinschaft setzen neben gleichen Geburts- und Sterberaten eine Anfangsverteilung der Totpopulationen voraus, die der Anfangsverteilung der Lebendpopulationen **entspricht**:

$$\forall_{i, i_1, i_2 \in \{1, \dots, n\}} G(i_1, 0) = G(i_2, 0) \wedge S(i_1, 0) = S(i_2, 0) \wedge PL(i, 0, t_0) = PT(i, 0, t_0)$$

=>

$$\forall_{t_1, t_2 \geq t_0; i \in \{1, \dots, n\}} PTSPT(i, 0, t_1) = PTSPT(i, 0, t_2)$$

(2.1.20)

Die unter (2.1.20) zusammengefaßte Bedingung für gleichbleibende Anteile der Totpopulationen an der Totgemeinschaft dürfte wegen der Vielzahl der in der Realität auf die Geburts- und Sterberaten von Population zu Population unterschiedlich einwirkenden Einflußfaktoren selten, wenn überhaupt, zu beobachten sein. Gleichbleibende Anteile stellen unter natürlichen Rahmenbedingungen wohl eher die Ausnahme als die Regel dar.

2.1.3 LOGISTISCHES POPULATIONSWACHSTUM

Beim Modell des Einfachen Geburts- und Todesprozesses wurde vorausgesetzt, daß die Geburts- und Sterberaten unabhängig von der Größe der Populationen sind. Begrenzt man den Lebensraum der betrachteten Populationen - bei den vorliegenden Beispielen könnte man sich zum Beispiel eine Fläche von zehn Quadratzentimetern als vorhandenen Lebensraum vorstellen - und betrachtet man die in Abbildung 16 für den Zeitraum von Anfang 1970 bis Ende 1980 dargestellte Entwicklung der Populationsgrößen für die lebenden Foraminiferen aus Beispiel 1, zeigt sich, daß bei ungehemmtem exponentiellem Wachstum sehr schnell Individuenzahlen erreicht werden, die für das vorhandene Nahrungsangebot zu groß sind. Bei unbegrenztem exponentiellem Populationswachstum erreicht die Gemeinschaft aus Beispiel 1 nach zehn Jahren eine Größe von mehr als 10000 Individuen.

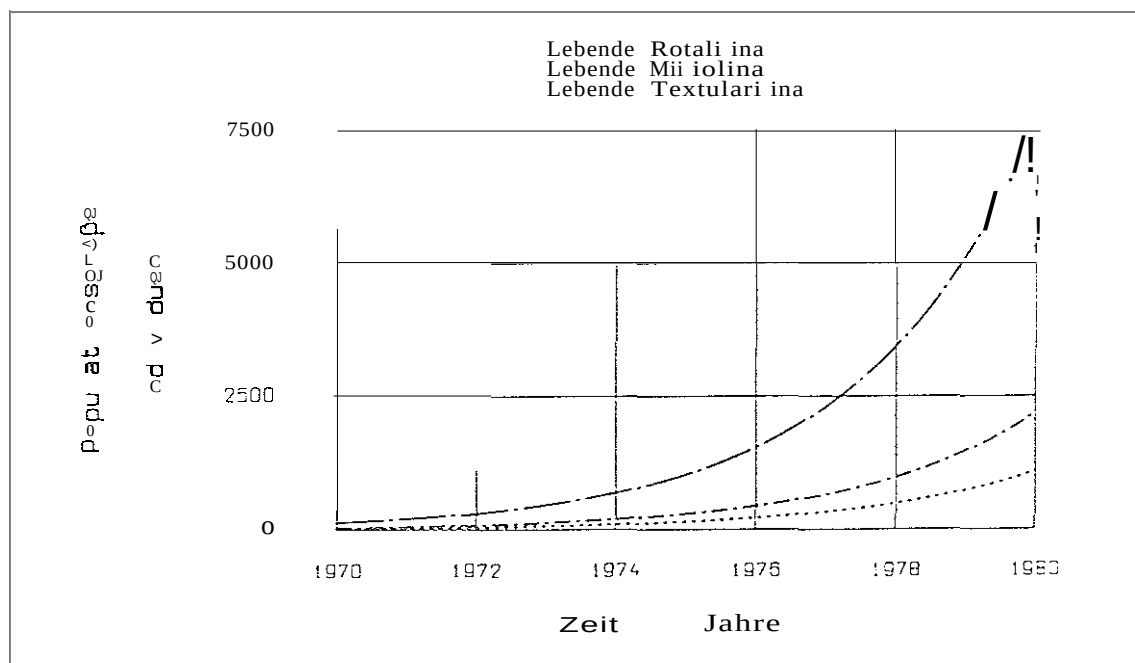


Abbildung 16. Langfristige Entwicklung der Populationen in Beispiel 1

In einem begrenzten Lebensraum mit begrenzten Ressourcen ist eine solche Entwicklung der Populationen (unbegrenztes exponentielles Wachstum) jedoch auf Dauer nicht möglich², d. h. für die Größen der Populationen und der Gemeinschaft existieren Obergrenzen, die im Modell abgebildet sein müssen. Das Wachstum einer Population wird durch die Größe der Population bestimmt und geht mit Annäherung der Populationsgröße an die Obergrenze gegen null.

Siehe auch Fußnote 21

Formalisiert lautet dieser Zusammenhang:

$$\frac{d \text{ PL}(i,o,t)}{dt} = \text{ PL}(i,o,t) \cdot W(\text{ PL}(i,o,t)) \quad (2.1.21)$$

Um **die Abnahme des Bevölkerungswachstums mit steigender Bevölkerungsgröße zu erreichen, muß gelten**

$$\frac{d W(\text{ PL}(i,o,t))}{d \text{ PL}(i,o,t)} \leq 0 \quad (2.1.22)$$

Die einfachste Annahme ist, daß $W(\text{ PL}(i,o,t))$ eine lineare Funktion ist:

$$W(\text{ PL}(i,o,t)) = W_1(i,o) - W_2(i,o) \cdot \text{ PL}(i,o,t) \quad (2.1.23)$$

mit

$$W_1(i,o) , W_2(i,o) \geq 0 \quad (2.1.24)$$

dann ergibt sich als Bevölkerungswachstum

$$\begin{aligned} & \frac{d \text{ PL}(i,o,t)}{dt} \\ &= \text{ PL}(i,o,t) \cdot [W_1(i,o) - W_2(i,o) \cdot \text{ PL}(i,o,t)] \end{aligned} \quad (2.1.25)$$

bekannt als Verhulst-Pearl'sche logistische Gleichung²⁷. Der Parameter $W_1(i,o)$ ist für das anfänglich exponentielle Wachstum verantwortlich; der logistische Parameter $W_2(i,o)$ bestimmt die langfristige Entwicklung der Population.

Die Größe der i -ten lebenden Population am Ort **mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t_1 berechnet sich bei gegebener Anfangspopulationsgröße $\text{ PL}(i,o,t_0)$ wie folgt:**

²⁷ Siehe zum Beispiel PIELOU (1969, Seite 19ff.) oder STUGREN (1978, Seite 240).

$$\mathbf{r}_i = \frac{1}{1 + e^{-W_1(i,o) - t_1}} \cdot \left(\frac{W_1(i,o)}{W_2(i,0)} - PL(i,o,t_0) \right) \mathbf{j}$$

(2.1.27)

mit der von der Populationsgröße abhängigen Geburtsrate

$$G(PL(i,o,t)) \approx G_1(i,o) + G_2(i,o) \cdot PL(i,o,t) \quad (2.1.28)$$

und der von der Populationsgröße abhängigen Sterberate

$$S(PL(i,o,t)) \approx S_1(i,o) + S_2(i,o) \cdot PL(i,o,t) \quad (2.1.29)$$

Bei der gewählten Umformulierung in (2.1.27) entspricht die Differenz $G_1(i,o) - S_1(i,o)$ dem Wert $W_1(i,o)$ der ersten Formulierung in (2.1.25) und die Summe $G_2(i,o) + S_2(i,o)$ dem Faktor $W_2(i,o)$. Die Größe der **Lebendpopulation zum Zeitpunkt t_1 kann nach Austausch der Werte $W_1(i,o)$ und $W_2(i,o)$ nach der oben angegebenen Formel (2.1.26) berechnet werden.**

Die Größe der i -ten Totpopulation an der Stelle mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t_1 wird nach folgender Formel berechnet:

$$\begin{aligned} PT(i,o,t_1) \\ = PT(i,o,t_0) \\ + \int_{t=t_0}^{t_1} [S_1(i,o) + S_2(i,o) \cdot PL(i,o,t) - G_1(i,o) - G_2(i,o) \cdot PL(i,o,t)] dt \end{aligned} \quad (2.1.30)$$

mit $PT(i,o,t_0)$ als Anzahl der toten Individuen der i -ten Population am Ort mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t_0 .

Nach einer gewissen Zeit nähert sich bei allen lebenden Populationen die Populationsgröße einem oberen Grenzwert²⁸. Das Wachstum der Populationen geht mit wachsendem t gegen null. Die Obergrenze $PL_{MAX}(i,o)$ für die i -te lebende Population² läßt sich nach Formel (2.1.31) berechnen:

Diese Grenzwerte lassen sich in der Natur immer finden: "Wie die anderen Eigenschaften der Population ist auch die Populationsdichte recht variabel. Doch ist die Schwankungsbreite durchaus nicht unbegrenzt. Es gibt untere und obere Grenzen für die Populationsgröße, die im Freiland beobachtet werden können und theoretisch über einen unbegrenzten Zeitraum bestehen können." (ODUM, 1983a, Seite 255)
Die Größe $PL_{MAX}(i,o)$ wird in der Literatur auch mit "Kapazität des Lebensraums" bezeichnet (siehe zum Beispiel HOFBAUER & SIGMUND, 1984, Seite 65).

$$PLMAX(i,o) = \lim_{t \rightarrow \infty} PL(i,o,t) = \frac{G1(i,o) - S1(i,o)}{G2(i,o) + S2(i,o)} \quad (2.1.31)$$

Für den Anteil der i-ten lebenden Population an der Lebendgemeinschaft ergibt sich nach einer gewissen Zeit entsprechend ein Grenzwert PLSPLEND(i,o), der sich nach Formel (2.1.32) berechnet:

$$PLSPLEND(i,o) = \frac{PLMAX(i,o)}{\sum_{k=1}^n PLMAX(k,o)} \quad (2.1.32)$$

D.h. die Anteile der Populationen an der lebenden Gemeinschaft nähern sich auf Dauer konstanten Werten.

Im Gegensatz zu den Lebendpopulationen sind die Größen der Totpopulationen nicht nach oben begrenzt. Hier ist jedoch eine Obergrenze für das Wachstum jeder Totpopulation gegeben. Bezeichnet man die Obergrenze des Wachstums der i-ten Totpopulation mit SMAX(i,o), erfolgt deren Berechnung nach Formel (2.1.33):

$$SMAX(i,o) = S1(i,o) + S2(i,o) \circ PLMAX(i,o) \quad (2.1.33)$$

Wenn sich für alle Populationen das Wachstum der Totpopulation einem konstanten Wert SMAX(i,o) nähert, konvergiert der Anteil der i-ten Totpopulation an der Summe aller toten Individuen ebenfalls gegen einen konstanten Wert, hier PTSrPEND(i,o) genannt. Die Berechnung erfolgt nach Formel (2.1.34):

PTSPTEND(i,o)

$$= \frac{S2(i,o) \cdot PLMAX(i,o)^2 + S1(i,o) \cdot PLMAX(i,o)}{\sum_{k=1}^n S2(k,o) \cdot PLMAX(k,o)^2 + S1(k,o) \cdot PLMAX(k,o)} \quad (2.1.34)$$

D.h. bei den Totpopulationen ist wie bei den Lebendpopulationen bei hinreichend langer Entwicklungsdauer der Populationen mit konstanten Anteilen zu rechnen.

Am Ende eines Prozesses, der nach dem logistischen Modell abläuft, steht **also für die Lebendpopulationen ein Gleichgewichtszustand mit stabilen** Populationsgrößen und gleichbleibenden Anteilen der Populationen an der Gemeinschaft. Bei den weiterhin anwachsenden Totpopulationen stellt sich ein Gleichgewicht in Bezug auf die Anteile der Totpopulationen an der Totgemeinschaft ein.

Beispiel 5

Für das Modell des logistischen Populationswachstums ohne gegenseitige Beeinflussung der Populationen steht Beispiel 5 mit den in Abbildung 17 auf Seite 49 dargestellten Modellparametern.

Die Größen der lebenden und toten Populationen zu Beginn der Simulation **Anfang 1970 entsprechen denen aus Beispiel 3. Die von der Populationsgröße unabhängigen Parameter bei Geburts- und Sterberaten (G1(i,o) und S1(i,o)) stimmen mit den Geburts- und Sterberaten aus Beispiel 3 überein.** Der von der Populationsgröße unabhängige Anteil der Wachstumsrate (G1(i,o) ~ S1(i,o)) ist bei allen drei Populationen gleich und liegt bei 0.4. Der von der Größe der Population abhängige Teil von Geburts- bzw. Sterberate (G2(i,o) bzw. S2(i,o)) wird entsprechend der jeweiligen Populationsgröße so gewählt, daß die **Anteile** der lebenden Populationen an der lebenden Gemeinschaft während der gesamten **Populationsentwicklung konstant bleiben: Für den von der Größe der Population abhängigen Parameter G2(i,o) wird bei den Textulariinen 0.002 eingesetzt, bei den Miliolinen 0.001 und bei den Rotaliinen 0.000286. Der Parameter S2(i,o) stimmt bei den drei Populationen mit dem Wert für G2(i,o) überein.**

Parameter	Textulariina	Miliolina	Rotaliina
Startwerte			
$PL(i,o,t_0)$	20	40	140
$PT(i,o,t_0)$	200	100	350
Geburtsraten			
$G1(i,o)$	0.9	2.4	1.9
$G2(i,o)$	0.002	0.001	0.000286
Sterberaten			
$S1(i,o)$	0.5	2.0	1.5
$S2(i,o)$	0.002	0.001	0.000286

Abbildung 17. Populationsparameter für Beispiels

Für die gewählte Parameterkombination ergeben sich als Obergrenzen für die Größe der Lebendpopulation bei den Textulariinen 100 Individuen, bei den Miliolinen 200 und bei den Rotaliinen 700 Individuen. Die Größe der Gemeinschaft aller lebenden Foraminiferen ist somit auf 1000 Individuen beschränkt.

Die Entwicklung der Zuwachsraten und des Wachstums der Lebendpopulationen ist am Beispiel der Textulariinenpopulation in Abbildung 18 beschrieben:

Zeit (Jahre)	Geburts- rate	Sterbe- rate	Wachst.- rate	Gebur- ten	Todes- fälle	Wachs- tum
	Anteil an der Lebendpopulation			Individuenzahl pro Jahr		
1970.0	0.86	0.54	0.32	17.2	10.8	6.4
1972.0	0.83	0.57	0.26	29.7	20.4	9.2
1974.0	0.79	0.61	0.18	43.7	33.8	9.9
1976.0	0.75	0.65	0.11	55.3	47.5	7.8
1978.0	0.73	0.67	0.06	62.6	57.8	4.8
1980.0	0.71	0.69	0.03	66.5	63.9	2.5

Abbildung 18. Zuwachsraten und Zuwachs der Textulariinen in Beispiel 5

Bei der Geburtsrate der Textulariinen ergibt sich in Beispiel 5 eine Abnahme von 0.86 auf 0.71 innerhalb des betrachteten Zehnjahreszeitraums

von 1970 bis 1980. Die Zahl der Geburten steigt von 17.2 Individuen pro Jahr zu Beginn des Zeithorizonts auf 66.5 Individuen im Jahre 1980.

Die Sterberate erfährt eine Zunahme von 0.54 zu Beginn des Jahres 1970 auf einen Wert von 0.69 zu Beginn des Jahres 1980. Entsprechend steigen die Sterbefälle von 10.8 pro Jahr zu Beginn auf 63.9 am Ende des Zeithorizonts.

Die aus Geburts- und Sterberate resultierende Wachstumsrate nimmt von 0.32 zu Beginn des Jahres 1970 auf einen Wert von 0.03 nach zehn Jahren ab. Die Entwicklung des Populationswachstums bei den Textulariinen beginnt mit einem Wert von 6.4 Individuen pro Jahr, steigert sich bis zu einem Wert von 9.9 Individuen pro Jahr zu Beginn des Jahres 1974 und geht mit zunehmender Populationsgröße auf 2.5 Individuen pro Jahr am Ende des Zeithorizonts zurück.

Wie das Beispiel der Textulariinenpopulation belegt, folgt auf ein zu Beginn zunehmendes absolutes Wachstum (Individuenzahl) eine gegen Ende drastische Abnahme des Wachstums. Wie der Vergleich von Geburts- und Sterberate zu Beginn des Jahres 1980 (0.71 gegen 0.69) zeigt, nähern sich Geburts- und Sterberaten einander an³⁰. Am Ende der Entwicklung steht ein **ausgeglichenes Verhältnis von Geburten und Todesfällen**. Die Populationsentwicklung erreicht einen Gleichgewichtszustand, und die Größe der Population bleibt auf einem konstanten Niveau.

Kommt man auf die ökologische Erklärung der Begrenzung des Populationswachstums zurück, kann das eingetretene Nullwachstum mit der Ressourcenverfügbarkeit erklärt werden: d.h. die für die Ernährung der Textulariinen notwendige nächsttiefere trophische Stufe in der Nahrungskette (zum Beispiel der Detritus einer bestimmten Algenart) erneuert sich im gleichen Maße wie sie von den Textulariinen verbraucht wird.

Die Entwicklung des Wachstums sämtlicher Lebendpopulationen für den Zeitraum bis 1990 ist im oberen Teil von Abbildung 19 auf Seite 51 dargestellt:

³⁰ Zu Beginn des Jahres 1990 liegt die Geburtsrate bei 0.70027 und die Sterberate bei 0.69973. Die Wachstumsrate für die Lebendpopulation liegt damit nur noch bei 0.00054. Zu diesem Zeitpunkt stehen 69.93 Geburten pro Jahr 69.88 Todesfälle gegenüber. Das Wachstum der Textulariinenpopulation liegt damit bei 0.05 Individuen pro Jahr.

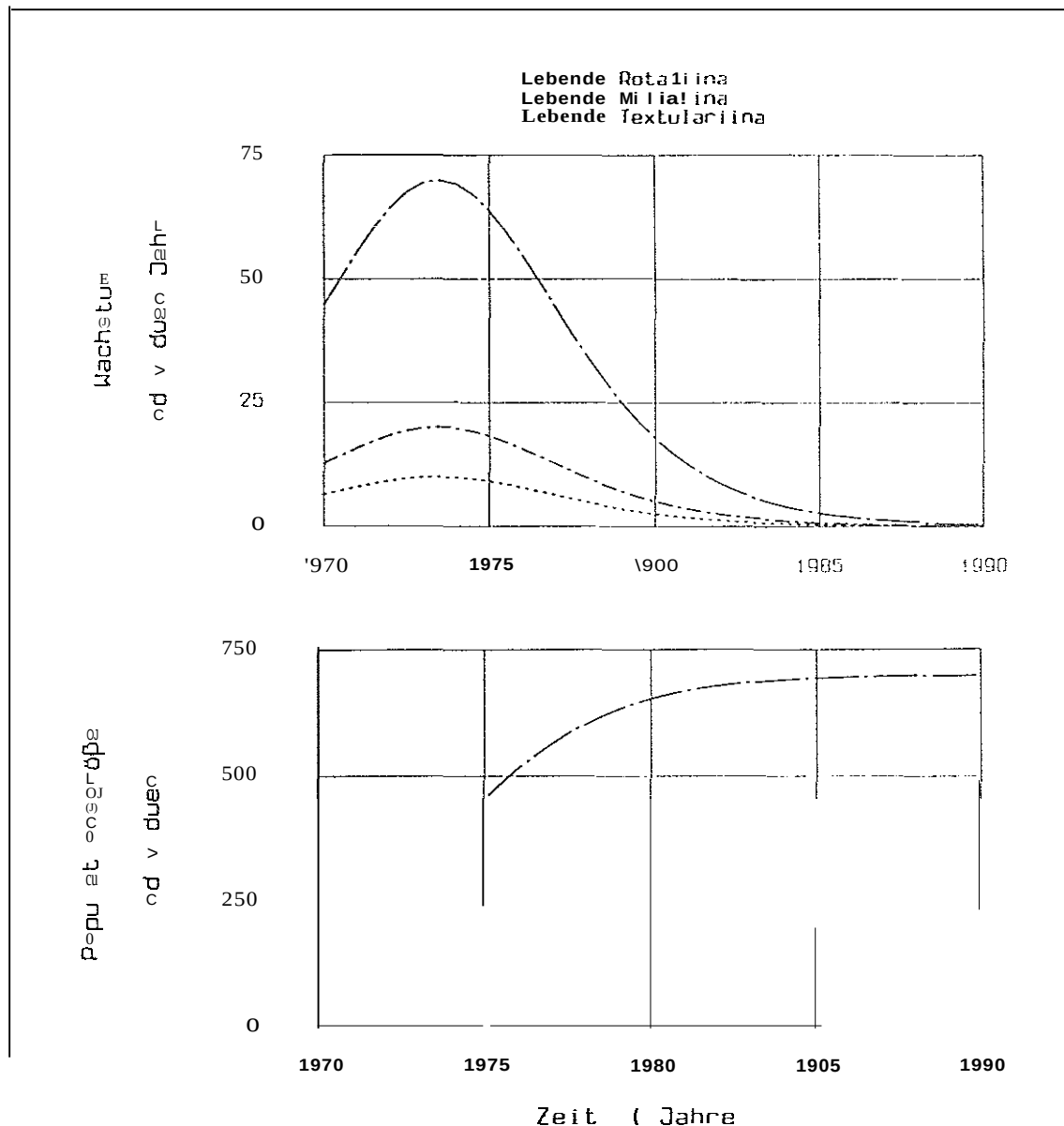


Abbildung 19. Populationswachstum und Zahl lebender Individuen in Beispiel 5

Bei allen drei Populationen erfolgt auf den zu Anfang steilen Anstieg des Populationswachstums ab etwa 1974 eine Abnahme des Wachstums. Am Ende des abgebildeten Zeithorizonts im Jahre 1990 findet praktisch kein Wachstum mehr statt.

Die Entwicklung der Lebendpopulationsgrößen mit der Annäherung an die Obergrenzen enthält die untere Hälfte von Abbildung 19.

Auf den anfänglich relativ steilen Anstieg der Individuenzahlen der drei Lebendpopulationen bis etwa 1975 folgt nach einer Übergangsphase bis etwa 1980 ein relativ flacher Kurvenverlauf, der etwa ab 1985 kaum noch eine Zunahme der Populationsgrößen erkennen läßt.

Die Entwicklung der Totpopulationen - sowohl absolut als auch relativ - zeigt die Tabelle in Abbildung 20:

Zeit	Textular.	Miliolina Totaliina/Textular.		Miliolina	Rotaliina	
Jahre	Anzahl toter Individuen			Anteil an der Totgem. (%)		
1970	200	100	350	30.8	15.4	53.8
1971	213	196	604	21.0	19.4	59.6
1972	230	325	947	15.3	21.7	63.0
1973	254	494	1395	11.9	23.0	65.1
1974	284	705	1959	9.6	23.9	66.4
1975	322	961	2642	8.2	24.5	67.3
1980	594	2734	7416	5.5	25.4	69.0
1985	931	4861	13165	4.9	25.6	69.4
1990	1279	7051	19087	4.7	25.7	69.6

Abbildung 20. Entwicklung der Totpopulationen in Beispiels

Bei der Individuenzahl für die Totpopulationen zeigen sich beträchtliche Zunahmen. Im Jahre 1990 enthalten alle Totpopulationen zusammen bereits mehr als 27000 Individuen.

Die Entwicklung der Individuenzahl in den Totpopulationen stellt **Abbildung 21 auf Seite 53 in Ergänzung zur Tabelle graphisch dar.**

In der graphischen Darstellung der Entwicklung der Totpopulationen wird der Übergang vom exponentiellen Wachstum zu Beginn zu einem linearen Kurvenverlauf gegen Ende des Zeithorizonts deutlich. Ab etwa 1980 ist der Verlauf der Kurven nahezu linear. Anhand der Individuenzahlen der Totpopulationen zu Beginn der Jahre 1985 und 1990 (siehe Abbildung 20) läßt sich für die Textulariinen der jährliche Zuwachs auf 70 Individuen schätzen; bei den Miliolinen ergibt sich ein jährlicher Zuwachs von 438 Individuen, und bei den Rotaliinen wächst die Totpopulation um 1184 Individuen pro Jahr.

Wie die Entwicklung der relativen Größen der Totpopulationen (siehe Abbildung 20) zeigt, nähern sich die Anteile der Totpopulationen an der Totgemeinschaft den Grenzwerten, die sich aus einer Berechnung nach Formel (2.1.34) ergeben. Für die Textulariinen liegt der Grenzwert bei 4.12 Prozent, bei den Miliolinen bei 25.88 Prozent und bei den Rotaliinen bei 70 Prozent.

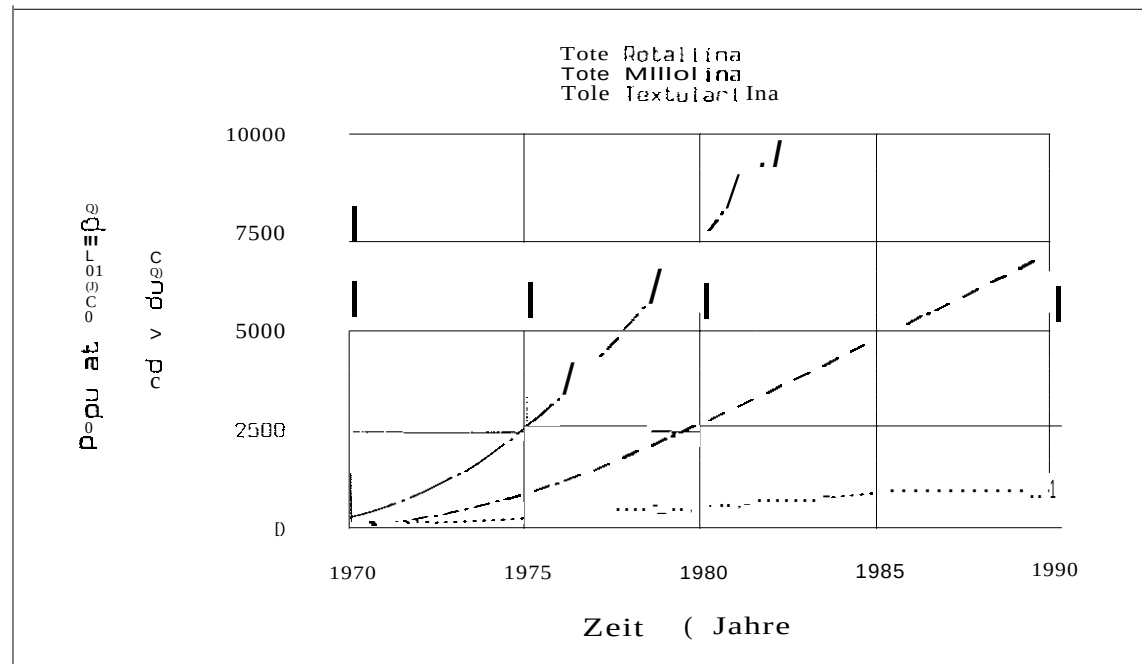


Abbildung 21. Tote Individuen in Beispiel 5

Beispiel 5 und die vorangegangenen Erörterungen zu den Grenzwerten beim Modell des logistischen Populationswachstums zeigen:

- Die relativen Populationsgrößen streben sowohl bei den Lebend- als auch bei den Totpopulationen auf Dauer gegen konstante Werte.
- Gleichheit der Anteile von Lebend- und Totpopulationen ist jedoch nur als Ausnahmeentwicklung zu erwarten.
- Eine Übertragung der Ergebnisse aus den Untersuchungen an lebenden Organismen auf Totgemeinschaften ist auch beim Modell des logistischen Wachstums nicht möglich.

2.1.4 LOGISTISCHES WACHSTUM MIT ZYKLISCHER SCHWANKUNG

Die aus der Literatur bekannten jahreszeitlichen Schwankungen der Populationsgrößen³¹ lassen sich mit den bisher vorgestellten Typen von populationsdynamischen Modellen nicht beschreiben. Um die von den jahreszeitlichen Schwankungen der Umweltbedingungen abhängigen Zyklizitäten in der Populationsdynamik abbilden zu können, werden im folgenden Modell die aus den Gleichungen (2.1.27) bis (2.1.30) bekannten Charakteristika für Geburts- und Sterberate (G_1 , G_2 , S_1 und S_2) jahreszeitlich variiert. Der von t abhängige Parameter $G_1(i,o,t)$ wird berechnet aus den Größen "maximales G_1 " ($G_{1MAX}(i,o)$), "Anteil der zyklischen Komponente an G_1 " ($G_{IAZK}(i,o)$; für G_{IAZK} gilt: $0 \leq G_{IAZK}(i,o) \leq 1$), "Zeitpunkt für maximales G_1 " ($G_{1ZPM}(i,o)$; angegeben in Jahren, $0.0 = 1. \text{ Januar}$, $0.5 = 1. \text{ Juli}$), "Zyklusdauer für G_1 " ($G_{1ZD}(i,o)$; angegeben in Jahren) und "Exponent zur Variierung der zyklischen Komponente von G_1 " ($G_{1EXP}(i,o)$; für G_{1EXP} soll gelten: $G_{1EXP}(i,o) \geq 0$) :³²

³¹ LUTZE (1968) beschreibt in Abbildung 18 auf der rechten Seite den Jahresgang der Siedlungsdichte von *Cribononium articulatum*. (Um die Einflüsse des fleckenhaften Auftretens von Foraminiferen auszugleichen berechnet LUTZE Mittelwerte für ein Probenetz mit 32 Proben.) Das Ausmaß der jahreszeitlichen Schwankungen bei der Lebendpopulation wird im Jahre 1965 besonders deutlich: Weniger als 50 lebenden Individuen im April stehen mehr als 500 im November gegenüber, d.h. die Siedlungsdichte verzehnfacht sich innerhalb weniger Monate. Im April 1966 liegt die Besiedlungsdichte wieder unter 50 Individuen. Ähnliche Ausmaße für die Schwankung der Besiedlungsdichte beschreibt BOLTOVSKOY (1964) für *Elphidium macellum*.

³² Die mit den im folgenden Text aufgeführten Formeln darstellbaren Modelle decken lediglich die Darstellung einer Reihe von möglichen Populationsentwicklungen ab, d.h. die Formeln erlauben ein "Nachzeichnen" von einigen aus der Natur bekannten Schwankungen der Populationsgrößen. Die Komplexität des Übergangs von dieser Art von Modell zu einem Kausalmodell und die damit verbundenen Schwierigkeiten deutet ein Zitat aus ODUM (1983a, Seite 298f.) an:
 "Der hinter dem Auf und Ab der Populationsgröße stehende Mechanismus bildet ein faszinierendes und erst teilweise gelöstes Problem in der Ökologie. Wie in dem vorangehenden Absatz ausgeführt wurde, können Fluktuationen logischerweise aus Veränderungen in der äußeren physikalischen Umwelt hervorgehen, wie z. B. aus klimatischen Veränderungen. Wir würden solche Fluktuationen ihrem Wesen nach als äußerlich bezeichnen, weil sie durch Faktoren außerhalb der Population oder der Gemeinschaft verursacht wurden. Andererseits ist es auch einleuchtend, daß deutliche Fluktuationen das Ergebnis innerer Faktoren sein können, d.h. von Ereignissen innerhalb der Gemeinschaft, wie Räuberei, Krankheit und vom angeborenen Typ der Wachstumsform. Oft ist es schwierig, quantitativ zwischen diesen beiden Formen zu unterscheiden. Manchmal können wir nur feststellen, daß gewisse definierte Fluktuations- oder Oszillationstypen für bestimmte Populationen in bestimmten Gegenden charakteristisch sind, ohne daß wir in der Lage wären, die Gründe hierfür anzugeben. Da sich die Populationen, wie in früheren Kapiteln schon betont wurde, bei Störung durch physikalische Faktoren verändern und diese kompensieren, können wir das folgende grundsätzliche Prinzip nochmals bekräftigen: Je höher organisiert und je reifer die Gemeinschaft und je stabiler die Umwelt ist, um so geringer wird die Amplitude der Fluktuationen in der Populationsdichte mit der Zeit sein.."

$G1(i,o,t)$

$$\begin{aligned}
 & G1HAX(i,o) \cdot [1 - G1AZK(i,o)] \\
 & + GU1AX(i,o) \cdot G1AZK(i,o) \\
 & \cdot \left[\sin \left[\frac{t - G1ZPH(i,o)}{G1ZD(i,o)} \cdot \frac{\pi}{2} \right] \cdot 2 + \frac{1}{2} \right] \cdot G1EXP(i,o)
 \end{aligned}$$

(2.1.35)

Analog werden die Parameter $G2(i,o,t)$, $S1(i,o,t)$ und $S2(i,o,t)$ berechnet. **Die so berechneten Parameter für Geburts- und Sterberaten lassen sich in Gleichung (2.1.27) für die Berechnung des Populationswachstums einsetzen.**

Die Berechnung der Lebendpopulationsgrößen $PL(i,o,t)$ ist im Fall des logistischen Wachstums mit zyklischer Schwankung analytisch nicht mehr zu bewältigen. Die Ermittlung der erforderlichen Werte muß mit Hilfe eines **numerischen Verfahrens**³³ **erfolgen.**

Die Totpopulationsgrößen berechnen sich durch Einsetzen der nach Gleichung (2.1.35) berechneten Parameter für Geburts- und Sterberaten in Formel (2.1.30).

Beispiel 6

Für den Aufbau des sechsten Beispiels werden die Startwerte für die Populationsgrößen aus dem fünften Beispiel übernommen; d.h. überhöhte Anteile der Textulariinen an der Totgemeinschaft zu Beginn der Entwicklung.

Die Zyklusdauern für die unterschiedlichen Populationsparameter ($G1ZD$, $G2ZD$, $S1ZD$ und $S2ZD$) werden, für alle Populationen gleich, auf ein Jahr festgelegt. Das heißt: Die Zyklen hängen nur von den jahreszeitlichen

³³ Die Berechnung der Populationsentwicklungen erfolgt für sämtliche betrachteten Hodelle mit demselben Algorithmus (mit dem Praediktor-Korrektor-Verfahren nach HEUN; eine detaillierte Beschreibung befindet sich in JORDAN-ENGELN & REUTIER, 1973, Seite 296 ff.).

Schwankungen im Lebensraum ab. Länger- oder kürzerfristige Zyklen¹⁴ werden **nicht mit einbezogen**.

Die höchsten Geburtsraten, die im Laufe eines Jahres erreicht werden, (GIMAX für den von der Populationsgröße unabhängigen Parameter und G2MAX für den von der Populationsgröße abhängigen Anteil) entsprechen den Geburtsraten (G1 und G2) aus Beispiel 5.

Entsprechend wurden die Parameter für die maximalen Sterberaten der drei Populationen aus Beispiel 5 übernommen (SIMAX und S2MAX).

Der Anteil der zyklischen Komponente bei der Ermittlung der Geburts- und Sterberaten (GIAZK, G2AZK, SlAZK und S2AZK) ist überall gleich eins. D. h. sowohl die Geburts- als auch die Sterberaten gehen einmal im Jahr auf null zurück.

Der Zeitpunkt für die maximale Geburtsrate - durch GIZPM und G2ZPM festgelegt - soll bei den Textulariinen bei 0.5, also Anfang Juli, liegen; für die Miliolinen wurde 0.7 (Mitte September) festgelegt und für die Rotaliinen zum Kontrast mit 0.3 (Mitte März) ein sehr früher Zeitpunkt im Jahr. Der Zeitpunkt für die maximale Sterberate - determiniert durch **die Parameter SlZPM und S2ZPM - wurde bei allen Populationen gleich auf den Jahresanfang (0.0) gelegt.**

Der Exponent für die zyklischen Komponenten - G1EXP, G2EXP, SlEXP und S2EXP - liegt bei den Textulariinen und Miliolinen bei eins, bei den **Rotaliinen bei zwei. Die Maxima bei Geburts- und Sterberaten treten also bei den Textulariinen und Miliolinen abrupter auf als bei den Rotaliinen.**

Alle Parameter für Beispiel 6 faßt Abbildung 22 auf Seite 57 zusammen:

¹⁴ ODUM (1983a, Seite 300f.) schreibt über solche nicht von den Jahreszeiten abhängigen Zyklen: **HInteressant und nur teilweise verständlich sind jene Dichteveränderungen, die nicht mit jahreszeitlichen oder offensichtlichen jährlichen Veränderungen zusammenhängen, sondern aus regelmäßigen Oszillationen oder Zyklen der Abundanz mit Spitzen- und Tiefstwerten nach jeweils einigen Jahren bestehen und mit solcher Regelmäßigkeit auftreten, daß die zu erwartende Populationsgröße vorhergesagt werden kann. Die bekanntesten Fälle betreffen Säugetiere, Vögel, Insekten, Fische und die Samenproduktion von nordischen Pflanzen. Unter den Säugetieren zeigen die am besten untersuchten Beispiele entweder eine neun- bis zehnjährige oder drei- bis vierjährige Periodizität.** ¹¹

Inwieweit die Betrachtung längerfristiger Zyklen bei Foraminiferen sinnvoll ist, läßt sich schlecht abschätzen. Die Hinweise aus der Literatur weisen jedoch auf längerfristige Zyklen hin. Die von LUTZE (1968, Abb. 16) dargestellte Entwicklung der Gesamt-Siedlungsdichte von *Cribononion articulatum* deutet zum Beispiel einen zweijährigen Zyklus mit einer großen Populationsdichte im Jahre 1965, einer kleinen Dichte 1966 und einer wiederum großen Dichte Mitte 1967 an. Für belastbare Aussagen reichen jedoch die Ergebnisse der bei LUTZE abgebildeten zweieinhalbjährigen Beobachtungsreihe nicht aus.

Auf der anderen Seite sind Literaturbeispiele vorhanden (siehe zum Beispiel MURRAY, 1967, Seite 66), die eine überragende Bedeutung der jahreszeitlichen Schwankungen der Populationsgröße verdeutlichen.

Parameter	Textulariina	Miliolina	Rotaliina
Startwerte			
PL(i,o,tO)	20	40	140
PT(i,o,tO)	200	100	350
Geburtsraten			
G1ZD (i,o)	1.0	1.0	1.0
G1MAX(i,0)	0.9	2.4	1.9
G1AZK(i,0)	1.0	1.0	1.0
G1ZPM(i,0)	0.5	0.7	0.3
G1EXP(i,0)	2.0	2.0	1.0
G2ZD (i,o)	1.0	1.0	1.0
G2MAX(i,0)	0.002	0.001	0.000286
G2AZK(i,0)	1.0	1.0	1.0
G2ZPM(i,0)	0.5	0.7	0.3
G1EXP(i,0)	2.0	2.0	1.0
Sterberaten			
S1ZD (i,o)	1.0	1.0	1.0
S1MAXU,o)	0.5	2.0	1.5
S1AZK(i,o)	1.0	1.0	1.0
S1ZPM(i,o)	0.0	0.0	0.0
S1EXP(i,0)	2.0	2.0	1.0
S2ZD (i,o)	1.0	1.0	1.0
S2MAX(i,0)	0.002	0.001	0.000286
S2AZK(i,0)	1.0	1.0	1.0
S2ZPM(i,0)	0.0	0.0	0.0
S1EXPU,0)	2.0	2.0	1.0

Abbildung 22. Populationsparameter für Beispiel 6

Die Entwicklung von Geburts- und Sterberate und die daraus resultierenden Geburten, Todesfälle und das Wachstum der Population soll am Beispiel der Miliolinenpopulationll'erörtert werden:

Zeit (Jahre)	Geburts- rate	Sterbe- rate	Wachst.- rate	Gebur- ten	Todes- fälle	Wachs- turn
	Anteil an der Lebendpopulation			Individuenzahl pro Jahr		
1970.0	0.26	2.04	-1.78	10	82	-71
1970.1	0.02	1.63	-1.62	1	55	-60
1970.2	0.00	0.84	-0.84	0	25	-25
1970.3	0.03	0.22	-0.20	1	6	-6
1970.4	0.30	0.02	0.29	9	0	-8
1970.5	1.05	0.00	1.05	32	0	32
1970.6	1.97	0.02	1.95	69	1	68
1970.7	2.36	0.26	2.09	102	11	91
1970.8	1.89	0.91	0.97	96	47	50
1970.9	0.97	1.71	-0.74	50	88	-38
1971.0	0.26	2.04	-1.78	12	92	-80

Abbildung 23. Zuwachsraten und Zuwachs der Miliolinen in Beispiel 6

Für die Geburtsrate findet man den kleinsten Wert im März (1970.2). Zu diesem Zeitpunkt liegt die Zahl der Geburten entsprechend bei null. Der Maximalwert für die Geburtsrate wird Mitte September (1970.7) mit 2.36 erreicht. Die Zahl der Geburten liegt zu diesem Zeitpunkt bei 102 Individuen pro Jahr. Auf den September 1970 entfallen damit hochgerechnet etwa 8.5 Geburten³⁵.

Die Sterberate erreicht mit einem Wert von 2.04 zum Jahreswechsel (1970.0 und 1971.0) ihr Maximum. Diesem Wert entsprechen auf ein Jahr hochgerechnet 82 Todesfälle zum Jahreswechsel 69/70 und 92 Todesfälle am Jahreswechsel 70/71. Auf einen Monat hochgerechnet sind das etwa sieben bzw. acht Todesfälle. Die niedrigste Sterberate mit 0.0 - also keine Todesfälle - wird Anfang Juli verzeichnet.

Die aus Geburts- und Sterberate berechnete Wachstumsrate liegt zum Jahreswechsel mit -1.78 am niedrigsten. Dem entspricht ein Rückgang der Populationsgröße um 71 Individuen pro Jahr oder etwa 6 Miliolinen im Monat. Betrachtet man die Entwicklung des Wachstums der **Miliolinenpopulation im Verlauf des Jahres 1970, sieht man einen relativ steilen Anstieg von 1970.1 bis 1970.3, dem ein sehr geringer Anstieg von 1970.3 bis 1970.4 folgt. Bis 1970.7 erfolgt ein zweiter steiler Anstieg bis auf ein Wachstum von 91 Miliolinen pro Jahr (etwa 7.6 Miliolinen pro Monat), auf den die Abnahme des Wachstums auf den Minimalwert zum Jahresende folgt.**

Einen Überblick über das Wachstum der drei Lebendpopulationen im Zeitraum von Januar 1970 bis Dezember 1971 gibt Abbildung 24 auf Seite 59:

³⁵ Der angegebene Wert ist ohne Berücksichtigung der Nichtlinearität der Entwicklung der Geburtsrate aus dem Zuwachs (Individuen pro Jahr) für 1970.7 berechnet als: $102/12 = 8.5$ Individuen pro Monat.

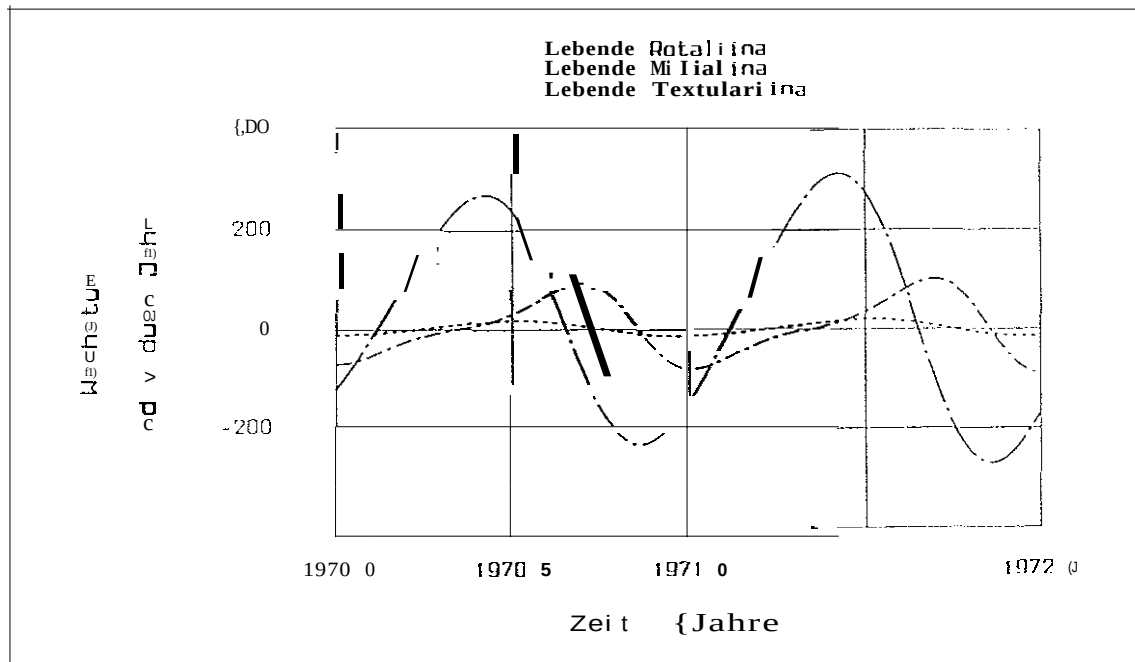


Abbildung 24. Populationswachstum in Beispiel 6

Neben dem erwartungsgemäß klein ausfallenden Wachstum der Textulariinenpopulation und der schon beschriebenen Entwicklung bei den Miliolinen ist die Entwicklung des Wachstums der Rotaliinenpopulation dargestellt. Hier ist - bedingt durch das Wechselspiel von Geburts- und Sterberate - der Zeitpunkt des größten Populationswachstums nicht, wie aufgrund der Eingabe für den Zeitpunkt der maximalen Geburtsrate (0.3) hätte vermutet werden können, **Mitte März, sondern, durch den Einfluß der Sterberate bedingt, erst Ende Mai** (1970.42 mit 271 Individuen pro Jahr und 1971.42 mit 313 Individuen pro Jahr). In Umgekehrter Richtung weicht das minimale **Populationswachstum vom Zeitpunkt der maximalen Sterberate zum Jahreswechsel** ab: Das kleinste Wachstum wird Mitte November registriert mit einer Abnahme der Populationsgröße um 232 bzw. 270 Individuen pro Jahr für 1970 bzw. 1971.

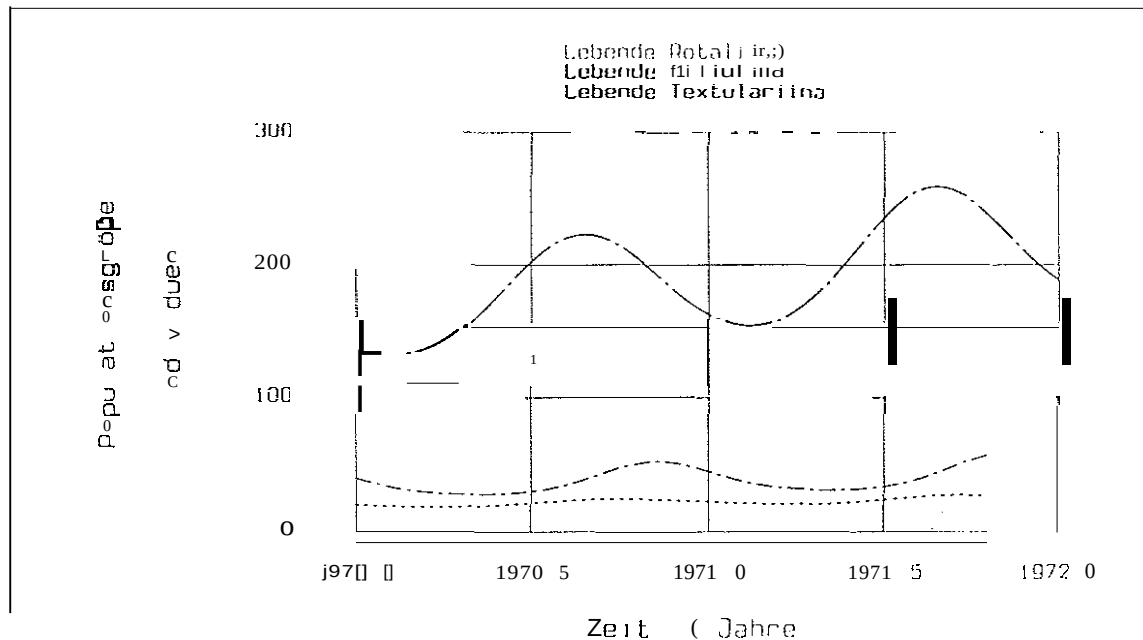


Abbildung 25. Populationsgrößen in Beispiel 6

Die Populationsgrößen für die Jahre 1970 und 1971 ist in Abbildung 25 dargestellt.

Aufgrund des relativ zu den anderen Populationen kleinen absoluten Wachstums ist die Zunahme der Größe der Textulariinenpopulation entsprechend der gewählten Anfangsgröße geringfügig. Die Minimalgrößen werden Mitte März (1970.2 und 1971.2) mit 18.5 bzw. 20.8 lebenden Individuen erreicht. Die Maxima werden Anfang Oktober (1970.8 und 1971.8) mit 24.5 bzw. 27.5 Individuen registriert.

Bedingt durch die größere Geburtsrate ($G1MAX = 2.4$) fallen bei gleichem zyklischem Anteil und gleichem Exponenten für die zyklische Komponente die jahreszeitlichen Schwankungen der Populationsgröße bei den Miliolinen deutlicher aus als bei den Textulariinen ($G1MAX = 0.9$). Die Minima mit 28 und 31.5 Individuen werden Anfang Mai festgestellt. Die Maxima mit 52.5 und 59 Individuen werden Mitte November angetroffen. Im Gegensatz zur geringen Schwankungsbreite bei den Textulariinen verdoppelt sich die Individuenzahl der Miliolinenpopulation innerhalb eines Zyklus und geht danach wieder auf etwa die Hälfte der erreichten Größe zurück.

Die Minima der Populationsgröße der Rotaliinenpopulation liegen im Februar (1970.1 bzw. 1971.1) mit 133 und 154 lebenden Individuen. Gegen Ende August (1970.66 und 1971.66) wird mit 223 bzw. 258 lebenden Individuen die größte Lebendpopulation angetroffen. Die Schwankung ist in Relation zur Populationsgröße also kleiner als bei den Miliolinen.

Die wesentlichen Aussagen zur Entwicklung der Individuenzahlen der Lebendpopulationen im Verlauf des Jahres sind in der Zusammenstellung in Abbildung 26 auf Seite 61 enthalten:

Population	Minimum	Maximum
Textulariina	Mitte März	Anfang Oktober
Miliolina	Anfang Mai	Mitte November
Rotaliina	Anfang Februar	Mitte August

Abbildung 26. Minima und Maxima der Populationsgrößen in Beispiel 6

Die Entwicklung der Anteile der Lebendpopulationen an der Lebendgemeinschaft in den Jahren 1970 und 1971 stellt Abbildung 27 dar. Geringen **Schwankungen des Anteils der Textulariinen stehen deutliche Veränderungen** des Anteils der Miliolinen und Rotaliinen gegenüber.

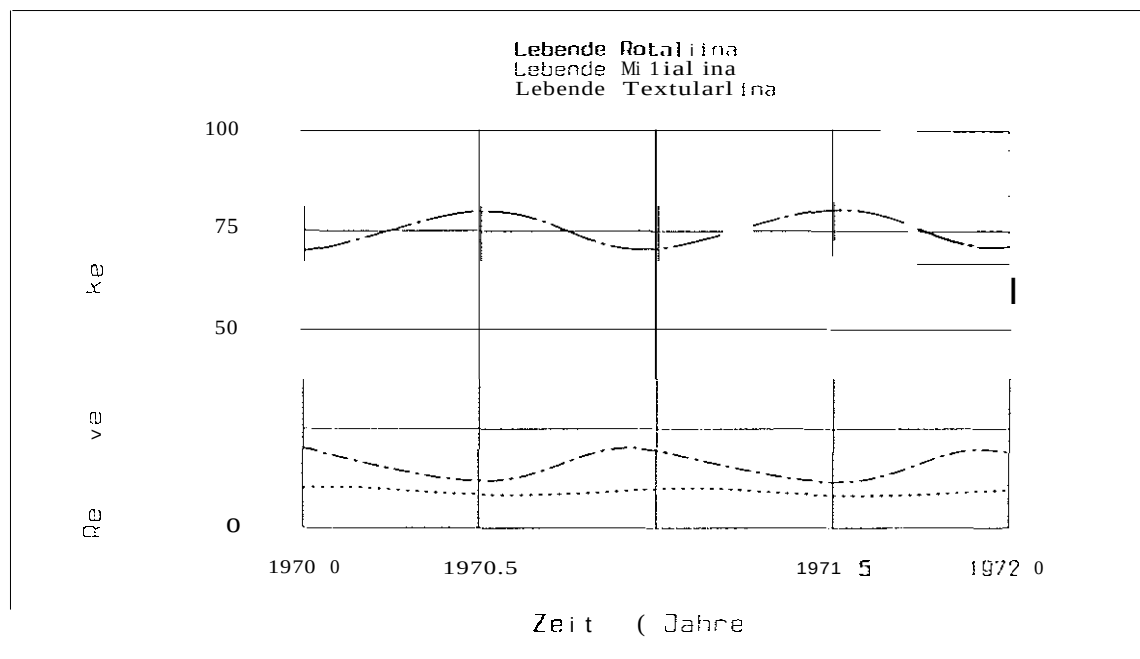


Abbildung 27. Relative Lebendpopulationsgrößen in Beispiel 6

Der Anteil der Textulariinen schwankt zwischen acht und zehn Prozent mit Maxima Anfang Februar und Minima Anfang August.

Der Anteil der Miliolinen schwankt zwischen zwölf und 20 Prozent mit Minima in der Jahresmitte (Juni/Juli) und Maxima Anfang Dezember.

Der Anteil der Rotaliinen an der Lebendgemeinschaft schwankt zwischen 70 und 80 Prozent mit Maxima Anfang Juli und Minima Anfang Dezember.

Die wesentlichen Aussagen zur Entwicklung des Anteils der Populationen an der Lebendgemeinschaft im Verlauf des Jahres sind in Abbildung 28 **zusammengestellt:**

Population	Minimum	Maximum
Textulariina	Anfang August	Anfang Februar
Miliolina	Juni / Juli	Anfang Dezember
Rotaliina	Anfang Dezember	Anfang Juli

Abbildung 28. Minima und Maxima der Anteile der Lebendpopulationen in Beispiel 6

Die Anteile der Lebendpopulationen und ihre Verteilung im Verlauf des Jahres bleiben, wie ein Blick auf die in Abbildung 29 dargestellte Tabelle **für das Jahr 1989 zeigt, beim gewählten Modell erhalten.**

Zeit	Textular.	Miliolina	Totaliina	Textular.	Miliolina	Rotaliina
Jahre	Individuenzahl			Anteil an der Leb. -G. (%)		
1989.0	81	164	595	9.6	19.6	70.8
1989.1	76	136	554	9.9	17.7	72.3
1989.2	73	119	560	9.7	15.9	74.4
1989.3	74	113	611	9.2	14.2	76.6
1989.4	77	114	697	8.7	12.8	78.5
1989.5	83	121	791	8.3	12.2	79.5
1989.6	88	140	853	8.2	13.0	78.9
1989.7	92	171	848	8.3	15.4	76.3
1989.8	92	198	779	8.6	18.5	72.9
1989.9	88	197	684	9.1	20.3	70.6
1990.0	83	169	603	9.7	19.7	70.6

Abbildung 29. Entwicklung der Lebendpopulationen in Beispiel 6

Anders sieht die Entwicklung der Anteile der Totpopulationen an der Totgemeinschaft aus (siehe Abbildung 30 auf Seite 63). Hier stellen sich mit **wachsender Individuenzahl und Verdrängung des Einflusses der Startwerte** konstante Anteile ein. Die jahreszeitlich bedingten Schwankungen werden durch den integrierenden Effekt des langen Zeitraums ausgeglichen. Der Anteil der Textulariinen liegt zu Beginn des Jahres 1990 bei 4.5 Prozent, der Anteil der Miliolinen bei 17.7 und der der Rotaliinen bei 77.7 Prozent. Die jährlichen Schwankungen liegen unter 0.3 Prozent.

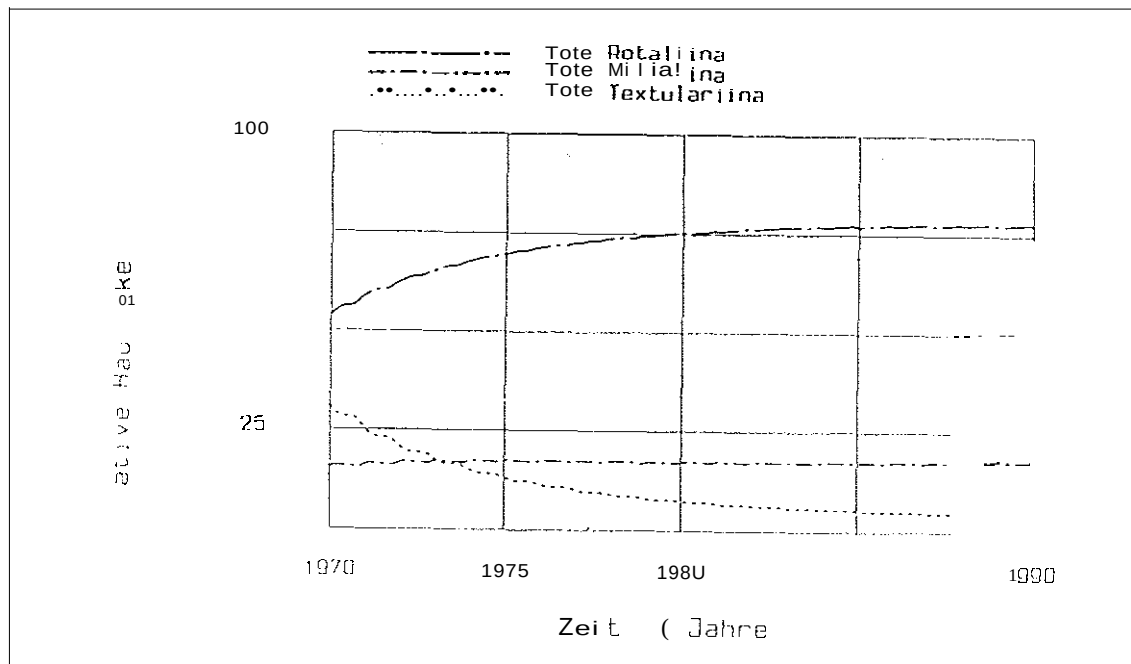


Abbildung 30. Relative Totpopulationsgrößen in Beispiel 6

Zusammenfassend kann zu Beispiel 6 und zu zyklischen Entwicklungen allgemein gesagt werden:

- Sowohl zu den absoluten als auch zu den relativen Lebendpopulationsgrößen können sinnvolle Aussagen und Beziehungen zum Environment nur dann hergestellt werden, wenn kontinuierliche ganzjährige Beobachtungen gemacht werden. Bei Stichprobenuntersuchungen und Vergleichen von Gebieten mit unterschiedlicher Umgebung und dadurch bedingter unterschiedlicher Populationsentwicklung muß zumindest der Beobachtungszeitpunkt übereinstimmen.
- Bei Totpopulationen von Gemeinschaften, die sich über lange Zeit kontinuierlich nach einem Beispiel 6 ähnlichen Modell entwickeln konnten, sind bei den Totpopulationen geringe jahreszeitliche Schwankungen und geringe Einflüsse der anfänglichen Besiedlungsdichten auf die relative Populationsgröße zu erwarten.

Die Wahrscheinlichkeit, gleiche Anteile einer Population an der Lebend- und an der Totgemeinschaft zu finden, ist jedoch bei einer Populationsentwicklung nach einem zyklischen Modell äußerst gering.

2.1.5 EINFACHES LOGISTISCHES KONKURRENZMODELL

Während sich bei den in den Abschnitten 2.1.3 und 2.1.4 beschriebenen Modellen die verschiedenen Populationen die vorhandenen Ressourcen nicht teilen müssen - d. h. die Populationen und ihre Geburts- und Sterberaten sind voneinander unabhängig und werden nicht von der Größe der Summe der Populationen (Gemeinschaft) beeinflusst -, ist ein anderes Modell vorstellbar, bei dem die Wachstumsraten der Populationen von der Größe der Gemeinschaft abhängen. Dieses Modell soll unter dem Begriff "Konkurrenz bei logistischem Wachstum" beschrieben werden.³⁶ Eine zweite adäquate Bezeichnung kann lauten "Abhängigkeit bei logistischem Wachstum".

Das Wachstum der i-ten Lebendpopulation soll bei diesem Modell durch Gleichung (2.1.36) beschrieben werden:

$$\frac{d \text{ PL}(i,o,t)}{dt} = \text{ PL}(i,o,t) \cdot [[\text{G1}(i,o) - \text{S1}(i,o)] - [\text{G2}(i,o) + \text{S2}(i,o)] \cdot \sum_{k=1}^n \text{ PL}(k,o,t)]$$

(2.1.36)

Während bei dem ersten Fall logistischen Populationswachstums voneinander unabhängiger Populationen die analytische Bestimmung der lebenden und toten Populationsgrößen durchführbar ist, wird im vorliegenden komplexeren Fall auf numerische Verfahren zur Bestimmung der Populationsgrößen zurückgegriffen³⁷.

Die Größe der i-ten Totpopulation an der Stelle mit dem Ortsindex ^o zum Zeitpunkt t1 verhält sich im Falle der Abhängigkeit der Sterberaten von der Summe der Lebendpopulationen gemäß Formel (2.1.37) :

³⁶ Folgt man der Nomenklatur von HOFBAUER & SIGMUND (1984, Seite 63), so lassen sich alle bisher beschriebenen Relationen zwischen den Populationen einzig unter dem Begriff Konkurrenz zusammenfassen, da die Alternativbeziehungen Symbiose und Wirt-Parasit-System für die beschriebenen Populationen nicht in Frage kommen. Im Grunde handelt es sich bei den in den Unterkapiteln 2.1.3 und 2.1.4 beschriebenen Modellen um Spezialfälle der bei HOFBAUER & SIGMUND (Seite 99) beschriebenen "höherdimensionalen linearen Modelle": "Populationen greifen auf π unterschiedliche Ressourcen zurück; Überschneidungen treten nicht auf."

³⁷ Vgl. Fußnote ³³

$$PTCi,o,t_l)$$

$$PT(i,o,t_0)$$

$$+ \int_{t=t_0}^{t_l} [S1(i,o) + S2(i,o) \cdot \sum_{k=1}^n PL(k,o,t)] \cdot PL(i,o,t) \, dt$$

(2.1.37)

mit $PT(i,o,t_0)$ als Anzahl der toten Individuen der i -ten Population am Ort mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t_0 .

Beispiel 7

Der folgende Spezialfall beschreibt die Entwicklung aus Beispiel 5 (ohne Konkurrenz) mit dem Modell des logistischen Wachstums bei Konkurrenz der Populationen. Die dazu erforderlichen Parameter sind in Abbildung 31 aufgeführt:

Parameter	Textulariina	Miliolina	Rotaliina
Startwerte			
$PL(i,o,t_0)$	20	40	140
$PT(i,o,t_0)$	200	100	350
Geburtsraten			
$G1(i,o)$	0.9	2.4	1.9
$G2(i,o)$	0.0002	0.0002	0.0002
Sterberaten			
$S1(i,o)$	0.5	2.0	1.5
$S2(i,o)$	0.0002	0.0002	0.0002

Abbildung 31. Populationsparameter für Beispiel 7

Die Parameterkombination in Abbildung 31 zeigt gleiche Startwerte und gleiche populationsgrößenunabhängige Parameter $G1$ und $S1$ wie Beispiel 5. Der Unterschied besteht in den von der Größe der Population bzw. Gemeinschaft abhängigen Parametern bei Geburts- und Sterberate. Diese werden in Beispiel 7 bewußt so gewählt, daß die Größe der Gemeinschaft die Geburts- und Sterberaten aller Populationen in gleicher Weise beeinflußt und als Obergrenze der Gemeinschaft ein Wert von 1000 Individuen angestrebt wird.

Mit der in Beispiel 7 gewählten Parameterkombination erhält man also als **Spezialfall eine Entwicklung der Populationen, die sich einem Gleichgewichtszustand mit konstanten Anteilen der Populationen an der Lebend- und Totgemeinschaft annähert.**

Beispiel 8

Wird unterstellt, daß sich der Einfluß der Besiedlungsdichte bei **begrenztem Lebensraum unterschiedlich bei den verschiedenen Populationen auswirkt, so scheint ein Szenario mit einer von Beispiel 7 abweichenden** Wahl der von der Größe der Gemeinschaft abhängigen Parameter für Geburts- und Sterberate angebracht. Beläßt man alle anderen Parameter wie in **Beispiel 7 und" ändert nur die Parameter 82 und 52 bei den Textulariinen** auf 0.0001, ergibt sich die Parameterkombination in Abbildung 32. Diese **Änderung impliziert, daß die Textulariinen weniger empfindlich auf den Zuwachs der Gemeinschaft reagieren und auch bei einer Größe der Gemeinschaft von 2000 statt 1000 Individuen noch überleben können.**

Parameter	Textulariina	Miliolina	Rotaliina
Startwerte			
PL(i,o,tO)	20	40	140
PT(i,o,tO)	200	100	350
Geburtsraten			
G1(i,o)	0.9	2.4	1.9
G2(i,o)	0.0001	0.0002	0.0002
Sterberaten			
S1(i,o)	0.5	2.0	1.5
S2(i,0)	0.0001	0.0002	0.0002

Abbildung 32. Populationsparameter für Beispiel 8

Die Auswirkungen auf das Populationswachstum stellt Abbildung 33 auf Seite 67 dar:

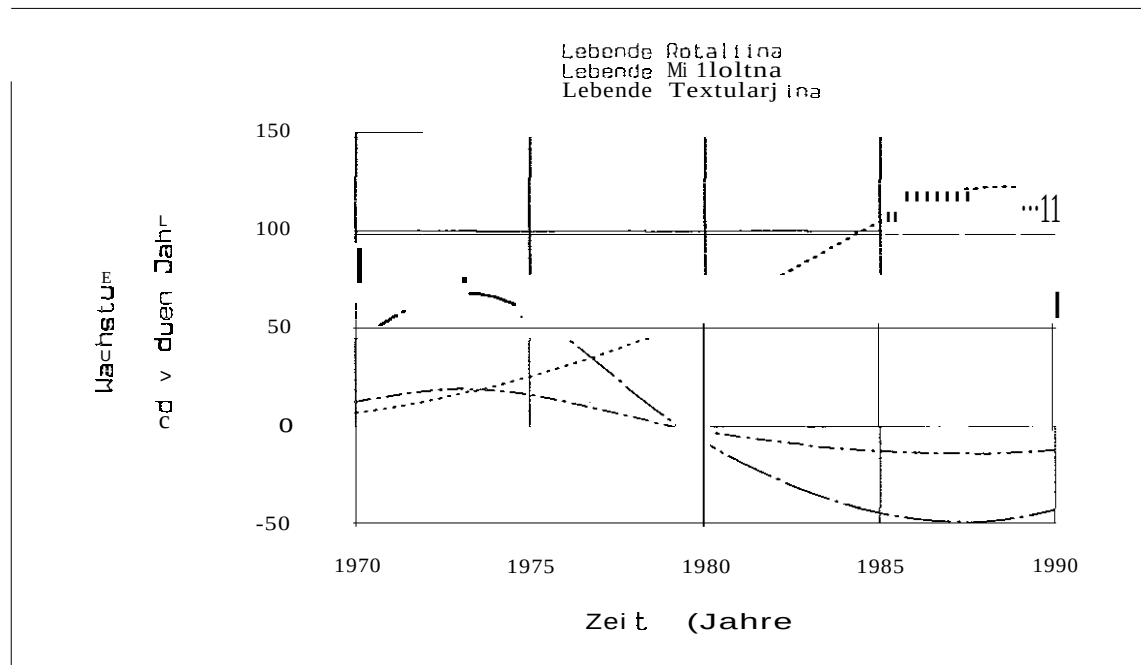


Abbildung 33. Populationswachstum in Beispiel 8

Während das Wachstum der weniger anspruchsvollen Textulariinenpopulation kontinuierlich bis kurz vor Ende des Zeithorizonts im Jahre 1990 ansteigt, steigert sich das Wachstum der Miliolinen- und Rotaliinenpopulation nur bis zur Mitte des Jahres 1973. Danach wird der Einfluß der Größe der Lebendgemeinschaft bestimmend für die Entwicklung des Wachstums; doch anders als in Beispiel 5, wo sich das Wachstum der Populationen asymptotisch null nähert, wird das Wachstum der weniger konkurrenzfähigen Populationen schon Mitte 1979 negativ, d.h. die Populationsgröße bei Miliolinen und Rotaliinen schrumpft. Die Abnahme steigert sich bis Mitte 1987 und strebt danach bei zunehmend kleiner werdender Populationsgröße gegen null.

Ein Blick auf die Entwicklung der Populationsgrößen (siehe Abbildung 34 auf Seite 68) zeigt, daß die Zahl der Textulariinen Anfang 1977 die Individuenzahl der Miliolinen und Anfang 1983 die der Rotaliinen erreicht. Während die Größe der Textulariinenpopulation im abgebildeten Zeitraum kontinuierlich zunimmt, geht die Individuenzahl bei Miliolinen und Rotaliinen ab Mitte 1979 kontinuierlich zurück.

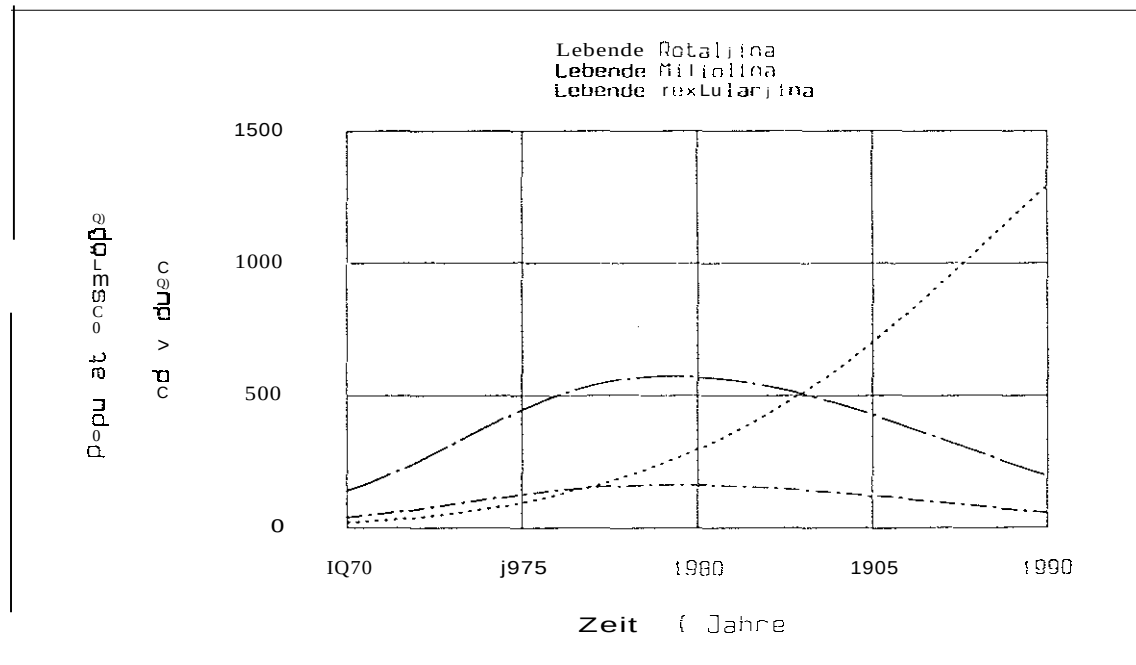


Abbildung 34. Lebendpopulationsgrößen in Beispiel 8

Die in Abbildung 35 auf Seite 69 wiedergegebene Entwicklung der Bedeutung **der drei Populationen innerhalb der Gemeinschaft zeigt die kontinuierliche Zunahme des Anteils der Textulariinen an der Lebendpopulation auf Kosten der Miliolinen und Rotaliinen. Der Anteil der Textulariinen verdoppelt sich bis Mitte 1977 auf 20 Prozent. Die nächste Verdopplung (40 Prozent) ist Anfang 1982 erreicht. Am Ende des Zeithorizonts von Beispiel 8 zu Beginn des Jahres 1990 ist der Anteil der Textulariinen an der Lebendgemeinschaft auf über 80 Prozent angewachsen. Läßt man die Entwicklung im Modell weiterlaufen, wird sich der Anteil der Textulariinen auf Dauer 100 Prozent nähern bei einer konstanten Größe der Lebendpopulation von 2000 Individuen.**^{3s}

3.

Wie man an dieser Stelle unschwer feststellen kann, verhält sich das beschriebene Modell im Sinne einer speziellen Gruppe der bei HOFBAUER & SIGMUND (1984, Seite 99ff) beschriebenen "höherdimensionalen linearen Modelle". Nach HOFBAUER & SIGMUND gilt für einen Teil dieser Modelle das **Ausschließungsprinzip**: "Unter gewissen Voraussetzungen gilt das *Ausschließungsprinzip*, das wir in Abschnitt 11.1 kennengelernt haben, auch für mehr als zwei Bevölkerungen. Wenn nämlich n Bevölkerungen linear von m Ressourcen abhängen und $m < n$ gilt, dann stirbt mindestens eine der Bevölkerungen aus. Es können also höchstens so viele Bevölkerungen überleben, als es Ressourcen (oder, in einer anderen Deutung, "ökologische Nischen") gibt. Wesentlich ist hier die Voraussetzung der linearen Abhängigkeit von den Ressourcen" (Seite 99).

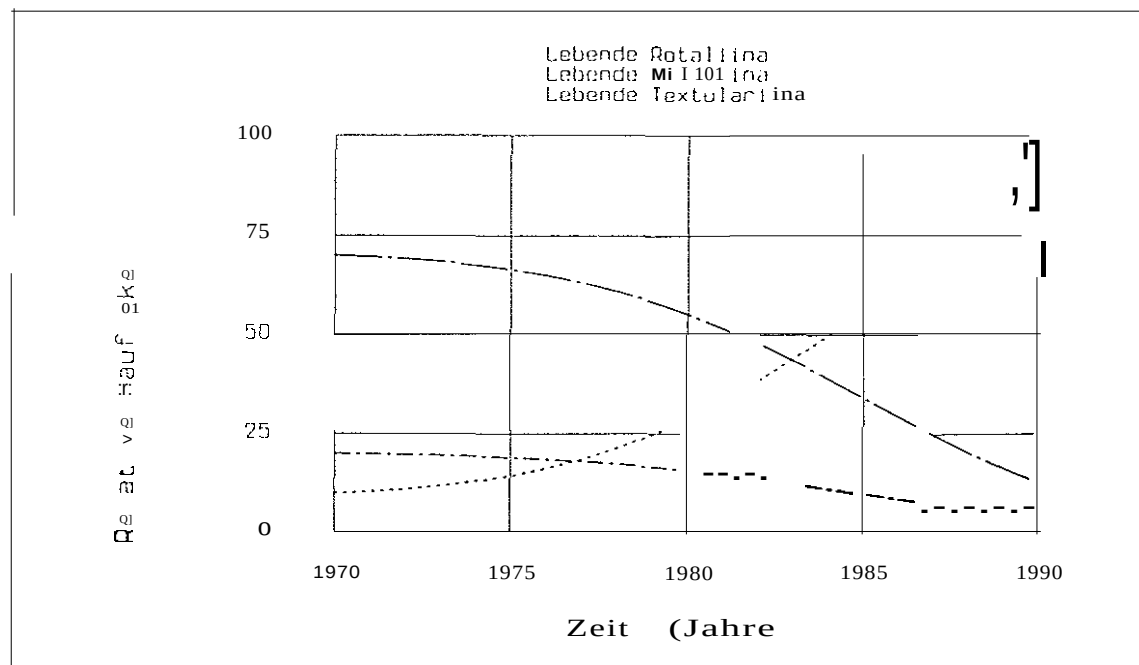


Abbildung 35, Relative Lebendpopulationsgrößen in Beispiel 8

Die Zunahme der Bedeutung der Textulariinenpopulation in der Totgemeinschaft wird, wie Abbildung 36 auf Seite 70 zeigt, nur verzögert bemerkbar. Hier kommt in der ersten Hälfte des betrachteten Zeitabschnitts der Abbau des Einflusses der hohen Textulariinenanteile an der Totpopulation zu Beginn des Jahres 1970 zum Tragen. Erst in der zweiten Hälfte, ab 1980, nimmt die Zahl der toten Individuen rapide zu und steht stagnierenden Zunahmen bei Miliolinen und Rotallinen gegenüber. Am Ende des Zeithorizonts im Jahre 1990 liegt die Zahl der toten Textulariinen bereits über der Zahl der Miliolinen. Die Totpopulation der Rotallinen ist nur noch dreimal so groß wie die der Textulariinen. Langfristig ist auch bei den Totpopulationen eine Annäherung des Anteils der Textulariinen an 100 Prozent zu erwarten.

Dieser Prozeß der Verdrängung läuft natürlich bei den Totpopulationen sehr viel langsamer ab, als bei den Lebendpopulationen, da die Totpopulationen die gesamte "Historie" mitschleppen. Im gewählten Beispiel liegt der Anteil der Textulariinen an der Totpopulation 20 Jahre nach Beginn der Simulation bei 22 Prozent, nach zusätzlichen 30 Jahren bei 68 Prozent und nach einer Laufzeit des Modells von insgesamt hundert Jahren bei 84 Prozent,

Vorausgesetzt wird - wie auch bei allen anderen in Unterkapitel 2.1 aufgeführten Modellen - die vollständige Erhaltung der toten Individuen, d.h., Transport- und Zerstörungsvorgänge bleiben unberücksichtigt,

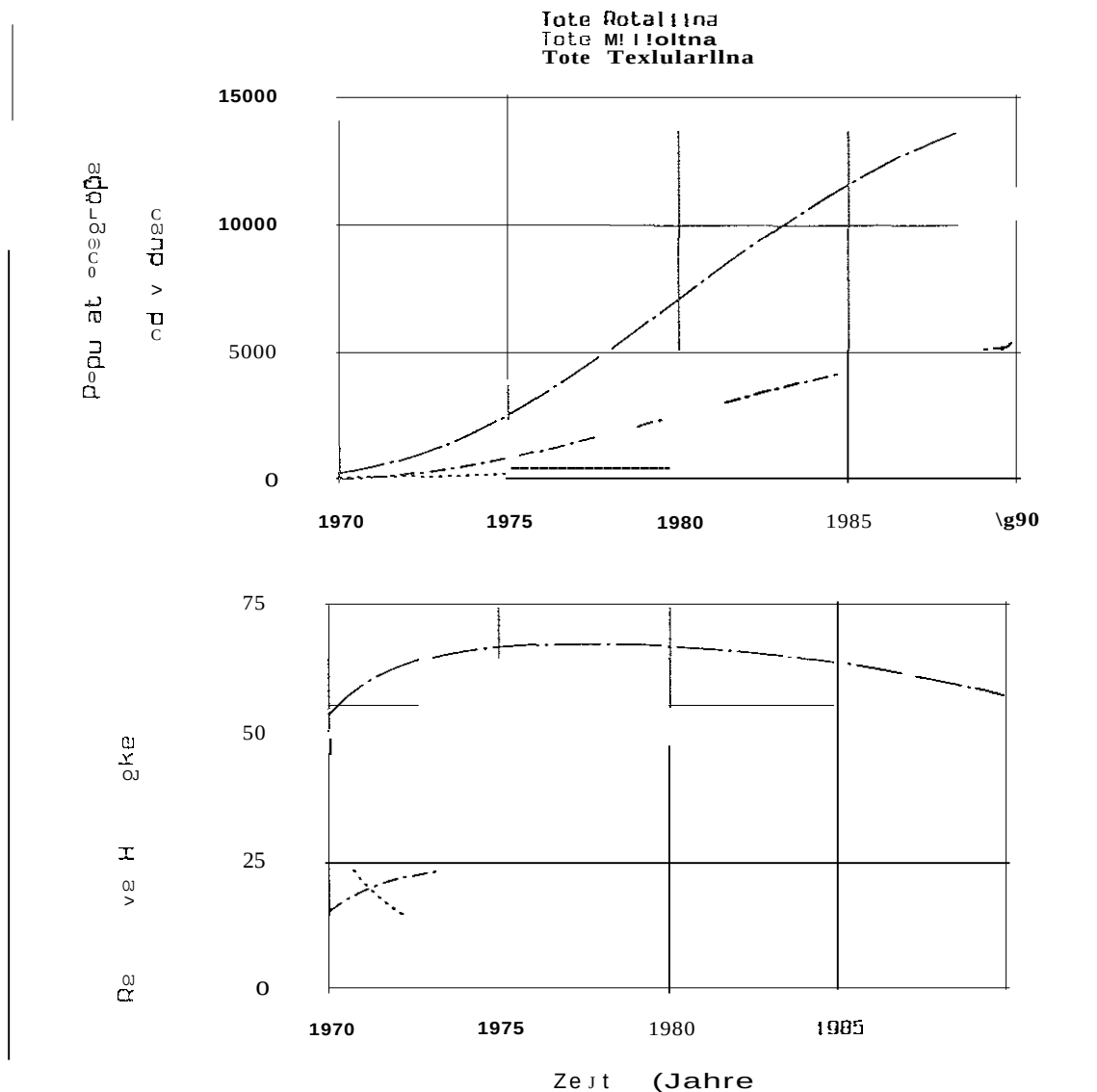


Abbildung 36. Totpopulationsgrößen in Beispiel 8

Die Abschlußbemerkungen zum einfachen Konkurrenzmodell lauten:

- Die Gleichheit des Anteils einer Population an Lebend- und Totgemeinschaft ist unwahrscheinlich.
- Die Konstanz der Anteile an der Lebend- bzw. Totgemeinschaft bildet sich beim unter "Logistisches Populationswachstum auf Seite 43 aufgeführten Spezialfall des logistischen Wachstums voneinander unabhängiger Populationen heraus bzw. bildet bei den Fällen von Verdrängung aller Konkurrenten durch eine einzige Art den Endzustand.

2.1.6 EIN KONKURRENZMODELL MIT ZYKLISCHEN KOMPONENTEN

Während bei dem beschriebenen Modell für logistisches Populationswachstum mit zyklischer Schwankung (siehe "Logistisches Wachstum mit zyklischer Schwankung" auf Seite 54) die verschiedenen Populationen unterschiedliche Ressourcen nutzen, also nicht miteinander konkurrieren, ist auch bei einer zyklischen logistischen Entwicklung wie beim Modell für einfaches logistisches Wachstum (siehe "Logistisches Populationswachstum"¹ auf Seite 43) eine Abhängigkeit der Wachstumsraten der Populationen von der Größe der Gemeinschaft vorstellbar, d. h. ein einfaches Konkurrenzmodell mit zyklischen Komponenten.

Die zeitabhängige Variation der Parameter für Geburts- und Sterberaten kann nach Gleichung (2.1.35) erfolgen. Durch Einsetzen in Formel (2.1.36) erhält man dann ein von zyklischen Komponenten abhängiges Populationswachstum. Die Größen der lebenden Populationen ergeben sich durch Integration der Funktionen für das Wachstum. Die Größen der Totpopulationen ergeben sich durch Einsetzen der Parameter für Geburts- und Sterberaten in Formel (2.1.37) .

Ohne ein Szenario in Form eines weiteren Beispiels vorzustellen, soll die zu erwartende Normalentwicklung bei einem solchen Modelltyp skizziert werden.

Die aufgrund der von Population zu Population variierenden Zyklizität verschieden ausfallenden jahreszeitlichen Änderungen in der Populationsgröße und die langfristigen durch die Konkurrenzsituation bedingten Verdrängungseffekte machen konstante Anteile der Populationen an der Lebendgemeinschaft unwahrscheinlich, sieht man einmal von dem theoretischen Endzustand der vollständigen Verdrängung aller anderen Populationen durch die unempfindlichste Population ab. Anders als beim zyklischen logistischen Wachstum stellen sich, durch die Verdrängungseffekte bedingt, keine konstanten Anteile der Totpopulationen an der Totgemeinschaft ein; lediglich der Endzustand der Entwicklung mit nur einer verbleibenden lebenden Population hat eine entsprechende, wenn auch verzögerte Wirkung auf die Totpopulationsanteile.

Auch bei einem Modell dieser Art ist also die Übertragbarkeit des Befundes aus der Lebendgemeinschaft auf die Totgemeinschaft nicht möglich. Von der Konstanz der Anteile im Verlauf der Populationsentwicklung ist ebenfalls nicht auszugehen. Lediglich der Endzustand des Modells zeigt eine Konstanz der Anteile.

2.1.7 VOLTERRA-LOTKA-MODELLE

Während die unter "Einfaches logistisches Konkurrenzmodell" auf Seite 64 beschriebene Veränderung der Geburts- und Sterberaten lediglich von der Größe der Gesamtpopulation abhängt, ist ein anderes Modell vorstellbar, bei dem der Einfluß auf Geburts- und Sterberate einer Population in unterschiedlichem Ausmaß von der Größe der Population selbst und von den Größen der konkurrierenden Populationen abhängt. Ein solches Modell ist das Konkurrenzmodell nach Volterra-Lotka³⁹.

³⁹ Beschreibungen des bzw. der Volterra-Lotka-Modelle finden sich zum Beispiel bei HOFBAUER & SIGHUND (1984, Seite 100ff. mit detail-

Das Wachstum der i -ten Lebendpopulation beschreibt bei diesem Modell Gleichung (2.1.38) :

$$\begin{aligned} & \frac{d \text{ PL}(i,o,t)}{dt} \\ &= \text{ PL}(i,o,t) \cdot [\text{ G1}(i,o) - \text{ S1}(i,o)] \\ & \quad - \sum_{k=1}^n \text{ PL}(k,o,t) \cdot \text{ G2}(i,k,o) \\ & \quad + \sum_{k=1}^n \text{ PL}(k,o,t) \cdot \text{ S2}(i,k,o)] . \end{aligned}$$

(2.1.38)

Gleichung (2.1.38) ist die allgemeine Form der Volterra-Lotka-Gleichung für die Entwicklung von n Populationen. Soll wie in unserem Fall ein reines Konkurrenzmodell beschrieben werden, ist als Zusatzbedingung die Nichtnegativität der Parameter $\text{G2}(i,k,o)$ und $\text{S2}(i,k,o)$ zu fordern⁴:

$$\text{G2}(i,k,o), \text{S2}(i,k,o) \geq 0 \quad i,k \in \{ 1, \dots, n \}$$

(2.1.39)

Die Größe der i -ten Totpopulation an der Stelle mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t_1 wird im Falle der Abhängigkeit der Sterberaten von der Summe der Lebendpopulationen nach Formel (2.1.40) berechnet:

lierten Ableitungen verschiedener Sonderfälle), bei ODUM (1983a, Seite 344ff. mit Beispielen) oder bei PESCHEL et al. (1982).

4' Bei allen bisher beschriebenen Modellen wurde dies vorausgesetzt. Explizit erwähnt werden soll diese Nebenbedingung jedoch beim Volterra-Lotka-Modell, da durch negative $\text{G2}(i,k,o)$ und $\text{S2}(i,k,o)$ andere Beziehungen zwischen den Populationen, wie zum Beispiel Räuber-Beute-Systeme, abgebildet werden.

$$PT(i,o,t_l)$$
$$= PT(i,o,t_0)$$
$$+ \int_{t=t_0}^{t_l} [S1(i,o) + \sum_{k=1}^n [S2(i,k,0) \cdot PL(k,o,t) - 1] \cdot PL(i,o,t)] dt$$

(2.1.40)

mit PT(i,o,t0) als Anzahl der toten Individuen der i-ten Population am Ort mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t0.

Bevor ein Beispiel zum Konkurrenzmodell nach Volterra-Lotka vorgestellt wird, soll die Parameterliste in Abbildung 37 zeigen, daß Beispiel 8 ein Sonderfall des Volterra-Lotka-Modells ist:

		Textulariina k = 1	Miliolina k = 2	Rotaliina k = 3
Textulariina i = 1	G2(1,k,o) S2(1,k,o)	0.0001 0.0001	0.0001 0.0001	0.0001 0.0001
Miliolina i = 2	G2(2,k,0) S2(2,k,0)	0.0002 0.0002	0.0002 0.0002	0.0002 0.0002
Rotaliina i = 3	G2(3,k,o) S2(3,k,o)	0.0002 0.0002	0.0002 0.0002	0.0002 0.0002

Abbildung 37. Logistische Parameter in Beispiel 8 dargestellt nach Volterra-Lotka

Selbstverständlich ließe sich ein weniger spezielles Beispiel mit größerer Variabilität der Parameter konstruieren, berechnen und diskutieren. Wesentlich neue Gesichtspunkte für die ursprüngliche Fragestellung nach Möglichkeiten für die Gleichheit der Anteile einer Population an Lebend- und Totgemeinschaft und Konstanz der Anteile sind jedoch weniger von einem allgemeinen Beispiel als von der Erörterung eines Beispiels mit einer speziellen Parameterwahl zu erwarten.

Einen solchen Spezialfall beschreiben HOFBAUER & SIGMUND, wie folgt:

"Beim Wettbewerb von drei (oder mehr) Arten kann eine zusätzliche, eigentümliche Erscheinung auftreten. Zuerst mag es so aussehen, als würde sich etwa die Art 1 durchsetzen; dann sackt ihre Bevölkerungszahl plötzlich ab, während Art 2 ihren Platz einnimmt und lange Zeit dominiert; doch dann tritt die Art 3 an ihre Stelle, und scheint sich endgültig durchzusetzen, bis sie plötzlich wieder von der Art 1 verdrängt wird. Die Arten wechseln einander also in zyklischer Reihenfolge ab: die Zeitdauer, während welcher die Bevölkerung fast ausschließlich aus einer Art zu bestehen scheint, wird immer länger und länger. Einem Beobachter wird es scheinen, als seien die beiden anderen Arten hoffnungslos aus dem Feld geschlagen, bis es wieder, ohne äußeren Anlaß, zu einem Umsturz kommt." (1984, Seite 104)

Derartige nicht von außerhalb durch Änderungen der Rahmenbedingungen bedingte - zum Beispiel jahreszeitliche Schwankungen -, sondern innerhalb der Gemeinschaft entstehende Zyklen werden durch das in (2.1.41) beschriebene System von Geburts- und Sterberaten impliziert:

$$G2(i,1,o) - S2(i,1,o) \quad G2(i-l,n,o) - S2(i-l,n,o)$$

$$i \in \{ 2, \dots, n \}$$

und

$$G2(i,k,o) - S2(i,k,o) = G2(i-l,k-l,o) - S2(i-l,k-l,o)$$

$$i, k \in \{ 2, \dots, n \}$$

(2.1.41)

Beispiel 9

Das folgende Beispiel erfaßt eine Parameterkonstellation, die der in (2.1.41) aufgestellten Bedingung entspricht:

Parameter	Textulariina	Miliolina	Rotaliina
Startwerte $PL(i,o,tO)$ $PT(i,o,tO)$	20 200	40 100	140 350
Geburtsraten $GI(i,o)$	1.4	2.9	2.4
Sterberaten $SI(i,o)$	0.5	2.0	1.5

Abbildung 38. Exponentielle Populationsparameter für Beispiel 9

Abbildung 38 stellt die für den exponentiellen Wachstumsabschnitt verantwortlichen Parameter vor, die keine Verknüpfung zwischen den Populationen herstellen; das sind die Startwerte für Lebend- und Totpopulationen und die exponentiellen Anteile bei Geburts- und Sterberaten ($GI(i,o)$ und $SI(i,o)$).

Die logistischen Parameter sind in Abbildung 39 zusammengestellt:

		Textulariina $k = 1$	Miliolina $k = 2$	Rotaliina $k = 3$
Textulariina $i = 1$	$G2(1,k,o)$ $S2(1,k,o)$	0.0002 0.0002	0.0000 0.0008	0.0000 0.0002
Miliolina $i = 2$	$G2(2,k,o)$ $S2(2,k,o)$	0.0000 0.0002	0.0002 0.0002	0.0000 0.0008
Rotaliina $i = 3$	$G2(3,k,o)$ $S2(3,k,o)$	0.0000 0.0008	0.0000 0.0002	0.0003 0.0001

Abbildung 39. Logistische Populationsparameter für Beispiel 9

Um die langfristig auftretenden Zyklen zu verdeutlichen, wurde der Zeithorizont gegenüber den anderen Beispielen verlängert. Er umfaßt in Beispiel 9 den Zeitraum von 1970 bis 2070.⁴¹

Abbildung 33 auf Seite 67 zeigt das Wachstum der drei Lebendpopulationen im Betrachtungszeitraum:

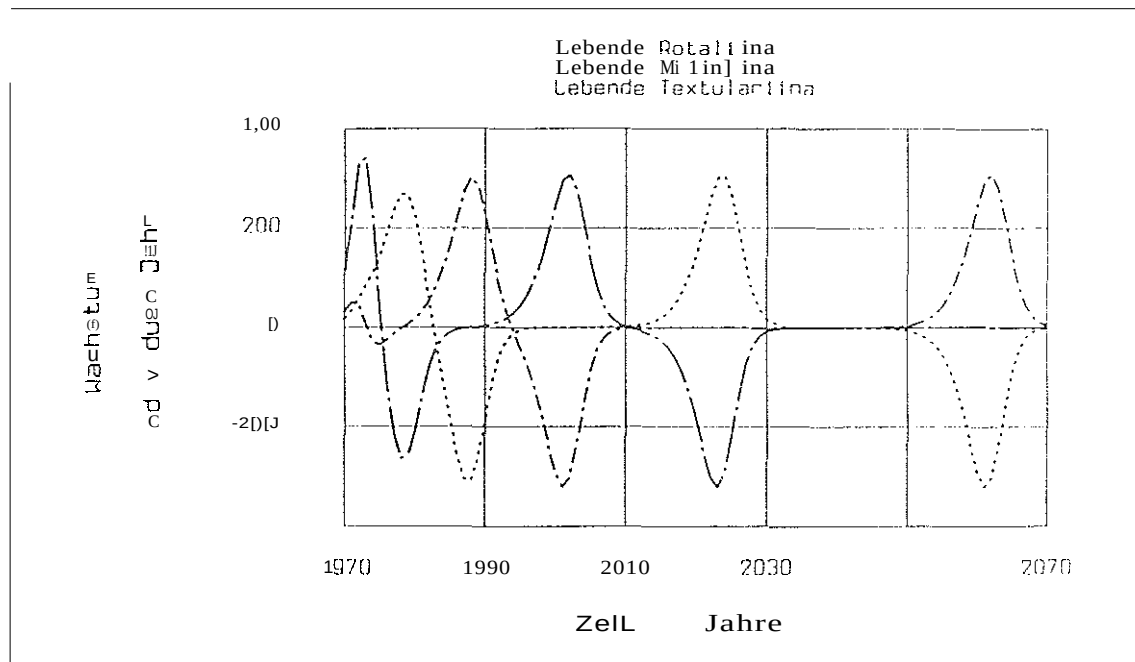


Abbildung 40. Populationswachstum in Beispiel 9

Während die Wachstumsschübe der einzelnen Populationen zu Beginn des Zeithorizonts rasch aufeinanderfolgen und sich teilweise überlagern (etwa bis 1990), stellt sich langfristig (ab etwa 2000) eine Folge von Wachstumsschüben für eine Population verknüpft mit der Verdrängung einer anderen und dazwischenliegenden zunehmend länger werdenden Intervallen mit Nullwachstum für alle Populationen ein.

Die Entwicklung der Populationsgrößen (siehe Abbildung 41 auf Seite 77) zeigt das von HOFBAUER & SIGMUND beschriebene Verhalten. Während zu Beginn der Entwicklung alle drei Populationen vertreten sind (bis etwa

⁴¹ Bei den in Unterkapitel 2.1 vorgestellten Beispielen handelt es sich lediglich um Fallstudien zum Populationswachstum. Selbstverständlich läßt sich ohne Einfluß auf die generelle Aussage die Zeiteinheit ändern, zum Beispiel von Jahren auf Monate oder Tage. Damit würde der Zeithorizont von Beispiel 9 auf einen für empirische Untersuchungen sinnvolleren Bereich reduziert. Der in der vorliegenden Arbeit gewählte Zeitrahmen für Beispiel 9 beruht einzig und allein auf der Fortführung der gewählten Beispiele. Die Parameteränderungen von Beispiel zu Beispiel wurden so klein wie möglich gehalten, um das Verständnis zu erleichtern.

1985), wenn auch in stark schwankender Populationsgröße, findet man ab 1990 ausgeprägte Verdrängungserscheinungen, die nacheinander eine dominierende Stellung der einzelnen Populationen zur Folge haben.

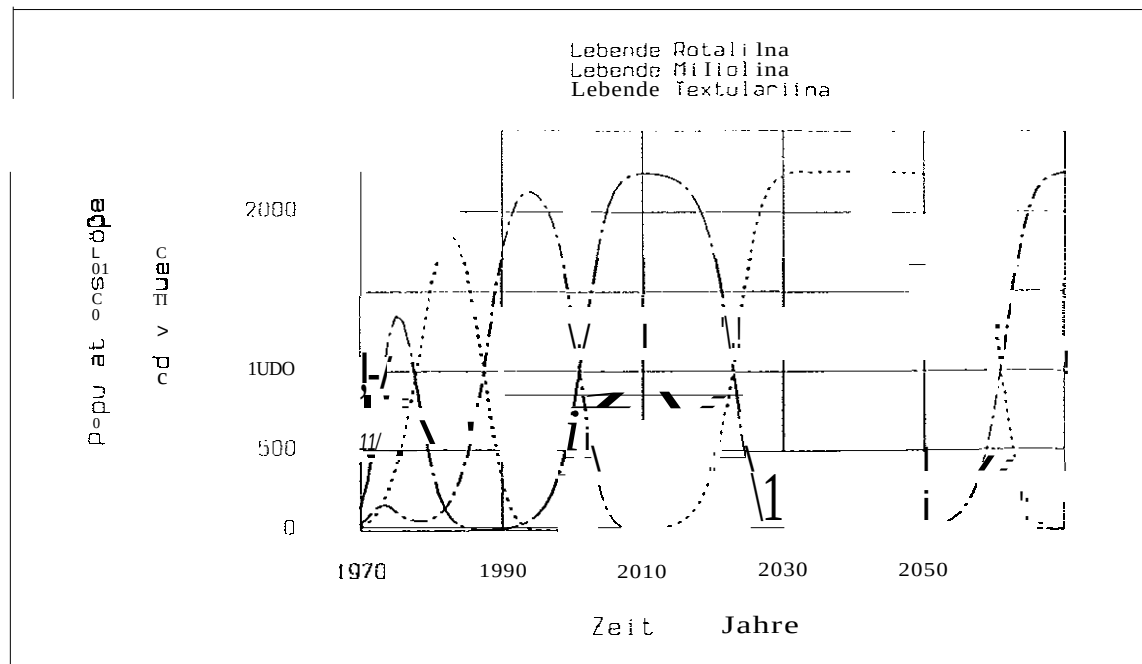


Abbildung 41. Lebendpopulationsgrößen in Beispiel 9

Entsprechend entwickeln sich die Anteile der Populationen an der Lebendgemeinschaft. Auf die Darstellung der relativen Häufigkeit der drei Populationen wird an dieser Stelle wegen der großen Ähnlichkeit mit Abbildung 41 verzichtet.

Die Individuenzahl in den Totpopulationen und die Anteile an der Totgemeinschaft sind in Abbildung 42 auf Seite 78 dargestellt. Bei den Individuenzahlen zeigt sich Wachstum bei der jeweils beherrschenden Population und Stagnation bei den verdrängten Konkurrenten. Die Anteile an der Totgemeinschaft fallen in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium der Gemeinschaft unterschiedlich aus. Langfristig zeigt sich im gewählten Beispiel jedoch eine Tendenz zur Erreichung gleicher Anteile der Populationen an der Totgemeinschaft.

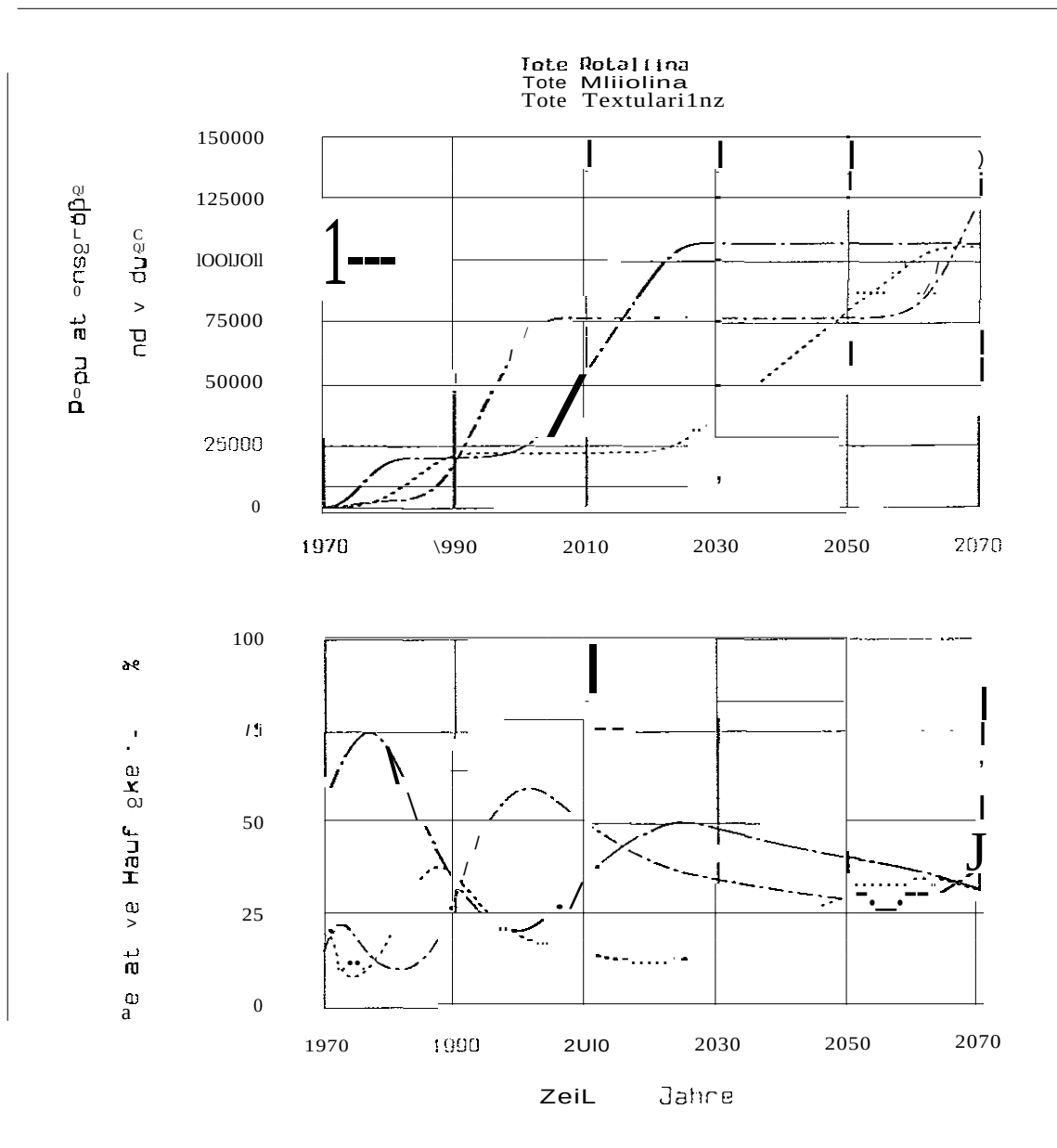


Abbildung 42. Totpopulationsgrößen in Beispiel 9

Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß mit der in Beispiel 9 **vor-**gestellten Populationsentwicklung eine Reihe von im Gelände gefundenen Erscheinungen - zum Beispiel Klumpenbildung bei gleichen Umweltbedingungen - erklärt werden können. Für die zu Beginn von Unterkapitel 2.1 aufgeworfenen Fragen nach Konstanz und Gleichheit der Anteile einer Population an der Lebend- und Totgemeinschaft lautet die Antwort aus Beispiel 9: Konstanz des Anteils an der Totpopulation ist auf Dauer wahrscheinlich, Konstanz des Anteils an der Lebendgemeinschaft ist jedoch auszuschließen, und damit kann sich Gleichheit von Lebend- und Totanteil

während der Populationsentwicklung - wenn überhaupt - nur beim Übergang **von einer dominanten Population zur nächsten vorübergehend einstellen.**

In Beispiel 9 besteht die Gemeinschaft aus drei Populationen. Stellt man **sich nun eine Gemeinschaft von mehr als vier konkurrierenden Populationen** vor - das ist auch bei der Foraminiferengemeinschaft im Rhonedelta der **Fall, wenn man statt nach Unterordnungen nach Gattungen oder Arten** unterscheidet -, so muß in die Abschätzung der Populationsentwicklung das **Auftreten von Behaost! einbezogen werden, das heißt von Entwicklungen, die** zwar streng deterministisch nach der unter (2.1.38) aufgeführten Volterra-Lotka-Gleichung ablaufen, deren Verhalten jedoch nicht vorhergesagt werden kann.⁴²

2.1.8 ANDERE MODELLE DES POPULATIONSWACHSTUMS

Betrachtet man andere, teilweise komplexere Modelle für das Wachstum von Populationen (zum Beispiel das "Discrete Time Model" oder das "Continuous Time Model" bei PIELOU 1969, Seite 33ft.), wird sichtbar, daß sich die Modelle zwar stärker der Realität annähern als die vorher beschriebenen, daß aber mit der Erfüllung der aufgestellten Forderungen (Konstanz der relativen Größen der Lebendpopulationen, Konstanz der relativen Größen der Totpopulationen und Gleichheit der beiden relativen Größen) nicht gerechnet werden kann.

Der Übergang zu einem echten Kausalmodell, das die Einflüsse der Umweltfaktoren auf die Lebewesen abbildet und die Wechselwirkungen der **Populationen untereinander und im Rahmen von Nahrungsketten im Detail** beschreibt, kann nicht Ziel der vorliegenden Arbeit sein. Hier ist bei Betrachtung des im dritten Kapitel behandelten Datenmaterials eine gewisse Beschränkung der Modellierungsaktivitäten angebracht, wenn man bedenkt, daß selbst in ökologisch intensivst untersuchten Environments die Bildung von Kausalmodellen auf Schwierigkeiten stößt. Hier soll ein Zitat aus HOFBAUER & SIGMUND (1984, Seite 61) den Abschluß der Überlegungen bilden:

"Die Wirkungsweise der Kopplung zwischen den Systemkomponenten ist weitgehend unbekannt, so daß man sich oft mit "black-boxlt-Diagrammen, die nur Eingangs- und Ausgangsgrößen angeben, behelfen muß. Da aber auch die funktionelle Gestalt der Regelungsvorgänge nur äußerst schwer meßbar ist, kann ein großer Teil des Arsenal der Kontrolltheorie nicht angewandt werden. Häufig hat man sich mit dem Vorzeichen des Kopplungsterms zu begnügen - positiv, negativ oder null."

⁴² Das mögliche Auftreten von chaotischem Verhalten in biologischen Systemen mit mehr als drei konkurrierenden Populationen weisen ARNEODO et al. (1982) nach. Bei anderen Beziehungen zwischen den Populationen (zum Beispiel in Räuber-Beute-Systemen) ist das Auftreten von ItChaos_n schon bei drei Populationen möglich. Eine Beschreibung der Merkmale chaotischen Verhaltens soll der Literatur entnommen werden: "Man ist noch weit entfernt davon, dieses ItChaos_n", das präzise Vorhersagen unmöglich macht, zu verstehen. Obwohl die Bewegungsabläufe völlig determiniert sind, wirken sie erratisch und können nur mit wahrscheinlichkeitstheoretischen Mitteln untersucht werden." (HOFBAUER & SIGMUND, 1984, Seite 100)

2.1.9 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 2.1

Die Ergebnisse der Analyse der populationsdynamischen Modelle lassen sich **in vier Punkten zusammenfassen:**

- Anwendbarkeit der Modelle auf palökologische Grundsatzfragen

Für die Anwendung auf palökologische Grundsatzfragen sind die in Unterkapitel 2.1 behandelten populationsdynamischen Modelle um die Entwicklung der Totpopulationen erweitert worden. Die Erweiterung ist unproblematisch. Als Ergebnis liefern die Modelle Vorstellungen zur möglichen Entwicklung der absoluten (Individuenzahl) und relativen (Prozent) Totpopulationsgrößen. Für die Abschätzung der langfristigen Entwicklung der Totpopulationen, speziell bei den komplexeren Modellen, kann nicht auf Aussagen aus der ökologischen Literatur zurückgegriffen werden.

- Konstanz der Anteile der Populationen an der Lebendgemeinschaft

Die Konstanz der Anteile einer Population an der Lebendgemeinschaft im Verlauf der Wachstumsphase der Gemeinschaft, d. h. bevor die Populationen die durch die Ressourcenverfügbarkeit bedingten Grenzen des Wachstums erreicht haben, tritt nur bei ganz speziell gewählten Konstellationen für die Modellparameter auf und kann als die wenig wahrscheinliche Ausnahme vom Normalfall gelten.

Hat die Gemeinschaft den vorhandenen Lebensraum ausgefüllt - von derartigen "reifen" Gemeinschaften kann man zum Beispiel bei den im vierten Kapitel untersuchten Foraminiferengemeinschaften aus dem Rhonedelta wahrscheinlich ausgehen - und sind die Umweltbedingungen konstant, sind vier Fälle unterscheidbar:

Fall 1 :

Bei Nutzung unterschiedlicher Ressourcen stellt sich für jede Population eine konstante Individuenzahl und damit ein konstanter Anteil an der Gemeinschaft ein.

Fall 2 :

Bei um Ressourcen konkurrierenden Populationen setzen sich im Normalfall bestimmte Populationen auf Kosten ihrer Konkurrenten durch. Nach vollständiger Verdrängung stellen sich konstante Populationsgrößen und Anteile an der Lebendgemeinschaft - unter Umständen mit nur einer Population - ein.

Fall 3 :

Der dritte Fall ist an eine ganz bestimmte Konfiguration der Modellparameter gebunden und beschreibt zyklisch in größer werdenden Abständen aufeinanderfolgende Verdrängungsprozesse. Konstante Populationsgrößen und konstante Anteile an der Lebendgemeinschaft stellen sich nicht ein.

Fall 4 :

Der vierte Fall beschreibt die chaotische Entwicklung der Populationen. Aus den Literaturbeispielen folgt, daß weder für die Populationsgrößen noch für deren Anteil an der Lebendgemeinschaft Konstanz angenommen werden kann.

Sind die Umweltbedingungen nicht konstant - dies ist zum Beispiel bei jahreszeitlichen Schwankungen in der Ressourcenverfügbarkeit der Fall -, entfällt für Fall 1 die Konstanz von Individuenzahl und Anteil an der Lebendgemeinschaft. Eine Abschätzung der Populationsentwicklung bei jahreszeitlichen Schwankungen der Ressourcenverfügbarkeit in den Fällen 2 bis 4 ist schwierig durchzuführen bzw. nicht möglich.

- Konstanz der Anteile der Populationen an der Totgemeinschaft

Bei den in Unterkapitel 2.1 vorgestellten Modellen werden alle toten Foraminiferen kontinuierlich summiert, d.h. eine Totgemeinschaft enthält integriert die Geschichte der Sterbefälle des gesamten Betrachtungszeitraums und der in Form der Startwerte übergebenen Totpopulationen aus dem Zeitraum vor Beginn des Betrachtungszeitraums.

Bevor der vorhandene Lebensraum ausgefüllt ist, also zu Beginn der Populationsentwicklung, ist eine Konstanz des Anteils einer Population an der Totgemeinschaft nur bei speziellen Konstellationen für die Modellparameter möglich.

Haben die Populationen den vorhandenen Lebensraum ausgefüllt, lassen sich wie bei den Anteilen der Populationen an der Lebendgemeinschaft auch bei den Totgemeinschaften die Fälle 1 bis 4 unterscheiden.

Fall 1 :

Während sich bei Nutzung unterschiedlicher Ressourcen in der Lebendgemeinschaft konstante Anteile der Populationen einstellen, kann sich das Erreichen gleichbleibender Anteile bei den Totpopulationen wegen der Erfassung des Gesamtzeitraums der Populationsentwicklung einschließlich der unter Umständen abweichenden relativen Häufigkeit der Totpopulationen während der Wachstumsphase der Gemeinschaft sehr lange hinauszögern.

Fall 2 :

Entsprechend zu Fall 1 verläuft die Entwicklung der Anteile der Populationen an der Totgemeinschaft bei um Ressourcen konkurrierenden Populationen. Auch hier verzögert die Erfassung der gesamten Vorgeschichte die Erreichung gleicher Anteile bei den Totpopulationen. Wenn auch bei den Anteilen der Populationen an der Lebendgemeinschaft bereits Konstanz erreicht ist, besteht bei den Totpopulationen weiterhin der Einfluß der Vorgeschichte.

Fall 3 :

Bei zyklisch in größer werdenden Abständen aufeinanderfolgenden Verdrängungsprozessen nähern sich die Anteile der Populationen an der Totgemeinschaft ebenfalls sehr langsam konstanten Werten. Dies ist bei den Lebendpopulationen nicht der Fall.

Fall 4 :

Abschätzungen für die Entwicklung des Anteils der Populationen an der Totgemeinschaft lassen sich für den Fall der chaotischen Entwicklung der Populationen kaum machen. Aufgrund des integrierenden Effekts über den langen Zeitraum bei den Totpopulationen ist jedoch in jedem Fall auf Dauer mit einer ausgeglicheneren Entwicklung bei den Totpopulationen als bei den Lebendpopulationen zu rechnen.

Die Auswirkungen jahreszeitlicher Schwankungen in der Ressourcenverfügbarkeit werden bei den Anteilen der Populationen an der Totgemeinschaft bei Erfassung mehrerer Jahre stark gedämpft.

Durch das über den gesamten Zeitraum integrierende "Gedächtnis" der vorgestellten Modelle bedingt, entwickeln sich bei den Totgemeinschaften mit zunehmender Laufzeit der Modelle zunehmend ausgeglichene Anteile der Populationen.

- Gleichheit der Anteile der Lebend- und Totgemeinschaft

Gleichheit der Anteile einer Population an der Lebend- und an der Totgemeinschaft stellt bei allen Modellen den Sonderfall dar, der sich nur bei bestimmten, ziemlich unwahrscheinlichen Konstellationen der Modellparameter einstellen kann. Im Normalfall ist von unterschiedlichen Anteilen auszugehen.

Die Quintessenz aus Unterkapitel 2.1 lautet: Ökologische anhand von lebenden Populationen gewonnene Befunde sind für quantitative palökologische Betrachtungen nur dann brauchbar, wenn die entsprechenden Daten für die zugehörigen Totpopulationen quantitativ erfaßt werden.

2.2 POPULATIONSENTWICKLUNG IN DER OBERSTEN SEDIMENTSCHICHT

Ist das betrachtete Ökosystem Teil eines - geologisch betrachtet - Akkumulationsgebiets, muß in einem Modell, das die Zusammenhänge zwischen Lebend- und Totpopulationsentwicklung untersuchen soll, sowohl der **Zusammenhang von Ablagerungsvorgängen (Sedimentation) und dem Zeitraum**, der bei einer Probenentnahme erfaßt wird, als auch der Einfluß des in der **obersten Sedimentschicht erfaßten Zeitraums auf die Modellergebnisse in Erwägung gezogen werden.**^{4,3} Die Ergebnisse der populationsdynamischen Modellrechnungen aus Unterkapitel 2.1 müssen mit einem Modell zur Sedimentbildung verknüpft werden.

Unterkapitel 2.2 gliedert sich in fünf Abschnitte:

Der erste Abschnitt (2.2.1) befaßt sich mit einfachen Modellen für Sedimentationsvorgänge. Neben der mathematischen Ableitung der in der **obersten Sedimentschicht dokumentierten Zeit veranschaulicht ein Beispiel** die Auswirkungen jahreszeitlicher Schwankungen in der Sedimentation auf die Altersstruktur der obersten Sedimentschicht.

Der zweite Abschnitt (2.2.2) behandelt die Entwicklung der Populationsgrößen in der obersten Sedimentschicht. Hier werden Ergebnisse der populationsdynamischen Modelle von Unterkapitel 2.1 mit den Ergebnissen der **Simulation eines Sedimentationsvorgangs aus dem ersten Abschnitt kombiniert.**

Im dritten Abschnitt (2.2.3) werden flächen- und massenbezogene Populationsgrößen - die Populationsdichten - definiert und anhand des vorher entwickelten Beispiels veranschaulicht.

Der vierte Abschnitt (2.2.4) erörtert die Auswirkungen von **Sedimentation und in der obersten Sedimentschicht erfaßtem Zeitraum auf die relativen Populationsgrößen.**

^{4,3} Der kompliziertere Sachverhalt einer Kombination von Sedimentations- und Erosionsvorgängen wird in der vorliegenden Untersuchung nicht betrachtet. Auf die Einführung eines derartigen kombinierten Vorgangs in die entwickelten Modelle wurde verzichtet, weil grundlegend unterschiedliche Ergebnisse nicht zu erwarten sind. Würden im hier besprochenen Zusammenhang Erosionsvorgänge in die Betrachtung mit einbezogen, wäre mit einer unverhältnismäßig großen Steigerung der Komplexität des zu wählenden Modells zu rechnen. Ein einfacher Ansatz eines Simulationsmodells für die Bildung einer Sedimentfolge unter **Einschluß von Erosionsvorgängen, wie es zum Beispiel bei M. DUMITRIU & C. DUMITRIU (1972) für Flyschablagerungen in den Ostkarpaten vorgestellt wird** - eine explizite Simulation der Erosionsvorgänge findet in diesem Modell nicht statt -, ist bei der **vorliegenden Problematik in Bezug auf die foraminiferenökologischen Fragestellungen mit Sicherheit keine adäquate Lösung.** In gleicher Weise ungeeignet erscheint die von SCHWARZACHER (1972) vorgeschlagene **Simulation, da auch hier eine explizite Formulierung der Erosionsvorgänge im Simulationsmodell unterbleibt.** Für die anstehende **foraminiferenökologische Betrachtung wäre eine Simulation erforderlich, die die Sedimentations- und Erosionsvorgänge explizit erfaßt und sich nicht auf die Simulation der daraus resultierenden Symptome (Schichtmächtigkeitsverteilungen) beschränkt.**

Im fünften Abschnitt (2.2.5) werden die Ergebnisse aus Unterkapitel 2.2 zusammengefaßt.

2.2.1 SEDIMENTATIONSVORGÄNGE

Liegt an einem Ort im Untersuchungsgebiet mit dem Ortsindex 0 die Oberfläche des Sediments zum Zeitpunkt t_1 50 Zentimeter unter dem Meeresspiegel und wird pro Jahr an dieser Stelle ein Millimeter Sediment akkumuliert, so liegt die Sedimentoberfläche nach fünf Jahren bereits fünf Millimeter höher. Beträgt die Eindringtiefe bei der Probenentnahme ebenfalls fünf Millimeter, so kann man davon ausgehen, daß die Totgemeinschaft, die man findet, die Sterbefälle der letzten fünf Jahre beinhaltet und daß Teile von älteren Totgemeinschaften nicht mehr erfaßt werden⁴⁴.

Abbildung 43 auf Seite 85 stellt schematisch die durch die Sedimentation verursachte Veränderung der Lage der Sediment/Wasser-Grenzfläche im Verlauf der Zeit dar.

Bezeichnet man die Akkumulation von Sediment am Ort 0 zum Zeitpunkt t mit $AKK(o,t)$ [cm/Jahr} und die Lage der Sedimentoberfläche an derselben Stelle zur Zeit t mit $TIEFE(o,t)$ [cm] , so läßt sich folgender Zusammenhang formulieren:

$$AKK(o,t) = \frac{d \text{ TIEFE}(o,t)}{dt} \quad (2.2.1)$$

$AKK(o,t)$ ist im dargestellten Fall von t abhängig, um die auftretenden jahreszeitlichen Schwankungen der Sedimentation erfassen zu können. Auf die Betrachtung längerfristiger Änderungen der Sedimentationsrate wurde im vorliegenden Modell verzichtet. Eventuelle Änderungen der Sedimenta-

⁴⁴ Durch **Bioturbation** verursachte Vermischungseffekte (siehe zum Beispiel ZIEGLER, 1980, Seiten 139ff. oder REINECK, 1958) werden bei den im nachfolgenden Teil der Arbeit beschriebenen Modellen ausgeklammert und finden keine Berücksichtigung im Modell. Das Fehlen der Modellierung von Bioturbationsvorgängen soll keine Schlußfolgerung in **Bezug auf die Bedeutung derartiger** Umlagerungsvorgängen **andeuten**. Auch wenn MORRAY die Bedeutung der Bioturbation für gering hält ("Providing the dead foraminiferids are the same as those living in the surface, bioturbation causes little alteration of the assemblages." 1973, Seite 237), soll nicht unerwähnt bleiben, daß bei größeren Umlagerungstiefen - ALBERS (1976, Seiten 49ff.) beschreibt Eindringtiefen der Endobionten von mehr als 50 cm in Schichten des Unterampan bei Aachen - unter Umständen Foraminiferenfaunen vermischt werden, die in unterschiedlichen Umwelten gelebt haben. Dies ist speziell dann von Bedeutung, wenn in einem Deltabereich wegen der dort verstärkt stattfindenden Sedimentation die Wasserbedeckung des Sediments abnimmt und parallel dazu der Einfluß der Dünung zunimmt. Die Bedeutung solcher Unterschiede in den Lebensbedingungen für Foraminiferen wird bei der Analyse des Probenmaterials aus dem Rhonedelta deutlich.

tionsrate in Abhängigkeit von der Wassertiefe blieben ebenfalls unberücksichtigt.

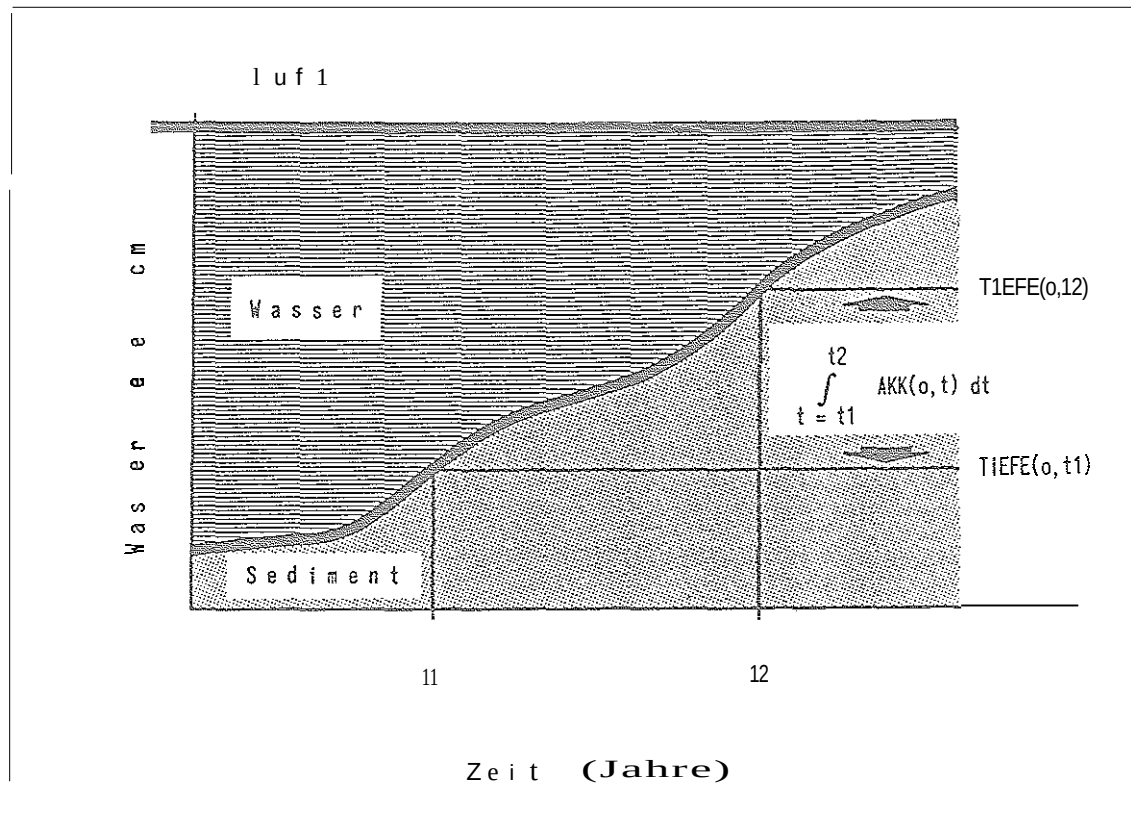


Abbildung 43. Schema der Sedimentationsvorgänge

Der oberste (bei einer Probenentnahme erfaßte) Abschnitt der Sedimentsäule zum Zeitpunkt t_2 an der Stelle o, der eine Sedimentschicht mit der für diesen Zeitpunkt willkürlich festgelegten Mächtigkeit $MPROB'(0, t_2)$ beinhaltet⁴⁵, enthält die Zeugnisse des Lebens aus einem Zeitraum, der beim Zeitpunkt t_1 (unbekannt) beginnt und zum Zeitpunkt t_2 endet. Dieser unbekannte Zeitpunkt t_1 läßt sich aus der folgenden Gleichung⁴⁶ ermitteln:

$$\int_{t=t_1}^{t_2} AKK(o,t) \, dt = MPROB^*(0, t_2) \quad (2.2.2)$$

⁴⁵ Alle auf die oberste Sedimentschicht bezogenen abhängigen Variablen werden mit einem Hochkornrn (₁) hinter dem Variablennamen als solche gekennzeichnet.

⁴⁶ Durch Kompaktion verursachte Effekte (siehe zum Beispiel YÜKLER et al. 1978 oder VOS 1980) wurden im vorliegenden Modell nicht berücksichtigt.

Im einfachsten Fall ist die Variable $AKK(o,t)$ zeitunabhängig, d.h. die Sedimentationsrate ändert sich nicht in Abhängigkeit von der Jahreszeit:

$$AKK(o,t) = JAKK(o) \quad (2.2.3)$$

mit der von t unabhängigen Variablen für die jährliche Akkumulation
 $JAKK(o)$ [ern/Jahr] .

In diesem Fall läßt sich der Zeitpunkt t_1 nach Gleichung (2.2.4) berechnen:

$$\int_{t=t_1}^{t_2} JAKK(o) dt = MPROB'(o,t_2) \quad (2.2.4)$$

$\Leftrightarrow$

$$JAKK(o) \cdot (t_2 - t_1) = MPROB'(o,t_2) \quad (2.2.5)$$

$\Leftrightarrow$

$$t_1 = t_2 - \frac{MPROB'(o,t_2)}{JAKK(o)} \quad (2.2.6)$$

Unterliegt die Sedimentation wie im folgenden einfachen durch Gleichung (2.2.7) beschriebenen Modell jahreszeitlichen Schwankungen, läßt sich t_1 in der Regel nicht mehr analytisch ermitteln. Die Akkumulation von Sediment berechnet sich als

$$AKK(o,t)$$

$$JAKK(o)$$

$$+ JAKK(o) \cdot ZAKK(o) \cdot \cos \left[\left(t - TAKKMAX(o) \right) \cdot 2 \cdot \pi \right]$$

$$(2.2.7)$$

mit $JAKK(o)$ als mittlerer jährlicher Sedimentationsrate am Ort o [ern/Jahr], $TAKKMAX(o)$ als Zeitpunkt maximaler Sedimentation innerhalb des jährlichen Zyklus [Jahr] und $ZAKK(o)$ als Anteil der zyklischen Komponente an der Sedimentation [-] .

Soll das in (2.2.7) vorgestellte Modell einen reinen Ablagerungsprozeß **ohne zu bestimmten Jahreszeiten auftretende Erosionserscheinungen** abbilden, ist für ZAKK(o) zusätzlich zu fordern:

$$-1 \leq \text{ZAKK}(o) \leq 1 \quad (2.2.8)$$

Die Beziehung zur Mächtigkeit der obersten Sedimentschicht für die geplante Probennahme ist in (2.2.9) enthalten:

$$\begin{aligned} & \text{MPROB}'(0,t_2) \\ &= \int_{t=t_1}^{t_2} \left[\text{JAKK}(o) \cdot \text{ZAKK}(o) \right. \\ & \quad \cdot \cos \left[\left(t - \text{TAKKMAX}(o) \right) \cdot 2 \cdot \pi \right. \\ & \quad \left. \left. + \text{JAKK}(o) \right] dt \right] \end{aligned} \quad (2.2.9)$$

In diesen Fällen wird die Berechnung des Zeitpunkts t_1 komplizierter. In **der vorliegenden Arbeit wurde ein iteratives numerisches Verfahren zur Ermittlung des Zeitpunkts t_1 angewendet.**

Betrachtet man eine Populationsentwicklung an einem Ort mit dem Ortsindex o über einen Zeitraum (t_0 bis t_3), so ist man wegen der Forderung nach homogenem, unter gleichen Bedingungen entnommenem Probenmaterial normalerweise an einer konstanten Mächtigkeit der Entnahmeschicht interessiert. Das heißt:

$$\forall \text{ MPROB}'(0,t_2) = \text{MPROB}'(0,t_3) \quad (2.2.10)$$

$$t_2, t_3 \geq t_1; \quad t_2, t_3 \leq t_4$$

Um unterschiedliche Probenentnahmegebiete vergleichen zu können, soll die Gleichheit der Entnahmeschichtmächtigkeit auch für alle Entnahmeorte gelten:

$$\forall \text{ MPROB}'(o_1,t) = \text{MPROB}'(o_2,t) \quad (2.2.11)$$

$$o_1, o_2 \in O$$

$MPROB'(o,t)$ sollte also einen konstanten Wert $CMPROB'$ haben:

$$MPROB'(o,t) = CMPROB' \quad (2.2.12)$$

Beispiel 10

Im folgenden Beispiel soll das Ergebnis der Simulation eines Sedimentationsvorgangs vorgestellt werden. Für die mittlere jährliche Sedimentationsrate $JAKK(o)$ wurde ein relativ hoher Wert von 0.2 ern/Jahr angenommen. Der jährliche Sedimentationszyklus ist charakterisiert durch ein Maximum im Frühjahr. Anfang April erreicht die Sedimentationsrate mit 0.4 ern/Jahr ihren Höhepunkt. Anfang Oktober geht die Akkumulation von Sediment auf null ern/Jahr zurück. Als Anfangszeitpunkt für die Simulation wurde der Beginn des Jahres 1970 gewählt. Die Sedimentoberfläche befindet sich zu diesem Zeitpunkt 50 cm unter dem Meeresspiegel. Die Veränderung der Lage der Sedimentoberfläche mit der Zeit ist in Abbildung 44 für die Jahre 1988 und 1989 dargestellt:

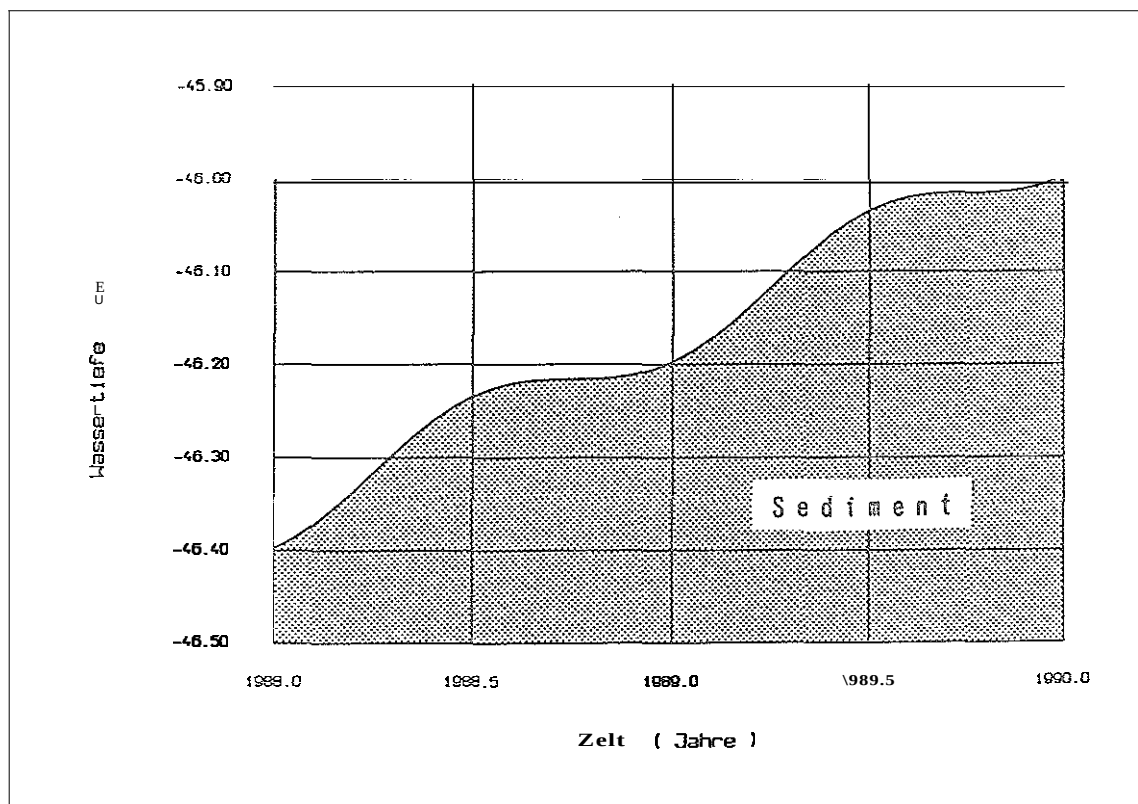


Abbildung 44. Lage der Sedimentoberfläche in Beispiel 10

Der in Abbildung 44 wiedergegebene Einfluß der jahreszeitlichen Schwankung der Sedimentationsrate auf die Entwicklung der Lage der

Sedimentoberfläche mit Akkumulation in der ersten Jahreshälfte und stagnierender Sedimentation in der zweiten Jahreshälfte führt mit Hinblick auf die geplante Entnahme von Sedimentproben zur Frage nach dem Zeitintervall, das zu unterschiedlichen Zeitpunkten in der obersten Sedimentschicht dokumentiert wird. Entscheidet man sich bei der geplanten Probenentnahme zum Beispiel für die Untersuchung des obersten Millimeters des Sediments) ergeben sich für die Zeiträume, die in dieser obersten Schicht dokumentiert werden, die in Abbildung 45 zusammengefaßten Angaben:

Geplanter Zeitpunkt für die Probennahme	Wassertiefe	Erfasster Zeitraum an der Oberfläche	
		Sedimentationsbeginn	Sedimentationsdauer
Jahre	cm über NN	Jahre	
1970.00	- 50.000	1969.297	0.703
1980.00	- 48.000	1979.297	0.703
1990.00	- 46.000	1989.297	0.703
1989.00	- 46.200	1988.297	0.703
1989.25	- 46.117	1988.810	0.440
1989.50	- 46.035	1989.205	0.295
1989.75	- 46.016	1989.250	0.500
1990.00	- 46.000	1989.297	0.703

Abbildung 45. Oberste Sedimentschicht und dokumentierte Zeit

Bei einer für Anfang 1970 geplanten Probennahme erfaßt die oberste Sedimentschicht einen Zeitraum von 1969.297 (zweite Aprilhälfte) bis zum Entnahmezeitpunkt Anfang Januar; das sind 0.703 Jahre oder knapp 8.5 Monate.

Betrachtet man den erfaßten Zeitraum im Verlauf des Jahres - dies geschieht in der unteren Hälfte der Tabelle exemplarisch für das Jahr 1989 -, werden die Unterschiede in der Dauer der in der obersten Sedimentschicht dokumentierten Zeitspanne deutlich. Der großen Zeitspanne von 0.703 Jahren zu Beginn des Kalenderjahres folgt Anfang April eine Zeitspanne von nur noch 0.44 Jahren. Anfang Juli ist der in der obersten Sedimentschicht dokumentierte Zeitraum bereits auf 0.295 Jahre zusammengeschrumpft, das sind nur noch 3.5 Monate. Anfang Oktober reicht der in der obersten Sedimentschicht dokumentierte Zeitraum ein halbes Jahr zurück und zum Jahreswechsel liegt die erfaßte Zeitspanne wieder bei knapp 8.5 Monaten.

In Abhängigkeit von der jahreszeitlich wechselnden Sedimentationsrate ändert sich also der in der obersten Sedimentschicht dokumentierte Zeitraum. Entsprechend unterschiedlich werden auch die im Sediment enthaltenen Informationen ausfallen. Dies betrifft unter anderem die Spuren

organischen Lebens. Je nach Jahreszeit enthält die oberste Schicht des Sediments Dokumente organischen Lebens, die bei geringer Sedimentation **weit zurückreichen und bei vorangegangener intensiver Sedimentation nur** eine kurze Zeitspanne darstellen.

2.2.2 POPULATIONSGRÖSSEN IN DER OBERSTEN SEDIMENTSCHICHT

Ist der Zeitraum für die Ablagerung der obersten Sedimentschicht bekannt **und liegen populationsdynamische Vorstellungen über die Entwicklung der Lebend- und der Totgemeinschaft vor**, lassen sich die Größen der in der obersten Sedimentschicht zum Zeitpunkt t_2 enthaltenen Populationen **errechnen**.

Für die Lebendpopulationen soll unter der Annahme, daß die betrachteten Lebewesen auf der Sedimentoberfläche leben, die Populationsgröße in der obersten Sedimentschicht mit den aus den populationsdynamischen Überlegungen gewonnenen Daten übereinstimmen:

$$PL'(i,0,t_2) = PL(i,0,t_2) \quad (2.2.13)$$

$PL'(i,0,t_2)$ ist die Anzahl der lebenden Individuen der i -ten Population an der Stelle mit Ortsindex 0 zum Zeitpunkt t_2 in der obersten Sedimentschicht.

Für die Größe der Lebendgemeinschaft ergibt sich dann

$$SPL'(0,t_2) = \sum_{i=1}^n PL'(i,0,t_2) \quad (2.2.14)$$

als Summe der lebenden Individuen in der obersten Sedimentschicht an der **Stelle mit Ortsindex 0 bei Probenentnahme zum Zeitpunkt t_2** .

Ist mit dem Zeitpunkt t_1 die älteste Ablagerung der obersten Sedimentschicht datiert, lassen sich die Populationsgrößen innerhalb der Totgemeinschaft berechnen:

$$PT'(i,0,t_2) = PT(i,0,t_2) - PT(i,0,t_1) \quad (2.2.15)$$

$PT'(i,0,t_2)$ ist die Anzahl der toten Individuen der i -ten Population in der obersten Sedimentschicht an der Stelle mit dem Ortsindex 0 zum Zeitpunkt t_2 bei Erfassung des Zeitraums t_1 bis t_2 .

Für die Totgemeinschaft ergibt sich

$$SPT'Co,t2) = \sum_{i=1}^n PT'Ci,o,t2) \quad C 2.2.16)$$

als Summe der toten Individuen in der obersten Sedimentschicht an der Stelle mit Ortsindex o bei Probenentnahme zum Zeitpunkt t2.

Kombiniert man die Ergebnisse der Modellrechnung des Beispiels 10 mit den Ergebnissen aus dem populationsdynamischen Szenario von **Beispiel 6 C** (siehe Unterkapitel 2.1), ergibt sich der in Abbildung 46 dargestellte Vergleich der Totpopulationsgrößen:

Zeitpunkt der geplanten Probenentnahme	Textulariinen		Miliolinen		Rotaliinen	
	gesamt	erfaßt	gesamt	erfaßt	gesamt	erfaßt
I. Januar 1989	424	11	1618	78	7121	336
I. April 1989	433	19	1669	126	7311	463
I. Juli 1989	433	1	1672	7	7356	70
I. Oktober '89	434	2	1678	9	7427	115
I. Januar 1990	445	12	1752	81	7672	342

Abbildung 46. Totpopulationsgrößen in Beispiel 10

Die Angaben zu den in der obersten Sedimentschicht erfaßten Foraminiferen für die Quartalsanfänge des Jahres 1989 zeigen eine deutliche Reduzierung der Totpopulationen gegenüber den unter "gesamt" aufgeführten Angaben über die Anzahl der toten Individuen im gesamten Betrachtungszeitraum von 1970 bis 1990.

Neben dieser generellen Reduzierung fallen bei den Totpopulationsgrößen in der obersten Sedimentschicht jahreszeitliche Unterschiede auf, die in den mit "gesamt" überschriebenen Spalten nicht vorhanden sind. Hier kommt das Fehlen des integrierenden Effekts langer Zeiträume (siehe Zusammenfassung der Ergebnisse der populationsdynamischen Modelle) zum Ausdruck. Die Schwankungen der Sterberaten innerhalb des Kalenderjahres finden in den Unterschieden der Totpopulationsgrößen der obersten Sedimentschicht ihren Niederschlag. Je mächtiger die für die Probennahme gewählte Sedimentschicht ist, umso geringer ist der zu erwartende Einfluß der jahreszeitlichen Veränderungen der Sterberate, wie als Extrem die unter der Bezeichnung "gesamt" aufgeführten Totpopulationsgrößen zeigen; diesen Totpopulationsgrößen lassen sich Schichtmächtigkeiten zwischen 38 und 40 mm zuordnen C vergleiche mit den Angaben in Abbildung 45 auf Seite 89).

2.2.3 FLÄCHEN- UND MASSENBEZOGENE WERTE

Bei der Darstellung der populationsdynamischen Modelle in Unterkapitel 2.1 wurde zur Vereinfachung bisher lediglich von "Populationsgrößen" gesprochen. Es wurden zwar Begrenzungen für die Populationsgröße eingeführt, doch der Bezug der Populationen zum Raum, in dem sie leben, wurde nicht hergestellt. Zur Erfassung realer Ökosysteme müssen die berechneten **Populationsgrößen in eine Beziehung zum Lebensraum gesetzt** werden. Die einfachste Methode besteht in der Ermittlung der Zahl der Individuen pro Flächeneinheit oder Raumeinheit (siehe zum Beispiel ODUM, 1983, Seite 254). **Die Größe einer Population pro Flächen- oder Raumeinheit wird Populationsdichte genannt.** Die Ermittlung von Populationsdichten erleichtert den Vergleich unterschiedlicher Lebensräume in Bezug auf die dort lebenden Populationen und schafft Informationen, die über die Aussagekraft relativer Populationsgrößen hinausgehen.

Definiert man, um den Bezug zu den Ergebnissen der populationsdynamischen Modelle des Unterkapitels 2.1 herzustellen, die Fläche $FPOP(o,t)$ als Lebensraum der Populationen am Ort mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t [ern'] und die Fläche $FPROB'(o,t)$ als Bezugsfläche für die Populationsdichte [cm'], so läßt sich die Anzahl der auf der Fläche $FPROB'(o,t)$ lebenden Individuen der i -ten Population am Ort o zum Zeitpunkt t als $PLCM'(i,o,t)$ bestimmen:

$$PLCM'(i,o,t) = PL'(i,o,t) \cdot \frac{FPROB'(o,t)}{FPOP(o,t)} \quad (2.2.17)$$

Als von der Größe der Fläche $FPROB'(o,t)$ unabhängige Populationsdichte $[I/ern']$ ergibt sich

$$PLD'(i,o,t) = \frac{PLCM'(i,o,t)}{FPROB'(o,t)} \quad (2.2.18)$$

$FPROB'(o,t)$ stellt gleichzeitig die gewünschte Probenentnahmefläche dar. Bei Foraminiferenuntersuchungen sind dies in der Regel 10 cm'. Geht man davon aus, daß bei einer Beprobung die Entnahmefläche $FPROB'(o,t)$ **konstant sein sollte**,

$$FPROB'(o,t) = CFPROB' = 10.0 \quad (2.2.19)$$

und die Ergebnisse der populationsdynamischen Untersuchungen in Unterkapitel 2.1 ebenfalls auf eine Fläche $FPOP(o,t)$ **vongleichbleibender Größe bezogen werden,**

$$FPOP(o,t) = CFPOP = 10.0 \quad (2.2.20)$$

so läßt sich für die weiteren Betrachtungen $PLCM'(i,o,t)$ mit der Anzahl der in Unterkapitel 2.1 berechneten Individuen gleichsetzen:

$$PLCM'(i,o,t) = PL(i,o,t) \quad (2.2.21)$$

D.h., daß die Lebendpopulationsgrößen aus Unterkapitel 2.1 ohne Umrechnung als Lebendpopulationsdichten übernommen werden können.

Für die Angabe von Totpopulationsdichten erscheint es sinnvoller, die Anzahl der toten Individuen pro Raumeinheit des Sediments zu berechnen, da dies eine auch bei palökologischen Untersuchungen am nichtrezenten Sediment verwendbare Größe ist.

Sind die flächenhafte Ausdehnung der betrachteten Population $FPOP(o,t)$ (z.B. 10 cm^2), die Probenentnahmefläche $FPROB'(o,t)$ (ebenfalls 10 cm^2) und die Mächtigkeit der obersten Sedimentschicht (z.B. 0.1 cm) bekannt, lassen sich bei Kenntnis von Porosität (z.B. 50 Prozent oder 0.5) und Mineralinhalt des Sediments (mit einer Dichte von z.B. 2.7 g/cm^3), **die Masse des bei einer geplanten Probennahme entnommenen Sediments** (für das gewählte Beispiel ergeben sich 1.35 Gramm) und die Anzahl der toten Individuen pro Gramm Sediment angeben. Bei 540 toten Individuen in der obersten Sedimentschicht ergibt sich zum Beispiel eine Dichte von 400 Individuen pro Gramm Sediment.

Das Volumen der vorgesehenen Probe $VPROB'(o,t)$ [cm^3] berechnet sich als

$$VPROB'(o,t) = FPROB'(o,t) \cdot MPROB'(o,t) \quad (2.2.22)$$

und die Masse des trockenen Sediments für dieses Volumen beträgt

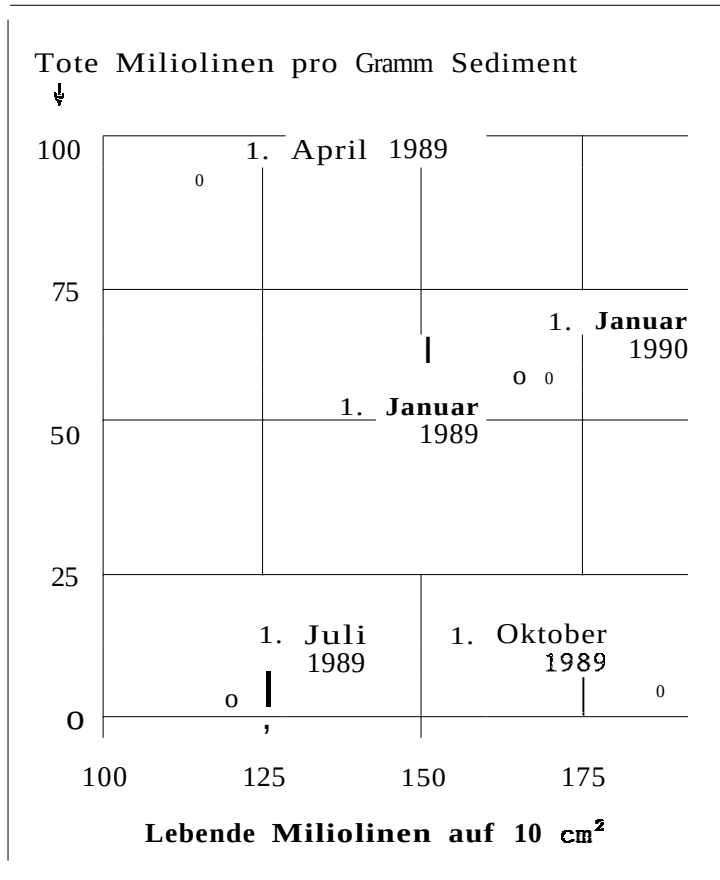
$$GS'(o,t) = VPROB'(o,t) \cdot DSED(o) \cdot [1 - POROS(o)] \quad (2.2.23)$$

Dabei bedeuten

$FPROB'(o,t)$	die flächenhafte Ausdehnung der entnommenen Probe [Einheit: cm^2],
$MPROB'(o,t)$	die Mächtigkeit der obersten Sedimentschicht [Einheit: cm],
$DSED(o)$	die Dichte des Mineralinhalts des Sediments an der Entnahmestelle mit dem Ortsindex 0 [Einheit: g/cm^3],

Neben den teilweise großen Unterschieden zwischen Lebendpopulationsdichte und Anzahl der toten Individuen pro Gramm Sediment fallen die Schwankungen der Populationsdichten im Verlauf des Jahres auf.

Um festzustellen, ob sich die Schwankungen der Lebend- und der Totpopulationsdichten parallel entwickeln, sollen für zwei Populationen (die **Miliolinen** und die **Rotalinen**) Lebend- und Totpopulationsdichten in ein **zweidimensionales Diagramm eingetragen werden.**



Die Abbildung links zeigt die Lage der Lebend- und Totpopulationsdichten der Miliolinen für die Quartalsanfänge im Jahre 1989.

Anfang 1989 und Anfang 1990 liegen die Dichten für Lebend- und Totpopulation gleichzeitig bei hohen Werten.

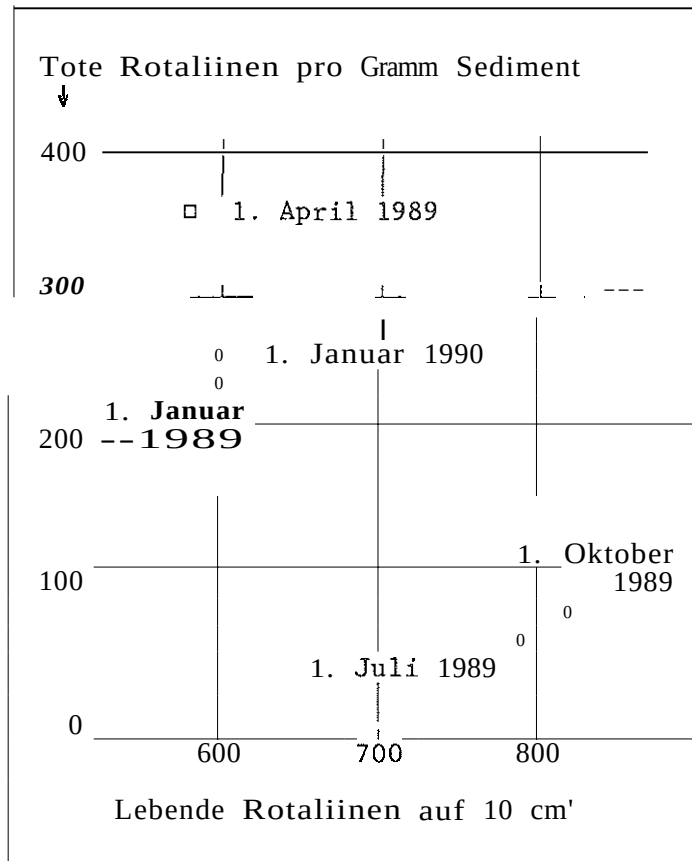
Am 1. April 1989 steht einer relativ kleinen Zahl lebender Individuen auf 10 cm² Fläche eine große Anzahl toter Individuen pro Gramm Sediment gegenüber.

Am 1. Juli 1989 liegt die Populationsdichte für die Lebend- und für die Totpopulation bei niedrigen Werten.

Am 1. Oktober erreicht die Lebendpopulationsdichte ihr Maximum bei niedriger Dichte der toten Miliolinen.

Abbildung 48. Miliolinendichte im Jahr 1989

Die jahreszeitlichen Schwankungen von Lebend- und Totpopulationsdichte verlaufen bei den Miliolinen also nicht parallel. Gegenläufige Tendenzen sind erkennbar. Dies wird besonders bei der Entwicklung im April und im Oktober deutlich.



Die Entwicklung der Dichten für Lebend- und Totpopulation der Rotaliinen ist im links dargestellten Diagramm abgebildet.

Bei niedriger Dichte der Lebendpopulation ist die Anzahl der toten Individuen pro Gramm Sediment im Januar hoch.

Diese gegenläufige Entwicklung der Dichten von Lebend- und Totpopulation verstärkt sich Anfang April.

Anfang Juli und Anfang Oktober stehen den großen Dichten der Lebendpopulation kleine Dichten der Totpopulation gegenüber.

Anders als bei den Milioinen bilden sich bei den Rotaliinen zwei Gruppen mit vergleichbaren Verhältnissen heraus: Januar-April und Juli-Oktober.

Abbildung 49. Rotaliindichten im Jahr 1989

Zur einfachen Darstellung der auch bei den Rotaliinen gefundenen gegenläufigen Tendenzen von Lebend- und Totpopulationsdichten erscheint neben der Eintragung in ein Diagramm die Berechnung des Verhältnisses von lebenden Individuen pro Flächeneinheit zur Anzahl der toten Individuen pro Gramm Sediment geeignet:

$$\text{PLCMPTGS}'(i,o,t) = \frac{\text{PLCH}'(i,0,t)}{\text{PTGS}'(i,o,t)}$$

(2.2.26)

Durch Einsetzen von (2.2.17) für $\text{PLCM}'(i,o,t)$ und (2.2.24) für $\text{PTGS}'(i,o,t)$ wird $\text{PLCMPTGS}'(i,o,t)$ zu

$$\begin{aligned}
 \text{PLCMPTGS}'(i,o,t) &= \frac{\text{PL}'(i,o,t)}{\text{PT}'(i,o,t)} \cdot \frac{\frac{\text{FPROB}'(o,t)}{\text{FPOP}(o,t)}}{\frac{\text{FPROB}'(o,t)}{\text{FPOP}(o,t)}} \\
 &= \frac{\text{PL}'(i,o,t)}{\text{PT}'(i,o,t)} \cdot \frac{1}{\text{GS}'(o,t)}
 \end{aligned}
 \quad (2.2.27)$$

Bei gleichbleibender Fläche $\text{FPROB}'(o,t)$ der geplanten Probenentnahmen

$$\text{FPROB}'(o,t) = \text{CFPROB}, = 10.0 \quad (2.2.28)$$

und gleichbleibender Entnahmeschichtmächtigkeit $\text{MPROB}'(o,t)$

$$\text{MPROB}'(o,t) = \text{CMPROB}' = 0.1 \quad (2.2.29)$$

ergibt sich für $\text{GS}'(o,t)$ mit (2.2.22) und (2.2.23)

$$\begin{aligned}
 \text{GS}'(o,t) &= 10 \cdot 0.1 \cdot \text{DSED}(o) \cdot [1 - \text{POPROS}(o)] \\
 &= \text{DSED}(o) \cdot [1 - \text{POPROS}(o)]
 \end{aligned}
 \quad (2.2.30)$$

Bei Annahme einer Dichte des Sediments von 2.7 g/cm^3 und einer Porosität von 50 Prozent wird $\text{PLCMPTGS}'(i,o,t)$ zu

$$\text{PLCMPTGS}'(i,o,t) = \frac{\text{PL}'(i,o,t)}{\text{PT}'(i,o,t)} \cdot \frac{1}{1.35}
 \quad (2.2.31)$$

d.h., daß bei gleichbleibenden Probenentnahmebedingungen und gleichbleibender Zusammensetzung des Sediments hinsichtlich Dichte der

Mineralsubstanz und Porenvolumen das Verhältnis von Lebendpopulationsdichte zur Anzahl der toten Individuen pro Gramm Sediment durch eine Multiplikation mit einem konstanten Faktor in das Verhältnis der Anzahl der lebenden Individuen zur Anzahl der toten Individuen in der Probe überführt werden kann.

Dieses Verhältnis der Individuenzahlen in Lebend- und Totpopulation wird in der Literatur teilweise als Maß für die Sedimentationsrate benutzt: Bei relativ vielen lebenden Individuen ist die Sedimentationsrate hoch; überwiegt die Zahl der toten Individuen, nimmt man eine niedrige Sedimentationsrate an.

MURRAY (1973, Seite 14) schreibt als Kritik zu diesem Ansatz:

"Walton (1955) introduced the ratio

$$\frac{L}{D} = \frac{\text{number of living}}{\text{number of dead}} \times 100$$

as a means of assessing the rate of sedimentation. Use of this ratio has become quite common. However, few authors have considered the errors involved.

Where seasonal studies of standing crop size have been carried out, the annual range has often been ten times the lowest value, e.g. in 1965 the variation for *Elphidium articulatum* (d'Orbigny) in Bottsand Lagoon is from less than 10 in January to 125 in August (data from Lutze, 1968a). A conservative estimate would be a threefold difference. Suppose a dead population of 1000 individuals and standing crops of 100 and 300. The resulting *LID* ratios would be 10 per cent and 30 per cent respectively. Boltovskoy and Lena (1969b) calculated *LID* ratios for 24 monthly samples from the same locality in Puerto Deseado, Argentina. The range of Variation was 5.6 to 50.0 per cent. "

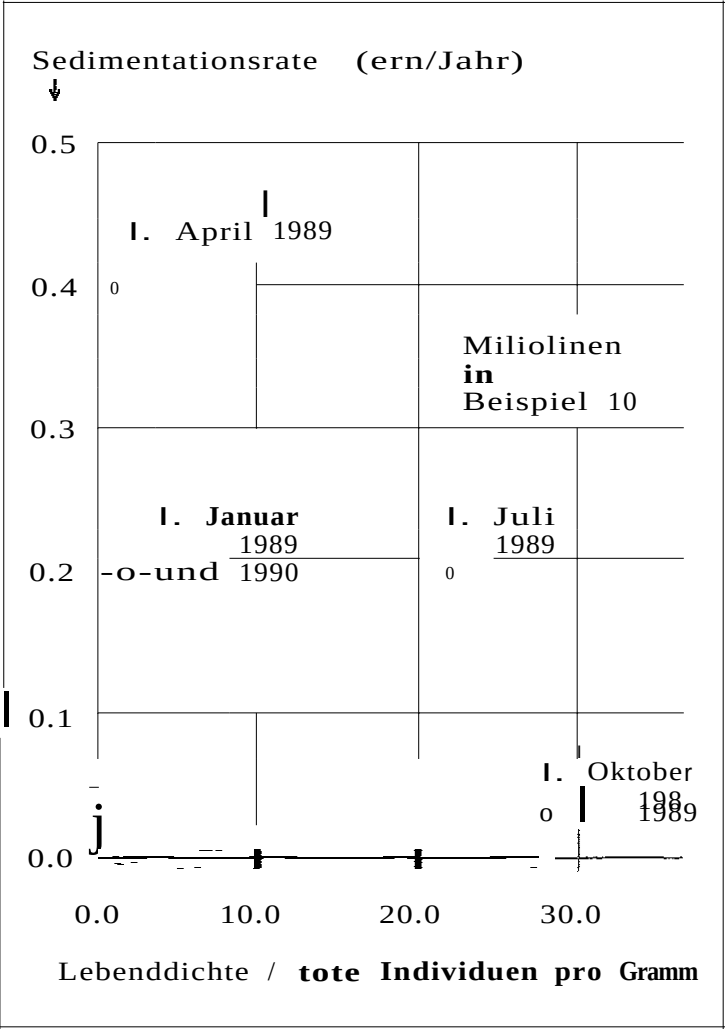
In Beispiel 10 ergeben sich für PLCMPTGS' (i,o,t) bei Berechnung nach Gleichung (2.2.31) die in Abbildung 50 wiedergegebenen Werte:

Zeitpunkt der geplanten Probenentnahme	Textulariinen	Miliolinen	Rotaliinen
	Lebende Individuen auf 10 cm'		
	Tote Individuen pro Gramm Sediment		
1. Januar 1989	10.0	2.8	2.4
1. April 1989	5.2	1.2	1.7
1. Juli 1989	118.6	23.3	15.2
1. Oktober '89	61.3	27.9	9.6
1. Januar 1990	9.3	2.8	2.4

Abbildung 50. Lebend- zu Totpopulationsdichten in Beispiel 10

Die in Abbildung 50 auf Seite 98 angegebenen Werte bestätigen am fiktiven Fall von Beispiel 10 die MURRAYsche Kritik: Abhängig von der Jahreszeit schwanken die berechneten Verhältnisse von lebenden Individuen pro Flächeneinheit zu toten Individuen pro Gramm Sediment, die den durch 1.35 geteilten *L/D* ratios nach WALTON (1955) entsprechen.

Hinzuzufügen ist, daß die Schwankungen nicht mit den Schwankungen der Sedimentationsrate im Verlauf des Jahres parallel verlaufen. **Abbildung 51 zeigt für die Miliolinen in Beispiel 10 die Beziehung zwischen dem Verhältnis von lebenden Individuen auf 10 cm² zur Anzahl der toten Individuen pro Gramm Sediment auf der einen und der für Beispiel 10 bekannten Sedimentationsrate auf der anderen Seite.**



Anfang Januar ist das Verhältnis von Lebendichte zur Anzahl der **toten Miliolinen pro Gramm Sediment** niedrig **und die Sedimentationsrate liegt mit einem Wert von 0.2 ern/Jahr im Jahresdurchschnitt.**

Am 1. April erreicht **die Sedimentationsrate** mit 0.4 ern/Jahr ihren Höchstwert. Das Verhältnis von Lebend- zu Totdichte wird minimal.

Am 1. Juli liegt die **Sedimentationsrate** wieder beim Jahresdurchschnittswert von 0.2 , genau wie am 1. Januar, das Lebend-/Totverhältnis liegt jedoch mit 23.3 erheblich höher als im Januar.

Anfang Oktober hat die Sedimentationsrate **null** erreicht. Das Verhältnis von Lebendichte zur Anzahl der toten Miliolinen pro Gramm Sediment erreicht mit 27.9 den größten Wert, der an einem Quartalsanfang registriert wird.

Abbildung 51. Dichten und Sedimentationsrate

Das Beispiel für die Miliolinenpopulation zeigt, daß sich das Lebend-/Tot-Verhältnis unter Umständen entgegengesetzt zur angenommenen Richtung verändern kann: Der hohen Sedimentation rate Anfang April ent-

spricht ein extrem niedriges Lebend-/Tot-Verhältnis, und der fehlenden Sedimentation Anfang Oktober entspricht ein sehr hoher Wert für das Verhältnis von Lebendpopulationsdichte zu Totpopulationsdichte.

Festgehalten werden soll in diesem Zusammenhang, daß Aussagen zum dynamisch und über das Jahr veränderlich ablaufenden Sedimentationsprozeß nicht ohne Vorstellungen über die ebenfalls dynamisch ablaufenden und über das Jahr veränderlichen populationsdynamischen Erscheinungen gemacht werden können.

2.2.4 RELATIVE POPULATIONSGRÖSSEN - ABUNDANZ

Neben der Angabe von flächen- oder raumbezogenen Populationsdichten lassen sich die relativen Populationsgrößen in der für die Beprobung vorgesehenen obersten Sedimentschicht berechnen.

$PLSPL'_{Ci,o,t}$ ist der Anteil der lebenden Individuen der i-ten Population an der Summe aller lebenden Individuen in der Geländeprobe an der Stelle mit Ortsindex o bei Probenentnahme zum Zeitpunkt t :

$$PLSPL'_{Ci,o,t} = \frac{PL'_{Co,t}}{SPL'_{Co,t}} \quad (2.2.32)$$

$PTSPT'_{Ci,o,t}$ ist der Anteil der lebenden Individuen der i-ten Population an der Summe aller lebenden Individuen in der obersten Sedimentschicht an der Stelle mit Ortsindex o bei Probenentnahme zum Zeitpunkt t

$$PTSPT'_{Ci,o,t} = \frac{PT'_{(o,t)}}{SPT'_{(o,t)}} \quad (2.2.33)$$

Der Vorteil relativer Populationsgrößen - auch mit Abundanz bezeichnet - bei ökologischen Felduntersuchungen liegt darin, daß Berechnungen auch dann noch durchgeführt werden können, wenn die Ausdehnung der Populationen, die Größe der Probenentnahmefläche oder die Hächtigkeit der Schicht bei Probenentnahme nicht bekannt sind. Die relativen Populationsgrößen geben Auskunft über Veränderungen der Bedeutung einzelner Populationen im Verlauf der Zeit oder von Ort zu Ort (siehe zum Beispiel ODUM, 1983, Seite 258).

Abbildung 52 auf Seite 101 gibt eine Übersicht über die Veränderungen der Abundanz der Populationen aus Beispiel 10:

Zeitpunkt der geplanten Probenentnahme	Textulariinen		Niliolinen		Rotaliinen	
	lebend	tot	lebend	tot	lebend	tot
	%					
1. Januar 1989	9.6	2.7 (4.6)	19.6	18.4 (17.7)	70.8	79.0 (77.7)
1. April 1989	9.5	3.2 (4.6)	15.0	20.7 (17.7)	75.5	76.2 (77.7)
1. Juli 1989	8.3	1.7 (4.6)	12.2	8.7 (17.7)	79.5	89.6 (77.8)
1. Oktober '89	8.4	1.3 (4.6)	17.0	7.0 (17.6)	74.6	91.7 (77.9)
1. Januar 1990	9.7	2.7 (4.5)	19.7	18.6 (17.8)	70.6	78.7 (77.7)

Abbildung 52. Abundanz der Unterordnungen in Beispiel 10

Die in Klammern angegebenen Werte zeigen die Abundanz der Totpopulationen bei Betrachtung des gesamten Zeithorizonts von 1970 bis 1990. Bei diesen Werten werden die jahreszeitlichen Schwankungen durch den langen zugrunde liegenden Zeitraum ausgeglichen⁴⁷.

Für die Darstellung von Abundanzen oder relativen Populationsgrößen werden in der Foraminiferenökologie Dreiecksdiagramme gewählt. Dies ist sinnvoll, da bei rezenten Proben die drei Unterordnungen der Textuariinen, Miliolinen und Rotaliinen zusammen 100 Prozent der Foraminiferengemeinschaft ausmachen. Eine Einführung in die Benutzung solcher Dreiecksdiagramme gibt MURRAY (1973, Seite 12f.). Um die jahreszeitlichen Schwankungen besser darstellen zu können, wird in Abbildung 53 auf Seite 102 nur ein Ausschnitt eines solchen Dreiecksdiagramms dargestellt. Das ursprüngliche Diagramm wurde entlang der Linie mit 70 Prozent Rotaliinen abgeschnitten.

⁴⁷ Der hier auftretende integrierende Effekt bei der Zusammenfassung großer Zeitabschnitte entspricht der Bildung von gleitenden Mittelwerten in der Zeitreihenanalyse (siehe zum Beispiel PFANZAGL, 1972, 116ff.). In einem geologischen Profil können die Proben solche große Zeiträume umfassende Durchschnitte darstellen.

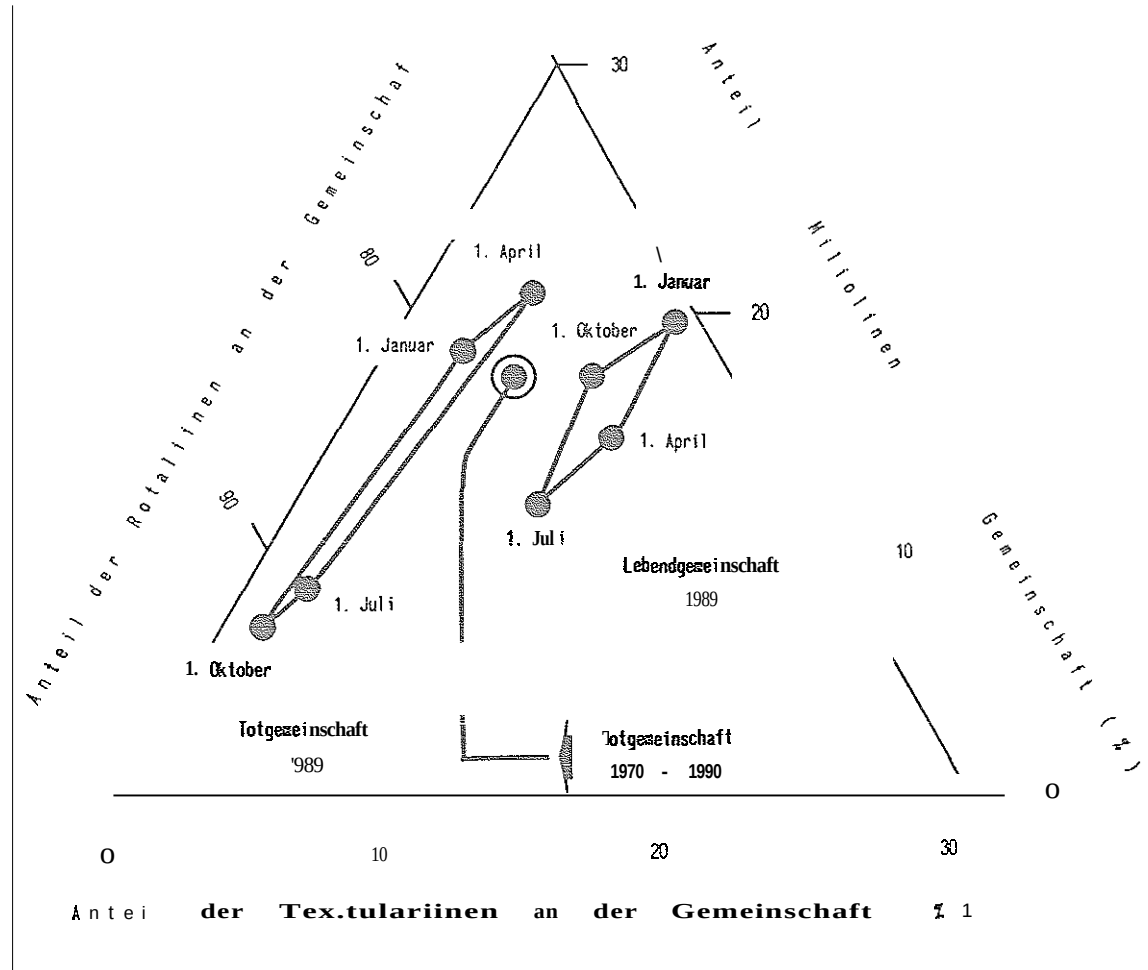


Abbildung 53. Abundanzbetrachtungen in der obersten Sedimentschicht

Die Abundanz der Lebendpopulationen zeigt im Verlauf des Jahres einen anderen Verlauf als die der Totpopulationen. Bedingt durch den niedrigeren Anteil an Textulariinen ist das Viereck für die Totgemeinschaft gegenüber dem Viereck für die Lebendgemeinschaft deutlich nach links verschoben.

Ausdehnung der Vierecke und Position der Quartalsanfänge unterscheiden sich ebenfalls bei Lebend- und Totgemeinschaft. Während der Rotaliinenanteil bei der Lebendpopulation nur um zehn Prozent zwischen Anteilen von 70 bis 80 Prozent schwankt, beträgt die Spannweite für den Anteil der Rotaliinen an der Totgemeinschaft mehr als 15 Prozent. Einem maximalen Rotaliinenanteil an der Lebendgemeinschaft im Juli steht bei der Totgemeinschaft ein Maximum im Oktober gegenüber, einem Monat, der sich bei der Lebendgemeinschaft nicht durch einen ausgeprägt hohen Rotaliinenanteil auszeichnet.

Die ebenfalls dargestellte Totgemeinschaft für den gesamten Modellzeitraum von 1970 bis 1990 zeigt im Gegensatz zur Totgemeinschaft aus der

obersten Sedimentschicht keine jahreszeitlichen Einflüsse. Wegen der Einschließung der Anfangswerte für die Totpopulationen mit einem hohen Textulariinenanteil liegt diese Totgemeinschaft näher an der Lebendgemeinschaft als die Totgemeinschaft aus der obersten Sedimentschicht.

Abbildung 53 auf Seite 102 macht deutlich, welche jahreszeitlich bedingten Effekte bei realem Probenmaterial zu erwarten sind. Daß die **Gemeinschaften sich für ein bestimmtes Environment als ein Punkt im Dreiecksdiagramm darstellen lassen, ohne Abweichungen in Abhängigkeit vom Betrachtungszeitpunkt innerhalb des jährlichen populationsdynamischen Rythmus und ohne Unterschiede zwischen Lebend- und Totpopulation zu zeigen, kann zwar unter bestimmten Parameterkonstellationen für die populationsdynamische Entwicklung der Gemeinschaft theoretisch angenommen werden, doch sind solche speziellen Parameterkonstellationen bei der Vielzahl möglicher Entwicklungen mit Sicherheit der unwahrscheinliche Ausnahmefall.** Diese Annahme wird von am Probenmaterial aus dem Rhonedelta (siehe Unterkapitel 4.3) gewonnenen Abundanzen und durch die Angaben in der Literatur⁴ bestätigt.

2.2.5 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 2.2

Die Ergebnisse der Überlegungen zu den Vorgängen in der obersten Sedimentschicht lassen sich in folgenden Aussagen zusammenfassen:

- **Populationsdynamik und Sedimentation als dynamische Prozesse**

Sowohl bei der Entwicklung der Populationen als auch bei der Ablagerung des sie umgebenden Sediments handelt es sich um dynamische Prozesse mit zyklischen Veränderungen in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Um die Vorgänge in der für eine Probenentnahme vorgesehenen obersten Sedimentschicht verstehen zu können, müssen deshalb Modelle aus der Populationsdynamik mit Sedimentationsmodellen gekoppelt werden.

- **Oberste Sedimentschicht und erfaßter Zeitraum**

Da die Sedimentation im Verlauf der Zeit nicht konstant ist, ist der Zeitraum, der einer obersten Sedimentschicht mit definierter Mächtigkeit entspricht, ebenfalls variabel. In Zeiten verstärkter Akkumulation von Sediment beinhaltet diese oberste Schicht einen kurzen, in Zeiten geringer Sedimentation einen längeren Zeitraum.

- **Oberste Sedimentschicht und erfaßte biologische Zeugnisse**

Während Umfang und Zusammensetzung der Lebendgemeinschaft unter der Annahme, daß nur die Sedimentoberfläche Benthosorganismen enthält, aus den populationsdynamischen Modellen unverändert übernommen werden können, enthält die Totge-

⁴ Eine Reihe von Beispielen für Abundanzunterschiede zwischen Lebend- und Totpopulationen faßt MURRAY (1973, Seite 232f.) in mehreren Dreiecksdiagrammen zusammen.

meinschaft der obersten Sedimentschicht nur diejenigen toten Individuen, die während der Ablagerung des Sediments gestorben sind.

- Lebend- und Totpopulationsdichten

Durch die Einbettung in einen definierten räumlichen Rahmen bei Einführung des Sedimentationsmodells ist die Angabe von Populationsdichten für die Lebend- und für die Totpopulationen möglich.

Während für die Lebendpopulation die Werte aus den Ergebnissen der populationsdynamischen Modellrechnungen bei Unterstellung einer konstanten Bezugsfläche übernommen werden können, beinhalten die Angaben über die als Totpopulationsdichte definierte Anzahl der toten Individuen einer Population pro Gramm Trockengewicht des Sediments Informationen aus dem Sedimentationsmodell, Angaben über die Dichte der mineralischen Substanz und die Porosität des Sediments. Die Totpopulationsdichte beinhaltet also Informationen aus beiden modellierten Prozessen: aus der Populationsdynamik und aus der Sedimentation.

Sowohl die Lebendpopulationsdichten als auch die Totpopulationsdichten werden durch die populationsdynamisch bedingten jahreszeitlichen Schwankungen beeinflusst.

Ohne Kenntnis beider Prozesse - Populationsdynamik und Sedimentation - sind Schlüsse vom Verhältnis der Lebendpopulationsdichte zur Totpopulationsdichte auf die Sedimentationsrate nicht möglich.

- Jahreszeitliche Änderungen der Abundanz der Totpopulationen

Bei den zyklischen populationsdynamischen Modellen tritt nach einer gewissen Zeit aufgrund des integrierenden Effekts langer Zeiträume eine Konstanz der Anteile der Totpopulationen an der Totgemeinschaft auf. Bedingt durch die Verkürzung des in der obersten Sedimentschicht erfaßten Zeitraums werden die jährlichen Schwankungen der relativen Häufigkeit der Totpopulationen deutlich.

2.3 DETRITUSNAHRUNGSKETTE UND SEDIMENT

In Unterkapitel 2.2 wird die Ablagerung von Sediment im Sinne eines einheitlichen zyklischen Prozesses mit einem Maximum der Ablagerungsintensität im Frühjahr und einem Minimum im Herbst abgebildet. Bei der Betrachtung des Deltabereiches eines Flusses, der einen großen **Teil seiner Sedimentfracht während der Schneeschmelze aus seinem Herkunftsgebiet ins Meer transportiert, erscheint eine derartige Abbildung für die Sedimentation im Küstenbereich brauchbar.**

Das Modell eines einheitlichen Prozesses läßt jedoch die Bildung des autochthonen Anteils des Sediments außer Acht. Neben den Ablagerungen von organischen Hartteilen wie zum Beispiel Muschelschalen gehört die Biomasse der Detritusnahrungskette zum autochthonen organischen Anteil des Sediments.

Da die Produktion von Biomasse in Abhängigkeit von der Sonnenstrahlung variiert und ihre Schwankungen während des Jahres anderen **Steuerungsmechanismen unterliegen als die der Sedimentzufuhr, wird in Abschnitt 2.3.1 an einem fiktiven Beispiel für ein Küstenökosystem die Produktion von Biomasse und deren Fluß durch das Ökosystem dargestellt.**

In Abschnitt 2.3.2 wird ein Modell, das einen zyklisch ablaufenden **Sedimentationsprozeß für allochthones mineralisches Material mit der jahreszeitlich schwankenden Produktion von autochthonem organischem Material verbindet, vorgestellt.**

Die mögliche Bedeutung des organischen Anteils am Sediment und seine Schwankungen während des Jahres werden in Abschnitt 2.3.3 behandelt.

Unter der Annahme, daß die **granulometrische Zusammensetzung von mineralischem und organischem Anteil des Sediments verschieden ist, werden in Abschnitt 2.3.4 die durch die zyklische Entwicklung des organischen Anteils am Sediment verursachten Veränderungen der Granulometrie des Sediments im Verlauf eines Jahres analysiert.**

Abschnitt 2.3.5 faßt die Ergebnisse von Unterkapitel 2.3 zusammen.

2.3.1 ENERGIE- UND MASSENFLUSS IN EINEM KÜSTENÖKOsystem

Ein Küstenökosystem läßt sich verallgemeinert durch das Zusammenspiel von fünf Organismengruppen in zwei Nahrungsketten beschreiben.

Die Organismengruppen bestehen aus

- dem Phytoplankton, das für die Primärproduktion von Biomasse aus Kohlendioxid, Wasser, Nitrat und Phosphat mit **Hilfe von Lichtenergie verantwortlich ist,**
- den Herbivoren, die sich von Phytoplankton ernähren,
- den Karnivoren, die sich von Herbivoren ernähren,
- den Detritivoren, die den auf den Boden sinkenden organischen Detritus fressen, und

- **den Karnivoren, die von den Detritivoren leben.**

Das so beschriebene System läßt sich in zwei **Nahrungsketten** aufgliedern:

- **die Fraßnahrungskette mit den Herbivoren und der ersten Gruppe von Karnivoren und**
- **die Detritusnahrungskette mit den Detritivoren und der zweiten Gruppe von Karnivoren.**

Für ein derartiges Küstenökosystem gibt ODUM (1983a, Seite 99) ein schematisches Energieflußdiagramm an, daß in Abbildung 54 wiedergegeben **ist:**

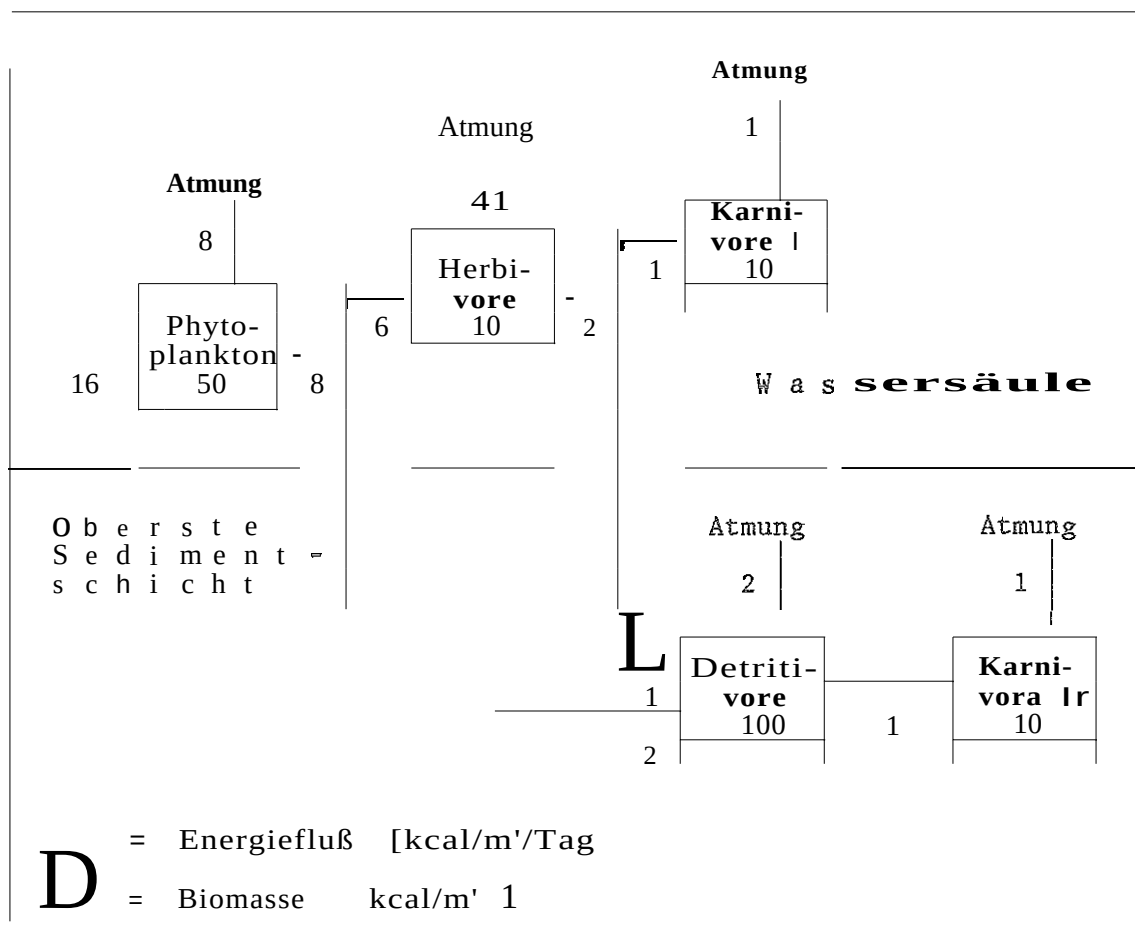


Abbildung 54. Energieflußdiagramm eines marinen Küstenökosystems

Im abgebildeten Energieflußdiagramm sind die Energieflüsse an den Verbindungslinien zwischen den Komponenten des Küstenökosystems vermerkt.

- Vom Phytoplankton werden $16 \text{ kcal/m}^2/\text{Tag}$ an Energie aufgenommen. Die Hälfte davon dient dem Eigenverbrauch und geht durch Atmung verloren. Die andere Hälfte steht für die Fraß- und die Detritusnahrungskette zur Verfügung.
- Die Herbivoren beziehen aus dem Phytoplankton Energie in der Größenordnung von $6 \text{ kcal/m}^2/\text{Tag}$, wovon zwei Drittel für den Eigenverbrauch benutzt werden ($4 \text{ kcal/m}^2/\text{Tag}$ gehen als Atmung verloren).
- Die Herbivoren stellen eine Energiemenge von $2 \text{ kcal/m}^2/\text{Tag}$ zur Verfügung, die zur Hälfte zur Ernährung der ersten Gruppe von Karnivoren, zur Hälfte als Input in die Detritusnahrungskette verwendet wird.
- Die erste Gruppe von Karnivoren bildet den Abschluß der Fraßnahrungskette und verbraucht die aufgenommene Energie.

Die Detritivoren erhalten einen Energiezufluß von $2 \text{ kcal/m}^2/\text{Tag}$ vom absinkenden Phytoplankton und von $1 \text{ kcal/m}^2/\text{Tag}$ von Abfällen, die die Herbivoren produzieren.

- Die zweite Gruppe von Karnivoren bezieht von den Detritivoren $1 \text{ kcal/m}^2/\text{Tag}$, die für den Eigenbedarf verbraucht wird.

Die in den fünf Organismengruppen gespeicherte Energie oder Biomasse ist in den jeweiligen Kästchen angegeben:

- im Phytoplankton 50 kcal/m^2
- in der Gruppe der Herbivoren 10 kcal/m^2 ,
- in der ersten Gruppe von Karnivoren 10 kcal/m^2
- in der Gruppe der Detritivoren 100 kcal/m^2 und
- in der zweiten Gruppe von Karnivoren 10 kcal/m^2

Unter der Annahme, daß 2 Gramm organische Trockensubstanz etwa 10 kcal entsprechen⁴⁹, lassen sich die Energieflüsse aus Abbildung 54 auf Seite 106 in Massenflüsse $[\text{g/m}^2/\text{Jahr}]$ umrechnen. Die Energieinhalte der Populationen können in Biomassen pro Flächeneinheit $[\text{g/m}^2]$ umgewandelt werden. Als Massenflußdiagramm ergibt sich Abbildung 55 auf Seite 108:

⁴⁹ Siehe zum Beispiel ODUM (1983a, Seite 56).

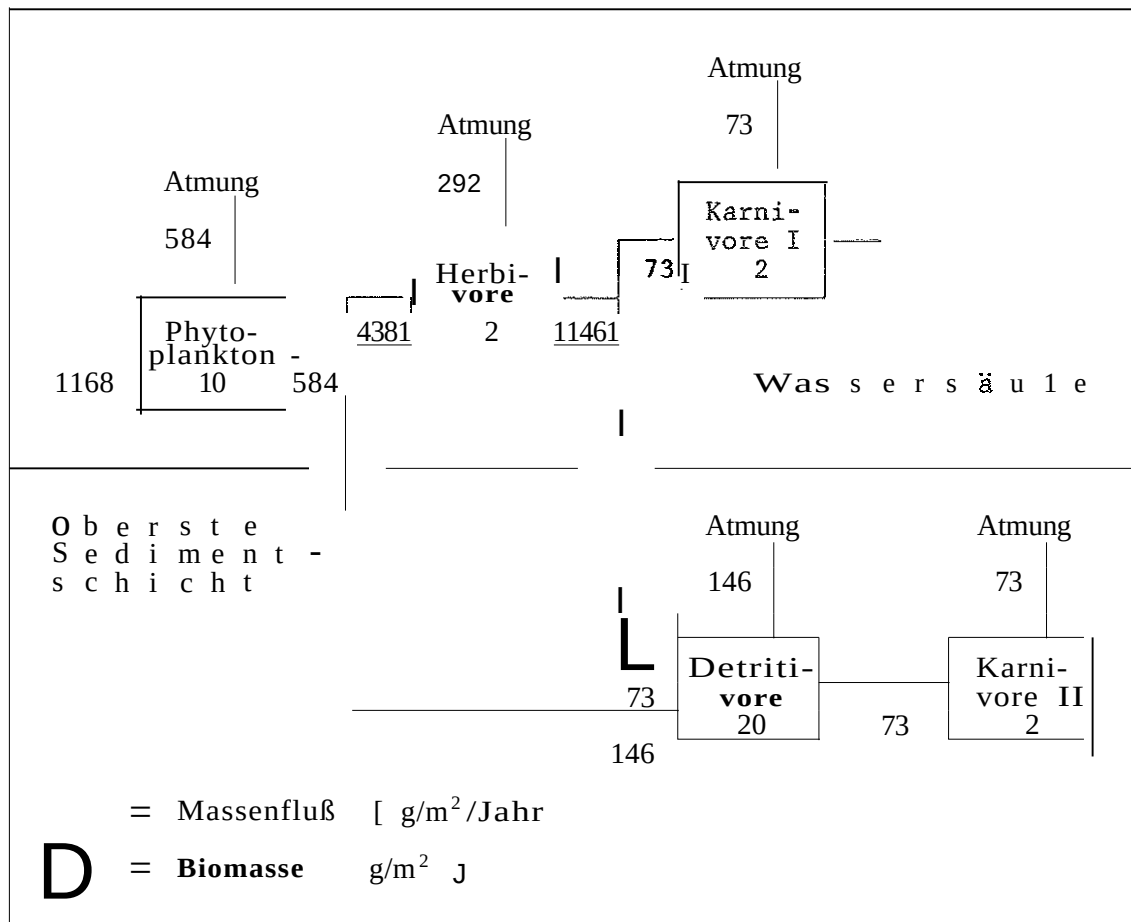


Abbildung 55. Massenflußdiagramm eines marinen Küstenökosystems

von der vom Phytoplankton kontinuierlich ins Ökosystem fließenden Biomasse von $564 \text{ g/m}^2/\text{Jahr}$ wird der größte Teil ($365 \text{ g/m}^2/\text{Jahr}$) innerhalb der Wassersäule verbraucht. Die restlichen $219 \text{ g/m}^2/\text{Jahr}$ sinken auf den Meeresgrund und werden von der Detritusnahrungskette verbraucht.

Unter geologischen Gesichtspunkten wird die Detritusnahrungskette dann interessant, wenn das zu Boden sinkende organische Material nicht vollständig verbraucht wird. Dies kommt zum Beispiel dann vor, wenn die absinkende Menge organischen Materials zu groß ist, um von den Lebewesen verbraucht zu werden. Dieser Fall tritt ein, wenn der für den Abbau des organischen Materials durch die Lebewesen benötigte Sauerstoff nicht ausreicht.

Für einen Fall mit reduziertem Sauerstoffangebot und daraus folgender unvollständiger Zersetzung des auf den Meeresboden sinkenden Sediments steht das in Abbildung 56 auf Seite 109 abgebildete Flußschema:

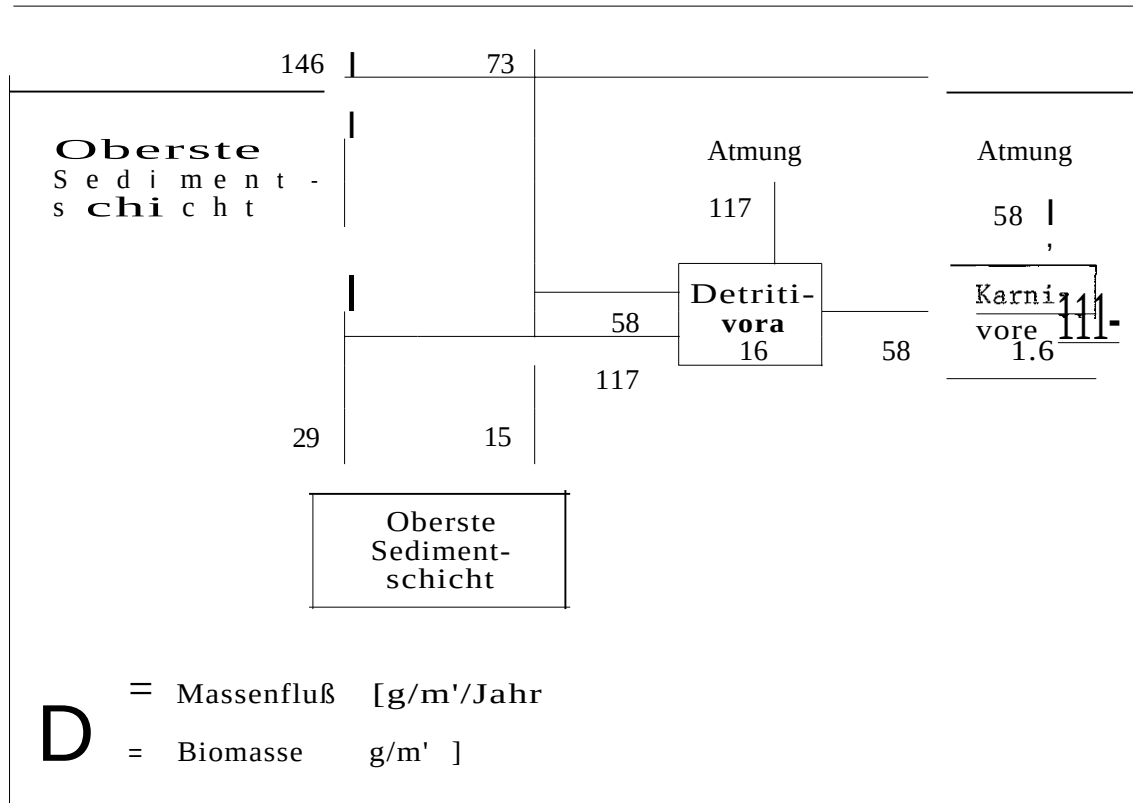


Abbildung 56. Massenflußdiagramm mit Aufnahme von Biomasse ins Sediment

Werden jährlich 44 Gramm organischer Substanz dem biologischen Kreislauf entzogen und gelangen sie zusammen mit den sedimentierten mineralischen Komponenten in die oberste Sedimentschicht, so entspricht dies bei einer angenommenen Dichte des organischen Materials von ungefähr 1.0 g/cm^3 und einem geschätzten anfänglichen Porenvolumen von 50 Prozent einer organischen Sedimentationsrate von 0.0088 ern/Jahr.

Die bei ODUM (1983a, Seite 99) angegebenen Werte für den Energiefluß gehören zu einem verallgemeinerten Küstenökosystem. Für ein Ästuar mit zusätzlicher Nahrungszufuhr werden die Werte für den Energiefluß höher liegen. ODUM (1983b, Seite 584, Tabelle 13.1) nennt für ein großes Salzmarsch-Ästuar in Georgia eine Primärproduktion an organischem Kohlenstoff von $547 \text{ g/m'}/\text{Jahr}$, das entspricht mit etwa $1100 \text{ g/m'}/\text{Jahr}$ organischem Material fast dem doppelten Betrag aus dem Beispiel in Abbildung 55 auf Seite 108 .

Bei einer höheren Primärproduktion kann sich die Sedimentationsrate für organisches Material also durchaus verdoppeln. Die Sedimentationsrate liegt dann bei knapp 0.02 ern/Jahr.

Liegt die Sedimentation organischen Materials in einer derartigen Größenordnung, muß die Ablagerung dieser am Ort gebildeten - autochthonen -

Komponente des Sediments in das in Unterkapitel 2.2 aufgestellte Sedimentationsmodell einbezogen werden.

2.3.2 MODELL MINERALISCHER UND ORGANISCHER SEDIMENTATION

Besteht die Sedimentation in einem Gebiet aus allochthonen mineralischen durch die Strömung antransportierten Komponenten und einem hohen organischen Anteil, der vom Ökosystem autochthon gebildet wird, muß das Sedimentationsmodell in Gleichung (2.2.7) aus Unterkapitel 2.2 erweitert werden.

Während die Sedimentation der mineralischen Komponente des Sediments mit **den jahreszeitlich bedingten Unterschieden des transportierenden Mediums** hinsichtlich Strömungsgeschwindigkeit und Menge der Boden- und Suspensionsfracht variiert, spielt für die Bildung des autochthonen organischen Anteils des Sediments die Schwankung der Menge des Inputs an **Primärenergie ins Ökosystem - bedingt durch die Unterschiede in der Menge der im Verlauf des Jahres verfügbaren Sonnenstrahlung - die entscheidende Rolle.**

Bei einer derartigen Kombination von zyklischen Prozessen läßt sich die Akkumulation von Sediment im einfachsten Fall durch das in Gleichung (2.3.1) beschriebene Modell abbilden:

$$\begin{aligned}
 \text{AKK}(o,t) &= \text{JAKKMIN}(o) \\
 &+ \text{JAKKMIN}(o) \cdot \text{ZAKKMIN}(o) \\
 &\quad \cdot \cos \left[\left(t - \text{TAKKMAXMIN}(o) \right) \cdot 2 \cdot \pi \right] \\
 &+ \text{JAKKORG}(o) \\
 &+ \text{JAKKORG}(o) \cdot \text{ZAKKORG}(o) \\
 &\quad \cdot \cos \left[\left(t - \text{TAKKMAXORG}(o) \right) \cdot 2 \cdot \pi \right]
 \end{aligned}
 \tag{ 2.3.1 }$$

mit JAKKMIN(o) als mittlerer jährlicher mineralischer oder anorganischer Sedimentationsrate am Ort o [ern/Jahr], TAKKMAXMIN(o) als Zeitpunkt maximaler anorganischer Sedimentation innerhalb des jährlichen Zyklus [Jahr] und ZAKKMIN(o) als Anteil der zyklischen Komponente an der anorganischen Sedimentation [-] .

Für den organischen Anteil stehen in Gleichung (2.3.1) JAKKORG(o) als mittlere jährliche Sedimentationsrate des autochthonen organischen Materials am Ort 0 [cm/Jahr] , TAKKMAXORG(o) als Zeitpunkt maximaler Sedimentation autochthonen organischen Materials innerhalb des jährlichen Zyklus [Jahr] und ZAKKORG(o) als Anteil der zyklischen Komponente an der Sedimentation organischen Materials [-] .

Soll das in (2.3.7) vorgestellte Modell einen reinen Ablagerungsprozeß **ohne zu bestimmten Jahreszeiten auftretende Erosions- oder Zersetzungsercheinungen** abbilden, ist für ZAKKMIN(o) und ZAKKORG(o) zusätzlich zu fordern:

$$-1 \leq \text{ZAKKMIN}(o) \leq 1 \quad (2.3.2)$$

und

$$-1 \leq \text{ZAKKORG}(o) \leq 1 \quad (2.3.3)$$

Der Zusammenhang zwischen dem Anfangszeitpunkt der Ablagerung der obersten Sedimentschicht t_1 und der Entnahmeschichtmächtigkeit $\text{MPROB}'(0,t_2)$ zum Entnahmezeitpunkt der Probe t_2 ist in Gleichung (2.2.9) dargestellt:

$$\text{MPROB}'(0, t_2)$$

$$= \int_{t=t_1}^{t_2} \left[\begin{aligned} &\text{JAKKMIN}(o) \cdot \text{ZAKKMIN}(o) \\ &\quad \cdot \cos \left[\left(t - \text{TAKKMAXMIN}(o) \right) \cdot 2 \cdot \pi \right] \\ &\quad + \text{JAKKMIN}(o) \\ &\quad + \text{JAKKORG}(o) \cdot \cos \left[\left(t - \text{TAKKMAXORG}(o) \right) \cdot 2 \cdot \pi \right] \\ &\quad + \text{JAKKORG}(o) \end{aligned} \right] dt \quad (2.3.4)$$

Bei gegebener Entnahmeschichtmächtigkeit $M_{PROB}'(0,t)$ und gegebenem Entnahmezeitpunkt t_2 läßt sich aus Gleichung (2.3.4) der Anfangszeitpunkt t_1 berechnen.

Ist der Sedimentationsbeginn t_1 durch ein numerisches Verfahren nach Gleichung (2.3.4) bestimmt, läßt sich die Mächtigkeit $M_{PROBORG}'(0,t_2)$, **die der organische Anteil an der obersten Sedimentschicht ausmacht, nach Gleichung (2.3.5) berechnen:**

$$\begin{aligned}
 &M_{PROBORG}'(0,t_2) \\
 &= \int_{t=t_1}^{t_2} \left[JAKKORG(o) \cdot ZAKKORG(o) \right. \\
 &\quad \cdot \cos \left[\left(t - TAKKMAXORG(o) \right) \cdot 2 \cdot \pi \right] \\
 &\quad \left. + JAKKORG(o) \right] dt \\
 &\hspace{15em} (2.3.5)
 \end{aligned}$$

Die Mächtigkeit der mineralischen Komponente des Sediments $M_{PROBMIN}'(0,t_2)$ berechnet sich nach Gleichung (2.3.6)

$$M_{PROBMIN}'(0,t_2) = M_{PROB}'(0,t_2) - M_{PROBORG}'(0,t_2) \quad (2.3.6)$$

Der Volumenanteil des autochthonen organischen Materials an der obersten Sedimentschicht $OM_{PROB}'(0,t)$ beträgt dann nach Gleichung (2.3.6) :

$$OM_{PROB}'(0,t_2) = \frac{M_{PROBORG}'(0,t_2)}{M_{PROB}'(0,t_2)} \quad (2.3.7)$$

der Volumenanteil des mineralischen Materials an der obersten Sedimentschicht $MM_{PROB}'(0,t)$ beträgt

$$MM_{PROB}'(0,t_2) = 1 - OM_{PROB}'(0,t_2) \quad (2.3.8)$$

2.3.3 JAHRESZEITLICHE UNTERSCHIEDE DES ORGANISCHEN ANTEILS

Das folgende Beispiel 11 zeigt die Ergebnisse einer Simulation der Sedimentablagerung nach Gleichung (2.3.1) mit den Auswirkungen der Kopplung von zwei voneinander unabhängigen zyklischen Prozessen für die **Ablagerung allochthonen mineralischen und autochthonen organischen Materials** auf die Entwicklung des organischen Anteils an der Zusammensetzung des Sediments.

Für die mittlere jährliche Sedimentationsrate $JAKK(o)$ wird wie in Beispiel 10 ein Wert von 0.2 cm/Jahr angenommen. Diese jährliche Sedimentationsrate teilt sich auf in einen mineralischen Anteil von 90 Prozent und einen autochthonen organischen Anteil von 10 Prozent.

Der jährliche Sedimentationszyklus der allochthonen mineralischen Komponente ist charakterisiert durch ein Maximum im Frühjahr (siehe Beispiel 10 in Unterkapitel 2.2) mit einer maximalen Sedimentationsrate von 0.36 cm/Jahr zu Anfang April. Anfang Oktober geht die mineralische Sedimentationsrate auf null cm/Jahr zurück.

Der jährliche Ablagerungszyklus der organischen Komponente hat sein Maximum im Sommer mit einer maximalen Sedimentationsrate von 0.04 cm/Jahr zu Anfang Juli. Im Winter (Anfang Januar) findet keine Sedimentation organischen Materials statt.

Als Anfangszeitpunkt für die Simulation wurde wie im zehnten Beispiel der Beginn des Jahres 1970 gewählt. Die Sedimentoberfläche befindet sich zu diesem Zeitpunkt 50 cm unter dem Meeresspiegel.

Die Mächtigkeit der betrachteten obersten Sedimentschicht sei wie in Unterkapitel 2.2 konstant:

$$\forall \text{ MPROB}'(0,t_2) = \text{MPROB}'(0,t_3) \quad (2.3.9)$$

$$t_2, t_3 \geq t_1 ; t_2, t_3 \leq t_4$$

und

$$\forall \text{ MPROB}'(o_1,t) = \text{MPROB}'(o_2,t) \quad (2.3.10)$$

$$o_1, o_2 \in 0$$

Die konstante Entnahmeschichtmächtigkeit sei in Beispiel 11

$$\text{MPROB}'(o,t) = \text{CMPROB}' = 0.1 \quad (2.3.11)$$

Für die Lage der Sedimentoberfläche unter dem Meeresspiegel ergeben sich in Beispiel 11 für die Quartalsanfänge des Jahres 1989 die in Abbildung 57 auf Seite 114 dargestellten Werte:

Geplanter Zeitpunkt für die Probennahme	Wassertiefe	Erfasster Zeitraum		Organischer Anteil
		Beginn der Sedimentation:	Dauer der Sedimentation	
Jahre	cm über NN	Jahre		Vol. -%
1989.00	- 46.197	1988.320	0.680	16.5
1989.25	- 46.122	1988.630	0.620	6.9
1989.30 kleinster Volumenanteil der organischen Komponente				3.0
1989.50	- 46.040	1989.200	0.300	9.0
1989.75	- 46.015	1989.270	0.480	16.0
1989.85 größter Volumenanteil der organischen Komponente				17.6
1990.00	- 45.996	1989.320	0.680	16.5

Abbildung 57. Oberste Sedimentschicht und organischer Volumenanteil

Als zusätzliche Information enthält Abbildung 57 die Anfangszeitpunkte **für die Ablagerung der obersten Sedimentschicht, die für die Entstehung** der 1 mm mächtigen obersten Schicht notwendige Zeit und den Volumenanteil der autochthonen organischen Komponente am Aufbau dieser Schicht.

Zur Verdeutlichung dieser jahreszeitlichen Schwankungen ist in Abbildung 58 auf Seite 115 die Entwicklung des organischen Anteils am Volumen des Sediments für das Jahr 1989 abgebildet.

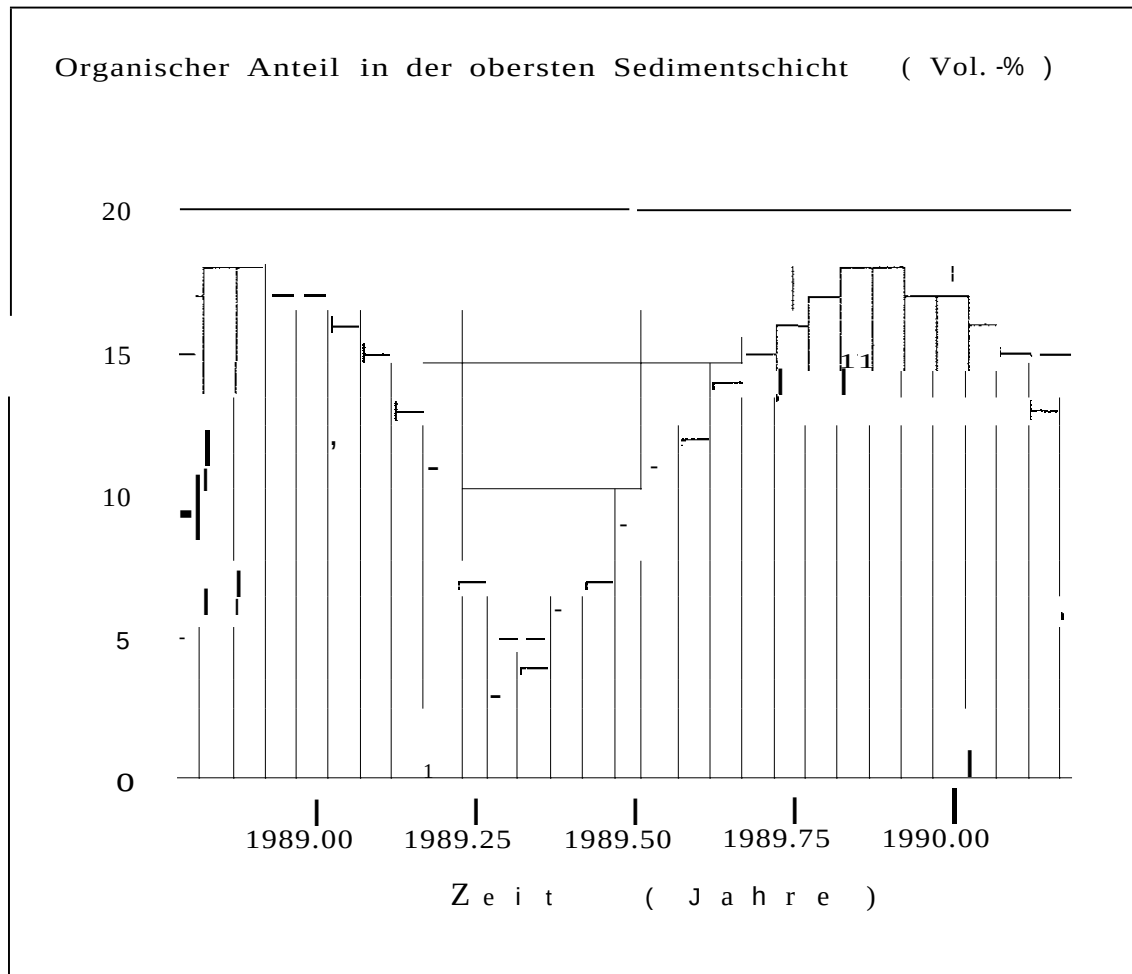


Abbildung 58. Organischer Volumenanteil des Sediments in Beispiel 11

Abhängig von den mit unterschiedlichem Zyklusmaximum jahreszeitlich wechselnden Sedimentationsraten von allochthoner mineralischer und autochthoner organischer Komponente ändert sich der Anteil des autochthonen organischen Materials in der obersten Sedimentschicht. Im ersten Quartal nimmt der organische Anteil mit der Zunahme der mineralischen Sedimentation schnell ab und steigt danach im Verlauf von zwei Quartalen langsam wieder an.

Die Berechnung der Masse [g] von mineralischer Komponente des Sediments $GSMIN'(o,t_2)$ und organischem Material $GSORG'(o,t_2)$ erfolgt in den Gleichungen (2.3.12) und (2.3.13) :

$$GSMIN'(o,t_2) = FPROB'(o,t_2) * MPROBMIN'(o,t_2) * DSEDMIN(o) * [1 - POROS(o)] \quad (2.3.12)$$

$$GSORG'(o,t_2) = FPROB'(o,t_2) * MPROBORG'(o,t_2) * DSEDORG(o) * [1 - POROS(o)] \quad (2.3.13)$$

Die Masse [g] des für die **Probenentnahme vorgesehenen Abschnitts der obersten Sedimentschicht** $GS'(o,t_2)$ berechnet sich nach Gleichung (2.3.14) :

$$GS'(o,t_2) = GSMIN'(o,t_2) + GSORG'(o,t_2) \quad (2.3.14)$$

Die Berechnung der Größe des Gewichtsanteils des organischen Materials an der Zusammensetzung der für die Probenentnahme vorgesehenen obersten Sedimentschicht erfolgt nach Gleichung (2.3.15) :

$$ORGGS'(o,t_2) = \frac{GSORG'(o,t_2)}{GS'(o,t_2)} \quad (2.3.15)$$

Für Beispiel 11 sind die Massen von mineralischem und organischem Anteil am Sediment und die Gewichtsanteile des organischen Materials während des Jahres 1989 in Abbildung 59 auf Seite 117 dargestellt:

Geplanter Zeitpunkt für die Probenahme	Anteil des org. Materials	Masse des Mineralanteils	Masse des org. Anteils	Masse des gesamten Sediments	Anteil des org. Materials
Jahre	Vol. -%	g			Gew. -%
1989.00	16.5	1.127	0.083	1.210	6.9
1989.25	6.9	1.257	0.035	1.292	2.7
11989.30	3.0	1.310	0.015	1.325	1.1
1989.50	9.0	1.229	0.045	1.274	3.5
1989.75	16.0	1.134	0.080	1.214	6.6
11989.85	17.5	1.112	0.088	1.200	7.3
1990.00	16.5	1.127	0.083	1.210	6.9

Abbildung 59. Gewichtsanteil des organischen Materials in Beispiel 11

Der Anteil des organischen Materials erreicht mit 1.1 Prozent im Frühjahr sein Minimum und steigt bis auf 7.3 Prozent im Herbst an. Durch die unterschiedliche Dichte von Mineralsubstanz und organischem Material bedingt fallen die Massenanteile des organischen Materials kleiner aus als die Volumenanteile.

2.3.4 JAHRESZEITLICHE UNTERSCHIEDE DER GRANULOMETRIE

Eine Unterteilung der mineralischen Komponente des Sediments nach der Korngröße ergebe für die Klasse mit den kleinsten Korndurchmessern C zum Beispiel alle Körner, die einen Durchmesser von weniger als 0.1 mm haben) **einen Anteil an der Masse des gesamten mineralischen Teils des Sediments** von $SBGS11IN'Cl,o,t2)$. Entsprechend seien die Massenanteile $SBGS11IN'C2,o,t2)$ für die zweite Fraktion, $SBGS11IN'C3,o,t2)$ für die dritte Fraktion usw. .

Die Masse des mineralischen Anteils im feinkörnigsten Sediment der obersten Schicht [g] berechnet sich dann nach Gleichung C 2.3.16):

$$SBMIN'Cl,o,t2) = SBGSMIN'Cl,o,t2) \cdot GMIN'Co,t2)$$

C 2.3.16)

Die Unterteilung der organischen Komponente des Sediments nach der Korngröße ergebe für die Klasse mit den kleinsten Korndurchmessern (die Aufteilung in Fraktionen erfolge nach denselben Durchmessern wie beim mineralischen Anteil) einen Anteil an der Masse des gesamten organischen Materials im Sediment von $SBGSORG'(1,0,t2)$ Entsprechend seien die Massenanteile $SBGSORG'(2,0,t2)$ für die zweite Fraktion, $SBGSORG'(3,0,t2)$ für die dritte Fraktion usw. .

Die Masse [g] des organischen Anteils im Sediment der obersten Schicht, das der ersten Kornfraktion zuzurechnen ist, berechnet sich dann nach Gleichung (2.3.17):

$$SBORG'(1,0,t2) = SBGSORG'(1,0,t2) \cdot GSORG'(0,t2) \quad (2.3.17)$$

Der Massenanteil der ersten Kornfraktion am Gesamtsediment der obersten Schicht wird nach Gleichung (2.3.18) ermittelt:

$$SBGS' Cl, 0, t2) = \frac{SBMIN'(1,0,t2) + SBORG'(1,0,t2)}{GS' (0,t2)} \quad (2.3.18)$$

Entsprechend lassen sich die Anteile der anderen Fraktionen berechnen.

In **Beispiel 11** ergeben sich bei Annahme einer Entnahmeschichtmächtigkeit $MPROB'(0,t2)$ von **0.1 cm** , einer Entnahrefläche $FPROB'(0,t2)$ von **10.0 cm²** und einer Porosität $POROS(0)$ des Sediments von 50 Prozent für eine Dichte der mineralischen Komponente $DSEDMINI(0)$ von **2.7 g/cm³** und **1.0 g/cm³** für die organische Komponente die in Abbildung 60 auf Seite 119 wiedergegebenen Massen mineralischen und organischen Materials in der ersten Kornfraktion:

Geplanter Zeitpunkt für die Probennahme	Masse der Schlämfraktion			Anteil der Schlämfraktion	Org. Anteil in der Schlämfraktion
	org. Material	Mineralanteil	gesamte Fraktion		
Jahre	g			Gewichts-%	
1989.00	0.066	0.225	0.291	24.1	22.6
1989.25	0.028	0.251	0.279	21.6	9.9
11989.30	0.012	0.262	0.274	20.7	4.4
1989.50	0.036	0.246	0.282	22.1	12.8
1989.75	0.064	0.227	0.291	24.0	22.0
11989.85	0.070	0.222	0.293	24.4	24.0
1990.00	0.066	0.225	0.291	24.1	22.6

Abbildung 60. Anteil der Schlämfraktion in der obersten Sedimentschicht

Im Frühjahr erreicht der Anteil der Schlämfraktion mit 20.7 Prozent sein Minimum. Das Maximum des Anteils der feinsten Fraktion am Aufbau des Sediments tritt mit 24.4 Prozent im Herbst auf.

Das dargestellte Beispiel für die jahreszeitlichen Schwankungen des Feinanteils sind ein Beispiel für die Folgen einer Kombination von zwei zyklischen Prozessen. Bei anders gewählten Modellparametern - zum Beispiel niedrigere allochthone Sedimentationsrate - sind andere Schwankungen des Feinanteils am Aufbau des Sediments zu erwarten.

Zusätzlich zu den beschriebenen Prozessen ist bei der allochthonen mineralischen Komponente eine Änderung der Granulometrie im Verlauf des Jahres anzunehmen mit relativ mehr Feinmaterial zu Zeiten geringer Sedimentation, die die in Beispiel 11 beschriebene Erhöhung des Feinanteils im Herbst noch verstärken würde.

Bei Betrachtung des gesamten Spektrums möglicher Kombinationen von unterschiedlichen Sedimentationsprozessen erscheint eine gleichbleibende granulometrische Zusammensetzung des Sediments im Verlauf des Jahres als unwahrscheinlicher Spezialfall. Wie groß die Veränderungen der granulometrischen Zusammensetzung der obersten Sedimentschicht ausfallen, wird von der Art der einfließenden Prozesse und von der zu definierenden Mächtigkeit der betrachteten obersten Sedimentschicht abhängen.

2.3.5 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 2.3

Die Ergebnisse von Unterkapitel 2.3 lassen sich unter den folgenden Stichpunkten zusammenfassen:

- Produktivität eines Küstenökosystems

Die teilweise hohe Produktivität von Küstenökosystemen führt bei unvollständigem Abbau des zum Meeresboden absinkenden organischen Materials durch die Detritusnahrungskette zu einer hohen organischen Sedimentation, die die Zusammensetzung des Sediments beeinflusst.

- Das Modell der kombinierten zyklischen Sedimentation

Die Sedimentation in einem Küstenökosystem läßt sich als Kombination zweier zyklischer Prozesse abbilden:

- der allochthonen Sedimentation des mineralischen Anteils und
- der autochthonen Sedimentation des organischen Anteils.

Die Minima und Maxima der beiden Prozesse treten wegen der unterschiedlichen sie beeinflussenden Größen wie Zeitpunkt der Schneeschmelze und Zeitpunkt der maximalen Entwicklung des marinen Ökosystems in der Regel zu unterschiedlichen Zeitpunkten auf.

- Zyklen beim Anteil des organischen Materials

Durch die zeitliche Verschiebung der Minima und Maxima der Sedimentation von allochthonem, mineralischem und autochthonem, organischem Material bedingt, ändert sich der Anteil des organischen Materials am Aufbau der obersten Sedimentschicht im Verlauf des Jahres.

- Zyklen bei der granulometrischen Zusammensetzung des Sediments

Die jahreszeitlichen Veränderungen des organischen Anteils am Sediment verursachen wegen der unterschiedlichen granulometrischen Zusammensetzung von allochthonem, mineralischem und autochthonem organischem Material Veränderungen der granulometrischen Zusammensetzung des Sediments im Verlauf des Jahres.

Die Größe der jahreszeitlichen Unterschiede der Granulometrie hängen von der Art der Sedimentationsprozesse auf der einen und von der zu definierenden Mächtigkeit der betrachteten obersten Sedimentschicht auf der anderen Seite ab.

2.4 ENTNAHME DER GELÄNDEPROBE UND LABORUNTERSUCHUNG

Im folgenden wird der zu erwartende Einfluß der Probennahme und -untersuchung auf die Qualität der ermittelten Daten analysiert.

Der erste Abschnitt (2.4.1) beschreibt die Probenentnahme und stellt ein Modell für die durch die Probenentnahme verursachten Veränderungen der ursprünglich im Sediment enthaltenen Informationen vor.

Der zweite Abschnitt (2.4.3) beschreibt Veränderungen der Zusammensetzung der Gemeinschaften, die durch die Siebanalyse verursacht werden können.

Der dritte Abschnitt (2.4.3) modelliert den Auszählvorgang unter dem Binokular als stochastischen Prozeß.

Im vierten Abschnitt (2.4.4) werden die Auswirkungen der Untersuchungsmethodik zusammenfassend bewertet.

2.4.1 PROBENENTNAHME ALS STOCHASTISCHER PROZESS

Um die in den vorangegangenen Unterkapiteln beschriebene Entwicklung der Populationen in der obersten Sedimentschicht in der Realität zu analysieren, ist man auf die Entnahme von Sedimentproben im Gelände angewiesen. Stehen die gewünschte Entnahmefläche ($FPROB'(0,t)$) und die geplante Mächtigkeit der zu untersuchenden Schicht ($MPROB'(o,t)$) fest, wird im Gelände zum Zeitpunkt t am Ort mit dem Ortsindex 0 eine Probe entnommen. Die Art der Probenentnahme erlaubt jedoch nicht die Entnahme einer Probe, die exakt den durch $FPROB'(o,t)$ und $MPROB'(o,t)$ gegebenen Spezifikationen für Probenmächtigkeit und -ausdehnung entspricht; vielmehr wird die Größe der realen Entnahmefläche $FPROB''(0,t)$ ⁵¹ nach einer dem Entnahmeverfahren s entsprechenden Verteilung um den gewünschten Wert $FPROB'(o,t)$ streuen. Ebenso wird der Wert für die Mächtigkeit der entnommenen Schicht ($MPROB''(o,t)$ genannt) um den Wert $MPROB'(o,t)$ streuen.

Über die Art der Abweichungen von den beiden gewünschten Werten für Entnahmefläche und -mächtigkeit der Probe ist wegen fehlender Detailuntersuchungen zur Entnahmegenaugigkeit wenig bekannt. Das heißt: Die Verteilungsfunktionen für die Zufallsvariablen $FPROB''(o,t)$ und $MPROB''(o,t)$ sind unbekannt.

Um den Einfluß des Probenentnahmeprozesses zu verdeutlichen, werden im folgenden Beispiel 12 vereinfachte, diskrete Verteilungen für die Zufallsvariablen $FPROB''(o,t)$ und $MPROB''(o,t)$ gewählt.

⁵¹ Die im Rhonedelta entnommenen Proben "wurden mit dem Löffel von den obersten belebten Sedimentschichten vorsichtig abgenommen" (VANGEROW, 1972, Seite 147). Andere Geräte zur Probenentnahme sind zum Beispiel bei MURRAY (1973, Seite 245) aufgeführt.

⁵² Alle auf die Geländeprobe bezogenen abhängigen Variablen werden mit zwei Hochkommas (") hinter dem Variablennamen als solche gekennzeichnet.

⁵² Die in bei einem realen Probenentnahmeprozess stetigen Verteilungsfunktionen für Entnahmefläche und -tiefe werden für Beispiel 12 diskretisiert, Um die in den nachfolgenden Tabellen wiedergegebenen

Für die Zufallsvariable $FPROB''(o,t)$ wird in Beispiel 12 folgende Verteilungsfunktion $f (FPROB''(o,t))$ angenommen:

$$f (FPROB''(o,t)) = \begin{cases} 0.05 & \text{für} & FPROB' , (0,t) = 6.0 \\ 0.10 & \text{für} & FPROB' '(0,t) = 8.0 \\ 0.20 & \text{für} & FPROB' , (0,t) = 10.0 \\ 0.50 & \text{für} & FPROB' '(0,t) = 12.0 \\ 0.15 & \text{für} & FPROB' ' (0,t) = 14.0 \end{cases}$$

(2.4.1)

Das bedeutet: Bei 5 Prozent der Probenentnahmen wird die Größe der Entnahmefläche mit 6.0 cm' relativ klein ausfallen, die gewünschte Entnahmefläche von 10.0 cm' ist nur bei 20 Prozent der Proben zu erwarten, die Hälfte der Proben enthält Material von 12.0 cm' Entnahmefläche und bei 15 Prozent der Proben erreicht die Entnahmefläche den relativ großen Wert von 14.0 cm'.

Die Zufallsvariable $MPROB' '(o,t)$ für die Entnahmemächtigkeit besitze folgende Verteilungsfunktion $f (MPROB''(o,t))$:

$$f (MPROB''(o,t)) = \begin{cases} 0.10 & \text{für} & MPROB'' (0,t) = 6.0 \\ 0.20 & \text{für} & MPROB'' (0,t) = 8.0 \\ 0.40 & \text{für} & MPROB'' (0,t) = 10.0 \\ 0.20 & \text{für} & MPROB' '(0,t) = 12.0 \\ 0.10 & \text{für} & MPROB'' (0,t) = 14.0 \end{cases}$$

(2.4.2)

Der größte Teil der Proben (40 Prozent) enthält also Material aus einer Sedimentschicht von 0.1 cm Mächtigkeit. Die Abweichungen nach unten (0.08 cm und 0.06 cm) und nach oben (0.12 cm und 0.14 cm) sind symmetrisch um den gewünschten Wert von 0.1 cm verteilt.

Berechnungsergebnisse transparenter darstellen zu können und nachvollziehbar zu gestalten.

Unter der Annahme, daß es sich bei Entnahmefläche und Entnahmetiefe um **voneinander unabhängige Zufallsvariable handelt, lassen sich die in Abbildung 61 auf Seite 123 dargestellten relativen Häufigkeiten für die 25 möglichen Kombinationen von Entnahmefläche und Mächtigkeit der Entnahmeschicht berechnen:**

		Entnahmefläche					
		(ern')	6.0	8.0	10.0	12.0	14.0
(cm)	Häufigkeit (%)		5.0	10.0	20.0	50.0	15.0
	10.0		0.5	1.0	2.0	5.0	1.5
	20.0		1.0	2.0	4.0	10.0	3.0
	40.0		2.0	4.0	8.0	20.0	6.0
	20.0		1.0	2.0	4.0	10.0	3.0
	10.0		0.5	1.0	2.0	5.0	1.5
Mächtigkeit		Häufigkeit der Kombination (%)					

Abbildung 61. Häufigkeitsverteilung für Kombinationen in Beispiel 12

Das entnommene Probenvolumen $V_{\text{PROB}}(o,t)$ berechnet sich aus der Entnahmefläche $F_{\text{PROB}}(o,t)$ und der Entnahmeschichtmächtigkeit $M_{\text{PROB}}(o,t)$ nach Gleichung (3.5.2) :

$$V_{\text{PROB}}(o,t) = F_{\text{PROB}}(o,t) \cdot M_{\text{PROB}}(o,t)$$

(2.4.3)

Für die in Beispiel 12 möglichen Kombinationen von Entnahmefläche und Entnahmeschichtmächtigkeit lassen sich die in Abbildung 62 auf Seite 124 **wiedergegebenen Probenvolumen berechnen:**

		Entnahmefläche					
		(ern')	6.0	8.0	10.0	12.0	14.0
		Häufigkeit	5.0	10.0	20.0	50.0	15.0
(ern)	(%)						
0.06	10.0		0.36	0.48	0.60	0.72	0.84
0.08	20.0		0.48	0.64	0.80	0.96	1.12
0.10	40.0		0.60	0.80	1.00	1.20	1.40
0.12	20.0		0.72	0.96	1.20	1.44	1.68
0.14	10.0		0.84	1.12	1.40	1.68	1.96
Mächtigkeit			Volumen der Kombination (ern')				

Abbildung 62. Mögliche Probenvolumina in Beispiel 12

Bei bekannter Dichte $DSED(o)$ der Trockensubstanz des Sediments und bekanntem Porenvolumen $POROS(o)$ läßt sich die Masse [g] des entnommenen Sediments $GS'(o,t)$ angeben:

$$GS'(o,t) = VPROB'(o,t) \cdot DSED(o) \cdot [1 - POROS(o)]$$

(2.4.4)

Bei einer Porosität von 50 Prozent und einer Dichte der Trockensubstanz von 2.7 g/cm^3 ergeben sich für die möglichen Kombinationen von Entnahmefläche und Entnahmeschichtmächtigkeit die folgenden Massen für die entnommenen Proben:

		Entnahmefläche				
	(cm')	6.0	8.0	10.0	12.0	14.0
	Häufigkeit	5.0	10.0	20.0	50.0	15.0
(cm)	(%)					
0.06	10.0	0.49	0.65	0.81	0.97	1.13
0.08	20.0	0.65	0.86	1.08	1.30	1.51
0.10	40.0	0.81	1.08	1.35	1.62	1.89
0.12	20.0	0.97	1.30	1.62	1.94	2.27
0.14	10.0	1.13	1.51	1.89	2.27	2.65
Mächtigkeit		Sedimentmasse der Kombination (g)				

Abbildung 63. Mögliche Probenmassen in Beispiel 12

Die kleinste mögliche Masse für eine entnommene Probe beträgt 0.49 g ; für die größte in Beispiel 12 mögliche Masse ergibt sich ein Wert von 2.65 g . Die Bandbreite für die Probenmasse reicht von weniger als der Hälfte der geplanten Masse, die bei 1.35 g liegt, bis fast zum zweifachen des angestrebten Wertes.

2.4.2 TROCKNEN, WIEGEN UND SIEBEN DER PROBE

Bei der Analyse der Proben im Labor wird das entnommene Sediment zuerst getrocknet und gewogen, Das ermittelte Trockengewicht der Probe wird $GS'''(o,t)$ genannt".

Wegen der Erhitzung des Sediments während des Trocknens im Trockenofen **ist es möglich, daß ein Teil des organischen Materials zerstört wird** und dadurch die ursprüngliche Trockenmasse des Sediments $GS'(o,t)$ verändert wird. Für die nachfolgenden Betrachtungen sollen derartige Abnahmen der Sedimentmasse unberücksichtigt bleiben, d.h.

$$GS'''(o,t) = GS_{II}(0,t) \quad (2.4.5)$$

Alle auf die Laboruntersuchung des Sediments bezogenen abhängigen Variablen werden mit drei Hochkommas (''') hinter dem Variablennamen als solche gekennzeichnet.

Aus diesem Gewicht wird unter der Annahme, daß die Mächtigkeit der oberen abgehobenen Schicht dem geplanten Wert $MPROB'(o,t)$ entspricht, bei geschätzter Porosität $POROS(o)$ des Sediments und Dichte der Trockensubstanz $DSED(o)$ die ursprüngliche Entnahmefläche berechnet. D.h. die Masse des Sediments $GS''(o,t)$ ist bekannt, $FPROB''(o,t)$ und $MPROB'(o,t)$ jedoch nicht. Um einen Schätzwert für $FPROB''(o,t)$ zu erhalten, wird aus der bekannten, durch Wiegen ermittelten Masse $GS''(o,t)$ unter der Annahme, daß die Entnahmetiefe genau den gewünschten Wert $MPROB'(o,t)$ hat, ein für die weiteren Analysen benötigter Schätzwert für die Entnahmefläche ($FPROB''(o,t)$ genannt) nach Gleichung (2.4.6) berechnet:

$$FPROB''(o,t) = \frac{GS''(o,t)}{MPROB'(o,t) \cdot DSED(o) \cdot [1 - POROS(o)]} \quad (2.4.6)$$

Die in Abbildung 64 abgebildete Tabelle zeigt für Beispiel 12 die auf diese Weise berechneten Werte. Für die Rückrechnung werden dieselben Werte für Porosität und Dichte der Trockensubstanz eingesetzt wie bei der Berechnung der Probenmassen für Abbildung 63 auf Seite 125.

		Entnahmefläche				
		6.0	8.0	10.0	12.0	14.0
! (cm')		5.0	10.0	20.0	50.0	15.0
(cm)	Häufigkeit (%)					
0.06	10.0	3.6	4.8	6.0	7.2	8.4
0.08	20.0	4.8	6.4	8.0	9.6	11.2
0.10	40.0	6.0	8.0	10.0	12.0	14.0
0.12	20.0	7.2	9.6	12.0	14.4	16.8
0.14	10.0	8.4	11.2	14.0	16.8	19.6
Mächtigkeit		Berechnete Entnahmefläche (cm')				

Abbildung 64. Aus der Sedimentmasse geschätzte Entnahmeflächen

Bei Zuordnung der rückgerechneten Werte aus Abbildung 64 zu den nach der Verteilungsfunktion (2.4.1) möglichen Werte durch Auf- bzw. Abrundung

entsteht die rechts in der folgenden Abbildung 65 auf Seite 127 dargestellte Verteilung für die "berechneten" Entnahmeflächen:

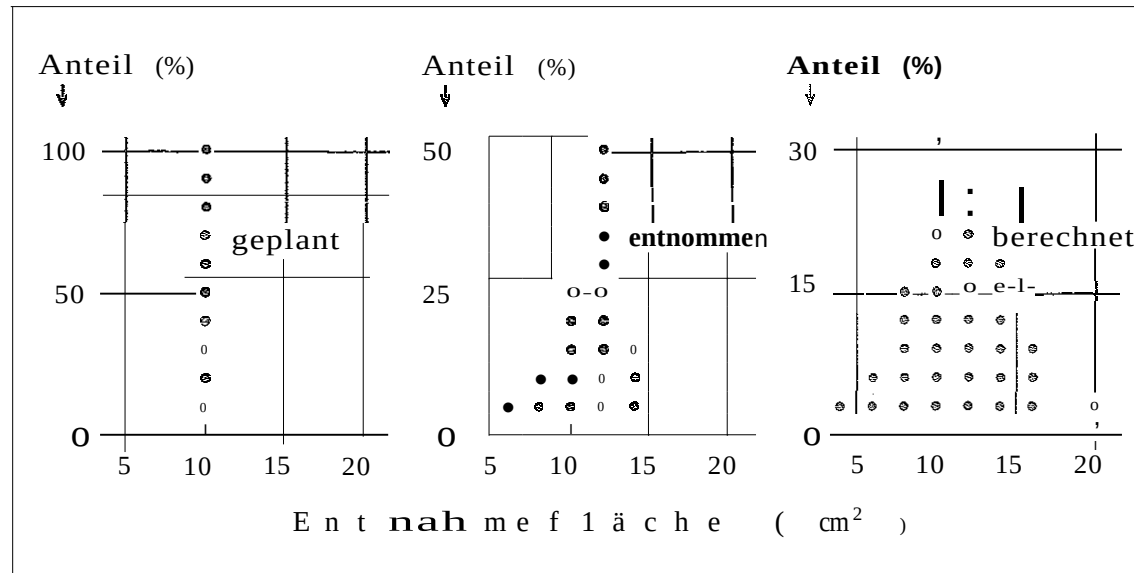


Abbildung 65. Geplante, realisierte und berechnete Entnahmefläche

Verglichen wird die Verteilung der berechneten Entnahmeflächen mit der Verteilung der bei der Beprobung entnommenen Sedimentfläche (in der Mitte von Abbildung 65) und dem geplanten Wert für die Entnahmefläche. Die Zunahme der Abweichungen vom geplanten Wert (links) durch die Ungenauigkeit der Probennahme (Mitte) und das Schätzverfahren (rechts) wird bei diesem Vergleich deutlich.

Durch das stochastische Moment bei der Probenentnahme werden die auf der Berechnung der Entnahmefläche aufbauenden Werte für die Populationsdichte (**Anzahl von Individuen pro Flächeneinheit**) **ebenfalls beeinflusst**.

Ist $PLCM'(i,o,t)$ die Anzahl der lebenden Individuen, die zum Zeitpunkt t am Ort o auf einer Fläche von 10 cm^2 leben, so berechnet sich die aufgrund der Angabe über die Masse der entnommenen Probe und der daraus berechneten Entnahmefläche geschätzte Lebendpopulationsdichte $PLCM''(i,o,t)$ nach Gleichung (2.4.7) :

$$PLCM''(i,o,t) = PLCM'(i,o,t) \cdot \frac{FPROB''(o,t)}{FPROB'_{11}(o,t)}$$

(2.4.7)

Durch Einsetzen von Gleichung (2.4.6) für $FPROB''(0,t)$ entsteht die folgende Gleichung für die Bestimmung von $PLCM'_{,,}(i,o,t)$:

$$PLCM'_{,,}(i,o,t) = PLCM'(i,o,t) \cdot \frac{FPROB''(0,t)}{GS'_{,,}'(0,t)} \cdot \frac{MPROB'(o,t) \cdot DSED(o) \cdot [1 - POROS(o)]}{1} \quad (2.4.8)$$

Mit den Gleichungen (2.4.5) und (2.4.4) gilt:

$$GS'_{,,}'(o,t) = VPROB'_{,,}'(o,t) \cdot DSED(o) \cdot [1 - POROS(o)] \quad (2.4.9)$$

Unter Benutzung von Gleichung (2.4.9) für $GS'_{,,}'(o,t)$ ergibt sich für die Bestimmung von $PLCM'_{,,}'(i,o,t)$

$$PLCM'_{,,}'(i,o,t) = PLCM'(i,o,t) \cdot \frac{FPROB'_{,,}'(0,t)}{\frac{VPROB'_{,,}'(o,t) \cdot DSED(o) \cdot [1 - POROS(o)]}{MPROB'(o,t) \cdot DSED(o) \cdot [1 - POROS(o)]}} = PLCM'(i,o,t) \cdot \frac{FPROB''(o,t)}{\frac{VPROB''(o,t)}{MPROB'(o,t)}} \quad (2.4.10)$$

und mit Gleichung (2.4.3) für $VPROB''(o,t)$

$$\begin{aligned}
 & PLCM^{'''}(i,o,t) \\
 &= PLCM'(i,o,t) * \frac{FPROB''(o,t)}{\frac{FPROB''(o,t) * MPROB''(o,t)}{MPROB'(o,t)}} \\
 &= PLCM'(i,o,t) * \frac{MPROB'(o,t)}{MPROB''(o,t)}
 \end{aligned}
 \tag{ 2.4.11 }$$

Das Verhältnis der geschätzten Anzahl der Individuen auf einer Fläche von 10 cm^2 zur realen Anzahl entspricht also dem Verhältnis von geplanter zu **realisierter Entnahmeschichtmächtigkeit**:

$$\frac{PLCM^{'''}(i,o,t)}{PLCM'(i,o,t)} = \frac{MPROB'(o,t)}{MPROB''(o,t)}
 \tag{ 2.4.12 }$$

Liegt in einem fiktiven Fall (Beispiel 13) die Anzahl der lebenden Individuen auf einer Fläche von 10 cm^2 bei 100, so wird bei einer Beprobung mit der in Abbildung 66 auf Seite 130 links dargestellten Verteilung der Entnahmeschichtmächtigkeit $MPROB''(o,t)$ die Verteilung der berechneten Lebendpopulationsdichte $PLCH''(i,o,t)$ die rechts in der abgebildeten Tabelle wiedergegebene Form annehmen, wenn von einer geplanten Entnahmeschichtmächtigkeit $HPROB'(o,t)$ von 0.1 cm ausgegangen wird:

Entnommene Schicht		Berechnete Dichte der Lebendpopulation			
Schicht- mächtigkeit	Relative Häufigkeit	Berechnete Dichte	Klassen- anfang	Klassen- ende	Relative Häufigkeit
cm	%	Individuen auf 10 cm ²			%
0.030	0.16	333.3	325.0	350.0	0.16
0.035	0.27	285.7	275.0	300.0	0.27
0.040	0.45	250.0	225.0	250.0	0.45
0.045	0.71	222.2	200.0	225.0	0.71
0.050	1.08	200.0			
0.055	1.59	181.8	175.0	200.0	2.67
0.060	2.23	166.7			
0.065	3.00	153.9	150.0	175.0	5.23
0.070	3.90	142.9			
0.075	4.86	133.3	125.0	150.0	8.76
0.080	5.82	125.0			
0.085	6.69	117.6			
0.090	7.39	111.1	100.0	125.0	27.75
0.095	7.85	105.3			
0.100	8.01	100.0			
0.105	7.85	95.2			
0.110	7.39	90.9			
0.115	6.69	87.0	75.0	100.0	44.52
0.120	5.82	83.3			
0.125	4.86	80.0			
0.130	3.90	76.9			
0.135	3.00	74.1			
0.140	2.23	71.4			
0.145	1.59	69.0			
0.150	1.08	66.7	50.0	75.0	9.48
0.155	0.71	64.5			
0.160	0.45	62.5			
0.165	0.27	60.6			
0.170	0.16	58.8			

Abbildung 66. Probenmächtigkeit und geschätzte Populationsdichte

Die Verteilung der Entnahmeschichtmächtigkeit entspricht einer Normalverteilung mit dem Mittelwert 0.1 mm. Die nach Gleichung (2.4.9) berechnete Anzahl der lebenden Individuen auf einer Fläche von 10 cm² ist in der dritten Spalte der Tabelle wiedergegebenen. Für eine Intervallbreite Von 50 Individuen auf 10 cm² ergibt sich die im rechten Teil der Tabelle aufgeführte Verteilung der relativen Häufigkeit der Populationsdichte.

Beide Verteilungen sind in Abbildung 67 auf Seite 131 graphisch dargestellt: links die symmetrische Verteilung der Entnahmeschichtmächtigkeit, rechts die Verteilung der berechneten Anzahl der lebenden Individuen auf einer Fläche von 10 cm² mit einer ausgeprägten positiven Schiefe.

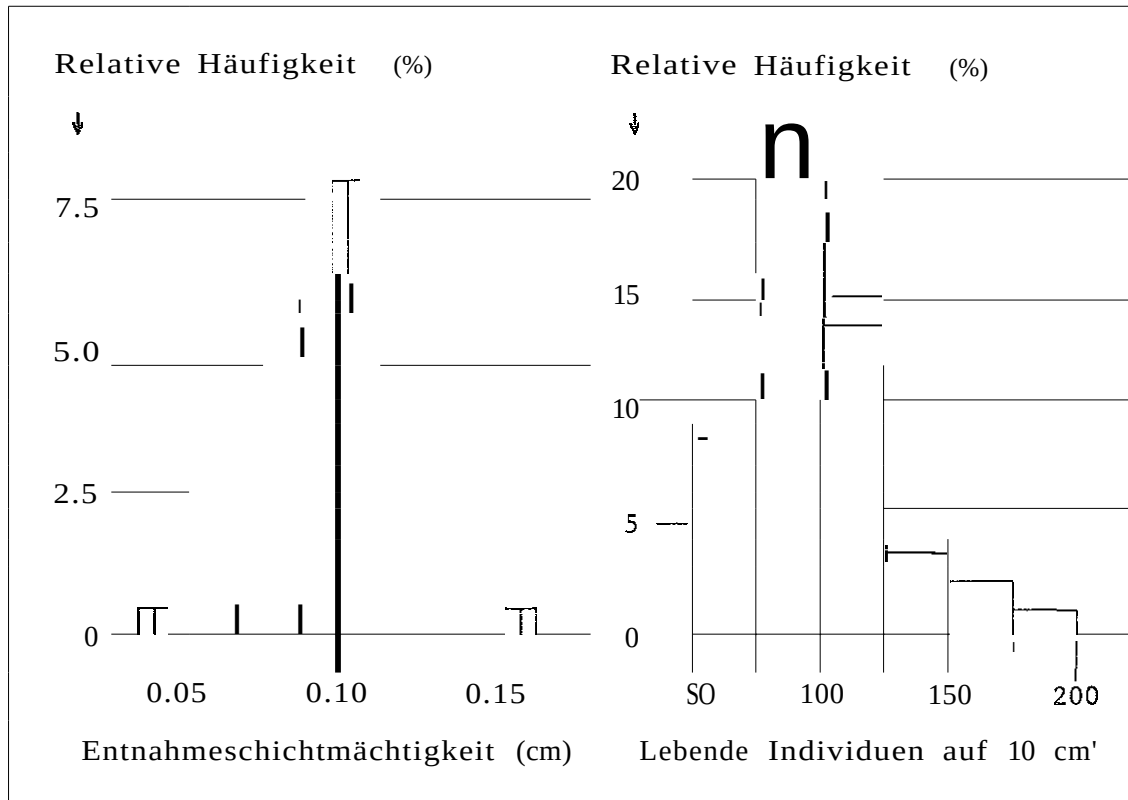


Abbildung 67. Verteilungen von Entnahmeschichtmächtigkeit und Populationsdichte

Die in Abbildung 67 dargestellten Verteilungen demonstrieren, wie auch bei in der Realität einheitlicher Lebendpopulationsdichte (**100 Individuen**) durch den **stochastischen Prozeß der Probenentnahme nach unterschiedlichen Verteilungen gestreute Untersuchungsergebnisse entstehen können.**

Die Frage nach dem Zusammenhang zwischen der Größe der Totpopulation in der obersten Sedimentschicht $PT'(i,o,t)$ und in der entnommenen Probe $PT''(i,o,t)$ **ist schwieriger zu beantworten. Wegen der unterschiedlichen Eindringtiefe bei der realen Probenentnahme $M_{PROB''}(o,t)$ nach der Verteilungsfunktion $f(M_{PROB''}(o,t))$ wird bei jeder Probennahme Sediment mit einer verschiedenen Altersstruktur erfaßt. In diesem Fall muß zur Erfassung der Effekte des stochastischen Moments bei der Probenentnahme die Entwicklung von Population und Sediment innerhalb des aufgrund der Verteilung von $M_{PROB'}(o,t)$ betroffenen Zeitabschnitts bekannt sein. Abzusehen ist, daß auch die Totpopulationsdichten, durch die Probenentnahme bedingt, vom ursprünglichen Wert abweichen werden.**

Eine andere mögliche Ursache für Veränderungen der ursprünglich im Sediment vorhanden Information während der Probenuntersuchung bildet die Siebanalyse:

Nach dem Wiegen des trockenen Probenmaterials wird der Feinanteil des **Sediments weggeschlämmt, um die spätere Binokularuntersuchung zu erleichtern**^{S4}.

Mögliche Fehlerquellen, die durch das Auswaschen des Feinanteils aus dem **Probenmaterial verursacht werden können, sollen anhand von Verteilungen für die Größe von Foraminiferen erläutert werden.**

Abbildung 68 auf Seite 133 zeigt die von LUTZE (1968, Abb. 18, 0.8.) ermittelten Verteilungen der Gehäusegröße von *Cribononion articulatum* D'ORBIGNY in der Bottsand-Lagune für unterschiedliche Zeitpunkte während der Jahre 1965 und 1966 .

Die von LUTZE gemessenen Gehäusegrößen liegen sämtlich im Bereich zwischen 0.1 und 0.7 mm. Bedingt durch das Heranwachsen neuer Generationen verschieben sich innerhalb der beiden betrachteten Jahre die Größenverteilungen, im Frühjahr beginnend, nach rechts.

Würde man bei der Analyse des Probenmaterials das Sediment mit Korndurchmessern **unterhalb von 0.315 mm auswaschen, gingen die senkrecht schraffierten Anteile der abgebildeten Verteilungen verloren.** Die **Verluste an Individuen von *Cribononion* würden je nach Entnahmezeitpunkt der Probe unterschiedlich hoch ausfallen.** Im Mai und Juni ginge der größte Teil der Population verloren, um die Jahreswende wären die Verluste gering.

Die Wahl von 0.315 mm als untere Grenze für den zu betrachtenden Korngrößenbereich wäre wegen der in Abhängigkeit von der Jahreszeit unterschiedlich ausfallenden Verluste von Individuen offensichtlich wenig sinnvoll.

Bei den im dritten und vierten Kapitel beschriebenen Proben aus den Rhonedelta wird als Untergrenze für das analysierte Sediment ein Korndurchmesser von 0.1 mm festgelegt. **Wegen der durchschnittlichen Größe von Foraminiferen sind bei dieser Wahl nur geringe Verluste von juvenilen Individuen zu erwarten.** Je nach Gehäuseform der betrachteten Gattungen werden diese Verluste unterschiedlich ausfallen.

Unter Vernachlässigung der Verluste an lebenden Individuen ist die Anzahl der lebenden Individuen der i-ten Population in der ausgeschlammten Probe **PL_i(i,o,t) gleich der Anzahl in der entnommenen Probe PL'_i(i,o,t):**

$$PL'''(i,o,t) = PL''(i,o,t) \quad (2.4.13)$$

Für die Anzahl der toten Individuen der i-ten Population in der ausgeschlammten Probe ergibt sich entsprechend:

$$PT'''(i,o,t) = PT''(i,o,t) \quad (2.4.14)$$

Der feine Anteil des Sediments macht in vielen Proben mehr als die Hälfte des Sediments aus. Durch das Wegschlammern werden die auszuzählenden Foraminiferen im verbleibenden Sediment konzentriert.

Variationskurven
der Gehäusegröße
von *Cribononion*
nach LUTZE 1968

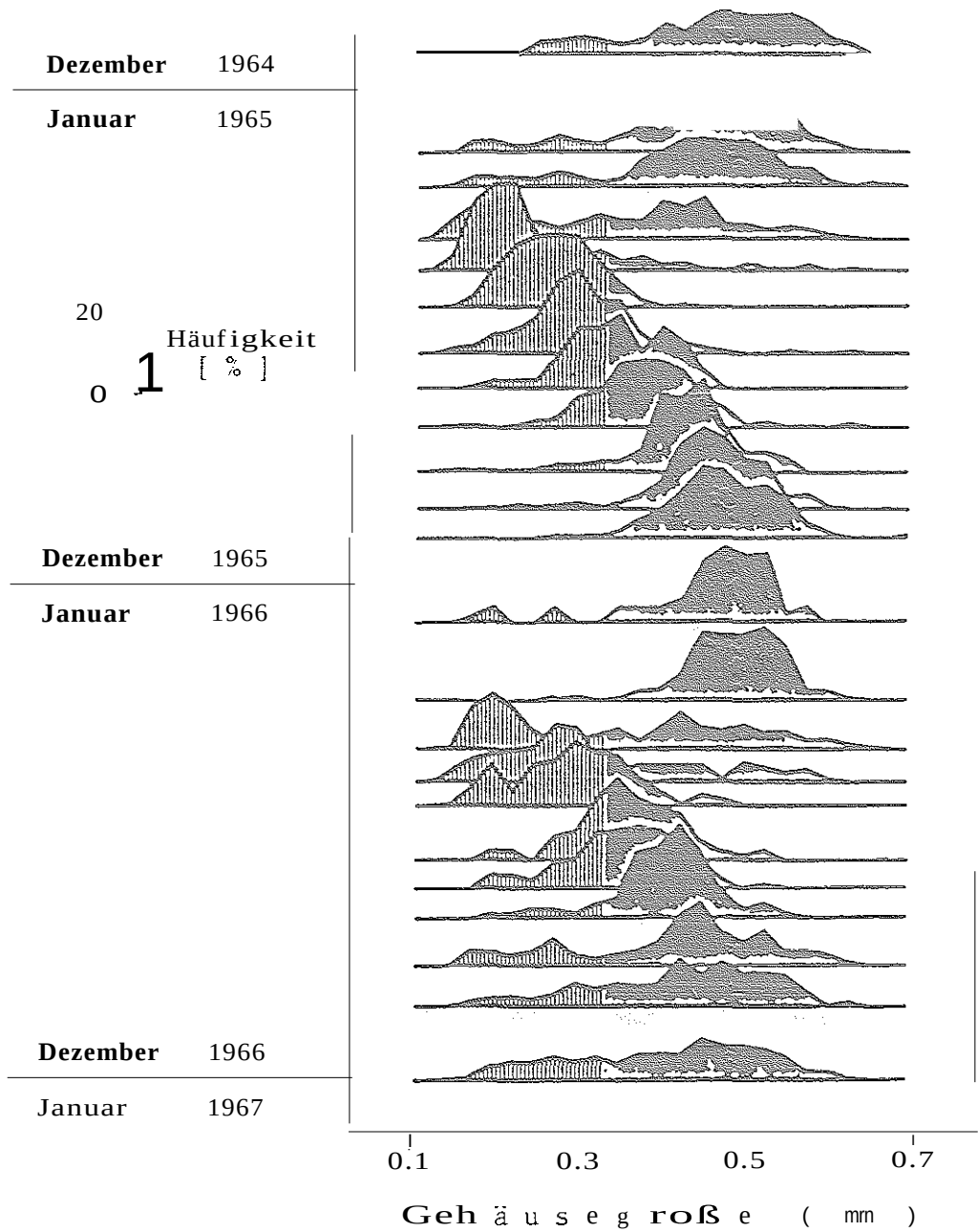
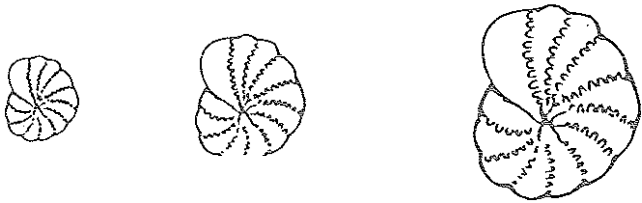


Abbildung 68. Variationskurven der Gehäusegröße von *Cribononion*

Als Summe aller in der geschlämmten Probe vorhandenen Individuen - lebend und tot - ergibt sich die Größe

$$SP'''(o,t) = \sum_{k=1}^n [PL'''(k,o,t) + PT'''(k,o,t)] .$$

(2.4.15)

Verluste an Individuen beim Schlämmen sollen also im Rahmen der weiteren Modellbildung ausgeschlossen werden.

Ist die Masse [g] der für die spätere Binokularuntersuchung vorgesehenen ausgeschlämmten Probe $GSBINOK'''(o,t)$, so läßt sich die Anzahl der Individuen - lebend und tot - pro Gramm Sediment $SPGSBINOK'''(o,t)$ nach Gleichung (2.4.16) berechnen:

$$SPGSBINOK'''(o,t) = \frac{Sp'''(o,t)}{GSBINOK'''(o,t)}$$

(2.4.16)

2.4.3 BINOKULARUNTERSUCHUNG ALS STOCHASTISCHER PROZESS

Nachdem die entnommene Probe **getrocknet, gewogen, geschlämmt, nochmals getrocknet, gesiebt und die Siebfractionen gewogen worden sind, erfolgt die Untersuchung** unter dem Binokular.⁵⁵

Bei der Bearbeitung der im dritten und vierten Kapitel behandelten Rhonedeltaproben wird in der folgenden Weise vorgegangen:

Aus dem Probenmaterial im Korngrößenbereich größer 0.1 mm (die feinste Fraktion **entfällt**) wird ein Teil in eine Ausleseschale geschüttet. Diese Schüttung wird unter dem Binokular vollständig nach Individuen abgesucht; **alle Individuen - unabhängig davon, ob sie zur Lebend- oder zur Totpopulation gehörten - werden ausgezählt.** Enthält die erste Schale bereits 300 Individuen oder mehr, wird keine weitere Schalenfüllung untersucht. **Reicht die erste Schalenfüllung nicht aus, wird eine zweite Schalenfüllung untersucht usw., bis mindestens 300 Individuen ausgezählt sind, bzw. bis das gesamte Probenmaterial analysiert ist, falls es weniger als 300 Individuen enthält.**

⁵⁵ Die folgenden Betrachtungen setzen voraus, daß sich alle Individuen in den nach dem Schlämmen, Sieben und Trocknen betrachteten Siebfractionen befinden und keine Individuen mit der feinsten Fraktion weggeschlämmt worden sind.

Dieser Auszählvorgang läßt sich durch die Kombination von zwei Modellen abbilden:

- Für die Füllung der Auszählschalen wird ein deterministisches Modell gewählt, das den Vorgang näherungsweise beschreibt.
- Für die Beschreibung des Auszählvorganges wird ein stochastisches Modell eingesetzt.

Füllen der Auszählschalen: Beträgt die Anzahl der Individuen - lebend und tot - pro Gramm des für Binokularuntersuchung zur Verfügung stehenden Sediments $SPGSBINOK''''(o,t)$ und die Masse [g] einer Schalenschüttung $MSS''''(o,t)$, so enthält eine Schalenschüttung

$$SPMSS''''(o,t) = MSS''''(o,t) \cdot SPGSBINOK''''(o,t) \quad (2.4.17)$$

Individuen.

Bei einer gewünschten Mindestzahl von $SPMIN''''(o,t)$ Individuen, sind

$$NSS''''(o,t) = \frac{SPMIN''''(o,t)}{SPMSS''''(o,t)} \quad (2.4.18)$$

Schalenschüttungen erforderlich.

Ist $NSS''''(o,t)$ nicht ganzzahlig, wird die nächst größere ganze Anzahl von Schalenschüttungen gewählt; daraus ergibt sich folgende Problemformulierung:

Fall 1 ($SP''''(o,t) > SPMIN''''(o,t)$)

Minimiere $NSS''''(o,t)$

$$\text{s.d.} \quad NSS''''(o,t) \geq \frac{SPMIN''''(o,t)}{SPMSS''''(o,t)} \quad (2.4.19)$$

und $NSS''''(o,t)$ ganzzahlig.

⁵⁶ Bei der Untersuchung der Rhoneproben werden zum Beispiel 300 Foraminiferen als Mindestanzahl von Individuen gewählt.

Fall 2 ($SP''(0,t) \leq SPMIN''(0,t)$)

$$NSS''(o,t) = \frac{SPMIN''(0,t)}{SPMSS''(o,t)} \quad (2.4.20)$$

Die Anzahl der ausgezählten Individuen in der unter dem Binokular untersuchten Probe berechnet sich als

$$Sp''(o,t) = NSS''(o,t) \cdot SPHSS''(o,t) \quad (2.4.21)$$

unter der Annahme, daß die Foraminiferen im Sediment gleichmäßig verteilt sind.

Auszählvorgang: Während bei der Ermittlung der Zahl der betrachteten Individuen davon ausgegangen wird, daß die Verteilung der Individuen im Sediment **streng deterministisch** ist, das heißt, daß in gleichen Masseneinheiten des Sediments gleiche Anzahlen von Individuen anzutreffen sind und keinerlei Schwankungen der Anzahl der Individuen pro Gramm Sediment um diesen Mittelwert vorliegen, soll für die Ermittlung der Populationsgrößen im oben beschriebenen Fall 1 ($SP''(0,t_2) > SPMIN''(0,t_2)$) das Modell einer Zufallsauswahl gewählt werden.⁷

Ist die für die Binokularuntersuchung zur Verfügung stehende Größe der Populationen in der Probe nach der Siebanalyse $PL''(i,o,t)$ für die i-te lebende und $PT''(i,o,t)$ für die i-te tote Population und steht die Zahl der durch die Binokularuntersuchung insgesamt erfaßten Individuen als $SPH_{11}''(o,t)$ fest, läßt sich das folgende stochastische Modell für die Beschreibung des Auszählvorgangs unter dem Binokular benutzen:

Zu Beginn des Auszählvorgangs betrage die Anzahl der ausgezählten lebenden Exemplare der i-ten Population

$$NPL_{1111}''(0,i,o,t) = 0 \quad (2.4.22)$$

und die Anzahl der ausgezählten Exemplare der i-ten toten Population

$$NPT''CO,i,o,t) = 0 \quad (2.4.23)$$

⁷ Bei dem im folgenden beschriebenen Modell handelt es sich um eine Form der aus der Wahrscheinlichkeitsrechnung bekannten "Ziehung ohne Zurücklegen", die zum Beispiel bei LIPSCHUTZ (1976, Seite 18) beschrieben wird.

Entnimmt man der Probe zufällig ein Individuum, so liegt die Wahrscheinlichkeit p ($NPL'''(l,i,o,t) = NPL'''(O,i,o,t) + 1$), daß es sich bei diesem Exemplar um ein lebendes Individuum der i -ten Population handelt, bei

$$p (NPL''' (l,i,o,t) = NPL''' (O,i,o,t) + 1)$$

$$= \frac{PL'''(i,o,t)}{SP'''(o,t)} \quad (2.4.24)$$

Die Wahrscheinlichkeit, daß es sich um ein Individuum der i -ten Totpopulation handelt, liegt bei

$$p (NPT''' (l,i,o,t) = NPT''' (O,i,o,t) + 1)$$

$$= \frac{PT''' (i,o,t)}{SP''' (o,t)} \quad (2.4.25)$$

Da für alle lebenden und toten Populationen die Wahrscheinlichkeiten, daß **ein zugehörndes Individuum ausgezählt wird, bekannt sind, kann eine** Zufallsauswahl mit Hilfe der Monte-Carlo-Methode" für die Auswahl des Individuums im Modell simuliert werden.

Wird bei der z -ten Zufallsauswahl zum Beispiel ein lebendes Exemplar der i -ten Population gewählt, erhöht sich die Anzahl der ausgezählten lebenden Individuen der i -ten Population um eins:

$$NPL'''(z,i,o,t) = NPL'''(z-1,i,o,t) + 1 \quad (2.4.26)$$

Wird bei der z -ten Zufallsauswahl ein totes Exemplar der i -ten Population ausgezählt, vergrößert sich die Anzahl der ausgezählten toten Individuen **der i -ten Population um eins:**

$$NPT'''(z,i,o,t) = NPT'''(z-1,i,o,t) + 1 \quad (2.4.27)$$

5. **Zur Definition des Begriffs 'Monte-Carlo-Methode' sei zum Beispiel** MÜLLER-MERBACH (1973, Seite 462) zitiert: "Die Methode, mit Hilfe von Zufallszahlen Zufallsereignisse zu erzeugen, wird häufig als Monte-Carlo-Methode bezeichnet. Allerdings wird dieser Begriff teilweise auch synonym zum **Simulationsbegriff** verwendet." ("Simulationsbegriff" steht hier speziell für stochastische Simulation.) In dieser Arbeit soll unter 'Monte-Carlo-Verfahren' die Erzeugung von Zufallsereignissen mit Hilfe von Zufallszahlen verstanden werden.

Die Wahrscheinlichkeit, bei der z-ten Zufallsauswahl ein Exemplar der i-ten lebenden Population zu finden, liegt bei

$$\begin{aligned}
 p \left(NPL^{(i)}(z, i, o, t) = NPL^{(i)}(z-1, i, o, t) + 1 \right) \\
 = \frac{PL^{(i)}(i, o, t) - NPL^{(i)}(z-1, i, o, t)}{SP^{(i)}(o, t) - \sum_{k=1}^n NPL^{(i)}(z-1, k, o, t) - \sum_{k=1}^n NPT^{(i)}(z-1, k, o, t)}
 \end{aligned}
 \quad (2.4.28)$$

Die Wahrscheinlichkeit, bei der z-ten Zufallsauswahl ein Exemplar der i-ten toten Population zu finden, liegt bei

$$\begin{aligned}
 p \left(NPT^{(i)}(z, i, o, t) = NPT^{(i)}(z-1, i, o, t) + 1 \right) \\
 = \frac{PT^{(i)}(i, o, t) - NPT^{(i)}(z-1, i, o, t)}{SP^{(i)}(o, t) - \sum_{k=1}^n NPL^{(i)}(z-1, k, o, t) - \sum_{k=1}^n NPT^{(i)}(z-1, k, o, t)}
 \end{aligned}
 \quad (2.4.29)$$

Bei jedem mit dem Monte-Garlo-Verfahren ausgewählten lebenden oder toten Individuum einer Gattung erhöht sich die Anzahl der ausgezählten Individuen ($NPL^{(i)}(z, i, o, t)$ bzw. $NPT^{(i)}(z, i, o, t)$) um ein Individuum. Nach der Berechnung der neuen Wahrscheinlichkeiten erfolgt eine neue Zufallsauswahl usw. .

Der stochastische Prozeß wird so lange fortgesetzt, bis bei der m-ten Zufallsentnahme eines Individuums die Anzahl von $SP^{(i)}(o, t)$ ausgezählten Individuen erreicht ist:

$$\sum_{k=1}^n NPL^{(i)}(m, k, o, t) + \sum_{k=1}^n NPT^{(i)}(m, k, o, t) = SP^{(i)}(o, t)
 \quad (2.4.30)$$

Die Größe der i-ten Lebendpopulation ist dann

$$PL^{i+1}(i, o, t) = NPL^{i+1}(m, k, o, t) \quad (2.4.31)$$

und die Größe der i-ten Totpopulation

$$PT^{i+1}(i, o, t) = NPT^{i+1}(m, k, o, t) \quad (2.4.32)$$

Der beschriebene Auszählvorgang stellt einen stochastischen Prozeß dar. Das bedeutet, daß die Werte von $PL^{i+1}(i, o, t)$ und $PT^{i+1}(i, o, t)$ bei derselben Probe bei mehreren Auszählvorgängen anders ausfallen werden, d.h. um die zu erwartenden Mittelwerte $\mu(PL^{i+1}(i, o, t))$ und $\mu(PT^{i+1}(i, o, t))$ streuen werden, die sich nach (2.4.33) und (2.4.34) berechnen:

$$\mu(PL^{i+1}(i, o, t)) = PL^{i+1}(i, o, t) \cdot \frac{SP^{i+1}(o, t)}{SP^{i+1}(o, t)} \quad (2.4.33)$$

und

$$\mu(PT^{i+1}(i, o, t)) = PT^{i+1}(i, o, t) \cdot \frac{SP^{i+1}(o, t)}{SP^{i+1}(o, t)} \quad (2.4.34)$$

Wie bei der Analyse des Probenentnahmeverganges zeigt sich auch bei der Binokularuntersuchung, daß aus Probenmaterial, das in der Realität einheitlich zusammengesetzt ist, durch die Art der Probenanalyse bedingt statistisch streuende Ergebnisse produziert werden.

Neben der sich ergebenden Streuung muß berücksichtigt werden, daß die zufällige Binokularauswahl unter Umständen einige der im gesamten entnommenen Probenmaterial sehr selten vorkommenden Formen nichterfaßt. Die Wahrscheinlichkeit, in der (Stich-) Probe Formen nicht zu finden, die in der Grundgesamtheit vorhanden sind, läßt sich nach DENNISON & HAY (1967, Seite 707) ermitteln. Formen, die mehr als 10 Prozent der Grundgesamtheit ausmachen, werden bei einem Stichprobenumfang von zum Beispiel 100 Exemplaren mit einer Wahrscheinlichkeit von weniger als 0.01 Prozent nicht gefunden; Formen, die 5 Prozent der Grundgesamtheit ausmachen, werden mit einer Wahrscheinlichkeit von 1 Prozent nicht in der Stichprobe angetroffen, wohingegen die Wahrscheinlichkeit, eine Form, die mit nur 0.7

Prozent an der Grundgesamtheit beteiligt ist, nicht in der Stichprobe zu finden, schon bei 50 Prozent liegt.

Bei wachsender Größe der entnommenen Stichprobe nehmen die Streuung und die Wahrscheinlichkeit, im Gesamtprobenmaterial vorhandene Formen bei der Binokularuntersuchung nicht zu finden, ab.

2.4.4 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 2.4

Die Ergebnisse von Unterkapitel 2.4 sollen in zwei Aussagen zusammengefaßt werden:

- Die Probenentnahme als stochastischer Prozeß

Bei der Entnahme von Sedimentproben im Gelände handelt es sich um einen stochastischen Prozeß, bei dem die Zufallsvariablen Entnahmefläche und Entnahmeschichtmächtigkeit mit unbekannten Verteilungen um die geplanten Werte streuen.

Die mit Hilfe der Werte für die geplante Entnahmefläche und -tiefe bei Vorliegen von stochastisch verteiltem Material geschätzten Populationsdichten für lebende und tote Individuen weichen auch bei ursprünglich einheitlichen Werten, durch die Probenentnahme bedingt, von diesen Werten ab.

Werden unter Vernachlässigung des stochastischen Charakters von realer Entnahmefläche und Entnahmeschichtmächtigkeit Schätzwerte für andere Variablen - zum Beispiel Populationsdichten - mit Hilfe der geplanten Werte für Entnahmefläche oder Entnahmeschichtmächtigkeit berechnet, werden diese Variablen um die realen Werte streuen. Je nach Art der Umrechnung sind unterschiedliche Typen von Verteilungen zu erwarten.

- Die Binokularuntersuchung als stochastischer Prozeß

Bei dem Auszählen der Individuen unter dem Binokular handelt es sich ebenfalls um einen stochastischen Prozeß, der bei ursprünglich einheitlichem Material Abweichungen von den realen Werten verursacht.

Neben der auftretenden Streuung der Werte für die Individuenzahlen der unterschiedenen Formen ist zu beachten, daß selten auftretende Formen unter Umständen in der Binokularprobe nicht erfaßt werden.

Sowohl die Streuung als auch die Wahrscheinlichkeit, im Gesamtprobenmaterial seltene Formen nicht in der Binokularprobe zu finden, nehmen mit wachsender Anzahl der unter dem Binokular ausgezählten Individuen ab.

2.5 ÜBERLEGUNGEN ZUR UMLAGERUNG VON FORAMINIFEREN

Während sich die bisherigen Überlegungen mit einem verallgemeinerten Einpunktmodell der Populationen beschäftigt haben, ist für die Einbettung der Foraminiferen in den sedimentologischen Rahmen die Betrachtung der unter normalen Bedingungen immer vorhandenen Erosions-, Transport- und Sedimentationsvorgänge, der Unterschiede zwischen dem Verhalten von Sediment und Foraminiferen einerseits und der Unterschiede zwischen den Foraminiferen in Abhängigkeit von den Veränderungen während des Wachstums und von der je nach Art unterschiedlichen Gehäuseform andererseits, notwendig.

Das Unterkapitel 2.5 beginnt mit einer grundsätzlichen Erörterung des HJULSTRÖM-Diagramms (2.5.1). Mit Hilfe des Diagramms werden generelle **Vorstellungen über das Verhalten von Sediment und Foraminiferen entwickelt.**

Der zweite Abschnitt (2.5.2) befaßt sich mit der Sedimentation von **Sediment und Foraminiferen im stehenden Wasser. In diesem Abschnitt werden die physikalischen Grundlagen für die Diskussion der Verhältnisse im bewegten Wasser geschaffen.**

Der dritte Abschnitt (2.5.3) befaßt sich mit den Bedingungen für den **Beginn des Transports von Sediment und Foraminiferen: mit den Erosionsvorgängen.**

Der vierte Abschnitt (2.5.4) stellt die Bedingungen für den Transport **von Sediment und Foraminiferen in Form von Suspension dar.**

Der fünfte Abschnitt (2.5.5) stellt aus den Überlegungen zu den **Erosions- und Suspensionsbedingungen für Sediment und Foraminiferen ein neues HJULSTRÖM-Diagramm für Vergleichszwecke zusammen.**

Die Herleitung der Formeln orientiert sich an ZANKE (1982). Die **Berechnungen für die Foraminiferen werden analog zu den Berechnungen für Sedimentpartikel durchgeführt.**

2.5.1 ÜBERLEGUNGEN ZUM HJULSTRÖM-DIAGRAMM

In Abbildung 69 auf Seite 142 sind in horizontaler Richtung der Korndurchmesser (von 0.001 bis 100 mm) und in vertikaler Richtung die Strömungsgeschwindigkeit (von 1 bis 10000 mm/sec) in logarithmischer Skala aufgetragen. Nach HJULSTRÖM (1936) werden der Bereich der Erosion (oberhalb der Linie **es**; **doppelt quer schraffiert**), der Bereich der **Sedimentation (unterhalb der Linie ss; waagrecht schraffiert)** und der Bereich des Sedimenttransports (oberhalb der Linie ss; **weiß und doppelt quer schraffiert**) in Abhängigkeit von Korngröße und Strömungsgeschwindigkeit **dargestellt**⁵⁹.

⁵⁹ Wenn auch eine direkte Übertragung des HJULSTRÖMschen Diagramms auf marine Verhältnisse nicht möglich ist (siehe SEIBOLD, 1974, Seite 318), kann im Rahmen des folgenden Denkmodells, das ohnehin auf exakte Meßwerte nicht zurückgreifen kann und auch nicht muß, die HJULSTRÖMsche Darstellung als im Prinzip vorstellbares Modell für die Verhältnisse im Rhonedelta akzeptiert werden.

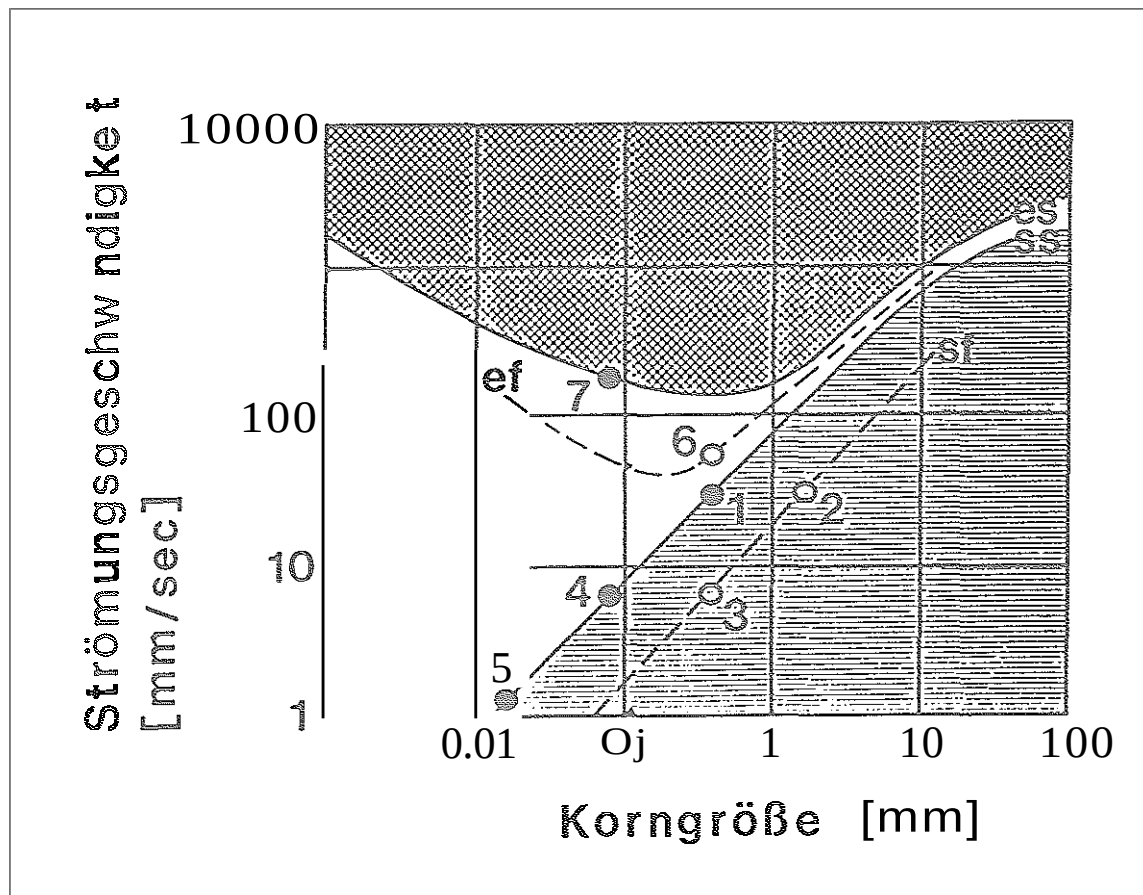


Abbildung 69. Erosions-Transport-Sedimentations-Diagramm

Zieht man in Betracht, daß eine Foraminiferenschale eine im Vergleich zu einem Sedimentpartikel gleichen Durchmessers kleinere Dichte und damit einen größeren Auftrieb hat - die Kammern sind entweder mit organischer Substanz oder mit Meerwasser gefüllt⁶⁰ und liegen mit einer Dichte um 1.0 mg/mm^3 deutlich unter der des normalen Sediments (2.0 bis 2.7 mg/mm^3) -, so werden die Foraminiferenschalen bei geringeren Strömungsgeschwindigkeiten sedimentiert als Sedimentpartikel gleicher Größe. Entsprechend müßte die Linie *sf* für Foraminiferen im HJULSTRÖM-Diagramm nach unten verschoben werden. Die Linie *sf* zeigt - als Arbeitshypothese - einen möglichen Verlauf der Grenze zwischen Transport und Sedimentation für Foraminiferen. Je nach Zusammensetzung der organischen Substanz bei lebenden Foraminiferen und dem damit verbundenen Unterschied des spezifischen Gewichts der Kammerfüllungen zum spezifischen Gewicht der mit

⁶⁰ Durch Verwesungsprozesse nach dem Absterben von Foraminiferen oder durch Austrocknung und Windtransport am Strand bedingt, ist eine Gasfüllung von Foraminiferenschalen in die Überlegungen zum Transportverhalten leerer Schalen einzubeziehen. Die Unterschiede im Transportverhalten gegenüber den anorganischen Komponenten des Sediments können durch Gaseinschluß verstärkt werden.

Meerwasser gefüllten Kammern toter Individuen ist ein Unterschied im Verlauf der Linie **sf** bei lebenden und toten Foraminiferen zu erwarten. Das Verhältnis Kammervolumen/Gehäusevolumen und die Gehäuseform werden zu einem art- und altersabhängig unterschiedlichem Verlauf der Linie **sf** führen. Für das folgende Denkmodell genügt die willkürlich festgelegte Linie **sf**.

Ähnlich wie bei der Grenze Transport/Sedimentation sind die Überlegungen **zur für die Erosion erforderlichen Strömungsgeschwindigkeit. Wegen des größeren Auftriebs ist eine Erosion der Foraminiferenschalen schon bei Geschwindigkeiten möglich, die die Erosion gleichgroßer Sedimentpartikel nicht erlauben.** Der durch die unterschiedliche Form der Sedimentpartikel (Sandkörner und Tonplättchen) beeinflusste Kurvenverlauf der Linie **es** **mit dem Anstieg der für eine Sedimenterosion erforderlichen Strömungsgeschwindigkeit im feinkörnigen Bereich ab etwa 0.2 mm Korngröße ist auch bei Foraminiferenschalen zu erwarten.** Entsprechend fällt der Verlauf der für das Denkmodell gewählten Kurve **ef** ähnlich wie der Verlauf der Kurve **es** aus.

Geht man von den in Abbildung 69 auf Seite 142 dargestellten Bereichen für **Erosion, Transport und Sedimentation von Sedimentpartikeln und Foraminiferen aus, lassen sich einige generelle Feststellungen zur Relation der Größe der Sedimentpartikel zur Größe der Foraminiferen treffen:**

- **Sedimente mit einer Korngröße im Bereich des vorwiegenden Schalendurchmessers von Foraminiferen (1 ; Sedimentpartikel sind als gefüllte Kreise, Foraminiferen als offene Kreise dargestellt.)** enthalten Foraminiferenschalen adulter Exemplare (2).
- Sedimentpartikel und Foraminiferen gleichen Durchmessers (1 und 3) werden bei **unterschiedlichen Strömungsgeschwindigkeiten sedimentiert.**
- **Im Bereich der Sedimentation des überwiegenden Teils der Foraminiferen (3 ; bis etwa 0.4 mm Schalendurchmesser) wird überwiegend Feinmaterial (4 ; unter 0.1 mm Korndurchmesser) abgelagert,**
- Im Bereich der Ablagerung des feinsten Sedimentmaterials (5) werden keine Foraminiferen abgelagert, da entsprechende Gehäusegrößen nicht **auftreten.**
- Die Mehrzahl der abgelagerten Foraminiferen wird erheblich früher **erodiert als das Sedimentmaterial in ihrer Umgebung und bleibt an der Sedimentoberfläche.** Die bei einer Strömungsgeschwindigkeit von weniger als 10 mm/sec abgelagerte Foraminifere 3 wird bei einer Strömungsgeschwindigkeit von weniger als 100 mm/sec erodiert (3), **während das zusammen mit der Schale abgelagerte Sediment (4) erst bei einer erheblich höheren Strömungsgeschwindigkeit (7 ; mehr als 100mm/sec) in erneuten Transport versetzt wird.**
- Vernachlässigt man die der Nahrungsaufnahme dienende Eigenbewegung der **Foraminiferen gegenüber dem Transport durch Meeresströmungen, so stellt die Schalengröße im Bereich der Depression der Erosionslinie es** den optimalen Bereich für eine weite Verbreitung und geringe Beein-

flussung durch das im selben Transportmedium mitgeführte Sediment dar.

Aufgabe der folgenden Kapitel soll es sein, den Verlauf der bisher nur geschätzten Kurven in Abbildung 69 auf Seite 142 zu berechnen.

2.5.2 SEDIMENTATION IN STEHENDEN WASSER

Beschränkt man den Begriff "Sedimentation" auf das Absinken eines Körpers in einem ruhenden Medium im Sinne von BATEL" (1971, Seite 105), so lassen sich die folgenden Zusammenhänge beim Absinken (w ist die Variablenbezeichnung für das umgebende Medium Wasser; hier sind in Abhängigkeit von Temperatur und Salinität unterschiedliche Fälle vorstellbar) von Sedimentpartikeln (die Variablenbezeichnung s steht für einen beliebigen Sedimentpartikel) auf der einen und Foraminiferen (die Variablenbezeichnung f steht für eine beliebige Foraminifere) auf der anderen Seite beschreiben⁶¹:

Sinkgeschwindigkeit eines Sedimentpartikels: Stellt man sich ein Sedimentkorn idealisiert als Kugel mit dem Durchmesser D(s) [mm] und der Dichte $\rho(s)$ [mg/mm³] vor, und ist die Dichte des umgebenden Mediums Wasser $\rho(w)$ [mg/mm³], so beträgt mit der Erdbeschleunigung g [9810 mm/sec²] das Gewicht G(s,w) [mg mm/sec²] des Sedimentpartikels unter Berücksichtigung des Auftriebs in Wasser:

$$G(s,w) = \frac{1}{6} \pi g [\rho(s) - \rho(w)] D(s)^3$$

(2.5.1)

⁶¹ BATEL (1971) schreibt auf Seite 105: "Der Fallvorgang von Teilchen in ruhenden Medien wird mit Sedimentation bezeichnet. Ruhend bedeutet, daß das Medium in dem die Körner fallen, in Fallrichtung keine Relativbewegung zu dem Bezugssystem ausführt, auf das man die Fallhöhe bezieht." Auch wenn sich die BATELsche Definition - sie findet Anwendung für Fragen der Korngrößenmeßtechnik - nicht mit dem aus der exogenen Dynamik bekannten Begriff "Sedimentation"^B (siehe zum Beispiel MURAWSKI, 1972, Seite 182) deckt, liefert der vereinfachende BATELsche Begriff nützliche Hinweise auf die bei der llwirklichen" Sedimentation ablaufenden Vorgänge. Die Berechnung und der Vergleich der Sinkgeschwindigkeiten von Sedimentpartikeln und Foraminiferen im ruhenden Medium bereitet die Ableitung der komplexeren Formeln für reale Sedimentations-, Transport- und Erosionsbedingungen vor.

⁶² Die im folgenden Abschnitt dargestellte Ableitung der Formeln orientiert sich an ZANKE (1982). Zur näheren Erläuterung und Herleitung der Formeln siehe auch TIETJENS (1960) und TIETJENS (1970).

Der Strömungswiderstand $W(s,w)$ [mg mm/sec²] des Sedimentpartikels in Wasser wird berechnet als

$$W(s,w) = \frac{\pi}{8} \cdot \rho(w) \cdot V(s,w)^2 \cdot D(s)^2 \cdot CW(s,w) \quad (2.5.2)$$

mit der Sinkgeschwindigkeit $V(s,w)$ [mm/sec] und der dimensionslosen Funktion von Sinkgeschwindigkeit, Durchmesser und Wasserzähigkeit $CW(s,w)$.

Im STOKES-Bereich mit den dimensionslosen Größen

$$RZ(s,w) = \frac{V(s,w) \cdot D(s)}{\nu(w)} < 1 \quad (2.5.3)$$

und

$$CW(s,w) = \frac{24}{RZ(s,w)} \quad (2.5.4)$$

läßt sich im Gleichgewicht von $W(s,w)$ und $G(s,w)$ ($W(s,w) = G(s,w)$) die Sinkgeschwindigkeit $V(s,w)$ der Sedimentteilchen nach Formel (2.5.5) berechnen:

$$V(s,w) = \frac{1}{18 \cdot \nu(w)} \cdot \frac{\rho(s) - \rho(w)}{\rho(w)} \cdot D(s)^2 \quad (2.5.5)$$

Die kinematische Zähigkeit des Wassers $\nu(w)$ liegt bei einer Wassertemperatur von 20°C und einer angenommenen Dichte des Wassers von 1 mg/mm³ bei 1.06 mm²/sec.

Im NEWTON-Bereich mit den dimensionslosen Größen

$$RZ(s,w) = \frac{V(s,w) \cdot D(s)}{\nu(w)} > \frac{1}{10} \quad (2.5.6)$$

und

$$CW(s,w) = 0.4 \quad (2.5.7)$$

läßt sich im Gleichgewicht die Sinkgeschwindigkeit $V(s,w)$ des Sedimentteilchens in Wasser nach Formel (2.5.8) angeben:

$$V(s,w) = 1.83 \cdot \left[g \cdot \frac{p(s) - p(w)}{p(w)} \cdot D(s) \right]^{1/2} \quad (2.5.8)$$

Als Näherungslösung für die geschlossene Berechnung der Sinkgeschwindigkeit für den gesamten Bereich bis $RZ(s,w) < 2 \cdot 10^5$ schlägt ZANKE (1982, Seite 124) mit der dimensionslosen Größe

$$CW(s,w) = \frac{24}{RZ(s,w)} + 0.4 \quad (2.5.9)$$

und dem sedimentologischen Korndurchmesser $SD(s,w)$ nach BONNEFILLE

$$SD(s,w) = D(s) \cdot \left[\frac{\frac{p(s) - p(w)}{p(w)} \cdot g}{\sqrt{I(w)}} \right]^{1/3} \quad (2.5.10)$$

für die Berechnung der Sinkgeschwindigkeit Formel (2.5.11) vor:

$$V(s,w) = \frac{30 \cdot \sqrt{I(w)}}{D(s)} \cdot \left[\frac{r}{1 + [0.155 \cdot SD(s,w)]^3} \right]^2 - 1 \quad (2.5.11)$$

Geht man bei der Berechnung der Sinkgeschwindigkeiten von der bisher unterstellten Kugelform⁶³ der Sedimentkörner ab und bezieht die Abweichungen von der Kugelform mit in die Überlegungen ein, berechnet sich die Sinkgeschwindigkeit unter Einbeziehung des Formfaktors

$$F(s) = \left[\frac{C(s)^2}{A(s) \cdot B(s)} \right]^2 \quad (2.5.12)$$

mit A(s), B(s) und C(s) als längstem, mittlerem⁶⁴ und kleinstem Korndurchmesser [mm] als

⁶³ Die Abweichungen von der Kugelform erwähnt zum Beispiel ZANKE (1982, Seite 125): "Die in der Natur vorkommenden Sedimente haben Kornformen, die stets mehr oder weniger von der Kugelform abweichen. Die Formen sind selten durch mathematische Ausdrücke zu beschreiben, wie z.B. Ellipsoide, sondern von unregelmäßigem Äußern. "

⁶⁴ Der mittlere Korndurchmesser B(s) soll, da Vergleiche mit aus der Siebanalyse gewonnenen Werten durchgeführt werden sollen, dem Korndurchmesser D(s) entsprechen. (Zur Begründung siehe zum Beispiel MAIKLEM (1968, Seite 105): "The intermediate diameter has been used as a measure of grain size as this is the diameter measured when grains are sieved. ")

$$V(s,w) = \frac{12 \cdot v(w)}{D(s) \cdot \left[2.7 - 2.3 \cdot F(s) \right] \cdot \left[1 + \left[0.21 \cdot SD(s,w) \right]^3 \right] \cdot \left[2.7 - 2.3 \cdot F(s) \right]^{-1}}$$

(2.5.13)

Die Abhängigkeit der Sinkgeschwindigkeit vom Korndurchmesser ist für die verschiedenen Berechnungsverfahren in Abbildung 70 graphisch dargestellt:

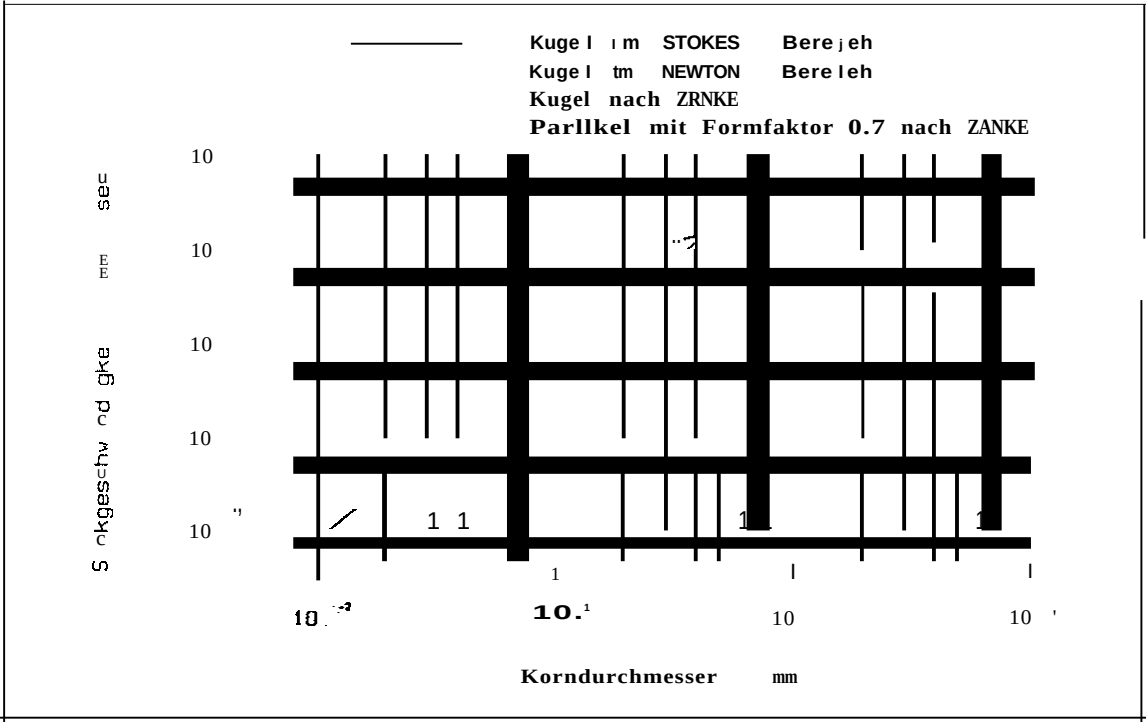


Abbildung 70. Sinkgeschwindigkeiten für Sedimentpartikel

Abbildung 71 enthält die nach den unterschiedlichen Verfahren errechneten Werte für die Sinkgeschwindigkeit von Sedimentpartikeln. Als Dichte für das Sediment wurde mit 2.65 mg/mm³ die Dichte für Quarz gewählt.

Korn- durch- messer (mm)	Sinkgeschwindigkeit (mm / sec)			
	Kugelförmiger Sedimentpartikel			Sediment- partikel mit Formfaktor 0.7
	STOKES	NEWTON	ZANKE	
0.01	0.08 *	23.28	0.08	0.08
0.02	0.34 *	32.93	0.34	0.34
0.03	0.76 *	40.33	0.77	0.76
0.04	1.36 *	46.56	1.36	1.35
0.05	2.12 *	52.06	2.13	2.11
0.06	3.05 *	57.03	3.06	3.03
0.07	4.16 *	61.60	4.16	4.11
0.08	5.43 *	65.85	5.42	5.33
0.09	6.87 *	69.85	6.84	6.70
0.10	8.48 *	73.63	8.42	8.20
0.20	33.93	104.12	31.08	27.47
0.30	76.35	127.52	59.86	47.44
0.40	135.74	147.25	87.89	64.49
0.50	212.09	164.63	112.95	78.87
0.60	305.41	180.34	135.04	91.28
0.70	415.69	194.79	154.67	102.24
0.80	542.94	208.24	172.33	112.12
0.90	687.16	220.88	188.43	121.17
1.00	848.35	232.82	203.27	129.54
2.00	3393.39	329.26	313.87	193.27
3.00	7635.13	403.26 *	392.96	239.88
4.00	13573.57	465.65 *	457.94	278.55
5.00	21208.69	520.61 *	514.49	312.35
6.00	30540.52	570.30 *	565.24	342.77
7.00	41569.04	615.99 *	611.70	370.66
8.00	54294.28	658.53 *	654.82	396.57
9.00	68716.19	698.47 *	695.22	420.88
10.00	84834.75	736.25 *	733.36	443.85

Abbildung 71. Sinkgeschwindigkeiten für Sedimentpartikel (Tabelle)

In Abbildung 71 auf Seite 149 wurden in der Spalte für den STOKES-Bereich die Werte, für die sich eine Reynoldssche Zahl $RZ(s,w)$ kleiner eins ergibt, mit einem Punkt (*) gekennzeichnet. Entsprechend sind die Sinkgeschwindigkeiten im NEWTON-Bereich mit einer Reynoldsschen Zahl größer 1000 mit einem Punkt versehen worden.

Wie man an der Markierung der Gültigkeitsbereiche für die Formeln im STOKES- bzw. NEWTON-Bereich ablesen kann, sind beide Formeln im Bereich **von 0.2 bis 2.0 mm Korndurchmesser - und dieser Bereich dürfte für die nachfolgenden Vergleiche von Sediment und Foraminiferen der interessanteste sein - nicht anwendbar.** Hier läßt sich die Sinkgeschwindigkeit nur noch nach ZANKE abschätzen, entweder für kugelförmige Partikel oder aber wie in der äußersten rechten Spalte von Abbildung 71 auf Seite 149 **für Sedimentkörner mit einem Formfaktor von 0.7 .**

Sinkgeschwindigkeit einer Foraminifere: Betrachtet man eine Foraminifere f - ebenfalls idealisiert - als eine Kugel mit dem Durchmesser $D(f)$ [mm] und der Dichte $p(f)$ [mg/mm³], so beträgt deren Gewicht $G(f,w)$ [mg mm/sec] unter Berücksichtigung des Auftriebs in Wasser:

$$G(f,w) = \frac{\pi}{6} \cdot g \cdot [p(f) - p(w)] \cdot D(f)^3$$

(2.5.14)

Der Strömungswiderstand $W(f,w)$ [mg mm/sec] der Foraminifere in Wasser wird berechnet als

$$W(f,w) = \frac{\pi}{8} \cdot p(w) \cdot V(f,w)^2 \cdot D(f)^2 \cdot CW(f,w)$$

(2.5.15)

mit der Sinkgeschwindigkeit $V(f,w)$ [mm/sec].

Im **STOKES-Bereich** mit den dimensionslosen Größen

$$RZCf,w) = \frac{VCf,w) \cdot D(f)}{v(w)} < 1$$

(2.5.16)

und

$$CWU,w) = \frac{24}{RZU,w)} \quad (2.5.17)$$

liegt im Gleichgewicht von $W(f,w)$ und $G(f,w)$ ($W(f,w) = GU,w)$) die Sinkgeschwindigkeit $V(f,w)$ der Foraminifere in Wasser bei

$$V(f,w) = -\frac{1}{18 \cdot v(w)} - \frac{p(f) - p(w)}{p(w)} \cdot DU)^2 \quad (2.5.18)$$

Im **NEWTON-Bereich** mit den dimensionslosen Größen

$$RZ(f,w) = \frac{VU,w) \cdot DU)}{v(w)} > 10^3 \quad (2.5.19)$$

und

$$CWU,w) = 0.4 \quad (2.5.20)$$

beträgt im Gleichgewicht die Sinkgeschwindigkeit $V(f,w)$ der Foraminifere

$$V(f,w) = 1.83 \cdot \left[\frac{p(f) - p(w)}{p(w)} \cdot DU \right]^2 \quad (2.5.21)$$

Als Näherungslösung soll auch bei der Sinkgeschwindigkeit der **Foraminifere in Wasser für den gesamten Bereich bis $RZ(f,w) < 2 \cdot 10^5$** die Formel von ZANKE (1982, Seite 124) mit

$$CWU,w) = \frac{24}{RZ(f,w)} + 0.4 \quad (2.5.22)$$

und dem auf die Foraminifere übertragenen dimensionslosen sedimentologischen Korndurchmesser $SD(f,w)$ nach BÖNNEFILLE

$$SDU,w) = D(f) \cdot \left[\frac{\frac{pU) - p(w)}{p(w)} \cdot g}{v(w)^2} \right]^{1/3} \quad (2.5.23)$$

für die Berechnung angewandt werden:

$$V(f,w) = \frac{30 \cdot v(w)}{DU) \cdot \left[\left[1 + 0.155 \cdot SD(f,w) \right]^3 - 1 \right]^{1/2}} \quad (2.5.24)$$

Löst man sich vom Kugelmodell und führt bei Foraminiferen wie bei Sedimentkörnern für die von der Kugelform abweichenden Schalen einen Formfaktor

$$FU) = \left[\frac{C(f)^2}{A(f) \cdot BU) \right]^{1/2} \quad (2.5.25)$$

mit $A(f)$, $B(f)$ und $C(f)$ als längstem, mittlerem und kleinstem Foraminiferendurchmesser [mm] ein, so ergibt sich für die Sinkgeschwindigkeit in Wasser

$$V(f,w) = \frac{12 \cdot v(w)}{D(f) \cdot [2,7 - 2,3 \cdot F(f)]}$$

$$\cdot \left[\left[1 + \left[0,2 \cdot SD(f,w) \right]^3 \right. \right.$$

$$\left. \cdot [2,7 - 2,3 \cdot F(f)] \right]^2 - 1 \left. \right]$$

(2.5.26)

Vor einer Berechnung der **verschiedenen Sinkgeschwindigkeiten für Foraminiferen** ist die Bestimmung der Dichte von Foraminiferen erforderlich. Für die Bestimmung der Dichte $p(f)$ ist die Foraminifere f in Schale und **Weichkörper zu differenzieren. Bezeichnet man das Volumen des Schalenmaterials** mit $VSM(f)$ [mm³], die Dichte des Schalenmaterials mit $RSM(f)$ [mg/mm³], das Volumen des Weichkörpers mit $VWK(f)$ [mm³] und die Dichte des Weichkörpers mit $RWK(f)$ [mg/mm³], so ergibt sich als durchschnittliche Dichte für die Foraminifere

$$p(f) = \frac{VSM(f) \cdot RSM(f) + VWK(f) \cdot RWK(f)}{VSM(f) + VWK(f)}$$

(2.5.27)

Einen Eindruck vom Anteil der Schalenmaterials am Gesamtgehäuse liefern Schnittbilder durch Foraminiferen. Als erstes Beispiel soll der bei MÜLLER (1963, Seite 48, Abb. 30) abgebildete Sagittalschnitt durch ein Exemplar von *Fusulinella* sp. aus dem Oberkarbon dienen. Abbildung 72 auf Seite 154 zeigt einen Ausschnitt aus dem Sagittalschnitt.

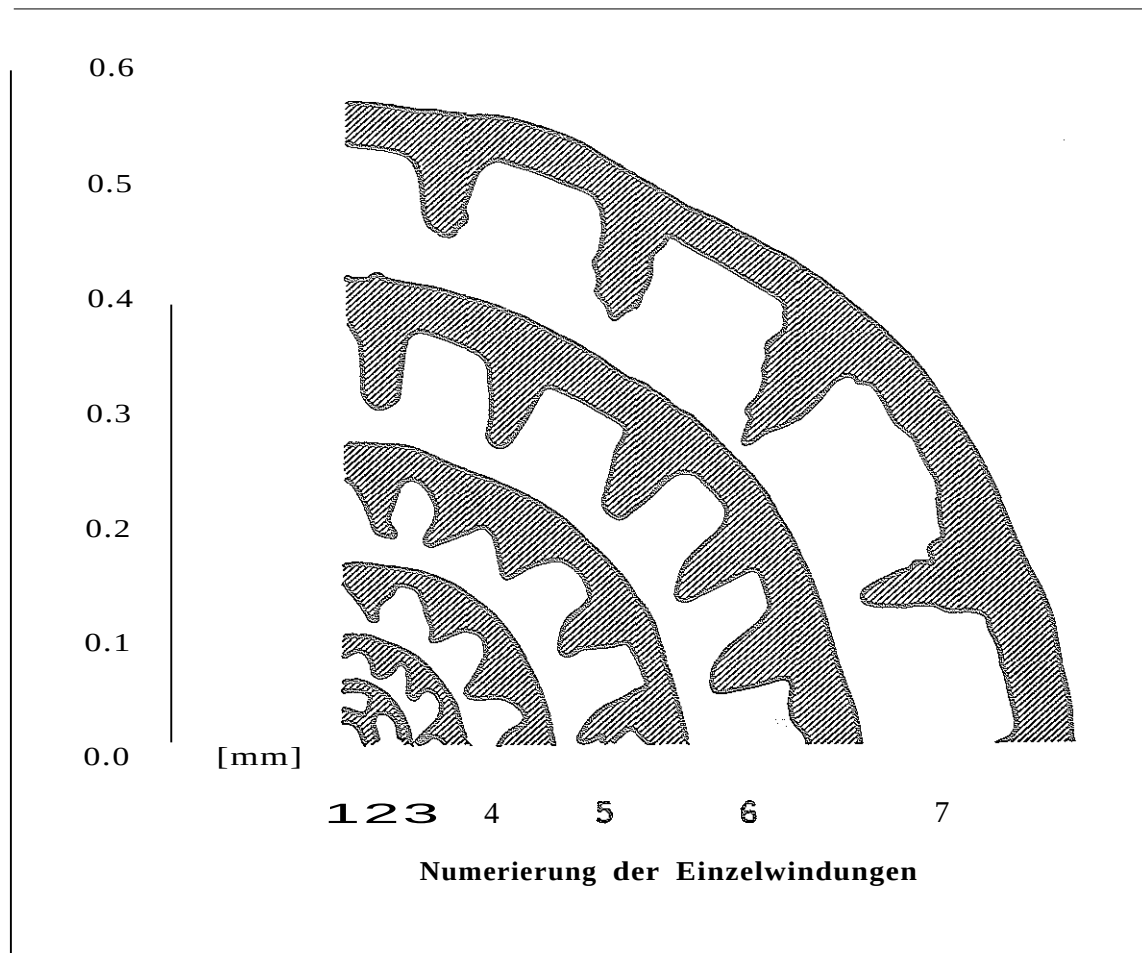


Abbildung 72. Schnitt durch *Fusulinella* sp.

Die schraffierte Fläche stellt den Anteil des kalkigen Gehäuses dar. Auf **die Berücksichtigung der unter Umständen vorhandenen Poren im Gehäuses** wurde verzichtet. Bei dem in Abbildung 72 dargestellten Schnitt lassen **sich neben der Anfangskammer sechs Windungen erkennen, die im folgenden als II Einzelwindungen 1 bis 7** bezeichnet werden sollen. Für jede dieser Einzelwindungen lassen sich die Fläche, die das Plasma einnahm, und die

⁶⁵ Über die Bedeutung der im Originalfoto bei MÜLLER sichtbaren hellen und dunklen Anteile im Schalenmaterial schreibt MÜLLER (1963, Seite 48) : "Dünnschliffe vertikal zur Oberfläche zeigen in der Keriothek helle und dunkle Fasern, über deren Deutung man sich bis **heute noch nicht im klaren ist. Meist nimmt man allerdings ... an**, daß die helleren Partien großen, sekundär mit Kalzit erfüllten Poren, **die dunklen der Schalensubstanz entsprechen.**" Für die Beurteilung der zu ermittelnden Porositäten ergibt sich dadurch - zusätzlich zur Übertragung der Ergebnisse des zweidimensionalen Schnitts auf das dreidimensionale Gehäuse - eine weitere Unsicherheit. Handelt es sich bei den hellen Teilen tatsächlich um ehemalige Poren, verringern sich die berechneten Werte für die Dichte der Foraminifere.

von der Schale gebildete Fläche ausmessen. Setzt man einen Wert von 2.72 mg/mm' als Dichte für das aus Kalzit aufgebaute Schalenmaterial in Gleichung (2.5.27) ein und wählt als Dichte für den Weichkörper als erste Näherung 1.0 mg/mm' , so lassen sich für die Einzelwindungen und für die Gesamtforaminifere im Verlauf ihres Wachstums Werte für die Dichte berechnen.

Die Anteile von Schale und Weichkörper am Aufbau des betrachteten Exemplars von *Fusulinella* sp. und die berechneten Werte für die Gesamtdichte für den Schnitt durch Einzelwindungen und Gesamtforaminifere sind in Abbildung 73 dargestellt:

Lfd. Nr.	Einzelwindung				Gesamtforaminifere			
	Plasma	Schale	Gesamt	p	Plasma	Schale	Gesamt	p
	mm' (Schnittfläche)			mg/mm'	mm ² (Schnittfläche)			mg/mm'
1	0.0022	0.0016	0.0038	1.71	0.0022	0.0016	0.0038	1.71
2	0.0057	0.0048	0.0105	1.79	0.0079	0.0064	0.0142	1.77
3	0.0137	0.0149	0.0286	1.90	0.0216	0.0212	0.0428	1.85
4	0.0410	0.0339	0.0749	1.78	0.0626	0.0551	0.1177	1.81
5	0.1142	0.0666	0.1808	1.63	0.1768	0.1217	0.2985	1.70
6	0.2569	0.1665	0.4235	1.68	0.4337	0.2883	0.7220	1.69
7	0.4639	0.1546	0.6186	1.43	0.8977	0.4429	1.3406	1.57

Abbildung 73. Dichteentwicklung eines Schnittes durch *Fusulinella* sp.

Die Schnittfläche der Anfangskammer wird in Abbildung 73 mit 0.0022 mm' angegeben. Die Dichte beträgt 1.71 mg/mm³ . Die Entwicklung der Dichte zeigt sowohl bei der Betrachtung der Einzelwindungen als auch bei den kumulierten Werten für die Gesamtforaminifere ein Maximum von 1.90 mg/mm) bzw. 1.85 mg/mm' nach dem Aufbau der dritten Windung. Für den weiteren Verlauf der Entwicklung der abgebildeten Foraminifere ist eine Abnahme der Dichte bis zu 1.57 mg/mm' charakteristisch.

Als zweites Beispiel soll ein Schnitt durch ein Exemplar von *Gavelinella* sp., der bei GARRASI (1972, Seite 45, Abb. 5) dargestellt ist, vorgestellt werden:

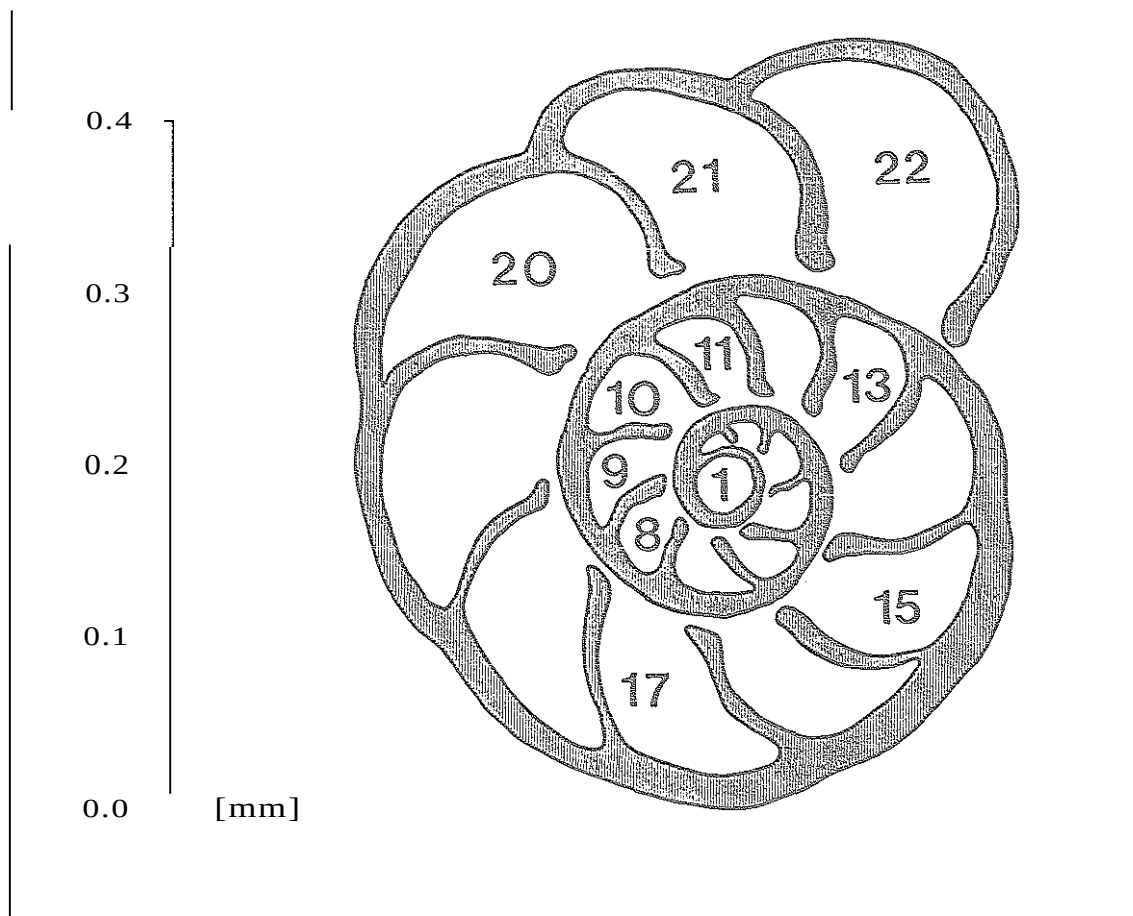


Abbildung 74. Schnitt durch *Gavelinella* sp.

Einschließlich Anfangskammer lassen sich bei dem abgebildeten Exemplar von *Gavelinella* sp. 22 Kammern vermessen. Die Meßwerte für die Flächenbestimmung und die zu den Kammern bzw. zur jeweiligen Gesamtforaminifere gehörenden Dichten sind in Abbildung 75 auf Seite 157 aufgelistet:

	Einzelkammer				Gesamtforaminifere			
Lfd. Nr.	Plasma	Schale	Gesamt	p	Plasma	Schale	Gesamt	p
	mm ² (Schnittfläche)			mg/mm'	mm' (Schnittfläche)			mg/mm'
1	0.0000	0.0007	0.0015	1.79	0.0008	0.0007	0.0015	1.79
2	0.0001	0.0005	0.0007	2.41	0.0009	0.0012	0.0022	1.98
3	0.0002	0.0005	0.0008	2.19	0.0012	0.0016	0.0029	2.03
4	0.0006	0.0007	0.0012	1.90	0.0018	0.0024	0.0042	1.99
5	0.0008	0.0008	0.0016	1.89	0.0025	0.0032	0.0058	1.97
6	0.0008	0.0008	0.0015	1.86	0.0033	0.0040	0.0073	1.94
7	0.0011	0.0011	0.0022	1.88	0.0044	0.0051	0.0095	1.93
8	0.0013	0.0009	0.0022	1.70	0.0057	0.0060	0.0117	1.89
9	0.0015	0.0014	0.0029	1.83	0.0072	0.0074	0.0146	1.87
10	0.0021	0.0017	0.0038	1.77	0.0093	0.0091	0.0184	1.85
11	0.0015	0.0018	0.0033	1.92	0.0108	0.0109	0.0217	1.86
12	0.0021	0.0014	0.0035	1.67	0.0129	0.0122	0.0252	1.84
13	0.0031	0.0017	0.0047	1.60	0.0160	0.0139	0.0299	1.80
14	0.0047	0.0028	0.0075	1.64	0.0207	0.0167	0.0374	1.77
15	0.0054	0.0028	0.0082	1.59	0.0261	0.0195	0.0457	1.74
16	0.0052	0.0032	0.0084	1.65	0.0313	0.0227	0.0540	1.72
17	0.0064	0.0034	0.0097	1.59	0.0377	0.0261	0.0637	1.70
18	0.0068	0.0030	0.0098	1.53	0.0445	0.0291	0.0735	1.68
19	0.0097	0.0036	0.0132	1.47	0.0541	0.0327	0.0868	1.65
20	0.0118	0.0044	0.0161	1.46	0.0659	0.0370	0.1029	1.62
21	0.0101	0.0034	0.0135	1.43	0.0760	0.0404	0.1164	1.60
22	0.0139	0.0040	0.0179	1.38	0.0899	0.0444	0.1344	1.57

Abbildung 75. Dichteentwicklung eines Schnittes durch *Gavelinella* sp.

Für die Anfangskammer ergibt sich eine Dichte von 1.79 mg/mm'. Die größte **Dichte** erreicht die **Gesamtforaminifere nach Zubau der dritten Kammer mit einem Wert von 2.03 mg/mm'**. Die weitere Entwicklung des Exemplars zeigt - bezogen auf den abgebildeten Schnitt - eine Abnahme der Dichte sowohl **bei den neu zugebauten Kammern als auch für das jeweilige Stadium der Gesamtforaminifere.**

In Abbildung 76 auf Seite 158 ist die Dichteentwicklung - bezogen auf die jeweilige Schnittfläche - für beide Foraminiferen graphisch dargestellt. **Auffallend ist das bei beiden Exemplaren in der Tendenz gleiche Verhalten:** kleine Dichte zu Beginn der Entwicklung - rasche Zunahme der Dichte in der frühen Wachstumsphase - Abnahme der Dichte im weiteren Verlauf der Entwicklung des Individuums.

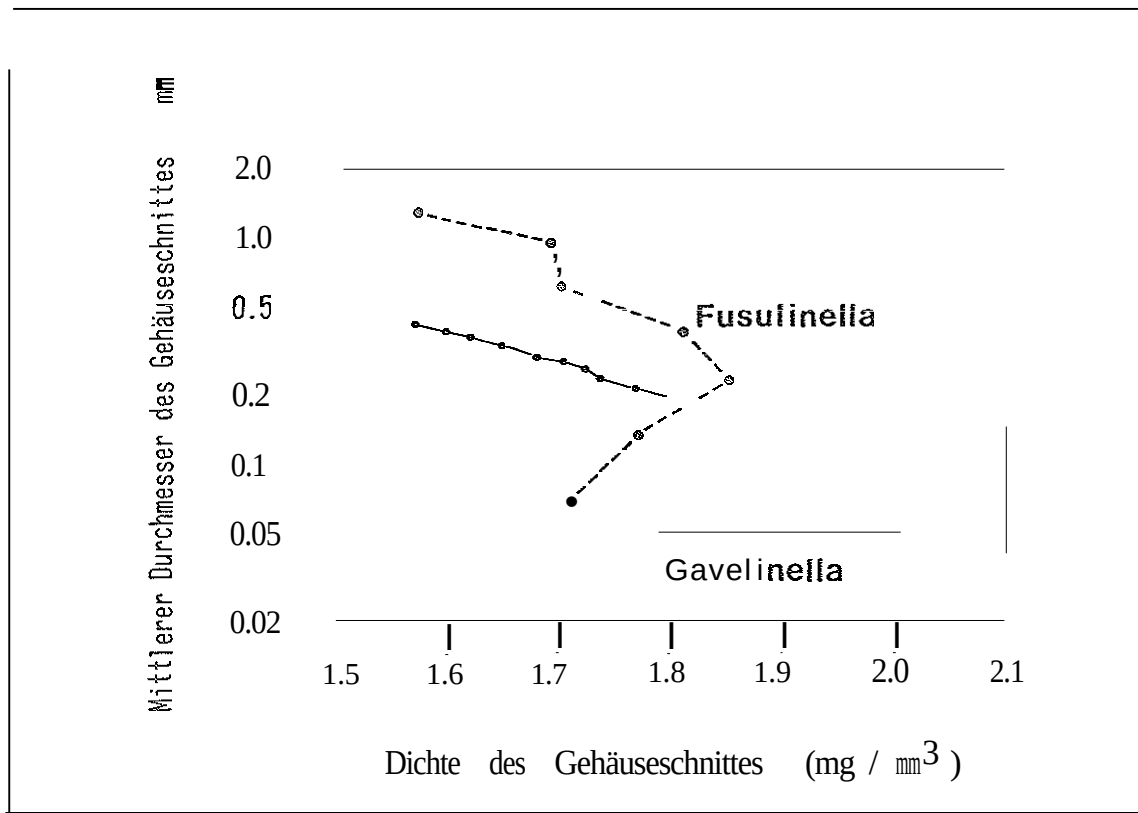


Abbildung 76. Dichteentwicklung für zwei Schnitte durch Foraminiferen

Als Ergebnis der Detailuntersuchung an zwei ausgewählten Schnitten durch Foraminiferenschalen soll festgehalten werden:

Mißt man bei in der Literatur abgebildeten Schnitten von Foraminiferenschalen den Anteil des kalkigen Gehäuses an der Gesamtschnittfläche durch die Foraminifere aus und nimmt diesen Anteil als untere Grenze für einen Schätzwert für den Anteil der kalkigen Schale am Gesamtvolumen der Foraminifere, so ist von Schalenanteilen am Gesamtvolumen zwischen 20 und 50 Prozent auszugehen. Vernachlässigt man die Schalenstruktur mit Poren und Perforationen (bzw. Lücken bei den agglutinierenden Formen) und läßt man den Dichteunterschied zwischen Weichkörper und Meerwasser unberücksichtigt, so ergibt sich als Arbeitshypothese eine durchschnittliche Dichte $p(f)$ für Foraminiferen von mindestens 1.6 mg/mm^3 . Beim Übergang vom zweidimensionalen Schnitt durch die Foraminifere zu den Anteilen am dreidimensionalen Gehäuse erhöht sich der Schalenanteilselbstverständlich.

Gemessene Dichten für einige Foraminiferen findet man zum Beispiel bei MAIKLEM (1968, Fig. 4 auf Seite 107). Bei den gemessenen Dichten bildet der Wert von 1.6 mg/mm^3 eine absolute Untergrenze. Zur Abschätzung der möglichen Unterschiede in der Sinkgeschwindigkeit bei Foraminiferen und Sediment soll deshalb als Dichte für die Foraminiferen zuerst ein Wert von 1.6 mg/mm^3 eingesetzt werden.

Mit einem Wert von 1.6 mg/mm' für die Dichte der Foraminiferen und einem Formfaktor von 0.7 wie beim Sediment ergeben sich bei Einsetzung der Werte in die Formeln (2.5.14) bis (2.5.26) die in der folgenden Tabelle wiedergegebenen Sinkgeschwindigkeiten für Foraminiferen:

Schalen- durch- messer (mm)	Sinkgeschwindigkeit (mm / sec)			
	Kugelförmige Foraminifere			Foramini- fere mit Formfaktor 0.7
	STOKES	NEWTON	ZANKE	
0.01	0.03 *	14.04	0.03	0.03
0.02	0.12 *	19.86	0.12	0.12
0.03	0.28 *	24.32	0.28	0.28
0.04	0.49 *	28.08	0.50	0.49
0.05	0.77 *	31.39	0.77	0.77
0.06	1.11 *	34.39	1.12	1.11
0.07	1.51 *	37.15	1.52	1.50
0.08	1.97 *	39.71	1.98	1.96
0.09	2.50 *	42.12	2.50	2.48
0.10	3.08 *	44.40	3.09	3.05
0.20	12.34	62.79	11.96	11.26
0.30	27.76	76.90	24.97	21.71
0.40	49.36	88.80	39.71	31.91
0.50	77.12	99.28	54.33	41.05
0.60	111.06	108.75	68.02	49.10
0.70	151.16	117.47	80.56	56.26
0.80	197.43	125.58	92.01	62.70
0.90	249.88	133.19	102.52	68.58
1.00	308.49	140.40	112.21	73.99
2.00	1233.96	198.55	183.36	114.32
3.00	2776.41	243.18	232.90	143.14
4.00	4935.85	280.80 *	273.07	166.83
5.00	7712.26	313.94 *	307.76	187.43
6.00	11105.66	343.90 *	338.78	205.93
7.00	15116.03	371.46 *	367.09	222.86
8.00	19743.39	397.11 *	393.30	238.57
9.00	24987.73	421.19 *	417.84	253.29
10.00	30849.05	443.98 *	440.98	267.19

Abbildung 77. Berechnete Sinkgeschwindigkeiten für Foraminiferen

Für ein Spektrum von möglichen Dichten für Foraminiferen und einen Formfaktor von 0.7 stellt Abbildung 78 die Sinkgeschwindigkeiten dar:

Schalen- durch- messer (mm)	D i c h t e (mg / mm ³)					
	2.4	2.2	2.1	2.0	1.8	1.6
	S i n k g e s c h w i n d i g k e i t (mm / sec)					
0.01	0.07	0.06	0.06	0.05	0.04	0.03
0.02	0.29	0.25	0.23	0.21	0.16	0.12
0.03	0.65	0.55	0.51	0.46	0.37	0.28
0.04	1.15	0.99	0.90	0.82	0.66	0.49
0.05	1.79	1.54	1.41	1.28	1.03	0.77
0.06	2.57	2.21	2.03	1.84	1.48	1.11
0.07	3.49	3.00	2.75	2.50	2.00	1.50
0.08	4.54	3.90	3.58	3.25	2.61	1.96
0.09	5.71	4.91	4.50	4.10	3.29	2.48
0.10	6.99	6.02	5.53	5.03	4.04	3.05
0.20	23.90	20.93	19.40	17.84	14.62	11.26
0.30	42.06	37.48	35.09	32.61	27.39	21.71
0.40	57.85	52.14	49.13	46.01	39.32	31.91
0.50	71.25	64.67	61.19	57.57	49.77	41.05
0.60	82.83	75.52	71.65	67.61	58.90	49.10
0.70	93.06	85.11	80.90	76.49	66.99	56.26
0.80	102.27	93.74	89.21	84.48	74.26	62.70
0.90	110.69	101.62	96.81	91.77	80.89	68.58
1.00	118.48	108.91	103.82	98.50	87.01	73.99
2.00	177.58	163.99	156.77	149.21	132.86	114.32
3.00	220.66	204.01	195.16	185.90	165.88	143.14
4.00	256.35	237.12	226.90	216.21	193.08	166.83
5.00	287.53	266.03	254.61	242.65	216.79	187.43
6.00	315.58	292.03	279.51	266.42	238.09	205.93
7.00	341.30	315.86	302.34	288.19	257.59	222.86
8.00	365.18	337.99	323.54	308.41	275.70	238.57
9.00	387.58	358.74	343.41	327.37	292.67	253.29
10.00	408.75	378.34	362.19	345.28	308.70	267.19

Abbildung 78. Sinkgeschwindigkeit und Dichte (Formfaktor = 0.7)

Wie Binokularbeobachtungen und Lehrbücher der Mikropaläontologie^{6S} zeigen, sind die Formen und damit auch in vielen Fällen der **Formfaktor bei Foraminiferen** jedoch recht unterschiedlich. In der folgenden Liste sind die Formfaktoren für eine Auswahl von Foraminiferen **fett** angegeben. Die Reihenfolge der Beispiele richtet sich nach der Größe des berechneten Formfaktors.

- Der absolut niedrigste Wert für den Formfaktor mit 0.17 ergibt sich **für ein bei MÜLLER (1963, Seite 38, Abb. 22) abgebildetes Exemplar** von *Ammodiscus* REUSS.
- **Ein zweiter sehr niedriger Wert für den Formfaktor errechnet sich** aus den bei GRABERT (1971, Seite 11) angegebenen Durchschnittswerten für die rezente Gattung *Trochammina*. GRABERT gibt als Durchschnittslänge 0.4485 mm und als "Höhe eines optimal angeschmiegtten Zylinders (Scheibe) etwa 0.1 mm" an. Geht man bei der Abweichung des längsten und mittleren Durchmessers von der "Durchschnittslänge" von plus bzw. minus zehn Prozent aus, so ergibt sich ein Formfaktor von 0.22 .⁶⁷
- Für die bei KRÖMMELBEIN (1977, Seite 288) abgebildete *Discocyclina seunesi* DOUVILLE aus dem Paläozän läßt sich ein Formfaktor von etwa **0.29** angeben.
- Das bei KRÖMMELBEIN (1977, Seite 288) schematisch abgebildete Exemplar von *Nummulites tchihatcheffi* D'ARCHIAC aus dem Mittel-Eozän hat einen Formfaktor von etwa 0.31 .
- Schätzt man anhand der Fototafel 10 bei MURRAY (1973, Plate 10) die Größen für kleinsten, mittleren und größten Gehäusedurchmesser des dort abgebildeten rezenten Exemplars von *Bolivina pacifica* CUSHMAN & McCULLOCH mit 0.08, 0.12 und 0.42 mm, so ergibt sich ein Formfaktor von etwa **0.36** .
- Mißt man die drei Gehäusedurchmesser bei dem zweiten GRABERTschen Exemplar von *Trochammina macrescens* BRADY (GRABERT, 1971, Seite 6) aus, so ergeben sich Durchmesser im Verhältnis von 0.24 zu 0.6 zu 0.72 mm. Der daraus resultierende Formfaktor liegt bei **0.365** .
- **Ebenfalls bei 0.365** liegt der Formfaktor für das bei MÜLLER (1963, Abb. 52, Seite 64) abgebildete Exemplar von *Cassidulina laevigata* D'ORBIGNY.
- Bei einer Abschätzung der Schnitte durch einen Vertreter der oberkretazischen Gattung *Gavelinella* (Seiten 32 und 45 bei GARRASI, 1972) errechnet sich bei Durchmessern von etwa 0.16, 0.42 und 0.45 mm ein Formfaktor von ungefähr **0.37** .
- Für das bei KRÖMMELBEIN (1977, Seite 288) schematisch abgebildete **Exemplar von *Nummulites variolarius* LAMARCK aus dem Mittel-Eozän** kann man einen Formfaktor von 0.4 abschätzen.

⁶ Wegen der allgemeinen Verfügbarkeit wurde neben anderen Quellen auf die Bildtafeln eines deutschen Standardwerks der Erdgeschichte ("Brinkmanns Abriß der Geologie, Zweiter Band, Historische Geologie" in der Bearbeitung von KRÖMMELBEIN (1977)) zurückgegriffen.

⁶⁷ Wie sich weiter unten herausstellen wird, halten die GRABERTschen **Durchschnittswerte einem Vergleich mit einem Einzelexemplar von *Trochammina macrescens* BRADY** (die Abbildung befindet sich ebenfalls bei GRABERT 1971 auf Seite 6) nicht stand.

-
- Für die bei MURRAY (1973, Plate 10) abgebildete rezente *Nonionella basispinata* CUSHMAN & MOYER ergibt sich bei einer Durchmesserkombination von 0.23 zu 0.42 zu 0.59 mm ein Formfaktor von etwa 0.46 .
 - Ebenfalls bei 0.46 liegt der Formfaktor eines Exemplars von *Nodosaria* LAMARCK (abgebildet bei MÜLLER, 1963, Abb. 41, Seite 57).
 - Für *Textularia* DEFRANCE (siehe Abb. 22 bei MÜLLER, 1963, Seite 38) **ergibt sich ein Formfaktor von 0.48** .
 - Für das bei MURRAY (1973, Plate 2) abgebildete rezente Exemplar von *Elphidium articulatum* D'ORBIGNY errechnet sich bei einer Durchmesserkombination von 0.19 zu 0.38 zu 0.41 mm ein Wert von etwa 0.48 für den Formfaktor.
 - Der Formfaktor für das bei KRÖMMELBEIN (1977, Seite 288) abgebildete Exemplar von *Nummulites solitarius* DE LA HARPE aus dem jüngeren Paleozän läßt sich auf 0.5 schätzen.
 - Der Formfaktor für das bei MÜLLER (1963, Abb. 58 auf Seite 68) abgebildete Exemplar von *Epistomia ornata* ROEM aus dem oberen Valendis liegt bei 0.54 .
 - Mißt man die drei Gehäusedurchmesser bei dem zweiten GRABERTschen Exemplar von *Eggerella scabra* WILLIAMSON (GRABERT, 1971, Seite 6) **aus, so ergeben sich Durchmesser im Verhältnis von 0.3 zu 0.34 zu 0.86 mm.** Der daraus resultierende Formfaktor liegt bei 0.55 .
 - Das bei KRÖMMELBEIN (1977, Seite 148) schematisch abgebildete Exemplar von *Fusulina cylindrica* FISCHER aus dem Ober-Karbon hat einen Formfaktor von etwa **0.58** .
 - Ein Formfaktor von 0.73 ergibt sich für das bei MÜLLER (1963, Abb. 22, Seite 38) abgebildete Exemplar von *Saccamina* SARS.
 - Für Foraminiferen wie das bei KRÖMMELBEIN (1977, Seite 172) schematisch abgebildete Exemplar von *Pseudoschwagerina* sp. aus dem Perm und für fast runde Formen wie zum Beispiel *Orbulina universa* D'ORBIGNY aus dem Tertiär (ebd., Seite 267) kann man **Formfaktoren zwischen 0.8 und 1.0 annehmen.**
 - Einen Formfaktor nahe 1.0 kann man ebenfalls für das Jugendstadium des bei MÜLLER (1963, Abb. 38 auf Seite 22) abgebildeten Exemplars von *Hyperammina* BRADY einsetzen. (Für das weiter oben beschriebene Erwachsenenstadium hatte sich ein Formfaktor von 0.6 ergeben.)

Die Liste von Foraminiferen deutet an, daß bei der Berechnung der Sinkgeschwindigkeit die unterschiedlichen Formfaktoren Berücksichtigung finden sollten. Die Auswirkung des Formfaktors auf die Sinkgeschwindigkeit ist in Abbildung 79 auf Seite 163 für eine Dichte von 1.6 mg/mm³ und in Abbildung 80 auf Seite 164 für eine Dichte von 2.0 mg/mm³ dargestellt.

Schalen- durch- messer (mm)	F o r m f a k t o r					
	1.0	0.7	0.5	0.4	0.3	0.2
	S i n k g e s c h w i n d i g k e i t (mm / sec)					
0.01	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03	0.03
0.02	0.12	0.12	0.12	0.12	0.12	0.12
0.03	0.28	0.28	0.28	0.28	0.28	0.28
0.04	0.49	0.49	0.49	0.49	0.49	0.49
0.05	0.77	0.77	0.77	0.77	0.77	0.77
0.06	1.11	1.11	1.11	1.11	1.10	1.10
0.07	1.51	1.50	1.50	1.50	1.50	1.50
0.08	1.97	1.96	1.96	1.95	1.95	1.95
0.09	2.49	2.48	2.47	2.46	2.46	2.45
0.10	3.07	3.05	3.03	3.02	3.01	3.01
0.20	11.90	11.26	10.90	10.73	10.57	10.43
0.30	24.86	21.71	20.26	19.66	19.11	18.62
0.40	39.54	31.91	28.95	27.78	26.75	25.84
0.50	54.11	41.05	36.52	34.79	33.31	32.01
0.60	67.76	49.10	43.12	40.89	38.99	37.36
0.70	80.27	56.26	48.96	46.28	44.02	42.07
0.80	91.70	62.70	54.21	51.13	48.54	46.32
0.90	102.18	68.58	59.01	55.56	52.67	50.20
1.00	111.85	73.99	63.43	59.64	56.48	53.79
2.00	182.85	114.32	96.62	90.41	85.27	80.93
3.00	232.26	143.14	120.55	112.66	106.15	100.66
4.00	272.33	166.83	140.29	131.04	123.41	116.98
5.00	306.94	187.43	157.49	147.07	138.48	131.24
6.00	337.88	205.93	172.95	161.47	152.02	144.06
7.00	366.11	222.86	187.11	174.68	164.44	155.81
8.00	392.26	238.57	200.26	186.93	175.96	166.72
9.00	416.73	253.29	212.58	198.43	186.77	176.96
10.00	439.82	267.19	224.22	209.28	196.98	186.63

Abbildung 79. Sinkgeschwindigkeiten in Abhängigkeit vom Formfaktor
(Dichte = 1.6 mg/mm')

Schalen- durch- messer (mm)	F o r m f a k t o r					
	1.0	0.7	0.5	0.4	0.3	0.2
	S i n k g e s c h w i n d i g k e i t (mm / sec)					
0.01	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05	0.05
0.02	0.21	0.21	0.21	0.21	0.21	0.21
0.03	0.46	0.46	0.46	0.46	0.46	0.46
0.04	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82	0.82
0.05	1.28	1.28	1.28	1.28	1.28	1.28
0.06	1.85	1.84	1.84	1.84	1.84	1.83
0.07	2.51	2.50	2.49	2.49	2.49	2.48
0.08	3.28	3.25	3.24	3.23	3.23	3.22
0.09	4.14	4.10	4.07	4.06	4.05	4.04
0.10	5.10	5.03	4.99	4.97	4.95	4.93
0.20	19.39	17.84	17.03	16.68	16.35	16.04
0.30	39.08	32.61	29.92	28.83	27.87	27.01
0.40	59.79	46.01	41.10	39.22	37.60	36.18
0.50	79.22	57.57	50.59	47.99	45.78	43.86
0.60	96.78	67.61	58.79	55.56	52.83	50.48
0.70	112.55	76.49	66.03	62.24	59.06	56.34
0.80	126.82	84.48	72.55	68.27	64.68	61.62
0.90	139.83	91.77	78.51	73.78	69.83	66.47
1.00	151.82	98.50	84.03	78.88	74.60	70.95
2.00	240.35	149.21	125.89	117.72	110.97	105.28
3.00	302.82	185.90	156.41	146.13	137.64	130.49
4.00	353.83	216.21	181.70	169.68	159.78	151.43
5.00	398.08	242.65	203.80	190.27	179.14	169.75
6.00	437.72	266.42	223.67	208.81	196.56	186.25
7.00	473.96	288.19	241.90	225.80	212.55	201.38
8.00	507.56	308.41	258.83	241.59	227.40	215.45
9.00	539.02	327.37	274.70	256.40	241.33	228.64
10.00	568.72	345.28	289.70	270.39	254.49	241.10

Abbildung 80. Sinkgeschwindigkeiten in Abhängigkeit vom Formfaktor
(Dichte = 2.0 mg/mm³)

Wie die beiden Tabellen zeigen, ergeben sich aufgrund der unterschiedlichen Formfaktoren - speziell im Bereich der großen, adulten Foraminiferen ab 0.3 mm Durchmesser - erhebliche Unterschiede bei der Sinkgeschwindigkeit.

Vergleich von Sedimentpartikeln und Foraminiferen: Für die Beurteilung des im letzten Kapitel der vorliegenden Arbeit behandelten Probenmaterials aus dem Rhonedelta ist weniger die Sinkgeschwindigkeit der Sedimentpartikel oder der Foraminiferen von Bedeutung, sondern vorrangig die Relation der Sinkgeschwindigkeiten.

In Abbildung 81 werden die Sinkgeschwindigkeiten von Sediment und Foraminiferen graphisch verglichen.

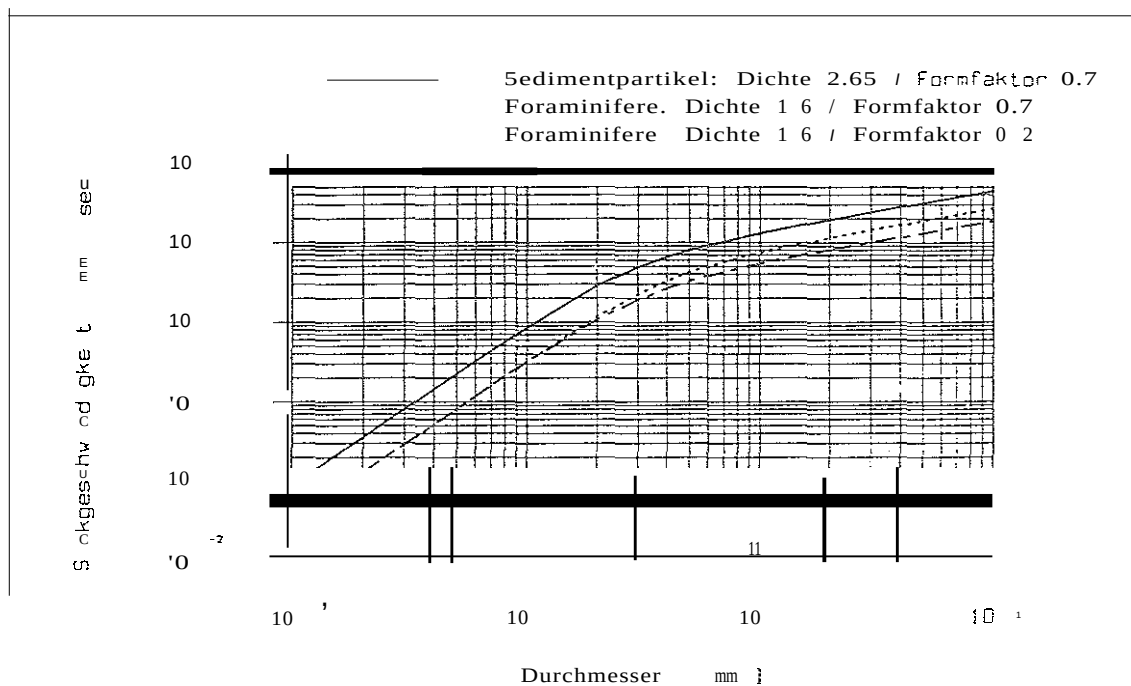


Abbildung 81. Sinkgeschwindigkeiten für Foraminiferen und Sediment

Die Fragen, die sich ergeben, lauten:

- Wie groß sind die Unterschiede bei der Sinkgeschwindigkeit gleichgroßer Sedimentpartikel und Foraminiferen? Um wieviel langsamer sinken Foraminiferen?

Wie ist das Größenverhältnis gleich schnell absinkender Sedimentpartikel und Foraminiferen?

Die Verknüpfung der Gleichungen (2.5.5) und (2.5.18) ergibt die in Gleichung (2.5.28) wiedergegebene Beziehung zwischen Sinkgeschwindigkeit, Dichte und Durchmesser von Sedimentpartikeln auf der einen Seite und Sinkgeschwindigkeit, Dichte und Durchmesser von Foraminiferen auf der anderen Seite bei der Annahme des Absinkens **kugelförmiger Partikel** im **STOKES-Bereich**:

$$\frac{V(f,w)}{V(s,w)} = \frac{p(f) - p(w)}{p(s) - p(w)} \cdot \frac{D(f)^2}{D(s)^2} \quad (2.5.28)$$

Eine erste Information, die sich aus Gleichung (2.5.28) ableiten läßt, ist der Unterschied der Sinkgeschwindigkeit von Sedimentpartikeln und **Foraminiferen gleicher Größe**.

Das Verhältnis zwischen beiden Sinkgeschwindigkeiten bei gleicher Größe berechnet sich nach Formel (2.5.29):

Falls

$$D(f) = D(s)$$

=>

$$\frac{V(f,w)}{V(s,w)} = \frac{p(f) - p(w)}{p(s) - p(w)} \quad (2.5.29)$$

Geht man bei den Sedimentpartikeln von einer Dichte $p(s) = 2.65 \text{ mg/mm}^3$ (Quarz) aus, nimmt für das umgebende Medium Wasser eine Dichte $p(w) = 1.0 \text{ mg/mm}^3$ (Beeinflussungen der Dichte durch Temperatur und Salinität können in diesem Zusammenhang vernachlässigt werden) an und wählt als Dichte der Foraminifere $p(f) = 1.6 \text{ mg/mm}^3$, so ergibt sich im STOKESschen Bereich ein Verhältnis der Sinkgeschwindigkeiten von $1/2.75$, d.h. eine **Foraminifere sinkt fast dreimal so lange wie ein Sedimentpartikel gleichen Volumens**.

Die andere Frage, die zu beantworten ist, ist die nach dem Verhältnis des Durchmessers einer Foraminifere zum Durchmesser eines mit gleicher Geschwindigkeit absinkenden Sedimentpartikels. Dieses Verhältnis berechnet sich nach der folgenden Gleichung:

Falls

$$V(f) = V(s)$$

=>

$$\frac{D(f)}{D(s)} = \left[\frac{p(s) - p(w)}{p(f) - p(w)} \right]^{\frac{1}{2}}$$

(2.5.30)

Setzt man die oben angegebenen Werte für die einzelnen Dichten ein, liegt das Verhältnis der Durchmesser von gleich schnell sinkenden Foraminiferen und Sedimentpartikeln bei 1.66, d.h. gleichzeitig mit dem Sediment sinkende Foraminiferen sind im Schnitt etwa 1.7 mal so groß wie die sie umgebenden Sedimentpartikel⁶.

Das in der Literatur häufig anzutreffende "hydraulische Äquivalent" einer Foraminifere entspricht dem Durchmesser (in mm) eines Sedimentpartikels aus der Umgebung der Foraminifere mit gleicher Sinkgeschwindigkeit⁶. Bezeichnet man das hydraulische Äquivalent in Bezug auf die Sinkgeschwindigkeit mit HASINK(f,s), so erfolgt die Berechnung nach Formel (2.5.31):

⁶ In der Literatur beschriebene Verhältnisse von eins zu drei (siehe zum Beispiel GRABERT (1971, Seite 5f): "Daraus ist ersichtlich, daß die Trochamminen mit dem Größen-Medianwert von 0,43 mm (das entspricht einem !!Gewichts-Medianwert" von 0,15 mm (Abb. 5b)) und ein Quarzkorngemisch mit dem !!Gewichts-Medianwert!! von 0,135 mm nach dem Stokessehen Gesetz gleiche Sinkgeschwindigkeit haben. Die Größenrelation Quarzkorn-"Trochammina" beträgt also etwa 1:3."), für das Größenverhältnis gleich schnell sinkender Sedimentpartikel und Foraminiferen dürften zu einem Teil auf der bei Sediment und Foraminiferen unterschiedlichen Ermittlung des Durchmessers (mittlerer = Siebdurchmesser bei Sedimenkörnern gegen gemessenen Maximaldurchmesser bei Foraminiferen) zurückzuführen sein. Andererseits muß angemerkt werden, daß die Sinkgeschwindigkeiten der untersuchten Partikel zum Teil schon nicht mehr dem STOKESsehen Bereich zugeordnet werden können und mit einem Größenverhältnis von eins zu drei ziemlich genau die weiter unten beschriebenen Verhältnisse für den NEWTON-Bereich widerspiegeln.

⁶ Die Bezeichnung des Durchmessers eines gleich schnell sinkenden Sedimentpartikels als "hydraulisches Äquivalent" ignoriert das in Bezug auf die Erosion unter Umständen völlig verschiedene Verhalten der beiden in Beziehung gesetzten Körper. Diese Unterschiede werden bei der Behandlung der Erosionsvorgänge (siehe "Transportbeginn Erosion" auf Seite 177) deutlich.

$$\text{HASINK}(f,s) = D(f) \cdot \left[\frac{r(f) - r(w)}{r(s) - r(w)} \right]^2$$

(2.5.31)

Für eine kugelförmige Foraminifere mit einem Durchmesser von 0.1 mm und einer Dichte von 1.6 mg/mm³ ergibt sich zum Beispiel als hydraulisches Äquivalent eine Quarzkugel mit einem Durchmesser von 0.06 mm (Dichte $\rho_s = 2.65 \text{ mg/mm}^3$).

Bei Beibehaltung der Kugelform für Sedimentpartikel und Foraminiferen ergibt sich für den **NEWTON-Bereich** als Verhältnis der beiden Sinkgeschwindigkeiten:

$$\frac{V(f)}{V(s)} = \left[\frac{\rho(f) - \rho(w)}{\rho(s) - \rho(w)} \cdot \frac{D(f)}{D(s)} \right]^2$$

(2.5.32)

Das Verhältnis der Sinkgeschwindigkeit gleich großer Sedimentteilchen und Foraminiferen berechnet sich nach Formel (2.5.33) :

Falls

$$D(f) = D(s)$$

=>

$$\frac{V(f)}{V(s)} = \left[\frac{\rho(f) - \rho(w)}{\rho(s) - \rho(w)} \right]^2$$

(2.5.33)

Setzt man zum Beispiel für die Dichte der Foraminifere einen Wert von 1.6 mg/mm' und für das Sedimentteilchen 2.65 mg/mm' ein, so liegt das **Verhältnis der beiden Sinkgeschwindigkeiten bei etwa 1/1.66 , d.h. eine Foraminifere sinkt im NEWTON-Bereich etwa 1.7-mal langsamer als eine gleichgroße Quarzkugel.**

Das Größenverhältnis gleich schnell sinkender Sedimentteilchen und Foraminiferen berechnet sich nach Formel (2.5.34) :

Falls

$$V(f) = V(s)$$

=>

$$\frac{D(f)}{D(s)} = \frac{p(s) - p(w)}{p(f) - p(w)}$$

(2.5.34)

Wählt man wie bei den vorangegangenen Beispielen für die Foraminifere eine Dichte von 1.6 mg/mm' und für die Sedimentkugel 2.65 mg/mm', so liegt das Größenverhältnis gleich schnell sinkender Foraminiferen und Quarzkugeln im NEWTON-Bereich bei 2.75/1 .

Die Berechnung des hydraulischen Äquivalents in Bezug auf die Sinkgeschwindigkeit (HASINK(f,s)) erfolgt im NEWTON-Bereich nach Formel (2.5.35):

$$HASINK(f,s) = D(f) \cdot \frac{p(f) - p(w)}{p(s) - p(w)}$$

(2.5.35)

Für eine kugelförmige Foraminifere mit einem Durchmesser von 3 mm und einer Dichte von 1.55 mg/mm' ergäbe sich zum Beispiel als hydraulisches Äquivalent eine Quarzkugel mit einem Durchmesser von 1.1 mm.

Hydraulische Äquivalente für den Gesamtbereich: wie schon die Wahl der letzten Beispiele zeigt, wird der relevante Größenbereich (zwischen 0.1 und 1.0 mm) für die Durchmesser der Foraminiferen weder durch die Überlegungen zum STOKESsehen noch durch die Überlegungen zum NEWTONsehen Bereich für die Ermittlung der Sinkgeschwindigkeiten angesprochen. Dieser Übergangsbereich und gleichzeitig der Einfluß der Form von Foraminiferen und Sedimentpartikeln soll im folgenden behandelt werden.

Berechnet man die Sinkgeschwindigkeiten für Foraminiferen und Sedimentpartikel nach den oben vorgestellten Gleichungen für die geschlossene Berechnung unter **Einbeziehung von Formfaktoren**⁷⁰, ist die Angabe einfacher Gleichungen für die Ermittlung des Verhältnisses der Durchmesser gleich schnell sinkender Foraminiferen und Sedimentpartikel oder für die Ermittlung des Verhältnisses der Sinkgeschwindigkeit gleichgroßer Foraminiferen und Sedimentpartikel nicht mehr möglich. In diesem Fall erscheint die Darstellung der hydraulischen Äquivalente bezogen auf die Sinkgeschwindigkeit **in Tabellenform sinnvoll**.

In Abbildung 82 auf Seite 171 wird für alle absinkenden Partikel - sowohl Sediment als auch Foraminiferen - den Berechnungen ein Formfaktor von 0.7 zugrunde gelegt".

Die Dichte des Sediments beträgt 2.65 mg/mm^3 . Für die Dichte der Foraminiferen enthält Abbildung 82 auf Seite 171 ein Spektrum von möglichen Werten, beginnend mit 2.4 mg/mm^3 und über die Werte 2.2, 2.1, 2.0, 1.8 auf 1.6 mg/mm^3 absteigend.

Die Variation des Durchmessers orientiert sich am Sediment. Die Einteilung erfolgt logarithmisch (0.01 bis 0.1 mm in 0.01 mm-Schritten, 0.1 bis 1.0 mm in 0.1 mm-Schritten und 1 bis 10 mm in 1 mm-Schritten).

Einem Sedimentkorn mit einem mittleren Durchmesser von 0.4 mm entspricht zum Beispiel bezüglich der Sinkgeschwindigkeit eine Foraminifere mit einem Durchmesser von 0.829 mm Durchmesser und einer Dichte von 1.6 mg/mm^3 .

Einer Foraminifere mit einem Durchmesser von 0.4 mm und einer Dichte von 1.9 mg/mm^3 entspricht beim Sediment ein hydraulisches Äquivalent größer 0.2 mm und kleiner 0.3 mm.

Bei näherer Betrachtung der folgenden Tabelle (Abbildung 82 auf Seite 171) **fällt der - bei unverändertem Formfaktor - große Einfluß der Foraminiferendichte auf den Durchmesser des hydraulischen Äquivalents bei den Sedimentpartikeln auf. Während einem Sedimentpartikel mit einem Durchmesser von 0.6 mm eine Foraminifere mit einem mittleren Durchmesser von 0.683 mm und einer Dichte von 2.4 mg/mm^3 entspricht, darf bei derselben Sedimentgröße aber einer Foraminiferendichte von 1.6 mg/mm^3 die Foraminifere bis zu 1.383 mm, also mehr als doppelt so groß werden, um langsamer abzusinken als das Sediment.**

⁷⁰ Siehe Gleichungen (2.5.13) und (2.5.26).

⁷¹ Die Wahl des Formfaktors 0.7 orientiert sich an Angaben für natürliche Sedimente bei ZANKE (1982, Seite 125): "Für natürliche Sedimente ergibt sich nach ASCE (1962) ein Formfaktor $FF \approx 0.7$."

Sediment	F o r a m i n i f e r e n					
D i c h t e p (mg / mm')						
2.65	2.4	2.2	2.1	2.0	1.8	1.6
Durchmesser (mm) mit gleicher Sinkgeschwindigkeit						
0.010	0.011	0.012	0.012	0.013	0.014	0.017
0.020	0.022	0.023	0.024	0.026	0.029	0.033
0.030	0.033	0.035	0.037	0.039	0.043	0.050
0.040	0.043	0.047	0.049	0.051	0.057	0.066
0.050	0.054	0.059	0.061	0.064	0.072	0.083
0.060	0.065	0.070	0.074	0.077	0.086	0.100
0.070	0.076	0.082	0.086	0.090	0.101	0.117
0.080	0.087	0.094	0.098	0.103	0.115	0.133
0.090	0.098	0.106	0.111	0.116	0.130	0.151
0.100	0.109	0.118	0.123	0.129	0.145	0.168
0.200	0.219	0.239	0.251	0.265	0.301	0.355
0.300	0.332	0.366	0.387	0.412	0.476	0.578
0.400	0.448	0.498	0.530	0.567	0.668	0.829
0.500	0.564	0.634	0.677	0.729	0.869	1.097
0.600	0.682	0.770	0.826	0.893	1.074	1.372
0.700	0.800	0.908	0.977	1.059	1.282	1.652
0.800	0.918	1.047	1.128	1.225	1.492	1.934
0.900	1.036	1.185	1.279	1.392	1.702	2.216
1.000	1.154	1.324	1.431	1.560	1.912	2.498
2.000	2.338	2.709	2.945	3.229	4.007	5.305
3.000	3.519	4.090	4.454	4.890	6.089	8.087
4.000	4.700	5.470	5.960	6.547	8.164	10.858
5.000	5.880	6.848	7.464	8.203	10.235	13.622
6.000	7.060	8.225	8.967	9.857	12.304	16.383
7.000	8.239	9.602	10.469	11.510	14.371	19.141
8.000	9.418	10.978	11.971	13.162	16.438	21.898
9.000	10.597	12.354	13.473	14.814	18.504	24.654
10.000	11.776	13.730	14.974	16.466	20.569	27.409

Abbildung 82. Hydraulische Äquivalentdurchmesser (Formfaktor = 0.7)

Für eine Foraminiferendichte von 1.6 mg/mm' und eine Sedimentdichte von 2.65 mg/mm' werden in Abbildung 83 auf Seite 172 die hydraulischen Äquivalentdurchmesser für unterschiedliche Formfaktoren angegeben. Eine entsprechende Darstellung bei Zugrundelegung einer Foraminiferendichte von 2.0 mg/mm' findet sich in Abbildung 84 auf Seite 173. In beiden Tabellen wird für das Sediment ein Formfaktor von 0.7 angenommen.

Sediment p = 2.65		F o r a m i n i f e r e n p = 1.6				
F o r m f a k t o r						
0.7	1.0	0.7	0.5	0.4	0.3	0.2
Durchmesser (mm) mit gleicher Sinkgeschwindigkeit						
0.010	0.016	0.017	0.017	0.017	0.017	0.017
0.020	0.033	0.033	0.033	0.033	0.033	0.033
0.030	0.050	0.050	0.050	0.050	0.050	0.050
0.040	0.066	0.066	0.066	0.066	0.066	0.067
0.050	0.083	0.083	0.083	0.083	0.083	0.083
0.060	0.099	0.100	0.100	0.100	0.100	0.100
0.070	0.116	0.117	0.117	0.117	0.118	0.118
0.080	0.132	0.133	0.134	0.135	0.135	0.136
0.090	0.149	0.151	0.152	0.153	0.153	0.154
0.100	0.165	0.168	0.170	0.171	0.172	0.173
0.200	0.318	0.355	0.382	0.396	0.410	0.425
0.300	0.454	0.578	0.673	0.723	0.775	0.828
0.400	0.575	0.829	1.025	1.128	1.234	1.342
0.500	0.688	1.097	1.410	1.573	1.740	1.909
0.600	0.796	1.372	1.809	2.035	2.264	2.496
0.700	0.901	1.652	2.214	2.503	2.795	3.090
0.800	1.003	1.934	2.621	2.973	3.328	3.686
0.900	1.104	2.216	3.029	3.443	3.861	4.281
1.000	1.204	2.498	3.436	3.913	4.393	4.875
2.000	2.190	5.305	7.460	8.544	9.630	10.718
3.000	3.177	8.087	11.431	13.109	14.788	16.469
4.000	4.170	10.858	15.380	17.646	19.914	22.182
5.000	5.167	13.622	19.317	22.169	25.023	27.877
6.000	6.167	16.383	23.248	26.684	30.122	33.561
7.000	7.169	19.141	27.174	31.194	35.215	39.238
8.000	8.172	21.898	31.097	35.700	40.304	44.909
9.000	9.176	24.654	35.018	40.204	45.391	50.578
10.000	10.180	27.409	38.938	44.705	50.474	56.244

Abbildung 83. Hydraulischer Äquivalentdurchmesser und Formfaktor
(Dichte = 1.6 mg/mm')

Sediment p = 2.65	F o r a m i n i f e r e n p = 2.0					
F o r m f a k t o r						
0.7	1.0	0.7	0.5	0.4	0.3	0.2
Durchmesser (mm) mit gleicher Sinkgeschwindigkeit						
0.010	0.013	0.013	0.013	0.013	0.013	0.013
0.020	0.026	0.026	0.026	0.026	0.026	0.026
0.030	0.039	0.039	0.039	0.039	0.039	0.039
0.040	0.051	0.051	0.051	0.051	0.051	0.051
0.050	0.064	0.064	0.064	0.064	0.064	0.064
0.060	0.077	0.077	0.077	0.077	0.077	0.078
0.070	0.090	0.090	0.090	0.091	0.091	0.091
0.080	0.102	0.103	0.104	0.104	0.104	0.104
0.090	0.115	0.116	0.117	0.117	0.118	0.118
0.100	0.127	0.129	0.130	0.131	0.132	0.132
0.200	0.243	0.265	0.280	0.288	0.296	0.305
0.300	0.340	0.412	0.465	0.493	0.522	0.552
0.400	0.423	0.567	0.678	0.736	0.796	0.858
0.500	0.498	0.729	0.906	1.000	1.096	1.194
0.600	0.568	0.893	1.142	1.273	1.406	1.542
0.700	0.633	1.059	1.382	1.551	1.722	1.895
0.800	0.697	1.225	1.624	1.830	2.039	2.250
0.900	0.759	1.392	1.866	2.109	2.356	2.604
1.000	0.820	1.560	2.108	2.389	2.672	2.958
2.000	1.409	3.229	4.509	5.155	5.804	6.454
3.000	1.993	4.890	6.886	7.889	8.894	9.900
4.000	2.582	6.547	9.251	10.608	11.966	13.326
5.000	3.174	8.203	11.611	13.320	15.030	16.741
6.000	3.769	9.857	13.968	16.027	18.088	20.150
7.000	4.366	11.510	16.322	18.732	21.143	23.555
8.000	4.964	13.162	18.675	21.434	24.195	26.957
9.000	5.563	14.814	21.027	24.136	27.246	30.357
10.000	6.163	16.466	23.377	26.836	30.296	33.756

Abbildung 84. Hydraulischer Äquivalentdurchmesser und Formfaktor
(Dichte = 2.0 mg/mm³)

Vergleich der berechneten Werte mit Meßwerten aus der Literatur: Nach der Berechnung von Sinkgeschwindigkeiten und hydraulischen Äquivalenten **sollen die ermittelten Werte mit Meßwerten aus der Literatur verglichen werden.** GRABERT (1971, Seite 12) stellt in Tabelle 1 eigene **Meßergebnisse und Resultate aus der Literatur zusammen.** Aus **dieser Liste** sollen drei Foraminiferenarten ausgewählt werden und die Meßergebnisse mit den berechneten Werten für Sinkgeschwindigkeit und hydraulisches Äquivalent verglichen werden. Die Meßwerte aus der Literatur und die zugehörigen berechneten Werte sind in Abbildung 85 zusammengestellt.

	Haupt- abmessung	Mittlerer Durchm.	Form- faktor	Dichte ρ (f)	Sink- geschw.	.. Hyd. Äquival.
	mm	mm	-	mg/mm'	mm/sec	mm
<i>Trochammina macrescens</i> BRADY						
Lit. -Ang.	0.430	-	-	-	11.00	0.135
1. Rechn.	-	0.304	0.365	1.60	19.80	0.163
2. Rechn.	-	0.304	0.365	1.40	14.40	0.136
<i>Eggerella scabra</i> WILLIAMSON						
Lit. -Ang.	0.385	-	-	-	17.90	0.160
1. Rechn.	-	0.152	0.550	1.60	6.74	0.090
2. Rechn.	-	0.152	0.550	2.00	10.87	0.116
3. Rechn.	-	0.152	0.550	2.65	17.10	0.150
<i>Orbulina universa</i> D'ORBIGNY						
Lit. -Ang.	0.735	-	-	-	-	0.250
1. Rechn.	-	0.625	0.800	1.60	55.48	0.345
2. Rechn.	-	0.625	0.800	1.40	42.39	0.273

Abbildung 85. Sinkgeschwindigkeiten: Berechnungen und Meßwerte

Die erste Art ist *Trochammina macrescens* BRADY. GRABERT gibt für eine **Verteilung von *Trochammina macrescens* und verwandten, ähnlich geformten Arten** für den größten Durchmesser ("Hauptabmessung" genannt) einen Medianwert von 0.43 mm an. Als Sinkgeschwindigkeit ermittelt GRABERT 11.9 mm/sec und als hydraulisches Äquivalent einen Durchmesser von 0.135 mm.

Als Formfaktor ergibt sich für *Trochammina macrescens* ein Wert von etwa 0.365 (siehe Liste mit Beispielen für die Berechnung von Formfaktoren) und für den mittleren Durchmesser 0.304 mm. Setzt man für die Dichte der Foraminifere 1.6 mg/mm' an, ergibt sich als errechnete Sinkgeschwin-

digkeit ein Wert von 19.8 mm/sec (siehe Abbildung 85). Als hydraulisches Äquivalent errechnet man 0.163 mm. Sowohl die errechnete Sinkgeschwindigkeit als auch der Durchmesser des hydraulischen Äquivalentes liegen höher als die gemessenen Werte.

Nimmt man für die Dichte den extrem niedrigen Wert von 1.4 mg/mm' an, erhält man für das hydraulische Äquivalent einen Wert, der mit 0.136 mm ziemlich genau dem GRABERTschen Meßwert entspricht. Die berechnete Sinkgeschwindigkeit ist jedoch auch bei dieser zweiten Rechnung mit 14.4 mm/sec zu hoch.

Für den zweiten Vergleich von Messungen und Rechenergebnissen sollen die GRABERTschen Ergebnisse für *eggerella scabra* WILLIAMSON herangezogen werden. Als Medianwert für den maximalen Durchmesser einer Gruppe von Individuen gibt GRABERT 0.385 mm an. Die gemessene Sinkgeschwindigkeit liegt bei 17.9 mm/sec , der hydraulische Äquivalentdurchmesser bei 0.16 mm

Setzt man für den mittleren Durchmesser 0.152 mm und als Formfaktor 0.55 ein, so ergibt sich in einer ersten Rechnung, die eine Foraminiferendichte von 1.6 mg/mm' zugrunde legt, eine Sinkgeschwindigkeit von 6.74 mm/sec und ein hydraulisches Äquivalent von 0.09 mm .

Um zu einem höheren, dem Meßwert ähnlicheren Ergebnis zu kommen, wird in einer zweiten Rechnung ein höherer Wert für die unbekannte Dichte der Foraminifere eingesetzt: 2.0 mg/mm' . Sinkgeschwindigkeit und hydraulisches Äquivalent liegen jedoch auch in diesem Fall mit 10.87 mm/sec bzw. 0.116 mm unter den Meßwerten.

Auch bei Einsetzen des extrem hohen Wertes von 2.65 mg/mm³ für die Dichte in einer dritten Rechnung werden die Meßwerte für Sinkgeschwindigkeit und hydraulisches Äquivalent nicht erreicht.

Der dritte Vergleich von Meßwerten und Rechenergebnissen soll anhand der bei GRABERT angegebenen Werte zur Foraminiferenart *Orbulina universa* durchgeführt werden. Die Meßwerte stammen von BERTHOIS & LE CALVEZ (1960). Für einen maximalen Durchmesser von 0.735 mm geben BERTHOIS & LE CALVEZ als hydraulisches Äquivalent einen Durchmesser von 0.250 mm an⁷.

In einer ersten Rechnung wird ein mittlerer Durchmesser von 0.625 mm , ein Formfaktor von 0.8 und eine Dichte von 1.6 mg/mm³ angenommen. Der daraus resultierenden Sinkgeschwindigkeit von 55.48 mm/sec entspricht ein hydraulisches Äquivalent von 0.345 mm .

Reduziert man die Dichte auf 1.4 mg/mm' , ergibt sich bei einer Sinkgeschwindigkeit von 42.39 mm/sec ein hydraulischer Äquivalentdurchmesser von 0.273 mm .

Für einzelne, unterschiedlich große Foraminiferen hat MAIKLEM (1968) Messungen der Sinkgeschwindigkeit durchgeführt. Als Beispiele seien hier die Sinkgeschwindigkeiten in Abhängigkeit vom Durchmesser für

⁷ Ein Wert für die Sinkgeschwindigkeit von *Orbulina universa* D'ORBIGNY ist in Tabelle 1 bei GRABERT (1971) nicht aufgeführt.

Alveolinella sp., eine längliche stabförmige Foraminifere, und für *Narginopora* sp., eine flache scheibenförmige Foraminifere, aufgeführt:

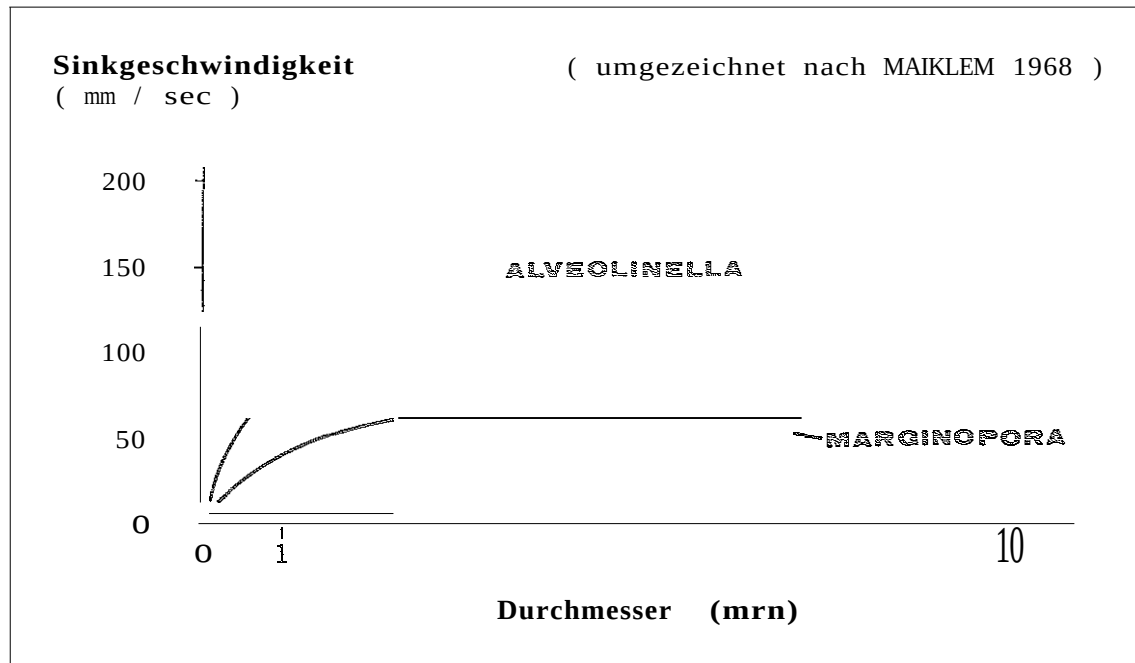


Abbildung 86. Zwei Beispiele für beobachtete Sinkgeschwindigkeiten

Die Kurve für *Alveolinella* sp. zeigt zum Beispiel für einen Durchmesser von 1.5 mm eine Sinkgeschwindigkeit von etwa 100 mm/sec. Nimmt man an, daß der Formfaktor für *Alveolinella* sp. zwischen 0.5 und 0.3 liegt, und hält man für die Dichte Werte zwischen 1.6 und 2.0 mg/mm³ für möglich, ergibt sich (siehe auch Abbildung 79 auf Seite 163 und Abbildung 80 auf Seite 164) eine minimale Sinkgeschwindigkeit von 72.4 mm/sec und eine maximale Sinkgeschwindigkeit von 107.2 mm/sec; Messung und errechnete Werte liegen also dicht beieinander.

Starke Abweichungen von den berechneten Werten ergeben sich dagegen für *Narginopora* sp., die bei einem Durchmesser von 7.5 mm mit etwa 45 mm/sec sehr langsam zu Boden sinkt. Auch bei einer extremen Abschätzung des Formfaktors mit 0.05 und der Dichte mit 1.6 mg/mm³ liegt die errechnete Sinkgeschwindigkeit mit 150 mm/sec erheblich über der gemessenen.

Faßt man die Ergebnisse des Vergleichs von Meßergebnissen und berechneten Sinkgeschwindigkeiten zusammen, so ergibt sich folgende Beurteilung der Qualität der Rechenergebnisse:

Die berechneten Werte für Sinkgeschwindigkeit und hydraulisches Äquivalent zeigen für einige Foraminiferen eine relativ gute Annäherung; zu dieser Gruppe gehören *Trochammina macrescens* BRADY, *Orbulina universa* D'ORBIGNY und *Alveolinella* sp.. Die Abweichungen innerhalb dieser Gruppe lassen sich zum Beispiel bei Annahme niedrigerer Dichten - Gaseinschlüsse in der Schale wären eine mögliche Erklärung - eliminieren.

Anders verhält sich die zweite Gruppe mit *Eggerella scabra* WILLIAMSON und *larginopora* sp.. Die extrem stabförmige und damit erheblich von der **Kugelform abweichende *Eggerella* sinkt bedeutend schneller als errechnet**; hier scheint ein Festhalten am mittleren Durchmesser als entscheidender Berechnungsgrundlage wenig sinnvoll zu sein. ~ Bei *larginopora* weicht die Form ebenfalls extrem von der Kugelform ab; hier scheint die beim Absinken **zu beobachtende horizontale Bewegungskomponente, die einen senkrechten Fall verhindert**⁷, für die niedrige Sinkgeschwindigkeit verantwortlich zu sein.

Für Foraminiferen, die in ihrer Form Sedimentpartikeln verhältnismäßig nahe kommen, lassen sich die aus der Sedimentologie bekannten Formeln zur Berechnung der Sinkgeschwindigkeit anwenden; weichen die Foraminiferen in ihrer Form jedoch erheblich vom Sediment ab, können formbedingte Besonderheiten beim Sinkverhalten und Abweichungen von der berechneten Sinkgeschwindigkeit nicht ausgeschlossen werden.

2.5.3 TRANSPORTBEGINN - EROSION

Wie das HJULSTRÖM-Diagramm zeigt (siehe Abbildung 69 auf Seite 142), ist für den Beginn des Transports von Sedimentpartikeln eine Mindestgeschwindigkeit für die Strömung des Transportmediums Wasser erforderlich oder, wie ZANKE (1982, Seite 132) formuliert:

"Die Bewegung der Sedimente an den Gewässersohlen setzt nicht bei jeder beliebig kleinen Strömungsgeschwindigkeit ein. Vielmehr existiert für jedes Sediment ein sogenannter kritischer Zustand. " Die kritischen Zustände sind durch

1. den Beginn der sohlennahen Bewegung ...
2. den Beginn der Aufwirbelung (fliegende Bewegung)

bestimmt. Für beide kritischen Zustände kann man die zugehörigen kritischen Geschwindigkeiten ... oder die kritische Schubspannungen ... oder **kritische Schubspannungsgeschwindigkeiten ... als maßgebend ansetzen.** "

Die nachfolgenden Berechnungen ermitteln die zum kritischen Zustand gehörenden kritischen Geschwindigkeiten des Transportmediums Wasser für den Beginn des sohlennahen Transports von Sediment und Foraminiferen.

Der Beginn der sohlennahen Sedimentbewegung findet nach ZANKE (1982, Seite 170) **bei einer kritischen mittleren Strömungsgeschwindigkeit des Wassers von**

⁷ MAIKLEM (1968, Seite 107) schreibt zur Erklärung der verlangsamten Sinkgeschwindigkeit für Exemplare von *larginopora* mit Durchmessern von mehr als 3 mm : "This appears to be due to a change in settling motion, the larger grains oscillate as they settle and thus lengthen the distance travelled."

$$VWKME(s,w)$$

$$= 2.8 \cdot \left[\frac{p(s) - p(w)}{p(w)} \cdot g \cdot D(s) \right] + 14.7 \cdot \frac{v(w)}{D(s)} \cdot ADH(s,w) \quad (2.5.36)$$

statt. Die von Sediment- und Wasserbeschaffenheit abhängige Variable $ADH(s,w)$ steht für den Einfluß der Adhäsion und liegt für natürliche Sande bei 1.0 .

Für Wassertiefen von mehr als 30 cm berechnet sich die kritische Strömungsgeschwindigkeit an der Sohle ($VWKSE(s,w)$) aus der auf die gesamte **Wassersäule bezogenen kritischen mittleren** Strömungsgeschwindigkeit $VWKME(s,w)$ nach Formel (2.5.37):

$$VWKSE(s,w) = \frac{VWKME(s,w)}{1.4} \quad (2.5.37)$$

Der Beginn der Bewegung einer Foraminifere erfolgt entsprechend bei einer kritischen mittleren Strömungsgeschwindigkeit des Wassers von

$$VWKME(f,w)$$

$$= 2.8 \cdot \left[\frac{p(f) - p(w)}{p(w)} \cdot g \cdot D(f) \right] + 14.7 \cdot \frac{v(w)}{D(f)} \cdot ADH(f,w) \quad (2.5.38)$$

ADH(f,w) steht für den Einfluß der Adhäsion und wird wie beim Sediment auf 1.0 gesetzt.

Berechnet man nach den Formeln (2.5.36) und (2.5.38) die kritischen mittleren Strömungsgeschwindigkeiten für Sedimentpartikel und Foraminiferen, ergeben sich die in Abbildung 87 dargestellten Kurven. Für die Sedimentpartikel wird eine Dichte von 2.65 mg/mm³ und für die Foraminiferen eine Dichte von 1.6 mg/mm³ angenommen.

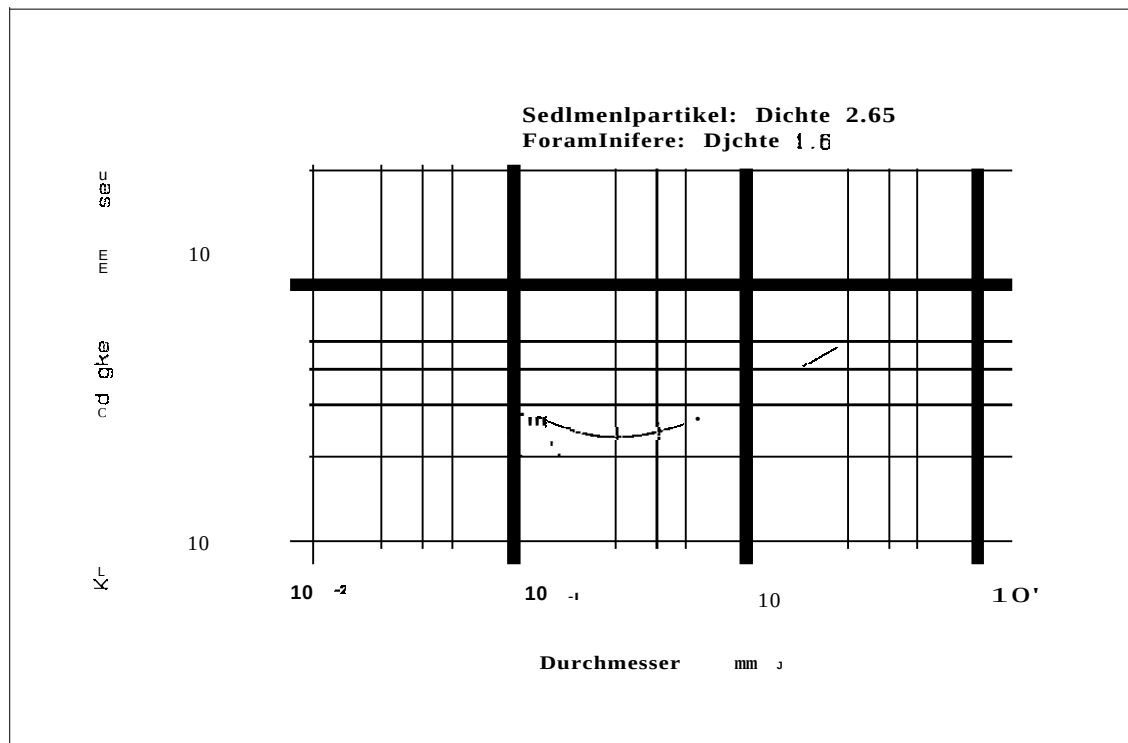


Abbildung 87. Kritische Geschwindigkeiten für die Erosion

Die in Abbildung 88 auf Seite 180 abgebildete Tabelle listet die **kritischen Strömungsgeschwindigkeiten für den Erosionsbeginn in Abhängigkeit von Durchmesser und Dichte** auf.

Beim Sediment - geht man von der angenommenen Dichte von 2.65 aus - **findet eine Erosion erst ab einer Strömungsgeschwindigkeit des Wassers von mindestens 237 mm pro Sekunde statt** (siehe Pfeile). Bei dieser Geschwindigkeit wird das **Sedimentmaterial mit Durchmessern um 0.2 mm in Bewegung** versetzt. Sowohl für größere als auch für kleinere Sedimentpartikel sind größere Strömungsgeschwindigkeiten erforderlich. Ist die Strömungsgeschwindigkeit kleiner als 237 mm/sec , findet kein Sedimenttransport statt.

Mit abnehmender Dichte setzt der Bewegungsbeginn bei kleineren Strömungsgeschwindigkeiten ein. Abbildung 88 auf Seite 180 weist für eine Dichte von 2.4 mg/mm³ bereits bei 225 mm/sec den Erosionsbeginn aus. Bei einer

Dichte von 2.0 mg/mm' findet Erosion schon bei 202 mm/sec und bei einer Dichte von 1.6 mg/mm' bereits bei 170 mm/sec statt. Das heißt: bei Strömungsgeschwindigkeiten; bei denen sich das Sediment mit einer Dichte von 2.65 mg/mm' noch in Ruhe befindet, werden Foraminiferen wegen ihrer geringeren Dichte bereits transportiert.

Durch- messer (mm)	Sediment		F o r a m i n i f e r e n				
	i		p				
	D i c h t e (mg / mm')						
	2.65	2.4	2.2	2.0	1.8	1.6	
	Kritische Strömungsgeschwindigkeit (mm / sec) für den Bewegungsbeginn						
0.010	1594	1591	1589	1586	1583	1580	
0.020	829	826	822	818	814	809	
0.030	581	576	572	567	562	557	
0.040	461	455	450	445	439	433	
0.050	391	385	380	374	367	360	
0.060	347	340	334	328	320	312	
0.070	317	309	303	296	288	279	
0.080	296	288	281	273	265	256	
0.090	280	272	264	256	248	238	
0.100	268	260	252	244	234	224	•
0.200	→ 237 ←	225	214	202	189	174	•
0.300	247	232	218	204	188	170	•
0.400	264	246	231	214	196	175	•
0.500	283	263	246	227	207	183	•
0.600	302	280	261	241	218	192	•
0.700	320	297	276	254	230	202	•
0.800	338	313	291	268	241	212	•
0.900	355	329	306	280	253	221	•
1.000	372	344	319	293	264	230	•
2.000	512	472	437	400	359	312	
3.000	622	574	531	486	435	377	
4.000	716	660	611	559	500	434	
5.000	800	737	682	623	558	483	
6.000	875	806	747	682	610	529	
7.000	945	870	806	736	659	571	
8.000	1010	930	861	786	704	610	
9.000	1070	986	913	834	746	646	
10.000	1128	1039	962	879	786	681	

Abbildung 88. Tabelle der kritischen Strömungsgeschwindigkeiten für den Erosionsbeginn

Mit einem Punkt (•) sind in Abbildung 88 alle Durchmesser/Dichte-Kombinationen gekennzeichnet, bei denen ein Transport schon vor Beginn der Bewegung des anorganischen Sediments einsetzt.

Nimmt man für Foraminiferen eine Dichte von 2.2 mg/mm^3 an, liegt die kritische Strömungsgeschwindigkeit für den Beginn des sohlennahen Transports mit 214 mm/sec für einen Schalendurchmesser von 0.2 mm deutlich unter der kritischen Geschwindigkeit für das zuerst bewegte Sediment (237 mm/sec). Das bedeutet, daß die Foraminifere früher bewegt wird als das Sediment. Auch wenn man von einem größeren Schalendurchmesser von 0.4 mm ausgeht, ist die kritische Geschwindigkeit immer noch kleiner als die für den Bewegungsbeginn der am leichtesten zu bewegenden Sedimentpartikel erforderliche Geschwindigkeit von 237 mm/sec .

Geht man von einer Foraminiferendichte von 1.6 mg/mm^3 aus, wird der Größenbereich für die vor der Sedimentbewegung in Bewegung versetzten Schalen erheblich ausgeweitet: Foraminiferen von 0.1 bis 1.0 mm Schalendurchmesser benötigen für den Bewegungsbeginn Strömungsgeschwindigkeiten von weniger als 237 mm/sec .

Bei einem gemeinsamen Transport von Foraminiferen und Sediment sind die Überlebenschancen für Foraminiferen gering. Einerseits ist mit einer Zerstörung der Gehäuse zu rechnen; auf der anderen Seite würden die Einzeller bei Beendigung des Transportvorgangs unter dem Sediment begraben. Beides wird vermieden, solange der Transportbeginn der Einzeller schon vor der Erosion des umgebenden Sediments einsetzt. Anders gesagt: Die Lebensbedingungen für Foraminiferen sind solange optimal, wie die Schalen bedingt durch Dichte und Größe bereits vor Beginn der Sedimentbewegung transportiert werden können. Bei einer gegebenen Dichte für Sediment und Foraminifere läßt sich daraus folgend für den Gehäusedurchmesser ein günstiger Bereich ausrechnen. Sind die Gehäuse größer oder kleiner werden die Lebensbedingungen erheblich schlechter.

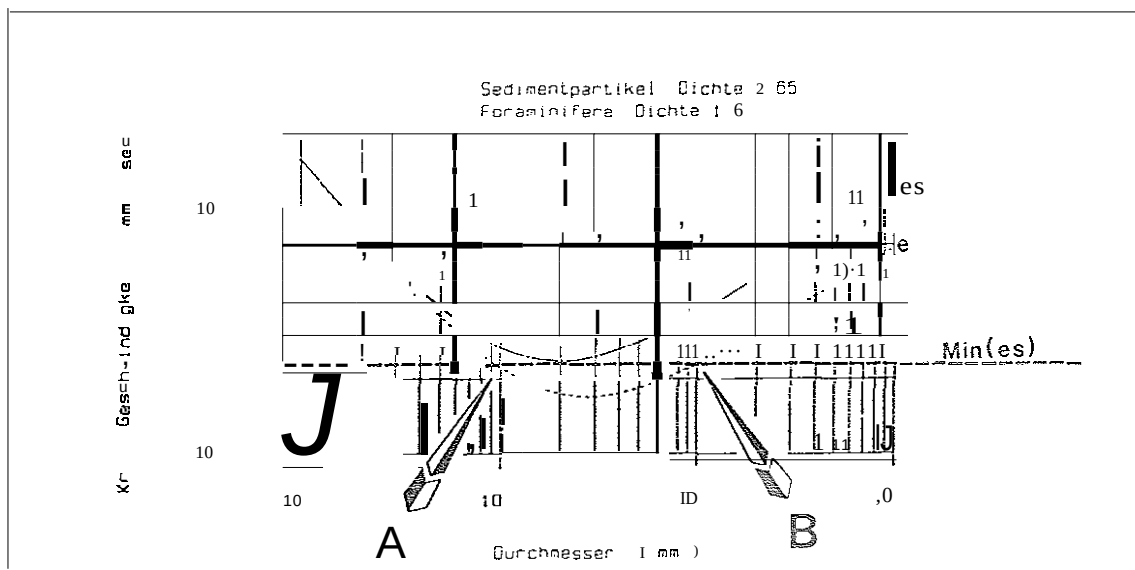


Abbildung 89. Optimale Foraminiferengrößen bei Erosion

Abbildung 89 auf Seite 181 zeigt für Sedimentpartikel mit einer Dichte von 2.65 mg/mm³ und Foraminiferen mit einer Dichte von 1.6 mg/mm³ die **Ermittlung des optimalen Bereiches für die Größe der Foraminiferengehäuse** auf.

Die Kurve es beschreibt die kritische mittlere Strömungsgeschwindigkeit für die Erosion des Sediments. Die Kurve ef zeigt die kritische mittlere Strömungsgeschwindigkeit **für eine Foraminifere mit der Dichte von 1.6 mg/mm³** in Abhängigkeit vom Gehäusedurchmesser.

Die waagerechte Linie Min(es) stellt die untere Begrenzung für den Bewegungsbeginn des Sediments dar. Bei niedrigeren Strömungsgeschwindigkeiten wird kein Sediment bewegt.

Die günstigen Durchmesser für Foraminiferen liegen zwangsläufig im Bereich, in dem die Kurve ef unterhalb von Min(es) verläuft. Der kleinste günstige Durchmesser ist beim linken Schnittpunkt der Kurve ef mit der waagerechten Linie Min(es) - in der Abbildung durch ein großes A gekennzeichnet - zu suchen, der größte günstige Gehäusedurchmesser liegt im Bereich des zweiten Schnittpunkts der beiden Kurven - durch ein großes B gekennzeichnet.

Für die gewählte Dichtekombination (2.65 und 1.6 mg/mm³) errechnet sich als kleinster Durchmesser ein Wert von 0.09 mm und als größter Wert 1.074 mm.

Abbildung 90 enthält die Grenzen für die bezüglich der Erosionsvorgänge **optimalen Größenbereiche für Foraminiferen verschiedener Dichte**. Für das umgebende Sediment wurde die Dichte von Quarz (2.65 mg/mm³) gewählt.

Foraminiferen-dichte	Minimaler Durchmesser	Maximaler Durchmesser
1.50	0.087	1.320
1.60	0.090	1.074
1.70	0.094	0.897
1.80	0.098	0.764
1.90	0.102	0.659
2.00	0.106	0.573
2.10	0.111	0.502
2.20	0.117	0.442
2.30	0.124	0.388
2.40	0.132	0.340
2.50	0.144	0.294
2.60	0.163	0.245

Abbildung 90. Optimale Größenbereiche für Foraminiferen in Quarzsand

Geht man von einer Foraminiferendichte von 2.0 mg/mm³ aus, ergibt sich für den optimalen Größenbereich ein minimaler Schalendurchmesser von 0.106 mm und als Maximalgröße ein Wert von 0.573.

Nähert sich die Foraminiferendichte der Dichte des umgebenden Sediments, wird der optimale Größenbereich in Bezug auf die Erosion zunehmend kleiner.

Für Sediment höherer Dichte und die daraus resultierenden Veränderungen in Bezug auf den Bereich optimaler Gehäusegröße für Foraminiferen gibt Abbildung 91 ein Beispiel. Als Dichte des Sediments wurde mit einem Wert von 2.95 mg/mm' die Dichte von Aragonit gewählt. Die Dichte von Aragonit dürfte eine Obergrenze für bioklastische Karbonatsedimente darstellen. Werte für die Dichte der organogenen Komponenten eines Riffsediments aus dem Great Barrier Reef sind zum Beispiel bei MAIKLEM (1968, Seite 107) aufgeführt. Aufgrund der Porosität der organisch gebildeten kalkigen Komponenten wird der Extremwert für die Dichte von 2.95 mg/mm' nie erreicht. Für die Grünalge *Halimeda* sp. ergibt sich zum Beispiel eine Schwankungsbreite für die Dichte zwischen 2.6 und 2.8 mg/mm' .

Foraminiferen- dichte	Minimaler Durchmesser	Maximaler Durchmesser
1.50	0.080	1.502
1.60	0.082	1.229
1.70	0.085	1.031
1.80	0.088	0.883
1.90	0.091	0.767
2.00	0.094	0.673
2.10	0.097	0.597
2.20	0.101	0.531
2.30	0.105	0.475
2.40	0.110	0.426
2.50	0.115	0.382
2.60	0.121	0.342

Abbildung Optimale Foraminiferengrößen in Aragonitsand

Wie die in Abbildung 91 dargestellte Tabelle zeigt, ist der optimale Durchmesserbereich bei Zunahme der Dichte des umgebenden Sediments größer. Für Foraminiferen mit einer Dichte von 1.6 mg/mm³ liegt der optimale Bereich zwischen 0.082 und 1.229 mm Schalendurchmesser. Bei einer Dichte von 2.0 mg/mm' sind Durchmesser zwischen 0.094 und 0.673 mm optimal.

Vergleicht man das Gros der tatsächlich auftretenden Schalendurchmesser von benthonisch lebenden Foraminiferen mit den berechneten optimalen Bereichen in Bezug auf die Erosion, stellt man eine relativ gute Deckungsgleichheit der Spannbreite des Schalendurchmessers fest. D.h.: die Gruppe der benthonischen Foraminiferen, die nicht über einen ausgeprägten Bewegungsapparat verfügen und daher stark von den Bewegungen ihrer Umwelt abhängen, zeigen durch die für passive Bewegung mit dem umgebenden Medium optimale Größe eine ausgezeichnete phyletische Anpassung an ihren Lebensraum.

Bisher unberücksichtigt geblieben sind mögliche Unterschiede der Variablen für die Adhäsion bei Sediment und bei Foraminiferen. Während für $ADH(s,w)$ mit 1.0 der Wert für natürliche Sande eingesetzt worden ist, **deuten sich für Foraminiferen mögliche Abweichungen von dem angenommenen Wert von 1.0 an; d.h. $ADH(f,w)$ kann unter Umständen stark variieren.**

Neben der formbedingten Anschmiegung an den Untergrund - eine **scheibenförmige Foraminifere bietet der Strömung weniger Widerstand als eine kugelförmige Schale und wird dadurch erst bei höheren Geschwindigkeiten in Bewegung versetzt** - kann eine **aktive Verankerung lebender Foraminiferen in feinkörnigem Sediment durch Pseudopodien⁷⁴ den Erosionsbeginn hinauszögern.** Da Experimente, Messungen usw. **nicht vorliegen, ist eine Anpassung der Variablen $ADH(f,w)$ an die realen Bedingungen nicht möglich. Speziell im feinkörnigen Bereich muß für lebende Foraminiferen mit Abweichungen von den berechneten Werten gerechnet werden.**

Nimmt man bei lebenden Foraminiferen eine aktive Beeinflussung der kritischen Erosionsgeschwindigkeit an, muß man auf der anderen Seite **zusätzliche Unterschiede im Transportverhalten von lebenden Foraminiferen und leeren Schalen in Erwägung ziehen. D.h. lebende Foraminiferen bestimmter Arten kann man in Bereichen antreffen, aus denen aufgrund der unterschiedlichen kritischen Erosionsgeschwindigkeit leere Schalen wegtransportiert werden. Und umgekehrt werden leere Schalen in Bereichen sedimentiert, die für lebende Foraminiferen ungünstige Lebensbedingungen aufweisen.**

Belastbarkeit der berechneten kritischen Geschwindigkeiten: Wie schon beim Einfluß von Adhäsion und Gehäuseform auf den Beginn der Erosion angedeutet wurde, lassen sich mit den berechneten Werten für die kritische Strömungsgeschwindigkeit **nicht alle Fragen, die im Zusammenhang mit Erosionsvorgängen auftreten, beantworten. In vielen Fällen dürfte der gewählte Ansatz wegen seiner Einfachheit dem Problem nicht gerecht werden oder, wie ZANKE schreibt: "Die Ergebnisse sind ... nur als Überschlagswerte zu betrachten, die im speziellen Einzelfall besonderer Randbedingungen auch deutlich falsche Ergebnisse liefern können."** (1982, Seite 172).

In jedem Fall liefern die Berechnungen jedoch erste Anhaltspunkte über die **Erosionsbedingungen von Sediment und Foraminiferen, speziell dann, wenn andere Informationen völlig fehlen.**

2.5.4 TRANSPORT ALS SUSPENSION

Für den Transport von Sediment (s) als Schwebfracht (Suspension) muß **die Strömungsgeschwindigkeit des Wassers einen kritischen Wert $VWKS(w,s)$ überschreiten. ZANKE (1982, Seite 189) gibt nach einer Diskussion alternativer Berechnungsformeln von $VWKS(w,s)$ eine Formel für die Beziehung zwischen Sinkgeschwindigkeit $V(s,w)$ des Sediments und kritischer Strömungsgeschwindigkeit des Wassers für den Transport in Form von Schwebfracht an:**

⁷⁴ Siehe zum Beispiel NYHOLM (1957).

$$V_{WKS}(s,w) = 0.4 \cdot V(s,w)$$

(2.5.39)

Überträgt man Gleichung (2.5.39) auf Foraminiferen, ergibt sich:

$$V_{WKS}(f,w) = 0.4 \cdot V(f,w)$$

(2.5.40)

Die kritischen Strömungsgeschwindigkeiten für die Suspension von Sediment mit einer Dichte von 2.65 mg/mm³ und einem Formfaktor von 0.7 werden in Abbildung 92 mit den kritischen Strömungsgeschwindigkeiten für Foraminiferen verglichen. Für die Foraminiferen wird eine Dichte von 1.6 mg/mm³ angenommen. Für den Formfaktor werden bei den Foraminiferen mit 0.2 und 0.7 zwei unterschiedliche Werte betrachtet.

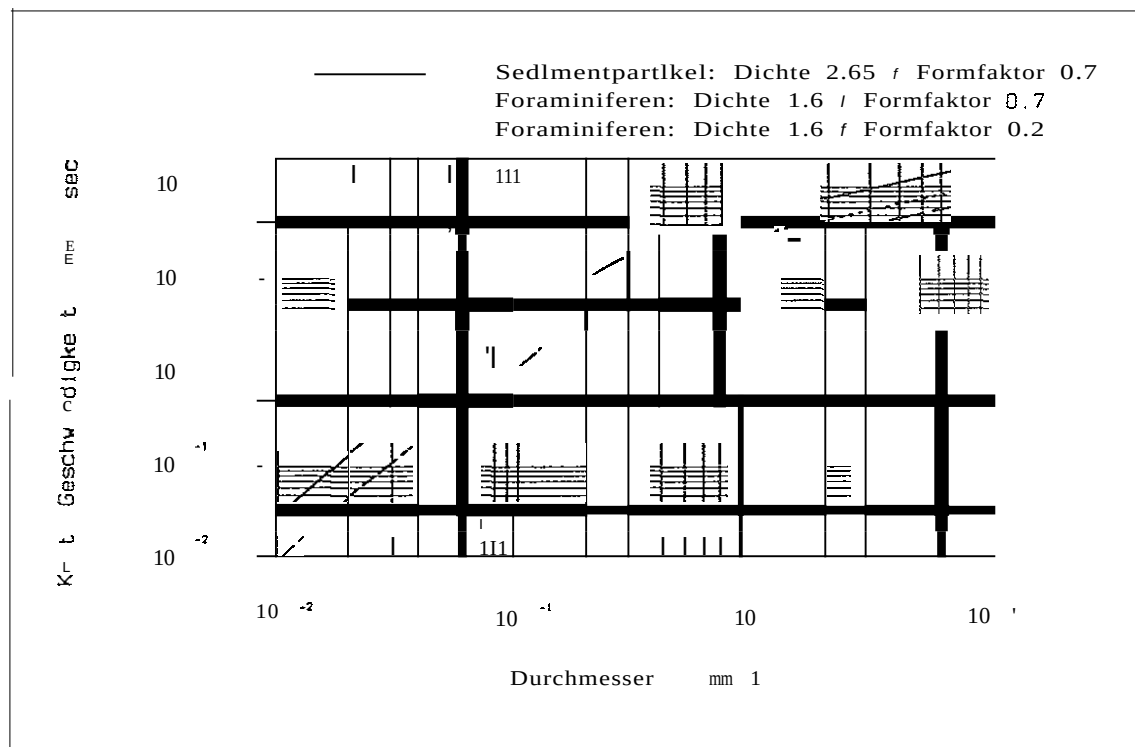


Abbildung 92. Kritische Geschwindigkeiten für die Suspension

Das Verhältnis der beiden kritischen Strömungsgeschwindigkeiten liegt bei

$$\frac{V_{WKS}(w, f)}{V_{WKS}(w, s)} = \frac{V(f, w)}{V(s, w)}$$

(2.5.41)

D.h. die Relation der Sinkgeschwindigkeiten läßt sich auf die Relation der **kritischen Strömungsgeschwindigkeiten des Wassers für Sedimentpartikel und Foraminiferen übertragen**⁷⁵.

Entsprechend kann man die hydraulischen Äquivalentdurchmesser, die sich auf die Sinkgeschwindigkeit beziehen, unmittelbar auf den Transport in Form von Suspension übertragen. Die in Abbildung 82 auf Seite 171 bis Abbildung 84 auf Seite 173 dargestellten Tabellen lassen sich damit für die Ermittlung der hydraulischen Äquivalente in Bezug auf die Schwebfähigkeit anwenden.

Messungen der kritischen Strömungsgeschwindigkeiten für den Transport von **Foraminiferen als Suspensionsfracht liegen nicht vor. Ob wie bei den Sinkgeschwindigkeiten (siehe "Sedimentation in stehendem Wasser" auf Seite 144)** in der Realität Abweichungen von den berechneten Werten auftreten, läßt sich daher nicht beantworten. Eine Beeinflussung der Schwebfähigkeit von Foraminiferen durch die Form der Schalen soll jedoch nicht ausgeschlossen werden.

Inwieweit bei lebenden Foraminiferen die kritische Strömungsgeschwindigkeit für Suspensionsfracht durch eine Erhöhung des Strömungswiderstands bei Benutzung der Pseudopodien erniedrigt wird, ist schwer abzuschätzen. Ein unterschiedliches Suspensionsverhalten bei lebenden und toten Foraminiferen ist jedoch nicht auszuschließen.

Orientiert man sich an der bei ZANKE (1982, Seite 189) aufgeführten alternativen Formel nach BAGNOLD (1966), läßt sich die Relation der Sinkgeschwindigkeiten nicht auf die Relation der kritischen Strömungsgeschwindigkeiten übertragen. BAGNOLD bezieht die **relative Dichte des in Suspension befindlichen Festkörpers zweimal in seine Formel ein: einmal für die Bestimmung der Sinkgeschwindigkeit - wie bei ZANKE - und ein zweites Mal als zusätzlichen Faktor bei der Umrechnung von der Sinkgeschwindigkeit auf die kritische Strömungsgeschwindigkeit des Wassers.**

2.5.5 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 2.5

Faßt man die Überlegungen der vorangegangenen Abschnitte zusammen, läßt sich als Ergebnis festhalten:

- Kombiniertes Erosions - Transport - Sedimentations - Diagramm

Die generellen Trends bei Erosion, Transport und Sedimentation von Foraminiferen und Sediment lassen sich in einem kombinierten HJULSTRÖM-Diagramm darstellen:

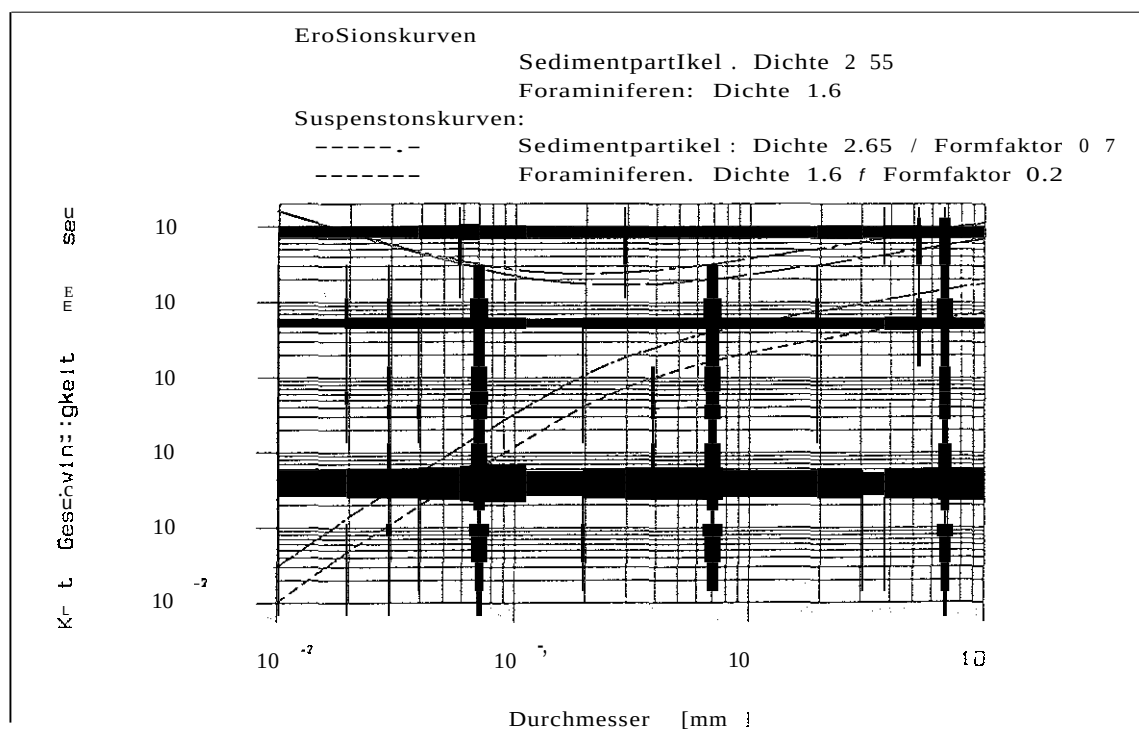


Abbildung 93. Berechnetes HJULSTRÖM-Diagramm für Foraminiferen und Sediment

Abweichungen vom Verhalten im abgebildeten Diagramm sind in Abhängigkeit von Form und Dichte der Foraminiferen zu erwarten.

- Erosion von Sediment und Foraminiferen

Die Mehrzahl der abgeagerten Foraminiferen wird erheblich früher erodiert als das Sedimentmaterial in ihrer Umgebung und bleibt dadurch bei Umlagerungsvorgängen an der Sedimentoberfläche.

Bedingt durch eine mögliche aktive Verankerung lebender Foraminiferen im Sediment ist mit unterschiedlichen kritischen Strömungsgeschwindigkeiten für lebende und tote Foraminiferen zu rechnen.

- Sedimentation von Sediment und Foraminiferen

Sedimentpartikel und Foraminiferen gleichen Durchmessers werden **bei unterschiedlichen Strömungsgeschwindigkeiten sedimentiert.**

Sedimente mit einer Korngröße im Bereich des vorwiegenden Schalendurchmessers für Foraminiferen enthalten wenige Foraminiferen.

Im Bereich der Sedimentation des überwiegenden Teils der Foraminiferenschalen (von 0.1 bis etwa 0.4 mm Schalendurchmesser) wird vorwiegend Feinmaterial (unter 0.1 mm Korndurchmesser) abgelagert.

Im Bereich der Ablagerung des feinsten Sedimentmaterials werden **keine Foraminiferen abgelagert, da entsprechende Gehäusegrößen nicht auftreten.**

- Adaption der benthonischen Foraminiferen an ihren Lebensraum

Bei einem gemeinsamen Transport von Foraminiferen und Sediment sind die Überlebenschancen für Foraminiferen gering. Einerseits ist mit einer Zerstörung der Gehäuse zu rechnen; auf der anderen Seite würden die Einzeller bei Beendigung des Transportvorgangs unter dem Sediment begraben. Beides wird vermieden, solange der Transportbeginn der Einzeller schon vor der Erosion des umgebenden Sediments einsetzt. Anders gesagt: Die Lebensbedingungen für Foraminiferen sind solange optimal, wie die Schalen, bedingt durch Dichte und Größe, bereits vor Beginn der Sedimentbewegung transportiert werden können. Bei einer gegebenen Dichte für Sediment und Foraminiferen läßt sich daraus folgend für die Gehäusedurchmesser ein günstiger Bereich ausrechnen. Sind die Gehäuse größer oder kleiner werden die **Lebensbedingungen erheblich schlechter.**

Vernachlässigt man die der Nahrungsaufnahme dienende Eigenbewegung der benthonischen Foraminiferen gegenüber dem Transport durch Meeresströmungen, so liegen die Schalengrößen der Foraminiferen im optimalen Bereich für eine weite Verbreitung und geringe Beeinflussung durch das im selben Transportmedium mitgeführte Sediment.

2.6 SCHLÜSSE VON DEN MODELLEN AUF REALES PROBENMATERIAL

Der Abschluß des Kapitels über Modelle soll die Beschreibung der **Unterschiede zwischen der fiktiven Thanatozönose und der Taphozönose** (Abschnitt 2.6.1) und der Heterogenität des bei einer Beprobung erfaßten Datenmaterials (Abschnitt 2.6.2) umfassen. Abschnitt 2.6.3 bewertet die Ergebnisse der Untersuchungen mit Hilfe von Modellen insgesamt und stellt Hypothesen für die bei Untersuchungen an realem Probenmaterial **zu erwartenden Ergebnisse auf**.

2.6.1 FIKTIVE THANATOZÖNOSE UND REALES PROBENMATERIAL

Die in den Unterkapiteln 2.1 bis 2.4 beschriebenen Modelle behandeln die Entwicklung und Veränderung fiktiver Thanatozönosen. In Unterkapitel 2.1 wird die Entwicklung der fiktiven Thanatozönose über lange Zeiträume ohne Bezug zum umgebenden Sediment behandelt. Unterkapitel 2.2 bezieht die Sedimentationsprozesse in die Überlegungen ein und betrachtet die fiktive Thanatozönose in der obersten Sedimentschicht. Unterkapitel 2.3 stellt ein Sedimentationsmodell mit allochthoner, mineralischer und vom Ökosystem produzierter autochthoner, organischer Komponente dar. Unterkapitel 2.4 zeigt die Veränderungen, die die fiktive Thanatozönose bei der Probenentnahme erfährt.

In allen diesen Modellen werden die Totgemeinschaften im Sinne von fiktiven Thanatozönosen behandelt. D.h., daß in einer Population alle Sterbefälle den Totpopulationen zugerechnet werden. Diese berechnete, fiktive Totgemeinschaft stellt eine Obergrenze für den autochthonen Anteil der späteren Oryktozönose dar.

In Unterkapitel 2.5 wird mit der Beschreibung der Bedingungen für Erosion, Transport und Wiederablagerung von Foraminiferen und Sediment der Übergang von der fiktiven Thanatozönose zur Taphozönose beschrieben. Im Unterschied zur fiktiven Thanatozönose, die für Abschätzungen von potentiellen Populationen im Probenmaterial benutzt werden kann, handelt es sich bei der Taphozönose um eine Gemeinschaft, die in der Realität, d.h. in der Probe, zu finden ist. Sie schließt alle Abweichungen von der fiktiven Totgemeinschaft, die durch Transport und Zerstörung entstehen, ein.

Da die betrachteten Lebewesen - in der vorliegenden Arbeit sind es die **Foraminiferen - ein Teil eines Gesamtökosystems sind, bilden sie ein** Glied in einer Nahrungskette dieses Gesamtökosystems. Für die benthischen Foraminiferen ist dies die Detritusnahrungskette. Innerhalb dieser Nahrungskette dienen die Foraminiferen nachfolgenden Gliedern der Kette als Nahrung. Dies schließt unter Umständen die Zerstörung der Hartteile ein. Ein Transport in andere Bereiche des Ökosystems ist ebenfalls in die Überlegungen einzubeziehen.

Auf der anderen Seite sind die Foraminiferen Teil **eines geologischen Systems**. Im beschriebenen Sedimentationsraum sind sowohl lebende als auch tote Foraminiferen Umlagerungsvorgängen unterworfen, d.h. die in den Unterkapiteln 2.2 und 2.3 ausgeklammerten Erosionsvorgänge spielen bei der Entstehung der Taphozönosen eine wesentliche Rolle. Die Umlagerung bedingt nicht nur die Vermengung von Foraminiferen aus den **unterschiedlichsten Lebensbereichen, sondern auch die Zerstörung großer Teile der** potentiell für die Bildung der Taphozönose zur Verfügung stehenden Hartteile der toten Individuen.

Ein Beispiel für die Vermischung von Populationen aus den unterschiedlichsten Lebensräumen ist die Aufnahme von planktonischen Foraminiferen in die Totgemeinschaft (siehe zum Beispiel BERGER, 1971).

Eine Beurteilung der Veränderung der Totgemeinschaft durch die Zerstörung von Hartteilen im Hinblick auf die im Rhonedelta entnommenen Proben und deren weiteres Schicksal im Verlauf der Diagenese des Sediments findet sich bei CHAVE :

"The fossil record does not provide a complete picture of a life assemblage or an environment. Soft parts are, of course, commonly destroyed early. In many depositional and postdepositional environments, mineralized hard parts are also lost from the record.

Skeletal materials exhibit a wide range of durabilities. Calcareous skeletal parts are destroyed by physical processes in the high-energy environments of shallow water. Physical durability is controlled by the microarchitecture of the shell. Chemical solution may occur in both depositional and postdepositional environments. Chemical durability is controlled by skeletal mineralogy. Biological durability is complex, and at present not understood.

Paleoecologic interpretations of fossil assemblages from rocks representing high-energy depositional environments and from rocks of high permeability are difficult because of selectivity of destruction of skeletal elements. Paleoecologic interpretations of assemblages from relatively impermeable rocks or representing low-energy environments may, in many cases, be more satisfactory.

As best, paleoecological interpretations are difficult and the factors of selective destruction should be kept in mind in order that valid interpretations might be made." (CHAVE, 1964, Seite 386).

Durch Umlagerung und Zerstörung bedingt, ist also mit einer zusätzlichen Veränderung der Totgemeinschaft gegenüber der Lebendgemeinschaft zu rechnen. Neben den bei der Besprechung der populationsdynamischen Modelle dargestellten Auswirkungen unterschiedlicher Sterberaten lassen sich selektive Umlagerungs- und Zerstörungsmechanismen als mögliche Ursache für Veränderungen des Anteils von Populationen an der Gemeinschaft anführen.

Auch bei dieser Veränderung der Gemeinschaft lassen sich prinzipiell Modelle formulieren, die je nach Population die Auswirkungen biologischer und geologischer Zerstörungsprozesse mit unterschiedlichen Kombinationen von Modellparametern abbilden. In diesem Fall gilt, was auch für die populationsdynamischen Modelle gilt: Die Erhaltung der Bedeutung der einzelnen Populationen - zum Beispiel in Form gleichbleibender Anteile an der Gemeinschaft - kann als der unwahrscheinliche Ausnahmefall betrachtet werden.

Die prinzipiellen, qualitativen Aussagen über die Vergleichbarkeit von Lebend- und Totpopulation und die Beziehung der Totgemeinschaft zum umgebenden Sediment, die anhand der Modelle mit fiktiven Thanatozönosen gemacht werden konnten, behalten auch bei Einbettung der Totgemeinschaft in das biologische und geologische Gesamtsystem ihre Gültigkeit.

2.6.2 HETEROGENITÄT DES PROBENMATERIALS

Die bisher beschriebenen Modelle beziehen sich auf einen Punkt in einem Untersuchungsgebiet. Für diesen Punkt wird die Entwicklung der Populationen und des Sediments beschrieben. Die Anfangsbedingungen für **diese Entwicklung - sind sie einmal festgelegt - bestimmen den weiteren Verlauf der Entwicklung.** Unabhängig vom stochastischen Element, das bei **dieser Vorstellung vernachlässigt wird, sind jedoch in der Natur die Anfangsbedingungen und die bestimmenden Größen für die weitere Entwicklung des Systems in aller Regel von Ort zu Ort verschieden. Dies gilt für die physikalischen Rahmenbedingungen ebenso wie für die biologischen Komponenten des Systems.**

Eine empirische Geländeuntersuchung wie die Untersuchungen zur Foraminiferenökologie im Rhonedelta entnimmt auf der einen Seite Proben zu verschiedenen Zeitpunkten. Für diesen Fall bieten die vorgestellten Modelle Erklärungsmöglichkeiten für die zeitlich variierenden Werte der analysierten Systemvariablen.

Auf der anderen Seite werden an verschiedenen Orten Proben entnommen. In der Realität sind die Entnahmeorte aller Proben - wenn auch in einigen Fällen nur geringfügig - verschieden. Die entnommenen Proben gehören zu unterschiedlichen Bereichen des Gesamtsystems. Diese Bereiche lassen sich als Mikrosysteme auffassen.

Alle diese Mikrosysteme können eventuell durch ein gemeinsames Modell beschrieben werden. **Anfangswerte und Konstellation der Modellparameter werden jedoch in Abhängigkeit von den lokalen Bedingungen variieren. Daraus folgen bei der Entnahme von Proben Unterschiede in den Werten der Systemvariablen, die je nach Unterschiedlichkeit der Bedingungen mehr oder weniger stark um mittlere Werte variieren.**

Für die Entstehung der lokalen Abweichungen lassen sich zum Teil die Ursachen nicht ausfindig machen⁷⁶. Mit den Überlegungen zur Entstehung "chaotischer" Entwicklungen bei Populationen am Ende von Unterkapitel 2.1 lassen sich viele der in der Natur zu beobachtenden "chaotischen" Phänomene erklären, bei denen stark unterschiedliche Gemeinschaften nebeneinander unter vergleichbaren physikalischen Rahmenbedingungen der Umgebung existieren.

⁷⁶ Die Problematik starker lokaler Schwankungen und ihre Auswirkungen für die Deutung des fossilen Befundes beschreibt zum Beispiel VANGEROW (1972, Seite 164f.): "Der Paläontologe, der oft mit Sedimenten aus küstennahen Bereichen konfrontiert wird, lernt schon aus diesen ersten Ergebnissen, den paläontologischen Befund vorsichtiger zu deuten. ... Es ist interessant zu beobachten wie weit Foraminiferen in Lagunen und Etangs eindringen, die überwiegend unter dem Einfluß des Süßwassers stehen und wie weit Süßwasser-Ostracoden in den marinen Bereich vordringen, oder zumindestens starke Salzgehalt-Schwankungen vorübergehend vertragen können. Andererseits zeigt sich, wie das mengenmäßige Verhältnis der Faunenelemente zueinander eher Aussagen über die Faziesverhältnisse erlaubt. Jedoch warnen uns die dargestellten Beobachtungen, von plötzlichem Massenaufreten oder wenigstens von ungewöhnlich starker Vermehrung einzelner Arten, weiterreichende Schlüsse zu ziehen, da sie, wenn nicht von anderen noch unbekannten Faktoren abhängig, rein zufälliger Natur sein können. "

Aufgabe der Analyse des Probenmaterials ist es, hinter den durch **Stochastik und "chaotische" Prozesse bedingten Schwankungen Zusammenhänge zwischen den Systemvariablen zu identifizieren.**

Ist der zu erwartende Einfluß der Streuung der Meßwerte groß, sind die an **Einzelproben gewonnenen Informationen wenig informativ. Die Proben müssen zu Gruppen zusammengefaßt werden. Die Verteilungen der Informationen unterschiedlicher Probengruppen werden miteinander verglichen und die Möglichkeit des Vorliegens von Unterschieden zwischen den Probengruppen mit Hilfe statistischer Untersuchungsmethoden überprüft. Die Bildung von Probengruppen richtet sich nach der Fragestellung, und ihre Größe kann in Abhängigkeit vom Umfang der Streuung der untersuchten Systemvariablen variieren.**

Der Vergleich der Verteilungen der Variablen des Systems aus Probengruppen mit **erkennbar unterschiedlichen Rahmenbedingungen ermöglicht die Beurteilung von Unterschieden und Ähnlichkeit der Lebend- und Totgemeinschaft in diesen Gruppen.**

Die Aufklärung der Beziehung der Lebend- und der Totgemeinschaft zur Umgebung und die Auffindung von Kausalzusammenhängen zwischen den Systemvariablen ist eine Aufgabe einer Untersuchung an rezentem Probenmaterial im Rahmen einer palökologischen Fragestellung.

Die andere Aufgabe besteht in der Untersuchung der Unterschiede zwischen den Verteilungen von lebenden und toten Populationen. Damit eng verbunden ist die Frage nach der Brauchbarkeit von ökologischen Untersuchungsergebnissen für palökologische Fragestellungen.

2.6.3 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 2.6

Unterkapitel 2.6 kann unter folgenden Stichpunkten zusammengefaßt werden:

- Übertragung der Modellergebnisse auf entnommene Proben

Die bei den dargestellten Modellen aufgezeigten Zusammenhänge sind auch beim entnommenen Probenmaterial zu erwarten. Dies betrifft insbesondere

- **die jahreszeitlichen Unterschiede,**

(Unterschiede der physikalischen Rahmenbedingungen und davon abhängig die jahreszeitlichen Unterschiede in der Bedeutung der einzelnen Populationen von Lebend- und Totgemeinschaft schlagen sich bei der Entnahme von Proben aus der obersten Sedimentschicht im ermittelten Datenmaterial nieder.)

- **die Unterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft.**

(Unterschiede in der Bedeutung der einzelnen Populationen für die Zusammensetzung von Lebend- und Totgemeinschaft sind bei der Entnahme von Proben an der Sedimentoberfläche zu erwarten.)

- Unterschiedliche physikalische Rahmenbedingungen

Unterschiedlichen physikalischen Rahmenbedingungen entsprechen unterschiedliche Parameterkonstellationen in den Modellen. Entsprechend sind andere quantitative Verhältnisse zwischen den beobachteten Werten der Systemvariablen zu erwarten, die bei ausreichendem Probenmaterial trotz der durch "chaotische" Prozesse und stochastisches Verhalten verursachten Streuung der Werte der Systemvariablen erkennbar sind.

3 UNTERSUCHUNGEN IM RHONEDelta - RAHMENBEDINGUNGEN

Das dritte Kapitel beschreibt das Untersuchungsgebiet der vorliegenden Untersuchung: einen Teil des östlichen Rhonedeltas. Es umreißt die Rahmenbedingungen, die für die Entwicklung der im vierten Kapitel behandelten Foraminiferenpopulationen bestimmend sind.

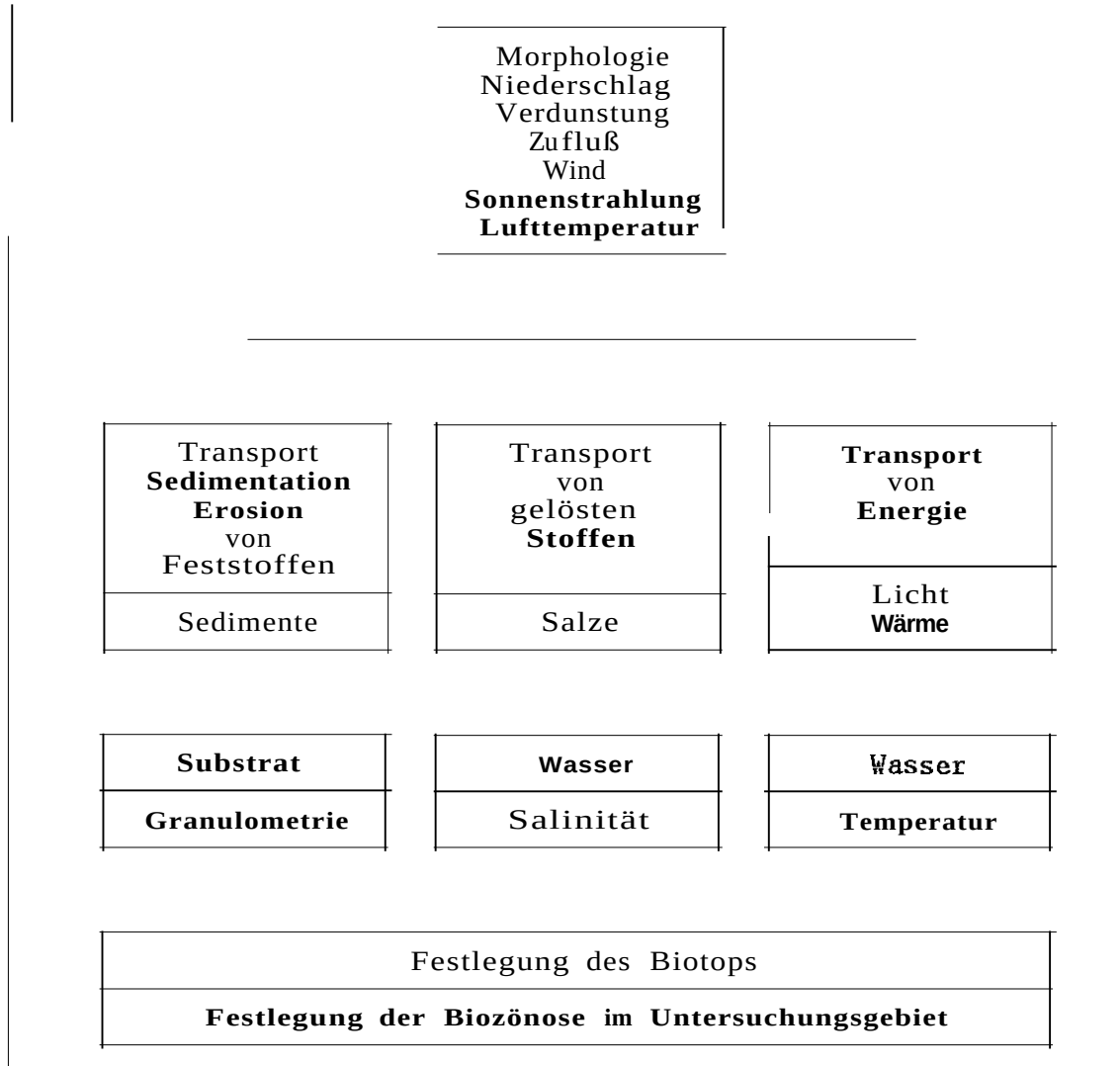
Die Untersuchung der Rahmenbedingungen umfaßt die Informationen aus 548 Proben, die in den Jahren 1972 bis 1978 im Bereich des östlichen Teils des Rhonedeltas entnommen wurden. Die Analyse stützt sich auf punktuell - in Raum und Zeit - anhand von Stichproben gewonnene Meßwerte. Die vorliegenden Daten beziehen sich auf die Topologie (Lage der Proben im Untersuchungsgebiet), die Morphologie (Wassertiefe), die Sedimentationsbedingungen (Granulometrie), den Salzgehalt und die Temperatur des Meerwassers.

Zusätzlich zu diesen Daten über die physikalischen Rahmenbedingungen werden im dritten Kapitel die vorliegenden Informationen über den Pflanzenwuchs und die Besiedlung durch Ostracoden erfaßt.

Der Zusammenhang, in den das vorliegende Datenmaterial gestellt werden soll, ist in Abbildung 94 auf Seite 196 dargestellt.

Das Untersuchungsgebiet bilden mehrere kleine vom Mittelmeer abgetrennte aber marin beeinflusste Seen, die Etangs, und der Rand des Golfs von Fos. Das abgebildete Schema zeigt als treibende Kräfte für das betrachtete System Morphologie, Niederschlag, Verdunstung, Zufluß, Wind, Sonnenstrahlung und Lufttemperatur. Von diesen Basisgrößen werden alle Transportvorgänge im Untersuchungsgebiet beeinflusst; der Transport von Feststoffen (Sediment), gelösten Stoffen (Salzen) und von Energie in Form von Licht und Wärme. Während sich die beiden letztgenannten Transportvorgänge in den im Gelände gemessenen Daten zu Temperatur und Salinität des Wassers niederschlagen, gewährt die granulometrische Untersuchung der gewonnenen Proben im Labor einen Einblick in die Transportmechanismen der Feststoffe. Die anorganischen Randbedingungen bilden den Rahmen für die im Untersuchungsgebiet lebenden Organismen, für Biotop und Biozönose.

Eine umfassende Aufklärung der im untersuchten Gebiet vorherrschenden Wirkzusammenhänge erlaubt das vorliegende Probenmaterial nicht. Die auf die betrachtete Gesamtfläche bezogen winzige Anzahl von Proben und die auf die betrachtete Zeit bezogen als Momentaufnahmen oder „Schnappschüsse“ zu charakterisierenden Datenkonstellationen geben jedoch Hinweise auf mögliche Kausalzusammenhänge.



Eingeteilt wird das dritte Kapitel in sechs Unterkapitel:

Das erste Unterkapitel (3.1) behandelt die Zusammensetzung des Probenmaterials. Ort, Zeitpunkt und Wassertiefe bei der Probenentnahme werden dokumentiert. Das Probenmaterial wird in Gruppen eingeteilt. Diese Einteilung richtet sich nach den grundsätzlich zu unterscheidenden Environments "Golfrand" und "Etangs", der Jahreszeit, in der die Probenentnahme erfolgt, und der Wassertiefe.

Das zweite Unterkapitel (3.2) befaßt sich mit den bei der Probenentnahme gemessenen Werten für Wassertemperatur und Salinität des Wassers. Neben einer Einordnung des Probenmaterials in die Salinitätsbereiche nach dem System von Venedig werden die unterschiedlichen Gruppen von Proben hinsichtlich Wassertemperatur und Salzgehalt miteinander verglichen: Golfrand mit Etangs, die Entnahmegebiete 1 bis 13, die im Frühjahr entnommenen Proben mit den im September entnommenen Proben, die Proben aus Bereichen unterschiedlicher Wassertiefe.

Das dritte Unterkapitel (3.3) analysiert die Ergebnisse der Siebanalyse. Die Unterschiede der Anteile der sechs vorliegenden Siebfraktionen am Aufbau des Sediments in Abhängigkeit von Environment, Wassertiefe und Jahreszeit werden aufgezeigt.

Die Verteilung des Bewuchses mit makroskopisch registrierbaren Wasserpflanzen wird im vierten Unterkapitel (3.4) analysiert.

Das fünfte Unterkapitel (3.5) befaßt sich mit den im Probenmaterial vorgefundenen Ostracoden. Vollständig erhaltene Schalen werden der Lebendpopulation, einzelne Klappen der Totpopulation zugeteilt. Lebend- und Totpopulationsdichten werden berechnet und für einzelne Probengruppen miteinander verglichen. Die Abhängigkeit der Totpopulationsdichte von der Lebendpopulationsdichte wird untersucht, und der Einfluß der Granulometrie auf Lebend- und Totpopulationsdichte in den Gebieten 1 bis 13 wird analysiert.

Am Ende jedes Unterkapitels werden die wichtigsten Aussagen zu den Rahmenbedingungen für die Entwicklung der Foraminiferenpopulationen in Stichpunkten zusammengefaßt.

3.1 PROBENENTNAHME UND ZUSAMMENFASSUNG VON PROBENGRUPPEN

Um das 548 Proben umfassende Untersuchungsmaterial aus dem Rhonedelta zu untergliedern, erfolgt eine Einteilung nach Probenentnahmegebieten. Neben dieser Aufteilung des Probenmaterials nach Entnahmegebieten werden Gruppen von Gebieten mit ähnlichen Umweltbedingungen definiert.

Die Verteilungen der Entnahmezeitpunkte werden analysiert. Neben der Darstellung der Entnahmejahre wird die Verteilung der Proben nach Entnahmemonaten analysiert.

Als weiteres Unterscheidungskriterium für Probengruppen wird die Wassertiefe herangezogen. Auf die Darstellung der Tiefenverteilung der Proben folgt die Unterteilung des Probenmaterials nach der Entnahmetiefe.

Die Unterscheidung der Proben nach Environment, Entnahmezeitpunkt und Entnahmetiefe der Proben bildet die Grundlage für die weitere Aufgliederung des Probenmaterials bei späteren Analysen und Vergleichen von **Verteilungen anderer Variabler in diesen Probengruppen.**

3.1.1 ORT UND ZEITPUNKT DER PROBENENTNAHME, WASSERTIEFE

Abgrenzbare Teilgebiete im Untersuchungsgebiet: Das Untersuchungsgebiet im Rhonedelta wurde in eine Anzahl voneinander abgrenzbarer Probenentnahmegebiete aufgeteilt. Demzufolge läßt sich die Indexmenge 0 für den Ortsindex 0 in entsprechende Teilmengen 01 bis 013 aufteilen.

Das erste Probenentnahmegebiet umfaßt die Bucht von They du Mort und den **nach Südosten anschließenden Bereich zwischen They du Mert, They du Pegoulier und Cabanes du Levant** (1 im unteren Teil von Abbildung 95 auf Seite 200). In dieses Gebiet gehören die Proben mit den Ortsindizes 1 bis 32 (01 = { 1, ..., 32 }). 65 Proben werden in diesem Gebiet von 1972 bis 1978 entnommen, das sind etwa 12 Prozent der betrachteten Proben.

Das zweite Gebiet (2) befindet sich im Osten von They du Pegoulier und enthält die Proben mit den Ortsindizes 33 bis 59 (02 = { 33, ..., 59 }). 199 Proben (36 Prozent des Probenmaterials) kommen aus diesem Gebiet.

Das dritte Probenentnahmegebiet (3) mit den Ortsindizes 60 bis 73 ist **der Bereich im Westen von They de la Tartane, der durch den neu errichteten Damm⁷⁷ vom Golf de Fos getrennt wird (03 = { 60, ..., 73 }). 30 Proben (5 Prozent) werden im dritten Probenentnahmegebiet entnommen.**

⁷⁷ VANGEROW (1972, Seite 156) schreibt: "Im offenen Golf zwischen den Inseln wurden die Verhältnisse durch den Bau des Dammes von Cabanes du Levant über They de la Tartane im Winter 1967/68 ... und zum Strand im Sommer 1968 " verändert. 11 Auch wenn diese Veränderung vor der Entnahme der in dieser Arbeit betrachteten Proben (die ersten hier behandelten Proben stammen aus dem Jahre 1972) stattfand, werden die Proben aus dem dritten Untersuchungsgebiet wegen der besonders bei der Sedinrententwicklung und bei den Totpopulationen zu erwartenden Einflüsse der Vorgeschichte gesondert behandelt.

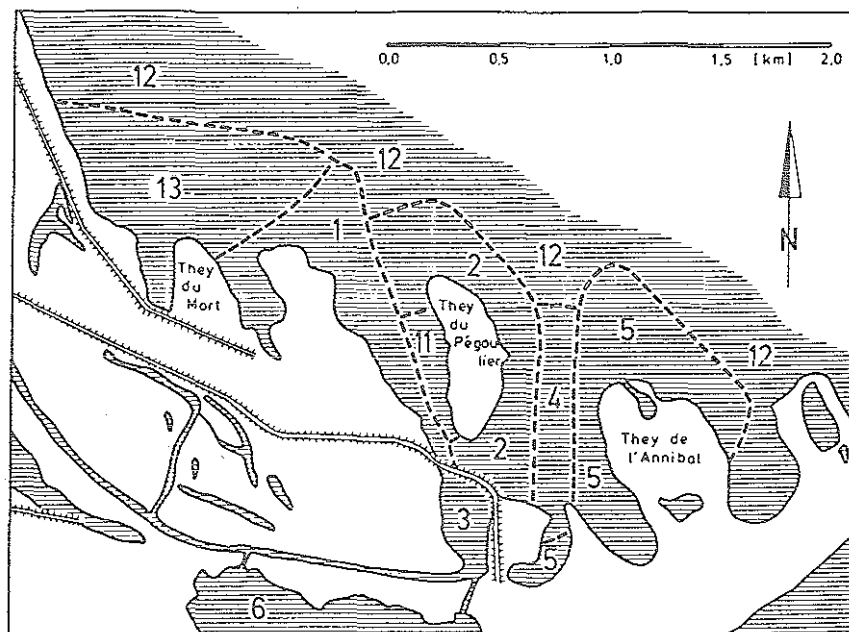
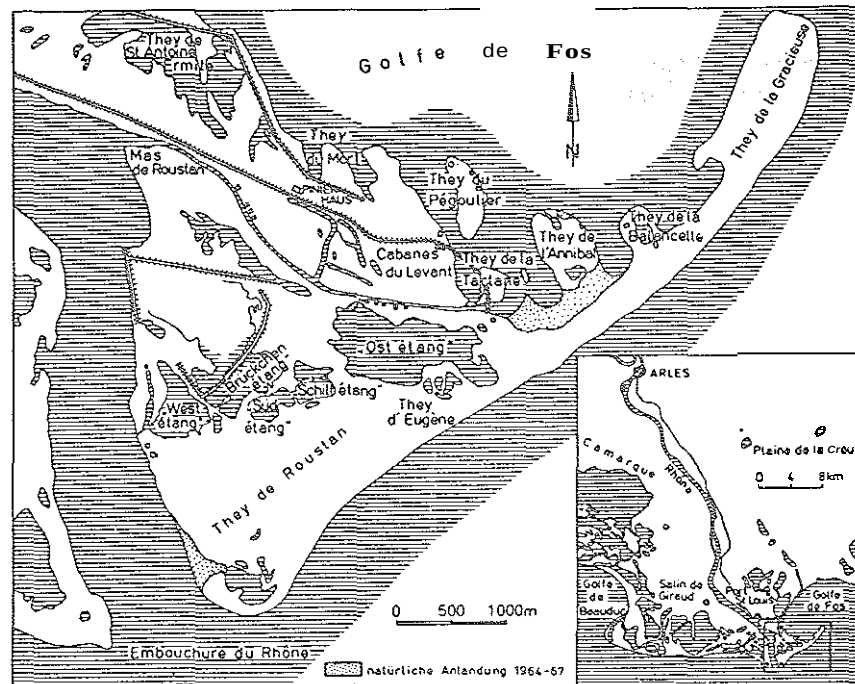


Abbildung 95. Lage der Teilgebiete

Das vierte Gebiet (4) liegt im Nordosten von They de la Tartane zwischen They de l'Annibal und They du Pegoulie (04 = { 75, ... ,84 }) und liefert 10 Proben (knapp 2 Prozent des Probenmaterials).

Der Küste folgend, liegt vom Gebiet südlich von They de la Tartane bis zum Gebiet östlich von They de l'Annibal das Probenentnahmegebiet 5 (05 = { 85, ... ,122 }). Im fünften Gebiet werden 61 Proben entnommen. Dies entspricht etwa 11 Prozent der Proben.

Das Untersuchungsgebiet 6 umfaßt den "Ostetang" (06 = { 123, ... ,172 }) und ist der Herkunftsort von 66 Proben (12 Prozent).

Aus dem "Schilfetang" (Untersuchungsgebiet 7 ; 07 = { 173, ... ,189 }) stammen 13 Proben (2.4 Prozent).

Das Untersuchungsgebiet 8, der "Südetang" (09 = { 190, ... ,203 }) liefert 14 Proben (2.6 Prozent).

Das Untersuchungsgebiet 9, der "Brückchenetang" (09 = { 204, ... ,216 }) enthält 6 Proben (1 Prozent).

Das untersuchungsgebiet 10, der "Westetang" (010 = { 217, ... ,233 }) liefert 9 Proben (1.6 Prozent des Probenmaterials).

Das elfte Untersuchungsgebiet (11) mit 19 Proben (3.5 Prozent) folgt der Westküste bei They du Pegoulie (011 = { 234, ... ,248 }).

Das zwölfte Untersuchungsgebiet (12) umfaßt die 8 Tiefwasserproben (1.5 Prozent) aus dem Golfe de Fos (012 = { 249, ... ,273 }).

Das dreizehnte und letzte Probenentnahmegebiet (13) befindet sich bei They de St. Antoine Ermitte (013 = { 274, ... ,297 }). In diesem Bereich werden 48 Proben (9 Prozent des Probenmaterials) entnommen.

Um zusätzlich zur Unterteilung in die genannten 13 Probenentnahmegebiete für die späteren Untersuchungen eine umfassendere weniger disaggregierte Aufteilung des Probenmaterials zu erhalten, bietet sich die Unterteilung in "Golfproben" oder "Golfstrandproben" (dies sind die am Golfstrand gelegenen Gebiete 1, 2, 4, 5, 11 und 13) und "Etangproben" (Gebiete 6 bis 10) an. Ausgeklammert werden aus beiden Gruppen die Gebiete 3 (durch den neuerrichteten Damm vom Golf abgetrenntes Gebiet) und 12 (Tiefwasserproben). Die 402 "Golfproben" stellen mehr als 70 Prozent des Probenmaterials, während auf die "Etangproben" nur knappe 20 Prozent entfallen (108 Proben).

Entnahmejahr: Das untersuchte Probenmaterial wurde im Zeitraum von Sommer 1972 bis Sommer 1978 entnommen. 1972 wurden 123 Proben entnommen, 1974 110, 1976 der größte Teil des untersuchten Materials mit 271 Proben und 1978 die verbleibenden 44 Proben.

Entnahmemonat: Während im Juli 44 Proben entnommen wurden, entfallen auf den Monat März 271 und auf September 233 Proben.

Lage der Proben unter dem Wasserspiegel: Abgesehen von den sechs Tiefwasserproben aus dem Golf de Fos liegen alle anderen Proben nicht mehr als 85 cm unter dem Wasserspiegel. Betrachtet man die Verteilung der Entnahmetiefen (siehe Abbildung 96 auf Seite 202), so fällt eine deutliche Häufung von Proben bei -30 cm auf. Dieser Peak ist auf zwei im Entnahmegebiet 2 durchgeführte flächendeckende Probenentnahmen an den Stellen mit den Ortsindizes 40 und 41 zurückzuführen. An diesen beiden

Entnahmeorten wurden 92 bzw. 41 Proben bei einer Wassertiefe von -30 cm entnommen⁷⁵. **Die mittlere Probenentnahmetiefe liegt bei -36.9 cm.** Entnahmetiefen von mehr als 60 cm sind selten.

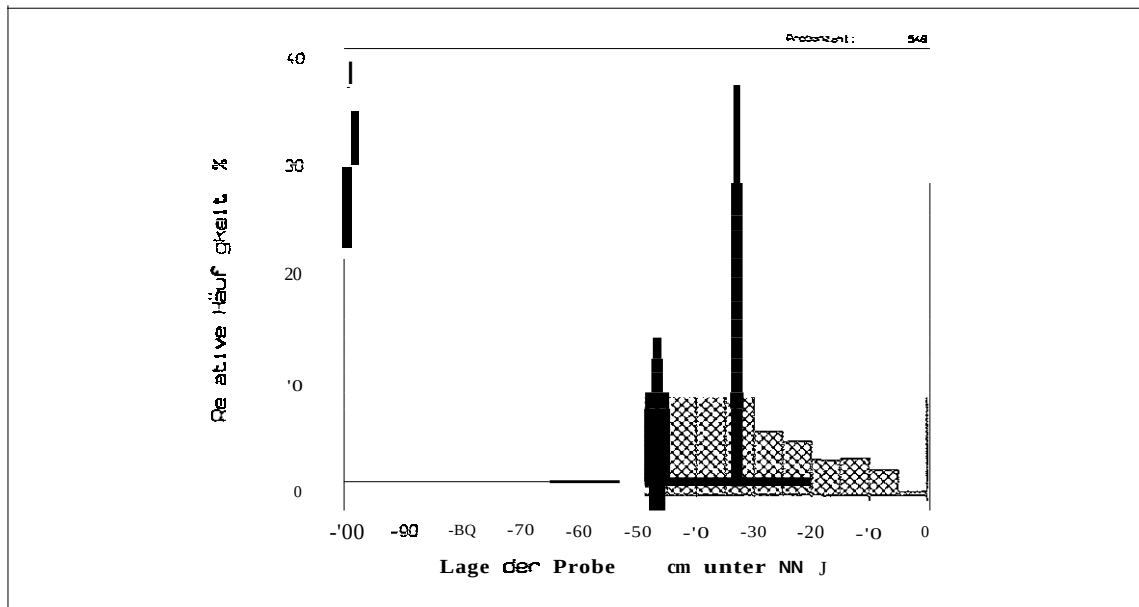


Abbildung 96. Verteilung der Entnahmetiefe der Proben

3.1.2 ENTNAHMEZEITPUNKTE AM GOLFRAND UND IN DEN ETANGS

Folgt man der oben vorgeschlagenen Unterteilung in Golf- und Etangproben, **so ist zu prüfen, ob die Proben aus beiden Gruppen sich in vergleichbarer Weise auf die möglichen Entnahmezeitpunkte verteilen.** Liegen große - insbesondere jahreszeitliche - Unterschiede in der Zusammensetzung des Probenmaterials vor, sind bei Vergleichen von Golfrand und Etangs hinsichtlich der Verteilungen anderer Variabler die Einflüsse der unterschiedlichen Entnahmezeitpunkte zu berücksichtigen.

Entnahmejahr: Während der größte Teil der Golfproben (57 Prozent bzw. 228 Proben) im Jahre 1976 genommen wird, ist bei den Etangproben die Probenentnahme gleichmäßig auf die Jahre 1972, 1974 und 1976 verteilt. Im Jahre 1978 werden nur im Golf Proben genommen. Schließt man von Jahr zu Jahr stark schwankende Umweltbedingungen und langfristige Trends in der Entwicklung der beiden Environments aus, **so kann man die unterschiedlichen Verteilungen der Entnahmejahre unberücksichtigt lassen.** Probenentnahmegebiet 3, das im Westen durch den während der Untersuchungen gebauten Damm vom offenen Golf getrennt wurde und mit großer Wahrscheinlichkeit

Entsprechend der Zahl von 126 Proben könnte man von der Säule bei -30 cm etwa 25 Prozent abziehen. Die verbleibende Säule (etwa acht Prozent) paßt sich an die vorliegende Verteilung an.

seine Charakteristika (zum Beispiel den Salzgehalt) während des Untersuchungszeitraums geändert hat, wird sowohl aus der Golfrand- als auch aus der Etanggruppe von Proben ausgeklammert.

Entnahmemonat: Die Verteilung der Probenentnahmemonate zeigt für beide Environments etwa gleiche Anteile für die Monate März und September. Als einzige Besonderheit sind die 40 Juliprobe n aus dem Golfbereich zu erwähnen.

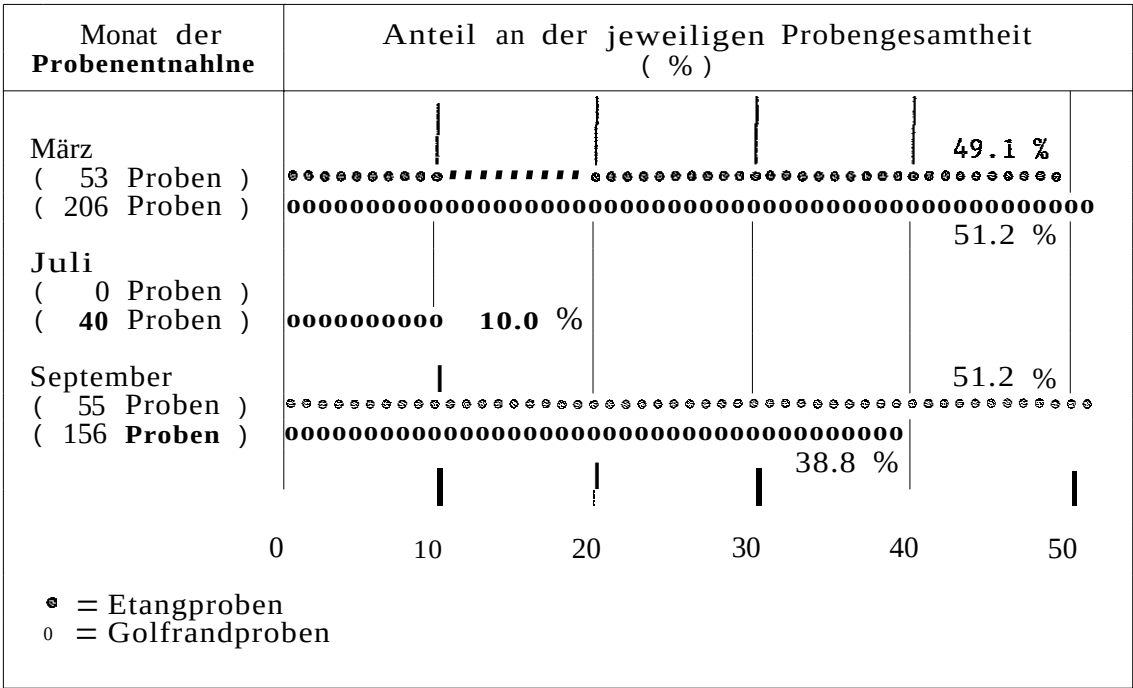


Abbildung 97. Vergleich der Verteilung der Entnahmemonate

Inwieweit die Einbeziehung der Juliprobe n in die Probengruppe "Golfrand" zusätzlich zu den ohnehin vorhandenen Unterschieden zwischen Golfrand und Etangs Ab,,eichungen zwischen beiden Stichprobengruppen verursacht, muß bei Bedarf im Einzelfall überprüft werden.

3.1.3 ENTNAHMEMONAT UND WASSERTIEFE IN DEN GEBIETEN 1 BIS 13

Der Vergleich der beiden Environments Golfrand und Etangs gibt einen ersten Überblick über Unterschiede und Inhomogenitäten in den Geländedaten. Die beiden verglichenen Probengruppen setzen sich aus Untergruppen, den Probenentnahmegebieten, zusammen, die in einer detaillierteren Untersuchung ebenfalls verglichen werden können.

Entnahmemonat: Während bei der alle Proben des jeweiligen Environments umfassenden Übersicht über die Verteilung der Entnahmemonate für die beiden Gebietsgruppen "Golfrand und "Etangs" in etwa vergleichbare Verteilungen anzutreffen sind (siehe "Entnahmemonat" auf Seite 203), zeigen sich bei einem auf die Einzelgebiete aufgeschlüsselten Vergleich die in Abbildung 98 dargestellten Unterschiede zwischen den verschiedenen Gebieten.

Gebiet	Proben- zahl	März		Juli		September	
		Proben- zahl	Anteil (%)	Proben- zahl	Anteil (%)	Proben- zahl	Anteil (%)
9	6	5	83.3	0	0.0	1	16.7
10	9	5	55.6	0	0.0	4	44.4
8	14	7	50.0	0	0.0	7	50.0
6	66	31	47.0	0	0.0	35	53.0
7	13	5	38.5	0	0.0	8	61.5
3	30	12	40.0	4	13.3	14	46.7
4	10	4	40.0	3	30.0	3	30.0
2	199	123	61.8	15	7.5	61	30.7
11	19	12	63.2	0	0.0	7	36.8
1	65	25	38.5	10	15.4	30	46.2
5	61	28	45.9	4	6.6	29	47.5
13	48	14	29.2	8	16.7	26	54.2
12	8	0	0.0	0	0.0	8	100.0

Abbildung 98. Tabelle der Entnahmemonate in den Gebieten 1 bis 13

In Abbildung 98 sind die 13 Probenentnahmegebiete bereits nach Environment und innerhalb der Environments nach der Größe des Anteils der Septemberproben geordnet.

Da nicht bei jeder Fahrt ins Untersuchungsgebiet alle Gebiete in gleichem Umfang heprabt wurden, ergibt sich eine ungleiche Verteilung der Proben auf die Entnahmemonate innerhalb der einzelnen Untersuchungsgebiete. Extrem ungleich verteilt auf die Entnahmemonate sind neben den acht im September entnommenen Tiefwasserproben (Gebiet 12) die sechs Proben aus dem Entnahmegebiet 9. Ansonsten sind die Entnahmemonate relativ gleichmäßig verteilt. In den Etanggebieten liegen die Anteile der März- und Septemberproben zwischen knapp 40 und etwa 60 Prozent des jeweiligen Stichprobenumfangs. Etwas inhomogener sieht das Probenmaterial vom

Golfrand mit einer Schwankungsbreite von 30 bis 65 Prozent für den Anteil der Märzproben und von 30 bis 55 Prozent für die Septemberproben aus.

Wassertiefe: Betrachtet man die Probenentnahmetiefe in den einzelnen Entnahmegebieten getrennt voneinander, stellt man die in Abbildung 99 dargestellten Unterschiede von Gebiet zu Gebiet fest⁷.

Gebiet	Proben- zahl	Wasserbedeckung (cm) bei Entnahme der Proben						
		von bis	0 25	26 50	51	0 25	26 50	51
		Anzahl der Proben			Anteil (%)			
7	13	7	6	0	53.9	46.2	0.0	
6	66	18	46	2	27.3	69.7	3.0	
9	6	1	5	0	16.7	83.3	0.0	
8	14	0	14	0	0.0	100.0	0.0	
10	9	0	8	1	0.0	88.9	11.1	
3	30	11	18	1	36.7	60.0	3.3	
5	61	37	24	0	60.7	39.3	0.0	
4	10	5	5	0	50.0	50.0	0.0	
11	19	2	17	0	10.5	89.5	0.0	
1	65	6	57	2	9.2	87.7	3.1	
2	199	10	185	4	5.0	93.0	2.0	
13	48	3	32	13	6.3	66.7	27.1	
12	8	0	0	8	0.0	0.0	100.0	

Abbildung 99. Tabelle der Wassertiefe in den Gebieten 1 bis 13

⁷. Beim Vergleich der Entnahmetiefen in den beiden wesentlichen Environments - Golfrand und Etangs - werden keine gravierenden Unterschiede in der Verteilung der Entnahmetiefe festgestellt.

Die in Abbildung 99 vorgenommene Sortierung innerhalb der Environments orientiert sich an der durchschnittlichen Probenentnahmetiefe. Der **überwiegende Teil der Proben wurde aus dem Bereich zwischen -26 und -50 cm** entnommen. Die gravierenden Ausnahmen bilden Gebiet 12 (hier liegen alle acht entnommenen Proben erheblich tiefer), die Gebiete 6 und 7 in den Etangs und die Gebiete 4 und 5 am Golfrand mit einem hohen Anteil an Proben aus dem extrem flachen Bereich mit höchstens 25 cm Wasserbedeckung.

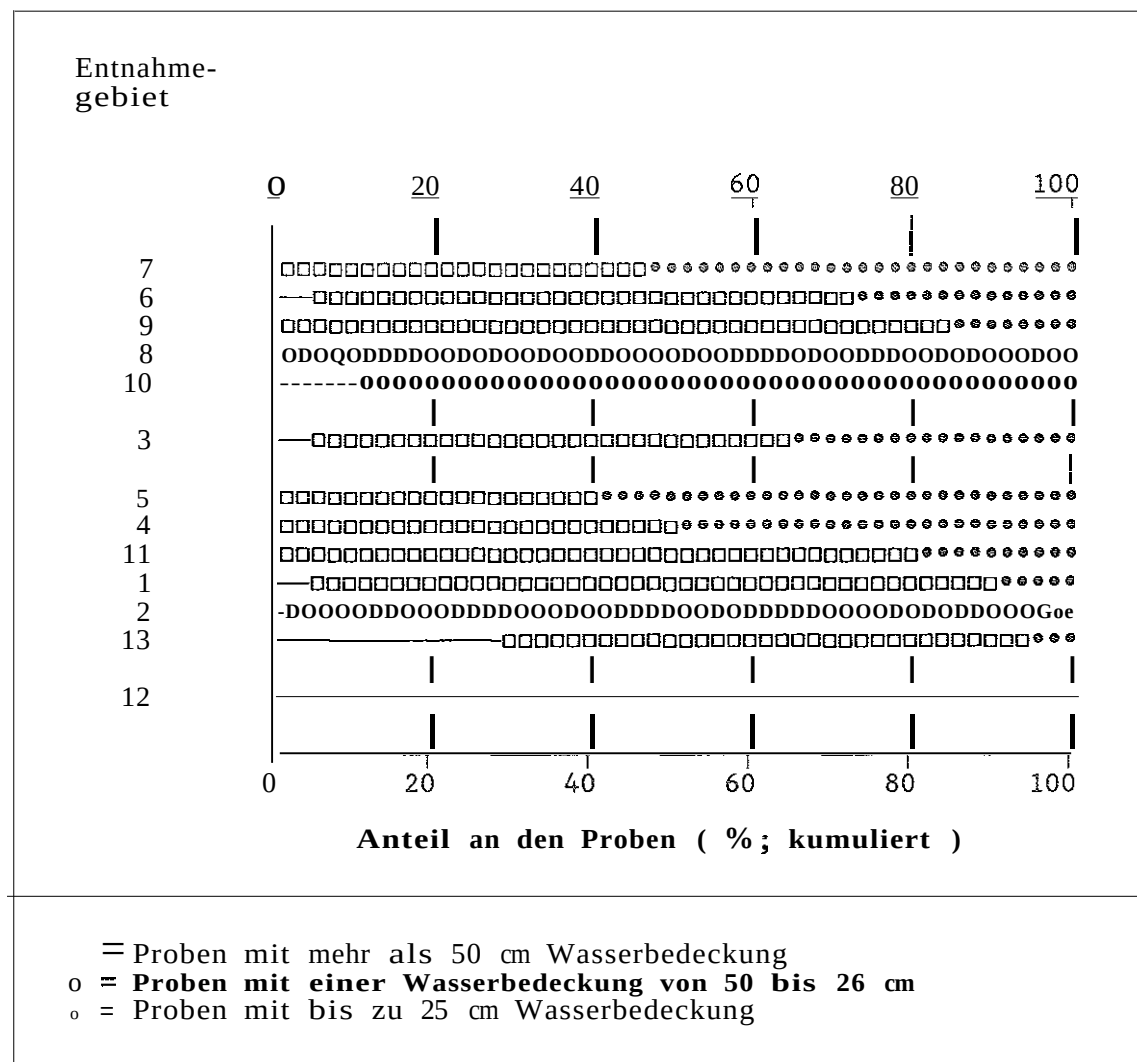


Abbildung 100. Verteilung der Entnahmetiefe in den Gebieten 1 bis 13

Die graphische Darstellung läßt die relativ inhomogene Zusammensetzung des Probenmaterials - sowohl in den Etangs als auch am Golfrand - erkennen. Inwieweit durch diese Inhomogenität spätere Schlußfolgerungen beeinflußt werden, muß im Einzelfall geprüft werden.

3.1.4 AUFGLIEDERUNG IN PROBENGRUPPEN

Um Zusammenhänge zwischen den einzelnen beobachteten Geländedaten herauszufinden, bietet sich als eine Vorgehensweise die Aufgliederung des **Probenmaterials in verschiedene) aufgrund der im Gelände gewonnenen Daten voneinander abgrenzbare Untergruppen mit unterschiedlichen Rahmenbedingungen** an.

Eine erste Unterteilung der 548 vorliegenden Proben kann anhand der **Zugehörigkeit zu den beiden Environments - Etangs und Golfrand - erfolgen**. Die beiden in Abbildung 101 auf Seite 208 aufgeführten Untergruppen (die Etangs mit 108 Proben und der Golfrand mit 402 Proben; die verbleibenden 38 Proben stammen aus den Gebieten 3 und 12 und werden wegen ihrer Sonderstellung und wegen des geringen Probenumfangs ausgeklammert) umfassen 93 Prozent des gesamten Probenmaterials.

Eine weitere Unterteilungsmöglichkeit des Probenmaterials **stellt der Entnahmezeitpunkt der Proben während des Jahres dar**. Die Etangproben werden in 53 Märzproben und 55 Septemberproben **gesplittet**. Bei den Golfrandproben kommen zu den 206 Märzproben und 156 Septemberproben noch 40 Juliproben.

Eine weitere Aufgliederung des Probenmaterials soll aufgrund der Probenentnahmetiefe durchgeführt werden. Hier werden zwei Gruppen **unterschieden: Proben mit Wassertiefen bis zu einschließlich 25 cm und Proben aus dem Bereich von 26 bis 50 Cm Wassertiefe**.

Bei den kleinsten Untergruppen werden die Stichprobengrößen zum Teil sehr klein (zum Beispiel die Probengruppe "Etangs-September-0-25 cm" mit nur 8 Proben). Dieses Handicap bei der gewählten Aufteilung des Probenmaterials darf bei später erfolgenden Schlußfolgerungen nicht unberücksichtigt bleiben.

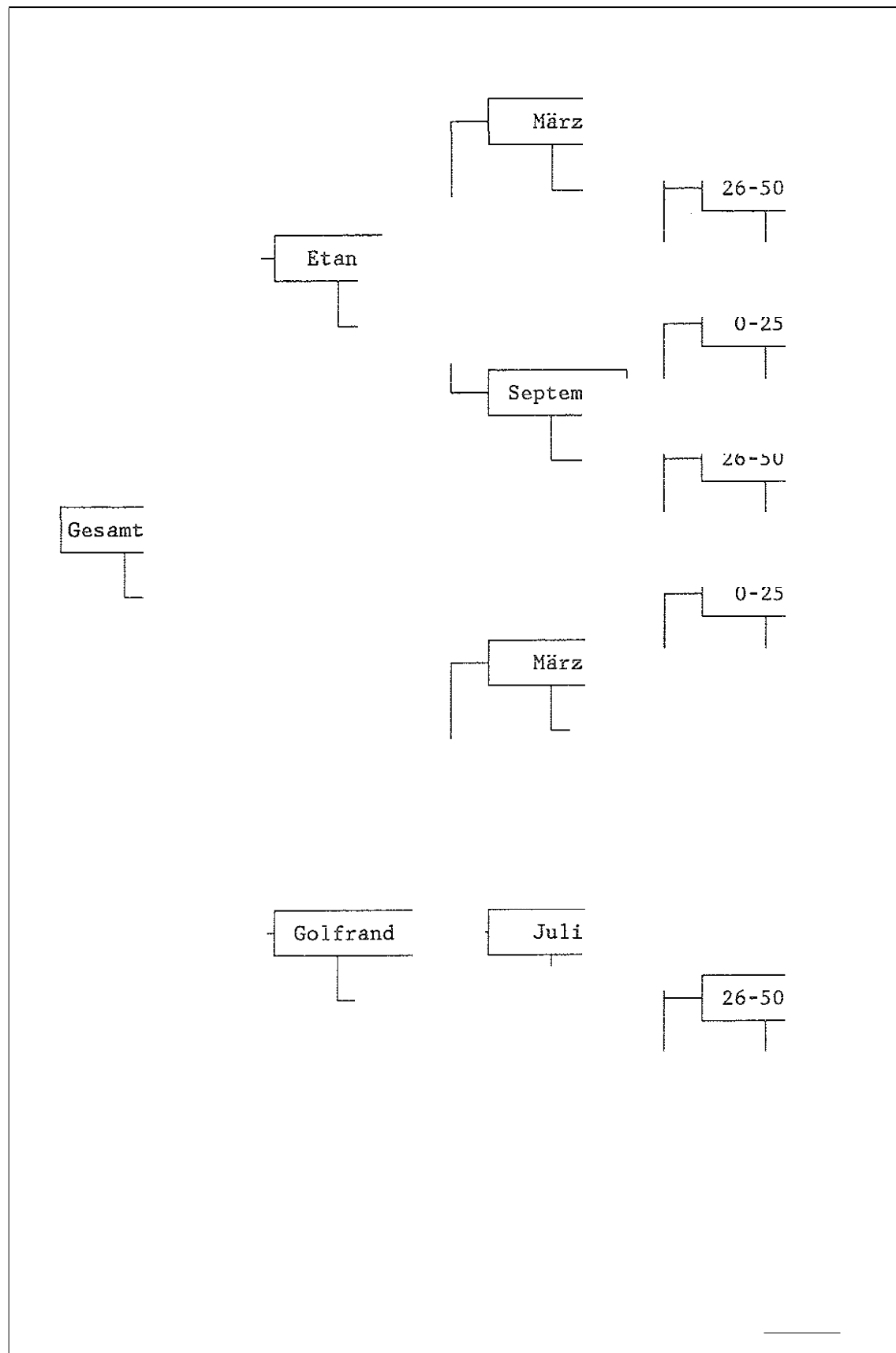


Abbildung 101. Aufgliederung des Probenmaterials: Stichprobengrößen

3.1.5 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 3.1

Die Ergebnisse der Einteilung des Probenmaterials in Gruppen lassen sich **in folgender Weise zusammenfassen:**

- Zuordnung der Proben zu Environments

Von den 13 unterschiedenen Probenentnahmegebieten werden die Gebiete 1, 2, 4, 5, 11 und 13 in der Environmentgruppe "Golfrand" und die Gebiete 6, 7, 8, 9 und 10 in der Environmentgruppe "Etangs" zusammengefaßt. Gebiet 3 wird wegen der starken anthropogenen Beeinflussung (Abtrennung des Gebiets vom Golf durch den Bau eines Dammes vor Entnahme der Proben) keinem der beiden Environments zugeordnet. Die Tiefwasserproben (Gebiet 12) werden ebenfalls ausgeklammert.

Im Gegensatz zu den Gebieten sind bei den beiden Environmentgruppen "Golfrand" und "Etangs" die Verteilungen von Entnahmemonat und Wassertiefe relativ homogen, was den Vergleich der beiden Environments hinsichtlich anderer Variabler vereinfacht.

- Unterteilung des Probenmaterials in Probengruppen

Neben der Einteilung des Probenmaterials nach Entnahmegebieten (1 bis 13) wird innerhalb der Environments eine Aufgliederung nach dem Probenentnahmemonat und innerhalb der dadurch entstehenden Untergruppen nach der Wassertiefe vorgenommen.

3.2 WASSERTEMPERATUR UND SALINITÄT

Unterkapitel 3.2 gibt einen Überblick über die im Gelände gewonnenen Meßwerte für Wassertemperatur und Salinität.

Wassertemperatur und Salinität unterliegen im Untersuchungsgebiet starken jahreszeitlichen und kurzfristigen witterungsbedingten Schwankungen. **Speziell bei den Wassertemperaturen - und hier insbesondere im sehr flachen Wasser - sind stärkere Änderungen innerhalb von wenigen Tagen oder Stunden üblich.** Ähnlich, jedoch langsamer, verändern sich die Salzgehalte.

Die gewonnenen Meßwerte stellen eine Ansammlung von zufällig ausgewählten flMomentaufnahmen dar und beruhen nicht auf kontinuierlich über mehrere Jahre verteilten und gemittelten Meßreihenergebnissen.

Im ersten Abschnitt (3.2.1) des Unterkapitels über Wassertemperatur und Salinität im Untersuchungsgebiet wird ein Überblick über die Gesamtheit der gemessenen Werte gegeben.

Im zweiten Abschnitt (3.2.2) werden die Unterschiede zwischen den beiden Environments II Golfstrandl und It Etangsil aufgezeigt.

Im dritten Abschnitt (3.2.3) werden die Unterschiede innerhalb der Environments anhand der Informationen, die über die Probenentnahmegebiete vorliegen, analysiert.

Im vierten Abschnitt (3.2.4) werden die Unterschiede von Wassertemperatur und Salinität in Abhängigkeit von der Jahreszeit und von der Wassertiefe untersucht.

Die Ergebnisse von Unterkapitel 3.2 werden im fünften Abschnitt (3.2.5) zusammengefaßt.

3.2.1 ÜBERBLICK ÜBER DIE GESAMTHEIT DER PROBEN

Wassertemperatur zum Entnahmezeitpunkt: Die Wassertemperaturen zum Zeitpunkt der Probenentnahmen (siehe obere Verteilung in Abbildung 102 auf Seite 212) schwanken zwischen 0 und 30 °C mit einer deutlichen Konzentration im Bereich von 8 bis 20 °C.

Salzgehalte zum Probenentnahmezeitpunkt: Die Verteilung der Salzgehalte des Wassers zum Zeitpunkt der Probenentnahme (siehe untere Verteilung in Abbildung 102 auf Seite 212) zeigt neben der deutlichen Häufung von Proben im euhalinen Bereich eine Anzahl von Proben, die das gesamte Spektrum möglicher Salzgehalte von oligohalin bis hyperhalin (1 bis 49 Promille) abdecken. Das heißt: die Salzgehaltsverteilung deutet auf starke jahreszeitliche Schwankungen und/oder eine Vermischung von Probenentnahmegebieten mit unterschiedlichem Milieu hin.

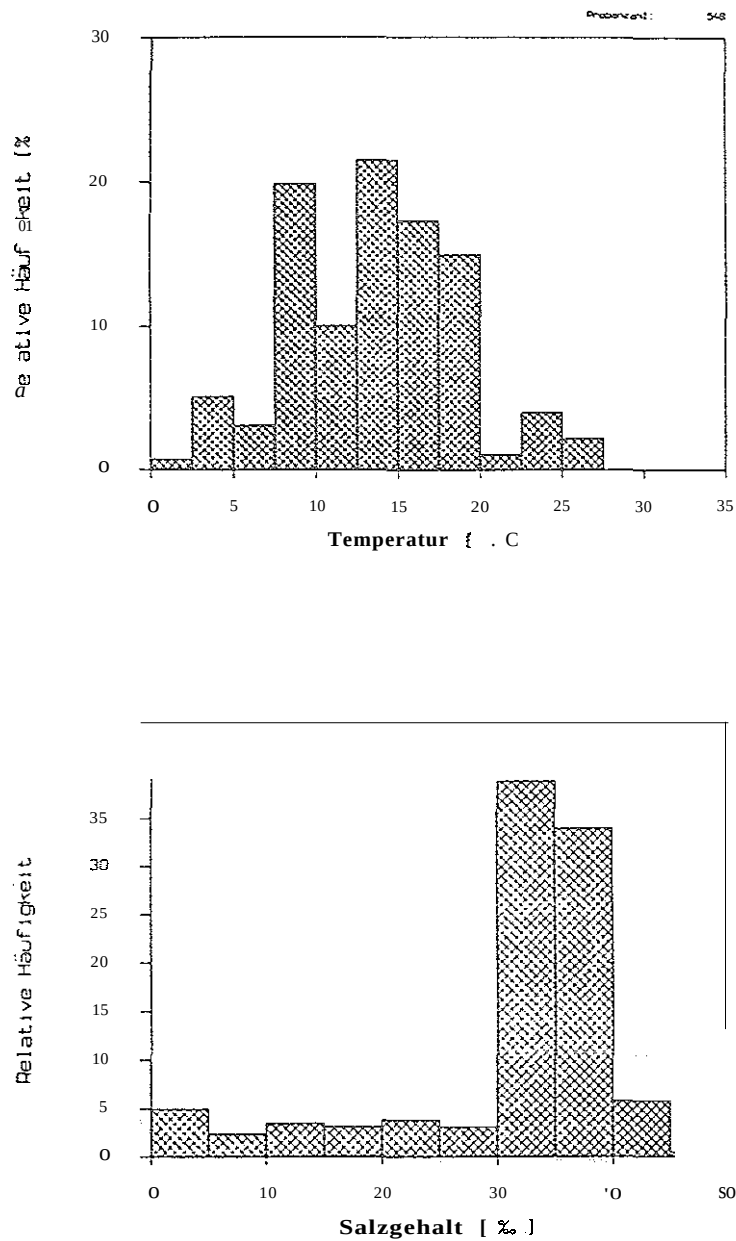


Abbildung 102. Verteilungen von Wassertemperatur und Salzgehalt

Verteilt man die vorhandenen Meßwerte auf die Salinitätsbereiche des Systems von Venedig (nach OERTLI, 1963), ergibt sich die in Abbildung 103 auf Seite 213 dargestellte prozentuale Verteilung.

Salzgehalt (Promille)	Proben (%)	Klassifikation der Salinitätsbereiche (System von Venedig nach OERTLI 1963)	
0.5	0	S ü ß w a s s e r	
3	3	β	(mixo-) oligohalin
5	2	α	
10	2	β	(mixo-) mesohalin
18	6	α	
30	7		(mixo-) polyhalin
40	73	e u h a l i n	
	6	h y p e r h a l i n	

Abbildung 103. Aufteilung der Proben auf Salinitätsbereiche

Sämtliche Salinitätsbereiche des Mixohalinikums sind bei den gemessenen Salzgehalten vertreten. Auf den mixohalinen Bereich verteilen sich 20 Prozent der Proben. Der euhaline Bereich enthält mit 73 Prozent der Proben die überwiegende Zahl der Proben. Auf den hyperhalinen Bereich entfallen sechs Prozent der Proben) während reine Süßwasserproben überhaupt nicht vorkommen.

3.2.2 TEMPERATUR UND SALINITÄT VON ETANGS UND GOLFRAND

Folgt man der weiter oben vorgeschlagenen Unterteilung in Golf- und Etangproben, so stellt sich die Frage, ob die übrigen im Gelände gewonnenen Daten für diese beiden unterschiedlichen Biotope unterschiedliche Verteilungen zeigen

Der Vergleich der Verteilungen der Wassertemperatur zum Entnahmezeitpunkt der Proben (siehe Abbildung 104 auf Seite 214) läßt erkennen, daß die Wassertemperatur in den vom Mittelmeerabgetrennten Etangs im Durchschnitt höher ist. Bei den in der Häufigkeitsverteilung auffallenden Golfproben mit Wassertemperaturen über 20°C handelt es sich um Julipproben, die bei einem weiterreichenden Vergleich mit den Etangproben, die sämtlich im März und September entnommen wurden, ausgeklammert werden müßten. Wie zu erwarten war, heizen sich die Etangs in den betrachteten Monaten März und September stärker auf als die Flachstwasserbereiche des mit dem Mittelmeer verbundenen Golf de Fos. Umgekehrte Verhältnisse sind im Winter zu erwarten. Das heißt, daß in den Etangs erheblich größere Schwankungen der Wassertemperaturen auftreten als im Golf de Fos.⁸⁰

⁸⁰ In Abbildung 104 auf Seite 214 stammen die beiden verglichenen Verteilungen mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als 0.005 Prozent aus zwei unterschiedlichen Grundgesamtheiten. In der Übersicht über das Ergebnis des Kolmogorov-Smirnov-Tests (oben rechts in Abbildung 104 auf Seite 214) werden bei der Prozentangabe für die Irrtumswahrscheinlichkeit nur zwei Nachkommastellen angegeben. Die zweite Nachkommastelle entsteht durch Auf- bzw. Abrunden des berechneten Wertes für die Irrtumswahrscheinlichkeit.

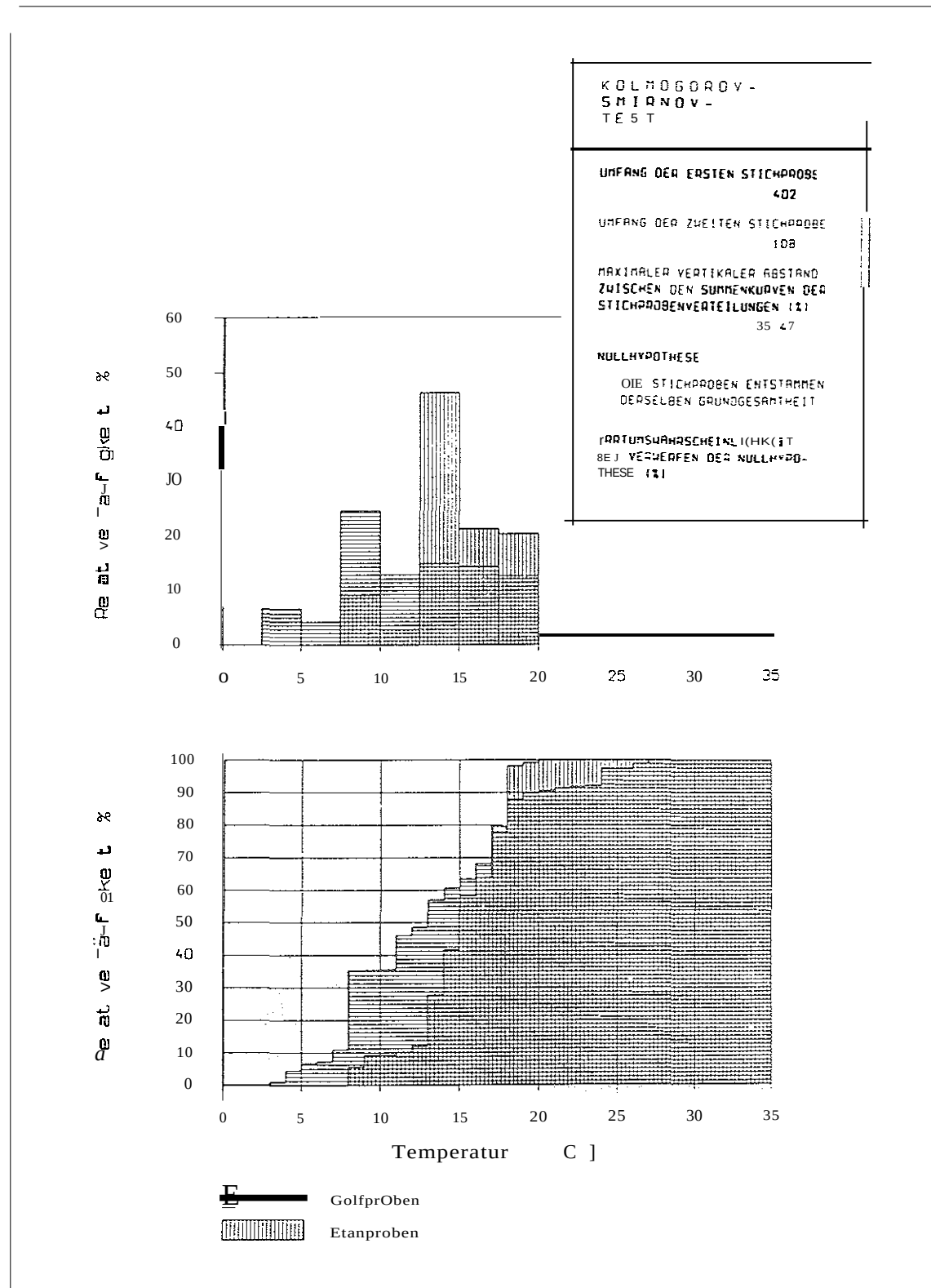


Abbildung 104. Vergleich der Summenkurven der Wassertemperatur

Gravierender zeigen sich die Unterschiede der beiden Environments beim Vergleich der Häufigkeitsverteilungen für die Salzgehalte zum Zeitpunkt **der Probenentnahme**. Die Proben aus dem Golf de Fos weisen zum überwiegenden Teil Salzgehalte des euhalinen Bereichs zwischen 30 und 40 Promille auf, während die Etangproben deutlich zwei bevorzugte Salzgehaltsbereiche zeigen: auf der einen Seite normale euhaline Salzgehalte wie bei den Golfproben und auf der anderen Seite Werte aus dem hypohalinen Bereich um 10 Promille.

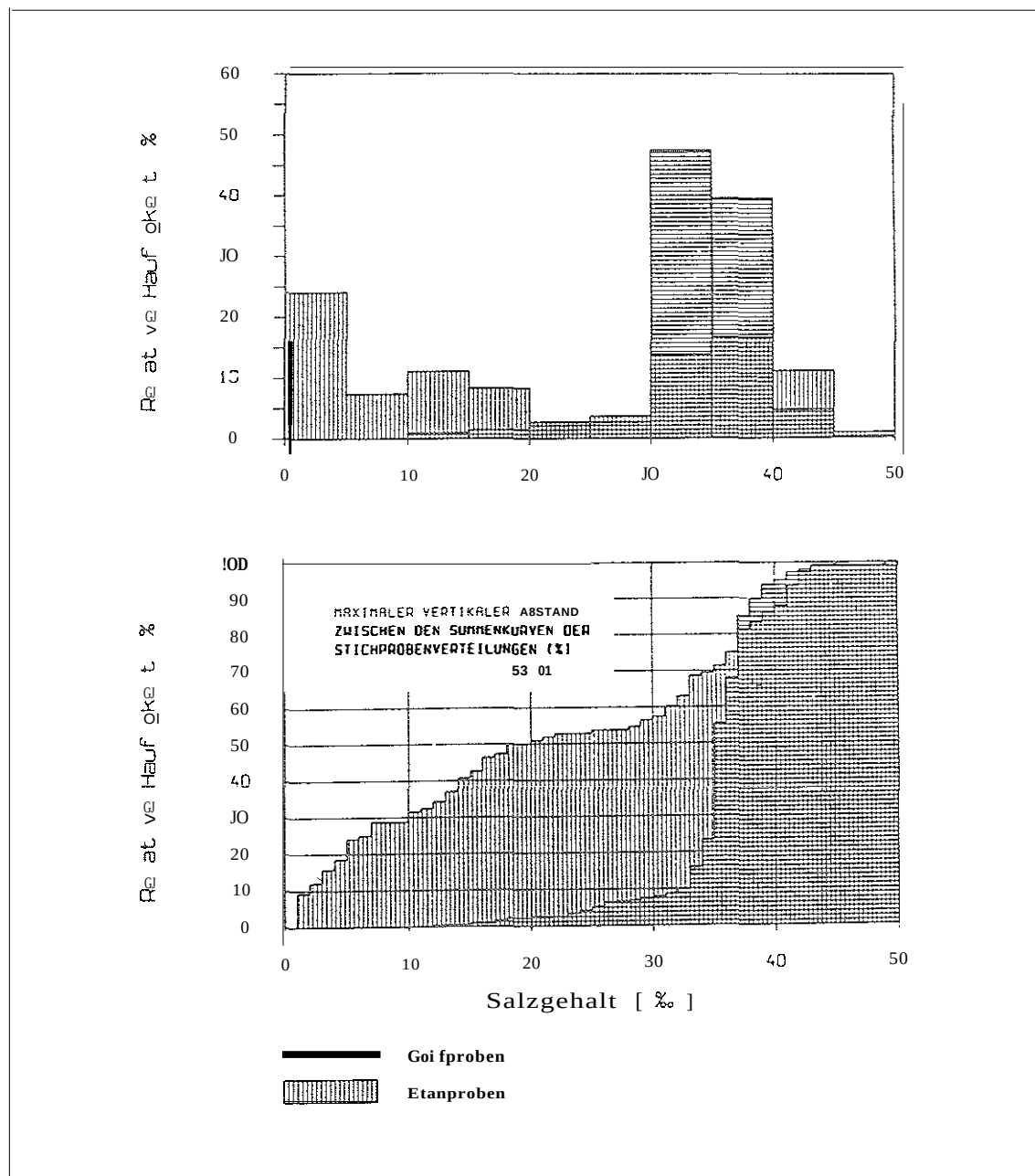


Abbildung 105. Vergleich der Verteilungen der Salzgehalte

3.2.3 TEMPERATUR UND SALINITÄT IN DEN GEBIETEN 1 BIS 13

Der Vergleich von Wassertemperatur und Salinität in den 13 Probenentnahmegebieten zeigt - auch innerhalb der Environments Golfrand und Etang - deutliche Unterschiede in den Probenentnahmegebieten. Um den Einfluß der **von Gebiet zu Gebiet verschiedenen Verteilungen von Entnahmemonat und Entnahmetiefe** (siehe "Entnahmemonat und Wassertiefe in den Gebieten 1 bis 13" auf Seite 203) auszuklammern, unterbleibt die Berechnung und der **Vergleich von Mittelwerten**. Es werden nur **Maxima und Minima von Wassertemperatur und Salinität betrachtet**.

Salinität: Stellt man einen detaillierten Vergleich der Salzgehalte für **einzelne Entnahmeorte in beiden Environments - Etangs und Golfrand - an**, so wird das Ergebnis des Vergleichs der beiden zusammengefaßten Häufigkeitsverteilungen für die beiden Environments (siehe Abbildung 105 auf Seite 215) bestätigt.

Betrachtet werden vier Entnahmeorte vom Golfrand und vier Entnahmeorte aus dem Ostetang.

Ort (Gebiet)	Jahr	Monat	Temperatur [°C]	Salzgehalt [Promille]
274 (13)	1972	September	14	36
	1974	März	18	33
	1976	September	20	35
275 (13)	1972	September	14	36
	1974	März	18	34
	1976	März	7	31
280 (13)	1972	September	14	36
	1974	März	17	34
	1976	März	7	33
	1976	September	18	36
	1978	Juli	24	34
100 (5)	1972	September	18	41
	1974	März	19	33
	1976	März	5	34
	1976	September	18	45

Abbildung 106. Tabelle mit Beispielen für Salzgehalte im Golf de Fos

Während die drei im Entnahmegebiet 13 liegenden Probenentnahmeorte (274, 275 und 280) nur geringe Schwankungen für den einzelnen Entnahmeort aufweisen (3, 5 bzw. 3 Promille), zeigen die Proben von Probenentnahmeort 100 in Gebiet 5 - ebenfalls Golfproben - bereits eine Schwankung von

12 Promille. D. h. auch im Golf de Fos ist mit teilweise erheblichen Salzgehaltsschwankungen zu rechnen.

Erheblich größere Schwankungen der Salinität lassen sich jedoch bei den vier exemplarischen Proben aus dem Ostetang (Gebiet 6) feststellen. Neben der dem extremen Entnahmeort 100 aus dem Golf de Fos vergleichbaren Probe 171 (Einzelschwankung" = 13 Promille) findet man drei Probenentnahmeorte (145, 150 und 154) mit erheblich größeren Einzelschwankungen (29, 24 bzw. 25 Promille).

Ort (Gebiet)	Jahr	Monat	Temperatur [°C]	Salzgehalt [Promille]
145 (6)	1972	September	19	39
	1974	März	14	10
	1976	März	9	13
	1976	September	18	37
150 (6)	1972	September	18	38
	1974	März	15	14
	1976	März	12	15
154 (6)	1972	September	17	37
	1974	März	15	12
	1976	März	8	16
171 (6)	1972	September	17	31
	1974	März	14	22
	1976	März	8	18

Abbildung 107. Tabelle mit Beispielen für Salzgehalte in den Etangs

Vergleicht man die Probenentnahmegebiete, so kann zur Klassifizierung die **Darstellung der minimalen und maximalen im Gebiet gemessenen Salzgehalte**, der größten Einzelschwankung und des Unterschieds zwischen dem kleinsten und größten gemessenen Salzgehalt nützlich sein. Abbildung 108 auf Seite 218 gibt einen Überblick über die Verhältnisse im Golf de Fos.

⁸¹ **liEinzelschwankung"** ist hier definiert als Unterschied zwischen dem größten und dem kleinsten gemessenen Salzgehalt an einem Probenentnahmeort.

Gebiet	Niedrigster Salz- gehalt [Promille]	Höchster Salz- gehalt [Promille]	Größte Einzel- schwankung [Promille]	Gesamt- schwankung [Promille]
1	12	43	26	31
2	25	40	14	15
4	24	41	14	17
5	18	46	27	28
11	20	39	18	19
13	31	39	8	8
Golfrand (gesamt)	12	46	27	34

Abbildung 108. Tabelle der Salzgehaltsschwankungen im Golf de Fos

Die Werte für den niedrigsten gemessenen Salzgehalt schwanken am Golfrand zwischen 12 Promille in Gebiet 1 und 31 Promille im am weitesten von der Rhone entfernten Gebiet 13. Die höchsten gemessenen Werte liegen zwischen 46 Promille in Gebiet 5 und 39 Promille in Gebiet 13.

Die größte Einzelschwankung wird mit 27 Promille in Gebiet 5 angetroffen (gefolgt von Gebiet 1 mit 26 Promille), die kleinste in Gebiet 13 mit acht Promille.

Während die Gesamtschwankung mit 31 Promille in Gebiet 1 und mit 28 **Promille in Gebiet 5 extrem groß ausfällt, beträgt sie im am weitesten von der Rhone entfernten Gebiet 13 lediglich acht Promille.** In den Gebieten 2, 4 und 11 sind die Gesamtschwankungsbeträge für den Salzgehalt mit 15, 17 und 19 Promille relativ moderat.

Gebiet	Niedrigster Salz-gehalt [Promille}	Höchster Salz-gehalt [Promille}	Größte Einzel-schwankung [Promille]	Gesamt-schwankung [Promille}
6	1	39	32	38
7	3	49	37	46
8	1	43	41	42
9	1	7	6	6
10	1	5	4	4
Etangs (gesamt)	1	49	41	48

Abbildung 109. Tabelle der Salzgehaltsschwankungen in den Etangs

Im Gegensatz zu den Entnahmegebieten im Golf de Fos werden in allen Etangs **Salzgehalte unter fünf Promille gemessen, die auf eine zeitweise Aussüßung der vom Mittelmeer abgetrennten und stark von der Rhone beeinflussten Etangs schließen lassen.** Mit Ausnahme der Gebiete 9 und 10, die jedoch wegen der geringen Zahl der entnommenen Proben (6 bzw. 9 Proben) keine belastbaren Aussagen erlauben, finden sich in den Etangs Werte für die maximalen Salzgehalte, die zum Teil noch über denen aus dem Golf de Fos liegen.^{s2}

Mit Ausnahme der Gebiete 9 und 10 (Brückchenetang und Westetang) zeigen die Etangs Werte für die größte Einzelschwankung, die deutlich über denen der Entnahmegebiete im Golf de Fos liegen.

Betrachtet man die Golfentnahmeorte als ein Entnahmegebiet und die **Etangentnahmeorte als ein anderes, so ergeben sich die in den Summenzeilen von Abbildung 108 auf Seite 218 und Abbildung 109 wiedergegebenen Werte.** Während beim höchsten Salzgehalt kein gravierender Unterschied feststellbar ist, fallen die Unterschiede zwischen Golf und Etangs für die drei anderen Werte (niedrigster Salzgehalt, größte Einzelschwankung und Gesamtschwankung) mit 12, 27 und 34 Promille gegen 1, 41 und 48 Promille sehr deutlich aus.

Bezogen auf die Schwankungen im Salzgehalt handelt es sich bei den Etangs offensichtlich um ein Extrembiotop, das von den dort lebenden Organismen eine hohe Flexibilität verlangt.

^{s2} Der im Schilfetang (Gebiet 7) gemessene Wert von 49 Promille stellt den höchsten überhaupt gemessenen Wert dar.

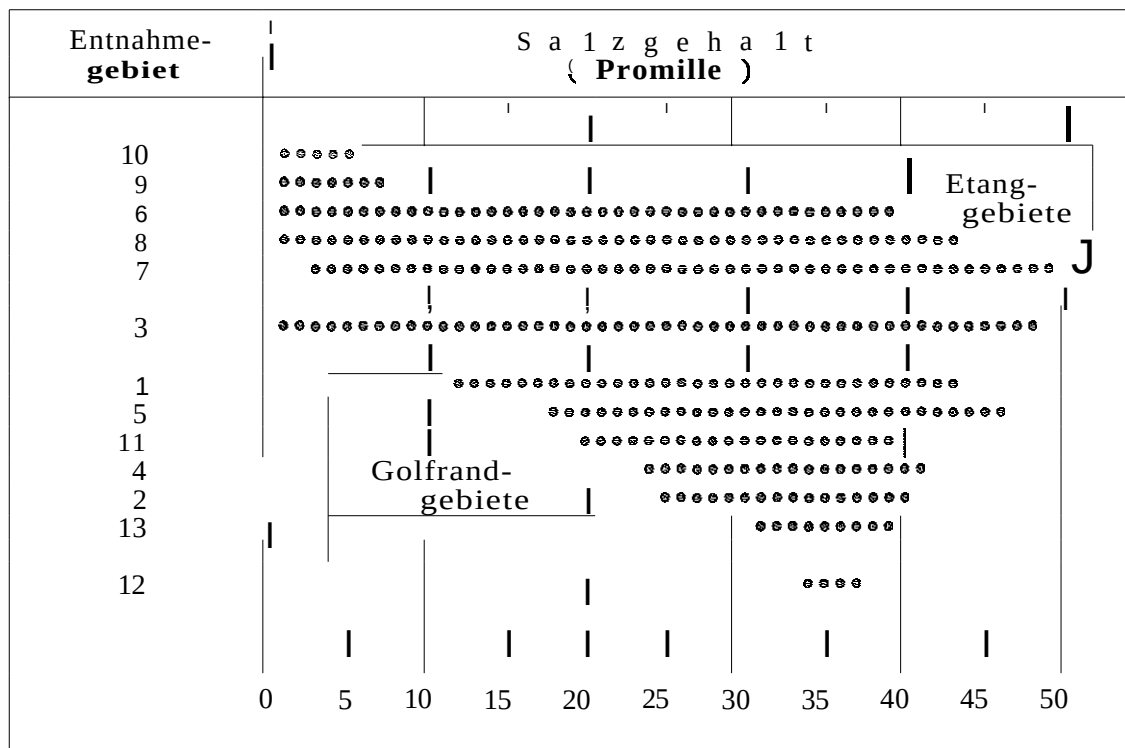


Abbildung 110. Salinitätsbereiche der Untersuchungsgebiete

In Abbildung 110 werden zum Abschluß die Bandbreiten für die in den einzelnen Untersuchungsgebieten festgestellten Salzgehalte graphisch dargestellt.

Während in den Golfrandgebieten und in Gebiet 12 Salzgehalte unter **10 Promille nicht gemessen wurden, treten in allen Etangs und auch in Gebiet 3** Salzgehalte von weniger als 5 Promille auf.

Ähnlich extrem wie in den Etanggebieten 6, 7 und 8 sind die Salzgehaltsschwankungen in Gebiet 3. Gebiet 3 läßt sich, was die **Salzgehalte angeht, den Etangs zuordnen.**

Die Golfrandgebiete zeigen ebenfalls eine - wenn auch nicht mit den Etangs vergleichbare - große Bandbreite bei den gemessenen Salzgehalten. Gebiet 13, mit dem größten Abstand zur Rhone, zeigt die kleinsten Schwankungen.

Die geringe Schwankungsbreite bei den Tiefwasserproben aus dem Golf de Fos (Gebiet 12) dürfte zwar tendenziell den dort zu erwartenden ausgeglicheneren Bedingungen entsprechen, ist jedoch wegen der einmaligen Probenahme - alle Proben wurden zur gleichen Zeit entnommen; jahreszeitliche Variationen wurden nicht erfaßt - nicht als belastbares Untersuchungsergebnisanzusehen.

3.2.4 TEMPERATUR, SALINITÄT, JAHRESZEIT UND WASSERTIEFE

Will man die Abhängigkeit der Wassertemperatur und der Salinität vom **Environment näher** untersuchen, **bietet sich als eine Vorgehensweise die Aufgliederung** des Probenmaterials in mehrere voneinander abgrenzbare Untergruppen (siehe Abschnitt "Aufgliederung in Probengruppen" auf Seite 207) und die Berechnung von Durchschnittswerten für die jeweiligen Gruppen von Proben an.

Vor dem Vergleich der durchschnittlichen **Wassertemperaturen** in verschiedenen Probengruppen sollen anhand der bei KRUIT (1955) aufgeführten **Angaben zur Wassertemperatur im Etang de Fournelet auf der einen und im Mittelmeer bei Marseille auf der anderen Seite die zu erwartenden Unterschiede** zwischen abgetrenntem Etang und offenem Mittelmeer im Verlauf des Jahres dargestellt werden.

Der bei KRUIT (1955, Seite 364) dargestellte Temperaturverlauf beruht auf Messungen, die SCHACHTER (1950) von Oktober 1943 bis März 1944 im **Etang de Fournelet durchgeführt hat. Angegeben sind die monatlichen Minimal- und Maximaltemperaturen.**

Bei den Wassertemperaturen aus dem Mittelmeer handelt es sich um monatliche Mittelwerte des Oberflächenwassers des Mittelmeers bei Marseille, die ROUCH (1941) ermittelt hat.

In Abbildung 111 auf Seite 222 wird der Temperaturverlauf im Etang de Fournelet mit dem im offenen Mittelmeer verglichen.

Während die im Etang de Fournelet gemessenen Temperaturen im Winter sämtlich deutlich unter den Mittelwerten bei Marseille liegen, nähern sich die Minimaltemperaturen in den Etangs im April und im Mai dem Durchschnittswert für das offene Mittelmeer. Im Oktober sind Temperaturminimum im Etang und Durchschnittswert im Mittelmeer gleich. Auch wenn für die Etangs Meßwerte für die Monate Juni, Juli, August und September nicht vorliegen, erlaubt der Vergleich der abgebildeten Werte die Aussage, daß, bedingt durch das Volumen und die Tiefe des Wasserkörpers Mittelmeer, dort die Temperaturen im Verlauf des Jahres ausgeglichener ausfallen als im Etang de Fournelet, der nur eine geringe Speicherkapazität für die aufgenommene Wärme besitzt.

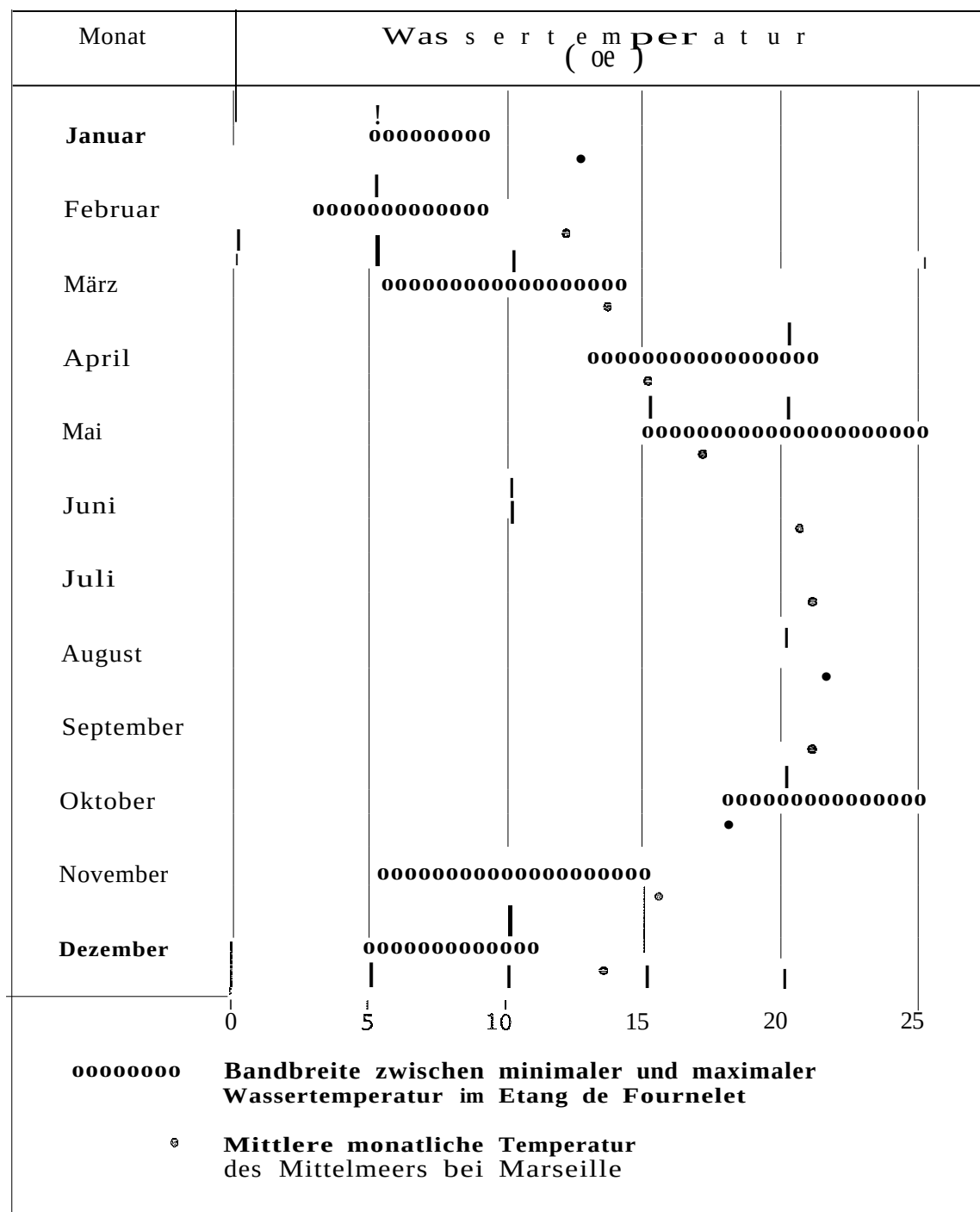


Abbildung 111. Wassertemperaturen für Etangs und Mittelmeer nach KRUIT 1955

Den KRUITschen Angaben vergleichbare Unterschiede der Wassertemperaturen in Etangs und Mittelmeer in Abhängigkeit von der Jahreszeit sind beim untersuchten Probenmaterial aus dem Rhonedelta zu erwarten. Die Verteilung der durchschnittlichen Wassertemperaturen auf die unterschiedlichen Stichprobengruppen ist in Abbildung 112 auf Seite 223 dargestellt.

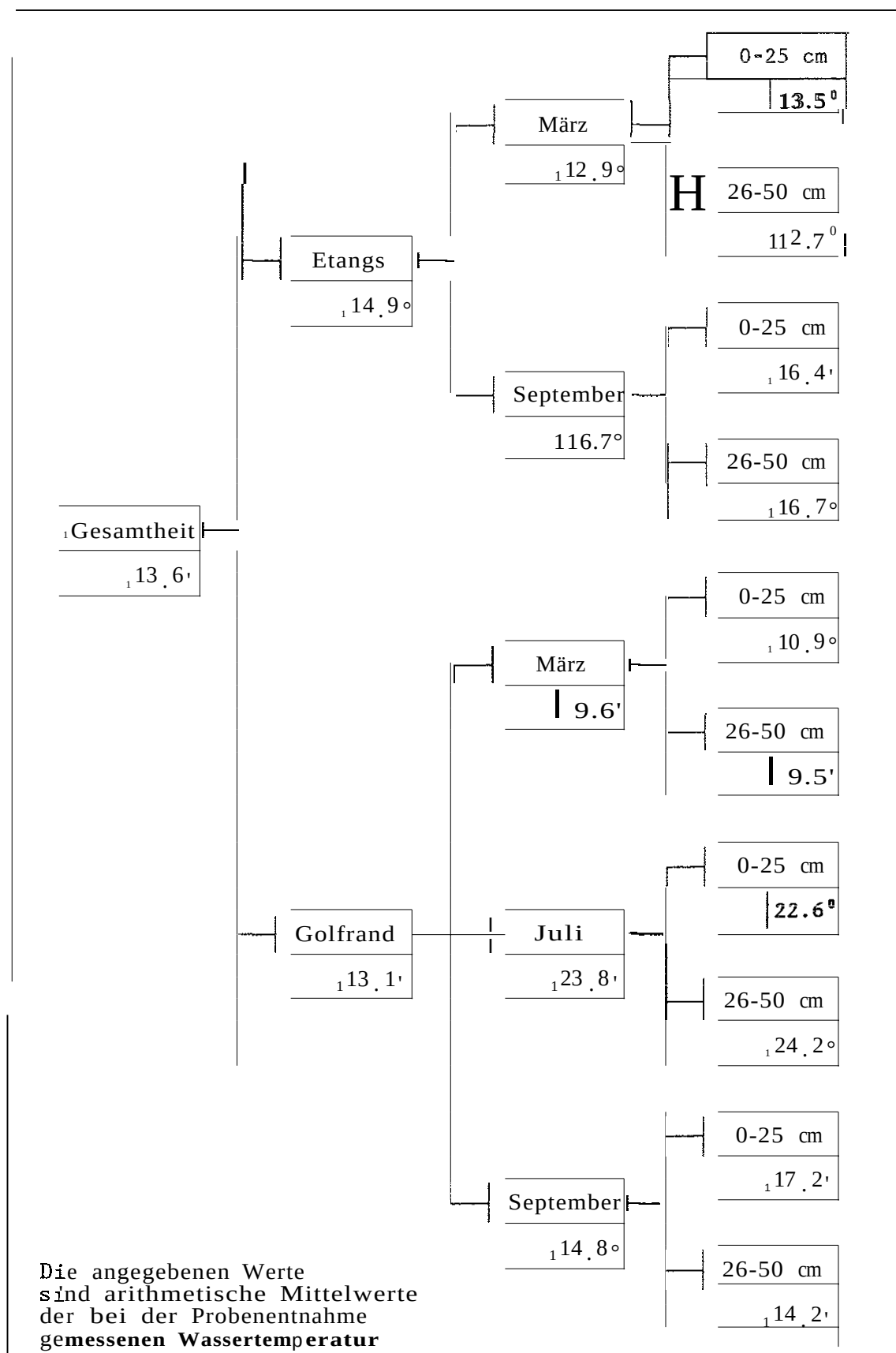


Abbildung 112. Durchschnittliche Wassertemperaturen

Die Durchschnittstemperatur für die Gesamtheit der Proben liegt bei 13.6°e. In den Etangs liegt die durchschnittliche Wassertemperatur mit 14.9°C höher als am Golfrand (13.1°C).

Vergleicht man die Durchschnittstemperaturen der Entnahmemonate in den Etangs (12.9°e im März und 16.7°e im September) und am Golfrand (9.6°e im März, 23.5°e im Juli und 14.5°e im September), fallen neben dem sowohl am Golfrand als auch in den Etangs feststellbaren Unterschied von vier bis fünf Grad Celsius zwischen Märztemperatur und Septembertemperatur die im Schnitt höheren Wassertemperaturen in den Etangs auf.

Hier schlägt sich der in den Etangs fehlende ausgleichende Einfluß der Verbindung mit dem Mittelmeer nieder. Die in größere Tiefen reichenden Wassermassen des Mittelmeers entnehmen dem Oberflächenwasser am Golfrand während der Sommermonate kontinuierlich Wärme. In den Wintermonaten ist mit einem Wärmeaustausch in umgekehrter Richtung zu rechnen.

In den Etangs fehlt dagegen der ausgleichende Einfluß eines umfangreichen Wasserkörpers; die Abhängigkeit der Wassertemperatur von den Jahreszeiten ist ausgeprägter.

Die stärkere Erwärmung der Etangs dokumentiert sich in den höheren Temperaturen im Bereich von 25 bis 50 cm Wassertiefe, wie die ganz rechts in Abbildung 112 auf Seite 223 dargestellten Durchschnittstemperaturen für Entnahmeorte mit unterschiedlichen Wassertiefen zeigen. In diesem Wassertiefenbereich befindet sich die Mehrzahl der Proben. Die monatlichen Durchschnittstemperaturen im flachen Wasser bis 25 cm Tiefe zeigen - zumindest am Golfrand - relativ große Abweichungen von den Temperaturen im tieferen Wasser zwischen 26 und 50 cm. Die Temperaturen im extrem flachen Wasser (zwischen 0 und 25 cm) unterliegen in viel stärkerem Maße den witterungsbedingten Schwankungen der Lufttemperatur als die ausgeglicheneren Temperaturen im etwas tieferen Wasser^{s3}. Um im Flachwasser zu belastbaren Resultaten zu kommen, sind längerfristige, die witterungsbedingten Temperaturänderungen des Wassers ausgleichende Meßreihen erforderlich. Punktuell vorgenommene Messungen, wie die vorliegenden, geben nur Hinweise auf mögliche Zusammenhänge.

Eine Möglichkeit, die Salinität in den gebildeten Gruppen zu beschreiben, besteht in der Angabe von Mittelwerten. Dieses Verfahren würde jedoch der Tatsache nicht gerecht, daß sowohl sehr große als auch sehr kleine Salzgehalte ungünstige Auswirkungen auf die Lebensbedingungen der in späteren Kapiteln behandelte Foraminiferenfauna haben. Als Alternative zur Berechnung der jeweiligen Mittelwerte bietet sich die Ermittlung des Anteils der Proben mit optimalen Bedingungen an der jeweiligen Probengruppe an. Aus diesem Grunde sind in Abbildung 113 auf Seite 226 die An-

Betrachtet man zum Beispiel den bei KRUG (1963, Seite 164) in Tafel 3 abgebildeten Temperaturgang für Oberflächen- und Bodentemperatur des Meerwassers bei Feuerschiff Fehmarnbelt für den Zeitraum von Februar 1960 bis März 1961, stellt man starke Schwankungen der Oberflächentemperatur, denen ein mehr oder weniger ausgeglichener Temperaturgang in größerer Tiefe gegenübersteht, fest. Wenn auch wegen der verhältnismäßig geringen Tiefenunterschiede und der von den KRUGschen Untersuchungen abweichenden Meßmethode und Fragestellung eine direkte Übertragung der in der deutschen Ostsee angetroffenen Bedingungen auf das untersuchte Gebiet im Rhonedelta nicht in Frage kommt, erscheint dennoch die Aussage berechtigt, daß mit zunehmender Wassertiefe die kurzfristige Beeinflussung der Wassertemperatur durch das Wetter abnimmt und der Temperaturgang ausgeglichener wird.

teile der Proben, bei deren Entnahme euhaline Bedingungen festgestellt worden sind^{§ 4}, an der jeweiligen Probengruppe angegeben.

Am Golfrand ergibt sich für die Salinität ein relativ einheitliches Bild: Bei der Entnahme von 87 Prozent der Golfrandproben wurden euhaline Bedingungen festgestellt. Jahreszeitliche Schwankungen lassen sich mit Hilfe der vorgenommenen Aufteilung des Probenmaterials nicht feststellen: Im März werden bei 88, im Juli bei 85 und im September bei 87 Prozent der Proben vom Golfrand euhaline Bedingungen angetroffen.

Anders stellt sich die Situation in den Etangs dar: Hier liegt nur bei 31 Prozent der Proben der Salzgehalt im optimalen Bereich zwischen 30 und 40 Promille. Die Unterschiede der Salinität im Verlauf des Jahres sind **ausgeprägt; im März wird bei keiner Probennahme ein Salzgehalt zwischen 30 und 40 Promille festgestellt**, während immerhin 60 Prozent der Septemberproben optimale Bedingungen aufweisen.

Die Aufgliederung des Probenmaterials zeigt deutlich die Unterschiede der Lebensbedingungen in den beiden Environments: Überwiegend optimale konstante Salzgehalte am Golfrand stehen starken jahreszeitlichen Schwankungen in der Salinität und überwiegend nicht optimalen Bedingungen in den Etangs gegenüber.

Unterscheidet man zusätzlich nach der Wassertiefe die sehr flachen Strandproben (mit höchstens 25 cm Wasserbedeckung) und die Proben aus dem etwas tieferen Wasser (26 bis 50 cm Wasserbedeckung), erkennt man in beiden Environments eine Häufung der optimalen Bedingungen im tieferen Wasser, **wohingegen im sehr flachen Wasser Abweichungen von den optimalen Bedingungen in größerer Zahl auftreten**. Zieht man die Dichteunterschiede **des Wassers in Abhängigkeit von der Salinität in Betracht, so kann man sowohl bei einem Zufluß von Süßwasser (in Form von Regen zum Beispiel) als auch bei starker Verdunstung und Nachfließen von euhalinem Wasser' aus dem Mittelmeer die größten Abweichungen von normalen marinen Bedingungen in den Flachstwasserbereichen erwarten. Bei Süßwasserzufuhr ist in diesen Bereichen eine Aussüßung und bei starker Verdunstung eine Zunahme des Salzgehalts zu erwarten**.

^{§ 4} Nach OERTLI 1963 (siehe Abbildung 103 auf Seite 213) werden alle Proben mit einem Salzgehalt von mehr als 30 Promille und höchstens 40 Promille in dieser Gruppe von Proben mit euhalinen Bedingungen zusammengefaßt. Proben an der Untergrenze (genau 30 Promille) werden dem Bereich "mixohalin" zugeschlagen. Proben an der Obergrenze werden in den Bereich "euhalinll einbezogen.

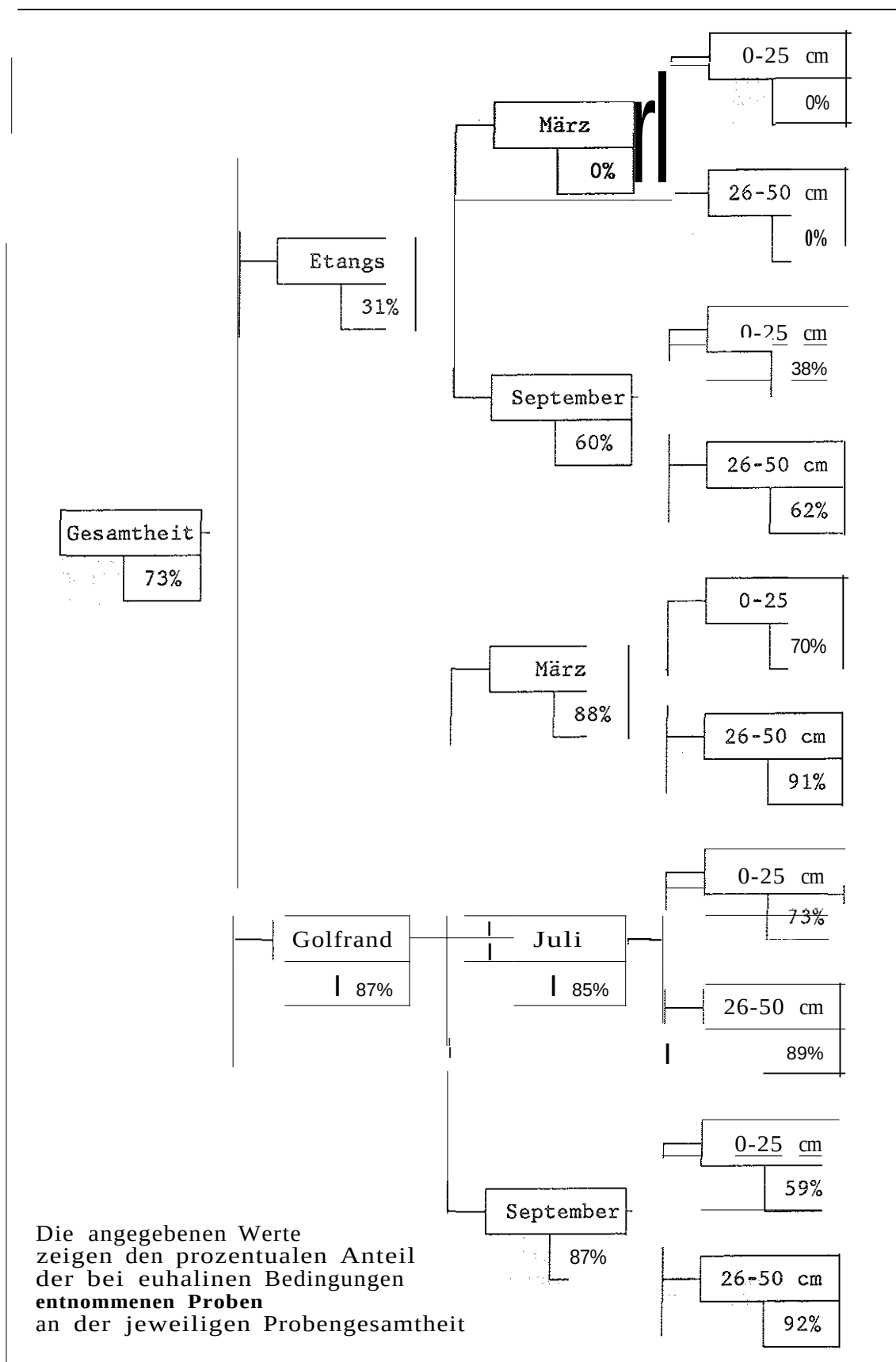


Abbildung 113. Euhaline Proben in verschiedenen Probengruppen

In Abbildung 114 auf Seite 227 werden die Ergebnisse eines Vierfelder-Tests auf Homogenität der Verteilung der Proben mit euhalinen Bedingungen auf die Monate März und September in den Etangs dargestellt. Die Nullhypothese bei diesem Vierfeldertest heißt: Das vorliegende Probenmaterial in den verglichenen Gruppen ist bezogen auf die Anzahl der Proben mit und ohne euhalinen Bedingungen homogen; statistisch nachweisbare Unterschiede liegen nicht vor.

	Proben ohne euhaline Bedingungen	Proben mit euhalinen Bedingungen	Summe
Märzproben (Erwartungsw.)	53 (37)	0 (16)	53
Septemberproben (Erwartungsw.)	22 (38)	33 (17)	55
Summe	75	33	108

$$\chi^2 = 45.79 > 10.83 = \chi^2 (\alpha = 0.001)$$

Abbildung 114. Abhängigkeit der Salinität vom Entnahmemonat in den Etangs

Für keine der 53 Märzproben gelten euhaline Bedingungen. Bei einer homogenen Verteilung würden bei 16 Proben euhaline Bedingungen festgestellt werden.

Bei den Septemberproben sind die Salzgehalte in 33 von 55 Fällen optimal **oder euhalin**. Bei einer homogenen Verteilung hätten sich nur 17 Proben im optimalen Bereich befunden.

Der mit 45.8 hoch ausfallende Wert für χ^2 erlaubt die Zurückweisung der Nullhypothese, daß das Probenmaterial bezüglich Salinität und Entnahmemonat homogen zusammengesetzt ist, mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit kleiner 0.001 .

Bei Durchführung von X'-Tests für alle Kombinationen von Probengruppen der letzten Spalte von Abbildung 113 auf Seite 226 ergibt sich die in Abbildung 115 auf Seite 228 dargestellte Übersichtstabelle der Testergebnisse:

		E t a n g s				G o l f r a n d					
		März		September		März		Juli		September	
Tiefe (ern)	→ ↓	0 25	26 50	0 25	26 50	0 25	26 50	0 25	26 50	0 25	26 50
Etangs											
M.	0-25			* ⁴	• ¹	•	•	•	•	•	•
	26-50			•	• ⁵	•	• ²	•	•	•	•
S.	0-25	*	•			•		•			•
	26-50	•	•			•		0			• ³
Golfrand											
M.	0-25	•	•				* ⁶				*
	26-50	•	•	•	•	*				•	
J.	0-25	•	•								0
	26-50	•	•	* ⁷	0					* ⁷	
S.	0-25	•	•			•		*			• ⁷
	26-50	•	•	•	•	*		0		•	
Irrtumswahrscheinlichkeit bei Ablehnung der Nullhypothese : • für $\alpha < 0.05$ * für $\alpha < 0.01$ • für $\alpha < 0.001$											

Abbildung 115. Euhaline Proben - Tests auf Homogenität

Die Ablehnung der Nullhypothese auf Homogenität in Bezug auf die Salinität erfolgt in Abhängigkeit vom beim Vierfeldertest berechneten χ^2 auf dem 0.05-Niveau (χ^2 kleiner 3.841), auf dem 0.01-Niveau (χ^2 kleiner 6.635) oder auf dem 0.001-Niveau (χ^2 kleiner 10.83). Wird die Nullhypothese auf dem 0.001-Niveau (Irrtumswahrscheinlichkeit bei Verwerfen der Nullhypothese kleiner 0.001) abgelehnt, wird in die Tabelle ein Punkt eingetragen. Für eine Ablehnung auf dem 0.01-Niveau wird an der entsprechenden Stelle ein Stern und für eine Ablehnung auf dem 0.05-Niveau (hier liegt die Irrtumswahrscheinlichkeit bei Verwerfen der Homogenitätshypothese schon bei fünf Prozent) ein offenes Quadrat vermerkt.

Für Probengruppen aus dem gleichen Entnahmemonat und dem gleichen Tiefenbereich lassen sich die Unterschiede zwischen Golfrand und Etangs statistisch untermauern: Unterschiede im Flachwasser für den Entnahmemonat März (•¹), im tieferen Wasser für den Entnahmemonat März (•²) und im tieferen Wasser für den Entnahmemonat September (•³) werden vom χ^2 -Test bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit unter 0.001 bestätigt.

Innerhalb der Etangs werden für die beiden unterschiedenen Tiefenbereiche Unterschiede des Salzgehalts zwischen den Entnahmemonaten März und September **bestätigt** (siehe *⁴ und *⁵).

Am Golfrand werden in Abhängigkeit von der Wassertiefe Unterschiede der Salinität in den Entnahmemonaten März und September registriert (siehe *⁶ und *⁷).

3.2.5 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 3.2

Die Ergebnisse von Unterkapitel 3.2 lassen sich unter folgenden Stichpunkten zusammenfassen:

- **Schwankungsbreite von Wassertemperatur und Salinität**

Die Schwankungsbreite der gemessenen Werte von Wassertemperatur und Salinität ist erheblich. Sämtliche Salinitätsbereiche vom Mixohalinikum bis zum Hyperhalinikum treten auf.

- **Unterschiede zwischen Golfrand und Etangs**

Die Schwankungen von Wassertemperatur und Salinität sind in den Etangs größer als am Golfrand. Extrem niedrige Salinitäten unterhalb von 10 Promille werden in den Etangs, nicht aber am Golfrand festgestellt. Die Salzgehalte weisen die Etangs als den für die Entwicklung mariner Gemeinschaften ungünstigeren Lebensraum aus.

- **Unterschiede in Abhängigkeit von Jahreszeit und Wassertiefe**

In den Etangs lassen sich bei gleicher Wassertiefe jahreszeitliche Schwankungen der Salinität statistisch untermauern. Während im Frühjahr euhaline Bedingungen, die für eine optimale Entwicklung eines marinen Ökosystems erforderlich sind, an keiner Stelle festgestellt werden, zeigen die Messungen der Salzgehalte im September bei 60 Prozent der Proben optimale Voraussetzungen für marine Gemeinschaften an.

Am Golfrand werden Unterschiede in der Salinität in Abhängigkeit von der Wassertiefe für die Monate März und September nachgewiesen.

Die Salzgehalte weichen im flachen Wasser bis 25 cm häufiger von den optimalen Werten ab als im tieferen Wasser ab 26 cm.

3.3 ERGEBNISSE DER SIEBANALYSE

Da **„die Textur des Sediments in erster Linie ... von der Kornzusammensetzung“ abhängig ist und da die „Existenz bentischer Populationen“ zum großen Teil von der Qualität des Bodens beeinflußt** wird (GALL, 1983, Seite 23), bildet die Analyse der Granulometrie des im Rhonedelta entnommenen Probenmaterials einen wichtigen Teil der vorliegenden Arbeit.

Aus der Granulometrie lassen sich Schlüsse ziehen auf Strömungsbedingungen, **Sedimentation, Erosion und Transport im betrachteten Gebiet** und das zur Verfügung stehende Nahrungsangebot für die Detritusnahrungskette, denn die **„Korngrößenverteilung im Substrat beeinflußt die Verteilung dieser grabenden Organismen. Der Gehalt an organischer Substanz ist in den tonigen Sedimenten größer, und dies begünstigt die Ansiedlung von Sedimentfressern. Sande bilden ein Substrat, das locker bleibt und in dem das Wasser weiter zirkulieren kann. Die Ansiedlung ist hier geringer.“** (GALL, 1983, Seite 24).

Die Zufuhr von organischem Detritus ist eine der Voraussetzungen für das Leben am Meeresboden. Bei mangelnder Zufuhr ist die Entwicklung des Benthos spärlich. Neben dieser Begrenzung des Lebensraums durch ein Zuwenig an organischem Material existiert eine andere Begrenzung für die Entwicklung des Benthos: ein Zuviel an organischem Detritus. „Voraussetzung für die Photosynthese ist klares Wasser. Dies gilt auch für den Lebensraum der Suspensionsfresser. Mit Detritus zu stark belastetes Wasser kann die Apparate zur Nahrungsaufnahme verstopfen und damit zum Tod der Tiere führen.“ (GALL, 1983, Seite 27).

Die durch Wellen und Strömungen bewirkte Durchbewegung des Wassers ist außerdem „verantwortlich für die Verbreitung des Planktons und der Larven. Wasserbewegung ist auch indirekt die Voraussetzung für die Ansiedlung benthonischer Organismen, da dadurch der Sauerstoffgehalt ergänzt wird und die sich im Wasser in Suspension befindlichen Nahrungspartikel herangebracht werden.“ (GALL, 1983, Seite 27).

Die Berechnung und Darstellung von Granulometrie und sedimentologischen **Charakteristika des entnommenen Probenmaterials, die Hinweise auf das Ablagerungs- und Transportmilieu im Bereich des Entnahmeortes erlauben, sind also eine für die Beschreibung des Lebensraums nützliche Information. Jedoch setzen die sedimentologischen Untersuchungen voraus, daß es sich beim untersuchten Material um antransportiertes und nicht an Ort und Stelle gebildetes Material handelt. Die am Entnahmeort gebildeten Partikel, zum Beispiel Foraminiferenschalen, müßten vor einer eingehenden sedimentologischen Untersuchung entfernt werden; die kalkschaligen Foraminiferen könnten zum Beispiel weggelöst werden. Dies ist jedoch nicht sinnvoll, da auf diese Weise einerseits ein Teil des eigentlichen Untersuchungsobjekts, die kalkschaligen Foraminiferen, zerstört würde“ und da andererseits ein Teil des Schalenmaterials antransportiert sein dürfte, also in die sedimentologische Betrachtung mit einbezogen werden müßte**^{S6}.

- §. Eine Aufteilung des Probenmaterials war wegen der begrenzten Probengröße nicht sinnvoll.
In diesem Fall müßte jedoch wegen des im Vergleich zum anorganischen Sediment unterschiedlichen Absink- und Transportverhaltens der Foraminiferenschalen (siehe zum Beispiel HAAKE, 1962, Seite 58ff. oder Unterkapitel 2.5 "Überlegungen zur Umlagerung von Foraminiferen" auf Seite 141) eine unterschiedliche Behandlung der verschiedenen Sedimentbestandteile stattfinden, also wiederum eine Aufteilung des

Ein weiteres Problem würden die nach der Entfernung des Kalkanteils in der Probe verbleibenden agglutinierenden Foraminiferen darstellen.

Durch die Bildung, Sedimentation, Umlagerung und Zerstörung von autochthonem und allochthonem Pflanzenmaterial wird die sedimentologische Analyse zusätzlich erschwert. Diese organischen Komponenten sind angereichert im Feinmaterial (kleiner 0.1 mm) zu erwarten. Hier sind jahreszeitliche Unterschiede der Produktion⁷ und Schwankungen in der Umlagerungsintensität in Abhängigkeit von den je nach Jahreszeit unterschiedlichen Witterungsbedingungen (zum Beispiel durch die Dünung) Zu erwarten.

Aus diesen Gründen und wegen des erforderlichen - erheblich größeren - Laborarbeitsaufwands^{s8} wurde auf eine detaillierte Erörterung sedimentologischer Charakteristika verzichtet. Es wurden lediglich für sechs Korngrößenklassen, die sich im Bereich der Größenordnung der Foraminiferen befinden, die Sedimentanteile ermittelt, um grobe Anhaltspunkte für den Einfluß des Sediments auf die Entwicklungsmöglichkeiten der Lebewelt im betrachteten Biotop zu erhalten.

Der erste Abschnitt des Unterkapitels (3.3.1) erklärt die für die Sieb-analyse relevanten Variablennamen und Berechnungsformeln.

Der zweite Abschnitt (3.3.2) gibt einen Überblick über die Anteile der Siebfraktionen an der Zusammensetzung des Sediments anhand der Verteilungen für das gesamte Probenmaterial. Die Unterschiede der granulometrischen Zusammensetzung des Sediments in Abhängigkeit von der Wassertiefe werden aufgezeigt.

Im dritten Abschnitt (3.3.3) werden Golfrand- und Etangproben verglichen. Wie bei der Betrachtung des gesamten Probenmaterials wird auch beim Vergleich der Environments der Einfluß der Wassertiefe untersucht.

Der vierte Abschnitt (3.3.4) behandelt die Anteile der Siebfraktionen in den Gebieten 1 bis 13 und zeigt die Variationsbreite innerhalb der Environments "Golfrand" und "Etangs" auf.

Der fünfte Abschnitt (3.3.5) befaßt sich mit den Unterschieden in der Zusammensetzung des Sediments in Abhängigkeit von der Jahreszeit unter Berücksichtigung unterschiedlicher Wassertiefen.

Im sechsten Abschnitt (3.3.6) werden die Ergebnisse der granulometrischen Untersuchung des Probenmaterials zusammengefaßt.

Probenmaterials, diesmal jedoch mit einer sedimentologischen Betrachtung beider - der biogenen und der klastischen anorganischen Substanz - in Erwägung gezogen werden.

Siehe auch Unterkapitel 2.3 "Detritusnahrungskette und Sediment" auf Seite 105.

- In den Jahren 1972 bis 1978 wurden unter Ausschöpfung der vorhandenen personellen Kapazitäten mehr als 500 Proben bearbeitet.

3.3.1 VARIABLENBEZEICHNUNG UND BERECHNUNGSVERFAHREN

Bei der Siebanalyse werden sechs Fraktionen unterschieden. Die Zuordnung dieser sechs Siebfraktionen zu den Variablen $SB^{\circ}(i,o,t)$ ($i=1,6$) geht aus Abbildung 116 hervor.⁸, $SB^{\circ}(i,o,t)$ gibt die Masse des in der i-ten **Korngrößenklasse vorliegenden Sediments in Gramm an.**

Variablen- name	Korngrößen- untergrenze [mm]	Korngrößen- obergrenze [mm]
$SB^{\circ\circ}(1,o,t)$	0.0	0.1
$SB^{\circ}(2,o,t)$	0.1	0.2
$SB^{\circ}(3,o,t)$	0.2	0.315
$SB^{\circ}(4,o,t)$	0.315	0.5
$SB^{\circ}(5,o,t)$	0.5	0.8
$SB^{\circ}(6,o,t)$	0.8	∞

Abbildung 116. Tabelle der gewählten Korngrößenklassen

Die Masse der ersten Fraktion $SB^{\circ\circ}(1,o,t)$, der Schlammfraktion, ist nicht **durch Wiegen des Anteils mit einem Korndurchmesser von weniger als 0.1 mm ermittelt worden, sondern als Differenz von gewogenem Gesamtgewicht der trockenen Probe $GS^{\circ}(o,t)$ vor der Siebanalyse und Summe des Gewichts der Siebfraktionen $SB^{\circ}(2,o,t)$ bis $SB^{\circ}(6,o,t)$.** Mit $GS^{\circ}(o,t)$ als Gesamtgewicht einer am Entnahmeort zum Zeitpunkt t entnommen Probe wird $SB^{\circ\circ}(1,o,t)$ nach der folgenden Gleichung bestimmt:

$$SB^{\circ\circ}(1,o,t) = GS^{\circ}(o,t) - \sum_{i=2}^6 SB^{\circ}(i,o,t) \quad (3.3.1)$$

Damit werden die auftretenden Siebverluste der weggeschlammten Fraktion $SB^{\circ\circ}(1,o,t)$ zugerechnet.

^{8 9} Die Art der Variablennotation wird im Unterkapitel 1.3 "Vereinbarungen zur Variablen- und Mengennotation" auf Seite 13 erläutert.

Der relative Anteil der i-ten Fraktion an der Zusammensetzung des Sediments berechnet sich als

$$SBGS_{i,o,t} = \frac{SB_{i,o,t}}{GS_{o,t}} \quad (3.3.2)$$

Im nachfolgenden Text werden die Anteile der Fraktionen an einigen Stellen abgekürzt mit $SBGS_{i,o,t}$ bezeichnet.

3.3.2 ÜBERBLICK ÜBER DIE GESAMTHEIT DER PROBEN

Für alle 548 behandelten Proben aus dem Untersuchungsgebiet im östlichen Rhonedelta werden die Anteile der sechs Siebfraktionen berechnet. Für jede Siebfraktion wird die Verteilung des Anteils am Sediment für die Probengesamtheit dargestellt und analysiert.

Da das Sediment in Strandnähe wegen des größeren Einflusses der Dünung häufigeren Umlagerungen unterliegt als die Ablagerungen im etwas tieferen Wasser, wird das Probenmaterial auf Unterschiede in der granulometrischen Zusammensetzung in Abhängigkeit von der Wassertiefe untersucht. Der Nachweis der Tiefenabhängigkeit der Korngrößenverteilungen schließt Abschnitt 3.3.2 ab.

Verteilung der Siebfraktionen im Gesamtprobenmaterial: Betrachtet man die relative Häufigkeitsverteilung für den Anteil der feinkörnigen Fraktion bis 0.1 mm Korndurchmesser für die Gesamtheit der Rhoneproben (siehe Abbildung 117 auf Seite 235), so fällt auf, daß die ganze Breite der möglichen Werte für $SBGS_{i,o,t}$ vertreten ist (0 bis 100 Prozent). Ein ausgeprägtes Maximum liegt bei einem Anteil von 60 Prozent an der Gesamtsiebprobe. Als Mittelwert ergibt sich ein Feinanteil von 56.43 Prozent.

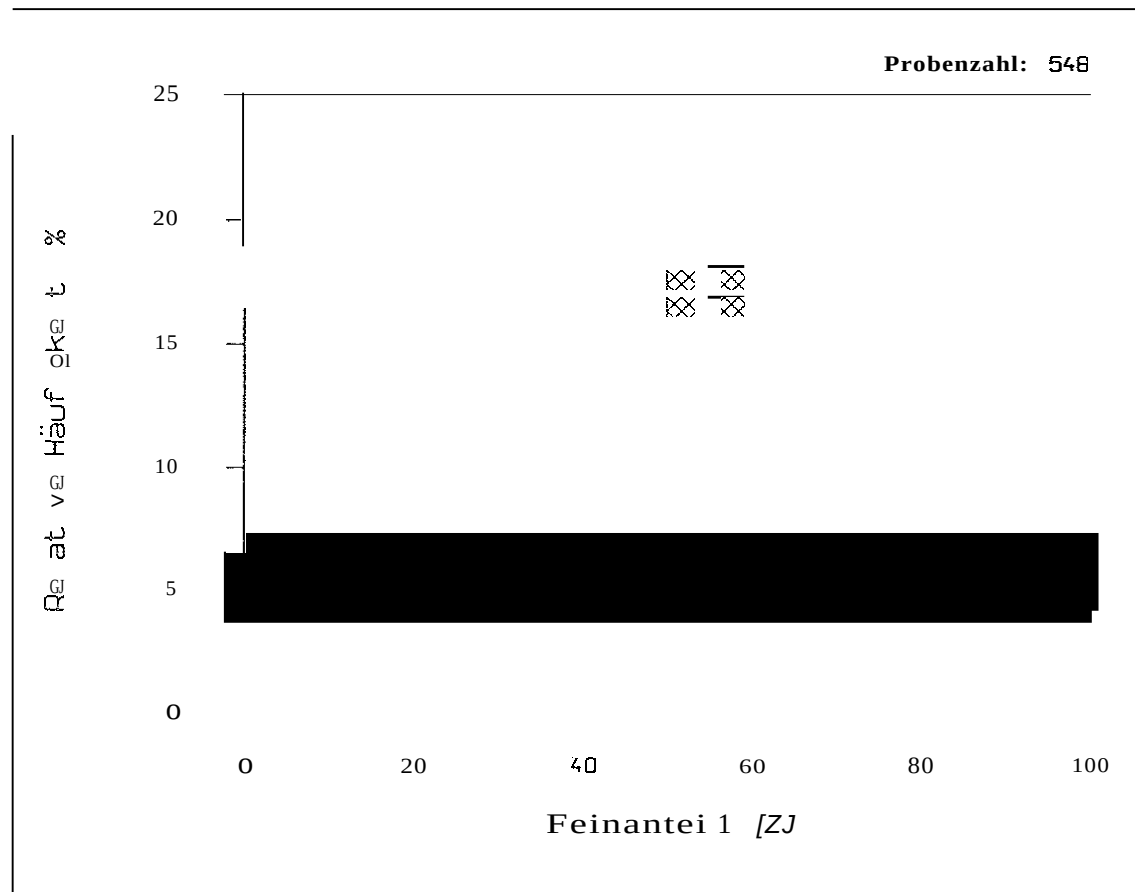


Abbildung 117. Verteilung der Schlämmfraktion

Da die Ermittlung des Einflusses des Feinanteils am Sediment auf die Lebensbedingungen der Foraminiferen einen Teil der nachfolgenden Untersuchungen darstellt, kann an dieser Stelle bereits eine Aufteilung des Probenmaterials in drei Gruppen vorgenommen werden:

- Die erste Probengruppe umfaßt alle Proben mit einem Feinanteil kleiner 50 Prozent; das sind 196 von 548 Proben.
- Die zweite Gruppe enthält alle Proben, deren Feinanteil mehr als 50 aber weniger als 90 Prozent des Sediments ausmacht; dies ist mit 305 Proben der überwiegende Teil des Untersuchungsmaterials.
- Als dritte Gruppe werden die 46 Proben mit einem extrem hohen Feinanteil von über 90 Prozent abgetrennt.

Die zweite Siebfraction (Korngrößen zwischen 0.1 und 0.2 mm) erreicht in den Proben selten einen Anteil von mehr als 50 Prozent. Abbildung 118 **läßt erkennen, daß das Probenmaterial in Bezug auf den Anteil der zweiten Siebfraction nicht homogen zusammengesetzt ist. Ein erstes Maximum befindet sich im Bereich von 0 bis 5 für SBGS®(2), ein zweites im zwischen 20 und 30 Prozent. Der Mittelwert für den Anteil der zweiten Fraction liegt bei 21.6 Prozent.**



Abbildung 118. Verteilung der zweiten Siebfraction

Wie die Häufigkeitsverteilung des Anteils der dritten Siebfraction (siehe Abbildung 119 auf Seite 237) zeigt, beträgt der Anteil der dritten Siebfraction an der Probe bei knapp 60 Prozent der Proben weniger als zehn Prozent. Der weitere Verlauf der Verteilung zeigt für den gesamten Bereich von zehn Prozent bis 80 Prozent das Vorliegen von Proben an und deutet auf eine inhomogene Zusammensetzung des Probenmaterials hin. Als berechneter arithmetischer Mittelwert ergibt sich ein Anteil der dritten Siebfraction von 16.12 Prozent.

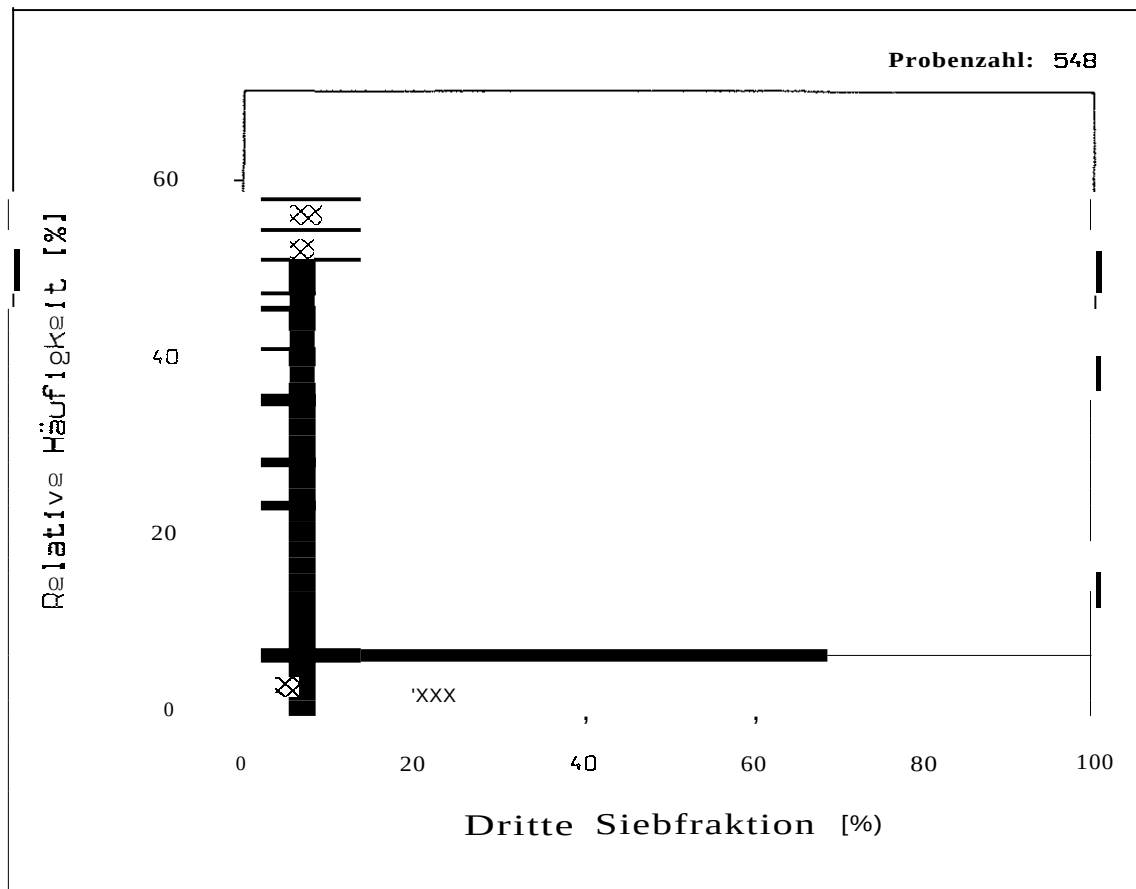


Abbildung 119. Verteilung der dritten Siebfraction

Der Anteil der vierten Fraktion (mit Korndurchmessern von 0.315 bis 0.5 mm) liegt bei über 90 Prozent der Proben unter fünf Prozent. Der Mittelwert beträgt 1.87 Prozent.

Der Anteil der fünften Fraktion (mit Korndurchmessern von 0.5 bis 0.8 mm) bleibt bei allen **Proben unter drei Prozent**. Der Mittelwert liegt bei 0.42 Prozent.

Der verbleibende grobe Anteil der Siebproben (SBGS®(6) mit Korndurchmessern größer 0.8 mm) **bleibt bei 90 Prozent der Proben unter der Zehn-Prozent-Marke** und erreicht nur bei wenigen Proben (keine drei Prozent der Proben) einen Anteil am Sediment von mehr als 20 Prozent. Als Mittelwert errechnet sich ein Anteil von 3.55 Prozent.

Einfluß der Wassertiefe auf die Korngröße: Bedenkt man, daß das in Ufernähe entnommene Sediment wegen der durch die geringere Wassertiefe bedingten stärkeren Beeinflussung durch die Dünung häufiger aufgearbeitet und umgelagert werden dürfte als das bei sonst ähnlichen Bedingungen in größerer Entfernung vom Strand/Ufer im tieferen Wasser sedimentierte Material, so kann man eine unterschiedliche granulometrische Zusammensetzung nach Wassertiefe erwarten.

Eine Möglichkeit, eventuell vorhandene Abhängigkeiten zwischen Wassertiefe und Sedimentzusammensetzung festzustellen, besteht im Vergleich der Verteilungen der Wassertiefe der weiter oben definierten Gruppen mit unterschiedlich großen Feinanteilen.

In Abbildung 120 wird die Tiefenverteilung der Gruppe mit kleinen Feinanteilen (Feinanteil kleiner 50 Prozent) mit der Tiefenverteilung der Probengruppe verglichen, deren Feinanteil sich zwischen 50 und 90 Prozent bewegt.

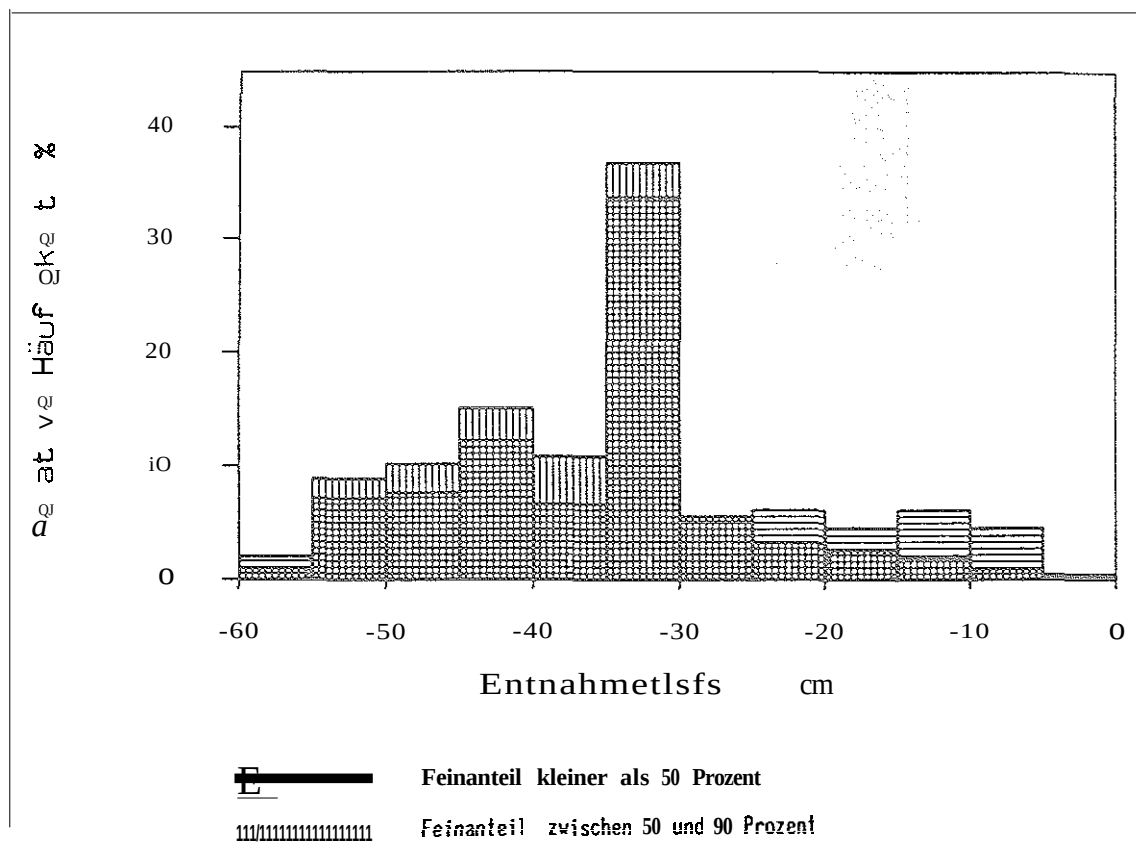


Abbildung 120. Wassertiefe für kleinen und mittleren Feinanteil

Während im Bereich mit niedrigen Wassertiefen (weniger als 25 cm Wasserbedeckung) ein Überwiegen der Proben mit geringem Feinanteil festgestellt wird, zeigt sich eine Bevorzugung der Proben mit größeren Feinanteilen im tieferen Bereich (ab -30 cm). Auch wenn sich eine statistisch abgesicherte Aussage aus dem Vergleich der Verteilungen nur bedingt gewinnen läßt, deutet der Vergleich der Verteilungen doch eine Abhängigkeit der granulometrischen Zusammensetzung des Sediments von der

⁹⁰ Die Irrtumswahrscheinlichkeit beim Kolmogorov-Smirnov-Test liegt mit 2.73 Prozent relativ hoch.

Wassertiefe an. Die relative Anreicherung von Proben mit geringem Feinanteil im flachen Wasser deutet auf eine Auswaschung des Feinanteils in Strandnähe hin.

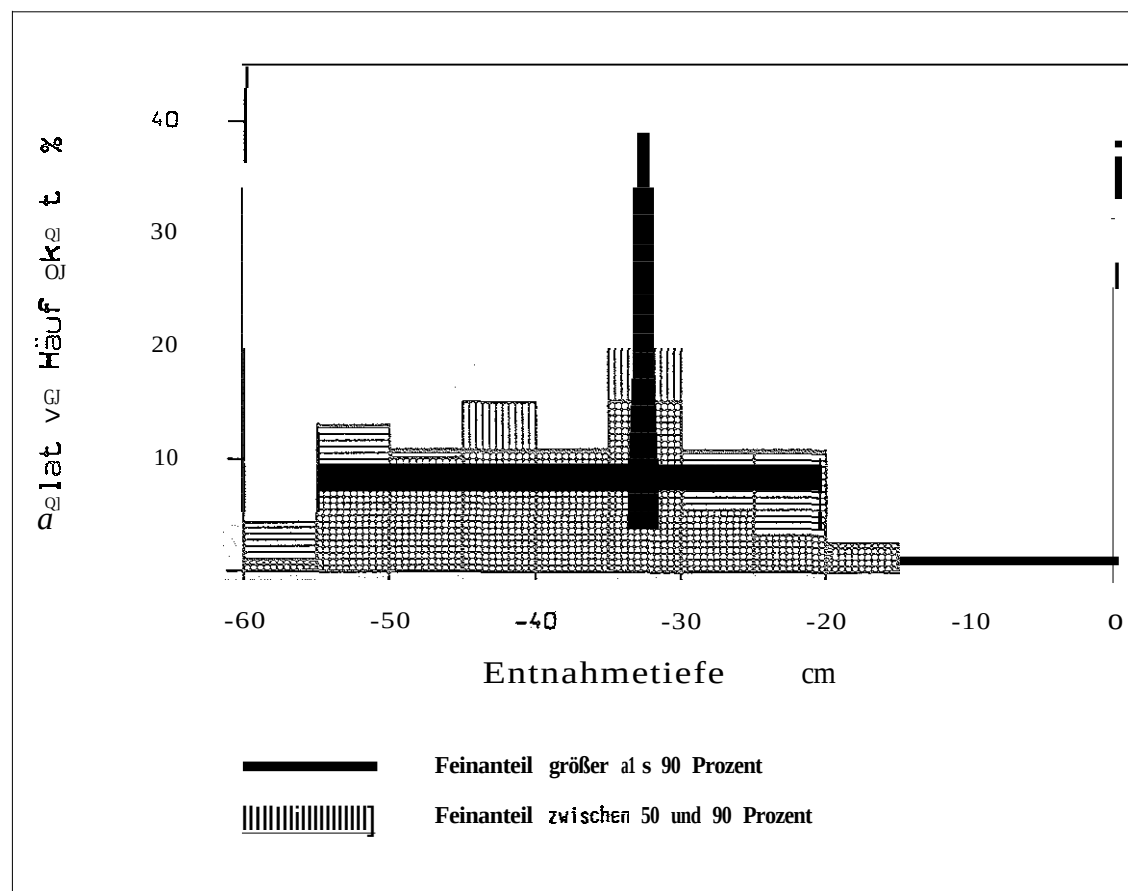


Abbildung 121. Wassertiefe für großen und mittleren Feinanteil

Wird das Feinmaterial an der einen Stelle ausgewaschen, muß es an anderer Stelle - in etwas tieferem Wasser - wieder abgelagert werden. Abbildung 121 vergleicht die Gruppe der Proben mit extremem Feinanteil mit der Gruppe der Proben mit 50 bis 90 Prozent Feinanteil in Bezug auf die Wassertiefe. Die Gruppe mit extrem hohem Feinanteil ist genau wie die Gruppe mit einem Feinanteil zwischen 50 und 90 Prozent bei einer Wasserbedeckung von 20 cm und weniger kaum vertreten. Ab -20 cm findet man die Proben mit extrem hohem Feinanteil dann etwa gleichverteilt bis -55 cm.

Unter Berücksichtigung der angedeuteten Tiefenstruktur der Verteilung des Feinanteils und der Notwendigkeit genügend großer Stichproben für weiterreichende Untersuchungen in anderen Abschnitten der vorliegenden Arbeit, bietet sich eine Aufteilung des Probenmaterials nach der Wassertiefe in die Probengruppe mit 0 bis 25 cm Wasserbedeckung und als zweite Gruppe die Proben aus dem nächsttieferen Bereich (26 bis 50 cm

Wasserbedeckung") an." Die erste Gruppe enthält 100 Proben; der zweiten Gruppe gehört mit 417 Proben der größte Teil des untersuchten Probenmaterials an. **Lediglich 31 Proben - hierzu zählen die wenigen Tiefwasserproben - wurden in Bereichen mit mehr als 50 cm Wassertiefe entnommen. Diese verbleibenden 31 Proben werden wegen der geringen Stichprobengröße und der großen Tiefenunterschiede innerhalb dieser Gruppe nicht zusammengefaßt und zu Vergleichen mit den beiden zuerst definierten Gruppen herangezogen.**

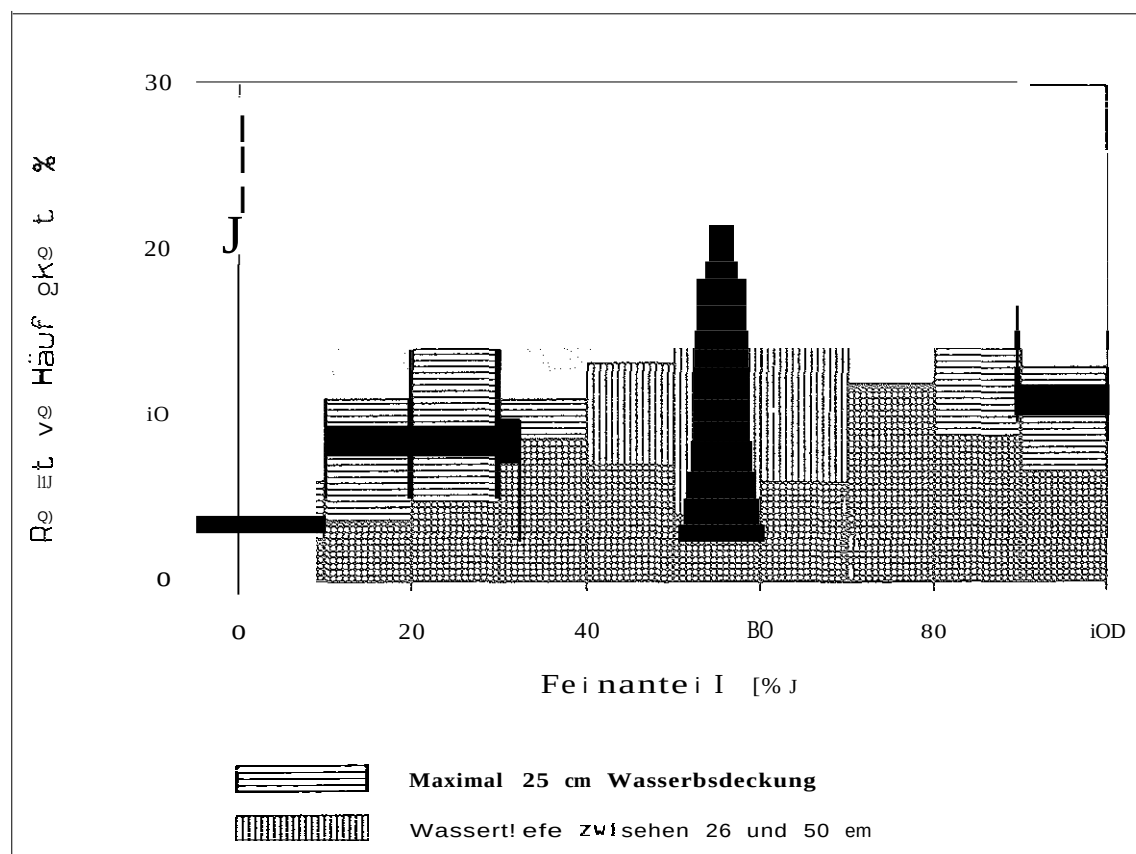


Abbildung 122. Feinanteil bei unterschiedlichen Wassertiefen

Stellt man die Verteilungen des Feinanteils am Sediment für die 100 Proben mit maximal 25 cm Wasserbedeckung und für die 417 Proben aus dem nächsttieferen Bereich (26 bis 50 cm Wasserbedeckung) zusammen in einer Abbildung (Abbildung 122) dar, zeigt sich neben der Bevorzugung mittlerer **bis hoher Feinanteile bei den Proben zwischen 26 und 50 cm Wassertiefe** eine ausgeprägte Zweigipfligkeit der Verteilung des Feinanteils der

⁹¹ Die Untergliederung der Proben nach der Wassertiefe bei der Gruppenbildung in Unterkapitel 3.1 (siehe "Aufgliederung in Probengruppen" auf Seite 207) erfolgte in dieser Weise.

Flachstwasserproben mit einem Überwiegen von kleinen und von sehr großen **Feinanteilen**⁹².

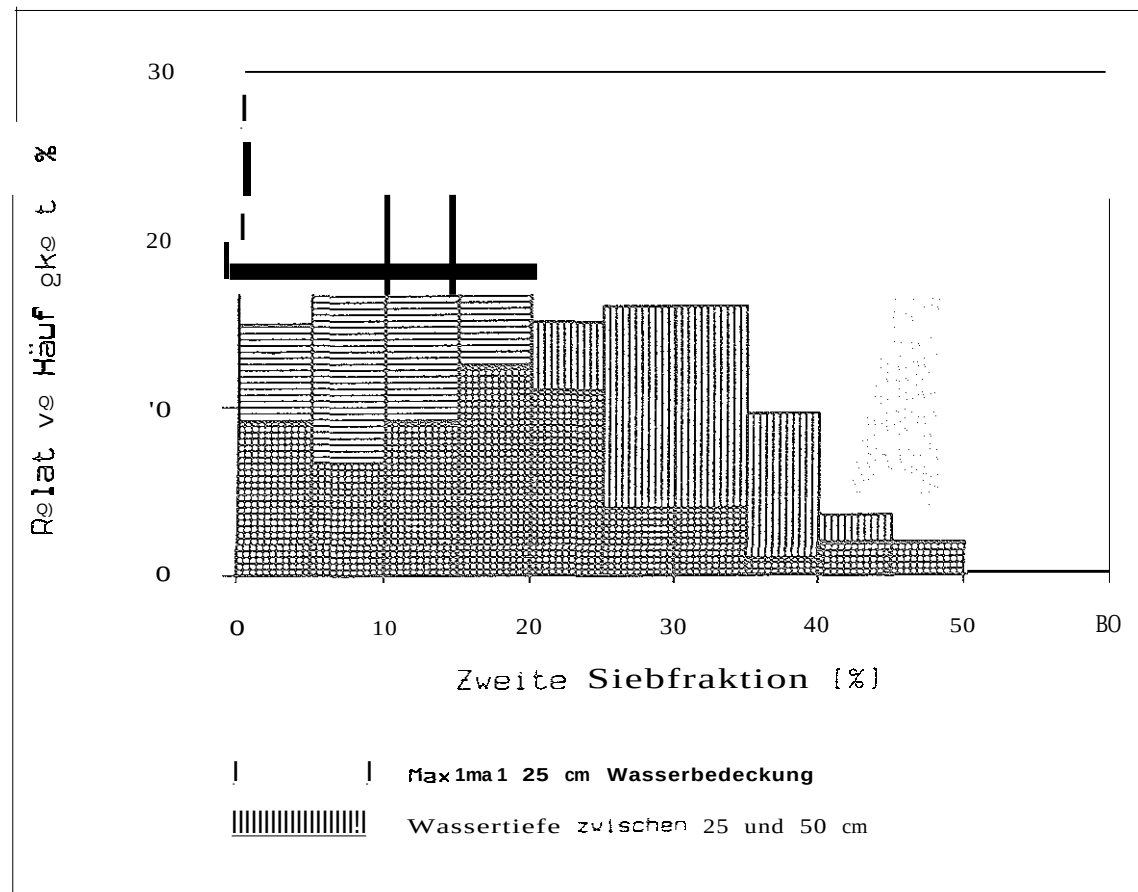


Abbildung 123. Zweite Siebfraction bei unterschiedlichen Wassertiefen

Der Vergleich der Verteilungen des Anteils der zweiten Siebfraction (siehe Abbildung 123) zeigt eine Bevorzugung relativ geringer Anteile der zweiten Siebfraction bei geringerer Wasserbedeckung. Bei 75 Prozent der Flachwasserproben liegt der Anteil der zweiten Siebfraction unter 20 Prozent. Das aus Wassertiefen von 26 bis 50 cm entnommene Sediment weist demgegenüber nur in 37 Prozent der Proben entsprechend kleine Anteile der zweiten Siebfraction auf; hier enthält die Mehrzahl der Proben Anteile der zweiten Siebfraction zwischen 20 und 40 Prozent des Sediments. Daß es sich um zwei verschiedene Verteilungen handelt, läßt sich bei einer maximalen vertikalen Differenz der beiden Summenkurven von

⁹² Testet man den Unterschied zwischen beiden Verteilungen nach Kolmogorov-Smirnov, läßt sich die Nullhypothese ("kein Unterschied zwischen beiden Verteilungen") bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 0.02 Prozent ablehnen. Der maximale vertikale Abstand zwischen den Summenkurven der beiden Verteilungen liegt bei 23.7 Prozent.

39.9 Prozent mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als 0.01 Prozent mit einem statistischen Test nachweisen.

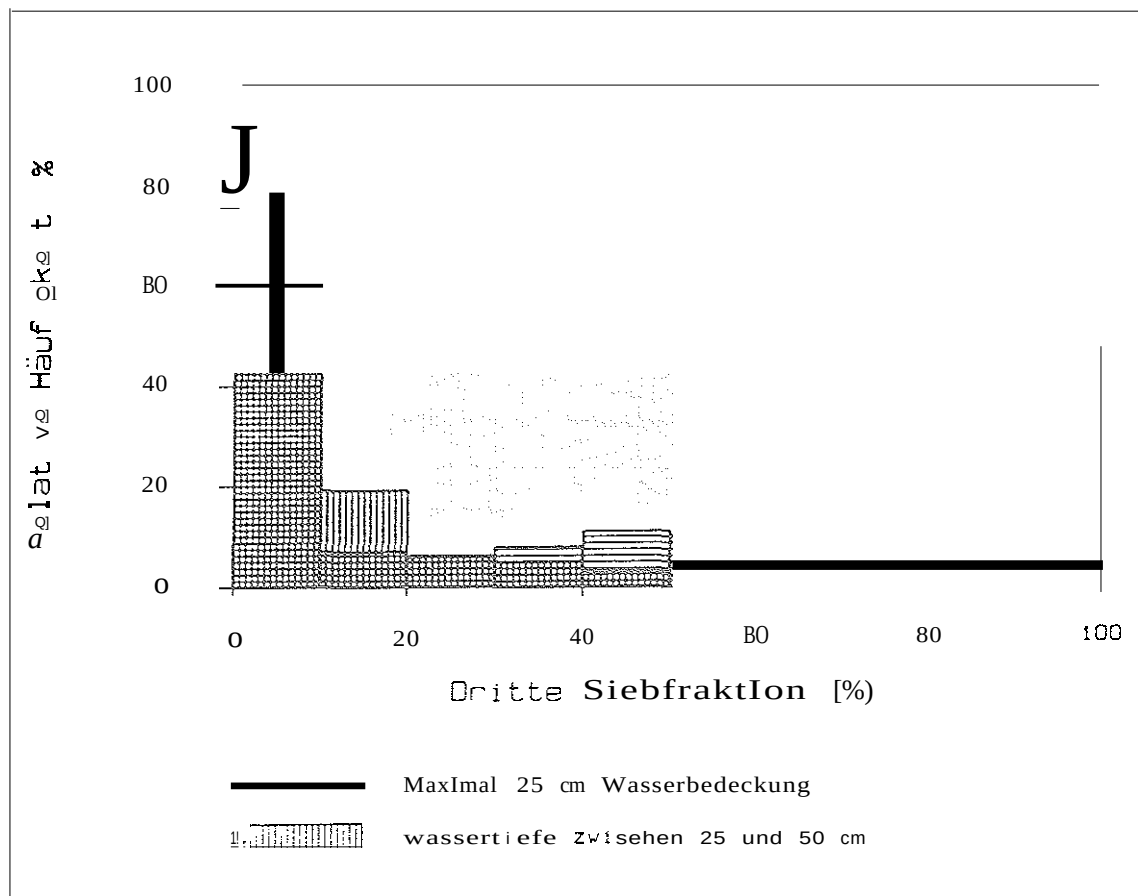


Abbildung 124. Dritte Siebfraction bei unterschiedlichen Wassertiefen (Verteilungen)

Die Analyse der Verteilungen des Anteils der dritten Siebfraction am Sediment (siehe Abbildung 124) ergibt eine Konzentration der Proben beider Tiefenbereiche bei Anteilen der dritten Siebfraction unterhalb 10 Prozent. In beiden Tiefenbereichen sind jedoch erhebliche Abweichungen nach oben - bis über 70 Prozent Anteil am Sediment - zu beobachten. Deutlich erkennbar ist eine Zweigipfligkeit der Verteilung des Anteils der dritten Siebfraction bei den Flachwasserproben.

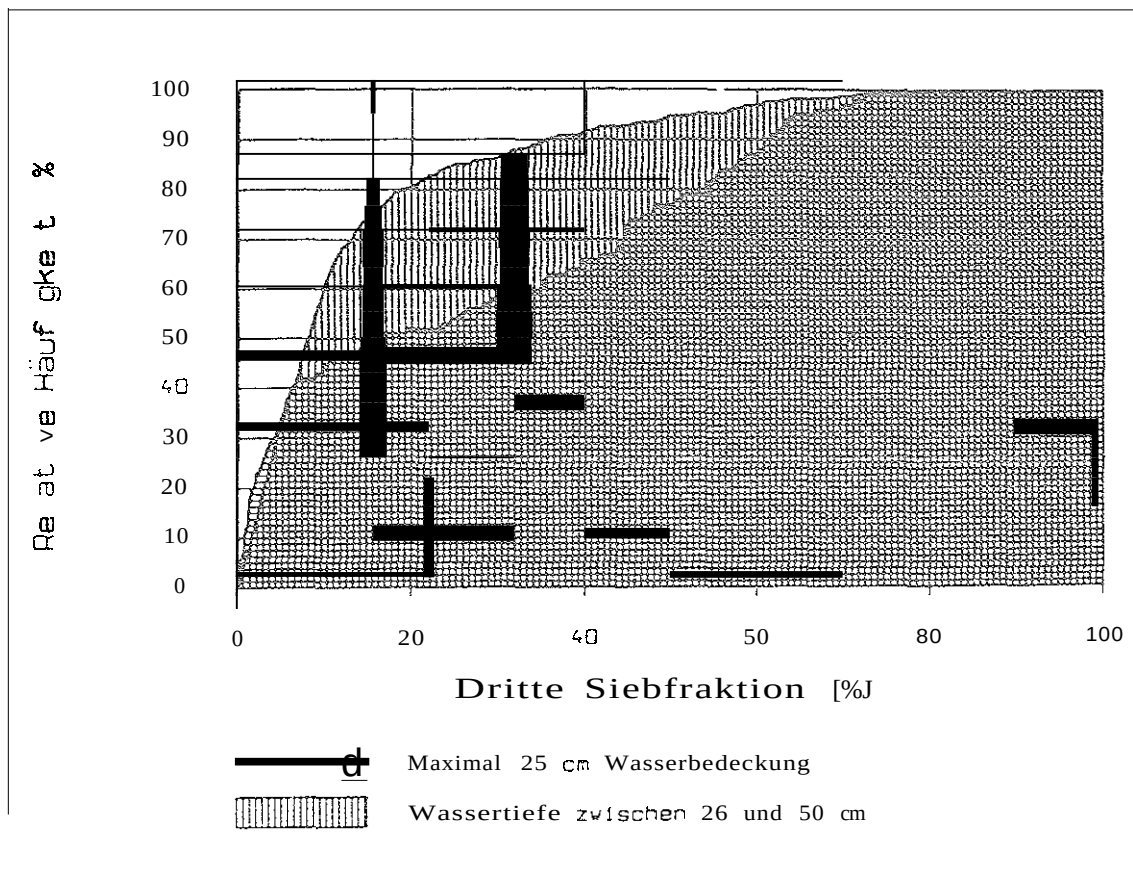


Abbildung 125. Dritte Siebfraction bei unterschiedlichen Wassertiefen
(Summenkurven)

Vergleicht man die Summenkurven (siehe Abbildung 125) beider Tiefenbereiche, zeigt sich deutlich die große Anzahl von Proben mit einem Anteil der dritten Siebfraction von mehr als 20 Prozent. Im Flachstwasser sind dies etwa die Hälfte der Proben, während im Bereich von 26 bis 50 cm Wasserbedeckung weniger als 20 Prozent derart hohe Anteile der dritten Siebfraction aufweisen. Die Zweigipfligkeit der Verteilung der Flachstwasserproben zeigt sich durch einen steilen Anstieg der Summenkurve im Bereich kleiner Anteile der dritten Siebfraction bis etwa 10 Prozent, dem ein Bereich mit nahezu fehlendem Anstieg um 20 Prozent folgt. Etwa ab einem Anteil der dritten Siebfraction von 25 Prozent erfolgt ein zweiter, flacherer Anstieg der Summenkurve. Bei einem maximalen vertikalen Abstand der Summenkurven von 31.9 Prozent wird die Nullhypothese der Gleichheit beider Verteilungen mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit unter 0.01 Prozent abgelehnt.

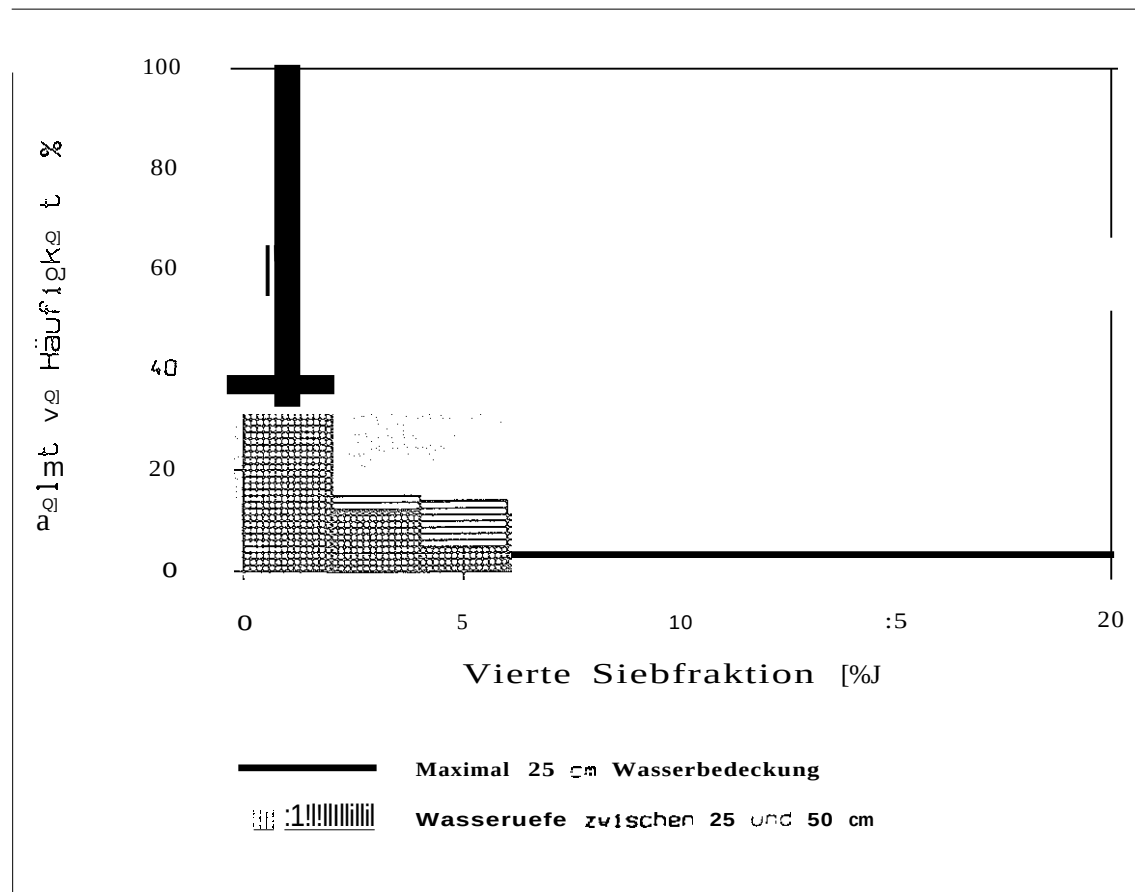


Abbildung 126. Vierte Siebfraction bei unterschiedlichen Wassertiefen

Den Verteilungen des Anteils der dritten Siebfraction tendenziell vergleichbar sind die Verteilungen des Anteils der vierten Siebfraction (siehe Abbildung 126). Auch hier finden sich im Flachwasser bis 25 cm Wasserbedeckung relativ mehr Proben mit größeren Anteilen der vierten Siebfraction am Sediment als in Wassertiefen zwischen 26 und 50 cm.

Kaum ausgeprägt sind die Unterschiede der Verteilungen des Anteils der fünften Siebfraction.

Der Anteil der sechsten Siebfraction am Sediment fällt bei den Proben aus dem Flachstwasserbereich bis 25 cm Wasserbedeckung in der Regel etwas kleiner aus als bei den Proben aus dem Bereich zwischen 26 und 50 cm Wassertiefe.

3.3.3 SEDIMENTOLOGISCHER VERGLEICH VON GOLFRAND UND ETANGS

Die zwei wesentlichen unterschiedenen Environments sind auf der einen Seite die Probenentnahmegebiete am Golfrand ("Golproben") und auf der anderen Seite die Etangs, vom Mittelmeer abgetrennte Flachstwasserbereiche mit extremen Lebensbedingungen. Nach der Feststellung eines bezüglich der Korngrößenverteilung inhomogenen Probenmaterials stellt sich die Frage, ob die Ungleichmäßigkeiten in den Verteilungen für die einzelnen Siebfractionen zum Teil auf Unterschiede der Sedimentzusammensetzung in Golf- und Etangproben zurückgeführt werden können.

Wie bei der Betrachtung des Gesamtgebiets erfolgt zuerst die Untersuchung der Verteilung der Siebfractionen; danach wird das Probenmaterial auf eine eventuelle Abhängigkeit der Granulometrie von der Probenentnahmetiefe überprüft.

Verteilung der Siebfractionen in Golf und Etangs: Beim Vergleich der Verteilungen der Schlammfraktion ($SBGS_{10}(1)$; siehe Abbildung 127 auf Seite 246) in Golf- und Etangproben, fällt der deutliche Unterschied zwischen Golfrand und Etangs sowohl bei den Häufigkeitsverteilungen als auch bei den Summenkurven auf. Der eingipfligen Verteilung für die Golproben steht die inhomogene extrem zweigipflige Verteilung für die Etangproben gegenüber. Eine erste Anhäufung von Etangproben befindet sich im Bereich $0 < SBGS_{10}(1) \leq 30$. Etwa 30 Prozent der Etangproben befinden sich in diesem Bereich mit sehr niedrigem Anteil der Schlammfraktion an der Probe. Im Bereich $30 < SBGS_{10}(1) \leq 80$ liegen nur 25 Prozent der Proben. Im Bereich $80 < SBGS_{10}(1) \leq 100$ liegt mit 45 Prozent die zweite Anhäufung von Etangproben.

Der maximale vertikale Abstand der Summenkurven beträgt 35.13 Prozent. Die Nullhypothese (Gleichheit der den Verteilungen zugrundeliegenden Grundgesamtheiten) wird mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als 0.005 Prozent abgelehnt; der Unterschied zwischen Golfrand und Etangs bezüglich des Anteils der Schlammfraktion am Aufbau des Sediments läßt sich also, mit einem statistischen Test, untermauern.

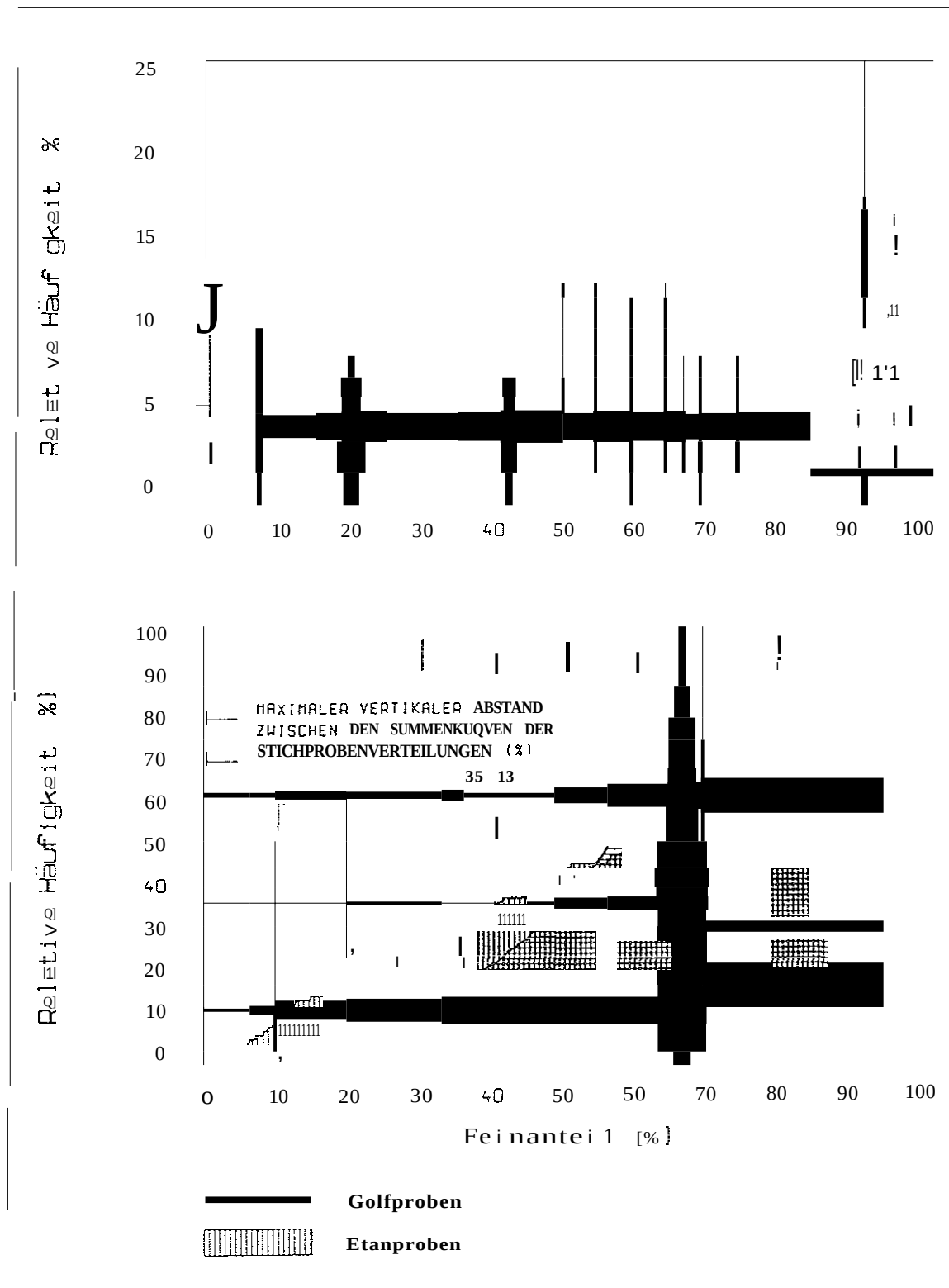


Abbildung 127. Feinanteil am Golfrand und in den Etangs

Abbildung 128 zeigt die Verteilungen der zweiten Siebfraction (SBGS®(2)) am Golfrand und in den Etangs. Neben den um einen Medianwert von $SBGS®(2) = 25$ nahezu symmetrisch verteilten Golfproben enthält die Abbildung die Verteilung für die Etangproben. Das Maximum der Verteilung der Etangproben mit knapp 40 Prozent der Proben liegt im Bereich geringer Anteile der zweiten Siebfraction (im Intervall $0.0 < SBGS®(2) \leq 5.0$). Der weitere Verlauf der Häufigkeitsverteilung des Anteils der zweiten Siebfraction in den Etangproben läßt auf eine Zusammensetzung aus zwei unterschiedlichen Verteilungen schließen.

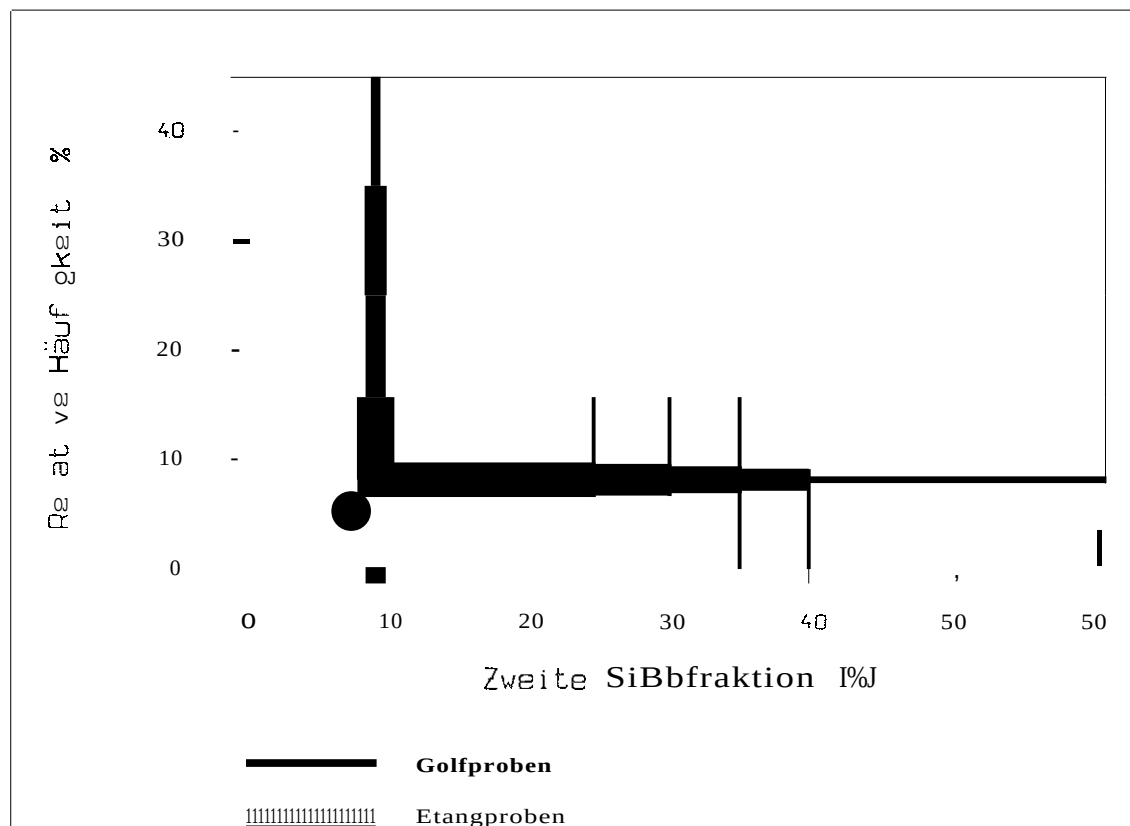


Abbildung 128. Zweite Siebfraction am Golfrand und in den Etangs

Die Verteilungen der Anteile der dritten Siebfraction in Golf und Etangs werden in Abbildung 129 in Form von Summenkurven dargestellt. Die Summenkurve für die Golfproben entspricht in ihrem Verlauf etwa der Verteilung für die Probengesamtheit.

Die Etangproben zeigen eine deutliche Zweigipfligkeit. Bei etwas mehr als 50 Prozent der Proben liegt der Anteil der dritten Siebfraction unter 10 Prozent. Nur ungefähr fünf Prozent der Proben liegen im Bereich $10 < \text{SBGS}^{\text{®}}(3) \leq 30$. Die restlichen 45 Prozent der Etangproben verteilen sich gleichmäßig auf den Bereich $30 < \text{SBGS}^{\text{®}}(3) \leq 80$.

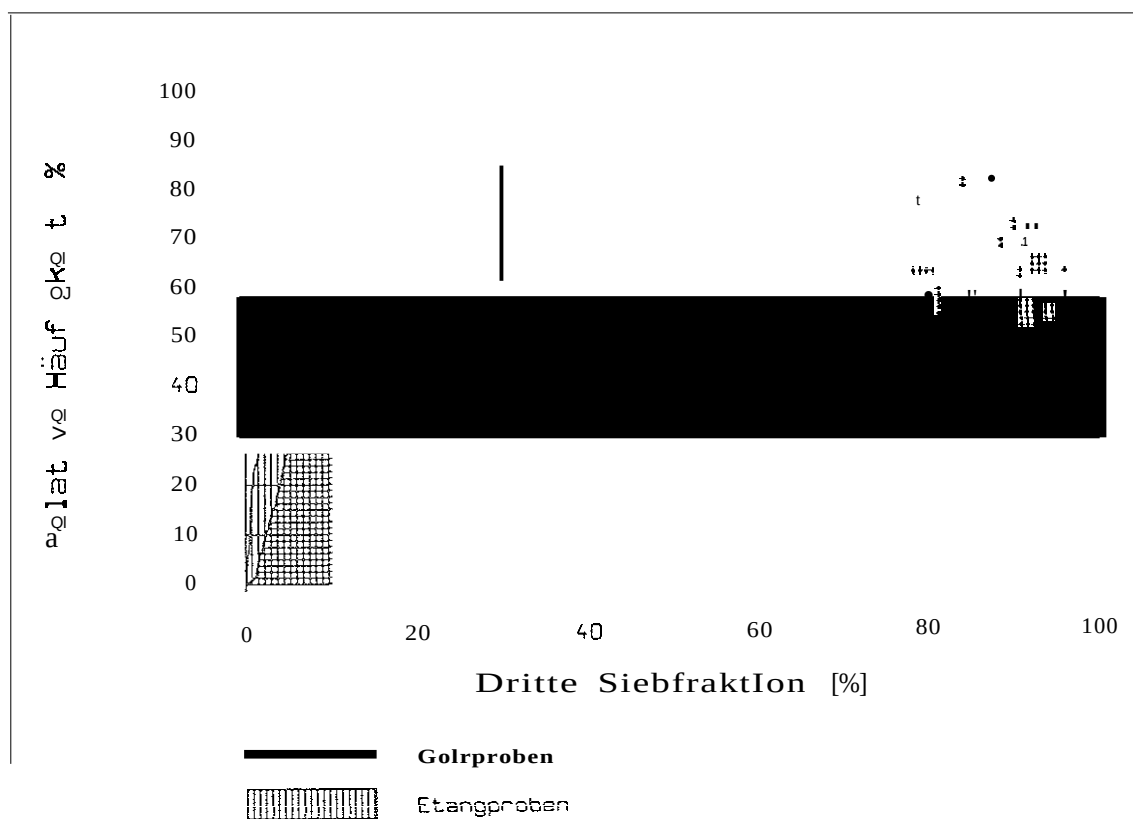


Abbildung 129. Dritte Siebfraction am Golfstrand und in den Etangs

Die Unterschiede zwischen Golf- und Etangverteilungen und Abweichungen von kontinuierlichen Verteilungen bei den Etangproben lassen sich in ähnlicher Form - wenn auch nicht so ausgeprägt - bei den gröberen Siebfractionen finden.

Tiefenabhängigkeit in Golf und Etangs: Wie bei der Betrachtung des gesamten Probenmaterials soll auch beim Vergleich der Proben aus den **Environments II Golf und I Etangs** die **Abhängigkeit der Granulometrie** von der Wassertiefe untersucht werden.

Die Aufteilung des Probenmaterials nach Environment und Wassertiefe ergibt die in Abbildung 130 dargestellten Gruppen von Proben und Stichprobenumfänge.

Probengruppe	Wasserbedeckung (cm)			Summe
	0 - 25	26 - 50	≥ 51	
Etangs	26	79	3	108
Gebiet 3	11	18	1	30
Golfrand	63	320	19	402
Tiefwasser	0	0	8	8
Summe	100	417	31	548

Abbildung 130. Stichprobenumfänge für Kombinationen von Environment und Wassertiefe

Die Spalte mit den Summen der Proben pro Probengruppe legt wegen der geringen Stichprobenumfänge ein Ausklammern von Gebiet 3 und der Tiefwasserproben nahe. Die Zeile mit den Probensummen in Abhängigkeit von der Wassertiefe zwingt zum Vernachlässigen der Proben aus dem Bereich mit mehr als 50 cm Wasserbedeckung. Es verbleiben vier Probengruppen für Vergleiche:

Im Tiefenbereich bis 25 cm Wasserbedeckung finden sich in den Etangs 26 Proben und am Golfrand 63. Im Bereich von 26 bis 50 cm liegen in den Etangs 79 Proben, am Golfrand 320.

Die Verteilungen des Anteils der Schlämmfraktion am Sediment sind für diese vier Gruppen in Abbildung 131 auf Seite 250 wiedergegeben. Auf jeden **dargestellten Punkt (*) entfallen 1.25 Prozent der Proben aus der jeweiligen Probengruppe**; bei der Eintragung der Punkte wurden gerundete Werte benutzt, so daß im Einzelfall aufgrund der Rundungsfehler nur 79 oder aber mehr als 80 Punkte eine Häufigkeitsverteilung bilden.

Mit Ausnahme der Verteilung für die Golfrandproben mit 26 bis 50 cm Wasserbedeckung zeigen die Verteilungen eine ausgeprägte Mehrgipfligkeit.

Für den flachsten Bereich in den Etangs ergeben sich entweder kleine Anteile der Schlammfraktion (weniger als 50 Prozent des Sediments) oder große Anteile von 70 bis 100 Prozent. Im zwischen diesen beiden Probengruppen liegenden Bereich um den berechneten arithmetischen Mittelwert von 55.5 Prozent liegen keine Proben.

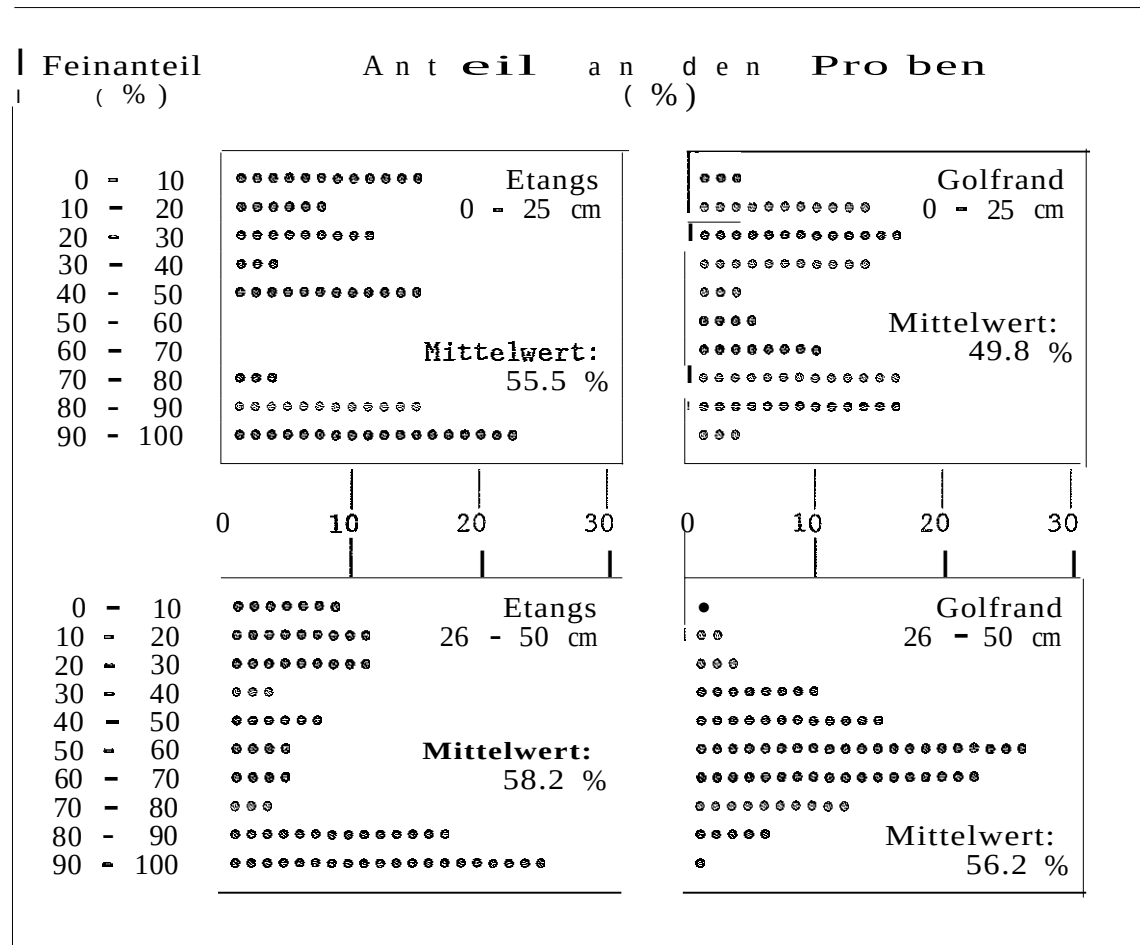


Abbildung 131. Tiefenabhängigkeit des Feinanteils in Golf und Etangs

Vergleichbar mit den Flachwasserproben aus den Etangs ist die Verteilung der Etangproben aus dem tieferen Wasser zwischen 26 und 50 cm. Der Mittelwert liegt hier mit 58.2 Prozent etwas höher als bei den Proben aus dem flacheren Bereich.

Entsprechendes gilt für Qle Flachwasserproben vom Golfrand: Entweder sind die Anteile der Schlammfraktion klein (zwischen 10 und 40 Prozent) oder mit Prozentsätzen zwischen 60 und 90 groß. Im mittleren Bereich um den Mittelwert von 49.8 Prozent befinden sich nur wenige Proben. Relativ zu den Etangproben ist der Anteil der Schlammfraktion im flachen Wasser am Golfrand niedriger (49.8 gegen 55.5 Prozent).

Das Probenmaterial vom Golfrand, das aus Wassertiefen von 26 bis 50 cm **Wassertiefe stammt, zeigt eine im Gegensatz zu den Verteilungen der bisher** beschriebenen Probengruppen einheitliche Verteilung des Anteils der Schlammfraktion mit einem Mittelwert bei 56.2 Prozent. Proben mit einem geringen Feinanteil und Proben mit einem hohen Feinanteil treten im Gegensatz zu den drei anderen Probengruppen gegenüber den Proben mit einem mittleren Feinanteil zurück.

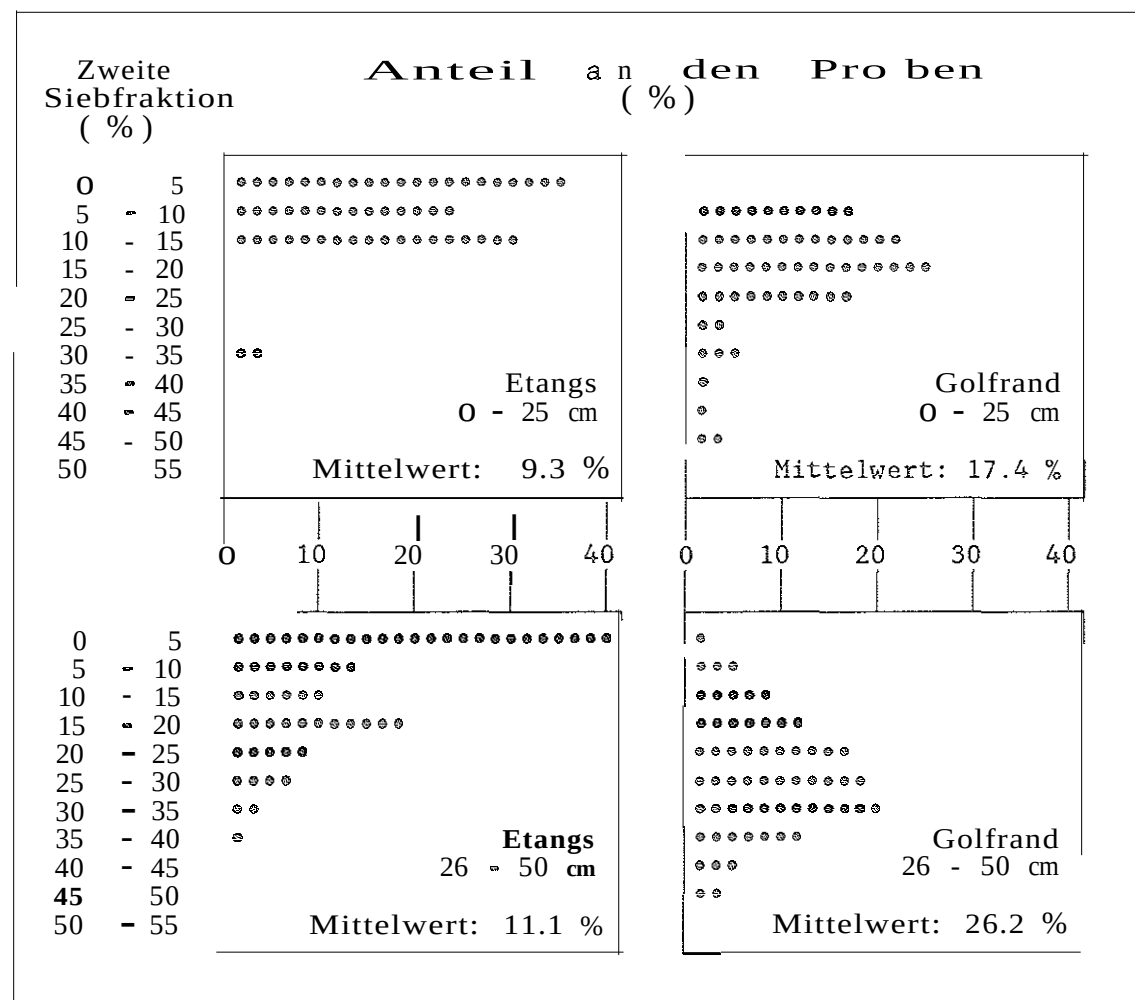


Abbildung 132. Tiefenabhängigkeit der zweiten Siebfraction in Golf und Etangs

Die Verteilungen der Anteile der zweiten Siebfraction an der Zusammensetzung des Sediments zeigt Abbildung 132. Auf jeden dargestellten Punkt (*) entfallen etwa 1.65 Prozent der Proben aus der jeweiligen Probengruppe, so daß etwa 60 Punkte eine Häufigkeitsverteilung bilden.

Die Proben aus den Etangs enthalten in der Regel wenig Sediment im Korngrößenbereich der zweiten Siebfraction zwischen 0.1 und 0.2 mm. Die Mittelwerte der beiden Verteilungen liegen bei 9.3 und 11.1 Prozent.

Die Proben aus dem flacheren Wasser am Golfrand zeigen mit einem Mittelwert von 17.4 Prozent im Durchschnitt höhere Anteile der zweiten Siebfraction als die Etangsproben.

Noch einmal deutlich höher fällt der durchschnittliche Anteil der zweiten Siebfraction in den Golfrandproben aus Wassertiefen zwischen 26 und 50 cm aus. Er liegt hier bei 26.2 Prozent.

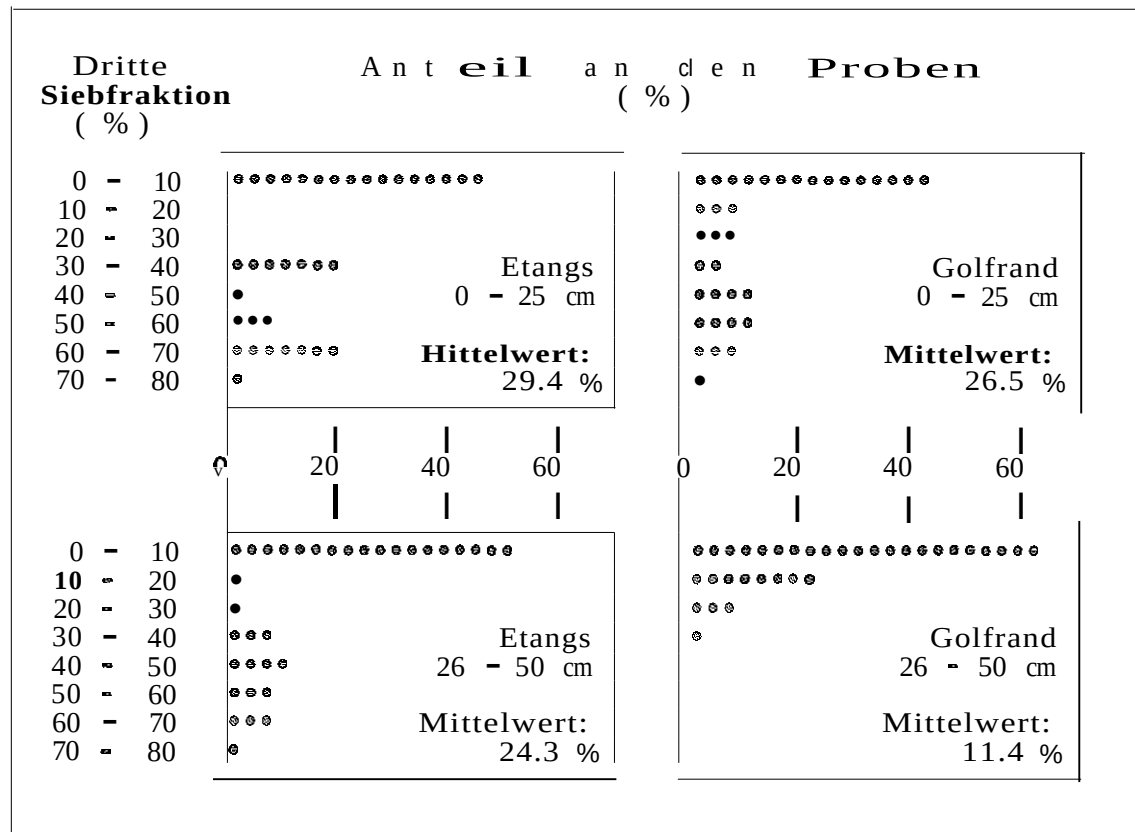


Abbildung 133. Tiefenabhängigkeit der dritten Siebfraction in Golf und Etangs

Für die dritte Siebfraction ergeben sich die in Abbildung 133 abgebildeten Verteilungen. Auf jeden dargestellten Punkt (*) entfallen knappe 3.0 Prozent der Proben aus der jeweiligen Probengruppe, so daß etwa 35 Punkte eine Häufigkeitsverteilung bilden.

Die aus dem flachen Wasser der Etangs entnommenen Proben enthalten entweder sehr wenig Sediment aus dem Korngrößenbereich der dritten Siebfraction (0.2 bis 0.315 mm Korndurchmesser) oder mit Anteilen zwischen 30 und 70 Prozent relativ viel Sediment dieser Fraction. Im Bereich des Mittelwerts von 29.4 Prozent liegen keine Proben.

Im Sediment aus den tieferen Bereichen der Etangs ist die Verteilung des Anteils der dritten Siebfraction am Aufbau des Sediments ähnlich wie im flacheren Wasser. Der Mittelwert liegt bei 24.3 Prozent.

Die Verteilung der Probengruppe aus dem flacheren Wasser am Golfrand zeigt ebenfalls zwei Maxima. Der Mittelwert liegt hier bei 26.5 Prozent.

Grundsätzlich klein fallen dagegen die Anteile der dritten Siebfraction im tieferen Wasser am Golfrand aus. Proben mit Anteilen der dritten Fraktion von mehr als 40 Prozent werden hier nicht beobachtet. Der Mittelwert liegt mit 11.4 Prozent deutlich unter den Mittelwerten der anderen Verteilungen.

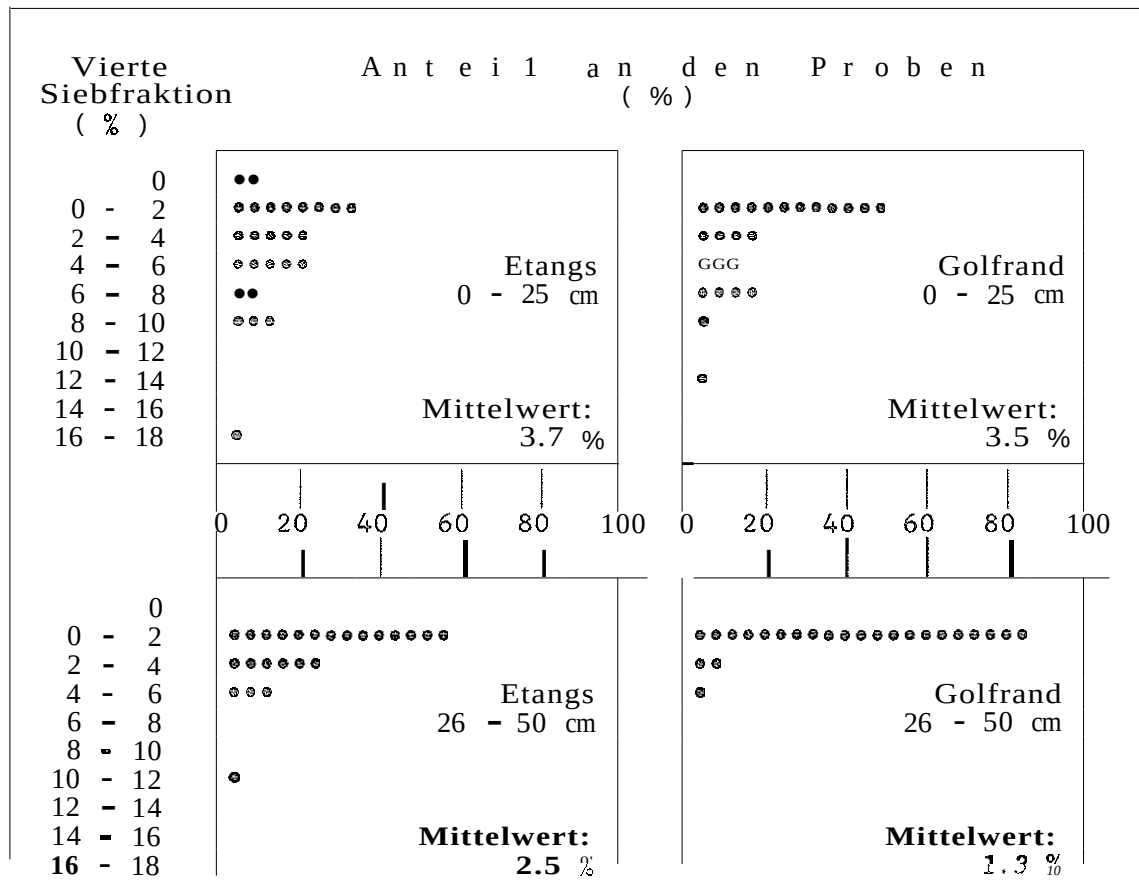


Abbildung 134. Tiefenabhängigkeit der vierten Siebfraction in Golf und Etangs

Die Verteilungen des Anteils der vierten Siebfraction (0.315 bis 0.5 mm Korndurchmesser) in den vier Probengruppen sind in Abbildung 134 wiedergegeben. Auf jeden dargestellten Punkt (•) entfallen 4.0 Prozent der Proben aus der jeweiligen Probengruppe. 25 Punkte bilden eine Häufigkeitsverteilung.

Im flacheren Wasser ist der Anteil der vierten Fraktion in beiden Environments mit 3.7 bzw. 3.5 Prozent im Durchschnitt relativ groß.

Im tieferen Wasser der Etangs liegt der Anteil der vierten Fraktion mit 2.5 Prozent deutlich niedriger als im flachen Wasser.

Am Golfrand liegt der Anteil der vierten Siebfraction am Aufbau des Sediments mit lediglich 1.3 Prozent am niedrigsten.

Der Vergleich der Verteilungen des Anteils der Siebfractionen in unterschiedlichen Tiefen am Golfrand und in den Etangs zeichnet ein ziemlich komplexes Bild der Unterschiede in Abhängigkeit von Environment und Wassertiefe:

- **Wie beim Vergleich des gesamten Probenmaterials aus den beiden Environments ist auch in den nach der Wassertiefe unterschiedenen Gruppen der Feinanteil in den Etangs größer als am Golfrand. Dasselbe gilt für die dritte und vierte Fraktion. Die zweite Siebfraction ist dagegen am Golfrand für die Zusammensetzung des Sediments in beiden Wassertiefen bedeutender als in den Etangs.**

Die stärkere Betonung der feinen und der groben Fraktionen in den Etangs und der zweiten Fraktion am Golfrand zeigt im Mittel eine **bessere Sortierung des Sediments am Golfrand an.**

- **Bei der Unterscheidung nach der Wassertiefe ist unabhängig vom Environment der Anteil der ersten beiden Fraktionen in den aus dem tieferen Wasser entnommenen Proben im Durchschnitt höher als bei den Proben aus dem flacheren Wasser. Bei der dritten und vierten Siebfraction liegen die Durchschnittswerte bei den Proben aus dem flacheren Wasser höher als bei den Proben, die im Bereich von 26 bis 50 cm Wassertiefe entnommen wurden.**

Dies zeigt eine Anreicherung des gröberen Materials im flacheren Wasser und des feineren Materials im etwas tieferen Wasser an. Dieser Effekt ist aufgrund der Dünnung, deren Einfluß auf die Umlagerung mit zunehmender Wassertiefe und Entfernung vom Strand abnehmen dürfte, zu erwarten. Wegen der geschützteren Lage der Etangs fallen die tiefenabhängigen Unterschiede, wie die Verteilungen zeigen, dort weniger deutlich aus.

3.3.4 SEDIMENTOLOGISCHER VERGLEICH DER GEBIETE 1 BIS 13

Um einen Überblick über die granulometrische Zusammensetzung des Sediments in den Probenentnahmegebieten 1 bis 13 zu erhalten, werden in Abbildung 135 die Durchschnittswerte (arithmetische Mittelwerte) der prozentualen Anteile der sechs Siebfraktionen tabelliert.

Gebiet	Proben- zahl	K o r n d u r c h m e s s e r (m m) d e r S i e b f r a k t i o n e n					
		von	0.100	0.200	0.315	0.500	0.800
		bis	0.100	0.200	0.315	0.500	0.800
		Durchschnittliche Anteile der Siebfraktionen 					

Abbildung 135. Mittelwerte für die Anteile der sechs Siebfraktionen

Die Gebiete werden in vier Gebietsgruppen unterteilt: die Etangs (Gebiete 6, 7, 8, 9 und 10), Gebiet 3, den Golfrand (Gebiete 1, 2, 4, 5, 11 und 13) und Gebiet 12 mit den Tiefwasserproben.

Innerhalb dieser Gruppen werden die Gebiete nach der Größe des Feinanteils sortiert (kleinere durchschnittliche Feinanteile stehen weiter oben).

Der durchschnittliche Feinanteil (Korndurchmesser kleiner 0.1 mm) schwankt in den Etangs zwischen 32.6 und 69.2 Prozent. In den Golfrandgebieten liegt der kleinste Durchschnittswert (Gebiet 5) bei 44.9 Prozent und der größte (Gebiet 11) bei 66.7 Prozent. Die durchschnittlichen Feinanteile liegen also in den beiden großen Gebietsgruppen **in einer vergleichbaren Bandbreite. Gebiet 3 mit einem Durchschnittswert von 72.8 und Gebiet 12 mit einem Durchschnittswert von 33.8 liegen an den beiden Enden des Spektrums der sonst vorkommenden Durchschnittswerte.**

Die durchschnittlichen Anteile der zweiten Siebfraction (Korndurchmesser zwischen 0.1 und 0.2 mm) schwanken in den Etangs zwischen 7.4 und 18.8 Prozent. Am Golfrand liegt der Durchschnittsanteil der zweiten Siebfraction nur in Gebiet 11 mit 12.9 Prozent in diesem Bereich. Alle anderen Golfrandgebiete weisen Durchschnittswerte zwischen 20 und 28 Prozent auf. Der Durchschnittswert von Gebiet 3 (17.0 Prozent) läßt sich den Durchschnittswerten der Etangs zuordnen; der Durchschnittswert von Gebiet 12 entspricht dem oberen Bereich der am Golfrand ermittelten Durchschnittswerte.

Der durchschnittliche Anteil der dritten Siebfraction (Korndurchmesser zwischen 0.2 und 0.315 mm) reicht in den Etangs von 16.2 Prozent (Gebiet 9) bis 46.9 Prozent (Gebiet 8). Am Golfrand treten insgesamt niedrigere Durchschnittswerte zwischen 7.8 (Gebiet 1) und 27.1 Prozent (Gebiet 5) auf. Gebiet 3 läßt sich mit einem durchschnittlichen Anteil der dritten Siebfraction von 8 Prozent dem Golfrand und Gebiet 12 mit **einem Durchschnittswert von 36.6 Prozent den Etangs zuordnen.**

Der Durchschnittswert für den Anteil der vierten Siebfraction (Korndurchmesser zwischen 0.315 und 0.5 mm) liegt in den Etangs zwischen 2.5 und 4.0 Prozent, in den Golfrandgebieten zwischen 1.0 und 2.1 Prozent. Mit 3.3 Prozent bildet der Durchschnittswert von Gebiet 5 eine Ausnahme. Gebiet 3 mit einem Durchschnittswert von 1.1 Prozent läßt sich dem Golfrand zuordnen und Gebiet 12 mit 2.3 Prozent den Etangs.

Im Verhältnis zur Größe der Durchschnittswerte relativ starke Schwankungen und ein wenig einheitliches Bild zeichnen die fünfte und sechste Siebfraction aus. Die Schwankungen in den groben Fraktionen sind zum Teil auf die ungleichmäßige Verteilung von Schalenbruchstücken und grobem Pflanzendetritus zurückzuführen.

Stützt man sich auf den Vergleich der Durchschnittswerte der Siebfractionen 2 bis 4, erscheint eine Differenzierung in Golfrand auf der einen und Etangs auf der anderen Seite und die Zuordnung der Gebiete aufgrund der Granulometrie durchführbar zu sein. Die Sonderrolle der Gebiete 3 und 12 mit wechselnder Zugehörigkeit zu Etangs und Golfrand läßt sich mit dem Wechsel des Environments in Gebiet 3 durch den Dammbau und durch die nicht mit den übrigen Gebieten vergleichbare Probenentnahmetiefe in Gebiet 12 erklären.

Während man auf das uneinheitliche Bild bei den beiden groben Fraktionen - **diese Fraktionen machen nur einen marginalen Teil des Sediments aus und unterliegen zwangsläufig großen lokalen Schwankungen** - akzeptieren kann, steht die Verteilung der Durchschnittswerte für den Feinanteil einer Aufteilung der Gebiete nach den Environments II Etangl und "Golfrand" im Wege. Zieht man die Verteilung des Feinanteils im flachen Wasser in Betracht (Entnahmetiefe bis zu 25 cm; vergleiche Abbildung 122 auf Seite 240), ist das offensichtlich vorliegende Dilemma bei den Feinanteilen zu erklä-

ren: Wenn mit mehrgipfligen Verteilungen zu rechnen ist, ist bei der **Interpretation von Durchschnittswerten eine mögliche Verwischung von Zusammenhängen** zu berücksichtigen. Aus diesem Grunde sind zur Analyse der Verteilung des Feinanteils in der folgenden Tabelle die Anteile der Proben mit optimalem Feinanteil (zwischen 50 und 90 Prozent des Sediments) den auf die Gebiete bezogenen Anteilen der Proben mit kleinem (Feinanteil unter 50 Prozent) bzw. sehr großem (größer als 90 Prozent) Feinanteil gegenübergestellt.

Gebiet	Proben- zahl	Anteil (%) der Schlämmsfraktion an der Zusammensetzung des Sediments		
		von	0.0	50.0
	bis	50.0	90.0	100,0
		Anteile an der Zahl der Proben (%)		
8	14	85.7	7.1	7.1
10	9	66.7	11.1	22.2
7	13	69.2	15.4	15.4
6	66	28.8	37.9	33.3
9	6	33.3	50.0	16.7
3	30	16.7	56.7	26.7
5	61	60.7	36.0	3.3
13	48	37.5	60.5	2.0
2	199	34.7	64.8	0.5
4	10	20.0	80.0	0.0
11	19	15.9	84.2	0.0
1	65	10.8	84.6	4.6
12	8	75.0	0.0	25.0

Abbildung 136. Anteil der Proben mit unterschiedlichem Feinanteil

Die Gliederung der Gebiete (Etangs, Gebiet 3, Golfrand und Gebiet 12) entspricht der Gliederung in Abbildung 135 auf Seite 255. Innerhalb der Etang- und der Golfrandgruppe sind die Gebiete nach aufsteigendem Anteil

der Proben mit optimalem Feinanteil (50 bis 90 Prozent des Sediments) **sortiert.**

Beim Anteil der Proben mit Feinanteilen unter 50 Prozent ergibt sich kein einheitliches Bild. Bei den Etanggebieten 8, 10 und 7 liegt der Anteil der Proben mit kleinem Feinanteil sehr hoch (85.7, 66.7 und 69.2 Prozent). In den Etanggebieten 6 und 9 liegt der Anteil dieser Proben dagegen nur bei etwa 30 Prozent. Am Golfrand weisen die Gebiete 4, 11 und 1 **kleine Anteile der Proben mit kleinem Feinanteil auf (zwischen 10 und 20 Prozent der jeweils betrachteten Proben)**. Demgegenüber weisen die Gebiete 2 und 13 (um 35 Prozent) und Gebiet 5 (60.7 Prozent) relativ bzw. sehr hohe Anteile an Proben mit kleinem Feinanteil auf. Der Anteil der Proben mit kleinem Feinanteil erlaubt wegen der vorhandenen Überschneidungen **kaum eine Zuordnung der Gebiete zu den Environments "Golfrand" und "Etangs"**.

Anders verhält sich die Verteilung des Anteils der Proben mit optimalem Feinanteil (Feinanteile zwischen 50 und 90 Prozent am Sediment) auf die Untersuchungsgebiete. Der Anteil dieser Proben an der jeweiligen Stichprobe **liegt in den Etangs mit Ausnahme von Gebiet 9 (hier wurden bei drei der sechs entnommenen Proben Feinanteile zwischen 50 und 90 Prozent registriert) unter 40 Prozent**. Bei den Golfrandgebieten ist der Anteil der Proben mit optimalem Feinanteil nur in Gebiet 5 mit 36 Prozent vergleichbar niedrig. In den übrigen Golfrandgebieten liegt der Anteil der Proben mit optimalem **Feinanteil zwischen 60 und 85 Prozent der entnommenen Proben**.

Charakteristisch für die Gruppe der Etangs sind die im Vergleich zu den Golfrandgebieten hohen Anteile von Proben mit einem Feinanteil von 90 Prozent und mehr. In allen Etangs mit Ausnahme von Gebiet 8 liegt der Anteil der Proben mit sehr großem Feinanteil zwischen 15 und 35 Prozent. Dem stehen bei den Golfrandgebieten Anteile an der jeweiligen Probenzahl von weniger als fünf Prozent gegenüber. In den Golfrandgebieten 4 und 11 **wurden überhaupt keine Proben mit einem Feinanteil über 90 Prozent entnommen**. Sowohl Gebiet 3 als auch Gebiet 12 lassen sich aufgrund der Zahl der dort gefundenen Proben mit extrem hohen Feinanteil den Etangs zuordnen.

Abbildung 137 auf Seite 259 soll den Gebietsvergleich abschließen. Diese **übersichtsdarstellung gibt die Gelegenheiten, die Möglichkeiten und Grenzen einer Differenzierung und Gruppierung der Probenentnahmegebiete abzuschätzen**.

Neben der Sonderstellung der Tiefwasserproben aus dem Golf de Fos (Gebiet 12) tritt das gehäufte Auftreten von Proben mit sehr großem Feinanteil in den Etangs hervor. Der Anteil von Proben mit sehr hohem Feinanteil erlaubt eine Zuordnung der Gebiete zu den Environments. Demgegenüber erkennt man **gleichzeitig die über alle Gebiete übergreifende Verteilung des Anteils der Proben mit sehr wenig feinkörnigem Sediment**. Es wird **deutlich, daß Unterschiede zwischen den Environments "Etang" und "Golfrand" vorhanden sind**. Gleichzeitig erkennt man aber auch beträchtliche Unterschiede innerhalb der beiden Environments.

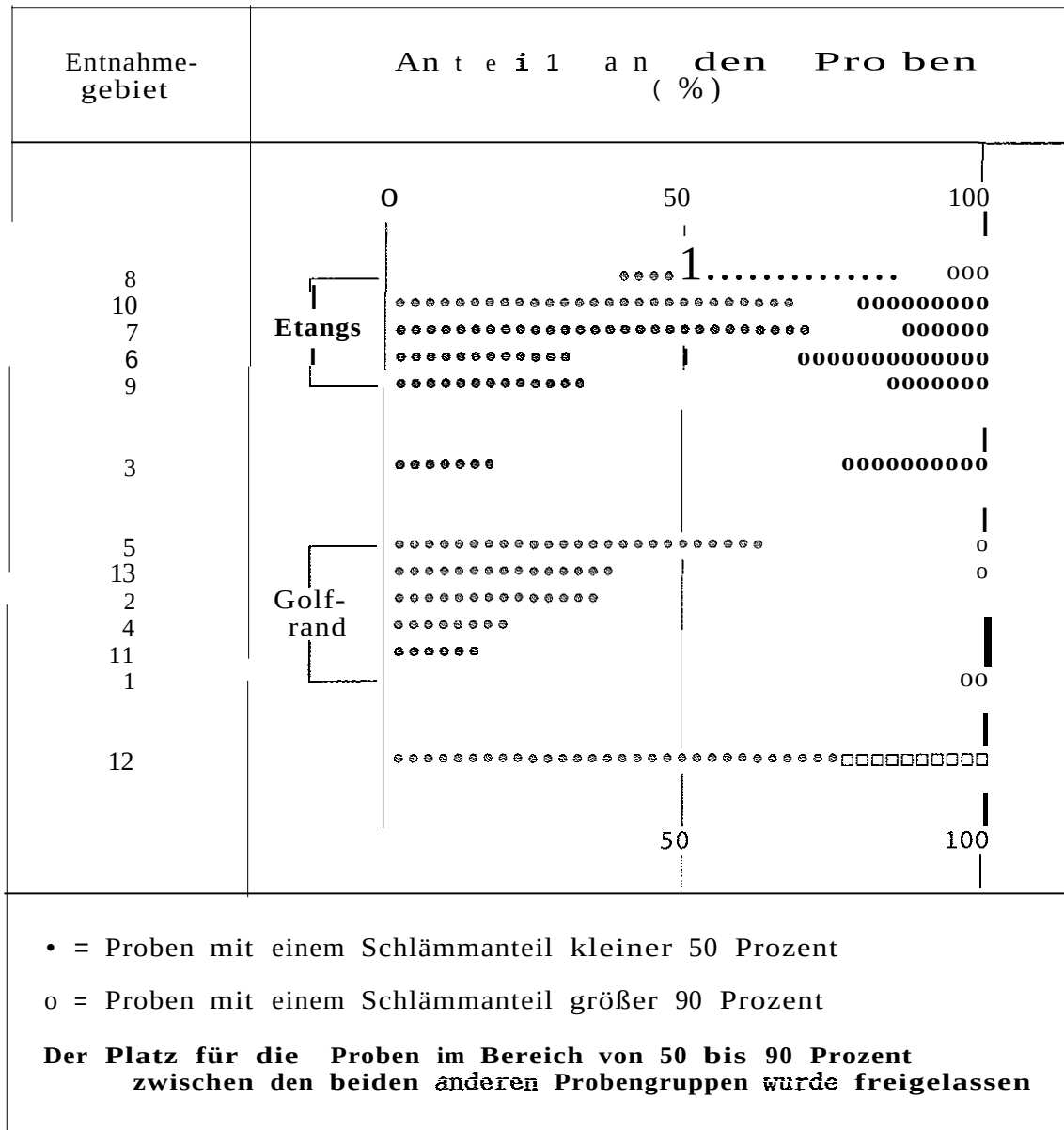


Abbildung 137. Bedeutung des Feinanteils in den Gebieten 1 bis 13

3.3.5 EINFLÜSSE VON ENVIRONMENT, JAHRESZEIT UND WASSERTIEFE

Neben der Erfassung der Unterschiede in der Granulometrie der Einzelgebiete sollen die Unterschiede in Abhängigkeit von Environment, Entnahmemonat und Entnahmetiefe der Proben untersucht werden. Die Aufteilung der Proben in Probengruppen erfolgt nach dem in Abbildung 101 auf Seite 208 vorgegebenen Schema.

Die Berechnung des Anteils der Proben mit optimalem Feinanteil (Schlammfraktion zwischen 50 und 90 Prozent des Sediments) an der Gesamtheit der zur jeweiligen Gruppe zählenden Proben ergibt die in Abbildung 139 auf Seite 261 dargestellte Aufgliederung des Anteils der **Proben mit günstigem Feinanteil**.

56 Prozent der 548 Proben liegen mit ihrem Feinanteil im optimalen Bereich. Von diesem Durchschnittswert weichen die Etangs mit 30 Prozent erheblich nach unten und der Golfrand mit 64 Prozent nach oben ab.

Für die Prüfung der Belastbarkeit dieses Ergebnisses bietet sich ein Vierfeldertest an:

	Proben mit optimalen Feinanteil	Proben ohne optimalen Feinanteil	Summe
Etangproben (Erwartungsw.)	32 (61)	76 (47)	108
Golfrandproben (Erwartungsw.)	256 (227)	146 (175)	402
Summe	288	222	510

$\chi^2 = 40.16 > 10.83 \quad \chi^2 (\alpha = 0.001)$

Abbildung 138. Abhängigkeit des optimalen Feinanteils vom Environment

Das Ergebnis des Tests fällt mit einem Wert für χ^2 von über 40 deutlich zu **Gunsten der Annahme eines Unterschieds zwischen beiden Environments aus**. Die Irrtumswahrscheinlichkeit bei Verwerfen der Nullhypothese (**environmentübergreifende Homogenität des Probenmaterials bzgl. des Anteils der Proben mit optimalem Feinanteil**) liegt unter 0.001.

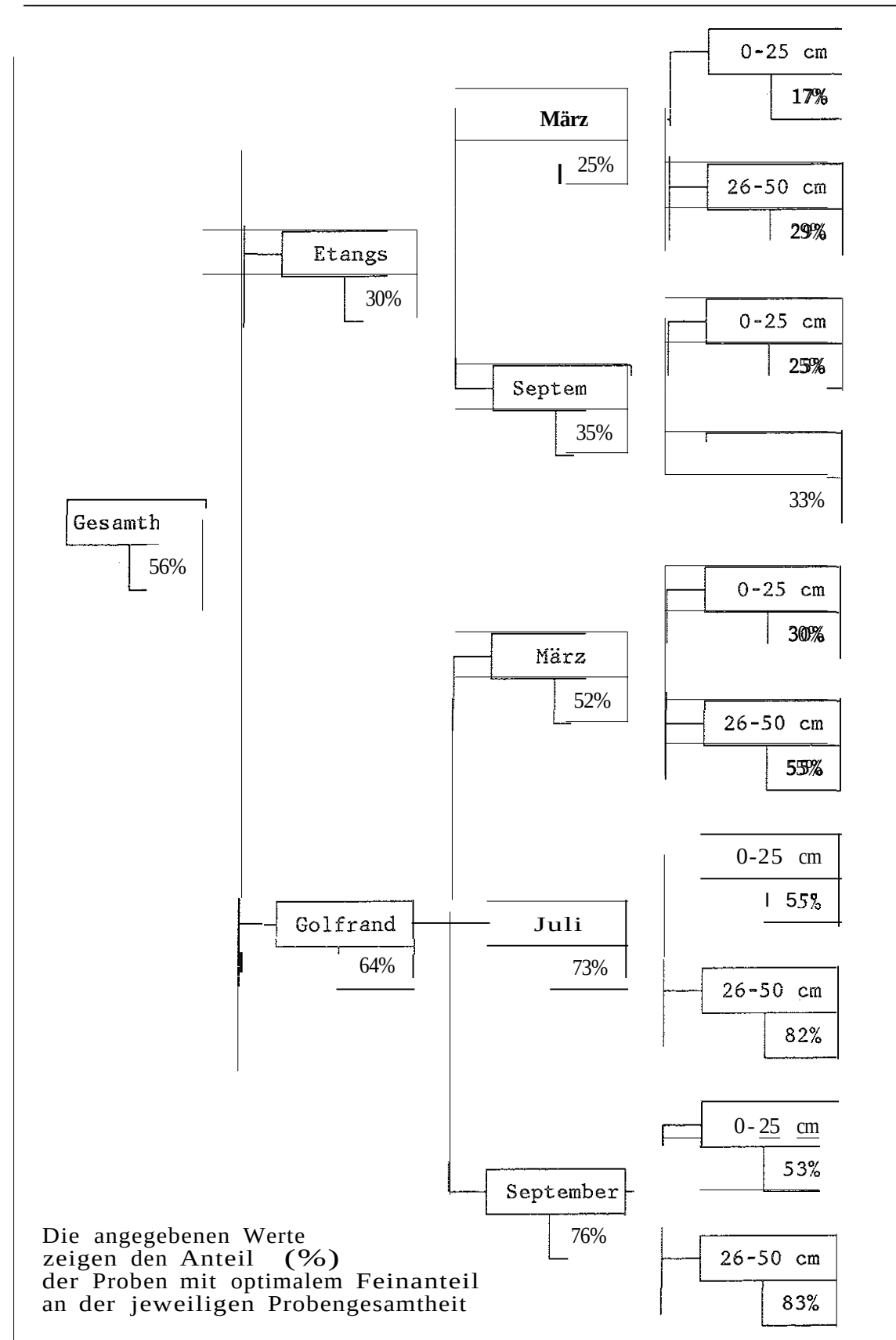


Abbildung 139. Aufgliederung der Proben mit optimalem Feinanteil

Vergleicht man in beiden Environments die Häufigkeit der Proben mit optimalem Feinanteil in Abhängigkeit von der Jahreszeit, stellt man sowohl in den Etangs als auch am Golfrand eine Zunahme des optimalen Feinanteils im Verlauf des Jahres fest. In den Etangs weisen nur 25 Prozent der Märzproben optimale Bedingungen bezüglich des Feinanteils auf, während im September bei 35 Prozent der Proben der Feinanteil zwischen 50 und 90 Prozent liegt. Am Golfrand steigt der Anteil der Proben mit optimalem Feinanteil von 52 Prozent im März über 73 Prozent im Juli auf 76 Prozent im September. **Ob in beiden Environments der Feinanteil nicht homogen über das Jahr verteilt ist, läßt sich mit Hilfe zweier statistischer Tests auf Homogenität des jeweiligen Probenmaterials überprüfen. Bei den Etangs wird die Hypothese, daß das Probenmaterial bezüglich des Feinanteils homogen über das Jahr verteilt ist, beibehalten ($\chi^2 = 1.3$). D.h. die angedeuteten jahreszeitlichen Unterschiede halten einem statistischen Test nicht stand. Am Golfrand hingegen liegt die Irrtumswahrscheinlichkeit bei Ablehnung der Nullhypothese (Homogenität) unter 0.001 ($\chi^2 = 30.60$); hier erlaubt das vorliegende Probenmaterial die statistisch belastbare Aussage, daß der Feinanteil im Verlauf des Jahres zunimmt. Bedenkt man, daß der Überwiegende Teil des organischen Detritus im Größenbereich unter 0.1 mm zu erwarten ist, und zieht man die jahreszeitlichen Schwankungen bei Produktion und Zerstörung der Biomasse in Betracht, ist zwar einerseits eine Erklärung des statistischen Befundes möglich, treten aber andererseits die generellen Probleme bei der Interpretation granulometrischer Daten recht deutlich hervor: Die Beeinflussung der Granulometrie durch nicht transportbedingte Faktoren - hier die Verschiebung der Granulometrie durch einen jahreszeitlich bedingten Wechsel des autochthonen organischen Feinstmaterials - führt zu einer Erschwerung bei der Interpretation des Geländebefundes.**

Durch eine weitere Aufsplittung der entstandenen Untergruppen erhält man die Anteile der Proben mit optimalem Feinanteil in Abhängigkeit von der Wassertiefe (ganz rechts in Abbildung 139 auf Seite 261). Hier werden zwei Tiefenbereiche unterschieden: der Bereich zwischen 0 und 25 cm Wassertiefe und der Von 26 bis 50 cm. Bei sonst gleicher Gruppenzugehörigkeit kann man in allen Fällen (von den Märzproben aus den Etangs bis zu den Septemberproben am Golfrand) eine Zunahme der Proben mit optimalem Feinanteil mit zunehmender Wassertiefe feststellen. Ein Teil dieser Unterschiede hält trotz der jeweils relativ kleinen Stichprobengrößen" dem Test auf Homogenität stand. Die Ergebnisse dieser Tests sind in Abbildung 140 auf Seite 263 dargestellt:

⁹³ Die Stichprobengrößen sind in Abbildung 101 auf Seite 208 enthalten.

		E t a n g s				G o l f r a n d						
		März		September		März		Juli		September		
Tiefe → (ern) ↓		0 25	26 50	0 25	26 50	0 25	26 50	0 25	26 50	0 25	26 50	
Etangs												
M.	0-25						*	0	•		0	•
	26-50						* ⁵		•			•
S.	0-25			,					*			•
	26-50						*		•			■ ,
Golfrand												
M.	0-25						O'		•			•
	26-50	*	*		*	0			* ³			• ⁴
J.	0-25	0										0
	26-50	•	•	*	•	•	*			0		
S.	0-25	0							0			• ²
	26-50	•	•	•	•	•	•	0		•		
Irrtumswahrscheinlichkeit bei Ablehnung der Nullhypothese : 0 für α < 0.05 * für α < 0.01 • für α < 0.001												

Abbildung 140. Optimaler Feinanteil - Tests auf Homogenität

Die Nullhypothese bei allen für die Erstellung von Abbildung 140 durchgeführten Vierfeldertests heißt: Das vorliegende Probenmaterial in den verglichenen Gruppen ist bezogen auf die Anzahl der Proben mit und ohne **optimalen Feinanteil homogen; statistisch nachweisbare Unterschiede liegen nicht vor.**

Die Ablehnung dieser Nullhypothese erfolgt in Abhängigkeit vom berechneten χ^2 auf dem 0.05-Niveau (χ^2 kleiner 3.841), auf dem 0.01-Niveau (χ^2 kleiner 6.635) oder auf dem 0.001-Niveau (χ^2 kleiner 10.83). Wird die Nullhypothese auf dem 0.001-Niveau (Irrtumswahrscheinlichkeit bei **Verwerfen der Nullhypothese kleiner 0.001**) **abgelehnt, wird in die Tabelle ein Punkt eingetragen.** Für eine Ablehnung auf dem 0.01-Niveau wird an der entsprechenden Stelle ein Stern und für eine Ablehnung auf dem 0.05-Niveau (hier liegt die Irrtumswahrscheinlichkeit bei Verwerfen der Homogenitätshypothese schon bei fünf Prozent) ein offenes Quadrat vermerkt.

Die Testergebnisse lassen sich unter folgenden Punkten zusammenfassen:

- Der obere linke Bereich der Tabelle zeigt die Ergebnisse der Vierfeldertests, in denen nur Gruppen aus dem Etangprobenmaterial miteinander verglichen werden. Hier lässt sich in keinem Fall - zum Teil durch die kleinen Stichprobenumfänge bedingt - die Nullhypothese auf Homogenität des Probenmaterials ablehnen. Die in Abbildung 139 auf **Seite 261 aufgeführten Unterschiede in den Prozentsätzen halten den statistischen Tests nicht stand. Die Abweichungen liegen im Bereich der zu erwartenden statischen Schwankungen. Umfangreicheres Probenmaterial ist hier erforderlich.**
- Die auf größeren Stichproben basierenden Unterschiede bei den Prozentsätzen im Golfrandbereich halten demgegenüber, wie der untere rechte Teil der Tabelle zeigt, zum Teil den angewandten χ^2 -Tests stand:

Die **Unterschiede** in Abhängigkeit von **der Wassertiefe** fallen je nach Jahreszeit unterschiedlich aus:

Die aus einer Tiefe von nicht mehr als 25 cm entnommenen Proben haben nur in 30 Prozent der Fälle einen Feinanteil zwischen 50 und 90 Prozent, während 55 Prozent der Proben aus dem nächsttieferen **Bereich optimale Feinanteile aufweisen. Der tiefenabhängige Unterschied im März wird also bestätigt, wenn auch eine Ablehnung der Homogenitätshypothese nur auf dem 0.05-Niveau möglich ist** (Kennzeichnung des entsprechenden Schnittpunktes in der Tabelle: $\circ'$).

Im September erfolgt für den entsprechenden Vergleich (Kennzeichnung: $\cdot'$) eine Ablehnung der Homogenitätshypothese **auf dem 0.001-Niveau. Die Prozentsätze in Abbildung 139 auf Seite 261 liegen bei 53 Prozent für das flachere (0 bis 25 cm) und bei 83 Prozent für das weniger flache (26 bis 50 cm) Wasser.**

Der dem wassertiefenabhängigen Unterschied im September entsprechende **Unterschied im Juli lässt sich, wie die Tabelle der Testergebnisse zeigt, statistisch nicht absichern: Die Zahl der im Juli entnommenen Proben (insgesamt nur 40) ist zu klein.**

Die **jahreszeitlichen Unterschiede** bei gleicher Wassertiefe lassen sich für den Bereich von 26 bis 50 cm Wasserbedeckung am Golfrand statistisch absichern (siehe $\ast^3$ und $\circ^4$ in Abbildung 140 auf Seite 263). Der Unterschied im Anteil der Proben mit optimalem **Feinanteil zwischen den Märzproben und den Juliproben einerseits und den Septemberproben andererseits lässt sich nachweisen. Wie zu erwarten, werden keine Unterschiede zwischen dentiefengleichen Proben von Juli und September nachgewiesen.**

- Ein Vergleich von **Etangproben** und **Golfrandproben** kommt nur für die Betrachtung tiefengleicher Proben mit demselben Entnahmemonat in Frage:

Der in Abbildung 139 auf Seite 261 angeführte Unterschied für die Märzproben mit einer Wasserbedeckung zwischen 26 und 50 cm (29 Prozent Proben mit optimalem Feinanteil in den Etangs stehen

55 Prozent am Golfrand gegenüber) hält dem durchgeführten Vierfeldertest auf Homogenität stand (siehe *5 in Abbildung 140 auf Seite 263). Entsprechend wird der Unterschied im September bestätigt (siehe *').

Als Schlußbemerkung zur Analyse der Testergebnisse soll festgehalten werden, daß am Golfrand sowohl **tiefenabhängige als auch jahreszeitlich bedingte Unterschiede im Anteil der Proben mit optimalem Feinanteil statistisch abgesichert werden können. Unterschiede zwischen Golfrand und Etangs lassen sich für den Tiefenbereich zwischen 26 und 50 cm nachweisen.**

Vergleich der Verteilungen der Golfrandgruppen: Für die bei den **Golfrandproben gebildeten Untergruppen lassen sich neben den Anteilen von Proben mit optimalem Feinanteil wegen der relativ umfangreichen Stichproben die Verteilungen des Feinanteils direkt vergleichen. Abbildung 141 stellt die sechs Häufigkeitsverteilungen dar:**

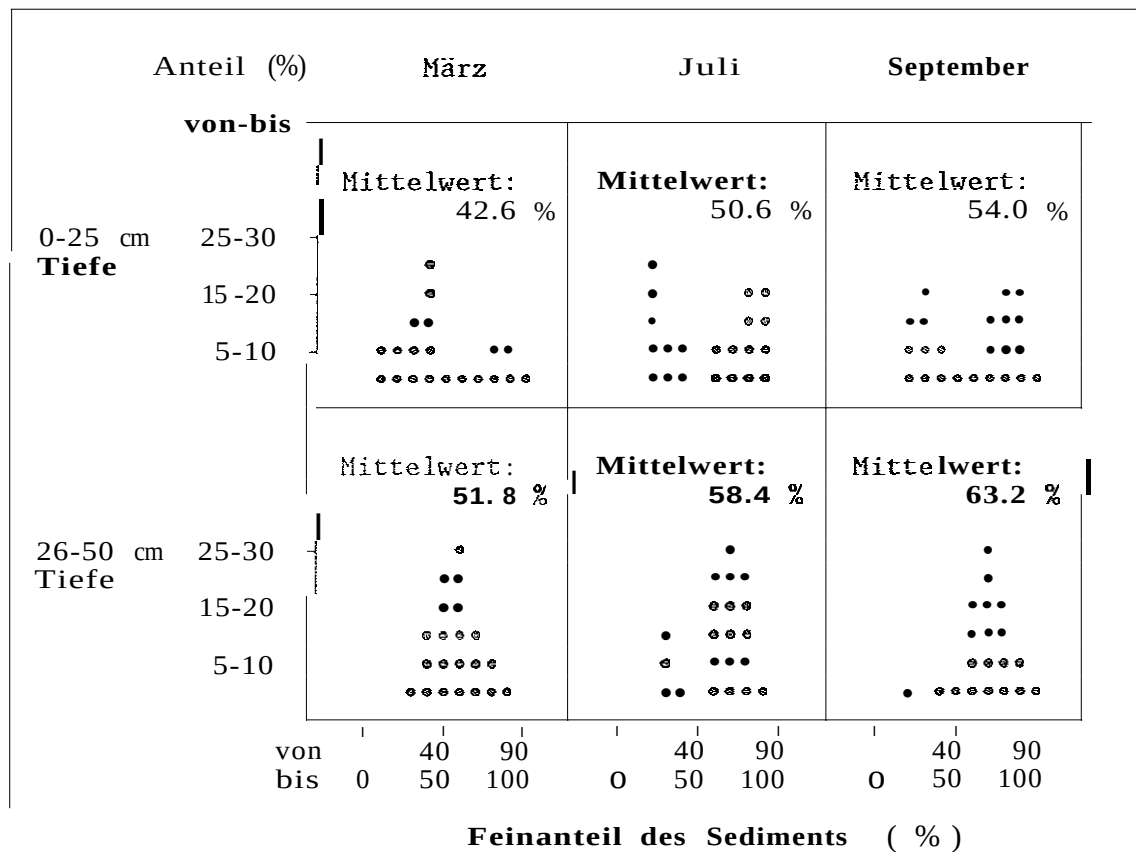


Abbildung 141. Feinanteil, Wassertiefe, Entnahmemonat (Golfrand)

Auf jeden dargestellten Punkt (σ) entfallen 5 Prozent der Proben aus der jeweiligen Probengruppe; bei der Eintragung der Punkte wurden gerundete Werte benutzt, so daß im Einzelfall aufgrund der Rundungsfehler nur 19 oder aber mehr als 20 Punkte eine Häufigkeitsverteilung bilden.

Zu jeder abgebildeten Verteilung wird der zugehörige arithmetische **Mittelwert angegeben. Dieser Mittelwert ist einerseits für den überschlägigen Vergleich der Verteilungen nützlich, zeigt aber auf der anderen Seite die Schwäche reiner Mittelwertbetrachtungen bei Vorliegen mehrgipfliger Verteilungen.**

Alle Verteilungen aus dem Flachwasserbereich (0 bis 25 cm Wasserbedeckung) zeigen eine deutliche Zweigipfligkeit. Die erste Anhäufung von Proben liegt jeweils im Abschnitt von 0 bis 40 Prozent Feinanteil am Sediment. Bei Feinanteilen zwischen 40 und 60 Prozent liegen in allen Fällen Verteilungsminima vor. Das zweite Maximum der Probenhäufigkeit liegt im Bereich zwischen 60 und 100 Prozent Feinanteil. Im Verlauf des Jahres steigt der durchschnittliche Feinanteil von 42.6 Prozent im März über 50.6 Prozent im Juli auf 54 Prozent im September an. Alle Mittelwerte liegen in Feinanteilsbereichen, die im Flachstwasser praktisch nicht vorkommen, d.h. genau zwischen den beiden Verteilungsmaxima.

Anders sehen die Verteilungen im Tiefenbereich von 26 bis 50 cm aus. Hier ist Eingipfligkeit der Verteilung - sieht man einmal von den Juliprobe ab - die Norm. Die Verteilungsmaxima liegen etwa da, wo im Flachstwasser die Minima der Verteilungen angetroffen werden.

Die Mittelwerte der Verteilungen sind: 51.8 Prozent im März, 58.4 Prozent im Juli und 63.2 Prozent im September. Auch hier läßt sich wie im Flachstwasser ein Anstieg des durchschnittlichen Feinanteils am Sediment um etwa 11.5 Prozent im Verlauf des Jahres erkennen. Der Abstand der Durchschnittswerte von acht bis neun Prozent zwischen den beiden Tiefenbereichen bleibt während des Jahres erhalten.

Entsprechend der Darstellung für den Feinanteil lassen sich die Verteilungen des Anteils der zweiten Siebfraktion am Sediment für die Probengruppen des Golfrands abbilden (Abbildung 142 auf Seite 267).

Im Tiefenbereich bis 25 cm Wasserbedeckung liegt in allen betrachteten Monaten der Anteil der zweiten Siebfraktion am Sediment bei der Mehrzahl der Proben (über 80 Prozent) unter 25 Prozent. Die Mittelwerte zeigen mit 16.8 Prozent im März, 15.1 Prozent im Juli und 18.5 Prozent im September keine einheitliche Entwicklung.

Im Tiefenbereich zwischen 26 und 50 cm Wasserbedeckung liegen die durchschnittlichen Anteile der zweiten Siebfraktion höher als im Flachstwasserbereich: 28.6 Prozent im März, 23.2 Prozent im Juli und 23.0 Prozent im September.

Der Abstand der Mittelwerte beider Tiefenbereiche verringert sich ausgehend von etwa 12 Prozent im März über 8 Prozent im Juli auf 4.5 Prozent im September.

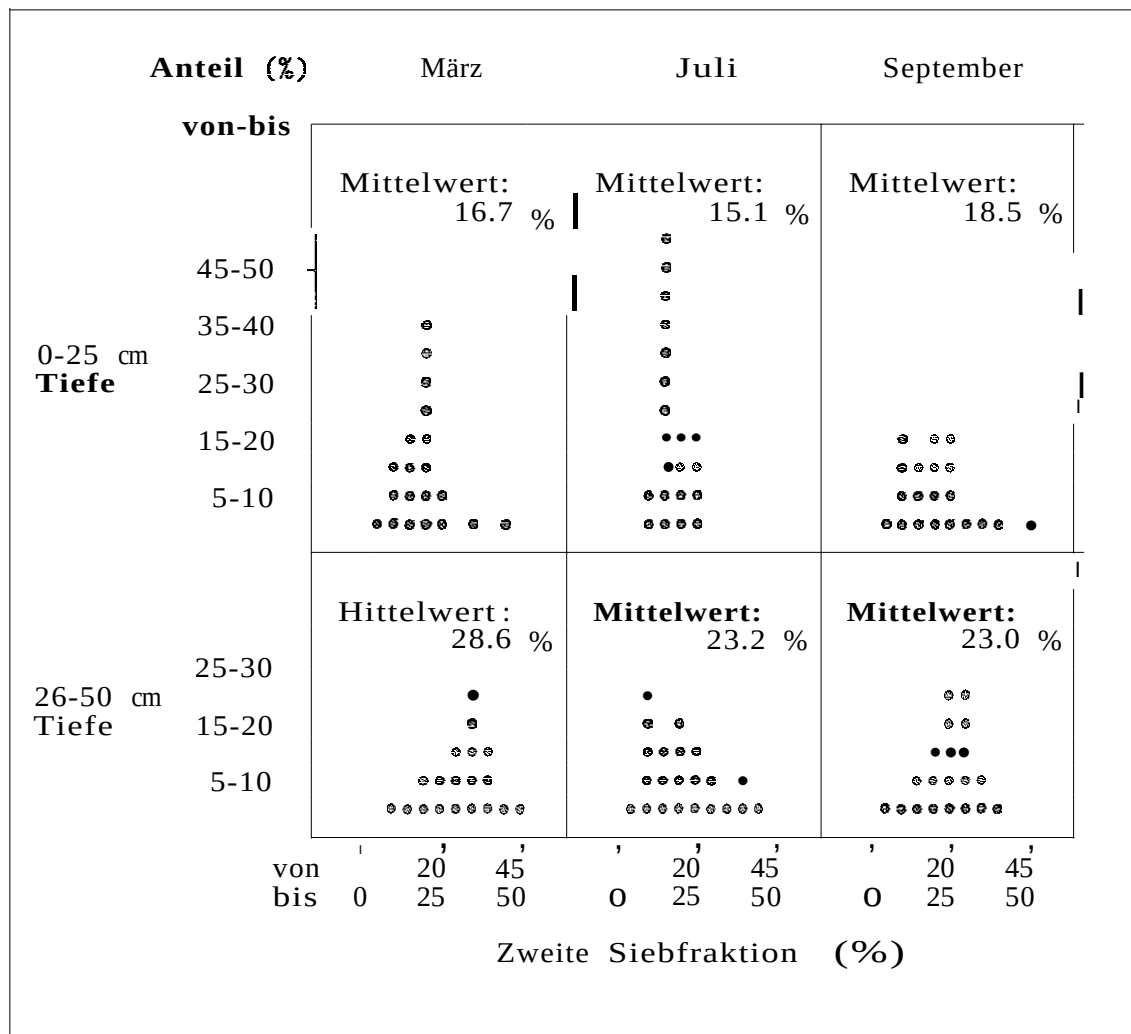


Abbildung 142. Zweite Siebfraction, Wassertiefe, Entnahmemonat (Golfrand)

Der Vergleich der Verteilungen der dritten Siebfraction (Abbildung 143 auf Seite 268) zeigt Entwicklungen, die denen, die beim Feinanteil beobachtet werden können, entgegengesetzt sind:

Bei der dritten Siebfraction stehen den drei mehrgipfligen Verteilungen mit Mittelwerten von 33.3, 26.4 und 22.2 Prozent im Tiefenbereich zwischen 0 und 25 cm eingipflige Verteilungen mit erheblich kleineren Mittelwerten von 12.5, 11.7 und 9.5 Prozent bei den Proben mit einer viasserbedeckung zwischen 26 und 50 cm gegenüber. Im Gegensatz zu den Flachstwasserproben treten bei den Proben aus dem Bereich zwischen 26 bis 50 cm Anteile der dritten Siebfraction von mehr als 40 Prozent nicht auf.

In beiden Tiefenbereichen verringert sich im Verlauf des Jahres der Anteil der dritten Siebfraction; diese Abnahme ist bei den Flachstwasserproben größer als bei den Proben aus dem nächsttieferen Bereich. Der Abstand zwischen den Mittelwerten beider Tiefenbereiche nimmt ausgehend von

20.8 Prozent im März über 14.7 Prozent im Juli auf 12.7 Prozent im September ab.

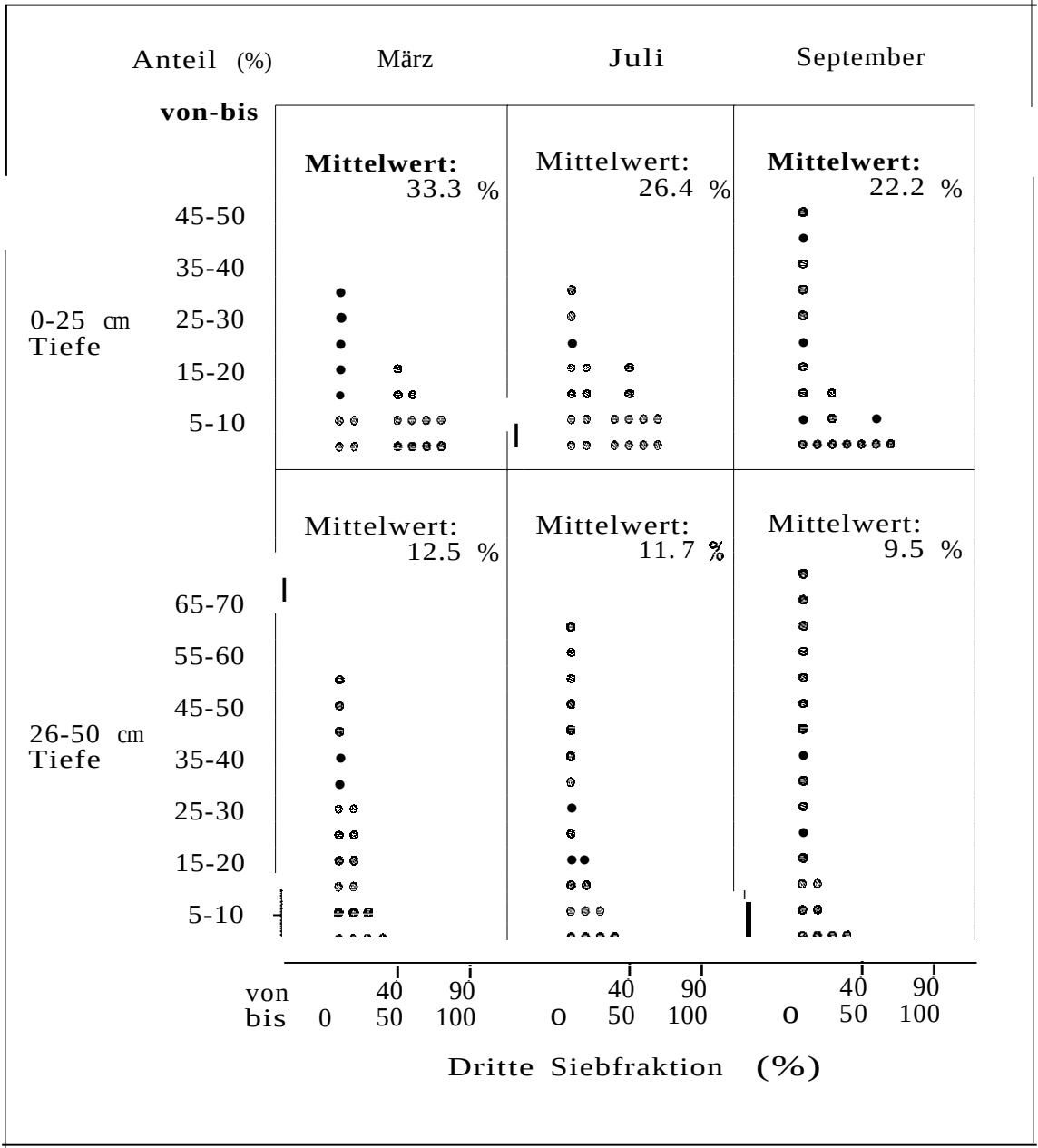


Abbildung 143. Dritte Siebfraktion, Wassertiefe, Entnahmemonat (Golfrand)

Bei der vierten Siebfraktion ergeben sich die in Abbildung 144 auf Seite 269 dargestellten Unterschiede in Abhängigkeit von der Wassertiefe.

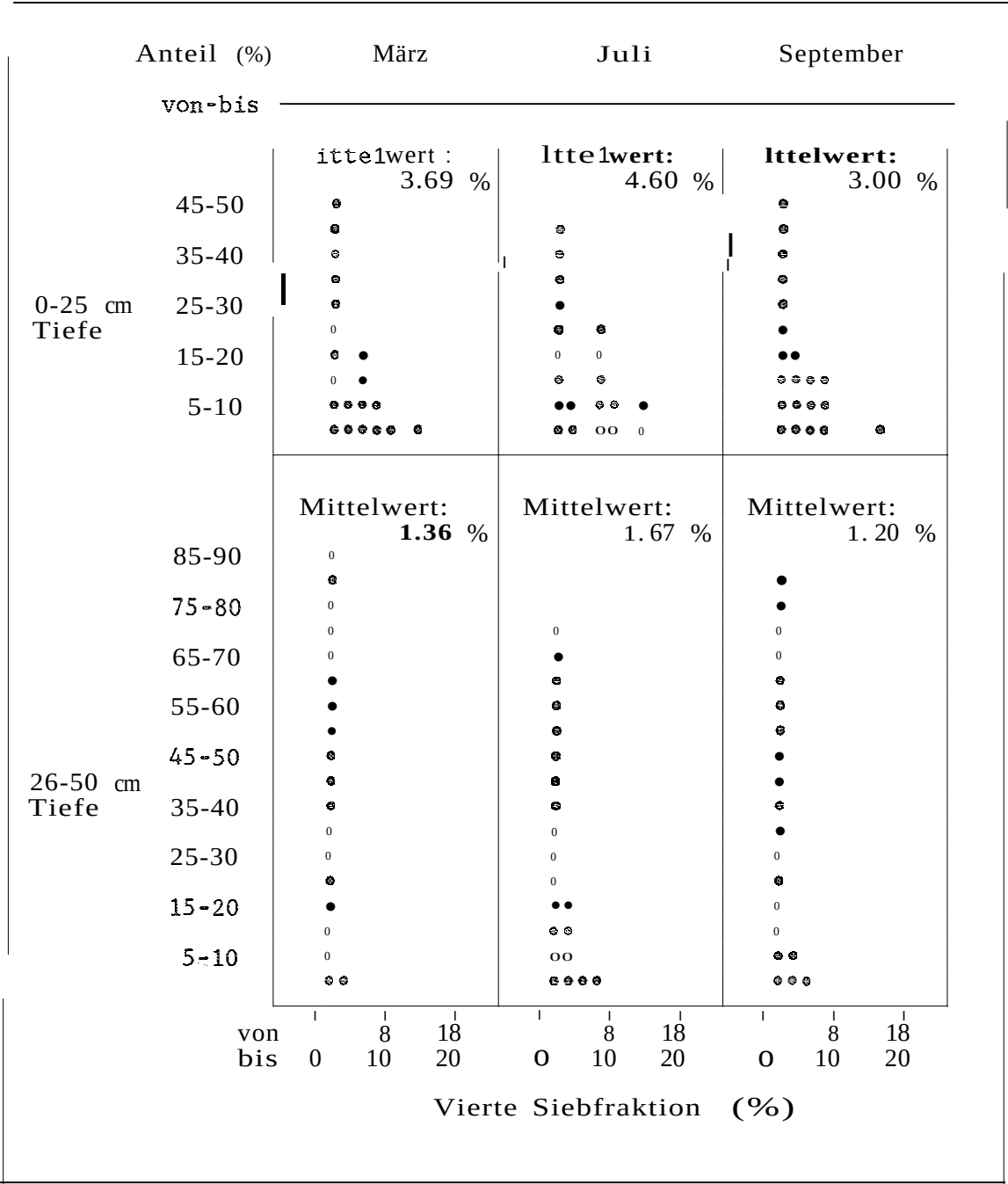


Abbildung 144. Vierte Siebfraktion, **Wassertiefe**, Entnahmemonat (Golfrand)

Auch wenn keine jahreszeitlich bedingten Trends beim Anteil des Sediments im Korngrößenbereich zwischen 0.315 mm und 0.5 mm festzustellen sind, gehen aus Abbildung 144 Unterschiede des Sediments in Abhängigkeit von der **Wassertiefe** hervor.

Im Bereich flachsten Wassers (bis 25 cm Wasserbedeckung) sind die Anteile der vierten Siebfraction an der Zusammensetzung des Sediment relativ hoch: 3.69 Prozent als Mittelwert im März, 4.6 Prozent im Juli und 3.0 Prozent im September. Dem stehen im Tiefenbereich von 26 bis 50 cm Mittelwerte von 1.36, 1.67 bzw. 1.20 Prozent gegenüber.

3.3.6 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 3.3

Die Ergebnisse der sedimentologischen Untersuchung des Probenmaterials lassen sich unter folgenden Punkten zusammenfassen:

- Einteilung in Siebfractionen

Für die granulometrische Untersuchung der Proben werden sechs Siebfractionen unterschieden: die erste Siebfraction (auch als **Feinanteil oder Schlammfraction bezeichnet**) mit Korndurchmessern kleiner 0.1 mm, die zweite Siebfraction von 0.1 bis 0.2 mm, die dritte von 0.2 bis 0.315 mm, die vierte von 0.315 bis 0.5 mm, die fünfte von 0.5 bis 0.8 mm und die sechste für das Grobmaterial mit Durchmessern über 0.8 mm.

- Gesamtheit der Proben

Die Verteilungen des Anteils der Siebfractionen an der Zusammensetzung des Sediments zeichnen sich durch eine große Streuung aus.

Die durchschnittlichen Anteile liegen bei 56 Prozent für die Schlammfraction, 22 Prozent für die zweite Siebfraction, 16 Prozent für die dritte, 1.9 Prozent für die vierte, 0.4 Prozent für die fünfte und 3.6 Prozent für die das gesamte gröbere Material umfassende sechste Siebfraction.

Im flachen Wasser bis 25 cm ist der Anteil der ersten und zweiten Siebfraction kleiner als in Wassertiefen zwischen 26 und 50 cm, der Anteil der dritten und vierten Siebfraction dagegen größer.

- Golfrand und Etangs

Der Vergleich der Verteilungen des Anteils der Siebfractionen in unterschiedlichen Tiefen am Golfrand und in den Etangs zeichnet ein komplexes Bild der Unterschiede der Sedimentzusammensetzung in Abhängigkeit von Environment und Wassertiefe.

In den nach der Wassertiefe unterschiedenen Probengruppen ist der **Feinanteil in den Etangs größer als am Golfrand. Dasselbe gilt für die dritte und vierte Fraction.** Die zweite Siebfraction ist dagegen am Golfrand für die Zusammensetzung des Sediments in beiden Wassertiefen bedeutender als in den Etangs.

Die stärkere Betonung des Feinanteils und der größeren Fractionen in den Etangs und der zweiten Fraction am Golfrand zeigt eine im Durchschnitt bessere Sortierung des Sediments am Golfrand an.

Bei der Unterscheidung nach der Wassertiefe ist unabhängig vom Environment der Anteil der ersten beiden Fraktionen in den aus dem tieferen Wasser entnommenen Proben im Durchschnitt höher als bei den Proben aus dem flacheren Wasser. Bei der dritten und vierten Siebfraktion liegen die Durchschnittswerte bei den Proben aus dem flacheren Wasser höher als bei den Proben, die im Bereich von 26 bis 50 cm Wassertiefe entnommen wurden.

Dies zeigt eine Anreicherung des gröberen Materials im flacheren Wasser und des feineren Materials im etwas tieferen Wasser an. Dieser Effekt ist aufgrund der Dünung, deren Einfluß auf die Umlagerung mit zunehmender Wassertiefe und Entfernung vom Strand abnehmen dürfte, zu erwarten. Wegen der geschützteren Lage der Etangs fallen die tiefenabhängigen Unterschiede der Granulometrie dort weniger deutlich aus.

◦ Gebiete 1 bis 13

Innerhalb der Environments sind die Unterschiede der Granulometrie von Gebiet zu Gebiet groß. Kennzeichnend für die Etangs ist die große Anzahl von Proben mit einem hohen Anteil feinen Materials (mehr als 90 Prozent Feinanteil). Am Golfrand sind Anteile der Schlämfraktion von mehr als 90 Prozent dagegen selten.

◦ Wassertiefe und Jahreszeit

Die Abhängigkeit der Granulometrie der entnommenen Proben von der Jahreszeit läßt sich am Golfrand nachweisen. Unabhängig von der Wassertiefe nimmt der Feinanteil des Sediments im Verlauf des Jahres zu (von März bis September). Die Erhöhung des Feinanteils wird im flachen Wasser bis 25 cm Wassertiefe überwiegend durch einen Rückgang des Anteils der dritten Siebfraktion kompensiert. Im tieferen Wasser zwischen 26 und 50 cm ist eine Abnahme des Anteils der zweiten und der dritten Siebfraktion im Verlauf des Jahres erkennbar.

Als Erklärung dieser jahreszeitlichen Veränderungen der Granulometrie kommt das im Unterkapitel "Detritusnahrungskette und Sediment" auf Seite 105 beschriebene Modell einer Kombination von zyklischer allochthoner, mineralischer und zyklischer autochthoner, organischer Sedimentation mit zeitlichem Versatz der beiden **Zyklusmaxima in Frage.**

3.4 PFLANZENWUCHS IM UNTERSUCHUNGSGESIET

Der Analyse der Meßwerte bezüglich der abiotischen Komponenten des Ökosystems (erfaßt werden Informationen über Wassertemperatur, Salinität und Sedimentzusammensetzung⁹⁴) soll die Analyse der biotischen Komponenten mit der Auswertung der Informationen folgen, die über die Primärproduktion, das erste Glied in der/den Nahrungsketten des Ökosystems vorhanden sind.

Während über die Produktion von Phytoplankton und am Boden lebenden pflanzlichen Mikroorganismen keine Informationen vorliegen, lassen sich aufgrund der subjektiv vorgenommenen Eintragungen über den Bewuchs mit höher organisierten Wasserpflanzen erste Aussagen über einen Teil der Primärproduzenten gewinnen. Fünf Kategorien für den am Probenentnahmeort angetroffenen Bewuchs mit Wasserpflanzen werden unterschieden: "kein Bewuchs", "wenig Bewuchs", "normaler Bewuchs", "üppiger Bewuchs" und "sehr üppiger Bewuchs".⁹⁵

Der erste Abschnitt (3.4.1) gibt eine Übersicht über die Verteilung des Pflanzenwuchses, bezogen auf die Gesamtheit der Proben.

Der zweite Abschnitt (3.4.2) vergleicht den Pflanzenwuchs am Golfrand und in den Etangs.

Der dritte Abschnitt (3.4.3) zeigt anhand der Probenentnahmegebiete die Unterschiede des Bewuchses durch Wasserpflanzen innerhalb der Environments auf.

Im vierten Abschnitt (3.4.4) wird die Abhängigkeit des Bewuchses von Jahreszeit und Wassertiefe untersucht.

Die Ergebnisse des Unterkapitels über den Bewuchs mit Wasserpflanzen werden im fünften Abschnitt (3.4.5) zusammengefaßt.

3.4.1 VERTEILUNG DES BEWUCHSES BEI DER PROSENGESAMTHEIT

Um einen Überblick zu verschaffen, wird zuerst die Häufigkeit des Auftretens der beschriebenen fünf Kategorien im gesamten Probenmaterial wiedergegeben. Die Verteilung der Dichte des Pflanzenwuchses wird in Abbildung 145 auf Seite 274 dargestellt.

⁹⁴ Schon bei der Analyse der Sedimentzusammensetzung (Granulometrie) wurden erste Rückschlüsse auf die Primärproduktion gezogen. Einen kritischen Punkt bei der Analyse der Ergebnisse der Granulometrie stellen die jahreszeitlichen Schwankungen des Feinanteils am Sediment dar, die sich sehr wahrscheinlich auf Schwankungen bei der Produktion und Zersetzung des im Feinanteil miterfaßten organischen Anteils zurückführen lassen.

⁹⁵ Bei üppigem und sehr üppigem Bewuchs wurde die Probenentnahme auf die Bereiche zwischen den Wasserpflanzen beschränkt. Die Abstände zwischen den Proben richteten sich in solchen Bereichen nach der Intensität des Bewuchses und fielen dadurch größer aus.

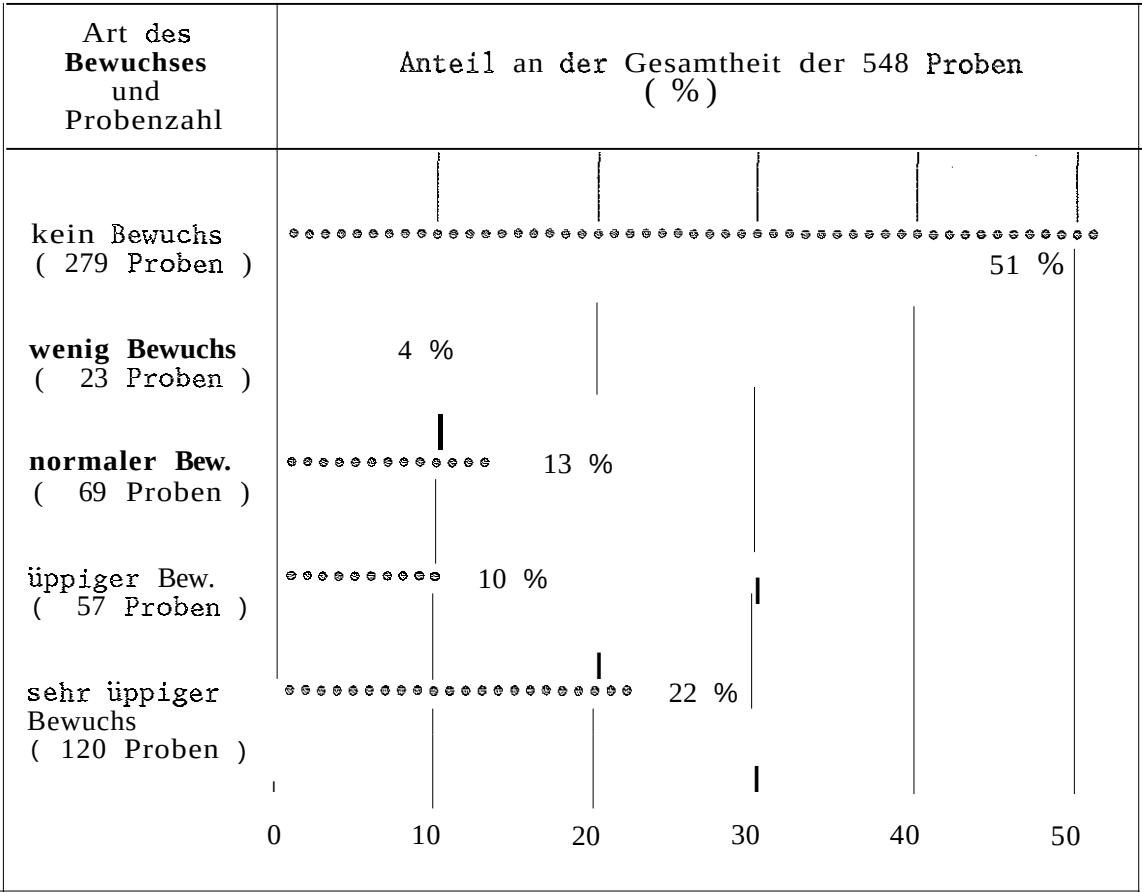


Abbildung 145. Pflanzenwuchs an den Probenentnahmestellen

Bei der Mehrzahl der Probenentnahmen (279 Proben, entsprechend 51 Prozent) wird kein Pflanzenwuchs festgestellt. Vereinzelte Pflanzen werden bei 23 Probenentnahmen registriert, während der Bewuchs bei 69 Proben als normal, bei 57 als üppig und bei 120 als sehr üppig eingeschätzt wird.

Davon ausgehend, daß die Beurteilung des Bewuchses auf subjektiven Kriterien beruht und nicht quantitativ abgesichert worden ist, lassen sich objektiv nur zwei Gruppen von Proben unterscheiden: Proben limit Bewuchs" (269 Proben, entsprechend 49 Prozent) und die bereits oben erwähnten 279 Proben "ohne Bewuchs". Es können also zwei gleichgroße Untergruppen von Proben gegenübergestellt werden.

3.4.2 PFLANZENWUCHS AM GOLFRAND UND IN DEN ETANGS

Entsprechend der weiter oben vorgeschlagenen Unterteilung in Golf- und Etangproben läßt sich die Verteilung der unterschiedenen Kategorien für den Bewuchs mit Wasserpflanzen in den unterschiedlichen Biotopen darstellen (siehe Abbildung 146 auf Seite 275).

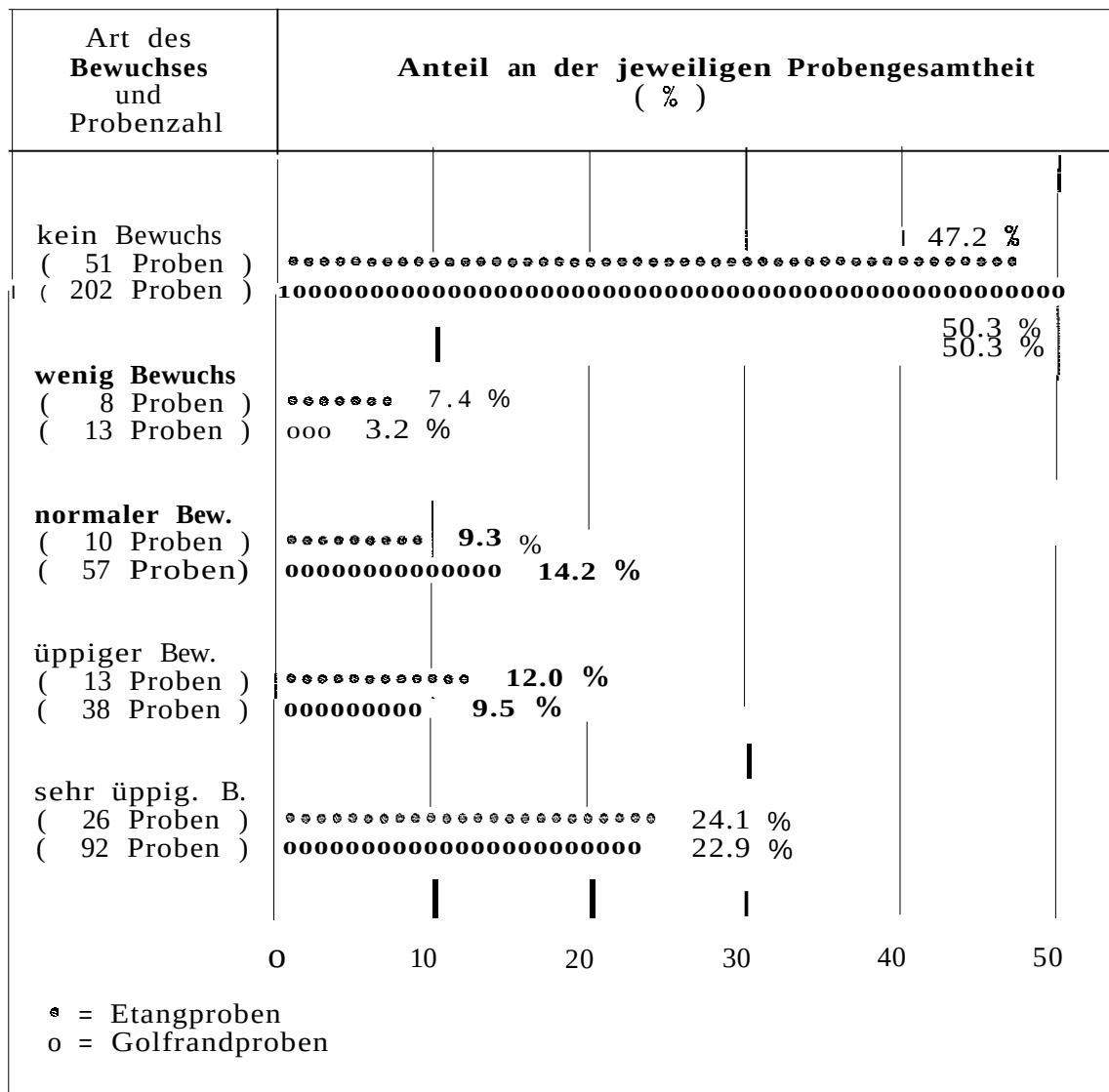


Abbildung 146. Pflanzenwuchs am Golfrand und in den Etangs

Unbeeinflusst von der Verschiedenheit der Environments zeigt die Verteilung des Pflanzenwuchses, wie aus Abbildung 146 zu ersehen ist, kaum Unterschiede. In beiden Environments liegt der Anteil der Proben ohne Pflanzen bei etwa 50 Prozent und der Anteil der Proben mit "sehr üppigem Bewuchs" etwas über 20 Prozent. Bei den weniger häufig auftretenden Zwischengruppen ("wenig Bewuchs", "normaler Bewuchs" und "üppiger Bewuchs" mit den jeweils verbleibenden 25 Prozent der Proben) lassen sich leichte Abweichungen registrieren.

Der Vergleich des für beide Environments zusammengefaßten Probenmaterials erlaubt keine Differenzierung nach Environment. Dies schließt jedoch nicht aus, daß bei einer anderen Gruppierung des Probenmaterials signifikante Unterschiede in Abhängigkeit vom Lebensraum feststellbar sind, wie die folgenden beiden Abschnitte zeigen werden.

3.4.3 PFLANZENWUCHS IN DEN GEBIETEN 1 BIS 13

Während sich beim Vergleich der zusammengefaßten Etangproben mit den zusammengefaßten Proben vom Golfrand deutliche Unterschiede in der Verteilung des Bewuchses mit Wasserpflanzen nicht zeigen, erlaubt der Vergleich der einzelnen Untersuchungsgebiete eine Differenzierung nach der Art des Bewuchses (siehe Abbildung 147).

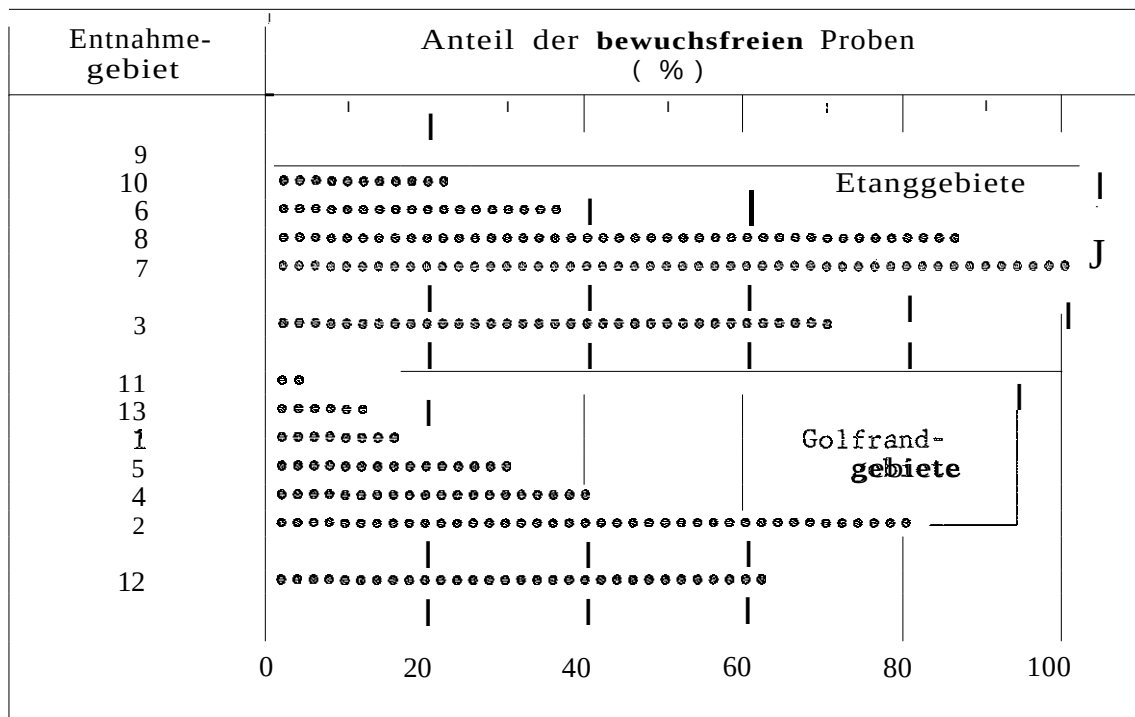


Abbildung 147. Verteilung der bewuchsfreien Proben auf die Gebiete

Nimmt man den Anteil der bewuchsfreien Proben an der jeweiligen Stichprobengesamtheit (Gebiet) als Basis für einen Vergleich, fallen die **extremen Unterschiede innerhalb der beiden Environments auf: In Gebiet 9 zum Beispiel werden gar keine bewuchsfreien Proben gefunden, während in Gebiet- 7 keine Probe mit Bewuchs angetroffen wird. Beide Gebietegehör'n zum selben Environment: zu den Etangs.**

Ähnlich fallen die Unterschiede am Golfrand aus: In Gebiet 11 sind weniger als 5 Prozent der Proben bewuchsfrei, während in Gebiet 2 bei 80 Prozent der Proben kein Bewuchs festgestellt wird.

Der Bewuchs mit Wasserpflanzen unterliegt also sehr stark lokalen Bedingungen, die kaum von der gegebenen Differenzierung in die beiden Environments Golfrand und Etangs beeinflußt zu sein scheinen.

3.4.4 ABHÄNGIGKEIT DES BEWUCHSES VON JAHRESZEIT UND WASSERTIEFE

Wie bei der Betrachtung der abiotischen Komponenten soll auch bei der Analyse der Verteilung des Pflanzenwuchses zusätzlich zum Vergleich von Golfrand und Etangs auf der einen und der 13 Probenentnahmegebiete auf der anderen Seite eine Gruppierung des Probenmaterials in Abhängigkeit von **Environment, Jahreszeit und Wassertiefe vorgenommen werden.**

Wie man Abbildung 149 auf Seite 278 entnehmen kann, liegt sowohl bei der Gesamtheit aller 548 Proben als auch bei den Untergruppen der Etangproben und Golfrandproben der Anteil der Proben mit Pflanzewuchs bei etwa 50 Prozent.

Bei der Betrachtung der Verteilung der Proben mit Pflanzenwuchs im Verlauf des Jahres erkennt man in den Etangs und am Golfrand gegenläufige **Tendenzen:**

In den Etangs nimmt die Anzahl der Proben mit Pflanzenwuchs von 66 Prozent im März auf 40 Prozent im September ab.

Am Golfrand hingegen steigt der Anteil der Proben mit Pflanzenwuchs von 38 Prozent im März über 57 Prozent im Juli auf 63 Prozent im September an.

Die Überprüfung mit Hilfe eines χ^2 -Tests, ob die bewuchsfreien Proben auf die beiden Monate März und September homogen verteilt sind, ergibt für die Etangproben die in Abbildung 148 dargestellte Vierfeldertafel.

	Proben ohne Bewuchs	Proben mit Bewuchs	Summe
Märzproben (Erwartungsw.)	18 (25)	35 (28)	53
Septemberproben (Erwartungsw.)	33 (26)	22 (29)	55
Summe	51	57	108

$$\chi^2 = 7.34 > 6.64 = \chi^2_{(\alpha = 0.01)}$$

Abbildung 148. Abhängigkeit des Pflanzenwuchses vom Entnahmemonat (Etangs)

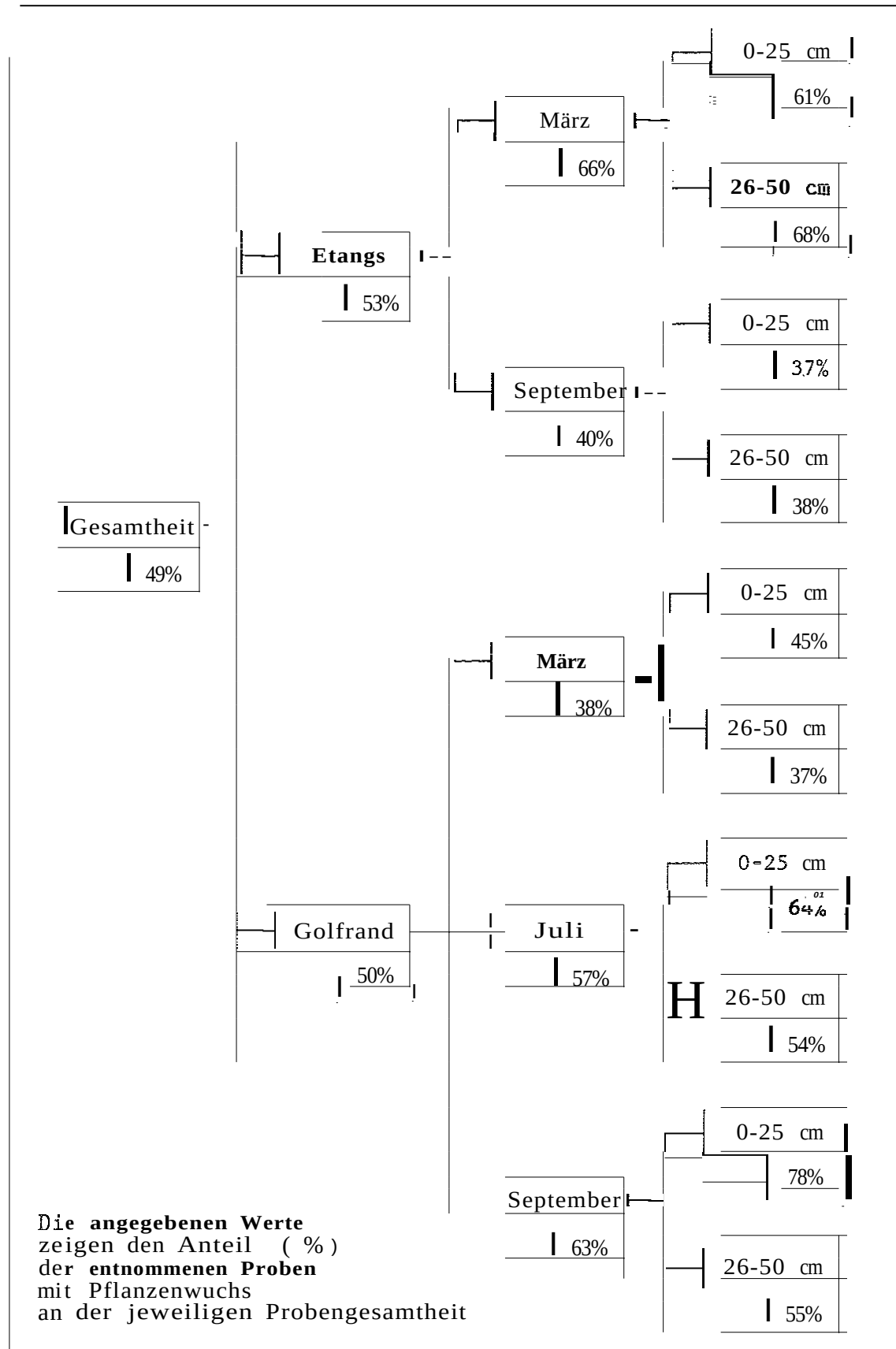


Abbildung 149. Anteile der Proben mit Pflanzenwuchs

Für χ^2 ergibt sich in den Etangs ein Wert von 7.34, d.h. die Nullhypothese, daß das betrachtete Probenmaterial bezüglich Bewuchs und Entnahmemonat homogen ist, läßt sich auf dem 1 Prozent-Niveau für die Irrtumswahrscheinlichkeit α zurückweisen. Der Zusammenhang zwischen Jahreszeit und Pflanzenwuchs läßt sich also statistisch untermauern.

Für die Golfrandproben ist der Vierfeldertest in Abbildung 150 dargestellt:

	Proben ohne Bewuchs	Proben mit Bewuchs	Summe
Märzproben (Erwartungsw.)	128 (105)	78 (101)	206
Septemberproben (Erwartungsw.)	57 (80)	99 (76)	156
Summe	185	177	362

$$\chi^2 = 23.28 > 10.83 = \chi^2 (\alpha = 0.001)$$

Abbildung 150. Abhängigkeit des Pflanzenwuchses vom Entnahmemonat (Golfrand)

Bei den Golfrandproben läßt sich die Nullhypothese (Homogenität des Probenmaterials) sogar bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit unter 0.1 Prozent ablehnen (χ^2 liegt bei 23.28).

Die Veränderungen des Anteils der Proben mit Pflanzenwuchs in Abhängigkeit von der Wassertiefe (ganz rechts in Abbildung 149 auf Seite 278) zeigen am Golfrand im Verlauf des Jahres eine starke Zunahme der Proben mit Pflanzenwuchs im flachen Wasser (der Anteil der Proben mit nachgewiesenem Pflanzenwuchs steigt von 45 Prozent im März über 64 Prozent im Juli auf 78 Prozent im September). Demgegenüber beträgt die Zunahme des Pflanzenwuchses im tieferen Wasser am Golfrand (26 bis 50 cm Wassertiefe) lediglich 18 Prozent (37 Prozent im März; 55 Prozent im September). D.h. die jährliche Neubesiedlung mit Wasserpflanzen findet bevorzugt im flachen Wasser statt.

In den Etangs findet sich auch bei der tiefenabhängigen Besiedlung durch Wasserpflanzen eine dem Golfrand entgegengesetzte Beziehung: Zu Beginn des Jahres sind die tieferen Etangbereiche stärker mit Wasserpflanzen besiedelt. Bis September wird unabhängig von der Wassertiefe eine gleichmäßig niedrige Besiedlungsdichte erreicht.

Führt man für alle denkbaren Paare der ganz rechts in Abbildung 149 auf Seite 278 aufgeführten Probengruppen einen χ^2 -Test durch, ergibt sich als Ergebnis die in Abbildung 151 auf Seite 280 dargestellte Übersichtstabelle:

Etangs						Golfrand					
		März		September		März		Juli		September	
Tiefe → (cm) ↓		0 25	26 50	0 25	26 50	0 25	26 50	0 25	26 50	0 25	26 50
Etangs											
M.	0-25					0					
	26-50			,		.					
S.	0-25									0 ²	
	26-50		*							•	
Golfrand											
M.	0-25									0'	
	26-50	0	•							•	* ⁴
J.	0-25										
	26-50									0	
S.	0-25			0	•	0	•		0		0'
	26-50						*			0	
Irrtumswahrscheinlichkeit bei Ablehnung der Nullhypothese : 0 für $\alpha < 0.05$ * für $\alpha < 0.01$ • für $\alpha < 0.001$											

Abbildung 151. Bewuchsfreie Proben - Tests auf Homogenität

Wie die Übersichtstabelle zeigt, läßt sich der statistische Nachweis für Unterschiede im Bewuchs zwischen Golfrand- und Etangproben bei gleichem Entnahmemonat im März für die Probengruppe im Bereich von 26 bis 50 cm Wassertiefe (•¹ in der Tabelle) und im September für die Flachwasserproben mit einer Wasserbedeckung bis zu 25 cm (0² in der Tabelle) führen.

In der Gruppe der Golfrandproben sind die jahreszeitlichen Unterschiede sowohl im flachen wie im tieferen Wasser statistisch nachzuweisen (0³ bzw. *⁴ in der Tabelle).

Für die im September am Golfrand entnommenen Proben gelingt außerdem der statistische Nachweis der Inhomogenität des Probenmaterials in Abhängigkeit von der Wassertiefe (•⁵).

3.4.5 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 3.4

Die Ergebnisse der Analyse der zur pflanzlichen Primärproduktion im Untersuchungsgebiet vorliegenden Informationen läßt sich in den folgenden **Punkten zusammenfassen:**

- **Qualität des Datenmaterials**

Die im Gelände notierten Informationen über die Dichte der Besiedlung durch Wasserpflanzen beruhen auf subjektiven visuellen Beobachtungen. Daraus folgt, daß eine detaillierte quantitative Analyse der Besiedlungsdichte durch Wasserpflanzen aufgrund der vorliegenden Informationen nicht möglich ist. Dennoch ist eine Unterscheidung von zwei Probengruppen einwandfrei möglich: Proben mit und Proben ohne Bewuchs. Die Anteile dieser beiden eindeutig erfaßten Probengruppen an beliebigen Stichproben liefern Anhaltspunkte über die Unterschiede in der Besiedlung durch Wasserpflanzen in Abhängigkeit von Environment, Entnahmegebiet, Wassertiefe und Jahreszeit.

- **Bewuchs am Golfrand und in den Etangs**

Gravierende Unterschiede im Anteil der Proben mit Pflanzenwuchs an der Summe aller Golfrandproben und an der Summe aller Etangproben lassen sich nicht feststellen. Der Anteil der Proben mit Bewuchs macht in beiden Environments etwa 50 Prozent aus.

- **Bewuchs in den Probenentnahmegebieten 1 bis 13**

Die Unterschiede im Pflanzenwuchs von Entnahmegebiet zu Entnahmegebiet sind in beiden Environments erheblich.

- **Jahreszeitliche Schwankungen**

Der Anteil der Proben mit Bewuchs zeigt jahreszeitliche Schwankungen. In den Etangs geht der Pflanzenwuchs vom Frühjahr bis zum Herbst zurück; am Golfrand ist eine Zunahme der Besiedlung durch Wasserpflanzen im Verlauf des Jahres festzustellen.

- **Abhängigkeit des Bewuchses von der Wassertiefe**

Während in den Etangs der Nachweis ausgeprägter tiefenabhängiger Unterschiede in der Besiedlungsdichte durch Wasserpflanzen nicht erbracht werden kann, zeigen die Golfrandproben erhebliche Unterschiede in der Besiedlungsdichte durch Wasserpflanzen je nach Wassertiefe. Im März liegt die Besiedlungsdichte im flachen Wasser bis 25 cm nur geringfügig höher als im tieferen Wasser zwischen 26 und 50 cm. Im September ist die Besiedlungsdichte im Flachwasser erheblich höher.

◦ **Bewuchs, Detritusproduktion und Granulometrie**

Am Golfrand verlaufen die jahreszeitlichen Veränderungen der Granulometrie des Sediments mit einer Zunahme des Feinanteils während des Sommers parallel zu der festgestellten Zunahme des Pflanzenwuchses. Damit läßt sich eine Abhängigkeit des Feinanteils von der pflanzlichen Primärproduktion annehmen.

◦ **Interpretation**

Die Entwicklung des Pflanzenwuchses in Abhängigkeit von Jahreszeit und Wassertiefe weist Etangs und Golfrand als unterschiedliche Lebensbereiche aus. Im Verlauf des Jahres verschlechtern sich die Bedingungen für die Besiedlung durch Wasserpflanzen in den Etangs unabhängig von der Wassertiefe - hier könnte ein drastischer Anstieg der Salinität während der Sommermonate und eine damit verbundene Verschlechterung der Lebensbedingungen durch Veränderungen anderer abiotischer Komponenten eine Ursache bilden -, während am Golfrand die Besiedlung während der Sommermonate - speziell in Bereichen flachsten Wassers - erheblich zunimmt. Die Entwicklung am Golfrand ließe sich durch den Einfluß der im Winter stärkeren Dünung und der damit verbundenen Erosion von Wasserpflanzen während der Wintermonate erklären.

Es ist von sehr unterschiedlichen Bedingungen am Golfrand und in den Etangs mit entsprechenden Auswirkungen auf die von der Primärproduktion abhängenden Nahrungsketten auszugehen.

3.5 OSTRACODEN

Die im Rhonedelta durchgeführten Untersuchungen befaßten sich schwerpunktmäßig mit der Erfassung des Auftretens der unterschiedlichen Gattungen von Foraminiferen. Die gesammelten Daten, die sich auf die Ostracoden beziehen, sind insofern lediglich ein 'byproduct' der angefallenen Gelände- und Laborarbeiten. Eine detaillierte gattungs- oder gar artmäßige qualitative und quantitative Erfassung des in den Proben vorhandenen Ostracodenspektrums fand jedoch nicht statt. Aus diesem Grund kann der Abschnitt über Ostracoden lediglich einige die Gruppe der Ostracoden in ihrer Gesamtheit betreffende Aspekte aufgreifen und hier die im Rahmen der vorliegenden Thematik mit dem vorhandenen Datenmaterial beantwortbaren Fragestellungen angehen.

Der erste Abschnitt (3.5.1) beschreibt, wie aus dem vorhandenen Datenmaterial die Populationsdichten für lebende und tote Ostracoden berechnet werden.

Der zweite Abschnitt (3.5.2) gibt anhand des gesamten Datenmaterials einen Überblick über die Besiedlungsdichte durch Ostracoden. Die Anzahl lebender Ostracoden auf 10 cm² bildet die Basis für die Analyse der Besiedlungsdichten durch lebende Ostracoden; die Anzahl toter Ostracoden pro Gramm Sediment leitet über zur Analyse der "Besiedlungsdichte" in der fossilen Probe.

Im dritten Abschnitt (3.5.3) werden Lebend- und Totpopulationsdichte von Golfrand und Etangs miteinander verglichen.

Die Unterschiede innerhalb der Environments werden bei der Analyse der Populationsdichten in den Gebieten 1 bis 13, die den vierten Abschnitt (3.5.4) bildet, verdeutlicht.

Der Einfluß von Jahreszeit und Wassertiefe auf die Populationsdichte von Ostracoden geht aus dem fünften Abschnitt (3.5.5) hervor.

Der sechste Abschnitt (3.5.6) faßt die Ergebnisse der Analyse der Populationsdichte von Ostracoden zusammen.

3.5.1 DEFINITIONEN UND GRUNDLAGEN FÜR DIE BERECHNUNGEN

Da im zur Binokularuntersuchung vorbereiteten Probenmaterial das gesamte Sediment größer 0.1 mm Korndurchmesser vorliegt, bietet sich neben der Erfassung der Foraminiferen ein einfaches Auszählen der im Sediment vorliegenden Ostracoden an. Neben noch kompletten Schalen treten in den Proben einzelne Klappen auf. Während die Zahl der Einzelklappen - durch zwei geteilt - als Größe der in der Binokularprobe vorhandenen Totpopulation interpretiert wird, wird die Größe der Lebendpopulation mit der Anzahl der kompletten Schalen gleichgesetzt. Grundlage dieser Vorgehensweise bildet die Annahme, daß nach dem Tod der Ostracoden die Schalen schon nach kurzer Zeit in zwei Einzelklappen zerfallen.

Da die Probenentnahmefläche im Gelände nicht ermittelt wird, muß für die Berechnung der Lebendpopulationsdichte eine Abschätzung anhand der durch Wiegen ermittelten Masse des Sediments in der ausgezahlten Binokularprobe

GSBINOK®(o,t)" und der Daten aus der Siebanalyse (der Gesamtmasse des entnommenen Sediments GS®(o,t) und der Masse des weggeschlammten Sediments SB®(1,o,t)) auf der einen Seite und von Schätzwerten für die Porosität des Sediments (POROS©(o,t)), die Dichte der Mineralsubstanz des Sediments (DSED©(o,t)) und die beabsichtigte Entnahmeschichtmächtigkeit (TPROB©(o,t)) auf der anderen Seite erfolgen.

Die Dichte des trockenen Sediments GCM©©(o,t) ergibt sich aus der Dichte der Mineralsubstanz und der Porosität nach Formel (3.5.1) :

$$GCM©©(o,t) = DSED©(o,t) \cdot [1 - POROS©(o,t)] \quad (3.5.1)$$

Die Beziehung zwischen der Masse des entnommenen trockenen Sediments (GS®(o,t)) und der aus Schätzwerten berechneten Entnahmefläche FPROB®©(o,t) ist in Formel (3.5.2) wiedergegeben:

$$GS®(o,t) = GCM©©(o,t) \cdot FPROB®©(o,t) \cdot TPROB©(o,t) \quad (3.5.2)$$

Damit ergibt sich als Entnahmefläche pro Gramm trockenen Sediments:

$$\frac{FPROB®©(o,t)}{GS®(o,t)} = \frac{1}{GCM©©(o,t) \cdot TPROB©(o,t)} \quad (3.5.3)$$

Da die Masse der Binokularprobe GSBINOK®(o,t) den weggeschlammten Anteil des Sediments nicht enthält, muß die durch die Binokularprobe repräsentierte Masse an entnommenem Sediment GGSBINOK®®(o,t) aus den Ergebnissen der Siebanalyse (siehe Abschnitt "Variablenbezeichnung und Berechnungsverfahren" auf Seite 233) berechnet werden:

⁹⁶ Bei den mit einem eingekreisten R (®) gekennzeichneten Variablen handelt es sich um originäre Meßdaten bzw. Auszählergebnisse aus dem Rhonedelta. Geschätzte Werte, die für das gesamte Probenmaterial als charakteristisch angesehen werden, werden durch ein eingekreistes C (©) von den Meßdaten und Auszählergebnissen unterschieden. Berechnete Variablen, die sich aus Meßdaten, Auszählergebnissen und/oder charakteristischen Schätzwerten zusammensetzen, werden durch die Kombinationen ®®, ®© oder ©© gekennzeichnet. Zur näheren Erläuterung siehe Unterkapitel 1.3 "Vereinbarungen zur Variablen- und Mengennotation" auf Seite 13.

$$\begin{aligned}
 & \text{GSGSBINOK}^{\text{R}}(\text{o,t}) \\
 &= \text{GSBINOK}^{\text{R}}(\text{o,t}) \cdot \frac{\text{GS}^{\text{R}}(\text{o,t})}{\text{GS}^{\text{R}}(\text{o,t}) - \text{SB}^{\text{R}}(\text{l,o,t})} \\
 & \qquad \qquad \qquad (3.5.4)
 \end{aligned}$$

Bezeichnet man die Anzahl der in der Binokularprobe gefundenen Ostracodenschalen mit $\text{OL}^{\text{R}}(\text{o,t})$, so berechnet sich bei Benutzung der Beziehungen aus (3.5.1) bis (3.5.4) die Anzahl der auf 10 cm² lebenden Ostracoden $\text{OLCM}^{\text{R}}(\text{o,t})$ nach (3.5.5) :

$$\begin{aligned}
 & \text{OLCM}^{\text{R}}(\text{o,t}) \\
 &= \frac{\text{OL}^{\text{R}}(\text{o,t})}{\text{FPROB}^{\text{R}}(\text{o,t})} \cdot 10.0 \\
 &= \frac{\text{OL}^{\text{R}}(\text{o,t})}{\frac{\text{GSGSBINOK}^{\text{R}}(\text{o,t})}{\text{GCM}^{\text{R}}(\text{o,t}) \cdot \text{TPROB}^{\text{R}}(\text{o,t})}} \cdot 10.0 \\
 & \qquad \qquad \qquad (3.5.5)
 \end{aligned}$$

Wird in einer ersten Näherung unterstellt, daß die Mächtigkeit der bei der **Probennahme entnommenen Sedimentschicht im Durchschnitt bei einem Millimeter**", die spezifische Masse des Sediments zwischen 2.3 und 2.7 g/cm³ und die Porosität zwischen 30 und 70 Prozent liegen, so läßt sich näherungsweise die Anzahl lebender Ostracoden pro Entnahmefläche (d.h. pro 10 cm²) berechnen:

$$\text{OLCM}^{\text{R}}(\text{o,t}) = \frac{\text{OL}^{\text{R}}(\text{o,t})}{\text{GSGSBINOK}^{\text{R}}(\text{o,t})}$$

(3.5.6)

Entsprechend kann aus der Anzahl der unter dem Binokular gefundenen toten Ostracoden (Paare von Einzelklappen) die Anzahl der toten Ostracoden pro Gramm Sediment berechnet werden:

$$OTGS^{@@}(o,t) = \frac{OT^{@}(o,t)}{GSGSBINOK^{@}(o,t)} \quad (3.5.7)$$

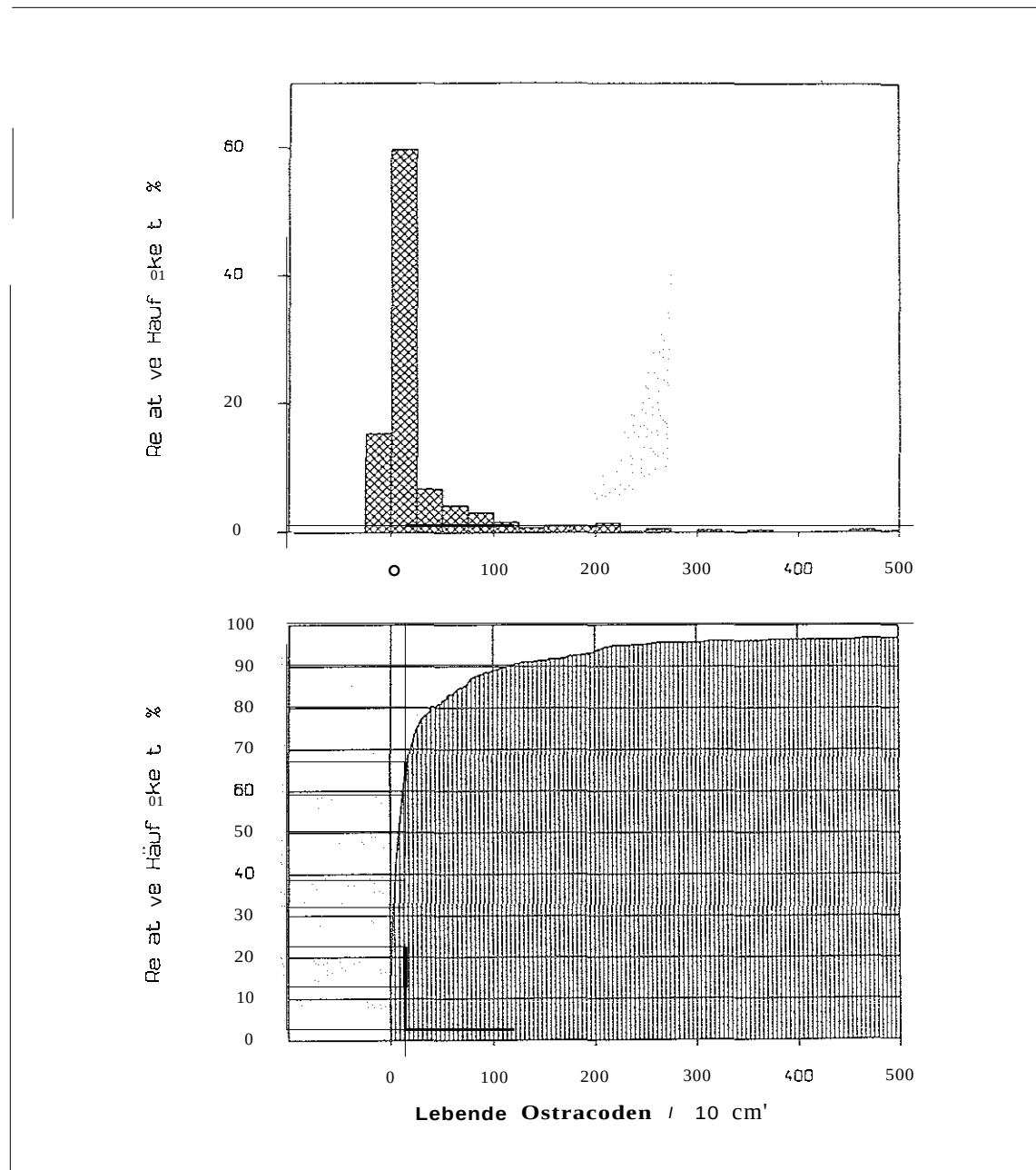
Für die Berechnung von $OTGS^{@@}(o,t)$ werden keine Schätzwerte benutzt. Es muß aber beachtet werden, daß die Sedimentationsrate in die volumen-massenbezogenen Werte einfließt - große Werte für $OTGS^{@@}(o,t)$ können sowohl durch eine große Produktion von Schalen als auch durch eine geringe **Sedimentation verursacht sein** -, während auf die flächenbezogenen Werte für die Lebendpopulationen die Sedimentationsrate keinen Einfluß hat.

3.5.2 VERTEILUNG DER OSTRACODEN IN DER PROBENGESAMTHEIT

Besiedlungsdichte durch lebende Ostracoden: Die Untersuchung des gesamten Probenmaterials aus dem Rhonedelta (548 Proben) ergibt für die Besiedlungsdichte durch lebende Ostracoden die in Abbildung 152 auf Seite 287 dargestellte Verteilung. In 84 Proben (das entspricht etwa 15 Prozent) kommen keine lebenden Ostracoden vor. Der größte Teil der Proben (etwa 60 Prozent) enthält bis zu 25 Ostracoden auf einer Fläche von 10 cm². Bei etwa 90 Prozent der Proben liegt die Besiedlungsdichte durch Ostracoden unter 100 Tieren pro Betrachtungsfläche. In Einzelfällen sind jedoch Besiedlungsdichten bis zu 4000 Individuen/10cm² festzustellen.

Tote Ostracoden pro Gramm Sediment: Bei der Verteilung der Anzahl der toten Ostracoden pro Gramm Sediment (Abbildung 153 auf Seite 288) finden sich nur noch 16 Proben (das sind etwa drei Prozent des Probenmaterials), die keine Ostracoden enthalten. Bei 50 Prozent der Proben liegt die Anzahl der toten Ostracoden pro Gramm Sediment zwischen null und 50. Knappe acht Prozent der Proben enthalten mehr als 500 tote Ostracoden pro Gramm Sediment.

⁸⁷ Die Wahl der Flächengröße orientiert sich an der Fläche, die im vierten Kapitel für die Populationsdichte der Foraminiferen benutzt wird. Die Wahl von 10 cm² als Entnahmefläche läßt sich am besten mit einem Zitat von MURRAY (1973, Seite 6) erklären: "The number of individuals present on a unit area of sea floor at any one time is the standing crop. Many authors use a unit area of 10 cm² but, even where a larger unit area is studied ... , the results can be scaled down for comparative purposes."

Abbildung 152. Lebende Ostracoden pro Flächeneinheit (10 cm²)

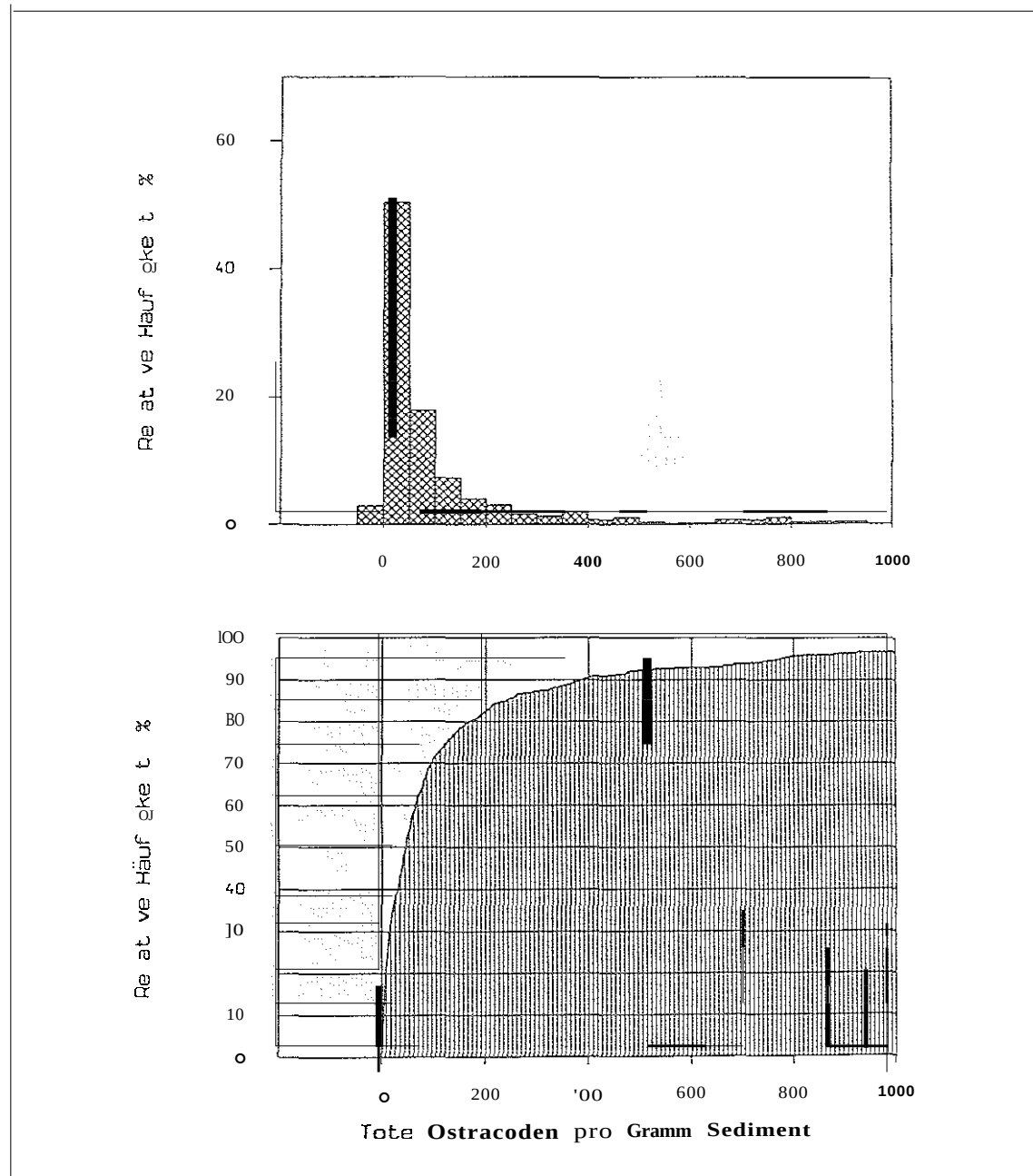


Abbildung 153. Tote Ostracoden pro Gramm Sediment

3.5.3 OSTRACODEN IN GOLF UND ETANGS

Da Ostracoden - eine weitere Spezifizierung wurde hier nicht vorgenommen - keine den Foraminiferen vergleichbare Abhängigkeit von der Salinität ihres Lebensraums zeigen und als "Spezialisten" für extreme Biotope wie die Etangs zu betrachten sind⁹⁸, ist beim Vergleich der Besiedlungsdichte durch Ostracoden in Golf und Etangs eine deutlich größere Anzahl von Ostracoden in dem für Konkurrenten ungünstigen Biotop "Etang" zu erwarten als im Bereich des Golfrands, der nicht die extremen Anforderungen der Etangs an seine Bewohner stellt.

Entsprechend lassen sich die in Abbildung 154 auf Seite 290 dargestellten Verteilungen der Besiedlungsdichte durch lebende Ostracoden am Golfrand und in den Etangs interpretieren.⁹⁹

Während 20 Prozent der Golfproben ohne lebende Ostracoden sind und insgesamt etwa 90 Prozent der Golfproben weniger als 25 lebende Ostracoden/10cm² enthalten, existieren keine Etangproben ohne Ostracoden und nur 40 Prozent der Proben enthalten weniger als 25 lebende Ostracoden auf einer Fläche von 10 cm². Das vermutete verstärkte Auftreten von Ostracoden in den Etangs wird also durch das vorliegende Probenmaterial bestätigt.

Stellt man den entsprechenden Vergleich für die Zahl der toten Ostracoden pro Gramm Sediment an, so wird das Ergebnis noch deutlicher (siehe Abbildung 155 auf Seite 291). In mehr als 90 Prozent der Golfproben liegt die Zahl der toten Ostracoden pro Gramm Sediment deutlich unter 200, während mehr als 50 Prozent der Etangproben mehr - zum Teil erheblich mehr - als 200 tote Ostracoden pro Gramm Sediment aufweisen. Der beim lebenden Material vorgefundene Unterschied wird also auch im toten Ausgangsmaterial für die Fossilgemeinschaft dokumentiert.

⁹⁸ Siehe zum Beispiel OERTLI(1963, Seite 54):
Ökologische Studien der letzten Jahrzehnte wiesen auf interessante Zusammenhänge zwischen Fauna und Milieu hin, um so mehr, als (wie Beobachtungen an rezenten Material zeigen) Ostracoden den "brackischen" Lebensraum in großer Zahl bevölkern. Aus dieser Tatsache erwuchs das Interesse an diesen Kleinorganismen bei der Rekonstruktion der Salinität in vorzeitigen Ablagerungen."
 Die Bevorzugung des Brackwassers durch Ostracoden wird in einem anderen Zitat noch klarer hervorgehoben:
"Ostracoden waren und sind praktisch ubiquist in Gewässern aller Art, vom hochmarinen Bereich über Lagunen bis zum Süßwassermilieu. In der litoral-neritischen Zone sind sie meist sehr zahl- und artenreich, während sie unter 200 Meter Tiefe seltener werden. Lagunen aller Art (selbst hyperhaline), Ästuar und andere tfbrackische" Bereiche sind der Lebensraum par excellence für diese Organismen; hier, wie auch in Süßwasserablagerungen, können sie durch ihr massenhaftes Auftreten sogar gesteinsbildend wirken. Auf dem Kontinent findet man heute Ostracoden in Flüssen, Seen, Tümpeln und selbst kleinsten Wasseransammlungen (wie etwa in hohlen Baumstämmen, in feuchtem Moos), in selteneren Fällen gar in humosem Waldboden. Zahlreiche Arten ertragen zeitweiliges Gefrieren, Austrocknen oder Ausfaulen des Wassers." (OERTLI, 1963, Seite 54f).

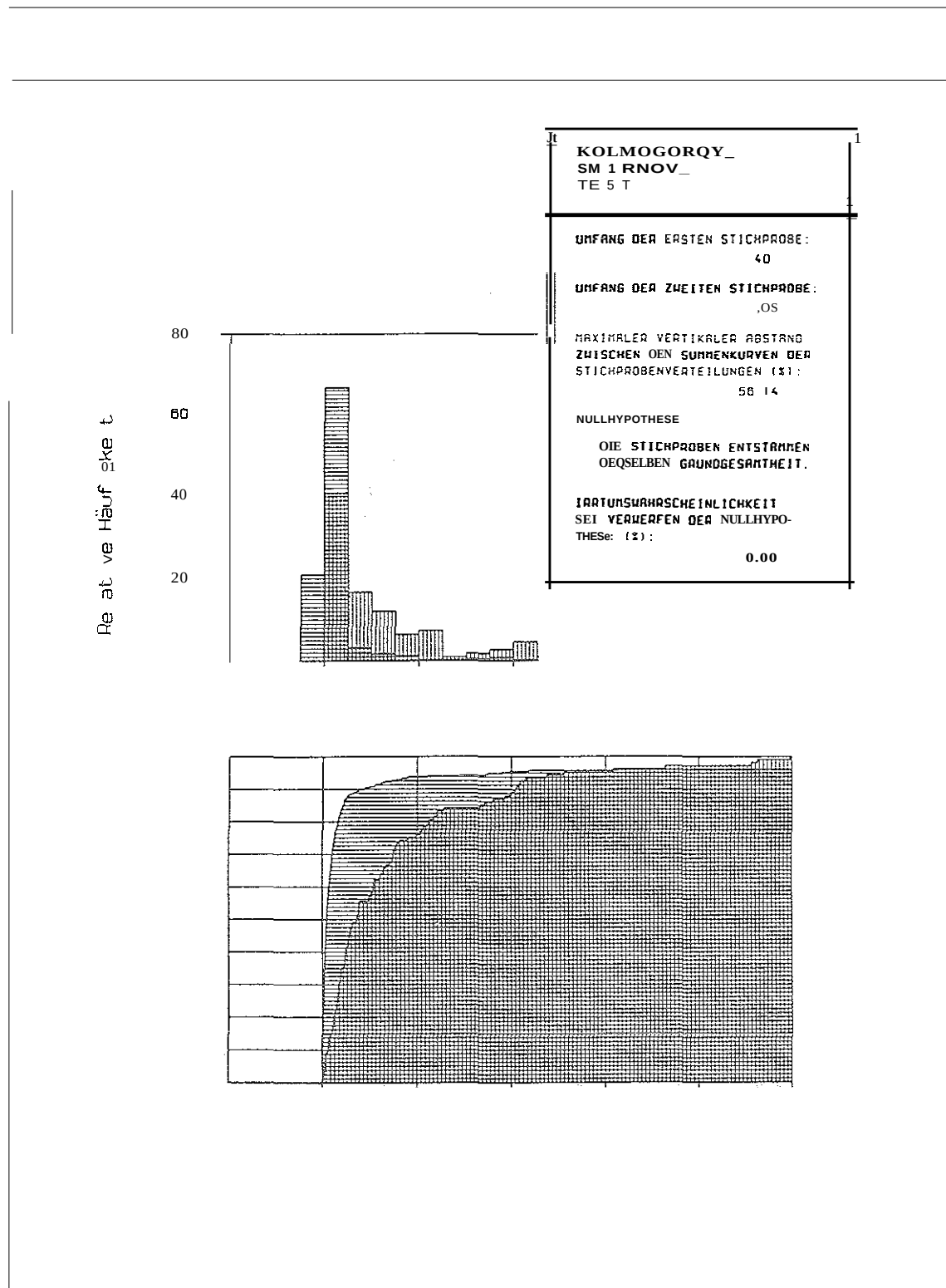


Abbildung 154. Lebende Ostracoden in Golf und Etangs

⁹⁹ Sowohl in Abbildung 154 als auch in Abbildung 155 auf Seite 291 stammen die beiden verglichenen Verteilungen mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als 0.005 Prozent aus zwei unterschiedlichen Grundgesamtheiten. In der Übersicht über das Ergebnis des Kolmogorov-Smirnov-Tests (oben rechts in Abbildung 154 und in

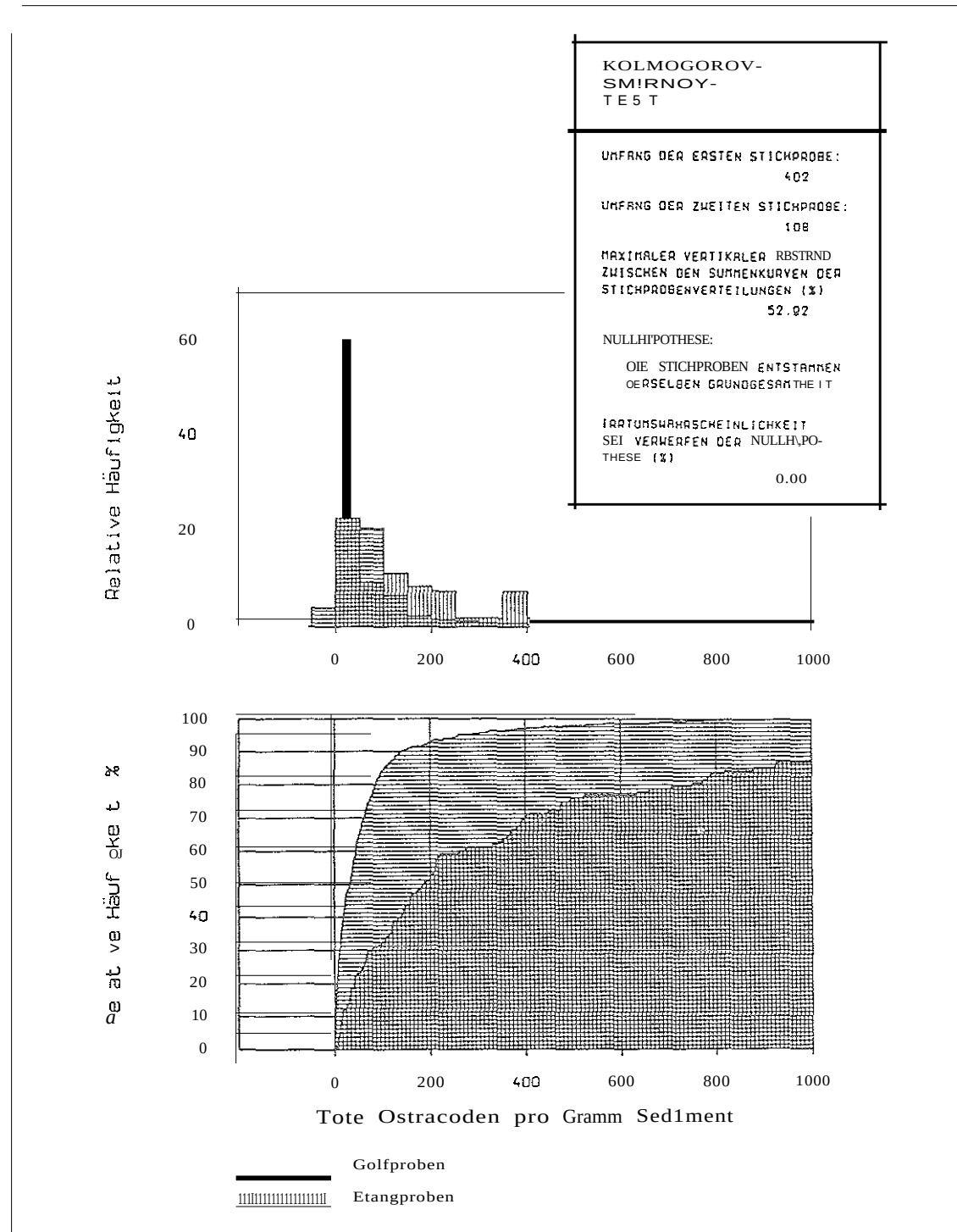


Abbildung 155. Tote Ostracoden in Golf und Etangs

Abbildung 155 auf Seite 291) werden bei der Prozentangabe für die Irrtumswahrscheinlichkeit nur zwei Nachkommastellen angegeben. Die zweite Nachkommastelle entsteht durch Auf- bzw. Abrunden des berechneten Wertes für die Irrtumswahrscheinlichkeit.

3.5.4 OSTRACODEN IN DEN GEBIETEN 1 BIS 13

Teilt man das Probenmaterial nach Entnahmegebieten auf, ergeben sich für die Besiedlungsdichten (Lebendpopulation und Totpopulation) und das Verhältnis von Tot- zu Lebendpopulationsdichte die in Abbildung 156 angegebenen Durchschnittswerte für die Probenentnahmegebiete 1 bis 13.

Gebiet	Proben- zahl	Tote Ostracoden pro Gramm Sed.	Lebende Ostracoden auf 10 cm ² Oberfläche (Mittelwert)	Tote Ostracoden pro Gramm Sediment (Mittelwert)
		Lebende O. auf 10 cm ² Oberfläche		
10	9	3.3	107.8	352.3
9	6	3.6	128.4	468.5
8	14	5.3	34.4	182.8
7	13	5.7	22.3	126.8
6	66	6.8	84.8	579.3
3	30	4.0	94.6	382.3
2	199	0.8	99.5	75.7
5	61	2.4	41.1	98.4
13	48	2.8	2.5	6.9
4	10	3.2	65.1	253.4
11	19	3.9	16.3	63.7
1	65	5.7	4.9	27.7
12	8	1.0	5.5	5.6

Abbildung 156. Populationsdichten lebender und toter Ostracoden

Für die durchschnittliche Anzahl lebender Ostracoden auf 10 cm² ergeben sich der größten Werte mit 107.8 und 128.4 in den Gebieten 9 und 10. Wie ein Vergleich mit den im Abschnitt "Wasserternperatur und Salinität in den Gebieten 1 bis 13" auf Seite 216 angegebenen Bandbreiten für die Salinität zeigt, sind die Gebiete 9 und 10 durch sehr niedrige Salzgehalte gekennzeichnet. Die naheliegende Vermutung einer hohen Korrelation zwischen

Salinität und Populationsdichte der Ostracoden¹⁰⁰ läßt sich jedoch anhand der aus den übrigen Gebieten vorliegenden Informationen nicht bestätigen. Die Gebiete 2 und 4 sprechen mit einer Kombination von hoher Populationsdichte und moderaten Schwankungen des Salzgehalts um den euhalinen Bereich gegen eine direkte Beziehung.

Verantwortlich für die fehlende Korrelation kann auf der einen Seite die von Gebiet zu Gebiet unterschiedliche Verteilung der Probenentnahmezeitpunkte sein (siehe Abschnitt "Entnahmemonat und Wassertiefe in den Gebieten 1 bis 13" auf Seite 203). Auf der anderen Seite kann die Art der Zusammenfassung von Proben zu Gebieten für die fehlende Korrelation verantwortlich sein. Die Gebiete 1 und 2 werden im Süden vom Süßwasserzufluß eines Nebenarms der Rhone beeinflusst, der nach Norden hin abnimmt. Ein teilweise Aussüßung des Meerwassers ist aus demselben Grunde für den westlichen Teil von Gebiet 5 zu erwarten.

Bei einer auf Entnahmepunkte von Proben bezogene Analyse, die eine Zusammenfassung zu Gebieten vermeidet, ergeben sich die bei VANGEROW (1972) dargestellten Beziehungen: Innerhalb des Gebietes 1 nimmt die Populationsdichte der Ostracoden mit sich vergrößerndem Abstand zur Einmündung des Rhoneseitenarms rapide ab.

Um Anhaltspunkte für die Beantwortung der Frage nach der Übertragbarkeit von an rezentem lebendem Probenmaterial gefundenen Erkenntnisse auf fossile Gemeinschaften zu erhalten, wird in Abbildung 157 auf Seite 294 die Beziehung zwischen der Populationsdichte für lebende Ostracoden und der Populationsdichte für tote Ostracoden graphisch dargestellt.

Während die Gebiete 11, 7, 5, 8, 4, 3, 10 und 9 nahezu auf einer Linie liegen, zeigen die Gebiete 2 und 6 extreme Abweichungen vom vorliegenden Trend. In Gebiet 6 ergibt sich bei 84.8 lebenden Ostracoden auf 10 cm² und 579.3 toten Ostracoden pro Gramm Sediment ein Tot- zu Lebend-dichte-Verhältnis von 6.8 . Im Gebiet 2 errechnet sich bei durchschnittlichen Dichten von 99.5 für die lebenden und 75.7 für die toten Ostracoden ein Tot- zu Lebend-dichte-Verhältnis von 0.8 .

Während die im Verhältnis zur Lebendpopulationsdichte große Totpopulationsdichte in Gebiet 6 bei der Analyse der Foraminiferengemeinschaft eine Parallele findet (siehe Abbildung 189 auf Seite 342) und daher die Annahme einer im Vergleich zu den anderen Gebieten niedrigeren Sedimentationsrate als Erklärung in Frage kommt, läßt sich die Annahme größerer Sedimentationsraten in Gebiet 2 nicht durch den Befund aus der Untersuchung der Foraminiferengemeinschaft bestätigen.

¹⁰⁰ Die im Gegensatz zu anderen Faktoren große Bedeutung der Salinität für Ostracoden wird zum Beispiel von OERTLI (1963, Seite 54f) herausgestellt:

"Enger ist jedoch die Abhängigkeit vom Salzgehalt; diese Tatsache, ihre Auswirkungen und Anwendungen sollen uns hier näher beschäftigen. Andere Faktoren, die den Lebensbereich betreffen, wie Temperatur, Chemismus, Wechselbeziehung Ostracodenfauna|Pflanzenflora, Nahrungs-anfall, Assoziation mit anderen Organismen, werden hier absichtlich nicht weiter berührt; größtenteils sind dies zudem noch wenig erforschte Zusammenhänge. "

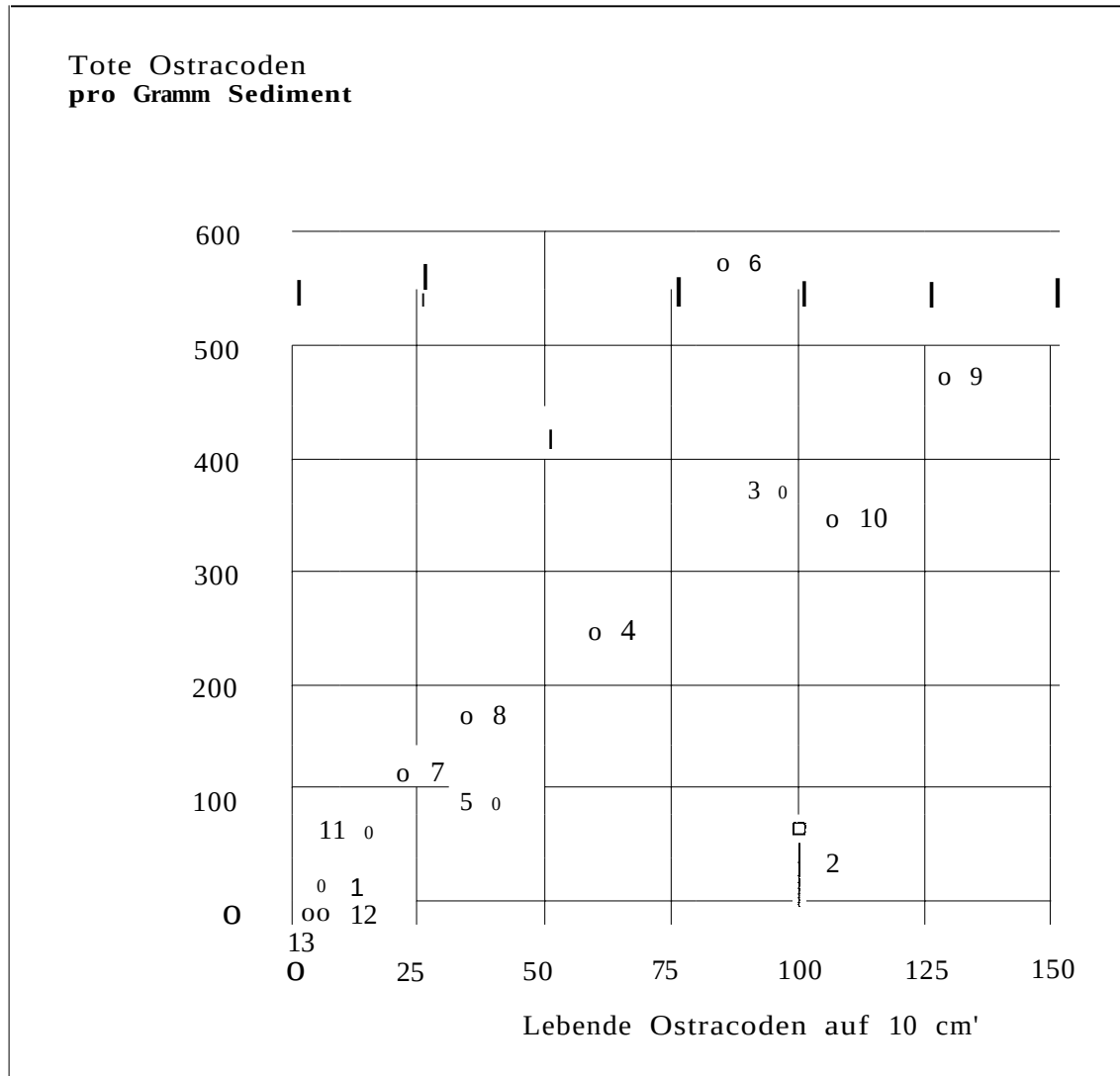


Abbildung 157. Lebende Ostracoden auf 10 cm² und tote Ostracoden pro Gramm

Stellt man die Beziehung der Lebendpopulationsdichte der Ostracoden zu den aufgrund des Feinanteils des Sediments für Foraminiferen günstigen Gebieten graphisch dar (siehe Abbildung 158 auf Seite 295), sind Zusammenhänge nicht erkennbar. Die weiter unten ("Populationsdichte von Foraminiferen" auf Seite 303) für Foraminiferen beschriebene Beziehung zwischen Feinanteil und Populationsdichte existiert für Ostracoden nicht.^{10.1}

^{10.1} Dieses Untersuchungsergebnis deckt sich mit den Angaben aus der Literatur: „Im marinen wie limnischen Bereich sind Arten bekannt, die auf ein bestimmtes Substratum beschränkt sind; zu einem guten Teil aber sind die Ostracoden in dieser Beziehung faziesunabhängig (wenn auch ihre Größe beeinflusst werden kann). Dies ist wieder für den Geologen

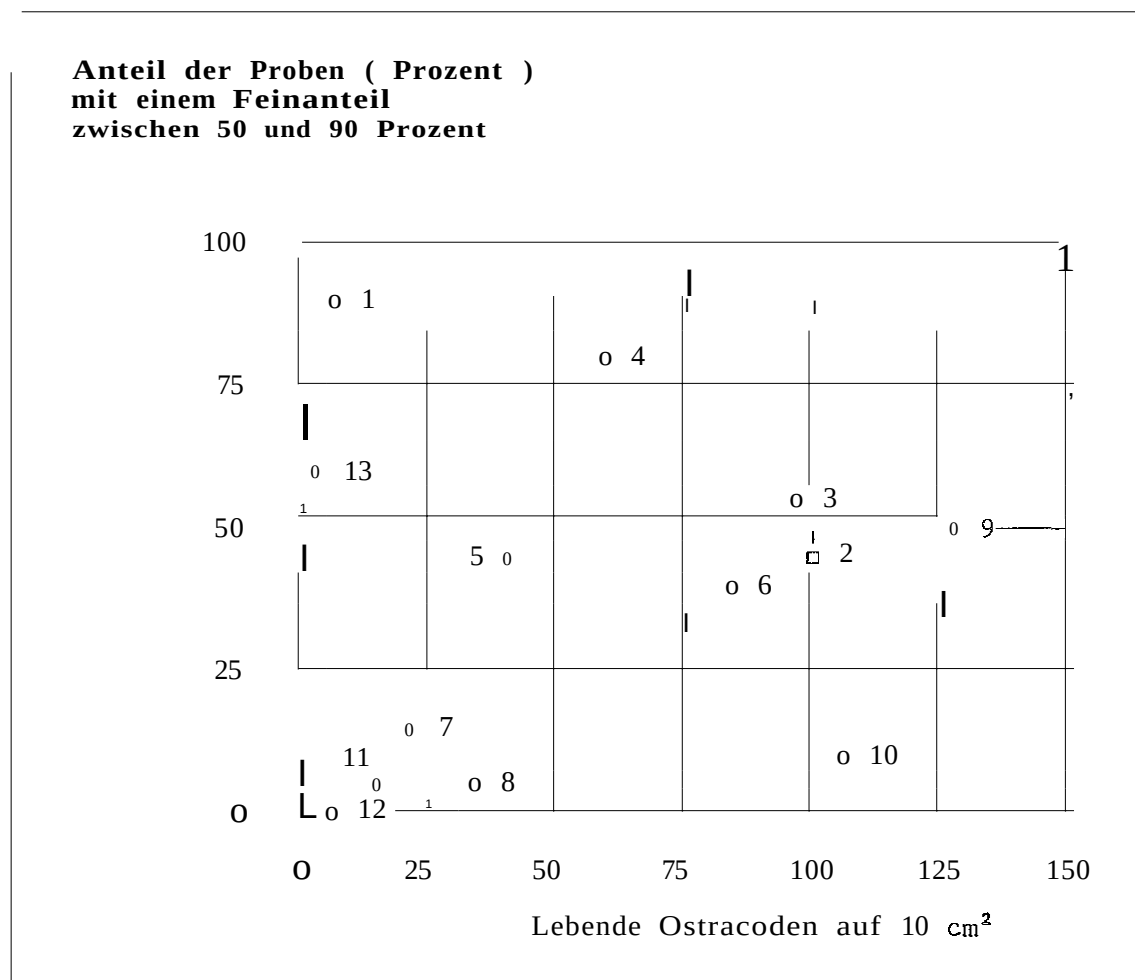


Abbildung 158. Lebende Ostracoden auf 10 cm² und Feinanteil des Sediments

Eine ähnliche Aussage läßt sich anhand von Abbildung 159 auf Seite 296 für **eine eventuelle Abhängigkeit zwischen Totpopulationsdichte und Anteil der Schlammfraktion** machen.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß für die Besiedlungsdichte der Ostracoden innerhalb der Gebiete 1 bis 13 **spezielle Bedingungen gelten, die sich nicht mit den später beschriebenen Bedingungen, für eine optimale Entwicklung der Foraminiferen decken.**

von Bedeutung, da er identische Arten in gleichalten Sandsteinen, Schiefern und Tonen feststellen kann." (OERTLI, 1963, Seite 54f).

Anteil der Proben (Prozent)
mit einem Feinanteil
 zwischen 50 und 90 Prozent

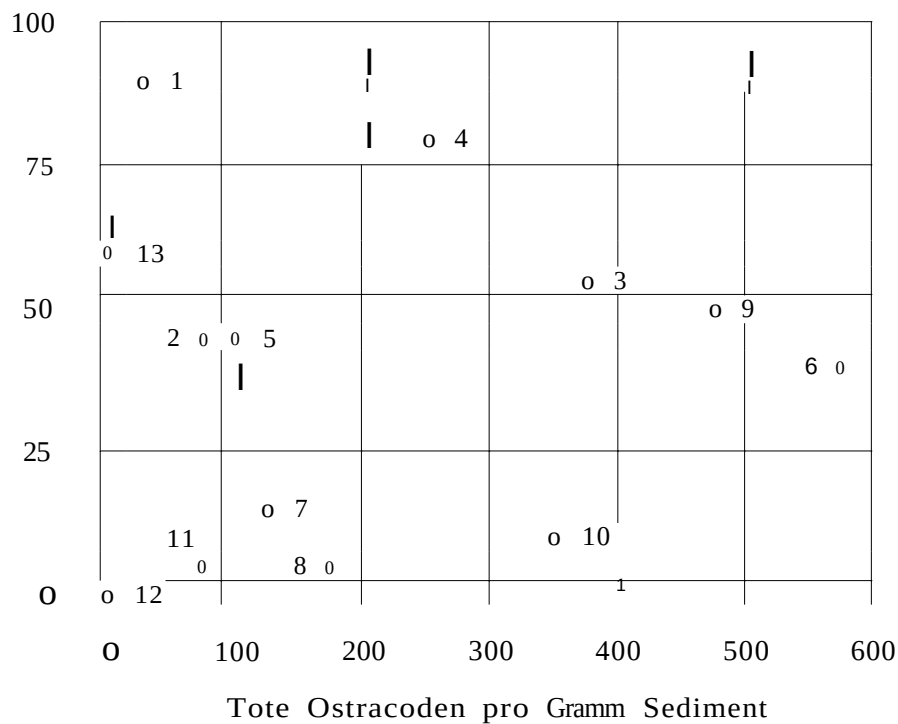


Abbildung 159. Tote Ostracoden pro Gramm und Feinanteil des Sediments

3.5.5 ABHÄNGIGKEIT VON ENVIRONMENT, JAHRESZEIT UND WASSER-TIEFE

Bei einer Aufteilung des Probenmaterials entsprechend dem in den vorangehenden Unterkapiteln benutzten Schema nach Environment, Jahreszeit und Wassertiefe ergeben sich für die entstehenden Probengruppen die in Abbildung 160 auf Seite 297 angegebenen mittleren Besiedlungsdichten durch lebende Ostracoden und die in Abbildung 161 auf Seite 298 aufgeführten Totpopulationsdichten. In beiden Abbildungen sind Analyse und Interpretation der Zusammenhänge zwischen Wassertiefe und Jahreszeit auf der einen Seite und Populationsdichte der Ostracoden auf der anderen Seite anhand der aufgeführten Mittelwerte schwierig.

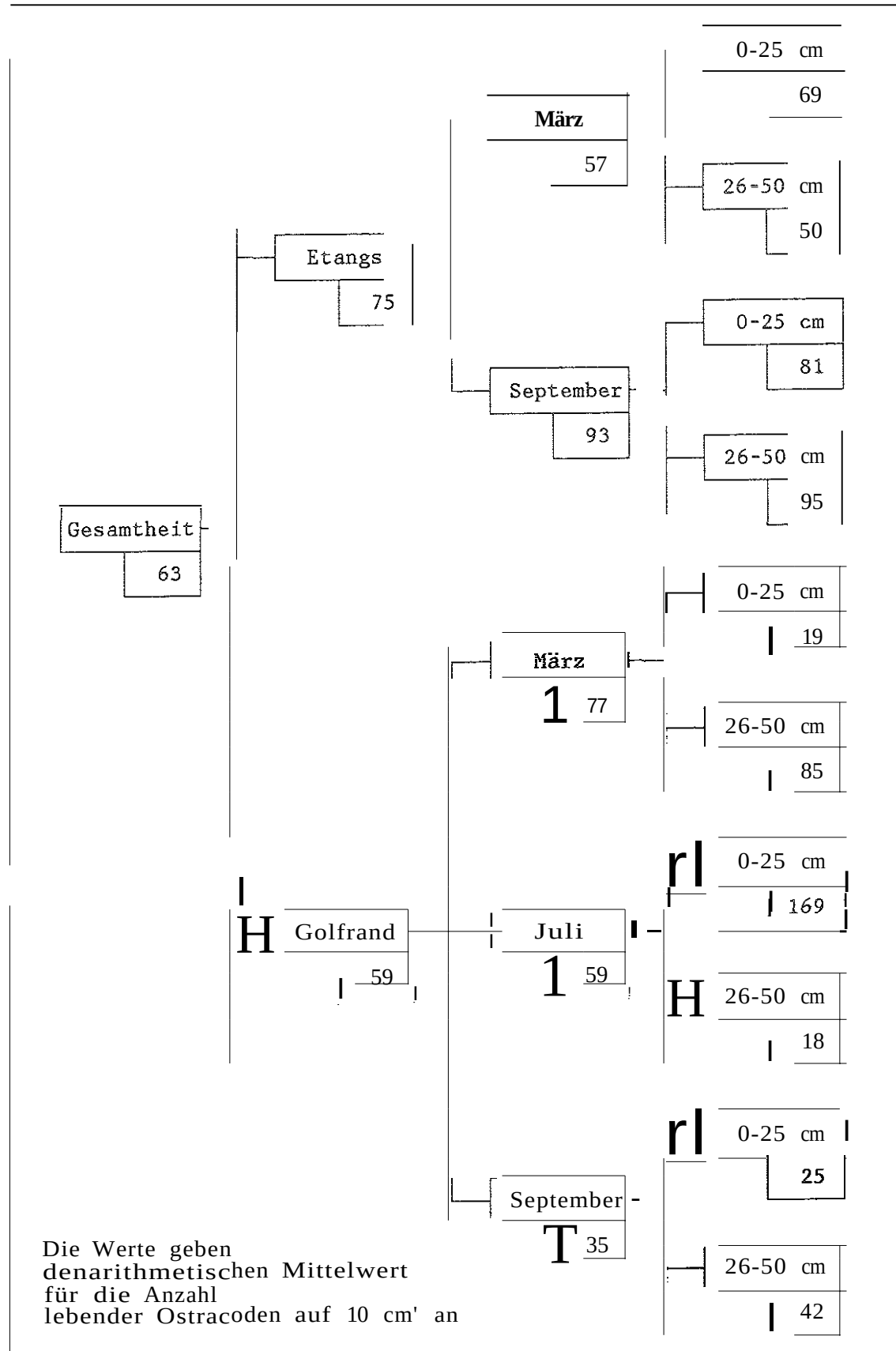


Abbildung 160. Mittlere Besiedlungsdichten lebender Ostracoden

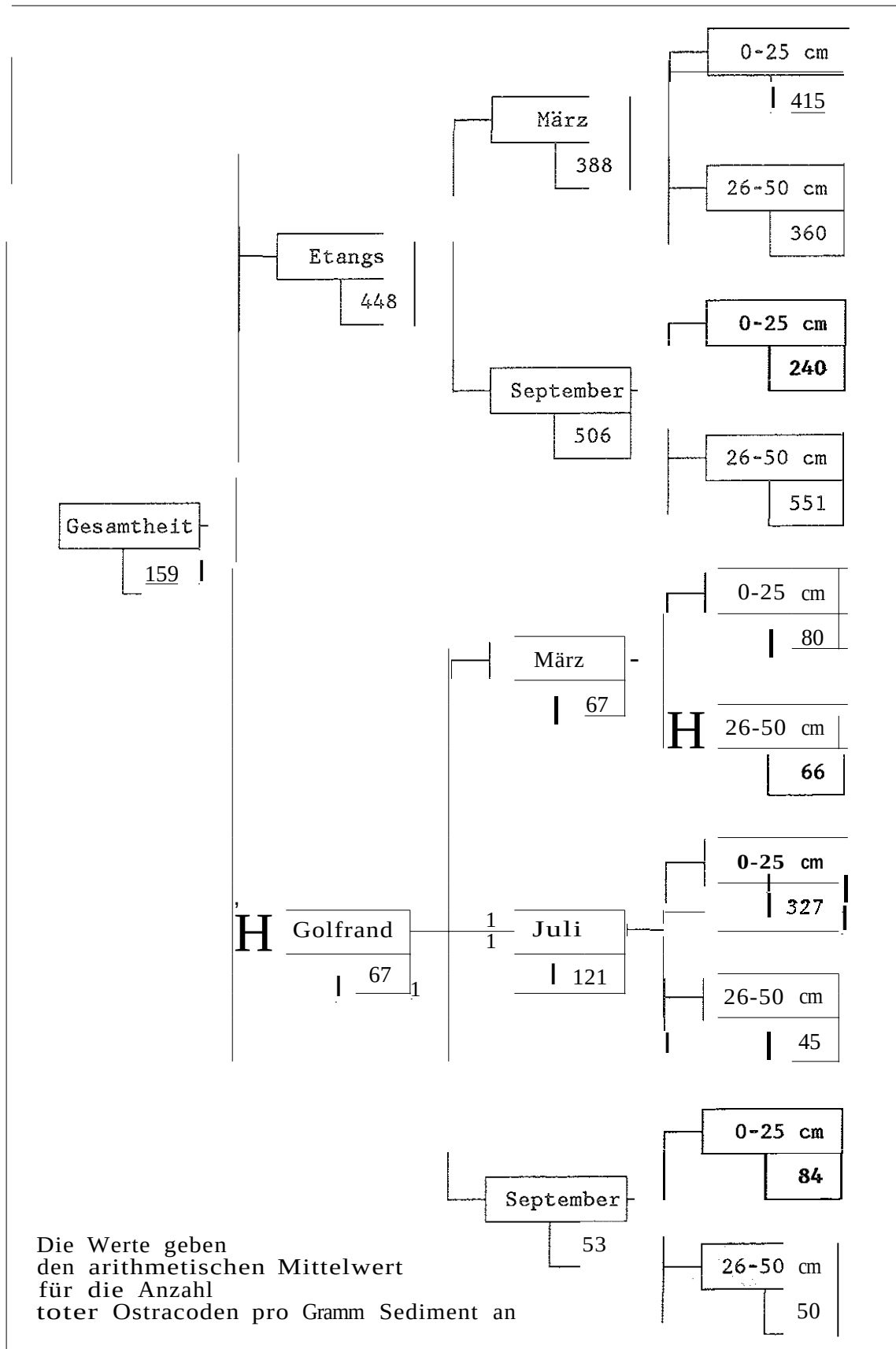


Abbildung 161. Mittlere Besiedlungsdichten toter Ostracoden

Bei den Lebendpopulationen nimmt in den Etangs die durchschnittliche Populationsdichte im Verlauf des Jahres zu. Am Golfrand läßt sich eine im **Durchschnitt gegenteilige Tendenz feststellen: 77 lebende Ostracoden auf 10 cm²** im März, 59 im Juli und 35 im September. In Bezug auf die Wassertiefe ist in den Etangs im März der flache Bereich bevorzugt, im September der tiefe. Am Golfrand ist im März und im September die Populationsdichte im tiefen Wasser größer als im flachen Wasser bis 25 cm.

Die Ausnahme bilden 8m Golfrand die Juliprobe mit einer extremen Populationsdichte von 169 lebenden Ostracoden auf 10 cm² im flachen Wasser. Die Populationsdichte im tieferen Wasser liegt im Juli bei 18 lebenden Ostracoden auf 10 cm². Bedenkt man, daß die Juliprobe in der Nähe **eines Süßwasserzuflusses (Rhonesitenarm) entnommen wurden, muß nach VANGEROW (1972)** mit zunehmender Entfernung von der Einmündung des Rhonearmes und abnehmendem brackischen Charakter des Wassers eine Abnahme der Populationsdichte der Ostracoden erwartet werden.

Klammert man die Juliprobe aus, ergibt sich für die Anzahl der toten Foraminiferen pro Gramm Sediment ein Bild, das die jahreszeitlichen und tiefenbedingten Unterschiede zum Teil nachzeichnet: In den Etangs nimmt die Dichte im Verlauf des Jahres zu, am Golfrand ab. Im März finden sich **mehr tote Ostracoden in den flachen Bereichen der Etangs, im September** mehr in den tieferen Bereichen. Im Gegensatz zu den Mittelwerten der Lebendpopulationsdichte enthalten jedoch die flachen Bereiche des Golfrands **die größere Anzahl von toten Ostracoden als die tiefen.**

3.5.6 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 3.5

Die Ergebnisse der Analyse der Populationsdichte der Ostracoden lassen **sich unter folgenden Punkten zusammenfassen:**

- **Mittlere Populationsdichte für Ostracoden**

Die über die Gesamtheit der entnommenen Proben gemittelte Anzahl lebender Ostracoden auf einer Fläche von 10 cm² beträgt 63; die mittlere Anzahl toter Ostracoden pro Gramm Sediment liegt bei 159.

- **Ostracoden am Golfrand und in den Etangs**

Sowohl durch die Siedlungsdichte lebender Ostracoden als auch durch die Anzahl toter Ostracoden pro Gramm Sediment werden die Etangs als der für Ostracoden günstigere Lebensraum ausgewiesen.

- **Jahreszeitliche und tiefenabhängige Unterschiede**

Bei der Analyse der Populationsdichte der Ostracoden werden anhand des vorliegenden Datenmaterials in den Etangs und am Golfrand unterschiedliche Trends im Verlauf des Jahres festgestellt.

In den Etangs nimmt die Lebendpopulationsdichte von März bis September insgesamt zu; am Golfrand sinkt die Populationsdichte im September auf die Hälfte des im März festgestellten Wertes.

In den Etangs ist im März eine Bevorzugung der flachen Bereiche festzustellen. Im September sind jedoch die tieferen Bereiche, wahrscheinlich durch den weniger drastischen Anstieg der Salinität im Verlauf des Sommers bedingt, im Durchschnitt dichter besiedelt.

Am Golfrand bilden die Bereiche tieferen Wassers den bevorzugten Lebensraum der Ostracoden. Die flachen strandnahen Bereiche mit zum Teil extrem hohen Salinitäten im Sommer sind im Durchschnitt ostracodenärmer. Die Ausnahme bilden die im Juli entnommenen Proben, die zum überwiegenden Teil in der Nähe eines Süßwasserzuflusses entnommen wurden. In diesem Fall läßt sich die von VANGEROW (1972) beschriebene Abnahme der hohen Populationsdichte mit zunehmend mariner werdenden Bedingungen im tieferen Wasser feststellen.

Die Totpopulationsdichten zeigen in den Etangs ähnliche jahreszeitliche und tiefenabhängige Unterschiede wie die Lebendpopulationsdichten.

Am Golfrand nimmt die Totpopulationsdichte vom März bis zum September parallel zur Lebendpopulationsdichte ab. Die Ausnahme bilden die im Juli entnommenen Proben. Die Anzahl toter Ostracoden pro Gramm Sediment ist am Golfrand im flachen Wasser größer als im tiefen.

4 FORAMINIFEREN IM RHONEDelta

Nach der theoretischen Herleitung der durch Populationsdynamik und Dynamik des geologischen Systems bedingt möglichen Strukturen der Benthosgemeinschaften und der Absteckung der Rahmenbedingungen im Untersuchungsgebiet "Rhonedelta" (Kapitel 2 und Kapitel 3) wird im vierten **Kapitel die Foraminiferengemeinschaft in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen analysiert.**

Eingeteilt wird das vierte Kapitel in vier Abschnitte:

Das erste Unterkapitel (4.1) befaßt sich mit den flächen- und massenbezogenen Häufigkeiten der Foraminiferen, mit der Populationsdichte der **Ordnung und der Unterordnungen der Textulariinen, Miliolinen und Rotaliinen.** Neben einem auf das Gesamtprobenmaterial bezogenen Überblick zeigt ein Vergleich der Ergebnisse aus den Golfrandgebieten mit den Ergebnissen aus den Etangs **die Unterschiede zwischen verschiedenen Environments auf. Besondere Beachtung findet neben den Unterschieden zwischen Lebend- und Totbesiedlungsdichte der Einfluß der granulometrischen Zusammensetzung des Sediments auf die Entwicklungsmöglichkeiten der Foraminiferen.** Die Bandbreite innerhalb der Environments wird anhand der Populationsdichte in den Gebieten 1 bis 13 analysiert. Das Unterkapitel wird von einer **Untersuchung des Einflusses von Jahreszeit und Wassertiefe auf die Populationsdichte** abgeschlossen.

Das zweite Unterkapitel (4.2) behandelt mit der Berechnung der "Stetigkeit" der Foraminiferengattungen die Problematik der **Frequenz der Populationen.** Aus der Literatur bekannte Verfahren werden auf das vorliegende Probenmaterial angewandt. Die Problematik der Verfahren wird erörtert und Verbesserungsvorschläge unterbreitet. Ein Schwerpunkt liegt im **Test der Verfahren zur Unterscheidung verschiedener Environments anhand von Stetigkeitsangaben für Foraminiferengattungen.** Ein weiterer Aspekt ist die Auswirkung des Unterschieds zwischen Lebend- und Totpopulationen auf die Verteilung der Stetigkeiten.

Das dritte Unterkapitel (4.3) untersucht die Abundanz der drei **Unterordnungen in der Lebend- und in der Totgemeinschaft.** Die Bedeutung der **relativen Häufigkeiten von Teilpopulationen an der Gesamtheit der lebenden bzw. toten Foraminiferen in Abhängigkeit von Environment, Jahreszeit und Wassertiefe** wird analysiert. Die Vergleichbarkeit der Abundanz in der Lebend- und in der Totgemeinschaft wird untersucht.

Das vierte Unterkapitel (4.4) behandelt die unter "diversity" zusammengefaßte Problematik der **Diversität der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Gattungen.** Neben die Erörterung unterschiedlicher Parameter für die **Diversität der pro Einzelprobe vorkommenden Foraminiferengattungen tritt die detaillierte Erörterung des im Rhonedelta gewonnenen Probenmaterials.** Wie in den vorangegangenen Abschnitten des vierten Kapitels wird der **Unterschied zwischen den beiden wichtigsten Environments Golfrand und Etang und die Abweichung der Taphozönosen von den Biozönosen eingehend untersucht.**

4.1 POPULATIONSDICHTE VON FORAMINIFEREN

Da die vorliegende Arbeit als Gegenstand nicht nur qualitative Fragen der Art: **Welche Organismen kommen im Untersuchungsgebiet vor?**, sondern auch quantitative Fragen der Art **Wieviele Individuen werden gezählt?!** umfaßt, beginnt die Betrachtung der Ökologie der Foraminiferen im Rhonedelta mit der Berechnung und Darstellung der Populationsdichte der Foraminiferen und ihrer Unterordnungen.

Sinn und Zweck derartiger quantitativer Betrachtungen läßt sich durch ein Zitat verdeutlichen: **Der Einfluß einer Population auf die Gemeinschaft und das Ökosystem hängt nicht nur von der Art der Organismen ab, sondern auch von der Zahl - mit anderen Worten, von der Dichte der Population. So hat in einem Kornfeld von 100 Hektar eine Krähe keinen Einfluß auf die Ernte und wird den Bauer daher nicht interessieren, aber 1000 Krähen auf 100 Hektar sind etwas ganz anderes!**" (ODUM, Seite 255)

Mit ODUM (1983, Seite 254) wird "die Größe der Population im Verhältnis zu irgendeiner Raumeinheit" als **Populationsdichte bezeichnet**. "Sie wird im allgemeinen ausgedrückt als Zahl der Individuen oder Biomasse der Population je Flächeneinheit oder Volumen."

Da die Biomasse für die untersuchten Foraminiferen nicht erfaßt worden ist, muß sich die Bestimmung der Populationsdichte auf die Umrechnung der Auszählergebnisse in flächenbezogene Daten, das sind **Besiedlungsdichten** für die lebenden Foraminiferen, und in massenbezogene Daten, das sind die **Individuenzahlen pro Gramm Sediment**, für tote Foraminiferen beschränken.¹⁰²

Nach der Erfassung der Besiedlungsdichten im Gesamtgebiet wird die Abhängigkeit der Besiedlungsdichte von der Granulometrie des Sediments und von der Wassertiefe dargestellt. Hier werden Ansätze aus der Literatur überprüft und ergänzt.

In gleicher Weise lassen sich die massenbezogenen Daten behandeln. Ein Vergleich mit den flächenbezogenen Daten kann Hinweise auf die Übertragbarkeit von an Lebendpopulationen gewonnenen Erkenntnissen auf den späteren Fossilbefund geben.

Dieselbe Problematik wird beim Vergleich der Besiedlungsdichten in Golfrand- und Etanggebieten und beim Vergleich der entsprechenden massenbezogenen Daten für die Totpopulationen angerissen und bei der detaillierten Betrachtung von Einzelgebieten vertieft.

4.1.1 ERMITTLUNG FLÄCHEN- UND MASSENBEZOGENER DATEN

Da die Probenentnahmefläche, die der bei der Binokularuntersuchung analysierten Sedimentmasse entspricht, unbekannt ist, erfolgt für die Ermitt-

¹⁰² Wegen der ähnlichen Größe der Individuen der untersuchten Populationen (Foraminiferen und deren Unterordnungen) reicht die Bestimmung der Populationsdichte anhand der Zahl der Individuen aus. "Wenn Größe und Stoffwechselrate der Individuen einer Population relativ einheitlich sind, kann die Dichte recht befriedigend als Zahl der Individuen ausgedrückt werden." ODUM, 1983, Seite 256)

lung der Anzahl der auf einer Fläche von 10 cm^2 lebenden Foraminiferen eine Abschätzung analog zur Berechnung der Populationsdichte der Ostracoden (siehe Abschnitt "Definitionen und Grundlagen für die Berechnungen" auf Seite 283). ¹⁰³

Unter Benutzung der Beziehungen aus den Gleichungen (3.5.1) bis (3.5.4) ergibt sich für die Anzahl der auf 10 cm^2 lebenden Foraminiferen der in (4.1.1) berechnete Wert $SFLCM^{@@}(o,t)$:

$$\begin{aligned}
 & SFLCM^{@@}(o,t) \\
 & \frac{SFL^{@@}(o,t)}{FPROB^{@@}(o,t)} \cdot 10.0 \\
 = & \frac{SFL^{@@}(o,t)}{\frac{GSGSBINOK^{@@}(o,t)}{GCM^{@@}(o,t) \cdot TPROB^{@@}(o,t)}} \cdot 10.0 \\
 & (4.1.1)
 \end{aligned}$$

$SFL^{@@}(o,t)$ ist dabei die Anzahl der unter dem Binokular ausgezählten lebenden Foraminiferen, $FPROB^{@@}(o,t)$ ein Schätzwert für die zugehörige Probenentnahmefläche, $GSGSBINOK^{@@}(o,t)$ die Hasse des unter dem Binokular untersuchten Sediments erweitert um den zugehörigen Schlämmanteil, $GCM^{@@}(o,t)$ ein Schätzwert für die Dichte des trockenen Sediments und $TPROB^{@@}(o,t)$ die bei der Probenentnahme beabsichtigte Hächtigkeit der Entnahmeschicht.

Wird wie bei der Berechnung der Populationsdichte der Ostracoden in einer ersten Näherung unterstellt, daß die Hächtigkeit der bei der Probennahme entnommenen Sedimentschicht im Durchschnitt bei einem Millimeter, die spezifische Masse des Sediments zwischen 2.3 und 2.7 g/cm³ und die Porosität zwischen 30 und 70 Prozent liegen, so läßt sich näherungsweise die Anzahl lebender Foraminiferen pro Entnahmefläche (d.h. pro 10 cm^2) berechnen:

¹⁰³ Bei den mit einem eingekreisten R (®) gekennzeichneten Variablen handelt es sich um originäre Meßdaten bzw. Auszählergebnisse aus dem Rhonedelta. Geschätzte Werte, die für das gesamte Probenmaterial als **charakteristisch angesehen werden, werden durch ein eingekreistes C (©)** von den Meßdaten und Auszählergebnissen unterschieden. Berechnete Variablen, die sich aus Meßdaten, Auszählergebnissen und/oder **charakteristischen Schätzwerten zusammensetzen, werden durch die Kombinationen @@, @© oder ©© gekennzeichnet.** Zur näheren Erläuterung siehe Unterkapitel 1.3 "Vereinbarungen zur Variablen- und Mengennotation" auf Seite 13.

$$SFLCM^{@@}(o,t)$$

$$\frac{SFL^{@@}(o,t)}{GSGSBINOK^{@@}(o,t)}$$

(4.1.2)

In der gleichen Weise lassen sich Besiedlungsdichten für die Textulariinen, Miliolinen, Rotaliinen und deren Gattungen angeben.

Eine entsprechende Berechnung für die Totpopulationen - in diesem Fall auf das Volumen oder die Masse des Sediments bezogen - **ist ebenfalls möglich.**

$$SFTGS^{@@}(o,t) = \frac{SFT^{@@}(o,t)}{GSGSBINOK^{@@}(o,t)} \quad (4.1.3)$$

An dieser Stelle muß wiederholt werden, was schon bei der Untersuchung der Populationsdichten der Ostracoden gesagt wurde: Die Sedimentationsrate beeinflusst die volumen-massenbezogenen Werte. Große Werte für $SFTGS^{@@}(o,t)$ können sowohl durch eine große Produktion von Schalen als auch durch eine geringe Sedimentation verursacht werden. Dagegen hat die Sedimentationsrate keinen Einfluß auf die flächenbezogenen Werte für die Lebendpopulationen

Entsprechend lassen sich die volumen- und massenbezogenen Daten für die toten Textulariinen, Miliolinen und Rotaliinen bestimmen.

4.1.2 ÜBERSICHT ÜBER DIE BESIEDLUNGSDICHTEN IM GESAMTGEBIET

Als Einführung in die Erfassung der Besiedlungsdichten durch lebende Foraminiferen und deren Dokumentation im toten Schalenmaterial werden im folgenden Abschnitt die Informationen aus dem gesamten Untersuchungsgebiet llRhonedeltall in Form von Verteilungen dargestellt, ohne die je nach Untersuchungsgebiet unterschiedlichen Bedingungen zu berücksichtigen. Damit wird der Rahmen und die Richtung für die in den nachfolgenden Abschnitten dargestellten Vergleiche der beiden wesentlichen Environments - Etangs gegen Golfrand - und für die Betrachtung von ausgewählten Einzelgebieten vorgegeben.

4.1.2.1 Lebende Foraminiferen pro Entnahmefläche

Die Verteilung der Summe aller lebenden Foraminiferen pro Entnahmefläche (10 cm^2) ist in Abbildung 162 dargestellt.

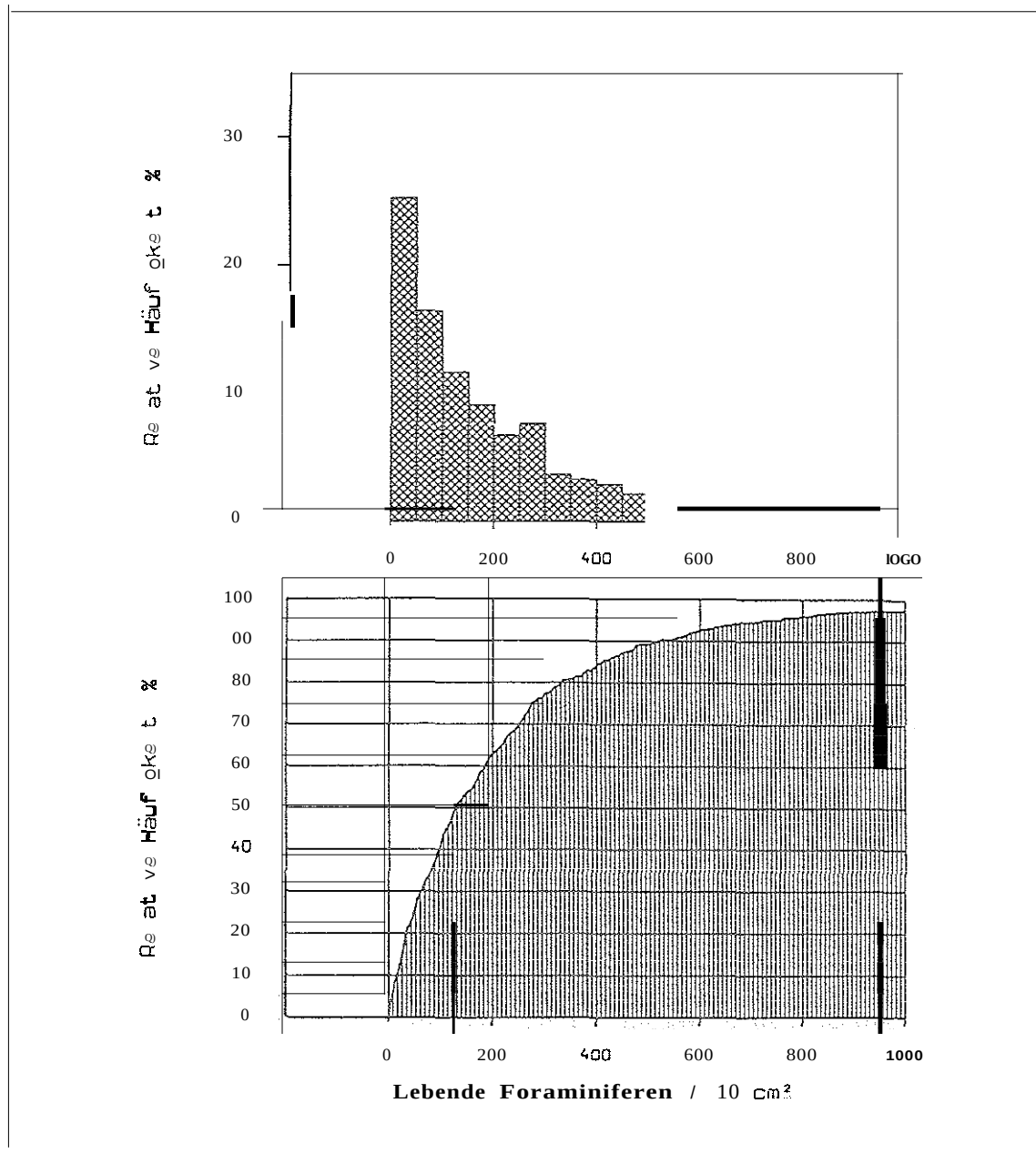


Abbildung 162. Lebende Foraminiferen pro Entnahmefläche

Neben einzelnen Proben, die völlig ohne lebende Foraminiferen sind, erscheint im abgebildeten Säulendiagramm das Intervall von 0 bis 25 Foraminiferen pro Entnahmefläche mit 25 Prozent der Proben. Im nächsten Intervall (von 25 bis 50) befinden sich mit etwa 17 Prozent schon deutlich weniger Proben. Von marginalen Abweichungen abgesehen nimmt die Anzahl der lebenden Foraminiferen pro Betrachtungsfläche (hier 10 cm') kontinuierlich ab. Mehr als 200 Foraminiferen finden sich nur in knapp 40 Prozent der Proben; mehr als 400 in etwa 15 Prozent der Proben. Bei nur fünf Prozent der Proben liegt die Besiedlungsdichte durch Foraminiferen über 800 pro 10 cm'.

Ein wesentlicher Parameter für die Dichte der Populationen benthischer Organismen ist die Zusammensetzung des Sediments¹⁰⁴. Folgt man den Ausführungen von VANGEROW (1977, Seite 147'05), so bietet sich eine Untersuchung des Zusammenhangs von Korngrößenverteilung und Anzahl von lebenden Foraminiferen pro Entnahmefläche an.

Teilt man das vorliegende Probenmaterial in zwei Gruppen - die erste enthält alle Proben mit weniger als 100 lebenden Foraminiferen pro Entnahmefläche; die zweite Gruppe umfaßt die Proben mit mehr als 100 lebenden Foraminiferen -, ergibt sich eine Probengruppe mit 230 Proben und eine andere mit 318 Proben.

¹⁰⁴ Die grundsätzliche Idee des Zusammenhangs zwischen Zusammensetzung des Sediments und Besiedlung durch benthische Organismen findet sich zum Beispiel bei GALL:

"Im aquatischen Milieu ist die Textur des Sediments in erster Linie abhängig von der Kornzusammensetzung. Die Existenz benthischer Populationen wird zum großen Teil von der Qualität des Bodens beeinflusst. Man kann seinen Zustand im Augenblick der Besiedelung durch die Lebewesen erkennen." (GALL, 1983, Seite 23)

Die Frage nach den kausalen Zusammenhängen wird jedoch je nach Art des untersuchten Gegenstands unterschiedlich zu beantworten sein. Eindeutig zu klären, ob die Anwesenheit einer Population von der Zusammensetzung des Sediments abhängt oder ob die Anwesenheit einer Population und die Zusammensetzung des Sediments beide von einem dritten Faktor gesteuert werden (zum Beispiel von den Strömungsverhältnissen), dürfte in jedem Fall schwierig sein.

¹⁰⁵ VANGEROW schreibt: "Eine gewisse Abhängigkeit der Anzahl Schalen in einer Probe vom Gehalt des Sediment an Teilchen kleiner 0,1 mm war schon immer aufgefallen und kann wohl damit erklärt werden, daß in diesem Korngrößenbereich organischer Detritus und Algen angereichert sind, die die Nahrungsgrundlage der Foraminiferen darstellen. Das scheint allerdings nur einen Minimumfaktor darzustellen, denn dort, wo diese Kornzahl stark abnimmt, nimmt auch die Zahl der Foraminiferen ab, während der starke Anstieg an einigen Stellen durch andere Faktoren bedingt sein muß. In einem so begrenzten Gebiet ist der Salzgehalt gleich, und auch die jahreszeitlichen Schwankungen erfolgen gleichmäßig. Es ist erstaunlich, wie stark überhaupt der Feinanteil des Sediments schwankt, wahrscheinlich bedingt durch den wechselnden Bewuchs: Seegras oder Tang schützt vor Aufwühlung durch Wellen und fängt die feinsten Bestandteile."

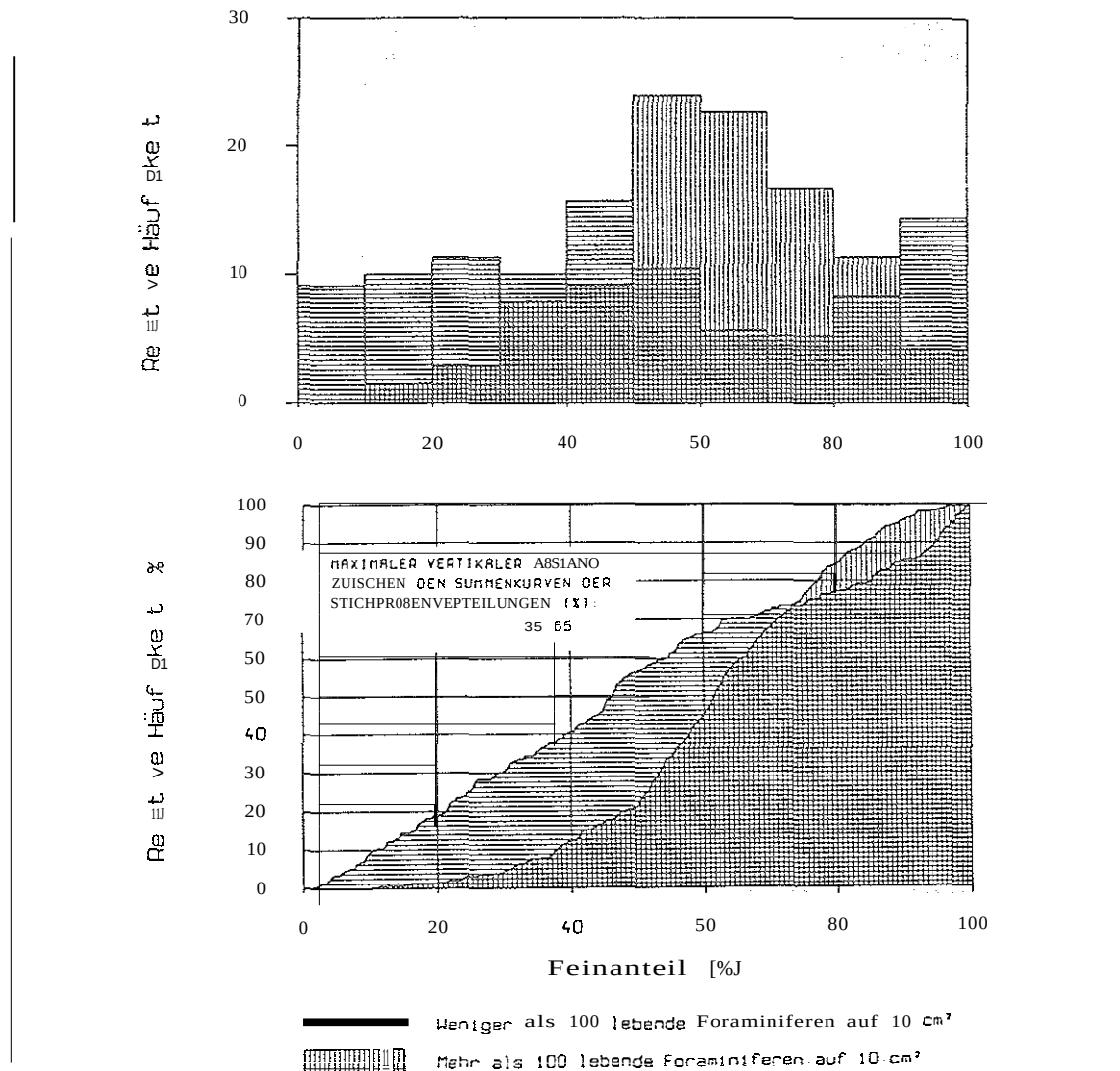


Abbildung 163. Populationsdichte lebender Foraminiferen und Feinanteil (I)

Stellt man wie in Abbildung 163 die Verteilung des Anteils der Schlammfraktion (Korndurchmesser < 0.1 mm) dar, findet man bei der Prohengruppe mit weniger als hundert Foraminiferen pro Entnahmefläche im ersten Abschnitt der Verteilung - speziell bei der Betrachtung der Summenkurve - bis zu einem Anteil der Schlammfraktion von etwa 45 Prozent eine Gleichverteilung der Proben. Auf diesen gleichmäßigen Verlauf folgt eine Anhäufung von Proben im Bereich mit einem Feinanteil am Sediment zwischen 45 und 55 Prozent. Die Verteilung der ersten, foraminiferenarmen Gruppe erreicht im darauffolgenden Bereich ein Minimum (Feinanteil von

60 bis 80 Prozent) und zeigt im Bereich maximaler Anteile der Schlammfraktion ein zweites Maximum.

Deutlich anders sind die Proben der zweiten Gruppe (mehr als 100 Foraminiferen pro Entnahmefläche) verteilt. Im Bereich mit einem **Feinanteil von weniger als 10 Prozent liegen überhaupt keine Proben und im gesamten Bereich mit einem Feinanteil kleiner 50 Prozent¹⁰⁶ nur 20 Prozent der Proben** (zum Vergleich: die erste Gruppe besitzt in diesem Bereich mehr als 50 Prozent der Proben.). **Etwa 40 Prozent der Proben liegen im Bereich mit einem Feinanteil zwischen 50 und 65 Prozent, weitere 25 Prozent im Bereich von 65 bis 80 Prozent Feinanteil und etwa 10 Prozent im Bereich von 80 bis 90 Prozent, während auf den verbleibenden Bereich mit maximalem Feinanteil nur 5 Prozent der Proben entfallen.**

Der vertikale Abstand zwischen den beiden Summenkurven für den Feinanteil **liegt bei 35 Prozent. Untersucht man die beiden Summenkurven mit einem KOLMOGOROFF-SMIRNOV-Test, der von der Nullhypothese ausgeht, daß die den beiden Verteilungen zugrundeliegenden Stichproben derselben Grundgesamtheit entstammen, so ergibt sich als Irrtumswahrscheinlichkeit für die Ablehnung der Nullhypothese ein Wert von weniger als 0.005 Prozent.**

Vorläufiges Ergebnis des Vergleichs ist: Die Lebensbedingungen für Foraminiferen sind bei einem Anteil des Sediments mit einer Korngröße unter 0.1 mm zwischen 50 und 90 Prozent deutlich besser als in den Bereichen mit kleinem oder sehr großem Feinanteil.

Der vertikale Abstand zwischen den Summenkurven für die Verteilungen der zweiten Siebfraktion (Korndurchmesser von 0.1 mm bis 0.2 mm) beträgt nur 14 Prozent und die Irrtumswahrscheinlichkeit für das Verwerfen der Nullhypothese, also der Behauptung, daß es sich bei den beiden Gruppen um Stichproben aus derselben Grundgesamtheit handelt, liegt beim KOLMOGOROV-SMIRNOV-Test über 0.01 Prozent.

Anders sieht das Bild für die dritte Siebfraktion (Korndurchmesser von 0.2 bis 0.315 mm) aus. Hier liegt der vertikale Abstand zwischen den **beiden Summenkurven der Verteilungen, vergleichbar zur Schlammfraktion, bei 33 Prozent, und der KOLMOGOROV-SMIRNOV-Test lehnt die Nullhypothese mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als 0.005 Prozent¹⁰⁷ ab** (siehe Abbildung 164 auf Seite 310).

¹⁰⁶ **Bei einem Feinanteil von 50 Prozent liegt erfahrungsgemäß der Minimumfaktor (VANGEROW, 1977, Seite 150).**

¹⁰⁷ In der Übersicht über das Ergebnis des Kolmogorov-Smirnov-Tests (oben rechts in Abbildung 164 auf Seite 310) werden bei der Prozentangabe **für die Irrtumswahrscheinlichkeit nur zwei Nachkommastellen angegeben.** Die zweite Nachkommastelle entsteht durch Auf- bzw. Abrunden des berechneten Wertes für die Irrtumswahrscheinlichkeit.

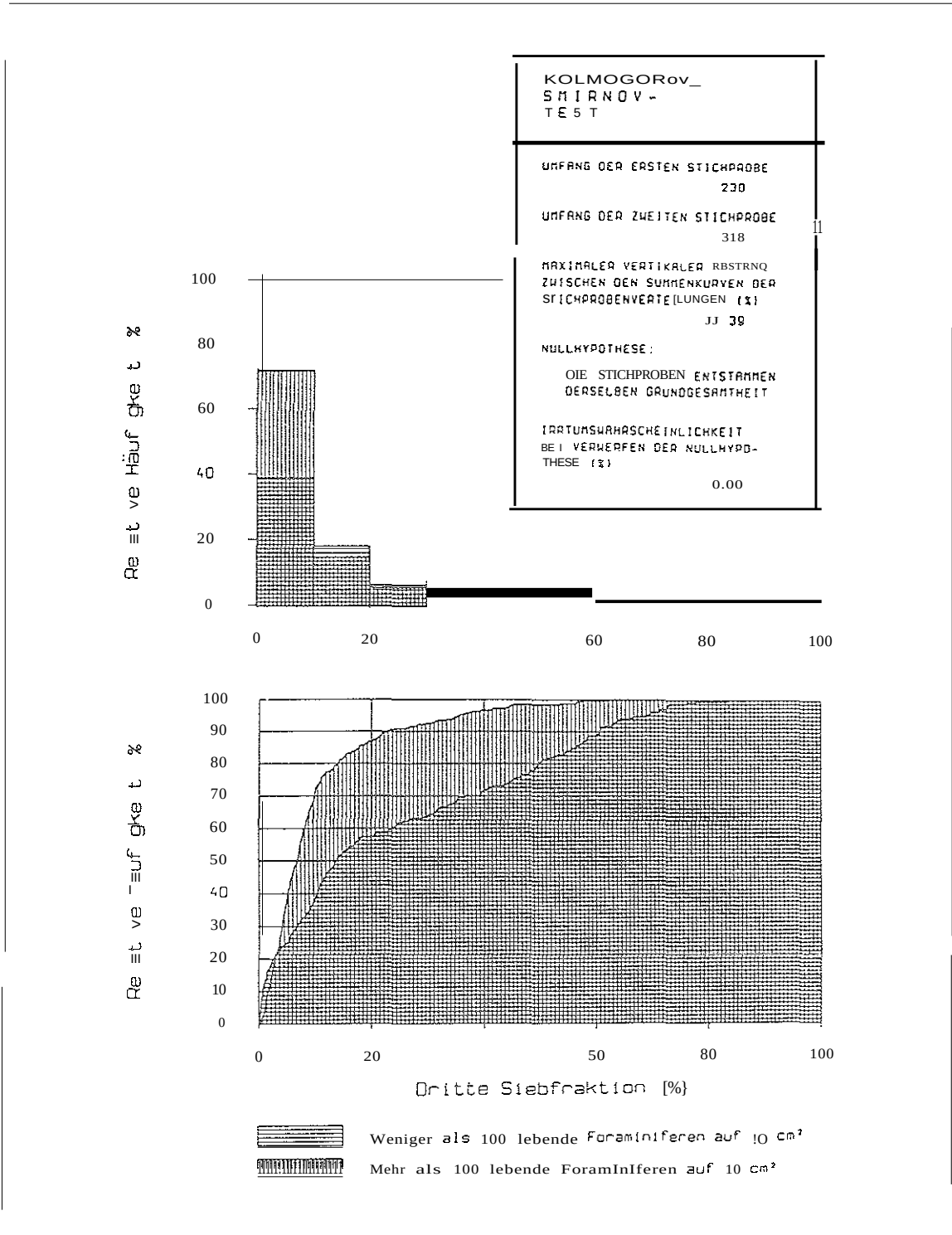


Abbildung 164. Populationsdichte lebender Foraminiferen und dritte Siebfraktion(I)

Während die Gruppe mit mehr als 100 Foraminiferen pro Entnahmefläche (10 cm') bei der Verteilung des Anteils der dritten Siebfraction am Aufbau des Sediments ein sehr deutliches Maximum im Bereich geringer Anteile der dritten Siebfraction (≤ 10 Prozent) zeigt, weist die Verteilung der ersten Gruppe (Anzahl der lebenden Foraminiferen pro Entnahmefläche kleiner als 100) neben einem nicht ganz so ausgeprägten Maximum im selben Bereich eine Akkumulation bei Anteilen der dritten Siebfraction zwischen 30 und 70 Prozent auf. Während bei der zweiten Gruppe weniger als 15 Prozent der Proben einen Anteil der dritten Siebfraction von mehr als 20 Prozent aufweisen, haben in der Gruppe mit wenigen lebenden Foraminiferen pro Entnahmefläche mehr als 40 Prozent der Proben einen Anteil der dritten Siebfraction am Sediment von mehr als 20 Prozent.

Weniger ausgeprägt, aber in der Tendenz ähnlich, stellen sich die Verhältnisse für die vierte Siebfraction dar. Die fünfte und sechste Siebfraction, die nur wenige Prozent des Sediments ausmachen, werden nicht in die Betrachtung mit einbezogen. Die bei diesen Siebfractionen auftretenden Unterschiede zwischen den beiden Gruppen sind marginal.

Eine andere - willkürlich gewählte - Möglichkeit für die Gruppenbildung ist die Zusammenfassung aller Proben mit weniger als 25 lebenden Foraminiferen pro Entnahmefläche zu einer ersten Gruppe, die 77 Proben umfaßt, und aller Proben mit mehr als 400 lebenden Foraminiferen zu einer zweiten Gruppe, die 87 Proben enthält. Es wird also eine Gruppe mit extrem geringer Foraminiferenbesiedlung und schlechten Lebensbedingungen einer Gruppe mit dichter Besiedlung und entsprechend guten Lebensbedingungen gegenübergestellt.

Die Frage lautet auch hier: Ist die Zusammensetzung des Substrats, im betrachteten Fall die Korngrößenverteilung, von entscheidender Bedeutung für die Besiedlung durch Foraminiferen?

Der Vergleich der Verteilungen der Schlämffraction für beide Gruppen (siehe Abbildung 165 auf Seite 312) legt ein Akzeptieren der in der Frage enthaltenen Hypothese nahe. Der Bereich mit optimalen Lebensbedingungen scheint der mit mehr als 50 und weniger als 90 Prozent Sediment der Korngröße kleiner 0.1 mm zu sein. Das würde heißen, daß neben dem zum Beispiel bei VANGEROW (1977, Seite 150) erwähnten Minimumfaktor für Foraminiferen bei 50 Prozent Feinanteil am Sediment ein Maximumfaktor bei etwa 90 Prozent existiert. Etwa 90 Prozent der Proben mit einer großen Besiedlungsdichte liegen in diesem bevorzugten Bereich. Nur zehn Prozent der Proben mit extrem niedriger Besiedlung durch Foraminiferen sind in diesem Abschnitt zu finden. Der größte Teil der Proben mit geringer Besiedlung liegt im Bereich mit niedrigem Feinanteil (etwa 60 Prozent der Proben dieser Gruppe). Weitere 30 Prozent der Proben mit geringer Besiedlung entfallen auf den Bereich mit einem Feinanteil am Sediment von mehr als 90 Prozent.

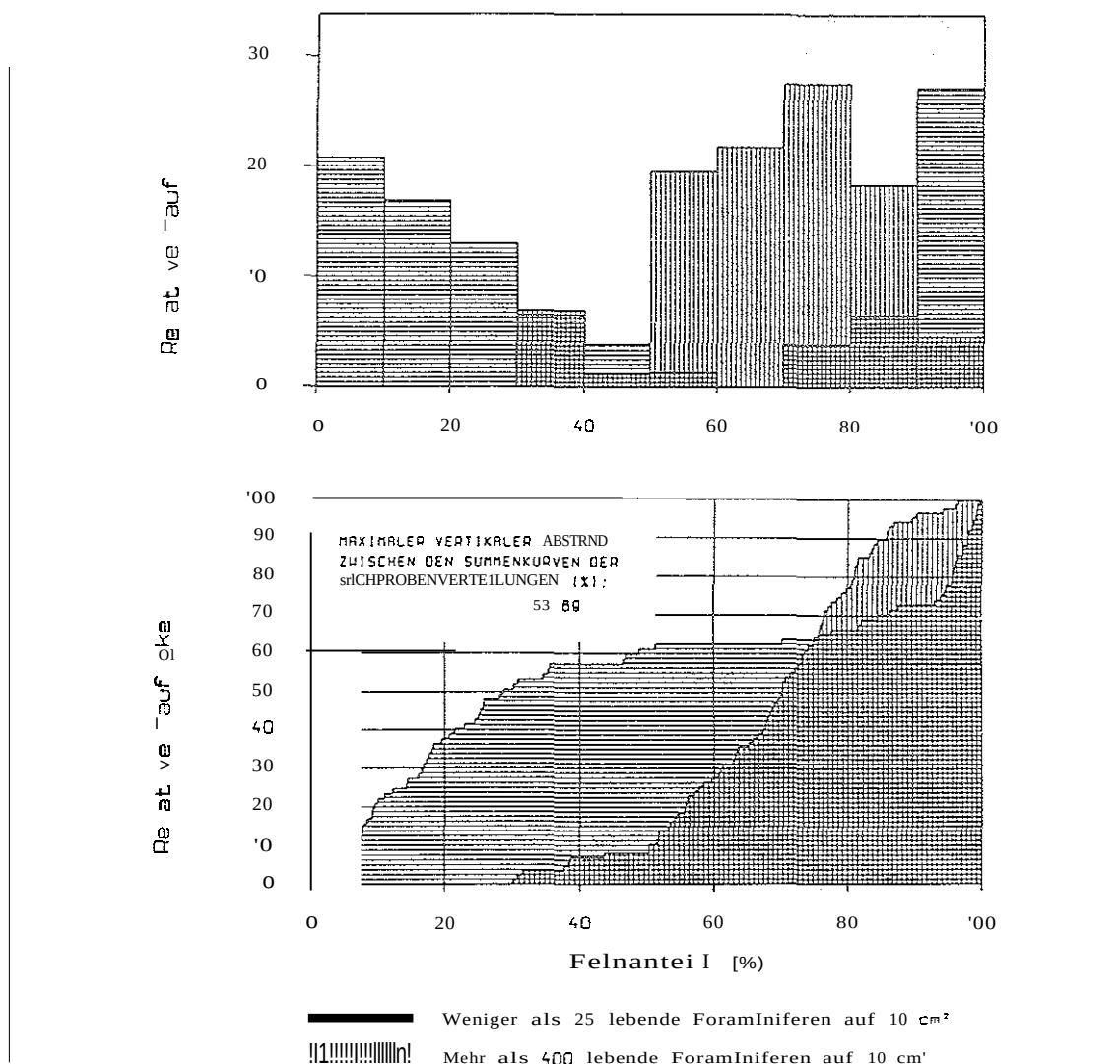


Abbildung 165. Populationsdichte lebender Foraminiferen und Feinanteil (Ir)

Sehr deutlich fällt auch der Unterschied der beiden Verteilungen für die dritte Siebfraction aus (siehe Abbildung 166 auf Seite 313). Mehr als 95 Prozent der Proben mit dichter Besiedlung haben Anteile der dritten Siebfraction von weniger als 20 Prozent an der Zusammensetzung des Sediments. Bei den dünn besiedelten Proben befinden sich in diesem Bereich nur 40 Prozent der Proben. 50 Prozent der Proben mit geringer Besiedlungsdichte liegen dagegen im Bereich mit einem Anteil der dritten Siebfraction am Sediment zwischen 50 und 80 Prozent.

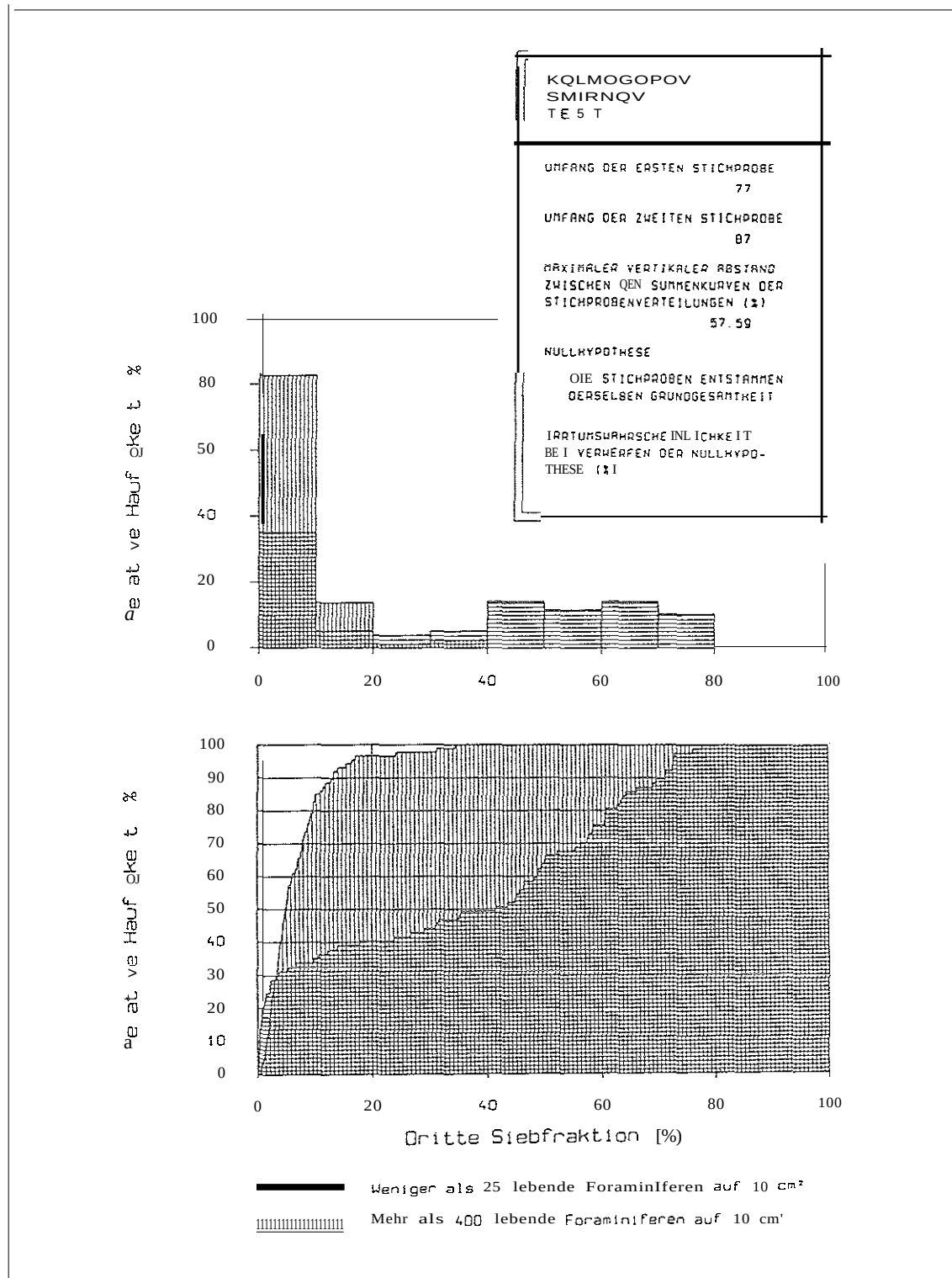


Abbildung 166. Populationsdichte lebender Foraminiferen und dritte Siebfraktion (TI)

Die **Interpretation** des Untersuchungsergebnisses erfolgt anhand des in Abbildung 167 dargestellten Erklärungsschemas für die vorgefundenen Minimum- und Maximumfaktoren:

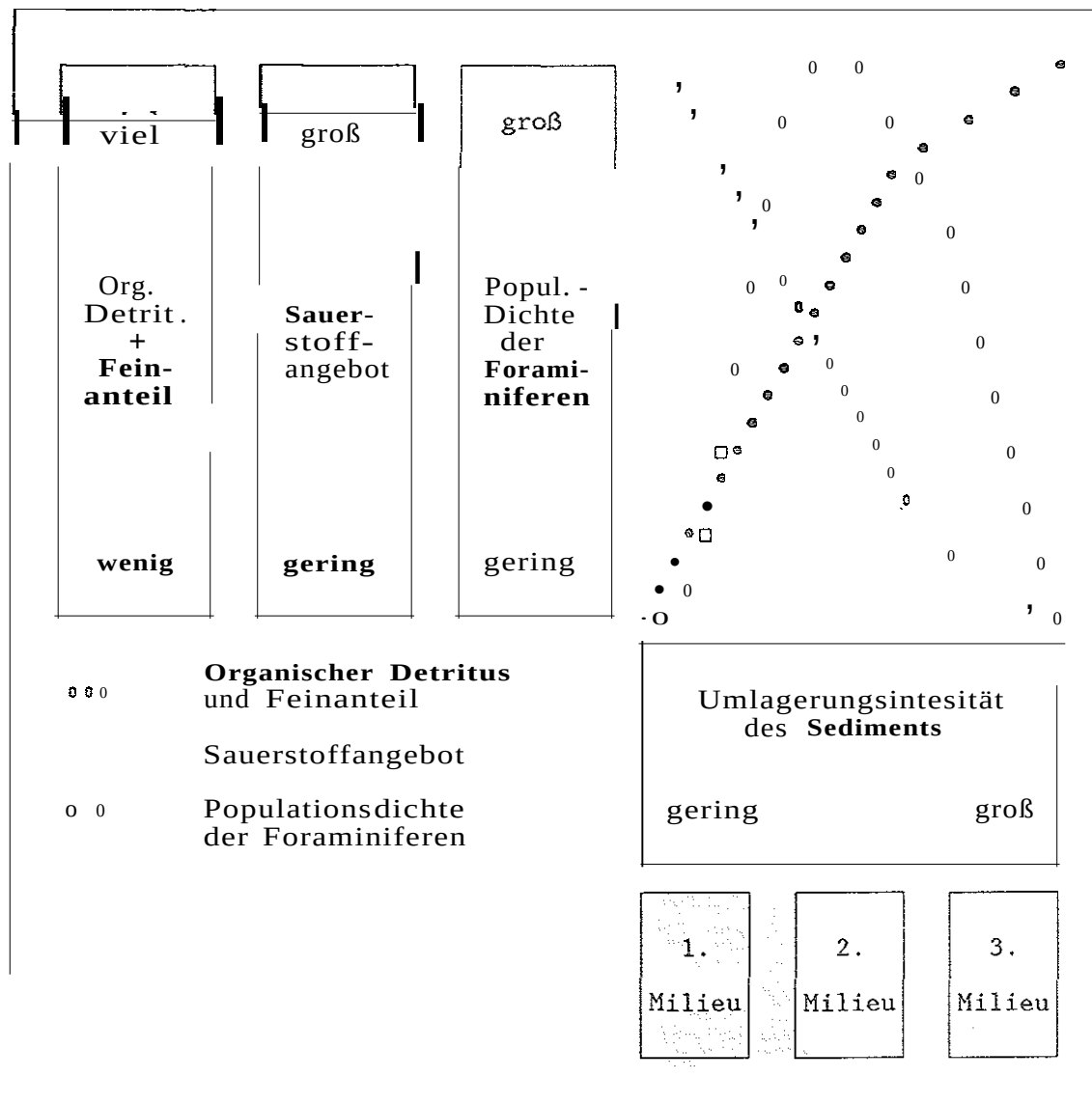


Abbildung 167. Erklärungsschema für Minimum- und Maximumfaktoren

Minimumfaktor "Feinanteil" und Nahrungsangebot: Eine mögliche Ursache für das verstärkte Auftreten von Foraminiferen in Proben mit einem Feinanteil größer 50 Prozent könnte, wie von VANGEROW¹⁰⁸ erwähnt, das im Feinanteil enthaltene Nahrungsangebot (organischer Detritus und Algen) sein. Der organische Detritus wird zusammen mit den feinkörnigen mineralischen Komponenten in Bereichen mit geringen Strömungsgeschwindigkeiten des bodennahen Wassers abgelagert. Mit Zunahme der Strömungsgeschwindigkeit und

¹⁰⁸ Siehe Fußnote 105

der dadurch bedingten Umlagerungsintensität des Sediments nimmt der Anteil des organischen Detritus ab.

Maximumfaktor "Feinanteil" und Sauerstoffangebot: Den Bedingungen für die Ablagerung des organischen Detritus entgegengesetzt sind die Voraussetzungen für die Sauerstoffzufuhr. Mit der Zunahme der Strömungsgeschwindigkeit und Umlagerungsintensität dürfte in den beschriebenen Environments die Versorgung mit Sauerstoff verbessert werden. Grobkörnigere Ablagerungen deuten also auf ein größeres Sauerstoffangebot hin als feinkörnigere Sedimente.

In Bezug auf die Zufuhr von organischem Detritus und Sauerstoff lassen sich drei durch die Strömungs- und Umlagerungsintensität charakterisierte Milieus unterscheiden:

◦ 1. Milieu

Das erste Milieu ist durch eine geringe Umlagerungsintensität des Sediments gekennzeichnet. Die Strömungsenergie reicht nicht aus für den Antransport groben Sedimentmaterials. Das absinkende Feinmaterial (mineralische und organische Komponenten) wird nicht weitertransportiert und reichert sich an.

Wegen der fehlenden Durchbewegung der bodennahen Wasserschichten wird wenig Sauerstoff angeliefert, der bei der Zersetzung des organischen Detritus durch Bakterien vollständig verbraucht wird.

Trotz des im feinkörnigen Sediment reichlich vorhandenen Nahrungsangebots stellt das erste Milieu wegen des fehlenden Sauerstoffs einen für die Ausbreitung von Foraminiferenpopulationen ungünstigen Lebensraum dar.

◦ 2. Milieu

Bei mittlerer Strömungsgeschwindigkeit des bodennahen Wassers und **mäßiger Umlagerungsintensität des Sediments kommt zusammen mit größeren Komponenten organisches und mineralisches Feinmaterial zur Ablagerung.**

Die Durchbewegung der bodennahen Wasserschichten garantiert eine ausreichende Sauerstoffversorgung.

Das zweite Milieu bietet mit ausreichender Nahrungszufuhr und ausreichendem Sauerstoffangebot optimale Bedingungen für die Entwicklung der Foraminiferengemeinschaft

◦ 3. Milieu

Bei hohen Strömungsgeschwindigkeiten und entsprechender Umlagerungsintensität kommt wenig Feinmaterial zur Ablagerung. Das Nahrungsangebot ist gering.

Die stärkere Durchbewegung der bodennahen Wasserschichten garantiert ein reichliches Sauerstoffangebot.

Das dritte Milieu ist wegen des geringen Nahrungsangebots nicht optimal für die Entwicklung der Foraminiferengemeinschaft. Wegen der hohen Strömungsgeschwindigkeiten, die für Antransport und Umlagerung des grobkörnigen Sediments erforderlich sind, ist mit einem Abtransport einwandernder Foraminiferen in Bereiche mit anderen Strömungsgeschwindigkeiten des bodennahen Wassers zu rechnen (siehe auch Unterkapitel 2.5).

Aufgrund der durch die Strömungsgeschwindigkeit und durch die Umlagerungsintensität des Sediments bedingten Veränderungen in der Nahrungs- und Sauerstoffzufuhr ergibt sich ein optimaler Bereich für die Entwicklung von Foraminiferengemeinschaften, der gekennzeichnet ist durch das Fehlen von extrem hohen und extrem niedrigen Feinanteilen des Sediments.

4.1.2.2 Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment

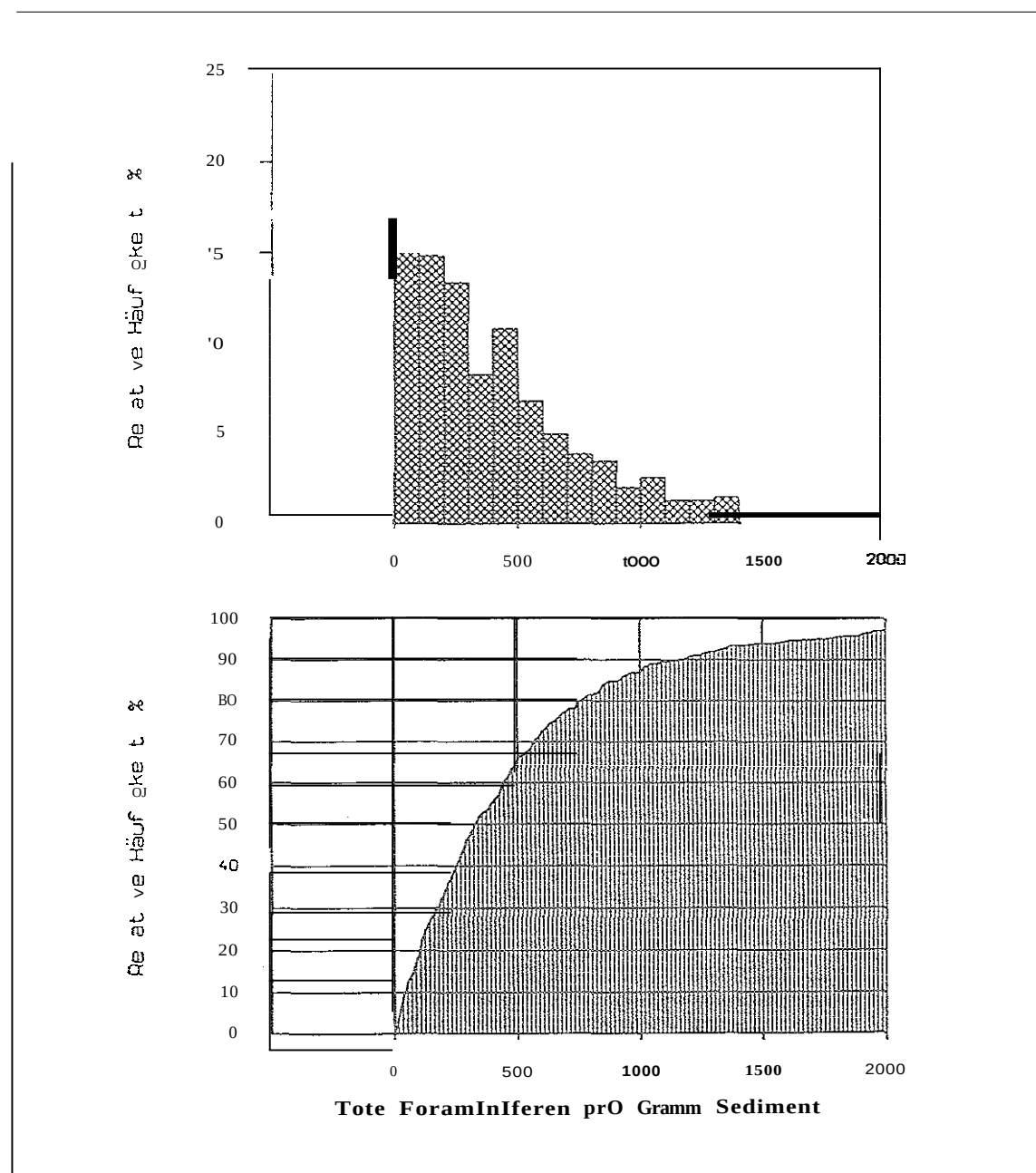


Abbildung 168. Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment

Die Anzahl der toten Foraminiferen pro Gramm Sediment ist im Durchschnitt mehr als doppelt so groß wie die Zahl der lebenden Foraminiferen pro Entnahmefläche (der Mittelwert liegt bei 534 toten Foraminiferen pro Gramm Sediment; zum Vergleich sei der Durchschnitt von 223 lebenden Foraminiferen pro Entnahmefläche genannt).

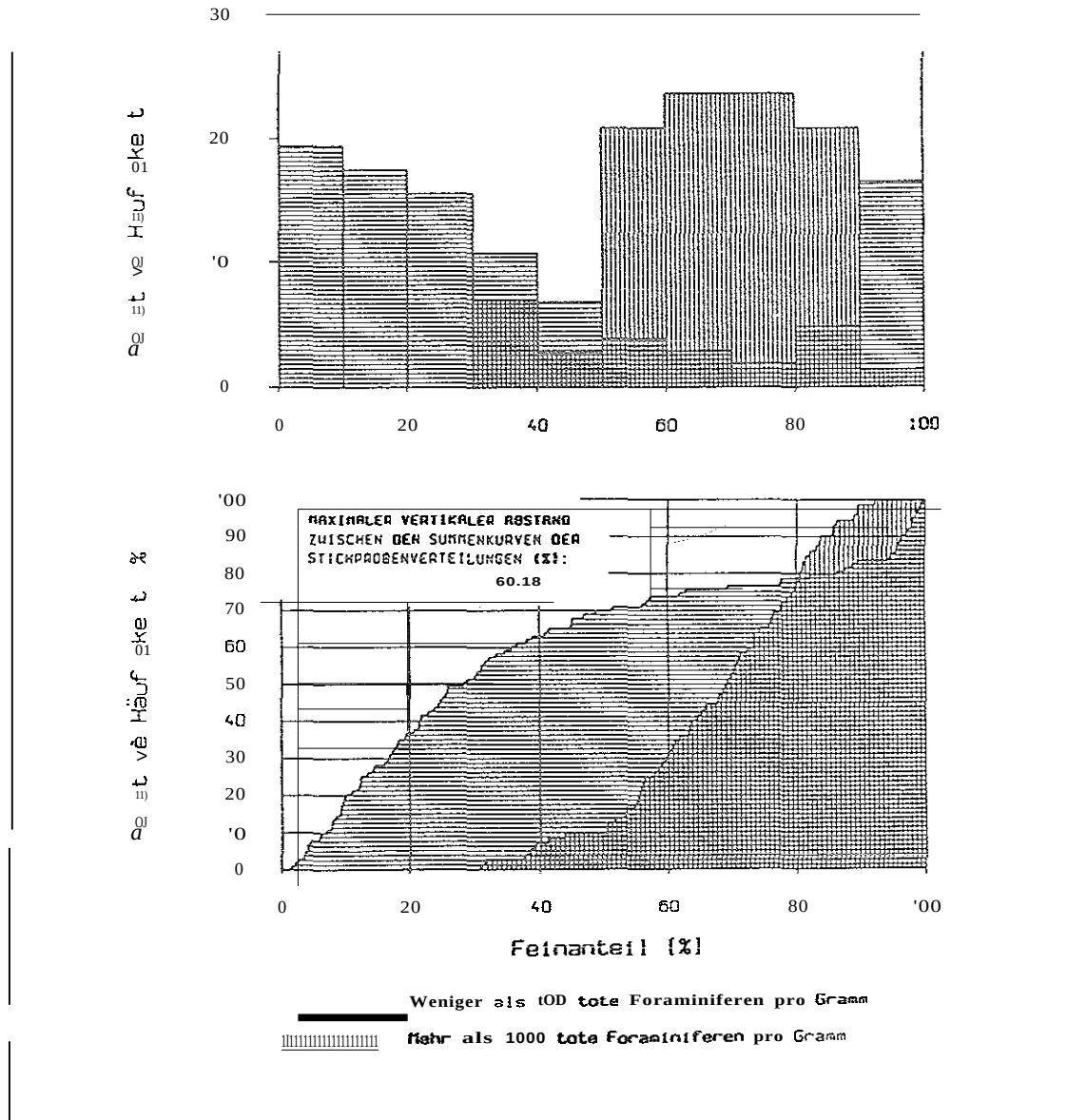


Abbildung 169. Feinanteil und Anzahl toter Foraminiferen pro Gramm

Um zu überprüfen, ob der bei den lebenden Foraminiferen gefundene Bezug zur Zusammensetzung des Sediments auch im toten Material, dem Ausgangsmaterial für eine zukünftige Fossilgemeinschaft, erkennbar ist, werden wieder zwei Gruppen betrachtet. Die erste foraminiferenarme Gruppe mit weniger als 100 toten Foraminiferen pro Gramm Sediment enthält 103 Proben. Zur zweiten foraminiferenreichen Gruppe mit mehr als 1000 toten Foraminiferen pro Gramm Sediment gehören 73 Proben.

Wie die Darstellung der Summenkurven für den Schlämmanteil der beiden Gruppen (Abbildung 169 auf Seite 317) zeigt, findet man die beim lebenden Material gefundenen Zusammenhänge auch bei der Untersuchung des Totmaterials vor. Die foraminiferenarme Gruppe liegt zu 70 Prozent im Bereich der Proben mit einem Feinanteil kleiner 50 Prozent. Nur zehn Prozent der foraminiferenarmen Proben befinden sich im Bereich mit optimalen Bedingungen (Anteil der Schlammfraktion am Sediment zwischen 50 und 90 Prozent) und 20 Prozent liegen im Bereich mit einem Feinanteil größer als 90 Prozent.

Bei den foraminiferenreichen Proben liegen nur 10 Prozent der Proben im Bereich mit einem Feinanteil kleiner 50 Prozent. Die übrigen 90 Prozent der Proben befinden sich im Bereich mit optimalen Bedingungen. Keine der foraminiferenreichen Proben hat einen Feinanteil am Sediment größer 90 Prozent.

In gleicher Deutlichkeit werden die Unterschiede der Verteilungen für die dritte Siebfraction (in Abbildung 170 auf Seite 319 sind die beiden Summenkurven dargestellt) sichtbar. Bei den foraminiferenreichen Proben liegt der Anteil dieser Fraktion bei fast allen Proben unter 20 Prozent, während der Anteil der dritten Siebfraction bei 70 Prozent der foraminiferenarmen Proben über 20 Prozent des Sediments beträgt und bei 60 Prozent der Proben sogar zu über 40 Prozent am Aufbau des Sediments beteiligt ist.

Die Dichte der Totgemeinschaft der Foraminiferen weist also, wie Abbildung 169 auf Seite 317 und Abbildung 170 auf Seite 319 zeigen, eine der Dichte der Lebendpopulation entsprechende Abhängigkeit von der Zusammensetzung des Sediments auf:

- Große Populationsdichten sind an den Bereich von Feinanteilen zwischen 50 und 90 Prozent gebunden.
- Liegt der Feinanteil unter 50 Prozent, überwiegen Proben mit geringer Dichte der Totpopulation.
- Proben mit sehr hohen Feinanteilen von über 90 Prozent weisen ebenfalls eine geringe Dichte der Totpopulation auf.
- Proben mit hohen Anteilen der dritten Siebfraction (über 40 Prozent) zeichnen sich durch geringe Totpopulationsdichten aus.
- Proben mit hohen Totpopulationsdichten enthalten zum überwiegenden Teil wenig Sediment aus dem Korngrößenbereich der dritten Siebfraction.

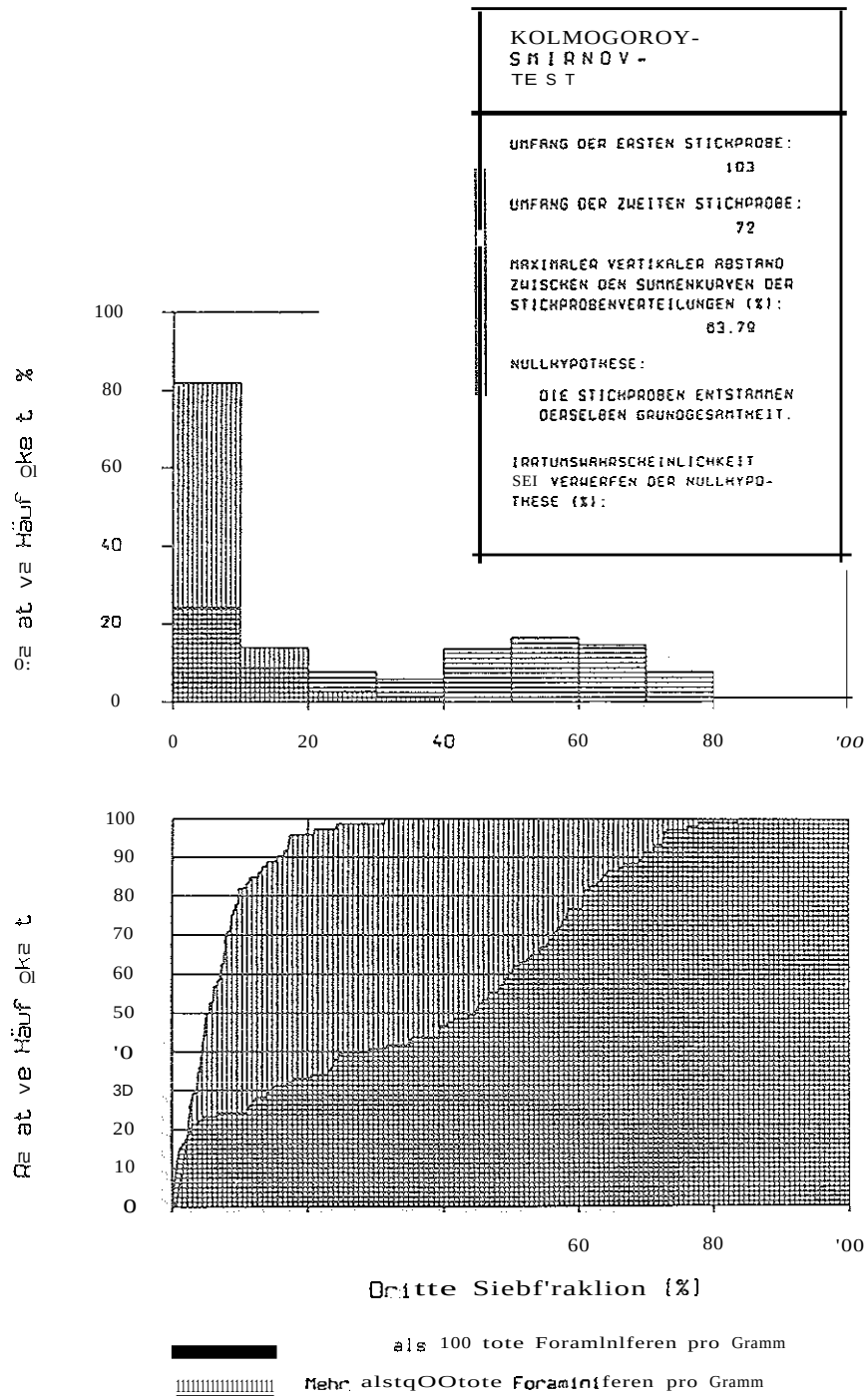


Abbildung 170. Dritte Siebfraktion und Anzahl toter Foraminiferen pro Gramm

4.1.2.3 Besiedlungsdichte durch lebende Unterordnungen

Lebende Miliolinen pro Entnahmefläche: Deutlich häufiger als die Textuariinen treten die Miliolinen auf. Nur etwa 20 Prozent der Proben enthalten keine Miliolinen. Bei etwa 40 Prozent der Proben liegt die Besiedlungsdichte bei über 20 lebenden Miliolinen pro Entnahmefläche. Bei 15 Prozent der Proben steigt die Besiedlungsdichte auf über 100 und bei fünf Prozent der Proben auf über 200 an.

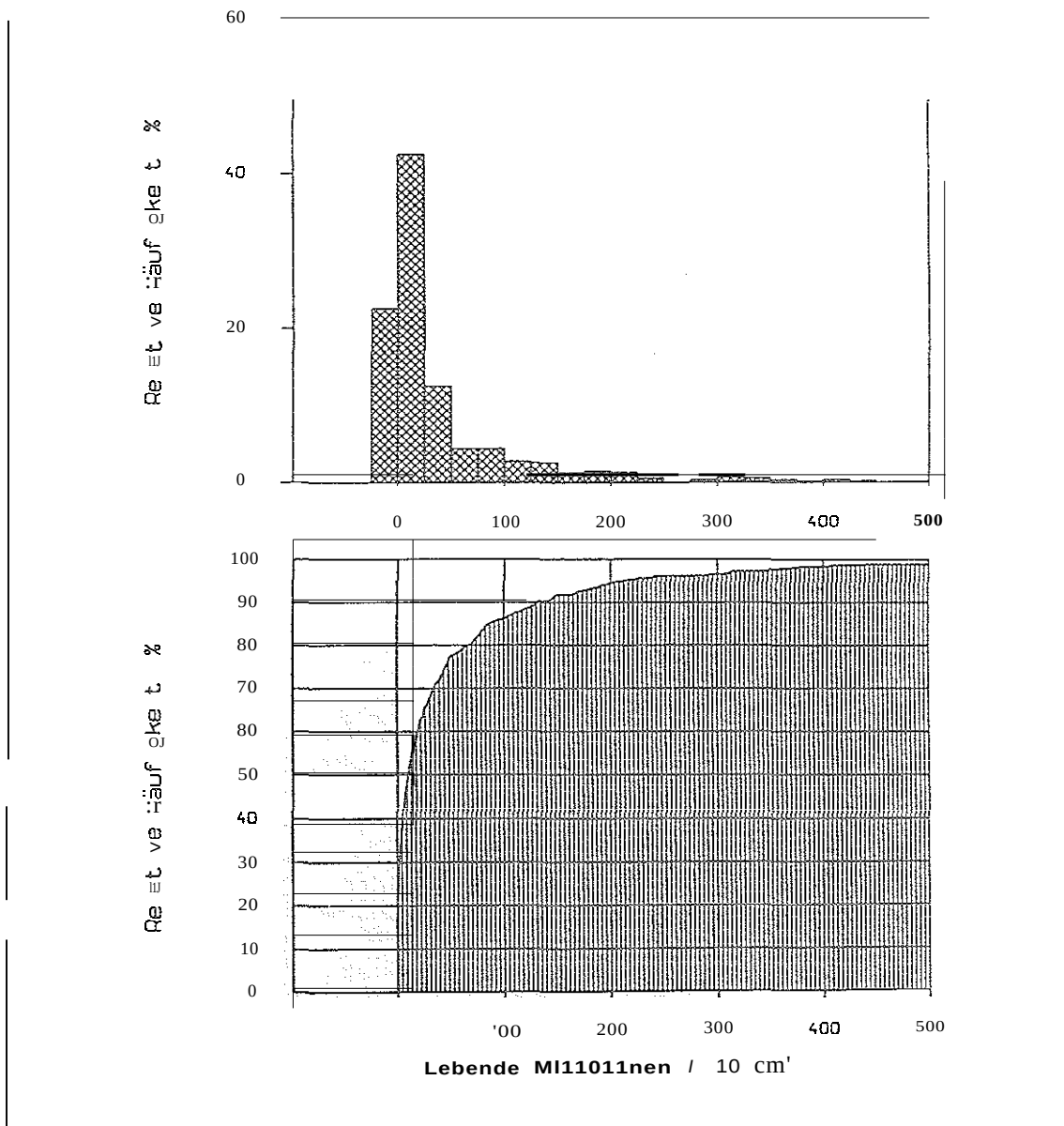


Abbildung 172. Besiedlungsdichte durch lebende Miliolinen

Lebende Rotaliinen pro Entnahmefläche: Die mit Abstand am häufigsten vertretene Unterordnung bilden die Rotaliinen. Die Hälfte der Proben zeigt eine Besiedlungsdichte von mehr als 100 lebenden Rotaliinen auf zehn Quadratzentimetern. Eine Besiedlungsdichte von mehr als 200 Individuen pro Betrachtungsfläche weisen etwa 30 Prozent der Proben auf und eine Besiedlungsdichte von über 400 Individuen / 10 cm² noch zehn Prozent der Proben. Besiedlungsdichten über 1000 Individuen / 10 cm² sind bei einigen der betrachteten Proben gefunden worden. Die Rotaliinen bilden also **die mit Abstand wichtigste Gruppe unter den lebenden Foraminiferen.**

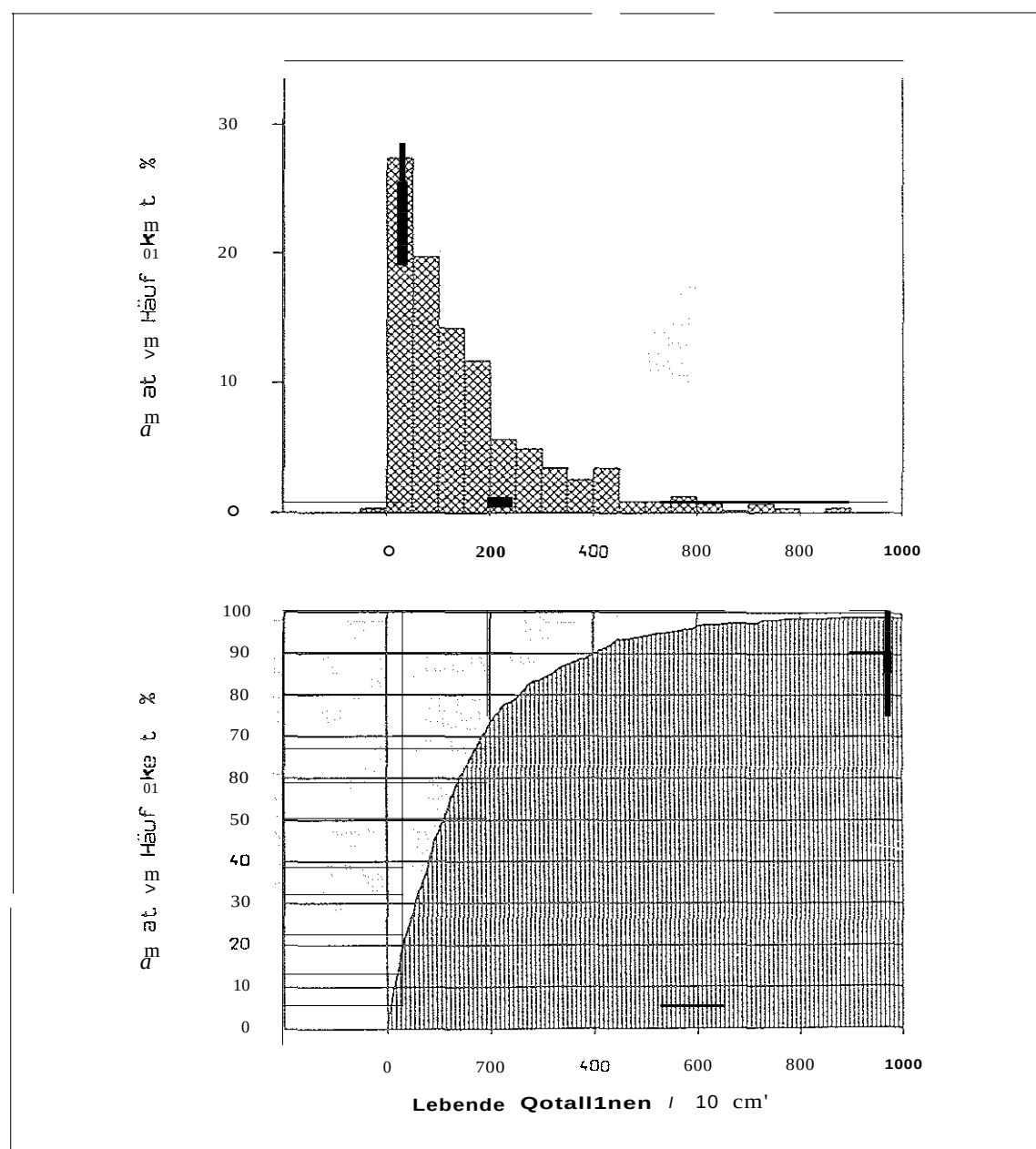


Abbildung 173. Besiedlungsdichte durch lebende Rotaliinen

4.1.2.4 Größe toter Unterordnungen pro Gramm Sediment

Nachdem die Besiedlungsdichte durch die lebenden Unterordnungen *Textulariina*, *Niliolina* und *Rotaliina* dargestellt worden ist, stellt sich die Frage, ob die vorgefundenen Besiedlungsdichten in den Thanatozönosen der entnommenen Sedimentschicht wiederzufinden sind. Problematisch ist jedoch die Tatsache, daß bei einem solchen Vergleich flächenbezogene Anzahlen, die auf einen einzigen Zeitpunkt - den Probenentnahmezeitpunkt - bezogen sind, zu volumen- bzw. massenbezogenen Anzahlen, die - betrachtet man die Sterbezeitpunkte - einen unbestimmten, verhältnismäßig langen Zeitraum repräsentieren, in eine Beziehung gesetzt werden müßten. Wegen dieses nicht behebbaren Mangels beschränkt sich die Beschreibung der Anzahl der toten Individuen der drei Unterordnungen auf einen schematischen Vergleich zwischen Lebend- und Totpopulationen, der sich im wesentlichen die Prozentsätze von Proben mit bzw. ohne die betrachteten Unterordnungen vergleicht.

Tote Textulariinen pro Gramm Sediment: Betrachtet man die Verteilung der toten Textulariinen pro Gramm Sediment (siehe Abbildung 174 auf Seite 324) findet man mehr als 70 Prozent der Proben im Bereich von 0 bis 25 Individuen/Gramm. Der Anteil der Proben ohne Textulariinen liegt unter zehn Prozent; der Anteil der Proben mit mehr als 100 Individuen/Gramm liegt unter fünf Prozent. Im Vergleich zur Verteilung der lebenden Textulariinen pro Gramm (siehe Abbildung 171 auf Seite 320) ist der Anteil der textulariinenfreien Proben verhältnismäßig klein (weniger als zehn Prozent der Totproben zu mehr als der Hälfte der Lebendproben). Mögliche Erklärungen für diesen Unterschied sind das Wandern von fleckhaft verteilten Populationen und der Transport und die Dispersion von leeren Textulariinenschalen.

Tote Miliolinen pro Gramm Sediment: Die Verteilung der toten Miliolinen pro Gramm Sediment ist in Abbildung 175 auf Seite 325 dargestellt. Der Anteil der Proben ohne tote Miliolinen liegt mit etwa 15 Prozent höher als bei den toten Textulariinen. Der Unterschied zwischen Lebend- und Totpopulation ist jedoch erheblich geringer: nur wenig mehr als 20 Prozent der Proben enthalten keine lebenden Miliolinen (siehe Abbildung 172 auf Seite 321). Ein Vergleich der Lebend/Totunterschiede der Miliolinen mit denen der Textulariinen zeigt den erwarteten Zusammenhang, daß weitverbreitete Gruppen (hier die Miliolinen) weniger ausgeprägte Unterschiede zeigen als auf bestimmte Bereiche begrenzte Gruppen (hier die Textulariinen). Ob "Koloniebildung" (patchy pattern Verteilung) und Wandern der Kolonien oder der Transport leerer Schalen der wichtigere Faktor bei der gleichmäßigeren Verteilung der Foraminiferengruppen in den Totpopulationen ist, stellt eine der Fragen dar, die im weiteren Verlauf der Untersuchungen beantwortet werden sollen.

Tote Rotaliinen pro Gramm Sediment: Die Verteilung der toten Rotaliinen pro Gramm Sediment zeigt - entsprechend der Verteilung der lebenden Rotaliinen pro Flächeneinheit in Abbildung 173 auf Seite 322 - fast keine Proben ohne tote Rotaliinen. Etwa 70 Prozent der Proben enthalten weniger als 500 Individuen pro Gramm Sediment und etwa 90 Prozent der Proben weniger als 1000 Individuen pro Gramm Sediment.

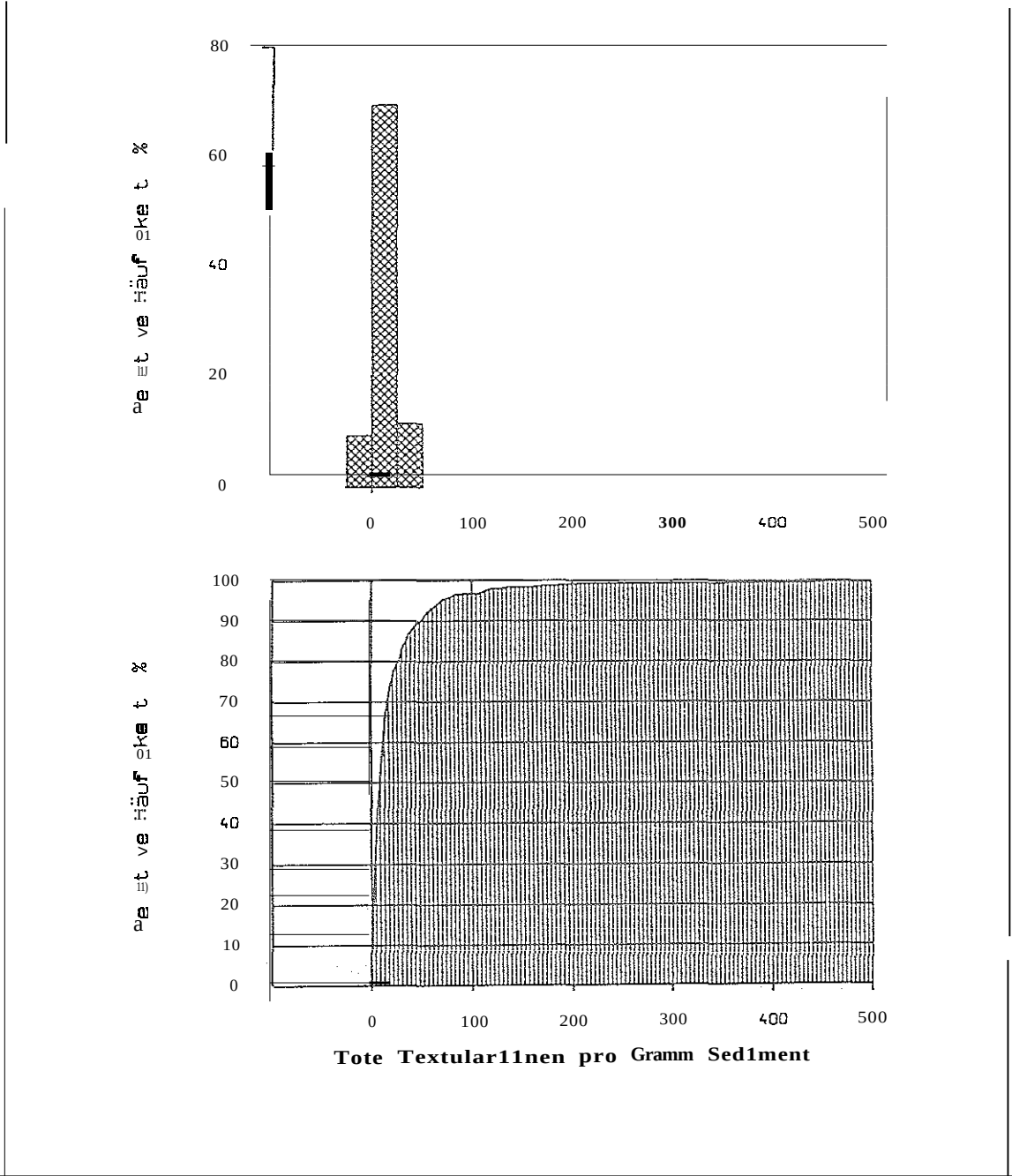


Abbildung 174. Tote Textulariinen pro Gramm Sediment

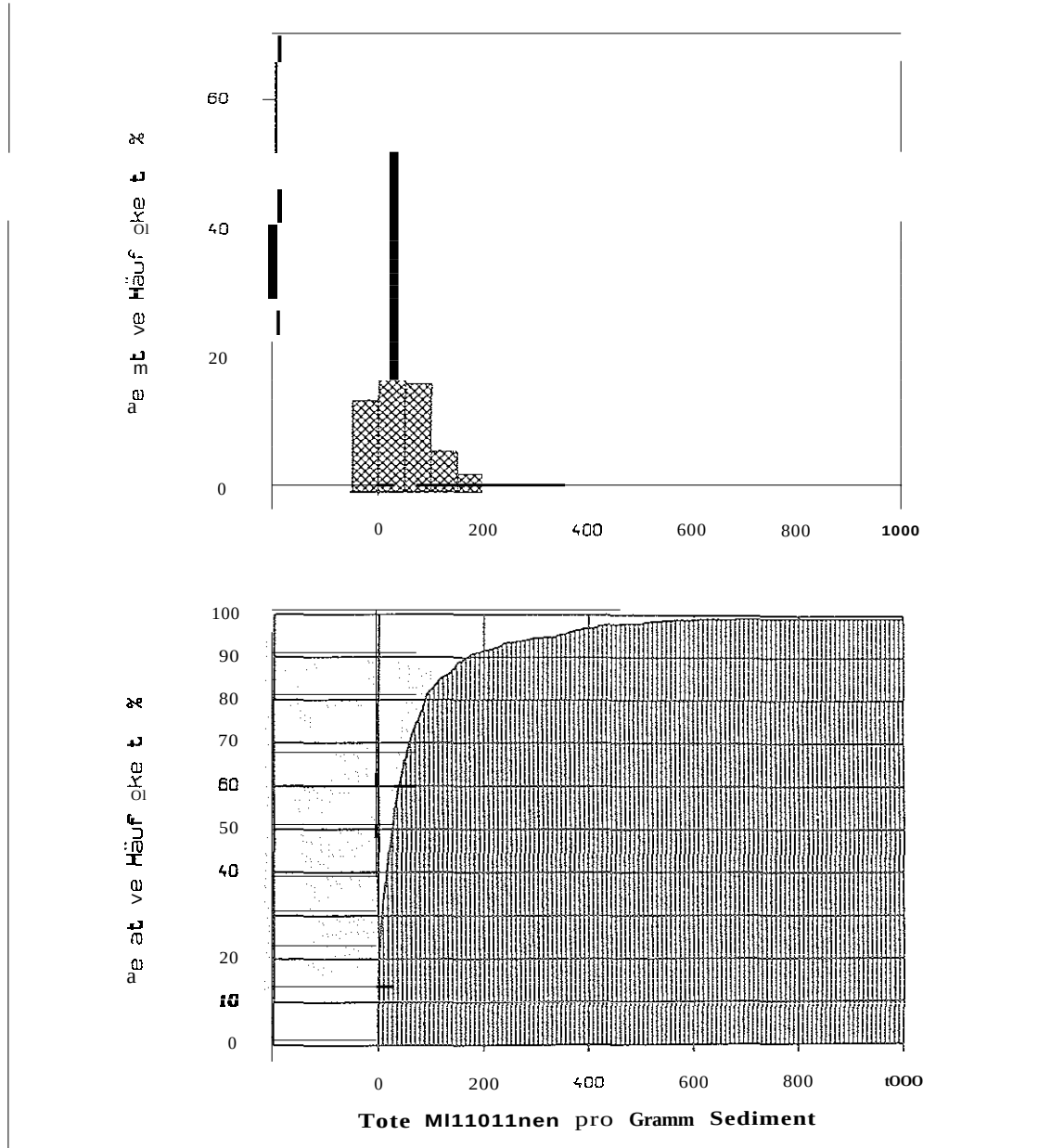


Abbildung 175_ Tote Mi1ioli1nen pro Gramm Sediment

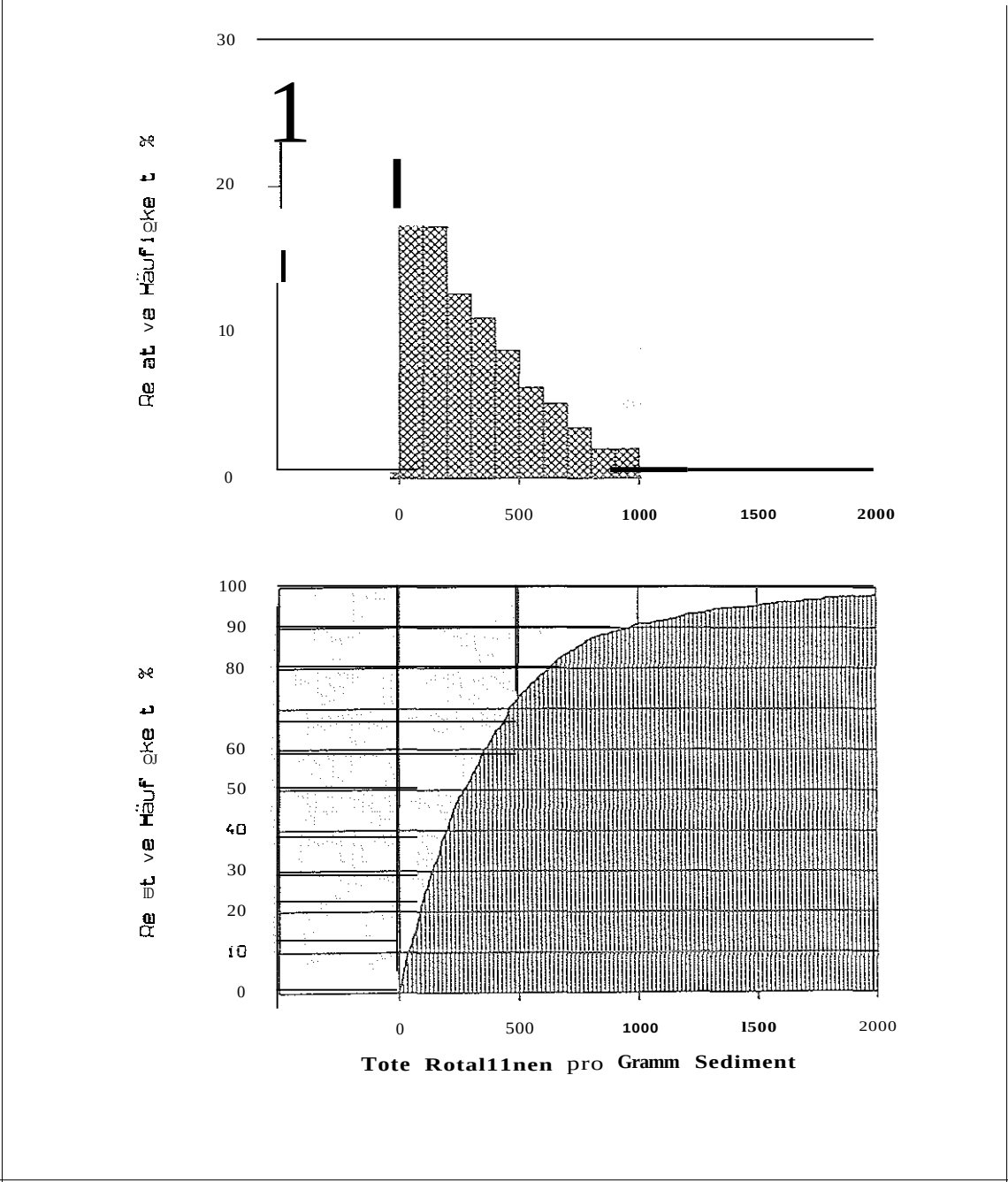


Abbildung 176. Tote Rotaliinen pro Gramm Sediment

Vergleicht man die Verteilung der toten Rotaliinen pro Gramm Sediment mit der Verteilung der lebenden Rotaliinen pro Entnahmefläche (10 cm^2), so läßt sich die zweite Verteilung durch eine Multiplikation mit einem Faktor von etwa 2.5 in die Verteilung der toten Rotaliinen pro Gramm Sediment überführen.

Eine ähnliche Transformation der Verteilungen - ein Blick auf die jeweiligen Summenkurven läßt dies vermuten - ließe sich für die Textulariinen durchführen, auch wenn der Unterschied beim Anteil der Proben ohne Textulariinen eine direkte Vergleichbarkeit ausschließt. Auch hier wäre der adäquate Umwandlungsfaktor 2.5.

Bei einer entsprechenden Umwandlung für die Miliolinen ergibt sich, daß in diesem Fall der Faktor 2.5 nicht zu vergleichbaren Verteilungen führen würde. Bei den Miliolinen stimmen die beiden Verteilungen bereits nahezu überein.

Als Quintessenz dieser Betrachtung darf an dieser Stelle die Vermutung geäußert werden, daß die Produktion leerer Schalen bei Textulariinen und **Rotaliinen erheblich größer sein dürfte als bei Miliolinen. Die Wahrscheinlichkeit für die Existenz derartiger populationsdynamisch bedingter Unterschiede zwischen Lebend- und Totpopulation wird in den Modellen des zweiten Kapitels (siehe Unterkapitel 2.1 "Populationsdynamische Modelle" auf Seite 23) aufgezeigt.**

4.1.3 GOLF UND ETANGS IM VERGLEICH

Bei einem Vergleich der Verteilung der Anzahl der lebenden Foraminiferen pro Entnahmefläche (10 cm^2) aus den Entnahmegebieten am Rand. des Golf de Fos (Gebiete 1, 2, 4, 5, 11 und 13) mit der entsprechenden Verteilung für die Proben aus den Etangs (Gebiete 6, 7, 8, 9 und 10) ergibt sich das in Abbildung 177 auf Seite 328 dargestellte Bild. Die Verteilung der Etangs weicht deutlich von der der Golfstrandproben ab. Speziell im Bereich der kleinen Anzahlen lebender Individuen pro Entnahmefläche (von null bis 50) zeigt die Verteilung der Etangproben mit einer Spitze von mehr **als 50 Prozent gegenüber dem entsprechenden Wert von etwa 15 Prozent bei den Golfstrandproben einen deutlichen Unterschied. Während bei etwa der Hälfte der Golfstrandproben die Anzahl der Individuen pro Entnahmefläche über 200 liegt, ist eine derart hohe Anzahl in den Etangs die Ausnahme (nur bei zehn Prozent der Proben liegt die Anzahl der lebenden Foraminiferen pro Entnahmefläche über 200). Entsprechend deutlich fällt mit 48.5 Prozent der maximale vertikale Abstand zwischen beiden Summenkurven aus. Die Besiedlungsdichten lebender Foraminiferen entsprechen den unterschiedlichen Lebensbedingungen in den Randbereichen des Golfs und in den Etangs. Die ungünstigeren Lebensbedingungen der Etangs bedingen deutlich niedrigere Besiedlungsdichten mit einer Konzentration der Proben im Bereich dünnster Besiedlung (weniger als 50 Foraminiferen / 10 cm^2).**

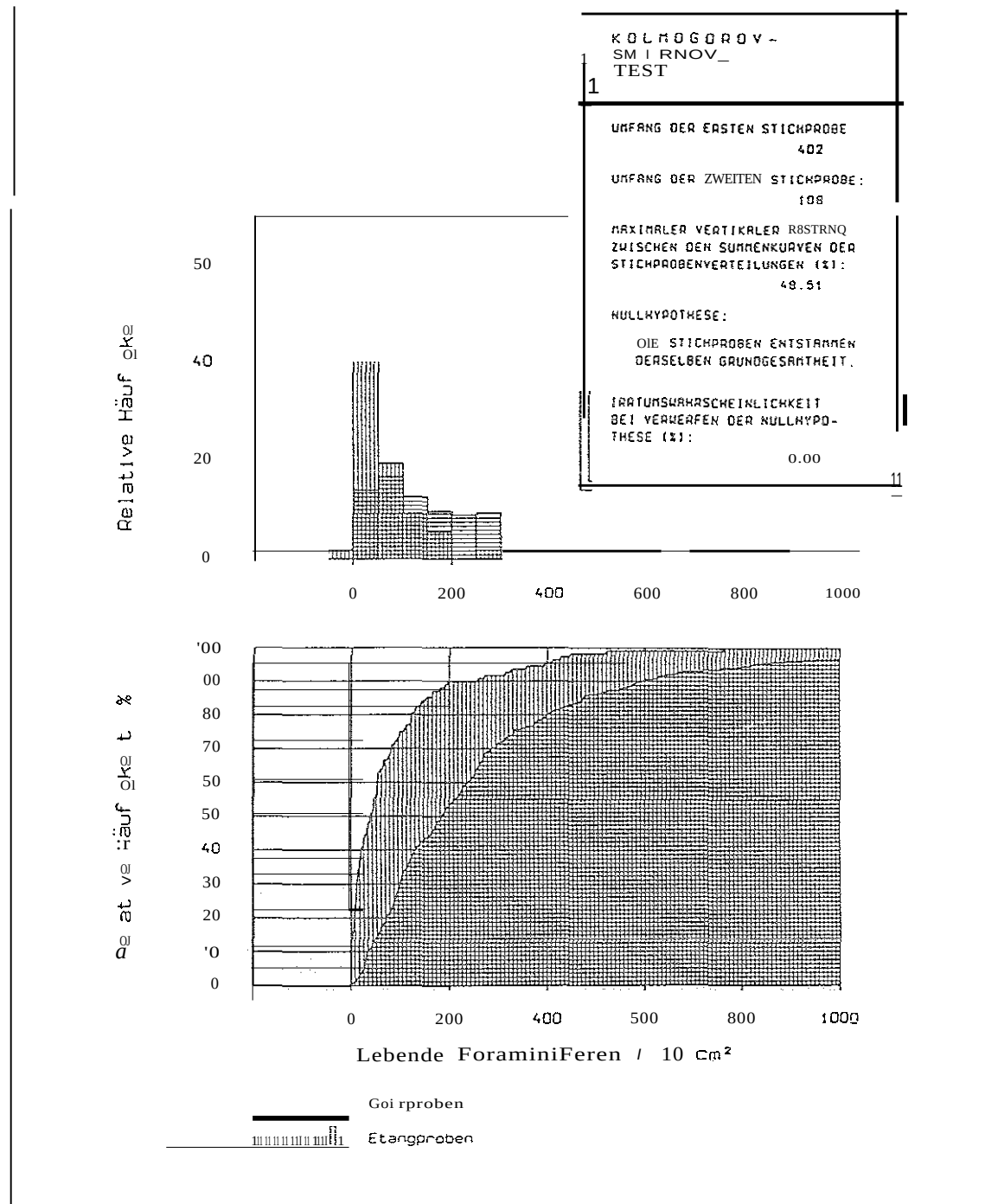


Abbildung 177. Besiedlungsdichte durch Foraminiferen in Golf und Etangs

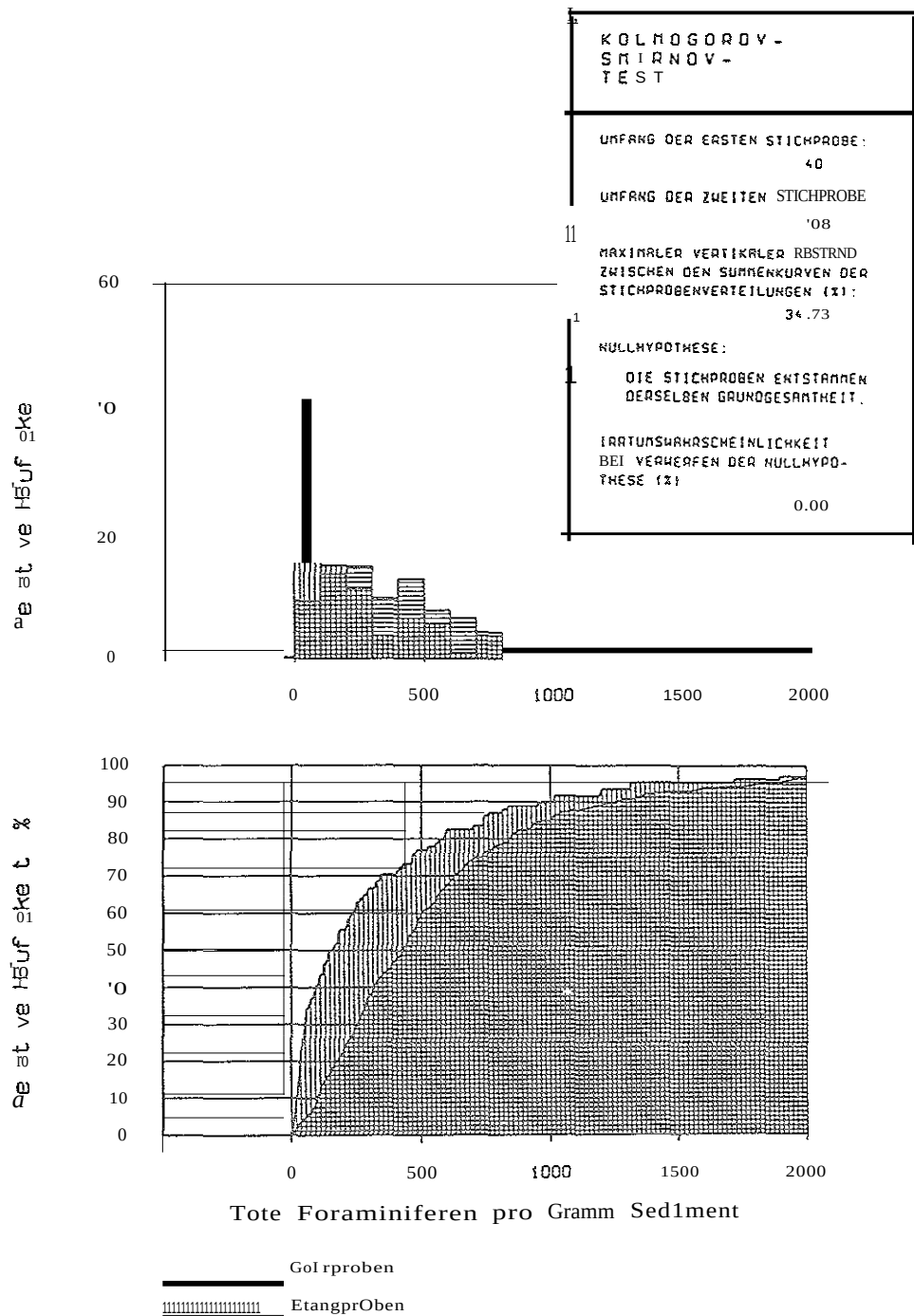


Abbildung 178. Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment in Golf und Etangs

Der Vergleich der Verteilungen toter Foraminiferen pro Gramm Sediment kommt zwar zu einem entsprechenden Ergebnis (siehe Abbildung 178 auf Seite 329), bei genauerer Betrachtung der abgebildeten Verteilungen sieht man jedoch, daß die Unterschiede zwischen den Environments bei den Totpopulationen weniger deutlich ausfallen. Der maximale vertikale Unterschied zwischen beiden Summenkurven beträgt nur noch knapp 35 Prozent gegenüber mehr als 48 Prozent bei den Lebendpopulationen. Vergleicht man die Summenkurve für die toten Foraminiferen pro Gramm Sediment in den Golftrandgebieten mit den zugehörigen Lebendbesiedlungsdichten, fällt der ähnliche Verlauf beider Verteilungen auf. Die Verteilung für die Anzahl der Individuen pro Gramm Sediment entspricht etwa der mit 2.0 multiplizierten Verteilung der Besiedlungsdichte. Eine ähnliche Multiplikation bei den Etangproben ist, wie ein Blick auf die entsprechenden Verteilungen zeigt, nicht möglich: 80 Prozent der Etangproben haben eine Besiedlungsdichte unter 200 Individuen pro Entnahmefläche (10 cm²), während die Zahl der toten Foraminiferen pro Gramm Sediment bei 80 Prozent der Etangproben unter 1000 liegt, also für die Umrechnung einen Faktor 5.0 erfordert.

Die zwangsläufig auf diesen Vergleich folgende Frage muß lauten: Kann eine kleine Population mehr leere Schalen produzieren als eine große?

Der Vergleich der Verteilungen scheint dies zu bestätigen. Werden jedoch die den Vergleichen von flächenbezogenen und massen-jvolumenbezogenen Daten vorangestellten Bemerkungen zur besonderen Problematik derartiger Vergleiche in die Überlegungen einbezogen, sieht man, daß die Frage falsch gestellt ist, daß der Grund für den unterschiedlichen Umwandlungsfaktor von der Besiedlungsdichte zur Anzahl der toten Foraminiferen pro Gramm Sediment wahrscheinlich in der zu vermutenden geringeren Sedimentation in den Etangs zu suchen ist. Eine andere mögliche Erklärung ist im Antransport toter Foraminiferen aus dem Golf zu finden.

Vergleicht man die Verteilung der Besiedlungsdichte der lebenden Textulariinen in den Golftrandgebieten mit der Verteilung in den Etangs (siehe Abbildung 179 auf Seite 331), fällt das nahezu völlige Fehlen lebender Textulariinen in den Etangs auf, während in etwa 60 Prozent der Proben aus den Randbereichendes Golfs Textulariinen vorkommen.

Die Verteilungen für die Anzahl toter Textulariinen pro Gramm Sediment (siehe Abbildung 180 auf Seite 332) zeigen zwar nur noch wenig mehr als 20 Prozent textulariinenfreier Etangproben, aber Etangproben mit mehr als 25 Textulariinen sind äußerst selten. Demgegenüber sind Golfproben ohne tote Textulariinen selten (etwa fünf Prozent der Proben), und in einem Viertel der Golfproben liegt die Zahl der toten Textulariinen pro Gramm Sediment über 25.

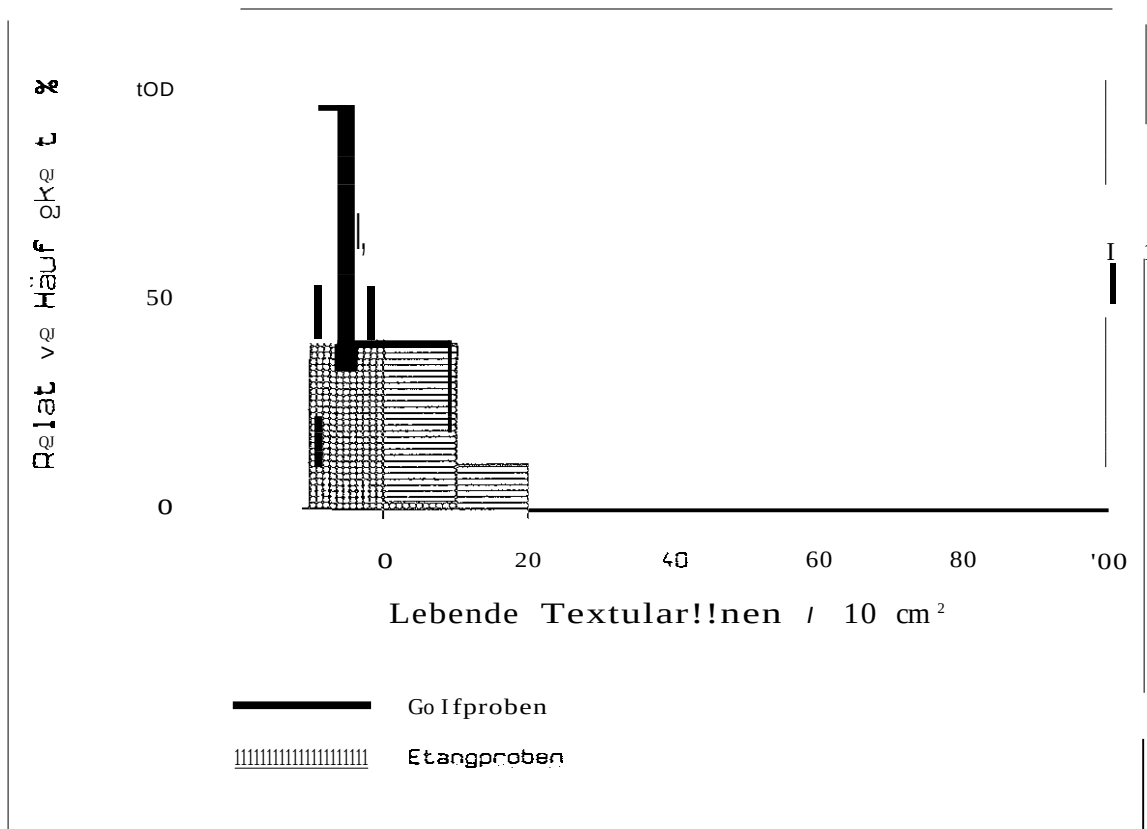


Abbildung 179. Besiedlungsdichte durch Textulariinen in Golf und Etangs

Vergleichbar ungünstig sind die Lebensbedingungen für die Miliolinen in den Etangs. Nur in etwa 15 Prozent der Proben werden lebende Miliolinen angetroffen. In keiner der Etangproben ist die Besiedlungsdichte größer als zehn Individuen pro Entnahmefläche (10 cm²). In den Golfstrandgebieten enthalten dagegen nur fünf Prozent der Proben keine lebenden Miliolinen, und in mehr als 60 Prozent der Proben befinden sich mehr als zehn Individuen pro Entnahmefläche.

Der Vergleich der Verteilungen der Anzahl der toten Miliolinen pro Gramm Sediment fällt ähnlich aus. 60 Prozent der Etangproben enthalten keine toten Miliolinen, die verbleibenden Proben weniger als 20 tote Miliolinen pro Gramm Sediment. Die Verteilung der Zahl der toten Miliolinen pro Gramm Sediment entspricht der Verteilung der Besiedlungsdichte ziemlich genau (weniger als 100 Individuen in 80 Prozent der Proben, weniger als 200 Individuen in 90 Prozent der Proben und weniger als 400 Individuen in 95 Prozent der Proben).

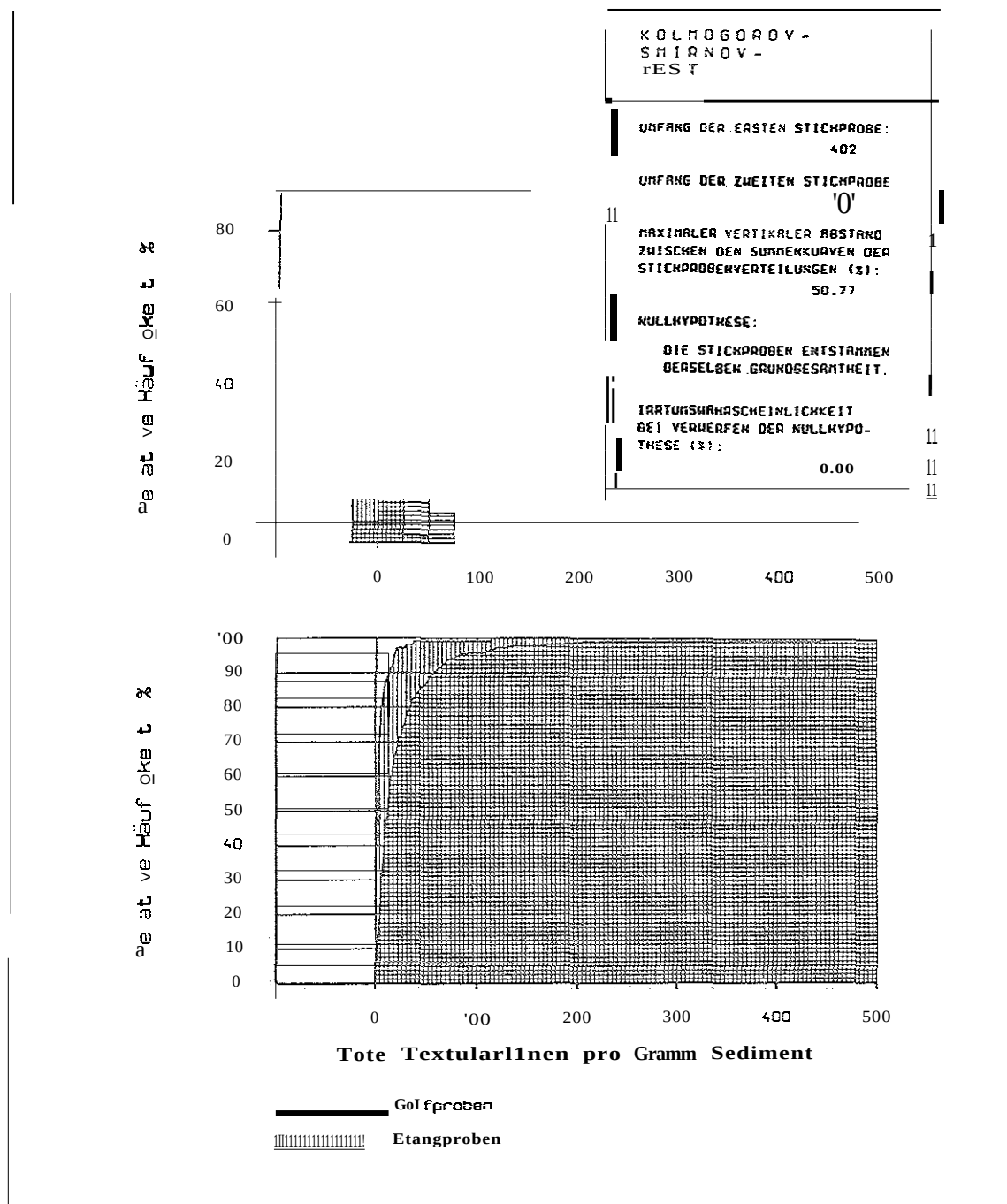


Abbildung 180. Tote Textulariinen pro Gramm Sediment in Golf und Etangs

Die Besiedlungsdichte durch die am stärksten vertretene Unterordnung, die Rotaliinen, wird in Abbildung 181 auf Seite 333 anhand der beiden Summen-

kurven für die Verteilungen verglichen. Während nur bei einem Viertel der Etangproben die Besiedlungsdichte 100 Individuen pro Entnahmefläche übersteigt, liegt die Besiedlungsdichte bei mehr als 60 Prozent der Golfstrandproben über 100. Mehr als 200 lebende Individuen pro Entnahmefläche kommen nur bei zehn Prozent der Etangproben vor, wogegen etwa ein Drittel der Golfstrandproben Besiedlungsdichten über 200 lebende Rotalien pro Entnahmefläche aufweist. Der maximale vertikale Abstand zwischen den beiden dargestellten Summenkurven fällt mit 45 Prozent deutlich aus.

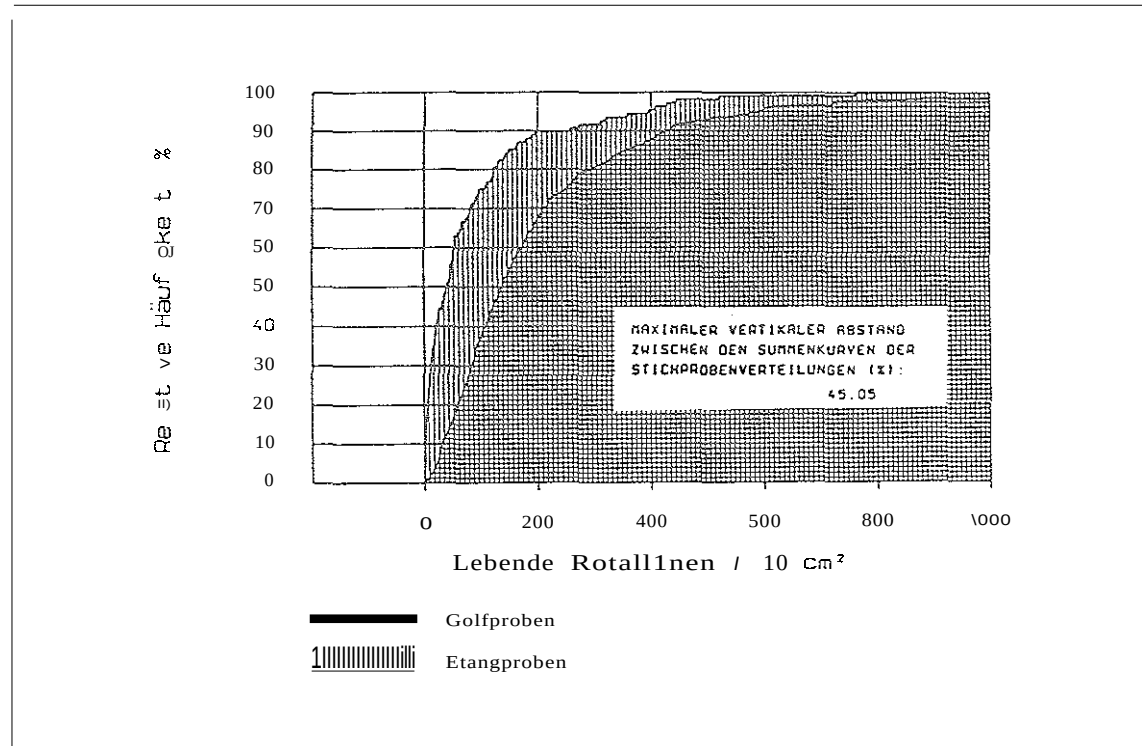


Abbildung 181. Besiedlungsdichte durch Rotalien in Golf und Etangs

Die zugehörigen Summenkurven der Verteilung der Anzahl der toten Rotalien pro Gramm Sediment zeigt Abbildung 182 auf Seite 334. Der maximale vertikale Abstand zwischen den beiden dargestellten Summenkurven liegt mit 30 Prozent um ein Drittel unter dem bei den Besiedlungsdichten festgestellten. Wie beim Vergleich der Summenkurven für die Gesamtheit aller Foraminiferen, fällt der unterschiedliche Umwandlungsfaktor von flächen- zu massenbezogenen Daten in Golf und Etangs auf. Während sich bei den Proben vom Golfstrand die Summenkurve der lebenden Rotalien pro Gramm Sediment durch Multiplikation mit dem Faktor 2.5 in die Summenkurve der Anzahl der toten Rotalien pro Gramm Sediment transformieren läßt, ist in den Etangs ein Faktor um 5.0 für die entsprechende Umwandlung erforderlich, dessen Größe wahrscheinlich auf eine niedrigere Sedimentationsrate in den Etangs und/oder Antransport von Rotalienenschalen aus dem Golf zurückzuführen ist.

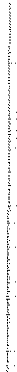


Abbildung 182. Tote Rotaliinen pro Gramm Sediment in Golf und Etangs

4.1.4 BESIEDLUNGSDICHTEN IN DEN GEBIETEN 1 BIS 13

Der Abschnitt "Besiedlungsdichten in den Gebieten 1 bis 13" enthält neben der Darstellung der Besiedlungsdichten durch lebende Foraminiferen (lebende Foraminiferen auf 10 cm') in den Einzelgebieten und deren **Abhängigkeit von der Zusammensetzung des Sediments und der Wassertiefe** die Untersuchung der Anzahl der toten Foraminiferen pro Gramm Sediment in den **unterschiedenen Untersuchungsgebieten und einen Vergleich der aus den Lebendpopulationen gewonnenen Dichten mit den sedimentbezogenen Dichten; die sich aus den Größen der Totpopulationen ergeben.**

4.1.4.1 Lebende Foraminiferen auf 10 cm' in den Gebieten 1 bis 13

Die Besiedlungsdichte durch lebende Foraminiferen in den Gebieten 1 bis 13 ist in Abbildung 183 dargestellt. Die Gebiete werden unterteilt nach den wesentlichen Environments Etang und Golfrand und innerhalb dieser Gruppen nach zunehmender Besiedlungsdichte sortiert.

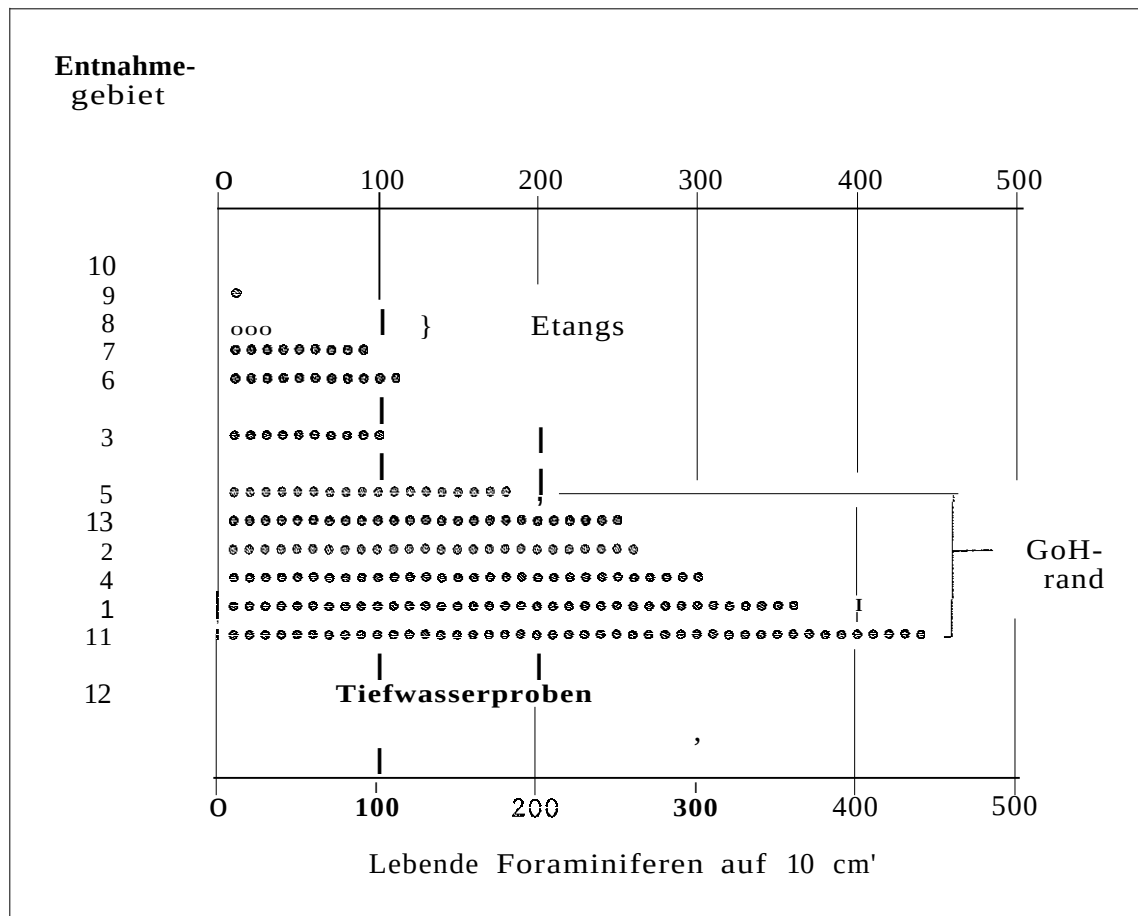


Abbildung 183. Anzahl lebender Foraminiferen auf 10 cm' in den Gebieten 1 bis 13

Die Etangs (Gebiete 6 bis 10) zeichnen sich alle durch niedrige **Besiedlungsdichten aus. Extrem niedrig sind die Besiedlungsdichten in den Gebieten 10 (5.9 lebende Foraminiferen auf 10 cm²) und 9 (12.2 lebende Foraminiferen auf 10 cm²). Die dichteste Besiedlung trifft man in Gebiet 6 mit durchschnittlich 113 lebenden Foraminiferen auf 10 cm².**

Den dichter besiedelten Etangs (Gebiete 7 und 8) vergleichbar ist das Probenmaterial aus Gebiet 3.

Deutlich abgesetzt von den Etangs sind die Golfrandgebiete. Im dünnstbesiedelten Gebiet 5 liegt die Besiedlungsdichte bei mehr als 182 lebenden **Foraminiferen auf 10 cm². Das am dichtesten besiedelte Golfrandgebiet (Gebiet 11) weist im Durchschnitt 445 lebende Foraminiferen auf 10 cm² auf.**

Die Tiefwasserproben sind mit etwa 40 lebenden Foraminiferen relativ dünn besiedelt.

Die Bedeutung der Korngrößenverteilung des Sediments für die **Besiedlungsdichte durch Foraminiferen wird anhand der in Abbildung 184 auf Seite 337** wiedergegebenen Tabelle erörtert.

Der Mittelwert des Feinanteils liegt in den Etangs zwischen 32 und 70 Prozent, am Golfrand zwischen 45 und 68 Prozent. Die Mittelwerte der **Gebiete beider Environments überschneiden sich also und erlauben keine Differenzierung nach sedimentologischen Kriterien.**

Berechnet man dagegen für die einzelnen Gebiete den Anteil der Proben mit einem optimalen Feinanteil zwischen 50 und 90 Prozent an der jeweiligen Probengesamtheit¹⁰⁹, wird eine Unterscheidung der Environments anhand sedimentologischer Kriterien möglich. Die Etanggebiete enthalten in jedem Fall weniger als 50 Prozent optimaler Proben, während am Golfrand mit Ausnahme von Gebiet 5 überall Anteile dieser Proben über 60 Prozent beobachtet werden.

Gebiet 3 ist mit einem Anteil optimaler Proben von 56.7 Prozent zwischen **den beiden unterschiedenen Environments angesiedelt; die Tiefwasserproben zeichnen sich durch völliges Fehlen optimaler Feinanteile aus.**

¹⁰⁹ Siehe auch Abschnitt "Lebende Foraminiferen pro Entnahmefläche" auf Seite 306.

Gebiet	Proben- zahl	Mittelwert des Feinanteils	Anteil der Proben mit optimalem Feinanteil	Lebende Foraminiferen auf 10 cm' Oberfläche
		(Prozent)	(Prozent)	(Mittelwert)
10	9	38.8	11.1	5.9
9	6	66.1	50.0	12.2
8	14	32.6	7.1	32.8
7	13	40.3	15.4	87.1
6	66	69.2	37.9	113.3
3	30	72.8	56.7	101.2
5	61	44.9	36.0	182.4
13	48	50.9	60.4	246.3
2	199	54.8	64.8	259.3
4	10	63.0	80.0	300.6
1	65	64.3	84.6	363.7
11	19	66.7	84.2	444.9
12	8	33.8	0.0	40.5

Abbildung 184. Lebendpopulationsdichte und Feinanteil (Tabelle)

Die Beziehung zwischen Lebendpopulationsdichte und Anteil der Proben mit optimalem Feinanteil ist in Abbildung 185 auf Seite 338 graphisch wiedergegeben.

Abgesehen von den durch relativ zu niedrige Populationsdichten ausgezeichneten Gebieten 9 und 3 weist die Lage der Gebiete im Diagramm auf einen Zusammenhang zwischen optimalem Feinanteil und Populationsdichte hin.

Anteil der Proben (Prozent)
mit einem Feinanteil
zwischen 50 und 90 Prozent

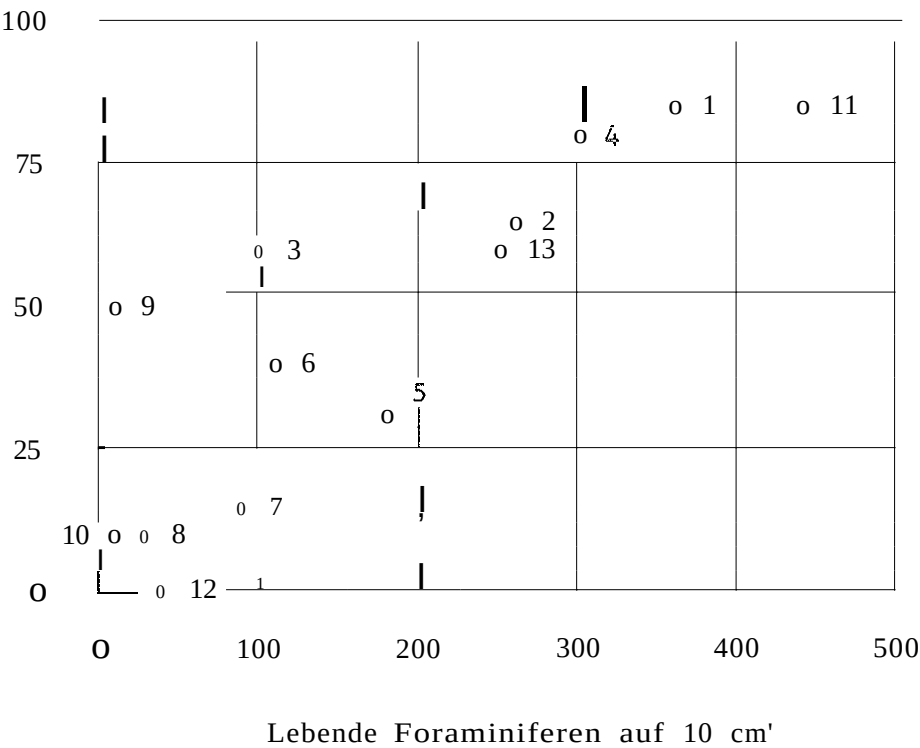


Abbildung 185. Lebende Foraminiferen auf 10 cm² und Feinanteil des Sediments

4.1.4.2 Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment in Gebieten 1 bis 13

Ein Vergleich der durchschnittlichen Anzahl der toten Foraminiferen pro Gramm Sediment für alle dreizehn Untersuchungsgebiete in einem Diagramm (Abbildung 186) zeigt neben den kleinen Totpopulationsdichten in den Gebieten 3 und 12 die Zunahme der Totpopulationsdichte in den Golf- und Etangs gegenüber den Etangs. Lediglich die Gebiete 5 und 6 passen nicht in das Bild von zwei grundsätzlich unterschiedlichen Gruppen. Die weitere Besonderheit bildet die große Totpopulationsdichte in Gebiet 11, die aber durch die entsprechend große Besiedlungsdichte bei der Lebendpopulation zu erklären ist.

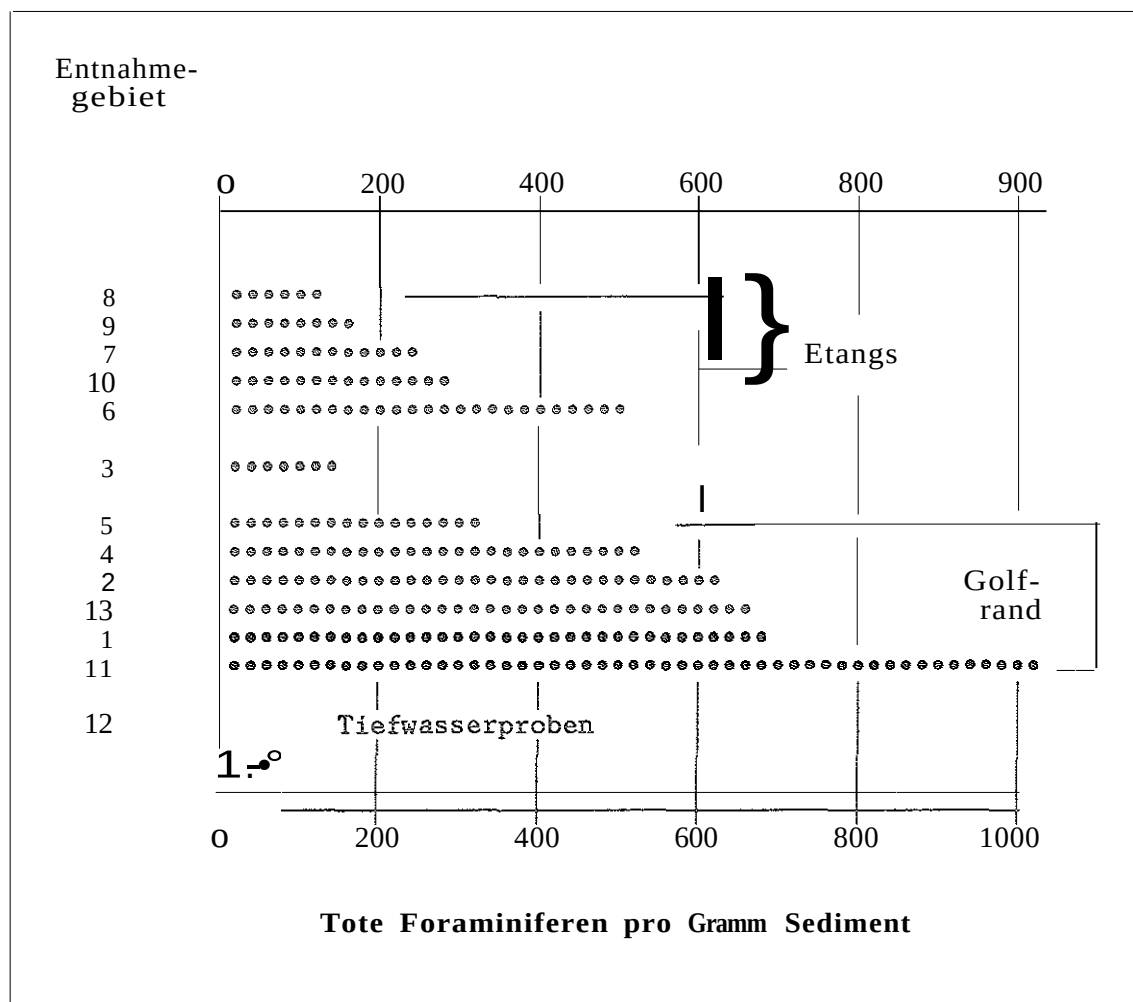


Abbildung 186. Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment in den Gebieten 1 bis 13

Die Beziehung zwischen Granulometrie und Totpopulationsdichte wird mit Hilfe der in Abbildung 187 auf Seite 340 dargestellten Tabelle und dem Diagramm in Abbildung 188 auf Seite 341 verdeutlicht.

Gebiet	Proben- zahl	Mittelwert für den Feinanteil	Anteil der Proben mit optimalem Feinanteil	Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment
		(Prozent)	(Prozent)	(Mittelwert)
8	14	32.6	7.1	129.9
10	9	38.8	11.1	279.0
7	13	40.3	15.4	232.3
6	66	69.2	37.9	506.3
9	6	66.1	50.0	159.5
3	30	72.8	56.7	145.6
5	61	44.9	36.0	347.1
13	48	50.9	60.4	655.0
2	199	54.8	64.8	623.0
4	10	63.0	80.0	533.9
1	65	64.3	84.6	692.6
11	19	66.7	84.2	1013.8
12	8	33.8	0.0	60.6

Abbildung 187. Bedeutung des Feinanteils für die Totpopulationsdichte

Beim Vergleich von optimalem Feinanteil und Totpopulationsdichte wird die Beziehung zwischen Granulometrie und Anzahl der toten Foraminiferen pro Gramm Sediment **deutlich. Ausnahmen bilden wie bei der Analyse der Lebendpopulationsdichten die Gebiete 3 und 9, deren Totpopulationsgrößen relativ zur Anzahl der Proben mit optimalem Feinanteil zu klein ausfallen.**

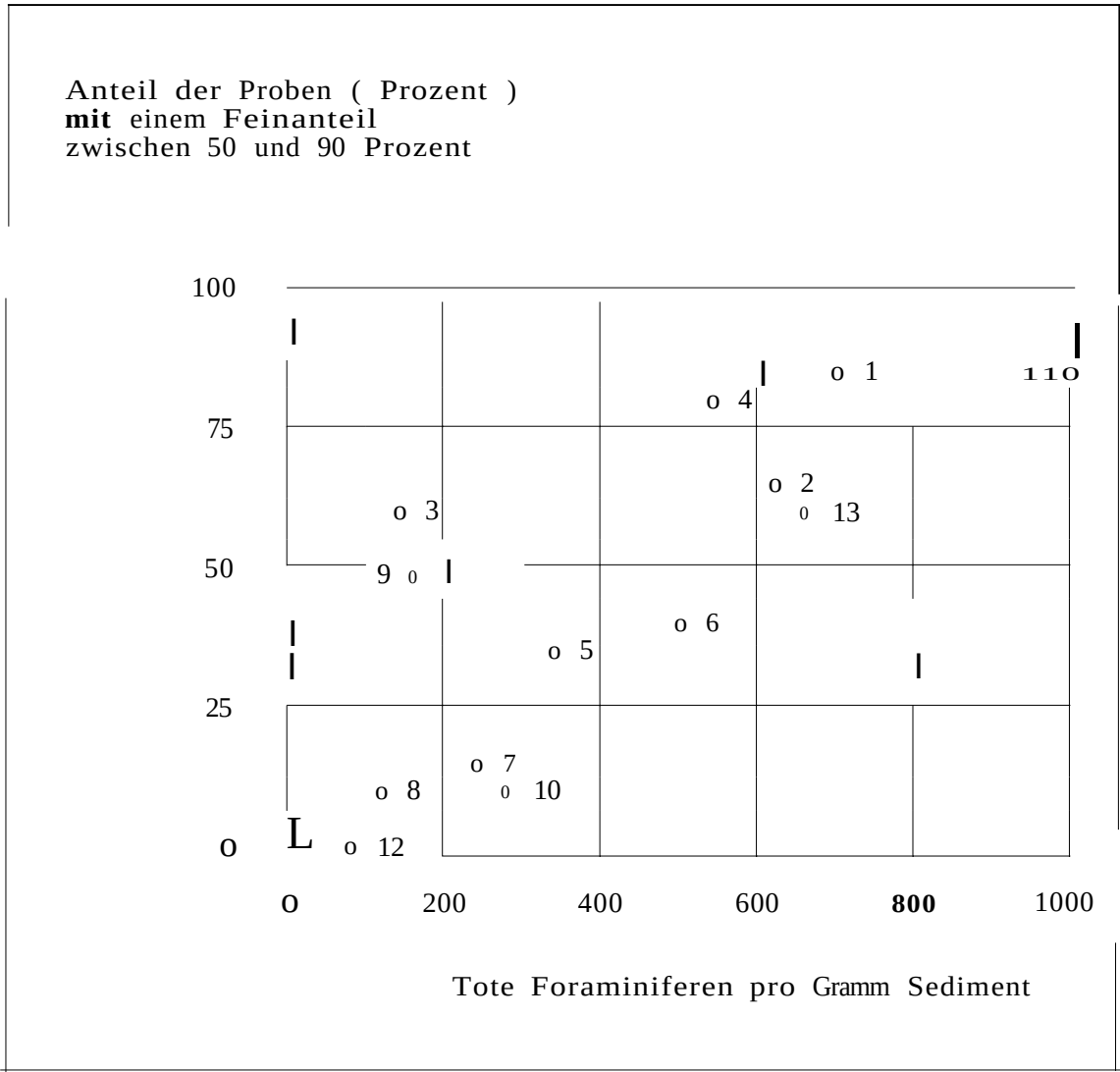


Abbildung 188. Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment und Feinanteil des Sediments

4.1.4.3 Verhältnis Lebend- zu Totdichte in den Gebieten 1 bis 13

Trägt man die Probenentnahmegebiete 1 bis 13 in ein Diagramm mit der Anzahl der lebenden Foraminiferen auf einer Fläche von 10 cm² auf der x-Achse und der Anzahl der toten Foraminiferen pro Gramm Sediment auf der y-Achse ein (siehe Abbildung 189), so zeigt sich, daß die Proben der Golfrandgebiete in etwa auf einer gedachten von % ausgehenden Linie in **Richtung 500/1000 liegen. Die Tiefwasserproben (12) und Gebiet 3 liegen etwas unterhalb dieser Linie, während die Etangs oberhalb dieser Linie liegen und zum Teil (Gebiete 9 und 10) erheblich vom vorliegenden Trend abweichen.**

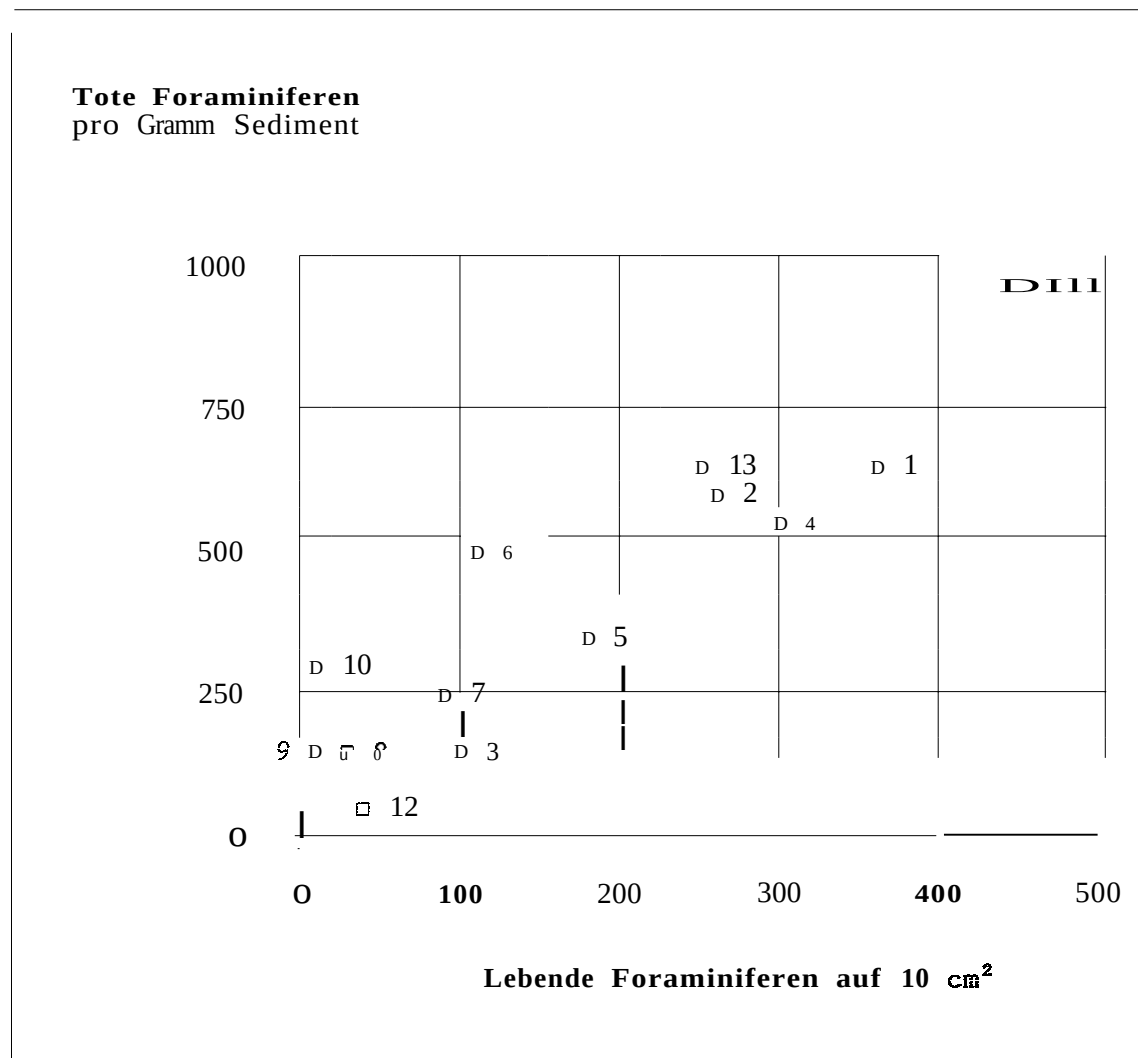


Abbildung 189. Besiedlungsdichte und tote Foraminiferen pro Gramm Sediment

Abbildung 190 gibt an, wieviele tote Foraminiferen (auf das Gramm Sediment bezogen) pro lebende Foraminifere (auf eine Fläche von 10 cm² bezogen) in den Gebieten 1 bis 13 durchschnittlich gefunden wurden.

Gebiet	Proben- zahl	Verhältnis der Dichte von Lebend- zu Totpopulation	Lebende Foraminiferen auf 10 cm ² Oberfläche	Tote Foraminiferen pro Gramm Sediment
		(Verhältnis der beiden Mittelwerte)	(Mittelwert)	(Mittelwert)
10	9	47.29	5.9	279.0
9	6	13.07	12.2	159.5
6	66	4.47	113.3	506.3
8	14	3.96	32.8	129.9
7	13	2.67	87.1	232.3
3	30	1.44	101.2	145.6
13	48	2.66	246.3	655.0
2	199	2.40	259.3	623.0
11	19	2.28	444.9	1013.8
1	65	1.90	363.7	692.6
5	61	1.90	182.4	347.1
4	10	1.78	300.6	533.9
12	8	1.50	40.5	60.6

Abbildung 190. **Relation der Foraminiferendichten**

In den Golfrandgebieten liegt dieses Verhältnis zwischen 2.66 und 1.78. Die Abweichungen sind hier verhältnismäßig gering. Ganz anders sind die Verhältnisse in den Etangs. Mit Ausnahme von Gebiet 7, das dem Golfrandgebiet mit dem größten Verhältnis von Tot- zu Lebendpopulation vergleichbar ist, liegt in den Etangs die Zahl der toten Foraminiferen pro lebende Foraminifere höher als in den Golfrandgebieten. Dies nimmt in den Gebieten 9 und 10 mit Werten von 13.07 und 47.29 extreme Ausmaße an.

Zwei mögliche Erklärungen für die vorliegende Situation bieten sich an:

Die Sedimentationsrate in den Etangs ist erheblich niedriger als in den Golfrandgebieten.

Durch Wind und zeitweilige Überflutungen wird in größerem Umfang Schalenmaterial (**tote und lebende Foraminiferen**) antransportiert, ein großer Teil der antransportierten lebenden Foraminiferen **ist den extremen Bedingungen in den Etangs jedoch nicht gewachsen und hat in diesem Environment keine Überlebenschance.**

Beide Erklärungsmodelle sind auf der Basis des Datenmaterials plausibel (**die Unterschiede in der Sedimentzusammensetzung am Golfrand und in den Etangs deuten auf unterschiedliche Sedimentationsbedingungen hin; die im Abschnitt "Stetigkeitsbetrachtungen für Foraminiferengattungen" auf Seite 355 dargestellten in den Etangs vorkommenden Gattungen, die nur mit leeren Schalen vertreten sind und keine lebenden Pendanten haben, deuten auf Antransport hin**), **eine Klärung dürfte jedoch schwierig sein.**

4.1.4.4 Die Flächenproben aus Gebiet 2 vom März 1976

Für die Erörterung des Problems der gleichzeitigen Beeinflussung der Besiedlungsdichten durch Salzgehalt, Wassertiefe und Sedimentzusammensetzung bietet sich das von VANGEROW (1977, Seite 147) gewählte Verfahren an: Im März 1976 wurde eine Fläche von 100 x 100 m mit einem Probennetz im 10 m - Abstand überzogen. Betrachtet man die hieraus gewonnenen 92 Proben mit gleicher Entnahmetiefe, kann man mit Proben arbeiten, die zum gleichen Zeitpunkt in gleicher Wassertiefe mit sehr ähnlichen Bedingungen hinsichtlich Salinität und Temperatur¹¹⁰ entnommen wurden. Das Problem der gegenseitigen Beeinflussung von Tiefe, Jahreszeit, Salinität, Temperatur usw. kann also ausnahmsweise einmal vernachlässigt werden. Eine Untersuchung der Abhängigkeit der Besiedlungsdichte von der Zusammensetzung des Sediments ist in diesem Falle möglich.

Abbildung 191 auf Seite 345 gibt einen Überblick über die Relation zwischen Besiedlungsdichte - sowohl für lebende Foraminiferen auf 10 cm² als auch für tote Foraminiferen pro Gramm Sediment - und Zusammensetzung des Sediments. Die Zusammensetzung des Sediments wird dargestellt in Form der arithmetischen Mittelwerte der Anteile der sechs Siebfraktionen. Die Relation der Sedimentzusammensetzung zur Populationsdichte wird durch die Unterteilung des Probenmaterials in Gruppen mit großen und niedrigen Populationsdichten erreicht.

¹¹⁰ Dies bezieht sich auf die Entwicklung im gesamten Jahr; die bei der Probennahme gewonnenen Werte für Temperatur und Salzgehalt waren ohnehin gleich.

	Gesamtheit aller relevanten Proben aus Gebiet 2 vom März 1976	<100	>100	<250	>250	
		lebende Foraminiferen auf 10 cm ² Oberfläche	tote Foraminiferen pro Gramm Sediment			
Probenzahl	92	51	41	38	54	
	Arithmetische Mittelwerte der Anteile (%)					
1. Siebfraction (< 0.1 mm)	50.8	49.7	52.2	48.3	52.6	
2. Siebfraction (0.1 - 0.2 mm)	32.1	32.6	31.6	32.3	32.0	
3. Siebfraction (0.2 - 0.315 mm)	9.0	11.2	6.2	11.5	7.2	
4. Siebfraction (0.315 - 0.5 mm)	0.98	1.14	0.79	1.18	0.85	
5. Siebfraction (0.5 - 0.8 mm)	0.37	0.38	0.35	0.37	0.36	
6. Siebfraction (> 0.8 mm)	6.7	5.0	8.8	6.4	7.0	

Abbildung 191. Siebfractionen und Populationsdichte (Flächenproben)

Betrachtet man die Mittelwerte der Anteile der Siebfractionen aller 92 Proben, entfällt auf die erste Siebfraction - den Feinanteil - mit 50.8 Prozent der größte Anteil. Die zweite Siebfraction liegt mit einem Anteil am Sediment von durchschnittlich 32.1 Prozent relativ hoch". Auf die dritte Siebfraction entfallen neun Prozent des Sediments. Die Anteile für die vierte und fünfte Siebfraction liegen bei 0.98 bzw. 0.37 Prozent. Auf die das gesamte gröbere Material umfassende sechste Siebfraction entfallen 6.7 Prozent des Sediments.

¹¹¹ Vergleicht man die Anteile der Siebfractionen am Sediment mit den Durchschnittswerten der Einzelgebiete (siehe Abbildung 187 auf Seite 340), wird die Abweichung des Wertes der 92er Stichprobe gegenüber der Gesamtheit der Proben aus Gebiet 2 deutlich.

Bei einer Unterscheidung von Proben mit weniger als 100 lebenden Foraminiferen auf 10 cm² auf der einen Seite und von Proben mit mehr als 100 lebenden Foraminiferen auf der anderen Seite entstehen zwei Gruppen mit 52 bzw. 41 entnommenen Proben.

Führt man die Unterteilung der 92 Proben anhand der Anzahl toter Foraminiferen pro Gramm Sediment durch, ergeben sich bei Unterscheidung von **Proben mit weniger als 250 toten Foraminiferen pro Gramm Sediment einerseits und von Proben mit mehr als 250 toten Foraminiferen andererseits zwei** Gruppen mit 38 bzw. 54 Proben.

Der Durchschnittswert für den Feinanteil liegt sowohl bei den Lebend- als auch bei den Totpopulationen in der Probengruppe mit hoher Besiedlungsdichte höher als bei der Probengruppe mit geringerer Besiedlungsdichte (52.2 gegen 49.7 Prozent bzw. 52.6 gegen 48.3 Prozent).

Die Unterschiede bei den Durchschnittswerten für den Anteil der zweiten Siebfraktion am Sediment sind relativ gering.

Bei der dritten Siebfraktion werden die Unterschiede in Abhängigkeit von der Probengruppe besonders deutlich. Bei den Probengruppen mit hoher Populationsdichte ist der Durchschnittswert für den Anteil der dritten Fraktion erheblich niedriger als in den foraminiferenarmen Gruppen (6.2 gegen 11.2 Prozent bzw. 7.2 gegen 11.5 Prozent). Die Verteilungen für die dritte Siebfraktion in den vier unterschiedenen Probengruppen sind in Abbildung 192 auf Seite 347 dargestellt.

Der dritten Siebfraktion vergleichbar verhält sich Q1e vierte Siebfraktion. Auch hier sind die Anteile geringer in den Probengruppen mit hoher Besiedlungsdichte (0.79 gegenüber 1.14 Prozent bzw. 0.85 gegenüber 1.18 Prozent).

Die Unterschiede bei den Anteilen der fünften Siebfraktion am Sediment sind relativ gering.

Die sechste Siebfraktion, in der das gesamte Sediment größer 0.8 mm aufsummiert ist, zeigt höhere Anteile in den Probengruppen mit hohen Besiedlungsdichten.

Die Analyse der in Gebiet 2 zum selben Zeitpunkt bei gleicher Wassertiefe entnommenen Proben belegt also eine Abhängigkeit der Populationsdichte von der Sedimentzusammensetzung, die nachweislich nicht durch Einflüsse der Entnahmejahreszeit oder der Entnahmetiefe beeinflusst sind.

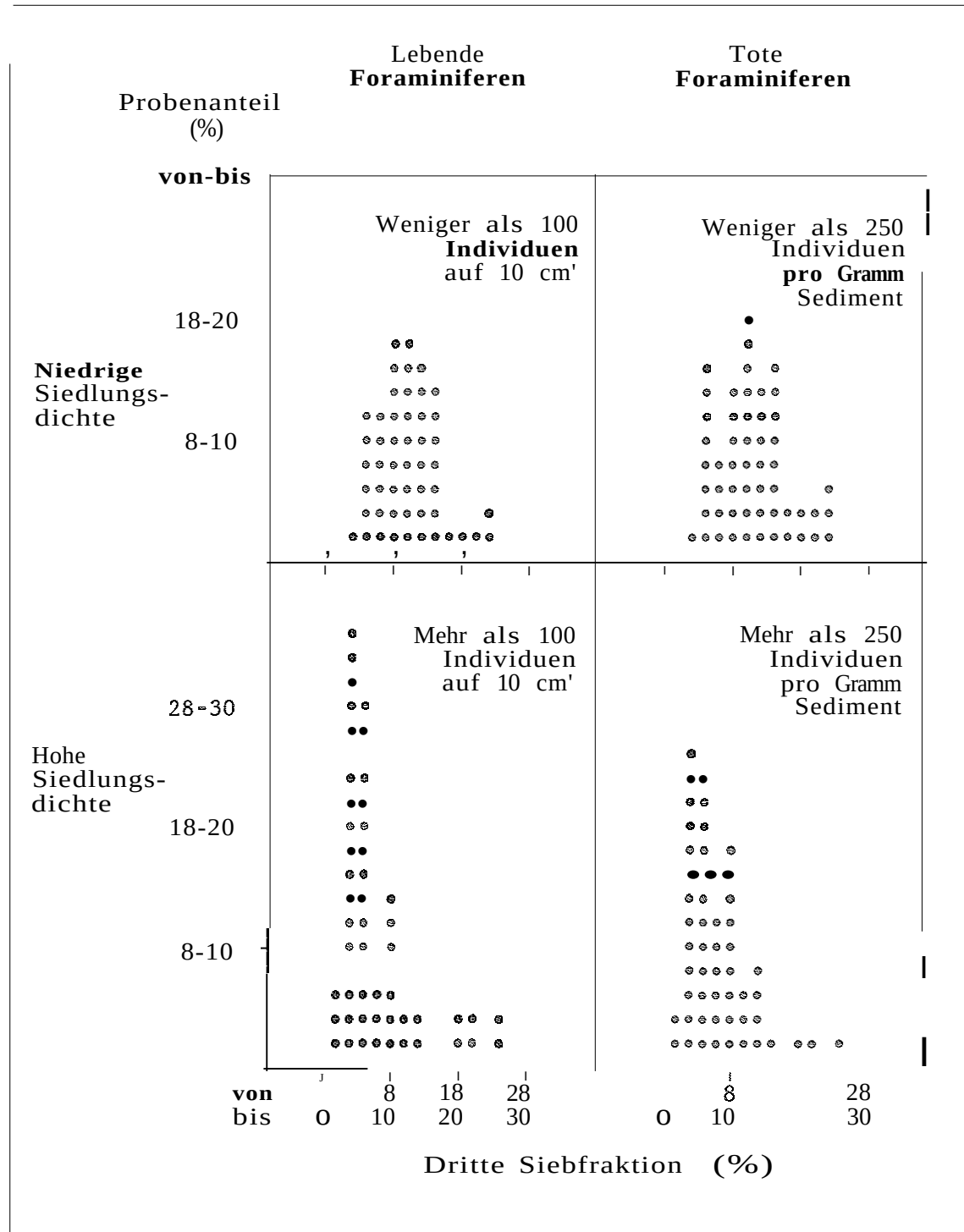


Abbildung 192. Anteil der dritten Siebfraktion und Populationsdichte (Flächenproben)

4.1.5 JAHRESZEIT, WASSERTIEFE UND POPULATIONSDICHTEN

Die Abhängigkeit der Populationsdichte der Foraminiferen von Jahreszeit und Wassertiefe wird anhand der nachfolgenden Abbildungen erläutert.

In Abbildung 193 auf Seite 349 wird für die unterschiedenen Probengruppen der Mittelwert für die Anzahl lebender Foraminiferen auf einer Fläche von 10 cm^2 angegeben.

In den mit 85 lebenden Foraminiferen auf 10 cm^2 dünn besiedelten Etangs nimmt die Populationsdichte von 62 im März auf fast das Doppelte im September (108) zu. Die unabhängig von der Jahreszeit bevorzugte Wassertiefe ist der flache Uferbereich bis 25 cm.

Am Golfrand liegt die Anzahl lebender Foraminiferen pro 10 cm^2 im Durchschnitt bei 273. Auch am Golfrand findet innerhalb des Jahres von März bis September nahezu eine Verdopplung der Populationsdichte statt. Im Juli wird die niedrigste Populationsdichte im Verlauf des Jahres registriert.

Im Gegensatz zu den Etangs bildet der Tiefenbereich zwischen 26 und 50 cm Wassertiefe den günstigeren Lebensraum. Im März liegt die durchschnittliche Anzahl lebender Foraminiferen pro Entnahmefläche im tieferen Wasser doppelt so hoch wie im flachen strandnahen Wasser. Im September ist der relative Unterschied zwischen beiden Besiedlungsdichten geringer, die Besiedlungsdichte nimmt also im flacheren Wasser im Verlauf des Jahres stärker zu als im schon zu Beginn des Jahres dichter besiedelten tieferen Wasser.

Die Verhältnisse in den Etangs lassen sich weder durch die Salinität noch durch die Sedimentologie erklären. Eine mögliche Ursache für die Unterschiede in der Populationsdichte könnte in der Sauerstoffverteilung in den Etangs liegen.

Am Golfrand entwickelt sich die Populationsdichte für lebende Foraminiferen parallel zur Salinität und Granulometrie. Große Populationsdichten lassen sich hier auf optimale Salzgehalte und optimale Anteile feinkörnigen Sediments zurückführen.

In Abbildung 194 auf Seite 351 sind für die unterschiedenen Gruppen von Proben die durchschnittlichen Totpopulationsdichten (Anzahl toter Foraminiferen pro Gramm Sediment) angegeben.

Bei den Totpopulationsdichten sind auch in den Etangs die Werte im tieferen Wasser größer.

Sowohl in den Etangs als auch am Golfrand nimmt die Anzahl der toten Foraminiferen pro Gramm Sediment im Verlauf des Jahres zu. Es findet zwar keine Verdopplung wie bei den Lebendpopulationsdichten statt, die Steigerung ist aber dennoch deutlich (von 560 auf 673 am Golfrand).

Während die Zunahme der Populationsdichte bei den Lebendpopulationen nur Aussagen über die Populationsdynamik im betrachteten Gebiet im Verlauf des Jahres erlaubt, geben die im Verlauf des Jahres parallel zu den Lebendpopulationen anwachsenden Totpopulationen Hinweise auf das geologische System, in das die Populationen eingebettet sind.

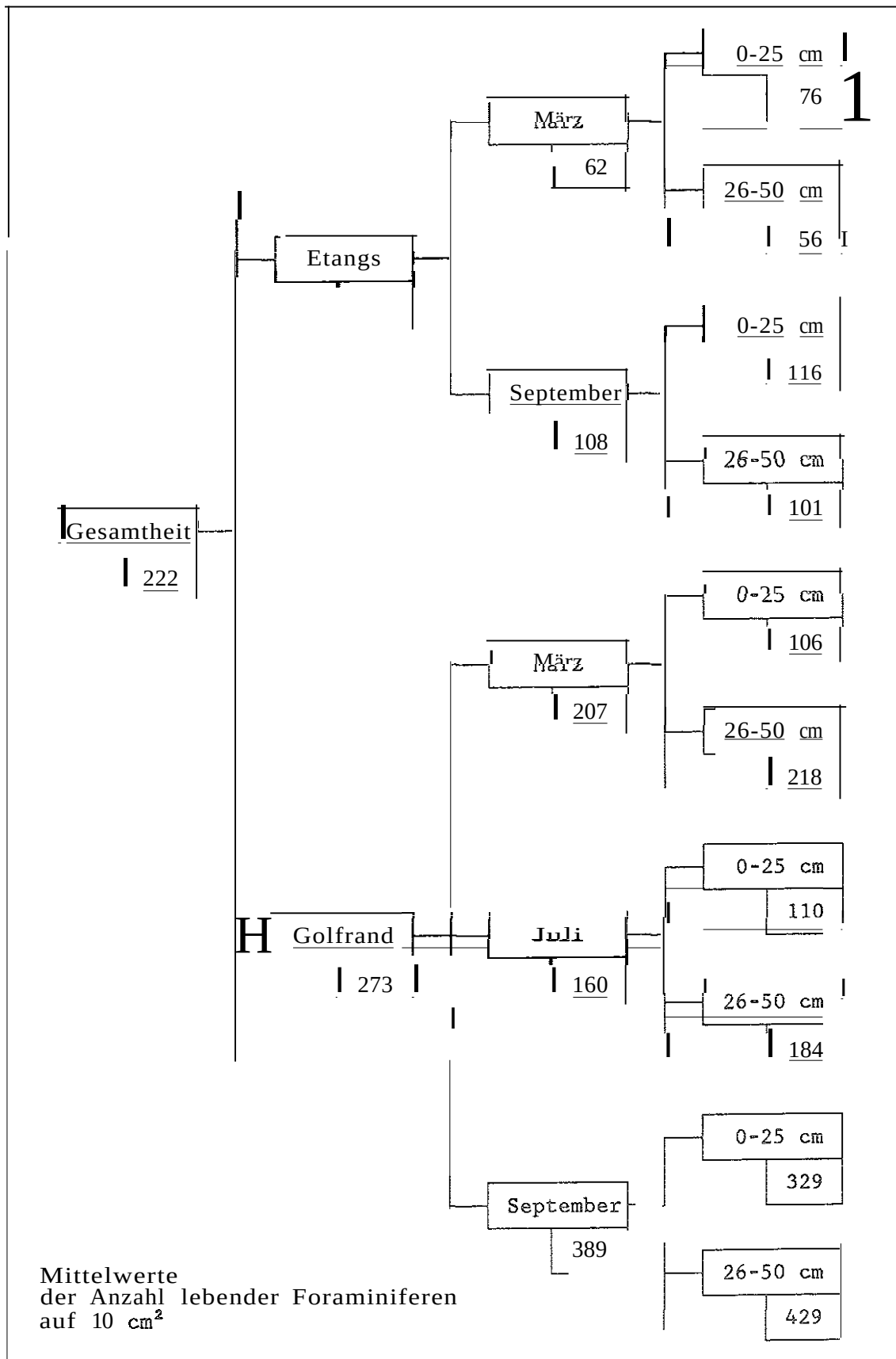


Abbildung 193. Aufgliederung: Lebende Foraminiferen auf 10 cm²

Das beobachtete Anwachsen der Totpopulationen kann nur durch schnelle **Sedimentation oder schnelle Zerstörung der Foraminiferenschalen** erklärt werden.

Ist bei rascher Sedimentation die Sedimentationsrate größer als die bei der Beprobung entnommene oberste Sedimentschicht, werden nur die toten Foraminiferen erfaßt, die innerhalb weniger Monate gestorben sind. Da die Sterberate der Foraminiferenpopulationen in Abhängigkeit von den jahreszeitlich wechselnden Lebensbedingungen einem jährlichen Zyklus unterliegt, mit vielen Sterbefällen in der ungünstigsten Jahreszeit, dem Winter, und wenigen Sterbefällen während der Wachstumsphase der Populationen im Sommer, werden je nach Jahreszeit unterschiedlich viele tote Foraminiferen ins Sediment eingebettet.

Die Unterschiede in der Anzahl von toten Foraminiferen, die in die bei der Probennahme erfaßte oberste Sedimentschicht gelangen, pro Massen- oder Volumeneinheit Sediment werden durch Unterschiede in der Intensität der Sedimentation im Verlauf des Jahres noch verstärkt, wenn zum Beispiel das meiste Sediment im Frühjahr angeliefert wird, zu der Zeit also, in der kaum tote Foraminiferen eingebettet werden.

Die andere mögliche Erklärung der jahreszeitlichen Unterschiede in der Totpopulationsdichte sind die im Winter verstärkt auftretenden Umlagerungsvorgänge des Sediments und die damit einhergehende Zerstörung von Foraminiferenschalen.

Welches der beiden Erklärungsmodelle - die Kombination von rascher, **zyklischer Sedimentation mit jahreszeitlich wechselnder Sterberate** oder die Zerstörung der Schalen während des Winters - für die beobachteten Phänomene verantwortlich ist, **läßt sich anhand des vorliegenden Datenmaterials nicht klären. Am wahrscheinlichsten erscheint eine Kombination** beider Modelle mit unterschiedlichen Anteilen der beiden geschilderten Vorgänge.

Zur Abschätzung der Einflüsse von Populationsdynamik und Sedimentation sind in Abbildung 195 auf Seite 352 die Quotienten aus Tot- und Lebendpopulationsdichte angegeben.

Bei Berücksichtigung der geringen Lebendpopulationsdichten müssen die großen Quotienten in den Etangs auf geringe Sedimentation und/oder geringe Umlagerung und Zerstörung während des Winters zurückgeführt werden. Sowohl geringe Sedimentation als auch geringe Umlagerung und Zerstörung **erscheinen für die vom offenen Mittelmeer abgetrennten Etangs wahrscheinlich.**

Der durch kleine Quotienten charakterisierte Golfrand scheint durch größere Sedimentation und/oder intensivere Umlagerung und Zerstörung von Schalen gekennzeichnet.

Dieser Befund steht in Einklang mit der für dieselbe Probengruppierung durchgeführten Analyse der Korngrößenzusammensetzung (siehe Abschnitt **"Einflüsse von Environment, Jahreszeit und Wassertiefe"** auf Seite 260).

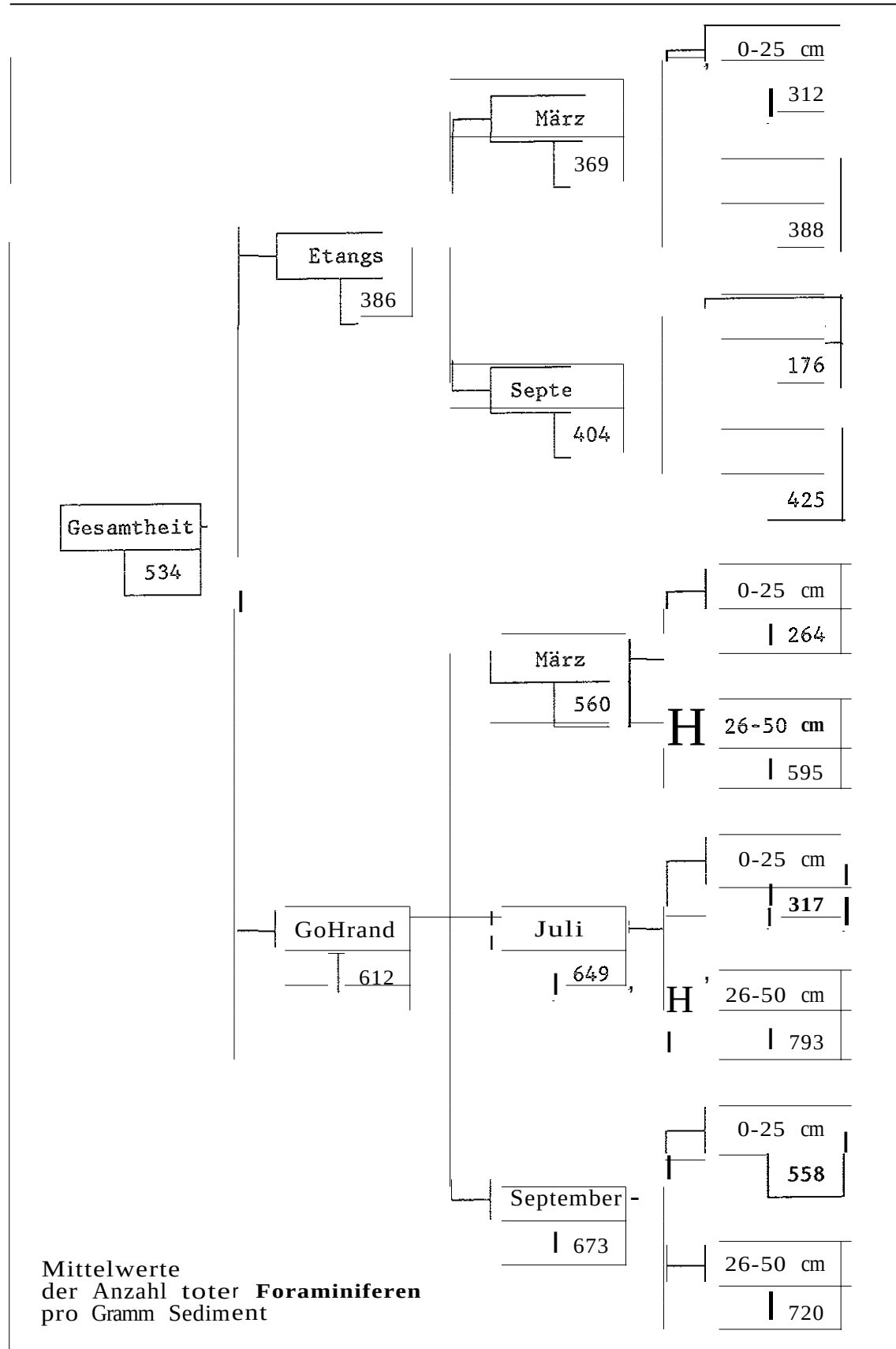


Abbildung 194. Aufgliederung: Tote Foraminiferen pro Gramm

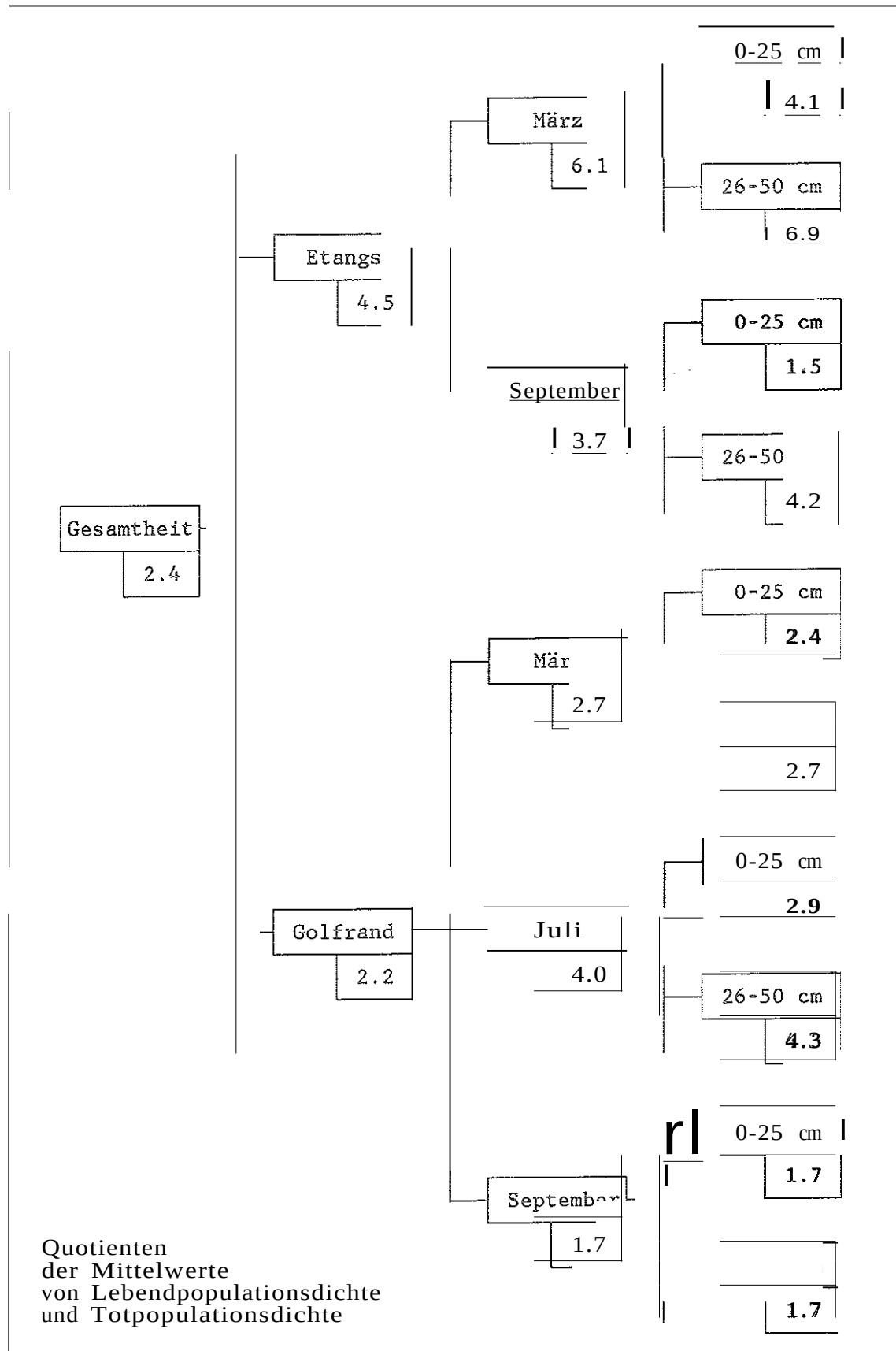


Abbildung 195. Aufgliederung: Lebend- zu Totdichte für Foraminiferen

4.1.6 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 4.1

Die Ergebnisse der Analyse der flachen- und massenbezogenen Häufigkeiten **lassen sich in vier Punkten zusammenfassen:**

- **Abhängigkeit der Besiedlungsdichte vom Environment**

Die Abhängigkeit der Besiedlungsdichte durch Foraminiferen von der Korngrößenverteilung des Sediments läßt sich nachweisen.

Neben dem bei VANGEROW (1977) beschriebenen Minimumfaktor bei 50 Prozent Feinanteil am Sediment existiert ein Maximumfaktor bei 90 Prozent Feinanteil.

Die Erörterung möglicher gemeinsamer Ursachen für Besiedlungsdichte und Sedimentzusammensetzung legt die Deutung der Unterschiede in der Besiedlungsdichte als Folge einer komplexen Abhängigkeit von einer ganzen Reihe unterschiedlicher Faktoren nahe. Die Schlußfolgerung kann lauten, daß die durch die Morphologie des Sedimentationsraums bedingten Unterschiede in der Umlagerungsintensität die Ursache für die Verschiedenheit der Korngrößenverteilung des Sediments und das Angebot an organischem Detritus auf der einen und für das Sauerstoffangebot auf der anderen Seite bilden. Nährstoffangebot und Sauerstoffangebot zeigen in Bezug auf die Zunahme der Umlagerungsintensität ein entgegengesetztes Verhalten:

- Je niedriger die Umlagerungsintensität, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit für die Ablagerung von organischem Detritus.
- Je höher die Umlagerungsintensität, desto höher ist die Sauerstoffzufuhr.

Mittlere Umlagerungsintensitäten mit ausreichendem Nahrungs- und Sauerstoffangebot bilden den optimalen Lebensraum für Foraminiferen.

- **Zusammenhang zwischen flächen- und massenbezogenen Daten**

Die Summenkurve der Verteilung der Besiedlungsdichte durch lebende Individuen läßt sich durch Multiplikation mit einem "Transformationsfaktor" in die zugehörige Summenkurve der Verteilung der Anzahl toter Individuen pro Gramm Sediment überführen. Die Größe des Transformationsfaktors ist abhängig von den in der betrachteten Gemeinschaft zusammengefaßten Gattungen (**verschiedene Unterordnungen können verschiedene Transformationsfaktoren haben**), von der Sedimentationsrate im Probenentnahmegebiet (niedrigere Sedimentationsraten bedingen größere Transformationsfaktoren) und von der Menge antransportierten **Schalenmaterials aus benachbarten Environments.**

- **Unterschiede zwischen Golfrandgebieten und Etangs**

Den ungünstigeren Lebensbedingungen in den Etangs entsprechen im Vergleich zu den Golfrandgebieten erheblich niedrigere Besiedlungsdichten. Auch die Anzahl der toten Individuen dokumentiert diesen Unterschied im Environment, wenn auch die in den Etangs niedrigere Sedimentationsrate und eventuell der Transport toter

Schalen aus dem Golf in die Etangs einen Teil des bei den Lebendpopulationen erkennbaren Unterschieds kompensiert.

- Einfluß von Jahreszeit und Wassertiefe

- Lebendpopulationsdichte

In den Hangs steigt die Dichte der lebendpopulationen im Verlauf des Jahres. Im flachen Wasser bis 25 cm ist die Populationsdichte größer als im tieferen Wasser von 26 bis 50 cm.

Am Golfrand erhöht sich die lebendpopulationsdichte ebenfalls im Verlauf des Jahres. Hier bildet der Tiefenbereich von 26 bis 50 cm die günstigeren Lebensbedingungen für Foraminiferen.

Während am Golfrand der festgestellte Befund mit der Verteilung von optimalen Bedingungen hinsichtlich Salinität und Sedimentzusammensetzung erklärt werden kann, muß in den Etangs ein anderes, im vorhandenen Datenmaterial nicht erfaßtes Kriterium für die Unterschiede in der lebendpopulationsdichte innerhalb des Environments verantwortlich sein; dies kann zum Beispiel der Sauerstoffgehalt sein.

- Totpopulationsdichte

In den Etangs und am Golfrand steigt die Anzahl toter Foraminiferen pro Gramm Sediment im Verlauf des Jahres an. In beiden Environments ist die Anzahl toter Foraminiferen im tieferen Wasser größer als im flachen.

Als Erklärung für das Anwachsen der Totpopulationen im Verlauf des Jahres kommen zwei Modelle in Frage.

Das erste Modell kombiniert eine im Verhältnis zur entnommenen Sedimentschicht hohe jährliche Sedimentationsrate, die jahreszeitlich variiert mit einem Maximum im Frühjahr, mit einem populationsdynamisch bedingten im Verlauf des Jahres **variierenden Zuwachs toter Individuen. Die Sterberate wächst im Herbst und erreicht im Winter ihr Maximum. Beispiele für ein derartiges Modell werden in den Unterkapiteln 2.2 und 2.3 behandelt.**

Das zweite Modell geht von einer intensiven Umlagerung des Sediments und Zerstörung der Foraminiferenschalen während der Wintermonate aus.

Beide Modelle und deren Kombination scheinen auf die untersuchten Lebensräume anwendbar zu sein und stehen in Einklang mit den Ergebnissen der granulometrischen Untersuchungen in Unterkapitel 3.3.

4.2 STETIGKEITSBETRACHTUNGEN FÜR FORAMINIFERENGATTUNGEN

Die im Probenmaterial vorkommenden Foraminiferen gehören den drei rezent vorkommenden Unterordnungen *Textulariina*, *Miliolinina* und *Rotaliina* an. Während bei den Miliolininen eine weiterreichende Bestimmung nicht vorgenommen wurde) liegen für die Textulariinen und Rotaliinen Bestimmungen bis auf Gattungsebene vor.

Neben der Vorstellung der im untersuchten Probenmaterial vorkommenden Gattungen gilt der Häufigkeit des Auftretens der Gattungen besondere Aufmerksamkeit. Diese Häufigkeit darf nicht mit der relativen Häufigkeit oder Abundanz der Gattungen innerhalb von Einzelproben¹¹² verwechselt werden und soll im folgenden Text als "Stetigkeit" oder "Frequenz" bezeichnet werden. Sie ist definiert als Anteil der Proben, in denen eine Gattung vorkommt, an der Gesamtheit der in einem Gebiet entnommenen Proben. Spiegeln die entnommenen Proben die an den Entnahmeorten vorliegenden Einzelbestände (auch 'Assoziationsindividuen' genannt) einer Assoziation von Foraminiferen wider, so läßt sich die Häufigkeit des Auftretens mit der in der Pflanzensoziologie bei BRAUN-BLANQUET (1928, Seite 45) benutzten Stetigkeit der Arten vergleichen (siehe zum Beispiel HILTERMANN & TÜXEN, 1978). BRAUN-BLANQUET (1928, Seite 46) unterteilt die in Prozenten angegebene Stetigkeit in fünf Stetigkeitsgrade¹¹:

Der Stetigkeitsgrad der Arten einer Gesellschaft wird zweckmäßig durch eine fünfteilige Skala ausgedrückt.

Es bedeuten:

5	oder	V	=	stets		vorhanden	(in 80-100 vH der Einzelbestände [Assoziationsindividuen])
4	"	IV		meist	"		(in 60-80 vH der Einzelbestände)
3	"	III		öfter	"		(in 40-60 vH der Einzelbestände)
2	"	II	=	nicht oft	"		(in 20-40 vH der Einzelbestände)
1	"	I	=	selten	"		(in 1-20 vH der Einzelbestände)

Bei mehr allgemein gehaltenen Schilderungen können die Bezeichnungen stets, meist usw. an die Stelle der Zahlen treten.¹¹

Inwieweit eine Übertragung des BRAUN-BLANQUETschen Stetigkeitsbegriffs auf foraminiferenökologische Untersuchungen angebracht ist, läßt sich schwer abschätzen. Besondere Probleme dürfte die bei BRAUN-BLANQUET (Seite 46f.) aufgestellte Forderung nach "normal ausgebildeten" Entnahmepopulationen aufwerfen: "Die Stetigkeitsbestimmung bezieht sich auf normal ausgebildete Assoziationsindividuen. Sie gibt an, in wie vielen der untersuchten Einzelbestände einer Assoziation eine bestimmte Art als Mitbewerber auftritt. ILVESSALO (1922, S. 34) hat gezeigt, daß die Gruppe der steten Arten je nach dem Alter eines Taldbestandes stark variiert. Initialphasen dürfen also nicht mit Optimalphasen einer Assoziation vermengt werden". Betrachtet man die Modelle und Literaturangaben zur Erklärung der für Foraminiferen typischen ungleichmäßigen Verteilungen ("clumped distributions") bei MURRAY (1973, Seite

¹¹² Die relative Häufigkeit der drei Foraminiferenunterordnungen innerhalb der Einzelproben und deren Veränderungen in Abhängigkeit von Environment, Jahreszeit und Wassertiefe werden in Unterkapitel 4.3 ('Abundanzuntersuchungen für Foraminiferenpopulationen' auf Seite 429) behandelt.

196ff.)¹¹³, und denkt man über die kleinräumige Aufgabe und **Neubesiedlung von Lebensraum durch Foraminiferen nach - derartige Vorgänge** finden mit großer Wahrscheinlichkeit nicht bei allen Arten zur gleichen Zeit und in gleicher Richtung statt -, so fällt eine zweckmäßige **Definition von "normal ausgebildeten Assoziationsindividuen"** für Foraminiferenbiozöten äußerst schwer. Zusätzlich stellt sich die Frage nach dem für die Übertragung des BRAUN-BLANQUET-Verfahrens adäquaten **Minimalraum"**¹¹⁴. **Ob überhaupt ein für sessile Organismen entwickeltes Verfahren auf Fragestellungen angewandt werden kann, die sich in erster Linie mit vagilem Benthos beschäftigen, also mit nicht ortsgebundenen Organismen, und, wenn die Übertragung stattfindet, welche Modifikationen vorgenommen werden müssen, wird erst nach langjähriger Erfahrung mit dem Verfahren und zusätzlichen Detailuntersuchungen möglich sein.**

Die Übertragung des von BRAUN-BLANQUET entwickelten Verfahrens auf foraminiferenökologische Fragestellungen wird von HILTERMANN (1982) in **seinem Artikel über Meereskundliche und palökologische Biozönotik"** vorgestellt. HILTERMANN (1982, Seite 153) schreibt: "Anknüpfend an die Arbeiten von MÖBIUS, PETERSEN, THIENEMANN und REMANE wird gezeigt, daß die für die Vegetationskunde aufgestellte Methode von BRAUN-BLANQUET auch für **die Meereskunde anwendbar ist. Sie gestattet, aus den Resten der Organismen, die in marinen und brackischen Ablagerungen erhalten sind, Lebensgemeinschaften, Lebensräume und Milieufaktoren zu erkennen. In Zukunft werden mit dieser Methode Ablagerungen vergangener Formationen auswertbar sein**".

Wie aus der Darstellung bei HILTERMANN (1982, Seite 153) hervorgeht, wird neben der problematischen Übertragung des BRAUN-BLANQUET-Verfahrens von Landpflanzengesellschaften auf vagiles Benthos eine Interpretation **fossiler Biozöten mit demselben Verfahren angangen. Damit erlangt die zu Beginn dieser Arbeit aufgeworfene Frage nach den Unterschieden zwischen den Verhältnissen in Biozöte, Thanatozöte, Taphozöte und Oryktozöte auch für diese Methode zur Interpretation fossiler Gemeinschaften eine zentrale Bedeutung. Die Anwendung der Methode auf die im Rhonedelta entnommenen lebenden und toten Populationen, ein Vorschlag zur Verbesserung der Methode und die Darstellung der Unterschiede der Ergebnisse bei Anwendung auf Lebend- und Totpopulationen bilden den Schwerpunkt der folgenden Abschnitte.**

Der erste Abschnitt (4.2.1) gibt eine Übersicht über die Stetigkeit der **unterschiedenen Gattungen im gesamten Untersuchungsgebiet. Die Stetigkeit der Gattungen, bezogen auf Lebend- und Totpopulationen, wird dargestellt.**

Der zweite Abschnitt (4.2.2) **vergleicht die Stetigkeit von lebenden und toten Populationen - "Lebend-" und "Totstetigkeit" genannt - in den beiden Environments "Golfrand" und "Etangs".**

¹¹³ **Detaillierte Untersuchungen über räumlich verteilte Besiedlungsdichten von Foraminiferen im Rhonedelta finden sich bei VANGEROW (1977). Neben der Darstellung der typischen "clumped distributions" wird auch die Abweichung der Trends in der Besiedlungsdichte von Foraminiferengruppe zu Foraminiferengruppe (Ammonien und Textulariinen) deutlich.**

¹¹⁴ **Die Festlegung des assoziationspezifischen Minimalraums anhand von Art-Arealkurven erfolgt bei BRAUN-BLANQUET (1928) auf Seite 47f. . Die bei der Festlegung des Minimalraums auftretenden Probleme deuten die Komplexität der bei einer Übertragung der Methode von BRAUN-BLANQUET auf Foraminiferenassoziationen zu erwartenden Schwierigkeiten an.**

Der dritte Abschnitt (4.2.3) gruppiert die Untersuchungsgebiete I bis 13 und die 29 unterschiedenen Foraminiferengattungenj-gruppen und erstellt nach dem BRAUN-BLANQUET-Verfahren Assoziationstabellen anhand der Stetigkeiten für Lebend- und Totpopulationen.

Im vierten Abschnitt (4.2.4) wird das BRAUN-BLANQUET-Verfahren mit den **Methoden der Clusteranalyse kombiniert und ein objektives effizientes** Analysesystem auf der Basis der Stetigkeiten lebender und toter **Populationen entwickelt.**

Im fünften Abschnitt (4.2.5) werden die Unterschiede zwischen Lebend- und Totstetigkeiten erörtert. Als mögliche Ursache wird der **selektive Transport von Foraminiferen diskutiert.**

Eine Zusammenfassung der Ergebnisse der frequenzanalytischen Betrachtung des Probenmaterials enthält der sechste Abschnitt (4.2.6).

4.2.1 STETIGKEIT DER FORAMINIFERENGATTUNGEN

Stetigkeit der Textulariinengattungen: Die vorkommenden Textulariinen, ihre Stellung innerhalb der Unterordnung der Textulariinen und der im Rahmen der vorliegenden Arbeit zugeordnete laufende Index werden in Abbildung 196 dargestellt.

Überfamilie	Familie	Unterfamilie	Gattung	I.
Ammo-discacea	Astrorhizidae	Rhizammininae	Hyperammina	1
	Ammodiscidae	Ammodiscinae	Ammodiscus	2
			Glomospira	3
Lituolacea	Hormosnidae	Hormosinae	Reophax	4
	Rzehakinidae	-	Miliammina	5
	Lituolidae	Lituolinae	Ammobaculites	6
			Haplophragmium	7
			Textularia	8
	Textulariidae	Textulariinae	Textularia	8
	Trochamminidae	Trochammininae	Trochammina	9
			Jadammina	10
	Ataxophragmidae	Verneuulininae	Verneuilina	11

Abbildung 196. Vorkommende Textulariinengattungen

Neben den in der Tabelle aufgeführten Gattungen kommen in seltenen Fällen **zusätzliche Gattungen vor, die beim Auszählen unter dem Begriff !Tsonstige Sandschaler!!** zusammengefaßt werden. Diese Gruppe erhält die Indexnummer 12.

In Abbildung 197 auf Seite 359 ist die Häufigkeit des Vorkommens der verschiedenen lebend angetroffenen Textulariinengruppen in Prozentangaben von den gesamten 548 untersuchten Proben - die Stetigkeit der Textulariinengruppen - dargestellt, d.h.: in einer ersten Betrachtung des Probenmaterials wird von einem einheitlichen Biotop für alle Proben aus-

gegangen. Konzentriert man die Betrachtung der Tabelle auf die Spalte mit der **Bezeichnung "mit Individ."**, zeigt sich, daß die meisten Textulariinengattungen in weniger als 20 Prozent der Lebendproben vorkommen. Nach dem Häufigkeitsschema von BRAUN-BLANQUET gehören alle Textulariinengruppen mit Ausnahme von *Niliammina* (Index = 5) und der nie lebend in den Proben angetroffenen "sonstigen Textulariinen" (Index = 12) in die Gruppe "I = selten vorkommend", die Formen enthält, die in weniger als zwanzig Prozent der Proben vorkommen. *Miliammina* gehört mit einem Auftreten in 33 Prozent der Lebendproben in die Gruppe "II = nicht oft vorhanden". Diese zweite für die Anwendung der BRAUN-BLANQUET-Methode benutzte Gruppe umfaßt alle Formen, die in mehr als 20 und weniger als 40 Prozent der Proben vorkommen.

Index	Anteil der Proben mit Individ. [%]	Anteil der Proben mit 1 bis 5 Individ. [%]	Anteil der Proben mit 6 bis 10 Individ. [%]	Anteil der Proben mit 11 bis 15 Individ. [%]	Anteil der Proben mit mehr als 15 Individ. [%]
1	1.5	1.5	-	-	-
2	4.7	4.7	-	-	-
3	1.1	1.1	-	-	-
4	1.5	1.5	-	-	-
5	32.7	25.7	5.7	0.6	0,7
6	7.0	6.2	0.4	0.4	-
7	15.0	13.0	1.8	0.2	-
8	0.6	0.6	-	-	-
9	7.7	7.7	-	-	-
10	0.2	0.2	-	-	-
11	9.5	6.6	1.5	0.7	0.7
12	-	-	-	-	-
1-12	47.3	30.8	9.1	3.7	3.7

Abbildung 197. Stetigkeit der lebenden Textulariinengattungen

Für die toten Textulariinengruppen ergeben sich die in Abbildung 198 dargestellten Stetigkeiten.

Index	Anteil der Proben mit Individ. %	Anteil der Proben mit 1 bis 5 Individ. [%]	Anteil der Proben mit 6 bis 10 Individ. [%]	Anteil der Proben mit 11 bis 15 Individ. [%]	Anteil der Proben mit mehr als 15 Individ. [%]
1	12.2	12.2			
2	32,9	31.4	1.3	0.2	
3	2.0	2.0			
4	10,2	10.2			
5	73.0	48.7	12.4	4.4	7.5
6	19.9	19.1	0.4	0.2	0.2
7	44.0	39.2	4.0	0.6	0.2
8	0.9	0.7	0.2		
9	43.3	38.9	3.3	0.7	0.4
10	10.6	10.0	0.2	0.2	0.2
11	15.0	12.0	2.4	0.2	0.4
12	0.7	0,7			
1-12	90.7	36.7	23.4	13.1	17.5

Abbildung 198. Stetigkeit der toten Textulariinengattungen

Bei den toten Populationen treten ellllge der Textulariinengattungen in einer verhältnismäßig großen Zahl von Proben auf. Nur noch acht der 12 **unterschiedenen Gruppen von Textulariinen kommen in weniger als 20 Prozent** der Proben vor und sind damit **als llseltenll zu klassifizieren.** Ob der deutliche Unterschied zwischen den Lebendpopulationen und den Totpopulationen bezüglich des Auftretens der Textulariinengattungen durch die in der Regel kleinere Anzahl von lebenden als von toten Individuen in den Proben bedingt ist oder ob ein Großteil der vertretenen Textulariinen zu den

bei HILTERMANN (1982, Seite 161) erwähnten "kurzlebigen Arten" zählt" oder ob es sich bei den gefundenen toten Textulariinen zum Teil um aus anderen Environments antransportierte tote Individuen handelt, kann anhand des Datenmaterials, auf das sich die vorliegende Arbeit stützt, nicht entschieden werden.

Neben der in die Kategorie "nicht oft vorhanden" gehörenden Gattung *Ammodiscus* (Index = 2) finden sich zwei Gattungen der Kategorie "III = öfters vorhanden ", die die Gattungen erfaßt, die in 40 bis 60 Prozent der Proben auftreten: *Haplophragmium* (Index = 7) und *Trochammina* (Index = 9). *Miliammina* (Index = 5) - in 73 Prozent der Proben vorhanden - gehört bereits in die Gruppe "IV = meist vorhanden", die alle Gattungen umfaßt, die in 60 bis 80 Prozent der Proben auftreten.

Zieht man die Stetigkeiten der toten Textulariinengattungen von den Stetigkeiten der lebenden Textulariinengattungen ab, erhält man die in Abbildung 199 auf Seite 362 dargestellten Stetigkeitsunterschiede für Textulariinen. Wie die negativen Vorzeichen in der Spalte "Anteil der Proben mit Individ." zeigen, ist bei sämtlichen Textulariinengattungen die Stetigkeit der Totpopulationen größer als die Stetigkeit der Lebendpopulationen. Die deutlichsten Unterschiede treten bei *Ammodiscus* (Indexnummer 2; 28.2 Prozent Unterschied), *Miliammina* (Indexnummer 5; 40.3 Prozent Unterschied), *Haplophragmium* (Indexnummer 7; 29.0 Prozent Unterschied) und *Trochammina* (Indexnummer 9; 35.6 Prozent Unterschied) auf. Wie ein Blick auf den nach Anzahl der Individuen pro Probe angeordneten rechten Teil der Tabelle zeigt, liegen bei allen Gattungen außer *Miliammina* die Unterschiede im Bereich "1 bis 5 Individ.", während auf die verbleibenden Bereiche in allen Fällen in der Summe weniger als fünf Prozent des festgestellten Stetigkeitsunterschieds entfallen. Bei *Miliammina* verteilt sich der festgestellte Unterschied von 40.3 Prozent auf 23.0 Prozent Unterschied bei den Proben mit "1 bis 5 Individ." und 17.3 Prozent Unterschied bei den übrigen Proben. *Miliammina* ist nicht nur die am häufigsten vorkommende lebende und tote Textulariinengattung, sondern zeigt auch den deutlichsten Stetigkeitsunterschied zwischen Lebend- und Totpopulation.

¹¹⁵ Die besondere Problematik der für die Unterscheidung von Lebend- und Totpopulationen notwendige Verkleinerung der Proben durch Anfärben der lebenden Population greift HILTERMANN (1982, Seite 161) auf: "Eine Erschwerung für die Übertragung rezenter Befunde tritt durch Auslese angefärbter Exemplare ein. Dieser Eingriff führt zu einer größenmaßstabsmäßigen Reduzierung der vorhandenen Arten. Hierdurch kann die Struktur der Lebensgemeinschaft verfälscht werden. Nach meinen Erfahrungen, die ich seit meinen 1952 in Neapel durchgeführten Arbeiten machte, gibt eine biozönotische Analyse des gesamten ungefärbten organischen Inhaltes der Grundprobe ein besseres Urteil über den Organismengehalt, als wenn man vorher einen Teil ausscheidet. Dann werden auch alle kurzlebigen Arten erfaßt." In Ergänzung zu dieser Aussage soll jedoch nicht unerwähnt bleiben, daß ebenfalls die nicht zur Biozönose gehörenden antransportierten toten Foraminiferen aus anders gearteten Biotopen Teil der sich an die Erfassung der Arten anschließenden Differentialdiagnose werden.

Index	Anteil der Proben mit Individ.	Anteil der Proben mit 1 bis 5 Individ.	Anteil der Proben mit 6 bis 10 Individ.	Anteil der Proben mit 11 bis 15 Individ.	Anteil der Proben mit mehr als 15 Individ.
	[%]	[%]	[%]	[%]	[%]
1	-10.7	-10.7	-	-	-
2	-28.2	-26.7	- 1.3	- 0.2	-
3	- 0.9	- 0.9	-	-	-
4	- 8.7	- 8.7	-	-	-
5	-40.3	-23.0	- 6.7	- 3.8	- 6.8
6	-12.9	-12.9	-	+ 0.2	- 0.2
7	-29.0	-26.2	- 2.2	- 0.4	- 0.2
8	- 0.3	- 0.1	- 0.2	-	-
9	-35.6	-31.2	- 3.3	- 0.7	- 0.4
10	-10.4	- 9.8	- 0.2	- 0.2	- 0.2
11	- 5.5	- 5.4	- 0.9	+ 0.5	+ 0.3
12	- 0.7	- 0.7	-	-	-
1-12	-43.4	- 5.9	-14.3	- 9.4	-15.6

Abbildung 199. Stetigkeitunterschiede der Textulariinengattungen

Stetigkeit der Rotaliinengattungen: Die im Probenmaterial auftretenden Rotaliinen lassen sich 16 verschiedenen Gruppen zuordnen. Neben der Gruppe 12 bei den Sandschalern entsprechenden Gruppe 16 für sonstige **Rotaliinen und der nicht weiter aufgeschlüsselten Familie der *Buliminidae*** (Indexnummer 4) kommen 14 verschiedene Gattungen in den Proben vor.

Überfamilie	Familie	Unterfamilie	Gattung	I.
Nodosariacea	Nodosariidae	Nodosariinae	Nodosaria	1
			Lagena	2
Buliminacea	Bolivinitidae		Bolivina	3
	Buliminidae		-	4
Discorbacea	Discorbidae	Discobinae	Discorbis	5
			Rosalina	6
			Valvulineria	7
			Spirillina	8
Spirillinacea	Spirilinidae	Spirillininae		
Rotaliacea	Rotaliidae	Rotaliinae	Ammonia	9
	Elphidiidae	Elphidiinae	Elphidium	10
Globigerinacea	Globigerinidae	Globigerininae	Globigerina	11
Orbitoidacea	Amphisteginidae	Cibicidinae	Cibicides	12
Cassidulinacea	Nonionidae	Nonioninae	Nonion	13
			Nonionella	14
	Anomalinidae	Anomalininae	Anomalina	15

Abbildung 200. Vorkommende Rotaliinengattungen

In Abbildung 201 ist die Häufigkeit des Vorkommens der einzelnen unterschieden lebend angetroffenen **Rotaliinengruppen** in Prozentangaben von den gesamten 548 untersuchten Proben dargestellt:

Index	Anteil der Proben mit Individ. [%]	Anteil der Proben mit 1 bis 5 Individ. [%]	Anteil der Proben mit 6 bis 10 Individ. [%]	Anteil der Proben mit 11 bis 15 Individ. [%]	Anteil der Proben mit mehr als 15 Individ. [%]
1	-	-	-	-	-
2	-	-	-	-	-
3	10.6	10.2	0.2	0.2	-
4	0.6	0.6	-	-	-
5	12.4	12.2	0.2	-	-
6	13.2	11.7	1.1	0.4	-
7	0.2	0.2	-	-	-
8	2.6	1.6	0.6	0.4	-
9	99.1	4.7	2.9	4.0	87.5
10	87.2	29.9	23.7	17.0	16.6
11	-	-	-	-	-
12	0.4	0.4	-	-	-
13	96.3	15.5	25.7	21.7	33.4
14	0.2	0.2	-	-	-
15	0.8	0.6	0.2	-	-
16	3.0	2.2	0.4	0.4	-

Abbildung 201. Stetigkeit der lebenden Rotaliinengattungen

Konzentriert man die Betrachtung der Tabelle auf die Spalte "Anteil der Proben mit Individ.¹¹, so lassen sich die Rotaliinengruppen vier Kategorien zuordnen:

- In die erste Kategorie gehören die drei nicht lebend angetroffenen Gattungen *Nodosaria*, *Lagena* und *Globigerina* (Indexnummern 1, 2 und 11).
- In der zweiten Kategorie befinden sich die lebenden Rotaliinengruppen, die in weniger als fünf Prozent der Proben gefunden werden. Dies sind die Gruppen mit den Indexnummern 4, 7, 8, 12, 14, 15 und 16 (die Buliminiden, *Valvulineria*, *Spirillina*, *Cibicides*, *Nonionella*, *Anomalina* und die Gruppe der "sonstigen Kalkschaler").
- Die dritte Kategorie wird von den Gattungen gebildet, die in mehr als fünf Prozent der Proben vorhanden und in mehr als 85 Prozent der Proben nicht vorhanden sind. Dies sind die Gattungen mit den Indexnummern 3, 5 und 6 (*Bolivina*, *Discorbis*, *Rosalina*).
- Die überwiegende Zahl der Proben (mehr als 80 Prozent) enthält die drei häufigen Gattungen der vierten Kategorie: *Ammonia* (Indexnummer 9), *Elphidium* (Indexnummer 10) und *Nonion* (Indexnummer 13).

Zu den Gattungen, die mit mehr als zehn lebenden Individuen in den Proben vorhanden sind (siehe vorletzte Spalte in Abbildung 201 auf Seite 364), gehören neben den verschwindend selten vorkommenden Gattungen *Bolivina*, *Rosalina*, *Spirillina* und den "sonstigen Rotaliinen" (Indexnummern 3, 6, 8 und 16) die drei Gattungen der vierten Kategorie (*Ammonia*, *Elphidium*, *Nonion* mit den Indexnummern 9, 10 und 13), die dann auch die einzigen Gattungen in der letzten Spalte (mehr als 15 Individuen pro Probe) darstellen.

Bei einer entsprechenden Betrachtung für die toten Rotaliinengruppen fällt beim Schema der vier Kategorien die erste Kategorie weg; d.h.: alle unterschiedenen Gattungen/Gruppen sind in Proben toter Populationen gefunden worden. Die Gattungen *Nodosaria* und *Lagena* (Indexnummern 1 und 2) aus der ersten Kategorie bei den Lebendpopulationen findet man bei den Totpopulationen in der zweiten Kategorie (bis fünf Prozent). Die Gruppe 16 ("Sonstige Rotaliinen"¹) nimmt deutlich zu und muß der dritten Kategorie zugeordnet werden. Deutlich stärker als bei den Lebendproben ist in den Proben mit toten Rotaliinen *Discorbis* (Indexnummer 5) vertreten. Mit einem Vorkommen in etwa 25 Prozent der Proben erhält *Discorbis* eine Sonderstellung und läßt sich in keine der vier Kategorien einordnen. Nicht überraschend ist das massive Auftreten der Gattung *Globigerina* (Indexnummer 11) in den Totpopulationen. *Globigerina* darf als planktonische Foraminifere nicht oder nur äußerst selten in den Lebendproben erwartet werden. Bei der Art der Probennahme - es wurde nur die oberste Sedimentschicht entnommen und nicht die darüberstehende Wassersäule - ist das Auffinden planktonisch lebender Foraminiferen vor ihrem Tod und dem damit verbundenen Absinken auf den Meeresboden äußerst unwahrscheinlich.

Betrachtet man die toten Gattungen, die mit mehr als zehn Individuen in den Proben vorkommen (siehe Abbildung 202 auf Seite 366), bleiben nur vier Gattungen übrig: *Ammonia* mit Indexnummer 9, *Elphidium* (10), *Globigerina* (11) und *Nonion* (13).

Index	Anteil der Proben mit Individ. [%]	Anteil der Proben mit 1 bis 5 Individ. [%]	Anteil der Proben mit 6 bis 10 Individ. [%]	Anteil der Proben mit 11 bis 15 Individ. [%]	Anteil der Proben mit mehr als 15 Individ. [%]
1	0.4	0.4	-	-	-
2	0.4	0.4	-	-	-
3	7.5	7.5	-	-	-
4	0.9	0.7	0.2	-	-
5	24.3	23.9	0.4	-	-
6	7.3	6.4	0.9	-	-
7	1.3	1.3	-	-	-
8	1.1	1.1	-	-	-
9	99.4	0.6	0.6	1.1	97.2
10	98.0	6.6	5.5	8.9	77.0
11	49.8	43.4	5.7	0.4	0.4
12	2.9	2.9	-	-	-
13	99.4	4.7	4.4	6.2	84.1
14	0.4	0.4	-	-	-
15	0.9	0.9			
16	10.2	10.2			

Abbildung 202. Stetigkeit der toten Rotaliinengattungen

Zieht man von den Stetigkeiten der lebenden Gattungen die Stetigkeiten der toten Gattungen ab, ergibt sich die in Abbildung 203 auf Seite 367 dargestellte Tabelle der Stetigkeitsunterschiede für Rotaliinen. Während bei den **Stetigkeitsunterschieden für Textulariinen keine größeren positiven Werte** auftreten (d.h.: die Stetigkeit der Lebendpopulation ist größer als die der Totpopulation), zeigt Abbildung 203 auf Seite 367 eine Reihe von bemerkenswerten Abweichungen. Zu erwähnen sind die Gattungen *Bolivina* und *Rosalina* (siehe Spalte "Anteil der Proben mit Individ."; Indexnummern 3

und 6). Bei den positiven Werten in den vier rechten Spalten der Tabelle handelt es sich um Verschiebungen in der Anzahl der Individuen pro Probe, ohne daß sich die in der zweiten Spalte dargestellte eigentliche Stetigkeit ändert (*Ammonia*, *Elphidium*, *Nonion* entsprechend den Indexnummern 9, 10 und 13).

Index	Anteil der Proben mit Individ.	Anteil der Proben mit 1 bis 5 Individ.	Anteil der Proben mit 6 bis 10 Individ.	Anteil der Proben mit 11 bis 15 Individ.	Anteil der Proben mit mehr als 16 Individ.
	[%]	[%]	[%]	[%]	%
1	-0.4	-0.4			
2	-0.4	-0.4			
3	+3.1	+2.7	+0.2	+0.2	
4	-0.3	-0.1	-0.2		
5	-11.9	-11.7	-0.2		
6	+5.9	+5.3	+0.2	+0.4	
7	-1.1	-1.1			
8	+1.5	+0.5	+0.6	+0.4	
9	-0.3	+4.1	+2.3	+2.9	-9.7
10	-10.8	+23.3	+18.2	+8.1	-60.4
11	-49.8	-43.4	-5.7	-0.4	-0.4
12	-2.5	-2.5			
13	-3.1	+10.8	+21.3	+15.5	-50.7
14	-0.4	-0.4			
15	-0.1	-0.3	+0.2		
16	-7.2	-8.0	+0.4	+0.4	

Abbildung 203. Stetigkeitunterschiede der Rotalienengattungen

4.2.2 STETIGKEITEN IN GOLF UND ETANGS - EIN VERGLEICH

Nach der für einen ersten Überblick über die Stetigkeiten ausreichenden Betrachtung des gesamten Materials erfolgt in Abbildung 204 eine Gegenüberstellung der Stetigkeiten in den Golfrandgebieten und in den Etangs, die jeweils als einheitliche Gebiete aufgefaßt werden:

Foraminiferen- gattungen	Prozentualer Anteil der Lebendproben mit der Gattung an der Summe der Lebendproben aus dem Golf [0 = 10 %]	Prozentualer Anteil der Lebendproben mit der Gattung an der Summe der Lebendproben aus den Etangs [• = 10 %]
Hyperammina Ammodiscus Glomospira Reophax Miliammina Ammobaculites Haplophragmium Textularia Trochammina Jadammina Verneuilina Sonstige Textulariina	• • 0 • 0 0. 00	 • • •
Miliolina	••••••••••	
Nodosaria Lagena Bolivina Buliminidae Discorbis Rosalina Valvulineria Spirillina Ammonia Elphidium Globigerina Cibicides Nonion Nonionella Anomalina Sonstige Rotaliina	 •• 0 • •••••••••• •••••••••• • •••••••••• • 0 •	 •••••••••• ••••• ••••••••••

Abbildung 204. Stetigkeit der lebenden Gattungen in Golf und Etangs

Die Golfproben umfassen die Proben aus den Gebieten 1, 2, 4, 5, 11 und 13; die Etangs die Gebiete 6, 7, 8, 9 und 10. Das problematische Gebiet 3 und die Tiefwasserproben (Gebiet 12) werden bei der folgenden Gegenüberstellung ausgeklammert.

Die Arbeitshypothese für den Vergleich der beiden Environments lautet:

Falls unterschiedliche physikalische Rahmenbedingungen die Frequenz der Gattungen beeinflussen, werden die Stetigkeiten die unterschiedlichen Lebensbedingungen beider Biotope wieder spiegeln.

Vergleicht man die in Abbildung 204 auf Seite 368 dargestellten Verteilungen der Stetigkeiten der einzelnen lebend angetroffenen Foraminiferengattungen für Golf- und Etangproben miteinander, fällt die Verteilung für die Etangproben durch die große Anzahl von Gattungen auf, die sehr selten in Proben vorkommen (durch einen Punkt * gekennzeichnet; Bedeutung: die betreffende Gattung kommt vor, aber in weniger als zehn Prozent der Proben). Die einzigen Foraminiferengattungen, die in mehr als zehn Prozent der Etangproben auftreten sind *Ammonia*, *Elphidium*, *Nonion* und als Unterordnung die Miliolinen; das sind vier von 29 unterschiedenen Gruppen.

Im Gegensatz dazu treten bei den Golfproben elf von 29 unterschiedenen Foraminiferengruppen in mehr als zehn Prozent der untersuchten Proben auf. Zusätzlich fällt auf, daß neben einem verstärkten Auftreten von *Elphidium* in den Golfproben (*Elphidium* tritt nur bei der Hälfte der Etangproben auf, aber bei fast allen Golfproben) eine deutlich größere Häufigkeit beim Auftreten der Miliolinen am Golfrand festzustellen ist.

Ein Blick auf die in Abbildung 205 auf Seite 370 dargestellten Verteilungen der Häufigkeit der toten Foraminiferengruppen zeigt neben der Abnahme der Zahl der selten auftretenden Gattungen sowohl in den Golf- als auch in den Etangproben deutlich den Unterschied zwischen beiden Probengruppen.

Bei den Golfproben sind 14 von 29 Gattungen sehr selten (in weniger als zehn Prozent der Proben vorhanden). Sieben der unterschiedenen Foraminiferengruppen findet man in mehr als 50 Prozent der Golfproben (*Miliammina*, *Haplophragmium*, *Ammonia*, *Elphidium*, die planktonisch lebende Gattung *Globigerina*, *Nonion* und die Miliolinen).

In den Etangproben treten 21 der unterschiedenen 29 Gattungen sehr selten auf (d.h. in weniger als zehn Prozent der Proben). Nur vier Gattungen (*Miliammina*, *Ammonia*, *Elphidium* und *Nonion*) treten in mehr als 50 Prozent der Proben auf.

Beim Vergleich der Verteilungen für die Häufigkeit des Auftretens der unterschiedenen toten Foraminiferengruppen fällt neben der größeren Häufigkeit und Formenvielfalt der toten Textulariinen in den Golfproben die in den Etangs verringerte Häufigkeit der toten Miliolinen und der Gattungen *Discorbis* und *Globigerina* auf.

Der an die BRAUN-BLANQUET-Methode angelehnte Vergleich von Golf- und Etangproben erlaubt sowohl bei den Lebend- als auch bei den Totproben die Unterscheidung der beiden Environments auf Grund der Häufigkeit des Auftretens der unterschiedenen Foraminiferengruppen.

Foraminiferen- gattungen	Prozentualer Anteil der Totproben mit der Gattung an der Summe der Totproben aus dem Golf	Prozentualer Anteil der Totproben mit der Gattung an der Summe der Totproben aus den Etangs
	[* = 10 %]	[* = 10 %]
Hyperammina	**	*
Ammodiscus	*****	*
Glomospira	*	
Reophax	**	*
Miliammina	*****	*****
Ammobaculites	***	0
Haplophragmium	*****	*
Textularia	*	
Trochammina	*****	***
Jadammina	*	**
Verneuilina	**	0
Sonstige Textulariina	*	0
Miliolina	*****	****
Nodosaria	*	
Lagena		
Bolivina	*	*
Buliminidae	*	
Discorbis	****	
Rosalina	*	
Valvulineria	*	
Spirillina	0	
Ammonia	*****	*****
Elphidium	*****	*****
Globigerina	*****	**
Cibicides	0	*
Nonien	*****	*****
Nonionella		
Anomalina	*	
Sonstige Rotaliina	**	*

Abbildung 205. Stetigkeit der toten Gattungen in Golf und Etangs

4.2.3 ASSOZIATIONSTABELLEN NACH BRAUN-BLANQUET

Folgt man der bei HILTERMANN (1982) dargestellten Vorgehensweise und **betrachtet die 13 Probenentnahmegebiete als "Stationen"** so lassen sich die Stetigkeiten der einzelnen Foraminiferengattungen (angegeben in den Stetigkeitsgraden "1" bis "5") in der folgenden Tabelle darstellen:

Gebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Probenzahl	65	199	30	10	61	66	13	14	6	9	19	8	48
Hyperammina	1	1		1	1						1		1
Ammodiscus	1	1		1	1							1	1
Glomospira	1	1			1								
Reophax	1	1									1		
Miliammina	3	2	1	3	2	1					3	1	3
Ammobaculites	1	1			1	1					1	2	2
Haplophragmium	1	1			1	1					2	2	3
Textularia		1											1
Trochammina	1	1			1						1		
Jadammina			1										
Verneuilina	1	1			1						2	4	2
Sonst. Textul.													
Miliolina	5	5	3	4	5	1	1	2			5	5	5
Nodosaria													
Lagena													
Bolivina	1	1	1	1	1						1	2	2
Buliminidae												2	
Discorbis	1	1	1		1						1	4	1
Rosalina	1	1	1		1	1					1		2
Valvulineria		1											
Spirillina		1											2
Ammonia	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5
Elphidium	5	5	5	5	5	3	3	2	2	2	5	5	5
Globigerina													
Cibicides		1									1		
Nonion	5	5	5	5	5	5	5	5	4	3	5	5	5
Nonionella													1
Anomalina	1	1										2	
Sonst. Rotal.	1	1									1		1

Abbildung 206. Stetigkeit lebender Gattungen - unsortiert

Die dargestellte Tabelle enthält zwar die gewünschten Informationen, aber in einer Form, die für eine weitergehende Interpretation ungeeignet ist. Die Tabelle muß noch in beiden Richtungen - vertikal nach ähnlichen Foraminiferengattungen und horizontal nach ähnlichen Gebieten - in einer sinnvollen Weise umsortiert werden.

Zwei methodische Fragen müssen jedoch zuvor beantwortet werden, um reproduzierbare Ergebnisse zu erzielen, das heißt: jeder Bearbeiter des vorliegenden Datenmaterials sollte bei Anwendung der Methode zu denselben Schlußfolgerungen gelangen".

Die erste Frage, die zu beantworten ist, lautet:

- Was ist "ähnlich" ?

Die zweite Frage lautet:

- Was bedeutet "sinnvoll sortieren" ?

Eine offensichtlich intuitiv bei der Bearbeitung des Problems gegebene Antwort auf diese Fragen würde eine zeilen- und spaltenweise Sortierung nach abnehmender bzw. zunehmender Stetigkeit sein. Die Foraminiferengattung, die in den meisten Entnahmegebieten einen hohen Stetigkeitsgrad hat, wird über einer Gattung angeordnet, die in den Entnahmegebieten nur selten auftritt; ein Entnahmegebiet, in dem die betrachteten Gattungen häufig vorkommen, steht in der sortierten Tabelle zum Beispiel grundsätzlich rechts von einem Entnahmegebiet, in dem die betrachteten Gattungen seltener sind. Die nebeneinander stehenden Zeilen sollten bei den einzelnen Entnahmegebieten möglichst geringe Abweichungen der Stetigkeitsgrade aufweisen, und die benachbarten Spalten der Tabelle sollten möglichst geringe Abweichungen der Stetigkeiten für die einzelnen Gattungen aufweisen.

Ein Versuch, die Zeilen der Tabelle nach diesen Kriterien zu sortieren, zeigt das in Abbildung 207 auf Seite 373 gegebene Beispiel einer zeilenweise sortierten Stetigkeitstabelle.

¹¹⁶ Zur Forderung nach intersubjektiver Überprüfbarkeit wissenschaftlicher Erfahrungen siehe zum Beispiel POPPER (1982, Seite 18ff.).

Gebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Probenzahl	65	199	30	10	61	66	13	14	6	9	19	8	48
Ammonia	5	5	5	5	5	5	5	5	5	4	5	5	5
Nonion	5	5	5	5	5	5	5	5	4	3	5	5	5
Elphidium	5	5	5	5	5	3	3	2	2	2	5	5	5
Miliolina	5	5	3	4	5	1	1	2			5	5	5
Verneuilina	1	1			1						2	4	2
Discorbis	1	1	1		1						1	4	1
Miliammina	3	2	1	3	2	1					3	1	3
Haplophragmium	1	1			1	1					2	2	3
Bolivina	1	1	1	1	1						1	2	2
Ammobaculites	1	1			1	1					1	2	2
Anomalina	1	1										2	
Buliminidae												2	
Rosalina	1	1	1		1	1					1		2
Spirillina		1											2
Hyperammina	1	1		1	1						1		1
Ammodiscus	1	1		1	1							1	1
Trochammina	1	1			1						1		
Glomospira	1	1			1								
Sonst. Rotal.	1	1									1		1
Reophax	1	1									1		
Cibicides		1									1		
Textularia		1											1
Valvulineria		1											
Nonionella													1
Jadarnmina			1										
Sonst. Text.													
Nodosaria													
Lagena													
Globigerina													

Abbildung 207. Stetigkeit lebender Gattungen - nach Zeilen sortiert

Geht man von der zeilenweise sortierten Tabelle aus weiter und versucht, unter Beibehaltung der Ordnung der Zeilen die Spalten der Tabelle zu ordnen, ist ein mögliches Ergebnis die folgende Abbildung 208 auf Seite 374:

Gebiet	10	9	6	7	8	3	4	5	2	1	11	13	12
Probenzahl	9	6	66	13	14	30	10	61	199	65	19	48	8
Ammonia	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Nonion	3	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Elphidium	2	2	3	3	2	5	5	5	5	5	5	5	5
Miliolina			1	1	2	3	4	5	5	5	5	5	5
Verneuilina								1	1	1	2	2	4
Discorbis						1		1	1	1	1	1	4
Miliammina			1			1	3	2	2	3	3	3	1
Haplophragmium			1					1	1	1	2	3	2
Bolivina						1	1	1	1	1	1	2	2
Ammobaculites			1					1	1	1	1	2	2
Anomalina									1	1			2
Buliminidae													2
Rosalina			1			1		1	1	1	1	2	
Spirillina									1			2	
Hyperammina							1	1	1	1	1	1	
Ammodiscus							1	1	1	1		1	1
Trochammina								1	1	1	1		
Glomospira								1	1	1			
Sonst. Rotal.									1	1	1	1	
Reophax									1	1	1		
Cibicides									1		1		
Textularia									1			1	
Valvulineria									1				
Nonionella												1	
Jadammina						1							
Sonst. Text.													
Nodosaria													
Lagena													
Globigenna													

Abbildung 208. Stetigkeit lebender Gattungen - vollständig sortiert

Die in Abbildung 208 gewählte Reihenfolge der Gebiete kann man sich auch anders vorstellen: Zum Beispiel ist eine Umkehrung der Gruppe 7-6-8 zu 8-7-6 als neuer Reihenfolge vertretbar. Bei komplizierterer gestalteten Tabellen ist mit einem erheblichen Ermessensspielraum zu rechnen, der zwar dem Bearbeiter der Tabelle einen großen Freiraum läßt, aber die Eindeutigkeit des Verfahrens und damit die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse ausschließt.

Gebiet	10	9	6	7	8	3	4	5	2	1	11	13	12
Probenzahl	9	6	66	13	14	30	10	61	199	65	19	48	8
Ammonia	$\frac{1}{4}$	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Nonion	13	4	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Elphidium	2	2	3	3	2	5	5	5	5	5	5	5	5
Miliolina			1	1	2	3	4	5	5	5	5	5	5
Verneuilina						1		1	1	1	2	2	4
Discorbis								1	1	1	1	1	4
Miliammina			1			1	3	2	2	3	3	3	1
Haplophragmium			1			1		1	1	1	2	3	2
Bolivina						1	1	1	1	1	1	2	2
Ammobaculites			1					1	1	1	1	2	2
Anomalina									1	1			2
Buliminidae													2
Rosalina			1			1		1	1	1	1	2	
Spirillina								1				2	
Hyperammina							1	1	1	1	1	1	
Ammodiscus							1	1	1	1		1	1
Trochammina								1	1	1	1		
Glomospira								1	1	1			
Sonst. Rotal.									1	1	1	1	
Reophax									1	1	1		
Cibicides									1		1		
Textularia									1			1	
Valvulineria									1				
Nonionella												1	
Jadammina						1							
Sonst. Text.													
Nodosaria													
Lagena													
Globigerina													

Abbildung 209. Assoziationen nach der Stetigkeit lebender Gattungen

Ein Versuch, in der geordneten Tabelle Gebietsgruppen und zugehörige charakteristische Foraminiferengruppen auszuscheiden, ist in Abbildung 209 dargestellt. Die für die Gesamtheit der Gebiete typische Assoziation be-

steht aus *Ammonia* und *Nonion*. Mit Ausnahme der beiden Etanggebiete 9 und 10 treten diese beiden Gattungen im Untersuchungsgebiet stets auf (Stetigkeitsgrad 5). Die für alle Nichtetanggebiete typische Assoziation ist die bis auf Ausnahmen in den Gebieten 3 und 4 stets vorhandene Gruppe bestehend aus *Elphidium* und *Niliolina*. Die typischen, wenn auch nicht stets anzutreffenden Gattungen für die Tiefwasserproben (Gebiet 12) sind *Verneuilina* und *Discorbis* mit dem Stetigkeitsgrad 4 und die Buliminiden mit dem Stetigkeitsgrad 2. Typisch für den Golfrand (Gebiete 4, 5, 2, 1, 11 und 13) ist *Miliammina*.

Die Darstellung der Stetigkeit der zur Unterscheidung der Gebietsgruppen benutzten Gattungen - im folgenden kurz "Differentialgruppen" genannt - in Form von Häufigkeitsverteilungen liefert die Diagramme in Abbildung 210 bis Abbildung 212 auf Seite 377. In diesen Abbildungen steht ein Punkt (•) für angefangene zehn Prozent der betrachteten Proben; sechs Kreise bedeuten also, daß es sich um eine Stetigkeit größer 50 und kleiner/gleich 60 Prozent handelt.

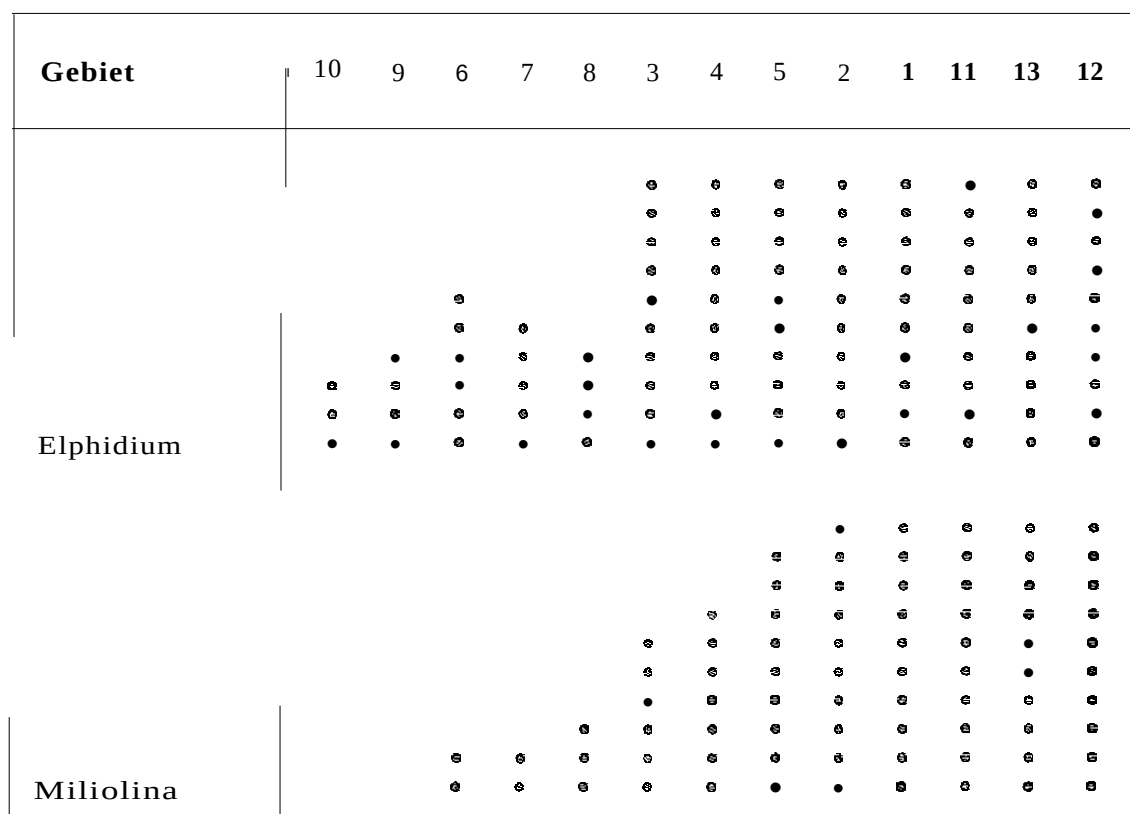


Abbildung 210. Stetigkeit für lebende Elphidien und Miliolinen

Während sich bei *Elphidium* eine scharfe Grenze zwischen den Etangs (Gebiete 10, 9, 6, 7 und 8) und den übrigen Gebieten zeigt, deutet die Verteilung der Miliolinen einen weniger abrupten Übergang an (Abbildung 210).

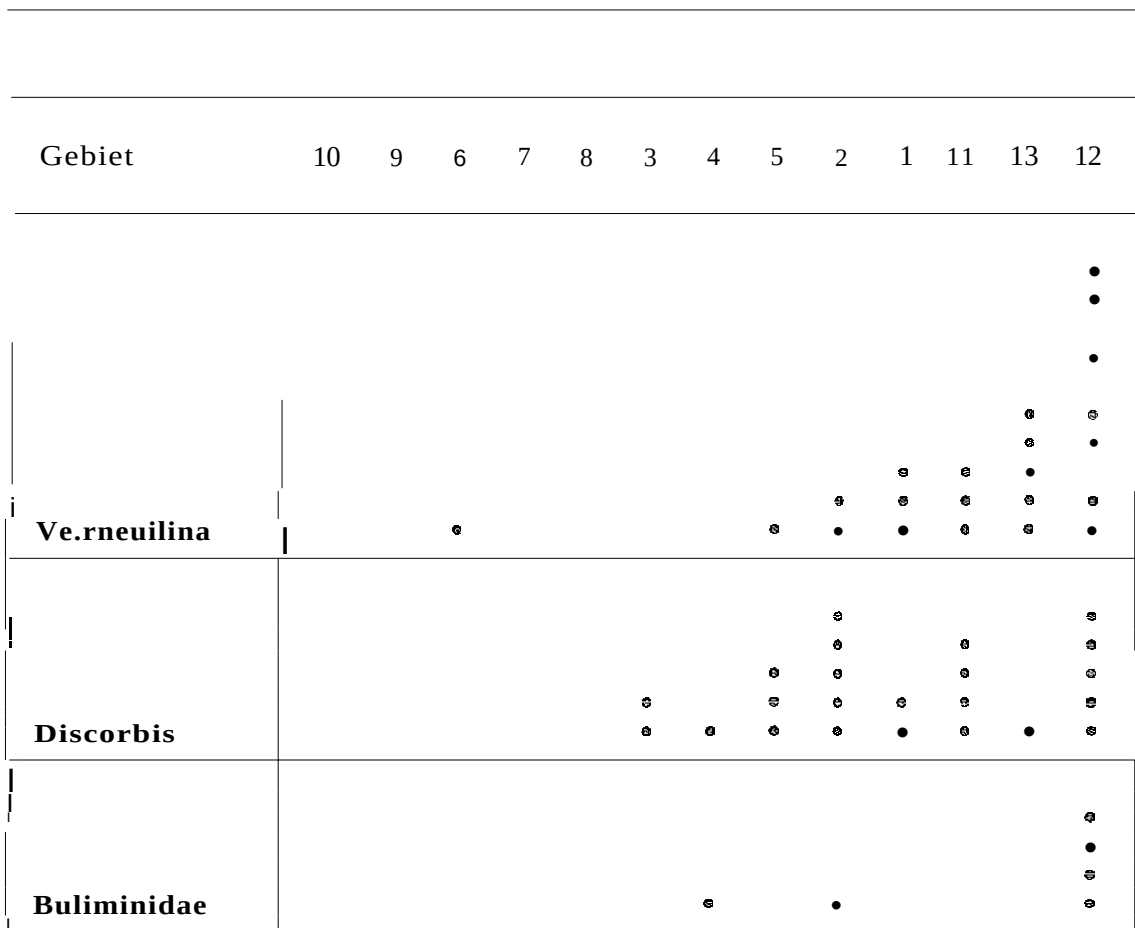


Abbildung 215. Stetigkeit toter "Tiefwasserformen"

Eine Betrachtung der Verteilungen der anhand der Lebendpopulationen als **Indikatorformen identifizierten Foraminiferengruppen für die Totpopulationen legt nahe** daß eine Übertragung der Ergebnisse der Analyse von Lebendpopulationen auf Totpopulationen oder eine Vermischung des Untersuchungsmaterials¹¹⁷ vermieden werden sollte. Eine detaillierte Untersuchung der Stetigkeiten der toten Foraminiferenpopulationen kann die Unterschiede aufzeigen.

¹¹⁷ An dieser Stelle sei an die negative Beurteilung HILTERMANNs (1982, Seite 161) bzgl. der Unterscheidung von Lebend- und Totpopulationen erinnert (siehe Fußnote 115).

Erster Schritt ist wie bei der Analyse der Lebendpopulationen die Erstellung einer Tabelle mit den Stetigkeitsgraden 1 bis 5 nach BRAUN-BLANQUET für die Totpopulationen (Abbildung 216).

Gebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Probenzahl	65	199	30	10	61	66	13	14	6	9	19	8	48
Hyperammina	1	1	2	3	2	1					1		1
Ammodiscus	2	3	1	2	2	1					3	1	2
Glomospira	1	1			1						1		
Reophax	1	1	1		1	1					2		1
Miliammina	5	4	4	4	4	3	3	4	4	4	5	4	5
Ammobaculites	2	2	1	1	1	1					2	5	2
Haplophragmium	2	4	1	2	2	1					3	4	4
Textularia		1										2	1
Trochammina	2	4	2	1	2	2	1	2	3		4		1
Jadammina	1	1	1	1	1	1	1	1	4		1		1
Verneuilina	2	1			1	1					2	5	3
Sonst. Text.	1								2				
Miliolina	5	5	4	5	5	3	2	2		1	5	5	5
Nodosaria					1							1	
Lagena												2	
Bolivina	1	1		1	1	1					1	2	1
Buliminidae		1		1								2	
Discorbis	1	3	1	1	2						2	3	1
Rosalina	1	1	1	1	1								2
Valvulineria	1	1			1							1	
Spirillina		1											1
Ammonia	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Elphidium	5	5	5	5	5	5	4	5	5	4	5	5	5
Globigerina	3	4	4	3	2	2	1	1	1		2	1	2
Cibicides	1	1	1			1							1
Nonion	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Nonionella												2	
Anomalina													
Sonst. Rotal.	1	1	1	1	1	1					1	2	1

Abbildung 216. Stetigkeit der toten Gattungen - unsortiert

Ein mögliches Ergebnis einer zeilenweisen Sortierung der unsortierten Tabelle in Abbildung 216 auf Seite 381 zeigt die folgende Abbildung 217:

Gebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Probenzahl	65	199	30	10	61	66	13	14	6	9	19	8	48
Ammonia	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Nonion	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Elphidium	5	5	5	5	5	5	4	5	5	4	5	5	5
Miliammina	5	4	4	4	4	3	3	4	4	4	5	4	5
Miliolina	5	5	4	5	5	3	2	2		1	5	5	5
Haplophragmium	2	4	1	2	2	1					3	4	4
Verneuilina	2	1			1	1					2	5	3
Ammobaculites	2	2	1	1	1	1					2	5	2
Trochammina	2	4	2	1	2	2	1	2	3		4		1
Jadammina	1	1	1	1	1	1	1	1	4		1		1
Globigerina	3	4	4	3	2	2	1	1	1		2	1	2
Ammodiscus	2	3	1	2	2	1					3	1	2
Discorbis	1	3	1	1	2						2	3	1
Hyperammina	1	1	2	3	2	1					1		1
Reophax	1	1	1		1	1					2		1
Rosalina	1	1	1	1	1								2
Sonst. Text.	1								2				
Textularia		1										2	1
Bolivina	1	1		1	1	1					1	2	1
Sonst. Rotal.	1	1	1	1	1	1					1	2	1
Buliminidae		1		1								2	
Lagena												2	
Nonionella												2	
Glomospira	1	1			1						1		
Nodosaria					1							1	
Valvulineria	1	1			1							1	
Spirillina		1											1
Cibicides	1	1	1			1							1
Anomalina													

Abbildung 217. Stetigkeit der toten Gattungen - nach Zeilen sortiert

Eine Möglichkeit für eine vollständig - zeilen- und spaltenweise - sortierte Tabelle der Stetigkeiten der toten Gattungen enthält Abbildung 218:

Gebiet	10	7	9	8	6	3	4	5	2	1	11	13	12
Probenzahl	9	13	6	14	66	30	10	61	199	65	19	48	8
Ammonia	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Nonion	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5	5
Elphidium	4	4	5	5	5	5	4	5	5	4	5	5	5
Miliammina	4	3	4	4	3	4	4	4	4	5	5	5	4
Miliolina	1	2		2	3	4	5	5	5	5	5	5	5
Haplophragmium					1	1	2	2	4	2	3	4	4
Verneuilina					1			1	1	2	2	3	5
Ammobaculites					1	1	1	1	2	2	2	2	5
Trochammina		1	3	2	2	2	1	2	4	2	4	1	
ladamina		1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Globigerina		1	1	1	2	4	3	2	4	3	2	2	1
Ammodiscus					1	1	2	2	3	2	3	2	1
Discorbis						1	1	2	3	1	2	1	3
Hyperammina					1	2	3	2	1	1	1	1	
Reophax					1	1		1	1	1	2	1	
Rosalina						1	1	1	1	1		2	
Sonst. Text.			2							1			
Textularia									1			1	2
Bolivina					1		1	1	1	1	1	1	2
Sonst. Rotal.					1	1	1	1	1	1	1	1	2
Buliminidae							1		1				2
Lagena													2
Nonionella													2
Glomospira								1	1	1	1		
Nodosaria								1					1
Valvulineria								1	1	1			1
Spirillina									1			1	
Cibicides					1	1			1	1		1	
Anomalina													

Abbildung 218. Stetigkeit der toten Gattungen - vollständig sortiert

Der nächste Schritt ist die Erstellung einer Assoziationstabelle. Ein Beispiel für eine Assoziationstabelle anhand der Stetigkeit der toten Gattungen bildet die Tabelle in Abbildung 219:

Gebiet	10	7	9	8	6	3	4	5	2	1	11	13	12
Probenzahl	9	13	6	14	66	30	10	61	199	65	19	48	8
Ammonia	5	5	5	5	51	5	5	5	5	5	5	5	5
Nonion	5	5	5	5	51	5	5	5	5	5	5	51	5
Elphidium	4	4	5	5	51	5	4	5	5	4	5	51	5
Miliammina	4	3	4	4	31	4	4	4	4	5	5	51	4
Miliolina	1	2		2	3	14	5	5	5	5	5	51	5
Haplophragmium					1	11	2	2	4	2	3	41	4
Verneuilina					1			1	1	2	2	3	5
Ammobaculites					1	1	1	1	2	2	2	2	5
Trochammina		1	3	2	2	2	1	2	4	2	4	1	
Jadammina		1	4	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
Globigerina		1	1	1	2	4	3	2	4	3	2	2	1
Ammodiscus					1	1	2	2	3	2	3	2	1
Discorbis						1	1	2	3	1	2	1	3
Hyperammina					1	2	3	2	1	1	1	1	
Reophax					1	1		1	1	1	2	1	
Rosalina						1	1	1	1	1		2	
Sonst. Text.			2							1			
Textularia									1			1	2
Bolivina					1		1	1	1	1	1	1	2
Sonst. Rotal.					1	1	1	1	1	1	1	1	2
Buliminidae							1		1				2
Lagena													2
Nonionella													2
Glomospira								1	1	1	1		
Nodosaria								1					1
Valvulineria								1	1	1			1
Spirillina									1			1	
Cibicides					1	1			1	1		1	
Anomalina													

Abbildung 219. Assoziationstabelle der toten Gattungen

4.2.4 STETIGKEITSUNTERSUCHUNGEN UND CLUSTERANALYSE

Wie die Assoziationstabellen in den letzten Abschnitten zeigen, ist die Sortierung der Zeilen und Spalten der Assoziationstabellen nicht nur aufwendig, sondern wegen des oft subjektiven Charakters der Sortierreihenfolge - sowohl bei den Gebieten als auch bei den Gattungen - mit dem Makel fehlender Reproduzierbarkeit behaftet. Die folgenden Abschnitte sollen **Möglichkeiten aufzeigen, die Arbeit zu vereinfachen und die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten.**

Liegen mehr als zwei Gruppen von Proben (zum Beispiel 13 Untersuchungsgebiete anstelle von zwei unterschiedenen Environments wie Golf und Etang) vor, läßt sich der BRAUN-BLANQUET-Methode folgend für jede Probengruppe eine den im vorangegangenen Abschnitt beschriebenen Verteilungen für die Häufigkeit des Auftretens der einzelnen unterschiedenen Foraminiferengruppen entsprechende Verteilung ermitteln, und alle Verteilungen können nebeneinander dargestellt werden. Neben der zu erwartenden Schwierigkeit, Environments durch sinnvolle Gruppierung und Zusammenfassung der Verteilungen als solche zu unterscheiden, tritt das Problem der Subjektivität bei der Ermittlung der Gruppen von Verteilungen, die als **Klassen von Probengruppen zusammengefaßt werden sollen.** Um die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse eines solchen Klassenbildungsvorgangs zu garantieren, erscheint die Entscheidung für ein formalisiertes, quantitatives Verfahren geboten.

4.2.4.1 Gebietsclusterung anhand der Lebendstetigkeiten

Nimmt man als Probengruppen die zu Beginn des Kapitels beschriebenen Probenentnahmegebiete (1 bis 13), so bietet sich zur Zusammenfassung von Entnahmegebieten zu Klassen aufgrund der Verteilung der Stetigkeit der **einzelnen Foraminiferengruppen die Anwendung eines hierarchischen Clusteranalyseverfahren an.**

Bei den in der Literatur üblichen Clusteranalysen versucht man, umfangreiches Datenmaterial durch statistische Verfahren in voneinander unterscheidbare Teilgruppen aufzuspalten. Auf diese Art wird das Datenmaterial klassifiziert und strukturiert. Bei den vorliegenden Untersuchungen für den bearbeiteten Rhonedeltabereich steht zum Beispiel für die **wesentlichen zu unterscheidenden Environments die Art der "Clusterung" schon fest: Unterschieden werden "Golfrand" (Gebiete 1, 2, 4, 5, 11 und 13), "Etangs" (Gebiete 6, 7, 8, 9 und 10) und Tiefwasserproben aus dem Golf de Fos (Gebiet 12).** Die Etangs sind kleine flache zeitweise durch Salzwasser beeinflusste Seen, die großen Schwankungen des Salzgehalts unterliegen; die "Golfrand"-Proben sind Proben aus dem sehr flachen Randbereich des Golf de Fos und die Tiefwasserproben sind im Golf de Fos in Wassertiefen von mehr als einem Meter entnommen worden. Die Klassifizierung der Environments steht also fest. Welchen Sinn hat in diesem Fall eine Clusteranalyse?

Eine Clusteranalyse mit Hilfe der Informationen über die Stetigkeit der **einzelnen Foraminiferengruppen in den Probenentnahmegebieten - es werden insgesamt 13 Probenentnahmegebiete unterschieden - sollte in der Lage sein, die Probenentnahmegebiete entsprechend den feststehenden Environments in Gruppen aufzuteilen.**

In den folgenden Abschnitten wird also anhand des vorliegenden Datenmaterials die Brauchbarkeit der verschiedenen Clusteranalyseverfahren für palökologische Untersuchungen überprüft. Entsprechende Clusteranalysen

können sowohl auf der Basis der Informationen aus den Lebendpopulationen als auch mit Hilfe der Totpopulationsdaten durchgeführt werden. Die folgenden Abschnitte sollen einige Aspekte zur Clusteranalyse der Probenentnahmegebiete mit Hilfe der Stetigkeiten der lebenden Populationen aufzeigen.

• Clusteranalyse der Gebiete ohne Wichtung

Bezeichnet man die Anzahl der Proben aus Gebiet gl ($gl \in G^{\otimes} = \{1, \dots, m\}$), die lebende Individuen der Foraminiferengattung il ($il \in I^{\otimes} = \{1, \dots, n\}$) enthalten, mit $NPRPL^{\otimes}(gl, il)$ und die Anzahl aller Proben aus Gebiet gl mit $NPR^{\otimes}(gl)$, so ist der Anteil der Proben mit Gattung i an der Summe der Proben aus Gebiet gl - die Stetigkeit -

$$NPRPLNPR^{\otimes\otimes}(gl, il) = \frac{NPRPL^{\otimes}(gl, il)}{NPR^{\otimes}(gl)} \quad (4.2.1)$$

Im untersuchten Teil des Rhonedeltas werden 13 Gebiete ($G^{\otimes} = \{1, \dots, 13\}$) und 29 Foraminiferengruppen ($I^{\otimes} = \{1, \dots, 29\}$) unterschieden. Will man einzelne Gebiete miteinander vergleichen, bietet sich wie bei der BRAUN-BLANQUET-Methode der Vergleich der Werte $NPRPLNPR^{\otimes\otimes}(gl, il)$ an. Existiert nur eine Gattung, reicht für die Bestimmung der Ähnlichkeit von zwei Gebieten die Angabe von $NPRPLNPR^{\otimes\otimes}(gl, 1)$ aus. Eine Rangfolge der Ähnlichkeiten zwischen allen möglichen Paaren von Gebieten läßt sich in diesem Fall sehr einfach angeben, indem man die Gebiete nach steigendem $NPRPLNPR^{\otimes\otimes}(g, 1)$ geordnet nebeneinander stellt. Liegen zwei oder mehr verschiedene Gattungen vor, ist eine derart einfache Gruppierung nicht mehr möglich. Ein Maß für den Abstand zwischen zwei Gebieten muß gefunden werden. Das einfachste Maß für den Unterschied zweier Gebiete stellt der euklidische Abstand zwischen den im n -dimensionalen (Gattungsstetigkeits-) Raum dargestellten Gebieten dar:

$$EA^{\otimes\otimes}(NPRPLNPR^{\otimes\otimes}, I^{\otimes}, gl, g2) = \sqrt{\sum_{i=1}^n [NPRPLNPR^{\otimes\otimes}(gl, i) - NPRPLNPR^{\otimes\otimes}(g2, i)]^2} \quad (4.2.2)$$

Der kleinste mögliche Wert für $EA^{\otimes\otimes}(NPRPLNPR^{\otimes\otimes}, I^{\otimes}, gl, g2)$ liegt bei null. Dieser Fall tritt ein, wenn die Stetigkeit aller vorkommenden Gattungen in beiden Gebieten gleich ist.

Der größte mögliche Wert ist gleich der Wurzel aus der Anzahl der vorkommenden Gattungen. Dieser Fall tritt zum Beispiel dann ein, wenn in

einem Gebiet keine der unterschiedenen Gattungen vorkommt und in einem anderen alle Gattungen in allen Proben vorhanden sind.

Die Größe von $EA_{II}(NPRPLNPR_{II}, I_{II}, g_1, g_2)$ hängt also von der Anzahl der betrachteten Teilpopulationen ab; bezieht man in der vorliegenden Arbeit **alle 29 unterschiedenen Foraminiferengruppen in die Untersuchung ein**, liegt der mögliche maximale Abstand bei 5.385 oder 538.5 Prozent, betrachtet man nur die Rotaliinen, liegt der größte mögliche Abstand zwischen zwei Gebieten bei **346.4 Prozent**.

Um die Vergleichbarkeit von Untersuchungen, die unterschiedlich viele Populationen betrachten, zu erreichen, werden die Abstände in Abhängigkeit von der Anzahl der unterschiedenen Populationen normiert:

$$NEA_{II}(NPRPLNPR_{II}, I_{II}, g_1, g_2) = \frac{EA_{II}(NPRPLNPR_{II}, I_{II}, g_1, g_2)}{\frac{1}{2} \cdot n} \quad (4.2.3)$$

Die gewählte Art der Normierung garantiert, daß

$$0 \leq NEA_{II}(NPRPLNPR_{II}, I_{II}, g_1, g_2) \leq 1.0 \quad (4.2.4)$$

für alle Paare von Gebieten g_1 und g_2 .

Beim gewählten hierarchischen Clusteralgorithmus wird nun das Paar von Gebieten g_1 und g_2 ausgewählt, bei dem der normierte euklidische Abstand (im folgenden Text kurz "IIAbstand" genannt) am kleinsten ist. Dieses Paar bildet das erste Cluster.

Die zum Cluster gehörenden Gebiete werden zu einem neuen künstlichen Gebiet g_3 zusammengefaßt mit

$$NPRPLNPR_{II}(g_3, i_{II}) = \frac{NPRPLNPR_{II}(g_1, i_{II}) + NPRPLNPR_{II}(g_2, i_{II})}{2} \quad (4.2.5)$$

für alle $i_{II} \in I_{II}$.

Die Gebietsnummern g_1 und g_2 werden im weiteren Verlauf des Algorithmus nicht mehr berücksichtigt. Für die verbleibenden Gebiete werden nun die Abstände ermittelt, das Paar von Gebieten mit dem kleinsten Abstand bildet

das nächste Cluster usw. bis zuletzt nur noch ein alle Teilgebiete umfassendes künstliches Gebiet übrigbleibt.

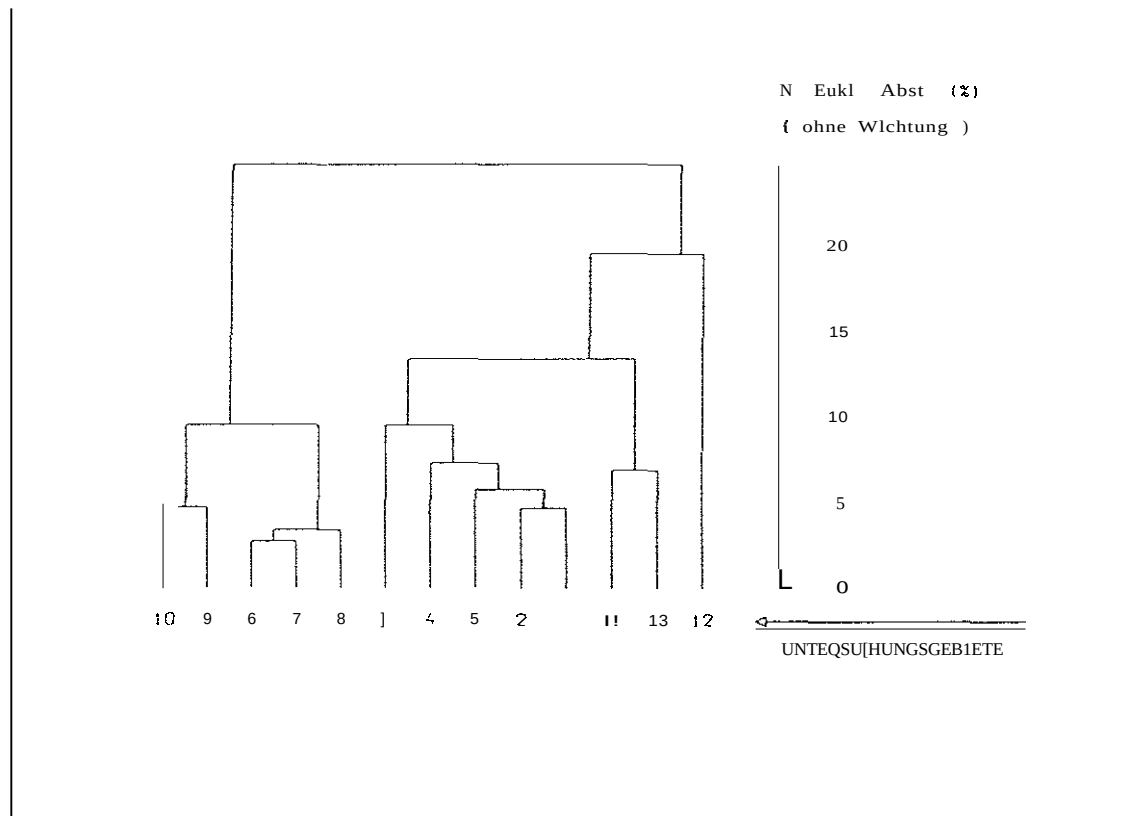


Abbildung 220. Gebietsdendrogramm für Lebendstetigkeiten

Die im Verlauf des Algorithmus ermittelten Cluster und die Abstände zwischen den in ihnen verbundenen Gebieten lassen sich in Form eines Dendrogramms darstellen¹¹⁸.

¹¹⁸ Beispiele für Dendrogramme und Literaturangaben zur Programmierung der erforderlichen Zeichenprogramme finden sich zum Beispiel bei HARTIGAN (1975) und SPÄTH (1975). Die in dieser Arbeit gewählte Darstellungsweise weicht insofern von anderen beschriebenen Verfahren ab, als bei einem neuen Cluster die senkrechten Verbindungslinien nicht in der Mitte der waagerechten Verbindungslinien der beiden verbundenen Cluster ansetzen, sondern daß die Position der neuen senkrechten Linien eine optische Trennung der in den verbundenen Clustern vereinigten älteren Cluster erlaubt. Unter Beibehaltung der berechneten Clusterhierarchie werden die zu neuen, übergeordneten Clustern zusammengefaßten älteren Cluster so rotiert, daß eine bestmögliche Sortierung nach der Ähnlichkeit der Gebiete garantiert wird. Faßt Cluster 11 zum Beispiel die Cluster k und l zusammen, die wiederum aus den Clustern k1 und k2 bzw. 11 und 12 bestehen, so lautet die Reihen-

Will man innerhalb des Diagramms die Abstände zwischen den einzelnen Clustern deutlicher sichtbar machen, bietet sich die Wahl unterschiedlicher, den Abständen zwischen den Clustern entsprechender horizontaler Zwischenräume an. Das so gebildete Dendrogramm wird "Dendrograph"118 genannt.

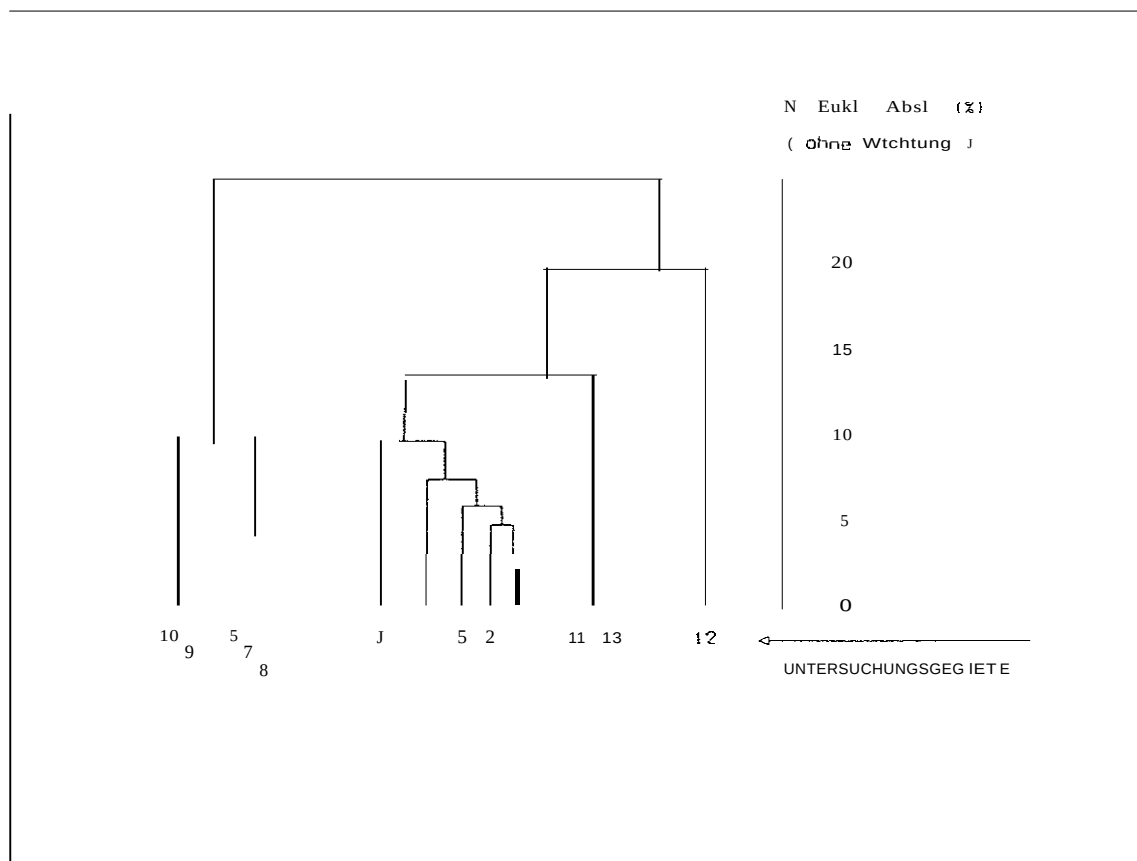


Abbildung 221. Gebietsdendrogramm für Lebendstetigkeiten (I)

Wie der Dendrogramm der Clusteranalyse für die Teilgebiete mit Hilfe der Stetigkeit lebender Individuen der 29 Foraminiferengruppen (siehe

folge im Dendrogramm (von links nach rechts): k2, kl, 12, 11 , wenn der Abstand zwischen kl und 12 kleiner ist als die anderen möglichen Abstände (zwischen kl und 11, zwischen k2 und 12, zwischen k2 und 11).

¹¹⁸ Die Bezeichnung I1Dendrogramm wurde von McCAMMON (1968) eingeführt. Es muß jedoch an dieser Stelle daraufhingewiesen werden, daß McCAMMON im Gegensatz zur bestmöglichen Ordnung (siehe Fußnote 118) innerhalb der Cluster eine pyramidenartige Form der Diagramme anstrebt: "At the final stage of clustering, we will be left with a single group, G1, which will have the variables arranged in such a way that the resulting dendrogram or dendrograph will exhibit, to as large degree as possible, a pyramid shape." (Seite 1665).

Abbildung 221) zeigt, werden die Etanggebiete und die übrigen Probenentnahmegebiete als zwei Gruppen zusammengehörender Gebiete unterschieden. Im linken die fünf Etangs zusammenfassenden Cluster lassen sich zwei Untergruppen erkennen: links außen die Gruppe mit Gebiet 10 und Gebiet 9 und rechts daneben die übrigen Etangs (Gebiete 6, 7 und 8). Der normierte euklidische Abstand zwischen den beiden Etangunterclustern liegt mit etwa 10 % deutlich unter dem Abstand des Clusters der Etangs von den übrigen Entnahmegebieten (etwa 25 %). Die Gruppe der übrigen Entnahmegebiete unterscheidet (normierter euklidischer Abstand etwa 20 Prozent) die Golfstrandgebiete vom Gebiet der Tiefwasserproben (Gebiet 12). Im Cluster der Golfstrandgebiete läßt sich eine Unterteilung in zwei weitere Untergruppen (3, 4, 5, 2, 1 als linke Gruppe und 11 und 13 als rechte Gruppe) durchführen.

Bei genauerer Betrachtung des Dendrogramms fällt auf, daß das Probenentnahmegebiet 3 vom Clusteralgorithmus zu den Golfproben gestellt wird. Gebiet 3 war bei der Zuordnung der Gebiete zu Environments (siehe liprobenentnahme und Zusammenfassung von Probengruppen" auf Seite 199) absichtlich weder den Etangs noch dem Golf zugeordnet worden, weil dieses Gebiet in jüngster Zeit durch den Bau eines Damms vom Golf abgetrennt wurde und damit von einem dem Golf zuzuordnenden Gebiet zu einem etangähnlichen Gebiet künstlich umgestaltet wurde.

Zur Erstellung des in Abbildung 221 auf Seite 389 dargestellten Dendrographen wurde als Abstandsmaß der normierte euklidische Abstand gewählt. Ein anderes mögliches Abstandsmaß ist der Korrelationskoeffizient zweier Entnahmegebiete.

Bezeichnet man mit

$$M_{\text{gl}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{gl}}, I_{\text{gl}}, g1) = \frac{\sum_{i=1}^n \text{NPRPLNPR}_{\text{gl}}(g1, i)}{n} \quad (4.2.6)$$

den Mittelwert der Stetigkeit der lebenden Foraminiferengattungen in Gebiet $g1$ und mit

$$M_{\text{g2}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{g2}}, I_{\text{g2}}, g2) = \frac{\sum_{i=1}^n \text{NPRPLNPR}_{\text{g2}}(g2, i)}{n} \quad (2.4.7)$$

den Mittelwert der Stetigkeit der lebenden Foraminiferengattungen in Gebiet $g2$, beträgt die Varianz für die Stetigkeit der lebenden Foraminiferengattungen in Gebiet $g1$

$$V_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, \text{I}_{\text{R}}, g_1)$$

$$= \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}(g_1, i) - M_{\text{R}}(\text{NPRPLNR}_{\text{R}}, \text{I}_{\text{R}}, g_1))^2}{n-1}} \quad (4.2.8)$$

und in Gebiet g_2

$$V_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, g_2)$$

$$= \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}(g_2, i) - M_{\text{R}}(\text{NPRPLNR}_{\text{R}}, \text{I}_{\text{R}}, g_2))^2}{n-1}} \quad (4.2.9)$$

und die Kovarianz der Stetigkeit der lebenden Foraminiferengattungen von Gebiet g_1 und Gebiet g_2

$$KV_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, \text{I}_{\text{R}}, g_1, g_2)$$

$$= \frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n [(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}(g_1, i) - M_{\text{R}}(\text{NPRPLNR}_{\text{R}}, \text{I}_{\text{R}}, g_1)) \cdot (\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}(g_2, i) - M_{\text{R}}(\text{NPRPLNR}_{\text{R}}, \text{I}_{\text{R}}, g_2))] \quad (4.2.10)$$

so berechnet sich der Korrelationskoeffizient für die Stetigkeit der lebenden Foraminiferengattungen zwischen Gebiet g_1 und Gebiet g_2 nach der folgenden Formel:

$$\begin{aligned}
& KK_{\text{R}}(NPRPLNPR_{\text{R}}, I_{\text{R}}, gl, g2) \\
&= \frac{KV_{\text{R}}(NPRPLNPR_{\text{R}}, I_{\text{R}}, gl, g2)}{V_{\text{R}}(NPRPLNPR_{\text{R}}, I_{\text{R}}, gl) \cdot V_{\text{R}}(NPRPLNPR_{\text{R}}, I_{\text{R}}, g2)}
\end{aligned}
\quad (4.2.11)$$

Ist die Anzahl der unterschiedenen lebenden Foraminiferengattungen klein, ist eine Korrektur des nach Formel (4.2.11) berechneten Korrelationskoeffizienten sinnvoll:

$$\begin{aligned}
& KKK_{\text{R}}(NPRPLNPR_{\text{R}}, I_{\text{R}}, gl, g2) \\
&= KK_{\text{R}}(NPRPLNPR_{\text{R}}, I_{\text{R}}, gl, g2) \\
&\quad \cdot \left[1 + \frac{1 - KK_{\text{R}}(NPRPLNPR_{\text{R}}, I_{\text{R}}, gl, g2)^2}{2 \cdot (n - 3)} \right]
\end{aligned}
\quad (4.2.12)$$

Um ein dem normierten euklidischen Abstand vergleichbares Abstandsmaß zu erhalten (der Korrelationskoeffizient liegt bei gleichen Stetigkeiten **aller Foraminiferengattungen in zwei Gebieten bei plus eins und erreicht** bei größtmöglicher Unähnlichkeit einen Wert von minus eins), soll folgende Normierung erfolgen:

$$\begin{aligned}
& NKKK_{\text{R}}(NPRPLNPR_{\text{R}}, I_{\text{R}}, gl, g2) \\
&= (1 - KKK_{\text{R}}(NPRPLNPR_{\text{R}}, I_{\text{R}}, gl, g2)) \cdot 0.5
\end{aligned}
\quad (4.2.13)$$

Der normierte korrigierte Korrelationskoeffizient liegt damit zwischen null und eins (oder 100 Prozent).

Eine Betrachtung des Dendrographen auf der Basis der mit normierten Korrelationskoeffizienten durchgeführten Clusteranalyse (Abbildung 222) zeigt wiederum die Etangs in einem Cluster zusammengefaßt. Die Golfstrandproben bilden eine zweite Gruppe. Beide Gruppen zusammen bilden jedoch diesmal eine Gruppe von der sich das Entnahmegebiet für die Tiefwasserproben deutlich unterscheidet.

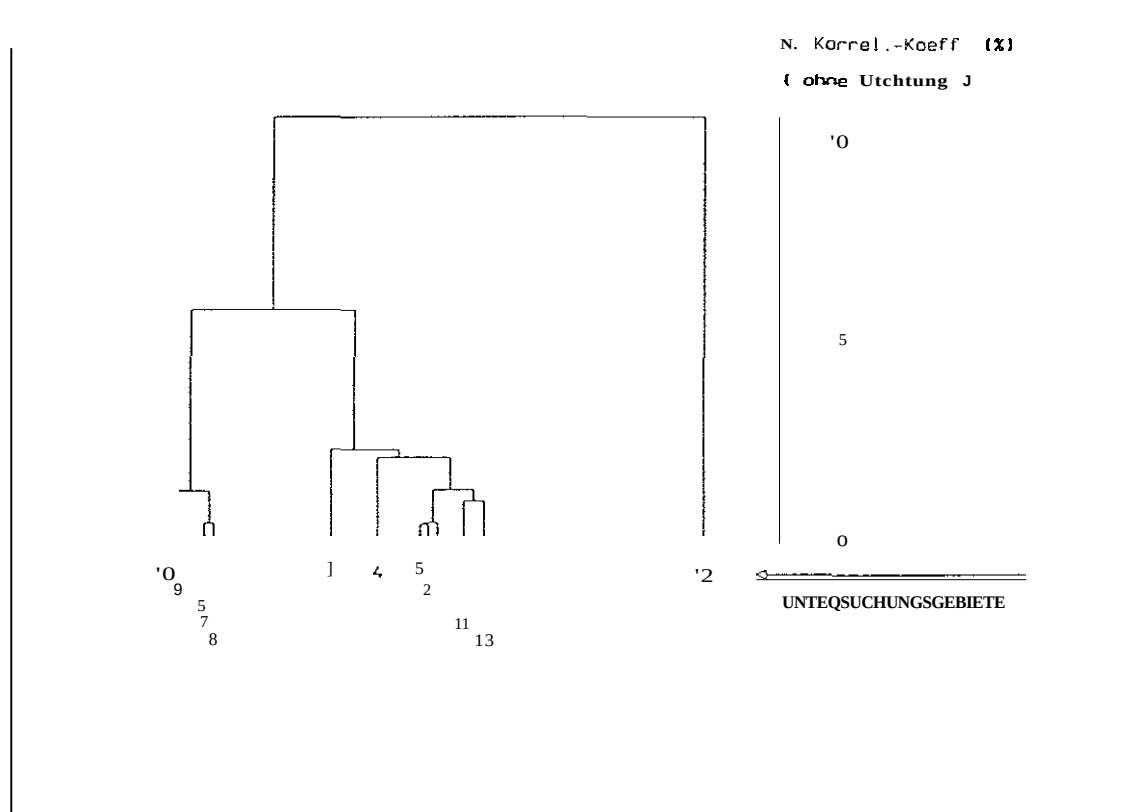


Abbildung 222. Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (11)

Die Reihenfolge der Gebiete (von links nach rechts: 10,9,6, 7, 8, 3, 4, 5, 2, 1, 11, 13, 12) ist bei Benutzung von euklidischem Abstand und Korrelationskoeffizient als Abstandsmaß gleich. Diese Reihenfolge im Dendrographen spiegelt annähernd die Reihenfolge beim Übergang von den stark ausgesüßten Etangs zum vollmarinen Bereich wieder.

• **Clusteranalyse der Gebiete mit einfacher Wichtung**

Beim bisherigen Vorgehen erhielten die beiden zu einem neuen künstlichen Gebiet vereinigten Gebiete gleiche Gewichte, unabhängig davon, ob in einem von ihnen bereits mehrere Gebiete vereinigt waren und im anderen ein ursprüngliches - das heißt ein einziges - vorliegt. Eine Möglichkeit, die **unterschiedliche Bedeutung der in einem Cluster vereinigten Gebiete zu berücksichtigen**, besteht in der unterschiedlichen Wichtung der alten Gebiete bei der Berechnung der Variablenwerte für das neuzubildende künstliche Gebiet.

Setzt man die Gewichte der ursprünglichen Gebiete gleich eins

$$WCL^{@@}(g) = 1 \quad (4.2.14)$$

für alle $g \in G^@$, so gilt im Verlauf des Clusteralgorithmus anstelle von Formel (4.2.5) **für die Berechnung der Stetigkeiten des neuen künstlichen Gebiets g_3 aus den zusammengefaßten Gebieten g_1 und g_2**

$$\begin{aligned} & NPRPLNPR^{@@}(g_3, il) \\ &= \frac{NPRPLNPR^{@@}(il, g_1) \cdot WCL^{@@}(g_1)}{WCL^{@@}(g_1) + WCL^{@@}(g_2)} \\ &+ \frac{NPRPLNPR^{@@}(il, g_2) \cdot WCL^{@@}(g_2)}{WCL^{@@}(g_1) + WCL^{@@}(g_2)} \end{aligned} \quad (4.2.15)$$

für die neuen Stetigkeiten (für alle $il \in I^@$) und danach für die Berechnung des neuen Gewichts

$$WCL^{@@}(g_3) = WCL^{@@}(g_1) + WCL^{@@}(g_2) \quad (4.2.16)$$

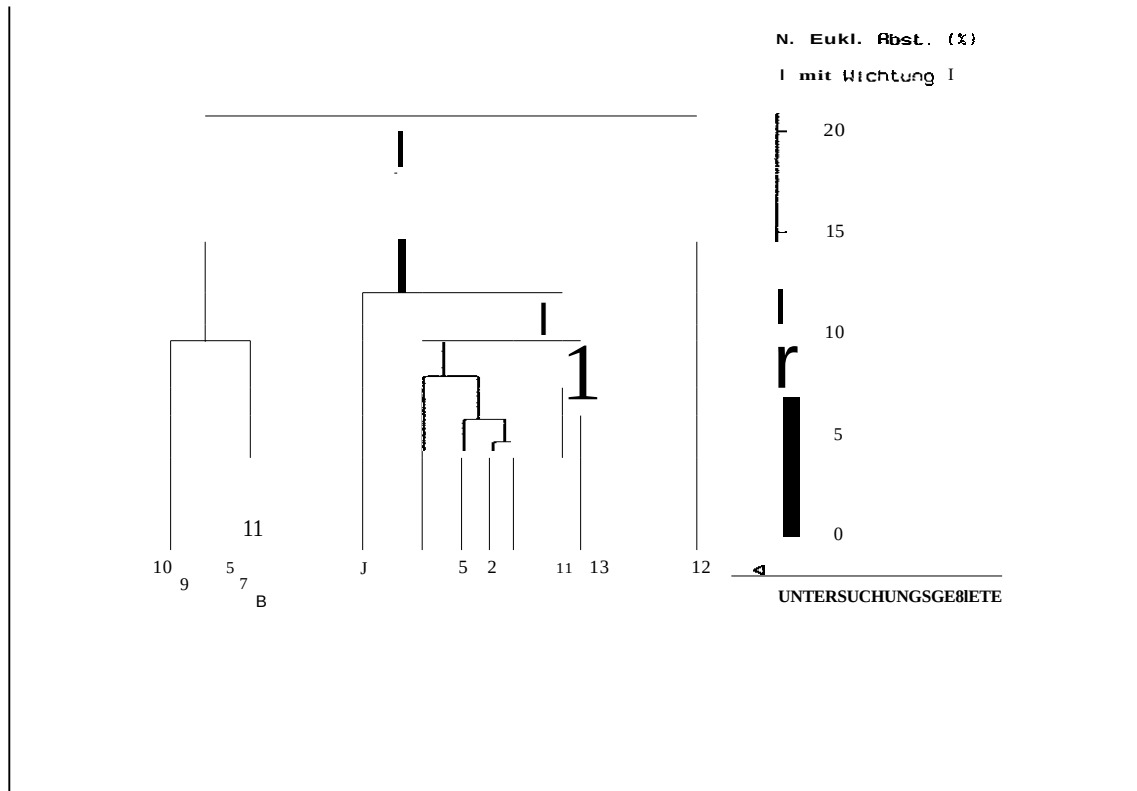


Abbildung 223. Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (111)

Der in Abbildung 223 dargestellte Dendrograph ist das Ergebnis einer **Clusteranalyse mit der oben beschriebenen einfachen Wichtung der Gebiete**. Als Abstandsmaß wird der normierte euklidische Abstand gewählt. Im Vergleich zum Dendrographen ohne Wichtung (siehe Abbildung 221 auf Seite 389) sind als Unterschiede festzustellen: Die Stellung von Gebiet 3 hat sich verändert (Gebiet 3 bildet den einen und die Golfstrandgebiete 4, 5, 2, 1, 11 und 13 den anderen Teil eines Clusters), und Gebiet 12 wird im neuen Dendrographen etwa auf derselben Höhe (20 Prozent) von den übrigen **Nichtetanggebieten** abgetrennt wie das **gemeinsame Cluster aller Nichtetanggebiete von den Etangs**.

Unverändert geblieben ist die Reihenfolge der Gebiete von links nach rechts. Der Abstand zwischen den heiden zuletzt verbundenen Clustern ist geringfügig kleiner geworden im Vergleich zum Diagramm ohne Wichtung.

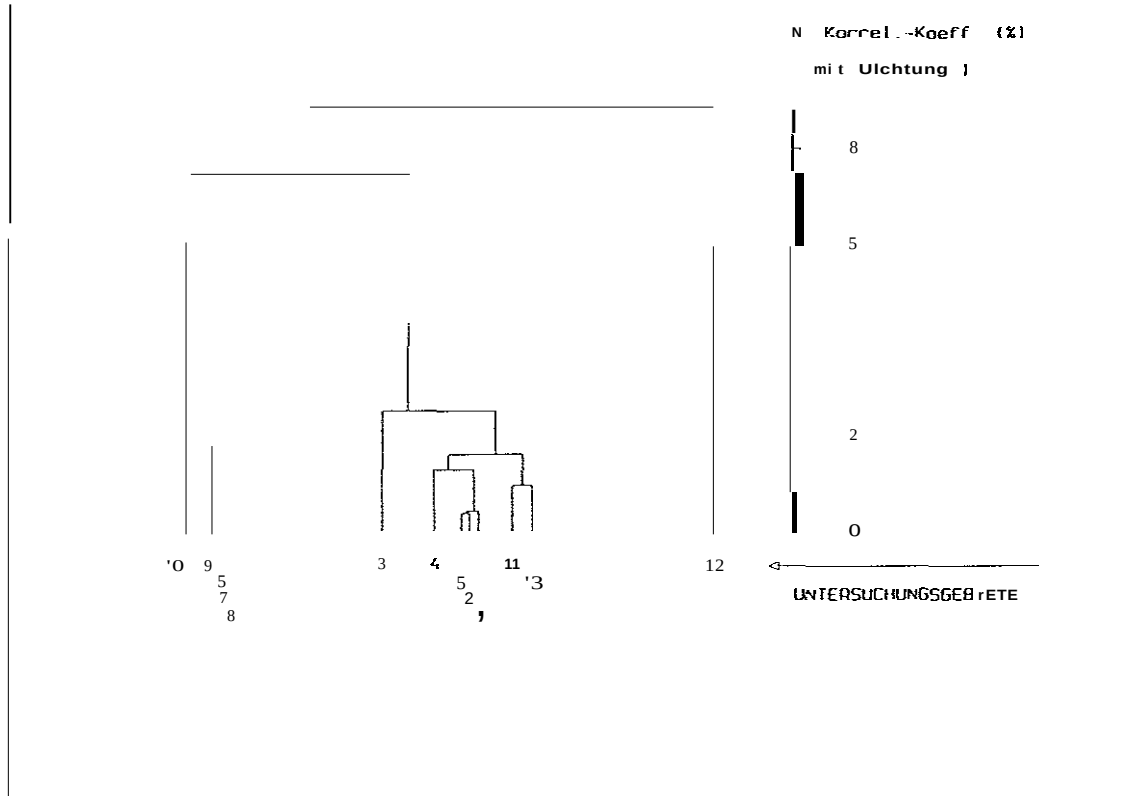


Abbildung 224. Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (IV)

Eine entsprechende Clusteranalyse mit einfacher Wichtung der Gebiete und dem **Korrelationskoeffizienten als Abstandsmaß** liefert den in Abbildung 224 dargestellten Dendrographen. Vergleicht man das Diagramm mit dem ohne Gebietswichtung erstellten Dendrographen in Abbildung 222 auf Seite 393, fällt die Beibehaltung der Reihenfolge der angeführten Gebiete auf. Kleiuere Abweichungen innerhalb der Cluster für Etangs und Golfrandgebiete sind - berücksichtigt man die große Ähnlichkeit innerhalb **dieser Gruppen** - von geringerer Bedeutung. Bemerkenswert ist neben der **deutlicheren Zusammenfassung der Golfrandproben** (4, 5, 2, 1, 11 und 13) die schärfere Trennung von Golfrand- und Etangproben. Der Abstand zwischen den Tiefwasserproben (Gebiet 12) und allen anderen Proben ist geringfügig kleiner geworden.

• Clusteranalyse der Gebiete mit Wichtung nach Probenzahl

Die eingeführte Art der Wichtung läßt unberücksichtigt, daß einige der **ursprünglichen Untersuchungsgebiete nur wenige** (zum Beispiel 6 Proben in Gebiet 9), andere dagegen sehr viele Proben enthalten (die größte Probenzahl tritt mit 199 Proben in Gebiet 2 auf). Will man im Verlauf des **Clusteralgorithmus diese Unterschiede berücksichtigen**, ist eine andere Form der Wichtung erforderlich.

Die Gewichte der ursprünglichen Gebiete werden in diesem Fall **gleichgesetzt mit der Zahl der daraus entnommenen Proben:**

$$WCL^{\otimes}(g) = NPR^{\otimes}(g) \quad (4.2.17)$$

für alle $g \in G^{\otimes}$.

Im Verlauf des Clusteralgorithmus wird dann für die Berechnung der **Stetigkeiten neuer künstlichen Gebiete** wieder Formel (4.2.16) angewandt.

Der mit normiertem euklidischen Abstand gebildete Dendrograph mit einer Wichtung der Gebiete nach Probenzahl ist in Abbildung 225 dargestellt:

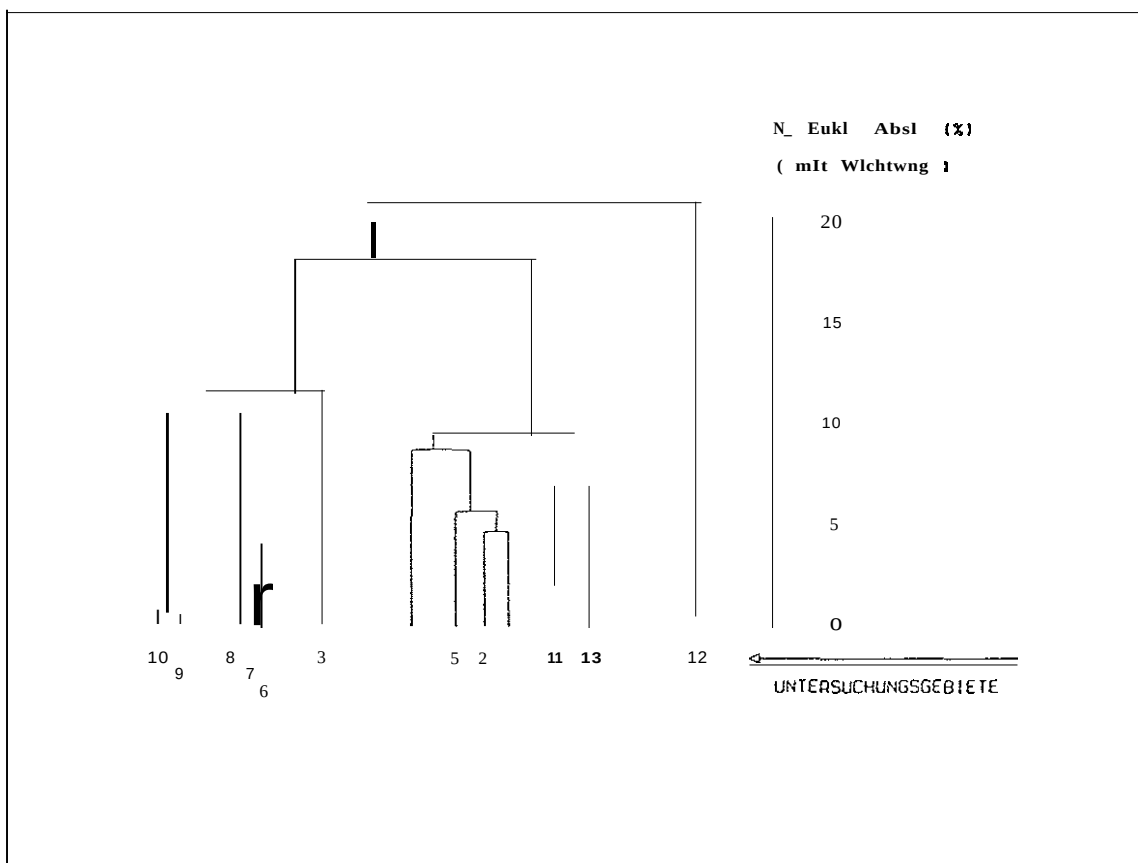


Abbildung 225. Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (V)

Hat sich auch an der Reihenfolge der Gebiete mit Ausnahme der eng beieinanderliegenden Gebiete 8-]-6 (in Abbildung 223 auf Seite 395 ist die Reihenfolge 6-7-8) nichts wesentliches geändert, so zeigt die Art der Gruppierung der Gebiete dennoch deutliche Unterschiede. Erstmals findet sich die bisher nur bei den mit dem Korrelationskoeffizienten als Ab-

standsmaß erstellten Dendrographen vorgefundene Zusammenfassung aller Proben mit Ausnahme der Tiefwasserproben zu einem Cluster. Der andere gravierende Unterschied ist die Zuordnung von Gebiet 3 zu den Etangproben.

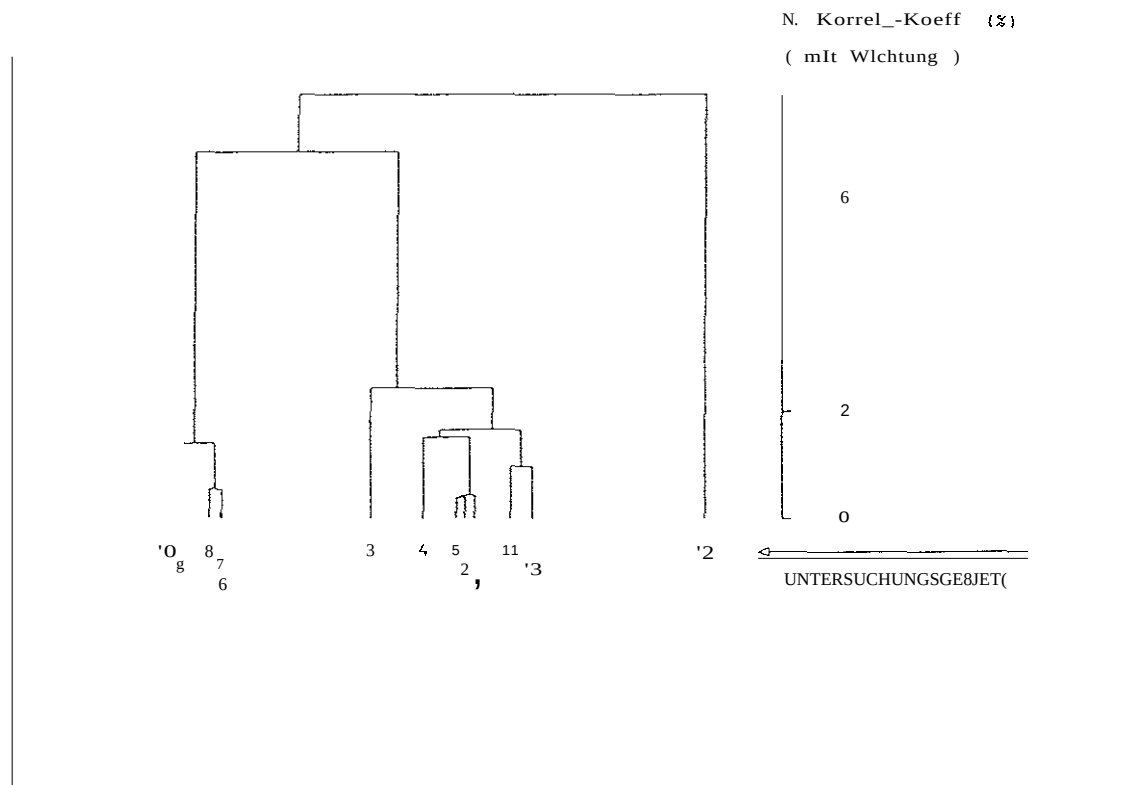


Abbildung 226. Gebietsdendrograph für Lebendstetigkeiten (VI)

Wählt man bei gleicher probenzahlbedingter Gebietswichtung den Korrelationskoeffizienten statt des euklidischen Abstands als Kriterium für den Unterschied zwischen zwei Gebieten, ergibt sich der in Abbildung 226 dargestellte Dendrograph. Die Unterschiede zum Dendrographen mit einfacher Wichtung in Abbildung 224 auf Seite 396 beschränken sich auf Abweichungen in der Gruppe der Etanggebiete.

• Effekt der Wichtung der Gebiete

Der Einfluß der unterschiedlichen Wichtung läßt sich am einfachsten an der Entwicklung von Abbildung 221 auf Seite 389 über Abbildung 223 auf Seite 395 zu Abbildung 225 auf Seite 397 (Dendrographen mit euklidischem Abstand als Abstandsmaß) verfolgen. Während im ersten der drei Dendrographen der Einfluß der Gebiete 2 und 1 über die Vereinigung mit Gebiet 5 und danach mit Gebiet 4 vor der Vereinigung mit dem verhältnismäßig unähnlichen Gebiet 3 abgebaut wird, gewinnt im zweiten der drei genannten Dendrographen wegen der eingeführten Gewichtung die Gruppe der Gebiete 1

und 2 an Bedeutung, der Abbau des Einflusses auf das sich bildende Cluster ist geringer und anstelle der Vereinigung des Clusters 4-5-2-1 mit Gebiet 3 wird dieses Cluster mit dem den Gebieten 1 und 2 ähnlicheren Cluster 11-13 vereinigt. Erst danach erfolgt die Vereinigung dieses neuen Clusters mit Gebiet 3. Die Clusterbildung bei den Etanggebieten zeigt die Abnahme des Einflusses der den Nichtetanggebieten am unähnlichsten sehenden Gebiete 10 und 9 mit Einführung der Wichtung an der Abnahme des Abstands zwischen Etangs (Cluster 10-9-6-J-8) und Nichtetangs (Cluster mit den verbleibenden Gebieten) von 24.8 auf 20.9 Prozent. Diese "Annäherung" wird noch verstärkt durch das geringere Gewicht der Tiefwasserproben (im ersten Dendrogramm ist der Einfluß von Gebiet 12 zu den übrigen Nicht-Etanggebieten 1: 1; im zweiten Dendrogramm dagegen 1 : J).

Noch extremer wird der Einfluß des Clusters 2-1 bei der Wichtung nach Probenzahl pro Gebiet. Gebiet 1 enthält 65 Proben, und Gebiet 2 stellt bei dieser Art von Clusteranalyse mit 199 Proben das beherrschende Gebiet dar. Bei den Etangs läßt sich eine entsprechende Verschiebung des Bildes zugunsten der den Nichtetanggebieten ähnlichen Gebiete 8-J-6 erkennen. Diese Gruppe von Gebieten stellt 93 der 108 Etangproben; damit wird der Einfluß der Gruppe 10-9 auf die weitere Clusterbildung marginal. Konsequente Folge davon ist die Vereinigung des in den ersten beiden Dendrographen zu den Golfstrandgebieten geschlagenen Gebiets 3 zu den Etangs. Die Verstärkte Bedeutung der linken Gruppe der Etangproben (8-J-6) und der rechten Gruppe der Golfstrandproben (4-5-2-1) bewirkt die Vereinigung dieser beiden Cluster. Der Abstand liegt nur noch bei 18.1 Prozent. Im Gegensatz zu den beiden ersten Dendrographen werden die Tiefwasserproben aus dem Golf als letztes Gebiet aufgenommen.

Die Frage nach der sinnvollsten Art der Wichtung kann bei näherer Betrachtung der Zusammenhänge nicht beantwortet werden. Man wird vielleicht dazu neigen, die Wichtung nach Probenzahl wegen der deutlichen Bevorzugung von Gebiet 2 mit 199 Proben abzulehnen. Es soll jedoch festgehalten werden, daß bei der mehr oder weniger willkürlichen Abgrenzung der Gebiete statt einem Gebiet 2 eine Gruppe von ähnlichen Gebieten hätte unterschieden werden können. In diesem Fall wäre der Unterschied zwischen dem zweiten und dem dritten Dendrographen vergleichsweise geringer geworden. Der erste Dendrograph hätte jedoch voraussichtlich ein dem in dieser Arbeit abgebildeten ähnliches Aussehen. Da bei der Einführung von Wichtungen die entstehenden Dendrographen stark von der Wahl der Gebiete und von der Proben-dichte abhängig sind, sollen im folgenden Teil dieser Arbeit nur noch Clusteranalysen ohne Wichtung der Gruppen vorgestellt werden.

4.2.4.2 Gebietsclusterung anhand der Totstetigkeiten

Eine entsprechende Analyse¹²⁰ auf der Basis der Stetigkeiten der toten Foraminiferengruppen ergibt die beiden Dendrographen in Abbildung 227 auf Seite 400 und Abbildung 228 auf Seite 401. Wie man an der Beschränkung

¹²⁰ Auf die detaillierte Beschreibung des analog zu den Lebendpopulationen durchgeführten Verfahrens soll an dieser Stelle verzichtet werden. In den weiter oben angegebenen Formeln (4.2.1) bis (4.2.13) muß lediglich $11P_L^{II}$ gegen $11P_T^{II}$ ausgetauscht werden.

auf zwei Abbildungen erkennt, wurde bei den Totstetigkeiten aus den oben erläuterten Gründen auf jede Art von Wichtung verzichtet.

Der erste Dendrograph (Abbildung 227) ist das Ergebnis einer Clusteranalyse mit normiertem euklidischem Abstand als Abstandsmaß.

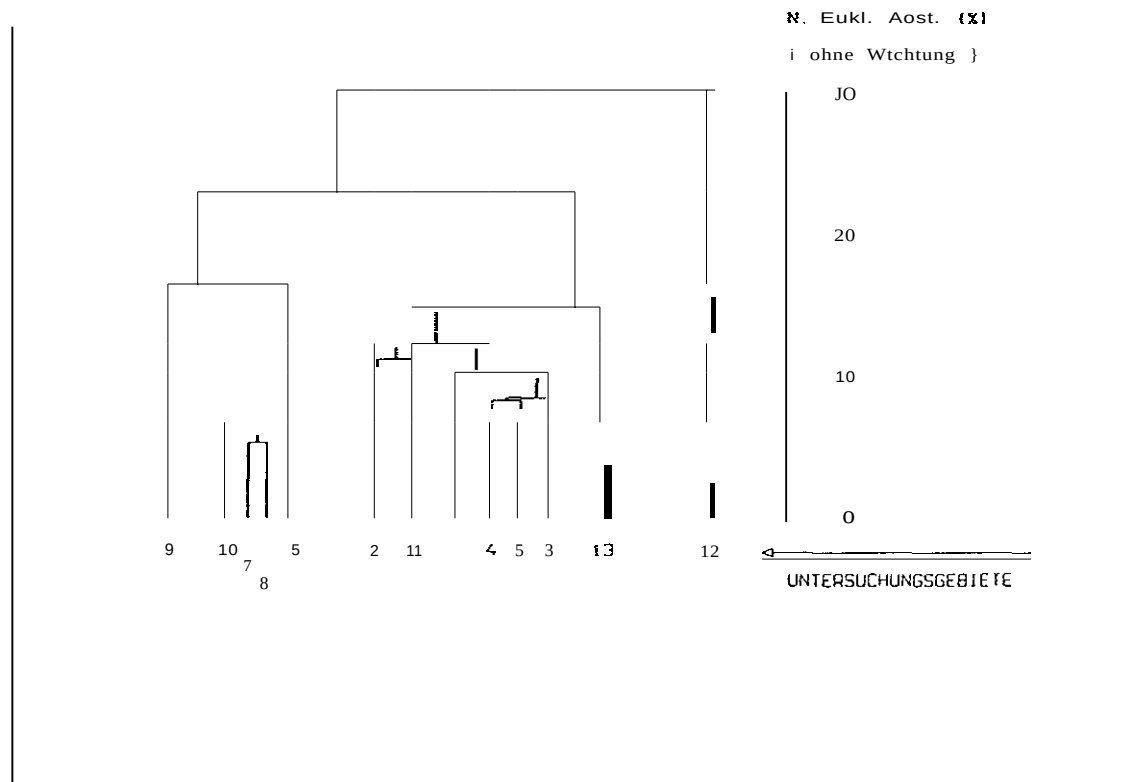


Abbildung 227. Gebietsdendrograph für Totstetigkeiten (I)

Wie der erste Gebietsdendrograph für Totstetigkeiten zeigt, bleibt die von der Analyse der Lebendstetigkeiten bekannte Aufteilung in Etanggebiete, Golfrandgebiete und Gebiet 12 (Tiefwasserproben) erhalten, auch wenn die Art der Zusammenfassung der drei wesentlichen Gruppen anders ist als beim entsprechenden Dendrographen für die Lebendstetigkeiten (siehe Abbildung 220 auf Seite 388) und Reihenfolge und Gruppierung der Einzelgebiete innerhalb der drei Environments verschieden ausfallen. Auffallende Änderungen innerhalb der drei Environments sind die Lage von Gebiet 9, die Annäherung der Gebiete 1, 2 und 11 an die Etangs und die Verschiebung des keinem der definierten Environments zugeordneten Gebiets 3 nach rechts in Richtung Golf.

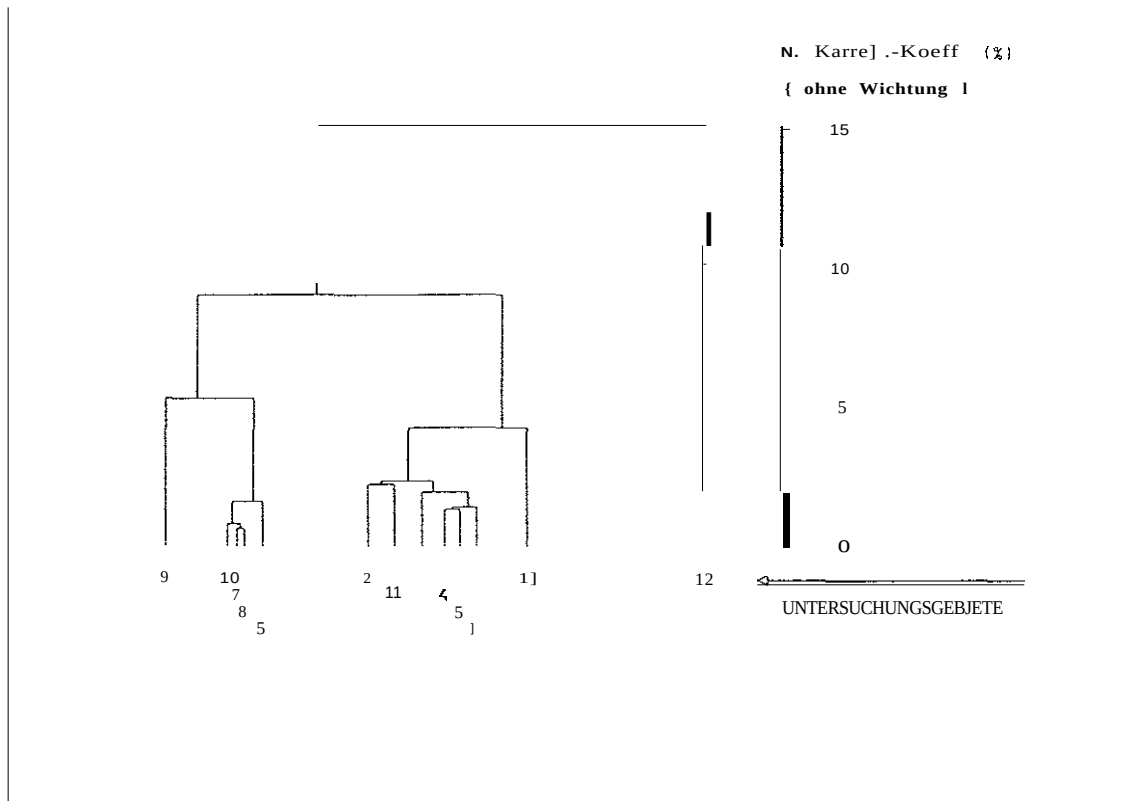


Abbildung 228. Gebietsdendrograph für Totstetigkeiten (11)

Beim zweiten Gebietsdendrographen (Abbildung 228) wird der normierte **Korrelationskoeffizient als Abstandsmaß benutzt**. Auch hier gilt, daß die bei den Lebendstetigkeiten vorgefundene Trennung nach bereits bekannten Environments (Etangs, Golfrand und Tiefwasser) ebenfalls vom Dendrographen für Totstetigkeiten ermittelt wird. Bemerkenswert beim Vergleich mit dem entsprechenden Dendrographen für die Lebendstetigkeiten (siehe Abbildung 222 auf Seite 393) sind die - dies gilt auch für die Clusteranalysen mit euklidischem Abstand - größeren Abstände zwischen den Clustern, d.h.: Die Ähnlichkeit der Gebiete nimmt beim Übergang von den Lebend- zu den Totstetigkeiten ab. Als eine Ursache hierfür kommt die im Durchschnitt bei den Totpopulationen angewachsene Größe der Stetigkeit in Frage, ein zweiter Grund ist in der zusätzlichen Erfassung der planktonischen Gattung *Globigerina* zu sehen.

Einige der beschriebenen Clusteranalysen wurden beschränkt auf die Stetigkeiten der Gattungen der Unterordnung der Textulariinen und anhand der Stetigkeiten der Gattungen der Rotaliinen durchgeführt. Beide Teilmengen von Foraminiferengattungen zeigen in den Dendrogrammen weder für die Lebendpopulationen noch für die Totpopulationen die erwünschte Aufteilung der Gebiete in die Bereiche flGolfrand', "Etangll und t1Tiefwasser" auf.

Abschließend bleibt somit festzuhalten, daß die durchgeführten Clusteranalysen nur bei Ausschöpfung der Gesamtinformation bezüglich der

Häufigkeit der einzelnen Foraminiferengattungen zu befriedigenden Ergebnissen führen.

4.2.4.3 Clusteranalyse für lebende Foraminiferengattungen

Nachdem die eine mögliche Richtung der Clusteranalyse - die Gruppierung und Zusammenfassung der Gebiete mit Hilfe eines algorithmischen Verfahrens - diskutiert worden ist, bietet sich die andere Richtung - die Gruppierung der Foraminiferengattungen - als zweites Untersuchungsziel an.

Das einfachste Maß für den Unterschied zwischen zwei Foraminiferengattungen i_1 und i_2 ist der euklidische Abstand zwischen den im m -dimensionalen (Gebietsstetigkeits-) Raum dargestellten Gattungen:

$$EA_{(NPRPLNPR,i_1,i_2,G)} = \left[\sum_{g=1}^m \left[NPRPLNPR(g,i_1) - NPRPLNPR(g,i_2) \right]^2 \right]^{1/2}$$

(4.2.18)

Der kleinste mögliche Wert für $EA_{(NPRPLNPR,i_1,i_2,G)}$ liegt bei null, wenn innerhalb der Gebiete die Stetigkeit für alle Gattungen gleich ist, und der größte mögliche Wert ist gleich der Wurzel aus der Anzahl der Gebiete. Dieser Fall tritt ein, wenn eine Gattung in allen Gebieten eine Stetigkeit von eins oder 100 Prozent aufweist und die andere nirgendwo beobachtet wird. Die Größe des euklidischen Abstands $EA_{(NPRPLNPR,i_1,i_2,G)}$ hängt also von der Anzahl der betrachteten Gebiete ab.

Um diese Abhängigkeit zu vermeiden, wird die folgende Normierung gewählt:

$$NEA_{(NPRPLNPR,i_1,i_2,G)} = \frac{EA_{(NPRPLNPR,i_1,i_2,G)}}{\sqrt{m}}$$

(4.2.19)

Die gewählte Art der Normierung gewährleistet, daß

$$0 \leq \text{NEA}^{\otimes\otimes}(\text{NPRPLNPR}^{\otimes\otimes}, i_1, i_2, G^{\otimes}) \leq 1.0 \quad (4.2.20)$$

für alle Paare von Gattungen i_1 und i_2 .

Beim Clusteralgorithmus wird das Paar von Gattungen i_1 und i_2 zu einem Cluster vereinigt, bei dem der normierte euklidische Abstand minimal ist. Die Stetigkeiten der diesem Cluster entsprechenden, neuen künstlichen Gattung i_3 errechnen sich als

$$\text{NPRPLNPR}^{\otimes\otimes}(g, i_3)$$

$$\frac{\text{NPRPLNPR}^{\otimes\otimes}(g, i_3) + \text{NPRPLNPR}^{\otimes\otimes}(g, i_2)}{2}$$

$$2$$

$$(4.2.21)$$

für alle $g \in G^{\otimes}$.

Die Gattungsnummern i_1 und i_2 finden im weiteren Verlauf des Algorithmus keine Berücksichtigung mehr. Die weitere Vorgehensweise beim Algorithmus entspricht der bei der Clusteranalyse für Gebiete.

Das Ergebnis der Clusteranalyse der Gattungen mit dem euklidischen Abstand als Abstandsmaß ist im Dendrogramm der Abbildung 229 auf Seite 404 dargestellt. Mit einem Abstand von 65 Prozent werden zwei Hauptgruppen unterschieden: *Ammonia*, *Nonion*, *Elphidium* und die Hiliolinen als eine Gruppe und alle anderen Gattungen als zweite Gruppe.

In der ersten Gruppe sind alle die Foraminiferen vereint, die hohe Stetigkeiten aufweisen und auch in den Etangs vertreten sind. Diese erste Gruppe vereint mit einem Abstand von 38 Prozent die Gruppe *Ammonia* ~ *Nonion*, charakteristisch für die Gesamtheit der Gebiete (siehe Assoziationstabelle in Abbildung 209 auf Seite 375) und die für die Unterscheidung von Etang- und Nichtetanggebieten wesentliche Gruppe *Elphidium* - *Miliolina*. Entsprechend der unterschiedlichen Vertretung von *Elphidium* und *Miliolina* in den Etangs (*Miliolina* fehlt in einigen Etangs) und der ähnlicheren Vertretung von *Ammonia* - *Nonion* in den Entnahmegebieten liegt der Abstand zwischen *Elphidium* und den Miliolinen mit 23 Prozent etwa doppelt so hoch wie der zwischen *Ammonia* und *Nonion*.

In der zweiten Gruppe läßt sich bei einem Abstand von 26 Prozent eine Unterteilung des Clusters in die für die Golfrandgebiete charakteristische Gattung *Niliammina* und eine die restlichen Gattungen umfassende Gruppe vornehmen. Verfolgt man die Aufteilung dieses die restlichen Gattungen umfassenden Clusters weiter, findet man eine obere - für die Tief-

wasserproben kennzeichnende - Gruppe, bestehend aus *Haplophragmium*, *Verneuilina* und *Discorbis*, und eine Restgruppe¹²¹.

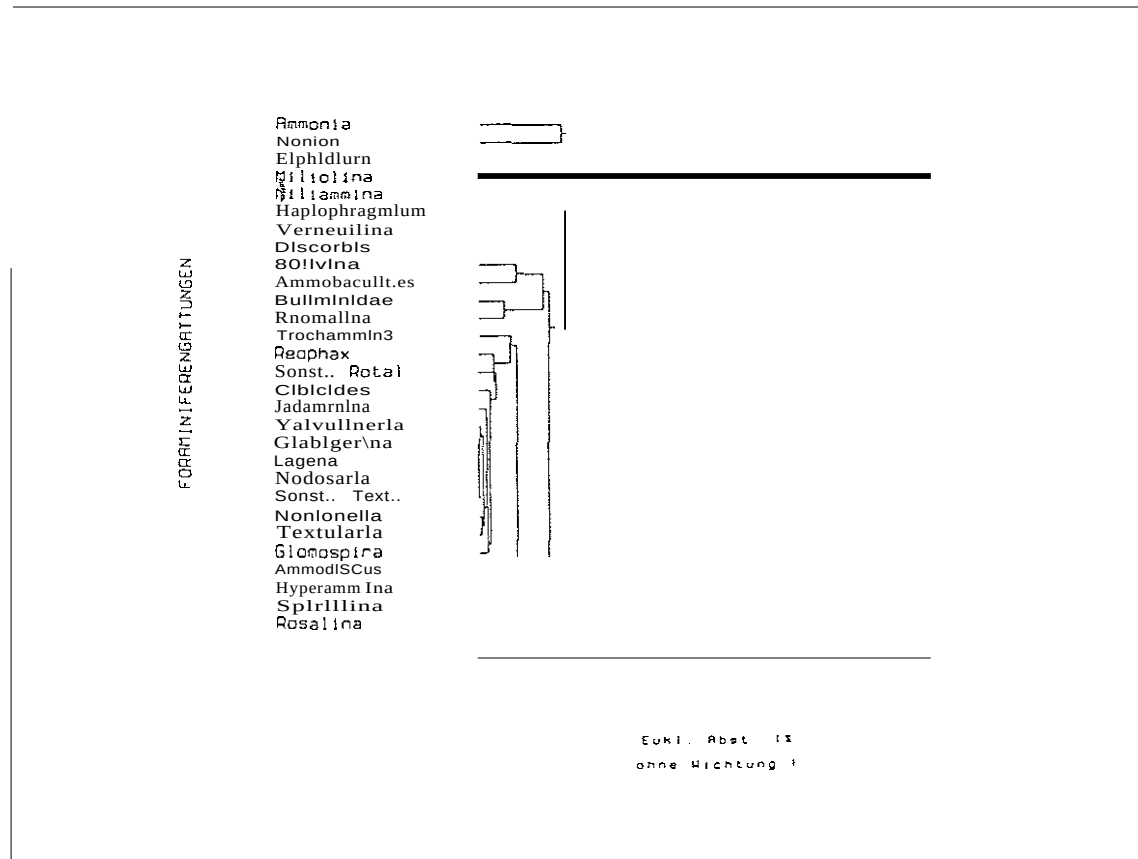


Abbildung 229. Gattungsdendrogramm für Lebendstetigkeiten (I)

Die Clusteranalyse liefert also ein Dendrogramm, das die Reihenfolge und Gruppierung der zeilenweise sortierten Stetigkeitstabelle (siehe Abbildung 209 auf Seite 375) in etwa widerspiegelt. Das heißt: Keine neuen Ergebnisse werden gefunden, aber die bei der Von-Hand-Auswertung mit entsprechend hohem Aufwand gefundene, nicht unbedingt reproduzierbare Gruppierung der Gattungen läßt sich mit einem wenig aufwendigen und **ein**-deutigen automatisierten Verfahren einfacher finden.

¹²¹ In der Restgruppe erkennt man Cluster, bei denen der Abstand zwischen den sie bildenden Gattungen (zum Beispiel *Ammodiscus* und *Hyperammina*) größer ist als der Abstand dieses Clusters zum nächsten Nachbarn. Derartige Besonderheiten sind - betrachtet man das gewählte Verfahren genauer - zu erwarten, finden sich jedoch bis auf wenige Ausnahmen (siehe zum Beispiel GAUCH & WHITTAKER, 1981, Seite 553) nicht in der Literatur.

Wie bei der Gebietsclusterung soll auch bei der Gattungsclusterung als zweites Abstandsmaß der **Korrelationskoeffizient** benutzt werden:

Bezeichnet

$$M_{ii}(NPRPLNPR_{ii}, i1, G_{ii}) = \frac{\sum_{g=1}^m NPRPLNPR_{ii}(i1, g)}{m} \quad (4.2.22)$$

den Mittelwert der Stetigkeit von Foraminiferengattung **i1** in den betrachteten Gebieten $g \in G_{ii} = \{1, \dots, m\}$ und

$$M_{ii}(NPRPLNPR_{ii}, i2, G_{ii}) = \frac{\sum_{g=1}^m NPRPLNPR_{ii}(i2, g)}{m} \quad (4.2.23)$$

den Mittelwert der Stetigkeit der lebenden Foraminiferengattung **i2** in den Gebieten 1 bis m, beträgt die Varianz für die Stetigkeit der lebenden Foraminiferengattung **i1**

$$V_{ii}(NPRPLNPR_{ii}, i1, G_{ii})$$

$$\left[\frac{\sum_{g=1}^m (NPRPLNPR_{ii}(i1, g) - M_{ii}(NPRPLNPR_{ii}, i1, G_{ii}))^2}{m - 1} \right] \quad (4.2.24)$$

für die Gattung **i2**

$$V_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, i_2, G_{\text{R}})$$

$$= \frac{\sum_{g=1}^m (\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}(i_2, g) - M_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, i_2, G_{\text{R}}))}{\sqrt{\frac{1}{m-1} \sum_{j=1}^m (\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}(i_1, j) - M_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, i_1, G_{\text{R}}))^2}}$$

(4.2.25)

und die Kovarianz der Stetigkeit der lebenden Foraminiferengattungen i_1 und i_2 in den Gebieten $g \in G_{\text{R}} = \{ 1, \dots, m \}$

$$KV_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, i_1, i_2, G_{\text{R}})$$

$$= \frac{1}{n-1} \sum_{g=1}^m \left[(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}(i_1, g) - M_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, i_1, G_{\text{R}})) \cdot (\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}(i_2, g) - M_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, i_2, G_{\text{R}})) \right],$$

(4.2.26)

so berechnet sich der Korrelationskoeffizient für die Stetigkeit der lebenden Foraminiferengattungen i_1 und i_2 nach der folgenden Formel:

$$KK_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, i_1, i_2, G_{\text{R}})$$

$$= \frac{KV_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, i_1, i_2, G_{\text{R}})}{\sqrt{V_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, i_1, G_{\text{R}}) \cdot V_{\text{R}}(\text{NPRPLNPR}_{\text{R}}, i_2, G_{\text{R}})}}$$

(4.2.27)

Ist die Anzahl der unterschiedenen Gebiete klein, ist eine Korrektur des nach Formel (4.2.27) berechneten Korrelationskoeffizienten angebracht:

$$\begin{aligned}
 & \text{KK}^{\text{®}}(\text{NPRPLNPR}^{\text{®}}, i, i2, G^{\text{®}}) \\
 &= \text{KK}^{\text{®}}(\text{NPRPLNPR}^{\text{®}}, i, i2, G^{\text{®}}) \\
 & \quad \cdot \left[1 + \frac{1 - \text{KK}^{\text{®}}(\text{NPRPLNPR}^{\text{®}}, i, i2, G^{\text{®}})^2}{2 \cdot (m-3)} \right]
 \end{aligned}
 \tag{ 4.2.28 }$$

Die folgende Normierung entspricht der Normierung beim Korrelationskoeffizienten für den Vergleich zweier Gebiete:

$$\begin{aligned}
 & \text{NKKK}^{\text{®}}(\text{NPRPLNPR}^{\text{®}}, i, i2, G^{\text{®}}) \\
 &= (1 - \text{KKK}^{\text{®}}(\text{NPRPLNPR}^{\text{®}}, i, i2, G^{\text{®}})) \cdot 0.5
 \end{aligned}
 \tag{ 4.2.29 }$$

Der normierte korrigierte Korrelationskoeffizient liegt zwischen null und eins (zwischen 0.0 und 100.0 Prozent).

Das auf der Basis des Korrelationskoeffizienten als Abstandsmaß erstellte Dendrogramm in Abbildung 230 auf Seite 408 liefert ein grundsätzlich anderes Bild als das Dendrogramm in Abbildung 229 auf Seite 404, das den normierten euklidischen Abstand als Abstandsmaß benutzt.

Da die Ähnlichkeit zweier Gattungen für den Fall, daß beide in keinem Gebiet vorkommen, als "maximal" betrachtet wird und der resultierende normierte Korrelationskoeffizient gleich null gesetzt wird und weiterhin der Abstand solcher Gattungen zu allen anderen "maximal" sein soll (100 Prozent), liefert das dargestellte Dendrogramm vor allem anderen eine Abtrennung der in keiner Lebendprobe vorkommenden Gruppe der "Sonst. Text." und der Gattungen *Nodosaria*, *Lagena* und *Globigerina*.

Betrachtet man den verbleibenden Teil des Dendrogramms, zeigt sich die beim Korrelationskoeffizienten größere Bedeutung der nur sporadisch auftretenden Arten, die verfahrensbedingt deutlicher von der Gruppe der häufiger auftretenden Gattungen als diese innerhalb ihres die ersten 15 Gattungen umfassenden Clusters getrennt sind. In diesem oberen Cluster (von *Ammonia* bis *Haplophragmium*) zeigt die Gruppe *Ammonia-Nonion* eine konstant hohe Stetigkeit in allen Gebieten mit Ausnahme der Gebiete 10

und 9, wo beide Gattungen in gleichem Maße zurückgehen. Der verbleibende Teil der häufigeren Gattungen (*Elphidium* bis *Haplophragmium*) zeichnet sich durch eine in Relation zur Stetigkeit in den anderen Gebieten starke Abnahme bzw. völliges Fehlen von Individuen in den Etangs aus. Diese Gruppe wird noch einmal aufgeteilt in einen unteren Teil, der relativ hohe Stetigkeiten in Gebiet 12 zeigt (*Ammodiscus* bis *Haplophragmium*), und eine obere Gruppe (*Elphidium* bis "Sonst. Rotal."), die keine höheren Stetigkeiten in Gebiet 12 aufweist bzw. Gattungen mit relativ höheren Stetigkeiten in den Golftrandgebieten enthält.

Zusammenfassend bleibt festzustellen, daß auch der normierte Korrelationskoeffizient als Abstandsmaß Ergebnisse liefert, die sich sinnvoll interpretieren lassen und eine Gruppierung der Gattungen erlaubt.

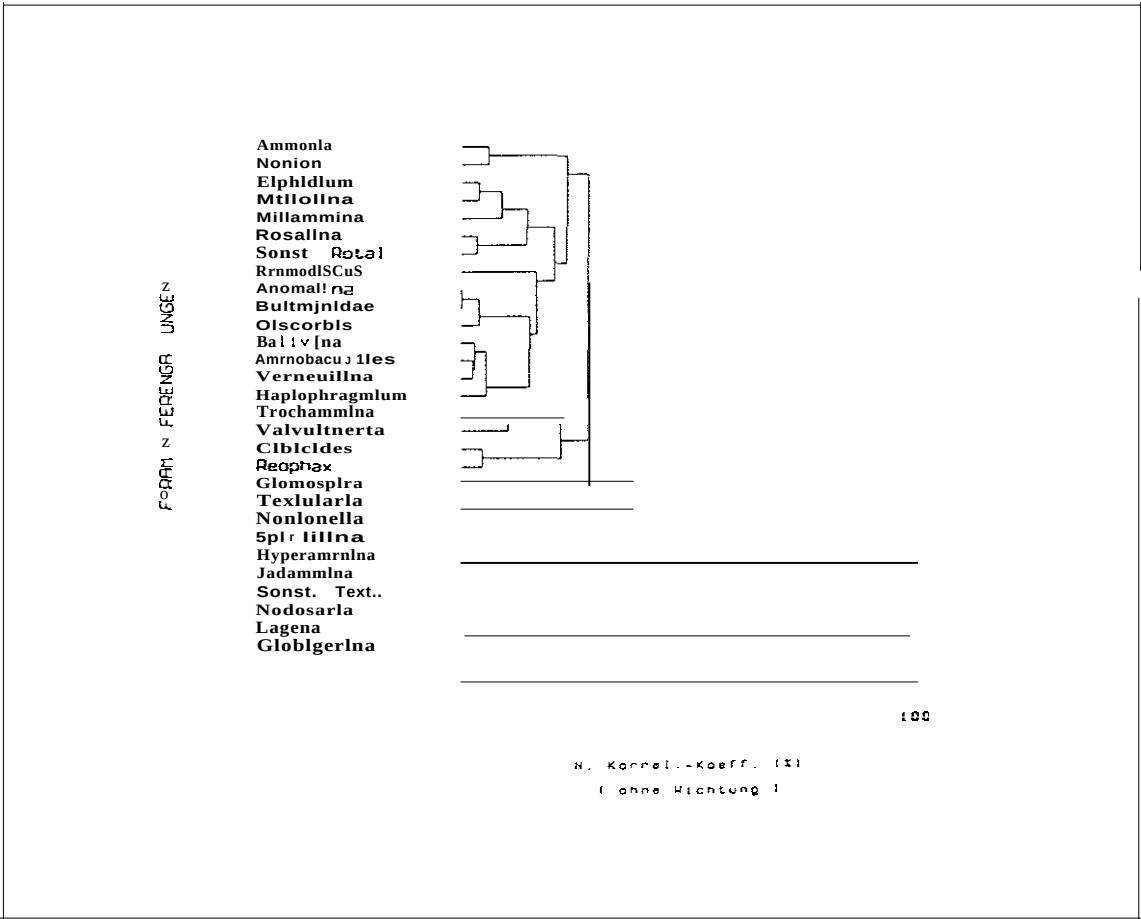


Abbildung 230. Gattungs dendrogramm für Lebendstetigkeiten (11)

4.2.4.4 Clusteranalyse für tote Foraminiferengattungen

Die entsprechende Analyse²² anhand der Stetigkeiten der toten Foraminiferengruppen liefert die beiden **Dendrogramme** in Abbildung 231 und Abbildung 232 auf Seite 410.

Der **normierte euklidische** Abstand dient als Abstandsmaß für das erste Dendrogramm (Abbildung 231).

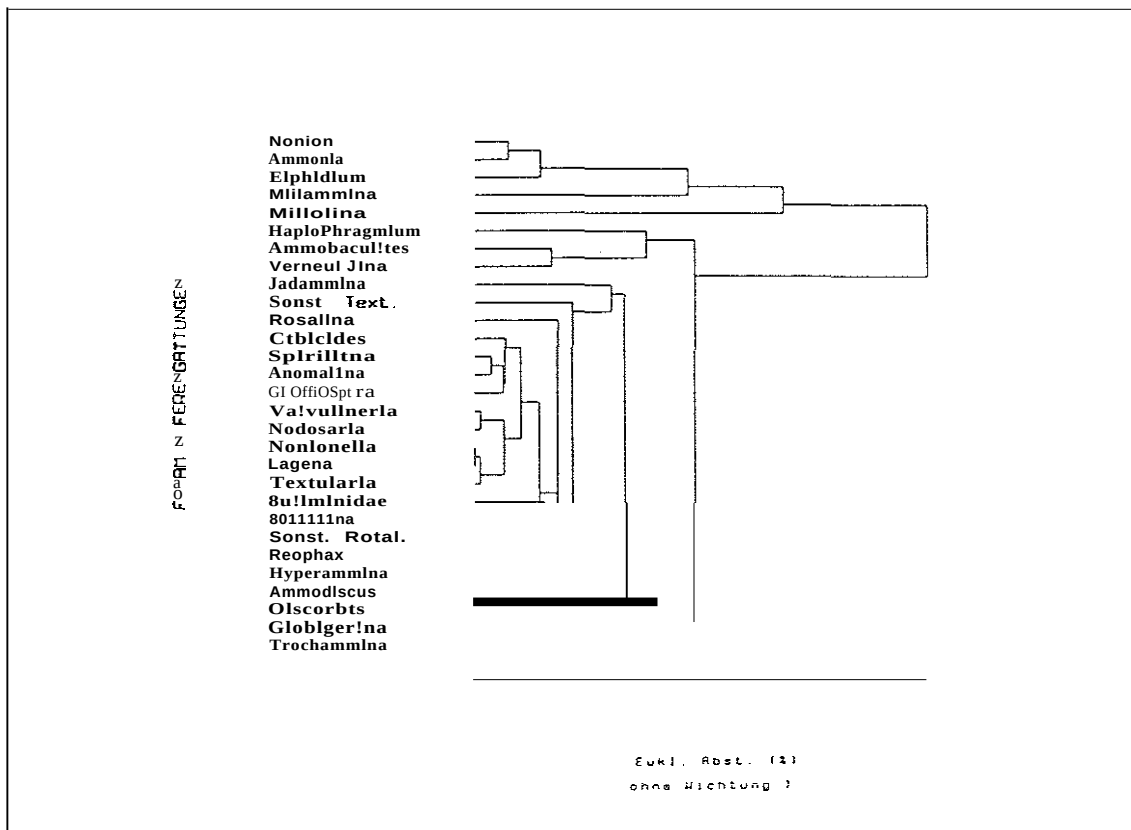


Abbildung 231. Gattungsdendrogramm für Totstetigkeiten (I)

Eine Unterteilung in zwei Gruppen ist erkennbar. Die obere Gruppe mit *Nonion*, *Ammonia*, *Elphidium*, *Miliammina* und den *Miliolinen* entspricht mit

²² Auch an dieser Stelle soll analog zum Verfahren bei der Gebietsclusterung anhand der Stetigkeiten der Totpopulationen auf die detaillierte Beschreibung des analog zu den Lebendpopulationen durchgeführten Verfahrens verzichtet werden. In den oben angegebenen Formeln (4.2.18) und (4.2.29) für die Gattungsclusterung anhand der Stetigkeiten für die Lebendpopulationen muß wiederum lediglich "PL" durch "TL" ersetzt werden.

Ausnahme von *Miliammina* der auch bei den Lebendpopulationen abgetrennten oberen Gruppe. Insofern sind die Ergebnisse, die aufgrund der Lebendstetigkeiten gewonnen werden, vergleichbar mit denen, die auf der Analyse der Totstetigkeiten beruhen.

Im Vergleich zu den Lebendpopulationen sind jedoch bei den Totpopulationen die Abstände zwischen den Gattungen generell größer. Die Gruppierung innerhalb der beiden übergreifenden Cluster hat sich ebenfalls verändert.

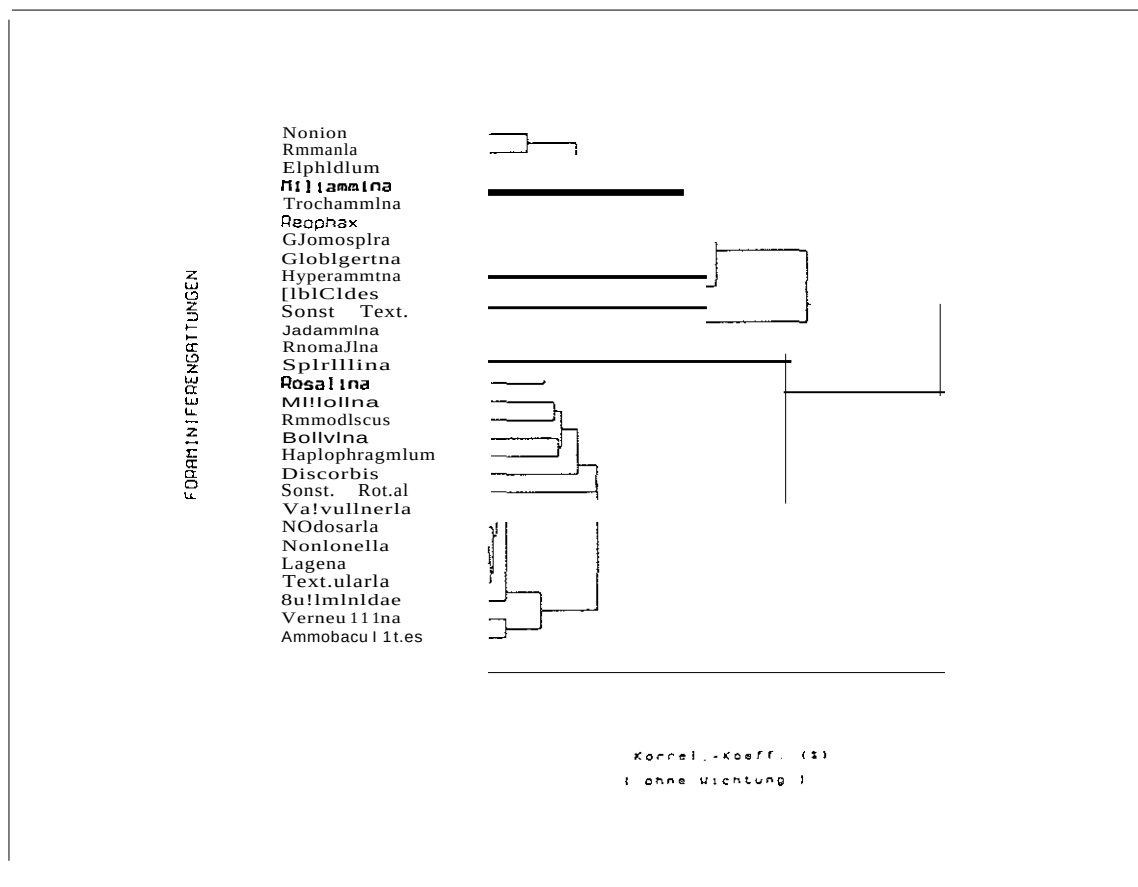


Abbildung 232. Gattungsdendrogramm für Totstetigkeiten (11)

Deutlicher als bei der Clusteranalyse mit Hilfe des euklidischen Abstands fallen die Differenzen der Gruppierung der Gattungen zwischen Lebend- und Totgemeinschaft bei einer auf dem Korrelationskoeffizienten als Abstandsmaß beruhenden Clusteranalyse aus (siehe Abbildung 232). Die Ordnung der Gattungen ist bei der Totgemeinschaft verschieden und die Unterschiede zwischen den Gattungen haben sich, verglichen mit der Lebendgemeinschaft, vergrößert, wenn man von den großen Abständen in der Lebendgemeinschaft absieht, die auf die lebend nicht angetroffenen Gattungen zurückzuführen sind.

Zusammenfassend kann festgehalten werden, daß zwar eine Ähnlichkeit zwischen den gefundenen Gruppierungen aufgrund der Lebend- und der Totstetigkeit vorhanden ist, daß für eine direkte Übertragbarkeit des Lebendbefundes auf die Totgemeinschaft die Unterschiede jedoch zu gravierend sind.

4.2.4.5 Clusteranalyse und Assoziationstabellen

Da die Aufgabe der durchgeführten Clusteranalysen darin bestand, die **Gebiete bzw. Gattungen nach unterschiedlichen Kriterien für deren Ähnlichkeit zu ordnen und Gruppen für eine Zusammenfassung aufzuzeigen** und deren Abgrenzung und Abstand gegenüber den benachbarten Gruppen zu veranschaulichen, bietet sich der Einsatz der Clusteranalyse zum Aufbau von **Assoziationstabellen - die im Grunde genommen dasselbe machen - an.**

Der eine Vorteil des Einsatzes der Clusteranalyse liegt in der Reproduzierbarkeit des Verfahrens. Der andere besteht in der wertungsfreien Darstellung der möglichen Gruppierungen in Form der Dendrographen für Gebiete und Gattungen, die eine Menge nützlicher Zusatzinformation bieten. Die Darstellung der Stetigkeiten in den Übersichtsdiagrammen in Form von Quadraten visualisiert die bei BRAUN-BLANQUET in Form von Ziffern dargestellte Information, um dem Betrachter eine leichtere Gruppierung und damit Interpretation zu ermöglichen. Die gewählte Darstellung ist nicht flächen- sondern quadratseitentreu, um die Unterschiede optisch besser hervorzuheben und ein Nachmessen im vergrößerten Diagramm zu erleichtern.

Übersichtsdiagramme anhand der Stetigkeiten der Lebendpopulationen: In Abbildung 233 auf Seite 412 ist ein Übersichtsdiagramm dargestellt, das **auf die Informationen zweier Clusteranalysen - für Gebiete und Gattungen - zurückgreift, die beide den normierten euklidischen Abstand als Abstandsmaß benutzen.** Die Ergebnisse der beiden Clusteranalysen wurden **einzelnen bereits vorgestellt, so daß sich eine erneute Besprechung der beiden abgebildeten Dendrogramme erübrigt. An dieser Stelle soll lediglich darauf hingewiesen werden, daß sowohl die beiden Dendrogramme als auch die im Untersuchungsgebiet vorliegenden Zusammenhänge in der gewählten synoptischen Darstellung leichter verständlich werden:** *Ammonia* und *Nonion* in allen Gebieten; *Elphidium* und *Miliolina* am Golfrand und im Tiefwasser, **seltenere in den Etangs; *Miliammina* als Indikator für die Etangs; als Vertreter des Tiefwasserbereichs mit Einfluß in den Gebieten 11 und 13 *Haplophragmium*, *Verneulina*, *Discorbis*, *Bolivina*, *Ammobaculites*, die *Buliminidae* und *Anomalina*. Die übrigen - verhältnismäßig seltenen - Gruppen gehören fast ausschließlich dem Bereich des Golfrandes an.**

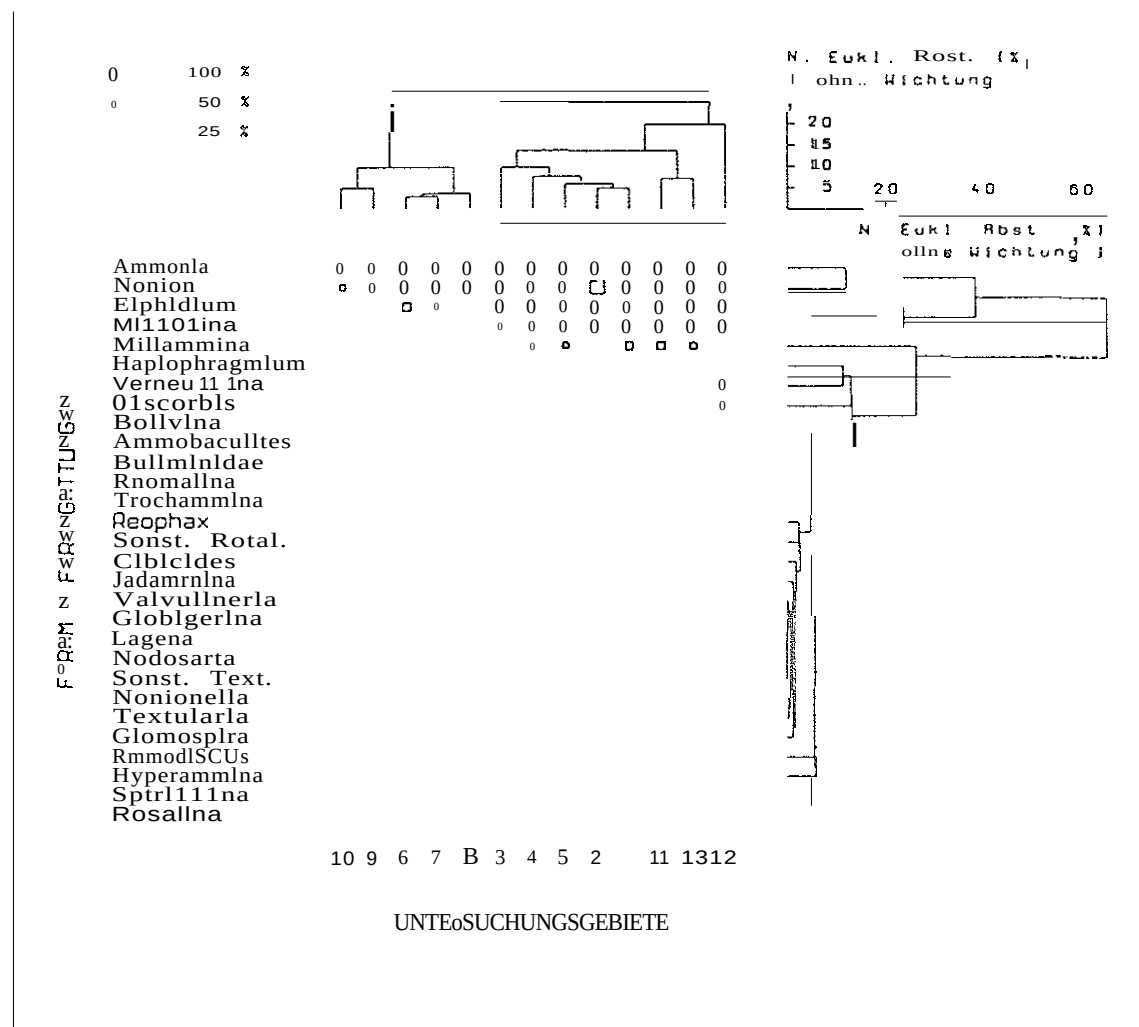


Abbildung 233. Übersichtsdiagramm für Lebendstetigkeiten (I)

Das zweite Übersichtsdiagramm verbindet die Informationen aus zwei Clusteranalysen, die den normierten Korrelationskoeffizienten als Abstandsmaß benutzen (Abbildung 234 auf Seite 413).

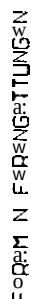


Abbildung 234. Übersichtsdiagramm für Lebendstetigkeiten (11)

Bei der Gruppenbildung haben in diesem Übersichtsdiagramm die Gattungen, die nur sporadisch auftreten, eine stärkere Bedeutung (untere Hälfte des Diagramms ab *Trochammina*). Der obere Teil des Diagramms führt zu ähnlichen Aussagen wie das Übersichtsdiagramm in Abbildung 233 auf Seite 412.

Übersichtsdiagramme anhand der Stetigkeiten der Totpopulationen: Ein auf Clusteranalysen mit normiertem euklidischem Abstand als Abstandsmaß basierendes Übersichtsdiagramm für Totstetigkeiten zeigt Abbildung 235:

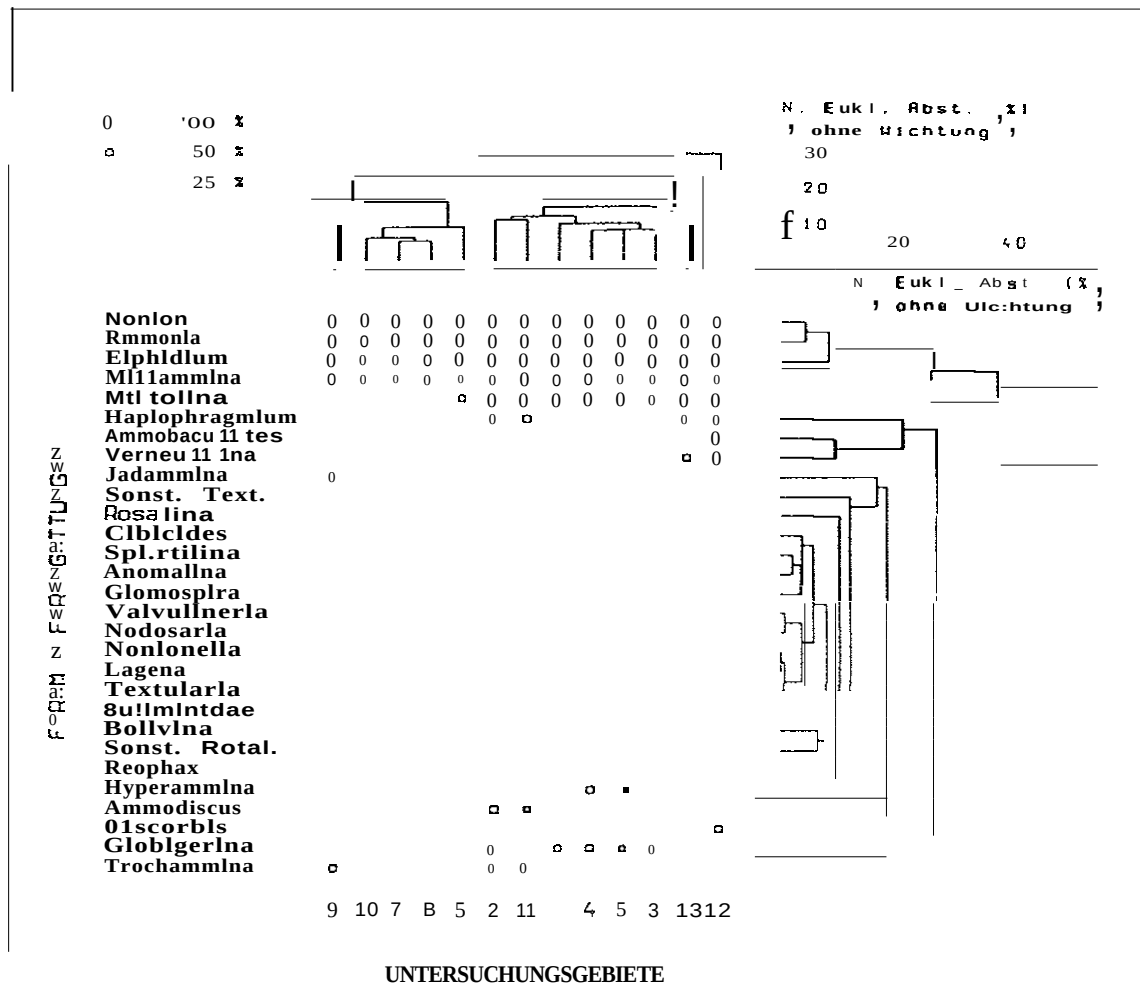


Abbildung 235. Übersichtsdiagramm für Totstetigkeiten (I)

Neben der Abgrenzung der drei Gebietsgruppen (Etangs, Golfrandgebiete und Tiefwasserproben) zeigt sich die Zuordnung der Gattungen zu diesen drei Gruppen: *Nonion*, *Ammonia* *Elphidium* und *Niliammina* in allen Gebieten; *Niliolina* am Golfrand und im Tiefwasser, seltener in den Etangs; *Haplophragmium*, *Ammobaculites* und *Verneulina* als Indikator für Tiefwasser; die verbleibenden Gattungen zeigen ein recht heterogenes Bild, das eindeutige Zuordnungen und Gruppierungen kaum erkennen läßt.

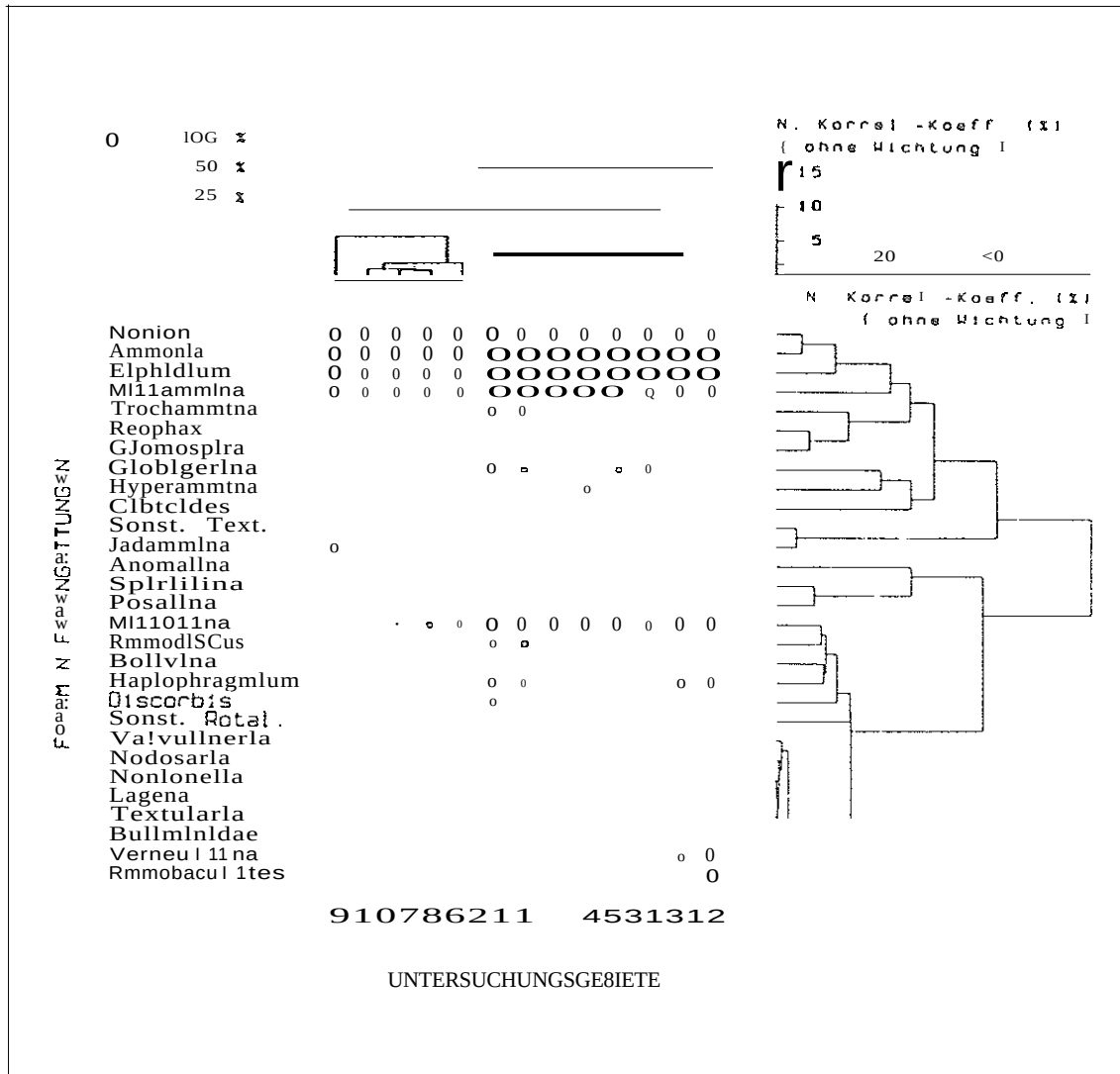


Abbildung 236. Übersichtsdiagramm für Totstetigkeiten (11)

Die Clusteranalysen für Abbildung 236 benutzen als Abstandsmaß den normierten euklidischen Abstand. Hier kann neben der Abtrennung der drei Gebietsgruppen eine Einteilung der Gattungen in zwei Hauptgruppen festgestellt werden. Die obere Gruppe (von *Nonion* bis *Jadammina*) enthält Gattungen, die in den Etangs häufiger auftreten als in den Tiefwasserproben. Die untere Gruppe (*Anommina* bis *Ammobaculites*) dagegen enthält alle die Gattungen die in den Tiefwasserproben gegenüber den Etangproben bevorzugt werden. Als typische Golfstrandgattungen werden in der oberen Gruppe die antransportierte planktonische Gattung *Globigerina*, *Hyperammina* und abgeschwächt *Cibicides* abgetrennt; *Jadammina* und die Gruppe der „sonstigen Textulariinen“ sind charakteristisch für Gebiet 9; die Gruppe von *Miliolinia* bis zu den „sonstigen Rotaliinen“ ist typisch für Tiefwasser und Golfstrand, während die verbleibende Gruppe von *Valvulineria* bis *Ammobaculites* die Indikatorformen für Tiefwasser zusammenfaßt.

4.2.5 LEBEND-ITOT-PROBLEMATIK BEI STETIGKEITSBETRACHTUNGEN

Wie sich bei der Betrachtung der Stetigkeiten für die Lebend- und Totpopulationen zeigt, bestehen zum Teil erhebliche Unterschiede in der Stetigkeit bestimmter Gattungen zwischen der Lebend- und der Totpopulation.

4.2.5.1 Lebend-/Tot-Unterschiede für die Stetigkeitsgrade 1 bis 5

Gebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Probenzahl	65	199	30	10	61	66	13	14	6	9	19	8	48
Hyperammina			0			0							
Ammodiscus			0			0					0		
Glomospira											0		
Reophax			0		0	0							0
Miliammina							0	0	0	0			
Ammobaculites			0	0									
Hap10phragmium			0	0									
Textularia												0	
Trochammina			0	0		0	0	0	0				0
Jadammina	0	0		0	0	0	0	0	0		0		0
Verneuilina						0							
Sonst. Text.	0								0				
Miliolina										0			
Nodosaria					0							0	
Lagena												0	
Bolivina			•			0							
Buliminidae		0		0									
Discorbis				0									
Rosalina				0		•					•		
Valvulineria	0				0							0	
Spirillina													
Ammonia													
Elphidium													
Globigerina	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cibicides	0		0			0					•		0
Nonion													
Nonionella												0	•
Anomalina	•	•										•	
Sonst. Rotal.			0	0	0	0						0	

Abbildung 237. LebendCa)-jTotCo)-Unterschiede für Stetigkeitsgrad 1

Trägt man in der unsortierten Anfangstabelle (siehe Abbildung 206 auf Seite 371) an allen Stellen, die lebende Exemplare enthalten - eine **Stetigkeit für die Lebendpopulation größer null haben - und keine toten Exemplare** derselben Gattung aufweisen, einen Punkt ein (•) und an all den Stellen, wo Exemplare der Totpopulation der entsprechenden Gattung vorhanden sind aber die zugehörige Lebendpopulation fehlt, einen Kreis (o). so erhält man die in Abbildung 237 auf Seite 416 dargestellte Übersichtstabelle.

Während nur in acht Fällen lebende Gattungen angetroffen werden, ohne daß Vertreter der entsprechenden Totpopulation gefunden werden - dies betrifft die Gattungen *Bolivina*, *Rosalina*, *Cibicides*, *Nonionella* und *Anomalina* und kommt bei den Etanggebieten nur in einem einzigen Fall vor (*Rosalina* in Gebiet 6) -, zeigt Abbildung 237 auf Seite 416 74 Kreise, das heißt, in 74 Fällen - das sind knappe 20 Prozent der 377 möglichen Fälle - werden tote Individuen von Gattungen angetroffen, die lebend im entsprechenden Gebiet nicht gefunden wurden. Neben der deutlich hervortretenden Reihe von Kreisen für die planktonisch lebende Gattung *Globigerina* sind an dieser Stelle die Gattungen *Reophax*, *Miliammina*, *Trochammina*, *Jadammina*, *Cibicides* und die Gruppe der "sonstigen Rotaliinen" zu nennen.

Zurückführen läßt sich diese größere Formenvielfalt in den Totpopulationen einerseits auf die in der Regel umfangreicheren Totproben und andererseits auf die geringe Chance, kurzlebige Formen lebend in den Proben anzutreffen. Eine wesentliche Bedeutung dürften der Antransport von leeren Schalen aus lebensfreundlicheren vollmarinen Bereichen in das teilweise brackische Untersuchungsgebiet und die Vermischung von leeren Schalen aus unterschiedlichen Environments haben.

Besteht kein Interesse an der Einbeziehung von Stetigkeitsgrad 1 mit Stetigkeiten bis zu 20 Prozent, bietet sich die in Abbildung 238 auf Seite 418 gewählte Form der Darstellung an: Gattungen, die in einem Gebiet eine **Stetigkeit von mehr als 20 Prozent bei der Lebendpopulation und von weniger als 20 Prozent bei der Totpopulation aufweisen**, werden mit einem Punkt gekennzeichnet; Gattungen, die in einem Gebiet eine **Stetigkeit größer 20 Prozent bei der Totpopulation und kleiner 20 Prozent bei der Lebendpopulation besitzen**, werden mit einem Kreis markiert.

Den zwei mit Punkten gekennzeichneten Fällen eines in der Totpopulation nicht dokumentierten Auftretens lebender Individuen einer Gattung (*Bolivina* und *Spirillina* in Gebiet 13) mit einer Stetigkeit größer 20 Prozent steht die große Zahl (51) von Fällen mit einem Kreis (**Stetigkeit der betreffenden Gattung in der Lebendpopulation unter 20 Prozent und in der Totpopulation über 20 Prozent**) gegenüber. Neben den *Globigerinen* - die in Abbildung 237 auf Seite 416 noch durchgehende Reihe von Kreisen ist im Bereich der Etanggebiete (7, 8, 9 und 10) und bei den Tiefwasserproben (Gebiet 12) bereits unterbrochen - sind bei den Gattungen mit größerer Stetigkeit in den Totpopulationen die Gattungen *Ammodiscus*, *Miliammina*, *Haplophragmium* und *Trochammina* zu nennen.

Gebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Probenzahl	65	199	30	10	61	66	13	14	6	9	19	8	48
Hyperammina			0	0	0								
Ammodiscus	0	0		0	0						0		0
Glomospira													
Reophax											0		
Miliammina			0			0	0	0	0	0		0	
Ammobaculites	0	0									0		
Haplophragmium	0	0		0	0								
Textularia												0	
Trochammina	0	0	0		0	0		0	0		0		
Jadammina									0				
Verneuilina	0												
Sonst. Text.									0				
Miliolina						0	0						
Nodosaria													
Lagena												0	
Bolivina													0
Buliminidae													
Discorbis		0			0						0		
Rosalina													
Valvulineria													
Spirillina													0
Ammonia													
Elphidium													
Globigerina	0	0	0	0	0	0					0		0
Cibicides													
Nonion													
Nonione11a													
Anomalina													
Sonst. Rotal.												0	

Abbildung 238. Lebend(e)-/Tot(o)-Unterschiede für Stetigkeitsgrad 2

Bei einer Konzentration auf Stetigkeiten über 40 Prozent entsteht die in Abbildung 239 auf Seite 419 gewählte Darstellung: Gattungen, die in einem Gebiet eine Stetigkeit von mehr als 40 Prozent bei der Lebendpopulation und von weniger als 40 Prozent bei der Totpopulation aufweisen, werden mit einem Punkt gekennzeichnet; Gattungen, die in einem Gebiet eine Stetigkeit größer 40 Prozent bei der Totpopulation und kleiner 40 Prozent bei der Lebendpopulation besitzen, werden mit einem Kreis markiert.

Gebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Probenzahl	65	199	30	10	61	66	13	14	6	9	19	8	48
Hyperammina				0									
Ammodiscus		0									0		
Glomospira													
Reophax													
Miliammina		0	0		0	0	0	0	0	0		0	
Ammobaculites												0	
Haplophragmium		0									0	0	
Textularia													
Trochammina		0							0		0		
Jadammina									0				
Verneuilina													0
Sonst. Text.													
Hiliolina						0							
Nodosaria													
Lagena													
Bolivina													
Buliminidae													
Discorbis		0											
Rosalina													
Valvulineria													
Spirillina													
Ammonia													
Elphidium								0	0	0			
Globigerina	0	0	0	0									
Cibicides													
Nonien													
Nonionella													
Anomalina													
Sonst. Rotal.													

Abbildung 239. Lebend(O)-/Tot(o)-Unterschiede für Stetigkeitsgrad 3

Neben den Kreisen für die Globigerinen in den Golfrandgebieten 1 bis 4 fällt die vergrößerte Stetigkeit bei der Gattung *Hiliammina* (in neun von 13 Gebieten) auf. Weitere Gattungen mit größerer Stetigkeit in der **Totpopulation einzelner Gebiete** sind: *Haplophragmium*, *Trochammina* und *Elphidium*.

Bei einer Heraufsetzung der Mindeststetigkeit für den durchzuführenden Lebend-/Totstetigkeitsvergleich von 40 auf 60 Prozent ergibt sich das in der komprimierten Darstellung von Abbildung 240 auf Seite 420 gezeigte Bild.

Gebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Miliammina	0	0	0	0	0			0	0	0	0	0	0
Ammobaculites												0	
Haplophragmium		0										0	0
Trochammina		0									0		
Jadarnmina									0				
Miliolina			0										
Discorbis													
Elphidium						0	0	0	0	0			
Globigerina		0	0										
Nonion										0			

Abbildung 240. Lebend(*)-/Tot(o)-Unterschiede für Stetigkeitsgrad 4

Sowohl in Abbildung 240 als auch in der von einer Mindeststetigkeit von **80 Prozent ausgehenden Abbildung 241 ist ein verstärktes Auftreten von Niliammina und Elphidium** in den Totpopulationen festzustellen.

Gebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Miliammina	o										o		o
Ammobaculites												o	
Verneuilina												o	
Miliolina				o									
Ammonia										o			
Elphidium						o		o	o				
Nonion									o	o			

Abbildung 241. LebendCO)-jTot(o)-Unterschiede für Stetigkeitsgrad 5

4.2.5.2 Stetigkeitsdifferenzen

Zieht man die Totstetigkeit von der Lebendstetigkeit ab, ergeben sich die in der folgenden Tabelle dargestellten Differenzen zwischen Lebend- und Totstetigkeit:

Gebiet	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Probenzahl	65	199	30	10	61	66	13	14	6	9	19	8	48
Hyperammina	-1	-1	-2	-2	-2	-1							
Ammodiscus	-2	-3	-1	-1	-2	-1					-3		-1
Glomospira	+1	-1			-1						-1		
Reophax	-1	-1	-1		-1	-1					-2		-1
Miliammina	-2	-2	-3	-2	-2	-3	-3	-4	-5	-4	-3	-3	-2
Ammobaculites	-1	-1	-1	-1	-1	-1					-2	-4	-1
Haplophragmium	-2	-3	-1	-2	-1	-1					-1	-2	-2
Textularia												-2	
Trochammina	-2	-3	-2	-1	-2	-2	-1	-2	-3		-4		-1
Jadammina	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-4		-1		-1
Verneuilina	-1	-1			-1	-1					+1	-2	-1
Sonst. Text.	-1								-2				
Miliolina		-1	-1	-2	-1	-2	-1	-1		-1			-1
Nodosaria					-1							-1	
Lagena												-2	
Bolivina	+1	+1	+1	-1	+1	-1						+1	+1
Buliminidae		-1		-1									
Discorbis	-1	-2	-1	-1	-1						-2	+1	+1
Rosalina	+1	+1	+1	-1	+1	+1					+1		-1
Valvulineria	-1	-1			-1							-1	
Spirillina		+1											+1
Ammonia							-1	+1	-1	-1			
Elphidium	-1	-1	-1		-1	-2	-2	-3	-4	-3			-1
Globigerina	-3	-4	-4	-3	-2	-2	-1	-1	-1		-2	-1	-2
Cibicides	-1	-1	-1			-1					+1		-1
Nonion			-1	-1	-1	-1	-1		-2	-3			
Nonionella												-2	+1
Anomalina					-1							+2	-1
Sonst. Rotal.	-1	-1	-1	-1	-1	-1						-2	-1

Abbildung 242. Stetigkeitsunterschiede - unsortiert

Die in Abbildung 242 dargestellten Unterschiede können genau wie die Stetigkeiten selbst zeilen- und spaltenweise geordnet werden. Für das Ordnen der Tabelle wird der im folgenden beschriebene Clusteralgorithmus eingesetzt.

4.2.5.3 Clusteranalyse für Stetigkeitsunterschiede

Bezeichnet $\text{NRPL}^{\text{®}}(\text{gl}, \text{il})$ die Anzahl der Proben aus Gebiet gl ($\text{gl} \in \mathbb{G}^{\text{®}} = \{1, \dots, m\}$), die lebende Individuen der Foraminiferengattung il ($\text{il} \in \mathbb{I}^{\text{®}} = \{1, \dots, n\}$) enthalten, und $\text{NPR}^{\text{®}}(\text{gl})$ die Anzahl aller Proben aus Gebiet gl , so ist der Anteil der Proben mit lebenden Individuen der Gattung i an der Summe der Proben aus Gebiet gl (die Lebendstetigkeit)

$$\text{NPRPLNPR}^{\text{®}}(\text{gl}, \text{il}) = \frac{\text{NRPL}^{\text{®}}(\text{gl}, \text{il})}{\text{NPR}^{\text{®}}(\text{gl})} \quad (4.2.30)$$

Nennt man die Anzahl der Proben aus Gebiet gl die tote Individuen der Foraminiferengattung il enthalten, $\text{NPRPT}^{\text{®}}(\text{gl}, \text{il})$, so ist der prozentuale Anteil der Proben mit toten Individuen der Gattung i an der Summe der Proben aus Gebiet gl (die Totstetigkeit)

$$\text{NPRPTNPR}^{\text{®}}(\text{gl}, \text{il}) = \frac{\text{NPRPT}^{\text{®}}(\text{gl}, \text{il})}{\text{NPR}^{\text{®}}(\text{gl})} \quad (4.2.31)$$

Für die Darstellung der Unterschiede in der Stetigkeit von Lebend- und Totpopulation bietet sich die Formulierung als Differenz an:

$$\begin{aligned} & \text{NPRPDNPR}^{\text{®}}(\text{gl}, \text{il}) \\ &= \text{NPRPLNPR}^{\text{®}}(\text{gl}, \text{il}) - \text{NPRPTNPR}^{\text{®}}(\text{gl}, \text{il}) \end{aligned} \quad (4.2.32)$$

Auf die so definierte Stetigkeitsdifferenz lassen sich alle Formeln zur Clusteranalyse bei Lebendstetigkeiten anwenden (Austausch von PL gegen PD in allen angegebenen Formeln).

Das Ergebnis der Clusteranalyse für die Gruppierung der Gebiete liefert drei unterscheidbare Gruppen: die Gruppe der Etanggebiete (9, 6, 7, 8 und 10), die Gruppe der Golfrandgebiete (13, 4, 5, 3, 1 und 11)¹²³ und die ein Element umfassende Gruppe der Tiefwasserproben (Gebiet 12). **Die Unterschiede innerhalb der Gruppen sind mit maximal 13.2 Prozent deutlich kleiner als die Abstände zwischen den Gruppen (26.3 bzw. 34.7 Prozent).**

¹²³ Bei den Stetigkeitsunterschieden wird Gebiet 3 den Golfrandgebieten **zugerechnet**.

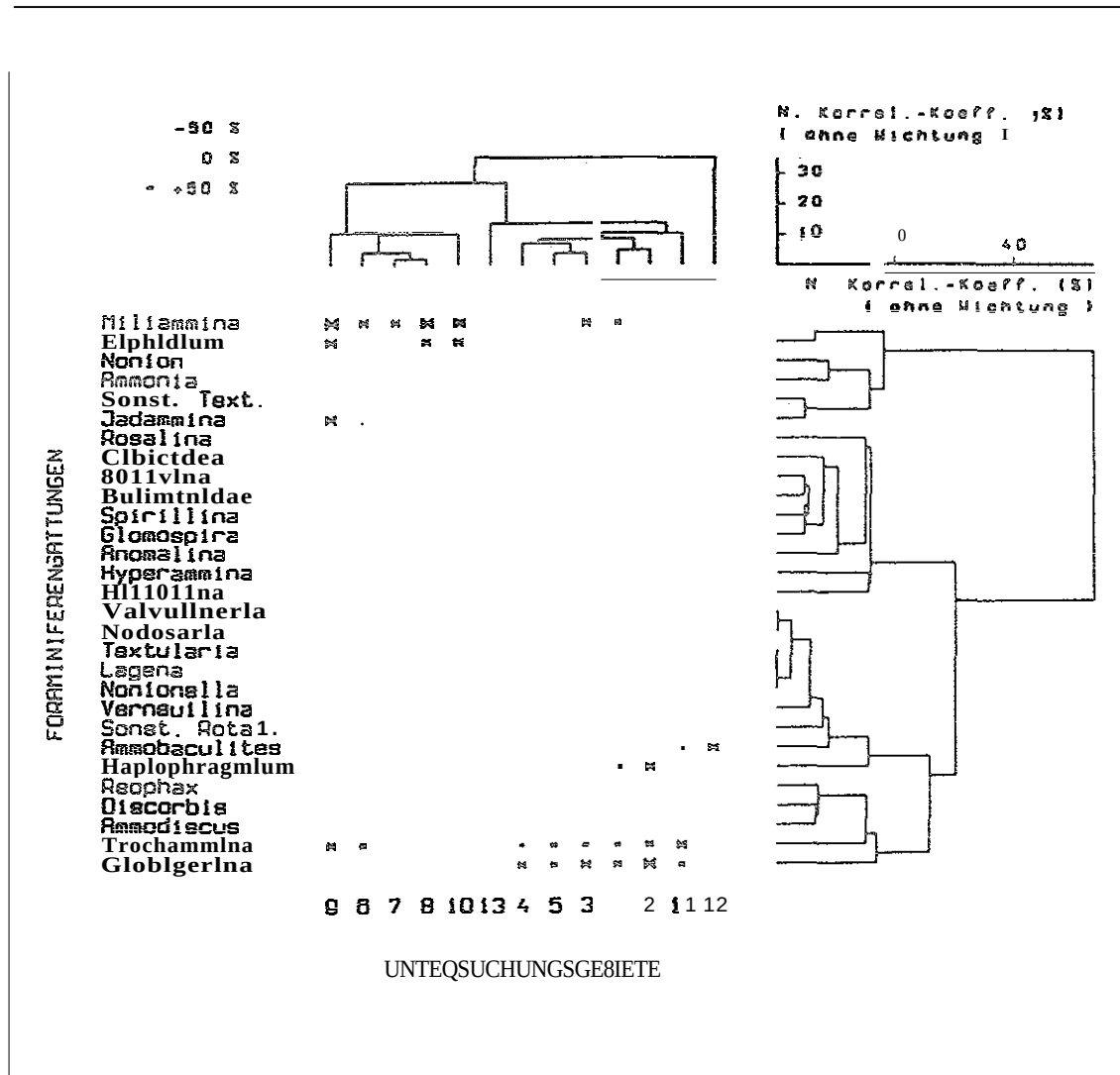


Abbildung 243. Clusteranalyse der Stetigkeitsunterschiede

Das Ergebnis der Clusteranalyse für die **Gruppierung der Gattungen** - rechts in Abbildung 243 dargestellt - zeigt im wesentlichen zwei **Gruppen**. Die erste Gruppe (*Miliammina*, *Elphidium*, *Nonion*, *Ammonia*, *Jadammina* und die **Hsonstigen Textulariinen**) - oberer Teil des Dendrogramms - zeichnet sich durch gravierende Stetigkeitsunterschiede in den Etangs - speziell im Gebiet 9 - aus. Die Unterschiede in den anderen Gebieten, sieht man einmal von *Miliammina* ab, sind gering.

Die zweite Gruppe, gekennzeichnet durch ein Überwiegen der Abweichungen bei den Nichtetanggebieten, erlaubt bei einem gewählten minimalen Gruppenabstand von knapp 25 Prozent (24.7 Prozent Abstand zwischen den beiden unteren Untergruppen) die Aufteilung in drei Untergruppen: Die oberste durch das Fehlen gravierender Stetigkeitdifferenzen gekennzeichnete Untergruppe enthält die Gattungen *Rosalina*, *Cibicides*, *Bolivina*, *Spirillina*, *Glomospira*, *Anomalina*, *Hyperammina*, *Miliolina* und die *Buliminiden*; zur mittleren Untergruppe, erkennbar am Fehlen größerer Un-

terschiede in den Etangs und an deutlichen Unterschieden in Gebiet 12, gehören *Valvulineria*, *Nodosaria*, *Textularia*, *Lagena*, *Nonionella*, *Verneuilina*, *Ammobaculites*, *Haplophragmium* und die "sonstigen Rotaliinen": die untere Untergruppe, erkennbar an relativ zu den Golf-randgebieten geringen Unterschieden sowohl in den Etanggebieten als auch in Gebiet 12, umfaßt *Reophax*, *Discorbis*, *Ammodiscus*, *Trochammina* und *Globigerina*.

Abbildung 244 auf Seite 425 enthält die sortierte Tabelle der Stetigkeitsunterschiede und die aufgrund der Clusteranalyse gefundenen Gruppierungen nach Gebieten und Gattungen.

4.2.5.4 Ursachen der Lebend/Tot-Unterschiede

Eine Erklärungsmöglichkeit für die Stetigkeitsunterschiede zwischen Lebend- und Totproben bietet die im Unterkapitel "Überlegungen zur Umlagerung von Foraminiferen" auf Seite 141 erörterte selektive Verfrachtung von toten Foraminiferen in Abhängigkeit von der Gehäuseform.

Wird das die Foraminiferenschalen enthaltende Sediment durch eine vorübergehende Änderung der Strömungsgeschwindigkeit erodiert und als Suspension transportiert, so spielt für Transportdauerlänge und Ablagerungsort die Form der Gehäuse eine nicht zu vernachlässigende Rolle. Folgt man zum Beispiel den von MAIKLEM (1968) durchgeführten Experimenten mit unterschiedlichen "bioclastic carbonate grains", so ergeben sich für scheiben- und für spindeiförmige Foraminiferen unterschiedliche Sinkgeschwindigkeiten.

Während für die von MAIKLEM untersuchte spindelförmige *Alveolinella* (eine schematische Zeichnung dieser Gattung findet sich bei HÜLLER, 1963, Seite 55) bei einem mittleren Gehäusedurchmesser von einem Millimeter Sinkgeschwindigkeiten von etwa 8 cm/sec gemessen werden, erfolgt das Absinken von *Marginopora*, einer scheibenförmigen Foraminifere (siehe zum Beispiel *Marginopora vertebralis* BLAINVILLE auf Plate 4 in HURRAY 1973) mit etwa 4 cm/sec nur halb so schnell. Auch wenn die MAIKLEM'schen Experimente nur in einer stehenden Wassersäule durchgeführt wurden und nicht direkt auf reale Bedingungen im natürlichen Environment übertragen werden können, stützt dies jedoch die Annahme, daß je nach Gehäuseform unterschiedliche Transportweiten und Dispersionsmuster für tote Foraminiferen zu erwarten sind.

Betrachtet man unter diesem Aspekt alle vier Gruppen/Untergruppen, die die Clusteranalyse der Stetigkeitsunterschiede geliefert hat, fällt in der ersten Gruppe, die durch deutliche Stetigkeitsunterschiede gekennzeichnet ist, das Überwiegen von scheibenförmigen Gattungen auf (*Elphidium*, *Nonion*, *Ammonia*, *Jadammina*). Entsprechendes gilt für die unterste Gruppe (*Discorbis*, *Ammodiscus*) *Trochammina*, *Globigerina*), während in den verbleibenden Untergruppen - gekennzeichnet durch geringe Unterschiede zwischen Lebend- und Totstetigkeiten - die nicht planspiral oder flach-trochospiral gebauten Formen überwiegen (zum Beispiel die angenähert durch eine überhöhte dreiseitige Pyramide beschreibbare *Verneuilina*). Auch wenn die oberflächliche Betrachtung der Ergebnisse der Clusteranalyse das Vorliegen von Transportselektion als Ursache für die Unterschiede zwischen Lebend- und Totstetigkeiten wahrscheinlich erscheinen läßt, muß festgehalten werden, daß die deutlichen Stetigkeitsunterschiede für die nicht scheibenförmige *Niliammina*, für *Ammobaculites* und *Haplophragmium* Transportselektion als alleinige Erklärung unzureichend erscheinen lassen.

Gebiet	9	6	7	8	10	13	4	5	3	1	2	11	12
Probenzahl	6	66	13	14	9	48	10	61	30	65	199	19	8
Miliammina	-5	-3	-3	-4	-4	-2	-2	-2	-3	-2	-2	-3	-3
Elphidium	-4	-2	-2	-3	-3	-1		-1	-1	-1	-1		
Nonion	-2	-1	-1		-3		-1	-1	-1				
Ammonia	-1		-1	+1	-1								
Sonst. Text.	-2									-1			
Jadammina	-4	-1	-1	-1		-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	
Rosalina		+1				-1	-1	+1	+1	+1	+1	+1	
Cibicides		-1				-1			-1	-1	-1	+1	
Bolivina		-1				+1	-1	+1	+1	+1	+1		+1
Buliminidae							-1				-1		
Spirillina						+1					+1		
Glomospira								-1		+1	-1	-1	
Anomalina						-1		-1					+2
Hyperammina		-1					-2	-2	-2	-1	-1		
Miliolina		-2	-1	-1	-1	-1	-2	-1	-1		-1		
Valvulineria								-1		-1	-1		-1
Nodosaria								-1					-1
Textularia													-2
Lagena													-2
Nonionella						+1							-2
Verneuilina		-1				-1		-1		-1	-1	+1	-2
Sonst. Rot.		-1				-1	-1	-1	-1	-1	-1		-2
Ammobacul.		-1				-1	-1	-1	-1	-1	-1	-2	-4
Haplophrag.		-1				-2	-2	-1	-1	-2	-3	-1	-2
Reophax		-1				-1		-1	-1	-1	-1	-2	
Discorbis						+1	-1	-1	-1	-1	-2	-2	+1
Ammodiscus		-1				-1	-1	-2	-1	-2	-3	-3	
Trochammina	-3	-2	-1	-2		-1	-1	-2	-2	-2	-3	-4	
G10bigerina	-1	-2	-1	-1		-2	-3	-2	-4	-3	-4	-2	-1

Abbildung 244. Stetigkeitsunterschiede - sortiert

4.2.6 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 4.2

Die Ergebnisse der Analyse der Stetigkeit von Foraminiferengattungen werden in folgenden Punkten zusammengefaßt:

- Unterschiedene Gruppen von Foraminiferen

Für frequenzanalytische Untersuchungen stehen insgesamt 29 Gruppen von Foraminiferen zur Verfügung.

Bei den Textulariinen werden 11 Gattungen und eine Gruppe mit **äußerst** selten auftretenden "sonstigen Textulariinen" unterschieden.

Die Rotaliinen sind mit 14 Gattungen, der nicht weiter differenzierten Familie der Buliminiden und ebenfalls einer Gruppe mit "sonstigen Rotaliinen" vertreten.

Die Miliolinen werden als einheitliche Gruppe behandelt.

- Wichtigste Gattungen

In der Lebendgemeinschaft sind die mit Abstand wichtigsten Gattungen *Ammonia*, *Elphidium* und *Nonion*. Diese Gattungen sind in **mehr als 80 Prozent der Proben vertreten.**

In der Totgemeinschaft kommt zu diesen **drei** Gattungen der Sand-schaler *Miliammina* in mehr als 70 Prozent der Proben hinzu.

- Unterschiede zwischen Golfrand und Etangs

Zwischen Golfrand und Etangs existieren deutliche Stetigkeitsunterschiede für Foraminiferengattungen.

Die Lebendgemeinschaften in den Etangs zeichnen sich durch ein weitgehendes Fehlen von Textulariinen aus.

Die Unterschiede zwischen den Environments fallen bei den Totgemeinschaften weniger deutlich aus.

- Unterschiede innerhalb und zwischen Environments

Zur Analyse der Stetigkeitsunterschiede innerhalb der Environments und für den Vergleich der Unterschiede innerhalb der Environments mit den Unterschieden zwischen den Environments werden die Stetigkeiten für die Untersuchungsgebiete 1 bis 13 berechnet und für die Lebend- und die Totgemeinschaft in Assoziationstabellen nach BRAUN-BLANQUET dargestellt.

Das subjektive Ordnungsverfahren nach BRAUN-BLANQUET wird mit Hilfe der Clusteranalyse in ein intersubjektiv **nachprüfbares**, ein objektives, Verfahren umgewandelt. Die Wahl des Abstandsmaßes (in der vorliegenden Arbeit werden euklidischer Abstand und Korrelationskoeffizient gewählt) und die Wahl der Art der Wichtung der Gruppen innerhalb des Clusterbildungsprozesses bleiben jedoch subjektive Entscheidungen des Untersuchenden. Auf Unterschieden des gewählten Abstandsmaßes und der gewählten Wichtung beruhende Unterschiede im Ergebnis sind in der vorliegenden Untersuchung erkennbar.

Sowohl bei den Lebend- als auch bei den Totgemeinschaften werden die unterschiedenen Gebiete durch das auf der Stetigkeitsberechnung beruhende Clusteranalyseverfahren den unterschiedenen Environments zugeordnet.

Damit erscheint das angewandte Verfahren für die Gruppierung von Probengruppen, deren Zuordnung zu Environments unbekannt ist, geeignet.

- Stetigkeitsunterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft

Unterschiede zwischen den Stetigkeiten von Lebend- und Totgemeinschaft lassen sich nachweisen.

Die Hypothese, daß selektive Umlagerungsvorgänge für die Unterschiede verantwortlich sind, läßt sich anhand des vorliegenden Datenmaterials nicht beweisen.

Aufgrund der festgestellten Stetigkeitsunterschiede erscheint die direkte Übertragung des an Biozönosen ermittelten Befundes auf Thapho- oder Oryktozönosen ohne eine detaillierte Analyse der möglichen Veränderungen der Gemeinschaft nur in durch spezielle äußere Bedingungen gekennzeichneten Environments, nicht aber generell sinnvoll zu sein.

4.3 ABUNDANZUNTERSUCHUNGEN FÜR FORAMINIFERENPOPULATIONEN

Eine in der Foraminiferenökologie übliche Methode, die Bedeutung bestimmter Populationen für die Zusammensetzung der Gemeinschaft der Foraminiferen darzustellen, besteht in der Ermittlung der relativen Häufigkeit oder Abundanz der Populationen.

Der Nutzen dieser Berechnungen wird zum Beispiel bei ODUM (1983, Seite 258) erläutert: "Wie in der These bei Beginn dieser Sektion schon festgestellt wurde, ist die relative Häufigkeit oft ein nützliches Maß, wenn es darauf ankommt, zu erfahren, wie sich eine Population verändert oder wenn die Möglichkeit der Bestimmung der absoluten Dichte nicht gegeben ist. Begriffe wie häufig, gemein, selten usw. sind erst brauchbar, wenn sie auf einen Meßwert oder Schätzwert bezogen werden, so daß Vergleiche möglich sind.... Es sei daran erinnert, daß Indices der relativen Häufigkeit bei Populationen von größeren Tieren und terrestrischen Pflanzen häufig verwendet werden, besonders dann, wenn große Gebiete ohne einen zu großen Aufwand an Zeit und Geld untersucht werden sollen. Zum Beispiel müssen staatliche Jagdaufsichtsorgane bei der Festlegung der Abschlußraten für auf dem Zug befindliche Wasservögel wissen, ob die Populationen kleiner, größer oder ebenso groß wie in dem vergangenen Jahr sind. Nur so kann man im beiderseitigen Interesse - von Vögeln und Jägern - zu vernünftigen Regelungen kommen. Um das zu erreichen, müssen sie sich auf die Indices der relativen Häufigkeit, die aus Felduntersuchungen, Berichten von Jägern, Fragebögen und Zählungen der Nistplätze gewonnen werden, beziehen. Prozentangaben werden häufig bei Untersuchungen der Vegetation verwendet und speziell definierte Begriffe haben sich eingeführt, z. B. *Frequenz* = Prozentanteil der Proben, in denen eine Art vorkommt; *Abundanz* = Prozentsatz der Individuen in einer Probe; *Deckung* = Prozentanteil der Bodenbedeckung eines bestimmten Areals.... Man sollte vorsichtig sein und nicht Maßeinheiten der relativen Häufigkeit mit denen der wahren Dichte verwechseln, die immer auf einen bestimmten Raum bezogen wird."

Während in der Biozönose die Angabe von Populationsdichten Aussagen über die Struktur des Ökosystems erlauben, sind die Angaben über die Anzahl toter Individuen pro Raum- oder Flächeneinheit, die Totpopulationsdichten, von einer anderen Qualität: Sie beinhalten Informationen, die auf die populationsdynamische Entwicklung des Ökosystems auf der einen und auf die zur Ablagerung des Sediments führenden geologischen Prozesse auf der anderen Seite zurückzuführen sind. Eine große Anzahl toter Individuen in einem Gramm Sediment kann zum Beispiel auf geringe Sedimentation oder auf eine große Anzahl von Sterbefällen bei großer Lebendpopulationsdichte zurückgeführt werden oder auf jede beliebige Kombination dieser beiden Ursachen. Wegen der begrenzten Möglichkeiten, die beiden Einflüsse am fossilen Material auseinanderzuhalten, bleibt wegen der mangelnden Aussagefähigkeit von Dichteangaben in der Regel nur die Ermittlung und Analyse relativer Häufigkeiten für Schlüsse vom fossilen Material auf die Paläobiozönose.

Für die Übertragung rezentbiozönotischer Erkenntnisse auf fossiles Material stellt die Vergleichbarkeit der relativen Häufigkeiten innerhalb rezenter Biozönosen mit den relativen Häufigkeiten der am selben Ort vorliegenden rezenten Taphozönosen eine Minimalanforderung dar. Anhand des im Rhonedelta entnommenen Probenmaterials läßt sich dieser Vergleich durchführen.

Der erste Abschnitt des Unterkapitels über relative Häufigkeiten (4.3.1) erörtert die Problematik der Mindeststichprobengröße für die

Ermittlung relativer Häufigkeiten und bestimmt die für Abundanzuntersuchungen brauchbaren Proben.

Der zweite Abschnitt (4.3.2) gibt einen Überblick über die mittleren relativen Häufigkeiten der drei Unterordnungen der Ordnung der Foraminiferen für das gesamte Untersuchungsgebiet und für die beiden Environments. Die Unterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft werden analysiert.

Der dritte Abschnitt (4.3.3) enthält die Formeln für die Berechnung der **relativen Häufigkeiten**.

Der vierte Abschnitt (4.3.4) untersucht den Einfluß von Jahreszeit und Wassertiefe auf die Entwicklung der Abundanz in Lebend- und Totgemeinschaft.

Der fünfte Abschnitt (4.3.5) zeigt anhand der drei Gattungen, *Ammonia*, *Elphidium* und *Nonion* die Möglichkeit auf, auch mit Hilfe von Teilgruppen aussagekräftige Ergebnisse zu erzielen.

Die Ergebnisse der Abundanzuntersuchungen werden im sechsten Abschnitt (4.3.6) zusammengefaßt.

4.3.1 MINDESTSTICHPROBENGROSSE FÜR PROZENTUALE WERTE

Ist man bei der Entscheidung über die "sinnvolle" Stichprobengröße auf Angaben aus der Literatur angewiesen, stößt man zwangsläufig auf eine erforderliche Mindeststichprobengröße von 300 Individuen.

MURRAY (1973, Seite 246) schreibt zum Beispiel: "It is customary to count 250 to 300 individuals from each sample to obtain consistent percentage values for the component species."

Für die Berechnung der relativen Häufigkeiten der Populationen - hier **Textulariinen, Miliolinen und Rotaliinen** bzw. **einzelne Gattungen** - wurden in der hier vorgelegten Untersuchung über die Foraminiferenökologie im Rhonedelta die Proben ausgewählt, bei denen die Größe der Lebendgemeinschaft und die Größe der Totgemeinschaft der Foraminiferen jeweils mindestens 100 Individuen betragen.

Bezeichnet man eine Gruppe von Proben, die aus einem bestimmten Bereich ($o \in O$) in einer bestimmten Zeitspanne ($t_1 \leq t \leq t_2$) entnommen wurden als $GP_{RE}(O,T)$, so werden von den in $GP_{RE}(O,T)$ zusammengefaßten Proben alle die Kombinationen (o,t) von o und t in die für Abundanzuntersuchungen geeignete neue Probengruppe $GP_{RA}(O,T)$ übernommen, für welche die folgenden beiden Bedingungen (4.3.1) und (4.3.2) erfüllt sind:

$$SFL_{RA}(o,t) \geq 100 \quad (4.3.1)$$

$$SFT_{RA}(o,t) \geq 100 \quad (4.3.2)$$

Da bei den Prozentbildungen die Summe der lebenden bzw. die Summe der toten Foraminiferen als Divisor benutzt wird, ist die Vermeidung großer Abweichungen aufgrund von kleinen Gemeinschaftsgrößen wichtig. Bei der gewählten Mindeststichprobengröße von 100 Individuen wird gewährleistet, daß die Prozentsätze der (Stich-) Proben im ungünstigsten Fall (das wäre ein Populationsanteil von 50 Prozent) mit einer Sicherheit von 95 Prozent um weniger als 10 Prozent vom Prozentsatz der Grundgesamtheit abweichen (siehe STANGE 1970, 436ff.).¹²⁴

Die Wahrscheinlichkeit, in der (Stich-) Probe Formen nicht zu finden, die in der Grundgesamtheit vorhanden sind, läßt sich nach DENNISON & RAY (1967, Seite 707) ermitteln. Formen, die mehr als 10 Prozent der Grundgesamtheit ausmachen, werden bei einem Stichprobenumfang von 100 Exemplaren mit einer Wahrscheinlichkeit von weniger als 0.01 Prozent nicht gefunden; Formen, die 5 Prozent der Grundgesamtheit ausmachen, werden mit einer Wahrscheinlichkeit von 1 Prozent nicht in der Stichprobe angetroffen, wohingegen die Wahrscheinlichkeit, eine Form, die mit nur 0.7 Prozent an der Grundgesamtheit beteiligt ist, nicht in der Stichprobe zu finden, schon bei 50 Prozent liegt.

Die Wahl der Stichprobengröße ist im Sinne der statistischen Entscheidungstheorie nicht rational. Das Problem bei der Entscheidung über die Stichprobengröße liegt in der Tatsache begründet, daß keine Schadensfunktion für "Fehlentscheidungen" angegeben werden kann, da die gesamte Untersuchung rein deskriptiven Charakter hat und nicht als Grundlage für Entscheidungen dient, an deren Folgen man den "Nutzen" messen kann (siehe z.B. ZIMMERMANN 1971, Seiten 114ff. oder DEGROOT 1970, Seiten 86ff.). Die Angabe "optimaler" Stichprobenumfänge erscheint unter diesen Umständen nicht sinnvoll zu sein.

Verwendbarkeit von Proben ein Literaturbeispiel: Im Vergleich zu Untersuchungen in der Literatur erscheinen die gewählten Mindestumfänge der Lebend- bzw. Totgemeinschaften verhältnismäßig groß.

Als Beispiel dafür kann die Arbeit von PHLEGER (1955) dienen. PHLEGER unterscheidet zwei Siebfraktionen. In der ersten Siebfraktion (Korndurchmesser größer 0.149 mm) und in der zweiten Siebfraktion (Korndurchmesser kleiner 0.149 mm, größer 0.074 mm) zählt er jeweils eine Lebend- und eine Gesamtgemeinschaft (Gesamtgemeinschaft = Lebendgemeinschaft + Totgemeinschaft) aus (siehe zum Beispiel Table I bis Table 111 auf den Seiten 720 und 721). Addiert man bei den Einzelproben die beiden Gesamtgemeinschaften und subtrahiert von der Summe die Gesamtlebendgemeinschaft, so ergibt sich die Gesamttotgemeinschaft.

Für die von PHLEGER im südöstlichen Mississippidelta entnommenen 157 Proben ergibt sich die in Abbildung 245 auf Seite 432 dargestellte Verteilung der Stichprobengrößen für die Lebendgemeinschaft. 6.37 Prozent der Proben enthalten keine lebenden Foraminiferen, d.h. bei diesen Proben können überhaupt keine Prozentangaben gemacht werden. 34.4 Prozent der Proben enthalten mindestens eine und höchstens 25 lebende Foraminiferen; in diese Gruppe fällt zum Beispiel die Probe 63 (siehe PHLEGER 1955, Table VI, auf Seite 724): In die Fraktion größer 0.149 mm fällt bei dieser Probe eine einzige Foraminifere (*Nonionella opima*), die mit 100 Prozent angegeben wird, während sich die beiden Foraminiferen der

¹²⁴ Für eine Sicherheit von 99 Prozent ergibt sich eine größtmögliche Abweichung von 13 Prozent bei einem prozentualen Anteil der Population an der Gemeinschaft von 50 Prozent.

feineren Fraktion (kleiner 0.149 mm, größer 0.074 mm) auf die beiden Formen *Nonionella opima* und *Ammonia* zu je 50 Prozent verteilen.

Lebende Foraminiferen pro Probe		Absolute Häufigkeit	Relative Häufigkeit [%]
von	bis		
	0	10	6.4
1	25	54	34.4
26	50	22	14.0
51	75	20	12.7
76	100	13	8.3
	100	119	75.8
101	200	25	5.9
201	300	3	1.9
301	400	3	1.9
401	500	3	1.9
501		4	2.5

Abbildung 245. Tabelle der PHLEGERschen Lebendgemeinschaftsgrößen

Wie Abbildung 245 zeigt, entfallen auf die nächsten beiden Intervalle (**26 bis 50 lebende Foraminiferen und 51 bis 75 lebende Foraminiferen**) 14 bzw. 12.7 Prozent der Proben, d.h. 67.5 Prozent der von PHLEGER bearbeiteten Proben enthalten höchstens 75 lebende Foraminiferen. Aus der Tabelle von DENNISON & HAY (1967, Seite 707) ergibt sich, daß bei einer **Stichprobengröße von 75 Exemplaren die Wahrscheinlichkeit, eine Art, die mit einem Prozent am Aufbau der Gemeinschaft beteiligt ist, nicht in der Probe zu finden, bei 50 Prozent liegt**; für **eine Stichprobengröße von 25 Exemplaren** ergibt sich eine Wahrscheinlichkeit von etwa 80 Prozent, diese mit einem Prozent an der Gemeinschaft beteiligte Art nicht in der Stichprobe zu finden. **Unter diesem Gesichtspunkt betrachtet, verliert zum Beispiel die von PHLEGER in Fig. 17 (siehe PHLEGER 1955, Seite 737) dargestellte Verteilung von *Bigenerina irregularis* PHLEGER & PARZER erheblich an Bedeutung, da diese Art, falls überhaupt vorhanden, mit geringen Prozentsätzen vertreten ist.**

Tote Foraminiferen pro Probe		Absolute Häufigkeit	Relative Häufigkeit [% 1
von	bis		
	0	0	0.0
1	25	29	18.5
26	50	11	7.0
51	75	6	3.8
76	100	7	4.5
	100	53	33.8
101	200	21	13.4
201	300	12	7.7
301	400	9	5.7
401	500	5	3.2
	500	100	63.7
501	1000	37	23.6
1001	1500	8	5.1
1501	2000	3	1.9
2001	2500	2	1.3
2501		7	4.5

Abbildung 246. Tabelle der PHLEGERschen Totgemeinschaftsgrößen

Für die Totgemeinschaft enthalten die PHLEGERschen Daten zwar insgesamt **größere Stichprobenumfänge, aber auch hier enthalten knapp 30 Prozent der** Stichproben nicht mehr als 75 tote Foraminiferen (siehe Abbildung 246).

Legt man die für die Untersuchungen im Rhonedelta gewählten Kriterien für die Auswahl der Proben zugrunde, bleiben von den PHLEGERschen Proben lediglich 37 für die Berechnung von Prozentwerten übrig:

	A u s w a h l k r i t e r i u m		
	Mindestens 100 lebende Foraminiferen	Mindestens 100 tote Foraminiferen	Mindestens 100 lebende und mindestens 100 tote Foraminiferen
	A n z a h l d e r P r o b e n		
Kriterium erfüllt	39	104	37
Kriterium nicht erfüllt	118	53	120

Abbildung 247. Kriterienerfüllung und verbleibende Proben
(Literaturbeispiel)

Wie Abbildung 247 zeigt, ist das erste Kriterium (mindestens 100 lebende Individuen pro Probe) in 118 Fällen nicht erfüllt. Der Unterschied zum Wert in der in Abbildung 245 auf Seite 432 dargestellten Verteilung beruht auf dem Vorhandensein einer Probe auf der Klassengrenze mit genau 100 lebenden Foraminiferen. Das heißt, daß lediglich 39 der 157 Proben das erste Kriterium erfüllen.

Das zweite Kriterium (mindestens 100 tote Individuen pro Probe) erfüllen 104 Proben, 53 Proben müssen verworfen werden.

Kombiniert man beide Kriterien zur Forderung „Mindestens 100 lebende und mindestens 100 tote Foraminiferen“, verbleiben lediglich 37 Proben für die Ermittlung relativer Häufigkeiten, das sind nur knapp 25 Prozent der PHLEGERschen Proben.

Verwendbarkeit der Rhonedeltaprobe für die Abundanzbestimmung: Probleme - ähnlich wie bei den PHLEGERschen Daten beschrieben - treten auch beim Probenmaterial aus dem Rhonedelta auf, wenn auch der Anteil der für Abundanzanalysen unbrauchbaren Proben weniger hoch ausfällt.

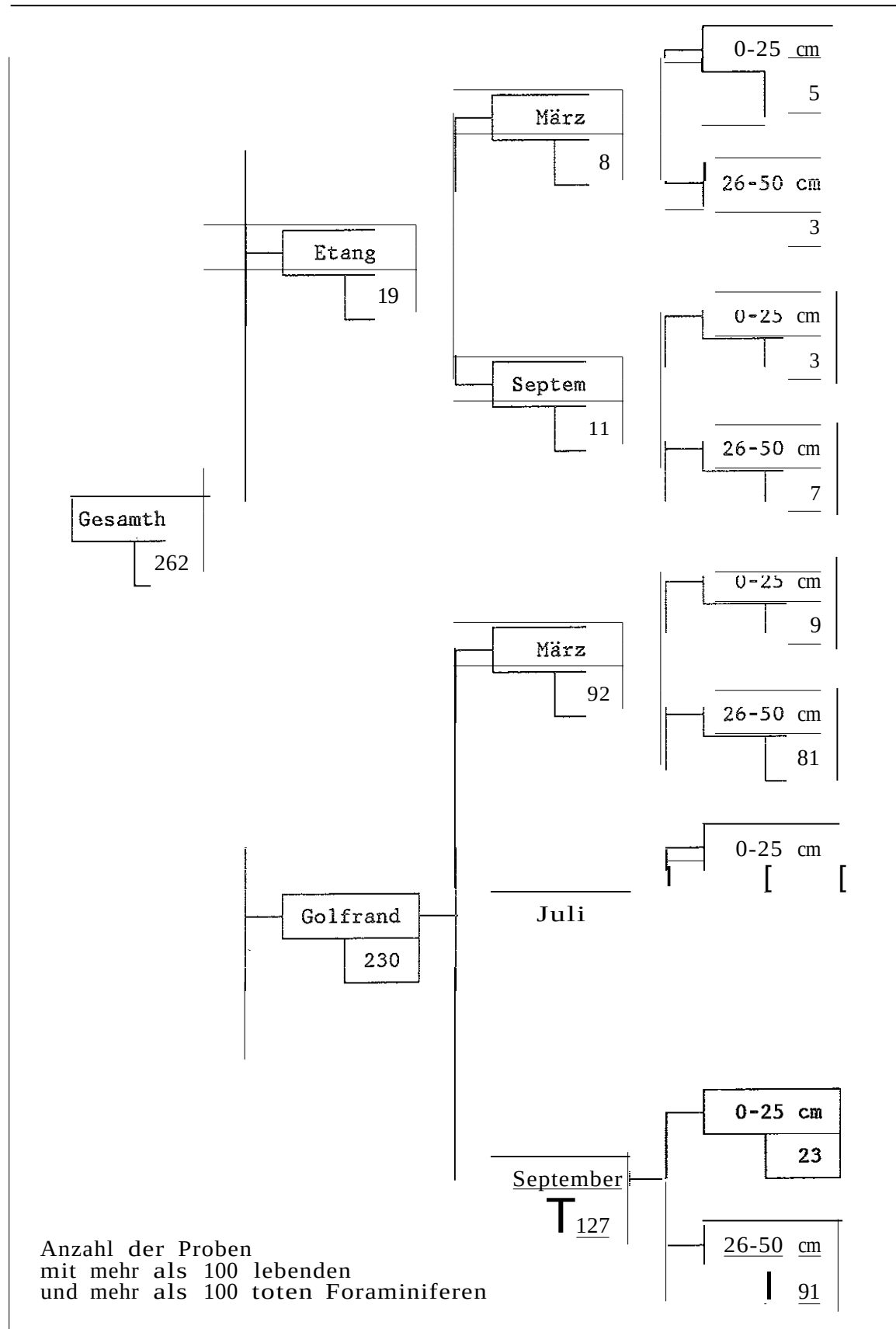


Abbildung 248. Stichprobengrößen bei prozentualen Daten

Durch die Festlegung der Mindestgröße der Lebendgemeinschaft auf 100 Individuen entfallen 281 der 548 im Rhonedelta entnommenen Proben; die **Festlegung der Mindestgröße für die Totgemeinschaft auf 100 Individuen** eliminiert von den verbleibenden 267 Proben weitere fünf, so daß für die folgenden Untersuchungen 262 Proben zur Verfügung stehen, das sind **48 Prozent des gesamten Probenmaterials**.

Eine Aufteilung des Probenmaterials nach Entnahmeenvironment, Entnahmemonat und Entnahmetiefe ergibt die in Abbildung 248 auf Seite 435 dargestellten neuen Stichprobengrößen für Abundanzuntersuchungen:

Wie die Untersuchungen der Populationsdichten der Unterordnungen der **Foraminiferen im Unterkapitel 4.1 II Populationsdichte von Foraminiferen** auf Seite 303 zeigen, ist aufgrund der je nach Environment, Entnahmemonat und Entnahmetiefe verschiedenen Besiedlungsdichte bei der Probenauswahl für die Abundanzberechnungen je nach Art der Stichprobengruppe mit unterschiedlichen "Verlusten" an Proben zu rechnen; in den dünn besiedelten Etangs sind zum Beispiel weniger Proben mit mehr als hundert lebenden Foraminiferen zu erwarten als in den dichter besiedelten Golfrandgebieten. Errechnet man für die in Abbildung 248 auf Seite 435 abgebildeten Probengruppen den Anteil der verbleibenden Proben am Umfang der ursprünglichen Probengruppe (siehe Abbildung 101 auf Seite 208), ergeben sich die in Abbildung 249 auf Seite 437 aufgeführten Prozentsätze.

Während von der Gesamtheit der Proben 48 Prozent nach der Anwendung der **gewählten Auswahlkriterien übrigbleiben, stehen in den Etangs nur noch 18 Prozent der ursprünglich vorhanden Proben für Abundanzuntersuchungen zur Verfügung**. Am Golfrand können 57 Prozent der gewonnenen Proben für **Abundanzuntersuchungen herangezogen werden**.

Wegen der geringen Zahl verbleibender Proben, erscheint jede weitere Untersuchung relativer Häufigkeiten in den Etangs gewagt, da belastbare Aussagen wegen der geringen Probenzahlen kaum zu erhalten sind. Für die **Etangs sollen deshalb lediglich Durchschnittswerte für die Gesamtheit der dort betrachteten Proben angegeben werden**.

Für **Detailuntersuchungen geeigneter erscheint, wenn man einmal von der Gruppe der im Juli entnommenen Proben absieht, das verbleibende Probenmaterial am Golfrand. Hier bietet sich aufgrund der Anzahl der verbleibenden Proben für Abundanzuntersuchungen der Vergleich der relativen Häufigkeiten für die folgenden vier Probengruppen an:**

• Golfrand	Entnahmemonat	März	0 - 25 cm	Wasserbedeckung
• Golfrand	"	März	26 - 50 cm	"
• Golfrand	"	September	0 - 25 cm	"
• Golfrand	"	September	26 - 50 cm	"

Speziell bei den Probengruppen mit einer Wasserbedeckung von 26 bis 50 cm sind die Stichprobenumfänge groß genug, um Verteilungen explizit darzustellen, zu vergleichen und statistische Tests einzusetzen.

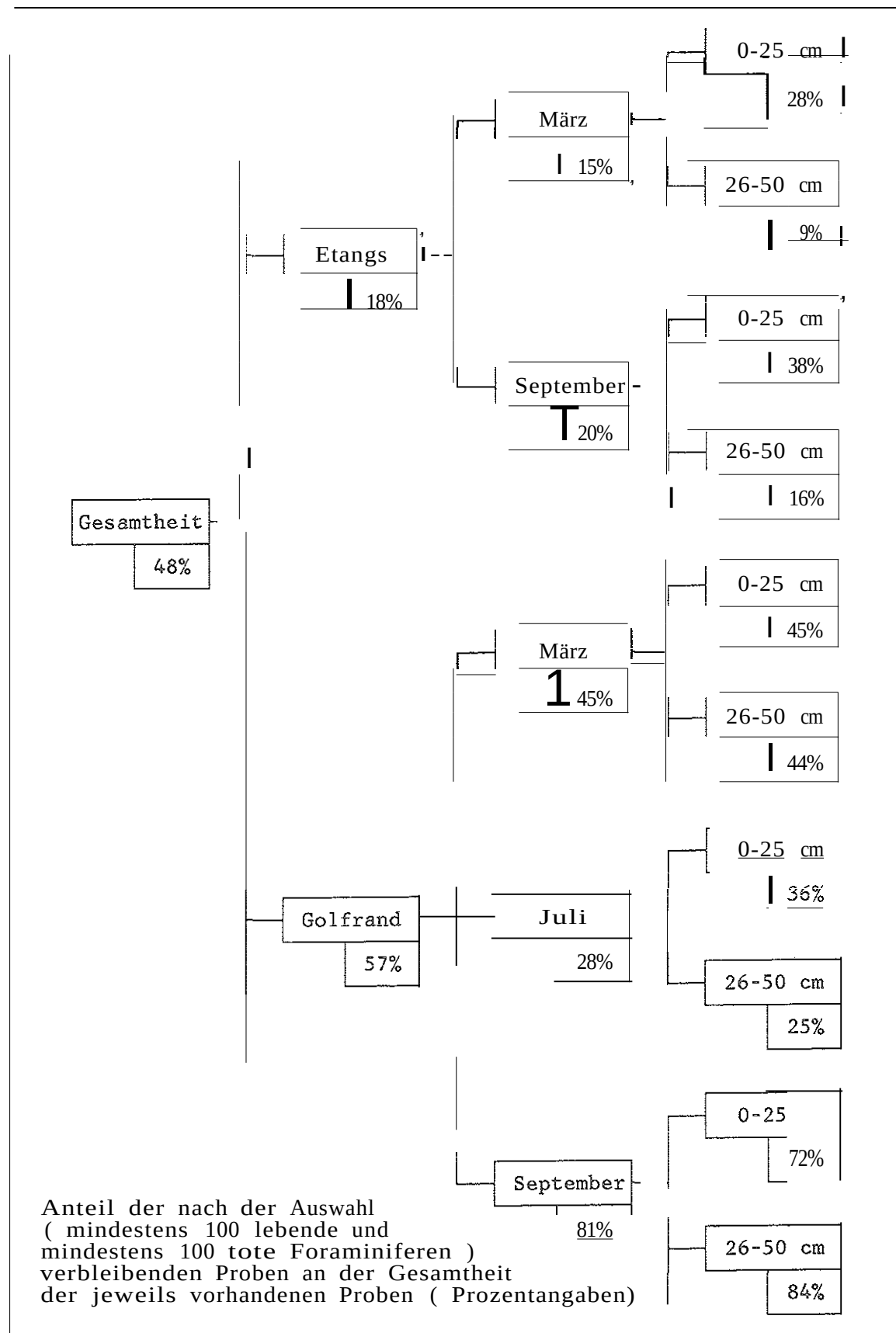


Abbildung 249. Verbleibender Anteil der Proben bei Prozentwerten

4.3.2 BERECHNUNG DER RELATIVEN HÄUFIGKEIT

Sei die Summe aller lebenden Foraminiferen in der Probe der am Ort mit dem Ortsindex zum Zeitpunkt t entnommenen Binokularprobe $SFL^{@@}(o,t)$, bestehend aus der Summe aller lebenden Textulariinen $STL^{@@}(o,t)$, der Summe aller lebenden Miliolinen $SML^{@}(o,t)$ und der Summe aller lebenden Rotaliinen $SRL^{@@}(o,t)$, so beträgt der Anteil der lebenden Textulariinen an der Lebendgemeinschaft

$$STLSFL^{@@}(o,t) = \frac{STL^{@@}(o,t)}{SFL^{@@}(o,t)} \quad (4.3.3)$$

der Anteil der lebenden Miliolinen an der Lebendgemeinschaft

$$SMLSFL^{@@}(o,t) = \frac{SML^{@}(o,t)}{SFL^{@@}(o,t)} \quad (4.3.4)$$

und der Anteil der lebenden Rotaliinen an der Lebendgemeinschaft

$$SRLSFL^{@@}(o,t) = \frac{SRL^{@@}(o,t)}{SFL^{@@}(o,t)} \quad (4.3.5)$$

Sei die Summe aller toten Foraminiferen in der Probe der am Ort mit dem Ortsindex zum Zeitpunkt t entnommenen Binokularprobe $SFT^{@@}(o,t)$, bestehend aus der Summe aller lebenden Textulariinen $STT^{@@}(o,t)$, der Summe aller lebenden Miliolinen $SMT^{@}(o,t)$ und der Summe aller lebenden Rotaliinen $SRT^{@@}(o,t)$, so beträgt der Anteil der toten Textulariinen an der Totgemeinschaft

$$STTSFT^{@@}(o,t) = \frac{STT^{@@}(o,t)}{SFT^{@@}(o,t)} \quad (4.3.6)$$

der Anteil der toten Miliolinen an der Totgemeinschaft

$$SMTSFT^{@@}(o,t) = \frac{SMT^{@}(o,t)}{SFT^{@@}(o,t)} \quad (4.3.7)$$

und der Anteil der toten Rotaliinen an der Totgemeinschaft

$$SRTSFT^{@@}(o,t) = \frac{SRT^{@@}(o,t)}{SFT^{@@}(o,t)} \quad (4.3.8)$$

Aufgrund der Unterteilung der rezenten hartschaligen Foraminiferen in die drei Unterordnungen *Textulariina*, *Miliolina* und *Rotaliina* bietet sich für die Darstellung der Anteile dieser drei Unterordnungen an der Gemeinschaft aller Foraminiferen die Benutzung von Dreiecksdiagrammen an¹²⁵.

4.3.3 ABUNDANZ DER UNTERORDNUNGEN IM RHONEDelta

Abbildung 250 gibt anhand der Mittelwerte für die Abundanz einen Überblick über die Bedeutung der drei Unterordnungen im Gesamtgebiet und in den beiden unterschiedenen Environments:

		Textulariinen	Miliolinen	Rotaliinen
		Hittelwerte der Abundanz (%)		
Gesamtheit der betrachteten Proben aus dem Rhonedelta (262)				
	Lebendgemeinschaft	2.85	21.36	75.79
	Totgemeinschaft	4.67	15.82	79.51
Etangproben (19)				
	Lebendgemeinschaft	0.19	0.18	99.62
	Totgemeinschaft	3.62	0.32	96.06
Golfrandproben (230)				
	Lebendgemeinschaft	3.18	23.44	73.38
	Totgemeinschaft	4.72	17.26	78.02

Abbildung 250. Abundanz der drei Unterordnungen

Betrachtet man die Gesamtheit der 262 Proben, liegt der Anteil der Textulariinen in der Lebendgemeinschaft bei 2.85 Prozent und in der Totgemeinschaft bei 4.67 Prozent.

Für die Hiliolinen ergeben sich 21.36 Prozent im Durchschnitt für die Lebendgemeinschaft und 15.82 Prozent für die Totgemeinschaft.

Die Rotaliinen sind am Aufbau der Lebendgemeinschaft zu 75.79 Prozent beteiligt. In der Totgemeinschaft stellen sie 79.51 Prozent der Individuen.

¹²⁵ Siehe MURRAY (1973, Seite 12): "It is convenient that all modern forarniniferids with hard tests fall into three suborders, the Textulariina, Hiliolina and Rotaliina They therefore lend themselves to plotting on a triangular diagram... 11.

Die Berechnung der Mittelwerte für Lebend- und Totgemeinschaft im Gesamtgebiet zeigt Unterschiede zwischen der Zusammensetzung Lebend- und Totgemeinschaft. In der Taphozönose sind die Textulariinen und Rotaliinen häufiger als in der Biozönose. Die Miliolinen haben in der Biozönose ein größeres Gewicht als in der Taphozönose.

In den Etangs stellen die Rotaliinen fast die gesamte Lebendgemeinschaft (99.62 Prozent), während die Textulariinen und Miliolinen äußerst selten vorkommen. In der Totgemeinschaft ist der Anteil der Textulariinen von 0.19 auf 3.62 Prozent angewachsen.

Aufgrund der Anzahl der Proben (230 von 262) sind die relativen Häufigkeiten am Golfrand mit denen für die Gesamtheit der Proben zu vergleichen. Die Erläuterung der Prozentsätze soll deshalb entfallen.

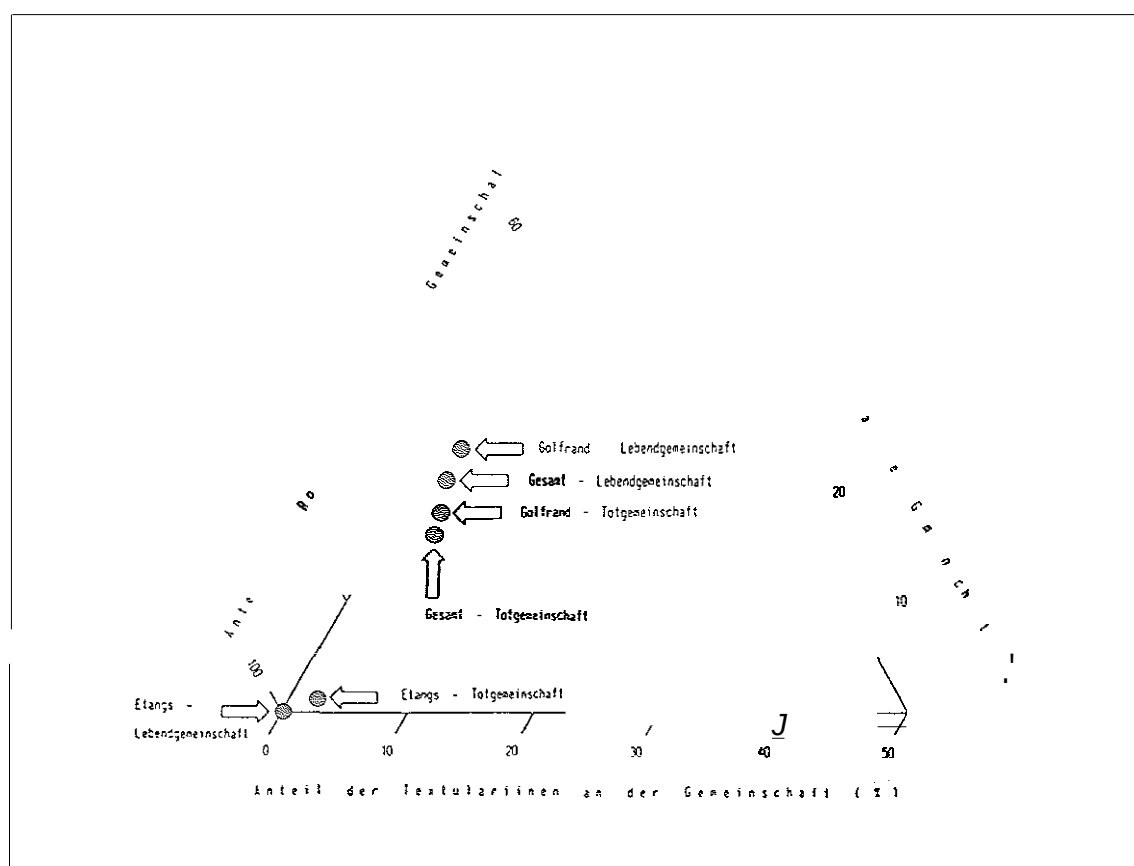


Abbildung 251. Überblick über die Anteile der Unterordnungen

Sowohl für die Gesamtheit der Proben als auch für die beiden Environments Golfrand und Etangs gilt: Die berechneten Mittelwerte für die Abundanz der Unterordnungen **in Biozönose und Taphozönose stimmen nicht überein.**

Zur Visualisierung der Unterschiede werden die Mittelwerte in Abbildung 251 in ein Dreiecksdiagramm eingetragen.

4.3.4 EINFLÜSSE VON JAHRESZEIT UND WASSERTIEFE

Der von der Analyse der Populationsdichten (siehe "Populationsdichte von Foraminiferen" auf Seite 303) bekannte Einfluß von Jahreszeit und Wassertiefe auf die Zusammensetzung von Lebend- und Totgemeinschaft soll für **die relativen Häufigkeiten am Beispiel des Golfrands untersucht werden.**

Abundanz der Lebendpopulationen: Die Mittelwerte für die relative Häufigkeit der drei Unterordnungen in den am Golfrand nach Jahreszeit und Wassertiefe unterschiedenen Probengruppen sind in **Abbildung 252 wiedergegeben.**

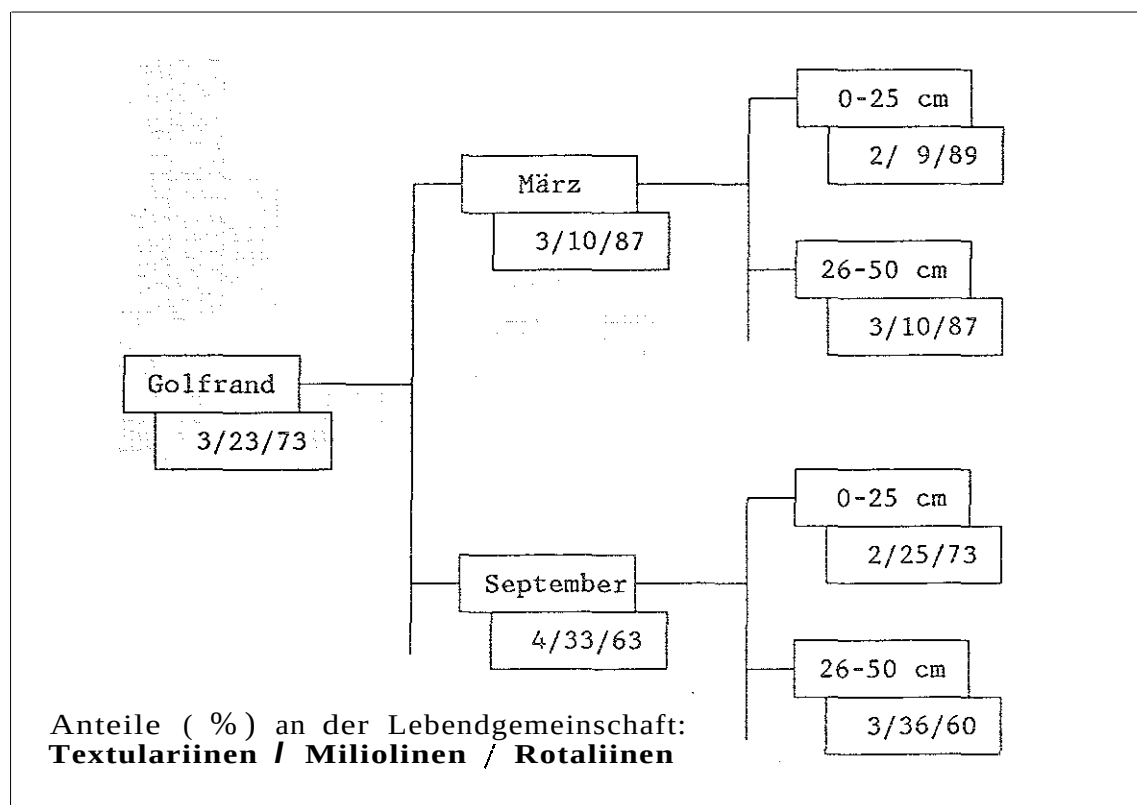


Abbildung 252. Anteile an der Lebendgemeinschaft

Der Anteil der Textulariinen erhöht sich im Verlauf des Jahres von 3.01 Prozent auf 3.51 Prozent. Die Bedeutung der Textulariinen ist im **tieferen Wasser sowohl im März als auch im September größer als im flachen Wasser bis 25 cm Tiefe.**

Der Anteil der Miliolinen verdreifacht sich von 10 Prozent im März auf 33 Prozent im September. **Eine Bevorzugung des tieferen Wassers ist erkennbar.**

Die Bedeutung der **Rotaliinen** für die Zusammensetzung der Biozönose nimmt von 87 Prozent im März auf 63 Prozent im September ab. Die **Rotaliinenanteile** sind im flacheren Wasser höher als im tieferen.

Die den Mittelwerten der Abundanz der Rotaliinen für die Monate März und September zugrundeliegenden Verteilungen sind in Abbildung 253 dargestellt.

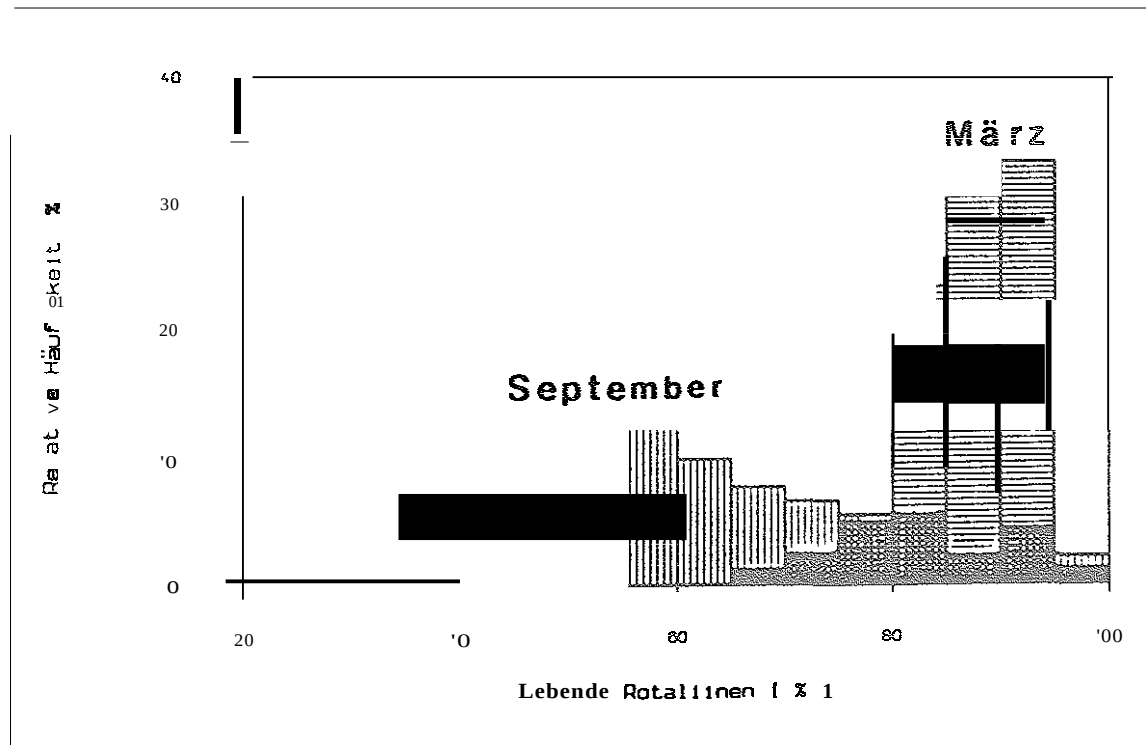


Abbildung 253. Abundanz der lebenden Rotaliinen bei unterschiedlichem Entnahmemonat

Während die relative Häufigkeit der Rotaliinen im März nicht unter 65 Prozent sinkt, werden im September Proben mit einem Rotaliinenanteil unter 35 Prozent angetroffen.

Mit einem maximalen vertikalen Abstand zwischen den Summenkurven der beiden abgebildeten Verteilungen von 79 Prozent kann man aufgrund des KOLMOGOROV-SMIRNOV-Tests davon ausgehen, daß den in den Stichproben dokumentierten Unterschieden reale Unterschiede entsprechen.

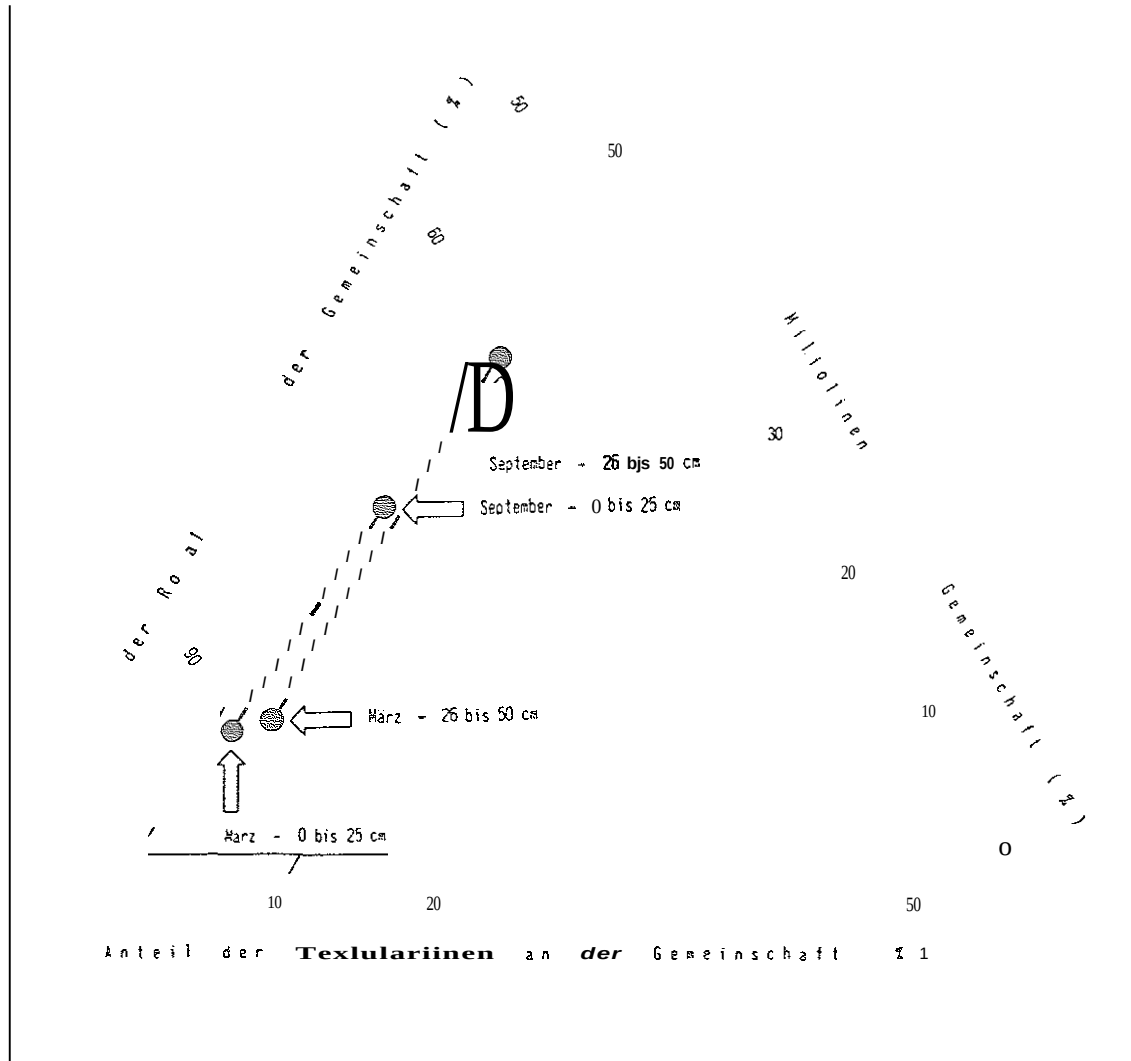


Abbildung 254. Anteile der lebenden Unterordnungen am Golfrand

In Abbildung 254 sind die jahreszeitlichen und tiefenabhängigen Abundanzunterschiede innerhalb der Lebendgemeinschaft durch ein Dreiecksdiagramm verdeutlicht.

Abundanz der Totpopulationen: In Abbildung 255 sind die Anteile der Unterordnungen an der Totgemeinschaft am Golfrand in Abhängigkeit von Jahreszeit und Wassertiefe angegeben.

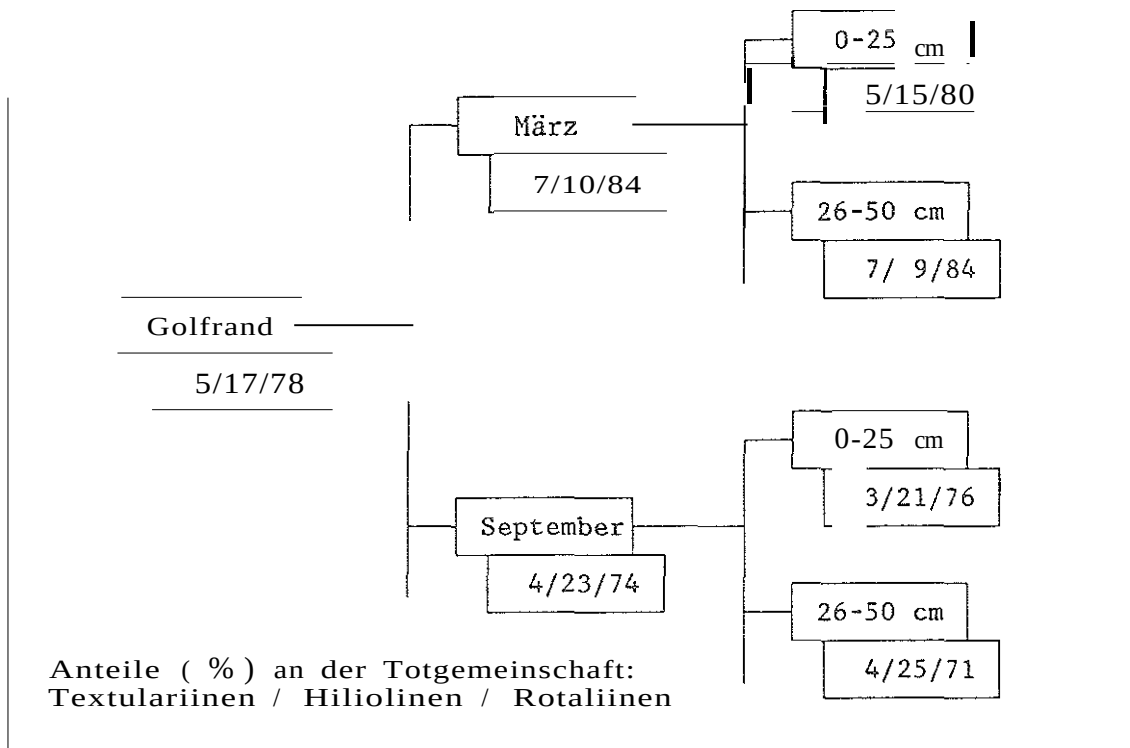


Abbildung 255. Anteile an der Totgemeinschaft

Bei den Textulariinen ist - anders als bei der Lebendgemeinschaft - eine Abnahme ihrer Bedeutung für die Zusammensetzung der Totgemeinschaft im Verlauf des Jahres festzustellen. Die relativ stärkere Vertretung der Textulariinen im tieferen Wasser ist bei den toten Foraminiferen vergleichbar zur Lebendgemeinschaft feststellbar.

Die Zunahme des Miliolinenanteils in der Totgemeinschaft von März bis September fällt geringer aus als bei der Lebendgemeinschaft. Im März ist der Miliolinenanteil im flachen Wasser höher als im tiefen, im September sind relativ mehr tote Miliolinen im tieferen Wasser zu finden.

Die Rotaliinen stellen im März 84 Prozent der Totgemeinschaft, im September 74 Prozent. Die jahreszeitlich bedingten Unterschiede fallen also kleiner aus als bei der Lebendgemeinschaft. Im März liegt der Rotaliinenanteil im tiefen Wasser höher als im flachen, im September ist die Bedeutung der Rotaliinen im flachen Wasser größer als im tiefen.

Die Verteilungen des Rotaliinenanteils für die Monate März und September zeigen, anders als bei der Lebendgemeinschaft, große Überschneidungen (siehe den dunklen Bereich in Abbildung 256 auf Seite 445)

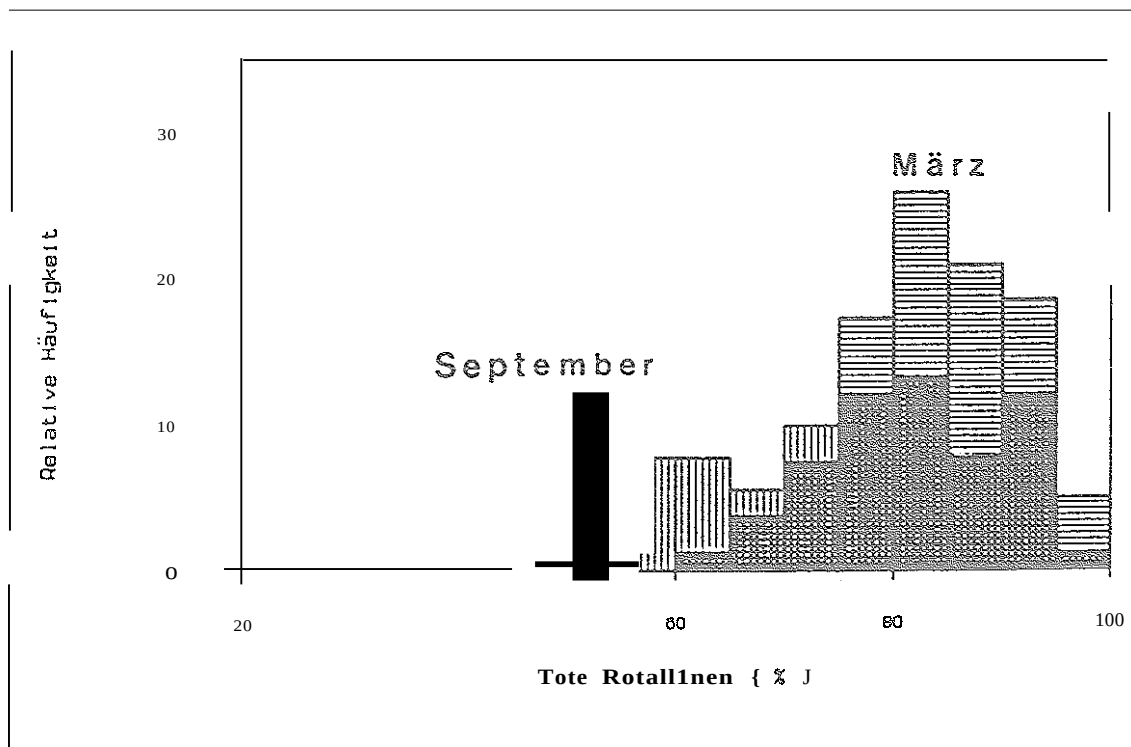


Abbildung 256. Abundanz der toten Rotallinen bei unterschiedlichem Entnahmemonat

Abbildung 257 auf Seite 446 stellt die berechneten Mittelwerte für die Totgemeinschaft im Dreiecksdiagramm dar.

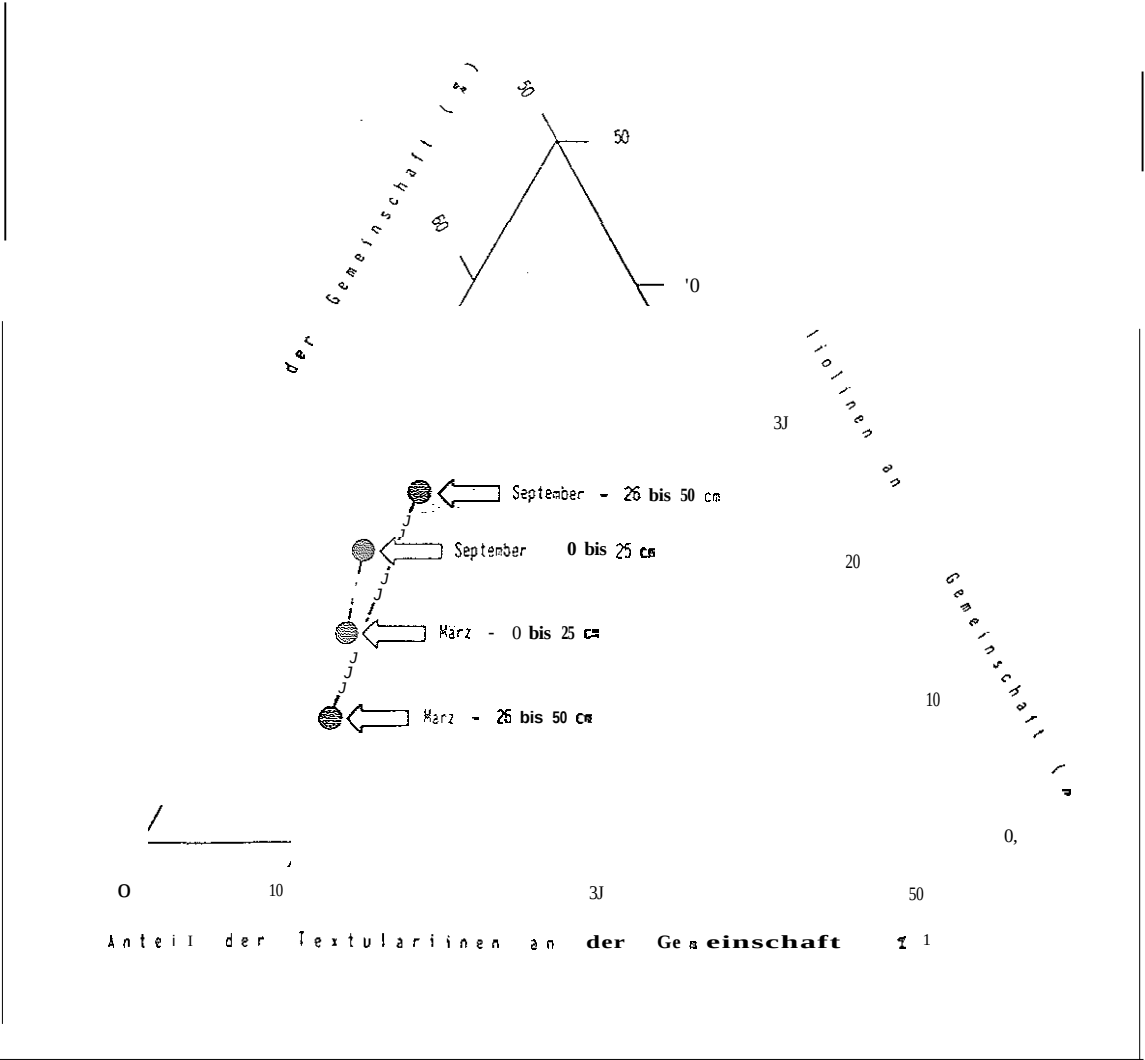


Abbildung 257, Anteile der toten Unterordnungen am Golfrand

Unterschiede zwischen Lebend- und Totpopulationen: Die Unterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft lassen sich zusammenfassend anhand von zwei Dreiecksdiagrammen erklären.

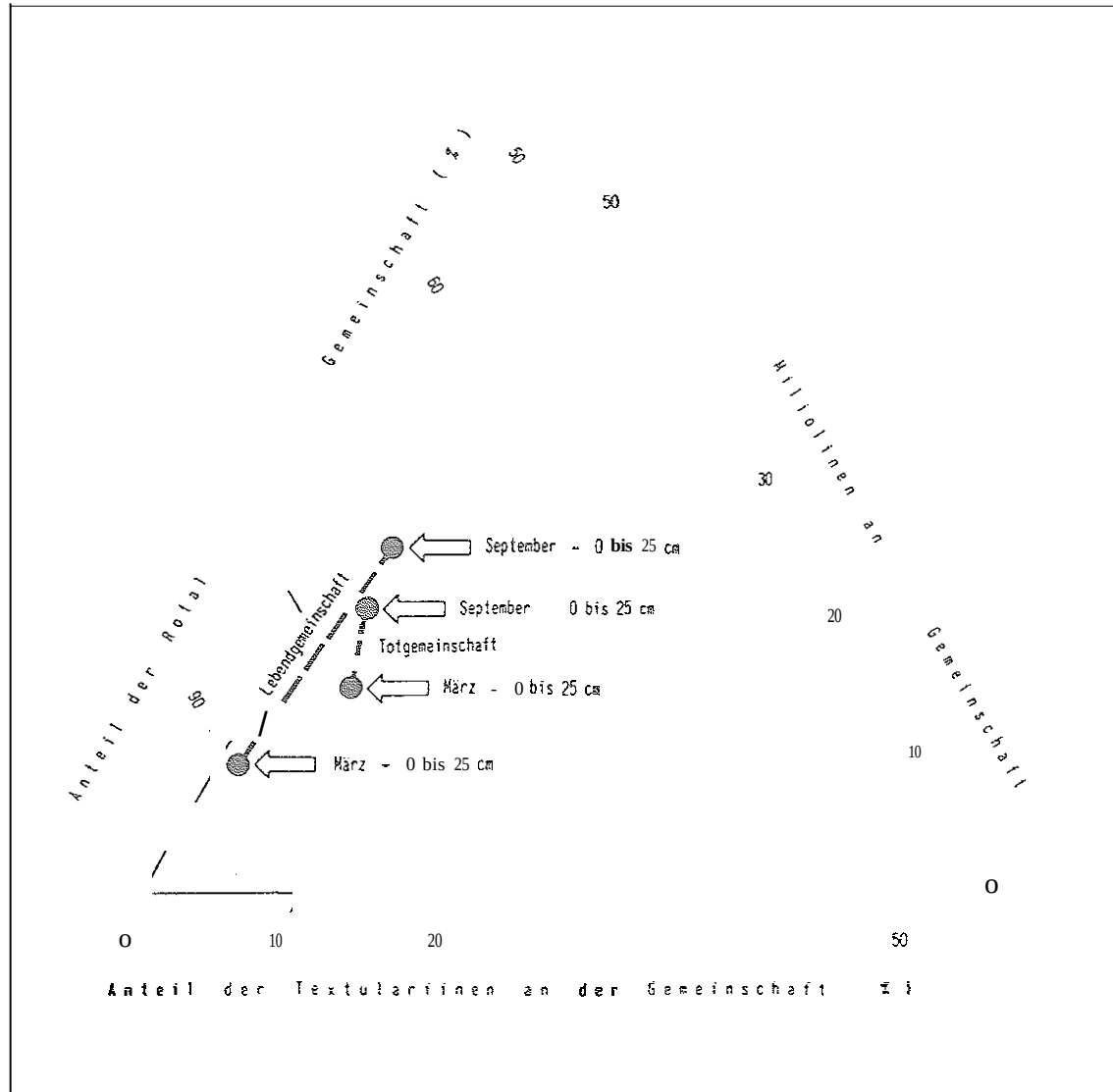


Abbildung 258. Lebend- und Totgemeinschaft am Golfrand Obis 25 cm
Wassertiefe

Abbildung 258 zeigt die Entwicklung von Lebend- und Totgemeinschaft von März bis September im flachen Wasser. Neben dem in der Totgemeinschaft größeren Anteil der **Textulariinen** wird als **wesentlicher Unterschied** zwischen Lebend- und Totgemeinschaft der bei den Totgemeinschaften kleinere Abstand der beiden Durchschnittswerte deutlich. In der Totpopulation sind **die ursprünglichen Unterschiede reduziert und damit entsteht ein ausgeglicheneres Bild** als in der Lebendgemeinschaft.

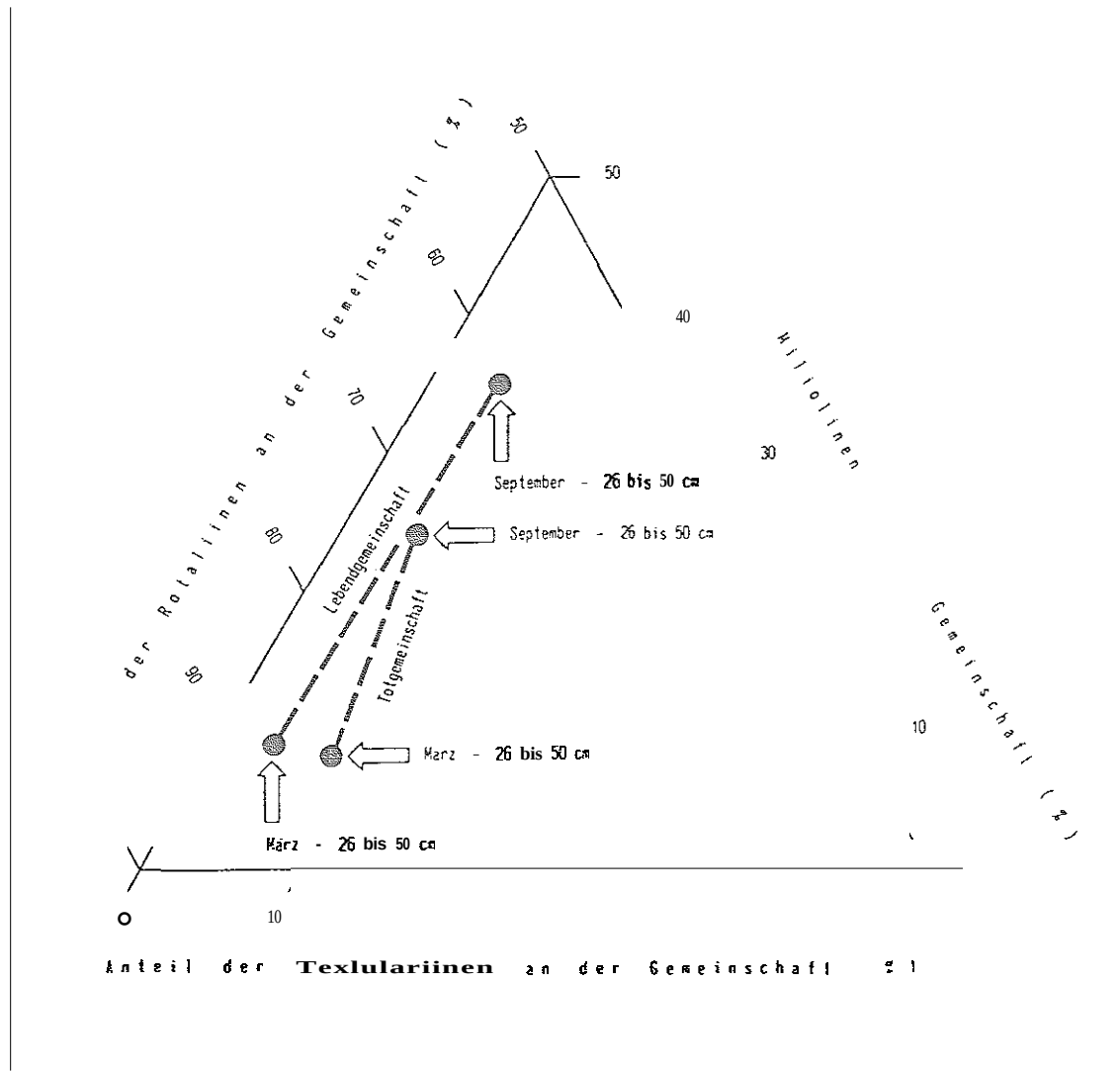


Abbildung 259. Lebend- und Totgemeinschaft am Golfrand - 26 bis 50 cm Wassertiefe

Für den Tiefenbereich von 26 bis 50 cm Wassertiefe findet der Vergleich von Lebend- und Totgemeinschaft in Abbildung 259 statt. Wie im flachen Wasser ist auch hier der Textulariinenanteil in der Totgemeinschaft höher, und die jahreszeitlichen Unterschiede fallen bei den toten Foraminiferen kleiner aus als bei den lebenden.

Am Beispiel der Rotalinen zeigt Abbildung 260 auf Seite 449 die Unterschiede im Aufbau der den Mittelwerten zugrundeliegenden Verteilungen für den Anteil an der Lebend- bzw. Totgemeinschaft in Abhängigkeit vom Entnahmemonat der Proben.

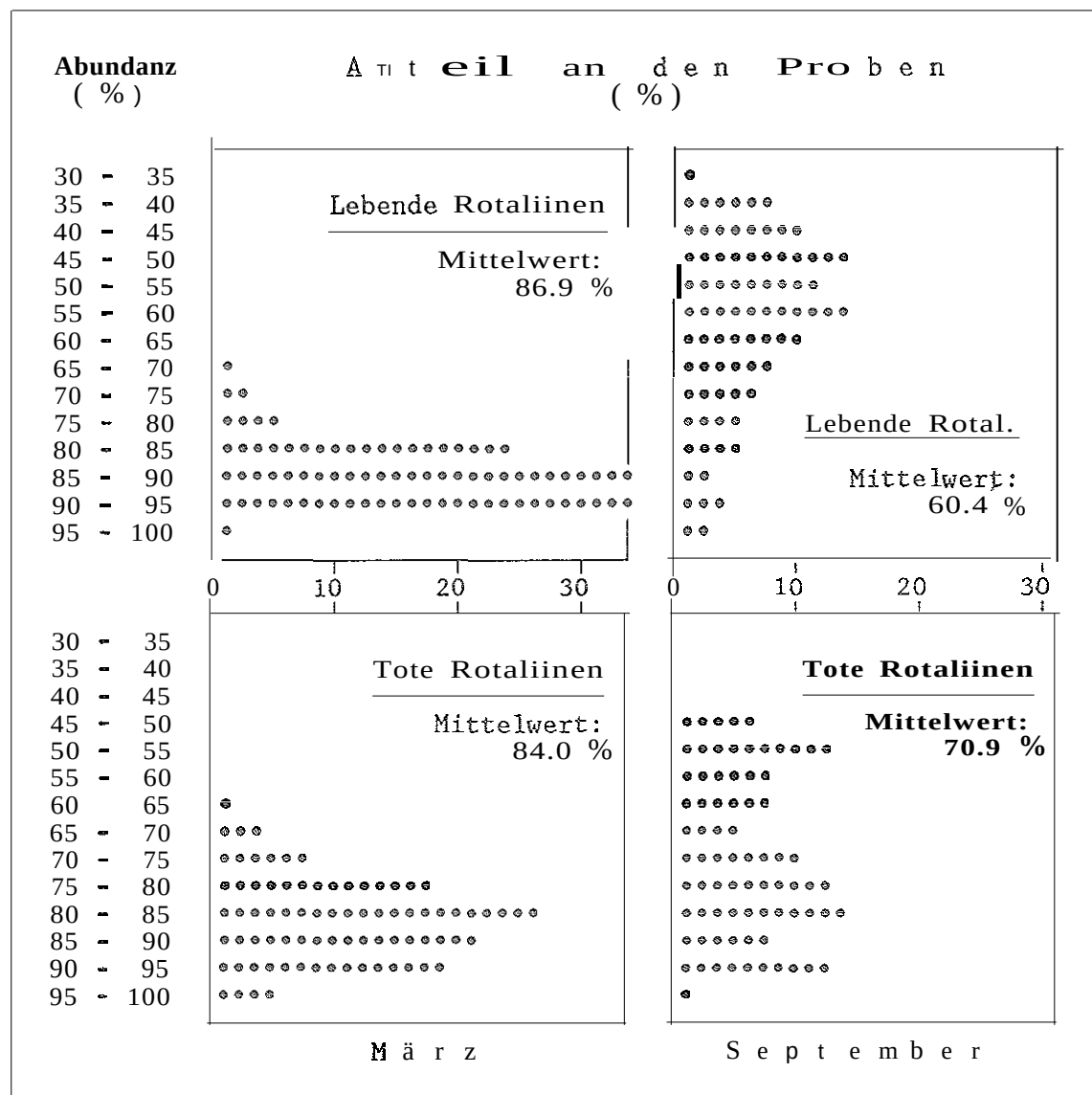


Abbildung 260. Vier Verteilungen für die Abundanz der Rotaliinen

Im März fallen die Verteilungen der Abundanz der Rotaliinen in Lebend- und Totgemeinschaft ähnlich aus und sind durch hohe Rotaliinenanteile gekennzeichnet. Im September zeigt die Verteilung der Abundanz der lebenden Rotaliinen niedrige Anteile. Die Verteilung der Abundanz der toten Rotaliinen dagegen setzt sich aus zwei Gruppen von Anteilen zusammen; Der obere Teil entspricht der Septemberverteilung, der untere der Märzverteilung der Lebendgemeinschaft.

Die Totgemeinschaft integriert offensichtlich die Sterbefälle eines größeren Zeitraums. Wie die Abbildung zeigt, bedeutet dies jedoch nicht unbedingt, daß eine einheitliche Mischverteilung bei dieser Zusammenfassung von Sterbefällen entstehen muß.

4.3.5 ABUNDANZUNTERSCHIEDE BEI DREI GATTUNGEN

Wie das folgende Beispiel für die Rotaliinengattungen *Ammonia*, *Elphidium* und *Nonion* zeigt, sind auch innerhalb der Unterordnungen Unterschiede in Abhängigkeit von der Jahreszeit mit Hilfe von Abundanzberechnungen nachweisbar.

Für die berechneten Abundanz-Werte bildet die Summe der drei Gattungen die Gesamtheit, auf die der Anteil zu beziehen ist. Wie bei der Abundanzuntersuchung für die drei Unterordnungen wird als Mindeststichprobengröße für die Summe der Individuen der drei ausgewählten Gattungen sowohl in der Lebendgemeinschaft als auch in der Totgemeinschaft der Wert 100 vorgegeben.

Die Anzahl der verbleibenden Proben und die relativen Häufigkeiten für Probengesamtheit und das tiefere Wasser am Golfrand in den Monaten März und September sind in Abbildung 261 enthalten.

		Ammonia	Elphidium	Nonion
		Mittelwerte der Abundanz (%)		
Gesamtheit der betrachteten Proben aus dem Rhonedelta (146)				
	Lebendgemeinschaft	69.8	11.3	18.9
	Totgemeinschaft	67.4	16.8	15.8
Golfrandproben (57) Entnahmemonat: März, Entnahmetiefe: 26 bis 50 cm				
	Lebendgemeinschaft	69.0	11.4	19.6
	Totgemeinschaft	67.9	16.5	15.6
Golfrandproben (32) Entnahmemonat: September, Entnahmetiefe: 26 bis 50 cm				
	Lebendgemeinschaft	70.4	13.0	16.6
	Totgemeinschaft	67.5	13.8	18.7

Abbildung 261. Abundanz von *Ammonia*, *Elphidium* und *Nonion*

Die Tabelle zeigt Unterschiede in der Abundanz zwischen Lebend- und Totgemeinschaft, insbesondere im März, und Unterschiede im Verlauf des Jahres. Zur Verdeutlichung werden die berechneten Mittelwerte in das folgende Dreiecksdiagramm eingetragen.

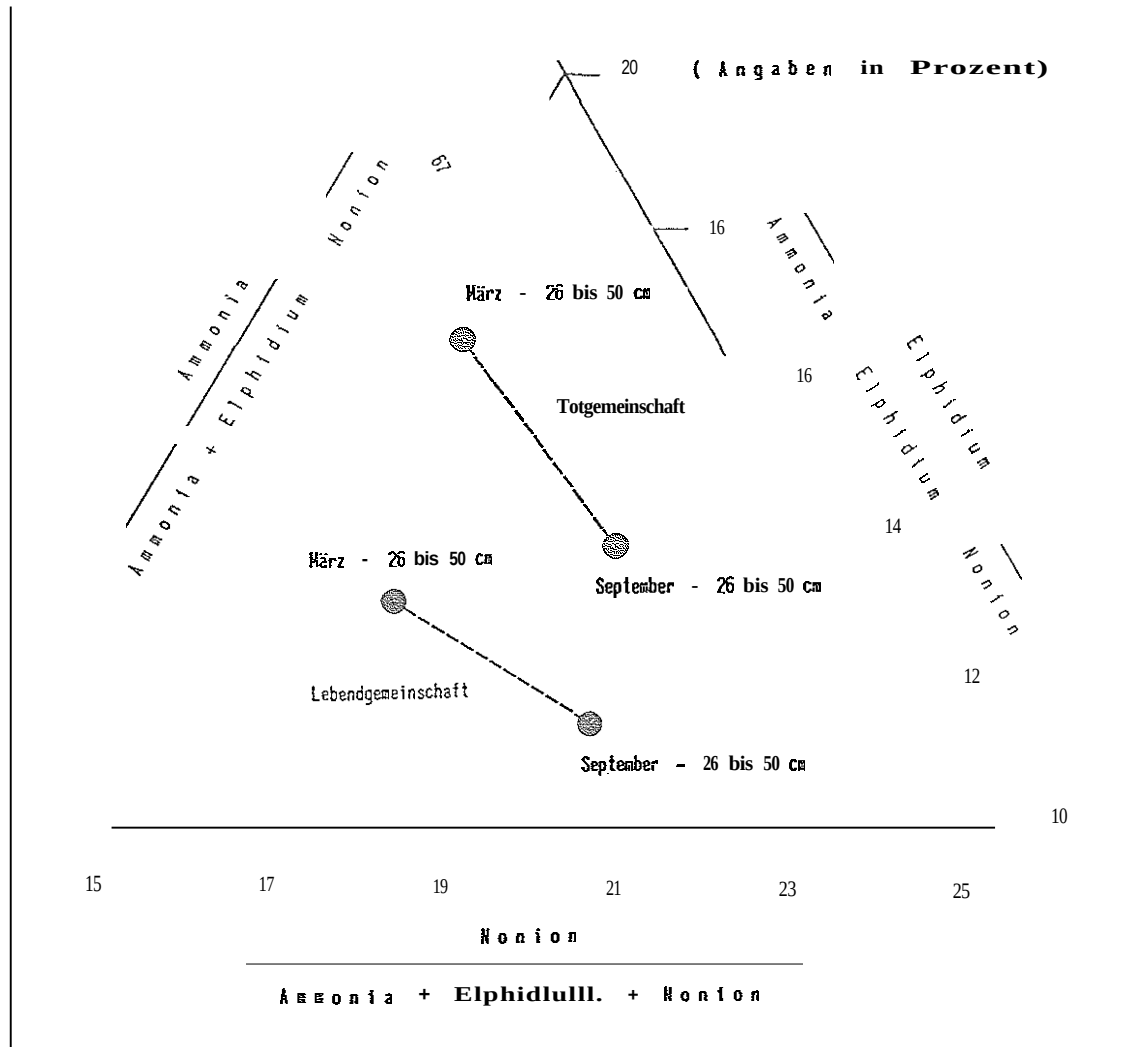


Abbildung 262. Dreiecksdiagramm für drei Rotallinengattungen am Golfrand

4.3.6 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 4.3

Die Ergebnisse der Abundanzuntersuchungen werden unter den folgenden Punkten zusammengefaßt:

- Wahl der Stichprobengröße und Probenverluste

Für die Berechnung der relativen Häufigkeiten werden nur Proben ausgewählt, die mindestens 100 lebende und mindestens 100 tote Foraminiferen enthalten.

Durch diese Anforderung bedingt, steht für Abundanzuntersuchungen nur die Hälfte des ursprünglichen Probenmaterials zur Verfügung.

- Abundanz für die Gesamtheit der Proben, die Hangs und den Golfrand

Der Durchschnittswert aller erfaßten Proben für den Anteil der Textulariinen an der Lebendgemeinschaft liegt bei knapp 3 Prozent, auf die Miliolinen entfallen 21 Prozent und auf die Rotaliinen 76 Prozent.

In der Totgemeinschaft liegt der Textulariinenanteil bei knapp 5 Prozent. Die Miliolinen stellen 16 Prozent der toten Individuen und die Rotaliinen 80 Prozent.

Am Golfrand sind die Anteile der Unterordnungen ähnlich wie bei der oben beschriebenen Gesamtheit der erfaßten Proben.

Die Etangs zeichnen sich gegenüber dem Golfrand durch das nahezu vollständige Fehlen von Textulariinen und Miliolinen aus. Die Rotaliinen stellen in der Lebendgemeinschaft 99.6 Prozent der Individuen, in der Totgemeinschaft 96 Prozent.

Sowohl bei der Probengesamtheit als auch in den unterschiedenen Environments sind Abundanzunterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft erkennbar.

- Abundanz in Abhängigkeit von Tiefe und Jahreszeit am Golfrand

Da insgesamt nach der Auswahl nur noch 19 Proben aus den Etangs zur Verfügung stehen, muß sich jede weitergehende Aufteilung des Probenmaterials für die Analyse jahreszeitlicher und tiefenabhängiger Unterschiede auf das 230 Proben umfassende Material vom Golfrand stützen.

Unterschiede der relativen Häufigkeit der drei Unterordnungen in Abhängigkeit von Jahreszeit und Wassertiefe lassen sich nachweisen.

Von März bis September nimmt der Anteil der Rotaliinen sowohl in der Lebend- als auch in der Totgemeinschaft ab, der Anteil der Miliolinen nimmt zu.

Mit Zunahme der Wassertiefe steigt in Lebend- und Totgemeinschaft der Anteil der Textulariinen.

- Abundanz für Foraminiferengattungen

Abundanzunterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft auf der einen und zu unterschiedlichen Jahreszeiten auf der anderen Seite lassen sich auch innerhalb der Unterordnung der Rotaliinen anhand von drei ausgewählten Gattungen nachweisen.

4.4 'DIVERSITY'

Der Abschnitt 'diversity' befaßt sich mit der Formenvielfalt in den vorliegenden Foraminiferengemeinschaften. In diesem Abschnitt wird der Begriff **'diversity'** definiert; die **'diversity'**-Indizes verschiedener Autoren werden beschrieben. Neben einer Betrachtung des Gesamtmaterials unter dem Aspekt 'diversity' wird auf Unterschiede in der Formenvielfalt beim Vergleich von Proben aus unterschiedlichem Environment eingegangen. Speziell der Vergleich der Proben aus dem Golf de Fos mit denen aus den Etangs wird im Detail erörtert.

Der erste Abschnitt (4.4.1) beschreibt die wesentlichen aus der Literatur bekannten **'diversity'**-Indizes.

Der zweite Abschnitt (4.4.2) erfaßt für Lebend- und Totgemeinschaft die **'diversity'** für die Gesamtheit des Probenmaterials.

Im dritten Abschnitt (4.4.3) werden die beiden Environments "Golfrand" und "Etangs" miteinander verglichen.

Der vierte Abschnitt (4.4.4) faßt die Ergebnisse von Unterkapitel 4.4 zusammen.

4.4.1 DEFINITION DES BEGRIFFS UND DER INDIZES

Wie bei MURRAY (1973, Seite 8) beschrieben, bedeutet der Begriff 'diversity' das Verhältnis der Zahl der Arten zur Zahl der Individuen in einer Biozönose.¹²⁶ Eine Übersetzung des Begriffs 'diversity' ins Deutsche wird im folgenden vermieden, da Überachneidungen mit anders definierten Begriffen auftreten. Die naheliegende Übersetzung mit 'Mannigfaltigkeit' würde, wie die "Allgemeine Paläontologie" von ZIEGLER (1980, Seite 194) zeigt, zu Mißverständnissen führen. Im Gegensatz zur bei ZIEGLER gebrauchten 'Mannigfaltigkeit' soll sich die im folgenden Text benutzte **'diversity'** stets auf einen sehr kleinen Bereich beziehen, genauer gesagt auf den Bereich der entnommenen Probe. Bei der Dimension der entnommenen Proben darf man in der Regel davon ausgehen, daß es sich bei dem betrachteten Gebiet¹²⁷; um ein einheitliches Biotop handelt. Im Gegensatz zu dieser Einengung des Begriffs betrachtet ZIEGLER die Zunahme der 'Mannigfaltigkeit' bei Zunahme des betrachteten Gebiets. In diesem Fall ist durch die bei größeren Gebieten gegebene Zusammenfassung einer entsprechend großen Anzahl unterschiedlicher Biotope mit speziell für diese Biotope angepaßten Lebewesen eine Zunahme der 'Mannigfaltigkeit' zu erwarten) auch wenn in allen Einzelbiotopen die Mannigfaltigkeit sehr gering ist. Für die vorliegenden Untersuchungen ist die **Mannigfaltigkeit** im ZIEGLER'schen Sinne wenig nützlich. Betrachtet wird nur die auf Stichproben mit einheitlichem Biotop bezogene **'diversity'**.

Würde die Anzahl der Individuen in allen Stichproben gleich groß sein, so könnte man die Anzahl der Arten direkt miteinander vergleichen. Beim vorliegenden Datenmaterial aus dem Rhonedelta unterliegt die Stichprobengröße

¹²⁶ "Diversity is the relationship of the number of species to the number of individuals in an assemblage." (MURRAY 1973, Seite 8).

¹²⁷ Bei der Entnahme einer Stichprobe sind nur wenige Quadratzentimeter der Sediment/Wasser-Grenzfläche betroffen.

ße jedoch größeren Schwankungen. Aber auch bei einer konstanten Stichprobengröße für die Gesamtheit der ausgezählten Foraminiferen in **einer Probe (zum Beispiel genau 300 Individuen)** wäre ein Vergleich der 'diversity' für die Teilmengen der lebenden Foraminiferen oder der toten Foraminiferen oder aller Textulariinen nicht mehr möglich, da sich die Größe dieser Teilmengen wieder von Probe zu Probe unterscheidet. In der **Vergangenheit wurden mehrere Versuche unternommen, diesem Dilemma durch die Einführung von 'diversity indices' zu entkommen.** Die in dieser Arbeit **benutzten und diskutierten Indizes sollen im folgenden kurz beschrieben werden.**

FISHER's Index

Die Darstellung des von FISHER (FISHER et. al. 1943, Seite 54ff.) entwickelten Indexes α soll im Wesentlichen WILLIAMS (1964, Seite 307ff.) folgen.

Die Größenverhältnisse zwischen den lebenden Populationen in einer **Gemeinschaft werden in Annäherung an die empirischen Befunde mit folgendem Modell² beschrieben:**

Eine Lebendgemeinschaft am Ort mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t enthalte $NRPL^{\alpha}(1,o,t)$ lebende Populationen mit einem Individuum, d.h. für die eine Population k aus dieser Gruppe gilt $PL^{\alpha}(k,o,t) = 1$.

Bezeichnet man die Anzahl der lebenden Populationen mit i Individuen mit $NRPL^{\alpha}(i,o,t)$, so berechne sich diese Anzahl im gewählten Modell als:

$$NRPL^{\alpha}(i,o,t) = \frac{NRPL^{\alpha}(1,o,t) \cdot XL^{\alpha}(o,t)}{i} \quad (4.4.1)$$

mit einer Zahl $XL^{\alpha}(o,t)$ kleiner eins ($XL^{\alpha}(o,t) < 1$).

Die Summe aller lebenden Populationen wurde sich bei **diesem Modell nach Formel (4.4.2)** berechnen:

$$\begin{aligned} SNRPL^{\alpha}(o,t) &= \sum_{i=1} NRPL^{\alpha}(i,o,t) \\ &= \frac{NRPL^{\alpha}(1,o,t)}{XL^{\alpha}(o,t)} \cdot \ln [1 - XL^{\alpha}(o,t)]^{-1} , \end{aligned} \quad (4.4.2)$$

¹²⁸ Alle Variablen des FISHER-Modells sind durch ein α -Zeichen als Modellkomponenten gekennzeichnet.

die Größe der lebenden Gemeinschaft als

$$\text{SPL}^{\alpha}(\alpha, t) = \text{NRPL}^{\alpha}(1, 0, t) \cdot [1 - \text{XL}^{\alpha}(\alpha, t)] \quad (4.4.3)$$

Damit gilt für die Berechnung von $\text{NRPL}^{\alpha}(1, \alpha, t)$

$$\text{NRPL}^{\alpha}(1, \alpha, t) = \frac{\text{SPL}^{\alpha}(\alpha, t)}{1 - \text{XL}^{\alpha}(\alpha, t)} \quad (4.4.4)$$

für die durchschnittliche Anzahl von Individuen pro Lebendpopulation:

$$\begin{aligned} & \frac{\text{SPL}^{\alpha}(\alpha, t)}{\text{SNRPL}^{\alpha}(\alpha, t)} \\ &= \frac{\text{XL}^{\alpha}(\alpha, t)}{[\text{XL}^{\alpha}(\alpha, t) - 1] \cdot \ln [1 - \text{XL}^{\alpha}(\alpha, t)]} \end{aligned} \quad (4.4.5)$$

Für jede durchschnittliche Anzahl von Individuen pro Population existieren im gewählten Modell nur ein Wert für $\text{XL}^{\alpha}(\alpha, t)$ und nur ein Wert für $\text{NRPL}^{\alpha}(1, \alpha, t)$, die den angenommenen Bedingungen entsprechen.

Werden nun Stichproben aus einer Gemeinschaft entnommen, die der im Modell beschriebenen Verteilung der Populationsgrößen entsprechen, so gilt für jede Stichprobe unabhängig von der Stichprobengröße

$$\text{AL}^{\alpha}(\alpha, t) = \frac{\text{NRPL}^{\alpha}(1, \alpha, t)}{\text{XL}^{\alpha}(\alpha, t)} \quad (4.4.6)$$

mit einem konstanten Wert $\text{AL}^{\alpha}(\alpha, t)$, der als FISHER's α -Index für die 'diversity' bezeichnet wird¹²⁹.

¹²⁹ Für die Berechnung von α durch Einsetzung der Stichprobenwerte in die Formeln (4.4.1) bis (4.4.6) bei gegebenem Gesamtumfang $\text{SPL}^{\alpha}(i, \alpha, t)$ der Lebendgemeinschaft der Stichprobe und gegebener Anzahl $\text{SNRPL}^{\alpha}(\alpha, t)$ von in der Stichprobe vorgefundenen Populationen gilt folgende Bemerkung von FISHER: "The solution of the equations is, however, troublesome and indirect, ..." (FISHER et. al. 1943, Seite 55). Für die Berechnung von α wurde für die vorliegende Arbeit ein die bei WILLIAMS (1964, Seite 307ff.) angegebenen Zusammenhänge benutzendes iteratives Verfahren entwickelt.

Für die zugehörige Totgemeinschaft am Ort mit dem Ortsindex o zum Zeitpunkt t sei die Anzahl von Populationen mit einem Individuum $NRPT^{\alpha}(1,o,t)$, und die Häufigkeit für Populationen mit i Individuen sei gegeben als:

$$NRPT^{\alpha}(i,o,t) = \frac{NRPT^{\alpha}(1,o,t) \cdot XT^{\alpha}(o,t)^{i-1}}{i} \quad (4.4.7)$$

mit einer Zahl $XT^{\alpha}(o,t)$ kleiner eins ($XT^{\alpha}(o,t) < 1$).

Die Summe der toten Populationen würde sich bei diesem Modell nach Formel (4.4.8) berechnen:

$$\begin{aligned} SNRPT^{\alpha}(o,t) &= \sum_{i=1}^{\infty} NRPT^{\alpha}(i,o,t) \\ &= \frac{NRPT^{\alpha}(1,o,t)}{XT^{\alpha}(o,t)} \cdot \ln [1 - XT^{\alpha}(o,t)]^{-1} \end{aligned} \quad (4.4.8)$$

die Größe der toten Gemeinschaft als:

$$SPT^{\alpha}(o,t) = NRPT^{\alpha}(1,o,t) \cdot [1 - XT^{\alpha}(o,t)]^{-1} \quad (4.4.9)$$

Damit gilt für die Berechnung von $NRPT^{\alpha}(1,o,t)$:

$$NRPT^{\alpha}(1,o,t) = \frac{SPT^{\alpha}(o,t)}{1 - XT^{\alpha}(o,t)} \quad (4.4.10)$$

für die durchschnittliche Anzahl von Individuen pro Totpopulation:

$$\begin{aligned}
 & \frac{\text{SPT}\ddot{\text{A}}(\text{o},\text{t})}{\text{SNRPT}\ddot{\text{A}}(\text{o},\text{t})} \\
 &= \frac{\text{XT}\ddot{\text{A}}(\text{o},\text{t})}{[\text{XT}\ddot{\text{A}}(\text{o},\text{t}) - 1] \cdot \ln(1 - \text{XT}\ddot{\text{A}}(\text{o},\text{t}))}
 \end{aligned}
 \tag{4.4.11}$$

Für jede durchschnittliche Anzahl von Individuen pro Totpopulation existieren nur ein Wert für $\text{XT}\ddot{\text{A}}(\text{o},\text{t})$ und nur ein Wert für $\text{NRPT}\ddot{\text{A}}(\text{l},\text{o},\text{t})$, die den angenommenen Bedingungen entsprechen.

Für Stichproben aus der Totgemeinschaft gilt unabhängig von der Stichprobengröße

$$\text{AT}\textcircled{\text{A}}(\text{o},\text{t}) = \frac{\text{NRPT}\textcircled{\text{A}}\text{Cl},\text{o},\text{t})}{\text{XT}\textcircled{\text{A}}(\text{o},\text{t})}
 \tag{4.4.12}$$

mit einem konstanten Wert $\text{AT}\textcircled{\text{A}}(\text{o},\text{t})$, der als FISHER's α -Index für die 'diversity' der Totgemeinschaft bezeichnet wird.

Entsprechende Werte für FISHER's α lassen sich für beliebige Zusammenfassungen von Populationen berechnen, zum Beispiel für die Gruppe der lebenden Rotaliinen oder für die Gesamtheit aller toten Foraminiferen. Bei allen Proben wird für die Berechnung von α grundsätzlich eine Mindestindividuenzahl von 10 Exemplaren zur Bedingung gemacht. Daraus folgt zum Beispiel, daß für die meisten Proben ein „-Index für die Textulariinen nicht berechnet werden kann.

Inwieweit die für eine sinnvolle Berechnung von FISHER's α angegebenen Bedingungen bei den vorliegenden Proben erfüllt sind, wird im Detail nicht überprüft. Anzumerken ist, daß es sich bei den gewählten Populationen nicht um Arten wie zum Beispiel bei MURRAY (1973) sondern um Gattungen handelt. Für die Unterordnung der Miliolinen wird nicht einmal eine Unterteilung in Gattungen vorgenommen. Im Gegensatz zu den Bedingungen des Verfahrens werden außerdem alle sehr selten auftretenden Rotaliinen zu einer Gruppe zusammengefaßt. Hinweise für ein Ansteigen von α mit zunehmender Probengröße, wie es von MURRAY (1973, Seite 10) vermutet wird, können nicht bestätigt werden, sind aber je nach Art der Abweichung von den für FISHER's α notwendigen Bedingungen zu erwarten. Obwohl derartige Effekte die Benutzung von FISHER's α als 'diversity'-Index für das zu untersuchende Probenmaterial problematisch erscheinen lassen, kann auf die Einbeziehung des Index in die Untersuchungen wegen der Unabhängigkeit von der Probengröße und wegen der sich anbietenden Vergleiche mit Literaturergebnissen nicht verzichtet werden¹³⁰.

¹³⁰ An dieser Stelle sei auf die pragmatische Einstellung von MURRAY hingewiesen: **H**Nevertheless) **a**sthis **d**iversity **i**ndex **i**s **v**ery **e**asy **t**o **u**se and produces useful results, **i**t has been adopted in this book." (1973, Seite 10).

Ein flächenbezogener Index für Lebendpopulationen

Liegt der Wert für FISHER's α vor, so läßt sich die Anzahl der zu erwartenden Populationen $SNRPL^{@@}(o,t)$ für jede beliebige andere Stichprobengröße nach WILLIAMS (1964, Seite 309) berechnen:

$$SNRPL^{@@}(o,t) = AL^{@@}(o,t) \cdot \ln \left[1 + \frac{SPL^{@@}(o,t)}{AL^{@@}(o,t)} \right] \quad (4.4.13)$$

Setzt man für die Stichprobengröße anstelle von $SPL^{@@}(o,t)$ den Wert $SPLCM^{@@}(o,t)$ für die berechnete Anzahl von lebenden Individuen pro Flächeneinheit ein, ergibt sich durch Einsetzen in Gleichung (4.4.13) ein Schätzwert für die Anzahl von Populationen pro Flächeneinheit:

$$SNRPLCM^{@@}(o,t) = AL^{@@}(o,t) \cdot \ln \left[1 + \frac{SPLCM^{@@}(o,t)}{AL^{@@}(o,t)} \right] \quad (4.4.14)$$

Nach Gleichung (4.4.14) lassen sich im Rhonedelta flächenbezogene Schätzwerte für die Anzahl von Lebendpopulationen der Textulariinen ($SNRTL^{@@}(o,t)$), der Miliolinen ($SNRML^{@@}(o,t)$), der Rotaliinen ($SNRRL^{@@}(o,t)$) und der Foraminiferen insgesamt ($SNRFL^{@@}(o,t)$) angeben. ¹³¹

BUZAS-GIBSON-Index

Im Gegensatz zu FISHER et. al. (1943) gehen GIBSON und BUZAS (1973)¹³² nicht von einem fest vorgegebenen Verteilungstyp aus:

"Consequently, it is desirable to have a measure of diversity that takes **into account the number of species and their proportions but does not** depend upon any particular mathematical model. The most frequently used **such measure is the Shannon-Wiener information function.**" (GIBSON & BUZAS, 1973).

¹³¹ Die Berechnung der flächenbezogenen Schätzwerte wird in Abschnitt 4.1.1 "Ermittlung flächen- und massenbezogener Daten" auf Seite 303 beschrieben. Erklärungen zur Variablennotation ($^{@@}$ und $^{@@}$) enthält **Unterkapitel 1.3 "Vereinbarungen zur Variablen- und Mengennotation"** auf Seite 13.

¹³² Da weder die Angaben bei MURRAY (1973) über den von BUZAS und GIBSON benutzten Index noch die Veröffentlichung von BUZAS und GIBSON aus dem Jahre 1969 eine Berechnung des angeführten Index erlauben, wurde auf die Veröffentlichung von GIBSON und BUZAS aus dem Jahre 1973 zurückgegriffen, in der die Unklarheiten der beiden anderen erwähnten Darstellungen nicht auftreten.

Für eine betrachtete Lebendgemeinschaft lautet die Formel für den im Folgenden nach BUZAS und GIBSON benannten Index

$$BGIPL^{@@}(o,t) = \sum_{i=1}^n HL^{@@}(i,o,t) \quad (4.4.15)$$

mit

$$HL^{@@}(i,o,t) = \frac{PL^{@@}(i,o,t)}{SPL^{@@}(o,t)} \cdot \ln \frac{PL^{@@}(i,o,t)}{SPL^{@@}(o,t)} \quad (4.4.16)$$

für den Fall, daß $PL^{@@}(i,o,t) > 0$,und

$$HL^{@@}(i,o,t) = 0 \quad (4.4.17)$$

für den Fall, daß $PL^{@@}(i,o,t) = 0$ ist.

Um ein Maß für die Gleichmäßigkeit der Verteilung der in einer Gemeinschaft auftretenden Gruppen zu haben, das unabhängig von der Anzahl der auftretenden Gruppen ist, schlagen BUZAS und GIBSON die Einführung eines "equitability" Index vor - im Folgenden "relativer BUZAS-GIBSON-Index" genannt -, der in Gleichung (4.4.18) definiert wird:

$$RBGIPL^{@@}(o,t) = \frac{e^{BGIPL^{@@}(o,t)}}{NPL^{@@}(o,t)} \quad (4.4.18)$$

wobei $NPL^{@@}(o,t)$ die Anzahl der Lebendpopulationen mit mindestens einem Individuum ist.

Für die zugehörige Totgemeinschaft lautet die Formel für den BUZAS-GIBSON-Index

$$BGIPT^{@@}(o,t) = \sum_{i=1}^n HT^{@@}(i,o,t) \quad (4.4.19)$$

mit

$$HT^{**}(i,o,t) = \frac{PT^{**}(i,o,t)}{SPT^{**}(o,t)} \cdot \ln \frac{PT^{**}(i,o,t)}{SPT^{**}(o,t)} \quad (4.4.20)$$

für den Fall, daß $PT^{**}(i,o,t) > 0$ und

$$HT^{**}(i,o,t) = 0 \quad (4.4.21)$$

für den Fall, daß $PT^{**}(i,o,t) = 0$ ist.

Die Gleichung für den Relativen BUZAS-GIBSON-Index der Totgemeinschaft lautet:

$$RBGIPT^{**}(o,t) = \frac{e^{BG IPT^{**}(o,t)}}{NPT^{**}(o,t)} \quad (4.4.22)$$

wobei $NPT^{**}(o,t)$ die Anzahl der Totpopulationen mit mindestens einem Individuum ist.

Entsprechende Indizes lassen sich für die Gemeinschaft der Foraminiferen und beliebige Unterordnungen berechnen. Beide Indizes - sowohl $BGIPL^{**}(o,t)$ und $BGIPT^{**}(o,t)$ als auch $RBGIPL^{**}(o,t)$ und $RBGIPT^{**}(o,t)$ - werden bei den folgenden Untersuchungen nur berechnet, wenn mindestens 10 Individuen für die jeweils betrachtete Gemeinschaft vorliegen.

Wie aus Figure I bei GIBSON & BUZAS (1973, Seite 220) hervorgeht, sind $RBGIPL^{**}(o,t)$ und $RBGIPT^{**}(o,t)$ im Gegensatz zu $BGIPL^{**}(o,t)$ und $BGIPT^{**}(o,t)$ bei Stichprobengrößen zwischen 100 und 500 Individuen stark von der Stichprobengröße abhängig. Die zu erwartenden Fehler sind vergleichbar mit denen, die sich beim Vergleich der Anzahl der auftretenden Gruppen ohne Berücksichtigung der Stichprobengröße ergeben. Aus diesem Grunde wird der Relative BUZAS-GIBSON-Index nur unter Vorbehalt¹³³ in die Betrachtungen mit einbezogen.

YULE-SIMPSON-Index

Bei der Ableitung des YULE-SIMPSON-Index bietet sich eine verkürzte Übersetzung der Herleitung des Indexes durch SIMPSON (1949) an:

Betrachtet man eine unendlich große Gemeinschaft, in der jedes Individuum zu einer von n Populationen gehört, und seien" (1), $\pi(2)$, ... , $\pi(n)$ die Anteile der Populationen an der Gemeinschaft ($\sum \pi = 1$), so läßt sich mit $\lambda = \sum \pi^2$ ein Maß für die Konzentration innerhalb der gegebenen Klassi-

¹³³ Nur bei Vorliegen von Stichproben vergleichbarer Größe sind belastbare Aussagen möglich.

fikation angeben. λ kann jeden Wert zwischen $1/n$ und 1 annehmen. $1/n$ repräsentiert die geringste Konzentration oder größte 'diversity'; 1 bedeutet die Konzentration auf eine einzige Gruppe und somit die geringste 'diversity'. λ kann einfach interpretiert werden als die Wahrscheinlichkeit, daß zwei Individuen - zufällig und unabhängig aus der Gemeinschaft entnommen - zur selben Gruppe gehören.

Nimmt man aus einer Lebendgemeinschaft am Ort o und zum Zeitpunkt t eine Stichprobe der Größe $SPL^{(o,t)}$ und seien $PL^{(1,o,t)}$, $PL^{(2,o,t)}$, ..., $PL^{(n,o,t)}$ die Anzahlen der Individuen, die zu den Gruppen 1 bis n gehören, so ist

$$LPL^{(o,t)} = \frac{\sum_{i=1}^n [PL^{(i,o,t)} \cdot (PL^{(i,o,t)} - 1)]}{SPL^{(o,t)} \cdot (SPL^{(o,t)} - 1)} \quad (4.4.23)$$

mit

$$SPL^{(o,t)} = \sum_{i=1}^n PL^{(i,o,t)} \quad (4.4.24)$$

ein Schätzwert für das oben beschriebene λ der Lebendgemeinschaft.

Folgt man WILLIAMS (1964) und nimmt den Kehrwert von $LPL^{(o,t)}$ als 'diversity'-Index:

$$YSIPL^{(o,t)} = \frac{SPL^{(o,t)} \cdot (SPL^{(o,t)} - 1)}{\sum_{i=1}^n [PL^{(i,o,t)} \cdot (PL^{(i,o,t)} - 1)]} \quad (4.4.25)$$

und bezeichnet diesen wie MURRAY (1973) als YULE-SIMPSON¹³⁴ Index, so wächst dieser Index mit zunehmender 'diversity'. Gehören alle Individuen zu derselben Gruppe, so wird der Index $YSIPL^{(o,t)}$ zu eins; gehören alle Individuen verschiedenen Gruppen an, wird $YSIPL^{(o,t)}$ unendlich groß.

¹³⁴ Wie WILLIAMS (1964) erwähnt, unterscheidet sich $YSIPL^{(o,t)}$ nur durch den Zähler vom Index, den YULE 1944 entwickelt hat; der Zähler bei YULE lautet $SPL^{(o,t)^2}$, und der Unterschied zwischen beiden Indizes ist somit bei großem $SPL^{(o,t)}$ vernachlässigbar klein.

Für Totgemeinschaften läßt sich ein entsprechender Index angeben:

$$YSIPT^{@@}(o,t) = \frac{SPT^{@@}(o,t) \cdot (SPT^{@@}(o,t) - 1)}{\sum_{i=1}^n [PT^{@@}(i,o,t) \cdot (PT^{@@}(i,o,t) - 1)]} \quad (4.4.26)$$

mit

$$SPT^{@@}(o,t) = \sum_{i=1}^n PT^{@@}(i,o,t) \quad (4.4.27)$$

Entsprechend lassen sich YULE-SIMPSON-Indizes für Gesamtgemeinschaft (Summe von Lebend- und Totgemeinschaft) und für Teilgemeinschaften wie lebende Textulariinen oder tote Rotaliinen angeben.

In sämtlichen später vorgestellten Fällen wird eine Berechnung des YULE-SIMPSON-Index **nur vorgenommen, wenn mindestens 10 Individuen der jeweiligen Gemeinschaft vorliegen.**

Der Nachteil des YULE-SIMPSON-Index ist, daß er in erster Linie durch die wenigen häufig vertretenen Gruppen bestimmt wird; die oft große Anzahl von kleinen und sehr kleinen Gruppen ist für den YULE-SIMPSON-Index von **geringerer Bedeutung. Damit geht jedoch ein großer Teil der für die Einschätzung der 'diversity' benötigten Information verloren.** So hat zum Beispiel die Probe mit der Probennummer 1832 für die lebende Foraminiferengemeinschaft einen YULE-SIMPSON-Index von 3.04 bei 8 unterschiedenen Gruppen (in der Regel Gattungen) von Foraminiferen, während die Probe 1796 bei einem ähnlichen Wert ($YSIPT^{@@}(o,t) = 3.01$) nur 3 unterschiedliche Gruppen von Foraminiferen enthält. **Dieses Beispiel zeigt, daß mit dem YULE-SIMPSON-Index zwar Aussagen über das Vorliegen ähnlicher Anteile der wenigen großen Gruppen gemacht werden können, eine Aussage über die Formenvielfalt in Gemeinschaften insgesamt, einschließlich der kleinen Populationen, jedoch nicht möglich ist. Aus diesen Gründen soll der YULE-SIMPSON-Index in dieser Arbeit auch nur unter dem Aspekt der Analyse der Verteilung der großen Gruppen betrachtet werden.**

4.4.2 'DIVERSITY' IN DER PROBENGESAMTHEIT

Bei der Betrachtung des gesamten Probenmaterials werden die Verteilungen der unterschiedlichen 'diversity'-Maße für die Lebend- und Totgemeinschaft dargestellt. Neben der Analyse der einzelnen Verteilungen findet bei der Beschreibung der Verteilungen der 'diversity'-Maße für die Totgemeinschaften ein Vergleich mit den Verteilungen für die Lebendgemeinschaften statt. Da sich im toten Probenmaterial zusätzlich zu den benthonischen Foraminiferen planktonische Foraminiferen finden, müssen die 'diversity'-Maße bei den Totgemeinschaften eine größere Formenviel-

falt nachweisen. Bei einer vorgegebenen Mindestanzahl von zehn Individuen pro Probe lassen sich sowohl bei den Lebendproben als auch bei den Totproben die Indizes für fast alle Proben berechnen (523 bzw. 544 der 548 **Proben**). Die nicht berechneten Proben erhalten negative Werte für die Indizes und finden bei den prozentualen Werten in den Verteilungen Berücksichtigung (relativ kleinere Säulen bei den Säulendiagrammen und ein von null verschiedener Anfang der Summenkurven).

4.4.2.1 'diversity' für Lebendgemeinschaften

Betrachtet man die Anzahl der Gattungen (Gruppen) für alle Foraminiferen (siehe Abbildung 263), so sieht man eine um fünf Gattungen pro **Probe nahezu normalverteilte Häufigkeitsverteilung** (**Schiefe = 0.25 und Kurtosis = -0.23**). Lediglich zwei Proben enthalten überhaupt keine lebenden Foraminiferen.

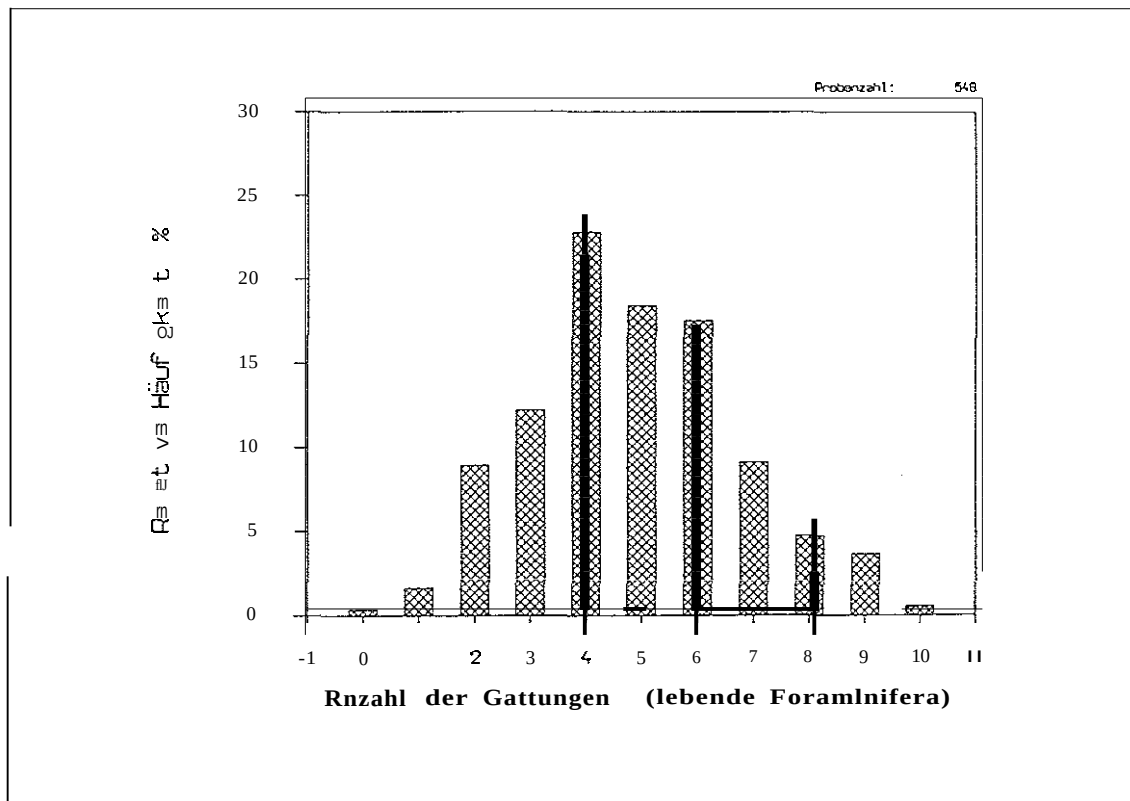


Abbildung 263. Lebende Foraminiferengruppen je Probe

Mit ähnlicher Standardabweichung aber deutlich größerer Kurtosis (1.13) schwankt die Zahl der Rotaliengattungen um drei Gattungen pro Probe (siehe Abbildung 264 auf Seite 464).

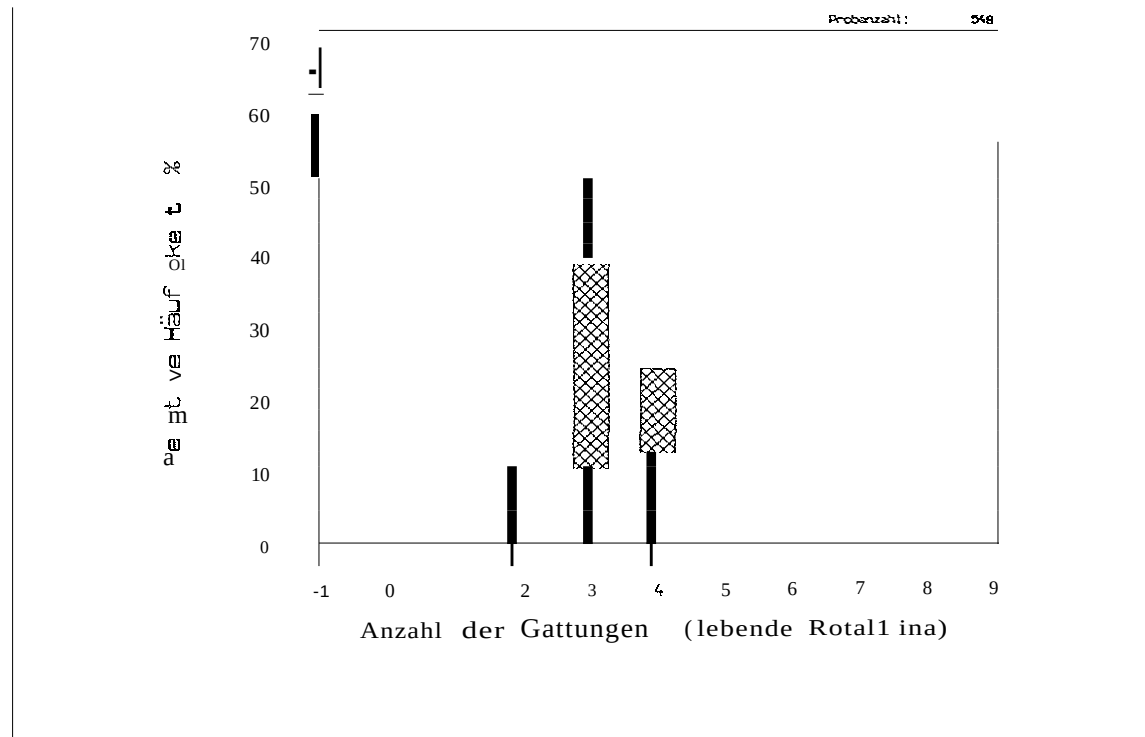


Abbildung 264. Lebende Rotaliinengruppen je Probe

Deutlich unterschiedlich fällt die Verteilung für die Anzahl der Textulariinengattungen pro Probe aus. In über 50 Prozent der Proben befinden sich keine Textulariinen und in 25 Prozent der Proben nur eine einzige Gattung. Die größte Zahl von in einer Probe angetroffenen Gattungen liegt bei fünf. Wegen der großen Anzahl von Proben ohne lebende Textulariinen soll auf eine weitergehende Erörterung der unterschiedlichen 'Idiversity'-Indizes für diese Teilmenge verzichtet werden.

Die Darstellung der Proben in FISHER's Diagramm für alle lebenden Foraminiferen (siehe Abbildung 265 auf Seite 465 oben) zeigt, daß bei 523 Proben die Zahl der lebenden Foraminiferen mindestens zehn beträgt und daß sie bei der Mehrzahl der Proben zwischen 50 und 200 liegt. Die Anzahl der Gruppen pro Probe schwankt, wie ebenfalls aus Abbildung 263 auf Seite 463 zu ersehen ist, zwischen eins und zehn. Die Werte für FISHER's α streuen in einem Bereich von 0.5 bis 2.5.

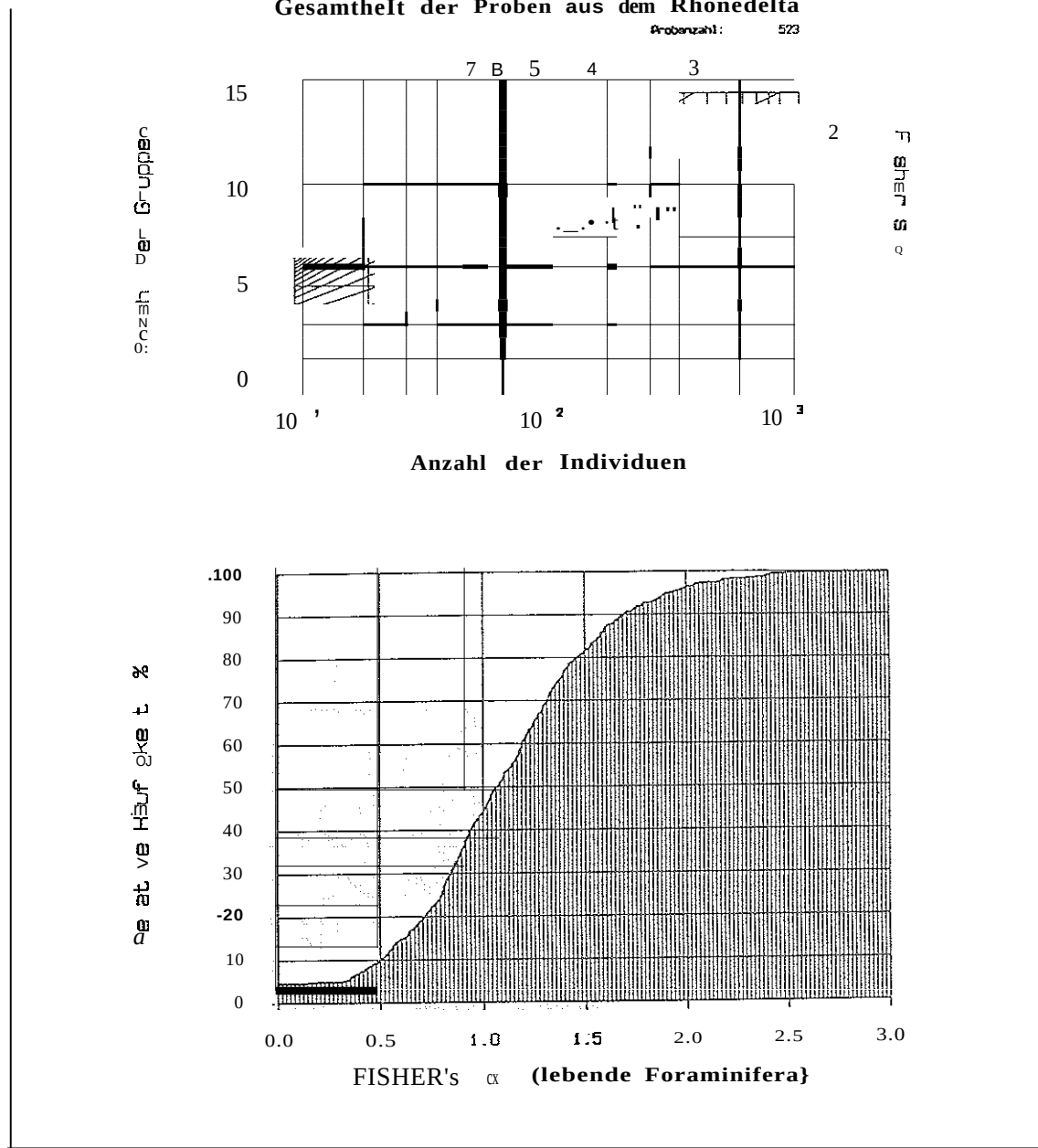


Abbildung 265. FISHER's Index für lebende Foraminiferen

Der untere Teil von Abbildung 265 zeigt die Summenkurve der Verteilung von FISHER's α . Bei mehr als 70 Prozent der Proben liegt α zwischen 0.5 und 1.5.

Die Darstellung in FISHER's Diagramm für die Teilmenge der lebenden Rotaliinen (siehe Abbildung 266 auf Seite 466 oben) zeigt 522 Proben,

deren α -Werte sich bis auf wenige Ausnahmen im Bereich von 0.5 bis 1.5 befinden.

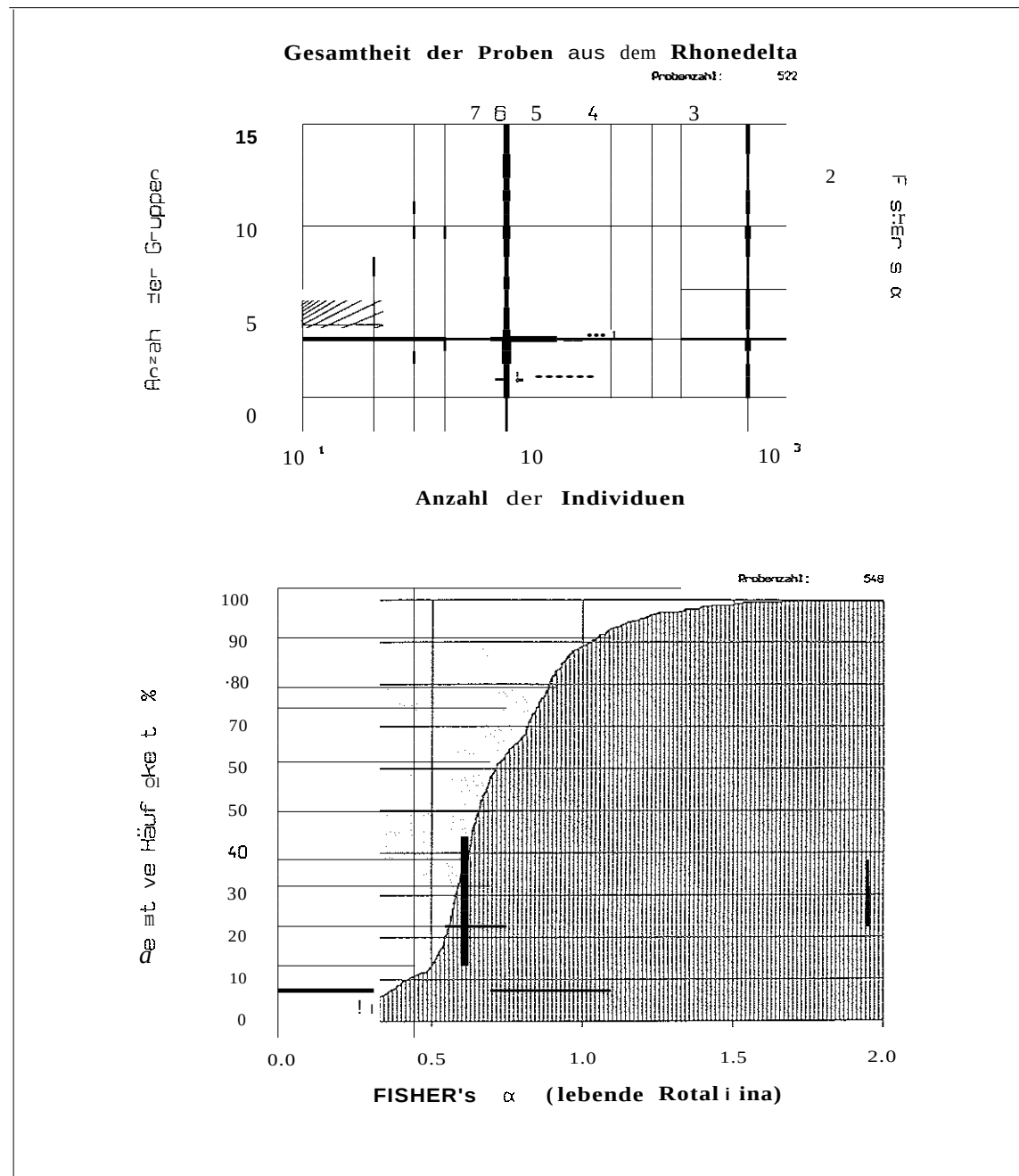


Abbildung 266. FISHER's Index für lebende Rotaliinen

Die Summenkurve für die Werte von FISHER's α zeigt neben anderen kleineren Abweichungen vom kontinuierlichen Verlauf eine ausgeprägte Zweigipfligkeit mit Maxima um 0.6 und 0.8 (Abbildung 266 unten).

Für den absoluten BUZAS-GIBSON-Index ergibt sich die in Abbildung 267 oben dargestellte Verteilung. Der größte Teil der Proben liegt mit den Werten für den absoluten BUZAS-GIBSON-Index zwischen 0.5 und 1.5 (84 Prozent der Proben). Auffällig ist im unregelmäßig gestalteten Bereich der Verteilung zwischen 0.0 und 0.7 die Anhäufung um den Wert 0.3.

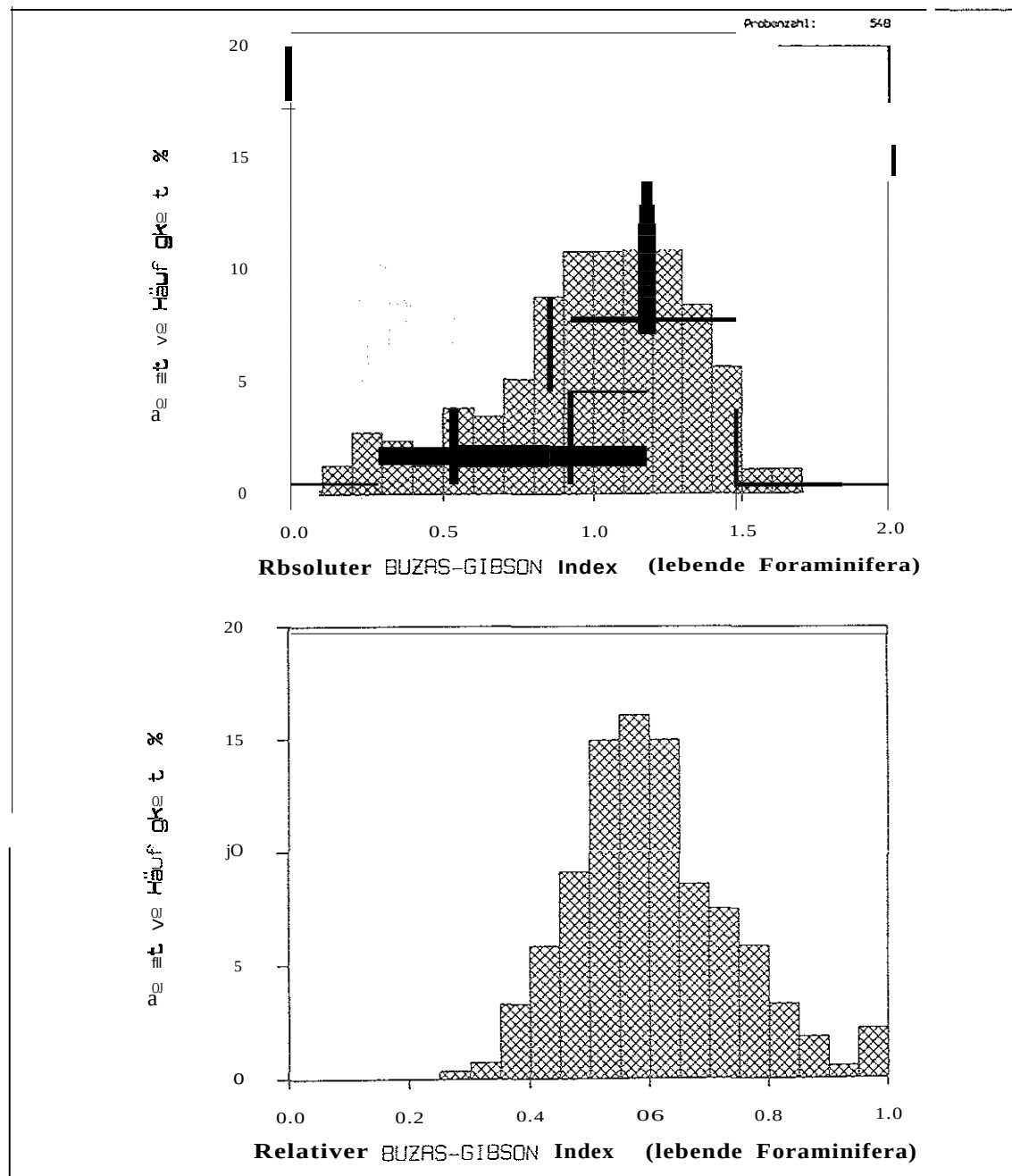


Abbildung 267. BUZAS-GIBSON-Index für lebende Foraminiferen

Der größte Teil der Proben hat einen relativen BUZAS-GIBSON Index (siehe Abbildung 267 unten) zwischen 0.5 und 0.65 . In diesem Bereich befinden sich 46 Prozent der Proben. Berücksichtigt man, daß bei der Bildung der Prozentzahlen die 25 Proben mit weniger als zehn lebenden Foraminiferen, für die überhaupt keine Berechnungen des relativen BUZAS-GIBSON-Index stattgefunden hat, einbezogen werden, bedeuten diese 46 Prozent etwa die Hälfte der Proben mit berechnetem relativem BUZAS-GIBSON-Index. Auffällig ist die kleinere Anhäufung im Bereich zwischen 0.95 und 1.0. Hier liegen die Proben mit den gleich stark vertretenen Gruppen) zu denen auch die zwei erfaßten Proben mit nur einer einzigen Gruppe gehören.

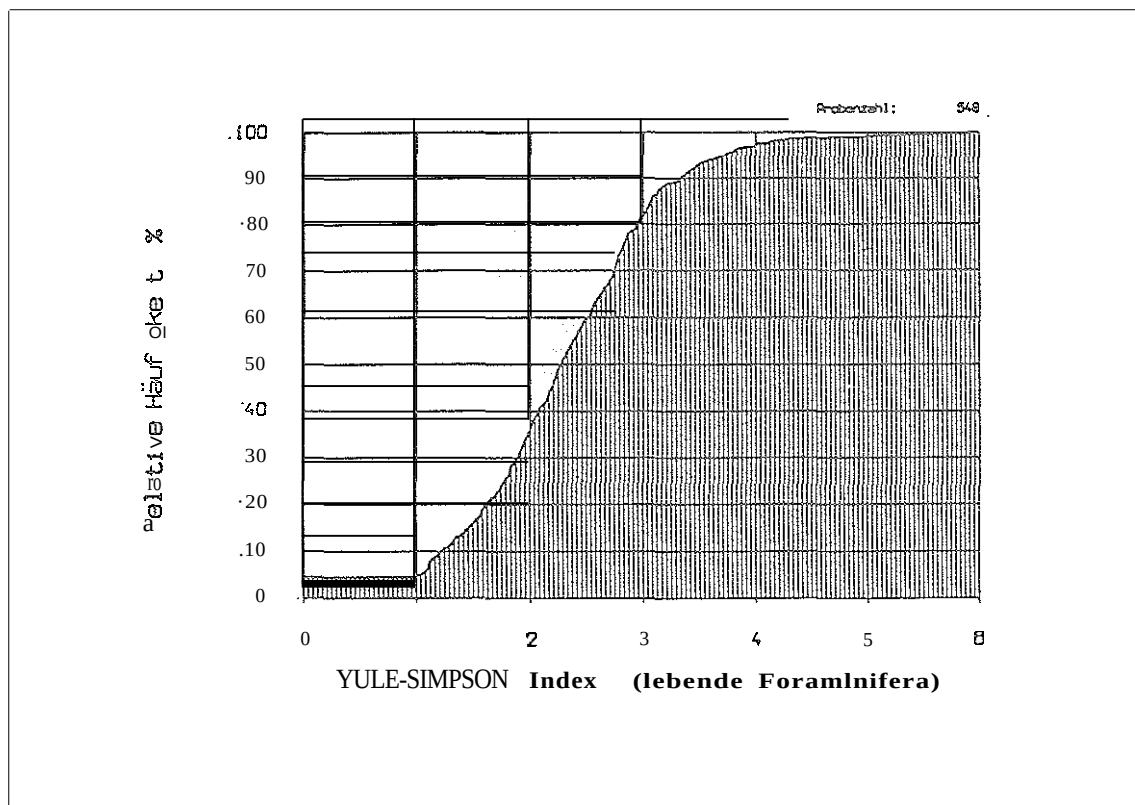


Abbildung 268. YULE-SIMPSON-Index für lebende Foraminifera

Die Summenkurvendarstellung für die Verteilung des YULE-SIMPSON-Index (siehe Abbildung 268)¹³⁵ zeigt nach einer Zunahme der relativen Häufigkeit im Abschnitt zwischen 1.0 und etwa 1.7 einen nahezu gleichverteilten Bereich von 1.7 bis 3.2. Danach gehen die relativen Häufigkeiten langsam (von 3.2 bis 6.0) auf null zurück.

¹³⁵ Das von null verschiedene Niveau am Beginn der Summenkurve (im Bereich von 0.0 bis 1.0) mit einer relativen Häufigkeit von etwa fünf Prozent wird durch die 25 Proben mit weniger als zehn lebenden Foraminiferen verursacht.

Für die Rotaliinen als separate Teilmenge von Gruppen ergibt sich für den YULE-SIMPSON-Index ein ähnliches Bild. Wenn auch, wie zu erwarten ist, die gesamte Summenkurve auf einen kleineren Bereich komprimiert ist (1.0 bis 4.8), lassen sich dennoch die charakteristischen Abschnitte der Summenkurve für die Gesamtheit der lebenden Foraminiferen wiederfinden: Der Anstieg im Bereich von 1.0 bis 1.5; der gleichverteilte Abschnitt bis etwa 2.0; der Abfall der relativen Häufigkeit bis 4.8.

4.4.2.2 'diversity' für Totgemeinschaften

Ein Blick auf die Verteilung der Anzahl der Gattungen (Gruppen) für alle toten Foraminiferen (siehe Abbildung 269), zeigt, daß sich zwei unterschiedliche Häufigkeitsverteilungen überlagern; die erste ist um Proben mit vier oder fünf Gattungen verteilt und die zweite um Proben mit acht Gattungen.

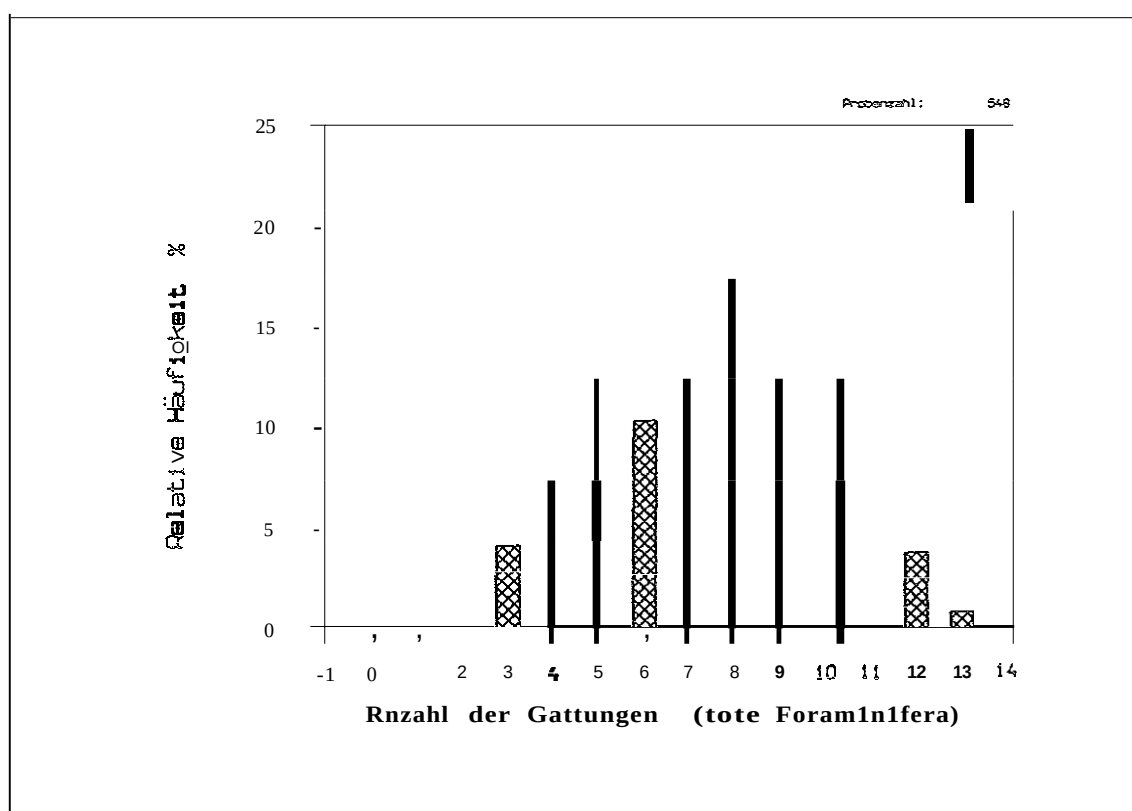


Abbildung 269. Tote Foraminiferengruppen je Probe

Aufgrund der vorliegenden Mischverteilung lassen sich hinsichtlich der Anzahl der Gruppen toter Foraminiferen pro Probe zwei verschiedene Entstehungsbereiche für das Probenmaterial postulieren, für die unterschiedliche Bedingungen gelten.

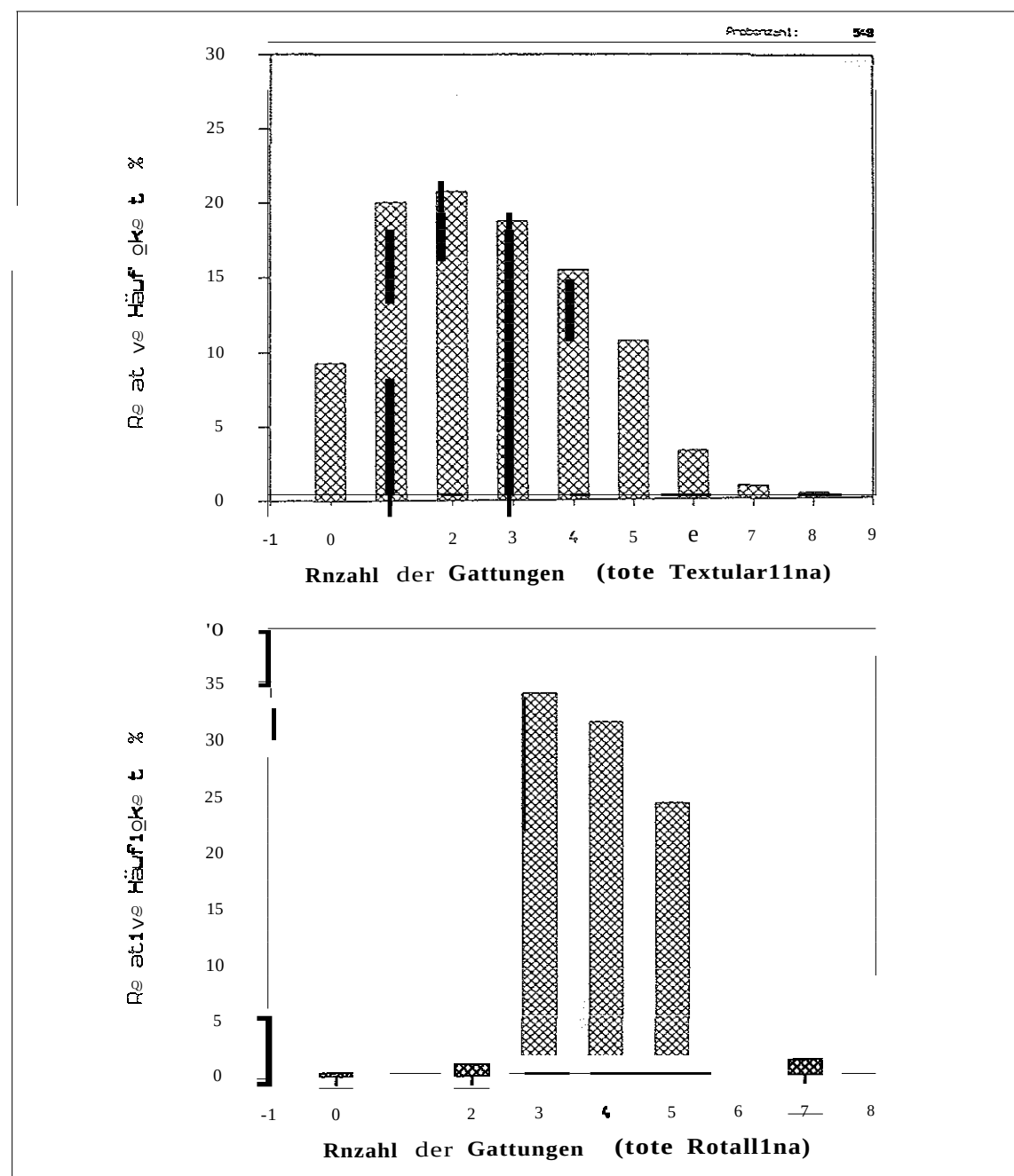


Abbildung 270. Tote Textulariinen- und Rotaliinengruppen je Probe

Bei Betrachtung der entsprechenden Verteilungen für die toten Textulariinen und die toten Rotaliinen als separierte Untermengen (siehe Abbildung 270), ist dieser Überlagerungseffekt wegen der Komprimierung der auf ganzzahlige Werte beschränkten Verteilungen nicht zu erkennen.

Im Gegensatz zu den Lebendgemeinschaften befinden sich bei den Totgemeinschaften nur in weniger als 10 Prozent der Proben keine Textulariinen, und

nur 20 Prozent der Proben enthalten nur eine einzige Gattung. Während bei der Verteilung der lebenden Gruppen pro Probe nur zwei Proben mit fünf Gruppen angetroffen wurden, liegen beim toten Untersuchungsmaterial 59 Proben (entsprechend elf Prozent der Proben) mit fünf Gruppen vor. Neben der Vermutung, daß die Mannigfaltigkeit in den Totgemeinschaften größer sein könnte als in den Lebendgemeinschaften¹³⁶, entsteht ein Interesse, die separate Teilmenge der Textulariinen bei den Totpopulationen in die 'diversity'-Betrachtungen mit einzubeziehen. Nimmt man die Teilmenge der Textulariinen jedoch für sich, so fallen etwa 65 Prozent der Proben fort, weil die Anzahl der toten Textulariinen kleiner als zehn ist. Von den verbleibenden 184 Proben enthalten nur fünf mehr als 50 Textulariinen und von diesen nur eine mehr als 100. Aus diesen beiden Gründen wird auf weitergehende Untersuchungen der diversity der Textulariinen verzichtet.

FISHER's Diagramm (siehe Abbildung 271 auf Seite 472 oben) zeigt, daß 544 Proben mehr als zehn tote Foraminiferen enthalten. In der Mehrzahl der Proben liegt die Zahl der toten Foraminiferen zwischen 100 und 300. Die Anzahl der Gruppen pro Probe schwankt zwischen eins und fünfzehn.

FISHER's α liegt in einem Bereich von 0.5 bis 4.5. Der untere Teil von Abbildung 271 auf Seite 472 zeigt die Summenkurve für FISHER's α . Für knappe fünf Prozent liegt α unter 0.5; weitere 15 Prozent liegen zwischen 0.5 und 1.0, während der Großteil der Proben Werte zwischen eins und zwei aufweist (60 Prozent der Proben). 15 Prozent der Werte liegen zwischen 2.0 und 2.5 und die restlichen fünf Prozent bleiben für α -Werte größer 2.5. Verglichen mit der Verteilung von FISHER's α für lebende Foraminiferen weist die Verteilung für tote Foraminiferen eine deutliche Zunahme der diversity auf. Während bei den Lebendpopulationen nur 20 Prozent der Proben Werte für α größer als 1.5 aufweisen, befinden sich bei den Totgemeinschaften mehr als 50 Prozent der Proben in diesem Bereich. Die Verteilungen für FISHER's α bestätigen also die schon bei der Betrachtung der Verteilungen für die Anzahl der Textulariinengattungen entstandene Vermutung, daß in den Totgemeinschaften eine größere Formenvielfalt zu erwarten ist als in den Lebendproben.

¹³⁶ Sollten lebende Textulariinen in Bezug auf räumliche und zeitliche Unterschiede im Environment empfindlich reagieren, wäre das geschilderte Resultat eine zwangsläufige Konsequenz der im Rhonedelta anzutreffenden starken Schwankungen im Environment, zum Beispiel beim Salzgehalt. Als weitere Möglichkeit muß der Antransport milieufremder Individuen in das Untersuchungsgebiet in Erwägung gezogen werden.

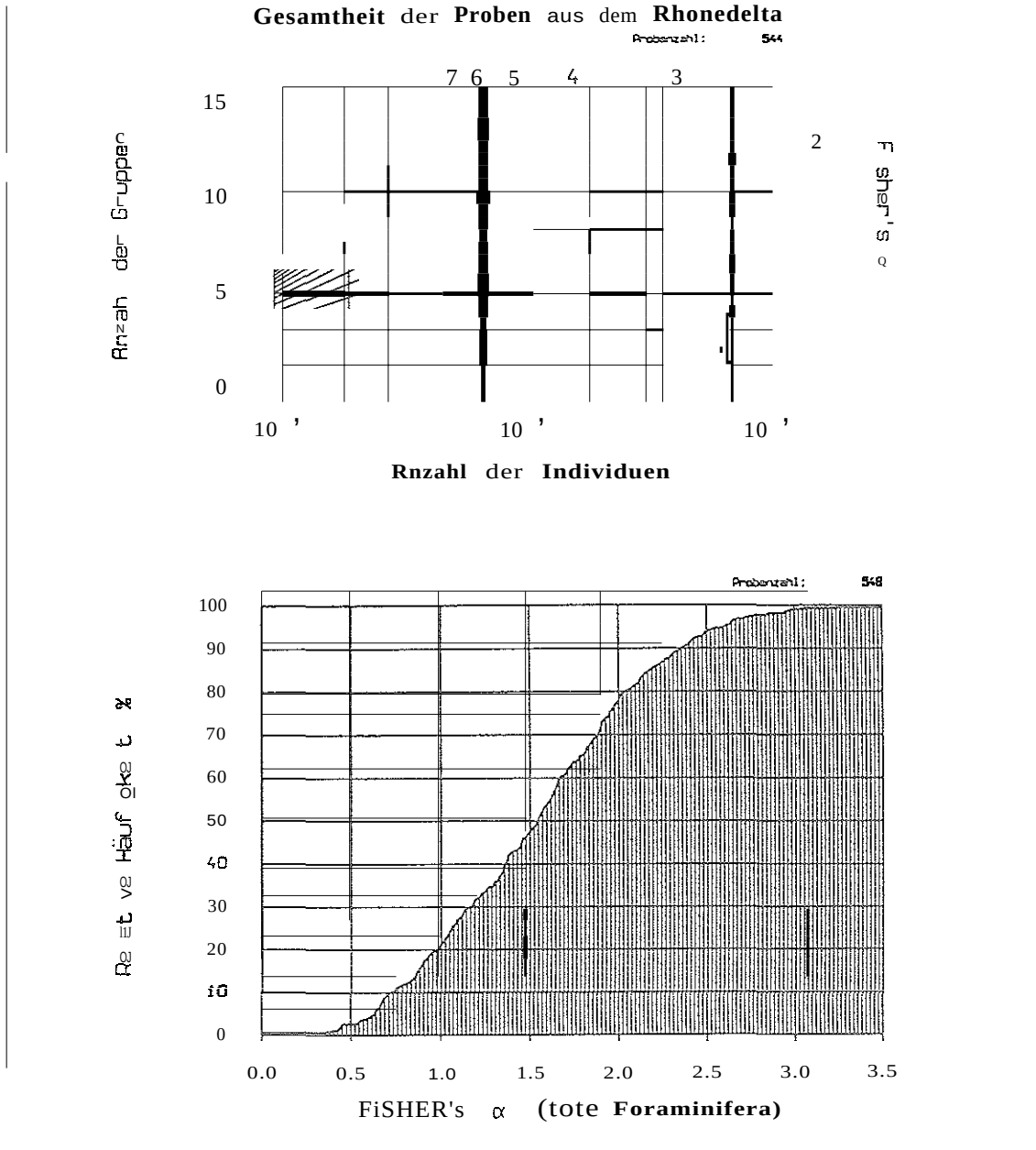


Abbildung 271. FISHER's Index für tote Foraminiferen

Mit Ausnahme von zwei Proben liegt FISHER's α für die toten Rotalinen in einem Bereich zwischen 0.5 und 1.5 (siehe Abbildung 272 auf Seite 473 oben). Die Individuenzahl pro Probe zeigt eine Konzentration im Bereich von 100 bis 200 Individuen. Die maximale Anzahl von Gruppen beträgt neun, während die minimale Anzahl im dargestellten Bereich (100 bis 1500 Individuen pro Probe) nie weniger als zwei beträgt.

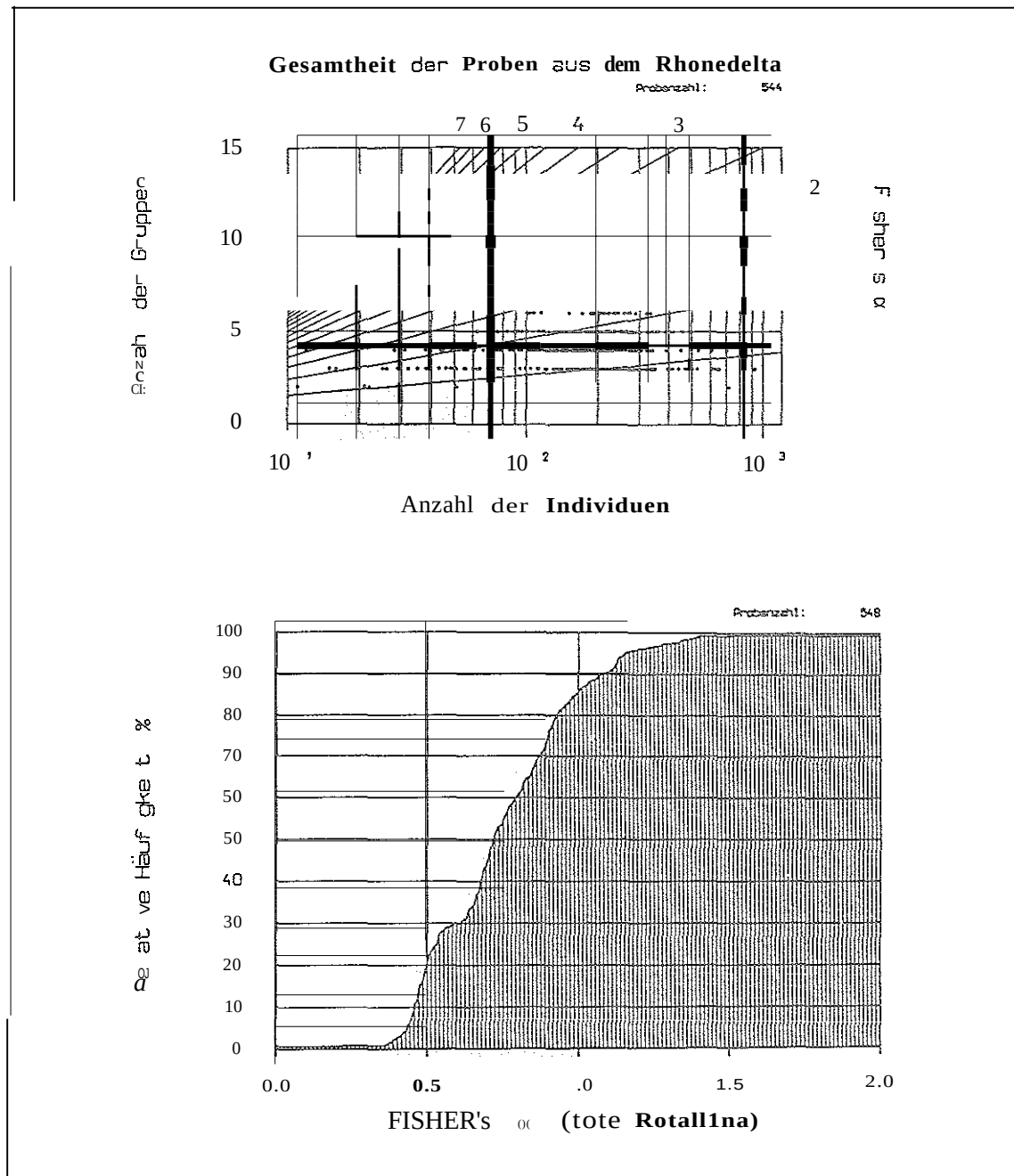


Abbildung 272. FISHER's Index für tote Rotalinen

Vergleicht man die Summenkurven der Verteilungen von FISHER's α für alle **toten Foraminiferen** und für **alle toten Rotalinen**, so fällt neben der zu erwartenden geringeren 'diversity' eine deutliche Unregelmäßigkeit bei der Summenkurve für die Rotalinen auf. Ein ähnliches, wenn auch nicht so ausgeprägtes Phänomen wurde auch bei der Summenkurve für FISHER's α bei den lebenden Rotalinen festgestellt. Nach dem Befund aus diesen beiden Summenkurven zu **urteilen**, stammt das entnommene Probenmaterial **nicht** aus

einer, sondern aus mehreren Grundgesamtheiten, d. h. aus mehreren Lebensbereichen mit unterschiedlichen Bedingungen.

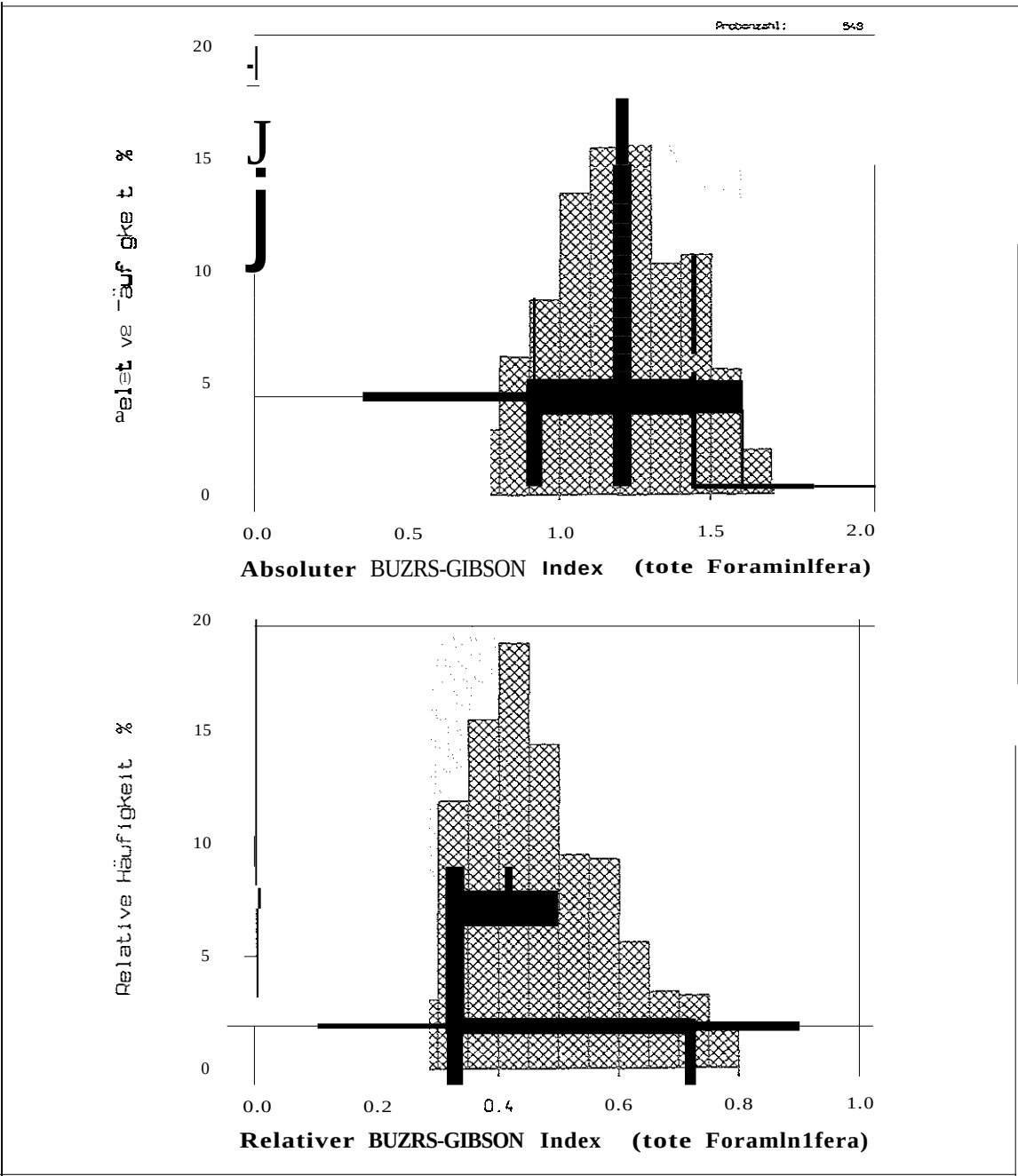


Abbildung 273. BUZAS-GIBSON-Index für tote Foraminiferen

Der Absolute BUZAS-GIBSON-Index (siehe Abbildung 273, oben) liegt - vergleichbar mit dem für die lebenden Foraminiferen - auch für die toten Foraminiferen zwischen 0.0 und 2.0. Im Gegensatz zu der Verteilung für die

Werte der Lebendgemeinschaft existieren fast keine Proben mit absoluten BUZAS-GIBSON Indizes zwischen 0.0 und 0.5; das zweite Maximum in der Verteilung ist also bei den Totgemeinschaften nicht mehr vorhanden.

Beim relativen BUZAS-GIBSON-Index (siehe Abbildung 273 auf Seite 474, unten), der ein Maß für die Gleichverteiltheit der vorhandenen Gruppen innerhalb der Proben darstellt, zeigt sich bei den Totgemeinschaften im Vergleich zu den Lebendgemeinschaften ein deutlicher Trend zur Ungleichverteilung der vorkommenden Gruppen. Während bei den Lebendproben der Median der Verteilung auf das Intervall von 0.55 bis 0.6 fiel, ist er bei den Totproben auf das Intervall von 0.4 bis 0.45 verschoben.

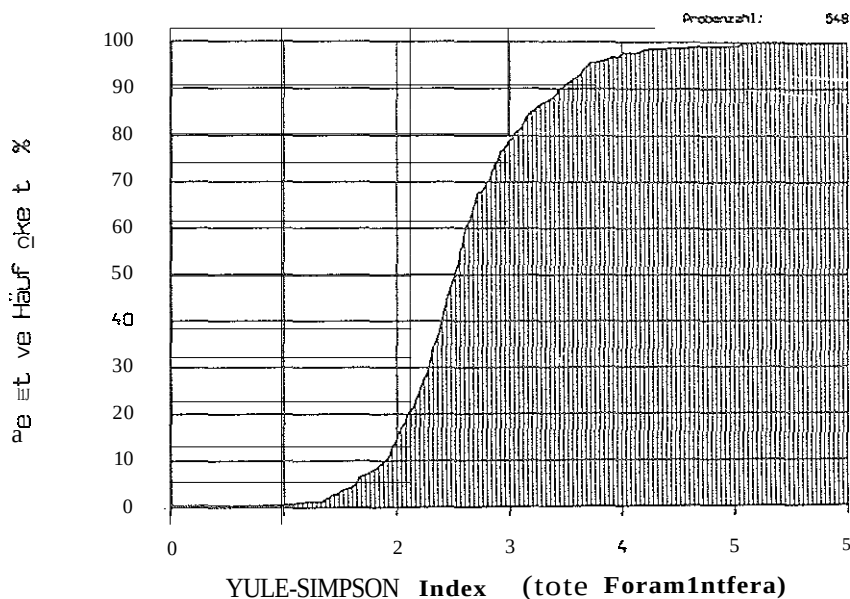


Abbildung 274. YULE-SIMPSON-Index für tote Foraminiferen

Der YULE-SIMPSON-Index für die toten Foraminiferen (Abbildung 274) ist im Bereich von 3 bis 5 ähnlich verteilt wie bei den Lebendproben, zeigt aber deutliche Abweichungen im ersten Abschnitt der Verteilung (von 1 bis 3). Die Verteilung für die Totgemeinschaften kommt einer Normalverteilung nahe und läßt die bei der Lebendverteilung deutlich ausgeprägte Linksschiefe völlig vermissen.

4.4.3 GOLF UND ETANGS - EIN 'DIVERSITY'-VERGLEICH

Im dritten Kapitel ("Untersuchungen im Rhonedelta - Rahmenbedingungen" auf Seite 195) werden die **deutlich unterschiedlichen Lebensbedingungen** von Golf und Etangs miteinander verglichen. Die Schlußfolgerung im **dritten Kapitel ist, daß die Lebewelt und speziell die Foraminiferen in den Etangs ungünstigere Lebensbedingungen antreffen als im Golf de Fos. Konsequenterweise ist in den Etangs eine sich auf wenige spezialisierte Gruppen konzentrierende Foraminiferengemeinschaft zu erwarten, während im Golf mit einer größeren Anzahl von Foraminiferengattungen zu rechnen ist.** Ein Vergleich der 'diversity' von Golf und Etangproben muß Aufschluß über **die vermuteten Unterschiede¹³⁷ in den beiden Probenentnahmegebieten** geben.

'diversity'-Vergleich für Lebendgemeinschaften: Vergleicht man die Verteilungen der Anzahl der Gattungen in den Lebendproben (siehe Abbildung 275 auf Seite 477), so wird deutlich, daß die Anzahl der Gattungen pro Probe in den Etangs deutlich kleiner ist als bei den Golfproben.

In den Etangs enthält die Mehrzahl der Proben (mehr als 80 Prozent der **Proben**) **zwei oder drei Foraminiferengattungen. Vier Gattungen werden nur in etwa zehn Prozent der Proben gefunden. Proben mit fünf und mehr Gattungen bilden die Ausnahme.**

Demgegenüber bilden am Golfrand Proben mit weniger als vier Gattungen die **Ausnahme. In der Regel enthalten die Proben vom Golfrand vier, fünf oder sechs Gattungen. Proben mit sieben, acht und sogar neun Gattungen treten ebenfalls auf.**

Um die durch unterschiedliche Probengrößen verursachten Fehler zu beseitigen, **ist der Vergleich der verschiedenen 'diversity'-Maße erforderlich. Damit statistische Tests für Vergleiche von Paaren von Verteilungen sinnvoll durchgeführt werden können, müssen sowohl bei den Golf- als auch bei den Etangproben die Proben ausgeklammert werden, für die die 'diversity'-Maße nicht berechnet werden, weil die Zahl der lebenden bzw. toten Foraminiferen zu klein ist¹³⁸**

¹³⁷ **Die Artenarmut in extremen Lebensbereichen wie dem Brackwasser der Etangs beschreibt zum Beispiel GALL (1983, Seite 26): "Die Zahl der Lebewesen, die im Brackwasser lebten, schwankt von einer geologischen Epoche zur andern. Eine Aufstellung dieser Arten, stratigraphisch geordnet, kann noch nicht gegeben werden. Dagegen gelingt es, an fossilen Populationen anomale Salzgehalte des Lebensraumes nachzuweisen. Charakteristisch für das Brackwasser ist eine Artenarmut"** . Ursache ist die Instabilität der physikalisch-chemischen Faktoren, **die zu einer rigorosen Selektion unter den Lebewesen führt. Bemerkenswert ist dagegen der Individuenreichtum. Auch ist festzustellen, daß die Größe der ausgewachsenen Arten unter der gleicher Arten von Wässern mit normaler Salinität liegt. Auch ist die Dicke der Schalen geringer als bei marinen Formen.**

¹³⁸ Als Mindestanzahl werden zehn Individuen festgelegt.

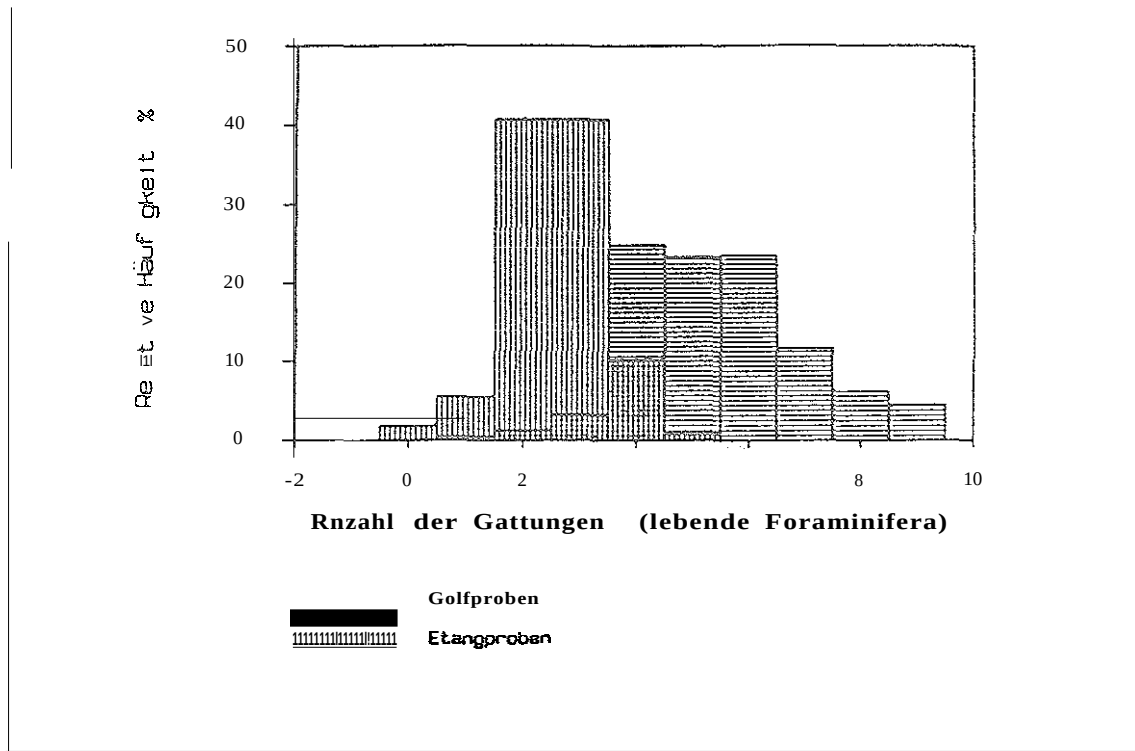


Abbildung 275. Foraminiferengruppen in Golf und Etangs

Wie aus der Darstellung der Ergebnisse des Kolmogorov-Smirnov-Tests für die Verteilungen von FISHER's α in Etangs und Golf im oberen Teil von Abbildung 276 auf Seite 478 hervorgeht, bleiben bei den Lebendproben aus dem **Golf** die Fos 399 Proben und bei den Lebendproben aus den Etangs 87 Proben für den Vergleich beider Verteilungen übrig (ursprünglich 402 bzw. 108 Proben). Während die Verteilung für die Etangproben einen deutlich ausgeprägten häufigsten Wert im Intervall von 0.4 bis 0.6 besitzt, zeigen die Golfproben eine breitgipflige Verteilung mit einer Konzentration zwischen 0.8 und 1.4. Beide Verteilungen sind linksschief. Ein Vergleich der Summenkurven im unteren Teil der Abbildung ergibt, daß 90 Prozent der α -Werte der Etangproben unter 1.0 liegen, während nur 30 Prozent der Golfproben entsprechend niedrige Werte für FISHER's α aufweisen. Entsprechend deutlich fällt auch der größte vertikale Abstand zwischen beiden Summenkurven aus: 74.3 Prozent. Bei den vorgegebenen Stichprobenumfängen lautet das Ergebnis des Kolmogorov-Smirnov-Tests: die beiden Verteilungen stammen mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von weniger als 0.005 Prozent¹³⁹ aus zwei unterschiedlichen Grundgesamtheiten.

¹³⁹ In der Übersicht über das Ergebnis des Kolmogorov-Smirnov-Tests (oben rechts in Abbildung 276 auf Seite 478) werden bei der Prozentangabe für die Irrtumswahrscheinlichkeit nur zwei Nachkommastellen angegeben. Die zweite Nachkommastelle entsteht durch Auf- bzw. Abrunden des berechneten Wertes für die Irrtumswahrscheinlichkeit.

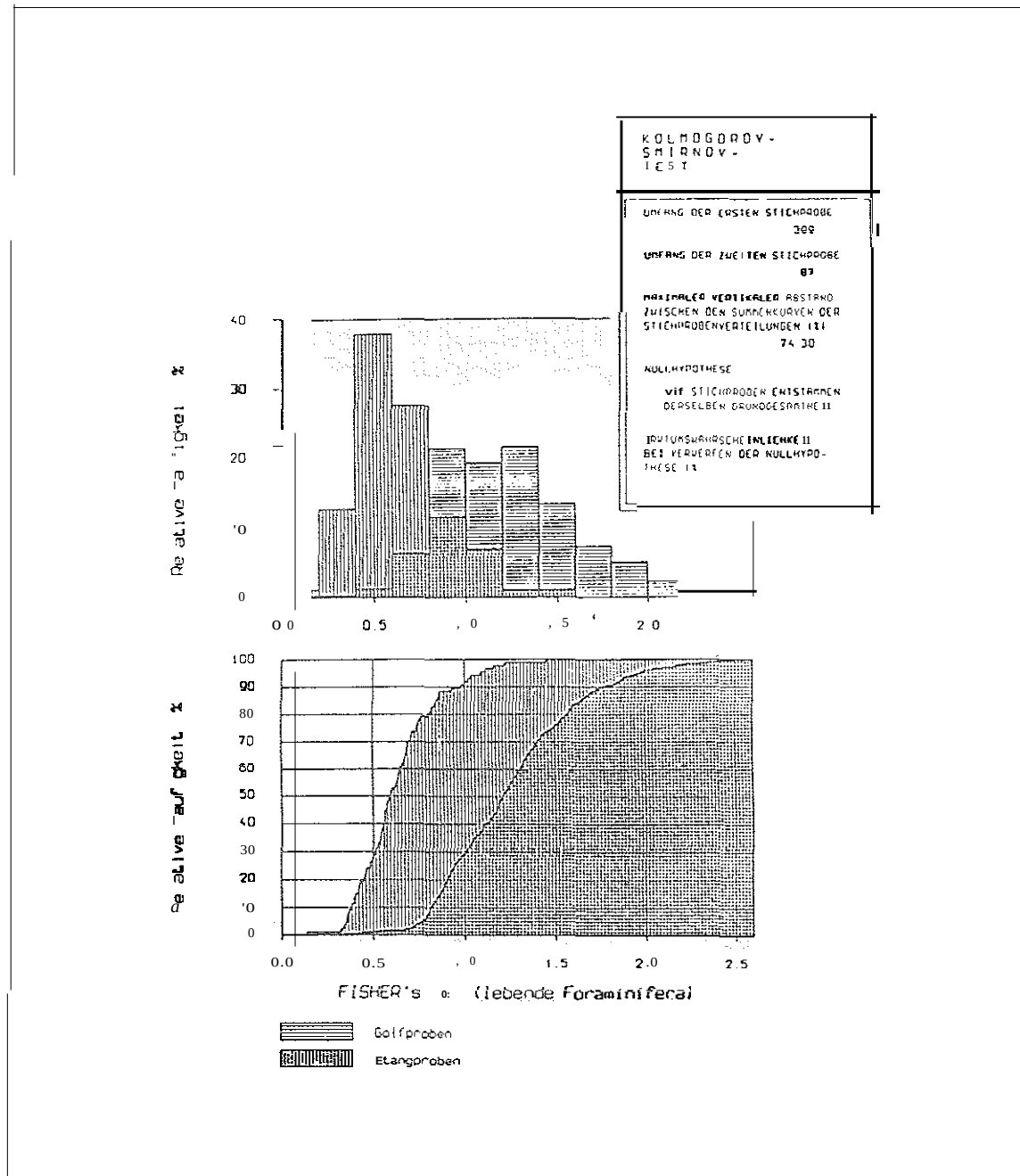


Abbildung 276. FISHER's Index für lebende Foraminiferen in Golf und Etangs

Berechnet man mit Hilfe der Werte für FISHER's α die flächenbezogene Anzahl der Gruppen pro 10 cm', so ergeben sich für Golf und Etangs die in Abbildung 277 auf Seite 479 verglichenen Verteilungen.

Wie der Vergleich der Summenkurven zeigt, kommen in den Etangs bei mehr als 90 Prozent der Proben nicht mehr als sechs Gruppen (Gattungen) auf einer Fläche von 10 cm^2 vor. Demgegenüber zeigt die Summenkurve für die Golfproben, daß bei 50 Prozent der Golfproben mehr als sechs Gruppen pro Flächeneinheit vorliegen. Der maximale vertikale Abstand zwischen den beiden Summenkurven beträgt 60.7 Prozent, womit der Kolmogorov-Smirnov-Test das Vorliegen von zwei unterscheidbaren Grundgesamtheiten anzeigt.

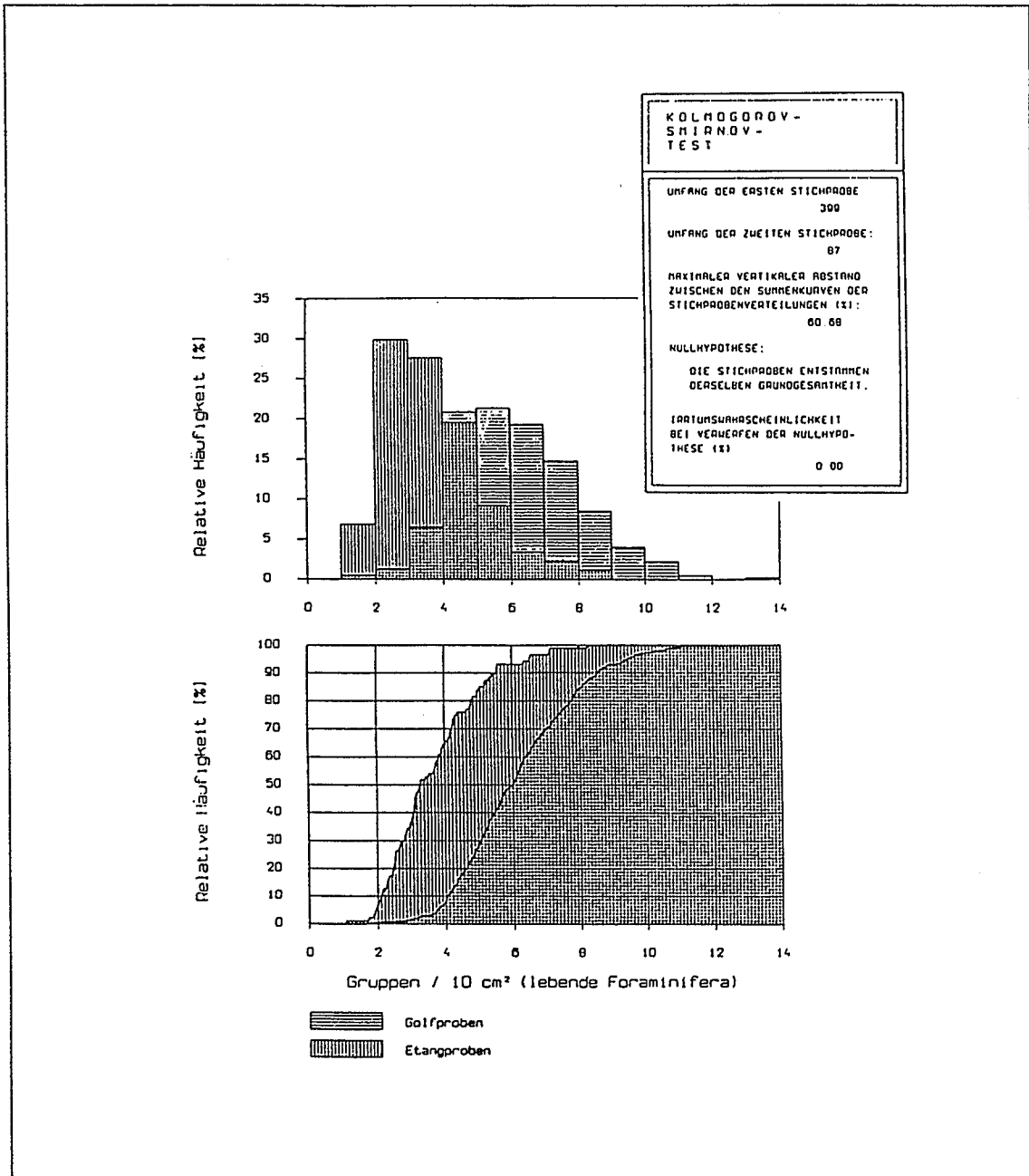


Abbildung 277. Gruppen / 10 cm^2 (lebende Foraminiferen) in Golf und Etangs

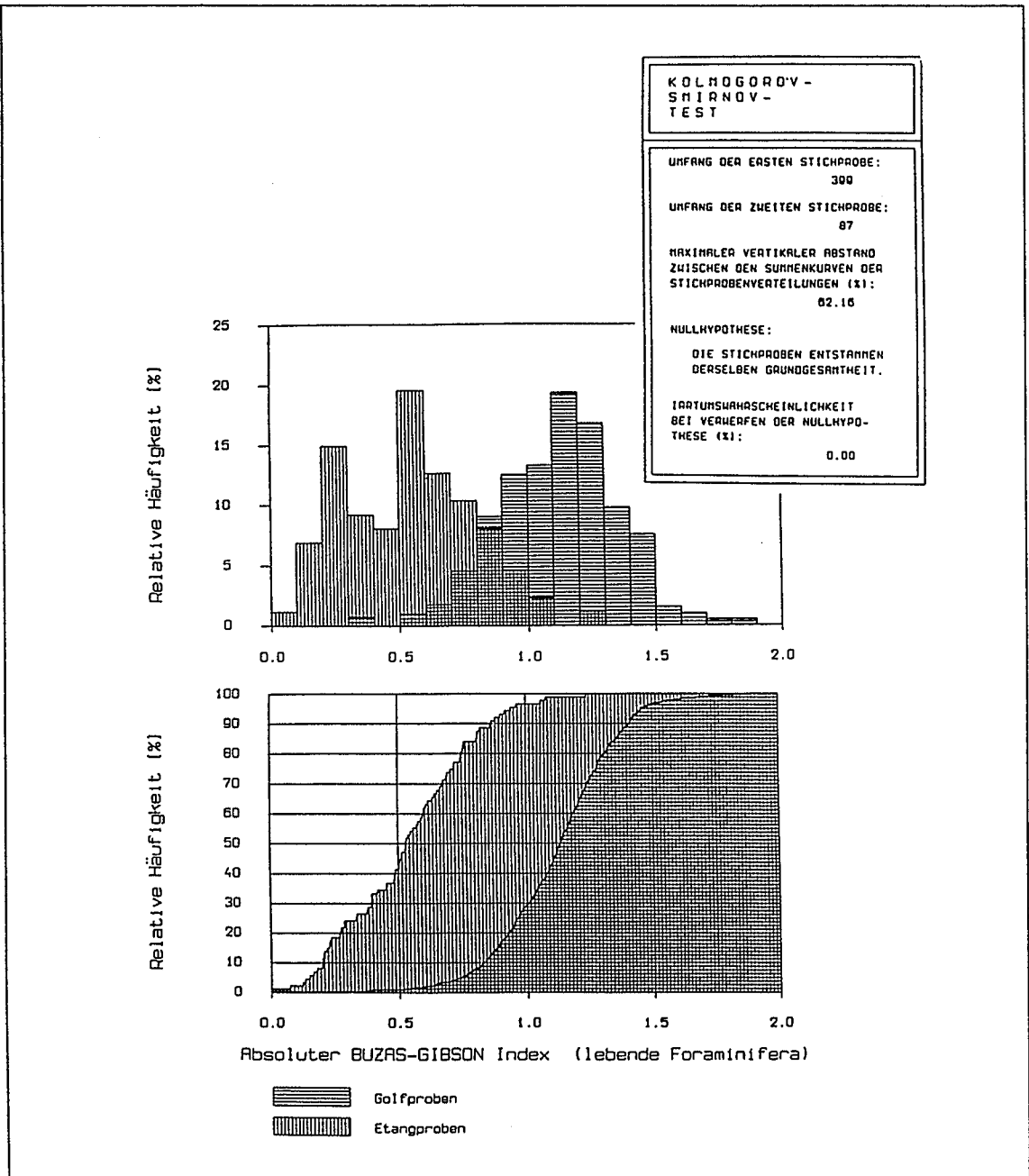


Abbildung 278. Absoluter BUZAS-GIBSON-Index für lebende Foraminiferen in Golf und Etangs

Die Verteilung für den absoluten BUZAS-GIBSON-Index für die lebenden Etangproben (siehe Abbildung 278) zeigt eine ausgeprägte Zweigipflig-

keit, deren weitere Untersuchung¹⁴⁰ jedoch wegen der kleinen Zahl von Etangproben - es werden nur 87 Etangproben berücksichtigt - nicht erfolgversprechend in Angriff genommen werden konnte. Bei mehr als 95 Prozent der Etangproben liegt der absolute BUZAS-GIBSON-Index unter 1.0. Bei den Golfproben finden sich dagegen nur etwa 30 Prozent der Proben mit Werten unter 1.0.

Im Gegensatz zum absoluten BUZAS-GIBSON-Index und zu den beiden anderen für die Lebengemeinschaften besprochenen 'diversity'-Maßen scheint, wie Abbildung 279 auf Seite 482 zeigt, der relative BUZAS-GIBSON-Index, der ein Maß für die Gleichverteiltheit der einzelnen Gruppen in den Proben darstellt, keine überzeugende Trennung des Probenmaterials aus den beiden unterschiedlichen Environments zu ermöglichen, auch wenn der Kolmogorov-Smirnov-Test nur einen Wert von 0.1 Prozent für die Irrtumswahrscheinlichkeit angibt. Der maximale vertikale Abstand zwischen den beiden Summenkurven beträgt nur 23.1 Prozent.

Die Arbeitshypothese zu Beginn von Abschnitt 4.4.3 über den Zusammenhang zwischen Environment und 'diversity' lautete:

Da die Lebewelt und speziell die Foraminiferen in den Etangs ungünstigere Lebensbedingungen antreffen als im Golf de Fos, ist in den Etangs eine sich auf wenige spezialisierte Gruppen konzentrierende Foraminiferengemeinschaft zu erwarten, während im Golf mit einer größeren Anzahl von Foraminiferengattungen zu rechnen ist. Ein Vergleich der 'diversity' von Golf und Etangproben muß Aufschluß über die vermuteten Unterschiede in den beiden Probenentnahmegebieten geben.

Diese Arbeitshypothese schließt jedoch nicht die Forderung nach einer größeren Annäherung an die Gleichverteiltheit der vorkommenden Gattungen bei einer Verbesserung der Lebensbedingungen ein. Ob von den in einer Probe vorhandenen Gattungen eine häufig und eine andere weniger häufig in der Probe vorkommt, hat mit der Forderung nach größerer Formenvielfalt bei besseren Lebensbedingungen direkt nichts zu tun. Wenn nur drei Gattungen zu je einem Drittel eine Lebendgemeinschaft in einem lebensfeindlichen Milieu bilden, ergibt sich als relativer BUZAS-GIBSON-Index derselbe Wert, den eine Gemeinschaft vieler gleich häufig vorkommender Gattungen (zum Beispiel 20 Gattungen, die je fünf Prozent der Individuen der Gemeinschaft stellen) unter optimalen Bedingungen erhält: ein Wert von 1.0 .

Der relative BUZAS-GIBSON-Index beantwortet also weniger die Frage nach der vorliegenden 'diversity' als die Frage nach der Annäherung an die Gleichverteiltheit der unterschiedlichen Gattungen. Entsprechend ist mit Hilfe des relativen BUZAS-GIBSON-Index auch die zu Beginn von Abschnitt 4.4.3 aufgestellte Forderung weniger gut zu erfüllen als bei Benutzung anderer 'diversity'-Maße.

¹⁴⁰ Eine Unterteilung des Probenmaterials aus den Etangs nach einzelnen Etangs oder nach Jahreszeit der Probenentnahme (März und September) oder nach der Art des Pflanzenwuchses zum Beispiel sind bei genügend umfangreichem Probenmaterial denkbar.

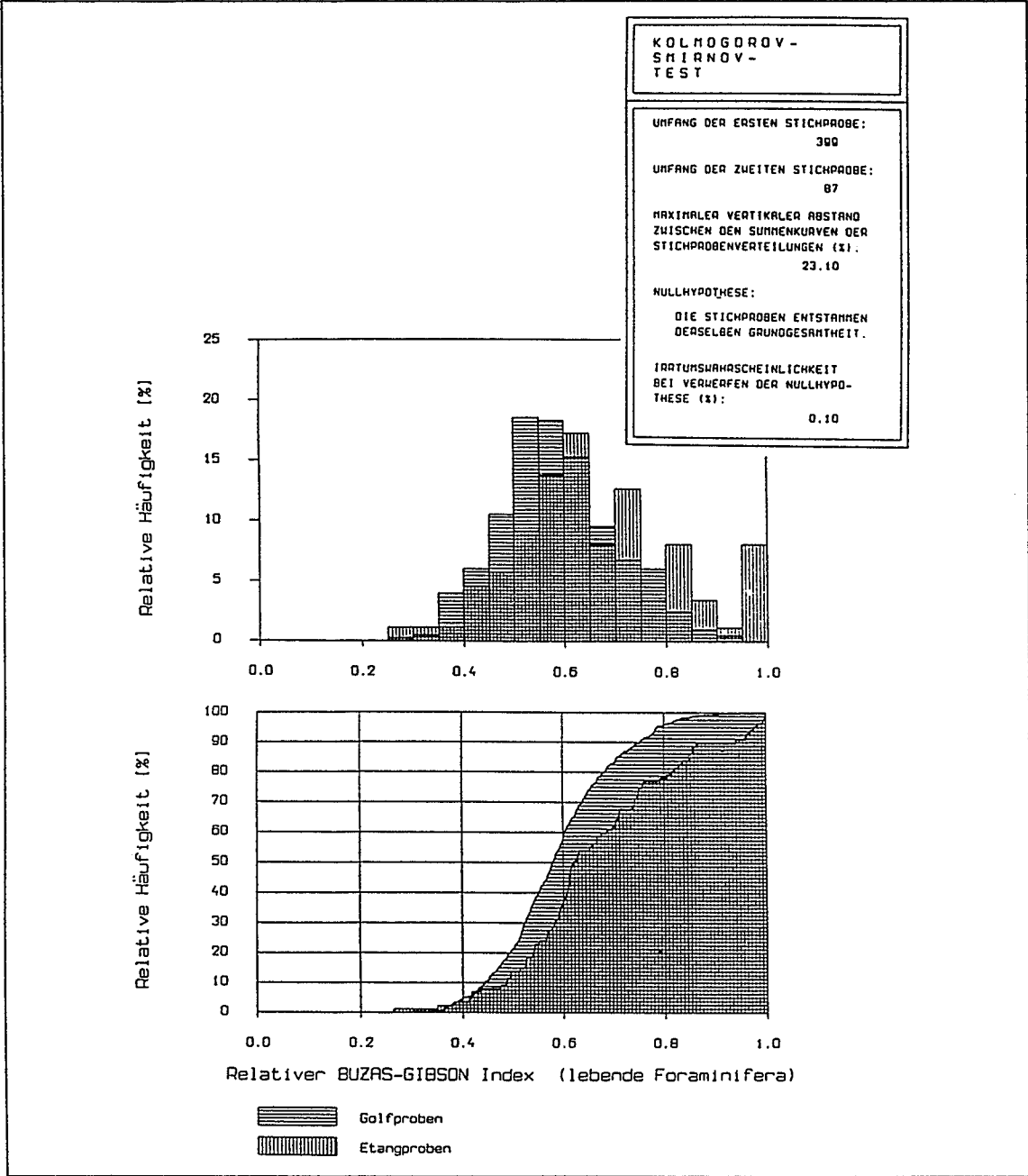


Abbildung 279. Relativer BUZAS-GIBSON-Index für lebende Foraminiferen in Golf und Etangs

Der letzte zu betrachtende Index für die Lebendproben ist der YULE-SIMPSON-Index (siehe Abbildung 280 auf Seite 483). Wie beim absoluten BUZAS-GIBSON-Index findet sich bei der Verteilung für die Etangproben eine ausgeprägte Mehrgipfligkeit, die jedoch wegen des wenig umfangreichen Probenmaterials aus den Etangs nicht weiter untersucht wird. Die Etangproben sind beim Vergleich der beiden Summenkurven deut-

lich von den Golfproben zu unterscheiden (maximaler vertikaler Abstand der beiden Summenkurven 79 Prozent).

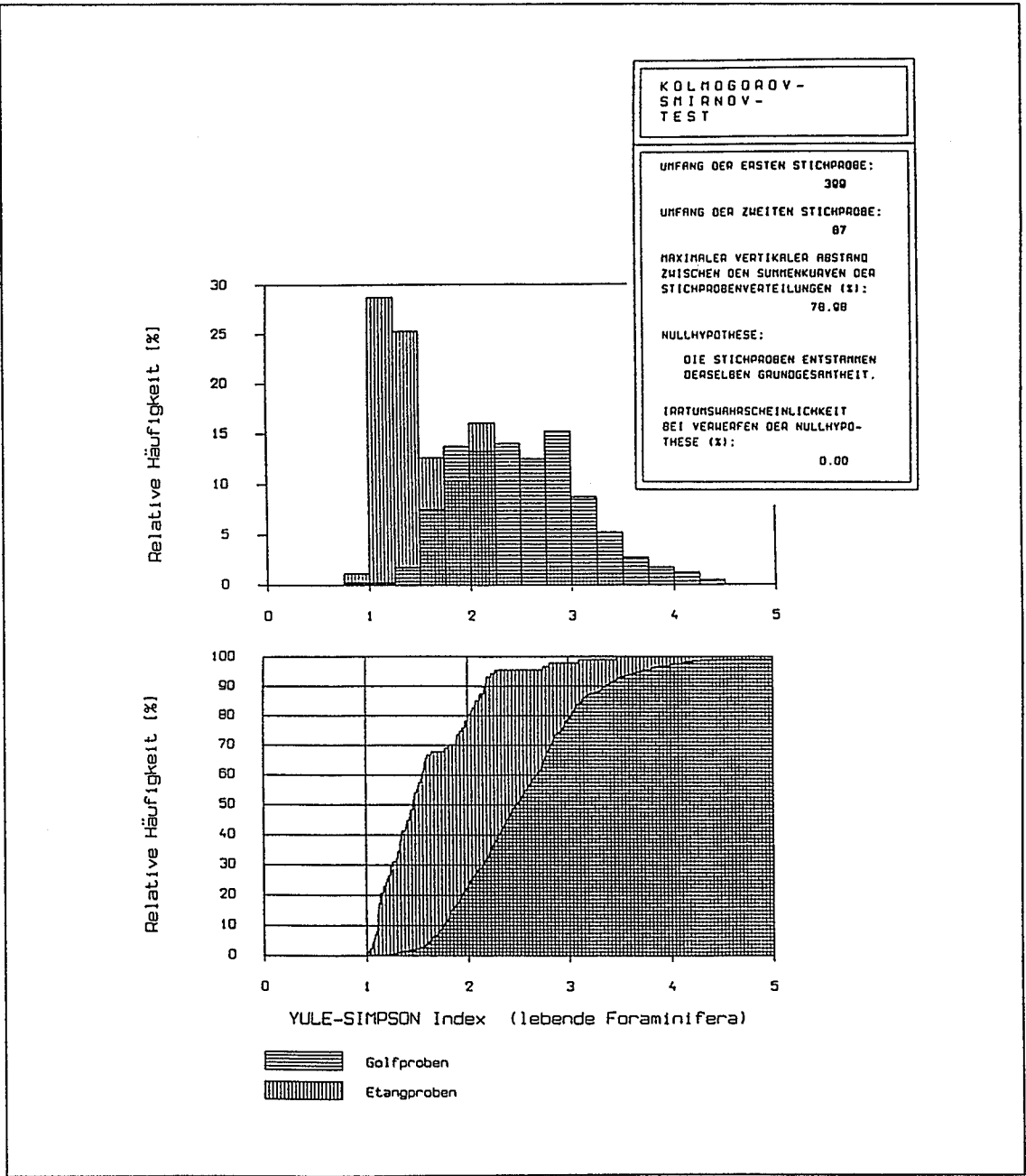


Abbildung 280. YULE-SIMPSON-Index für lebende Foraminiferen in Golf und Etangs

Damit kann als Abschluß des Vergleichs der Verteilungen der 'diversity'-Maße für die Lebendproben aus den Environments "Golf" und

"Etangs" festgehalten werden, daß alle verwendeten Maße - mit Ausnahme des relativen BUZAS-GIBSON-Index - die erwarteten umweltbedingten Unterschiede der 'diversity' feststellen und als Indikatoren für die Charakterisierung von Environments herangezogen werden können.

'diversity'-Vergleich für Totgemeinschaften: Der Vergleich der Verteilungen der Anzahl der Gattungen in den Totgemeinschaften (siehe Abbildung 281) macht das Vorliegen von zwei unterschiedlichen Verteilungen am Golfrand und in den Etangs erkennbar. Für beide Verteilungen gilt, daß sie gegenüber den entsprechenden Verteilungen für die Lebendgemeinschaften (siehe Abbildung 275 auf Seite 477) nach rechts verschoben sind, d.h., daß die Zahl der in den Proben beobachteten Gattungen in den Totgemeinschaften wie erwartet größer ist als in den Lebendgemeinschaften.

Bei den Etangproben liegt der häufigste Wert für die Anzahl der Gattungen bei vier. Mehr als sieben Gattungen pro Probe sind äußerst selten.

Am Golfrand werden Proben mit acht Gattungen am häufigsten angetroffen. Proben mit weniger als fünf Gattungen und Proben mit mehr als zwölf Gattungen sind selten.

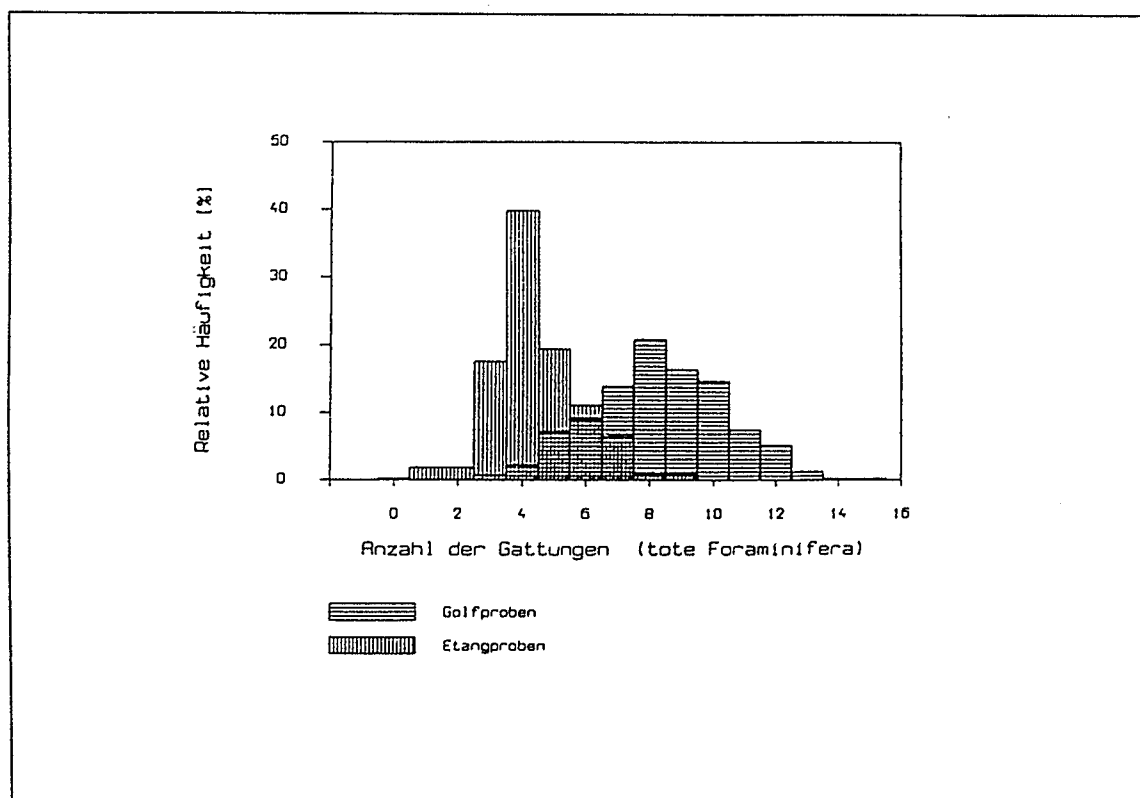


Abbildung 281. Tote Foraminiferengruppen in Golf und Etangs

Die Darstellung der Ergebnisse des Kolmogorov-Smirnov-Tests im oberen Teil von Abbildung 282 auf Seite 485 zeigt, daß bei den Lebendproben aus

dem Golf de Fos 401 Proben und bei den Lebendproben aus den Etangs 106 Proben nach Wegnahme der Proben mit weniger als zehn toten Foraminiferen für den Vergleich beider Verteilungen zur Verfügung stehen (ursprünglich 402 bzw. 108 Proben).

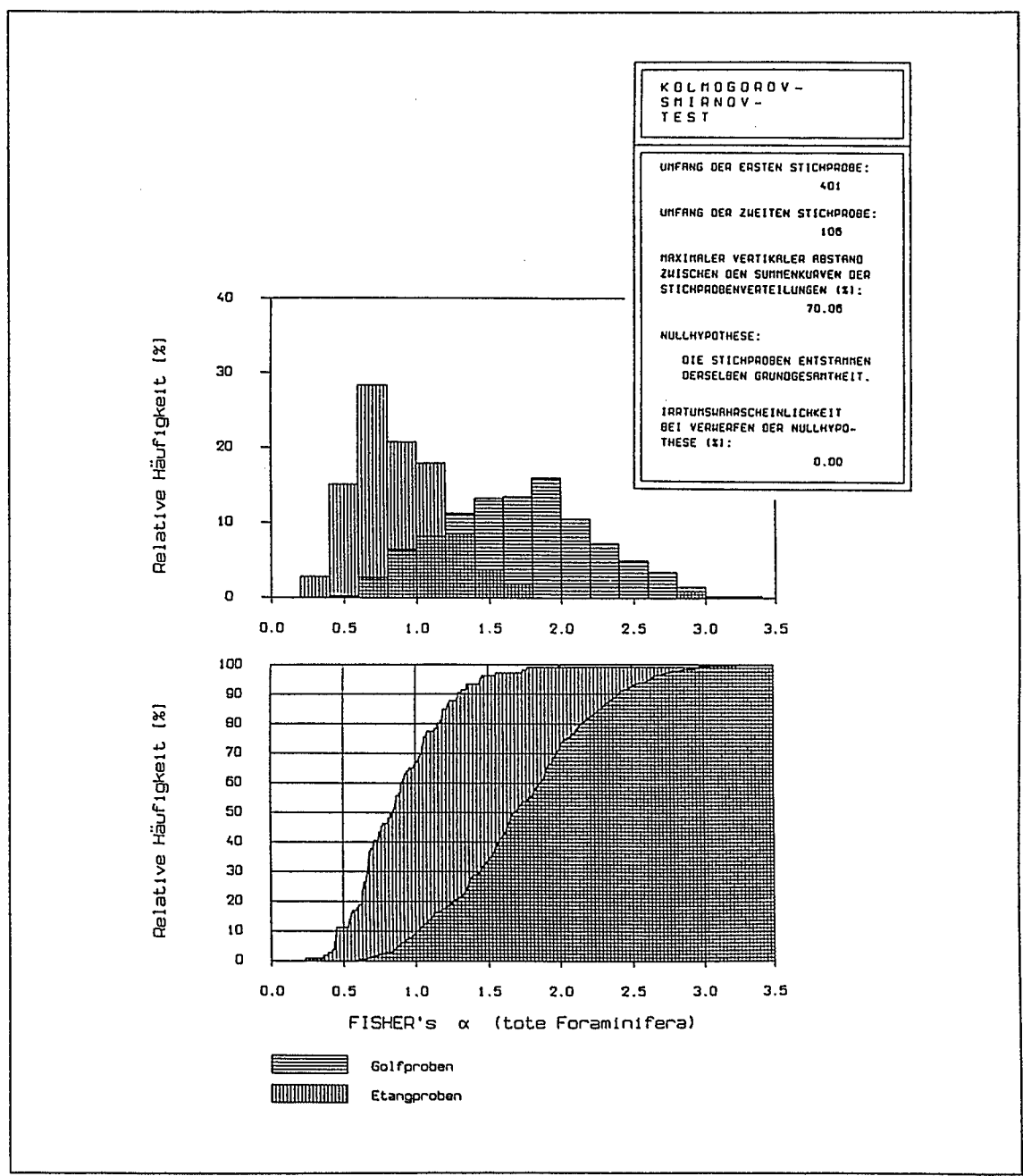


Abbildung 282. FISHER's Index für tote Foraminiferen in Golf und Etangs

Der häufigste Wert für FISHER's α liegt bei den Etangproben im Intervall von 0.6 bis 0.8 . Das Maximum der Verteilung von FISHER's α für die Golfproben liegt im Bereich von 1.4 bis 2.0 und damit um etwa 0.5 über dem Maximum bei den Lebendproben. Der Vergleich der Summenkurven im unteren Teil der Abbildung zeigt, daß 95 Prozent der α -Werte der Etangproben unter 1.5 liegen, während nur 30 Prozent der Golfproben entsprechend niedrige Werte besitzen. Der größte vertikale Abstand zwischen beiden Summenkurven beträgt 74.3 Prozent. Nach den Ergebnissen des Kolmogorov-Smirnov-Tests stammen die beiden Verteilungen aus unterschiedlichen Grundgesamtheiten.

Da die Anzahl der toten Individuen in den Proben im Durchschnitt erheblich größer ist als die Zahl der lebenden Individuen, ergibt sich die Möglichkeit, die Mindestzahl von toten Individuen für die Berechnung der 'diversity'-Maße heraufzusetzen, ohne daß die Probenzahlen - insbesondere für die Etangproben - für den Vergleich der Verteilungen mit Hilfe des Kolmogorov-Smirnov-Tests zu klein werden. Wählt man als Mindestzahl 100 tote Individuen pro Probe, so stehen 380 Golfproben und 81 Etangproben für die Untersuchung zur Verfügung. Gegenüber den Untersuchungen mit der Mindestanzahl von zehn Individuen fehlen also nur 21 Golfproben und 25 Etangproben. Folgerichtig fällt der Vergleich der Verteilungen von Golf- und Etangproben fast identisch aus. Entsprechendes gilt für den Vergleich für die übrigen 'diversity'-Maße.

Die Verteilung für den absoluten BUZAS-GIBSON-Index für die toten Etangproben (siehe Abbildung 283 auf Seite 487) hat die bei den Lebendgemeinschaften vorhandene ausgeprägte Zweigipfligkeit verloren. Während bei den lebenden Etanggemeinschaften 40 Prozent einen absoluten BUZAS-GIBSON-Index unter 0.5 hatten, weisen nur fünf Prozent der Totgemeinschaften entsprechend kleine Werte auf. Zusammenfassend kann gesagt werden, daß der Verlauf der Summenkurve für die toten Populationen in den Etangs steiler ist als bei den lebenden Populationen und die Verteilung nach rechts verschoben ist. Ähnliches gilt, wenn auch nicht so extrem, für die toten Populationen aus dem Golf. Die Unterscheidung der beiden Verteilungen (Golf - Etang) mit Hilfe des Kolmogorov-Smirnov-Tests bereitet keine Schwierigkeiten.

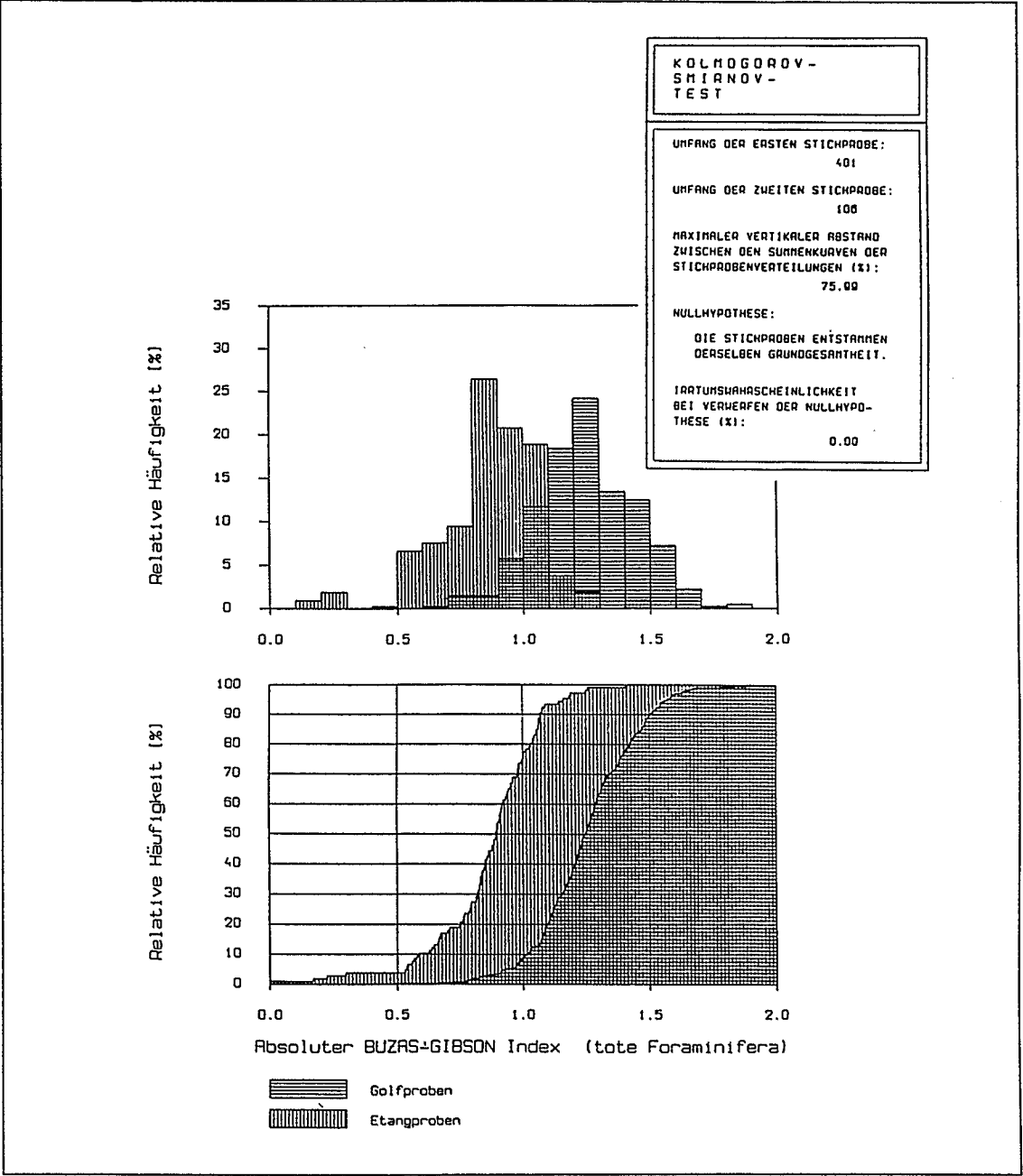


Abbildung 283. Absoluter BUZAS-GIBSON-Index für tote Foraminiferen in Golf und Etangs

Die mangelnde Eignung des relativen BUZAS-GIBSON-Indexes für die Trennung der beiden Environments kommt bei den Totgemeinschaften nicht so deutlich zum Ausdruck wie bei den Lebendgemeinschaften(siehe Abbildung 284 auf Seite 488), der maximale vertikale Abstand zwischen den beiden Summenkurven für Golf- und Etangproben ist jedoch mit 43 Prozent erheblich niedriger als bei den anderen 'diversity'-Maßen für die Totgemeinschaften.

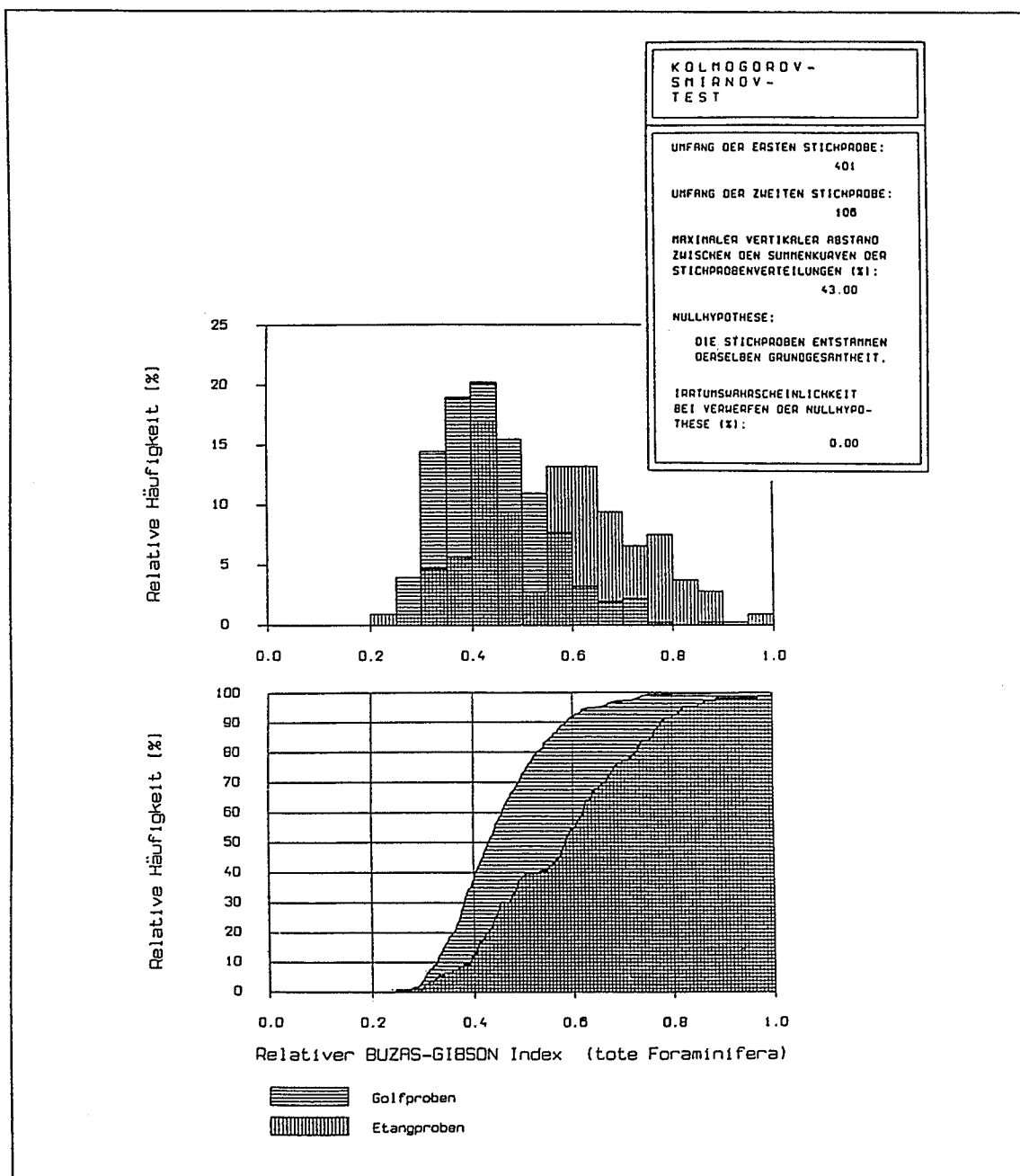


Abbildung 284. Relativer BUZAS-GIBSON-Index für tote Foraminiferen in Golf und Etangs

Während die Verteilung des YULE-SIMPSON-Indexes für die toten Golfproben mit der Verteilung bei den Lebendproben vergleichbar ist (abgesehen von der Kurtosis), ist die Verteilung der Werte für die Etangproben deutlich nach rechts gerückt und damit in die Nähe der Verteilung für die Golfproben. Die Folge ist, daß der maximale vertikale Abstand zwischen beiden

Summenkurven nur noch 47.4 Prozent beträgt (79 Prozent bei den Lebendproben). Damit ist die Qualität des YULE-SIMPSON-Index zur Unterscheidung der beiden Environments mit der des relativen BUZAS-GIBSON-Index für die Totgemeinschaften vergleichbar. Die bei der Verteilung für die lebenden Etangproben gefundene ausgeprägte Mehrgipfligkeit ist auch bei den toten Proben erkennbar.

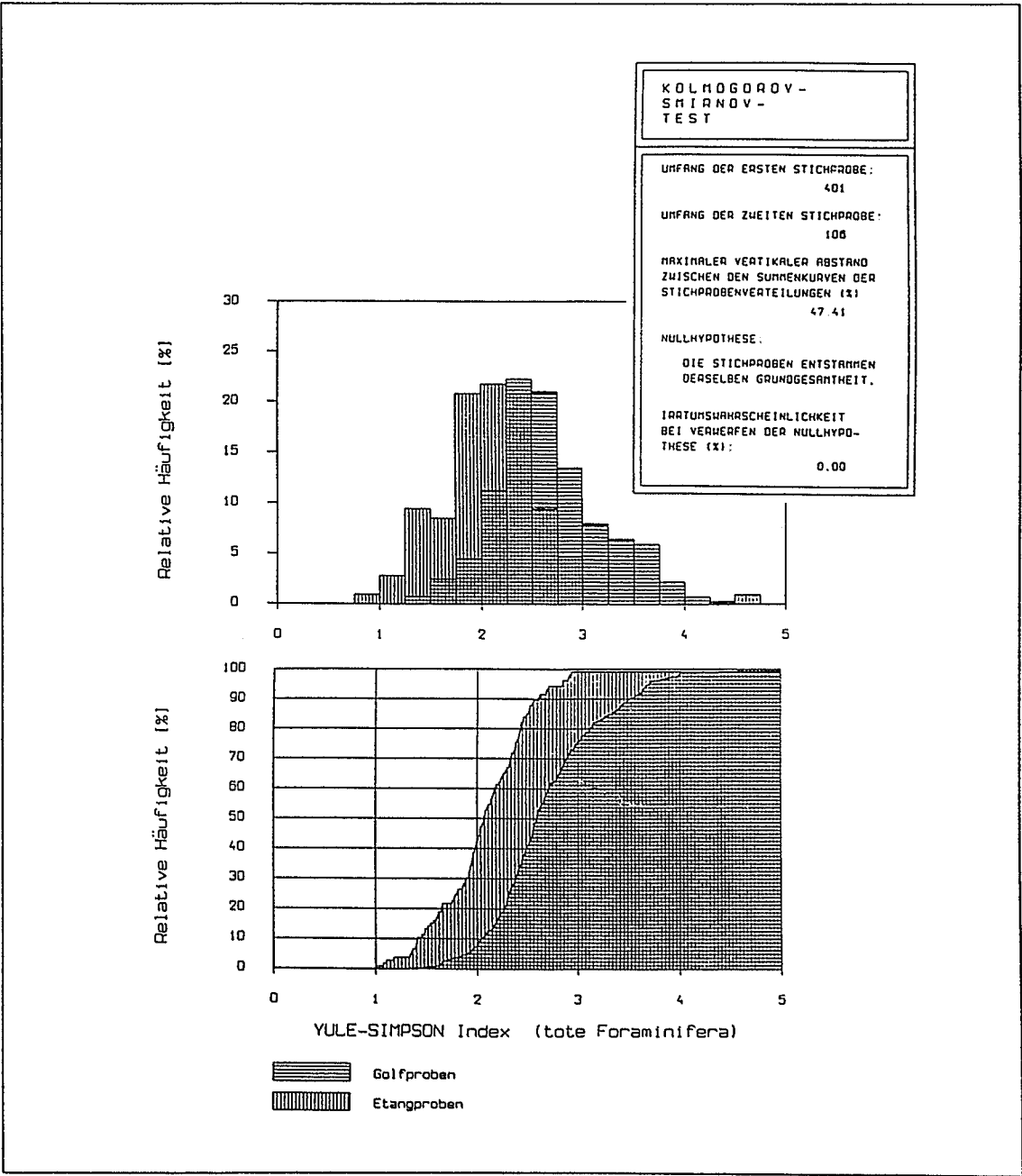


Abbildung 285. YULE-SIMPSON-Index für tote Foraminiferen in Golf und Etangs

Zusammenfassend kann bei den Totgemeinschaften festgehalten werden, daß alle verwendeten 'diversity'-Maße - der absolute BUZAS-GIBSON-Index und der YULE-SIMPSON-Index nicht ganz so überzeugend wie die anderen Indizes - die erwarteten umweltbedingten Unterschiede der 'diversity' innerhalb der Totgemeinschaften nachweisen und zur Charakterisierung von Environments benutzt werden können.

4.4.4 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE VON UNTERKAPITEL 4.4

Die im Abschnitt über 'diversity' gefundenen Ergebnisse lassen sich in drei Punkten zusammenfassen:

- Brauchbarkeit der verschiedenen Verfahren

Es lassen sich mehrere Parameter für die 'diversity' innerhalb einer Probe angeben. Trotz unterschiedlicher Vor- und Nachteile der einzelnen Parameter können sämtliche Parameter erfolgreich für die Unterscheidung der Environments benutzt werden.

- Unterschied zwischen Golfrand und Etangs

Die in den Etangs ungünstigeren Lebensbedingungen bewirken eine geringere Formenvielfalt bei den Foraminiferen. Dieser Unterschied in der 'diversity' der Biozönosen wird in die Taphozönosen übertragen.

- Unterschied zwischen Lebend- und Totgemeinschaften

In den Totgemeinschaften ist die Formenvielfalt im Durchschnitt größer als in den Lebendgemeinschaften.

5 ZUSAMMENFASSUNG DER ERGEBNISSE

In der vorliegenden Arbeit wird die Übertragbarkeit der Ergebnisse von quantitativen rezent-ökologischen Untersuchungen auf die palökologische Interpretation fossiler Oryktozönosen analysiert.

Ziel der Palökologie ist es, anhand der Zusammensetzung der Oryktozönosen Aussagen über die Umweltbedingungen im damaligen Lebensraum, über das Paläoenvironment, zu machen. Die Basis für die Herstellung des Bezugs zwischen fossiler Oryktozönose und Paläoenvironment bildet das Studium rezenter Biozönosen und die Zuordnung dieser rezenten Gemeinschaften zu rezenten Environments. Speziell bei der ökologischen Untersuchung rezenter Mikroorganismen läßt sich neben der qualitativen Erfassung der auftretenden Organismen wegen der relativ großen Zahl von Individuen oft eine quantitative Analyse durchführen, die aufgrund der zahlenmäßig erfaßten Bedeutung einzelner Organismen und Organismengruppen für die Zusammensetzung der Gemeinschaft eine Zuordnung zu einem bestimmten Lebensraum erlaubt. Lassen sich als Ergebnis der Analyse des rezenten Untersuchungsgegenstandes bestimmten quantitativ erfaßten Biozönosen charakteristische Lebensräume zuordnen, erfolgt im Sinne des Uniformitarismus die Übertragung auf das fossile Material: Die Zusammensetzung der Oryktozönose wird analysiert, eine vergleichbare rezente Biozönose wird ermittelt und von dem für die rezente Biozönose typischen Environment auf das Paläoenvironment, das den Rahmen für die Entstehung der Oryktozönose bildete, geschlossen.

Die Problematik der Übertragung von Befunden, die an rezenten Biozönosen gewonnen werden, auf fossile Gemeinschaften erwächst - abgesehen von der Anwendung des aktualistischen Prinzips im Sinne des Uniformitarismus - aus drei verschiedenen Ursachenkomplexen, die Unterschiede in der Zusammensetzung von Biozönose und Oryktozönose hervorrufen. Dies sind

- populationsdynamisch bedingte Differenzen zwischen der quantitativen Zusammensetzung der Biozönose und der Zusammensetzung der aufgrund unterschiedlicher Sterberaten verschiedenen Taphozönose,
- geologisch bedingte Abweichungen der Zusammensetzung der Taphozönose von der Zusammensetzung der Biozönose aufgrund selektiven Transports und selektiver Zerstörung der Organismen vor der Einbettung in das Sediment und
- selektive Zerstörung von Organismenresten während der Diagenese, zum Beispiel durch Lösungsvorgänge.

Die Entstehung von populationsdynamisch bedingten Differenzen läßt sich anhand von fiktiven Modellen veranschaulichen. Für die Anwendung auf palökologische Fragestellungen werden die aus der Ökologie bekannten **populationsdynamischen Modelle** um die Erfassung der Entwicklung der Totpopulationen erweitert. Als Ergebnis liefern die Modelle Vorstellungen zur möglichen Entwicklung der absoluten und der relativen Größe der Totpopulationen. Für die Abschätzung der langfristigen Entwicklung der Totpopulationen, speziell bei den komplexeren Modellen, kann nicht auf Aussagen aus der ökologischen Literatur zurückgegriffen werden.

Die Konstanz der Anteile einer Population an der Lebendgemeinschaft im Verlauf der Wachstumsphase der Gemeinschaft, d. h. bevor die Populationen die durch die Ressourcenverfügbarkeit bedingten Grenzen des Wachstums erreicht haben, tritt nur bei ganz speziell gewählten Konstellationen für

die Modellparameter auf und kann als die wenig wahrscheinliche Ausnahme vom Normalfall gelten.

Hat die Gemeinschaft den vorhandenen Lebensraum ausgefüllt - von derartigen "reifen" Gemeinschaften kann man zum Beispiel im untersuchten Teil des Rhonedeltas wahrscheinlich ausgehen - und sind die Umweltbedingungen konstant, sind vier Fälle unterscheidbar:

Fall 1 : Bei Nutzung unterschiedlicher Ressourcen stellt sich für jede Population eine konstante Individuenzahl und damit ein konstanter Anteil an der Gemeinschaft ein.

Fall 2 : Bei um Ressourcen konkurrierenden Populationen setzen sich im Normalfall bestimmte Populationen auf Kosten ihrer Konkurrenten durch. Nach vollständiger Verdrängung stellen sich konstante Populationsgrößen und damit konstante Anteile an der Lebendgemeinschaft - unter Umständen mit nur einer Population - ein.

Fall 3 : Der dritte Fall ist an eine ganz bestimmte Konfiguration der Modellparameter gebunden und beschreibt zyklisch in größer werdenden Abständen aufeinanderfolgende Verdrängungsprozesse. Konstante Größen der Populationen und konstante Anteile der Populationen an der Lebendgemeinschaft stellen sich nicht ein.

Fall 4 : Der vierte Fall beschreibt die chaotische Entwicklung der Populationen, bei der ebenfalls weder für die Populationsgrößen noch für deren Anteile an der Lebendgemeinschaft Konstanz angenommen werden kann.

Sind die Umweltbedingungen nicht konstant - dies ist zum Beispiel bei jahreszeitlichen Schwankungen in der Ressourcenverfügbarkeit der Fall -, entfällt für Fall 1 die Konstanz von Individuenzahl und Anteil an der Lebendgemeinschaft. Eine Abschätzung der Populationsentwicklung bei jahreszeitlichen Schwankungen der Ressourcenverfügbarkeit in den Fällen 2 bis 4 ist schwierig durchzuführen bzw. nicht möglich.

Bei populationsdynamischen Modellen werden alle toten Foraminiferen kontinuierlich summiert, d.h. eine Totgemeinschaft enthält integriert die Geschichte der Sterbefälle des gesamten Betrachtungszeitraums und der in Form der Startwerte übergebenen Totpopulationen aus dem Zeitraum vor Beginn des Betrachtungszeitraums.

Bevor der vorhandene Lebensraum ausgefüllt ist, also zu Beginn der Populationsentwicklung, ist eine Konstanz des Anteils einer Population an der Totgemeinschaft nur bei speziellen Konstellationen für die Modellparameter möglich.

Haben die Populationen den vorhandenen Lebensraum ausgefüllt, lassen sich wie bei den Anteilen der Populationen an der Lebendgemeinschaft auch bei den Totgemeinschaften wieder vier Fälle unterscheiden.

Fall 1 : Während sich bei Nutzung unterschiedlicher Ressourcen in der Lebendgemeinschaft konstante Anteile der Lebendpopulationen einstellen, kann sich das Erreichen gleichbleibender Anteile bei den Totpopulationen wegen der Erfassung des Gesamtzeitraums der Populationsentwicklung einschließlich der unter Umständen abweichenden relativen Häufigkeit der Totpopulationen während der Wachstumsphase der Gemeinschaft sehr lange hinauszögern.

Fall 2 : Entsprechend zu Fall 1 verläuft die Entwicklung der Anteile der Populationen an der Totgemeinschaft bei um Ressourcen konkurrierenden

Populationen. Auch hier verzögert die Erfassung der gesamten Vorgeschichte die Erreichung gleicher Anteile bei den Totpopulationen. Wenn auch bei den Anteilen der Populationen an der Lebendgemeinschaft bereits Konstanz erreicht ist, besteht bei den Totpopulationen weiterhin der Einfluß der Vorgeschichte.

Fall 3 : Bei zyklisch in größer werdenden Abständen aufeinanderfolgenden Verdrängungsprozessen nähern sich die Anteile der Populationen an der Totgemeinschaft ebenfalls sehr langsam konstanten Werten. Dies ist bei den Lebendpopulationen nicht der Fall.

Fall 4 : Abschätzungen für die Entwicklung des Anteils der Populationen an der Totgemeinschaft lassen sich für den Fall der chaotischen Entwicklung der Populationen kaum machen. Aufgrund des integrierenden Effekts über den langen Zeitraum bei den Totpopulationen ist jedoch in jedem Fall auf Dauer mit einer ausgeglicheneren Entwicklung bei den Totpopulationen als bei den Lebendpopulationen zu rechnen.

Die Auswirkungen jahreszeitlicher Schwankungen in der Verfügbarkeit der Ressourcen werden bei den Anteilen der Populationen an der Totgemeinschaft bei Erfassung mehrerer Jahre stark gedämpft.

Durch das über den gesamten Zeitraum integrierende "Gedächtnis" der vorgestellten Modelle bedingt, entwickeln sich bei den Totgemeinschaften mit zunehmender Laufzeit der Modelle ausgeglichene Anteile der Populationen an der Gemeinschaft.

Gleichheit der Anteile einer Population an der Lebend- und an der Totgemeinschaft stellt bei allen Modellen den Sonderfall dar, der sich nur bei bestimmten, ziemlich unwahrscheinlichen Konstellationen der Modellparameter einstellen kann. In der Natur ist von unterschiedlichen Anteilen auszugehen.

Die Analyse populationsdynamischer Modelle zeigt, daß das Fehlen von Unterschieden in der Zusammensetzung von Biozönose und Taphozönose einen unter natürlichen Bedingungen unwahrscheinlichen Sonderfall bildet. Ökologische anhand von lebenden Populationen gewonnene Befunde sind deshalb für quantitative palökologische Betrachtungen nur dann brauchbar, wenn die entsprechenden Daten für die zugehörigen Totpopulationen quantitativ erfaßt werden.

Für die palökologische Fragestellung müssen die Ergebnisse der populationsdynamischen Modellrechnungen in die Dynamik der geologischen Prozesse im Betrachtungsgebiet eingebettet werden. Die Kopplung eines **Sedimentationsmodells** mit den populationsdynamischen Modellen ist erforderlich.

Sowohl bei der Entwicklung der Populationen als auch bei der Ablagerung des sie umgebenden Sediments handelt es sich um dynamische Prozesse mit zyklischen Veränderungen in Abhängigkeit von der Jahreszeit. Um die Vorgänge in der für eine Probenentnahme vorgesehenen obersten Sedimentschicht verstehen zu können, müssen deshalb Modelle aus der Populationsdynamik mit Sedimentationsmodellen gekoppelt werden.

Da die Sedimentation im Verlauf der Zeit nicht konstant ist, ist der Zeitraum, der einer obersten Sedimentschicht mit definierter Mächtigkeit entspricht, ebenfalls variabel. In Zeiten verstärkter Akkumulation von Sediment beinhaltet diese oberste Schicht einen kurzen, in Zeiten geringer Sedimentation einen längeren Zeitraum.

Während Umfang und Zusammensetzung der Lebendgemeinschaft unter der Annahme, daß nur die Sedimentoberfläche Benthosorganismen enthält, aus den populationsdynamischen Modellen unverändert übernommen werden können, enthält die Totgemeinschaft der obersten Sedimentschicht nur diejenigen toten Individuen, die während der Ablagerung dieser Schicht gestorben sind.

Durch die Einbettung der populationsdynamischen Modelle in einen definierten räumlichen Rahmen bei Einführung des Sedimentationsmodells ist die Angabe von Populationsdichten für die Lebend- und für die Totpopulationen möglich.

Während für die Lebendpopulation die Werte aus den Ergebnissen der populationsdynamischen Modellrechnungen bei Unterstellung einer konstanten Bezugsfläche übernommen werden können, beinhalten die Angaben über die als Totpopulationsdichte definierte Anzahl der toten Individuen einer Population pro Gramm Trockengewicht des Sediments Informationen aus dem Sedimentationsmodell, Angaben über die Dichte der mineralischen Substanz und die Porosität des Sediments. Die Totpopulationsdichte beinhaltet also Informationen aus beiden modellierten Prozessen: aus der Populationsdynamik und aus der Sedimentation.

Sowohl in den Lebendpopulationsdichten als auch in den Totpopulationsdichten spiegeln sich die populationsdynamisch bedingten jahreszeitlichen Schwankungen.

Ohne Kenntnis beider Prozesse - Populationsdynamik und Sedimentation - sind Schlüsse vom Verhältnis der Lebendpopulationsdichte zur Totpopulationsdichte auf die Sedimentationsrate nicht möglich.

Bei den zyklischen populationsdynamischen Modellen tritt nach einer gewissen Zeit aufgrund des integrierenden Effekts langer Zeiträume eine Konstanz der Anteile der Totpopulationen an der Totgemeinschaft auf. Bedingt durch die Verkürzung des in der obersten Sedimentschicht erfaßten Zeitraums werden bei der Kopplung populationsdynamischer Modelle mit sedimentologischen Modellen die jahreszeitlichen Schwankungen der relativen Häufigkeit der Totpopulationen deutlich.

Die Bedeutung der **organischen Sedimentation in Küstenökosystemen** läßt sich ebenfalls anhand von Modellrechnungen abschätzen.

Die teilweise hohe Produktivität von Küstenökosystemen führt bei unvollständigem Abbau des zum Meeresboden absinkenden organischen Materials durch die Detritusnahrungskette zu einer hohen organischen Sedimentation, die die Zusammensetzung des Sediments beeinflußt.

Die Sedimentation in einem Küstenökosystem läßt sich vereinfacht als Kombination zweier zyklischer Prozesse abbilden:

- der allochthonen Sedimentation des mineralischen Anteils und
- der autochthonen Sedimentation des organischen Anteils.

Die Minima und Maxima der beiden Prozesse treten wegen der unterschiedlichen sie beeinflussenden Größen wie Zeitpunkt der Schneeschmelze und Zeitpunkt der maximalen Entwicklung des marinen Ökosystems in der Regel zu unterschiedlichen Zeitpunkten auf.

Durch die zeitliche Verschiebung der Minima und Maxima der Sedimentation von allochthonem, mineralischem und autochthonem, organischem Material

bedingt, ändert sich der Anteil des organischen Anteils am Aufbau der obersten Sedimentschicht im Verlauf des Jahres.

Die jahreszeitlichen Veränderungen des organischen Anteils am Sediment verursachen wegen der unterschiedlichen granulometrischen Zusammensetzung von allochthonem, mineralischem und autochthonem, organischem Material Veränderungen der granulometrischen Zusammensetzung des Sediments im Verlauf des Jahres.

Die Größe der jahreszeitlichen Unterschiede der Granulometrie hängen von der Art der Sedimentationsprozesse auf der einen und von der zu definierenden Mächtigkeit der betrachteten obersten Sedimentschicht auf der anderen Seite ab.

Probenentnahme und Labor- und Binokularuntersuchung beeinflussen ebenfalls die Zusammensetzung der in der Probe erfaßten Gemeinschaft.

Bei der Entnahme von Sedimentproben im Gelände handelt es sich um einen stochastischen Prozeß, bei dem die Zufallsvariablen Entnahmefläche und Entnahmeschichtmächtigkeit mit unbekannten Verteilungen um die geplanten Werte streuen.

Die mit Hilfe der Werte für die geplante Entnahmefläche und -tiefe bei Vorliegen von stochastisch verteiltem Material geschätzten Populationsdichten für lebende und tote Individuen weichen auch bei ursprünglich einheitlichen Werten durch die Probenentnahme bedingt von diesen Werten ab.

Werden unter Vernachlässigung des stochastischen Charakters von realer Entnahmefläche und Entnahmeschichtmächtigkeit Schätzwerte für andere Variablen - zum Beispiel Populationsdichten - mit Hilfe der geplanten Werte für Entnahmefläche oder Entnahmeschichtmächtigkeit berechnet, werden diese Variablen um die realen Werte streuen. Je nach Art der Umrechnung sind unterschiedliche Typen von Verteilungen zu erwarten.

Bei dem Auszählen der Individuen unter dem Binokular handelt es sich ebenfalls um einen stochastischen Prozeß, der bei ursprünglich einheitlichem Material Abweichungen von den realen Werten verursacht.

Neben der auftretenden Streuung der Werte für die Individuenzahlen der unterschiedlichen Formen werden selten auftretende Formen unter Umständen in der Binokularprobe nicht erfaßt.

Sowohl die Streuung als auch die Wahrscheinlichkeit, im Gesamtprobenmaterial seltene Formen nicht in der Binokularprobe zu finden, nehmen mit wachsender Anzahl der unter dem Binokular ausgezählten Individuen ab.

Daß selektive Umlagerung und damit verbunden selektive Zerstörung vor der Einbettung ins Sediment zu erwarten sind, läßt sich mit Hilfe von **Modellen zur Umlagerung von Sediment und Lebewesen** zeigen.

Die Mehrzahl der abgelagerten Foraminiferen wird erheblich früher erodiert als das Sedimentmaterial in ihrer Umgebung und bleibt an der Sedimentoberfläche.

Bedingt durch eine mögliche aktive Verankerung lebender Foraminiferen im Sediment ist mit unterschiedlichen kritischen Strömungsgeschwindigkeiten für die Erosion von lebenden und toten Foraminiferen zu rechnen.

Sedimentpartikel und Foraminiferen gleichen Durchmessers werden bei unterschiedlichen Strömungsgeschwindigkeiten sedimentiert.

Sedimente mit einer Korngröße im Bereich des vorwiegenden Schalendurchmessers für Foraminiferen enthalten wenige Foraminiferen.

Im Bereich der Sedimentation des überwiegenden Teils der Foraminiferen (von 0.1 bis etwa 0.4 mm Schalendurchmesser) wird überwiegend Feinmaterial (unter 0.1 mm Korndurchmesser) abgelagert.

Im Bereich der Ablagerung des feinsten Sedimentmaterials werden keine Foraminiferen abgelagert, da entsprechende Gehäusegrößen nicht auftreten.

Bei einem gemeinsamen Transport von Foraminiferen und Sediment sind die Überlebenschancen für Foraminiferen gering. Einerseits ist mit einer Zerstörung der Gehäuse zu rechnen; auf der anderen Seite würden die Einzeller bei Beendigung des Transportvorgangs unter dem Sediment begraben. Beides wird vermieden, solange der Transportbeginn der Einzeller schon vor der Erosion des umgebenden Sediments einsetzt. Anders gesagt: Die Lebensbedingungen für Foraminiferen sind solange optimal, wie die Schalen, bedingt durch Dichte und Größe, bereits vor Beginn der Sedimentbewegung transportiert werden können. Bei einer gegebenen Dichte für Sediment und Foraminifere läßt sich daraus folgend für den Gehäusedurchmesser ein günstiger Bereich ausrechnen. Sind die Gehäuse größer oder kleiner werden die Lebensbedingungen erheblich schlechter.

Vernachlässigt man die der Nahrungsaufnahme dienende Eigenbewegung der benthonischen Foraminiferen gegenüber dem Transport durch Meeresströmungen, so liegen die Schalengrößen der Foraminiferen im optimalen Bereich für eine weite Verbreitung und geringe Beeinflussung durch das im selben Transportmedium mitgeführte Sediment.

Die **Ergebnisse der Modellrechnungen** lassen sich in folgenden Stichpunkten zusammenfassen:

Die bei den dargestellten Modellen aufgezeigten Zusammenhänge sind auch beim entnommenen Probenmaterial zu erwarten. Dies betrifft insbesondere

- die jahreszeitlichen Unterschiede und

(Unterschiede der physikalischen Rahmenbedingungen und davon abhängig die jahreszeitlichen Unterschiede in der Bedeutung der einzelnen Populationen von Lebend- und Totgemeinschaft schlagen sich bei der Entnahme von Proben an der Sedimentoberfläche im ermittelten Datenmaterial nieder.)

- die Unterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft

(Unterschiede in der Bedeutung der einzelnen Populationen für die Zusammensetzung von Lebend- und Totgemeinschaft sind bei der Entnahme von Proben an der Sedimentoberfläche zu erwarten.).

Unterschiedlichen physikalischen Rahmenbedingungen entsprechen unterschiedliche Parameterkonstellationen in den Modellen. Entsprechend sind andere quantitative Verhältnisse zwischen den beobachteten Werten der Systemvariablen zu erwarten, die bei ausreichendem Probenmaterial trotz der durch "chaotische" Prozesse und stochastisches Verhalten verursachten Streuung der Werte der Systemvariablen erkennbar sind.

Der Nachweis der aufgrund der Modelle zu erwartenden Unterschiede zwischen Biozönose und Taphozönose läßt sich durch die Untersuchung von rezenten Lebend- und Totgemeinschaften führen. Den Untersuchungsgegen-

stand der vorliegenden Arbeit bildet das östliche Rhonedelta und die dort auftretenden Foraminiferen.

Das Untersuchungsgebiet läßt sich in zwei voneinander abgrenzbare **Environments** unterteilen: den Rand des mit dem Mittelmeer verbundenen Golf de Fos und die vom Mittelmeer abgetrennten Etangs, flache Brackwasserseen in Küstennähe.

Der Golfrand unterscheidet sich von den Etangs durch die ausgeglicheneren Lebensbedingungen im Verlauf des Jahres. Die Etangs sind mit den größeren Schwankungen von Salinität und Temperatur der für marine Organismen ungünstigere Lebensraum.

Von den 13 unterschiedenen Probenentnahmegebieten werden die Gebiete 1, 2, 4, 5, 11 und 13 in der Environmentgruppe "Golfrand" und die Gebiete 6, 7, 8, 9 und 10 in der Environmentgruppe "Etangs" zusammengefaßt. Gebiet 3 wird wegen der starken anthropogenen Beeinflussung (Abtrennung des Gebiets vom Golf durch den Bau eines Dammes vor Entnahme der Proben) keinem der beiden Environments zugeordnet. Die im offenen Golf entnommenen Tiefwasserproben (Gebiet 12) werden ebenfalls ausgeklammert.

Neben der Einteilung des Probenmaterials nach Entnahmegebieten (1 bis 13) wird innerhalb der Environments eine Aufgliederung nach Probenentnahmemonat und innerhalb der dadurch entstehenden Untergruppen nach Wassertiefe vorgenommen.

Die Schwankungsbreite der gemessenen Werte von **Wassertemperatur und Salinität** ist erheblich. Sämtliche Salinitätsbereiche vom Mixohalinikum bis zum Hyperhalinikum treten auf.

Die Schwankungen von Wassertemperatur und Salinität sind in den Etangs größer als am Golfrand. Extrem niedrige Salinitäten unterhalb von 10 Promille werden in den Etangs, nicht aber am Golfrand festgestellt. Die Salzgehalte weisen die Etangs als den für die Entwicklung mariner Gemeinschaften ungünstigeren Lebensraum aus.

In den Etangs lassen sich bei gleicher Wassertiefe jahreszeitliche Schwankungen der Salinität statistisch untermauern. Während im Frühjahr euhaline Bedingungen, die für eine optimale Entwicklung eines marinen Ökosystems erforderlich sind, an keiner Stelle festgestellt werden, zeigen die Messungen der Salzgehalte im September bei 60 Prozent der Proben optimale Voraussetzungen für marine Gemeinschaften an.

Am Golfrand werden Unterschiede in der Salinität in Abhängigkeit von der Wassertiefe für die Monate März und September nachgewiesen. Die Salzgehalte weichen im flachen Wasser bis 25 cm häufiger von den optimalen Werten ab als im tieferen Wasser ab 26 cm.

Die Ergebnisse der **sedimentologischen** Untersuchung des Probenmaterials lassen sich unter folgenden Punkten zusammenfassen:

Für die granulometrische Untersuchung der Proben werden sechs Siebfraktionen unterschieden: die erste Siebfraktion (auch als Feinanteil oder Schlammfraktion bezeichnet) mit Korndurchmessern kleiner 0.1 mm, die zweite Siebfraktion von 0.1 bis 0.2 mm, die dritte von 0.2 bis 0.315 mm, die vierte von 0.315 bis 0.5 mm, die fünfte von 0.5 bis 0.8 mm und die sechste für das Grobmaterial mit Durchmessern über 0.8 mm.

Die Verteilungen der Anteile der Siebfraktionen an der Zusammensetzung des Sediments zeichnen sich durch eine große Streuung aus.

Die durchschnittlichen Anteile liegen bei 56 Prozent für die Schlammfraktion, 22 Prozent für die zweite Siebfraktion, 16 Prozent für die dritte, 1.9 Prozent für die vierte, 0.4 Prozent für die fünfte und 3.6 Prozent für die das gesamte gröbere Material umfassende sechste Siebfraktion.

Im flachen Wasser bis 25 cm ist der Anteil der ersten und zweiten Siebfraktion kleiner als in Wassertiefen zwischen 26 und 50 cm, der Anteil der dritten und vierten Siebfraktion dagegen größer.

Der Vergleich der Verteilungen des Anteils der Siebfraktionen in unterschiedlichen Tiefen am Golfrand und in den Etangs zeichnet ein komplexes Bild der Unterschiede der Sedimentzusammensetzung in Abhängigkeit von Environment und Wassertiefe.

In den nach der Wassertiefe unterschiedenen Probengruppen ist der Feinanteil in den Etangs größer als am Golfrand. Dasselbe gilt für die dritte und vierte Fraktion. Die zweite Siebfraktion ist dagegen am Golfrand für die Zusammensetzung des Sediments in beiden Wassertiefen bedeutender als in den Etangs.

Die stärkere Betonung des Feinanteils und der größeren Fraktionen in den Etangs und der zweiten Fraktion am Golfrand zeigt eine im Durchschnitt bessere Sortierung des Sediments am Golfrand an.

Bei der Unterscheidung nach der Wassertiefe ist unabhängig vom Environment der Anteil der ersten beiden Fraktionen in den aus dem tieferen Wasser entnommenen Proben im Durchschnitt höher als bei den Proben aus dem flacheren Wasser. Bei der dritten und vierten Siebfraktion liegen die Durchschnittswerte bei den Proben aus dem flacheren Wasser höher als bei den Proben, die im Bereich von 26 bis 50 cm Wassertiefe entnommen wurden.

Dies zeigt eine Anreicherung des gröberen Materials im flacheren Wasser und des feineren Materials im etwas tieferen Wasser an. Dieser Effekt ist aufgrund der Dünung, deren Einfluß auf die Umlagerung mit zunehmender Wassertiefe und Entfernung vom Strand abnehmen dürfte, zu erwarten. Wegen der geschützteren Lage der Etangs fallen die tiefenabhängigen Unterschiede der Granulometrie dort weniger deutlich aus.

Innerhalb der Environments sind die Unterschiede der Granulometrie von Gebiet zu Gebiet groß. Kennzeichnend für die Etangs ist die große Anzahl von Proben mit einem hohen Anteil feinen Materials (mehr als 90 Prozent Feinanteil). Am Golfrand sind Anteile der Schlammfraktion von mehr als 90 Prozent dagegen selten.

Die Abhängigkeit der Granulometrie der entnommenen Proben von der Jahreszeit läßt sich am Golfrand nachweisen. Unabhängig von der Wassertiefe nimmt der Feinanteil des Sediments im Verlauf des Jahres zu (von März bis September). Die Erhöhung des Feinanteils wird im flachen Wasser bis 25 cm Wassertiefe überwiegend durch einen Rückgang des Anteils der dritten Siebfraktion kompensiert. Im tieferen Wasser zwischen 26 und 50 cm ist eine Abnahme des Anteils der zweiten und der dritten Siebfraktion im Verlauf des Jahres erkennbar.

Als Erklärung dieser jahreszeitlichen Veränderungen der Granulometrie kommt das in Unterkapitel 2.3 "Detritusnahrungskette und Sediment" auf Seite 105 beschriebene Modell einer Kombination von zyklischer allochthoner, mineralischer und zyklischer autochthoner, organischer Sedimentation mit zeitlichem Versatz der beiden Zyklusmaxima in Frage.

Die im Gelände notierten Informationen über die Dichte der **Besiedlung durch Wasserpflanzen** beruhen auf subjektiven visuellen Beobachtungen. Daraus folgt, daß eine detaillierte quantitative Analyse der Besiedlungsdichte durch Wasserpflanzen aufgrund der vorliegenden Informationen nicht möglich ist. Dennoch ist eine Unterscheidung von zwei Probengruppen einwandfrei möglich: Proben mit und Proben ohne Bewuchs. Die Anteile dieser beiden eindeutig erfaßten Probengruppen an beliebigen Stichproben liefern Anhaltspunkte über die Unterschiede in der Besiedlung durch Wasserpflanzen in Abhängigkeit von Environment, Entnahmegebiet, Wassertiefe und Jahreszeit.

Der Anteil der Proben mit Bewuchs macht in beiden Environments etwa 50 Prozent aus. Die Unterschiede im Pflanzenwuchs von Entnahmegebiet zu Entnahmegebiet sind in beiden Environments erheblich.

Der Anteil der Proben mit Bewuchs zeigt jahreszeitliche Schwankungen. In den Etangs geht der Pflanzenwuchs vom Frühjahr bis zum Herbst zurück; am Golfrand ist eine Zunahme der Besiedlung durch Wasserpflanzen im Verlauf des Jahres festzustellen.

Während in den Etangs der Nachweis ausgeprägter tiefenabhängiger Unterschiede in der Besiedlungsdichte durch Wasserpflanzen nicht erbracht werden kann, zeigen die Golfrandproben erhebliche Unterschiede in der Besiedlungsdichte durch Wasserpflanzen je nach Wassertiefe. Im März liegt die Besiedlungsdichte im flachen Wasser bis 25 cm nur geringfügig höher als im tieferen Wasser zwischen 26 und 50 cm. Im September ist die Besiedlungsdichte im Flachwasser erheblich höher.

Die Entwicklung des Pflanzenwuchses in Abhängigkeit von Jahreszeit und Wassertiefe weist Etangs und Golfrand als unterschiedliche Lebensbereiche aus. Im Verlauf des Jahres verschlechtern sich die Bedingungen für die Besiedlung durch Wasserpflanzen in den Etangs unabhängig von der Wassertiefe - hier könnte ein drastischer Anstieg der Salinität während der Sommermonate und eine damit verbundene Verschlechterung der Lebensbedingungen durch Änderungen bei anderen abiotischen Komponenten eine Ursache bilden -, während am Golfrand die Besiedlung während der Sommermonate - speziell in Bereichen flachsten Wassers - erheblich zunimmt. Die Entwicklung am Golfrand ließe sich durch den Einfluß der im Winter stärkeren Dünung und der damit verbundenen Erosion von Wasserpflanzen während der Wintermonate erklären.

Es ist von sehr unterschiedlichen Bedingungen am Golfrand und in den Etangs mit entsprechenden Auswirkungen auf die von der Primärproduktion abhängenden Nahrungsketten auszugehen.

Die über die Gesamtheit der entnommenen Proben gemittelte Anzahl lebender **Ostracoden** auf einer Fläche von 10 cm² beträgt 63, die mittlere Anzahl toter Ostracoden pro Gramm Sediment liegt bei 159.

Sowohl durch die Siedlungsdichte lebender Ostracoden als auch durch die Anzahl toter Ostracoden pro Gramm Sediment werden die Etangs als der für Ostracoden günstigere Lebensraum ausgewiesen.

Bei der Analyse der Populationsdichte der Ostracoden werden anhand des vorliegenden Datenmaterials in den Etangs und am Golfrand unterschiedliche Trends im Verlauf des Jahres festgestellt.

In den Etangs nimmt die Lebendpopulationsdichte von März bis September insgesamt zu; am Golfrand sinkt die Populationsdichte im September auf die Hälfte des im März festgestellten Wertes.

In den Etangs ist im März eine Bevorzugung der flachen Bereiche festzustellen. Im September sind jedoch die tieferen Bereiche, wahrscheinlich durch den weniger drastischen Anstieg der Salinität im Verlauf des Sommers bedingt, im Durchschnitt dichter besiedelt.

Am Golfrand bilden die Bereiche tieferen Wassers den bevorzugten Lebensraum der Ostracoden. Die flachen strandnahen Bereiche mit zum Teil extrem hohen Salinitäten im Sommer sind im Durchschnitt ostracodenärmer. Die Ausnahme bilden die im Juli entnommenen Proben, die zum überwiegenden Teil in der Nähe eines Süßwasserzuflusses entnommen wurden. In diesem Fall läßt sich die von VANGEROW (1972) beschriebene Abnahme der hohen Populationsdichte mit zunehmend mariner werdenden Bedingungen im tieferen Wasser feststellen.

Die Totpopulationsdichten zeigen in den Etangs ähnliche jahreszeitliche und tiefenabhängige Unterschiede wie die Lebendpopulationsdichten.

Am Golfrand nimmt die Totpopulationsdichte vom März bis zum September parallel zur Lebendpopulationsdichte ab. Die Ausnahme bilden die im Juli entnommenen Proben. Die Anzahl toter Ostracoden pro Gramm Sediment ist am Golfrand im flachen Wasser größer als im tiefen.

Nach der theoretischen Herleitung der durch Populationsdynamik und Dynamik des geologischen Systems bedingt möglichen Strukturen der Benthosgemeinschaften und der Absteckung der Rahmenbedingungen im Untersuchungsgebiet "Rhonedelta" wird die **Foraminiferengemeinschaft** in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen analysiert.

Die Ergebnisse der Analyse der flächen- und massenbezogenen Häufigkeiten lassen sich in vier Punkten zusammenfassen:

Die Abhängigkeit der Besiedlungsdichte durch Foraminiferen von der Korngrößenverteilung des Sediments läßt sich nachweisen.

Neben dem bei VANGEROW (1977) beschriebenen Minimumfaktor bei 50 Prozent Feinanteil am Sediment existiert ein Maximumfaktor bei 90 Prozent Feinanteil.

Die Erörterung möglicher gemeinsamer Ursachen für Besiedlungsdichte und Sedimentzusammensetzung legt die Deutung der Unterschiede in der Besiedlungsdichte als Folge einer komplexen Abhängigkeit von einer ganzen Reihe unterschiedlicher Faktoren nahe. Die Schlußfolgerung kann lauten, daß die durch die Morphologie des Sedimentationsraums bedingten Unterschiede in der Umlagerungsintensität die Ursache für die Verschiedenheit der Korngrößenverteilung des Sediments und das Angebot an organischem Detritus auf der einen und für das Sauerstoffangebot auf der anderen Seite bilden. Nährstoffangebot und Sauerstoffangebot zeigen in Bezug auf die Zunahme der Umlagerungsintensität ein entgegengesetztes Verhalten:

- Je niedriger die Umlagerungsintensität, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit für die Ablagerung von organischem Detritus.
- Je höher die Umlagerungsintensität, desto höher ist die Sauerstoffzufuhr.

Mittlere Umlagerungsintensitäten mit ausreichendem Nahrungs- und Sauerstoffangebot bilden den optimalen Lebensraum für Foraminiferen.

Die Summenkurve der Verteilung der Besiedlungsdichte durch lebende Individuen läßt sich durch Multiplikation mit einem "Transformationsfaktor"

in die zugehörige Summenkurve der Verteilung der Anzahl toter Individuen pro Gramm Sediment überführen. Die Größe des Transformationsfaktors ist abhängig von den in der betrachteten Gemeinschaft zusammengefaßten Gattungen (verschiedene Unterordnungen können verschiedene Transformationsfaktoren haben), von der Sedimentationsrate im Probenentnahmegebiet (niedrigere Sedimentationsraten bedingen größere Transformationsfaktoren) und von der Menge antransportierten Schalenmaterials aus benachbarten Environments.

Den ungünstigeren Lebensbedingungen in den Etangs entsprechen im Vergleich zu den Golfrandgebieten erheblich niedrigere Besiedlungsdichten. Auch die Anzahl der toten Individuen dokumentiert diesen Unterschied im Environment, wenn auch die in den Etangs niedrigere Sedimentationsrate und eventuell der Transport toter Schalen aus dem Golf in die Etangs einen Teil des bei den Lebendpopulationen erkennbaren Unterschieds kompensiert.

- Lebendpopulationsdichte

In den Etangs steigt die Dichte der Lebendpopulationen im Verlauf des Jahres. Im flachen Wasser bis 25 cm ist die Populationsdichte größer als im tieferen Wasser von 26 bis 50 cm.

Am Golfrand erhöht sich die Lebendpopulationsdichte ebenfalls im Verlauf des Jahres. Hier bildet der Tiefenbereich von 26 bis 50 cm die günstigeren Lebensbedingungen für Foraminiferen.

Während am Golfrand der festgestellte Befund mit der Verteilung von optimalen Bedingungen hinsichtlich Salinität und Sedimentzusammensetzung erklärt werden kann, muß in den Etangs ein anderes, im vorhandenen Datenmaterial nicht erfaßtes Kriterium für die Unterschiede in der Lebendpopulationsdichte innerhalb des Environments verantwortlich sein; dies kann zum Beispiel der Sauerstoffgehalt sein.

- Totpopulationsdichte

In den Etangs und am Golfrand steigt die Anzahl toter Foraminiferen pro Gramm Sediment im Verlauf des Jahres an. In beiden Environments ist die Anzahl toter Foraminiferen im tieferen Wasser größer als im flachen.

Als Erklärung für das Anwachsen der Totpopulationen im Verlauf des Jahres kommen zwei Modelle in Frage.

Das erste Modell kombiniert eine im Verhältnis zur entnommenen Sedimentschicht hohe jährliche Sedimentationsrate, die jahreszeitlich variiert mit einem Maximum im Frühjahr, mit einem populationsdynamisch bedingten im Verlauf des Jahres variierenden Zuwachs toter Individuen. Die Sterberate wächst im Herbst und erreicht im Winter ihr Maximum. Beispiele für ein derartiges Modell werden in den Unterkapiteln 2.2 und 2.3 behandelt.

Das zweite Modell geht von einer intensiven Umlagerung des Sediments und Zerstörung der Foraminiferenschalen während der Wintermonate aus.

Beide Modelle und deren Kombination scheinen auf die Untersuchten Lebensräume anwendbar zu sein und stehen in Einklang mit den Ergebnissen der granulometrischen Untersuchungen in Unterkapitel 3.3.

Für frequenzanalytische Untersuchungen stehen insgesamt 29 Gruppen von Foraminiferen zur Verfügung.

Bei den Textulariinen werden 11 Gattungen und eine Gruppe mit äußerst selten auftretenden "sonstigen Textulariinen" unterschieden.

Die Rotaliinen sind mit 14 Gattungen, der nicht weiter differenzierten Familie der Buliminiden und ebenfalls einer Gruppe mit "sonstigen Rotaliinen" vertreten.

Die Miliolinen werden als einheitliche Gruppe behandelt.

In der Lebendgemeinschaft sind die mit Abstand wichtigsten Gattungen *Ammonia*, *Elphidium* und *Nonion*. Diese Gattungen sind in mehr als 80 Prozent der Proben vertreten.

In der Totgemeinschaft kommt zu diesen drei Gattungen der Sandschaler *Miliammina* in mehr als 70 Prozent der Proben hinzu.

Zwischen Golfrand und Etangs existieren deutliche Stetigkeitsunterschiede für Foraminiferengattungen.

Die Lebendgemeinschaften in den Etangs zeichnen sich durch ein weitgehendes Fehlen von Textulariinen aus.

Die Unterschiede zwischen den Environments fallen bei den Totgemeinschaften weniger deutlich aus.

Zur Analyse der Stetigkeitsunterschiede innerhalb der Environments und für den Vergleich der Unterschiede innerhalb der Environments mit den Unterschieden zwischen den Environments werden die Stetigkeiten für die Untersuchungsgebiete 1 bis 13 berechnet und für die Lebend- und die Totgemeinschaft in Assoziationstabellen nach BRAUN-BLANQUET dargestellt.

Das subjektive Ordnungsverfahren nach BRAUN-BLANQUET wird mit Hilfe der Clusteranalyse in ein intersubjektiv nachprüfbares, ein objektives, Verfahren umgewandelt. Die Wahl des Abstandsmaßes (in der vorliegenden Arbeit werden euklidischer Abstand und Korrelationskoeffizient gewählt) und die Wahl der Art der Wichtung der Gruppen innerhalb des Clusterbildungsprozesses bleiben jedoch subjektive Entscheidungen des Untersuchenden. Auf Unterschieden des gewählten Abstandsmaßes und der gewählten Wichtung beruhende Unterschiede im Ergebnis sind in der vorliegenden Untersuchung erkennbar.

Sowohl bei den Lebend- als auch bei den Totgemeinschaften werden die unterschiedenen Gebiete durch das auf der Stetigkeitsberechnung beruhende Clusteranalyseverfahren den unterschiedenen Environments zugeordnet.

Damit erscheint das angewandte Verfahren für die Gruppierung von Probengruppen, deren Zuordnung zu Environments unbekannt ist, geeignet.

Unterschiede zwischen den Stetigkeiten von Lebend- und Totgemeinschaft lassen sich nachweisen.

Die Hypothese, daß selektive Umlagerungsvorgänge für die Unterschiede verantwortlich sind, läßt sich anhand des vorliegenden Datenmaterials nicht beweisen.

Aufgrund der festgestellten Stetigkeitsunterschiede erscheint die direkte Übertragung des an Biozönosen ermittelten Befundes auf Thapho- oder Oryktozönosen ohne eine detaillierte Analyse der möglichen Veränderungen der Gemeinschaft nur in durch spezielle äußere Bedingungen gekennzeichneten Environments, nicht aber generell sinnvoll zu sein.

Für die Berechnung der **relativen Häufigkeiten** werden nur Proben ausgewählt, die mindestens 100 lebende und mindestens 100 tote Foraminiferen enthalten.

Durch diese Anforderung bedingt, steht für Abundanzuntersuchungen nur die Hälfte des ursprünglichen Probenmaterials zur Verfügung.

Der Durchschnittswert aller erfaßten Proben für den Anteil der Textulariinen an der Lebendgemeinschaft liegt bei knapp 3 Prozent, auf die Miliolinen entfallen 21 Prozent und auf die Rotaliinen 76 Prozent.

In der Totgemeinschaft liegt der Textulariinenanteil bei knapp 5 Prozent. Die Miliolinen stellen 16 Prozent der toten Individuen und die Rotaliinen 80 Prozent.

Am Golfrand sind die Anteile der Unterordnungen ähnlich wie bei der oben beschriebenen Gesamtheit der erfaßten Proben.

Die Etangs zeichnen sich gegenüber dem Golfrand durch das nahezu vollständige Fehlen von Textulariinen und Miliolinen aus. Die Rotaliinen stellen in der Lebendgemeinschaft 99.6 Prozent der Individuen, in der Totgemeinschaft 96 Prozent.

Sowohl bei der Probengesamtheit als auch in den unterschiedenen Environments sind Abundanzunterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft erkennbar.

Da insgesamt nach der Auswahl nur noch 19 Proben aus den Etangs zur Verfügung stehen, muß sich jede weitergehende Aufteilung des Probenmaterials für die Analyse jahreszeitlicher und tiefenabhängiger Unterschiede auf das 230 Proben umfassende Material vom Golfrand stützen.

Unterschiede der relativen Häufigkeit der drei Unterordnungen in Abhängigkeit von Jahreszeit und Wassertiefe lassen sich nachweisen.

Von März bis September nimmt der Anteil der Rotaliinen sowohl in der Lebend- als auch in der Totgemeinschaft ab, der Anteil der Miliolinen nimmt zu.

Mit Zunahme der Wassertiefe steigt in Lebend- und Totgemeinschaft der Anteil der Textulariinen.

Abundanzunterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft auf der einen und zu unterschiedlichen Jahreszeiten auf der anderen Seite lassen sich auch innerhalb der Unterordnung der Rotaliinen anhand von drei ausgewählten Gattungen nachweisen.

Es lassen sich mehrere Parameter für die Formenvielfalt oder '**diversity**' innerhalb einer Probe angeben. Trotz unterschiedlicher Vor- und Nachteile der einzelnen Parameter können sämtliche Parameter erfolgreich für die Unterscheidung der Environments benutzt werden.

Die in den Etangs ungünstigeren Lebensbedingungen bewirken eine geringere Formenvielfalt bei den Foraminiferen. Dieser Unterschied in der '**diversity**' der Biozöosen wird in die Taphozöosen übertragen.

In den Totgemeinschaften ist die Formenvielfalt im Durchschnitt größer als in den Lebendgemeinschaften.

Die **Ergebnisse der Analyse der Biozönosen und der Taphozönosen** in Bezug auf Populationsdichte, Frequenz, Abundanz und Formenvielfalt der im Probenmaterial vorkommenden Foraminiferen lassen sich zu den folgenden Aussagen verdichten:

Der Golfrand zeichnet sich gegenüber den Etangs durch größere Populationsdichten und eine größere Formenvielfalt aus. Die Abundanz von Textulariinen und Miliolinen ist am Golfrand größer als in den Etangs. Bei der Frequenzanalyse wird das BRAUN-BLANQUET-Verfahren mit den Methoden der Clusteranalyse kombiniert. Es läßt sich zeigen, daß die Unterschiede innerhalb der beiden Environments kleiner sind als der Unterschied zwischen den beiden Environments. Sowohl anhand der Zusammensetzung der Lebend- als auch anhand der Zusammensetzung der Totgemeinschaften ist eine Zuordnung zu den beiden Environments möglich.

Der Vergleich von Frequenz, Abundanz und Formenvielfalt weist die aufgrund der Modellrechnungen erwarteten Unterschiede zwischen Lebend- und Totgemeinschaft nach.

Für die Analyse fossiler Gemeinschaften bedeutet die Aufdeckung der Unterschiede zwischen Biozönose und Taphozönose, daß die an Biozönosen gewonnenen Erkenntnisse für palökologische Betrachtungen weniger brauchbar sind als die Analyse der bei ökologischen Untersuchungen oft nicht erfaßten rezenten Taphozönosen.

Die Analyse der jahreszeitlichen Veränderungen der aus der obersten Sedimentschicht entnommenen Taphozönosen zeigt, daß die Zusammensetzung der Taphozönosen parallel zur Entwicklung der Biozönosen mit der Jahreszeit variiert. Daraus leitet sich als Schlußfolgerung ab, daß für Vergleiche mit fossilen Oryktozönosen die unter der obersten Sedimentschicht liegenden Taphozönosen analysiert werden sollten. Biozönosen und Taphozönosen der obersten Sedimentschicht scheinen dagegen für Vergleiche mit fossilen Oryktozönosen weniger geeignet zu sein.

6 LITERATURVERZEICHNIS

- ABRAMOWITZ, M. & STEGUN, I. A. (1970): Handbook of Mathematical Functions. - New York, 1046 Seiten.
- ACKOFF, R. L. (1979): Resurrecting the Future of Operational Research. - J. Opl. Res. Soc. 30, 189-199.
- ALBERS, H. J. (1976): Feinstratigraphie, Faziesanalyse und Zyklen des Untercaupans (Vaalser Grünsand = Hervien) von Aachen und dem niederländisch-belgischen Limburg. - Geol. Jb., A 34, 3-68.
- ALLEN, J. R. L. (1979): Physical Processes of Sedimentation. - Boston-Sydney, 248 Seiten.
- AMANT, J. L. S. ST. (1970): The Detection of Regulation in Animal Populations. - Ecology 51(5), 823-828.
- ANONYM (1982): IMSL Library, Reference Manual. - Houston, 1982.
- ARNEODO, A. & COULLET, P. & PEYRAUD, J. & TRESSER, C. (1982): Strange Attractors in Volterra Equations for Species in Competition. - J. Math. Biology 14, 153-157.
- ARNEODO, A. & COULLET, P. & TRESSER, C. (1980): Occurrence of Strange Attractors in Three-Dimensional Volterra Equations. - Physics Letters 79A(4), 259-263.
- BAGNOLD, R. A. (1968): Deposition in the Process of Hydraulic Transport. - Sedimentology 10, 45-56.
- BANDY, O. L. (1964): General Correlation of Foraminiferal Structure with Environment. - 75-90 in: IMBRIE, J. & NEWELL, N. (Hrsg.) (1964): Approaches to Paleoecology. - New York-London-Sydney, 432 Seiten.
- BANDY, O. L. & ARNAL, R. E. (1960): Concepts of Foraminiferal Paleoecology. - Bul. AAPG 44(12), 1921-1932.
- BANDY, O. L. & INGLE, J. C., Jr. & RESIG, J. C. (1964): Foraminiferal Trends, Laguna Beach Outfall Area, California. - Limnol. Oceanog. 9, 112-123.
- BANDY, O. L. & INGLE, J. C., Jr. & RESIG, J. C. (1964): Foraminifera, Los Angeles County Outfall Area, California. - Limnol. Oceanog. 9, 124-137.
- BARKHAM, J. P. & HANCE, C. E. (1982): Population Dynamics of the Wild Daffodil (*Narcissus Pseudonarcissus*). - Journal of Ecology 70, 323-344.
- BATEL, W. (1971): Einführung in die Korngrößenmeßtechnik. - Berlin-Heidelberg-New York, 214 Seiten.
- BAUER, H. (1978): Wahrscheinlichkeitstheorie und Grundzüge der Maßtheorie, 3. Auflage. - Berlin-New York, 408 Seiten.
- BAUMANN, K. & NAGEL, I. (1984): Einführung in die Textformatierung mit GML. - KFA-ZAM-0050-TEXT-CMS, unveröffentlichte Benutzerinformation des Zentralinstituts für Mathematik der Kernforschungsanlage Jülich GmbH. - Jülich, 59 Seiten.

- BAYER, U. (1978): Modelle instabiler Kompaktionsverläufe unter Sedimentation. - Geol. Rdsch. 67, 980-990.
- BERGER, W. H. (1971): Sedimentation of Planktonic Foraminifera. - Marine Geol. 11, 325-358.
- BEURLEN, G. & HILTERMANN, H. (1983): As Biocenoses do Mangue de Guaratiba, Rio Janeiro, Brasil. - B. tec. Petrobras 26(4), 259-267.
- BOCK, W. D. (1982): Coexistence of deep- and shallow-water foraminiferal faunas off Panama City, Florida. - Geol. Soc. Am. Bull. 93, 246-251.
- BOLTOVSKOY, E. & Lena, H. (1969): Microdistribution des Foraminiferes Benthiques Vivants. - Revue de Micropaleontologie 12(3), 177-185.
- BRADSHAW, R. H. W. (1981): Modern Pollen-Representation Factors for Woods in South-East England. - Journal of Ecology 69, 45-70.
- BRANDT, S. (1968): Statistische Methoden der Datenanalyse. - Mannheim-Wien-Zürich, 267 Seiten.
- BRASIER, M. D. (1973): Grass Roots at the Base of the Neogene. - Nature 243, 342.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1928): Pflanzensoziologie. - Berlin, 330 Seiten.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1951): Pflanzensoziologie (2. Auflage). - Wien, 631 Seiten.
- BRINKMANN, R. & LOUIS, H. & SCHWARZBACH, M. & SEIBOLD, E. (1974): Lehrbuch der Allgemeinen Geologie, Band I, Festland - Meer, 2. Auflage. - Stuttgart, 532 Seiten.
- BROCK, T. D. (1974): Biology of microorganisms. - Englewood Cliffs, N.J., 852 Seiten.
- BROCKMANN, C. (1940): Diatomeen als Leitfossilien in Küstenablagerungen. - Westküste 2(2/3), 150-181.
- BUZAS, M. A. (1968): On the spatial distribution of Foraminifera. - Contr. Cushman Fdn. Foramin. Res. 19, 1-11.
- BUZAS, M. A. (1970): Spatial Homogeneity: Statistical Analyses of Unispecies and Multispecies Populations of Foraminifera. - Ecology 51(5), 874-879.
- BUZAS, M. A. & GIBSON, T. G. (1969): Species Diversity: Benthonic Foraminifera in Western Atlantic. - Science 163, 72-75.
- CAVALLI-SFORZA, L. (1974): Grundzüge biologisch-medizinischer Statistik. - Stuttgart, 212 Seiten.
- CHANG, Y.-M. (1967): Accuracy of Fossil Percentage Estimation. - Journal of Paleontology 41, 500-502.
- CHAVE, K. E. (1964): Skeletal Durability and Preservation. - 377-387 in: IMBRIE, J. & NEWELL, N. (Hrsg.) (1964): Approaches to Paleoecology. - New York-London-Sydney, 432 Seiten.

- CHAYES, F. & KRUSKAL, W. (1966): An Approximate Statistical Test for Correlations between Proportions. - Journal of Geology 74, 692-702.
- CLARK, W. C. & HOLLING, C. S. (1979): Process Models, Equilibrium Structures, and Population Dynamics: On the Formulation and Testing of Realistic Theory in Ecology. - Fortschr. Zool. 25(2/3), 29-52.
- COLE, S. (1977): Global Models and the International Economic Order. - Oxford-New York-Toronto-Sydney-Paris-Frankfurt, 80 Seiten.
- CONWAY, G. R. & GLASS, N. R. & WILCOX, J. C. (1970): Fitting Nonlinear Models to Biological Data by MARQUARDT's Algorithm. - Ecology 51(3), 503-507.
- CORRENS, C. W. (1968): Einführung in die Mineralogie, 2. Auflage. - Berlin-Heidelberg-New York, 458 Seiten.
- CULVER, S. J. & BUZAS, M. A. (1982): Recent benthic foraminiferal provinces between Newfoundland and Yucatan. - Geol. Soc. Am. Bull. 93, 269-277.
- DALE, M. B. (1970): Systems Analysis and Ecology. - Ecology 51(1), 2-16.
- DEGROOT, M. H. (1970): Optimal Statistical Decisions - New York, 489 Seiten.
- DENNISON, J. M. & HAY, W. W. (1967): Estimating the Needed Sampling Area for Subaquatic Ecologic Studies. - Journal of Paleontology 41(3), 706-708.
- DOEGLAS, D. J. (1968): Grain-Size Indices, Classification and Environment. - Sedimentology 10, 83-100.
- DOUST, L. L. (1981a): Population Dynamics and Local Specialization in a Clonal Perennial (*Ranunculus Repens*); I. The Dynamics of Ramets in Contrasting Habitats. - Journal of Ecology 69, 743-755.
- DOUST, L. L. (1981b): Population Dynamics and Local Specialization in a Clonal Perennial (*Ranunculus Repens*); II. The Dynamics of Leaves, and a Reciprocal Transplant-Replant Experiment. - Journal of Ecology 69, 757-768.
- DUBOUL-RAZAVET, C. (1956): Contribution a l'etude geologique et sedimentologique du delta du Rhone. - Mem. Soc. Geol. de France 76, 1-234.
- DUMITRIU, M. & DUMITRIU, C. (1972): Monte Carlo simulation of some flysch deposits from the East Carpathians. - 115-124 in: MERRIAM, D. (Hrsg.): Mathematical Models of Sedimentary Processes. - New York-London.
- EBERHARDT, L. L. (1970): Correlation, Regression, and Density Dependence. - Ecology 51(2), 306-310.
- EMLEN, J. M. (1970): Age Specificity and Ecological Theory. Ecology 51(4), 588-601.
- ENGELHARDT, W. von (1973): Die Bildung von Sedimenten und Sedimentgesteinen. - Stuttgart, 635 Seiten.
- FERGUSON, T. S. (1967): Mathematical Statistics. - New York-San Francisco-London, 396 Seiten.

- FIENBERG, S. E. (1970): The Analysis of Multidimensional Contingency Tables. - Ecology 51(3), 419-433.
- FINKELSTEIN, J. M. & SCHAFER, R. E. (1971): Improved goodness-of-fit tests. - Biometrika 58(3), 641-645.
- FISHER, A. G. (1964): Stratigraphic Basis of Paleoecology. - 32-41 in: IMBRIE, J. & NEWELL, N. (Hrsg.) (1964): Approaches to Paleoecology. - New York-London-Sydney, 432 Seiten.
- FISHER, R. A. & CORBET, A. S. & WILLIAMS, C. B. (1943): The Relation between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. - J. Anim. Ecol. 12, 42-58.
- FISHBONE, L. G. & GIESEN, G. & GOLDSTEIN, G. & HYMMEN, H. A. & STOCKS, K. J. & VOS, H. & WILDE, D. & ZÖLCHER, R. & BALZER, C. & ABILOCK, H. (1983): User's Guide for MARKAL (BNL/KFA Version 2.0), A Multi-Period, Linear-Programming Model for Energy Systems Analysis. - BNL 51701, UC-32, (Mathematics and Computers - TIC-4500), Upton, New York.
- FISZ, M. (1978): Wahrscheinlichkeitsrechnung und mathematische Statistik, 9. Auflage. - Berlin, 777 Seiten.
- FLURY, B. & RIEDWYL, H. (1983): Angewandte multivariate Statistik. - Stuttgart-New York, 187 Seiten.
- GALL, J.-C. (1983): Sedimentationsräume und Lebensbereiche der Erdgeschichte. - Berlin-Heidelberg-New York, 242 Seiten.
- GARRASI, C. (1972): Numerische Taxonomie der oberkretazischen Foraminiferengattungen Gavelinella und Gavelinopsis. - Diss., Hamburg, 108 Seiten.
- GAUCH, H. G. & WHITTAKER, R. H. (1981): Hierarchical Classification of Community Data. - Journal of Ecology 69, 537-557.
- GAUCH, H. G. & WHITTAKER, R. H. & SINGER, S. B. (1981): A Comparative Study of Nonmetric Ordinations. - Journal of Ecology 69, 135-152.
- GERTHSEN, C. & KNESER, H. O. & VOGEL, H. (1974): Physik. - Berlin-Heidelberg-New York, 914 Seiten.
- GIBSON, T. G. & BUZAS, M. A. (1973): Species Diversity: Patterns in Modern and Miocene Foraminifera of the Eastern Margin of North America. - Geol. Soc. Am. Bul. 84, 217-238.
- GILBERT, J. J. (1985): Competition between Rotifers and *Daphnia*. - Ecology 66(6), 1943-1950.
- GOWER, J. C. (1966): Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. - Biometrika 53(3/4), 325-338.
- GRABERT, B. (1971): Zur Eignung von Foraminiferen als Indikatoren für Sandwanderung. - Deutsche Hydrographische Zeitschrift 24(1), 1-14.
- GREATREX, P. A. (1983): Interpretation of Macrofossil Assemblages from Surface Sampling of Macroscopic Plant Remains in Mire Communities. - Journal of Ecology 71, 773-791.

- GREVE, W. (1985): Ökosystemforschung in der Nordsee: Wenn die Beute ihren Räuber frißt. - Bild der Wissenschaft 9-1985, 94-99.
- HAAKE, F.-W. (1962): Untersuchungen an der Foraminiferen-Fauna im Wattgebiet zwischen Langeoog und dem Festland. - Meyniana 12, 25-64.
- HAAKE, F.-W. (1967): Zum Jahresgang von Populationen einer Foraminiferen-Art in der westlichen Ostsee. - Meyniana 17, 13-27.
- HAF, C.-M. & CHEAIB, T. (1985): Multivariate Statistik in den Natur- und Verhaltenswissenschaften. - Braunschweig-Wiesbaden, 115 Seiten.
- HALMOS, P. R. (1976): Naive Mengenlehre, 4. Auflage. - Göttingen, 132 Seiten.
- HARBAUGH, J. W. & BONHAM-CARTER, G. (1970): Computer Simulation in Geology. - New York-London-Sydney-Toronto, 575 Seiten.
- HARTIGAN, J. A. (1975): Clustering Algorithms - New York-London-Sydney-Toronto, 351 Seiten.
- HARTMANN, M. (1965): Einführung in die allgemeine Biologie und ihre philosophischen Grund- und Grenzfragen, 2. Auflage. - Berlin, 132 Seiten.
- HECKER, R. F. (1965): Introduction to Paleoecology. - New York, 166 Seiten.
- HELTSHE, J. F. & FORRESTER, N. F. (1985): Statistical Evaluation of the Jackknife Estimate of Diversity when Using Quadrat Samples. - Ecology 66(1), 107-111.
- HILTERMANN, H. (1949): Klassifikation der natürlichen Brackwässer. - Erdöl und Kohle 2(1), 4-8.
- HILTERMANN, H. (1966): Klassifikation rezenter Brack- und Salinar-Wässer in ihrer Anwendung für fossile Bildungen. - Z. deutsch. geol. Ges. 115, 463-496.
- HILTERMANN, H. (1982): Meereskundliche und palökologische Biozönotik. - Paläont. Z. 56(3/4), 153-164.
- HILTERMANN, H. (1985): Zur Methodik, Brackwasser-Sedimente zu erkennen und zu unterscheiden. - Facies 12, 243-252.
- HILTERMANN, H. (1986): Agglutinierende Foraminiferen als ökologische Indikatoren. - Erdöl und Kohle - Erdgas - Petrochemie vereinigt mit Brennstoff-Chemie 39(3), 123-125.
- HILTERMANN, H. & HAMAN, D. (1985): Sociology and Synecology of Brackish-Water Foraminifera and Thecamoebiniids of the Balize Delta, Louisiana. - Facies 13, 287-294.
- HILTERMANN, H. & TÜXEN, J. (1978): Die Biozönosen der PHLEGERschen Benthos-Faunen vom Mississippi-Sund und -Delta. - Paläont. Z. 52(3/4), 271-279.
- HODSON, F. R. & SNEATH, P. H. A. & DORAN, J. E. (1966): Some experiments in the numerical analysis of archaeological data. - Biometrika 53(3/4), 311-324.

- HOFBAUER, J. & SIGMUND, K. (1984): Evolutionstheorie und dynamische Systeme. - Berlin-Hamburg, 213 Seiten.
- HOHENEGGER, J. & LOBITZER, H. (1971): Die Foraminiferen-Verteilung in einem obertriadischen Karbonatplattform-Becken-Komplex der östlichen Nördlichen Kalkalpen. - Verh. Geol. B.-A. 1971(3), 458-485.
- HOLLING, C. S. (o.J.): Terrestrial Ecosystems; Local Surprise and Global Change. - Unveröffentlichter IIASA-Draft.
- HOWARD, J. D. & REINECK, H.-E. (1972): Georgia Coastal Region, Sapelo Island, U.S.A.: Sedimentology and Biology, IV. Physical and Biogenic Sedimentary Structures of the Nearshore Shelf. - Senckenbergiana maritima, 4, 81-123.
- HUNTINGTON, H. G. & WEYANT, J. P. & SWEENEY, J. L. (1982): Modelling for Insights, not Numbers: the Experiences of the Energy Modelling Forum. - OMEGA The Int. Jl. of Mgmt. Sci. 10(5), 449-462.
- IBM (1982): Document Composition Facility: Users Guide, Program Number 5748-xx9, Release 2. - SH20-9161-3, File No. S370-7332.
- IMBRIE, J. & NEWELL, N. (Hrsg.) (1964): Approaches to Paleoecology. - New York-London-Sydney, 432 Seiten.
- JAMES, M. L. & SMITH, G. M. & WOLFORD, J. C. (1977): Applied Numerical Methods for Digital Computation with FORTRAN and CSMP. - New York-Hagerstown-San Francisco-London, 687 Seiten.
- JORDAN-ENGELN, G. & REUTTER, F. (1973): Numerische Mathematik für Ingenieure. - Mannheim-Wien-Zürich, 352 Seiten.
- KAISER, R. & GOTTSCHALK, G. (1972): Elementare Tests zur Beurteilung von Meßdaten. - Mannheim-Wien-Zürich, 68 Seiten.
- KEEPIN, B. (1982): Chaos in nonlinear dynamics and the logistic substitution model. - IIASA-Working Paper, 27 Seiten.
- KITTS, D. B. (1963): Historical Explanation in Geology. - Journal of Geology 71, 297-313.
- KLAUS, G. & LIEBSCHER, H. (1974): Systeme - Informationen - Strategien. - Berlin, 356 Seiten.
- KODSI, M. G. & SIEHL, A. (1971): Numerische Klassifikation von Fenestella-Fragmenten aus der Bank s des Auernig (Oberkarbon; Karnische Alpen). - Verh. Geol. B.-A. 1971(3), 609-623.
- KÖRTH, H. & OTTO, C. & RUNGE, W. & SCHOCH, M. (Hrsg.) (1975): Lehrbuch der Mathematik für Wirtschaftswissenschaften. - Opladen, 997 Seiten.
- KRÖMMELBEIN, K. (1977): Brinkmanns Abriß der Geologie, Zweiter Band, Historische Geologie, 10./11. Auflage. - Stuttgart, 400 Seiten.
- KRUG, J. (1963): Erneuerung des Wassers in der Kieler Bucht im Verlaufe eines Jahres am Beispiel 1960/61. - Kieler Meeresforschungen 19, 158-174.
- KRUIT, C. (1955): Sediments of the Rhone Delta. - Verhandelingen Kon. Nederl. Geol.-Mijnbouw. Gen., Geol. Ser. 15, 357-514.

-
- KLUG, H. & LANG, R. (1983): Einführung in die Geosystemlehre. - Darmstadt, 187 Seiten.
- LANKFORD, R. R. (1959): Distribution and Ecology of Foraminifera from East Mississippi Delta Margin. - Bul. AAPG 43(9), 2068-2099.
- LEHMANN, U. (1964): Paläontologisches Wörterbuch. - Stuttgart, 335 Seiten.
- LIPSCHUTZ, S. (1976): Wahrscheinlichkeitsrechnung. - Düsseldorf, 153 Seiten.
- LOOSE, T. L. (1970): Turbulent transport of benthonic foraminifera. - Contr. Cushman Found. For. Res. 21(4), 164-166.
- LUTZE, G. F. (1964): Zum Färben rezenter Foraminiferen. - Meyniana 14, 43-47.
- LUTZE, G. F. (1968): Jahresgang der Foraminiferen-Fauna in der Bottsand-Lagune (westliche Ostsee). - Meyniana 18, 13-30.
- LUTZE, G. F. & MACKENSEN, A. & WEFER, G. (1983): Foraminiferen in der Kieler Bucht: 2. Salinitätsansprüche von *Eggerella scabra* (WILLIAMSON). - Meyniana 35, 55-65.
- MAAG, U. R. & DICAIRE, G. (1971): On Kolmogorov-Smirnov type one-sample statistics. - Biometrika 58(3), 653-656.
- MAIKLEM, W. R. (1968): Some hydraulic properties of bioclastic carbonate grains. - Sedimentology, 10, 101-109.
- MARSAL, D. (1979): Statistische Methoden für Erdwissenschaftler, 2. Auflage. - Stuttgart, 192 Seiten.
- MARSZALEK, D. S. & WRIGHT, R. C. & HAY, W. W. (1969): Function of the test in foraminifera. - Trans. Gulf Coast Ass. Geol. Soc. 21, 341-352.
- MARTENS, B. (1984): Differentialgleichungen und dynamische Systeme in den Sozialwissenschaften. - München, 209 Seiten.
- MCCAMMON, R. B. (1968): The Dendrograph: A New Tool for Correlation. - Geol. Soc. Am. Bull. 79, 1663-1670.
- MESCHKOWSKI, H. (1968): Wahrscheinlichkeitsrechnung. - Mannheim-Wien-Zürich, 233 Seiten.
- MELLO, J. F. & BUZAS, M. A. (1968): An application of cluster analysis as a method of determining biofacies. - Journal of Paleontology 42(3), 747-758.
- MEYER, M. (1983): Operations Research - Systemforschung. - Stuttgart, 202 Seiten.
- MILLER, D. J. & ELLISON, R. L. (1982): The relationship of foraminifera and submarine topography on the New Jersey-Delaware continental shelf. - Geol. Soc. Am. Bull. 93, 239-245.
- MILLER, K. G. & LOHMANN, G. P. (1982): Environmental distribution of Recent benthic foraminifera on the northeast United States continental slope. - Geol. Soc. Am. Bull. 93, 200-206.

- MÜLLER, A. H. (1957): Lehrbuch der Paläozoologie, Band I, Allgemeine Grundlagen. - Jena, 574 Seiten.
- MÜLLER, A. H. (1963): Lehrbuch der Paläozoologie, Band II, Invertebraten, Teil 1, Protozoa-Mollusca 1. - Jena, 322 Seiten.
- MÜLLER, R. A. (1983): Verfahren zur Modellierung ökologischer Systeme. - Hannover, 147 Seiten.
- MÜLLER-MERBACH, H. (1973): Operations Research. - München, 565 Seiten.
- MÜLLER-MERBACH, H. (1982): Modelling for Insights, not Numbers. - 'DGOR Bulletin 24, 9.
- MURAWSKY, H. (1972): Geologisches Wörterbuch (6. Auflage). - Stuttgart, 260 Seiten.
- MURDOCH, W. W. (1970): Population Regulation and Population Inertia. - Ecology 51(3), 497-502.
- MURRAY, J. W. (1967): Production in benthic foraminiferids. - J. nat. Hist. 1967(1), 61-68.
- MURRAY, J. W. (1968a): The living Foraminiferida of Christchurch Harbour, England. - Micropaleontology 14(1), 83-96.
- MURRAY, J. W. (1968b): Living foraminifers of lagoons and estuaries. - Micropaleontology 14(4), 435-455.
- MURRAY, J. W. (1970): The Foraminiferida of the Persian Gulf, 6. Living forms in the Abu Dhabi Region. - J. nat. Hist. 4, 55-67.
- MURRAY, J. W. (1973): Distribution and Ecology of Living Benthic Foraminiferids. - London, 274 Seiten.
- NICHOLS, M. M. & ELLISON, R. L. (1967): Sedimentary Patterns of Microfauna in a Coastal Plain Estuary. - In LAUFF, G. H.: Estuaries. - Publs. Am. Ass. Advmt. Sci. 83, 283-288.
- NIEMEYER, G. (1973): Systemsimulation. - Frankfurt, 359 Seiten.
- NYHOLM, K.-G. (1957): Orientation and binding power of Recent monothalamous foraminifera in soft sediments. - Micropaleontology 3(1), 75-76.
- ODUM, E. P. (1983a): Grundlagen der Ökologie, Band 1: Grundlagen, 2. Auflage. - Stuttgart-New York, 476 Seiten.
- ODUM, E. P. (1983b): Grundlagen der Ökologie, Band 2: Standorte und Anwendung, 2. Auflage. - Stuttgart-New York, Seiten 477-836.
- OERTLI, H. J. (1963): Fossile Ostracoden als Milieuindikatoren. - Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf. 10, 53-66.
- OJAKANGAS, D. R. (1970): FORTRAN IV Program for Simulating Geologic Development of Sedimentary Basins. - Computer Contribution 49, Lawrence, 51 Seiten.
- PARKS, J. M. (1966): Cluster Analysis Applied to Multivariate Geologic Problems. - J. of Geology 74, 703-715.

- PERSSON, S. (1981): Ecological Indicator Values as an Aid in the Interpretation of Ordination Diagrams. - J. of Ecology 69, 71-84.
- PESCHANEL, W. (1977): Simulation I. - Unveröffentlichtes Vorlesungsscript, RWTH Aachen.
- PESCHEL, M. & MENDE, W. & GRAUER, M. (1982): An ecological approach to systems analysis based on the Volterra equations. - IIASA, Collaborative Paper 82-20, 1-13.
- PETERKA, V. (1977): Macrodynamics of Technological Change: Market Penetration by New Technologies. - IIASA, Research Report 77-22, 128 Seiten.
- PFANZAGL, J. (1972): Allgemeine Methodenlehre der Statistik I, 5. Auflage. - Berlin-New York, 265 Seiten.
- PHLEGER, F. B. (1954): Ecology of Foraminifera and Associated Microorganisms from Mississippi Sound and Environs. - Bull. Am. Ass. Petrol. Geol., 38(4), 584-647.
- PHLEGER, F. B. (1955): Ecology of Foraminifera in South-Eastern Mississippi Delta area. - Bull. Am. Ass. Petrol. Geol., 39(5), 712-752.
- PHLEGER, F. B. (1964a): Foraminiferal Ecology and Marine Geology. - Marine Geology 1, 16-43.
- PHLEGER, F. B. (1964b): Patterns of Living Benthonic Foraminifera, Gulf of California. - AAPG Memoires 3, 377-394.
- PHLEGER, F. B. (1970): Foraminiferal Populations and Marine Marsh Processes. - Limnol. Oceanogr. 15, 522-34.
- PHLEGER, F. B. & SOUTAR, A. (1973): Production of benthic foraminifera in three east Pacific oxygen minima. - Micropaleontology, 19(1), 110-115.
- PIELOU, E. C. (1969): An Introduction to Mathematical Ecology. - New York-London, Sydney-Toronto, 286 Seiten.
- PIMM, S. L. & ROSENZWEIG, M. L. & MITCHELL, W. (1985): Competition and food selection: field tests of a theory. - Ecology, 66(3), 798-807.
- POAG, C. W. (1982): Environmental implications of test-to-substrate attachment among some modern sublittoral foraminifera. - Geol. Soc. Am. Bull. 93, 252-268.
- POPPER, K. R. (1982): Logik der Forschung, 7. Auflage. - Tübingen, 468 Seiten.
- PURDY, E. G. (1963): Recent Calcium Carbonate Facies of the Great Bahama Bank. 1. Petrography and Reaction Groups. - Journal of Geology 71, 334-355.
- PURDY, E. G. (1964): Sediments and Substrates. - 238-271 in: IMBRIE, J. & NEWELL, N. (Hrsg.) (1964): Approaches to Paleoecology. - New York-London-Sydney, 432 Seiten.
- PURI, P. S. (1966): On the homogeneous birth-and-death process and its integral. - Biometrika 53(1/2), 61-71.

- RAUP, D. M. & CRICK, R. E. (1979): Measurement of faunal similarity in paleontology. - Journal of Paleontology 53(5), 1213-1227.
- REINECK, H.-E. (1958): Wühlbauegefüge in Abhängigkeit von Sediment-Umlagerungen. - Senck. leth. 39(1/2), 1-23 und 54-56.
- REINECK, H.-E. (1967): Parameter von Schichtung und Bioturbation. - Geol. Rundschau 56, 420-438.
- REMANE, A. (1963): Biologische Kriterien zur Unterscheidung von Süß- und Salzwassersedimenten. - Fortschr. Geol. Rheinld. u. Westf. 10, 9-34.
- REMANE, A. & SCHLIEPER, C. (1971): Biology of Brackish Water. - New York-Toronto-Sydney, 372 Seiten.
- RICHTER, G. (1964): Zur Ökologie der Foraminiferen - I. Die Foraminiferengesellschaften des Jadegebietes. - Natur und Museum 94(9), 343-353.
- RICHTER, G. (1964): Zur Ökologie der Foraminiferen - II. Lebensraum und Lebensweise von *Nonion depressulum*, *Elphidium excavatum* und *Elphidium sleyense*. - Natur und Museum 94(11), 421-430.
- RIEDWYL, H. (1975): Graphische Gestaltung von Zahlenmaterial. - Stuttgart, 134 Seiten.
- ROGERS, J. J. W. (1963): The Nature of Geologic Data. - Journal of Geology 71, 375-380.
- ROSE, K. (1977): Grundlagen der Wachstumstheorie. - Göttingen, 223 Seiten.
- ROSENFELD, A. (1977): Die rezenten Ostracoden-Arten in der Ostsee. - Meyniana 29, 11-49.
- ROTTGARDT, D. (1952): Mikropaläontologisch wichtige Bestandteile recenter brackischer Sedimente an den Küsten Schleswig-Holsteins. - Meyniana 1, 169-228.
- SACHS, L. (1976): Statistische Methoden, 3. Auflage. - Berlin-Heidelberg-New York, 105 Seiten.
- SCHAFER, C. T. & COLE, F. E. (1982): Living benthic foraminifera distributions on the continental slope and rise east of Newfoundland, Canada. - Geol. Soc. Am. Bull. 93, 207-217.
- SCHAFFER, W. M. (1985): Order and chaos in ecological systems. - Ecology 66(1), 93-106.
- SCHMIEDEL, H. & SÜSS, J. (1963): Physik für technische Berufe. - Hamburg, 398 Seiten.
- SCHMITZ, N. & LEHMANN, F. (1976): Monte-Carlo-Methoden I, Erzeugen und Testen von Zufallszahlen. - Meisenheim am Glan, 134 Seiten.
- SCHUSTER, H. G. (1984): Deterministic Chaos. - Weinheim, 220 Seiten.
- SCHWARZACHER, W. (1972): The semi-Markov process as a general sedimentation model. - in: MERRIAM, D. (Hrsg.): Mathematical Models of Sedimentary Processes. - Seiten 247 bis 268, New York-London.

- SEIBERTZ, E. (1978): Ökologie, Fazies und Fauna im Turon des südlichen Münsterlandes: Ein Fazieswirkungsschema. - Paläont. Z. 52(1/2), 93-109.
- SEN GUPTA, B. K. & BUZAS, M. A. (1982): Quaternary benthic foraminifera of North American continental margins: Introduction. - Geol. Soc. Am. Bull. 93, 189.
- SEN GUPTA, B. K. & STRICKERT, D. P. (1982): Living benthic foraminifera of the Florida-Hatteras slope: Distribution trends and anomalies. - Geol. Soc. Am. Bull. 93, 218-224.
- SIMPSON, E. H. (1949): Measurement of Diversity. - Nature 163, 688.
- SLOBODKIN, L. B. (1962): Growth and Regulation of Animal Populations. - New York, 184 Seiten.
- SMALE, S. (1976): On the Differential Equations of Species in Competition. - J. Math. Biology 3, 5-7.
- SNEATH, P. H. A. & SOKAL, R. R. (1973): Numerical Taxonomy, The Principles and Practice of Numerical Classification. - San Francisco, 573 Seiten.
- SPÄTH, H. (1975): Cluster-Analyse-Algorithmen. - München-Wien, 217 Seiten.
- SPÄTH, H. (1983): Cluster-Formation und -Analyse. - München-Wien, 236 Seiten.
- SPIEGEL, M. R. (1976): Statistik. - Düsseldorf, 358 Seiten.
- STANGE, K. (1970): Angewandte Statistik, Erster Teil, Eindimensionale Probleme. - Berlin-Heidelberg-New York, 592 Seiten.
- STANGE, K. (1971): Angewandte Statistik, Zweiter Teil, Mehrdimensionale Probleme. - Berlin-Heidelberg-New York, 505 Seiten.
- STREETER, S. S. & LAVERY, S. A. (1982): Holocene and latest glacial benthic foraminifera from the slope and rise off eastern North America. - Geol. Soc. Am. Bull. 93, 190-199.
- STUGREN, B. (1978): Grundlagen der Allgemeinen Ökologie. - Jena, 312 Seiten.
- TIETJENS, O. (1960): Strömungslehre, Physikalische Grundlagen vom technischen Standpunkt, Erster Band, Hydro- und Aerostatik, Bewegung der idealen Flüssigkeit. - Berlin-Göttingen-Heidelberg, 536 Seiten.
- TIETJENS, O. (1970): Strömungslehre, Physikalische Grundlagen vom technischen Standpunkt, Zweiter Band, Bewegung der Flüssigkeiten und Gase. - Berlin-Heidelberg-New York, 440 Seiten.
- TISSOT, B. P. & WELTE, D. H. (1978): Petroleum Formation and Occurrence. - Berlin-Heidelberg-New York, 538 Seiten.
- VALENTINE, J. W. & PEDDICORD, R. G. (1967): Evaluation of Fossil Assemblages by Cluster Analysis. - Journ. of Paleontology 41, 502-507.
- VANGEROW, E. F. (1972): Ökologische Beobachtungen an Foraminiferen des Brackwasserbereiches der Rhonemündung (Südfrankreich). - Journ. Exp. Mar. Biol. Ecol. 8, 145-165.

VANGEROW, E. F. (1974): Recentes observations ecologiques des Foraminifères dans la zone saumâtre de l'embouchure du Rhone. - *Revue de Micropaleontologie* 17(2), 95-106.

VANGEROW, E. F. (1977): Häufigkeitsverteilung der Foraminiferen im flachen Wasser der Rhonemündung. - *Paläont. Z.* 51(3/4), 145-151.

VILKS, G. & DEONARINE, B. & WAGNER, F. J. & WINTERS, G. V. (1982): Foraminifera and Mollusca in surface sediments of the southeastern Labrador Shelf and Lake Melville, Canada. - *Geol. Soc. Am. Bull.* 93, 225-238.

VOS, H. (1980): Computersimulation der Entwicklung eines sedimentären Beckens - Einfluß der Stufendauern auf die Temperatur- und Reifeentwicklung und deren Folgen für die Erdölgenese. - Unveröffentlichte Magisterarbeit RWTH Aachen, 447 Seiten.

WALLIS, W. A. & ROBERTS, H. V. (1973): Methoden der Statistik, 4. Auflage. - Reinbeck, 574 Seiten.

WALTON, W. R. (1964): Recent Foraminiferal Ecology and Paleoecology. - 151-237 in: IMBRIE, J. & NEWELL, N. (Hrsg.) (1964): Approaches to Paleoecology. - New York-London-Sydney, 432 Seiten.

WEBER, E. (1974): Einführung in die Faktorenanalyse. - Stuttgart, 192 Seiten.

WEBER, E. (1980): Grundriß der biologischen Statistik. - Stuttgart-New York, 652 Seiten.

WELTE, D.H. & YÜKLER, A. (1980): Evolution of sedimentary basins from the standpoint of petroleum origin and accumulation - an approach for a quantitative basin study. - *Organic Geochemistry* 2, 1-8.

WIEGANK, F. (1972): Ökologische Analyse quartärer Foraminiferen. - *Geologie* 21, Beiheft 77, 1-111.

WILLIAMS, C. B. (1964): Patterns in the Balance of Nature. - London-New York, 324 Seiten.

WITTE, T. (1973): Simulationstheorie und ihre Anwendung auf betriebliche Systeme. - Wiesbaden, 260 Seiten.

YÜKLER, A. & CORNFORD, C. & WELTE, D. (1978): One-Dimensional Model to Simulate Geologic, Hydrodynamic and Thermodynamic Development of a Sedimentary Basin. - *Geol. Rundschau* 67(3), 960-979.

ZANKE, U. (1982): Grundlagen der Sedimentbewegung. - Berlin-Heidelberg-New York, 402 Seiten.

ZELEN, M. & SEVERO, C. (1970): Probability Functions. - in ABRAMOWITZ, M. & STEGUN, I. A.: Handbook of Mathematical Functions. - New York, 1046 Seiten.

ZIEGLER, B. (1980): Allgemeine Paläontologie. - Stuttgart, 248 Seiten.

ZIMMERMANN, H.-J. (1971): Einführung in die Grundlagen des Operations Research. - München, 270 Seiten.

ZITTEL, K. A. von (1895): Grundzüge der Palaeontologie. - München-Leipzig, 971 Seiten.

REIHE ANGEWANDTE SYSTEMANALYSE
DER PROGRAMMGRUPPE SYSTEMFORSCHUNG UND TECHNOLOGISCHE ENTWICKLUNG
KERNFORSCHUNGSANLAGE JÜLICH GMBH - KFA/STE

Nr. 1: Schmitz, K., Niehaus, F., Rath-Nagel, St., Voß, A.
Die Entwicklungsmöglichkeiten der Energiewirtschaft in
der Bundesrepublik Deutschland - Untersuchung mit Hilfe
eines dynamischen Simulationsmodells,
Jül-Spez-1, Bd. I, Nov. 1977

Schmitz, K., et al.
Die Entwicklungsmöglichkeiten der Energiewirtschaft in
der Bundesrepublik Deutschland - Untersuchung mit Hilfe
eines dynamischen Simulationsmodells,
Jül-Spez-1, Bd. II, Nov. 1977

Nr. 2: Bohn, Th., Eich, P., Hansen, U., Jehle, B.
Künftige Stromgestehungskosten von Großkraftwerken,
Jül-Spez-2, Nov. 1977

Nr. 3: Wibbe, H.-B.
Probleme der kurzfristigen Markteinführung eines
nuklearen Fernenergiesystems - eine Betrachtung aus
Abnehmersicht für einen räumlich begrenzten Markt,
Jül-1486, Feb. 1978

Nr. 4: Jehle, B.
Einsatzmöglichkeiten und Einsatzbeispiele der Kern-
energie in NRW unter besonderer Berücksichtigung ihres
Beitrags zur Strukturverbesserung,
Jül-Spez-11, Juni 1978

Nr. 5: Hensel, W.
Beitrag zur Standardisierung der Standortbestimmung von
Kernkraftwerken,
Jül-Spez-12, Juni 1978

Nr. 6: v. Lojewski, D.
Wärme-, Strom- und Synthesegasversorgung von Ballungs-
räumen durch Fernenergie - aufgezeigt am Großraum Köln,
Jül-1516, Juni 1978

Nr. 7: Lenhardt, W.
Entwicklung des Strombedarfs in der Bundesrepublik
Deutschland und alternative Möglichkeiten seiner
Deckung,
Jül-Spez-18, Juli 1978

- Nr. 8: Kolb, G. (Redaktion)
gemeinsam mit KFA/IRE, KFA/PTH, HRB, GHT
Studie über die Wirtschaftlichkeit der Stromerzeugung
mit Hochtemperatur-Reaktoren,
Jül-1527, Aug. 1978
- Nr. 9: Meliß, M.
Möglichkeiten und Grenzen der Sonnenenergienutzung in
der Bundesrepublik Deutschland mit Hilfe von Nieder-
temperaturkollektoren - Grundlagen, Technische Systeme,
Wirtschaftlichkeit;
Jül-Spez-25, Dez. 1978
- Nr. 10: Wagner, H.J.
Der Energieaufwand zum Bau und Betrieb ausgewählter
Energieversorgungstechnologien - eine nettoenergetische
Analyse,
Jül-1561, Dez. 1978
- Nr. 11: Bartholdi, J.
Einführung der Nuklearen Fernenergie - umweltbedeutsame
Konsequenzen und deren Bewertung,
Jül-1573, Jan. 1979
- Nr. 12: Egberts, G.
Kostenoptimale Entwicklungsperspektiven des Raum-
heizungssektors im Energiesystem der Bundesrepublik
Deutschland,
Jül-Spez-41, Juni 1979
- Nr. 13: Düring, K.
Transport- und Verteilungskosten konventioneller
Systeme zur Wärmeversorgung der Bundesrepublik
Deutschland,
Jül-Spez-57, Okt. 1979
- Nr. 14: Leimkühler, K.
Metallische Rohstoffe - Rezyklierung - Energieeinsatz.
Untersuchung mit Hilfe eines Simulationsmodells,
Jül-Spez-44, Juli 1979
- Nr. 15: Lenhardt, W., Schwefel, H.P., Sievert, D., et al.
Ein Energieversorgungsmodell zur Langfristprognose der
Umwandlungskapazitäten,
Jül-Spez-63, Dez. 1979
- Nr. 16: Kollmann, H.
Die räumliche Wärmebedarfsverteilung der Haushalte und
Kleinverbraucher in der Bundesrepublik Deutschland,
Jül-Spez-64, Dez. 1979

- Nr. 17: Orth, D.
Niedertemperatur-Wärmeversorgung unter besonderer Berücksichtigung ausgewählter neuer Technologien,
Jül-Spez-65, Dez. 1979
- Nr. 18: Manthey, Ch. (editor)
Energy Technology Data Handbook - Conversion Technologies,
Jül-Spez-70, Vol. I, Jan. 1980
- Nr. 19: Manthey, Ch., Tosato, G.C.
Energy Technology Data Handbook - End Use Technologies. Insulation, Space- and Water Heating Systems,
Jül-Spez-70, Vol. II, Okt. 1980
- Nr. 20: Hildebrandt, T.
Die nächsten 50 Jahre,
Analyse und Szenarium der wirtschaftlichen Evolution,
Jül-Spez-81, Juni 1980
- Nr. 21: Finnis, M.W.
Phase II - Final Report of MARKAL Studies for the United Kingdom,
Jül-Spez-92, Okt. 1980
- Nr. 22: Scharff, E., Walbeck, M. (Federführung)
Planstudie: Halboffene Fernenergieversorgung, insbesondere für den Raum Frankfurt a.M. mit Heißwasser-Fernwärmeversorgung für den Raum Köln,
JÜL-Spez-95, Dez. 1980
- Nr. 23: Costa, J.O., Gil Sordo, V., Blasco, M., Jara, A.
Energy Scenarios and Implementation of New Technologies for Spain,
JÜL-Spez-110, April 1981
- Nr. 24: Jaek, W.
Mögliche Entwicklung des weltweiten Ausbaus der Kernenergie unter Berücksichtigung wirtschaftlicher, gesellschaftlicher und politischer Aspekte,
JÜL-Spez- 118, Juli 1981
- Nr. 25: Schmitz, J.
Abschätzung des energiesparenden Innovationspotentials der Industrie Steine und Erden,
JÜL-1729, Aug. 1981

- Nr. 26: Bansal, N.K., Uhlemann, R., Boettcher, A.
Plastic Solar Air Heaters of a Novel Design - Testing and Performance,
JÜL-1783, April 1982
- Nr. 27: Höpfinger, E., Drepper, F., Heckler, R., Schwefel, H.P.
unter Mitarbeit von Hermes, U., Horst, H.
Zur Einbettung der Energiewirtschaft in die Volkswirtschaft
- Vier dynamische Modelle -
JÜL-Spez-166, Juli 1982
- Nr. 28: Grüter, J.W., Wolff, M.
Die Energieversorgung der Gemeinde Seedorf im Landkreis
Lüchow-Dannenberg, Niedersachsen - Eine Endenergieanalyse
JÜL-Spez-170, August 1982
- Nr. 29: Huber, W., Allhorn, H., Birnbaum, U.
Emissionen von Kohlenutzungsanlagen und mögliche Minderungs-
maßnahmen,
JÜL-1815, Nov. 1982
- Nr. 30: Müller, M., Maher, K.J., with contributions of Rath-Nagel, St
Tosato, G.C.
Summary Report on Technology Characterizations,
International Energy Agency: Energy Technology Systems
Analysis Project,
JÜL-Spez-185, Dez. 1982
- Nr. 31: Hildebrandt, T.
Wechselwirkungen zwischen Energiewirtschaft und Gesamt-
wirtschaft
JÜL-Spez-192, Dez. 1982
- Nr. 32: Höpfinger, E., Huber, W.
EFOM 12C CASE STUDIES - Candidate Technologies to Relieve
the EUROPEAN Energy System, Germany,
JÜL-Spez-193, EUR 8428 EN, Jan. 1983
- Nr. 33: Späte, F.
Bestimmung des thermischen Verhaltens von zwei Thermo-
siphonanlagen,
JÜL-Spez-194, Febr. 1983
- Nr. 34: Uhlemann, R.
Performance and Cost Analysis of Pressurized and Non-
pressurized Domestic Solar Water Heating Systems with
Thermosyphonic Flow,
JÜL-1882, Dez. 1983

- Nr. 35: Kollmann, H., Plewnia, M., Schmitz, J., Huber, W.
Stand und Entwicklungstendenzen der Raumwärmeversorgung der Haushalte -
Bd. 1: Determinanten des Heizwärmebedarfs von Gebäuden,
Bd. 2: Kosten für Energieeinsparung durch Wärmedämmung von Gebäuden und heizungstechnische Maßnahmen,
Bd. 3: Vergleich ausgewählter Heizungssysteme unter energetischen, ökonomischen und ökologischen Gesichtspunkten,
JÜL-Spez-234, Dez.1983
- Nr. 36: Heckler, R., Pohlmann, M., Schwefel, H.P.
Ein Modell zur Analyse der Umwandlungskapazitäten im Energiesektor der Bundesrepublik Deutschland,
JÜL-Spez-237, Dez. 1983
- Nr. 37: Aringhoff, R., Bezerra, S., Hymmen, H.A., Kolb, G., Pimentel, R. (Working Group KFA/STE, CAEEB/Brasilien, SETEC/Bras.)
Program of Research and Development on the Utilization of Brazilian Coal and on Energy Systems Analysis and Planning for Brazil,
JÜL-Spez-261, June 1984
- Nr. 38: Correa-Guzman, E.J.
Erweiterung des unscharfen linearen Programmierens bei Mehrfachzielsetzungen. Beschreibung und Anwendung auf Energiesystemanalysen,
JÜL-Spez-262, Juli 1984
- Nr. 39: Allhorn, H.
Modellmäßige Analyse der Energie- und Massenströme einer Kohleverflüssigungsanlage zur Bestimmung der Wirtschaftlichkeit unter besonderer Berücksichtigung von Maßnahmen zur Emissionsminderung;
JÜL-1937, Juli 1984
- Nr. 40: Romahn, B.,
mit Beiträgen von Wilde, D.,
Redaktion der gekürzten Fassung: Kolb, G.
Energiestudie für die Provinz Guangdong/Volksrepublik China; gekürzte Fassung des Bandes V: Energieversorgungsstrategien für die Provinz Guangdong bis zum Jahr 2000,
JÜL-Spez-264, Aug. 1984
- Nr. 41: Wensierski, P.W., unter Mitarbeit von Scheller, W.
Analytische Untersuchungen zur Leistungsfähigkeit von Solaranlagen zur Warmwasserbereitung,
JÜL-Spez-268, Aug. 1984

- Nr. 42: Wensierski, P.W.
Analyse und Optimierung solarer Warmwasser- und Raum-
heizungssysteme von Wohnbauten mit verschiedenem Wärme-
schutz;
JÜL-Spez-301, Febr. 1985
- Nr. 43: Riemer, H.
Analyse der Einsatzmöglichkeiten solarthermischer Heiz-
systeme zur zentralen Niedertemperatur-Wärmeversorgung
in der Bundesrepublik Deutschland;
JÜL-Spez-307, Apr. 1985
- Nr. 44: Jobsky, Th.
Elektrizität im industriellen Energiemarkt. Eine sektorale
Analyse der Gründe und Ursachen der Elektrizitätsanwendung
unter Berücksichtigung der Kraft-Wärme-Kopplung;
JÜL-Spez-308, Apr. 1985
- Nr. 45: Wensierski, P.W.
SOLARYS - ein interaktives Modell zur Simulation von
Solarsystemen.
Teil I und Teil II,
JÜL-Spez-346, Febr. 1986
- Nr. 46: Giesecke Sara-Lafosse, C.R.
World Computer Model of Oil Markets: OPEC Pricing Strategy
Model in the Short and the Long Run,
JÜL-Spez-352, March 1986
- Nr. 47: Scheller, W.
Solaranlagen zur Warmwasserbereitung. Analytische Unter-
suchungen von Thermosiphon- und Pumpenanlagen unter
mitteleuropäischen Klimabedingungen,
JÜL-2047, März 1986
- Nr. 48: Sanchez Buelga, A.
Mathematical Programming Studies of Short Run Oil
Refinery Rents,
JÜL-Spez-377, Nov. 1986
- Nr. 49: Kollmann, H.
Analyse der Auslegung, des Betriebes und der Beschaffung
von Heizsystemen für Haushalte - Wärmebedarf, technische
Systeme, Kosten, Marktentscheidung.
JÜL-Spez-384, Dez. 1986
- Nr. 50: Vos, H.
Foraminiferenökologie im Rhonedelta,
JÜL-2110, Dez. 1986