

**Zur Lebensgeschichte dominanter Copepodenarten  
(*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*,  
*Metridia longa*) in der Framstraße**

**On the life history of dominant copepod species  
(*Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus*,  
*Metridia longa*) in the Fram Strait.**

---

**Sabine Diel**

Sabine Diel

Institut für Polarökologie  
Universität Kiel  
Olshausenstr. 40 - 60  
D - 2300 Kiel 1

Die vorliegende Arbeit ist die gekürzte, inhaltlich unveränderte Fassung einer Dissertation, die dem Dekanat der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Kiel im Februar 1989 vorgelegt wurde. Die Kürzung betrifft das Kapitel II, "Das Untersuchungsgebiet", in Wort und Bild.

## INHALT

ZUSAMMENFASSUNG	1
SUMMARY	4
I. EINLEITUNG	7
II. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET	10
1. Hydrographie der nördlichen Framstraße	10
2. Hydrographie und Phytoplankton an den Planktonstationen	13
III. MATERIAL UND METHODEN	23
1. Probennahme und Aufarbeitung der Fänge an Bord	23
2. Durchführung und Auswertung von Zählungen, Messungen und Experimenten	25
2.1. Horizontale und vertikale Verteilung der Arten und Entwicklungsstadien	25
2.2. Reproduktion	27
2.2.1. Die Gonadenreife der Weibchen	27
2.2.2. Experimente zur Eiproduktion	30
2.3. Physiologischer Zustand der Überwinterungsstadien	32
2.3.1. Prosomalänge und Trockengewicht	32
2.3.2. Proteingehalt und Aktivität der Verdauungsenzyme	32
2.3.3. Experimente zur Veränderung des physiologischen Zustands bei Nahrungsmangel	36
2.3.4. Experimente zur Häutungsaktivität	36
IV. ERGEBNISSE	38
1. Horizontale und vertikale Verteilung	38
1.1. Arten	38
1.2. Entwicklungsstadien	42
1.3. Gonadenreife der Weibchen	54
2. Reproduktion	57
2.1. Langfristige Veränderungen der Gonadenreife im Experiment	57
2.2. Experimente zur Eiproduktion frisch gefangener Weibchen	58
2.3. Beziehung zwischen Nahrungsangebot und Eiproduktion	63
3. Physiologischer Zustand der Überwinterungsstadien	70
3.1. Prosomalänge, Trockengewicht und Proteingehalt	70
3.2. Aktivität der Verdauungsenzyme	72
3.3. Veränderung des physiologischen Zustands bei Nahrungsmangel	76
3.4. Häutungsaktivität	78
V. DISKUSSION	81
1. Regionale Verbreitung und Entwicklung	81
2. Die Lebenszyklen	88
3. Artenvergleich	100
VI. LITERATUR	104

## **Danksagung**

Mein erster Dank gilt Prof. Dr. G. Hempel, der mir die Anfertigung dieser Arbeit und die Teilnahme an zwei faszinierenden Arktisreisen ermöglichte.

Bei Dr. H.-J. Hirche möchte ich mich für wertvolle Anregungen und Kritik insbesondere während der Planung der Arbeit bedanken. Für die fruchtbare und stimulierende Zusammenarbeit an Bord sowie für anregende Diskussionen danke ich ganz herzlich A. Buma, die mir auch einen Teil ihrer Phytoplankton-Daten zur Verfügung stellte. Prof. Dr. J. Meincke und Mitarbeiter sowie Drs. R. Schott, G. Rohard und E. Fahrbach stellten mir ihre ozeanographischen Daten zur Verfügung bzw. halfen mir bei der Ausarbeitung der Ergebnisse. Frau Dr. I. Hempel stellte mir einige Planktonproben zur Verfügung. Vielen Dank.

Den Mitarbeitern des Alfred Wegener Institutes für Polar- und Meeresforschung, sowie den Besatzungsmitglieder der "Polarstern"-Expeditionen möchte ich für ihre immer freundliche logistische Hilfe bedanken. Dank auch den Fahrleitern der Reisen ARK III/1-3 1985 für die Erfüllung nahezu aller Stationswünsche. Die Hilfsbereitschaft und gute Stimmung unter Besatzung und Kollegen an Bord trugen sehr zum Gelingen meiner Arbeit während der Expeditionen bei.

Mein ganz besonderer Dank gilt Dr. B. Christiansen, der auch einen Teil der Zeichnungen anfertigte, sowie N. Mumm für anregende und ermutigende Diskussionen, die kritische Durchsicht des Manuskriptes und vielerlei praktische Hilfe. Dank sei meinen Freunden und meiner Familie für ihr Verständnis und vielfältige Unterstützung. Dasselbe gilt auch für meine Kollegen aus dem Institut für Polarökologie, in deren Mitte ich mich sehr wohl gefühlt habe.

## ZUSAMMENFASSUNG

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, Aussagen über die Lebenszyklen der Copepodenarten *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *Metridia longa* in den Regionen der Framstraße aus der sommerlichen Art- und Stadienverteilung sowie physiologischen Parametern als Indikatoren für die Reproduktions- und Überwinterungsstrategien abzuleiten.

Im Mai, Juli und August 1985 während der Expeditionen ARK III/1-3 mit FS "Polarstern" wurden dazu an insgesamt 49 Stationen vertikal stratifizierte Zooplanktonfänge zwischen 500 m bzw. Boden - 0 m gemacht. Regionaler Schwerpunkt der Untersuchungen im Mai waren der Küstenbereich Spitzbergens und der Eisrandbereich auf dem Yermak Plateau nordwestlich von Spitzbergen. Im Juli wurde ein Zonalschnitt auf 78°30' - 79°N von ca. 5°E nach 13°W gefahren und anschließend ein Stationsnetz im Bereich der Küstenpolynya auf dem Ostgrönlandschelf beprobt. Ein Teil dieser Positionen wurde nach 15 Tagen, Anfang August, nochmals bearbeitet. Neben der vertikalen und horizontalen Verteilung der Arten und Entwicklungsstadien, wurde auch die Gonadenreife adulter Weibchen der o.g. Arten bestimmt. Außerdem wurde die Eiproduktion gleich nach dem Fang und in längerfristigen Experimenten in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot untersucht. Als Hinweis auf die physiologische Aktivität der möglichen Überwinterungsstadien wurden Verdauungsenzym- und Häutungsaktivität, sowie das Trockengewicht und der Proteingehalt dieser Stadien gemessen.

In Anlehnung an die großräumige hydrographische Gliederung der Framstraße werden zonal drei biologisch relevante Regionen unterschieden, die durch unterschiedliche Artendominanz gekennzeichnet werden: In der atlantischen und arktischen Region stellt *C. finmarchicus* im Juli 70 - 90 % der Individuen und 55 - 80 % der Biomasse der vier Arten. In der polaren Region dominieren *C. hyperboreus* und *C. glacialis* mit gemittelt 35 bzw. 45 % der Individuen und je etwa 40 % der Biomasse. Es folgt eine Zusammenfassung der Ergebnisse nach Ort und Zeitpunkt

### 1. Spitzbergenschelf und Yermak Plateau, Mai

- **Altersstruktur** - Während die Entwicklung der Frühjahrgeneration von *C. finmarchicus* noch nicht bis zu den ersten Copepodidstadien fortgeschritten ist, bilden die Stadien CII/III von *C. glacialis*, CII von *C. hyperboreus* und CI/II von *M. longa* einen großen Teil der Populationen im Küstenbereich Spitzbergens. Die Stadiendauer der CI-CIV von *C. hyperboreus*, abgeleitet aus der Verschiebung der Altersverteilung zwischen Mai und Juli auf dem Spitzbergenschelf, wird auf ca. 28 Tage geschätzt und daraus eine mittlere tägliche Wachstumsrate von etwa 8 % sowie Eiablage im Februar/März abgeleitet. Für *C. glacialis* werden 24 Tage Stadiendauer und ebenfalls 8 % tägliche Wachstumsrate geschätzt.

- **Reproduktion** - Die meisten der *C. finmarchicus*, *C. glacialis* und *M. longa* Weibchen sind fortpflanzungsreif, es gibt aber auch bereits abgelaichte Individuen auf dem Spitzbergenschelf. Die Gonaden der *C. hyperboreus* Weibchen sind überwiegend abgelaicht. Die Fortpflanzungsperiode von *C. glacialis* und *M. longa* auf dem Spitzbergenschelf beginnt also, wie auch anhand der Stadienverteilung zu erkennen, eher als die von *C. finmarchicus*. Die in der Eisrandzone auf dem Yermakplateau gemessene Eiproduktion von *C. finmarchicus* und *C. glacialis* entspricht einem P/B-Verhältnis von mindestens 0.01 bzw. 0.03 täglich (auf der Basis Kohlenstoff). Im Juli und August dagegen erreicht *C. finmarchicus* vor Spitzbergen auf ca. 80°N nur ein P/B-Verhältnis von <0.005 täglich.

- **Überwinterung** - Bei gleicher Prosomalänge liegt das Trockengewicht (TG) der Überwinterungsstadien im Mai wesentlich niedriger, und der Proteingehalt (in % des TG) höher als bei den CV der Frühjahrgeneration im Juli. *C. finmarchicus* und *C. glacialis* CV häuten sich kontinuierlich zu Adulten, während eine Häutung der *C. hyperboreus* CV erst Mitte September stattfindet. Auch die bei allen Stadien hohe Trypsin/Amylase Aktivität deutet auf eine aktive Wachstumsphase bis einschließlich Anfang August.

## 2. Zonalschnitt der Framstraße ca. 79 °N, Mitte Juli

- Die **Altersstruktur** von *Calanus* spp. verschiebt sich von der atlantischen zur polaren Region hin zu jüngeren Entwicklungsstadien und entspricht im Packeis der im Mai auf dem Spitzbergenshelf angetroffenen. Die Stadienfrequenz von *Metridia longa* ist an allen Stationen ähnlich.

- **Reproduktion** - Die Gonaden der *C. finmarchicus* Weibchen sind in der atlantischen und arktischen Region unterhalb der euphotischen Zone bereits abgelaicht. Innerhalb der euphotischen Zone steigt der Anteil Weibchen mit reifen Gonaden von Ost nach West. Die Eiproduktion ist nahe der Polarfront am höchsten, bleibt jedoch absolut mit einem P/B-Verhältnis von  $0.01 \text{ d}^{-1}$  gering. Im Packeis der polaren Region sind die Gonaden überwiegend unreif. Die *C. glacialis* Weibchen haben reife Gonaden und eine Eiproduktion entsprechend einem P/B-Verhältnis von  $0.004 \text{ d}^{-1}$  in der arktischen und  $0.04 \text{ d}^{-1}$  im Packeis der polaren Region. *M. longa* Weibchen haben in allen Regionen reife, die von *C. hyperboreus* unreife Gonaden.

- **Überwinterung** - Die Vertikalverteilung von *Calanus* spp. zeigt in der atlantischen Region ausgeprägte Bimodalität der potentiellen Überwinterungsstadien, während sich in der arktischen und polaren Region alle Entwicklungsstadien in Oberflächennähe aufhalten. Nur die ältesten Stadien von *M. longa* gehen in die oberflächennahen Wasserschichten. Der mittlere Proteingehalt der potentiellen Überwinterungsstadien von *Calanus* spp. nimmt von Ost nach West ab, die mittlere spezifische und individuelle Aktivität der Verdauungsenzyme Amylase und Trypsin als Indikator für physiologische Aktivität steigt. In der atlantischen Region, nahe dem Spitzbergenshelfhang, befinden sich Mitte Juli die Überwinterungsstadien von *C. finmarchicus* (CV), *C. glacialis* (CV) und *C. hyperboreus* (CIV, CV) in der Diapause, westlich häuten sich die CV noch zu Adulten.

## 3. Ostgrönlandshelppolynya, Mitte Juli und Anfang August

- **Altersstruktur** - Zwischen Mitte Juli und Anfang August verschiebt sich die Altersstruktur der *C. glacialis* und *C. hyperboreus* Populationen von einer Dominanz der CI bzw. CII signifikant hin zu älteren Entwicklungsstadien. Die daraus ermittelte Stadiendauer beträgt für *C. glacialis* 39 Tage, für *C. hyperboreus* 20 Tage, entsprechend einer mittleren täglichen Wachstumsrate von mindestens 1 bzw. 2 %  $\text{d}^{-1}$ . Die Entwicklung der Frühjahrsgeneration von *C. glacialis* scheint in der Polynya um mindestens einen Monat weiter zu sein als im Nordpolarmeer, während die Stadienentwicklung von *C. hyperboreus* in beiden Gebieten ähnlich ist. Dies weist auf unterschiedliche Reproduktionsstrategien beider Arten hin.

- **Reproduktion** - Die Gonaden der Weibchen von *C. glacialis* und *M. longa* sind nahezu ausschließlich reif. Die Gonaden von *C. hyperboreus* sind immer unreif, die von *C. finmarchicus* lassen eine langsame Reifung der Gonaden zwischen Mitte Juli und Anfang August erkennen. Die Eiproduktion von *C. glacialis* entspricht im Juli im Mittel einem P/B-Verhältnis von  $0.03 \text{ d}^{-1}$ , im August  $0.02 \text{ d}^{-1}$ . Die Eiproduktion ist in beiden Monaten positiv mit dem Chlorophyllbestand der jeweiligen Station korreliert, im Juli werden jedoch bei gleichem Nahrungsangebot signifikant mehr Eier gelegt als im August.

- **Überwinterung** - Die Vertikalverteilung und die hohe Aktivität der Verdauungsenzyme von *C. glacialis* CV weisen auf aktive Nahrungsaufnahme in der euphotischen Zone hin. Die Häutung zu Adulten findet erst ab Mitte September statt.

In der atlantischen Region der Framstraße liegt die Hauptentwicklungsperiode von *Calanus* spp. und *M. longa* - zeitgleich mit der Phytoplanktonblüte - im Mai. Während Mitte Juli in der atlantischen Region die Zooplanktonentwicklung bereits mehrere Wochen andauert und die ersten Individuen mit der Überwinterung beginnen, ist die Entwicklung in der arktischen Region weit zurück bzw. hat in der polaren Region im Packeis kaum begonnen. Die von nur wenig Eis bedeckte Polynya auf dem Ostgrönlandshelf verlängert in der polaren Region die Vegetationsperiode gegenüber der Packeiszone im Osten sowie dem Nordpolarmeer im Norden.

Es werden folgende **Lebenszyklen** für *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *M. longa* in den Regionen der Framstraße diskutiert:

- *C. finmarchicus* hat in der atlantischen Region im wesentlichen eine Generationszeit von einem Jahr, jedoch mit der Möglichkeit, unter guten Bedingungen eine zweite Generation während des Sommers zu entwickeln. In der arktischen Region beträgt die Generationszeit mindestens ein Jahr, in der polaren Region kann wegen der kurzen Vegetationsperiode kein vollständiger Lebenszyklus durchlaufen werden. Der Bestand rekrutiert sich hier aus den angrenzenden Gebieten.
- *C. glacialis* hat im Küstenbereich Spitzbergens und in der Polynya Ostgrönlands einen mindestens zweijährigen Lebenszyklus. Während jedoch die Fortpflanzung vor Spitzbergen auf einen kurzen Zeitraum beschränkt zu sein scheint, dauert die Eiablage in der Polynya solange an, wie Phytoplankton vorhanden ist.
- *C. hyperboreus* hat in der atlantischen Region eine Generationszeit von 2 Jahren, in der polaren Region in Abhängigkeit vom Zeitraum verfügbarer Nahrung und der Wassertemperatur mindestens zwei, in der Regel sicher drei oder mehr Jahre. Die Reproduktion findet in allen Regionen im Februar - April statt.
- *Metridia longa* hat auf dem Küstenschelf Spitzbergens einen einjährigen Lebenszyklus, der mit der Eiablage im April/Mai beginnt, in allen anderen Regionen eine zweijährige Generationszeit.

In der abschließenden Diskussion werden die physiologischen Rahmenbedingungen für Arten und Stadien unterschiedlicher Körpergröße erörtert, die Einfluß auf die verschiedenen Reproduktions- und Entwicklungsstrategien der Arten haben könnten. Die Variabilität des Nahrungsangebotes tritt dabei als limitierender Faktor für die Entwicklung in den Vordergrund. Mit steigender Körpergröße steigt die Hungertoleranz infolge sinkender gewichtsspezifischer Stoffwechselraten und steigender organischer Reserven. Die Reproduktion wird mit steigender Körpergröße zunehmend unabhängig von der Vegetationsperiode und geschieht auf Kosten der Körperreserven. Wie aus der Literatur bekannt, steigen aber auch die für maximales Wachstum benötigten Nahrungskonzentrationen und die Stadiendauer: je größer das maximale Körpervolumen und je kürzer die Vegetationsperiode sind, desto länger daher sind die Generationszeiten.

## English Summary

The Fram Strait, extending between the coasts of Spitsbergen and Greenland, is characterized by northward moving Atlantic water masses in the east, and southward moving polar waters in the west. This results in three major epipelagic zones: an Atlantic-boreal, a polar and inbetween an Arctic domain. An almost constant temperature regime and a distinct seasonality of incoming radiation and thus phytoplankton production, are common features of all three zones. Differences between them result from the opposing current direction: In spring, the phytoplankton season starts earlier in the Atlantic water originating in the south, compared to the polar water from more northern latitudes. In addition, a variable ice cover causes a shorter growth period and a more patchy distribution of phytoplankton in the polar region. The Fram Strait therefore offers the opportunity to investigate, almost simultaneously, the distribution and development of herbivorous copepods under regionally distinct temperature and feeding regimes. The aim of this study was, to elaborate life history aspects of the four most important copepod species (in terms of biomass) in the Fram Strait. This was achieved by analyzing the vertical and horizontal distribution of the copepodid stages in spring and summer. These data were supplemented by measurements of physiological parameters in order to obtain information on more longterm aspects of the species reproduction and overwintering strategy, as well as their tolerance of short- and longterm starvation periods during summer.

The copepods *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS), *C. glacialis* JASCHNOW, *C. hyperboreus* KRÖYER and *Metridia longa* (LUBBOCK) are characteristic zooplankton species of the Fram Strait waters. Contrary to *C. finmarchicus*, which is described as being a boreal species, the other three species are typical representatives of the Arctic Ocean zooplankton. All four species occur throughout the Fram Strait, but with varying dominance: In the Atlantic and Arctic domains, *C. finmarchicus* represents 70 - 90 % of all individuals and 55 - 80 % of the biomass of the four species, while in the polar domain, *C. hyperboreus* and *C. glacialis* dominate the samples with 35 resp. 45 % of the individuals and ca. 40 % of the biomass each. Hence, it is possible to observe the development of the species in their main area of distribution until their distribution limits.

The study is based on samples collected at 49 stations during the ARKTIS III/1-3 cruises in May, July and August 1985 with FS "Polarstern". Experiments were carried out between May 1985 and January 1986. The horizontal and vertical distribution as well as the gonad maturity of the females was analyzed from the coastal zone of Spitsbergen in May, and on a zonal transect at ca. 79 °N from east to west across the Fram Strait in mid July. Subsequently, a station grid covering the area of the polynya on the East Greenland shelf and partly for the second time 2 weeks later early in August. The physiological parameters were determined of animals collected at the above mentioned stations and besides in the marginal ice zone (MIZ) on the Yermak Plateau in May, and the Westspitsbergen Current at 80 °N in May, July and August. In addition to the distribution data, the physiological data serve as indicators for more longterm developmental trends in the species, regarding time and cost of reproduction (gonad maturity and egg production immediately after sampling, and alteration with feeding regime and time), feeding and overwintering period (molting and digestive enzyme activity, dry weight and protein contents), and their starvation tolerance (starvation experiment). In the framework of year-round studies from the Arctic Ocean and the Norwegian Sea, as provided in the literature, conclusions can be drawn on possible life cycles of the three sympatric *Calanus* species and *Metridia longa* in the Fram Strait.



## Results:

### 1. Spitsbergen Shelf and Yermak Plateau in May

- **Stage distribution** - Unlike *C. finmarchicus*, young copepodids of the spring generation of *C. glacialis* (CII/III), *C. hyperboreus* (CII) and *Metridia longa* (CI/II) are numerous in the coastal waters of Spitsbergen. A stage duration of 28 days and subsequently a mean daily growth rate of 8 % for copepodid stage CI to CIV of *C. hyperboreus* is roughly deduced from the shift in stage frequency from May to July (see below). For *C. glacialis*, an estimated 24 d stage duration leads to 8 % mean daily growth rate as well.

- **Reproduction** - Most of the *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, and *Metridia longa* females on the Spitsbergen shelf have mature gonads, but some spent individuals were already found. Most *C. hyperboreus* females have spent gonads. In connection with the above mentioned stage composition, this means that the reproductive period of *C. glacialis* and *M. longa* begins earlier than that of *C. finmarchicus*. For *C. hyperboreus*, reproduction is expected to take place in February/March. The weight specific egg production (P/B ratio, in terms of carbon) of *C. finmarchicus* and *C. glacialis* amounts to 0.01 resp. 0.03 d<sup>-1</sup> in the MIZ on the Yermak Plateau. In July and August, on the other hand, the weight specific egg production of *C. finmarchicus* remains below 0.005 d<sup>-1</sup> and no *C. glacialis* females occur off Spitsbergen at 80 °N.

- **Overwintering** - After termination of the overwintering period, in May, the length-specific dry weight of the overwintering stages is significantly lower, and the protein content (% of DW) higher compared to animals caught in July. *C. finmarchicus* and *C. glacialis* CIV and CV molt within a few days, while *C. hyperboreus* CV mature only from September on. Also the high Trypsin and Amylase activity indicates an active growth phase of the stages.

### 2. Zonal transect ca. 79 °N, mid July

- **Stage distribution** - The age structure of all three *Calanus* populations shifts towards younger developmental stages from east to west. The stage distribution in the pack ice in July corresponds to that observed in May on the shelf of Spitsbergen. *M. longa* has a similar stage distribution throughout the Fram Strait.

- **Reproduction** - In the Atlantic and Arctic domain of the Fram Strait the *C. finmarchicus* females have spent gonads below the euphotic zone. Within the euphotic zone the proportion of mature females increases from east to west but the mean P/B-ratio remains low at all stations. Feeding stimulated the egg production at all but the easternmost station. In the pack ice of the polar domain, immature females predominate. In the Arctic and polar domain, the mature *C. glacialis* females produce eggs depending on the feeding regime. *M. longa* has mature, *C. hyperboreus* immature gonads in all three domains.

- **Overwintering** - The vertical distribution of the overwintering stages of *Calanus spp.* is bimodal in the Atlantic domain, while in the Arctic and polar domain all developmental stages mainly occur close to the surface. On the other hand, only CV and female *M. longa* enter the upper water layers, while all juvenile stages remain below ca. 300 m depth. From east to west, the mean protein content of the potential overwintering stages decreases, and the mean specific and individual activities of the digestive enzymes Amylase and Trypsin increase, indicating a continuing feeding period towards the west. At the easternmost station, *C. finmarchicus* CV is already in diapause by mid July, but still molts to adults further west. *C. glacialis* CV and *C. hyperboreus* CIV and CV molt only after mid September in the experiments.

### 3. East Greenland Shelf polynya, mid July and early August

- **Stage distribution** - From mid July to early in August, a significant shift from dominance of CI and CII towards older developmental stages of the *C. glacialis* and *C. hyperboreus* population takes place. Mean stage durations of 39 and 20 days respectively, i.e. a mean daily growth rate of 1 and 2 % d<sup>-1</sup>, were derived for *C. glacialis* and *C. hyperboreus* CI - CIV. Compared to the Arctic Ocean, the development of the young *C. glacialis* copepodids in the polynya is advanced by at least 6 weeks while *C. hyperboreus* develops similarly in both areas. This is a further indication of different reproductive strategies of the species.

- **Reproduction** - The gonads of *C. glacialis* and *M. longa* females are mature, while all *C. hyperboreus* females are immature in July and August. The maturation of the *C. finmarchicus* females seems to progress slowly during this period but only few individuals reach maturity. The mean P/B ratio achieved by *C. glacialis* females amounts to 0.03 d<sup>-1</sup> in July and 0.02 d<sup>-1</sup> in August. In both months, egg production of *C. glacialis* is positively correlated with the chlorophyll standing stock of the corresponding sampling station. However, in July significantly more eggs are laid at quantitatively the same feeding regimes.

- **Overwintering** - The vertical distribution and the green guts of *C. glacialis* CV indicate their active feeding in the euphotic zone, which is supported by the high level of digestive enzyme activity. Molting to adults occurs only after mid September. An increased readiness to overwinter is demonstrated by the decreased mortality of CV in August compared to mid July.

- **Conclusions** - In the Atlantic domain of the Fram Strait, May is the main developmental period of *Calanus spp.* and *Metridia longa*, coinciding with the phytoplankton bloom. Here, the first members of the populations begin to overwinter by mid July, while at the same time development is retarded in the Arctic domain or has not even begun in the pack ice. Due to the low degree of ice cover, the period of primary production in the polynya is prolonged compared to the pack ice zone to the east and to the Arctic Ocean to the north.

The following **life cycles** are proposed for *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* and *Metridia longa* in the Fram Strait:

- *C. finmarchicus* has a generation time of one year in the Atlantic domain of the Fram Strait. Possibly, a second generation may develop successfully in years of good feeding conditions. In the Arctic domain, the generation time is at least one year, while in the polar domain, the short period of primary production does not allow for a self sustaining population. Here, the standing stock is advected from adjacent areas.
- *C. glacialis* has a generation time of at least two years in the coastal area of Spitsbergen and in the East Greenland Shelf polynya. But while off Spitsbergen the reproductive period seems to be limited to only a short time period, egg production continues for as long as phytoplankton is available in the waters of the polynya.
- *C. hyperboreus* has a generation time of two years in the Atlantic domain of the Fram Strait. In the polar domain, this time varies between at least two and probably usually three or more years, depending on the feeding regime. In all domains, reproduction takes place in February to April.
- *Metridia longa* has a generation time of one year off the coast of Spitsbergen, reproduction taking place in April/Mai. West of the shelf, the generation time is probably two years.

In the final discussion, the possibly determining influence of body size on the various reproductive and developmental strategies of the four species is pointed out. Long- and short-term variability of the food conditions appear to be the main factors limiting the development and favouring larger animals with bigger body reserves and lower weight specific metabolic rates. With increasing size of the females, the reproduction becomes more and more independent of the acute food availability and then depends on body reserves. But as known from the literature, the food concentrations required for maximum growth increase as well: Therefore, the generation times become longer with increasing body size and shorter periods of primary production.

## I. EINLEITUNG

In der Framstraße, dem nach Fritjof Nansen's "Fram" benannten Meeresgebiet zwischen Spitzbergen und Grönland, begegnen sich im Osten nordwärts strömende atlantische und im Westen südwärts strömende polare Wassermassen, so daß im Epipelagial ein atlantisch-borealer und ein polarer Lebensraum sowie im Vermischungsgebiet beider Wasserkörper ein arktischer Lebensraum unterschieden werden können. Gemeinsam ist diesen Lebensräumen einerseits eine weitgehende Temperaturkonstanz, andererseits eine ausgeprägte Saisonalität des Lichts und damit der Phytoplanktonproduktion. Unterschiede ergeben sich aus der gegenläufigen Strömungsrichtung der Wasserkörper: Im Frühjahr setzt die Vegetationsperiode in dem von Süden kommenden atlantischen Wasser früher ein als in dem von Norden kommenden polaren Wasser. Zusätzlich ist in der polaren Region die Produktionsperiode des Phytoplanktons infolge wechselnder Eisbedeckung verkürzt und zeitlich und räumlich sehr variabel.

Für die Entwicklung des herbivoren Zooplanktons unterscheiden sich die Lebensräume der Framstraße also in zwei wichtigen Parametern: Temperatur und Verfügbarkeit der Nahrung. Daraus ergeben sich Fragen nach räumlichen und möglicherweise zeitlichen Unterschieden hinsichtlich der

- Entwicklungs- und Reproduktionsstrategien,
- Generationszeiten,
- Konstitution und Kondition der Arten in den Lebensräumen.

Die Copepoden *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS), *C. glacialis* JASCHNOW, *C. hyperboreus* KRÖYER und *Metridia longa* (LUBBOCK) sind charakteristische Zooplankter dieser Lebensräume. Während jedoch *C. finmarchicus* als boreale Art beschrieben ist, zählen die drei anderen Arten zu den typischen Vertretern des Zooplanktons im Nordpolarmeer. Das gemeinsame Auftreten aller vier Arten in den durch unterschiedliche Dominanzverhältnisse gekennzeichneten Lebensräumen der Framstraße läßt zu, die Entwicklung der Arten vom Hauptverbreitungsgebiet bis zur Verbreitungsgrenze zu beobachten.

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, anhand von Untersuchungen der Vertikal- und Horizontalverteilung während der Hauptentwicklungsperiode, ergänzt durch Messungen physiologischer Parameter und Experimente, die Lebenszyklen sowie die physiologische Konstitution dieser Arten in den Lebensräumen der Framstraße zu beschreiben. Insbesondere wird auf die Auswirkungen kurz- und langfristigen Nahrungsmangels während des Sommers auf die Reproduktion und Kondition der einzelnen Arten eingegangen.

### Stand der Forschung

In Anlehnung an GRAINGER (1963) und HEINRICH (1962) können die Verbreitung und Reproduktionsstrategien der drei überwiegend herbivoren Calanusarten, dazu *Metridia longa*, wie folgt charakterisiert werden:

*Calanus finmarchicus* - ist eine weit verbreitete atlantisch-boreale Art, deren nördliche Verbreitungsgrenze durch das Vordringen atlantischen Wassers festgelegt wird. Die Eiablage findet während und nach der Phytoplanktonblüte statt (MARSHALL & ORR 1955, HOPKINS *et al.* 1984).

*Calanus glacialis* - kommt nur mit polarem Wasser assoziiert vor. Man findet diese Art im Epipelagial des Arktischen Beckens (*e.g.* HOPKINS 1969) sowie nördlich bzw. westlich der Polarfront in der Baffin Bucht (*e.g.* GRAINGER 1963) und Barents See (*e.g.* HASSEL 1986) bzw. Framstraße (*e.g.* HABERSTROH 1985). Die Eiablage findet kurz vor und während der Phytoplanktonblüte statt (HIRCHE & BOHRER 1987, SMITH 1990).

*C. hyperboreus* - ist in polaren Gewässern während des Sommers im Epipelagial zu finden, wird im Bathypelagial des Nordatlantiks jedoch bis weit nach Süden angetroffen (*e.g.* CONOVER 1967) und kommt in der gesamten Framstraße vor (HABERSTROH 1985). *C. hyperboreus* reproduziert sich vor der Phytoplanktonblüte im Winter/Frühjahr (CONOVER 1967).

*Metridia longa* ist zum Vergleich eine omnivore, kaltadaptierte Art (HAQ 1967), die im Bathy- und Epipelagial des arktischen Ozeans sehr häufig ist (e.g. GEINRIKH *et al.* 1983), jedoch auch in der Norwegischen See und in den tiefen norwegischen Fjorden vorkommt (ÖSTVED 1955, WIBORG 1955) und sich wie *C. finmarchicus* während und nach der Phytoplanktonblüte reproduziert (HOPKINS *et al.* 1984).

Dank ihrer weiten Verbreitung und großen Biomasse, die sie auch fischereibiologisch als Nahrung von Bartenwalen, Hering und Lodde interessant macht, ist die Gattung *Calanus* sehr gut untersucht. Taxonomie und Verbreitung im Nordatlantik und im Nordpolarmeer, insbesondere von *C. finmarchicus* und *C. glacialis* wurden u.a. von GRAINGER 1963, MATTHEWS 1966, 1967, FROST 1971, WILLIAMS 1972, JASCHNOW 1970, 1972, FLEMINGER & HULSEMANN 1977 bearbeitet. Auch Ökologie und Physiologie erregten bereits seit Ende letzten Jahrhunderts wachsendes Interesse, als F. Nansen während der Drift der "Fram" im Packeis des Nordpolarmeers erste Beobachtungen von Eisalgen, Phyto- und Zooplankton machte und viele Proben mitbrachte, die SARS (1900) und GRAN (1900) bearbeiteten. SOMME (1934) stellte in den dreißiger Jahren die Meeresströmungen in Zusammenhang mit der Planktonverbreitung und -entwicklung und führte Experimente zur Eiproduktion von *C. finmarchicus* und *C. hyperboreus* durch. Insbesondere die umfangreichen Untersuchungen von MARSHALL & ORR (u.a. 1955) an *C. finmarchicus* in der Nordsee und in Nordnorwegen haben den Grundstein zu unserem heutigen Wissen gelegt.

Wichtigstes Kriterium zur Beurteilung der Entwicklung, also Reproduktion, Stadiendauer und Generationszeiten, des Zooplanktons *in situ* bildet die Verteilung der Entwicklungsstadien im Wasserkörper. Durch Zeiterien kann dann aus der statischen Verteilung auf die dynamische Entwicklung geschlossen werden. Erkenntnisse über die Lebenszyklen der Copepoden im Nordpolarmeer wurden auf diese Weise von sowjetischen (e.g. PAVSHTIKS 1983, GEINRIKH *et al.* 1983) und US-amerikanischen/kanadischen (e.g. JOHNSON 1963, GRAINGER 1965, HOPKINS 1969, DAWSON 1978) Eisinseln aus gewonnen. ÖSTVED (1955), WIBORG (1954), LIE (1965) u.a. bearbeiteten Material von Dauerstationen in der Norwegischen See und im Küstenstrom und machten Angaben über die Biologie der wichtigsten Arten. In den letzten Jahren wurden im nordnorwegischen Balsfjord die Lebenszyklen und die Physiologie von *C. finmarchicus* und *M. longa* sehr umfassend bearbeitet (HOPKINS *et al.* 1984, 1985).

Diese ganzjährigen Untersuchungen, die in der vorliegenden Arbeit zur Einordnung der während des Sommers ermittelten Art- und Stadienverteilungen in der Framstraße dienen, werden noch von einigen landgestützten und daher auf den Flachwasserbereich beschränkten Untersuchungen aus dem kanadischen Archipel und dem Ostgrönlandstrom ergänzt (USSING 1938, DIGBY 1954, GRAINGER 1959, MACLELLAN 1967). Die meisten Untersuchungen in der Barents See (TANDE *et al.* 1985) und im Bereich der Baffin Bucht (e.g. SAMEOTO 1984, LONGHURST *et al.* 1984) beschränken sich auf die Sommermonate, und auch aus der Framstraße liegen bisher nur Untersuchungen aus dem Juni/Juli und August vor: SMITH *et al.* (1985, SMITH 1988) beschreibt die im Rahmen des "Marginal Ice Zone Experiment" (MIZEX) gefundene Zooplanktonverteilung vor allem im Eisrandbereich und untersuchte, ebenso wie BARTHEL (1986, 1988) Nahrungsaufnahme und Lipidgehalt der drei *Calanus*-Arten. HIRCHE & BOHRER (1987) diskutieren die Reproduktionsstrategie von *C. glacialis*, und HIRCHE (1989) bearbeitete die Verdauungsenzym- und Häutungsaktivität im Hinblick auf die Überwinterungsstrategie von *C. finmarchicus* und *C. hyperboreus*, ebenfalls im Eisrandbereich. HABERSTROH (1985) untersuchte Lebensgemeinschaften und Vertikalverteilung des Zooplanktons über einen Zonalschnitt zwischen Eisrandzone und Spitzbergenscheff auf 77°40' N.

## Arbeitsprogramm

In der vorliegenden Arbeit wurde die Verteilung der Arten und Entwicklungsstadien von *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *Metridia longa* über einen Zonalschnitt der Framstraße zwischen Spitzbergen- und Ostgrönlandschelf Mitte Juli untersucht. Erstmals wurden im Abstand von zwei Wochen Mitte Juli und Anfang August zwei Probenserien im Bereich der Polynya auf dem Ostgrönlandschelf genommen. Damit wird sowohl ein Regionalvergleich als auch ein zeitlicher Vergleich im Hinblick auf die Entwicklung der Arten in der polaren Region möglich. Zur Erweiterung des jahreszeitlichen Rahmens dienen Proben von Mitte Mai aus dem küstennahen Bereich Spitzbergens. Gonadenreife und Reproduktionsverhalten der Weibchen sowie Aktivität der Verdauungsenzyme und Häutungsbereitschaft, Trockengewicht und Proteingehalt der Überwinterungsstadien vom Mai, Juli und August bringen im Gegensatz zu den punktuellen Verteilungsaufnahmen längerfristige Entwicklungstendenzen zum Ausdruck und ermöglichen so erst die Interpretation der Lebenszyklen der Arten. Außerdem lassen sich unter gleichen experimentellen Bedingungen interspezifische Unterschiede der Konstitution feststellen.

Der Stand der Gonadenreife und die Höhe der Eiproduktion der adulten Weibchen von *Calanus* spp. und *M. longa* geben Aufschluß über den Zeitpunkt der Reproduktion. Untersuchungen der Eiproduktion in Bezug zum Nahrungsangebot erweitern die Aussage um Hinweise zur Dauer und Nahrungsabhängigkeit der Laichperiode.

Die Vertikalverteilung der Überwinterungsstadien weist auf den Stand der saisonalen Entwicklung in Richtung auf die Bildung des Überwinterungsbestandes, da *Calanus* spp. den Winter in Diapause im Bathypelagial (GRIGG & BARDWELL 1982, HIRCHE 1983, LONGHURST *et al.* 1984, HEAD & HARRIS 1985) überdauert. Messungen der Aktivität der Verdauungsenzyme (TANDE & SLAGSTAD 1982, HIRCHE 1983, BAMSTEDT & ERVIK 1984, HEAD & HARRIS 1985) sollen klären, ob die gefangenen Individuen in den Überwinterungsstadien physiologisch aktiv sind, oder ob die Überwinterung bereits eingeleitet und der Stoffwechsel reduziert ist. Experimente zur Häutungsbereitschaft (GRIGG & BARDWELL 1982, HIRCHE 1983, 1989) dieser Entwicklungsstadien ergänzen das Ergebnis.

Trotz starker Reduktion der Stoffwechselaktivität verlieren sowohl die drei Calanusarten als auch *M. longa* während des Winters einen großen Teil ihrer organischen Reserven (CONOVER & CORNER 1968, HOPKINS *et al.* 1984). Dies läßt sich u.a. am Trockengewicht und Proteingehalt der Individuen im Frühjahr, verglichen mit Werten aus dem Spätsommer, feststellen. Kurz- und längerfristige Hungerperioden während des Sommers wirken, außer auf Eiproduktion und Gonadenreife, ebenfalls auf Trockengewicht, Proteingehalt und Verdauungsenzymaktivitäten ein (CONOVER & CORNER 1968, LANDRY & HASSETT 1985). Bei Individuen, die keine Nahrung aufnehmen, ist der Abbau der Körperreserven abhängig von der Stoffwechselrate. Diese bestimmt also die Überlebensdauer der Individuen in einer Umwelt, in der das Nahrungsangebot für Herbivore saisonal und lokal sehr unterschiedlich ist.

Parallel zu den Zooplanktonfängen wurde das Phytoplankton von Frau A. Buma, Rijksuniversiteit Groningen, Niederlande, untersucht sowie hydrographische Profile der Wassersäule aufgenommen (Prof. J. Meincke und Mitarbeiter, Institut für Meereskunde, Hamburg; Dr. R. Schott, Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven). Diese Daten werden, soweit notwendig, in die Interpretation der Zooplanktonergebnisse mit einbezogen.

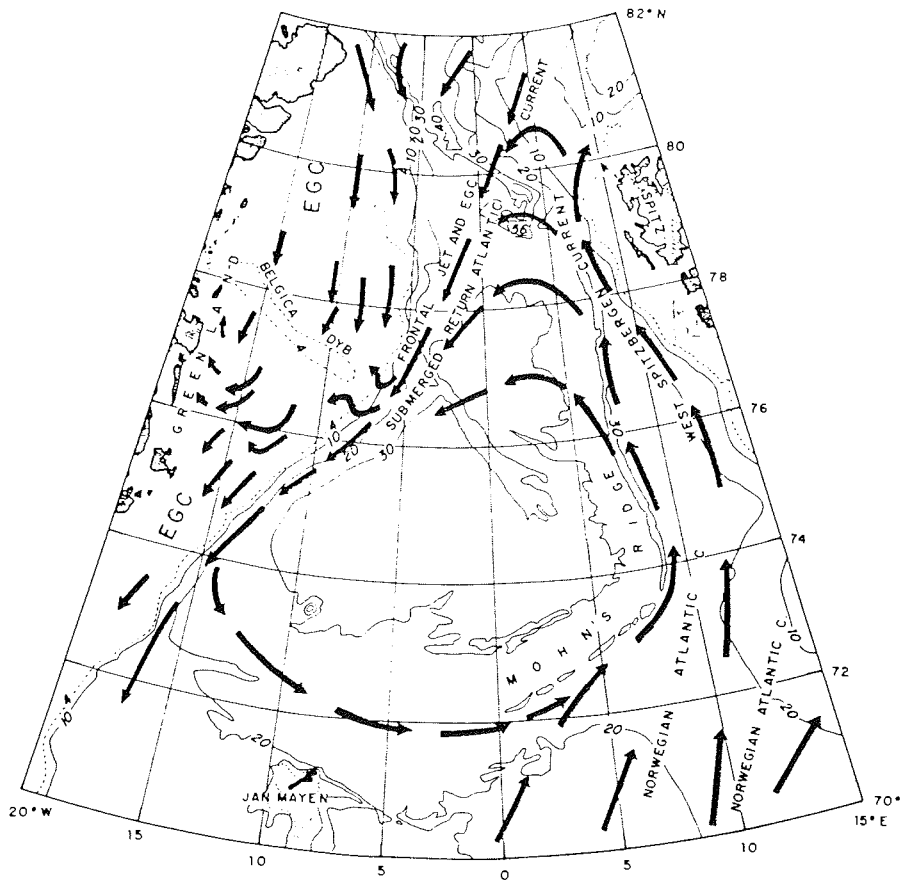


Abb.II/1: Bodentopographie (Angaben in Hektometern) und Strömungen in der Grönland-Norwegischen See (verändert nach PAQUETTE *et al.* 1985).

Fig. II/1: Bottom topography (depth in hectometers) and currents of the Greenland-Norwegian Sea (modified after PAQUETTE *et al.* 1985).

## II. DAS UNTERSUCHUNGSGEBIET

### 1. Allgemeine Hydrographie der nördlichen Framstraße

Zwischen 79 und 80 °N ist die **Framstraße** ca. 600 km breit, davon nehmen die Schelfgebiete Grönlands und Spitzbergens etwa 200 und 100 km ein. Durch die dazwischen befindliche Rinne mit einer Schwellentiefe von 2600 m findet der größte Teil des Boden- und Tiefenwasseraustausches zwischen Europäischem Nordmeer und Nordpolarmeer statt (COACHMAN & AAGAARD 1974).

Die Oberflächenzirkulation wird durch zwei gegenläufige, eng an die Bodentopographie gekoppelte und von zyklonalen Winden über der Grönlandsee angetriebene Stromsysteme geprägt (QUADFASEL *et al.* 1987, AAGAARD 1972, Abb. II/1): Im Osten transportiert der Westspitzbergenstrom, als einer der nördlichen Ausläufer des Nordatlantischen Stromes, warmes, salzreiches Wasser nordwärts in das Nordpolarmeer. Im Westen fließen im Ostgrönlandstrom kaltes, salzarmes polares Oberflächenwasser, Eis und durch Vermischungsvorgänge leicht umgeformtes "Arktisches Zwischenwasser" atlantischen Ursprungs entlang des grönländischen Schelfes nach Süden.

Der Volumentransport, die hydrographischen Eigenschaften und damit die horizontale Ausdehnung der warmen und kalten Wassermassen variieren saisonal und zwischen den Jahren (HANZLICK 1983, MUENCH *et al.* 1986, zitiert nach QUADFASEL *et al.* 1987, FOLDVIK *et al.* 1988). Dennoch bleibt die Lage der die Grenze zwischen den Wasserkörpern kennzeichnenden Polarfront und Eisrandzone weitgehend stabil (VINJE 1977). Während das mit Wind und Strömung aus dem Arktischen Ozean herausdriftende Packeis westlich der Polarfront mit dem kalten Ostgrönlandstrom bis südlich der Dänemarkstraße transportiert wird, schmilzt es bei Kontakt mit dem Atlantikwasser im Osten schnell ab (UNTERSTEINER 1988). Somit ist die nördliche Framstraße ganzjährig etwa zur Hälfte eisbedeckt und zur Hälfte eisfrei. Wie von SWIFT & AAGAARD (1981) für die Grönlandsee beschrieben, können in der Framstraße drei hydrographische Regionen ("domains") unterschieden werden: Die "atlantische Region" unter Einfluß atlantischen Wassers im Bereich des Westspitzbergenstromes, die eisbedeckte "polare Region" im direkten Einflußbereich polaren Wassers im Ostgrönlandstrom sowie eine "arktische Region", die die Vermischungzone zwischen polarem und atlantischem Wasser im Bereich des Eisrandes kennzeichnet.

Es folgt eine kurze Beschreibung der für diese Untersuchung wichtigsten Wassermassen von Ost nach West in den drei hydrographischen Regionen der Framstraße.

#### Atlantische Region

Im **Ostspitzbergenstrom** (ESC = East Spitsbergen Current) fließt polares Wasser (PW = Polar Water,  $T < 0$  °C,  $S < 34.4$ ) aus dem Nordpolarmeer durch die Barents See an der Ostküste Spitzbergens entlang nach Süden, um das "Südkap" Spitzbergens herum und schließlich als Küstenstrom auf dem westlichen Schelf Spitzbergens wieder nach Norden. Dabei mischt sich der ESC zunehmend mit dem Wasser des Westspitzbergenstromes und ist an der Nordspitze Spitzbergens kaum noch nachzuweisen. Der ESC bewirkt die im Vergleich zum Norden viel stärkere Vereisung der Südküste Spitzbergens. Temperatur, Salzgehalt und Vereisung des durch eine hohe Schwelle abgeschlossenen Van Mijenfjordes stehen in engem Zusammenhang mit dem auf der vorgelagerten Küstenbank nordwärts strömenden Polarwasser des ESC (nach NANSEN 1915 und COACHMAN & AAGAARD 1974).

Der **Westspitzbergenstrom** (WSC = West Spitsbergen Current) transportiert als Oberflächenstrom "Atlantisches Wasser" (AW = Atlantic Water,  $T > 3$  °C,  $S > 34.9$ ) entlang des Schelfes von Spitzbergen nordwärts in das Arktische Becken (AAGAARD 1982). Zwischen 75 und 80 °N zweigen aufgrund der Bodentopographie Teile des WSC als Stromfilamente (QUADFASEL *et al.*, 1987) oder Wirbel (GASCARD *et al.* 1988) nach Westen ab. Diese speisen den "Atlantischen Rückstrom" (RAC = Return Atlantic Current, AAGAARD & COACHMAN 1968b, PAQUETTE *et al.* 1985), einen ca. 100 km breiten Strom, der östlich der Polarfront in 50 - 300 m Tiefe atlantisches Wasser und durch

Vermischung modifiziertes AW, "Arktisches Zwischenwasser" (AIW = Arctic Intermediate Water,  $T 0 - 3 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ,  $S > 34.7$ ) transportiert. In den oberen 500 m der zentralen Framstraße macht AIW fast den gesamten Wasserkörper aus und kann bis an die Oberfläche kommen. Im Sommer wird es von erwärmtem, ausgesüßtem "Arktischem Oberflächenwasser" (ASW = Arctic Surface Water) überdeckt.

### Polare Region

Arktisches Zwischenwasser (AIW) bildet auch die mittlere Schicht des vertikal geschichteten Ostgrönlandstroms (EGC = East Greenland Current), die Tiefenwasser ( $> 800 \text{ m}$ ) und polares Oberflächenwasser (bis ca.  $150 \text{ m}$ ) voneinander trennt (AAGAARD & COACHMAN 1968a). Sommerliche Erwärmung und Aussüßen des PW durch Eisschmelze führen zur Bildung einer zusätzlichen Dichtesprungschicht zwischen  $20$  und  $50 \text{ m}$  Tiefe (COACHMAN & AAGAARD 1974). Polarwasser und Eis driften mit  $5 - 10 \text{ cm s}^{-1}$  (FOLDVIK *et al.* 1988, VINJE 1982) südwärts über den Ostgrönlandschelf. Höchste Strömungsgeschwindigkeiten von bis zu  $96 \text{ cm s}^{-1}$  werden nach Berechnungen von PAQUETTE *et al.* (1985) im Eisrandbereich erreicht. In dem mehr als  $400 \text{ m}$  tiefen Grabensystem (Belgica Trough - Norske Trough - Westwind Trough, s. Abb. 11/1), das die z.T. weniger als  $100 \text{ m}$  tiefen Schelfbänke (z.B. Belgica Bank) durchschneidet, wird das PW von AIW unterlagert (BOURKE *et al.* 1987). Die Autoren wiesen über dem Schelf im Bereich zwischen  $78$  und  $81 \text{ }^{\circ}\text{N}$  durch geostrophische Berechnungen eine antizyklonale Zirkulation des Oberflächenwassers nach, die den Netto-Südtransport modifiziert. Das Zentrum befindet sich über der Belgica Bank, die daher möglicherweise eine Zone verringerter Nährstoffzufuhr und erhöhter Sedimentation ist (vgl. OWEN 1981).

Die Eisbedeckung des Ostgrönlandstromes ist auch während des Winters nicht vollständig. Das Packeis besteht aus einzeln driftenden, z.T. sehr großen Schollen von  $3 - 4 \text{ m}$  mittlerer Eisdicke. Die Driftgeschwindigkeit ist über dem Kontinentalschelf oder in der Eisrandzone am höchsten, unter der Küste am geringsten. Von Norden nach Süden nimmt die Größe der Waken zu und der Anteil dicken Eises ab (alles WADHAMS 1981). Wind und Strömung bewegen das Eis jedoch ständig, so daß der Effekt der mit den Waken verbundenen Erhöhung der Sonneneinstrahlung als Initiator biologischer Produktion im Pelagial meist nur von kurzer Dauer ist. Dies ist anders bei der bis zu  $44000 \text{ km}^2$  großen (u.a. VINJE 1977, in WADHAMS 1981), sich alljährlich über dem Ostgrönlandschelf bildenden Polynya. Die Polynya öffnet sich regelmäßig im Mai/Juni von Nord nach Süd (in manchen Jahren bis  $78.6 \text{ }^{\circ}\text{N}$ ) und hat dann den Sommer über eine Eisbedeckung von  $1 - 3/8$  entsprechend  $10 - 40 \%$  (STRÜBING pers. Mitt., verschiedene Arbeiten von VINJE, zitiert in WADHAMS 1981, S. 357).

### Arktische Region

Die Ostgrönländische Polarfront (EGPF = East Greenland Polar Front, nach AAGAARD & COACHMAN 1968b entsprechend der  $0 \text{ }^{\circ}\text{C}$  Isotherme und  $34.5$  Isohaline in  $50 \text{ m}$  Tiefe) markiert die Grenze zwischen dem polaren Wasser des EGC und arktischem Zwischenwasser und Atlantischem Rückstrom in der zentralen Framstraße.

Die EGPF ist zwischen  $79$  und  $80 \text{ }^{\circ}\text{N}$  etwa auf dem Nullmeridian zu erwarten. Dies entspricht auch ungefähr der östlichen Grenze der Eisrandzone (MIZ = Marginal Ice Zone, PAQUETTE *et al.* 1985). Die MIZ wird durch ca.  $10 - 40 \%$  Eisbedeckung bei kleiner Schollengröße charakterisiert. Südlich von  $80 \text{ }^{\circ}\text{N}$  erstreckt sich die MIZ zwischen zwei Randzonen etwa im Bereich von  $5 \text{ }^{\circ}\text{W}$  und  $0^{\circ}$  (GASCARD *et al.* 1988): Die innere, westliche Eisrandzone trennt die MIZ vom Packeis der polaren Region, die äußere, östliche Eisrandzone markiert den Übergang zum offenen Wasser der atlantischen Region. Windrichtung und -stärke beeinflussen hier mesoskalig die Lage des Eisrandes, die Stabilisierung der Wassersäule durch Überlagerung von PW und AIW sowie durch Abschmelzen des Eises über atlantischem Wasser, Auftrieb (Ekman Divergenz) und Wirbelbildung.



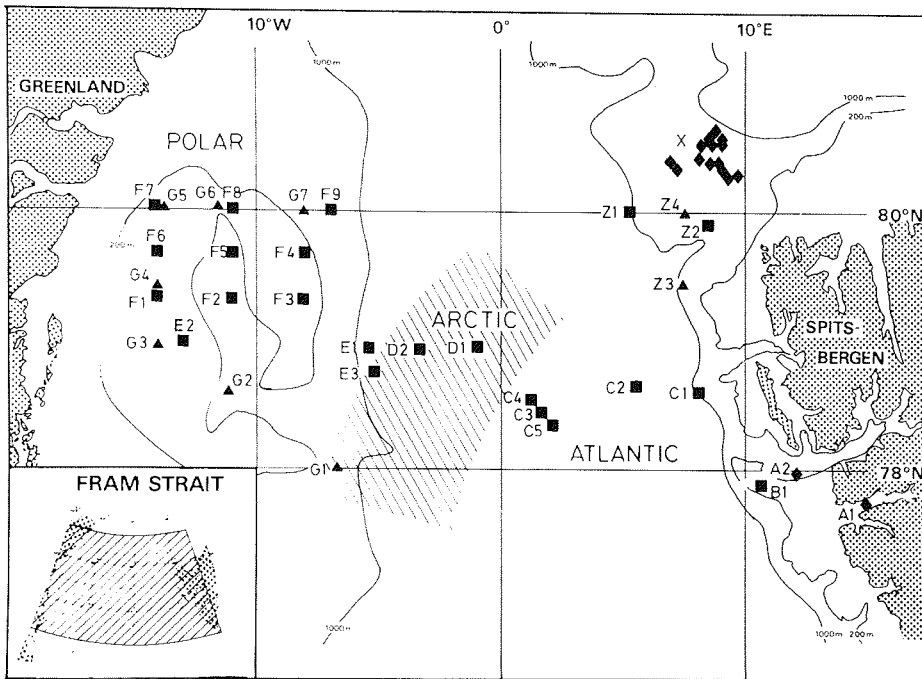


Abb. II/2: Die Lage der Planktonstationen. Reise ARK III 1985. Symbole kennzeichnen die Fahrabschnitte 1 (◆) 10. - 24.5.85, 2 (■) 11. - 26.7.85, und 3 (▲) 2.-13.8.85.

Fig. II/2: Positions of the plankton sampling stations. Cruise ARK III 1985. Symbols represent leg 1 (10 - 24 May, 1985, ◆), 2 (11 - 26 July, 1985, ■) and 3 (2 - 13 August, 1985, ▲).

## 2. Hydrographie und Phytoplankton an den Probennahmestationen

Die Proben für diese Arbeit wurden während der Reisen ARK III/1 (5. - 30.5.85) und ARK III/2+3 (5.7. - 26.8.85) mit PFS "Polarstern" in der nördlichen Framstraße gesammelt. Sie stammen von 49 Probennahmestellen (GERSONDE 1985, Abb. II/2). Dabei lag der Schwerpunkt der Untersuchungen im Mai auf Eisrandschnitten über dem Yermak Plateau, nordwestlich von Spitzbergen. Im Juli wurde ein Zonalschnitt mit 10 Stationen von ca. 5 °E nach 13 °W auf 78°30' N bis 79 °N gefahren. Das Netz der im Anschluß daran untersuchten 9 Stationen zwischen 79 und 80 °N und 5 bis 14 °W sollte soweit möglich den Bereich der Polynya auf dem Ostgrönlandschelf erfassen. An einigen dieser Positionen wurden zwei Wochen später, Anfang August, nochmals Proben genommen.

Die umseitig geschilderte großräumige Gliederung der nördlichen Framstraße in eine atlantische, eine polare und eine arktische Region wird im folgenden soweit möglich zur Gruppierung der für die Untersuchung der quantitativen Zooplanktonzusammensetzung ausgewählten Probenstationen übernommen. Darüber hinaus erfolgt eine weiter gehende Differenzierung nach Probennahmezeitpunkt und Lage der Station im neritischen bzw. ozeanischen Bereich (Tab. II/1).

Tab. II/1: Zuordnung der Planktonstationen von ARK III 1985 zu den hydrographischen Regionen der Framstraße  
 Tab. II/1: Position of the sampling stations during ARK III 1985 in the hydrographic domains of the Fram Strait

Gr.	Zeit	Station	Ort	Wassermasse	Eis/%	Tiefe/m	Fangstufen/m
quantitative Zooplanktonuntersuchungen sowie physiologische Messungen und Experimente							
I. atlantisch							
A	Mai	A1 = 411	van Mijenfjord, Spitzbergen		100	104	90-70-50-20-0
		A2 = 444	Westspitzbergen- Schelf	ESC, WSC	0	117	110-60-20-0
B	Juli	B1 = 506	Westspitzbergen- Schelf	ESC, WSC	0	70	50-0
C	Juli		östl. der Polarfront				
		C1 = 509	Kontinentalabhang Spitzbergens	WSC	0	963	500-200-100-40-20-0
		C2 = 513	zentrale Framstr.	WSC	0	2329	500-200-100-40-20-0
		C3 = 517	zentrale Framstr. antizykl. Eddy	WSC, RAC?	0	2478	500-200-100-50-30-0
		C4 = 518	zentrale Framstr.	WSC, RAC	0	2509	500-200-100-50-20-0
II. arktisch							
D	Juli		westl. der Polarfront				
		D1 = 519	Eisrandzone	EGC		2589	500-100-50-20-10-0
		D2 = 520	Eisrandzone	EGC		2481	500-200-100-50-25-0
III. polar							
E	Juli		Packeis				
		E1 = 523	Kontinentalabhang Grönlands	EGC		1118	500-200-100-50-30-0
		E2 = 533	Ostgrönlandschelf	EGC	60-70	150	140-50-0
F	Juli		Ostgrönlandschelf				
		F1-F9 = 534-544	Polynya	EGC	0-90	82-307	Boden - Sprungschicht - 0
G	August		Ostgrönlandschelf				
		G1 = 593	Eisrandzone	EGC	50	303	Boden - Sprungschicht - 0
		G2-G7 = 594-599	Polynya	EGC	10-50	80-215	Boden - Sprungschicht - 0
nur physiologische Messungen und Experimente							
II. arktisch							
X	Mai		Yermak Plateau				
		X1/X4 = 449/462	I. offenes Wasser		0		
		X2/X3/X5/X7/X9 = 451/454/464/ 476/488	II. Eisrand		50		
		X6/X8/X10 = 466/ 477/488	III. Eis		90		
I. atlantisch							
Z	Juli/August		östl. Framstr., 80 N				
		Z1/Z2 = 565/571	s.o. Juli		0		
		Z3/Z4 = 610/617	s.o. August		0		

Zur Charakterisierung der Phytoplanktonsituation an den Stationen dienen hier die in Standardtiefen (0, 10, 20, 40, 100 m) mit Standardmethoden gemessenen Konzentrationen von Chlorophyll *a*, Phaeopigmenten, Nitrat und Silikat (Daten von BUMA, pers. Mitt.). **Phaeopigmente** sind Abbauprodukte des Chlorophylls. Ein hohes Chlorophyll *a*/Phaeopigment-Verhältnis deutet auf eine wachsende Phytoplanktonpopulation hin, in der mehr auf- als abgebaut wird. **Silikat** und **Nitrat** sind die für die Phytoplanktonzellen wichtigsten Nährsalze. Eine an der Oberfläche im Vergleich zu Meßwerten aus 100 m stark verminderte Konzentration deutet daher auf Verbrauch der Nährsalze durch wachsendes Phytoplankton hin. Während jedoch bekannt ist, daß Diatomeen ein geringes Silikatangebot durch eine veränderte Struktur der Schale kompensieren (PAASCHE 1980), soll eine Nitratkonzentration unter 1  $\mu\text{M}$  limitierend auf das Algenwachstum wirken können (SMITH *et al.* 1985).

Abb. II/3 zeigt die Eisbedeckung der Framstraße während der drei Fahrtabschnitte, Abb. II/4 die Struktur der Wassermassen in der atlantischen, arktischen und polaren Region auf dem 79 °N Zonalschnitt der Framstraße. Abb. II/5 zeigt entsprechend die Chlorophyll *a*,  $\text{NO}_x$  und Silikatkonzentrationen an den entsprechenden Stationen.

### Atlantische Region

Der Westspitzbergenstrom ist reich an Nährsalzen (GARFIELD *et al.* 1982 nach SMITH *et al.* 1985). Eine Stratifizierung der euphotischen Zone erfolgt jedoch erst nach längerer Sonneneinstrahlung. Küstennah, im Mischungsbereich mit dem Ostspitzbergenstrom und mit aus den Fjorden abfließendem salzärmeren Wasser, kommt zur thermischen die Salzgehaltsschichtung hinzu. Im Bereich der Polarfront führt das Zusammentreffen von atlantischem und polarem Wasser zur Sprungschichtbildung und möglicherweise Nährsalzanreicherung im Bereich der Grenzschicht zwischen beiden Wasserkörpern (GRADINGER 1986).

In der atlantischen Region werden drei Stationsgruppen (A, B, C) unterschieden. Die Stationen von Gruppe A haben nur den Zeitpunkt der Probenahme gemeinsam und dienen, wie auch die einzige Station von Gruppe B, dem qualitativen Vergleich mit anderen Gruppen.

**Spitzbergen A** (Station A 1+2, Mai) - Trotz einer durchgehenden, ca. 1.20 m dicken Eis- und Schneedecke im van Mijenfjord (A1) beträgt die Chlorophyll *a*-Konzentration 1,5  $\text{mgm}^{-3}$  an der Oberfläche, zunehmend bis auf maximal 4  $\text{mgm}^{-3}$  in 20 m Tiefe. Die Artenzusammensetzung des Phytoplanktons deutet auf ein frühes Stadium der Entwicklung, möglicherweise wurde die fjord-eigene Population mit einer aus dem ESC advektierten Population vermischt (BUMA, pers. Mitt.). Über eine 15 m tiefe Schwelle steht der Fjord mit dem küstennah an der Oberfläche strömenden Ostspitzbergenstrom in Verbindung. Die Wassertemperatur liegt in der gesamten Wassersäule unter -1 °C, mit Salzgehalten unter 30 in Oberflächennähe. Station A2 am Ausgang des Ijsfjordes auf dem Spitzbergenschelf wird durch Mischwasser aus Westspitzbergenstrom, Ostspitzbergenstrom und möglicherweise Küstenabfluß gekennzeichnet. Hier konzentriert sich das Phytoplankton auf die oberen 30 m der Wassersäule mit Konzentrationen von 5 - 6  $\text{mgm}^{-3}$ .

**Spitzbergenschelf B** (B1, Juli) - Es gibt weder hydrographische Daten noch Phytoplanktonbeobachtungen. Die Station liegt auf dem Westspitzbergenschelf und damit im Bereich des Westspitzbergenstroms.

**Östliche Framstraße C** (C1-4, Juli) - Die Stationen C1 und C2 liegen im Bereich atlantischen Wassers des WSC, der sich über AIW ausbreitet. Am Schelfhang Spitzbergens (C1) konzentriert sich das Phytoplankton auf die oberen 20 m der Wassersäule. Das Nährsalzangebot ist vermindert, und die Chlorophyllkonzentrationen liegen bei 1  $\text{mgm}^{-3}$ . In der zentralen Framstraße östlich der Polarfront (C2-4) wird das Oberflächenwasser von ASW geprägt. Station C3 und C4 in Sichtweite des Eisrandes und östlich der Polarfront haben etwa einen Abstand von 2 sm voneinander und werden durch einen zyklonalen Wirbel mit warmem Kern geprägt, der unter einer schmalen Zunge erwärmten Polarwassers liegt. Oberhalb der Sprungschicht deuten relativ hohe Nährsalzkonzentrationen, ein hohes Chlorophyll *a*/Phaeopigment-Verhältnis und die Artenzusammensetzung auf wachsende Phytoplanktonpopulationen hin. Im AW-Kern von Station C3 dagegen wurde ein relativ hoher Chlorophyllbestand bei gleichzeitig verringerter Nährsalzkonzentration gemessen.

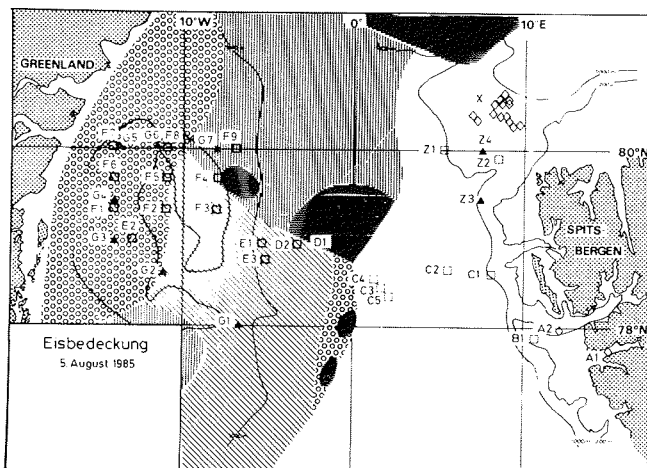
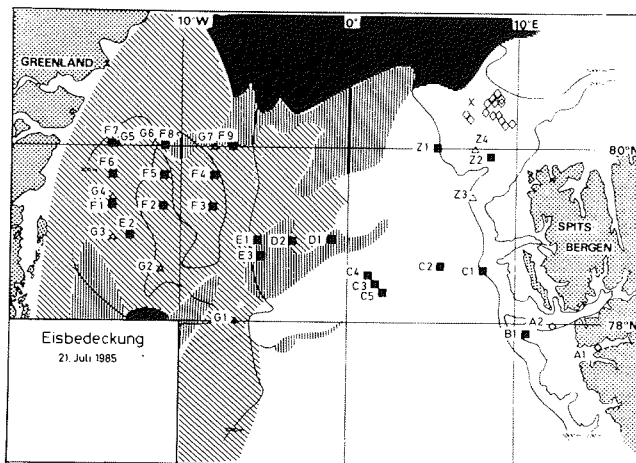
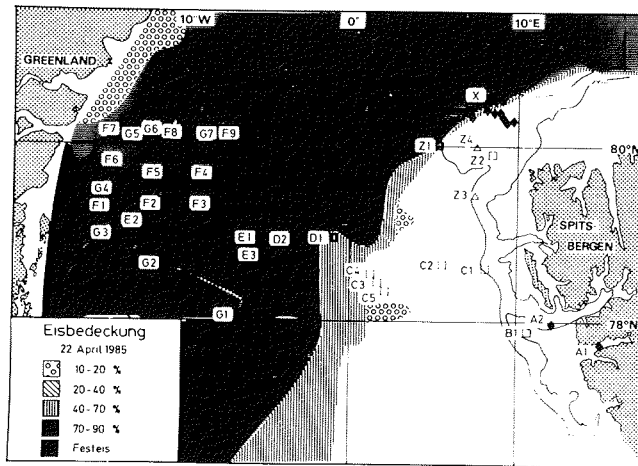


Abb. II/3: Eisbedeckung der Framstraße am 22.4., 21.7. und 5.8.1985 (nach Angaben der Bordwetterwarte).

Fig. II/3: Ice cover of the Fram Strait on April 22, July 21 and August 5, 1985 (according to charts drawn by the board meteorologists).

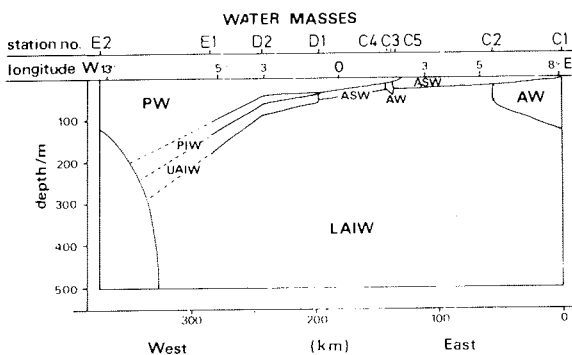
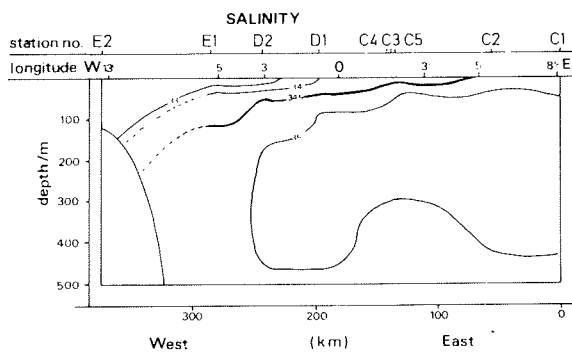
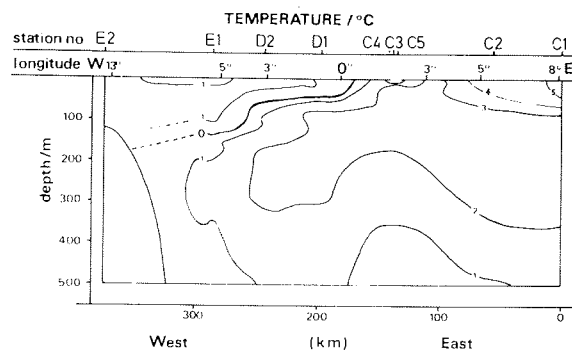


Abb. II/4: Temperatur-, Salzgehalts- und Wassermassenverteilung an den Stationen des Zonalschnittes, 78°30'N - 79°N, am 11. - 19.07.1985.

Fig. II/4: Temperature, salinity and water mass distribution at the zonal transect stations, 78°30'N - 79°N, 11 - 19 July, 1985.

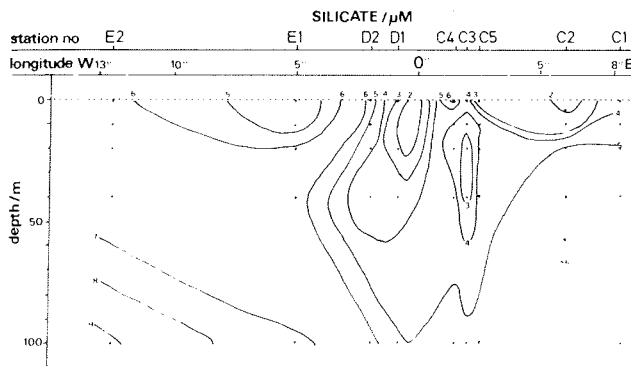
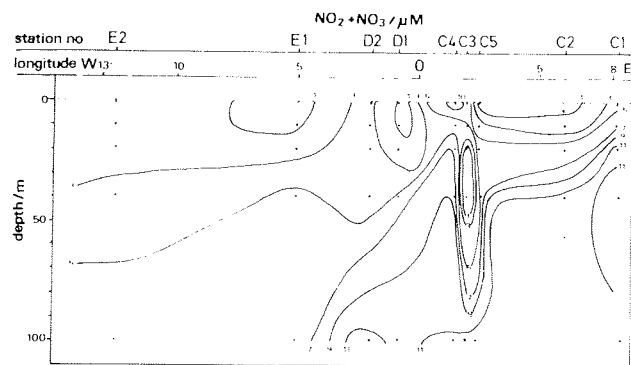
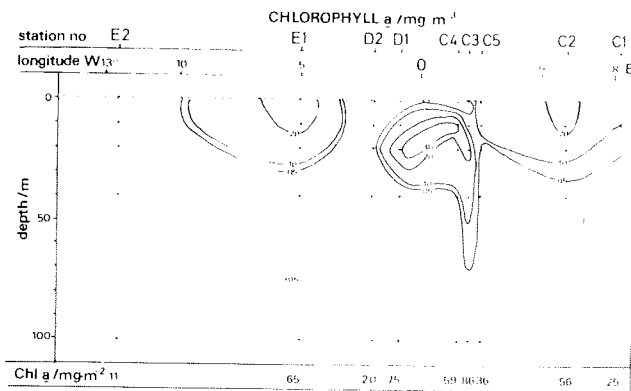


Abb. II/5: Nährsalz- und Pigmentverteilung an den Stationen des Zonalschnittes, 78°30'N - 79 °N, am 11. - 19.07.1985.

Fig. II/5: Nutrient and pigment distribution at the zonal transect stations, 78°30'N - 79 °N, 11 - 19 July, 1985.

### Arktische Region

Als arktische Region wird hier das eisbedeckte Gebiet westlich der Polarfront bezeichnet, obwohl auch weiter östlich (s.o.) eine polare Schmelzwasserzone zu beobachten war. Abschmelzen von Eis bei Kontakt mit atlantischem Wasser führt unabhängig von thermischer Schichtung zur Stabilisierung der Wassersäule. Somit ist allein das Licht limitierender Faktor für das Einsetzen der Phytoplanktonblüte im Frühjahr (W. O. SMITH *et al.* 1987).

**Eisrandzone D (D1+2, Juli)** - Westlich der Polarfront wird PW von ASW über- und von PIW und AIW unterlagert. Die Mächtigkeit der Polarwasserschicht nimmt nach Westen zu. Bis 500 m schließt sich daran AIW an, welches Teil des "Atlantischen Rückstroms" (RAC) ist. In diesem Gebiet mäandriert der Eisrand; bei relativ geringer Schollengröße und hoher Driftgeschwindigkeit führt zusätzliche Welleneinwirkung zu einer durchbrochenen Eisdecke.

In der Eisrandzone (D1) befindet sich die höchste Phytoplanktonbiomasse wegen der an der Oberfläche stark verringerten Nährsalzkonzentrationen unterhalb von 10 m Tiefe über der Sprungschicht von PW zum ASW. Die höchsten Chlorophyllkonzentrationen wurden in 20 m Tiefe bei einem Chl.*a*/Phaeopigment-Verhältnis von 8,5 gemessen, was auf eine stark wachsende Population hinweist. Dagegen hat Station D2 einen sehr geringen Phytoplanktonbestand (20 mgm<sup>-3</sup>). Über der Sprungschicht zum AIW in 40 m Tiefe sind möglicherweise Reste einer früheren Blüte zu sehen: Die Zelldichte ist hoch, der Chlorophyllgehalt der Zellen jedoch gering, das Chl. *a*:Phaeopigment Verhältnis <1.

### Polare Region

Eisbedeckung und besonders Schneeeauflage reduzieren die Lichtintensität in der Wassersäule und kontrollieren damit den Aufbau von Phytoplanktonbiomasse (SLAGSTAD 1985). Erst Aufbrechen des Packeises in einzelne Schollen führt über die Erhöhung der Sonneneinstrahlung sowohl physiologisch für die Algen zur Erhöhung der Photosyntheserate als auch über Oberflächenerwärmung und Schmelzwasser zur Stabilisierung der Wassersäule. Während also typischerweise unter dem Packeis die Phytoplanktonbiomasse sehr gering und die Nährsalze unverbraucht sind (W. O. SMITH *et al.* 1987), kommt es kleinräumig durchaus zum Aufbau von Blüten. Das Ausmaß der Primär- und daran gekoppelten Sekundärproduktion ist jedoch abhängig von der Zeit, die das Wasser von Eis unbedeckt bleibt. Dieser Zeitraum ist für die ostgrönländische Polynya viel länger als für die Waken der Packeiszone. Zwischen Anfang/Mitte Mai und Ende September ist das Gebiet nördlich von 80 °N unter der grönländischen Küste nur von Treibeis (Eisbedeckung 0 - 30 %) bedeckt. Dadurch wird die Bildung einer erwärmten, salzarmen Deckschicht ermöglicht und die Produktionsperiode des Gebietes bis zur Nährsalzerschöpfung verlängert. Transport von Eis und Wassermassen führt bei Vermischung mit Wasser aus der Packeiszone weiter im Süden möglicherweise zu erneuter Nährsalzanreicherung. Der von BOURKE *et al.* (1987) auf dem ostgrönländischen Schelf beschriebene antizyklonale Wirbel dürfte in seinen Randzonen ebenfalls zu einer Erhöhung des Nährsalzangebotes führen.

Innerhalb der polaren Region werden drei Gruppen unterschieden:

**Packeis E (E1+2, Juli)** - Die Stationen E1+2 liegen bis in 200 m Tiefe im Bereich polaren Wassers, welches über dem Kontinentalabhang Grönlands (E1) von arktischem Zwischenwasser unterlagert wird. Hier hat auch eine leichte Erwärmung der obersten Wasserschichten und Sprungschichtbildung eingesetzt. Daraus ist abzuleiten, daß die zum Zeitpunkt der Probennahme sehr dichte Eisdecke zuvor zumindest einige Tage auseinandergeschoben war, so daß Erwärmung bzw. Abschmelzen von Eis möglich wurde. Das ermöglichte an Station E1 den Aufbau von 65 mg Chl.*a*m<sup>-2</sup> in den oberen 30 m der Wassersäule. Trotz stark verringerter Nährsalzkonzentrationen in 0 - 10 m Tiefe sind dort die höchsten Chlorophyll-Konzentrationen mit Chl.*a*/Phaeopigment-Verhältnissen >5 zu finden, somit auf eine wachsende Population hinweisend. E2 ist eine typische Station des Packeises: Die Nährsalze sind unverbraucht, und der Phytoplanktonbestand ist sehr gering.

**Ostgrönlandschelf F+G** (F1-9, Juli und G1-7, August) - An Stationen mit weniger als 150 m Wassertiefe erstreckt sich polares Wasser bis zum Boden. In den 200 - 300 m tiefen Gräben des Ostgrönlandschelfes wird das Polarwasser von arktischem Zwischenwasser unterlagert (vgl. BOURKE *et al.* 1987). Die Eisbedeckung nimmt zwischen 79 und 80 °N von Süd nach Nord und Ost nach West ab. Die **Polynya** über dem Ostgrönlandschelf öffnet sich 1985 schon Ende April südöstlich der Nordostspitze Grönlands, Nordostrundingen (Abb. II/3). Von dort aus dehnt sich die eisfreie bzw. von nur sehr lockerem Treibeis bedeckte Zone nach Südosten mit der Strömungsrichtung des Ostgrönlandstromes aus. Anfang/Mitte Juli erreicht die Polynya im Bereich zwischen 79 und 80 °N die größte beobachtete Ausdehnung. Das Gebiet zwischen 15 und 10 °W auf 80 °N und auf ca. 15 °W südwärts bis 77 °N befindet sich zumindest bis Anfang August permanent im Bereich relativ offenen Wassers (max. 10 - 30 % Eisbedeckung). Im Untersuchungszeitraum vergrößert sich der eisfreie Bereich nördlich von 80 °N kontinuierlich. Dies könnte zu der auf 80 °N beobachteten Erwärmung des ansonsten im Mittel zwischen -1 und >1.5 °C kalten Oberflächenwassers auf über 0.5 °C geführt haben. An allen Stationen liegt eine Salzgehaltssprungschicht in 10 - 40 m Tiefe vor.

Die euphotische Zone erstreckt sich im Mittel bis in 38 m Tiefe (Bereich 22 - 46 m). Als Beispiel für die Chlorophyll *a* und Nährsalzverteilung im Juli und August auf dem Ostgrönlandschelf zeigt Abb. II/6 einen Zonalschnitt auf 80 °N und Abb. II/7 einen Zonalschnitt auf 14 °W. Die im Juli und August gemessenen Chlorophyll *a*-Konzentrationen liegen zwischen minimal <0.1 und maximal >5 mgm<sup>-3</sup> mit höchsten Dichten im Bereich der Dichtesprungschicht in 20 - 40 m Tiefe. Der Phytoplanktonbestand variiert zwischen 11 und 98 mgm<sup>-2</sup> Chlorophyll und unterscheidet sich im August nicht signifikant von dem im Juli (H-Test,  $\alpha < 0.01$ ). An allen Stationen wurden Nitratkonzentrationen <1  $\mu$ M in den obersten 20 m der Wassersäule gemessen. Die Silikatkonzentrationen an der Oberfläche sind auf den westlichen Stationen höher als im Osten und steigen von ca. 2 - 6  $\mu$ M in 0 - 10 m auf 9 - 10  $\mu$ M in 100 m Tiefe. Es scheint keinen systematischen Unterschied zwischen den im Juli und August angetroffenen Nährsalzverteilungen zu geben.



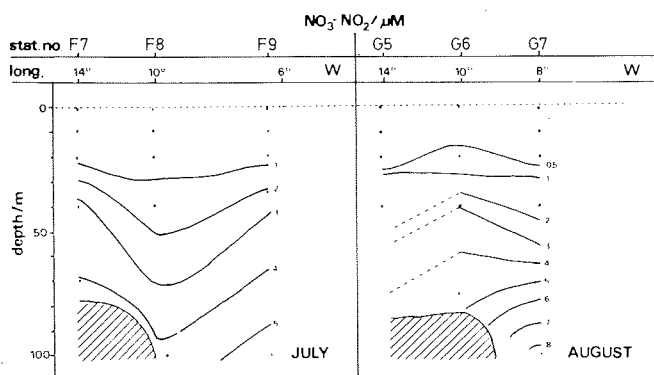
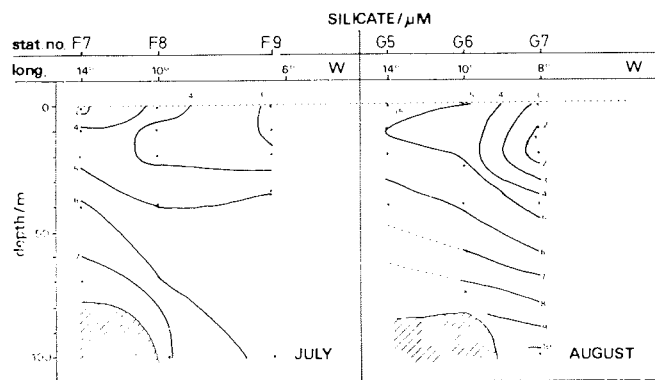
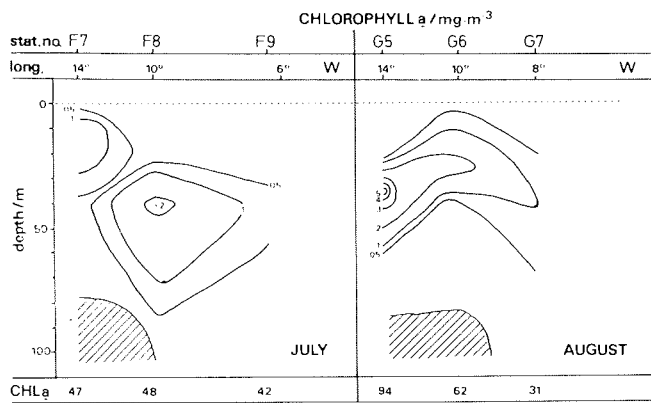


Abb. II/6: Nährsalz- und Pigmentverteilung auf dem Ostgrönlandschelf. Zonalschnitt auf 80 °N, 21./22.07.1985.

Fig. II/6: Nutrient and pigment distribution on the East Greenland Shelf, zonal transect at 80 °N, 21/22 July, 1985.

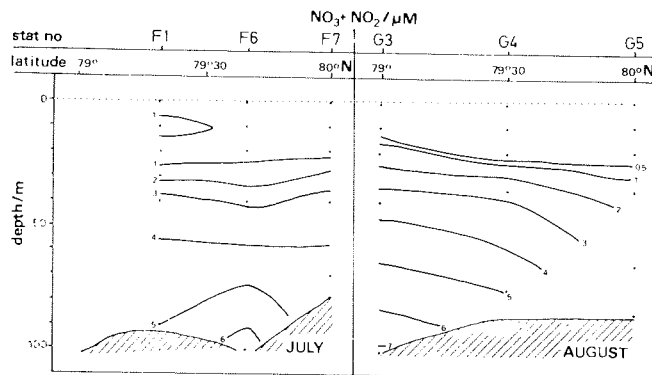
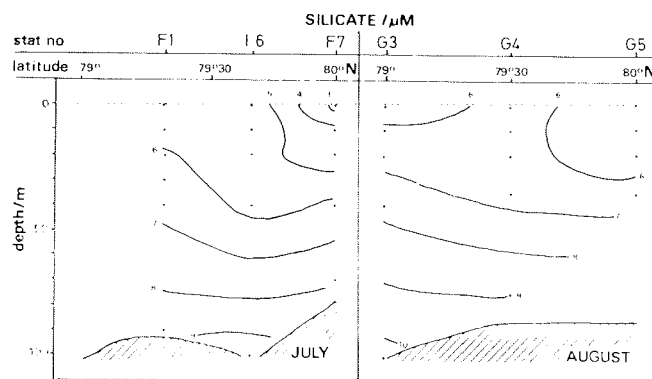
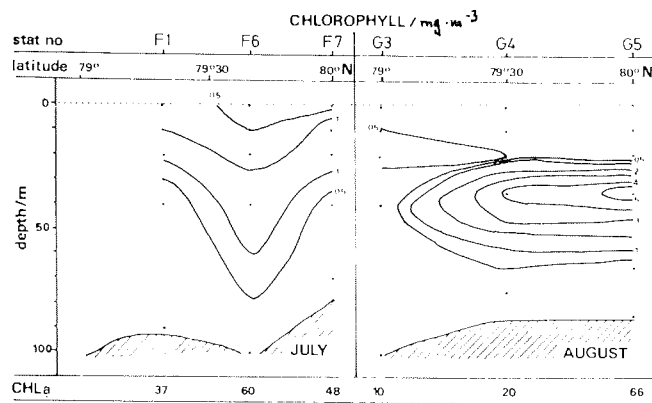


Abb. II/7: Nährsalz- und Pigmentverteilung auf dem Ostgrönlandshelf. Meridionalschnitt auf 14 °W, 19. u. 21.07.1985.

Fig. II/7: Nutrient and pigment distribution on the East Greenland Shelf. Meridional transect at 14 °W, 19 and 21 July, 1985.

### III. MATERIAL UND METHODEN

An jeder Station wurden nacheinander zunächst die CTD-Sonde mit Wasserschöpfer, dann VarioSens-Sonde und Wasserschöpfer und schließlich die Zooplanktonnetze gefahren. Zum Zeitpunkt der Probennahme wurde von Bord ein Photo von der Eissituation aufgenommen. Tabelle III/1 verdeutlicht Art und Ziel der einzelnen Untersuchungen :

Tab. III/1: Übersicht über Probennahme und -bearbeitung während der Reisen ARK III/1-3.  
Tab. III/1: Overview of the sampling procedure and treatment of samples during cruise ARK III/1-3.

	ZOOPLANKTON		PHYTOPLANKTON
GERÄT:	Multinetz (200µm, 0.25 m <sup>2</sup> )	Bongo-Netz (300, 500µm)	Wasserschöpfer (30l) in situ-Fluoreszenz Secchi-Scheibe
TIEFE:	500 - 0 m	500 - 0 m	100 - 0 m
BEARBEITUNG AN BORD:	Fixieren der Fänge in Formaldehyd (4 % in Seewasser)	Aussortieren bestimmter Entwicklungsstadien der Arten für Experimente und physiol. Messungen (T = 0 °C, Lebendig, ohne Betäubung)	Filtration und Fraktionierung Nährstoffanalyse
MESSUNG U. ZÄHLUNG:	Art- und Stadienfrequenz Gonadenreife der Weibchen	Gonadenreife der Weibchen, Eiproduktion, Trockengewicht, Protein, Verdauungsenzymakti- vität, Häutung	Artenzusammensetzung Pigmente Nährsalze
AUSSAGE:	Verbreitung der Arten Vertikalverteilung jahreszeitl. Entwicklung	Entwicklungszustand der Überwinterungsstadien, Produktivität der Weibchen in Abhängigkeit von Jahreszeit und Nahrungs- angebot	Verteilung und Art des Nahrungsangebotes für herbivores Zoo- plankton

#### 1. Probennahme und Aufarbeitung der Fänge an Bord

Zwei Untersuchungsziele bestimmten die Wahl der Methoden zum Fang des Zooplanktons: Eine Analyse der Vertikalverteilung erfordert Proben aus definierten Fangtiefen. Für diesen Zweck wurde ein auch bei Eisgang einzusetzendes Fünffachschließnetz (Multinetz, Hydrobios Kiel) gewählt. Zum Fang der für Experimente benötigten Tiere diente ein unmittelbar nach dem Multinetz gefahrenes Bongo-Netz.

Das **Multinetz** (Maschenweite 200 µm, Öffnungsfläche 0.25 m<sup>2</sup>) (WEIKERT & JOHN 1981) wurde vertikal bis maximal 500 m Tiefe, sonst von Bodennähe bis Oberfläche gefahren (Hievgeschwindigkeit 0.5 ms<sup>-1</sup>). Die Schließtiefen der Netze wurden so gewählt, daß möglichst unterschiedliche Wasserkörper sowie in der euphotischen Zone die Tiefen des Phytoplankton-Maximums getrennt erfaßt wurden. Die Informationen entstammten den zuvor gewonnenen CTD- und Fluoreszenzprofilen. Die Fixierung der Fänge erfolgte mit Borax-gepuffertem Formaldehyd (4 % in Seewasser).

Die **Bongo-Netze** (Maschenweite 300 und 500  $\mu\text{m}$ ) wurden ebenfalls vertikal über einen Tiefenbereich von 500-0 m gefahren. Sie dienten allein dem möglichst schonenden Fang von Zooplankton für physiologische Messungen und Experimente. Am Steert der Netze befinden sich geschlossene Netzbecher von ca. 2 l Fassungsvermögen. Sie schaffen eine Art Stillwasserzone, in der sich während des Hievens das Plankton sammelt. Die Fänge wurden an Bord vorsichtig in Eimer überführt, mit Wasser aus dem Wasserschöpfer verdünnt und sofort in einen auf 0 °C gekühlten Laborcontainer gebracht. Hier erfolgte so schnell wie möglich nach dem Fang das Aussortieren der Copepoden unter dem Binokular.

In lebendem Zustand konnten CIV, CV und adulte *Calanus glacialis* leicht von *C. finmarchicus* unterschieden werden: Die Befiederung von Furca und Antennen sowie das posteriore Ende des Ölsacks sind leuchtend rot gefärbt und kräftiger ausgebildet als bei *C. finmarchicus*. *C. finmarchicus* wirkte, besonders im Ostgrönlandstrom, sehr transparent. *C. hyperboreus* und *Metridia longa* sind eindeutig anhand ihrer Körpergröße und Habitus zu identifizieren.

Nur unbeschädigte und aktive Tiere, d.h. solche, die sich bei leichter Berührung mit der Pinzette bewegten, wurden ohne Betäubung in eine mit ca. 50 ml Seewasser gefüllte Gewebekulturschale sortiert. Eine Schale enthielt dann jeweils die für ein Experiment benötigte Anzahl Tiere. Nach einer weiteren Kontrolle der Stadien unter dem Binokular wurden die Tiere mit dem Wasser in ihr Experimentiergefäß überführt, so daß alle möglicherweise während der Sortierzeit stattfindenden Vorgänge (z.B. Häutung, Eiproduktion) mit in das Versuchsergebnis eingingen. Der Sortiervorgang dauerte in Abhängigkeit von der Abundanz der Arten und Stadien sowie der Zahl der Proben und Experimente zwischen 1 und 4 Stunden. Die Anzahl Copepoden pro Versuch variierte artspezifisch und je nach Verwendung.

Tab. III/2: Anzahl der pro Experiment/Messung aus den Bongofängen aussortierten Entwicklungsstadien der Arten (Eiexp. = Eiexp., TG = Trockengewicht, VE/Prot. = Verdauungsenzymaktivität und Proteingehalt, Hunger = Hungerexp., Häutung = Häutungsexp.).

Tab. III/2: Number of developmental stages per species used for the different treatments (Eiexp. = egg production exp., TG = dry weight, VE+Prot. = digestive enzyme activity and protein contents, Hunger = starvation exp., Häutung = molting exp.).

Exper./ Messung	N	C. firm.			C. glacialis			C. hyperboreus				M. longa		Behandlung/ Temperatur	Methoden Kapitel	
		CV	WW	MM	CIV	CV	WW	MM	CIII	CIV	CV	WW	MM			
Eiexp.	2-4	20			20							20	20	Exp./ 0°C	11/2.1.	
TG	1-7	10	10	3-5	10	10	10	1	10	5-10	5-10	5	10	10	fix./ -20°C	11/3.1.
VE+Prot.	1-4	10	10		5-7	4-7			10	5-10	7-10	3-7	10	10	fix./ -20°C	11/3.2.
Hunger	5	20			20			20				20	20	Exp./ 0°C	11/3.3.	
Häutung	1-2	20			20			20				20		Exp./ 0°C	11/3.4.	

Eiexperimente wurden immer, die Häutungsexperimente teilweise mit mindestens zwei Parallelansätzen durchgeführt. Im allgemeinen beruhen die Trockengewichtswerte auf ca. 2-4 Einzelmessungen, Verdauungsenzym- und Häutungsaktivität meistens nur auf einem Wert, mit einigen Doppelmessungen zur Kontrolle. Insgesamt wurden 203 Trockengewichtsproben sowie 124 Proben für Verdauungsenzym- und Proteinmessungen genommen, dazu 54 Häutungsexperimente, 168 Eiexperimente über 24 h und weitere 33 Eiexperimente über mehrere Tage bis Wochen durchgeführt.

## 2. Durchführung und Auswertung von Zählungen, Messungen und Experimenten.

### 2.1. Horizontale und vertikale Verteilung der Arten und Entwicklungsstadien.

Die vertikal stratifizierten Fänge des Multinetzes wurden hinsichtlich der Häufigkeit aller Copepodid- und Adultstadien der Arten *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *Metridia longa* ausgezählt.

**Artbestimmung** - Die Copepodidstadien von *Calanus finmarchicus* im Vergleich zu *C. glacialis* wurden von GRAINGER (1963) und JASCHNOW (1972), Nauplien und Copepodiden von *C. hyperboreus* von SÖMME (1934) beschrieben. BOGOROV (1932) zeigte die Copepodidstadien von *Metridia longa*. Die Bestimmung der in fixiertem Zustand sehr ähnlichen Copepodidstadien der drei Calanusarten erfolgte weitgehend nach ihrer Prosomalänge (Abb. III/1), bzw. mit zunehmender Übung nach dem Habitus. Die Längenmessungen wurden während der Zählung mit dem Okularmikrometer bei 20 bis 40-facher Vergrößerung unter dem Binokular durchgeführt. Von allen Copepodidstadien der Arten wurden außerdem einige Proben vollständig mit einem Bildanalysegerät (VIDS III) bei 20-facher Vergrößerung vermessen.

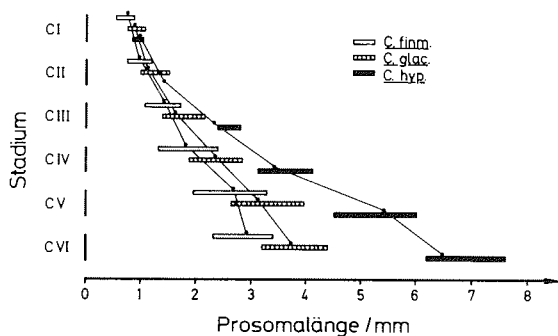


Abb. III/1: Prosomalängen der Copepodidstadien von *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* und *C. hyperboreus* nach GRAINGER (1963) und SÖMME (1934). Die Linie verbindet die Mittelwerte der Messungen in dieser Untersuchung.

Fig. III/1: Prosome lengths of the copepodid stages of *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* and *C. hyperboreus* according to GRAINGER (1963) and SÖMME (1934). The line connects the means of measurements carried out during this study.

Im allgemeinen konnte die Trennung der Copepodidstadien nach Arten relativ eindeutig vorgenommen werden, da nur an wenigen Stationen sowohl Juvenile von *Calanus finmarchicus* als auch von *Calanus glacialis*, den beiden einander ähnlichsten Arten, vorkamen. Dies konnte bereits aus der Abundanz der leichter zu unterscheidenden älteren Copepodidstadien und Adulten vermutet werden. Im Überschneidungsbereich der Prosomalängen der beiden Arten wurde nach dem allgemeinem Habitus entschieden.

**Zählung** - Die fixierten Fänge der einzelnen Tiefenstufen wurden für die Zählung vorsichtig über 200, 500 und 1000  $\mu\text{m}$  Gaze mit Seewasser gespült und anschließend in getrennten Fraktionen in einer Bogorov-Schale unter dem Binokular ausgezählt. Diese Methode beschleunigt und vereinfacht das Zählen, da sich das Auge des Bearbeiters nicht auf das volle Größenspektrum einzustellen braucht. Sämtliche Fraktionen  $>1000 \mu\text{m}$  und die meisten  $<1000 \mu\text{m}$  und  $<500 \mu\text{m}$  wurden vollständig ausgezählt. Von einigen Proben mit sehr vielen kleinen Copepodiden wurden Unterproben (1 ml) mit einer Eppendorfpipette genommen, deren Spitze eine besonders große Öffnung hatte. Es wurden mindestens drei, meistens 5 Unterproben à 1/20 bis 1/10 des Gesamtvolumens, mindestens jedoch 50 Individuen pro Art und Stadium gezählt und hochgerechnet. Die Anzahl von Stadien geringerer Häufigkeit entstammen der Gesamtprobe.

Aus der Verteilung besonders der kleinen Copepodidstadien auf die unterschiedlichen Fraktionen geht hervor, daß vermutlich auch die CI der drei Calanusarten mit dem 200 µm-Netz des Multinetzes weitgehend quantitativ befishet wurden. Die Copepodidstadien von *Metridia longa* sind kleiner als die von *Calanus* spp. und wurden wahrscheinlich nicht repräsentativ erfaßt, ebensowenig die in der kleinsten Fraktion vorhandenen Nauplien und gelegentlich Eier. Bei der Auswertung der Zählergebnisse wird davon ausgegangen, daß die Fangeffizienz an allen Stationen in etwa gleich ist.

**Datenauswertung** - Die Individuendichten der Arten und Stadien aus den Multinetzfängen ( $N \cdot m^{-3}$ ) berechnen sich aus der Anzahl Individuen im Netz, dividiert durch Fangstrecke mal Netzöffnungsfläche ( $0.25 m^2$ ). Aus den anhand der Fangstrecke gewichteten Individuendichten aller Fangtiefen wird die mittlere Individuendichte an einer Station errechnet. Der Bestand ( $N \cdot m^{-2}$ ) ergibt sich aus der Individuenzahl pro  $0.25 m^2$ .

Abundanzunterschiede zwischen Gruppen von Probennahmestationen wurden mit Hilfe einer Einweg-Varianzanalyse und anschließenden multiplen Tests (SOKAHL & ROHLF, 1969) geprüft. Um die Varianzen zu stabilisieren, wurden die Abundanzen ( $N \cdot m^{-3}$ ) logarithmisch transformiert ( $y = \ln(x + 1)$ ). Die Zusammenfassung von Stationen zu Gruppen erfolgte nach hydrographischen Kriterien, Lage der Stationen im neritischen oder ozeanischen Bereich und Zeitpunkt der Probenahme (vgl. II/2.1.).

Zur Beschreibung der Populationsstruktur der Arten an den Stationen werden folgende Indizes eingeführt:

Index E: beschreibt den Schwerpunkt (Median) der Stadienfrequenz der Copepodidstadien I - IV an einer Station. Die Berechnung über die ersten 4 Copepodidstadien hat folgenden Grund: Es wird angenommen, daß sich die Frühjahrsgeneration der drei Calanusarten und von *Metridia longa* unter arktischen Bedingungen während der Phytoplanktonwachstums-Periode nicht weiter als bis zum 3., 4. oder 5. Copepodidstadium entwickeln. Von *C. hyperboreus* und *C. glacialis* heißt es, daß die erste Überwinterung im 3. und 4. (DIGBY 1954, JOHNSON 1963, TANDE *et al.* 1985 u.a.) und bei *C. finmarchicus* im 4. und 5. Copepodidstadium (TANDE & HOPKINS 1981) erfolgt. *M. longa* überwintert als CV und Adulte (TANDE & GRÖNVIK 1983). Somit umfasst die Berechnung im wesentlichen die im Untersuchungs-jahr hervorgebrachte Generation. Bei vermuteter Überlappung von Generationen wurde in einigen Fällen der Median über die ersten drei Copepodidstadien gebildet (wird im Text erwähnt).

Die Klassen entsprechen hier der Zahl der Copepodidstadien, also 4. Jede Klasse erhält eine Klassenbreite (b) von 1 und eine untere Klassengrenze (U) von 1 (CI), bzw. 2,3 und 4 bei CII, CIII und CIV. Das heißt, wenn alle Individuen CI sind, ist Index E = 1.5:

$$\text{Index E} = U + b \frac{(0.5 \geq \text{Gesamtabundanz} - \text{Summe Abundanz aller Klassen} < \text{Medianklasse})}{\text{Abundanz Medianklasse}}$$

Die diskrete Stadienverteilung wird also mit einem stetigen Wert beschrieben, der über die Abundanzen in den Klassen ober- und unterhalb der Medianklasse summiert, was eine gewisse Ungenauigkeit beinhaltet, die umso größer wird, je weniger glockenförmig die Verteilung ist.

Index A: beschreibt das Abundanzverhältnis von CV und Adulten in Form einer symmetrischen Verteilung von -1 (nur Adulte) und +1 (nur CV).

$$\text{Index A} = \frac{N_{CV} - N_{Ad.}}{N_{CV} + N_{Ad.}}$$

Zur Beschreibung der Vertikalverteilung der Entwicklungsstadien werden folgende Indizes eingesetzt:

Index T: die mittlere Aufenthaltstiefe eines Entwicklungsstadiums einer Art entspricht der Tiefe (m), oberhalb und unterhalb derer sich 50 % des Individuenbestandes befinden. Diese Tiefe wird durch Addition des Bestands der einzelnen Fangstufen und Interpolation innerhalb der Fangstufe ermittelt, in der der Wert liegt.

Index K: Faktor, der die Abweichung der Individuendichte eines Entwicklungsstadiums einer Art von der mittleren Individuendichte an der Station beschreibt. Index K normalisiert die an den einzelnen Stationen unterschiedlichen Individuendichten und kann daher über artspezifisch festgelegte Stationen gemittelt werden.  $K < 1$  bedeutet demnach, daß die Individuendichte in der Fangstufe geringer ist als im Stationsmittel,  $K = 1$  ist der Mittelwert und bei  $K > 1$  ist die Individuendichte entsprechend höher als im Stationsmittel. Je größer die befischte Stationstiefe, desto größer kann K z.B. bei Konzentration der Individuen an der Oberfläche werden. Für die Darstellung wurden die Daten  $\log(n+1)$  transformiert.

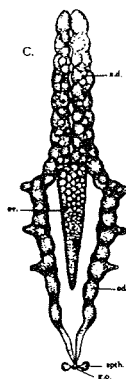
Die statistische Auswertung erfolgte nach SACHS (1984), SOKAL & ROHLF (1985) und WEBER (1957).

## 2.2. Reproduktion

### 2.2.1. Die Gonadenreife der Weibchen

Die mit dem Multinetz gefangenen Weibchen der Copepoden wurden daraufhin untersucht, in welchem Reifezustand sich ihre Gonaden befanden, d.h. Ovar und ggf. Eier in den Divertikeln der Ovidukten. Abb. III/2 zeigt die Erscheinungsform einer als "reif" zu bezeichnenden Gonade von *C. finmarchicus*.

Im innersten Ovar, dem Oogonium, finden die mitotischen Teilungen der Oogonien statt, anschließend die Meiose zu Oocyten, die dann langsam in die Wachstumszone wandern (HILTON 1931). Bei fortlaufender Oocytenproduktion werden diese dann in den anterioren und, ständig reifer werdend, auch in den posterioren Teil des Oviduktes geschoben.



- a.d. vorderer Divertikel des Ovidukts
- ov. Ovar
- g.o. Geschlechtsöffnung
- od. Ovidukt
- spth. Spermatheke

Abb. III/2: Gonade eines reifen *C. finmarchicus* Weibchens (nach LOWE 1935, S. 586).

Fig. III/2: Gonad of a mature *C. finmarchicus* female (according to LOWE 1935, S. 586).

**Gonadenreifestadien** - Bereits MARSCHALL & ORR (1952, 1953) unterschieden vier Reifegrade der Gonaden von *Calanus finmarchicus*: unreif, medium, semireif und reif. In Anlehnung hieran klassifizierte RUNGE (1985, 1987) fünf Stadien für Beobachtungen an lebenden bzw. in Formalin fixierten *Calanus pacificus*. TANDE & GRÖNVIK (1983) wandten MARSCHALL & ORR's Kriterien auf die Gonaden von *Metridia longa* an, SÖMME (1934) beschrieb das Aussehen von *C. hyperboreus* nach der Eiablage.

Die von mir vorgenommene Einteilung der Gonadenreife der Weibchen aller vier Arten entspricht, soweit nachvollziehbar, der von RUNGE (1985, 1987, TAB. III/3). Für abgelaichte Weibchen wurden die Kriterien von SÖMME (1934) übernommen. Bei *C. finmarchicus* und *C. glacialis* kann jedoch nicht zwischen Weibchen, die aus Nahrungsmangel die Eiproduktion eingestellt haben, und solchen, die am Ende der Eiablageperiode stehen, unterschieden werden. Die Numerierung der Reifestadien mit ungeraden Zahlen erlaubt es, nicht eindeutig einem Reifestadium zuzuordnende Gonaden mit einer geraden Zahl zu kennzeichnen.



Tab. III/3: Vergleich der von verschiedenen Autoren eingeführten morphologischen Kriterien für die Bezeichnung der Gonadenreifestadien von Copepodenweibchen (MARSHALL & ORR 1952,1953; RUNGE 1985, 1987; TANDE & GRÖNVİK 1983; diese Arbeit).

Tab. III/3: A comparison of morphological criteria and names introduced by various authors for the degree of gonad maturity of copepod females (MARSHALL & ORR 1952,1953; RUNGE 1985, 1987; TANDE & GRÖNVİK 1983; this study).

diese Arbeit	Reifekriterien	Marschall & Orr	Runge	Tande & Grönvik
unreif	1 Ovar klein, man sieht Oocyten in der Wachstumszone, Divertikel und Ovidukt sehr schmal und leer, kaum zu sehen.		1	
	3 Ovar klein, eine Reihe Eier in dorsalen Divertikeln, die sich bis etwa auf halbe Länge des ersten Prosomasegmentes erstrecken. Die previtellogenetischen Eier haben keine distinkte Form.	immature	3	I
	4 Ovar vergrößert sich, die Oocyten in den Divertikeln erreichen distinkte Form und nahezu Endgröße, erste Oocyten zwischen dem 2. und 3. Prosomasegment im Ovidukt zu sehen.	medium	4	II/III
	5 Ovar groß, Oocyten in Divertikulae groß, können in mehreren Reihen nebeneinander vorhanden sein. Divertikel bis zur Kopfspitze zu sehen, eine Reihe Eier im Ovidukt. Eier deutlich mit Zwischenräumen.	semi-ripe	5	IV
	7 Ovar groß, der Durchmesser der Oocyten nimmt von den Divertikeln zum posterioren Teil der Ovidukte auf Endgröße zu. Die Eimasse wird so groß, daß nahezu der gesamte ventrale Teil des Prosomas ausgefüllt wird. Die Ovidukte bilden taschenförmige Erweiterungen ("pouches") in denen die einzelnen Eier deutlich zu unterscheiden sind.	ripe	7	V
abgelaicht	9 Das Ovar wird zunehmend kleiner, man sieht keine Oocyten mehr in der Wachstumszone. Daher erscheint der proximale Teil des Divertikulums schmaler, oft leer im Vergleich zum distalen Teil. Oft löst sich auch die Struktur der Divertikel auf, die Eier scheinen ungeordnet im ventralen Teil des Prosomas zu liegen. Im Ovidukt leert sich zunächst der posteriore Teil bis es völlig leer ist. Im Gegensatz zum Stadium 1 bleibt es als Band erkennbar. Die Tiere verlieren erst allmählich ihre Fettreserven bis sie transparent sind.			

## 2.2.2. Experimente zur Eiproduktion

Adulte Copepoden zeigen nur bis zur Gonadenreife somatisches Wachstum. Danach gibt die Menge der Geschlechtsprodukte ein direktes Maß für die Produktivität der Tiere unter den vorherrschenden Temperatur- und Nahrungsbedingungen. Unter der Annahme, daß die in den ersten 24 h nach dem Fang gemessene Eiproduktion eine gute Näherung für die Produktivität unter *in situ* Bedingungen ist (HIRCHE & BOHRER 1987), wurden sofort nach dem Fang Weibchen aller vier Arten, soweit vorhanden, mit natürlichem Phytoplankton 24 h lang inkubiert ("*in situ*"). Als zweites wurde die Beziehung von Nahrungsangebot, -aufnahme und Eiproduktion in mehrtägigen Experimenten untersucht ("Labor", Tab. III/4).

**Methode** - Nach dem Fang wurden Weibchen der jeweils häufigen Arten so schnell wie möglich aus den Bongonetzfängen aussortiert und zu je 20 Individuen bei 0 °C und Dauerdämmerlicht in Seewasser der jeweiligen Station inkubiert ("*in situ*"). Das Wasser stammte aus den Tiefen, in denen zuvor die Fluoreszenzsonde ein Maximum angezeigt hatte. Die Tiere befanden sich in 2 l Plexiglaszylindern, deren Unterseite mit 335 µm Gaze verschlossen war. Die Zylinder waren in 3 l TPX-Bechergläsern aufgehängt. Eier und Kotballen sedimentierten durch die Gaze auf den Becherboden.

Das Meßintervall betrug im allgemeinen 24 h, bzw. wurde im Fall etwas kürzerer oder längerer Kontrollabstände auf 24 h umgerechnet. Weibchen und Eier sowie Kotballen wurden nacheinander über einer 50 µm-Gaze konzentriert und getrennt in Formaldehyd (4 % in Seewasser) fixiert. Bei Fortführung des Experimentes wurden die Weibchen auf der Gaze des Einsatzes liegend schnell in ein Becherglas mit frischem Wasser überführt. Sie wurden dann mit an Bord kultivierten Algen gefüttert, hauptsächlich mit der auch einen großen Bestandteil des natürlichen Phytoplanktons ausmachenden Art *Chaetoceros socialis* ("Labor"). Am Ende jedes Experimentes wurde die Gonadenreife und die Prosomalänge der Weibchen bestimmt (vgl. Kap. III, 2.2.1.)

**Auswertung** - Die nach jeweils 24 h Experimentdauer gezählten Eier wurden auf die Zahl der am Versuch teilnehmenden Weibchen umgerechnet. Die täglichen Eilegeraten aus Parallelexperimenten wurden gemittelt. Man erhält so für die "*in situ*"-Experimente eine gemittelte Angabe über die Eiproduktion von Weibchen einer Art, die zufällig aus einem integrierten Fang zwischen 500 und 0 m aussortiert wurden. Da möglicherweise nicht alle Weibchen an der Reproduktion teilnahmen, wurde als beste mögliche Näherung für die tatsächliche Eilegerate pro Weibchen die Eiproduktionsrate für alle Weibchen mit reifen Gonaden berechnet.

Für die Berechnung des P/B-Verhältnisses von *C. finmarchicus* und *C. glacialis* wurde das an der jeweiligen Station gemessene Trockengewicht der Weibchen mit dem Faktor 0.43 in Kohlenstoff umgerechnet (s. IV/3.1.). Der Anteil von 43 % Kohlenstoff am Trockengewicht entspricht auch dem von VIDAL 1980a für *C. pacificus* angegebenen. Für die Eier von *C. finmarchicus* wurden 0.25 µg C pro Ei (FROST 1980 für *C. pacificus* Eier), für die Eier von *C. glacialis* 0.44 µg C pro Ei (HIRCHE & BOHRER 1987) angenommen.

Tab. III/4: Experimente zur Eiproduktion von *Calanus* spp. und *M. longa*, ausgeführt im Mai, Juli und August 1985 an Bord. "in situ" = Zahl der Eier 24 h nach dem Fang; "Labor" = mehrtägige Experimente. N<sub>Exp.</sub> bzw. N<sub>WW</sub> bedeuten Anzahl Experimente bzw. Anzahl Weibchen pro Experiment.

Tab. III/4: Shipboard egg production experiments carried out with females of *Calanus* spp. and *M. longa* in May, July and August 1985. "in situ" = Egg production 24 h after capture, natural phytoplankton; "Labor" = experiments lasting for several days with cultured algae. N<sub>Exp.</sub> = no. of experiments, N<sub>WW</sub> = no. of females per experiment.

Monat	Gruppe	Station	Art	"in situ"	N <sub>WW</sub>	"Labor"	Dauer/d
				N <sub>Exp.</sub>		N <sub>Exp.</sub>	
Mai	Yermakplateau (X)	X1 - X8	C. finm.	je 2			
		X9 - X10	C. finm.	je 3			
		X5, X8, X10	C. glac.	je 2			
		X3, X5, X7-9	C. hyp.	je 1-2			
		X1 - X8	M. longa	je 2			
	van Mijenfjord	X9 - X10	M. longa	je 3			
		A1	C. finm.	3			
			C. glac.	4			
		M. longa	1				
Juli	östl. Framstr. (C)	C1 - C5	C. finm.	je 3			
			C. hyp.	je 1-2			
			M. longa	je 1-3			
	Eisrandbereich (D)	D2	C. finm.	2	20	2	17
			C. glac.	2	20/7	2	17
			C. hyp.	2			
	Packeis (E)	E1	C. finm.	1			
			C. glac.	1	9	1	16
			C. hyp.	2			
			M. longa	2			
		E2	C. glac.	4	20	2	23
			M. longa	1			
			C. finm.	1			
	Ostgrönlandschelf (F)	F1	C. glac.	4			
			C. hyp.	1			
			M. longa	1			
C. glac.			je 3				
80° N (Z)	Z1, Z2	C. finm.	je 2				
		M. longa	je 2				
August	Ostgrönlandschelf (G)	G1, G2	C. glac.	je 3			
		G1	M. longa	1			
		G3, G4,	C. glac.	je 3	20	je 2	23
		G5	C. glac.	4	20	4	22
	80° N (Z)	Z3, Z4	C. glac.	2	20	je 2	22
			C. finm.	je 1			
		M. longa	je 1				

### 2.3. Physiologischer Zustand der Überwinterungsstadien

#### 2.3.1. Prosomalänge und Trockengewicht

**Methode** - An den meisten Stationen wurden parallel zu den Proben für die Messung der Verdauungsenzyme (III/2.3.2., Tab. III/5) zumindest von Weibchen und CV, meistens auch von anderen Entwicklungsstadien der vier Arten, je ca. 10 Individuen auf einen vorgewogenen, ausgeglühten (8 h, 600 °C) GF/C-Filter sortiert und bei -20 °C eingefroren. Die Wägung des Trockengewichtes (TG) erfolgte nach ca. 18 h Trocknung bei 60 °C im Trockenschrank und Abkühlung im Exsikkator auf +/- 0.01 mg genau mit einer SARTORIUS Elektrowaage (Modell 1712). Das Trockengewicht wurde nicht für den Verlust von Körperbestandteilen infolge Gewebecisbildung und anschließender Zerstörung beim Auftauen korrigiert, da angenommen wurde, daß alles Material durch die Filter aufgefangen wurde. Das Gesamtgewicht wurde dann auf die bekannte Anzahl Individuen umgerechnet. Von 34 Proben wurde außerdem das aschefreie Trockengewicht (AFTG) nach Verglühen bei 600 °C (2 h) gemessen. Der Kohlenstoffgehalt von insgesamt 44 Proben aller Arten und Stadien wurde in einem CHN-Analyser (PE 240 C) bestimmt. Die Prosomalänge der für die Messung des Trockengewichts verwendeten Individuen wurde zum Teil vor dem Einfrieren und zum Teil nach dem Trocknen mit dem Okularmikrometer des Binokulars gemessen.

#### 2.3.2. Proteingehalt und Aktivität der Verdauungsenzyme

Die Aktivitätsmessung der Verdauungsenzyme wird hier als eine reproduzierbare, analytisch wenig aufwendige Methode zur Beurteilung der physiologischen Aktivität der Copepoden eingesetzt. Amylase und Trypsin gehören zu den Enzymen, die die im Magen-/Darmtrakt von den Tieren aufgenommene Nahrung für den Organismus aufschließen.

**Amylase** spaltet alpha-(1-4)glykosidische Bindungen von z.B. Amylose in Maltoseuntereinheiten. Im marinen Milieu ist Amylose jedoch nur einer von mehreren pflanzlichen Reservestoffen. Deshalb wird noch diskutiert, ob die Copepoden Amylase von ihrer Funktion her mit der alpha-Amylase, wie sie aus anderen Stämmen bekannt ist, identisch ist. Möglicherweise handelt es sich um eine weit unspezifischere Carbohydase, die u.a. Amylose abbaut (HIRCHE 1979). Die hier gemessene Amylaseaktivität der Copepoden ist ein Maß für die relative Größenordnung des Abbaus pflanzlicher Nahrung im Verdauungstrakt der Tiere, verglichen mit Ergebnissen anderer Stationen.

Dasselbe gilt auch für die festgestellten Aktivitäten von **Trypsin**, einer alkalischen Protease als Indikator für die Verdauung von Proteinen, entweder aus aufgenommener tierischer Nahrung oder aktiviert zur Mobilisierung körpereigener Proteine (MAYZAUD 1986).

Die Aktivitäten beider Enzyme werden unter experimentell festgestellten optimalen Bedingungen (Temperatur, pH) gemessen, die im Organismus nicht notwendigerweise vorherrschen müssen. Somit wird nur eine potentielle, nicht die tatsächliche Verdauungsenzymaktivität ermittelt. Zur Standardisierung werden die gemessenen Aktivitäten auf den Gehalt wasserlöslicher **Proteine** der jeweiligen Individuen bezogen (spezifische Aktivität). Da der Proteingehalt der Individuen z.T. sehr stark schwankte, wird außerdem die Enzymaktivität pro Individuum angegeben und an den verschiedenen Stationen miteinander verglichen.

Es wurden Proteingehalt und potentielle Verdauungsenzymaktivitäten von den in Tabelle III/5 genannten Arten und Entwicklungsstadien gemessen. Zusätzlich zu den aus den Bongofängen aussortierten Proben wurden aus einem Multinetzhol am Spitzbergenschelfhang (Station C0), Fangstufe 1000-500 m, je 3 mal 10 *C. finmarchicus* CV und *C. hyperboreus* CV als Vergleichsproben genommen.

Tab. III/5: Probennahme für die Messung von Proteingehalt, Amylase- und Trypsinaktivität sowie Trockengewicht.

Tab. III/5: Number of stations sampled and number of samples analyzed for dry weight and digestive enzyme activity, as well as protein contents.

Art	Stadium	Protein, Verdauungsenzyme		Trockengewicht	
		Anzahl Proben	Anzahl Stationen	Anzahl Proben	Anzahl Stationen
<i>C. firmarchicus</i>	C V	30	23	18	12
	Weibchen	2	2	23	13
	Männchen			4	3
<i>C. glacialis</i>	C III			2	1
	C IV	4	4	7	5
	C V	20	18	21	15
	Weibchen			23	18
	Männchen			5	1
<i>C. hyperboreus</i>	C III	5	3	2	1
	C IV	23	15	10	9
	C V	30	27	27	18
	Weibchen	5	5	20	14
<i>M. longa</i>	C V	1	1		
	Weibchen	3	3	34	18
	Männchen	1	1	2	2
	Summe	124		198	

Beim Aussortieren der Tiere unter dem Binokular fiel auf, daß besonders im Juli/August *C. hyperboreus* C IV in zwei verschiedenen Formen vorkam: eine rundlichere Form mit großen Ölsäcken und dunkler Körperfärbung (D) und eine schlanke, fast transparente Form (d, Abb. III/3). Diese wurden nach Augenmaß getrennt eingefroren und gemessen.



Abb. III/3: *C. hyperboreus* CIV: rundlichere, dunkle Form (D, links) und schlanke, transparente Form (d, rechts)

Fig. III/3: Two life forms of *C. hyperboreus* CIV: a more round, dark one (D, left) and a slim, transparent one (d, right).

**Methode** - In der vorliegenden Untersuchung wird genau nach der Methode von HIRCHE (1979) verfahren.

**Aufbereitung der Proben** - Die tiefgefrorenen Individuen wurden in Homogenisiergefäße überführt und in 1 ml bidestilliertem Wasser (*C. hyperboreus* Weibchen in 2 ml) ca. 1 Minute bei  $1500^{-1}$  unter Eiskühlung mit einem Potter S Homogenisator homogenisiert und anschließend 10 Minuten bei ca. 6000 G und 0 °C zentrifugiert. Im Überstand wurden photometrisch (Pye Unicam SP8 UV Spektrophotometer) Proteingehalt, Amylase- und Trypsinaktivität bestimmt.

**Protein** - Die wasserlöslichen Proteine wurden nach der Methode von BRADFORD (1976, "Standard Assay Procedure") mit BIO-RAD-Farbreagenz (BIO-RAD 500-0006) gemessen. Die Eichung wurde für einen Meßbereich von 0.05 bis 1.4 mg Protein je ml Probe mit Rinderserum Albumin (Sigma A-2153) durchgeführt (Abb. III/4).

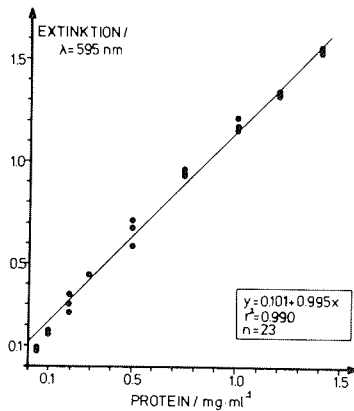


Abb. III/4: Protein-Eichgerade ( $y = 0.101 + 0.995x$ ,  $n = 23$ ,  $r^2 = 0.990$ ).  
Fig. III/4: Protein calibration curve ( $y = 0.101 + 0.995x$ ,  $n = 23$ ,  $r^2 = 0.990$ ).

Der normalerweise für die angewendete "Standard Assay Procedure" angegebene Meßbereich liegt zwischen 0.2 und 1.4  $\text{mg ml}^{-1}$ . Das geringe Probenvolumen, insgesamt 1 ml, erlaubte leider keine zweite Messung von Proben, die einen Proteingehalt von weniger als 0.2  $\text{mg ml}^{-1}$  zeigten, nach der "Microassay Procedure" (Meßbereich 0.01 - 0.2  $\text{mg ml}^{-1}$ ). Daher wurde die Eichkurve im unteren Bereich erweitert. Die Funktion scheint auch bei geringen Konzentrationen noch linear zu verlaufen.

**Amylase** - Die Messung der Amylaseaktivitäten erfolgte in Anlehnung an HIRCHE (1979) nach der in BERGMAYER (1970) beschriebenen Methode von STREET & CLOSE (1956), jedoch bei  $\text{pH} = 6.8$  (SAMAIN *et al.* 1977, zitiert nach HIRCHE 1979) und einer Wellenlänge von 660 nm und 37 °C.

Gemessene Extinktionen und Amylaseaktivitäten wurden, wie beschrieben bei MUMM (1987), mit einem Standard aus bakterieller alpha-Amylase (Serva 13408) in Serum Albumin (Sigma a 2153) für einen Meßbereich von 2.5 - 50  $\text{mU ml}^{-1}$  geeicht ( $y = -0.030 + 0.120 \log x$ ,  $n = 216$ ,  $r^2 = 0.936$ ).

Die **Trypsin**-Aktivitäten wurden mit L-BAPNA (N-Benzoyl-L-Arginin-4-Nitroanilid-Hydrochlorid, Sigma B-3133) als künstlichem Substrat bei einer Wellenlänge von 405 nm und 37 °C bei 15 Minuten Meßdauer gemessen. Die Eichung erfolgte mit einem Standard aus Rinderpankreas-Trypsin (Serva 37260, s. MUMM 1987) für einen Meßbereich von 25 - 300  $\text{mU ml}^{-1}$  ( $y = -0.038 + 0.002x$ ,  $n = 44$ ,  $r^2 = 0.970$ ).

**Auswertung** - Die gemessenen Aktivitäten der Verdauungsenzyme geben einen über 500 m integrierten mittleren Wert für jede untersuchte Art und Station. Der Stationsvergleich wurde wegen der geringen Individuenzahl pro Probe und damit wahrscheinlich mangelnder Repräsentativität nur hinsichtlich der zum Ausdruck kommenden Tendenzen und Größenordnungen durchgeführt.

### 2.3.3. Experimente zur Veränderung des physiologischen Zustands bei Nahrungsmangel

Mit diesem Experiment soll die zeitliche Veränderlichkeit von Trockengewicht, Proteingehalt, Aktivität der Verdauungsenzyme und, bei den Weibchen der Arten, auch der Gonadenentwicklung überprüft werden.

**Methode** - Je 20 Tiere einer Art und eines Stadiums wurden aus Bongofängen aussortiert und bei 0 °C in 5 l GF/C-filtriertem Seewasser der jeweiligen Station inkubiert. Das Wasser wurde während der Versuchsdauer nicht gewechselt, um den mechanischen Streß für die Tiere so gering wie möglich zu halten. Pro Art und Stadium begannen die Experimente mit 5 Parallelansätzen, von denen nach 5, 15, 30 und x Tagen je eines beendet wurde. Die am Tag der Probennahme noch lebenden Tiere wurden für Verdauungsenzymmessungen und Trockengewichtsbestimmung eingefroren sowie zum Teil für die Gonadenuntersuchung in Formalin (Borax-gepuffert, 4 % in Seewasser) fixiert. Soweit möglich, wurden Doppelproben gemessen. An einigen Proben Tagen sind die Tiere zur optischen Kontrolle ihres Zustands auch lebendig photographiert worden.

Tab. III/5: Herkunft der Copepoden und Versuchsaufbau während der Hungerexperimente.  
Tab. III/5: Origin of the copepods and experimental set up of the starvation experiments.

Station	Datum	Art	Stadium	N	Probennahmedatum				
					0	1	2	3	4
E 1	17/07	C.hyp.	WW	20	17/07	22/07	02/08	17/08	24/10
			C V	20	17/07	22/07	02/08	17/08	24/10
		M.longa	WW	20	17/07	22/07	02/08	17/08	24/10
F 2	20/07	C.glac.	C V	20	02/08	07/08	17/08	09/10	24/10
G 7	05/08	C.glac.	WW	20	07/08	14/08	25/08	09/10	24/10
Z 4	17/08	C.finm.	C V	20	17/08	25/08	03/09	09/10	24/10

**Auswertung** - Ein Problem ist, daß nicht alle Tiere von derselben Station stammen. Außerdem gibt es keine Wiederholungen. Die Analysenwerte stießen gerade nach längerer Inkubationsdauer z.T. an die Nachweisgrenze der Methode. Dies geschah natürlich um so schneller, je geringer die Körpergröße der Individuen und je kleiner die Anzahl waren. Da das Wasser in den Hälterungsbecken nicht gewechselt wurde, bedeutet das, daß zwar zu Beginn der Experimente keine für die Copepoden verwertbare Nahrung im Gefäß war, den Tieren jedoch anschließend ausgeschiedene Kotballen und Eier auch als Nahrung gedient haben könnten.

Alle Ergebnisse werden als Veränderung am Tag der Probennahme im Vergleich zum Fangtag dargestellt. Die Ergebnisse können nur grobe Hinweise auf mögliche Regulationsmechanismen geben.

### 2.2.3. Experimente zur Häutungsaktivität

Mit diesem Experiment soll untersucht werden, ob sich die potentiellen Überwinterungsstadien von *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis* und *C. hyperboreus* bereits in der Diapause befinden, oder ob sie sich in das folgende Entwicklungsstadium häuten. Die Ergebnisse werden unterstützend bei der Interpretation der Verdauungsenzymaktivitäten herangezogen.



**Methode** - Je 30 Individuen einer Art und eines Stadiums wurden aus Bongofängen aussortiert und bei 0 °C und Dauerdämmerlicht in 5 l Glasflaschen im Kühlcontainer gehältert (vgl. III.1.). Sie wurden in Seewasser der jeweiligen Fangstation eingesetzt und in unregelmäßigen Abständen zusätzlich zum natürlichen Algenwachstum mit einer an Bord kultivierten Diatomeenart (*Chaetoceros socialis*) gefüttert, die auch *in situ* einen großen Anteil am Phytoplanktonbestand hat. Die Kontrolle der Entwicklungsstadien fand zunächst alle 10 - 20 Tage, dann etwa einmal im Monat statt. Dabei wurden die Tiere vorsichtig über eine Gaze in einen zweiten mit Wasser gefüllten Behälter gespült. Die Tiere wurden in dem Gazering schwimmend mit dem Binokular untersucht. Tote Individuen und Exuvien wurden entfernt, die Entwicklungsstadien aller Individuen notiert. Die lebendigen Tiere wurden vorsichtig in frisches Wasser transferiert und weiter inkubiert. Auf diese Weise ergab sich sowohl die Häutungs- als auch die Überlebensrate der Tiere.

Insgesamt fanden 54 Experimente zwischen Mitte Mai 1985 und Juni 1986 statt (Tab. III/6). Ende Mai, Anfang Juli und Ende August 1985 wurden die Laborcontainer vom Schiff an Land bzw. umgekehrt transportiert. Wegen des fehlenden Stromanschlusses war es jeweils für einige Stunden dunkel, und die Innentemperaturen stiegen kurzfristig auf maximal 2 bis 7 °C, erreichten jedoch innerhalb von 12 h wieder 0 °C. Die Schwankungen der Wassertemperaturen dürften wesentlich geringer gewesen sein.

Tab. III/6: Herkunft der Copepoden und Anzahl Experimente zur Häutungsaktivität potentieller Überwinterungsstadien von *Calanus* spp.

Tab. III/6: Origin of copepods and number of experiments carried out to observe the molting activity of potential overwintering stages.

Station	<i>C. finmarchicus</i>		<i>C. glacialis</i>		<i>C. hyperboreus</i>			
	C V		C IV	C V	C I	C III	C IV	C V
A 2	3							
X 3-9	3		1					8
C 1	2			1			1	1
C 2	2			1			1	1
D 2				1				
E 2				1				
F 1,6-9				5	1	1		
G 1,2,5				3				
Z 1,4	2						1	

**Auswertung** - Die Häutungs- und, wo möglich, Überlebensrate der Tiere wird im folgenden als relativer Anteil der gehäuteten Tiere an der Gesamtindividuenzahl im Experiment (in %) angegeben. Gonadenreife der Weibchen, Schwimmaktivität, Ei- und Kotballen- Produktion werden nur qualitativ vermerkt.

## IV ERGEBNISSE

### 1. Horizontale und vertikale Verteilung

#### 1.1. Arten

Wie in Kapitel II/2. beschrieben, können aufgrund hydrographischer Kriterien, den unterschiedlichen Wachstumsbedingungen für Phytoplankton sowie dem Zeitpunkt der Probennahme innerhalb der drei großen hydrographischen Regionen 7 Stationsgruppen (A - G) unterschieden werden (vgl. Tab. IV/1). Jetzt werden die Abundanzen von *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *Metridia longa* daraufhin überprüft, ob diese Gruppen auch für die horizontale Verteilung der einzelnen Arten in der Framstraße von Bedeutung sind. Tabelle IV/1 gibt die zugrunde liegenden Daten.

Tab. IV/1: Abundanz von *Calanus* spp. und *M. longa* an den Stationen.  $N \cdot 10^{-1} m^{-3}$  bedeutet mittl. Individuendichte, berechnet über die angegebene Fangstrecke pro Station; N % ist der Anteil einer Art am Bestand aller vier Arten zusammen.

Tab. IV/1: Abundance of *Calanus* spp. and *M. longa* at the sampling stations.  $N \cdot 10^{-1} m^{-3}$  gives the mean density in the indicated sampling interval (Tiefe); N % is the relative proportion of one species in relation to all four species investigated.

Region	Gr.	Stat.	Tiefe m	C. finm.		C. glac.		C. hyp.		M. longa		gesamt		N/m <sup>2</sup>
				N/10m <sup>3</sup>	N %	N/10m <sup>3</sup>	N %	N/10m <sup>3</sup>	N %	N/10m <sup>3</sup>	N %	N/10m <sup>3</sup>	%	
atlantisch	A	A1	90-0	12	14.2	22	25.8	37	43.7	14	16.3	84	100	760
		A2	110-0	252	41.7	65	10.8	96	15.9	191	31.6	605	100	6652
	B	B1	50-0	2659	88.8	259	8.7	76	2.5	0	0.0	2994	100	14972
		C	C1	500-0	316	65.4	9	1.9	44	9.1	114	23.6	483	100
		C2	500-0	410	67.4	3	0.4	67	10.9	132	21.3	620	100	30976
		C3	500-0	435	70.9	2	0.4	61	9.9	115	18.8	613	100	30641
		C4	500-0	411	66.9	3	0.5	93	15.0	99	16.0	615	100	31034
arktisch	D	D1	500-0	599	65.2	40	4.3	149	16.2	130	14.2	919	100	45932
		D2	500-0	501	72.3	21	3.0	116	16.7	39	5.2	676	100	34595
polar	E	E1	500-0	27	23.3	11	9.7	44	38.3	33	28.7	115	100	5740
		E2	140-0	48	14.0	140	41.1	83	24.1	71	20.8	340	100	4760
	F	F1	50-0	56	12.8	248	56.9	132	30.3	0	0.0	437	84	2184
		F2	30-0	177	4.3	987	54.8	723	40.1	15	0.8	1802	66	5406
		F3	30-0	53	4.7	585	51.8	484	42.9	7	0.6	1129	79	3388
		F4	50-0	38	3.0	366	29.0	849	67.4	7	0.6	1260	72	6300
		F5	50-0	66	6.8	445	45.2	470	47.8	2	0.2	983	54	4916
		F6	50-0	51	4.0	710	56.1	503	39.8	1	0.0	1265	93	6324
		F7	40-0	49	4.5	611	55.6	438	39.9	0	0.0	1098	91	4392
		F8	50-0	26	2.0	854	64.2	449	33.7	2	0.1	1331	77	6656
		F9	50-0	36	2.9	697	56.1	507	40.8	2	0.2	1242	80	6212
	G	G1	50-0	144	62.3	350	15.1	478	20.7	44	1.9	2312	76	11560
		G2	50-0	16	3.5	1203	72.9	431	26.1	0	0.0	1650	83	8252
G3		50-0	43	7.2	330	56.2	213	36.3	2	0.3	587	90	2936	
G4		50-0	30	6.0	287	56.9	185	36.7	2	0.3	503	94	2852	
G5		50-0	42	7.4	341	59.4	190	33.2	0	0.0	574	86	2868	
G6		50-0	38	4.0	521	60.0	310	35.7	0	0.0	868	100	4340	
G7		50-0	26	0.8	1995	61.7	1160	35.9	53	1.6	3234	80	16172	

Die Varianzen der log-transformierten Abundanzen (mittl. Nm<sup>-3</sup>) aller vier Arten an den Stationen der Gruppen C - G wurden mit einer Einweg-Varianzanalyse und anschließenden multiplen Tests auf Unterschiede innerhalb und zwischen den *a priori* festgelegten Gruppen untersucht (Tab. IV/2). Die Berechnung der Abundanzen erfolgte für Gruppe C - E über die gesamte Fangstrecke, während in Gruppe F und G wegen der sehr unterschiedlichen maximalen Fangtiefen über die obersten 50 m normiert wurde. Wegen der Verzerrung der über unterschiedliche Fangstrecken berechneten Individuendichten infolge der ungleichmäßigen Vertikalverteilung der Arten wurde außerdem die mittlere Abundanz in 50 - 0 m von Gruppe E und F verglichen. Die mittlere Individuendichte von *M. longa* ist in Gruppe F und G abhängig von der Stationstiefe (s.u.). Deshalb sind die Stationen auf dem Ostgrönlandshelf bezüglich dieser Art nicht vergleichbar.

Tab. IV/2: Einwegvarianzanalyse der log-transf. Abundanzen (N10<sup>-1</sup>m<sup>-3</sup>) von *Calanus* spp. und *M. longa*. Vergleich der Stationsgruppen C (östl. Framstr.), D (Eisrandzone), E (Packedeis), F (Ostgrönlandshelf Juli) und G (Ostgrönlandshelf August). dF bedeutet Freiheitsgrade, n.s. nicht signifikant, \*, \*\* und \*\*\* signifikant auf dem 90, 95 bzw. 99 % Niveau.

Tab. IV/2: One-way ANOVA of log-transformed abundances (N10<sup>-1</sup>m<sup>-3</sup>) of *Calanus* spp. and *M. longa*. Comparison of station group C (eastern Fram Strait), D (MIZ), E (pack ice), F (East Greenland Shelf July), G (EGS August). df = degrees of freedom, n.s. = not significant, \*, \*\*, \*\*\* = significance level 90, 95, 99 %.

Varianz zwischen	C. finn.			C. glac			C. hyp.			M. longa			gesamt		
	df	F	sign.	df	F	sign.	df	F	sign.	df	F	sign.	df	F	sign.
gesamt	4/18	36.80	***	4/18	43.20	***	4/18	13.70	***	2/5	2.32	n.s.	4/18	5.34	***
C / D	1	0.89	n.s.	1	9.50	***	1	2.40	*	1	1.31	n.s.	1	0.49	n.s.
D / E	1	42.40	***	1	0.20	n.s.	1	2.07	n.s.	1	0.69	n.s.	1	7.49	n.s.
E / F	1	1.30	n.s.	1	11.27	***	1	23.40	***				1	19.07	***
F / G	1	5.80	***	1	0.01	n.s.	1	1.50	n.s.				1	0.29	n.s.

Die Varianzanalyse zeigt, daß die hydrographischen Stationsgruppierungen nicht in jedem Fall durch statistisch abzusichernde Abundanzunterschiede der vier Arten widerspiegelt werden. Die zum Teil geringe Anzahl der Stationen pro Gruppe führt durch hohe Binnenvarianz dazu, daß erkennbare Trends zwischen den Stationen statistisch nicht zu sichern sind.

- Die Abundanz von *C. finmarchicus* ist in der östlichen Framstraße (C) und in der Eisrandzone (D) signifikant höher als im Packedeis (E) und auf dem Ostgrönlandshelf im Juli (F). Im August (G) ist dort die Abundanz geringer als im Juli. Die Individuendichten in 50 - 0 m unterscheiden sich zwischen allen Stationsgruppen signifikant.
- Die Abundanz von *C. glacialis* ist in der östlichen Framstraße (C) signifikant geringer als in der Eisrandzone (D) und im Packedeis (E). Auch bei Vergleich der Abundanzen in 50 - 0 m sind die Individuendichten auf dem Ostgrönlandshelf signifikant höher als im Packedeis ( $p < 0.01$ ). Auf dem Ostgrönlandshelf gibt es keine signifikanten Unterschiede zwischen Juli und August (F+G).
- Ähnlich wie bei *C. glacialis* verläuft die Abgrenzung der Stationsgruppen für *C. hyperboreus*, jedoch ist der Unterschied zwischen der östlichen Framstraße (C) und der Eisrandzone (D) weniger deutlich ausgeprägt.
- Es sind keine signifikanten Abundanzunterschiede von *Metridia longa* in den Stationsgruppen zu erkennen.
- Die Abundanz aller vier Arten zusammen ist in der östlichen Framstraße (C) und in der Eisrandzone (D) signifikant höher als im Packedeis (E) und auf dem Ostgrönlandshelf (F+G). Die über 50 - 0 m berechneten Abundanzen in E und F unterscheiden sich nicht signifikant.

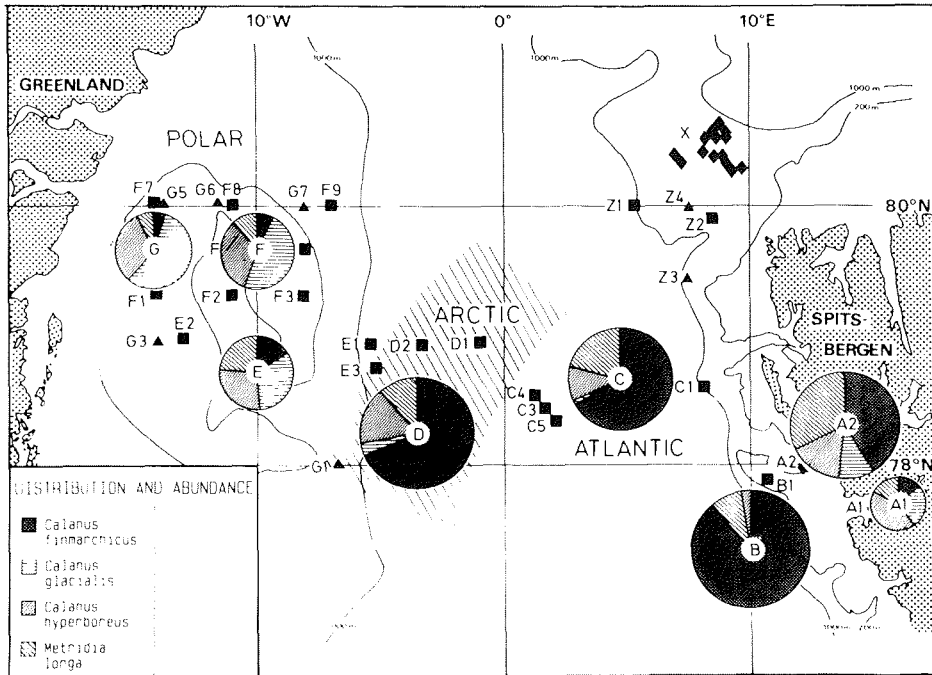


Abb. IV/1: Mittlere Individuendichte und relative Häufigkeit der drei *Calanus*-Arten und *M. longa* in den Stationsgruppen A bis G (Erläuterung im Text und Tabelle IV/1).  
 Fig. IV/1: Mean density and relative frequency of *Calanus* spp. and *M. longa* at station groups A - G. (see Table IV/1).

Aus der Abbildung (IV/1) wird deutlich, daß sich die Stationsgruppen sowohl hinsichtlich der Abundanz als auch der relativen Verteilung der untersuchten Arten unterscheiden:

**Spitzbergen A (A1+2, Mai)** - Im van Mijenfjord (A1) dominiert bei insgesamt sehr geringer Individuendichte *C. hyperboreus* mit 44 % der Individuen. Vor der Ijsfjord-Mündung auf dem flachen Westspitzbergenscheff (A2) dagegen ist *C. finmarchicus* die häufigste der vier Arten. Bei einer insgesamt 7 mal höheren Individuendichte nimmt die Bedeutung von *C. hyperboreus* und *C. glacialis* zugunsten von *C. finmarchicus* und *M. longa* ab.

**Spitzbergenscheff B (B1, Juli)** - Station B1 weist insgesamt die höchste Individuendichte aller Untersuchungsstationen auf. Ein Vergleich mit den 50-0 m-Werten der Stationen in der östlichen Framstraße (C1 - 4) zeigt jedoch, daß die Individuendichte von *C. finmarchicus* auf vergleichbarem Niveau liegt. An B1 ist die Abundanz von *C. glacialis* höher, die von *C. hyperboreus* niedriger als in Gruppe C. *M. longa* wurde nicht gefangen.

**Östliche Framstraße C, Eisrandzone D (C1-4, D1+2)** - Die östlichste Station (C1) hat die geringste Individuendichte. Von Ost nach West steigt die Abundanz bis zur Eisrandstation D1. Auch D2 hat noch eine gegenüber der östlichen Framstraße erhöhte Individuendichte, so daß die beiden Eisrandstationen zusammen eine um 36 % höhere mittlere Dichte aufweisen als die Stationen der Gruppe C. In der östlichen Framstraße und im Eisrandbereich stellt *C. finmarchicus* ca. 2/3 aller

Individuen. Bei konstantem relativen Anteil an der Gesamtindividuedichte in beiden Gruppen erhöht sich die absolute Individuedichte dieser Art um 40 %; relative und absolute Abundanz von *C. glacialis* steigen auf das 5 bzw. 7fache der Werte von Gruppe C. Die mittlere Individuedichte von *C. hyperboreus* steigt kontinuierlich von Ost nach West und verdoppelt sich von C1 zu C4. In der Eisrandregion befinden sich etwa doppelt so viele Individuen in der Wassersäule wie gemittelt östlich der Polarfront, bei ebenfalls erhöhtem relativen Anteil an der Gesamtdichte aller Arten. Die Individuedichte von *M. longa* bleibt in beiden Gruppen (C1 - 4 und D1) in etwa gleich. Wegen der zunehmenden Individuedichte der anderen Arten sinkt jedoch die relative Bedeutung von Ost nach West. An Station D2 dagegen sinkt die Individuedichte auf etwa 30 % der mittleren Dichte von C1 - 4 und D1.

**Packeis E (E1+2, Juli)** - Im Packeis geht die Gesamtindividuedichte auf 13 % des gemittelten Wertes im Eisrandbereich zurück. Während E1 von *C. hyperboreus* dominiert wird, ist *C. glacialis* an Station E2 auf dem Ostgrönlandshelf die Art mit der höchsten Individuedichte. Von E1 zu E2 erhöht sich die Individuedichte von *C. glacialis* auf das 10fache. Die Abundanz der anderen drei Arten dagegen verringert sich, auch bei Vergleich der Individuedichten in 50 - 0 m, mit dem Übergang auf den ostgrönlandischen Shelf.

**Ostgrönlandshelf F+G (F1-9 Juli, G1-7 August)** - Individuen der Arten *C. finmarchicus*, *C. glacialis* und *C. hyperboreus* sind an allen Stationen im Juli und im August präsent. *Metridia longa* fehlt dagegen auf den flachen Shelfstationen bzw. kommt dort nur in wenigen Exemplaren vor. Zwischen den Stationen im Juli und August besteht kein signifikanter Unterschied hinsichtlich des Individuenbestandes ( $Nm^{-2}$ ) und der mittleren Individuedichte ( $N10^{-1}m^{-3}$ , U-Test); im Mittel gab es  $7350 Nm^{-2}$  ( $n = 17$ , s.d. = 4688). Nach Arten aufgeschlüsselt ist *C. finmarchicus* die einzige der *Calanus*-Arten, deren Bestand im August geringer ist als im Juli (U-Test,  $m = 10$ ,  $n = 7$ ,  $p < 0.05$ ). Die mittlere Individuedichte aller vier Arten zusammen liegt im Juli bei  $480 N10^{-1}m^{-3}$  und im August bei  $600 N10^{-1}m^{-3}$ . *C. glacialis* ist die häufigste Art, entsprechend im Mittel 44 % aller Individuen der Stationen im Juli (Station 533 - 544) und 57 % im August (Stat. 594 - 599). *C. hyperboreus* trägt im Mittel 33 und 31 % zur Gesamtindividuenzahl bei, *C. finmarchicus* 8 und 6 %. Der Anteil von *M. longa* schwankt entsprechend der sehr unterschiedlichen Individuedichte zwischen 35 % und unter 1 % an den tiefen bzw. flachen Shelfstationen. G1, südlicher als die anderen Stationen am Shelfhang und zeitweise östlich des Eisrandes gelegen, unterscheidet sich deutlich bezüglich der relativen Häufigkeit der vier Arten: *C. finmarchicus* stellt hier 56 % aller erfassten Individuen, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *M. longa* je ca. 15 %. Die Individuedichte von *C. finmarchicus* ist hier 10 mal höher als an den anderen Stationen der Gruppe G (G2 - 7). Die Abundanz der beiden anderen *Calanus*-Arten dagegen bleibt an allen Stationen etwa gleich.

Die **Vertikalverteilung** der drei *Calanus*-Arten unterscheidet sich von der *M. longa*'s. 67 % des *Calanus* spp. Bestandes ( $Nm^{-2}$ , Gruppe C - E) befindet sich in den obersten 40 - 50 m der Wassersäule. Westlich der Polarfront (D, E) liegt der Anteil signifikant höher (81 %) als östlich davon (C, 53 %; U-Test,  $m = 12$ ,  $n = 12$ ,  $p < 0.01$ ). *Metridia longa* dagegen befindet sich zu 93 % unterhalb von 50 m, hauptsächlich zwischen 200 und 500 m.

Im Bereich des Ostgrönlandshelves befinden sich *C. glacialis* und *C. hyperboreus* zu im Mittel 93 (s.d. = 5.6,  $n = 17$ ) bzw. 95 % (s.d. = 4.5,  $N = 17$ ) in den oberen 50 m der Wassersäule, während *C. finmarchicus* relativ gleichmäßig verteilt vorkommt (55 % oberhalb von 50 m). Je größer die Wassersäule ist, desto geringer wird die mittlere Individuedichte von *C. glacialis* und *C. hyperboreus* bei gleichem Bestand. Im Gegensatz zu den drei *Calanus*-Arten ist der Bestand von *Metridia longa* im Juli und August positiv mit der Stationstiefe korreliert (Spearman Rangtest,  $n = 10$  bzw. 7,  $a < 0.01$ ). *M. longa* dringt nur in vereinzelt Exemplaren auf den flachen Shelf vor und erreicht die höchsten Individuedichten an den tiefsten Stationen im Grabensystem auf dem Shelf bzw. am Shelfhang. Nur 4 % der Individuen sind in den obersten 50 m zu finden. Die relative Verteilung der vier Arten ist damit abhängig von der Stationstiefe.

Um die o.g. Ursachen für Variabilität zwischen den Stationen auf dem Ostgrönlandshelf einzugrenzen, werden im folgenden kurz die Fangstufen bis 50 m Wassertiefe, d.h. etwa die euphotische Zone und Hauptaufenthalstiefe der häufigsten *Calanus*-Arten, als charakteristisch für die Ostgrönlandstrom-Planktongemeinschaft betrachtet: Im Juli (F1 - 9) liegt die mittlere

Individuendichte aller vier Arten in der euphotischen Zone bei  $1120 \text{ N} \cdot 10^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$ . *C. glacialis* hat daran im Mittel 52 % Anteil, *C. hyperboreus* 41 % und *C. finmarchicus* 6 %. *M. longa* erreicht an keiner Station einen Anteil von über 1 %. Die Variabilität zwischen den Stationen ist relativ gering. Im August (G2-7) deutet sich eine Erhöhung des *C. glacialis*-Anteiles auf Kosten von *C. hyperboreus* an. G1 in der Eisrandzone wird dagegen durch über 60 % *C. finmarchicus* gekennzeichnet.

Die Darstellung des Individuenbestandes von *Calanus* spp. und *M. longa* in den Stationsgruppen (Abb. IV/2) verdeutlicht noch einmal den Verlauf des Trends: *C. finmarchicus* beherrscht numerisch alle Stationen im atlantischen Bereich (A - C) und in der Eisrandzone (D). *C. hyperboreus* dominiert im Packeis (E), *C. glacialis* im Bereich der Polynya auf dem Ostgrönlandschelf (F+G). Die Eisrandzone weist den höchsten Individuenbestand auf, Packeis den geringsten.

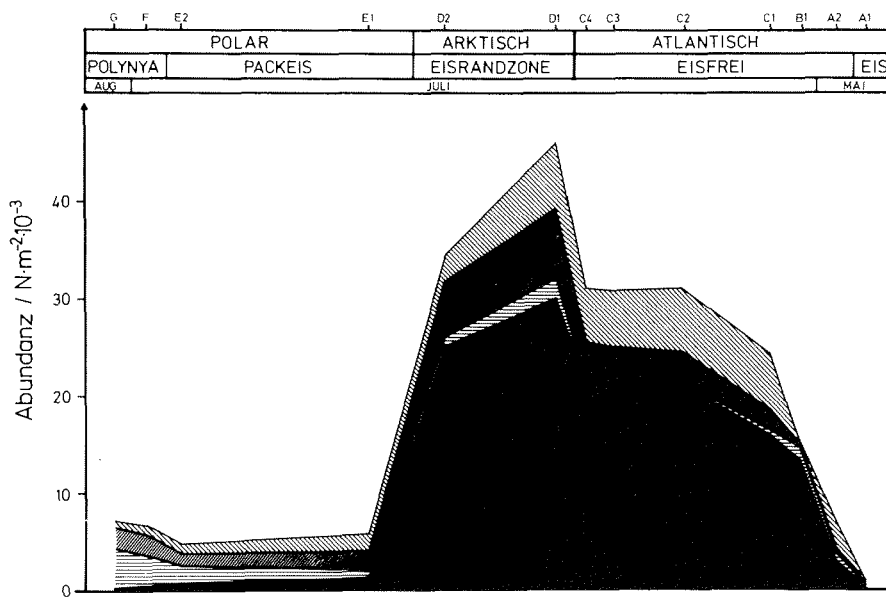


Abb. IV/2: Individuenbestand ( $\text{N} \cdot \text{m}^{-2}$ , Tiefen s. Tab. IV/1) von *Calanus* spp. und *M. longa* in den Stationsgruppen A - G. Legende wie in Abb. IV/1.

Fig. IV/2: Standing stock ( $\text{N} \cdot \text{m}^{-2}$ , integrated depths as given in Table IV/1) of *Calanus* spp. and *M. longa* at station groups A - G. Legend as indicated in Fig. IV/1.

## 1.2. Entwicklungsstadien

Vorkommen und Häufigkeit der Copepodidstadien I - V sowie der Männchen und Weibchen von *C. finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *M. longa* unterscheiden sich in den einzelnen Stationsgruppen deutlich voneinander. Im folgenden werden die Ergebnisse nacheinander für die einzelnen Arten vorgestellt (vgl. Abb. IV/3 und 4).

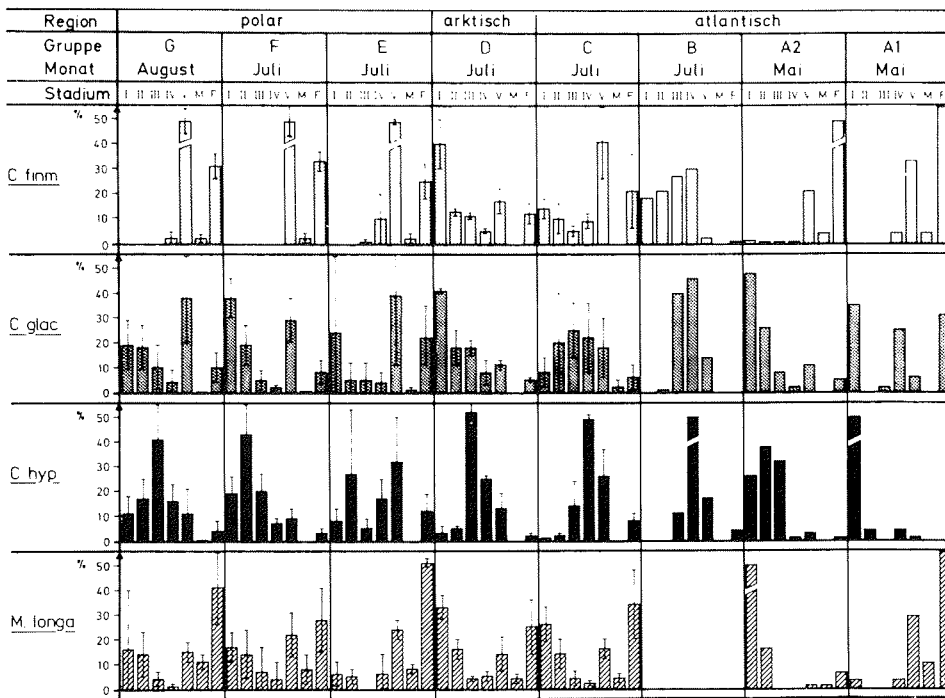


Abb. IV/3: Relative Häufigkeit der Copepodidstadien von *Calanus* spp. und *M. longa* in den Stationsgruppen A - G. Mittelwert und Standardabweichung aus der prozentualen Häufigkeit der Stadien an der Gesamtabundanz der Art an jeder Station.

Fig. IV/3: Relative frequency of the copepodid stages of *Calanus* spp. and *M. longa* at station groups A - G. Means and standard deviations derived from relative abundances of stages (in % of species abundance) at the respective station.

Bei der Darstellung der Ergebnisse werden folgende Indizes verwandt (zur Berechnung s. Kap. III):

Index A - beschreibt das Verhältnis zwischen Copepodidstadium V und Adulten. +1 bedeutet nur CV, -1 entsprechend nur Adulte, bei gleichen Anzahlen wird der Wert = 0.

Index E - beschreibt den Schwerpunkt der Stadienfrequenz der juvenilen Copepodide (CI - CIV). Der geringste mögliche Wert ist 1.5, wenn alle Individuen CI sind, entsprechend der höchste Wert 4.5 bei ausschließlich CIV.

Index T - gibt die Tiefe an, oberhalb und unterhalb der sich 50 % des Individuenbestandes aufhalten. Der Median der Aufenthaltstiefe steht hier als Maß für die Vertikalverteilung der Arten und Stadien.

Index K - gibt den Faktor an, um den sich die Individuendichte in einer Fangstufe vom Stationsmittel unterscheidet und macht damit die Vertikalverteilung von Stationen mit unterschiedlicher mittlerer Individuendichte vergleichbar.

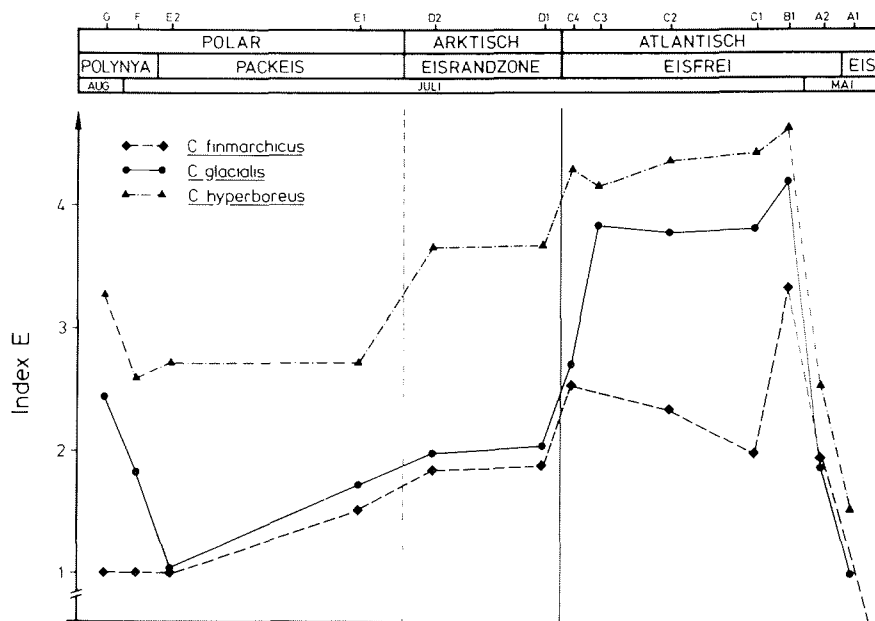


Abb. IV/4: Median der Abundanz der Copepodid I - IV (Index E) von *Calanus* spp. an den Stationen der Gruppen A - G.

Fig. IV/4: Median abundance of copepodid stages I - IV (Index E, as an indicator of the development of the spring generation) at all sampling stations of groups A - G. If all individuals found are in stage CI, Index E is 1.5, for CIV only, it is 4.5. The value 1 was chosen if no or only very few CI and no CII and CIII were found (for calculation method see III.2.1.).

#### I. *Calanus finmarchicus*

**Spitzbergen A (A1+2, Mai)** - Im van Mijenfjord (A1) besteht die Population fast ausschließlich aus Adulten und CV, und nur sehr wenigen Individuen im Copepodidstadium IV und I. 67 % der Individuen wurden in 70 - 90 m Tiefe gefangen. Auf dem Westspitzbergenshelf (A2) ist der relative Anteil juveniler Stadien (CI - CIV) ebenfalls sehr niedrig, jedoch sind hier Vertreter aller Stadien anwesend. Wie bei A1 überwiegen Adulte über CV, Index A wird negativ (A2: -0.6, bzw. A1: -0.3). Alle Stadien sind in der Tiefe zwischen 20 und 60 m am häufigsten.

**Spitzbergenshelf B (B1, Juli)** - Mitte Juli besteht die Population zu 98 % aus Individuen im Copepodidstadium CI bis CIV. Das Schwergewicht der Verteilung liegt auf CIII und CIV (E = 3.4). Männchen wurden nicht gefangen.



**Östliche Framstraße C, Eisrandzone D (C1-4, D1+2, Juli)** - Am Kontinentalhang Spitzbergens (C1) dominiert das CV Stadium mit 61 % aller Individuen. Diese stammen zu 79 % aus 200 - 500 m Wassertiefe, wo sie auch ihre höchste Individuendichte mit  $250 \text{ N} \cdot 10^{-1} \text{ m}^{-3}$  erreichen. In 0 - 40 m liegt die mittlere Dichte bei  $90 \text{ N} \cdot 10^{-1} \text{ m}^{-3}$ . Messungen der Prosomalänge der CV deuten auf zwei Größengruppen hin mit kleineren Individuen an der Oberfläche ( $L = 2390 \mu\text{m}$ , s.d. = 248, n = 27) und zunehmend größeren Tieren in den tiefen Fängen ( $L = 2528 \mu\text{m}$ , s.d. = 185, n = 121). Die Unterschiede sind wegen der Bimodalität der Verteilungen nicht signifikant (U-Test). Dieselbe Tendenz kann auch bei den Weibchen (14 % der Individuen) festgestellt werden. Diese erreichen jedoch ihre höchste Individuendichte zwischen 20 und 40 m ( $420 \text{ N} \cdot 10^{-1} \text{ m}^{-3}$ ), gegenüber ca.  $20 \text{ N} \cdot 10^{-1} \text{ m}^{-3}$  in den Tiefen unter 100 m. Oberhalb von 100 m ist Index A deutlich positiv, d. h. es gibt mehr Weibchen als CV, unterhalb dagegen negativ. CI ist das häufigste juvenile Stadium ( $E = 2.0$ ). Im Mittel befinden sich 98 % der CI - CIV in den obersten 40 m der Wassersäule.

Von Ost nach West nimmt der prozentuale Anteil der Copepodidstadien I - IV am Gesamtbestand kontinuierlich zu und die Stadienvorteilung verschiebt sich hin zu jüngeren Stadien. (vgl. Abb. IV/4). Copepodidstadium I ist an allen Stationen häufigstes juveniles Stadium. Die CI-Dichte ist in der Eisrandzone (D) jedoch 4mal höher als östlich der Polarfront (C). Dort ist der relative Anteil von CIV höher als von CIII, in der Eisrandzone dagegen geringer. An den Stationen östlich der Polarfront überwiegen CV über Adulte (Index A im Mittel 0.5), westlich davon ist das Verhältnis beinahe ausgeglichen (Index A = 0.2). Station C3 (Wirbel, s. II/2.) zeigt einige Besonderheiten: Weibchen stellen die häufigste Altersgruppe (Index A = -0.3). Sowohl Weibchen als auch CV erreichen ihre höchste Individuendichte in 30 - 50 m. Dagegen konzentrieren sich die Stadien CI - CIV in den darüber liegenden 30 m. Der Altersaufbau der juvenilen Stadien ist mit dem der anderen Stationen in der östlichen Framstraße (C) vergleichbar. In Gruppe C ist  $E = 2.3$  (s.d. = 0.26, n = 4), in Gruppe D in der Eisrandzone ist  $E = 1.9$  (s.d. = 0.11, n = 2). Die Mittelwerte unterscheiden sich signifikant (U-Test, m = 4, n = 2, p < 0.01).

**Packeis E (E1+2, Juli)** - Während auf den bisher erwähnten Framstraßenstationen alle Entwicklungsstadien von *C. finmarchicus* vorhanden sind, fehlen im Packeis die ersten drei Copepodidstadien völlig. 2/3 aller Individuen sind im Copepodidstadium V und 1/3 Weibchen und CIV. Zwischen 0 - 30 m und 200 - 500 m ist die Individuendichte am höchsten.

**Ostgrönlandschelf F+G (F1-9, Juli und G1-7, August)** - Die mittlere Individuendichte von *C. finmarchicus* liegt an allen Stationen auf dem EGS (außer G1) zwischen 10 und  $60 \text{ N} \cdot 10^{-1} \text{ m}^{-3}$  und unterscheidet sich nicht signifikant zwischen Juli und August (U-Test). Der Bestand ist wegen der verschiedenen Stationstiefen im August signifikant geringer ( $\text{N} \cdot \text{m}^{-2}$ , U-Test, m = 10, n = 6, p < 0.05). In beiden Probennahmezeiträumen besteht die Population allein aus Weibchen (33 %), Männchen (2 %) und CV (65 %) sowie vereinzelt CIV (vgl. Abb. IV/3). Nur an Station G1, bei im Mittel  $300 \text{ N} \cdot 10^{-1} \text{ m}^{-3}$ , gibt es außer den o.g. Altersgruppen auch insgesamt 11 % CI - CIV, was hauptsächlich auf CIV zurück geht (Index E = 4.2). Wahrscheinlich hat ein Teil dieser CIV bereits überwintert, so daß die neue Generation mit nur wenigen jungen Copepodidstadien vertreten wäre.

Die **Vertikalverteilung** von *C. finmarchicus* variiert stadienspezifisch. Die Stadien CI - CIV, deren mittlere Aufenthaltstiefe statistisch nicht verschieden ist (Friedmann-Test), sind in der geringsten Wassertiefe zu finden (Abb. IV/5). Die CV und Adulten halten sich demgegenüber in signifikant größerer Tiefe auf (U-Test, m = 6, n = 6, p < 0.01) auf. Besonders deutlich wird dies an Station C1 und C2, wo Copepodid CV auf Grund eines zweiten Dichtemaximums in 200 - 500 m eine mittlere Aufenthaltstiefe (T) von über 300 m erreicht. Von Ost nach West verringert sich T bis auf 40 m an Station D2 in der Eisrandzone. Auch innerhalb der euphotischen Zone (hier: die ersten beiden Fangstufen bis etwa 50 m) unterscheidet sich die Vertikalverteilung der jungen und alten Entwicklungsstadien (Abb. IV/6): In der östlichen Framstraße (C) deutet das hohe K in 0 - 20 m (erste Fangstufe) für die ersten vier Copepodidstadien auf eine starke Konzentration dieser Stadien an der Oberfläche. Je jünger die Stadien, desto eher sind sie nahe der Oberfläche anzutreffen. Umgekehrt wird K in der zweiten Fangstufe in 20 - 50 m umso größer, je älter die Entwicklungsstadien sind. Im Eisrandbereich (D) konzentrieren sich 2/3 aller Stadien in 20 - 50 m, wobei die CI - CIII auch oberhalb von 20 m relativ hohe Dichten erreichen. Im Packeis (E) leben alle Stadien oberflächennah. Die höchsten Individuendichten der juvenilen Stadien und damit auch der Art insgesamt befinden sich immer in den chlorophyllreichsten Tiefenstufen.

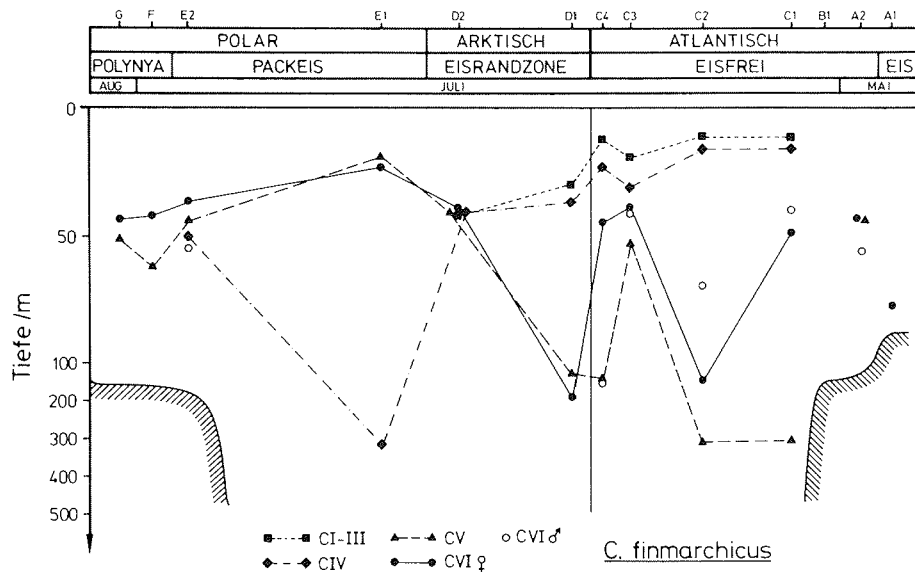


Abb. IV/5: Mittlere Aufenthaltstiefe (Index T) der Copepodidstadien von *C. finmarchicus* an den Stationen der Gruppen A - G.

Fig. IV/5: Median depth of occurrence (Index T) of the copepodid stages of *C. finmarchicus* at all sampling stations of groups A - G (for calculation method see III.2.1.).

Auf dem Ostgrönlandschelf (F+G) weist die mittlere Aufenthaltstiefe (T) aller Stadien eine große Schwankungsbreite auf. Die höchsten Individuendichten der Weibchen und CV sind in den Tiefenstufen mit der größten Phytoplanktonbiomasse und dem Chlorophyllmaximum. Im Gegensatz zu *C. glacialis* und *C. hyperboreus* (s.u.) besiedelt *C. finmarchicus* jedoch die gesamte Wassersäule, die mittlere Aufenthaltstiefe (T) liegt zwischen minimal 31 auf dem flachen Schelf und maximal 113 m im Bereich der Schelf-Gräben. Je größer die Wassertiefe, desto größer ist T von Copepodidstadium CV in beiden Monaten (Spearman Rangtest,  $n = 9$  bzw.  $6$ ,  $p < 0.05$ <sub>eing.</sub>). Weder zwischen den Entwicklungsstadien (CV und Weibchen) noch den Monaten (Juli und August) findet sich ein signifikanter Unterschied in der Tiefenverteilung (U-Test). An Station G1 befinden sich 84 % aller Individuen in weniger als 50 m Wassertiefe, bei mittleren Aufenthaltstiefen zwischen 16 m (CI) und 38 m (Männchen).

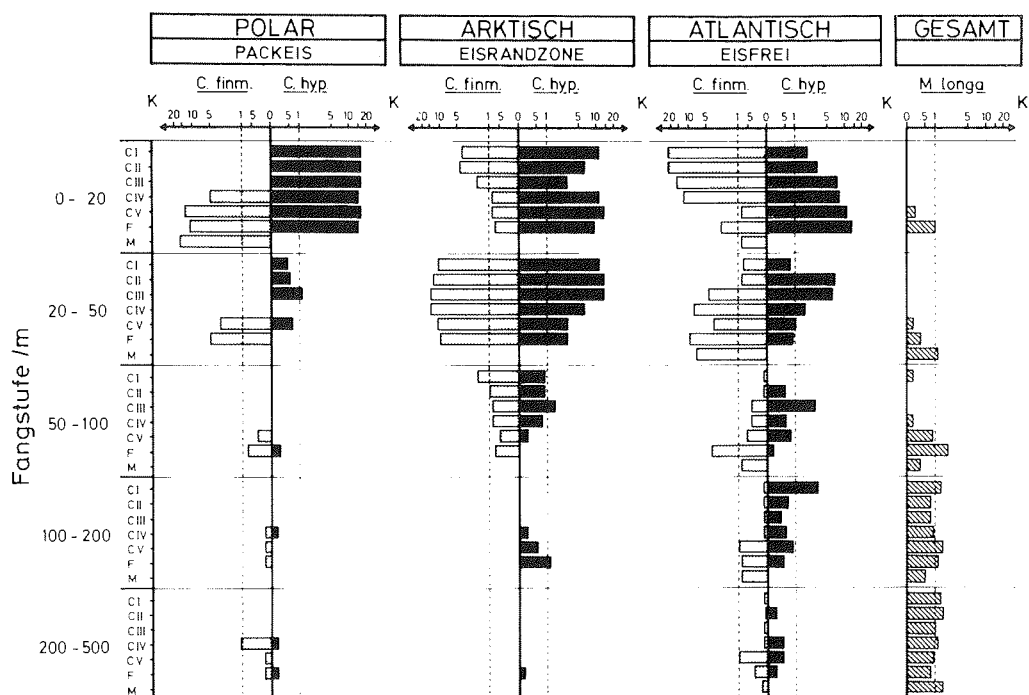


Abb. IV/6: Mittlere relative Individuendichte (Index K) der Copepodidstadien von *C. finmarchicus* und *C. hyperboreus* in den Fangstufen der Stationsgruppen C (östliche Framstraße), D (Eisrandzone) und E (Packeis) sowie von *M. longa* gemittelt über alle Stationen der Gruppen C - E (zur Berechnung s. Kap. III/2.1.). Achse von Index K im logarithmischen Maßstab  $y = \log(x+1)$ .

Fig. IV/6: Mean density of copepodid stages at each sampling interval in relation to the mean density of the respective stage in the whole water column sampled (500 - 0 m). Index K = factor for the deviation from the mean density per stage per station (for calculation see chapter III/2.1.). K was calculated for each station and for *C. finmarchicus* and *C. hyperboreus* later averaged for the stations in group C (eastern Fram Strait), D (MIZ) and E (pack ice). For *M. longa*, the mean from all stations in groups C - E is given. K-axis scale logarithmic ( $y = \log(x+1)$ ).

## II. *Calanus glacialis*

**Spitzbergen (A1+2, Mai)** - Im van Mijenfjord (A1) besteht die *C. glacialis* Population zu etwa je einem Drittel aus CI, CIV und Weibchen. Die meisten Individuen stammen aus mehr als 50 m Tiefe. Vor der Ijsfjordmündung (A2) sind außer Männchen alle Entwicklungsstadien im Fang vertreten, wobei 96 % der Population aus der 20 - 60 m Tiefenstufe stammen. Die Individuendichte der juvenilen Copepodidstadien sinkt von CI zu CIV, Index E = 1.9. CV und Adulte haben geringe Bedeutung.

**Spitzbergenschelf B (B1, Juli)** - Mitte Juli sind hier keine adulten Stadien in den obersten 50 m der Wassersäule zu finden, 14 % sind CV. Die CIII und CIV akkumulieren als 40 und 46 % der gezählten Individuen. Bei weniger als 1 % jüngeren Stadien führt das zu einem Index E von 4.1.

**Östliche Framstraße C (C1 - 4, Juli)** - Die mittlere Individuendichte liegt hier unter  $10 \text{ N} \cdot 10^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$  (im Mittel 4, s.d. = 3.17, d.h. es wurden im Schnitt nur ca. 50 Tiere pro Station gezählt) und nimmt vom Schelf nach Westen ab. Die Berechnung von Index E führt an allen Stationen zu sehr ähnlichen Ergebnissen (im Mittel 3.5, s.d. = 0.6, n = 4), die unter Vorbehalt in Abb. IV/4 aufgenommen wurden.

**Eisrandzone D, Packeis E (D1+2, E1+2)** - Die Individuendichte von *C. glacialis* an Station D1 - E2 beträgt 350, 130, 100 und  $380 \text{ N} \cdot 10^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$  in 50 - 0 m Tiefe. Der Altersaufbau der Population zeigt Ähnlichkeiten zwischen D1, D2 und E1: CI ist häufigstes Entwicklungsstadium mit einem Anteil von über 40 % an der Population. Die Individuendichte nimmt von CI zu CIV ab, ebenso von Ost nach West. Index E sinkt dabei von 2.1 (D1) und 2.0 (D2) auf 1.7 (E1). An Station E2 sind weniger als 10 % juvenile Stadien vorhanden, hauptsächlich CIV. In beiden Gruppen besteht ein Verhältnis von 1:2 zwischen Adulten und CV, die Individuendichte ist an E2 jedoch wesentlich höher als an den drei anderen Stationen. Das Verhältnis von Adulten zu juvenilen Copepodiden (CI - CIV) sinkt von Ost nach West von 1:20 (D1+2, E1) auf 1: < 0.5 (E2).

Abbildung IV/7 zeigt die mittleren Aufenthaltstiefen (Index T) von *C. glacialis* in den Regionen der Framstraße: Die CI - CIV sind westlich der Polarfront zu ca. 90 % in weniger als 50 m Wassertiefe zu finden. In der östlichen Framstraße und der Eisrandzone (D1) befinden sich CV und Weibchen in mehr als 100 m Tiefe. Der Anteil der oberflächennah lebenden Tiere nimmt nach Westen hin bis auf fast 100 % zu.

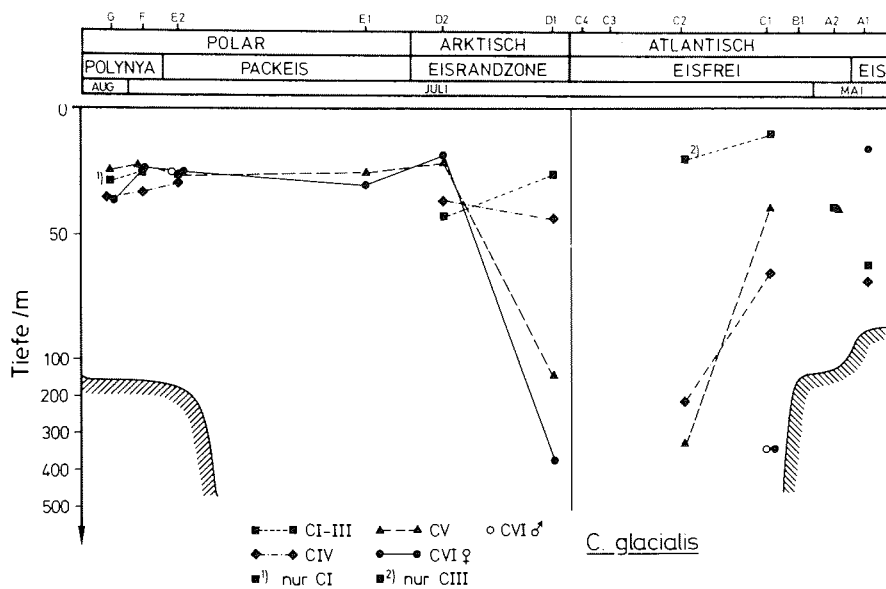


Abb. IV/7: Mittlere Aufenthaltstiefe (Index T) der Copepodidstadien von *C. glacialis* an den Stationen der Gruppen A - G.

Fig. IV/7: Median depth of occurrence (Index T) of the copepodid stages of *C. glacialis* at the sampling stations of groups A - G (for calculation method see III.2.1.).

**Ostgrönlandschelf F+G (F1-9 Juli und G1-7 August)** - Im Juli und August befinden sich im Mittel 92 % des Individuenbestandes oberhalb von 50 m Wassertiefe. Unterschiede in der Individuendichte zwischen Juli und August können für keine der Altersgruppen nachgewiesen werden. Im Mittel 40, 180 und 450  $N \cdot 10^{-1} m^{-3}$  Adulte, CV und CI - CIV in 50 - 0 m entsprechen einem Verhältnis von etwa 1:5:10. Die Individuendichte von CI - CIV ist an den Stationen im Juli (50 - 0 m) umso größer, je höher die mittlere Wassertemperatur in dieser Wasserschicht ist (Spearman Rangtest,  $n = 9$ ,  $p < 0.05$ ). Vom August liegen keine ausreichenden Temperaturdaten vor.

Der aus der Verteilung der CI - CIV ermittelte Index E konnte jedoch weder mit der mittleren Wassertemperatur (50 - 0 m), noch mit dem Chlorophyllbestand ( $mgm^{-2}$ ) der jeweiligen Station korreliert werden (Spearman Rangtest). Index E liegt im Juli zwischen 1.7 und 2.1, im Mittel bei 1.9. Copepodid CI ist häufigstes Entwicklungsstadium, die Individuendichte nimmt zu CIV kontinuierlich ab. Im August (ohne G1) sinkt der Anteil der CI, derjenige der CII steigt etwas. Index E schwankt zwischen 2.0 und 2.7, im Mittel 2.2. Die Mittelwerte von Index E im Juli und August unterscheiden sich signifikant (U-Test,  $m = 9$ ,  $n = 6$ ,  $p < 0.01$ , vgl. Abb. IV/7). In den 14 Tagen zwischen den Probenahmen veränderte sich der mittlere Index E damit um den Betrag von 0.36, entsprechend einer täglichen Entwicklungsgeschwindigkeit von 2.6 %, bzw. einer Stadiendauer von 39 Tagen.

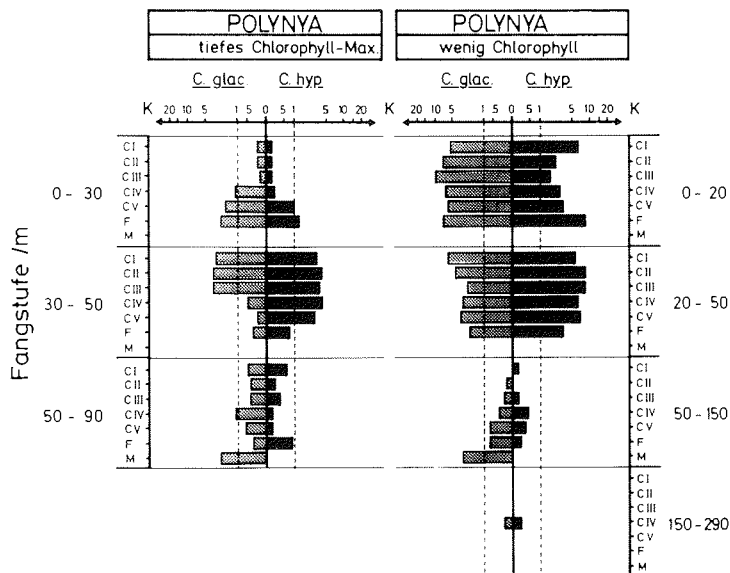


Abb. IV/8: Mittlere relative Individuendichte (Index K) der Copepodidstadien von *C. glacialis* und *C. hyperboreus* auf dem Ostgrönlandschelf im Juli an zwei ausgewählten Stationen: links mit Chlorophyllmaximum ( $>2 mgm^{-3}$ ) in 30 - 50 m Tiefe (Stat. F8), rechts mit gleichmäßig geringen Chlorophyllkonzentrationen ( $<0.5 mgm^{-3}$ , Stat. F9). Achse von Index K im logarithmischen Maßstab  $y = \log(x+1)$ .

Fig. IV/8: Mean density of *C. glacialis* and *C. hyperboreus* copepodid stages on the East Greenland Shelf at each sampling interval in relation to the mean density of the respective stage in the whole water column sampled. Index K = factor for the deviation from the mean per station, for calculation see III.2.1.. The two stations shown are representative for the vertical distribution in case of a pronounced chlorophyll maximum ( $>2 mg m^{-3}$ ) at 30 - 50 m depth (station F8, left), and for unstratified low chlorophyll concentrations (stat.F9,  $<0.5 mgm^{-3}$ ). K-axis scale logarithmic ( $y = \log(x+1)$ ).

An Station G1 liegt das Verhältnis von Adulten zu CV und CI - CIV bei 1:5:2. Der größte Teil der CI - CIV befindet sich im Copepodidstadium IV, Index E ist 3.9. Abbildung IV/9 zeigt den Verlauf von Index E für *C. glacialis* als Funktion des Längengrades der Stationen im Juli und August auf dem Ostgrönlandschelf. Es deutet sich in beiden Monaten an, daß E an den östlichen Stationen größer ist als an den westlichen.

Auf dem Ostgrönlandschelf haben alle Entwicklungsstadien eine mittlere Aufenthaltstiefe (T) von weniger als 50 m (vgl. Abb. IV/7). Unterschiede zwischen den Stationen im Juli und August sind statistisch nicht signifikant (Friedmann Test). Abb. IV/8 verdeutlicht an zwei Beispielen die Tiefenverteilung von *C. glacialis* anhand der unterschiedlichen Individuendichten der Entwicklungsstadien in den Fangstufen von Stationen mit tiefem (F8) und weniger ausgeprägten oder flacherem Chlorophyll *a*-Gipfel (F9): bei tiefem Chlorophyllmaximum konzentrieren sich alle CI - CIII in der Fangstufe mit den höchsten Chlorophyllwerten, hier 30 - 50 m, während CV und Weibchen in der Fangstufe darüber ihre höchste Individuendichte erreichen. CIV kommt in beiden Horizonten vor. Bei flachem Chlorophyllmaximum dagegen bewohnen alle Entwicklungsstadien gleichermaßen die obersten Wasserschichten - der im Vergleich zu F8 höhere Index K an F9 ergibt sich aus der größeren Wassertiefe. Männchen fehlten an beiden Stationen.

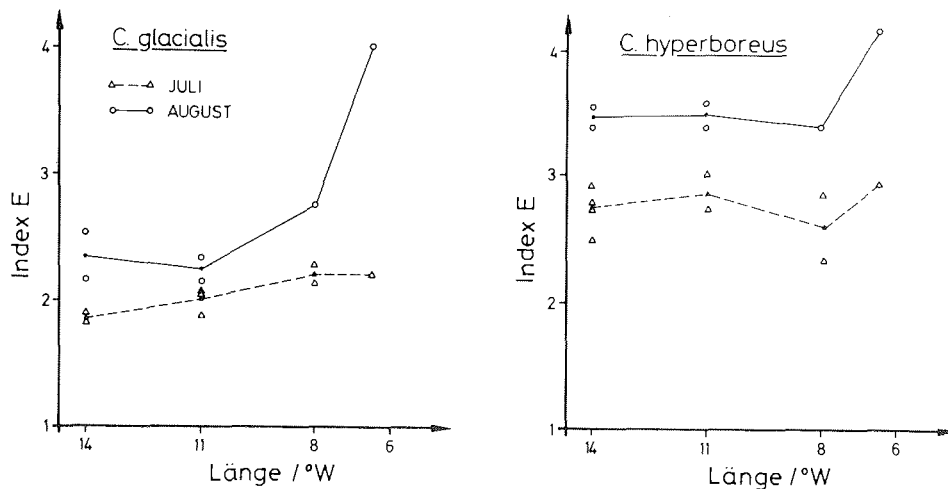


Abb. IV/9: Der Median der Abundanz der Copepodidstadien I - IV (Index E) von *Calanus glacialis* und *C. hyperboreus* auf dem Ostgrönlandschelf im Juli (Stationsgruppe F) und August (Stationsgruppe G).

Fig. IV/9: Median abundance of copepodid stages I - IV (Index E, as an indicator of the development of the spring generation) on the East Greenland Shelf in July (group F) and August (group G) (for calculation method see III.2.1.). The line connects the means of stations located at the same latitude.

### III. *Calanus hyperboreus*

**Spitzbergen A (A1+2, Mai)** - Im van Mijenfjord (A1) gehören 92 % des Bestandes zum ersten Copepodidstadium, dessen Individuen sich zu 93 % unterhalb von 50 m Wassertiefe befinden. CII, CIV und CV sind nur vereinzelt im Fang, Adulte fehlen ganz. Auf dem Spitzbergenschelf (A2) stellen die Copepodidstadien I - III 97 % aller Individuen mit Anteilen von etwa je 1/3 für die drei Stadien. Damit findet im Vergleich zu A1 eine deutliche Verschiebung der Altersstruktur hin zu älteren Stadien statt (E = 2.6). 95 % der Individuen befinden sich zwischen 20 und 60 m Tiefe.

**Spitzbergenschelf B, östliche Framstraße C (B1, C1-4)** - Im Juli zeigt der Altersaufbau der *C. hyperboreus* Population an allen Stationen eine eindeutige Dominanz des IV. Copepodidstadiums. Der Anteil von CIV auf diesen Stationen beträgt im Mittel 53 % bei ebenfalls relativ konstanten Individuendichten von  $68 \text{ N} \cdot 10^{-1} \text{ m}^{-3}$  (s.d. = 18.0, n = 5). Index E lautet im Mittel 4.4 (s.d. = 0.14, n = 5) und basiert auf Einzelwerten, die von Ost nach West eine leicht abnehmende Tendenz haben (vgl. Abb. IV/4). Der Anteil der jungen Copepodidstadien (CI - CIII) nimmt dementsprechend zur Polarfront hin zu, der der CV tendenziell ab.

**Eisrandzone D (D1+2)** - Ca. 95 % der *C. hyperboreus*-Population befindet sich in den obersten 50 m der Wassersäule, wo Individuendichten von 1240 und  $940 \text{ N} \cdot 10^{-1} \text{ m}^{-3}$  angetroffen wurden. Bei im Vergleich zu den Stationen der östlichen Framstraße (B, C) etwa gleich bleibenden Individuendichten für Weibchen und CV steigt in der Eisrandzone die Zahl der jungen Copepodidstadien bei gleichzeitiger Verschiebung der Altersstruktur hin zu jüngeren Stadien. CIII ist häufigstes Entwicklungsstadium mit über 50 % Anteil an der Gesamtindividuedichte. Index E liegt bei 3.7.

**Packeis E (E1+2)** - Im Packeis ist die Alterszusammensetzung der zu über 90 % in 50 - 0 m lebenden Population noch jünger als in der Eisrandzone (vgl. Abb. IV/3): Gemittelt ist CII häufigstes juveniles Stadium. Index E beider Stationen lautet 2.7. Von CIII, deren Individuendichte unterhalb von 50 m höher ist als darüber, zu CV steigt die Abundanz wieder. Die Zweigipfligkeit der Verteilungen weist darauf hin, daß hier möglicherweise zwei oder mehr verschiedene Generationen gleichzeitig gefunden wurden. Unter der Annahme, daß die CIV nicht oder nur zu einem kleinen Teil aus der im Untersuchungsjahr geschlüpften Generation stammen, sondern älter sind, berechnet sich Index E für CI - CIII zu 2.2 bzw. 2.5 an Station E1+2.

**Ostgrönlandschelf F+G (F1-9 Juli und G1-7 August)** - Gesamtbestand ( $\text{Nm}^{-2}$ ) und mittlere Individuendichte in 50 - 0 m Tiefe ( $\text{Nm}^{-3}$ ) der Art sowie der Stadiengruppen CI - CIV, CV und Weibchen sind im Juli und August statistisch nicht zu unterscheiden (U-Test). Es gibt im Mittel  $2250 \text{ Nm}^{-2}$ , davon 94 % oberhalb von 50 m Wassertiefe. Die mittleren Individuendichten in 50 - 0 m betragen bei vergleichbaren Stadiengruppenverteilungen im Juli und August 13, 40 und  $396 \text{ N} \cdot 10^{-1} \text{ m}^{-3}$  entsprechend einem Verhältnis von 1:3:30 von Weibchen, CV und CI - CIV. Während mit einer Ausnahme an allen Juli-Stationen Copepodidstadium CII häufigstes Entwicklungsstadium ist, dominiert 2 Wochen später im August CIII. An Station G1 liegt der Schwerpunkt der Stadienverteilung auf CIII, CIV und CV. Weibchen sind an dieser Station absolut und relativ wesentlich häufiger als an den anderen Stationen beider Monate.

Die Entwicklung scheint an allen Stationen gut synchronisiert zu sein, so daß deutliche Peaks der relativen Häufigkeit der einzelnen Stadien zu beobachten sind (vgl. Abb. IV/3): Index E lautet im Juli gemittelt 2.6, mit Werten zwischen 2.2 und 2.8. Im August liegt E bei gemittelt 3.3 (Bereich: 3.2 - 3.4, G2-7). Die Mittelwerte beider Monate unterscheiden sich signifikant (U-Test, m = 10, n = 6,  $p < 0.01$ , Abb. IV/9). Aus der Differenz der Indizes E und dem Intervall von 15 Tagen zwischen beiden Probennahmen läßt sich ganz grob eine mittlere Stadiendauer von 20 Tagen berechnen. Weder Index E noch der CI - CIV-Bestand können mit dem Chlorophyllbestand der jeweiligen Stationen oder der mittleren Wassertemperatur der obersten 50 m korreliert werden (Spearman Rangtest).

Abbildung IV/9 zeigt den Verlauf von Index E für *C. hyperboreus* als Funktion des Längengrades der Stationen im Juli und August auf dem Ostgrönlandschelf. Im Juli scheint ein Nord-Süd-Gefälle in der Stadienentwicklung zu bestehen. Die Stationen einer Breite (79 °N, 80 °N) haben etwa gleiche Indizes E. Im August zeigen Station G2 - 7 einen vergleichbaren Entwicklungsstand der juvenilen Copepodide. Gleichzeitig liegt E weiter südlich an Station G1 mit 3.9 wesentlich höher.

Die **Vertikalverteilung** von *C. hyperboreus* ist an den Stationen der östlichen Framstraße (C) sehr variabel (Abb. IV/10): Zwar erreichen alle Stadien ihre höchste Individuendichte in 0 - 20 m Tiefe, während sich aber bei bimodaler Vertikalverteilung der Individuendichte an Station C1 nur 23 % des Gesamtbestandes ( $\text{Nm}^{-2}$ ) in 0 - 40 m aufhalten, sind es 78 % bei C2. Daraus ergeben sich mittlere Aufenthaltstiefen von CIV, CV und Weibchen von 209 m, 167 m und 70 m (C1) bzw. jeweils 13 m (C2). An Station C3 und 4 befinden sich 61 bzw. 53 % aller Individuen oberhalb von 50 m. Die allgemeine Tendenz geht von Ost nach West zu geringeren mittleren Aufenthaltstiefen der älteren

Entwicklungsstadien. Besonders deutlich wird dies an den Stationen westlich der Polarfront (D, E), wo die mittlere Aufenthaltstiefe aller Stadien weniger als 50 m beträgt. Die in geringer Zahl in der östlichen Framstraße (C) gefangenen CI kommen ausschließlich aus 100 - 200 m Tiefe, an C3 auch aus Oberflächennähe. Je älter die Entwicklungsstadien sind, desto stärker ist die Tendenz, sich in der oberflächennahen Wasserschicht zu konzentrieren, während die jüngsten Copepodide ihre höchste Individuendichte in der Fangstufe darunter haben (Abb. IV/6).

Auf dem Ostgrönlandschelf beträgt die mittlere Aufenthaltstiefe aller Stadien im Mittel 27 m und liegt zwischen 13 und 41 m. Die Variation zwischen den Stationen ist relativ gering. Zwischen Juli und August läßt sich kein signifikanter Unterschied nachweisen (U-Test). Alle Stadien befinden sich zu ca. 96 % in der euphotischen Zone. Der vertikale Verbreitungsschwerpunkt von Weibchen scheint höher zu liegen als der der CI - CIV, deren mittlere Aufenthaltstiefe (Index T) mit der Tiefe des Chlorophyllpeaks zusammenfällt oder etwas darunter liegt. Weibchen dagegen erreichen oberhalb der Zone erhöhter Chlorophyllkonzentration ihre höchste Individuendichte (Abb. IV/10).

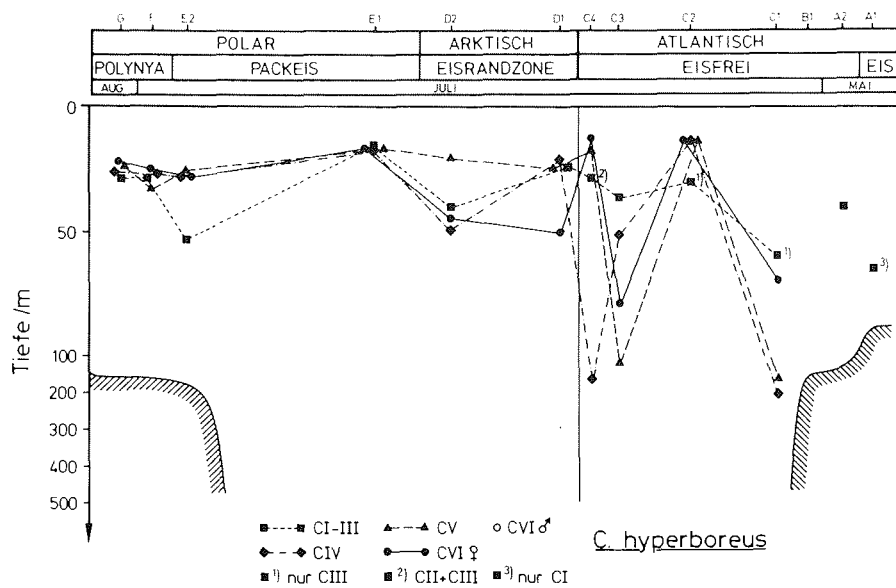


Abb. IV/10: Mittlere Aufenthaltstiefe (Index T) der Copepodidstadien von *C. hyperboreus* an den Stationen der Gruppen A - G.

Fig. IV/10: Median depth of occurrence (Index T) of copepodid stages of *C. hyperboreus* at all sampling stations of groups A - G (for calculation method see III.2.1.).



#### IV. *Metridia longa*

**Spitzbergen A (A1+2, Mai)** - Im van Mijensfjord (A1) besteht die Population zu 92 % aus Adulten und Subadulten. Ein kleiner Teil der Population lebt direkt unter dem Eis an der Oberfläche. Vor der Ijsfjordmündung (A2) konzentrieren sich alle Stadien in 60 - 110 m Tiefe. Index E lautet hier 1.6, beruhend auf 76 % CI und 16 % CII; es fehlen ältere Copepodide.

**Östliche Framstraße C, Eisrandzone D (C1-4, D1+2 Juli)** - Die Stadienverteilung von *M. longa* ist an allen Stationen zweigipflig: Copepodidstadium I ist mit im Mittel 28 % der Population häufigstes juveniles Stadium und hat eine Individuendichte von minimal 19 (C1), maximal  $48 \text{ N} \cdot 10^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$  (D1). Von Ost nach West nimmt die Individuendichte der juvenilen Stadien ab. Die Abundanz von CIII und CIV bleibt an allen Stationen unter  $10 \text{ N} \cdot 10^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$ . Der zweite Gipfel geht auf einen im Mittel bei 31 % der Individuen liegenden Anteil der Weibchen zurück. Index E liegt zwischen 2.2 (C1) und 1.6 (C4), hat also eine von Ost nach West fallende Tendenz (vgl. Abb. IV/4). Die Werte von Gruppe D fallen auch in diesen Bereich.

**Packeis E (E1+2, Juli)** - Im Gegensatz zum hohen Anteil juveniler Stadien an allen östlicheren Stationen sind im Packeis nur ca. 10 % der Populationen im Stadium CI und CII. Es wurde kein Individuum im Copepodidstadium CIII gefangen, CIV hat nur an E1 Bedeutung. Das Verhältnis von Adulten zu CV und den juvenilen Stadien ist etwa 1 : 0.5 : 0.3.

**Ostgrönlandschelf F+G (F1-9 Juli und G1-7 August)** - Bestand und Individuendichte von *M. longa* sind abhängig von der Lage der Stationen über dem Schelf: Weniger als 10 % der Individuen befinden sich in 0 - 50 m Wassertiefe, vorwiegend Weibchen, Männchen und CV, während die CI-CIV ausschließlich in größerer Tiefe in den das Schelf durchziehenden Gräben gefunden wurden. Die Individuendichten liegen im Bereich von unter 1 bis  $35 \text{ N} \cdot 10^{-1} \cdot \text{m}^{-3}$ .

Index E ist von Station zu Station sehr unterschiedlich und läßt keine systematische Veränderung vom Juli zum August erkennen. Index E liegt zwischen minimal 1.8 und maximal 3.6.

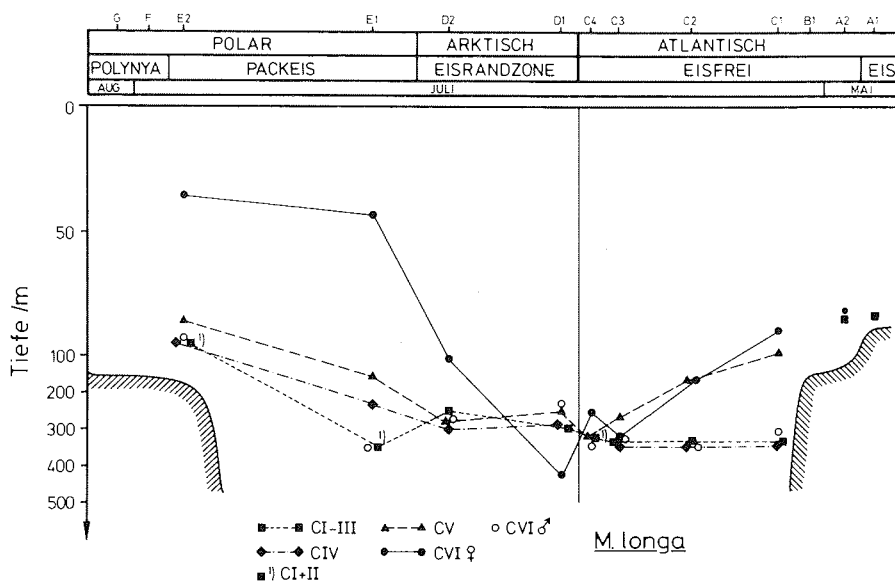


Abb. IV/11: Mittlere Aufenthaltstiefe (Index T) der Copepodidstadien von *M. longa* an den Stationen der Gruppen A - G.

Fig. IV/11: Median depth of occurrence (Index T) of copepodid stages of *M. longa* at all sampling stations of groups A - G (for calculation method see III.2.1.).

**Vertikalverteilung** - In der östlichen Framstraße (C) und im Eisrandbereich (D) ist die mittlere Aufenthaltstiefe (T) der juvenilen Copepodide (CI - CIV) und Männchen statistisch nicht voneinander zu unterscheiden, während T von CV und Weibchen signifikant geringer war (Friedmann-Test, anschließend Wilcoxon Wilcox,  $p < 0.05$ ). In Gruppe C liegt die mittlere Aufenthaltstiefe der CI - CIV und Männchen bei 336 - 339 m, in Gruppe D dagegen bei gemittelt 280 m für die CI - CIV, 250 m für Männchen. T der Weibchen schwankt zwischen unter 100 und mehr als 400 m. Insgesamt steht die Population westlich der Polarfront (D) höher in der Wassersäule als östlich der Polarfront (C). Im Packeis liegt T der wenigen CI, CII und Männchen in 350 m Tiefe, von CIV dagegen bei 200 m. Weibchen haben an allen Stationen die geringste mittlere Aufenthaltstiefe. Diese sinkt von Ost nach West, steigt dann jedoch bis auf 43 m an Station E1. Ähnlich verläuft die Tendenz bei den CV (Abb. IV/11).

Die unterschiedlichen Vertikalverteilungsmuster der Entwicklungsstadien werden bei Betrachtung der Individuendichten in den einzelnen Fangstufen noch deutlicher (Abb. IV/6): die Individuendichte von CI - CIV und Männchen ist in 200 - 500 m Tiefe am höchsten und geht dann ab 50 m bis auf Null zurück. Weibchen erreichen im Mittel ihre höchste relative Individuendichte in 50 - 100 m Tiefe, die CV in 100 - 200 m. Copepodidstadium CV und Weibchen sind die einzigen Entwicklungsstadien, die regelmäßig auch in den oberflächennahen Wasserschichten bis 50 m angetroffen werden. Alle Entwicklungsstadien von *M. longa* haben in der westlichen Framstraße ihre höchste Individuendichte in geringeren Tiefen als in der östlichen Framstraße.

### 1.3. Die Gonadenreife der Weibchen.

Zur Beschreibung der Gonadenreife wird im folgenden die relative Häufigkeit von Individuen mit unreifen, reifen und abgelaichten Gonaden einer Fangstufe, Station oder Stationsgruppe angegeben sowie ergänzend in einigen Fällen der Gonadenindex G verwendet, der den Median der Reifestadien-Verteilung in den Fangstufen der Multinetzfänge bezeichnet (siehe Kap. III). Index  $G = 7$  bedeutet, daß die Gonaden aller Individuen laichreif sind.  $G < 7$  deutet auf unreife,  $G > 7$  dementsprechend auf abgelaichte Gonaden.

#### I. *Calanus finmarchicus*

**Spitzbergen A (A1+2, Mai)** - Im van Mijenfjord (A1) haben die nahe der Oberfläche lebenden Weibchen reife Gonaden, unterhalb von 70 m dagegen hat ca. die Hälfte der Individuen abgelaicht. Auf dem Westspitzbergenschelf (A2) befinden sich in allen Tiefenstufen überwiegend laichreife Weibchen, die z.T. noch Spermaphoren tragen.

**Östliche Framstraße C (C1-4, Juli)** - An allen Stationen befinden sich oberhalb von 100 m nahezu ausschließlich Weibchen mit reifen Gonden (Abb. IV/12). Von Ost nach West nimmt hier der Anteil reifer Weibchen von 92 auf 100 % zu. Unterhalb von 100 m Tiefe hingegen sind an den beiden östlichen Stationen (C1+2) weniger als 5 % der Weibchen reif, nahe der Polarfront (C3+4) erhöht sich der Anteil auf ca. 40 %. Der Gonadenindex (G) liegt in den obersten 100 m nahe 7, unterhalb im Bereich zwischen 7 und 9. Weibchen aus 500 - 1000 m Tiefe aus dem gleichen Gebiet sind ausnahmslos abgelaicht.

**Eisrandzone D (D1+2, Juli)** - In der Eisrandzone haben an Station D1 in den oberen 100 m der Wassersäule nur etwas mehr als die Hälfte aller Weibchen reife Gonaden. Der Rest ist bis auf sehr wenige unreife Individuen nicht mehr laichbereit. Station D2 hat in 25 - 50 m Tiefe eine hohe Individuendichte überwiegend reifer Weibchen. Unterhalb von 100 m gibt es an beiden Stationen praktisch keine Tiere mit reifen Gonaden: 67 % sind abgelaicht und 27 % sind juvenil. Individuen mit nicht entwickelten Gonaden befinden sich vor allem in der 200 - 500 m Fangstufe. In 500 - 1000 m gibt es ausschließlich abgelaichte Weibchen.

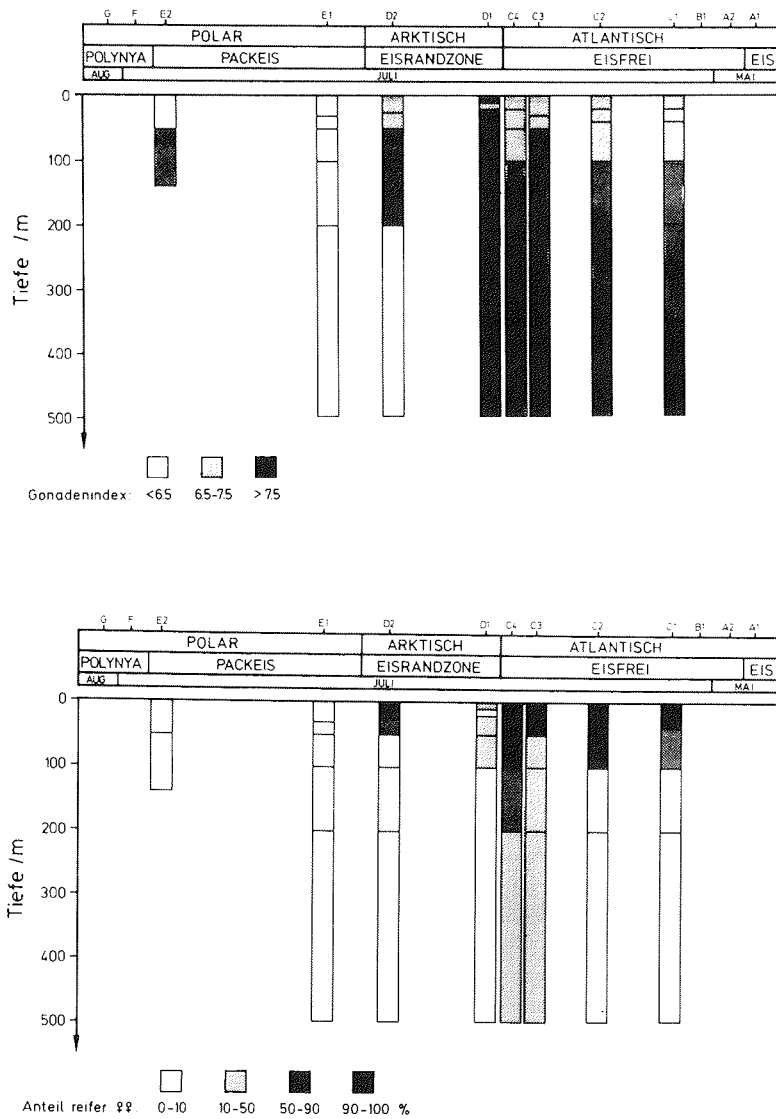


Abb. IV/12: Gonadenreife der Weibchen von *Calanus finmarchicus* an den Stationen der Gruppen C - E: mittlere Gonadenreife (Index G, oben) und Prozent laichreife Weibchen in den Fangstufen.

Fig. IV/12: Gonad maturity of *C. finmarchicus* females at the sampling stations of groups C - E: median gonad maturity (Index G, above) and percent mature females per sampling depth (below).

**Packeis E** (E1+2, Juli) - Im Packeis haben weniger als 5 % der Weibchen reife Gonaden. Diese Tiere sind ausschließlich an der Oberfläche zu finden. Die meisten Weibchen sind unreif.

**Ostgrönlandschelf F+G** (F1-9, Juli und G1-7, August) - Im Juli haben im Mittel 17 % der Weibchen reife Gonaden, im August 25 %. Die Mittelwerte unterscheiden sich jedoch nicht signifikant (U-Test). Während im Juli etwa die Hälfte aller Individuen unreife Gonaden haben, sind es im August etwas weniger (30 %). Der Anteil der abgelaichten Tiere erhöht sich in diesem Zeitraum und liegt im August in Wassertiefen ab 100 m, z.T. ab 50 m, bei nahezu 100 %.

## II. *C. glacialis*

Sowohl im Mai als auch im Juli und August wurden an allen Stationen überwiegend bis ausschließlich Weibchen mit reifen Gonaden gefangen.

Im **van Mijenfjord** (A1, Mai) haben die Weibchen in allen Wasserschichten reife Gonaden, vereinzelt auch noch angeklebte Spermatophoren. In der **östlichen Framstraße** (C) und in der **Eisrandzone** (D) gibt es nur reife Weibchen, im **Packeis** (E) dagegen haben bis zu 20 % der Tiere unreife Gonaden (E1). Die mittlere Gonadenreife der Weibchen an den Stationen in der **Ostgrönlandpolynya** unterscheidet sich zwischen Juli ( $G = 6.9$ , s.d. = 0.1,  $n = 9$ ) und August ( $G = 7.0$  (s.d. = 0.1,  $n = 6$ ), nicht signifikant (U-Test). Die Tiere haben gemittelt zu 93 und 97 % reife Gonaden, minimal zu 72 % (F2) und maximal zu 100 % (G 5+6). Jüngere Weibchen befinden sich vorwiegend innerhalb, abgelaichte Weibchen unterhalb der euphotischen Zone.

## III. *C. hyperboreus*

**Spitzbergen A** (Mai) - Im van Mijenfjord (A1) wurde mit dem Multinetz kein, auf dem Spitzbergenschelf (A2) nur ein einziges, altes, Weibchen gefangen ( $G = 9$ ). In Bongofängen wurden jedoch auch Weibchen mit noch reifen Gonaden gefunden.

Übrige Stationsgruppen - Die im **Juli und August** gefangenen Weibchen zeigen an allen Stationen in den obersten 200 m der Wassersäule unentwickelte Gonaden. In der östlichen Framstraße (C1-4) kommen in 200 - 500 m Tiefe unreife und abgelaichte Weibchen gemischt vor, unterhalb von 500 m ausschließlich alte Tiere. In der Eisrandzone treten an Station D1 nur unterhalb von 500 m Weibchen mit unentwickelten und abgelaichten Gonaden gemischt auf, an Station D2 dagegen auch an der Oberfläche.

## IV. *M. longa*

**Spitzbergen A** (A1+2, Mai) - Sowohl im van Mijenfjord (A1) als auch auf dem Schelf (A2) haben die Weibchen überwiegend reife Gonaden (Stationsmittel  $G = 7.1$  bzw. 6.8).

In der **östlichen Framstraße** (C), der **Eisrandzone** (D) und E1 im **Packeis** gibt es gemittelt 90 % Weibchen mit reifen Gonaden. Zur Oberfläche hin steigt der Anteil der Individuen mit reifen Gonaden. Unterhalb von 100 m Wassertiefe sind immer noch ca. 75 % der Weibchen laichreif, Weibchen mit unreifen bzw. abgelaichten Gonaden machen maximal 25 bzw. 20 % der Individuen aus. In 500 - 1000 m kommen nur reife und abgelaichte Weibchen vor. An Packeisstation E2 auf dem Ostgrönlandschelf sind die Gonaden im Mittel weniger weit entwickelt und nur 65 % der Weibchen haben reife Gonaden.

Auf dem **Ostgrönlandschelf** haben im Juli (F) im Mittel 83 % der Weibchen reife Gonaden. Weibchen mit unreifen Gonaden wurden hauptsächlich in den untersten Fangstufen der tieferen Stationen gefangen. Weniger als 4 % der Weibchen haben abgelaichte Gonaden. Im August (G) wurden nur an Station G1 und G7 größere Anzahlen Weibchen gefangen, die zu etwa 90 % reif sind.

## 2. Reproduktion

### 2.1. Langfristige Veränderungen der Gonadenreife im Experiment

Die langfristige Veränderung der Gonadenreife von adulten Weibchen der drei *Calanus*-Arten und *M. longa* wurde im Rahmen der Häutungs- und Hungerexperimente beobachtet, die unter IV/3.3. und 3.4. beschrieben werden. In einigen längeren Experimenten mit *C. glacialis* zur Eiproduktion bei wechselnden Nahrungsverhältnissen (vgl. IV/2.4.) wurde ebenfalls die Gonadenreife bestimmt. Alle Experimente fanden im Dauerdämmerlicht bei 0 °C statt. Während die Tiere in den Häutungsexperimenten mit Algen gefüttert wurden, lebten diejenigen in den Hungerexperimenten in filtriertem Seewasser.

#### I. *Calanus finmarchicus*

Aus den im Mai auf dem Yermakplateau gefangenen Copepodid V von *C. finmarchicus* häuteten sich in zwei Parallelexperimenten innerhalb von 2 Wochen die ersten Tiere zu Weibchen (vgl. IV/3.4.). Nach weiteren 3 Wochen waren jeweils 75 % der Tiere adult und die Gonaden der Weibchen im Mittel halbreif ( $G = 3$  bzw.  $5.3$ ). In der Eisrandzone (D2) im Juli gefangene Weibchen entwickelten innerhalb von zwei Wochen in zwei Parallelexperimenten (vgl. IV/2.2.), in denen sie gefüttert wurden, ihre am Fangtag im Mittel nur halbreifen Gonaden ( $G = 5$ ) zu reifen und abgelaichten Gonaden ( $G = 7.3$ ).

#### II. *Calanus glacialis*

Im Juli auf dem Ostgrönlandschelf als CV gefangene Individuen legten sofort nach der Häutung zu Adulten im Herbst und Winter Gonaden an (vgl. IV/3.4.). Nach etwa zwei Monaten waren die Gonaden in zwei Parallelexperimenten bei 60 % der Weibchen im Reifestadium 1 - 3, bei 40 % im Reifestadium 5. Etwa die Hälfte aller Weibchen, die sich im Verlauf des Winters entwickelten, überlebten bis Juni des folgenden Jahres bei sehr wenig Nahrung. Nach 3 Wochen Fütterung mit *Phaeocystis pouchetii* waren Divertikel und Ovidukte mit anscheinend reifen Eiern gefüllt.

*C. glacialis* Weibchen können ihre Gonaden auch bei Nahrungsmangel einige Tage laichreif und über einige Wochen im "Wartezustand" erhalten. Dies geht aus der Veränderung der Gonadenreife in den Hungerexperimenten (vgl. IV/3.3.) mit im August auf dem Ostgrönlandschelf (G7) gefangenen Weibchen hervor: Nach 7 Tagen Hunger sind Divertikel und Ovidukte der zu Beginn des Experimentes reifen Weibchen immer noch prall gefüllt. Nach 15 Tagen sind die Divertikel etwas schmaler, die Ovidukte enthalten nur noch sehr wenige Eier. Nach 63 Tagen, also etwa 2 Monaten, sieht man dann deutliche Veränderungen: die Divertikel sind vollständig leer, die Gonaden relativ klein geworden. In den Ovidukten sind nur Reste von Eiern zu sehen. Gleichzeitig ist der Ölsack, der zu Beginn des Experimentes noch fast das ganze Prosoma einnahm, zu einer kleinen Blase geschrumpft. Weitere 2 Wochen später wird auch das Ovar zu einer mehr amorphen Masse, die Ovidukte sind kaum sichtbar.

Parallel zum Hungerexperiment wurde die Eiproduktion von Weibchen derselben Station untersucht: Trotz Fütterung waren die Tiere nach etwa einem Monat am Ende ihrer Eilegeperiode und hatten so zeitgleich mit den Tieren im Hungerexperiment abgelaichte Gonaden. Anders als bei den Hungertieren sind die etwas gedehnten, leeren Divertikel und Ovidukte noch zu erkennen, und das Ovar ist relativ groß. Es sind jedoch keine Eier mehr zu sehen.

Um festzustellen, ob die Rückbildung der Gonaden infolge Nahrungsmangels irreversibel ist, wurden reife Weibchen nach einer zweimonatigen Periode ohne zusätzliche Nahrungszufuhr (aber im Dämmerlicht in natürlichem Seewasser) wieder gefüttert. Trotz weitgehender Reduzierung von Divertikeln und Ovidukten zu Beginn des Experimentes legten diese Tiere innerhalb von 4 Tagen wieder einzelne Eier. Auch nach weiteren 4 Wochen, also 3 Monate nach dem Fang, konnten Weibchen durch Fütterung innerhalb von wenigen Tagen zur Eiproduktion stimuliert werden, die noch Raten von bis zu  $90 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  erreichte (Einzelhalterung). Vom Zeitpunkt der Fütterung an

vergingen jedoch über den Zeitpunkt der ersten Eiablage hinaus noch mehrere Tage bis zur (Wieder-) Aufnahme einer regelmäßigen Eiproduktion, was wohl dem Zeitraum für die Reaktivierung des Ovars und die Oocytenreifung entspricht.

### III. *Calanus hyperboreus*

Die Reifung der Gonaden der Mitte Juli im Ostgrönlandstrom gefangenen *C. hyperboreus* Weibchen hatte im Hungerexperiment (vgl. IV/3.3.) Mitte August bereits eingesetzt, während gleichzeitig die Tiere im Ostgrönlandstrom noch völlig unentwickelte Gonaden hatten. Ende Oktober, nach mehr als 3 Hungermonaten sind dann deutlich mit Eiern gefüllte Divertikel und Ovidukte zu erkennen. In den parallel laufenden Häutungsexperimenten mit im Mai, Juli und August gefangenen CV (vgl. IV/3.4.) sind ab Mitte September ebenfalls Weibchen mit reifenden Gonaden zu finden.

### IV. *Metridia longa*

Auch *M. longa* kann, wie *C. glacialis*, bei geringem Nahrungsangebot (vgl. IV/3.3.) reife Gonaden über einen längeren Zeitraum beibehalten. Noch 30 Tage nach Beginn des Hungerexperimentes zeigen die Gonaden keine Veränderung.

## 2.2. Experimente zur Eiproduktion von frischgefangenen Weibchen

Die Rate der täglichen Eiproduktion wird hier als Maß für die Produktivität der Weibchen der einzelnen Arten unter den verschiedenen hydrographischen Bedingungen in der Framstraße eingesetzt. Je 20 Weibchen einer Art wurden dazu an jeder Station in mehreren Parallelexperimenten 24 Stunden lang in natürlichem Seewasser bei 0 °C gehältert und anschließend die Eizahl sowie die Gonadenreife der Weibchen bestimmt. Unter der Annahme, daß nur Weibchen mit reifen Gonaden Eier legen können, werden die Ergebnisse als mittlere tägliche Eiproduktion pro Weibchen mit reifen Gonaden im Experiment ( $EW^{-1}d^{-1}$ ) dargestellt.

### I. *Calanus finmarchicus*

**Spitzbergen A (Mai)** - Im van Mijenfjord (A1) beträgt die mittlere Eiproduktion in drei Experimenten  $3 EW^{-1}d^{-1}$ . Alle Weibchen haben reife Gonaden.

**Yermakplateau X (Mai)** - Die mittlere Eiproduktion variiert hier zwischen 0 und  $27 EW^{-1}d^{-1}$ , der Anteil reifer Weibchen zwischen 0 und 100 % (Abb. IV/13). Die mittlere Prosomalänge der Weibchen nimmt vom offenen Wasser ins Packeis signifikant um 4 % zu (U-Test,  $m = 4$ ,  $n = 3$ ,  $p < 0.01$ ). An zwei der drei Stationen im Packeis, bei einem Chlorophyllbestand von weniger als  $10 mgm^{-2}$  ist der Anteil von Weibchen mit reifen Gonaden sehr gering, und es werden keine Eier gelegt. An der dritten Packeisstation ist die Situation ähnlich wie am Eisrand (5 Stationen): bei einem Chlorophyllbestand von mehr als 100, maximal über  $300 mgm^{-2}$  (integriert über 100 m) liegt am Eisrand die mittlere tägliche Eiproduktion bei mindestens  $7 - 32 EW^{-1}d^{-1}$ . Trotz eines ähnlich hohen Nahrungsangebotes im offenen Wasser (2 Stationen) ist die Eiproduktion der überwiegend reifen Weibchen hier geringer als im Eisrandbereich. Eiproduktion und Chlorophyllbestand sind an den einzelnen Stationen nicht miteinander korreliert. Bei Chlorophyllkonzentrationen bis zu  $12 mgm^{-3}$  ist Nahrung also kein limitierender Faktor.

**Östliche Framstraße C (Juli)** - *C. finmarchicus* Weibchen legen an jeder Station Eier, jedoch bleibt die Eiproduktionsrate im Vergleich zum Mai gering und beträgt maximal gemittelt  $9 EW^{-1}d^{-1}$  an Station C3 (Abb. IV/14). Hier haben nahezu alle Weibchen reife Gonaden. Nach Osten hin nimmt der Anteil abgelaichter Weibchen am Bestand zu. Der Chlorophyllbestand ist mit  $25 - 89 mgm^{-2}$  wesentlich geringer als auf dem Yermakplateau im Mai. Ein Zusammenhang zwischen Höhe der Eiproduktion und Chlorophyllbestand der einzelnen Stationen läßt sich nur insofern feststellen, als die höchste Eiproduktion an der Station mit dem höchsten Chlorophyllbestand (C3) gemessen wurde.

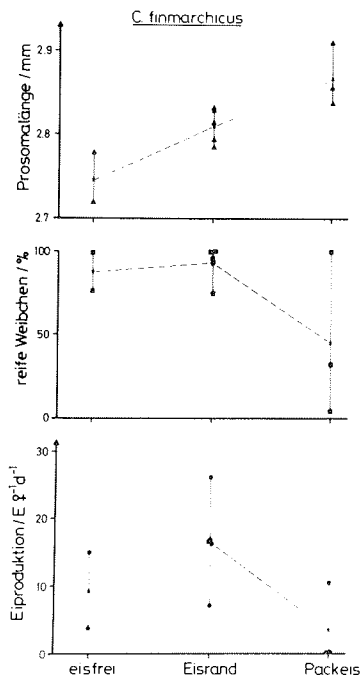


Abb. IV/13: Mittlere Prosomalänge (oben), Anteil Weibchen mit reifen Gonaden (Mitte) und mittlere tägliche Eiproduktion (unten) von *C. finmarchicus* Weibchen, die im Mai 1985 auf dem Yermakplateau gefangen wurden. Der angegebene Wert jeder Station (je ein Zeichen) entspricht dem Mittelwert aus 2 - 4 Parallelexperimenten. Die Eiproduktion gibt Minimum an, da die Experimente erst >24 h nach Fang begonnen wurden. Die gestrichelte Linie verbindet die Mittelwerte der drei Stationsgruppen.

Fig. IV/13: Mean prosome length (above), frequency of mature females (middle) and mean daily egg production (below) of *C. finmarchicus* females caught at the Yermak Plateau, May 1985. Each station (dots in the graph) represents the mean of 2 - 4 replicate experiments. The indicated egg production denotes a minimum since all experiments were started >24 h after capture. The hatched line links the means of the three groups of stations.

**Eisrandzone und Packeis D,E (Juli)** - Bei sehr geringem Chlorophyllbestand (Mittel:  $32 \text{ mgm}^{-2}$ ,  $n = 3$ ) wurde an keiner Station Eiproduktion festgestellt. Der Anteil reifer Weibchen geht von Ost nach West bis auf Null (E1) zurück. Die mittlere Gonadenreife zeigt dort vorwiegend Weibchen mit unreifen Gonaden, während an D2 trotz überwiegender reifer Gonaden der Weibchen keine Eiproduktion stattfindet (vgl. Abb. IV/14).

**80 °N-Stationen, Z (Z1-4, Juli und August)** - In beiden Monaten konnte Eiproduktion gemessen werden. Maximal wurden in zwei Parallelexperimenten von Station Z2 Ende Juli  $10 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  gelegt, wobei alle Weibchen reif waren. Zur gleichen Zeit gab es an Station Z1 kein reifes Weibchen mehr ( $G = 8.8$ ). Im August bleibt die Eiproduktion unter  $5 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  bei  $G = 7.5$ .

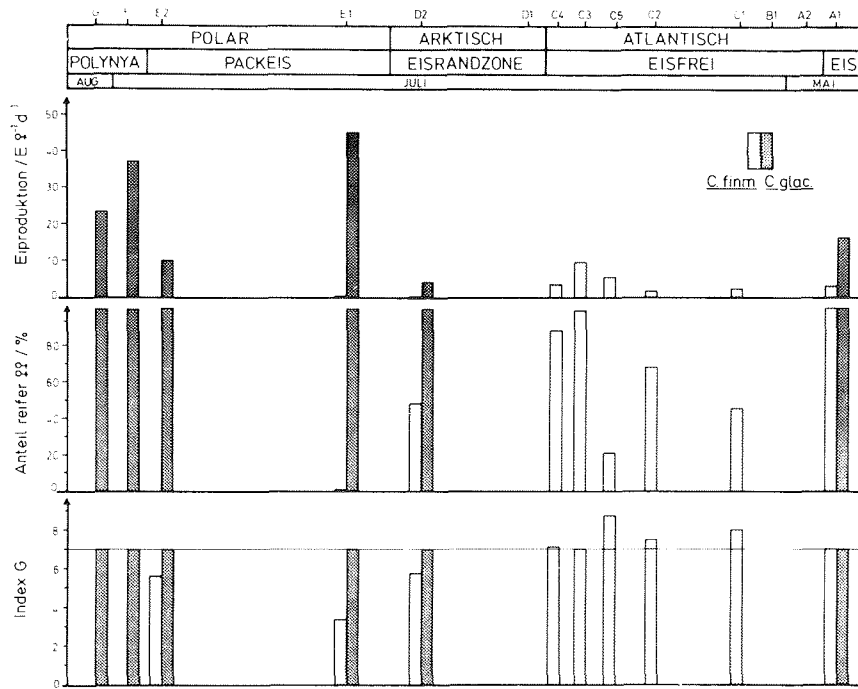


Abb. IV/14: Mittlere tägliche Eiproduktion (oben), Anteil Weibchen mit reifen Gonaden (Mitte) und mittlere Gonadenreife (Index G, unten) von *C. finmarchicus* und *C. glacialis* Weibchen in Experimenten zur Eiproduktion in der Framstraße im Mai, Juli und August 1985.

Fig. IV/14: Mean daily egg production (above), frequency of mature females (middle) and median gonad development (Index G, below) of *C. finmarchicus* and *C. glacialis* females caught in the Fram Strait in May, July and August 1985.

## II. *Calanus glacialis*

**Spitzbergen A (Mai)** - Im van Mijenfjord (A1) beträgt die mittlere Eiproduktion in drei Experimenten  $16 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ , und liegt zwischen  $10$  und  $29 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ . Alle Weibchen haben reife Gonaden.

**Yermakplateau X (Mai)** - Auf dem Yermakplateau konnten nur an drei Stationen, davon eine vor dem Eisrand, zwei im Packeis, insgesamt 5 Experimente durchgeführt werden, und auch diese nur mit weniger als 20 Individuen pro Experiment. Die mittlere Eiproduktion beträgt  $26 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ , mit Einzelergebnissen zwischen  $15$  und  $32 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  bei einem Chlorophyllbestand zwischen  $<10$  und  $>200 \text{ mgm}^{-2}$ .



**Eisrandzone und Packeis D, E (Juli)** - Die in insgesamt 7 Experimenten an 3 Stationen gemessene Eiproduktion schwankt zwischen 4 und 45  $E \cdot \varphi^{-1} \cdot d^{-1}$  (Abb. IV/15). Alle Weibchen haben reife Gonaden, und die Höhe der Eiproduktion ist vom Nahrungsangebot abhängig.

**Ostgrönlandschelf F, G (Juli, August)** - In beiden Monaten haben außer an Station G1 ( $G > 7$ ) nahezu alle Weibchen reife Gonaden. Die Eiproduktion ist jeweils positiv mit dem Chlorophyllbestand korreliert (Abb. IV/15). Die Steigungen der für Juli und August berechneten Regressionsgeraden unterscheiden sich signifikant voneinander (Kovarianzanalyse,  $dF$  1/31,  $F_{\text{Steigung}} = 41.9$ ,  $F_{\text{Gruppen}} = 23.7$ ,  $p < 0.01$ ), d.h. bei gleichem Nahrungsangebot werden im Juli mehr Eier produziert als im August. Die Funktionen der Regressionsgeraden sowie die Kovarianzanalyse wurden unter Ausschluß der an Station F1 und G3 (beide  $79^\circ N$ ,  $14^\circ W$ ) ermittelten Ergebnisse berechnet, wo bei relativ geringem Chlorophyllbestand eine sehr hohe Eiproduktion stattfand.

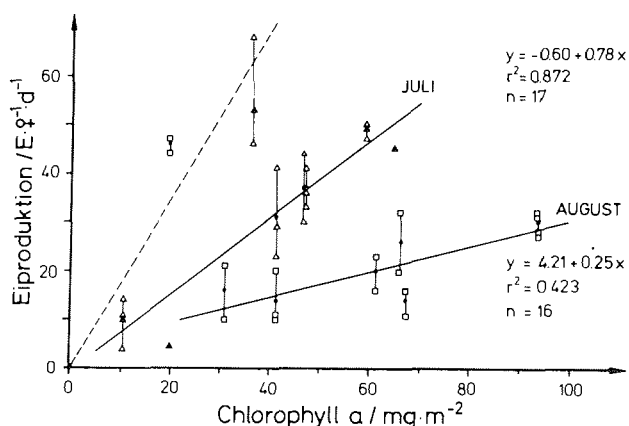


Abb. IV/15: Mittlere tägliche Eiproduktion von *C. glacialis* Weibchen als Funktion des Chlorophyllbestandes in der polaren Region der Framstraße im Juli (▲) und August (○). Die gestrichelte Linie soll andeuten, daß die Eilegerate möglicherweise noch wesentlich höher sein kann als im Juli/August gemessen.

Fig. IV/15: Mean daily egg production of *C. glacialis* females as a function of integrated chlorophyll standing stock in the polar region of the Fram Strait in July (▲) and August (○) 1985. The (speculative) dotted line indicates a possible higher egg production potential than actually measured in July and August.

### III. *Calanus hyperboreus*

Bei *C. hyperboreus* wurde zu keinem Zeitpunkt eine Eiproduktion festgestellt. Weibchen mit reifen Gonaden gibt es zu dieser Jahreszeit nicht: im Mai, auf dem Yermakplateau haben 90 % der Weibchen in den Experimenten abgelaicht, ihr Ölkörper ist meistens vollständig, oder bis auf einen kleinen Rest abgebaut, so daß die Tiere transparent erscheinen. Nur an einer Station (X9) wurden zu 75 % Weibchen mit unreifen Gonaden gefangen. Im Juli und August gibt es überwiegend unreife Weibchen, deren Ölkörper fast das ganze Prosoma ausfüllt.

#### IV. *Metridia longa*

Die höchste gemessene tägliche Eiproduktion von *Metridia longa* beträgt gemittelt  $8 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \text{d}^{-1}$  und wurde an Station A1 im Mai gemessen. An allen anderen Stationen im Mai, Juli und August wurden zwischen 0 und maximal  $5 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \text{d}^{-1}$  produziert. Im Mittel aller Experimente haben 90 % der Weibchen reife Gonaden.

#### V. P/B-Verhältnisse von *Calanus finmarchicus* und *C. glacialis*

Tabelle IV/3 zeigt das Verhältnis Produktion zu Biomasse ( $\text{P/B, d}^{-1}$ ) der Weibchen von *C. finmarchicus* und *C. glacialis* in den verschiedenen Stationsgruppen im Untersuchungsgebiet, wobei davon ausgegangen wird, daß die tägliche Eiproduktion die Biomasseproduktion wiedergibt.

Tab. IV/3: P/B-Verhältnis der Weibchen von *C. finmarchicus* und *C. glacialis* als gewichtsspezifische Eiproduktion auf der Basis des Kohlenstoffgehaltes. (vgl. III/2.2.2.). N: Zahl der Stationen an, an denen die tägliche Eiproduktion aus Parallelexperimenten gemittelt wurde.

Table IV/3: P/B ratio of *C. finmarchicus* and *C. glacialis* females as weight-specific egg production based on carbon (cf III/2.2.2.). N: number of stations at which daily egg production was determined in parallel experiments.

Gruppe	Gebiet	Chl. a $\text{mg} \cdot \text{m}^{-2}$	<i>C. finmarchicus</i>			<i>C. glacialis</i>			<i>C. glac.</i> : C. FINM.
			N	P/B	s.d.	N	P/B	s.d.	
A*	Spitzbergen	63	2	0.4	0.23	2	1.2	0.31	3:1
X*	Yermak-Plat.	155	10	1.1	0.91	3	3.2	1.24	3:1
C	östl. Framstr.	53	5	0.4	0.34	0			0:0
D,E	MIZ, Packeis	29	2	0		2	2.3	2.69	2:0
F	EGS Juli	53	0			6	3.1	1.21	3:0
G	EGS, August	46	0			6	2.0	0.88	2:0
Z	80° N	56	4	0.5	0.46	0			0:1

\* Hier handelt es sich wahrscheinlich um Unterschätzungen, da alle Experimente erst >24 h nach dem Fang begonnen wurden.

EGS = Ostgrönlandshelf

MIZ = Eisrandzone

An Stationen, wo beide Arten gleichzeitig gefangen wurden, ist das P/B-Verhältnis der *C. glacialis* Weibchen mindestens doppelt so hoch wie von *C. finmarchicus*. Die höchste in einem Experiment gemessene mittlere tägliche Eiproduktion von *C. finmarchicus* entspricht mit  $27 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \text{d}^{-1}$  einem P/B-Verhältnis von 0.03, während  $68 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \text{d}^{-1}$  von *C. glacialis* einem P/B-Verhältnis von 0.06 entsprechen.

### 2.3. Beziehung zwischen Nahrungsangebot und Eiproduktion

Es sollte untersucht werden, a) ob produktive Weibchen durch Erhöhung des Nahrungsangebotes im Labor zur Eiablage stimuliert werden können, b) ein direkter Zusammenhang zwischen Nahrungsangebot, Nahrungsaufnahme und Eiproduktion besteht, c) welche Wirkung Nahrungsentzug auf die Eiproduktion hat, und d) wie sich unterschiedliche Nahrungskonzentrationen auf die Wiederaufnahme der Eiproduktion nach einer Hungerperiode auswirken.

a) In der Eisrandzone (D2) gefangene Weibchen von *C. finmarchicus* legten keine, Weibchen von *C. glacialis* nur sehr wenige Eier (s.IV/2.2.). Im Experiment sollte geprüft werden, ob dies auf das geringe Nahrungsangebot zurückzuführen war, und wenn ja, wie lange beide Arten bei Fütterung bis zur (Wieder-)Aufnahme der Eiproduktion benötigen.

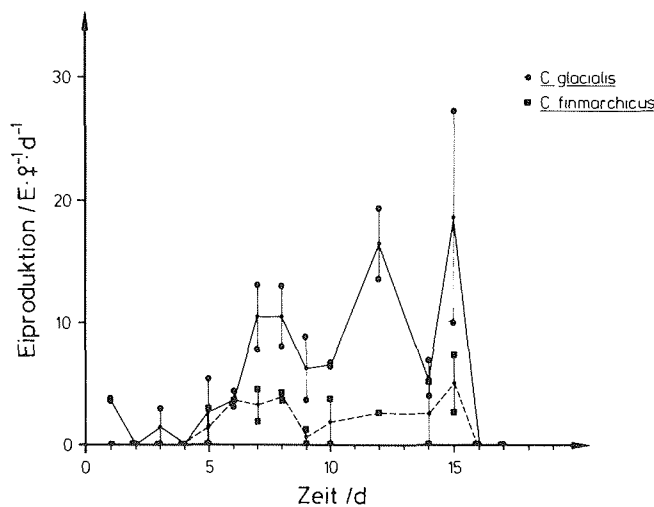


Abb. IV/16: Mittlere tägliche Eiproduktion der *C. glacialis* und *C. finmarchicus* Weibchen von Station D2 im Eisrandbereich bei Fütterung im Labor.

Fig. IV/16: Mean daily egg production of fed *C. glacialis* and *C. finmarchicus* females from station D2, Marginal Ice Zone, in 2 parallel experiments each.

- In 2 Versuchen mit je 20 Weibchen von *C. finmarchicus* wurde von Beginn der Fütterung an Kotballen- und nach 5 bzw. 6 Tagen auch Eiproduktion beobachtet. Diese bleibt jedoch während der gesamten Zeit gering und erreicht mit  $7 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  nach 15 Tagen das Maximum. In den folgenden Tagen hören sowohl die Kotballen- als auch die Eiproduktion auf, ein Teil der Weibchen hat abgelaichte Gonaden (vgl. IV/2.1.).

- In 2 Versuchen mit 20 bzw. 7 Weibchen von *C. glacialis* zeigt die zuvor sehr geringe Eiproduktion vom 4. Inkubationstag an eine steigende Tendenz und erreicht maximal  $27 \text{ E} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  an Tag 15. Anschließend gehen sowohl die Ei- als auch die Kotballenproduktion zurück. Trotz der unterschiedlichen Anzahl von Weibchen laufen die Experimente gut synchron, und nach einer Woche sind alle 3 - 4 Tage periodische Zu- und Abnahmen der täglichen Eiproduktion zu beobachten (Abb. IV/16). Nach Ablauf der Experimente haben wie bei *C. finmarchicus* etwa 25 % der Weibchen abgelaichte Gonaden (vgl. IV/2.1.)

Beide Arten benötigen also etwa denselben Fütterungszeitraum bis zur ersten Eiablage. Bei einer Nahrungskonzentration von gemittelt  $> 4 \text{ mgm}^{-3}$  Chlorophyll legt *C. glacialis* dreimal soviel Eier pro Tag wie *C. finmarchicus*.

b) In 6 Experimenten mit je 20 Weibchen von 3 Stationen auf dem Ostgrönlandschelf (G3, G4, G6) wurde 5 Tage lang nach und vor jeder Fütterung (Wasserwechsel), d.h. alle 24 h, der Chlorophyll *a*-Gehalt im Hälterungsgefäß gemessen. Es wurde angenommen, daß die Differenz zwischen Anfangs- und Endmessung auf Konsumption der Copepoden zurückzuführen ist. Je ein Experiment pro Station wurde morgens, eines um 12 h verschoben abends gefüttert. Wegen der verwendeten Standkultur der Algen waren die Chlorophyllkonzentrationen immer verschieden. Die berechnete Abnahme des Chlorophyllgehaltes ist hier nicht für das gleichzeitig stattfindende Algenwachstum korrigiert, die tatsächliche Konsumption durch die Copepoden ist wahrscheinlich um einen für alle Experimente gleichen Faktor höher.

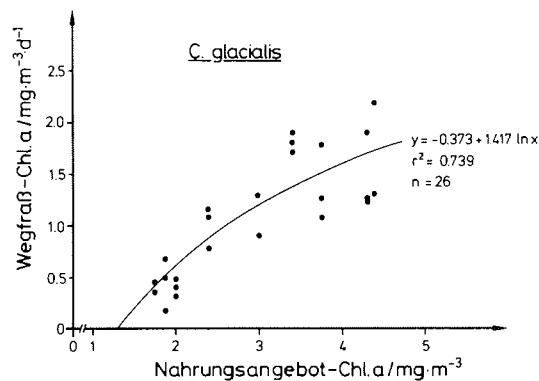


Abb. IV/17: Nahrungsaufnahme durch die *C. glacialis* Weibchen. Verminderung der Chlorophyllkonzentration im Hälterungsgefäß nach 24 h in  $\text{mgm}^{-3}\text{d}^{-1}$ .  
 Fig. IV/17: Food uptake by *C. glacialis* females, given as reduction of the chlorophyll concentration in the vessel after 24 h incubation ( $\text{mgm}^{-3}\text{d}^{-1}$ ) without compensation for algal growth

In allen Experimenten ist eine Abnahme des Chlorophyllgehaltes innerhalb von 24 h festzustellen, d.h. der Wegfraß durch die Copepoden überwiegt die Produktion der Algen. Im Konzentrationsbereich zwischen 1.5 und  $4.5 \text{ mgm}^{-3}$  Chlorophyll bei Experimentbeginn besteht eine Korrelation zwischen dem Logarithmus des Chlorophyllangebotes und der Abnahme des Chlorophyllgehaltes nach 24 h ( $r^2 = 0.74$ ,  $n = 26$ , Abb. IV/17). Demnach steigt die Konsumtion mit steigendem Nahrungsangebot zumindest im Bereich bis  $5 \text{ mgm}^{-3}$  Chlorophyll *a*, der die höchsten im Ostgrönlandstrom *in situ* gemessenen Konzentrationen einschließt.

Bis zu einem Nahrungsangebot entsprechend ca.  $2.5 \text{ mgm}^{-3}$  Chlorophyll *a* steigt die Filtrationsrate der *C. glacialis* Weibchen (Abb. IV/18). Bei geringerem Nahrungsangebot wird proportional weniger filtriert als bei höheren Konzentrationen, wo die Ausgangskonzentration immer innerhalb von 24 h auf ca. 50 % reduziert wird.

In allen Experimenten zusammen wird von den 20 Tieren im Mittel  $1 \text{ mgm}^{-3}$  Chlorophyll pro Tag konsumiert, dazu der Algenzuwachs. Das entspricht mindestens ca.  $4 \mu\text{g}$  Kohlenstoff pro Tier oder 1 % vom Körperkohlenstoff der Weibchen (Gefäßvolumen 3 l;  $C/\text{Chl. } a = 25$ , PARSONS *et al.* 1985).

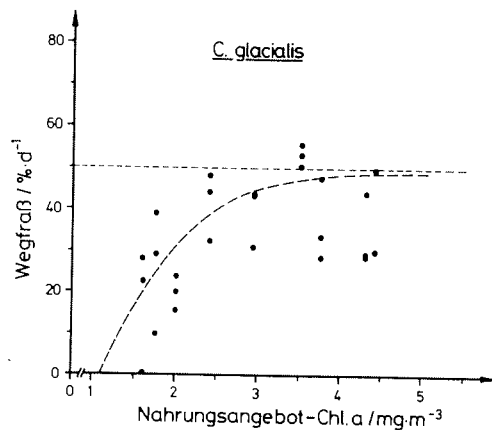


Abb. IV/18: Nahrungsaufnahme durch die *C. glacialis* Weibchen. Verminderung der Chlorophyll *a* Konzentration im Hälterungsgefäß nach 24 h in Prozent der Ausgangskonzentration.

Fig. IV/18: Chlorophyll *a* uptake by *C. glacialis* females, given as reduction of the chlorophyll concentration in the vessel after 24 h incubation, in percent of start concentration.

Wenn die Copepoden über einen längeren Zeitraum hinweg kontinuierlich Nahrung zur Verfügung haben, variiert die tägliche Eiproduktion unabhängig von der aktuellen Nahrungsaufnahme (Abb. IV/19). Mit einer Frequenz von ca. 3 Tagen ist eine rhythmische Zu- und Abnahme der mittleren täglichen Eiproduktion festzustellen, was auf eine weitgehende Synchronisation der Eiablage hindeutet (Abb. IV/20). Bestimmend für die Höhe der Eiproduktion ist die Menge und wahrscheinlich auch Qualität der über einen Zeitraum von mehreren Tagen aufgenommenen Nahrung: Eine der beiden in Abb. IV/20 abgebildeten Gruppen von je drei Experimenten erhielt, über den Versuchszeitraum von 5 Tagen gemittelt, Algen entsprechend einer Konzentration von  $3.6 \text{ mgm}^{-3}$  Chlorophyll *a* als Nahrung. Im Parallelexperiment wurden im Mittel  $2.2 \text{ mgm}^{-3}$  Chl. *a* gefüttert, also 40 % weniger, was zu einer um 34 % niedrigeren mittleren täglichen Eiproduktion führt.

Einzelhaltungen zeigen, daß die Weibchen bei  $0^\circ\text{C}$  nur ca. alle drei Tage Eier legen, diesen Zeitraum also für die Reifung der nächsten Portion ("clutch") Eier benötigen.

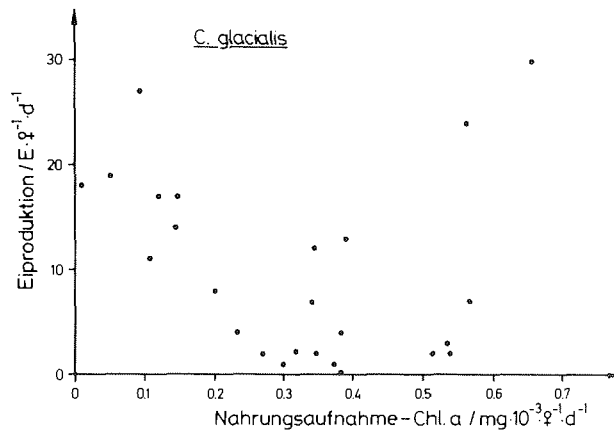


Abb. IV/19: Mittlere tägliche Eiproduktion von *C. glacialis* Weibchen in Abhängigkeit von der täglich konsumierten Algenmenge (als Chlorophyll *a*).  
 Fig. IV/19: Mean daily egg production of *C. glacialis* females as a function of daily food consumption in terms of chlorophyll *a*.

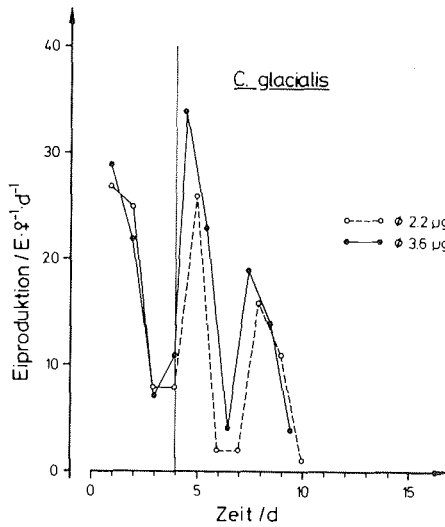


Abb. IV/20: 3 Tage-Eiproduktionsrhythmus von *C. glacialis* Weibchen in 2 Gruppen von je 3 Experimenten bei unterschiedlichem Nahrungsangebot.  
 Fig. IV/20: 3-days egg production rhythm of *C. glacialis* females at two different feeding regimes in 2 groups of 3 experiments each.

c) Der 3 Tage-Eiproduktionsrhythmus wird durch Veränderungen im Nahrungsangebot (Fressen/Hunger) amplituden-moduliert: Tritt Nahrungsmangel im Anschluß an ein Maximum ein, wird der durch den Rhythmus vorgegebene Rückgang der Eiproduktionsrate verstärkt. *C. glacialis* Weibchen von Station E1 wurden sofort nach der 24 h Messung in natürlichem Seewasser (vgl. IV/2.2.) in GF/C-filtriertem Wasser inkubiert. Die Eiproduktion geht innerhalb von 2 Tagen von 45  $\text{EW}^{-1}\text{d}^{-1}$  auf Null zurück. Vom dritten Tag an folgen 10 Tage Fütterung, dann wiederum Inkubation in GF/C-filtriertem Wasser: Die tägliche Eiproduktion sinkt von 33  $\text{EW}^{-1}\text{d}^{-1}$  auf die Hälfte am zweiten Tag, am 3. Tag sind wie oben keine Eier mehr zu finden. Tritt Nahrungsmangel im Anschluß an ein Minimum ein, so erhöht sich dennoch die Eiproduktion während der ersten drei Tage nach Eintreten des Nahrungsmangels (Abb. IV/21). Dies ergibt sich aus 2 Versuchen mit je 20 Weibchen von Station E2: Nach 13 Tagen Fütterung wurden die Tiere trotz geringer Eiproduktion in GF/C-filtriertem Wasser inkubiert. Die Eiproduktion steigt dann über 3 Tage hinweg an.

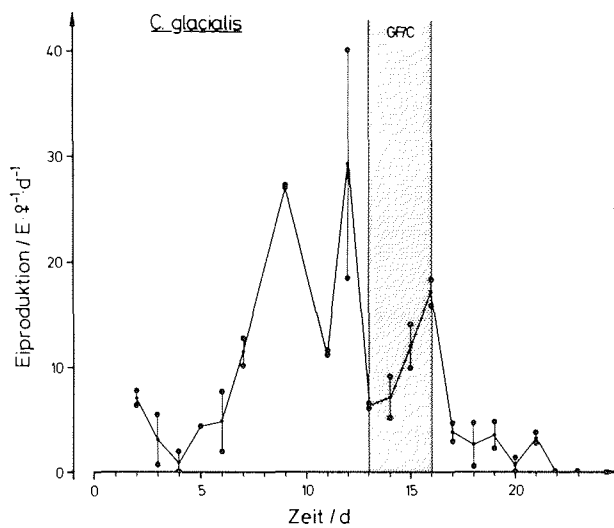


Abb. IV/21: Einfluß von Nahrungsmangel auf die mittlere tägliche Eiproduktion von *C. glacialis*. Der schattierte Bereich zeigt die Hungerperiode an.  
 Fig. IV/21: the influence of food shortage on the mean daily egg production rate of *C. glacialis*. The shaded area marks the starvation period.

d) Zur Prüfung der Frage, ob und wie die Nahrungskonzentration die Länge des Zeitraumes bis zur Wiederaufnahme der Eiproduktion nach einer Hungerperiode beeinflusst, wurden folgende Experimente durchgeführt: Aus vier Experimenten mit je 20 Weibchen von Station G5 ergibt sich nach 24 h Inkubation bei natürlicher Phytoplanktonkonzentration eine fast identische mittlere Eiproduktionsrate von 28, 27, 31, 32  $\text{EW}^{-1}\text{d}^{-1}$ . Daraus wurden zwei Gruppen mit je zwei Ansätzen gebildet: Gruppe A wurde mit Kulturalgen gefüttert, Gruppe B in GF/C-filtriertem Wasser gehalten. Nach 5 Tagen erhielten die Tiere in je einem Ansatz pro Gruppe (A2, B2) Phytoplankton mit einer sehr hohen Chlorophyll *a*-Konzentration ("D"), die Tiere der anderen zwei Ansätze (A1, B1) etwa halb soviel (d"), ab Tag 11 wurden im Mittel gleich hohe Chlorophyllkonzentrationen gefüttert (Tab. IV/4).

Tab. IV/4: Nahrungsangebot ( $\text{Chl } a \text{ mgm}^{-3}$ ) und mittlere tägliche Eiproduktion von *C. glacialis*, gefangen im August an Station G5, Ostgrönlandschelf (vgl. Text).

Tab. IV/4: Feeding regimes ( $\text{Chl } a \text{ mgm}^{-3}$ ) and mean daily egg production of *C. glacialis* females, captured in August at station G5, East Greenland Shelf, in 2x2 parallel experiments

Experiment	Chlorophyll [ $\text{mg} \cdot \text{m}^{-3}$ ]				Eiproduktion [ $\text{E} \cdot \text{W}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ]	
	Nr.	Tag 1-5	Tag 6	Tag 7-10	Tag 11-17	mittel
A1		2.7	2.4 (d)	1.9	4.5	3.2
A2		2.7	4.8 (D)	3.5	4.5	3.8
B1		GF/C	2.4 (d)	1.9	4.5	2.4
B2		GF/C	4.8 (D)	3.5	4.5	3.0

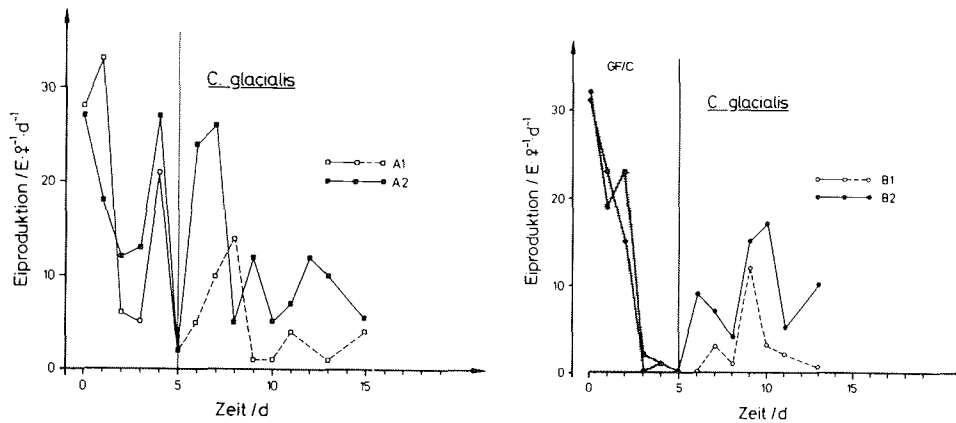


Abb. IV/22: Mittlere tägliche Eiproduktion von *C. glacialis* Weibchen von Station G5 auf dem Ostgrönlandschelf im August in 2x2 Parallelexperimenten bei unterschiedlichen Algenkonzentrationen (s. Tab. IV/4).

Fig. IV/22: Mean daily egg production of *C. glacialis* females, captured in August at station G5, East Greenland Shelf, in 2x2 parallel experiments with different feeding regimes (see Tab. IV/4).

Bei hohem Nahrungsangebot ("D") steigern die zuvor gefütterten Weibchen ihre Eiproduktion (A2), bzw. diejenige der zuvor ungefütterten Tiere (B2) beginnt bereits innerhalb des nächsten Tages (Abb. IV/22). Im Vergleich dazu führt die geringere Nahrungskonzentration in "d" zu einer niedrigeren maximalen Eiproduktionsrate, die auch erst 1-2 Tage später als in "D" zu beobachten ist. Die mittlere tägliche Eiproduktion unterscheidet sich zwischen A1/B1 und A2/B2 um je 50 %, sowohl für Tag 6-10 als auch für Tag 6-17 berechnet. Unabhängig von den Vorbedingungen führt also eine höhere Nahrungskonzentration zu einer früheren und höheren Eiproduktion. Das Nahrungsangebot wirkt demnach, wie oben angedeutet, bei geringen Konzentrationen kumulativ über mehrere Tage hinweg bis zu einem Schwellenwert, von dem ab Eier produziert werden.

Je nach Länge der Hungerperiode dauert es wenige Tage bis mehrere Wochen bis zur Wiederaufnahme der Eiproduktion: Auch nach einer 10-tägigen Periode mit sehr wenig Nahrung benötigen die *C. glacialis* Weibchen nur einen Tag, bis die ersten Eier gelegt werden, 5 Tage bis zum ersten Maximum. Nach einer 4 wöchigen Hungerperiode verlängert sich der Zeitraum bis zur ersten



Eiproduktion auf 5 Tage. Auch nach 8 Wochen Nahrungsentzug waren vereinzelt bereits nach 5 Tagen Eier zu sehen, jedoch war erst nach 18 Tagen regelmäßige Eiproduktion zu beobachten. Je länger die Hungerperiode, desto länger dauert es auch bis zur ersten Kotballenproduktion. Diese verändern ihre Konsistenz und werden im Laufe der Tage immer dicker und größer. Nicht nur das Nahrungsangebot, sondern möglicherweise auch die allgemeine "Kondition" oder das Alter der Tiere beeinflussen die Höhe der Eiproduktion: Die Experimente zur Eiablage *in situ* (vgl. IV/2.2.) zeigen eine Verringerung der täglichen Eiproduktion von Station G3 zu G7, d. h. von Südwest nach Nordost auf dem Ostgrönlandschelf. Auch bei der anschließenden Hälterung im Labor unter identischen Bedingungen für alle 10 Parallelexperimente bleibt das Gefälle über den gesamten Versuchszeitraum von 17 Tagen erhalten (Abb. IV/23).

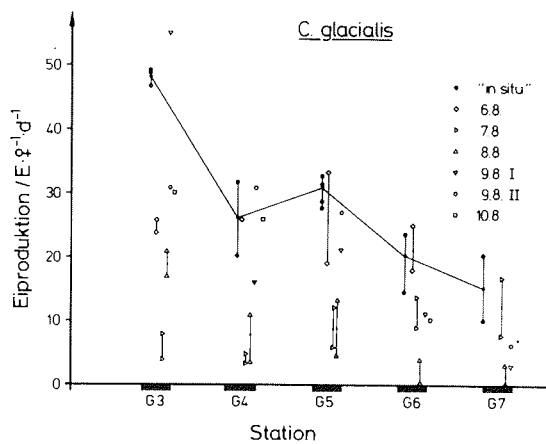


Abb. IV/23: Mittlere tägliche Eiproduktion von *C. glacialis* Weibchen von 5 Stationen (G3 - G7) auf dem Ostgrönlandschelf im August, je 2 Parallelexperimente.

Fig. IV/23: Mean daily egg production of *C. glacialis* females, captured in August at 5 stations (G3 - G7) on the East Greenland Shelf, 2 parallel experiments each.

Nahrungsaufnahme und Eiproduktion sind demnach bei *C. finmarchicus* und *C. glacialis* eng gekoppelt. Nahrungsquantität und eventuell -qualität wirken auf die Höhe der Eiproduktion ein. Gleichzeitig scheint aber das Alter der Tiere bei der Umsetzung der Nahrung in Geschlechtsprodukte eine Rolle zu spielen. Bei Nahrungsmangel wird die Eiproduktion unterbrochen, um später, in Abhängigkeit von der Nahrungskonzentration und der Länge der Hungerperiode, mehr oder weniger schnell wiederaufgenommen zu werden.

### 3. Physiologischer Zustand der Überwinterungsstadien

#### 3.1. Prosomalänge, Trockengewicht und Proteingehalt

Mit den an *C. finmarchicus* (CV und Adulte), *C. glacialis* (CIII, CIV, CV und Adulte), *C. hyperboreus* (CII, CIV, CV und Adulte) sowie *M. longa* (Adulte) durchgeführten Messungen soll geprüft werden, ob signifikante Unterschiede in Prosomalänge, Trockengewicht und Proteingehalt zwischen Mai und Juli/August nachweisbar sind.

Die **Längen-Trockengewichtsbeziehungen**, für die drei *Calanus*-Arten gemeinsam berechnet, zeigen, daß die Individuen im Juli/August bei gleicher Prosomalänge signifikant schwerer sind als im Mai. (Kovarianzanalyse, dF = 1/114, p < 0.01). Die Längen/Trockengewichtsbeziehung lautet

$$\begin{array}{llll} \text{im Mai :} & y = - 7.45 * x^{1.70} & r^2 = 0.633 & n = 70 \\ \text{im Juli:} & y = - 10.66 * x^{2.18} & r^2 = 0.889 & n = 44 \end{array}$$

Dies gilt jedoch nicht für alle Entwicklungsstadien von *Calanus* spp. gleichermaßen (vgl. Tab. IV/5): Während das Trockengewicht aller subadulten Stadien der drei *Calanus*-Arten im Juli/August etwa doppelt so hoch ist wie im Mai, verändert sich das Trockengewicht der Weibchen von *C. finmarchicus* und *C. glacialis* nicht signifikant. Die Weibchen von *C. hyperboreus* und *M. longa* sind dagegen im Juli/August signifikant schwerer als im Mai. Es gibt keine signifikanten Unterschiede der Prosomalänge aller Stadien zwischen Mai und Juli/August.

Tab. IV/5: U-Tests auf signifikante Unterschiede der Mittelwerte der Prosomalängen und Trockengewichte von *Calanus* spp. und *M. longa* im Mai und Juli/August 1985. / für nicht getestet, n.s. nicht signifikant, \*\*, \*\*\* signifikant auf dem 95, 99% Niveau, zweiseitig getestet; m,n wie in Tab. IV/6.

Tab. IV/5: U-Tests for comparison of mean prosome lengths and dry weights of *Calanus* spp. and *M. longa* in May and July/August 1985. / means not tested, n.s. not significant, \*\*, \*\*\* significant at the 95, 99 % level, 2-tailed test; m,n given in Tab. IV/6.

Art	Stadium	Prosomalänge	Trockengewicht
C. finm.	CV	n.s.	***
	WW	n.s.	n.s.
C. glac.	CIV	/	***
	CV	/	***
	WW	n.s.	n.s.
C. hyp.	CIV	n.s.	***
	CV	n.s.	**
	WW	n.s.	***
M. longa	WW	n.s.	***

Weibchen und CV von *Calanus glacialis* vom Ostgrönlandschelf haben im Juli ein geringeres Trockengewicht als im August (vgl. Tab. IV/6): Die im August mit 1292  $\mu\text{g}$  (s.d. = 131.5, n = 5) um 10 % höheren mittleren Trockengewichte der Weibchen unterscheiden sich wegen der Variabilität innerhalb der Gruppen nicht signifikant von den 1165  $\mu\text{g}$  (s.d. = 121.7, n = 9) im Juli (U-Test). Dagegen unterscheiden sich die mittleren Trockengewichte der CV zwischen Juli (1017  $\mu\text{g}$ , s.d. = 160.4, n = 9) und August (1304  $\mu\text{g}$ , s.d. = 166.6, n = 9) statistisch signifikant (U-Test, m = 9, n = 9,  $p < 0.01$ <sup>zweis.</sup>). Während an den einzelnen Stationen im Juli die Weibchen signifikant schwerer sind als die CV, ist ein solcher Unterschied im August nicht nachzuweisen (Vorzeichentest nach Dixon & Mood, n = 9,  $p < 0.02$ , SACHS 1984).

Tab. IV/6: Prosomalänge und Trockengewicht von *Calanus* spp. und *Metridia longa* im Mai und Juli/August 1985. Die Prosomalänge stammt z.T. aus Messungen der Weibchen in Eiexperimenten, z.T. von den Tieren, deren Trockengewicht bestimmt wurde.

Tab. IV/6: Prosome length and dry weight of *Calanus* spp. and *M. longa* in May and July/August 1985. Length is given in two categories for measurements done on females used for egg production experiments and those for dry weight determinations.

Stad.	MAI									JULI/AUGUST									§
	Prosomalänge			Trockengewicht			Prosomalänge			Trockengewicht			DW						
	f. Eiexp.+MN			f. DW			f. Eiexp.+MN			f. DW									
N	L	s.d.	N	L	s.d.	N	DW	s.d.	N	L	s.d.	N	L	s.d.	N	DW	s.d.		
<i>C. finmarchicus</i>																			
CV				95	2667	167	11	380	160	1076	2491	38				7	630	211	1.6
WW	579	2800	56	82	2945	68	12	527	243	450	2807	37				10	547	68	1.0
MM				14	2862	118	4	453	155										
<i>C. glacialis</i>																			
CIII																2	254	1	
CIV				6	2287	126	5	260	30							2	588	202	2.0
CV								3	475	96						18	1158	218	2.4
WW				21	3463	373	5	1176	343	281	3811	51	139	3268	52	16	1209	131	1.0
MM				5	2448	301	5	332	80										
<i>C. hyperboreus</i>																			
CIII										13	2125	121				2	343	55	
CIV				30	3506	156	5	308	108	101	3527	101				4	770	227	2.5
CV				117	5438	420	20	1234	413	25	4745	310	46	4685	220	7	2491	707	2.0
WW	134	6726	115	34	6240	767	13	2308	1114	222	6668	160	23	6071	225	7	3750	642	1.6
<i>Metridia longa</i>																			
WW	530	2660	64				24	356	117	207	2653	72				8	551	70	1.6
MM				10	2011	105	2	152	1										

L : Prosomalänge in  $10^{-3}\text{mm}$

DW : Trockengewicht in  $10^{-3}\text{mg}$

N : Anzahl gemessener Individuen, bzw. gewogener Proben

s.d. : Standardabweichung vom Mittelwert der Messung

§ : Verhältnis Trockengewicht (Mai) zu Trockengewicht (Juli/August)

Das aschefreie Trockengewicht (AFDW) liegt für alle Arten und Stadien bei gemittelt 91.6 % des Trockengewichts (s.d. = 0.67, n = 34), der Kohlenstoffgehalt (C) bei gemittelt 42.6 % des Trockengewichts (s.d. = 8.11, n = 22).

Der **Proteinanteil** am Trockengewicht ist bei allen Arten und Stadien im Mai mehr als 10 mal so hoch wie im Juli/August. Es wurden jeweils Proteingehalt und Trockengewicht derselben Station verglichen. Daher ist die Zahl der pro Art und Stadium möglichen Berechnungen des Proteingehaltes z.T. gering; die Ergebnisse werden in Tab. IV/7 zur Veranschaulichung der Tendenzen in 3 Klassen (< 10, 10 - 50 %, > 50 %) dargestellt.

Im Juli/August ist die Variabilität des Proteinanteils am Trockengewicht relativ gering. Im Mittel wurde für alle Arten und Stadien ein Proteinanteil am Trockengewicht von 4 % gemessen (s.d. = 2,4, n = 41). Im Mai dagegen streuen die Werte an den einzelnen Stationen sehr stark; an einigen Stationen im Eis ist z.B. der Proteingehalt von *C. hyperboreus* nicht mehr nachweisbar, an Stationen vor dem Eisrand dagegen sehr hoch. Gemittelt ergibt sich ein Proteinanteil von 42 % (s.d. = 43,6, n = 12) des Trockengewichts. Die Mittelwerte vom Mai und vom Juli/August unterscheiden sich signifikant (U-Test,  $p < 0.05_{\text{zweis.}}$ ).

Tab. IV/7: Proteinanteil in Prozent des Trockengewichtes von *Calanus* spp. und *Metridia longa*. Anzahl Stationen in ().

Tab. IV/7: Body protein in percent of dry weight (three categories) of *Calanus* spp. and *M. longa*. No. of stations in ().

Art	Stadium	Mai	Juli/August
<i>C. finm.</i>	CV	> 50 (2)	< 10 (10)
<i>C. glac.</i>	CIV	10 - 50 (2)	
	CV		< 10 (14)
<i>C. hyp.</i>	CIII		< 10 (2)
	CIV	< 10 (2)	< 10 (5)
	CV	10 - 50 (6)	< 10 (6)
	WW	> 50 (1)	< 10 (2)
<i>M. longa</i>	WW		< 10 (2)

### 3.2. Aktivität der Verdauungsenzyme

Verdauungsenzyme geben sowohl durch ihre qualitative Zusammensetzung, als auch ihr Aktivitätsniveau Aufschluß über die Art der langfristig überwiegend aufgenommenen Nahrung und die Intensität der Verdauung. Infolge der stark herabgesetzten Stoffwechselaktivität von *Calanus* spp. ist die Verdauungsenzymaktivität während der Diapause sehr vermindert. Die Messungen der **Amylase- und Trypsinaktivität** bei *Calanus finmarchicus* (CV), *C. glacialis* (CIV, CV), *C. hyperboreus* (CIII, CIV, CV) und sehr wenigen *M. longa* (Weibchen) im Mai und im Juli/August sollen zusätzlich zur Vertikalverteilung der Arten Hinweise darauf geben, ob sich in den verschiedenen Regionen der Framstraße größere Teile der Populationen in der Diapause befinden.

Die Logarithmen der **spezifischen Aktivitäten** von Amylase und Trypsin sind bei allen drei *Calanus*-Arten korreliert ( $0.91 < r < 0.94$ , Abb. IV/24). Allen drei Arten ist gemeinsam, daß die spezifischen Aktivitäten von Amylase und Trypsin, d.h. die gemessene Aktivität der Enzyme bezogen auf den Proteingehalt der Individuen, im Mai (Gruppe X) am geringsten und auf dem Ostgrönlandschelf im Juli und August (Gruppe F,G) am höchsten sind. Die Stationen im Bereich des Westspitzbergenstroms (Gruppe C, Z) liegen dazwischen. Dies geht einerseits auf höhere absolute Enzymaktivitäten der Individuen im Juli/August zurück, ist jedoch auch eine Folge des im Mai wesentlich höheren absoluten **Proteingehaltes** der Individuen (Tab. IV/8). Da hier die Ursachen für

die Varianz der spezifischen Aktivitäten nicht ermittelt werden können, werden im folgenden kurz die pro Individuum gemessenen Protein-, Amylase- und Trypsinwerte vorgestellt.

Unterschiede zwischen den Stationsgruppen wurden mit einem U-Test ermittelt: signifikant im Text bedeutet  $p < 0.05_{\text{zweis.}}$ , m und n gehen aus Tab. IV/8 (N) hervor.

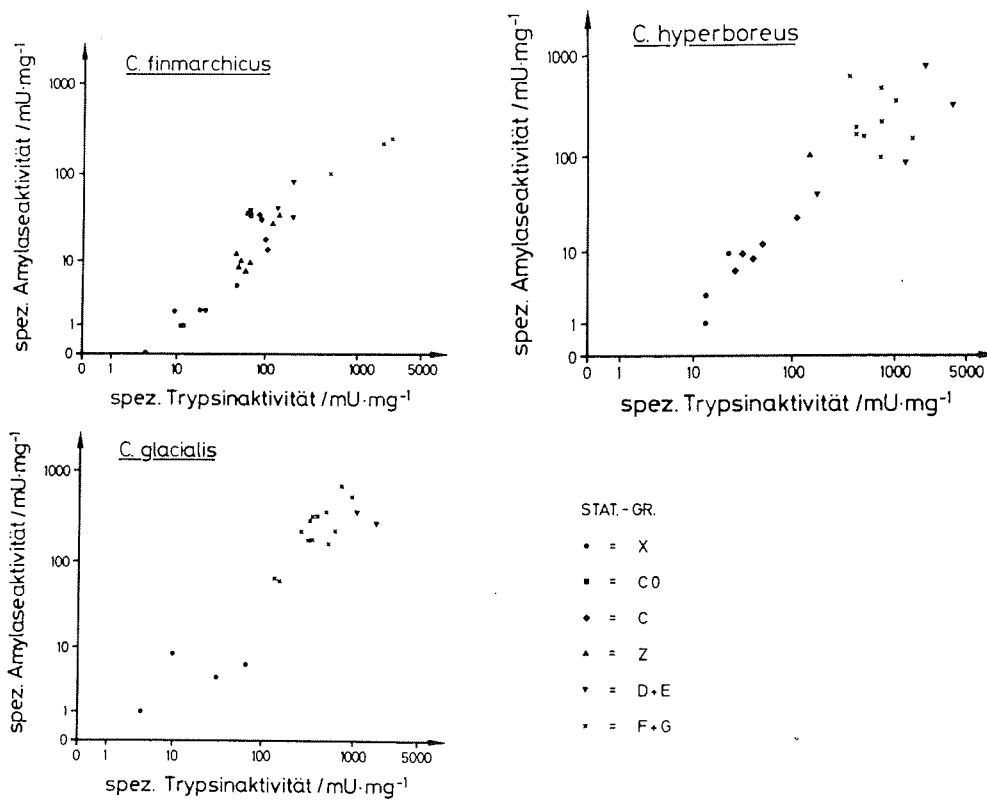


Abb. IV/24: Spezifische Aktivität der Verdauungsenzyme Amylase und Trypsin der CV von *C. finmarchicus* (links oben), *C. glacialis* (links unten) und *C. hyperboreus* (rechts oben) im Mai (X), Juli (C0, C, D, E, F) und August (G) 1985 in der Framstraße.

Fig. IV/24: Specific activity of digestive enzymes Amylase and Trypsin of copepodids CV in the Fram Strait in May (X), July (C0, C, D, E, F) and August (G) 1985. *C. finmarchicus* (upper left), *C. glacialis* (lower left) and *C. hyperboreus* (upper right).

Tab. IV/8: Proteingehalt und Aktivität der Verdauungsenzyme Amylase und Trypsin von *Calanus* spp. und *M. longa* Individuen im Mai, Juli und August. Mittelwerte der Stationsgruppen (Gr.), Anzahl Proben (N) und Standardabweichung (s.d.).

Tab. IV/8: Protein content and activity of the digestive enzymes Amylase and Trypsin of *Calanus* spp. and *M. longa* in May, July and August 1985. Number of samples (N), means and standard deviations (s.d.) of station groups (Gr) are given.

Art	Stadium	Gr.	N	Protein		Amylase		Trypsin		T/A		
				mg/Ind.	s.d.	mg/Ind.	s.d.	mU/Ind.	s.d.		s.d.	
<i>C. finm.</i>	CV	X	8	0.388	0.218	0.5	0.13	5.1	1.69	10	2.1	
		C0	3	0.027	0.004	0.9	0.25	1.8	0.31	2	0.3	
		C	4	0.028	0.005	0.7	0.31	2.6	0.36	4	2.3	
		Z	7	0.030	0.007	0.4	0.18	2.0	0.48	5	1.5	
		D,E	4	0.016	0.010	1.2	0.47	4.8	2.04	4	1.4	
		F,G	4	0.005	0.005	0.8	0.25	5.4	1.19	7	1.6	
	WW	Z	2	0.014	0.000	1.4	0.99	5.4	3.75	4	0.1	
<i>C. glac.</i>	CIV	X	3	0.038	0.059	0.5	0.06	4.8	1.85	9	2.5	
		G	1			6.3		8.2		2		
	CV	X	4	0.857	0.529	3.4	3.34	11.1	6.46	6	3.6	
		E	3	0.013	0.011	4.3	3.21	22.3	8.45	6	2.7	
		F,G	14	0.041	0.008	9.7	5.41	16.6	6.97	2	0.8	
<i>C. hyp.</i>	CIII	F,G	5	0.002	0.002	0.3	0.24	4.4	1.46	13	3.6	
		CIV	X	4	0.082	0.142	0.7	0.25	5.4	1.48	8	1.9
			d C,D,Z	6	0		0.8	0.68	6.6	2.15	16	7.4
			D C,D,Z	6	0.027	0.016	2.1	2.08	4.9	3.10	3	1.1
			E	2	0	0.018	1.7	0.00	8.6	0.28	5	0.1
			d G	2	0.004	0.005	1.0	0.35	14.2	8.91	14	2.8
			D G	3	0.049	0.059	4.5	4.22	19.2	4.86	6	3.1
			CV	X	7	0.593	0.840	2.5	1.77	14.3	7.46	8
	C0	2		0.081	0.005	2.6	0.19					
	C,D,Z	7		0.199	0.045	2.7	2.45	6.7	2.88	4	1.1	
	E	4		0.015	0.004	41.8	47.71	26.8	8.50	5	6.3	
	F,G	10	0.060	0.024	16.4	16.72	32.4	10.80	3	2.6		
WW	X	3	2.840	1.710	3.7	0.53	31.4	15.28	9	5.1		
	E	1	0.062		16.4		32.5		2			
	G	1	0.221		20.6		20.7		1			
<i>M. longa</i>	WW	Z,E,G	3	0.018	0.002	5.8	1.41	5.7	1.33	1	0.5	

### I. *Calanus finmarchicus*

Der Proteingehalt der CV Individuen ist im Mai signifikant höher als im Juli und August. Im Juli/August bestehen außerdem signifikante Unterschiede zwischen der atlantischen (Gruppe C0, C, Z) und arktisch/polaren Region der Framstraße (Gruppe D, E, F, G) sowie innerhalb der arktisch/polaren Region zwischen Eisrandbereich/Packeis (D, E) und Ostgrönlandschelf (F, G). Der Proteingehalt der CV nimmt also von Ost nach West ab. Die Aktivität von **Amylase** unterscheidet sich in keiner der Gruppen signifikant von Station C0, deren Individuen aus 500 - 1000 m Tiefe

stammen. Die **Trypsin**aktivität ist im Mai (X) signifikant höher als im Juli in der atlantischen Region (C0, C, Z). Die Stationen der arktischen und polaren Region (D+E, F+G) unterscheiden sich hingegen nicht signifikant von denen vom Mai. Das Verhältnis von **Trypsin/Amylase** (T/A) ist im Mai mit 10:1 signifikant höher als in den Stationsgruppen im Juli/August, während Station C0 mit 2:1 das geringste T/A-Verhältnis aufweist. Je weiter westlich die Herkunft der Individuen, desto höher ist das T/A-Verhältnis. Eine Ausnahme machen die CV von Station C1 am Schelfhang Spitzbergens mit T/A 8:1.

*C. finmarchicus* **Weibchen** aus Gruppe Z weisen generell einen nur etwa halb so hohen Proteingehalt auf wie die CV derselben Station. Trypsin- und insbesondere Amylaseaktivität sind höher als für CV.

## II. *Calanus glacialis*

Der bei *C. glacialis* **CIV** gemessene Proteingehalt ist sehr variabel und schwankt zwischen 0.107 mgInd.<sup>-1</sup> im äußeren (A1), 0.007 mgInd.<sup>-1</sup> im inneren van Mijenfjord (A1c) und weniger als 0.007 mgInd.<sup>-1</sup>, d.h. unter der Nachweisgrenze, im Eis auf dem Yermakplateau (X8). Die Amylaseaktivität der Individuen ist im August gegenüber Mai wesentlich erhöht, das T/A-Verhältnis daher kleiner.

Der **Proteingehalt** der CV ist im Mai (X) signifikant höher als im Juli/August (E, F, G). Während die Individuen vom Ostgrönlandschelf hinsichtlich des Proteingehaltes im Juli (F) und August (G) sehr homogen sind, liegt der Proteingehalt im Packeis (E) signifikant niedriger als auf dem Schelf. Die Aktivität von **Trypsin** und **Amylase** ist im Mai (X) geringer als im Juli und August, die Unterschiede sind jedoch nicht signifikant. Die gemittelte Amylaseaktivität ist der im Packeis (E) vergleichbar, ebenso das mittlere T/A-Verhältnis. Das T/A-Verhältnis beider Gruppen (X, E) ist signifikant höher als das der Stationen auf dem Ostgrönlandschelf (F+G).

## III. *Calanus hyperboreus*

Bei **Copepodid III** vom Ostgrönlandschelf aus dem Juli liegen Proteingehalt und Amylaseaktivität unterhalb der Nachweisgrenze. Die Trypsinaktivität ist geringer als bei den Tieren vom August (G), die im Mittel sehr geringe Proteingehalte und ein T/A-Verhältnis von 13:1 aufweisen.

Der Proteingehalt der **Copepodid IV**-Stadien unterscheidet sich infolge der hohen Variabilität in allen Monaten nicht signifikant zwischen den Gruppen. In der atlantischen und arktischen Region (Gruppe C, Z, D im Juli und August) wurden zwei optisch unterscheidbare Typen von CIV gefunden und getrennt untersucht: eine schlanke, transparent erscheinende Form, genannt "d = dünn", und eine rundlichere Form, deren Prosoma zum großen Teil mit Fett gefüllt zu sein scheint, genannt "D = dick".

Es zeigt sich, daß die "**dünnen**" Tiere, bei einer mittleren Prosomalänge von 3.36 mm (s.d. = 0.162, n = 52, Stat. C3), in keiner der Proben einen Proteingehalt oberhalb der Nachweisgrenzen aufwiesen. In diesen Proben besteht ein Verhältnis von Trypsin- zu Amylaseaktivität von gemittelt 16:1 infolge einer sehr niedrigen Aktivität von Amylase. Die Trypsinaktivität pro Individuum ist ähnlich hoch wie die der "**dicken**" Tiere. Diese haben bei einer infolge der bimodalen Längenverteilung nicht signifikant geringeren Prosomalänge von gemittelt 3.15 mm (s.d. = 0.212, n = 49, U-Test) Proteingehalte von gemittelt 0.027 mgInd.<sup>-1</sup>. Das Trypsin/Amylase-Verhältnis liegt bei 3:1.

Amylase- und Trypsinaktivität sind auf dem Ostgrönlandschelf im August (G) bei "dünnen" und "dicken" Tieren signifikant höher als in C, Z und D; das Verhältnis Trypsin/Amylase ist jedoch dasselbe.

Im Mai haben die **Copepodid V** einen höheren mittleren **Proteingehalt** als im Juli/August. Die Einzelmessungen schwanken jedoch stark. Wie oben für CIV beschrieben, gibt es im Mai zwei Typen CV: transparente, leere Individuen und normal mit Ölsäcken ausgestattete Individuen. Die mittlere **Amylaseaktivität** der im Mai (X) gefangenen Individuen ist so hoch wie die der CV in der atlantischen Region im Juli (C, einschl. Station C0). In der polaren Region (E, F+G) ist die Aktivität

im Vergleich dazu signifikant höher. An zwei Stationen (E2, G3) mit sehr geringem Chlorophyllbestand ist die Amylaseaktivität wesentlich höher als an den übrigen Stationen, das T/A-Verhältnis ist  $<1$ . Die Trypsinaktivität der CV ist im Mai (X) signifikant höher als in der atlantischen Region im Juli (C), aber in beiden Gruppen signifikant niedriger als in der polaren Region. Dadurch liegt das T/A-Verhältnis im Mai höher als im Juli/August.

Weibchen von *C. hyperboreus* haben im Mai (X) signifikant höhere Proteingehalte und eine geringere Amylaseaktivität als im Juli/August. Das T/A-Verhältnis verringert sich ebenfalls signifikant.

#### IV. *Metridia longa*

Die Weibchen haben an allen Stationen etwa denselben Proteingehalt. Amylase- und Trypsinaktivität sind gleich hoch; T/A ist 1.

### 3.3. Veränderung des physiologischen Zustands bei Nahrungsmangel

Trockengewicht, Proteingehalt und die Aktivität der Verdauungsenzyme unterliegen Veränderungen in Abhängigkeit vom Ernährungszustand der Individuen. Die hier beschriebenen Versuche dienen vor allem einer groben Abschätzung der zeitlichen Skala der physiologischen Veränderungen bei den einzelnen Arten, da die Abbauraten organischer Substanz bei hungernden Tieren auf deren Grundstoffwechselrate und Aktivitätsniveau schließen läßt.

Für die Experimente wurden je 4 x 20 Individuen von *C. finmarchicus* (CV), *C. glacialis* (CV, Weibchen), *C. hyperboreus* (CV, Weibchen) und *M. longa* (Weibchen) zwischen 5 Tagen und 12 Wochen ohne Futter in filtriertem Seewasser gehältert. Mit Ausnahme der *C. glacialis* CV befanden sich nach 4 Wochen in allen Gefäßen noch lebendige Tiere. Nach ca. 12 Wochen lebten nur noch einige *C. hyperboreus* CV (9) und Weibchen (6) sowie 17 *C. glacialis* Weibchen.

Das **Trockengewicht** der Individuen blieb bei allen untersuchten Arten und Stadien im Rahmen von  $\pm 20\%$  der Werte am Fangtag, d.h. im Rahmen der Variabilität zwischen Einzelproben konstant (Abb. IV/25).

Alle Arten und Stadien verringern die Aktivität von Amylase schneller als die Trypsinaktivität, so daß sich mit zunehmender Inkubationsdauer das Verhältnis von Trypsin- zu Amylaseaktivität von  $<10:1$  am Beginn bis zu  $>50:1$  verschiebt. Langfristig wird das T/A-Verhältnis wieder kleiner, soweit Amylase überhaupt noch nachweisbar ist (Abb. IV/25).

#### I. *Calanus finmarchicus*

Während die individuelle Trypsinaktivität der CV in allen Proben in etwa gleich bleibt, sinkt der Proteinanteil am Trockengewicht bereits in den ersten 5 Tagen Inkubation auf 26 % des Ausgangswertes, nach 15 Tagen unter die Nachweisgrenze. Amylaseaktivität ist in keinem Fall nachzuweisen. Kurz nach Versuchsbeginn wurden in keinem der Versuchsgefäße Kotballen gefunden, was darauf hindeutet, daß die Tiere auch *in situ* das Phytoplanktonangebot nicht nutzen. Die Tiere waren aber noch nicht in der Diapause, denn in jedem der Experimente häuteten sich einige CV zu Weibchen. Bei einer Mortalität von ca. 50 % schienen die Überlebenden außerdem bis zum 15. Tag sehr bewegungsaktiv zu sein.



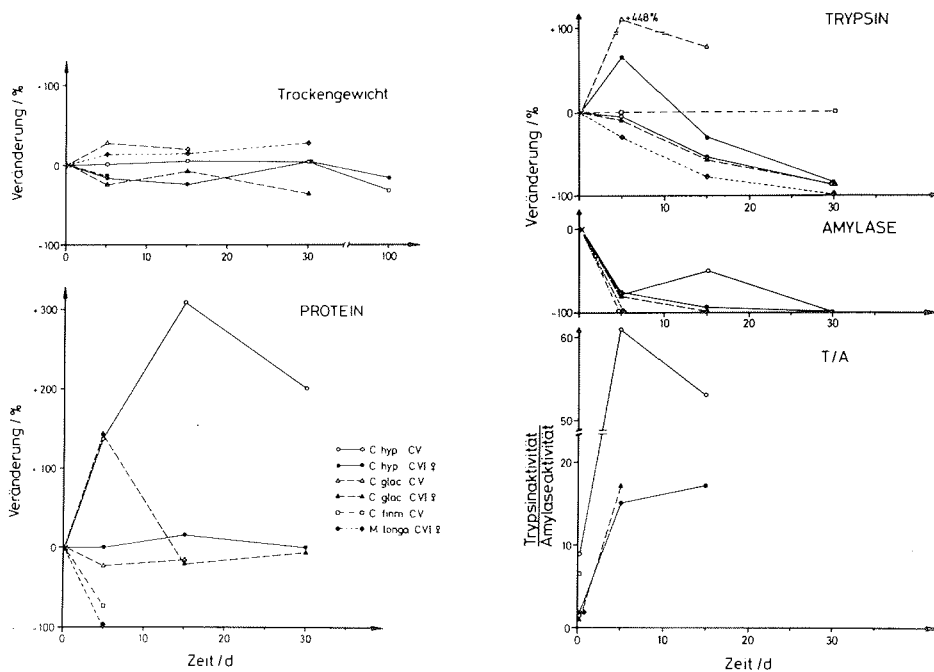


Abb. IV/25: Veränderung des Trockengewichts (links oben), des Proteinanteils am Trockengewicht (links unten), der Aktivität von Trypsin (rechts oben) und Amylase (Mitte rechts) der Individuen sowie des T/A-Verhältnisses (rechts unten) im Hungerexperiment (in % der Ausgangswerte).

Fig. IV/25 (left): Change of dry weight (upper left), proportion of protein to dry weight (lower left), activity of digestive enzymes Trypsin (upper right) and Amylase (middle right) and proportion of Trypsin to Amylase (T/A) due to starvation in relation to the original values at the start of the experiment.

## II. *C. glacialis*

Nach 5 Tagen ist der Proteinanteil am Trockengewicht der **Weibchen** mit 7 % ca. doppelt so hoch wie am Fangtag, verringert sich dann jedoch wieder auf 3 % nach 30 Tagen. Während die Amylaseaktivität nach 15 Tagen nicht mehr nachweisbar ist, liegt die Trypsinaktivität pro Individuum auch nach 30 Tagen noch bei 10 % des Ausgangswertes. Die spezifische Trypsinaktivität sinkt kontinuierlich.

**Copepodid V** hält den Proteingehalt am Trockengewicht über zumindest 15 Tage in etwa konstant. Wie bei den anderen Arten sinkt die Aktivität von Amylase, jedoch steigt sowohl die individuelle als auch die spezifische Aktivität von Trypsin. Nach 3 Wochen war jedoch kein lebendes Tier mehr zu finden.

Während nach 5 und 15 Tagen noch sehr viele Kotballen und Eier in den Behältern der Weibchen gefunden wurden, gibt es nach 3 Monaten weder Kotballen noch Detritus o.ä. in den Gefäßen. Weibchen wie CV haben am 5. Inkubationstag leere Därme, die relativ dick erscheinen. Nach 2

Monaten sind bei allen Individuen die zumindest während der ersten 2 Wochen sehr großen Ölsäcke geschrumpft. Die CV sind nach 5 Tagen noch sehr aktiv und bewegen sich relativ viel, während sie nach 15 Tagen überwiegend bewegungslos nahe der Oberfläche treiben. Die Weibchen dagegen schwimmen auch nach 15 und 30 Tagen noch aktiv herum.

### III. *C. hyperboreus*

Der Proteinanteil am Trockengewicht der **Weibchen** bleibt über den Versuchszeitraum bei etwa 2 %, obwohl gleichzeitig Gonaden angelegt werden (vgl. IV/2.1.). Die spezifische und individuelle Trypsinaktivität steigt über die ersten 5 Tage und sinkt dann bis Tag 30 auf 15 % des Niveaus am Fangtag ab. Die schnelle Verringerung der Amylaseaktivität läßt das T/A-Verhältnis von 2:1 am Beginn auf 17:1 an Tag 15 steigen.

Der zu Versuchsbeginn bei den **Copepodid V** im Vergleich zu anderen *in situ*-Proben (vgl. IV/3.1.) sehr niedrige Proteinanteil am Trockengewicht von 1 % nimmt bis zum 15. Tag auf das mehr als das Vierfache zu und liegt auch nach 30 Tagen noch weit über dem Ausgangsniveau. Die Trypsinaktivität verringert sich stetig über den Versuchszeitraum, ebenso die Aktivität von Amylase. Das T/A-Verhältnis verschiebt sich innerhalb der ersten 5 Tage von unter 10:1 auf über 60:1.

Nach 5 Tagen haben sowohl Weibchen als auch CV noch grüne Därme, Kotballen wurden in den Versuchsbehältern gefunden. Nach 15 Tagen sind die Därme leer und zu einem langen, dünnen Rohr zusammengezogen. Die Ölsäcke sind bei beiden Stadien sehr groß und auch nach 30 Tagen unverändert. Beide Stadien schwimmen nur sehr wenig, schweben meistens oder liegen bewegungslos am Boden, um manchmal in kurzen Stößen zu schwimmen.

### IV. *Metridia longa*

Proteingehalt und Amylaseaktivität der **Weibchen** sinken innerhalb der ersten 5 Inkubationstage unter die Nachweisgrenze. Im Vergleich dazu sinkt die Aktivität von Trypsin pro Individuum relativ langsam ab und ist erst nach 30 Tagen nicht mehr nachweisbar. Die Tiere sind bis zu diesem Zeitpunkt sehr aktiv, schwimmen viel und schnell und scheinen nicht richtig zu hungern: Während nach 5 Tagen Inkubation noch Kotballen und Eier im Versuchsbehälter gefunden wurden, war davon besonders nach 30 Tagen fast nichts zu sehen und die Weibchen hatten einen dunkel gefärbten Darm.

#### 3.4. Häutungsaktivität

Mit der Untersuchung der Häutungsaktivität von *Calanus finmarchicus* (CV), *C. glacialis* (CV) und *C. hyperboreus* (CIV, CV) sollte festgestellt werden, ob sich die Tiere an einzelnen Stationen bereits in der Diapause befinden. Bei stetiger Entwicklung der Stadien müßten bei einer normalverteilten Altersstruktur der Population bzw. in den Stadien auch bei langen Häutungsintervallen regelmäßig einzelne Häutungen zu beobachten sein. In der Diapause häuten sich die Tiere normalerweise nicht. Eine verzögerte Häutung kann daher entweder endogene Ursachen haben oder ein experimentell hervorgerufener Artefakt sein.

Jeder Versuch wurde mit 30 Individuen einer Art und eines Stadiums in Dauerdämmerlicht bei 0 °C durchgeführt. Die Tiere erlebten also außer beim Containertransport (s. III/2.3.4.) nicht den natürlichen Tag/Nacht-Wechsel im Herbst und die winterliche Dunkelphase. Als Maß für die Häutungsaktivität wird hier die Zahl der gehäuteten Tiere in Prozent der Gesamtzahl zum Zeitpunkt der Messung angegeben.

### I. *C. finmarchicus*

Im Mai wurden je 3 Experimente mit Individuen vom Spitzbergenshelf (A2) und vom Yermakplateau (X9) ausgeführt. Die Tiere wurden jedoch erst 4 Wochen nach dem Fang als **Copepodid V** aus einem Vorratsbehälter, in dem sie auch gefüttert wurden, aussortiert. Innerhalb von 20 bzw. 15 Tagen entwickeln sich daraus gemittelt 62 % (s.d. 24.1, n = 3, A2) bzw. 34 % (s.d. = 26.8, n = 3, X9) Männchen und Weibchen.

Im Juli wurden in der atlantischen Region der Framstraße mit CV von Station C1, direkt am Kontinentalhang Spitzbergs, und von Station C2, etwas weiter westlich, am Fangtag (12. und 13. 7.) jeweils zwei Parallelexperimente begonnen: Während die Tiere von Station C1 innerhalb von 20 Tagen keinerlei Häutungsaktivität zeigen, häuten sich in demselben Zeitraum gemittelt 12 % der CV an Station C2 zu Weibchen. An C1 ist die Mortalität gering, an C2 dagegen sterben innerhalb von 20 Tagen 40 % der Tiere.

Während die Ende Juli gefangenen CV von Station Z1 in der atlantischen Region auf 80 °N wahrscheinlich bereits in der Diapause waren, entwickeln sich aus den Mitte August an Station Z4 gefangenen CV innerhalb eines Monats die ersten Weibchen, bis Anfang November sind alle Tiere adult. Diese konnten mit relativ hoher Überlebensrate bis zum Juni des folgenden Jahres gehältert werden.

### II. *C. glacialis*

Von den im Mai auf dem Yermakplateau (X7, 20.5.) gefangenen **Copepodid IV** häuten sich innerhalb von 8 Tagen 50 % zu CV (Abb. IV/26). Das gleiche Ergebnis wurde in einem Experiment mit **Copepodid I** vom Ostgrönlandshelf im Juli (F) erzielt.

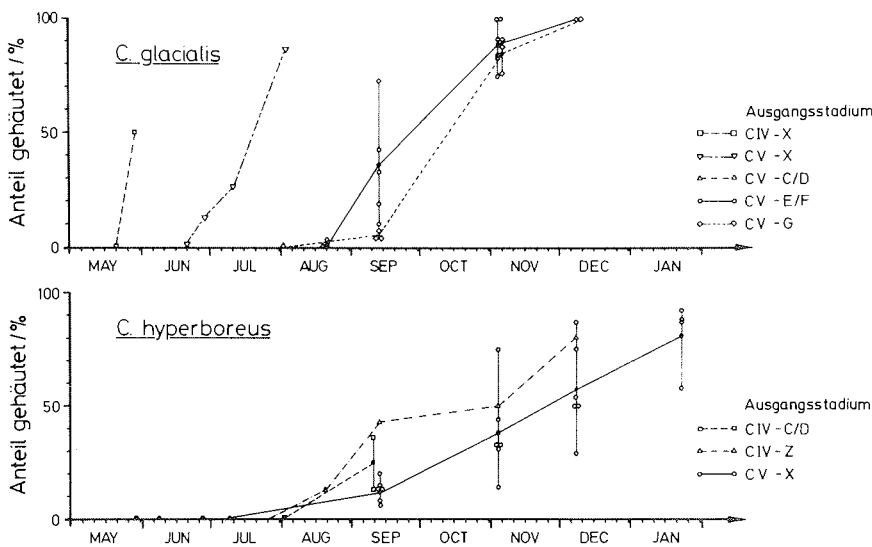


Abb. IV/26: Häutungsaktivität von *C. glacialis* (oben) und *C. hyperboreus* (unten) zwischen Mai 1985 und Januar 1986. Anzahl gehäuteter Individuen in Prozent der Gesamtzahl zum Zeitpunkt der Messung.

Fig. IV/26: Molting activity of *C. glacialis* (above) and *C. hyperboreus* (below) between May 1985 and January 1986. The y-axis shows the number of molted individuals in percent of the total number of individuals present during the controls.

Aus den im Mai auf dem Spitzbergenschelf gefangenen **Copepodid V** von Station A2 (vgl. *C. finmarchicus*) entwickeln sich innerhalb von einer Woche die ersten Adulten, nach 43 Tagen sind 87 % der Individuen zu Weibchen und Männchen gehäutet (Abb. IV/26).

Von den in der atlantischen und arktischen Region im Juli (C1, C2 und D2) gefangenen CV häutet sich innerhalb von ca. 40 Tagen keines der Individuen (Abb. IV/26). Die CV aus der atlantischen Region sind in der Diapause: die Sterblichkeit ist sehr gering, Kotballen wurden nicht gefunden. Die CV aus der arktischen Region sind viel aktiver, die Sterblichkeit ist höher und es werden Kotballen produziert, die Tiere fressen also.

In 6 Experimenten mit CV vom Ostgrönlandschelf im Juli (E2, F) findet mit einer Ausnahme (1 Weibchen von 30 CV, Stat. F7) bis ca. 30 Tage nach Inkubationsbeginn ebenfalls keine Häutung zu Adulten statt. Nach 53 Tagen, Anfang September, jedoch gibt es gemittelt 36 % Männchen und Weibchen in den Experimenten, nach 105 Tagen Anfang November gemittelt 89 % (Abb. IV/26). Die adulten Tiere aus allen Experimenten zusammen wurden bei sehr geringer Mortalität weitere 7 Monate gehältert und schließend durch intensive Fütterung physiologisch aktiviert. Dies kommt in den Freßbraten sowie einer qualitativ und quantitativ gesteigerten Kotballenproduktion und Gonadenentwicklung der Weibchen zum Ausdruck. In drei Experimenten mit Tieren vom Ostgrönlandschelf im August (G) gibt es nach 40 Tagen, ebenfalls Anfang September, 5 % Adulte, nach 92 Tagen, Anfang November, 85 % Männchen und Weibchen. Die Sterblichkeit beträgt in den Experimenten vom Juli gemittelt 69 % (s.d. = 21,8, n = 6) bis Anfang November, in den Experimenten vom August nur gemittelt 33 % (s.d. = 8,5, n = 3).

### III. *C. hyperboreus*

Junge Copepodidstadien wurden nur einmal, an Station F6 auf dem Ostgrönlandschelf (Juli), untersucht: während sich 25 % der **Copepodid I** innerhalb von 8 Tagen zu CII entwickeln, ist bei CIII auch nach 16 Tagen noch keine Häutung zu CIV festzustellen. Rein äußerlich zeigen die Tiere typische Überwinterungsmerkmale wie ein dünnes Darmrohr und rote Ölsäcke.

Die Mitte Juli in der atlantischen und arktischen Region (C1, C2 und D2) gefangenen **Copepodid IV** häuten sich während der ersten drei Wochen nicht. Nach 2 Monaten, Mitte September, gibt es bei stark gesunkener Individuenzahl gemittelt 23 % CV. 13 % der Ende Juli in der atlantischen Region gefangenen CIV von Station Z1 entwickeln sich in 25 Tagen zu CV, bis Dezember sind es 80 % (Abb. IV/26).

Bis Mitte September entwickeln sich in keinem der im Mai und Juli begonnenen Experimente mit **Copepodid V** adulte Tiere. Unabhängig vom Zeitpunkt des Versuchsbeginns gibt es Mitte September in allen Experimenten vom Yermakplateau im Mai (X) und von Station C2 in der atlantischen Region im Juli gemittelt 12 % Männchen und Weibchen (s.d. = 4,9, n = 7). Bis Ende Januar des folgenden Jahres häuten sich in diesen Experimenten 81 % der CV zu Adulten (s.d. = 14,4, n = 5; Abb. IV/26). **Copepodid V** von Station C1 dagegen häuten sich auch nach 200 Tagen Inkubation nicht, d.h. bis Ende Januar.

**Weibchen** wurden in drei Experimenten von verschiedenen Stationen auf dem Yermakplateau (X, Mai) etwa 50 Tage lang gehältert. Die Mortalität war sehr unterschiedlich, jedoch waren am Versuchsende alle Weibchen transparent, und schienen ohne Ölsäcke oder andere innere Strukturen zu sein.

Wie auch Abb. IV/26 zu entnehmen, verläuft die Entwicklung in den Experimenten in etwa synchron: Ab Mitte September häuten sich kontinuierlich CV von *C. glacialis* und *C. hyperboreus* zu Adulten. Die Gonaden der Weibchen werden reif (IV/2.1). Es ist nicht auszuschließen, daß diese Synchronisation ein Artefakt ist: der Hell/Dunkel-Wechsel beim Containertransport im August könnte im Gegensatz zur gleichen Situation Ende Mai und Anfang Juli als Auslöser für die Häutungen gewirkt haben.

## V. DISKUSSION

In der folgenden Diskussion der Ergebnisse wird zunächst auf Verbreitung und Entwicklungsstand von *Calanus* spp. und *Metridia longa* in den Regionen der Framstraße eingegangen. Anschließend werden die Lebenszyklen der einzelnen Arten betrachtet und im Hinblick auf die Entwicklungsstrategien vergleichend diskutiert.

### I. Regionale Verbreitung und Entwicklung.

#### Abundanz und Biomasse

Die dominanten Arten des Mesozooplanktons, *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *Metridia longa* kennzeichnen durch ihre **relative Häufigkeit** die atlantische, arktische und polare Region der Framstraße (Tab. V/1): In der atlantischen und arktischen Region dominiert Mitte Juli 1985 *C. finmarchicus* mit einem Anteil von mehr als zwei Dritteln an der Gesamtabundanz aller vier Arten. Ähnliche Dominanzverhältnisse beschrieben HABERSTROH (1985) aus der atlantischen Region Anfang August und SMITH (1988, Tab. 9, Gr. I, IV und V) aus der arktischen Region Ende Juni. Im Gegensatz zu SMITH (1988, Tab. 9, Gr. II+III), die auch im Packeis der polaren Region *C. finmarchicus* als häufigste Art antraf, hat dort im Juli 1985 *C. hyperboreus* die höchste, *C. finmarchicus* dagegen die geringste Abundanz. *C. glacialis* gewinnt im gesamten Bereich des Ostgrönlandstroms von Ost nach West an Bedeutung und wird im Bereich der Ostgrönlandschelfpolynya die dominante Art. *Metridia longa* trägt im Untersuchungsgebiet 1985 nicht mehr als 10 %, bei HABERSTROH (1985) bis zu 24 % zur Gesamtabundanz der vier Arten bei.

Die Dominanz der verschiedenen Calanusarten in den drei großen hydrographischen Regionen der Framstraße (SWIFT & AAGAARD 1981) spiegelt damit Beobachtungen vom kanadischen Archipel (GRAINGER 1963, LONGHURST *et al.* 1984) und der Barents See (JASCHNOW 1970, TANDE *et al.* 1985) wider, wonach *C. finmarchicus* eine Indikatorart für atlantisches, *C. glacialis* für polares Wasser ist. Auch im Bereich der Ostgrönlandpolynya wurden jedoch beide Arten angetroffen. Das kann zwei Ursachen haben: Einerseits kann *C. finmarchicus* mit den nach Süden zurückfließenden Armen des Westspitzbergenstromes, die das polare Wasser des Ostgrönlandstroms unterschichten bis auf den Ostgrönlandschelf vordringen, andererseits transportiert der Westspitzbergenstrom Plankton atlantischer Herkunft in das Nordpolarmeer, von wo es auch mit den Oberflächenströmen wieder nach Süden driften kann. Wie im Nordpolarmeer (GRICE 1962, JOHNSON 1963, GRAINGER 1965, PAVSHTIKS 1983) sind *C. hyperboreus* und *C. glacialis* im Bereich der Polynya die bestandsbildenden Mesozooplankter. Die Bedeutung von *M. longa* ist aber auf dem flachen Schelf infolge ihres tiefen vertikalen Verteilungsschwerpunktes wesentlich geringer.

Der **Individuenbestand** der vier Arten (vgl. Tab. V/1), insbesondere in den obersten 100 m der Wassersäule, ist sowohl im Sommer 1985 als auch 1984 und 1983 (SMITH 1988, SMITH *et al.* 1985) in der arktischen Region höher als in der atlantischen Region östlich der Polarfront und in der polaren Region westlich der Polarfront. HABERSTROH (1985) fand allerdings Anfang August 1984 östlich der Polarfront wesentlich höhere Abundanzen als westlich davon. Diese Ergebnisse können aber, wie die von 1985, wegen der geringen Anzahl untersuchter Stationen und der zu erwartenden Variabilität zwischen den Stationen nur die ungefähre Größenordnung der Abundanz und auch der Biomasse angeben.

Tab. V/1: Biomasse ( $\text{g C m}^{-2}$ ) und Individuenbestand ( $\text{N m}^{-2}$ ) von *Calanus* spp. und *M. longa* zusammen, sowie relative Anteile der Arten (Biomasse, Individuenbestand, bezogen auf 500 - 0 m), im Mai (A2), Juli (B, C, D, E, F) und August (G) 1985 in der Framstraße. Abundanzvergleich mit Literaturdaten.

Tab. V/1: Biomass ( $\text{g C m}^{-2}$ ) and standing stock ( $\text{N m}^{-2}$ ) of all 3 species of *Calanus* spp. and *M. longa* combined, as well as the relative proportion of each species in terms of biomass (g C %) and standing stock (N %), calculated for 500 - 0 m, in May (A2), July (B, C, D, E, F) and August (G) 1985 in Fram Strait. Comparative literature on abundances given.

Region	C. firm.		C. glac.		C. hyp.		M. longa		Biomasse ( $\text{g C m}^{-2}$ ) 500m	Abundanz ( $10^3 \cdot \text{N m}^{-2}$ ) andere Autoren			
	gC%	N%	gC%	N%	gC%	N%	gC%	N%		500m	500m	100m	500m
I. atlantisch													
Spitzbergen (A2)	79	42	7	11	12	16	3	32	0.7	7	7		
Spitzbergen (B)	77	89	14	9	9	3	0	0	1.1	15	15	4 <sup>2)</sup>	
östl. Framstr. (C)	58	68	<1	<1	33	11	8	20	6.2	30	15	50 <sup>2)</sup>	20 <sup>4)</sup>
II. arktisch													
Eisrandzone (D)	55	69	4	4	32	17	9	10	6.5	40	30	10 <sup>2)</sup>	30 <sup>3)</sup>
III. polar													
Packeis (E)	11	19	29	25	51	31	9	25	2.2	5	5		4 <sup>3)</sup>
EGschelf (F)	9	6	44	52	39	41	9	<1	1.4	7	7		6 <sup>5)</sup>
EGschelf (G)	4	5	57	62	35	34	5	<1	2.0	7	7		

1) Berechnung der Biomasse aus Abundanz und Trockengewicht (TG) der Stadien der Arten (IV/3.1.)

2) HABERSTROH 1985, Multinetz vertikal, 300  $\mu\text{m}$

3) SMITH 1988, Tab. 9, Multinetz vertikal, 200  $\mu\text{m}$

4) SMITH et al. 1987, Data Report, Station 260 (500 - 0 m)

5) SMITH et al. 1987, Data Report, Station 245 (130 - 0 m)

Die Biomasse von *Calanus* spp. und *M. longa* beträgt in der atlantischen und arktischen Region der Framstraße 6 - 7  $\text{g m}^{-2}$  Kohlenstoff bzw. 14 - 15  $\text{g m}^{-2}$  Trockengewicht (500 - 0 m) und beruht zu 60 % auf *C. finmarchicus*, zu 30 % auf *C. hyperboreus*. In der arktischen Region befindet sich nahezu die gesamte Biomasse in den obersten 100 m der Wassersäule, wo SMITH et al. (1985) jedoch 1983 nur 14.7  $\text{mg m}^{-3}$  Trockengewicht (1.5  $\text{g m}^{-2}$  Trockengewicht), 1984 in 50 - 0 m ca. 4  $\text{g m}^{-2}$  Trockengewicht gemessen haben (SMITH 1988, Abb. 19). In der nördlichen Baffin Bay, einem der arktischen Region der Framstraße in etwa vergleichbaren Gebiet, liegt die von HARRISON et al. (1987) berichtete Biomasse des zu 90 % aus den o.g. Arten bestehenden Zooplanktons (>800  $\mu\text{m}$ , 500 - 0 m) mit 9  $\text{g m}^{-2}$  Kohlenstoff in der gleichen Größenordnung wie Mitte Juli 1985 in der Framstraße. In der polaren Region der Framstraße gehen 80 - 90 % der insgesamt 1 - 2  $\text{g m}^{-2}$  Kohlenstoff bzw. 4 - 5  $\text{g m}^{-2}$  Trockengewicht auf *C. glacialis* und *C. hyperboreus* zurück. Die Biomasse ist damit in der polaren Region wesentlich geringer als in der arktischen und atlantischen Region, jedoch höher als im Nordpolarmeer: HOPKINS (1969) gibt 0.22  $\text{g m}^{-2}$  Trockengewicht (900 - 0 m) an, KOSOBOKOVA (1982) 10  $\text{g m}^{-2}$  Naßgewicht (1000 - 0 m, entspricht nach MULLIN 1969 1.3  $\text{g m}^{-2}$  Trockengewicht).

### Entwicklungsbedingungen in der Framstraße

Infolge der durch die gegenläufigen atlantischen und polaren Wassermassen geprägten Hydrographie der Framstraße herrschen im Pelagial östlich und westlich der Polarfront sehr unterschiedliche Entwicklungsbedingungen für herbivores Zooplankton: In der atlantischen Region bewirkt der warme, nährstoffreiche Westspitzbergenstrom eine lange Vegetationsperiode, die mit dem Ende der Polarnacht noch im Februar beginnt, im Mai, wenn das Eis abtaut, die höchste Primärproduktion erreicht und bis September andauern kann (RAMSFJELL 1960, HEIMDAL 1983, WESLAWSKI pers. Mitt.). In der arktischen und polaren Region dagegen führt eine variable Eisbedeckung und Polynyabildung auch im Laufe des Sommers zu sehr stark schwankenden Lichtverhältnissen im Wasser - die Phytoplanktonproduktion und damit die Nahrungsgrundlage des herbivoren Zooplanktons kommt nur sporadisch und sehr fleckenhaft verteilt vor. Dies bedeutet, daß sich in der Framstraße von Ost nach West nicht nur die Wassertemperatur, sondern auch die Verfügbarkeit von Nahrung für Herbivore sehr stark ändert.

Die Unterschiede zwischen den Regionen werden außerdem durch den Transport pelagischer Organismen mit der gegenläufigen Strömung verstärkt: Zooplankter, die z. B. im Mai auf 79 °N im Bereich des Westspitzbergenstroms gefangen werden, könnten bei 20  $\text{cm s}^{-1}$  Driftgeschwindigkeit des Wasserkörpers (AAGAARD *et al.* 1987) im März 10° weiter südlich, diejenigen im Ostgrönlandstrom bei 10  $\text{cm s}^{-1}$  (FOLDVIK *et al.* 1988) 5° weiter nördlich gewesen sein. Infolge des höheren Sonnenstandes beginnt die saisonale Entwicklung des Phytoplanktonmaximums in der Norwegischen See (62 °N) bereits im März und schreitet dann ca. 2° pro Woche nach Norden fort (BRAARUD & NYGARD 1978 in EILERTSEN *et al.* 1981), wäre also Anfang Mai auf 79 °N. Das mit der Strömung driftende Zooplankton in der atlantischen Region hat dann bereits mehrere Wochen Phytoplankton als Nahrung zur Verfügung gehabt, während die Phytoplanktonentwicklung in den Waken der eisbedeckten polaren Region erst beginnt. Die so entstehende zeitliche Verschiebung der saisonalen Entwicklung des herbivoren Zooplanktons zwischen atlantischer und polarer Region wird auf ca. 4 - 8 Wochen geschätzt.

### Entwicklung der Arten in der atlantischen Region nahe Spitzbergen im Mai und Juli

In der atlantischen Region der Framstraße vor der Küste Spitzbergens und in der Eisrandzone auf dem Yermakplateau wurde Mitte Mai 1985 ein sehr hoher Phytoplanktonbestand mit hoher Primärproduktion angetroffen (BAUMANN, pers. Mitt., BUMA, pers. Mitt.). Gleichzeitig weist das Vorherrschen der jüngsten Copepodidstadien von *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *M. longa* auf einen bereits einige Zeit zurückliegenden Beginn der Reproduktions- und Entwicklungsperiode dieser Arten hin, während *C. finmarchicus* noch keine Copepodide hervorgebracht hat.

Im Vergleich dazu ist die Altersstruktur der vier Arten im bis zur Probennahme eisbedeckten van Mijenfjord noch weiter zu jüngeren Stadien verschoben, obwohl auch hier bereits die Reproduktionsperiode aller Arten eingesetzt hat. Im Gegensatz zu *C. finmarchicus* haben die Frühjahrs- generationen von *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *M. longa* bereits das Copepodidstadium CI entwickelt. Im wärmeren und nahrungsreicheren Wasser vor der Küste Spitzbergens sind zur gleichen Zeit bereits CII/CIII (*C. glacialis*), CII (*C. hyperboreus*) und CI/CII (*M. longa*) der neuen Generationen herangewachsen.

*C. hyperboreus* laicht nach SÖMME (1934) nicht im Bereich der Schelfe, und auch im van Mijenfjord wurden keine Adulten gefangen. Daher führt die Anwesenheit der jungen Copepodidstadien der Art im van Mijenfjord sowie die bimodale Vertikalverteilung aller vier Arten zu der Annahme, daß der größte Teil der Populationen mit Wasser aus dem vorgelagerten Küstenstrom advectiert ist, das sich unter das salzärmere Fjordwasser geschoben hat. Nur ein kleiner Teil der Populationen, bestehend aus Überwinterungsstadien und laichreifen Weibchen von *C. finmarchicus*, *C. glacialis* und *M. longa*, befindet sich unterhalb des Eises in der euphotischen Zone.

Der Vergleich der Altersstruktur aller Arten zwischen van Mijenfjord und Küstenstrom deutet darauf hin, daß die Temperatur- und Nahrungsverhältnisse im Fjord die Entwicklung der Stadien im Verhältnis zu den Populationen im Küstenstrom verlangsamt haben. Berücksichtigt man allein die Temperatur, dann würde die Entwicklungszeit von *C. hyperboreus* vom Ei zum CI im Fjord mindestens 81 Tage betragen und im Küstenstrom ca. 66 Tage bis CIII (berechnet nach CORKETT *et al.* 1986 unter Annahme einer proportionalen Copepodidstadiendauer wie für *C. finmarchicus*). Demnach stammen die *C. hyperboreus* Copepodide in beiden Gebieten aus Brut, die mindestens 2 Monate zuvor, Anfang März geschlüpft ist.

Damit liegt die Reproduktionsperiode der bei Spitzbergen gefangenen *C. hyperboreus* im gleichen Zeitraum wie in der Norwegischen See und Grönlandsee. Dort findet die Eiablage im Februar/März statt (SÖMME 1934, WIBORG 1954, ÖSTVED 1955, MATTHEWS *et al.* 1978, SMITH 1990), und die ersten Copepodid I erscheinen in den küstennahen Gewässern ab Anfang April in den Fängen (SÖMME, 1934). *C. hyperboreus* Weibchen legen, im Gegensatz zu *C. finmarchicus* und *C. glacialis*, ihre Eier innerhalb von wenigen Wochen noch vor dem Beginn der Frühjahrsplanktonentwicklung ab (SÖMME 1934, CONOVER 1962). Eiablage und Entwicklung von *C. hyperboreus* sind offenbar im Verbreitungsgebiet synchronisiert, so daß deutlich ausgebildete Abundanzmaxima der Copepodidstadien verfolgt werden können (vgl. u.a. USSING 1938).

Damit wird die Berechnung der Entwicklungsgeschwindigkeit aus der Verschiebung der Schwerpunkte der Stadienverteilung von CI - CIV (Index E) zwischen zwei Beobachtungszeitpunkten möglich. Dies kann nur eine grobe Näherung sein, da außer der tatsächlichen, sich mit der Temperatur ändernden Entwicklungsgeschwindigkeit der Stadien auch die sicherlich lokal sehr variablen Mortalitätsraten einen Einfluß auf die Alterszusammensetzung haben, aber nicht berücksichtigt werden können. Grob vereinfachend wird deshalb angenommen, daß die **zweisen Mai und Juli** mit dem Westspitzbergenstrom verfrachteten *C. hyperboreus* etwa zur selben Zeit geschlüpft sind und sich synchron entwickeln, so daß dieselbe Population zu zwei Zeitpunkten untersucht wurde.

Die Modalwerte der CI - CIV-Verteilung von *C. hyperboreus* auf dem Spitzbergenschelf liegen bei CII im Mai und bei CIV im Juli. Aus der Verschiebung der Altersverteilung (Index E) zwischen Mai und Juli folgt eine **Stadiendauer** von ca. 28 Tagen pro Copepodidstadium. Dies entspricht einem täglichen **Biomassezuwachs** der Copepodide von gemittelt 7.7 %, der auf dem individuellen Gewichtszuwachs innerhalb und zwischen den einzelnen Copepodidstadien zwischen Mai und Juli beruht (Berechnung nach exponentieller Wachstumsfunktion von RICKER 1958: Bestimmung des Gewichtszuwachses aus dem anhand der relativen Häufigkeit der Stadien gewogenen mittleren Trockengewicht der CI - CIV zu beiden Zeitpunkten). Eine Wachstumsrate von täglich 6 - 8 % fanden in der Bering See im Frühjahr bei ähnlichen Temperaturen VIDAL & SMITH (1986) auch bei *Neocalanus cristatus* (CII - CIV), einer in Bezug auf Biomasse und Entwicklungsstrategie mit *C. hyperboreus* vergleichbaren Art.

Die Entwicklung von *C. glacialis* zwischen Mai und Juli kann ebenfalls über deutlich unterscheidbare Kohorten verfolgt werden: Der Modalwert verschiebt sich von CI im Mai zu CIV im Juli, und aus der Verschiebung der Altersverteilung (Index E) folgt eine **Stadiendauer** von ca. 24 Tagen und eine tägliche **Wachstumsrate** von 8.1 %. Die Stadiendauer wurde dabei möglicherweise über- und dadurch die Wachstumsrate unterschätzt, da auch die nicht erfaßten Nauplien vom Mai den Modalwert vom Juli verursacht haben können.

Dasselbe gilt auch für *C. finmarchicus*: Während im Mai noch keine juvenilen Copepodide gefangen wurden, sind im Juli alle Copepodidstadien mit von CI zu CIV zunehmender Abundanz vorhanden. Es ist jedoch kein deutlich ausgeprägter Abundanzgipfel zu erkennen. Bei einer Wassertemperatur von 2 °C beträgt nach CORKETT *et al.* (1986) die Entwicklungszeit von NI zu CIV etwa 64 Tage. Bei steigenden Wassertemperaturen müßten ältere Nauplien demnach Mitte Juli bereits weiter als CIV entwickelt sein, die im Juli gefangenen CI - CIV also aus Brut stammen, die erst nach Mitte Mai geschlüpft ist.



### Regionale Entwicklung Mitte Juli

Der Zonalschnitt der Framstraße Mitte Juli 1985 zeigt in der atlantischen Region signifikant ältere Populationen der drei Calanusarten als in der arktischen und polaren Region, während die **Altersstruktur** von *M. longa* in der atlantischen und arktischen Region gleich ist. In beiden Regionen wurde diese Art vorwiegend in atlantischem Zwischenwasser unterhalb von 100 m Tiefe gefangen, so daß die gleichförmige Altersstruktur auf die an allen Stationen ähnlichen Umweltbedingungen zurückzuführen ist. Die Altersverteilung (Index E) der oberflächennah in atlantischem bzw. polarem Wasser konzentrierten CI - CIV von *C. hyperboreus* und *C. glacialis* liegt umso weiter bei jüngeren Stadien, je geringer die von Ost nach West sinkende mittlere Wassertemperatur (100 - 0 m) an den Stationen ist. Dagegen nimmt anscheinend das mittlere Alter der *C. finmarchicus* Populationen von Ost nach West trotz sinkender Wassertemperatur zur Polarfront hin zu. Die Abundanz der jüngsten Copepodidstadien nimmt bei allen drei Calanusarten von der atlantischen zur arktischen Region zu, wie dies auch von SMITH (1988) in der Eisrandzone beobachtet wurde.

Die deutlichsten Unterschiede in der Altersstruktur aller vier Copepodenarten sind zwischen der arktischen und polaren Region zu beobachten: Die Populationsstruktur der auf Phytoplankton zur Reproduktion angewiesenen Arten *C. finmarchicus*, *C. glacialis* und *M. longa* ist im Packeis der polaren Region etwa der im Mai auf dem Spitzbergenschelf vergleichbar und zeigt die Überwinterungsstadien aller drei Arten sowie CI und CII von *C. glacialis* und *M. longa*. *C. hyperboreus* hat einen sehr hohen Anteil älterer Stadien, jedoch auch CI und CII der neuen Generation. Dies wird aus der bimodalen Abundanzverteilung der Stadien mit einem Minimum bei CIII geschlossen. Das Phytoplankton der beiden Packeisstationen vom Juli 1985 zeigt eine gerade beginnende Blüte (E1) bzw. die Situation vor Beginn der Bestandsentwicklung (E2), widergespiegelt im Verhältnis von juvenilen Copepodiden zu Überwinterungsstadien und reproduzierenden Weibchen von *C. glacialis* an beiden Stationen.

Der Zonalschnitt der Framstraße Mitte Juli zeigt von Ost nach West höher liegende vertikale **Verbreitungsschwerpunkte** der Überwinterungsstadien von *Calanus* spp. und verdeutlicht damit, wie die oben diskutierte Altersstruktur der juvenilen Copepodide, die in der arktischen und polaren Region im Vergleich zur atlantischen Region verzögerte Entwicklung zeigen: Während im Westspitzbergengstrom sowohl *C. finmarchicus* CV als auch CIV und CV von *C. hyperboreus* im Mittel unterhalb von 100 m Wassertiefe anzutreffen sind, befinden sich westlich der Polarfront sämtliche Copepodidstadien von *C. hyperboreus* im Mittel in weniger als 50 m Tiefe. Adulte und CV von *C. finmarchicus* wie auch von *C. glacialis* sind dagegen erst in der westlichen Eisrandzone oberflächennah verteilt.

Die auch von HABERSTROH (1985) Anfang August 1984 beobachtete von Ost nach West verringerte mittlere Aufenthaltstiefe der Überwinterungsstadien von *C. finmarchicus* und *C. hyperboreus* impliziert, daß ein steigender Anteil der Populationen in der euphotischen Zone Nahrung aufnimmt und sich noch auf eine Überwinterung vorbereitet. Dies wird auch durch die von Ost nach West zunehmende spezifische und individuelle Aktivität der **Verdauungsenzyme** der Individuen aus integrierenden Hols von 500 - 0 m widergespiegelt (vgl. HASSETT & LANDRY 1983, HARRIS *et al.* 1986).

Die von HIRCHE (1989) im Juni/Juli 1984 im Packeis gemessenen verminderten Verdauungsenzymaktivitäten von *C. finmarchicus* CV wurden in der vorliegenden Untersuchung für 1985 nicht bestätigt. Die Enzymaktivität nimmt im Gegenteil wie bei den beiden anderen Calanusarten, von Ost nach West und mit verringertem Chlorophyllbestand an den Stationen zu. Für *C. hyperboreus* CV in der westlichen Framstraße beobachtete dies auch HIRCHE (1989). Dieses Ergebnis ist im Zusammenhang mit der Fangmethode, integrierter Fang über 500 m, und der Vertikalverteilung der Calanuspopulationen zu sehen: Je größer der Individuenbestand in größerer Tiefe mit möglicherweise wie bei HIRCHE (1989) verringerter Enzymaktivität, desto geringer ist die gemessene mittlere Aktivität. Im Gegensatz zur atlantischen Region, befindet sich Mitte Juli 1985 in der polaren Region der Framstraße nahezu der gesamte Bestand im Bereich der euphotischen Zone, so daß der Mittelwert für die Aktivität der Verdauungsenzyme nur von freßaktiven Tieren gebildet wird und somit wesentlich höher liegt. Wie die Hungerexperimente zeigen, verringert sich die hohe Verdauungsenzymaktivität jedoch schnell bei vollständigem Nahrungsmangel.

*C. finmarchicus* ist demnach auch in Polarwasser aktiv, wenn Nahrung vorhanden ist. Sehr geringe Enzymaktivitäten sind zu dieser Jahreszeit in der polaren Region Zeichen einer längeren Hungerperiode z.B. unter Packeis, nicht von Diapause. HIRSH (1989) fand jedoch bereits im Juni/Juli 1984 (MIZEX) in der Eisrandzone bei *C. finmarchicus* und *C. hyperboreus* CV aus 500 - 200 m Tiefe eine gegenüber Individuen aus 100 - 0 m verringerte Verdauungsenzymaktivität und schloß daraus und aus der verzögerten Entwicklung von CV beider Arten aus 100 - 0 m in Häutungsexperimenten auf einen bereits vorhandenen Überwinterungsbestand beider Arten.

Die **Häutungsexperimente** zeigen, daß sich auch Mitte Juli 1985 an der östlichsten Station der atlantischen Region im Westspitzbergenstrom die Copepodid V von *C. finmarchicus* und *C. glacialis* sowie CIV und CV von *C. hyperboreus* bereits in der Diapause befinden. Etwas weiter westlich dagegen entwickeln sich *C. finmarchicus* CV und *C. hyperboreus* CIV und CV sofort zu Adulten, während sich *C. glacialis* CV hier ebenfalls nicht häutet. Westlich des Kerns des Westspitzbergenstroms ist also nicht nur die saisonale Entwicklung des Phytoplanktons (BUMA, pers. Mitt.) sondern auch der Copepoden weniger fortgeschritten als nahe dem Spitzbergenschelf. Demnach treten *Calanus* spp. bereits während der noch andauernden Vegetationsperiode in die Überwinterungsphase ein, wie dies auch von TANDE (1982) im Balsfjord für *C. finmarchicus* festgestellt wurde. Möglich wäre jedoch auch, daß ein Teil der Populationen ganzjährig in tieferen Wasserschichten bleibt.

Somit ermöglicht die Hydrographie der Framstraße die Beobachtung ganz unterschiedlicher saisonaler Entwicklungszustände auf engstem Raum und zu einem Zeitpunkt: während im Juli in der atlantischen Region der Framstraße die Zooplanktonentwicklung bereits mehrere Wochen andauert und die ersten Individuen mit der Überwinterung beginnen, ist die Entwicklung in der arktischen Region weit zurück, bzw. hat in der polaren Region im Packeis möglicherweise noch gar nicht angefangen. Die nur von wenig Eis bedeckte Polynya auf dem Ostgrönlandschelf verlängert die Vegetationsperiode gegenüber der Packeiszone im Osten sowie dem Arktischen Ozean im Norden und bietet somit ein Habitat, in dem sich der Bestand von opportunistisch reproduzierenden Arten wie *C. glacialis* gut entwickeln kann.

#### **Entwicklung der Arten in der Ostgrönlandschelfpolynya im Juli und August**

Biomasse, Individuenbestand und -dichte sowie Art- und Stadiengruppenverteilungen (Adulte, CV und CI - CIV) in der Polynya unterscheiden sich nicht signifikant zwischen Mitte Juli und Anfang August 1985. Wahrscheinlich beruht dies einerseits auf regional gleichförmigen Entwicklungsbedingungen für herbivore Zooplankter in der Polynya, so daß sich Wasserkörperverschiebungen wenig auswirken, andererseits könnte der von BOURKE *et al.* (1987) abgeleitete antizyklonale Wirbel über dem flachen Schelf den Netto-Südtransport des Wasserkörpers stark herabsetzen. Es wird hier vereinfachend angenommen, daß zu beiden Zeitpunkten Stichproben aus derselben Population genommen wurden.

Im Bereich der Polynya ist, anders als im Packeis, *C. glacialis* die Art mit der höchsten Individuendichte. Die im Vergleich zu den anderen Arten hohe Abundanz von *C. glacialis* in der Polynya beruht auf der kontinuierlichen Reproduktion dieser Art, solange ausreichend Phytoplankton als Nahrung zur Verfügung steht. Während des ganzen Sommers erfolgt Rekrutierung in die ersten Copepodidstadien, so daß sich zwar der Schwerpunkt der Altersverteilung der CI - CIV (Index E) zwischen Juli und August signifikant zu älteren Stadien verschiebt, jedoch keine klaren Abundanzmaxima erkennbar werden. Die aus der Differenz der Indizes E ermittelte mittlere **Stadiendauer** beträgt 39 Tage, entsprechend einem täglichen **Biomassezuwachs** von 1.1 %. Nach der Bèlehrádek-Funktion mit Parametern von CORKETT *et al.* (1986) entwickelt sich *C. glacialis* bei 0 °C in ca. 84 Tagen vom NI zu CIV, davon entfallen 46 Tage auf NI - CI, und gemittelt je 13 Tage auf die Stadien CI - CIII. Bei einer Temperatur von -1 °C verlängert sich die mittlere Stadiendauer der Copepodide auf 16 Tage. Die im Experiment bei 0 °C ermittelte Stadiendauer der CIV beträgt ebenfalls 16 Tage. Demnach ist die aus der Differenz der Indizes E im Juli und August berechnete mittlere Stadiendauer mit 39 Tagen unrealistisch lang.

Für eine mittlere Stadiendauer von 16 Tagen ergibt sich ein täglicher Biomassezuwachs von 3.5 %, im Gegensatz zu den oben berechneten 1.1 %, und liegt damit im Bereich der von SLAGSTAD & TANDE (1989) mit täglich 3 - 5 % berechneten **P/B-Raten** von *C. glacialis* im Juli in der Barents See. Die nach SEKIGUSHI *et al.* (1980) und MCLAREN & CORKETT (1981) mit P/B- und Wachstumsraten der juvenilen Copepodide vergleichbare Eiproduktivität der Weibchen beträgt im Juli 1985 ebenfalls gemittelt 3 % täglich, maximal 4.5 %.

Da *C. glacialis* mit polarem Wasser assoziiert vorkommt, ist anzunehmen, daß diese Art mit dem Ostgrönlandstrom aus dem Nordpolarmeer kommt. Im Gegensatz zu den 1985 Mitte Juli in der Polynya zahlreich gefangenen CI und CII entwickeln sich im Einzugsgebiet des Ostgrönlandstromes nördlich von NO-Grönland die ersten CI erst Ende Juli/Anfang August, und häuten sich Anfang September zu CII (GRAINGER 1965, Eisinsel T3). Es ist anzunehmen, daß im Vergleich zur Situation weiter nördlich einerseits die zu erwartende frühe Phytoplanktonentwicklung in der Polynya einen früheren Beginn der Reproduktionsperiode bewirkt, andererseits Erwärmung des Wassers und ein relativ hohes Nahrungsangebot die Stadienentwicklung beschleunigt. Legt man eine Entwicklungszeit von ca. 60 Tagen bei 0 °C vom NI zum CII (nach CORKETT *et al.* 1986) zugrunde, dann schlüpfen die im Juli in der Polynya gefangenen *C. glacialis* spätestens Mitte Mai 1985, wegen der niedrigeren Temperaturen aber wahrscheinlich wesentlich früher. Die Polynya öffnete sich 1985 bereits Ende April, und dann dürfte auch die Phytoplanktonentwicklung im ersten Licht des Frühjahrs eingesetzt haben. Durch Eisalgen und Lipidreserven kann der Laichbeginn auch vor die eigentliche Phytoplanktonwachstumsphase verlegt werden (RUNGE & INGRAM 1988, SMITH 1990).

Der tägliche **Biomassezuwachs** der *C. hyperboreus* Copepodide zwischen Mitte Juli und Anfang August beträgt 2.1 % bei einer mittleren **Stadiendauer** von 20 Tagen. Bei Berechnung der Entwicklungszeiten der Copepodidstadien wie im Mai/Juli in der atlantischen Region mit Hilfe der von CORKETT *et al.* (1986) angegebenen Proportionalitätsfaktoren für die Entwicklung von *C. finmarchicus* beträgt die Stadiendauer 16, 18 und 20 Tage für CI, CII und CIII bei 0 °C. Unter der Annahme einer kontinuierlichen Entwicklung bei 0 °C wären dann die im Juli 1985 in der Polynya dominanten CII von *C. hyperboreus* minimal 81 Tage alt, d.h. vor Ende April geschlüpft.

USSING (1938) beobachtete im Scoresby Sound Ostgrönlands (71 °N, 50 - 0 m) Ende Juli/Anfang August ebenfalls CII und CIII als häufigste Stadien. Im Nordpolarmeer gibt es ab Mai CI und CII der wie in der Norwegischen See im Februar/März geschlüpften Generation, die sich bis Oktober z. T. zu CIII häuten (DAWSON 1978, PAVSHTIKS 1983). Wenn die *C. hyperboreus* Population aus dem Nordpolarmeer stammt, dann verläuft die Entwicklung der Copepodide in der Polynya vergleichsweise schneller. *C. hyperboreus* kann den Ostgrönlandstrom jedoch genau wie *C. finmarchicus* und *M. longa* auch über den unter dem Polarwasser fließenden "Atlantischen Rückstrom" besiedeln. Dann zeigt der Vergleich der Altersverteilungen in den Wasserkörpern eine im Polarwasser verlangsamte Entwicklung der Frühjahrgeneration.

Es stellt sich also die Frage nach der **Herkunft** der in der Ostgrönlandschelfpolynya beobachteten *C. hyperboreus*, wie auch der *C. finmarchicus* und *M. longa*. Jede dieser Arten unternimmt saisonale ontogenetische Vertikalwanderungen von bis zu 1000 m und mehr (SÖMME 1934, ÖSTVED 1955, MARSHALL & ORR 1955, DAWSON 1978, PAVSHTIKS 1983, GEINRIKH *et al.* 1983). Das bedeutet, daß die Tiere je nach Aufenthaltstiefe mit den Oberflächenströmungen oder mit dem Tiefenwasser transportiert werden und somit nach der Aufwärtswanderung im Frühjahr sehr unterschiedliche Wasserkörper besiedeln. Dadurch kann es auch zu Mischpopulationen unterschiedlicher Herkunft kommen. Im Bereich der Polynya scheinen sich allerdings Individuen atlantischer und polarer Herkunft kaum zu vermischen: Während die Weibchen von *C. finmarchicus* im polaren Wasser immer unreife bis reife Gonaden haben, sind sie im darunter liegenden atlantischen Wasser bereits abgelaicht. Nur dort sind auch juvenile Copepodide und unreife Weibchen von *M. longa* zu finden, während die reifen Weibchen, wie weiter östlich, auch oberflächennah im polaren Wasser anzutreffen sind.

## 2. Die Lebenszyklen

### *Calanus finmarchicus*

Der Lebenszyklus von *C. finmarchicus* in arktischen und borealen Gewässern wird von den meisten Autoren als einjährig beschrieben (MACLELLAN 1967, TANDE 1982, HUNTLEY *et al.* 1983, SAMEOTO 1984). Im Bereich des norwegischen Küstenstroms (SÖMME 1934, LIE 1965, MATTHEWS *et al.* 1978), der Norwegischen See (ÖSTVED 1955), in der Barents See (HASSEL 1986), in der Davisstraße (GRAINGER 1963, MACLELLAN 1967, HUNTLEY *et al.* 1983) und auch in der östlichen Framstraße (HABERSTROH 1985) wurden jedoch kleinere Abundanzmaxima junger Copepodidstadien im Spätsommer/Herbst beobachtet. Dies weist darauf hin, daß sich zumindest ein Teil der Population im Sommer noch einmal reproduziert.

Im folgenden wird zunächst die Hypothese diskutiert, daß *C. finmarchicus* in der atlantischen Region der Framstraße bei ausreichendem Nahrungsangebot mehr als eine Generation pro Jahr hervorbringt. Anschließend wird auf Entwicklung und Reproduktion der Art in der arktischen und polaren Region eingegangen.

### Atlantische Region

An allen Stationen der atlantischen Region wurde Mitte Juli 1985 Eiproduktion von *C. finmarchicus* festgestellt. In der Eisrandzone nordwestlich von Spitzbergen reproduziert *C. finmarchicus* bereits Mitte Mai und immer noch oder wieder Mitte August. Die im Mai auf dem Schelf Spitzbergens auf 78 °N unterhalb der euphotischen Zone gefangenen Weibchen mit abgelaichten Gonaden deuten auf einen Reproduktionsbeginn noch vor Mitte Mai hin. Das bedeutet, daß entweder die Eiablageperiode über mehr als 2 - 3 Monate andauert, oder aber im Juli/August bereits die zweite Generation Weibchen Eier produziert.

Die Laichzeit von *C. finmarchicus* beginnt in der Grönlandsee nach Anfang April (SMITH 1990), im Bereich der norwegischen Küste erscheinen Anfang/Mitte April die ersten Nauplien, ab Mitte/Ende April die ersten Copepodide (SÖMME 1934). Im nordnorwegischen Balsfjord laicht *C. finmarchicus* ebenfalls im April innerhalb weniger Wochen zur Zeit der höchsten Phytoplanktonproduktion (TANDE 1982, HOPKINS *et al.* 1984). Die während der Wintermonate beginnende Reifung der Gonaden von *C. finmarchicus* wird erst abgeschlossen, nachdem die Tiere Phytoplankton der Frühjahrsblüte gefressen haben, so daß Eiablage und Entwicklung der Nauplien während eines hohen Nahrungsangebotes ablaufen. (MARSCHALL & ORR 1952, TANDE & HOPKINS 1981, TANDE 1982, HOPKINS *et al.* 1984). Die von TANDE (1982) beobachtete Synchronisation der Eiablage geht einerseits auf einen Eiablagezeitraum der einzelnen Weibchen von 1 - 3 Wochen zurück, andererseits auf die kurze Periode der Frühjahrsblüte (MARSCHALL & ORR 1952), die sich unabhängig von Temperaturänderungen und einer Stabilisierung der Wassersäule aufgrund höherer Sonneneinstrahlung entwickelt (HOPKINS *et al.* 1984).

Es ist anzunehmen, daß Gonadenreifung und Eiproduktion von *C. finmarchicus* in der Framstraße in ähnlicher Weise von der Phytoplanktonblüte reguliert werden, die Laichzeit der Weibchen also ebenfalls auf wenige Wochen beschränkt ist. Das deutet darauf hin, daß nur ein Teil der Frühjahrs-generation bei Erreichen des CV-Stadiums zur Überwinterung in die Tiefe sinkt, ein anderer Teil sich jedoch bis Juli zu Adulten häutet, Eier ablegt und somit eine zweite Generation den Überwinterungsbestand ergänzt.

Mitte Juli ist die Altersverteilung der *C. finmarchicus* Copepodide in der atlantischen Region bimodal, mit Maxima bei CI und CV und Minima bei CIII und Adulten. Von Ost nach West steigt infolge zunehmender Überlappung von zwei Generationen das mittlere Alter der CI - CIV, während die adulten Weibchen jünger werden, wie an steigender Eiproduktion und einem höheren Anteil Weibchen mit reifen Gonaden zu erkennen. Der mit dem mittleren Alter der CI - CIV ebenfalls ansteigende relative Anteil der CV an der Population läßt auf Rekrutierung in das CV-Stadium schließen. Der bereits vorhandene Überwinterungsbestand der CV ist ebenfalls im Osten am

größten, und im Gegensatz zu den westlicheren und nördlicheren Stationen werden hier Mitte Juli keine Adulten mehr rekrutiert. Anhand der Prosomalänge von CV und Weibchen ist die kleinere Oberflächen- von der größeren Tiefenpopulation eindeutig zu unterscheiden. Das Nahrungsangebot während der Phytoplanktonblüte sowie die im Frühjahr geringere Wassertemperatur führen bei gleichzeitig längeren Entwicklungszeiten zu einer größeren Körperlänge (e.g. DEEVEY 1960, GRAINGER 1963, VIDAL 1980a).

Es bleibt die Frage, ob sich die Oberflächenpopulation Mitte Juli aus der Frühjahrs- generation entwickelt haben kann, oder ob es sich um Spätläicher derselben Generation handelt. Berücksichtigt man allein die Wassertemperatur als bestimmenden Faktor für die Entwicklungsgeschwindigkeit und nimmt eine mittlere Wassertemperatur von 3 °C für das Frühjahr an, dann beträgt nach CORKETT *et al.* (1986) die Entwicklungszeit vom NI zum CV 64 Tage, und verkürzt sich im Laufe des Sommers auf 48 Tage (bei 5 °C) oder weniger. Die in der atlantischen Region gezählten CIV und CV könnten sich demnach aus der Brut des Frühjahrs entwickelt haben, wobei die nach Westen zunehmende Abundanz der CIV und der damit steigende Index E mit der verringerten Wassertemperatur und dadurch verlangsamter Entwicklung zu erklären ist.

Trifft das oben beschriebene Modell für die Populationsentwicklung von *C. finmarchicus* in der atlantischen Region der Framstraße zu, dann gehören die CI - CIII in der ozeanischen östlichen Framstraße Mitte Juli zur zweiten Generation des Jahres, die CIV und CV dagegen zur Frühjahrs- generation. Auf dem Schelf Spitzbergens ist dann bei den wahrscheinlich höheren Wasser- temperaturen bereits die zweite Generation bis zum CI - CIV entwickelt. HABERSTROH (1985) fand Anfang August 1984 bei Wassertemperaturen bis zu 7 °C an ihren östlichsten Stationen auf dem Westspitzbergenschelf nur sehr wenige CI - CIII und schloß aus den Stadienfrequenzen und der beobachteten Vertikalverteilung der Überwinterungsstadien, daß hier bereits die zweite Generation zu CIV und CV gehäutet ist, während gleichzeitig nahe der Polarfront die zweite Generation erst bis zum CI - CIII entwickelt war.

Demnach ist die *C. finmarchicus* Population im Osten wesentlich weiter entwickelt als im kälteren, phytoplanktonreichen Wasser nahe der Polarfront, wo es wegen einer möglicherweise länger andauernden Reproduktionsperiode und gleichzeitig größerer Stadiendauer zur Überlappung von zwei Generationen kommt. Während sich das Oberflächenwasser des Westspitzbergenstroms immer mehr erwärmt, die Entwicklungszeiten also kürzer werden, entwickeln sich die juvenilen Copepoden im Bereich der Polarfront in einer Schmelzwasserzunge, an deren Grenzschicht zum darunter liegenden atlantischen Wasser permanente Nährsalzzufuhr für hohe Phytoplanktondichten sorgen (GRADINGER 1986). Es ist anzunehmen, daß sich die "Schere" zwischen dem Entwicklungsstand in beiden Zonen vom Frühjahr zum Herbst immer weiter öffnet.

Der oben beschriebene Verlauf der Populationsentwicklung von *C. finmarchicus* in der atlantischen Region der Framstraße entspricht der von MATTHEWS *et al.* (1978) im Korsfjord berechneten Populationsdynamik. Dort trat die größte Individuendichte von Copepodidstadium III, als jüngstem quantitativ befischtem Stadium, bereits im April auf, ein zweiter kleinerer Gipfel im August. Auch in der südlichen Barentssee stellte HASSEL (1986) im Mai und August eine Dominanz der CIII fest, während weiter nördlich CII und CI überwogen. GRAINGER (1963), PAVSHITKS (1968) und HUNTLEY ET AL. (1983) beobachteten im September bzw. Oktober/November in der nördlichen und westlichen Davisstraße einen zweiten Abundanzgipfel von Copepodid I, vermuten jedoch, daß diese zweite Generation den Winter nicht überlebt. Bei einer mittleren Wassertemperatur von 4,5 °C wiesen MCLAREN & CORKETT (1986) auf Brown's Bank, N.S., Mitte Juni die ersten aus der Frühjahrs- generation ab Mitte April entwickelten Adulten nach, bis Mitte Juli erschienen die ersten Copepodide der zweiten Generation.

Während LIE (1965) an einer Dauerstation an der Nordküste Norwegens (Skarsvåg, 71 °N) beobachtete, daß die nach der Hauptlaichperiode Anfang April entwickelte *C. finmarchicus* Generation im Juli Eier ablegte und sich eine zweite, kleinere Generation entwickelte, gibt es im Balsfjord (70 °N) nur eine Generation jährlich (TANDE, 1982). Im Juni/Juli findet dort zwar eine geringfügige Rekrutierung ins adulte Stadium aus CV der Frühjahrs- generation statt, aber die Weibchen entwickeln keine reifen Gonaden. Möglicherweise ist hier das Nahrungsangebot im Sommer qualitativ oder quantitativ unzureichend (vgl. HOPKINS 1981) zur Stimulation der Gonadenreifung.

Es wird hier vorgeschlagen, daß *C. finmarchicus* in der atlantischen Region der Framstraße einen ähnlichen Entwicklungszyklus hat wie in der Norwegischen See: im wesentlichen einen einjährigen Lebenszyklus, jedoch mit der Möglichkeit, unter guten Bedingungen erfolgreich eine zweite Generation während des Sommers zu entwickeln. Das Überleben der zweiten Generation dürfte in starkem Maße von Temperaturentwicklung und Nahrungsangebot im Verlauf des Sommers abhängen, und nicht jedes Jahr erreichen die Individuen eines der Überwinterungsstadien.

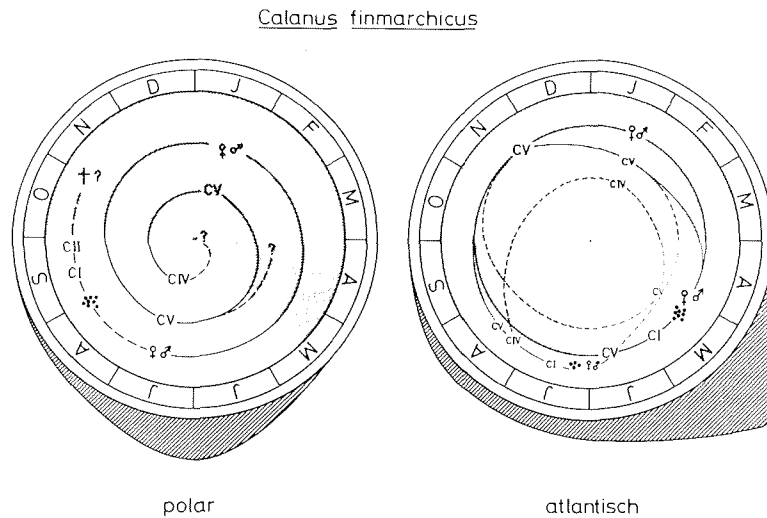


Abb. V/1: Hypothetischer Lebenszyklus von *C. finmarchicus* in der atlantischen (rechts) und polaren Region (links) der Framstraße.

Zeichenerklärung: — Hauptentwicklungsgang; — , - - - - Option; schattiert: Überwinterungsphase; schraffiert: Phytoplankton.

Fig. V/1: Hypothetical life cycle of *C. finmarchicus* in the Atlantic (right) and polar (left) domain of the Fram Strait. Legend: — main developmental pattern; — , - - - optional pathway. The shaded area marks the assumed overwintering period, the outer hatched area indicates the presence of phytoplankton (arbitrary units).

#### Arktische und polare Region

Im Gegensatz zur atlantischen Region der Framstraße scheint sich in der arktischen Region höchstens eine Generation von *C. finmarchicus* bis zu den Überwinterungsstadien entwickeln zu können. Hier wurden Mitte Juli 1985 in rein polarem Wasser alle Copepodidstadien gefunden. Im Vergleich zur atlantischen Region ist die Abundanz der Copepodide I - IV jedoch ca. doppelt so hoch und nimmt kontinuierlich von CI zu CIV ab. Dies spricht dafür, daß hier die CI - CIV derselben Generation entstammen.

Die Gonaden der Weibchen sind in der arktischen Region nicht mehr laichreif, sondern scheinen wie bei Nahrungsmangel zurückgebildet zu sein. Dies steht im Gegensatz zu Beobachtungen von TANDE *et al.* (1985), die im Juni/Juli und August nördlich der Polarfront in der Barents See nur Weibchen mit noch unentwickelten Gonaden fanden. Sie schlossen auf eine direkte Beeinträchtigung der Gonadenentwicklung durch die geringen Wassertemperaturen. Bei Wassertemperaturen von  $< -1$  °C konnte jedoch im Mai 1985 nordwestlich von Spitzbergen auf dem Yermak Plateau eine sehr hohe

Eiproduktion von *C. finmarchicus* gemessen werden. An Stationen mit hohem Phytoplanktonbestand (im Mittel  $>150 \text{ mgm}^{-2}$  und bis zu  $12 \text{ mgm}^{-3}$  Chl *a*) hatten die Weibchen dabei überwiegend reife Gonaden, während Individuen aus Wasser mit sehr geringem Phytoplanktonbestand ( $<10 \text{ mgm}^{-2}$ ) nicht entwickelte Gonaden zeigten. Gonadenreife und Eiproduktion scheinen demnach mehr von der Nahrungsquantität und möglicherweise -qualität abzuhängen als von der Temperatur.

In der arktischen Region im Juli gefangene Weibchen, die, wie oben geschildert, nicht laichbereit waren, konnten im Labor bei  $0^\circ\text{C}$  und Chlorophyllkonzentrationen von  $3 - 4 \text{ mgm}^{-3}$  innerhalb weniger Tage zur Eiproduktion stimuliert werden, wobei die Gonaden nach 2 Wochen abgelaicht waren. Mit ausreichender Nahrung können also auch bei sehr niedrigen Temperaturen Gonadenentwicklung und Eiproduktion von *C. finmarchicus* ablaufen. Allerdings blieb die tägliche Eiproduktion in diesen Experimenten im Vergleich zu der *in situ* auf dem Yermakplateau gemessenen Eiproduktion immer auf einem sehr niedrigen Niveau.

Nach RUNGE (1984) benötigt die an der amerikanischen Westküste verbreitete Art *Calanus pacificus* mindestens Phytoplankton entsprechend  $50 \text{ mgm}^{-3}$  Kohlenstoff (C) zur Eiproduktion, für maximale Eiproduktion sind mindestens  $200 \text{ mgm}^{-3}$  Kohlenstoff notwendig (bei einem C:Chl *a*-Verhältnis von 30 wären das 2 bzw.  $7 \text{ mgm}^{-3}$  Chl *a*). Er schloß wie VIDAL (1980a) auf eine optimale Anpassung der Art zur Nutzung der Frühjahrsphytoplanktonblüte. Im Balsfjord, Nordnorwegen, werden während der Reproduktionsperiode von *C. finmarchicus* im April ebenfalls  $>4 \text{ mgm}^{-3}$  Chl *a* gemessen (HOPKINS 1981). Aus der Eisrandzone der Barents See und der Framstraße sind Chlorophyllkonzentrationen von  $>8 \text{ mgm}^{-3}$  auch aus dem Sommer bekannt (REY & LOENG 1985, SMITH *et al.* 1985).

Wenn *C. finmarchicus* in der Framstraße gleichermaßen auf hohe Nahrungskonzentrationen zur Gonadenreifung und Eiproduktion angewiesen ist, dann kann die Art die in der polaren Region in relativ geringen Konzentrationen fleckenhaft auftretende Nahrung nicht sofort zur Eiproduktion nutzen, da zunächst die Gonaden heranreifen müssen. Das dauert auch in gemäßigten Breiten einige Tage (MARSHALL & ORR 1955) und birgt mit zunehmender Dauer das Risiko, daß die Nahrung bis dahin aufgezehrt ist und es daher nicht zur Eiablage kommt.

In der arktischen Region der Framstraße dagegen gibt es über einen langen Zeitraum ein relativ hohes Nahrungsangebot für Herbivore. Es gibt zwei Möglichkeiten, wo die Entwicklung der hier zahlreich gefangenen *C. finmarchicus* Copepodide begann: Als erste Möglichkeit kommt Eiablage und Larvalentwicklung in atlantischem Wasser in Betracht, welches dann unter das polare Wasser des Ostgrönlandstroms driftete. Die jungen Stadien haben möglicherweise eine positive Phototaxis und steigen nach oben ins polare Wasser, wo sie sich langsam weiter entwickeln. Die zweite Möglichkeit wäre, daß die jungen Copepodide aus Brut hervorgehen, die zu einem Zeitpunkt in polarem Wasser geschlüpft ist, als die Phytoplanktonkonzentration dort wesentlich höher war. Nach dem Modell von SLAGSTAD (1985) zu urteilen, deutet die Lage des Chlorophyllmaximums unter dem Eis Mitte Juli auf einen 2 - 3 Monate zurückliegenden Beginn der Frühjahrsphytoplanktonblüte. Da *C. finmarchicus*, wie im Mai auf dem Yermakplateau gesehen, durchaus in der Lage ist, in polarem Wasser zu reproduzieren, halte ich es für möglich, daß die *C. finmarchicus* Population der arktischen Region aus im Mai in Polarwasser abgelegten Eiern hervorgegangen ist.

Junge Stadien benötigen geringere Nahrungskonzentrationen als Ältere, um ihre maximalen Wachstumsraten zu erreichen, (e.g. VIDAL 1980a). Während bei jungen Stadien diese erforderliche Nahrungskonzentration weitgehend unabhängig von der Temperatur ist, sinkt die "kritische" Nahrungskonzentration mit sinkender Temperatur bei älteren Stadien (VIDAL 1980a). Außerdem können sich alle Stadien noch bei Nahrungskonzentrationen häuten, die kein Wachstum mehr erlauben (VIDAL 1980b). Das bedeutet, daß die jungen Entwicklungsstadien von *C. finmarchicus* in der arktischen Region einen ebenso hohen Nahrungsbedarf haben wie in der atlantischen Region bei höheren Temperaturen, die älteren Stadien aber mit geringeren Konzentrationen als dort ihre maximalen Wachstumsraten erreichen. Wenn die jungen Stadien also ausreichend Futter hatten, können sich möglicherweise die älteren Stadien auch bei sehr geringem Nahrungsangebot bis zu den Überwinterungsstadien entwickeln.

Dann gehören die in der Eisrandzone gefangenen, z.T. reifen, z.T. abgelaichten Weibchen noch zur Überwinterungsgeneration. Wegen des geringen Nahrungsangebotes werden die Eier nicht abgelegt, die Gonaden aber im "Wartezustand" gehalten, um bei einer Verbesserung der Bedingungen sofort mit Eiablage reagieren zu können. Im Gegensatz dazu reichte das Nahrungsangebot im Packeis und im Bereich der Polynya der polaren Region nicht aus, um die Reifung der Gonaden zu ermöglichen.

*C. finmarchicus* kann sich also in der polaren Region wegen der sehr kurzen Vegetationsperiode und nie sehr hohen Phytoplanktondichten nicht erfolgreich reproduzieren. In der arktischen Region jedoch könnte eine hohe Primärproduktion zur Zeit der Frühlingsphytoplanktonblüte im Eisrandbereich auch in polarem Wasser Reproduktion und den Aufbau einer weiteren Generation ermöglichen. Voraussetzung ist allerdings, daß der Wasserkörper nicht längere Zeit vollständig von Eis bedeckt wird, da dies wegen der unter dem Eis wesentlich verringerten Primärproduktion relativ schnell zur Erschöpfung der Nahrungsquellen führen dürfte.

#### *Calanus glacialis*

*C. glacialis* lebt nahezu ausschließlich in polarem Wasser. Wegen der Unzugänglichkeit des Nordpolarmeeres und seiner Randmeere im Winter beruhen die Aussagen hinsichtlich der Lebenszyklen fast ausschließlich auf Sommerproben. Das führt zu Unsicherheiten und Widersprüchen. In der nördlichen Baffin Bay und Davis Straße hat *C. glacialis* nach Auffassung der meisten Autoren einen einjährigen Lebenszyklus (GRAINGER 1963, MACLELLAN 1967, HUNTLEY *et al.* 1983, SAMEOTO 1984). LONGHURST *et al.* (1984) nehmen jedoch für einige Gebiete der nördlichen Baffin Bay einen zweijährigen Lebenszyklus an. Zwei Jahre Generationszeit werden auch aus dem Nordpolarmeer (GRAINGER 1965, PAVSHTIKS 1983), der Barents See (TANDE *et al.* 1985) und dem Weißen Meer (PRYGUNKOVA 1968, in TANDE *et al.* 1985) berichtet. SMITH *et al.* (1985) vermuten einen einjährigen Lebenszyklus in der Eisrandzone der Framstraße, den auch USSING (1938) und DIGBY (1954) im Scoresby Sound aus Oberflächenproben (*C. finmarchicus* bei ihnen wahrscheinlich *C. glacialis*) ableiteten.

In der vorliegenden Untersuchung wurde *C. glacialis* in zwei verschiedenen Regionen gefangen: In der atlantischen Region auf und nahe dem Schelf Spitzbergens Mitte Mai und Mitte Juli, außerdem in der polaren Region im Ostgrönlandstrom im ozeanischen Bereich und auf dem Ostgrönlandshelf Mitte Juli und Anfang August.

#### Atlantische Region nahe Spitzbergen

Mitte Mai wurde *C. glacialis* im Vermischungsgebiet von Ost- (ESC) und Westspitzbergenstrom (WSC) küstennah und im van Mijenfjord gefangen. Dort sowie nordwestlich von Spitzbergen in der Eisrandzone findet Eiproduktion statt. Die Altersstruktur der Entwicklungsstadien zeigt ein Vorherrschen von Copepodid I und II. Im van Mijenfjord gibt es außer den Überwinterungsstadien CIII - CV und Adulten noch CI, die wie Weibchen und CIV eine höhere Individuendichte haben als CV und CIII. Im Küstenstrom dagegen ist die Abundanz von CV höher als von Weibchen und CIV. Copepodid I bis III der neuen Generation sind hier mit abnehmender Abundanz vorhanden. Möglich wäre demnach, daß sich im Winter/Frühjahr zunächst die CV zu Adulten häuten, und sich erst später, nach dem Beginn der Phytoplanktonblüte, die CIV zu CV entwickeln.

Mitte Juli besteht die Population im Oberflächenplankton auf dem Spitzbergenschelf überwiegend aus CIII und CIV sowie einem kleinen Teil CV. Auch weiter westlich, bei allerdings sehr geringen Individuendichten, dominieren diese Stadien. Dort leben sie ab dem Stadium CIV in zunehmend größerer Tiefe. Die im Juli gefangenen CV häuten sich nicht, sind also wahrscheinlich in der Diapause.



Ich schließe aus der im Juli vorgefundenen Altersverteilung, daß sich *C. glacialis* in der östlichen Framstraße vom Beginn der Eiablage im April/Mai bis Juli zum Überwinterungsstadium CIV entwickeln kann. Es ist nicht klar, ob sich die CIV noch während des Sommers zu CV häuten und dann in diesem Stadium überwintern, was einen einjährigen Lebenszyklus implizieren würde, oder ob sich die im Mai gefangenen CV allein aus den vorjährigen CIV rekrutieren und somit der Lebenszyklus zweijährig ist. Die Verteilung scheint für ein Anhalten ("arrestment") der Entwicklung im Stadium CIV zu sprechen, da die Tiere die noch phytoplanktonreichen Oberflächenschichten verlassen, in denen die jüngeren Stadien weiterhin fressen. Sie überwintern dann als CIV und häuten im folgenden Frühjahr zu CV, die wiederum ein Jahr später nördlich von Spitzbergen zur Eiablage kommen. Da sich die Mitte Juli gefangenen CV nicht häuten, ist anzunehmen, daß die Rekrutierung der Adulten vorwiegend im Winter/Frühjahr stattfindet, sich also trotz des noch bis September im Gewässer zu erwartenden Nahrungsangebotes keine zweite Generation entwickelt.

Es ist also wahrscheinlich, daß der von TANDE *et al.* (1985) für die Barents See beschriebene zweijährige Lebenszyklus von *C. glacialis* auch für den Vermischungsbereich von Ost- und Westspitzbergenstrom Gültigkeit hat. Im Ostspitzbergenstrom wird polares Wasser aus der Barents See um das Südkap Spitzbergens herum an die Westküste transportiert. Der dort stärkere Einfluß des Nordatlantik-/Westspitzbergenstroms bewirkt eine im Vergleich zur Ostküste wesentlich längere Vegetationsperiode, die *C. glacialis* hier, im Gegensatz zur Ostgrönlandpolynya, wegen seines offenbar von äußeren Einflüssen unabhängigen Lebenszyklus nicht zu verlängerter Eiproduktion und Entwicklung nutzen kann. Ähnliches vermuteten MCLAREN & CORKETT (1986) für *C. finmarchicus* auf der Brown's Bank, Nova Scotia.

Calanus glacialis

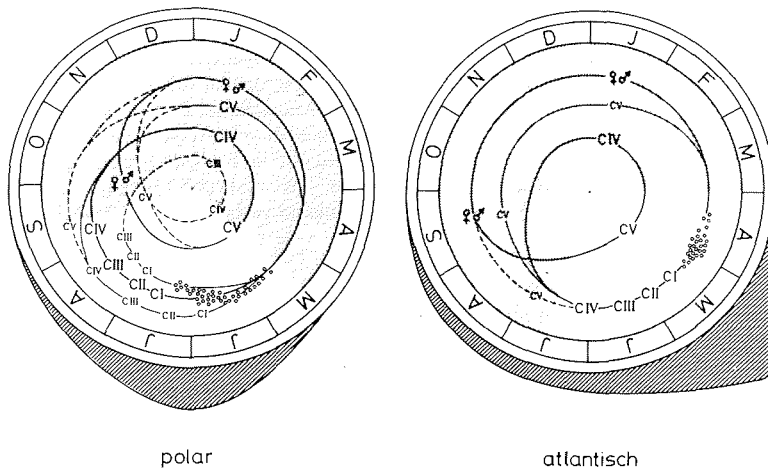


Abb. V/2: Hypothetischer Lebenszyklus von *C. glacialis* in der atlantischen (rechts) und polaren Region (links) der Framstraße. Zeichenerklärung s. Abb. V/1.  
 Fig. V/2: Hypothetical life cycle of *C. glacialis* in the Atlantic (right) and polar (left) domain of the Fram Strait. Legend as given in Fig. V/1.

### Arktische und polare Region

Westlich der Polarfront im polaren Wasser des Ostgrönlandstromes ist *C. glacialis* Mitte Juli und Anfang August 1985 außer an einer Station im Packeis mit allen Entwicklungsstadien vorhanden. Es dominieren zu beiden Zeitpunkten die Copepodidstadien I und II, wobei die Abundanz von CII und CIII im August etwas steigt, so daß die Stadienverteilung im August eine etwas ältere Population zeigt. CIV ist in allen Proben das Stadium mit der geringsten Individuendichte, während CV und Adulte zusammen etwa 50 % der Population ausmachen. Die Weibchen haben überall reife Gonaden und legen in Abhängigkeit von Quantität und Qualität des Nahrungsangebotes Eier.

Im Gegensatz zur atlantischen Region hat *C. glacialis* in der polaren Region der Framstraße einen sehr langen Reproduktionszeitraum, wie auch MACLELLAN (1967) und HIRCHE & BOHRER (1987) feststellten. Je höher die mittlere Wassertemperatur an den Stationen ist, d.h. je länger die eisfreie Periode in der Polynya war, desto höher ist auch die Individuendichte der CI - CIV infolge der andauernd guten Reproduktionsbedingungen für die Weibchen und einer Erhöhung der Entwicklungsgeschwindigkeit der jungen Stadien. Dies wird auch innerhalb der Polynya dadurch deutlich, daß sowohl im Juli als auch im August das mittlere Alter der Frühjahrsgeneration (CI - CIV) von West nach Ost und von Süd nach Nord steigt.

Bei einer Temperatur von 0 °C beträgt die Stadiendauer der Copepodide, wie oben ausgeführt, im Mittel ca. 13 Tage, so daß sich bis zum Ende der Vegetationsperiode Mitte September auch die Anfang August gefangenen CI zum Überwinterungsstadium CIV häuten könnten, die CII und CIII sogar bis CV. Es besteht also die Möglichkeit, daß Brut, die früh im Jahr geschlüpft ist, als CV überwintert, während später geschlüpfte Individuen als CIV überwintern.

Die Populationsstruktur an den einzelnen Stationen ließe jedoch auch den Schluß zu, daß *C. glacialis*, wie für die atlantische Region vorgeschlagen, obligatorisch den ersten Winter als CIV verbringt, den zweiten als CV und erst im folgenden Sommer reproduziert. Für diesen Entwicklungszyklus, der dem u.a. von GRAINGER (1965) und TANDE *et al.* (1985) vorgeschlagenen entspricht, spricht der hohe Bestand an CV im Juli und August, dessen Individuen erst zum Winter beginnen, sich zu Adulten zu häuten. Selbst wenn dies eine durch die experimentellen Bedingungen ausgelöste vorzeitige Häutung ist (vgl. GRIGG & BARDWELL 1982, HIRCHE 1983), steht fest, daß im Juli/August keine Rekrutierung zu Adulten mehr stattfindet. Weibchen, die sich aus im Mai gefangenen CV entwickelten, zeigen bis August keine Ansätze zur Gonadenreife; alle ab September gehäuteten Weibchen sind dagegen bis November zu 90 % reif. Diese Adulten überwintern und sind im Frühjahr in der Lage, aufgrund ihrer Lipidreserven oder gegebenenfalls mit Eisalgen als Nahrung bereits vor Beginn der Phytoplanktonentwicklung mit einer geringen Eiproduktion zu beginnen (RUNGE & INGRAM 1988, SMITH 1990).

Wahrscheinlich häutet sich im Verlauf des Winters der größte Teil des CV Bestandes im Ostgrönlandstrom bzw. seinem nördlichen Einzugsbereich zu Adulten, so daß im Frühjahr, wie im van Mijenfjord gesehen, die Abundanz von Weibchen und CIV hoch, von CV dagegen niedrig ist (Männchen treten nur Ende des Winters mit kurzer Lebensdauer auf). Nach Einsetzen der Phytoplanktonentwicklung häuten sich auch CIV zu CV (vgl. Packeisituation), die dann den Sommer über Reserven aufbauen und sich im folgenden Winter zu Adulten häuten. *C. glacialis* hat demnach in der polaren Region der Framstraße vorwiegend einen mindestens zweijährigen Lebenszyklus, dessen tatsächliche Länge wahrscheinlich von der Verfügbarkeit der Nahrung abhängt. Unter sehr guten Bedingungen wäre theoretisch auch ein einjähriger Lebenszyklus möglich.

PAVSHTIKS (1983) beobachtete während des ganzen Jahres CIV, CV und Adulte im Nordpolarmeer, wobei zwischen Januar und April Weibchen nahe der Oberfläche dominierten. GRAINGER (1965) schloß aus der Entwicklung der Frühjahrsgeneration bis zum CIII im September auf Überwinterung im Stadium CIII bis CV im Einzugsbereich des Ostgrönlandstroms nördlich von Grönland (Eisinsel T3). Es bleibt somit die Frage, ob *C. glacialis* im Ostgrönlandstrom infolge der guten Entwicklungsbedingungen in einem späteren Entwicklungsstadium überwintert als im Nordpolarmeer, oder ob nur der Bestand der Überwinterungspopulation erhöht wird.

### *Calanus hyperboreus*

In allen Teilen des Nordatlantik wurde ein einjähriger Lebenszyklus von *C. hyperboreus* beobachtet: im Gulf of Maine (43 °N) an der amerikanischen Ostküste von CONOVER (1965), im norwegischen Küstenstrom und den Fjorden von SÖMME (1934, 68 °N), WIBORG (1954, 65 °N), und MATTHEWS *et al.* (1978, 58 °N). Nach SÖMME (1934) findet die Eiablage im Februar/März statt, Mitte April erscheinen die ersten Copepodid I, die sich bis November/Dezember zu Adulten häuten und im Frühjahr des zweiten Jahres reproduzieren. MATTHEWS *et al.* (1978) stellten jedoch gleichzeitig mit dem Aufbau der Frühjahrsgeneration Rekrutierung in das Stadium CV fest, was darauf hinweist, daß hier wie in der Norwegischen See CIV, CV und Adulte den Überwinterungsbestand bilden (ÖSTVED 1955). Der Lebenszyklus müßte dann mindestens 2 Jahre umfassen.

Im Nordpolarmeer hat *C. hyperboreus* nach Beobachtungen von DAWSON (1978) und PAVSHTIKS (1983) einen mindestens dreijährigen Lebenszyklus, der immer einen Restbestand an sich nicht häutenden CIV, CV oder nicht reproduzierenden Weibchen in größerer Tiefe einschließt. Danach entwickeln sich aus den im Februar/März gelegten Eiern im ersten Jahr die Nauplien zu CII/CIII, die dann überwintern und sich während des zweiten Jahres zu CIV, CV und Adulten häuten, welche frühestens drei Jahre nach dem Schlupf Eier ablegen. Wie DAWSON (1978) in seiner zweijährigen Studie von der Eisinsel T3 (80 °N), beobachtete auch CAIRNS (1967) im Tanquary Fjord (81 °N) nur Individuen einer Generation zur Zeit in der Wassersäule. Im Laufe eines Jahres verschob sich ein CIV-Abundanzmaximum zu CV, während zu keinem Zeitpunkt Stadien jünger als CIII anwesend waren. Im Ostgrönlandstrom, Scoresby Sound (70 °N), beobachtete USSING (1938), allerdings nur in Oberflächenfängen von 50 - 0 m, ebenfalls nur eine Generation von *C. hyperboreus*. Ende August dominierte Stadium CIII, im September beobachtete er einige CIV, die jedoch erst im Mai/Juni des folgenden Jahres zusammen mit CV und Adulten relativ häufig waren. USSING schloß auf einen einjährigen Entwicklungszyklus, der von DIGBY (1954) bei gleicher Probenahme im Scoresby Sound nicht widerlegt werden konnte, jedoch in Frage gestellt wurde. SMITH *et al.* (1985) schloß aus der oberflächennahen Abundanz der Copepodidstadien im Juni/Juli in der Eisrandzone der Framstraße in Anlehnung an USSING (1938) auf einen einjährigen Lebenszyklus.

*C. hyperboreus* laicht also im Nordpolarmeer ebenso wie in der Norwegischen See im Februar/März (PAVSHTIKS 1983) nahrungsunabhängig in größerer Tiefe in Wasser atlantischen Ursprungs. Aus der Verteilung der Entwicklungsstadien in der atlantischen und polaren Region der Framstraße läßt sich ebenfalls ein Reproduktionszeitraum von Februar bis April extrapolieren. Die damit implizierte Synchronisation von Fertilisation, Gonadenreifung und Eiablage über 40 Breitengrade kann nur durch einen externen, überall gleichen Auslöser bewirkt werden, wie es z.B. die Tag/Nacht-Gleiche wäre. Das setzt aber voraus, daß sich die Individuen im März bzw. September in Tiefen aufhalten, in denen sie Lichtwechsel noch wahrnehmen können.

SÖMME (1934) fand experimentell heraus, daß sowohl relativ niedrige Temperaturen als auch Licht zum Auslösen von Eiproduktion bei reifen Weibchen beitragen. Die Eiablage von *C. hyperboreus* findet in der Norwegischen See vor (WIBORG 1954) oder während (SÖMME 1934) der bis zum Beginn der Frühjahrsplanktonblüte in allen Meeresgebieten abgeschlossenen Vertikalwanderung (USSING 1938, WIBORG 1954, CONOVER 1962, GEINRIKH *et al.* 1983) an die Oberfläche statt, für die USSING (1938) Licht als Stimulus nennt. Obwohl Licht seit langem als einer der Faktoren angesehen wird, die die Vertikalwanderungen beeinflussen, ist der Mechanismus (Phototaxis oder Photokinese) für marine Copepoden bis heute nicht eindeutig geklärt (HUNTLEY 1985).

Offenbar gibt es also unterschiedliche Auslöser für Reproduktion und Vertikalwanderung. Wenn die Reproduktion in allen Meeresgebieten etwa zeitgleich stattfindet, dann folgt aus der von Süd nach Nord fortschreitenden Phytoplanktonentwicklung eine zunehmend größere Zeitspanne zwischen dem Schlüpfen der Nauplien und der ersten möglichen Nahrungsaufnahme, es sei denn, die jungen Stadien ernähren sich omnivor. CONOVER (1962) fand jedoch heraus, daß bis zum Nauplius V keine Nahrungsaufnahme stattfindet. Bis zur Frühjahrsblüte entwickeln sich Copepodid I - III, die dann das Nahrungsangebot voll nutzen können (CONOVER 1962, GRAINGER 1963). Niedrige Wassertemperaturen und ein geringes Nahrungsangebot verlangsamten die Entwicklungsgeschwindigkeit, so daß die jungen Copepodidstadien, wie die Phytoplanktonblüte, im Nordpolarmeer erst wesentlich später erscheinen als z.B. in der Norwegischen See.

Calanus hyperboreus

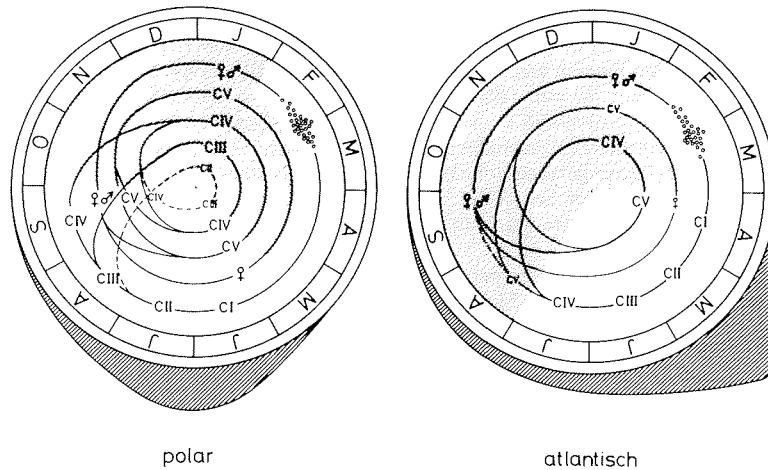


Abb. V/3: Hypothetische Lebenszyklen von *C. hyperboreus* in der atlantischen (rechts) und polaren Region (links) der Framstraße. Zeichenerklärung s. Abb. V/1.

Fig. V/3: Hypothetical life cycles of *C. hyperboreus* in the Atlantic (right) and polar (left) domain of the Fram Strait. Legend as given in Fig. V/1.

**Atlantische und polare Region der Framstraße**

Während in der atlantischen Region bereits im Mai CI und CII dominieren, ist im Packeis und in der Ostgrönlandpolynya der polaren Region erst im Juli CII das häufigste Entwicklungsstadium. Zu dieser Zeit dominiert in der arktischen Region (Eisrandzone) CIII, in der atlantischen Region CIV. Die o.g. Entwicklungsstadien bilden in der jeweiligen Region an allen Stationen den Modalwert, was auf eine weitgehende Synchronisation hindeutet (s.a. USSING 1938). Zwischen den Jahren scheinen die Unterschiede in den einzelnen Regionen ebenfalls gering zu sein, da SMITH (1988) Ende Juni 1984 in polarem Wasser CI als häufigstes Stadium vorfand, an einer wahrscheinlich atlantisch beeinflussten Eisrandstation dagegen Abundanzmaxima von CIII/CIV. HABERSTROH (1985) beobachtete Anfang August 1984 in atlantischem Wasser ebenfalls überwiegend CIV, wobei sich die älteren Stadien bereits unterhalb von 500 m Fangtiefe befanden (I. HEMPEL, pers. Mitt. in HABERSTROH 1985).

In der atlantischen Region der Framstraße schreitet die Stadienentwicklung bis zum Herbst des ersten Jahres bis zum Copepodidstadium CIV fort, möglicherweise auch bis CV, da mit zunehmender Abundanz von CIV auch die Abundanz von CV steigt. Die im Juli gefangenen CIV entwickeln sich im Experiment allerdings erst ab September weiter, was *in situ* eher auf eine Häutung zum CV während des Winters schließen läßt. Im folgenden Sommer entwickeln sich dann Weibchen aus den CV, die jedoch erst ab September mit der Gonadenreife beginnen. Im Herbst/Winter häuten sich auch die während des Sommers vorhandenen CV zu Männchen und Weibchen, so daß 2 Jahre nach dem Schlupf eine neue Generation beginnt. Ich vermute, daß in der atlantischen Region der Framstraße ein Teil der *C. hyperboreus* Population eine Generationszeit von einem Jahr haben könnte, der überwiegende Teil jedoch zwei Jahre Entwicklungszeit oder mehr bis zur Reproduktion benötigt. Ein Hinweis auf eine längere Generationszeit sind die in zwei Formen ("dünn" und "dick") gefangenen *C. hyperboreus* CIV und CV, von denen die "dünne" physiologisch nicht aktiv war und möglicherweise zu einem Restbestand von CIV/CV aus dem letzten Winter gehört.

In der polaren Region der Framstraße dagegen überwintern wahrscheinlich Copepodid III und IV der Frühjahrs- generation. Im Juli auf dem Ostgrönlandshelf gefangene CIII häuteten sich nicht, deuten also auf die Möglichkeit einer Überwinterung in diesem Stadium hin. Möglicherweise war jedoch der Inkubationszeitraum zu kurz, denn *in situ* erhöht sich zwischen Mitte Juli und Anfang August mit der Verschiebung des Modalwertes der Population von CII zu CIII auch die Abundanz von CIV. Wenn sich diese Entwicklung fortsetzt, müsste CIV im September das Stadium mit der höchsten Abundanz sein, wie auch von USSING (1938) im Scoresby Sound geschildert. An einer südlicheren Station im August, an der die Populationen aller Arten älter sind als an den übrigen Stationen, ist die Abundanz von CIV bereits ebenso hoch wie von CV und CIII, so daß anzunehmen ist, daß sich hier bereits CIV aus CIII entwickelten. Die im Juli/August gefangenen CV und Weibchen gehören älteren Generationen an als die jüngeren Copepodidstadien. Die CV häuten sich wahrscheinlich wie im Experiment im Herbst/Winter zu Adulten, deren Gonaden wie die der bereits im Sommer anwesenden Weibchen jetzt reifen, um im folgenden Frühjahr zu reproduzieren.

Ein einjähriger Entwicklungszyklus von *C. hyperboreus* scheint demnach für Populationen, die sich im Bereich der Ostgrönlandpolynya entwickeln, nicht wahrscheinlich. Möglich wäre ein zweijähriger Entwicklungszyklus, wobei die Entwicklung im ersten Jahr bis CIII/CIV geht, diese sich über den Winter möglicherweise zu CV häuten, den folgenden Sommer als Adulte verbringen und 2 Jahre nach dem Schlupf reproduzieren. Es ist jedoch anzunehmen, daß dieses Entwicklungsschema flexibel ist, so daß in Abhängigkeit vom Zeitraum verfügbarer Nahrung und Wassertemperatur die Stadienentwicklung fortschreitet, bis Nahrung limitierend wird. *C. hyperboreus* überwintert im Nordpolarmeer (PAVSHTIKS 1983) als CII - CV und Adultus, so daß unter sehr schlechten Bedingungen nur das letzte Nauplius- und die ersten zwei Copepodidstadien im Sommer ausreichend Nahrung für Wachstum benötigen, was einem Zeitraum von etwa 4 - 6 Wochen entspricht. Die Generationszeit kann demnach mehrere Jahre betragen.

#### IV. *Metridia longa*

Auch für *Metridia longa* gibt es unterschiedliche Angaben hinsichtlich der Länge des Entwicklungszyklus, der Reproduktionsperiode und Vertikalverteilung - teilweise für dasselbe Untersuchungsgebiet: Im Nordpolarmeer, so schreibt PAVSHTIKS (1983), hat *M. longa* einen mindestens zweijährigen Entwicklungszyklus mit zwei zeitverschobenen Reproduktionsperioden zwischen Mai und August sowie maximaler Abundanz der CI und CII im August/September, die aber bis März des folgenden Jahres im Plankton zu finden sind. Laut GEINRIKH *et al.* (1983) dagegen liegt die Reproduktionsperiode zwischen Oktober und März, mit maximaler Abundanz der CI und CII von November bis April. JOHNSON (1963) fand aber CI und CII erst ab Januar, während des Sommers dann CIII bis CV und ca. 60 % Adulte, so daß daraus auch ein einjähriger Entwicklungszyklus abzuleiten wäre, wie er im Weißen Meer (PERUYEVA, 1983, dem südlichen Ostgrönlandstrom, Scoresby Sound (USSING 1938, DIGBY 1954) und Nordnorwegen (TANDE & GRÖNVIK 1983, GRÖNVIK & HOPKINS 1984) beschrieben wurde.

Eindeutige Ergebnisse gibt es jedoch nur aus dem Balsfjord, Nordnorwegen: Dort findet die Reproduktion von *M. longa* im Mai statt, nachdem die überwinternden Adulten zur Zeit der Phytoplanktonblüte den winterlichen Verlust ihrer Körperreserven ausgeglichen haben und die Reifung der Gonaden abgeschlossen wird. Bis Juni entwickeln sich die ersten CI, die weiteren Copepodidstadien folgen im Abstand von je ca. 2 Wochen. Im Herbst beginnt die Rekrutierung zu Adulten (TANDE & GRÖNVIK 1983, GRÖNVIK & HOPKINS 1984, HOPKINS *et al.* 1984). *M. longa* gilt als omnivore Art (HAQ 1967, BAMSTEDT & ERVIK 1984, PERUYEVA 1983), die ihren Energiebedarf während des Winters vollständig und während des Sommers teilweise durch nicht pflanzliche Nahrung deckt, welche aber zumindest im Balsfjord während des Winters weder zur Erhaltung der Biomasse der Individuen noch zum letzten Reifen der Gonaden ausreicht (HOPKINS *et al.* 1985). BAMSTEDT & TANDE (1988) schlagen vor, daß die Reproduktion wesentlich früher stattfinden kann, wenn das Nahrungsangebot während des Winters, wie im schwedischen Kosterfjord, günstig ist und für die Reifung der Gonaden ausreicht. Es ist demnach eine von Süden nach Norden immer später einsetzende Reproduktionsperiode zu erwarten, da die Phytoplanktonwachstumsperiode von Süd nach Nord später einsetzt, früher aufhört und damit der Winter länger wird.

Im Mai, Juli und August wurden im gesamten Untersuchungsgebiet in der Framstraße überwiegend Weibchen mit reifen Gonaden angetroffen, jedoch war die gemessene Eiproduktion minimal. Dies kann entweder auf inadäquate experimentelle Bedingungen zurückzuführen sein oder aber bedeuten, daß die eigentliche Reproduktionsperiode vor oder nach dem jeweiligen Beobachtungszeitraum liegt.

#### Atlantische Region nahe Spitzbergen

Im Bereich des Spitzbergenshelfes findet die Eiablage vor Mitte Mai statt, da zu diesem Zeitpunkt bereits eine sehr große Zahl von CI und CII, jedoch keine CIII und CIV und nur wenige CV und Adulte gefunden wurden. ÖSTVED (1955) schloß aufgrund der in der Norwegischen See ebenfalls im Mai/Juni zahlreichen jungen Copepodide auf eine Reproduktionsperiode im April/Mai. HABERSTROH (1985) fand Anfang August 1984, ebenfalls auf dem Spitzbergenshelf, ein Abundanzmaximum von CIV und CV. Möglicherweise entwickelt sich also die Frühjahrgeneration bis August zu CIV/CV. Dieser Verlauf der Entwicklung würde eine frühere Reproduktion und schnellere Entwicklung der Stadien bedeuten als im Balsfjord, wäre jedoch aufgrund der im Küstenbereich Spitzbergens im Sommer hohen Wassertemperaturen auch unterhalb der euphotischen Zone nicht unwahrscheinlich. Eine frühe Reproduktion wäre dann möglich, wenn *M. longa* so flexibel ist, wie BAMSTEDT & TANDE (1988) annehmen, und während des Winters und/oder im Frühjahr ein höheres Nahrungsangebot vorfindet als im Balsfjord. Die oben erwähnten Beobachtungen von ÖSTVED (1955) legen nahe, daß die Entwicklung von *M. longa* bei Spitzbergen eher mit der in der Norwegischen See als im Balsfjord vergleichbar ist.

#### Atlantische, arktische und polare Region

In der atlantischen und arktischen Region sowie im Bereich der Gräben des Ostgrönlandshelfes ist CI im Juli das Copepodidstadium mit der höchsten Abundanz. Es gibt zu diesem Zeitpunkt auch geringe Anzahlen von CIII und CIV, die wie CI und CII nur in der untersten Fangstufe vorkommen und daher wahrscheinlich ebenfalls nicht repräsentativ erfaßt wurden. Auch HABERSTROH (1985) fand über denselben Tiefenbereich Anfang August 1984 sehr wenige CIII/CIV, jedoch ein Abundanzmaximum bei CII, im Vergleich zu CI Mitte Juli 1985. Dies deutet auf eine Weiterentwicklung hin, die auch der im Balsfjord beobachteten Stadiendauer von 2 Wochen (GRÖNVIK & HOPKINS 1984) bei etwa gleichen Temperaturen entsprechen würde. Die Stadienverteilung entspricht dann in etwa der vom Nordpolarmeer beschriebenen, wo PAVSHTIKS (1983) wegen der Anwesenheit von reifen Weibchen zwischen Mai und August zwei Reproduktionsperioden annahm. Dies könnte in der Framstraße ebenfalls zutreffen, aber es gibt auch die Möglichkeit, daß *M. longa* wie *C. glacialis* die Gonadenreife noch lange nach dem Beginn der Eiablage aufrechterhalten kann, wenn diese z.B. aus Nahrungsmangel nicht zum vollständigen Abläichen der Weibchen geführt hat. Ein Hinweis darauf könnte das Ergebnis des Hungerversuches sein, in dem Weibchen 30 Tage ohne sichtbare Veränderungen der Gonaden überlebten.

Im Packeis der polaren Region der Framstraße scheint die Stadienverteilung wie bei *Calanus* spp. die Überwinterungssituation zu zeigen: Weibchen dominieren, wie auch im van Mijnsfjord im Mai und bei SMITH (1990) im März/April in der Grönlandsee, die von Adulten, CV und CIV beherrschte Abundanzverteilung der Stadien. Nach PAVSHTIKS (1983) bilden diese Stadien den Überwinterungsbestand im Nordpolarmeer. Die Stadienverteilung von *M. longa* ist also in der atlantischen Region außerhalb des Spitzbergenshelfes und in der arktischen und polaren Region der Framstraße sehr ähnlich der von PAVSHTIKS (1983) aus dem Nordpolarmeer beschriebenen. Es wäre also möglich, daß *Metridia longa* in der Framstraße eine Entwicklungszeit von mindestens 2 Jahren hat.

### Vertikalverteilung

Die Untersuchungen von HABERSTROH (1985) und SMITH (1988) zur Vertikalverteilung von *M. longa* zeigen, daß sich in der Framstraße jüngere Stadien als CV während des Polartages zu keiner Tageszeit oberhalb von 100 bzw. 200 m aufhalten. Im Juli 1985 liegt die mittlere Aufenthaltstiefe der CI bis CIV in allen Teilen der Framstraße bei gemittelt etwa 300 m, d.h. innerhalb der untersten Fangstufe, und auch Nauplien wurden nur unterhalb der euphotischen Zone gefangen. Phytoplankton steht diesen Stadien demnach hier, anders als im Balsfjord, wo sie überwiegend oberflächennah gefangen wurden (GRÖNVIK & HOPKINS 1984), als Nahrung nicht zur Verfügung. Die Vertikalverteilung unterscheidet sich nicht zwischen atlantischer und polarer Region. Es kann angenommen werden, daß junge Copepodidstadien hier während des Polartages immer in größeren Tiefen leben. CV und Weibchen wurden auch oberflächennah gefangen, nutzen also möglicherweise Phytoplankton als Nahrung, z.B. für die Gonadenreifung.

Im Nordpolarmeer liegt im Juli die mittlere Aufenthaltstiefe der CIII und CIV sowie der Männchen unterhalb von 400 m, diejenige von Weibchen und CV sehr nahe der Oberfläche, wo sie wie CIII/CIV auch im Winter zu finden sind (JOHNSON 1963, GEINRIKH *et al.* 1983). Während im Scoresby Sound USSING (1938) und DIGBY (1954) während des Winters oberflächennah ebenfalls höhere Abundanzen von CIV-Adulten fanden als im Sommer, schreibt PAVSHTIKS (1983), daß diese Stadien im Winter in großer Tiefe leben.

Wenn *Metridia longa* den Winter über nahe der Oberfläche lebt, im Herbst und Frühjahr (in Abhängigkeit von der Tageslänge?) diurnale Vertikalwanderungen durchführt und die jüngeren stoffwechselaktiveren Stadien während des Sommers in größeren Tiefen sind, dann ist dies nicht nur die Umkehrung der Vertikalwanderungen von *Calanus* spp., sondern für einen ganzjährig aktiven Organismus auch eine energiesparende Anpassung: Im Nordpolarmeer befindet sich, wie in der Framstraße, unterhalb einer 200 m dicken Polarwasserschicht bis 900 m Tiefe atlantisches Wasser. Das bedeutet, daß sich *Metridia* während der Wachstumsphase der jungen Stadien in warmem Wasser aufhält und in kaltem Wasser überwintert.

### 3. Artenvergleich

Die sehr unterschiedlichen Lebenszyklen von *Calanus* spp. und *M. longa* sowie die ausgeprägten Verbreitungsschwerpunkte von *C. finmarchicus* bzw. *C. glacialis* in der atlantischen bzw. polaren Region weisen darauf hin, daß die Konstitution sympatrischer Arten sehr verschieden sein kann. Was unterscheidet also die Arten, was ist ihnen gemeinsam?

Die drei Calanusarten gelten in allen Entwicklungsstadien als überwiegend herbivor, stehen also sowohl intra- als auch interspezifisch während der Phytoplanktonwachstumsperiode in direkter **Nahrungskonkurrenz** (MULLIN 1963, HUNTLEY 1981). Im Gegensatz zu *Calanus* spp., deren Entwicklung von den Nauplien bis zu den Überwinterungsstadien in der euphotischen Zone abläuft, halten sich alle Entwicklungsstadien der omnivoren Art *M. longa* in der Framstraße in größeren Tiefen auf und treten somit nicht in Konkurrenz zu *Calanus* spp..

Die drei Arten der Gattung *Calanus* haben dieselben Körperproportionen, unterscheiden sich jedoch deutlich hinsichtlich ihrer maximalen **Körpergröße**. *M. longa* ist kleiner und schmaler. Es fällt auf, daß die jüngsten Überwinterungsstadien der vier Arten etwa dieselbe Prosomalänge haben. Tabelle V/2 zeigt alle in der Framstraße vorkommenden Überwinterungsstadien, wobei die jeweils frühesten Entwicklungsstadien jedoch nur einen geringen Anteil am Überwinterungsbestand der Arten ausmachen. Es fragt sich, ob nur Individuen mit einer bestimmten minimalen Körpergröße in der Lage sind, den Winter in den Regionen der Framstraße mit den von *Calanus* spp. und *Metridia longa* eingeschlagenen Überwinterungsstrategien zu überdauern.

Tab. V/2: Die Überwinterungsstadien von *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* und *Metridia longa* in der Framstraße.

Tab. V/2: The overwintering stages of *Calanus finmarchicus*, *C. glacialis*, *C. hyperboreus* and *Metridia longa* in the Fram Strait.

M. longa	C. finm.	C. glac.	C. hyp.	Prosomalänge
CV	CIV	CIII	CII	1.5 mm
Adulte	CV	CIV	CIII	2.5 mm
	Adulte	CV	CIV	3.0 mm
		Adulte		4.0 mm
			CV	5.0 mm
			Adulte	>6.0 mm

Im folgenden wird versucht, den Faktor Körpergröße in die Diskussion der Entwicklungsstrategien der vier Copepodenarten einzubringen.

Mit steigendem Körpervolumen verringert sich die gewichtsspezifische **Respirationsrate** in einer Organismengruppe. Dies gilt sowohl für die vier Copepodenarten von *M. longa* als kleinster zu *C. hyperboreus* als größter Art, als auch von jungen zu alten Entwicklungsstadien (CONOVER & CORNER 1968, BAMSTEDT & TANDE 1985, HIRCHE 1987, TANDE 1988). Die Körpergrößenabhängigkeit der Respirationsrate ist unabhängig von Nahrungsangebot und Temperatur (VIDAL 1980c); niedrige Temperaturen und steigender Lipidgehalt der Individuen senken jedoch das Niveau der gewichtsspezifischen Respirationsraten (VIDAL & WHITLEDGE 1982). Der bei den drei Calanusarten intraspezifisch bis CV (KATTNER & KRAUSE 1987, TANDE & HENDERSON 1988b, KATTNER, pers. Mitt.) sowie interspezifisch von *C. finmarchicus* zu *C. hyperboreus* (BAMSTEDT 1986, SARGENT & HENDERSEN 1986) steigende Lipidgehalt der Individuen trägt also dazu bei, daß *C. hyperboreus* CV in polarem Wasser bei Nahrungsmangel das günstigste Verhältnis von Respiration zu abbaubaren Reservestoffen hat.



Insbesondere in einem polaren Lebensraum kann es auch während des Sommers für Herbivore zu kurz- oder längerfristigem Nahrungsmangel kommen. Es wird dann zunächst Fett, anschließend Protein abgebaut (CONOVER & CORNER 1968) bzw. zwischen beidem abgewechselt (MAYZAUD 1976). Die vier hier untersuchten Arten reduzieren im Hungerexperiment die Amylaseaktivität, also die Fähigkeit zum Abbau von pflanzlichen Kohlenhydraten innerhalb von 5 Tagen um 80 - 90 %. Die Fähigkeit zum Eiweißabbau (gemessen als Trypsinaktivität) wird dagegen nur langsam verringert, so daß das Trypsin/Amylase Verhältnis steigt, wie auch BAMSTEDT (1988, Abb. 1) im Kosterfjord nach der Phytoplanktonblüte beobachtete. Dies könnte entweder darauf hinweisen, daß die Aktivität von Amylase bei Bedarf auch schneller wieder gesteigert werden kann, oder aber daß bei geringen Phytoplanktonkonzentrationen alle Arten ihre Ernährung auf Detritus und Mikrozooplankton umstellen. Es ist bekannt, daß *Calanus* spp. damit seinen Energiebedarf decken kann (CONOVER 1966, CORNER *et al.* 1976, LANDRY 1981)

Auch bei Nahrungsmangel werden offenbar die während des Sommers bei allen Arten maximalen Stoffwechselraten (CONOVER & CORNER 1968) einige Tage beibehalten, was insbesondere für kleinere Arten/Stadien die Überlebensdauer beschränkt: *C. finmarchicus* CV und *M. longa* Weibchen verloren innerhalb von 5 Tagen mehr als 90 % ihres Proteins, einige Individuen überlebten jedoch mehr als 4 Wochen ohne Nahrung. *C. glacialis* CV hielt den Proteingehalt konstant, überlebte aber nicht mehr als 2 Wochen, während *C. hyperboreus* CV über mindestens 4 Wochen den Proteingehalt und den Proteinanteil am Trockengewicht kontinuierlich steigerte, was ein Zeichen für somatisches Wachstum auf Kosten der Lipidreserven sein kann. *C. finmarchicus* hat also gegenüber *C. glacialis* und *C. hyperboreus* in der polaren Region den Nachteil, kürzere Hungerperioden nur unter großem Verlust an Körperreserven zu überstehen. *M. longa* ernährt sich stärker als *Calanus* spp. omnivor und wird deshalb nie ganz ohne Nahrung sein.

Abgesehen von kürzeren, durch fleckenhafte Verteilung des Phytoplanktons hervorgerufenen sommerlichen Hungerperioden müssen Herbivore insbesondere die **saisonalen Schwankungen des Nahrungsangebotes** bewältigen. Im Nordpolarmeer bedeutet das im Extremfall 10 - 11 Monate ohne Phytoplanktonproduktion und nur wenige Wochen, während derer ggf. die Reproduktion stattfinden und eine neue Generation bis zum ersten möglichen Überwinterungsstadium entwickelt werden muß. Für vorwiegend herbivore Copepoden in polaren Gewässern besteht also entweder die Möglichkeit, relativ klein, fakultativ carnivor bzw. detritivor und ganzjährig aktiv zu bleiben, wie z.B. *Microcalanus*, *Oithona* und *Pseudocalanus* (HEINRICH 1962), oder, wie *Calanus* spp., möglichst groß zu werden, um genug Reservestoffe für eine lange Ruheperiode anlagern zu können.

*M. longa* scheint eine Zwischenstellung einzunehmen: einerseits überwintert die Art aktiv, im nord-norwegischen Balsfjord als Adultus (GRÖNVIK & HOPKINS 1984), weiter südlich überwiegend als Copepodid V (BAMSTEDT & ERVIK 1984), kann aber andererseits trotz verringerter Stoffwechselaktivität (BAMSTEDT & ERVIK 1984) im Balsfjord die individuelle Biomasse bis zum Frühjahr nicht erhalten und ist deshalb auf Phytoplankton zur Reproduktion angewiesen (HOPKINS *et al.* 1984, FALK-PETERSEN *et al.* 1987). Möglicherweise hat *M. longa* im Nordpolarmeer ein höheres Nahrungsangebot, so daß deshalb dort auch jüngere Copepodidstadien überwintern können (vgl. PAVSHTIKS 1983, GEINRIKH *et al.* 1983).

*Calanus* spp. überdauert den Winter mit stark herabgesetztem Stoffwechsel in der Diapause (CONOVER & CORNER 1968, TANDE & SLAGSTAD 1982, HIRCHE 1983), verbraucht jedoch bis zum nächsten Frühjahr einen großen Teil seiner organischen Reserven (CONOVER & CORNER 1968, HOPKINS *et al.* 1984). Der im Mai verglichen mit den Julimessungen bei allen Arten beobachtete sehr hohe absolute und relative Proteingehalt bei einem sehr niedrigen Trockengewicht geht wahrscheinlich sowohl auf den weitgehenden Abbau der Lipidreserven während des Winters zurück, als auch auf die mit dem Beginn der Nahrungsaufnahme verbundene hohe Stoffwechselaktivität bei Einsetzen der Phytoplanktonblüte. Die Überwinterungsstadien werden nach der ersten Häutung im Frühjahr zunächst Gewebewachstum zeigen, also den Proteingehalt erhöhen, später dann Nahrung in Reservefett umsetzen, so daß, wie im Mai/Julivergleich beobachtet, das Trockengewicht steigt und der Proteinanteil am Trockengewicht erheblich sinkt.

Die Weibchen von *C. hyperboreus* haben im Gegensatz zu *C. finmarchicus* und *C. glacialis* im Juli ein etwa doppelt so hohes Trockengewicht wie im Mai. Im Mai handelte es sich nahezu ausschließlich um abgelaichte Weibchen, im Juli um unreife, erst im Laufe des Sommers aus CV gehäutete Individuen. Die **Reproduktionsstrategie** von *C. hyperboreus* einerseits und *C. finmarchicus* und *C. glacialis* andererseits unterscheidet sich grundlegend (s.a. HIRCHE & BOHRER 1987): *C. hyperboreus* setzt seine gesamten Körperreserven für die damit nahrungsunabhängige Reproduktion ein und legt die Eier innerhalb weniger Wochen ab (CONOVER 1967, CONOVER & CORNER 1968, HEAD & HARRIS 1985). Das bedeutet, daß es in jedem Fall zur Eiablage kommt, die gesamte Brut aber nach Erreichen des Nauplius V Stadiums zu einem bestimmten Zeitpunkt Nahrung zur weiteren Entwicklung braucht. Das Risiko eines "mismatch" ist insbesondere in einem polaren Lebensraum groß, und führt dann zum Verlust einer ganzen Generation, wie DAWSON (1978) beobachtete.

*Calanus glacialis* und *C. finmarchicus* beginnen dagegen erst kurz vor bzw. nach dem Beginn der Phytoplanktonblüte mit der Eiablage (e.g. TANDE & HOPKINS 1981, SMITH 1990). Eine ausgedehnte und mit der Frühjahrsphytoplanktonblüte korrelierte Laichperiode stellt sicher, daß sich zumindest ein Teil der Brut während der Phytoplanktonblüte entwickeln kann. Für die Reproduktionsfähigkeit von *C. finmarchicus* in der polaren Region der Framstraße ist entscheidend, über welchen Zeitraum und in welcher Konzentration den Weibchen Phytoplankton zur Reifung der Gonaden und anschließenden Eiablage zur Verfügung steht. Bei hohen Phytoplanktonkonzentrationen, wie z.B. im Eisrandbereich, wird die Gonadenreifung stark beschleunigt, und *C. finmarchicus* erzielt auch in polarem Wasser eine tägliche Eiproduktion von bis zu 3 % des Körperkohlenstoffs, bleibt jedoch im Mittel unter der entsprechenden Produktivität von *C. glacialis* Weibchen. Diese können das fleckenhafte und saisonal eng begrenzte Auftreten des Phytoplanktons in der polaren Region wahrscheinlich durch ihren geringeren Grundumsatz und größere Fettreserven wesentlich besser abpuffern als *C. finmarchicus*, die bei Nahrungsmangel sehr schnell ihre Gonaden zurückbilden. Reife *C. glacialis* Weibchen bauen offenbar während der ersten Tage nach Nahrungsentzug Fett ab, was die abschließende Reifung der Oocyten und Eiablage ermöglicht. Nach der Eiablage wird der Metabolismus sehr stark reduziert, die Oocyten in den Gonaden jedoch erst nach einigen Wochen resorbiert, gleichzeitig schrumpfen die Ölsäcke ein wenig. *C. glacialis* Weibchen können so sehr lange Perioden ohne Nahrung überdauern und trotzdem relativ schnell wieder mit der Eiproduktion beginnen. Vielleicht erfolgt bei (Wieder-) Vorhandensein von Phytoplankton als Stimulus die erste Eireifung und Eiablage auf Kosten der Lipidreserven, wie von SMITH (1990) im Vorfrühling in der Grönlandsee beobachtet, so daß erst langfristig die Phytoplankton-abhängige Eiproduktion einsetzt.

Bei geringer Nahrungskonzentration oder Nahrungsmangel hat demnach das Überleben der Weibchen von *C. glacialis* und *C. finmarchicus* Vorrang vor der Eiablage. Diese Strategie kommt auch darin zum Ausdruck, daß beide Arten, im Gegensatz zu *C. hyperboreus*, nicht alle Reserven in Eiproduktion investieren, sondern auch abgelaichte Weibchen noch große Ölsäcke besitzen. Nach der Eiablage verlassen die Weibchen die euphotische Zone und sinken vermutlich unter Verbrauch ihrer Reserven in die Tiefe.

Es fragt sich, warum *C. glacialis* außerhalb der polaren Region nur im Vermischungsbereich von atlantischem und polarem Wasser zur Eiablage kommt, d.h. in der Eisrandzone und am südlichen Spitzbergenshelf. Die Oberflächentemperatur des Westspitzbergenstromes liegt mit mehr als 5 °C noch im Toleranzbereich der älteren Copepodide, jedoch erhöhen auch die CV zwischen 0 und 10 °C die gewichtsspezifische Respirationsrate trotz stark abnehmender Aktivität (HIRCHE 1987). Außerdem schlüpfen in Experimenten von CORKETT *et al.* (1986) auch bei 10 °C noch Nauplien, die sich entwickelten. Die Autoren machen allerdings keine Angabe über die Temperatur, bei der die Eier abgelegt wurden. Während Mitte Juli die jüngsten Copepodidstadien im Westspitzbergenstrom noch oberflächennah angetroffen wurden, befanden sich die älteren Copepodide bereits in den weniger warmen tieferen Schichten in der Diapause. Möglicherweise reicht das Nahrungsangebot im Westspitzbergenstrom nicht aus, den mit der Temperatur steigenden Nahrungsbedarf der älteren Stadien auch während des Sommers zu decken. Die in der atlantischen Region festgestellte, im Vergleich zur polaren Region kürzere Reproduktionsperiode wäre dann auf eine mit steigender Temperatur abnehmende Wachstumseffizienz zurückzuführen.

Herbivore Arten, die wie *Calanus* spp. während des Winters nicht fressen, müssen sich also während des Sommers bis zu einem möglichst großen Stadium entwickeln, um mit einem günstigen Verhältnis von Respiration und Reservestoffen die Überlebenschancen für den Winter zu erhöhen. Entwicklungsgeschwindigkeit und gewichtsspezifische Wachstumsraten sind zwar im allgemeinen artspezifisch und damit vom Körpervolumen der Arten unabhängig (FROST 1980, VIDAL 1980a, HUNTLEY & BOYD 1984, MCLAREN & CORKETT 1984), es ist jedoch ein inverser Zusammenhang zwischen Respiration und Wachstumseffizienz zu erwarten (vgl. CLARKE 1983), d.h. je geringer der für den Grundstoffwechsel aufzuwendende Anteil assimilierter Nahrung/Energie, desto mehr Energie steht anteilig für Produktion, also Wachstum, Reproduktion und ggf. Aufbau von Reserven, zur Verfügung. Wegen der sich mit der Körpergröße verändernden Unterschiede in der Temperaturabhängigkeit der gewichtsspezifischen Assimilations-, Respirations- und Wachstumsrate, erreichen kleine Stadien ihre maximale Wachstumseffizienz bei hoher, große Stadien dagegen bei niedriger Temperatur (VIDAL 1980d). Das setzt aber ein den Bedürfnissen aller Stadien entsprechendes Nahrungsangebot voraus.

In einer nahrungslimitierten Umwelt haben größere Arten und Stadien haben auch einige Nachteile gegenüber kleineren Formen: Sie benötigen höhere absolute Nahrungskonzentrationen, um ihre maximale Wachstumsrate zu erreichen (VIDAL 1980a) und reagieren somit wesentlich empfindlicher auf eine Verringerung des Phytoplanktonbestandes z.B. nach dem Höhepunkt der Phytoplanktonblüte. Außerdem erhöht sich mit zunehmender Körpergröße die Stadiendauer (VIDAL 1980b, CORKETT *et al.* 1986, KLEIN BRETELER & GONZALEZ 1986). Große Arten wie *C. hyperboreus* entwickeln sich also bei gleichzeitig steigenden Nahrungsansprüchen zunehmend langsamer als *C. glacialis* und *C. finmarchicus*. Die in rein polaren Gewässern während der Phytoplanktonblüte abgeschlossene Entwicklung der Frühjahrsgeneration von *C. hyperboreus* bis zum ersten Überwinterungsstadium (GRAINGER 1963) wird nur durch die frühe Reproduktionsperiode ermöglicht. Bei Beginn der Phytoplanktonblüte sind bereits späte Nauplien und erste Copepodide entwickelt, so daß nur wenige Häutungen bis CII oder CIII als Überwinterungsstadium erforderlich sind. Eine breite Streuung der Generationen durch lange Generationszeiten und zahlreiche Überwinterungsstadien sowie die Möglichkeit, viele Monate ohne Nahrungsaufnahme zu überdauern, sichern den Erhalt der Art.

Im Vergleich zu *C. hyperboreus* sind *C. finmarchicus*, *C. glacialis* und wahrscheinlich auch *M. longa* wesentlich mehr r-selektiert (PIANKA 1970). Opportunistische Reproduktion und kürzere Generationszeiten führen zu stark fluktuierenden Populationen, deren Dichte der Saisonalität ihrer Umwelt folgt, während die Populationsstruktur von *C. hyperboreus* die Auswirkungen der Umweltschwankungen dämpft.

## VI. LITERATUR

- AAGAARD, K., 1972. On the drift of the Greenland pack ice. In: Sea Ice Conference Proceedings, Reykjavik: 17 - 22.
- AAGAARD, K., 1982. Inflow from the Atlantic Ocean to the Polar Basin. In: The Arctic Ocean. Hrsg. L. Rey: 69-82.
- AAGAARD, K. & L. K. COACHMAN, 1968a. The East Greenland Current north of Denmark Strait: Part I. Arctic 21: 181 - 200.
- AAGAARD, K. & L. K. COACHMAN, 1968b. The East Greenland Current north of Denmark Strait: Part II. Arctic 21: 267 - 290.
- AAGAARD, K. & P. GREISMAN, 1975. Toward new mass and heat budgets for the Arctic Ocean. J. Geophys. Res. 80: 3821 - 3827.
- AAGAARD, K., A. FOLDVIK & S.R. HILLMAN 1987. The West Spitsbergen Current: Disposition and water mass transformation. J. Geophys. Res. 92 (C4): 3778 - 3784.
- BAMSTEDT, U., 1986. Chemical composition and energy content. In: The biological chemistry of marine copepods. Hrsg. von E. D. S. Corner & S. C. M. O'Hara, Oxford Science Publications: 1 - 58.
- BAMSTEDT, U., 1988. Interspecific, seasonal and diel variations in zooplankton trypsin and amylase activities in Kosterfjorden, western Sweden. Mar. Ecol. Progr. Ser. 44: 15 - 24.
- BAMSTEDT, U. & A. ERVIK, 1984. Local variations in size and activity among *Calanus finmarchicus* and *Metridia longa* (Copepoda, Calanoidea) overwintering on the west coast of Norway. J. Plankt. Res. 6(5): 843-857.
- BAMSTEDT, U. & K. TANDE, 1985. Respiration and excretion rates of *Calanus glacialis* in arctic waters of the Barents Sea. Mar. Biol. 87: 259 - 266.
- BAMSTEDT, U. & TANDE, K., 1988. Physiological responses of *Calanus finmarchicus* (Copepoda: Calanoidea) during the winter-spring transition. Mar. Biol. 99: 31 - 38.
- BARTHEL, K.-G., 1986. Die Stellung dominanter Copepoden-Arten im Nahrungsgefüge typischer Wasserkörper der Grönland-See. Ber. Inst. Meereskunde Kiel, 158: 107 S.
- BARTHEL, K.-G., 1988. Feeding of three *Calanus* species on different phytoplankton assemblages in the Greenland Sea. Meeresforsch. 32 (3): 92 - 106.
- BERGMEYER, H. U., 1970. Methoden der enzymatischen Analyse. 3. Aufl., Verlag Chemie, Bergstraße.
- BOGOROV, B. G., 1932. Materials on the biology of the copepods of the Barents and the White Seas. Bull. State Oceanogr. Inst. Moscow, 4: 1 - 16 (russisch, englische Zusammenfassung).
- BOURKE, R. H., J. L. NEWTON, R. G. PAQUETTE & M. TUNNICLIFFE, 1987. Circulation and water masses of the East Greenland Shelf. J. Geophys. Res. 92 (C7): 6729 - 6740.

- BRAARUD, T. & J. NYGAARD, 1978. Phytoplankton observations in Norwegian coastal waters between 62° and 69°N. I. Variation in time of spring diatom maximum 1968 - 1971. Fisk. Dir. Skr., Ser. Havundersökelse 16: 489 - 505.
- BRADFORD, M., 1976. Anal. Biochem. 72: 248.
- CAIRNS, A. A. 1967. The zooplankton of Tanquary Fjord, Ellesmere Island, with special reference to calanoid copepods. J. Fish. Res. Board Can. 24: 555 - 568.
- CLARKE, A. 1983. Life in cold water: The physiological ecology of polar marine ectotherms. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.: 343 - 455.
- COACHMAN, L. K. & K. AAGAARD, 1974. Physical oceanography of arctic and subarctic seas. In: Marine Geology and Oceanography of the Arctic Seas, Hrsg. von Y. Herman, Springer New York, 1 - 72.
- CONOVER, R. J., 1962. Metabolism and growth of *Calanus hyperboreus* in relation to its life cycle. Rapp. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 153: 190 - 197.
- CONOVER, R. J., 1965. Notes on the moulting cycle, development of sexual characters and sex-ratio in *Calanus hyperboreus*. Crustaceana 8: 308 - 320.
- CONOVER, R. J., 1966. Feeding on large particles by *Calanus hyperboreus* (KRÖYER). In: Some contemporary studies in marine science, Hrsg. von H. Barnes, Allen & Unwin Ltd. London: 187 - 194.
- CONOVER, R. J., 1967. Reproductive cycle, early development and fecundity of laboratory populations of *Calanus hyperboreus*. Crustaceana 13: 61 - 72.
- 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.
- CORKETT, C. J., I. A. MCLAREN & J. M. Sevigny, 1986. The rearing of the marine copepods *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS), *C. glacialis* JASCHNOW and *C. hyperboreus* KRÖYER with comment on the equiproportional rule (Copepoda). Syllogeus 58: 539 - 546.
- CORNER, E. D. S., R. N. HEAD, C. C. KILVINGTON & L. Pennycick, 1976. On the nutrition and metabolism of zooplankton: X. Quantitative aspects of *Calanus helgolandicus* feeding as a carnivore. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 56: 345 - 358.
- DAWSON, J. K., 1978. Vertical distribution of *Calanus hyperboreus* in the central Arctic Ocean. Limnol. Oceanogr. 23: 950 - 957.
- 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 (2): 54-85.
- DIEL, S. & W. C. M. KLEIN-BRETELER, 1986. Growth and development of *Calanus* spp. (Copepoda) during spring phytoplankton succession in the North Sea. Mar. Biol. 91: 85 - 92.
- DIGBY, P. S. B., 1954. The Biology of the marine planktonic copepods of Scoresby Sound, East Greenland, J. Anim. Ecol., 23: 298 - 338.

- EILERTSEN, H. CHR., B. SCHEI & J. P. TAASEN, 1981. Investigations on the plankton community of Balsfjorden, northern Norway: The phytoplankton 1976 - 1978. Abundance, species composition and succession. *Sarsia*: 129 - 141.
- FALK-PETERSEN, S., J. R. SARGENT & K. S. TANDE, 1987. Lipid composition of zooplankton in relation to the sub-arctic food web. *Polar Biol.* 8: 115 - 120.
- FLEMINGER, A. & K. HÜLSEMANN, 1977. Geographical range and taxonomic divergence in north Atlantic *Calanus* (*C. helgolandicus*, *C. finmarchicus*, *C. glacialis*). *Mar. Biol.* 40: 233 - 248.
- FOLDVIK, A., K. AAGAARD & T. TÖRRESEN, 1988. On the velocity field of the East Greenland Current. *Deep-Sea Res.* 35 (8): 1335 - 1354.
- FROST, B. W., 1971. Taxonomic status of *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis* (Copepoda), with special reference to adult males. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 28: 23 - 30.
- FROST, B. W., 1980. The inadequacy of body size as niche indicator. In: *Evolution and ecology in zooplankton communities*. Hrsg. von C. W. Kerfoot, Univ. Press of New England, Hanover: 742 - 753.
- GARFIELD, P., L. CODISPOTI & T. PACKARD, 1982. Chemical and biochemical data obtained by Bigelow Laboratory investigators, Fram III. 1981. Tech. Rep. No. 26, Bigelow Laboratory for Ocean Sciences, West Boothbay Harbor, Maine: 50 S.
- GASCARD, J.-C., C. KERGOMARD, P.-F. JEANNIN & M. FILY, 1988. Diagnostic study of the Fram Strait marginal ice zone during summer from 1983 and 1984 Marginal Ice Zone Experiment Lagrangian observations. *J. Geophys. Res.* 93, C4: 3613 - 3641.
- GEINRIKH, A.K., K. N. KOSOBOKOVA & YU. A. RUDIAKOV, 1983. Seasonal variations in the vertical distribution of some prolific copepods of the arctic basin. *Canadian Translation of Fisheries and Aquatic Sciences No.* 4925: 22 S.
- GERSONDE, R. (Hrsg.), 1986. Die Expedition ARKTIS III mit FS "Polarstern " 1985. *Ber. Polarforsch.* 28: 133 S.
- GRADINGER, R. 1986. Die Phytoplanktonverteilung in der Framstraße zwischen Grönland und Spitzbergen. Diplomarbeit, Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, 94 S.
- GRAINGER, E. H., 1959. The annual oceanographic cycle at Igloodik in the Canadian Arctic. 1. The zooplankton and physical and chemical observations. *Calanus Series* 20, *J. Fish. Res. Bd. Canada* 16(4): 453-501.
- GRAINGER, E. H., 1963. Copepods of the genus *Calanus* as indicators of eastern Canadian waters. In: *Marine Distributions*, Hrsg. von Dunbar, M. J., Univ. Toronto Press, Toronto: 68 - 94.
- GRAINGER, E. H., 1965. Zooplankton from the Arctic Ocean and adjacent Canadian waters. *J. Fish. Res. Bd. Canada*, 22(2): 543 - 564.
- GRAN, H. H., 1900. Hydrographic biological studies of the northern ocean and the coast of Nordland. *Rep. Norw. Fish. Mar. Invest.* I (5).
- GRICE, G. G., 1962. Copepods collected by the nuclear submarine "Seadragon" on a cruise to and from the North Pole, with remarks on their geographical distribution. *J. Mar. Res.*, 20: 97 - 109.

- GRIGG, H. & S. J. BARDWELL, 1982. Seasonal observations on moulting and maturation in stage V copepodites of *Calanus finmarchicus* from the Firth of Clyde. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 62: 315 - 327.
- GRÖNVIK, S. & C. C. E. HOPKINS, 1984. Ecological investigations of the zooplankton community in Balsfjorden, northern Norway: Generation cycle, 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.
- HABERSTROH, D., 1985. Die Vertikalverteilung von planktonischen Crustaceen auf einem Schnitt in der nördlichen Framstraße. Diplomarbeit, Julius-Maximilians-Universität Würzburg, FRG: 145 S.
- HANZLICK, D. J., 1983. The West Spitsbergen Current, transport, forcing and variability. Ph. D. Dissertation, Univ. of Washington, Seattle, 127 S.
- HAO, S. M., 1967. Nutritional physiology of *Metridia lucens* and *Metridia longa* from the Gulf of Maine. Limnol. Oceanogr. 12: 40 - 51.
- HARRIS, R. P., J.-F. SAMAIN, J. MOAL, V. MARIN-JEZEQUEL & S. A. POULET, 1986. Effects of algal diet on digestive enzyme activity in *Calanus helgolandicus*. Mar. Biol. 90: 353 - 361.
- HARRISON, W. G., W. K. W. LI, J. C. SMITH, E. J. H. HEAD & A. R. LONGHURST, 1987. Depth profiles of plankton, particulate organic matter and microbial activity in the eastern Canadian Arctic during summer. Polar Biol. 7: 207 - 224.
- HASSEL, A., 1986. Seasonal changes in zooplankton composition in the Barents Sea, with special reference to *Calanus* spp. (Copepoda). J. Plankt. Res. 8 (2): 329 - 339.
- HASSETT, R. P. & M. R. LANDRY, 1983. Effects of food level acclimation on digestive enzyme activities and feeding behavior of *Calanus pacificus*. Mar. Biol. 75: 47 - 55.
- HEAD, E. J. H. & L. R. HARRIS, 1985. Physiological and biochemical changes in *Calanus hyperboreus* from Jones Sound, NWT, during the transition from summer feeding to overwintering condition. Polar Biol. 4: 99 - 106.
- HEIMDAL, B. R., 1983. Phytoplankton and nutrients in the waters north-west of Spitsbergen in the autumn of 1979. J. Plankt. Res. 5 (6): 901 - 918.
- HEINRICH, A. K., 1962. The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. J. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 27: 15 - 24.
- HILTON, I. F., 1931. The Oogenesis of *Calanus finmarchicus*. Quart. J. micr. Sci. 74: 193 - 222.
- HIRCHE, H.-J., 1979. Untersuchungen über die Verdauungsenzyme von Zooplankton mit besonderer Berücksichtigung von *Calanus* sp.. Dissertation, Universität Kiel: 151 S.
- HIRCHE, H.-J., 1983. Overwintering of *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. Mar. Ecol. Progr. Ser. 11: 281 - 290.
- 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. Spatial distribution of digestive enzymes of *Calanus finmarchicus* and *Calanus hyperboreus* in Fram Strait/Greenland Sea. J. Plankt. Res. 11 (3), 431 - 443.

- HIRCHE, H.-J. & R. BOHRER, 1987. Reproduction of the arctic copepod *Calanus glacialis* in Fram Strait. *Mar. Biol.*, 94: 11 - 17.
- HOPKINS, C. C. E., 1981. Biological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: changes in zooplankton abundance and biomass in relation to phytoplankton and hydrography, March 1976 - February 1977. *Kieler Meeresforschung*, Sonderh. 5: 124 - 139.
- HOPKINS, C. C. E., K. S. TANDE, S. GRÖNVIK & J. R. SARGENT, 1984. Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: an analysis of growth and overwintering tactics in relation to niche and environment in *Metridia longa* (LUBBOCK), *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS), *Thysanoessa inermis* (KRÖYER) and *T. raschi* (SARS). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 82: 77 - 99.
- HOPKINS, C. C. E., K. S. TANDE, S. GRÖNVIK, J. R. SARGENT & T. SCHWEDER, 1985. Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: Growth, and quantification of condition, in relation to overwintering and food supply in *Metridia longa*, *Calanus finmarchicus*, *Thysanoessa inermis* and *Thysanoessa raschi*. In: *Biology of Polar Regions and Effect of Stress on Marine Organisms*. Hrsg. von J. S. Gray & M. E. Christiansen. J. Wiley & Sons Ltd.: 83 - 101.
- HOPKINS, T. L., 1969. Zooplankton standing crop in the Arctic Basin. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 80 - 85.
- HUNTLEY, M., 1981. Nonselective, nonsaturated feeding by three calanoid copepod species in the Labrador Sea. *Limnol. Oceanogr.*, 26(5): 831 - 842.
- HUNTLEY, M., 1985. Experimental approaches to the study of vertical migration of zooplankton. Migration: Mechanisms and adaptive significance. Hrsg. von M. A. Rankin. *Contributions in Marine Science*, Marine Science Institute, Univ. Texas, Austin, Suppl. Vol. 27: 71 - 90.
- HUNTLEY, M., K. W. STRONG & A. T. DENGLER, 1983. Dynamics of zooplankton in the Davis Strait and northern Labrador Sea. *Arctic* 36 (2): 143 - 161.
- HUNTLEY, M. & C. M. BOYD, 1984. Food limited growth of marine zooplankton. *Am. Nat.*, 124: 453-477.
- JASHNOW, W. A., 1970. Distribution of *Calanus* species in the seas of the northern hemisphere. *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 55 (2): 197 - 212.
- JASHNOW, W. A., 1972. On the systematic status of *Calanus glacialis*, *Calanus finmarchicus* and *Calanus helgolandicus*. *Crustaceana*, 22: 279 - 284.
- JOHNSON, M. W., 1963. Zooplankton collections from the high Polar Basin with special reference to the Copepoda. *Limnol. Oceanogr.*, 8(1): 89 - 102.
- KATTNER, G. & M. KRAUSE, 1987. Changes in lipids during the development of *Calanus finmarchicus* s. l. from copepodid I to adult. *Mar. Biol.* 96: 511 - 518.
- KLEIN BRETELER, W. C. M. & S. GONZALEZ, 1986. Culture and development of *Temora longicornis* (Copepoda, Calanoida) at different conditions of temperature and food. *Syllogeus*, 58: 71 - 84.
- KOSOBOKOVA, K. N., 1982. Composition and distribution of the biomass of zooplankton in the central Arctic Basin. *Oceanology* 22 (6): 744 - 750.



- LANDRY, M. R. & R. P. HASSETT, 1985. Time scales in behavioral, biochemical, and energetic adaptations to food-limiting conditions by a marine copepod. *Ergebn. d. Limn.* 21: 209 - 222.
- LANDRY, M. R., 1981. Switching between herbivory and carnivory by the planktonic marine copepod *Calanus pacificus*. *Mar. Biol.* 65: 77 - 82.
- LIE, U., 1965. Quantities of zooplankton and propagation of *Calanus finmarchicus* at permanent stations on the Norwegian coast and at Spitsbergen. *Rep. Norw. Fish. Mar. Invest.* 13: 5 - 19.
- LONGHURST, A., D. SAMEOTO & A. HERMAN, 1984. Vertical distribution of Arctic zooplankton in summer: eastern Canadian archipelago. *J. Plankt. Res.* 6 (1): 137 - 168.
- LOWE, E., 1935. The anatomy of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS). *Trans. Roy. Soc. Edinburgh* 58: 561 - 603.
- MACLELLAN, D. C., 1967. The annual cycle of certain calanoid species in West Greenland. *Can.J.Zool.* 45: 101-115.
- 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.
- MARSHALL, S. M. & A. P. ORR, 1953. *Calanus finmarchicus*: Egg production and egg development in Tromsø Sound. *Acta Borealia A. Scientia* 5: 3 - 21.
- MARSHALL, S. M. & A. P. ORR, 1955. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS). Oliver & Boyd, Edinburgh. 195 S.
- MATTHEWS, J. B. L., 1966. Experimental investigations of the systematic status of *Calanus finmarchicus* and *C. glacialis* (Crustacea, Copepoda). In : Some contemporary studies in marine science. Hrsg.von H. Barnes. Allen & Unwin, London: 479 - 492.
- MATTHEWS, J. B. L., 1967. *Calanus finmarchicus* s.l. in the North Atlantic. The relationships between *C. finmarchicus* s.str. , *C. glacialis* and *C. helgolandicus*. *Bull. Mar. Ecol.* 6: 159 - 179.
- MATTHEWS, J. B. L., L. HEDSTAD, J. C. W. BAKKE, 1978. Ecological studies in Korsfjorden, northern Norway. The generations and stocks of *Calanus hyperboreus* and *Calanus finmarchicus* in 1971 - 1974. *Oecologica Acta* 1 (3): 277 - 284.
- MAYZAUD, P., 1976. Respiration and nitrogen excretion of zooplankton IV. The influence of starvation on the metabolism and the biochemical composition of some species. *Mar. Biol.* 37: 47 - 58.
- MAYZAUD, P., 1986. Digestive enzymes and their relation to nutrition. In: The biological chemistry of marine copepods. Hrsg. von E. D. S. Corner & S. C. M. O'Hara, Oxford Science Publications: 165 - 225.
- MCLAREN, I. A. & C. J. CORKEIT, 1981. Temperature dependent growth and production by a marine copepod. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 77 - 83.
- MCLAREN, I. A. & C. J. CORKEIT, 1984. Singular, mass-specific P/B ratios cannot be used to estimate copepod production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 828 - 830.

- MCLAREN, I. A. & C. J. CORKETT, 1986. Life cycles and production of two copepods on the Scotian shelf, eastern Canada. *Syllogeus* 58: 362 - 367.
- MUENCH, R. D., G. S. E. LAGERLOEF & J. T. GUNN, 1986. 1984 - 1985 current observations in the East Greenland Current: A preliminary description, *MIZEX-Bull.* 7: 41 - 53, U.S. Army Cold Reg. Res. and Eng. Lab. Hanover, N. H.
- MULLIN, M. M., 1963. Some factors affecting the feeding of marine copepods of the genus *Calanus*. *Limnol. Oceanogr.* 8:239 - 250.
- MULLIN, M. M., 1969. Production of zooplankton in the ocean: present status and problems, in: *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* Hrsg. von H. Barnes, Allen & Unwin, London: 293 - 314.
- MUMM, N., 1987. Zur Ernährungsphysiologie des Krills (*Euphausia superba*) im Winter - Untersuchungen anhand der Verdauungsenzyme Amylase und Trypsin. Diplomarbeit, Universität Kiel, 97 S.
- NANSEN, F., 1915. Spitsbergen waters: oceanographic observations during the cruise of the "Veslemøy" to Spitsbergen in 1912. *Vid.-Selskap. Skrifter. I. Mat.-Naturv. Kl.*, 2: 135 S.
- ÖSTVED, O.-J., 1955. Zooplankton investigations from weather ship "M" in the Norwegian Sea, 1948 - 1949. *Hvalradets Skr.* 40: 1 - 93.
- OWEN, R. W., 1981. Fronts and Eddies in the sea: Mechanisms, interactions and biological effects. In: *Analysis of Marine Ecosystems*, Hrsg. von A. R. Longhurst, Pergamon Press, Oxford: 197 - 233.
- PAASCHE, E., 1980. Silicon. In: *The physiological ecology of phytoplankton, studies in ecology 7*. Hrsg. Morris, J., Blackwell Sc. Publ., Oxford: 259 - 284.
- PAQUETTE, R. G., R. H. BOURKE, J. F. NEWTON & W. F. PERDUE, 1985. The East Greenland Polar Front in autumn. *J. Geophys. Res.* 90 (C3): 4866 - 4882.
- PARSONS, T. R., M. TAKAHASHI & B. HARGRAVE, 1984. *Biological Oceanographic Processes*. Pergamon Press, Oxford, 330 S.
- PAVSHTIKS, E. A., 1968. The influence of currents upon seasonal fluctuations in the plankton of Davis Strait. *Sarsia* 34: 383 - 392.
- PAVSHTIKS, E. A., 1983. Some patterns in the life of the plankton of the Central Arctic Basin. *Can. J. Fish. Aquat. Sci. Transl. Ser. No.* 4917, 27 S.
- PERUYEVA, YE. G., 1983. Daily feeding rhythm of *Metridia longa* (Copepoda, Crustacea) in the White Sea. *Oceanology* 23 (1): 100 - 103.
- PIANKA, E. R., 1970. On r- and k-selection. *Am. Naturalist* 104: 592 - 597.
- PRYGUNKOVA, R. V., 1968. The development cycle of *Calanus glacialis* in the White Sea. *Dokl. Akad. Nauk SSSR* 182: 1447 - 1450.
- QUADFASSEL, D., J.-C. GASCARD, K.-P. KOLTERMANN, 1987. Large-scale oceanography in Fram Strait during the 1984 Marginal Ice Zone Experiment. *J. Geophys. Res.* 92 (C7): 6719 - 6728.

- RAMSFJELL, E., 1960. Phytoplankton distribution in the Norwegian Sea in June, 1952 and 1953. FiskDir. Skr. Havunders. 12: 1 - 112.
- REY, F. & H. LOENG, 1985. The influence of ice and hydrographic conditions on the development of phytoplankton in the Barents Sea. In: Biology of Polar Regions and Effect of Stress on Marine Organisms. Hrsg. von J. S. Gray & M. E. Christiansen. J. Wiley & Sons Ltd.: 49 - 63.
- RICKER, W. E., 1958. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 119: 1 - 300.
- RUNGE, J. A. & C. INGRAM, 1988. Underice grazing by planktonic, calanoid copepods in relation to a bloom of ice microalgae in southeastern Hudson Bay. Limnol. Oceanogr. 33 (2): 280 - 286.
- RUNGE, J. A., 1984. Egg production of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus* (BRODSKI): 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 (2): 382 - 396.
- RUNGE, J. A., 1987. Measurement of egg production rate of *Calanus finmarchicus*: a method using preserved samples. Can. J. Fish. Aquat. Sci.:
- SACHS, L., 1984. Angewandte Statistik: Anwendung statistischer Methoden, Springer, Berlin, 6. Aufl.: 552 S.
- SAMAIN, J. F., J. Y. DANIEL & J. R. LE COZ, 1977. Trypsine, amylase et protéines du zooplancton: dosage automatique et manuel. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 29: 279 - 289.
- SAMEOTO, D. D., 1984. Vertical distribution of zooplankton biomass and species northeastern Baffin Bay related to temperature and salinity. Polar Biol. 2: 213 - 224.
- SARGENT, J. R. & R. J. HENDERSON, 1986. Lipids. In: The biological chemistry of marine copepods. Hrsg. von E. D. S. Corner & S. C. M. O'Hara, Oxford Science Publications: 59 - 108.
- SARS, G. O., 1900. Crustacea. The Norwegian North Polar Expedition, 1893 - 96. Sci. Res. 5.
- SEKIGUSHI, H., I. A. MCLAREN & C. J. CORKETT, 1980. Relationship between growth rate and egg production in the copepod *Acartia clausi hudsonica*. Mar. Biol. 58: 133 - 138.
- SLAGSTAD, D. & K. TANDE, 1989. Growth and production of the herbivorous copepod *Calanus glacialis* in the arctic waters of the Barents Sea.
- SLAGSTAD, D., 1985. A model of phytoplankton in the marginal sea-ice zone of the Barents Sea. In: Biology of Polar Regions and Effect of Stress on Marine Organisms. Hrsg. von J. S. Gray & M. E. Christiansen. J. Wiley & Sons Ltd.: 35 - 48.
- SMITH, S. L., 1988. Copepods in Fram Strait in summer: Distribution, feeding and metabolism, J. Mar. Res. 46, 145 - 181.
- 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.

- SMITH, S. L., W. O. SMITH, L. A. CODISPOTI & D. L. WILSON, 1985. Biological observations in the marginal ice zone of the East Greenland Sea. *J. Mar. Res.* 43: 693-717.
- SMITH, S. L., P. V. LANE & E. SCHWARTING, 1987. Zooplankton data report: Zooplankton of the Greenland Sea, 1984 (MIZEX). Brookhaven National Laboratory.
- SMITH, W. O., M. E. M. BAUMANN, D. L. WILSON & L. ALETSEE, 1987. Phytoplankton biomass and productivity in the Marginal Ice Zone of Fram Strait during summer 1984. *J. Geophys. Res.* 92 (7): 6777 - 6786.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF, 1981. *Biometry*, W.H. Freeman & Co., New York: 859 S.
- SÖMME, J. D., 1934. Animal plankton of the norwegian coast waters and the open sea: I. Production of *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS) and *Calanus hyperboreus* (KRÖYER) in the Lofoten area. *Rep. Norw. Fish. Invest.* 4 (9): 1 - 163.
- STREET, H. V. & J. R. CLOSE, 1956. *Clin. Chim. Acta* 1: 256.
- SWIFT, J. H. & K. AAGAARD, 1981. Seasonal transitions and water mass formation in the Iceland and Greenland seas. *Deep-Sea Res.* 28A (10), 1107 - 1129.
- TANDE, K. S., 1982. Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: Generation cycles and variations in body weight and body content of carbon and nitrogen related to overwintering and reproduction in the copepod *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 62: 129 - 142.
- TANDE, K. S., 1988. The effects of temperature on metabolic rates of different life stages of *Calanus glacialis* in the Barents Sea. *Polar Biol.* 8: 457 - 461.
- 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. & D. SLAGSTAD, 1982. Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: Seasonal and shorttime variations in enzyme activity in copepodite stage V and VI males and females of *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS). *Sarsia* 67: 63 - 68.
- TANDE, K. S. & S. GRÖNVIK, 1983. Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: Sex ratio and gonad maturation cycle in the copepod *Metridia longa* (LUBBOCK). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 71: 43 - 54.
- TANDE, K. S., A. HASSEL & 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: *Biology of Polar Regions and Effect of Stress on Marine Organisms*. Hrsg. von J. S. Gray & M. E. Christiansen. J. Wiley & Sons Ltd., 141 - 155.
- TANDE, K. S. & R. J. HENDERSON, 1988. Lipid composition of copepodite stages and adult females of *Calanus glacialis* in arctic waters of the Barents Sea. *Polar Biol.* 8: 333 - 339.
- UNTERSTEINER, N., 1988. On the ice and heat balance in Fram Strait. *J. Geophys. Res.* 93 (C1): 527 - 531.
- USSING, H. H., 1938. The biology of some important plankton animals in the fjords of East Greenland. *Medd. Groenland*, 100: 1 - 108.

- VIDAL, J., 1980a. Physioecology of zooplankton: I. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the growth rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp.. Mar. Biol. 56: 111 - 134.
- VIDAL, J., 1980b. Physioecology of zooplankton: II. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the development of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp.. Mar. Biol. 56: 135 - 146.
- VIDAL, J., 1980c. Physioecology of zooplankton: III. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the metabolic rate of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp.. Mar. Biol. 56: 195 - 202.
- VIDAL, J., 1980d. Physioecology of zooplankton: IV. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the net production efficiency of *Calanus pacificus*. Mar. Biol. 56: 203 - 211.
- VIDAL, J. & T. E. WHITLEDGE, 1982. Rates of metabolism of planktonic crustaceans as related to body weight and temperature of habitat. J. Plankt. Res. 4(1): 77 - 84.
- VIDAL, J. & S. L. SMITH, 1986. Biomass, growth and development of populations of herbivorous zooplankton in the southeastern Bering Sea during spring. Deep-Sea Res. 33 (4): 523 - 556.
- VINJE, T. E., 1977. Sea ice conditions in 1976. Arbok Nor. Polarinst. 1976: 309 - 316.
- VINJE, T. E., 1982. The drift pattern of sea ice in the Arctic with particular reference to the Atlantic approach. In: The Arctic Ocean. Hrsg. von L. Rey. Monaco: 82 - 97.
- WADHAMS, P., 1981. The ice-cover in the Greenland and Norwegian Seas. Rev. Geophys. Space Phys. 19: 345 - 393.
- WEBER, E., 1957. Grundriß der biologischen Statistik. 3. Aufl., VEB G. Fischer, Jena: 466 S.
- WEIKERT, H. & H.-CHR. JOHN, 1981. Experiences with a modified Be multiple opening-closing plankton net. J. Plankt. Res. 3(2): 167 - 177.
- WIBORG, K. F., 1954. Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and northwestern Norway. Rep. Norw. Fish. Mar. Invest. 11: 1 - 246.
- WIBORG, K. F., 1955. Zooplankton in relation to hydrography in the Norwegian Sea. Rep. Norw. Fish. Mar. Invest. XI (4): 1 - 66.
- WILLIAMS, R., 1972. A further character for the identification of the adult females of *Calanus finmarchicus*, *C. helgolandicus* and *C. glacialis* (Crustacea, Copepoda). Bull. Ecol. mar. 8: 53 - 60.

