

**Reproduktion und Lebenszyklen dominanter  
Copepodenarten aus dem Weddellmeer,  
Antarktis**

**Reproduction and life cycles of dominant  
copepod species from the Weddell Sea,  
Antarctica**

---

**Frank Kurbjeweit**

**Ber. Polarforsch. 129 (1993)  
ISSN 0176 - 5027**

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die 1993 dem Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Bremen vorgelegt wurde.

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die 1993 dem Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Bremen vorgelegt wurde.

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die 1993 dem Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Bremen vorgelegt wurde.

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die 1993 dem Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Bremen vorgelegt wurde.

**Frank Kurbjewit**

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung  
Columbusstraße; 27568 Bremerhaven; Deutschland

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die 1993 dem Fachbereich Biologie/Chemie der Universität Bremen vorgelegt wurde.

## INHALTSVERZEICHNIS

<b>ZUSAMMENFASSUNG</b> .....	III
<b>SUMMARY</b> .....	VI
<b>DANKSAGUNG</b> .....	IX
<b>1 EINLEITUNG</b> .....	1
<b>2 MATERIAL UND METHODEN</b> .....	6
2.1 Probennahme .....	6
2.2 Bearbeitung der Proben an Bord und im Labor (AWI) .....	8
2.3 Reproduktion .....	9
2.3.1 Bestimmung der Gonadenreife .....	9
2.3.2 Experimente zur Eiproduktion .....	14
2.3.2.1 In situ-Experimente .....	14
2.3.2.2 Hungerexperimente .....	14
2.3.2.3 Einfluß von Nahrungsquantität und -qualität .....	16
2.3.2.4 Langzeitexperimente .....	17
2.4 Physiologischer Zustand der verschiedenen Stadien .....	18
2.4.1 Prosomalänge, Trockengewicht, C/N-Verhältnis und Lipidgehalt .....	18
2.4.2 Respiration .....	20
2.5 Statistische Auswerteverfahren .....	21
<b>3. UNTERSUCHUNGSGEBIET</b> .....	23
3.1 Topographie .....	23
3.2 Hydrographie .....	24
3.3 Eisbedeckung .....	32
3.4 Phytoplankton .....	34
<b>4. ERGEBNISSE</b> .....	39
4.1 Verteilung und Populationsstruktur .....	39
4.1.1 Multinetzfänge .....	39
4.1.2 Pump- und Eisstationen .....	95
4.1.3 Gemeinschaftsanalyse .....	100
4.2 Reproduktion .....	104
4.2.1 Gonadenreife .....	104
4.2.2 In situ-Experimente .....	109
4.2.3 Hungerexperimente .....	119
4.2.4 Einfluß von Nahrungsquantität und -qualität .....	123
4.2.5 Langzeitexperimente .....	131
4.2.6 Eientwicklung und Stadienverweildauer .....	136

4.3	Physiologischer Zustand der verschiedenen Stadien .....	137
4.3.1	Prosomalänge, Trockengewicht, C/N-Verhältnis und Lipidgehalt ...	137
4.3.2	Respiration .....	151
<b>5.</b>	<b>DISKUSSION</b> .....	<b>155</b>
5.1	Methodenkritik .....	155
5.2	Regionale Verbreitung und Entwicklung .....	159
5.2.1	Abundanz und Biomasse .....	159
5.2.2	<i>Calanus propinquus</i> .....	163
5.2.2.1	Horizontal- und Vertikalverteilung .....	163
5.2.2.2	Biomasse .....	164
5.2.2.3	Populationsstruktur und -entwicklung .....	166
5.2.2.4	Lebenszyklus .....	172
5.2.3	<i>Metridia gerlachei</i> .....	176
5.2.3.1	Horizontal- und Vertikalverteilung .....	176
5.2.3.2	Biomasse .....	178
5.2.3.3	Populationsstruktur und -entwicklung .....	179
5.2.3.4	Lebenszyklus .....	185
5.2.4	<i>Microcalanus pygmaeus</i> .....	187
5.2.4.1	Horizontal- und Vertikalverteilung .....	187
5.2.4.2	Biomasse .....	189
5.2.4.3	Populationsstruktur und -entwicklung .....	189
5.2.4.4	Lebenszyklus .....	193
5.2.5	<i>Stephos longipes</i> .....	196
5.2.5.1	Horizontal- und Vertikalverteilung .....	196
5.2.5.2	Biomasse .....	197
5.2.5.3	Populationsstruktur und -entwicklung .....	197
5.2.5.4	Lebenszyklus .....	201
5.3	Nahrungslimitierung von Wachstum und Reproduktion in der Antarktis - Tatsache oder Irrglaube? .....	203
<b>6.</b>	<b>LITERATUR</b> .....	<b>212</b>
<b>7.</b>	<b>ANHANG</b> .....	<b>234</b>

## ZUSAMMENFASSUNG

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, Aussagen über die Lebenszyklen und die Reproduktion der dominanten Copepodenarten *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* im Weddellmeer zu machen. Angewandt wurden Untersuchungen zur Verteilung der Entwicklungsstadien, sowie Feld- und Laborexperimente zur Reproduktion und zu physiologischen Parametern.

Von Mitte November bis Ende März 1990/91 und von Mitte Dezember bis Mitte Januar 1992/93 sind auf den Expeditionen ANT IX/2-3 und ANT X/7 mit FS "Polarstern" auf insgesamt 57 Stationen vertikale Zooplanktonfänge zwischen 1000 - 0 m bzw. Boden - 0 m gemacht worden. Auf 28 Stationen auf fünf Transekten wurde die Arten- und Stadienverteilung der genannten Arten unter besonderer Berücksichtigung der Hydrographie und Eisverhältnisse untersucht. Außerdem ist die Gonadenreife der Weibchen, die Eiproduktion unter verschiedenen Bedingungen, die Längen-Häufigkeit, das Trockengewicht, die C/N-Verhältnisse, der Lipidgehalt und seine Zusammensetzung und die Respiration der Arten untersucht worden.

Unter Zuhilfenahme der in situ-Reproduktionsexperimente und der physiologischen Parameter werden anhand der eigenen Daten zur Horizontal- und Vertikalverteilung und der Daten von SCHIEL (unveröffentlicht) folgende hypothetischen Lebenszyklen für *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* aufgestellt:

*Calanus propinquus* besitzt im antarktischen Zirkumpolarstrom und im Küstenstrom einen zweijährigen Lebenszyklus, der unter günstigen Nahrungsbedingungen ggf. auch einjährig sein kann. Die Reproduktion findet im Frühjahr und Sommer an der Oberfläche statt. Die Nauplien entwickeln sich bis zum Copepoditstadium CIV/CV, die im Herbst zum größten Teil in größere Tiefen zum Überwintern absteigen. Ein kleinerer Teil der Population verbleibt an der Oberfläche und ernährt sich unter dem Eis von Eisalgen und heterotrophen Organismen. Im darauffolgenden Sommer entwickeln sich die älteren Copepodite zu Adulten, die erst im zweiten Sommer reproduzieren. Im zentralen Weddellmeer besitzt *C. propinquus* einen mindestens zweijährigen Lebenszyklus. Aufgrund mangelnder Nahrung entwickeln sich die Nauplien im ersten Sommer nur bis zum CIII, die sich während des Winters hauptsächlich in Oberflächennähe aufhalten und ernähren. Der restliche Teil des Lebenszyklus verläuft ähnlich wie im Zirkumpolar- und Küstenstrom.

*Metridia gerlachei* besitzt im Zirkumpolarstrom und im Küstenstrom vermutlich einen einjährigen, im Weddellmeer aus den für *Calanus propinquus* genannten Gründen möglicherweise einen zweijährigen Lebenszyklus. Die Weibchen reproduzieren zwei bis drei Laichschübe vom Frühjahr bis in den Spätsommer hinein. Der erste Laichschub entwickelt sich bis zum CV, der zweite bis zum CIII bis zum Herbst. Während des Winters entwickeln sich die CV zu den Adulten und die CIII höchstens bis zum CIV. Während des Sommers kommt es zur Entwicklung bis zum CV oder Adulten je nach Nahrungsangebot.

*Microcalanus pygmaeus* reproduziert das ganze Jahr hindurch mit zwei stärkeren Laichschüben im Herbst und im Frühjahr. Seine Reproduktion ist somit nicht an die Frühjahrsblüte des Phytoplanktons gekoppelt. Überlappende Generationen lassen keine eindeutige Entscheidung zugunsten eines ein- oder zweijährigen Lebenszykluses zu. Das Verhalten und die niedrigen Respirationsraten lassen auf einen zweijährigen, die kurzen Entwicklungszeiten der Nauplien auf einen einjährigen Lebenszyklus schließen.

*Stephos longipes* besitzt einen einjährigen Lebenszyklus, der eng mit dem Eis, insbesondere dem Plättcheneis gekoppelt ist. Im Frühjahr gelangen die Adulten möglicherweise mit Hilfe des Plättcheneises an die Oberfläche, wo es zur Kopulation und anschließend zur Eiablage im Eis kommt. Während des Sommers entwickelt sich die neue Generation innerhalb des Meer- und Plättcheneises unter geschützten und optimalen Nahrungsbedingungen. Im Spätsommer/Herbst steigen die CV bis zum Boden des Schelfs ab. Dort verbringen sie in vermutlich aktiver Weise den Winter und häuten sich zum Adulten.

Damit müssen die von HEINRICH (1962) aufgestellten drei Lebensstrategien für die hier untersuchten Arten modifiziert werden: *Calanus propinquus* gehört in die erste Kategorie, deren Reproduktion im wesentlichen auf die Frühjahrsblüte angewiesen ist. *Metridia gerlachei* spiegelt die zweite Lebensstrategie wider, bei der die Reproduktion sowohl während als auch außerhalb der Frühjahrsblüte stattfindet. Mit *Microcalanus pygmaeus* existiert eine Copepodenart, die zwar das ganze Jahr über reproduzieren kann (Kategorie 3), deren Brutgröße aber nicht von der Phytoplanktonversorgung abhängt und sich somit von HEINRICH'S (1962) Einteilung deutlich unterscheidet. *Stephos longipes* schließlich stellt eine besondere Form des Typs 1 dar, weil sie auf die Eisalgen in hohen Konzentrationen als Nahrung für die Reproduktion angewiesen ist.

Die von TRANTER (1982) postulierte, von anderen Autoren jedoch umstrittene Hypothese der Nahrungslimitierung im Antarktischen Ozean scheint nur für zwei der hier untersuchten Copepodenarten in Betracht zu kommen: *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei*. Die in verschiedenen Gebieten des Weddell-Wirbels für alle vier Arten beobachteten Größenunterschiede deuten zwar auf eine grundsätzliche Nahrungslimitierung in der Hochantarktis hin. Doch nur für die beiden genannten Arten konnte diese Hypothese durch Reproduktionsexperimente verschiedener Art eindeutig bestätigt werden. Die Qualität der angebotenen Nahrung spielt dabei eine entscheidende Rolle, da Algen wie *Phaeocystis pouchetii* in der Antarktis wie in der Arktis ein schlecht geeignetes Futter sind, um die Reproduktion zu unterstützen. Ein weiterer die Reproduktion beeinflussender Faktor ist der Grad der Eisbedeckung und damit des Lichtangebots, das seinerseits die Primärproduktion steuert.

Für *Microcalanus pygmaeus* ist die Menge nutzbaren Phytoplanktons offensichtlich nicht limitierend. Das Angebot an heterotrophen Flagellaten wie sie von NÖTHIG (1988) und SCHAREK (1991) als wichtiges Glied der Hochantarktis beschrieben wurden, ist als ein möglicher limitierender Faktor denkbar. Für *Stephos longipes* ist das Phytoplankton während der Zeit der Verfügbarkeit wahrscheinlich nicht wachstums- bzw. reproduktionslimitierend. Vielmehr scheint es die Qualität der Alge (z.B. *Nitzschia* spp.) und ein bestimmtes Habitat (Meer- und Plättcheneis) zu sein, die die Produktionshöhe bestimmen.

Abschließend läßt sich sagen, daß die Eiproduktion der antarktischen Copepoden sich nicht wesentlich von der arktischer Vertreter unterscheidet. Die in der Diskussion angeklungenen Probleme weisen daraufhin, daß in Zukunft zur Reproduktion der polaren Organismen, vor allem bei den kleinen dominanten Arten des Planktons noch viel Pionierarbeit zu leisten ist. Modelle zur Berechnung des Wachstums und der Produktion sind wichtig, um eine grobe Einschätzung der verschiedenen Trophiestufen im Nahrungsnetz zu bekommen. Bei der Wahl der Berechnungen und Modelle ist aber wie angedeutet große Vorsicht geboten. Modelle sind bekanntermaßen immer nur so gut wie die ihnen zugrunde liegenden Datensätze.

## SUMMARY

The aim of this thesis is to make comments about the life cycles and the reproduction of the dominant copepod species in the Weddell Sea, *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* and *Stephos longipes*. Stage composition, *in situ* and laboratory egg production experiments and physiological parameters are discussed.

From mid of November until the end of March 1990/91 and from mid December until mid of January 1992/93 57 vertical zooplankton hauls were made from RV "Polarstern" between 1000 m and the surface and the bottom and the surface, respectively. At 28 stations along five transects species and stage composition of the above mentioned species were examined in relation to hydrography and ice conditions. In addition, the gonad development of females, egg production under quantitatively and qualitatively different regimes, length-frequency data, dry-weight, C/N-ratios, lipid content and its composition as well as the respiration were examined. With the aid of *in situ* reproduction experiments and physiological parameters the following life cycles for *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* and *Stephos longipes* are suggested on the basis of my own horizontal and vertical distribution data as well as those of S. Schiel:

*Calanus propinquus* has a two-year life cycle within the Antarctic Circumpolar Current and the Coastal Current, which can also be also a one-year life cycle if food conditions are favourable. The reproduction takes place close to the surface during spring and early summer. The nauplii develop to CIV/CV during summer which mostly migrate to greater depths in autumn. A smaller fraction of the population remains at the surface and feeds under the ice on ice algae and heterotrophic organisms. In the following summer the older copepodites grow to adults, which reproduce not before the next summer. In the central Weddell Sea *C. propinquus* possesses at least a two-year life cycle. Due to limited food resources and its time of availability nauplii develop only to CIII during summer, which remain mainly at the surface during winter actively feeding upon ice algae and heterotrophic organisms. The remaining part of the life cycle proceeds similar to the one in the Antarctic Circumpolar Current.

*Metridia gerlachei* has probably a one-year life cycle within the Antarctic Circumpolar and the Coastal Current. In the Central Weddell Sea it might have a two-year life cycle for similar reasons to those suggested for *Calanus propinquus*. The females have two to three spawning events from spring until at least late summer.

During winter the development proceeds to CV or adults depending on the food availability.

*Microcalanus pygmaeus* reproduces throughout the year with two larger peaks in autumn and spring. Thus, its reproduction is not coupled with the spring bloom. Overlapping generations (i.e. cohorts) do not permit a judgment about whether it has a one-year or two-year life cycle. The behaviour and very low respiration rates indicate a two-year life cycle, although the short development times of the nauplii rather implicate a one-year life cycle.

*Stephos longipes* possesses a one-year life cycle, which is closely coupled with sea-ice, especially platelet ice. In spring adults presumably are scavenged through rising platelet ice to the surface, where mating and subsequently egg laying takes place within the sea ice. During summer the new generation develops within the sea- and platelet ice in a protected habitat under optimal food conditions. In late summer/autumn CV copepodites migrate to the bottom of the shelves. There, they presumably overwinter in an active state and moult to adults.

Thus, the three life cycle strategies described by HEINRICH (1962) for herbivorous copepods have to be modified for the examined species: *Calanus propinquus* belongs to category one, species whose reproduction is mainly dependent on the spring bloom. *Metridia gerlachei* mirrors the second type of life cycle strategy, where species can produce eggs during as well as out of the time of the spring bloom, but only over a limited period of time. With *Microcalanus pygmaeus* a copepod species exists, which can reproduce year round but whose broods are not greatly affected by the supply of the phytoplankton and therefore, it significantly differs from HEINRICH'S (1962) classification. *Stephos longipes* finally represents a special form of copepods belonging to category one, since it is dependent on ice algae as food for the reproduction and ice as substrate.

The little discussed food limitation as postulated for the Antarctic by TRANTER (1982) seems to be consideration for only two of the examined copepods: *Calanus propinquus* and *Metridia gerlachei*. The size differences of all four investigated species within different regions of the Weddell Gyre implicate general food limitation in the High Antarctic. But only for two species could this hypothesis be shown to be true through various kinds of reproduction experiments. The quality of the food plays a crucial role, since algae like *Phaeocystis pouchetii* are unsuitable food items to support the reproduction, as in the Arctic. An additional factor influencing the reproduction is the extent of ice cover and thus light availability, which regulates the primary production in the first place.

*Microcalanus pygmaeus* might be food limited as well, but phytoplankton is probably not the limiting factor. The supply of heterotrophic flagellates (POC) stated as an important link in the food web of the high Antarctic by NÖTHIG (1988) and SCHAREK (1991) is possibly a limiting factor. For *Stephos longipes* phytoplankton is presumably not a growth and reproduction limiting factor during the time of availability. Rather it seems to be the quality of the algae (i.e. *Nitzschia* spp.) and a specific type of habitat (sea-ice and platelet ice) which determines the reproductive output.

Finally it should be said, that the egg production of Antarctic copepods does not differ significantly from those in the Arctic. The suggested problems in the discussion indicate that in the future the reproduction of polar organisms especially within the smaller sized plankton will require much pioneer work. Models to calculate growth and reproduction are important to gain a rough estimate of the role of different trophic levels within a food web. Great care has to be taken with the choice of models and calculations, and as everybody knows models are only as good as the data sets they are based on.

## DANKSAGUNG

An erster Stelle möchte ich meinem Doktorvater Professor G. Hempel für die Möglichkeit zur Anfertigung dieser Arbeit danken. Er ermöglichte nicht nur die Teilnahme an zwei in jeder Hinsicht unvergeßlichen Polarsternfahrten in die Antarktis, sondern gab mir auch die Gelegenheit im Rahmen von Symposien und Fortbildungen über den "Rand" des AWI's hinauszuschauen. Ihm und meinem Abteilungsleiter und Korreferenten Herrn Professor W. Arntz möchte ich für die konstruktive Kritik danken, die dieser Arbeit den letzten Schliff gab.

Ganz besonderer Dank gebührt Frau Dr. S. Schiel, die mir während der letzten drei Jahre mit Rat und Tat zur Seite stand und ohne deren Bereitstellung eigener Daten und wertvoller Anregungen ich diese Arbeit nicht hätte fertigstellen können.

Besondere Freude bereitete mir die Zusammenarbeit bei den Experimenten mit Drs. M. Baumann, F. Brandini, L. Göyens und ihren Mitarbeitern. Für die Bereitstellung der hydrographischen Daten und die Diskussionsbereitschaft möchte ich mich bei den Drs. E. Fahrbach, M. Schröder und ihren Ozi-Teams ganz herzlich bedanken. Schließlich gebührt Kirsten Fahl und der Arbeitsgruppe von Dr. G. Kattner großer Dank für die Aufarbeitung der Lipiddaten.

Den Fahrtleitern der Reisen ANT IX/2+3 und ANTX/7, Dr. E. Fahrbach und Prof. V. Smetacek gilt mein Dank für die oft schwer zu erfüllenden Wünsche und ohne die gute Zusammenarbeit mit der Besatzung der "Polarstern" wäre vieles "dumm gelaufen".

Für die Unterstützung bei der Probennahme und deren Aufarbeitung möchte ich mich besonders bei Elke Mizdalski, Kerstin Beyer, Eva Sandmann, Claudia Grahl, Michael Gautier, Sven Günther und Dr. Matthias Gorny bedanken. Für die Bewältigung mathematischer Probleme gebührt Dr. Tom Brey besonderer Dank. Die Unterstützung durch die übrigen Mitarbeiter der Abteilungen BIO I und BIO II half über viele kleine Hürden hinweg.

Mein ganz besonderer Dank gilt meinen Eltern und meiner Freundin Gunda, die mich auch bei großen Schwierigkeiten aufgemuntert und gestärkt haben.



## 1. EINLEITUNG

Das Weddellmeer, das Meeresgebiet zwischen Antarktischer Halbinsel im Westen, dem Rönne-Filchner-Schelfeis im Süden und dem Coats Land im Osten, ist durch den großen, zyklonalen bis ca. 20-30° Ost reichenden Weddell-Wirbel gekennzeichnet. Dieser Lebensraum ist einerseits charakterisiert durch gleichbleibend niedrige Temperaturen von weniger als 2°C, andererseits durch eine ausgeprägte Saisonalität der Eisbedeckung. Damit verbunden ist das unterschiedliche Lichtangebot, das seinerseits zu starken jahreszeitlichen Unterschieden in der Phytoplanktonproduktion führt. Die Vegetationsperiode setzt im Norden mit dem durch Schmelzvorgänge eingeleiteten Zurückweichen der Meereiskante und dem oft gleichzeitigen Öffnen der Küstenpolynya auf dem Schelf ein. Starker Lichtanstieg, sommerliche Oberflächen erwärmung und Dichtestratifizierung führen beim Phytoplankton zu einer erhöhten Primärproduktion, die zeitlich und räumlich sehr variabel ist (SCHAREK 1991). Für das herbivore Zooplankton gilt es, sich auf diese stark wechselnden Eis- und Nahrungsverhältnisse einzustellen, die als die wichtigsten Faktoren für das Leben in polaren Gewässern gelten (CLARKE 1985). Somit ergeben sich Fragen nach Adaptationen hinsichtlich der Reproduktion, den daraus abgeleiteten Generationszeiten und schließlich den Lebenszyklen.

Die Copepoden als individuenreichste Metazoengruppe der Welt (MACKINTOSH 1937) sind nur noch mit den artenreicheren Insekten an Land zu vergleichen (KURBJEWIT 1988). Innerhalb des Zooplanktons der Antarktis nehmen sie neben dem gut untersuchten Krill und den Salpen eine Schlüsselstellung als Umformer des Phytoplanktons in nutzbare Nahrung für höhere Organismen im Nahrungsnetz ein. Ziel dieser Arbeit ist es, für dominante Copepodenarten mittels der Vertikal- und Horizontalverteilung in Raum und Zeit, physiologischer Parameter und Experimente zur Eiproduktion Aussagen über die Reproduktion und die Lebenszyklen innerhalb der Hochantarktis, insbesondere des Weddell-Wirbels, zu machen.

### Stand der Forschung

Bislang gibt es nur sehr wenige und zudem meist unzureichende Kenntnisse über die Ökologie der Tiergruppen des Südpolarmeeres. Der Krill ist der beste untersuchte Plankton-/Nektonorganismus in der Antarktis. Von den Salpen kennt man lediglich die Verbreitung aus einigen Gebieten des Südpolarmeeres.

Die Copepoden spielen neben dem Krill und den Salpen im antarktischen Plankton die wichtigste Rolle (HARDY & GUNTHER 1935; FOXTON 1964; HEMPEL 1985,

1987), ernähren sie sich doch hauptsächlich vom Phytoplankton. Sie sind somit erheblich am biogeochemischen Vertikaltransport und damit indirekt am Export auch von CO<sub>2</sub> in größere Tiefen beteiligt. Außerdem dienen sie den Larven der meisten Fischarten als Hauptnahrung (HOSHIAI & TANIMURA 1981; KELLERMANN 1987; DORRIEN 1989; HUBOLD 1992). VORONINA (1983) und EVERSON (1984) heben hervor, daß in vielen Gebieten des Südpolarmeeres nicht Krill, sondern eher das übrige Zooplankton, hauptsächlich Copepoden und Salpen, die wichtigsten Sekundärproduzenten sind. BOYSEN-ENNEN et al. (1991) zeigen, daß die Biomasse des Mesozooplanktons (Copepoden) im Weddellmeer größer ist als die des Makroplanktons (Krill und Salpen). Aufgrund eines größeren P:B-Verhältnisses von 4,5:1 für Copepoden (VORONINA et al. 1980) im Vergleich zum Krill (1:1; EVERSON 1977; SIEGEL 1986) ist die Produktion von Copepoden für den atlantischen Sektor um den Faktor 8-14-fach größer als die des Krills (BOYSEN-ENNEN et al. 1991). Dieser Faktor gilt unter Berücksichtigung von Biomasseabschätzungen anderer Autoren (EL-SAYED & TAKUCHI 1981; MUJICA & TORRES 1982; HOPKINS 1971, 1985a; 1987) auch für andere Gebiete der Antarktis. Lediglich im Bereich der Antarktischen Halbinsel, in dem große Schwärme von Krill und Salpen regelmäßig beobachtet wurden, mag das Verhältnis kleiner sein (SCHNACK-SCHIEL & MUJICA in Druck).

Unsere Kenntnisse der Copepodenfauna in der Antarktis stützen sich im wesentlichen auf taxonomische Arbeiten der frühen Antarktis-Expeditionen (z.B. BRADY 1883; GIESBRECHT 1902; WOLFENDEN 1911; FARRAN 1929; GURNEY 1934; OTTESTAD 1932, 1936; VERVOORT 1951). Wichtige neuere Beiträge zur Artenzusammensetzung in der Antarktis lieferten z.B. ANDREWS (1966), VORONINA (1966, 1968), TANIMURA et al. (1986), ZMIJEWSKA (1983, 1985, 1988) und SCHNACK et al. (1985a). Die hier genannten Beiträge sind regional begrenzt, so daß für viele Gebiete der Antarktis, insbesondere für die hochantarktische Region des Weddellmeeres, bis auf die Arbeiten von KACZMARUK (1983), BOYSEN-ENNEN (1987), HUBOLD & HEMPEL (1987), HOPKINS & TORRES (1988), HUBOLD et al. (1988); KURBJEWIT & ALI-KHAN (1990) und SCHNACK-SCHIEL et al. (1991) keine Informationen vorliegen.

Ökophysiologische Untersuchungen an Copepoden der Antarktis, die Lebensweise, Reproduktion und Adaptationen des Stoffwechsels und insbesondere des Wachstums berücksichtigen, gibt es erst seit kurzer Zeit (SCHNACK 1983; SCHNACK 1985, SCHNACK et al. 1985b; HOPKINS 1985b; HOPKINS 1987; FRANZ 1988; HOPKINS & TORRES 1989; HUNTLEY & ESCRITOR 1991, 1992). Diese Arbeiten sind jedoch nur Ansätze und der Kenntnisstand über hochantarktische Copepoden ist

auch in dieser Hinsicht sehr lückenhaft. Die Informationen über die in dieser Arbeit untersuchten Copepodenarten (Abb. 1) sind daher auf wenige "antarktische" Arbeiten beschränkt :



Abb.: 1 Weibchen der vier untersuchten Arten (von links nach rechts): *Microcalanus pygmaeus*, *Stephos longipes*, *Metridia gerlachei* und *Calanus propinquus*.

*Calanus propinquus* (BRADY 1883) ist eine große (4-5 mm Cephalothoraxlänge (=CL) für adulte Weibchen) in der Antarktis endemische Art (OTTESTAD 1932), die nur gelegentlich mit dem antarktischen Zwischenwasser in niedere Breiten verdriftet wird (BRANDINI mdl. Mitt.). Sie soll zusammen mit den beiden anderen großen Copepoden *Calanoides acutus* und *Rhincalanus gigas* ca. 73% der Biomasse des Zooplanktons der Antarktis ausmachen (VORONINA 1970). *C. propinquus* ernährt sich im Sommer hauptsächlich herbivor, doch scheint diese Art im Gegensatz zu *C. acutus* keine richtige Diapause einzulegen, sondern im Winter unter dem Eis von Eisalgen (MARIN 1988a) und/oder von heterotrophen Organismen wie Ciliaten und Flagellaten zu leben (NÖTHIG et al. 1991a). Die Reproduktion findet im Frühjahr und Sommer statt, vermutlich bereits vor der Frühjahrsblüte (FRANSZ 1988) mit Hilfe von im Vorjahr angelegten Lipidreserven.

*Metridia gerlachei* (GIESBRECHT 1902) ist eine ca. 2,5 mm (CL für adulte Weibchen) große Art, die das kalte Wasser südlich der antarktischen Konvergenz

bevorzugt (HARDY & GUNTHER 1935; RAYMONT 1983). Sie ist nur selten in größeren Dichten an der Oberfläche zu finden ist (VERVOORT 1951; BOYSEN-ENNEN 1987). *M. gerlachei* gilt wie alle Metridinidae als opportunistische Copepodenart, die sich je nach Nahrungsangebot vom Phytoplankton oder kleinen Copepoden und insbesondere deren Nauplien und Eiern ernährt (HUNTLEY & LOPEZ 1992). Sie gilt somit als typisch omnivore Art, deren Reproduktion nach VERVOORT (1965) vermutlich gegen Ende des Sommers ihr Maximum erreicht. HUNTLEY & ESCRITOR (1992) hingegen belegen mit ihren Eiproduktionsexperimenten und der Stadienzusammensetzung in der westlichen Bransfield-Straße, daß die Reproduktion bereits im November beginnt und über einen längeren Zeitraum anhält. FRANZ (1988) findet im Weddellmeer sogar schon im September/Okttober Eier und Nauplien dieser Art.

*Microcalanus pygmaeus* (SARS 1900) ist eine kleine Art (CL ca. 0,6 mm für adulte Weibchen), die bipolar verbreitet (VERVOORT 1951; ZENKEVITCH 1963; BUCHANAN & SEKERAK 1982; HOPKINS 1985a, b, 1987; SCHNACK et al. 1985a) und auch in subarktischen (ZENKEVITCH 1963) und subantarktischen Gewässern (PERISSINOTTO pers. Mitt.) zu finden ist. Sie zählt sowohl in der Arktis (ZENKEVITCH 1963; BUCHANAN & SEKERAK 1982; KOSOBOKOVA 1982; NORRBIN 1992) als auch in der Antarktis (HOPKINS 1985a, b, 1987; HOPKINS & TORRES 1988; SCHNACK et al. 1985a) neben *Calanus* spp., *Pseudocalanus* spp., *Metridia* spp. und den cyclopoiden Copepoden zu den häufigsten Copepodenarten. HOPKINS & TORRES (1989) beschreiben diesen Copepoden als eine sich von kleinen Partikeln ernährende Art in der Antarktis. Nach GRAINGER (1965) scheint sie in der Arktis wie *Metridia* spp. über einen längeren Zeitraum zu reproduzieren und nicht direkt von der Frühjahrsblüte abhängig zu sein. Sie braucht vermutlich zwei Jahre zur Vollendung ihres Lebenszykluses in der Arktis und überwintert dort als CIII und CIV (RAYMONT 1983). Einige Individuen sind eventuell in der Lage bereits im ersten Jahr zu reproduzieren (RAYMONT 1983). Nach BUCHANAN & SEKERAK (1982) liegt ihr vertikaler Verbreitungsschwerpunkt in der Arktis zwischen 250 und 1200 m. Über die Verteilung, Reproduktionsstrategie und den Lebenszyklus von *M. pygmaeus* in der Antarktis ist im Gegensatz dazu fast nichts bekannt.

*Stephos longipes* (GIESBRECHT 1902) ist ein endemischer Copepode der Antarktis mit 0,8 mm Cephalothoraxlänge (Weibchen), dessen Verbreitungsschwerpunkt im oberflächennahen, neritischen Bereich liegt (FUKUCHI & TANIMURA 1981; TANIMURA et al. 1986; BOYSEN-ENNEN 1987; HOPKINS & TORRES 1988). Seine Ernährungsweise wird von HOPKINS & TORRES (1989) als ähnlich der von

*Microcalanus pygmaeus* beschrieben. Der Lebenszyklus scheint zumindest zeitweise eng mit dem Eis gekoppelt zu sein (HOPKINS & TORRES 1988), doch ist wie bei *M. pygmaeus* nichts über Reproduktion oder den Lebenszyklus bekannt.

### Fragestellung

Das übergeordnete Ziel dieser Arbeit ist die Beschreibung der Lebenszyklen der vier o.g. Copepodenarten im Weddellmeer mittels aut- und synökologischer Untersuchungen und der Zuhilfenahme physiologischer Parameter und die Bestimmung der Sekundärproduktion in Abhängigkeit von der Nahrung und der Zeit. Besondere Beachtung wird den Reproduktionsstrategien (Eiproduktion) unter Berücksichtigung des ihnen zur Verfügung stehenden Nahrungsspektrums gewidmet. Dabei stehen Nahrungslimitierung und der Einfluß der Nahrungsquantität und -qualität im Mittelpunkt. Eiproduktionsexperimente und statistische Untersuchungen zur Längenhäufigkeits- und Gewichtsverteilung sollen zeigen, ob die untersuchten Copepodenarten nicht nur bezüglich ihres somatischen Wachstums nahrungslimitiert sind, wie es TRANTER (1982) für die antarktischen Gewässer postuliert hat, sondern auch bezüglich ihrer Reproduktion.

Die aus den Verteilungsdaten, Experimenten und physiologischen Parametern abgeleiteten Lebenszyklen sollen mit den von HEINRICH (1962) aufgestellten Lebenszyklen für herbivore Planktonorganismen verglichen werden. Nach HEINRICH (1962) existieren drei verschiedene Lebensstrategien: a) Arten, deren Reproduktion auf die Frühjahrsblüte angewiesen ist, b) Arten, die sowohl während als auch außerhalb der Zeit der Frühjahrsblüte über einen limitierten Zeitraum reproduzieren und c) Arten, die das ganze Jahr über reproduzieren, deren Brutgröße aber von der Phytoplanktonversorgung abhängt. Hat seine Klassifizierung der Lebenszyklen herbivorer Copepoden auch in der Antarktis allgemeine Gültigkeit oder existieren weitere Lebensstrategien, wie es FRANSZ (1988) für cyclopoide Arten vermutet hat? Schließlich soll die Produktivität der Copepoden anhand der Eiproduktion ermittelt und mit der arktischer Arten (HIRCHE 1989, 1990) verglichen werden. Verschiedene Methoden zur Berechnung des Wachstums sollen helfen, langfristig Voraussagen über die Produktivität des Gesamtökosystems Weddellmeer machen zu können. Somit erweitert diese Studie unser Wissen über Anpassungen der Sekundärproduzenten an die kurze Zeit der Primärproduktion in polaren Regionen, hier dem Weddellmeer, in bezug auf Produktion und Lebenszyklen.

## 2. MATERIAL UND METHODEN

### 2.1 Probennahme

Während der Expeditionen ANT IX/2 und ANT IX/3 von Mitte November 1990 bis Ende März 1991 wurden von der Antarktischen Halbinsel über das südöstliche Weddellmeer bis in die Lazarev See hinein 28 vertikale Multinetzfänge (100  $\mu\text{m}$  Maschenweite, 0,25  $\text{m}^2$ ; WEIKERT & JOHN 1981) in fünf Fangtiefen bis maximal 1000 m genommen (Tab.1 Anhang). Die Fangtiefen richteten sich im wesentlichen nach den Wassermassen, die zuvor durch CTD-Daten ermittelt wurden. Die Hievgeschwindigkeit betrug 0,3  $\text{m s}^{-1}$ . Das Multinetz wurde mit einem geeichten Strömungsmesser (Fa. Hydrobios, Modell 438 110) ausgerüstet, um das filtrierte Volumen für die einzelnen Tiefenhorizonte nach:

$$\text{Anzahl Umdrehungen} \times 0,3 \times \text{Öffnungsfläche des Netzes (m}^2\text{)} \times 1000 = \text{filtr. Wasservol. (l)}$$

berechnen zu können. Entlang eines Transekts durch das zentrale Weddellmeer wurden 8 Fänge (Stationen 40-115) auf ANT IX/2 genommen (Abb. 2.1.1). Fahrtabschnitt ANT IX/3 gliederte sich in drei Driftstationen südlich Halley (Stationen 126-128), einen Schnitt zur Polarsternkuppe (Stationen 136-153), einen zweiten Schnitt in der Lazarev See (Stationen 190-199) und einen küstenparallelen Zeitschnitt auf dem Schelf der Lazarev See (Stationen 180, 190, 206 und 213; Abb. 2.1.1). Die Proben sind in 4%igem boraxgepuffertem Formaldehyd für die spätere Untersuchung der Stadienverteilung dominanter Copepodenarten (Vorkommen), der Gonadenentwicklung ihrer Weibchen, dem Trockengewicht und der Längenhäufigkeitsverteilung fixiert worden. Auf beiden Fahrtabschnitten und ANT X/7 (1992/93) wurde auf insgesamt 50 Stationen ein Bongonetz (100  $\mu\text{m}$  Maschenweite, 60 cm  $\varnothing$ ) für den Fang von Tieren für Reproduktions- und Grazingexperimente sowie zur Ermittlung biochemischer Parameter (Trockengewicht, C/N-Verhältnis und Lipidgehalt) mit 0,3  $\text{m s}^{-1}$  Hievgeschwindigkeit bis maximal 1000 m Tiefe eingesetzt (Tab.1 Anhang). Im südöstlichen Weddellmeer wurde auf den Driftstationen und dem Polarsternkuppenschnitt auf dreizehn Stationen meist parallel zu den Multinetzen eine selbstkonstruierte Untereispumpe eingesetzt (Abb. 2.1.2). Zeitgleich wurden in unmittelbarer Nähe zur Pumpe Eiskerne gezogen, um einen Vergleich der Verteilung von Copepoden und anderen Organismengruppen zwischen Wassersäule, Untereisschicht und Eis durchzuführen.

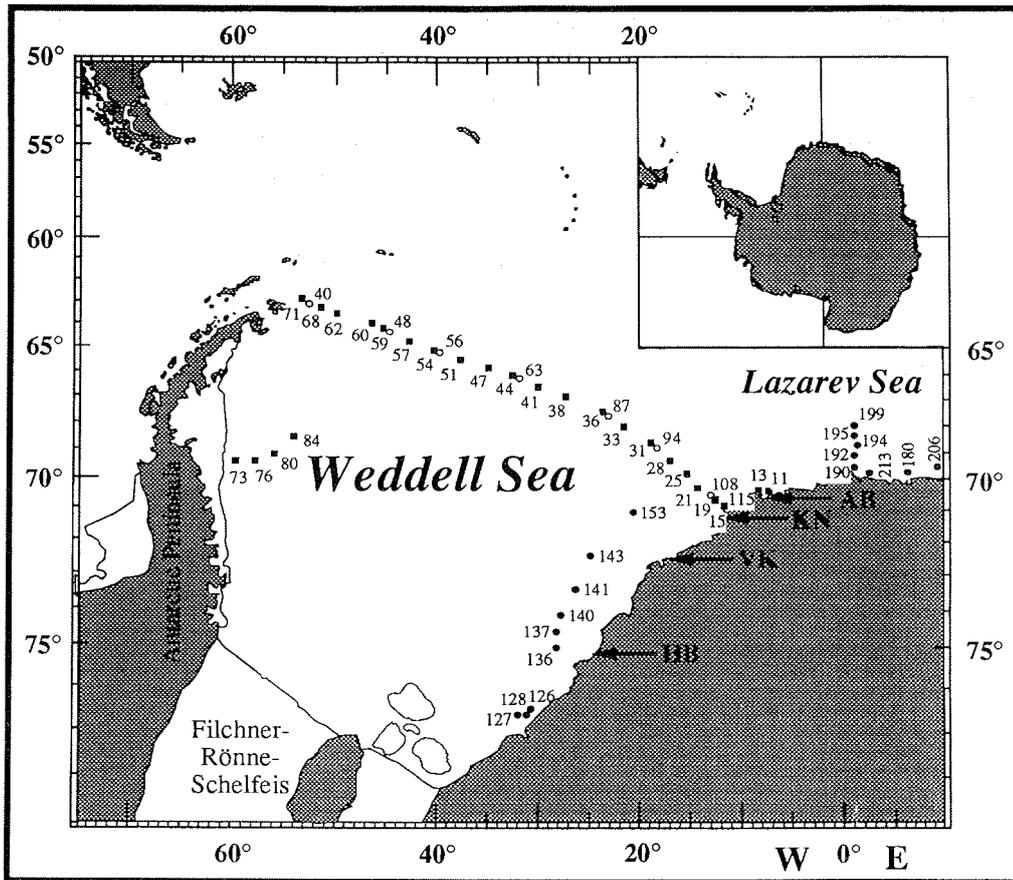


Abb. 2.1.1: Stationsnetz auf ANT IX/2 (weiße Kreise: St. 40-115) vom 16.11.-30.12.90, ANT IX/3 (schwarze Kreise: St. 126-213) vom 3.1.-28.3.91 und ANT X/7 vom 15.12.92-15.1.93 (schwarze Quadrate: St. 11-84; AB = Atka Bay; HB = Halley Bay; KN = Kapp Norvegia; VK = Vestkapp).

Die Pumpe wurde sowohl in 4-Zoll (~10 cm) großen Löchern als auch direkt am Rand der Eisschollen eingesetzt. Um das geförderte Volumen pro Zeiteinheit zu berechnen, wurde das angesaugte Wasser über einen mit 60 µm Gaze versehenen Multinetzbecher in einem 40 Liter-Faß filtriert. Diese Art der Filtration war sehr schonend, sodaß von der häufigen Copepodenart *Stephos longipes* viele Tiere für Experimente am Leben blieben.

Die Eiskerne wurden von Mitgliedern der Meereisgruppe mittels eines modifizierten 76 mm CRREL-Bohrers gewonnen (WEISSENBERGER et al. 1992). Die Eiskerne wurden sofort auf dem Eis in 10 cm lange Stücke zersägt und anschließend an Bord

für die Bestimmung der Organismengruppen und deren Häufigkeit in filtriertem Seewasser aufgetaut. Parallelkerne dienten der Bestimmung des Chlorophyll  $a$ -Gehalts und der Nährstoffe. Eine ausführliche Beschreibung der Methodik und der abiotischen Parameter geben WEISSENBARGER et al. (1992). Tabelle 2.1.1 gibt einen Überblick über die Eisstationen und die physikalischen Meßgrößen.

Sumpfpumpe (Typ Kreiselpumpe,  $24 \text{ l min}^{-1}$ )

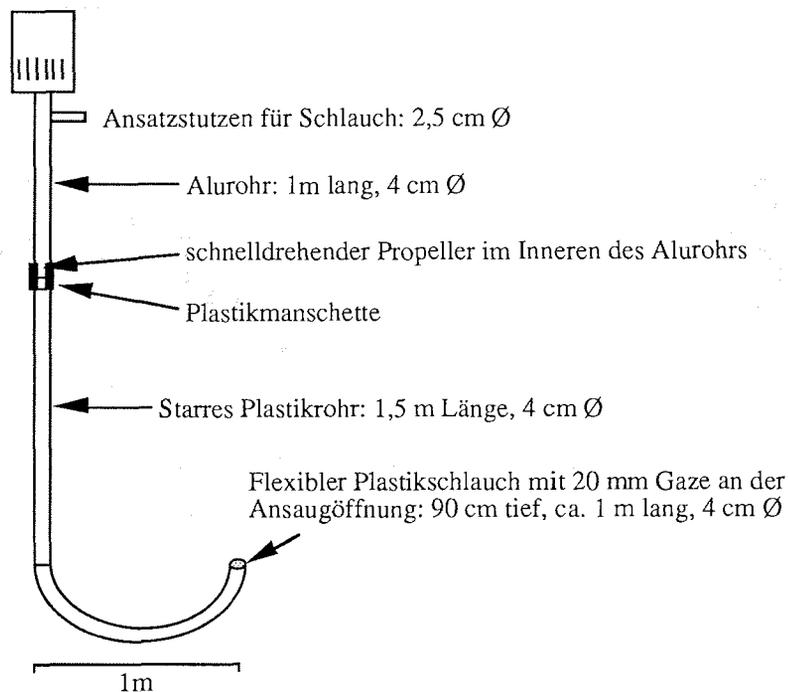


Abb. 2.1.2: Schematische Zeichnung der an Bord von "Polarstern" selbstkonstruierten Pumpe für die Probennahme von Zooplankton unter dem Eis.

## 2.2 Bearbeitung der Proben an Bord und im Labor (AWI)

Nach dem Fang wurde der Inhalt der Netzbecher des Multinetzes unverzüglich über einen mit  $50 \mu\text{m}$  Gaze versehenen Handfiltrator eingeeengt und je nach Größe der verbleibenden Probe in 200, 500 oder 1000 ml Kautex-Probenflaschen in 4%igem boraxgepuffertem Formol konserviert (OMORI & FLEMINGER 1976). Der mit Testpapier kontrollierte pH-Wert lag zwischen 7,5 und 8,2. Die Bearbeitung der formolfixierten Zooplanktonproben erfolgte im Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung in Bremerhaven an einem Wild M5A Binokular bei 12- bis 50-

facher Vergrößerung. Auf Stationen, auf denen hohe Phytoplanktondichten angetroffen wurden, mußte die fixierte Zooplanktonprobe mittels eines Folsom-Planktonteilers mehrfach unterteilt werden, um eine einfachere Aufarbeitung zu gewährleisten.

Tab. 2.1.1: Pump- und Eisstationen auf ANT IX/3 mit physikalischen Meßgrößen.

Datum	Station	Uhrzeit	Eisdicke (m)	Schneedicke (m)	Dauer (min)	Vol. (l)	Luft-Temp. (°C)	Wasser-Temp. (°C)	Licht (% OF)
25.1.91	126-1	12:15	0,75	0,30	20	480	-0,5	-1,70	0,01160
26.1.91	126-2	09:53	1,50	0,40	40	960	-2,2	-1,68	0,00010
28.1.91	127-1	09:00	1,70	0,25	45	1080	-4,2	-1,70	0,00270
29.1.91	127-2	09:48	1,50	0,35	20	480	-3,6	-1,73	0,00360
30.1.91	127-3	13:30	1,55	0,40	120	2880	-3,0	-1,70	0,00360
02.2.91	128-1	08:40	1,00	0,12	70	1680	-2,3	-1,45	0,03000
02.2.91	128-2	09:53	1,00	0,12	55	1320	-2,3	-1,72	0,03000
02.2.91	128-3	10:52	1,00	0,35	29	684	-2,3	-1,54	0,03000
06.2.91	141-1	19:00	1,75	0,24	60	1440	-7,3	-0,87	0,00043
07.2.91	143-1	16:37	0,77	0,20	60	1440	-6,0	-0,87	0,01002
08.2.91	145-1	10:10	1,60	0,18	-	-	-6,9	-1,65	0,00190
10.2.91	149-1	10:40	>3,0	0,85	120	2880	-7,8	-1,40	0,00005
11.2.91	153-1	20:41	0,60	0,24	60	1440	-6,6	-1,60	0,01740

Von den Copepodenarten *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* wurden jeweils mindestens 30 Individuen pro Art und Copepoditstadium pro Station und Tiefenhorizont ausgezählt oder bei geringerer Anzahl die gesamte Probe, um statistisch gesicherte Aussagen über Häufigkeit und Verteilung machen zu können (SACHS 1984).

## 2.3 Reproduktion

### 2.3.1 Bestimmung der Gonadenreife

Die Eier, Ovarien und Ovidukte der Weibchen einiger Copepodenarten wie *Calanus marshallae* (PETERSON 1986) und *Neocalanus plumchrus*, *N. cristatus* und

*Eucalanus bungii* (MILLER et al. 1984) sind stärker opak als Muskeln und andere Gewebe und können bereits bei Durchlicht als solche erkannt werden. Bei anderen Arten wie *Metridia* spp. oder *Calanus propinquus* sind diese Organe weder im Lebendzustand noch nach der Fixierung in Formol von den übrigen Körpergeweben zu unterscheiden. Besondere Schwierigkeiten bei der Beurteilung der Gonadenreife bereiten Lipideinlagerungen, die eine einwandfreie Abgrenzung der Gonaden gegenüber anderen Geweben fast unmöglich machen (MUMM 1990). Um die verschiedenen Entwicklungsstadien der Gonaden zu dokumentieren, ist aus diesem Grund für einige Arten eine spezifische Färbung notwendig.

Die von BATCHELDER (1986) empfohlene Methode mit "fast green" erwies sich im Vergleich zu Boraxkarmin und Himmelblau (TANDE & GRÖNVIK 1983; NORRIN 1992) als am besten geeignet für die beiden großen Arten. Wenn möglich, wurden mindestens 30 Weibchen von *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* pro Tiefe und Station in kleinen Handfiltratoren in einer 1%igen Lösung des Farbstoffes "fast green" (Mochrome Nr. 135; GURR 1960) in destilliertem Wasser für 10 (*M. gerlachei*) bzw. 5 Minuten (*C. propinquus*) gefärbt. Anschließend wurden die Tiere kurz in destilliertem Wasser gespült und über eine aufsteigende Alkoholreihe von 10, 20, 30, 50, 70 und 95 % Ethanol für je ca. 10 Minuten soweit entfärbt, daß die Gonaden sich gut von den übrigen Körpergeweben abhoben. Als Reinigungs- und Aufbewahrungsmittel erwies sich Terpeneol als am besten geeignet, da die Färbung selbst nach mehreren Monaten nicht verschwand und ein nachträgliches Färben oder Entfärben möglich war. Bei den beiden kleinen Arten *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* konnte mit keiner der in der Literatur beschriebenen Färbemethoden oder Variationen dieser Methoden die Gonaden ausreichend gut angefärbt werden. Bei ihnen mußte die Einteilung bei bis zu 100-facher Vergrößerung ohne Anfärbung erfolgen. Die Lage der Ovidukte und die Art der Ausprägung der Divertikel unterscheiden sich zwischen den vier untersuchten Arten. Das in Tabelle 2.3.1.1 dargestellte Schema ist auf die zwei großen Copepodenarten und *S. longipes* anwendbar. Die Einteilung der Gonadenreife erfolgte für beide Arten in Anlehnung an RUNGE (1985), der bei 25- bis 50-facher Vergrößerung unter dem Stereomikroskop vier verschiedene Stadien bei *Calanus finmarchicus* unterscheidet (Tab. 2.3.1.1). Abbildung 2.3.1.1 zeigt zur besseren Verdeutlichung die fünf verschiedenen Stadien für *Metridia gerlachei*. Da bei den beiden kleinen Arten *Microcalanus pygmaeus* und *S. longipes* die Lage und Ausprägung der Gonaden untereinander, aber auch im Vergleich zu den großen Arten verschieden ist, geben die Abbildungen 2.3.1.2 und 2.3.1.3 einen Überblick über die Einteilung in vier bzw. fünf Stadien.

Tab. 2.3.1.1: Unterscheidungskriterien für die verschiedenen Entwicklungsstadien der Gonaden bei *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* im Vergleich zu vorherigen Einteilungen. \* Stadium 3 mit einer Reihe und Stadium 4 mit zwei Reihen von Eiern in den Diverticulae von *Metridia longa* (TANDE & GRÖNVIK 1983).

Diese Arbeit	Reifekriterien	RUNGE (1985)	BATCHELDER (1986)	TANDE & GRÖNVIK (1983)
1 (unreif)	Entwicklung der Oozyten innerhalb der Diverticulae fehlt; die Diverticulae erscheinen als lange, dünne Bänder; Oozyten sind nur in der Wachstumszone in kleiner Zahl vorhanden.	1	1	1
2 (medium)	Diverticulae sind erweitert und mit prävitellogenetischen Oozyten gefüllt. Sie reichen bis in den mittleren Bereich des Prosoma.	3		2
3 (semireif)*	Weit entwickelte Oozyten erreichen in den Diverticulae in ein bis zwei Reihen den vordersten Teil des Prosoma; die Oozyten besitzen beinahe Endgröße und sind gut voneinander unterscheidbar; in den Ovidukten sind sie bereits vereinzelt sichtbar.	5	2	3-4
4 (reif)	Gesamtes vorderes Prosoma ist mit reifen Eiern ausgefüllt; Ovidukte bilden zum Teil Taschen und sind deutlich mit Eiern bis zum Genitalsegment gefüllt; die Ablage der Eier steht bevor bzw. findet bereits statt.	7	3	5
5 (abgelaicht)	Die Divertikel scheinen aufgelöst zu sein im Gegensatz zu Stadium 1; Oozyten sind nur vereinzelt in den Ovidukten erkennbar; das Ovar ist ausgesprochen klein.			

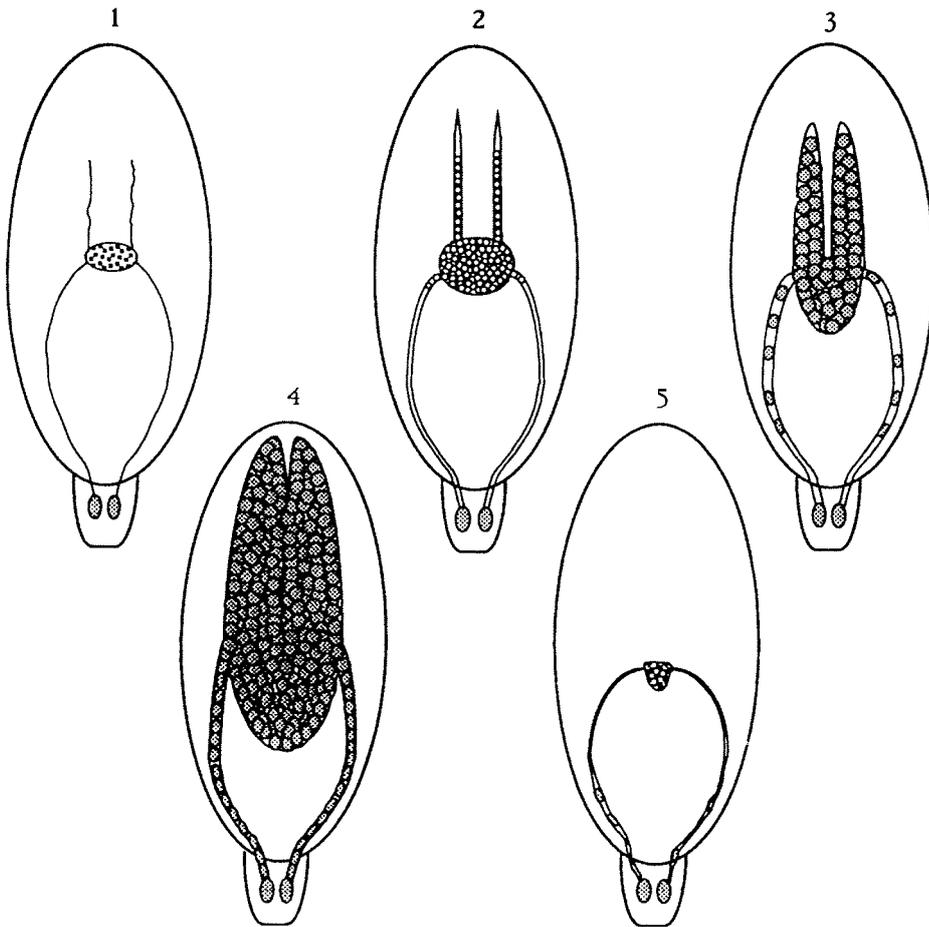


Abb. 2.3.1.1: *Metridia gerlachei*: Gonadenreifestadien 1 bis 5 (s. Tabelle 2.3.1.1).

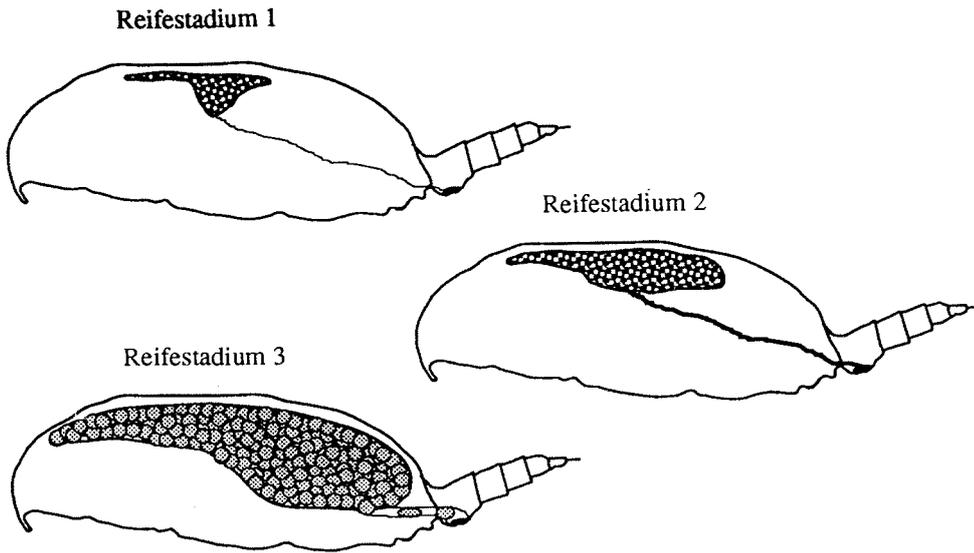


Abb. 2.3.1.2: *Microcalanus pygmaeus*: Gonadenentwicklung adulter Weibchen (1=unreif; 2=semireif; 3=reif; 4=abgelaicht, nicht dargestellt).

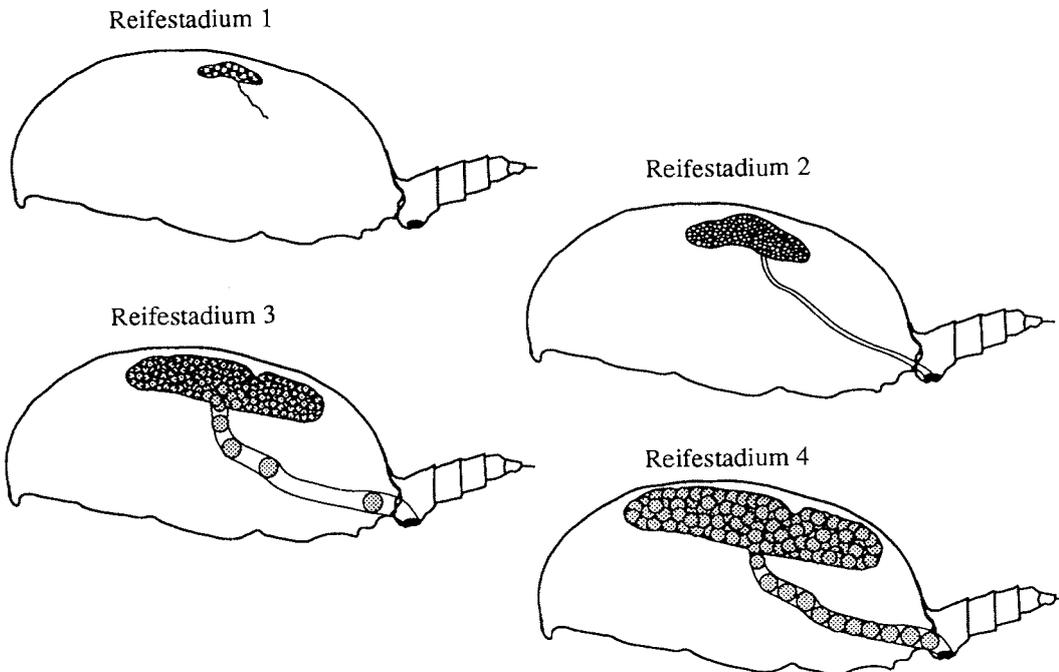


Abb. 2.3.1.3: *Stephos longipes*: Gonadenentwicklung adulter Weibchen (1=unreif; 2=medium; 3=semireif; 4=reif; 5=abgelaicht, nicht dargestellt).

## 2.3.2 Experimente zur Eiproduktion

### 2.3.2.1 In situ-Experimente

Auf insgesamt 40 Stationen wurden je 20-100 Individuen von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* in bis zu fünf Parallelansätzen im Oberflächenwasser der jeweiligen Station für 24 bzw. 48 Stunden bei 0 °C und Dauerdämmerlicht ( $4-9 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) in 1000 ml TPX-Bechergläsern (große Arten: RUNGE 1984, 1985; HIRCHE & BOHRER 1987; SMITH 1990) oder in 3 ml Gewebekulturschalen (kleine Arten) einzeln inkubiert. Alle 24 Stunden wurde das Inkubationswasser gegen Wasser derselben Station (bei Dunkelheit aufbewahrt!) ausgetauscht. Die Bestimmung des Chlorophyllgehaltes für beide Wasserproben ergab in über 95% der Fälle nahezu identische Chlorophyllgehalte. Die pro 24 Stunden gelegten Eier wurden gezählt und anschließend entweder in 10 l Weithalsflaschen in sauerstoffgesättigtem Meerwasser (LANDRY 1983) oder nach der Methode von PETERSEN & PAINTING (1990) in Petrischalen inkubiert, um die Entwicklung der Eier und später die der Nauplien im Labor verfolgen zu können. In einigen Fällen wurden jeweils mindestens 30 Eier für die Vermessung unter einem Mikroskop (Zeiss) entnommen und in Schnappdeckelgläsern in 4%igem Formaldehyd fixiert.

Im Anschluss an die in situ-Experimente wurden je ca. 20-30 Individuen der großen Arten bzw. bis zu 100 Individuen bei *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* aus den Inkubationsansätzen bzw. der jeweiligen Station

- a) für Trockengewichts- und C/N-Bestimmungen auf ausgeglühten (550 °C für 24 Std.) und vorgewogenen GF/C-Filtern bei -80 °C eingefroren (s. 2.4.1),
- b) für Lipidanalysen unter Verdrängung des Sauerstoffs durch Verwendung von flüssigem Stickstoff entweder ebenfalls eingefroren (Lagerung bei -80 °C) oder in 10 ml Chloroform-Methanol Gemisch (1:2) mazeriert und bei -30 °C gelagert bzw. direkt an Bord verarbeitet (s. 2.4.1).

### 2.3.2.2 Hungerexperimente

Die Weibchen der großen Arten (*Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei*) wurden auf allen Fahrtabschnitten einzeln in filtriertem Seewasser (0,2  $\mu\text{m}$  Nucleopore-Filter) in 250 ml TPX-Bechergläsern gehältert. Da Vorversuche mit

*Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* in 50 ml TPX-Bechergläsern wegen der geringen Wiederfundrate unbefriedigend verliefen, wurden die Weibchen beider Arten einzeln in 3 ml-Gewebekulturschalen in filtriertem Seewasser gehältert, um festzustellen, ob und wie lange die Tiere unter Berücksichtigung der Jahreszeit in der Lage sind, von eventuell angelegten Fettreserven Eier zu legen. Diese Methode lieferte im Vergleich zu den Vorversuchen reproduzierbare Ergebnisse, da die Eiablage direkt verfolgt werden konnte und die Eier nicht durch Kannibalismus reduziert wurden. Nach mehreren Wochen besteht jedoch trotz Wasserwechsels die Gefahr der Verpilzung. Anschließend wurde in einigen Fällen versucht, die Reproduktion der verbliebenen Tiere mit hohen Konzentrationen von Diatomeen und/oder der Prymnesiophyceae *Phaeocystis antarctica* (MEDLIN et al., in Druck) zu steigern bzw. zu initiieren. Tabelle 2.3.2.1 gibt eine Übersicht über alle durchgeführten Experimente.

Tab. 2.3.2.1: Verzeichnis aller an Bord durchgeführten Experimente während ANT IX/2+3 und ANT X/7 (n = Anzahl der Experimente).

Exp.	Art	n	Art des Versuches
1	<i>Calanus propinquus</i>	1	Hungerversuch in filtriertem Wasser
1-3	<i>Metridia gerlachei</i>	3	Hungerversuch in filtriertem Wasser
1-2	<i>Stephos longipes</i>	2	Hungerversuch in filtriertem Wasser
1-2	<i>M.pygmaeus</i>	2	Hungerversuch in filtriertem Wasser
15	<i>Metridia gerlachei</i>	1	Nahrungsquantität: 0-26,5 µg Chl <i>a</i> l <sup>-1</sup>
17	<i>Metridia gerlachei</i>	1	Nahrungsquantität: 0-20 µg Chl <i>a</i> l <sup>-1</sup>
3a/b	<i>Calanus propinquus</i>	1	Nahrungsqualität: <i>Th. antarctica</i> vs. <i>N. linearis</i>
1a/b	<i>Metridia gerlachei</i>	1	Nahrungsqualität: <i>Th. antarctica</i> vs. <i>N. linearis</i>
7a/b	<i>Metridia gerlachei</i>	1	Nahrungsqualität: <i>C. criophyllum</i> vs. <i>P. antarctica</i>
6a/b	<i>Stephos longipes</i>	1	Nahrungsqualität: <i>C. criophyllum</i> vs. <i>P. antarctica</i>
7a/b	<i>Stephos longipes</i>	1	Nahrungsqualität: <i>Th. antarctica</i> vs. <i>N. curta</i>
A	<i>Calanus propinquus</i>	1	Langzeitexperiment
B	<i>Metridia gerlachei</i>	1	Langzeitexperiment
C	<i>M.pygmaeus</i>	1	Langzeitexperiment
D	<i>Stephos longipes</i>	1	Langzeitexperiment

### 2.3.2.3 Einfluß von Nahrungsquantität und -qualität

#### Nahrungsquantität

In den Experimenten 15 und 17 ging es um die Frage, ob die Reproduktion von *Metridia gerlachei* nahrungslimitiert ist. Jeweils 5 (Exp.15) bzw. 12 (Exp.17) Individuen wurden bei einer bestimmten Futter-Konzentration in 250 ml TPX-Bechern inkubiert und regelmäßig alle 24 Stunden auf ihre Eiproduktion hin überprüft. Die Nahrungskonzentrationen in Experiment 15 betragen bei Versuchsbeginn 0 - 26,4 µg Chl *a* l<sup>-1</sup>, in Experiment 17 lagen sie zwischen 0 - 20 µg Chl *a* l<sup>-1</sup>. Das Wasser wurde nicht gewechselt.

Von den meisten Tieren aus den Versuchen wurde die Prosomalänge gemessen, bevor sie für die Untersuchung der Gonadenreife und des Gewichts im Labor in 4%igem Formol konserviert wurden. Die gelegten Eier wurden auf ANT IX/3 in filtriertem Seewasser inkubiert, um die Stadienverweildauer zu ermitteln. Aufgrund des hohen Arbeitspensums (Betreuung der Experimente, Fahren der Netze) war es nicht möglich, die frisch geschlüpften Nauplien ausreichend gut zu versorgen, zumal beim Erreichen des kritischen zweiten bzw. dritten Naupliusstadiums (je nach Art verschieden) die Gabe des richtigen Futters reine Glückssache war. Auf ANT IX/3 wurden die Eier zumindest aus einem Teil der in situ-Experimente unter einem Mikroskop vermessen und anschließend in 4%igem Formol konserviert.

#### Nahrungsqualität

Da Weibchen von *Microcalanus pygmaeus* nur in vergleichsweise geringer Zahl vorhanden waren und diese dann meist für die in situ-Inkubationen und Hungerexperimente verwendet wurden, konzentrierte sich die experimentelle Arbeit auf *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei* und *Stephos longipes*. Die Versuchsbedingungen waren in allen Experimenten identisch: 0° C (± 0,5° C) und Dauerdämmerlicht (4-9 µmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Jeweils bis zu 48 Weibchen wurden wie bei den Hungerexperimenten einzeln in 250 ml TPX-Bechergläsern (*C. propinquus* und *M. gerlachei*) bzw. 3 ml Gewebekulturschalen (*S. longipes*) unter o.g. Bedingungen inkubiert und mindestens alle 24 Stunden auf ihre Eiablage hin kontrolliert.

In Experiment 3a/b ist für *Calanus propinquus* getestet worden, ob pennate Diatomeen der Art *Nitzschia linearis* (Eisalgen) oder zentrale Diatomeen der Art *Thalassiosira antarctica* (Wassersäule) besser für die Reproduktion geeignet sind. In keinem Experiment bildete *T. antarctica* Ketten, die schlechter verwertbar sind.

In Experiment 1a/b wurde für Weibchen von *Metridia gerlachei* getestet, ob Eisalgen der pennaten Art *Nitzschia linearis* bei hohen Nahrungskonzentration von ca. 20 µg Chl a l<sup>-1</sup> ein besseres Futter als die häufig in der Wassersäule anzutreffende zentrische Art *Thalassiosira antarctica* für die Reproduktion ist. In einem zweiten Experiment ähnlicher Art (Experiment 7a/b) wurde getestet, ob *Phaeocystis antarctica* (Kolonien ø ca. 150 µm) als Nahrung bei mittleren Konzentrationen von ca. 1 µg Chl a l<sup>-1</sup> für die Reproduktion besser geeignet ist als die große (ca. 120 x 30 µm), stachelige Diatomee *Corethron criophyllum*.

In Experiment 6a/b ist getestet worden, ob *Stephos longipes* bei gleich hohen Nahrungskonzentrationen von 20 µg Chl a l<sup>-1</sup> die Prymnesiophyceae *Phaeocystis antarctica* genauso gut für die Reproduktion nutzen kann wie die große (ca. 120 x 30 µm) Diatomee *Corethron criophyllum*. Im Parallelexperiment 7a/b ist getestet worden, ob *S. longipes* aufgrund seines Vorkommens im Eis besonders gut an pennate Diatomeen der Gattung *Nitzschia* als Nahrung angepaßt ist. Deshalb wurden zwei gleich großen Gruppen von Einzeltieren (n = 24) anfangs etwa gleich hohe Konzentrationen (5-10 µg Chl a l<sup>-1</sup>) von *Nitzschia curta* (Pennales; Eisalge) und *Thalassiosira antarctica* (Centrales; aus der Wassersäule) angeboten.

#### 2.3.2.4 Langzeitexperimente

In den Langzeitexperimenten A-D sind bis zu 48 Weibchen der vier Copepodenarten unter hohen Konzentrationen ( $\approx 10 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ ) der Alge *Thalassiosira antarctica* bis zu mehreren Wochen gehältert worden, um zu sehen, ob sie ihre anfängliche Eiproduktionsrate aufrechterhalten können und wie sie bei zwei- bis dreitägiger Fütterung auf diese reagieren. Diese Experimente dienen einerseits der Abschätzung der maximal möglichen Eiproduktion, andererseits der Beurteilung von Nahrungslimitierung bei der Reproduktion. Schließlich wird die gemittelte Eiproduktion zur Berechnung der Sekundärproduktion unter Benutzung der Respiration und Nahrungsaufnahme (SCHNACK-SCHIEL et al. 1985b) genutzt.

## 2.4 Physiologischer Zustand der verschiedenen Stadien

### 2.4.1 Prosomalänge, Trockengewicht, C/N-Verhältnis und Lipidgehalt

Auf den meisten Bongonetz-Stationen wurden Weibchen und teils auch jüngere Stadien der vier untersuchten Arten für die Bestimmung des Lipidgehalts und seiner Zusammensetzung, des Trockengewichts und des C/N-Gehaltes gesammelt. Von *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* wurden 10-25, von *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* >50 Individuen auf einen vorgewogenen, ausgeglühten (24 h, 550° C) GF/C-Filter sortiert und bei -80° C eingefroren. Die Ermittlung des Trockengewichts (TG) erfolgte nach 24 h Trocknung bei 70 °C im Trockenschrank und sich anschließender Abkühlung im Exsikkator für mindestens 2 h auf +/- 0,0001 mg genau auf einer Elektrowaage (Sartorius, Modell Supermicro S4). Da der Gefrierprozeß bei -80° C sehr schnell stattfindet, Gewebeeisbildung somit nahezu ausgeschlossen ist und beim Auftauen ggf. zerstörtes Material durch den Filter aufgefangen wird, brauchte das ermittelte Trockengewicht nicht korrigiert zu werden. Die ermittelte Differenz zwischen gewogenem Leerfilter und Filter mit Tieren wurde auf die bekannte Anzahl Individuen umgerechnet.

Nach Ermitteln des Trockengewichts wurde der C/N-Gehalt der Tiere in einem CHN-Analyzer (Carlo Erba, Modell 1500) gegen abgewogene Acetanilid-Standards ermittelt. Nach einem halben Jahr wurde das Trockengewicht von frischem Material mit dem des in Formol fixierten (Gewichtskonstanz nach OMORI & IKEDA 1984) durchgeführt. Auf diese Weise läßt sich ein Konversionsfaktor für das tatsächliche Trockengewicht bestimmen, mit dem die aus formolfixierten Proben gewonnenen Trockengewichtsdaten korrigiert werden konnten.

Die Prosomalänge aller aus den Multinetzstationen aussortierten Copepoditstadien der vier untersuchten Arten wurde mit Hilfe eines halbautomatischen Bildanalyse-systems (Visual Identifying Data System = VIDS) an einem Binokular (Wild M8) auf +/- 0,1 µm genau ermittelt, um Wachstumskurven aus den Längen-Gewichtsbeziehungen zu ermitteln.

#### Lipidgehalt

Als Gesamtlipidanteil eines Organismus oder einer Probe wird die Menge Lipid verstanden, die mit Hilfe des Extraktionsmittelgemisches aus Chloroform und Methanol extrahierbar ist. Als Bezugsgröße für den Gesamtlipidgehalt dient in der Regel das vorher ermittelte Trockengewicht der Probe. HAGEN (1988) gibt eine

ausführliche Beschreibung der Vor- und Nachteile der zwei in der Biochemie gebräuchlichsten Methoden zur Bestimmung des Gesamtlipidgehalts. Das gravimetrische Verfahren nach FOLCH et al. (1957) hat sich als geeignetste Methode erwiesen.

#### Trennung und quantitative Bestimmung der Lipidklassen

Zur Trennung und Quantifizierung der verschiedenen Lipidklassen diente das in Aberdeen entwickelte IATROSCAN Mark IV TH 10 (ACKMAN 1981; FRASER et al. 1985), dessen Arbeitsweise wie bei der Dünnschichtchromatographie auf dem Prinzip der Adsorptionschromatographie beruht. Für die stationäre Phase finden jedoch statt der sonst üblichen Dünnschichtplatten sogenannte Chromarods Verwendung - knapp 1 mm dünne und ca. 15 cm lange mit gesintertem Kieselgel beschichtete Quarzröhrchen. Da die verschiedenen Lipidklassen bei gleicher Menge unterschiedliche Signale erzeugen, muß für jede Lipidklasse eine Eichgerade erstellt werden. In Abhängigkeit vom Gehalt an Triacylglycerolen bzw. Wachsestern wurden für die Eichgeraden zwei Standardgemische verwendet (FAHL 1991):

a) Für Organismen mit hohem Triacylglyceridanteil:

    Tripalmitin (für triacylglyceride),  
    DL- $\alpha$ -Phosphatidylcholin (für Phospholipide),  
    Palmitinsäurecetylesther (für Wachsester),  
    Cholesterin (für Sterole),  
    Stearinsäure (für freie Fettsäuren)  
    im Verhältnis 15:3:3:1,5:1.

b) Für Organismen mit hohem Wachsesteranteil wurde das Standardgemisch im Verhältnis 15:4:3:2.1 verwendet (HAGEN 1988).

Die aus diesen Standardgemischen hergestellten Verdünnungsreihen wurden jeweils 7 mal gemessen. Die Eichgeraden und ihre Funktionen sind in Tabelle 2.4.2.2.1 dargestellt.

Für die Trennung der Neutrallipide dienten Hexan, Diethylether und Ameisensäure im Verhältnis von 85:15:0,04 als Laufmittel. Die polaren Lipide wurden nicht weiter aufgetrennt. Für die Quantifizierung wurde die über einen Integrator (Hitachi D-2000 Chromato-Integrator, Merck) ermittelte Peakfläche mit Hilfe der Eichgeraden ausgewertet (FAHL 1991).

Mit Hilfe des Gaschromatographen (Carlo Erba HRGC 5300) wurden schließlich die Fettsäuren und Fettalkohole qualitativ und quantitativ analysiert. Die Chromatogramme wurden mit einem Hitachi D-2000 Chromato-Integrator der Firma Merck erstellt. Zur Identifizierung der Fettsäuren und Fettalkohole dienten zwei Standardgemische (FAHL 1991).

Tab. 2.4.1.1: Regressionen der Eichgeraden aus den Lipiduntersuchungen.

Lipidklasse	Gewichtsanteil	$y = mx + b$	(r)	Std.abw. (%)
Standard 1				
TAG	15	$y=1014,3x-53,7$	0,995	9,3
PC	3	$y=658,3x-360,3$	0,997	5,5
WE	3	$y=137,4x-104,9$	0,995	6,2
CHOL	1	$y=134,6x-152,9$	0,994	11,6
Standard 2				
TAG	15	$y=1127,2x-1002,6$	0,981	14,6
PC	4	$y=754,3x-306,9$	0,988	10,9
WE	3	$y=131,8x-112,3$	0,987	9,8
CHOL	1	$y=190,9x-357,0$	0,981	13,1

#### 2.4.2 Respiration

Die Respiration der Copepoden wurde auf acht Stationen nach der von STRICKLAND & PARSONS (1972) beschriebenen und von mir leicht modifizierten Methode ermittelt. Je nach Größe und Aktivität der jeweiligen Art wurden zwei bis 40 unversehrte Individuen per Pipette nach Waschen in filtriertem Meerwasser in sauerstoffgesättigtes, 0,2 µm Nucleopore filtriertes Seewasser in 60 ml bzw. 120 ml Sauerstoffflaschen überführt. Kontrollflaschen ohne Tiere wurden vor der ersten und nach der letzten Inkubationsflasche abgefüllt. Der Sauerstoffgehalt der ersten Kontrolle wurde sofort, der der zweiten Kontrolle am Ende des Experiments bestimmt. Alle Flaschen wurden mit Alufolie verdunkelt, mit einem Gummiband versiegelt und in einem Wasserbad bei 0° C für 15-24 Stunden inkubiert. Am Ende der Experimente wurden die Tiere nach Zugabe von 0,1 n Schwefelsäure per Federstahlpinzette aus den Flaschen entfernt, gezählt, vermessen und in 4%igem Formol

fixiert. Anschließend erfolgte die automatische Bestimmung des Sauerstoffgehaltes nach der Winklermethode.

## 2.5 Statistische Auswerteverfahren

### Populationsstruktur

Das mittlere Populationsstadium [S] der einzelnen Arten wurde a) integriert für die Wassersäule jeder Station und b) für jede Fangtiefe einzeln nach MARIN (1986) und HUNTLEY & ESCRITOR (1991) wie folgt berechnet:

$$[S] = (CI * 1 + CII * 2 + \dots + CVI * 6)/N$$

wobei CI, CII,.....CVI gleich den Abundanzen der Copepoditstadien pro Station bzw. Tiefe sind und N die Abundanz aller Stadien einer Station bzw. Tiefe ist.

### Berechnung des gewogenen geometrischen Mittels der Abundanzen

Um einen Vergleich einerseits zwischen den verschiedenen Transekten und andererseits den verschiedenen Zeiten zu ermöglichen, sind die integrierten Abundanzwerte jeder einzelnen Station zuerst logarithmiert worden. Anschließend wurden sie mit einem Faktor, der den Anteil der neritischen und ozeanischen Gebiete im Weddellmeer berücksichtigt, multipliziert worden. Da der Anteil der Schelfgebiete ca. 25% und der der ozeanischen ca. 75% an der Gesamtfläche des Weddellmeeres beträgt (MIDDLETON et al. 1982), sind ozeanische Stationen mit 0,75 und Schelfstationen mit 0,25 multipliziert worden. Das gewogene, geometrische Mittel wird mit  $n_s$  gleich 0,25 und  $n_o$  gleich 0,75 und  $x$  gleich den Einzelwerten für neritische und ozeanische Stationen nach folgender Formel berechnet:

$$\lg \bar{x}_G = \frac{n_{s1} \times \lg \bar{x}_{GS1} + n_{s2} \times \lg \bar{x}_{GS2} + n_{si} \times \lg \bar{x}_{GSi} + n_{o1} \times \lg \bar{x}_{GO1} + n_{o2} \times \lg \bar{x}_{GO2} + n_{oj} \times \lg \bar{x}_{GOj}}{\sum_{s=1}^i n_s + \sum_{o=1}^j n_o}$$

### Clusteranalyse zur Darstellung von Gruppierungsmustern

Im Gegensatz zu Arbeiten, die mit Hilfe multivariater Analyseverfahren Fragen nach zoogeographischen Zonen mit unterschiedlicher Artenzusammensetzung klären wollen (PIATKOWSKI 1987; PIEPENBURG 1988, MUMM 1990), soll hier mittels

einer Clusteranalyse das gemeinsame Auftreten der Copepoditstadien der vier Copepodenarten untersucht werden. So können Aussagen über Ressourcen-Aufteilung (TANDE 1988) und ggf. ähnliche Lebenszyklen gemacht werden. Die Clusteranalyse ergibt ein Dendrogramm, das die Klassifikation von verschiedenen Objekten nach hierarchischem System darstellt. Um generelle Trends festzustellen, wurde zunächst ähnlich wie bei MUMM (1990) die Gesamtheit der Proben ( $n = 115$ ) untersucht. Für eine genauere Unterscheidung der Gruppierungsmuster diente der Individuenbestand der einzelnen Stationen ( $N = 23$ ) in Ind.  $1000\text{ m}^{-3}$ .

Für die statistische Auswertung wurden die Einzelwerte zu einer Datenmatrix mit 115 bzw. 23 Spalten (Einzelproben bzw. Stationen) und 24 Zeilen (Copepoditstadien) zusammengefaßt (Rohdaten). Da in der Regel große Abundanzunterschiede auftreten und Nullwerte häufig sind, müssen die Rohdaten transformiert werden. Um unempfindlich bei Veränderungen der Bezugsgrößen zu sein, z. B. Ind.  $\text{m}^{-3}$  statt Ind.  $1000\text{ m}^{-3}$ , sind die Rohdaten logarithmiert worden. Ausführliche Hinweise und Erläuterungen zur Durchführung der Datentransformation geben PIATKOWSKI (1987) und PIEPENBURG (1988). Bei der anschließenden Approximation wurden neben dem Bray-Curtis-Index (quantitativ) auch der Canberra-Metrik-Index verwendet, der vermittelnd die Attribute unabhängig von ihrer Abundanz gleich stark gewichtet. Die eigentliche Gruppierung der Objekte erfolgte nach den in der biologischen Gemeinschaftsanalyse gebräuchlichen drei Gruppierungsalgorithmen, die

- a) zu großen ineinandergeschachtelten Gruppen führen, also aufschiebend wirken und "Ausreißer" besonders berücksichtigen ("single linkage"),
- b) zu kleinen und scharf voneinander abgegrenzten Gruppen führen ("complete linkage"), und
- c) eine Mittelstellung einnehmen und Gruppen im Datenmaterial weder über- noch unterbetonen ("average linkage") (FIELD et al. 1982; BACKHAUS et al. 1987; PIATKOWSKI 1987; MUMM 1990).

### 3. UNTERSUCHUNGSGBIET

#### 3.1 Topographie

Das Untersuchungsgebiet des Weddell-Wirbels (Weddellmeer und Lazarev-See) ist mit  $2,3 \times 10^6 \text{ km}^2$  annähernd so groß wie das Mittelmeer. Seine Wassermassen machen nur 0,5% des Gesamtvolumens aller Weltmeere aus (CARMACK & FOSTER 1977).

Die Bathymetrie des Weddellmeeres ist bis auf den westlichen Teil, insbesondere das Schelfgebiet, gut bekannt (Abb. 3.1.1, MIDDLETON et al. 1982). Das zentrale Becken ist durchschnittlich 4400 m tief und besitzt einige Senken von über 5000 m Tiefe (CARMACK & FOSTER 1977). Ungefähr 25 % sind Schelfgebiete, die im Süden und Westen bis zu 400 km, im Osten lediglich 90 km breit und aufgrund der Eisbedeckung des Kontinents durchschnittlich 600 m tief sind (Abb. 3.1.1).

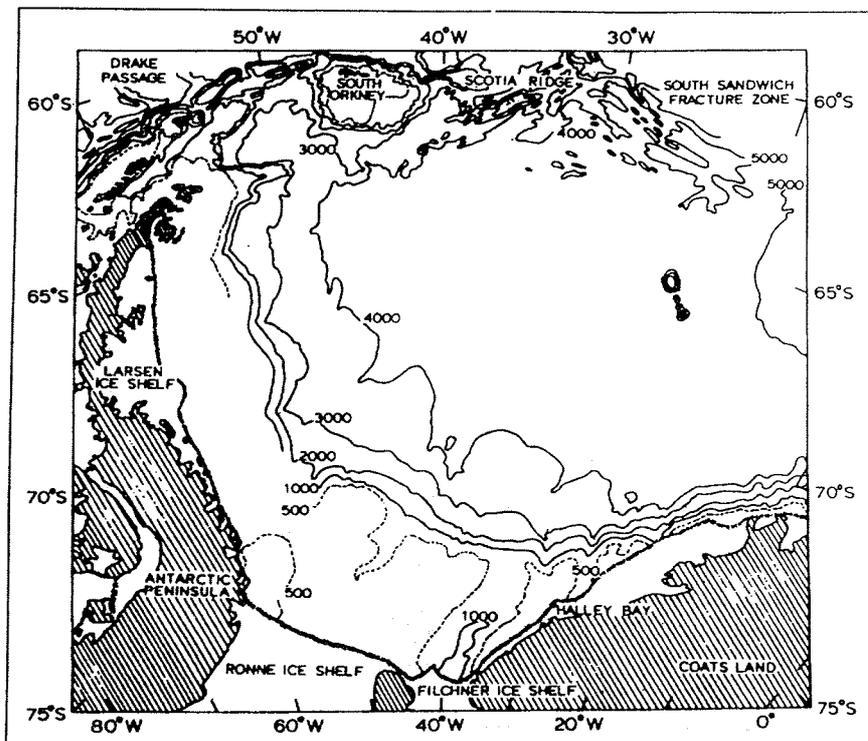


Abb. 3.1.1: Bathymetrie des Weddellmeeres mit Tiefenlinien in m (nach MIDDLETON et al. 1982).

## 3.2 Hydrographie

### Weddellmeer

Die Zirkulation des Weddell-Wirbels ist durch einen langsamen zyklonischen Wirbel gekennzeichnet, der im Osten, Süden und Westen durch die Grenzen des antarktischen Kontinents und im Norden durch den Scotia-Rücken bis ca. 20-30° O begrenzt ist (DEACON 1937). Der westwärtsgerichtete Antarktische Küstenstrom folgt mit bis zu 50 cm s<sup>-1</sup> den Konturen des Kontinents. Bei ungefähr 27° W gabelt er sich in einen nordwestlich und einen südwestlich gerichteten Ast mit Geschwindigkeiten von 30 - 40 cm s<sup>-1</sup> (GILL 1973; CARMACK & FOSTER 1977). Diese von CARMACK & FOSTER (1977) beschriebene Divergenz ist persistent. Im Süden des Weddellmeeres finden sich zwei kleinere, zyklonale Wirbel, die bis unter das Ronne- bzw. Filchner-Schelfeis reichen, und im Nordwesten kommt es im Bereich der Weddell-Scotia-Konfluenz zur Durchmischung der Wassermassen der Scotia-See und des Weddellmeeres mit sich verändernder Frontenlage (Abb. 3.2.1).

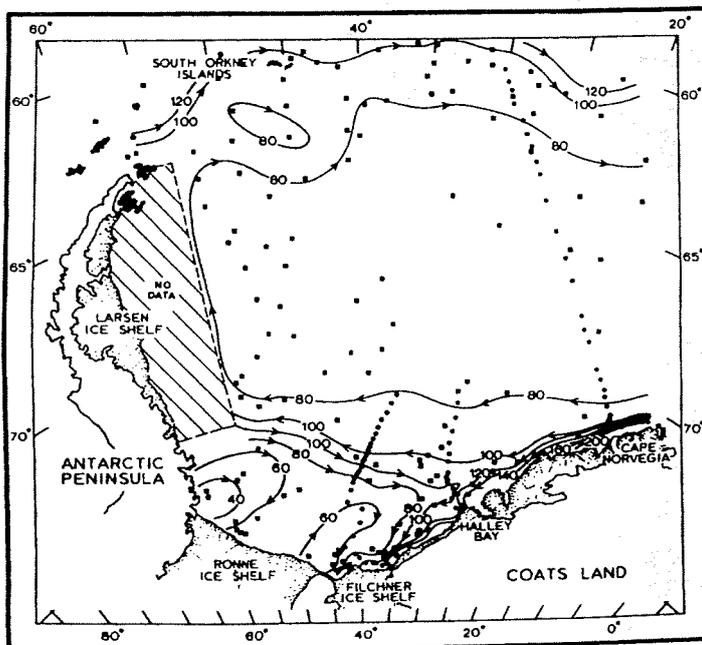


Abb. 3.2.1: Oberflächennahe Strömungsgeschwindigkeiten und -richtungen der 50/300 db-Schicht (nach CARMACK & FOSTER 1977).

Auf ANT IX/2 findet sich unterhalb einer ausgeprägten Winterwasserschicht von 100-200 m Mächtigkeit (WW = Winter Water), die sich zu den Schelfen hin noch vertieft, ein Temperatur- und Salinitätsmaximum. Dieses Maximum ist auf das Warme Tiefenwasser (WDW = Warm Deep Water) des Weddellmeeres zurückzuführen (BATHMANN et al. 1992; Abb. 3.2.2). An den Rändern ist es noch stärker ausgeprägt, und mit Temperaturen von  $0,8^{\circ}\text{C}$  im Osten und  $0,4^{\circ}\text{C}$  im Westen spiegelt es den Einstrom im Osten und den Ausstrom im Westen wider. Den Bereich zwischen ca. 1200 und 4500 m nimmt das Antarktische Bodenwasser (AABW = AntArctic Bottom Water) mit Temperaturen zwischen  $0$  und  $-0,8^{\circ}\text{C}$  und Salzgehalten zwischen 34,67 und 34,64 ein. Darunter findet sich mit Temperaturen unterhalb  $-0,8^{\circ}\text{C}$  das Weddellmeer-Bodenwasser (WSBW = Weddell Sea Bottom Water).

Die Wassermassenverteilung auf den Driftstationen während ANT IX/3 (Stationen 126-128) ist durch 83% östliches Schelfwasser (ESW = Eastern Shelf Water) und 12% Oberflächenwasser mit einem Salzgehalt von weniger als 34,25 ‰ und Temperaturen von knapp über dem Gefrierpunkt gekennzeichnet. Eine ausgeprägte Stratifizierung der Wassersäule ist nicht zu beobachten (Abb. 3.2.3).

Auf dem Polarsternkuppen-Schnitt sinkt die  $0^{\circ}\text{C}$  Isotherme und die 34,60 Isohaline, die WW und WDW voneinander trennt, bereits 320 km vor dem Schelf von 180 m auf ca. 800 m in Richtung Schelf ab. Oberhalb davon erstreckt sich eine Kaltwasserzunge von  $< -1,8^{\circ}\text{C}$  bis ca. 250 km in Richtung offene See (SCHRÖDER et al. 1992; Abb. 3.2.4). Die Wasserkörper und ihre Abkürzungen werden nur zu Beginn ausgeschrieben und im Anschluß durch englische Abkürzungen dargestellt.

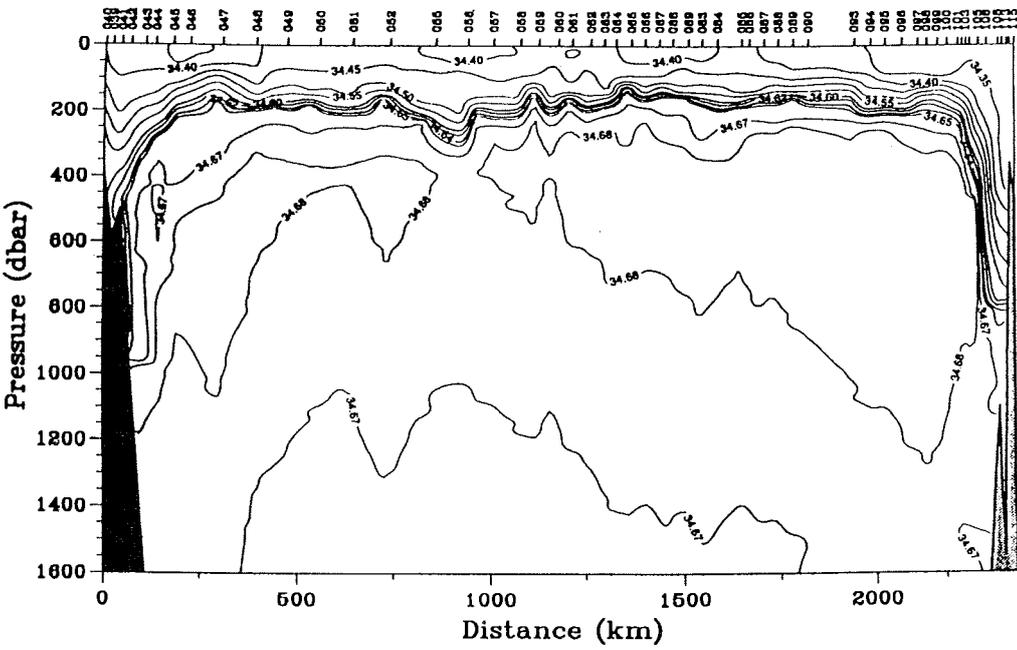
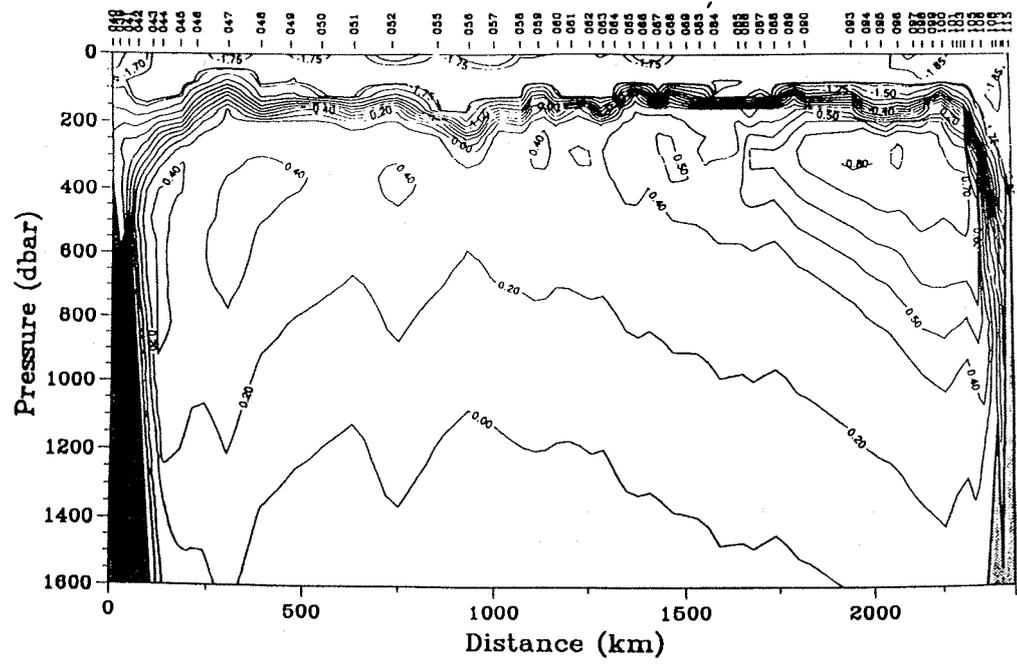


Abb. 3.2.2: Potentielle Temperatur und Salinität auf dem Weddellmeer-Schnitt vom 22.11.90 bis 15.12.90 (modifiziert nach BATHMANN et al. 1992).

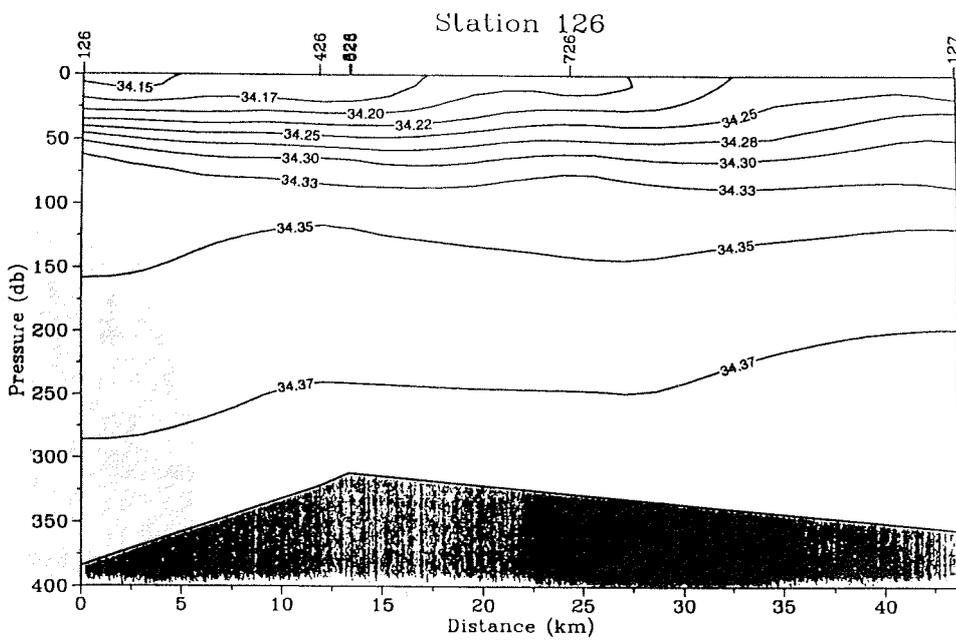
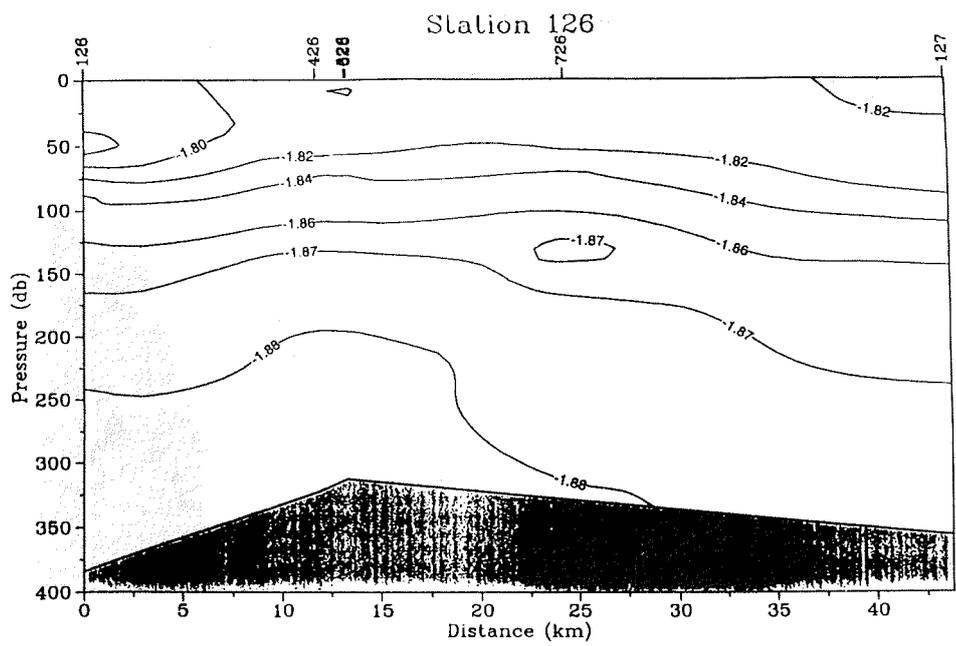


Abb. 3.2.3: Potentielle Temperatur und Salinität auf den Driftstationen 126-128 vom 20.1.91 bis 28.1.91.

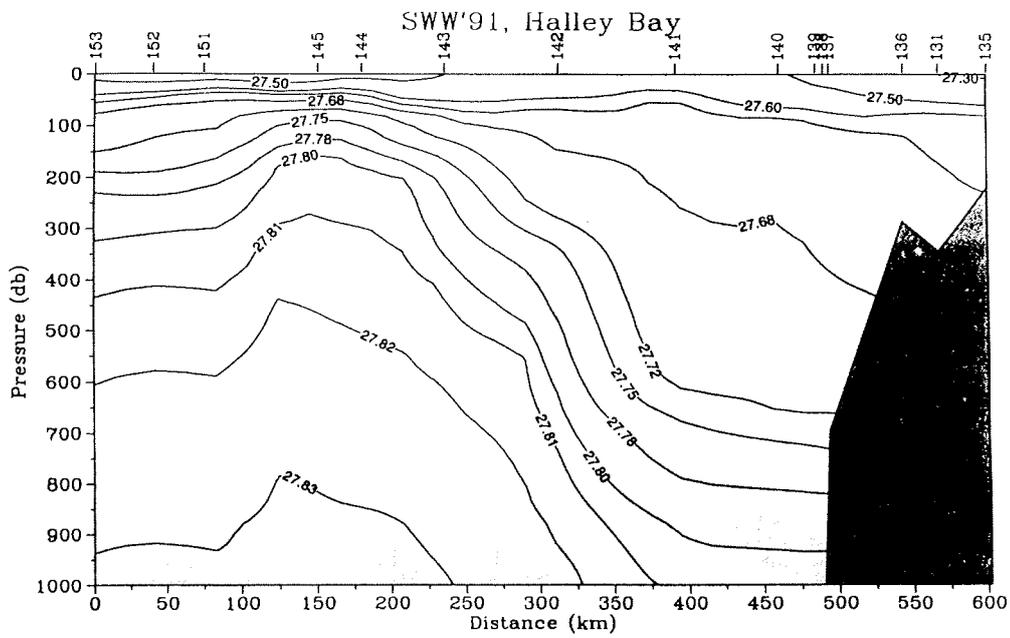
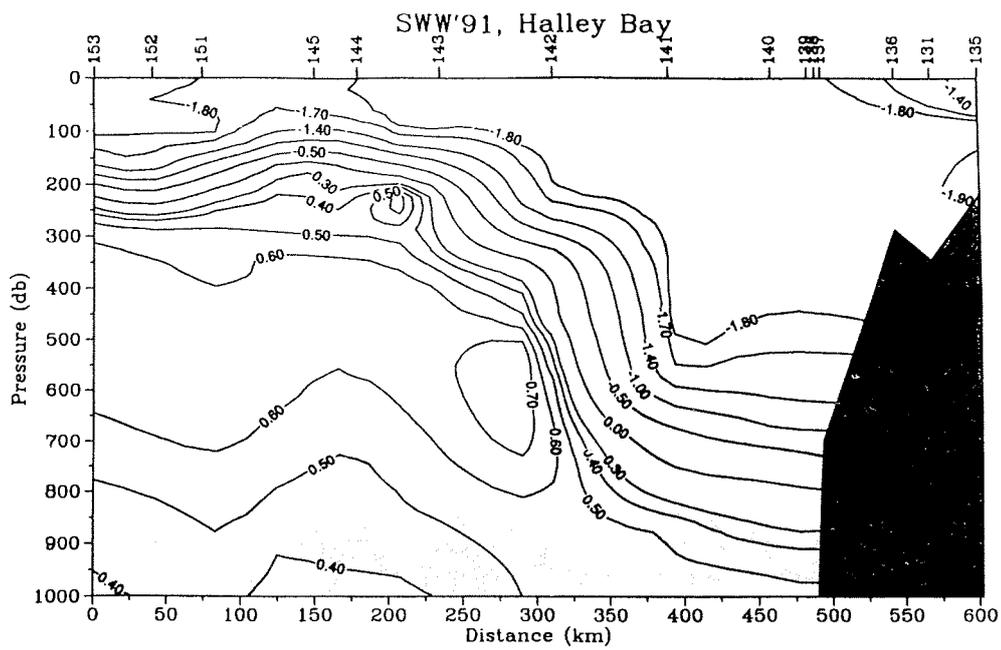


Abb. 3.2.4: Potentielle Temperatur und Salinität in den oberen 1000 m des Polarsternkuppenschnittes (modifiziert nach SCHRÖDER et al. 1992).

## Lazarev-See

Das Gebiet südöstlich des Maud Rise ist durch eine komplizierte Rezirkulation des Weddell-Wirbels charakterisiert, die durch die topographischen Strukturen des Maud Rise oder des Astrid-Rückens im Osten beeinflusst wird. Wegen der Wechselwirkungen zwischen den Wassermassen außerhalb des Wirbels und den komplizierten Strukturen der zurückfließenden Äste des Weddell-Wirbels ist die horizontale Verteilung der Wassermassen in dieser Region nicht einheitlich, sondern selbst innerhalb der selben Schicht ausgesprochen heterogen und fleckenhaft (BAGRIANTSEV et al. 1989; GORDON & HUBER 1990).

Der ca. 180 km lange Schnitt auf  $1^{\circ}$  O besteht aus sechs CTD-Stationen mit einem Abstand von weniger als 60 km. Abbildung 3.2.5 zeigt, daß der Kern des zirkumpolaren Tiefenwassers (CDW = Circumpolar Deep Water) mit Temperaturen  $> 0,8^{\circ}\text{C}$  und Salinitäten von  $> 34,68$  den Tiefenbereich zwischen 250 und 600 m Tiefe bis ungefähr 40 km vor der Küste beherrscht. Oberhalb dieses Wasserkörpers liegt das kalte ( $< -1,5^{\circ}\text{C}$ ) und salzarme ( $< 34,30$ ) Wasser des Küstenstroms, dessen Mächtigkeit sich von 230 m über dem tiefen Ozean bis auf 700 m am Kontinentalhang erhöht (Abb. 3.2.5). Der westwärtsgerichtete geostrophische Strom ist im Bereich des Küstenstroms, der an der Oberfläche eine Ausdehnung von ca. 100 km hat, intensiviert und bis fast 1000 m Tiefe nachweisbar. Die maximalen baroklinen geostrophischen Strömungen erreichen bis zu  $0,5 \text{ m sec}^{-1}$  relativ zum Boden (SCHRÖDER et al. 1992).

Auf dem küstenparallelen Schelfschnitt in der Lazarev See ist nach einem Sturm am 16.2.91 eine vollkommene Durchmischung bis zum Boden in 380 m Tiefe festzustellen (Abb. 3.2.6).

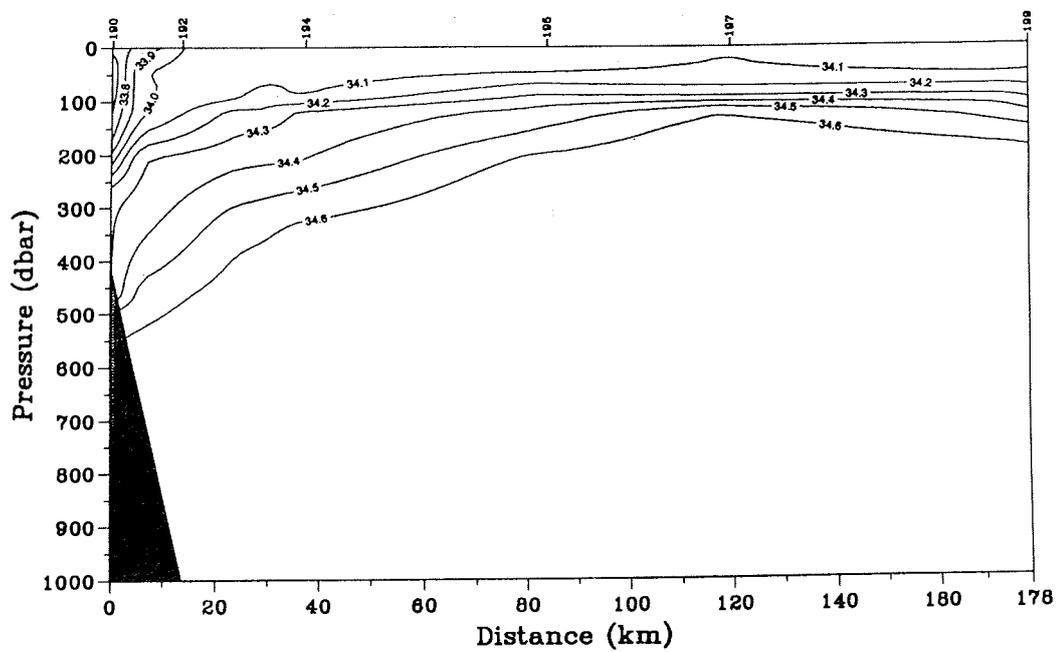
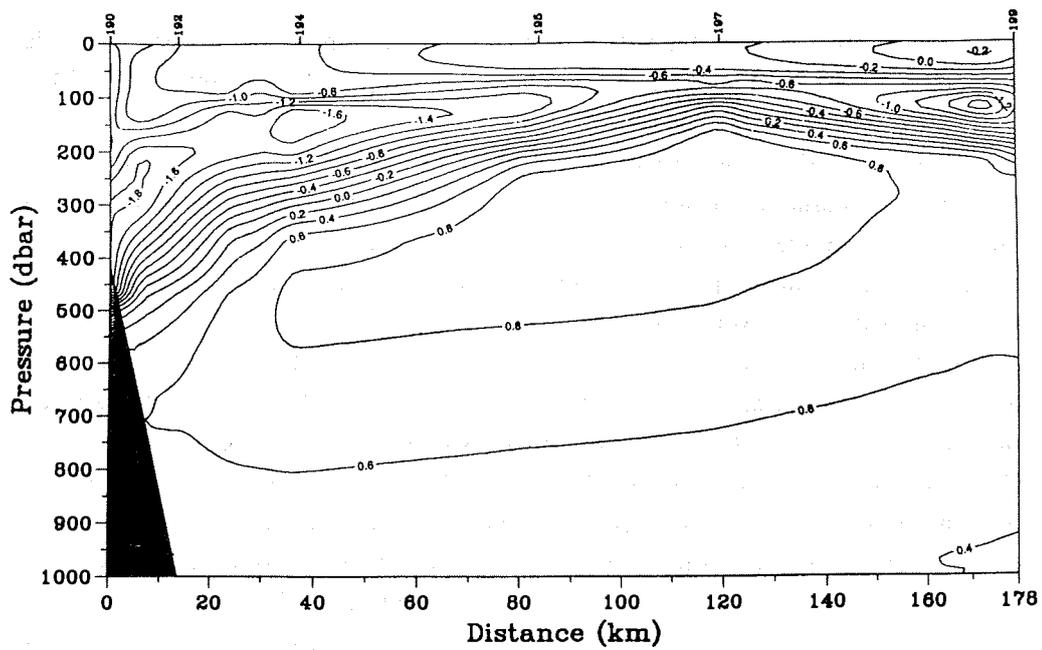


Abb. 3.2.5: Potentielle Temperatur und Salinität auf dem 1° O Schnitt in der Lazarev See vom 27.2.91 bis 2.3.91 (SCHRÖDER et al.1992).

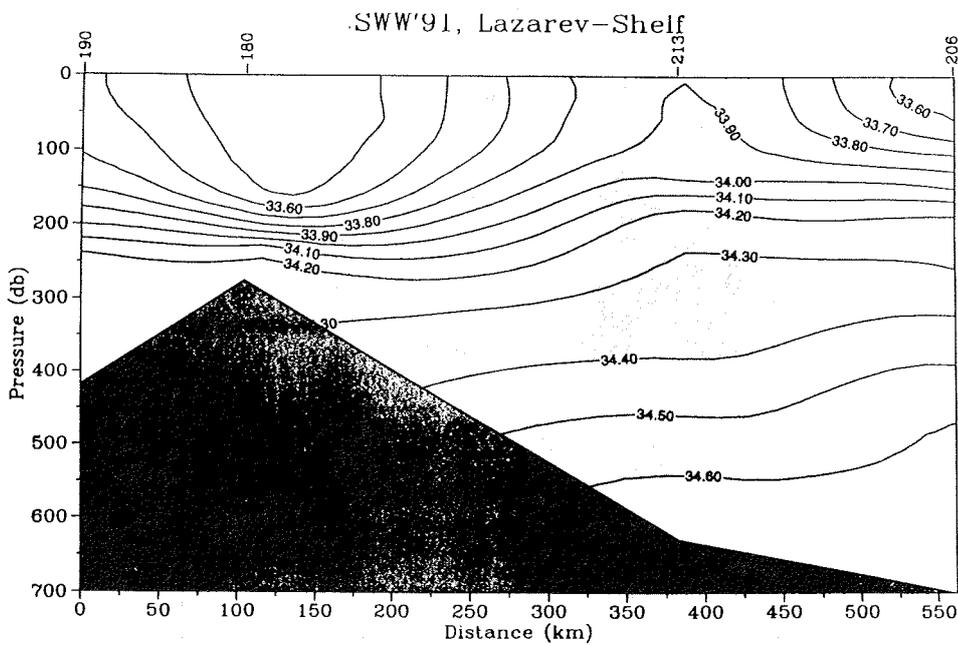
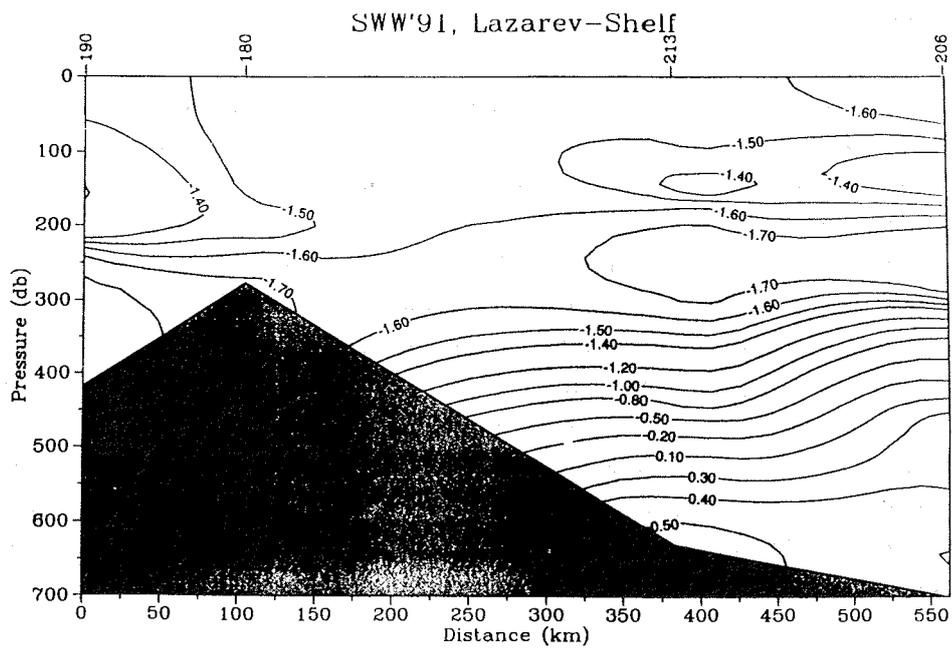


Abb. 3.2.6: Potentielle Temperatur und Salinität auf dem Schelfschnitt entlang des Schelfeises in der Lazarev See vom 23.2.91 bis 11.3.91.

### 3.3 Eisbedeckung

Die Eisbedeckung in der Antarktis ist großen jahreszeitlichen Schwankungen unterworfen. So sind gegen Ende September ca. 20 Mill. qkm Meeresoberfläche von Eis bedeckt, die gegen Ende des Sommers im Februar auf ca. 5 Mill. qkm schrumpfen. Im Winter reicht der Packeisgürtel bis über 60° S hinaus nach Norden (FOSTER 1981), und nur in einigen Jahren bildet sich eine Winterpolynya entlang des östlichen Schelfs, in der es zur halinen Konvektion kommt (FOSTER 1972). Im Sommer spielen diese Polynyen neben der Eisrandzone die wichtigste Rolle für die Erwärmung des Meeres und die damit verbundene Entstehung von Phytoplanktonblüten. Mehrjähriges Eis, wie es typisch für weite Bereiche der Arktis ist, bleibt im Weddellmeer langfristig nur im äußersten Südwesten erhalten (Eicken pers. Mitt.). Abbildung 3.3.1 gibt einen generellen Überblick über die maximale Eisbedeckung in der Antarktis im Monat Oktober und die Gebiete, in denen zumindest zeitweilig mehrjähriges Eis angetroffen werden kann.

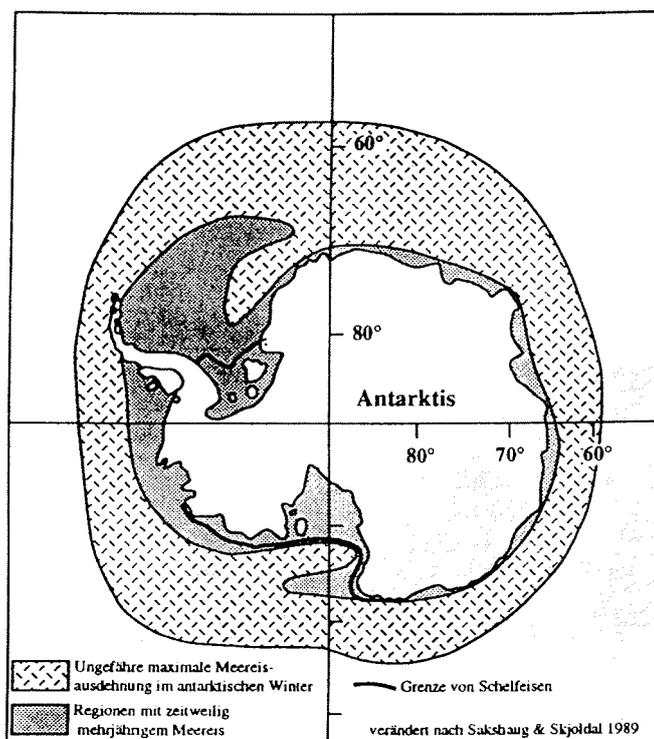


Abb. 3.3.1: Maximale Eisbedeckung in der Antarktis und zeitweiliges Vorkommen von mehrjährigem Eis (nach SAKSHAUG & SKJOLDAL 1989).

Auf ANT IX/2 wurde ein drastischer Anstieg der Eisbedeckung im östlichen Bereich des Weddellmeeres festgestellt. Während im Westen die durchschnittliche Eisbedeckung bei ca. 70% lag, die Eisschollen vergleichsweise klein und anfangs weite Bereiche bereits eisfrei waren, lag die Eisbedeckung ab ca. 28° West (= Station 87) im Durchschnitt bei 85-90% mit vielen Eisschollen von über einem Kilometer Durchmesser (Abb. 3.3.2). Im äußersten Osten fand sich eine schmale Polynya entlang der Schelfeiskante.

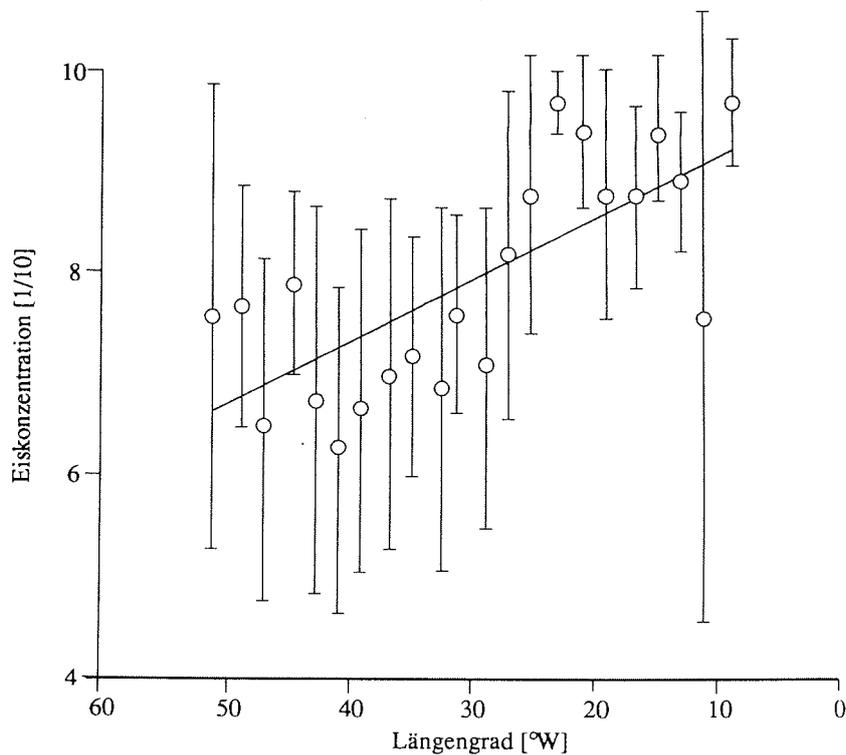


Abb. 3.3.2: Durchschnittliche Eisbedeckung und Standardabweichung während ANT IX/2 zusammengefaßt für 2°-Intervalle (Eicken & Borstel, unveröffentlicht).

Während ANT IX/3 wurden im östlichen Weddellmeer die schwierigsten Eisbedingungen in den letzten 17 Jahren angetroffen, d.h. seitdem es regelmäßige Beobachtungen gibt (LUKIN & PROVORKIN 1992). Der Eisgürtel um die Antarktis im Bereich des Greenwich Meridians war nicht vor dem 28. Januar durchbrochen, wogegen dieses Ereignis gewöhnlich um den 1. Januar stattfindet. Die Eiskante war zu diesem Zeitpunkt wesentlich weiter nördlich und östlich.

Langanhaltende auflandige Winde (ONO 29,3% und NO 17,9%) führten im Januar im Südosten des Weddellmeeres zu starken Eispressungen gegen die Küstenlinie, die zusammen mit breiigem Eis ("porridge ice") ein Weiterkommen von "Polarstern" für beinahe 2 Wochen verhinderte. Auf dem Polarsternkuppenschnitt erhöhte sich die Eisbedeckung in Richtung Tiefsee von ca. 60% auf nahezu 100%.

In der Lazarev-See entsprachen die Eisverhältnisse im Sommer dem langjährigen Mittel, obwohl im März die Eisbedeckung mit ca. 30% stärker als gewöhnlich (0-20%) war. Das Eis in der Lazarev-See ist höchst dynamisch und unterliegt schnellen und großen Veränderungen, die vermutlich auf die sehr komplizierte Hydrographie zurückzuführen sind. Eine detaillierte Analyse und einen Vergleich der beiden unterschiedlichen Meeresgebiete geben LUKIN & PROVORKIN (1992).

### 3.4 Phytoplankton

Das Netzplankton war auf dem gesamten Fahrtabschnitt ANT IX/2 ausgesprochen arm und gewöhnlich von Diatomeen dominiert. Dies spiegelt sich auch in den zum Teil sehr großen Secchi-Tiefen wider. Im westlichen und zentralen Teil des Weddellmeeres lagen die Secchi-Tiefen zwischen 25 m und knapp 40 m. Die größten Secchi-Tiefen von 45-55 m wurden auf dem östlichen Schelf gemessen. Auf Station 40 im äußersten Westen deutete die geringe Secchi-Tiefe mit nur 17 m auf eine fortgeschrittene Entwicklung des Phytoplanktons hin (BAUMANN & BRANDINI 1992). Während auf den ersten Stationen im Westen große Diatomeen der Gattungen *Corethron*, *Thalassiosira*, *Odontella*, *Nitzschia*, *Chaetoceros*, *Coscinodiscus* und *Rhizosolenia* vorherrschten, dominierten die Diatomeen *Nitzschia* spp., *Rhizosolenia alata*, *Chaetoceros socialis* und vor allen Dinoflagellaten der Gattungen *Gyrodinium* und *Gymnodinium* den zentralen Teil des Weddellmeeres. Im Südosten wurden vermehrt *Coscinodiscus*-, *Chaetoceros*- und *Rhizosolenia*-Arten gefunden (BAUMANN & BRANDINI 1992).

In den Eisproben des zentralen Weddellmeeres fand sich ausschließlich *Phaeocystis* sp., wohingegen am Kontinentalrand auch Arten der Gattung *Nitzschia* und andere pennate Diatomeen häufig waren. Auf dem Schelf zeigte sich in den Eisproben im Vergleich zum zentralen Bereich des Wirbels ein gänzlich anderes Bild: Hier fehlte *Phaeocystis* sp., und die Diatomeen *Nitzschia stellata*, *N. curta* und *N. closterium* dominierten neben *Odontella weissflogii* und *Amphiprora* sp. die Proben. Eine ausführlichere Beschreibung der Artenzusammensetzung geben BAUMANN & BRANDINI (1992).

Das Phytoplankton in der euphotischen Zone spiegelte im Westen mit 0,01-0,1  $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  beinahe winterliche Verhältnisse wider. Im Gegensatz dazu erreichte die Algenbiomasse im zentralen Bereich des Weddellmeeres Werte zwischen 0,1 und 0,2  $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ . Das Maximum wurde im Zentrum des Weddell-Wirbels auf Station 75 mit knapp 0,4  $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  beobachtet. Mittlere Konzentrationen von 0,01 bis 0,2  $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  fanden sich auf dem östlichen Schelf. Die einzelnen Stationen waren aber sehr heterogen.

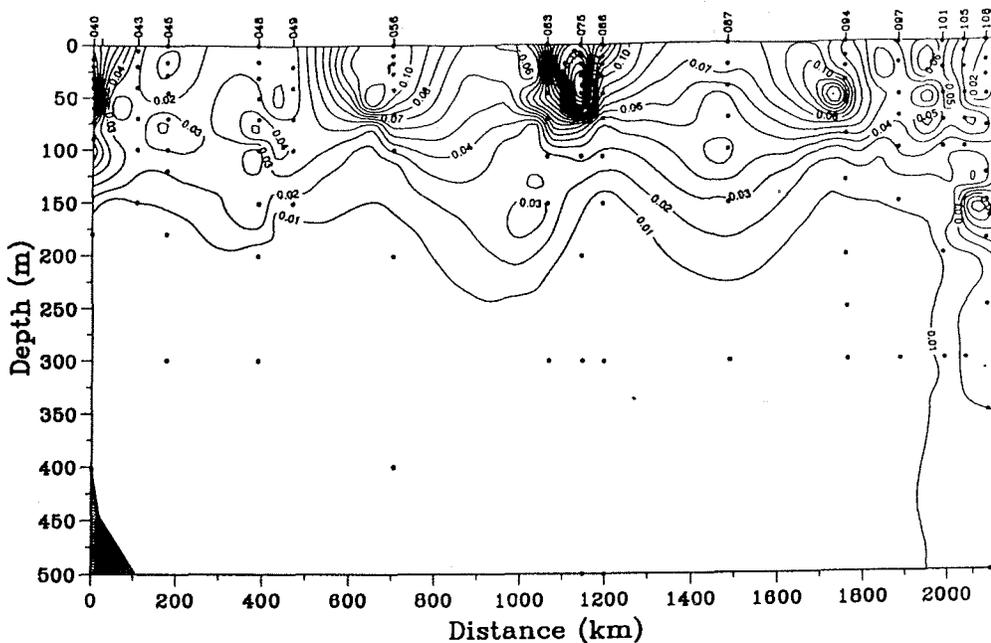


Abb. 3.4.1: Chlorophyll *a*-Konzentrationen ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) auf dem W-O Transekt während ANT IX/2 (BAUMANN & BRANDINI 1992).

Während ANT IX/3 lagen die Chlorophyll *a* Konzentrationen auf den Driftstationen südlich der Halley Divergenz (Stat. 126-128) mit unter 0,25  $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  ähnlich niedrig wie auf ANT IX/2 (BATHMANN et al. 1992; Abb. 3.4.2).

Hohe Chlorophyll *a*-Konzentrationen von über 1,8  $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  wurden dagegen auf den Schelfstationen des Polarsternkuppenschnitts an der Oberfläche gefunden (Abb. 3.4.3). Hier dominierten *Corethron criophyllum* und *Phaeocystis antarctica*. Zusammen mit ozeanischen Arten bestimmten sie das Bild der tiefen Stationen. Am Kontinentalhang auf den Stationen 137 bis 140, wo die geostrophischen Strömungsverhältnisse sich zum generellen südwestlichen Strom umkehrten, wurden nur ozeanische Phytoplanktonarten gefunden (BATHMANN et al. 1992).

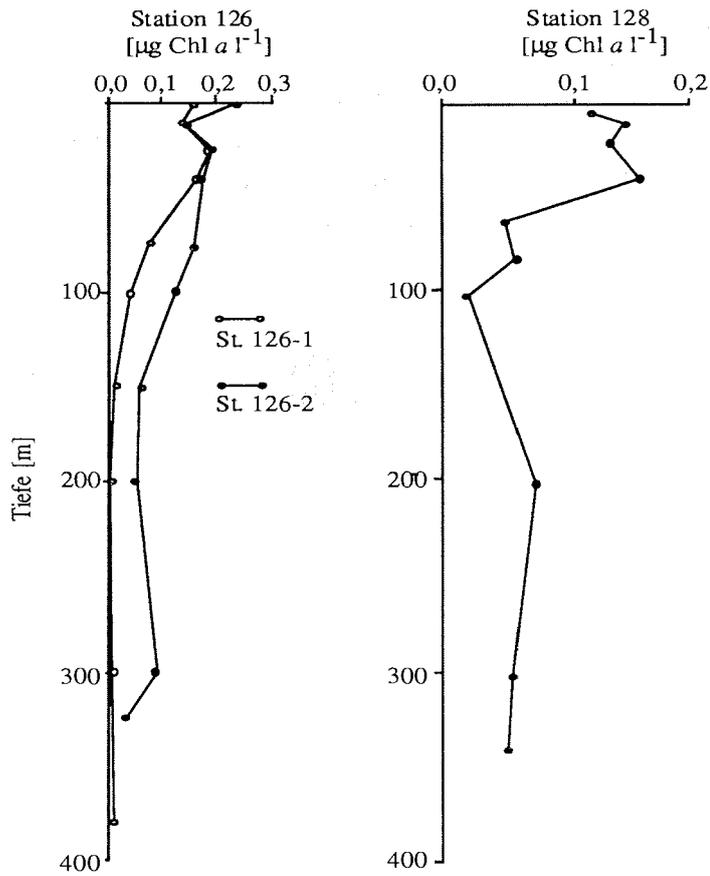


Abb. 3.4.2: Chlorophyll *a*-Konzentrationen (µg l<sup>-1</sup>) auf den Driftstationen 126 und 128 südlich der Halley Divergenz (nach BATHMANN et al. 1992).

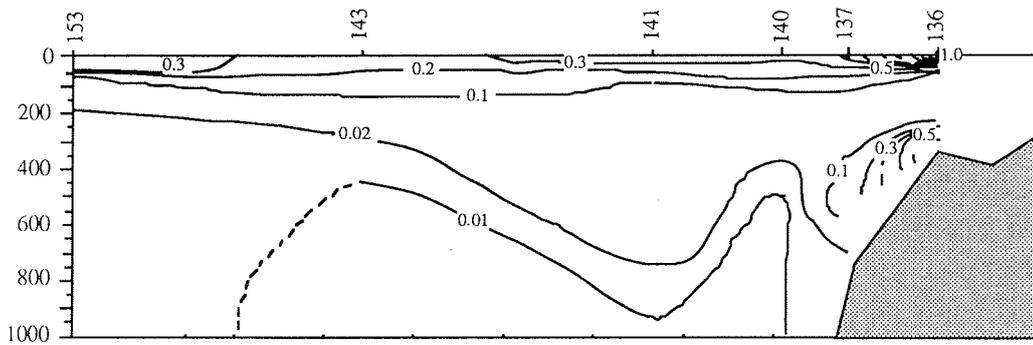


Abb. 3.4.3: Chlorophyll *a*-Konzentrationen (µg l<sup>-1</sup>) entlang des Polarsternkuppenschnitts (nach BATHMANN et al. 1992).

Der Transekt in der Lazarev-See auf 1° O war durch hohe Chlorophyllkonzentrationen von  $> 1,2 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  an der Schelfeiskante und dem Schelfhang gekennzeichnet (Stat. 190 und 192). Aber auch auf den ozeanischen Stationen (Stat. 195 bis 199) wurden in den oberen 50 m Konzentrationen von über  $1 \mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  ermittelt (Abb. 3.4.4). Ein Vergleich mit den hydrographischen Daten zeigte, daß diese Maxima mit dem Zentrum und dem Randbereich des Küstenstroms assoziiert waren. Nördliche, ozeanische Phytoplanktonarten an der Küste wichen südlichen, ozeanischen Arten und *Phaeocystis* sp. auf den ozeanischen Stationen.

Abbildung 3.4.5 (BATHMANN et al., eingereicht) gibt einen Überblick über die Chlorophyll *a*-Konzentrationen auf dem Schelf der Lazarev-See kurz nach einem Sturm mit Windstärken von Beaufort 10-11. Die Wassersäule ist auf den flachen Schelfstationen 190 und 180 nahezu vollständig durchmischt und das Chlorophyllmaximum reicht bis in 150 m Tiefe. Auf den tieferen Stationen 213 und 206 zeigt sich im Gegensatz dazu wieder eine stark ausgeprägte Temperatursprungschicht zwischen 300 und 600 m (s. Abb. 3.2.6). Das Chlorophyllmaximum ist deshalb auf die oberen 50 m beschränkt.

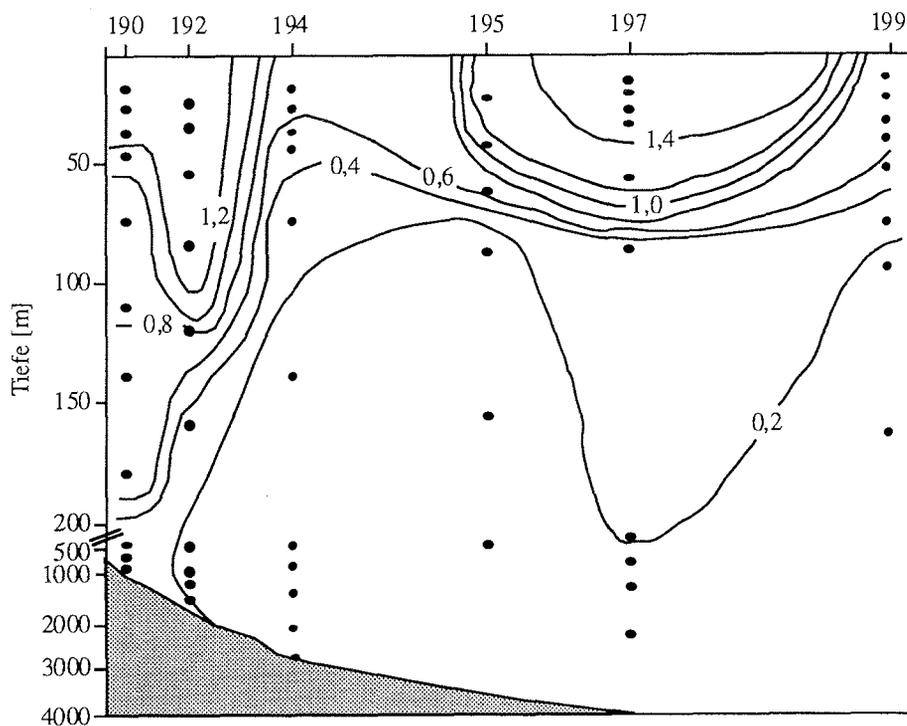


Abb. 3.4.4: Chlorophyll *a* -Konzentrationen ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) entlang dem Transekt auf 1° O in der Lazarev-See rechtwinklig zur Küste (BATHMANN et al. eing.).

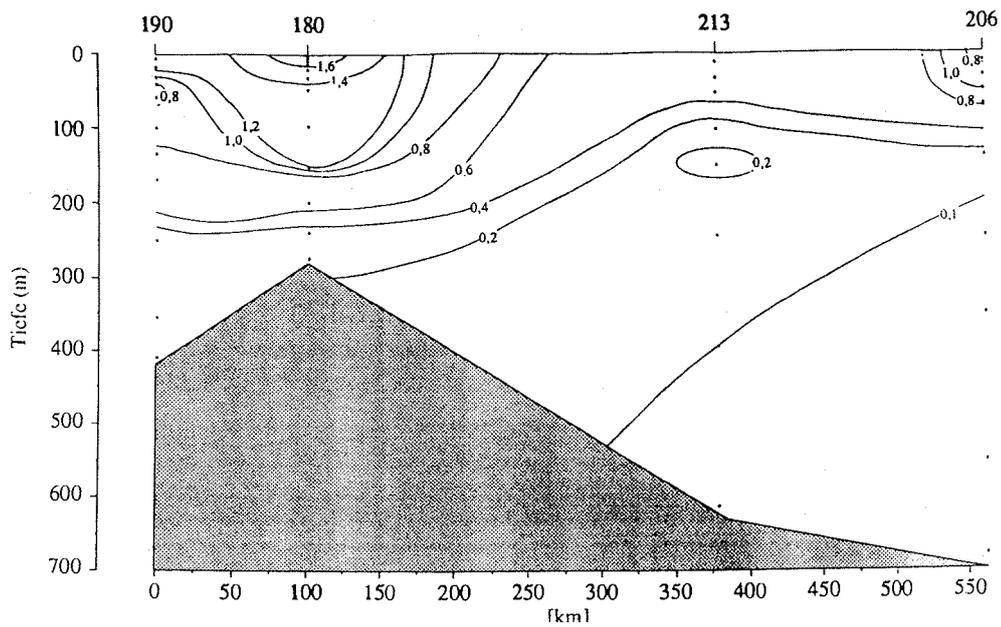


Abb. 3.4.5: Chlorophyll *a*-Konzentrationen ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) auf dem küstenparallelen Schelfschnitt in der Lazarev-See (BATHMANN et al. eingereicht).

## 4. ERGEBNISSE

### 4.1 Verteilung und Populationsstruktur

#### 4.1.1 Multinetzfänge

Die in diesem Kapitel vorgestellte Horizontal- und Vertikalverteilung sowie die Populationsstruktur der vier Copepodenarten *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* erfolgt für jede Art getrennt, um die zeitliche Entwicklung innerhalb des Weddellmeeres besser darstellen und damit die Lebenszyklen ableiten zu können.

Die Arten werden alphabetisch abgehandelt (*Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes*) und innerhalb dieser die Transekte, die entweder hinaus ins offene Meer, auf dem Schelf entlang der Schelfeiskante oder in Form einer Driftstation erfolgen. Mit Ausnahme der Driftstation werden für jede Art alle Transekte, die in Tabelle 4.1.1.1 aufgeführt sind, ausführlich behandelt.

Für jeden Transekt werden für jede Station zunächst die integrierten Abundanzen pro 1000 m<sup>3</sup>, das mittlere Populationsstadium [S] und die Stadienzusammensetzung angegeben. Anschließend erfolgt die Beschreibung der Vertikalverteilung anhand der Hydrographie und die Darstellung der vertikalen Populationsstruktur durch Berechnung des mittleren Populationsstadiums [S] pro Tiefenhorizont. Am Ende des Kapitels werden die wichtigsten Ergebnisse noch einmal zusammengefaßt, um so einen besseren Überblick zu gewährleisten. Tabelle 4.1.1.1 gibt einen Überblick über die Fahrtabschnitte, die Bezeichnung und den Zeitraum der verschiedenen Transekte mit den daran beteiligten Stationen.

Tab. 4.1.1.1: Fahrtabschnitte mit Transekten und Driftstationen und dem jeweiligen Zeitraum der bearbeiteten Stationen (n = Anzahl).

Fahrtabschnitt	Bezeichnung	Zeitraum	Stations-Nr.	n
ANT IX/2	Weddellmeer	22.11.90-15.12.90	40-115	8
ANT IX/3	Driftstation 126	21.01.91-24.01.91	126-726	5
ANT IX/3	Polarsternkuppe	05.02.91-11.02.91	136-153	6
ANT IX/3	Lazarev See	27.02.91-02.03.91	190-199	5
ANT IX/3	Schelfschnitt	23.02.91-11.03.91	180-213	4

*Calanus propinquus*

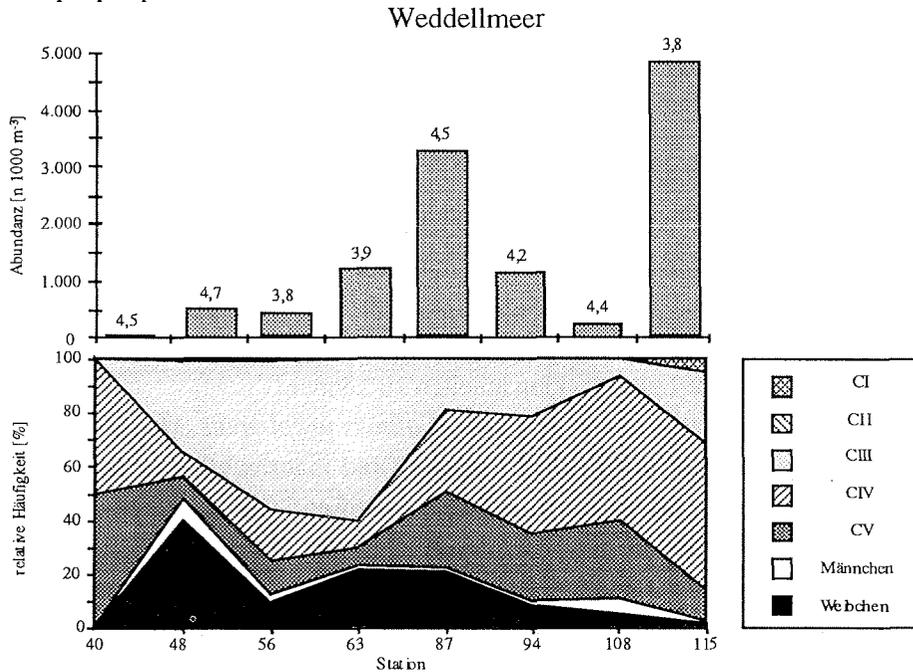


Abb. 4.1.1.1: *Calanus propinquus*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Weddellmeertransekt vom 22.11.90 bis zum 15.12.90 ([S] über Abundanzbalken).

Auf dem Weddellmeertransekt ist *Calanus propinquus* auf allen Stationen vertreten und mit fast 5.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> auf Station 115 in einem Inlet direkt an der Eiskante auf dem östlichen Schelf am häufigsten (Abb. 4.1.1.1). Die Horizontalverteilung zeigt große Bestandsunterschiede im ozeanischen (Faktor ca. 12:1) und im neritischen Bereich des Weddellmeeres. Dort beträgt die Spannweite sogar 140:1, und das arithmetische Mittel für alle Stationen liegt bei 1.483 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Das mittlere Populationsstadium [S] schwankt auf dem Weddellmeertransekt zwischen 3,8 und 4,7 ( $\mu = 4,1$ ). Die Populationsstruktur wird mit Ausnahme der Schelfstation 40 im westlichen, zentralen Bereich von CIII Copepoditen und im östlichen Bereich von CIV/CV Copepoditen dominiert. Junge Copepoditstadien (CI) finden sich erst Mitte Dezember auf dem östlichen Schelf in geringer Zahl (Abb. 4.1.1.1). Das Geschlechterverhältnis ist uneinheitlich und erreicht nur auf dem östlichen Schelf Werte zwischen 1:1 und 2:1 (Tab. 4.1.2). Der Mittelwert liegt für alle Stationen bei 6,9:1.

Tab. 4.1.1.2: *Calanus propinquus*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Geschlechterverhältnis auf dem Weddellmeertransekt.

Station	40	48	56	63	87	94	108	115
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	36	567	467	1211	3305	1144	279	4858
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	0	272	59	278	734	113	30	125
W:M	-	4,7	2,7	13,6	14,3	5,6	1,0	2,0

Vertikal ist die Population von *Calanus propinquus* im ozeanischen Bereich hauptsächlich im kalten Winterwasser (WW) und auf dem östlichen Schelf im kalten östlichen Schelfwasser (ESW) oberhalb der Thermokline verteilt (Abb. 4.1.1.2). Die größten Abundanzen finden sich auf Station 87 mit fast 49.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Im westlichen Schelfwasser (WSW) auf der Station 40 kommt *C. propinquus* nur in sehr geringen Zahlen (< 100 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>) in Bodennähe vor.

Vertikal sitzen die ältesten Teile der Population ( $[S] \geq 4,5$ ) im ozeanischen Bereich im warmen Tiefenwasser (WDW) zwischen 1000 und 500 m. Zur Oberfläche hin verjüngt sich die Population und liegt größtenteils bei  $[S] \leq 4,5$  (Abb. 4.1.1.3).

#### Driftstation 126

Auf der Driftstation 126 kommt *Calanus propinquus* nur in sehr geringen Zahlen von unter 20 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> vor. Die Population setzt sich aus nur wenigen CIII-CV Copepoditen zusammen. Das mittlere Populationsstadium  $[S]$  liegt durchschnittlich bei 4,0. Die Vertikalverteilung von *C. propinquus* besitzt aufgrund der geringen Anzahlen und der kaum geschichteten Wassersäule keine Struktur. Gleiches gilt deshalb auch für die vertikale Populationsstruktur (keine Abbildung).

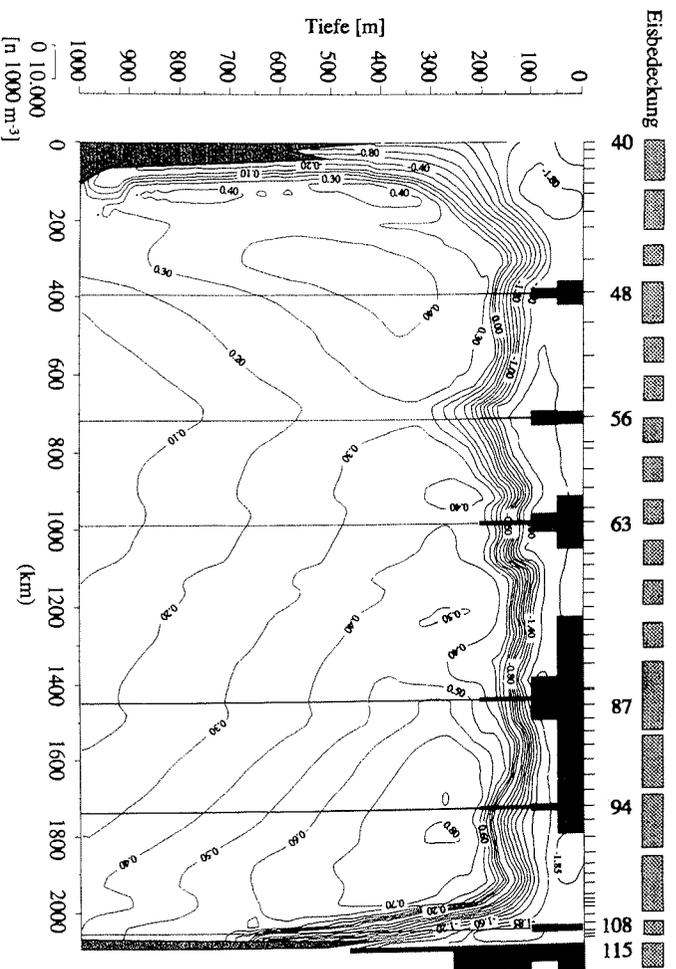


Abb. 4.1.1.2: *Calanus propinquus*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Weddellmeerransect vom 22.11.90 bis 15.12.90.

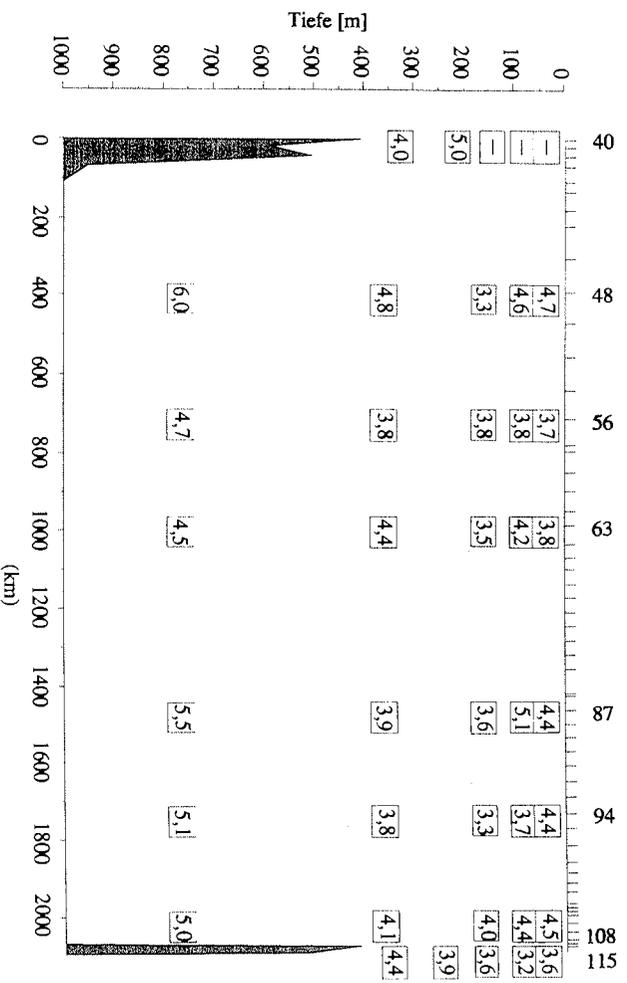


Abb. 4.1.1.3: *Calanus propinquus*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Weddellmeerransect ([SI] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Calanus propinquus*

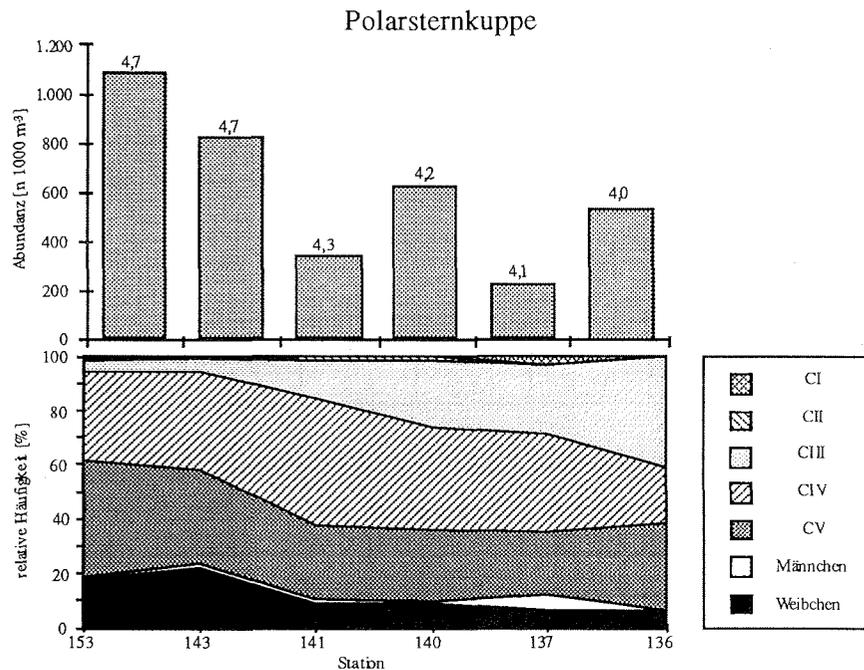


Abb. 4.1.1.4: *Calanus propinquus*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Polarsternkuppenschnitt vom 5.2.91 bis zum 11.2.91 integriert über die Wassersäule ([S] über den Abundanzbalken).

Auf dem Polarsternkuppentranspekt war *Calanus propinquus* ebenfalls auf allen Stationen vertreten (Abb. 4.1.1.4); am häufigsten auf den ozeanischen Stationen 143 und 153 mit bis zu 1.082 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Die Spannweite zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Wert liegt bei 4,7:1 und der Mittelwert bei 599 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Das mittlere Populationsstadium ist mit [S] = 4,7 auf den ozeanischen Stationen 143 und 153 signifikant höher als auf den übrigen Stationen (Abb. 4.1.1.4; H-Test nach Kruskal und Wallis,  $p > 0,05$ ). Am jüngsten ist der Bestand auf den Schelfstationen 136 und 137 mit [S] = 4,0 bzw. 4,1. Der Durchschnitt des mittleren Populationsstadiums auf dem Transekt liegt bei [S] = 4,4. Die Populationsstruktur weist eine relative Abnahme von CIII und eine relative Zunahme von CIV bis CVI (Weibchen) in Richtung ozeanischen Bereich auf. Jüngere Stadien (Copepodite CI und CII) spielen Anfang Februar mit durchschnittlich weniger als 4% eine untergeordnete Rolle im Südosten des Weddellmeeres (Abb. 4.1.1.4).

Auf der Schelfstation 137 ist das Geschlechterverhältnis mit 1:1 ausgeglichen, während es auf den ozeanischen Stationen zwischen 5,8:1 und 38,8:1 liegt (Tab. 4.1.1.3). Der Mittelwert für alle Stationen liegt bei 12,1:1.

Tab. 4.1.1.3: *Calanus propinquus*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Geschlechterverhältnis auf dem Polarsternkuppenschnitt (k.M. = keine Männchen).

Station	153	143	141	140	137	136
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	1.082	831	344	625	537	537
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	199	197	34	60	28	32
W:M	38,8	14,2	5,8	11,0	1,0	k.M.

Vertikal findet sich *Calanus propinquus* fast ausschließlich in der 200 m mächtigen Deckschicht mit Temperaturen von weniger als -1,8 °C (Abb. 4.1.1.5). Im ozeanischen Bereich (St. 143 und 153) liegen die Maxima in den oberen 70 m bei 6.200 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> bzw. 16.900 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Auf den Hangstationen 140 und 141 finden sich kleinere Maxima im kalten Einstrom des ESW zwischen 100 und 50 m, und auf den Schelfstationen 136 und 137 ist *C. propinquus* dort selten, wo es bereits zu einer Oberflächenerwärmung gekommen ist (Abb. 4.1.1.5).

Die vertikale Populationsstruktur zeigt erneut eine Bimodalität (Abb. 4.1.1.6). Mit Ausnahme von Station 137 ist der Bestand von *Calanus propinquus* zwischen ca. 290 m bzw. 200 m und 100 m mit [S] ≤ 4,0 auf allen Stationen am jüngsten. Die ältesten Teile der Populationen mit [S] ≥ 4,0 finden sich an der Oberfläche und in den untersten Horizonten (Abb. 4.1.1.6).

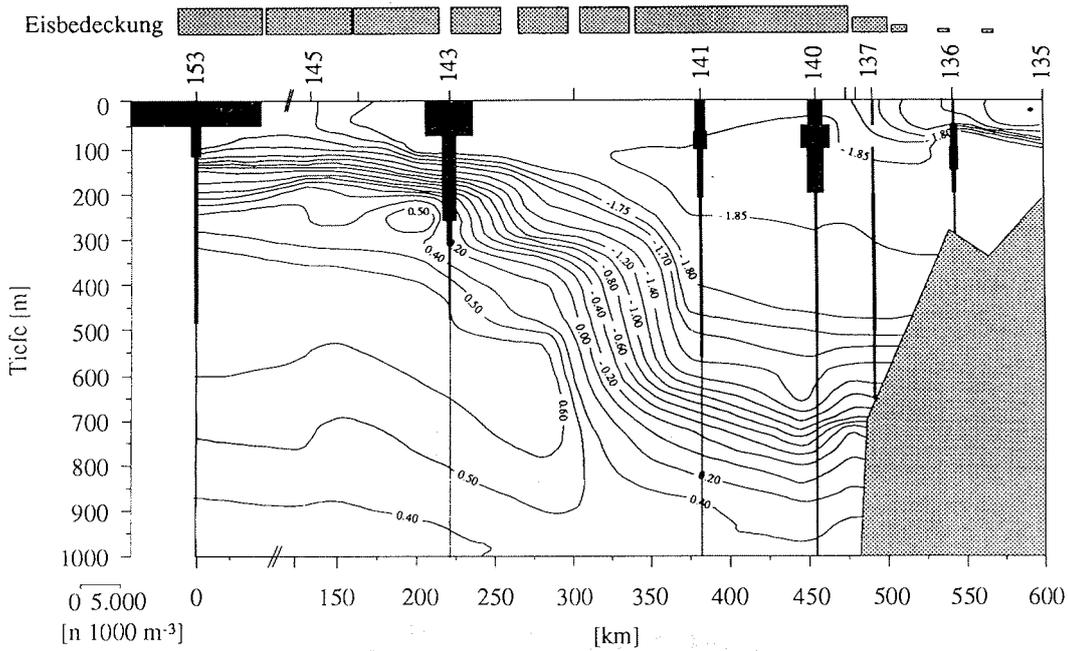


Abb. 4.1.1.5: *Calanus propinquus*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Polarsternkuppenschnitt vom 5.2.91 bis zum 11.2.91.

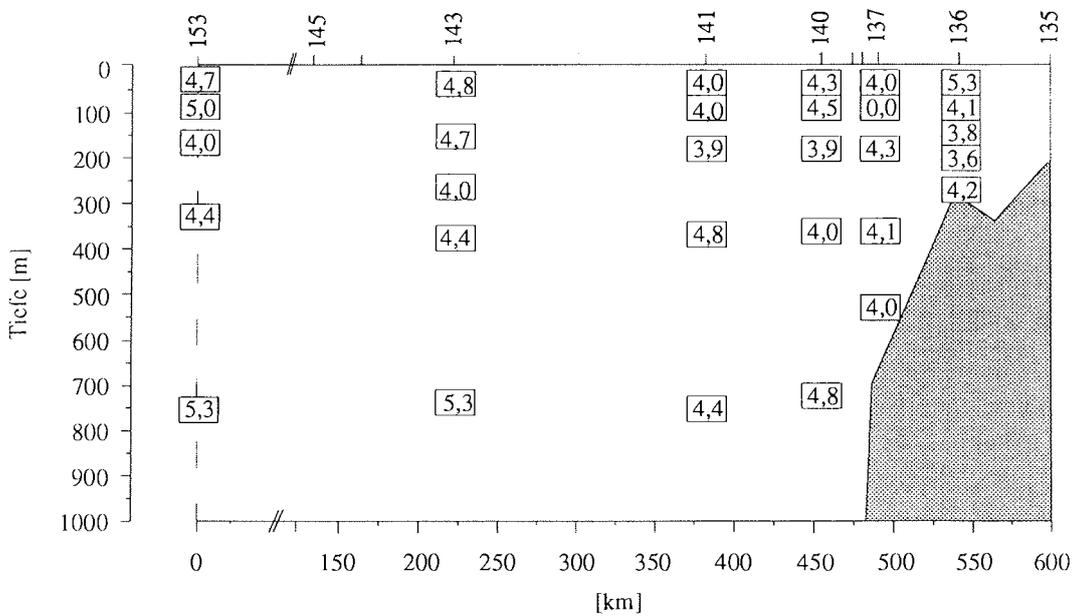


Abb. 4.1.1.6: *Calanus propinquus*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Polarsternkuppenschnitt ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Calanus propinquus*

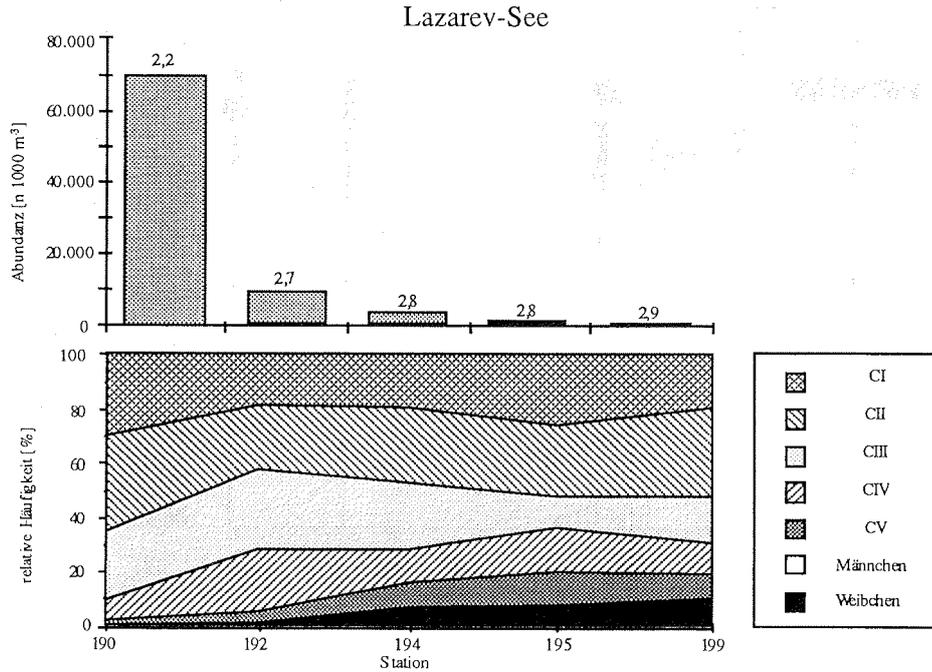


Abb. 4.1.1.7: *Calanus propinquus*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Lazarev-See-Transekt (1° O) vom 27.2.91 bis zum 2.3.91 integriert über die Wassersäule ([S] über den Abundanzbalken).

In der Lazarev-See entlang 1° O nimmt der Bestand von *Calanus propinquus* exponentiell mit zunehmender Wassertiefe ab (Abb. 4.1.1.7). Mit 70.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> erreicht *C. propinquus* auf der Schelfstation 190 den mit Abstand höchsten Bestand aller untersuchten Stationen. Die übrigen Abundanzen von 1.000 bis ca. 9.500 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> auf den Stationen 192 bis 199 (Abb. 4.1.1.7) entsprechen den höchsten Werten aus dem inneren Weddellmeer (s. Abb. 4.1.1.1). Die Spannweite zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Wert liegt bei 70:1 und der Mittelwert bei 17.200 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>.

Das mittlere Populationsstadium [S] nimmt vom Schelf in Richtung ozeanischer Bereich von 2,2 auf 2,9 zu (Abb. 4.1.1.7). Der Mittelwert liegt bei [S] = 2,3. Auf allen Stationen dominieren die Copepodite CI bis CIV mit bis zu über 95% des Bestandes. CV Copepodite und Weibchen nehmen in Richtung offener Ozean auf zusammen ca. 20% zu (Abb. 4.1.1.7). Männchen fehlen auf dem Schelf und nur im

ozeanischen Bereich finden sie sich in geringer Menge (Tab. 4.1.1.4). Das spiegelt sich auch in dem hohen Geschlechterverhältnis von durchschnittlich 40:1 wider.

Tab. 4.1.1.4: *Calanus propinquus*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Geschlechterverhältnis von auf dem Lazarev-See Transekt (1° O).

Station	190	192	194	195	199
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	70.041	9.467	3.824	1.651	1.007
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	169	52	251	123	101
W:M	k.M.	k.M.	24,1	40,0	24,3

*Calanus propinquus* ist im ozeanischen Bereich fast ausschließlich in den oberen 80 m zu finden. Auf dem oberen Schelfhang (St. 192) kommt *C. propinquus* nicht nur im wärmeren Oberflächenwasser vor, sondern mit bis zu über 28.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> auch in der Sprungschicht zum darunterliegenden, östlichen Schelfwasser (ESW) in 190-100 m Tiefe. Auf dem Schelf (St. 190) findet sich *C. propinquus* in allen Tiefenhorizonten in vergleichsweise hohen Dichten. Das Maximum mit fast 140.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> liegt jedoch direkt über der Thermokline zwischen 130 und 50 m Tiefe in -1,4 °C kaltem Schelfwasser (Abb. 4.1.1.8).

Vertikal sind die Teile der Population insbesondere auf den ozeanischen Stationen an der Oberfläche mit durchschnittlich [S]  $\approx$  2,3 signifikant jünger als die darunterliegenden mit [S] = 3,8-5,8 (Abb. 4.1.1.9). Auf dem Schelf ist die Population in allen Tiefenhorizonten deutlich jünger als im ozeanischen Bereich (Abb. 4.1.1.9).

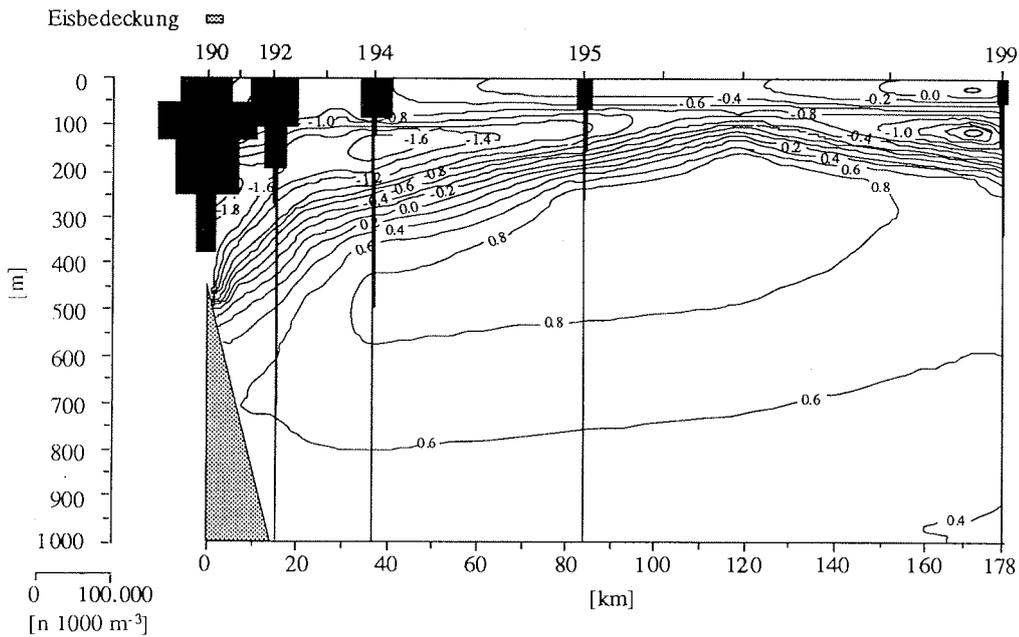


Abb. 4.1.1.8: *Calanus propinquus*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Lazarev-See-  
Transect (1° O) vom 27.2.91 bis zum 2.3.91.

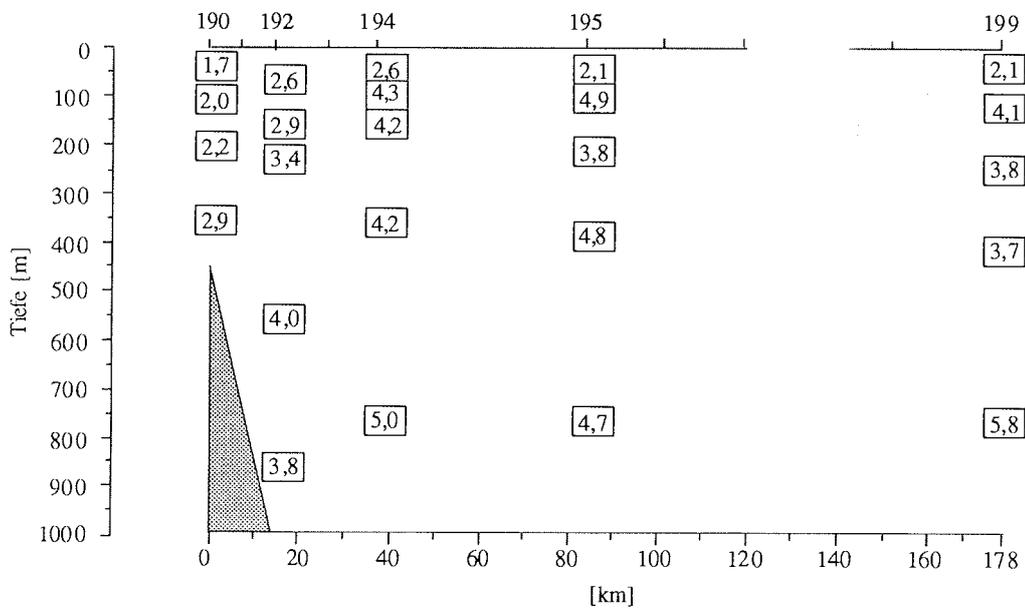


Abb. 4.1.1.9: *Calanus propinquus*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Lazarev-See-  
Transect (1° O) ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

Auf dem Schelfschnitt in der Lazarev-See wurde nicht allein die zeitliche Reihenfolge der Stationen berücksichtigt, sondern auch die räumliche Verteilung der Wasserkörper. Daher ergibt sich eine etwas ungewohnte Reihenfolge der Stationen, die in BATHMANN et al. (eingereicht) näher erläutert wird.

*Calanus propinquus*

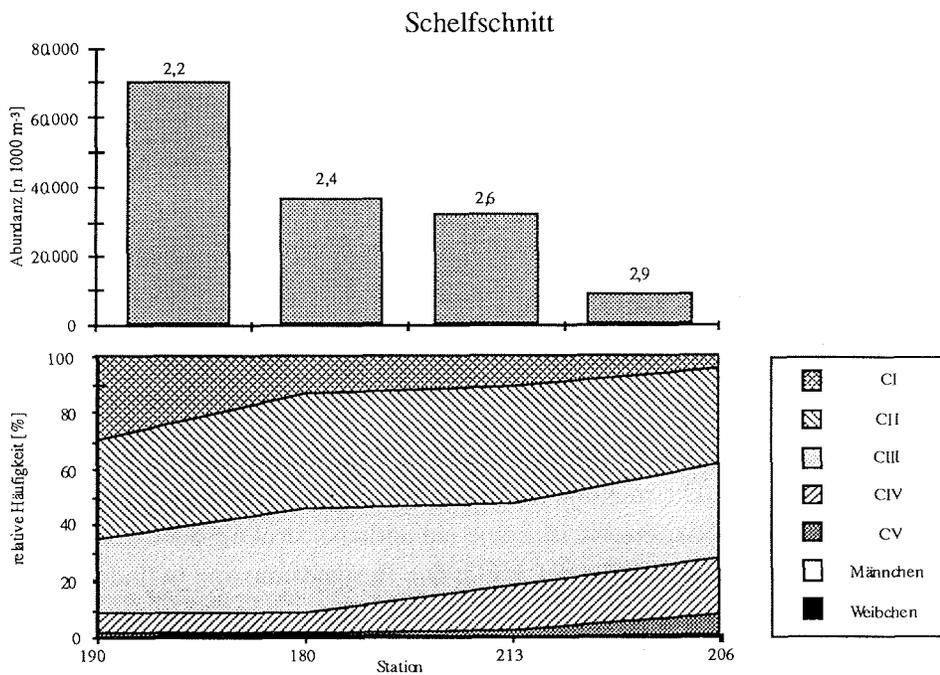


Abb. 4.1.1.10: *Calanus propinquus*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Schelf in der Lazarev-See vom 23.2.91 bis zum 11.3.91 integriert über die Wassersäule.

Auf dem Schelfschnitt in der Lazarev-See finden sich vom 23.2.91 bis 11.3.91 im Vergleich mit den Schelfstationen im Weddellmeer durchweg sehr hohe Abundanzen für *Calanus propinquus* von fast 10.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> bis über 70.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (Abb. 4.1.1.10). Die Spannweite zwischen dem höchstem und dem niedrigstem Wert liegt bei ca. 8:1; der Mittelwert bei 37.072 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Mit zunehmender Tiefe der Station nimmt nicht nur die Anzahl ab, sondern auch das mittlere Populationsstadium [S] zu (Abb. 4.1.1.10). Da sich *C. propinquus* auf allen Stationen ausschließlich in den oberen 300-400 m befindet (Abb. 4.1.1.11), bedeutet dies eine Entwicklung der Population von [S] = 2,2 am 23.2.90 zu [S] = 2,9 am 11.3.90. Eine

genauere Analyse der Populationsstruktur von *C. propinquus* zeigt, daß auf den Stationen 190 und 180 die jüngeren Copepodite CI-CIII zusammen mit 90% dominieren (Abb. 4.1.1.10). Auf den Stationen 213 und 206 ist der Anteil der CI geringer und der der CIV und CV deutlich höher. Die Anzahl der Adulten von *C. propinquus* an der Gesamtpopulation ist auf allen Stationen kleiner 1% (Tab. 4.1.1.5). Auf drei der vier Stationen finden sich nur Weibchen, und nur auf Station 180 liegt das Geschlechterverhältnis bei 7,9:1 (Tab. 4.1.1.5). Für alle Stationen zusammen liegt das Geschlechterverhältnis bei 18,5:1.

Tab. 4.1.1.5: *Calanus propinquus*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Geschlechterverhältnis auf dem Schelf in der Lazarev-See.

Station	190	180	213	206
$\Sigma$ [n 1000 m <sup>-3</sup> ]	70.041	36.866	32.414	8.966
Adulte [n 1000 m <sup>-3</sup> ]	169	239	76	43
W:M	k.M.	7,9	k.M.	k.M.

Die Bestandsschwerpunkte der Populationen von *Calanus propinquus* sind auf allen Stationen oberhalb der Thermokline im kalten Wasser des Küstenstroms mit  $T \leq -1,4$  °C. Innerhalb dieser Wassermasse ist keine einheitliche Struktur oder Beziehung zur Hydrographie zu entdecken (Abb. 4.1.1.11). Die Bestandsmaxima befinden sich entweder an der Oberfläche (Station 213), am Boden (Station 180) und/oder in mittleren Tiefen. Auf allen vier Stationen wird *C. propinquus* mit zunehmender Tiefe älter. Wie auf dem Lazarev-See-Transekt sind die Populationsteile auf dem Schelf für jede Tiefenstufe deutlich jünger als auf den tieferen Stationen (Abb. 4.1.1.12).

#### Zusammenfassung *Calanus propinquus*

*Calanus propinquus* zeigt eine deutliche jahreszeitliche Entwicklung im Bereich des Weddellmeeres und der Lazarev-See von [S]≈4 im Frühjahr zu [S]≈2,5 im Spätsommer (Tab. 4.1.1.6). Während im Frühjahr (Nov./Dez.) im zentralen Teil des Weddellmeeres CIII dominieren, sind es auf den Schelfen vor allem ältere CIV und CV aus denen sich die Population zusammensetzt. Im Spätsommer setzt sich die Population hauptsächlich aus jungen Copepoditen CI-CIII zusammen. Adulte machen insgesamt nur selten mehr als 20% der Population aus und sind im ozeanischen Bereich häufiger vertreten als auf dem Schelf. Bei einem Vergleich der Abundanzen zwischen den Transekten fallen die hohen Abundanzen auf dem Schelf und die ab-

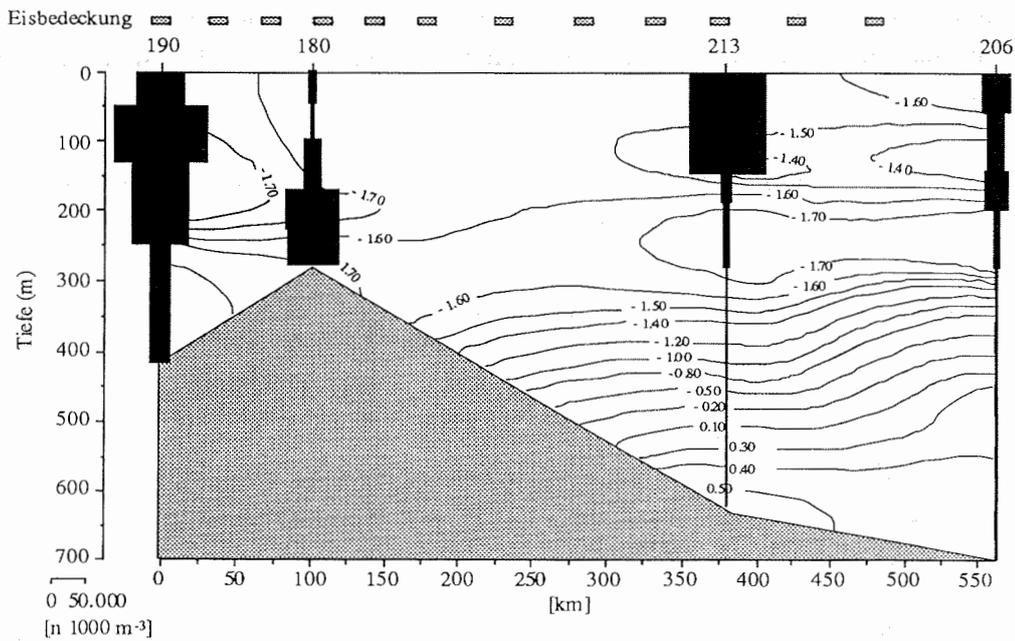


Abb. 4.1.1.11: *Calanus propinquus*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Schelf in der Lazarev-See vom 23.2.91 bis zum 11.3.91.

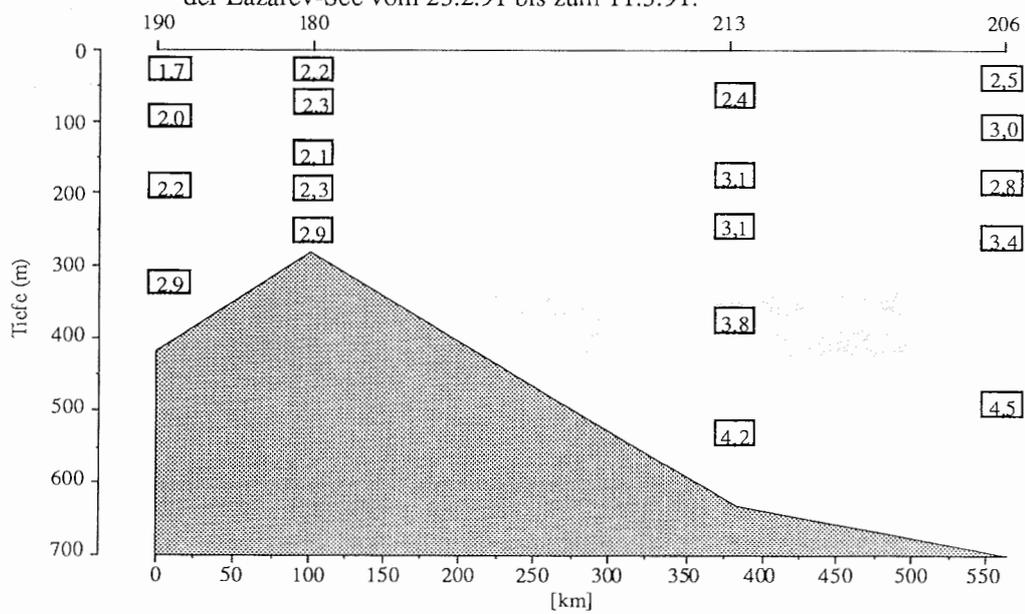


Abb. 4.1.1.12: *Calanus propinquus*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Schelf in der Lazarev-See ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

nehmenden Abundanzen von Norden nach Süden bzw. deren Zunahme vom Frühjahr zum Spätsommer hin auf. Die hohen Abundanzen auf den Schelfen sind mit den niedrigsten mittleren Populationsstadien gekoppelt.

Tab. 4.1.1.6: *Calanus propinquus*: Gewichtetes, geometrisches Mittel für die Abundanzen, Mittelwerte für das mittlere Populationsstadium [S] und durchschnittliches Weibchen:Männchen-Verhältnis auf den Transekten.

Bezeichnung	Weddellmeer	Polarsternkuppe	Lazarev-See	Schelfschnitt
Zeitraum	22.11.90- 15.12.90	5.2.91- 11.2.91	27.2.91- 2.3.91	23.2.91- 11.3.91
[Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	778	643	4.493	29.432
[S]	4,1	4,4	2,3	2,5
Geschlechterverhältnis	6,9	12,1	39,9	16,9

Auf den Schelfen finden sich integriert für die gesamte Wassersäule im Frühjahr und Sommer die niedrigsten Weibchen:Männchen-Verhältnisse (Tab. 4.1.1.2-4), aber das ist zum Teil bedingt durch die vertikale Verteilung von Weibchen und Männchen. Weibchen und Männchen kommen im gesamten Versuchszeitraum zahlenmäßig hauptsächlich in den oberen 100 m der Wassersäule vor (Abb. 4.1.1.13). Im ozeanischen Bereich finden sich die ausgeglichensten Geschlechterverhältnisse jedoch in Tiefen zwischen 100 und 1000 m Tiefe (Abb. 4.1.1.13).

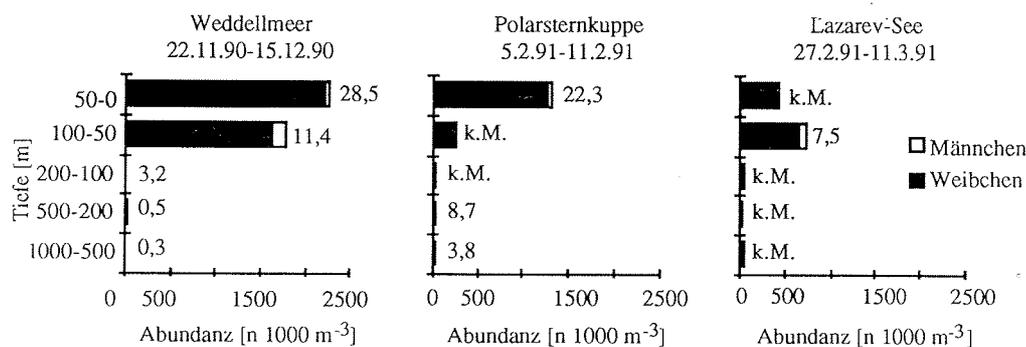


Abb. 4.1.1.13: *Calanus propinquus*: Weibchen:Männchen-Verhältnis gemittelt für die ozeanischen Stationen (>1000m Tiefe) für den Weddellmeer-, Polarsternkuppen- und Lazarev-See-Transekt.

*Metridia gerlachei*

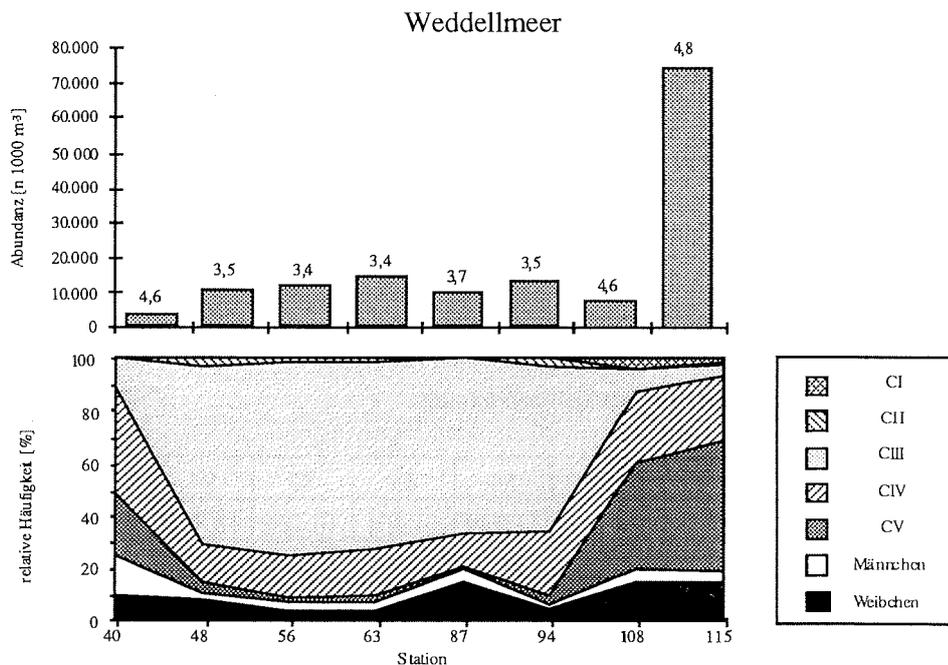


Abb. 4.1.1.14: *Metridia gerlachei*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Weddellmeertransekt integriert über die Wassersäule vom 22.11.90 bis zum 15.12.90 ([S] über Abundanzbalken).

*Metridia gerlachei* war auf allen Stationen des Weddellmeertransekts vertreten und mit fast 75.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> auf Station 115 auf dem östlichen Schelf am häufigsten (Abb. 4.1.1.14). Auf den übrigen Stationen des Transekts schwankte der Bestand nur zwischen ca. 7.800 und fast 15.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (Verhältnis < 2:1). Wie bei *Calanus propinquus* ist auch bei *M. gerlachei* der Bestand auf dem westlichen Schelf auf Station 40 mit 4.135 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> am geringsten. Die Spannweite zwischen höchstem und niedrigstem Wert liegt bei 25:1, der durchschnittliche Bestand bei 16.714 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>, ohne Station 115 liegen die Werte bei 2:1 und 10.580 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Die Populationsstruktur von *M. gerlachei* gliedert sich in drei Bereiche auf: den ozeanischen Bereich des Weddellmeeres mit einem vergleichsweise niedrigen mittlerem Populationsstadium von [S] = 3,5 und den beiden signifikant davon unterschiedlichen Schelfgebieten mit zwei Maxima ([S] = 4,6 im Westen und [S] = 4,7 im Osten; p = 0,05; H-Test nach Kruskal und Wallis).

Die Unterschiede in der Populationsstruktur sind durch das Überwiegen von CIII Copepoditen auf den ozeanischen Stationen (ca. 65%) und das Vorherrschen von CIV und CV Copepoditen auf den Schelfen bedingt (ca. 20% bzw. 40%). Junge Copepoditstadien (CI-CII) sind selten (1-5%), und CI Copepodite finden sich wie bei *Calanus propinquus* erst auf dem östlichen Schelf (St. 108 und 115; ca. 2-4%). Auf dem Weddellmeertransekt schwanken die Abundanzen der Adulten von *Metridia gerlachei* mit Ausnahme von Station 115 nur unerheblich (Faktor ca. 2,3; Tab. 4.1.1.7). Das Geschlechterverhältnis schwankt ebenfalls wenig und liegt im Durchschnitt bei 2,4:1 (Tab. 4.1.1.7).

Tab. 4.1.1.7: *Metridia gerlachei*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Geschlechterverhältnis auf dem Weddellmeertransekt.

Station	40	48	56	63	87	94	108	115
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	4.135	11.170	11.949	14.601	10.106	13.280	7.824	74.605
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	1.038	1.229	857	1.005	1.952	858	1.540	14.277
W:M	0,6	3,7	1,1	1,5	3,4	2,6	3,1	3,3

Die Vertikalverteilung von *Metridia gerlachei* ist auf den ersten Blick uneinheitlich (Abb. 4.1.1.15). Im ozeanischen Bereich liegen die Maxima mit  $17.000 < x < 28.000$  Ind. 1000 m<sup>-3</sup> zwischen 1000 und 500 m. Weitere, zum Teil zweite Maxima finden sich im Winterwasser sowie im westlichen und östlichen Schelfwasser über der Thermokline (Abb. 4.1.1.15). Im ozeanischen Bereich befinden sich die ältesten Teile der Population von *M. gerlachei* hauptsächlich im kalten Winterwasser innerhalb der oberen 50 bis 100 m (oberes Bestandsmaximum; Abb. 4.1.1.15 und 4.1.1.16). Mit zunehmender Wassertiefe verjüngt sich die Population, und das tiefe Bestandsmaximum wird durch die jungen CIII Copepodite gebildet (Abb. 4.1.1.15 und 4.1.1.16). Auch in diesem Punkt macht Station 48 eine Ausnahme, denn das Bestandsmaximum in 100 bis 50 m wird durch CIII Copepodite gebildet (Abb. 4.1.1.16). Auf den Schelfen ist diese vertikale Bimodalität aufgehoben, und in allen Tiefenhorizonten dominieren CIV und CV Copepodite.

#### Driftstation 126

Auch für *Metridia gerlachei* sind die Abundanzen auf der Driftstation 126 mit maximal 542 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> sehr niedrig. Das mittlere Populationsstadium [S] liegt zwischen 4,1 und 5,1 mit einem Mittelwert von [S] = 4,8.

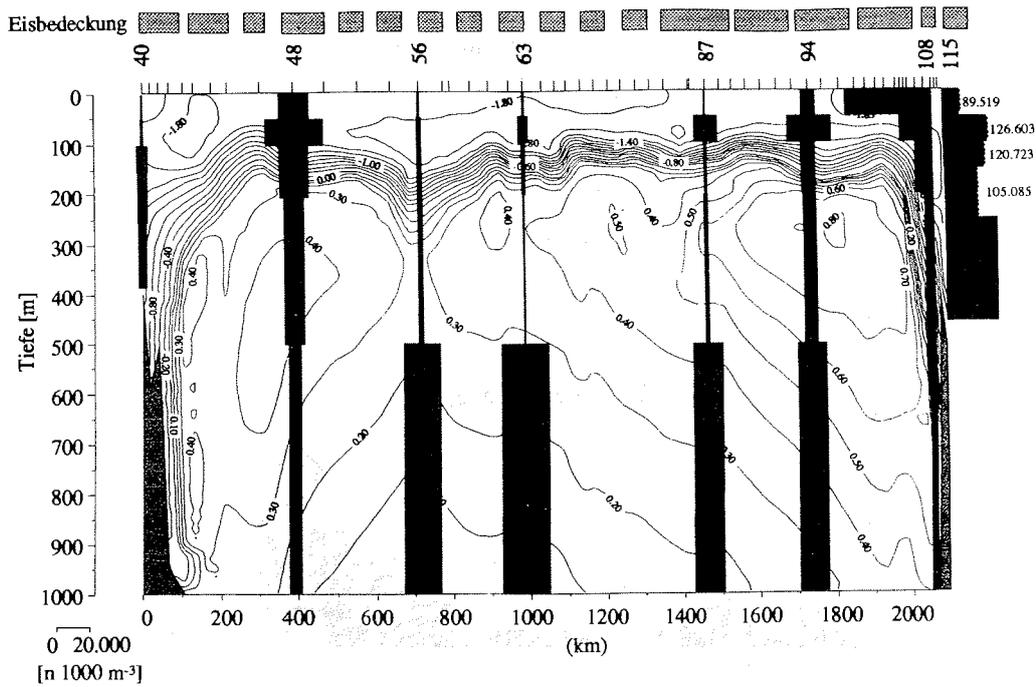


Abb. 4.1.1.15: *Metridia gerlachei*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Weddellmeertransekt vom 22.11.90 bis 15.12.90.

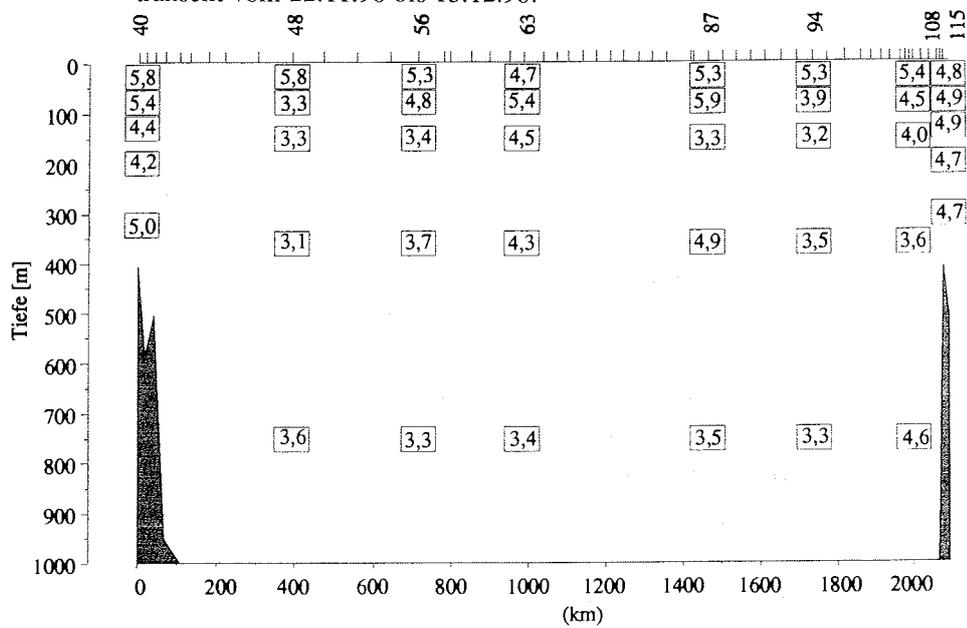


Abb. 4.1.1.16: *Metridia gerlachei*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Weddellmeertransekt ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Metridia gerlachei*

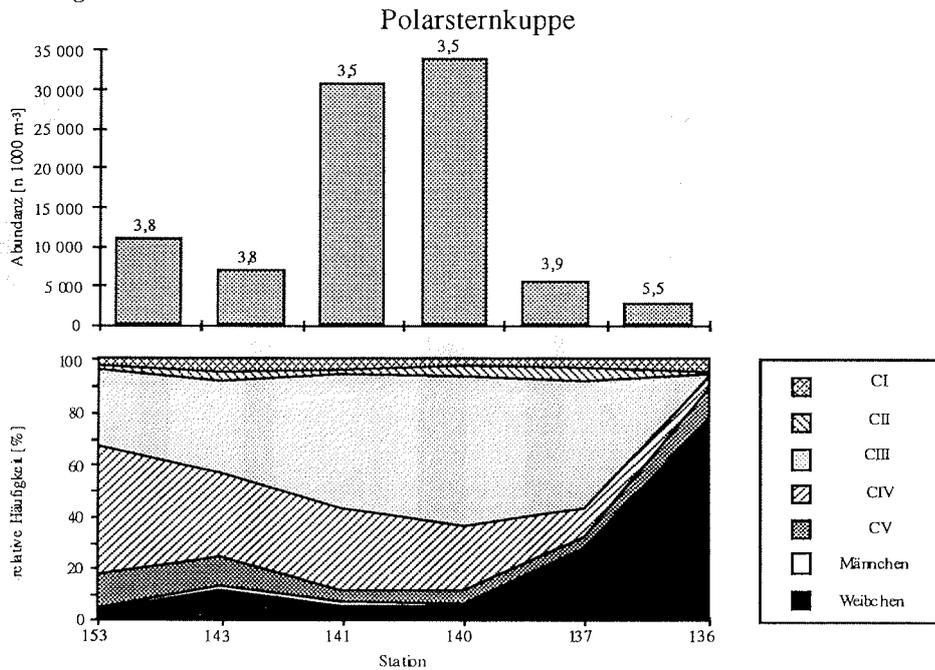


Abb. 4.1.1.17: *Metridia gerlachei*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Polarsternkuppenschnitt vom 5.2.91 bis zum 11.2.91 integriert über die Wassersäule ([S] über den Abundanzbalken).

Der Bestand von *Metridia gerlachei* weist zwei Maxima mit über 30.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> auf den Stationen 140 und 141 am unteren Schelfhang auf. Das mittlere Populationsstadium ist hier aufgrund des relativ hohen Anteils von CIII Copepoditen (> 50%) mit [S] = 3,5 am kleinsten (Abb. 4.1.1.17). Auf Station 136 ist innerhalb der Polynya die Bestandsdichte mit 2.860 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> am niedrigsten. Weibchen dominieren hier mit über 75%, und das mittlere Populationsstadium ist daher mit [S] = 5,5 am höchsten (Abb. 4.1.1.17). Station 137 an der Meereiskante und die Stationen 143 und 153 im ozeanischen Bereich erreichen mittlere Werte von 6.000 bis 11.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (Abb. 4.1.1.17). Die Spannweite zwischen höchstem und niedrigstem Individuenbestand beträgt 12:1. Der Mittelwert für den Transekt liegt bei 15.360 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>.

Das durchschnittliche Populationsstadium liegt für *Metridia gerlachei* auf dem Polarsternkuppentranspekt bei [S] = 3,6. Die Populationsstruktur zeigt einen starken Gradienten von adulten Weibchen auf dem Schelf (> 75%) zu Copepoditstadien CIII

und CIV im ozeanischen Bereich ( $\Sigma \approx 70-80\%$ ). Der Anteil der jungen Copepoditstadien CI und CII liegt zusammen für alle Stationen unter 10% (Abb. 4.1.1.17).

Auf den Schelfstationen 136 und 137 ist das Weibchen:Männchen-Verhältnis mit 68,7:1 und 37,5:1 sehr hoch im Gegensatz zu den Schelfhangstationen und insbesondere der ozeanischen Station 153, auf der ein Verhältnis von beinahe 2:1 erreicht wird (Tab. 4.1.1.8). Der Mittelwert liegt bei 8,5:1.

Tab. 4.1.1.8: *Metridia gerlachei*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Populationsstruktur auf dem Polarsternkuppenschnitt.

Station	153	143	141	140	137	136
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	11.090	7.256	30.983	34.094	5.861	2.860
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	523	916	2.143	2.011	1.579	2.229
W:M	2,3	9,0	5,2	5,2	37,5	68,7

Vertikal befindet sich der Schwerpunkt der Population innerhalb oder direkt über der Thermokline zwischen 250 m und 50 m im ozeanischen Bereich bzw. 1000 m und 200 m am Schelfhang (Abb. 4.1.1.18). Auf dem Schelf (St. 136) liegt der Populationsschwerpunkt innerhalb des -1,85 °C kalten ESW zwischen 200 und 50 m Tiefe; das ist eine Ausnahme (Abb. 4.1.1.18). Innerhalb der Polynya auf dem Schelf fehlt *M. gerlachei* im sommerlich erwärmten Oberflächenwasser (-1,4 °C Maximum; 50-0 m; Abb. 4.1.1.19). Im eisbedeckten Bereich des Transekts von Station 140 bis 153 findet sich *M. gerlachei* dagegen auch noch in nennenswerten Zahlen im kalten Oberflächenwasser ( $T \leq -1,7$  °C; Abb. 4.1.1.18).

*Metridia gerlachei* weist die ältesten Teile der Population mit  $[S] \geq 4,0$  hauptsächlich im kalten Winterwasser (WW) im ozeanischen Bereich (50 - 0 m) und im ESW auf dem Schelf und Schelfhangstationen (290 - 0 m) auf. Mit  $3,3 \leq [S] \leq 3,9$  befinden sich die jüngeren Teile der Population mit den größten Dichten im Bereich der Thermokline (Abb. 4.1.1.19). Zwei deutlich kleinere Minima liegen mit  $[S] = 2,4$  und 2,0 im Zentrum des kalten Einstroms (- 1,85 °C) des ESW auf Station 141 und St 137 (Abb. 4.1.1.19).

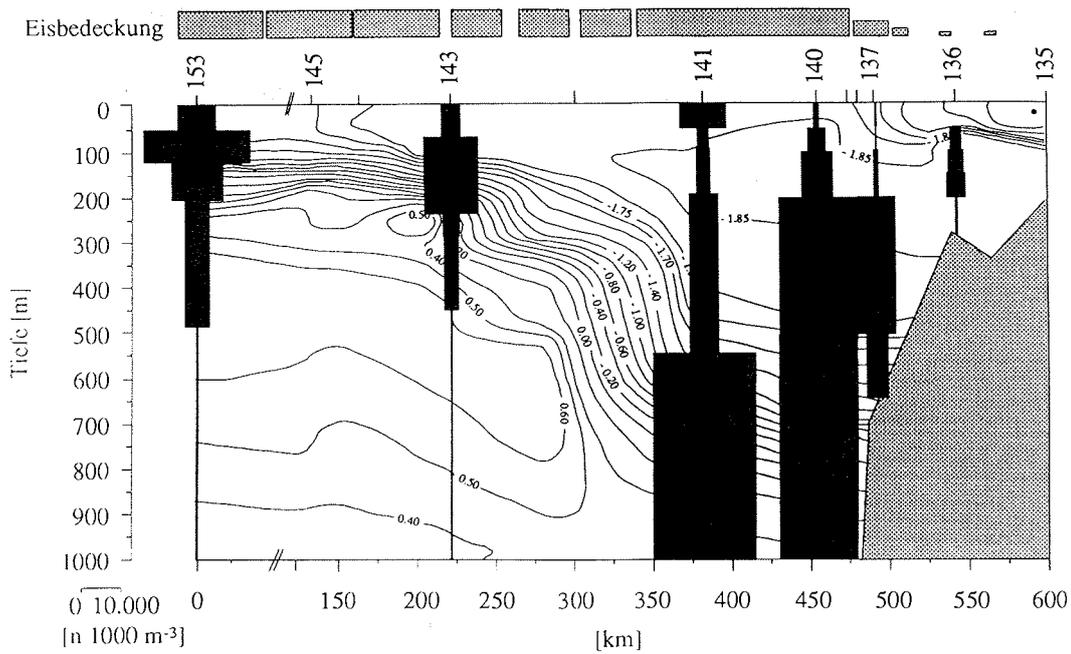


Abb. 4.1.1.18: *Metridia gerlachei*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Polarsternkuppenschnitt vom 5.2.91 bis zum 11.2.91.

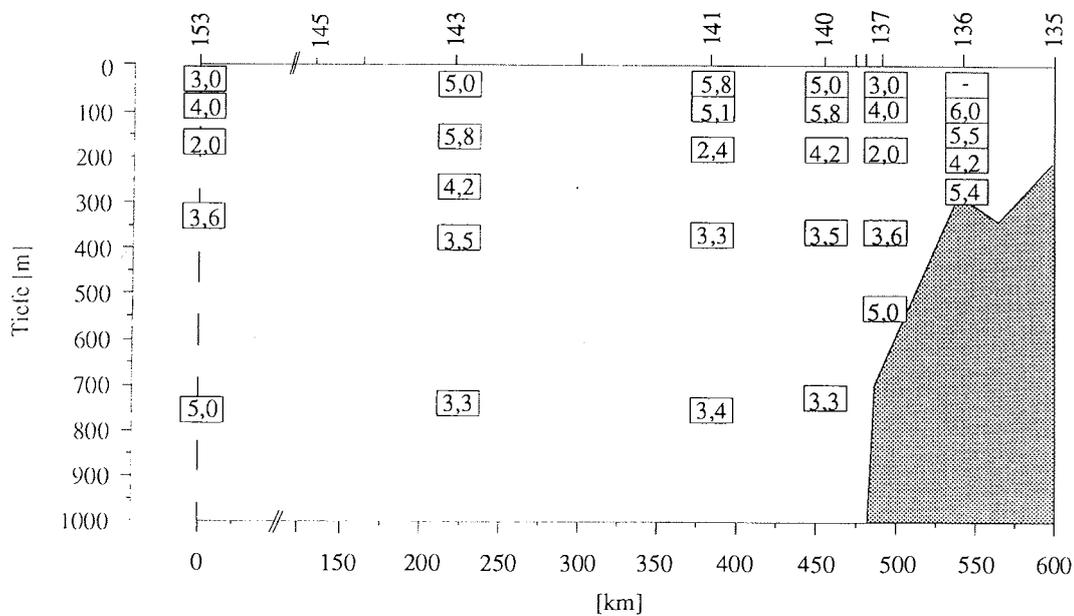


Abb. 4.1.1.19: *Metridia gerlachei*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Polarsternkuppenschnitt ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Metridia gerlachei*

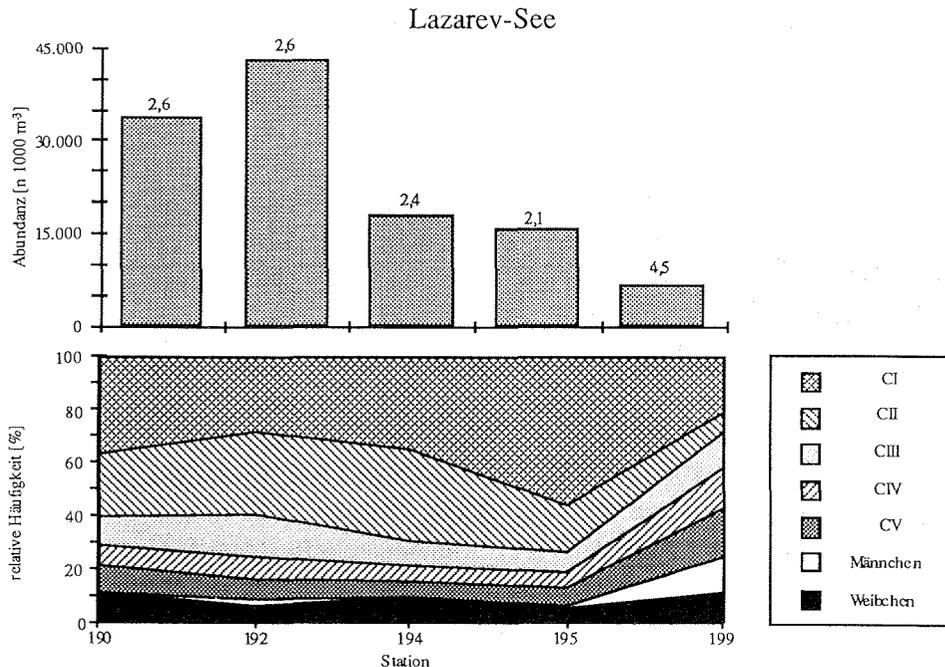


Abb. 4.1.1.20: *Metridia gerlachei*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Lazarev-See-Transekt vom 27.2.91 bis zum 2.3.91 integriert über die Wassersäule ([S] über Abundanzbalken).

In der Lazarev-See war *Metridia gerlachei* auf dem Schelf und dem oberen Schelfhang mit 35.000-44.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> am häufigsten vertreten (Abb. 4.1.1.20). Die Abundanzen im ozeanischen Bereich lagen um den Faktor 2-4 unter denen auf dem Schelf. Die Spannweite zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Wert liegt bei 6:1, der Mittelwert für die Abundanzen bei 23.465 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>.

Das mittlere Populationsstadium [S] liegt mit Ausnahme der ozeanischen Station 199 ([S] = 4,5) zwischen 2,1 und 2,6 auf dem Lazarev-See-Transekt (Abb. 4.1.1.20). Der Mittelwert für alle Stationen liegt bei [S] = 2,6. Die Populationsstruktur unterstreicht diesen Eindruck: auf den Stationen 190 bis 195 machen die älteren Copepoditstadien CIII-CVI zusammen nur ca. 30-40% der Gesamtpopulation aus, während die jungen Copepodite CI-CII mit zusammen ca. 60-70% dominieren. Auf Station 199 ist die Populationsstruktur ausgeglichener. Copepodite CI dominieren zwar mit ca. 25%, aber alle anderen Stadien, inklusive der Männchen, sind mit je ca. 10% gleich häufig vertreten (Abb. 4.1.1.20).

Das Geschlechterverhältnis schwankt ebenfalls erheblich zwischen 0,9:1 und 33,4:1 (Tab. 4.1.1.9). Für alle Stationen liegt der Mittelwert bei 4,2:1.

Tab. 4.1.1.9: *Metridia gerlachei*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Geschlechterverhältnis auf dem Lazarev-See Transekt (1° O).

Station	190	192	194	195	199
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	33.825	43.205	17.770	15.608	6.919
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	3.935	3.910	1.718	938	2.004
W:M	k.M.	2,5	33,4	5,3	0,9

Die Bestandsmaxima von *Metridia gerlachei* liegen auf dem Lazarev-See-Transekt mit bis zu 126.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (St. 192) im sehr kalten Wasser des Küstenstroms zwischen 450 und 250 m auf dem Schelf (St. 190) und 150 m und 65 m auf der ozeanischen Station 195 (Abb. 4.1.1.21). Abnehmende Bestandsdichten finden sich auch direkt in den Thermoklinen von Station 192 nach 199 (Abb. 4.1.1.21). Die Abundanzen von *M. gerlachei* in den Oberflächenschichten aller Stationen liegen im Gegensatz dazu bei maximal nur 10.500 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (St. 195).

Im ozeanischen Bereich weist *Metridia gerlachei* eine Bimodalität in der Populationsstruktur auf (Abb. 4.1.1.22): an der Oberfläche in den obersten 50 bis 120 m halten sich wie auch im Tiefenbereich zwischen 500 m und 1000 m die ältesten Teile der Population mit  $[S] \geq 3,9$  bzw.  $[S] \geq 4,1$  auf (Abb. 4.1.1.22). In der Zwischenschicht von 500 m bis 120 m, wo die Bestandsmaxima liegen, sind auch die jüngsten Teile der Population mit  $[S] \leq 2,5$  zu finden. Auf dem Schelf und auf dem Schelfhang findet sich diese Bimodalität nicht (Abb. 4.1.1.22). Hier sind die ältesten Teile der Population mit  $[S] \geq 5,2$  im mit minimal -1,0 °C kalten Wasser zwischen 50 m (St. 192) bzw. 250 m (St. 190) und der Oberfläche zu finden (Abb. 4.1.1.20 und 4.1.1.22). Nach unten hin verjüngt sich die Population erheblich auf  $[S] \leq 2,8$ . Diese 'verjüngten' Bereiche der Population fallen auch hier erneut mit den Bestandsmaxima zusammen (Abb. 4.1.1.21 und Abb. 4.1.1.22).

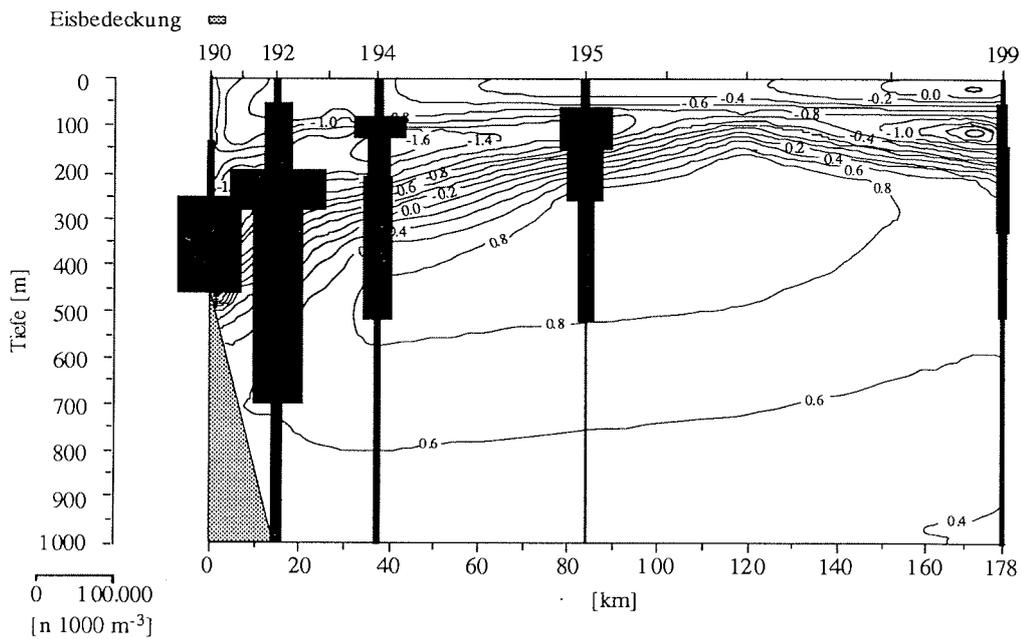


Abb. 4.1.1.21: *Metridia gerlachei*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Lazarev-See-Transect (1° O) vom 27.2. 91 bis zum 2.3.91.

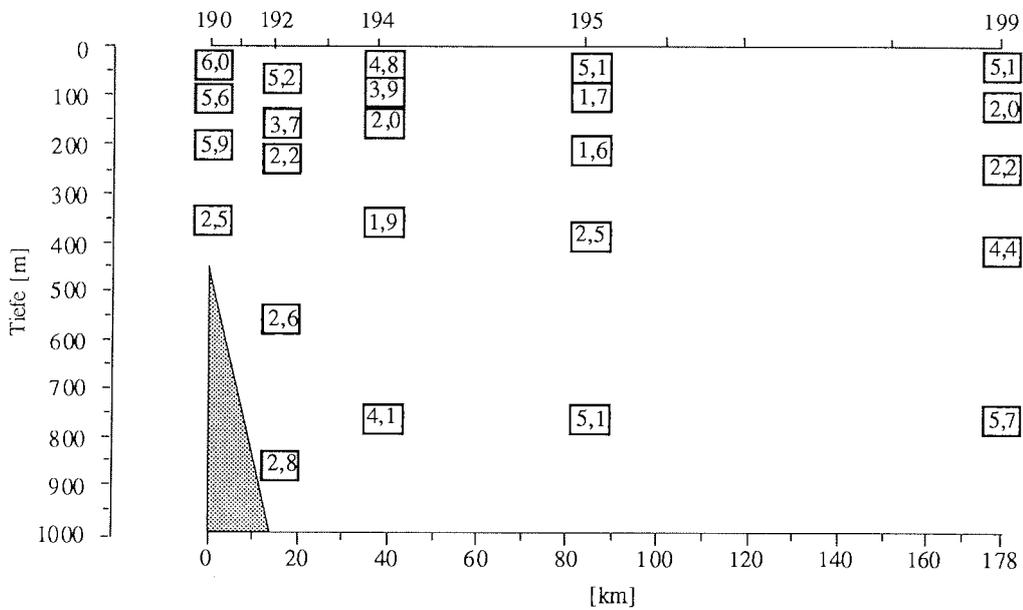


Abb. 4.1.1.22: *Metridia gerlachei*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Lazarev-See-Transect (1° O) ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Metridia gerlachei*

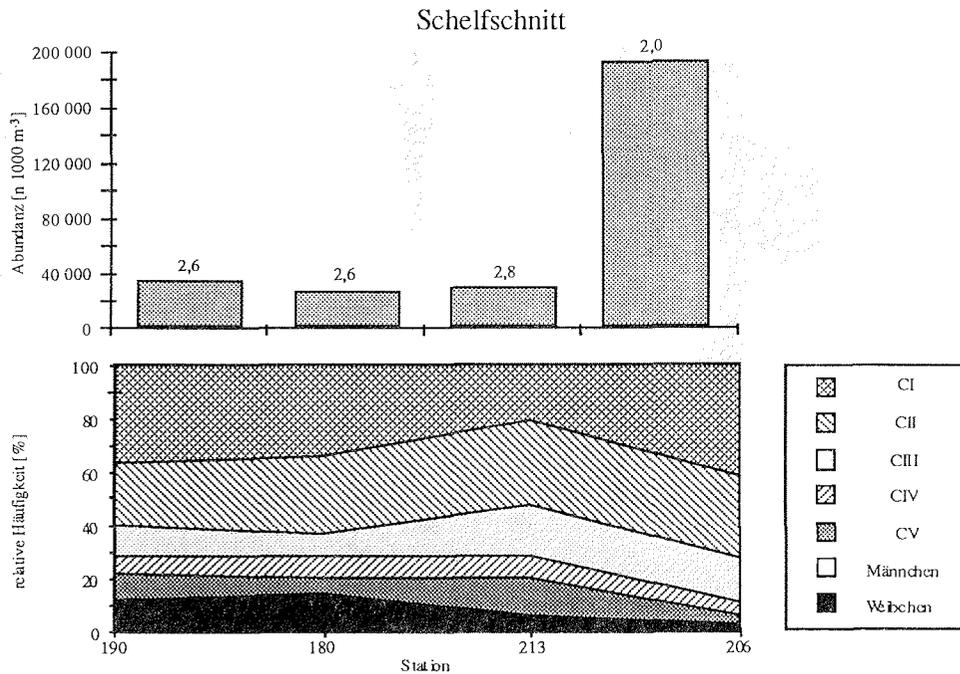


Abb. 4.1.1.23: *Metridia gerlachei*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Schelf in der Lazarev-See vom 23.2.91 bis zum 11.3.91 integriert über die Wassersäule.

Der Bestand von *Metridia gerlachei* ist auf den Stationen 180, 190 und 213 auf dem Schelf der Lazarev-See trotz unterschiedlicher Tiefen und Hydrographie mit ca. 30.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> fast identisch (Abb. 4.1.1.23). Nur auf der mit 700 m tiefen Schelfstation 206 liegt der Bestand mit fast 200.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> um den Faktor 7,4 über dem der anderen Stationen. Der Mittelwert für alle Schelfstationen beträgt 71.175 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Auf den drei erstgenannten Stationen ist das mittlere Populationsstadium mit [S] = 2,6-2,8 ebenfalls sehr einheitlich. Nur auf Station 206 ist der Bestand mit [S] = 2,0 deutlich jünger (Abb. 4.1.1.23). Der Durchschnitt für das mittlere Populationsstadium liegt bei [S] = 2,3. Junge CI und CII Copepodite dominieren mit 55-70% auf allen Stationen (Abb. 4.1.1.23). Die Adulten stellen zwischen 2,2% (St. 206) und ca. 14% (St. 180) der Population (Tab. 4.1.1.9). Der höchste Anteil liegt also auf der Station mit der geringsten Wassertiefe, der niedrigste auf der tiefsten Station (Abb. 4.1.1.23 und 4.1.1.24). Das Verhältnis der Geschlechter zueinander ist sehr heterogen und Männchen sind nur in sehr kleinen

Zahlen zu finden (Tab. 4.1.1.10). Das durchschnittliche Geschlechterverhältnis liegt bei 19:1.

Tab. 4.1.1.10: *Metridia gerlachei*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Populationsstruktur auf dem Schelf in der Lazarev-See.

Station	190	180	213	206
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	33.825	26.321	30.771	193.784
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	3.935	3.639	1.749	4.312
W:M	k.M.	33,3	78,5	6,8

Nahezu der gesamte Bestand von *Metridia gerlachei* befindet sich auf dem Schelf unterhalb von 150 m (St. 213 und 206) bzw. 250 m (St. 190 und 180; Abb. 4.1.1.24). Als Trennlinie kann auch die -1,6 °C Isolinie gelten (Abb. 4.1.1.24). Unterhalb dieser Linie liegt das Bestandsmaximum entweder im kältesten Bereich bei ca. -1,7 °C (St. 190, 180 und 213) oder in der Thermokline (St. 206; Abb. 4.1.1.24). Diese Maxima werden von den jüngsten Teilen der Population gebildet, wie Abbildung 4.1.1.54 belegt. Die ältesten Teile der Population befinden sich mit [S] = 4,2-6,0 in Oberflächennähe. Die restlichen Populationsbestandteile werden mit zunehmender Tiefe immer jünger (Abb. 4.1.1.25).

#### Zusammenfassung *Metridia gerlachei*

*Metridia gerlachei* besitzt eine ähnliche Populationsentwicklung wie *Calanus propinquus* im Weddellwirbel: im Frühjahr liegt das mittlere Populationsstadium bei [S]  $\approx$  4 und im Spätsommer bei [S]  $\approx$  2,5 (Tab. 4.1.1.11). Vergleichbar mit *C. propinquus* ist auch die Populationsstruktur im Weddellmeer im Frühjahr (Nov./Dez.), wo die CIII im zentralen Bereich deutlich dominieren und auf den Schelfen von CIV/CV abgelöst werden (Abb. 4.1.1.14). CI finden sich ebenfalls erst ab Mitte Dezember auf dem östlichen Schelf und im Sommer (Feb.) hat sich die Population im Südosten nur leicht verjüngt. Adulte (Weibchen) dominieren zu diesem Zeitpunkt auf dem Schelf (Abb. 4.1.1.17). Im Spätsommer (Feb./März) gleicht die Populationsstruktur der von *C. propinquus*; junge Copepodite CI-CIII herrschen sowohl im ozeanischen als auch im neritischen Bereich vor (Abb. 4.1.1.20).

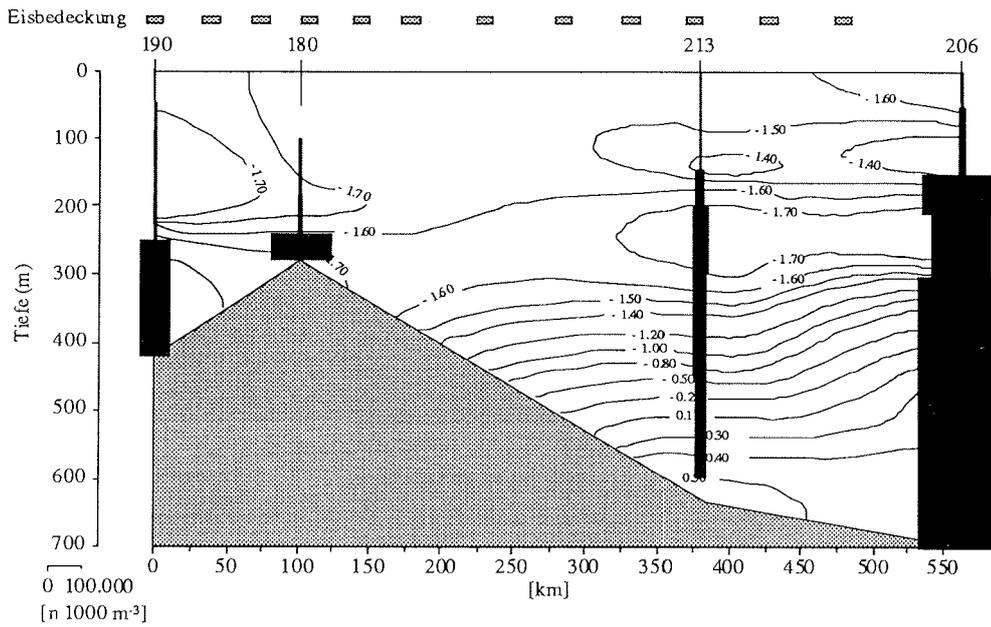


Abb. 4.1.1.24: *Metridia gerlachei*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Schelf in der Lazarev-See vom 23.2.91 bis zum 11.3.91.

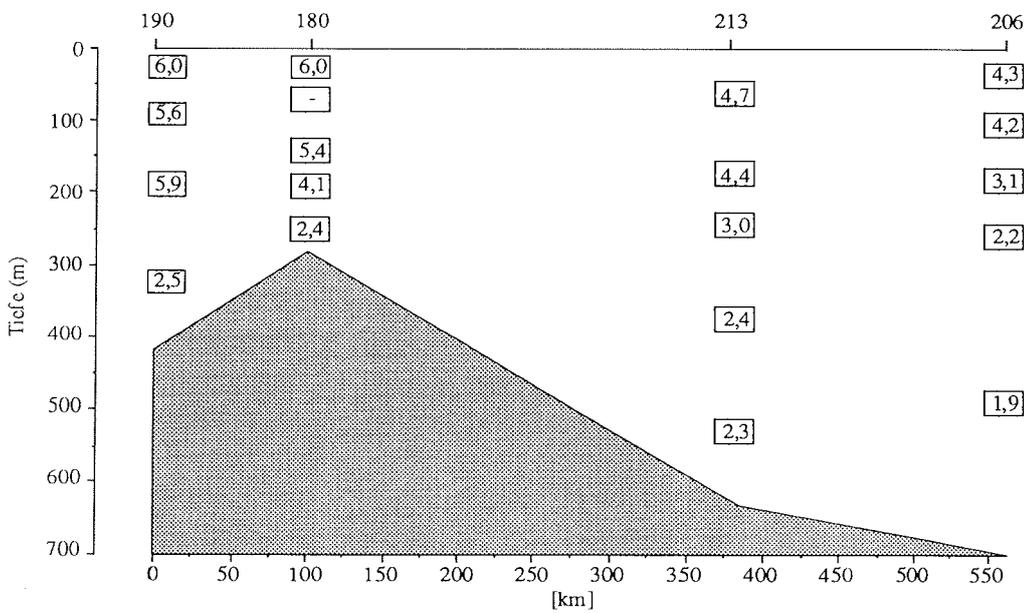


Abb. 4.1.1.25: *Metridia gerlachei*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Schelf in der Lazarev-See ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

Die mittleren Abundanzen für die drei in in den ozeanischen Bereich führenden Transekte sind nicht signifikant verschieden voneinander (H-Test; 95% Niveau). Nur auf dem Schelf in der Lazarev-See im Spätsommer liegen die Abundanzen um den Faktor 3-4 über denen der anderen Transekte (Tab. 4.1.1.11).

Tab. 4.1.1.11: *Metridia gerlachei*: Gewogenes, geometrisches Mittel der Abundanzen, Mittelwerte für das mittlere Populationsstadium [S] und durchschnittliches Weibchen:Männchen-Verhältnis auf den Transekten.

Bezeichnung	Weddellmeer	Polarsternkuppe	Lazarev-See	Schelfschnitt
Zeitraum	22.11.-15.12.90	5.2.-11.2.91	27.2.-2.3.91	23.2.-11.3.91
[Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	11.779	13.923	17.894	48.000
[S]	4,1	3,6	2,6	2,3
W:M	2,7	8,5	4,2	19,0

Im Unterschied zu *Calanus propinquus* ist das Weibchen:Männchen-Verhältnis bei *Metridia gerlachei* auf den Schelfen sehr hoch, während es im ozeanischen Bereich auf allen Transekten mit Werten zwischen 3 und 8 recht ausgeglichen ist (Tab. 4.1.1.7-11). Da sich die Männchen von *M. gerlachei* fast ausschließlich unterhalb von 500 m befinden, gibt es sehr große Unterschiede im Geschlechterverhältnis in der Vertikalen. In Oberflächennähe ist es mit Werten von ca. 300-600 sehr hoch und nur in Tiefen unterhalb von 200 m (Lazarev-See) bzw. 500 m finden sich Verhältnisse von nahe 1 (Abb. 4.1.1.26).

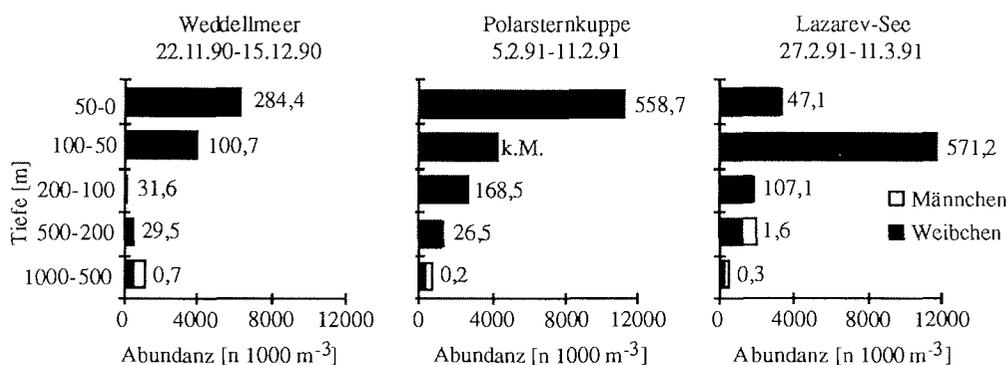


Abb. 4.1.1.26: *Metridia gerlachei*: Weibchen:Männchen-Verhältnis gemittelt für die ozeanischen Stationen (>1000m Tiefe) für den Weddellmeer-, Polarsternkuppen- und Lazarev-See-Transekt.

*Microcalanus pygmaeus*

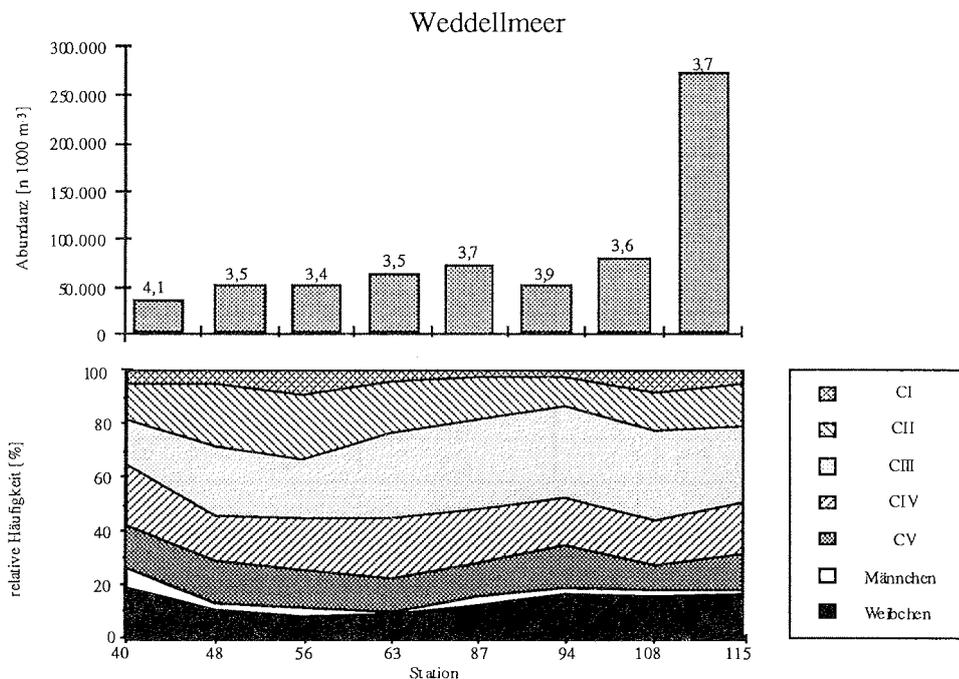


Abb. 4.1.1.27: *Microcalanus pygmaeus*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Weddellmeertransekt integriert über die Wassersäule vom 22.11.90 bis zum 15.12.90 ([S] über Abundanzbalken).

*Microcalanus pygmaeus* ist auf dem Weddellmeertransekt mit durchschnittlich ca. 85.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> bei weitem die häufigste der vier untersuchten calanoiden Copepodenarten. Der Bestand ist auf dem östlichen Schelf mit ca. 280.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> deutlich am höchsten (Abb. 4.1.1.27). Obwohl die Zahl mit ca. 37.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> auf dem westlichen Schelf auf Station 40 am kleinsten ist, fallen die Bestandsschwankungen für alle Stationen mit Ausnahme von Station 115 vergleichsweise niedrig aus (Faktor ca. 2,2; Abb. 4.1.1.27). Das Verhältnis zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Wert beträgt 7,5:1.

Das mittlere Populationsstadium von *Microcalanus pygmaeus* liegt auf dem Weddellmeertransekt bei [S] = 3,7. Die Populationsstruktur ist als "stabil" zu bezeichnen, d. h. alle Stadien sind auf allen Stationen vorhanden (Abb. 4.1.1.27). Obwohl CIII Copepodite im Durchschnitt mit ca. 25-30% dominieren, finden sich gerade im Gegensatz zu den beiden großen Arten *Calanus propinquus* und *Metridia*

*gerlachei* auch große Mengen von jungen CI (ca. 5-20%) und CII (ca. 10-20%) Copepoditen. Mit Ausnahme der Station 115 schwankt die Zahl der Adulten nur unwesentlich um den Faktor 3. Sie liegt im Durchschnitt bei knapp über 14.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> oder ca. 15,4% des Bestandes. Das mittlere Geschlechterverhältnis für alle Stationen beträgt 4,7:1 (Tab. 4.1.1.12).

Tab. 4.1.1.12: *Microcalanus pygmaeus*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Geschlechterverhältnis auf dem Weddellmeertransekt.

Station	40	48	56	63	87	94	108	115
Σ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	36.935	53.055	51.564	64.002	74.269	51.351	80.825	275.637
Ad. [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	9.772	6.917	5.830	6.002	11.567	9.910	14.735	48.100
W:M	2,5	3,8	2,3	7,3	3,5	5,5	4,3	11,1

*Microcalanus pygmaeus* scheint die oberen 50 m der Wassersäule, den Bereich des Winterwassers (WW) zu meiden (Abb. 4.1.1.28). Lediglich im eisfreien Gebiet auf Station 115 finden sich nennenswerte Zahlen (ca. 30.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>) auch an der Oberfläche. Das Bestandsmaximum liegt auf allen Stationen direkt über und/oder in der Thermokline. Eine genauere Lokalisierung läßt sich mit Hilfe des Multinetzes nicht ermitteln. Unterhalb der Thermokline ist der Bestand noch nennenswert, nimmt aber deutlich mit zunehmender Tiefe ab (Abb. 4.1.1.28). Mit fast 440.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> erreicht *M. pygmaeus* sein mit Abstand größtes Dichtemaximum auf Station 115 zwischen 450 m und 250 m. Die vertikale Populationsstruktur weist auf allen Stationen mit Ausnahme der Schelfstation 115 eine ausgeprägte Bimodalität auf. Am ältesten ist die Population in den oberen 50 m und im untersten Tiefenhorizont zwischen 1000 und 500 m ([S] ≥ 3,9; Abb. 4.1.1.29). Das mittlere Populationsstadium [S] ist auf den Schelfen in Oberflächennähe mit [S] ≥ 5,0 am größten. Die jüngsten Teile der Population mit [S] ≤ 3,5 befinden sich je nach Station in mittleren Wassertiefen zwischen 500 und 50 m (Abb. 4.1.1.29).

#### Driftstation 126

Die Populationsstruktur von *Microcalanus pygmaeus* ist ausgeglichen und das mittlere Populationsstadium liegt durchschnittlich bei [S] ≈ 4,0. Die Abundanzen liegen wie bei den großen Arten um 1-2 Größenordnungen unter denen des Weddellmeerschnitts. *M. pygmaeus* meidet auch in diesem Gebiet die oberen 50-100m.

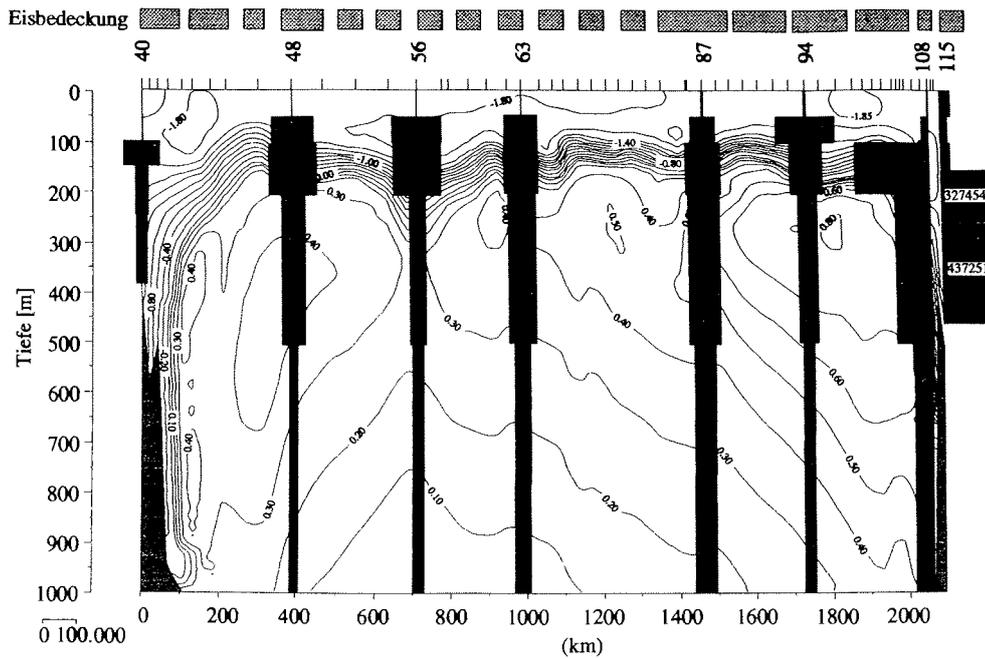


Abb. 4.1.1.28: *Microcalanus pygmaeus*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Weddellmeertransekt vom 22.11.90 bis 15.12.90.

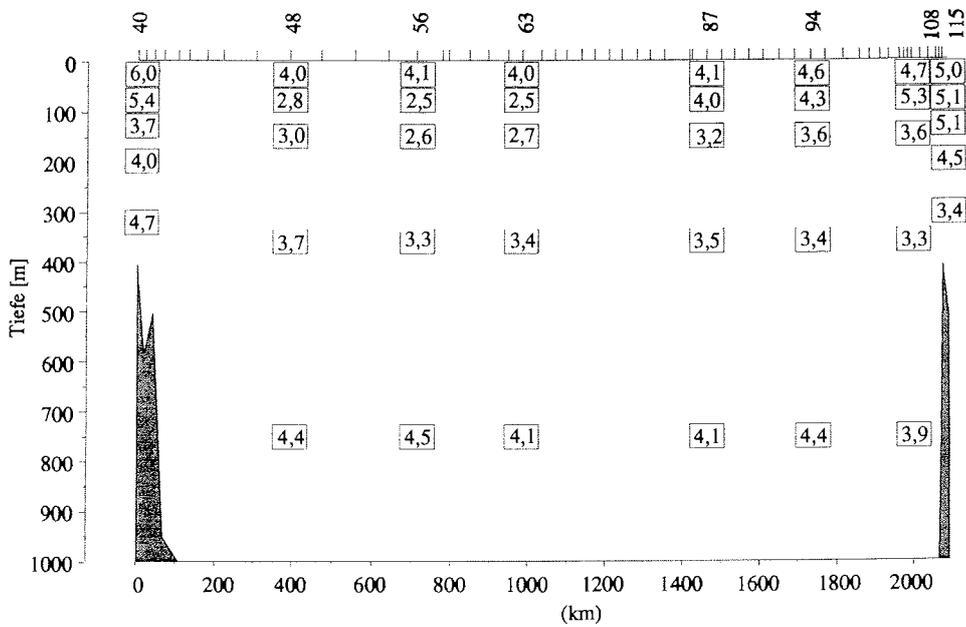


Abb. 4.1.1.29: *Microcalanus pygmaeus*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Weddellmeertransekt ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Microcalanus pygmaeus*

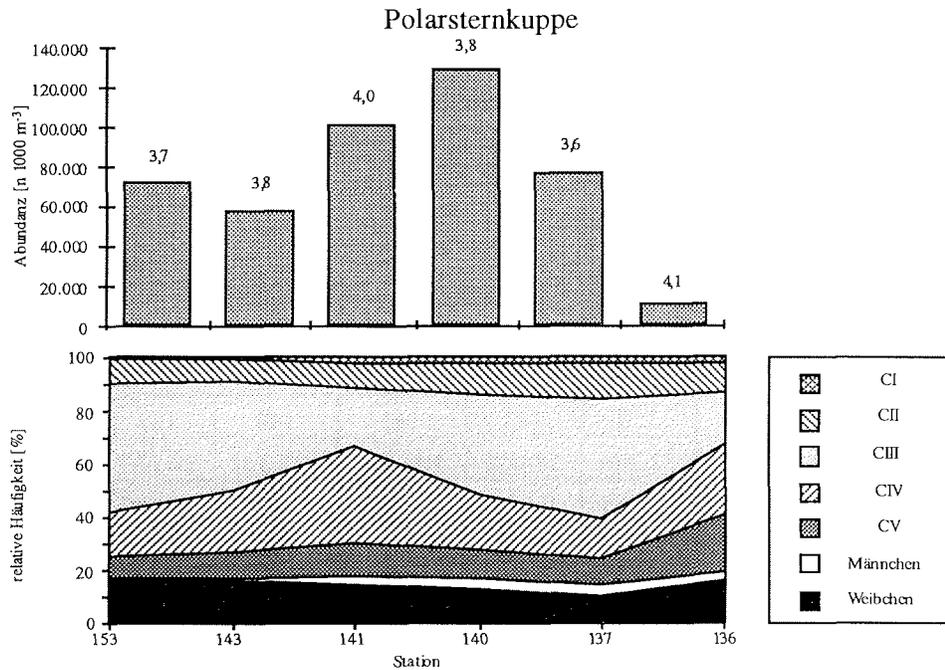


Abb. 4.1.1.30: *Microcalanus pygmaeus*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Polarsternkuppenschnitt vom 5.2.91 bis zum 11.2.91 integriert über die Wassersäule ([S] über Abundanzbalken).

*Microcalanus pygmaeus* war auf dem Polarsternkuppentranspekt erneut die häufigste der vier untersuchten Copepodenarten mit durchschnittlich fast 75.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (Abb. 4.1.1.30). Die Horizontalverteilung gleicht der von *Metridia gerlachei*: ein sehr niedriger Bestand von ca. 10.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> auf der Schelfstation 136 in der Polynya, sehr hohe Abundanzen von über 100.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> auf den unteren Schelfhangstationen 140 und 141 und mittlere Häufigkeiten von ca. 60.000-80.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> auf Station 137 an der Meereiskante in der Polynya und den ozeanischen Stationen 143 und 153 (Abb. 4.1.1.30). Die Spannweite zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Individuenbestand beträgt 12:1.

*Microcalanus pygmaeus* weist keine großen Unterschiede beim mittleren Populationsstadium auf (Abb. 4.1.1.30). Alle Stadien sind auf allen Stationen vertreten und mit Einschränkungen für die Polynyastation 136, in nahezu den gleichen Verhältnissen zueinander (Abb. 4.1.1.30). Es dominieren CIII und CIV Copepodite mit 20-50%. Copepodite CII, CV und adulte Weibchen machen je ca. 10-20% der Gesamt-

population aus, während das jüngste Copepoditstadium nur mit weniger als 3% vertreten ist (Abb. 4.1.1.30). So ergibt sich ein Mittelwert für das mittlere Populationsstadium für Anfang Februar von  $[S] = 3,8$ .

Die niedrigsten Weibchen:Männchen-Verhältnisse von 2,5:1 bis 6,2:1 finden sich auf dem Schelf und dem Schelfhang, während auf den ozeanischen Stationen 143 und 153 Geschlechterverhältnisse von 17,8:1 und 15,5:1 erreicht werden (Tab. 4.1.1.13). Der Mittelwert für alle Stationen liegt bei 4,9:1.

Tab. 4.1.1.13: *Microcalanus pygmaeus*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Geschlechterverhältnis auf dem Polarsternkuppentranssekt.

Station	153	143	141	140	137	136
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	72.206	58.062	100.462	128.327	74.693	10.588
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	11.754	9.680	17.202	21.035	10.513	1.944
W:M	15,5	17,8	5,0	3,4	2,5	6,2

Die Vertikalverteilung von *Microcalanus pygmaeus* zeigt Populationsmaxima mit über 150.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> hauptsächlich in und zum Teil oberhalb der Thermokline (Abb. 4.1.1.31). Auf Station 136 und 140 liegen sie jedoch im kalten, östlichen Schelfwasser (ESW) mit  $T \leq -1,8$  °C (Abb. 4.1.1.31). Auf keiner der ozeanischen Stationen findet sich *M. pygmaeus* in nennenswerten Zahlen in den oberen 50 m der Wassersäule. Gleiches gilt für die erwärmten, eisfreien, oberen 100 m der Schelfstationen 136 und 137 (Abb. 4.1.1.31).

Die vertikale Populationsstruktur weist keine eindeutigen Trends auf (Abb. 4.1.1.32). Lediglich eine Tendenz zur Verjüngung der Populationen in mittleren Tiefen von 480-100 m ist auf den Stationen 137 und 141 bis 153 zu erkennen ( $[S] \leq 3,6$ ; Abb. 4.1.1.32). An der Oberfläche und in der Tiefe sind die Tiere im ozeanischen Bereich zum Teil deutlich ( $[S] \geq 4,4$ ), auf dem Schelf nur geringfügig älter ( $[S] \geq 4,0$ ).

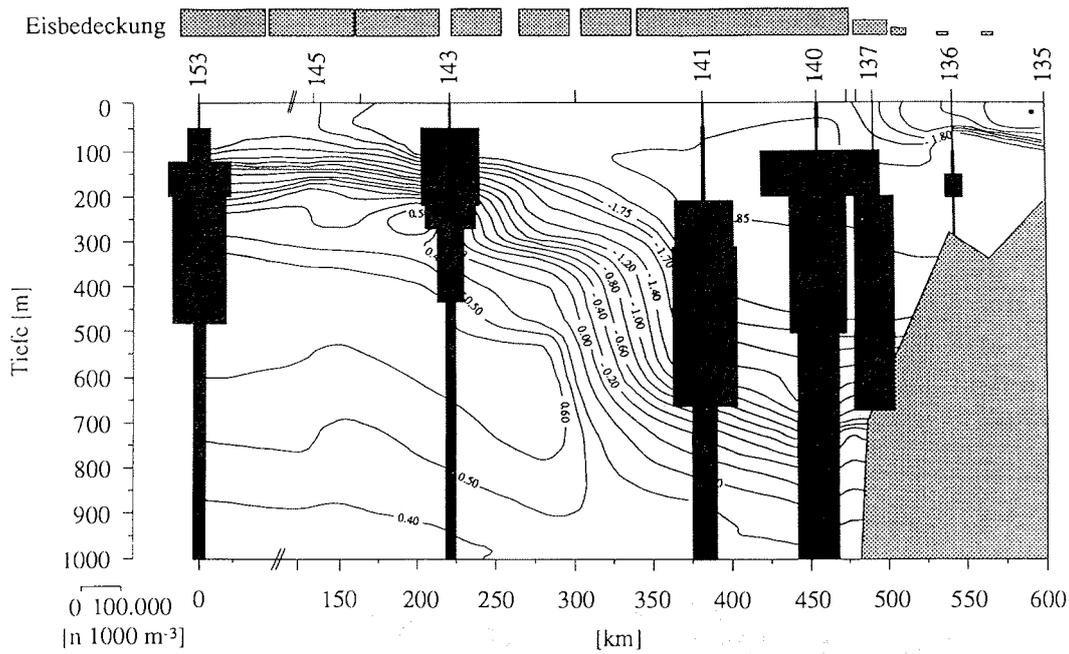


Abb. 4.1.1.31: *Microcalanus pygmaeus*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Polarsternkuppenschnitt vom 5.2.91 bis zum 11.2.91.

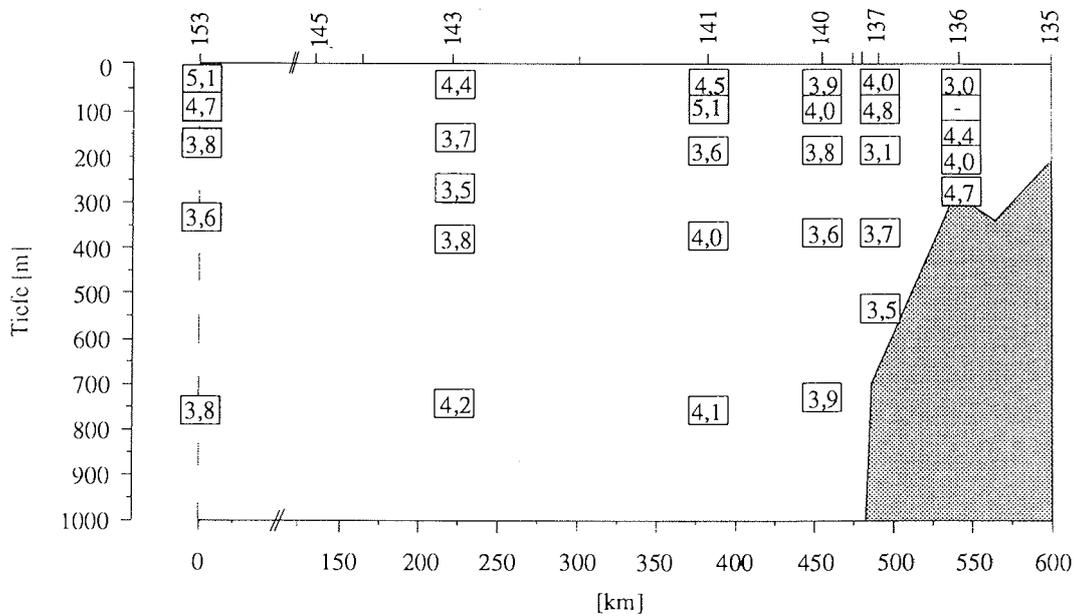


Abb. 4.1.1.32: *Microcalanus pygmaeus*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Polarsternkuppenschnitt ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Microcalanus pygmaeus*

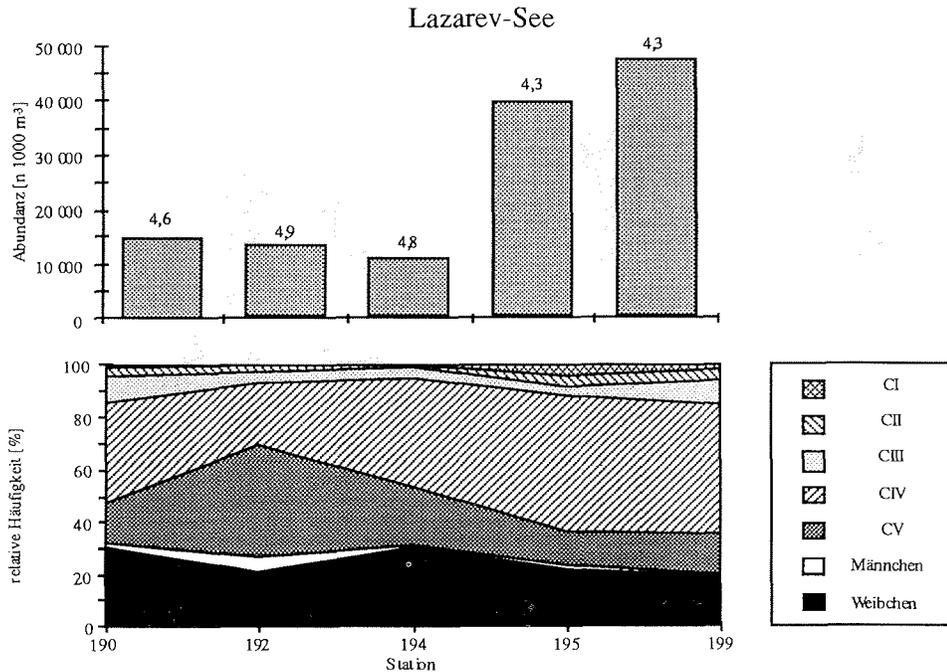


Abb. 4.1.1.33: *Microcalanus pygmaeus*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Lazarev-See-Transekt (1° O) vom 27.2.91 bis zum 2.3.91 integriert über die Wassersäule ([S] über Abundanzbalken).

Auf dem Lazarev-See-Transekt war *Microcalanus pygmaeus* auf den ozeanischen Stationen 195 und 199 mit bis zu 48.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> zahlenmäßig um den Faktor 3-4 stärker vertreten als im Schelfbereich (Abb. 4.1.1.33). Die Spannweite zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Wert liegt bei 4,5:1. Der Bestandsdurchschnitt erreicht 25.362 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>.

Das mittlere Populationsstadium [S] ist für *Microcalanus pygmaeus* sehr ausgewogen. Auf den ozeanischen Stationen liegt es bei [S] = 4,3 und im Schelfbereich bei [S] = 4,6 - 4,9 (Abb. 4.1.1.33). Der Durchschnitt liegt bei [S] = 4,5. Die Populationsstruktur ist durch die Dominanz der CIV-CVI (nur Weibchen) gekennzeichnet. Die jüngeren Copepodite CI-CIII machen zusammen maximal 16% aus (Abb. 4.1.1.33). Das Geschlechterverhältnis liegt mit Ausnahme von Station 192 bei ungefähr 20:1. Station 192 ist die einzige Station, auf der Männchen in nennenswerten Zahlen vorhanden sind; das Geschlechterverhältnis liegt dort daher bei nur 3,5:1 (Tab. 4.1.1.14). Der Mittelwert für alle Stationen beträgt 13,8:1.

Tab. 4.1.1.14: *Microcalanus pygmaeus*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Populationsstruktur auf dem Lazarev-See-Transekt (1° O).

Station	190	192	194	195	199
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	14.728	13.804	11.170	39.619	47.490
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	4.708	3.679	3.476	9.193	9.400
W:M	18,5	3,5	20,2	20,5	22,2

Die Vertikalverteilung von *Microcalanus pygmaeus* gleicht der von *Metridia gerlachei* mit der Ausnahme, daß die größten Bestandsdichten nicht auf dem Schelf und Schelfhang zu finden sind, sondern auf den ozeanischen Stationen 195 und 199 (Abb. 4.1.1.34). Wie bei *M. gerlachei* liegen auch bei *M. pygmaeus* die höchsten Bestandsdichten mit bis zu über 124.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> im Bereich des kalten Küstenstromwassers auf den Stationen 190 und 192 zwischen 450 und 200 m Tiefe, sowie den Thermoklinen auf den Stationen 194 bis 199 zwischen 120 und 80 m einerseits und 320 und 140 m andererseits (Abb. 4.1.1.34). Mit Ausnahme von Station 194 meidet *M. pygmaeus* auch auf diesem Transekt die oberen 50 m auf den ozeanischen Stationen und die oberen 250 m auf der Schelfstation (Abb. 4.1.1.34). Mit Ausnahme der Station 194 setzen sich die Bestandsmaxima in mittleren Tiefen zwischen 320 und 120 m aus den jüngeren Populationsteilen ([S] = 3,7 - 4,6) zusammen (Abb. 4.1.1.35).

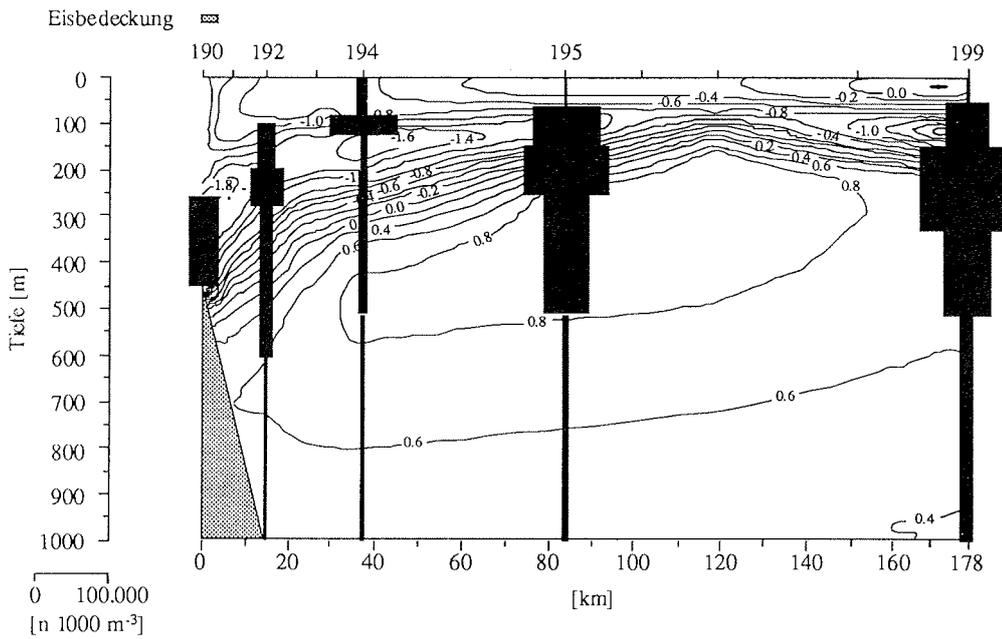


Abb. 4.1.1.34: *Microcalanus pygmaeus*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Lazarev-See-Transpekt (1° O) vom 27.2.91 bis zum 2.3.91.

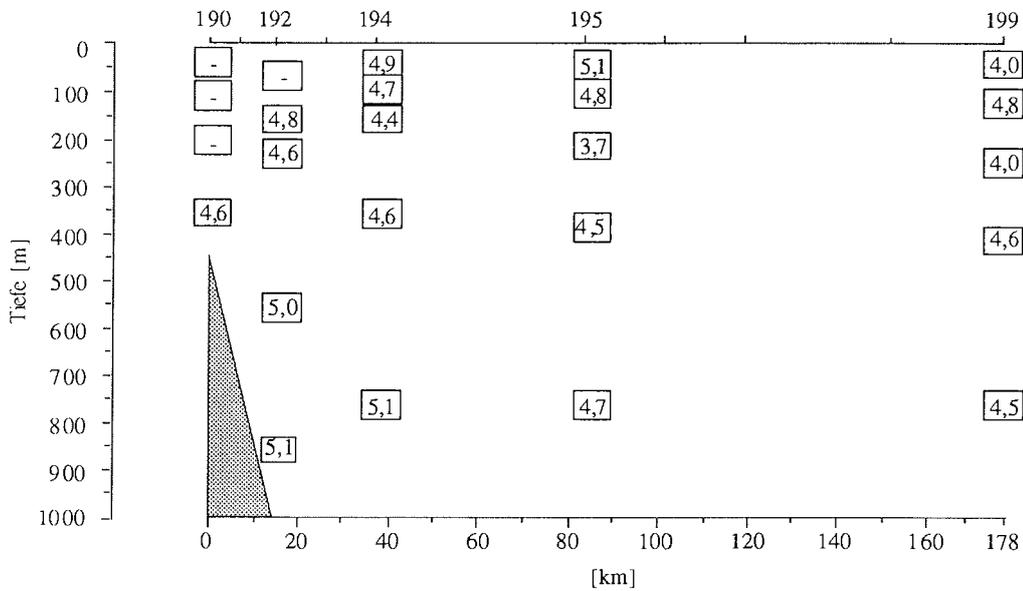


Abb. 4.1.1.35: *Microcalanus pygmaeus*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Lazarev-See-Transpekt (1° O) ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Microcalanus pygmaeus*

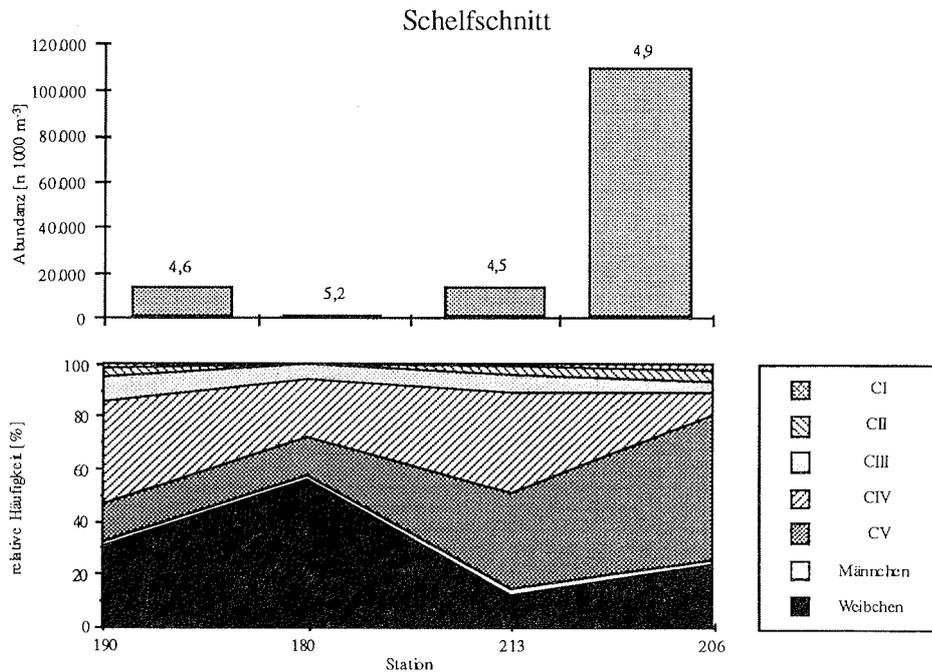


Abb. 4.1.1.36: *Microcalanus pygmaeus*: Abundanz, mittleres Populationssadium [S] und Populationsstruktur auf dem Schelf in der Lazarev-See vom 23.2.91 bis zum 11.3.91 integriert über die Wassersäule ([S] über den Abundanzbalken).

Auf dem Schelf in der Lazarev-See liegen die Abundanzen von *Microcalanus pygmaeus* mit in der Regel weniger als 15.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> sehr niedrig (Abb. 4.1.1.36). Nur auf der tiefen Station 206 ist die Zahl mit fast 110.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> deutlich höher als auf den meisten Stationen im Weddellmeer (Abb. 4.1.1.27). Die Spannweite zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Wert liegt bei ca. 61:1. Der Mittelwert für den Schelfschnitt liegt bei 35.192 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>.

Das mittlere Populationsstadium [S] weist keinen Trend auf dem Schelfschnitt in der Lazarev-See für *Microcalanus pygmaeus* auf (Abb. 4.1.1.36). [S] liegt zwischen 4,5 (St. 213) und 5,2 (St. 180), zeigt weder einen räumlichen noch einen zeitlichen Trend und ist ebenfalls nicht mit der Anzahl der Individuen oder der Tiefe der Station korreliert (Abb. 4.1.1.36).

Die Populationsstruktur ist mit Ausnahme der sehr flachen Station 180 vergleichbar mit der aller anderen Schnitte insofern, daß alle Stadien (inklusive Weibchen und Männchen) auf jeder Station vorhanden sind (Abb. 4.1.1.36). Auf allen Stationen

dominieren die älteren Copepoditstadien CIV-CVI (Weibchen) mit 80-90% (Abb. 4.1.1.36). Jüngere Copepodite sind auf allen Stationen mit nur 8-15% repräsentiert. Da der relative Anteil der Männchen konstant bei ca. 1,5-2,1% bleibt (Abb. 4.1.1.36), schwankt auch das Geschlechterverhältnis mit dem Anteil der Weibchen am Bestand beträchtlich zwischen 5,9 auf Station 213 und 37,4 auf Station 180 (Tab. 4.1.1.15). Der Mittelwert liegt bei 11,4:1.

Tab. 4.1.1.15: *Microcalanus pygmaeus*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Populationsstruktur auf dem Schelf in der Lazarev-See.

Station	190	180	213	206
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	14.728	1.806	14.598	109.635
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	4.708	1.036	5.830	28.318
W:M	18,5	37,4	5,9	11,1

*Microcalanus pygmaeus* hat seine Bestandsmaxima mit bis zu 150.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> in der Thermokline (Abb. 4.1.1.37). Die vertikale Populationsstruktur zeigt keinen deutlichen Trend (Abb. 4.1.1.38).

#### Zusammenfassung *Microcalanus pygmaeus*

*Microcalanus pygmaeus* weist zwar eine jahreszeitliche Entwicklung wie *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* auf, aber die Differenz ist mit [S]  $\approx 3,7$  im Frühjahr und [S]  $\approx 4,8$  im Spätsommer zum einen kleiner und zum anderen umgekehrt proportional zu den beiden großen Arten, d. h. die Population wird älter statt jünger (Tab. 4.1.1.16). Auf allen Transekten finden sich auf jeder Station alle Stadien und zwar für jeden Transekt in nahezu den gleichen relativen Verhältnissen. Die jungen Stadien CI-CIII sind nur im Frühjahr in größeren Mengen vorhanden (Abb. 4.1.1.27) und die Adulten und CV sind prozentual stärker im Spätsommer vertreten (Abb. 4.1.1.33).

Obwohl Unterschiede in den Abundanzen auf den einzelnen Stationen vorhanden sind, schwanken die Häufigkeiten für die ozeanischen Transekte maximal um den Faktor 3 (Tab. 4.1.1.16). Die höheren Abundanzen sind im Frühjahr und Sommer im Weddellmeer zu beobachten, während im Spätsommer in der Lazarev-See die Zahlen absinken. Auf dem Schelf ist *M. pygmaeus* generell seltener vertreten (Tab. 4.1.1.16).

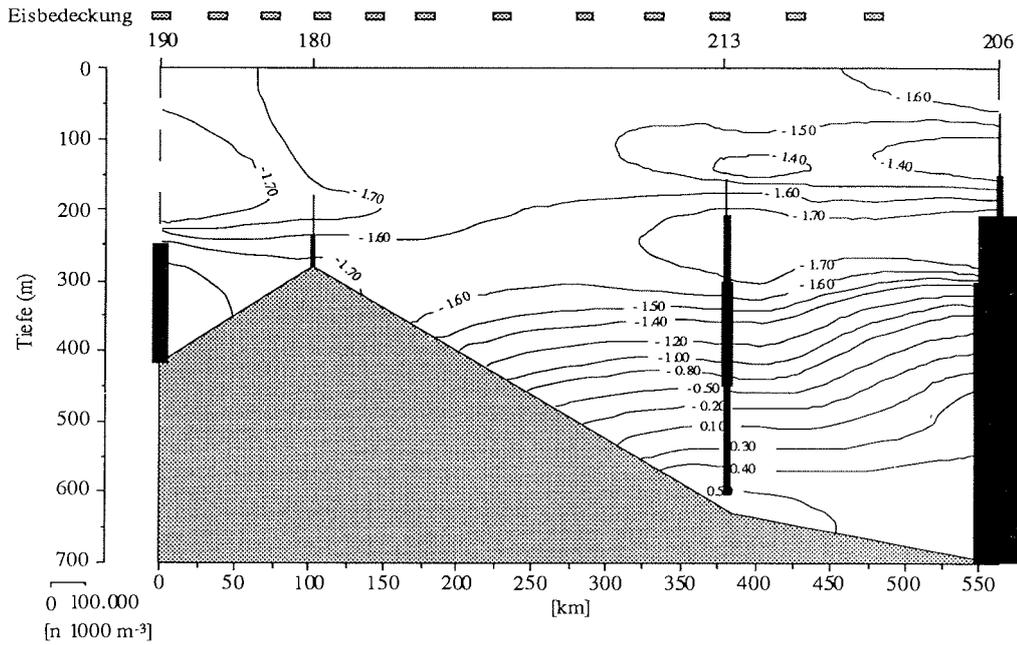


Abb. 4.1.1.37: *Microcalanus pygmaeus*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Schelf in der Lazarev-See vom 23.2.91 bis zum 11.3.91.

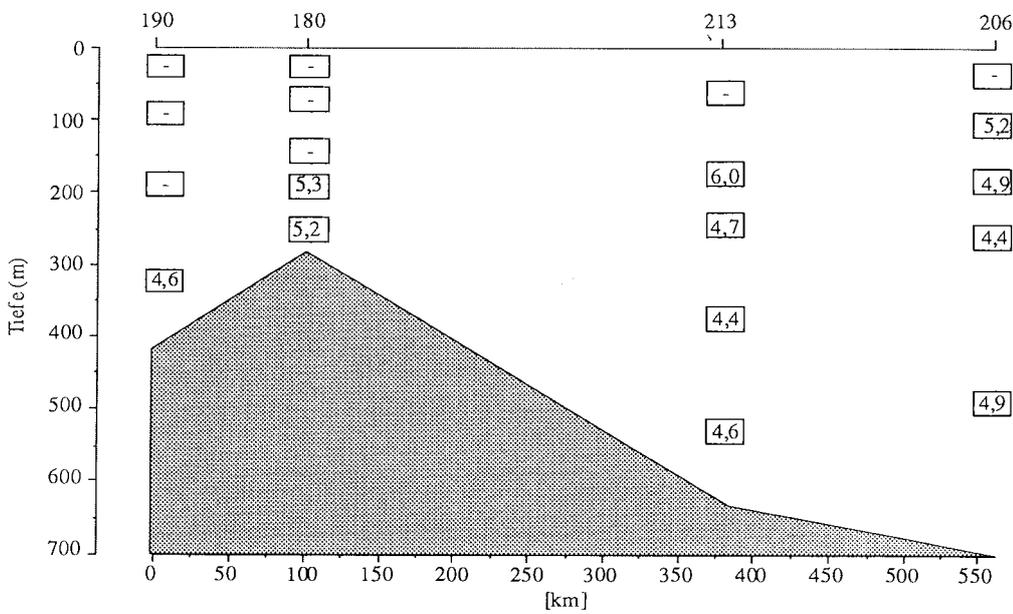


Abb. 4.1.1.38: *Microcalanus pygmaeus*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Schelf in der Lazarev-See ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

Tab. 4.1.1.16: *Microcalanus pygmaeus*: Mittlere Abundanzen, Mittelwerte für das mittlere Populationsstadium [S] und durchschnittliches Geschlechterverhältnis auf den Transekten.

Bezeichnung	Weddellmeer	Polarsternkuppe	Lazarev-See	Schelfschnitt
Zeitraum	22.11.-15.12.90	5.2.-11.2.91	27.2.-2.3.91	23.2.-11.3.91
[Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	64.597	73.119	22.410	14.364
[S]	3,7	3,8	4,5	4,8
W:M	5,4	4,9	13,8	11,4

Während im Frühjahr (Nov./Dez.) und Sommer (Februar) vergleichsweise ausgeglichene Weibchen:Männchen-Verhältnisse von ca. 5 im Weddellmeer zu finden sind, liegen die Werte im Spätsommer (Feb./März) in der Lazarev-See deutlich über 10 (Tab. 4.1.1.16). Unterschiede oder deutliche Trends für die neritischen und ozeanischen Stationen scheint es dabei nicht zu geben (s. Tab. 4.1.1.12-15). Weibchen kommen während des gesamten Untersuchungszeitraumes nur in größeren Zahlen in Tiefen unterhalb 50 m vor, während die Männchen wie bei den großen Arten tiefer, gewöhnlich unter 200 m, zu finden sind. Das ausgeglichene Geschlechterverhältnis liegt generell im Bereich zwischen 200 und 500 m bzw. 1000 m Tiefe (Polarsternkuppe; Abb. 4.1.1.39).

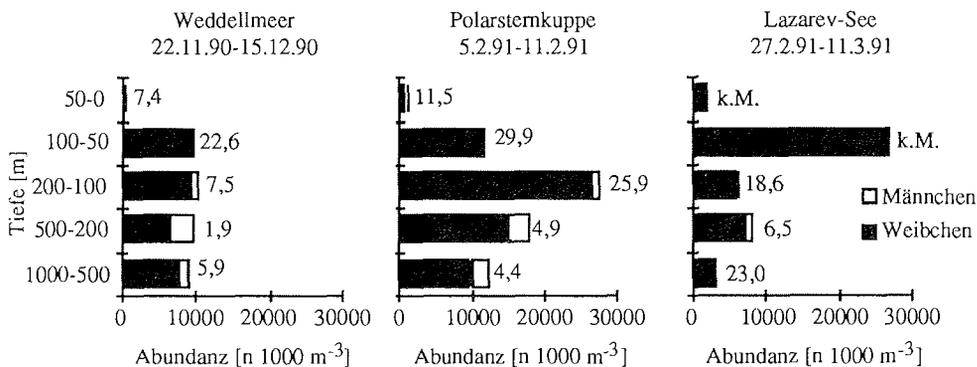


Abb. 4.1.1.39: *Microcalanus pygmaeus*: Weibchen:Männchen-Verhältnis gemittelt für die ozeanischen Stationen (>1000m Tiefe) für den Weddellmeer-, Polarsternkuppen- und Lazarev-See-Transekt.

*Stephos longipes*

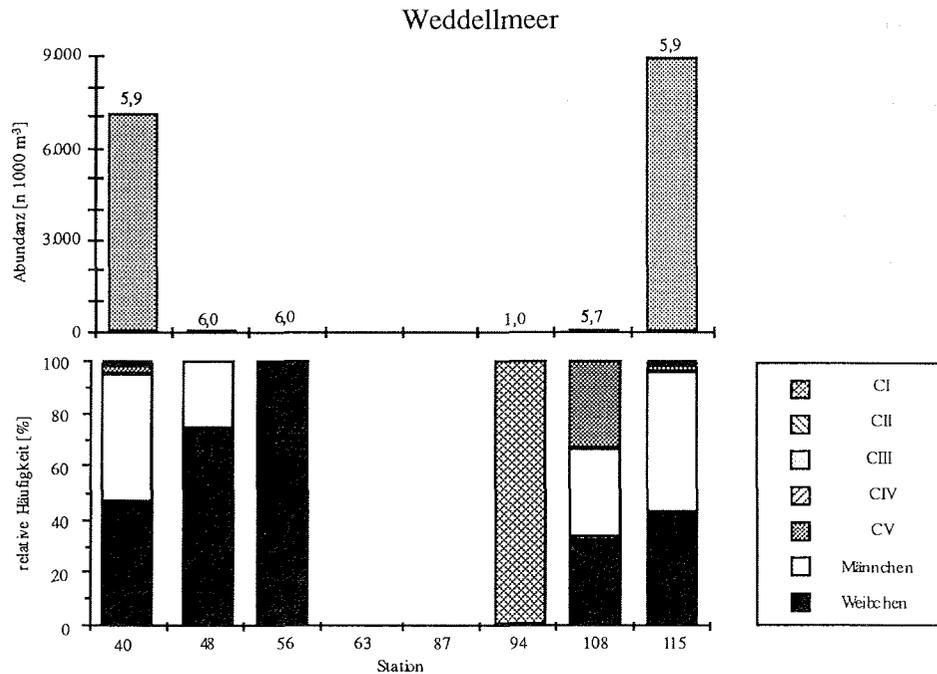


Abb. 4.1.1.40: *Stephos longipes*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Weddellmeertransekt vom 22.11.90 bis zum 15.12.90 integriert über die Wassersäule ([S] über Abundanzbalken).

Im Gegensatz zu den drei bisher behandelten Copepodenarten findet sich *Stephos longipes* auf dem Weddellmeertransekt nur auf dem westlichen und dem östlichen Schelf in nennenswerten und fast gleich hohen Abundanzen von 7.100 bis 9.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (Abb. 4.1.1.40). Der Bestand nimmt exponentiell in Richtung ozeanische Stationen ab. Der Mittelwert für beide Schelfstationen beträgt 8.014 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (Abb. 4.1.1.40).

Ebenfalls im Kontrast zu den anderen Arten steht der Mittelwert für das mittlere Populationsstadium von [S] = 5,9 für *Stephos longipes*, d.h. es existieren praktisch nur Adulte. Die Copepoditstadien CI-CIII fehlen fast völlig und ältere Copepodite sind nur in sehr geringer Zahl vorhanden (Abb. 4.1.1.40). Im Westen und im Osten setzen sich die Populationen prozentual aus nahezu denselben Stadien zusammen (Abb. 4.1.1.40).

Da der Bestand fast identisch ist mit der Zahl der Adulten, zeigen sich bei diesen dieselben Trends. Auf den beiden Schelfstationen 40 und 115 liegt das Geschlechterverhältnis bei 0,9 bzw. 0,8 (Tab. 4.1.1.17).

Der vertikale Verteilungsschwerpunkt liegt für *Stephos longipes* hauptsächlich in den oberen 100 m (St. 40) bzw. 150 m (St. 115) des kalten WSW bzw. ESW mit Temperaturen um -1,8 °C (Abb. 4.1.1.41). Die höchsten Dichten mit 43.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (St. 40) und 39.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (St. 115) finden sich im obersten Tiefenhorizont zwischen 50 m und der Oberfläche (Abb. 4.1.1.41).

Tab. 4.1.1.17: *Stephos longipes*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Populationsstruktur auf dem Weddellmeertransekt.

Station	40	48	56	63	87	94	108	115
Σ [n 1000 m <sup>-3</sup> ]	7.109	19	4	0	0	3	15	8.921
Adulte [n 1000 m <sup>-3</sup> ]	6.775	19	4	0	0	0	10	8.546
W:M	0,9	2,8	k.M.	-	-	-	1,0	0,8

In fast allen Tiefenhorizonten dominieren die Adulten (Abb. 4.1.1.42). Einzige Ausnahme bildet der Tiefenhorizont von 250 bis 150 m auf Station 115, in dem neben Weibchen auch CI Copepodite in gleich großer Zahl zu finden sind. CI Copepodite sind mit Ausnahme von Station 94 sonst nur noch im obersten Tiefenhorizont zu finden.

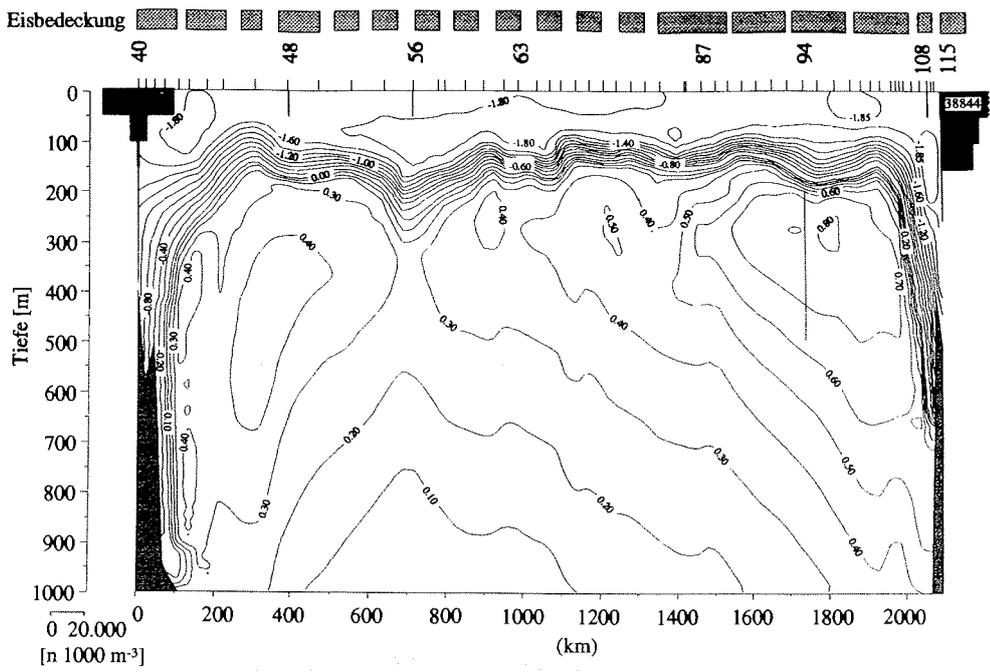


Abb. 4.1.1.41: *Stephos longipes*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Weddellmeertransekt vom 22.11.90 bis 15.12.90.

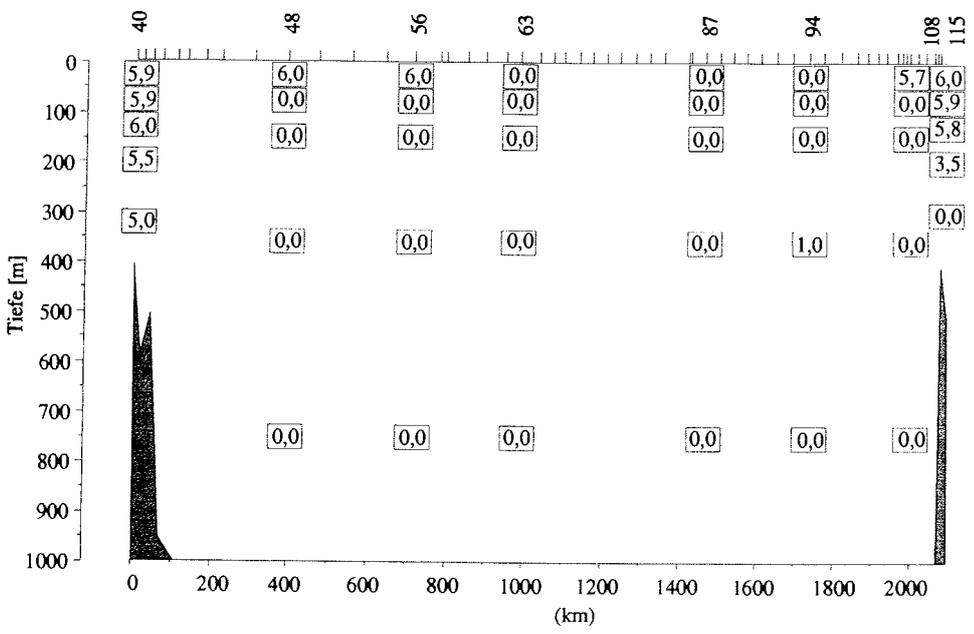


Abb. 4.1.1.42: *Stephos longipes*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Weddellmeertransekt ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Stephos longipes*

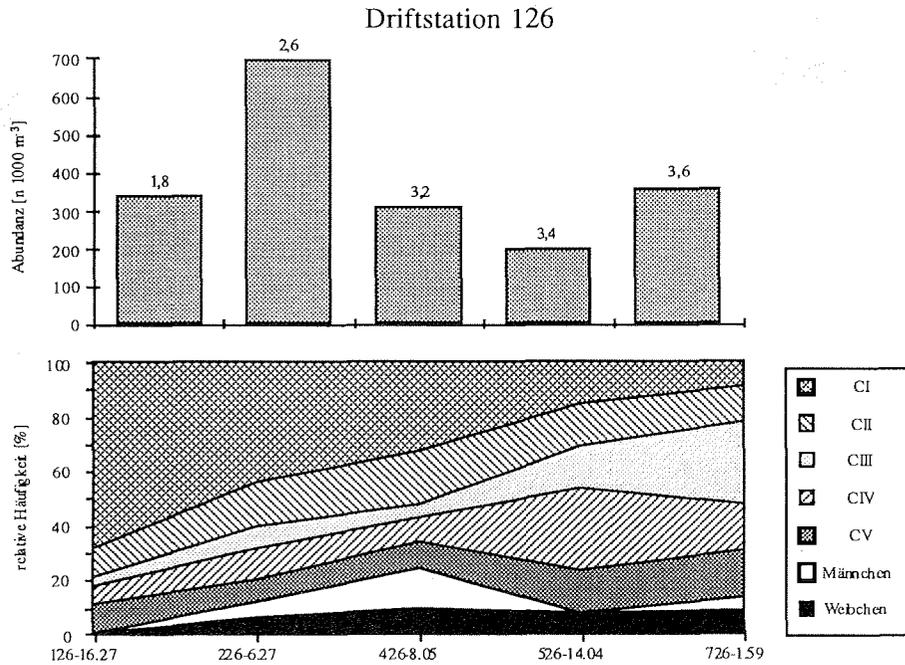


Abb. 4.1.1.43: *Stephos longipes*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf der Driftstation 126 vom 21.01.91 bis zum 24.01.91 integriert über die Wassersäule.

Die Abundanzen von *Stephos longipes* auf der Driftstation 126 liegen mit 380 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> ähnlich hoch wie die von *Metridia gerlachei* und schwanken zwischen 198 und 695 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> maximal um den Faktor 3,5 (Abb. 4.1.1.43). Das mittlere Populationsstadium [S] nimmt von 1,8 um 16.27 Uhr auf 3,6 um 1.59 Uhr mit der Zeit zu. Diese Alterszunahme spiegelt sich deutlich in der Populationsstruktur wider (Abb. 4.1.1.43). Um 16.27 machen CI Copepodite fast 70% der Population aus, während alle übrigen Stationen (mit Ausnahme der Adulten, die völlig fehlen) maximal 12% stellen (Abb. 4.1.1.43). Der relative Anteil der CI Copepodite nimmt dann mit der Zeit fast kontinuierlich bis auf ca. 10% um 1.59 Uhr ab und die älteren Copepoditstadien CIII-CVI nehmen bis auf maximal 27% zu (Abb. 4.1.1.22). Nur das Copepoditstadium CII stellt zu allen Zeiten ca. 15% der Gesamtpopulation. Das Geschlechterverhältnis liegt durchschnittlich bei 1,2:1 und schwankt zwischen 0,7 und 1,9:1 (Tab. 4.1.1.18). Bei der Vertikalverteilung zeigt sich wie auf dem Weddellmeertransekt die auf dem Kopf stehende Pyramidenstruktur, d.h. die

Bestandsmaxima mit bis zu 3.600 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> liegen unabhängig von der Tageszeit in den oberen 50 m der Wassersäule direkt unter dem mit 10/10 vorherrschenden Breieis (Abb. 4.1.1.44). Darunter nimmt die Dichte in der Regel drastisch ab, nur um 6.27 und 1.59 finden sich kleinere Maxima auch in der Nähe des Grundes (Abb. 4.1.1.44). Bei der vertikalen Populationsstruktur von *Stephos longipes* ist kein einheitlicher Trend zu erkennen. Lediglich ein leichter Trend zu jüngeren Teilen der Populationen mit [S] ≤ 2,5 in Oberflächennähe ist zu beobachten (Abb. 4.1.1.45).

Tab. 4.1.1.18: *Stephos longipes*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Geschlechterverhältnis auf der Driftstation 126 (k.M.=keine Männchen).

Station	126-16.27	226-6.27	426-8.05	526-14.04	726-1.59
Σ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	339	695	310	198	357
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	47	84	74	15	0
W:M	1,9	1,0	0,7	k.M.	-

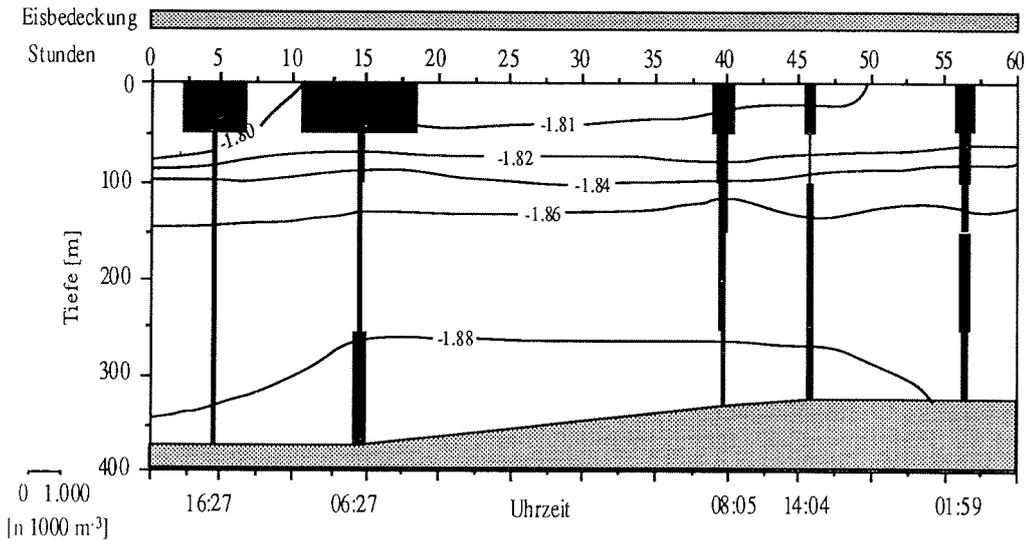


Abb. 4.1.1.44: *Stephos longipes*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf der Driftstation 126 vom 21.01.91 bis zum 24.01.91.

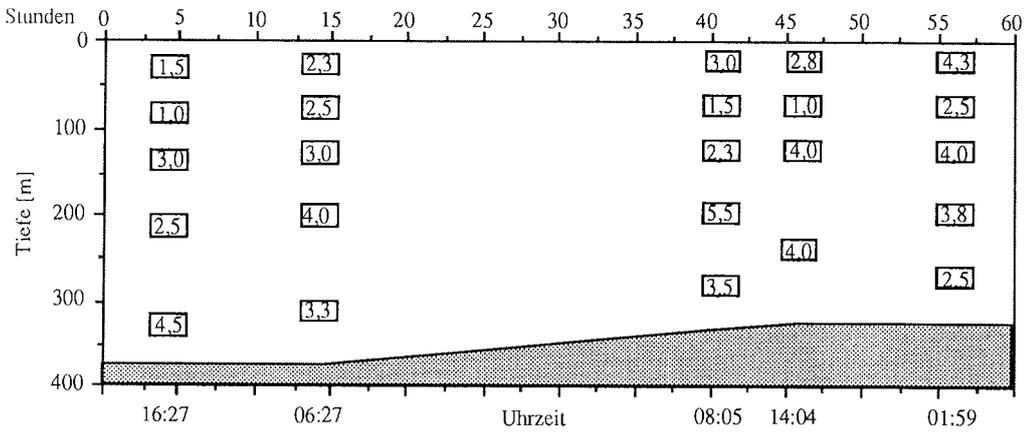


Abb. 4.1.1.45: *Stephos longipes*: Vertikale Populationsstruktur auf der Driftstation 126 ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Stephos longipes*

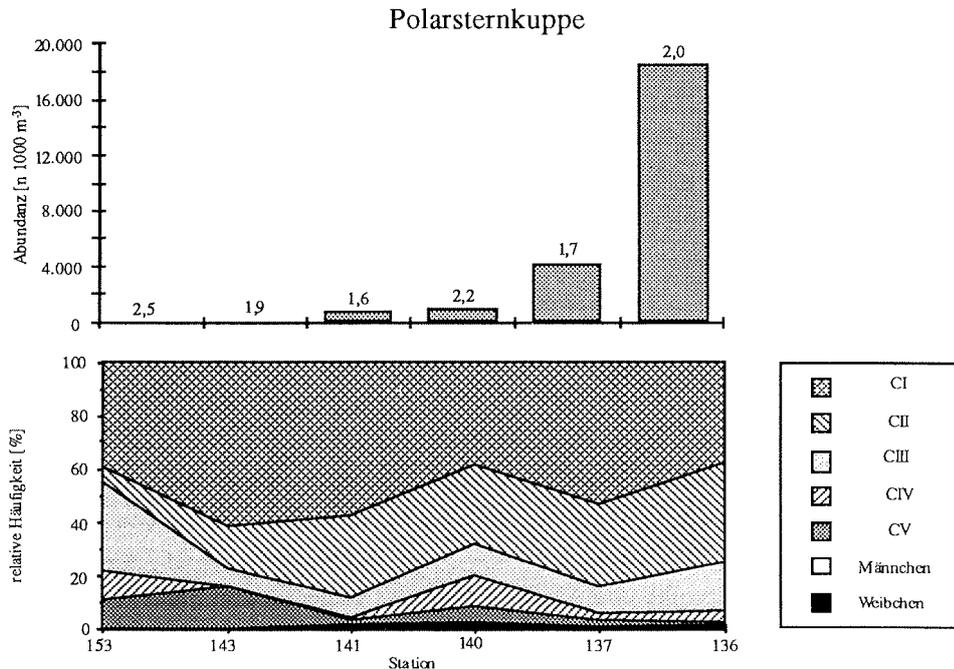


Abb. 4.1.1.46: *Stephos longipes*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Polarsternkuppenschnitt vom 5.2.91 bis zum 11.2.91 integriert über die Wassersäule ([S] über Abundanzbalken).

Auf dem Polarsternkuppentransekt ist *Stephos longipes* zwar auf allen Stationen vertreten, aber der Bestand nimmt exponentiell mit Entfernung zum Schelfeis und mit zunehmender Wassertiefe ab (Abb. 4.1.1.46). Mit ca. 18.500 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> ist *S. longipes* auf Station 136 ca. zweimal so häufig wie auf den Schelfstationen des Weddellmeertransekts. Der Mittelwert für die Schelfstationen 136 und 137 beträgt 11.265 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>.

Das durchschnittliche mittlere Populationsstadium ist mit [S] = 1,9 sehr niedrig. [S] liegt zwischen 1,6 auf Station 141 und 2,5 auf Station 153, eine Abhängigkeit zwischen dem mittleren Populationsstadium und der Wassertiefe oder der Entfernung zum Schelfeis ist jedoch nicht vorhanden (Abb. 4.1.1.46). Deutlich dominieren auf allen Stationen die CI Copepodite mit bis zu 60%. Die CII Copepodite stellen die zweitwichtigste Gruppe. Deren Bedeutung nimmt mit zunehmender Wassertiefe von fast 40% auf dem Schelf bis auf ca. 5% auf Station 153 ab (Abb. 4.1.1.46). Die älteren Copepodite spielen mit durchschnittlich 20-40% eine untergeordnete Rolle

und sind nur noch auf der Station 153 in nennenswerten Zahlen zu finden. Adulte sind zahlenmäßig nur auf dem Schelf wichtig (Tab. 4.1.1.19). Wie der Gesamtbestand nimmt auch die Anzahl der Adulten exponentiell mit zunehmender Wassertiefe ab (Tab. 4.1.1.19). Das Geschlechterverhältnis ist mit 0,6:1 bis maximal 1,5:1 sehr ausgeglichen. Der Durchschnitt des Geschlechterverhältnisses liegt bei 1,2:1 für den Polarsternkuppentranspekt.

Tab. 4.1.1.19: *Stephos longipes*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Populationsstruktur von auf dem Polarsternkuppenschnitt.

Station	153	143	141	140	137	136
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	92	57	747	962	4.104	18.426
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	0	0	10	23	34	158
W:M	-	-	1,0	0,6	0,7	1,5

Der Verteilungsschwerpunkt von *Stephos longipes* liegt für alle Stationen im kalten östlichen Schelfwasser (ESW) mit Temperaturen von weniger als -1,7 °C (Abb. 4.1.1.47). Auf Station 136, innerhalb der Polynya, findet sich *S. longipes* zwar auch in den oberen 50 m, aber der Bestandsschwerpunkt liegt mit knapp 26.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> direkt über dem Boden. Die Verteilung ist somit spiegelbildlich zu den übrigen Stationen (Abb. 4.1.1.47). Die höchste Bestandsdichte wird mit über 41.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> in den oberen 50 m der Station 137 am Eisrand erreicht.

Die Vertikalverteilung ist nicht einheitlich und die vertikale Populationsstruktur zeigt, daß der Bestand an der Oberfläche mit [S] ≤ 2,1 in der Regel am jüngsten ist (Abb. 4.1.1.48). Das Alter der Populationen nimmt von oben nach unten signifikant zu (H-Test nach Kruskal und Wallis) und kann in Einzelfällen [S] = 5,0 erreichen. Der Durchschnitt liegt zwischen 250 und 500 m aber eher bei [S] = 2,3 - 2,6 (Abb. 4.1.1.48).

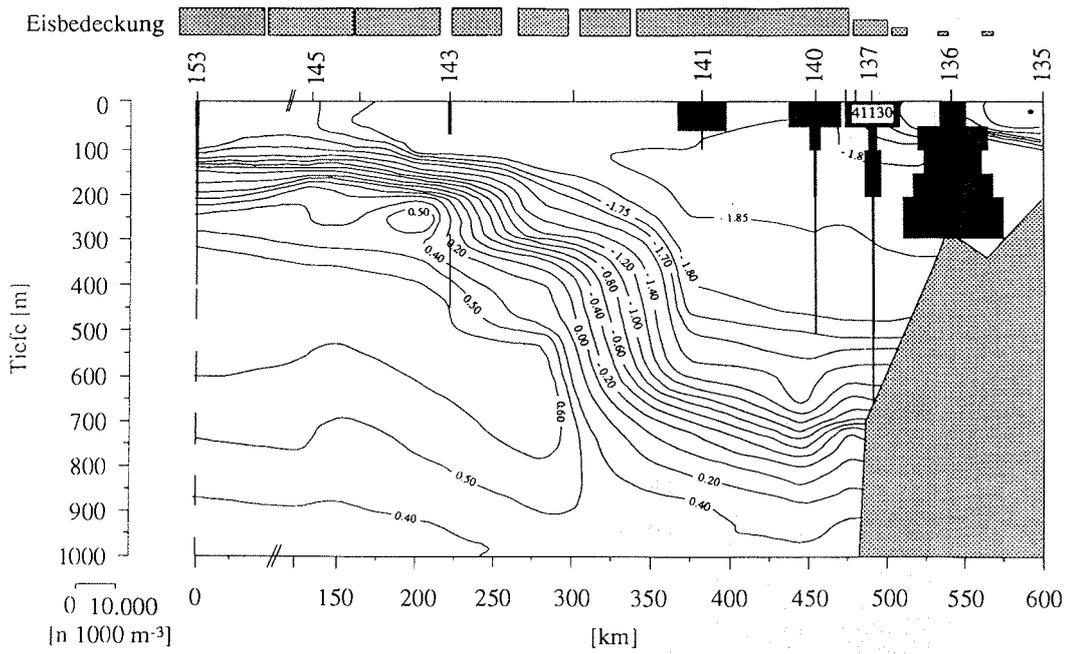


Abb. 4.1.1.47: *Stephos longipes*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Polarsternkuppenschnitt vom 5.2.91 bis zum 11.2.91.

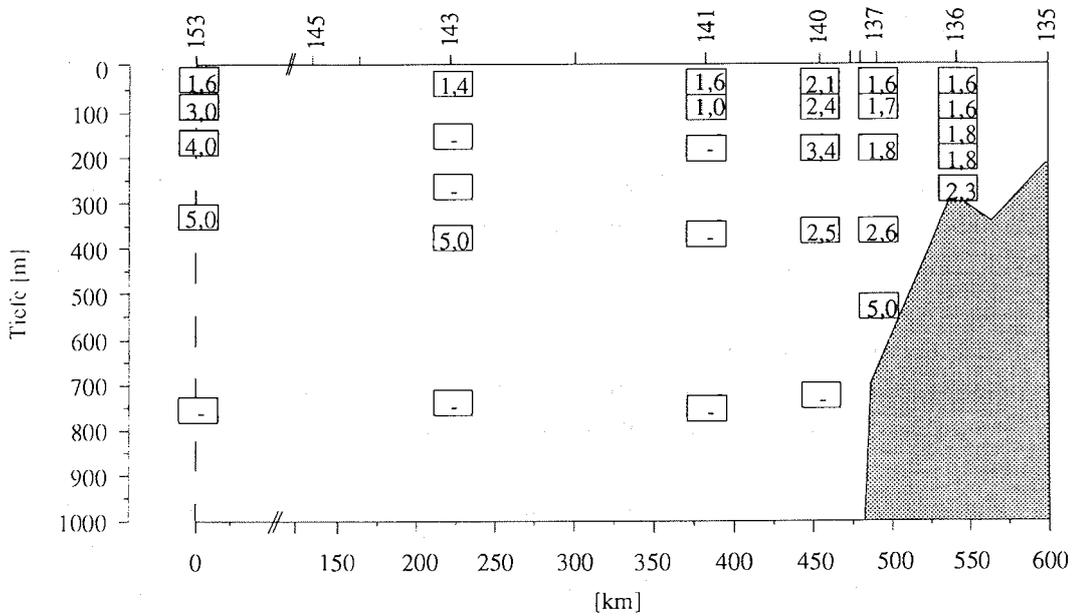


Abb. 4.1.1.48: *Stephos longipes*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Polarsternkuppenschnitt ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Stephos longipes*

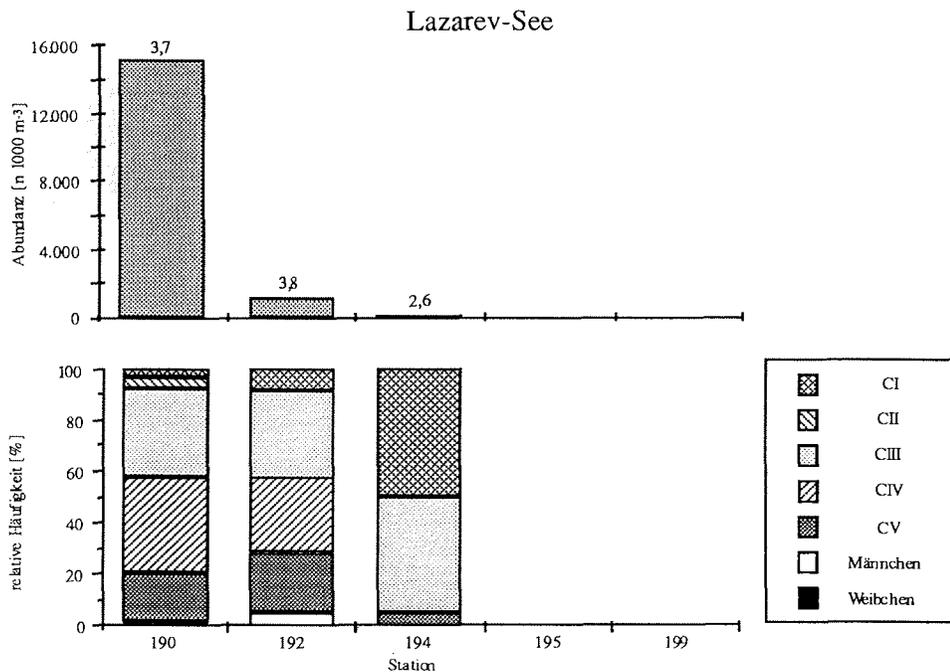


Abb. 4.1.1.49: *Stephos longipes*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Lazarev-See-Transekt vom 27.2.91 bis zum 2.3.91 integriert über die Wassersäule ([S] über den Abundanzbalken).

*Stephos longipes* zeigt auf dem Lazarev-See Transekt genau wie auf den übrigen Transekten eine exponentielle Abnahme der Abundanzen in Richtung ozeanischen Bereich (Abb. 4.1.1.49). Auf den ozeanischen Stationen 195 und 199 mit Wassertiefen von über 3600 m fehlt *S. longipes* vollkommen (Abb. 4.1.1.49). Nur auf der Schelfstation 190 erreicht *S. longipes* mit fast 16.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> Abundanzen, die mit denen der anderen drei Arten vergleichbar sind. Der Mittelwert liegt für alle Stationen, auf denen *S. longipes* vorkommt bei 5.417 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>.

Der Mittelwert für das mittlere Populationsstadium liegt für *Stephos longipes* auf dem Lazarev-See Transekt bei [S] = 3,7. Die Population wird durch Copepodite CIII bis CV mit zusammen 80-90% dominiert. Die jüngeren Copepoditstadien CI und CII spielen zusammen mit nur maximal 10% eine untergeordnete Rolle (Abb. 4.1.1.49). Das Geschlechterverhältnis für *Stephos longipes* liegt ähnlich wie auf den anderen Transekten für alle Stationen bei 0,9:1 (Tab. 4.1.1.20).

Tab. 4.1.1.20: *Stephos longipes*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Populationsstruktur auf dem Lazarev-See Transekt (1° O).

Station	190	192	194	195	199
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	15.066	1.126	60	0	0
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	290	57	0	0	0
W:M	1,4	k.W.	-	-	-

Die Vertikalverteilung von *Stephos longipes* weist erneut ein deutliches Bestandsmaximum mit 25.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> im Oberflächenwasser auf Station 190 zwischen 130 m und der Oberfläche auf (Abb. 4.1.1.50). Die Populationsstruktur von *S. longipes* zeigt keine gravierenden Schwankungen innerhalb der Wassersäule (Abb. 4.1.1.51). Das mittlere Populationsstadium [S] liegt in der Regel zwischen 3,2 und 4,3.

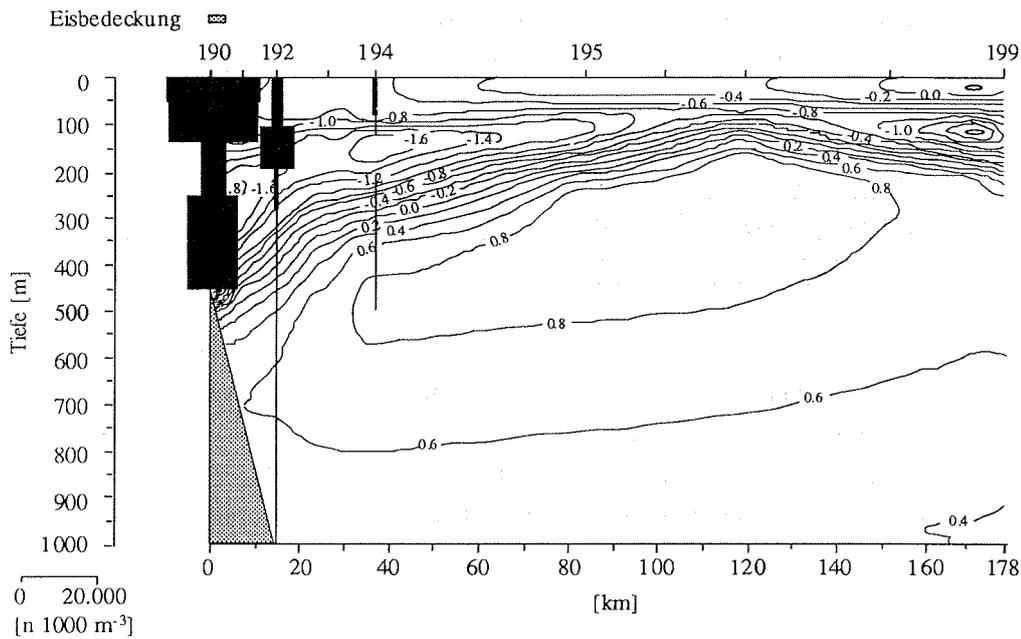


Abb. 4.1.1.50: *Stephos longipes*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Lazarev-See-Transekt (1° O) vom 27.2. 91 bis zum 2.3.91.

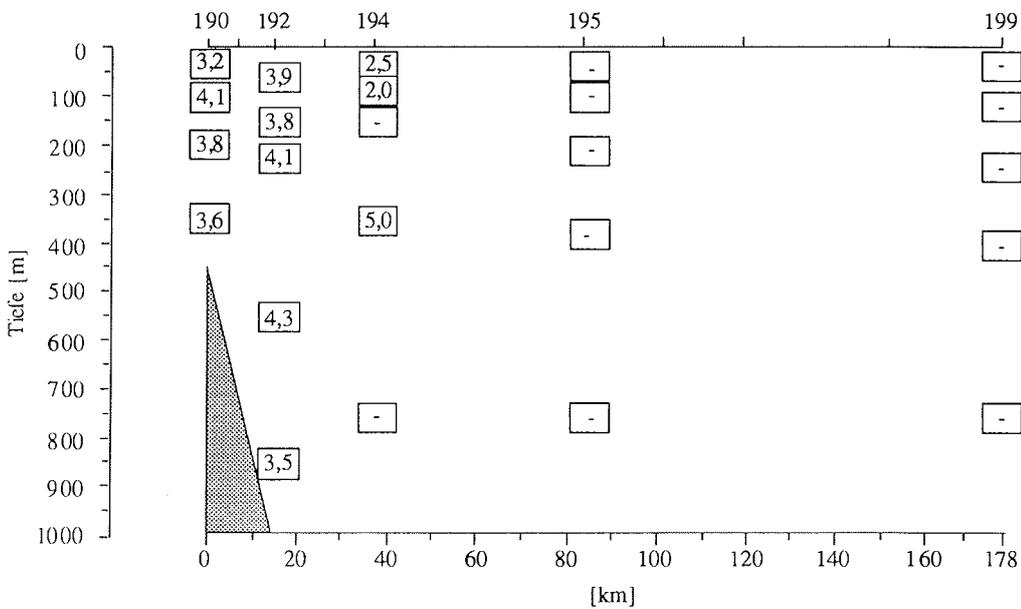


Abb. 4.1.1.51: *Stephos longipes*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Lazarev-See-Transekt (1° O) ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

*Stephos longipes*

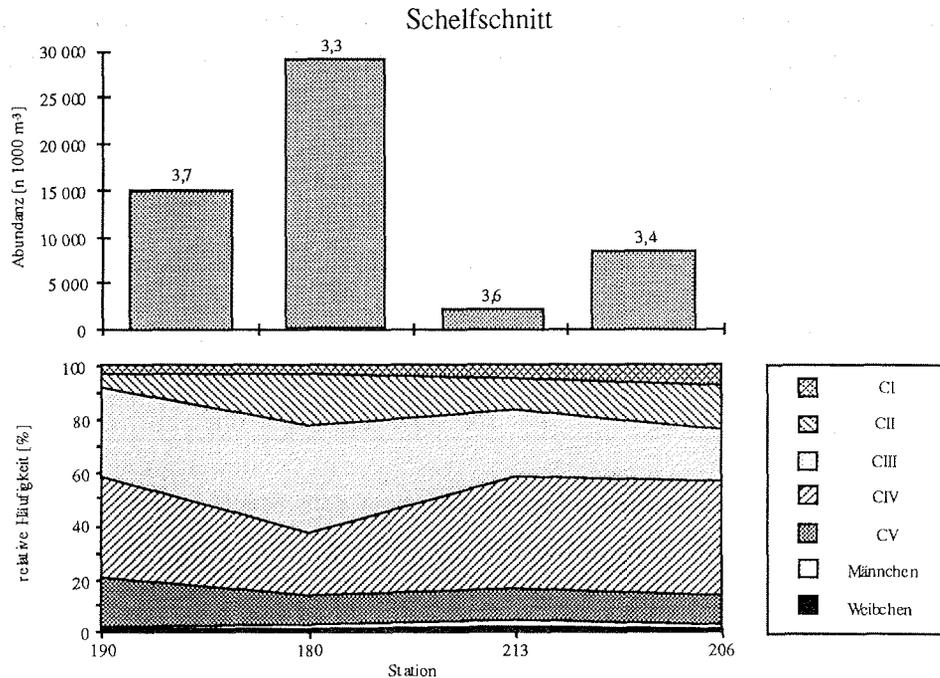


Abb. 4.1.1.52: *Stephos longipes*: Abundanz, mittleres Populationsstadium [S] und Populationsstruktur auf dem Schelf in der Lazarev-See vom 23.2.91 bis zum 11.3.91 integriert über die Wassersäule ([S] über den Abundanzbalken).

Die Häufigkeit von *Stephos longipes* auf dem Schelfschnitt in der Lazarev-See schwankt ähnlich stark wie bei den anderen vier Arten (Abb. 4.1.1.52). Sehr hohe Abundanzen von 15.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> und fast 29.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> finden sich auf den flachen Stationen 190 und 180. Mit 2.300 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> und 8.500 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> ist *S. longipes* deutlich seltener auf den tieferen Stationen 213 und 206 (Abb. 4.1.1.52). Die Spannweite beträgt 12,5:1 zwischen dem höchsten und dem niedrigsten Wert. Der durchschnittliche Bestand liegt bei 13.705 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>.

Das mittlere Populationsstadium [S] liegt zwischen 3,3 auf Station 180 und 3,7 auf Station 190, läßt also wie bei *M. pygmaeus* weder eine räumliche noch eine zeitliche Entwicklung erkennen (Abb. 4.1.1.52).

Die Populationsstruktur von *Stephos longipes* ist ähnlich wie das mittlere Populationsstadium [S] sehr einheitlich (Abb. 4.1.1.52). Auf allen Stationen dominieren die mittleren Copepoditstadien CIII und CIV mit zusammen bis zu 70%, gefolgt von den Copepoditen CII und CV mit je ca. 10-20% und den jüngsten Copepoditen CI mit

weniger als 8%. Der Anteil der Adulten überschreitet auf keiner Station 4,3% an der Gesamtpopulation (Tab. 4.1.1.21). Das Geschlechterverhältnis liegt wieder bei 1 und weist nur sehr geringe Schwankungen auf. Der Durchschnitt für das Geschlechterverhältnis liegt bei 0,7.

Tab. 4.1.1.21: *Stephos longipes*: Gesamtabundanz, Häufigkeit der Adulten und Geschlechterverhältnis auf dem Schelf in der Lazarev-See.

Station	190	180	213	206
$\Sigma$ [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	15.066	28.924	2.314	8.516
Adulte [Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	290	744	99	261
W:M	1,4	0,6	0,8	0,4

Die Vertikalverteilung von *Stephos longipes* ist auf dem Schelf in der Lazarev-See komplexer als auf den übrigen Transekten. In der Regel findet sich die größte Bestandsdichte mit bis zu über 55.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (St. 206) an der Oberfläche (Abb. 4.1.1.53). Auf den Stationen 190 und 180 finden sich allerdings auch kleinere Maxima in Bodennähe (14.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> und 31.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>) bzw. auf Station 206 an einer schwach ausgeprägten Thermokline in 210-155 m Tiefe (18.500 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>; Abb. 4.1.1.53). Die sonst typische, kopfstehende Pyramidenform existiert hier also nicht (s. dazu andere Transekte).

*Stephos longipes* zeigt auf den Stationen 180 und 206 einen deutlichen Trend zu älteren Teilpopulationen mit zunehmender Tiefe. Dieser Trend ist etwas schwächer auch auf den beiden anderen Stationen 190 und 213 zu erkennen (Abb. 4.1.1.54).

#### Zusammenfassung *Stephos longipes*

*Stephos longipes* besitzt von allen vier untersuchten Arten die stärkste jahreszeitliche Veränderung in der Populationstruktur (Tab. 4.1.1.22). Im Frühjahr besteht die Population fast ausschließlich aus Adulten mit  $[S] \approx 6$ , im Sommer schwankt das mittlere Populationsstadium zwischen  $[S] \approx 2,8$  und  $1,9$  und im Spätsommer liegt es bereits wieder bei  $[S] \approx 3,5$  (Tab. 4.1.1.22). Sieht man von den sehr niedrigen Abundanzwerten auf der Driftstation ab, dann gibt es trotz der beachtlichen Schwankungen in der Populationsstruktur nur geringe Veränderungen bei den Abundanzen, die um den Faktor 2 für die Schelfstationen schwanken (Tab. 4.1.1.22).

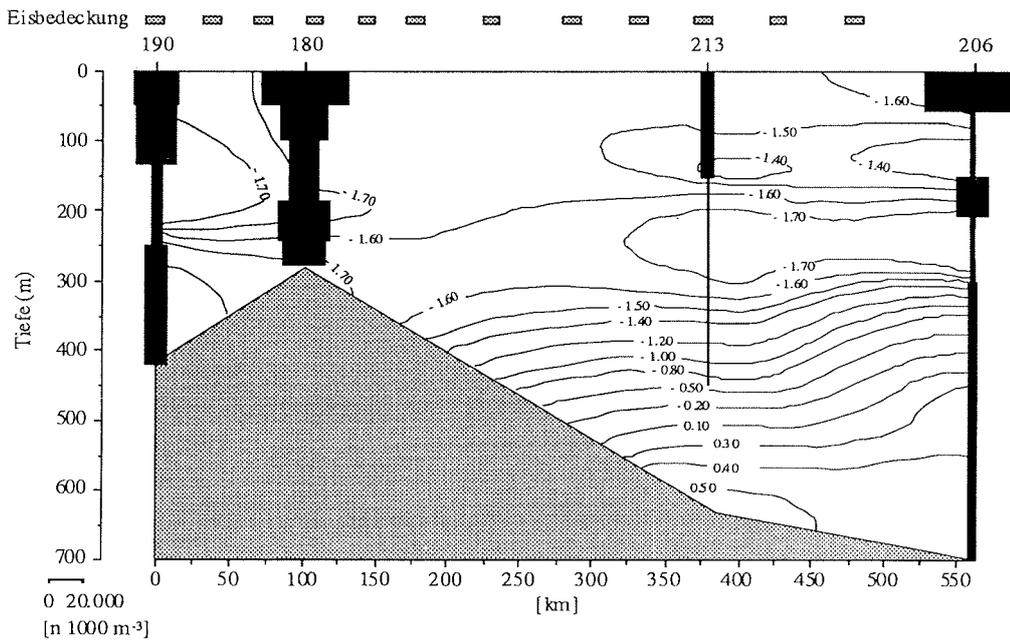


Abb. 4.1.1.53: *Stephos longipes*: Vertikalverteilung und Eisbedeckung auf dem Schelf in der Lazarev-See vom 23.2.91 bis zum 11.3.91.

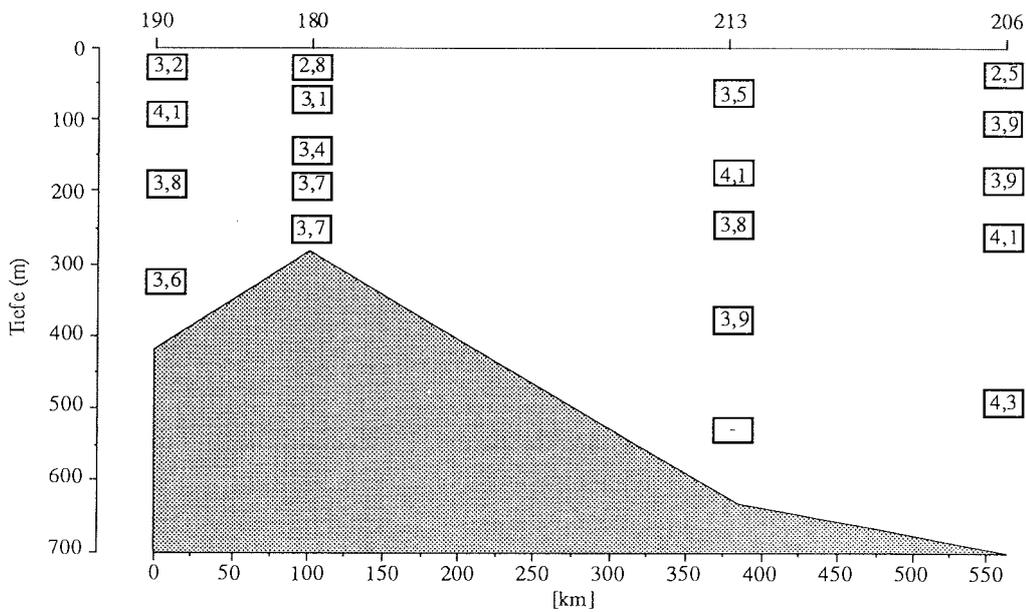


Abb. 4.1.1.54: *Stephos longipes*: Vertikale Populationsstruktur auf dem Schelf in der Lazarev-See ([S] in Kästchen pro Tiefenhorizont).

Tab. 4.1.1.22: *Stephos longipes*: Mittlere Abundanzen unter Berücksichtigung der Schelfstationen; Mittelwerte für das mittlere Populationsstadium [S] und durchschnittliches Geschlechterverhältnis auf den Transekten und der Driftstation.

Bezeichnung	Weddellmeer	Driftstation	Polarsternkuppe	Lazarev-See	Schelfschnitt
Zeitraum	22.11.- 15.12.90	21.-24.1.91	5.-11.2.91	27.2.-2.3.91	23.2.- 11.3.91
[Ind. 1000 m <sup>-3</sup> ]	8.015	380	11.265	15.066	13.705
[S]	5,9	2,8	1,9	3,7	3,4
W:M	0,9	1,2	1,2	0,9	0,7

Ebenfalls im Kontrast zu den übrigen drei Copepodenarten steht das Geschlechterverhältnis, das auf den Schelfstationen einerseits während des gesamten Untersuchungszeitraumes um 1 schwankt (Tab. 4.1.1.22) und andererseits auch in der Vertikalen kaum davon abweicht (Abb. 4.1.1.55). Wie für die Gesamtpopulation liegt der vertikale Verbreitungsschwerpunkt in den oberen 50 m der Wassersäule (Abb. 4.1.1.55).

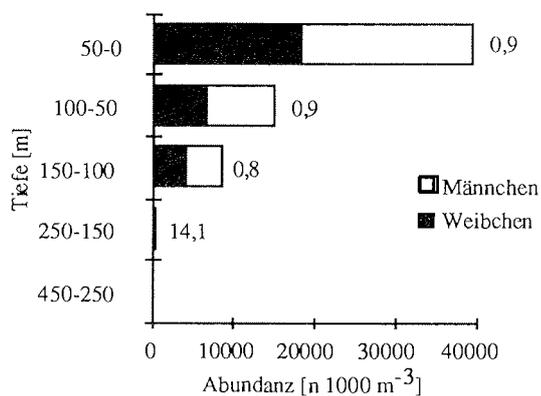


Abb. 4.1.1.55: *Stephos longipes*: Weibchen:Männchen-Verhältnis gemittelt für die Schelfstationen (<500m Tiefe) für den Weddellmeertransekt.

#### 4.1.2 Pump- und Eisstationen

Im Südosten des Weddellmeeres wurden auf den Driftstationen 126-128 und dem Polarsternkuppentransekt (St. 136-153) parallel zu den Multinetzfängen Proben mit Hilfe einer Untereispumpe und einem Eisbohrer gewonnen. Diese wurden auf ihre Faunenzusammensetzung unter besonderer Berücksichtigung der vier behandelten Copepodenarten untersucht (s. Tab. 2.1.1).

Abbildung 4.1.2.1 zeigt sehr hohe Abundanzen von Organismen in der Wasserschicht direkt unter dem Eis, eine hohe Variabilität der Individuenbestände und einen mit bis zu 100% sehr hohen Prozentsatz von *Stephos longipes* an der Gesamtindividuenzahl auf den Schelfstationen 126-128. Mit zunehmender Wassertiefe nimmt ähnlich wie in der Wassersäule (s. dazu Kap. 4.1.1) die Bedeutung von *S. longipes* direkt unter dem Eis ab (Abb. 4.1.2.1). Eine Ausnahme von diesem Trend macht lediglich die Driftstation 127 auf dem Schelf, auf der die Individuendichten im Vergleich zu den Driftstationen 126 und 128 sehr gering sind (Abb. 4.1.2.1). Im Vergleich mit den Multinetzfängen liegen die Anzahlen von *S. longipes* mit maximal knapp über 1.000 Ind. m<sup>-3</sup> direkt unter dem Eis um ein bis zwei Größenordnungen über denen in der Wassersäule (KURBJEWIT et al. in Druck). Andere calanoide Copepodenarten wie *Metridia gerlachei* und *Paralabidocera antarctica* spielen zusammen mit höchstens 18% am Bestand der übrigen Organismen auf den ozeanischen Stationen eine untergeordnete Rolle in der kryopelagischen Lebensgemeinschaft (KURBJEWIT et al. in Druck).

Die Abbildung 4.1.2.2 verdeutlicht im Vergleich mit Abbildung 4.1.2.1, daß *Stephos longipes* innerhalb des Meereises mit bis zu 100.000 Ind. m<sup>-3</sup> um ein bis drei Größenordnungen höhere Zahlen aufweist als in der Untereisschicht. Somit sind die Zahlen dieser Copepodenart um drei bis fünf Größenordnungen höher als in der Wassersäule (s. dazu Tab. 4.1.1.24). Die Variabilität der Individuenzahlen ist wie in der Untereisschicht ebenfalls sehr hoch (Abb. 4.1.2.2). Der Prozentsatz von *S. longipes* an der Gesamtzahl ist im Durchschnitt jedoch deutlich kleiner als in der Untereisschicht, auch wenn auf 45% der Stationen der Anteil noch deutlich über 50% liegt (Abb. 4.1.2.2). Ein Trend mit zunehmender Wassertiefe ist für *S. longipes* im Eis nicht erkennbar. Die Gruppe der übrigen Organismen in den Eiskernen beinhaltet weder cyclopoide noch andere calanoide Copepoden (KURBJEWIT et al. in Druck).

Bei einem Vergleich der Abundanzen von Copepoditen und Nauplien von *Stephos longipes* in den drei verschiedenen Habitaten Wassersäule, Untereisschicht und Eis zeigt sich, daß in der Wassersäule keine, in der Untereisschicht bis zu 600 und im Eis

bis zu über 85.000 Nauplien pro Kubikmeter vorkommen (Abb. 4.1.2.3 a). Die Anzahl der Nauplien in der Wassersäule ist aufgrund des weitmaschigen Netzes (100  $\mu\text{m}$ ) jedoch nicht quantitativ. Das Copepodit-Nauplius Verhältnis ist sowohl in der Untereisschicht als auch im Eis sehr heterogen und schwankt zwischen 0 und 25,6

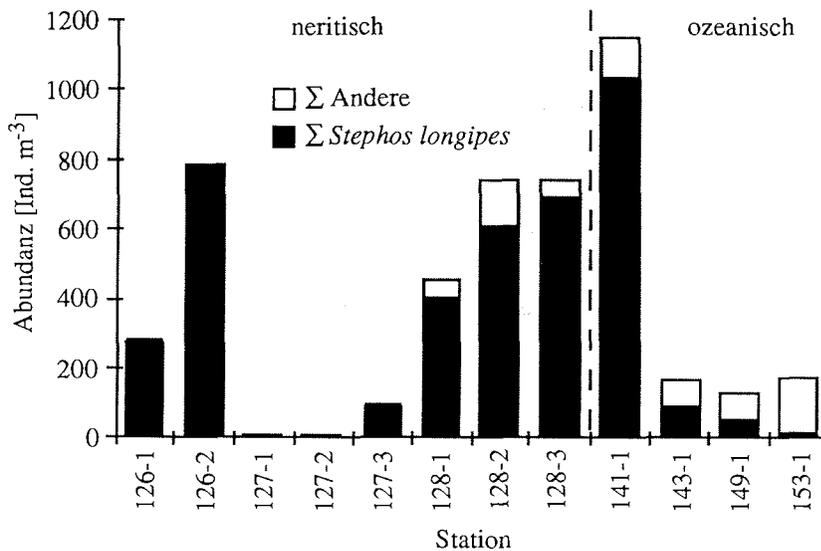


Abb. 4.1.2.1: Abundanzen von *Stephos longipes* und den übrigen Organismengruppen in den Untereisproben.

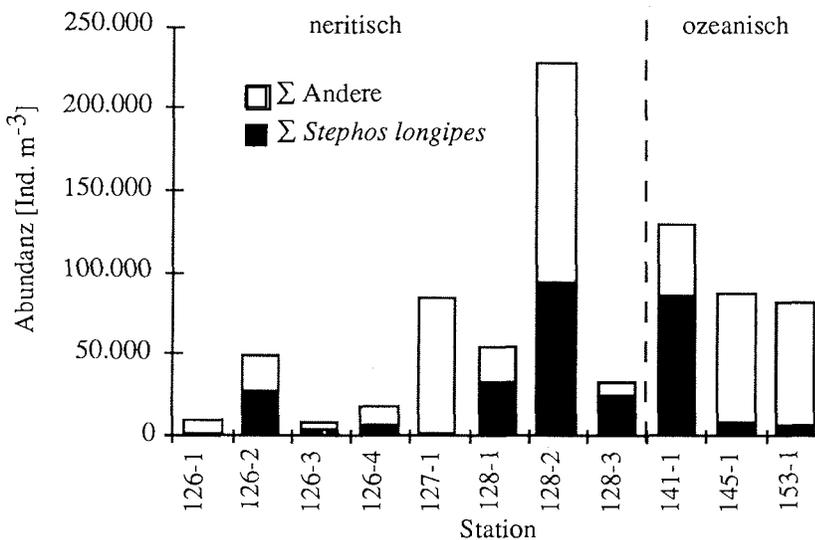


Abb. 4.1.2.2: Abundanzen von *Stephos longipes* und den übrigen Organismengruppen in den Eiskernen.

in der Untereisschicht bzw. 0 und 18,0 im Eis. Das durchschnittliche Copepodit-Nauplius-Verhältnis im Eis ist jedoch signifikant kleiner als das in der Untereisschicht (t-Test,  $p=0,005$ ). Bei Berechnung des mittleren Populationsstadiums [S] für die Copepodite und Adulten in allen drei Habitaten zeigt sich, daß die Populationen im Eis mit durchschnittlich  $[S] = 1,5 \pm 0,4$  signifikant jünger sind (H-Test;  $p=0,01$ ) als jene in der Untereisschicht ( $[S] = 2,0 \pm 0,6$ ) und der Wassersäule ( $[S] = 2,4 \pm 0,7$ ).

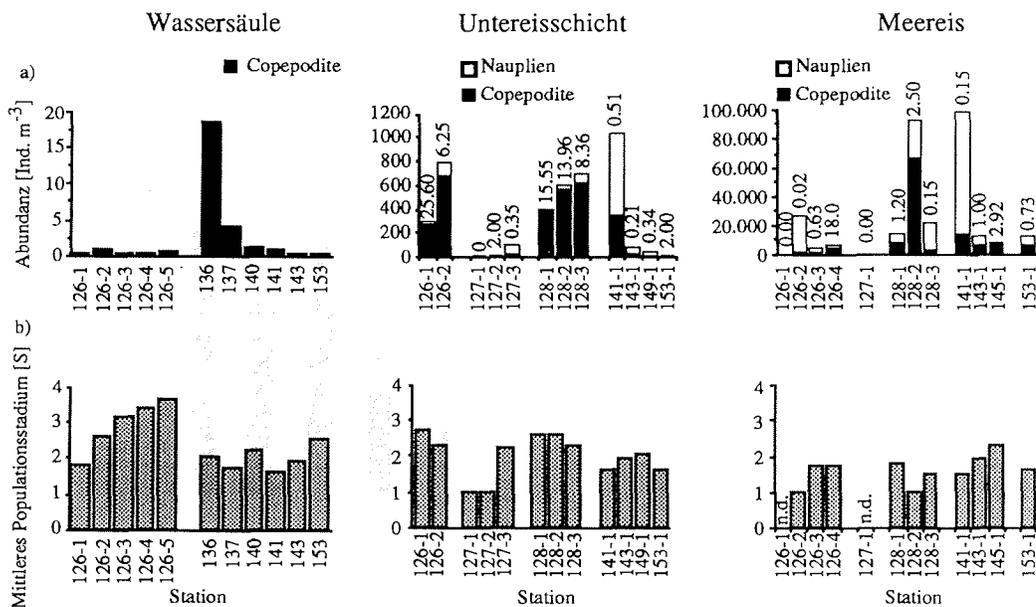


Abb. 4.1.2.3: a) Abundanzen von *Stephos longipes* in der Wassersäule, der Untereisschicht und im Eis getrennt nach Nauplien und Copepoditen; Copepodit-Nauplius-Verhältnisse über den Abundanzbalken. b) Mittleres Populationsstadium [S] in der Wassersäule, der Untereisschicht und im Eis.

Die Häufigkeit von *Stephos longipes* in der Untereisschicht ist nur geringfügig positiv mit der innerhalb des Meereises korreliert ( $r^2=0,667$ ;  $n=9$ ). Weitere Vergleiche mit abiotischen und biotischen Parametern wie Lichtmenge, Eisschollendicke, Schneeauflage, Chlorophyll *a*, etc. (s. Tab. 2.1.1) ergeben ebenfalls keine signifikant positiven Korrelationen mit der Bestandsdichte. Nur die relative Häufigkeit des Plättcheneises ist deutlich positiv mit der Abundanz von *S. longipes* in der Untereisschicht korreliert (Abb. 4.1.2.4).

Obwohl die Chlorophyll *a*-Konzentrationen in den Eiskernen und im Plättcheneis um mehrere Größenordnungen höher sind als in der Wassersäule, findet sich keine deut-

liche Beziehung zwischen den vertikalen Verteilungsmustern von *Stephos longipes* und dem Chlorophyll *a* innerhalb der Eisschollen (KURBJEWIT et al. in Druck). In ungefähr 50% der untersuchten Eiskerne findet sich die höchste Chlorophyll *a*-Konzentration in den untersten Zentimetern der Eisscholle, wo auch *S. longipes* am häufigsten ist (Abb. 4.1.2.5 a). Andere Eiskerne zeigen große Unterschiede in der vertikalen Verteilung von Chlorophyll *a* und *S. longipes* (Abb. 4.1.2.5 b).

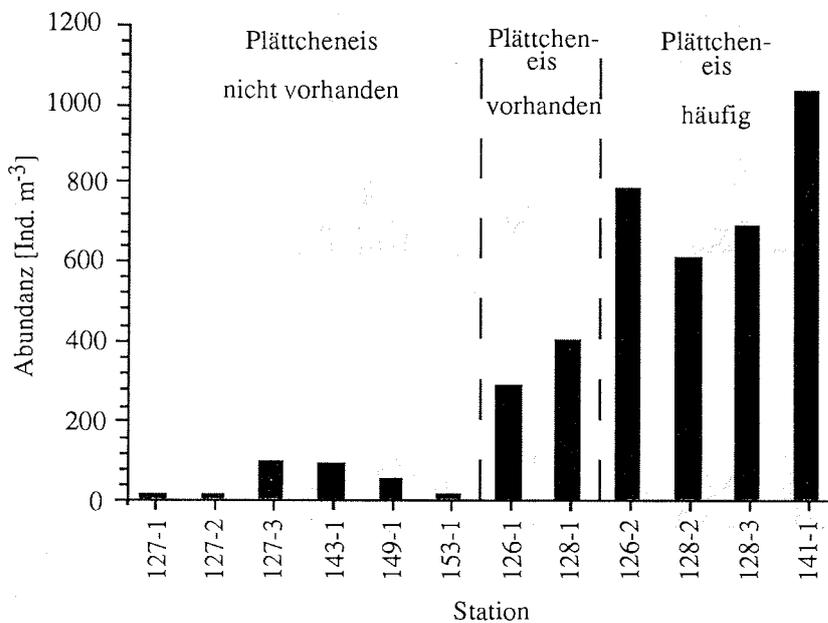


Abb. 4.1.2.4: Abundanz von *Stephos longipes* in der Untereisschicht im Vergleich mit der relativen Häufigkeit von Plättcheneis.

In allen Eiskernen setzt sich das Phytoplankton hauptsächlich aus typischen Eisalgen wie *Nitzschia cylindrus*, *N. curta* und anderen pennaten Diatomeen zusammen. Kotballen von *S. longipes* aus den Untereisschichten enthalten ganze Schalen von *Nitzschia* spp. und Bruchstücke anderer pennater Diatomeen (Abb. 4.1.2.6).

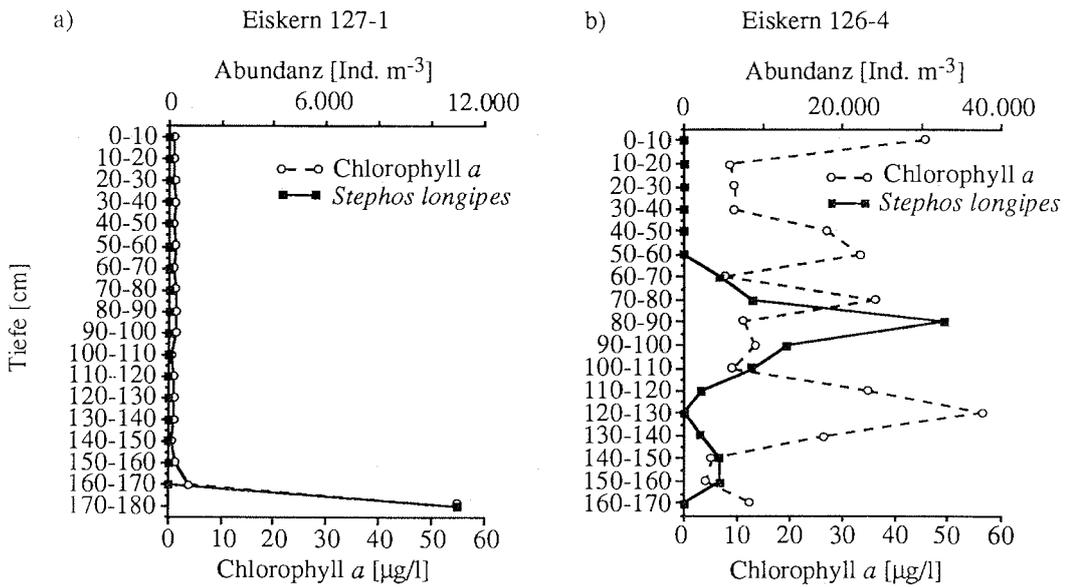


Abb. 4.1.2.5: Verteilungsmuster von *Stephos longipes* und Chlorophyll *a* innerhalb der Meereiskerne 127-1 (a) und 126-4 (b).



Abb. 4.1.2.6: Kotballen von *Stephos longipes* aus den Untereisschichten mit ganzen Schalen von *Nitzschia* spp. und zum Teil anderen pennaten Diatomeen (Vergrößerung 500x).

### 4.1.3 Gemeinschaftsanalyse

In den beiden vorherigen Kapiteln wurde die Verteilung der einzelnen Arten und ihrer Stadien in Raum und Zeit dargestellt. Im folgenden sollen nun die Proben und Stationen (23 Stationen bzw. 115 Einzelproben) hinsichtlich ihrer Arten- und Stadienzusammensetzung verglichen werden.

#### Gruppierung der Stationen

Um herauszufinden, ob sich Unterschiede in der Zusammensetzung vor allem in horizontaler Richtung bemerkbar machen oder ob entsprechende Gradienten die Gliederung des Weddell-Wirbels bestimmen, wurde zunächst eine aus 23 Einzelproben bestehende Datenmatrix analysiert.

Der Clusteranalyse liegen aufgrund großer Zahlen von Nullwerten  $\log(x+1)$ -transformierte über die Wassersäule integrierte Individuendichten aller 23 nach Stationen (ohne Driftstationen) sortierten Stadien der vier untersuchten Copepodenarten zugrunde. Als Distanzmaß wurde der gegenüber Doppel-Nullstellen unempfindliche Canberra-Metrik-Index gewählt, der dem Bray-Curtis-Index in der Berechnung zwar ähnlich ist, aber zwischen hohen und niedrigen Attributwerten ausgleichend wirkt. Die Gruppierung erfolgte nach dem "Complete Linkage"-Verfahren, das eine übersichtliche Gruppierung großer Zahlen von Objekten bietet.

Das daraus resultierende Dendrogramm (Abb. 4.1.3.1) läßt zwei Hauptcluster A und B erkennen. Cluster A bildet mit vier weiteren Unterclustern 1-4 den Cluster der ozeanischen Stationen. Cluster B besteht aus zwei kleineren Unterclustern und der Station 40, die die Schelfstationen charakterisieren. Untercluster 1 bildet mit den Stationen 195 und 199 die ozeanischen Stationen in der Lazarev-See, die durch die Rezirkulation am Maud Rise beeinflusst sind. Untercluster 2 besteht aus den ozeanischen Stationen 56-94 des zentralen Weddellmeeres. Der dritte Untercluster ist durch die nordwestliche (St. 48) und südöstliche Hangstation (St. 108) des Weddellmeertransekts charakterisiert. Untercluster 4 wird schließlich aus den verbleibenden ozeanischen Stationen des Weddellmeeres 143 und 153 und der ozeanischen Station 194 aus der Lazarev-See gebildet.

Obwohl Cluster B aufgrund der nach Wassertiefen eingeteilten Stationen auch sogenannte ozeanische Stationen (St. 140, 141 und 192) beinhaltet, wird er als "Schelfcluster" bezeichnet, da die o.g. Stationen wesentlich durch den Küstenstrom und damit dem Schelfwasser beeinflusst sind. Untercluster 5 charakterisiert die südöstlichen Schelfstationen im Weddellmeer (St. 115 und 136-141). Durch Untercluster 6

sind die Schelfstationen in der Lazarev-See (St. 180-213) gruppiert und die einzeln stehende nordwestliche Schelfstation 40 bildet eine Ausnahme.

Die Anwendung anderer Gruppierungsverfahren wie dem UPGMA ("Unweighted Pair Group Method using arithmetic Averages") und der Benutzung anderer Indices wie dem Bray-Curtis- und dem Percent-Similarity-Index ergaben nur graduell verschiedene Ergebnisse des hier vorgestellten Dendrogramms und seiner Cluster.

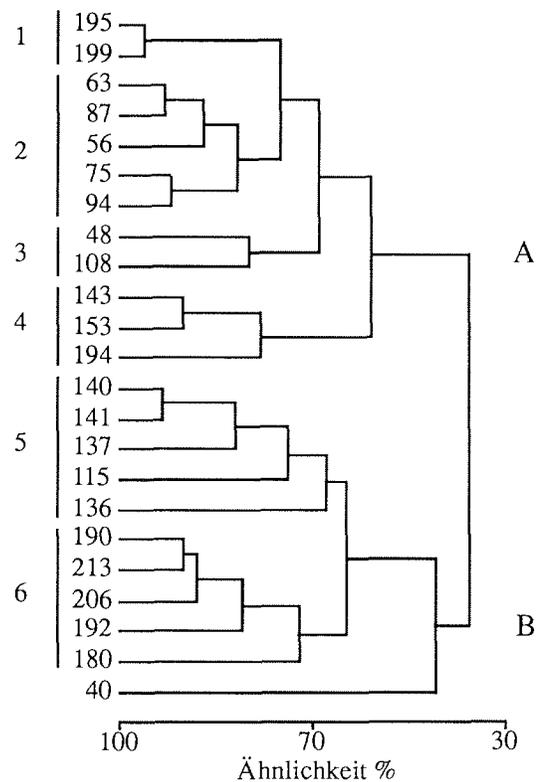


Abb. 4.1.3.1: Cluster-Dendrogramm zur Gruppierung der 23 Einzelstationen von ANT IX/2+3. Der cophenetische Index beträgt  $CI = 0,8055$ .

#### Gruppierung der Arten und Stadien

Mit Hilfe der Clusteranalyse wird ebenfalls untersucht, welche Arten bzw. Stadien der vier untersuchten Copepodenarten ähnliche Verteilungsmuster aufweisen und welche Gemeinschaften auftreten. Grundlage der Analyse ist eine Datenmatrix der Individuendichte aller Stadien der vier Arten (7 Stadien (inkl. Männchen und

Weibchen) x 4 Arten= 28) in den 115 Einzelproben (5 Tiefen x 23 Stationen). Als Distanzmaß wird wieder der Canberra-Metrik-Index gewählt. Die Gruppierung erfolgt nach dem "Complete linkage"-Verfahren, das bei der großen Zahl von Objekten eine relativ gute Form der Gruppierung gewährleistet.

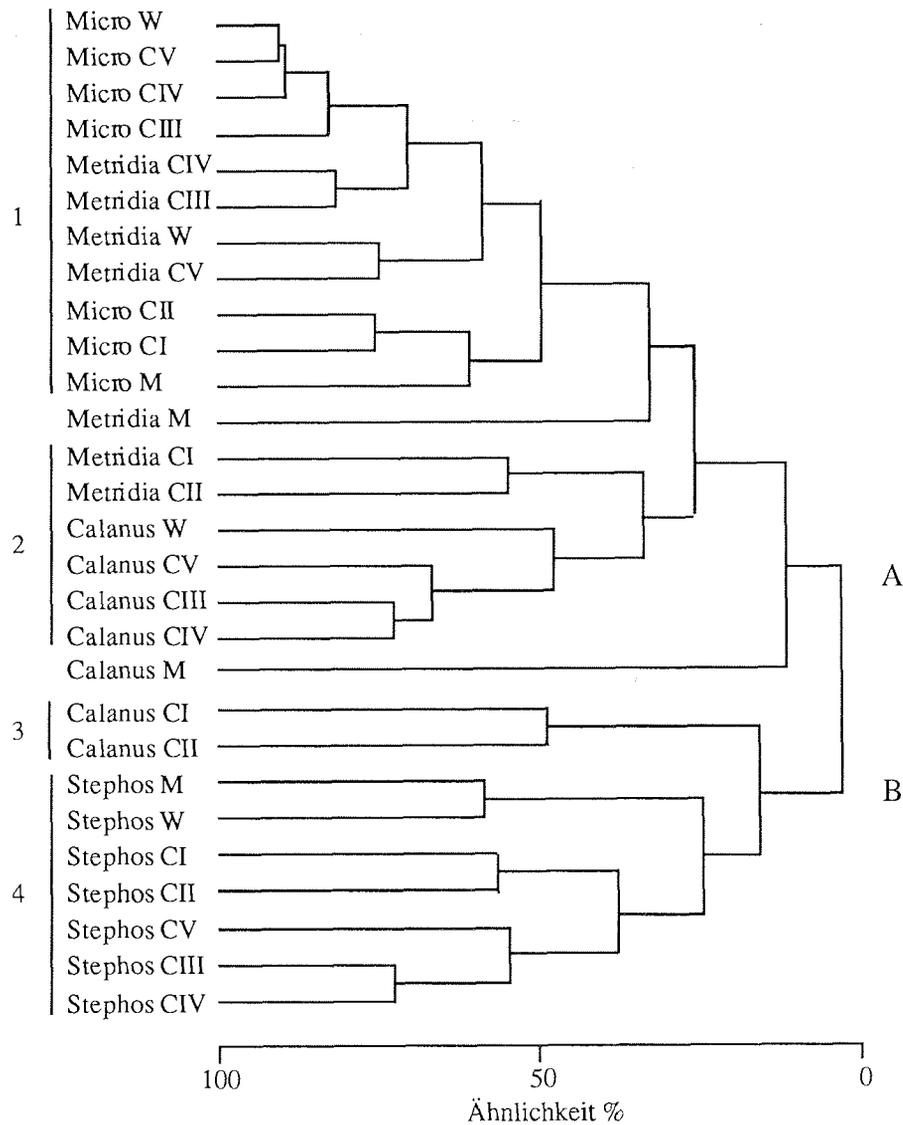


Abb. 4.1.3.2: Cluster-Dendrogramm zur Gruppierung der 115 Einzelstationen von ANT IX/2+3. Der cophenetische Index beträgt  $CI = 0,9035$ .

Auf dem 97% Distanzniveau lassen sich zwei Hauptcluster A und B unterscheiden (Abb. 4.1.3.2). Der größere der beiden Hauptcluster, Cluster A, setzt sich aus den Arten/Stadien zusammen, die in der gesamten Wassersäule von 1000-0 m Tiefe zu finden sind, aber verschiedene vertikale Verteilungsschwerpunkte haben und 2 weitere Untercluster bilden.

Untercluster 1 setzt sich ausschließlich aus den Stadien von *Metridia gerlachei* und *Microcalanus pygmaeus* zusammen. Die älteren Copepoditstadien CIII-CVI (Weibchen) von *M. pygmaeus* meiden die oberen 50 m der Wassersäule. CIII und CIV von *M. gerlachei* sind hauptsächlich unterhalb von 100 m anzutreffen, während die CV und Weibchen die oberen 200 m der Wassersäule bevorzugen. Die jungen CI und CII von *M. pygmaeus* finden sich in einem engen Tiefenbereich zwischen 200 und 50 m, während die Männchen unterhalb von 200 m vorherrschen. Die Männchen von *M. gerlachei* fallen aus diesem Cluster heraus, weil sie ihren Verteilungsschwerpunkt unterhalb von 500 m haben. Einen zweiten Untercluster bilden die jungen Copepoditstadien CI und CII von *M. gerlachei*, die ihren Verteilungsschwerpunkt zwischen 500 und 200 m besitzen. Obwohl die älteren Stadien CIII-CVI von *Calanus propinquus* in der gesamten Wassersäule anzutreffen sind, liegt ihr Verteilungsschwerpunkt deutlich im epipelagischen Bereich (200-0 m). Den Männchen von *C. propinquus* läßt sich aufgrund der geringen Abundanzen und ihrer unregelmäßigen Tiefenverteilung kein Verteilungsschwerpunkt zuordnen.

Im Hauptcluster B, der den epipelagischen Bereich zwischen ca. 200 m und der Oberfläche repräsentiert, lassen sich nur zwei Untercluster beschreiben. Untercluster 3 wird durch die ausschließlich im Epipelagial vorkommenden CI und CII von *Calanus propinquus* gebildet. *Stephos longipes* mit allen seinen Stadien formt den Untercluster 4. Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt in den oberen 150 m der Wassersäule.

## 4.2 Reproduktion

### 4.2.1 Gonadenreife

#### *Calanus propinquus*

Weibchen von *Calanus propinquus* weisen im Weddellmeer Ende November/Anfang Dezember hauptsächlich semireife Gonaden auf mit Werten zwischen 3,0 und 3,5 (Abb. 4.2.1.1). Einige Weibchen besitzen bereits reife Gonaden, befinden sich aber deutlich in der Minderzahl. Anfang Februar haben im Weddellmeer die meisten Weibchen schon abgelaicht und der Gonadenreife-Index (GRI) liegt daher bei ca. 4,5. Der Anteil der abgelaichten Tiere (GRI = 5) erhöht sich bis Anfang März bis auf 100% (Abb. 4.2.1.1).

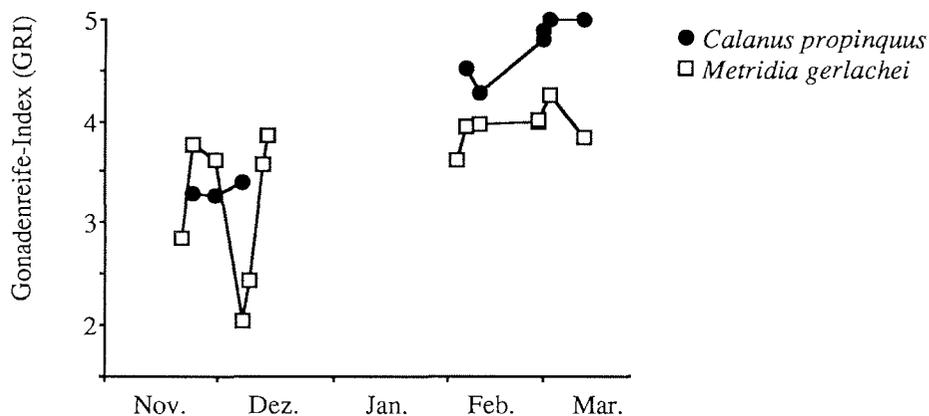


Abb. 4.2.1.1: Gonadenreife-Index für *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* von Ende November bis Mitte März (GRI: 1=unreif; 2=medium; 3=semireif; 4=reif; 5=abgelaicht).

Bei der Vertikalverteilung der Reifestadien zeigt sich ein leichter Trend zu älteren Reifestadien in größeren Tiefen, der für Station 194 exemplarisch dargestellt ist (Abb. 4.2.1.2). Da die meisten Weibchen von *Calanus propinquus* sich jedoch während des Untersuchungszeitraums prinzipiell in Oberflächennähe (obere 100 m) im ozeanischen Bereich befinden, ist eine statistisch gesicherte Aussage nicht möglich.

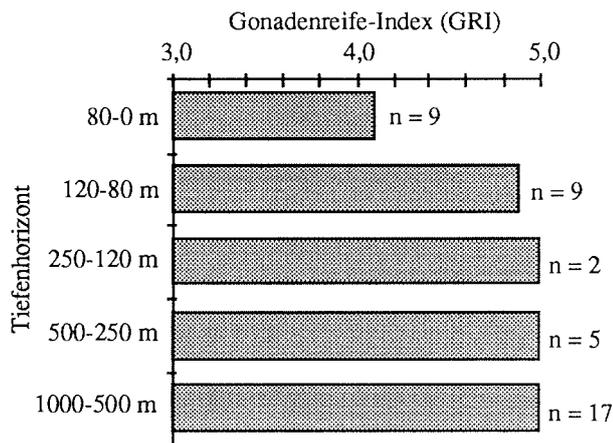


Abb. 4.2.1.2: Vertikalverteilung des Gonadenreife-Indexes von *Calanus propinquus* auf Station 194 (28.2.90) in der Lazarev-See (n=Anzahl der untersuchten Tiere).

#### *Metridia gerlachei*

Wie bei *Calanus propinquus* zeigt sich auch bei *Metridia gerlachei* eine zeitliche Entwicklung der Gonadenreife bei adulten Weibchen (Abb. 4.2.1.1), jedoch mit dem Unterschied, daß im westlichen Schelfwasser Ende November und auf den zentral gelegenen Stationen im Weddellmeer Anfang Dezember der GRI unter 3 liegt, die Weibchen also durchweg noch nicht laichbereit sind (Abb. 4.2.1.1). Auf den übrigen Stationen im Weddellmeer, insbesondere auf Schelfstation 115 (Mitte Dezember) befinden sich beinahe die gesamten Populationen im laichbereiten Zustand. Von Anfang Februar bis Mitte März schwankt der GRI um 4, d.h. fast alle Weibchen laichen ab oder stehen kurz davor (Abb. 4.2.1.1). Im Gegensatz zu *C. propinquus* wird von *M. gerlachei* während des Untersuchungszeitraums kein Maximum von 5 beim GRI erreicht.

Anders als bei *Calanus propinquus* findet sich bei *Metridia gerlachei* eine deutlich ausgeprägte Vertikalstruktur des GRI während des Weddellmeertransektes. Die Weibchen mit den reifsten Gonaden finden sich generell im kalten Winterwasser in den oberen 200 m, während Weibchen im warmen Tiefenwasser zwischen ca. 200 m und 1000 m um ca. 2 Stadien zurückliegen (Abb. 4.2.1.3 a). Auf Stationen, auf denen die Wassersäule nicht oder nur unwesentlich geschichtet ist (z.B. Station 115) sieht es dann jedoch ähnlich aus wie in der zweiten Phase der Untersuchung, in der in allen Tiefen ähnliche Reifegrade erreicht werden (Abb. 4.2.1.3 b).

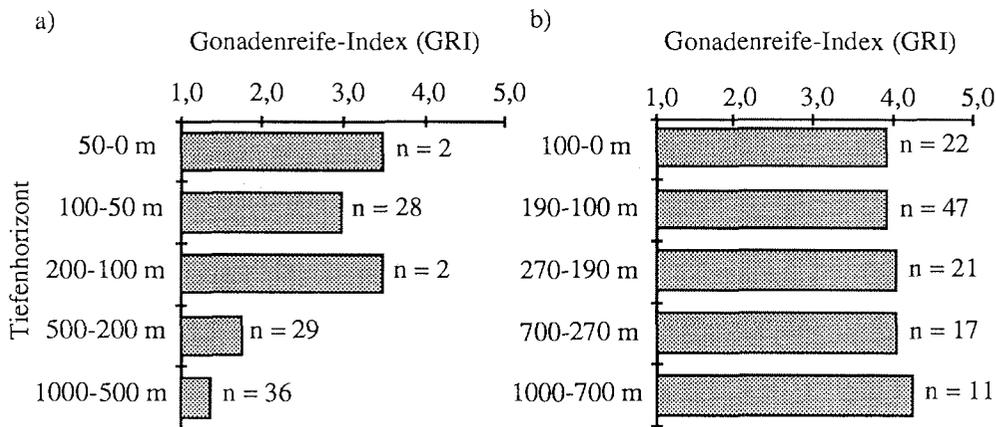


Abb. 4.2.1.3: Vertikalverteilung des Gonadenreife-Indexes von *Metridia gerlachei* auf a) der Station 87 (10.12.90) und b) der Station 192 (27.2.91; Ind. = Anzahl der untersuchten Tiere).

### *Microcalanus pygmaeus*

Da bei *Microcalanus pygmaeus* die Einteilung der Gonadenentwicklung in nur vier verschiedene Reifegrade erfolgt, ist die Art der Aussage nicht so differenziert wie für die übrigen drei Arten. Außerdem ist bei vielen Weibchen eine Bestimmung der Gonadenreife aufgrund des schlechten Erhaltungszustandes unmöglich.

Ende November bis Anfang Dezember liegt der GRI für *M. pygmaeus* im Weddellmeer bei 2 bis 2,5 (Abb. 4.2.1.4). Erst auf der östlichen Schelfstation 115 erreichen die Gonaden Mitte Dezember fast den Reifegrad 3. Im zweiten Beobachtungszeitraum erreicht der GRI Anfang Februar ähnliche Werte wie Mitte Dezember, die Eiablage steht theoretisch also direkt bevor. Anfang März finden sich in der Lazarev-See GRI-Werte knapp über 2, Mitte März, am Ende des Untersuchungszeitraums, steigt sie noch einmal auf 2,5 an (Abb. 4.2.1.4). Die Weibchen von *M. pygmaeus* erreichen mit Ausnahme der Tiefenstufe 1 (1000-500 m) auf Station 153 im Weddellmeer Mitte Februar auf keiner Station die letzte Phase (GRI 4 = abgeleicht) der Gonadenreife (Abb. 4.2.1.5 a).

Die Abbildungen 4.2.1.5 a und b zeigen nur zwei Beispiele, um exemplarisch zu belegen, daß bei der Gonadenreife in der Vertikalen auf den ersten Blick keine Struktur zu finden ist. Werden andere Parameter wie die Abundanz aller Individuen, nur die der Männchen, nur die der jungen Copepodite oder der Chlorophyll *a* Gehalt

herangezogen werden, ist ebenfalls kein Trend deutlich. Berücksichtigt man jedoch die Hydrographie, dann zeigt sich auf allen Stationen, die eine ausgeprägte Thermokline aufweisen, daß die Weibchen mit den reifen Gonaden sich direkt oberhalb dieser Grenzschicht aufhalten (Abb. 4.2.1.5 a). Auf Stationen, auf denen die Wassermassen durchmischt sind, gibt es auch beim Gonadenreife-Index keinen Unterschied (Abb. 4.2.1.5 b).

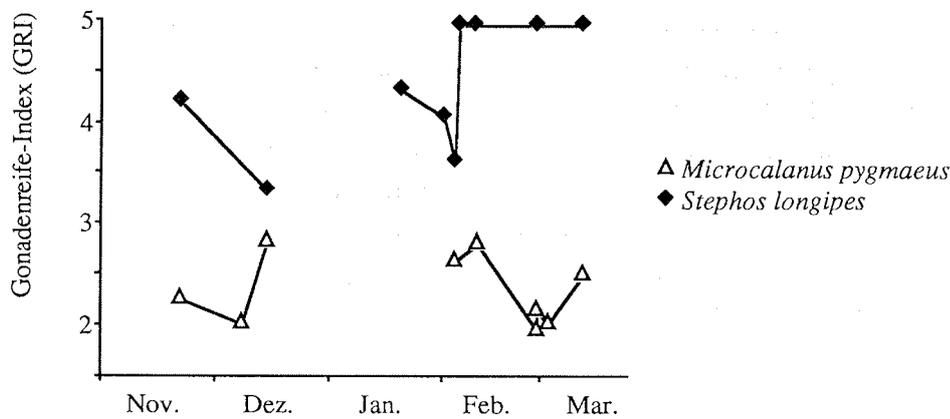


Abb. 4.2.1.4: Gonadenreife-Index für *Microcalanus pygmaeus* (GRI: 1=unreif; 2=semireif; 3=reif; 4=abgelaicht) und *Stephos longipes* (GRI: 1=unreif; 2=medium; 3=semireif; 4=reif; 5=abgelaicht) von Ende November bis Mitte März.

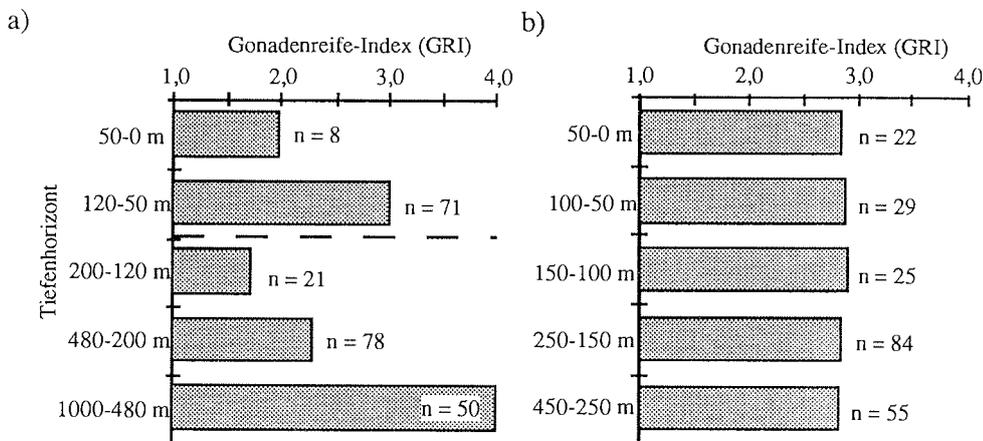


Abb. 4.2.1.5: Vertikalverteilung des Gonadenreife-Indexes von *Microcalanus pygmaeus* auf a) Station 153 (11.2.91) und b) Station 115 (15.12.90; n=Anzahl der untersuchten Tiere; gestrichelte Linie=Thermokline).

### *Stephos longipes*

Die Weibchen von *Stephos longipes* besitzen bereits zu Beginn des Untersuchungszeitraumes Ende November auf dem westlichen Schelf des Weddellmeeres einen GRI von über 4, d.h. ein Teil der Weibchen hat bereits abgelaicht und der Rest ist beim Laichen (Abb. 4.2.1.4). Auf dem östlichen Schelf Mitte Dezember liegt die Population mit einem GRI von ca. 3,3 noch deutlich zurück (Abb. 4.2.1.4). Auf ANT IX/3 finden sich im südöstlichen Weddellmeer auf den Driftstationen 126 und 128 Ende Januar/Anfang Februar hauptsächlich Weibchen mit reifen Gonaden (GRI = 4,1-4,3). Auf der Schelfstation 136 des Polarsternkuppen-Transekts Anfang Februar wird zwar erneut ein Minimum von 3,7 erreicht, aber anschließend findet man sowohl im Weddellmeer als auch in der Lazarev-See bis Mitte März ausschließlich Weibchen im abgelaichten Zustand (GRI = 5; Abb. 4.2.1.4). Bei der Vertikalverteilung des Gonadenreifeindex wird für Station 115 exemplarisch gezeigt, daß die Weibchen mit den reifsten Gonaden in der Regel direkt in der Oberfläche sitzen (Abb. 4.2.1.6).

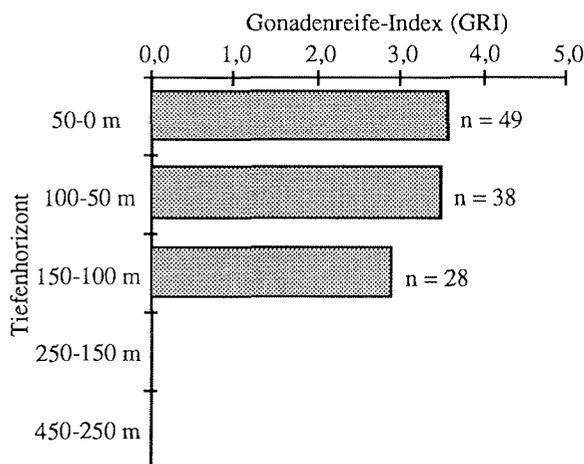


Abb. 4.2.1.6: Vertikalverteilung des Gonadenreifeindex (GRI) von *Stephos longipes* auf Station 115 (15.12.90) im Weddellmeer.

#### 4.2.2 In situ-Experimente

Während ANT IX/2, ANT IX/3 und ANT X/7 wurden insgesamt 400 in situ-Inkubationen zur Eiproduktion mit *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* durchgeführt. Davon wurden 41 Experimente auf ANT IX/2, 98 auf ANT IX/3 und 261 auf ANT X/7 durchgeführt (Tab. 4.2.2.1). Die sich in den in situ-Inkubationen ergebenden Eiproduktionsraten wurden nach 24 Stunden und 48 Stunden bestimmt und bei Abweichungen vom 24-Stundenmeßintervall auf 24 Stunden korrigiert. Für die Darstellung in den Diagrammen werden die korrigierten Rohdaten für das erste und das zweite 24-Stundenintervall verwendet. Diese Art der Darstellung ist einerseits schärfer und andererseits korrekter (konservativer), und trägt so den tatsächlichen Verhältnissen Rechnung.

Tab. 4.2.2.1: Anzahl der in situ-Experimente auf ANT IX/2, ANT IX/3 und ANT X/7 für *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes*.

Art/Fahrtabschnitt	ANT IX/2 (22.11.-15.12.91)	ANT IX/3 (17.1.-18.3.91)	ANT X/7 (16.12.-17.1.93)	$\Sigma$
<i>Calanus propinquus</i>	15	22	92	129
<i>Metridia gerlachei</i>	20	68	134	222
<i>Microcalanus pygmaeus</i>	2	8	33	43
<i>Stephos longipes</i>	4	-	2	6
$\Sigma$	41	98	261	400

Als wichtigste Parameter, die die in situ-Eiproduktion von Copepoden in polaren Regionen beeinflussen, gelten zum einen der Chlorophyll *a*-Gehalt als Parameter für die Biomasse des Phytoplanktons, der wichtigsten Nahrungsgrundlage, zum anderen die Eisbedeckung als abiotischem Parameter, der Lichtstärke und Stratifizierung der Wassersäule beeinflußt und somit als indirekter Zeitgeber fungiert. Der Chlorophyll *a*-Gehalt wird direkt aus den Experimenten (Oberflächenwert der jeweiligen Station) und als Wert integriert über die oberen 300 m der Wassersäule angegeben. Die Eisbedeckung wird als Prozentzahl angegeben, das Trockengewicht in  $\mu\text{g}$ . Außer gegen diese vier Testgrößen wurde die in situ-Eiproduktion auch gegen die Zeit geplottet, um Aussagen über den Zeitraum der Produktion und deren Höhe in Abhängigkeit von der Jahreszeit machen zu können.

Der gemeinsame Einfluß der vier Testgrößen auf die in situ-Eiproduktion wurde in Form einer multiplen Regression getestet, um so den Einfluß aller Parameter gleichzeitig zu bestimmen. Nach Unterteilung der vier Parameter nach den in Tabelle 4.2.2.2 angegebenen Kategorien in niedrig, mittel und hoch wurde eine Varianzanalyse durchgeführt. Weitere Parameter, die Einfluß auf die Eiproduktion haben könnten, wie der POC-Gehalt in den Experimenten und der Wassersäule oder der Lipidgehalt der Weibchen waren zum Zeitpunkt der Analysen aufgrund nicht durchgeführter Analysen anderer Arbeitsgruppen nicht verfügbar und konnten deshalb bei diesen Untersuchungen nicht berücksichtigt werden.

Tab. 4.2.2.2: Unterteilung der drei Testparameter Chlorophyll *a*-Konzentration in den Experimenten, integrierter Chlorophyll *a*-Gehalt für die oberen 300 m der Wassersäule, Eisbedeckung und dem Trockengewicht für die Varianzanalyse.

Kategorie	niedrig	mittel	hoch
Chl a [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ] (Experiment)	0,0 - 0,2	0,2 - 1,0	> 1,0
Chl a [ $\mu\text{g l}^{-1}$ ] (Wassersäule)	0,0 - 0,2	0,2 - 1,0	> 1,0
Eisbedeckung [%]	0 - 10	20 - 50	60 - 100
Trockengewicht [ $\mu\text{g}$ ] <i>C. propinquus</i>	< 1000	1000 - 1500	> 1500
Trockengewicht [ $\mu\text{g}$ ] <i>M. gerlachei</i>	< 200	200 - 300	> 300

Da für *Stephos longipes* zu wenige in situ-Experimente vorliegen, um Aussagen über die Auswirkung der o.g. Größen machen zu können, werden die Ergebnisse für diese Art bei der folgenden Besprechung nur am Rande erwähnt.

#### a) *Calanus propinquus*

Die in situ-Eiproduktion von *Calanus propinquus* ist weder mit der Chlorophyll *a*-Konzentration in den Experimenten, noch mit dem integrierten Chlorophyll *a*-Wert über die oberen 300 m der Wassersäule, noch der Eisbedeckung oder dem Trockengewicht allein korreliert (Abb. 4.2.2.1 a-d). Mit Hilfe der multiplen Regression sind 19% der Varianz der in situ-Eiproduktionswerte durch die Kombination der vier Parameter zu erklären (Tab. 4.2.2.2). Mit  $p \leq 0,0001$  ist die Steigung signifikant verschieden von null (F-Test). Die Steigung, bezogen auf die vier Parameter ist auf dem 95%-Niveau verschieden von null (t-Test; Tab. 4.2.2.2).

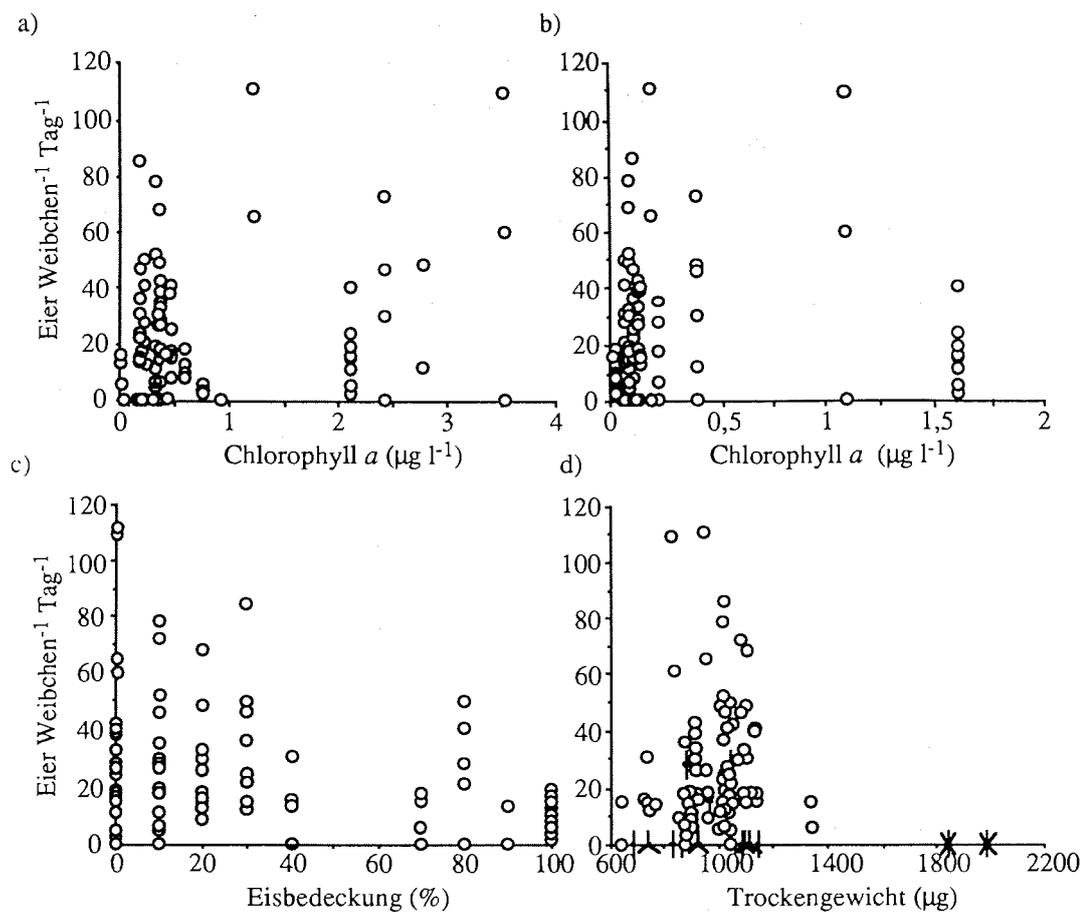


Abb. 4.2.2.1: *Calanus propinquus*: In situ Eiproduktion gegen a) den Chlorophyll *a*-Gehalt aus den Versuchen b) den Chlorophyll *a*-Gehalt in der Wassersäule c) die Eisbedeckung und d) das Trockengewicht.

Die Varianzanalyse zeigt, daß nach Kodierung der Einzelwerte der vier Parameter die Mittelwerte für die in situ-Eiproduktion in den drei Kategorien zum Teil auf dem 95%-Niveau signifikant verschieden voneinander sind (Tab. 4.2.2.3a/b).

Tab. 4.2.2.2: *Calanus propinquus*: Multiple Regression der in situ-Inkubationen als Funktion vom Chlorophyll *a*-Gehalt in den Experimenten, dem integrierten Chlorophyll *a*-Gehalt in den oberen 300 m der Wassersäule, der Eisbedeckung und dem Trockengewicht der Weibchen.

R <sup>2</sup>	F-Test	Chl a (Exp.)	Chl a (WS)	Eisbedeckung	Trockengewicht
0,19	FG=4/122; p≤0,0001	p=0,0245	p=0,0239	p=0,0007	p=0,0001

*Calanus propinquus* legt mit 29,7 Eiern Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> (=EWT) signifikant mehr Eier bei hohen Chlorophyllkonzentrationen in den in situ-Experimenten als bei mittleren (M=16,8) oder niedrigen (M=11,4; Tab. 4.2.2.3a). Die in situ-Eiproduktion bei den letzteren unterscheidet sich aber nicht signifikant. Gleiches gilt bei Betrachtung der Eisbedeckung (Tab. 4.2.2.3b). Bei niedrigen Chlorophyllkonzentrationen in der Wassersäule legen die Weibchen von *C. propinquus* deutlich weniger Eier (M=14,8) als bei mittleren Nahrungskonzentrationen (M=31,4). Bei hohen Nahrungskonzentrationen steigt die Produktion wieder an (M=23,2). Weibchen von mehr als 1500 µg Trockengewicht (Lipideinlagerung!) legen signifikant weniger Eier als mittelschwere Tiere mit 1000-1500 µg Trockengewicht (Tab. 4.2.2.3).

Vorläufige Datenanalysen deuten daraufhin, daß der POC-Gehalt in Verbindung mit den o.g. Parametern ca. 80% der Varianz der in situ-Eiproduktion für *C. propinquus* zu erklären vermag (KURBJEWIT in Vorbereitung). Die Auswertung der POC-Daten ist derzeit noch nicht abgeschlossen.

Tab. 4.2.2.3a: *Calanus propinquus*: Mittelwerte (M) und Standardabweichungen (std.) der in situ-Eiproduktion nach den in niedrig, mittel und hoch unterteilten Parametern (n=Anzahl der Meßwerte).

	Chl a (µg l <sup>-1</sup> ) Experiment		Chl a (µg l <sup>-1</sup> ) Wassersäule		Eisbedeckung		Trockengewicht	
	n	M (± std.)	n	M (± std.)	n	M (± std.)	n	M (± std.)
niedrig	33	11,4 (18,3)	97	14,8 (18,5)	79	20,2 (24,6)	48	17,1 (26,2)
mittel	70	16,8 (18,0)	16	31,4 (31,5)	14	25,1 (23,8)	45	25,1 (21,9)
hoch	24	29,7 (33,4)	14	23,2 (30,0)	34	9,3 (12,7)	34	9,3 (12,7)

Tab. 4.2.2.3b: *Calanus propinquus*: Einwegvarianzanalyse für die mittleren täglichen Eiproduktionsraten in Tabelle 4.2.2.3a mit Hilfe des Fisher PLSD Tests; \* signifikant auf dem 95%-Niveau.

	Chl <i>a</i> ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) Experiment	Chl <i>a</i> ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) Wassersäule	Eisbedeckung	Trockengewicht
F-Test	$p \leq 0,0079$	$p \leq 0,0137$	$p \leq 0,0256$	$p \leq 0,0073$
niedrig vs. mittel	9,10	11,68 *	12,62	8,94
niedrig vs. hoch	11,56 *	12,38	8,92 *	9,65
mittel vs. hoch	10,19 *	15,84	13,82 *	9,79 *

Die Reproduktionsphase von *Calanus propinquus* ist im Weddell-Wirbel auf die Monate Dezember und Januar beschränkt (Abb. 4.2.2.2). Die höchsten Eilegeraten von zum Teil über 100 EWT werden Ende Dezember/Anfang Januar erreicht. Sie werden dort erzielt, wo durch Diatomeenblüten bedingt hohe Chl *a*-Werte vorherrschen (z.B. St. 47; KURBJEWIT et al. in Druck). Dort, wo dichte Blüten von *Phaeocystis antarctica* angetroffen werden, ist *C. propinquus* entweder nicht vorhanden oder weist nur geringe Eilegeraten von weniger als 10 EWT auf unabhängig von Jahreszeit und Region. Der Durchschnitt aller in situ-Eiproduktionsexperimente während des Reproduktionszeitraumes beträgt 21,6 EWT (std  $\pm$  23). Die in situ-Eiproduktion im Februar und März (n=18) ist unter sehr unterschiedlichen Bedingungen ermittelt worden (ozeanisch-neritisch; hohe-niedrige Chlorophyll *a*-Werte; niedrige-hohe Eisbedeckung; e.t.c.), sodaß die Nullwerte nur durch die vorangeschrittene Jahreszeit (Lipideinlagerung: TG >1500  $\mu\text{g}$ ) bedingt sind.

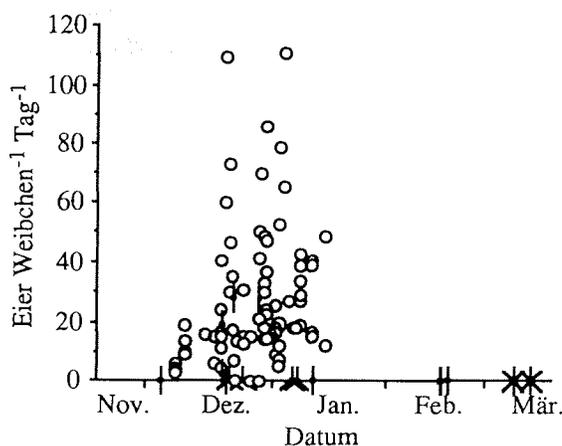


Abb. 4.2.2.2: In situ-Eiproduktion von *Calanus propinquus* gegen die Zeit.

b) *Metridia gerlachei*

Wie bei *Calanus propinquus* so ist auch bei *Metridia gerlachei* die in situ-Eiproduktion mit keinem der vier Testparameter signifikant korreliert (Abb. 4.2.2.3 a-d).

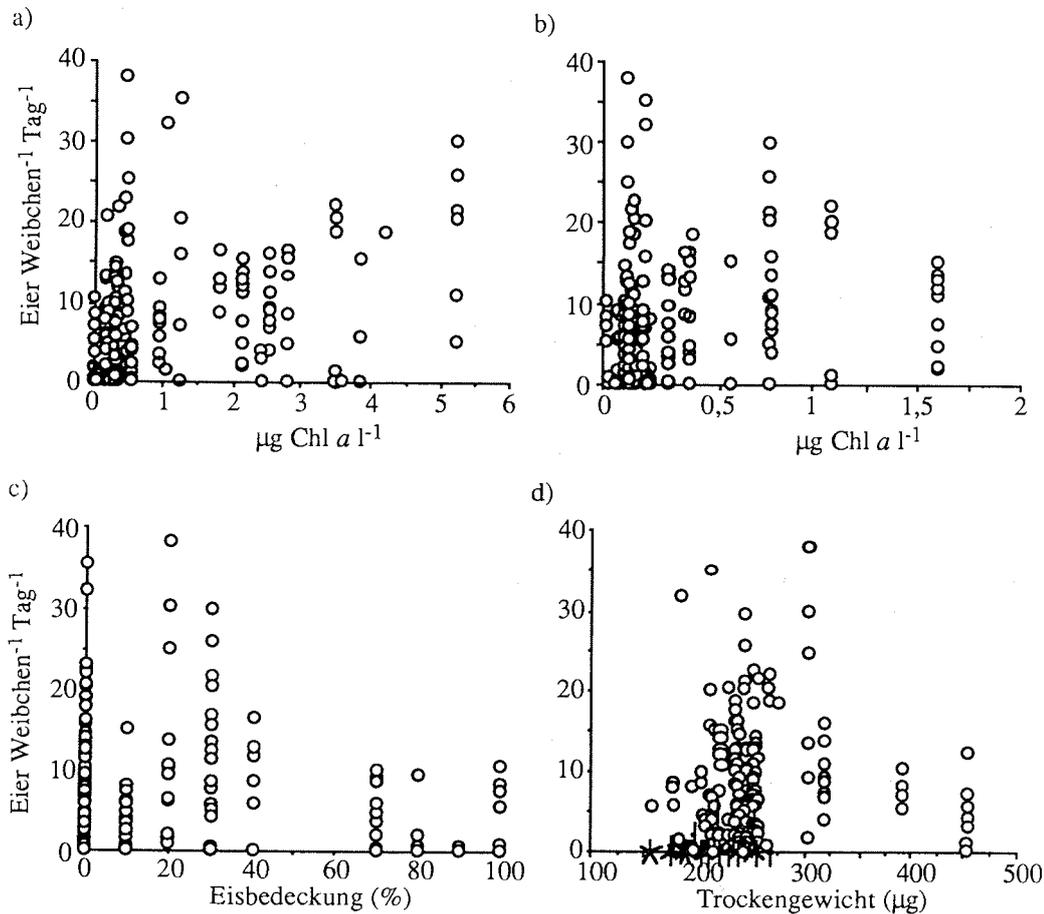


Abb. 4.2.2.3: *Metridia gerlachei*: In situ-Eiproduktion gegen a) den Chlorophyll *a*-Gehalt aus den Versuchen, b) den Chlorophyll *a*-Gehalt in der Wassersäule c) die Eisbedeckung und d) das Trockengewicht.

Mit Hilfe der multiplen Regression lassen sich 16% der Varianz der Werte, also in etwa ebenso viel wie bei *C. propinquus*, mit Hilfe der vier Parameter erklären (Tab. 4.2.2.4). Mit  $p \leq 0,0001$  ist die Steigung signifikant verschieden von null (F-Test). Mit Ausnahme des Chlorophyll *a*-Gehalts in der Wassersäule ist die Steigung der Parameter auf dem 95%-Niveau verschieden von null (t-Test; Tab. 4.2.2.4). Die

Varianzanalyse zeigt, daß nach Rekodierung der Einzelwerte der vier Parameter die Mittelwerte für die in situ-Eiproduktion in den drei Kategorien auf dem 95%-Niveau zum Teil signifikant verschieden voneinander sind (Tab. 4.2.2.5a/b).

Tab. 4.2.2.4: *Metridia gerlachei*: Multiple Regression der in situ-Inkubationen als Funktion vom Chlorophyll *a*-Gehalt in den Experimenten, dem integrierten Chlorophyll *a*-Gehalt in den oberen 300 m der Wassersäule, der Eisbedeckung und dem Trockengewicht der Weibchen.

R <sup>2</sup>	F-Test	Chl <i>a</i> (Exp.)	Chl <i>a</i> (WS)	Eisbedeckung	Trockengewicht
0,16	F=10,26 FG=4/217 p≤0,0001	p=0,0001	p=0,2654	p=0,0250	p=0,0245

Bei niedrigen Nahrungskonzentrationen in den in situ-Experimenten legt *Metridia gerlachei* mit 3,1 Eiern Weibchen<sup>-1</sup>Tag<sup>-1</sup> (EWT) signifikant weniger Eier als bei mittleren (M=5,6) oder hohen Nahrungskonzentrationen (M=9,9; Tab. 4.2.2.5). Ähnlich ist die Abhängigkeit der in situ-Eiproduktion auch vom Trockengewicht der Weibchen (Tab. 4.2.2.5). Schwere Tiere mit mehr als 300 µg Trockengewicht (TG) legen mit durchschnittlich 10 EWT signifikant mehr Eier als Tiere mit 200-300 µg TG (M=6,6) und diese wiederum signifikant mehr als Weibchen von weniger als 200 µg TG (M=3,1). Die in situ-Eiproduktion ist in beiden Fällen linear korreliert ( $r^2=0,977$  bzw.  $r^2=0,994$ ). Auf Stationen mit hoher Eisbedeckung ist die in situ-Eiproduktion mit 2,1 EWT deutlich niedriger als auf solchen mit mittlerer (M=10,6) oder niedriger Eisbedeckung (M=6,4; Tab. 4.2.2.5a/b). Für die in situ-Eiproduktion scheint beim Vergleich der drei Nahrungskonzentrationen in der Wassersäule ebenfalls eine lineare Beziehung zu bestehen (Abb. 4.2.2.3), aber der F-Test ist mit  $p\leq 0,067$  nicht verschieden von 0 (95%-Niveau) und die Mittelwerte schon deshalb nicht signifikant verschieden voneinander (Tab. 4.2.2.5).

Tab. 4.2.2.5a: *Metridia gerlachei*: Tägliche Eiproduktionsmittelwerte M mit Anzahl der Messungen (n) für die in niedrig, mittel und hoch unterteilten Parameter.

	Chl a ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) Experiment		Chl a ( $\mu\text{g l}^{-1}$ ) Wassersäule		Eisbedeckung		Trockengewicht	
	n	M ( $\pm$ std.)	n	M ( $\pm$ std.)	n	M ( $\pm$ std.)	n	M ( $\pm$ std.)
niedrig	48	3,1 (4,8)	135	5,3 (7,0)	133	6,4 (7,0)	38	2,1 (5,6)
mittel	113	5,6 (6,8)	69	7,5 (8,1)	41	10,6 (9,5)	158	6,6 (7,2)
hoch	61	9,9 (8,8)	18	8,3 (7,7)	48	2,1 (3,4)	34	10,0 (9,0)

Tab. 4.2.2.5b: *Metridia gerlachei*: Einwegvarianzanalyse für die in situ-Eiproduktionsraten in Tabelle 4.2.2.5a mit Hilfe des Fisher PLSD Tests; \*signifikant auf dem 95%-Niveau.

	Chl a ( $\mu\text{g/l}$ ) Experiment	Chl a ( $\mu\text{g/l}$ ) Wassersäule	Eisbedeckung	Trockengewicht
F-Test	13,8 $p \leq 0,0001$	2,7 $p \leq 0,067$	16,6 $p \leq 0,0001$	10,3 $p \leq 0,0001$
niedrig vs. mittel	2,39 *	2,15 *	2,45 *	2,54 *
niedrig vs. hoch	2,68 *	3,65	2,31 *	3,58 *
mittel vs. hoch	2,21 *	3,85	2,92 *	2,98 *

Die Reproduktionsphase für *Metridia gerlachei* dauert im Weddell-Wirbel im Gegensatz zu *C. propinquus* mindestens 3,5 Monate von Anfang Dezember bis ca. Mitte März (Abb. 4.2.2.4). Die durchschnittliche in situ-Eiproduktion von *M. gerlachei* ist mit 6,2 EWT (std  $\pm$  7,4) um den Faktor 3,5 kleiner als die von *C. propinquus*. Mit fast 40 EWT werden die höchsten Werte wie bei *C. propinquus* Ende Dezember/Anfang Januar erreicht (Abb. 4.2.2.4). Für die Monate Februar/März ist die Eiproduktion mit 4,3 EWT jedoch signifikant verschieden von der im Dezember/Januar mit 6,6 EWT (t-Test;  $p < 0,4756$ ). Im Gegensatz zu *C. propinquus* finden sich die höchsten in situ-Eiproduktionswerte häufig auf Stationen, die durch *Phaeocystis antarctica* dominiert werden (z.B. Sts. 62 und 71)!

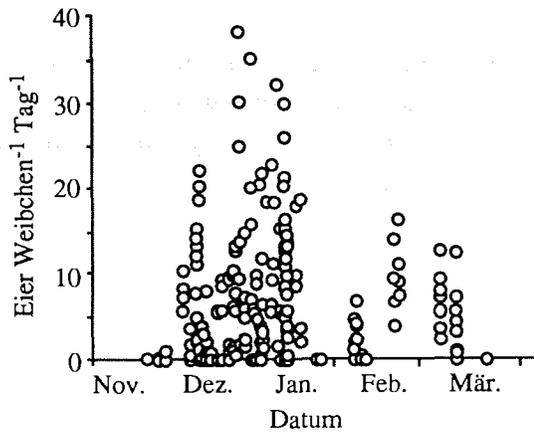


Abb. 4.2.2.4: *Metridia gerlachei*: In situ-Eiproduktion gegen die Zeit.

c) *Microcalanus pygmaeus*

Für *Microcalanus pygmaeus* liegen nur wenige Gewichtswerte für die Weibchen vor, sodaß nur der Einfluß von drei Parametern gegen die in situ-Eiproduktion getestet werden konnte. Auch bei *M. pygmaeus* ist keine signifikante Korrelation zwischen den drei Testparametern und der in situ-Eiproduktion nachzuweisen (Abb. 4.2.2.5 a-c). Selbst mit Hilfe der multiplen Regression ist die Varianz der Eiproduktionswerte nicht zu erklären (2%!) (Tab. 4.2.2.6).

Tab. 4.2.2.6: *Microcalanus pygmaeus*: Multiple Regression der in situ-Inkubationen als Funktion vom Chlorophyll *a*-Gehalt in den Experimenten, dem integrierten Chlorophyll *a*-Gehalt in den oberen 300 m der Wassersäule und der Eisbedeckung .

R <sup>2</sup>	F-Test	Chl <i>a</i> (Exp.)	Chl <i>a</i> (WS)	Eisbedeckung
0,02	F=0,3; FG=3/39 p≤0,8248	p=0,8791	p=0,7639	p=0,3861

Die Reproduktion für *Microcalanus pygmaeus* liegt für den Zeitraum ab Mitte Dezember bis Mitte Februar (Abb. 4.2.2.5 d) bei durchschnittlich nur 0,4 Eiern Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> (std ± 0,5). Nur auf wenigen Stationen werden Reproduktionswerte von über 1 EWT erreicht (Abb. 4.2.2.5 d). Ob die Reproduktionsperiode bereits früher und/oder über den o.g. Zeitraum hinausreicht, läßt sich anhand der

vorliegenden Daten nicht beurteilen. Da die Weibchen von *M. pygmaeus* und *Stephos longipes* einzeln inkubiert wurden, konnte der Anteil der eierlegenden Weibchen bestimmt werden. Er liegt während der zweitägigen in situ-Versuche bei durchschnittlich nur 16,7% ( $\pm 9,8\%$ ) für *M. pygmaeus*. Die tägliche Mortalität beträgt für alle in situ-Experimente 5,4% ( $\pm 8,0\%$ ).

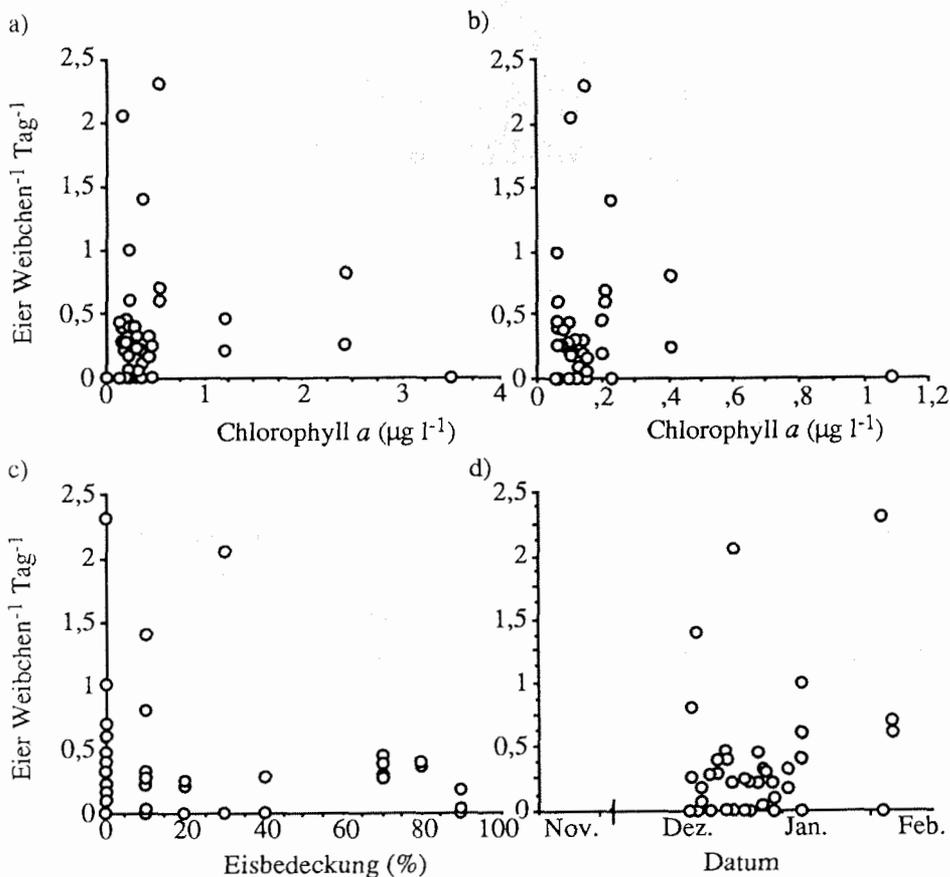


Abb. 4.2.2.5: *Microcalanus pygmaeus*: In situ-Eiproduktion gegen a) den Chlorophyll *a*-Gehalt in den Experimenten b) den Chlorophyll *a*-Gehalt in der Wassersäule, c) die Eisbedeckung und d) die Zeit.

#### d) *Stephos longipes*

Aufgrund der geringen Anzahl der in situ-Experimente lassen sich keine statistisch gesicherten Aussagen machen. Die Eiproduktion liegt unter natürlichen Bedingungen mit ca. 1 EWT eher etwas höher als bei *Microcalanus pygmaeus*.

#### 4.2.3 Hungerexperimente

Mit Hilfe der Hungerexperimente für die vier untersuchten Copepodenarten soll einerseits die Resistenz der jeweiligen Art gegenüber Hungerstress und dessen zeitliche Varianz dargestellt werden. Andererseits soll ein Vergleich der vier Arten untereinander erfolgen, der die bereits im vorherigen Kapitel erwähnten Trends berücksichtigt und unterstützt. Dafür wurden die unterschiedlich langen Versuchszeiträume auf 5 Tage (= kürzester Versuchszeitraum) standardisiert, um auch einen direkten Vergleich zu erlauben (Tab. 4.2.3.1).

Tab. 4.2.3.1: Eiproduktion von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* unter Hungerbedingungen. N = Experiment; x = Anzahl der Weibchen im Experiment;  $\Delta t$  = Zeitdauer des Experiments in Tagen; A.W. = aktive Weibchen während des Versuchszeitraums in %; EWT = durchschnittliche Reproduktionsrate; GG = mittlere Gelegegröße; EW = durchschnittliche Eizahl pro Weibchen; T.M. = mittlere tägliche Mortalität in %.

Art	N	x	$\Delta t$	Zeitraum	A.W.	EWT	GG	EW	T.M.
<i>Calanus propinquus</i>	1	48	13	29.12.-10.01.	73	26,3	40	131	1
<i>Metridia gerlachei</i>	1	48	7	26.11.-02.12.	6	0,6	44	3	9
	2	48	5	13.12.-17.12.	23	1,2	23	6	3
	3	48	11	19.12.-29.12.	83	14,2	37	71	0,4
<i>M. pygmaeus</i>	1	24	6	12.12.-17.12.	46	0,8	8	4	9
	2	24	9	27.12.-04.01.	29	0,1	2	0,5	26
<i>Stephos longipes</i>	1	60	7	25.11.-01.12.	3	0,1	8	0,3	2
	2	31	7	26.12.-01.01.	0	0	-	-	1

##### a) *Calanus propinquus*

Obwohl für *Calanus propinquus* nur ein Hungerexperiment durchgeführt wurde, zeigt Tabelle 4.2.3.1, daß von Ende Dezember bis Mitte Januar fast dreiviertel aller inkubierten Weibchen selbst unter Hungerbedingungen hohe Eiproduktionsraten mit durchschnittlich 26,3 Eiern Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> (EWT) aufweisen. Die mittlere Gelegegröße beträgt 40 Eier und die durchschnittlich während des Versuchszeitraums von 5 Tagen gelegte Eizahl 131. Die tägliche Mortalität liegt bei nur 1%. Während des insgesamt 13 Tage währenden Experiments nehmen sowohl die durchschnittliche tägliche Eilegerate als auch die mittlere Gelegegröße exponentiell ab (nach log/log-Transformation  $r^2 = 0,8$  bzw.  $r^2 = 0,588$ ), ohne jedoch vollständig auf 0 abzusinken (Abb. 4.2.3.1).

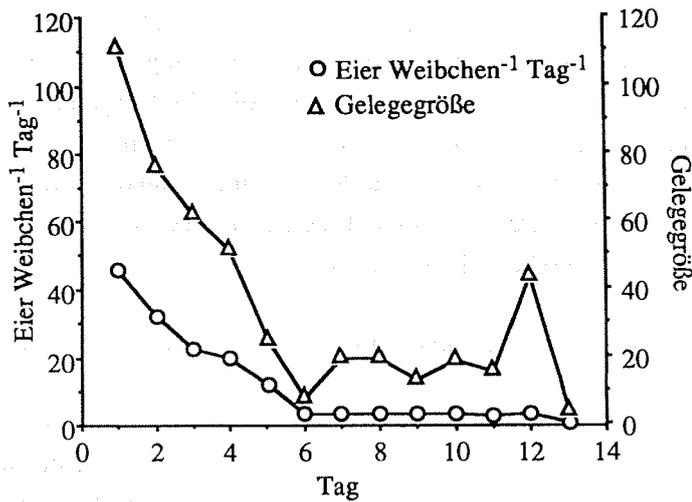


Abb. 4.2.3.1: *Calanus propinquus*: Durchschnittliche, tägliche Eilegerate und mittlere Gelegegröße im Hungerexperiment 1 von Ende Dezember bis Mitte Januar.

b) *Metridia gerlachei*

Die drei Hungerexperimente mit *Metridia gerlachei* belegen den schon in den in situ-Experimenten angedeuteten Trend, daß *M. gerlachei* ähnlich wie *Calanus propinquus* die größte Produktionsrate Ende Dezember besitzt (Tab. 4.2.3.1). Während Ende November nur 6% aller Weibchen Eier legen, steigt der Prozentsatz aktiver Weibchen Mitte Dezember auf 23% und gegen Ende Dezember bis auf 83% an (Tab. 4.2.3.1). Im gleichen Zeitraum nimmt die Produktionsrate von 0,6 EWT (Ende November) auf maximal 14,2 EWT (Ende Dezember) zu, und die mittlere Eizahl pro Weibchen für den fünftägigen Zeitraum steigt von 3 auf 71 Eier (Tab. 4.2.3.1). Die mittlere tägliche Mortalität sinkt von 9 auf 0,4% bei nicht signifikant unterschiedlichen Gelegegrößen (H-Test;  $p < 0,05$ ; Tab. 4.2.3.1).

Ähnlich wie bei *Calanus propinquus* nimmt bei *Metridia gerlachei* die durchschnittliche tägliche Eilegerate annähernd exponentiell ( $r^2 = 0,725$ ) und die mittlere Gelegegröße linear innerhalb der ersten 8 Tage ab ( $r^2 = 0,847$ ; Abb. 4.2.3.2). Dieser Trend ist auch für das Hungerexperiment 2 Mitte Dezember zu beobachten (nicht dargestellt), nicht aber für Hungerexperiment 1 Ende November, in dem zu wenig Weibchen aktiv sind, um statistisch gesicherte Aussagen machen zu können.

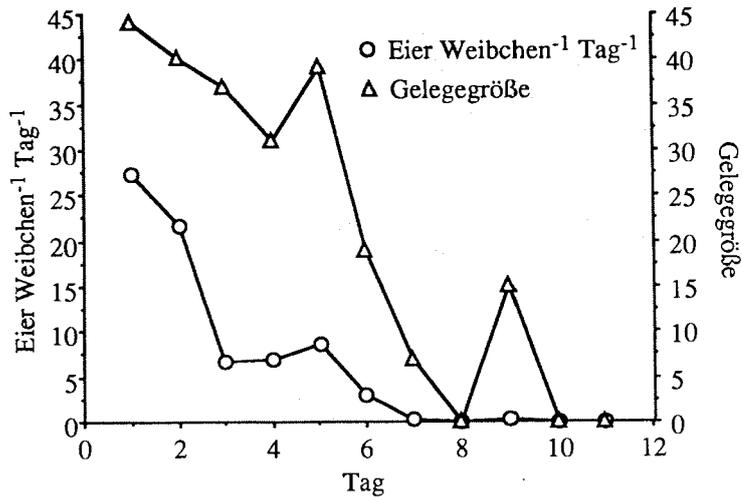


Abb. 4.2.3.2: *Metridia gerlachei*: Tägliche Reproduktionsrate (EWT) und mittlere Gelegegröße im Hungerexperiment 3 Ende Dezember.

c) *Microcalanus pygmaeus*

Der Prozentsatz aktiver Weibchen von *Microcalanus pygmaeus* in den Hungerexperimenten 1 und 2 nimmt auf mittlerem Niveau von 46% Mitte Dezember auf 29% Ende Dezember ab (Tab. 4.3.2.1). Die Eiproduktionsrate der Weibchen von *M. pygmaeus* ist Mitte Dezember mit ca. 0,8 EWT um den Faktor 8 höher als Ende Dezember und die durchschnittliche Gelegegröße um den Faktor 4 (Tab. 4.2.3.1). Die mittlere tägliche Mortalität steigt im selben Zeitraum von 9% auf 26% deutlich an (Tab. 4.2.3.1).

Bei *Microcalanus pygmaeus* ist der Trend für die Eiproduktion und die Gelegegröße nicht so deutlich wie für die beiden großen calanoiden Copepodenarten. Die Eiproduktionrate (EWT) weist einen Verlauf gegen die Zeit auf, der mit  $r^2 = 0,83$  (F-Test;  $p < 0,012$ ) linear ist (Abb. 4.2.3.3). Die mittlere Gelegegröße schwankt während der ersten vier Tage um ca. 7,5 Eier und sinkt am fünften Tag auf 0 ab (Abb. 4.2.3.3). Der Verlauf ist somit weder als exponentiell noch als linear zu bezeichnen. Wie bei *Metridia gerlachei* im Hungerexperiment Ende November, so ist für das Hungerexperiment von *M. pygmaeus* für Ende Dezember aufgrund der niedrigen Eiproduktionsraten und der kleinen Gelegegrößen keine Aussage möglich.

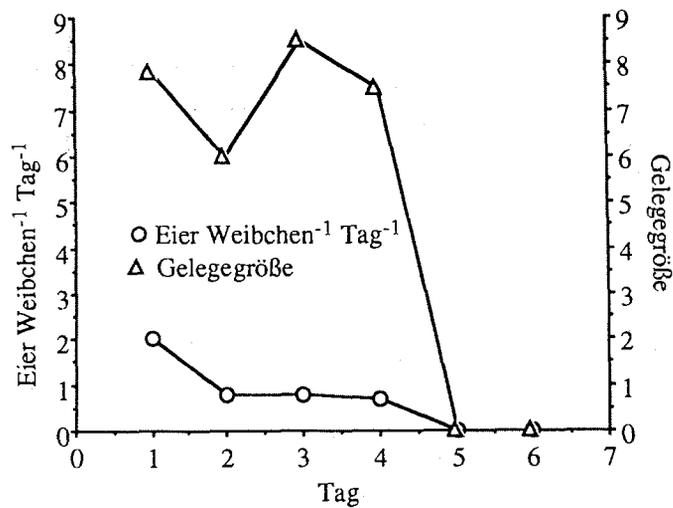


Abb. 4.2.3.3: *Microcalanus pygmaeus*: Tägliche Reproduktionsrate (EWT) und mittlere Gelegegröße im Hungerexperiment 1 Mitte Dezember.

d) *Stephos longipes*

*Stephos longipes* zeigt unter Hungerbedingungen weder Ende November noch Ende Dezember eine wesentlich von 0 verschiedene Eiproduktionsrate (Tab. 4.2.3.1). Ende November legen lediglich 2 von 60 Weibchen Eier (3%). Obwohl die Eiproduktionsrate und die Aktivität sehr gering sind, liegt die mittlere tägliche Mortalität in beiden Hungerversuchen bei nur 1 bzw. 2% (Tab. 4.2.3.1).

#### 4.2.4 Einfluß von Nahrungsquantität und -qualität auf die Reproduktion

##### a) Nahrungsquantität

Bei der Untersuchung der Nahrungsquantität auf den Erfolg bei der Reproduktion spielt nicht allein die Quantität der Alge oder des Algengemisches eine Rolle, sondern auch die Wahl der jeweiligen Alge. Da der Einfluß der Nahrungsquantität jedoch unter möglichst natürlichen Bedingungen getestet werden sollte, ist *Metridia gerlachei* in den Experimenten 15 und 17 eine Algenmischung aus *Nitzschia* spp. (50 Vol.%), *Chaetoceros socialis* (30 Vol. %), *Phaeocystis antarctica* (10 Vol. %) und anderen großen Diatomeen wie *Porosira* sp. und *Corethron criophyllum* (ca. 10 Vol. %) in Form von Verdünnungsreihen nur einmal zu Beginn beider Experimente gegeben worden.

In Experiment 15 sind je 5 Weibchen Konzentrationsstufen von 100% = 26,4 µg Chl *a* l<sup>-1</sup> bis 1% = 0,26 µg Chl *a* l<sup>-1</sup> gegeben worden (Abb. 4.2.4.1). In den Abbildungen 4.2.4.1 a und b sind die Eiproduktion (EWT) und die Gelegegröße gegen die Chlorophyll *a*-Konzentrationen der jeweiligen Verdünnungsstufe aufgetragen. Es scheint, als ob die niedrigsten Werte für die Eiproduktion ( $\leq 3$  EWT) und Gelegegrößen ( $< 40$  Eier) bei sehr hohen Nahrungskonzentrationen von über 10 µg Chl *a* l<sup>-1</sup> liegen und die höchsten Werte von  $> 5$  EWT bzw.  $> 40$  Eier bei Konzentrationen von in der Regel unter 2 µg Chl *a* l<sup>-1</sup>. Die Streuung ist jedoch gerade im unteren Konzentrationsbereich sehr groß. Ein negativer linearer Zusammenhang ist mit  $r^2=0,34$  bzw.  $r^2=0,31$  nicht signifikant. Ein vergleichbarer Kurvenverlauf wie bei der Eiproduktion und den Gelegegrößen ergibt sich auch bei Betrachtung der Gesamteizahl gegen die Chlorophyll *a*-Konzentrationen (Abb. 4.2.4.1 c). Ein steiler Anstieg der Eiproduktion, der Gelegegrößen und der Gesamteizahl im unteren Konzentrationsbereich, das Erreichen eines Maximums bei einem bestimmten Grenzwert und ein sich anschließendes Abfallen erscheint wahrscheinlicher (s. Linie in Abb. 4.2.4.1 c).

Ähnlich stellt sich auch der Kurvenverlauf für die Eiproduktion und die Gesamteizahl von *Metridia gerlachei* in Experiment 17 dar (Abb. 4.2.4.2 a und c), in dem statt 5 Weibchen pro Nahrungskonzentration 12 inkubiert sind. In diesem Experiment, in dem die Nahrungskonzentrationen zwischen ca. 2 und 16 µg Chl *a* l<sup>-1</sup> liegen, befindet sich das Maximum für Eiproduktion und Gelegegröße bei ca. 3 µg Chl *a* l<sup>-1</sup>, also leicht über den Maxima in Experiment 15.

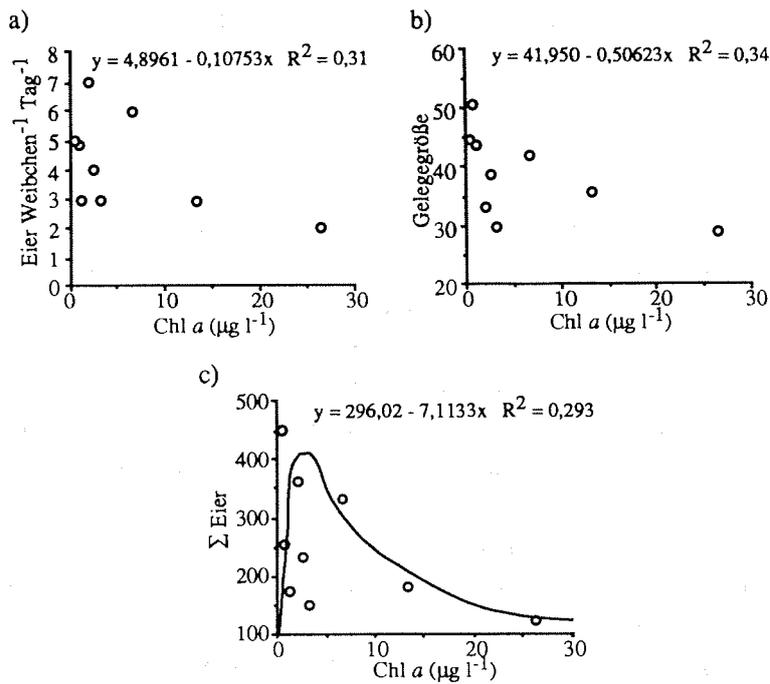


Abb. 4.2.4.1: *Metridia gerlachei*: Eiproduktion a), Gelegegröße b) und Gesamt-eizahl c) in Experiment 15.

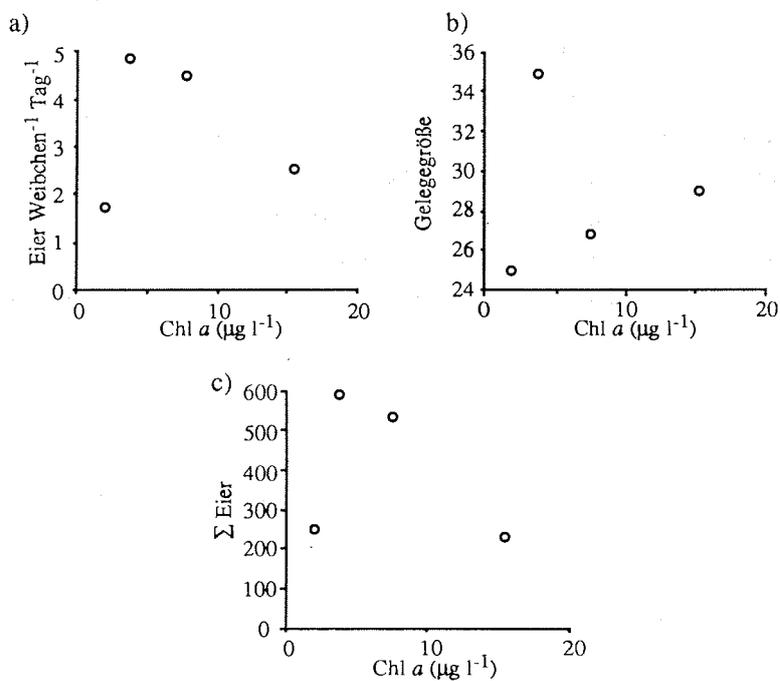


Abb. 4.2.4.2: *Metridia gerlachei*: Eiproduktion a), Gelegegröße b) und Gesamteizahl c) in Experiment 17.

b) Nahrungsqualität

*Calanus propinquus*

In Experiment 3a/b sind je 48 Weibchen von *Calanus propinquus* in hohen Konzentrationen (10-20 µg Chl *a* l<sup>-1</sup>) der zentrischen Diatomee *Thalassiosira antarctica* (Wassersäule) und der pennaten Diatomee *Nitzschia linearis* (Eisalge) inkubiert worden. Die Eiproduktion und die durchschnittlichen Gelegegrößen sind um 9% bzw. 9,6% größer bei Fütterung mit *N. linearis* als bei *T. antarctica* (Tab. 4.2.4.1), aber die Mittelwerte sind in beiden Fällen auf dem 95%-Niveau nicht signifikant verschieden voneinander (t-Test;  $p < 0,3886$  bzw.  $p < 0,2348$ ). Der Prozentsatz der eilegenden Weibchen ist mit 100 bzw. 88% sehr hoch und umgekehrt proportional zur täglichen Mortalität von 0 bzw. 0,2% (Tab. 4.2.4.1). Die durchschnittliche Eizahl, die ein Weibchen während des ca. dreiwöchigen Experiments legt, beträgt 377 Eier bei Fütterung mit *T. antarctica* und 414 bzw. 473 Eier (bei Berücksichtigung nur der aktiven Weibchen) mit *N. linearis* (Tab. 4.2.4.1). Das entspricht 9 bzw. über 20% Differenz zwischen beiden Versuchsansätzen.

Tab. 4.2.4.1: *Calanus propinquus*: Experiment 3a/b zur Nahrungsqualität. Die Zahlen in Klammern geben die mittleren Eizahlen pro Weibchen bei Berücksichtigung nur der aktiven Tiere an.

Algenart	<i>Thalassiosira antarctica</i>	<i>Nitzschia linearis</i>
Chl <i>a</i> -Konzentration (µg l <sup>-1</sup> )	10-20	10-20
Ø Eier Weibchen <sup>-1</sup> Tag <sup>-1</sup>	17,1 (± 13,4)	18,8 (± 10,6)
mittlere Gelegegröße (Eier)	47 (± 36)	52 (± 25)
aktive Weibchen (%)	100	88
tägliche Mortalität (%)	0	0,2
mittlere Σ Eier/Weibchen	377 (377)	414 (473)

In Abbildung 4.2.4.1 a und b sind die Eiproduktion (EWT) und die mittleren Gelegegrößen pro Tag gegen die Zeit des Experiments für *Thalassiosira antarctica* (a) und *Nitzschia linearis* (b) aufgetragen. In beiden Versuchsansätzen nimmt die Eiproduktion exponentiell mit der Zeit ab. Bei *T. antarctica* (Abb. 4.2.4.1 a) zeigen sich jedoch stärkere Schwankungen, die einem Oszillieren gegen null gleichen. In Ansatz 3a mit *T. antarctica* nimmt auch die durchschnittliche Gelegegröße annähernd expo-

nentiell mit der Zeit ab (Abb. 4.2.4.1 a). Bei *N. linearis* ist dieser Trend nicht so deutlich ausgeprägt. In beiden Experimenten werden während des Versuchszeitraums trotz hoher Nahrungskonzentrationen von 10-20 µg Chl *a* l<sup>-1</sup> weder die Anfangswerte für die Eiproduktion noch die der mittleren Gelegegrößen erreicht. Das Ansteigen der Eiproduktion und der Gelegegrößen ca. 24 Stunden nach Gabe von *N. linearis* und z.T. auch von *T. antarctica* beweist die kurze Reaktionszeit von *Calanus propinquus* auf das Nahrungsangebot (Abb. 4.2.4.1 a/b).

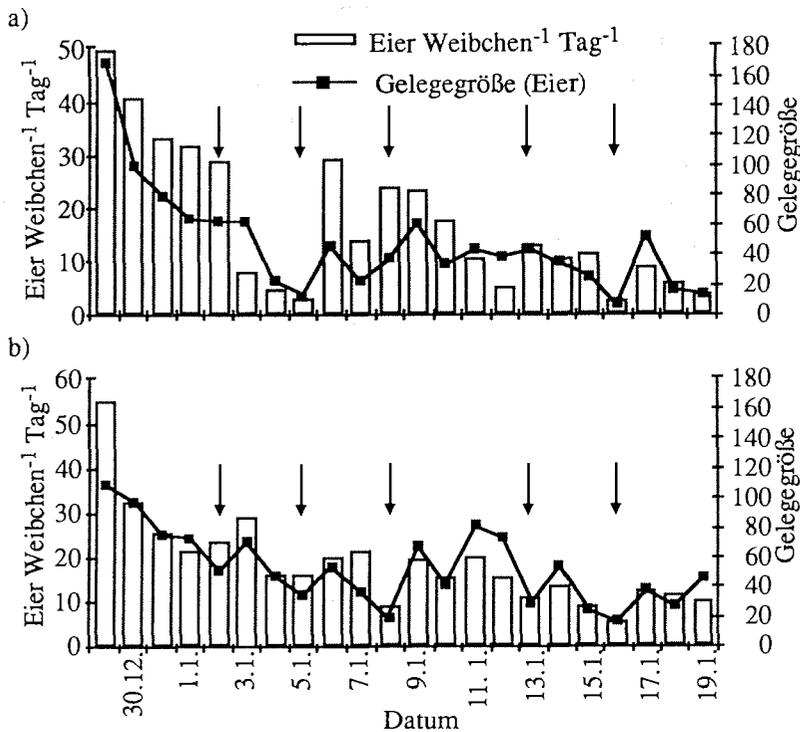


Abb. 4.2.4.1: *Calanus propinquus*: Eiproduktion und mittlere Gelegegrößen in Experiment 3a mit der zentrischen Diatomee *Thalassiosira antarctica* a) und Experiment 3b mit der pennaten Diatomee *Nitzschia linearis* b) als Nahrung (Pfeile = Fütterung).

### *Metridia gerlachei*

Bei mittleren Konzentrationen von 1 µg Chl *a* l<sup>-1</sup> ist in dem 8 Tage währenden Experiment 7a/b die durchschnittliche Eiproduktion von *Metridia gerlachei* mit *Corethron criophyllum* als Nahrung mit 1,4 Eier Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> um den Faktor 7 höher als bei *Phaeocystis antarctica* als Nahrung (Tab. 4.2.4.2). Der Prozentsatz der

aktiven Weibchen beträgt über 29% bei *C. criophyllum*, während er bei *P. antarctica* bei nur knapp 7% liegt (Tab. 4.2.4.2). Auch die Gelegegröße liegt mit 25 Eiern um 32% höher als bei Weibchen, die *P. antarctica* als Nahrung bekommen (17 Eier). Trotz der signifikanten Unterschiede dieser drei Meßgrößen ist die tägliche Mortalität mit 5,0 bzw. 5,8% nicht verschieden voneinander (Tab. 4.2.4.2).

Im zweiten Experiment mit *Metridia gerlachei* zur Nahrungsqualität ist bei sehr hohen Konzentrationen (ca. 20 µg Chl *a* l<sup>-1</sup>) von *Thalassiosira antarctica* und *Nitzschia linearis* kein signifikanter Unterschied in der Eiproduktion, dem Prozentsatz der aktiven Weibchen, den Gelegegrößen und der täglichen Mortalität zwischen den beiden Ansätzen festzustellen (Tab. 4.2.4.2). Alle drei erstgenannten Parameter liegen in Experiment 1a/b signifikant über denen des Experiments 7a/b (Tab. 4.2.4.2). Außerdem ist die Mortalität in Experiment 1a/b mit durchschnittlich 3,4% deutlich niedriger als in Experiment 7a/b (Tab. 4.2.4.2).

Tab. 4.2.4.2: *Metridia gerlachei*: Experimente 7a/b und 1a/b zur Nahrungsqualität.

Algenart	<i>Metridia gerlachei</i> 7a/b		<i>Metridia gerlachei</i> 1a/b	
	<i>Corethron criophyllum</i>	<i>Phaeocystis antarctica</i>	<i>Thalassiosira antarctica</i>	<i>Nitzschia linearis</i>
Chl <i>a</i> -Konz. (µg l <sup>-1</sup> )	1,0		1,0	
Eier Weibchen <sup>-1</sup> Tag <sup>-1</sup>	1,4 (± 2,1)	0,2 (± 0,7)	2,1 (± 2,3)	2,5 (± 3,2)
Gelegegröße (Eier)	25 (± 20)	17 (-)	38 (± 17)	42 (± 25)
Aktive Weibchen (%)	29	7	40	40
tägl. Mortalität (%)	5,0	5,8	3,5	3,3

Abbildung 4.2.4.2 a und b zeigt die Eiproduktion (Eier Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup>) und die mittlere Gelegegröße pro Tag für *Metridia gerlachei* während des Experiments bei *Thalassiosira antarctica* (a) und *Nitzschia linearis* (b) als Nahrung. Im Gegensatz zu *Calanus propinquus* in Experiment 3a/b, bei dem gleich hohe Nahrungskonzentrationen beider Algenarten (≈ 20 µg Chl *a* l<sup>-1</sup>) verwendet wurden, findet anfangs keine Abnahme der Eiproduktion oder der Gelegegröße statt. Vielmehr kommt es eher zu einer Stagnation im Falle von *T. antarctica* als Nahrung bzw. einem Anstieg bei *N. linearis* innerhalb der ersten vier Tage. Trotz hoher Nahrungskonzentrationen ist *M. gerlachei* wie *C. propinquus* nicht in der Lage die Eiproduktion und/oder die Gelegegröße auf hohem Niveau zu halten. Im Unterschied zu *C. propinquus* scheint *M. gerlachei* ca. 3 Tage zu brauchen, um auf das Nahrungsangebot produktionsmäßig zu reagieren. Das wird durch die Pfeile (Wasserwechsel mit Zugabe von

Nahrung) und die drei Tage später auftretenden Signale bei der Eiproduktion und den Gelegegrößen deutlich (Abb. 4.2.4.2).

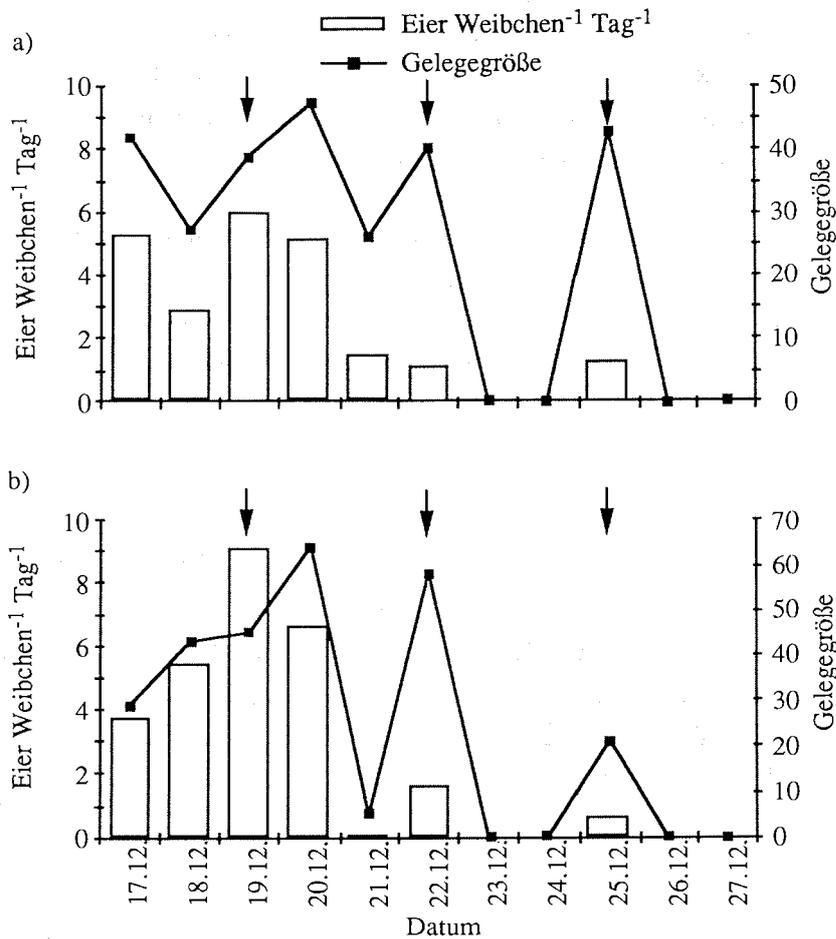


Abb. 4.2.4.2: Eiproduktion und mittlere Gelegegrößen für *Metridia gerlachei* in Experiment 1a mit *Thalassiosira antarctica* a) und Experiment 1b mit *Nitzschia linearis* b) als Nahrung. Pfeile = Fütterung.

### *Stephos longipes*

In Experiment 6a/b findet bei Nahrungskonzentrationen von durchschnittlich 20 µg Chl *a* l<sup>-1</sup> über einen Versuchszeitraum von 8 Tagen keine Eiproduktion von *Stephos longipes* mit *Corethron criophyllum* und *Phaeocystis antarctica* als Nahrung statt.

Trotz fehlender Eiproduktion lässt sich jedoch bei den Versuchstieren, denen *P. antarctica* als Nahrung angeboten wird, eine mit 4,2% signifikant höhere tägliche Mortalität als bei *C. criophyllum* feststellen (t-Test;  $p < 0,01$ ; Tab. 4.2.4.3).

Tab. 4.2.4.2: *Stephos longipes*: Experimente 6a/b und 7a/b zur Nahrungsqualität.

Algenart	<i>Stephos longipes</i> 6a/b		<i>Stephos longipes</i> 7a/b	
	<i>Corethron criophyllum</i>	<i>Phaeocystis antarctica</i>	<i>Thalassiosira antarctica</i>	<i>Nitzschia linearis</i>
Chl <i>a</i> -Konz. ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	20		5-10	
Eier Weibchen <sup>-1</sup> Tag <sup>-1</sup>	0	0	0,1 ( $\pm 0,2$ )	0,4 ( $\pm 0,4$ )
Gelegegröße (Eier)	0	0	4,5 ( $\pm 2,7$ )	3,3 ( $\pm 1,8$ )
Aktive Weibchen (%)	0	0	42	83
tägl. Mortalität (%)	1,3	4,2	0,7	1,1

In einem zweiten, ähnlichen Versuch ist bei Angebot von pennaten Diatomeen der Art *Nitzschia curta* (Eisalgen) und *Thalassiosira antarctica* bei durchschnittlichen Nahrungskonzentrationen von 5-10  $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$  erst nach 7 bzw. 13 Tagen ein Einsetzen der Eiproduktion zu verzeichnen (Abb. 4.2.4.3). Die sich anschließende Eiproduktion von *Stephos longipes* ist bei der pennaten Diatomee *N. curta* als Nahrung mit 0,4 EWT um den Faktor 4 höher als bei der in etwa gleich großen zentralen Kieselalge *T. antarctica* (Tab. 4.2.4.3). Darüberhinaus legen bei der Fütterung mit Eisalgen (*N. curta*) mit 83% fast doppelt so viele Weibchen von *S. longipes* Eier wie bei der Fütterung mit *T. antarctica* (Tab. 4.2.4.2). Obwohl die Gelegegrößen bei beiden Algenarten mit 3,3 und 4,5 unterschiedlich sind, lässt sich auf dem 95% Vertrauensniveau kein signifikanter Unterschied zwischen beiden mittleren Gelegegrößen feststellen. Gleiches gilt für die mittleren täglichen Mortalitäten, die mit 1,1 und 0,7% vergleichsweise niedrig sind (Tab. 4.2.4.3).

In Abbildung 4.2.4.3 wird deutlich, daß sowohl bei Gabe von Eisalgen als auch bei Gabe von *Thalassiosira antarctica* mehrere Tage vergehen, bevor die angebotene Nahrung für die Eiproduktion genutzt werden kann. Bei *T. antarctica* ist die Latenzzeit mit 13 Tagen jedoch fast doppelt so lang wie bei den Eisalgen der Gattung *Nitzschia* (7 Tage; Abb. 4.2.4.3). Außerdem erfolgt die Reproduktion bei der Fütterung mit Eisalgen abgesehen von kleinen Einbrüchen am 23.1. und 25.1. mehr oder minder kontinuierlich, während bei Weibchen von *Stephos longipes*, die mit *T. antarctica* gefüttert werden, längere Zeiträume ohne jegliche Eiproduktion vorkommen (Abb. 4.2.4.3). Im Gegensatz zu vergleichbaren Experimenten mit *Calanus*

*propinquus* und *Metridia gerlachei* (s. vorherige Seiten) zeigt *S. longipes* nur eine schwach ausgeprägte Antwort auf die Futtergabe (bei *N. curta*) in Form von erhöhter Eiproduktion bzw. Gelegegröße. In 4 von 5 Fällen erhöht sich sowohl die Eiproduktion als auch die Gelegegröße ca. drei Tage nach Fütterung mit *N. curta* (Abb. 4.2.4.3).

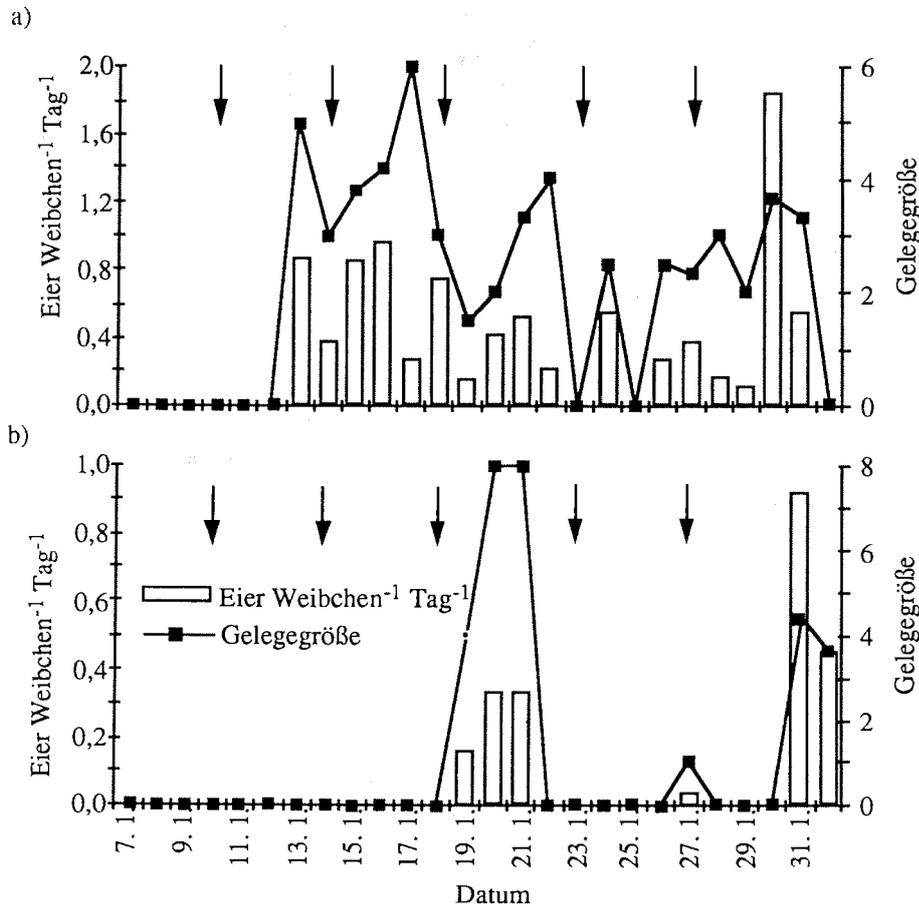


Abb. 4.2.4.3: *Stephos longipes*: Eiproduktion und mittlere Gelegegrößen in Experiment 7a mit *Nitzschia curta* (pennate Eisalge) a) und Experiment 7b mit der zentrischen Diatomee *Thalassiosira antarctica* b) als Nahrung. Pfeile = Fütterung.

#### 4.2.5 Langzeitexperimente

Alle vier Copepodenarten wurden mit hohen Nahrungskonzentrationen (10-20  $\mu\text{g Chl } a \text{ l}^{-1}$ ) entweder der zentrischen Algenart *Thalassiosira tumida* aus der Wassersäule (*Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei* und *Microcalanus pygmaeus*) oder pennaten Diatomeen der Gattung *Nitzschia* aus dem Eis (*Stephos longipes*) gefüttert. Um die durchschnittliche Eiproduktionsrate in Kohlenstoffequivalente umzurechnen, wurde die Formel von KIØRBOE et al. (1985a) benutzt. Das Volumen eines Eis entspricht demnach  $0,14 \cdot 10^{-6} \mu\text{g C } \mu\text{m}^3$  (s. a. HIRCHE 1990; HUNTLEY & LOPEZ 1992). In Tabelle 4.2.5.1 sind die durchschnittlichen Eidurchmesser, die mittleren Eivolumina und die daraus resultierenden Kohlenstoffgehalte angegeben.

Tab. 4.2.5.1: Eidurchmesser, Volumina und die nach der Formel von KIØRBOE et al. (1985a) berechneten Kohlenstoffgehalte der Eier von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* (n = Anzahl der Meßwerte).

Art	Eidurchmesser $\mu\text{m}$ ( $\pm$ std.)	n	Volumen $10^6 \mu\text{m}^3$ ( $\pm$ std.)	$\mu\text{g C Ei}^{-1}$ ( $\pm$ std.)
<i>C. propinquus</i>	175 ( $\pm$ 5,8)	145	2,806 ( $\pm$ 0,289)	0,39 ( $\pm$ 0,04)
<i>M. gerlachei</i>	155 ( $\pm$ 6,9)	120	1,950 ( $\pm$ 0,272)	0,27 ( $\pm$ 0,04)
<i>M. pygmaeus</i>	64 ( $\pm$ 4,5)	45	0,137 ( $\pm$ 0,031)	0,02 ( $\pm$ 0,004)
<i>S. longipes</i>	82 ( $\pm$ 12,5)	48	0,289 ( $\pm$ 0,153)	0,04 ( $\pm$ 0,021)

In den Abbildungen 4.2.5.1 a-d ist die Eiproduktion von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* gegen die Zeit aufgetragen. In allen vier Fällen nimmt trotz regelmäßiger Fütterung mit hohen Konzentrationen der o.g. Diatomeenarten (s. Pfeile in den Diagrammen) die Eiproduktion über kurz oder lang ab. Ähnlich wie in den Experimenten zur Nahrungsqualität ist die Reaktion auf die Fütterung zum Teil gut zu erkennen. Die Reaktionszeit beträgt zwischen ungefähr 1 (*M. gerlachei*), 2 (*S. longipes*) und 3 (*C. propinquus*) Tagen (Abb. 4.2.5.1 a,b,d). Um eine untere Abschätzung der Eiproduktion als Anteil am Körpergewicht zu bestimmen, ist die mittlere Eiproduktion während der ersten vier bis zehn Tage für jede der vier Arten bestimmt worden. Der Balken in jedem der vier Diagramme gibt den Mittelwert für den angegebenen Zeitraum an (Abb. 4.2.5.1), der in Tabelle 4.2.5.2 zur Berechnung des umgesetzten Kohlenstoffanteils am Körpergewicht dient.

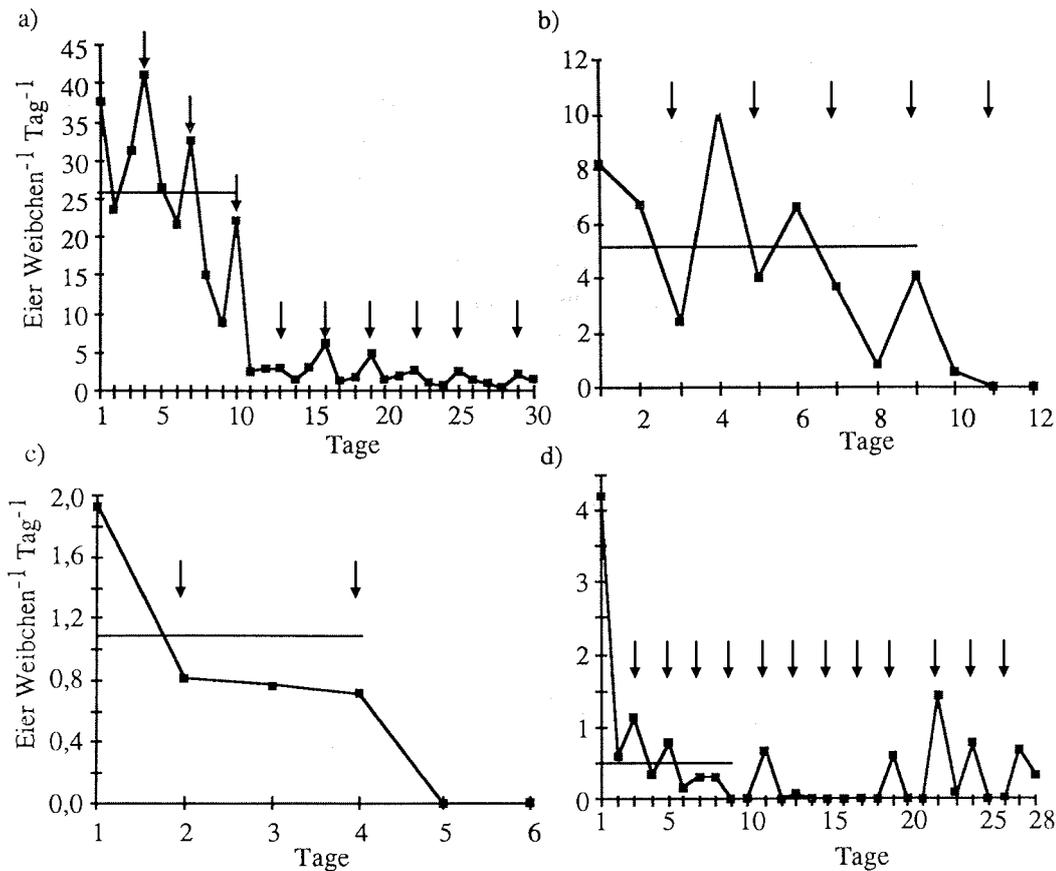


Abb. 4.2.5.1: Durchschnittliche Eiproduktion (EWT) von a) *Calanus propinquus*, b) *Metridia gerlachei*, c) *Microcalanus pygmaeus* und d) *Stephos longipes* in den Langzeitexperimenten. Der Balken gibt die mittlere Eiproduktion für die entsprechenden Zeiträume an. Pfeile = Fütterung.

Für *Calanus propinquus* liegt die mittlere Gelegegröße während des Experiments bei 47,1 Eiern (Tab. 4.2.5.2) mit den meisten Gelegegrößen zwischen 0 und 20 Eiern (Abb. 4.2.5.2). Das größte Gelege besteht aus 159 Eiern, was 17,7% C von *C. propinquus* entspricht. Das häufigste Laichintervall beträgt 2 Tage (Abb. 4.2.5.3), und der Durchschnitt liegt bei 3 Tagen (Tab. 4.2.5.2). Die maximal gelegte Eizahl eines Weibchens beträgt 711 Eier, was 23,7 Eier Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> oder 2,6% C Tag<sup>-1</sup> für den gesamten Versuchszeitraum entspricht. Mit durchschnittlich 26,1 Eiern Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> entspricht die Eiproduktion 2,9% Körperkohlenstoff von *C. propinquus* für die ersten 10 Tage des Versuches (Tab. 4.2.5.2 und Abb. 4.2.5.1).

Die Abnahme der Eiproduktion mit der Zeit (Abb. 4.2.5.1) geht parallel einher mit der Verlängerung der Laichintervalle und der Abnahme der Gelegegrößen. Wie in allen anderen Experimenten bei *C. propinquus* ist weder die Gelegegröße noch die tägliche Eiproduktion signifikant mit der Cephalothoraxlänge oder dem Trockengewicht der Versuchstiere korreliert (nicht dargestellt). Die Gesamtmortalität beträgt 31% bzw. 1,5% Tag<sup>-1</sup>.

Tab. 4.2.5.2: Vergleich der Gelegegrößen (GG), Laichintervalle (LI), Kohlenstoffgehalt der Weibchen ( $\mu\text{g C}$ ), mittlere tägliche Eiproduktion absolut (EWT), in  $\mu\text{g C}$  ( $\mu\text{g C}^*$ ) und als % vom Kohlenstoffgehalt der Weibchen (% C) von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* in Experimenten unter hohen Nahrungskonzentrationen (10-20  $\mu\text{g Chl a l}^{-1}$ ).

	<i>C. propinquus</i> (20.12.-18.1.)			<i>M. gerlachei</i> (17.2.-28.2.)			<i>M. pygmaeus</i> (12.12.-17.12.)			<i>S. longipes</i> (22.2.-21.3)		
	M	std.	n	M	std.	n	M	std.	n	M	std.	n
GG	47,1	39,6	303	29,1	18,4	73	4,7	9,4	40	5,5	3,6	51
LI	3,0	3,4	234	2,9	1,9	36	-	-	-	9,2	10,3	32
$\mu\text{g C}$	350	43,5	46	87,8	13,3	46	4,0	-	24	4,3	-	24
EWT	26,1	10,2	48	5,2	4,0	46	1,2	1,8	24	0,5	0,8	24
$\mu\text{g C}^*$	10,2	4,0	48	1,4	1,1	46	0,02	0,04	24	0,02	0,03	24
% C	2,9	1,1	48	1,6	0,9	46	0,6	0,9	24	0,5	0,8	24

Die mittlere Gelegegröße von *Metridia gerlachei* liegt bei 29,1 Eiern (Tab. 4.2.5.2) mit über 50% aller Gelegegrößen zwischen 0 und 30 Eiern für den gesamten Versuchszeitraum (Abb. 4.2.5.2). Viele der Gelegegrößen zwischen 0 und 10 Eiern sind vermutlich wie bei *Calanus propinquus* überrepräsentiert und größeren Gelegen vom Vortag oder dem folgenden Tag zuzurechnen. Das größte Gelege besteht aus 70 Eiern, was ca. 21,5% des Körperkohlenstoffs von *M. gerlachei* entspricht. Das häufigste Laichintervall ist 3 Tage (Abb. 4.2.5.3), der Durchschnitt beträgt 2,9 Tage (Tab. 4.2.5.2). Die maximal gelegte Eizahl eines Weibchens beträgt 135 Eier oder 11,3 EWT (= 3,5% Körperkohlenstoff). Durchschnittlich liegt die Eiproduktion während der ersten 9 Tage aber nur bei 5,2 EWT oder 1,6% des Körperkohlenstoffs täglich (Tab. 4.2.5.2). Wie bei *Calanus propinquus* nimmt die Gelegegröße von *M. gerlachei* im Laufe des Experiments ab und die Laichintervalle zu. Die Cephalothoraxlänge bzw. das Trockengewicht sind weder mit der Gelegegröße noch mit der Eiproduktionsrate signifikant korreliert.

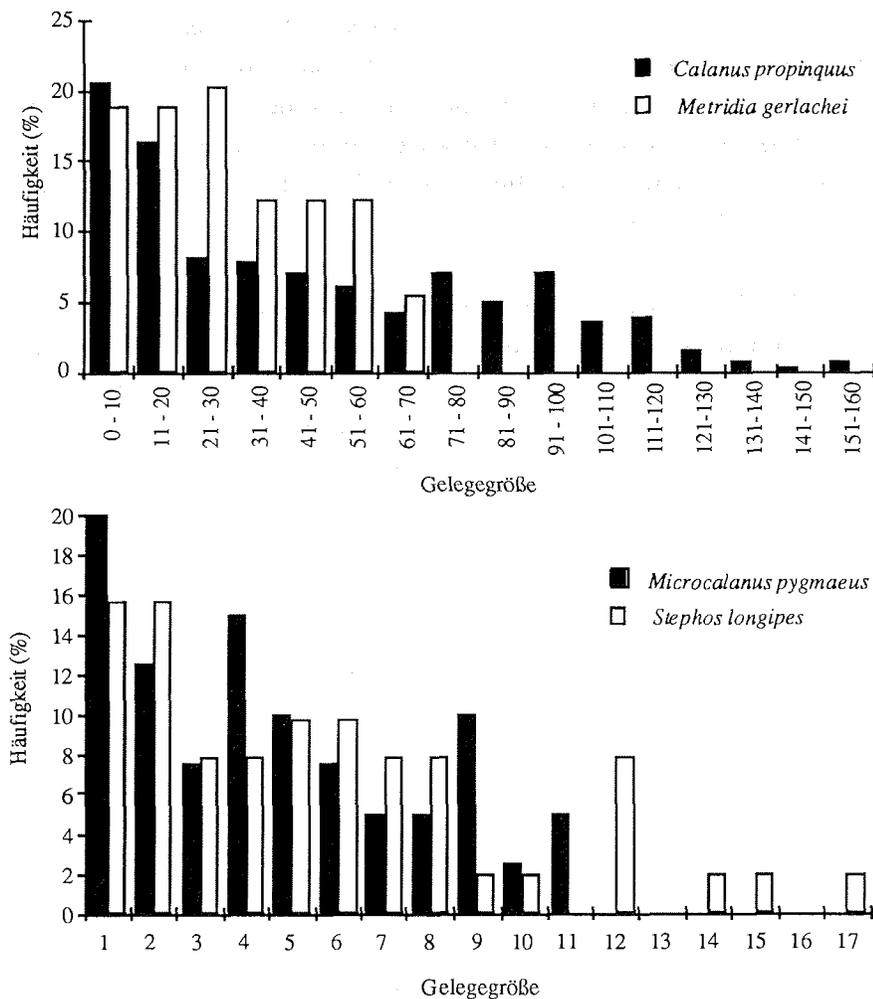


Abb. 4.2.5.2: Häufigkeit der Gelegegrößen (Eier) von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* für den gesamten Zeitraum der Versuche.

Bei *Microcalanus pygmaeus* beträgt die mittlere Gelegegröße 4,7 Eier (Tab. 4.2.5.2). Mit 10-20% machen Gelege mit 1, 2, 4, 5 und 9 Eiern den größten Teil aller Gelege aus (Abb. 4.2.5.2). Das größte Gelege besitzt 11 Eier was ca. 5,5% des Körperkohlenstoffs von *M. pygmaeus* entspricht. Da die Weibchen mit drei (!) Ausnahmen nur einmal Eier während des Versuchszeitraums Eier gelegt haben, kann ein durchschnittliches Laichintervall nicht bestimmt werden. Dies gilt übrigens auch für

alle anderen Versuche vom Frühjahr bis zum Spätsommer. Die maximal gelegte Eizahl eines Weibchens beträgt 17 Eier oder 2,8 Eier Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> für den Versuchszeitraum bzw. 8,5% des eigenen Körperkohlenstoffs. Im Mittel liegt die Eiproduktionsrate bei *M. pygmaeus* während der ersten vier Tage bei 1,2 Eier Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> oder nur 0,6% des eigenen Körperkohlenstoffs täglich (Tab. 4.2.5.2).

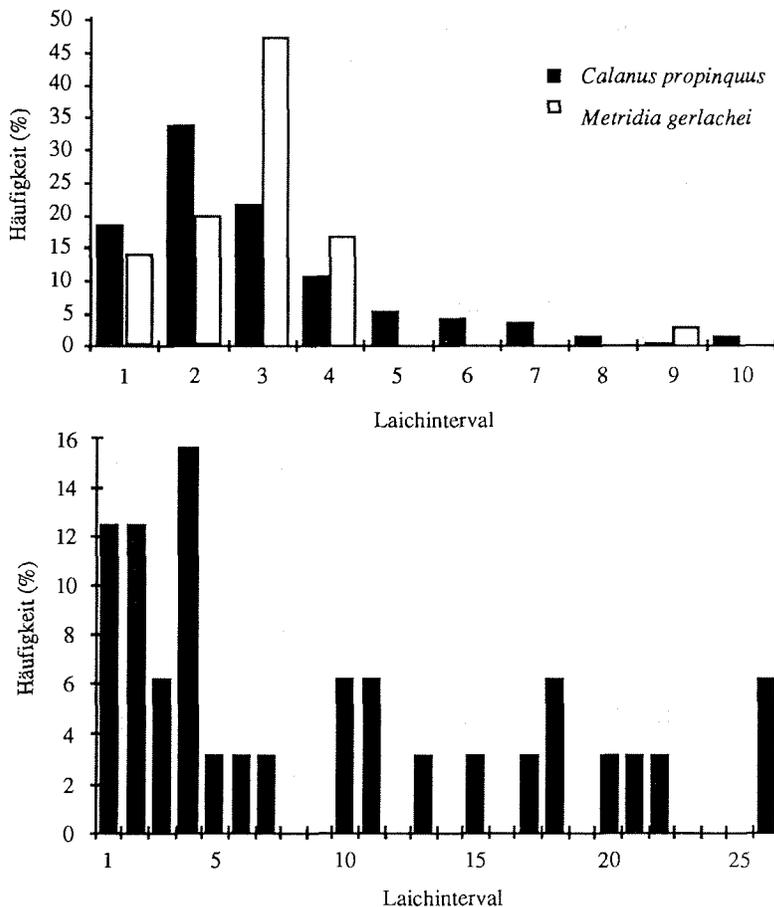


Abb. 4.2.5.3: Laichintervalle (Tage) von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei* und *Stephos longipes* für den gesamten Zeitraum der Versuche.

*Stephos longipes* besitzt mit 5,5 Eiern eine ähnlich große durchschnittliche Gelegegröße während des Versuchs wie *Microcalanus pygmaeus* (Tab. 4.2.5.2), doch ist die Schwankungsbreite wie aus Abbildung 4.2.5.2 ersichtlich wird wesentlich größer.

Am häufigsten sind Gelege mit 1 und 2 Eiern (je ca. 16%) gefolgt von Gelegen mit 5 und 6 Eiern (je 10%). Das größte Gelege enthält 17 Eier, die 16% des Körperkohlenstoffs entsprechen. Maximal werden 39 Eier von einem Weibchen gelegt. Das entspricht 1,5 Eiern Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> oder 1,4% C täglich. Durchschnittlich beträgt die Eiproduktionsrate für alle Weibchen während der ersten 9 Tage aber nur 0,5 Eier Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> oder 0,5% des Körperkohlenstoffs täglich (Tab. 4.2.5.2). Im Gegensatz zu den beiden großen Copepodenarten verändert sich die Gelegegröße von *S. longipes* nicht und nur über die ansteigende Länge der Laichintervalle verringert sich die Eiproduktionsrate im Laufe des Experiments.

#### 4.2.6 Eientwicklung und Stadienverweildauer

In Tabelle 4.2.4.3 sind die Ei- und Naupliusentwicklungszeiten soweit vorhanden für die vier untersuchten Copepodenarten zusammengefaßt. Die Entwicklung vom Ei zum Nauplius I (N I) dauert bei *Calanus propinquus* 7-12 Tage, bei *Metridia gerlachei* und *Stephos longipes* 3-4 Tage und bei *Microcalanus pygmaeus* 1-2 Tage. Nur bei *M. gerlachei* und *M. pygmaeus* war es möglich die N I noch bis zum zweiten Nauplius-Stadium (N II) großzuziehen. Die Entwicklungszeiten bis 50% der N I-Population das Stadium N II erreicht hat, beträgt 7-8 bzw. 4 Tage.

Tab. 4.2.4.3: Entwicklungszeiten für Eier und Nauplien von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes*.

	<i>C. propinquus</i>	<i>M. gerlachei</i>	<i>M. pygmaeus</i>	<i>S. longipes</i>
Ei — N I	7-12	3-4	1-2	3-4
N I — N II	-	7-8	4	-

Im Anhang sind in den Abbildungen 1a-e die Eier und die Nauplien (NI) von *Stephos longipes* und *Metridia gerlachei* sowie die Eier von *Microcalanus pygmaeus* dargestellt.

### 4.3 Physiologischer Zustand der Copepoditstadien

#### 4.3.1 Cephalothoraxlänge, Trockengewicht, C/N-Verhältnis und Lipidgehalt

##### *Calanus propinquus*

Tabelle 4.3.1.1 gibt eine Übersicht über die durchschnittlichen Cephalothoraxlängen und die entsprechenden Trockengewichte für die Copepoditstadien von *Calanus propinquus*. Der Längenzuwachs beträgt im Mittel 1,40, doch wachsen die jungen Stadien CI-CIV deutlich schneller als die älteren Stadien. Der Gewichtszuwachs ist für die CIII (2,79) und die adulten Weibchen am größten (2,89).

Tab. 4.3.1.1: *Calanus propinquus*: Durchschnittliche Cephalothoraxlänge (µm), Standardabweichung (std.), Faktor für den Längenzuwachs (Δx), durchschnittliches Trockengewicht (µg) mit Standardabweichung (std.), Faktor des Gewichtszuwachs (Δy) und Anzahl der gemessenen Tiere (n).

Stadium	µm	std.	Δx	µg	std.	Δy	n
CI	788	61		7	3		224
CII	1190	55	1,51	14	7	2,00	265
CIII	1737	94	1,46	39	16	2,29	811
CIV	2446	128	1,41	97	72	2,79	847
CV	3378	205	1,38	365	313	2,49	462
M	3939	166	1,17	721	211	1,98	46
W	4213	207	1,25	1054	633	2,89	363
Σ			1,40			2,49	3018

Obwohl der Längenzuwachs mit zunehmenden Alter abnimmt, ist die log-transformierte Längen-Gewichtsbeziehung mit  $r^2 = 0,85$  signifikant (Abb. 4.3.1.1), d.h. das Wachstum für *C. propinquus* der Copepoditstadien ist bei annähernd konstanter Temperatur exponentiell nach:

$$W = 4,1 \times 10^{-8} L^{2,79} \quad r^2 = 0,85$$

Ein Vergleich der Längendaten zwischen Weddellmeer und Lazarev-See belegt, daß außer den CII und den adulten Weibchen alle Stadien in der Lazarev-See signifikant

größer sind als im Weddellmeer (zweiseitiger t-Test; Tab. 4.3.1.2). Für Männchen ist ein Vergleich aufgrund fehlender Meßwerte in der Lazarev-See nicht möglich. Die Längendaten für *Calanus propinquus* unterscheiden sich nur für CI und CIII zwischen den ozeanischen und neritischen Stationen. Im neritischen Bereich sind diese beiden Stadien signifikant länger als im ozeanischen Bereich.

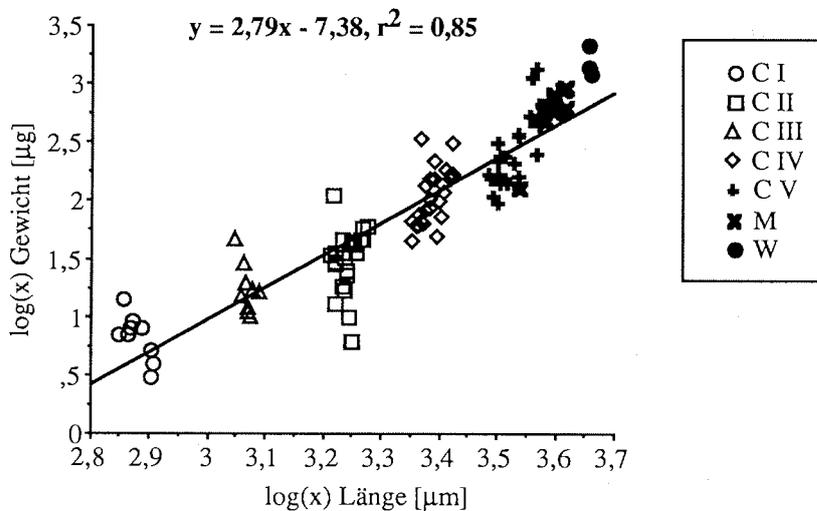


Abb. 4.3.1.1: *Calanus propinquus*: Log-transformierte Längen-Gewichtsbeziehung.

Tab. 4.3.1.2: *Calanus propinquus*: Vergleich der Längen-Mittelwerte (zweiseitiger t-Test) zwischen Weddellmeer und Lazarev-See und zwischen ozeanischen und neritischen Stationen (n=Anzahl der gemessenen Individuen).

Stadium	WM (n)	LS (n)	p	ozeanisch (n)	neritisch (n)	p
CI	744 (17)	790 (206)	0,0001	777 (92)	793 (131)	0,0129
CII	1190 (12)	1215 (250)	0,1872	1189 (122)	1192 (140)	0,7077
CIII	1692 (539)	1798 (324)	0,0001	1724 (658)	1767 (205)	0,0001
CIV	2384 (652)	2604 (218)	0,0001	2436 (650)	2457 (220)	0,1708
CV	3315 (398)	3732 (32)	0,0001	3370 (402)	3406 (63)	0,2653
M	-	-	-	3964 (45)	3813 (4)	0,1647
W	4199 (329)	4278 (32)	0,1153	4207 (351)	4177 (10)	0,7306

Die Variabilität des Trockengewichts in Raum und Zeit ist in Abbildung 4.3.1.2 dargestellt. Mit Hilfe des Kolmogoroff-Smirnov-Tests (SACHS 1984) lassen sich die

Gewichte der CI-CIV weder zeitlich noch räumlich unterscheiden. Deutlich wird jedoch anhand der Abbildung 4.3.1.2, daß die Gewichte der CV und CVI (Weibchen) im März in der Lazarev-See signifikant größer sind als im November/Dezember im Weddellmeer (H-Test,  $p > 0,05$ ). Der Gewichtsunterschied liegt bei den Weibchen um den Faktor 2, bei den Männchen sogar zwischen 3 und 4. Für die Männchen gibt es jedoch zu wenige Meßwerte, um statistisch gesicherte Aussagen zu machen.

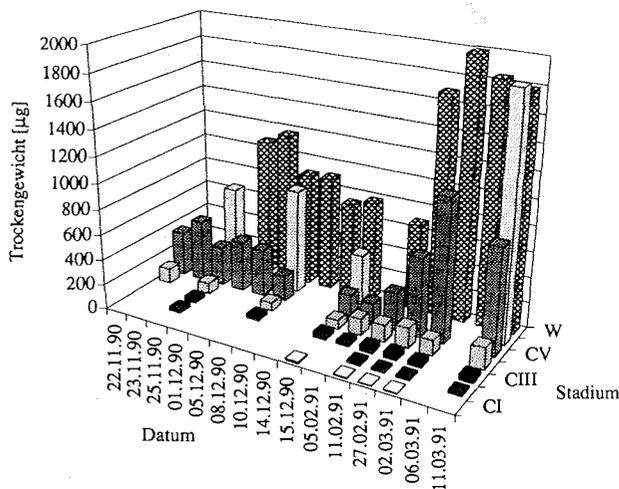


Abb. 4.3.1.2: *Calanus propinquus*: Trockengewichte der Copepoditstadien in Abhängigkeit von der Zeit.

Parallel zu der Gewichtszunahme der CV und der Weibchen steigt sowohl das C/N-Verhältnis als auch der Gesamtlipidgehalt am Trockengewicht der Weibchen zum Herbst hin deutlich an (Abb. 4.3.1.3). Während des Frühjahrs und Sommers liegen die C/N-Verhältnisse zwischen 3 und 4, aber bereits Anfang Februar steigt das C/N-Verhältnis der CV auf über 4, während bei den Weibchen noch keine signifikante Veränderung festzustellen ist. Ende Februar/Mitte März besitzen dann beide Stadien deutlich erhöhte C/N-Verhältnisse von fast 7 (CV) und 8-9 (Weibchen; Abb. 4.3.1.3a). Ähnlich sieht der Verlauf des Gesamtlipidgehaltes am Trockengewicht der Weibchen für den gleichen Zeitraum aus (Abb. 4.3.1.3b). Während von November bis Mitte Januar zwischen 3% und maximal 11% schwankt, steigt der Lipidgehalt bereits Mitte Januar auf knapp 20% des Trockengewichts. Im Spätsommer erreicht der Lipidgehalt Werte zwischen 20% und 50% des Trockengewichts.

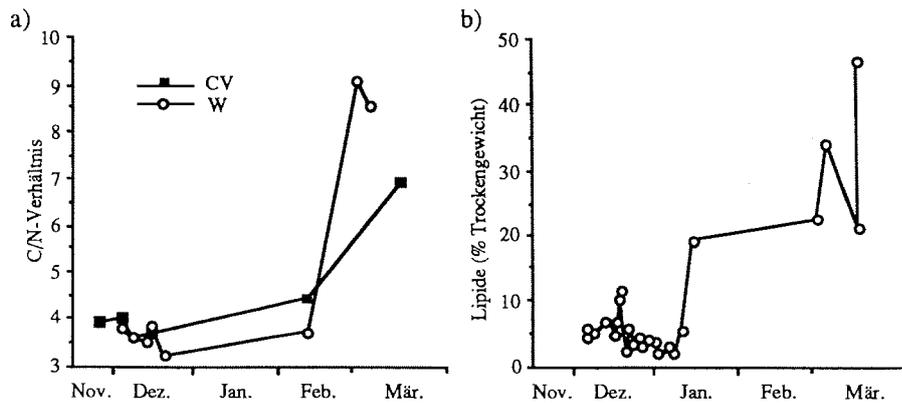


Abb. 4.3.1.3: *Calanus propinquus*: a) C/N-Verhältnis von CV und Weibchen (W) und b) Gesamtlipidgehalt am Trockengewicht der Weibchen.

Bei *Calanus propinquus* sind es fast ausschließlich Fettsäuren, aus denen sich die Lipide zusammensetzen (Abb. 4.3.1.4). Die für Diatomeen typische Fettsäure 16:0 ist mit mehr als 10% besonders häufig. Der hohe Anteil der langkettigen, hochungesättigten Fettsäuren 20:5 und 22:6, die für die Fluidität der Membranen bei niedrigen Temperaturen notwendig sind, weist auf die spezielle Anpassung an die hochantarktischen Verhältnisse hin. Fettalkohole spielen mit durchschnittlich nur 2% eine untergeordnete Rolle und sind hauptsächlich durch den kurz-kettigen 12:0 Alkohol vertreten (Abb. 4.3.1.4).

Hauptspeicherlipide sind bei *C. propinquus* deshalb die schnell zu reaktivierenden Triacylglyceride; Wachsester spielen mit durchschnittlich 11% (std.  $\pm 11,8\%$ ) eine untergeordnete Rolle bei dieser Art.

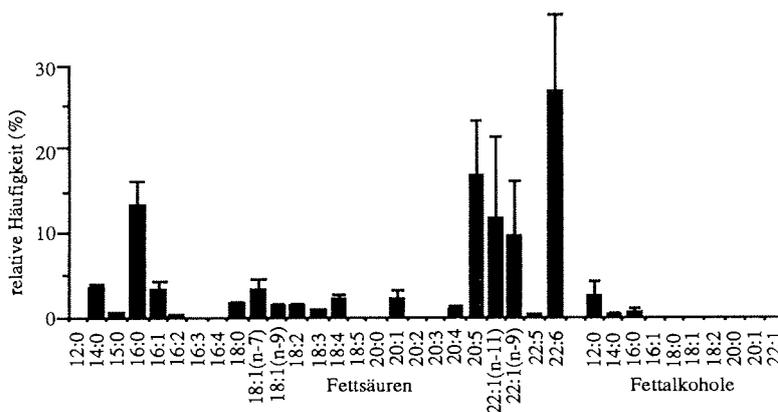


Abb. 4.3.1.4: *Calanus propinquus*: Durchschnittliche Zusammensetzung der Lipide.

*Metridia gerlachei*

Ähnlich wie bei *Calanus propinquus* wachsen auch bei *Metridia gerlachei* die jungen Copepoditstadien CI-CIV am schnellsten. Da bereits im Copepoditstadium CV deutlich zwischen Männchen und Weibchen unterschieden werden kann (bimodale Längenverteilung) und der Anteil der Weibchen bedeutend größer ist als der der Männchen, liegt der Zuwachs vom CV zum Männchen bei nur 0,90 für die Länge bzw. 0,68 beim Körpergewicht (Tab. 4.3.1.3). Mit 1,37 als durchschnittlichem Längen- und 2,66 als durchschnittlichem Gewichtszuwachs für alle Stadien liegen die Werte ähnlich hoch wie für *C. propinquus*. Der Gewichtszuwachs ist mit einem Faktor von 3,13 für die CV und über 5 für die Weibchen deutlich größer als für die jüngeren Stadien (Tab. 4.3.1.3).

Tab. 4.3.1.3: *Metridia gerlachei*: Durchschnittliche Cephalothoraxlänge ( $\mu\text{m}$ ), Standardabweichung (std), Faktor für den Längenzuwachs ( $\Delta x$ ), durchschnittliches Trocken-  
gewicht ( $\mu\text{g}$ ) mit Standardabweichung (std.), Faktor des Gewichtszuwachs ( $\Delta y$ )  
und Anzahl der gemessenen Tiere (n).

Stadium	$\mu\text{m}$	std.	$\Delta x$	$\mu\text{g}$	std.	$\Delta y$	n
CI	499	33		3,3	2		425
CII	690	40	1,38	4,8	1	1,45	413
CIII	919	49	1,33	8,3	6	1,73	749
CIV	1239	93	1,35	16	5	1,93	837
CV	1684	146	1,36	50	20	3,13	925
M	1519	48	0,90	34	7	0,68	223
W	2367	74	1,26	252	57	5,04	1037
$\Sigma$			1,37			2,66	4609

Der abnehmende Längenzuwachs bei älteren Copepoditstadien wird bei *Metridia gerlachei* wie bei *Calanus propinquus* durch den größeren Gewichtszuwachs kompensiert, sodaß bei der log-transformierten Längen-Gewichtsbeziehung (Abb. 4.3.1.5) ein hoher Korrelationskoeffizient von  $r^2 = 0,90$  erreicht wird. Stärkere Abweichungen von der Regressionsgeraden zeigen nur die jüngsten Copepoditstadien. Das Wachstum aller Copepoditstadien von *M. gerlachei* ist exponentiell nach:

$$W = 1,1 \times 10^{-8} L^{2,99} \quad r^2 = 0,90$$

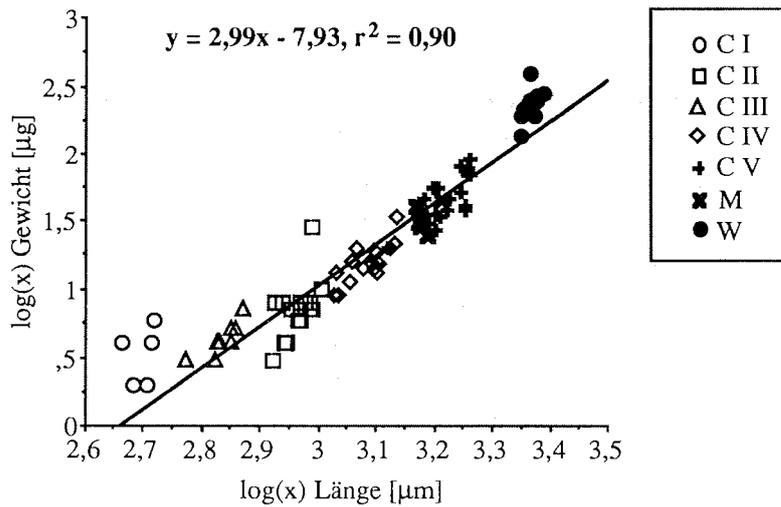


Abb. 4.3.1.5: *Metridia gerlachei*: Log-log-transformierte Längen-Gewichtsbeziehung.

Der zweiseitige t-Test beweist, daß bei allen Stadien die mittleren Körperlängen in der Lazarev-See signifikant größer sind als die im Weddellmeer (Tab. 4.3.1.4). Im neritischen Bereich sind die jungen Stadien CI-CIV signifikant größer als im ozeanischen Bereich. Bei den Adulten ist es genau umgekehrt und die CV sind bezüglich ihrer Länge nicht verschieden voneinander (Tab. 4.3.1.4).

Tab. 4.3.1.4: *Metridia gerlachei*: Vergleich der Längen-Mittelwerte zwischen Weddellmeer und Lazarev-See und zwischen ozeanischen und neritischen Stationen (zweiseitiger t-Test).

Stadium	WM (n)	LS (n)	p	ozeanisch (n)	neritisch (n)	p
CI	474 (45)	501 (378)	0,0001	490 (216)	506 (207)	0,0001
CII	653 (36)	693 (367)	0,0001	672 (240)	713 (163)	0,0001
CIII	882 (393)	958 (356)	0,0001	902 (488)	947 (258)	0,0001
CIV	1197 (494)	1300 (340)	0,0001	1229 (419)	1248 (403)	0,0113
CV	1583 (401)	1786 (475)	0,0001	1692 (475)	1680 (461)	0,3449
M	1507 (132)	1535 (98)	0,001	1526 (147)	1503 (82)	0,0103
W	2347 (757)	2424 (281)	0,0001	2386 (608)	2342 (430)	0,0001

Aus Abbildung 4.3.1.6 wird ersichtlich, daß *Metridia gerlachei* mit Ausnahme der CV- und CVI-Stadien keine großen Variationen im Gewicht aufweist. Einerseits sind

die CV im Frühjahr und Herbst schwerer als während des Sommers (Mitte Dezember bis Mitte Februar; Abb. 4.3.1.6). Andererseits sind Tiere des gleichen Stadiums in der Lazarev-See mit 62  $\mu\text{g}$  Trockengewicht signifikant (t-Test,  $p=0,0001$ ) schwerer als die des Weddellmeeres mit 37  $\mu\text{g}$  TG. Auch das Gewicht der Weibchen unterscheidet sich deutlich zwischen beiden Gebieten bzw. dem Frühjahr und dem Herbst. Während es im Weddellmeer bei 242  $\mu\text{g}$  TG liegt, erreicht es in der Lazarev-See über 310  $\mu\text{g}$  TG. Bei den Männchen liegen wiederum zu wenige Meßergebnisse vor, um statistisch gesicherte Aussagen machen zu können.

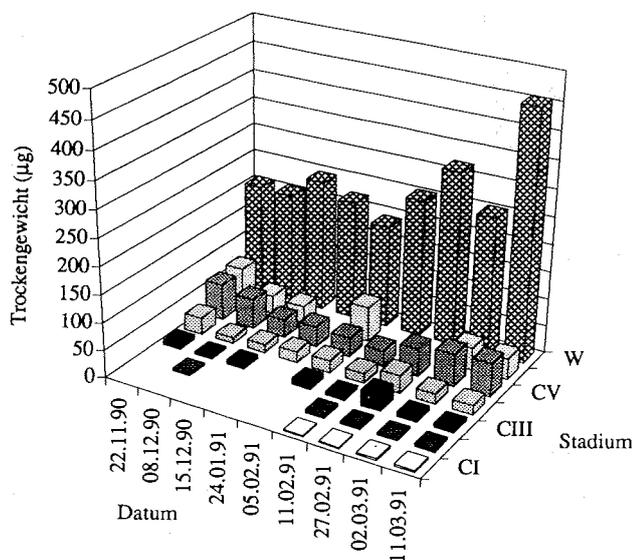


Abb. 4.3.1.6: *Metridia gerlachei*: Trockengewichte der Copepoditstadien in Abhängigkeit von der Zeit.

Das C/N-Verhältnis für *Metridia gerlachei* weist große Schwankungen ohne ersichtliche Tendenz auf (Abb. 4.3.1.7 a). Die Werte liegen in der Regel zwischen 3,1 und 4,5; nur im südöstlichen Weddellmeer Mitte Dezember und in der Lazarev-See Mitte Februar und Mitte März werden Werte von deutlich über 4,5 erreicht (Abb. 4.3.1.7 a).

Der Gesamtlipidgehalt am Trockengewicht verhält sich ähnlich wie der von *Calanus propinquus* (s. Abb. 4.3.1.3 b und 4.3.1.7 b). Während von November bis Mitte Januar die Lipidwerte zwischen 3% und maximal 10% des Trockengewichts betragen, ist ein deutlicher Anstieg im Spätsommer und Frühherbst auf Werte von 10% bis ca. 35% des Trockengewichts zu beobachten (Abb. 4.3.1.7 b). Die Maximalwerte bleiben aber deutlich hinter denen von *C. propinquus* zurück.

Zumindest im Spätsommer ist der Anstieg des C/N-Verhältnisses somit sehr gut mit dem Gesamtlipidgehalt am Trockengewicht korreliert.

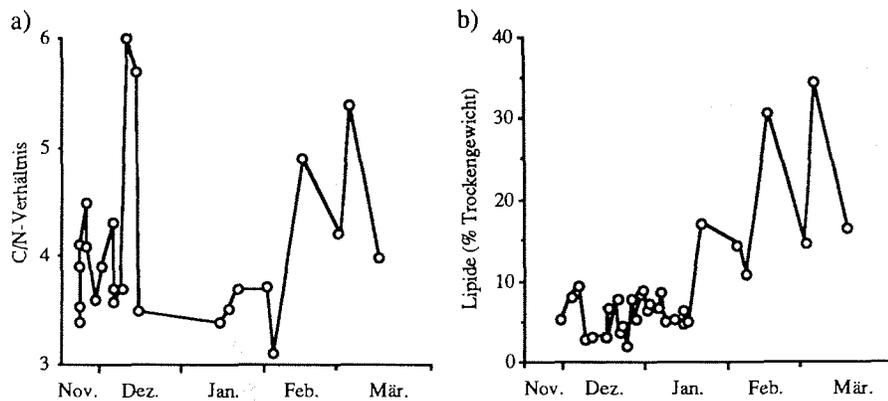


Abb. 4.3.1.7: *Metridia gerlachei*: a) C/N-Verhältnis und b) Gesamtlipidgehalt der Weibchen vom Frühjahr bis zum Spätsommer.

Die Lipide setzen sich auch bei *Metridia gerlachei* vorwiegend aus Fettsäuren zusammen, aber die Fettalkohole spielen mit zusammen über 20% am Gesamtlipidgehalt (Abb. 4.3.1.8) eine deutlich größere Rolle als bei *Calanus propinquus*. Die wichtigsten Fettsäuren sind neben den Membranfettsäuren 20:5 und 22:6, die typischen Speicherfettsäuren 18:1, 16:0 und 16:1. Als Speicherlipide fungieren zu 38,2% Wachsester (std.  $\pm$  30,5%) und zu einem etwas kleineren Prozentsatz die Triacylglyceride.

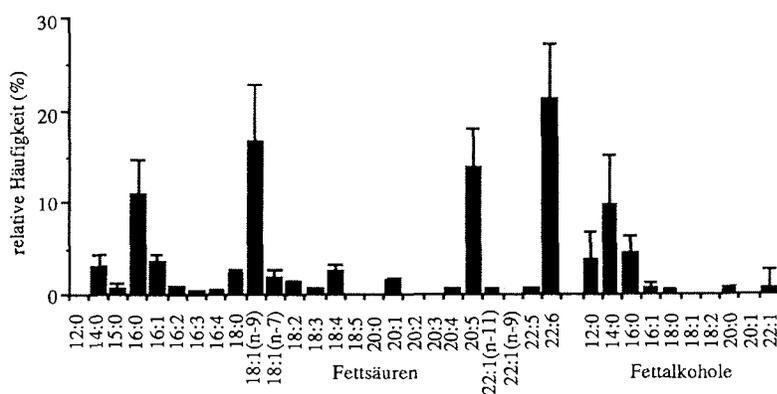


Abb. 4.3.1.8: *Metridia gerlachei*: Durchschnittliche Zusammensetzung der Lipide.

*Microcalanus pygmaeus*

Im Gegensatz zu den beiden großen Copepodenarten *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* besitzt *Microcalanus pygmaeus* einen mit durchschnittlich 1,18 deutlich geringeren Längenzuwachs (Tab. 4.3.1.5). Wie bei den beiden großen Arten ist der Längenzuwachs auch bei den jüngeren Stadien CI-CIV mit  $\Delta x \geq 1,20$  größer als bei den CV und Adulten. mit  $\Delta x \leq 1,20$  (Tab. 4.3.1.5).

Der Gewichtszuwachs ist mit durchschnittlich 1,62 ebenfalls deutlich kleiner als bei den großen Arten (Tab. 4.3.1.5), verhält sich aber auch umgekehrt proportional zum Längenwachstum (Tab. 4.3.1.5), sodaß bei Auftragen der logarithmierten Längen- und Gewichtsdaten gegeneinander eine trotz starker Streuung vergleichsweise gute Korrelation von  $r^2=0,59$  erreicht wird (Abb. 4.3.1.9). Das Wachstum ist insofern auch bei *M. pygmaeus* angenähert exponentiell nach:

$$W = 1,905 \times 10^{-6} L^{2,3} \quad r^2=0,59$$

Tab. 4.3.1.5: *Microcalanus pygmaeus*: Durchschnittliche Cephalothoraxlänge ( $\mu\text{m}$ ), Standardabweichung (std.), Faktor für den Längenzuwachs ( $\Delta x$ ), durchschnittliches Trockengewicht ( $\mu\text{g}$ ) mit Standardabweichung, Faktor des Gewichtszuwachs ( $\Delta y$ ) und Anzahl der gemessenen Tiere (n).

Stadium	$\mu\text{m}$	std.	$\Delta x$	$\mu\text{g}$	std.	$\Delta y$	n
CI	223	13		0,59	0,4		137
CII	278	18	1,25	0,85	0,5	1,44	497
CIII	348	23	1,25	1,33	1,0	1,56	646
CIV	418	31	1,20	1,97	0,9	1,48	948
CV	494	45	1,18	3,22	1,7	1,63	898
M	522	47	1,06	5,15	1,3	1,60	319
W	510	34	1,03	10,2	5,1	1,98	882
$\Sigma$			1,18			1,62	4327

Für *Microcalanus pygmaeus* ergeben sich für alle Stadien signifikant größere mittlere Längen in der Lazarev-See als im Weddellmeer (Tab. 4.3.1.6). Bei einem Vergleich der mittleren Längen zwischen ozeanischen und neritischen Stationen ist nur für die Stadien CIV, CV und die Männchen ein signifikanter Unterschied deutlich. Diese Stadien sind im ozeanischen Bereich deutlich größer (Tab. 4.3.1.6).

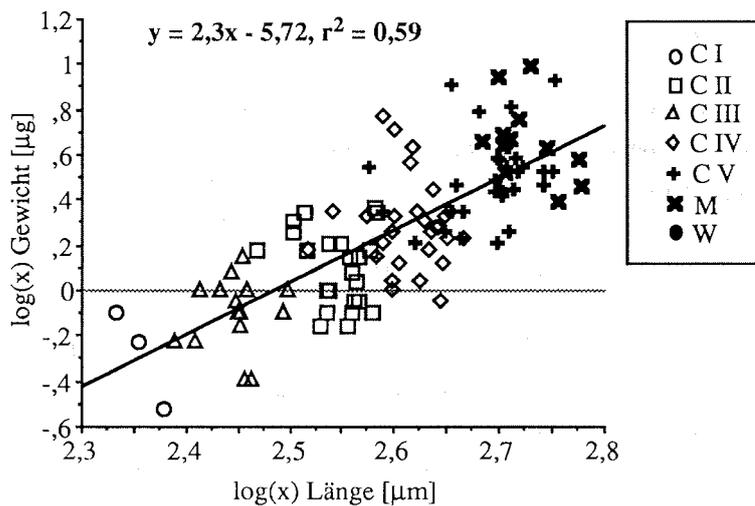


Abb. 4.3.1.9: *Microcalanus pygmaeus*: Log-log-transformierte Längen-Gewichtsbeziehung.

Tab. 4.3.1.6: *Microcalanus pygmaeus*: Vergleich der Längen-Mittelwerte zwischen Weddellmeer (WM) und Lazarev-See (LS) und zwischen ozeanischen und neritischen Stationen (zweiseitiger t-Test).

Stadium	WM (n)	LS (n)	p	ozeanisch (n)	neritisch (n)	p
CI	220 (115)	235 (20)	0,0007	225 (63)	220 (72)	0,1325
CII	275 (435)	297 (52)	0,0001	277 (325)	279 (112)	0,3720
CIII	340 (527)	376 (113)	0,0001	348 (429)	344 (211)	0,1144
CIV	405 (619)	445 (322)	0,0001	424 (594)	410 (347)	0,0001
CV	476 (592)	534 (272)	0,0001	500 (537)	486 (327)	0,0010
M	511 (234)	573 (64)	0,0001	536 (144)	514 (154)	0,0002
W	501 (574)	525 (281)	0,0001	510 (518)	507 (337)	0,4198

Die Unterschiede der Gewichte der verschiedenen Stadien von *Microcalanus pygmaeus* fallen im Untersuchungszeitraum im Vergleich zu den beiden großen Arten vergleichsweise gering aus (Abb. 4.3.1.10). Männchen und Weibchen sind im Frühjahr im Weddellmeer signifikant schwerer als im Herbst in der Lazarev-See (Abb. 4.3.1.10). Damit weist *M. pygmaeus* einen eher umgekehrten Trend zu den beiden großen Arten auf. Bei den übrigen Stadien gibt es zwar Ausreißer (Abb. 4.3.1.10), doch sind die Gewichte statistisch nicht unterscheidbar.

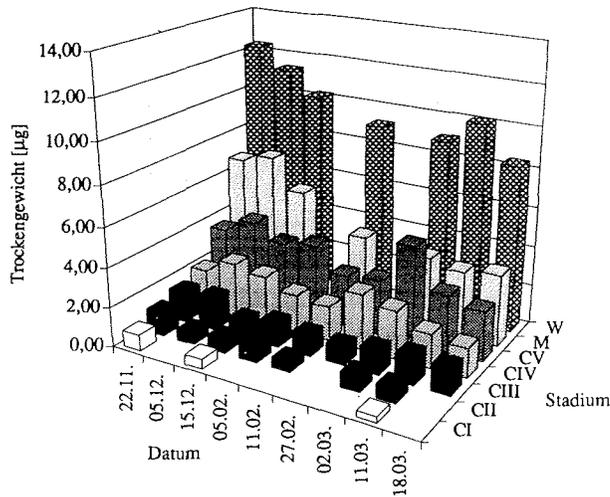


Abb. 4.3.1.10: *Microcalanus pygmaeus*: Trockengewichte der Copepoditstadien in Abhängigkeit von Ort und Zeit.

Für *Microcalanus pygmaeus* konnten einerseits aufgrund des hohen Arbeitspensums für die Experimente und andererseits der niedrigen noch verbleibenden Zahlen von Individuen (insbesondere der Weibchen) und deren geringen Gewichten keine C/N-Verhältnisse bestimmt werden. Die Zusammensetzung der Lipide von *M. pygmaeus* gleicht der von *Metridia gerlachei*. Neben den für Diatomeen typischen kurzkettigen 16:0-, 16:1- und 18:1-Fettsäuren spielen die kurzkettigen (12:0, 14:0) Fettalkohole mit über 20% aller Lipidbestandteile eine besondere Rolle (Abb. 4.3.1.11). Im Unterschied zu den beiden großen Arten sind die langkettigen, ungesättigten Fettsäuren bei *M. pygmaeus* mit nur maximal 12% vertreten (Abb. 4.3.1.11). Als Hauptspeicher dienen bei *M. pygmaeus* die Wachsester mit durchschnittlich 52%.

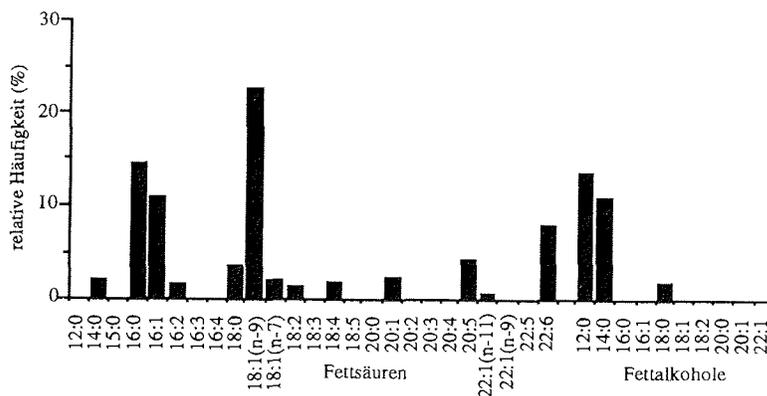


Abb. 4.3.1.11: *Microcalanus pygmaeus*: Zusammensetzung der Lipide.

*Stephos longipes*

Das Längen- und das Gewichtswachstum von *Stephos longipes* sind dem von *Microcalanus pygmaeus* nahezu identisch (Tab. 4.3.1.7). Der Längenzuwachs ist bei den jungen Copepoditstadien mit maximal 1,22 für die CII am größten und nimmt von Stadium zu Stadium ab. Der Gewichtszuwachs ist uneinheitlich und erreicht den höchsten Wert bei adulten Weibchen mit 2,08 (Tab. 4.3.1.7). Die Längen-Gewichtsbeziehung ist bei doppelt logarithmischer Auftragung angenähert linear (Abb. 4.3.1.12), das Wachstum also exponentiell nach:

$$W = 4,5 \times 10^{-8} L^{2,97} \quad r^2 = 0,77$$

Tab. 4.3.1.7: *Stephos longipes*: Durchschnittliche Cephalothoraxlänge ( $\mu\text{m}$ ), Standardabweichung (std), Faktor für den Längenzuwachs ( $\Delta x$ ), durchschnittliches Trockengewicht ( $\mu\text{g}$ ), Faktor des Gewichtszuwachs ( $\Delta y$ ) und Anzahl der gemessenen Tiere (n).

Stadium	$\mu\text{m}$	std.	$\Delta x$	$\mu\text{g}$	std.	$\Delta y$	n
C I	324	19		1,6	0,7		837
CII	396	23	1,22	2,2	1,0	1,38	779
CIII	475	20	1,20	3,3	1,6	1,50	679
CIV	540	20	1,14	6,3	2,4	1,91	419
CV	618	41	1,14	7,9	4,3	1,25	238
M	595	35	0,96	7,0	5,6	0,89	338
W	696	57	1,13	16,4	2,1	2,08	260
$\Sigma$			1,17			1,62	3550

Auch bei *Stephos longipes* finden sich für alle Stadien signifikant größere Durchschnittslängen in der Lazarev-See als im Weddellmeer (Tab. 4.3.1.8). Vorsicht ist bei den CI und den CVI geboten, da die Anzahl der in der Lazarev-See gemessenen Tiere vergleichsweise klein ist. Ein Vergleich von ozeanischen mit neritischen Stationen ist für *S. longipes* als neritische Art nicht sinnvoll. Gleiches gilt für die Unterscheidung der Längen in der Vertikalen, da diese Art sich während des Untersuchungszeitraums fast ausschließlich in den oberen Wasserschichten aufhielt. Stattdessen wird ein Vergleich zwischen den Habitaten Eis und Wassersäule durchgeführt:

Adulte fehlen im Eis und die Copepoditstadien CI-CV sind in der Wassersäule alle signifikant größer als im Eis (Tab. 4.3.1.8).

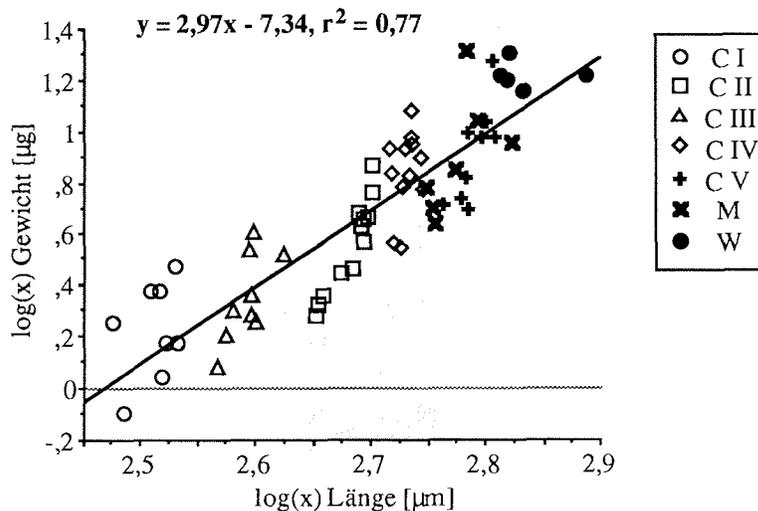


Abb. 4.3.1.12: *Stephos longipes*: Log-log-transformierte Längen-Gewichtsbeziehung.

Tab. 4.3.1.8: *Stephos longipes*: Vergleich der Längen-Mittelwerte (µm) zwischen Weddellmeer (WM) und Lazarev-See (LS) und zwischen Eis und Wassersäule (zweiseitiger t-Test; n= Zahl der Meßwerte).

Stadium	WM (n)	LS (n)	p	Eis (n)	Wassersäule (n)	p
CI	322 (818)	340 (18)	0,0116	311 (312)	330 (524)	0,0001
CII	394 (738)	419 (38)	0,0001	385 (310)	402 (466)	0,0001
CIII	469 (520)	491 (158)	0,0001	460 (313)	487 (365)	0,0001
CIV	535 (237)	544 (181)	0,0046	529 (149)	544 (269)	0,0001
CV	610 (151)	631 (85)	0,0001	606 (78)	623 (158)	0,0021
M	593 (323)	618 (16)	0,0120	-	-	-
W	693 (255)	742 (8)	0,0250	-	-	-

Aus Abbildung 4.3.1.13 wird deutlich, daß die Gewichte der CI-CV von Ende Januar bis Mitte März signifikant zunehmen. Da Weibchen in diesem Zeitraum nur in sehr geringer Zahl vorhanden waren, konnten keine Gewichtsmessungen durchgeführt werden. Bei den Männchen liegt das Trockengewicht Ende Februar/Mitte März um den Faktor 2-4 über den Werten vom Frühjahr (Abb. 4.3.1.13).

Auch bei *Stephos longipes* liegen aufgrund der für *Microcalanus pygmaeus* genannten Gründe nur wenige Werte für das C/N-Verhältnis und die Lipide vor. Das C/N-Verhältnis für Weibchen von *S. longipes* ist Ende November mit 4,1-4,3 vergleichsweise hoch und der Kohlenstoffanteil am Trockengewicht mit 48-56% ebenfalls. Gleiches gilt entsprechend für den N-Anteil mit 11,7-13% am Trockengewicht.

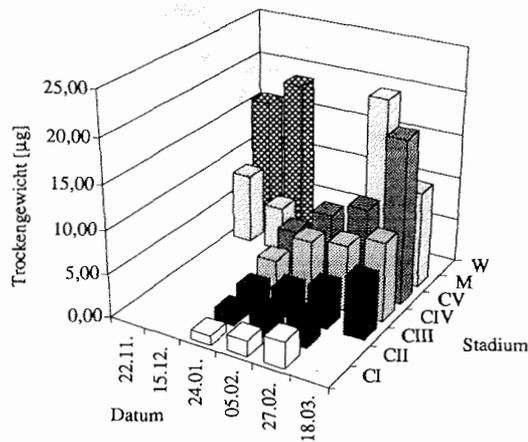


Abb. 4.3.1.13: *Stephos longipes*: Trockengewichte der Copepodite gegen die Zeit.

Für die Lipide zeigt sich eine Zusammensetzung, die der von *Calanus propinquus* gleicht (Abb. 4.3.1.14) und Ende Januar ca. 45% des Trockengewichts erreicht. Über 80% aller Lipidanteile werden durch die 16:0-, 16:1-, 18:0-, 18:1-, 20:5- und 22:6-Fettsäuren gestellt. Wachsester spielen aufgrund des geringen Anteils an Fettalkoholen mit nur 7,3% eine untergeordnete Rolle bei *S. longipes*. Hauptspeicherlipide sind wie bei *C. propinquus* Triacyclglyceride.

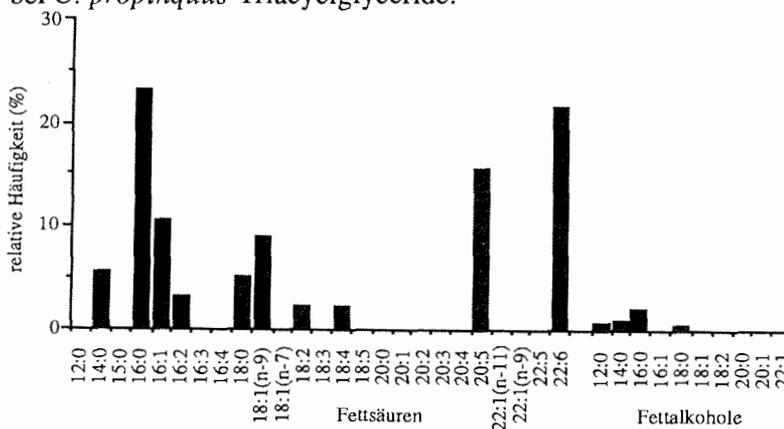


Abb. 4.3.1.14: *Stephos longipes*: Zusammensetzung der Lipide.

#### 4.3.2 Respiration

Die Respirationsrate ausgedrückt in Kohlenstoffeinheiten ergibt die Kohlenstoffanforderungen eines Organismus' für den Grundmetabolismus. Sie kann als Faktor für den minimalen Nahrungsbedarf benutzt werden, wenn die Verdauung und das Wachstum nicht berücksichtigt werden (OMORI & IKEDA 1984). Um Respiationsdaten in Form von Kohlenstoffequivalenten auszudrücken, wird der respiratorische Quotient (RQ) verwendet, der je nach Substrat für den Metabolismus bei 0,71 für Lipide, 0,8 für Proteine und 1,0 für Kohlehydrate liegt (PROSSER 1973). Da das Substrat unbekannt ist, von dem die Tiere ihre Energie beziehen und nur in einigen Fällen C/N-Verhältnisse und Lipidmessungen (siehe Kapitel 4.3.1) vorliegen, um Abschätzungen über das wahrscheinlich verwendete Substrat machen zu können, werden minimale und maximale Werte für die Respiationsdaten nach folgender Formel berechnet:

$$C = R * RQ * 12/22,4$$

wobei C der Kohlenstoffgehalt in  $\mu\text{g Tier}^{-1} \text{h}^{-1}$ , R die Respiration in  $\mu\text{l O}_2 \text{mg TG}^{-1} \text{h}^{-1}$  und 12 dem Molekulargewicht von Kohlenstoff in einem Mol Kohlendioxid (22,4 Litern) entspricht.

In Tabelle 4.3.2.1 sind die zum Teil für verschiedene Stadien von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* gemessenen Respiationsraten nach Datum aufgelistet, auf die spezifische Respiationsrate umgerechnet und mit Hilfe der in Kapitel 4.3.1 genannten C/N-Daten auf % des C vom Trockengewicht berechnet.

Insgesamt läßt sich ein deutliche Abnahme der gewichtsspezifischen Respiationsrate mit zunehmendem Trockengewicht feststellen (Abb. 4.3.2.1), obwohl die Streuung gerade im unteren Bereich sehr hoch ist. Am besten läßt sich der Zusammenhang zwischen dem Trockengewicht (X) und der Respiationsrate (Y) durch eine Exponentialfunktion ausdrücken, wenn die beiden Werte für *Microcalanus pygmaeus* unberücksichtigt bleiben:

$$R = 0,4570 W^{-0,38} \quad (r^2 = 0,31)$$

Werden die Gleichungen separat für die einzelnen Arten durchgeführt, dann ergeben sich zum Teil hohe Korrelationen:

<i>Calanus propinquus</i> :	$R = 0,4169 W^{-0,93}$	$(r^2 = 0,41)$
<i>Metridia gerlachei</i> :	$R = 0,0977 W^{-1,51}$	$(r^2 = 0,75)$
<i>Stephos longipes</i> :	$R = 1,54 \cdot 10^{-7} W^{-4,14}$	$(r^2 = 0,87)$

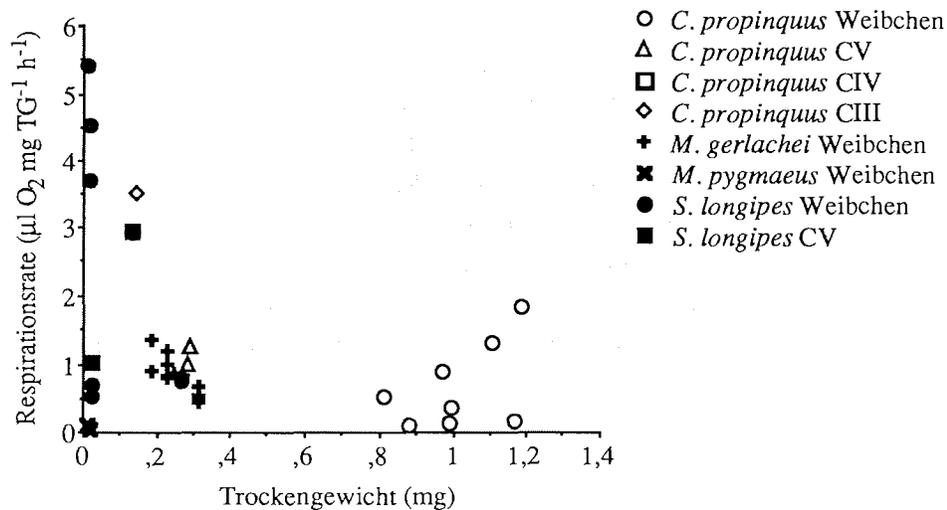


Abb. 4.3.2.1: Beziehung zwischen gewichtsspezifischer Respiration und Trockengewicht zum Teil verschiedener Stadien von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes*.

Für *Calanus propinquus* ist die gewichtsspezifische Respirationsrate für die CIII Copepodite nach ANRAKU (1964) erwartungsgemäß mit  $3,5 \mu\text{l O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ h}^{-1}$  am höchsten (Tab. 4.3.2.1). Sie nimmt mit zunehmendem Alter (= Copepodit-stadium) bzw. ansteigendem Gewicht ab und erreicht die niedrigsten Werte mit  $0,13 \mu\text{l O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ h}^{-1}$  für Weibchen Anfang Dezember. Deren gewichtsspezifische Respirationsrate ist um den Faktor 7 niedriger als die von gleichschweren Weibchen Ende März (Tab. 4.3.2.1). Weibchen von *C. propinquus* veratmen Anfang Dezember nur zwischen 0,32 und 0,52% ihres Körperkohlenstoffs pro Tag, während bei den Copepoditen ca. 3,6% beim CV, 9,5% beim CIV und bis zu 11,3% beim CIII verbraucht wird, um den Metabolismus aufrechtzuerhalten. Ende März veratmen die Weibchen viermal mehr als im Frühjahr, nämlich 1,4 bis 2% ihres Körperkohlenstoffs. Da der C/N-Gehalt für *C. propinquus* Ende März deutlich erhöht ist (s. Kapitel 4.3.1), ist statt eines Proteinmetabolismus ein auf Lipid als Substrat aufbauender Stoffwechsel anzunehmen und die unteren gewichtsspezifischen Respirationsraten wahrscheinlicher.

Tab. 4.3.2.1: Respirationsraten für *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* bei 0 °C ( $\pm 0,5$  °C) und Dunkelheit. (n = Anzahl der Tiere; N = Anzahl der Wiederholungen; std. = Standardabweichung; TG = Trockengewicht).

Art	Stad.	Datum	n	N	Resp. ( $\mu\text{l O}_2$ $\text{T}^{-1} \text{h}^{-1}$ )	std.	$\bar{\phi}$ TG (mg)	Resp. ( $\mu\text{l O}_2$ $\text{mg h}^{-1}$ )	std.	% C TG min.	% C TG max.
<i>C. propinquus</i>	W	06.12.	4	3	0,140	0,05	1,010	0,139	0,03	0,32	0,45
	W	08.12.	5	1	0,063	-	0,470	0,134	-	0,37	0,52
	CIII	14.12.	15	1	0,154	-	0,044	3,500	-	9,40	13,24
	CIV	14.12.	10	1	0,390	-	0,132	2,955	-	7,93	11,17
	CV	14.12.	10	2	0,334	0,06	0,298	1,121	0,20	3,01	4,24
<i>M. gerlachei</i>	W	23.03.	3	5	1,050	0,76	1,988	0,528	0,30	0,75	1,07
	W	06.12.	10	3	0,211	0,02	0,254	0,831	0,02	1,90	2,67
	W	19.01.	7	2	0,230	0,07	0,234	0,983	0,29	2,64	3,72
	W	08.02.	7	2	0,210	0,06	0,188	1,120	0,32	3,40	4,79
	W	14.02.	10	1	0,226	-	0,230	0,980	-	2,36	3,32
<i>M. pygmaeus</i>	W	01.03.	6	7	0,171	0,03	0,317	0,540	0,08	1,30	1,83
	W	19.01.	28	1	0,001	-	0,015	0,067	-	0,15	0,21
<i>S. longipes</i>	W	26.11.	30	3	0,075	0,01	0,016	4,688		10,70	15,07
	W	11.01.	20	2	0,018	0,01	0,025	0,720	0,04	1,64	2,31
	CV	11.01.	20	1	0,023	-	0,023	1,020	-	2,28	3,21
	W	19.01.	40	1	0,013	-	0,024	0,542	-	1,24	1,74

Für die Weibchen von *Metridia gerlachei* ist ein Anstieg der gewichtsspezifischen Respiration von  $0,83 \mu\text{l O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ h}^{-1}$  Anfang Dezember auf  $1,12 \mu\text{l O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ h}^{-1}$  Anfang Februar zu verzeichnen. Anschließend fällt die Respiration bis Anfang März bis auf ihr Minimum von  $0,54 \mu\text{l O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ab. Dabei zeigt das Trockengewicht ein umgekehrt proportionales Verhalten zur Respiration (Tab. 4.3.2.1). Wie bei der gewichtsspezifischen Respirationsrate sind auch die höchsten Werte für die Veratmung körpereigenen Kohlenstoffs für Weibchen von *M. gerlachei* Anfang Februar am höchsten, obwohl die Unterschiede im Untersuchungszeitraum maximal einen Faktor von 2,5:1 ausmachen.

Die Respiration für *Microcalanus pygmaeus* in  $\mu\text{l O}_2 \text{ Tier}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ist wesentlich niedriger als die der großen Arten, was zu erwarten ist. Aber das selbst die

gewichtsspezifische Respiration von *M. pygmaeus* mit  $0,075 \mu\text{l O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ h}^{-1}$  um ca. eine Größenordnung unter der der anderen Copepodenarten liegt, ist sehr ungewöhnlich. Dadurch ist auch der Anteil des veratmeten Körperkohlenstoffs mit 0,15 bis 0,21% sehr gering (Tab. 4.3.2.1).

Für *Stephos longipes* ist eine sehr hohe gewichtsspezifische Respirationsrate auf dem nordwestlichen Schelf des Weddellmeeres von  $4,68 \mu\text{l O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ h}^{-1}$  Ende November festzustellen. Bis Mitte Januar fällt dieser Wert auf  $0,71$  bzw. sogar  $0,54 \mu\text{l O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ h}^{-1}$  ab (Tab. 4.3.2.1). Gleichzeitig nimmt das Durchschnittsgewicht von  $16 \mu\text{g}$  auf ca.  $25 \mu\text{g}$  zu, erhöht sich also um über 50%. Die gewichtsspezifische Respirationsrate für CV Copepodite ist wie bei Copepoditen von *Calanus propinquus* mit  $1,02 \mu\text{l O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ h}^{-1}$  deutlich höher als bei Weibchen der gleichen Art. Mit 10,7 bis 15% Körperkohlenstoff veratmen Weibchen von *S. longipes* im Frühjahr, Ende November, mit Abstand den größten Teil ihrer Energie im Vergleich zu den anderen Arten (Tab. 4.3.2.1). Mitte Januar ist dieser Wert bereits auf ein Siebtel bzw. Achtel gefallen, liegt aber immer noch um eine Größenordnung über der von *Microcalanus pygmaeus*.

## 5. DISKUSSION

In der folgenden Diskussion der Ergebnisse wird zunächst kurz auf die Probleme bei der Probennahme eingegangen. Anschließend wird die Verbreitung und die Entwicklung von *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* in den untersuchten Gebieten des Weddell-Wirbels behandelt. Anhand der Experimente zur Reproduktion unter verschiedenen Bedingungen soll gezeigt werden, welche Reproduktionsstrategien die vier Copepodenarten besitzen, ob die Reproduktion nahrungslimitiert ist und ob die Eiproduktion als Maß für die Ingestion und ggf. auch als Maß des Wachstums einer Art benutzt werden kann (HIRCHE 1989; 1990). Unter Zuhilfenahme der in situ-Experimente und der physiologischen Parameter, der Verteilung und der Entwicklung werden die Lebenszyklen der vier Copepodenarten abgeleitet und im Hinblick auf bereits existierende Hypothesen und Theorien vergleichend diskutiert.

### 5.1 Methoden-Kritik

Eine detaillierte Erläuterung der Probleme bei Probennahmen in der Planktologie wird durch die Artikel in den UNESCO-Monographien gegeben (TRANTER & SMITH 1979; VANNUCCI 1979; CLUTTER & ANRAKU 1979). Ob Netzfänge oder Probennahme mit Wasserschöpfern oder Pumpen, alle Methoden besitzen den Nachteil, daß aufgrund verschiedener Mechanismen und Gegebenheiten nur bestimmte "Fenster" des tatsächlich vorhandenen Artenspektrums erfaßt werden.

MUMM (1990) nennt a) "patchiness" und b) die Bestimmung der exakten Fangtiefe und der filtrierten Volumina als die zwei kritischen Faktoren, die eine Vergleichbarkeit der Multinetzfänge und in dieser Arbeit auch der Pumpproben untereinander einschränkt.

a) die Fleckenhaftigkeit der zu untersuchenden Organismen ist in der Planktologie bei Bestandsaufnahmen eines der größten Probleme. Räumliche und zeitliche Skalen überlagern sich. Die Bereiche können mesoskalig in Form von Wirbeln und Fronten bis zu mehrere Hundert Kilometer Ausdehnung besitzen (PLATT & DENMAN 1978), mikroskalig im Bereich von Zentimetern im Neuston (HEMPEL & WEIKERT 1972) und sogar von Mikrometern im Bakterioplankton (MITCHELL et al. 1985; JACKSON 1987) reichen. Aufgrund der zum größten Teil sehr gleichmäßigen Verteilung der Individuen von *Microcalanus pygmaeus* über das gesamte Untersuchungsgebiet gibt es nur wenig Anlaß zu der Vermutung, daß es durch patchiness verursachte Diskrepanzen zwischen den festgestellten Individuendichten und den tatsächlich

vorhandenen Dichten in der Wassersäule gekommen ist. Bei einer Abschätzung dieses Problems bei den Untereisproben fallen die hohen Abundanzunterschiede auf, die wie in Kapitel 4.1 gezeigt, tatsächlich mit den fleckenhaften Charakteristika abiotischer Parameter wie dem Vorkommen des Plättcheneises zusammenhängen.

b) Für das auf allen Fahrtabschnitten eingesetzte Multinetz gibt es bislang keine Vorrichtung zur korrekten Tiefenmessung. Nur der Drahtwinkel und die Drahtlänge dienen zur Bestimmung der entsprechenden Einsatztiefe. Das Messen des Drahtwinkels ist nur dann sinnvoll, wenn genaue Kenntnisse über die in verschiedenen Wassertiefen vorherrschenden Strömungsverhältnisse bestehen. Um die Fehler so klein wie möglich zu halten, ist während der Probennahme insbesondere beim Erreichen der maximalen Fangtiefe darauf geachtet worden, daß der Drahtwinkel möglichst nicht von der Senkrechten abweicht. Ein Messen des Drahtwinkels ist aus den o.g. Gründen verworfen worden.

Anders sieht es mit den filtrierte Volumina aus. Der geeichte Durchflußmesser der Firma Hydrobios lieferte reproduzierbare Ergebnisse. Das filtrierte Volumen auf den ozeanischen Stationen bis 1000 m Tiefe entspricht mit durchschnittlich  $250,9 \text{ m}^3$  ( $n=16$ ) ziemlich exakt dem theoretischen Wert von  $250 \text{ m}^3$  (Öffnungsgröße  $\times$  gehievte Strecke), aber mit einer Standardabweichung von  $\pm 56,5 \text{ m}^3$  können bei einem Vergleich der Stationen untereinander ohne Durchflußmesser sehr große Fehler von bis zu  $\pm 22,6\%$  entstehen. Ein Überprüfen der filtrierte Volumina für jede Tiefenstufe birgt vermutlich den gleichen Fehler, aber die Mittelwerte stimmen bei Standardtiefen mit den theoretisch berechneten Werten ebenfalls sehr gut überein (SCHIEL, pers. Mitt.). Das Problem des Verstopfens des Netzes spielt bei der feinmaschigen Gaze mit  $100 \mu\text{m}$  Maschenweite eine wichtige Rolle, insbesondere auf den Schelfstationen, auf denen zum Teil größere Phytoplanktonblüten (z.B. *Phaeocystis antarctica*) angetroffen wurden. Dieser Fehler läßt sich jedoch nicht weiter quantifizieren. Um dieses Problem weitgehend zu vermeiden, wurden für diese Arbeit ausschließlich Netze von Stationen mit niedrigen bis mittleren Phytoplanktonbeständen verwendet.

Bei den mit der Untereispumpe gewonnenen Proben spielte das Problem der exakten Fangtiefe und der filtrierte Volumina keine signifikante Rolle, da der Ansaugstutzen der Pumpe immer direkt unter der Eisdecke saß und deren Stärke durch vorheriges Durchbohren und Vermessen bekannt war. Das Bestimmen der filtrierte Volumina bereitete ebenfalls keine Probleme, da die Füllzeit des als Auffangbehälter benutzten 40 Liter-Faßes stets dieselbe war.

Bei einem Vergleich der eigenen Daten mit denen anderer Autoren entstehen vier weitere Probleme (MUMM 1990):

- a) Netzmeidung,
- b) Maschenselektion,
- c) maximale Fangtiefe,
- d) Untereisfauna.

a) Die Netzmeidung wird von den Zooplanktologen unterschiedlich stark gewichtet (BANSE 1962; CLUTTER & ANRAKU 1979). Generell ist das Problem der Netzmeidung wichtig für die Größenzusammensetzung und die Zahl der Individuen eines Fanges und somit die Abschätzung der Biomasse. Außerdem beeinflusst sie die Abschätzung der Populationsparameter (CLUTTER & ANRAKU 1979), die Diversitätsindices (MCGOWAN & FRAUNDORF 1966) und die Interpretation der Vertikalwanderung. Netzanhänge vor der Netzöffnung beeinflussen das Fluchtverhalten von agilen Zooplanktern (CLUTTER & ANRAKU 1979) und auch die Farbe der Netze spielt bei epipelagischen, optisch orientierten Organismen eine wichtige Rolle.

Das mit ca. 0,3-0,4 m s<sup>-1</sup> gehievte Multinetz mit 100 µm Maschenweite mag die größeren und schnelleren Copepoden *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* nicht mit 100%iger Effizienz gefangen haben, da ihre Fluchtgeschwindigkeiten denen verwandter Arten mit bis zu 67 cm s<sup>-1</sup> (CLAMPITT, unveröff.) wahrscheinlich gleichen. *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* sollten aber aufgrund geringerer Größe und daher niedrigeren Fluchtgeschwindigkeiten von schätzungsweise maximal 20 cm s<sup>-1</sup> quantitativ erfaßt worden sein. Die vergleichsweise geringe Hievgeschwindigkeit war wegen der feinen Gaze notwendig, da bei höherer Geschwindigkeit ein zu großer Staudruck vor der Netzöffnung entstanden wäre. Außerdem wurde zwecks Vergleichs mit dem größten bekannten und ausgewerteten Datensatz (SCHIEL unveröff.) die oben genannte Kombination gewählt. Die beobachtete größere Individuenzahl aller Arten bei schneller geschleppten Netzen konnte bei einem generellen Vergleich zwischen 0,3 und 0,5 m s<sup>-1</sup> für keine der untersuchten Arten belegt werden.

b) Da die Populationsstruktur im Zentrum der Untersuchung der vertikalen und horizontalen Verteilung der vier Copepodenarten stand, wurde eine sehr feine Gaze von 100 µm Maschenweite gewählt, die auch aus den o.g. Gründen einen Vergleich zu den Daten anderer Autoren zuläßt (s. FRANZ 1988; SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI eingereicht, SCHNACK-SCHIEL et al. 1991). Selbst die kleinsten Copepoditstadien von *Microcalanus pygmaeus* werden bei einem durchschnittlichen Körperdurchmesser von ca. 100 µm bei einer Hievgeschwindigkeit von 0,3-0,4 m s<sup>-1</sup> mit 100% Effizienz gefangen (NICHOLS & THOMPSON 1991; SCHIEL pers. Mitt.), obwohl OMORI & IKEDA (1984) eine Maschenweite von 75% des Durchmessers des kleinsten zu fangenden Organismus bei 0,7-1,0 m s<sup>-1</sup> Schleppgeschwindigkeit

empfehlen. Vergleiche zwischen Netzen mit unterschiedlichen Maschenweiten haben gezeigt, daß selbst bei Benutzung von 100 µm Maschenweite die Abundanz der großen Copepoden nicht signifikant kleiner war als bei grobmaschigeren Netzen (SCHIEL pers. Mitt.).

c) Die mit 1000 m festgelegte Maximaltiefe berücksichtigt selbst für die bathy- und mesopelagischen Arten *Metridia gerlachei* und *Microcalanus pygmaeus* ca. 90-95% des Gesamtindividuenbestandes (SPIRIDONOV unveröff.). Da der Verteilungsschwerpunkt der meisten Zooplanktonarten sich während der Sommermonate in den epipelagischen und oberen mesopelagischen Bereich der Wassersäule verlagert (obere 500 m), kann insbesondere bei *Calanus propinquus* und *Stephos longipes* davon ausgegangen werden, daß nahezu 100% des Bestandes mit den Vertikalhols erfaßt worden sind. Selbst während der Wintermonate befinden sich zumindest die beiden großen Arten *C. propinquus* und *M. gerlachei* im Weddellmeer zu >95% in den oberen 1000 m der Wassersäule (NÖTHIG et al. 1991b; BATHMANN et al. eingereicht).

d) Mit Hilfe der selbstentwickelten Untereispumpe war es möglich auch die in den Netzfängen unterrepräsentierten Arten zu fangen und ihre Individuendichten direkt unter dem Eis zu bestimmen. Die großen Copepodenarten *Calanus propinquus*, *Calanoides acutus* und *Metridia gerlachei* wurden zwar auch auf einer Station im südöstlichen Weddellmeer mit der Pumpe gefangen, aber durch den Propeller sehr stark beschädigt. Nur die hinteren Cephalothoraxteile wurden ausgezählt, um so die Bestandsdichten abzuschätzen. Die mit Pumpen bestimmten Abundanzen liegen nach ARON (1958) über denen von Netzfängen. Inwieweit die zu untersuchenden Copepodenarten dem Ansaugstutzen der Pumpe entfliehen konnten, ist nicht bekannt, da eine Videokamera wie bei dem von CONOVER et al. (1988) entwickelten System fehlte. Die Vorteile von Pumpen überwiegen die der Netze. Das belegt auch das Problem mit dem von FUKUCHI et al. (1979) entwickelten NIPR-I-Netz, das unhandlich ist und nur mäßigen Erfolg brachte (SCHIEL, mdl. Mitt.). Generell stellen Netz-Systeme unter dem Eis nur in stark von Gezeiten/Strömungen beeinflussten Gebieten eine Alternative zu den Pumpen dar, weil die Netzmeidung in mehr oder minder stationären Wasserkörpern aufgrund der hohen Kontaktrate zu groß und somit eine Unterschätzung des Bestandes möglich ist.

## 5.2 Regionale Verbreitung und zeitliche Entwicklung

### 5.2.1 Abundanz und Biomasse

Neben *Calanoides acutus*, *Rhincalanus gigas* und *Ctenocalanus citer* stellen *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* die dominanten calanoiden Copepodenarten des Mesozooplanktons (0,2-20 mm nach SIEBURTH et al. 1978) innerhalb des Epi- und Mesopelagials in der Antarktis (VERVOORT 1965; HOPKINS 1971; VORONINA 1978; KACZMARUK 1983; ZMIJEWSKA 1983).

Vergleicht man die drei unterschiedlichen Gebiete zentrales Weddellmeer (Weddellmeer-Transekt), südöstliches Weddellmeer (Polarsternkuppen-Transekt) und Lazarev-See einerseits bezüglich ihrer Abundanzen und der sich durch die Populationsstruktur und die mittleren Individualgewichte ergebenden Biomassen und andererseits nach ozeanischen und neritischen Stationen getrennt, dann ergibt sich folgendes Bild:

Im ozeanischen Bereich sind die Schwankungen der Abundanzen und der Biomasse aller vier Arten mit einem Faktor von maximal 2,1 für die Abundanzen bzw. 1,7 für die Biomasse vergleichsweise gering (Abb. 5.2.1.1). Auf dem Schelf schwanken die Werte deutlich stärker um den Faktor 3,5 für die Individuenzahlen bzw. 5,7 für die Biomasse (Abb. 5.2.1.2). Würde man die Driftstation auf dem Schelf im Südosten des Weddellmeeres mit hinzuziehen, so wäre der Unterschied um mindestens eine Zehnerpotenz größer. Dies hängt einerseits mit Ort und Zeit der Reproduktion der untersuchten Arten zusammen, auf die später noch näher eingegangen wird, andererseits spielen die Hydrographie, Eisverhältnisse und Phytoplanktonentwicklung innerhalb des Weddell-Wirbels eine wichtige Rolle bei der Häufigkeit und damit der Biomasse der Planktonorganismen. BOYSEN-ENNEN (1987), KACZMARUK (1983) KURBJEWIT & ALI-KHAN (1990) und FRANSZ (1988) zeigen, daß vom Spätwinter bis in den Spätsommer (Oktober-März) die Abundanzen und Diversitäten der Copepodenfauna entlang der Schelfeise im Süden und Südosten signifikant niedriger sind als im Nordosten des Weddellmeeres. Dies hängt in erster Linie mit dem in der Regel späteren Aufbrechen des Eises im Süden und dem damit bedingten Nahrungsmangel in der Wassersäule zusammen (siehe BATHMANN et al. 1992). Sind die meteorologischen Bedingungen ungünstig, d.h. wehen starke Winde aus nördlichen Richtungen, dann wird das Packeis in das innere Weddellmeer gedrückt. Es kann sich keine Polynya bilden, in der es durch Zurückweichen des

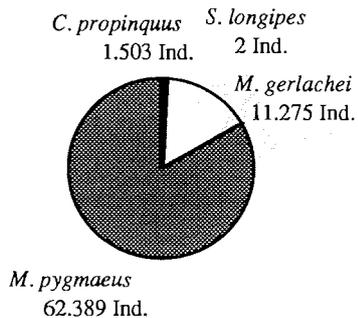
Eises durch katabatische Winde und gleichzeitige Tauprozeße zur Stabilisierung der Wassersäule und zur Frühjahrsblüte kommt (SULLIVAN et al. 1988).

Die Individuenzahlen bzw. deren relative Anteile und die abgeleiteten Biomassedaten lassen sich aufgrund der benutzten Geräte, der unterschiedlichen befischten Tiefen und vor allem der geringen Maschenweite von 100 µm nur bedingt mit anderen Arbeiten vergleichen. ZMIJEWSKA (1983) und FRANSZ (1988) benutzen 50 µm Netze im indischen Sektor der Antarktis bzw. im Weddellmeer. Ihre Abundanzen für die großen Copepoden gleichen denen dieser Arbeit und liegen zwischen ca. 200 und maximal 10.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Die kleinen Copepodenarten *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* waren in beiden Arbeiten in der Wassersäule nicht oder nur in sehr geringen Abundanzen vorhanden, obwohl SCHNACK et al. (1985a), HOPKINS (1985a) und HOPKINS & TORRES (1988) *M. pygmaeus* mit 200 bzw. 162 µm-Netzen als die häufigste calanoide Art neben *Metridia gerlachei* bzw. *Ctenocalanus citer* fanden.

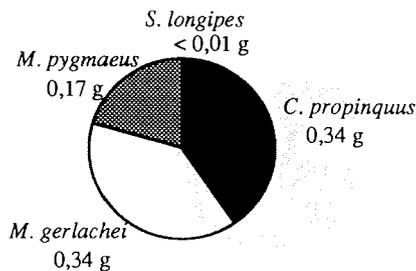
Da keine Gesamtbiomasse der bearbeiteten Proben bestimmt wurde, wird ein Vergleich mit bereits existierenden Daten anderer Autoren durchgeführt. Die Biomasse der vier Arten entspricht für den ozeanischen Bereich mit 0,85-1,46 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (Abb. 5.2.1.1) ca. 11-133% der Gesamtbiomasse des Mesozooplanktons im Weddell-Wirbel (EL-SAYED & TAGUCHI 1981; HOPKINS & TORRES 1988; BOYSEN-ENNEN et al. 1991). Für die Schelfbereiche liegt der Anteil mit 0,7-4,0 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (Abb. 5.2.1.2) bei 6-55% der Gesamtbiomasse (EL-SAYED & TAGUCHI 1981; BOYSEN-ENNEN et al. 1991). Obwohl der Anteil der Biomasse der untersuchten Copepodenarten an der Gesamtbiomasse des Mesozooplanktons stark schwankt, wird ihre Bedeutung sowohl für die neritischen als auch für die ozeanischen Regionen deutlich.

Unter Zuhilfenahme von Ergebnissen anderer Autoren, insbesondere denen von Schiel wird anschließend die Populationsstruktur und deren Entwicklung zusammengefaßt und diskutiert. Für alle vier untersuchten Copepodenarten wird die zeitliche Entwicklung der Populationen im östlichen Weddellmeer zwischen 10°O und 20°W und 68°S und 75°S dargestellt. Für *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei* und *Microcalanus pygmaeus* werden aufgrund ihres Verbreitungsschwerpunkts nur Stationen im ozeanischen Bereich, für *Stephos longipes* ausschließlich Schelfstationen verwendet.

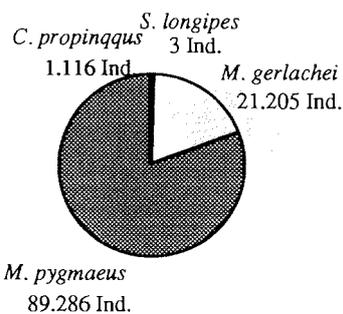
Weddellmeer ( $\Sigma = 75.168 \text{ Ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$ )



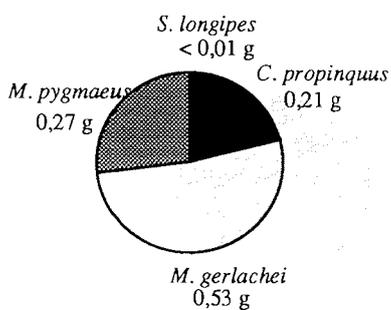
Weddellmeer ( $\Sigma = 0,852 \text{ g TG } 1000 \text{ m}^{-3}$ )



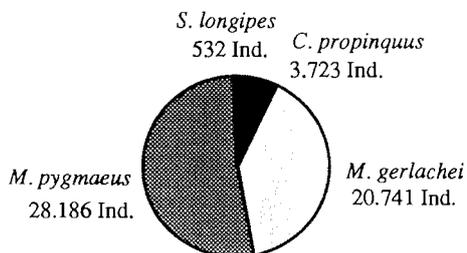
Polarsternkuppe ( $\Sigma = 111.608 \text{ Ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$ )



Polarsternkuppe ( $\Sigma = 1,010 \text{ g TG } 1000 \text{ m}^{-3}$ )



Lazarev-See ( $\Sigma = 53.181 \text{ Ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$ )



Lazarev-See ( $\Sigma = 1,463 \text{ g TG } 1000 \text{ m}^{-3}$ )

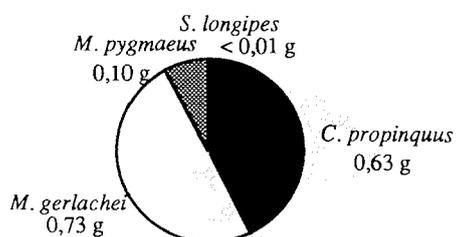
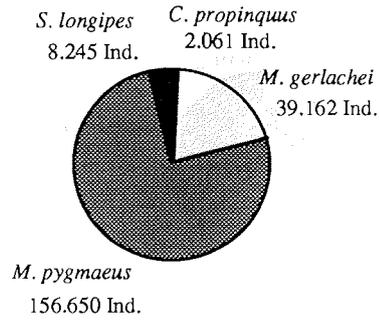
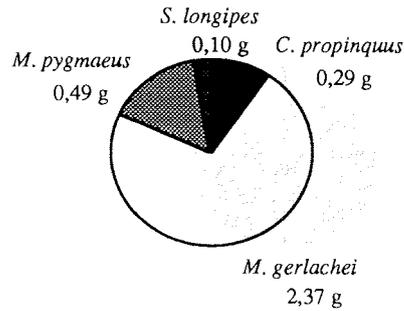


Abb. 5.2.1.1: Abundanzen (Ind. 1000 m<sup>-3</sup>) und Biomasse (g TG 1000 m<sup>-3</sup>) der vier untersuchten Copepodenarten auf den ozeanischen Stationen im zentralen Weddellmeer (Weddellmeertransekt), dem südöstlichen Weddellmeer (Polarsternkuppentranssekt) und der Lazarev-See als Teilgebiete des Weddell-Wirbels.

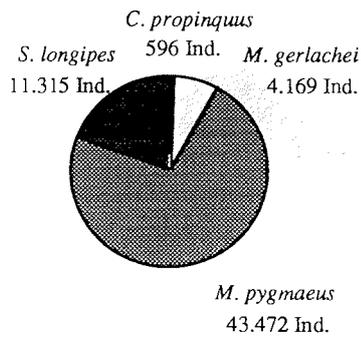
Weddellmeer ( $\Sigma = 206.118 \text{ Ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$ )



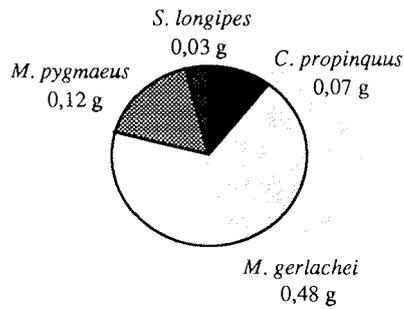
Weddellmeer ( $\Sigma = 3,244 \text{ g TG } 1000 \text{ m}^{-3}$ )



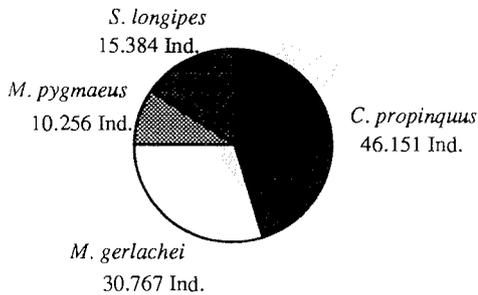
Polarsternkuppe ( $\Sigma = 59.551 \text{ Ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$ )



Polarsternkuppe ( $\Sigma = 0,698 \text{ g TG } 1000 \text{ m}^{-3}$ )



Lazarev-See ( $\Sigma = 102.558 \text{ Ind. } 1000 \text{ m}^{-3}$ )



Lazarev-See ( $\Sigma = 3,975 \text{ g TG } 1000 \text{ m}^{-3}$ )

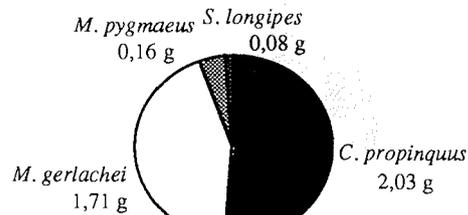


Abb. 5.2.1.2: Abundanzen (Ind. 1000 m<sup>-3</sup>) und Biomasse (g TG 1000 m<sup>-3</sup>) der vier untersuchten Copepodenarten auf den neritischen Stationen im zentralen Weddellmeer (Weddellmeertransekt), dem südöstlichen Weddellmeer (Polarsternkuppen-transekt) und der Lazarev-See als Teilgebiete des Weddell-Wirbels.

## 5.2.2 *Calanus propinquus*

### 5.2.2.1 Horizontal- u. Vertikalverteilung

Mit Ausnahme des Schelfs in der Lazarev-See macht *Calanus propinquus* maximal 7% der Individuen aller vier Copepodenarten in den ozeanischen und neritischen Regionen des Weddell-Wirbels aus (Abb. 5.2.1.1 und 5.2.1.2). Aufgrund der großen Anteile junger Copepoditstadien (CI-CIII) der neuen Generation ist *C. propinquus* auf dem Schelf der Lazarev-See mit durchschnittlich 46.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (=45%) die zahlreichste der vier Copepodenarten (Abb. 5.2.1.2). Die niedrigen Abundanzen von 600-3.700 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (=1-7%) in den ozeanischen und neritischen Gebieten des Weddell-Wirbels entsprechen den Ergebnissen anderer Autoren aus dem Weddellmeer (HUBOLD & HEMPEL 1987; BOYSEN-ENNEN & PIATKOWSKI 1988; FRANSZ 1988; SCHNACK-SCHIEL et al. 1991), dem Bereich der antarktischen Halbinsel (SCHNACK et al. 1985a; ZMIJEWSKA 1985) und der Weddellmeer-Scotia-See-Konfluenz (FRANSZ et al. eingereicht) für die Frühjahrs- und Sommermonate. In der Scotia-See liegen die Abundanzen von *C. propinquus* im Gegensatz zu den beiden anderen großen Arten *Calanoides acutus* und *Rhincalanus gigas* unabhängig von der Jahreszeit um eine Größenordnung niedriger als im Weddell-Wirbel (VLADIMIRSKAYA 1978; VORONINA et al. 1978; ATKINSON 1991; BATHMANN et al. eingereicht). Im südlichen Weddellmeer liegen die Abundanzen aller großen Copepoden zumindest während der Sommermonate um ca. eine Größenordnung niedriger sind als im restlichen Bereich des Weddellmeeres und für *C. propinquus* bei unter 300 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> liegen (KACZMARUK 1983; KURBJEWIT & ALI-KHAN 1990). Ähnlich gering sind die Abundanzen von *C. propinquus* nur noch im Herbst (März-April) in der Croker Passage (HOPKINS 1985a) und im Frühwinter (Mai) im Bereich der antarktischen Halbinsel (MARIN & SCHNACK-SCHIEL 1993), wo sie 100 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> für die gesamte Wassersäule nicht überschreiten. Im Kontrast dazu stehen die von NÖTHIG et al. (1991b) und BATHMANN et al. (eingereicht) im Winter (Aug.-Sept.) gefundenen Abundanzen im zentralen Weddellmeer, die 5.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> für die oberen 1000 m erreichen und damit den Werten vom Frühjahr und Sommer dieser Arbeit gleichen (s. Kapitel 4).

Der horizontale Verteilungsschwerpunkt für *Calanus propinquus* ist anhand der vorliegenden Daten nicht eindeutig auf den neritischen oder ozeanischen Bereich festlegbar. Auffällig ist jedoch, daß zu Beginn und im Anschluß an die Reproduktionsphase die Abundanzen auf dem Schelf am höchsten sind, während sie im Spätwinter und Frühjahr vor der Reproduktion im ozeanischen Bereich höher sind. JAZDEWSKI

et al. (1982) finden *C. propinquus* an der antarktischen Halbinsel im ozeanischen Bereich deutlich häufiger als im kalten Küstenbereich. Auch SCHNACK et al. (1985a) berichten von der vergleichsweise flachen Bransfield-Straße nur geringe Abundanzen, hohe Abundanzen hingegen von bis zu 25.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> im ozeanischen Bereich bei den South Orkneys. Identische Beobachtungen machen FRANZ et al. (eingereicht) im Bereich der South Orkneys. Ein weiteres generelles Phänomen sind die sehr geringen Abundanzen auf dem westlichen Schelf des Weddellmeeres (BATHMANN et al. eingereicht), die sich nur durch ein Ausdünnen der Population durch die Verdriftung unter die Schelfeise erklären lassen (=hohe Mortalität aufgrund Erschöpfung der Energiereserven).

Obwohl *Calanus propinquus* über die gesamte Wassersäule bis in mindestens 3000 m Tiefe vorkommt (NÖTHIG et al. 1991b; BATHMANN et al. eingereicht), befindet sich der vertikale Verteilungsschwerpunkt unabhängig von Eisbedeckung, Jahreszeit oder dem Ursprung des Wasserkörpers im Epipelagial zwischen 300 m und der Oberfläche (MARIN & SCHNACK-SCHIEL 1993; NÖTHIG et al. 1991b; BATHMANN et al. eingereicht), hauptsächlich jedoch im kalten Winterwasser der oberen 100-200 m. Das Abundanzmaximum liegt Ende Februar/Anfang März mit bis zu 150.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> in Oberflächennähe auf dem Schelf der Lazarev-See. Auch im Frühwinter (Mai) an der antarktischen Halbinsel (MARIN & SCHNACK-SCHIEL 1993), im Juni im Bereich der South Sandwich Inseln (MARIN 1988b) und im August-September im zentralen Weddellmeer (NÖTHIG et al. 1991b; BATHMANN et al. eingereicht) finden sich die Verteilungsschwerpunkte in den oberen 300 bzw. 200 m mit Abundanzen bis zu 20.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> in den obersten 50 m. Damit zeigt *C. propinquus* im Gegensatz zu *Calanoides acutus* keine ausgeprägte ontogenetische Vertikalwanderung (ANDREWS 1966; MARIN 1988a, b; SCHNACK-SCHIEL et al. 1991).

Generell gilt für *Calanus propinquus*, daß innerhalb des Weddellmeeres die Abundanzen integriert über die oberen 1000 m niedriger sind als in der Westwind-drift (BOYSEN-ENNEN 1987; KANAYEVA 1968) und daß sie innerhalb des Weddellmeeres im Gegensatz zu OTTESTAD'S (1936) Aussage von Norden nach Süden abnehmen (KACZMARUK 1983; KURBJEWIT & ALI-KHAN 1990).

#### 5.2.2.2 Biomasse

Trotz der geringen Individuenzahlen im ozeanischen Bereich steht *Calanus propinquus* mit 0,21-0,63 g TG 1000 m<sup>-3</sup> nach *Metridia gerlachei* an zweiter Stelle in Bezug auf die Biomasse (Abb 5.2.1.1). Auf dem Schelf des Weddellmeeres liegt

die Biomasse von *C. propinquus* vor der Reproduktion mit 0,07-0,29 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (=9-10%) noch hinter der von *Microcalanus pygmaeus* an dritter Stelle. Erst nach Einsetzen der Reproduktion und dem Gewichtszuwachs der CV und Adulten zwecks Überwinterung im Spätsommer ist *C. propinquus* Anfang/Mitte März auf dem Schelf in der Lazarev See mit durchschnittlich 2 g TG 1000 m<sup>-3</sup> die biomassemäßig wichtigste der vier untersuchten Arten. Die gemachten Beobachtungen entsprechen dem generellen Eindruck älterer Arbeiten (OTTESTAD 1932, 1936; OMMANEY 1936), daß *C. propinquus* nach *Calanoides acutus* und *M. gerlachei* die häufigste und bezüglich der Biomasse wichtigste Art in der Antarktis ist. FOXTON (1956) nennt zwei jahreszeitliche Bestandsmaxima der großen Copepoden in Oberflächennähe, die durch die ontogenetische Vertikalwanderung bedingt sind. Das erste Maximum findet sich in der Regel im November/Dezember, wenn ältere Stadien (CIV-CVI) aus größeren Tiefen an die Oberfläche wandern. Dieses Maximum wurde für *C. propinquus* wahrscheinlich aufgrund der schlechten Eisverhältnisse (LUKIN & PROVORKIN 1992) und der damit verbundenen Nahrungsknappheit erst mit einem Monat Verspätung ab Mitte Dezember auf dem Schelf erreicht (Station 115). Das zweite Bestandsmaximum findet sich im Februar/März, wenn die neue Generation hauptsächlich aus jungen Copepoditen CI-CIII besteht (VORONINA 1968). Dieses Stadium der Populationsentwicklung wird Ende Februar bis Mitte März auf dem Schelf in der Lazarev-See erreicht (s. Kapitel 4).

Obwohl auch für *Calanus propinquus* Gewichtsdaten für einzelne Stadien vorliegen (MIZDALSKI 1988), gibt es nur wenige Arbeiten, die diese Werte auch ins Verhältnis zur Biomasse des Gesamtzooplanktons oder zumindest ins Verhältnis zu den wichtigsten anderen Arten setzen (HOPKINS 1985b; HOPKINS & TORRES 1988; BOYSEN-ENNEN et al. 1991; SIEGEL et al. 1992). Mit 0,03 g TG 1000 m<sup>-3</sup> liegt die Biomasse von *C. propinquus* in der Croker Passage noch unter der der kleinen Copepoden *Microcalanus pygmaeus* und *Oncaea* spp. und damit um mindestens den Faktor 2 unter den in dieser Untersuchung liegenden Werten. Für März nennen HOPKINS & TORRES (1988) die niedrigsten Zooplanktonbiomasse-daten für die Antarktis mit 1,1-1,3 g TG 1000 m<sup>-3</sup> im Westen des Weddellmeeres. Eisbedeckte und eisfreie Gebiete unterscheiden sich dabei nicht signifikant (s.a. SIEGEL et al. 1992). *C. propinquus* ist in beiden Bereichen mit 0,11-0,14 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (10-11,2%) die drittichtigste Art nach *Calanoides acutus* und *Metridia gerlachei*. Die Werte liegen damit im unteren Bereich der vorliegenden Arbeit. Im nördlichen Weddellmeer ist *C. propinquus* im Oktober/November mit 0,32 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (nach Konversion Naßgewicht:Trockengewicht = 8:1, nach HAGEN 1988) die häufigste Art unter dem Packeis für die oberen 300 m.

### 5.2.2.3 Populationsstruktur und -entwicklung

#### a) Spätwinter und Frühjahr

Im Spätwinter und Frühjahr (Oktober-Dezember) liegt das mittlere Populationsstadium [S] für *Calanus propinquus* im östlichen Weddellmeer zwischen 4 und 5 und die Abundanz für die oberen 1000 m im Mittel bei nur ca. 1.000 Ind. 1000m<sup>-3</sup> (Tab. 5.2.2.3.1). Der Anteil der Adulten liegt zu dieser Jahreszeit mit meist über 20% an der Gesamtpopulation am höchsten für den Untersuchungszeitraum (Tab. 5.2.2.3.1; Abb. 5.2.2.3.1). Das Weibchen:Männchen-Verhältnis ist von Anfang November bis Mitte Dezember mit unter 10:1 recht ausgeglichen (Tab. 5.2.2.3.1). Somit haben die Männchen aufgrund eines besseren Geschlechterverhältnisses größere Chancen ein Weibchen zu befruchten (ATKINSON 1991). Dies bringt dem einzelnen Männchen zwar nicht den Vorteil einer häufigen Weitergabe seines Erbmaterials, aber die Population als solche hat bessere Überlebenschancen, da nahezu alle Weibchen mit großer Wahrscheinlichkeit befruchtet werden. Im Sommer ist das Geschlechterverhältnis unausgeglichen und die Abundanzen der Adulten gering. Eine Kopulation ist daher unwahrscheinlich. Die niedrigen Abundanzen der Adulten und das hohe Geschlechterverhältnis während der Wintermonate im zentralen Bereich des Weddellmeeres (BATHMANN et al. eingereicht) scheinen eine Kopulation in dieser Zeit ebenfalls auszuschließen. In der Konfluenzzone und in der Westwinddrift ist das Geschlechterverhältnis im Winter jedoch sehr ausgeglichen (VLADIMIRSKAYA 1978; MARIN 1988b; BATHMANN et al. eingereicht). Dort wäre eine erfolgreiche Kopulation selbst im Winter möglich.

In der Vertikalen sind die Geschlechterverhältnisse im Sommer unterhalb 100 m zwar ausgeglichen, aber die Abundanzen der Adulten sind mit durchschnittlich 100 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> sehr gering. Ähnliche Bedingungen finden SCHNACK-SCHIEL et al. (1991) im Januar/Februar im östlichen Weddellmeer vor. Eine ausreichende "Trefferrate" und somit Erfolgsquote besitzen die Männchen somit nur im Spätwinter/Frühjahr in den oberen 100 m, wo sie auch zahlenmäßig häufig sind (Abb. 4.1.1.13).

Die Populationsstruktur im östlichen Weddellmeer für das Frühjahr entspricht damit einer Modifikation des von VORONINA (1972a) beschriebenen Stadienverteilungstyp 2, da erstens noch keine CI vorkommen und zweitens der Verteilungsschwerpunkt aller Stadien zumindest Mitte Oktober/Anfang November zwischen 500 und 200 m liegt (SCHNACK-SCHIEL et al. 1991). Ein nicht unerheblicher Teil der Population befindet sich zu diesem Zeitpunkt bereits in den obersten 100 m der Wassersäule.

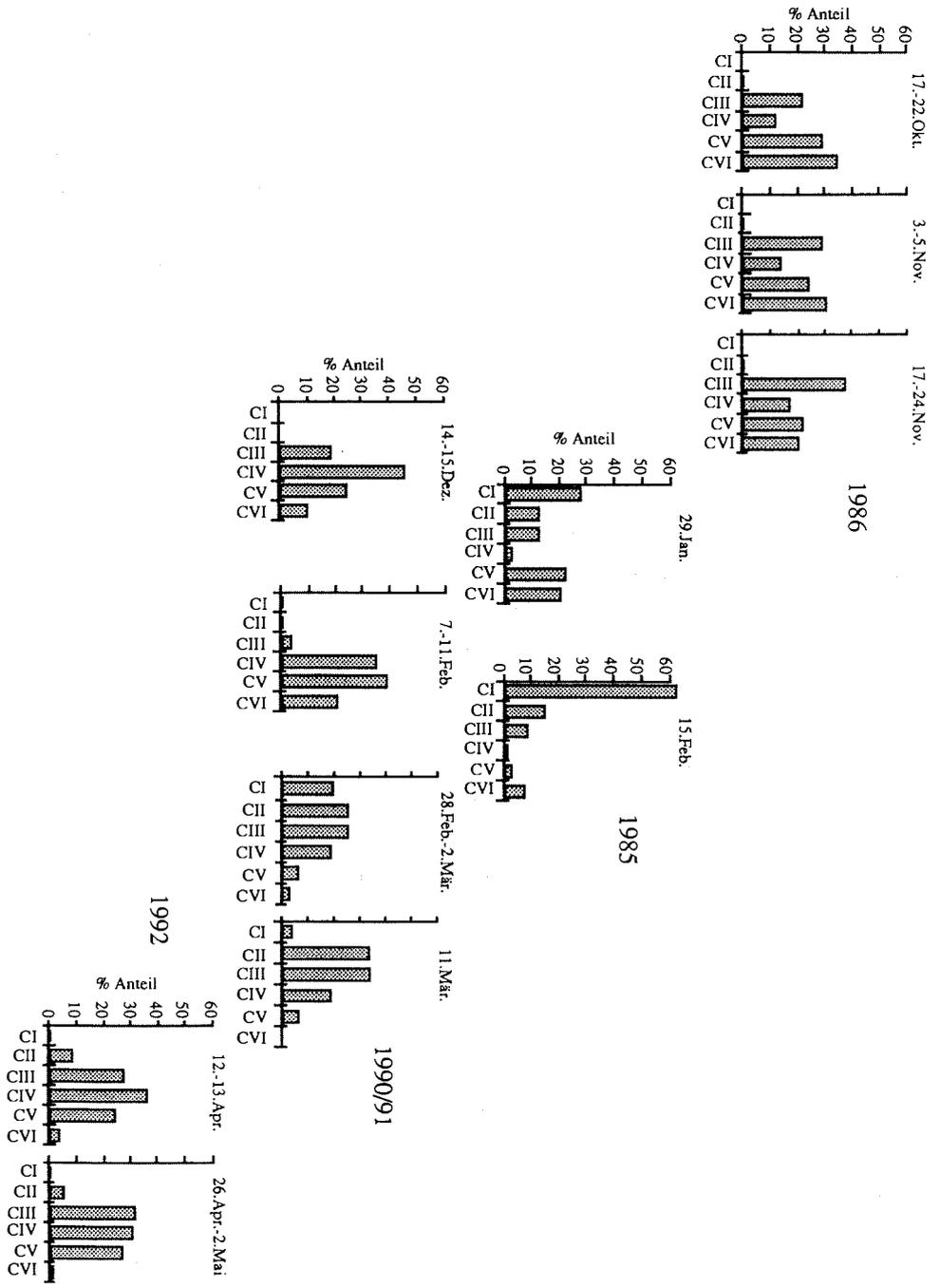
Damit gleicht die Stadienverteilung der im September/Oktober von BATHMANN et al. (eingereicht) und der für Mitte Dezember 1990 (Abb. 4.1.1.1) für das zentrale Weddellmeer beschriebenen. Die zwischenjährige Variabilität kann maximal also über 2 Monate betragen und ist in erster Linie von den hydrographischen Bedingungen und den Eis- bzw. Lichtverhältnissen abhängig.

Tab. 5.2.2.3.1: *Calanus propinquus*: Zeitraum der Probennahme im östlichen Weddellmeer, n = Anzahl der berücksichtigten Stationen, mittlere Abundanzen pro 1000 m<sup>3</sup>, Mittelwerte für das mittlere Populationsstadium [S], Abundanz der adulten Stadien pro 1000 m<sup>3</sup> und durchschnittliches Geschlechterverhältnis (\* Werte von Schnack-Schiel).

Zeitraum	n	Abundanz [1000 m <sup>-3</sup> ]	[S]	Abundanz d. Adulten [1000 m <sup>-3</sup> ]	Geschlechter- verhältnis [W:M]
17.-22. Okt. 86*	5	1.450	4,7	508	16,0
3.-5. Nov.86*	3	1.100	4,6	344	7,5
17.-24. Nov.86*	6	890	4,2	187	3,8
14.-15. Dez.90	2	710	4,3	72	3,5
29. Jan.85*	3	1.430	3,5	300	14,0
7.-11. Feb.91	2	960	4,7	198	21,0
15. Feb.85*	3	5.870	2,0	470	21,0
28. Feb.- 2. Mär.91	4	7.975	2,8	113	27,3
11. Mär.91	2	8.966	2,9	60	k.M.
12.-13. Apr.92*	4	3.890	3,9	156	k.M.
26. Apr.-2. Mai 92*	5	3.570	3,8	71	k.M.

Das Phänomen der CIII als Überwinterungsstadium im zentralen Bereich des Weddellmeeres und der CIV bis CVI Stadien im nördlichen, eisfreien Bereich des antarktischen Zirkumpolarstroms (VLADIMIRSKAYA 1978; MARIN 1988a, b; BATHMANN et al. eingereicht; FRANZS et al. eingereicht) und im Schelfbereich (SCHNACK-SCHIEL et al. 1991; diese Arbeit) im Spätwinter/Frühjahr ist von genereller Bedeutung. Es deutet auf eine verzögerte Entwicklung der Population im zentralen Teil des Weddell-Wirbels im Gegensatz zu den Schelfbereichen und dem antarktischen Zirkumpolarstrom hin (s.a. VLADIMIRSKAYA 1978). CI fehlen im Winter/Frühjahr vollständig, weil die Reproduktion in der Regel frühestens Mitte

November/Anfang Dezember einsetzt (VORONINA 1984; KOSOBOKOVA 1992; diese Arbeit). Der Gonadenreifeindex von *C. propinquus* bestätigt, daß der größere Teil der Population noch nicht zur Eiablage fähig ist. Die in situ-Eiproduktionsexperimente untermauern diesen Befund und erst ab Mitte Dezember finden sich erhöhte Eiproduktionsraten, die ihr Maximum zur Zeit der höchsten Primärproduktion Ende Dezember/Anfang Januar erreichen (Abb. 4.2.2.2). Damit fällt auch für *C. propinquus* die Hauptreproduktionszeit wie bei *C. finmarchicus* und *Metridia longa* in subarktischen Gewässern mit dem Zeitraum der Frühjahrsblüte der Diatomeen zusammen (TANDE & HOPKINS 1981; GRÖNVIK & HOPKINS 1984; HOPKINS et al. 1984). Das *C. propinquus* in diesem Zeitraum selbst unter Hungerbedingungen noch gut reproduzieren kann und dabei in erster Linie vermutlich Reservestoffe verwendet, wird durch ähnliche Experimente für *C. glacialis* aus der Arktis bestätigt (CONOVER 1988; SMITH 1990; HIRCHE & KATTNER in Druck). Aufgrund niedriger C/N-Verhältnisse von  $\leq 4$  und Gesamtlipidgehalten von  $\leq 10\%$  am Trockengewicht während des Frühjahrs (s. a. KOSOBOKOVA et al. 1989; DRITS et al. 1993), sind die Weibchen von *C. propinquus* während dieser Zeit nicht in der Lage, die Hauptreproduktion von Energiereserven zu bestreiten. *Rhincalanus gigas* (MARIN 1988a, b; ATKINSON 1991) und die arktischen Arten *Calanus glacialis* (TANDE et al. 1985) und *C. hyperboreus* (DIGBY 1954; CONOVER 1988) scheinen dazu aber in der Lage zu sein. Außerdem belegen SCHNACK-SCHIEL et al. (1991), daß Weibchen und CV von *C. propinquus* im Oktober/Anfang November keine Nahrung zu sich nehmen, d.h. die Reproduktion kann auch nicht aus vorhandener Nahrung bestritten werden. Sehr geringe Eiproduktionsraten vor der Frühjahrsblüte Anfang Dezember (s. Kapitel 4) stimmen nur vage mit den Ergebnissen von FRANZ (1988) überein, der geringe Mengen an Eiern und Nauplien von *C. propinquus* im Oktober-November bereits vor der Frühjahrsblüte findet. Mit den vorliegenden Ergebnissen würde *C. propinquus* in die erste Kategorie der von HEINRICH (1962) beschriebenen Lebensstrategien für Copepoden fallen, deren Reproduktion hauptsächlich während der Frühjahrsblüte stattfindet. Die Möglichkeit vor der Frühjahrsblüte zu reproduzieren, hilft die kurze eisfreie Zeit bei Nutzung fleckenhaft verteilter Nahrung in "Leads" und Polynyas zu strecken, so wie es für *C. glacialis* auch in der Arktis beschrieben wird (SMITH 1990; KATTNER et al. eingereicht). Ob dies auch wirklich der Fall für *C. propinquus* ist, muß erst in speziellen Experimenten geprüft werden. Licht kann als zusätzlicher, auslösender Faktor der Reproduktion (NORRBIN 1992) sicherlich auch in der Antarktis von großer Bedeutung sein!



Abh. 5.2.2.3.1: *Calanus propinquus*: Zeitliche Entwicklung der Population im Zeitraum von Mitte Oktober bis Anfang Mai.

Unter der Annahme isochronischen Wachstums (MILLER et al. 1977; MCLAREN 1978) dauert die Stadienentwicklung bei *C. propinquus* vom Ei bis zum CI 49-84 Tage. Die höchste Mortalität während dieser Phase des Lebenszyklus ist der Übergang vom NII zum sich aktiv ernährenden NIII und nicht die sich daran anschließende Phase bis zum CI (*vide infra* LANDRY 1983). Nimmt man den 1. Dezember für den Eiablagebeginn, dann stimmen die Maxima für die CI Ende Januar/Mitte Februar 85 im nordöstlichen Weddellmeer (Abb. 5.2.2.3.1) sehr gut mit der beobachteten Entwicklungszeit der Nauplien überein.

#### b) Sommer

Ende Januar zeigt sich im östlichen Weddellmeer eine für den Sommer typische Bimodalität (SCHNACK-SCHIEL et al. 1991): Prozentual dominiert bereits die neue Generation mit CI-CIII, ältere Copepoditstadien CV/CVI der Vorjahresgeneration sind noch häufig, nehmen aber im Laufe des Sommers deutlich ab (Abb. 5.2.2.3.1). Das mittlere Populationsstadium [S] liegt bei 2 und 2,8 (Tab. 5.2.2.3.1). Der eigentliche Schub der neuen Generation, der auch zu den hohen Abundanzen von fast 9.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> führt (Tab. 5.2.2.3.1), findet aber erst Mitte/Ende Februar statt. Im Sommer 1991 hinkt die Entwicklung wie bereits für das Frühjahr angedeutet um 2-4 Wochen hinterher (Abb. 5.2.2.3.1). Das Geschlechterverhältnis liegt Ende Januar bei über 10:1 und steigt bis Anfang März bis auf fast 30:1 an.

Die Hauptreproduktionszeit ist Ende Januar bereits vorüber (Abb. 4.2.2.2) und die Weibchen haben zum größten Teil in Oberflächennähe abgelaicht. Es kommt nun innerhalb kurzer Zeit zur Einlagerung von großen Mengen an Lipiden, hauptsächlich Triacylglyceriden (HAGEN 1988), von bis zu knapp 50% des Trockengewichts bei den CV und den Weibchen. Trotz der Gewichtszunahme, macht der Lipidanteil am Trockengewicht der Männchen ähnlich wie bei den jungen Stadien CII und CIII nur ca. 20% im Februar aus (SCHNACK-SCHIEL et al. 1991). Die während des Sommers bis auf 8-9:1 ansteigenden C/N-Verhältnisse für die CV und Weibchen unterstützen die beschriebenen Beobachtungen.

Nach Einlagerung ausreichender Lipidreserven stellen die wenigen CV und Adulten die Nahrungsaufnahme ein und beginnen in die Tiefe abzuwandern (DRITS et al. 1993). Die jüngeren Stadien bleiben zum großen Teil an der Oberfläche, insbesondere im zentralen Bereich des Weddellmeeres (NÖTHIG et al. 1991b; BATHMANN et al. eingereicht).

Ähnliche Ergebnisse finden andere Autoren für den antarktischen Zirkumpolarstrom mit dem Unterschied einer nordsüdlichen Zeitverschiebung zum Weddellmeer

(VORONINA 1972a, b, 1984; MARIN 1988a, b; FRANZ et al. eingereicht) und einer Stadienverschiebung (BATHMANN et al. eingereicht). Im antarktischen Zirkumpolarstrom findet *C. propinquus* bessere und längeranhaltende Nahrungsbedingungen vor und kann sich bis zum CV oder gar CVI in einem Sommer entwickeln. Im zentralen Weddellmeer erlaubt die kurze Zeit geringer Eisbedeckung und damit verfügbarer Nahrung in der Wassersäule die Entwicklung nur bis zum CIII, maximal bis zum CIV. Die Eisalgen und auch die Protozoen reichen vermutlich quantitativ als auch qualitativ nicht aus, um ein weiteres Wachstum zu gewährleisten. Für das östliche Weddellmeer berichten HAGEN (1988) und SCHNACK-SCHIEL et al. (1991) von einem Anstieg der Lipide von ca. 25% Ende Januar bis auf über 50% Ende Februar. Ähnlich ist der Verlauf des Gesamtlipidgehaltes bei den CV und Adulten von *C. propinquus* im nordöstlichen Weddellmeer und dem Zirkumpolarstrom (DRITS et al. 1993). Die Lipide setzen sich in erster Linie aus den für Diatomeen typischen Fettsäuren zusammen, die die Triacylglyceride bilden und Anzeiger für kontinuierliche Nahrungsaufnahme im Gegensatz zu den Wachsestern sind, die lange Zeiten des Hungers Bedeutung haben (LEE & HIROTA 1973; SARGENT et al. 1981; REINHARDT & VAN VLEET 1986). *C. propinquus* macht diesbezüglich eine große Ausnahme von den übrigen antarktischen (REINHARDT & VAN VLEET 1986; HAGEN 1988; FAHL 1991) und den arktischen Copepoden (SARGENT et al. 1976; KATTNER et al. 1989), die für gewöhnlich Wachsester als Speicherlipide einlagern. Damit gleicht *C. propinquus* dem antarktischen Krill (*Euphausia superba*), der ebenfalls Triacylglyceride einlagert und sich während der Wintermonate unter dem Eis von Eisalgen und Metazoen ernährt (DALY & MACAULY 1988; MARSCHALL 1988). Mageninhaltsuntersuchungen belegen, daß *C. propinquus* sich ebenfalls während des Winters von Phytoplankton (MARIN 1988a; BATHMANN et al. 1991) und unter dem Eis von Metazoen (HOPKINS 1985b; HOPKINS & TORRES 1989) ernährt.

#### c) Herbst

Im Herbst (April/Mai) hat sowohl die Zahl der CI als auch die der CV/CVI signifikant abgenommen (Abb. 5.2.2.3.1) und das mittlere Populationsstadium [S] beträgt 2,9-3,9 (Tab. 5.2.2.3.1). Dies entspricht den Ergebnissen von VORONINA & KOLOSOVA (1992), die im März hauptsächlich CIII finden. Bereits ab Mitte März sind keine Männchen mehr vorhanden, obwohl sie im Winter im zentralen Teil des Weddellmeeres von BATHMANN et al. (eingereicht) in geringen Zahlen beschrieben werden. Da die Männchen von *Calanus propinquus* im Gegensatz zu *Calanoides*

*acutus* (BRADFORD 1988) oder anderen Calanidae (FULTON 1973) gut ausgeprägte Mundwerkzeuge besitzen (SCHNACK-SCHIEL et al. 1991; KURBJEWIT unveröff.) und deutlich an Gewicht zunehmen, erscheint es unwahrscheinlich, daß sie verhungert sind. Wahrscheinlich halten sie sich während der Herbst- und Wintermonate hauptsächlich unterhalb 1000 m auf (VLADIMIRSKAYA 1978) und ernähren sich von heterotrophen Organismen.

Anfang/Mitte März findet selbst unter guten Nahrungsbedingungen keine Reproduktion mehr statt. Alle untersuchten Weibchen haben im März abgelaicht. Dies wird durch Untersuchungen von KOSOBOKOVA (eingereicht) bestätigt. DRITS et al. (1993) vermuten, daß aufgrund der hohen Lipidwerte im Herbst die Weibchen im nächsten Jahr noch einmal reproduzieren können. Licht als Auslöser für den Übergang von der Reproduktions- zur Lipidakkumulationsphase und den sich daran anschließenden Abstieg in die Tiefe kann deshalb der wichtigste Auslöser sein.

#### 5.2.2.4 Lebenszyklus von *Calanus propinquus*

Nach "Voroninas Asynchronismus Hypothese" (VAH; VORONINA 1978) wandern die CIV und CV Copepoditstadien von *Calanoides acutus* und *Calanus propinquus* aufeinanderfolgend im Frühjahr an die Oberfläche, häuten sich zum Adultus und kopulieren in den oberen 200 m. Die neue Generation der CI und CII ernährt sich an der Oberfläche und wächst dort bis gegen Ende des Sommers zum CIII und CIV, um anschließend in größere Tiefen von über 500 m abzustiegen und dort zu überwintern. MARIN (1988a, b) stellte im Gegensatz dazu unabhängige Lebenszyklen für beide Arten (und *Rhincalanus gigas*) auf, die nicht auf zwischenartlicher Konkurrenz basieren. Danach steigen CV von *C. propinquus* und *C. acutus* gleichzeitig an die Oberfläche. Die CV von *C. acutus* häuten sich jedoch noch in der Tiefe zu Adulten, wo es auch zur Kopulation kommt, während die CV von *C. propinquus* erst an die Oberfläche steigen, sich dort zu Adulten häuten, kopulieren und reproduzieren. Ein Teil der Population von *C. propinquus* verbleibt im Gegensatz zu *C. acutus* während des Winters an der Oberfläche und ernährt sich von Eisalgen, während der andere Teil der Population zum Überwintern in größere Tiefen absteigt. Im Frühjahr treffen diese beiden Subpopulationen dann an der Oberfläche wieder aufeinander. DRITS et al. (1993) stellten eine weitere Alternative zu den von VORONINA (1978) und MARIN (1988a, b) aufgestellten Lebenszyklen von *C. propinquus* vor. Danach erscheint aufgrund geringer Respiration und erhöhter Lipideinlagerungen von CV und Weibchen in größeren Tiefen ein Überdauern der Wintermonate möglich. Weibchen produzieren im Frühjahr an der

Oberfläche und die neue Population entwickelt sich während der Sommermonate bis zum CIV/CV, die zum Herbst hin in größere Tiefen abwandern (500-1000m) und dort den Winter verbringen. Im nächsten Frühjahr steigen diese Tiere an die Oberfläche, um während des Sommers ausreichend Lipide einzulagern und erneut als CV den Winter in der Tiefe zu überdauern. Erst im zweiten Jahr häuten sich die CV zu Adulten an der Oberfläche, um dort zu kopulieren und anschließend zu reproduzieren. Die Überwinterung der Weibchen im darauffolgenden Winter und eine erneute Reproduktionsphase im dritten Jahr scheint aufgrund der hohen Lipideinlagerungen und der geringen Respirationswerte der Weibchen möglich.

Aus meinen Ergebnissen lassen sich in Verbindung mit den Ergebnissen von SCHNACK-SCHIEL et al. (1991; unveröffentlicht) und denen von BATHMANN et al. (eingereicht) eine Kombination der von VORONINA (1972a, 1984), MARIN (1988a, b) und DRITS et al. (1993) gegebenen Lebenszyklen für *Calanus propinquus* a) für den Zirkumpolarstrom und wahrscheinlich auch den Küstenstrom im Weddellmeer (Abb. 5.2.2.4.1a) und b) das zentrale Weddellmeer ableiten (Abb. 5.2.2.4.1b):

#### a) Zirkumpolarstrom und Küstenstrom

Die Kopulation findet aufgrund der Vielzahl von Männchen hauptsächlich an der Oberfläche im Frühjahr (MARIN 1988b), aber auch im Winter und während des Aufstiegs im Frühjahr aus Tiefen von 500-1000 m Tiefe an die Oberfläche statt (VLADIMIRSKAYA 1978). Im Gegensatz zum Weddellmeer findet der Aufstieg früher (VLADIMIRSKAYA 1978) und im Zirkumpolarstrom aus größeren Tiefen statt (VORONINA 1972a, 1984). Die Eiablage findet ausschließlich im Frühjahr im Epipelagial, meist konzentriert im kalten Winterwasser der oberen 100 m kurz vor (FRANSZ 1988), aber hauptsächlich während der Frühjahrsblüte statt. Während des Sommers befindet sich der größte Teil (>90%) der Population in Oberflächennähe (VORONINA 1972a; 1984). Aufgrund vergleichsweise guter Nahrungsbedingungen und einer vergleichsweise langen Sommerperiode entwickeln sich die Nauplien während des ersten Sommers bis zum CIV/CV (DRITS et al. 1993), die im Herbst zum größten Teil in größere Tiefen absteigen (MARIN 1988b; DRITS et al. 1993). Ein vermutlich kleinerer Teil verbleibt während des Winters an der Oberfläche (MARIN 1988b; BATHMANN et al. eingereicht) und ernährt sich dort von Eisalgen (MARIN 1988a) und heterotrophen Organismen unter dem Eis (HOPKINS & TORRES 1989). Im darauffolgenden Frühjahr steigen die CIV/CV an die Oberfläche, um während des Sommers ausreichende Lipidvorräte für den Winter anzulegen (HAGEN 1988; SCHNACK-SCHIEL et al. 1991). Im zweiten Winter kommt es in der

Tiefe zur Häutung zum Adultus und im Frühjahr zur Eiablage an der Oberfläche. Aufgrund der hohen Lipidmengen, die die Weibchen einlagern (HAGEN 1988; SCHNACK-SCHIEL et al. 1991; DRITS et al. 1993), besteht die Möglichkeit, daß ein kleiner Teil der Weibchen nach Überwinterung in der Tiefe ein zweites Mal im folgenden Sommer ablaicht (DRITS et al. 1993).

#### b) Zentrales Weddellmeer

Im Gegensatz zum antarktischen Zirkumpolarstrom kommt es aufgrund der kurzen eisfreien Vegetationsperiode zu einer Verzögerung der Entwicklung im zentralen Weddellmeer (VLADIMIRSKAYA 1978). Die Kopulation findet wie im Zirkumpolarstrom im Winter und Frühjahr statt. Der Schwerpunkt der älteren Populationsteile liegt im Winter im Gegensatz zum Zirkumpolarstrom im Bereich des T<sup>max</sup> (WDW) zwischen 500 und 100 m Tiefe (MARIN 1988a; VORONINA 1972a). Die Eiablage findet an der Oberfläche, verstärkt im eisfreien Bereich statt. Die neue Generation kann sich im ersten Sommer aufgrund der kurzen Vegetationsperiode aber nur bis zum CIII entwickeln (MARIN 1988b; BATHMANN et al. eingereicht). Der größte Unterschied zum antarktischen Zirkumpolarstrom liegt neben der verzögerten Entwicklung in der Überwinterung der CIII an der Oberfläche (BATHMANN et al. eingereicht; SPIRIDONOV pers. Mitt.). Nur ein kleiner Anteil der CIII wandert im Herbst in größere Tiefen. Ob die geringen Lipidmengen von ca. 21% (HAGEN 1988; SCHNACK-SCHIEL et al. 1991) ausreichen, um den Winter zu überdauern bleibt offen. Die CIII an der Oberfläche ernähren sich vermutlich ebenfalls von Eisalgen und verstärkt von heterotrophen Organismen (HOPKINS 1985b; HOPKINS & TORRES 1989; NÖTHIG et al. 1991a; BATHMANN et al. eingereicht). Im darauffolgenden Frühjahr und Sommer entwickeln sich die CIII bis zum CV, die dann, wie im Zirkumpolarstrom, in der Tiefe überwintern, sich dort auch zu den Adulten häuten und im zweiten Jahr an der Oberfläche ablaichen. Wie im Zirkumpolarstrom können einige Weibchen nach der Eiablage erneut Lipide anreichern und im dritten Lebensjahr ein zweites Mal laichen.

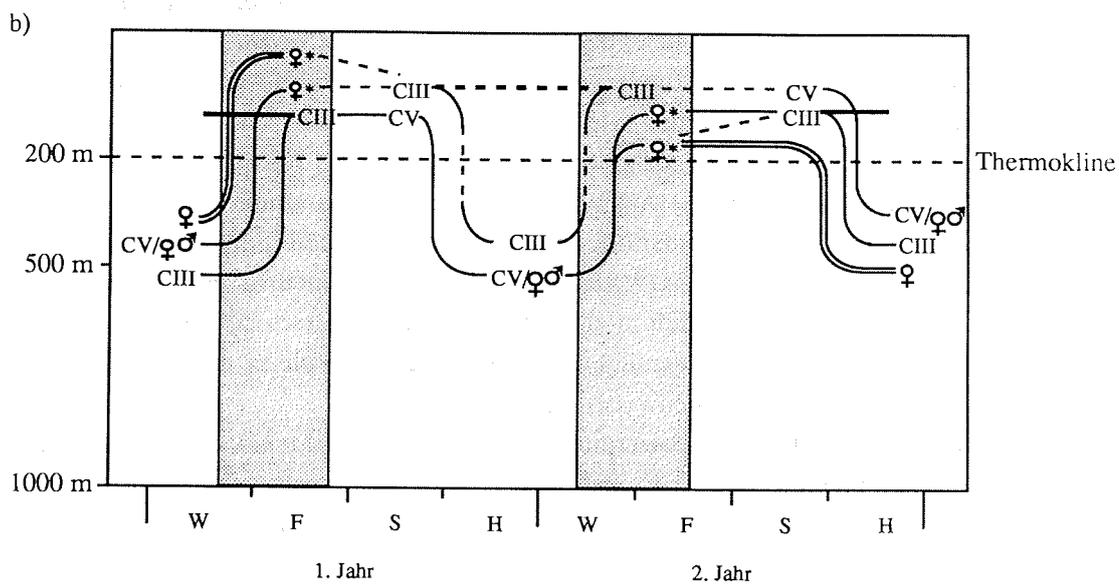
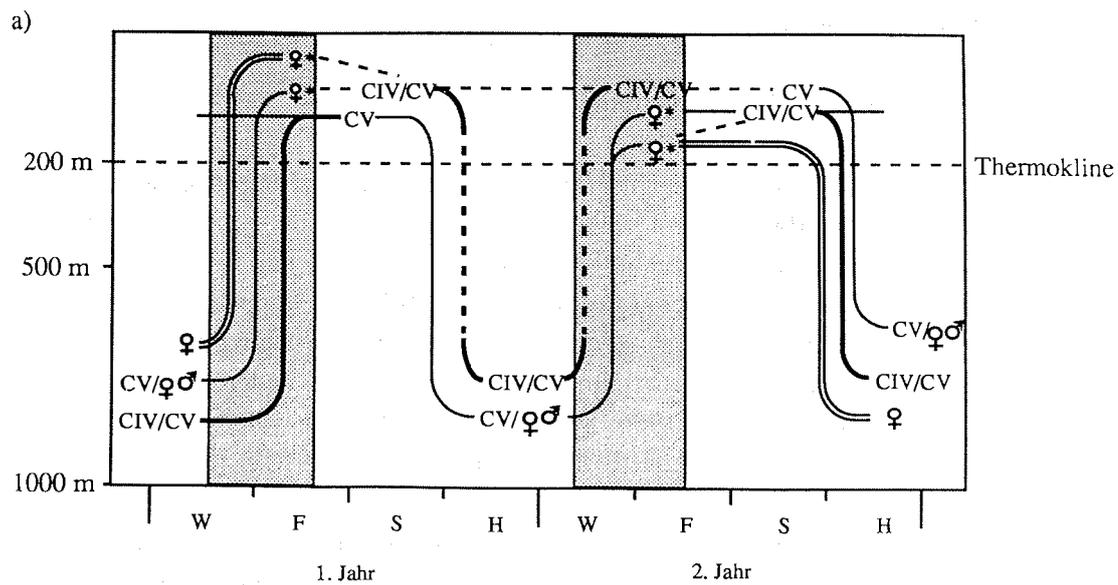


Abb. 5.2.2.4.1: *Calanus propinquus*: Hypothetischer Lebenszyklus a) im antarktischen Zirkumpolarstrom und b) im zentralen Weddellmeer. Schattierter Bereich = Kopulationszeit; gestrichelte Linie = 1. Lebensjahr; durchgezogene Linie = 2. Lebensjahr; Doppellinie = 3. Lebensjahr; verstärkte Linie = Hauptpopulation.

### 5.2.3 *Metridia gerlachei*

#### 5.2.3.1 Horizontal- u. Vertikalverteilung

Bezüglich der Individuenzahl steht *Metridia gerlachei* im ozeanischen Bereich mit 11.000-21.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (=15-39%) an zweiter Stelle (Abb. 5.2.3.1.1). Auf dem Schelf liegen die Abundanzen ähnlich hoch und erreichen nur im nordöstlichen Weddellmeer Mitte Dezember mit fast 40.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> doppelt so hohe Werte wie im ozeanischen Bereich. *M. gerlachei* wird oft als die häufigste oder zweithäufigste calanoide Copepodenart im Weddellmeer und in anderen Gebieten der Antarktis genannt (HOPKINS 1966; 1985a; SCHNACK et al. 1985b; ZMIJEWSKA 1985; BOYSEN-ENNEN 1987; HUBOLD & HEMPEL 1987; HOPKINS & TORRES 1988; HUBOLD et al. 1988). Mit 26,3% bzw. bis zu 5000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> aller gefangenen Copepoden ist sie die zweithäufigste Art in den Fängen im Weddellmeer (BOYSEN-ENNEN 1987). Im Schelfbereich der antarktischen Halbinsel ist sie mit über 10.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> genauso häufig wie *Microcalanus pygmaeus* (SCHNACK et al. 1985b) und in der Croker Passage stellt sie nach *Oncaea curvata* mit fast 20.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> die häufigste Art (HOPKINS 1985a). Im südlichen Weddellmeer sind zwar auch ihre Zahlen wie der der anderen großen Copepodenarten um ca. eine Größenordnung erniedrigt (KACZMARUK 1983; HUBOLD & HEMPEL 1987; KURBJEWIT & ALI-KHAN 1990), aber sie bildet zusammen mit *Euphausia crystallorophias* die bestandsbildende Art der südlichen Schelfgemeinschaft (BOYSEN-ENNEN & PIATKOWSKI 1988). Die meist niedrigeren Abundanzen anderer Arten sind vermutlich in erster Linie auf die unterschiedlichen Jahreszeiten und die verschiedenen Untersuchungsgebiete zurückzuführen und weniger auf die verschiedenen großen Maschenweiten der Netze.

Der horizontale Verteilungsschwerpunkt von *Metridia gerlachei* liegt anhand der vorliegenden Ergebnisse weder im kalten Wasser des Küstenstroms noch im zentralen Weddellwirbel. Mit Ausnahme von Station 115 finden sich die höchsten Abundanzen meist auf den Kontinentalhangstationen mit Wassertiefen von 500-3000 m Tiefe (s. Kapitel 4). Dies wird durch die Ergebnisse von KURBJEWIT & ALI-KHAN (1990) für das nordöstliche Weddellmeer bestätigt. BOYSEN-ENNEN (1987) beschreibt für *M. gerlachei* signifikant höhere Abundanzen auf Stationen mit Wassertiefen von über 1200 m Tiefe (Tab. 7) und FRANSZ (1988) die höchsten Abundanzen auf Stationen mit Wassertiefen von 2000-3000 m Tiefe. Im Weddellmeer ist *M. gerlachei* häufiger als *Calanoides acutus*, aber in der Ostwinddrift sind seine Zahlen niedriger als die der Calanidae (OTTESTAD 1936). FARRAN (1929)

beschreibt seine Verbreitung von 60° S bis an den Kontinent mit den höchsten Konzentrationen in der Nähe der Meereiskante. Dieser Bezug zum Meereis steht im Gegensatz zu diesen Ergebnissen, denn auf dem Polarsternkuppentransekt finden sich die höchsten Konzentrationen auf Stationen mit 90-100% Eisbedeckung und nicht an der Meereiskante.

Der vertikale Verteilungsschwerpunkt ist für *Metridia gerlachei* abhängig von der Hydrographie und von der Tageszeit. Er findet sich im zentralen Weddellmeer mit zum Teil zwei Maxima einmal oberhalb der Thermokline und unterhalb von 500 m (s. Kapitel 4). Generell scheinen die Dichtemaxima mit bis zu 300.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> während des Sommers aber im Bereich des größten Temperaturgradienten zu liegen (s. Abb. in Kapitel 4). Das Maximum entspricht damit den Maxima von SCHNACK et al. (1985b) an der antarktischen Halbinsel und von HOPKINS & TORRES (1988) im westlichen Weddellmeer mit 200-500.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Für die einzige Nachtstation im Weddellmeer (St. 48) zeigt sich ein deutliches Maximum oberhalb der Thermokline, was auf eine Vertikalwanderung aus Tiefen unterhalb von 500 m an die Oberfläche während der Nacht mit maximalen Dichten in den oberen 100 m zwischen 22.00 und 00.00 Uhr hindeutet. Schon HARDY & GUNTHER (1935) und VERVOORT (1965) berichten von Vertikalwanderungen über mehrere hundert Meter dieser Art in epipelagische Regionen während der Nachtstunden. Die hier vorliegenden Untersuchungen unterstützen diese Theorie für die ozeanischen Stationen im Weddellmeer im November/Dezember (s. a. HOPKINS & TORRES 1988), nicht aber für die Driftstation auf dem südlichen Schelf und die restlichen Stationen während des Sommers (s. a. HOPKINS 1985b; HUNTLEY & ESCRITOR 1992). Die zwei Maxima für die übrigen ozeanischen Stationen zwischen 100-50 m und unterhalb 500 m deuten daraufhin, daß die Gesamtpopulation während der Nacht an die Oberfläche steigt. Ein Teil verbleibt selbst während der Tagesstunden im Bereich der Thermokline (jüngere Stadien!), während der Rest in ihre ursprüngliche Tiefe zurückwandert. Die Ursache für eine fehlende tägliche Vertikalwanderung können geringe Wassertiefen (z.B. auf dem Schelf), geringe tageszeitliche Schwankungen in der Lichtintensität und/oder fehlende Diskontinuitäten (=Thermo-, Halo- oder Pyknokline, chemische Gradienten) in der Wassersäule sein. Gerade Dichte- und Temperaturgradienten, die für *Metridia* im Gegensatz zu *Calanus* nach CLARKE (1934) die obere Grenze der Vertikalwanderung beschreiben, könnten für *Metridia* in polaren Regionen ausschlaggebend sein. Allgemein gültig ist jedoch die Aussage, daß *M. gerlachei* die oberen 50 m der Wassersäule meidet (OTTESTAD 1932; VERVOORT 1965;

KACZMARUK 1983; HOPKINS & TORRES 1988; HUNTLEY & ESCRITOR 1992; diese Untersuchung).

Über die ontogenetische Vertikalwanderung von *Metridia gerlachei* können nur wenige Aussagen gemacht werden, da nur wenige Daten aus dem Winter existieren. Vor Südgeorgien können ATKINSON & PECK (1988) keine ontogenetische Vertikalwanderung für *M. gerlachei* bei einem Sommer-Wintervergleich nachweisen, obwohl HOPKINS (1966) *Metridia* (Art ?) als die häufigste Art in den oberen 100 m mit abnehmender Bedeutung in die Tiefe für dieses Gebiet während der Wintermonate beschreibt. Eine Überlappung von tageszeitlichen und jahreszeitlichen Vertikalwanderungen ist möglich und kann daher zu Schwierigkeiten bei der Interpretation führen. SPIRIDONOV (unveröff.) nennt den vertikalen Schwerpunkt im Juli für das zentrale Weddellmeer zwischen 500 und 250 m mit knapp 14.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Im September/Oktober findet sich der Verteilungsschwerpunkt im zentralen Bereich des Weddellmeeres wie in dieser Untersuchung hauptsächlich zwischen 500 und 1000 m (SPIRIDONOV unveröff.). Im nordöstlichen Bereich existieren zwei Maxima unterhalb von 500 m und in den oberen 250 m der Wassersäule (SPIRIDONOV unveröff.). Da die vertikalen Verteilungsschwerpunkte im selben Gebiet (nordöstliches und zentrales Weddellmeer) nicht signifikant verschieden sind zwischen dem Sommer- und dem Winterhalbjahr, erscheint eine ontogenetische Wanderung somit als unwahrscheinlich.

#### 5.2.3.2 Biomasse

Aufgrund ihrer mittleren Größe und der hohen Individuendichte ist *Metridia gerlachei* in allen Regionen im ozeanischen Bereich mit 0,27-0,73 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (=40-52%) bezüglich der Biomasse die dominante Art der vier berücksichtigten Copepoden (Abb. 5.2.1.1). Auf den Schelfen ist sie mit Ausnahme des Schelfs in der Lazarev-See ebenfalls die wichtigste Art. Hier liegt ihre Biomasse mit 0,48-2,37 g TG 1000 m<sup>-3</sup> noch deutlich über den Werten der ozeanischen Regionen (Abb. 5.2.1.2). Die in dieser Studie gefundenen Gewichtsdaten liegen für den ozeanischen Bereich knapp unter den von BOYSEN-ENNEN et al. (1991) gefundenen Daten von 0,94 g TG 1000 m<sup>-3</sup> für die Monate Februar-März. Für den nordöstlichen Schelf sind die Biomassewerte Mitte Dezember mit 2,37 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (diese Arbeit) um den Faktor 4 höher als im Februar/März (BOYSEN-ENNEN et al. 1991). Auf dem südöstlichen Schelf entsprechen die Werte eher den unteren Werten der ozeanischen Stationen dieser Arbeit. Im westlichen Weddellmeer dominiert *M. gerlachei* neben *Calanoides acutus* mit sehr niedrigen Biomassewerten von 0,3 g TG 1000 m<sup>-3</sup> im

offenen Wasser (=23,1%) und 0,18 g TG 1000 m<sup>-3</sup> in den eisbedeckten Gebieten (=16,0%; HOPKINS & TORRES 1988). In der Croker Passage ist *M. gerlachei* mit Abstand vor anderen Arten die dominante Art der Zooplanktongemeinschaft mit 1,23 g TG 1000 m<sup>-3</sup> oder 39% (HOPKINS 1985b), also ähnlich hohen Biomassewerten wie in dieser Untersuchung auf den Schelfen. Im Rossmeer sind die Biomassewerte mit 0,16 g TG 1000 m<sup>-3</sup> ebenfalls sehr gering (HOPKINS 1987). Sehr niedrige Biomassedaten werden auch von SIEGEL et al. (1992) für das nördliche Weddellmeer und die Westwinddrift im Oktober/November für die Oberfläche in der Packeiszone und selbst für das offene Wasser mit maximal 0,04 g TG 1000 m<sup>-3</sup> genannt.

### 5.2.3.3 Populationsstruktur und -entwicklung

#### a) Winter und Frühjahr

Im Spätwinter und Frühjahr (Oktober bis Dezember) liegt das mittlere Populationsstadium von *Metridia gerlachei* bei ca. [S] = 4 (Tab. 5.2.3.3.1). Die Population ist damit etwas jünger ist als die von *Calanus propinquus* und die Abundanzen liegen mit 10.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> um etwa eine Größenordnung über der von *C. propinquus* für den gleichen Zeitraum (Tab. 5.2.3.3.1). Die Abundanz der adulten Tiere nimmt von Mitte Oktober bis Mitte Dezember von deutlich 26% auf 11% ab. Das Geschlechterverhältnis ist mit Werten unter 10:1 vergleichsweise ausgeglichen (Tab. 5.2.3.3.1). Das Populationsstadium liegt damit nur wenig über den Werten vom Winter (Juli [S] = 4,0; September-Oktober [S] = 3,3-4,0), während die Abundanzen im Winter mit 800-6.600 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> deutlich darunter liegen und das Geschlechterverhältnis sehr niedrige Werte von meist unter 1:1 aufweist (SPIRIDONOV unveröff.).

Im Winter (Juli) finden sich keine CI von *Metridia gerlachei* und CII sind mit maximal 1,9% vertreten. Adulte Weibchen sind ebenfalls rar (SPIRIDONOV unveröff.). Eine Reproduktionsphase während des Winters ist deshalb mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen. Nur TANIMURA et al. (1986) berichten von höheren Abundanzen während des Winter, können aber keine Erklärung dafür geben. Im Spätwinter (Sept./Okt.) wird die Population von *M. gerlachei* durch CIII/CIV mit je ca. 40% dominiert (SPIRIDONOV unveröff.). In Abbildung 5.2.3.3.1 ist bis Ende November schließlich eine ausgeprägte Bimodalität für *M. gerlachei* zu beobachten. Fast 40% der Population besteht aus CIII. Diese werden durch wenige CIV/CV von den zahlreichen Adulten getrennt. CI finden sich nur in verschwindend

geringen Zahlen. Eine ähnliche Populationsstruktur beschreibt ZMIJEWSKA (1983) erst für den Februar von der Prydz Bay im indischen Sektor und OTTESTAD (1932) im Januar/Februar von der Westwinddrift.

Das sehr niedrige Weibchen:Männchen-Verhältnis im Winter (Juli) von unter 1:1 (SPIRIDONOV unveröff.) ändert sich selbst während des übrigen Jahres kaum (HOPKINS 1985a; diese Arbeit: Tab. 5.2.3.3.1). Es deutet auf eine über einen längeren Zeitraum stattfindende Kopulation hin.

Tab. 5.2.3.3.1: *Metridia gerlachei*: Zeitraum der Probennahme im östlichen Weddellmeer, n = Anzahl der berücksichtigten Stationen, mittlere Abundanzen pro 1000 m<sup>3</sup>, Mittelwerte für das mittlere Populationsstadium [S], Abundanz der adulten Stadien pro 1000 m<sup>3</sup> und durchschnittliches Geschlechterverhältnis (\* Werte von Schnack-Schiel).

Zeitraum	n	Abundanz [1000 m <sup>-3</sup> ]	[S]	Abundanz d. Adulten [1000 m <sup>-3</sup> ]	Geschlechter- verhältnis [W:M]
17.-22. Okt. 86*	5	8.030	3,9	2.088	3,7
3.-5. Nov.86*	3	6.560	4,2	1.968	6,8
17.-24. Nov.86*	6	6.380	4,2	1.723	3,8
14.-15. Dez.90	2	10.550	3,9	1.161	2,9
29. Jan.85*	3	8.550	3,4	2.138	1,1
7.-11. Feb.91	2	9.170	3,8	642	4,8
15. Feb.85*	3	9.370	3,7	2.530	2,5
28. Feb.- 2. Mär.91	4	11.260	2,8	1.464	1,4
11. Mär.91	2	112.280	2,1	2.246	9,5
12.-13. Apr.92*	4	27.450	2,4	1.098	0,9
26. Apr.-2. Mai 92*	5	22.430	2,4	449	0,7

Der Verteilungsschwerpunkt liegt wie bereits angedeutet im Spätwinter und Frühjahr im zentralen Bereich des Weddellmeeres im WDW zwischen 1000-500 m, mit einem zweiten, kleineren Maximum oberhalb der Thermokline im kalten Winterwasser. Im kalten Küstenstrombereich (WSW und ESW) findet sich *Metridia gerlachei* in zum Teil hohen Zahlen gleichmäßig verteilt über die Wassersäule.

ZMIJEWSKA (1983, 1985) findet *M. gerlachei* im Februar vorwiegend in der kalten Oberflächenschicht (0-220 m). BRADFORD (1971) beschreibt den Schwerpunkt im

Rossmeer aber bei 500 m und OTTESTAD (1932) findet diese Art hauptsächlich im antarktischen Zwischenwasser - wie in dieser Untersuchung - in 1000-500 m Tiefe. Damit ist die von VERVOORT (1965) verbreitungsbestimmende  $-1^{\circ}\text{C}$ -Isotherme zumindest in der Vertikalen nicht von Bedeutung. *M. gerlachei* kann deshalb nicht als typische ozeanische Oberflächenart (MACKINTOSH 1934; HARDY & GUNTHER 1935; BAKER 1954; VERVOORT 1965) bezeichnet werden.

Die Reproduktion von *Metridia gerlachei* beginnt nach den in situ-Experimenten zu urteilen kurz vor der eigentlichen Frühjahrsblüte Anfang/Mitte Dezember (Abb. 4.2.2.4) - in etwa zur selben Zeit wie bei *Calanus propinquus*. FRANSZ (1988) schließt wie für *C. propinquus* aufgrund geringer Mengen von Eiern und Nauplien von *M. gerlachei* auf eine frühere Reproduktion im Oktober/November vor VestKapp und in der Atka Bucht. Unabhängig davon beschränkt sich die Reproduktion mit Sicherheit nicht auf das Ende des Sommers wie VERVOORT (1965) vermutet, sondern findet über einen längeren Zeitraum vom Frühjahr bis in den Frühherbst statt (ZMIJEWSKA 1983; HUNTLEY & ESCRITOR 1992; diese Arbeit). Ein deutliches Maximum findet sich zur Zeit der Frühjahrsblüte Ende Dezember/Anfang Januar.

Die Gonadenreife unterstützt die Ergebnisse der Reproduktionsexperimente wesentlich, denn im November befinden sich im westlichen und zentralen Weddellmeer noch alle Weibchen im semireifen Zustand und erst auf dem östlichen Schelf Mitte Dezember sind alle Tiere ablagebereit. Die Ablage erfolgt hauptsächlich im kalten Winterwasser in den oberen 200 m der Wassersäule und ist der hydrographischen Entwicklung im Weddellmeer (BATHMANN et al. 1992) umgekehrt proportional.

Während des Frühjahrs schwanken die C/N-Verhältnisse bei *Metridia gerlachei* deutlich stärker als bei *Calanus propinquus* zwischen 3,4 und 6,0, was vermutlich auf eine schnellere Reaktion dieser Art auf das vorhandene Nahrungsspektrum beruht. Die Lipidwerte sind allerdings gleichmäßig niedrig bei 3-10% des Trockengewichts und damit um knapp eine Größenordnung niedriger als im Sommer (s. a. HAGEN 1988; REINHARDT & VAN VLEET 1986).

Der Stadienentwicklung dauert unter Annahme isochronischen Wachstums für die Nauplien (MILLER et al. 1977) zwischen 45-52 Tage vom Ei zum CI ( $\approx 1,5$  Monate). Die nachgewiesene Entwicklungszeit der Eier entspricht mit 3-4 Tagen in etwa dem von FRANSZ (1988) ermittelten Wert von 4-6 Tagen. Die von FRANSZ (1988) hochgerechneten Entwicklungszeiten der Nauplien sind mit zum Teil über 100 Tagen viel zu lang (NI zum NII: 7-8 Tage). Wird erneut der 1. Dezember als Beginn für die Produktion genommen, müßte sich Mitte/Ende Januar ein Maximum für die neue Generation bei den CI zeigen, was für 1985 auch tatsächlich der Fall ist.

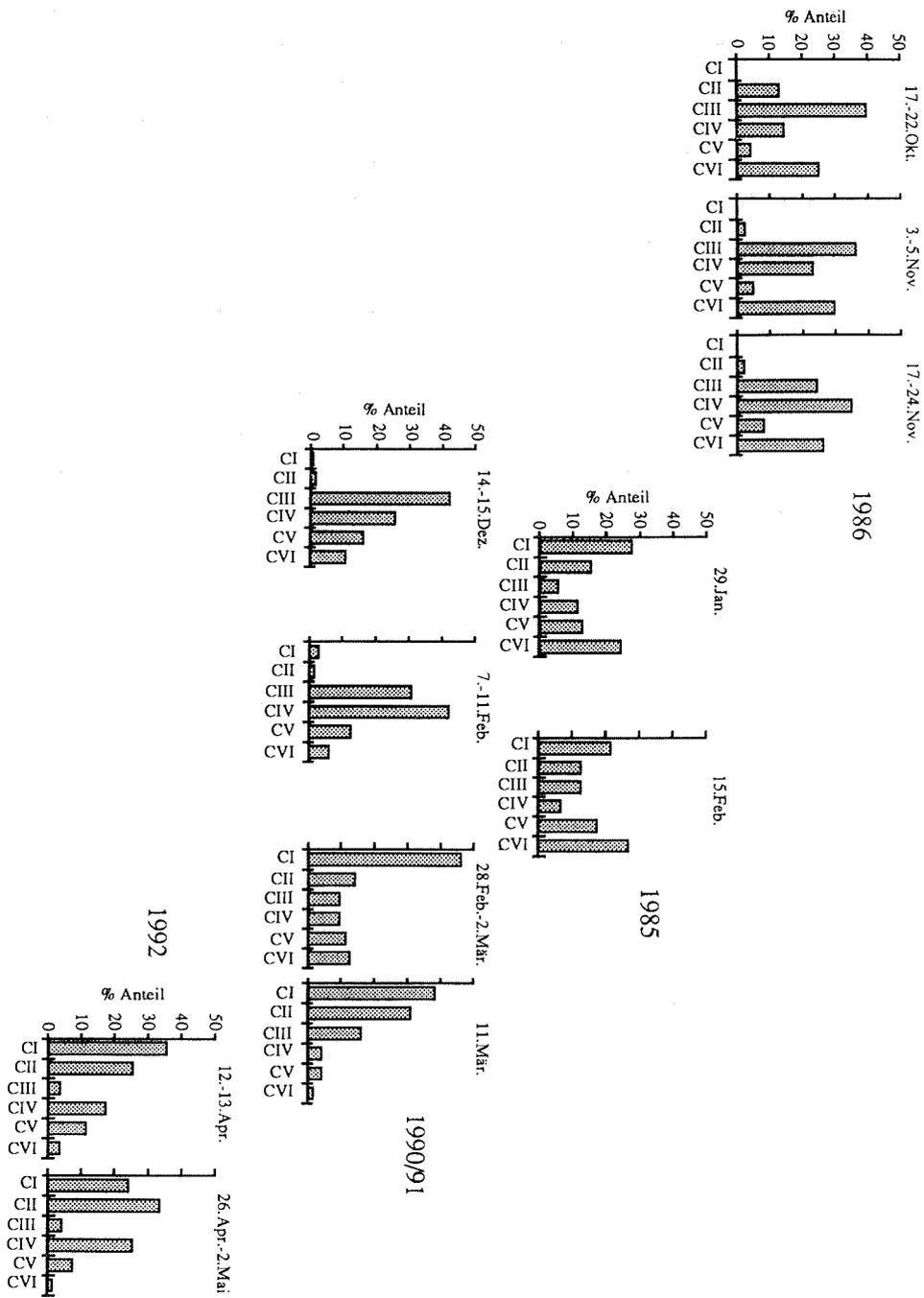


Abb. 5.2.3.3. 1: *Meridia gerlachaei*: Zeitliche Entwicklung der Population im Zeitraum von Mitte Oktober bis Anfang Mai.

## b) Sommer

Von Mitte Dezember bis Ende Januar hat eine deutliche Veränderung der Populationsstruktur von *Metridia gerlachei* stattgefunden. Das Populationsstadium [S] liegt nun bei 3,4 und die neue Generation ist mit fast 30% der CI gut vertreten. Adulte sind aber noch den ganzen Sommer über vorhanden (Bimodalität Ende Januar!). Wie bei *Calanus propinquus* kommt es 1990/91 aufgrund schlechter Wetter- und Eisbedingungen (LUKIN & PROVORKIN 1992) zu einer Verzögerung der Entwicklung um 2-4 Wochen gegenüber "normalen" Jahren. Die neue Generation erreicht ihr Maximum 1991 erst Mitte März mit Abundanzen für die Gesamtpopulation von über 100.000 Individuen pro 1000 m<sup>-3</sup> und einem mittleren Populationsstadium von [S] = 2,1 drei bis vier Wochen später als *C. propinquus* (Tab. 5.2.3.3.1). Dieses Maximum junger Stadien im März läßt VERVOORT (1965) fälschlicherweise zu der Entscheidung kommen, daß die Hauptreproduktion im Herbst stattfindet.

Das Geschlechter-Verhältnis ist wie im Spätwinter und Frühjahr mit unter 10:1 sehr ausgeglichen (Tab. 5.2.3.3.1) und eine fortwährende Kopulation wäre nicht auszuschließen, würde man auch Weibchen mit Spermatophoren antreffen. Dies ist aber nicht der Fall, vermutlich weil sich nahezu alle Weibchen in Oberflächennähe zum Abbläichen aufhalten und die Männchen prinzipiell nur unterhalb 500 m vorkommen und scheinbar keine Vertikalwanderungen durchführen. Im Gegensatz zu *C. propinquus* ist die Reproduktionszeit für *M. gerlachei* Ende Januar noch nicht zu Ende, sondern hält, wenn auch auf niedrigerem Niveau, noch bis in den März hinein an. Damit erklärt sich auch das Vorkommen von CI bis in den Mai (Abb. 5.2.3.3.1). Der Reifezustand der Gonaden unterstreicht die verlängerte Reproduktion bis in den Spätsommer (Mitte März). Eine verlängerte Reproduktion von *M. gerlachei* von November bis in den Januar mit zwei oder drei Generationen im Bereich der antarktischen Halbinsel wird auch von HUNTLEY & ESCRITOR (1992) vermutet. Ähnliche Vermutungen stellt ZMIJEWSKA (1985) für die Prydz Bay im indischen Sektor an und für beide ist VERVOORTS (1965) Vermutung, daß die Reproduktionszeit am Ende des Sommers liegt, nicht schlüssig.

Obwohl die Reproduktion bis mindestens in den März hinein andauert, legen die Weibchen bereits ab Mitte Januar größere Lipidvorräte an und sowohl das C/N-Verhältnis als auch das Durchschnittsgewicht der älteren Stadien steigt signifikant an. Mittlere Lipidwerte von 15,6-20% werden für *M. gerlachei* von HAGEN (1988) für das nordöstliche und südöstliche Weddellmeer im Januar/Februar und von REINHARDT & VAN VLEET (1986) für die antarktische Halbinsel im März/April beschrieben. Nach HAGEN (1988) muß die omnivore Art (HOPKINS 1985b;

HOPKINS 1987; HOPKINS & TORRES 1989; HUNTLEY & ESCRITOR 1992) keine großen Lipidreserven anlegen, da sie im Winter noch genügend Nahrung findet. Diese Hypothese wird durch die Grazing-Experimente von SCHNACK-SCHIEL (1987) bestätigt; *M. gerlachei* stellt demnach im Gegensatz zu *C. acutus* und *C. propinquus* selbst bei geringeren Nahrungskonzentrationen die Nahrungsaufnahme nicht ein. Im Herbst (April) allerdings findet bei *M. gerlachei* unter dem Eis im Weddellmeer unterhalb von 200 m keine Nahrungsaufnahme mehr statt (HOPKINS & TORRES 1989). Dieser Befund stimmt gut mit den hohen Lipidgehalten von zum Teil 35% Trockengewicht dieser Arbeit überein, die auf eine reduzierte Aktivität von *M. gerlachei* während der Wintermonate hindeutet. Die Variabilität des Lipidgehaltes und dessen Zusammensetzung schwankt im Gegensatz zu *Calanoides acutus* und *Calanus propinquus* beträchtlich (HAGEN 1988; FAHL 1991). Nach HAGEN (1988) steigt der Anteil von Wachsestern von Januar bis Februar von 30 auf 52% an. FAHL (1991) beschreibt für *M. gerlachei* Ende Januar im Südosten des Weddellmeeres ausschließlich Triacylglyceride als Speicherlipide. Die Art des Speicherlipids scheint sich bei *M. gerlachei* somit einerseits nach der Jahreszeit und andererseits nach der Art des vorhandenen Nahrungsspektrums zu richten. Eine stärkere Spezialisierung auf heterotrophe Organismen mit zunehmenden Längengrad ist möglich, da die kurze Zeit zur herbivoren Ernährung nicht ausreicht, um ausreichend Energiereserven für den Winter anzulegen.

#### c) Herbst

Die Ende Februar/Anfang März (Sommer) gelegten Eier kennzeichnen die zweite (oder dritte?) Generation, die sich im April und Mai hauptsächlich aus CI und CII zusammensetzt (Abb. 5.2.3.3.1). Gut erkennbar setzt sich diese von der alten Vorjahresgeneration der CIV-CV ab. Das mittlere Populationsstadium steigt leicht auf  $[S] = 2,4$  an, während die Abundanzen gegenüber Mitte März deutlich abnehmen (Tab. 5.2.3.3.1). Im Herbst endet auch die Reproduktionszeit für *Metridia gerlachei*, denn im Winter finden sich keine CI und nur sehr geringe Zahlen an CII (SPIRIDONOV unveröff.). Das Weibchen:Männchen-Verhältnis erreicht in diesem Zeitraum bei geringen Abundanzen bereits typische Winterwerte von unter 1:1, die darauf schließen lassen, daß eine großer Teil der abgelaichten Weibchen, stirbt. Das bei *Calanus propinquus* Anfang/Mitte März beobachtete Gonadenreifstadium 5 findet sich bei *M. gerlachei* voraussichtlich erst Ende April/Anfang Mai. Leider fehlen derzeit Lipiddaten aus diesem Zeitraum. Ob Nahrungsaufnahme stattfindet ist zweideutig (SCHNACK-SCHIEL pers. Mitt.; aber: HOPKINS & TORRES 1989).

#### 5.2.3.4 Lebenszyklus von *Metridia gerlachei*

Da Daten für *Metridia gerlachei* generell sehr spärlich sind, mag ein Vergleich zu ihrem arktischen Vertreter *M. longa* bei der Rekonstruktion des Lebenszyklus helfen. VERVOORT'S (1965) Feststellung, daß *M. gerlachei* nur am Ende des Sommers reproduziert ist sicherlich nicht richtig. Das die Anzahl ihrer Generationen (=Laichschübe) unbekannt ist, trifft auch heute zum Teil noch zu. Nach den vorliegenden Untersuchungen laicht *M. gerlachei* vom Frühjahr (ab Mitte Dezember) bis in den Spätsommer (Mitte März) hinein im kalten Oberflächenwasser (=Winterwasser). Beobachtungen von großen Mengen junger Copepodite CI-CIII im Dezember und Januar im Bereich der antarktischen Halbinsel (HUNTLEY & ESCRITOR 1992) und im indischen Sektor (ZMIJEWSKA 1985) lassen darauf schließen, daß die Reproduktion in nördlicheren Regionen der Antarktis je nach meteorologischen Bedingungen bereits früher im Jahr einsetzt. Sie wird dann nicht aus Lipidreserven, sondern aus vorhandener Nahrung in der Wassersäule bestritten.

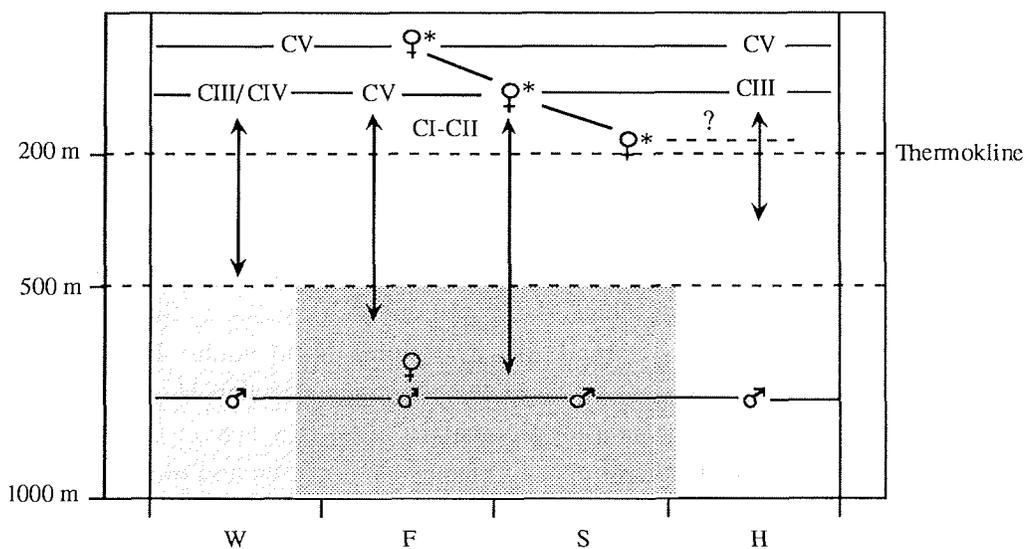


Abb. 5.2.3.3.2: *Metridia gerlachei*: Hypothetischer Lebenszyklus im Weddell-Wirbel. Schattierter Bereich = Kopulationszeit; stark schattierter Bereich = Schwerpunkt der Kopulation; Doppelpfeile deuten den relativen Bereich der Vertikalwanderungen der jeweiligen Stadien an. Sternchen = Laichperiode; Weitere Erläuterungen im Text.

Die Reproduktion findet während dieser Zeit in zwei, vielleicht sogar drei Schüben statt, ähnlich wie es HUNTLEY & ESCRITOR (1992) für die Bransfieldstraße vermutet haben und PAVSHTIKS (1983) es für *M. longa* im Nordpolarmeer beschrieben hat. Reproduktionsmaxima im Winter wie HEINRICH et al. (1983) sie für *M. longa* in der Arktis beschreibt, existieren für *M. gerlachei* mit Sicherheit nicht (SPIRIDONOV unveröff.).

Vom Frühjahr bis in den Herbst hinein unternehmen die Weibchen ebenso wie die CIII-CV tägliche Vertikalwanderungen über mehrere hundert Meter (CLARKE 1934). Je jünger das Stadium, desto geringer scheinen die vertikalen Wanderungen zu sein (CLARKE 1934). Diskontinuitäten wie Thermo- und/oder Pyknoklinen spielen dabei besonders für die jüngeren Stadien eine natürliche Barriere (s. CLARKE 1934). Die neue Generation aus CI und CII ist vermutlich nicht in der Lage diese Sprungschichten zu überwinden, weshalb sich gerade in ihren Bereichen größere Konzentrationen jüngerer Stadien ansammeln (s. Kapitel 4). Die Männchen zeigen während des gesamten Jahres keine täglichen Vertikalwanderungen und finden sich nur in Ausnahmefällen an der Oberfläche. Die Kopulation findet deshalb hauptsächlich in Tiefen unter 500 m im Frühjahr und Sommer statt, wenn ein ausgeglichenes Geschlechterverhältnis und relativ hohe Abundanzen der Adulten vorherrschen. Der erste Schub der neuen Generation entwickelt sich bis zum CV im Herbst (HUNTLEY & ESCRITOR 1992; diese Arbeit). Der zweite Schub findet mit 1-2 monatiger Verzögerung statt und kann sich bis zum Herbst nur bis zum CIII entwickeln. Ob sich diese beiden Stadien während des Winters weiterentwickeln ist anhand der Daten von SPIRIDONOV (unveröff.) nicht eindeutig zu klären. Die Populationsstruktur im Frühjahr deutet daraufhin, daß sich die älteren Stadien zu den Adulten weiterentwickeln, während die CIII keine signifikante Entwicklung erfahren. FRANSZ et al. (eingereicht) vermuten allerdings, daß sich *M. gerlachei* im Winter aufgrund ihrer hohen Nahrungsdiversität (HOPKINS 1985b; HOPKINS & TORRES 1989) von kleinen heterotrophen Organismen ernähren und so mit *Oithona similis* eine wichtige Verbindung zwischen dem "microbial loop" und höheren Trophiestufen darstellen. Ob diese Stadien während des Winters tägliche Vertikalwanderungen durchführen, ist aufgrund des fehlenden Auslösers Licht unwahrscheinlich und anhand der Proben von SPIRIDONOV (unveröff.), die nur während der Mittagstunden genommen wurden, nicht zu beurteilen. Innerhalb des Zirkumpolarstroms wird nach FRANSZ et al. (eingereicht) für die meisten Copepodenarten in der Regel ein einjähriger Lebenszyklus angenommen (s. a. MARIN 1988a, b; ATKINSON 1991). Das ist sicherlich auch für *Metridia gerlachei* der Fall (Abb. 5.2.3.3.2). Im zentralen Weddellmeer könnte *M. gerlachei* aber

ähnlich wie *Calanus propinquus* aufgrund der verzögerten Entwicklung einen zweijährigen Lebenszyklus besitzen, der dem von *M. longa* im Nordpolarmeer gleicht (PAVSHTIKS 1983; DIEL 1989). Die in Abbildung 5.2.3.3.2 dargestellten CIII würden sich demnach im zweiten Jahr nur bis zu den CV und im darauffolgenden Jahr zu den eierlegenden Weibchen entwickeln.

#### 5.2.4 *Microcalanus pygmaeus*

##### 5.2.4.1 Horizontal- u. Vertikalverteilung

Mit Ausnahme des Schelfs in der Lazarev-See dominiert *Microcalanus pygmaeus* in dieser Untersuchung im Kontrast zu den Ergebnissen anderer Autoren (VORONINA et al. 1978; MARIN 1987; BOYSEN-ENNEN 1987; BOYSEN-ENNEN & PIATKOWSKI 1988) in allen ozeanischen und neritischen Gebieten mit durchschnittlich ca. 60.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (Kapitel 4) oder 53-83% der Individuen an den vier untersuchten Arten während des Untersuchungszeitraumes von Ende November bis Mitte März (Abb. 5.2.1.1 und 5.2.1.2). Damit ist diese Art neben den cyclopoiden Arten *Oithona* spp. und *Oncaea* spp. (METZ 1993) die häufigste Copepodenart innerhalb des Weddell-Wirbels und vermutlich der gesamten Antarktis, selbst wenn man berücksichtigt, daß innerhalb des Weddell-Wirbels Arten wie *Calanoides acutus* und *Ctenocalanus citer* zu bestimmten Zeiten des Jahres um den Faktor 2-5 häufiger sein können (KACZMARUK 1983; ZMIJEWSKA 1983, 1985; HUBOLD & HEMPEL 1987; BOYSEN 1987; KURBJEWIT & ALI-KHAN 1990; HOPKINS & TORRES 1988; SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI eingereicht).

Ähnliche Ergebnisse wie die vorliegenden finden HOPKINS (1985a) in der Croker Passage und SCHNACK et al. (1985a) im Februar für die Bellingshausen-See, wo *Microcalanus pygmaeus* neben *Metridia gerlachei* mit mehr als 10.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> die calanoiden Copepoden dominiert. Nur südlich von Süd-Georgien (SCHNACK et al. 1985a) ist *M. pygmaeus* ebenso wie im Rossmeer (HOPKINS 1987) selten anzutreffen. Generell scheint diese Art nicht nördlich der Konvergenz vorzukommen, sondern hat ihren Verbreitungsschwerpunkt zwischen 66° und 76° S (VERVOORT 1957). ZMIJEWSKA (1987; 1988) findet *M. pygmaeus* von Oktober bis Dezember aber auch in der Drake Passage und der Bransfield-Strasse (59°-63°30') in relativ hohen Abundanzen von bis zu 6.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> südlich der Scotia-Front. Aufgrund vergleichsweise grobmaschiger Netze von 162-260 µm Maschenweite kommt es bei den genannten Arbeiten zu einer signifikanten Unterschätzung der

Bestandsdichten, denn in ihrer Untersuchung vom Sommer 1985 und Spätwinter 1986 finden SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI (eingereicht) im Osten des Weddellmeeres mit 100 µm Netzen mit in dieser Untersuchung identische Abundanzen von *M. pygmaeus* von durchschnittlich 64.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>.

Mit Ausnahme von Station 115 im nordöstlichen Weddellmeer liegt der horizontale Verteilungsschwerpunkt von *M. pygmaeus* im ozeanischen Bereich, insbesondere am (oberen) Kontinentalhang mit bis zu 120.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Diese Art wird zwar auch sonst auf dem Schelf gefunden (KACZMARUK 1983; HOPKINS 1987; ZMIJEWSKA 1987, 1988), aber ihr horizontaler Verteilungsschwerpunkt liegt nach anderen Autoren ebenfalls eher im ozeanischen Bereich (VERVOORT 1957) oder ist zumindest durch ozeanischen Einfluß bedingt (HOPKINS 1985a; SCHNACK et al. 1985a).

Der vertikale Verteilungsschwerpunkt von *Microcalanus pygmaeus* richtet sich in erster Linie nach der Hydrographie, denn die Abundanzmaxima finden sich wie bei *Metridia gerlachei* fast ausschließlich im Bereich der Thermokline mit bis zu ca. 440.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> auf dem nordöstlichen Schelf des Weddellmeeres. Damit ist *M. pygmaeus* um mehr als eine Zehnerpotenz häufiger als in der Croker Passage, wo der Bestandsschwerpunkt in 300-400 m Tiefe liegt (HOPKINS 1985a).

SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI (eingereicht) beschreiben für *Microcalanus pygmaeus* eine jahreszeitliche Vertikalwanderung, die ihr Maximum im Oktober-November im warmen modifizierten Tiefenwasser (WMDW) zwischen 500 und 200 m hat. Im Februar finden sich bei ihnen die höchsten Bestandsdichten in 100-50 m und 300-200 m Tiefe. Diese jahreszeitliche Vertikalwanderung kann anhand der vorliegenden Untersuchung nicht belegt werden, befinden sich mit Ausnahme der Station 140 die Bestandsmaxima doch ausschließlich in oder direkt über der Thermokline in je nach Hydrographie unterschiedlichen Tiefenhorizonten (s. Kapitel 4). Hydrographische Daten in der Arbeit von SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI (eingereicht) stützen die Hypothese, daß sich *M. pygmaeus* während des Sommers auch im Bereich der Thermokline zwischen erwärmten Oberflächenwasser und dem darunter liegenden kalten Winterwasser aggregiert, wie es in der Lazarev-See zu beobachten ist. Ob es sich dabei um einen aktiven Prozeß (=ontogenetische Vertikalwanderung) oder um einen passiven, hydrographisch gesteuerten Prozeß handelt, bedarf genauerer Untersuchungen. Die für die kleinen Stadien von *Metridia gerlachei* als vertikale Verbreitungsgrenze geltenden Diskontinuitäten könnten für die schlecht schwimmende Art *M. pygmaeus* erst recht von Bedeutung sein. Tagesrhythmische Vertikalwanderungen lassen sich selbst anhand der Driftstationen

über 60 Stunden nicht beobachten und sind auch bei den arktischen Vertretern nicht signifikant (GRÖNDAHL & HERNROTH 1986).

Vergleicht man *Microcalanus pygmaeus* aus der Antarktis mit ihrem besser untersuchten arktischen/borealen Vertreter und sieht von der systematischen Konfusion ab, die bezüglich der Gattung *Microcalanus* in der nördlichen Hemisphäre herrscht (s. VIDAL 1971; BUCHANAN & SEKERAK 1982; NORRBIN 1992), dann fallen

- a) die ebenfalls sehr hohen Individuendichten mit bis zu 770.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (NORRBIN 1992; 90 µm Netze), die *M. pygmaeus* zum individuenreichsten calanoiden Copepoden in der zentralen Arktis und zur zweithäufigsten calanoiden Art nach *Pseudocalanus* spp. in den angrenzenden Regionen werden läßt (GRAINGER 1965, 1989; KOSOBOKOVA 1982; GRÖNDAHL & HERNROTH 1986),
- b) der große Tiefenbereich bis fast 2000 m Tiefe (BUCHANAN & SEKERAK 1982; GRÖNDAHL & HERNROTH 1986) und
- c) der ebenfalls in den meisten Arbeiten tiefgelegene Verarbeitungsschwerpunkt von 50-800 m (JESPERSEN 1934) und zum Teil sogar unterhalb 750 m auf (BUCHANAN & SEKERAK 1982).

#### 5.2.4.2 Biomasse

Biomassemäßig spielt diese kleine Art eher eine untergeordnete Rolle, obwohl sie im ozeanischen Bereich des südöstlichen Weddellmeeres immerhin 0,27 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (=27%) der Biomasse der vier untersuchten Arten stellt (Abb. 5.2.1.1). Der hohe Biomasseanteil von *M. pygmaeus* im ozeanischen Bereich ist auf den in der Regel zwischen 50-500 m Tiefe liegenden Verteilungsschwerpunkt und die vergleichsweise geringe Abundanz der übrigen drei Arten zurückzuführen. Mit 0,05 g TG 1000 m<sup>-3</sup> liegt die Biomasse von *M. pygmaeus* für den Zeitraum von März bis April in der Croker Passage (HOPKINS 1985a) bei nur 19-30% der Biomasse der ozeanischen bzw. 11-44% der neritischen Stationen dieser Untersuchung. Noch niedrigere Werte von 0,002 g TG 1000 m<sup>-3</sup> nennt HOPKINS (1987) für das flache Rossmeer.

#### 5.2.4.3 Populationsstruktur und -entwicklung

##### a) Spätwinter/Frühjahr

Im Spätwinter/Frühjahr (Oktober bis Dezember) liegt das mittlere Populationsstadium [S] für *Microcalanus pygmaeus* bei 3,1-3,7 (Tab. 5.2.4.3.1). Die Population ist damit jünger als die der beiden großen Arten und ihre Abundanzen verändern

sich in diesem Zeitraum nicht signifikant. Die Populationsstruktur gleicht damit der vom August ([S] = 3,3) und von Anfang Oktober ([S] = 3,5; SCHIEL unveröff.). Häufigste Stadien sind sowohl im Winter als auch im Frühjahr die CII/CIII. Während die CI zum Sommer hin kontinuierlich von 14% auf weniger als 4% abnehmen, steigt die Zahl der Adulten umgekehrt proportional an. Das Weibchen:Männchen-Verhältnis deutet mit den niedrigsten Werten während des Jahres von unter 5:1 auf die Zeit der Kopulation in der Übergangsphase vom Winter zum Frühjahr hin. Aufgrund der hohen Abundanzen der Männchen und dem ausgeglichensten Geschlechterverhältnis findet die Kopulation vermutlich zwischen 500 und 200 m statt. Der vertikale Verteilungsschwerpunkt der Population liegt in diesem Zeitraum wie sonst auch im Bereich der Thermokline zwischen ca. 100 und 500 m und entspricht damit den Beobachtungen anderer Autoren (SCHNACK et al. 1985a; HOPKINS 1985a; ZMIJEWSKA 1987, 1988; SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI eingereicht).

Tab. 5.2.4.3.1: *Microcalanus pygmaeus*: Zeitraum der Probennahme im südöstlichen Weddellmeer, n = Anzahl der berücksichtigten Stationen, mittlere Abundanzen pro 1000 m<sup>3</sup>, Mittelwerte für das mittlere Populationsstadium [S], Abundanz der adulten Stadien pro 1000 m<sup>3</sup> und durchschnittliches Geschlechterverhältnis (\* Werte von Schnack-Schiel).

Zeitraum	n	Abundanz [1000 m <sup>-3</sup> ]	[S]	Abundanz d. Adulten [1000 m <sup>-3</sup> ]	Geschlechter- verhältnis [F:M]
17.-22. Okt. 86*	5	72.520	3,1	5.160	0,9
3.-5. Nov.86*	3	68.580	3,1	5.200	1,5
17.-24. Nov.86*	6	61.340	3,2	6.330	2,6
14.-15. Dez.90	2	66.088	3,7	14.730	4,3
29. Jan.85*	3	55.380	4,1	12.184	10,2
7.-11. Feb.91	2	65.134	3,8	11.073	16,5
15. Feb.85*	3	60.650	4,0	11.440	14,5
28. Feb.- 2. Mär.91	4	43.560	4,3	6.440	21,3
11. Mär.91	2	62.120	4,8	15.210	10,5
12.-13. Apr.92*	4	89.000	3,5	8.010	10,4
26. Apr.-2. Mai 92*	5	87.220	3,1	5.230	12,6

Die wenigen in situ-Experimente während dieses Zeitraums deuten auf eine sehr niedrige oder fehlende Reproduktion hin. Der Gonadenreifeindex von 2-2,5, die

geringe Zahl junger Copepodite und die geringe Anzahl eilegender Weibchen in den in situ-Experimenten (ca. 17%) unterstützen diese Vermutung. Leider liegen weder detaillierte C/N-Daten noch Lipidwerte aus diesem Zeitraum vor, um Vergleiche zu anderen Jahreszeiten machen zu können.

#### b) Sommer

Im Sommer (Januar bis März) liegt das mittlere Populationsstadium [S] von *Microcalanus pygmaeus* bei ungefähr 4 und die Abundanzen sind geringfügig niedriger als im Frühjahr und signifikant niedriger als im Winter (August; Tab. 5.2.4.3.1; SCHIEL unveröff.). Die Populationsstruktur wird nun von CIII und CIV dominiert (Abb. 5.2.4.3.1). Der Anteil der Adulten steigt bis Mitte März auf über 20% an, was eine verstärkte Reproduktion im Spätsommer oder Herbst vermuten läßt. Das Geschlechterverhältnis ist im Sommer mit Werten von 10-20:1 am unausgeglichtesten während des gesamten Untersuchungszeitraumes (Tab. 5.2.4.3.1). Die geringen Anteile junger Copepodite, die sehr niedrigen in situ-Reproduktionsraten von unter 1 Ei Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> und die meist noch unreifen Gonaden der Weibchen unterstützen einerseits zwar die Vermutung von SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI (eingereicht), daß *M. pygmaeus* während des gesamten Jahres reproduziert und wächst, andererseits scheint es auch bei dieser Art eine Saisonalität der Reproduktion zu geben, die der, der zuvor behandelten großen Vertretern der calanoiden Copepoden umgekehrt proportional ist (vide infra RUNGE 1988). Die einzigen Lipiddaten von *M. pygmaeus* stammen aus dem Sommer und widersprechen den Ergebnissen von HOPKINS (1985a, b, 1987) und HOPKINS & TORRES (1989), die *M. pygmaeus* aufgrund von Mageninhaltsuntersuchungen in drei verschiedenen Gebieten der Antarktis zu den sich hauptsächlich (>85%) vom Phytoplankton ernährenden Copepodenarten zählen. Die Lipiddaten belegen, daß sich *M. pygmaeus* zu einem großen Teil aus nicht pflanzlicher Nahrung ernährt, also als omnivore Art wie *Metridia gerlachei* eingestuft werden muß. Sie ernährt sich vermutlich ähnlich wie einige cyclopoide Arten von Detritus (GONZALEZ & KURBJEWIT eingereicht) und/oder von heterotrophen Organismen (HEINRICH 1962), die wichtige Bestandteile des antarktischen Nahrungsnetzes darstellen (NÖTHIG 1988; NÖTHIG et al. 1991a).

#### c) Herbst

Im Herbst (April/Mai) hat sich die Population mit [S] = 3,1-3,5 signifikant gegenüber dem Sommer verjüngt und die Abundanzen sind deutlich angestiegen (Tab. 5.2.4.3.1). Es dominieren CI und CV mit jeweils über 20% (Abb. 5.2.4.3.1). Da die

die Entwicklung der Eier bis zum CI unter der Voraussetzung isochronischen Wachstums der Nauplien ca. 25-26 Tage dauert, deutet der große Anteil junger Copepodite Mitte/Ende April auf den Beginn der Reproduktionszeit im Spätsommer/Herbst (März/April) hin. Leider fehlen für den Herbst sowohl C/N-Daten als auch Lipidwerte sowie Untersuchungen zur Gonadenreife, um genauere Aussagen treffen zu können.

#### 5.2.4.4 Lebenszyklus von *Microcalanus pygmaeus*

Da Untersuchungen anderer Autoren für diese kleine Copepodenart in der Antarktis bezüglich der Populationsstruktur und generell der Ökologie rar sind, wird bei der Konstruktion ihres Lebenszykluses besonders auf die besser untersuchte Schwesterart in der Arktis und den borealen Gebieten eingegangen. *Microcalanus pygmaeus* scheint über das gesamte Jahr eine im Vergleich zu den großen calanoiden Copepoden (VORONINA 1978, 1984; HUNTLEY & ESCRITOR 1991; SCHNACK-SCHIEL et al. 1991) sehr ausgeglichene Populationsstruktur aufzuweisen ( $[S] = 3-5$ ), die der cyclopoider Arten gleicht (FRANSZ 1988; PAFFENHÖFER 1993). Deren Copepoditstadien brauchen nach FRANSZ (1988) zum Teil über 100 Tage zur Entwicklung und deuten somit auf einen zwei- oder gar mehrjährigen Lebenszyklus hin, wie er auch schon von RAYMONT (1983) für *M. pygmaeus* in der Arktis vermutet wurde. Der Anstieg von  $S = 3,1$  Mitte Oktober bis  $S = 4,8$  Mitte März scheint ebenfalls auf ein sehr langsames Wachstum hinzudeuten (1 Copepodit-Stadium = 85 Tage). Sowohl die schnelle Entwicklung der Nauplien als auch das Absterben der Weibchen kurz nach der Eiablage in den Experimenten weisen jedoch eher auf einen einjährigen Lebenszyklus hin. Angesichts der geringen Größe und den sich daraus ableitenden hohen körperrgewichtsspezifischen Respirationsdaten für ähnlich große Copepodenarten (LAMPITT & GAMBLE 1982; IKEDA & MITCHELL 1982; HIROMI et al. 1988; Tab. 2 im Anhang) erscheint die Möglichkeit eines einjährigen Lebenszykluses wahrscheinlicher, selbst, wenn die sehr niedrige Respirationsrate von  $0,075 \mu\text{l O}_2 \text{ mg TG}^{-1} \text{ h}^{-1}$  einen zweijährigen Lebenszyklus unterstützen würde. Das Aufsteigen von *M. pygmaeus* an die Oberfläche während der Wintermonate ist für eine Reihe von Fjordgebieten im nordöstlichen Atlantik belegt (RUNNSTRÖM 1932; USSING 1938; MARSHALL 1949). Auch für *M. pygmaeus* in der Antarktis ist diese jahreszeitliche (ontogenetische) Wanderung wahrscheinlich, denn SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI (eingereicht) konnten ein Aufsteigen älterer Copepoditstadien, insbesondere der Adulten, in oberflächennahe Bereiche für den Sommer (Jan./Feb.) im Vergleich zum Frühjahr (Nov.) belegen.

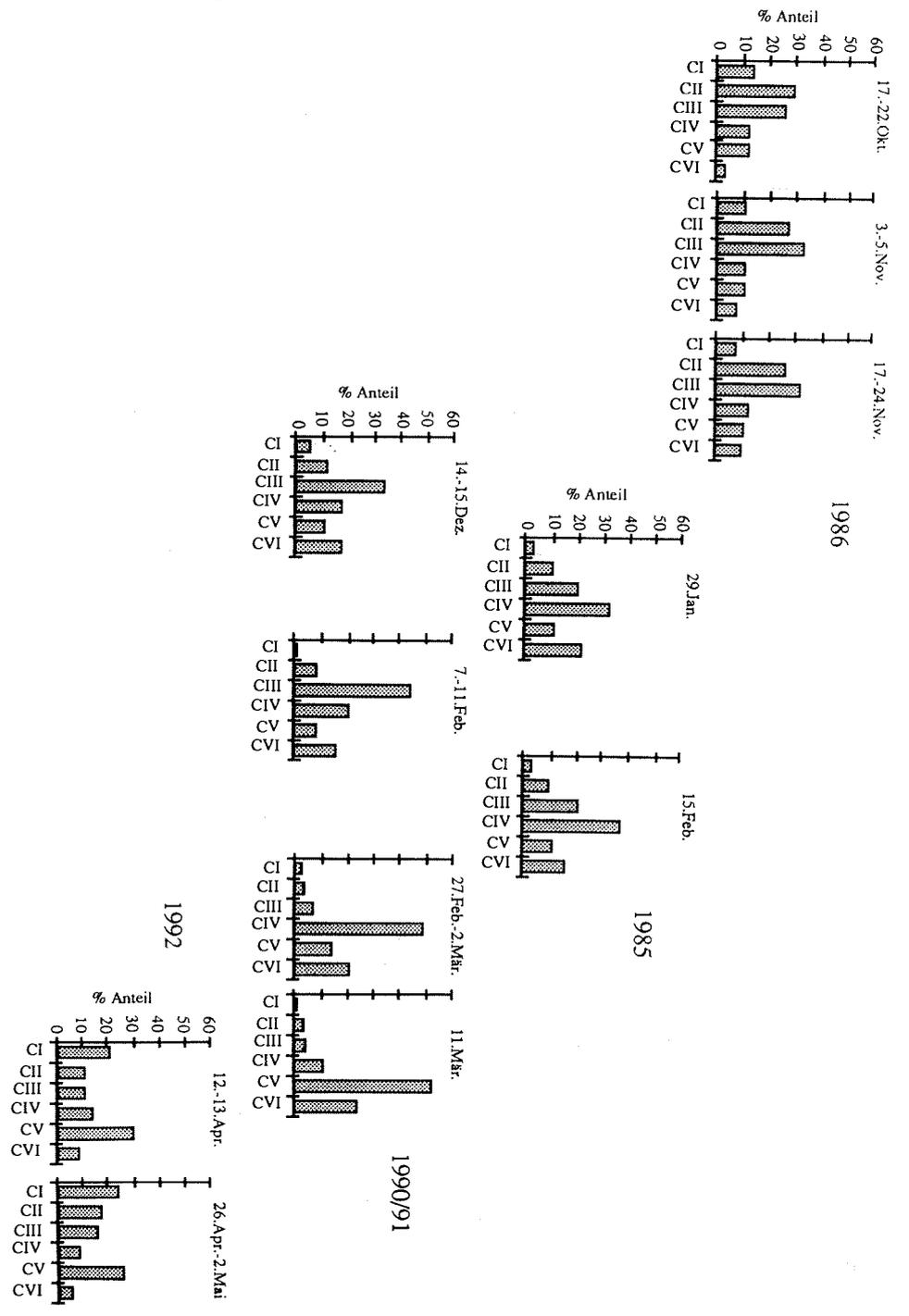


Abb. 5.2.3.4.1: *Microaerobium pygmaeus*: Zeitliche Entwicklung der Population im Zeitraum von Mitte Oktober bis Anfang Mai

Unabhängig von der Länge des Lebenszyklus scheint die Hauptreproduktionsphase in die Herbst- und Frühjahrsmonate zu fallen (Abb. 5.2.4.4.1). Der Anteil der jungen CI Copepodite gegen Ende des Herbstes im April/Mai mit über 20% an der Gesamtpopulation (SCHNACK-SCHIEL & MIZDALSKI eingereicht) und die vergleichsweise hohen Abundanzen derselben Ende Oktober/Anfang November mit über 10% lassen vermuten, daß *Microcalanus pygmaeus* zwei Laichschübe besitzt, einen größeren im Herbst und einen kleineren im Spätwinter. Eine ähnliche Form der Reproduktion mit einem Maximum im Herbst und einem zweiten Maximum im Frühjahr beschreibt WIBORG (1954) für *M. pusillus* in Nordnorwegen.

Die Reproduktion scheint für *Microcalanus* somit sowohl in der Arktis als auch der Antarktis losgelöst zu sein von der Phytoplanktonentwicklung im Frühjahr und Sommer und damit im Gegensatz zu den großen calanoiden Arten zu stehen. Dies wurde auch von MARSHALL (1949) für *M. pygmaeus* in Loch Striven vermutet, da einerseits zum Herbst (Oktober) Nauplien und Adulte die Population bestimmten und nicht wie bei *Calanus* die typischen Überwinterungsstadien CIV/CV. Außerdem beobachtete sie bereits im Januar, lange vor der Frühjahrsblüte eine zweite Brut. Zu ähnlichen Ergebnissen kommen SCHNACK-SCHIEL & MIZADALSKI (eingereicht) für *M. pygmaeus* im östlichen Weddellmeer. Als Indizien für die Hypothese von HEINRICH (1962), daß die Reproduktion von *M. pygmaeus* im Winter oder Frühjahr vor der Frühjahrsblüte stattfindet, können folgende Ergebnisse herangezogen werden: a) die Eiproduktion ist während der Frühjahrs- und Sommermonate in denen das Nahrungsangebot für filtrierende Zooplanktonorganismen am besten ist mit unter 1 Ei Weibchen<sup>-1</sup> Tag<sup>-1</sup> ausgesprochen niedrig und steigt nur leicht zum Herbst hin an; b) die Reproduktion ist in den in situ-Experimenten nicht mit der Chlorophyll-Konzentration gekoppelt und läßt sich auch nicht durch hohe Nahrungsangebote steigern; c) die Population verbleibt während des Untersuchungszeitraumes im Frühjahr und Sommer von wenigen Ausnahmen abgesehen im Bereich der Thermo- bzw. Pyknokline, also im modifizierten warmen Tiefenwasser; d) der Anteil der CI Copepodite liegt während des späten Frühjahrs bis in den Sommer hinein bei deutlich unter 10% und e) die Lipidzusammensetzung zeigt deutliche Unterschiede zu typisch herbivoren Arten, die auf eine omnivore Ernährungsweise schließen läßt.

Es ist daher möglich, daß *M. pygmaeus* ähnlich wie es für cyclopoide Copepoden vermutet wird im Bereich der Pyknokline im Weddellmeer eine Art Filter für absinkendes Material darstellt, d.h. organisches Material, das die oberflächennahen Schichten durch Sedimentation verläßt, wird als Nahrung genutzt und somit noch innerhalb des Winterwassers rezirkuliert. Aggregate, z.B. fecal pellets mit Bakterien

oder absterbende *Phaeocystis*-Kolonien akkumulieren im Bereich der Pyknokline (RIEBESSELL & WOLF-GLADROW 1992). Sie können *M. pygmaeus* womöglich als Nahrung dienen, ähnlich wie es für cyclopoide Copepoden der Gattungen *Oithona* und *Oncaea* vermutet wird (GONZALEZ 1992; GONZALEZ & KURBJEWIT eingereicht). Als mögliche andere Nahrung könnten heterotrophe Flagellaten und Ciliaten, die sich ihrerseits von Aggregaten ernähren (NÖTHIG et al. 1991a). Damit wäre *M. pygmaeus* mitverantwortlich für die geringsten Sedimentationsraten im Welt-ozean.

Somit ergibt sich für *Microcalanus pygmaeus* eine ständige Reproduktion mit zwei stärkeren Laichschüben im Herbst und Frühjahr (Abb. 5.2.4.4.1). Die Kopulation findet vor allem im Frühjahr und Sommer zwischen 200 und 500 m statt. Sie kann aber auch während des übrigen Jahres theoretisch stattfinden. Vertikalwanderungen der Copepoditstadien CI-CIV sind aufgrund des Verhaltens und des Populations-schwerpunktes während des gesamten Jahres im Bereich der Pyknokline unwahr-scheinlich. Für die Adulten ist die Möglichkeit allerdings nicht ausgeschlossen.

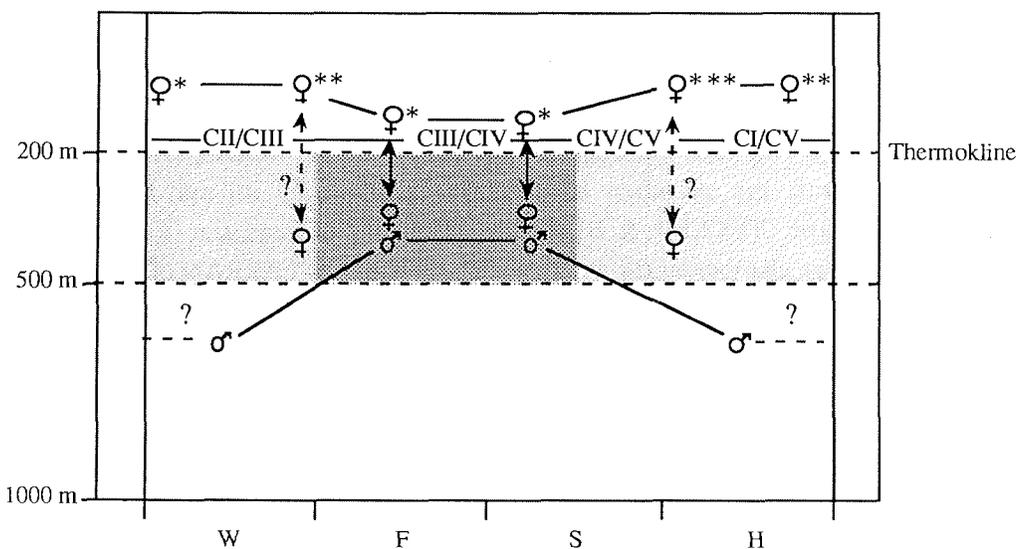


Abb. 5.2.4.4.1: *Microcalanus pygmaeus*: Hypothetischer Lebenszyklus im Weddell-Wirbel. Schattierter Bereich = Kopulationszeit; stark schattierter Bereich = Schwerpunkt der Kopulation; Sternchen = Stärke der Reproduktion; Doppelpfeile deuten den relativen Bereich der Vertikalwanderungen der jeweiligen Stadien an. Weitere Erläuterungen im Text.

## 5.2.5 *Stephos longipes*

### 5.2.5.1 Horizontal- u. Vertikalverteilung

*Stephos longipes* ist nur in der Lazarev-See mit maximal 532 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (=1%) auf den ozeanischen Stationen innerhalb der Wassersäule vertreten und damit die seltenste der vier untersuchten Copepodenarten (Abb. 5.2.1.1). Auf den Schelfen ist sie zwar mit 8.245-15.384 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> (=4-19%) signifikant häufiger, aber nur auf dem Polarsternkuppen-Transekt die zweithäufigste Art nach *Microcalanus pygmaeus* (Abb. 5.2.1.2). Als endemischer Copepode der Antarktis kommt *S. longipes* bis 60° S vor (WOLFENDEN 1911). Er wird von BOYSEN-ENNEN (1987) als typischer Bewohner des Schelfs mit maximal knapp über 1.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> vor Kapp Norvegia gefunden (M = 154 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>). Ähnlich hohe Abundanzen findet KACZMARUK (1983) von Januar bis Februar entlang des Schelfeises im Weddellmeer bis in den äußersten Südwesten. In der Croker Passage sind die Abundanzen mit durchschnittlich 2.530 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> im März/April um eine Zehnerpotenz höher als im Weddellmeer (HOPKINS 1985a). Auch SCHNACK et al. (1985a) finden *S. longipes* auf dem Schelf der antarktischen Halbinsel westlich von Anvers Island in hohen Abundanzen von ca. 10.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> als dominierende Art. In der Prydz Bay, im indischen Sektor der Antarktis, kommt *S. longipes* im Februar/März mit bis zu über 150.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> im nur 25 m tiefen Küstenbereich vor (TUCKER & BURTON 1990). Ihr horizontaler Verbreitungsschwerpunkt liegt also eindeutig auf dem Schelf und wie FARRAN (1929) bereits berichtet, findet sich diese Art besonders häufig direkt unter dem Eis. Die Assoziation mit dem Eis bestätigen auch die Untersuchungen anderer Autoren aus verschiedenen Gebieten der Antarktis (FUKUCHI & TANIMURA 1981; TANIMURA et al. 1986; BOYSEN-ENNEN 1987; FRANZ 1988). HOPKINS & TORRES (1988) sind bislang die einzigen die neben dieser Untersuchung *S. longipes* im März im westlichen Weddellmeer ebenfalls direkt im Eis gefunden haben. Im März/April liegt der vertikale Verteilungsschwerpunkt in der Croker Passage von *S. longipes* bereits in Tiefen zwischen 400 und 600 m (HOPKINS 1985a). BOYSEN-ENNEN (1987) vermutet daher, daß diese Art ähnlich wie die großen Calanidae zum Winter in größere Tiefen wandert. Diese Beobachtungen werden auch von SCHIEL (unveröff.) für das nordöstliche Weddellmeer im Herbst (April/Mai) bestätigt. Das Vorkommen von *S. longipes* auf einigen ozeanischen Stationen (BOYSEN-ENNEN 1987; SCHIEL pers. Mitt.) hängt vermutlich mit dem Eis als Lebensraum und "unfreiwilliges Transportmittel" durch Advektion zusammen (s. Lebenszyklen).

#### 5.2.5.2 Biomasse

Aufgrund der geringen Größe und der niedrigen Zahlen spielt *Stephos longipes* bezüglich der Biomasse im ozeanischen Bereich keine Rolle und selbst im Schelfbereich nimmt sie mit 0,028-0,097 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (=2-4%) nur den vierten Platz ein (Abb. 5.2.1.1 und 5.2.1.2). Noch niedrigere Werte werden nur noch aus dem Rossmeer mit 0,002 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (HOPKINS 1987), aus dem nordöstlichen Weddellmeer mit 0,003 g TG 1000 m<sup>-3</sup> (BOYSEN-ENNEN et al. 1991) und aus der Croker Passage mit 0,013 (HOPKINS 1985a) berichtet.

#### 5.2.5.3 Populationsstruktur und -entwicklung

##### a) Spätwinter/Frühjahr

Im Spätwinter/Frühjahr (Oktober bis Dezember) liegt das mittlere Populationsstadium [S] von *Stephos longipes* bei 6, d.h. nur Adulte beherrschen die Population mit sehr niedrigen Abundanzen von maximal 400 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> bis Mitte November (Tab. 5.2.5.3.1). Mitte Dezember kommt es zu einem drastischen Anstieg der Abundanzen auf fast 9.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup>. Dieser Zustand der Population ist bereits drei Wochen zuvor auf dem nordwestlichen Schelf erreicht und bestätigt im Gegensatz zu *Metridia gerlachei* die verzögerte Entwicklung im Nordosten des Weddellmeeres (BATHMANN et al. 1992), obwohl die Weibchen im Nordwesten bereits abgelaicht haben und im Nordosten erst davorstehen. Die Weibchen tragen in diesem Zeitraum fast alle ein oder zwei Spermatophoren und das Geschlechterverhältnis ist mit 0,8-2,0 sehr ausgeglichen; beides läßt eindeutig auf die Zeit der Kopulation schließen. Da die Abundanzen in den obersten 50 m am größten sind, das Geschlechterverhältnis sehr ausgeglichen ist und die Gonaden in diesem Bereich bereits den Reifegrad 4 (=reif) erreichen, ist es sehr wahrscheinlich, daß sowohl die Kopulation als auch die Eiablage im Spätwinter/Frühjahr an der Oberfläche stattfindet, d. h. *S. longipes* kann die Eiablage schon vor der Frühjahrsblüte bestreiten, entweder aus im Vorjahr eingelagerten Lipidreserven und/oder durch Nutzung der Eisalgen in der Wasser-Eis-Grenzschicht.

##### b) Sommer

Von Januar bis März finden sich für *Stephos longipes* prinzipiell die höchsten Abundanzen von bis zu knapp 30.000 Ind. 1000 m<sup>-3</sup> in der Wassersäule (Tab.

5.2.5.3.1). Zur gleichen Zeit hält sich die Hauptpopulation allerdings in Form von Nauplien und jungen Copepoditen im Meereis auf, insbesondere in den untersten ca. 10 cm und einer vor den Eisschelfen vorhandenen Plättcheneisschicht unter dem Meereis. Aufgrund sehr hoher Nahrungskonzentrationen in diesen Bereichen findet die neue Generation optimale Bedingungen für ein schnelles Heranwachsen und zusätzlichen Schutz in den von WEISSENBERGER et al. (1992) beschriebenen Laugenkanälen vor Fraßfeinden wie *Euphausia superba* (DALY & MACAULY 1988), *Pleuragramma antarcticum* (HUBOLD 1992) oder *Trematomus mawsoni* (HOSHIAI & TANIMURA 1981). Ende Januar/Anfang Februar ist die Population mit [S] = 1,8-2,0 mit Abstand am jüngsten und CI/CII dominieren (Abb. 5.2.5.3.1). Sie halten sich fast ausschließlich direkt unter dem Eis auf. Innerhalb kurzer Zeit erreicht die Population bis Mitte März das Populationsstadium 3,6 mit CIII und CIV als dominante Stadien. Den Sommer über ist der Anteil der Adulten sehr gering und macht nicht mehr als ca. 5% der Population aus (Abb. 5.2.5.3.1).

Die Gonaden der Weibchen befinden sich während dieser Zeitspanne im reifen und zum Teil schon abgelaichten Zustand, d.h. die Reproduktion findet zwar noch statt, nimmt aber deutlich gegenüber dem Frühjahr ab. Den niedrigsten Reifegrad besitzen die Gonaden Anfang Februar im südöstlichen Weddellmeer, was für die von VORONINA (1972a, 1978) beschriebene Progression der Entwicklung von Nord nach Süd spricht.

Die Lipiddaten deuten daraufhin, daß *Stephos longipes* sich während des Sommers ähnlich wie *Calanus propinquus* nicht ausschließlich herbivor ernährt, da die typischen Phytoplanktonfettsäuren 16:1 und 18:4 (LEE et al. 1971; KATTNER et al. 1989) nur in vergleichsweise geringen Mengen vorkommen und der Wachsesteranteil mit ca. 7% ebenfalls sehr niedrig liegt. *S. longipes* ist aber nicht in der Lage, die für *C. propinquus* typischen 22:1 Fettsäuren zu bilden (HAGEN et al. eingereicht). Damit stellt diese Art eine Übergangsform zu *Calanoides acutus* dar. Der Gewichtszuwachs aller Copepoditstadien, insbesondere der CIII-CV während des Sommers, deutet auf Einlagerung von Lipiden als Energiespeicher hin. Dabei handelt es sich in erster Linie um Triacylglyceride wie bei *Calanus propinquus* (HAGEN 1988) und dem Krill (REINHARDT & VAN VLEET 1986), die auf eine Nahrungsaufnahme auch im Winter (HOPKINS et al. 1993) schließen lassen.

c) Herbst

Bis zum Mai hat die Population das Stadium 4,2 erreicht und mit 76% dominieren die CIV (Tab. 5.2.5.3.1 und Abb. 5.2.5.3.1). CI-CIII und Adulte machen < 5% aus.

Das hohe Gewicht der älteren Copepodite Mitte März deutete bereits auf Einlagerung von Reservestoffen hin. HOPKINS (1985a) beschreibt für *Stephos longipes* den vertikalen Verteilungsschwerpunkt in der Croker Passage zwischen 400 und 600 m. Die Ergebnisse von SCHIEL (unveröff.) bestätigen, daß *S. longipes* zum Herbst/Winter eine ontogenetische Vertikalwanderung in die Tiefe durchführt. Vermutlich ernährt sich *S. longipes* während des Winters von abgesunkenem Material und heterotrophen Organismen am Boden der Schelfgebiete.

Tab. 5.2.5.3.1: *Stephos longipes*: Zeitraum der Probennahme im südöstlichen Wed-dellmeer, n = Anzahl der berücksichtigten Stationen, mittlere Abundanz pro 1000 m<sup>3</sup>, Mittelwerte für das mittlere Populations-stadium [S], Abundanz der adulten Stadien pro 1000 m<sup>3</sup> und durchschnittliches Geschlechterverhältnis.\* Daten von Schnack-Schiel.

Zeitraum	n	Abundanz [1000 m <sup>3</sup> ]	[S]	Abundanz d. Adulten [1000 m <sup>3</sup> ]	Geschlechter- verhältnis [F:M]
20.-22. Okt.*	2	395	6,0	395	1,5
4. Nov.*	1	3	6,0	3	k.W.
18. Nov.*	1	30	6,0	30	2,0
15. Dez.	1	8.920	5,9	8.550	0,8
29. Jan.*	1	10.950	1,8	110	1,0
5. Feb.	2	11.270	2,0	192	1,3
15. Feb.*	1	6.300	3,1	189	1,4
23. Feb.	1	28.920	3,3	744	0,6
27. Feb.	1	15.070	3,7	290	1,4
7. Mär.	1	8.520	3,4	261	0,4
11. Mär.	1	2.320	3,6	99	0,8
2.-3. Mai*	2	36.000	4,2	36	0,8

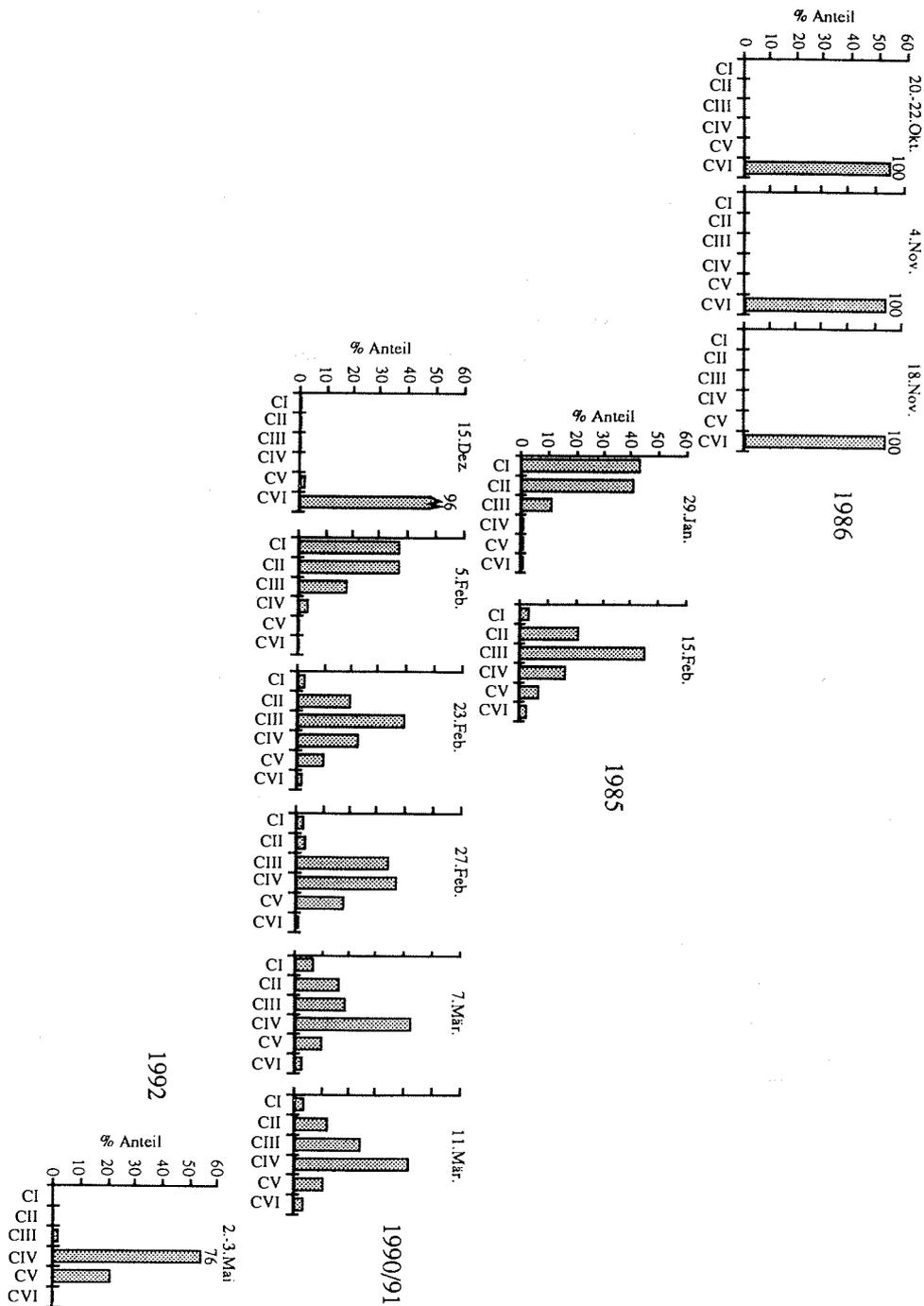


Abb. 5.2.5.3.1: *Stephos longipes*: Zeitliche Entwicklung der Population im Zeitraum von Mitte Oktober bis Anfang Mai.

#### 5.2.5.4 Lebenszyklus von *Stephos longipes*

Nach den eben genannten Befunden stellt sich der Lebenszyklus von *Stephos longipes* wie in Abbildung 5.2.5.4 dar (KURBJEWIT et al. 1993): Adulte Weibchen und Männchen finden sich in einem 1:1-Verhältnis von Mitte November bis Mitte Dezember in großen Zahlen direkt unter dem Eis zur Kopulation auf den Schelfen. Diese Tiere wandern entweder aktiv an die Oberfläche oder werden passiv durch gelöstes Ankereis (DAYTON et al. 1969) oder durch sich in der Wassersäule gebildetes Plättcheneis (DIECKMANN et al. 1986) an die Oberfläche gerissen. Da die Eier von *S. longipes* extrem klebrig sind im Vergleich zu Eiern anderer Copepodenarten und die Weibchen direkten Substratkontakt während der Eiablage benötigen (KURBJEWIT unveröff.), können sie ihre Eier vermutlich direkt an Eiskristalle oder Plättcheneis heften. Das Mitreissen von Sedimentpartikeln, Algen und Foraminiferen durch aufsteigende Eiskristalle konnte von zahlreichen anderen Autoren beobachtet werden (ACKLEY 1982; REIMNITZ et al. 1990; DIECKMANN et al. 1991). Diese Beobachtungen resultieren wahrscheinlich in der klebrigen Oberflächenbeschaffenheit der Partikel, wie sie von RIEBESELL et al. (1991) für Algen beschrieben wurde. Gegen Ende Dezember oder Anfang Januar verlassen die jungen Copepoditstadien CI die Laugenkanäle des Eises, um sich in der Untereisschicht und der oberen Wassersäule zu ernähren und sich zu CIV/CV bis März/Mai zu entwickeln. Diese Stadien haben ein erhöhtes Gewicht und vermutlich große Lipidmengen eingelagert und wandern im Herbst in größere Tiefen, um auf oder sogar im Sediment den Winter wie verwandte Arten in den Tropen und borealen Gebieten zu verbringen (MCWILLIAM et al. 1981; THAIN et al. 1981; OHTSUKA & HIROMI 1987; JACOBY & GREENBERG pers. Mitt.). Diese Hypothese ist zum Teil durch die Ergebnisse von SCHIEL (unveröff.) im nordöstlichen Weddellmeer und HOPKINS (1985a) für die Croker Passage bestätigt, denn in beiden Gebieten fanden sie im Herbst diese Stadien in größeren Tiefen. Während dieser Zeit des Jahres fehlt *S. longipes* im Eis und in der Untereisschicht für gewöhnlich, und nur dort wo Plättcheneis in großen Mengen vorhanden ist, stellt sie einen wichtigen Teil der Meereisgemeinschaft. Bisher ist nicht bekannt, ob sich die subadulten Stadien während des Winters ernähren und wo sie sich zu Adulten häuten. Aufgrund des geringen Anteils von Wachsestern ist zu vermuten, daß sich diese Art ähnlich wie *Calanus propinquus* und *Euphausia superba* im Winter einerseits im und direkt unter dem (Plättchen-)Eis und andererseits am Boden von Protozoen ernährt. Da die verschiedenen Stadien von *S. longipes* verschiedene Habitate und

Tiefenhorizonte besiedeln, ist intraspezifische Konkurrenz minimal und Adulte und Juvenile ernähren sich von verschiedenen Ressourcen.

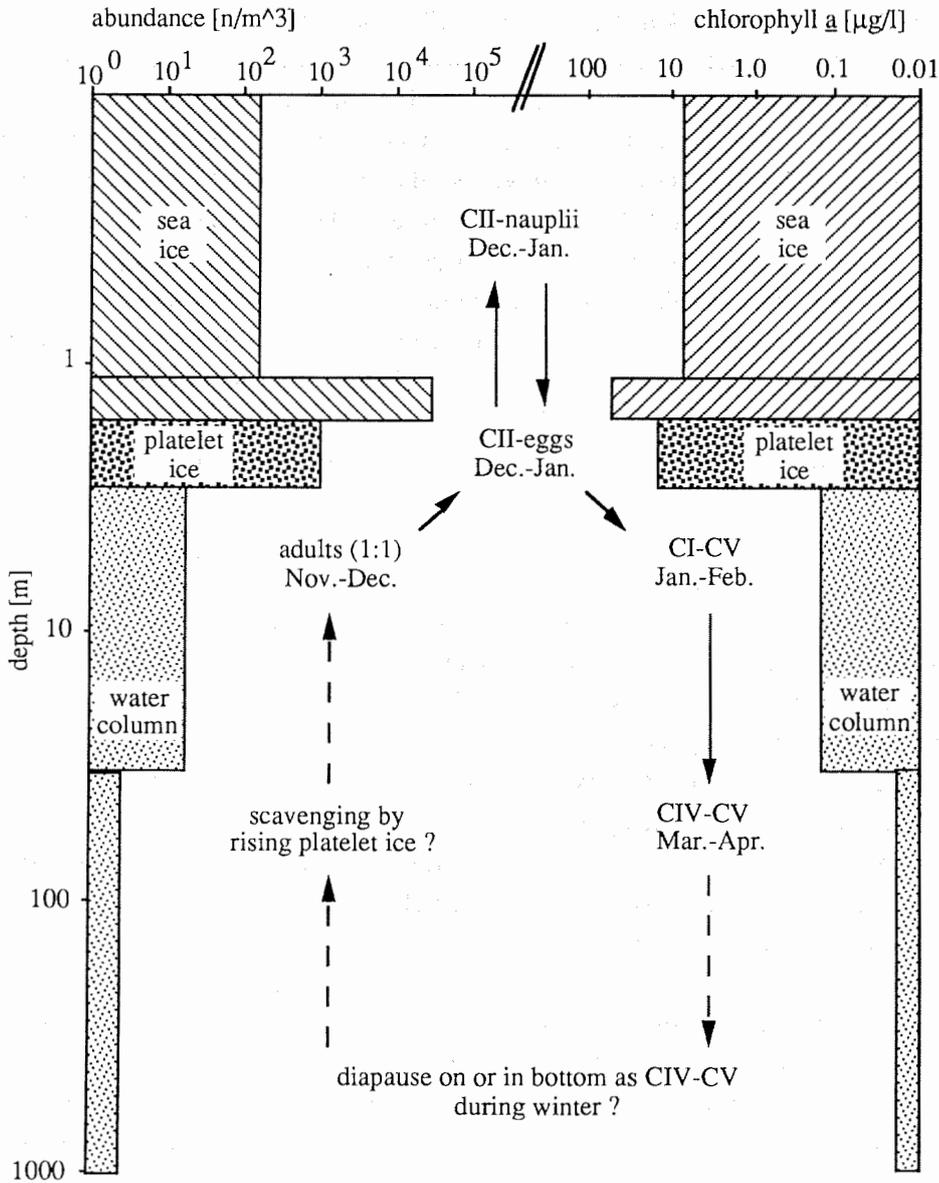


Abb. 5.2.5.4.1: *Stephos longipes*: Hypothetischer Lebenszyklus mit Abundanzen pro m<sup>3</sup> und in Relation zur Chlorophyllkonzentration in den drei Habitaten Meereis (mit besonderer Berücksichtigung der unteren Zentimeter), Plättcheneis und Wassersäule.

### 5.2.5 Nahrungslimitierung von Wachstum und Reproduktion in der Antarktis - Tatsache oder Irrglaube?

Das Wachstum und die Reproduktion calanoider Copepoden hängt von der Temperatur und der Nahrung ab (DURBIN et al. 1983). Die Wachstums- (MCLAREN 1965, 1966; HEINLE 1969) und die Eiproduktionsrate als Maß der Sekundärproduktion (SEKIGUCHI et al. 1980; UYE 1981) sind nach der Formel von BĚLEHRÁDEK (1935) positiv mit der Temperatur korreliert, aber umgekehrt proportional zur Körpergröße (CONOVER 1956; DEEVEY 1960). In Laborstudien konnte belegt werden, daß die Körpergröße (PAFFENHÖFER 1970; MULLIN & BROOKS 1970), die Wachstumsrate (PAFFENHÖFER 1976) und die Eiproduktion (MARSHALL & ORR 1952) positiv mit der Nahrungsverfügbarkeit korreliert sind. Die Temperatur und die Nahrungsbedingungen, die ein Copepode während des Heranwachsens erfährt, beeinflußt seine Endgröße als Adultus und damit das maximale Gewicht und die Eiproduktionsrate (CHECKLEY 1980a). Weiterhin hängt die Veränderung der Eiproduktionsrate und der gespeicherten Reserven nach der Häutung zum Erwachsenen von den vorhandenen Nahrungs- und Temperaturbedingungen ab (CHECKLEY 1980b).

Derzeit bestehen unterschiedliche Meinungen zur Hypothese der Nahrungslimitierung von Wachstum und Reproduktion herbivorer Copepoden. MCLAREN (1978), CORKETT & MCLAREN (1978) und DAVIS (1987) meinen, daß Nahrungslimitierung zumindest in temperaten Küstenregionen unbedeutend ist und Temperatur der ausschlaggebende Faktor ist. HUNTLEY & LOPEZ (1992) behaupten, daß generell mit Hilfe der Temperatur das Wachstum allein vorhergesagt werden kann. Andere Autoren (LANDRY 1978, CHECKLEY 1980b; RUNGE 1980; TISELIUS et al. 1991) stellen bei Felduntersuchungen fest, daß Wachstum und Reproduktion unter den maximal möglichen Raten liegen und positiv mit der Chlorophyllkonzentration korreliert sind. HUNTLEY & BOYD (1984) haben mit Hilfe der Wachstumsgleichung von BERTALANFFY (1938) nachgewiesen, daß herbivores Zooplankton in Küstenregionen weniger wahrscheinlich nahrungslimitiert (und damit wahrscheinlich auch weniger reproduktionslimitiert) ist als im offenen Ozean. Nur wenige Untersuchungen berücksichtigen bei der Abhängigkeit des Wachstums und der Reproduktion von der Nahrung auch die Futterqualität (z.B. CAHOON 1981; N-Gehalt der Algen: KIÖRBOE 1989). Ebenso selten wird die hydrographische Struktur eines Untersuchungsgebietes berücksichtigt, die durch "Ergoklinen", d.h. Fronten zwischen stratifizierten und durchmischten Gebieten (LEGENDRE et al. 1986), gekennzeichnet sein kann und dadurch das Wachstum durch Turbulenz beeinflußt (SAIZ et al. 1992).

Für die Antarktis vermutet TRANTER (1982) Licht- und Nahrungslimitierung, während HUNTLEY & LOPEZ (1992) ohne Begründung behaupten, daß Wachstum (und damit auch die Reproduktion) in der Natur nicht durch Nahrung limitiert ist. Damit weichen HUNTLEY & BOYD (1984) von ihrer aufgestellten Hypothese ab. Die in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnisse zur Reproduktion und Größenverteilung belegen, daß sowohl Wachstum und Reproduktion der großen calanoiden Arten in der Antarktis nahrungslimitiert sind und die Temperaturabhängigkeit im Gegensatz zu gemäßigten und borealen Gebieten eine untergeordnete Rolle spielt.

#### a) Reproduktionsexperimente

Generell zeigen die vorliegenden Ergebnisse, daß größere Arten wie *Calanus* spp. mehr Eier produzieren als kleine Arten (DAVIS 1984). Aus den in situ-Eiproduktionsexperimenten geht deutlich hervor, daß für *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* die Eiproduktion nahrungslimitiert ist, nicht aber für *Microcalanus pygmaeus* und vermutlich auch nicht für *Stephos longipes*. Die erhöhte Reproduktion nach erfolgter Fütterung in den Experimenten unterstützt diese Hypothese. Indirekt wird die Eiproduktion durch die Eisbedeckung gesteuert, die ihrerseits für die Phytoplanktonentwicklung entscheidend ist. Dieses Ergebnis spiegelt die Ergebnisse von HIRCHE & BOHRER (1987) für *C. glacialis* in der Arktis wider. Sie beschreiben Eiproduktionsraten von maximal 42 EWT für *C. glacialis* auf Stationen in den Polynyen, auf denen es zu Phytoplanktonblüten gekommen war. Unter dickem Packeis wurden keine Eier gelegt und die Größe der Weibchen war nicht mit der Eiproduktion korreliert. Dies steht im Gegensatz zu den Ergebnissen von SMITH (1990), die für *C. glacialis* und *C. hyperboreus* im Spätwinter in der Grönland See eine signifikante Eiproduktion von maximal 68 bzw. 57 EWT nachwies. Die Eiproduktion war außerdem signifikant mit der Cephalothoraxlänge der Weibchen korreliert. *Calanus finmarchicus* und *M. longa* produzierten keine Eier im gleichen Zeitraum (SMITH 1990). Die beiden erstgenannten Arten sind nach SMITH (1990) nicht von den vorherrschenden Phytoplanktonkonzentrationen abhängig, sondern bestreiten ihre Reproduktion aus Lipidreserven. Ähnlich argumentiert auch FRANSZ (1988) für *C. propinquus*, *M. gerlachei* und andere Arten im Weddellmeer, von denen er im Spätwinter (September/Okttober) Eier und Nauplien findet. Für *M. gerlachei* wird dies zwar auch von HUNTLEY & ESCRITOR (1992) für die Bransfield-Straße vermutet, doch FRANSZ' (1988) Identifizierung der Eier und Nauplien der Copepodenarten und die Ergebnisse seiner Reproduktionsexperimente sind zu recht nicht unumstritten (KOSOBOKOVA eingereicht). Für *C. propinquus*

werden die in dieser Arbeit gefundenen Resultate durch die Ergebnisse von KOSOBOKOVA (eingereicht) unterstützt. Das Laichintervall von 3,22 Tagen (KOSOBOKOVA eingereicht) gegenüber 3,0 Tagen (diese Arbeit), der Kohlenstoffgehalt der Eier (0,37 vs. 0,39  $\mu\text{g}$ ) stimmen bis auf die durchschnittlichen Gelegegrößen (37,3 vs. 47,1 Eier) annähernd überein. Die von ihr aus Laborexperimenten extrapolierte Länge der Reproduktionszeit von *C. propinquus* dauert von Dezember bis März. Sie ist damit vermutlich um ca. 2 Monate zu lang wie aus den eigenen in situ-Experimenten und Gonadenanalysen für dieselbe Region hervorgeht.

Die durchschnittliche Eiproduktion liegt nach KOSOBOKOVA (eingereicht) bei *Calanus propinquus* unter etwa gleichen Bedingungen ("gesättigte" Bedingungen von  $\geq 300 \mu\text{g C l}^{-1}$ ; C:Chl *a*-Verhältnis in der log-Phase von ca. 30:1 und 0 °C) um den Faktor 2-3 niedriger als bei den arktischen Verwandten. Die in dieser Untersuchung für *C. propinquus* ermittelte Eiproduktion von 2,9% Körperkohlenstoff pro Tag für die ersten 10 Tage unter gesättigten Bedingungen ist geringfügig höher als der von KOSOBOKOVA (eingereicht) ermittelte Wert von 2,4% Körperkohlenstoff pro Tag. Die von FRANZ (1988) ermittelten Eiproduktionsraten wurden unter anderen Bedingungen als bei KOSOBOKOVA (eingereicht) und den in dieser Arbeit verwendeten Methoden gewonnen und werden daher nicht weiter berücksichtigt. Insofern liegen nur noch für *Calanoides acutus* Daten zur Eiproduktion aus der Antarktis vor (HUNTLEY et al. 1987; HUNTLEY & ESCRITOR 1991). Die in situ-Eiproduktion für diese Art beträgt durchschnittlich 19,6 EWT (HUNTLEY et al. 1987) bzw. 24,6 EWT (HUNTLEY & ESCRITOR 1991). Bei einem mittleren Kohlenstoffgehalt der Eier von ca. 0,3  $\mu\text{g}$  (nach KIÖRBOE et al. 1985a) und der Weibchen von ca. 200  $\mu\text{g}$  (eigene Daten für den gleichen Zeitraum) entspricht das einer Produktion von ca. 2,9% bzw. 4,0% Körperkohlenstoff pro Tag.

Damit liegen die beiden großen Copepodenarten aus der Antarktis im mittleren Bereich der für vergleichbare arktische Arten berechneten Eiproduktion, da für *C. glacialis* Werte von 1,6% (TOURANGEAU & RUNGE 1991, in situ), 1,7-3,3% (SMITH 1990, in situ), 3,3% (HIRCHE & BOHRER 1987, in situ), und ca. 5% (HIRCHE 1989, Labor; DIEL 1989, Labor) ermittelt wurden. Die maximal von *Calanus hyperboreus* gelegte Eizahl beträgt 57, was einer Zunahme von ca. 4,2% Körperkohlenstoff pro Tag entspricht (SMITH 1990). Für die boreale Art *C. finmarchicus* sind Eiproduktionsraten von durchschnittlich 4,5% in polarem Wasser und 5,6% Körperkohlenstoff pro Tag in atlantischem Wasser unter gesättigten Nahrungsbedingungen gefunden worden (HIRCHE 1990, Labor). Nimmt man den von KIÖRBOE et al. (1985b) ermittelten Wert von 33% Bruttoproduktionseffizienz, dann müßten diese Arten das Dreifache dessen ingestiert haben, was sie in Form von

Eiern produzieren. Damit wäre der Einfluß der Adulten auf den Phytoplanktonbestand bzw. die Primärproduktion abschätzbar.

Für *Metridia gerlachei* und die beiden kleinen Arten *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* gibt es bisher keine direkt vergleichbaren Reproduktionsdaten. Die einzigen mit *M. gerlachei* vergleichbaren Reproduktionsdaten liegen für *M. longa* aus der Fram-Straße in der Arktis vor (DIEL 1989). Dort legen in den in situ-Experimenten die Weibchen im Mai maximal 8 EWT ; im Juli und August liegen die Werte mit maximal 5 EWT noch darunter (DIEL 1989). Der zweite Wert entspricht einer durchschnittlichen Eiproduktion von 5,2 EWT oder Zunahme von 1,6% Körperkohlenstoff pro Tag von *M. gerlachei* unter gesättigten und in situ-Bedingungen in der Antarktis. Trotz unterschiedlicher Reproduktionsraten können aufgrund einer deutlich längeren Reproduktionszeit für *M. gerlachei* im Vergleich zu *Calanus propinquus* die Gesamtproduktionskapazitäten ("life time reproductive capacity") beider Arten ähnlich hoch sein.

Für einen Vergleich der Reproduktionsraten von *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* können nur Daten engverwandter Arten wie *Pseudocalanus* spp. herangezogen werden. Selbst dieser Vergleich muß mit großer Vorsicht erfolgen, da ökophysiologische Unterschiede in der Regel auf Artniveau stattfinden. Alle anderen Reproduktionsexperimente mit kleinen Arten sind mit neritischen Arten aus temperaten, subtropischen und tropischen Gebieten erfolgt. Eine Umrechnung dieser Reproduktionswerte auf 0 °C und ein Vergleich verschiedener Familien beinhaltet zu viele Fehlergrößen. Für *Pseudocalanus* spp. sind im Atlantik Eiproduktionsraten von 0,7-4,7 EWT (PAFFENHÖFER & HARRIS 1976; CORKETT & MCLAREN 1978), in der Bering See von 5,1 EWT (DAGG et al. 1977) und in Auke Bay im südöstlichen Alaska von 2,6 EWT (PAUL et al. 1990) bei Temperaturen von 4-7 °C gemessen worden. Diese Produktionsdaten liegen noch über denen von *M. pygmaeus* mit 1,2 EWT (= 0,6% Körperkohlenstoff pro Tag) und von *S. longipes* mit 0,5 EWT (= 0,5% Körperkohlenstoff pro Tag). Umgerechnet nach der Arrhenius-Gleichung liegen die Werte in derselben Größenordnung wie in den Langzeitexperimenten.

#### b) Größenanalysen

Der Längenvergleich der Copepodit-Stadien zwischen dem Weddellmeer und der Lazarev-See liefert für alle vier untersuchten Copepodenarten und -stadien (Ausnahme CII und Weibchen bei *Calanus propinquus*) signifikant größere Längen in der Lazarev-See. Da die Wassertemperaturen in beiden Gebieten während des Untersuchungszeitraums in den oberen ca. 50 m nur um maximal 1 °C differierten,

kann die Temperatur *per se* im Gegensatz zu anderen Meeresgebieten (siehe CONOVER 1956, DEEVEY 1960, 1966) nicht der Grund für die Größenunterschiede sein. Insbesondere für die tiefer lebenden Arten *Metridia gerlachei* und *Microcalanus pygmaeus*, die die Oberfläche meiden, existieren keine Unterschiede bezüglich der Temperatur. Es bleibt also nur die zur Verfügung stehende Nahrung als Grund für die Längenunterschiede, d.h. das Wachstum der dominanten Copepoden in der Antarktis ist abhängig von der geographischen Breite und damit von der Zeitspanne der Primärproduktion und des Phytoplanktonbestandes, die in der Lazarev-See im Durchschnitt länger ist als im Weddellmeer. Die Phytoplankton-Biomasse im Weddellmeer liegt während des Untersuchungszeitraums auch um ca. eine Größenordnung unter der in der Lazarev-See (s. BATHMANN et al. 1992). Das Wachstum ist also nahrungslimitiert!

Der Längenvergleich der Copepodit-Stadien zwischen den neritischen und den ozeanischen Stationen belegt keinen derart eindeutigen Trend. Entweder sind die Unterschiede nicht signifikant oder der Trend von größeren Individuen auf dem Schelf kehrt sich im Laufe der Ontogenie um, d.h. jüngere Copepodite (CI-CIV) sind auf dem Schelf, ältere Copepodite (CV-CVI) im ozeanischen Bereich größer (z.B. *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei*). Für *Stephos longipes* zeigt der Längenvergleich der Stadien zwischen Eis und Wassersäule signifikant größere Tiere in der Wassersäule. Möglicherweise dienen Plättchen- und Meereis nur als sicheres Refugium vor Freßfeinden wie Krill (SCHNACK-SCHIEL 1987), Ctenophoren (HAMNER et al. 1989) und Fischlarven (HUBOLD & EKAU 1990). Aber selbst wenn das Eis nur zeitweise aufgesucht wird, möglicherweise im Tages- und/oder Tidenrhythmus, sollten die Längenunterschiede zwischen beiden Habitaten vernachlässigbar sein. An dieser Stelle bedarf es weiterer Untersuchungen zur Ökologie der Eis- und Subeisfauna.

Die für verschiedene Stationen im Weddellmeer und der Lazarev-See nachgewiesenen statistisch signifikanten Größenunterschiede verschiedener Copepoditstadien von *Microcalanus pygmaeus* in verschiedenen Tiefenhorizonten lassen folgende Hypothesen zu: Entweder handelt es sich um verschiedene Populationen einer Art oder gar verschiedene Arten, oder die von CONOVER (1956), DEEVEY (1960; 1966) gefundene Abhängigkeit von der Temperatur und der Nahrung treffen auch für *M. pygmaeus* zu.

Intensive Untersuchungen der morphologischen Unterscheidungsmerkmale durch SCHIEL, HÜLSEMANN (mdl. Mitt.) und eigene Arbeiten widerlegen die erste Hypothese, da keine Unterschiede festgestellt wurden. Wenn die Temperatur ausschlaggebend wäre, dann müßten die kleineren Tiere in den wärmeren

Wassermassen zu finden sein und nicht, wie es beobachtet wurde, in den kälteren, da sich das Wachstum bei niedrigen Temperaturen verlangsamt und die maximal erreichbare Körpergröße in der Regel größer ist. Bleibt also die Verfügbarkeit der Nahrung als mögliche Erklärung. Doch auch hier stellt die Tatsache, daß in den oberflächennahen Schichten höhere Chlorophyll *a*- und POC/PON-Werte vorhanden sind, die Größenverteilung auf den Kopf, denn die größeren Tiere befinden sich in der Tiefe.

Handelt es sich also doch um verschiedene Populationen ein und derselben Art oder gar verschiedene Arten? Diese Fragen lassen sich heutzutage nur mit Hilfe molekularbiologischer Methoden eindeutig klären. Hier sind nicht nur beim Zooplankton Forschungsaktivitäten nötig, sondern auch bei den benthisch lebenden Organismen. Weiterhin ist für beide Organismengruppen ein bipolarer Vergleich erforderlich.

### c) Respiurationsdaten

Ein generelles Problem ist, ob die vier an niedrige Temperaturen angepaßten Copepodenarten auch niedrige metabolische Raten aufweisen. Falls diese Hypothese nicht zutrifft, stellt sich die Frage, ob ihre Ingestionsraten ähnlich hoch sind wie die anderer Copepoden aus borealen und temperaten Gebieten oder ob ihr Wachstum entsprechend verlangsamt ist.

Für eine Energiebilanzierung sind normalerweise weitere Parameter wie die Ammonium- und Phosphatexkretion (TANDE & BÅMSTEDT 1985; IKEDA & MITCHELL 1982) und die Ingestions- und Assimilationsraten (SCHNACK 1985; SCHNACK et al. 1985b) notwendig. Da der Energieverbrauch der Exkretion für *Calanus glacialis* und verwandte Arten aber in der Regel ca. eine Größenordnung niedriger liegt als der der Respiration (BÅMSTEDT & TANDE 1985), kann für eine grobe Berechnung des Wachstums die Exkretion vernachlässigt werden.

Generell liegen die Respiurationsdaten der untersuchten Copepoden im Bereich der von anderen Autoren gefundenen Daten für dieselben oder verwandte Arten in Antarktis und Arktis (s. Tab. 2 im Anhang). Auch der Zusammenhang zwischen Gewicht und gewichtsspezifischer Respiration, kombiniert für alle Arten und Stadien, gleicht dem von SCHNACK et al. (1985b) gefundenen:  $R = 0,94 W^{-0,34}$ . Einzige Ausnahme macht *Microcalanus pygmaeus*, dessen gewichtsspezifische Respiurationsrate ein- bis zwei Größenordnungen unter der der fast gleich großen Art *Stephos longipes* liegt. Verhaltensbeobachtungen an beiden Arten zeigen ebenfalls wesentliche Unterschiede. *M. pygmaeus* besitzt ein ähnliches Verhalten wie *Oithona similis*. Beide Arten verharren in einer Art Starre und bewegen sich erst nach

mehrmaliger Berührung mit der Minutiennadel, während *S. longipes* ähnlich wie *Metridia gerlachei* fast ständig in Bewegung ist. Die erhöhte Respirationsrate von *S. longipes* im Frühjahr zur Zeit der Reproduktion und der Entwicklung der Eisalgen läßt sich durch den ausgeprägten Effekt des Anstiegs der Phytoplankton-Biomasse im Frühjahr auf den Metabolismus erklären (CONOVER & CORNER 1968; BUTLER et al. 1970; BÅMSTEDT 1986). In Laborexperimenten konnte ABU DEBS (1984) für *Temora stylifera* nachweisen, daß die Respiration exponentiell von der Nahrungskonzentration abhängt und bei hohen Nahrungskonzentrationen bis zu 20 mal höher ist als die Standardrate unter Hungerbedingungen. Während der Überwinterung ist die Respiration drastisch reduziert wie für *Calanus finmarchicus* (HIRCHE 1983) und *Calanoides acutus* (HIRCHE 1984) nachgewiesen wurde. Gleiches gilt sicherlich auch für *C. propinquus* (DRITS et al. 1993) und *Stephos longipes*, nicht aber für die das ganze Jahr mehr oder minder aktiven Arten *M. gerlachei* und *M. pygmaeus*. Die Respirations-Temperatur-Beziehung folgt nach HIRCHE (1984; 1987) in allen Fällen der Arrhenius-Gleichung, was nach IVLEVA (1973) als Vollanpassung gewertet wird. Obwohl die antarktischen Arten einen Temperaturkoeffizienten haben, der doppelt so hoch ist wie der der borealen Art *C. finmarchicus* (HIRCHE 1984), kann die Hypothese von besserer metabolischer Kälteadaptation des antarktischen Zooplanktons nach einem Vergleich mit arktischen Arten durch IKEDA (1989) nicht bestätigt werden.

#### Berechnung des Wachstums

Unter der Annahme, daß das Wachstum der Weibchen Null entspricht und die Produktion in Form von Eiproduktion stattfindet (HIRCHE 1989), können die Ergebnisse der Reproduktionsexperimente mit den herkömmlichen Methoden verglichen werden. Dazu ist das Wachstum unter Zuhilfenahme von Literaturdaten nach den vier derzeit gebräuchlichen Methoden berechnet worden:

- Physiologische Methode (nach OMORI & IKEDA 1984)
- Kohortenanalyse (nach KIMMERER 1987)
- Temperaturmethode (nach HUNTLEY & LOPEZ 1992)
- Exponentielle Methode (nach CONOVER & HUNTLEY 1991)

Unter Benutzung der Ingestions- und Assimilationsraten kleiner (i.e. *Microcalanus pygmaeus*, *Stephos longipes*, *Ctenocalanus citer*; SCHNACK et al. 1985b) und großer

Copepoden aus der Antarktis (SCHNACK 1985; SCHNACK et al. 1985b) sind unter Benutzung der selbst ermittelten Respiationsdaten die Wachstumsraten nach:  
 $G=I \cdot AE - R$  mit  $G$ =Wachstumsrate ( $T^{-1}$ ),  $I$ =Ingestion ( $\mu\text{g C Cop}^{-1} T^{-1}$ ),  
 $AE$ =Assimilationseffizienz (%) und  $R$ =Respiration ( $\mu\text{g C Cop}^{-1} T^{-1}$ ) (OMORI &  
 IKEDA 1984) berechnet worden.

Aus den Berechnungen ergeben sich die in Tabelle 5.3.1 dargestellten Wachstumsraten, die für *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* mit den Maximalwerten von  $G=0,04$  bzw.  $G=0,049$  gut mit den Eiproduktionswerten übereinstimmen. Eine Wachstumsrate von  $G=0,0006$  ist unmöglich aufgrund des daraus resultierenden Lebenszyklus von mehreren Jahrzehnten (s. a. CONOVER & HUNTLEY 1991). Für die kleinen Arten *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* ergeben sich aufgrund der hohen Wachstumsraten von  $G=0,31-0,73$  zu kurze Lebenszyklen von lediglich wenigen Tagen. Möglicherweise liegen die Filtrationsraten von SCHNACK et al. (1985b) zu hoch, da die Raten von drei verschiedenen kleinen Arten gemittelt wurden. Außerdem sind Filtrationsraten von etwa  $20 \text{ ml Cop}^{-1} T^{-1}$  wahrscheinlicher, wie sie für *Drepanopus pectinatus* in der Subantarktis von (RAZOULS 1985) gemessen wurden, da mit ihnen vernünftige Wachstumsraten von  $\leq 0,01 T^{-1}$  erzielt werden.

Tab. 5.3.1: Wachstumsraten nach dem physiologischen Ansatz von OMORI & IKEDA (1984) für *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* unter Verwendung von Daten von SCHNACK et al. (1985b)\*. F: Filtrationsrate ( $\text{ml Cop}^{-1} T^{-1}$ ), I: Ingestionsrate ( $\mu\text{g C Cop}^{-1} T^{-1}$ ), AE: Assimilationsrate (%),  $AE \times I$ : Assimilierte Nahrung ( $\mu\text{g C Cop}^{-1} T^{-1}$ ), R: Respiration ( $\mu\text{g C Cop}^{-1} T^{-1}$ ), KG: Körpergewicht ( $\mu\text{g C}$ ), g: Wachstumsrate ( $\mu\text{g C Cop}^{-1} T^{-1}$ ), G: Wachstumsrate ( $T^{-1}$ ).

Art	F*	I*	AE*	AE x I*	R	KG	g	G
<i>C. propinquus</i>	433	19,3	69,5	13,7	0,58-13,5	332	0,2-13,1	0,0006-0,04
<i>M. gerlachei</i>	415	17,8	80,6	14,9	1,56-2,96	98	11,9-13,3	0,049-0,054
<i>M. pygmaeus</i>	128	6,8	62,0	4,4	0,01	6-9	4,4	0,49-0,73
<i>S. longipes</i>	128	6,8	62,0	4,4	0,12-0,96	9-11	3,5-4,3	0,31-0,48

Für die einzige kontinuierlich reproduzierende Art *M. pygmaeus* liegt die Wachstumsrate nach der Berechnungsmethode gemäß KIMMERER (1987) zwischen

$G=0,004-0,008 \text{ T}^{-1}$  und würde damit einem ein- bzw. zweijährigen Lebenszyklus entsprechen.

Wird die Methode nach HUNTLEY & LOPEZ (1992) angewendet, würden alle vier Arten bei Temperaturen von  $-1,8$  bis ca.  $2 \text{ }^{\circ}\text{C}$  nach  $G = 0,0452 e^{0,110T}$  Wachstumsraten von  $G=0,037-0,056 \text{ T}^{-1}$  haben. Für die großen Arten *C. propinquus* und *M. gerlachei* stimmt dies sehr gut mit den Reproduktionsexperimenten überein; für die kleine Art *M. pygmaeus* erscheinen die Wachstumsraten jedoch zu hoch.

Für *Calanus propinquus* sind in Anlehnung an CONOVER & HUNTLEY (1991) folgende Annahmen unter günstigsten Bedingungen gemacht worden, um das Wachstum zu berechnen: a) das Wachstum beginnt mit der Eiablage Anfang Dezember, b) die produktive Zeit (Primärproduktion) dauert von Ende Oktober bis Ende März, c) das Wachstum ist exponentiell während der produktiven Zeit, d) das erste sich selbst ernährende Stadium ist NIII (Zeitspanne vom Ei bis zum NIII: 1 Monat), e) der Kohlenstoffgehalt eines Weibchen beträgt  $422 \mu\text{g}$ , f) der Kohlenstoffgehalt eines NIII beträgt  $0,4 \mu\text{g}$  und g) *C. propinquus* überwintert als CIII ( $15,6 \mu\text{g C}$ ) bzw. als CIV/V ( $38,8/146 \mu\text{g C}$ ) unter der Annahme eines Anteils von 40% Kohlenstoff vom Trockengewicht. Unter diesen Voraussetzungen ergeben sich Wachstumsraten von  $G=0,036 \text{ T}^{-1}$  für CIII als Überwinterungsstadium und  $G=0,0124 \text{ T}^{-1}$  für CV als Überwinterungsstadium. Ein zweijähriger Lebenszyklus wie er von DRITS et al. (1993) und in Kapitel 5.2.2 dargestellt ist, wäre demnach möglich. Ähnliche Annahmen wie für *C. propinquus* sind auch für die drei anderen Arten gemacht worden. Für *Metridia gerlachei* ergeben sich danach Wachstumsraten von  $G=0,027-0,035 \text{ T}^{-1}$  für CIII als Überwinterungsstadium und  $G=0,01 \text{ T}^{-1}$  für CV bzw.  $G=0,02 \text{ T}^{-1}$  für CVI als Überwinterungsstadium. Wie für *C. propinquus* wäre auch für *M. gerlachei* ein ein- oder gar zweijähriger Lebenszyklus möglich. Bei *Microcalanus pygmaeus* ergeben sich Werte für  $G$  zwischen  $0,0164$  und  $0,043 \text{ T}^{-1}$ . Für diese Art ist also genauso wie für *Metridia gerlachei* ein ein- oder zweijähriger Zyklus theoretisch möglich. *Stephos longipes* würde mit  $G=0,04-0,046 \text{ T}^{-1}$  deutlich schneller wachsen und einen einjährigen Lebenszyklus besitzen.

## 6. LITERATUR

- Abu Debs, C. (1984): Carbon and nitrogen budget of the calanoid copepod *Temora stylifera*: effect of concentration and composition of food. Mar. Ecol. Prog. Ser. 15, 213-223.
- Ackley, S.F. (1982): Ice scavenging and nucleation: two mechanisms for incorporation of algae into newly formed sea ice. EOS 63, 54.
- Ackman, R.G. (1981): Flame ionization detection applied to thin-layer chromatography on coated quartz rods. Meth. Enzymology 72, 205-252.
- Andrews, K.J.H. (1966): The distribution and life-history of *Calanoides acutus* (Giesbrecht). Discovery Rep. 34, 117-162.
- Anraku, M. (1964): Influence of the Cape Cod Canal on the hydrography and on the copepods in Buzzards Bay and Cape Cod Bay, Massachusetts. II. Respiration and feeding. Limol. Oceanogr. 9, 195-206.
- Aron, W. (1958): The use of large capacity portable pump for plankton sampling, with notes on plankton patchiness. J. Mar. Res. 16, 158-173.
- Atkinson, A. (1991): Life cycles of *Calanoides acutus*, *Calanus simillimus* and *Rhincalanus gigas* (Copepoda: Calanoida) within the Scotia Sea. Mar. Biol. 109, 79-91.
- Atkinson, A. & J.M. Peck (1988): A summer-winter comparison of zooplankton in the oceanic area around South Georgia. Polar Biol. 8, 463-473.
- Backhaus, K., Erichson, B., Plinke, W., Schuchard-Fischer, C. & R. Weiber (1987): Multivariate Analysemethoden. 4. Aufl., Springer, Berlin, 404 S.
- Bagriantsev, N.V., Gordon, A.L. & B.A. Huber (1989): Weddell Gyre: temperature maximum stratum. J. Geophys. Res. 94, 8331-8334.
- Baker, A.deC. (1954): The circumpolar continuity of Antarctic plankton species. Discovery Rep. 27, 201-218.
- Båmstedt, U. (1986): Chemical composition and energy content. In: The Biological Chemistry of Marine Copepods, Corner, E.D.S. & S.C.M. O'Hara (eds.), Clarendon Press, Oxford, pp. 1-58.
- Båmstedt, U. & K.S. Tande (1985): Respiration and excretion rates of *Calanus glacialis* in arctic waters of the Barents Sea. Mar. Biol. 87, 259-266.

- Banse, K. (1962): Net zooplankton and total zooplankton. Rapp. P.-v. Réun. Cons. Int. Explor. Mer 153, 211-215. 157
- Batchelder, H.P. (1986): A staining technique for determining copepod gonad maturation: application to *Metridia pacifica* from the Northeast Pacific Ocean. J. Crustacean Biol. 6, 227-231.
- Bathmann, U., Schulz-Baldes, M., Fahrbach, E., Smetacek, V. & H.-W. Hubberten (1992): Die Expeditionen ANTARKTIS IX/1-4 des Forschungsschiffes "Polarstern" 1990/91. Ber. Polarforsch. 100, 403 S.
- Bathmann, U.V., Makarov, R.R., Spiridonov, V.A. & G. Rohardt (eingereicht): Winter distribution and overwintering strategies of common Antarctic copepod species (Crustacea, Calanoida) in the Weddell Sea. Polar Biol.
- Baumann, M. & F. Brandini (1992): Phytoplankton biomass and species distribution. Ber. Polarforsch. 100, pp. 72-73.
- Bêlehrádek, J. (1935): Temperature and living matter. Protoplasma Monograph 8. Bornträger, Berlin.
- Bertalanffy, L.v. (1938): A quantitative theory of organic growth. Human Biol. 10, 181-213.
- Biggs, D.C. (1982): Zooplankton excretion and NH<sub>4</sub> cycling in near-surface waters of the Southern Ocean. I. Ross Sea, austral summer 1977-1978. Polar Biol. 1, 55-67.
- Boysen-Ennen, E. (1987): Zur Verbreitung des Meso- und Makrozooplanktons im Oberflächenwasser der Weddell See (Antarktis). Ber. Polarforsch. 35, 126 pp..
- Boysen-Ennen, E. & U. Piatkowski (1988): Meso- and macrozooplankton communities in the Weddell Sea, Antarctica. Polar Biol. 9, 17-35.
- Boysen-Ennen, E., Hagen, W., Hubold, G. & U. Piatkowski (1991): Zooplankton biomass in the ice-covered Weddell Sea, Antarctica. Mar. Biol. 111, 227-235.
- Bradford, J.M. (1971): The fauna of the Ross Sea. Part 8: Pelagic copepoda. New Zealand Oceanogr. Inst. Memoir 59, pp. 46.
- Bradford, J.M. (1988): Review of the taxonomy of the Calanidae (Copepoda) and the limits to the genus *Calanus*. Hydrobiologia 167/168, 73-81.

- Brady, G.S. (1883): Report on the Copepoda collected by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. Rep. Sci. Res. H.M.S. Challenger 8, 1-142.
- Buchanan, R.A. & A.D. Sekerak (1982): Vertikal distribution of zooplankton in Eastern Lancaster Sound and Western Baffin Bay, July - October 1978. Arctic 35, 41-55.
- Butler, E.I., Corner, E.D.S. & S.M. Marshall (1970): On the nutrition and metabolism of zooplankton. VII. Seasonal survey of nitrogen and phosphorus excretion by *Calanus* in the Clyde Sea-area. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 50, 525-560.
- Cahoon, L.B. (1981): Reproductive response of *Acartia tonsa* to variations in food ration and quality. Deep-Sea Res. 28, 1215-1221.
- Carmack, E.C. & T.D. Foster (1977): Water masses and circulation in the Weddell Sea. In: Polar Oceans. Dunbar, J. (ed.), pp. 151-164.
- Checkley, D.M.Jr. (1980a): The egg production of a marine planktonic copepod in relation to its food supply: Laboratory studies. Limnol. Oceanogr. 25, 430-446.
- Checkley, D.M.Jr. (1980b): Food limitation of egg production by a marine, planktonic copepod in the sea off southern California. Limnol. Oceanogr. 25, 991-998.
- Clarke, G.L. (1934): Further observations on the diurnal migration of copepods in the Gulf of Maine. Biol. Bull. Woods Hole 67, 432-455.
- Clarke, A. (1985): Food webs and interactions: An overview of the Antarctic ecosystem. In: Key Environments: Antarctica. Bonner, W.N. & D.W.H. Walton (eds.), Academic Press, Cambridge, pp. 329-350.
- Clutter, R.I. & M. Anraku (1979): Avoidance of samplers. In: Zooplankton sampling. Tranter, D.J. & H.J. Fraser (eds.), UNESCO Press, Paris, pp. 57-76.
- Conover, R.J. (1956): Oceanography of Long Island Sound, 1952-1954. VI. Biology of *Acartia clausi* and *A. tonsa*. Bull. Bingham Oceanogr. Coll. 15, 156-233.
- Conover, R.J. (1988): Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. Hydrobiologia 167/168, 127-142.

- Conover, R.J. & E.D.S. Corner (1968): Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycles. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 48, 49-75.
- Conover, R.J. & G.F. Cota (1985): Balance experiments with Arctic zooplankton. In: *Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms*. Gray, J.S. & M.E. Christiansen (eds.), John Wiley & Sons, London, pp. 217-236.
- Conover, R.J. & M. Huntley (1991): Zooplankton and sea ice - distribution, adaptations to seasonally limited food, metabolism, growth patterns and life cycles strategies in polar seas. *J. Mar. Syst.* 2, 1-41.
- Conover, R.J., Bedo, A.W., Herman, A.W., Head, E.J.H., Harris, L.R. & E.P.W. Horne (1988): Never trust a copepod - some observations on their behavior in the Canadian Arctic. *Bull. Mar. Sci.* 43, 650-662.
- Corkett, C.J. & I.A. McLaren (1978): The Biology of *Pseudocalanus*. *Adv. mar. Biol.* 15, 1-231.
- Dagg, M., Clarke M., Nishiyama, T. & S. Smith (1977): Production and standing stock of copepod nauplii, food items for larvae of the walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the southeastern Bering Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 19, 7-16.
- Daly, K.L. & M.C. MaCauly (1988): Abundance and distribution of krill in the ice edge zone of the Weddell Sea, Austral spring 1983. *Deep-Sea Res.* 35, 21-41.
- Davis, C.C. (1984): Planktonic copepoda (including Monstrilloida). In: *Marine Plankton Life Cycle Strategies*. Steidinger, K.A. & L.M. Walker (eds.), CRC Press, Boca Raton, pp. 67-91.
- Davis, C.S. (1987): Components of the zooplankton production cycle in the temperate ocean. *J. Mar. Res.* 45, 947-983.
- Dayton, P.K., Robillardand, G.A. & A.L. DeVries (1969): Anchor ice formation in McMurdo Sound, Antarctica, and its biological effects. *Science* 163, 273-274.
- Deacon, G.E.R. (1937): The hydrography of the Southern Ocean. *Discovery Rep.* 15, 1-124.
- Deevey, G.B. (1960): Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine copepods in some eastern american and western european waters. *Bull. Bingham Oceanogr. Coll.* 17, 54-85.

- Deevey, G.B. (1966): Seasonal variations in length of copepods in South Pacific New Zealand waters. *Austr. J. Mar. Freshwat. Res.* 17, 155-168.
- Dieckmann, G., Rohardt, G., Hellmer, H. & J. Kipfstuhl (1986): The occurrence of ice platelets at 250 m depth near the Filchner Ice Shelf and its significance for sea ice biology. *Deep-Sea Res.* 33, 141-148.
- Dieckmann, G.S., Spindler, M., Lange, M., Ackley, S.F. & H. Eicken (1991): Antarctic sea ice: a habitat for the foraminifera *Neogloboquadrina pachyderma*. *J. foraml. Res.* 21, 182-189.
- Diel, S. (1989): Zur Lebensgeschichte dominanter Copepodenarten (*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*, *Metridia longa*) in der Framstraße. Dissertation, Universität Kiel, 140 S.
- Digby, P.S.B. (1954): The biology of the marine planktonic copepods of Scoresby Sound, East Greenland. *J. Anim. Ecol.* 23, 298-338.
- Dorrien, C.v. (1989): Ichthyoplankton in Abhängigkeit von Hydrographie und Zooplankton im Weddellmeer. Diplomarbeit, Universität Kiel, 66 S.
- Drits, A.V., Pasternak, A.F. & K.N. Kosobokova (1993): Feeding, metabolism and body composition of the Antarctic copepod *Calanus propinquus* Brady with special reference to its life cycle. *Polar Biol.* 13, 13-21.
- Durbin, E.G., Durbin, A.G., Smayda, T.J. & P.G. Verity (1983): Food limitation of production by adult *Acartia tonsa* in Narragansett Bay, Rhode Island. *Limnol. Oceanogr.* 28, 1199-1213.
- El-Sayed, S.Z. & S. Taguchi (1981): Primary production and standing crop of phytoplankton along the ice-edge in the Weddell Sea. *Deep-Sea Res.* 28, 1017-1032.
- Everson, I. (1977): Antarctic marine secondary production and the phenomenon of cold adaptation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 279, 55-66.
- Everson, I. (1984): Zooplankton. In: *Antarctic Ecology*. Laws, R.M. (ed.), Academic Press, London, pp. 463-490.
- Fahl, K. (1991): Chromatographische Untersuchungen der Lipide ausgewählter Organismen und Habitate des Weddellmeeres (Antarktis). Diplomarbeit, Universität Bremen, 64 S.
- Farran, G.P. (1929): Crustacea, 10. Copepoda. *Nat. Hist. Rep. Br. Antarctic Terra Nova Exped.* 8, 203-306.

- Field, J.G., Clarke, K.R. & R.M. Warwick (1982): A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8, 37-52.
- Folch, J., Lees, M. & G.H. Sloane-Stanley (1957): A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. biol. Chem.* 226, 497-509.
- Foster, T.D. (1972): Haline convection in polynyas and leads. *J. Phys. Oceanogr.* 2, 462-469.
- Foster, T.D. (1981): The physical oceanography of the Southern Ocean: key to understanding its biology. *Biomass* 2, 9-22.
- Foxton, P. (1956): The distribution of the standing crop of zooplankton in the Southern Ocean. *Discovery Rep.* 28, 191-236.
- Foxton, P. (1964): Seasonal variations in the plankton of Antarctic waters. In: *Biologie Antarctique*. Carrick, R., Holgate, M.W. & J. Prevost (eds.), Hermann, Paris, pp. 311-318.
- Fransz, H.G. (1988): Vernal abundance, structure and development of epipelagic copepod populations of the eastern Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biol.* 9, 107-114.
- Fransz, H.G., Hempel, I., Piatkowski, U. Schalk, P.H. & S.B. Schnack-Schiel (eingereicht): Latitudinal variation in species composition and seasonal development of zooplankton communities in the Weddell-Scotia Confluence area. *Polar Biol.*
- Fraser, F.G., Gercken, G., Schreiber, W. & J. Öhlenschläger (1985): Thin-layer chromatography - flame ionization detection and the quantification of marine neutral lipids and phospholipids. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 88, 91-100.
- Fukuchi, M. & A. Tanimura (1981): A preliminary note on the occurrence of copepods under sea ice near Syowa Station, Antarctica. *Memoirs Nat. Inst. Polar Res. Spec. Iss.*, Tokyo 34, 37-43.
- Fukuchi, M., Tanimura, A. & T. Hoshiai (1979): "NIPR-I", a new plankton sampler under sea ice. *Bull. Plankton Soc. Japan* 26, 104-109.
- Fulton, J. (1973): Some aspects of the life history of *Calanus plumchrus* in the Strait of Georgia. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 30, 811-815.
- Giesbrecht, W. (1902): Copepoden. *Result Voy. S.Y. Belgica Zool.*, pp. 1-49.

- Gilfillan, E.S., Vandermeulen, J.H. & S. Hanson (1986): Feeding, respiration and excretion of the copepod *Calanus hyperboreus* from Baffin Bay, including waters contaminated by oil seeps. *Arctic* 39, 158-163.
- Gill, A.E. (1973): Circulation and bottom water production in the Weddell Sea. *Deep-Sea Res.* 20, 111-140.
- González, H.E. (1992): The distribution and abundance of krill faecal material and oval pellets in the Scotia and Weddell seas (Antarctica) and their role in particle flux. *Polar Biol.* 12, 81-91.
- González, H.E. & F. Kurbjeweit (eingereicht): Occurrence of cyclopoid copepods and faecal material in the Halley Bay region, Antarctica, during January-February 1991. *Polar Biol.*
- Gordon, A.L. & B.A. Huber (1990): Southern Ocean winter mixed layer. *J. Geophys. Res.* 95, 11655-11672.
- Grainger, E.H. (1965): Zooplankton from the Arctic Ocean and adjacent waters. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 22, 543-564.
- Grainger, E.H. (1989): Vertical distribution of zooplankton in the Central Arctic Ocean. In: *Proc. Sixth Conf. Comité Arctique Int.* 1985. Rey, L. & V. Alexander (eds.), E.J. Brill, Leiden, pp. 48-60.
- Grøndahl, F. & L. Hernroth (1986): Vertical distribution of copepods in the eurasian part of the Nansen Basin, Arctic Ocean. In: *Proc. Snd. Int. Conf. Copepoda*, Ottawa 1984. Schriever, G., Schminke, H.K. & C.-t. Shih (eds.), *Syllogeus* 58, 311-320.
- Grønvik, S. & C.C.E. Hopkins (1984): Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: Generation cycle, seasonal vertical distribution, and seasonal variations in body weight and carbon and nitrogen content of the copepod *Metridia longa* (Lubbock). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 80, 93-107.
- Gurney, R. (1934): The development of *Rhincalanus*. *Discovery Rep.* 9, 209-214.
- Gurr, E. (1960): *Encyclopaedia of microscopic stains*. Williams and Wilkins, Baltimore, 498 pp.
- Hagen, W. (1988): Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton. *Ber. Polarforsch.* 49, 129 S.

- Hagen, W., Kattner, G. & M. Graeve (eingereicht): *Calanoides acutus* and *Calanus propinquus*, Antarctic copepods with different lipid storage modes via wax esters or triacylycerols. Polar Biol.
- Hamner, W.M., Hamner, P.P., Obst, B.S. & J.H. Carleton (1989): Field observations on the ontogeny of schooling of *Euphausia superba* furciliae and its relationship to ice in Antarctic waters. Limnol. Oceanogr. 34, 451-456.
- Hardy, A.C. & E.R. Gunther (1935): The plankton of the South Georgia whaling grounds and adjacent waters, 1926-1927. Discovery Rep. 11, 1-456.
- Heinle, D.R. (1969): Temperature and zooplankton. Chesapeake Sci. 10, 186-209.
- Heinrich, A.K. (1962): The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. J. Cons. Int. Explor. Mer 27, 15-24.
- Heinrich, A.K., Kosobokova, K.N. & Y.A. Rudjakov (1983): Seasonal variations in the vertical distribution of some prolific copepods of the Arctic Basin. Can. Transl. Fish. Aquat. Sci. 4925, 22 pp.
- Hempel, G. (1985): Antarctic marine food webs. In: Antarctic Nutrient and Food Webs. Siegfried, W.R., Condy, P.R. & R.M. Laws (eds.), Springer, Berlin, pp. 266-270.
- Hempel, G. (1987): The krill-dominated pelagic system of the Southern Ocean. Environm. Intern. 13, 33-36.
- Hempel, G. & H. Weikert (1972): The neuston of the subtropical and boreal Northeastern Atlantic Ocean. A review. Mar. Biol. 13, 70-88.
- Hirche, H.-J. (1983): Overwintering of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 11, 281-290.
- Hirche, H.-J. (1984): Temperature and metabolism of plankton - I. Respiration of Antarctic zooplankton at different temperatures with a comparison of Antarctic and nordic krill. Comp. Biochem. Physiol. 77A, 361-368.
- Hirche, H.-J. (1987): Temperature and plankton. II. Effect on respiration and swimming activity in copepods from the Greenland Sea. Mar. Biol. 94, 347-356.
- Hirche, H.-J. (1989): Egg production of the Arctic copepod *Calanus glacialis* Jaschnov - laboratory experiments. Mar. Biol. 103, 311-318.
- Hirche, H.-J. (1990): Egg production of *Calanus finmarchicus* at low temperature. Mar. Biol. 106, 53-58.

- Hirche, H.-J. & R.N. Bohrer (1987): Reproduction of the Arctic copepod *Calanus glacialis* in Fram Strait. Mar. Biol. 94, 11-17.
- Hirche, H.-J. & G. Kattner (in Druck): Egg production and lipid content of *Calanus glacialis* in spring: indication of a food-dependent and food-independent reproductive mode. Mar. Biol.
- Hiromi, J., Nagata, T. & S. Kadota (1988): Respiration of the small planktonic copepod *Oithona davisae* at different temperatures. Bull. Plankton Soc. Japan 35, 143-148.
- Hopkins, T.L. (1966): Zooplankton standing crop in the Atlantic Sector of the Antarctic Ocean. In: Int. Oceanogr. Congress, 2nd, Moscow, Abstracts of papers, p. 160.
- Hopkins, T.L. (1971): Zooplankton standing crop in the Pacific sector of the Antarctic. In: Biology of the Antarctic Seas. Llano, A. & I.E. Walien (eds.), Antarctic Res. Ser. 17, 347-362.
- Hopkins, T.L. (1985a): The zooplankton community of Croker Passage, Antarctic Peninsula. Polar Biol. 4, 161-170.
- Hopkins, T.L. (1985b): Food web of an Antarctic midwater ecosystem. Mar. Biol. 89, 197-121.
- Hopkins, T.L. (1987): Midwater food web in McMurdo Sound, Ross Sea, Antarctica. Mar. Biol. 96, 93-106.
- Hopkins, T.L. & J.J. Torres (1988): The zooplankton community in the vicinity of the ice edge, western Weddell Sea, March 1986. Polar Biol. 9, 79-87.
- Hopkins, T.L. & J.J. Torres (1989): Midwater food web in the vicinity of a marginal ice zone in the western Weddell Sea. Deep-Sea Res. 36, 543-560.
- Hopkins, T.L., Lancraft, T.M., Torres, J.J. & J. Donnelly (1993): Community structure and trophic ecology of zooplankton in the Scotia Sea marginal ice zone in winter (1988). Deep-Sea Res. 40, 81-105.
- Hoshiai, T. & A. Tanimura (1981): Copepods in the stomach of a nototheniid fish, *Trematomus borchgrevinki* fry at Syowa Station, Antarctica. Nat. Inst. Polar Res. Memoirs. Series E. Biology and Medical Sciences 34, 44-48.
- Hubold, G. (1992): Zur Ökologie der Fische im Weddellmeer. Ber. Polarforsch. 103, 157 S.

- Hubold, G. & I. Hempel (1987): Seasonal variability of zooplankton in the Southern Weddell Sea. *Meeresforsch.* 31, 185-192.
- Hubold, G. & W. Ekau (1990): Feeding patterns of post-larval and juvenile Notothenioids in the Southern Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biol.* 10, 255-260.
- Hubold, G., Hempel, I. & M. Meyer (1988): Zooplankton communities in the Southern Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biol.* 8, 225-233.
- Huntley, M. & C. Boyd (1984): Food-limited growth of marine zooplankton. *Am. Nat.* 124, 455-478.
- Huntley, M. & F. Escritor (1991): Dynamics of *Calanoides acutus* (Copepoda: Calanoida) in Antarctic coastal waters. *Deep-Sea Res.* 38, 1145-1167.
- Huntley, M.E. & M.D.G. Lopez (1992): Temperature-dependent production of marine copepods: a global synthesis. *Am. Nat.* 140, 201-242.
- Huntley, M. & F. Escritor (1992): Ecology of *Metridia gerlachei* Giesbrecht in the western Bransfield Strait, Antarctica. *Deep-Sea Res.* 39, 1027-1055.
- Huntley, M., Marin, V. & V. Öresland (1987): RACER: Feeding and egg production rates of some Antarctic copepods. *Ant. J. U.S.* 22, 158-160.
- Ikeda, T. (1989): Are Antarctic zooplankton metabolically more cold-adapted than Arctic zooplankton? An intra-generic comparison of oxygen consumption rates. *J. Plankton Res.* 11, 619-623.
- Ikeda, T. & E. Hing Fay (1981): Metabolic activity of zooplankton from the Antarctic Ocean. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 32, 921-930.
- Ikeda, T. & A.W. Mitchell (1982): Oxygen uptake, ammonia excretion and phosphate excretion by krill and other Antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition. *Mar. Biol.* 71, 283-298.
- Ivleva, J.V. (1973): Quantitative correlation of temperature and respiratory rate in poikilothermic animals. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 20, 283-300.
- Jackson, G.A. (1987): Simulating chemosensory responses of marine microorganisms. *Limnol. Oceanogr.* 32, 1253-1266.
- Jazdewski, K., Kittel, W. & K. Lotocki (1982): Zooplankton studies in the southern Drake Passage and in the Bransfield Strait during the austral summer (BIOMASS-FIBEX, February-March 1981). *Pol. Polar Res.* 3, 203-242.

- Jespersen, P. (1934): The Godthaab Expedition 1928. Medd. om Grønland 79, 50-51.
- Kaczmaruk, B.Z. (1983): Occurrence and distribution of the Antarctic copepods along the ice shelves in the Weddell Sea in summer 1979/80. Meeresforsch. 30, 25-41.
- Kanayeva, I.P. (1968): Distribution of mass copepod species in the western part of the Scotia Sea. Oceanology 8, 562-569.
- Kattner, G., Hirche, H.-J. & M. Krause (1989): Spatial variability in lipid composition of calanoid copepods from Fram Strait, the Arctic. Mar. Biol. 102, 473-480.
- Kellermann, A. (1987): Food and feeding ecology of postlarval and juvenile *Pleuragramma antarcticum* (Pisces; Notothenioidei) in the seasonal pack ice zone off the Antarctic Peninsula. Polar Biol. 7, 307-315.
- Kimmerer, W.J. (1987): The theory of secondary production calculations for continuously reproducing populations. Limnol. Oceanogr. 32, 1-13.
- Kjørboe, T. (1989): Phytoplankton growth rate and nitrogen content: implications for feeding and fecundity in a herbivorous copepod. Mar. Ecol. Prog. Ser. 55, 229-234.
- Kjørboe, T., Møhlenberg, F. & K. Hamburger (1985a): Bioenergetics of the planktonic copepod *Acartia tonsa*: relation between feeding, egg production and respiration, and composition of specific dynamic action. Mar. Ecol. Prog. Ser. 26, 85-97.
- Kjørboe, T., Møhlenberg, F. & H.U. Riisgård (1985b): In situ feeding rates of planktonic copepods: A comparison of four methods. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 88, 67-81.
- Kosobokova, K.N. (1982): Composition and distribution of the biomass of the zooplankton in the central Arctic basin. Oceanology 22, 744-750.
- Kosobokova, K.N. (1992): Egg production of the Antarctic copepod *Calanus propinquus* in laboratory conditions (in Russisch). Okeanologia 32, 134-140.
- Kosobokova, K.N. (eingereicht): Reproduction of the calanoid copepod *Calanus propinquus* in the southern Weddell Sea, Antarctica: observations in laboratory. Hydrobiologia.

- Kosobokova, K.N., Achmetyeva, E.A. & A.V. Drits (1989): Biochemical body composition of *Euphausia superba* and mass copepod species near the South Shetland Islands. In: Complex investigation of the South Ocean Pelagic Zone (in Russisch). Ponomareva, I. (ed.), Inst. Oceanol. Acad. Sci. USSR, Moscow, pp. 112-118.
- Kurbjeweit, F. (1988): Untersuchungen zur Lage und Struktur von Sensillen bei calanoiden Copepoden (*Calanus glacialis*, *Pareuchaeta norvegica*, *Metridia longa*). Diplomarbeit, Universität Kiel, 125 S.
- Kurbjeweit, F. & S. Ali-Khan (1990): Distribution and abundance of planktonic copepods (Crustacea) in the Weddell Sea in summer 1980/81. Ber. Polarforsch. 72, 53 S.
- Kurbjeweit, F., Gradinger, R. & J. Weissenberger (in Druck): The life cycle of *Stephos longipes* - an example for cryopelagic coupling in the Weddell Sea (Antarctica). Mar. Ecol. Prog. Ser.
- Lampitt, R.S. & J.C. Gamble (1982): Diet and respiration of the small planktonic marine copepod *Oithona nana*. Mar. Biol. 66, 185-190.
- Landry, M.R. (1978): Population dynamics and production of a planktonic marine copepod, *Acartia clausi*, in a small temperate lagoon on San Juan Island, Washington. Int. Revue ges. Hydrobiol. 63, 77-119.
- Landry, M.R. (1983): The development of marine calanoid copepods with comment on the isochronal rule. Limnol. Oceanogr. 28, 614-624.
- Lee, R.F. & J. Hirota (1973): Wax esters in tropical zooplankton and nekton and the geographical distribution of wax esters in marine copepods. Limnol. Oceanogr. 18, 227-239.
- Lee, R.F., Nevenzel, J.C. & G.-A. Paffenhöfer (1971): Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: phytoplankton and copepods. Mar. Biol. 9, 99-108.
- Legendre, L., Demers, S. & D. Lefaivre (1986): Biological production at marine ergoclines. In: Marine Interfaces Ecohydrodynamics. Nihoul, J.C.J. (ed.), Elsevier Oceanogr. Ser. 42, pp. 1-30.
- Lukin V. & A. Provorkin (1992): Ice observations in the eastern Weddell and Lazarev Seas, January-March 1991. In: Die Expeditionen ANTARKTIS IX/1-4 des Forschungsschiffes "Polarstern" 1990/91. Bathmann U., Schulz-Baldes, M., Fahrbach, E., Smetacek, V. & H.-W. Hubberten (eds.), Ber. Polarforsch. 100, pp. 107-124.

- Mackintosh, N.A. (1934): Distribution of the macroplankton in the Atlantic sector of the Antarctic. *Discovery Rep.* 9, 65-160.
- Mackintosh, N.A. (1937): The circulation of the Antarctic macroplankton. *Discovery Rep.* 16, 365-412.
- Marin, V. (1986): Distribution and life cycle of three Antarctic copepods (*Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Rhincalanus gigas*). Ph.D. thesis, University of California, San Diego, 177 pp.
- Marin, V. (1987): The oceanographic structure of the eastern Scotia Sea. IV. Distribution of copepod species in relation to hydrography in 1981. *Deep-Sea Res.* 34, 105-121.
- Marin, V. (1988a): Qualitative models of the life cycles of *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, and *Rhincalanus gigas*. *Polar Biol.* 8, 439-446.
- Marin, V. (1988b): Independent life cycles: an alternative to the asynchronism hypothesis for Antarctic calanoid copepods. *Hydrobiologia* 167/168, 161-168.
- Marin, V. & S. Schnack-Schiel (1993): The occurrence of *Rhincalanus gigas*, *Calanoides acutus*, and *Calanus propinquus* (Copepoda: Calanoida) in late May in the area of the Antarctic Peninsula. *Polar Biol.* 13, 35-40.
- Marschall, H.-P. (1988): The overwintering strategy of Antarctic krill under the pack-ice of the Weddell Sea. *Polar Biol.* 9, 129-135.
- Marshall, S.M. (1949): On the biology of the small copepods in Loch Striven. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 28, 45-122.
- Marshall, S.M. & A.P. Orr (1952): On the biology of *Calanus finmarchicus*. VII. Factors affecting egg production. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.* 15, 527-547.
- McGowan, J.A. & V.J. Fraundorf (1966): The relation between size of net used and estimates of zooplankton diversity. *Limnol. Oceanogr.* 11, 456-469.
- McLaren, I.A. (1965): Some relationships between temperature and egg size, body size, development rate, and fecundity of the copepod *Pseudocalanus*. *Limnol. Oceanogr.* 10, 528-538.
- McLaren, I.A. (1966): Adaptive significance of large size and long life of the chaetognath *Sagitta elegans* in the Arctic. *Ecology* 47, 852-855.
- McLaren, I.A. (1978): Generation lengths of some temperate marine copepods: estimation, prediction, and implications. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 35, 1330-1342.

- McWilliam, P.S., Sale, P.F. & D.T. Anderson (1981): Seasonal changes in resident zooplankton sampled by emergence traps in One Tree Lagoon, Great Barrier Reef. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 52, 185-203.
- Medlin, L., Lange, M. & M.E.M. Baumann (in Druck): Genetic differentiation among three colony-forming species of *Phaeocystis*. *J. Phycol.*
- Metz, C. (1993): Verbreitung von Cyclopoida (Copepoda, Crustacea) im Weddellmeer. Diplomarbeit, Universität Kiel, 81 S.
- Middleton, J.H., Foster, T.D. & A. Foldvik (1982): Low-frequency currents and continental shelf waves in the southern Weddell Sea. *J. Phys. Oceanogr.* 12, 618-634.
- Miller, C.B., Johnson, J.K. & D.R. Heinle (1977): Growth rules in the marine copepod genus *Acartia*. *Limnol. Oceanogr.* 22, 326-335.
- Miller, C.B., Frost, B.W., Batchelder, H.P., Clemons, M.J. & R.E. Conway (1984): Life histories of large, grazing copepods in a subarctic ocean gyre: *Neocalanus plumchrus*, *Neocalanus cristatus* and *Eucalanus bungii* in the northeast Pacific. *Prog. Oceanogr.* 13, 201-243.
- Mitchell, J.G., Okubo, A. & J.A. Fuhrman (1985): Microzones surrounding phytoplankton form the basis for a stratified marine microbial ecosystem. *Nature* 316, 58-59.
- Mizdalski, E. (1988): Weight and length data of zooplankton in the Weddell Sea in austral spring 1986 (ANT V/3). *Ber. Polarforsch.* 55, 72 S.
- Mujica, A.R. & A.G. Torres (1983): Qualitative and quantitative analysis of the Antarctic zooplankton. *Ser. Cient. INACH* 28, 165-174.
- Mullin, M.M. & E.R. Brooks (1970): Production of the planktonic copepod, *Calanus helgolandicus*. *Bull. Scripps Inst. Oceanogr.* 17, 89-103.
- Mumm, N. (1990): Zur sommerlichen Verteilung des Mesozooplanktons im Nansen-Becken, Nordpolarmeer. Dissertation, Universität Kiel, 216 S.
- Nichols, J.H. & A.B. Thompson (1991): Mesh selection of copepodite and nauplius stages of four calanoid copepod species. *J. Plankton Res.* 13, 661-671.
- Norrbin, F. (1992): Overwintering strategies of small copepods in high latitude marine environments. Ph.D. thesis, Göteborg, 165 pp.

- Nöthig, E.-M. (1988): Untersuchungen zur Ökologie des Phytoplanktons im südöstlichen Weddellmeer (Antarktis) im Januar/Februar 1985. Ber. Polarforsch. 53, 118 S.
- Nöthig, E.-M., Bodungen, B.v. & Q. Sui (1991a): Phyto- and protozooplankton biomass during austral summer in surface waters of the Weddell Sea and vicinity. Polar Biol. 11, 293-304.
- Nöthig, E.-M., Bathmann, U., Jennings, J., Fahrbach, E., Gradinger, R., Gordon, L. & R. Makarov (1991b): Regional relationships between biological and hydrographical properties in the Weddell Gyre in late austral winter 1989. Mar. Chemistry 35, 325-336.
- Ohtsuka, S. & J. Hiromi (1987): Calanoid copepods collected from the near-bottom in Tanabe Bay on the Pacific coast of the middle Honshu, Japan. 3. Stephidae. Publ. Seto mar. biol. Lab. 32, 219-232.
- Ommaney, F.D. (1936): *Rhincalanus gigas* (Brady) a copepod of the southern macroplankton. Discovery Rep. 13, 277-384.
- Omori, M. & A. Fleminger (1976): Laboratory methods for processing crustacean zooplankton. In: Zooplankton fixation and preservation. Steedman, H.F. (ed.), UNESCO Press, Paris, pp. 281-286.
- Omori, M. & T. Ikeda (1984): Methods in Marine Zooplankton Ecology. John Wiley & Sons, New York, 332 S.
- Ottestad, P. (1932): On the biology of some southern copepods. Hvalrådets Skr. 5, 1-61.
- Ottestad, P. (1936): On Antarctic copepods from the "Norvegia" Expedition 1930-31. Scientific Results of the "Norvegia" Expedition 1927-28 et sqq. 15, 5-44.
- Paffenhöfer, G.-A. (1970): Cultivation of *Calanus helgolandicus* under controlled conditions. Helgoländer wiss. Meeresunters. 20, 346-359.
- Paffenhöfer, G.-A. (1976): Feeding, growth and food conversion of the marine planktonic copepod *Calanus helgolandicus*. Limnol. Oceanogr. 21, 39-50.
- Paffenhöfer, G.-A. (1993): On the ecology of marine cyclopoid copepods (Crustacea, Copepoda, Cyclopoida). J. Plankton Res. 15, 37-55.
- Paffenhöfer, G.-A. & R.P. Harris (1976): Feeding, growth and reproduction of the marine planktonic copepod *Pseudocalanus elongatus* Boeck. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 56, 327-344.

- Paul, A.J., Coyle, K.O. & D.A. Ziemann (1990): Variations in egg production rates by *Pseudocalanus* spp. in a subarctic Alaskan bay during the onset of feeding by larval fish. *J. Crustacean Biol.* 10, 648-658.
- Pavshikovs, E.A. (1983): Some patterns in the life of the plankton of the central Arctic Basin. *Can. Transl. Fish. Aquat. Sci.* 4917, 24 pp.
- Peterson, W.T. (1986): Development, growth, and survivorship of the copepod *Calanus marshallae* in the laboratory. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 29, 61-72.
- Peterson, W.T. & S.J. Painting (1990): Developmental rates of the copepods *Calanus australis* and *Calanoides carinatus* in the laboratory, with discussion of methods used for calculation of development time. *J. Plankton Res.* 12, 283-293.
- Piatkowski, U. (1987): Zoogeographische Untersuchungen und Gemeinschaftsanalysen an antarktischen Makroplankton. *Ber. Polarforsch.* 34, 150 S.
- Piepenburg, D. (1988): Zur Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Fram-Straße. *Ber. Polarforsch.* 52, 118 S.
- Platt, T. & K. Denman (1978): The structure of pelagic marine ecosystems. *Rapp. P. Réun. Comm. Int. Explor. Mer* 173, 60-65.
- Prosser, C.L. (1973): Oxygen: respiration and metabolism. In: *Comparative Animal Physiology*. Saunders, W.B. (ed.), Philadelphia, pp. 165-211.
- Rakusa-Suszczewski, S., McWhinnie, M.A. & M.O. Cahoon (1976): Respiration of the Antarctic copepod, *Rhincalanus gigas*. *Limnol. Oceanogr.* 21, 763-765.
- Raymont, J.E.G. (1983): *Plankton and Productivity in the Oceans*. Vol. 2. Pergamon Press, Oxford, 2nd ed., 824 p.
- Razouls, S. (1985): Observations on the ecophysiology of a planktonic crustacean, *Drepanopus pectinatus* (Copepoda, Calanoidea, Pseudocalanidae), from southern islands. In: *Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms*. Gray, J.S. & M.E. Christiansen (eds.), John Wiley & Sons, London, pp. 123-139.
- Reimnitz, E., Kempema, E.W., Weber, W.S., Clayton, J.R. & J.R. Payne (1990): Suspended matter scavenging by rising frazil ice. In: *Sea Ice Properties and Processes*. Ackley, S.F. & S.F. Weeks (eds.), CRREL Monogr. 90-1, 97-100.
- Reinhardt, S.B. & E.S. Van Vleet (1986): Lipid composition of twenty-two species of Antarctic midwater zooplankton and fish. *Mar. Biol.* 91, 149-159.

- Riebesell, U., Schloss, I. & V. Smetacek (1991): Aggregation of algae released from melting sea ice: implications for seeding and sedimentation. *Polar Biol.* 11, 239-248.
- Riebesell, U. & D.A. Wolf-Gladrow (1992): The relationship between physical aggregation of phytoplankton and particle flux: a numerical model. *Deep-Sea Res.* 39, 1085-1102.
- Runge, J.A. (1980): Effects of hunger and season on the feeding behaviour of *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.* 25, 134-145.
- Runge, J.A. (1984): Egg production of the marine, planktonic copepod, *Calanus pacificus* Brodsky: Laboratory observations. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 74, 53-66.
- Runge, J.A. (1985): Relationship of egg production of *Calanus pacificus* to seasonal changes in phytoplankton availability in Puget Sound, Washington. *Limnol. Oceanogr.* 30, 382-396.
- Runge, J.A. (1988): Should we expect a relationship between primary production and fisheries? The role of copepod dynamics as a filter of trophic variability. *Hydrobiologia* 167/168, 61-71.
- Runnström, S. (1932): Eine Übersicht über das Zooplankton des Herdla- und Hjeltefjordes. *Bergens Museums Årbok* 7, 67 pp.
- Sachs, L. (1984): *Angewandte Statistik*. Springer, Berlin, 6. Aufl., 552 S.
- Saiz, E., Alcaraz, M. & G.-A. Paffenhöfer (1992): Effects of small-scale turbulence on feeding rate and gross-growth efficiency of three *Acartia* species (Copepoda: Calanoida). *J. Plankton Res.* 14, 1085-1097.
- Sakshaug, E. & H.R. Skjoldal (1989): Life at the ice edge. *Ambio* 18, 60-67.
- Sargent, J.R., Lee, R.F. & J.C. Nevenzel (1976): Marine waxes. In: *Chemistry and Biochemistry of Natural Waxes*. Kolattukudy, P.E. (ed.), Elsevier, Amsterdam, pp. 50-91.
- Sargent, J.R., Gatten, R.R. & R.J. Henderson (1981): Lipid biochemistry of zooplankton from high latitudes. *Oceanis* 7, 623-632.
- Sars, G.O. (1900): Crustacea. *Norw. North Pol. Exped. 1893-1896, Sci. Res.* 1, pp. 1-137.

- Scharek, R. (1991): Die Entwicklung des Phytoplanktons im östlichen Weddellmeer (Antarktis) beim Übergang vom Spätwinter zum Frühjahr. Ber. Polarforsch. 94, 195 S.
- Schnack, S.B. (1983): Feeding of two Antarctic copepod species (*Calanus propinquus* and *Metridia gerlachei*) on a mixture of centric diatoms. Polar Biol. 2, 63-68.
- Schnack, S.B. (1985): Feeding by *Euphausia superba* and copepod species in response to varying concentrations of phytoplankton. In: Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Siegfried, W.R. & R.M. Laws (eds.), Springer, Berlin, pp. 311-323.
- Schnack-Schiel, S. (1987): The winter-expedition of RV 'Polarstern' to the Antarctic (ANT V/1-3). Ber. Polarforsch. 39, 159 S.
- Schnack, S.B., Marschall, S. & E. Mizdalski (1985a): On the distribution of copepods and larvae of *Euphausia superba* in Antarctic waters during February 1982. Meeresforsch. 30, 251-263.
- Schnack, S.B., Smetacek, V., Bodungen, B. v. & P. Stegmann (1985b): Utilization of phytoplankton by copepods in Antarctic waters during spring. In: Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms. Gray, J.S. & M.E. Christiansen (eds.), John Wiley & Sons, London, pp. 65-81.
- Schnack-Schiel, S.B. & E. Mizdalski (eingereicht): Distribution and population structure of *Microcalanus pygmaeus* and *Ctenocalanus citer* (Copepoda: Calanoida) in late winter/early spring and summer in the southeastern Weddell Sea, Antarctica. Mar. Biol.
- Schnack-Schiel, S.B. & A.R. Mujica (in Druck): The zooplankton of the Antarctic Peninsula Region. In: Southern Ocean Ecology: The BIOMASS Perspective. El-Sayed, S.Z. (ed.), University Press, Cambridge.
- Schnack-Schiel, S. B., Hagen, W. & E. Mizdalski (1991): Seasonal comparison of *Calanoides acutus* and *Calanus propinquus* (Copepoda:Calanoida) in the southeastern Weddell Sea, Antarctica. Mar. Ecol. Prog. Ser. 70, 17-27.
- Schröder, M., Wisotzki, A., Witte, H., Griffith, S., Rau, I. & G. Boenisch (1992): Water column studies. Physical Oceanography. In: Die Expeditionen ANTARKTIS IX/1-4 des Forschungsschiffes "Polarstern" 1990/91. Bathmann, U., Schulz-Baldes, M., Fahrbach, E., Smetacek, V. & H.-W. Hubberten (eds.), Ber. Polarforsch. 100, pp. 125-141.

- Sekiguchi, H., McLaren, I.A. & C.J. Corkett (1980): Relationship between growth and egg production in the copepod *Acartia clausi hudsonica*. Mar. Biol., 58, 133-138.
- Sieburth, J.McN., Smetacek, V. & J. Lenz (1978): Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of plankton and their relationship to plankton size fractions. Limnol. Oceanogr. 23, 1256-1263.
- Siegel, V. (1986): Structure and composition of the Antarctic krill stock in the Bransfield Strait (Antarctic Peninsula) during the Second International BIOMASS Experiment (SIBEX). Arch. Fisch. Wiss. 37, 51-72.
- Siegel, V., Skibowski, A. & U. Harm (1992): Community structure of the epipelagic zooplankton community under the sea-ice of the northern Weddell Sea. Polar Biol. 12, 15-24.
- Smith, S.L. (1990): Egg production and feeding by copepods prior to the spring bloom of phytoplankton in Fram Strait, Greenland Sea. Mar. Biol. 106, 59-69.
- Strickland, J.D.H. & T.R. Parsons (1972): A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Bd. Canada Bull. 167, 311 pp.
- Sullivan, C.W., McClain, C.R., Comiso, J.C. & W.O.Jr. Smith (1988): Phytoplankton standing crops within an Antarctic ice edge assessed by satellite remote sensing. J. Geophys. Res. 93, 12487-12498.
- Tande, K.S. (1988): An evaluation of factors affecting vertical distribution among recruits of *Calanus finmarchicus* in three adjacent high-latitude localities. Hydrobiologia 167/168, 115-126.
- Tande, K.S. & U. Båmstedt (1985): Grazing rates of the copepods *Calanus glacialis* and *C. finmarchicus* in Arctic waters of the Barents Sea. Mar. Biol. 87, 251-258.
- Tande, K.S. & S. Grønvik (1983): Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: Sex ratio and gonad maturation cycle in the copepod *Metridia longa* (Lubbeck). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 71, 43-54.
- Tande, K.S. & C.C.E. Hopkins (1981): Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: The genital system in *Calanus finmarchicus* and the role of gonad development in overwintering strategy. Mar. Biol. 63, 159-164.

- Tande, K.S., Hassel, A. & D. Slagstad (1985): Gonad maturation and possible life cycle strategies in *Calanus finmarchicus* and *Calanus glacialis* in the northwestern part of the Barents Sea. In: Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms. Gray, J.S. & M.E. Christiansen (eds.), John Wiley & Sons, pp. 141-155.
- Tanimura, A., Fukuchi, M. & T. Hoshiai (1986): Seasonal change in the abundance of zooplankton and species composition of copepods in the ice-covered sea near Syowa Station, Antarctica. *Memoirs Nat. Inst. Polar Res. Spec. Iss.*, Tokyo 40, 212-220.
- Thain, V.M., Jones, J. & J.A. Kitching (1981): Distribution of zooplankton in relation to the thermocline and oxycline in Lough Ine, County Cork. *Ir. Nat. J.* 20, 292-295.
- Tiselius, P., Nielsen, T.G., Breuel, G., Jaanus, A., Korshenko, A. & Z. Witek (1991): Copepod egg production in the Skagerrak during SKAGEX, May-June 1990. *Mar. Biol.* 111, 445-453.
- Tourangeau, S. & J.A. Runge (1991): Reproduction of *Calanus glacialis* under ice in spring in southeastern Hudson Bay, Canada. *Mar. Biol.* 108, 227-233.
- Tranter, D.J. & P.E. Smith (1979): Filtration performance. In: *Zooplankton Sampling*. Tranter, D.J. & H.J. Fraser (eds.), UNESCO Press, Paris, pp. 27-56.
- Tranter, D.J. (1982): Interlinking of physical and biological processes in the Antarctic Ocean. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 20, 11-35.
- Tucker, M.J. & H.R. Burton (1990): Seasonal and spatial variations in the zooplankton community of an eastern Antarctic coastal location. *Polar Biol.* 10, 571-579.
- Ussing, H.H. (1938): The biology of some important plankton animals in the fjords of East Greenland. *Medd. om Grønland* 100, 1-108.
- Uye, S.-I. (1981): Fecundity studies of neritic calanoid copepods *Acartia clausi* Giesbrecht and *A. steueri* Smirnov: A simple empirical model of daily egg production. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 50, 255-271.
- Vannucci, M. (1979): Loss of organisms through the meshes. In: *Zooplankton Sampling*. Tranter, D.J. & H.J. Fraser (eds.), UNESCO Press, Paris, pp. 77-86.
- Vervoort, W. (1951): Plankton copepods from the Atlantic sector of the Antarctic. *Kon. Ned. Ak. Wet. Verh. Afd. Nat. Deel XLVII*, No. 4, 156 pp.

- Vervoort, W. (1957): Copepods from the Antarctic and Subantarctic plankton samples. B.A.N.Z.A.R.E. Rep. Ser. B III, pp. 36-37.
- Vervoort, W. (1965): Note on the biogeography and ecology of free-living marine copepods. In: *Biogeography and Ecology in Antarctica*. Van Miegham, J., Van Oye, P. & J. Schell (eds.), Junk Publ., The Hague, pp. 381-400.
- Vidal, J. (1971): Taxonomic guides to Arctic zooplankton (IV): Key to the calanoid copepods of the central Arctic Ocean. University of Southern California, Tech. Rep. 5, 128 pp.
- Vladimirskaya, Y.V. (1978): Age composition of winter population of abundant copepod species in the southern part of the Scotia Sea. *Oceanology* 18, 202-220.
- Voronina, N.M. (1966): The zooplankton of the Southern Ocean: Some study results. *Oceanology* 6, 557-563.
- Voronina, N.M. (1968): The distribution of zooplankton in the Southern Ocean and its dependence on the circulation of water. *Sarsia* 34, 277-284.
- Voronina, N.M. (1970): Seasonal cycles of some common Antarctic copepod species. In: *Antarctic Ecology*, Vol. 1. Holdgate, M.W. (ed.), Academic Press, London, pp. 162-172.
- Voronina, N. M. (1972a): The spatial structure of interzonal copepod populations in the Southern Ocean. *Mar. Biol.* 15, 336-343.
- Voronina, N.M. (1972b): Vertical structure of a pelagic community in the Antarctic. *Oceanology* 12, 415-420.
- Voronina, N.M. (1978): Variability of ecosystems. In: Charnock, G. & G. Deacon (eds.), *Advances in Oceanography*, Plenum Press, New York, pp. 221-243.
- Voronina, N. M. (1983): Biomass and production of Antarctic krill. *Oceanology* 23, 760-762.
- Voronina, N.M. (1984): Pelagic ecosystems of the Southern Ocean (in Russisch). Nauka, Moscow, 206 pp.
- Voronina, N.M. & H.G. Kolosova (1992): Seasonal reconstruction of plankton community in Antarctica. In: *Pelagic Ecosystems in the Southern Ocean* (in Russisch). Voronina, N.M. (ed.), Nauka, Moscow, pp. 123-135.

- Voronina, N.M., Vladimirskaya, Y.V. & M.I. Zmiewska (1978): On the seasonal variation in the age composition and the vertical distribution of the mass plankton species in the Southern Ocean (in Russisch). *Okeanologia* 18, 512-517.
- Voronina, N.M., Menshutkin, V.V. & V.B. Tsejtlin (1980): Secondary production in the pelagic layer of the Antarctic. *Oceanology* 20, 714-715.
- Weikert, H. & H.Chr. John (1981): Experiences with a modified Be multiple opening-closing plankton net. *J. Plankton Res.* 3, 167-177.
- Weissenberger, J., Dieckmann, G., Gradinger, R. & M. Spindler (1992): Sea ice: A cast technique to examine and analyze brine pockets and channel structure. *Limnol. Oceanogr.* 37, 179-183.
- Wiborg, K.F. (1954): Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and northwestern Norway. With special reference to the copepods. *Rep. Norwegian Fish. mar. Investigations* 11, 1-246.
- Wolfenden, R.N. (1911): Die marinen Copepoden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. II. Die pelagischen Copepoden der Westwinddrift und des südlichen Eismeer mit Beschreibung mehrerer neuer Arten aus dem Atlantischen Ozean. *Deutsche Südpolar Expedition 1901-1903*, 12, pp. 183-380.
- Zenkevitch, L.A. (1963): *Biology of the Seas of the U.S.S.R.* Allen & Unwin, London, 955 pp.
- Zmijewska, M. I. (1983): Copepoda (Calanoida) from Prydz Bay (Antarctica, Indian Ocean Sector). *Pol. Polar Res.*, 4, 33-47.
- Zmijewska, M. I. (1985): Copepoda in the southern part of Drake Passage and in Bransfield Strait during early summer 1983-1984 (BIOMASS-SIBEX, December-January). *Pol. Polar Res.* 6, 79-93.
- Zmijewska, M.I. (1987): Horizontal and vertical distribution of copepoda in the southern part of the Drake Passage and in the Bransfield Strait (BIOMASS - SIBEX 1983/1984) *Pol. Polar Res.* 8, 381-390.
- Zmijewska, M.I. (1988): Vertical distribution and population structure of copepoda in a water column between King George Island and Elephant Island (BIOMASS III, October-November 1986). *Pol. Polar Res.* 9, 283-304.

## 7. ANHANG

Tab. 1: Übersicht über die Multinetz-, Bongonetz- und Pumpstationen auf ANT IX/2 vom 16.11.90 bis 30.12.90, ANT IX/3 vom 3.1.91 bis 28.3.91 und ANT X/7 vom 15.12.92 bis 16.1.93 (\* Bongonetz, wenn nicht anders angegeben 500-0 m oder Boden-0 m; <sup>1</sup> Einsatz der Pumpe; Multinetze von Stats. 11-84 noch nicht ausgewertet).

Station	Datum	Uhrzeit	Geogr. Lage	Z (m)	Holtiefen
40	22.11.90	00:57	63°15,6 S/53°21,0 W	394	380-250-150-100-50*
48	25.11.90	01:06	64°24,2 S/45°48,4 W	4434	1000-500-200-100-50*
56	28.11.90	22:07	65°12,0 S/39°22,4 W	4756	1000-500-200-100-50*
63	01.12.90	19:11	66°07,3 S/31°47,0 W	4786	1000-500-200-100-50*
87	08.12.90	14:17	67°22,0 S/23°19,4 W	4875	1000-500-200-100-50*
94	10.12.90	17:17	68°51,4 S/17°52,6 W	4784	1000-500-200-100-50*
108	14.12.90	01:05	70°59,3 S/11°50,3 W	1108	1000-500-200-100-50*
115	15.12.90	18:36	71°06,8 S/11°23,2 W	480	380-250-150-100-50*
126	21.01.91	16:27	76°22,3 S/30°07,7 W	380	350-250-150-100-50*
126	22.01.91	06:27	76°24,0 S/30°17,4 W	380	350-250-150-100-50*
126	23.01.91	08:05	76°25,5 S/30°25,9 W	330	320-250-150-100-50*
126	23.01.91	14:04	76°25,5 S/30°25,9 W	320	300-250-150-100-50*
126	24.01.91	01:59	76°25,5 S/30°25,9 W	320	300-250-150-100-50*
127	28.01.91	10:46	76°36,0 S/31°19,0 W	382	Pumpe
128	02.02.91	08:00	76°33,7 S/31°02,3 W	340	Pumpe
136	05.02.91	00:45	74°58,4 S/26°53,2 W	296	290-200-150-100-50*
137	05.02.91	13:20	74°31,3 S/26°39,4 W	679	670-500-200-100-50
140	05.02.91	21:41	74°14,2 S/26°26,6 W	2638	1000-500-200-100-50
141	06.02.91	15:56	73°37,0 S/26°06,9 W	3320	1000-550-200-100-60 <sup>1</sup>
143	07.02.91	18:41	72°14,2 S/25°16,2 W	3782	1000-450-290-240-70 <sup>1</sup>
145	08.02.91	10:10	71°35,3 S/24°29,5 W	4107	Pumpe
149	10.02.91	10:40	71°23,3 S/24°09,6 W	4284	Pumpe
153	11.02.91	19:45	71°05,5 S/20°45,4 W	4419	1000-480-200-120-50 <sup>1*</sup>
180	23.02.91	06:39	69°57,3 S/06°18,9 E	280	275-240-180-100-50*
190	27.02.91	09:38	69°46,4 S/00°48,8 E	422	450-250-130-50*
192	27.02.91	17:40	69°41,1 S/00°57,6 E	1400	1000-700-270-190-100
194	28.02.91	12:00	69°29,0 S/01°10,5 E	2433	1000-500-200-120-80
195	28.02.91	21:32	69°04,1 S/00°59,4 E	3651	1000-500-250-150-65
199	02.03.91	19:56	68°14,1 S/00°59,0 E	4445	1000-500-320-140-50
206	07.03.91	18:10	69°46,2 S/09°52,1 E	746	740-300-210-150-60
213	11.03.91	20:34	69°58,9 S/02°28,9 E	623	600-450-300-200-155
11	17.12.92	21:00	70°29,5 S/08°14,5 W	263	250-0*
13	18.12.92	18:00	71°06,9 S/11°24,7 W	367	350-0*
15	19.12.92	03:35	70°54,9 S/11°55,6 W	1550	500-0*
19	20.12.92	22:07	70°30,2 S/13°09,5 W	2404	500-0*
21	21.12.92	06:59	70°20,5 S/13°36,7 W	3794	500-0*

Station	Datum	Uhrzeit	Geogr. Lage	Z (m)	Holtiefen
25	22.12.92	09:20	69°39,6 S/15°39,7 W	4754	500-0*
28	24.12.92	05:13	68°48,8 S/17°56,1 W	4785	500-0*
31	26.12.92	15:53	68°01,6 S/19°57,5 W	4892	500-0*
33	28.12.92	09:55	67°37,7 S/21°57,1 W	4900	500-0*
36	29.12.92	08:30	67°03,5 S/24°51,5 W	4850	500-0*
38	30.12.92	02:05	66°35,6 S/27°12,1 W	4863	500-0*
41	01.01.93	23:20	66°16,4 S/30°19,5 W	4804	500-0*
44	02.01.93	20:25	65°57,8 S/33°21,3 W	4788	500-0*
47	04.01.93	02:30	65°36,9 S/36°35,0 W	4763	1000-0*
51	05.01.93	11:20	65°13,7 S/39°31,6 W	4758	1000-0*
54	06.01.93	17:30	64°48,6 S/42°29,8 W	4703	1000-0*
57	07.01.93	14:35	64°34,9 S/44°25,5 W	4565	1000-0*
59	08.01.93	05:10	64°24,0 S/45°55,3 W	4451	1000-0*
60	08.01.93	20:10	64°17,8 S/46°41,9 W	4379	1000-0*
62	09.01.93	06:45	64°03,7 S/48°18,0 W	3976	1000-0*
68	11.01.93	06:25	63°37,3 S/51°30,7 W	2047	1000-0*
71	12.01.93	01:40	63°19,7 S/52°02,9 W	445	400-0*
73	14.01.93	10:35	68°59,9 S/60°42,9 W	300	250-0*
76	15.01.93	02:34	69°00,4 S/57°58,7 W	430	400-0*
80	15.01.93	18:20	68°38,8 S/55°27,6 W	1434	500-0*
84	16.01.93	15:30	67°51,1 S/57°34,8 W	3104	500-0*

Tab. 2: Respirationsraten aus der Literatur und den eigenen Experimenten für *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Microcalanus pygmaeus* und *Stephos longipes* und verwandte oder ähnlich große Copepodenarten aus den polaren und borealen Gebieten.

	Stad.	Ort	Zeit	Temp. (°C)	TG (mg)	Resp. ( $\mu\text{l mg}^{-1}$ $\text{h}^{-1}$ )	Literatur
<i>C. acutus</i>	W	Antarktis	Dez./Jan.	- 0,5	0,590	0,40	Ikeda & Hing Fay 1981
	W	Antarktis	Nov./Dez.	0,0	0,550	0,68	Kurbjeweit, unveröff.
	CV	Antarktis	Feb.	0,0	0,250	0,60	Kurbjeweit, unveröff.
	CV	Antarktis	Feb.	- 1,0	0,580	0,09	Hirche 1984
<i>C. propinquus</i>	CV	Antarktis	Okt./Nov.	0,0	0,210	0,68	Schnack-Schiel et al. 1991
	CV	Antarktis	Nov./Dez.	0,0	0,210	1,13	Schnack-Schiel et al. 1991
	W	Antarktis	Okt./Nov.	0,0	0,490	0,93	Schnack-Schiel et al. 1991
	W	Antarktis	Nov./Dez.	0,0	0,490	0,98	Schnack-Schiel et al. 1991
	W	Antarktis	Dez./Jan.	- 0,5	1,168	0,50	Ikeda & Hing Fay 1981
	W	Antarktis	Dez./Jan.	- 0,5	0,730	0,34	Ikeda & Hing Fay 1981
	W	Antarktis		- 1,0	1,040	1,13	Ikeda & Mitchell 1982
	W	Antarktis		- 1,0	0,847	0,80	Ikeda & Mitchell 1982
	W	Antarktis	Dez.	0,0	0,740	0,13	diese Arbeit
	CV	Antarktis	Dez	0,0	0,298	1,12	diese Arbeit
	CIV	Antarktis	Dez.	0,0	0,132	2,95	diese Arbeit
	CIII	Antarktis	Dez.	0,0	0,044	3,50	diese Arbeit
	W	Antarktis	Feb.	0,0	2,050	0,83	Drits et al. 1993
	CV	Antarktis	Feb.	0,0	0,750	1,60	Drits et al. 1993
	CIV	Antarktis	Feb.	0,0	0,240	2,10	Drits et al. 1993
	CIII	Antarktis	Feb.	0,0	0,080	1,72	Drits et al. 1993
	CIII	Antarktis	Mär.	0,0	?	0,88	Drits et al. 1993
	CV	Antarktis	Mär.	0,0	?	0,94	Drits et al. 1993
	W	Antarktis	Apr.	0,0	?	0,66	Drits et al. 1993
	CV	Antarktis	Apr.	0,0	?	1,04	Drits et al. 1993
CIV	Antarktis	Apr.	0,0	?	1,16	Drits et al. 1993	
CIII	Antarktis	Apr.	0,0	?	1,15	Drits et al. 1993	
W	Antarktis	Mär.	0,0	1,010	0,98	diese Arbeit	
<i>R. gigas</i>	W	Antarktis	Winter	- 1,8	6,600	0,470	Rakusa-Suszczewski et al. 1976

	Stad.	Ort	Zeit	Temp. (°C)	TG (mg)	Resp. ( $\mu\text{l mg}^{-1}$ $\text{h}^{-1}$ )	Literatur
<i>C. hyperboreus</i>	W	Arktis	Aug./Sep.	- 1,0		0,31- 1,88	Gilfillan et al. 1986
	W	Arktis	Jul./Aug.	0-1,0		0,21- 1,25	Conover & Cota 1985
	W	Arktis	Apr./May	4-6	0,314- 2,686	0,50- 0,60	Conover & Corner 1968
<i>C. glacialis</i>	W	Arktis	Jul.(Aug.)	0-1,0		0,38- 1,67	Conover & Cota 1985
	W	Arktis	May/Jun.	- 1,8	0,937	0,3-1,0	Bamstedt & Tande 1985
	CV	Arktis	May/Jun.	- 1,8	0,589	0,2-0,8	Bamstedt & Tande 1985
	CIV	Arktis	May/Jun.	- 1,8	0,227	0,5-1,1	Bamstedt & Tande 1985
	CIII	Arktis	May/Jun.	- 1,8	0,066	0,7-1,5	Bamstedt & Tande 1985
	W	Arktis	Jan.	4-6	0,720	1,02	Conover & Corner 1968
	CV	Arktis	Mar.	4-6	0,900	0,57	Conover & Corner 1968
<i>M. longa</i>	W	Arktis	Jul.(Aug.)	0-1,0		0,63- 1,46	Conover & Cota 1985
<i>M. gerlachei</i>	W	Antarktis	Dez./Jan.	- 0,5	0,257	0,183	Ikeda & Hing Fay 1981
	W	Antarktis	Dez./Jan.	- 1,0	0,250	1,060	Ikeda & Hing Fay 1981
	W	Antarktis		- 1,4	0,265	1,208	Ikeda & Mitchell 1982
	W	Antarktis		- 1,0	0,214	0,995	Ikeda & Mitchell 1982
	W	Antarktis	Dez.	0,0	0,254	0,830	diese Arbeit
	W	Antarktis	Jan.	0,0	0,234	0,980	diese Arbeit
	W	Antarktis	Feb.	0,0	0,209	1,070	diese Arbeit
	W	Antarktis	Mär.	0,0	0,317	0,540	diese Arbeit
<i>P. antarctica</i>	W	Antarktis		4,0	0,005	1,961	Ikeda & Mitchell 1982
<i>M. pygmaeus</i>	W	Antarktis	Jan.	0,0	0,015	0,075	diese Arbeit
<i>S. longipes</i>	W	Antarktis	Nov.	0,0	0,016	4,680	diese Arbeit
	W	Antarktis	Jan.	0,0	0,024	0,625	diese Arbeit
	CV	Antarktis	Jan.	0,0	0,023	1,020	diese Arbeit
<i>O. nana</i>			Jahresgang	10	0,0005	1,7-6,5	Lampitt & Gamble 1982
<i>O. davisae</i>				5-30	0,0005	11,2	Hiromi et al. 1988
<i>E. antarctica</i>	W	Antarktis	Feb.	- 1,0	4,700	0,742	Hirche 1984
	W	Antarktis		2,0		0,160	Biggs 1982

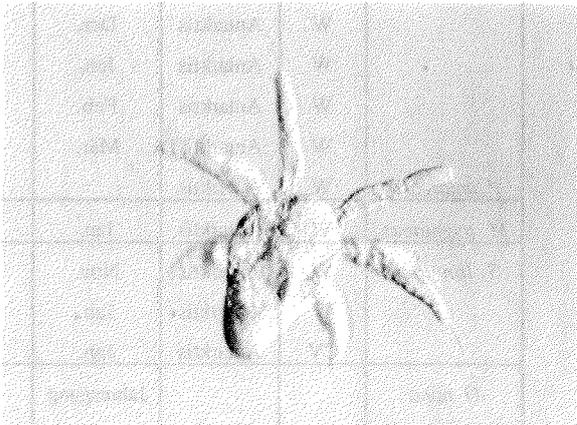
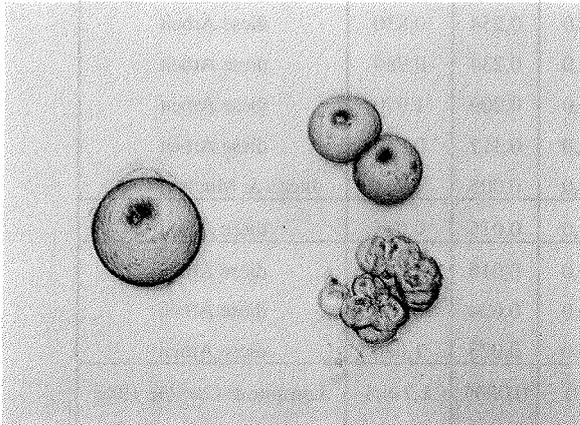
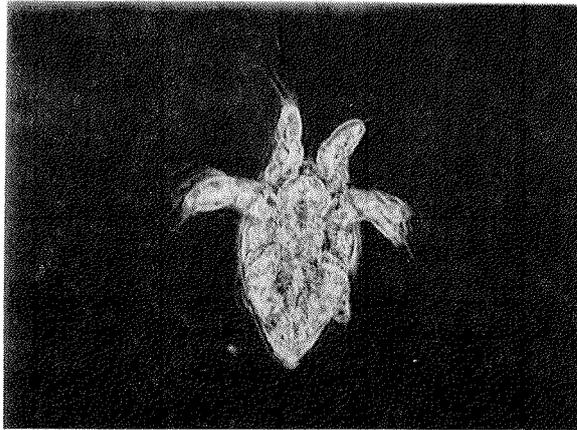
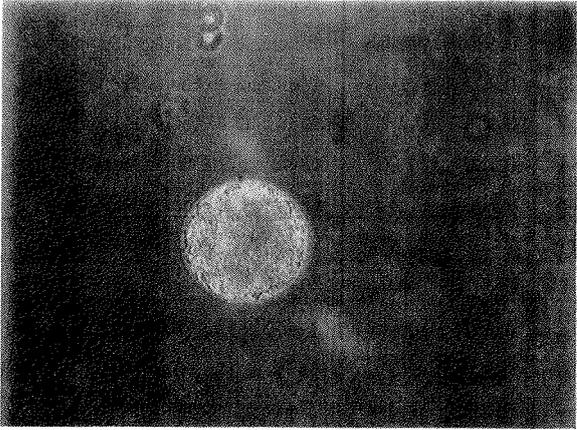
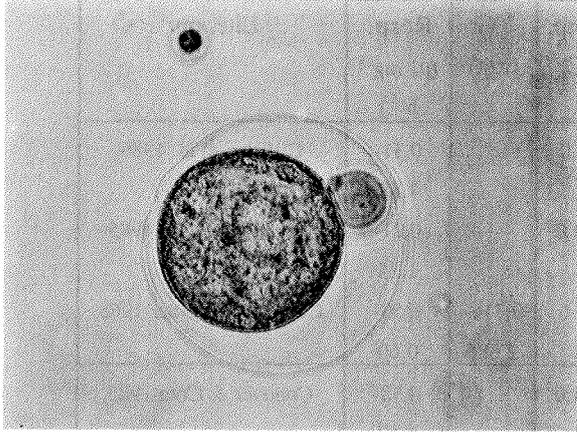


Abb. 1 a-e: Eier und Nauplien (NI) von *Microcalanus pygmaeus* (oben links; 335x), *Stephos longipes* (Mitte links und rechts; 200x) und *Metridia gerlachei* (unten links und rechts; 100x).