

BERICHTE  
aus dem  
**INSTITUT FÜR MEERESKUNDE**  
an der  
**CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT · KIEL**

**Nr. 65**

SCHWIMMVERHALTEN, SCHWIMMLEISTUNG UND ENERGIEBILANZ  
DES ANTARKTISCHEN KRILLS, EUPHAUSIA SUPERBA

ERGEBNISSE DER 2. DEUTSCHEN ANTARKTIS EXPEDITION  
DES FFS "WALTHER HERWIG" IM SÜDSOMMER 1977/78

UWE KILS

①01 10.32891IFM\_BER-65

## Kurzfassung

Diese Arbeit befaßt sich mit der Verhaltensbiologie und Physiologie des antarktischen Krills, *Euphausia superba*. Sie setzt sich zusammen aus vier Komplexen:

- a) Aquarien- und Unterwasserbeobachtungen erlaubten eine detaillierte Beschreibung und Analyse des Schwimmverhaltens. Verschiedene Schwimmmethoden, der Schwimmmechanismus, die erzielten Schwimgeschwindigkeiten und mit dem Vorgang des Schwimmens verknüpfte Verhaltensmuster werden dargestellt.
- b) Eine umfangreiche Sammlung biometrischer Grunddaten wird mit dieser Arbeit gegeben: Körpergewicht, Trockengewicht, Unterwassergewicht, Volumen, Dichte und Sinkgeschwindigkeit (jeweils in Abhängigkeit zur Körperlänge). Für Vergleichszwecke wurden diese Untersuchungen ausgedehnt auf den wesentlich kleineren nordischen Krill aus den gemäßigten Breiten, *Meganyctiphanes norvegica*, und auf den überwiegend benthisch lebenden *Crangon crangon*. In allen genannten Beziehungen bilden die beiden pelagischen Euphausiden gemeinsame, enge Regressionen, die sie deutlich gegen benthische Crustaceen abgrenzen.
- c) Respirationsmessungen mit simultanen Verhaltensstudien wurden bei unterschiedlichen  $O_2$ -Spannungen im Hellen und Dunkeln ausgeführt, unter Einbeziehung der Adaptation. Die tödliche  $O_2$ -Sättigung, die kritische  $O_2$ -Sättigung und die Effekte niedriger Sauerstoffgehalte auf Überleben, Schwimmvermögen und Lumineszenz werden beschrieben, weiterhin der Gesamtstoffwechsel und der Stoffwechselanteil für das Schweben, i.e. die pelagische Lebensweise, abgegrenzt. Der Einfluß der Schwärmdichte auf die  $O_2$ -Versorgung wird diskutiert.
- d) Hydrodynamische Messungen in einem Strömungskanal ergaben Aussagen über den Energieverbrauch
  1. bei verschiedenen Schwimgeschwindigkeiten, besonders im Hinblick auf lange Wanderungen
  2. für das Plankton-Filtern mit Hilfe des Fangkorbes.Die Widerstandsbeiwerte  $c_w$  und der beim Schwimmen erzeugte hydrodynamische Auftrieb wurden untersucht, außerdem die das Absinken bestimmenden Gesetzmäßigkeiten.

Durch Kombination dieser vier Komplexe wird mit zwei verschiedenen, voneinander unabhängigen Methoden der Energiehaushalt des Krills beschrieben. Es zeigte sich, daß die außergewöhnliche Größe des antarktischen Krills ihm einerseits die Nutzung der sehr großen, aber auch zeitlichen und räumlichen Schwankungen unterworfenen antarktischen Primärproduktion ermöglicht, andererseits diese außergewöhnliche Körpergröße energetische und physiologische Extremsituationen schafft. Für ein rein pelagisches Tier ist der adulte Krill eigentlich viel zu schwer - er besitzt keine Auftriebshilfen wie Schwimmblase oder Öltropfen - und so muß er einen erheblichen Anteil seines Stoffwechsels dafür aufwenden, um nicht abzusinken. Dieser Anteil steigt mit der Tiergröße und führt dazu, daß der Stoffwechsel nicht, wie üblich, proportional zur Körperoberfläche, sondern proportional zum Körpergewicht steigt. Diese außergewöhnlichen Stoffwechselverhältnisse binden den adulten Krill an sehr  $O_2$ -reiches Wasser. Die sich hierdurch ergebende Korrelation zwischen dem Verbreitungsgebiet von *Euphausia superba* und der Hydrographie wird diskutiert. Der minimale Futterbedarf und die Schwimmgeschwindigkeit, die die Tiere aufrechterhalten müssen, um mit ihrem Fangkorb genügend Plankton aus dem Wasser filtern zu können, wird abgeschätzt. Bei  $O_2$ -Mangel, längerem Futtermangel, oder wenn der Krill sonstwie geschwächt ist, sinkt er sofort in die Tiefe - er unterliegt wahrscheinlich einer hohen natürlichen Sterblichkeit (M). Die üppige antarktische Bodenfauna wird auf diese Weise mit Proteinen versorgt. Es konnte weiterhin gezeigt werden, daß der Krill aus energetischer Sicht dazu in der Lage ist, Wanderungen von mehreren hundert Kilometern pro Monat zu bewältigen. Versuche zur Sinnesphysiologie (Licht und Schwerkraft) und viele Beobachtungen zum Verhalten sollen einen Einblick in die Biologie von *Euphausia superba* gewähren.

## Abstract

### The Swimming Behaviour, Swimming Performance and Energie Balance of Antarctic Krill, *Euphausia superba*

The behaviour and physiology of antarctic krill is the object of this investigation, which consists of four sections:

- a) Aquaria and in situ under water observations allowed for a detailed description and analysis of the swimming behaviour. Different methods of swimming, their mechanism, the attained swimming speeds and the behavioural patterns related to swimming are presented.
- b) A comprehensive survey of krill-biometrics is given. Therein body weight, dry weight, under water weight, volume, density and sinking speed were regressed on body length. For purposes of comparison these regressions were extended to include data on the very much smaller krill *Meganyctiphanes norvegica* from the temperate zone, and the predominantely benthic *Crangon crangon*. The pelagic euphausiids coincided in their regression parameters for all above mentioned variables but differed significantly from the benthic *Crangon crangon*.
- c) Respiration measurements with simultaneous behavioural studies have been carried out at different  $O_2$  saturations with adapted and non-adapted animals, both in lighted and darkened aquaria. The lethal  $O_2$  saturation, the critical  $O_2$  saturation and the effects of low oxygen concentrations on survival, swimming performance and luminescence are described. Also, the total metabolism and the portion of metabolism for hovering, that is the "cost" of the pelagic way of living, are defined. The influence of the swarm size upon the  $O_2$  supply is discussed.
- d) Hydrodynamic measurements in a flow tunnel provided data of the energy consumption of
  - 1) different swimming speeds, especially as pertaining to extended migrations
  - 2) the filtering of plankton by means of the filtering-basket. The drag coefficients ( $c_w$ ) and the hydrodynamic lift generated while swimming are determined, also the principles affecting the sinking process are described.

The combination of these four complexes allowed for the calculation of the energy budget of krill - employing two different, independent methods. It appears that the extraordinary body size of the antarctic krill is the key factor which makes it possible for this animal to utilize the enormous, but fluctuating primary production of the Antarctic. On the other hand, the very large body size causes tremendous physiological and energetical liabilities: Adult krill is much too heavy for its exclusively pelagic way of living, he does not possess a device to increase its buoyancy such as swim bladder or high oil content. Therefore, the krill has to defray a rather considerable amount of his metabolism to the struggle against sinking. This portion increases with body size, which has the following implication: Metabolism in krill does not increase in proportion to a body surface as in common in most other aquatic animals, but in proportion to body weight. This extraordinary performance can only be accomplished in very well oxygenated waters - a fact, which yields a correlation between krill distribution and hydrological regime. The minimum food requirements and the swimming speed necessary for obtaining the minimum amount of plankton filtered are estimated. Any lack of sufficient oxygen or sufficient food or any weakening of the animal results in an inevitable sinking to the bottom, entailing a high natural mortality (M). This mechanism should provide the abundant bottom fauna with an abundant food supply. It could be demonstrated that from the energetic point of view krill is capable of migrating several hundreds kilometers per month. The results of experiments pertaining to sensory mechanisms (light and gravity) and many observations on krill behaviour are presented to increase the knowledge of the biology of *Euphausia superba*.

## Inhaltsverzeichnis

Einleitung	1
1. <u>Analyse des Schwimmens</u>	3
Material und Methode	3
Ergebnisse	6
1.1 Pleopodenschwimmen	6
1.2 Schwanzschwimmen	9
1.3 Schwimmgeschwindigkeiten	10
1.4 Methoden der Geschwindigkeitssteigerung	12
2. <u>Beziehungen zur Schwerkraft</u>	15
Material und Methode	15
Ergebnisse	16
2.1 Massenschwerpunkt und Kraftschwerpunkt	16
2.2 Korrelation Schwimmgeschwindigkeit/Schwimmwinkel	16
2.3 Konditionsbedingte Änderung des Schwimmverhaltens	17
2.4 Statischer Sinn zur Lagekontrolle	18
3. <u>Biometrische Grunddaten</u>	20
Material und Methode	20
Ergebnisse	21
3.1 Naßgewicht/Länge	Abb. 27-30
3.2 Trockengewicht/Länge	Abb. 31-34
3.3 Unterwassergewicht/Länge	Abb. 35-38
3.4 Trockengewicht in Prozent vom Naßgewicht/Länge	Abb. 39, 40
3.5 Unterwassergewicht in Prozent vom Naßgewicht/Länge	Abb. 41, 42
3.6 Unterwassergewicht in Prozent vom Trockengewicht/Länge	Abb. 43, 44
3.7 Volumen/Länge	Abb. 45, 46
3.8 Dichte/Länge	Abb. 47, 48

4.	<u>Absinken und Energieaufwand der pelagischen Lebensweise</u>	23
	Material und Methode	23
	Ergebnisse	26
4.1	Sinkgeschwindigkeit von totem Krill	26
4.2	Sinkgeschwindigkeit von lebendem Krill	26
4.3	Energiebedarf, um ein Absinken zu verhindern	27
4.4	Tauglichkeit für eine pelagische Lebensweise und Adaptationen	29
4.5	Respirationsmessungen	32
4.6	Verhalten bei unterschiedlicher O <sub>2</sub> -Sättigung (siehe KILS, 1979)	59-71
4.7	Energieaufwand der pelagischen Lebensweise	34
5.	<u>Hydrodynamische Untersuchungen</u>	36
	Material und Methode	36
	Ergebnisse	39
5.1	Flächenbestimmung	39
5.2	Horizontalkraft (Wasserwiderstand)	39
5.3	Einfluß des Fangkorbes	40
5.4	Hydrodynamischer Auftrieb	43
5.5	Propulsionskraft	44
	Zusammenfassung und Diskussion	47
	Anhang O <sub>2</sub> Veröffentlichung	59-71
	Tabelle	
	Literaturverzeichnis	

## Einleitung

Der antarktische Krill, *Euphausia superba*, ist eine der erfolgreichsten Arten unserer Erde, seine Biomasse ist wahrscheinlich größer als die der gesamten Menschheit; dennoch ist unser Wissen über ihn recht lückenhaft. Dies gilt insbesondere für Physiologie und Verhaltensbiologie des Krill, denen sich diese Untersuchung widmet (Literaturübersicht s. Diskussion).

Aber es ist nicht nur das Sammeln fehlender Fakten über ein relativ unbekanntes Tier, was mich an dieser Arbeit reizte; bietet die Antarktisforschung doch die Chance, "Extreme" zu untersuchen, deren Kenntnis oft erst die Gesetzmäßigkeiten des "Normalen" - z.B. der Biologie gemäßiger Breiten - enthüllt, um dann wiederum erkennen zu können, was das "Extrem" eigentlich so extrem macht. Aus diesem Grunde wurde auch der Krill nicht isoliert untersucht, sondern einige Messungen dehnten sich auf andere Crustaceen aus.

Ich habe versucht, durch möglichst verschiedenartige und voneinander unabhängige Methoden einige Aspekte der Lebensweise des Krills darzustellen und numerisch zu belegen, als Baustein für ein Ökomodell der Antarktis. Schwimmmechanismus, Schwimmverhalten und Schwimmleistung wurden anhand von Aquarien- und UW-Foto- und Filmaufnahmen analysiert, und dienten zusammen mit hydrodynamischen Untersuchungen, Respirationmessungen und diversen biometrischen Grunddaten einer Abschätzung der Energiebilanz.

Die Untersuchungen erfolgten größtenteils während der 2. deutschen Antarktis-Expedition an Bord des Fischereiforschungsschiffes "Walther Herwig" im Südsommer 1977/78. Materialbeschaffung und Stationsdaten siehe KILS, 1979.



Ein Teil der Versuchsergebnisse liegt schon veröffentlicht vor:

"Performance of Antarctic Krill, *Euphausia superba*, at different levels of oxygen saturation", 1979. Eine Kenntnis dieser Veröffentlichung ist zum Verständnis der Gesamtarbeit unerlässlich, sie ist im Anhang mit eingebunden.

## 1. Analyse des Schwimmens

### Material und Methode

Um einen allgemeinen Eindruck vom Schwimmverhalten des Krills zu bekommen, wurde dieser in 63 l Plexiglasbecken an Bord gehältert. Diese Becken waren mit einem Plexiglasdeckel verschlossen und luftfrei mit Seewasser ( $T = 1^{\circ}\text{C}$ ) gefüllt. Das Labor befand sich in Höhe der Wasserlinie in der Mitte des Schiffes, wodurch eine Bewegung des Beckeninhaltes kaum stattfand. Hinter der Frontscheibe war in 4 cm Abstand eine parallele Plexiglasplatte (mit 5cm Meßrastrer) eingehängt. Nur Krill, der diese Schicht (4 cm x 50 cm x 30 cm) durchschwamm, wurde zur Auswertung herangezogen. Auf diese Meßzone war eine Filmkamera gerichtet, mit einem Makroobjektiv großer Brennweite (Gegenstandsweite = 48 x Gegenstandsgröße, so daß der Längenfehler, bedingt durch den 4 cm Spielraum der Meßzone  $< 6\%$  war). Die Bildfolge betrug 18 ms, es wurden 25 000 Bilder aufgenommen. Die Beleuchtungseinrichtung konnte von 1 400 – 88 000 lux geregelt werden. Das Filmmaterial wurde um 1.5 Blendenstufen überbelichtet, damit auch die feinen Borstenenden der Pleopoden noch innerhalb des Kontrastumfanges lagen. Wurde die volle Beleuchtung aus dem Dunkeln heraus plötzlich eingeschaltet, reagierten die Tiere mit heftigen Fluchtbewegungen. Dieses Verhalten konnte dazu genutzt werden, um maximale Schwimgeschwindigkeiten zu erzeugen und zu messen. Wurde das Licht langsam stärker, erfolgte diese Reaktion nicht; selbst 88 000 lux schien die Tiere nicht zu irritieren (Mittagssonne  $\hat{=}$  100 000 lux an der Meeresoberfläche). Um die erzeugte Wasserströmung verfolgen zu können, wurden ins Wasser Driftkörperchen ( $\rho = 1.028$ ) gemischt.

Zusätzlich wurde über mehrere Tage hinweg ein Aquarium durch ein Kamerasystem kontrolliert, das alle 9 min ein Photo des ganzen Beckens aufnahm. Hiermit wurden später die Schwimmwinkel der Tiere ausgewertet. Über Tag wurde das Labor durch Neonröhren (650 lx) beleuchtet, nachts war es dunkel. Die Belichtung erfolgte durch zwei sehr schwache Blitze (zusammen ca. 130 BCPS).

Die Haltung der sehr feinen Borsten an den Pleopoden während des Schlages wurde untersucht, indem lebender Krill zwischen zwei Glasplatten unter Wasser seitlich sanft eingeklemmt wurde, bei fortlaufendem Pleopodenschlag. Während der Bewegung wurde durch einen sehr kurzen Elektronenblitz ( $t = 10 \mu s$ ) die Stellung der Borsten auf 6 x 6 cm Filmmaterial mit hochauflösenden Objektiven aufgezeichnet.

Um einen Eindruck des Schwimmverhaltens in der natürlichen Umgebung zu bekommen, kam eine Unterwasser-Fernsehkamera in Tiefen von 0 - 30 m zum Einsatz.

Weiterhin wurde ein variables Unterwasser Kamerasystem entwickelt und in situ angewandt. Aus einem stromlinienförmigen Gehäuse ( $\varnothing = 20 \text{ cm}$ ) blicken nach vorn eine Kamera und zwei Blitze. Die Optik ist so eingestellt, daß nur ein 4 cm schmaler Bereich zwischen 108 cm und 112 cm vor der Kamera scharf abgebildet wird (Abb. 1). Jedes Bild wird durch zwei kurz aufeinanderfolgende Blitze ( $\Delta t = 20 \text{ ms}$ ) belichtet, so daß ein sich bewegendes Krill zweimal - um einen geringen Betrag verschoben - abgebildet wird. Ausgewertet werden

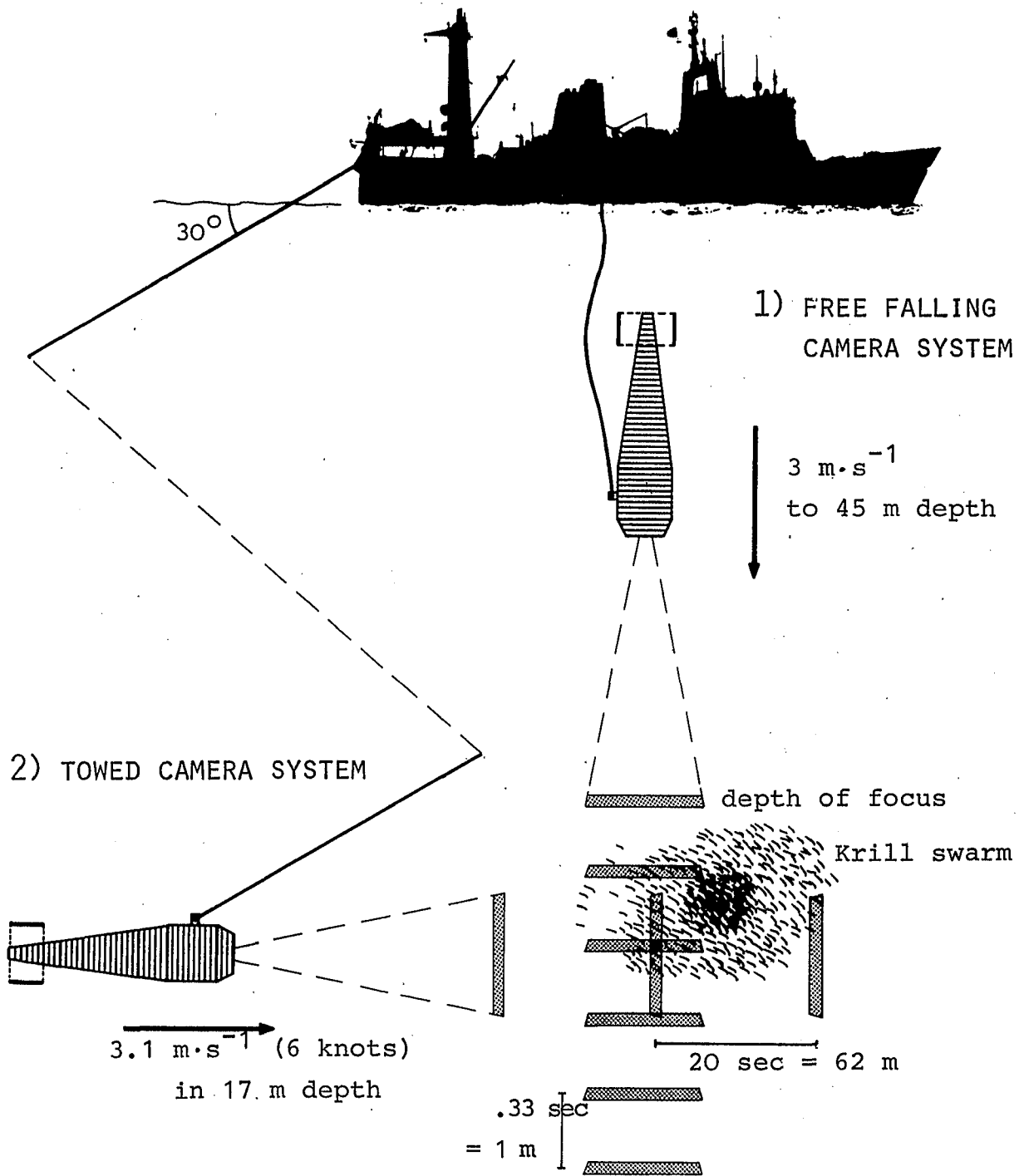


Abb. 1 Automatisches Unterwasser-Photosystem; Einsatz als Freifallkamera und als Schleppkamera (Erläuterungen siehe Text)

nur die scharf abgebildeten (also 108 - 112 cm entfernten) Tiere. Die Aufnahmen liefern Informationen über Schwimmrichtung, Schwimgeschwindigkeit, Anordnung im Raum, Tierlänge und Individuendichte. Eingesetzt wurde dieses System auf zwei Arten:

1) Als Freifallkamera vom treibenden Schiff:

Eingebauter Bleiballast und ein Stabilisierungsring am hinteren Ende lassen das System unter Wasser mit  $3 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$  senkrecht in die Tiefe stürzen. Während des Fallens wird alle 0.33 Sekunden ein Bild mit Doppelblitz aufgenommen, so daß in Abständen von 1 m je eine 4 cm dicke Zone abgebildet wird. In 45 m Tiefe wird die Kamera durch ein dünnes Nylonseil abgefangen, hierdurch ausgeschaltet und wieder an Bord geborgen.

2) Als Schleppkamera vom fahrenden Schiff:

In einer Tiefe von 17 m wird die Kamera mit 6 kn ( $\approx 3.1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ ) geschleppt. Alle 20 Sekunden ( $\approx 62 \text{ m}$ ) wird eine Aufnahme gemacht. Die Kapazität von Kamera, Blitzen und Elektronik beträgt 3600 Bilder.

Das beim Schwimmen erzeugte Strömungsfeld wurde an *Meganyctiphanes norvegica* untersucht. Hierzu wurde das Tier mit dem Carapax an einem dünnen Haltedraht festgeklebt (mit Cyano - Acrylat) und die Bahn von Driftteilchen ( $\rho = 1.028$ ) photographisch verfolgt. Alle anderen Versuche dieses Kapitels erfolgten mit *Euphausia superba* an Bord des FFS "Walter Herwig" im Januar 1978 (Fangzeit, Fanggebiet, Fangmethode und Auswahl siehe KILS, 1979).

Zur photometrischen Auswertung wurden die Filme auf eine Mattscheibe mit Meßraster einzeln projiziert.

## Ergebnisse

Der Krill bedient sich zweier Methoden, um den Antrieb für aktive Fortbewegung zu erzeugen: das Pleopodenschwimmen, welches wohl als die normale Art der Fortbewegung angesehen werden muß und über sehr lange Zeiträume aufrecht erhalten werden kann, und ein durch ruckartiges Einschlagen des Schwanzes (Schwanzschwimmen) gekennzeichnetes Schwimmverhalten, welches als Fluchtreaktion gedeutet wird und das Tier wahrscheinlich schnell ermüdet,

### 1.1 Pleopodenschwimmen

Am 1. bis 5. Abdominalsegment besitzt der Krill 5 kräftige Beinpaare, die Pleopoden (Abb. 2). Sie lassen sich gut mit einem Paddel vergleichen: An dem zweigliedrigen Protopoditen als Stiel sitzen große Flächen, gebildet durch Exo- und Endopodit und deren Borstensaum. Im voll entfaltetem Zustand beträgt die Länge dieses "Paddels" fast  $\frac{1}{4}$  der Krill - Länge. Die Pleopoden setzen am caudal-ventralen Ende der Abdominalsegmente an und werden durch kräftige, diagonal nach cranial-dorsal laufende Muskelstränge (Abb. 3) angetrieben; und zwar werden die Protopoditen rhythmisch vor- und zurückgeschlagen, jeweils die beiden einem Segment zugehörigen Beine synchron. Während des Rückschlagens werden Exo- und Endopodit durch die Muskeln des Protopoditen gespreizt. Die Borstensäume entfalten sich durch den Wasserdruck und es bildet sich eine breite und tief ventral vorreichende Fläche (Abb. 4, 5). Während des Vorschlages werden Exo- und Endopodit übereinandergelegt. Die Borsten klappen durch den jetzt entgegengesetzten Wasserdruck nach hinten und legen sich eng an Exo- und Endopodit an. Diese werden zusätzlich noch in eine körperparallele

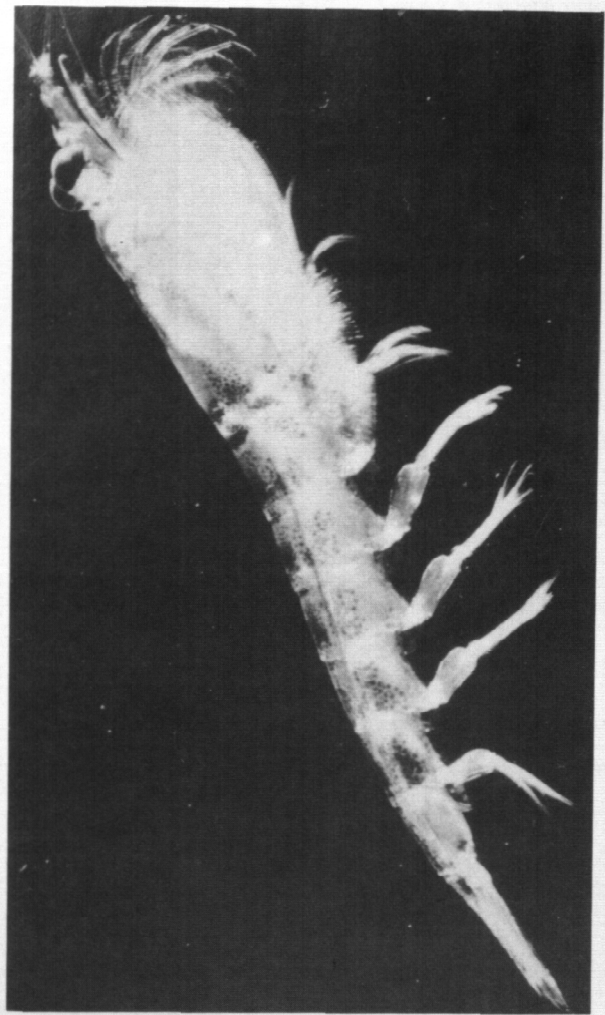
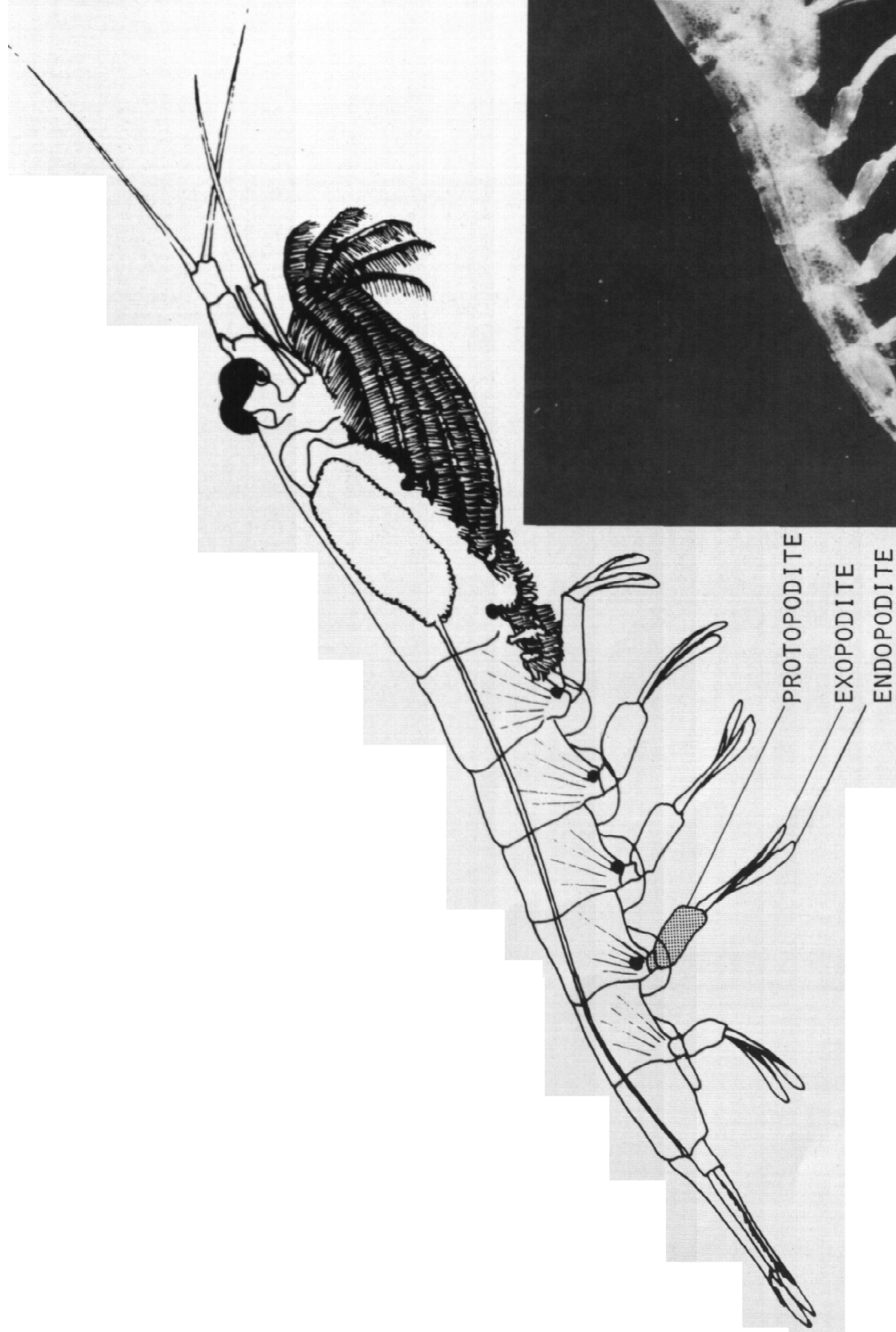


Abb. 2 Seitenansicht eines adulten Krills; Lage und Bau der Pleopoden

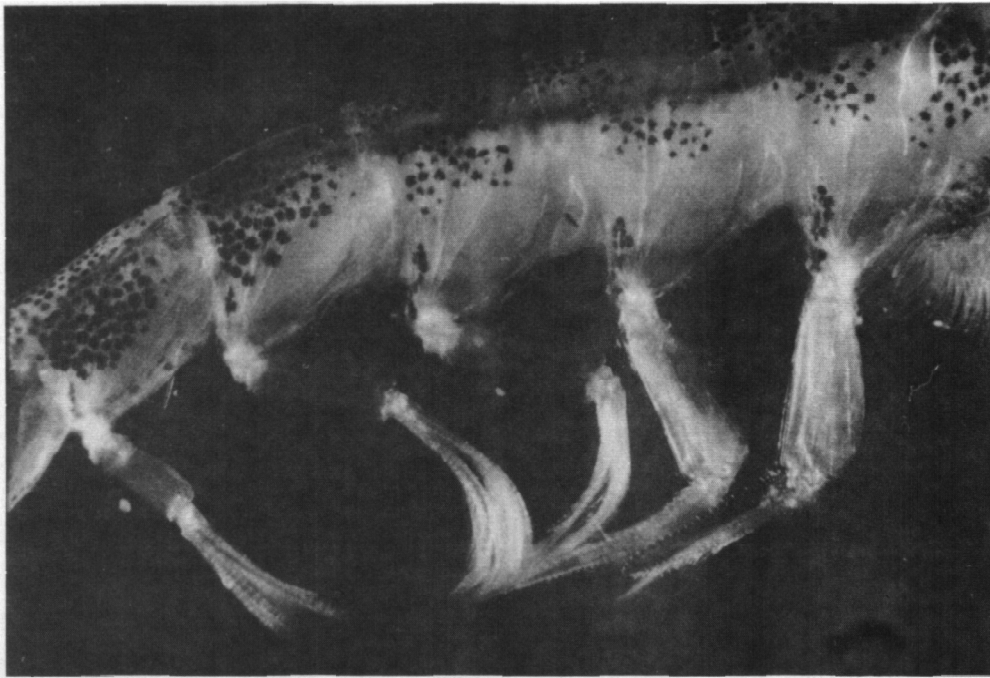


Abb. 3 Pleopoden während des Schlagens: 1. Pleopode Schlag beendet, in hinterster Stellung; 2. Pl. beginnender Vorschlag, Exo-Endopoditen in körperparalleler Lage; 3. Pl. vollendeter Vorschlag; 4. Pl. erneutes Ausklappen der Exo-Endopoditen; 5. Pl. beginnender Rückschlag (intense beat)



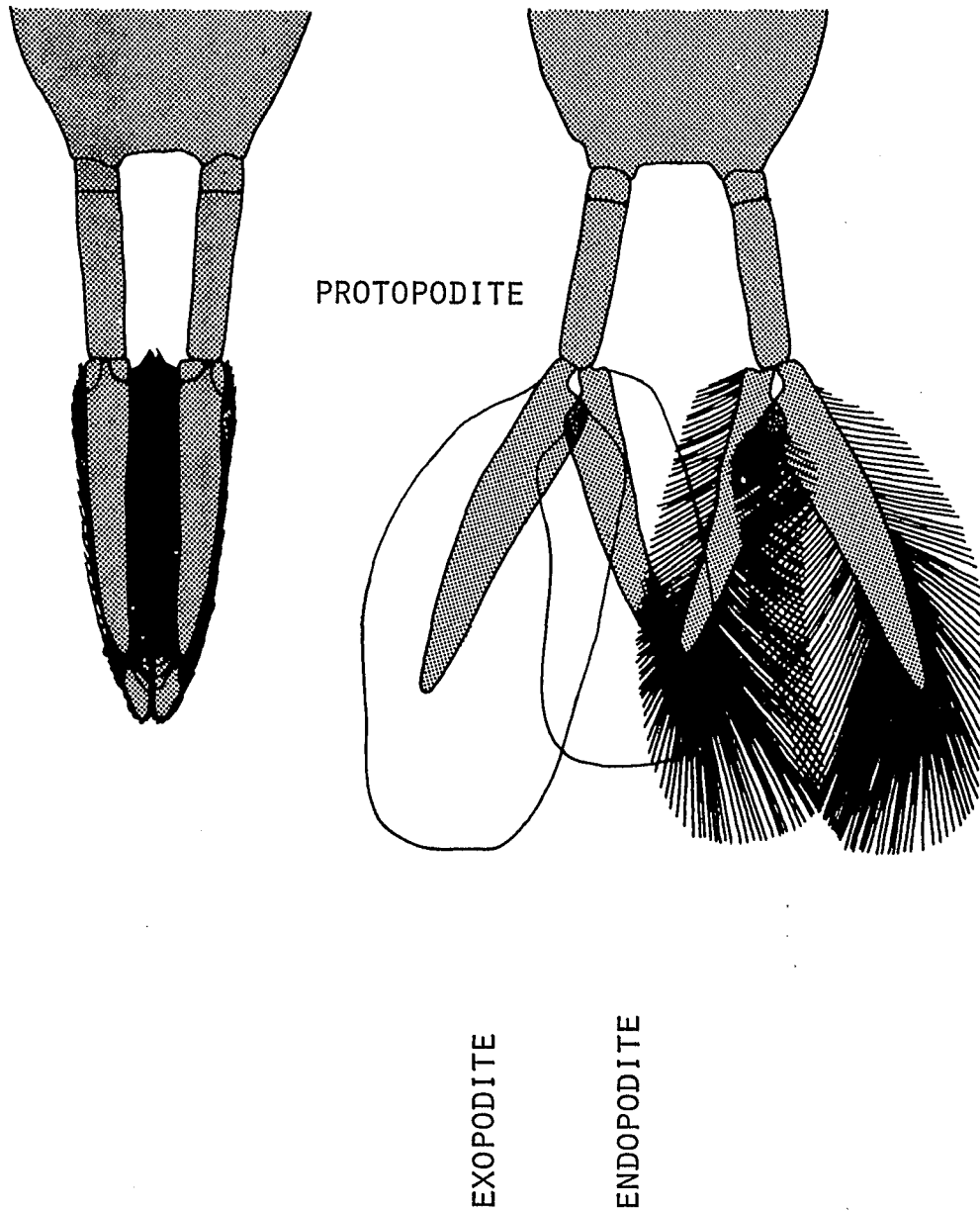


Abb. 4 Frontansicht eines Pleopodenpaares, rechts beim Rückschlag, links beim Vorschlag, bei dem in Wirklichkeit Exo- und Endopodit noch zusätzlich in eine fast Rücken-parallele Lage nach hinten geklappt werden

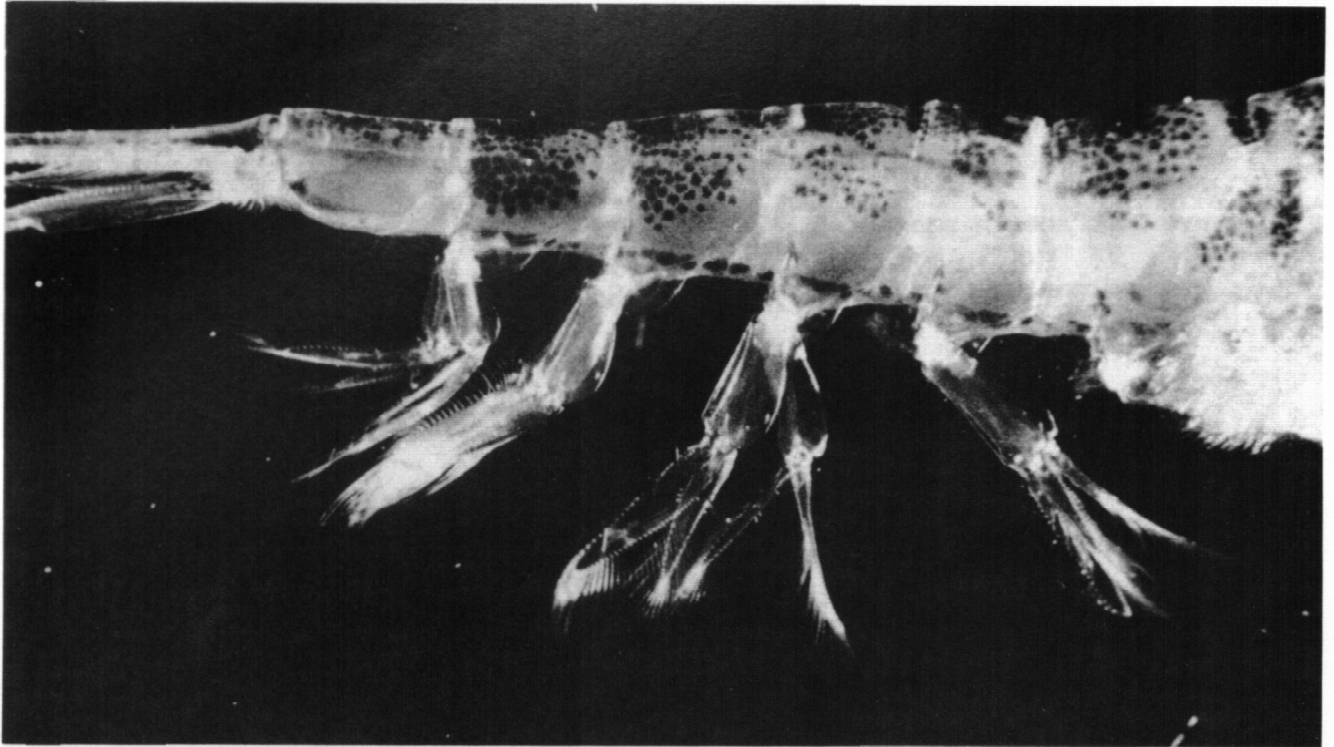


Abb. 5 Pleopoden während des Schlagens: 1. Pleopode in vorderster Stellung;  
2. Pl. beginnender Schlag; 3. Pl. maximaler Schlag, voll entfaltet  
(etwas seitlich verdreht); 4. Pl. ausklingender Schlag; 5. Pl. Vorschlag  
zusammengefaltet (nur hinterer Pl., vorderer geschädigt)

Stellung gebracht (nicht in Abb. 4 dargestellt, siehe hierzu Abb. 6: intense beat, bei 200 ms, und Abb. 3: 2. Pleopode), so daß von vorn gesehen fast nur noch die Protopoditen als Widerstandsfläche übrigbleiben. Diese Flächenveränderung wird dadurch unterstützt, daß sowohl Exo- Endopodit, als auch deren Borsten nach hinten bewegbar sind, nach vorn aber nicht über die Ebene der Paddelfläche hinaus umklappen können. Die Kräftedifferenz zwischen Vor- und Rückschlag ergibt den Vortrieb.

Der an konservierten Tieren so plump und uneffektiv scheinende Bewegungsapparat zeigt sich bei Untersuchungen an lebendem Krill als hochentwickeltes, wirkungsvolles Antriebsorgan, mit dessen Hilfe, wie noch gezeigt werden wird, beachtliche Schwimmleistungen erzielt werden (Abb. 5).

Die Pleopoden schlagen metachron von hinten nach vorn (Abb. 7), wobei eine Einzelamplitude genausolange dauert, wie das Durchlaufen der Schlagwelle vom 5. zum 1. Pleopod (= Phase), d.h. wenn der 1. Pleopod seinen Schlag beendet hat, beginnt der 5. gerade von neuem, so daß zu jedem Zeitpunkt sich eines der Beinpaare im Zustand maximalen Schubes befindet. Die sechs Exopoditen der Thoracopoden (für den Schwimmvorgang ohne Bedeutung) durchlaufen auch eine metachrone Schlagfolge von hinten nach vorn mit der gleichen Phase, und zwar schließt der Schlag des 6. Thoracopoden an den Schlag des 1. Pleopoden an, so daß eine Erregungswelle von hinten nach vorn das Tier durchläuft (während zwei Phasen).

In der vordersten Stellung befinden sich die Protopoditen der Pleopoden in einer fast körperparallelen Lage. Der Winkel, den die Protopoditen beim Schlag überstreichen, ist in Abb. 8

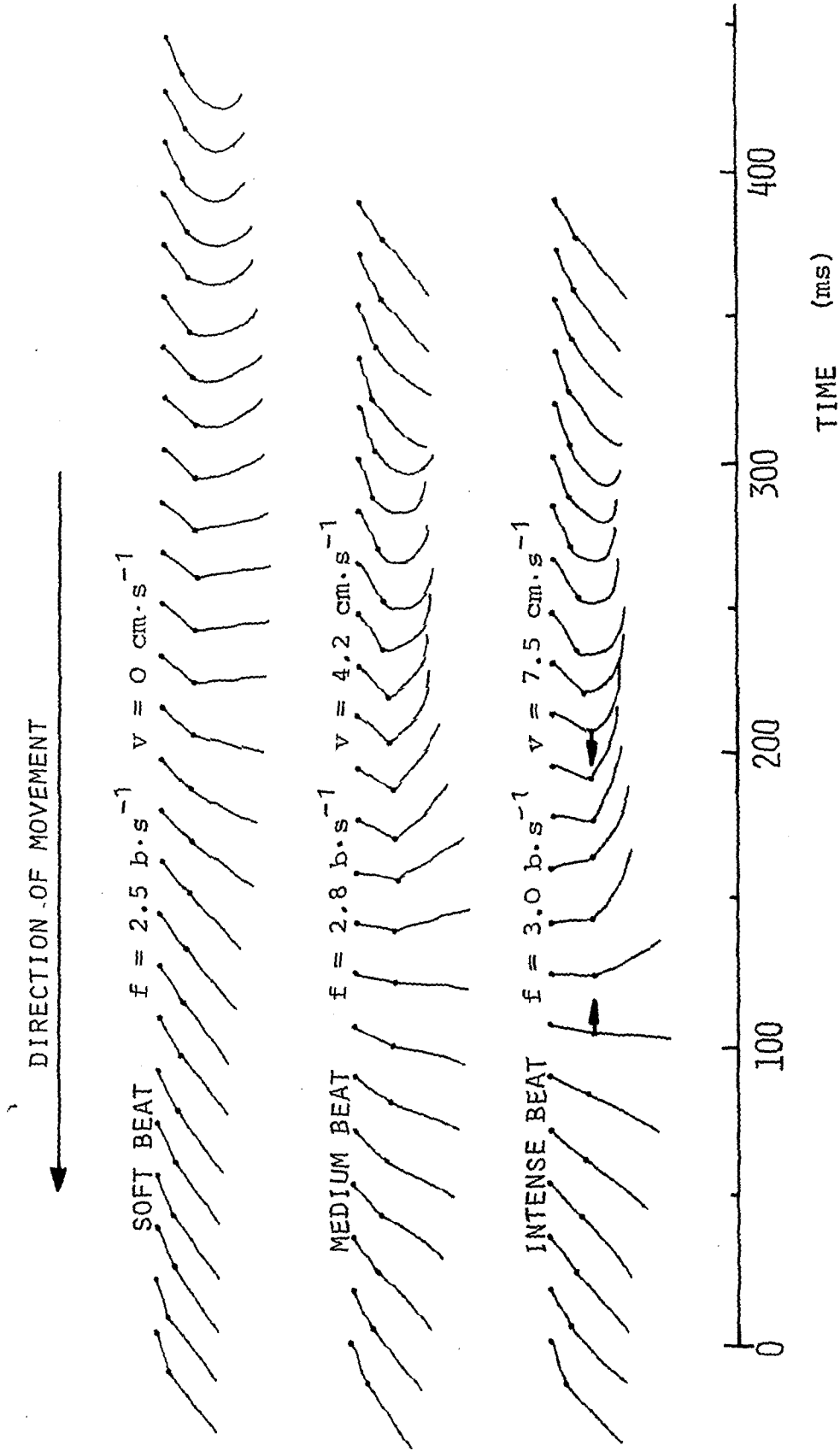


Abb. 6 Zeitliche Auflösung des Pleopodenschlages (Seitenansicht). Obere Linie entspricht dem Protopoditen, untere der Fläche von Exo- und Endopoditen; oberer Punkt Gelenk zum Abdominalsegment, unterer Gelenk zwischen Protopodit und Exo- Endopodit

$$f = 2.7 \text{ b} \cdot \text{s}^{-1}$$

$$v = 0 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$$

$$L = 51 \text{ mm}$$

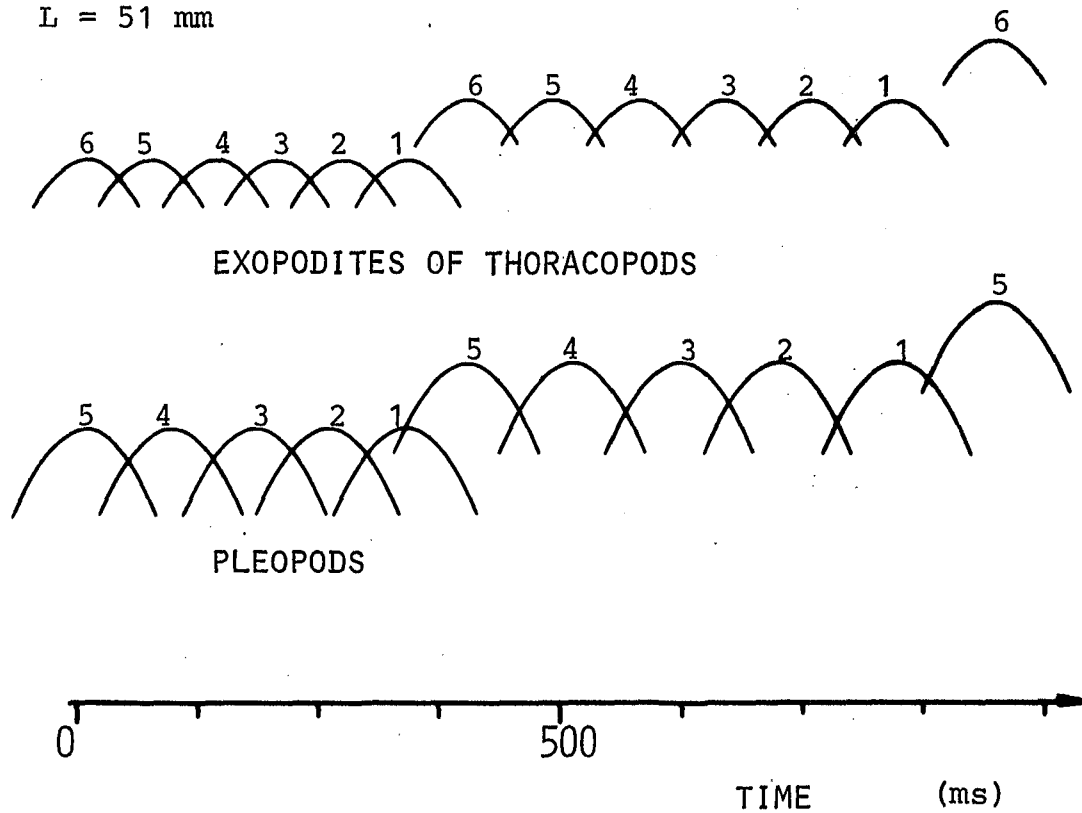


Abb. 7 Schlagfolge der Pleopoden (unten) und der Exopoditen der Thoracopoden (oben); die Ziffern bezeichnen die Nummern der Gliedmaßen

als schwarze Fläche eingetragen. Es fällt auf, daß dieser von vorn nach hinten zunimmt: von  $62^{\circ}$  des 1. Pleopoden bis auf  $132^{\circ}$  des 5. Pleopoden. Schraffiert ist die von den Endo- Exopoditen des 4. Pleopoden überstrichene Fläche, wobei jene jeweils in der vordersten und hintersten Stellung gezeichnet sind. Auch die Bahnlinien der Beinspitzen beim Schlag nach hinten (äußere Kurve) und nach vorn (innere Kurve) sind dargestellt. Die vom Exo- Endopodit überstrichenen Flächen sind jeweils in  $\text{mm}^2$  angegeben (die Zahlen in Klammern entsprechen der Differenz zwischen Vor- und Rückschlag). Die oberste Zahl gibt die Summe der Flächen ( $A \cup B \cup \dots$ ), die Zahl darunter die Gesamtfläche ohne Überschneidung ( $A \cup B \cup \dots - A \cap B - B \cap C - \dots$ ) an.

Abb. 9 zeigt die Bahnlinien der Pleopodenspitzen aus ventraler Sicht, die innere Linie beim Vor-, die äußere beim Rückschlag. Hieraus wird deutlich, wie weit die Pleopoden lateral ins Wasser hineinwirken, und auch, wie klein sie beim Nach-vorn-ziehen zusammengelegt werden. Schraffiert ist die überstrichene Fläche des rechten 4. Pleopods. Die Punkte sind 18 ms-Zeitmarken (nur auf der Außenkurve).

Das durch die Pleopoden erzeugte Strömungsfeld ist in Abb. 10 dargestellt. Die Länge der Pfeile ist ein Maß für die Strömungsgeschwindigkeit. Das Wasser wird in einem relativ breiten Bereich weggeschleudert. Die dicken Linien geben die Stromgrenze des "Antriebstrahls" an. Auffällig ist, daß das Wasser nicht direkt nach hinten, sondern im Mittel ca.  $40^{\circ}$  zur Rückenlinie nach schräg unten abgegeben wird; hierauf wird später noch ausführlich eingegangen.

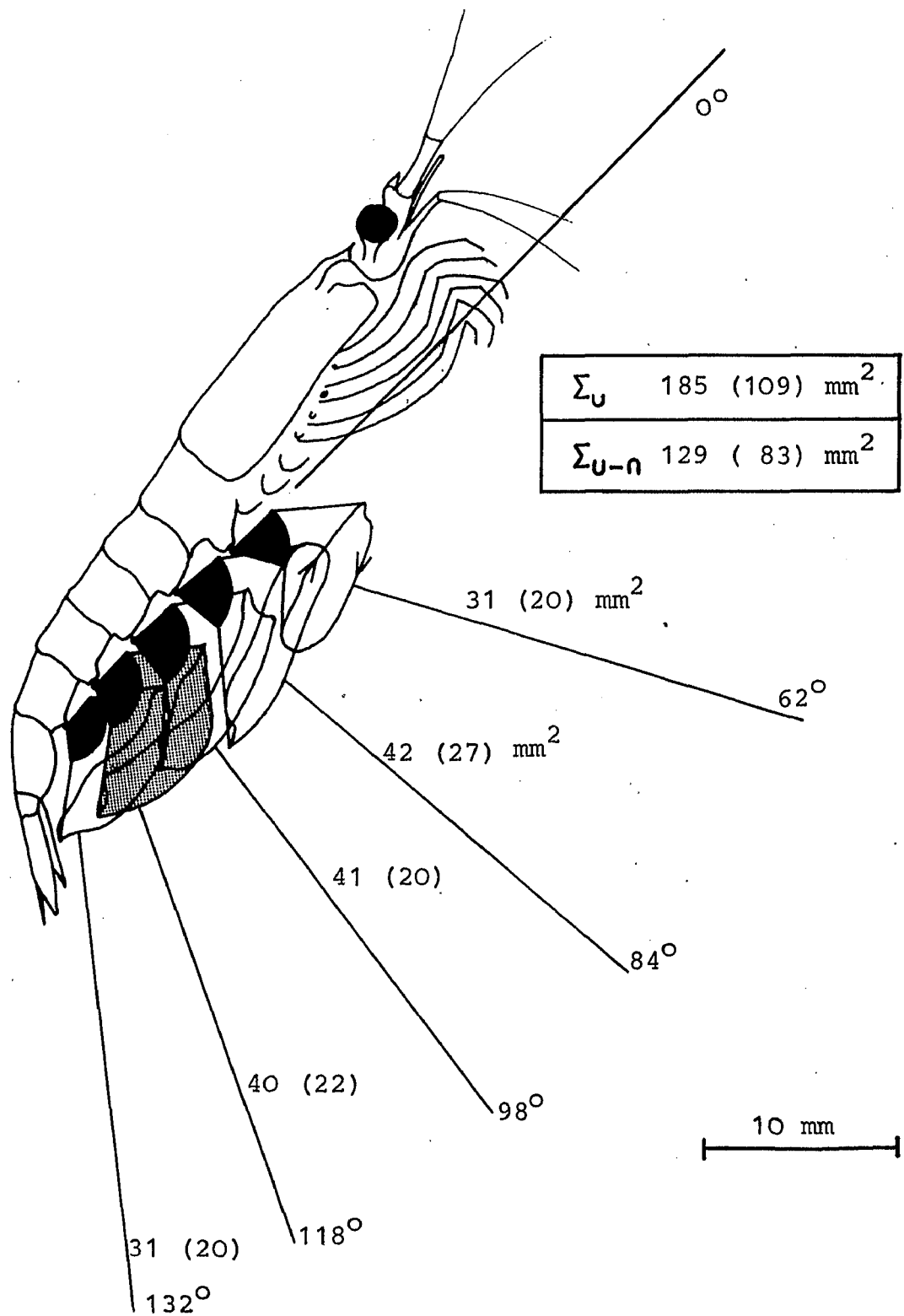


Abb. 8 Schlagfiguren der Pleopodenspitzen und die überstrichenen Flächen aus lateraler Sicht (Erläuterungen siehe Text)

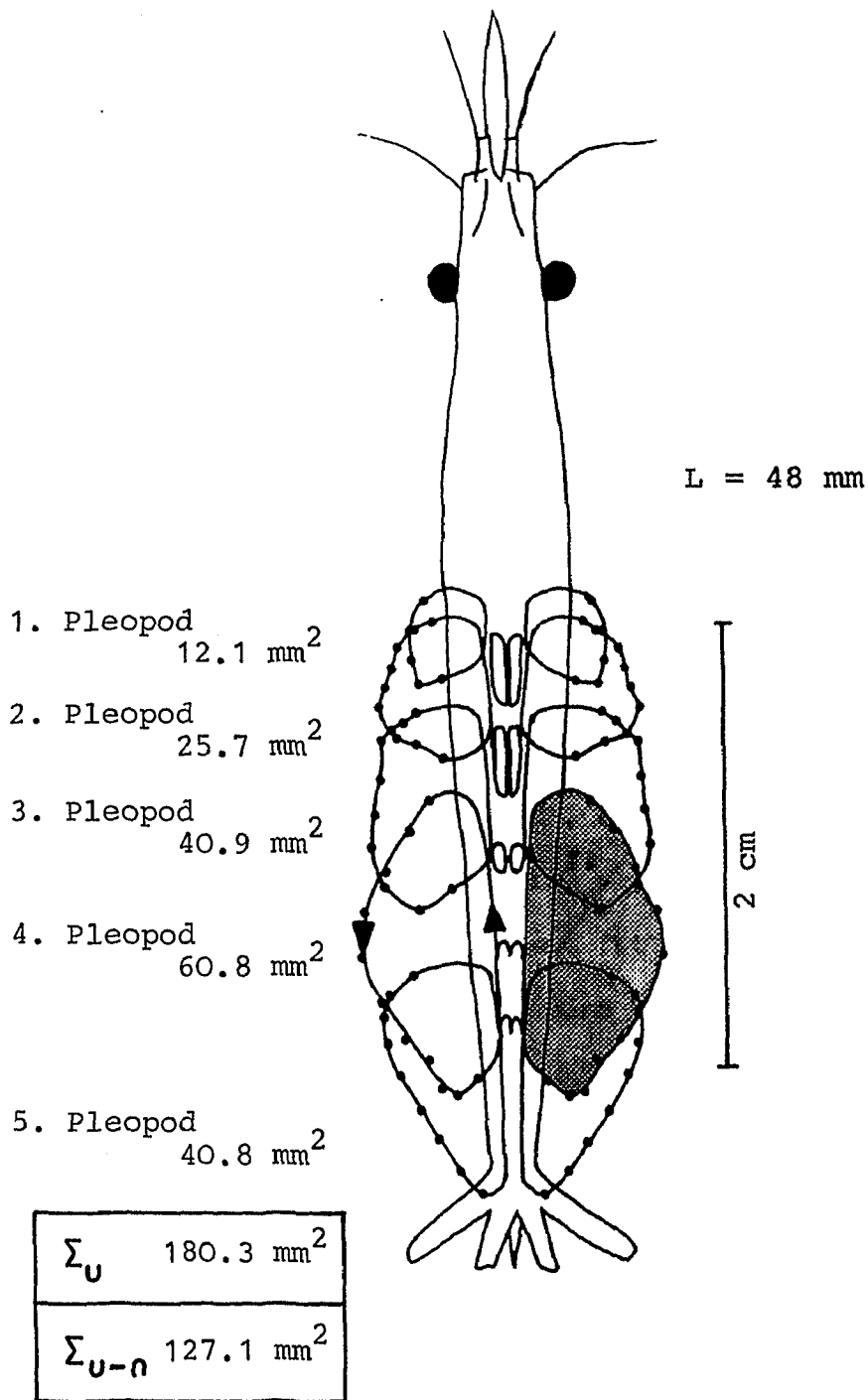
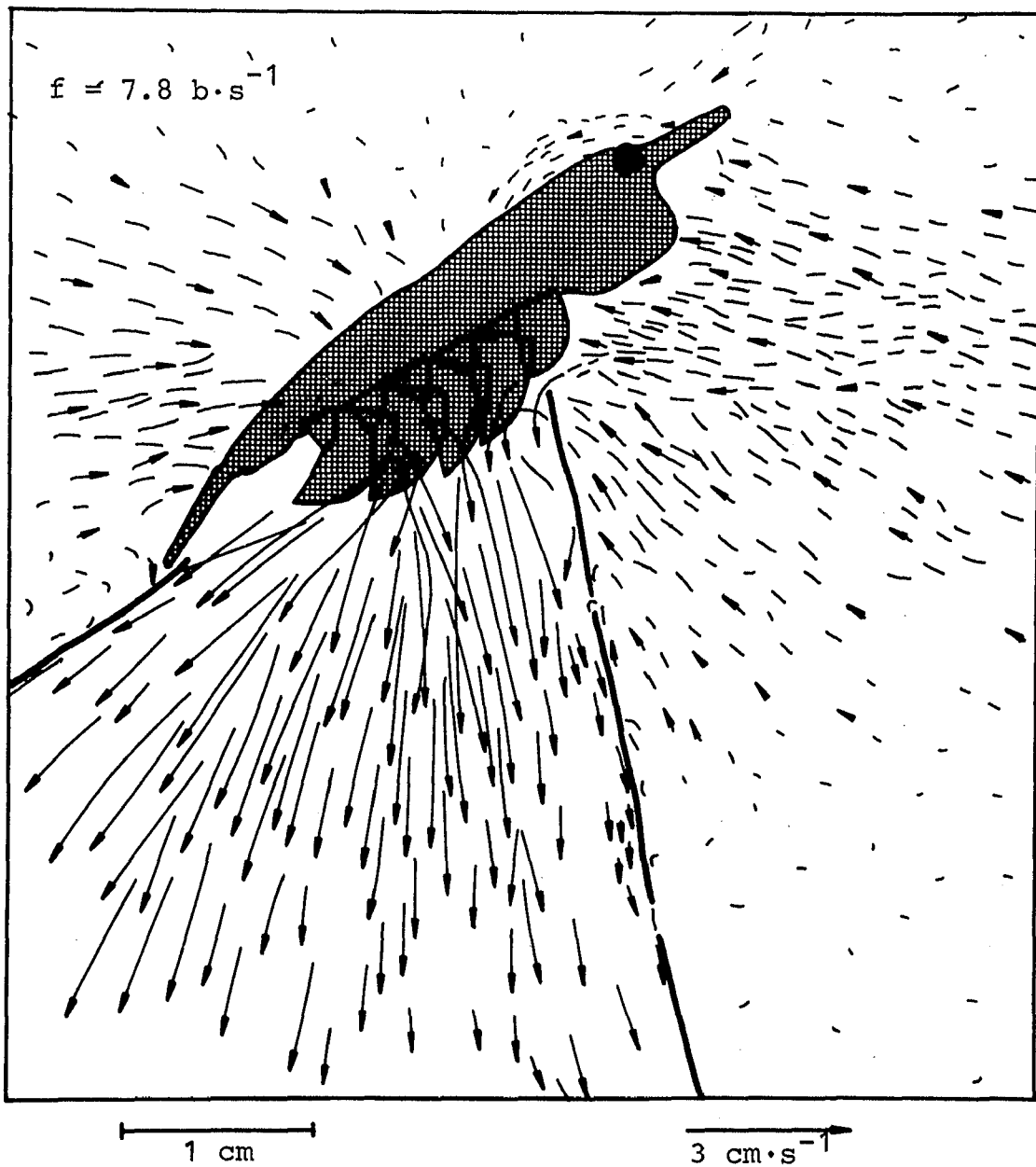


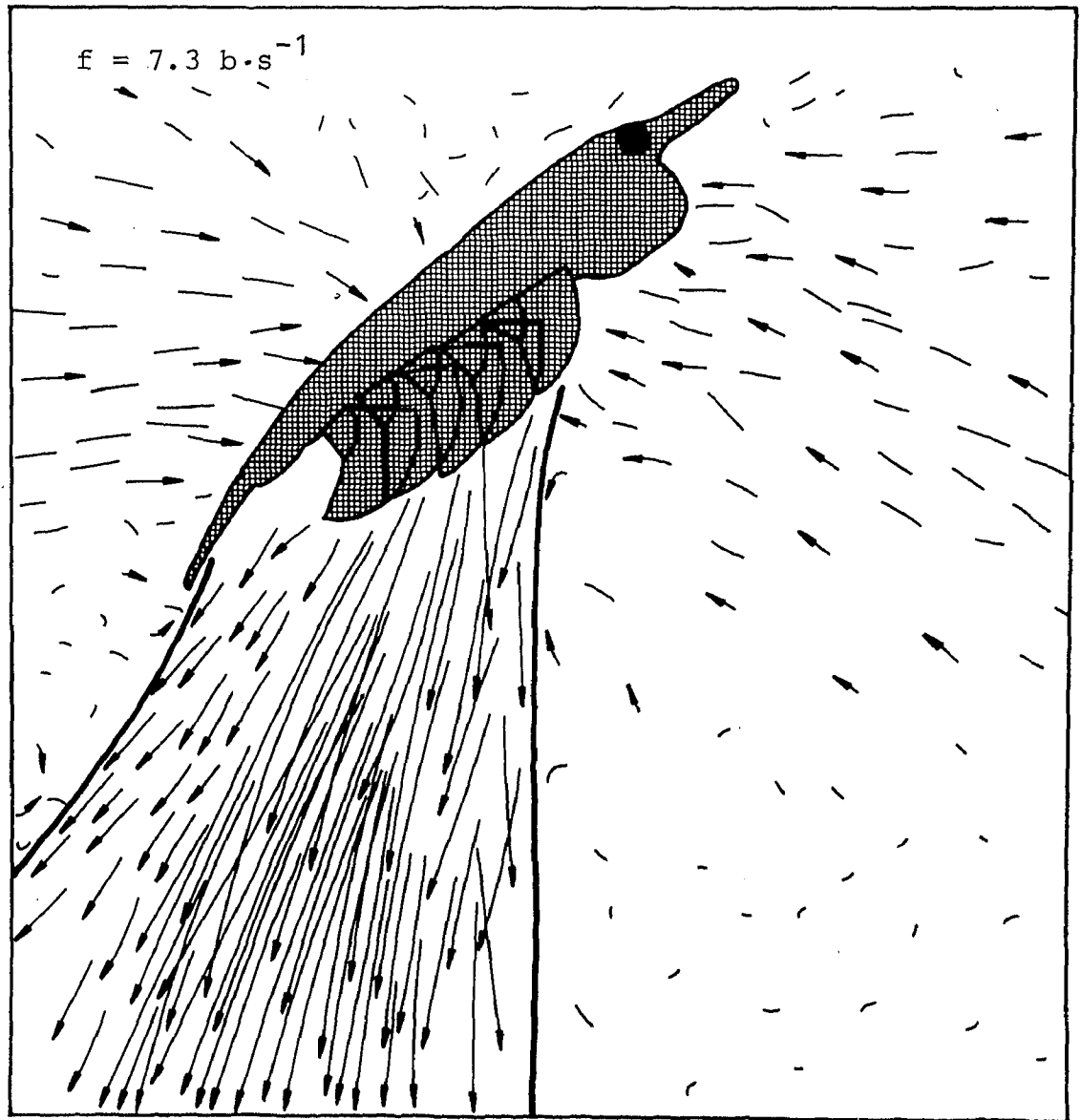
Abb. 5 Schlagfiguren der Pleopodenspitzen und die überstrichenen Flächen aus ventraler Sicht (Erläuterungen siehe Text)





VELOCITY VECTOR

Abb. 10 Strömungsfeld bei schwachem Pleopodenschlag; die Länge der Pfeile ist ein Maß für die Strömungsgeschwindigkeit, die dicke Linie bezeichnet die Stromgrenze

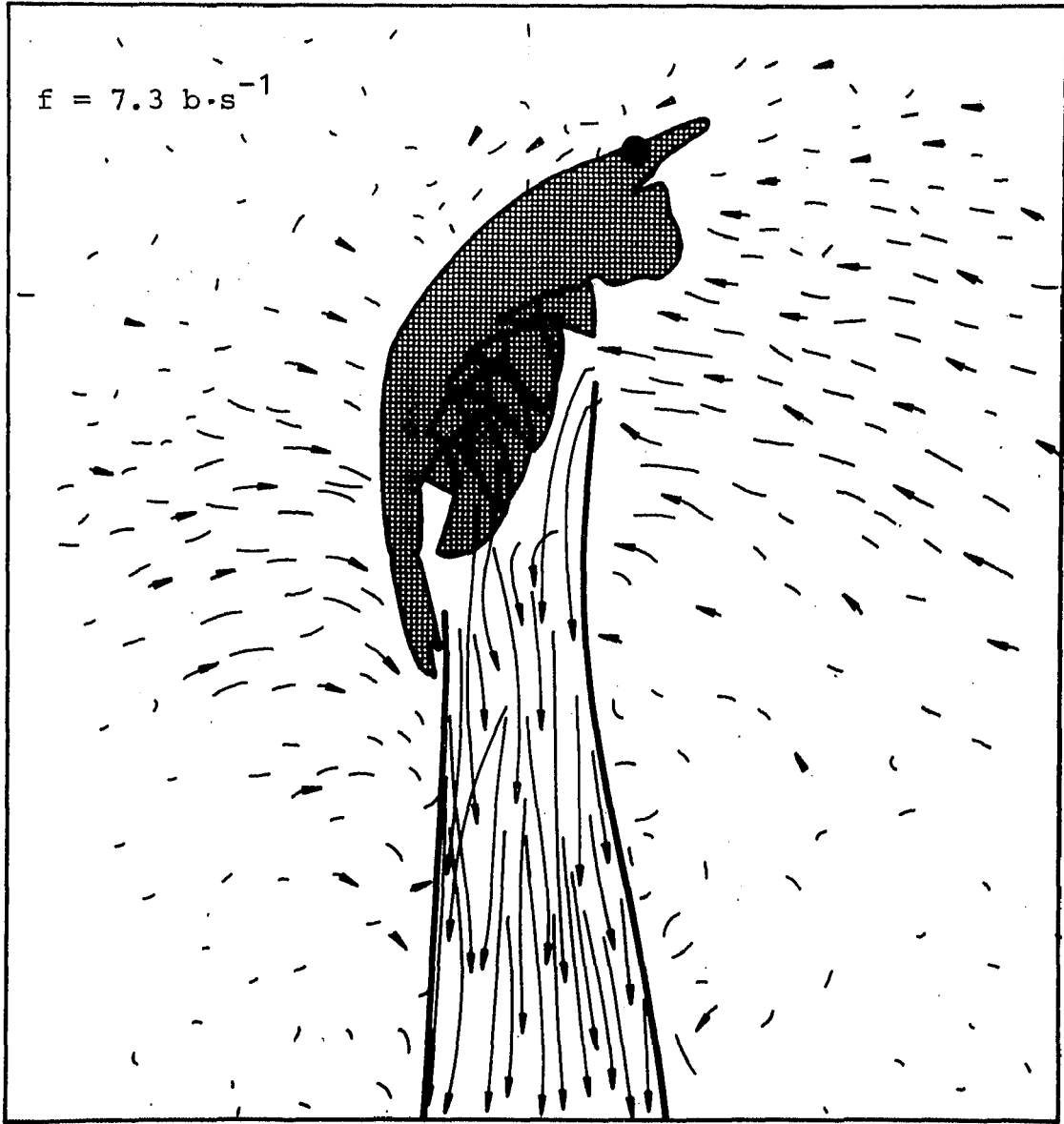


1 cm

3  $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$

VELOCITY VECTOR

Abb. 11 Strömungsfeld bei starkem Pleopodenschlag



1 cm

3  $\text{cm} \cdot \text{s}^{-1}$

VELOCITY VECTOR

Abb. 12 Strömungsfeld bei verändertem Telson-Winkel

Bei verstärktem Pleopodenschlag ergibt sich ein etwas verändertes Bild (Abb. 11) : Der Strahl ist nicht mehr so weit aufgefächert und die mittlere Richtung beträgt ca  $30^\circ$  zur Rückenlinie. Im Zentrum des Strahls ist das Wasser auf über  $6 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  beschleunigt.

Der Einfluß des Telsons ist aus Abb. 12 zu ersehen: Die vordere Stromgrenze bleibt relativ unverändert, während die hintere nach vorn verlagert wird. Insgesamt entsteht ein recht gebündelter Strahl mit einer mittleren Richtung  $> 40^\circ$  zur Rückenlinie.

Nebenbei sei hier bemerkt, daß im vorderen Bereich des Krills eine Strömung läuft, in die das Tier nur seinen Fangkorb hineinzuhalten braucht, um selbst ohne Vorwärtsbewegung filtern zu können.

## 1.2 Schwanzschwimmen

Die zweite Art der Fortbewegung ist das Schwanzschwimmen. Hierbei wird das ausgebreitete Telson ruckartig bis in die Nähe des Fangkorbes geschlagen, wodurch das Tier stark nach hinten beschleunigt wird. In dieser stromlinienförmigen Form schießt der Krill mit ca.  $100 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  rückwärts. Nach einer Strecke, die dem 1,5 - 2 fachen seiner Körperlänge entspricht, streckt er den Schwanz bei zusammengelegtem Telson wieder, um dann mit einem erneuten Schlag den gleichen Vorgang zu wiederholen (Abb. 13 und 14). Es wird eine mittlere Geschwindigkeit bis zu  $60 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  erreicht, welche über mindestens 50 cm, wahrscheinlich mehr, aufrecht erhalten werden kann. Die Schlagfrequenz ist mit 7 Einschlägen pro Sekunde erstaunlich hoch und mit dem Auge nicht wahrzunehmen.

Daß selbst bei dieser hohen Geschwindigkeit der Krill

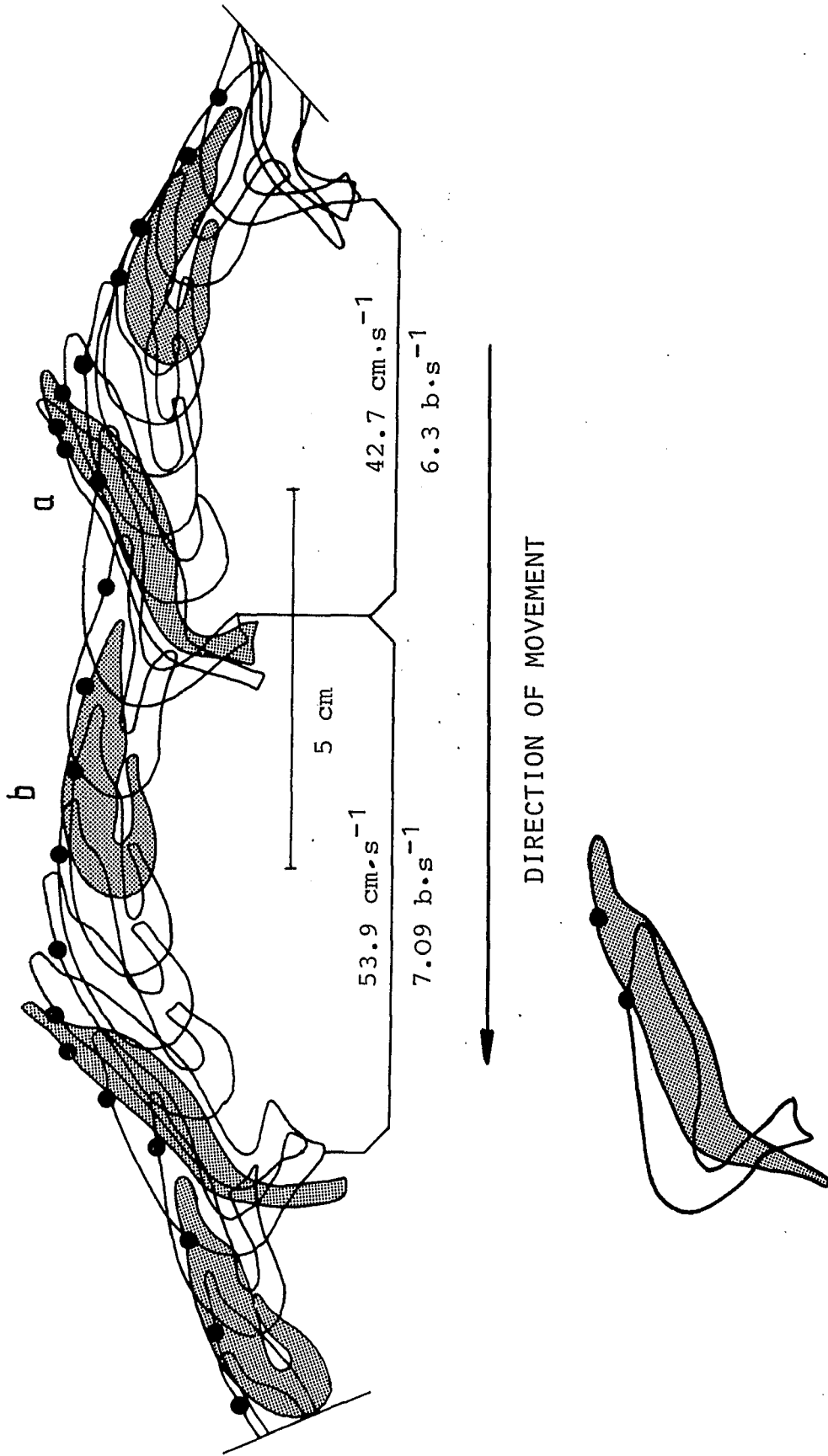


Abb. 13 Zeitliche Auflösung des Schwanzschwimmens; Umriß und Auge des Tieres schematisch dargestellt ( $\Delta t$  18 ms),  
 einige Zustände schraffiert: a = Beschleunigungsphase, b = Schußphase. Unten der Moment des Schlages in  
 zwei Stufen

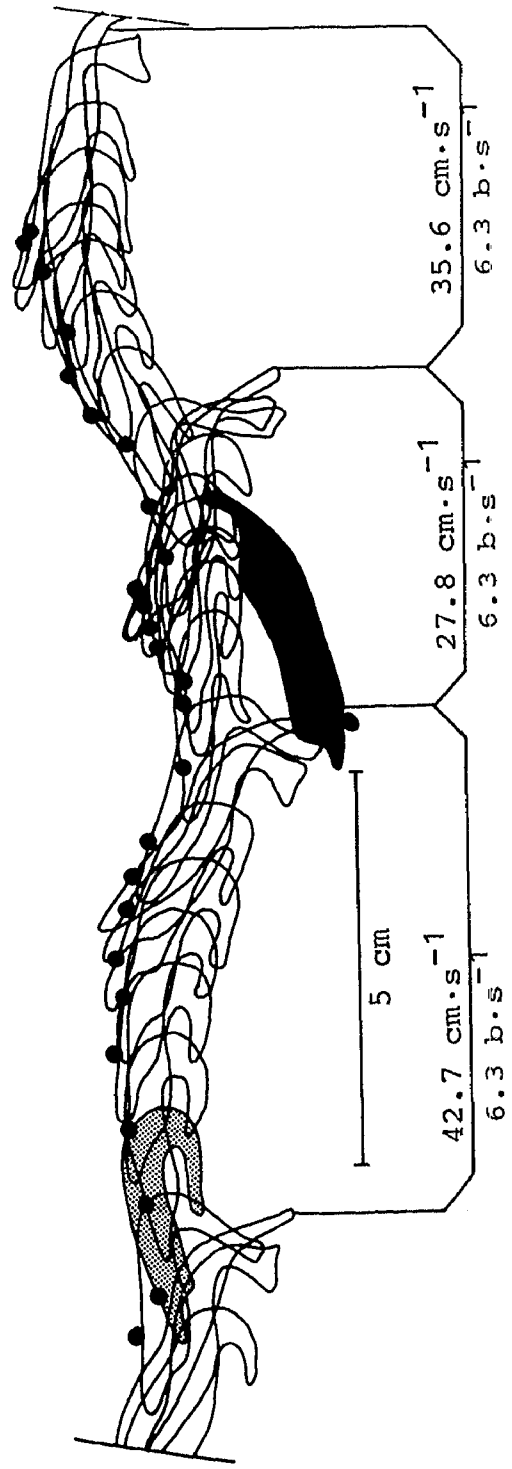
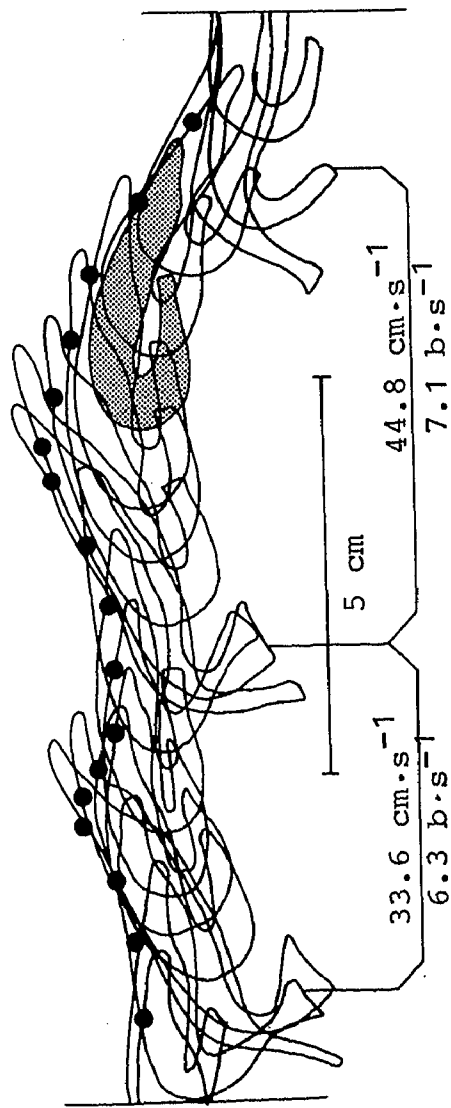


Abb. 14 und 15 Beschreibung siehe Abb. 410

noch in der Lage ist, kontrolliert seinen Weg zu finden, zeigt Abb. 15. In der Bahn des heranschießenden Krills liegt ein anderes Tier (dunkel gezeichnet). Kurz vor dem drohenden Zusammenstoß verlangsamt der Krill die Geschwindigkeit, ändert die Richtung etwas, um dann wieder mit höherer Geschwindigkeit seinen Weg fortzusetzen, ohne das andere Tier berührt zu haben. Die bestielten Augen werden beim Schwanzschwimmen hoch über den Körper gehalten, so daß sie trotz Rückwärtsbewegung in Schwimmrichtung blicken können.

Während des Streckens des Schwanzes gegen die Bewegungsrichtung sinkt die Geschwindigkeit zwangsläufig etwas ab, so daß diese Art der Bewegung ungleichmäßiger als das Pleopodenschwimmen ist, wie die zeitliche Auflösung der Geschwindigkeit in Abb. 16 zeigt.

### 1.3. Schwimgeschwindigkeiten

Die erreichbare Schwimgeschwindigkeit ist wie bei allen Tieren von der Körpergröße abhängig. Abb. 17 zeigt diesen Zusammenhang. Die Punkte kennzeichnen das Pleopodenschwimmen (wobei die größeren die maximalen Leistungen zeigen), die Quadrate das Schwanzschwimmen. Grob läßt sich sagen, daß der Krill die 9-fache Körperlänge pro Sekunde beim Pleopodenschwimmen, und die 12-fache Körperlänge pro Sekunde beim Schwanzschwimmen erreichen kann. Trotz seiner nicht sehr stromlinienförmig erscheinenden Gestalt steht der Krill selbst schnell schwimmenden Fischen vergleichbarer Größe nicht nach (ALEYEV, 1977).

Das Pleopodenschwimmen ist zweifellos die normale Art der Fortbewegung, das Schwanzschwimmen die Ausnahme. Im Aquarium wurde dieses durch plötzliches intensives Beleuchten ausgelöst.

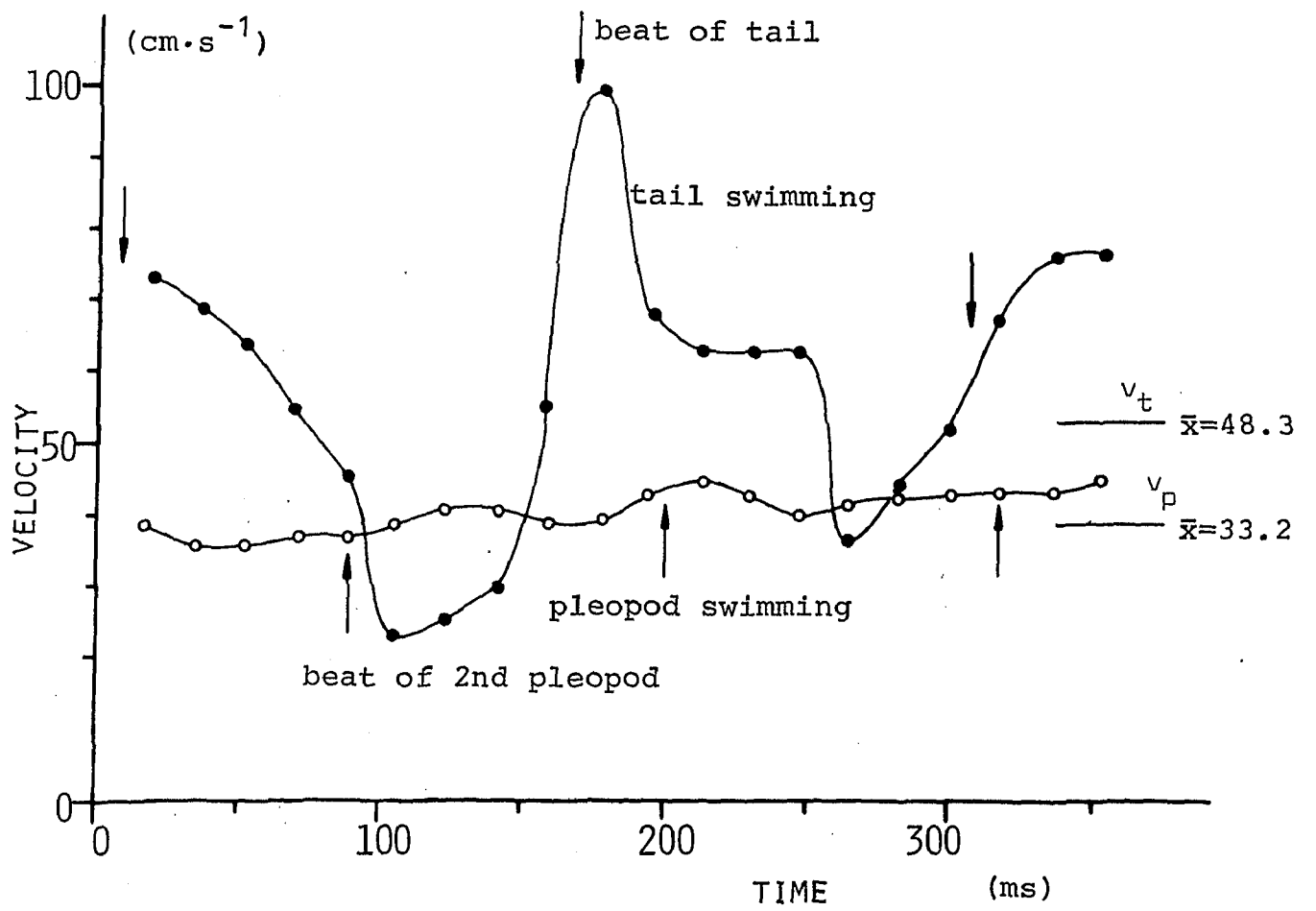
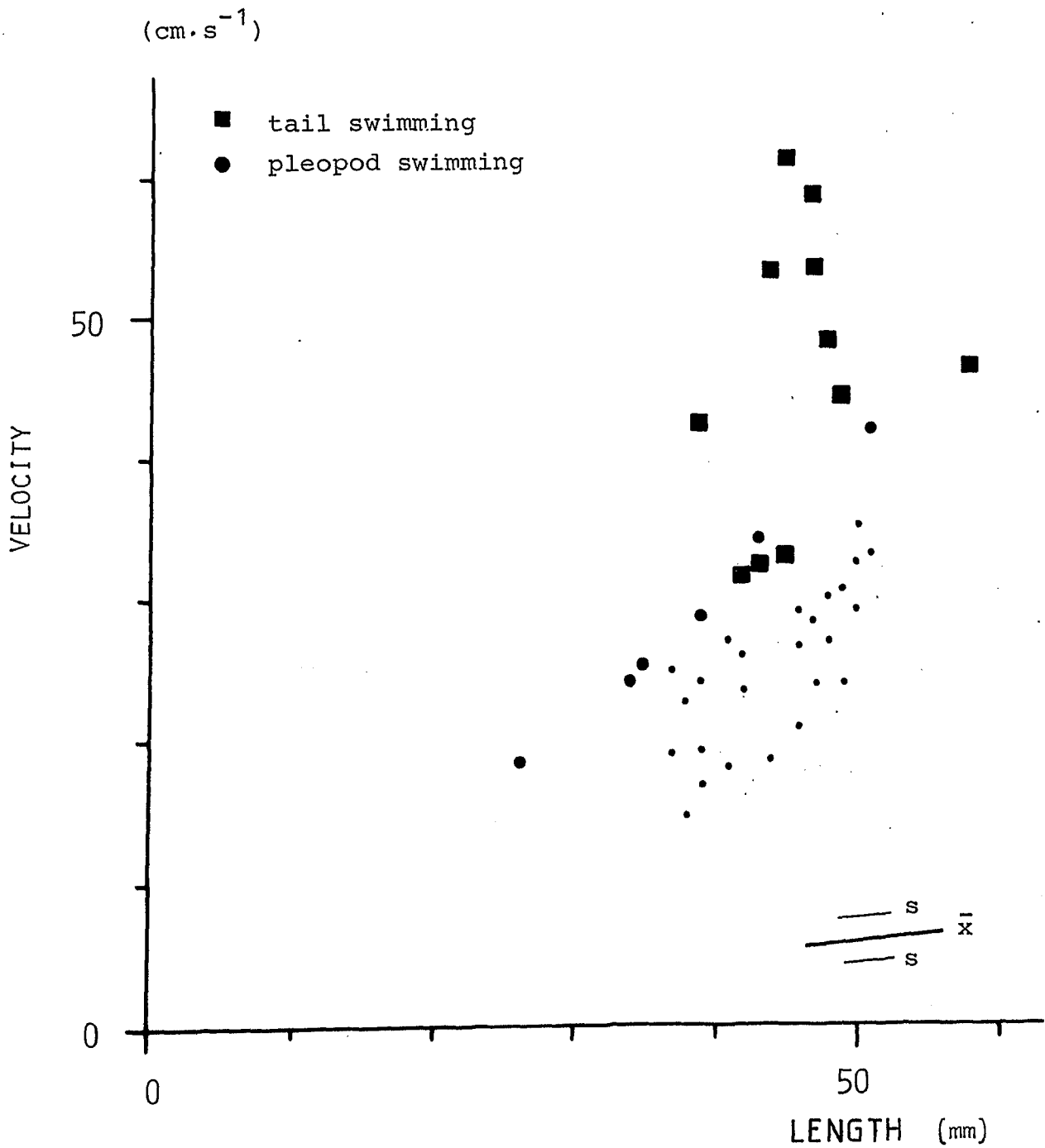


Abb. 16 Zeitliche Auflösung der Geschwindigkeit beim Pleopodenschwimmen ( $v_p$ ) und beim Schwanzschwimmen ( $v_t$ )





Abbl. 17 Maximal erreichte Schwimgeschwindigkeiten;  $\bar{x}$  und  $s$ : Schwimgeschwindigkeit des ungestörten Krills in den Aquarien

Auch wenn frisch gefangener Krill mit der Hand im Aquarium berührt wurde, reagierte er mit Schwanzschwimmen. Ob er sein Fluchtpotential gegen Fische und Fischereinetze einsetzt, ist nicht klar zu sagen. MARR, 1962, beobachtete, wie Fische an der Oberfläche stehenden Krill als leichte Beute von unten schnappten, ohne daß eine Fluchtreaktion erkennbar war. Auf die UW-Fernsehkamera und die Schleppkamera, welche sich beide von der Seite näherten, reagierte der Krill mit Flucht durch Schwanzschwimmen, wie durch die typische Haltung auf Abb. 18 (Schleppkamera) zu erkennen ist. Auf die Freifallkamera, also eine Annäherung von oben, reagierte der Krill nicht mit Schwanzschwimmen.

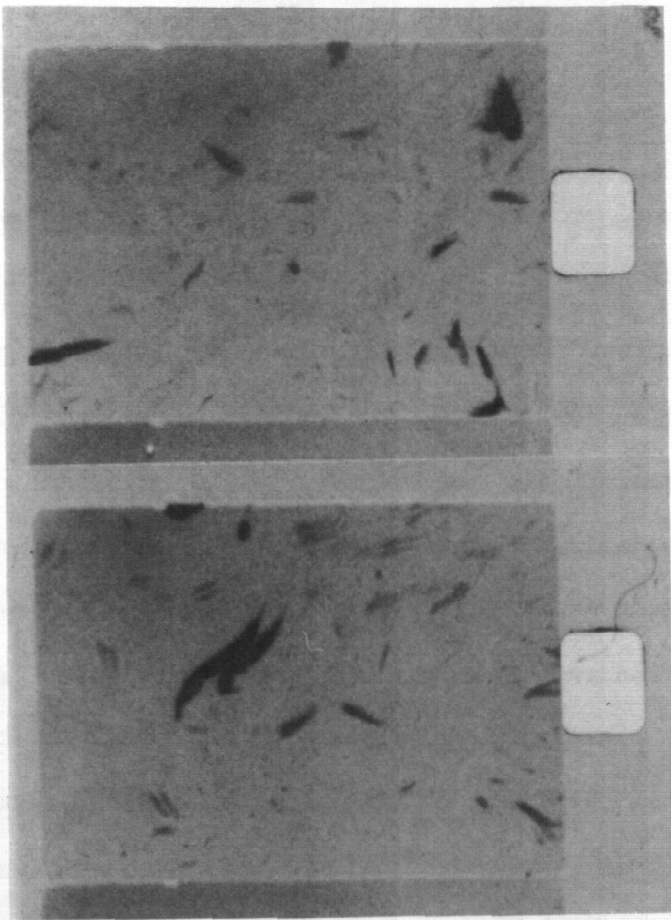


Abb. 18 Doppelaufnahmen der Schleppkamera, die den Krill in der typischen Haltung des Schwanzschwimmens zeigt

#### 1.4. Methoden der Geschwindigkeitssteigerung

Grundsätzlich bestehen zwei Möglichkeiten zur Geschwindigkeitssteigerung: Eine Erhöhung der Schlagfrequenz und eine Veränderung des Schlages (z.B. der Amplitude, Ausführung). In Abb. 19 ist die Schlagfrequenz der Pleopoden (schwarze Punkte, linke Ordinate) über der Geschwindigkeit aufgetragen. Im Geschwindigkeitsbereich zwischen  $15$  und  $40 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  herrscht eine lineare Beziehung, deren gedachte Verlängerung durch den Nullpunkt läuft. Für Geschwindigkeiten unterhalb  $15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  liegen die gemessenen Frequenzen jedoch oberhalb dieser Nullpunktlinie; die Ordinate wird bei  $f = 2.5 \text{ b}\cdot\text{s}^{-1}$  geschnitten. Keines der untersuchten Tiere (im Größenbereich zwischen  $40$  und  $50 \text{ mm}$ ) zeigte eine Frequenz niedriger als  $2.4 \text{ b}\cdot\text{s}^{-1}$ . Selbst sterbende Tiere behalten diese Frequenz bei. Der Schlagrhythmus scheint ein Automatismus zu sein, denn abgetrennte Abdomen schlugen autonom in gewohnter Weise für mehrere Stunden weiter (metachron und wie oben beschrieben).

Der Krill kann jedoch den Schlag völlig stoppen; die Pleopoden schlagen also entweder gar nicht, oder aber mit einer Frequenz von über  $2.4 \text{ b}\cdot\text{s}^{-1}$ . Diese Minimalfrequenz ist von der Größe der Tiere abhängig, wie in Abb. 20 gezeigt. Die Kreise stehen für *Euphausia superba*, die Punkte für *Meganyctiphanes norvegica*.

Im Geschwindigkeitsbereich von  $0$  bis  $15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ , in dem die linear-nullpunktschneidende Beziehung verlassen wird, müssen weitere Faktoren Beachtung finden. Trägt man über der Geschwindigkeit die zurückgelegte Strecke pro Schlag auf (Abb. 19 Kreise, rechte Ordinate), so steigt diese von Null ausgehend langsam an, d.h. zur Erzielung höherer Fortbewegungsgeschwindigkeiten transportiert ein einzelner

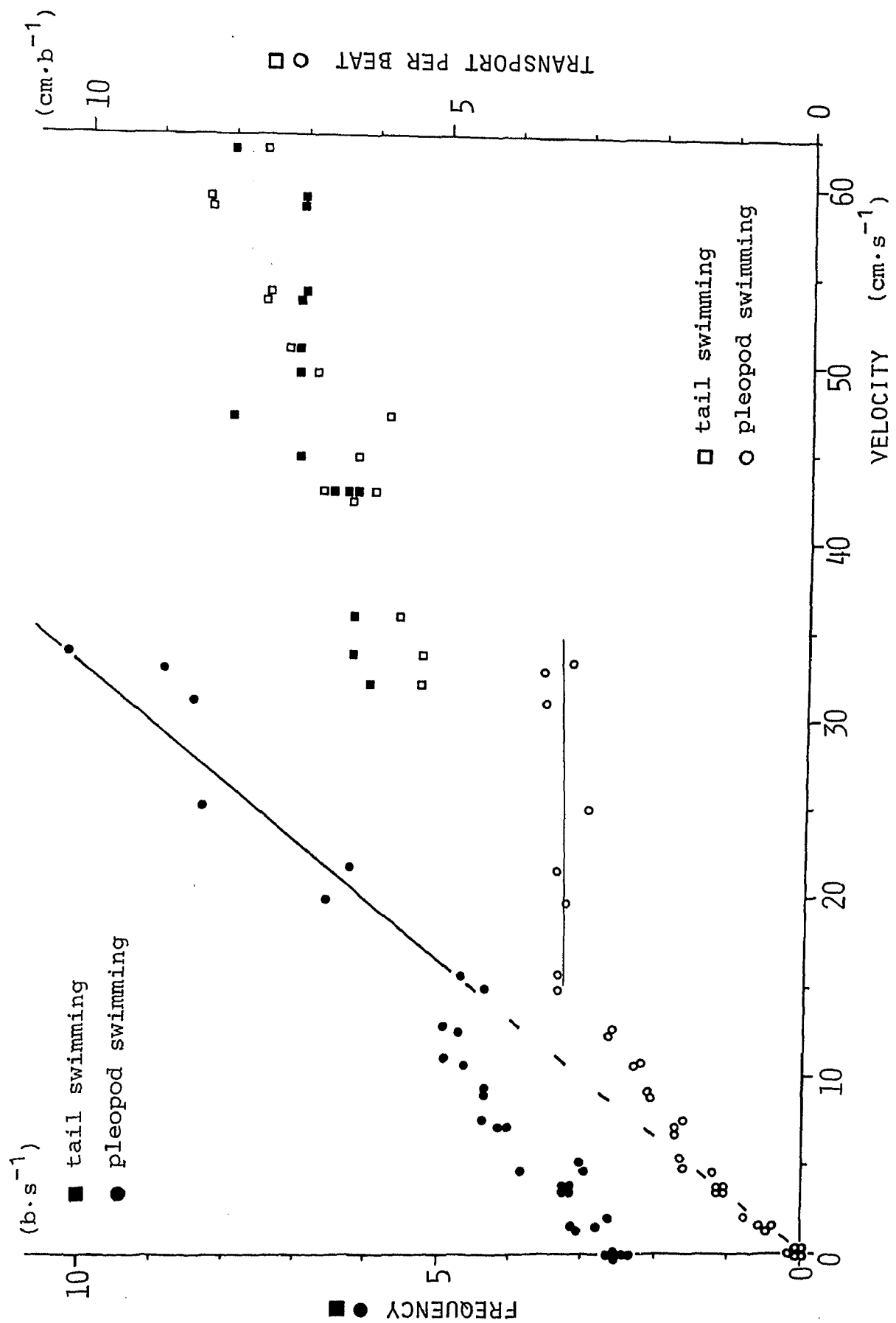


Abb. 10 Schlagfrequenz und zurückgelegte Strecke bei steigender Geschwindigkeit.  
 (Ticrlängen zwischen 40 - 55 mm, Erläuterungen siehe Text)

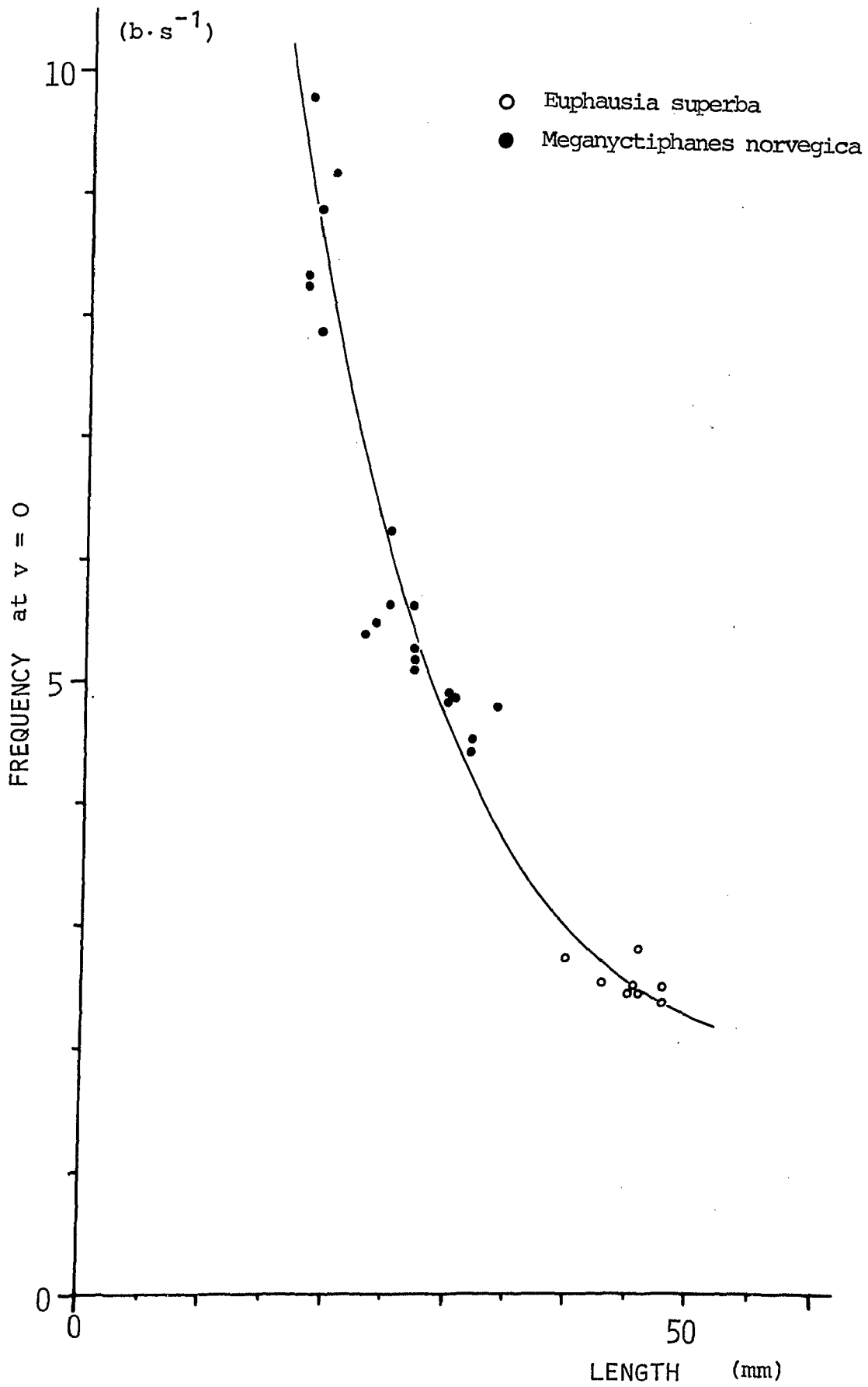


Abb. 20 Minimalfrequenz der Pleopoden in Abhängigkeit zur Tiergröße

$$f = 1.69 + 31.2 e^{-0.0789 \cdot L} \quad [b \cdot s^{-1}, \text{mm}] \quad r = 0.983$$

Pleopodenschlag das Tier über eine größere Strecke, er muß also effektiver geworden sein. Bei  $15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  hat diese Beziehung einen Knick, sie wird Abszissen-parallel, d.h. ab hier findet keine Steigerung der Schlag-Effektivität mehr statt; über  $15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  setzt dann die oben beschriebene lineare Beziehung zur Frequenz ein.

Die Änderung der Schlag-Effektivität ist in Abb. 21 dargestellt am Beispiel des 2. Pleopoden eines 48 mm langen Krills. Vom schwachen über den mittleren zum starken Schlag ändert sich die Frequenz nur wenig (von 2.5 über 2.8 auf  $3 \text{ b}\cdot\text{s}^{-1}$ ); die erzielte Schwimgeschwindigkeit jedoch von 0 über 4 auf  $7.5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ . Folgende Veränderungen lassen sich erkennen: Der überdeckte Winkel des Protopoditen steigt von  $34^\circ$  über  $61^\circ$  auf  $84^\circ$ . Die überstrichene Fläche der Exo-Endopoditen steigt von  $29 \text{ mm}^2$  über  $53 \text{ mm}^2$  auf  $63 \text{ mm}^2$  (Teilflächen in Klammern). Beim Vorschlag werden die Exo-Endopoditen immer näher an den Körper herangezogen, von 6.7 mm über 5.9 mm auf 4.9 mm. Die Bewegungsgeschwindigkeit der Pleopodenspitzen steigt auf über  $20 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  an.

Eingetragen ist weiterhin der Flächenmittelpunkt der von Exo-Endopoditen überstrichenen Fläche und die theoretische Kraftrichtung tangential zum Zentrum des Abdominalgelenkes. Da die Winkelvergrößerung des Protopoditen nur nach hinten erfolgt, wird der Winkel der Kraft zur Rückenlinie kleiner, wie auch im Strömungsfeld (Abb. 10, 11) bestätigt; in Klammern die Länge der eingezeichneten theoretischen Kraftvektoren als Relativzahlen gewogen an den Flächen (die gekreuzt schraffierte mit doppeltem Gewicht; potenziert mit 2, da 3-dimensional).

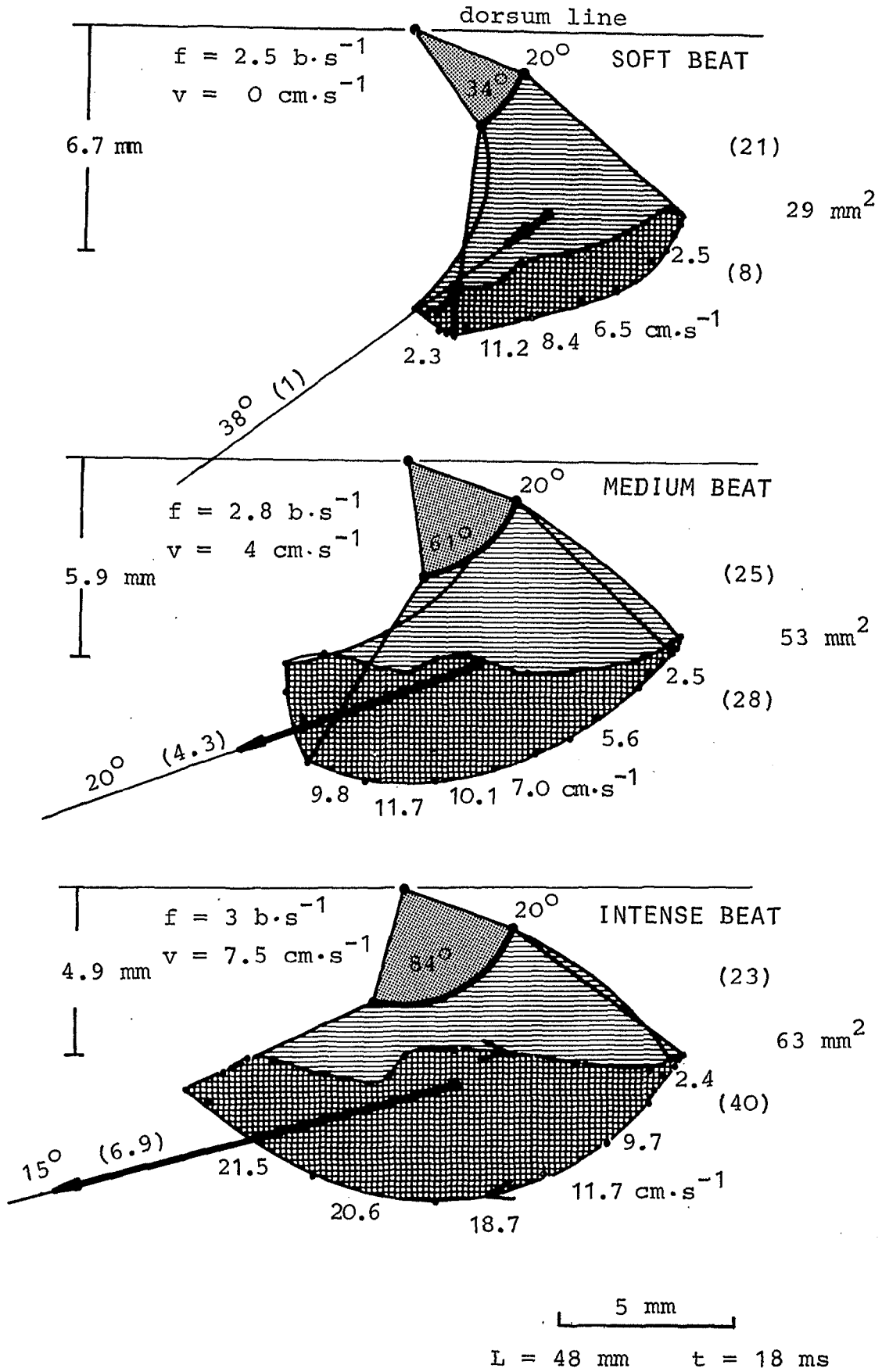


Abb. 21 Veränderung der Schlagdurchführung des 2. Pleopoden bei verschiedenen Schlagintensitäten (Erläuterungen siehe Text)



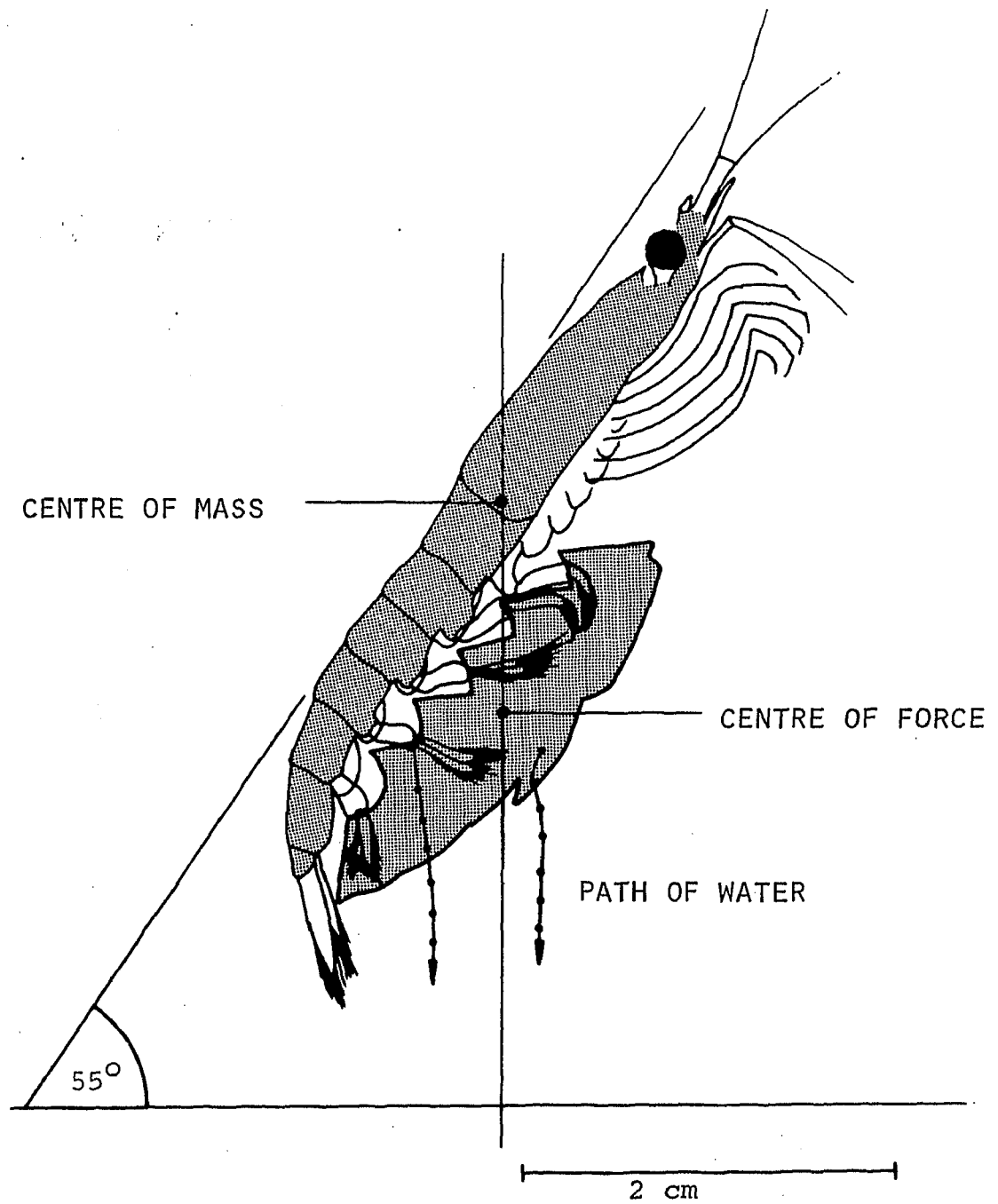
Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der Krill im Bereich von  $0 - 15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  im wesentlichen durch Veränderung der Schlagausführung die Geschwindigkeit reguliert; bei  $15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  ist der Pleopodenschlag optimal ausgeführt. Im Bereich von 15 bis  $40 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  bestimmt die Schlagfrequenz die Geschwindigkeit. Bei  $40 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  schlagen die Pleopoden mit über 10 Schlägen pro Sekunde, eine erstaunliche Leistung für so leicht gebaute Gebilde in dem doch recht viskosen Medium Wasser. Höhere Geschwindigkeiten lassen sich wohl nur durch das Schwanzschwimmen erzielen, dessen der Krill sich zwischen  $40$  und  $60 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  bedient. Beim Schwanzschwimmen (rückwärts) werden Antennen, Antennenschuppen und Fangkorb hinterhergezogen und sind so bei den hohen Geschwindigkeiten vor dem Staudruck besser geschützt.

## 2. Beziehungen zur Schwerkraft

Die Untersuchungen des Strömungsfeldes beim Schwimmen (Abb. 10, 11, 12) und die Analyse des Pleopodenschlages (Abb. 21) zeigten, daß die vom Krill erzeugte Antriebskraft nicht, wie eigentlich zu erwarten, direkt nach hinten gerichtet ist, sondern schräg nach unten. Der Einfluß der Erdbeschleunigung auf den Krill sollte als mögliche Ursache hierfür untersucht werden.

### Material und Methode

Die Bestimmung des Massenschwerpunktes erfolgte, indem toter Krill unter Wasser durch zwei gegenüberliegende Nadelspitzen gehalten wurde, so daß er sich in diesem "Lager" frei drehen konnte; die Ansatzpunkte der Spitzen wurden solange verändert, bis der Krill sich nicht mehr verdrehte, also bis er "in der Waage" hing. Der Kraftschwerpunkt bezeichnet das Zentrum der ermittelten Fläche, auf die Exo- und Endopoditen der fünf Pleopoden-Paare Einfluß nehmen können. Die Bestimmung des Schwimmwinkels (zwischen Rückenlinie und Horizontaler) erfolgte photometrisch aus den vorn beschriebenen Dauerregistrierungen und den Makrozeitdehneraufnahmen, welche auch Messungen der Schwimmgeschwindigkeit ermöglichten. Zur Auswertung gelangten nur Tiere, bei denen die Höhe von Tergit-Unterkante bis zur Rückenlinie des 1. Abdominalsegmentes 15 % der Tierlänge nicht überschritt, die also wirklich von der Seite abgebildet waren, um so Winkelfehler zu vermeiden. Die Sauerstoffversuche sind beschrieben in KILS, 1979.



Abl. 22 Lagebeziehung von Massenschwerpunkt und Kraftschwerpunkt und die theoretisch zu fordernde Stellung für das Schweben am Fleck

## Ergebnisse

### 2.1. Massenschwerpunkt und Kraftschwerpunkt

In Abb. 22 sind Massenschwerpunkt und Kraftschwerpunkt eingezeichnet. Da der Krill, wie später noch gezeigt wird, auch unter Wasser ein nicht zu vernachlässigendes Gewicht hat, und da Massenschwerpunkt und Kraftschwerpunkt örtlich nicht zusammenfallen, läßt sich folgende, theoretische Überlegung anstellen:

Wollte der Krill im Wasser am Fleck schweben, so könnte er dies nur in einer Stellung, in der sich der Massenschwerpunkt direkt senkrecht über dem Kraftschwerpunkt befände; in jeder anderen Stellung würde eine unausgeglichene Kraft übrigbleiben und das Tier nach vorn oder hinten beschleunigen. Jene Bedingung wäre bei einem Schwimmwinkel (Rückenlinie zur Horizontalen) von ca.  $55^{\circ}$  erfüllt. Das Wasser müßte senkrecht nach unten, d.h. in einem Winkel von  $35^{\circ}$  zur Rückenlinie weggeschleudert werden. Eine erste Bestätigung dieser Hypothese findet man im tatsächlich beobachteten Strömungsfeld des schwachen Pleopodenschlages (Abb. 10) mit einem mittleren Strahlwinkel von ca.  $40^{\circ}$  zur Rückenlinie (Vergleiche hierzu auch Abb. 21: soft beat).

### 2.2. Korrelation Schwimmgeschwindigkeit/Schwimmwinkel

Eine weitere Bestätigung der angesprochenen Hypothese gibt die Abb. 23 : Auf der Abszisse sind die Schwimmwinkel von sich horizontal durchs Wasser bewegenden Tieren aufgetragen (zur Verdeutlichung im Kasten angedeutet), auf der Ordinate deren Geschwindigkeit (positiv nach vorn, negativ rückwärts) : Es besteht eine klare Abhängigkeit zwischen Schwimmwinkel und Geschwindigkeit;

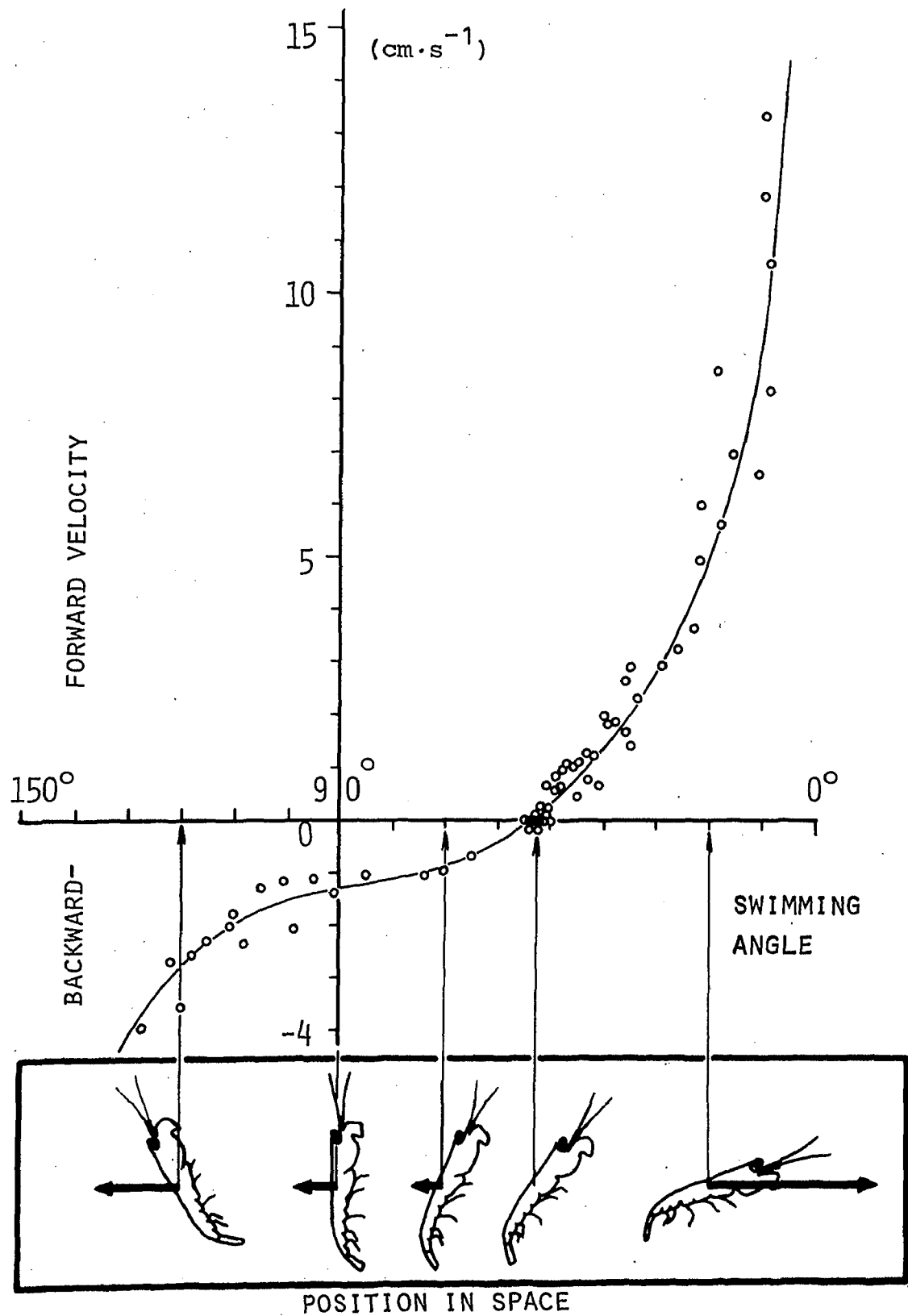


Abb. 23 Zusammenhang zwischen Schwimmwinkel und Geschwindigkeit, Kurve handangepasst  
(Erläuterungen siehe Text)

ohne Vortrieb schweben nur Tiere mit einem Schwimmwinkel zwischen  $50^\circ$  und  $55^\circ$ ; bei kleineren Winkeln bewegt sich der Krill nach vorn, bei größeren nach hinten.

Die Abb. 24 zeigt eine Häufigkeitsverteilung der beobachteten Schwimmwinkel ( $n = 1019$ , zufällige Stichprobennahme). Es ist keinesfalls so, daß die Tiere wie schwerelos im Raum umhertreiben, sondern es ergibt sich ein klarer Mittelwert bei  $45.3^\circ$ . Die Tiere stemmen sich also sehr wohl gegen die Erdbeschleunigung. Der mittlere Schwimmwinkel liegt  $10^\circ$  unter dem  $55^\circ$  Schwebewinkel, d.h. die Addition der Schwimmrichtungen aller Tiere resultiert in einer Vorwärtsbewegung.

### 2.3. Konditionsbedingte Änderung des Schwimmverhaltens

Weitere Versuche zeigten, daß Mittelwert und Standardabweichung sich mit der Kondition der Tiere verändern. Abb. 25 zeigt einen  $O_2$ -Mangel Versuch (Beschreibung siehe KILS, 1979). Im oberen Koordinatensystem sind mittlerer Schwimmwinkel und Standardabweichung bei nachlassender  $O_2$ -Spannung dargestellt: Unter günstigen Sauerstoff-Bedingungen schwimmen die Tiere lebhaft umher, die Abweichung vom  $55^\circ$  Schwebewinkel ist groß, der mittlere Schwimmwinkel beträgt ca.  $35^\circ$ , auch die Standardabweichung ist mit ca.  $25^\circ$  noch hoch. Bei sinkendem  $O_2$ -Angebot nähert sich der mittlere Winkel immer mehr dem  $55^\circ$  Schwebewinkel und die Standardabweichung sinkt, schon lange bevor der  $L_{50}$ -Wert erreicht wird (Koordinatensystem unten). Schließlich schwimmen die Tiere gar nicht mehr umher, sondern stehen alle am Fleck im  $55^\circ$  Winkel und versuchen, sich gegen das Absinken zu sträuben. Verringert sich die  $O_2$ -Spannung noch mehr, sind die Tiere nicht mehr in der Lage, sich

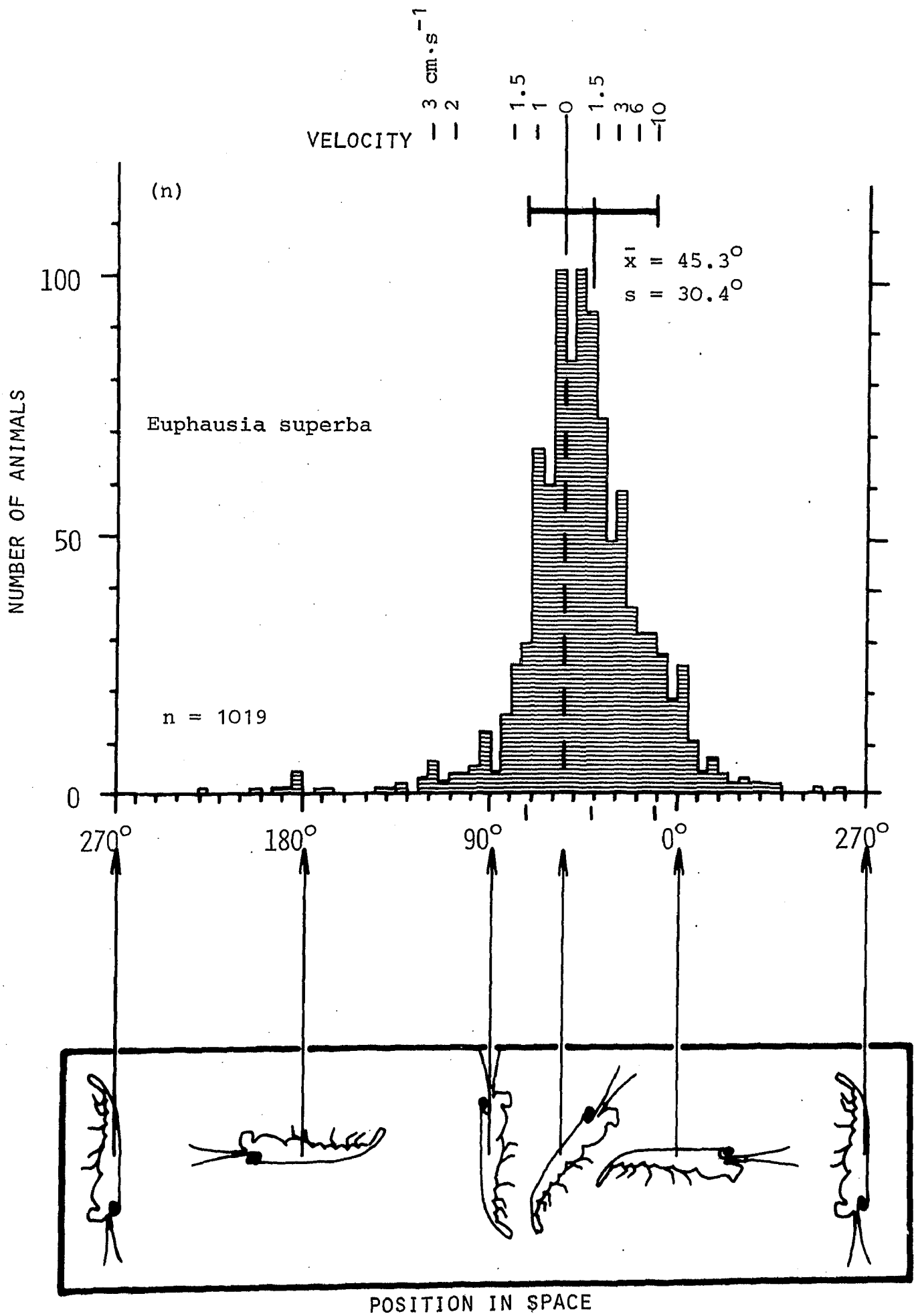


Abb. 24 Häufigkeitsverteilung der Schwimmwinkel von 1019 *Euphausia superba*  
 (Erläuterungen siehe Text)

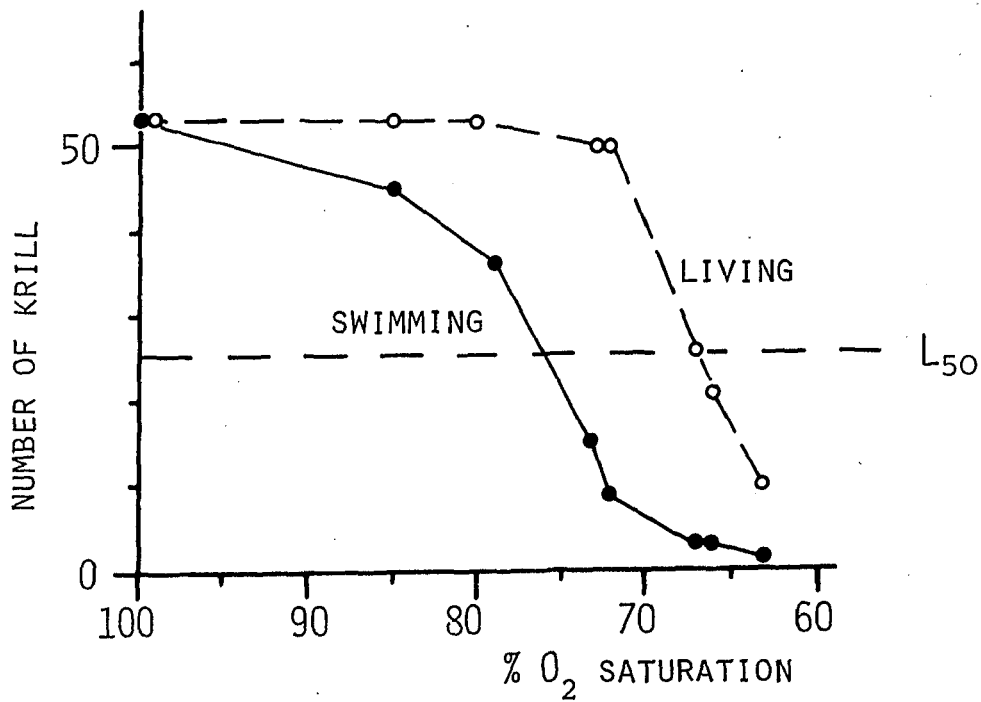
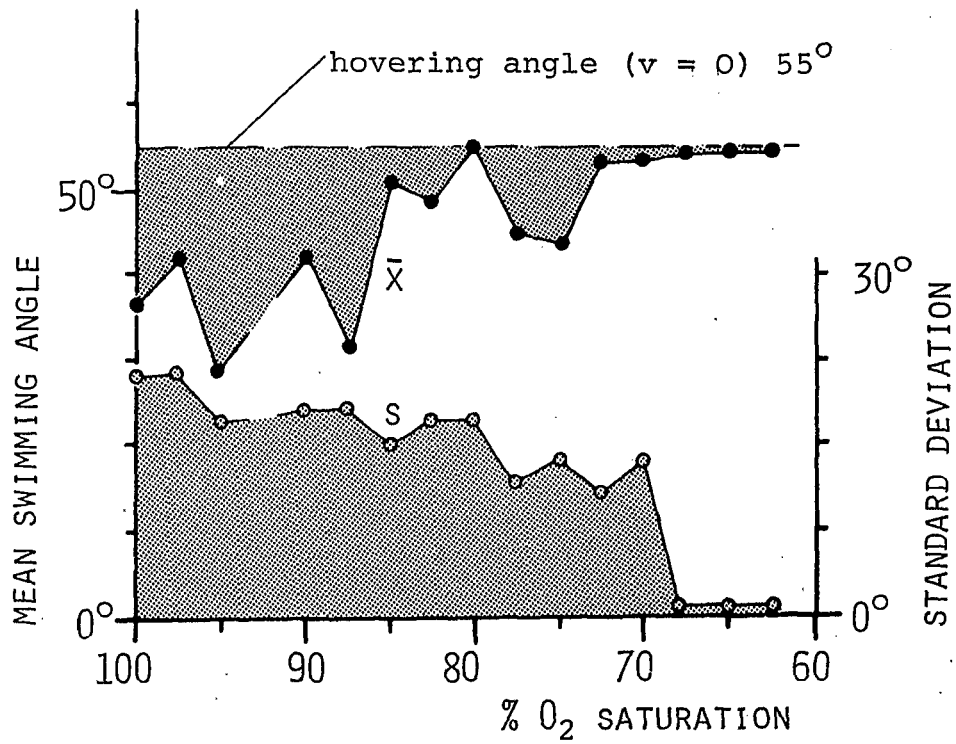


Abb. 25 Veränderung des mittleren Schwimmwinkels und der Standardabweichung im O<sub>2</sub>-Mangel Versuch



trotz fortlaufendem Pleopodenschlag ( $f = 2.4 \text{ b} \cdot \text{s}^{-1}$ , Intensität geschwächt) im Wasser zu halten; sie liegen dann auf dem Boden, die Pleopoden jedoch arbeiten weiter, bis das Tier stirbt (kein Herzschlag).

Der Zusammenhang von Schwimgeschwindigkeit und Schwimmwinkel könnte für zukünftige Laborversuche als einfacher Bio-Test genutzt werden: Je mehr der mittlere Schwimmwinkel sich  $55^\circ$  nähert, und je geringer die Standardabweichung, desto größer die Schädigung der Tiere (der Schwimmwinkel läßt sich photographisch leicht, kontinuierlich und ohne Störung der Tiere erfassen).

#### 2.4. Statischer Sinn zur Lagekontrolle

Bisher ist beim Krill keine Statocyste nachgewiesen; so stellte sich die Frage, wie die Tiere es fertigbringen, ihre Körperstellung immer so zu kontrollieren, daß die Schwerkraft gerade kompensiert und ein Absinken vermieden wird. Am Tage scheint der Krill sich durch das Licht zu orientieren wie folgende Versuche zeigten:  
Wurde schwebender Krill von oben beleuchtet (0.3 - 700 lux), zeigte er seinen normalen  $55^\circ$  Winkel. Bei einer seitlichen Beleuchtung konnte dieser Winkel nicht beibehalten werden, worauf der Krill regelrecht nach schräg unten abrutschte, bis er an die Wand des Aquariums stieß. Eine Beleuchtung von unten resultierte in einer Schwimmhaltung von  $55^\circ + 180^\circ$ , in der der Krill allerdings sofort nach unten abstürzte und auf den Boden aufschlug. Wurden die Tiere daran gehindert, ihren Körper zu drehen, so drehten sich dennoch die Augen und behielten immer die gleiche Stellung zur Beleuchtung ein, über einen Winkel von  $360^\circ$ . Eine der Aufgaben der großen,

gut ausgebildeten Augen ist sicherlich die Kontrolle der Stellung des Tieres im Raum. Weitere Versuche mit Licht verschiedener Polarisations-Ebenen ergaben keine klaren Aussagen.

Während des antarktischen Winters und unter dem Eis ist die Lichtintensität äußerst gering. Versuche in Dunkelheit sollten klären, ob der Krill sein Orientierungsvermögen (da ohne Statocyste) verliert. Es ergab sich eine der Abb. 24 sehr ähnliche Häufigkeitsverteilung mit einem mittleren Schwimmwinkel von  $47^{\circ}$  und einer Standardabweichung von  $25^{\circ}$ , d.h. die Tiere sind in der Lage, direkt das Schwerfeld der Erde wahrzunehmen. Als Rezeptor könnten die Antennen dienen, da diese schwerer als Wasser sind, beim Schweben immer etwas nach unten durchhängen und an der Basis reichlich mit Nerven bestückt sind (Abb. 26).

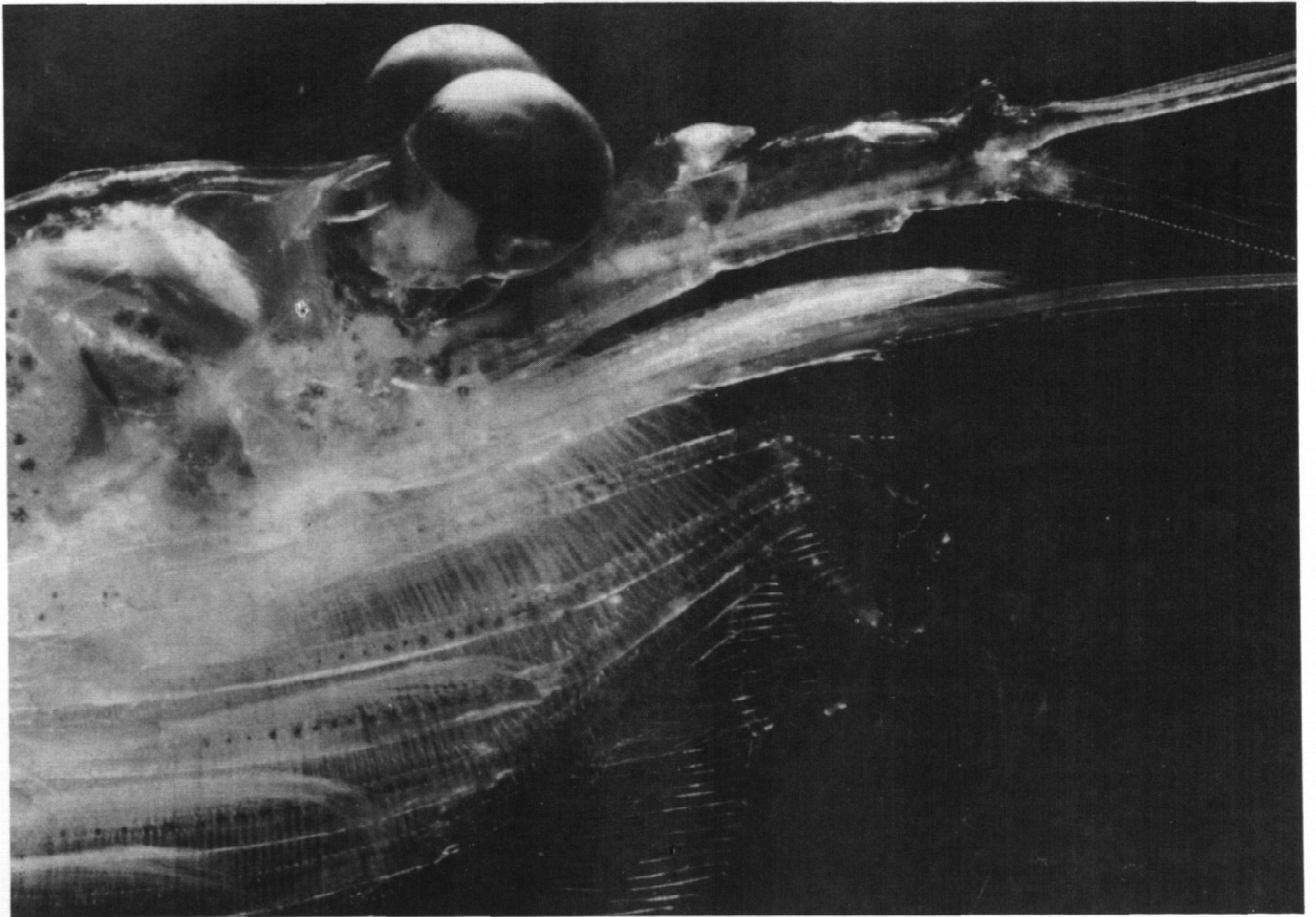


Abb. 26 Vorderteil von *Euphausia superba*, gut zu erkennen sind die kräftigen Nervenstränge zu den 1. Antennen, die großen Augen und die durchsichtige Kutikula

### 3. Biometrische Grunddaten

Für die Durchführung energetischer Berechnungen war es notwendig, eine ganze Reihe von biometrischen Daten zu ermitteln. Sie sind in diesem Kapitel zusammenhängend und vollständig dargestellt, werden aber nur spärlich kommentiert, da sie dem nächsten Kapitel als Grundlage dienen und dort eine nähere Erläuterung finden.

#### Material und Methode

Für Vergleichszwecke wurden die Messungen nicht nur am antarktischen Krill, *Euphausia superba*, sondern auch am nordischen Krill, *Meganyctiphanes norvegica*, durchgeführt. Diesen beiden pelagischen Crustaceen wurde noch der überwiegend benthisch lebende Crangon *crangon* gegenübergestellt, welcher nachts ins Pelagial steigt. *Euphausia superba* wurde direkt nach dem Fang einzeln in Plastikfolie eingeschweißt und schock-gefroren. Einige Kontrollmessungen wurden freundlicherweise von Herrn BUCHHOLZ in der polnischen Antarktischstation "Arctowsky" an frisch getötetem Krill durchgeführt. *Meganyctiphanes norvegica* und *Crangon crangon* aus dem Nord-Atlantik wurden direkt nach dem Tod (herbeigeführt durch O<sub>2</sub>-Mangel) vermessen. Die Längenangaben bezeichnen die Distanz zwischen Vorderkante Auge und Telson auf ganze Millimeter nach unten abgerundet. Das Naßgewicht wurde auf 0.1 mg genau bestimmt, nachdem anhaftendes Wasser durch saugfähiges Papier entfernt worden war. Die Trockengewichtsbestimmung erfolgte nach Trocknung bei 80 °C über 48 h. Das Unterwassergewicht wurde durch eine Unterwasserwaage auf 0.1 mg genau bestimmt. Dichte- und Volumenbestimmung erfolgte mittels einer hydrostatischen Waage. Alle Werte beziehen sich auf 4 °C und ggf. 35 ‰ Salzgehalt.

## Ergebnisse

Die Abbildungen 27 bis 30 zeigen die Längen-Gewichtsbeziehungen. Für den Krill gibt es hierzu weitere Untersuchungen von SAHRHAGE, 1977/78, dessen Kurve in Abb. 28 gestrichelt eingezeichnet ist, von CHEKUNOVA et al., 1974, und LOCKYER, 1973. Adulte *Euphausia superba* wurden nach dem Geschlecht unterschieden, gravide Weibchen sind erwartungsgemäß schwerer. Die Regression erfaßt alle Tiere gemeinsam. Abb. 30 zeigt einen Vergleich der drei untersuchten Arten: Die Kurven für *Euphausia superba* und *Meganyctiphanes norvegica* liegen so nahe zusammen, daß sie sich durch eine gemeinsame Regression bei einem Korrelationskoeffizienten von  $r = 0.987$  ausdrücken lassen. Die Abbildungen 31 bis 34 zeigen die gleichen Beziehungen für das Trockengewicht. Die Streuung ist größer als beim Naßgewicht; eine Begründung hierfür könnte ein unterschiedlicher Ernährungszustand der einzelnen Tiere sein, welcher bis zu einem gewissen Umfang eventuell durch eine Aufnahme, bzw. Abgabe von Wasser ausgeglichen wird. Die Abb. 35 bis 38 zeigen die gleichen Beziehungen für das Unterwassergewicht der Tiere.

Mit Hilfe der gefundenen Regressionen wurde der prozentuale Anteil des Trockengewichtes vom Naßgewicht für verschiedene Tierlängen ermittelt und in Abb. 39 aufgetragen. Da für Vergleiche zwischen *Euphausiden* und *Crangon crangon* die Körperlänge ein unbefriedigendes Kriterium darstellt (ein gleich langer *C. crangon* ist breiter und schwerer, siehe Abb. 30), wurden die Tiere mit gleichem Naßgewicht durch Pfeile verbunden und entsprechend bezeichnet. Wie adulte männliche und weibliche *E. superba* von der allgemeinen

Beziehung abweichen, zeigt die Abb. 40. Entsprechend wird der prozentuale Anteil des Unterwassergewichtes vom Naßgewicht in den Abb. 41 und 42, der prozentuale Anteil des Unterwassergewichtes vom Trockengewicht in den Abb. 43 und 44, das Volumen der Tiere in den Abb. 45 und 46, und die Dichte der Tiere in den Abb. 47 und 48 gezeigt. In der Darstellung der Dichte wurden für Vergleichszwecke die Tiere von gleichem Volumen durch Pfeile verbunden, zusätzlich ist die Dichte von Nordseewasser und antarktischem Wasser eingetragen. Messungen der Dichte von GREENLAW, 1977, an *Euphausia pacifica*, ergeben ein  $\rho = 1.037 - 1.052 \text{ g cm}^{-3}$  ( $7.4 \text{ }^{\circ}\text{C}$ ). Alle Regressionen und Korrelationskoeffizienten sind den Abbildungen zu entnehmen, numerische Werte finden sich in den Tabellen im Anhang. Es ist bei allen Angaben zu bedenken, daß es sich um den Sommeraspekt handelt; ob während des antarktischen Winters wesentliche Änderungen zu erwarten sind, müssen weitere Expeditionen zeigen.

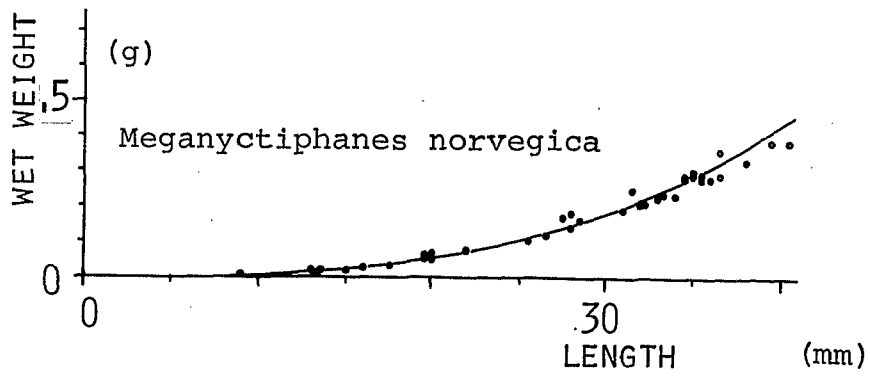


Abb. 27 Naßgewicht von *Meganyctiphanes norvegica* in Abhängigkeit zur Länge

$$W_w = 6.80 \cdot 10^{-6} L^{3.00} \quad [g, mm] \quad n = 37 \quad r = 0.994$$

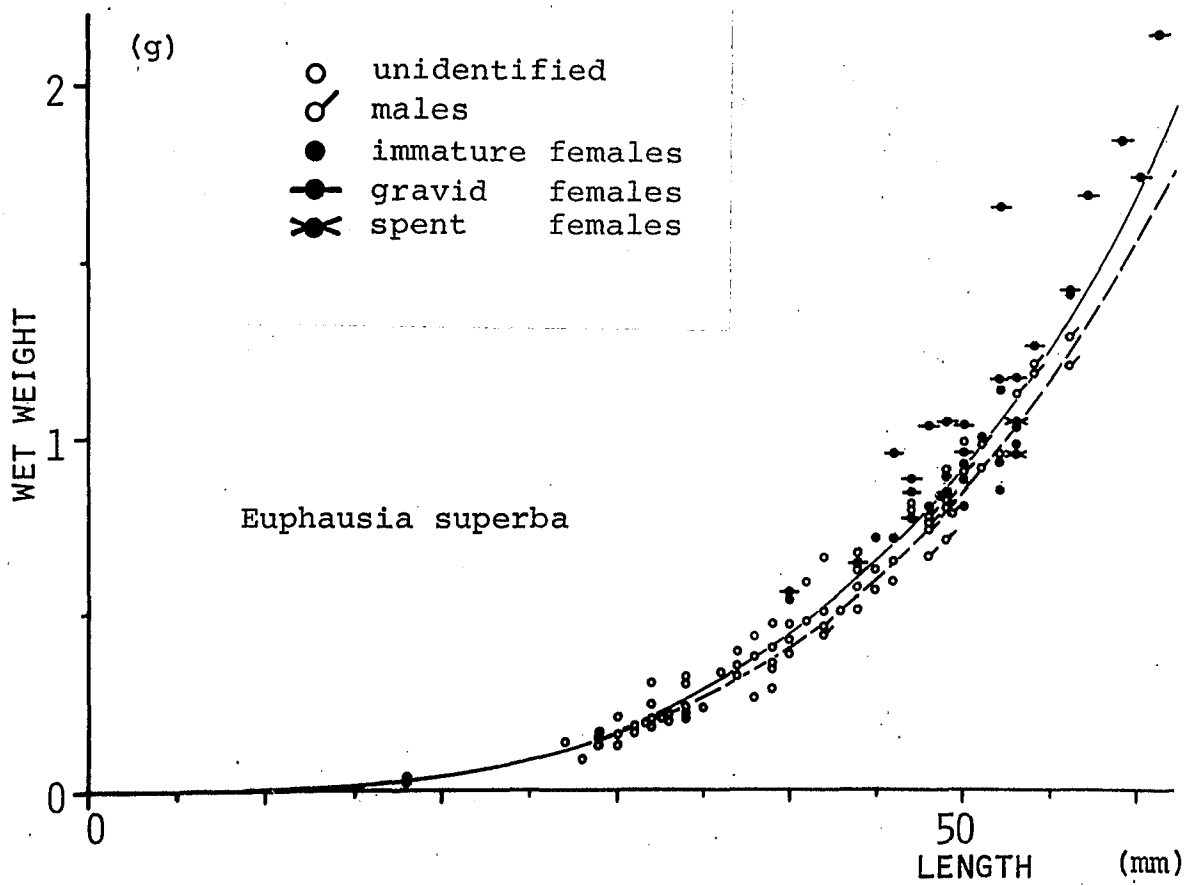


Abb. 28 Naßgewicht von *Euphausia superba* in Abhängigkeit zur Länge:

$$W_w = 1.58 \cdot 10^{-6} L^{3.40} \text{ [g, mm]} \quad n = 116 \quad r = 0.976$$

gestrichelte Linie: SAHRHAGE, 1978:

$$W_w = 1.80 \cdot 10^{-6} L^{3.34}$$



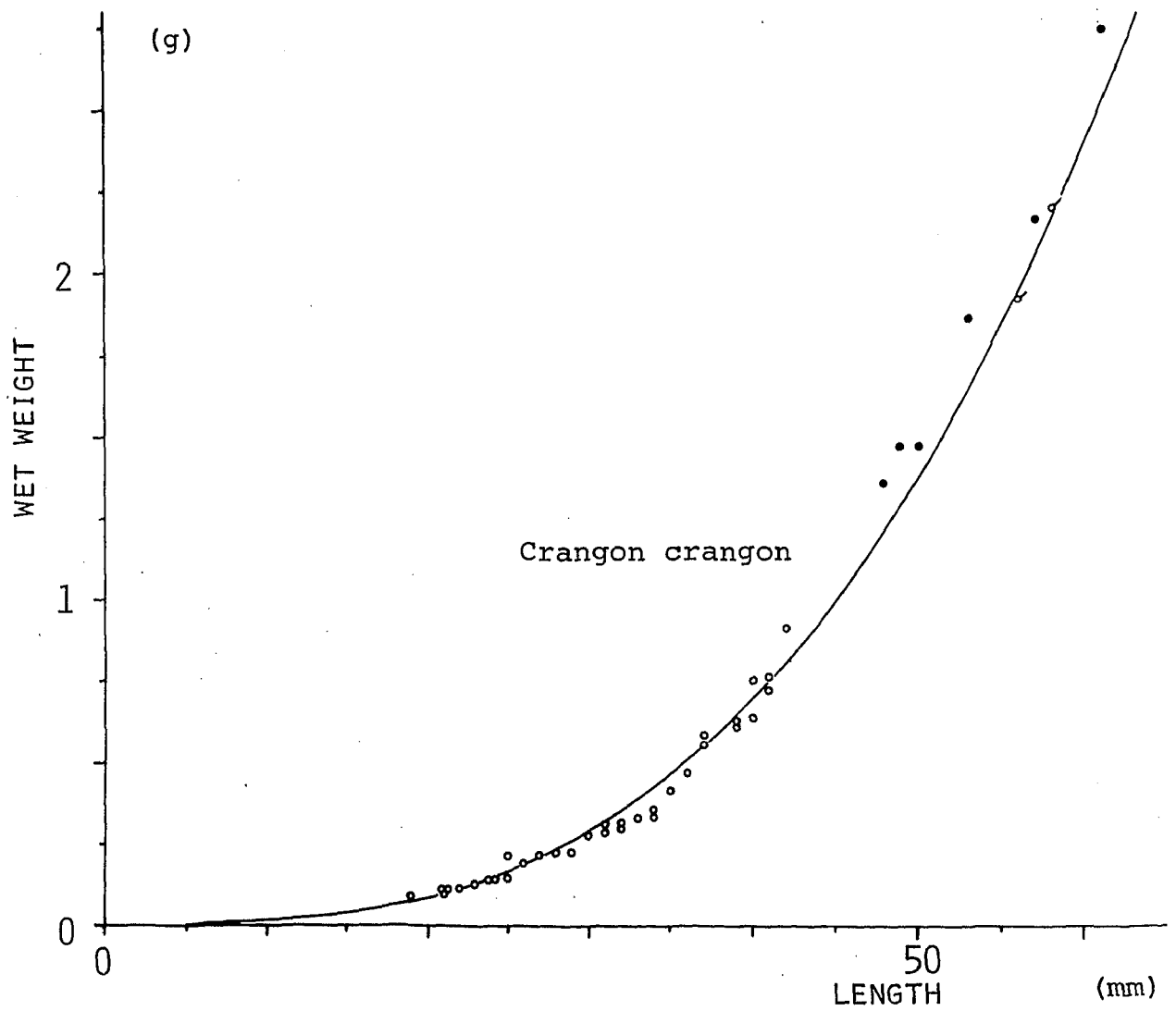


Abb. 29 Naßgewicht von Crangon crangon in Beziehung zur Länge

$$W_w = 8,63 \cdot 10^{-6} L^{3,06} \text{ g, mm } n = 44 \text{ } r = 0,995,$$

Zeichen wie in Abb. 28

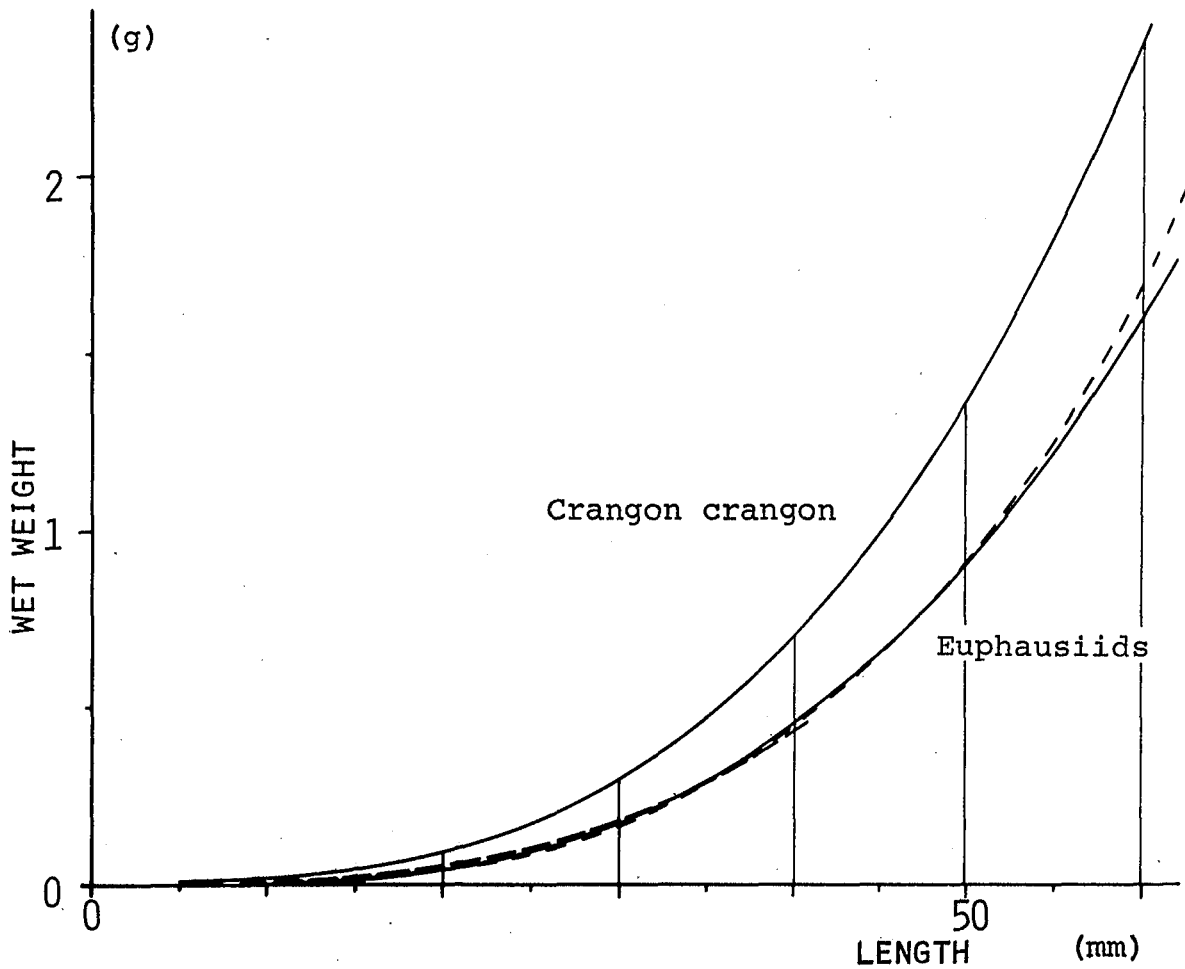


Abb. 30 Vergleich des Naßgewichtes von

*Euphausia superba*: - - - - -

*Meganyctiphanes norvegica*: — — — — —

und *Crangon crangon*.

Gemeinsame Beziehung der beiden Euphausiden Arten:

$$W_w = 3.70 \cdot 10^{-6} L^{3.173} \text{ [g, mm]} \quad n = 152 \quad r = 0.987$$

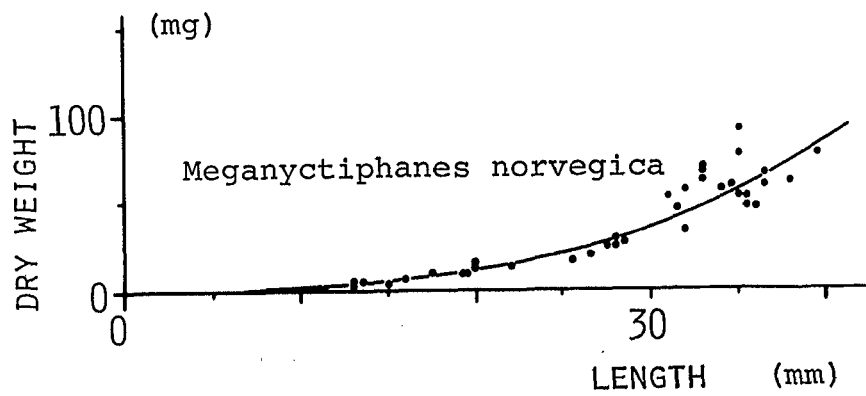


Abb. 31 Trockengewicht von *Meganyctiphanes norvegica* in Abhängigkeit zur Länge

$$W = 1.41 \cdot 10^{-6} L^{2.98} \quad [g, mm] \quad n = 36 \quad r = 0.971$$

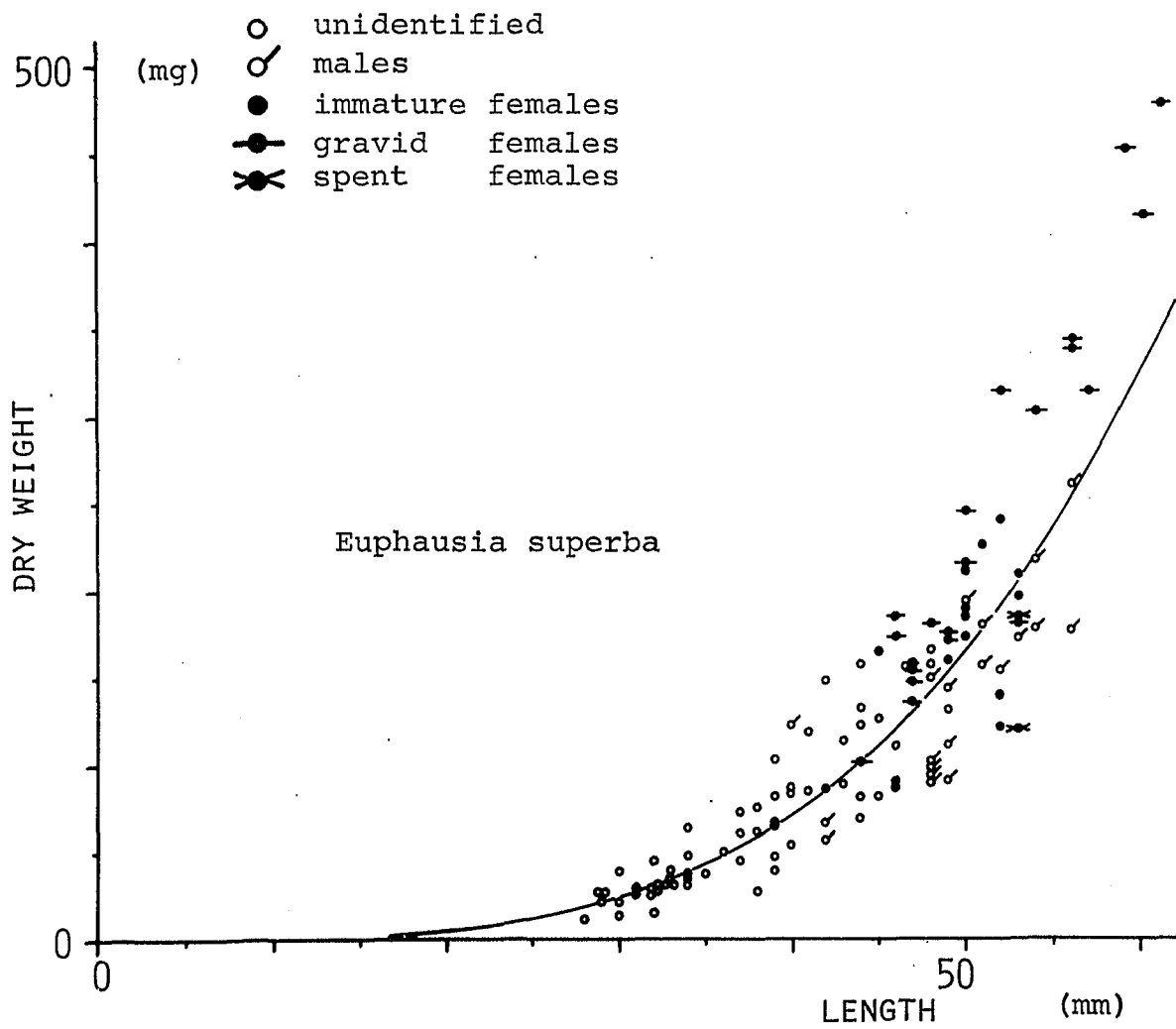


Abb. 32 Trockengewicht von *Euphausia superba* in Abhängigkeit zur Länge

$$W = 6.90 \cdot 10^{-8} L^{3.76} \text{ [g, mm]} \quad n = 114 \quad r = 0.950$$

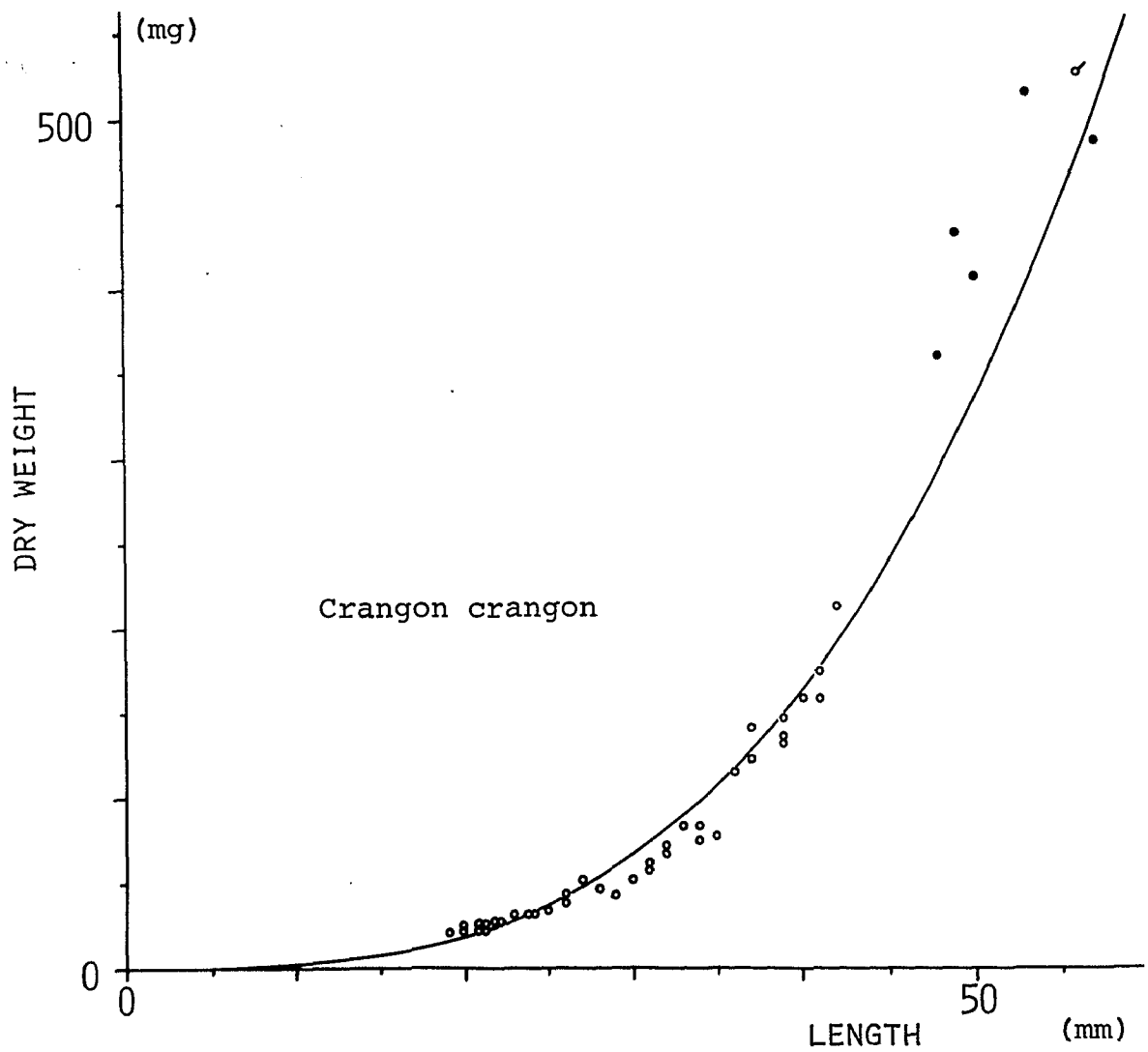


Abb. 33 Trockengewicht von *Crangon crangon* in Abhängigkeit zur Länge

$$W = 1.32 \cdot 10^{-6} L^{3.18} \quad [g, mm] \quad n = 44 \quad r = 0.987,$$

Zeichen wie in Abb. 28

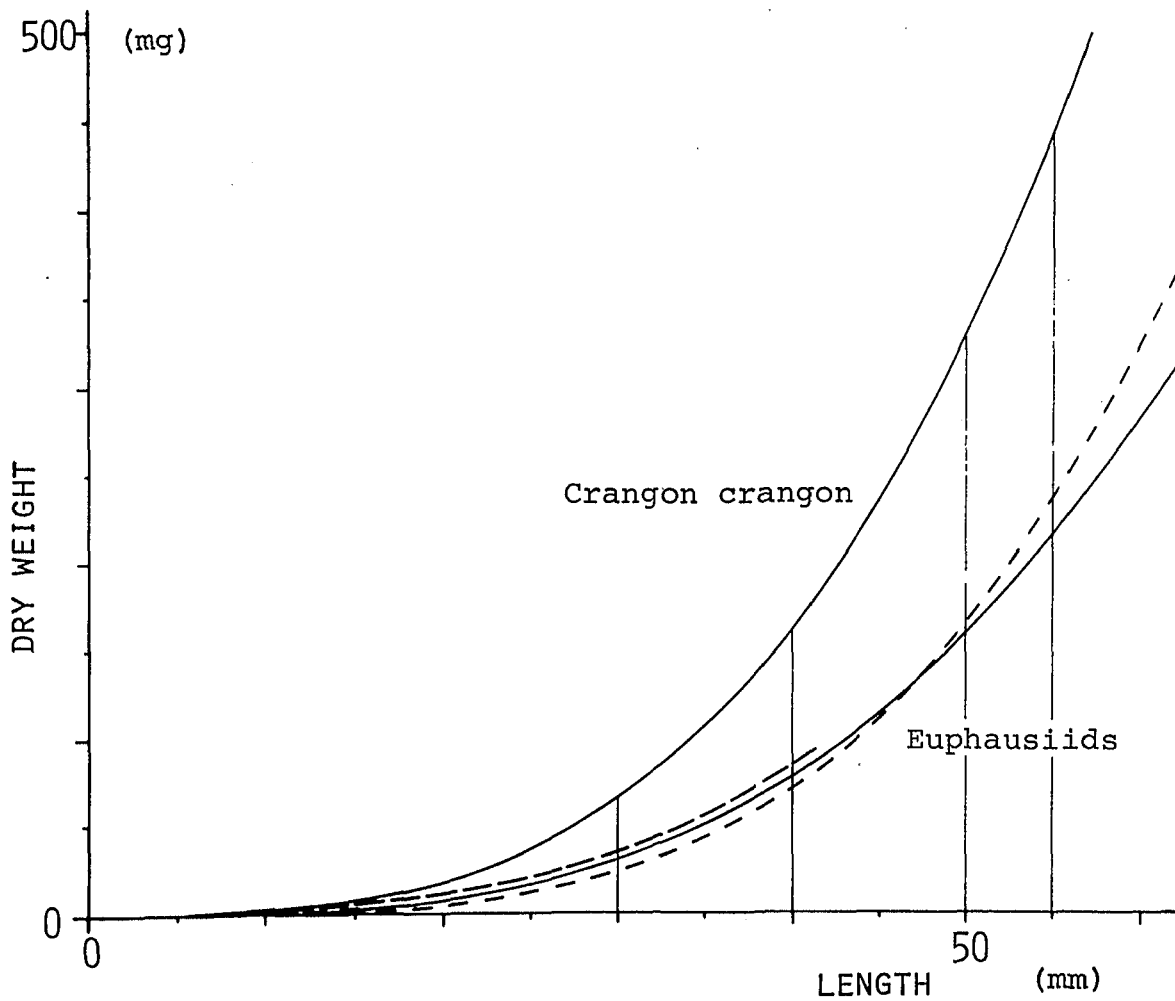


Abb. 34 Vergleich des Trockengewichtes von

*Euphausia superba*: — — — —

*Meganyctiphanes norvegica*: — — — —

und *Crangon crangon*.

Gemeinsame Beziehung der beiden Euphausiden Arten:

$$W = 6.02 \cdot 10^{-7} L^{3.19} \quad [g, mm] \quad n = 150 \quad r = 0.957$$

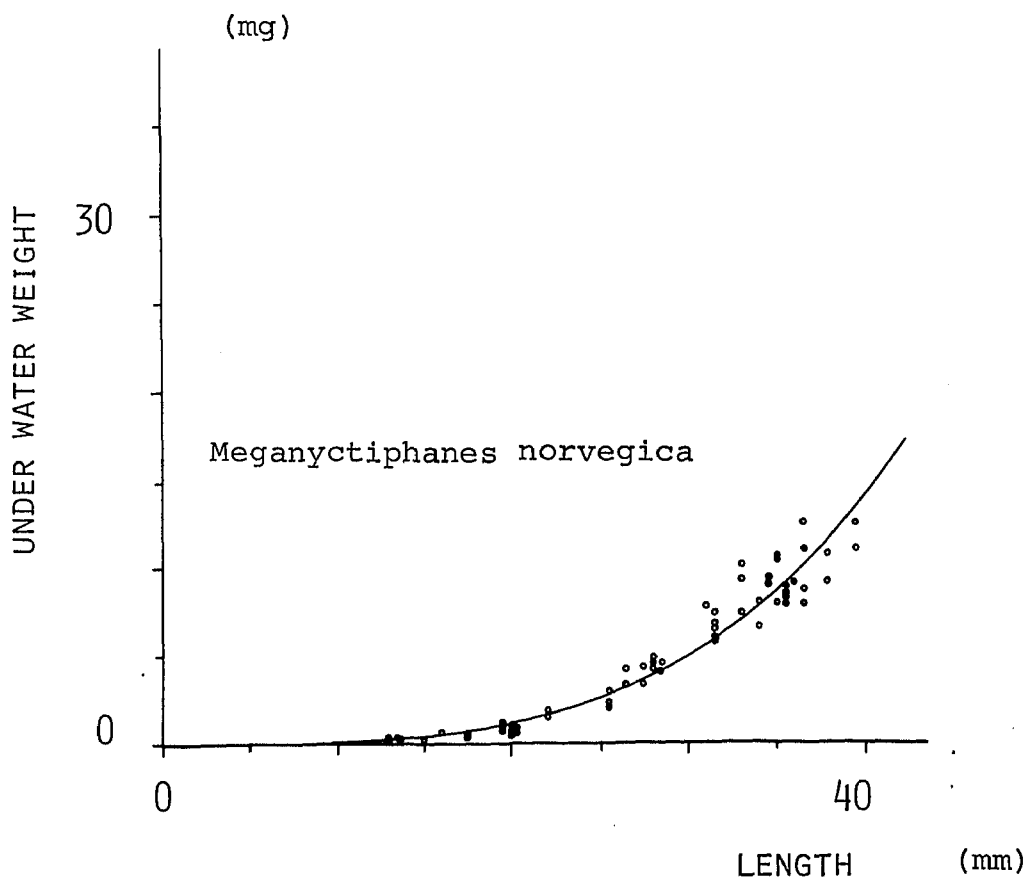


Abb. 35 Unterwassergewicht von *Meganyctiphanes norvegica* in Abhängigkeit zur Länge

$$W_{uw} = 1.03 \cdot 10^{-8} L^{3.82} \text{ [g, mm]} \quad n = 112 \quad r = 0.976$$

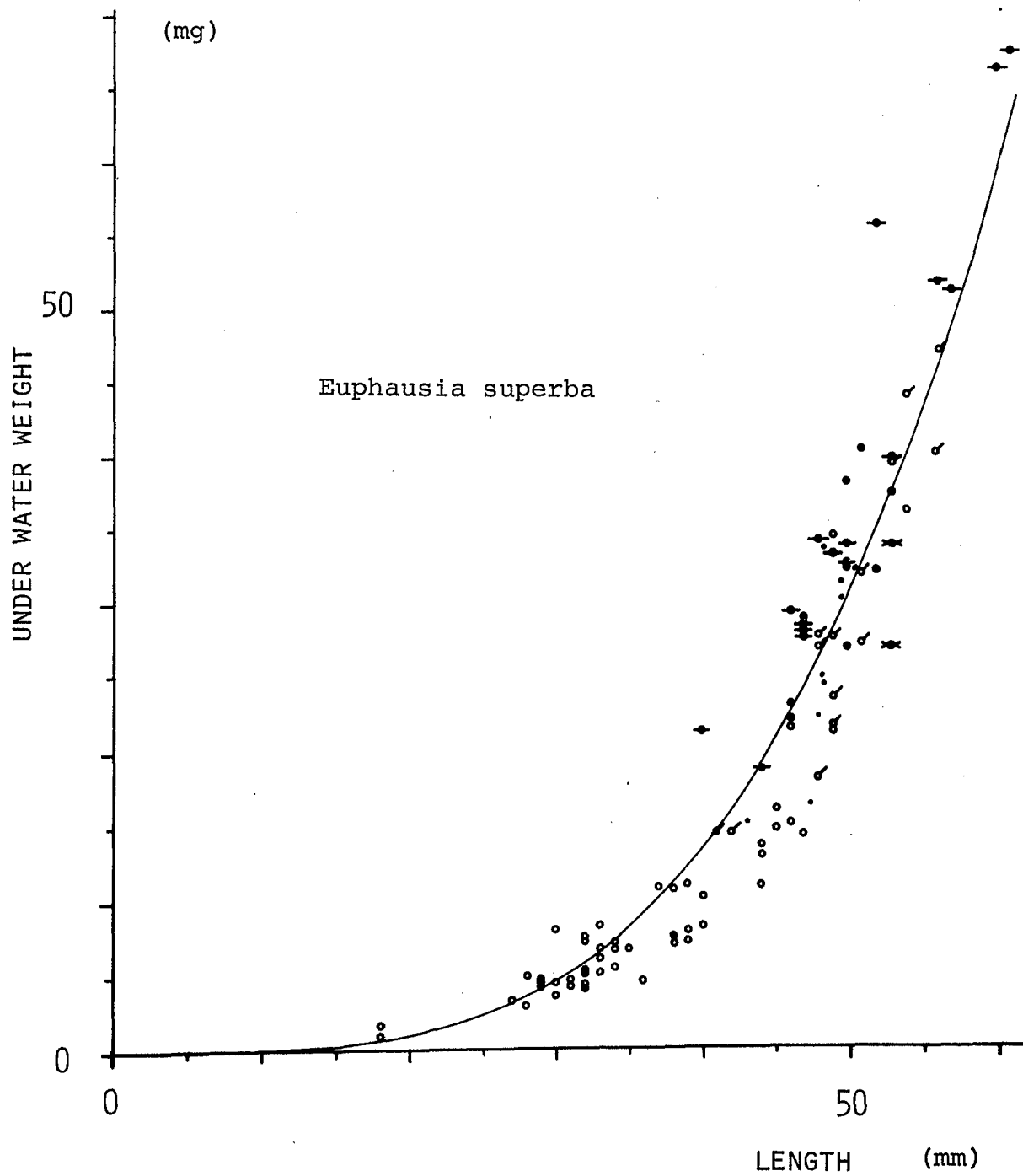


Abb. 36 Unterwassergewicht von *Euphausia superba* in Abhängigkeit zur Länge

$$W_{uw} = 1.73 \cdot 10^{-8} L^{3.67} \text{ [g, mm]} \quad n = 78 \quad r = 0.975,$$

Zeichen wie in Abb. 28, kleine Punkte Kontrollmessungen von BUCHHOLZ



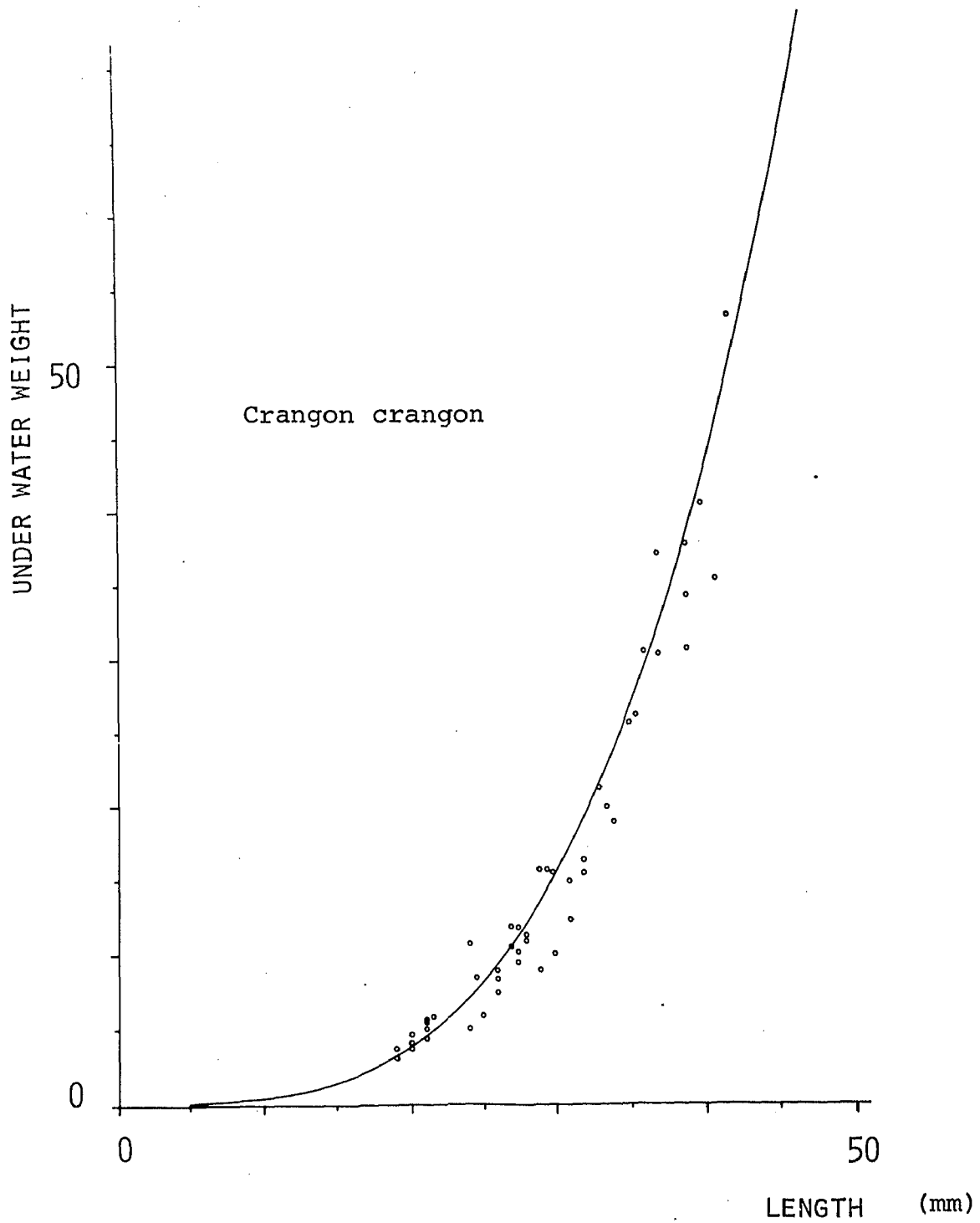


Abb. 37 Unterwassergewicht von *Crangon crangon* in Abhängigkeit zur Länge

$$W_{uw} = 1.09 \cdot 10^{-7} L^{3.48} \quad [g, mm] \quad n = 57 \quad r = 0.984$$

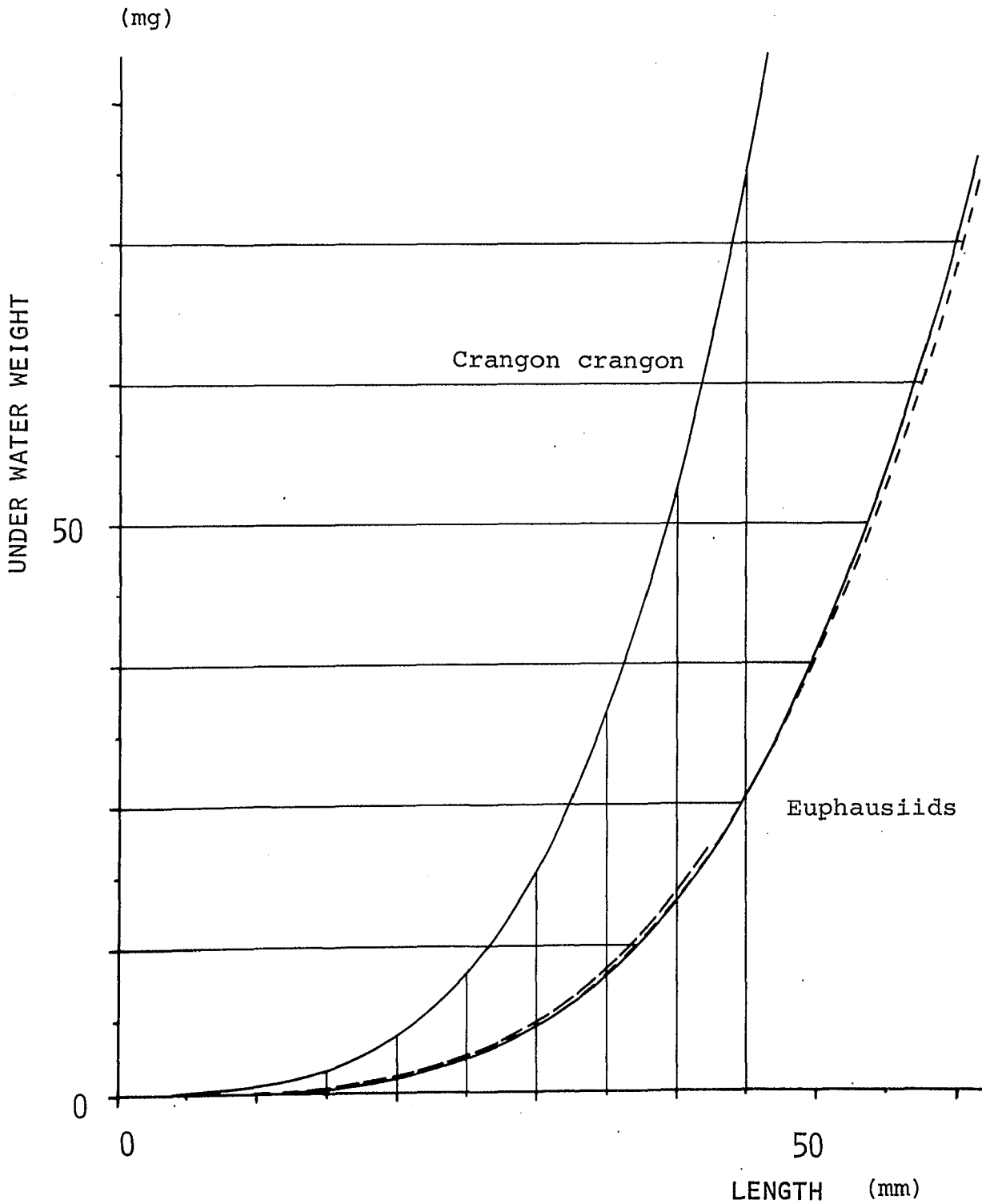


Abb. 38 Vergleich des Unterwassergewichtes von

*Euphausia superba*: — — — —

*Meganyctiphanes norvegica*: — — — —

und *Crangon crangon*.

Gemeinsame Beziehung der beiden Euphausiden Arten:

$$W_{uw} = 1.25 \cdot 10^{-8} L^{3.763} \text{ [g, mm]} \quad n = 190 \quad r = 0.978$$

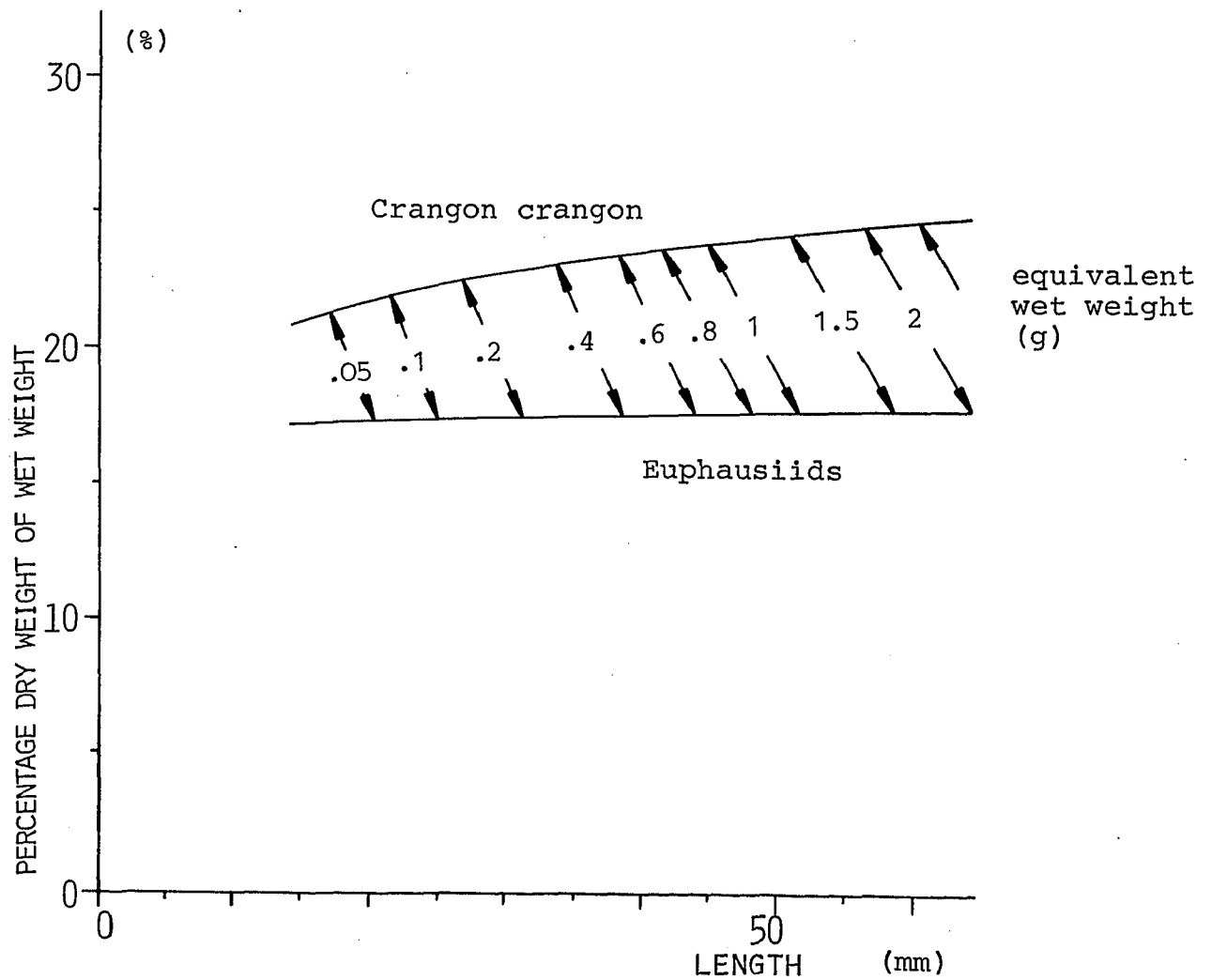


Abb. 39 Trockengewicht in Prozent vom Naßgewicht in Abhängigkeit zur Länge.  
Die Pfeile verbinden Tiere mit gleichem Naßgewicht

Euphausiiden :  $\% = 16.3 L^{0.020}$  [mm]  
*Crangon crangon*:  $\% = 15.3 L^{0.116}$  [mm]

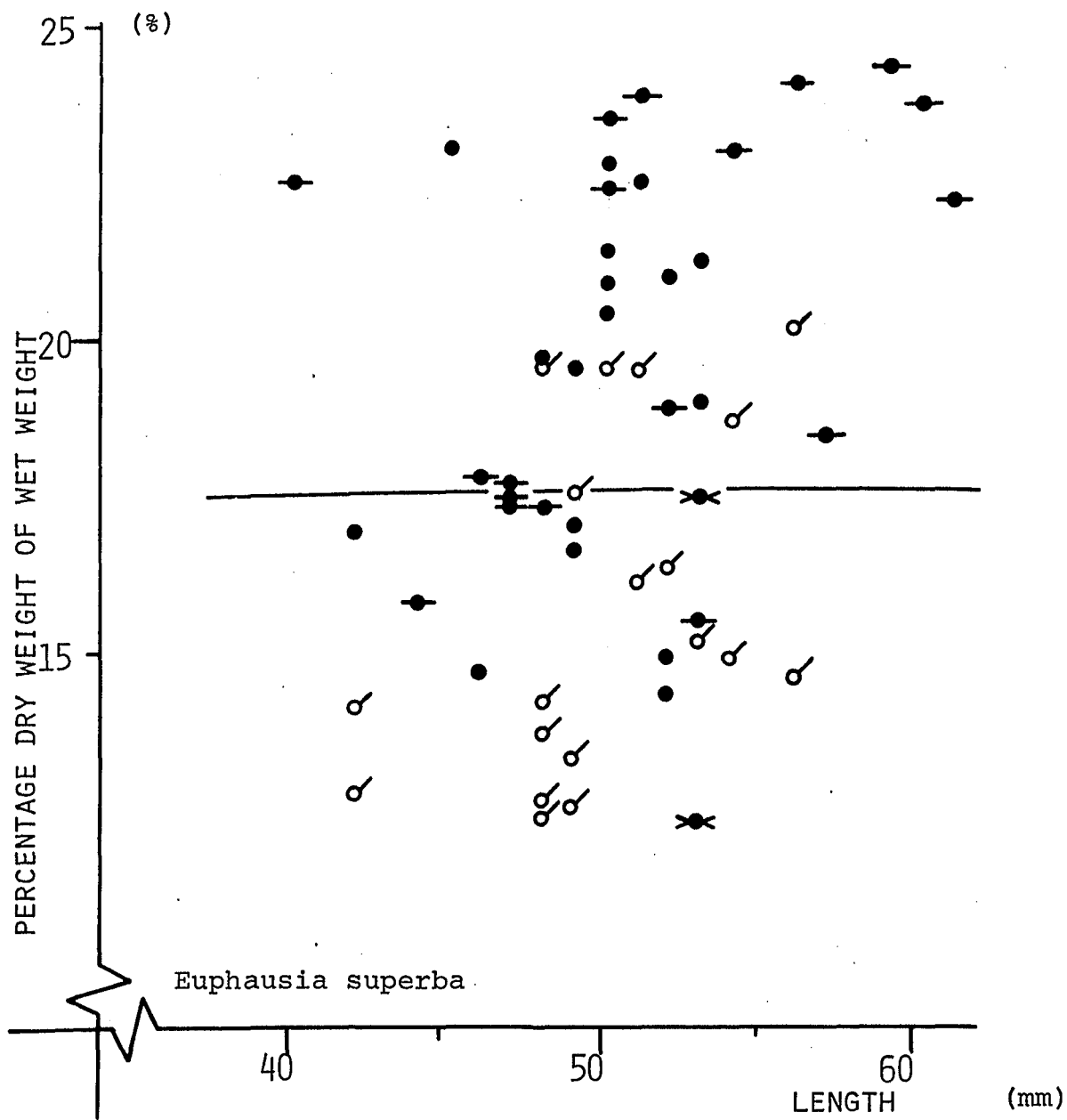


Abb. 40 Einzelwerte des Trockengewichtes in Prozent vom Naßgewicht bei adulten *E. superba*. Zeichen wie Abb. 28

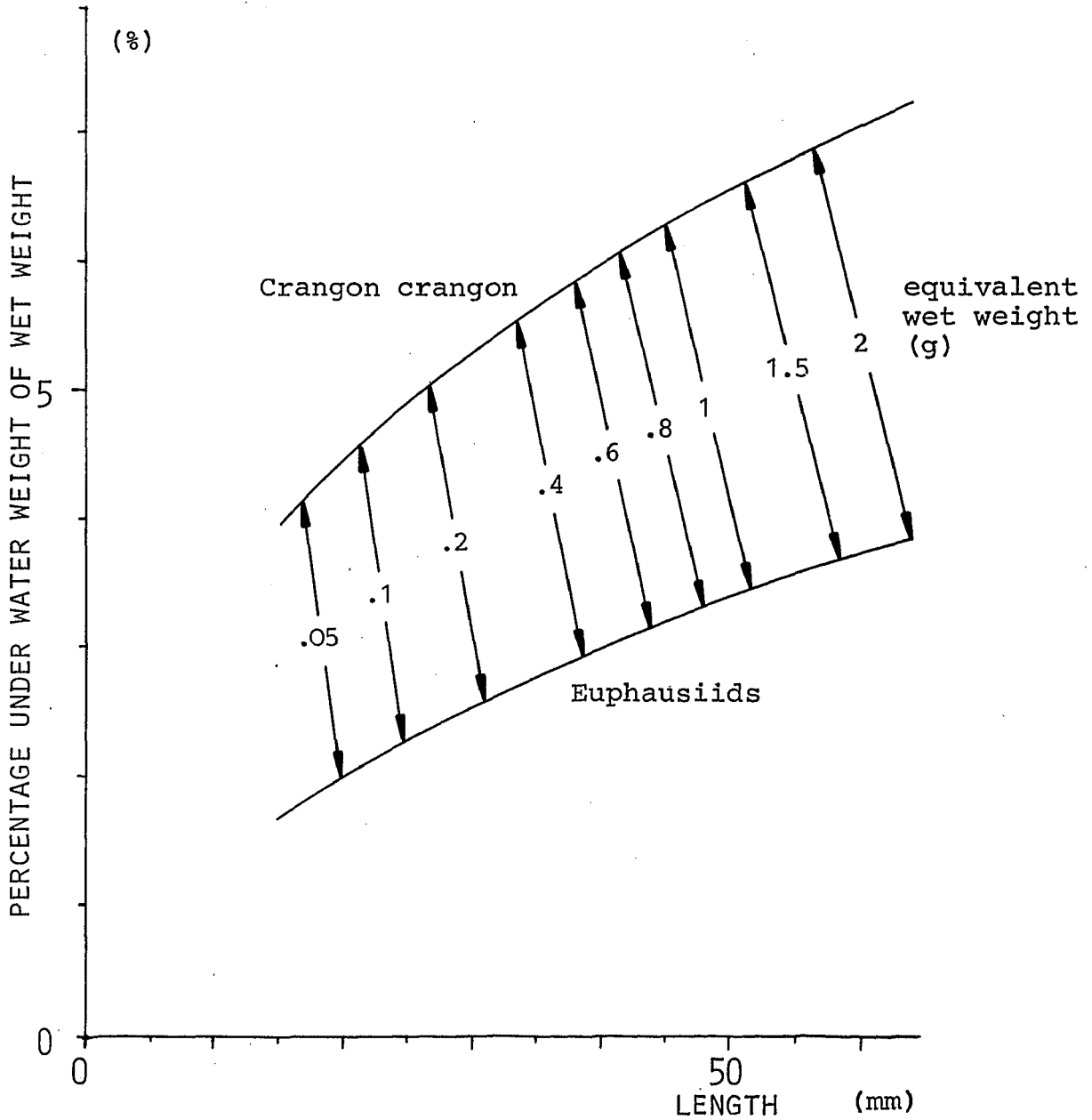


Abb. 41 Unterwassergewicht in Prozent vom Naßgewicht in Abhängigkeit zur Länge.

Die Pfeile verbinden Tiere mit gleichem Naßgewicht

Euphausiiden :  $\% = 0.338 L^{0.590}$  [mm]

Crangon crangon:  $\% = 1.26 L^{0.422}$  [mm]

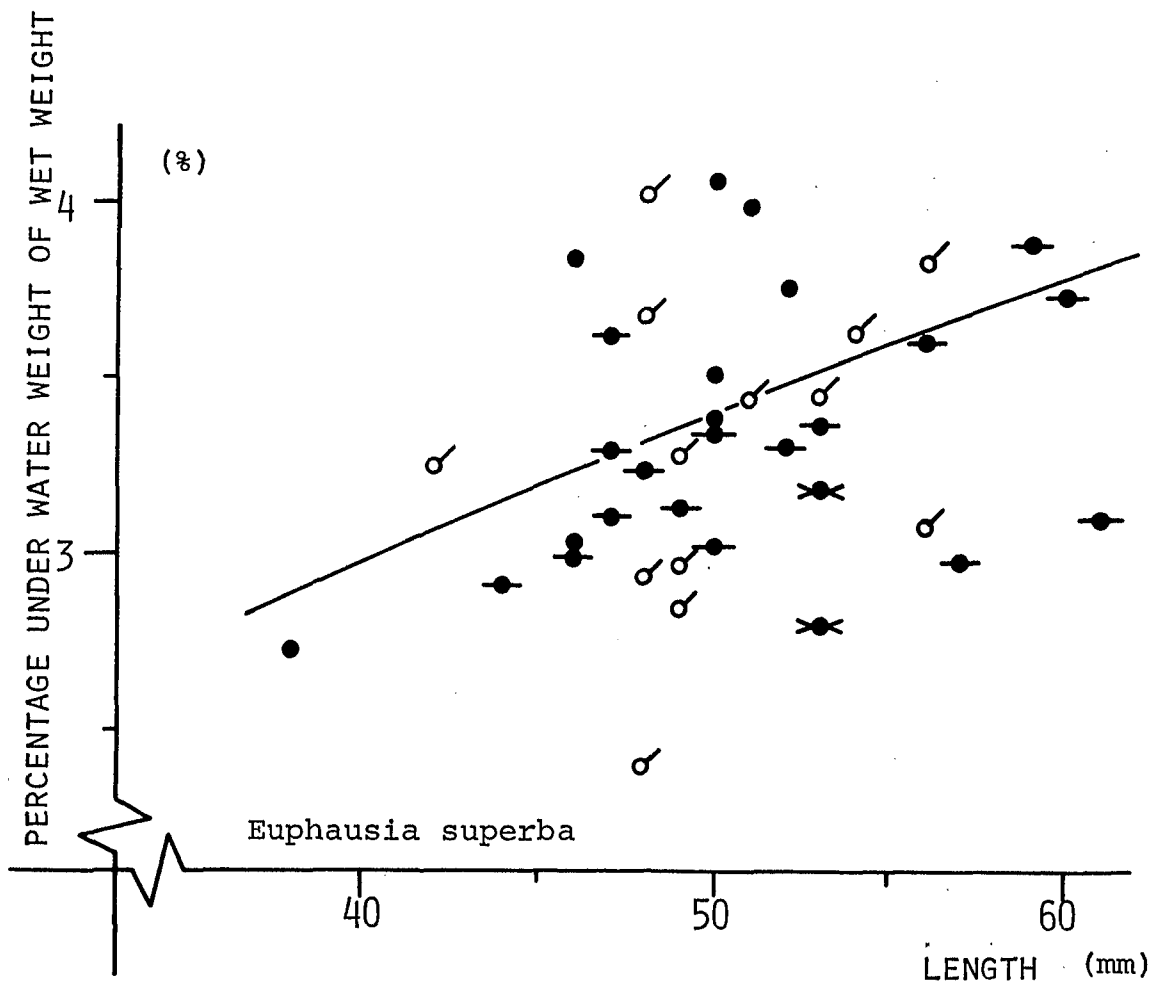


Abb. 42 Einzelwerte des Unterwassergewichtes in Prozent vom Naßgewicht bei adulten *E. superba*. Zeichen siehe Abb. 28

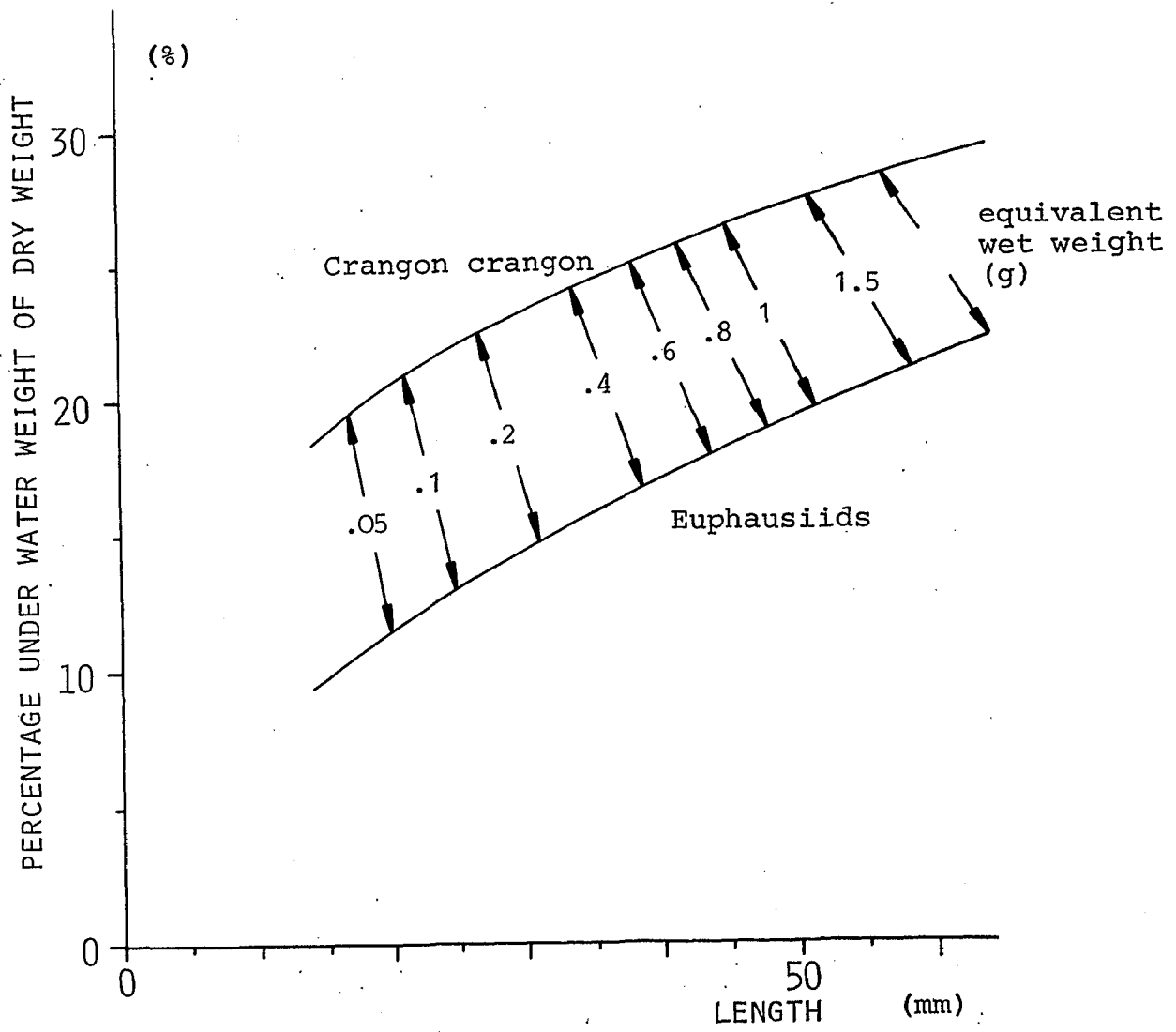


Abb. 43 Unterwassergewicht in Prozent vom Trockengewicht in Abhängigkeit zur Länge.  
 Die Pfeile verbinden Tiere mit gleichem Naßgewicht  
 Euphausiden :  $\% = 2.08 L^{0.570}$  [mm]  
 Crangon crangon:  $\% = 8.22 L^{0.306}$  [mm]

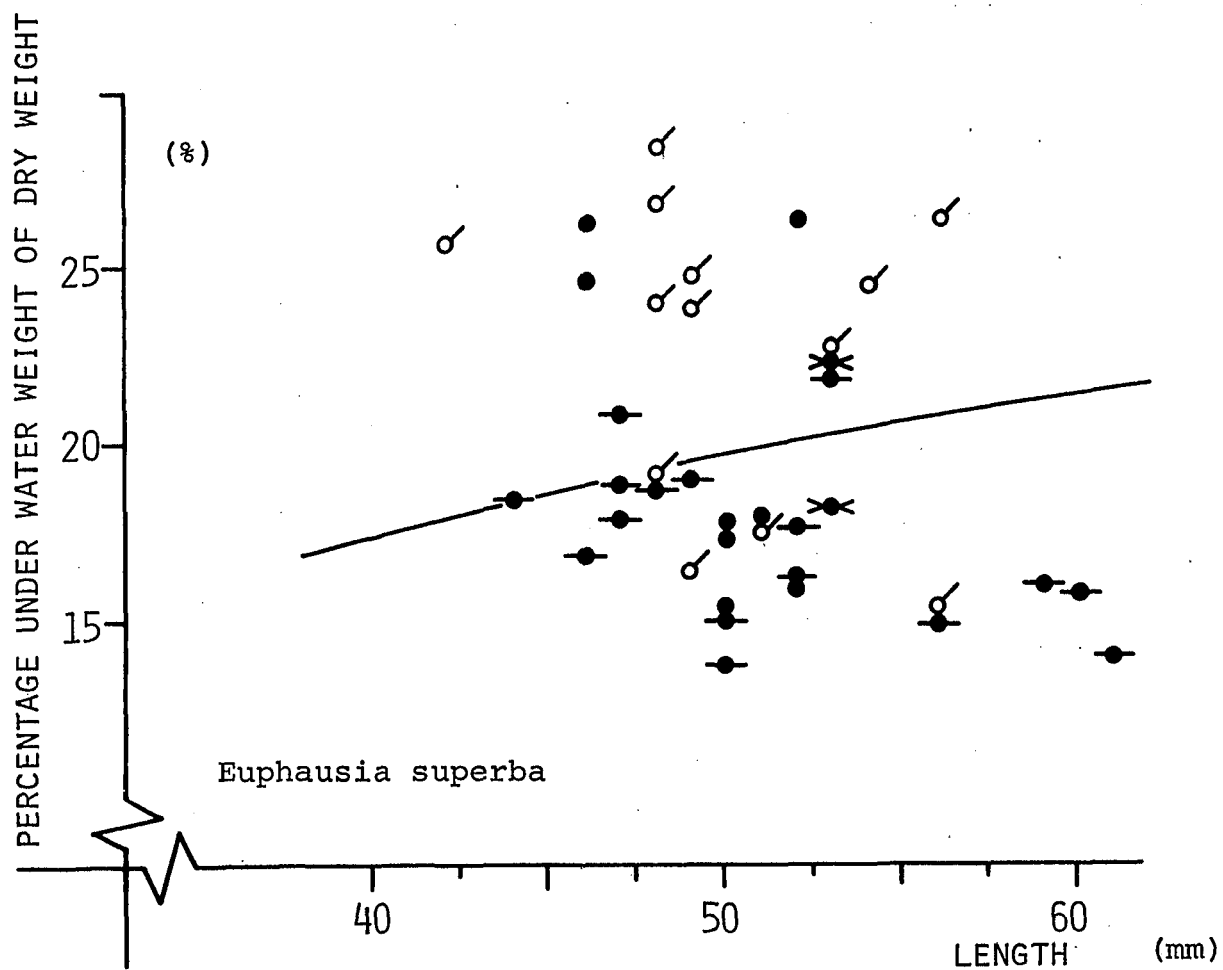


Abb. 44 Einzelwerte des Unterwassergewichtes in Prozent vom Trockengewicht bei adulten *E. superba*. Zeichen wie in Abb. 28



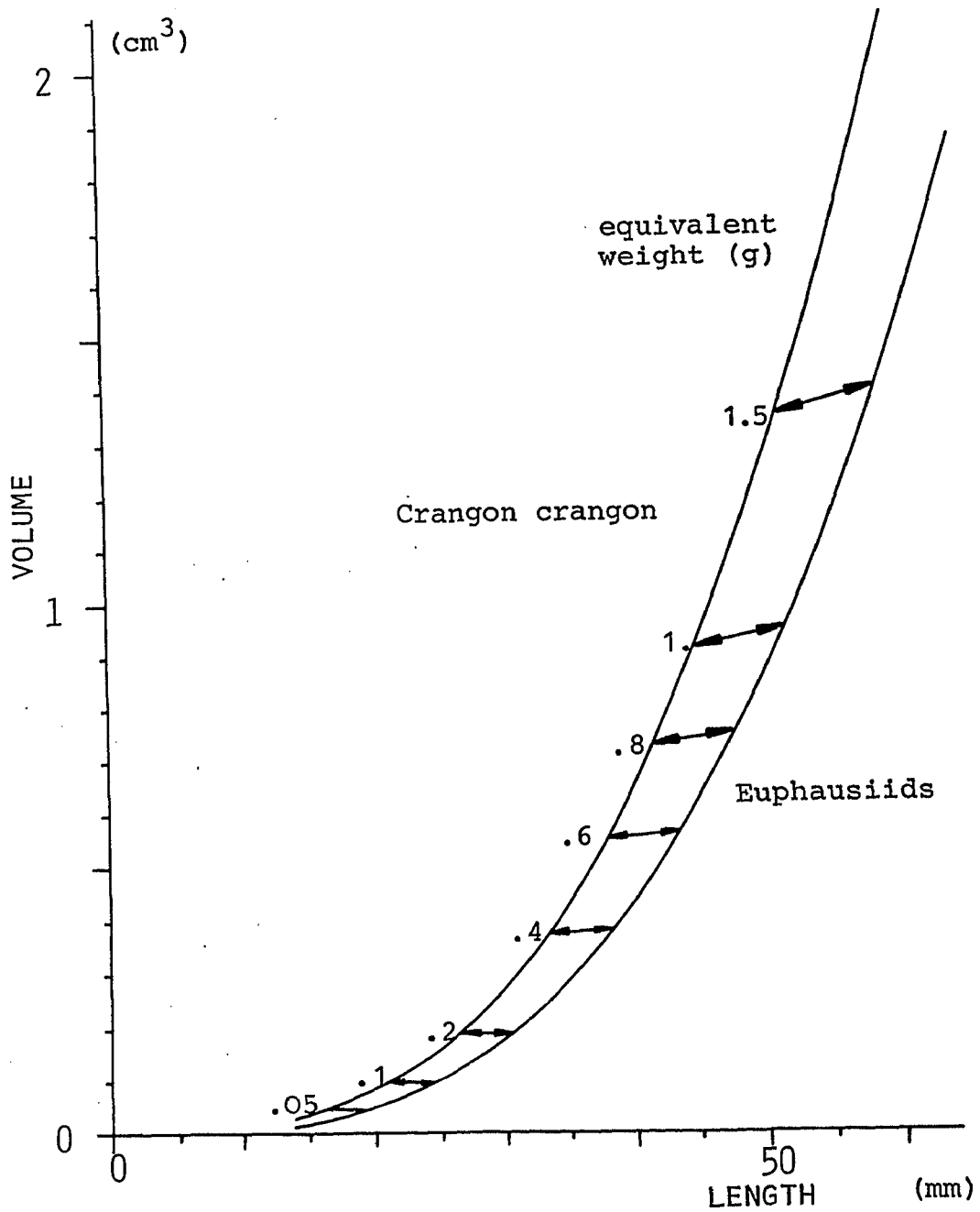


Abb. 45 Volumen in Abhängigkeit zur Länge.

Die Pfeile verbinden Tiere mit gleichem Naßgewicht

Euphausiiden :  $V = 3.67 \cdot 10^{-6} L^{3.16} \text{ [cm}^3, \text{ mm]}$

Crangon crangon:  $V = 8.49 \cdot 10^{-6} L^{3.04} \text{ [cm}^3, \text{ mm]}$

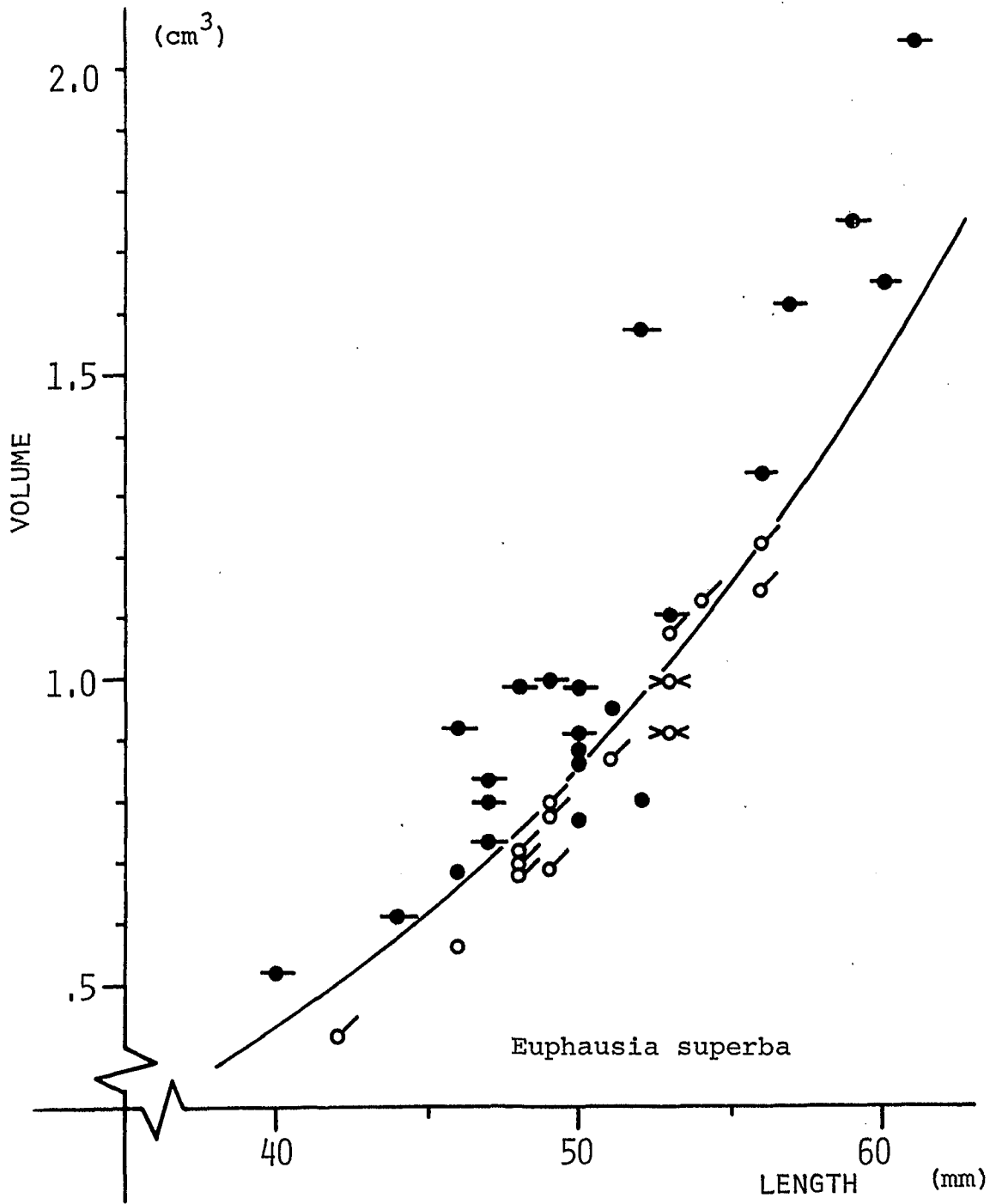


Abb. 46 Einzelwerte des Volumens bei adulten *E. superba*. Zeichen wie in Abb. 28

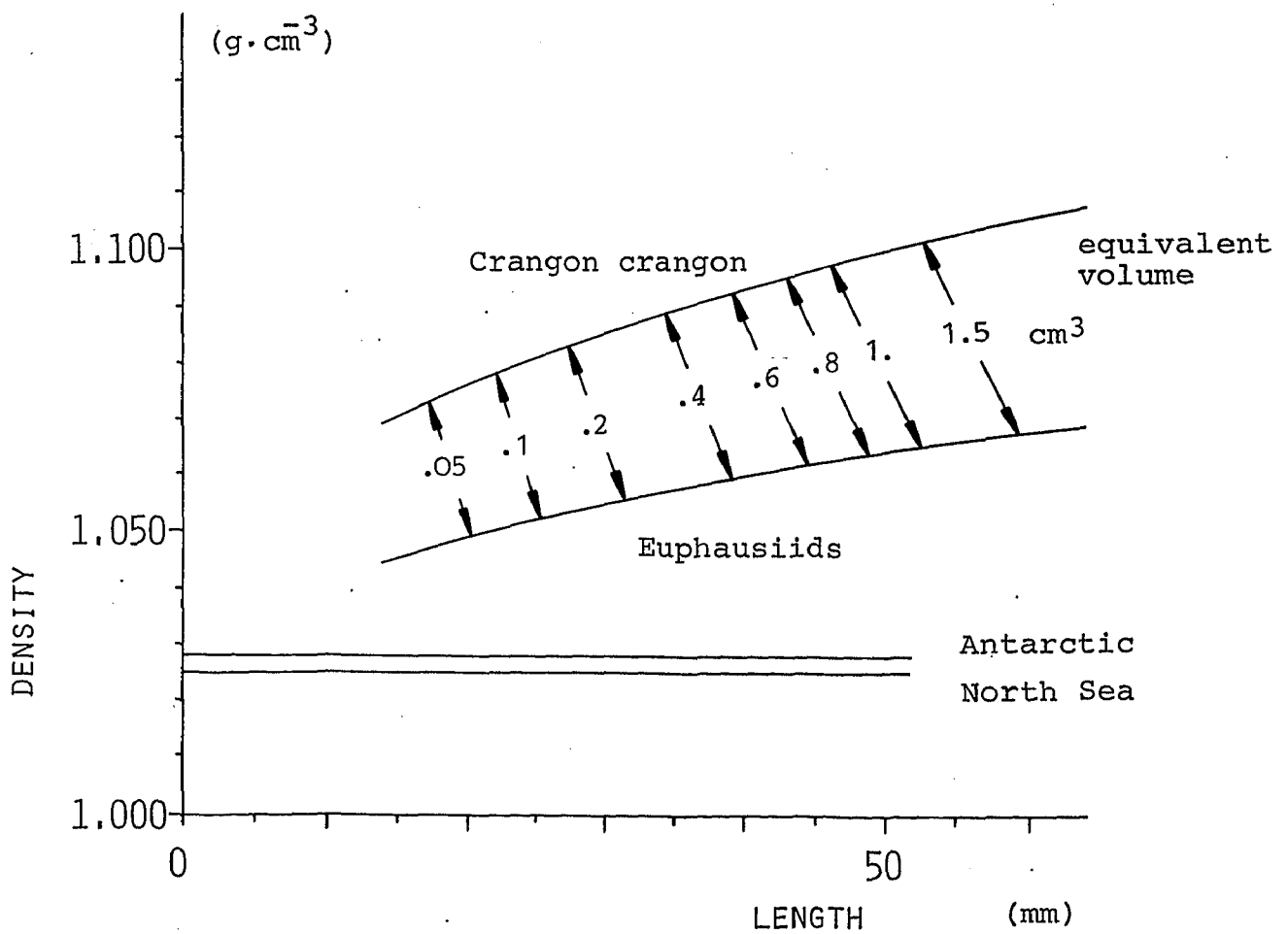


Abb. 47 Dichte in Abhängigkeit zur Länge. Die Pfeile verbinden Tiere mit gleichem Volumen. Eingetragen ist auch die Dichte von Nordseewasser und antarktischem Wasser.

Euphausiiden:  $= 1.028 (1 - 3.38 \cdot 10^{-3} L^{0.590})^{-1}$  [g·cm<sup>-3</sup>, mm]

C. crangon:  $= 1.028 (1 - 12.6 \cdot 10^{-3} L^{0.422})^{-1}$  [g·cm<sup>-3</sup>, mm]

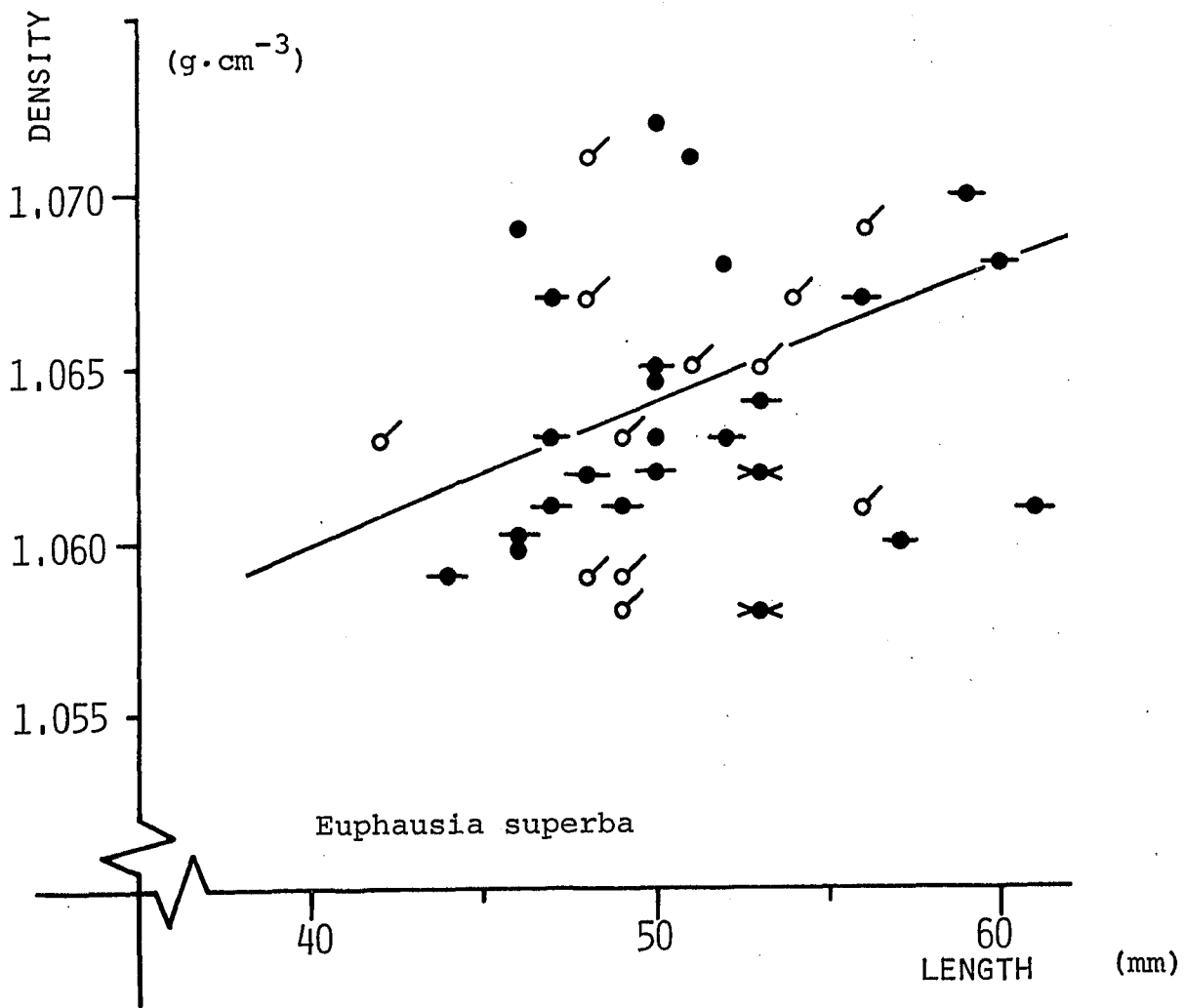


Abb. 48 Einzelwerte der Dichte bei adulten *E. superba*. Zeichen wie in Abb. 28

#### 4. Absinken und Energieaufwand der pelagischen Lebensweise

Da sich in den Netzfängen der Expedition nur sehr selten Krill-Leichen oder gar zersetzte Kadaver befanden, sollte untersucht werden, wie schnell toter Krill in die Tiefe absinkt. Diese Messungen erstreckten sich auch auf lebende, aber nicht mit den Pleopoden schlagende Tiere. Der vom Krill aufzubringende Energieaufwand, um ein Absinken zu verhindern, wurde durch zwei unabhängige Methoden abgeschätzt.

##### Material und Methode

Die Sinkgeschwindigkeit wurde ermittelt, indem frisch getöteter (durch O<sub>2</sub>-Mangel), unbeschädigter Krill entlang eines Meßrasters im Aquarium (4 °C und 35.5 ‰ S) absank und die Zeit gestoppt wurde. Eine Bestätigung der Absinkraten ergaben zwei Versuche in situ, in denen die Unterwasser TV-Kamera in 15 m Tiefe das Passieren von über Bord geworfenem Krill (Tierlängen zwischen 40 und 55 mm, Seegang Stärke 3 - 4) registrierte.

Die Messung der Sinkgeschwindigkeit des lebenden Krills erfolgte mit Hilfe der in Kapitel 1. beschriebenen Makro-Zeitdehner-Filmaufnahmen.

Die Respirationmessungen am Krill sind beschrieben in KILS, 1979. Die besondere Verhaltensweise von *Crangon crangon*, sich sowohl auf dem Boden zu bewegen, als auch frei im Wasser zu schweben, konnte dazu genutzt werden, aus der Differenz der Respirationsraten beider Zustände auf den Energieverbrauch fürs Schweben zu schließen. Dieser Umweg mußte beschritten werden, da Krill sich als rein pelagisches Tier nie auf den Boden setzt. Für diese Untersuchungen mit *Crangon crangon*

wurde eine neuartige Respirometrieanlage gebaut: Herkömmliche Meßmethoden haben einen zu großen Zeitfaktor, d.h. eine plötzliche Veränderung der Respirometrie gelangt erst nach einigen Minuten voll zur Anzeige; so lange behält das Tier in einer Respirometrikammer den Schwebestadium aber gar nicht bei, so daß die tatsächliche Respirometrie Steigerung während der Schwebephase nur teilweise erfaßt wird. Außerdem ändert sich im Versuch die dem Tier zur Verfügung stehende  $O_2$ -Sättigung (diese Änderung ermöglicht ja erst die Messung), wodurch die zu messende Respiration beeinflusst wird.

Das angewandte Meßsystem (Abb. 49) hat einen Zeitfaktor von nur 20 Sekunden und arbeitet bei gleichbleibender  $O_2$ -Konzentration. In der Respirometrikammer R befindet sich ein steriles Substrat aus Quarzsand und ein ca. 340 ml großer Wasserraum, in dem das Tier frei schweben kann. In einem geschlossenen Kreislauf, getrieben durch die Schlauchpumpe P, wird eine  $pO_2$ -Elektrode angeströmt, die ständig den  $O_2$ -Gehalt der Kammer mißt. Die Elektrode ist mit einem Grenzwertgeber L verbunden, der in diesem Fall auf 75 %  $O_2$ -Sättigung eingestellt ist. Durch die Respiration des Tieres verringert sich der  $O_2$ -Gehalt in der Kammer; sinkt er unter 75 %  $O_2$ -Sättigung, schaltet der Grenzwertgeber die Präzisions-schlauchpumpe  $P_2$  (verzögerungsarm an- und auslaufend) ein. Die Pumpe saugt Wasser aus der Respirometrikammer, welches aus Kontinuitätsgründen durch Wasser aus dem belüfteten Vorratsbehälter A ersetzt wird. Dieses Wasser ist 100 % gesättigt und erhöht die  $O_2$ -Sättigung in der Kammer wieder auf etwas über 75 %, so daß der Grenzwertgeber die Pumpe  $P_2$

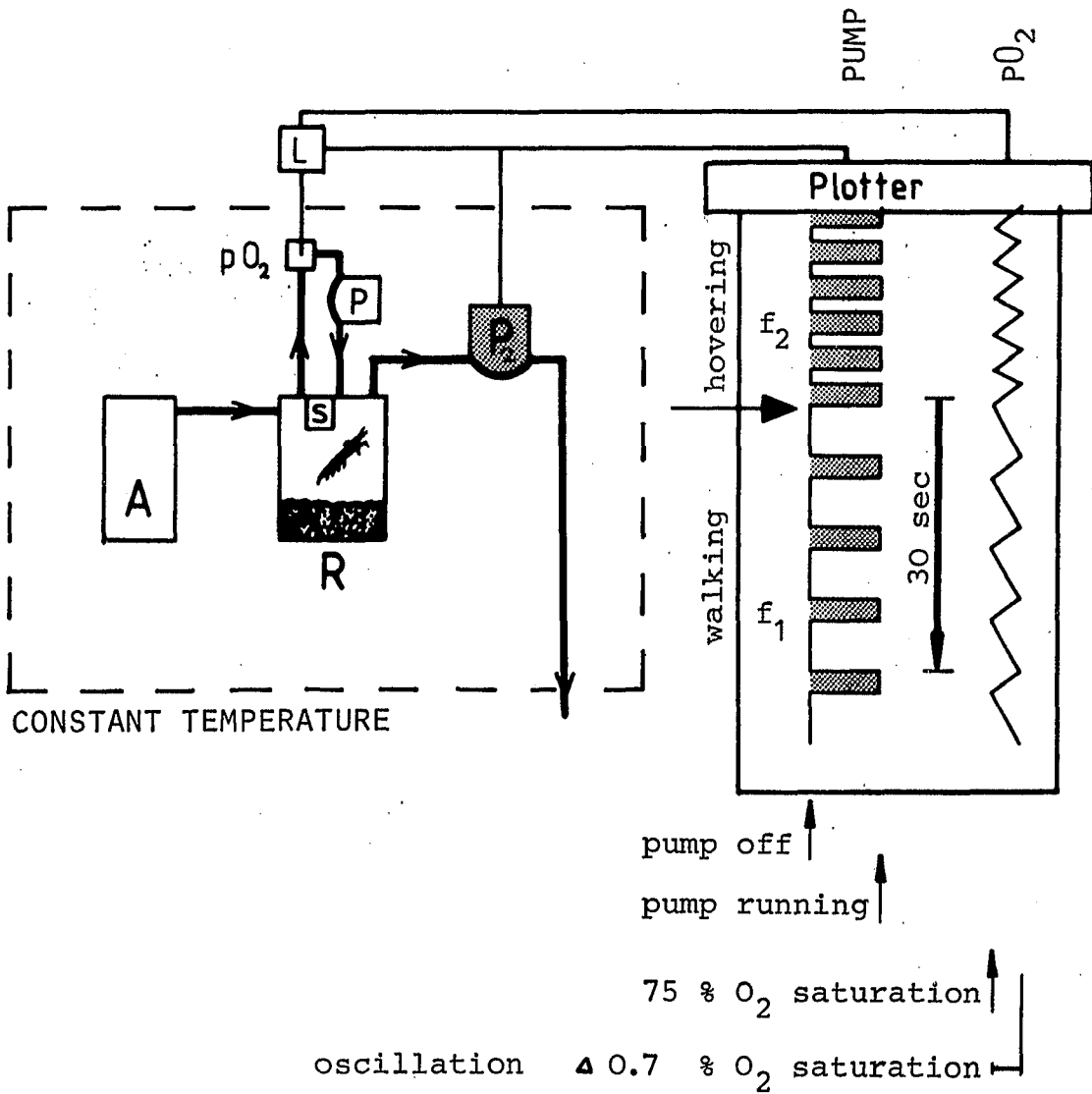


Abb. 49 Respirationsmeßanlage zur Erfassung kurzfristiger Respirationsänderungen bei gleichbleibender  $O_2$ -Spannung (Erläuterungen siehe Text)

R = Meßkammer,  $pO_2$  =  $pO_2$ -Elektrode, L = Grenzwertgeber, P = Pumpen

A = belüfteter Vorratsbehälter, S = Magnetrührer

stoppt, und der ganze Vorgang von vorn beginnt. So ergibt sich eine Frequenz, die der Respiration proportional ist. Die Laufzeiten der Pumpe  $P_2$  werden mit einem Plotter aufgezeichnet, der zur Kontrolle auch die  $O_2$ -Sättigung mitschreibt, die fast konstant bei  $75 \% \pm 0.36$  bleibt. Eine plötzliche Erhöhung der Respiration (Pfeil) gelangt bei dieser Meßmethode durch eine direkte Frequenzänderung ( $f_1$  auf  $f_2$ ) zur Anzeige.

Der quantitativen Berechnung liegt folgende Überlegung zu Grunde:

Die gemessene Laufzeit der Pumpe  $P_2$  in einem bestimmten Zeitintervall ist proportional der ausgetauschten Wassermenge, aus welcher das Tier 25 % der  $O_2$ -Sättigung ( $100 \% - 75 \%$ ) veratmet hat:

$$Q = \frac{(100 - d_{\%}) \cdot C_{TSP} \cdot F \cdot 36}{t \cdot W \cdot 1000}$$

$Q$  = Sauerstoffverbrauch des Tieres  $[\text{mg } O_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}]$

$d_{\%}$  =  $O_2$ -Sättigung des ausfließenden Wassers [%]

$C_{TSP}$  =  $O_2$ -Gehalt von 100 % gesättigtem Wasser bei  
Versuchsbedingungen T S P  $[\text{mg } O_2 \cdot \text{l}^{-1}]$

$t$  = Zeit des Meßintervalls [s]

$F$  = Durchfluß im Meßintervall [ml]

$W$  = Gewicht des Versuchstieres [g]

Die Meßanlage wurde bei  $20^{\circ}\text{C}$  ( $\pm 0.03^{\circ}\text{C}$ ) gehalten



## Ergebnisse

### 4.1. Sinkgeschwindigkeit von totem Krill

Toter Krill sinkt in waagerechter Lage gleichmäßig und ohne zu taumeln. Der Rücken weist hierbei nach unten, die Pleopoden und der Fangkorb werden hinterhergezogen. Abb. 50 zeigt die für tote Tiere gemessenen Sinkgeschwindigkeiten. Es besteht ein Zusammenhang zwischen Größe der Tiere und Absinkgeschwindigkeit (Begründung siehe Seite 32). Die ermittelten Sinkgeschwindigkeiten für toten, adulten Krill liegen bei fast  $5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ ; ein hoher Wert: In einer Stunde sinken die Tiere 190 m ab, selbst bei einer Wassertiefe von 3000 m wird der Boden bereits nach 16 Stunden erreicht. So ist es nicht verwunderlich, daß Krill-Leichen recht selten in den pelagischen Netzen gefunden werden. Sie müßten sich aber am Boden in großer Zahl feststellen lassen.

### 4.2. Sinkgeschwindigkeit von lebendem Krill

Lebender Krill schlägt fast immer mit seinen Pleopoden. Nur gelegentlich konnte beobachtet werden, daß der Pleopodenschlag gestoppt wurde. Das Tier sank dann sofort ab, nahm aber reflexartig eine charakteristische, starre Haltung an (Abb. 51): Das Abdomen mit ausgebreitetem Telson wird stark nach oben durchgebogen, der Fangkorb ist geöffnet und die Pleopoden sind weit aufgespreizt. Jene V-förmige Durchbiegung des Körpers bewirkt, daß trotz des hoch liegenden Massenschwerpunktes das Tier nicht umkippt. Die durch Telson, Fangkorb und Pleopoden gebildeten Flächen dienen sicherlich als eine Art Fallschirm, der die Absinkgeschwindigkeit reduzieren soll. Diese Annahme wird durch Abb. 52 gestützt: Eingezeichnet sind die Regressionslinien toter Tiere aus der Abb. 50

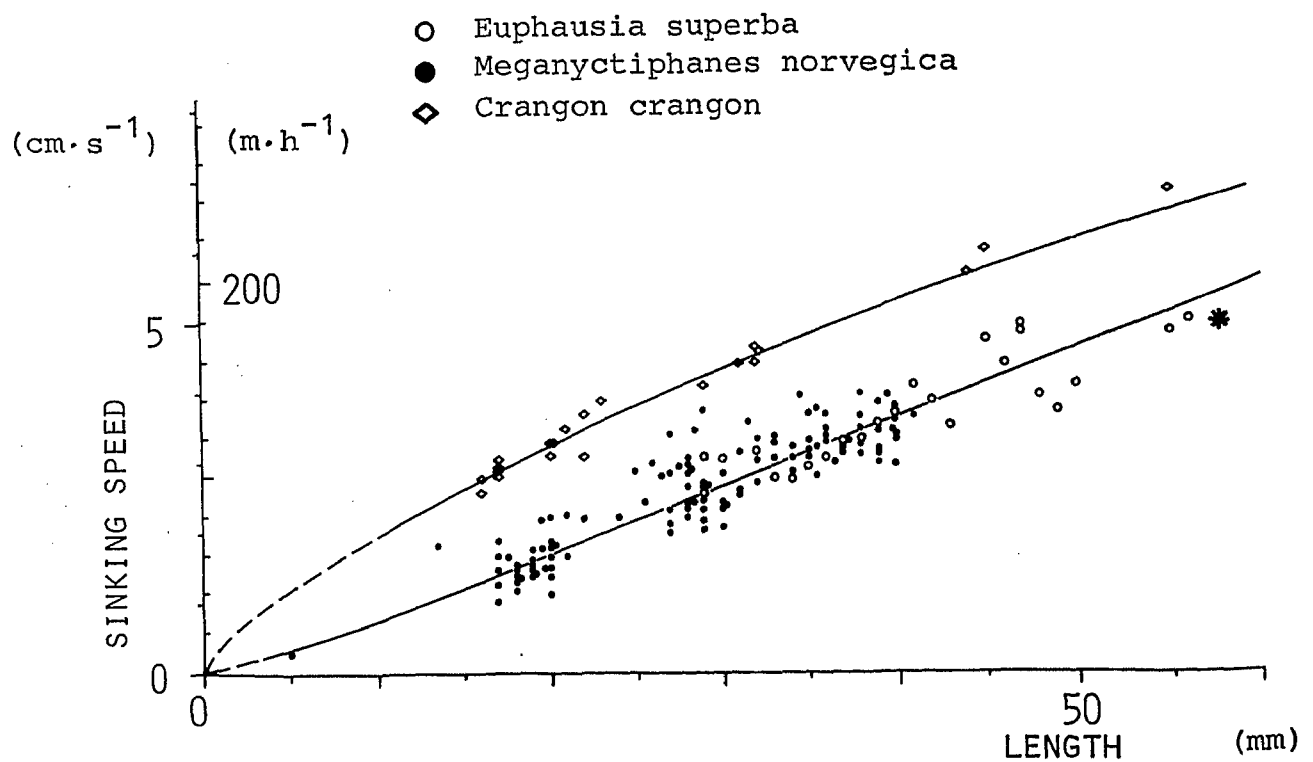


Abb. 50 Absinkgeschwindigkeit von toten Tieren

Stern: theoretisch errechnete Sinkgeschwindigkeit von Krill (siehe Kapitel Hydrodynamik)

Euphausiden :  $v = 0.0701 L^{1.07} [\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}, \text{mm}] r = 0.933$

Crangon crangon:  $v = 0.393 L^{0.701} [\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}, \text{mm}] r = 0.986$

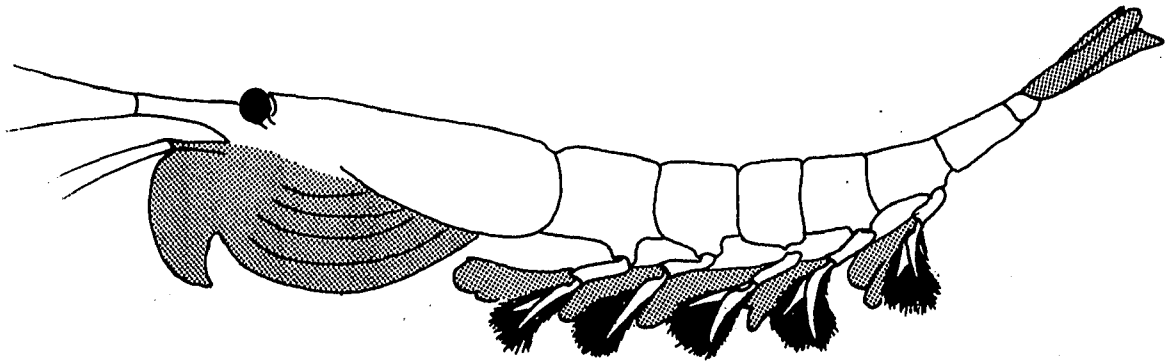


Abb. 51 Haltungs Reflex des lebendigen Krills während des Absinkens bei gestopptem Pleopodenschlag (hintere Beine und Fangkorb schraffiert).  
Zeichnung nach einem Photo

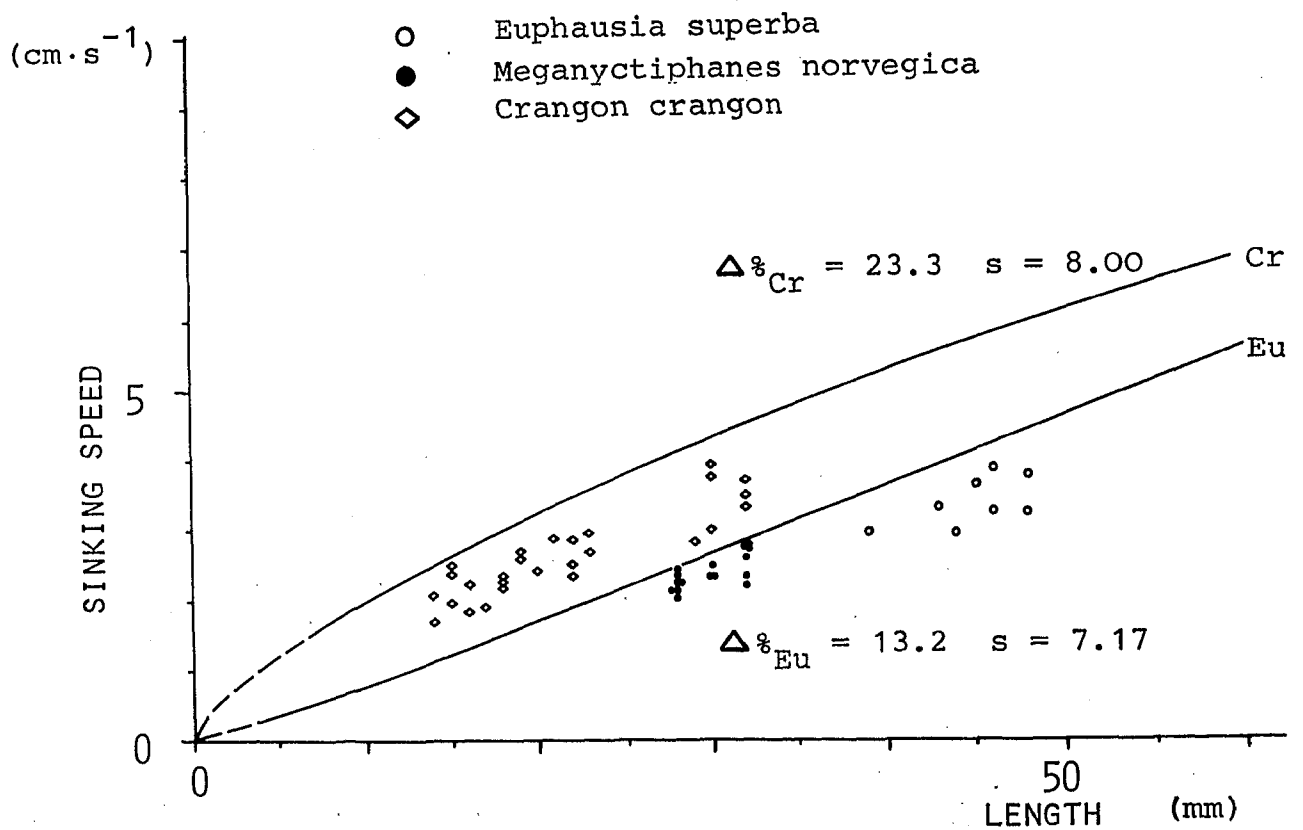


Abb. 52 Verringerung der Absinkgeschwindigkeit durch den Haltungs-Reflex.

$\Delta\%$  für *Euphausia superba* und *Meganyctiphanes norvegica* nicht  
 signifikant verschieden:  $t = 1.28$   $t_{5\%} = 2.13$

Die Kurven zeigen die Sinkgeschwindigkeit von totem Krill bzw. Crangon  
 (s. Abb. 50)

und die Absinkgeschwindigkeiten lebender Tiere in der beschriebenen Körperhaltung (Punkte): Gegenüber totem Krill ist die Sinkgeschwindigkeit um durchschnittlich 13.8 % ( $s = 8,00$ ) verringert; der Krill versucht also, durch einen Haltungs-Reflex das Absinken zu bremsen. Doch selbst unter Ausnutzung dieser "Fallschirm" - Hilfe würde ein adultes Tier im Laufe eines Tages 3800 m tief absinken; ein Umstand, welcher der pelagischen Lebensweise des Krills nicht gerade zuträglich ist.

#### 4.3 Energiebedarf, um ein Absinken zu verhindern.

Eine im Flugzeugbau für energetische Berechnungen übliche Methode geht davon aus, daß die zum Schweben ohne Höhenverlust notwendige Energie in einem bestimmten Zeitraum mindestens der Energie entspricht, die nötig wäre, das Objekt um die Strecke zu heben, welche es in dem Zeitraum (ohne Antrieb) abgesunken wäre, wobei der Grenzwert  $\lim_{\Delta t \rightarrow 0}$  in den Fall des Schwebens übergeht.

Wendet man diese Methode auf den Krill an, so läßt sich der Energiebedarf fürs Schweben, i.e. für die pelagische Lebensweise, kalkulieren. Zu bedenken ist, daß hierbei die aufs Wasser übertragene Energie berechnet wird, die natürlich geringer ist, als die vom Tier tatsächlich durch Respiration aufzubringende Energie, deren Weitergabe auf dem Weg vom ATP über Muskeln, Pleopoden bis zur resultierenden Propulsionskraft mit Verlusten verbunden ist. Aus den ermittelten Unterwassergewichten (Abb. 38), den Sinkgeschwindigkeiten (Abb. 52) und der Erdbeschleunigung läßt

sich folgende Funktion ableiten:

$$\text{Leistung } P = m \cdot g \cdot h \cdot t^{-1}$$

$$= \frac{W_{uw} \text{ [kg]} \text{ (s. Abb. 38)} \cdot g \text{ [m} \cdot \text{s}^{-2}] \cdot h \text{ [m]} \text{ (s. Abb. 50 und 52)}}{t \text{ [s]}}$$

$$= \frac{1.25 \cdot 10^{-8} L^{3.76} \cdot 9.81 \cdot 0.862 \cdot 7.01 \cdot 10^{-2} L^{1.07} \cdot 10^{-2}}{\sqrt{1(60^{-1} \cdot 60^{-1} \cdot 24^{-1})}}$$

$$P = 6.54 \cdot 10^{-9} L^{4.83} \quad [\text{J} \cdot \text{d}^{-1}, \text{ mm}]$$

Für einen z.B. 60 mm langen Euphausiden beträgt der Energieaufwand fürs Schweben 2.5 Joule pro Tag. Die Energie pro Gramm Körpergewicht (und auch pro  $\text{cm}^3$  Körpervolumen) ist in Abhängigkeit zur Länge in Abb. 53 dargestellt.

Daß mit der Tierlänge die aufzubringende Energie pro Körpereinheit, i.e. der Resporationsanteil fürs Schweben, steigt, ist bemerkenswert. Diese Entwicklung verläuft konträr der Gesamtrespiration, die mit der Größe der Tiere abnimmt. Nach BERTALANFFY et al., 1953, sinkt die Respiration pro Körpereinheit bei Crustaceen etwa mit dem Kehrwert der Länge. Diese Schere klafft um so weiter auseinander, je größer die Tiere werden: Obwohl pro Körpereinheit ein 60 mm langer Krill demnach über einen geringeren Gesamtstoffwechsel verfügt, ist im Vergleich zu einem 5 mm Krill sein Schwebestoffwechsel um das 61-fache größer (absolut muß der große Krill 165000 mal mehr Energie aufwenden, bei 2700-fachem Körpergewicht).

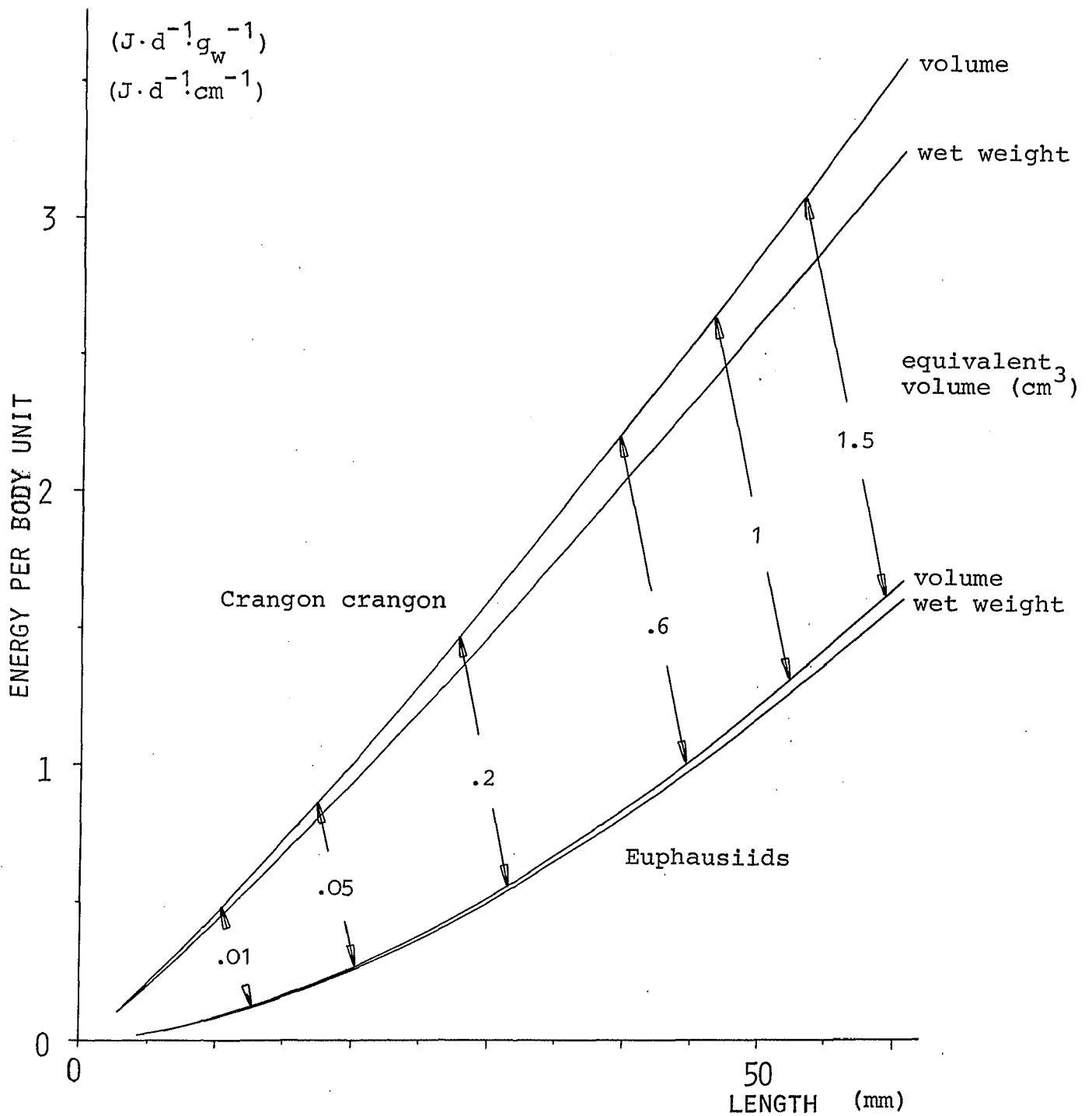


Abb. 53 Energiebedarf pro Körpereinheit für eine pelagische Lebensweise  
 (die Pfeile verbinden Tiere mit gleichem Körpervolumen, Erläuterungen  
 siehe Text)

Euphausiiden :  $P/W_w = 1.75 \cdot 10^{-3} L^{1.66} [J \cdot d^{-1} \cdot g_w^{-1}, mm]$

Crangon crangon:  $P/W_w = 32.1 \cdot 10^{-3} L^{1.12} [J \cdot d^{-1} \cdot g_w^{-1}, mm]$

Aus physiologischer Sicht bringt die Vergrößerung des Körpers also auf keinen Fall Vorteile für eine pelagische Lebensweise, eher dürfte die immer ungünstiger werdende Energiebilanz als limitierender Faktor für die Größe pelagischer Crustaceen wirken.

#### 4.4 Tauglichkeit für eine pelagische Lebensweise und Adaptationen

Welche Umstände machen es dem adulten Krill so schwer, sich im Wasser zu halten, und hat er Adaptationen für seine pelagische Lebensweise entwickelt? Auf diese Fragen hin sollen einige der im Kapitel "Biometrische Grunddaten" dargestellten Ergebnisse, besonders im Vergleich zwischen den pelagischen Euphausiden und den überwiegend bentisch lebenden *Crangon crangon* analysiert werden.

Das in Abb. 38 dargestellte Unterwassergewicht steigt mit der Länge schneller an ( $L^{3.76}$ ) als das Naßgewicht ( $L^{3.173}$ , Abb. 30); deshalb fällt der prozentuale Anteil des Unterwassergewichtes vom Naßgewicht bei großen Tieren mehr ins Gewicht, so daß ein adulter Krill auch unter Wasser noch etwa 3 % seines Gewichtes über Wasser behält (Abb. 41). Der Grund hierfür ist, daß das Volumen, und damit die den Auftrieb bestimmende Wasserverdrängung (Abb. 45), nicht so schnell wächst wie das Naßgewicht (Abb. 28); somit weisen größere Tiere eine höhere Dichte auf. Wie dieses Phänomen der Dichteänderung mit der Länge zu erklären ist, müssen weitere chemische Analysen des Krills zeigen. Einen Hinweis geben KRYUCHKOVA et al., 1969, die bei juvenilem Krill einen höheren Fettgehalt fanden.



Die Dichte des adulten Krills (Abb. 47 ) ist mit  $\rho = 1.070 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$  für ein pelagisch lebendes Tier außergewöhnlich hoch. Nach ALEYEV, 1977, haben pelagisch lebende Tiere meist Dichten ähnlich der des Meerwassers; von 67 untersuchten Arten aus verschiedenen Tierstämmen lagen alle Werte unterhalb  $1.055 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ . Wo die Dichte der Körpergewebe diesen Wert überschreitet, verfügen die Tiere über diverse Auftriebshilfen: Gasgefüllte Räume bei Cephalopoden und Fischen oder große Fett-Depots (20 - 30 % des Naßgewichtes), oft verbunden mit einer Dekalzifikation von Skelettelementen, hohem Ammonium-, niedrigem Natriumgehalt und erhöhtem Wassergehalt, so daß die Gesamtdichte wieder unter 1.055 liegt. Euphausiden mit einer Körperlänge von mehr als 30 mm fallen aus diesem Rahmen deutlich heraus.

Obwohl es dem Krill nicht gelungen ist, seine Dichte den für eine pelagische Lebensweise üblichen Werten anzugleichen, zeigt er doch einige Adaptationen, die ihm das Schweben erleichtern. Der Vergleich mit dem überwiegend benthisch lebenden *Crangon crangon* gibt einige Hinweise. Dieses Tier bietet sich an, da Körperbau, Größe und Habitus vergleichbar sind, und die Arten systematisch relativ nahe zusammenstehen (beide Eucarida). Während der Nacht schwimmt *C. crangon* für einige Stunden mit Hilfe seiner Pleopoden in einer dem Krill sehr ähnlichen Weise, die meiste Zeit lebt er am Boden, auf dem er sich mit den Thoracopoden fortbewegt.

In sämtlichen Regressionen der Abb. 39, 41, 43, 45, 47 und 50 liegt *C. crangon* deutlich oberhalb der Euphausiden. Um den Vergleich gleich schwerer Tiere zu erleichtern, wurden diese in den Abbildungen durch Pfeile verbunden (gleich schwere Tiere beider Arten sind nicht genau gleich lang). So haben die Euphausiden ihren Wassergehalt gegenüber *C. crangon* erhöht (Abb. 39). Der Gewichtsersparnis dient sicherlich auch, daß der Krill die für Crustaceen seiner Größe sonst typischen (schweren) Kalkeinlagerungen reduziert hat; seine Kutikula besteht aus einer sehr dünnen, durchsichtigen (Abb. 26) und relativ weichen Chitinschicht. Der Fettgehalt von durchschnittlich 3 % (bezogen auf Naßgewicht, GRANTHAM, 1977, Zusammenfassung von 19 Autoren) trägt in geringem Umfang auch zum Auftrieb bei.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß der Krill bezüglich seiner Dichte eine Mittelstellung einnimmt zwischen benthischen und pelagischen Tieren. Fische benötigen zum Schweben eine Schwimmblase, deren Volumen gewöhnlich 5 - 10 % des Tiervolumens ausmacht (ALEXANDER, 1959 a,b); wollte adulter Krill ohne Energieaufwand schweben, müßte er eine Schwimmblase von immerhin 3 % seines Körpervolumens besitzen. Bei kleinen Euphausiden liegen diese Verhältnisse etwas günstiger und rücken mehr in die Nähe der für pelagische Tiere üblichen Werte. Hinweise hierfür findet man auch im Schwimmverhalten. Wie Abb. 54 zeigt, bewegen sich die relativ kleinen *M. norvegica* viel ungezwungener im Raum als *E. superba* (Abb. 24, Theorie siehe Kapitel "Beziehungen zu g"); sie sind also im Vergleich zu den großen *E. superba* unabhängiger

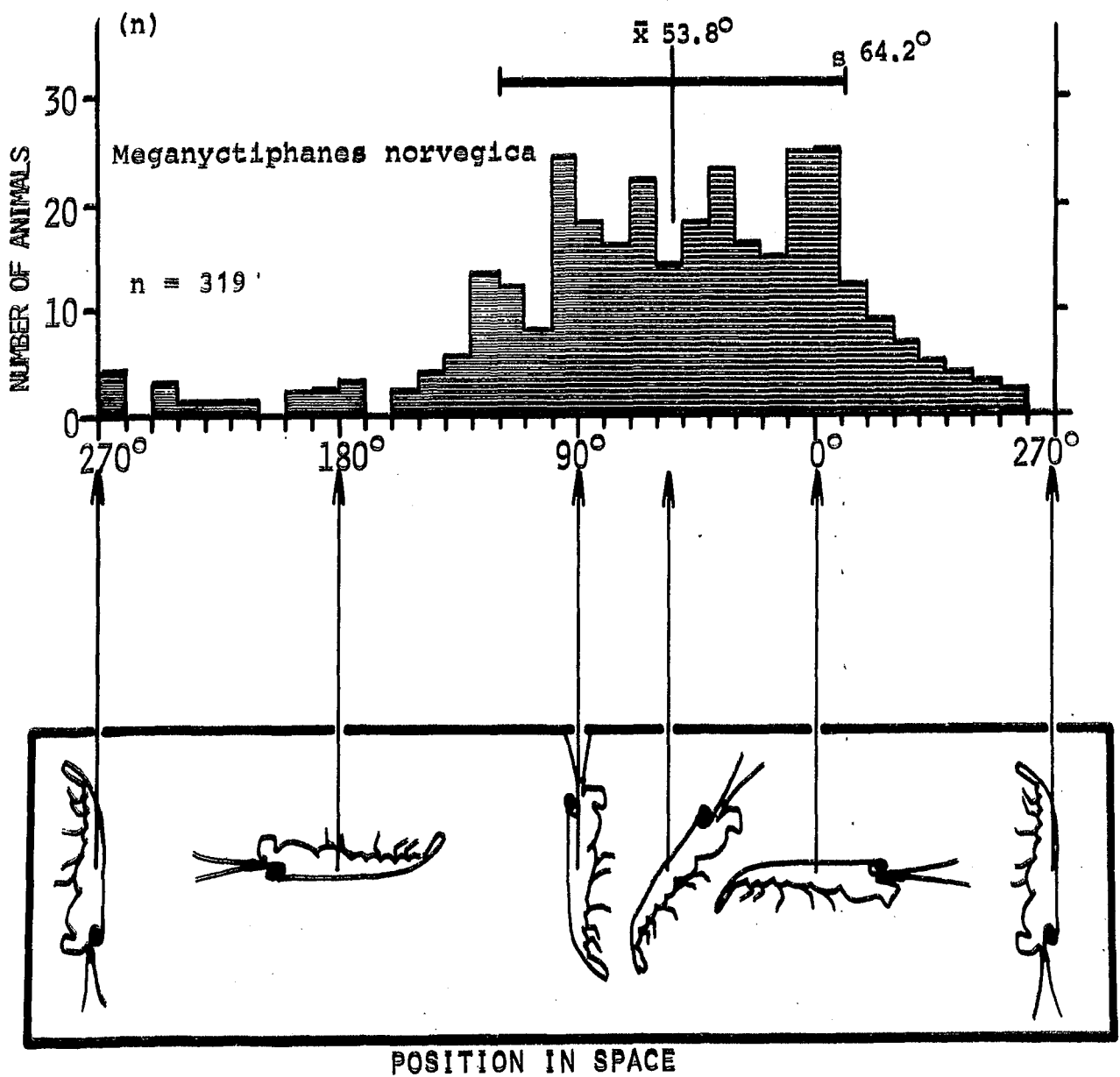


Abb. 54 Häufigkeitsverteilung der Schwimmwinkel von 319 *Meganyctiphanes norvegica* (Erläuterungen siehe Text)

von der Erdbeschleunigung. Es sei hier angemerkt, daß der mittlere Winkel wieder in der Nähe des  $55^\circ$  Schwebewinkels liegt.

Ein weiterer Faktor, der es den großen Euphausiden erschwert, sich im Wasser zu halten, ist folgender: Während Gewichte (in diesem Fall das Unterwassergewicht) mit der 3. Potenz zur Länge steigen, vergrößern sich Flächen nur mit der 2. Potenz. Es sind aber Flächen, mit denen der Antrieb erzeugt wird (Exo- und Endopoditen der Pleopoden), so daß pro Flächeneinheit mit steigender Körperlänge ein immer höheres Gewicht (Unterwassergewicht) lastet. Auch beim Absinken wird der Widerstand im Wasser durch die Querschnittsfläche ( $L^2$ ) des Tieres bestimmt (siehe Kapitel Hydrodynamik) während das Unterwassergewicht mit  $L^3$  steigt, so daß eine lineare Beziehung übrigbleibt, wie sie auch tatsächlich gemessen wurde (Abb. 50).

#### 4.5 Respirationsmessungen

Eine andere Methode, Aussagen über den Energiehaushalt zu bekommen, ist die direkte Messung des  $O_2$ -Verbrauches der Tiere. Der Sauerstoffverbrauch von frei im Wasser schwebenden *E. superba* beträgt bei  $1^\circ C$  durchschnittlich  $1.28 \text{ mg } O_2 \cdot g_d^{-1} \cdot h^{-1}$  (KILS, 1979). Dieser Wert liegt über den Messungen anderer Autoren,

CHEKUNOVA et al., 1974: durchschnittlich  $0.72 \text{ mg } O_2 \cdot g_d^{-1} \cdot h^{-1}$ ,

McWHINNIE et al., 1964: durchschnittlich  $0.98 \text{ mg } O_2 \cdot g_d^{-1} \cdot h^{-1}$ ,

RAKUSA-SUSZCZEWSKI et al., 1978: durchschnittlich  $0.56 \text{ mg } O_2 \cdot g_d^{-1} \cdot h^{-1}$ ,

die jedoch alle in sehr kleinen Respirationskammern durchgeführt wurden.

Durch diese Werte hat man ein Maß für den Gesamtstoffwechsel. Um den Stoffwechselanteil für das Schweben abzugrenzen, könnte man Messungen am nicht schwebenden, d.h. nicht mit den Pleopoden schlagenden Krill durchführen und die Differenz bilden; hierzu müßte der Krill z.B. ruhig auf dem Boden sitzen. Ein solcher Zustand ist jedoch mit gesundem Krill nicht zu erreichen, weil dieser aktiv Bodenkontakt vermeidet und aus anatomischen Gründen gar nicht auf dem Boden stehen könnte. Da Messungen an betäubten Tieren fragwürdig sind, wurde versucht, über einen Umweg Meßwerte zu erlangen. Hierzu wurden die Versuche an *Crangon crangon* durchgeführt, der beide Zustände ohne Manipulation lange genug innehält, so daß sie meßtechnisch erfaßt werden können. In Abb. 55 sind die Respirationswerte von auf dem Boden ruhig umherwandernden Tieren auf 100 % normiert; die oberen Werte bezeichnen die Respirationswerte der gleichen Tiere, wenn diese im freien Wasser schwebten ( $v = 0$ ). Bei den großen Tieren steigt der Gesamt-Stoffwechsel in der Schwebephase auf über 200 %, d.h. der Schwebestoffwechsel konsumiert mehr als die Hälfte der insgesamt umgesetzten Energie.

Aus der Abbildung geht weiterhin hervor, daß der Anteil fürs Schweben bei den kleinen Tieren geringer ist; dieses Ergebnis steht in guter Übereinstimmung mit den weiter oben angesprochenen Untersuchungen. Diese Tendenz spiegelte sich auch im Verhalten der Tiere in den Versuchen wider: Während die kleinen häufig und anscheinend mühelos ins freie Wasser stiegen, verließen die großen den Boden nur gelegentlich und schwerfällig.

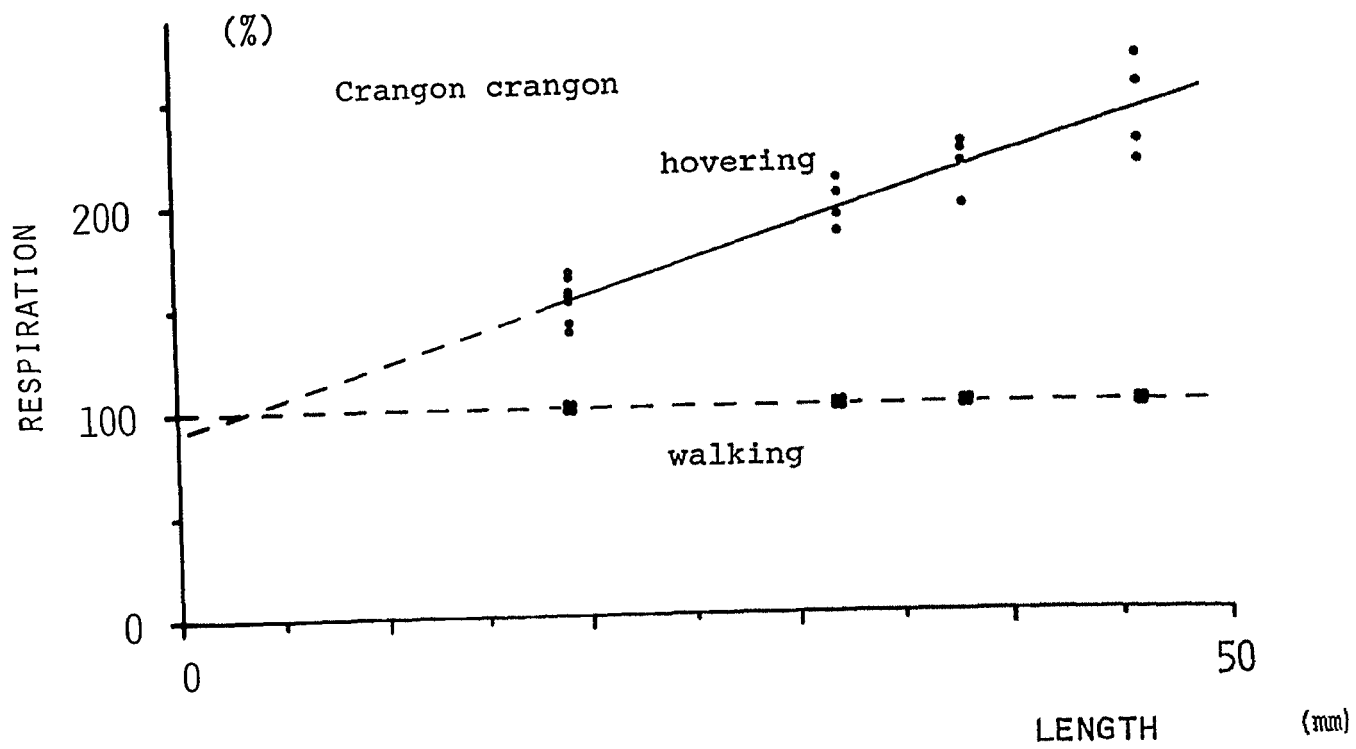


Abb. 55 Respirationsmessungen an *Crangon crangon*;  
 Angabe der Respiration des schwebenden Tieres relativ zu der des  
 ruhig auf dem Boden umherwandernden gleichen Tieres ( $\approx 100\%$ )  
 $\dot{V}_h = 90.8 + 3.26 L$  [mm]  $r = 0.933$

#### 4.7 Energieaufwand der pelagischen Lebensweise

Zu einer Kalkulation des Energiebedarfs für das Schweben stehen jetzt zwei durch unabhängige Methoden gewonnene Werte zur Verfügung, wobei der eine unter-, der andere überschätzt, und so die wahren Verhältnisse eingrenzt.

Die Energie, die ein 60 mm langer Krill aufs Wasser übertragen muß, beträgt  $2.5 \text{ J} \cdot \text{d}^{-1}$  (siehe Seite 28). Da der Wirkungsgrad von Muskeln 0.25 - 0.30 beträgt, müssen diese mit 0.28 mMol ATP pro Tag versorgt werden. Bei der Übertragung der Muskelenergie auf das Wasser (über die Pleopoden) muß mit weiteren Verlusten gerechnet werden, so daß der tatsächliche Energiebedarf auf der Stufe des ATPs sicherlich höher liegt.

Die Respirationsmessungen auf der anderen Seite ergaben, daß für einen Crangon crangon, dessen Unterwassergewicht dem eines 60 mm langen Krills entspricht, der Anteil des Stoffwechsels für das Schweben ca. 60 % beträgt. (Abb. 55). Unterstellt man für den Krill vorerst ein ähnliches Verhältnis, ergibt sich ein Respirationsanteil von  $0.77 \text{ mg O}_2 \cdot \text{g}_d^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (KILS, 1979), d.h. ein 60 mm langer Krill veratmet um zu schweben am Tag  $5.3 \text{ mg O}_2$ . Das entspricht einer ATP-Bereitstellung von  $0.89 \text{ mMol} \cdot \text{d}^{-1}$  (BARTOLOMEW, 1968; BRETT, 1962; MITCHEL, 1946). Da der Krill die Energie sicherlich einerseits etwas effektiver auf das Wasser übertragen kann, andererseits die Messungen an Crangon crangon die tatsächlichen Verhältnisse etwas unterschätzen, dürfte der Wert für den Krill nur geringfügig niedriger liegen.

Somit verbraucht ein 60 mm langer Krill pro Tag eine ATP-Menge, die zwischen 0.3 und 0.8 mMol ATP·d<sup>-1</sup> liegt, um seine pelagische Lebensweise zu führen.

Die ATP-Menge pro Tier und Tag beträgt

$$P_{\text{ATP}} = 1.40 \cdot 10^{-9} L^{4.83} \quad [\text{mMol ATP} \cdot \text{d}^{-1}, \text{mm}] (\pm 45 \%).$$

Die ATP-Menge pro Gramm Naßgewicht und Tag beträgt

$$P_{\text{ATP}}/g_w = 3.78 \cdot 10^{-4} L^{1.66} \quad [\text{mMol ATP} \cdot \text{d}^{-1} g_w^{-1}, \text{mm}] (\pm 45 \%).$$

Adulter Krill führt ein rein pelagisches Leben in den oberen 200 Metern eines oft 3000 Meter tiefen Wasserkörpers, so daß der genannte Energiebetrag pausenlos bereitgestellt werden muß; deshalb gibt es für den Krill keinen echten Ruhestoffwechsel. Bestenfalls kann man von einem Standardstoffwechsel sprechen, der einen zusätzlichen, ständigen und nicht unerheblichen Anteil für das Schweben beinhaltet. Auch das gelegentlich beobachtete Stoppen des Pleopodenschlages führt zu keiner Energieeinsparung, denn das Tier sinkt dann sofort ab und verliert damit potentielle Energie ( $E_{\text{pot}}$ ), die es anschließend wieder aufbringen muß, um die alte Ebene zu erreichen.



## 5 Hydrodynamische Untersuchungen

In der Literatur sind vertikale Schwimmbewegungen des Krills beschrieben und untersucht (FISCHER, 1976; NAST, 1977; MARR, 1962). Ob die Tiere auch in der Lage sind, horizontale Wanderungen über längere Zeit auszuführen, ist weitgehend ungeklärt, obwohl viele Hypothesen der Fortpflanzungsbiologie und Verbreitung mit Migrationsfragen verknüpft sind. Mit den folgenden Versuchen soll abgeschätzt werden, wieviel Energie der Krill bei verschiedenen Geschwindigkeiten aufbringen muß. Der Einfluß des Schwimmwinkels, der Körperhaltung, des Fangkorbes sowie des hydrodynamischen Auftriebs wird hierbei berücksichtigt.

### Material und Methode

Die Kraft, die ein Tier erzeugen muß, um sich mit einer vorgegebenen Geschwindigkeit fortzubewegen, ist gleich dem Wasserwiderstand des Tierkörpers bei dieser Geschwindigkeit. Um diesen Wasserwiderstand zu messen, wurde der Krill mit verschiedenen Geschwindigkeiten durchs Wasser bewegt, und die am Tier auftretenden Kräfte gemessen. Für diese Untersuchungen wurde ein Strömungstank gebaut, in dem Stromgeschwindigkeiten von  $2 - 50 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  (auf einem Querschnitt von  $13.5 \text{ cm} \times 8 \text{ cm}$ ) eingestellt werden konnten. Eine spezielle Apparatur dient der Aufhängung des zerbrechlichen Krillkörpers und ermöglichte eine Messung der sehr kleinen auftretenden Kräfte (Abb. 56): Ein  $0.8 \text{ mm}$  dünner Draht (c), im hinteren Drittel des Carapax durch den Krillkörper geführt, hält das Tier in der Strömung. Dieser Haltedraht hat in der Mitte des Krillkörpers eine Bohrung, durch die eine sehr dünne Nadel in Längsrichtung des Tieres verläuft, um ein Verdrehen und eine Verformung des Krills

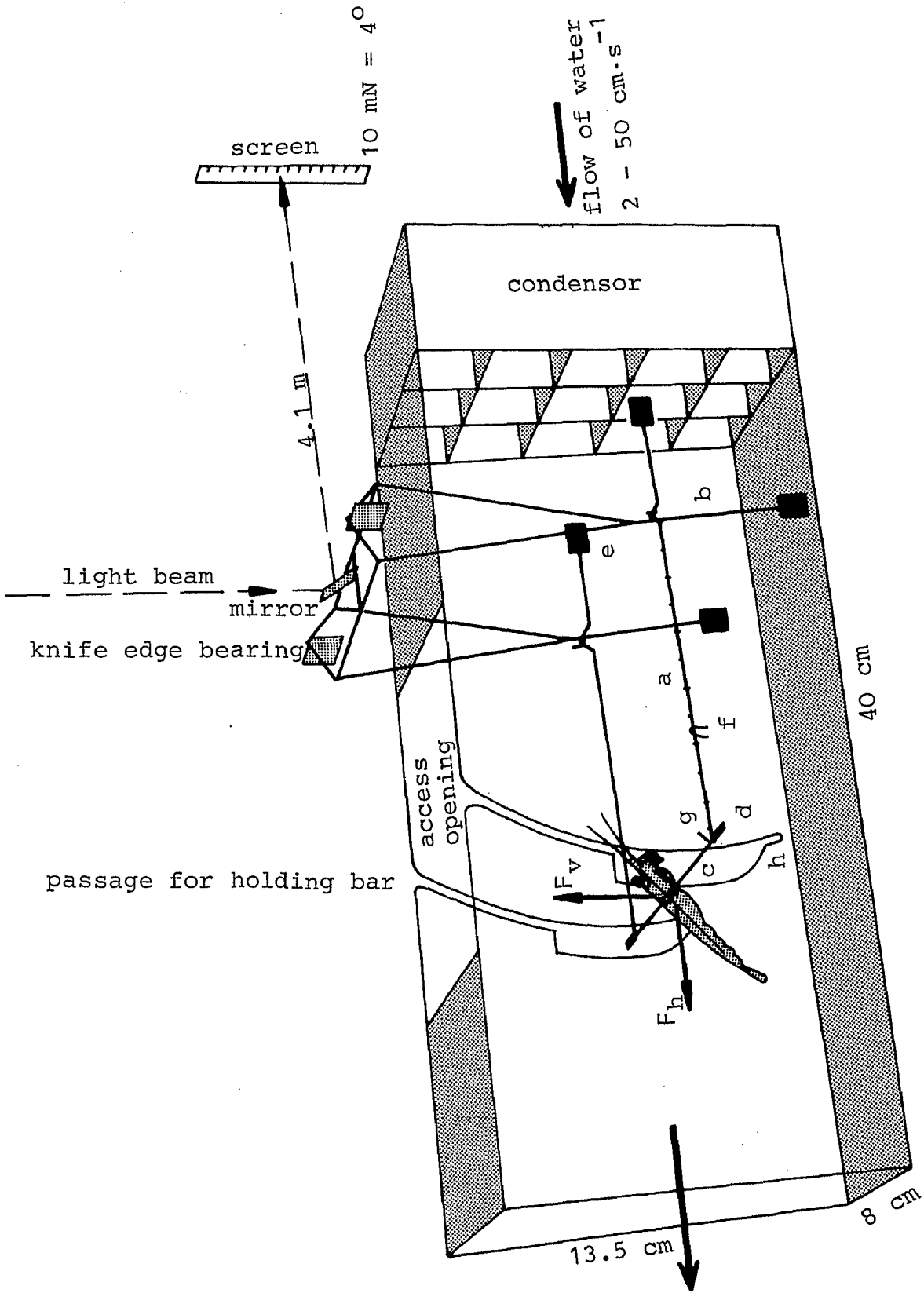


Abb. 56 Perspektivische Zeichnung des Strömungskanals, Aufhängung des Krills und Dynamometer (Erläuterungen siehe Text)

zu verhindern. Durch zwei Schlitze (passage for holding bar) in der rechten und linken Wand des Kanals wird der Haltedraht aus der Strömung herausgeführt, und von zwei Stangen (a) getragen. Diese übertragen die horizontale Kraft  $F_h$  (= Wasserwiderstand) auf ein Pendel (b) (beidseitig, außerhalb der Strömung, unter Wasser). Die Auslenkung des Pendels wird über einen Spiegel mit Hilfe eines Lichtstrahles auf einer Mattscheibe gemessen. Durch eine Aufhängung in Schneidenlagern (Abb.: knife edge bearing) und einen Lichtweg von 4.1 m, beträgt die Meßgenauigkeit  $\pm 15 \mu\text{N}$ . Eine Maximalauslenkung von  $6^\circ \pm 15 \text{ mN}$  wird nicht überschritten, so daß diese Genauigkeit über den gesamten Meßbereich erhalten bleibt.

Die Stangen (a) ruhen ihrerseits wiederum in Lagern (an den Pendeln) und bilden zusammen mit den Ausgleichsgewichten (e) eine Waage, die es ermöglicht, mittels verschiebbarer Unterwassergewichte (f) die am Krill auftretende vertikale Kraft  $F_v$  zu messen (Meßgenauigkeit  $\pm 60 \mu\text{N}$ ), so daß eine Zerlegung der Gesamtkraft in horizontale und vertikale Komponente ( $F_h, F_v$ ) möglich ist.

Die Verbindung zwischen dem Haltedraht (c) und diesen Waagen (a) wird durch zwei Reibungslager (d) gebildet, die es gestatten, den Haltedraht (c) mit Hilfe eines kleinen Hebels (g) zu verdrehen, um so den Anstellwinkel des Tieres zur Strömung zu verändern. Hierzu wird jeweils die Strömung abgestellt, so daß das Gewicht des Tieres den Haltedraht in die trichterförmigen Enden der Schlitze (h) drückt; in dieser Stellung verursacht eine vorsichtige Manipulation zwecks Winkelverstellung keine Dejustierung der hochempfindlichen Lager. Der Wasserwiderstand des Haltedrahtes (als Funktion von  $v$ ) wurde korrigiert.

Die Eichung der Strömung erfolgte mittels Driftkörperchen ( $\rho = 1.028$ ), deren Bahn und Geschwindigkeit photometrisch mit Stroboskop-Blitzen ermittelt wurde. Der Einfluß der Wandreibung auf die Strömungsgeschwindigkeit dehnte sich nur ca. 1.5 cm weit aus, so daß die mittleren 5 cm des Kanals gleichmäßig durchströmt wurden. Die Meßgenauigkeit betrug  $\pm 5\%$  der Strömungsgeschwindigkeit.

Es wurden 667 Messungen mit 12 Tieren vorgenommen bei einer Wassertemperatur von  $1^{\circ}\text{C}$  und einem Salzgehalt von  $35.6\text{ ‰}$ . Die Versuchstiere waren 46 - 59 mm lang. Es wurden an Bord unter dem Binokular besonders gut erhaltene Tiere ausgesucht und einzeln in kleinen Gläsern ohne Luft mit 4% Formol konserviert. Für die Versuche (an Land durchgeführt), wurden die Pleopoden entfernt, da diese beim schwimmenden Tier ja den Antrieb erzeugen und somit keinen Wasserwiderstand haben.

Um den Widerstandsbeiwert

$$c_w = \frac{F}{A \frac{\rho}{2} v^2}$$

$F$  = Kraft [N]

$A$  = Fläche [ $\text{m}^2$ ]

$\rho$  = Dichte des fließenden Mediums [ $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$ ]

$v$  = Geschwindigkeit [ $\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$ ]

zu ermitteln, mußte die projizierte Fläche  $A$ , die der Strömung entgegengesetzt wird, bestimmt werden. Hierzu wurde der Krill aus Stromrichtung bei verschiedenen Winkeln unter Wasser photographiert.

(mit einem Makro-Objektiv langer Brennweite: Gegenstandsweite =  $30 \times$  Bildgröße,  $\rightarrow$  Winkelfehler vernachlässigbar).

Die Flächen wurden an den projizierten Umrißfiguren mit einem Planimeter (je  $2 \times$ ,  $\Delta \pm 1\%$  der Fläche) bestimmt.

## Ergebnisse

### 5.1 Flächenbestimmung

Die projizierte Fläche bei  $90^\circ$  Blickrichtung wächst exakt quadratisch mit der Länge:

$$A = 0.112 L^{2.00}$$

$$A = \text{Fläche [mm}^2\text{]}$$

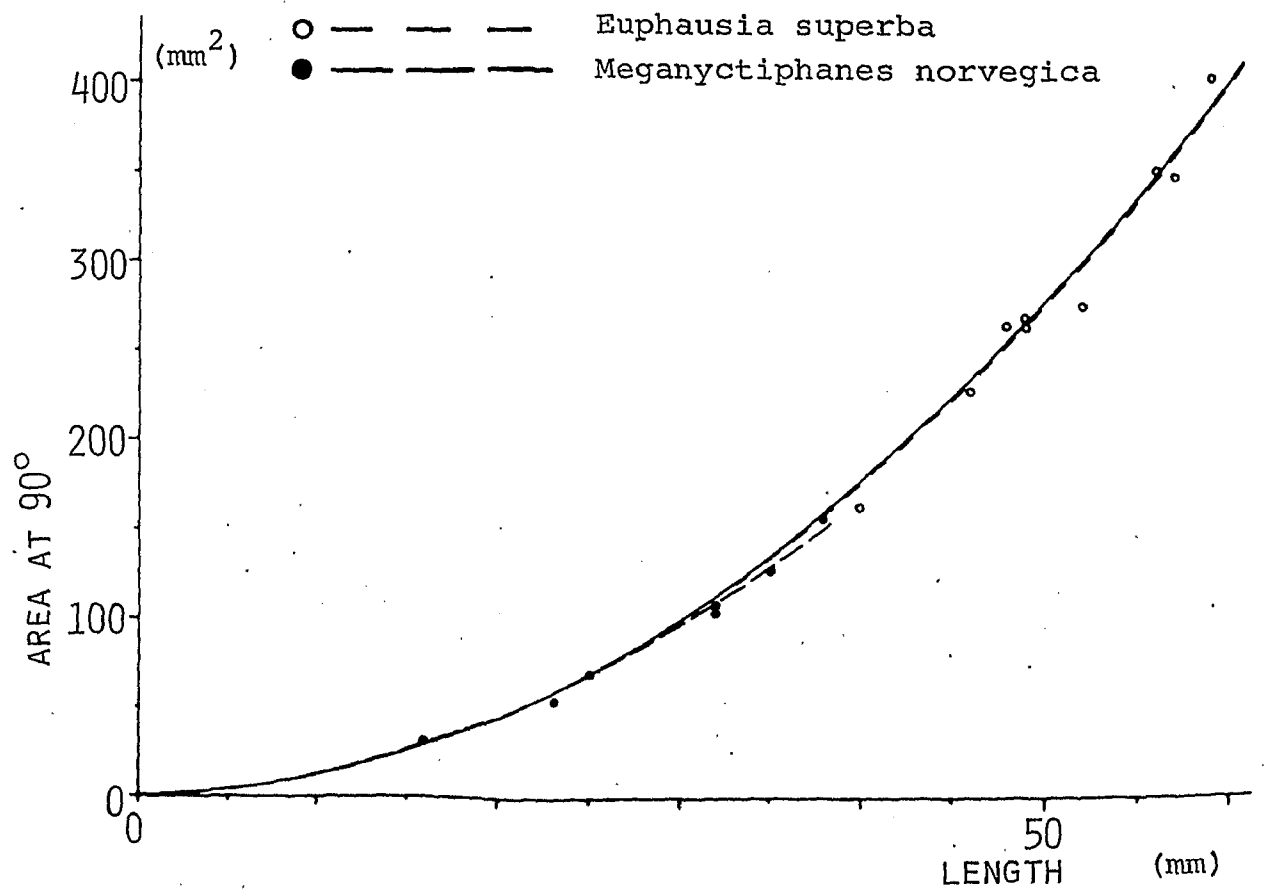
$$L = \text{Länge [mm]}$$

$$r^2 = 0.996$$

*Euphausia superba* und *Meganyctiphanes norvegica* bilden wieder eine gemeinsame Regression (Abb. 57). Bei kleineren Winkeln verringert sich die Fläche, dies ist in Abb. 58. und 59 dargestellt als Prozent von der  $90^\circ$  Fläche, Direkt von vorn angeströmt ( $\alpha = 0^\circ$ ) ergibt sich eine kleinstmögliche Fläche von 20.9 % ( $s = 2.62$ ) der  $90^\circ$  Fläche; für einen 50 mm langen Krill z.B. beträgt sie  $59 \text{ mm}^2$ . Die Tiere mit angelegtem Abdomen in der Schußphase des Schwanzschwimmens haben eine ähnlich geringe Fläche.

### 5.2 Horizontalkraft (Wasserwiderstand)

Die Horizontalkraft ist diejenige Kraft, die ein Krill aufbringen muß, um mit einer bestimmten Geschwindigkeit schwimmen zu können. Sie ist in Abb. 60 in Abhängigkeit zu  $v$  dargestellt. Die Kurve  $0^\circ$  entspricht einem in horizontaler Lage durchs Wasser schwimmenden Krill. Die Kraft steigt mit einer Potenz von 1.73 zu  $v$ ; daß der Zusammenhang nicht genau quadratisch ist, liegt an einer leichten Abhängigkeit zur Reynold'schen Zahl, worauf hier jedoch nicht weiter eingegangen zu werden braucht. Mit einer Schubkraft von z.B. 1 mN kann der Krill sich mit ca.  $30 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  fortbewegen. Der Widerstandsbeiwert des Krillkörpers ist recht günstig:  $c_w = 0.31$  ( $s = 0.066$ ,  $v = 0.21$ , Reynold'sche Zahl 50 - 850 ).



3. 57 Projizierte Fläche senkrecht von oben oder unten geblickt (90°-Fläche)

$$A = 0.112 L^{2.00} \text{ [mm]} \quad r = 0.998$$

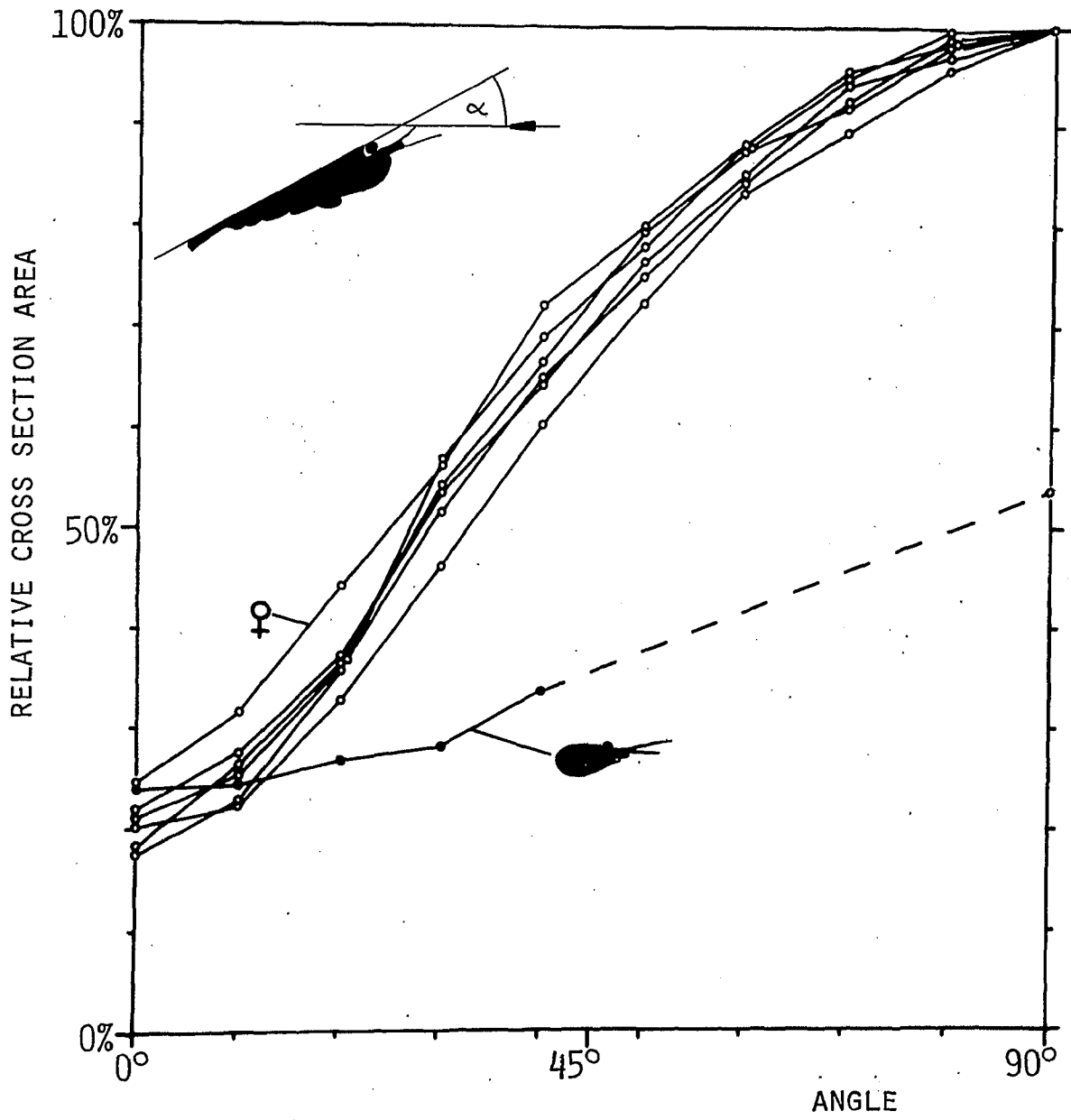


Abb. 58 Relative Verringerung der projizierten Fläche in Abhängigkeit vom Winkel in % der 90°-Fläche

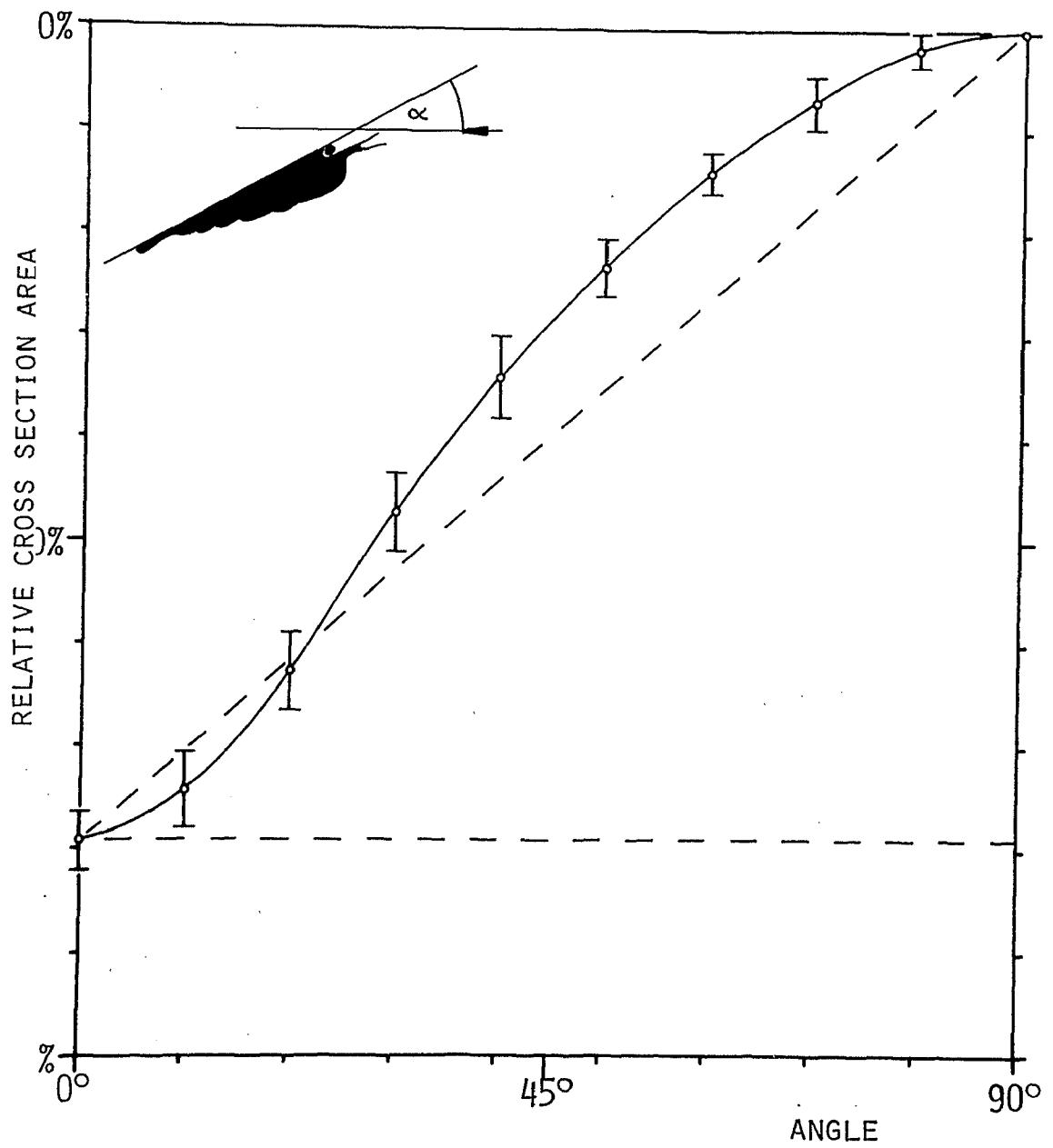


Abb. 9 Relative Verringerung der projizierten Fläche in Abhängigkeit vom Winkel in % der 90°-Fläche, Mittelwert und Standardabweichung



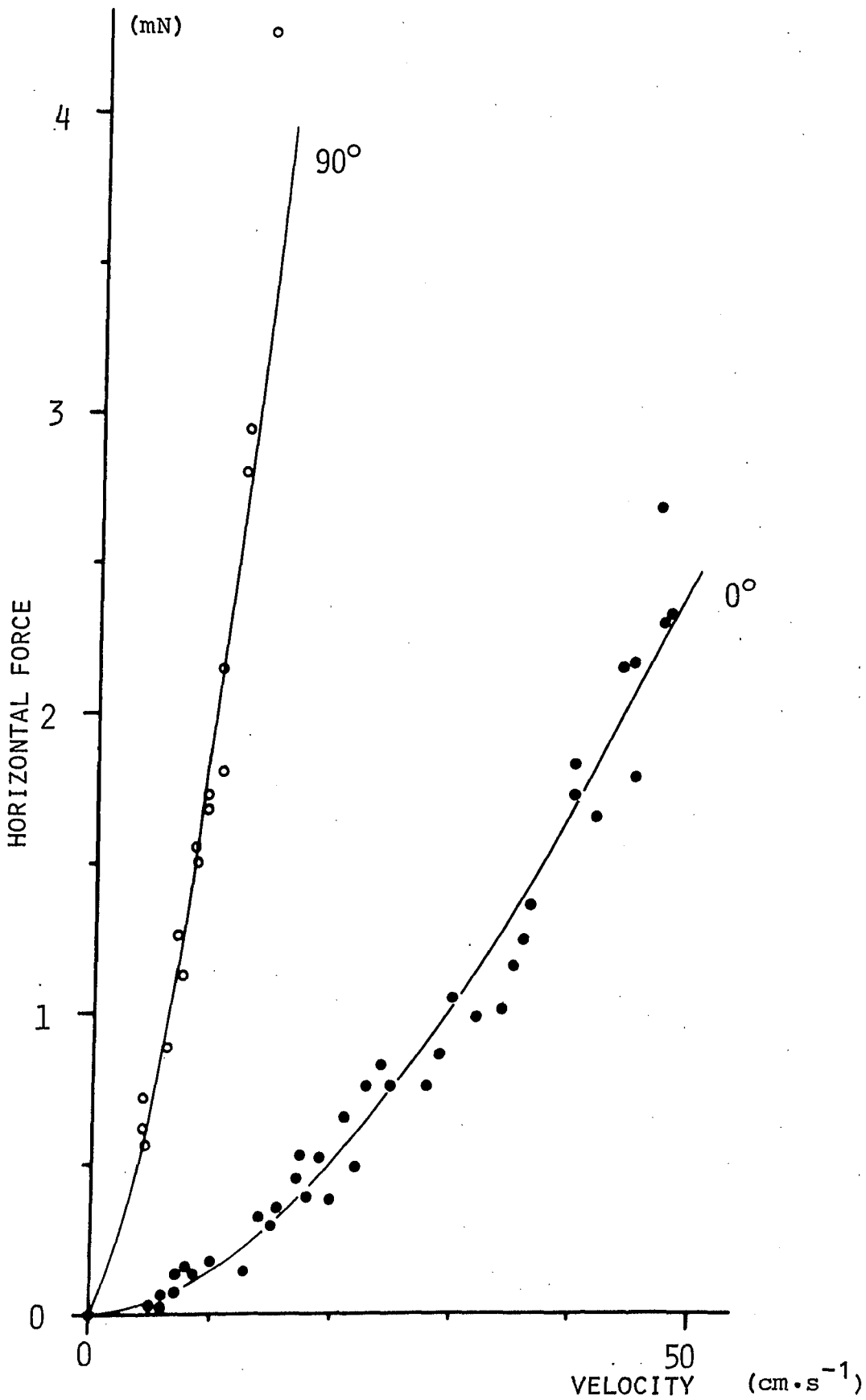


Abb. 60 Horizontalkraft (Wasserwiderstand) eines 57 mm langen Krills in Abhängigkeit von der Schwimgeschwindigkeit

$$0^\circ : F = 2.91 \cdot 10^{-3} v^{1.73}, r^2 = 0.971, cw = 0.314$$

$$90^\circ : F = 8.24 \cdot 10^{-2} v^{1.14}, r^2 = 0.953, cw = 1.11$$

Zum Vergleich:

	$c_w$
senkrecht zur Strömung stehende Platte	1.1
Hohlkugel Öffnung zur Strömung	1.3 - 1.6
Kugel	0.4
Rennwagen	0.3
Stromlinienkörper	bis 0.006

Die Kurve  $90^\circ$  entspricht einem sich quer durchs Wasser bewegendem Krill. Dieser hätte einen Widerstandsbeiwert  $c_w = 1.11$  ( $s = 0.219$ ,  $v = 0.197$ , Reynoldsche Zahl  $50 - 850$ ), also etwa den einer quer durchs Wasser bewegten Platte. Natürlich schwimmt ein Krill so nicht durchs Wasser, jedoch entsprechen diese Verhältnisse dem absinkenden Krill. Errechnet man mit dem gefundenen  $c_w = 1.11$  die theoretische Absinkgeschwindigkeit für einen 57 mm langen Krill, so müßte er mit  $5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  sinken. Dieser Wert stimmt mit den tatsächlich gemessenen  $5.33 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  erstaunlich gut überein (Abb. 50) und liefert hiermit einen Beweis für die Brauchbarkeit der Strömungstank-Versuche.

Abb. 61 zeigt zwei gleich große Tiere in der Haltung des Pleopoden-Schwimmens, und in der Haltung während der Schußphase des Schwanzschwimmens, in der auch ein  $c_w$  von 0.33 ( $s = 0.174$ ,  $v = 0.515$ , Reynoldsche Zahl =  $50 - 850$ ) erreicht wird.

### 5.3 Einfluß des Fangkorbes

Die Makro-Zeitlupen-Filmaufnahmen zeigten, daß der Krill den Fangkorb bei höheren Geschwindigkeiten eng an den Vorderkörper anlegt; deshalb wurden die Thoracopoden normalerweise in einer solchen, eng anliegenden Stellung mit Cyano-Acrylat am Körper angeklebt.

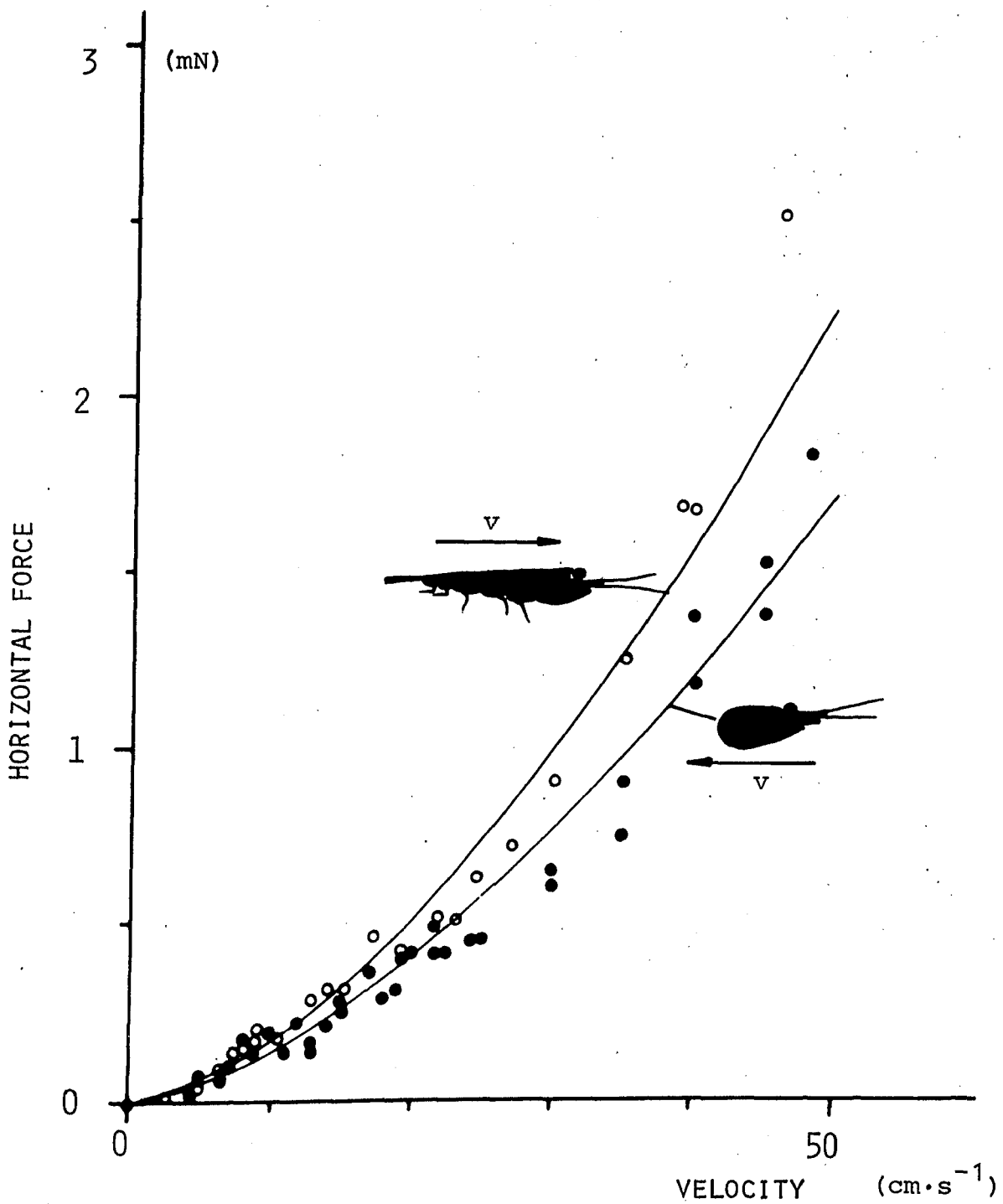


Abb. 61 Horizontalkraft (Wasserwiderstand) eines 49 mm langen Krills beim Pleopodenschwimmen

$$F = 4.24 \cdot 10^{-3} v^{1.61}, r^2 = 0.940, cw = 0.39$$

und in der Schußphase beim Schwanzschwimmen

$$F = 3.64 \cdot 10^{-3} v^{1.58}, r^2 = 0.940, cw = 0.33$$

In einigen Versuchen blieb der Fangkorb aber auch unverändert; hierbei öffnete er sich durch die Wasserströmung (ab  $3 - 4 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) und nahm eine Stellung an ähnlich der , die Krill mit geöffnetem Fangkorb auf den Makro-Zeitdehner-Filmaufnahmen zeigte. Nach weiterer Erhöhung der Geschwindigkeit blieb diese Stellung fast unverändert bis ca.  $25 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ . Bei noch höheren Geschwindigkeiten knickten die Ischiopoditen etwa in der Mitte um und der Fangkorb verlor seinen Zusammenhalt. Diese Beobachtungen lassen vermuten, daß der Fangkorb nicht aktiv vom Krill geöffnet zu werden braucht; wohl eher wird er durch die Wasserströmung beim Schwimmen in eine bestimmte Form gedrückt, i.e. aufgestellt, die er ohne Muskelarbeit beibehält. Die Muskeln wirken antagonistisch hierzu und ziehen die Thoracopoden bei Bedarf an den Körper heran, um so den Fangkorb zu schließen. Abb. 63 zeigt die Horizontal-Kraft jeweils mit geschlossenem bzw. geöffnetem Fangkorb. Die Differenz, also die Kraft für das "Fischen mit dem Fangkorb" ist erheblich: z.B. bei  $15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  muß ca. 150 % (0.6 mN) mehr Kraft aufgebracht werden, um den Fangkorb mit seinen feinen Maschen (Abb. 62) durch das Wasser zu ziehen (Kurve d%). Diese Differenz sinkt mit steigender Geschwindigkeit; eine Erklärung dieser Abnahme ist erst nach weiteren, detaillierten Erkenntnissen über den Filtrationsmechanismus des Krills möglich; folgende Interpretation ist denkbar: Ähnlich einem Fischereinetz hat der Fangkorb eine relativ kleine Öffnung und große seitliche Filterflächen, die in einem spitzen V angeordnet sind. Wird ein solches Netz zu schnell geschleppt, kann das Wasser nicht mehr genügend abfließen und es bildet sich ein Stau vor der Netzöffnung. Der Stau bewirkt, daß immer mehr Wasser zur Seite weggedrängt

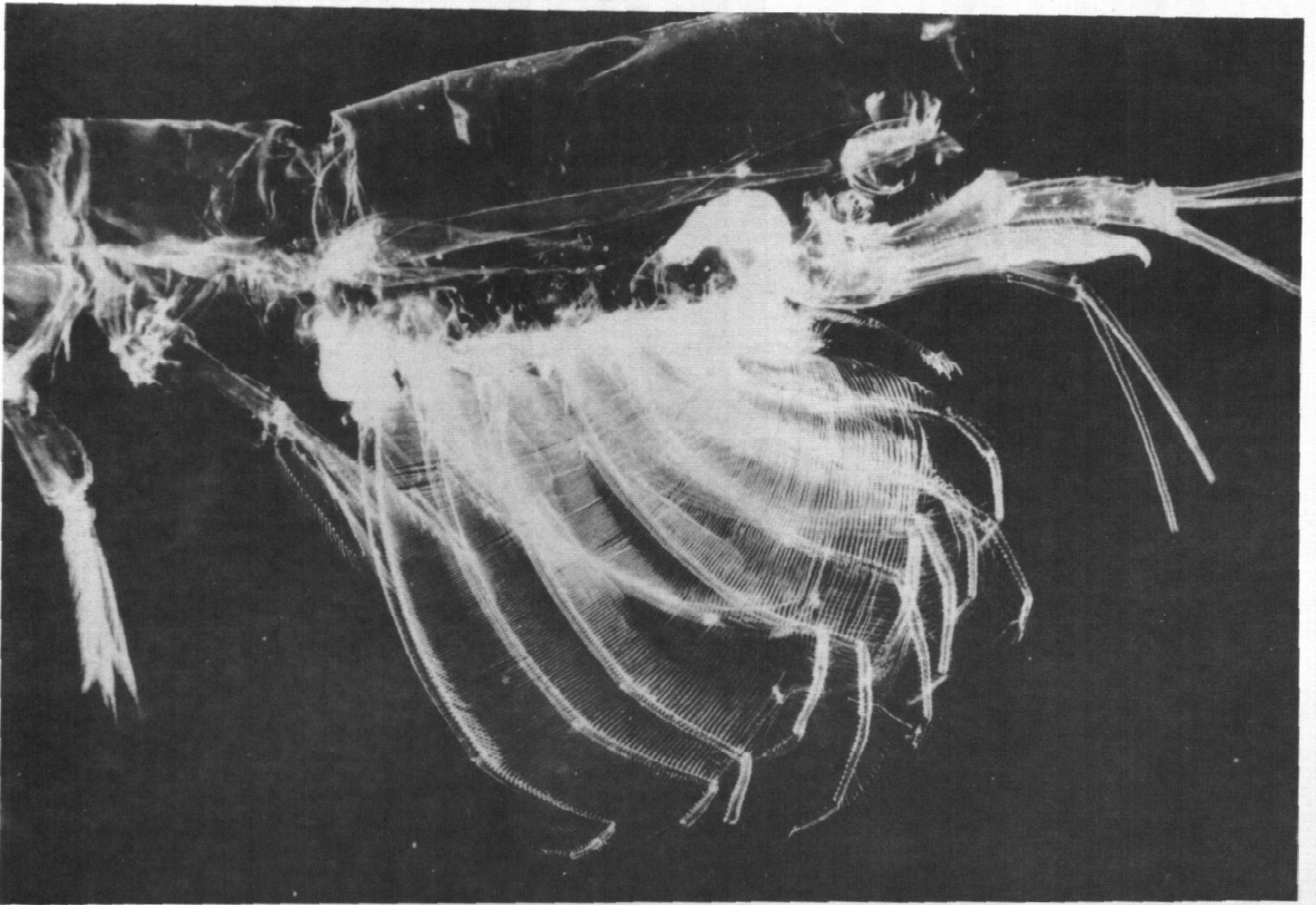


Abb. 62 Fangkorb von *Euphausia superba*, photographiert an einer Exuvie;  
die oberen Thoracopoden sind zur Verdeutlichung unnatürlich weit  
nach hinten geklappt

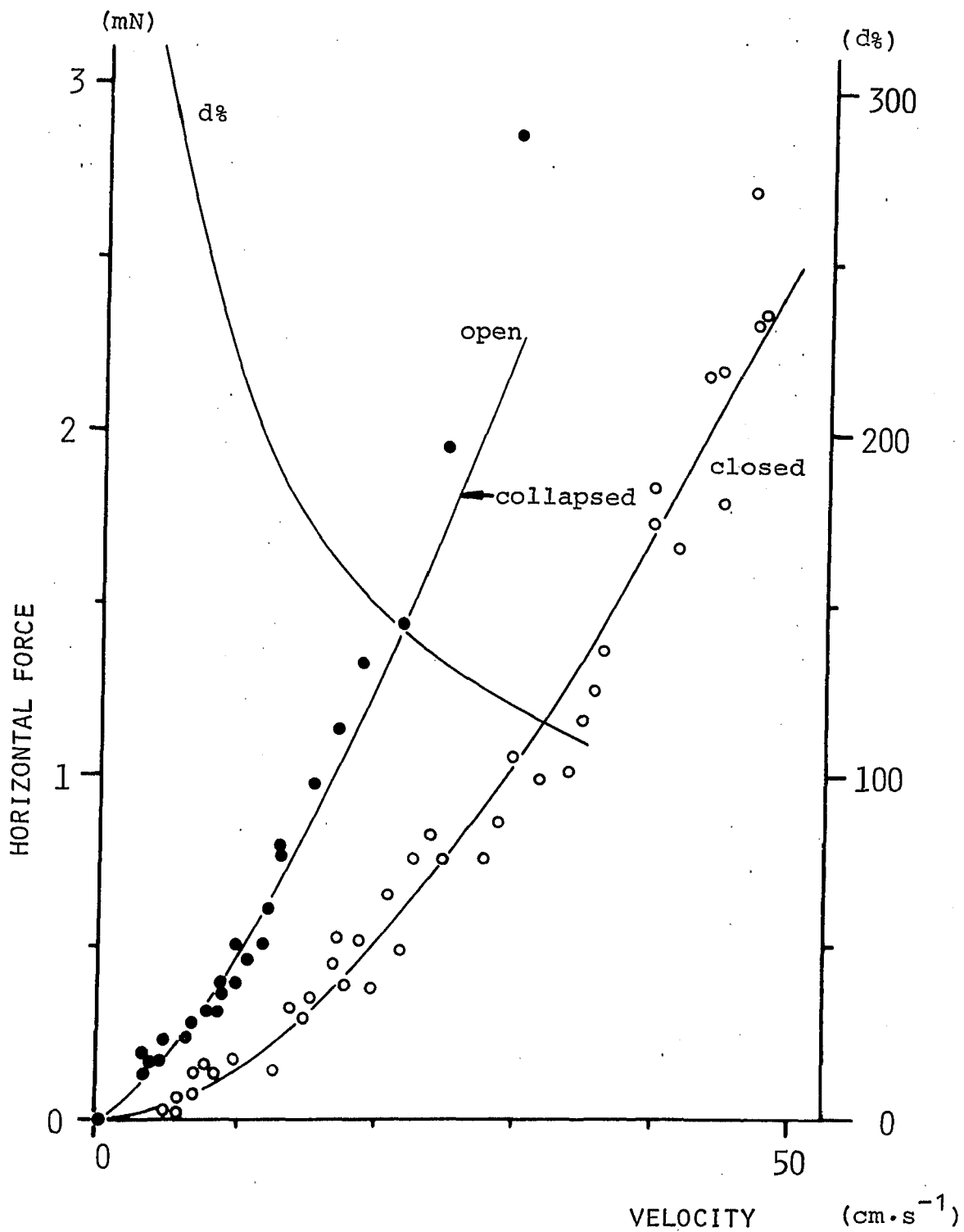


Abb. 63 Horizontalkraft (Wasserwiderstand) mit offenem und mit geschlossenem

Fangkorb

Offen :  $F = 1.86 \cdot 10^{-2} v^{1.41}$ ,  $r^2 = 0.944$ ,  $c_w = 0.81$

Geschlossen:  $F = 2.91 \cdot 10^{-3} v^{1.73}$ ,  $r^2 = 0.971$ ,  $c_w = 0.34$   $L = 57$  mm

wird und außen das Netz umfließt. Dieses scheint auch beim Krill der Fall zu sein: Die angesprochene Kraftdifferenz ist  $v$ -abhängig, bei  $5 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  beträgt sie 300 %, bei  $35 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  nur noch 100 % (Kurve d %), d.h. immer weniger Wasser wird relativ zur abgeschwommenen Strecke gefiltert. Auf der anderen Seite steigt die absolute gefilterte Wassermenge pro Zeit bis zu einer Geschwindigkeit von ca  $15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  nur wenig an, so daß in diesem Bereich die Maschen mit fast gleicher Geschwindigkeit durchströmt werden, d.h. die Filtercharakteristik ändert sich nicht; dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß es sich um ein Netz handelt, daß auch bei höheren Geschwindigkeiten einsetzbar und arbeitsfähig ist. Man könnte auch argumentieren, daß bei höheren Geschwindigkeiten der Kraftanteil fürs Netz relativ zur Gesamtkraft günstiger ist.

Die absolute Kraft nur für den offenen Fangkorb beträgt bei  $v = 3 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  0.1 mN und bei  $v = 15 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$  0.6 mN.

#### 5.4 Hydrodynamischer Auftrieb

Neben der Horizontalkraft entsteht am Krill, der sich mit einem Anstellwinkel (siehe Abb. 23) durch das Wasser bewegt, auch eine nach oben gerichtete Kraft: der hydrodynamische Auftrieb (Abb. 56;  $F_V$ ). Diese Kraft ist es, die Vögel und Flugzeuge in der Luft hält. Bei Vögeln und bei Segelflugzeugen beträgt der Luftwiderstand bei der Vorwärtsbewegung etwa  $1/30$  des Fluggewichtes, d.h. mit einer Antriebskraft ( $\hat{=}$  Horizontalkraft), deren Betrag nur  $1/30$  des Fluggewichtes beträgt, kann der Vogel bereits Schwebeflug ohne Höhenverlust ausführen. Nun besitzt der Krill zwar keine Flügel, doch da er immer mit einem gewissen Anstellwinkel schwimmt (Abb. 23) und sein seitliches Körperprofil einem Flügelprofil nicht unähnlich ist, wurden die Polaren des Krills für verschiedene Geschwindigkeiten gemessen (Abb. 64). Hierbei wird der Auftrieb gegenüber der Vertikalkraft aufgetragen bei verschiedenen Winkeln. In der Abbildung sind die sich ergebenden Kurven für sechs verschiedene Geschwindigkeiten aufgetragen. Im Detail soll auf diese Zusammenhänge nicht eingegangen werden, man ersieht aber, daß es einen Bereich gibt (schraffiert), in dem der gewonnene Auftrieb (= Vertikalkraft) größer ist, als die aufzubringende Antriebskraft (= horizontale Kraft), und zwar bei Anstellwinkeln von  $20^\circ - 40^\circ$ . Der Krill könnte also den hydrodynamischen Auftrieb nutzen, um sein nicht unerhebliches Unterwassergewicht zu tragen. Daß er hierzu ohne die großen Flächen der Vögel auskommt, liegt an der hohen Dichte und Viskosität des Wassers. Um herauszufinden, bei welchen Winkeln und Geschwindigkeiten das Unterwassergewicht gerade durch den hydrodynamischen



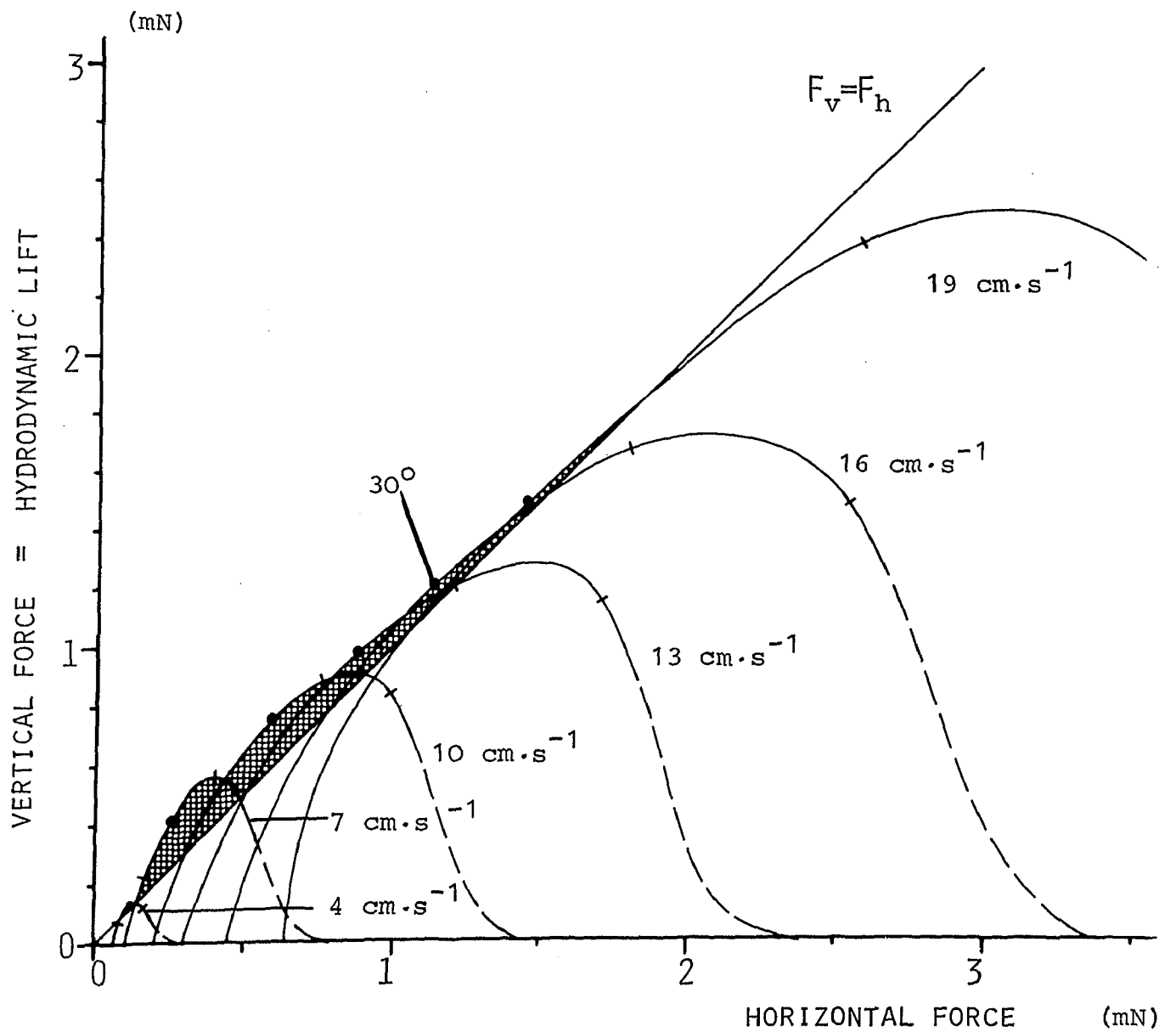


Abb. 64 Das Verhältnis von hydrodynamischem Auftrieb (= Vertikalkraft) zu Horizontalkraft (= Wasserwiderstand) bei veränderlichem Anstellwinkel (= Polare) für verschiedene Geschwindigkeiten. Erläuterungen siehe Text

Auftrieb gehalten wird, wurde der Krill mit einem vorgegebenen Winkel geschleppt und die Geschwindigkeit so lange variiert, bis ein Gleichgewicht zwischen den genannten Kräften hergestellt war. Diese Geschwindigkeit und die hierzu erforderliche Horizontalkraft sind in Abb. 65, 66, 67, 68 dargestellt. Die waagerechte, gestrichelte Linie repräsentiert die Unterwasser-Gewichtskraft des Tieres. Die Schraffur deutet den Bereich an, in dem die aufzubringende Antriebskraft geringer als die Gewichtskraft ist.

#### 5.5 Propulsionskraft

Nun ist der Krill kein technisches Testobjekt; er ist durch seine biologischen Gegebenheiten gar nicht in der Lage, alle oben gemessenen Winkel/Geschwindigkeitskombinationen zu vollführen. So sind die Bereiche rechts von der vertikalen Linie in Abb. 65 - 68 aus anatomischen Gründen nicht erreichbar. Mit den durch die Makro-Zeitdehner-Filmaufnahmen ermittelten tatsächlichen Schwimgeschwindigkeit/Winkelkombinationen und den in den Strömungstank-Versuchen gefundenen Kräften kann man sich jedoch ein Bild von der recht komplexen Schwimmdynamik des Krills machen:

Ein 49 mm langer Krill, der ohne Geschwindigkeit im Wasser schwebt, muß seiner Gewichtskraft  $\hat{=}$  Erdbeschleunigung ( $F_g = 0.28 \text{ mN}$ ) eine gleich große, nach oben gerichtete Kraft entgegensetzen (Abb. 69a). Diese Kraft erzeugt er, indem er mit seinen Pleopoden eine Propulsionskraft ( $F_p$ ) auf das Wasser in Richtung  $F_g$  ausübt. Dieses kann er nur, wenn er einen Schwimmwinkel von  $55^\circ$  annimmt (vergl. Abb. 10, 22, 23).

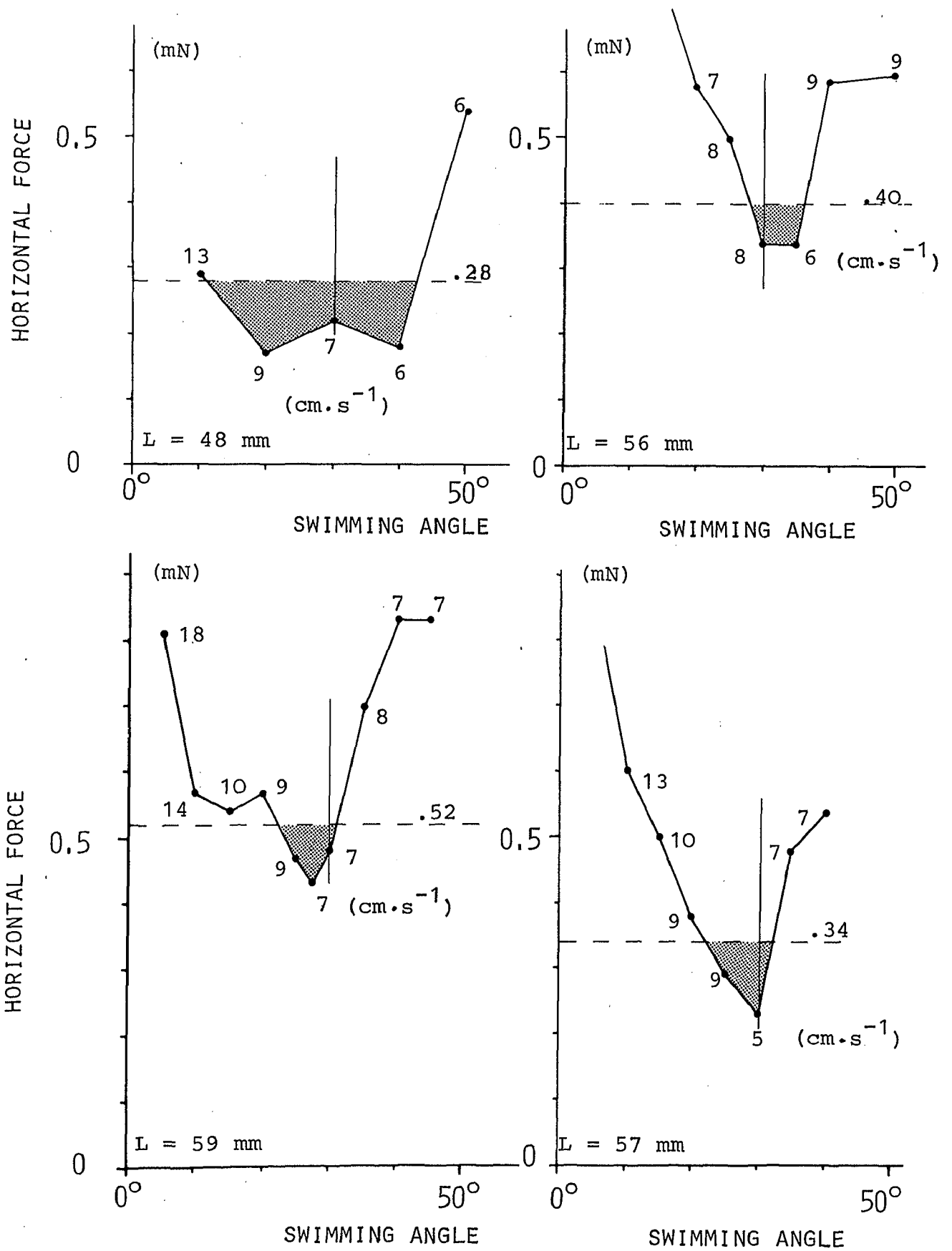
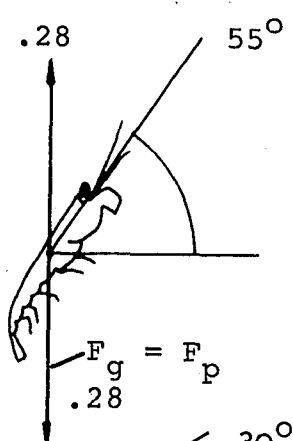
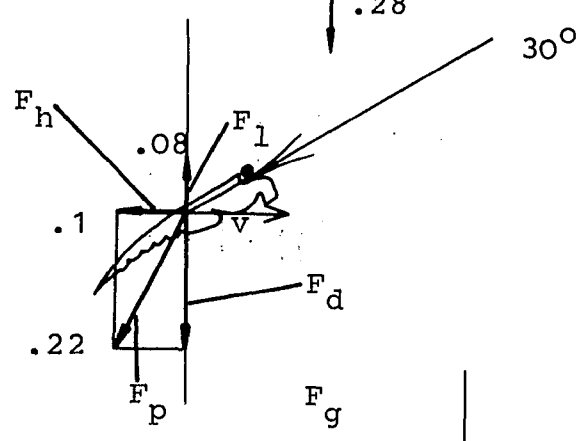


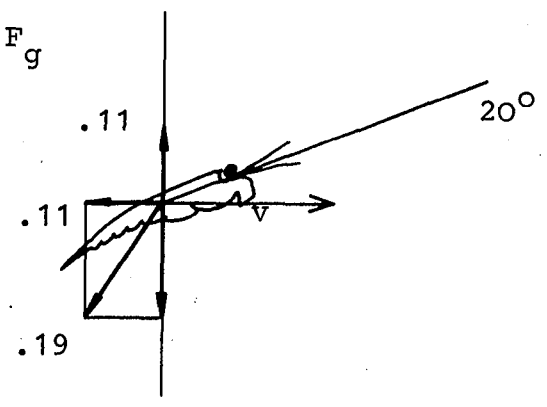
Abb. 65-68 Horizontalkraft und Schwimmgwindigkeit bei verschiedenen Anstellwinkeln, bei dessen Kombination das Unterwassergewicht (gestrichelt) gerade durch den hydrodynamischen Auftrieb kompensiert wird. Erläuterungen siehe Text



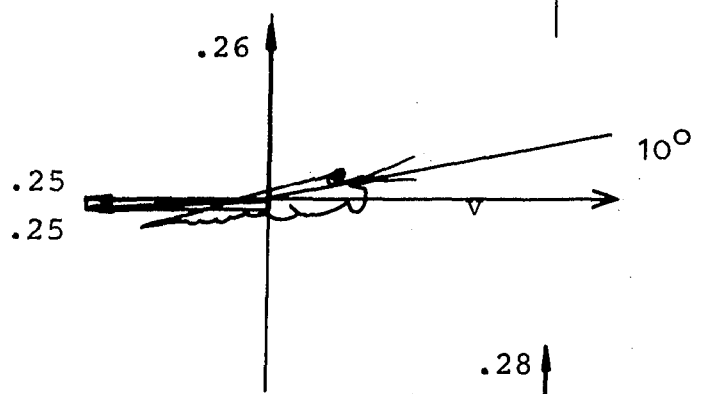
$$v = 0 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$$



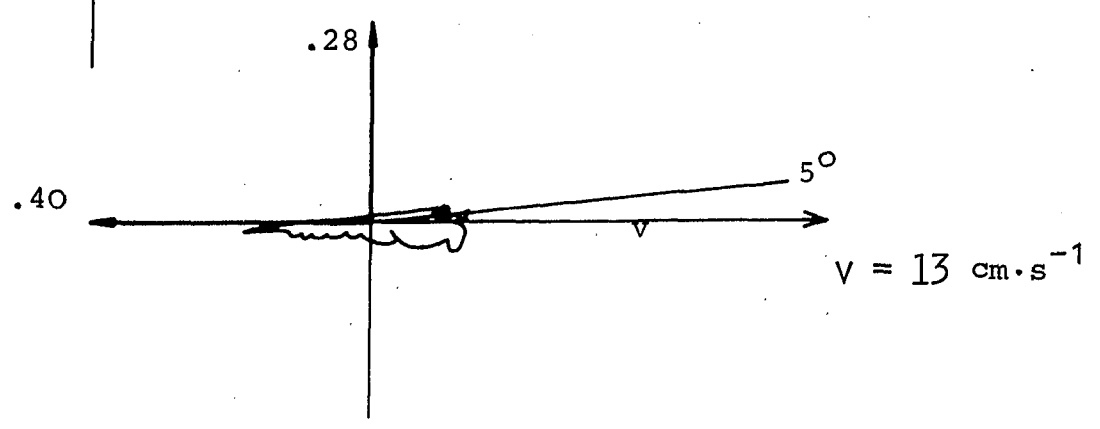
$$v = 3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$$



$$v = 5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$$



$$v = 10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$$



$$v = 13 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$$

Abb. 69 a, b, c, d, e Die am Krill auftretenden Kräfte und die resultierende, vom Krill zu erzeugende Antriebskraft ( $F_p$ ) in Abhängigkeit von der Geschwindigkeit und den mit ihr korrelierenden Winkeln ( $L = 49 \text{ mm}$ )

Bei einer Geschwindigkeit von  $3 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  (Abb. 69b) schwimmt das Tier mit einem  $30^\circ$  Winkel (Abb. 23); es entsteht ein geringer hydrodynamischer Auftrieb ( $F_1 = 0.08 \text{ mN}$ ), der die Gewichtskraft reduziert. Die Restkraft ( $F_d = F_g - F_1$ ) und die Horizontalkraft ( $F_h$ ) addieren sich zur schräg nach unten gerichteten Propulsionskraft ( $F_p$ ).

Bei einer Geschwindigkeit von  $5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  ( $\alpha = 20^\circ$ ) ist die Auftriebskraft bereits genau so groß wie die Horizontalkraft. Vergleicht man diesen Zustand mit dem am Fleck schwebenden Tier, fällt zweierlei auf (Abb. 69c):

a) Die Propulsionskraft ist beim  $5 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  schwimmenden Krill geringer geworden (vergl. Abb. 63)

b) Das Wasser wird in einem spitzeren Winkel zur Rückenlinie nach hinten weggeworfen; dieses wird durch das tatsächlich beobachtete Strömungsfeld belegt (vergl. Abb. 10 mit Abb. 11).

Eine Geschwindigkeit von  $10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  ( $\alpha = 10^\circ$ ) kann der Krill mit etwa der gleichen Kraft schwimmen, die er aufwenden müßte, um am-Fleck-strampelnd nicht abzusinken. Erst ab Geschwindigkeiten über  $13 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  wächst die Kraft dann mit  $v^{1.7}$  sehr schnell an (Abb. 70). Für den Energiehaushalt des Krills bedeutet dies, daß er sich in einem Bereich von  $0 - 13 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  bewegen kann ohne seinen "Standard-Stoffwechsel" überschreiten zu müssen. Erst für noch höhere Schwimgeschwindigkeiten setzt der Aktivitätsstoffwechsel ein.

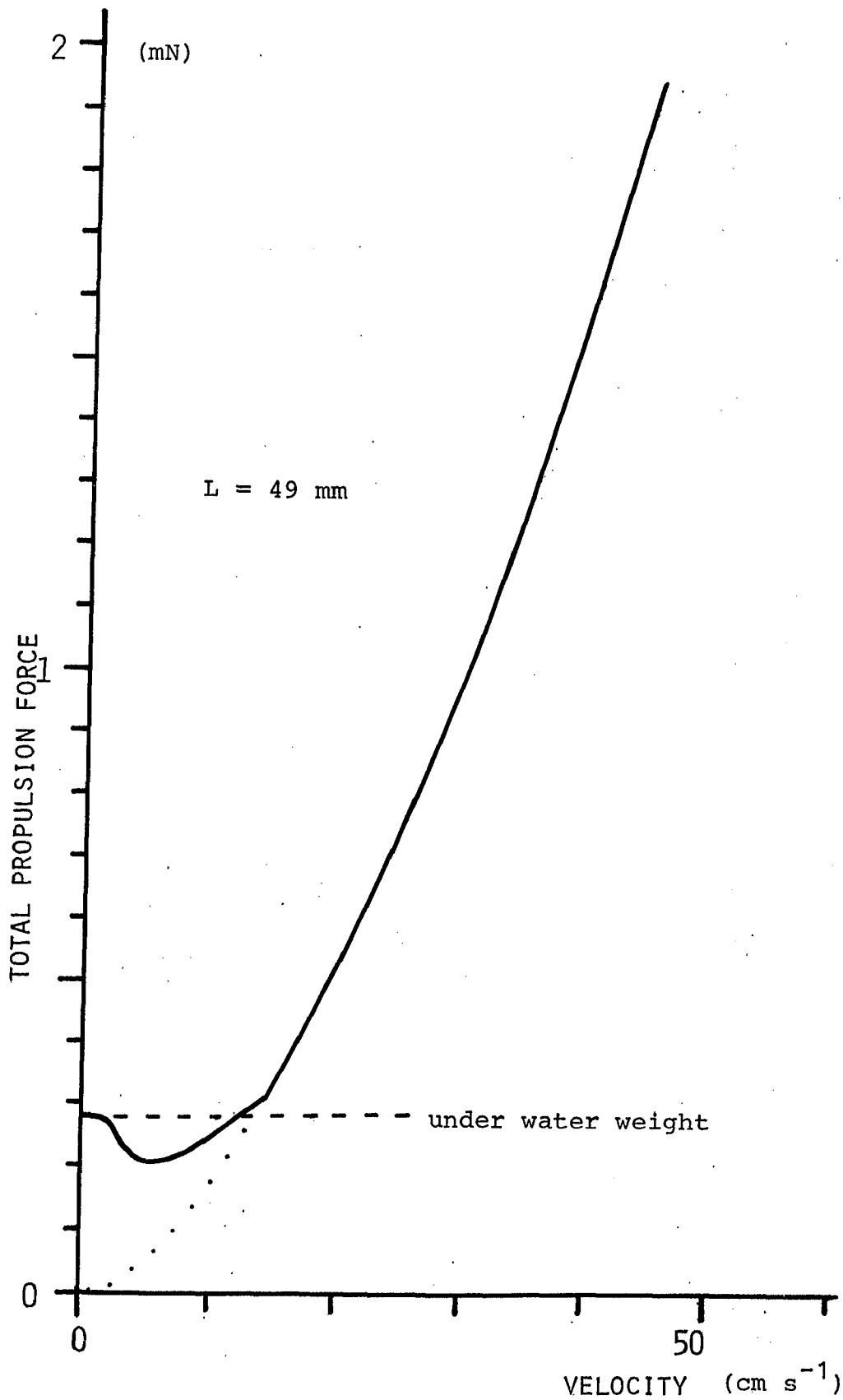


Abb. 70 Resultierende Propulsionskraft, die der Krill auf das Wasser mit Hilfe der Pleopoden ausüben muß, um verschiedene Geschwindigkeiten zu erreichen und um zugleich sein Unterwassergewicht zu tragen

Bei der Interpretation von Ergebnissen aus Strömungstankversuchen muß folgendes beachtet werden: Die ermittelten  $c_w$  Werte sind immer höher (d.h. ungünstiger), als die des lebendigen Tieres (GRAY, 1936; HILL, 1950; LANG, 1966), da dieses sich viel besser dem Strömungsfeld anzupassen vermag. So schwimmt z.B. ein Blauwal, dem maximal 68 PS zur Verfügung stehen, über längere Zeit mit 15 Knoten; schleppt man einen toten Wal, braucht man 170 PS, um die gleiche Geschwindigkeit zu erreichen. Für die Versuchsinterpretation bedeutet dies, daß in den Abbildungen die schraffierten Bereiche größer würden, bzw. daß der Krill mit gleicher Kraft schneller schwimmen, und somit vielleicht 15 - 20 cm noch innerhalb des Standardstoffwechsels schwimmen kann.

Aus den gemessenen Kräften, dem Unterwassergewicht und dem beobachteten Strömungsfeld der Abb. 10, 11 kann man wiederum die Schwimmwinkel abschätzen, die ein horizontal durchs Wasser schwimmender Krill für verschiedene Geschwindigkeiten annehmen müßte. Diese stimmen gut mit den tatsächlich beobachteten Winkeln der Abb. 23 überein. Hieraus ergibt sich ein weiterer Beweis, daß das Schwimmverhalten und der Energiehaushalt des Krills in starkem Maße durch die Schwerkraft beeinflusst werden.

### Zusammenfassung und Diskussion

Die verschiedenartigen Methoden dieser Untersuchung führen zu Ergebnissen, die sich zu einem recht geschlossenen Bild über die Biologie von *Euphausia superba* zusammenfügen. Von der Vorstellung, daß der Krill wie in einem Schlaraffenland durch planktonreiches Wasser ruhig dahintreibt, gelegentlich mit Hilfe seiner Pleopoden ein wenig umher-schwimmend, auf daß sich sein Fangkorb mit Nahrung fülle, ist die Wirklichkeit weit entfernt. Wie die Kapitel 3. und 4. zeigten, ist der Krill für eine pelagische Lebensweise gar nicht sonderlich gut geeignet; er ist viel zu schwer, als daß er im Wasser treiben könnte - ihm fehlen Auftriebskörper - und so schlagen seine Pleopoden angestrengt im "Kampf gegen das Absinken". Anderenfalls würde er schon in 3 Stunden auf 500 m Tiefe absinken. Die Dichte des adulten Krills liegt mit  $1.060 - 1.070 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$  weit über der anderer pelagisch lebender Tiere, obwohl es ihm gelungen ist, durch den Verzicht auf Kalkeinlagerungen und einen erhöhten Wassergehalt sich diesbezüglich gegen benthische Crustaceen abzugrenzen. Um eine Vorstellung vom "Übergewicht" des Krills zu bekommen, diene folgende Überlegung: Zum Erreichen eines schwerelosen Zustandes müßte der Krill über eine Schwimmblase mit 3 % seines Körpervolumens verfügen.

Die Pleopoden des Krills sind allerdings sehr gut ausgebildet (Abb. 5); von kräftigen Muskeln des Abdomens angetrieben bilden sie einen leistungsfähigen Schwimmapparat (Abb. 3). Ihr kontinuierlicher Schlagrhythmus - durch einen Automatismus unabhängig vom Cerebralganglion - hält den Krill in der Schwebelage. Dieser Schwebelagezustand kann nur in einer ganz bestimmten Stellung



eingehalten wesen, in der das Tier unter einem  $55^\circ$  Winkel (Rückenlinie zur Horizontalen) im Wasser steht. Nur in einer solchen Stellung kann die Erdbeschleunigung durch den Antrieb kompensiert werden, so wie ein Helikopter auch nur in einer ganz bestimmten Stellung am Fliegschweben kann, und bei einer Änderung des Winkels sofort Fahrt aufnimmt. Entsprechend ist auch beim Krill eine Abweichung von diesem Winkel mit einer horizontalen Beschleunigung korreliert, so daß jeder Fliegschwebegeschwindigkeit ein fester Winkel zugeordnet ist (Abb. 23). Zusammen mit dem vom Krill erzeugten Strömungsfeld, in dem das Wasser nach unten beschleunigt wird (Abb. 10), verdeutlichen diese Beobachtungen, wie sehr die Schwerkraft das Verhalten des Krills beeinflusst.

Da der Antrieb unterhalb des Massenschwerpunktes angreift, und so - im Gegensatz zum Helikopter - der Krill stets in einem labilen Gleichgewicht schwimmt, werden hohe Ansprüche an die Sinnesphysiologie gestellt. Daß der Krill hierzu auch ohne Statocysten in der Lage ist, zeigten die Versuche: Überwiegend orientiert sich der Krill nach Licht, er verfügt aber auch über einen noch unbekanntem Rezeptor, der das Gravitationsfeld der Erde wahrnimmt. Diese Leistung kann geschädigter Krill nicht mehr vollbringen, er kippt um und taumelt desorientiert in die Tiefe.

Aus der Tatsache, daß der Krill einen ausgeprägten Haltungsreflex zeigt (Abb. 51), der sofort nach Einstellen des Pleopodenschlag einsetzt und die Sinkgeschwindigkeit um 13 % reduziert, wird deutlich, wie sehr der Krill darauf angewiesen ist, möglichst wenig Höhe zu verlieren. Frühere Untersucher tagesperiodischer

Vertikalwanderungen (FISCHER et al., 1978; MOHR, 1976; NAKAMURA, 1974; PAVLOV, 1974; SHEVTSOV et al., 1969) vermuten aufgrund der hohen Geschwindigkeit ein aktives Hinunterschwimmen ( $67 \text{ m}\cdot\text{h}^{-1}$  für halbwüchsigen Krill). Die von diesen Autoren ermittelten Abstieggeschwindigkeiten liegen aber noch unterhalb der Geschwindigkeit, mit welcher Krill entsprechender Größe trotz Haltungsreflexes bei gestopptem Pleopodenschlag absinkt (ca.  $100 \text{ m}\cdot\text{h}^{-1}$ , Abb. 52). Statt aktiv abwärts zu schwimmen, läßt sich der Krill wahrscheinlich einfach sinken, wobei er vermutlich durch gelegentlichen Pleopodenschlag die Sinkgeschwindigkeit reduzieren kann.

Zu den ungewöhnlichen Verhältnissen, wie wir sie am Krill finden, haben folgende Entwicklungen geführt: Die Dichte und die Absinkgeschwindigkeit wachsen mit der Größe der Tiere (Abb. 47 und 50). Aus diesem Grunde unterliegt der vergleichsweise riesige Krill (er wiegt das 60-fache eines *E. pacifica*, das 5-fache eines *M. norvegica*) stark erschwerten Bedingungen. Ergebnisse, die über die beiden anderen Euphausidenarten recht umfangreich vorliegen, können somit nicht direkt auf den Krill extrapoliert werden. So werden z.B. die tagesperiodischen Vertikalwanderungen von *M. norvegica* im Gegensatz zum Krill durch aktives Abwärtschwimmen vollzogen (HARDY et al., 1954) - geringere Dichte und niedrigere Sinkgeschwindigkeit verleihen den kleineren *M. norvegica* eine höhere "Schwebefähigkeit".

Die riesigen planktonreichen Gebiete der Antarktis kann der relativ große u schwere Krill nur besiedeln, indem er durch kontinuierliche intensive Schwimmarbeit dem ständig drohenden Absinken entgegenwirkt. Eine derartige Lebensweise fordert ihren Preis: Zum einen geht ein beträchtlicher Anteil der aus der Nahrung gewonnenen Energie dem Wachstum und der Reproduktion verloren, zum anderen lastet auf dem Tier ein sehr hoher abiotischer Selektionsdruck. So wird tieferer Krill in der Wassersäule nicht angetroffen, denn schon eine geringe Schwächung des Tieres führt unweigerlich zum "Absturz". Das macht eine Krill Population sehr anfällig gegen ungünstige Umweltschwankungen und erklärt vielleicht die beobachteten starken Fluktuationen (BOGDANOV et al., 1970; EVERSON, pers. Mitteilung; ASLENNIKOV et al., 1971).

Ist der Krill erst einmal in eine Tiefe von ca. 250 Metern abgesunken, so bedeutet dies wahrscheinlich seinen Tod: In den vom Krill bevölkerten Gebieten der Antarktis sinkt der Sauerstoff in 150 - 250 m Tiefe sprunghaft auf 60 - 50 %  $O_2$ -Sättigung ab, bedingt durch das aufsteigende "Obere Zirkumpolare Tiefenwasser" (DEACON, 1933; GORDON, 1971; JOYCE et al. 1978; SVERDRUP, 1933; siehe auch KILS, 1979: Fig. 10). Bei dieser  $O_2$ -Sättigung ist der Krill jedoch nicht mehr in der Lage, sein Körpergewicht zu tragen (KILS, 1979); er sinkt weiter ab und stirbt wahrscheinlich durch  $O_2$ -Mangel (KILS, 1979) und/oder hohen Druck (BAKER, pers. Mitteilung). Tatsächlich wurden adulte *E. superba* bisher fast nur oberhalb von 250 Metern Tiefe gefangen (MARR, 1962), im Gegensatz zu anderem Zooplankton, welches

noch bis über 1000 m Tiefe häufig ist (FOXTON, 1956). Die wenigen Ausnahmen hiervon: NAST, 1977; fand Krill in der östlichen Bransfield Strait auch in größeren Tiefen; dieses Gebiet weist aber außergewöhnliche hydrographische Verhältnisse auf: Es ist durch hohe Stromgeschwindigkeiten gut durchmischt und "Depthwater" ist kaum nachweisbar (CLOWES, 1934), zudem wirkte sich zur Zeit der Untersuchung der Windeinfluß stark auf die unteren Wasserschichten aus, so daß eine thermohaline Sprungschicht nicht nachweisbar war (Stein, 1976, 1978). Damit dürfte bis zum Boden für den Krill ausreichend Sauerstoff vorhanden gewesen sein. Auch die von FISCHER, 1976, beschriebenen Vorkommen in größerer Tiefe waren auf Schelf-Gebiete ohne deutliche Temperatursprungschicht begrenzt.

Eine so hohe Empfindlichkeit gegenüber verringertem Sauerstoffangebot ist recht ungewöhnlich; ungewöhnlich hoch ist aber auch der Energiebedarf des adulten Krills, so daß sehr viel Sauerstoff verbraucht wird; die hohen Respirationsraten (CHEKUNOVA et al., 1974; McWHINNIE et al., 1964; RAKUSA-SUSZCZEWSKI et al., 1978; KILS, 1979) und die gut entwickelten Kiemen (Abb. 71) geben Hinweise auf den für die geringe Temperatur enormen Stoffwechsel, dessen  $O_2$ -Bedarf anscheinend nur bei sehr gutem  $O_2$ -Angebot gedeckt werden kann. Der Gesamtstoffwechsel in Abhängigkeit zur Körpergröße wird im allgemeinen als  $R = a W^b$  ausgedrückt, wobei R die Respiration pro Tier, a eine artspezifische Konstante, und W das Gewicht darstellt. Der Exponent b ist stets kleiner als 1, für Crustaceen sind Werte um 0.7 typisch (BERTALANFFY et al., 1953).



Abb. 71 Mittelteil von *Euphausia superba*, gut zu erkennen sind die Kiemen

Als Grund hierfür wird angegeben, daß das Gewicht mit der 3. Potenz zur Länge steigt, die Oberfläche der Kiemen aber nur mit der 2. Potenz, ein Zusammenhang, der oft auch als begrenzender Faktor des Größenwachstums genannt wird, und dem ein Exponent  $b$  von  $0.7 \approx 2/3$  entspricht (BERTALANFFY, 1951; CHAMPALBERT et al., 1972; CONOVER, 1960; IVLEV et al., 1963; WINBERG, 1961; einen zusammenfassenden Literaturüberblick gibt PAULY, 1979).

Aus diesem Rahmen fallen die Euphausiden weit heraus: Von mehreren Autoren wurden Exponenten nahe 1 gefunden und dieses als eine ungewöhnliche Abweichung herausgestellt, ohne hierfür jedoch eine Erklärung anzubieten:

CHEKUNOVA et al., 1974, für <i>E. superba</i> ,	$b = 0.97$ ,
LASKER, 1966, für <i>E. pacifica</i> ,	$b = 1.00$ ,
RAKUSA-SUSZCZEWSKI et al., 1978 für <i>E. superba</i> ,	$b = 0.95$ ,
SMALL et al., 1967, für <i>E. pacifica</i> ,	$b = 1.00$ .

Ein Exponent von 1 bedeutet, daß die Respiration direkt mit dem Gewicht steigt, also viel zu schnell für die Kiemen. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse wird deutlich, wie viel schwerer es die Kiemen eines adulten Krills haben (Abb. 71), dem Wasser diejenige  $O_2$ -Menge zu entziehen, die eine um das 60-fache gestiegene Körpermasse - im Vergleich zu einem adulten *E. pacifica* - verbraucht. Sie können diese enorme Leistung nur in den  $O_2$ -gesättigten oberen 150 Metern der antarktischen Gewässer vollbringen.

Die im Rahmen der vorliegenden Arbeit durchgeführten Untersuchungen erlauben jetzt auch eine Erklärung für den ungewöhnlichen Exponenten  $b = 1$ : Der wahre "Ruhestoffwechsel" (d.h. ohne Pleopodenschlag) wird wahrscheinlich in einer den anderen Tieren ähnlichen Weise mit der Größe sinken; einen solchen "Ruhestoffwechsel" im strengen

Sinne gibt es aber bei den pelagischen Euphausiden nicht und er wird durch die Messungen der genannten Autoren eigentlich auch nicht erfaßt. Gemessen wird ein "Standardstoffwechsel", der die Summe aus echtem Ruhestoffwechsel und dem Stoffwechsel für das Schweben darstellt.

Wie gezeigt werden konnte, steigt der Schwebestoffwechsel mit der Größe der Tiere obligatorisch an, so daß die physiologisch sinnvolle Verminderung des Ruhestoffwechsels dem Tier nicht zugute kommt. Der Standardstoffwechsel wächst gewichtsproportional - eine physiologische Kuriosität -. So muß bei energetischen Fragestellungen diese durch die pelagische Lebensweise bedingte Komponente Berücksichtigung finden; in der Summengleichung des Stoffwechsels taucht sie als additives Glied auf. Da es sich mit der Tiergröße verändert, fällt es bei kleinen Euphausiden kaum ins Gewicht, beim adulten *E. superba* beträgt sein Anteil jedoch über 30 %; darüber hinaus kann der Anteil fürs Schweben im Gegensatz zu den anderen Gliedern der Gleichung bei schlechten Lebensbedingungen nicht reduziert werden, ohne das Leben des Krills zu gefährden.

Die Untersuchungen zum Energiehaushalt erlauben eine grobe Abschätzung der notwendigen Nahrung und der Wassermenge, die ein Krill pro Zeiteinheit im Mittel filtern muß, um die für das Schweben notwendige Energie aufbringen zu können. Ein 60 mm langer *E. superba* benötigt hierzu 0.6 mMol ( $\pm 45\%$ ) ATP pro Tag. Da vom Energiegehalt der assimilierten Nahrung nur ca. 40 % als gebundene chemische Energie übrig bleiben (Atmungsketteneffizienz) muß eine 60 J enthaltende Nahrungsmenge pro Tag assimiliert werden. Die

Assimilationseffizienz von *E. pacifica* beträgt 0.93 (LASKER, 1966) somit muß pro Tag eine Planktonmenge aus dem Wasser gefiltert werden, die 54 J enthält ( $\pm 45\%$ ). Der absolute Energiegehalt der für das Schweben täglich notwendigen Nahrung beträgt pro Tier etwa

$$N = 1.38 \cdot 10^{-7} \cdot L^{4.83}, [J \cdot d^{-1}, \text{mm}], (\pm 45\%)$$

oder pro Gramm Naßgewicht

$$N/g_w^{-1} = 3.72 \cdot 10^{-2} \cdot L^{1.66}, [J \cdot d^{-1} \cdot g_w^{-1}, \text{mm}], (\pm 45\%).$$

Aus dem Gesagten ergibt sich: Krill kann nur in einem Gewässer leben, das  $O_2$ -reich, kühl (anderenfalls höherer Energiebedarf für Stoffwechsel und niedrigere Viskosität) und mindestens zeitweilig nahrungsreich ist. Bei den durchschnittlich gemessenen Planktonkonzentrationen  $1 - 2.5 J \cdot l^{-1}$  (v. BRÜCKEL, pers. Mitteilung, EL-SAYED, 1967) müßte der Krill ca. 17 - 43 Liter Wasser pro Tag filtern, je nach Filtrations-Effektivität entsprechend mehr. VINOGRADOVA, 1967, gibt einen Energiegehalt von  $20 J \cdot mg_d^{-1}$  für antarktisches Phytoplankton an, so daß pro Tag von einem 60 mm langen Krill 2.7 mg Phytoplankton-Trockengewicht oder etwa 14 mg Phytoplankton-Naßgewicht für das Schweben konsumiert werden, und somit aus der Nahrungskette ausscheiden (alle Werte  $\pm 45\%$ ).

Diese Nahrungsmengen decken jedoch nur den für den Krill lebensnotwendigen und nicht einschränkbaren Schwebestoffwechsel; für den Gesamtstoffwechsel ergeben sich folgende Werte (60 mm Krill):  $O_2$ -Verbrennung pro Tag  $8.8 mg O_2 \cdot d^{-1}$ ; das entspricht etwa einer assimilierten Nahrung von  $130 J \cdot d^{-1}$  (BRETT, 1962) einer aufgenommenen



Nahrung von  $140 \text{ J} \cdot \text{d}^{-1}$ ,  $7 \text{ mg} \cdot \text{d}^{-1}$  Phytoplankton-Trockengewicht bzw. ca.  $35 \text{ mg} \cdot \text{d}^{-1}$  Phytoplankton Naßgewicht; dazu wären mindestens 44 - 112 Liter Wasser pro Tag zu filtern. Es sei hier nochmals ausdrücklich darauf hingewiesen, daß bezüglich des Nahrungsbedarfs es sich nur um eine grobe Abschätzung als Diskussionsbeitrag handelt; dies insbesondere, da die physiologischen Grundlagen meist an höheren Tieren erarbeitet worden sind und somit nicht uneingeschränkt für den in vielen Beziehungen recht außergewöhnlichen Krill zu gelten brauchen.

Die leistungsfähigen Pleopoden verleihen dem Krill eine beachtliche Mobilität; Geschwindigkeiten bis zu  $45 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  wurden gemessen. Geschwindigkeiten bis zu  $65 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  erreicht der Krill, indem er rückwärts durch kontinuierliches Schwanzeinschlagen mit einer Frequenz von 7 Schlägen pro Sekunde davonschießt. Hierbei handelt es sich um ein Fluchtverhalten, welches nur über einen kurzen Zeitraum aufrecht erhalten werden kann. Auf die UW-Fernsehkamera reagierte er in dieser Weise und auch die Tauchbeobachtungen von RAGULIN, 1969, beschrieben ein solches Verhalten bei Annäherung der Taucher auf 1.5 - 2 Meter. Die gemessenen Maximalgeschwindigkeiten, sie liegen etwas niedriger als die von SEMENOW, 1969, geschätzten, betragen grob für das Pleopodenschwimmen die 9-fache Körperlänge pro Sekunde und für das Schwanzschwimmen die 12-fache Körperlänge pro Sekunde, somit steht der Krill selbst schnell schwimmenden Fischen vergleichbarer Größe nicht nach (ALEYEV, 1977), obwohl er auf den ersten Blick nicht sonderlich stromlinienförmig erscheint.

hydrodynamischen Untersuchungen ergaben für den Krill jedoch einen recht guten Widerstandsbeiwert  $c_w = 0.31$  (Reynoldszahl 50 - 850), so daß die für horizontale Wanderungen aufzubringende Energie relativ gering ist. Mit der gleichen Energie, die der Krill Schweben verbraucht, könnte er auch eine horizontale Geschwindigkeit von  $12 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  erreichen.

Versuche zeigten weiter, daß der Krill seinen Körper als Fläche einsetzt, und somit den hydrodynamischen Auftrieb nur um sein Unterwassergewicht zu tragen. Durch diesen Trick - so paradox es klingen mag - ist es für den Krill energetisch günstiger, einer Geschwindigkeit zwischen 3 und  $10 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  zu schwimmen als am Fleck zu schweben. Wie die Abb. 70 zeigt, kann der Krill ohne seinen Standardstoffwechsel zu erhöhen, sich in einem Geschwindigkeitsbereich von 0 -  $13 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  frei bewegen; erst bei noch höheren Geschwindigkeiten steigt die Energie - dann allerdings sehr schnell - an. Mit anderen Worten, der Krill kann mit einer Geschwindigkeit von  $12 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  beliebig lange schwimmen (solange seine Energievorräte für den Standardstoffwechsel ausreichen).

Dieses Ergebnis und die Tatsache, daß der Pleopodenschlag bei ca.  $15 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  ausgebildet ist (Abb. 19), und eine von MARR, 1962, 55, zitierte Beobachtung, in der Krill über mehrere Stunden gegen eine Strömung von  $18 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  anschwamm, lassen vermuten, daß Euphausioiden durchaus dazu befähigt ist, ausgedehnte Wanderungen einer Geschwindigkeit von ca.  $13 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  durchzuführen, und zwar ohne zusätzliche Energie. Das entspricht einer Strecke von 11 km pro Tag oder 4100 km pro Jahr. Ob der Krill

tatsächlich gerichtete Wanderungen ausführt, müssen weitere Untersuchungen zeigen; ein Spielball der Strömungen, wie in den Hypothesen zur Schwarmbildung von RUUD, 1932, BEKLEMISHEV, 1960, und BOGDANOV, 1974, vermutet, ist er jedenfalls nicht. Den kleinst möglichen Standardstoffwechsel hat der Krill, wenn er mit einer Geschwindigkeit von  $6 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  schwimmt, und um die weiter oben abgeschätzte Wassermenge von  $44 - 112 \text{ l} \cdot \text{d}^{-1}$  zu filtern, müßte er sich ohnehin mit mindestens  $2.2 - 5.8 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$  durch das Wasser bewegen (Netzöffnung seines Filterkorbes ca.  $45 \text{ mm}^2$ , geschätzte Filtrationseffektivität 0.5). Somit ist es wohl gerechtfertigt, den Krill dem Nekton zuzuordnen.

In vieler Hinsicht läßt sich der Krill mit einem ständig fliegenden Vogel vergleichen: Ein leistungsfähiger und ausdauernder Bewegungsapparat trägt den schweren Körper unter Ausnutzung des hydrodynamischen Auftriebes durch ein Fluidum, große Energiemengen vergeudend und auf viel Nahrung und Sauerstoff angewiesen. Findet der Krill nicht genügend Nahrung, oder sinkt der Sauerstoffgehalt des Wassers nur geringfügig, stürzt er in die Tiefe - so schnell, daß er schon nach wenigen Stunden selbst in der Tiefsee den Boden erreicht. Der Mageninhalt vieler antarktischer Bodenfische besteht häufig aus frischem Krill (FREYTAG, 1977; KOUK, 1978; PERMITIN, 1970), obwohl sie in Tiefen leben, in denen Krill gar nicht mehr vorkommt. So trägt *E. superba* wahrscheinlich in starkem Maße zum Energietransfer zwischen der euphotischen Zone und dem Benthos bei, und versorgt das üppige Boden-Leben auch in großen Tiefen noch mit frischen Proteinen.

Angesichts der Ergebnisse dieser Untersuchung stellt sich die Frage, weshalb *E. superba* überhaupt so extrem groß wurde und trotzdem so erfolgreich ist. Der antarktische Ozean mit seinen Auftriebserscheinungen, den durch Windeinfluß bedingten Oberflächenturbulenzen bis unter die Kompensationstiefe, den überwiegend großen Wassertiefen und den saisonalen Fluktuationen ist ein außergewöhnlicher Lebensraum. Die Primärproduktion läßt sich nur durch einen guten Filtrierer mit pelagischer Lebensweise nutzen. Da die Primärproduktion starken Schwankungen unterworfen ist, ist das Planktonangebot zeitlichen und räumlichen Fluktuationen unterworfen; hieraus ergibt sich ein Selektionsvorteil für große, bewegliche und langlebige Tiere. Diese ökologische Nische scheint der Krill auszufüllen; Frei von der Konkurrenz der Clupeiformes erschließt sie ihm die Nutzung der umfangreichsten Primärproduktion der Welt. Dieser Nutzen überwiegt die damit verbundenen Konsequenzen bei weitem: Die energetischen Probleme sind in den oberen plankton- und sauerstoffreichen 150 Metern der Wassersäule lösbar, und der außergewöhnlich hohe Selektionsdruck wird schließlich von über 300 Billionen Individuen, verteilt über ein riesiges Verbreitungsgebiet, getragen. Konsequenzen aber hat eine Kenntnis dieser besonderen Verhältnisse für viele ökologische Fragestellungen.

Sonderdruck aus Bd. 27 (1978/79), H. 1, S. 35-47

Meeresforschung · Reports on Marine Research  
Berichte der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung  
VERLAG PAUL PAREY · SPITALERSTRASSE 12 · D-2000 HAMBURG 1

Alle Rechte, auch die der Übersetzung, des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und Speicherung  
in Datenverarbeitungsanlagen, vorbehalten. © 1979 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin

## Performance of Antarctic Krill *Euphausia superba*, at different levels of oxygen saturation

Results of the 2. German Antarctic Expedition 1977/78

BY U. KILS

*Institut für Meereskunde an der Universität Kiel*

*Ms. received 26 June 1978*

*Ms. accepted 12 July 1978*

### Abstract

The effects of low oxygen saturations on survival, swimming performance and luminescence of krill have been investigated, and the lethal  $O_2$  saturation and the critical  $O_2$  saturation were determined. A high sensitivity to low oxygen tensions, but an ability for adaptation became evident. At  $O_2$  saturations lower than 90 % the animals no longer luminesced. The correlation on vertical krill distribution and oxygen regime is discussed. Respiration rates in the light and dark and at different  $O_2$  tensions have been determined.

### Kurzfassung

*Verhalten von antarktischem Krill, *Euphausia superba*, bei unterschiedlichen Sauerstoffspannungen*

Die Effekte niedriger  $O_2$ -Sättigungen auf Überleben, Schwimmvermögen und Lumineszenz des Krills wurden untersucht, und die tödliche  $O_2$ -Sättigung und die kritische  $O_2$ -Sättigung wurden bestimmt. Eine hohe Empfindlichkeit gegen niedrige  $O_2$ -Spannungen, aber auch die Fähigkeit zur Adaptation zeichnete sich ab. Unter 90 %  $O_2$ -Sättigung wurde Lumineszenz nicht mehr beobachtet. Der Zusammenhang zwischen vertikaler Krillverteilung und Sauerstoffbedingungen wird diskutiert. Respirationsraten im Hellen und Dunkeln und bei verschiedenen  $O_2$ -Spannungen wurden bestimmt.

### Introduction

Measurements of general respiration of Antarctic krill have been carried out by several workers (CEKUNOVA et al. 1974, McWHINNIE et al. 1964, NIKOLAYEVA et al. 1973). They found respiration values around  $1 \text{ mg } O_2 \text{ g}_d^{-1} \text{ h}^{-1}$ . In their experiments they used small respiration chambers with a few animals.

Objectives of this investigation are to obtain reliable data on the reaction of krill to different levels of  $O_2$  saturation, bearing in mind that under ice cover conditions of reduced  $O_2$  saturation might occur. The setup of the experiments had to take into account the following:

1. Krill is a pelagic animal, therefore the measurements should be done while free swimming; confined to a small respiration chamber, the touch of the walls are unnatural irritations, exerting considerable stress to the animal, i. e. affecting respiration. The engaged test-procedure allowed fairly free swimming and free orientation in space.
2. To gain some more data on a possible correlation of krill distribution and hydrological regime, the lethal  $O_2$  concentration and the critical  $O_2$  concentration, i. e. the concentra-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0341-6836/78/2701/0035\$02.50/0  
Meeresforsch. 27 (1978/79), 35-48  
© 1979 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin  
ISSN 0341-6836 / ASTM-Coden: MEERDW

- tion causing physiological detriments without killing the animal, might be of interest, this too in looking at the reported high swarm densities. In the test setup the krill could be exposed to reduced  $O_2$  saturations, while the performance and survival were recorded. A possible adaptation was taken into account.
3. Investigation on the performance of krill at different  $O_2$  saturations require for statistical reasons high numbers of animals in each test. The experiments were carried out with groups of about one hundred specimen.
  4. Krill shows a marked response to light. Respiration measurements in the light and in total darkness, combined with simultaneous registration of behaviour, were carried out to contribute to a better understanding of the biology of krill.

### Material and methods

Krill, *Euphausia superba*, were collected around the Antarctic Peninsula and in Scotia Sea from  $59^{\circ}$ - $65^{\circ}$  S and  $39^{\circ}$ - $69^{\circ}$  W. All collections and experiments were carried out during the Second German Antarctic Expedition of the R. V. "Walther Herwig" during the Antarctic summer 1977/78.

Collections were made by means of a large commercial pelagic krill trawl and by the RMT 8 (BAKER et al. 1973). The animals were obtained from short hauls of less than 30 minutes sampling the upper 100 m of the sea or less. Water temperatures ranged from  $-0.6$  to  $1.6^{\circ}$  C. Immediately upon collection the euphausiids were placed in large containers on deck. After 10 minutes the vivid ones were picked up for the experiments. For further data see table. In order to investigate on the above stated objectives, the experimental setup had to comply with the following requirements:

- a. The test vessel should be as big as possible. b. Turbulences should be reduced to a minimum but stratification due to cooling was to be avoided.

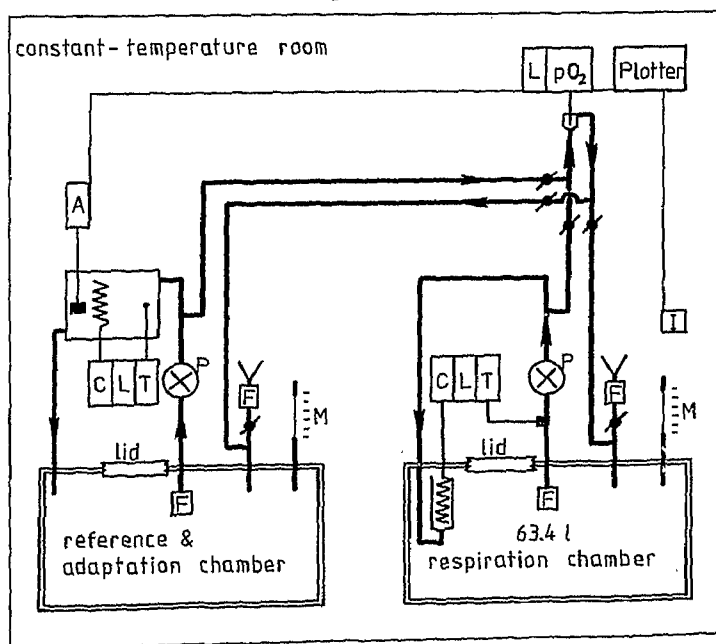


Fig. 1. Experimental setup.  $pO_2$  = oxygen sensor, T = temperature sensor, I = light sensor, L = threshold selector, C = cooler; P = centrifugal pump; F =  $100 \mu$  filter; A = aerator;  $\bullet$  = valve, M = manometer

Respiration values and additional experimental data

ep. no.	n	dry weight g	length [mm] x̄	v	temp. °C	respiration <sup>1</sup> mg O <sub>2</sub> · g <sup>-1</sup> · h <sup>-1</sup>	'100/85 h'	'adapt. h	adapt. level % O <sub>2</sub> -sat.	no.	catch S	stat. pos. W	surface T °C
1	100	24.76	52.4	4.01	.077	0.946	18.9	0	./.	176	64°16'	66°56'	0.5
2	101	16.66	47.5	3.69	.078	0.898	12.4	0	./.	186	64°57'	68°43'	0.8
3	100	14.59	47.0	3.98	.085	1.110	7.1	27	83 <sup>2</sup>	190	63°21'	64°52'	1.0
4	53	8.52	42.7	4.80	.112	0.712	19.7	12	95	214	61°41'	54°47'	0.3
5	27	4.24	48.2	4.27	.087	1.530	17.6	12	95	225	60°43'	54°09'	0.6
6	39	7.03	52.4	2.86	.055	1.430	10.9 <sup>1</sup>			312	58°71'	39°30'	1.6
7	50	7.64	48.8	2.52	.052	1.500	17.6 <sup>1</sup>			315	59°32'	45°50'	1.6
8	13	2.17	49.7	2.10	.042	1.560	35.3 <sup>1</sup>			315	59°32'	45°50'	1.6
9	67	5.03	39.6	4.97	.126	1.940	9.2	12	95	329	63°35'	54°06'	-0.6
10	68	5.31	39.9	4.55	.114	1.260	16.0			329	63°35'	54°06'	-0.6
11	out of 199 animals 149 bottom lying animals (= 74.9 %) consumed 72.6 % of the total O <sub>2</sub> consumption → Δ Q = -3.0 %												
15	two krill freshly caught, transferred into 74 % O <sub>2</sub> -s. water: after 5 min. 2 at the bottom, 150 min 2 dead, 220 min 2 dead												
16	"												
17	"												
18	two krill adapted to 84 % O <sub>2</sub> -s. (6h)												
19	"												
20	"												
21	two krill freshly caught, transferred into 106 % O <sub>2</sub> -s. water												
22	"												
23	"												
<sup>1</sup> 85 % O <sub>2</sub> saturation not reached - <sup>2</sup> krill stayed in deck containers for 27 hours without waterexchange, at the end 83 % O <sub>2</sub> saturation was measured, temperature was around 4 °C, mortality below 5 %; q <sub>1</sub> - <sup>3</sup> between 100 % and 95 % O <sub>2</sub> satur. - <sup>4</sup> time from 100 % to 85 % O <sub>2</sub> saturation.													

*U. Kils*

The employed experimental setup is shown in fig. 1. Two insulated gas tight test chambers with a volume of 63 l each and the peripheral equipment were placed in a constant temperature room of the ship. Fine control of temperature ( $\Delta t \pm 0.03^\circ\text{C}$ ), aeration and oxygen measurement were carried out in sealed circuits outside the chambers. Oxygen partial pressure was measured by a  $\text{pO}_2$  electrode and recorded continuously. Oxygen saturation values are related to air saturation at 1 atm. The oxygen leakage into the total system was less than 0.5 %  $\text{O}_2$  saturation over 21 hours (at 20 %  $\text{O}_2$  saturation inside the respiration chamber). The plankton of the employed sea water (filtered through a 100  $\mu\text{-ze}$ ) and the non avoidable bacterial upgrowth in the test chambers assimilate and excrete. This blank value was determined before and after each experiment in the light and in the dark for correction; for all experiments this blank value was below 2.9% of the krill respiration. In addition the  $\text{pO}_2$  electrode was calibrated before and after each experiment; drift was below 1.3 % of the krill respiration, and was used for correction. During normal experiments the swimming behaviour of the animals was recorded by an automatic camera system. The krill could be observed inside the chambers with a binocular microscope.

#### *Test procedure*

The test chambers were filled simultaneously with surface seawater through a 100  $\mu$  filter. In 15 minutes after the catch krill (c. 250 specimen) from the deck containers were introduced into the adaptation/reference chamber. The animals reduced the oxygen content of the water to a present level, kept constant by an aerator and  $\text{pO}_2$  threshold selector. To this oxygen saturation (for example 95 %) the test animals were adapted over several hours. Afterwards half of the animals were transferred into the respiration chamber, where they gradually reduced the oxygen level during the next two days. Luminescence, swimming performance and the number of dead animals were recorded at different oxygen levels. Simultaneously the other half of the krill remained in the reference/adaptation chamber where they were kept under the same conditions (circulating water, density, temperature, light) as in the respiration chamber, except that the oxygen saturation was kept at 100 %. In the reference chamber the krill normally survived for 4-5 days with less than 5 %  $\text{d}^{-1}$  mortality. Afterwards they died off quickly, this appears to be a nutritional problem, as the digestive-gland turned pale beforehand. With running sea water from the ships inlet the animals could be kept for eleven days (18 survived out of 107). Experiments with a mortality less than 5 %  $\text{d}^{-1}$  in the reference chamber were discarded.

The test chambers were illuminated by neon lights in daytime (650 lx at the chamber's surface) and kept in total darkness at night.

Oxygen respiration values are related to dry weight. Upon completion of each experiment the animals were recovered, counted, measured (front end of eyes to telson end), oven dried at  $85^\circ\text{C}$  and vacuum sealed in plastic foil for redrying and weighing on land. In an additional set of experiments krill freshly caught from 106 %  $\text{O}_2$  saturated surface seawater and krill adapted to 84 %  $\text{O}_2$  saturated water (for 6 h) were placed directly into 74 %  $\text{O}_2$  saturated water (3 parallel tests each, with 3 controls in 106 % surface water).

#### **Results**

Under normal oxygen conditions the animals swim constantly and quietly with a speed of  $5.6 \text{ cm s}^{-1}$  ( $\bar{x} = 5.6$ ,  $n = 55$ ,  $s = 1.6$ ,  $v = 0.29$ ) across the test chamber until they hit the glass with their antennae. Then they turn and continue swimming. They never try to avoid collisions with instruments or other krill by optical sense. They do not rest on the bottom but try to keep clear from it.



With decreasing oxygen saturation krill show the following general behaviour: The first effect is, that luminescence vanishes and finally stops, this occurring already at 90 %  $O_2$  saturation. Next the horizontal swimming movements decline (between 90-85 %  $O_2$ -s.), the animals stand in place in a 55° upward position and try hard to avoid sinking by beating their pleopods. At lower oxygen saturations they sink to the bottom but continue with the same activity and rhythm of the pleopods. At this state the respiration has not ceased significantly (exp. 11), and if transferred to 100 %  $O_2$  saturated water, they start swimming again. They continue pleopod beating until the oxygen saturation level is lethal and they

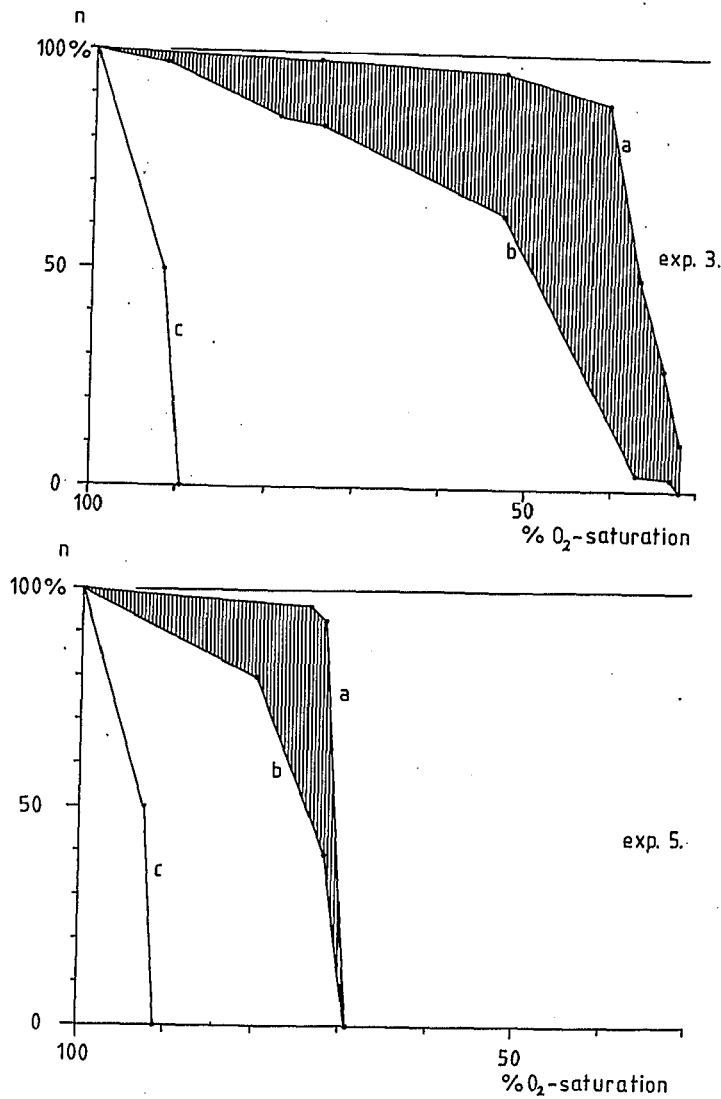


Fig. 2 and 3. Effects of decreasing  $O_2$ -saturation on survival (a); swimming performance (b); and luminescence (c). Shaded area represents the bottom-lying animals. Exp. 3.: high adaptation (27 h to 83 %  $O_2$ ); exp. 5.: medium adaptation (12 h to 95 %  $O_2$ )

die off within a few minutes (no heart beat). In fig. 2 and 3 ve "a" represents the surviving animals, curve "b" the swimming animals and cur"e" the intensity of luminescence (100 % = bright, 50 % = faint, 0 % =none) ielation to decreasing oxygen saturations. The cross shaded area represents the bottomng animals.

### Lethal O<sub>2</sub> concentration and adaptation to low O<sub>2</sub> saturations

It became evident, that krill shows an adaptation to varying gen saturations. The individuals of fig. 2 (exp. 3) were adapted three times longer to lowygen saturation than the ones of fig. 3 (exp 5), and they could survive much lower iration levels. The results of all adaptation experiments are plotted in fig. 4 (surviy animals) and fig. 5 (swimming animals). The animals of exp. 1 and 2 had no adaptatiome, they were placed directly after collection into the respiration chamber. The animalsexp. 4, 5 and 9 were adapted for 12 hours to 95 % O<sub>2</sub> saturation, and the animals of expwere adapted slowly over 27 hours to a final oxygen saturation of 83 %. These threroups show a clear difference in the lethal oxygen concentration: Non adapted animals already at 83-85 %, the highly adapted can withstand O<sub>2</sub> saturations below 50 %, at lk for the time of the experiment (20 h).

To eliminate possible effects of other factors than the O<sub>2</sub> clitions (such as O<sub>2</sub> dependent excrettes, pheromone production, alternations of CO<sub>2</sub> tern), an additional set of experiments were carried out (fig. 6):

Krill adapted to 84 % O<sub>2</sub> saturation for 6 hours and krill freshly qht out of 106 % O<sub>2</sub>-saturated surface water were transferred into 74 % O<sub>2</sub>-s. water. As antrol freshly caught krill were placed into water from the same source but with an Oturation of 106 %. These test (no. 15-23.) indicated a similar result: All non adapted arals died in 74 % O<sub>2</sub> saturated water within 220 minutes, whereas all adapted ones survivThe animals of the control experiments all survived too.

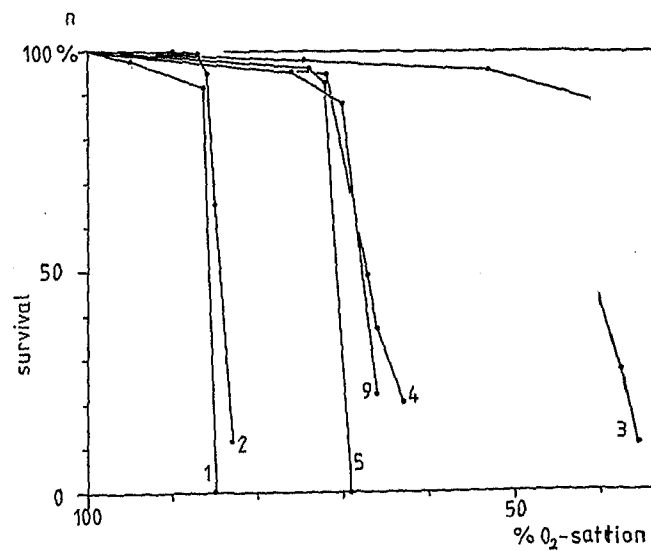


Fig. 4. Effect of decreasing O<sub>2</sub>-saturations on survival of differently adapted gps of krill. Figures refer to number of experiment, exp. 1., 2.: no adaptation; exp. 4., 5., 9.: mediadaptation (12 h to 95 %); exp. 3.: high adaptation (27 h to 83 % O<sub>2</sub>)

Performance of Antarctic Krill at different levels of oxygen saturation

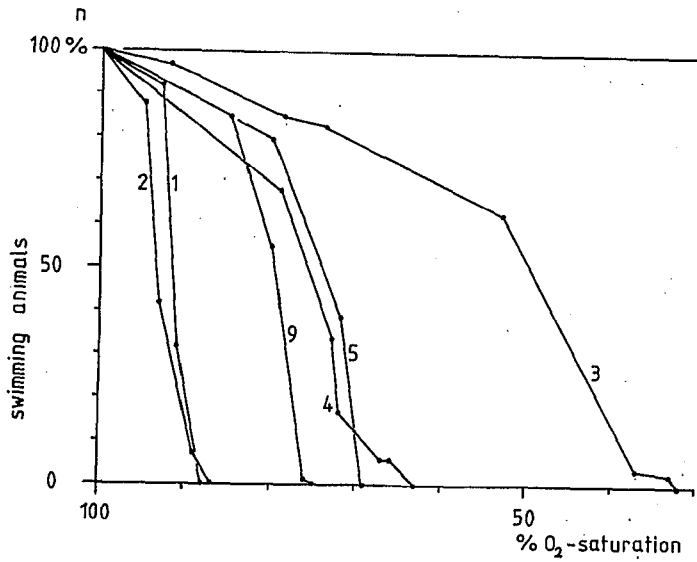


Fig. 5. Effect of decreasing O<sub>2</sub>-saturation on swimming-performance of differently adapted groups of krill. Figures refer to number of exp.; exp. 1., 2.: no adaptation; exp. 4., 5., 9.: medium adaptation (12 h to 95 %); exp. 3.: high adaptation (27 h to 83 % O<sub>2</sub>)

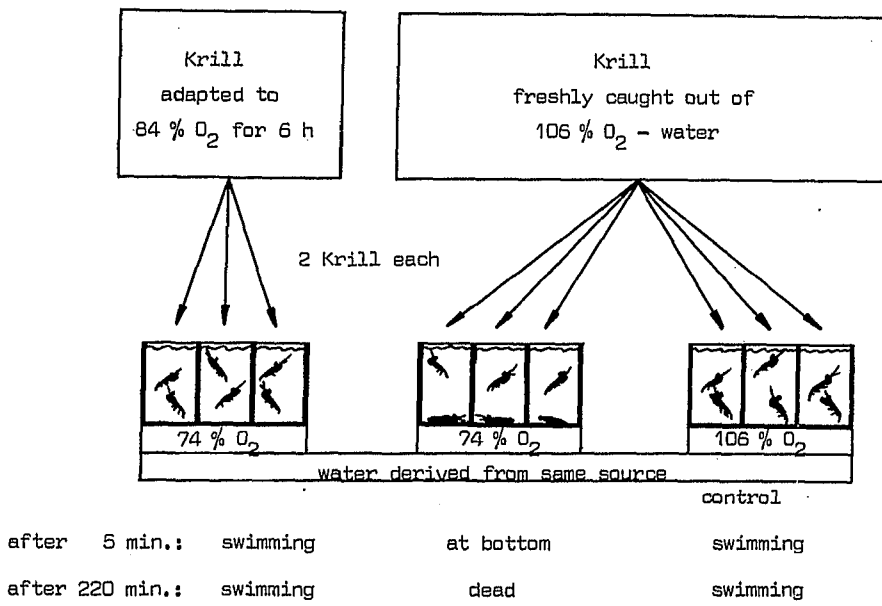


Fig. 6. Additional adaptation experiment

Critical O<sub>2</sub> concentration and adaptation tow O<sub>2</sub> saturations

Whereas the lethal O<sub>2</sub> concentration with its distinct symptom is easy to determine, the critical O<sub>2</sub> concentration cause physiological detriments which are far more difficult to detect.

During the experiments it became evident, however that the luminescence of krill vanished already below 90 % O<sub>2</sub> saturation. An unakty for luminescence in poor oxygenated water has also been observed on krill by MCHINNIE (pers. comm.). At the 90 % O<sub>2</sub> level RAKUSA-SUSZCZEWSKI (pers. comm.) found ne disturbance of biochemical processes in krill. Between 90-85 % O<sub>2</sub> saturation there significant changes in the swimming behaviour (KILS, in prep.): The horizontal swming movements decline, the animals stand in place in a 55 ° upward position and strug against sinking. Below 85 % O<sub>2</sub> saturation krill ist not able to compensate in respirati (see overnext chapter).

These findings make it reasonable to consider 90-85 % the critical O<sub>2</sub> concentration for adult krill, and the fading of luminescence as an inator for it. The experiments showed, that with luminescence there was no significant acatation. Whatever the biological function of luminescence might be, it will work only at<sub>2</sub> concentrations above 90 % (fig.7).

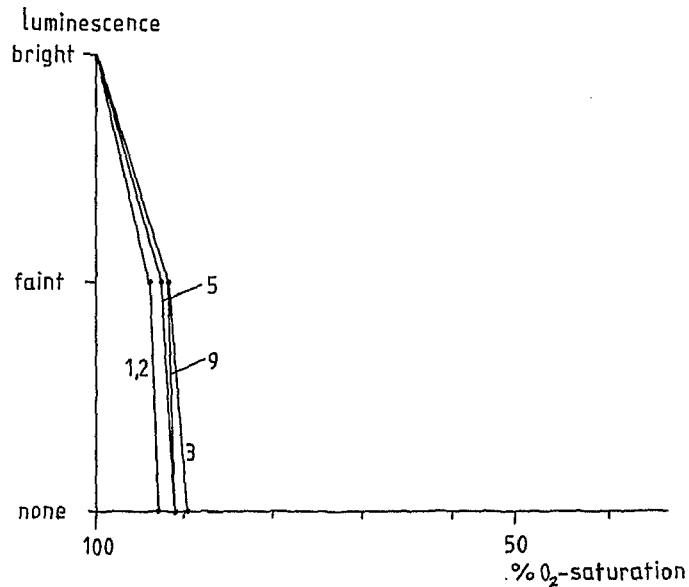


Fig. 7. Effect of decreasing O<sub>2</sub>-saturations on luminescence. Figures refer to number of experiment; exp. 1., 2.: no adaptation; exp. 4., 5., 9.: medium adaptation (12 h at 5 %); exp. 3.: high adaptation (27 h to 83 % O<sub>2</sub>)

Respiration

At 1 °C krill used 0.712-1,940 mg O<sub>2</sub> g<sub>d</sub><sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> in respiion (tab.). These values are 40 % above those found by McWHINNIE et al. 1964 (0.25-1.05 μl O<sub>2</sub> mg<sub>d</sub><sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> ≅ 0.360-1.500 mg O<sub>2</sub> g<sub>d</sub><sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> at 2 °C in small spiration chambers). This higher respiration might be due to the free swimming abi of the krill during these measurements. LASKER (1966) found for *Euphausia pacifica* 10 °C respiration values of 0.5-2.6 μl O<sub>2</sub> mg<sub>d</sub><sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> ≅ 0.70-3,64 mg O<sub>2</sub> g<sub>d</sub><sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>, independt of the size of the animal.

Respiration at decreasing O<sub>2</sub> tensions

With falling O<sub>2</sub> tensions the respiration first increases to a maximum at 90–85 % O<sub>2</sub> saturation (fig. 8). This increase is probably due to higher effort in breathing, or to more intense swimming movements as an escape-reaction to unfavourable O<sub>2</sub> conditions. Below 85 % the respiration decreases; the verge of the capability to compensate respiration is reached. This is typical for many high sea forms among the marine evertebrates (SCHLIEPER 1972). Bottom living and littoral species are often capable to control respiration, which makes them independent of the environmental O<sub>2</sub> tensions. In contrast to that, even the most adapted krill were not able to compensate respiration below 85 % O<sub>2</sub> saturation; so the krill should be looked upon as an animal inhabiting very well oxygenated waters.

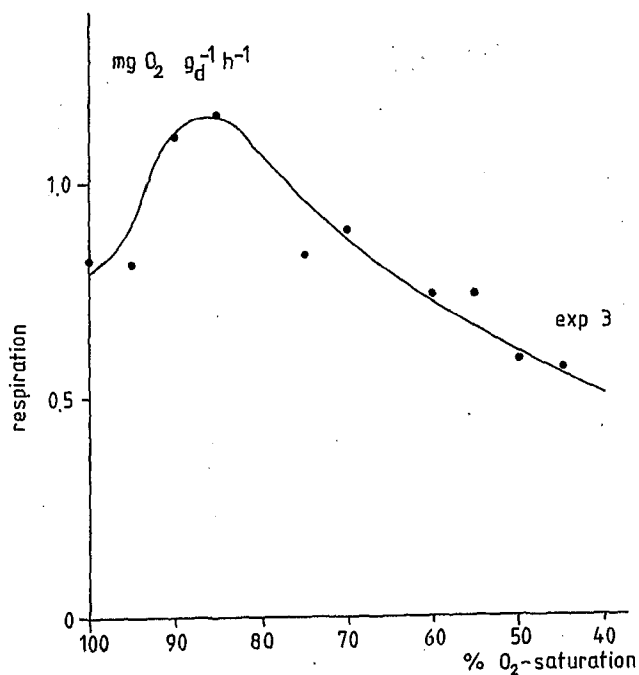


Fig. 8. Respiration at decreasing O<sub>2</sub>-tensions (curve eye-fitted)

Light/dark differences in respiration

The respiration values decreased in all experiments in total darkness for an average of  $\Delta$  25.4 % ( $s = 8.85, v = 0.35$ ) (fig. 9). These tests were carried out in both directions:

The alternation from light to dark resulted in a significant higher effect ( $\Delta$  30.0 %,  $s = 7.76, v = 0.26$ ) than the shift from dark to light ( $\Delta$  19.6 %,  $s = 6.90, v = 0.35$ ) (t-test,  $\alpha = 5$  %).

The photographic registration showed, that the krill continues its normal swimming activities after the lights were turned off. Also the orientation in space does not change in total darkness. This is surprising since no statocyst have been found in krill as yet.

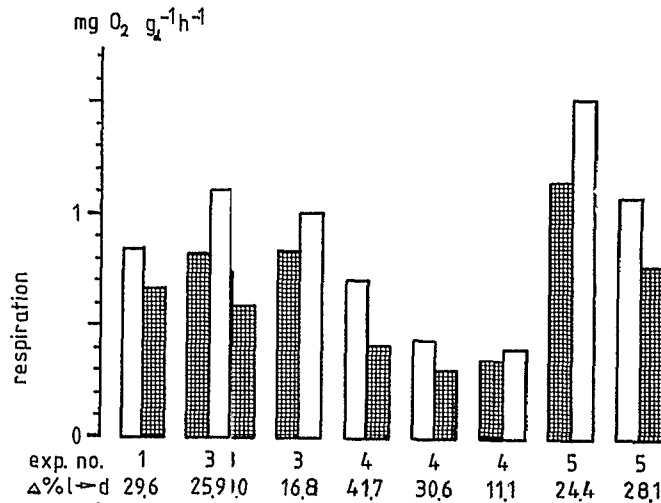


Fig. 9. Light-dark-differences in respiration. Cross shaded = dark-respiration;  $\bar{\Delta}\% = 25.4$ ,  $s = 8.85$ ,  $v = 0.35$

### Discussion

The results of this investigation furnish evidence, that the Antarctic krill, *Euphausia superba*, reacts quite sensitive to oxygen-pressures. The critical O<sub>2</sub> concentration showed to be around 90-85 %. Arctic waters are thought of as very well oxygenated. This is only partially true: South of the Antarctic convergence the deep water, which is poor in oxygen, and the intermediate return current, also poor in oxygen, approach the surface (SVERDRUP, H. 1933). Above 300 m oxygen is added by phytoplankton assimilation. In fig. 10 some of original Discovery station data from different regions are calculated to O<sub>2</sub> saturations allotted. The drawn lines are recorded in the Antarctic summer, the dotted ones in winter. At 150-300 m there is a marked decline in the oxygen saturation. The krill caught on present expedition could not survive O<sub>2</sub> saturations below 85 %, if exposed to it with 2 hours; they are therefore not able, to descend much more than 200 m on its diurnal vertical migrations. Nearly all adult krill has been found above 250 m (MARR 1962, NAST 1977), in contrast to the other zooplankton, which is abundant to depths below 1000 m (STON 1956), and in a long and detailed analysis of the Discovery samples MARR, 1962, states that the major concentrations of krill occur in the upper 100 m. This limitation to upper water strata could be correlated to the oxygen regime.

In contrast to these findings on adult krill, the larvae have been caught at greater depths with probably lower oxygen concentrations. An explanation for this dissimilarity might be the following: For a pelagic adult krill are of considerable size, for not having a buoyancy aid like oil drops or an air bladder. They would sink about 100 m h<sup>-1</sup> if not swimming against it. For this struggle against sinking they have to defray a rather considerable amount of energy (in prep.). As shown in the experiments, at reduced oxygen the animals are not able to avoid sinking. The high energy expenditure is also indicated by the comparatively high respiration values, which can only be maintained in a sufficient O<sub>2</sub> environment.

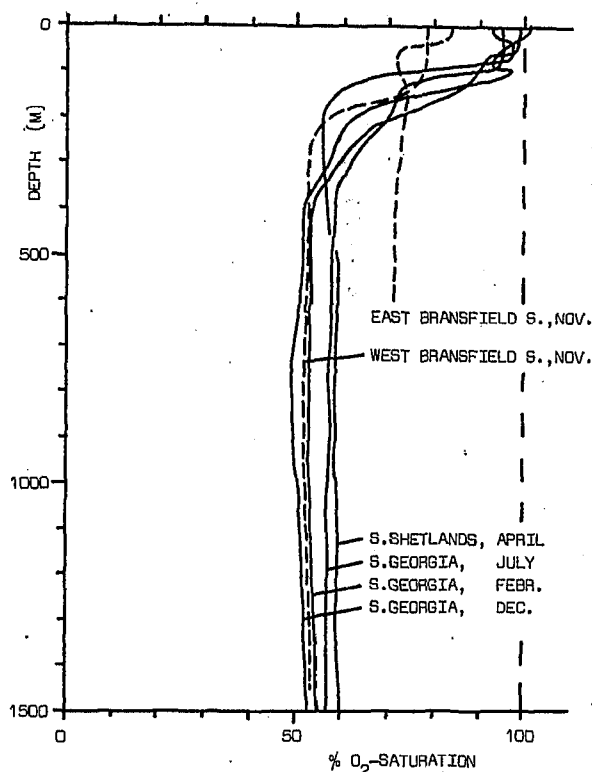


Fig. 10. O<sub>2</sub>-saturations at different Antarctic regions; drawn lines = summer; dotted lines = winter (calculated from Discovery station-data)

The maximum density and diameter of krill swarms have not been determined exactly, but around 20 kg krill m<sup>-3</sup> and some tens or hundreds of meter in size are under discussion. If such a dense swarm would not move actively through the water, food and oxygen will deplete. From the obtained data on respiration (c. 1.0 mg O<sub>2</sub> g<sub>d</sub><sup>-1</sup>h<sup>-1</sup>) and critical O<sub>2</sub> concentration (c. 90 % O<sub>2</sub>-s.) the correlation between swarm density, swarm diameter and minimum swimming speed is plotted in fig. 11 (at 0 °C, 34 ‰ S). As krill cannot increase its swimming speed unlimited, the oxygen supply confine the size and density of the swarms. During the Antarctic winter with its ice cover the gas exchange to the atmosphere is interrupted, and light conditions are insufficient for photosynthesis. In the Weddell Sea only 0.1-1 % of the light penetrates through one meter thick, snow covered ice (BUNT et al. 1970). The mean light intensity in August (11.00-14.00 HRS.) on clear sky in McMurdo Sound is only 10 μ W cm<sup>-2</sup> (BUNT et al. 1970).

DEACON, 1933, measured O<sub>2</sub> saturations of 85-90 % in November (upper 100 m surface strata) and at the edge of withdrawing ice in the Bransfield Strait only 75 %.

So if krill are to survive under the ice, a long term adaptation to low oxygen saturations would be essential. The means by which this is accomplished, and the question, whether the winter is a period of endurance for krill, remain to be unveiled.

The light and dark experiments indicate that krill has a 25 % lower respiration in total darkness but they still keep on swimming, do not loose their orientation in space and succeed in preventing themselves sinking.

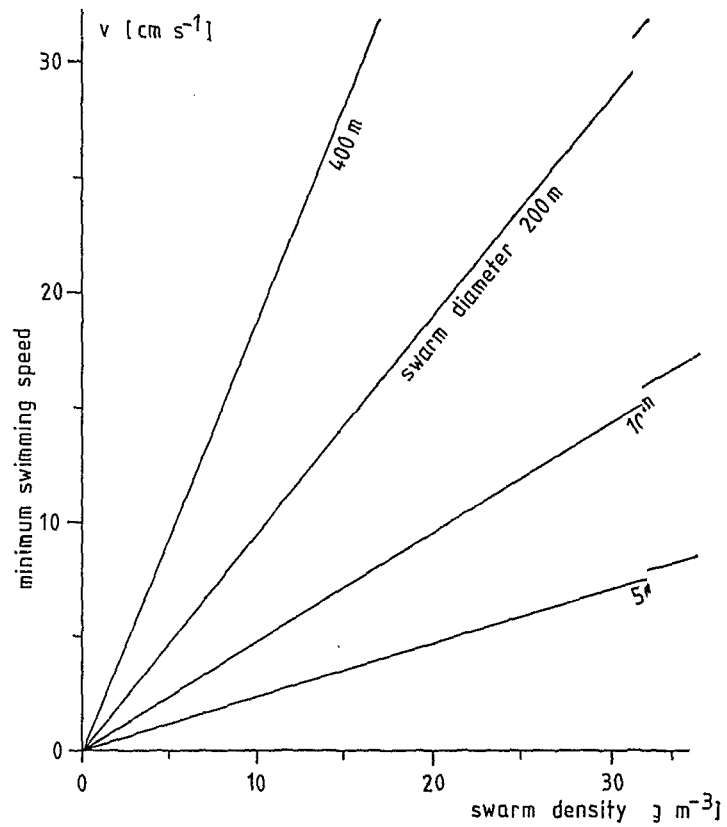


Fig. 11. The effect of swarming on the oxygen-supply: The lines refer to combinations of swarm density and minimum swimming speed at which at the end of the swarm oxygen is depleted to the critical level of 90 % O<sub>2</sub>-saturation

5

### Summary

Ten groups of krill have been exposed to reduced oxygen saturations in a 60 l respiration chamber on board R. V. "Walther Herwig", while respiration, swimming performance, survival and luminescence have been recorded:

1. Adult krill caught in summer showed a high sensitivity to reduced oxygen, and died at 85 % O<sub>2</sub> saturation.
2. If adapted slowly to reduced oxygen, krill could survive O<sub>2</sub> saturation below 5%.
3. The critical O<sub>2</sub> concentration is about 90-85 %: luminescence ceases, respiration cannot be compensated and the swimming behaviour changes.
4. A correlation between vertical distribution of krill and the O<sub>2</sub> regime is indicated.
5. Oxygen is a limiting factor for the size and density of krill swarms.
6. At 1°C krill used 0.712-1.94 mg O<sub>2</sub>g<sub>d</sub><sup>-1</sup>h<sup>-1</sup> in respiration.
7. Respiration decreased for 25 % in total darkness.



### References

- BAKER, A.; CLARKE, M.; HARRIS, J., 1973: The N.I.O. combination net (RMT 8 + 1) and further developments of Rectangular Midwater Trawls. *J. Mar. biol. Ass. U. K.* 53, 167-184.
- BUNT, J.; LEE, C., 1970: Seasonal primary production in Antarctic sea ice at McMurdo sound in 1976. *J. Mar. Res.* 28, 304-20.
- CHEKUNOVA, V. I.; RYNKOVA, T. I., 1974: Energy requirements of the Antarctic crustacean *Euphausia superba* Dana. *Oceanology* 14, 434-440.
- DEACON, D., 1933: A general account of the hydrology of the south atlantic ocean. *Discovery Rep.* 7, 171-238.
- FOXTON, P., 1956: The distribution of the standing crop of zooplankton in the southern ocean. *Discovery Rep.* 28, 191-236.
- LASKER, R., 1966: Feeding, growth, respiration and carbon utilisation of a euphausiid crustacean. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 23, 1291-1317.
- MARR, J., 1962: The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). *Discovery Rep.* 32, 33-464.
- MCWHINNIE, M. A.; MARCINIAK, P., 1964: Temperature responses and tissue respiration in Antarctic crustacea with particular reference to the krill *Euphausia superba*. *Biology of the Antarctic Seas*, M. O. LEE, (Ed.) American Geophys. Union, Wash., 1964.
- NAST, F., 1977: Die Vertikalverteilung und -wanderung von larvalem und adultem Krill *Euphausia superba* Dana) auf einer Dauerstation südlich Elephant I<sup>s</sup>, S. Shetlands. Diplomarbeit, Institut für Meereskunde, Kiel.
- NIKOLAYEVA, G. G.; PONOMAREVA, L. A., 1973: Oxygen consumption by tropical euphausiids. *Oceanology* 13, 408-411.
- SCHLIEPER, 1972: *Research Methods in Marine Biology*. Sidgwick and Jackson's Biology series. London, 330-37.
- SVERDRUP, H., 1933: On vertical circulation in the ocean due to the action of the wind with application to conditions within the antarctic circumpolar current. *Discovery Rep.* 7, 139-170.
- Author's address:* UWE KILS, Institut für Meereskunde an der Universität Kiel, Düsternbrooker Weg 20, D-2300 Kiel

Length (mm)	5	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70
wet weight (g)	6.11-4	5.51-3	1.99-2	4.97-2	0.101	0.180	0.293	0.448	0.651	0.909	1.23	1.62	2.09	2.65
dry weight (g)	1.03-4	9.38-4	3.42-3	8.58-3	1.75-2	3.13-2	5.12-2	7.85-2	0.114	0.160	0.217	0.286	0.370	0.469
under water weight $\frac{W_d}{W_w}$ (%)	5.33-6	7.23-5	3.32-4	9.02-4	2.22-2	4.22-2	5.11-2	6.11-2	7.11-2	8.11-2	9.11-2	10.11-2	11.11-2	12.11-2
$\frac{W_d}{W_w}$ (%)	16.8	17.0	17.2	17.3	17.4	17.4	17.5	17.5	17.6	17.6	17.6	17.7	17.7	17.7
$\frac{W_{LW}}{W_w}$ (%)	0.874	1.32	1.67	1.98	2.26	2.51	2.75	2.98	3.19	3.40	3.60	3.78	3.97	4.15
$\frac{W_{LW}}{W_d}$ (%)	5.20	7.71	9.72	11.5	13.0	14.4	15.8	17.0	18.2	19.3	20.4	21.4	22.4	23.4
density (g·cm <sup>-3</sup> )	1.037	1.042	1.045	1.049	1.052	1.054	1.057	1.060	1.062	1.064	1.066	1.069	1.070	1.072
Volume (cm <sup>3</sup> )	5.89-4	5.29-3	1.91-2	4.74-2	9.59-2	0.171	0.277	0.423	0.613	0.855	1.15	1.52	1.95	2.47
minimum pleopod frequency (h·s <sup>-1</sup> )	22.7	15.9	11.2	8.13	6.03	4.61	3.66	3.02	2.58	2.29	2.10	1.96	1.87	1.81
sinking speed (cm·s <sup>-1</sup> )	0.393	0.826	1.28	1.74	2.20	2.68	3.16	3.65	4.14	4.63	5.13	5.63	6.13	6.64
relative hovering energy (J·d <sup>-1</sup> ·g <sup>-1</sup> )	2.53-2	7.99-2	0.157	0.253	0.366	0.496	0.641	0.800	0.973	1.16	1.36	1.57	1.79	2.03
absolute hovering energy (J·d <sup>-1</sup> )	1.54-5	4.39-4	3.12-3	1.25-2	3.69-2	8.91-2	0.188	0.358	0.632	1.05	1.67	2.54	3.74	5.35
90° cross section (mm <sup>2</sup> )	2.80	11.2	25.2	44.8	70.0	101	137	179	227	280	339	403	473	549

Biometrische Grunddaten der Euphausiden (*Euphausia superba*, *Meganyctiphanes norvegica*) bei verschiedenen Längen. Die negativen Zahlen bedeuten den Exponenten zur Basis 10, z.B. 6.11-4 = 6.11·10<sup>-4</sup>.

## Literaturverzeichnis

- ALEXANDER, R., 1959 b: The physical properties of the swimbladder of fish other than Cypriniformes. J. Exp. Biol., 36, 347 - 55.
- ALEXANDER, R., 1959: The Density of Cyprinidae. J. Exp. Biol., 36, 333 - 340
- ALEYEV, Y., 1977: Nekton. The Hague: Dr. W. Junk Publishers, 435 p.
- BARTOLOMEW, G., 1968: Energy metabolism. In M.S. Gordon (Ed.), Animal Function: Principles and adaptations. MacMillan, New York, 48-65.
- BEKLEMISHEV, K., 1960: Southern atmospheric cyclones and the whale feeding grounds in the Antarctic. Nature, Lond., 187, 530 - 1.
- BERTALANFFY, L., von, 1951: Theoretische Biologie - Zweiter Band: Stoffwechsel, Wachstum. A. Francke Ag Verlag, Bern, 418 pp.
- BERTALANFFY, L., von, KRYWIENCYK, J., 1953: The surface rule in Crustaceans. American Nat. 87, 107 - 10.
- BOGDANOV, M., SOLYANKIN, Ye., 1970: Variations in the amount of Euphausia superba Dana around South Georgia Island in relation to the hydrological regime. Oceanologie 10, 542 - 547.
- BOGDANOV, A., 1974: Statement submitted to the informal consultation on Antarctic Krill. FAO, Rome, 14. Oct. 1974.

- BRETT, J., 1962: Some considerations in the study of respiratory metabolism in fish, particularly salmon. J. Fish. Res. Bd. Can. 19, 1025-38.
- CHAMPALBERT, G., GAUDY, R., 1972: Etude de la respiration chez des copépodes de niveaux bathymétriques variés dans la rion sud marocaine et canarienne. Mar. Biol. 12, 159-69.
- CHEKUNOVA, V.I., RYNKOVA, T.I., 1974: Energy requirements of the Antarctic crustacean *Euphausia superba* DANA. Oceanology 14, 434 - 40.
- CLOWES, A., 1934: Hydrology of the Bransfield Strait. Discovery Rep., 9, 1 - 64.
- CONOVER, R., 1960: The feeding behavior and respiration of some marine planctonic Crustacea. Biol. Bull. mar. biol. lab., Wood Hole, 119, 399 - 415.
- DEACON, D., 1933: A general account of the hydrology of the south atlantic ocean. Discovery Reports 7, 171-238.
- EL-SAYED, S., 1967: On the productivity of the Northwest Atlantic Ocean and the waters of the Antarctic peninsular. Biology of Antarctic Seas. Antarct. Res. Serv. 3, 15 - 47.
- FISCHER, W., 1976: Tagesperiodische Wanderungen des Antarktischen Krill. Inf. Fischwirtsch. 3, 90-92

- FISCHER, W., MOHR, H., 1978: Verhaltensbeobachtungen am Krill (*Euphausia superba* DANA). In D. Sahrhage, W. Schreiber, R. Steinberg und G. Hempel (Ed.), *Antarktis-Expedition 1975/76 der Bundesrepublik Deutschland*. Arch. Fisch. Wiss., 29, 71-79.
- FOXTON, P., 1956: The distribution of the standing crop of zooplankton in the southern ocean. *Discovery Rep.*, 28, 191-236.
- FREYTAG, G., 1977: Beiträge zur Biologie von *Notothenia rossi marmorata*. Diplomarbeit, Universität Kiel.
- GRANTHAM, G., 1977: The Utilisation of Krill. Southern Ocean Fisheries Survey Programme, FAO, Rome.
- GRAY, J., 1936: Studies in animal location. *J. Exptl. Biol.*, 13, 192 - 99.
- GREENLAW, C., 1977: Backscattering spectra of preserved zooplankton. *J. Acoust. Soc. Am.* 62, 44-52
- GORDON, A.L., 1971: Oceanography of Antarctic waters. In *Antarctic Oceanography* 1, 169-203. J.L. Reid (Ed.) American Geophysical Union, Washington D.C. 1971
- HARDY, A., BAINBRIDGE, 1954: Experimental observations on the vertical migrations of plancton animals. *J.mar. biol. Ass. U.K.* 33, 404-448.
- HEMPEL, I., HEMPEL, G., 1978: Larval Krill (*Euphausia superba*) in the Plankton and Neuston Samples of the German Antarctic Expedition 1975/76, *Meeresforsch.*, 26, in press.

- HILL, A., 1950: The dimensions of animals and their muscular dynamics. Sci. Progr., 38, 209-29.
- IVLEV, V., 1963: Energy consumption during the motion of shrimps. Zool. Zh., 1465-71 (Engl. summ.).
- JOYCE, T.M., ZENK, W., TOOLE, J.M., 1978: The Anatomy of the Antarctic Polar Front in the Drake Passage. J. Geophys. Res. 3, 6093-113.
- KILS, U., 1979: Performance of Antarctic Krill, *Euphausia superba*, at different levels of oxygen saturation. Meeresforsch.
- KOCK, K., 1978: Fischereibiologische Untersuchungen. In: Sahrhage, W. Schreiber, R. Steinberg und G. Hempel (Ed.), Antarktis-Expedition 1975/76 der Bundesrepublik Deutschland. Arch. Fisch. Wiss., 29, 1-57.
- KRYUCHKOVA, M., MAKAROV, R., 1969: Technological and chemical characteristics of Krill. Trudy VNIRO 66, 295-298.
- LANG, T., 1966: Hydrodynamic Analysis of Cetacean Performance. In K. Norris (Ed.), Whales, Dolphins, and Porpoise. Univ. of Calif. Press Los Angeles 1966.
- LASKER, R., 1966: Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a euphausiid crustacean. J. Fish. Res. Bd. Canada 23, 121-1317.
- LOCKYER, C., 1973: Wet weight, volume and length correlation in the Antarctic krill, *Euphausia superba*. Appendix zu MACKINTOSH, N.A. Distribution of post-larval krill in the Antarctic. Discovery Rep. 36152-155.

- MARR, J., 1962: The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* DANA). Discovery Reports 32, 33-464.
- MASLENNIKOV, V., PARFENOVICH, S., SOLYANKIN, E., 1971: Studies of the surface currents in the Scotia Sea. Trudy VNIRO 69, 41-49.
- MITCHEL, P., 1946: A textbook of biochemistry. McGraw - Hill, New York.
- McWHINNIE, M.A., MARCINIAK, P., 1964: Temperature responses and tissue respiration in Antarctic crustacea with particular reference to the krill *Euphausia superba*. Biology of the Antarctic Seas, M.O. Lee, (Ed.) American Geophys. Union, Wash., 1964.
- MOHR, H., 1976: Tageszeitlich bedingte Rhythmik im Verhalten von halbwüchsigem Krill, *Euphausia superba*. Inf. Fischwirt. 4/5, 132-4 Bundesforschungsanst. Fisch., Hamburg.
- NAKAMURA, S., 1974: Development of *Euphausia* as valuable protein for humans. Unpublished note submitted to the FAO Informal Consultation on Krill, Oct. 1974. Translated by Mr. S. Takesugi. FAO, Rome, September 1974
- NAST, F., 1977: Die Vertikalverteilung und -wanderung von larvalem und adultem Krill (*Euphausia superba* DANA) auf einer Dauerstation südlich Elephant I<sup>s</sup>, S. Shetlands. Diplomarbeit, Institut für Meereskunde, Kiel.
- PAULY, D., 1979: Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalisation of von Bertalanffy's growth formula. Berichte aus dem Institut für Meereskunde 63, Kiel.

- PAVLOV, V., 1974: On the relationship between the feeding habits and behavioural characteristics of *Euphausia superba* Dana. Trudy VNIRO 99, 104-116.
- PERMITIN, Yu., 1970: The consumption of Krill by Antarctic fishes. In Antarctic ecology, M.W. Holdgate (Ed.) London, Academic Press 1, 7-82.
- RAGULIN, A., 1969: Underwater observation of Krill. Trudy VNIRO 66, 2-34.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI, S., OPALINSKI, W., 1978: Oxygen consumption in *Euphausia superba*. Pol. Arch. Hydrobiol. 3, 633-41.
- RUUD, J., 1932: On the biology of the Southern Euphausiidae. Hvalrad. kr., Oslo, 2, 1-106.
- SAHRHAGE, D., 1978: Zur Längen-Gewichts-Beziehung beim antarktischen Krill (*Euphausia superba*). Meeresforsch. 26, 47-9.
- SEMENOV, V., 1969: Observations of krill behavior in aquarium. Trudy VNIRO 66, 235-39.
- SHEVTSOV, V., MAKAROV, R., 1969: On the biology of Antarctic Krill. Trudy VNIRO 66, 177-206.
- SMALL, F., HEBARD, J., 1967: Respiration of a vertically migrating marine crustacean *Euphausia pacifica* Hansen. Limnol. Oceanogr. 2, 272.



- STEIN, M., 1976: Preliminary results of current measurements during the German Ant. Exp. 1975/76. International Council for the Explanation of the Sea. C.M. 1976, 21 Hydrography Committee.
- STEIN, M., 1978: Temperature, Salinity and dissolved Silicate in the Scotia Sea during Austral Summer 1975/76, Meeresforsch. 27.
- SVERDRUP, H., 1933: On vertical circulation on the ocean due to the action of the wind with application to conditions within the antarctic circum-polar current. Discovery Rep. 7, 139-70.
- VINOGRADOVA, Z., 1967: The biochemical composition of Antarctic plankton. Biochemistry of marine organisms. Kiev, Ukrainian Academy of Science 7, 17.
- WINBERG, G., 1961: New information on metabolic rate in fishes. Fish. Res. Bd. Can. Trans. 362.

Herrn Prof. Dr. Hempel danke ich für die Anregung, Betreuung und kritische Beratung bei der Durchführung dieser Arbeit.

Frau Dr. Hempel, Herr Dr. Kinzer und Herr Dipl. Biol. Buchholz versorgten mich mit nordischem Krill aus dem Nordatlantik; letzterer führte auch freundlicherweise einige Kontrollmessungen in der Antarktis aus.

Herr Prof. Dr. Adlung und Herr Prof. Dr. Theede standen mir bei der Interpretation der Sauerstoffversuche zur Seite.

Herr Dr. Ing. Blendermann beriet mich bezüglich der hydrodynamischen Untersuchungen.

Durch ihre ständige Hilfsbereitschaft unterstützte die Besatzung des FFS "Walther Herwig" die Materialbeschaffung. Die unermüdliche Assistenz meiner Frau Karin, die einen großen Teil der photographischen Auswertungen bewältigte, trieb diese Arbeit beständig voran.

Ihnen allen gilt mein Dank.

## Lebenslauf

Am 10. 7. 1951 wurde ich in Flensburg als Sohn des Photographenmeisters Joseph Kils und seiner Frau Ellinor geboren.

Dort besuchte ich von 1958 bis 1962 die Volksschule, danach die Goethe-Schule, ein neusprachlich, mathematisch-naturwissenschaftliches Gymnasium.

1969/70 ging ich für ein Jahr als Austauschschüler in die USA und erlangte das amerikanische Abitur. Im Juni 1972 bestand ich mein deutsches Abitur in Flensburg.

Zum Wintersemester 1972/73 begann ich das Biologiestudium an der Christian-Albrechts-Universität Kiel.

Seit dem 29. Juli 1977 bin ich mit der Lehrerin Karin Kils, geb. Sina, verheiratet.

Am 12. 12. 1977 erlangte ich mein Diplom. Meine Diplomarbeit befaßte sich mit einem Thema aus der Aquakultur.

Seit dem 1. 1. 1978 bin ich Doktorand bei Herrn Prof. Dr. G. Hempel, und ich nahm im Januar/Februar 1978 an einer Antarktisexpedition teil, um das Material für meine Dissertation über "Schwimmverhalten, Schwimmleistung und Energiebilanz des antarktischen Krills, Euphausia superba" zu gewinnen.

Ich bin deutscher Staatsbürger und habe noch keinen früheren Promotionsversuch unternommen.

Kiel, den