

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Das Werk bzw. der Inhalt darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtsinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

Copyright and Moral Rights for this thesis are retained by the author and/or other copyright owners. The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Z 945

66b

29. April 1991

BERICHTE

aus dem

SONDERFORSCHUNGSBEREICH 313

“SEDIMENTATION IM EUROPÄISCHEN NORDMEER“



Nr. 3

Zooplanktonpopulationen dreier nordatlantischer Schelfe:
Auswirkungen abiotischer und biotischer Faktoren

von

ULRICH V. BATHMANN

CHRISTIAN-ALBRECHTS-UNIVERSITÄT ZU KIEL · 1986

Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel	Nr. 3	S. 1 - 93	Kiel, 2.7.1986
--	-------	-----------	----------------

Z 945

66b

ZOOPLANKTONPOPULATIONEN DREIER NORDATLANTISCHER SCHELFE:
AUSWIRKUNGEN ABIOTISCHER UND BIOTISCHER FAKTOREN

von
Ulrich V. Bathmann *)



*) Dr. Ulrich V. Bathmann: Sonderforschungsbereich 313 an der Universität Kiel, Olshausenstr. 40, 2300 Kiel, F.R.G.

Abstract

Zooplankton succession (species compositions and biomass variations) on the Lofoten shelf (northern Norway), over the continental slope off Ireland and on Browns Bank (Nova Scotia shelf) were related to physico-chemical and biological factors.

1) On the Lofoten shelf, copepods dominated zooplankton biomass (ZPC) up to 90 % during spring and summer 1983. In spring, average biomass in the upper 50 m was $10 \text{ mg carbon} \cdot \text{m}^{-3}$; horizontal biomass distribution, however, was very patchy. Reproduction of the dominant (90 %) copepod Calanus finmarchicus occurred parallel and in the same water masses as the phytoplankton spring bloom. In summer, ZPC had increased to $50 \text{ mg carbon} \cdot \text{m}^{-3}$. At this time community structure was highly diverse; nearly all species reproduced all over the shelf area. It is assumed, that neither copepod growth nor their reproduction was food limited in spring and summer.

2) Off Ireland, gelatinous zooplankton (Salpa fusiformis gregarina, S.f.solitaria, Cymbulia sp., Euclio sp.) exceeded biomass (max. $360 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$) of copepods (max. $70 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$). Salp feeding during diatom spring bloom in April resulted a) in accumulation of $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ and $\text{NO}_3^- \text{-N}$ in the euphotic zone due to excretion and b) in heavy sedimentation of salp fecal pellets. Only in one area raptorial copepods (Euchaeta norvegica, Pleuromamma robusta) dominated copepod biomass by 80 % ($= 44 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$); here Calanus-species were reduced significantly.

3) On the Nova Scotia shelf in winter 1984/85, zooplankton biomass was low ($20 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$). C.finmarchicus (80 %), C.glacialis and C.hyperboreus (20 %) were the dominant species. In April, a diatom spring bloom (up to $7 \text{ ug Chl.a} \cdot \text{l}^{-1}$) was associated with an increase in nauplia numbers; ZPC was still low. In May, however, $18.000 \text{ individuals} \cdot \text{m}^{-3}$ built $180 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$. Species overwintering and reproduction strategies were discussed on this background.

4) Cluster analysis of species abundance linked stations on equal shelf positions (inshore, midshelf, offshore) regardless of the investigation area. Cluster analysis of species co-occurrence formed two groups: 1) Pseudocalanus elongatus, C.finmarchicus, C.hyperboreus, Acartia sp., Microsetella norvegica, Oithona sp., Limacina retroversa, appendicularia, nauplia and copepodites, 2) Cymbulia sp., ctenophors, hydromedusa, chaetognaths, euphausiids, P.robusta, E.norvegica, C.hyperboreus, Metridia longa.

5) Zooplankton distribution and species succession in the three different areas were determined by different factors:

a) Copepod nauplia were concentrated in hydrographical fronts during spring; nauplia distribution was patchy.

b) Phytoplankton spring bloom was the trigger for the beginning of copepod reproduction. In summer reproduction continued under different food conditions.

c) Food did not limit copepod growth and their reproduction in spring and summer on the shelf areas.

d) Herbivores were suppressed by carnivores only in one area off Ireland.

e) Hydrography had direct (e.g. drift, concentration, dilution) and indirect (e.g. stability-dependent development of a spring bloom, stabilization of the summer surface layer) impact on zooplankton distribution.

INHALTSVERZEICHNIS

1. Einleitung	Seite 1
2. Material und Methoden	Seite 2
2.1. Untersuchungszeitraum	Seite 2
2.2. Probennahme und Methoden	Seite 5
3. Ergebnisse und Diskussionen	Seite 8
3.1. Das Pelagial über dem Lofotenschelf im Frühjahr und Sommer 1983	Seite 8
3.1.1. Ergebnisse	Seite 8
3.1.1.1. Hydrographie	Seite 8
3.1.1.2. Nährsalze	Seite 8
3.1.1.3. Chlorophyll und Phytoplankton	Seite 12
3.1.1.4. Zooplankton	Seite 17
3.1.1.5. Kotballen	Seite 22
3.1.2. Diskussion der Untersuchungen auf dem Lofotenschelf	Seite 23
3.2. Die Gewässer westlich vor Irland im Frühjahr 1984	Seite 31
3.2.1. Ergebnisse	Seite 31
3.2.1.1. Hydrographie	Seite 31
3.2.1.2. Nährsalze	Seite 31
3.2.1.3. Chlorophyll und Phytoplankton	Seite 31
3.2.1.4. Zooplankton	Seite 35
3.2.2. Diskussion der Untersuchungen vor Irland im Frühjahr 1984	Seite 40
3.3. Planktologische Untersuchungen auf dem süd-westlichen Nova Scotia Schelf von November 1984 bis Mai 1985	Seite 44
3.3.1. Ergebnisse	Seite 44
3.3.1.1. Hydrographie	Seite 44
3.3.1.2. Nährsalze	Seite 45
3.3.1.3. Chlorophyll und Phytoplankton	Seite 50
3.3.1.4. Protozooplankton	Seite 50
3.3.1.5. Mesozooplankton	Seite 53
3.3.1.6. Kotballen	Seite 57
3.3.2. Diskussion der Ergebnisse vom Nova Scotia Schelf	Seite 61
3.4. Ergebnisse der Clusteranalysen	Seite 68
4. Allgemeine Diskussion	Seite 71
4.1. Zooplanktonverteilung und Reproduktion	Seite 71
4.2. Zoo- und Phytoplanktonverteilung	Seite 72
4.3. Freßdruck auf Herbivore durch andere Copepoden	Seite 73
4.4. Zooplanktonverteilung und Fischentwicklung	Seite 74
4.5. Zooplanktonverteilung und physikalische Faktoren	Seite 75
4.6. Sedimentation und Zooplanktonverteilung	Seite 76
4.7. Schlußbetrachtung	Seite 77
5. Zusammenfassung	Seite 81
6. Literaturverzeichnis	Seite 83
7. Anhang	Seite 94

Danksagung

Herr Prof. Dr. B. Zeitzschel hat durch die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes, durch seine Aufgeschlossenheit meinen Fragen gegenüber und durch seine Unterstützung der Organisation meines Auslandsaufenthaltes die Grundlagen für das Zustandekommen dieser Arbeit geschaffen.

Allen Planktologen des IFM danke ich für ihre gute Zusammenarbeit und die fortwährenden fruchtbaren Diskussionen. Durch sein Vorbild und in intensiven Gesprächen gab mir Prof. Dr. V. Smetacek die Zuversicht meinen eingeschlagenen Weg fortzuschreiten. Dr. B. v. Bodungen prüfte kritisch und hilfreich meine Argumentationsketten. Dipl. Biol. U. Passow half mir beim Ausmerzen mancher Ungereimtheiten. Zu diesem "Team" gehören auch Dr. R. Peinert, Dipl. Biol. P. Stegmann, Dipl. Biol. E.-M. Nöthig und Dipl. Biol. T. Noji. Bei allen bedanke ich mich recht herzlich für ihre Unterstützung.

Eine freundliche Aufnahme und herzliche Betreuung wurde mir während meines Aufenthaltes an der Dalhousie University in Halifax (Kanada) von Prof. Dr. E. Mills, Prof. Dr. R. Fournier, Prof. Dr. C. Boyd, Dr. J. Grant, K. Muschenheim und F. Volkaert aus dem Department of Oceanography zuteil. Die Wissenschaftler der Arbeitsgruppen Dr. P. Hurley und Dr. K. Frank (Marine Fish Division, Bedford Institute of Oceanography, B.I.O.) und Prof. Dr. A. Koslow (Dalhousie University) gestatteten mir freundlicherweise die Teilnahme an den von ihnen organisierten Ausfahrten auf das Nova Scotia Schelf. Dr. P. Smith half mir, mich am Rasterelektronenmikroskop des B.I.O. einzuarbeiten.

Den Kapitänen, Offizieren und Mannschaften der Forschungsschiffe BAFFIN, DAWSON, LADY HAMMOND, LITTORINA und POSEIDON gilt mein Dank für die Hilfsbereitschaft während meiner Probennahme auf See.

Meine Arbeiten in Kanada wurden durch ein Auslandsstipendium des DAAD gefördert. Für die Zeit der Materialauswertung und des Erstellens der Dissertationsschrift bezog ich ein Stipendium nach dem Begabtenförderungsgesetz des Landes Schleswig-Holstein.

Meine Frau Renate brachte viel Verständnis für mein Engagement und meine damit verbundene zeitliche Einspannung in die Arbeiten auf. Die wichtigsten Stützen der letzten Jahre waren für mich die Neugierde und die Lebensfreude meiner drei Kinder Clara, Martin und Dagmar.

"...steht die Frage unmittelbar im Vordergrund: welche Vorgänge sich im Kleinplankton eines großen Stromkreislaufes während eines vollen Umlaufes abspielen. ...wir müssen auf eine klare Erfassung derjenigen Vorgänge hinarbeiten, welche den Wechsel und den Bestand derselben uns verständlich machen."

H. Lohmann, 1920 *)

1. Einleitung

Die geographische Verteilung von Zooplanktern wird im allgemeinen von der geologischen Geschichte der Ozeane, der Evolution der Organismen, den Strömungssystemen und den biotischen und abiotischen Umwelthedingungen, denen Individuen und Populationen ausgesetzt sind, bestimmt (v.d.Spoel und Heyman 1983). Nach anfänglichem Bemühen der Meeresforscher, Informationen über Taxonomie und die ozeanweite Biogeographie der Zooplankter zu sammeln (z.B. Sars 1829, Hensen 1887, Wiborg 1955), konzentrierten sich in neuerer Zeit die Interessen vieler Planktologen auf Vorgänge in immer kleineren räumlichen und zeitlichen Dimensionen bis hin zu Mikroskalen (Haury et al. 1978). Obwohl dadurch solche Prozesse im Plankton wie die Nährsalzkinetik, Ingestions- und Assimilationsraten experimentell bestimmt wurden, ist die Zuordnung der gefundenen Ergebnisse zu beobachteten zeitlichen Variationen und räumlichen Unterschieden in der Planktonverteilung bisher vernachlässigt worden.

Das von Haury et al. (1978) in die biologische Meereskunde übertragene Modell von Stommel (1963, 1965), in dem in dreidimensionaler Darstellung logarithmische Raum/Zeit/Biomassevariabilitäts - Skalen kombiniert werden, veranschaulicht, daß sich von kleinen zu großen Zeit- und Raumskalen die Ursachen der Variabilität in der Zooplanktonbiomasse ändern. Tägliche Vertikalwanderungen können im Bereich von einigen zehn Metern bis zu einigen hundert Kilometern ähnlich hohe Schwankungen der Zooplanktonbiomasse einer definierten Wasserschicht erzeugen, wie sie auch die Jahresrhythmik der Organismen in gleichen Raumskalen hervorruft. Nur wenige der Prozesse, die Veränderung der Zooplanktonverteilung bewirken, sind bis heute vollständig bekannt, da hierfür die Gewinnung einer Vielzahl von Umweltparametern nötig ist. Um diesem Ziel näherzukommen, bedarf es Forschergruppen, die Ereignisse und Prozesse in situ auf mehreren Raum- und Zeitskalen verfolgen und die gewonnenen Ergebnisse mit Erkenntnissen der "in vitro-Forschung" verknüpfen.

Das von der Planktongruppe in Kiel für das Studium der Phytoplanktondynamik entwickelte Konzept paralleler Erfassung physikalischer, chemischer und biologischer Parameter (Smetacek et al. 1984) wurde von mir auf die Untersuchungen der Zooplankton sukzession übertragen. Diese Untersuchungen wurden auf dem Lofotenschief, in der Deckschicht über dem Kontinentalhang vor Irland und auf dem Nova Scotia Schief durchgeführt, da sich hier der Artenbestand des Zooplanktons gleicht und dessen alljährliche Sukzession in allen drei Gebieten ähnlich verläuft. (z.B. Wiborg 1976b, Colebrook 1982a, Mills und Fournier 1979). Dadurch ließen sich die beobachteten Veränderungen in Artzusammensetzung und Bestandsgröße der vorgefundenen Zooplanktonpopulationen mit dem alljährlichen Muster der Zooplankton sukzession vergleichen. Um einige Ursachen dieser Sukzession im fein- bis mesoskaligen Bereich (10 m - 100 km, 1 Woche bis 1 Jahr, Haury et al. 1978) aufzudecken, wurde die Zooplankton sukzession mit abiotischen (Hydrographie, Chemie, Sedimentation) und biotischen (Phytoplankton sukzession und Biomasse, Zooplanktonreproduktion, Defäkation) Faktoren in Zusammenhang gebracht. Dadurch wurde aufgezeigt, daß die Veränderungen im Zooplanktonbestand meist multikausale Ursachen haben.

*Lohmann, H., 1920: Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton nach den Ergebnissen der Zentrifugenfänge während der Ausreise der "Deutschland" 1911. Zugleich ein Beitrag zur Biologie des Atlantischen Ozeans. Arch. f. Biont. 4: 1-617

2. Material und Methode

2.1. Untersuchungszeitraum

Das Probenmaterial für die vorliegende Arbeit wurde in drei Untersuchungsgebieten gewonnen.

Zum nordnorwegischen Schelf westlich der Lofoten führten im Frühjahr und Sommer 1983 zwei Reisen im Rahmen der von der Deutschen Forschungsgemeinschaft geförderten Pilotstudie, die den Sonderforschungsbereich zur "Sedimentation im europäischen Nordmeer" (SFB 313) vorbereitete. Im Frühjahr 1983 (26.4.- 6.5.) wurden mit dem F.S. "Poseidon" auf zwei Schnitten (Schnitt II, III) senkrecht zur Küste hydrographische, chemische und planktologische Parameter aufgenommen (Abb. 1a); zusätzlich kamen im gleichen Seegebiet an drei unterschiedlichen Orten (Gebiet I-III) insgesamt fünfmal treibende Sedimentfallen zum Einsatz, in deren unmittelbarer Nähe die Wassersäule begleitend beprobt wurde. Eine U-Verankerung mit automatischen Sinkstoff-Fallen und Aanderaa-Strömungsmessern wurde auf dem Vesterdjuvet ausgebracht (12 Tage).

Im selben Seegebiet (Abb. 1b) wurde im Sommer (1.8. - 19.8.1983) mit dem F.K. "Littorina" eine identische Versuchsanordnung verankert (14 Tage), in deren Nähe mehrmals treibende Sinkstoff-Fallen ausgebracht und die Wassersäule mit hydrographischen Sonden, Wasserschöpfern, vertikal fischenden Schließnetzen und Bongonetzen beprobt wurde. Darüberhinaus wurde ein Schnitt (L 2) zwischen Küste und Schelfkante (Stationen 65-72) aufgenommen.

Im Rahmen der oben erwähnten Pilotstudie fuhr das F.S. "Poseidon" im Frühjahr 1984 (25.4. - 12.5.) in drei Seegebiete westlich von Irland (Abb. 2). An der Schelfkante der Porcupine Seabight (Gebiet I, 1.4. - 4.5.), südlich der Procupine Bank (Gebiet II, 4.5. - 6.5.) und an der Schelfkante des Rockall Channels (Gebiet III, 10.5.- 11.5.) wurden jeweils treibende Sinkstoff-Fallen ausgesetzt und Proben aus den entsprechenden Wassersäulen mit Sonden, Schöpfern und vertikal und horizontal fischenden Netzen genommen.

Die Planung und die Durchführung der Ausfahrten im Rahmen der Pilotstudie wurden von der Arbeitsgruppe Planktologie des ehemaligen Sonderforschungsbereiches 95 ("Wechselwirkung Meer - Meeresboden") gemeinsam betrieben. Die Probennahme und die Auswertung der Basisparameter (Temperatur, Salzgehalt, Nährsalze, Chlorophyll a) erfolgte in Gruppenarbeit; die Verantwortlichkeit für Planung, Durchführung und Auswertung in den Spezialgebieten (hier: Zooplankton) lag verantwortlich bei den einzelnen Wissenschaftlern.

Die Browns Bank auf dem Nova Scotia Schelf (Ostkanada) wurde im November 1984 und vom Februar 1985 in monatlichen Abständen bis Mai 1985 mit mehreren Schiffen des "Bedford Institute of Oceanography" (BIO) angelaufen. Jeweils an drei Orten in diesem Seegebiet (küstennah, Schelfmitte und Schelfrand) wurde die Wassersäule mit hydrographischen Sonden, Wasserschöpfern und vertikal fischenden Planktonschließnetzen beprobt (Abb. 3). Diese Arbeiten standen in engem Zusammenhang mit dem Programm der Marine Fish Division (BIO) zur Erfassung von Fischeiern und -larven auf dem Nova Scotia Schelf.

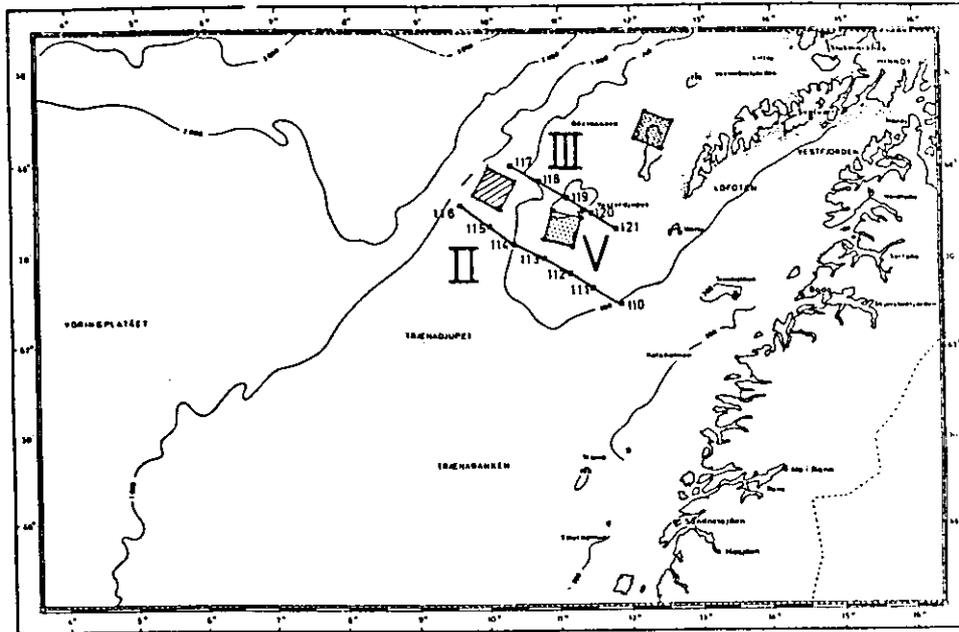


Abb. 1) Untersuchungsgebiete auf dem Lofotenshelf vor Nord-Norwegen.

a) Stationen im Frühjahr 1983. Schnitt II und III; V = Verankerung (nach Peinert, 1985).

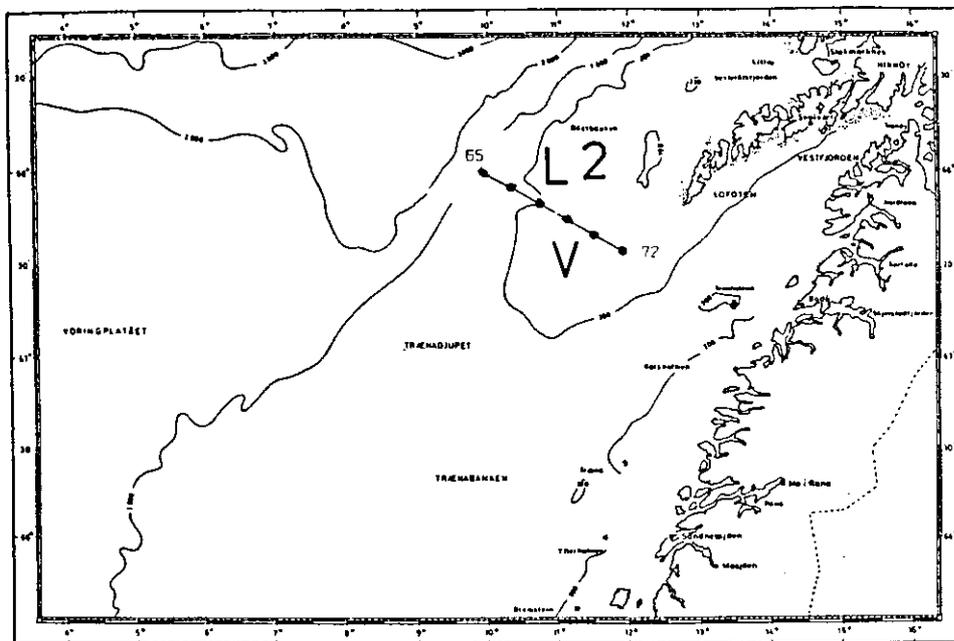
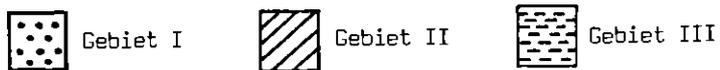


Abb. 1b) Stationen im Sommer 1983. Schnitt L 2; V = Verankerung (nach Peinert, 1985).

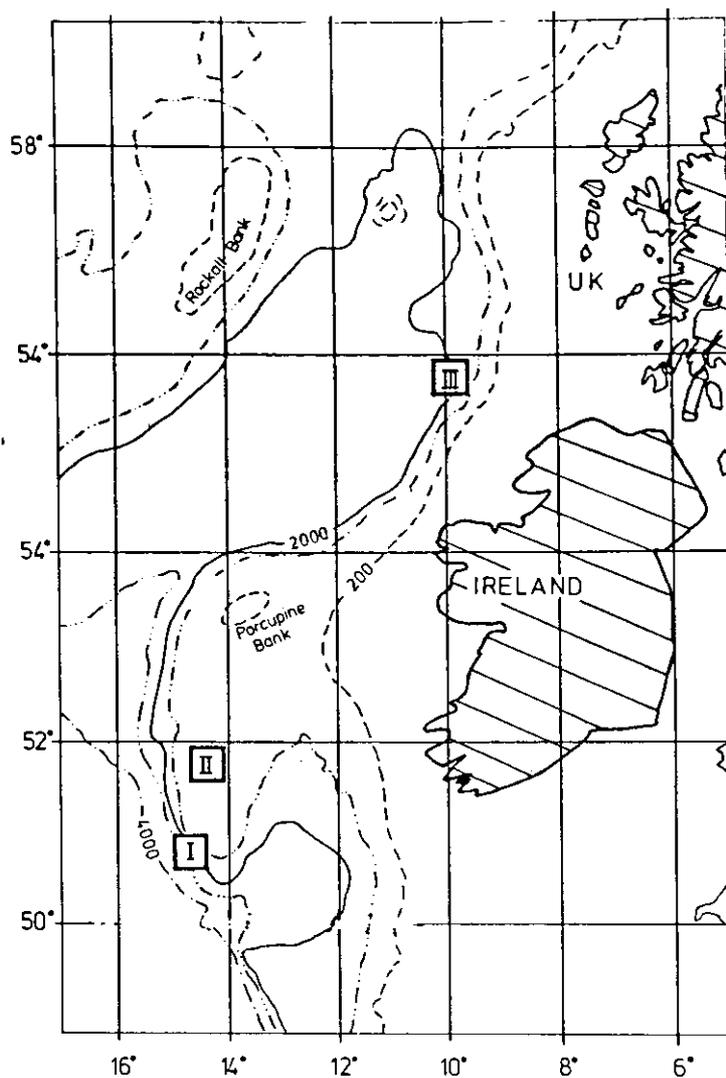


Abb. 2) Untersuchungsgebiete vor Irland im Frühjahr 1984 (nach Peinert, 1985)

I Gebiet I II Gebiet II III Gebiet III

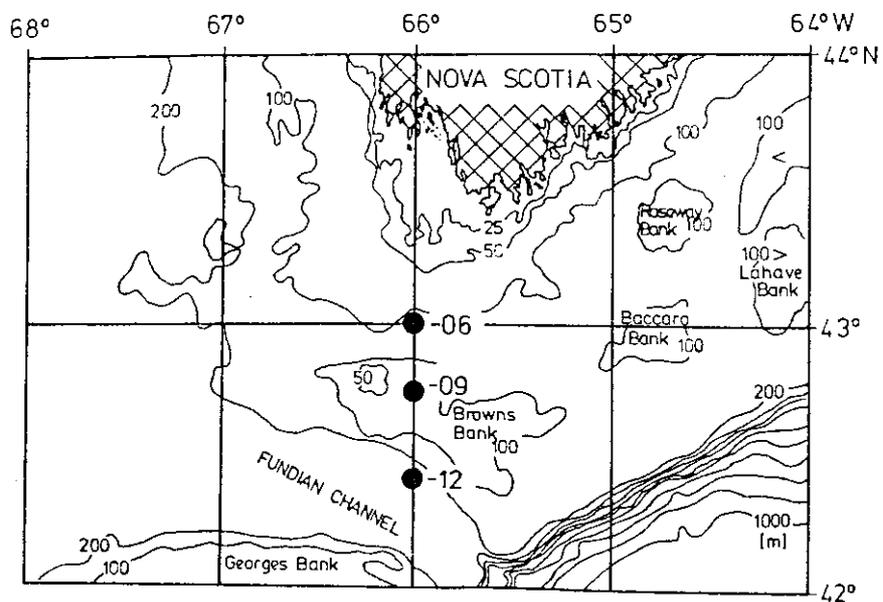


Abb. 3) Untersuchungsgebiete südwestlich Nova Scotia (Kanada) vom November 1984 bis Mai 1985.
 - 06 küstennahe Stationen, - 09 Stationen auf Brown's Bank, - 12 Stationen am Schelfhang.

2.2. Probennahme und Methoden

Temperatur und Salzgehalt wurden auf dem nordnorwegischen Schelf mit der Kieler Multisonde (Kroebe 1973), westlich von Irland mit einer CTD-Sonde (Firma Meeres-Elektronik, Trappenkamp) und auf dem Nova Scotia Schelf mit einer CTD-Sonde (Firma Oceanographic Instruments) vertikal profilierend gemessen. Die Meßgenauigkeit der Sonden betrug $\pm 0,1$ °C und $\pm 0,05$ ‰ Salzgehalt. Die Sichttiefe im Wasser wurde mit einer Secchi-Scheibe auf $\pm 0,5$ m genau bestimmt und daraus nach Parsons et al. (1977) die Tiefe der euphotischen Zone berechnet.

Die Wasserproben stammten aus 10 l Niskinschöpfern, die am Seriendraht (Norwegen, Irland) und in einer Rosette (Kanada) gefahren wurden. Die Proben wurden aus mit Hilfe der Sondenprofile ermittelten Tiefen (Norwegen, Irland) oder aus festgelegten Tiefenhorizonten (Kanada) entnommen.

Die Wasserproben wurden nach Filtration durch eine 300 µm Gaze auf folgende Parameter hin untersucht:

Anorganisch gelöste Nährsalze (NH_3^+ , NO_2^- , NO_3^- , $\text{Si}(\text{OH})_4$, PO_4^{3-}) wurden von Proben aus Norwegen und Irland mit einem Autoanalyzer nach Graßhoff (1976) und von Proben aus Kanada mit einem Autoanalyzer nach Strickland und Parsons (1972) gemessen. Partikuläres Phosphat wurde nach der Methode von Graßhoff (1976) für Gesamtphosphor bestimmt; die Filter wurden hierzu mit 35 ml aqua dest. in Pyrex - Flaschen gegeben.

Trockengewicht und aschefreies Trockengewicht des Sestons wurden auf vorgeglühten und gewogenen Glasfaserfiltern (Whatman GF/C, Porenweite ~ 1 µm) nach Lenz (1971) gemessen.

Der Chlorophyll a - Gehalt der Wasserproben wurde nach der von einer Arbeitsgruppe der "Baltic Marine Biologists" empfohlenen Methode (Edler 1979) und den Gleichungen von Jeffrey und Humphrey (1975) bestimmt.

Bei der Ermittlung von Phytoplankton- und Protozooplankton-Zellzahlen aus formolfixierten (1% boraxgepufferte Formol-Seewasserlösung) Wasserproben kam die von Utermöhl (1931, 1958) beschriebene Methode mit einem umgekehrten Mikroskop zur Anwendung. Die Umrechnung der Zellvolumina (bestimmt aus Zellform und -größe; Edler 1979) in Plasma- und Kohlenstoffinhalt erfolgte nach den Faktoren aus Strathmann (1967) und Smetacek (1975).

Mesozooplankton wurde während der Expeditionen vor Norwegen und Irland vertikal mit Apstein-Schließnetzen von 100 und 300 µm Maschenweite und 16,6 cm Öffnungsdurchmesser in Stufenfängen gefischt. Euphausiaceen, Salpen und anderes Makrozooplankton wurde mit Bongonetzen (300 und 500 µm) von 0 Meter bis maximal 400m Tiefe (tiefstens jedoch 20 m über dem Meeresboden) integrierend gefangen. Die Proben lagerten bis zu ihrer mikroskopischen Auswertung nach Arten und Entwicklungsstadien in 4 % boraxgepuffertem Formalin-Seewasserlösung (pH = 7.0 - 7.5). Auf dem kanadischen Schelf wurde das Zooplankton vertikal durch Öffnungs-Schließnetze mit einem Öffnungsdurchmesser von 70 cm und einer Maschenweite von 100 und 333 µm gefangen. Konservierung und Auswertung erfolgte analog zu den anderen Zooplanktonproben.

Tabelle 1: Faktoren zur Berechnung des Kohlenstoffgehaltes verschiedener Zooplankter

Art	Faktor	Quelle
Nauplien 150 μm	0.035 $\mu\text{g C}$	Smetacek (1975)
Nauplien 300 μm	0.118 $\mu\text{g C}$	Smetacek (1975)
Nauplien 500 μm	0.5 $\mu\text{g C}$	geschätzt
Calanus finmarchicus	66 $\mu\text{g C}$	Robertson (1968)
C.hegolandicus	250 $\mu\text{g C}$	Robertson (1968)
C.hyperboreus	676 $\mu\text{g C}$	Conover und Conover (1968)
Metridia longa	60 $\mu\text{g C}$	Hopkins <i>et al.</i> (1978)
M.lucens	50 $\mu\text{g C}$	Bamstedt (1975)
Euchaeta norvegica	970 $\mu\text{g C/C= 30\% TG}$	Bamstedt (1975)
Heterorhabdus norvegicus	650 $\mu\text{g C}$	geschätzt
Pseudocalanus elongatus	3.61 $\mu\text{g C}$	Robertson (1968)
Acartia sp.	2.79 $\mu\text{g C}$	Edler (pers. Mitt.)
Temora longicornis	5.97 $\mu\text{g C}$	Hillebrandt (1972)
Scolecitrella minor	ca. 3 $\mu\text{g C}$	geschätzt
Microcalanus sp.	ca. 2.5 $\mu\text{g C}$	geschätzt
Pleuromamma robusta	900 $\mu\text{g C}$	Bamstedt (1975)
Oithona sp.	0.83 $\mu\text{g C}$	Edler (pers. Mitt.)
Microsetella norvegica	0.5 $\mu\text{g C}$	geschätzt
Oikopleura sp.	2.7 $\mu\text{g C}$	Hillebrandt (1972)
Chaetognatha 1.2 cm	125.8 $\mu\text{g C}$	diese Arbeit
Salpa fusiformis		
- solitaria 10 mm	72.2 $\mu\text{g C}$	diese Arbeit
- gregarina 10 mm	24.6 $\mu\text{g C}$	diese Arbeit
Doilio sp. 3 mm	22.6 $\mu\text{g C}$	diese Arbeit
Euclio sp. 15 mm	2669.6 $\mu\text{g C}$	diese Arbeit
Limacina retroversa 1 mm	8.1 $\mu\text{g C}$	diese Arbeit
L. retroversa 2 mm	72.9 $\mu\text{g C}$	diese Arbeit

Zur Berechnung der Zooplankton-Biomasse fanden die in Tabelle 1 aufgeführten Faktoren Anwendung. Die Längen-Kohlenstoffbeziehung bei Chaetognathen, Pteropoden und Salpen wurde anhand von 30 Tieren je Größenklasse mit Hilfe eines Hewlett-Packard CHN-Analyser aufgestellt.

Detritus aus diskreten Tiefenstufen wurde aus 5 bzw. 10 l Probenwasser durch ein 10 μm Netz, das, um eine schonende Filtration zu erreichen, in ein Seewasserbad getaucht war, angereichert. Konservierung und mikroskopische Bearbeitung der aus dieser Anreicherung gewonnenen Kotballen erfolgte wie beim Phytoplankton. Die Summe der Einzelvolumina der Kotballen ergab das Gesamtvolumen in der jeweiligen Größenklasse.

Die Untersuchungen an Kotballen mit dem Rasterelektronenmikroskop (REM) wurden wie bei Bathmann (1984) beschrieben vorgenommen. Dem Aussortieren der Kotballen aus der mit Formol fixierten Probe folgte eine Spülung mit destilliertem Wasser und anschließender Dehydratation durch eine graduelle Alkohol- (bis ca. 95 %) und eine Alkohol-Frigenreihe (bis 50 %). Die Proben wurden bis zu ihrer Bedampfung mit Kohlenstoff und Gold-Palladium zur Bearbeitung im Cambridge S 150 REM (Geologisch - Paläontologisches Institut der Univ. Kiel) und Cambridge S 180 REM (Bedford Institute of Oceanography, Dartmouth) über Silikagel im Exsikkator auf REM-Objekträgern getrocknet aufbewahrt.

Eine statistische Auswertung der Ergebnisse der gewonnenen Zooplanktonproben erfolgte am Großrechner PDP 10 des Rechenzentrums (RZ) der Universität Kiel. Mit dem von Bälter et al. (1980) vorgestellten Programmpaket zur Auswertung von Cluster- und Zeitreihenanalysen wurden nach den in Meyer und Bälter (1981) beschriebenen Programmen des RZ Spearman-Rank-Korrelationen und Clusteranalysen durchgeführt. Die hierfür benötigten Programblöcke waren SPEARM.ALG, PROB.ALG, ABSOLU.ALG, CLUST.ALG, TEIL.ALG, COMBIN.ALG (Meyer und Bälter 1981).

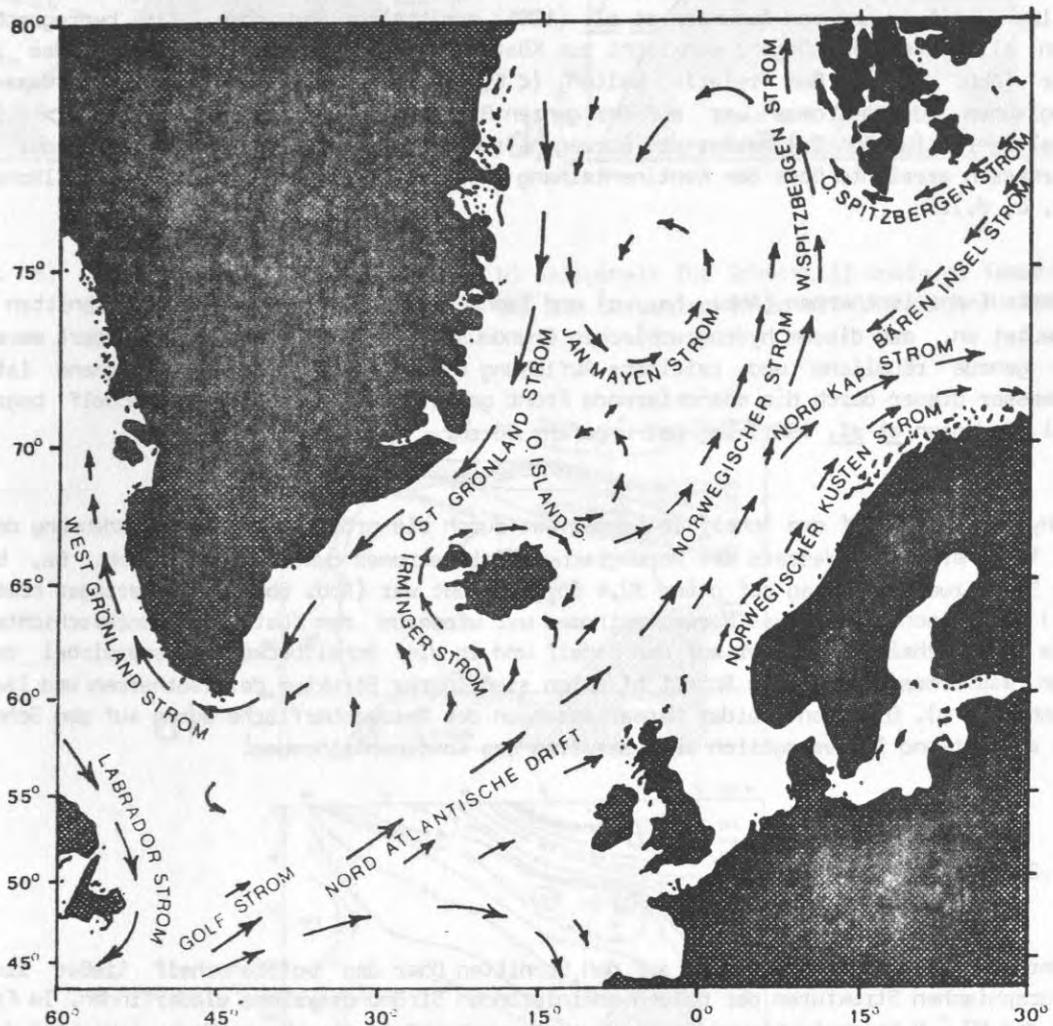


Abb. 4) Stromsystem im europäischen Nordatlantik (nach Thiede et al. 1985).

3. Ergebnisse und Diskussionen

3.1. Das Pelagial über dem Lofotenschelf im Frühjahr und Sommer 1983

3.1.1. Ergebnisse

3.1.1.1. Hydrographie

Auf dem Lofotenschelf vor Nord-Norwegen bestimmen zwei nordwärts gerichtete Strömungssysteme die Hydrographie. Der Norwegenstrom, der aus dem atlantischen Ozean vom Golfstrom-System gespeist wird, läuft dem Norwegischen Küstenstrom parallel, der sein Wasser aus Nord-, Ostsee und den norwegischen Fjorden bezieht (Abb. 4). Die durchschnittliche Strömungsgeschwindigkeit im Norwegischen Küstenstrom blieb während des Frühjahres 1984 gleich, betrug 10 bis 15 $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$ und lag somit in den von Audunson *et al.* (1981) ermittelten Bereichen. Die hydrographischen Größen aller drei im Frühjahr senkrecht zur Küste durchgeführten Schnitte zeigen das gleiche Muster (Abb. 5a-f). Dem relativ kalten ($< 6,5\text{ }^{\circ}\text{C}$), salzärmeren ($< 34,7\text{ ‰}$) Wasser des Norwegischen Küstenstromes war auf der ganzen Breite des Schelfes das wärmere ($> 6,5\text{ }^{\circ}\text{C}$), salzhaltigere ($> 35\text{ ‰}$) Wasser des Norwegenstromes unterschichtet. Die Front der beiden Wassermassen erreichte über dem Kontinentalhang (Stationen 114, 118) die Meeresoberfläche (Abb. 5a, b, c, d).

Der Verlauf der Isothermen (Abb. 5a, c) und Isohalinen (Abb. 5b, d) auf den Schnitten II und III deutet an, daß diesem hydrographischen Grundmuster Wirbelstrukturen überlagert waren, für deren genaue räumliche und zeitliche Auflösung der Datensatz nicht ausreichend ist. Der Durchmesser dieser durch die mäandrierende Front gebildeten räumlich auf das Schelf begrenzten Wirbel (Audunson *et al.* 1981) lag bei ungefähr 70 sm.

Die Hydrographie auf dem Schelf im Sommer war durch die größere räumliche Ausdehnung des auf über $11\text{ }^{\circ}\text{C}$ erwärmten Wassers des Norwegischen Küstenstromes gekennzeichnet (Abb. 6a, b) das durch Schmelzwassereintrag auf unter $32,4\text{ ‰}$ ausgesüßt war (Abb. 6b). Das geringer erwärmte ($8\text{ }^{\circ}\text{C}$) atlantische Wasser des Norwegenstromes war wiederum dem Küstenstrom unterschichtet und führte so salzhaltiges Wasser auf das Schelf und in die Schelfbecken. Wasserwirbel zwischen diesen Wassermassen über dem Schelf bildeten sich in der Struktur der Isothermen und Isopygnen ab (Abb. 6a, b). Die Front beider Wassermassen an der Meeresoberfläche wurde auf dem Schnitt L2 nicht erfasst und lag vermutlich weit seewärts des Kontinentalhanges.

3.1.1.2. Nährsalze

In der Verteilung der Nährsalze auf den Schnitten über das Lofotenschelf ließen sich die hydrographischen Strukturen der beiden dominierenden Strömungssysteme wiederfinden. Im Frühjahr lagen die NO_3^- -N-Konzentrationen im Norwegenstrom sowohl in den oberen Wasserschichten jenseits des Kontinentalhanges als auch im bodennahen Wasser über dem Schelf über $10\text{ }\mu\text{M}$ (Abb. 7a,b). Diese Werte entsprechen den Konzentrationen, die auch im Winter zu erwarten sind (Peinert 1985). Im Norwegischen Küstenstrom dagegen waren die NO_3^- -N-Konzentrationen vor allem in der Deckschicht über der Schelfmitte auf unter $1\text{ }\mu\text{M}$ gesunken; dies war ein erstes Indiz für die hier bereits fortgeschrittene Entwicklung des Phytoplanktonwachstums.

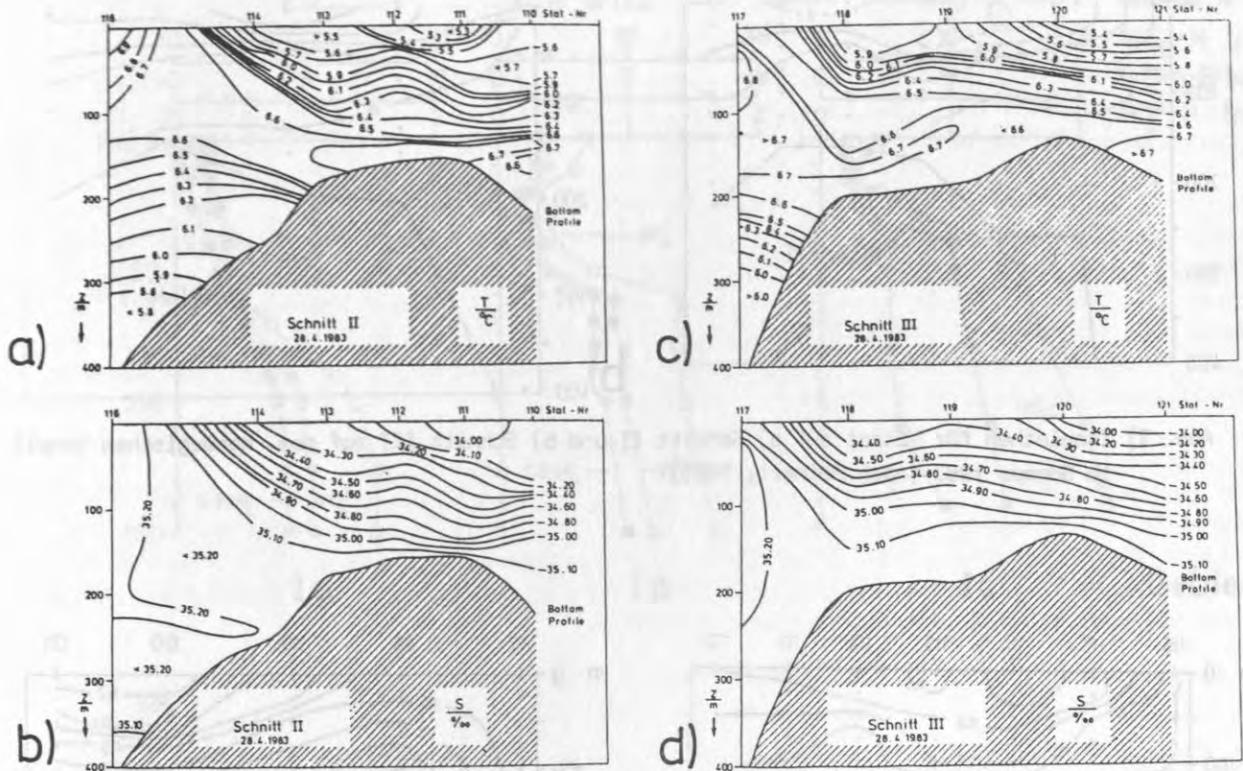


Abb. 5) Isoplethen für a) Temperatur und b) Salzgehalt für Schnitt II sowie c) Temperatur und d) Salzgehalt für Schnitt III auf dem norwegischen Schelf im Frühjahr 1983 (nach Wittstock, unveröff. Daten).

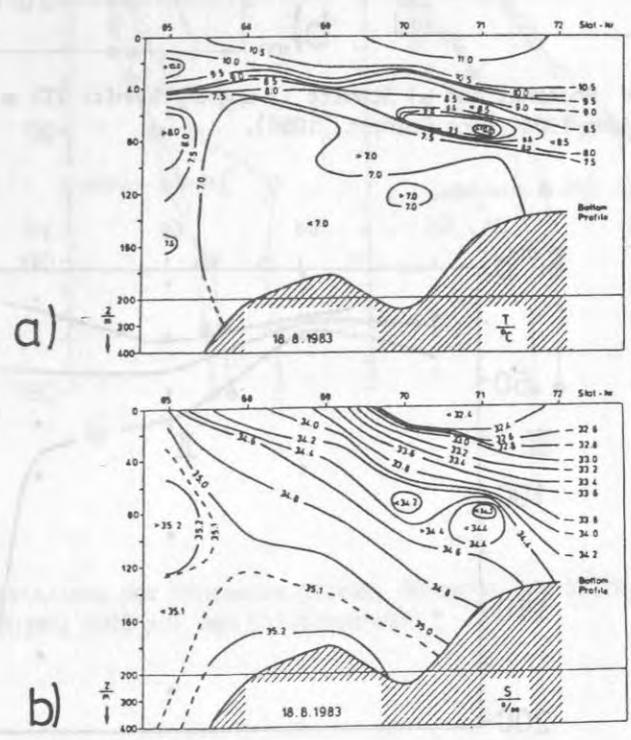


Abb. 6) Isoplethen für a) Temperatur und b) Salzgehalt für Schnitt L 2 auf dem norwegischen Schelf im Sommer 1983 (nach Wittstock, unveröff. Daten).

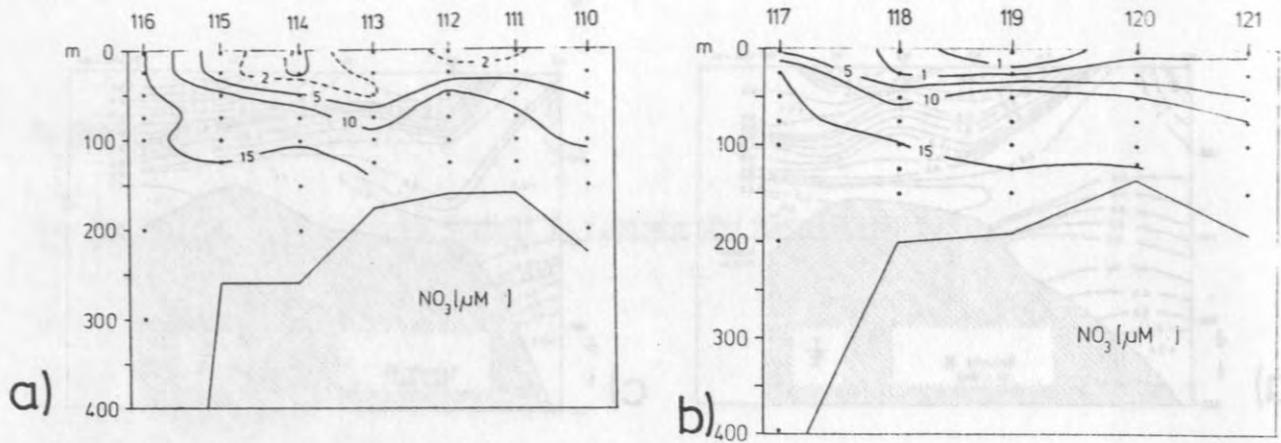


Abb. 7) Isoplethen für Nitrat auf a) Schnitt II und b) Schnitt III auf dem norwegischen Schelf im Sommer 1983 (nach Peinert, 1985).

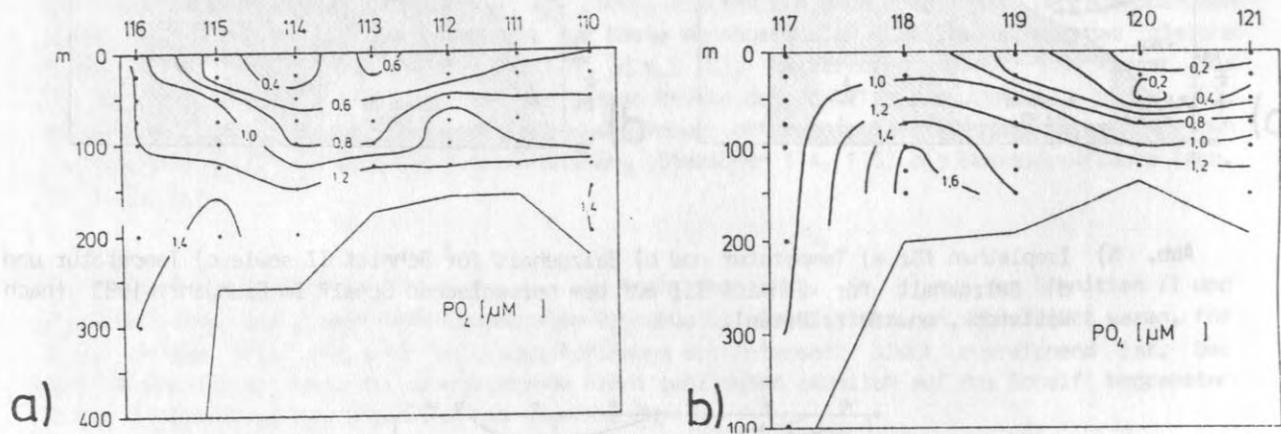


Abb. 8) Isoplethen für Phosphat auf a) Schnitt II und b) Schnitt III auf dem norwegischen Schelf im Frühjahr 1983 (nach Peinert, 1985).

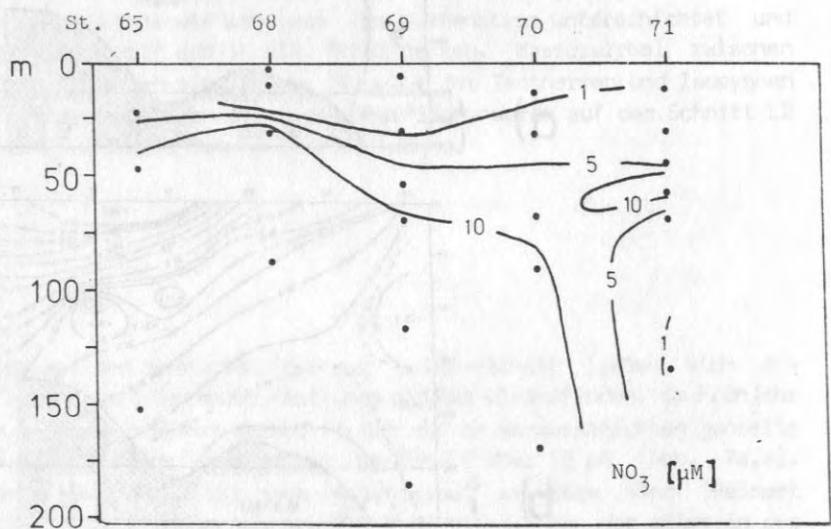


Abb. 10) Isoplethen für Nitrat auf a) Schnitt L 2 III auf dem norwegischen Schelf im Sommer 1983 (nach Peinert 1985).

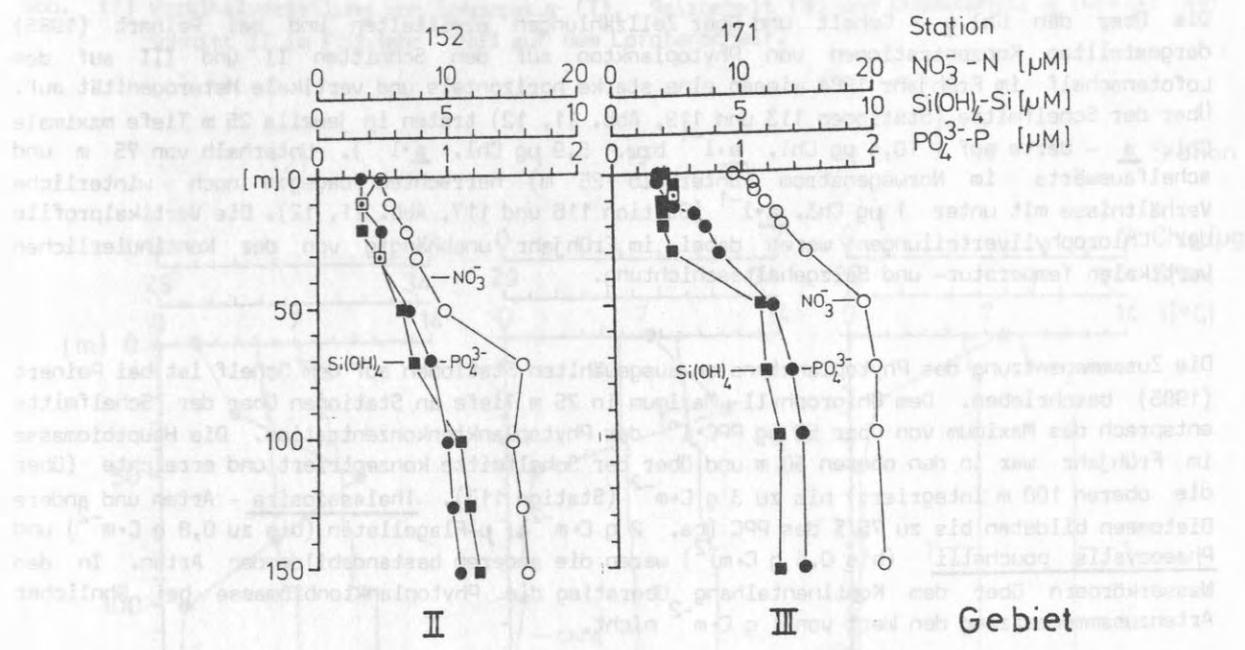
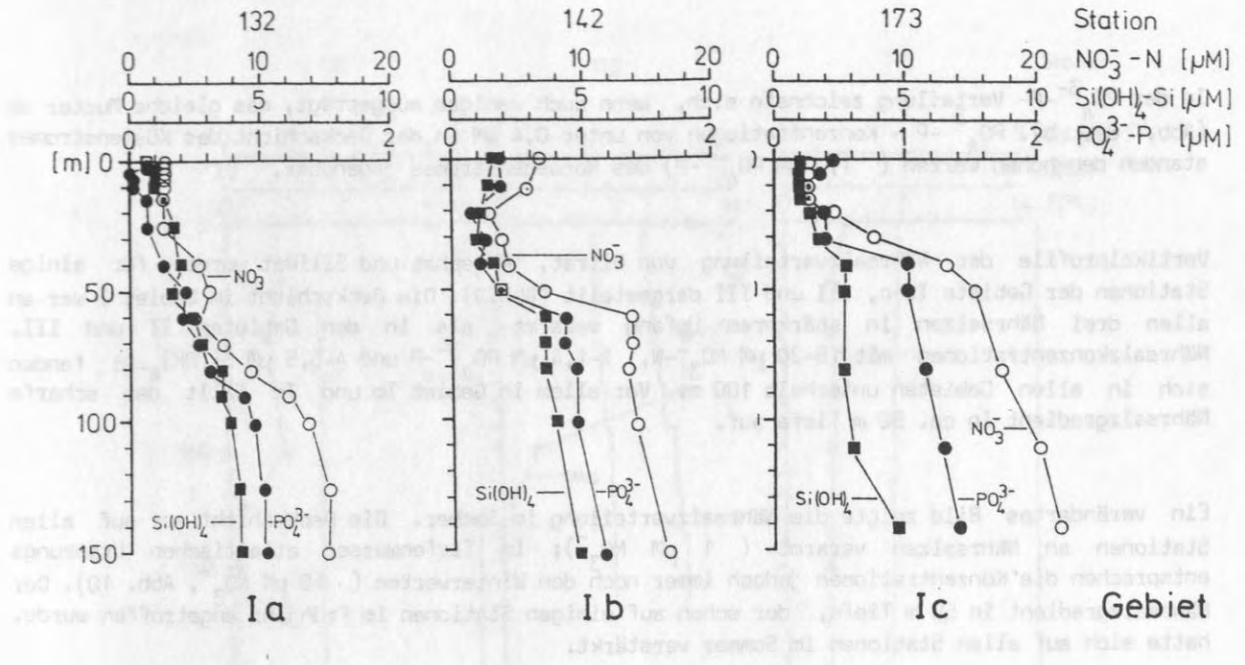


Abb. 9) Vertikalverteilung der Nährsalze Nitrat, Phosphat und Silikat aus Gebiet I a-c, II und III im Frühjahr 1983 auf dem Lofotenschelf.

In der $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ -Verteilung zeichnete sich, wenn auch weniger ausgeprägt, das gleiche Muster ab (Abb. 8a, b). $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ -Konzentrationen von unter $0,4 \mu\text{M}$ in der Deckschicht des Küstenstromes standen den hohen Werten ($1,0 \mu\text{M PO}_4^{3-}\text{-P}$) des Norwegenstromes gegenüber.

Vertikalprofile der Nährsalzverteilung von Nitrat, Phosphat und Silikat wurden für einige Stationen der Gebiete Ia-c, II und III dargestellt (Abb.9). Die Deckschicht im Gebiet I war an allen drei Nährsalzen in stärkerem Umfang verarmt als in den Gebieten II und III. Nährsalzkonzentrationen mit $15\text{-}20 \mu\text{M NO}_3^-$, $1\text{-}1,4 \mu\text{M PO}_4^{3-}\text{-P}$ und $4\text{-}5,5 \mu\text{M Si(OH)}_4\text{-Si}$ fanden sich in allen Gebieten unterhalb 100 m . Vor allem in Gebiet Ib und Ic fällt der scharfe Nährsalzgradient in ca. 50 m Tiefe auf.

Ein verändertes Bild zeigte die Nährsalzverteilung im Sommer. Die Deckschicht war auf allen Stationen an Nährsalzen verarmt ($1 \mu\text{M NO}_3^-$); im Tiefenwasser atlantischen Ursprungs entsprachen die Konzentrationen jedoch immer noch den Winterwerten ($10 \mu\text{M NO}_3^-$, Abb. 10). Der Nährsalzgradient in 50 m Tiefe, der schon auf einigen Stationen im Frühjahr angetroffen wurde, hatte sich auf allen Stationen im Sommer verstärkt.

3.1.1.3. Chlorophyll a und Phytoplankton

Die über den Chl.a - Gehalt und über Zellzählungen ermittelten und bei Peinert (1985) dargestellten Konzentrationen von Phytoplankton auf den Schnitten II und III auf dem Lofotenschelf im Frühjahr 1984 wiesen eine starke horizontale und vertikale Heterogenität auf. Über der Schelfmitte (Stationen 113 und 119, Abb. 11, 12) traten in jeweils 25 m Tiefe maximale Chl. a - Werte auf ($10,4 \mu\text{g Chl. a}\cdot\text{l}^{-1}$ bzw. $5,9 \mu\text{g Chl. a}\cdot\text{l}^{-1}$). Unterhalb von 75 m und schelfauswärts im Norwegenstrom (unterhalb 25 m) herrschten dagegen noch winterliche Verhältnisse mit unter $1 \mu\text{g Chl. a}\cdot\text{l}^{-1}$ (Station 116 und 117, Abb. 11, 12). Die Vertikalprofile der Chlorophyllverteilungen waren dabei im Frühjahr unabhängig von der kontinuierlichen vertikalen Temperatur- und Salzgehaltsschichtung.

Die Zusammensetzung des Phytoplanktons an ausgewählten Stationen auf dem Schelf ist bei Peinert (1985) beschrieben. Dem Chlorophyll-Maximum in 25 m Tiefe an Stationen über der Schelfmitte entsprach das Maximum von über $50 \mu\text{g PPC}\cdot\text{l}^{-1}$ der Phytoplanktonkonzentration. Die Hauptbiomasse im Frühjahr war in den oberen 50 m und über der Schelfmitte konzentriert und erreichte (über die oberen 100 m integriert) bis zu $3 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$ (Station 113). Thalassiosira - Arten und andere Diatomeen bildeten bis zu 75% des PPC (ca. $2 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$); μ -Flagellaten (bis zu $0,8 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$) und Phaeocystis pouchetii (bis $0,5 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$) waren die anderen bestandsbildenden Arten. In den Wasserkörpern über dem Kontinentalhang überstieg die Phytoplanktonbiomasse bei ähnlicher Artenzusammensetzung den Wert von $1 \text{ g C}\cdot\text{m}^{-2}$ nicht.

Auch in den Gebieten I, II und III waren die Vertikalverteilungen des Chl.a nicht an die vertikalen T - S - Profile gekoppelt (Abb. 13). In Gebiet III hatte sich oberhalb von 25 m eine Biomasse von ca. $5 \mu\text{g Chl.a}\cdot\text{l}^{-1}$ aufgebaut. Ein Hinweis, daß sich die Blüte in diesem Gebiet noch in ihrer Wachstumsphase befand, lieferten die Nitratkonzentration, die über $9 \mu\text{M NO}_3^-$ -N in der Deckschicht aufwies (Abb. 9). Es dominierten: Thalassiosira spp., Skeletonema costatum, Chaetoceros spp. (Peinert 1985).

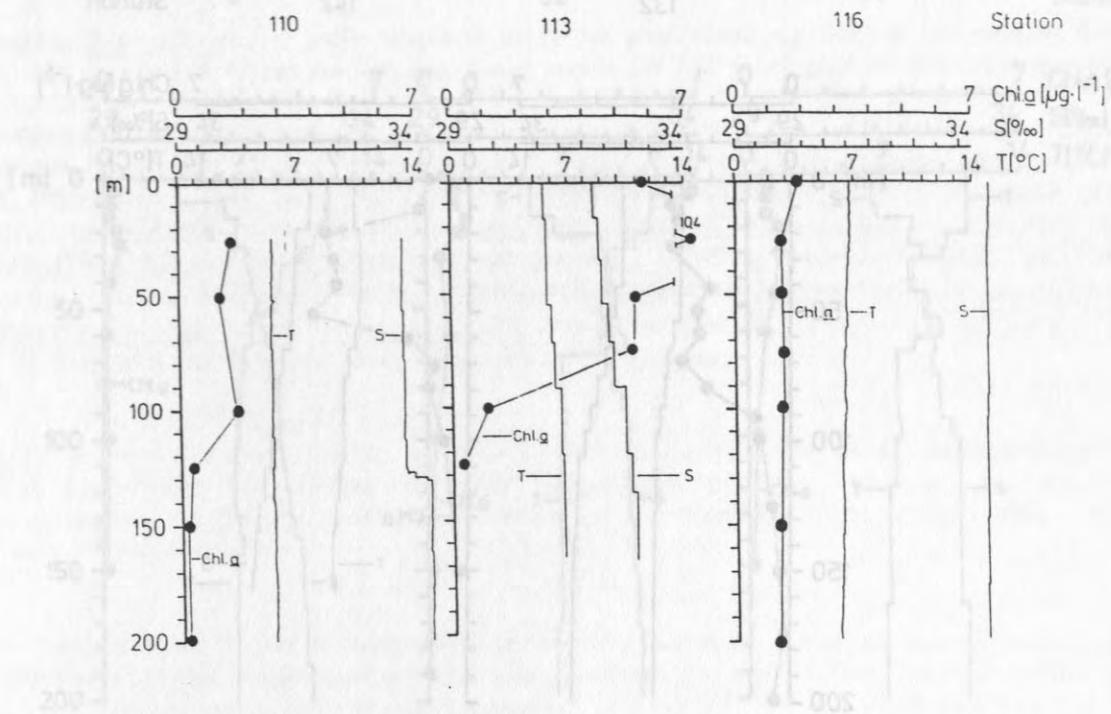


Abb. 11) Vertikalverteilung von Temperatur (T), Salzgehalt (S) und Chlorophyll a (Chl.a) auf Schnitt II im Frühjahr 1983 auf dem Lofotenshelf.

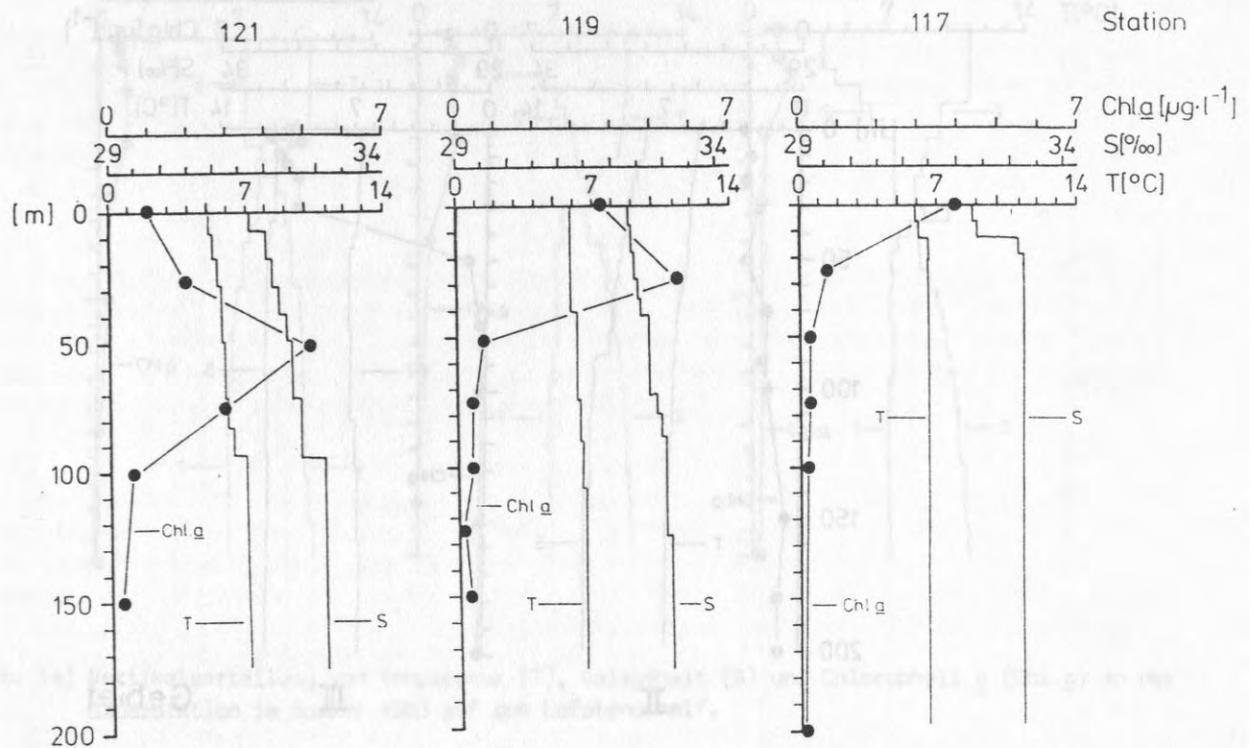


Abb. 12) Vertikalverteilung von Temperatur (T), Salzgehalt (S) und Chlorophyll a (Chl.a) auf Schnitt III im Frühjahr 1983 auf dem Lofotenshelf.

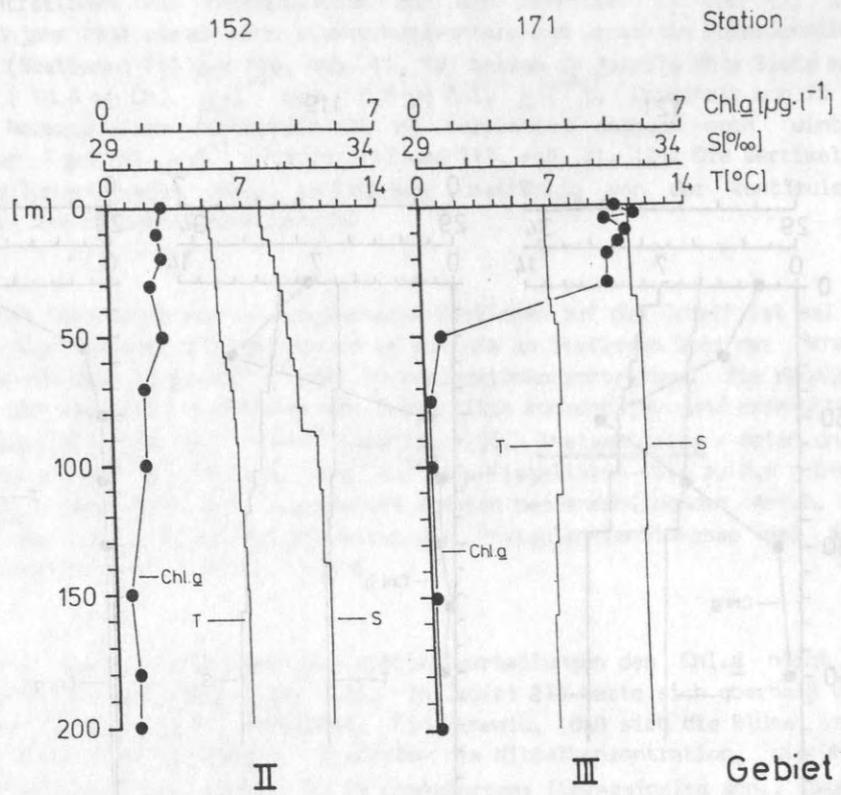
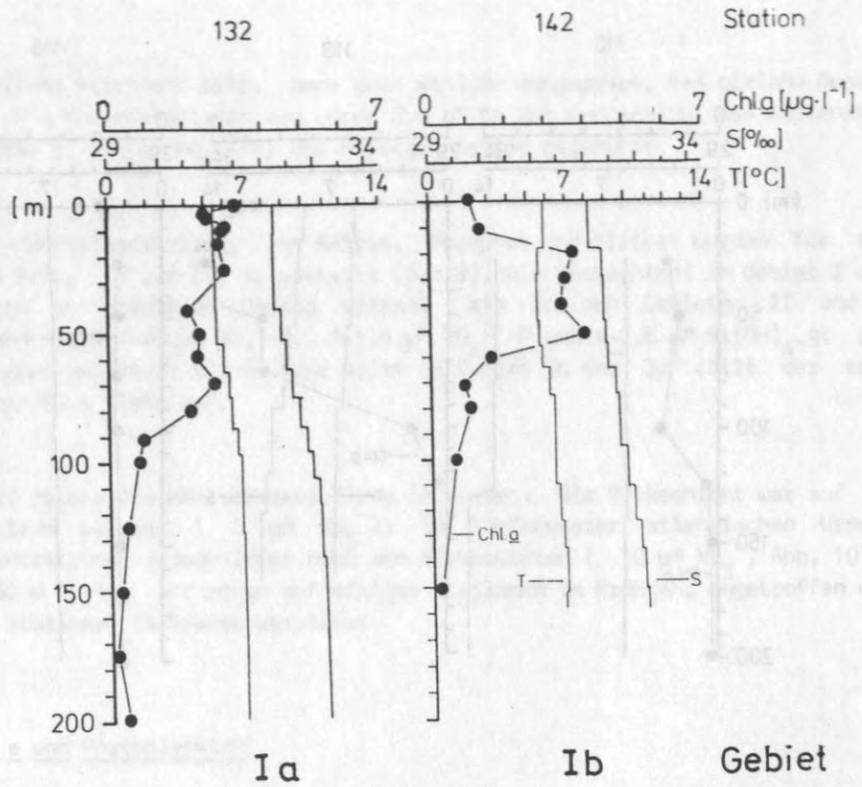


Abb. 13) Vertikalverteilung von Temperatur (T), Salzgehalt (S) und Chlorophyll a (Chl.a) in den Gebieten I, II und III im Frühjahr 1983 auf dem Lofotenschelf.

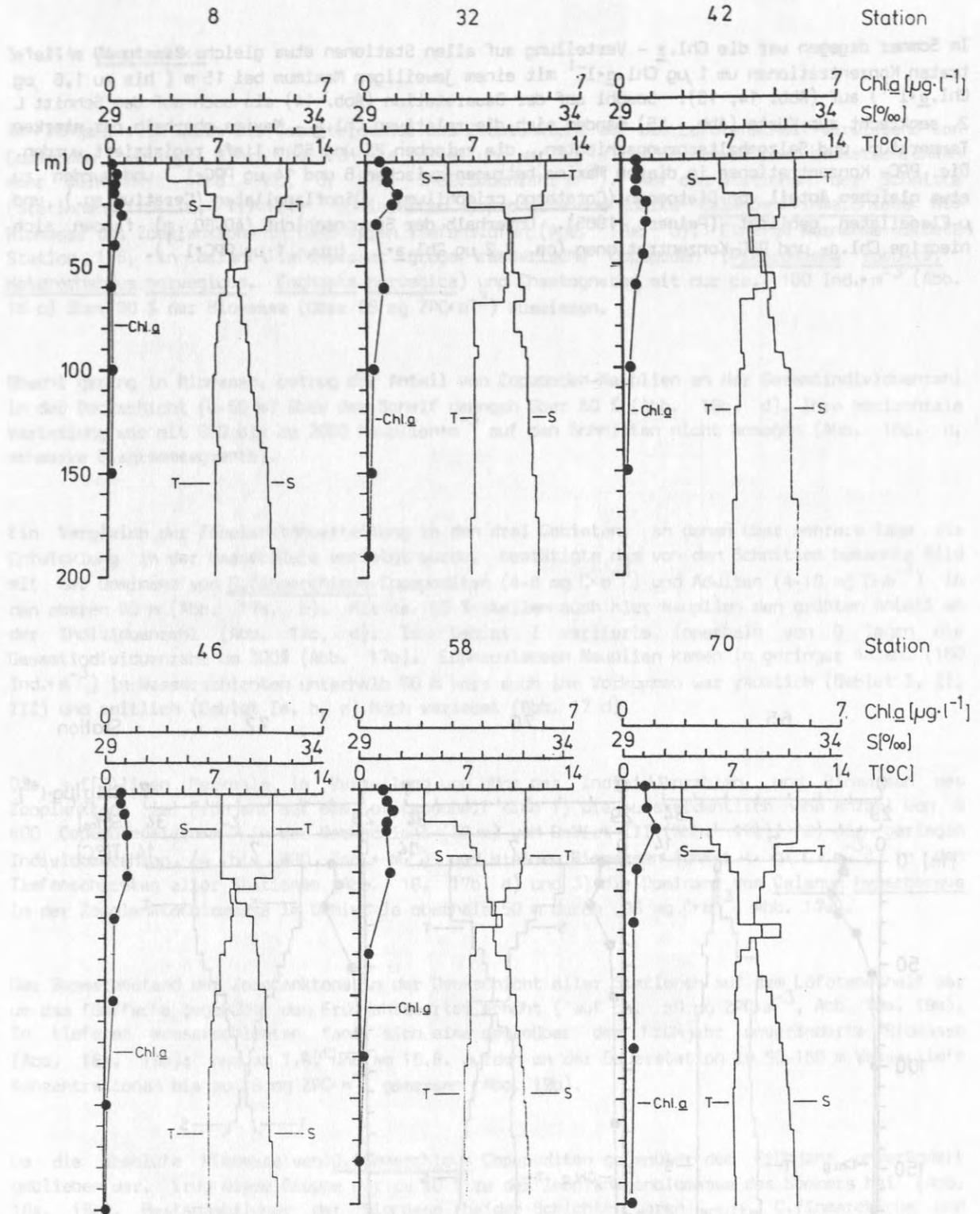


Abb. 14) Vertikalverteilung von Temperatur (T), Salzgehalt (S) und Chlorophyll a (Chl.a) an der Dauerstation im Sommer 1983 auf dem Lofotenschelf.

Abb. 15) Vertikalverteilung von Temperatur (T), Salzgehalt (S) und Chlorophyll a (Chl.a) auf Schiff L 2 im Sommer 1983 auf dem Lofotenschelf.

Im Sommer dagegen war die Chl._a - Verteilung auf allen Stationen etwa gleich. Bis zu 40 m Tiefe traten Konzentrationen um $1 \mu\text{g Chl.}_a \cdot \text{l}^{-1}$ mit einem jeweiligen Maximum bei 15 m (bis zu $1,6 \mu\text{g Chl.}_a \cdot \text{l}^{-1}$) auf (Abb. 14, 15). Sowohl auf der Dauerstation (Abb. 14) als auch auf dem Schnitt L 2 senkrecht zur Küste (Abb. 15) fanden sich die relativen Chl._a - Maxima oberhalb der starken Temperatur- und Salzgehaltssprungschichten, die zwischen 25 und 50 m Tiefe registriert wurden. Die PPC-Konzentrationen in diesen Maxima betragen zwischen 6 und $14 \mu\text{g PPC} \cdot \text{l}^{-1}$ und wurden zu etwa gleichem Anteil von Diatomeen (*Corethron criophilum*), Dinoflagellaten (*Ceratium* sp.) und μ -Flagellaten gebildet (Peinert 1985). Unterhalb der Sprungschicht (40-60 m) fanden sich niedrige Chl._a - und PPC-Konzentrationen (ca. $0,2 \mu\text{g Chl.}_a \cdot \text{l}^{-1}$ bzw. $1 \mu\text{g PPC} \cdot \text{l}^{-1}$).

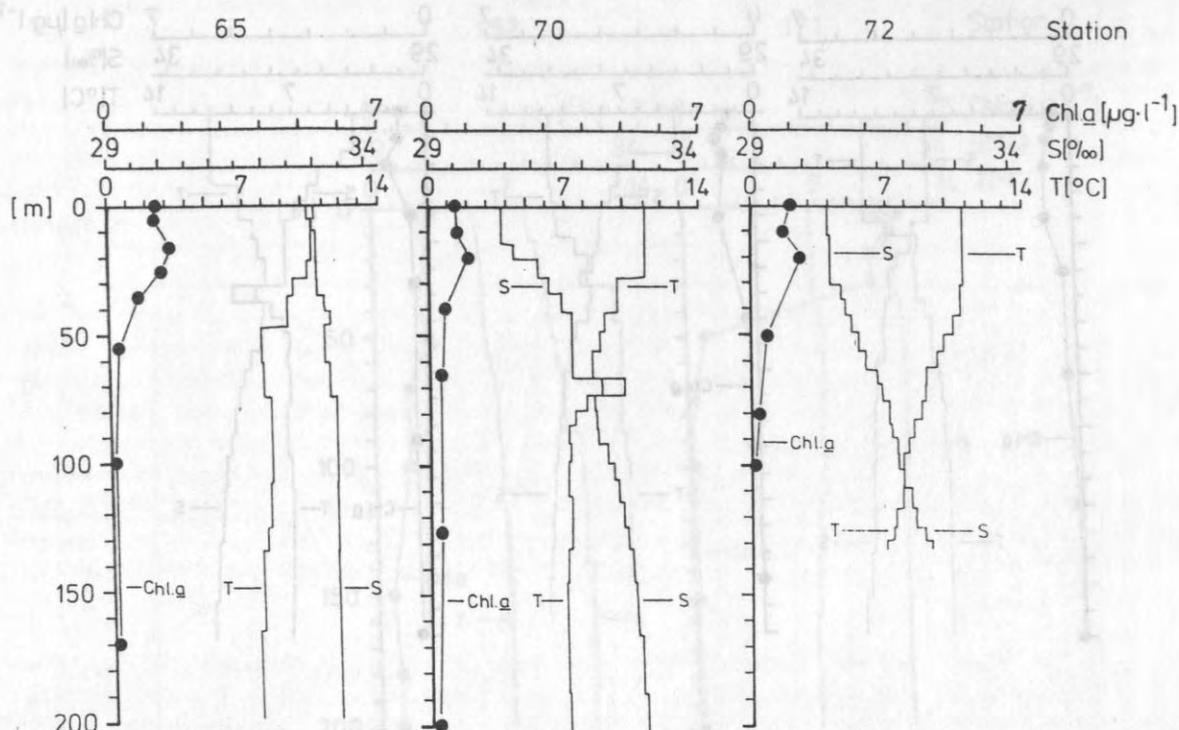


Abb. 15) Vertikalverteilung von Temperatur (T), Salzgehalt (S) und Chlorophyll a (Chl._a) auf Schnitt L 2 im Sommer 1983 auf dem Lofotenschelf.

3.1.1.4. Zooplankton

Im Frühjahr 1983 wurde die Gesamtbiomasse des Zooplanktons auf dem Lofotenschelf vorwiegend von Copepoden gebildet. Ihre horizontale Verteilung war vor allem in den oberen Wasserschichten sehr wolkenhaft (Abb. 16c, d, 17c, Individuenzahl m^{-3}). Auf den Stationen der Schnitte (Stationen 110-116, 117-121) dominierten Copepoditen und Adulte Calanus finmarchicus die Biomasse des Zooplanktons in fast allen Tiefenstufen (Abb. 16a, b). Einzige Ausnahme bildete Station 116, in deren Tiefenwasser große räuberische Copepoden (Pleuromamma robusta, Heterorhabdus norvegicus, Euchaeta norvegica) und Chaetognaten mit nur ca. 100 Ind. $\cdot m^{-3}$ (Abb. 16 c) über 90 % der Biomasse (über 55 mg ZPC $\cdot m^{-3}$) auswiesen.

Obwohl gering in Biomasse, betrug der Anteil von Copepoden-Nauplien an der Gesamtindividuenzahl in der Deckschicht (0-50 m) über dem Schelf dennoch über 50 % (Abb. 16c, d). Ihre horizontale Verteilung war mit 600 bis zu 2000 Nauplien $\cdot m^{-3}$ auf den Schnitten nicht homogen (Abb. 16c, d, schwarze Diagrammsegmente).

Ein Vergleich der Zooplanktonverteilung in den drei Gebieten, an denen über mehrere Tage die Entwicklung in der Wassersäule verfolgt wurde, bestätigte das von den Schnitten bekannte Bild mit der Dominanz von C. finmarchicus-Copepoditen (4-8 mg C $\cdot m^{-3}$) und Adulten (4-10 mg C $\cdot m^{-3}$) in den oberen 50 m (Abb. 17a, b). Mit ca. 40 % stellen auch hier Nauplien den größten Anteil an der Individuenzahl (Abb. 17c, d). Im Gebiet I variierte innerhalb von 6 Tagen die Gesamtindividuenzahl um 300% (Abb. 17c). Euphausiaceen Nauplien kamen in geringer Anzahl (160 Ind. $\cdot m^{-3}$) in Wasserschichten unterhalb 50 m vor; auch ihr Vorkommen war räumlich (Gebiet I, II, III) und zeitlich (Gebiet Ia, b, c) hoch variabel (Abb. 17 d).

Die auffälligen Merkmale in Verteilung und Höhe der Individuenzahlen und Biomassen des Zooplanktons im Frühjahr auf dem Lofotenschelf sind 1) die außerordentlich hohe Anzahl von 9 400 Copepodeneiern $\cdot m^{-3}$ in der Deckschicht (50 m) von Gebiet III (Abb. 17c), 2) die geringen Individuenzahlen (4 bis 800 Ind. $\cdot m^{-3}$) und kleinen Biomassen (unter 4 g C $\cdot m^{-3}$) in den Tiefenschichten aller Stationen (Abb. 16, 17b, d) und 3) die Dominanz von Calanus hyperboreus in der Zooplanktonbiomasse im Gebiet Ia oberhalb 50 m durch (96 mg C $\cdot m^{-3}$, Abb. 17a).

Der Sommerbestand des Zooplanktons in der Deckschicht aller Stationen auf dem Lofotenschelf war um das fünffache gegenüber den Frühjahrswerten erhöht (auf ca. 50 mg ZPC $\cdot m^{-3}$, Abb. 18a, 19a). In tieferen Wasserschichten fand sich eine gegenüber dem Frühjahr unveränderte Biomasse (Abb. 18a, 19b); nur am 1.8. und am 18.8. wurden an der Dauerstation in 50-150 m Wassertiefe Konzentrationen bis zu 18 mg ZPC $\cdot m^{-3}$ gemessen (Abb. 19b).

Da die absolute Biomasse von C. finmarchicus Copepoditen gegenüber dem Frühjahr unverändert geblieben war, trug diese Gruppe nur zu 10 % zu der Zooplanktonbiomasse des Sommers bei (Abb. 18a, 19a). Bestandsbildner der Biomasse beider Schichten waren adulte C. finmarchicus und zusätzlich in der Deckschicht Limacina retroversa. Nur Limacina zeigte sowohl auf dem Schnitt als auch an der Dauerstation ein unregelmäßiges Verteilungsmuster mit maximaler Biomasse von 50 mg C $\cdot m^{-3}$ in der Oberflächenschicht am 18.8. (Abb. 18a, 19a).

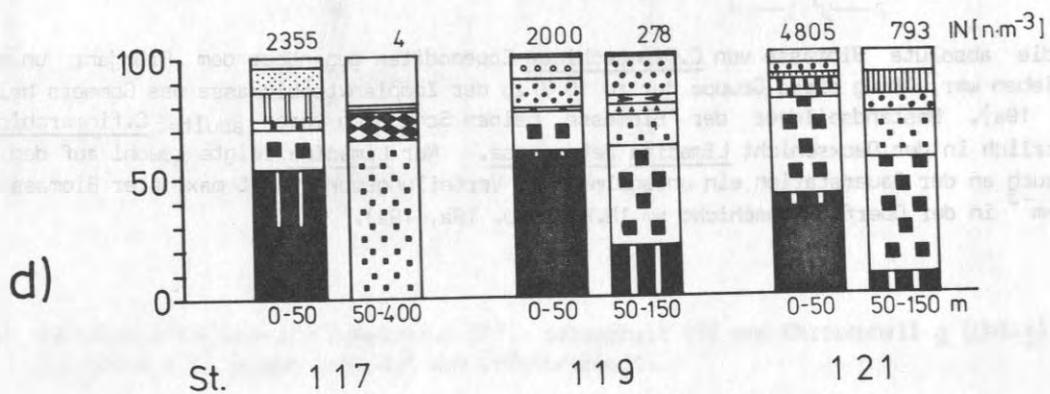
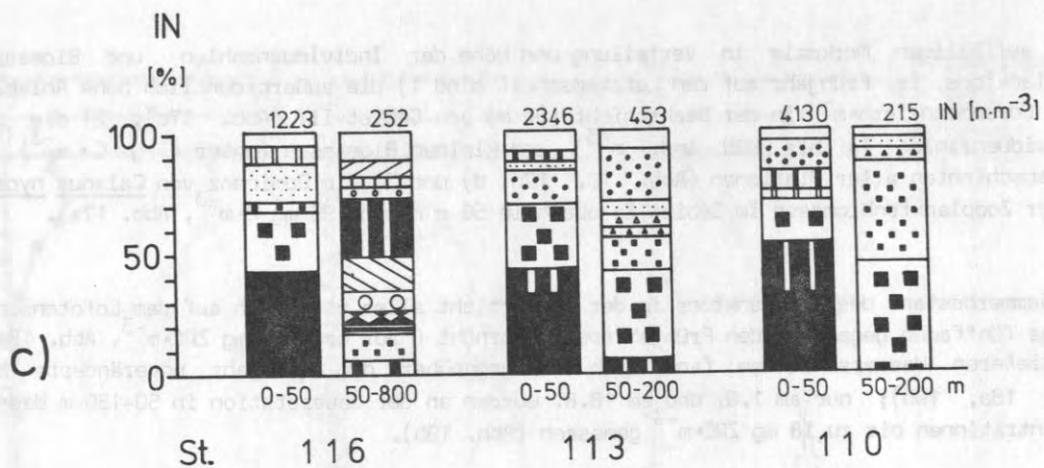
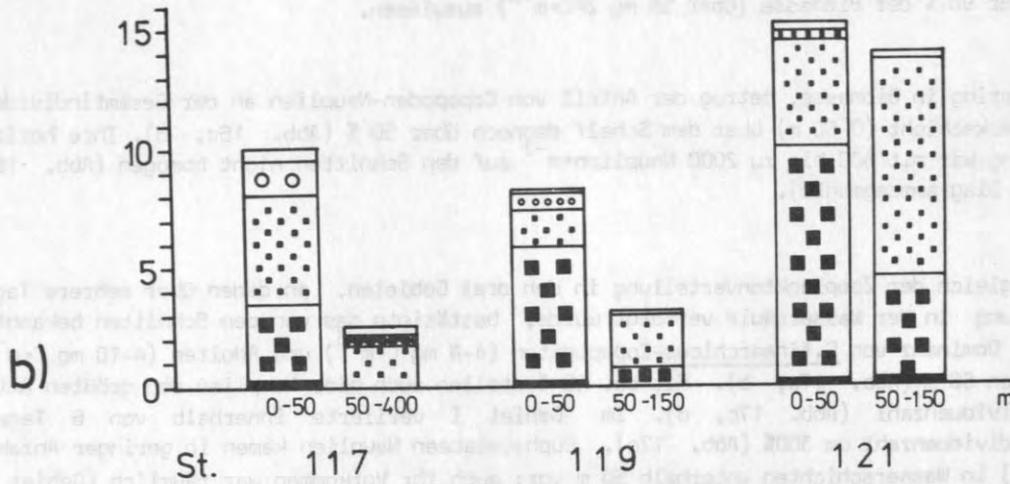
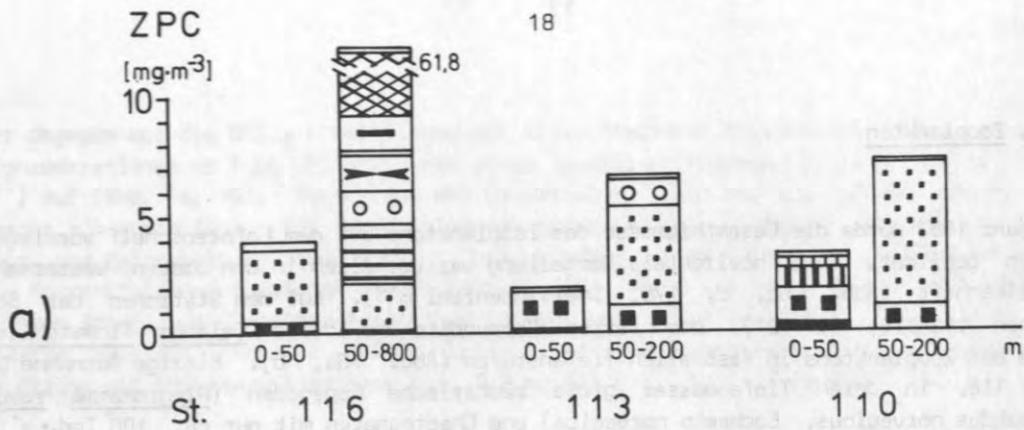


Abb.16) Zooplanktonkohlenstoff (ZPC) auf a) Schnitt II und b) Schnitt III sowie Individuenzahlen (N) und prozentuale Zusammensetzung auf c) Schnitt II und d) Schnitt III im Frühjahr 1983 auf dem Lofotenschelf.
Symbole aus Abb. 18.

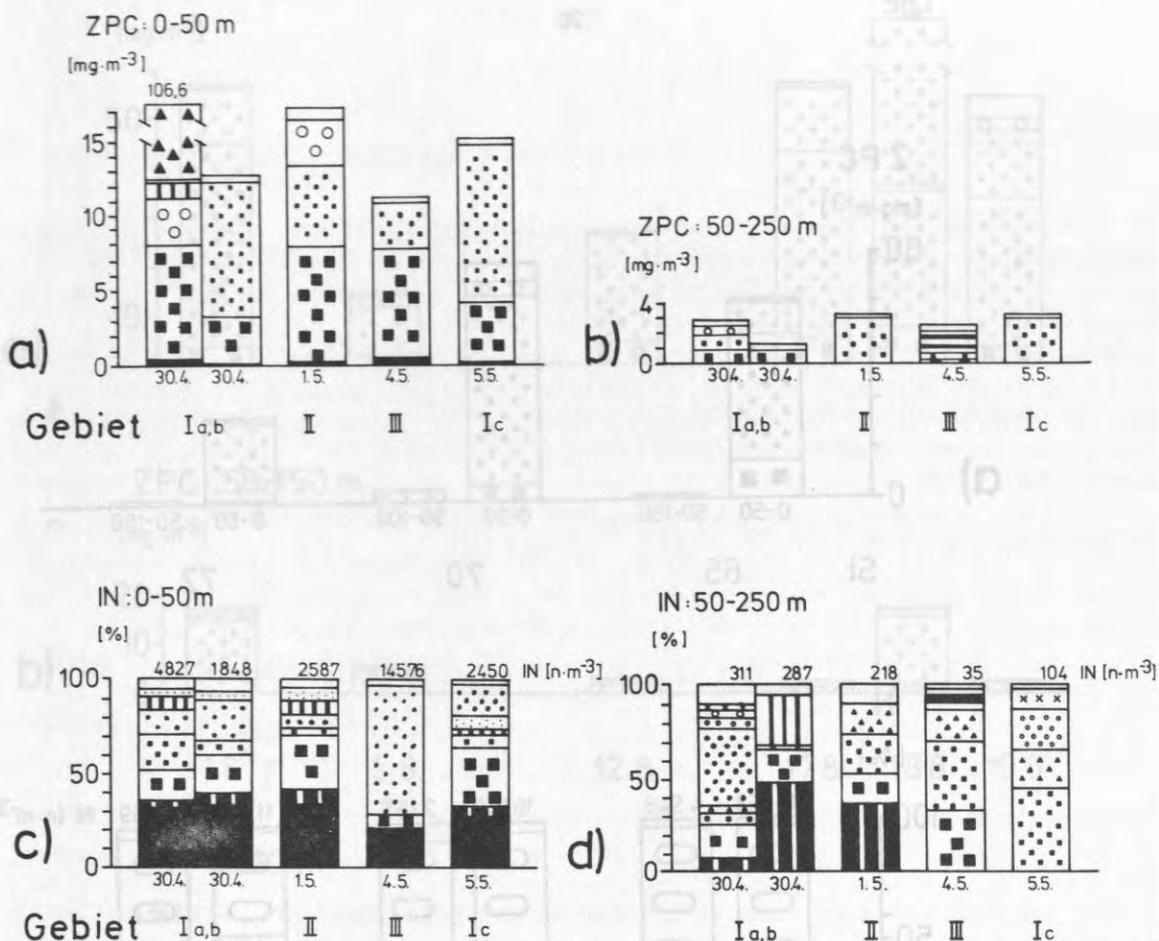


Abb. 17) Zooplanktonkohlenstoff (ZPC) in a) der Deckschicht und b) in tieferen Wasserschichten sowie Individuenzahlen (N) und prozentuale Zusammensetzung in den Wasserschichten c) oberhalb und d) unterhalb 50 m im Frühjahr 1983 auf dem Lofotenschelf. Symbole aus Abb. 18.

- | | | | |
|--|---------------------------------------|--|---------------------|
| | HARPACTICOIDEA | | TUNICATA |
| | OITHONA SPP. | | HELICOSTOMELLA SPP. |
| | TEMORA LONGICORNIS | | EGGS |
| | MICROCALANUS PUSILLUS | | LIMACINA SPP. |
| | PSEUDOCALANUS ELONGATUS | | OIKOPLEURA SP. |
| | CALANUS FINMARCHICUS & C. HYPERBOREUS | | POLYCHAETA |
| | METRIDIA LONGA | | CHAETOGNATHA |
| | PLEUROMAMMA ROBUSTA | | REST |
| | HETERORHABDUS NORVEGICUS | | |
| | P. ROBUSTA & H. NORVEGICUS | | |
| | EUCHAETA NORVEGICA | | |
| | CALANUS HYPERBOREUS | | |
| | CALANUS HELGOLANDICUS | | |
| | CALANUS FINMARCHICUS | | |
| | COPEPODIDS | | |
| | EUPHAUSIID-NAUPLII | | |
| | COPEPOD-NAUPLII | | |

Abb. 18) Zeichenerklärung für alle Zooplanktonabbildungen dieser Arbeit.

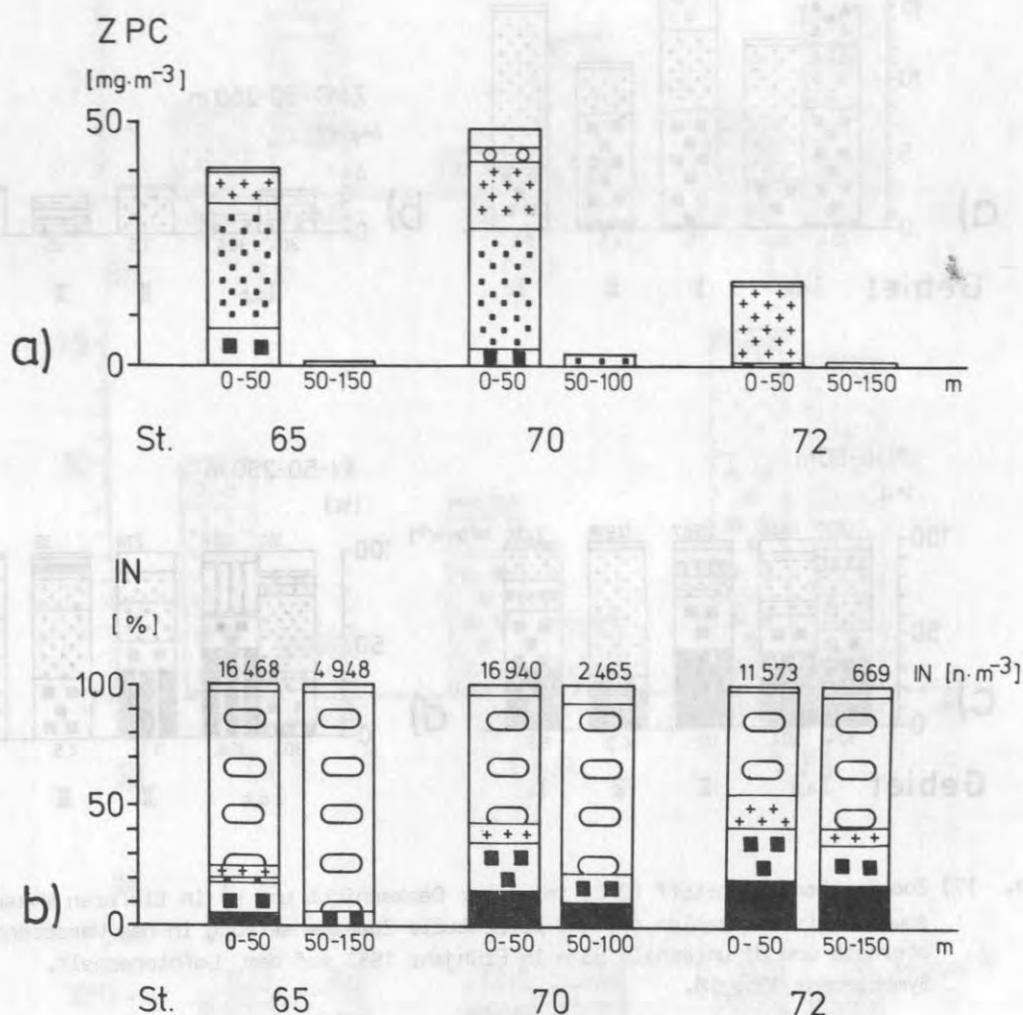


Abb. 19) a) Zooplanktonkohlenstoff (ZPC) und b) Individuenzahlen (N) und prozentuale Zusammensetzung auf Schnitt L 2 im Sommer 1983 auf dem Lofotenshelf. Symbole aus Abb. 18.

Aus den prozentualen Häufigkeiten der einzelnen Arten (Abb. 18b, 19c, d) erkennt man eine Verschiebung im Artenspektrum gegenüber dem Frühjahr. Die Anzahl der Copepodennauplien war gegenüber dem Frühjahr über das Doppelte (Maximum 6 200 Nauplien·m⁻³) erhöht (Abb. 18b, 19c). Ihre horizontale (Abb. 18b) und zeitliche (Abb. 19c) Verteilung war, wie die Verteilung der Individuendichte auch insgesamt, weitgehend homogen. Neben den Copepodennauplien, die obwohl zahlreich dennoch keinen nennenswerten Beitrag zur Zooplanktonbiomasse leisteten, fanden sich ebenfalls Tintinnen der Gattung *Helicostomella* in allen Tiefenschichten. Oberhalb von 50 m erreichten diese Tiere Bestandsdichten von über 15 000 Ind.·m⁻³ (Abb. 19c, 1.8.). Unterhalb 50 m kamen sie in Konzentrationen von unter 4000 Ind.·m⁻³ vor (Abb. 18b, 19d). *L.retroversa* war ebenfalls mit Konzentrationen von zeitweilig über 8 000 Ind.·m⁻³ (18.8. Abb. 19c) an der Artenvielfalt in der Deckschicht beteiligt. Weitere Zooplankter, die jedoch nur in geringen Individuenzahlen vorkamen, waren: *Acartia* spp., *Temora longicornis*, *Pseudocalanus elongatus*, *Candacia* sp., *Aetideus armatus*, *Chiridus* sp., *Heterorhabdus norvegicus*, *Microcalanus pygmaeus*, *M. pusillus*, *Metridia longa*, *M. lucens*, *Scolecithricella* sp., *Calanus helgolandicus*, *Eurytemora* spp., *Centropages typicus*, *Oithona* spp., Chaetognathen, Polychaeten-, Muschellarven, planktische Foraminiferen, Radiolarien und Medusen.

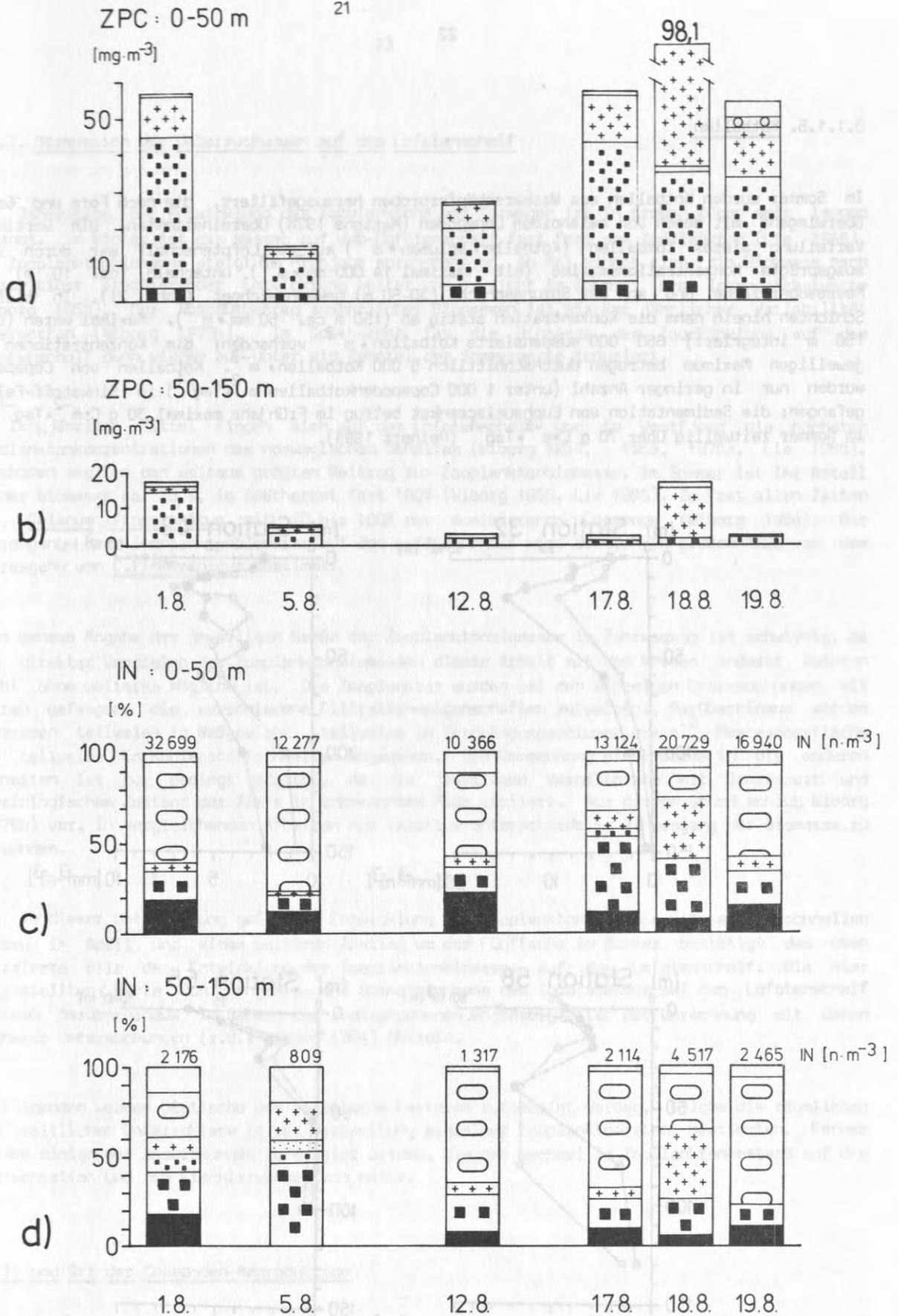


Abb. 20) a, b) Zooplanktonkohlenstoff (ZPC) und c, d) Individuenzahlen (N) und prozentuale Zusammensetzung auf der Dauerstation im Sommer 1983 auf dem Lofotenschelf. Symbole aus Abb. 18.

3.1.1.5. Kotballen

Im Sommer wurden Kotballen aus Wasserschöpferproben herausgefiltert, die nach Form und Größe überwiegend mit denen von calanoiden Copepoden (Martens 1978) übereinstimmten. Die vertikale Verteilung dieser Kotballen (Kotballen-Volumen $\cdot m^{-3}$) auf dem Lofotenschelf war durch zwei ausgeprägte Konzentrationsmaxima (mit maximal $14\ 000\ mm^3 \cdot m^{-3}$) unterhalb (ca. 10 m) der Meeresoberfläche und an der Sprungschicht (30-50 m) gekennzeichnet (Abb. 21). In tiefere Schichten hinein nahm die Konzentration stetig ab (150 m ca. $50\ mm^3 \cdot m^{-3}$). Maximal waren (über 150 m integriert) $650\ 000$ suspendierte Kotballen $\cdot m^{-2}$ vorhanden; die Konzentrationen im jeweiligen Maximum betragen durchschnittlich $5\ 000$ Kotballen $\cdot m^{-3}$. Kotballen von Copepoden wurden nur in geringer Anzahl (unter $1\ 000$ Copepodenkotballen $\cdot m^{-2} \cdot Tag^{-1}$) in Sinkstoff-Fallen gefangen; die Sedimentation von Euphausiaceenkot betrug im Frühjahr maximal $30\ g\ C \cdot m^{-2} \cdot Tag^{-1}$ und im Sommer zeitweilig über $70\ g\ C \cdot m^{-2} \cdot Tag^{-1}$ (Peinert 1985).

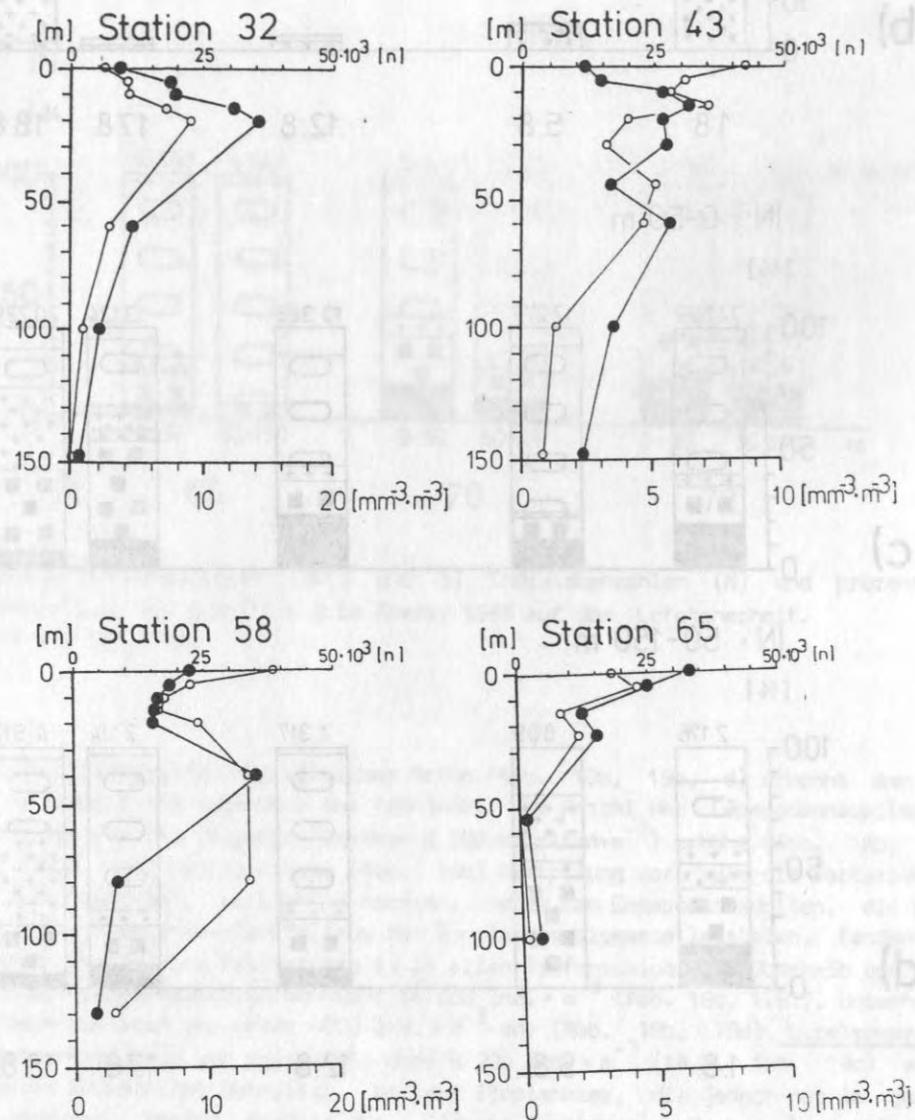


Abb. 21) Vertikale Verteilung von Kotballenvolumen (●) und Kotballenanzahl (○) auf der Dauerstation im Sommer 1983 auf dem Lofotenschelf.

3.1.2. Diskussion der Untersuchungen auf dem Lofotenschelf

Der Jahresgang der Entwicklung des Zooplanktons vor Norwegen ist in groben Zügen seit langem bekannt. Im Winter ist das Wasser auf dem Lofotenschelf fast frei von Zooplankton (Lie 1965). Die Zooplanktonbiomasse steigt im Frühjahr sprunghaft an. Ab Mai erhöht sich die Biomasse nach kurzzeitiger stagnierender Entwicklung weiter und erreicht im Sommer ihre Jahreshöchstwerte (Wiborg 1955). Der Absolutbetrag sommerlicher Biomassen ist starker jährlicher Variabilität unterworfen (Wiborg 1976b). Im Spätherbst ist die Biomasse des Zooplanktons auf dem Lofotenschelf dann wieder auf unter ein Zehntel der Sommerwerte reduziert.

Im langjährigen Mittel finden sich auf dem Lofotenschelf und im Vestfjord die höchsten Zooplanktonkonzentrationen des norwegischen Schelfes (Wiborg 1954, 1958, 1976a, Lie 1965). Copepoden stellen den weitaus größten Beitrag zur Zooplanktonbiomasse. Im Sommer ist ihr Anteil an der Biomasse ca. 70 %, im Spätherbst fast 100% (Wiborg 1958, Lie 1965). Zu fast allen Zeiten ist Calanus finmarchicus mit 70 bis 100% der dominierende Copepode (Wiborg 1954). Der Jahresgang der Zooplanktonbiomasse auf dem Lofotenschelf wird demnach in großem Maße von dem Jahresgang von C. finmarchicus bestimmt.

Eine genaue Angabe der jeweiligen Größe der Zooplanktonbiomasse im Jahresgang ist schwierig, da ein direkter Vergleich der Zooplanktonbiomassen dieser Arbeit mit den Werten anderer Autoren nicht ohne weiteres möglich ist. Die Zooplankter wurden bei den einzelnen Untersuchungen mit Netzen gefangen, die verschiedene Filtrationseigenschaften aufweisen. Darüberhinaus werden Biomassen teilweise in Naßgewicht, teilweise in Verdrängungsvolumen pro m^{-2} Meeresoberfläche und teilweise in Kohlenstoffeinheiten angegeben. Die Umrechnung einer Größe in die anderen Einheiten ist nur bedingt möglich, da die jeweiligen Verhältnisse mit Jahreszeit und physiologischem Zustand der Tiere in unbekanntem Maße variiert. Aus diesem Grund schlug Wiborg (1976b) vor, in vergleichenden Arbeiten nur relative Unterschiede im Jahresgang der Biomasse zu verwenden.

Die in dieser Untersuchung gefundene Entwicklung der Zooplanktonbiomasse mit einem schnellen Aufbau im April und einem weiteren Anstieg um das Fünffache im Sommer bestätigt das oben skizzierte Bild der Entwicklung der Zooplanktonbiomasse auf dem Lofotenschelf. Die hier vorgestellten Werte von Frühjahrs- und Sommerbiomasse des Zooplanktons auf dem Lofotenschelf stimmen darüberhinaus im Rahmen der angesprochenen Ungenauigkeiten der Umrechnung mit denen früherer Untersuchungen (z.B.: Wiborg 1954) überein.

Im Folgenden werden biotische und abiotische Faktoren aufgezeigt werden, welche die räumlichen und zeitlichen Unterschiede in der Verbreitung einzelner Zooplanktonarten bestimmten. Ferner werden einige der Auswirkungen aufgezeigt werden, die der Wechsel im Zooplanktonbestand auf die Sedimentation und den Fischlarvenbestand hatte.

Zeit und Ort der Copepoden-Reproduktion

Auf dem Lofotenschelf wird die alljährliche Sukzession des Zooplanktons durch die Reproduktion der Copepoden im Frühjahr eingeleitet. Die Anzahl an Nauplien erreichte dabei im April bis zu 50 % der Gesamtindividuenzahl aller Zooplankter (Abb. 16). Darüberhinaus waren nur in dieser Zeit zahlreiche Copepodeneier in den oberen Wasserschichten vorhanden; dies ist ein Indiz, daß die Reproduktion im April nicht abgeschlossen war. Obwohl im August Nauplien nur noch einen

Anteil von 10 % an der Gesamtindividuenzahl der Zooplankter hatten, war ihre Anzahl gegenüber dem Frühjahr doppelt so hoch. Reproduktion findet demnach auch im Sommer statt und ist nicht an die Frühjahrsblüte des Phytoplanktons gebunden. Unterstützt wird diese These durch die Ergebnisse von Wiborg (1954), der abrupt im Frühjahr auftretende, aber bis in den August/September andauernde hohe Nauplienkonzentrationen auf dem Lofotenshelf beschreibt.

Daß ein Sommermaximum der Nauplien auf dem Lofotenshelf auftritt, obwohl die dominierenden Copepoden C.finmarchicus und P.elongatus zwischen Frühjahrsbeginn und Herbstende zur kontinuierlichen Eiablage befähigt sind (Marshall und Orr 1972, Corkett und McLaren 1978), wird durch die Reproduktion im Frühjahr begünstigt. Dies wird am Beispiel von C.finmarchicus gezeigt. Die Entwicklung der Sommergeneration dieses Copepoden beginnt im Untersuchungsgebiet regelmäßig Mitte März/Anfang April mit sehr kurzfristiger Produktion hoher Nauplienzahlen (Wiborg 1954). Die Reproduktion beginnt offensichtlich mit der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons (Heinrich 1962). Die Nauplien bilden zu dieser Zeit eine Kohorte gleichalter Entwicklungsstadien und wachsen während der Blüte heran. Calanus-Weibchen sind unter günstigen Nahrungsbedingungen wie in der Frühjahrsblüte bis zu 2 Monaten reproduktionsfähig und können dabei pro Individuum bis zu 500 Eier bilden (Marshall und Orr 1972). Da die Zahl der Adulten im April jedoch schon stark zurückgegangen war, können nach dieser Zeit insgesamt absolut nur wenige Eier produziert werden. Die Nauplien des Frühjahres, deren Auftreten auf zwei bis drei Wochen konzentriert ist, wachsen bis zum Juni/Juli zu Adulten heran (Wiborg 1954). Der Wachstumsprozeß läuft offensichtlich nicht für alle Individuen gleich schnell ab, da die Kohorte später Copepoditstadien und Adulten im Sommer eine zeitliche Ausdehnung von eineinhalb Monaten aufweist (Wiborg 1954). Daher führt die Eiablage im Sommer zu einem langandauernden Nauplienmaximum zwischen August und September. Aus diesen Nauplien entwickeln sich bis zum Herbst die Copepoditstadien, die ab Dezember im tieferen Wasser überwintern (Wiborg 1954, Marshall und Orr 1972, Lie 1965). Dem abrupten Beginn der Reproduktion der Copepoden im Frühjahr folgt demnach durch die sich aus den Nauplien entwickelnden und erneut reproduzierenden Copepoden ein ausgedehntes sommerliches Nauplienmaximum.

Schon seit langem sind das Lofotenshelf und der Vestfjord als "Kinderstube" verschiedener Zooplankter vor allem von C.finmarchicus, C.hyperboreus, Oithona similis und Thysanoessa inermis bekannt (Sømme 1934, Wiborg 1954). Die aus den tiefen Wasserschichten oder den Fjorden einwandernden Copepoden reproduzieren in der Deckschicht dieser Gebiete (Ellertsen et al. 1981). Auch in dieser Arbeit wurden Copepodeneier und Nauplien im April in den oberen Wasserschichten auf dem Lofotenshelf gefunden, die jedoch räumlich ungleichförmig verteilt waren und ihre höchsten Konzentrationen an den hydrographischen Fronten erreichten. Da die Eier und auch weitgehend die Nauplien zum "passiven Plankton" gerechnet werden müssen, liegt die Vermutung nahe, daß die Eiablage der Copepoden bevorzugt an diesen Fronten erfolgte. Lokale Anreicherung durch Strömungen ist dagegen unwahrscheinlich, da die Wassermassen hier überwiegend horizontal verdriftet wurden. Vertikale Durchmischung, die eher für Anreicherung an der Meeresoberfläche sorgen würde, kann anhand der vorgefundenen Gradienten in Temperatur, Salzgehalt und Nährsalzen ausgeschlossen werden. Eiablage an hydrographisch markanten Orten, an denen sich auch die Phytoplanktonbiomasse konzentrierte, könnte zu den räumlichen Unterschieden (patchiness) in der Nauplienverteilung geführt haben.

Räumliche Heterogenität der Nauplienverteilung war im Sommer nicht zu beobachten. Die Ursache hierfür ist zum einen in gleichmäßigerer horizontaler Verteilung der Adulten Copepoden in den Deckschichten über dem Shelf zu sehen. Zum anderen war das Phytoplankton entgegen dem Frühjahr in den Deckschichten des Norwegenstromes und des Norwegischen Küstenstromes ebenfalls weitaus gleichförmiger verteilt. Steuerung der Eiablage zu Orten hoher Phytoplanktonkonzentrationen, die man im Frühjahr als Ursache möglicher Unterschiede in der Eikonzentration vermuten kann, scheidet für den Sommer aus.

Nahrungsbedingungen für herbivore Copepoden

Die durch Diatomeen dominierte Frühjahrsblüte wird im Vestfjord in der Regel im März bis April (Braarud et al. 1958, Braarud und Nygaard 1980) und auf dem Lofotenschelf nicht vor April (Rey 1981) erwartet. Ihre Entwicklung setzt (vermutlich auch in diesen Wasserkörpern) bei genügend hoher Einstrahlung dann sehr kurzfristig ein, wenn stabile Schichtungsverhältnisse vertikale Durchmischung verhindern (Smetacek und Passow in Vorbereitung). Neben dem Lichtklima sind die Ausgangskonzentrationen der Nährsalze für die in dieser Blüte produzierte Biomasse wesentlich (Peinert 1985). An einigen Stationen im Frühjahr waren die Konzentrationen von Nitrat stellenweise fast erschöpft. Die Blüte war demnach mit den vorgefundenen $4 \text{ g PPC} \cdot \text{m}^{-2}$ und Primärproduktionen von $1,5 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$ im April 1984 auf dem Lofotenschelf auf ihrem Höhepunkt (Peinert 1985). Obwohl über die jährliche Variabilität des Zeitpunktes des Erscheinens und der Höhe der Frühjahrsblüte noch keine Informationen vorliegen (Sakshaug et al. 1981), gilt ihr alljährliches wiederkehrendes Auftreten als gesichert.

Die maximale potentielle Nahrungsaufnahme der Zooplankter auf dem Lofotenschelf im Frühjahr war relativ zum Nahrungsangebot (Primärproduktion) gering. Dies ergibt sich aus den von Peinert (1985) vorgenommenen Berechnungen der Nahrungsaufnahme in Abhängigkeit des Kohlenstoffgehaltes der Tiere. Die so ermittelten Werte ergeben die potentielle maximale Nahrungsaufnahme und berücksichtigen unter anderem nicht das unterschiedliche Fraßverhalten gleichschwerer Zooplankter in verschiedenen Lebensabschnitten (Hopkins et al. 1984). Gerade weil hier Maximalwerte in der Nahrungsaufnahme angenommen wurden, die geringer als die gemessene Primärproduktion waren, können die Zooplankter dieser Gegend beim Auftreten der Frühjahrsblüte nicht nahrungslimitiert gewesen sein. Letzteres ist auch aus anderen Schelfgewässern und Meeresbuchten bekannt (Smetacek 1980b, Huntley und Boyd 1984). Darüberhinaus wird die vorhandene Nahrung in so geringem Maße von Zooplanktern verwertet, daß die Frühjahrsblüte auf dem Lofotenschelf wie auch für andere boreale Schelfgebiete dokumentiert (Peinert et al. 1982, Smetacek et al. 1984) direkt aus der produktiven Deckschicht absinkt (Peinert 1985). Die Frühjahrsblüte des Phytoplanktons war demnach auch 1984 durch ihre Produktion und Biomassekonzentration ausreichende Nahrungsgrundlage für die Entwicklung neuer Generationen im Zooplankton vor der nord-norwegischen Küste. Darüberhinaus initiierte sie durch ihren Beginn die Reproduktion der Copepoden in engem zeitlichen Rahmen.

Die Nahrungssituation für Zooplankter im Sommer ist demgegenüber weniger eindeutig. Einige Autoren gehen von nahrungsbedingter Wachstums- und Reproduktionsbegrenzung in sommerlichen Systemen aus (Huntley und Boyd 1984). Es muß Nahrungsbegrenzung im Sommer auf dem Lofotenschelf für das Zooplankton angenommen werden, wenn man den Ansatz der maximalen gewichtsabhängigen Nahrungsaufnahme von Peinert (1985) anwendet. Die Fraßraten des Zooplanktons lägen nach diesem Ansatz um mindestens das zehnfache über dem der Primärproduktion. Andere Tatsachen sprechen hier aber gegen diese Hypothese der Nahrungsbegrenzung. Auf dem Lofotenschelf wurden im August in guter Übereinstimmung mit früheren Beobachtungen (z.B.: Wiborg 1954) hohe Nauplienkonzentrationen verschiedener Copepoden und Euphausiaceen gefunden. Die Entwicklung vom Ei zum Nauplius ist bei den vorgefundenen sommerlichen Temperaturen bei vielen Copepoden in weniger als 2 Tagen und die weitere Entwicklung zum Copepoditen in ca. einer Woche abgeschlossen (Marshall und Orr 1972, Corkett und McLaren 1978, Thompsen 1982). Daher müssen die gefundenen Nauplien im sommerlichen pelagischen System produziert worden sein; es muß folgerichtig ausreichend Nahrung für Reproduktion vorhanden gewesen sein. Obwohl Copepoden ihre körperliche Entwicklung bis zum Adulten durch detritivore Ernährungsweise abschließen können (Paffenhöfer und Knowles 1979) und ebenso den Gesamtbestand über längere Zeit aufrechterhalten (Lenz 1977), benötigen sie zur Reproduktion "frische" Nahrung (Poulet 1976).

Die große Diversität im Phyto- und Zooplankton des Sommers, wie sie in dieser Arbeit für das Lofotenschief vorgestellt wurde, resultiert in einem ausgeprägten Ernährungsgeflecht im Pelagial, das in fast allen borealen Gebieten für diese Jahreszeit typisch ist. Das Vorkommen von in ihrer Ernährungsweise so verschiedenen Zooplanktern wie Tintinnen (Strudler), kleinen und großen omnivoren Copepoden (Filterierer und Greifer), Pteropoden (Strudler), Krill (den in ihrer Ernährungsweise wahrscheinlich flexibelsten Zooplanktern) und Chaetognathen (Fänger) ist Indiz 1.) für gute Nahrungsverwertung in 2.) einem in Produktion und Konsumtion ausgeglichenen System. Zu diesem System sind notwendigerweise auch die bisher unterschätzten und wahrscheinlich mit enorm hoher Effizienz fressenden Organismen des "microbial food loops" zu rechnen (Williams 1981, Smetacek und Pollehne in Vorb.). Das Auftreten all dieser Gruppen im Sommer führt zur optimalen Nahrungszirkulation im Pelagial.

Ausreichend Nahrung für Körperwachstum, aber nicht notwendigerweise auch für die Reproduktion müssen die Entwicklungsstadien der Copepoden bis in den späten Herbst hinein vorgefunden haben. Die im Sommer produzierten Nauplien der häufigsten Copepoden (C.finmarchicus, P.elongatus) wachsen bis zum November zu den mit Fettreserven angefüllten Überwinterungsstadien (C V) heran (Wiborg 1954, Marshall und Orr 1972, Corkett und McLaren 1978).

Lateraltransport von Nauplien oder Phytoplankton aus südlicheren Gebieten hat kaum Einfluß auf dieses grundsätzliche Muster der Copepodenreproduktion auf dem Lofotenschief, weil die sommerliche überwiegend auf Regeneration beruhende Produktion und damit die Nahrungssituation für Copepoden auf ganzer Länge des norwegischen Küstenstromes keine wesentlichen Unterschiede aufweist (Rey 1981). Zusammenfassend ergibt sich somit, daß Wachstum und Reproduktion der Zooplankter auf dem Lofotenschief während der pflanzlichen Wachstumsperiode wahrscheinlich nicht durch die Nahrung begrenzt wurden.

Die Nahrungsverwertung von Limacina retroversa

Wie einzelne Zooplanktonarten zur intensiven Ausnutzung eines breiten Partikelspektrums als Nahrung für das Zooplankton beitragen, wird am Beispiel des Pteropoden Limacina retroversa in nord-norwegischen Schelfgewässern besonders deutlich. Dieser Pteropode, dessen Hauptverbreitungsgebiet im offenen Nordatlantik liegt (Wiborg 1955), wird regelmäßig auf dem Schief angetroffen (Wiborg 1954). Das Größenspektrum der potentiellen Nahrung von den hier vorgefundenen Entwicklungsstadien von L.retroversa beginnt bei 2 µm Partikeldurchmesser (Morton 1954). So können im Frühjahr und Sommer vorkommende Dino-, µ-Flagellaten und Diatomeen sowie Detritus verwertet werden. Limacina fängt dabei die Nahrung auf den Mundlappen mit Hilfe von Schleim und transportiert sie mit Cilienschlag in den Mund (Morton 1954, van der Spoel 1967). Einige Pteropodenarten verwerten die so aufgenommene Nahrung innerhalb einer halben Stunde und scheiden deren Reste als Kotballen einiger 100 µm Länge wieder aus. Angaben über Assimilationseffizienzen von L.retroversa liegen bisher noch nicht vor. Dennoch ist hervorzuheben, daß diese Tiere durch die Nahrungsaufnahme kleinster Organismen und Abgabe ihrer Kotballen zur Vergrößerung der Durchmesser der Partikel im Pelagial beitragen. Diese Pteropodenkotballen stehen dann Zooplanktern mit größeren Fangwerkzeugen als Nahrung zur Verfügung, wenn sie, wie weiter unten noch diskutiert wird, nicht aus der Deckschicht absinken.

Ob Limacina die Partikelgröße in der eben besprochenen Weise auch während anderer Jahreszeiten im Pelagial des Lofotenschiefes verändert, ist noch nicht geklärt. Dazu müßte der Lebenszyklus dieses Pteropoden in der Norwegischen See bekannt sein, über den jedoch noch keine detaillierten Informationen vorliegen. Im Atlantik wurden Eier einiger Pteropodenarten während

des gesamten Jahres (mit möglicher Ausnahme des Januars) gefunden (van der Spoel 1967). Diese Pteropoden laichen temperaturbedingt (Redfield 1939) über einen langen Zeitraum im Sommer und haben demnach keinen festen Reproduktionszyklus im Jahr (Hisao 1939). Im Gegensatz zu diesen Beobachtungen dominierten vor Norwegen Jugendstadien (kleiner 1000 μm) im Frühjahr und entwickelten sich zum Spätsommer zu Tieren zwischen 1000 und 2000 μm Körperdurchmesser. Im allgemeinen sind Pteropoden protandrische Hermaphroditen (Hisao 1939), deren kleine (=junge) Männchen vorwiegend im Frühjahr vorkommen (Hisao 1939). Es besteht also die Vermutung, da vorwiegend junge Limacina im Frühjahr und ältere Tiere im Herbst anzutreffen waren, daß Reproduktion dieses Pteropoden vor dem Frühjahr stattgefunden hatte. Sollten sich diese Beobachtungen bestätigen, trägt Limacina zwischen Frühjahr und Herbst, also während der gesamten Wachstumsperiode des Phytoplanktons, zur erwähnten Einbeziehung kleinster Partikel in das pelagische Nahrungsnetz bei.

Fraßdruck auf Herbivore

Die einzigen gefangenen greifenden und als carnivor geltenden Organismen im Untersuchungsgebiet waren die Copepoden Pleuromamma robusta und Euchaeta norvegica. Im Winter ist der Fraßdruck dieser großen Copepoden auf Herbivore wahrscheinlich am größten. Anfang Dezember wandern die mit Fettreserven angefüllten Calanus-Copepoditen in Wasserschichten unterhalb 300 m zum Überwintern (Marshall und Orr 1972). Zu dieser Zeit hat E.norvegica ein deutliches Reproduktionsmaximum (Wiborg 1954). Die Fortpflanzungsbiologie von E.norvegica ist offensichtlich auf die Ausnutzung überwinternder Copepoditen als Nahrung eingestellt, denn sie sind die einzige "wertvolle" Nahrung, die E.norvegica zu dieser Zeit für die Reproduktion erhalten kann. Ob dieser Fraßdruck die Verteilung und/oder die Mengen an überwinternden Herbivoren in nennenswertem Umfang verändert, ist noch unbekannt. Da nach Colebrook (1985) die Größe der überlebenden Überwinterungspopulation die Höhe der Nachkommen im Frühjahr determiniert, kann auch schon geringer Fraßdruck im Winter erhebliche Schwankungen der Nauplien Zahlen im folgenden Jahr bewirken.

Im Frühjahr kamen P.robusta und E.norvegica nur im Zwischenwasser am Kontinentalhang in nennenswerten Zahlen vor. Gegenüber den anderen Stationen auf dem Lofotenschelf war der Bestand aller anderen Zooplanktonarten und Entwicklungsstadien an dieser von großen Carnivoren dominierten Station nicht reduziert. Erheblicher Fraßdruck der großen Copepoden auf andere Zooplankter kann somit ausgeschlossen werden; falls die Tiere zur Untersuchungszeit fraßaktiv gewesen sind, können andere Copepoden nicht ihre Hauptnahrung gewesen sein.

Das Fraßverhalten von P.robusta und E.norvegica ist noch nicht im Detail untersucht worden. Turner (1984a) zufolge sind fast alle pelagischen Zooplankter nicht sehr spezifisch in der Auswahl ihrer Nahrung. Er bewies beispielsweise anhand mikroskopischer Untersuchungen, daß die Kotballen der zuvor als carnivor geltenden Copepoden (Pontellidae) in erheblichem Umfang Phytoplanktonfragmente enthielten und diese Tiere sich daher nicht rein carnivor ernährt haben konnten (Turner 1978). Vermutlich sind auch P.robusta und E.norvegica zumindest zeitweise ähnlich unspezifisch in ihrer Nahrungsaufnahme.

Hydrographie

Die Hydrographie auf dem Lofotenschelf wird sowohl von den beiden parallel nordwärts gerichteten Strömungssystemen des Norwegischen Küstenstromes und des Norwegenstromes als auch

von den hydrographischen Besonderheiten im Vestfjord beeinflusst. Wasserwirbel von bis zu 100 m Durchmesser treten zu allen Jahreszeiten in den Schelfströmungen auf und haben hier und im nach Süden offenen Vestfjord je nach Windverhältnissen eine Verweildauer von bis zu 3 Wochen (Sundby 1978). Wird Oberflächenwasser im Frühjahr aus dem Fjord auf den Schelf ausgespült, ein von der Windstärke und -richtung abhängiger, regelmäßig wiederkehrender Vorgang (Furnes und Sundby 1981), werden Nauplien und Copepodite mitgeführt. Diese treffen dann mit den im Norwegischen Küstenstrom produzierten Zooplanktonlarven (Skreslet 1981) zusammen. Die Folge solch turbulenter hydrographischer Verhältnisse im Frühjahr war eine sehr wolkenhafte Verteilung der Nauplien und Copepodite.

Große räumliche Unterschiede in der Verteilung der Biomasse traten im Frühjahr jedoch nicht nur bei Nauplien und Copepoditen auf. Ozeanische Copepoden (C.hyperboreus, P.robusta, H.norvegicus, E.norvegica), die im Frühjahr nur am Kontinentalhang und im Gebiet Ia, dort dafür mit sehr hohen Biomassen angetroffen wurden, werden vermutlich in unregelmäßigen Abständen im atlantischen Zwischenwasser auf den Schelf gespült. Nach solchen Einstromereignissen verbleibt das schwerere Atlantikwasser in Schelfmulden wie dem Vesterdjupe, wenn die Front der beiden Wassermassen schelfauswärts mäandriert (Furnes und Sundby 1981). Wenn die ebenfalls in den Schelfmulden konzentrierten Zooplankter atlantischer Herkunft dann ihre täglichen Vertikalwanderungen durchführen, gelangen sie in die Deckschicht des Norwegischen Küstenstromes. Im treibenden Strom werden sie nordwärts und von den Schelfmulden weg verfrachtet. Abwärtswanderungen führen die Tiere dann notwendigerweise über den Kontinentalhang hinaus in atlantisches Zwischenwasser zurück, wenn sie aktiv Wasserschichten unterhalb 200 m aufsuchen (Marshall und Orr 1972). Dieser hypothetische Ablauf kann die nur im Gebiet Ia beobachteten zehnfach höheren Konzentrationen der Zooplanktonbiomasse erklären. Das Wasser in diesem Gebiet unterschied sich in hydrographischen, chemischen und biologischen Parametern nicht von umgebenden Wassermassen. Die Ursache für die Verteilung ozeanischer Arten auf dem Schelf kann demnach in deren Eintrag durch Strömung zu suchen sein; durch Nahrung bedingte horizontale Verteilungsmuster sind dagegen für diese Arten eher unwahrscheinlich.

Im Sommer wurden ebenfalls die für Wasserwirbel des norwegischen Küstenstromes typischen salinen Vertikal- und Horizontalstrukturen vorgefunden. Das Zooplankton war gegenüber dem Frühjahr weitaus gleichförmiger in der Deckschicht aller Wasserkörper verteilt. Eine ausgeprägte vertikale Trennung von Arten, Entwicklungsstadien und Biomassen erfolgte durch die Temperatur-Sprungschicht. Die Thermokline trennte die Deckschichten aller Wasserkörper des Norwegischen Küstenstromes einschließlich der mitgeführten Wirbel eindeutig und scharf in etwa 30 m von darunterliegendem Wasser atlantischen Ursprungs; die Wassersäulen waren dementsprechend überall stabil geschichtet (Wittstock unveröff. Daten). Trotz des Durchzuges mehrerer Tiefdruckgebiete wurden keine windinduzierten Störungen dieser Schichtungsverhältnisse während der durchgeführten Expeditionen beobachtet. Die daraus resultierenden zeitlichen und räumlichen Homogenitäten der Wassermasse in der Deckschicht begünstigen die Sommerpopulation des Zooplanktons. Vor allem die kleinen Arten und Entwicklungsstadien (Parafavella sp., Microsetella norvegica, Oithona sp., Nauplien und junge Copepodite) sind stärker auf stabile Schichtungsverhältnisse angewiesen, weil sie nicht so leicht wie die großen Copepoden durch Vertikalwanderungen Verfrachtung in tiefere Wasserschichten kompensieren können.

Die Hydrographie beeinflusst vor dem Hintergrund der jährlichen Artensukzession die Verteilung der Zooplankter auf dem Lofotenschelf. Am Beginn der jährlichen Zooplankton Sukzession bestimmt in großem Maße die Dynamik der Wasserkörper die Zooplanktonverteilung. Zum Höhepunkt jährlicher Zooplanktonentwicklung fehlt eine starke vertikale Vermischung in tiefere Wasserschichten weitgehend; dies ist günstig für kleine Zooplanktonarten und Entwicklungsstadien.

Fischlarven

Das Lofotenshelf ist seit altersher als ergiebiges Fischereigebiet bekannt. Vor allem Dorsch und Köhler haben hier ihre Laichgründe, in denen sie sich vor allem im Frühjahr reproduzieren (Skreslet 1981). Daher ist es nicht verwunderlich, daß norwegische Forscher schon seit Anfang dieses Jahrhunderts den Ursachen des jährlich wiederkehrenden Fischreichtums nachgingen. Vor allem Wiborg (1940, 1954, 1955, 1976a, 1976b) vermutet in seinen zahlreichen Arbeiten, daß diese Laichgründen mit dem Auftreten hoher Konzentrationen von Copepoden (vor allem Calanus finmarchicus) gekoppelt sind, obwohl der Autor keine eindeutigen Schlüsse in diese Richtung aus seinen Untersuchungen ziehen kann.

Wesentlich für den Erfolg der Fischlarven ist das Vorkommen der für sie richtigen Nahrung zur richtigen Zeit in ihrem Aufwuchsgebiet. Es muß also eine zeitlich-räumliche Abstimmung von Umfang und Dauer der Phytoplanktonblüte, herbivorer Verwertung dieser Blüte mit Umsatz in Zooplanktonbiomasse und dem Auftreten von Jungfischen bestehen. Nach diesen Überlegungen ist selbst ohne die experimentelle Bestimmung von Transfereffizienzen zwischen Phytoplankton-Zooplankton-Fisch verständlich, daß nicht die absolute Höhe des Nahrungsangebotes sondern nur die richtige zeitlich-räumliche Übereinstimmung im Auftreten der richtigen Nahrungspartikel zur optimalen Umsetzung der gebundenen Einstrahlungsenergie in Fischbiomasse führt.

Daß die Hydrographie auch bei dem Erfolg heranwachsender Fischlarven der bestimmende Faktor ist, wurde erst in neuerer Zeit erkannt (Sinclair et al. im Druck). Demzufolge sind alle wesentlichen Komponenten pelagischer Systeme (obwohl das Mikroplankton nicht besprochen wurde, wird es hier mit einbezogen) zumindest während einiger Abschnitte der Lebenszyklen der beteiligten Organismen von hydrographischen Faktoren beeinflusst.

Sedimentation

Sukzession und Verteilung der Zooplankter bestimmen in unterschiedlichem Maße Höhe und Zusammensetzung aus der Deckschicht absinkender Partikel. Dies wird am Beispiel des Beitrags von Zooplankton zur Sedimentation im Frühjahr und Sommer auf dem Lofotenshelf deutlich. Allgemein sind nach Smetacek (1985c) boreale pelagische Flachwasser- und Küstensysteme durch einen ausgeprägten Jahresgang in der Sedimentation geprägt. Im Winter wird durch windinduzierte Durchmischungsprozesse Bodenmaterial resuspendiert, das sich dann bei Wetterberuhigung wieder ablagert. Die Phytoplanktonblüte im Frühjahr wird durch die Massensedimentation der Algenzellen abgeschlossen und so frisches organisches Material dem Boden zugeführt. Die Sedimentationsraten im Sommer sind gering; am Ende der Wachstumsphase im Herbst sinkt verstärkt organisches Material zum Benthos.

Auch auf dem Lofotenshelf wird durch die Sedimentation der Phytoplankter am Ende der Frühjahrsblüte der Deckschicht ein Teil der Elemente entzogen, die für das weitere Pflanzenwachstum im Sommer essentiell sind (Peinert 1985). Zusätzlich werden die nach Copepodenfraß auftretenden Kotballen als schnell sinkende Ausscheidungsprodukte des Zooplanktons angesehen, die große Mengen an Stickstoff und Phosphor aus der Deckschicht transportieren sollen (Angel 1984). Aus den Maxima der Kotballenkonzentration oberhalb der Sprungschicht auf dem norwegischen Shelf (Abb. 21) läßt sich jedoch schließen, daß Copepodenkotballen nicht per se aus der Deckschicht absinken. Wenn ein Fließgleichgewicht von Produktion und Sedimentation der Kotballen bestehen würde, müßte ihre vertikale Verteilung homogen sein. Die geringen Mengen an Copepoden Fäces, die in 100 m Tiefe treibenden Sinkstoff-

Fallen aufgefangen wurden (Peinert 1985), bestätigen die Vermutung, daß Copepodenkotballen nicht oder sehr langsam absinken. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen gelangt Krause (1981) anhand der Ergebnisse aus den "Fladden Ground Experiments" (FLEX '76). Über einen Zeitraum von mehreren Wochen im Frühjahr fand der Autor maximale Kotballenkonzentration oberhalb der Thermokline ohne Anzeichen zu erkennen, daß diese Kotballen auch absinken.

Im Sommer ist der Verlust an Elementen aus der Deckschicht via Sedimentation von Phytoplanktonzellen gering, da fast alle Elemente durch das ausgeprägte Nahrungsgeflecht sofort wiederverwertet werden. Krillfäces und Leichen größerer Zooplankter (Krill, Pteropoden) sinken auch unter diesen Bedingungen aus der Deckschicht und rufen ähnlich hohe Sedimentationsraten wie im Frühjahr hervor (Peinert 1985). Euphausiaceen bilden Schwärme, die "Schneisen" in das Phytoplankton grasen (Antezana und Ray 1984, Hampton 1985) und deren schnell absinkende Kotschnüre (Fowler und Small 1972, Komar *et al.* 1981) die fein zermahlene Nahrungspartikel in einem Kotballenschauer (v. Bodungen im Druck) der Deckschicht entziehen. Ausgedehnte vertikale Tageswanderungen dieser Krillschwärme, wie sie von nordatlantischen (Mauchline 1980) und arktischen Beständen (Hampton 1985) bekannt sind, dienen den Tieren im Frühjahr und Sommer vor allem der Nahrungsaufnahme in der produktiven Deckschicht und dem Verbergen vor Räubern (Fisch) in den dunklen tieferen Wasserschichten. Durch diese Vertikalwanderungen können Elemente den Deckschichten entzogen werden, wenn Defäkation der Euphausiaceen in tiefen Wasserschichten erfolgt.

Auch L.retroversa trägt zur Sedimentation auf dem Lofotenshelf bei, wobei nicht ihr Kot sondern die abgestorbenen Tiere maßgeblichen Anteil haben. Form, Größe, Inhaltstoffe und Sinkgeschwindigkeit der Kotballen von L.retroversa sind zur Zeit noch nicht beschrieben, aber es ist anzunehmen, daß sie wie die der Copepoden oberhalb der Sprungschicht bleiben, da keine größeren Konzentrationen von Kotballen in tieferen Wasserschichten nachgewiesen wurden. Auch Sinkstoff-Fallen fingen keine Fäces, die L.retroversa produziert haben könnte. Demgegenüber wurden im Spätsommer Pteropodenschalen zahlreich in Sinkstoffen aus 100 m Wassertiefe auf dem Lofotenshelf gefunden (Peinert 1985). Dies deutet beginnende Mortalität der Pteropoden an. Das Absinken der toten Tiere muß zum erheblichen Verlust von Elementen aus der Deckschicht führen. Der Transport dieser Elemente setzt sich bis in mehrere tausend Meter Wassertiefe fort, wie aus dem hohen Pteropodenanteil der Sinkstoffe aus in 1500 und 2000m Tiefe exponierten Fallen nachgewiesen wurde (Wefer unveröff. Daten). Aus den gleichen Daten ergibt sich, daß die größte Sedimentation von Pteropoden, also auch ihre stärkste Mortalität, zwischen August und Januar auftritt. Während L.retroversa also im Frühling und Sommer durch Fraß zum Erhalt von Elementen in der Deckschicht beiträgt, führt ihre erhöhte Mortalität im Spätherbst zum Verlust dieser Elemente aus der oberen Wasserschicht und zur Anreicherung biogenen und calcigenen Materials in der Tiefsee.

Zusammenfassend ergibt sich, daß der Beitrag der Zooplankter an der Sedimentation aus der Deckschicht des Pelagials von den im Jahresverlauf wechselnden Lebensaktivitäten der Organismen bestimmt wird. Im Frühjahr bewahren vor allem Copepoden einen Teil der essentiellen Elemente in der Deckschicht. Die Copepoden tragen so zum Aufbau des in der Nährstoffbilanz ausgeglichenen Sommersystems bei, das sich aus dem noch auf Nährsalzeintrag basierenden Frühjahrsystem entwickelt. Im Herbst führt das Absterben und Absinken zahlreicher Zooplankter zum Substanzverlust in oberen Wasserschichten, der aber durch windinduzierte Durchmischung mit verbundenem Eintrag nährstoffreichen Tiefenwassers kompensiert wird.

Eventuelle Muster der Sedimentationsvorgänge am Meeresboden würden demzufolge im Frühjahr durch Absinken von Phytoplanktern und im Herbst durch abgestorbene Zooplankter hervorgerufen worden sein. Dieser Komplex von Abläufen ist jedoch noch weitgehend ungeklärt und wird zur Zeit von mehreren Teilprojekten des Sonderforschungsbereiches 313 (Sedimentation im europäischen Nordmeer) bearbeitet.

3.2. Die Gewässer westlich vor Irland im Frühjahr 1984

3.2.1. Ergebnisse

3.2.1.1. Hydrographie

Die vertikalen Temperaturverteilungen waren in allen drei vor dem irischen Schelf im Frühjahr 1984 untersuchten, seewärts des Kontinentalhanges liegenden Gebieten ähnlich. Bei Wassertemperaturen an der Oberfläche zwischen 11,8 und 12,1 °C, die graduell auf 10,7 °C in 200 m Tiefe sanken, hatte sich in allen Gebieten eine thermisch homogene Deckschicht von ca. 25 m Mächtigkeit ausgebildet (Abb. 22a, b, c). Der Salzgehalt war mit 35,5 bis 35,6 ‰ in den oberen 100m homogen. Die aus der Secchi-Tiefe (ca. 15 m) errechnete durchschnittliche Tiefe der euphotischen Zone betrug 40 m. Die über die Driftstrecken der treibenden Sinkstoff-Fallen berechneten Strömungen der oberen 100 m erreichten im Mittel 0,4 kn; die Driftrichtungen der drei eingesetzten Bojen waren uneinheitlich, im Mittel trieben sie nach Nordosten. Oberflächenbojen, die 2° südlicher ausgebracht wurden, trieben mit 0,2 bis 0,4 kn dagegen in südliche Richtungen.

3.2.1.2. Nährsalze

Die Nährsalzverteilung der oberen 200 m der drei Gebiete vor dem irischen Kontinentalhang entsprach in ihrem Muster nicht dem der Hydrographie (Abb. 23). Winterliche Nährsalzkonzentrationen wurden in Wasserschichten unterhalb 75 m mit 15 µM NO₃⁻-N und 0,6 µM PO₄³⁻-P angetroffen. In den Deckschichten waren die Nährsalze schon auf unter 8 µM NO₃⁻-N bzw. unter 0,3 µM PO₄³⁻-P reduziert. Silikat (Si(OH)₄-Si) stand in den oberen 25 m der Gebiete nur noch in Spuren zur Verfügung (unter 1 µM), war aber im Tiefenwasser noch mit über 5 µM Si(OH)₄-Si vorhanden. Während des Frühjahres begrenzte Siliziummangel das Diatomeenwachstum demnach schon, bevor Stickstoff- oder Phosphorlimitation eintrat.

3.2.1.3. Chlorophyll und Phytoplankton

Die Verteilungen und Konzentrationen von Chl.a waren im Gebiet I (Abb. 24a) mit maximalen Werten in der Deckschicht von 0,75 µg Chl.a·l⁻¹ deutlich niedriger als die maximalen Werte der Gebiete II (Abb. 24b) und III (Abb. 24c) (größer 3 µg Chl.a·l⁻¹). Während nach Peinert (1985) im ersten Gebiet Dino- und µ-Flagellaten bis zu über 50 % (mit 10 µg PPC·l⁻¹) an der Phytoplanktonbiomasse in der Deckschicht beteiligt waren, war der Anteil dieser Gruppen am PPC der anderen beiden Gebiete geringer als 30 %. Dort betrug die Biomassekonzentrationen der Phytoplankter bis zu 120 bzw. 160 µg PPC·l⁻¹ (Gebiet II: Station 323, Gebiet III: Station 368). Die Diatomeen *Thalassiosira* sp., *Rhizosolenia* spp., *Nitzschia seriata*, *Cerataulina* sp., *Chaetoceros* sp. bildeten den verbleibende Anteil am PPC.

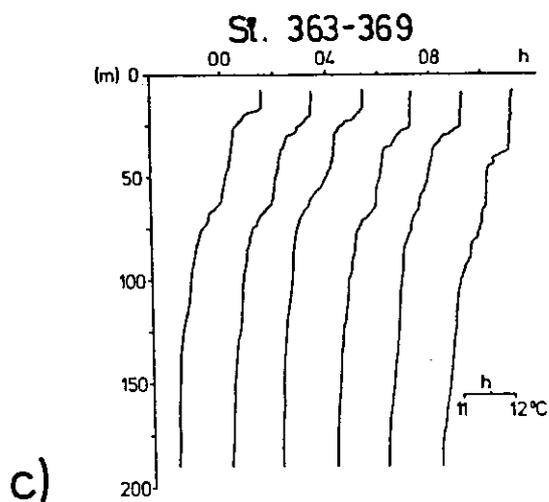
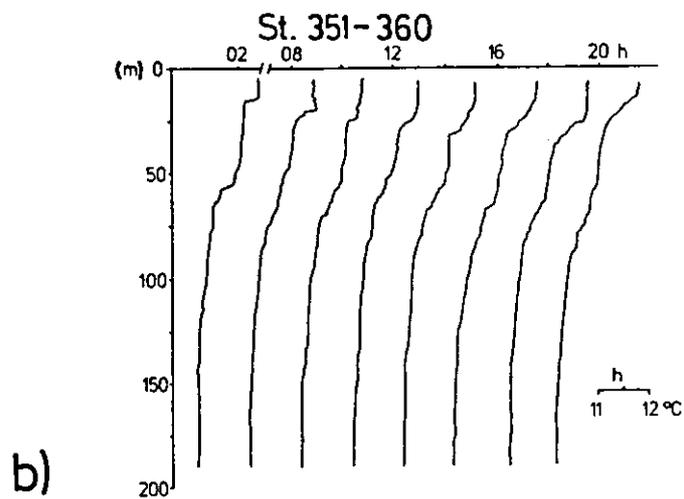
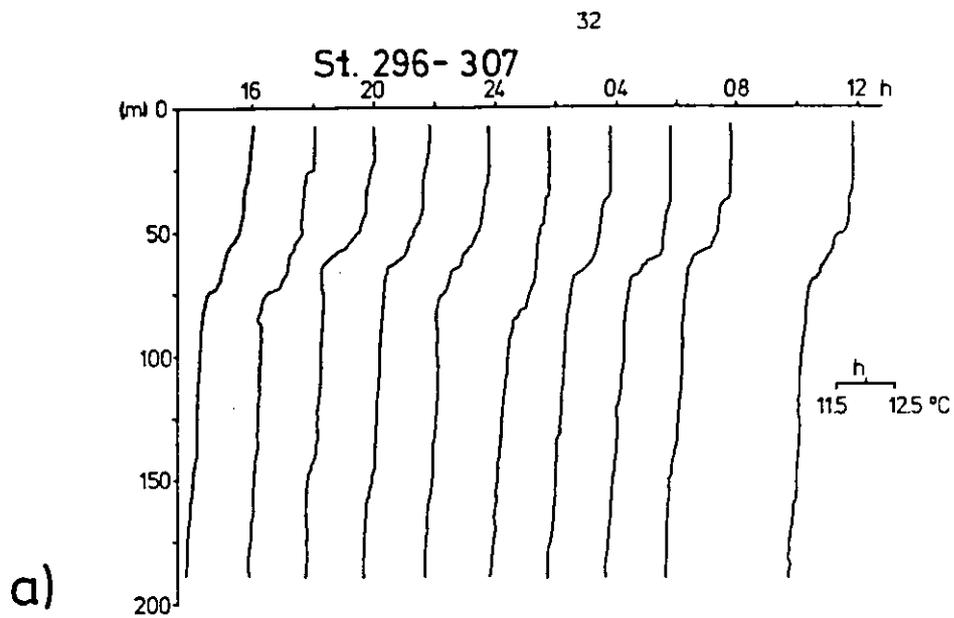


Abb. 22) Vertikale Temperaturprofile einiger Stationen im a) Gebiet I, b) Gebiet II und c) Gebiet III im Frühjahr 1984 vor der irischen Küste (nach Wittstock, unveröff. Daten).

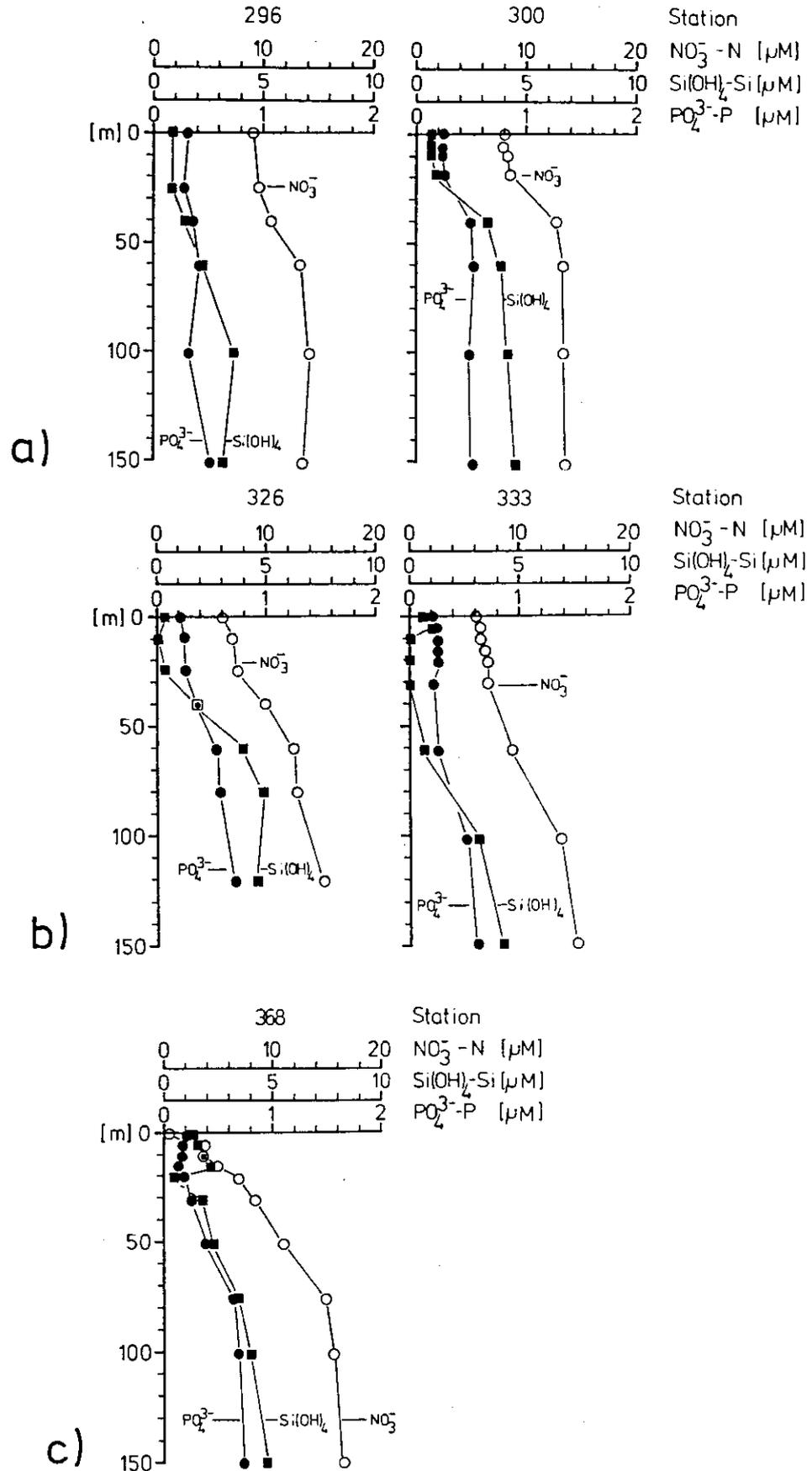


Abb. 23) Vertikale Nährsalzverteilung im a) Gebiet I, b) Gebiet II und c) Gebiet III im Frühjahr 1984 vor der irischen Küste.

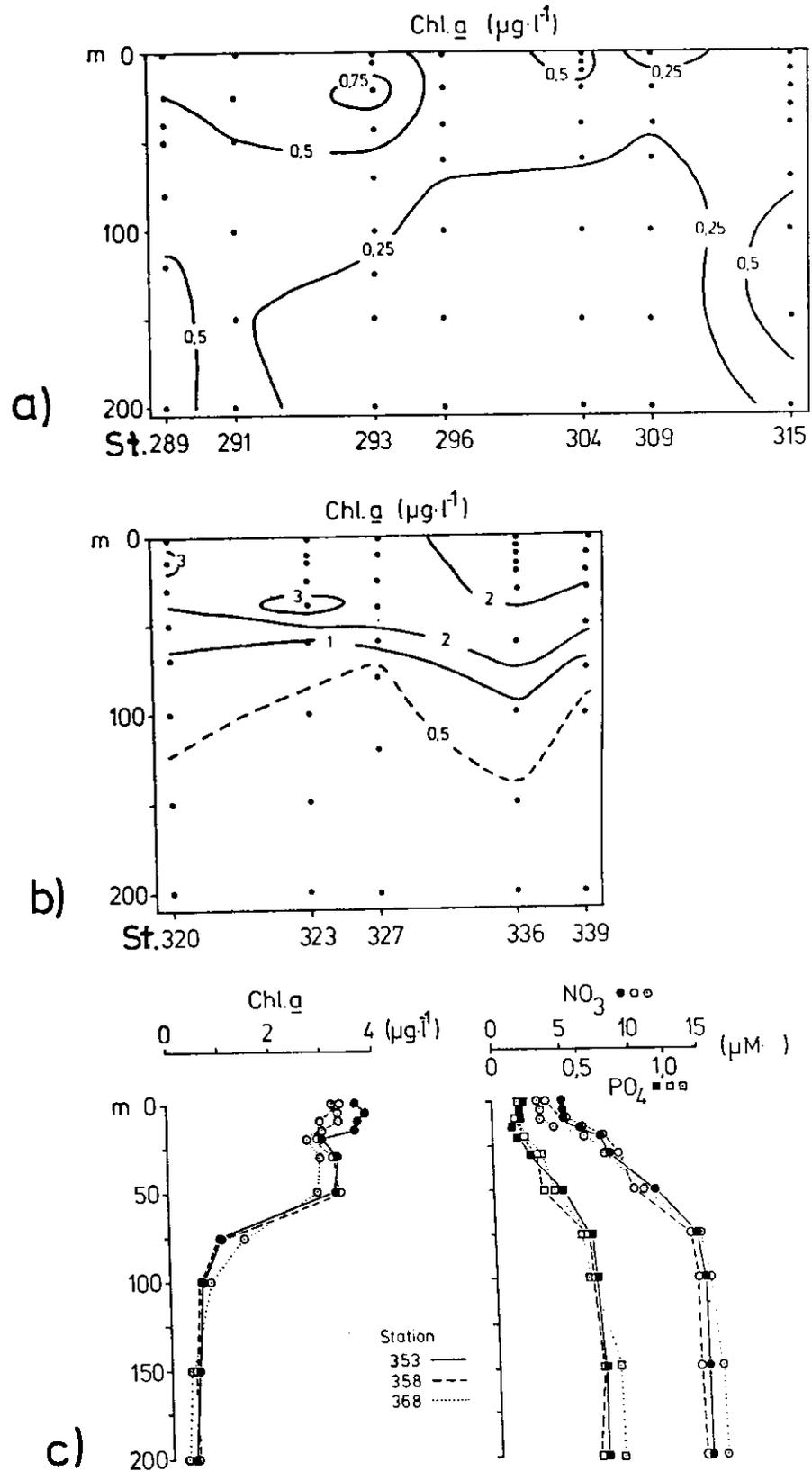


Abb. 24) Isoplethen für Chlorophyll *a* (Chl. *a*) von Stationen in a) Gebiet I und b) Gebiet II. c) Vertikalverteilung von Chl. *a*, NO_3^- und PO_4^{3-} von drei Stationen im Gebiet III im Frühjahr 1984 vor der irischen Küste (nach Peinert, 1985).

3.2.1.4. Zooplankton

Im Frühjahr 1984 unterschied sich das Zooplankton der drei untersuchten Gebiete vor dem irischen Schelf sowohl in der Artenzusammensetzung als auch in der Biomasse. Räuberische Copepoden (Pleuromamma robusta, Euchaeta norvegica) bildeten im Gebiet I (Station 300, Abb. 25a) bis zu über 80 % der Biomasse der Copepoden. Die höchsten Konzentrationen dieser Arten ($44 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$) wurden in Wasserschichten von 50 bis 100 m angetroffen (Station 299, Abb. 25a). Große Calanus Arten (C.finmarchicus, C.helgolandicus, C.hyperboreus) waren vor allem in den oberen 50 m (bis zu $27 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$, Station 296, Abb. 25a) vertreten.

Die Zooplanktonbiomasse im Gebiet II (Abb. 25b) war um ein Drittel höher (ca. $70 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$) als im Gebiet I und wurde über 75 % von Calanus finmarchicus gebildet. Adulte und Copepodite dominierten in der Deckschicht (Adulte maximal $43,2 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$, Copepodite $12,8 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3}$, Station 330, Abb. 25b). Kleine Copepoden (P.elongatus, Acartia sp., I. longicornis) erreichten hier $14 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3}$ (Station 326, 330, Abb. 25b). Große greifende Copepoden, wie sie in Gebiet I in Wasserschichten zwischen 50 und 150 m typisch waren, wurden hier nicht vorgefunden. Lediglich an Station 332 bildeten diese Copepoden eine Biomasse von jedoch nur $13 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$ (Abb. 25b).

Das Gebiet III (Abb. 27) war durch bedeutend geringere Copepoden-Biomasse (unter $0,8 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$) deutlich von den anderen Gebieten abgegrenzt. Die wichtigsten Vertreter waren hier kleine Copepoden (P. elongatus, I. longicornis) und Calanus - Copepoditstadien.

Gallertiges Zooplankton, das aus Salpen (Salpa fusiformis gregarina, S.f.solitaria) und Pteropoden (Cymbulia sp., Euclio sp.) bestand, übertraf an manchen Stationen der Gebiete I und II (Station 299, 300, 333) das Crustaceen-Zooplankton in der Biomasse erheblich (Tabelle 2). Während kleine (10 mm) solitäre Salpen in den oberen 50 m dieser Stationen ihre maximalen Konzentrationen (bis $700 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$) erreichten, trugen größere solitäre und aggregierte Tiere trotz ihrer geringeren Anzahl (ca. $100 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$) erheblich zu der Biomasse (ca. $250 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3}$, $30 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2}$) dieser Zooplanktongruppe in mittleren Wasserschichten (50-100 m) bei. Die große Varianz der Anzahl (und Biomasse) der Tiere dieser Gruppe zwischen den Stationen in gleichen Gebieten weist auf große Wolkenhaftigkeit in ihrem Vorkommen hin (Tabelle 2). Vom fahrenden Schiff aus beobachtete ich an der Meeresoberfläche deutliche Unterschiede in der Tierkonzentration im Bereich von 20 bis 100 sm.

Die Konzentrationen an Crustaceen-Zooplankton in der Deckschicht (0-50 m) von Gebiet I (Abb. 26a) war mit durchschnittlich $5000 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ um ein Drittel geringer als in den Gebieten II (Abb. 26b) und III (Abb. 27b). Die Konzentrationen in den Wasserschichten unterhalb von 50 m waren in allen Gebieten mit ca. $2000 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ gleich niedrig. Trotz starker Variabilität in den Individuenzahlen der Deckschichten, betrug der relative Anteil an Nauplien überall etwa 30 - 50 %. Nur im Gebiet I wurden hohe prozentuale Anteile (maximal 80%) an der Gesamtzooplanktonzahl bis in Tiefen unterhalb 100 m vorgefunden (Station 296, Abb. 26a).



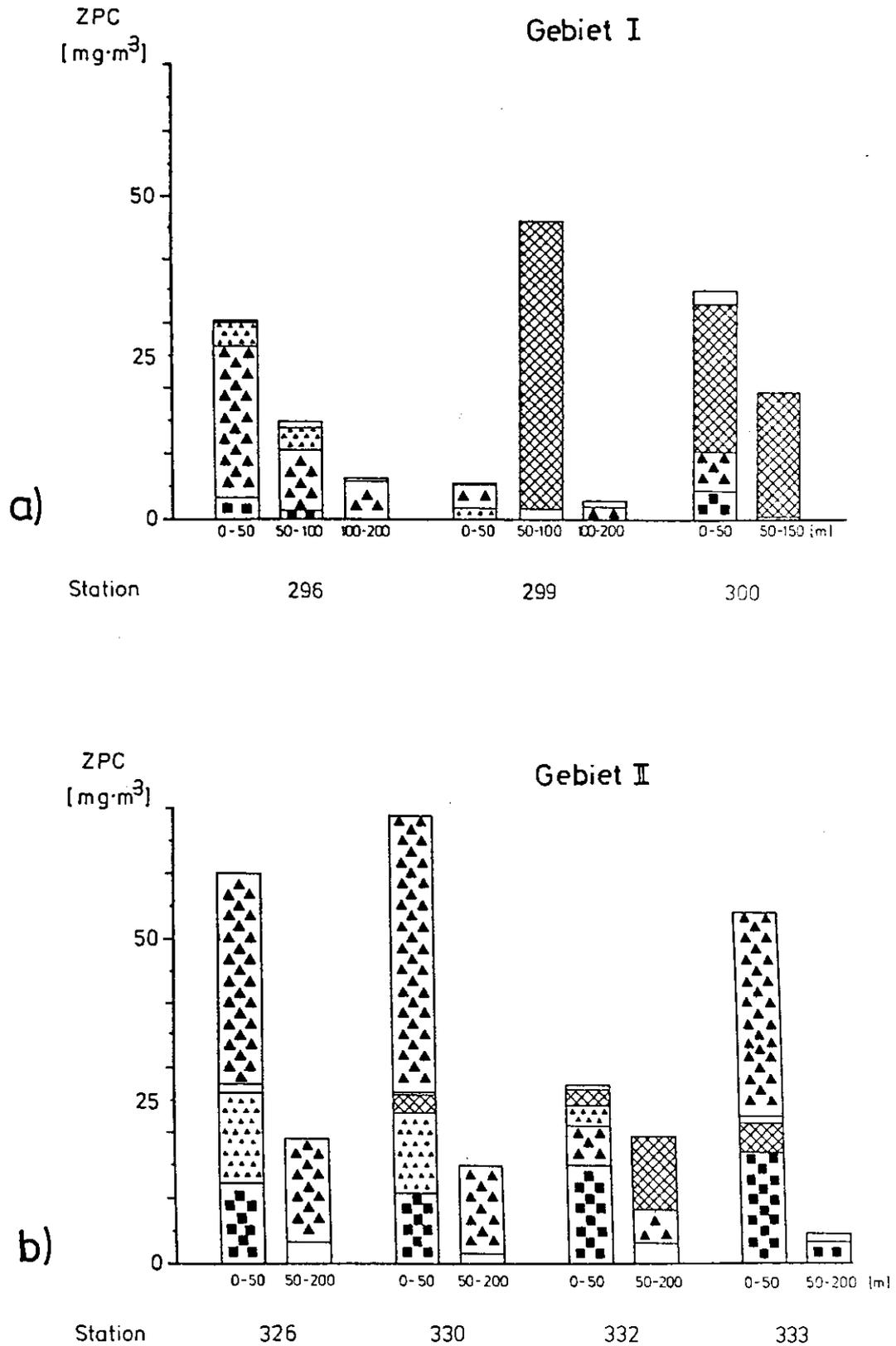


Abb. 25) Zooplanktonkohlenstoff (ZPC) im a) Gebiet I und b) Gebiet II im Frühjahr 1984 vor der irischen Küste.
Symbole aus Abb. 18.

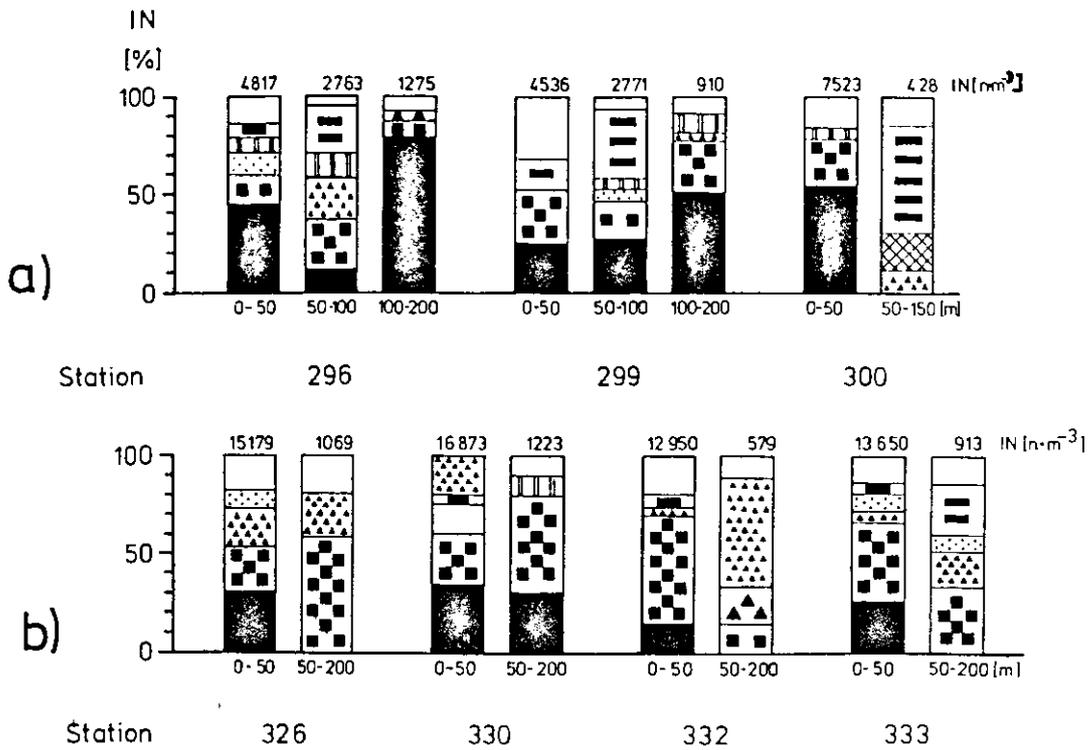


Abb. 26) Individuenzahlen (N) und prozentuale Zusammensetzung a) im Gebiet I und b) im Gebiet II im Frühjahr 1984 vor der irischen Küste. Symbole aus Abb. 18.

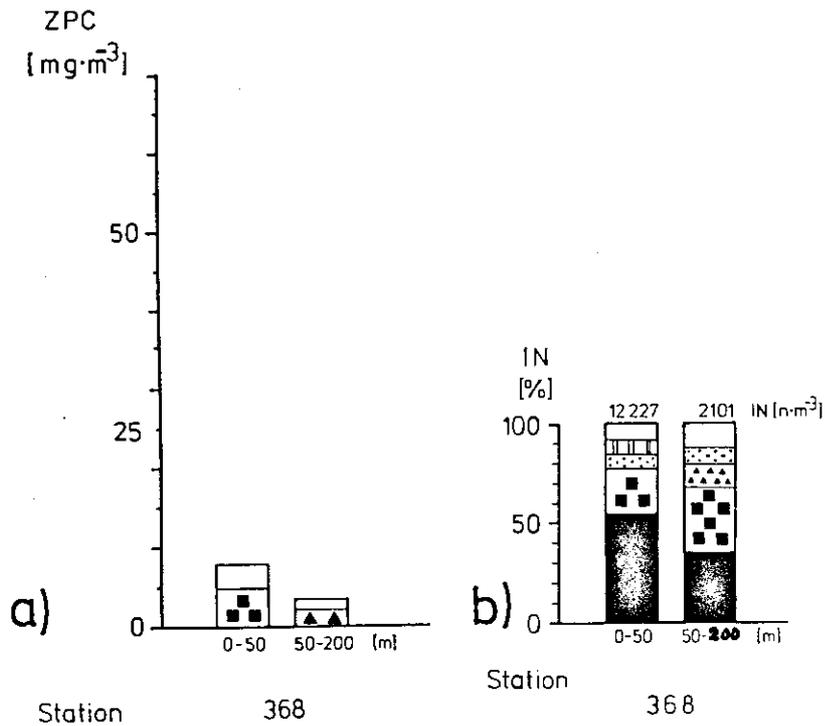


Abb. 27) a) Zooplanktonkohlenstoff (ZPC) und b) Individuenzahlen (N) und prozentuale Zusammensetzung im Gebiet III im Frühjahr 1984 vor der irischen Küste. Symbole aus Abb. 18.

Tabelle 2: Konzentrationen und Biomassen gallertiger Zooplankter

Gebiet I

Station	296			299			300	
	0-50	50-100	100-200	0-50	50-100	100-200	0-50	50-150
Tiefenstufe								
Anzahl $\cdot m^{-3}$	171	645	45	751	1062	0	178	251
Biomasse ($mg C \cdot m^{-3}$)	37	146	3,5	188	359	0	129	163
Biomasse ($g C \cdot m^{-2}$)	1,85	7,3	0,3	9,4	18,95	0	6,45	24,5
Biomasse pro Station ($g C \cdot m^{-2}$)	9,5			28,35			30,9	

Gebiet II

Station	326		330		332		333	
	0-50	50-200	0-50	50-200	0-50	50-200	0-50	50-200
Tiefenstufe								
Anzahl $\cdot m^{-3}$	415	9	748	0	893	0	587	215
Biomasse ($mg C \cdot m^{-2}$)	251	0,7	73	0	122	0	172	115
Biomasse ($g C \cdot m^{-2}$)	12,5	0,1	3,65	0	6,1	0	8,6	17,2
Biomasse pro Station ($g C \cdot m^{-2}$)	12,6		3,65		6,1		25,8	

Gebiet III

Station	368	
	0-50	50-200
Tiefenstufe		
Anzahl $\cdot m^{-3}$	54	64
Biomasse ($mg C \cdot m^{-3}$)	6,3	21,7
Biomasse ($g C \cdot m^{-2}$)	0,3	3,2
Biomasse ($g C \cdot m^{-2}$)	3,57	

Der Vergleich der integrierten Biomassen von Zooplankton und Phytoplankton in den oberen 50 m der drei Gebiete (Abb. 28) läßt eine zeitliche Abfolge in der Sukzession der Systeme des oberen Pelagials erkennen. Im am nördlichsten gelegenen Gebiet III überwiegt die Biomasse des Phytoplanktons die des Zooplanktons um das Zwanzigfache (Abb. 28c). Die Phytoplanktonbiomasse hat hier den höchsten während dieser Arbeit vor Irland gemessenen Wert. Außerdem waren alle Nährsalze zwar vermindert aber nicht aufgebraucht (Abb. 23). Es fand hohe Sedimentation von Diatomeen (vor allem *Nitzschia* sp.) statt (Peinert 1985). Diese Tatsachen sprechen dafür, daß im Gebiet III im Frühjahr 1984 die Phytoplanktonblüte noch in ihrer Endphase angetroffen wurde. Zeitlich fortentwickelt war die Situation im Gebiet II, in dem Phyto- und Zooplanktonbiomasse

gleich hohe Konzentrationen aufwiesen (Abb. 28b). Am weitesten in der alljährlichen Sukzession war das Pelagial im Gebiet I. Die Zooplanktonbiomasse übertraf die des Phytoplanktons um das Fünffache (Abb. 28a).

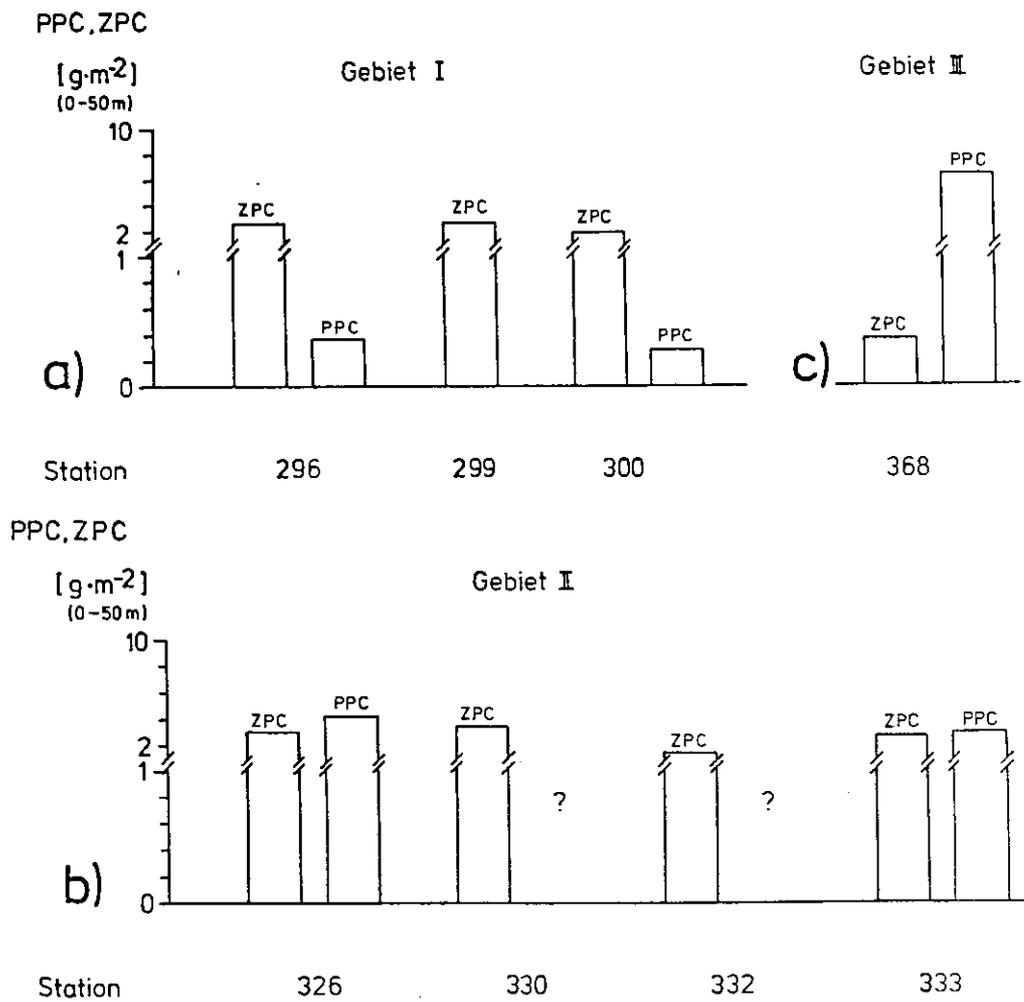


Abb. 28) Phyto- (PPC) und Zooplanktonkohlenstoff (ZPC) über die oberen 50 m Wassersäule integriert von Stationen im a) Gebiet I, b) Gebiet II und c) Gebiet III im Frühjahr 1984 vor der irischen Küste.

3.2.2. Diskussion der Untersuchungen vor Irland im Frühjahr 1984

Die Zooplanktongemeinschaften im Pelagial über dem Kontinentalhang vor der irischen Küste waren im Frühjahr 1984 durch das zum Teil massenhafte Vorkommen von Tunicaten bestimmt. Ihre horizontale Verteilung war stellenweise sehr ungleichmäßig; Salpenschwärme mehrerer 10 m Durchmesser, die durch fast salpenfreie Gebiete getrennt waren, wurden vom fahrenden Schiff aus beobachtet. Da diese Tiere nur geringe laterale Strecken schwimmen, aber zu ausgedehnten Vertikalwanderungen fähig sind (Deibel 1980), können sie nur vertikale Verfrachtungen aktiv ausgleichen. Besonders an Divergenzen, wie sie in Zentren ozeanischer Wirbel vorkommen, treten dann Anreicherungen von Salpen und Salpenketten auf, wenn diese Tiere bestrebt sind, eine bestimmte Tiefe im Wasserkörper beizubehalten. Die horizontalen Anreicherungen (= Schwärme) vor Irland könnten von ozeanischen Wirbeln verursacht worden sein.

In den oberen 500 m des Untersuchungsgebietes herrscht grundsätzlich nordöstliche Strömung vor, die jedoch zeitweilig von großräumigen, antizyklonischen Wirbeln überlagert ist (Tulloch und Tait 1959, Ellett und Martin 1973). Die Strömung im Rockall Channel westlich vor der irischen Küste, die mit Hilfe der Driftstrecken der Sinkstoff-Fallen berechnet wurde, betrug 0,2 bis 0,4 kn und glich damit den Strömungsgeschwindigkeiten in den anderen untersuchten Gebieten. Die große Varianz in der Driftrichtung der eingesetzten treibenden Fallen nördlich und südlich vom Untersuchungsgebiet I deutet allerdings an, daß westlich von Irland kein kontinuierlicher Wassertransport in eine Richtung stattfand. Aufgrund des geringen hydrographischen Datenmaterials ist es hier jedoch nicht möglich, Wirbelstrukturen für die Untersuchungszeit nachzuweisen; ihr Vorkommen ist jedoch wahrscheinlich. Sollten auch zur Untersuchungszeit Wirbel vor der irischen Küste aufgetreten sein, so wäre das Muster der horizontalen Verteilung der Salpen zumindest teilweise mit hydrographischen Einflüssen erklärbar.

Salpenschwärme in der euphotischen Zone vor Irland von über 700 Tieren·m⁻³ entwickeln einen erheblichen Fraßdruck auf den Phytoplanktonbestand. Berechnet man mit den von Deibel (1985) für Thalia democratia in natürlichen Phytoplanktonpopulationen ermittelten Fraßraten die Filtrationsleistung der Salpenpopulation in den irischen Gewässern, so ergibt sich, daß die beobachtete Population im Gebiet II innerhalb von 3 Tagen das Phytoplankton der euphotischen Zone abgrasen kann. In Dichte und Fraßdruck vergleichbare Schwärme von Doliioletta gegenauri an thermischen Fronten in der Bucht von Georgia (USA) reinigten ihr sie umgebendes Wasser von Phytoplankton innerhalb eines Tages (Deibel 1982). Einzelne Salpenaggregate (Pegea confederata) von beispielsweise 50 mm Länge entwickeln einen Fraßdruck, der dem mehrerer hundert großer Copepoden (450 Calanus) gleicht (Harbison und Gilmer 1976). Da Salpen beim Fressvorgang Partikel weder sortieren noch zurückweisen können, ihr Nahrungsspektrum bei Partikeln von unter 1 µm Durchmesser beginnt (Harbison und Gilmer 1976) und die Nahrungsaufnahme nahezu kontinuierlich erfolgt (Madin 1974), müssen sie zu den effektivsten planktischen Filtrierern gerechnet werden. Ob Salpen dabei auch Nahrungspartikel größer 20 µm verwerten, bedarf noch der Klärung (Deibel 1985).

Um Auswirkungen des hohen Fraßdruckes der Salpenschwärme auf die Autotrophen aufzeigen zu können, muß die Situation zur Untersuchungszeit kurz skizziert werden. Die Frühjahrsblüte des Phytoplanktons war im April schon in einem fortgeschrittenen Stadium. Dies schließt Peinert (1985) aus dem Auftreten von Ruhestadien einzelner Phytoplankter in 50 bis 100 m tiefen Wasserschichten im Gebiet I. Auch im Gebiet II war die Blüte vermutlich schon in einem späten Stadium. Im Gebiet III hatte die Blüte gerade erst ihrem Höhepunkt überschritten. Eine für diese Situationen andernorts typische Erschöpfung aller Nährsalze (Smetacek 1975) trat jedoch nicht auf. Nur die Konzentrationen von Silikat waren in der Deckschicht erschöpft.

Wie alle Zooplankter mineralisieren auch Salpen durch Fraß organisch gebundenen Stickstoff und Phosphor durch Freisetzen der gelösten anorganischen Verbindungen. Im westlichen Nordatlantik exkretierten einzelne Salpenaggregate im Sommer bis zu $7 \mu\text{M NH}_4^+ \cdot \text{N} \cdot \text{Tag}^{-1}$ (Biggs 1977). Genaue Bilanzen über Ingestion, Assimilation und Regeneration durch Salpen sind bisher nicht bekannt (Alldredge 1984). Für *S.fusififormis* ist kürzlich nachgewiesen worden (Andersen 1985), daß ihre Filtrationsraten sehr hoch, ihre Ingestionsraten jedoch nur bei 6 - 32 % liegen. Die tägliche Aufnahmerate (Kohlenstoff aufgenommen \cdot Körperkohlenstoff $^{-1}$) liegt nach der gleichen Untersuchung bei 107 bis 117 %. Allgemein wachsen Salpen in borealen Gegenden doppelt so schnell wie Copepoden (Tabelle 2 aus Alldredge 1984). Daher darf ihre Assimilation bei Betrachtung des Stoffumsatzes im Pelagial sicher nicht vernachlässigt werden. Für oligotrophe Meeresgebiete ist bekannt, daß schon 1 Tier $\cdot \text{m}^{-3}$ 39-63% des Nährsalzbedarfes der Phytoplankter und ebensoviel NH_4^+ wie der Rest des Zooplanktons in einem Kubikmeter remineralisieren kann (Biggs 1977). Das Silizium zerbrochener Diatomeenschalen jedoch wird nicht in dem Maße remineralisiert. Kotballen aus allen Wassertiefen enthalten regelmäßig im Frühjahr und Sommer Schalenfragmente von Diatomeen (Bathmann 1984, Turner 1984b, 1984c, 1984d, 1985, 1986, Bathmann und Liebezeit 1986). Silizium ist wahrscheinlich im Verhältnis zu den anderen Nährsalzen im Kot angereichert. Das massenhafte Vorkommen und die Nahrungsaufnahme von Salpen während der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons resultierte demnach in der Freisetzung anorganischer Nährsalze, die sonst auch in diesen Meeresgebieten mit der absinkenden Blüte aus der Deckschicht ausgefällt werden (Billet *et al.* 1983, Lampitt 1985). In den irischen Gewässern kam es also schon in der Spätphase der Frühjahrsblüte zu einer sonst nur aus sommerlichen regenerierenden pelagischen Systemen bekannten intensiven Remineralisation von für das Wachstum der Phytoplankter wichtigen Elementen.

Die Remineralisation führte zu den hohen Konzentrationen von Stickstoff (und Phosphor) in der Deckschicht. Dies läßt sich anhand des Vergleiches des N:Si Verhältnisses aus dem Winter mit dem Verhältnis der fehlenden Nährsalze im Frühjahr belegen. Beispielsweise ist im Gebiet I im Winter das Verhältnis N:Si=3:1 ($15 \mu\text{M NO}_3^- \cdot \text{N}$ zu $5 \mu\text{M Si(OH)}_4 \cdot \text{Si}$; Ellett und Martin 1973). Zur Untersuchungszeit im Frühjahr fehlten etwa $6 \mu\text{M NO}_3^- \cdot \text{N}$ und etwa $4 \mu\text{M Si(OH)}_4 \cdot \text{Si}$ in der Deckschicht dieses Gebietes; fehlende Nährsalze bilden ein Verhältnis von N:Si=1,5:1. Das bedeutet, daß Silizium gegenüber dem Nitrat stärker abgenommen hatte. Da Diatomeen Silizium und Nitrat zum Wachstum aufnehmen, kann hier nicht ausgeschlossen werden, daß auch ohne Salpenfraß Siliziumlimitation in den Deckschichten eingetreten wäre. Dennoch scheint gesichert, daß die einzigen in großer Anzahl vorhandenen Herbivoren (Salpen) durch ihre Remineralisierung eine relative Anreicherung von Stickstoff (und Phosphor) in oberen Wasserschichten bewirkten, die dem frühsummerlichen Phytoplankton zum Aufbau der Sommerpopulation zur Verfügung standen.

Das Absinken der beim Fressen produzierten kompakten Salpenkotballen aus der euphotischen Zone während der Frühjahrsblüte führt zu einer weiteren Verkomplizierung der von Smetacek (1985a) und Peinert (1985) beschriebenen Abläufe in Systemen neuer Produktion. Die Autoren gehen davon aus, daß nach Erschöpfung eines oder mehrerer Nährsalze die Phytoplanktonfrühjahrsblüte innerhalb weniger Tage aus der Deckschicht absinkt, die damit einen Großteil der für Algenwachstum essentiellen Elemente verliert. Die extrem hohen Filtrationsraten von Salpen (Harbinson und Gilmer 1976) und ihr breites Nahrungsspektrum (Madin 1974, Harbinson und McAlister 1979, Silver und Bruland 1981) machen diese Tiere zu effektiven "Verpackern" kleiner Partikel in große, schnell sinkende Kotballen (Madin 1982). Neben Fragmenten der kleinen Nahrungspartikel enthielten die Salpenkotballen vor Irland auch intakte Diatomeen größer 20 μm . Sinken also diese Kotballen während der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons aus der Deckschicht aus, werden die darin eingeschlossenen Diatomeen und Diatomeenschalen noch vor der Nährsalzerschöpfung ausgefällt. Organisch gebundener nicht assimilierter Stickstoff und Phosphor müßte dann ebenfalls der Deckschicht entzogen werden. Dieser Verlust organischer Substanz erfolgt in salpenarmen Jahren vermutlich erst dann, wenn die Diatomeen am Ende der Blüte aufgrund von Nährsalzmangel absinken (Bodungen *et al.* 1981, Smetacek *et al.* 1984,

Smetacek 1985b).

Die eben formulierte These vorzeitigen Ausfällens von Phytoplanktern aus der Frühjahrsblüte noch bevor Nährsalzmangel eingetreten war, setzt u.a. voraus, daß Salpenkotballen im Gegensatz zu denen vieler Copepodenarten hohe Sinkgeschwindigkeiten haben. Madin (1982) ermittelte Sinkgeschwindigkeiten für Kotballen von fünf Salpenarten des zentralen Nordatlantiks, die unter natürlichen Nahrungsbedingungen produziert wurden, von 320 bis 2238 m·Tag⁻¹. Da Form und Größe der von ihm beschriebenen Kotballen mit den in dieser Arbeit beobachteten Maßen übereinstimmt, werden die von Madin (1982) angegebenen Sinkgeschwindigkeiten auf die in dieser Arbeit beschriebenen Salpenkotballen übertragen. Eine weitere Möglichkeit, Sinkgeschwindigkeiten von Partikel zu ermitteln, liegt in der Bestimmung ihrer Dichte und der Anwendung der Stoke'schen Gleichung. Dies wurde hier nicht durchgeführt, da Literaturwerte der Dichtebestimmungen an frisch produziertem Salpenkot von 1,10 g·cm⁻³ (Bruland und Silver 1981) bis 1,32 g·cm⁻³ (Dunbar und Berger 1981) schwanken und daher wahrscheinlich mit einem großen Fehler behaftet sind. Außerdem kann hier ausgeschlossen werden, daß die Salpen vor Irland "transparente", "flockige" und "schleimige" Kotschnüre mit sehr geringen Sinkgeschwindigkeiten produzierten, wie sie Pomeroy und Deibel (1980) von Salpen amerikanischer Küstengewässer beschrieben. Somit trugen die Salpen neben der oben diskutierten Remineralisation auch zum Substanzverlust der Deckschichten via absinkende Kotballen bei. Dieser scheinbare Widerspruch läßt sich dann auflösen, wenn man so hohe Filtrationsleistungen für diese Tiere annimmt (s. oben), daß trotz der angenommenen hohen Assimilationsleistungen mehr Partikel aufgenommen als verdaut wurden ("superfluous feeding").

Der Materieverlust der Deckschichten durch Salpenfraß war vor Irland 1984 nicht überall gleich. Peinert (1985) weist auf die Diskrepanz in der Sedimentation von Salpenkot zwischen Gebiet I und II hin: "Die größten Kotmengen wurden im Gebiet I gefangen und nicht im Gebiet II, wo der größte Salpenbestand in der Wassersäule angetroffen wurde." Das Schicksal des Salpenkots für die oberen und mittleren Wasserschichten vor Irland läßt sich dann klären, wenn man die Aktivität anderer Zooplankter berücksichtigt. Den geringen Konzentrationen an Phytoplanktonbiomasse (1,5 g C·m⁻²) stand eine relativ hohe Biomasse (ca. 4 g C·m⁻²) an Copepoden gegenüber, die besonders im Gebiet II bis zu 50 % durch C.firmarchicus dominiert war. C.firmarchicus ist in seiner Nahrungsaufnahme nicht allein auf Phytoplankter beschränkt, sondern wird als omnivorer Fresser beschrieben (Turner 1984a). Coprophagische Ernährungsweise wird bei diesem Copepoden ebenfalls nicht ausgeschlossen (Frankenberg und Smith 1967). Poulet (1976) bestätigt, daß Copepoden von Detritus alleine begrenzte Zeit existieren können. Unter der Annahme, daß die Copepodenbestände vor Irland freßaktiv waren, sich auch coprophagisch ernährt haben und der Salpenkot durch die eingeschlossenen Diatomeen "attraktiv" als Copepodenfutter war, kann davon ausgegangen werden, daß aufgrund der hohen Calanus-Konzentrationen mittlerer Wasserschichten im Gebiet II ein Teil der absinkenden Salpenkotballen gefressen wurden. Wenn omnivore Copepoden im Gebiet II so den Transport biogenen Materials in tiefere Wasserschichten verhinderten, dienten sie damit dem Erhalt vor allem von Stickstoff und Phosphor in den oberen und mittleren Wasserschichten. Die geringeren Konzentrationen an Calanus im Gebiet I, deren mögliche Ursache am Ende dieser Diskussion kurz erwähnt wird, waren demgegenüber nicht in der Lage den Substanzverlust aus mindestens den oberen 100 m Wassersäule entgegenzuwirken, sodaß große Substanzmengen in tiefere Wasserschichten abgesunken sind (Peinert 1985).

Neben den Auswirkungen auf den Stoffumsatz im Pelagial hatten die Salpen offensichtlich keinen Einfluß auf andere Zooplankter. Obwohl Alldredge (1984) Nauplien zur Nahrung dieser Tunicaten rechnet, waren Zahl und Biomasse der Nauplien in den Deckschichten der Gebiete vor Irland nicht mit dem Vorkommen der Tunicaten korreliert (siehe Kap. 3.4.1.). Die Konzentrationen der Nauplien der oberen Wasserschichten vor Irland waren mit denen der Schelfgebiete vor Norwegen und Kanada im Frühjahr vergleichbar.

Die Prozesse in oberen Schichten des Pelagials vor Irland werden nicht alljährlich von Salpenschwärmen beeinflusst, da große Schwärme wie die vor Irland 1984 nur in unregelmäßig wiederkehrenden zeitlichen Abständen auftreten. Erstmals beschreibt Sars (1829) ein Massenvorkommen von S.fusifomis zwischen Juni und Oktober 1827 vor Bergen, das jedoch in den darauffolgenden Jahren nicht wieder auftritt. In den folgenden 150 Jahren wurden immer wieder Salpenschwärme von zum Teil beträchtlichem Ausmaß im Nordatlantik, der Nordsee, der Norwegischen See und den norwegischen Küstengewässern vorgefunden (z.B. Nordgaard 1912, Murray und Hjort 1912, Hardy 1923, Fraser 1949). Brattström (1972) faßt alle Informationen über Herkunft, Verbreitung und Dauer von Salpenschwärmen in norwegischen Küstengewässern und der Norwegischen See zusammen: Salpen kommen in einigen Jahren überhaupt nicht, in anderen vereinzelt und zum Teil in einer ganzen Zeitspanne von Jahren sehr häufig in norwegischen Gewässern vor, ohne das sich eine Regelmäßigkeit feststellen läßt.

Laterale Zufuhr von Salpen in nordische Gewässer erfolgt vermutlich aus dem subtropischen Atlantik entlang der irischen Küste, wo sie im April und Mai häufig beobachtet wurden (z.B. Apstein 1911), bis an die norwegische Küste (Brattström 1972). In den norwegischen Fjorden überwintern die Populationen und bilden schon im Mai des darauffolgenden Jahres große Schwärme im Norwegischen Küstenstrom bis nach Nordnorwegen hinauf (Brattström 1972). Vorkommen und Bedeutung von Salpen in irischen und norwegischen Gewässern läßt sich nicht ohne genau Kenntnisse der Lebenszyklen der verschiedenen Arten endgültig klären.

Abschließend wird die auffallende Verschiebung in der Verteilung von Calanus-Arten diskutiert. Im Gebiet I war zwischen 50 und 150 m die Biomasse der Calanus-Arten gegenüber den anderen Gebieten vor der irischen Küste signifikant verringert. Die räuberischen Arten E.norvegica, H.norvegicus, P.robusta bestimmten die Copepodenbiomasse. Mögliche Erklärungen hierfür sind, daß diese Räuber die Calanus-Arten im Gebiet I entweder durch Fraß dezimiert haben, oder aber Calanus hat Mechanismen zur großräumigen Vermeidung des Kontaktes mit seinen Fraßfeinden entwickelt. Wenn die räuberischen Copepoden Salpenkot nicht verwerteten und darüberhinaus noch dessen Verwertung durch andere Zooplankter verhinderten, würde dies im Vergleich zu Gebiet II größere Sedimentation von Salpenkot erklären helfen können. Um diese Vermutungen abzusichern, sind jedoch noch zusätzliche Beobachtungen an diskreten Schwärmen carnivorer Copepoden in Raum- und Zeitskalen von einigen 100 Metern und mehreren Tagen bei gleichzeitiger Erfassung der anderen Komponenten im Pelagial notwendig.

3.3. Planktologische Untersuchungen auf dem süd-westlichen Nova Scotia Schelf von November 1984 bis Mai 1985

3.3.1. Ergebnisse

3.3.1.1. Hydrographie

Die Hydrographie auf dem Nova Scotia Schelf wird zwischen Winter und Frühsommer vom westwärts gerichteten Nova Scotia Strom bestimmt, der sowohl vom Labradorstrom als auch vom St. Lawrence Fluß gespeist wird (Abb. 29). Der Nova Scotia Strom, der im Winter seine maximale Intensität erreicht (Drinkwater et al. 1979), induziert südwestlich von Nova Scotia einen antizyklonischen Wirbel, dessen Bestand jedoch durch Auftrieb (Garrett und Louchs 1976), die Gezeitenströme (Garret et al. 1978) und die Topographie der Schelfbänke (z.B. auf Brown's Bank) gestört wird. Smith (1983) bestätigt die Anwesenheit eines bis zu 4 Wochen ortstabilen Wirbels über Brown's Bank, dessen Wasser periodisch nordwestlich verfrachtet wird.

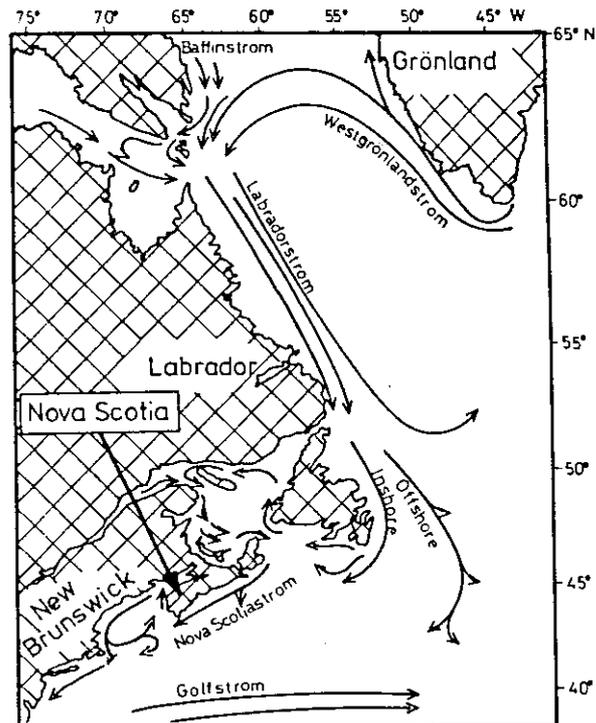


Abb. 29) Stromsystem vor der kanadischen Atlantikküste (nach Sutcliffe et al., 1976).

Trotz dieses komplizierten Strömungssystems etablierten sich über jeweils mindestens drei Wochen stabile hydrographische Verhältnisse im Untersuchungszeitraum. Im November 1984 war der Wasserkörper auf dem gesamten südwestlichen Nova Scotia Schelf mit 11-12 °C und ca. 32,5 ‰ vertikal und horizontal homogen strukturiert (Abb. 30). Die Nova Scotia Strömung wurde in diesem Zeitraum vorwiegend aus dem küstennahen Labradorstrom gespeist, da der Eintrag aus dem St. Lawrence Fluß aufgrund des besonders trockenen Sommers stark reduziert war. Nur an der Schelfkante (Station 11-12) unterschichtete kühleres (9 °C), salzhaltigeres (33 ‰) Atlantikwasser (slope water) unterhalb von 65 m das Schelfwasser (Abb. 30c).

Von Beginn des Frühjahres an bis in den Mai 1985 wurden beständige hydrographische Verhältnisse angetroffen (Abb. 31, 32, 33). An den küstennahen Stationen (Station 306, Abb. 31a; Station 406, Abb. 32a; Station 506, Abb. 33a) dominierte bis in 50 m Tiefe die Nova Scotia Strömung, deren Salinität (29,5 bis 30 ‰) nur geringfügig durch die bis in den Mai andauernde Schneeschmelze erniedrigt wurde. Auf Brown's Bank (Station 309, Abb. 31b; Station 409, Abb. 32 b; Station 509, Abb. 33b) wurde in jedem Untersuchungsmonat ein durch Temperatur (1,5 °C wärmer) und Salzgehalt (0,6 ‰ mehr Salz) vom übrigen Schelfwasser abgegrenzter Wasserkörper angetroffen, der bis zum Meeresboden (65 m) homogen strukturiert war. An der Schelfkante (Station 312, Abb. 31c; Station 412, Abb. 32c; Station 512, Abb. 33c) reduzierte sich die Dicke der Schelfwasserlinse an der Meeresoberfläche von 75 m Tiefe im März auf weniger als 40 m im Mai. Wärmeres, salzhaltiges Atlantikwasser bildete wiederum die tieferen Wasserschichten.

3.3.1.2. Nährsalze

Die Verteilung der Nährsalze auf dem südwestlichen Nova Scotia Schelf war eng an die beobachteten hydrographischen Strukturen gekoppelt. Nur in wenigen Fällen reduzierten sich die Nährsalzkonzentrationen bis zur Nachweisgrenze (Abb. 34c, 36c, 37c).

Im November betragen die Nitratkonzentrationen im Schelfwasser zwischen 3 und 9 μM . Nur auf Brown's Bank und an der Schelfkante spiegelte sich zu dieser Zeit die Temperatur- und Salzgehaltsschichtung im Wasserkörper in reduzierten NO_3^- -N Werten (0,38 bzw. 0,1 μM) in den oberen 15 bis 25 m wieder (Abb. 34). Im März hatte sich der vertikale Gradient der Nitratkonzentration aufgelöst (Abb. 35) und die in diesem Monat gemessenen Werte von 5,2 bis 7,9 μM werden als winterliche Ausgangskonzentrationen von Nitrat vor Beginn einer Frühjahrsentwicklung im Phytoplankton angesehen. Nur im Tiefenwasser am Schelfhang lagen die Nitratkonzentrationen wie auch schon im November über 10 μM (Abb. 35c). Dieser Wert veränderte sich auch nicht wesentlich während des Frühjahres und des Frühsommer.

Im April war eine deutliche Abnahme der NO_3^- -N Konzentration (1,2 μM) in den oberen Wasserschichten über der Brown's Bank zu verzeichnen (Abb. 36b); in der Deckschicht an der Schelfkante reduzierte sich die Nährsalzkonzentration bis zur Nachweisgrenze (Abb. 36c). Diese Situation blieb bis in den Mai hinein stabil (Abb. 37). Auf Brown's Bank erreichten die Nitratkonzentrationen im Mai wieder Werte über 3 μM (Abb. 37b).

Die PO_4^{3-} -P Konzentrationen blieben im Gegensatz zum NO_3^- -N zwischen November 1984 und Mai 1985 im Schelfwasser (0,2 bis 0,6 μM) und im Tiefenwasser an der Schelfkante (ca. 1 μM) nahezu konstant (Abb. 34-37). Die Si(OH)_4 -Si Konzentrationen waren im April und Mai (2 bzw. unter 1 μM Si(OH)_4 -Si; Abb. 36b, c) auf der Bank und in der Deckschicht an der Schelfkante auf 10 % der Winterwerte (4,8 bis 7,0 μM ; Abb. 35b, c) vermindert.

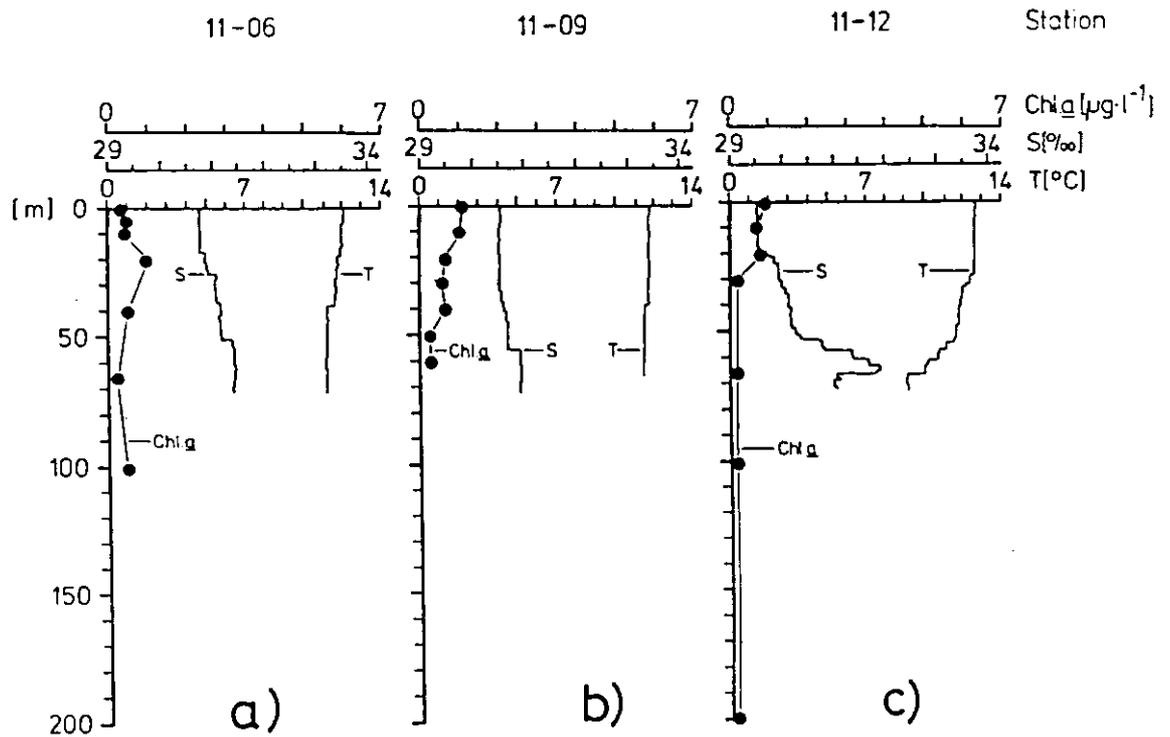


Abb. 30) Vertikalverteilung von Temperatur (T), Salzgehalt (S) und Chlorophyll *a* (Chl.*a*) von Stationen a) küstennah, b) über Brown's Bank und c) über dem Schelfhang im November 1984 auf dem Nova Scotia Schelf.

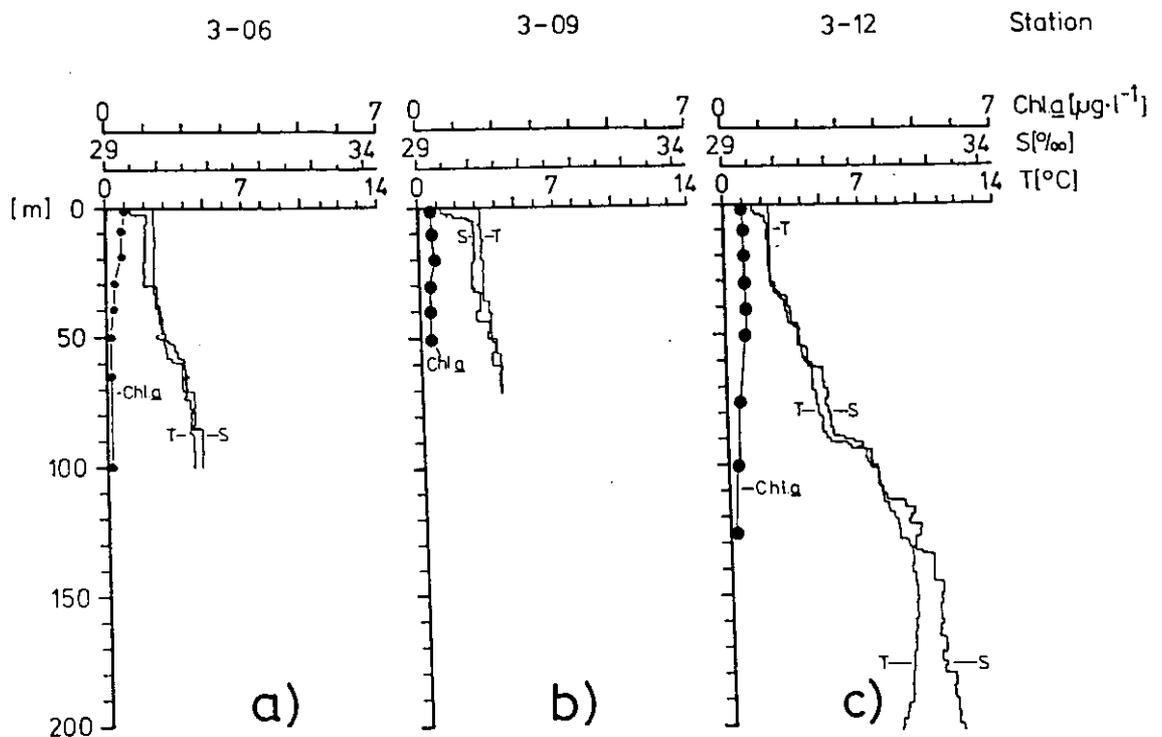


Abb. 31) Vertikalverteilung von Temperatur (T), Salzgehalt (S) und Chlorophyll *a* (Chl.*a*) von Stationen a) küstennah, b) über Brown's Bank und c) über dem Schelfhang im März 1985 auf dem Nova Scotia Schelf.

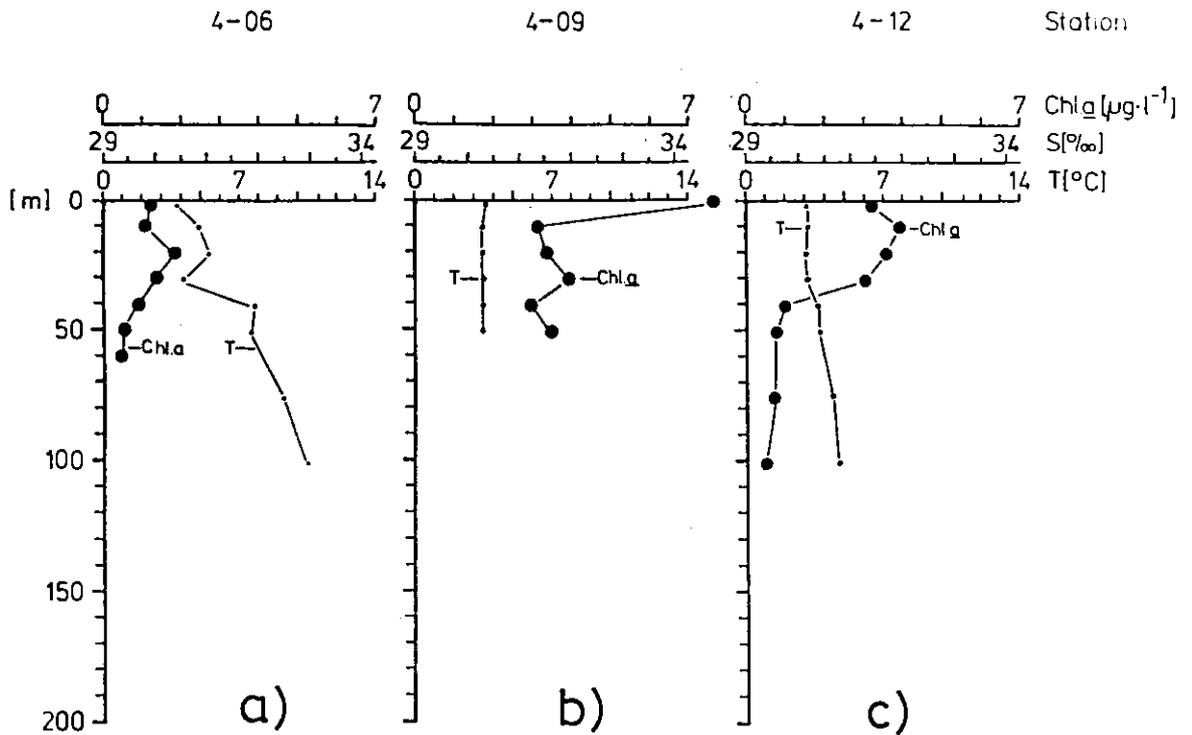


Abb. 32) Vertikalverteilung von Temperatur (T), Salzgehalt (S) und Chlorophyll a (Chl_a) von Stationen a) küstennah, b) über Brown's Bank und c) über dem Schelfhang im April 1985 auf dem Nova Scotia Schelf.

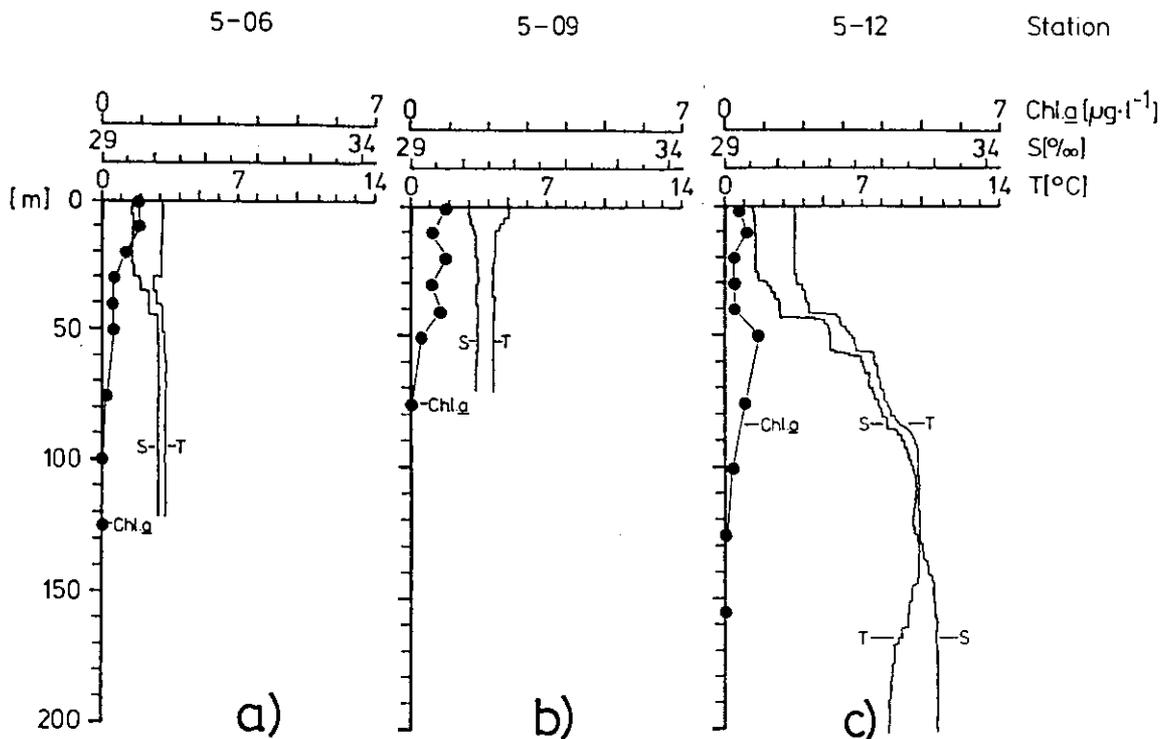


Abb. 33) Vertikalverteilung von Temperatur (T), Salzgehalt (S) und Chlorophyll a (Chl_a) von Stationen a) küstennah, b) über Brown's Bank und c) über dem Schelfhang im Mai 1985 auf dem Nova Scotia Schelf.

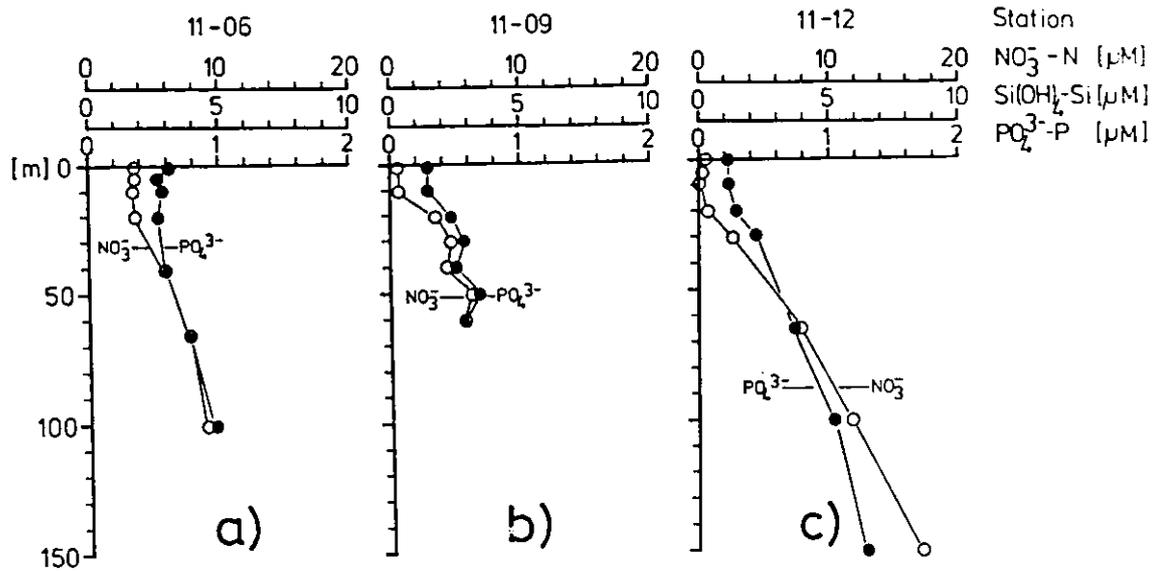


Abb. 34) Vertikalverteilung von Nährsalzen von Stationen a) küstennah, b) über Brown's Bank und c) über dem Schelfhang im November 1984 auf dem Nova Scotia Schelf.

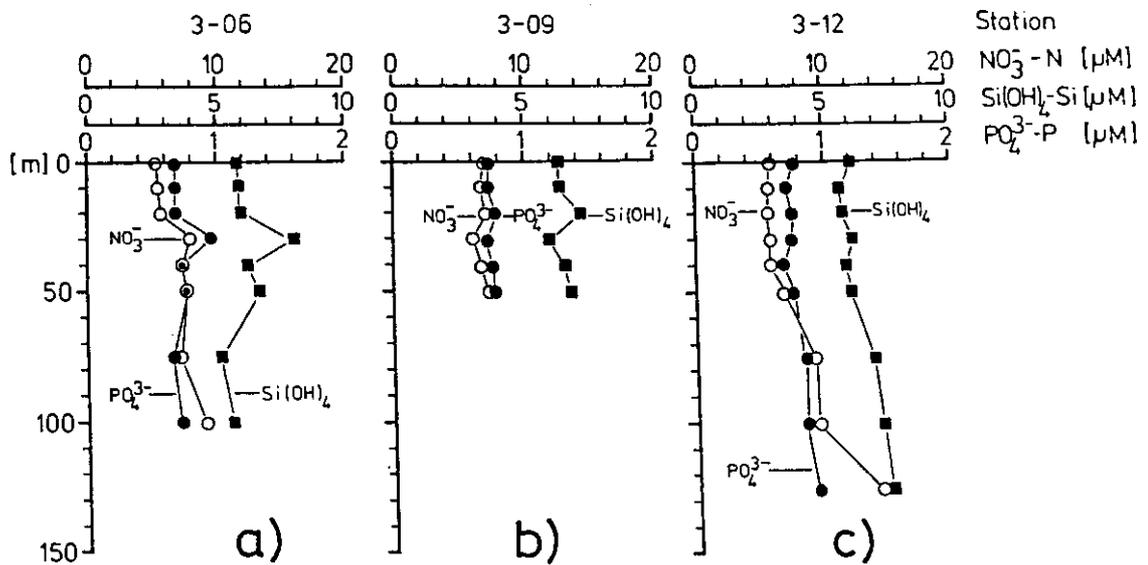


Abb. 35) Vertikalverteilung von Nährsalzen von Stationen a) küstennah, b) über Brown's Bank und c) über dem Schelfhang im März 1985 auf dem Nova Scotia Schelf.

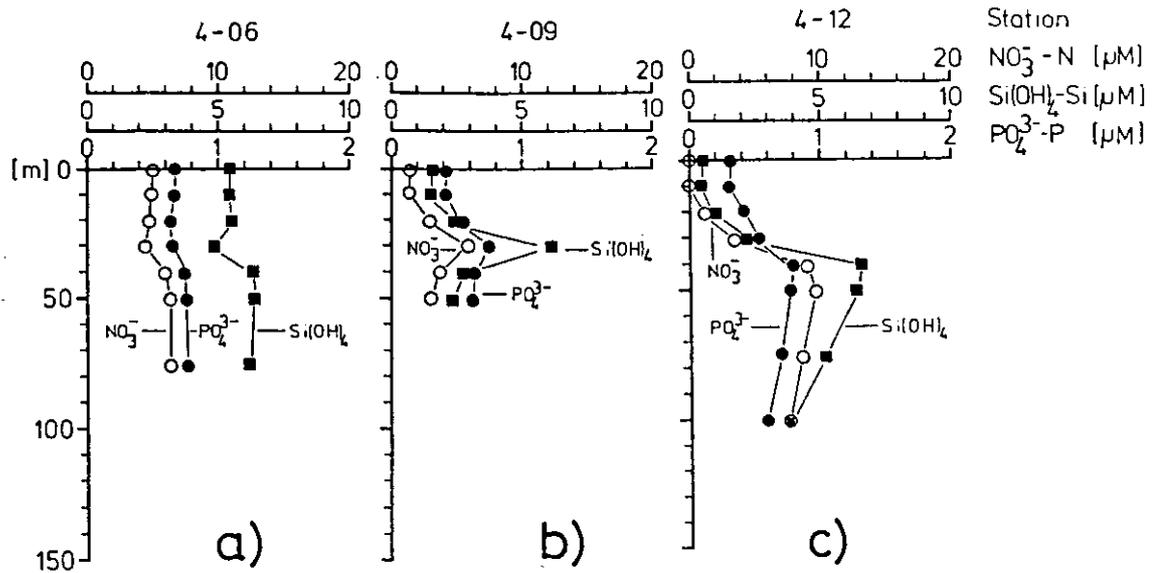


Abb. 36) Vertikalverteilung von Nährsalzen von Stationen a) küstennah, b) über Brown's Bank und c) über dem Schelfhang im April 1985 auf dem Nova Scotia Schelf.

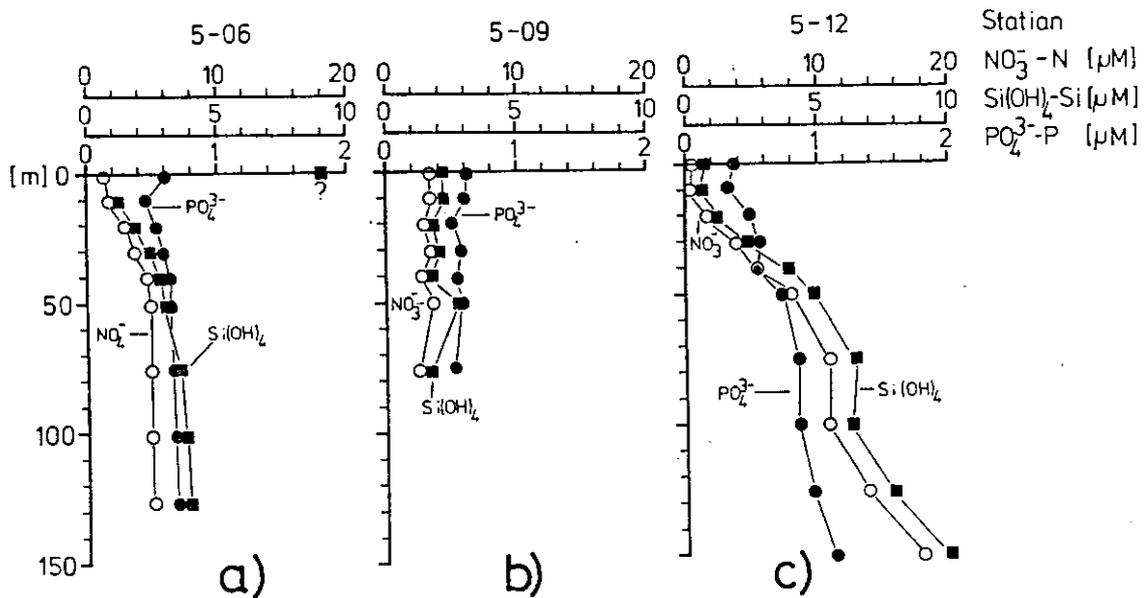


Abb. 37) Vertikalverteilung von Nährsalzen von Stationen a) küstennah, b) über Brown's Bank und c) über dem Schelfhang im Mai 1985 auf dem Nova Scotia Schelf.

3.3.1.3. Chlorophyll und Phytoplankton

Die Chl._a - Konzentrationen und die über Zellzählung ermittelten Phytoplankton-Kohlenstoff (PPC) Werte in der Wassersäule zeigten den Ausschnitt aus dem Jahresgang des Phytoplanktons auf dem südwestlichen Nova Scotia Schelf vom Spätherbst 1984 bis in den Frühsommer 1985. Im November wiesen die Chl._a - Konzentrationen von 1 bis $3 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ (Abb. 30) und die PPC - Werte von $10 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$ (Abb. 38) in den Deckschichten des Schelfwassers zusammen mit den dort vorgefundenen verminderten Nährsalzkonzentrationen auf Phytoplanktonwachstum hin. Dominierend waren Rhizosolenia alata, R.setigera, Thalassiosira nordenskiöldii, Chaetoceros spp. und μ -Flagellaten. Auf der Brown's Bank fanden sich unterhalb von 30 m zusätzlich Coscinodiscus spp., Thalassiosira-Aggregate aus intakten Zellen und Chaetoceros Ruhesporen. Neben diesen Formen kamen in geringen Konzentrationen im tiefen Atlantikwasser an der Schelfkante Dinoflagellaten, Nitzschia-Arten und -Aggregate von nicht näher bestimmten Coccolithophoriden vor.

Die Chl._a Konzentrationen des Winters (März, Abb. 31) lagen an der Nachweisgrenze der Methode; auch die Zellzählungen erbrachten die niedrigsten in dieser Arbeit bestimmten Phytoplankton-Konzentrationen des kanadischen Schelfes (Abb. 38). Trotzdem wurden zu dieser Zeit Vertreter aller später im Frühjahr bestandsbildenden Phytoplanktonarten angetroffen. Einige "häufige" Phytoplankter im Winter (Skeletonema costatum, Thalotrix sp., Frittellaria sp. und Melosira sp.) waren nur in geringem Maße an der Biomasse der Frühjahrsblüte beteiligt.

Eine Frühjahrsblüte des Phytoplanktons wurde im April auf Browns Bank und in der Deckschicht an der Schelfkante mit bis zu $7 \mu\text{g} \text{Chl.}_a \cdot \text{l}^{-1}$ (Abb. 32b, c) und bis ca. $130 \mu\text{g} \text{PPC} \cdot \text{l}^{-1}$ (Abb. 38) vorgefunden. Die über die oberen 50 m integrierten Werte des PPC waren an diesen Stationen 6,6 bzw. $4 \text{g} \text{PPC} \cdot \text{m}^{-2}$ (Abb. 39). Die Hauptbiomasse dieser Blüte befand sich in der Deckschicht der oberen 20 bis 30 m und wurde von den schon während des Spätherbstes und des Winters vorherrschenden Arten gebildet. Vor allem Rhizosolenia alata, R.serriata, Chaetoceros atlanticus, C.decipiens, C.simplex, C.sozialis, C.septentrionalis, Chaetoceros spp., Thalassiosira nordenskiöldii, T.gravida, und μ -Flagellaten von 3 bis $15 \mu\text{m}$ Durchmesser waren in der Frühjahrsblüte sowohl in Häufigkeit als auch im Phytoplanktonkohlenstoff dominierend. Aggregate von Thalassiosira nordenskiöldii wurden nur im Tiefenwasser (unterhalb 75 m) an der Schelfkante gefunden.

Die über die oberen 50 m Wassersäule integrierten Biomassen von Phyto- und Zooplankton blieben im November und im Februar unter $1 \text{g} \text{C} \cdot \text{m}^{-2}$ (Abb. 39a, b). Bis auf eine Station übertraf die Biomasse des Phytoplanktons in diesen Monaten die des Zooplanktons um mindestens 50 %. Im April wurden Phytoplanktonbiomassen von bis zu $8 \text{g} \text{PPC} \cdot \text{m}^{-2}$ über Brown's Bank und $4,5 \text{g} \text{PPC} \cdot \text{m}^{-2}$ am Kontinentalhang registriert (Abb. 39c). Die Zooplanktonbiomasse verblieb in diesem Monat noch unter $1 \text{g} \text{ZPC} \cdot \text{m}^{-2}$. Sie war aber einen Monat später auf 2 bis $9 \text{g} \text{ZPC} \cdot \text{m}^{-2}$ angestiegen (Abb. 39d). Leider fehlen Daten über den Phytoplanktonbestand aus dem Mai; es ist jedoch zu vermuten, daß die integrierte Phytoplankton-Biomasse $0,5 \text{g} \text{PPC} \cdot \text{m}^{-2}$ nicht überstiegen hatte. Dies läßt sich aus den Chl._a Werten des Mai ableiten (Abb. 33).

3.3.1.4. Protozooplankton

Das Protozooplankton auf dem Nova Scotia Schelf bestand im Untersuchungszeitraum bis zu 80 % aus Ciliaten. Im November 1984 konzentrierte sich die Protozooplankton-Biomasse auf die durchmischte Deckschicht (5 bis $11 \text{mg} \text{C} \cdot \text{m}^{-3}$) und war auf allen Stationen und Tiefen gleich oder höher als die Biomasse des Phytoplanktons. Dieses Verhältnis hatte sich im März und im April geändert; die Protozooplankton-Biomasse (Maximum $24 \text{mg} \text{C} \cdot \text{m}^{-3}$) betrug in der Deckschicht über der Bank noch 10 % der des Phytoplanktons.

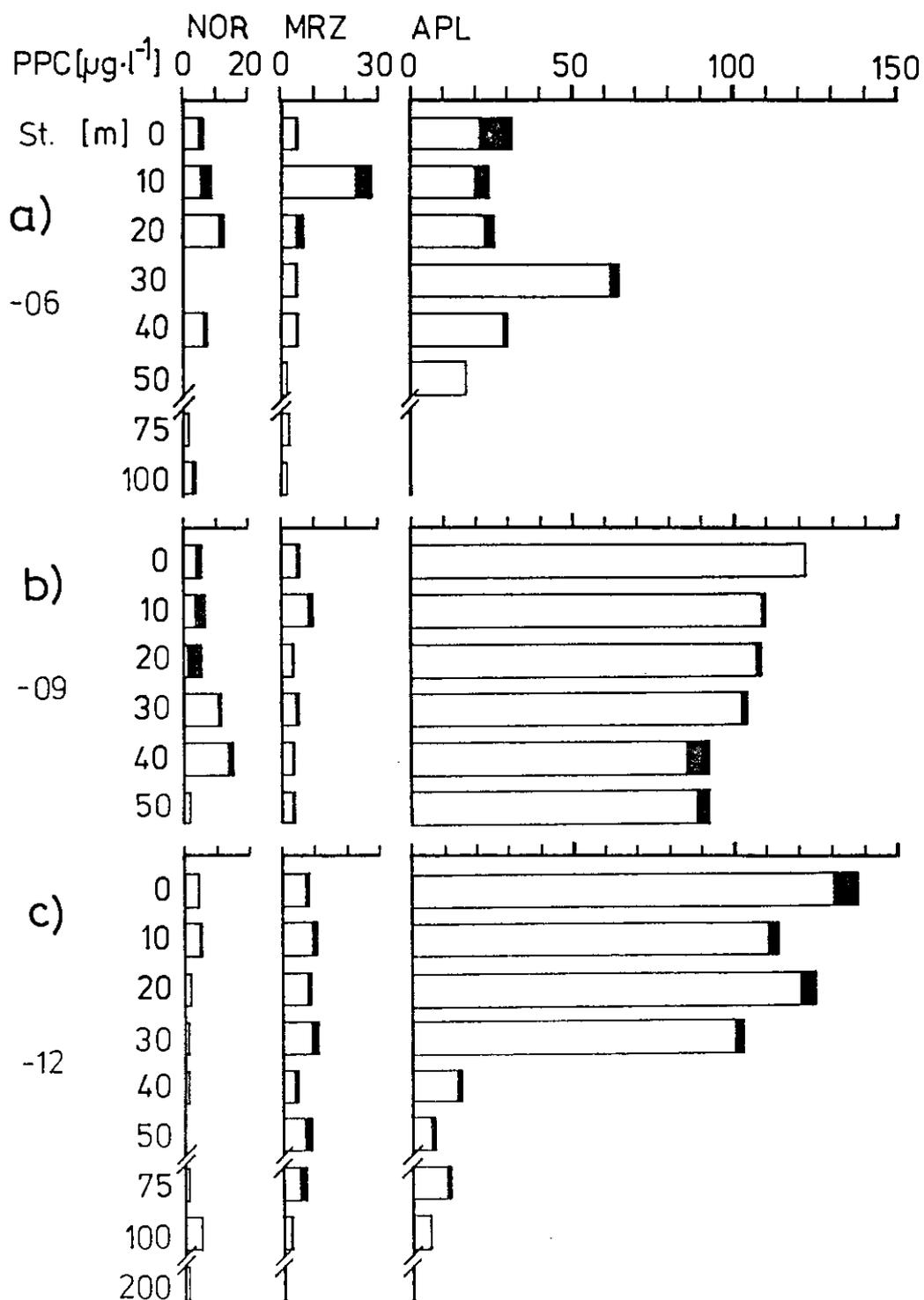


Abb.38) Vertikalverteilung des Phytoplanktonkohlenstoffs (PPC) von Stationen a) küstennah (-06), b) über Brown's Bank (-09) und c) über dem Schelfhang (-12) vom November (NOR) 1984, März (MRZ) 1985 und April (APL) 1985 auf dem Nova Scotia Schelf. Weiß = Diatomeen, Schwarz = andere Phytoplankter.

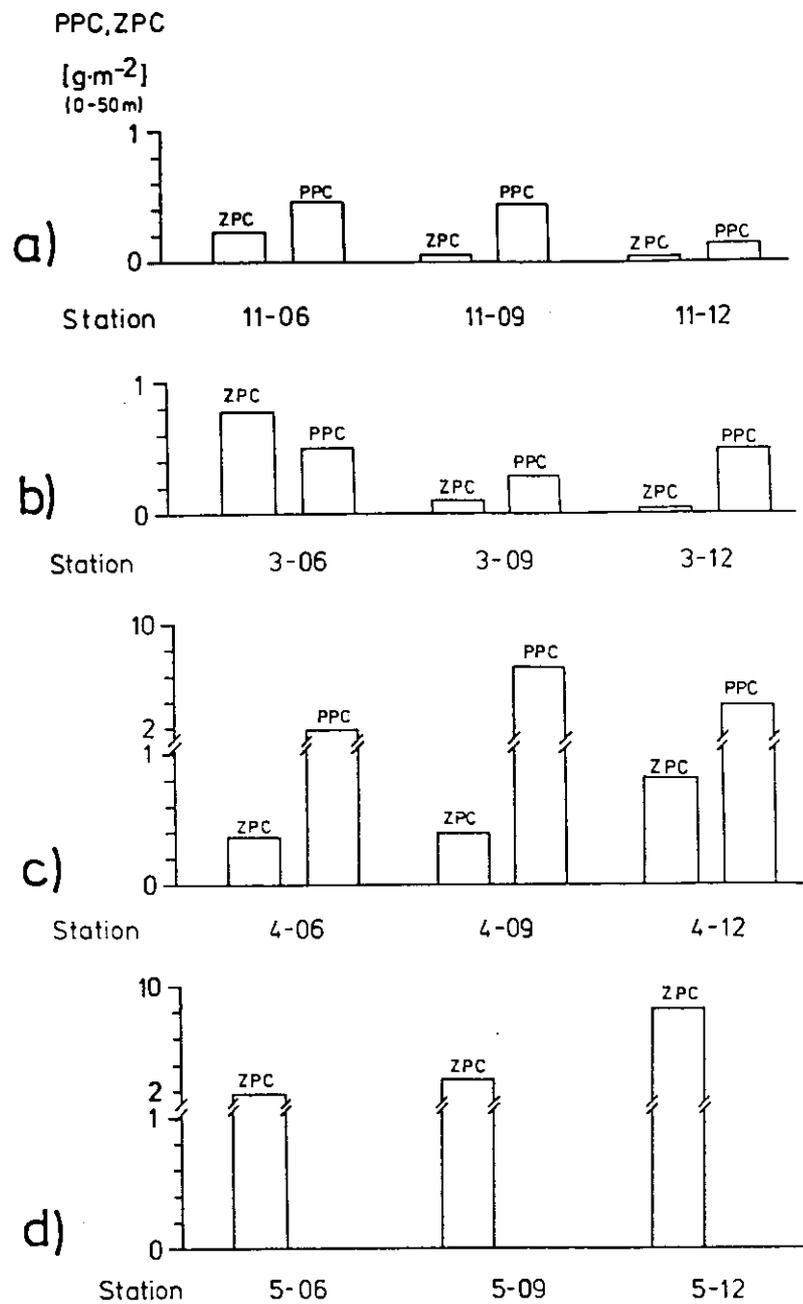


Abb. 39) Phyto- (PPC) und Zooplanktonkohlenstoff (ZPC) über die oberen 50 m Wassersäule integriert von Stationen küstennah (-06), über Brown's Bank (-09) und über dem Schelfhang (-12) im a) November 1984, b) März, c) April und d) Mai 1985 auf dem Nova Scotia Scelf.

3.3.1.5. Mesozooplankton

Das Zooplankton auf dem südwestlichen Nova Scotia Schelf wurden in der Zeit vom November 1984 bis zum Mai 1985 von verschiedenen Entwicklungsstadien calanoider Copepoden dominiert; harpactoide und cyclopoide Copepoden und Pteropoden waren die anderen hier wichtigen Gruppen, Euphausiaceen wurden nur vereinzelt und Tunicaten fast nie angetroffen.

Die Gesamtbiomasse ($\text{mg ZPC} \cdot \text{m}^{-2}$, Abb. 39) des Zooplanktons war im November 1984 auf fast allen Stationen auf unter $1 \text{ g ZPC} \cdot \text{m}^{-2}$ abgesunken (Abb. 39a). Die einzige Ausnahme stellte das atlantischen Tiefenwassers dar, in dem während des gesamten Winters Biomassen von 2 bis $3 \text{ g ZPC} \cdot \text{m}^{-2}$ vorhanden waren. Hier hielten sich vor allem größere Copepoditstadien von Calanus sp. auf, die in dieser Wasserschicht eine Zooplanktonbiomasse von $40 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$ bildeten (Abb. 40a, b). Nach weiterem Rückgang der Konzentrationen in den Deckschichten auf unter $20 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$ im Februar (Abb. 40b) und März (Abb. 40c), hatte der Zooplanktonbestand im Mai wieder Biomassen von 40 bis $180 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$ (über $1 \text{ g ZPC} \cdot \text{m}^{-2}$; Abb. 39e) erreicht (Abb. 40 e). Dieser Biomasseaufbau im Frühjahr begann im April in den Deckschichten über Brown's Bank und über dem Kontinentalhang (Abb. 40d) durch Adulte und Copepodite von C. finmarchicus. Die höchsten Zooplanktonkonzentrationen (über $8 \text{ g ZPC} \cdot \text{m}^{-2}$, über $150 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$) wurden während dieser Arbeit auf dem kanadischen Schelf im Mai am Schelfrand und im küstennahen Bodenwasser gefunden.

Die Zooplanktonkonzentrationen (Individuen $\cdot \text{m}^{-3}$) betragen auf allen Stationen auf dem Nova Scotia Schelf von November bis April unter $3000 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ (Abb. 41a-d); nur in der Deckschicht über Brown's Bank (Stationen -09) waren im März und April schon 3600 bzw. $4600 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ vorhanden (Abb. 41 c, d). Bis in den Mai hatten sich in den Deckschichten über der Bank und über dem Kontinentalhang Zooplanktondichten von über $14000 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ aufgebaut. Vor allem Nauplien und Copepodite von C. finmarchicus hatten daran den weitaus größten Anteil (70-80%).

Da auf dem Nova Scotia Schelf eine Vielzahl Zooplanktonarten gefangen wurden, deren Verteilung sich jedoch unterschiedlich entwickelte, werden im folgenden Entwicklungsstadien bzw. Arten einzeln in ihrer zeitlichen und räumlichen Entwicklung beschrieben.

Die dominierende Copepodenart des Untersuchungsgebietes war C. finmarchicus, dessen Adulte sich im Herbst und Winter in den tieferen Wasserschichten sowohl küstennah als auch am Schelfrand konzentrierten (Abb. 40a, b). Auf der Bank hatten sie jedoch erst im Mai einen größeren Bestand (über $100 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$) erreicht (Abb. 40e). Im Mai wurden in der Tiefenschicht an der küstennahen Station und in der Deckschicht am Schelfrand mit über $500 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ die höchsten in dieser Arbeit auf dem kanadischen Schelf gemessenen Konzentrationen dieser Art festgestellt (Abb. 41e).

Das Auftreten von Eiern und Nauplien calanoider Copepoden war an die Hydrographie des Untersuchungsgebietes und an Jahreszeiten gekoppelt. Welchen Prozentsatz dabei die Nachkommen von C. finmarchicus bildeten, muß hier ungeklärt bleiben. Im November 1984 fanden sich über 1000 Copepodeneier und ebensoviele Copepodennauplien pro m^{-3} in der Deckschicht der küstennahen Station (Abb. 41a). An den anderen Stationen waren die Konzentrationen wie auch im gesamten Gebiet während des Winters um ein bis zwei Größenordnungen geringer. Im März begann ein Anstieg der Nauplienzahlen auf über $1000 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$ über Brown's Bank (Abb. 41c). Parallel mit der Frühjahrsblüte des Phytoplanktons im April und nur in der Deckschicht über der Bank erhöhte sich die Nauplienkonzentration auf über $3000 \text{ Individuen} \cdot \text{m}^{-3}$ (Abb. 41d). Erst einen Monat später traten ähnlich hohen Nauplienkonzentrationen in der Deckschicht an der Schelfkante auf (Abb. 41e).

ZPC 54

[mg·m⁻³]

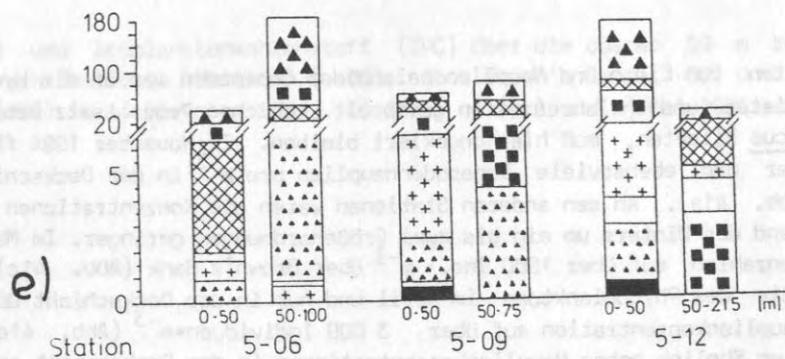
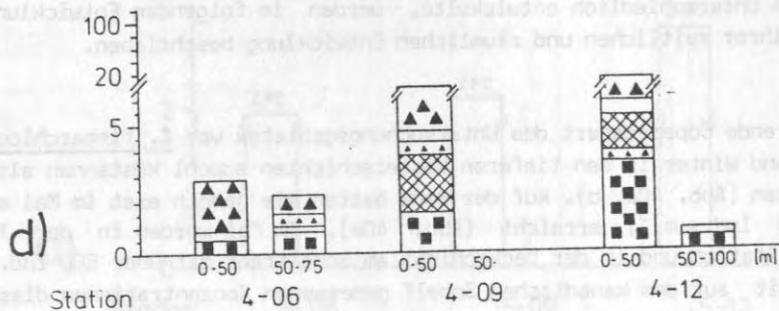
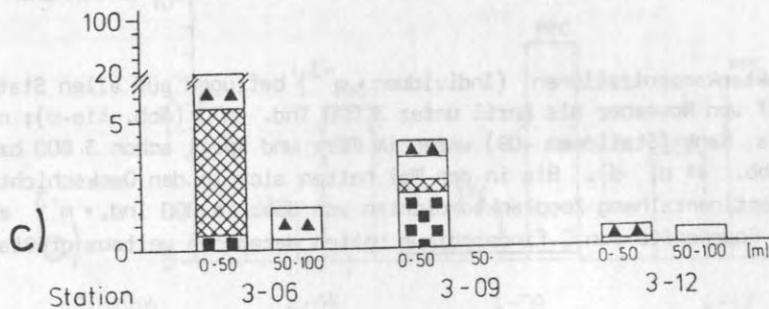
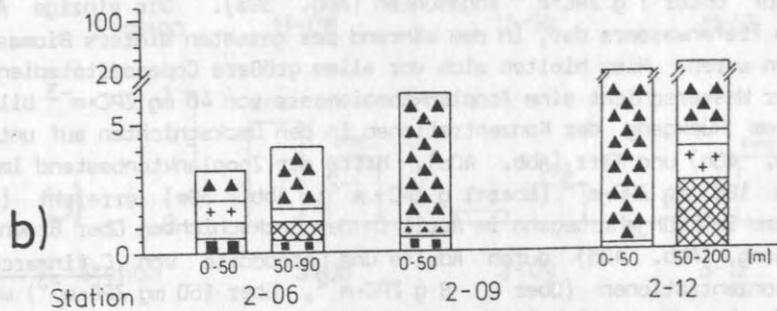
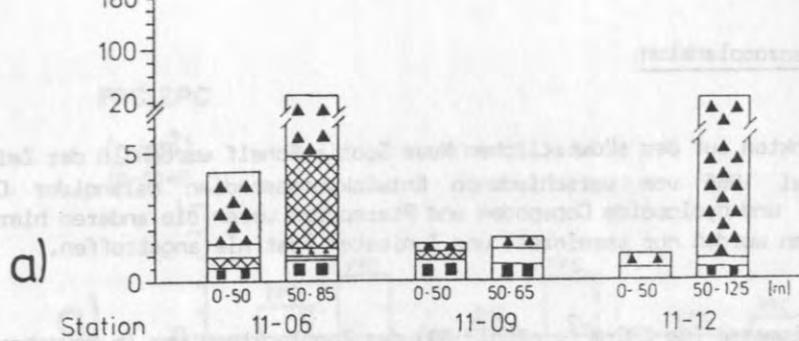


Abb. 40) Zooplanktonkohlenstoff (ZPC) von Stationen küstennah (-06), über Brown's Bank (-09) und über dem Schelfhang (-12) in a) November 1984, b) Februar, c) März, d) April und e) Mai 1985 auf dem Nova Scotia Schelf. Beachte die unterbrochenen Achsen und geänderten Skalen.

Symbole aus Abb. 18.

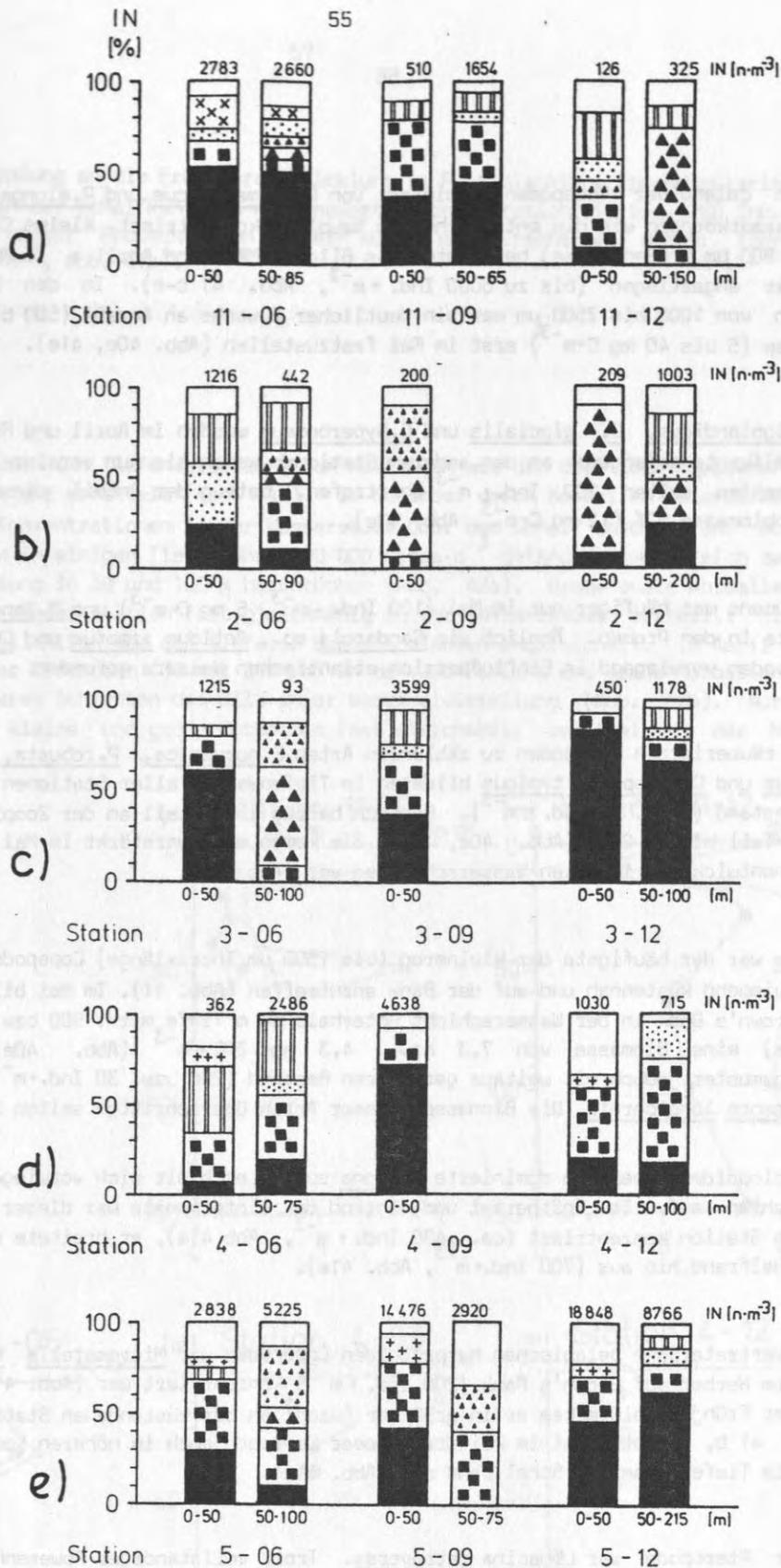


Abb. 41) Individuenzahlen (N) und prozentuale Zusammensetzung von Stationen küstennah (-06), über Brown's Bank (-09) und über dem Schelfhang (-12) im a) November 1984, b) Februar, c) März, d) April und e) Mai 1985 auf dem Nova Scotia Schelf. Symbole aus Abb. 18.

Copepoditen calanoider Copepoden (dominiert von C.finmarchicus und P.elongatus) waren in den gleichen Wasserkörpern wie die entsprechenden Nauplien konzentriert. Kleine Copepodite (400 μm , 600 μm und 800 μm Größenklasse) bestimmten das Bild im März und April; im Mai war ihr Bestand noch weiter angestiegen (bis zu 6000 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$, Abb. 41 c-e). In den Größenklassen der Copepoditen von 1000 bis 2500 μm war ein deutlicher Zuwachs an Anzahl (500 bis 1000 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$) und Biomasse (5 bis 40 mg C $\cdot\text{m}^{-3}$) erst im Mai festzustellen (Abb. 40e, 41e).

Calanus helgolandicus, C. glacialis und C.hyperboreus wurden im April und Mai im Tiefenwasser an der Schelfkante gefangen; an den anderen Stationen kamen sie nur vereinzelt vor. Obwohl die Individuenzahlen selten 200 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$ übertrafen, betrug der Anteil dieser Arten an der Zooplanktonbiomasse 52% (12 mg C $\cdot\text{m}^{-3}$, Abb. 40e).

Metridia lucens war häufiger nur im Mai (100 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$, 5 mg C $\cdot\text{m}^{-3}$) und M.longa nur während der Wintermonate in den Proben. Ähnlich wie Candarcia sp., Aetidus armatus und Chiridus sp. wurden diese Copepoden vorwiegend im Einflußbereich atlantischen Wassers gefunden.

Die zu den räuberischen Copepoden zu zählenden Arten E.norvegica, P.robusta, Eurytemora sp., H.norvegicus und Centropages typicus bildeten im Tiefenwasser aller Stationen zahlenmäßig einen kleinen Bestand (10 - 30 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$). Dennoch betrug ihr Anteil an der Zooplanktonbiomasse im Winter zum Teil bis zu 20 % (Abb. 40a, e). Sie kamen dann verstärkt im Mai zum Höhepunkt der Zooplanktonentwicklung in allen Wasserschichten vor (Abb 40e).

P.elongatus war der häufigste der kleineren (bis 1500 μm Thoraxlänge) Copepoden auf dem Schelf. Er war vorwiegend küstennah und auf der Bank anzutreffen (Abb. 41). Im Mai bildete er küstennah und auf Brown's Bank in der Wasserschicht unterhalb 50 m Tiefe mit 1 500 bzw. 900 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$ (Abb. 41e) eine Biomasse von 7,3 bzw. 4,3 mg ZPC $\cdot\text{m}^{-3}$ (Abb. 40e). Ein ähnliches Erscheinungsmuster jedoch mit weitaus geringeren Bestand (200 bzw. 30 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$) zeigten Acartia spp. und Temora longicornis. Die Biomassen dieser Arten überschritten selten 2 mg ZPC $\cdot\text{m}^{-3}$.

Bei den cyclopoiden Copepoden dominierte Oithona spp.; er hielt sich vorwiegend in den oberen Wasserschichten auf. Im Spätherbst und während der Wintermonate war dieser Copepode an der küstennahen Station konzentriert (ca. 400 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$, Abb 41a), er breitete sich im Mai jedoch bis zum Schelfrand hin aus (700 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$, Abb. 41e).

Einziger Vertreter der pelagischen harpactoiden Copepoden war Microsetella norvegica, dessen Vorkommen im Herbst auf Brown's Bank (200 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$) konzentriert war (Abb. 41a). Im Winter und während der Frühjahrsblüte kam er in größerer Anzahl an der küstennahen Station (bis 900 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$, Abb. 41 b, d) vor. Erst im Mai trat dieser Copepode auch in höheren Konzentrationen (680 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$) im Tiefenwasser am Schelfrand auf (Abb. 41e).

Wichtigster Pteropode war Limacina retroversa. Trotz vollständiger Abwesenheit diese Art im Herbst fanden sich wenige aber dafür sehr große Exemplare (über 2 000 μm Durchmesser) im Winter in tieferen Wasserschichten (Abb. 40b). Erst zur Zeit der Phytoplanktonblüte entwickelte sich eine neue Generation kleiner (unter 1 000 μm Durchmesser) L.retorversa in den oberen Wasserschichten des südwestlichen Nova Scotia Schelfes (40 bis 100 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$, Abb. 41d, e). Die Population erreichte ihr Maximum (2000 Ind. $\cdot\text{m}^{-3}$) im Mai über Brown's Bank (Abb. 41e).

Appendicularien der Gattungen Fritillaria und Oikopleura zeigten in ihrem Auftreten ähnlich den

Pteropoden eine Kopplung an die Frühjahrsentwicklung im Phytoplankton. Appendicularien kamen im April und Mai nur an der Schelfkante in nennenswerten Konzentration (90 bzw. $260 \text{ Ind.}\cdot\text{m}^{-3}$) vor. Einzige Ausnahme dieser Beobachtungen war ein küstennahes Erscheinen dieser Tiergruppe im November ($500 \text{ Ind.}\cdot\text{m}^{-3}$, Abb. 41a).

3.3.1.6. Kotballen

Anzahl, Gesamtvolumen und Tiefenverteilung von Kotballen aus den drei Schelfgebieten wurden im Spätherbst und Frühjahr ermittelt (Abb. 42). Im November waren Kotballen calanoider Copepoden nur in geringen Konzentrationen in der Wassersäule über dem Schelf anzutreffen. Nur an der Schelfkante wurden in einigen Tiefen über $100\,000 \text{ Fäces}\cdot\text{m}^{-3}$ gefangen, wobei sich zwei in der vertikalen Verteilung in 30 und 100 m hervorhoben (Abb. 42a). Große ovale Kotballen (120 mal $300 \mu\text{m}$) waren an dieser Station fast gleichmäßig in der Wassersäule verteilt; Krill Fäces wurden fast ausschließlich aus den tieferen Wasserschichten angereichert. Im April bestimmten Kotballen calanoider Copepoden (30 mal $200 \mu\text{m}$) in der Deckschicht und große Kotballen (120 mal $750 \mu\text{m}$) in tieferen Schichten das Bild ihrer Vertikalverteilung (Abb. 42b). Nur auf der Schelfbank waren kleine und große Kotballen fast gleichmäßig vertikal in der Wassersäule verteilt.

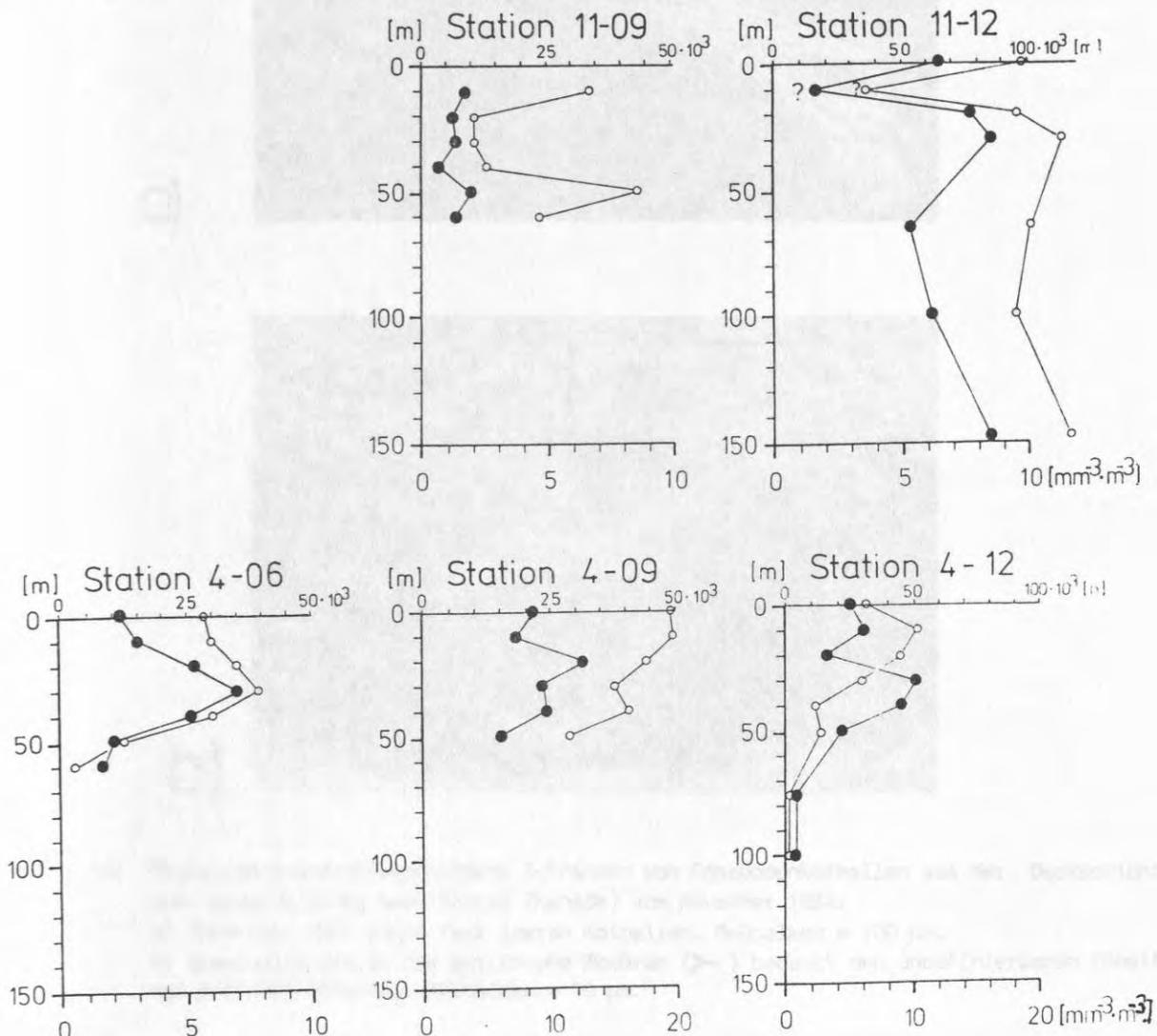


Abb. 42) Vertikale Verteilung von Kotballenvolumen (\circ) und Kotballenzahl (\bullet) von Stationen küstennah (-06), über Brown's Bank (-09) und über dem Schelfhang (-12) im a) November 1984 und b) April 1985 auf dem Nova Scotia Schelf.

Bildanalysen rasterelektronenmikroskopischer Aufnahmen von Kotballen verschiedenen Ursprungs lassen nur begrenzt Rückschlüsse auf Inhaltsstoffe zu. Im Copepodenkot war in Proben aus dem November nur geringe Mengen fein zermahlener und undefinierbarer Detritus enthalten. (Abb. 43a, b). Im April, zur Zeit der Phytoplanktonblüte, waren die großen Copepodenkotballen prall gefüllt (Abb. 44a, b); intakte Diatomeen fanden sich jedoch nur vereinzelt (Abb. 44c). Kotballen kleiner 100 μm wurden aus technischen Gründen nicht im Rasterelektronenmikroskop untersucht.

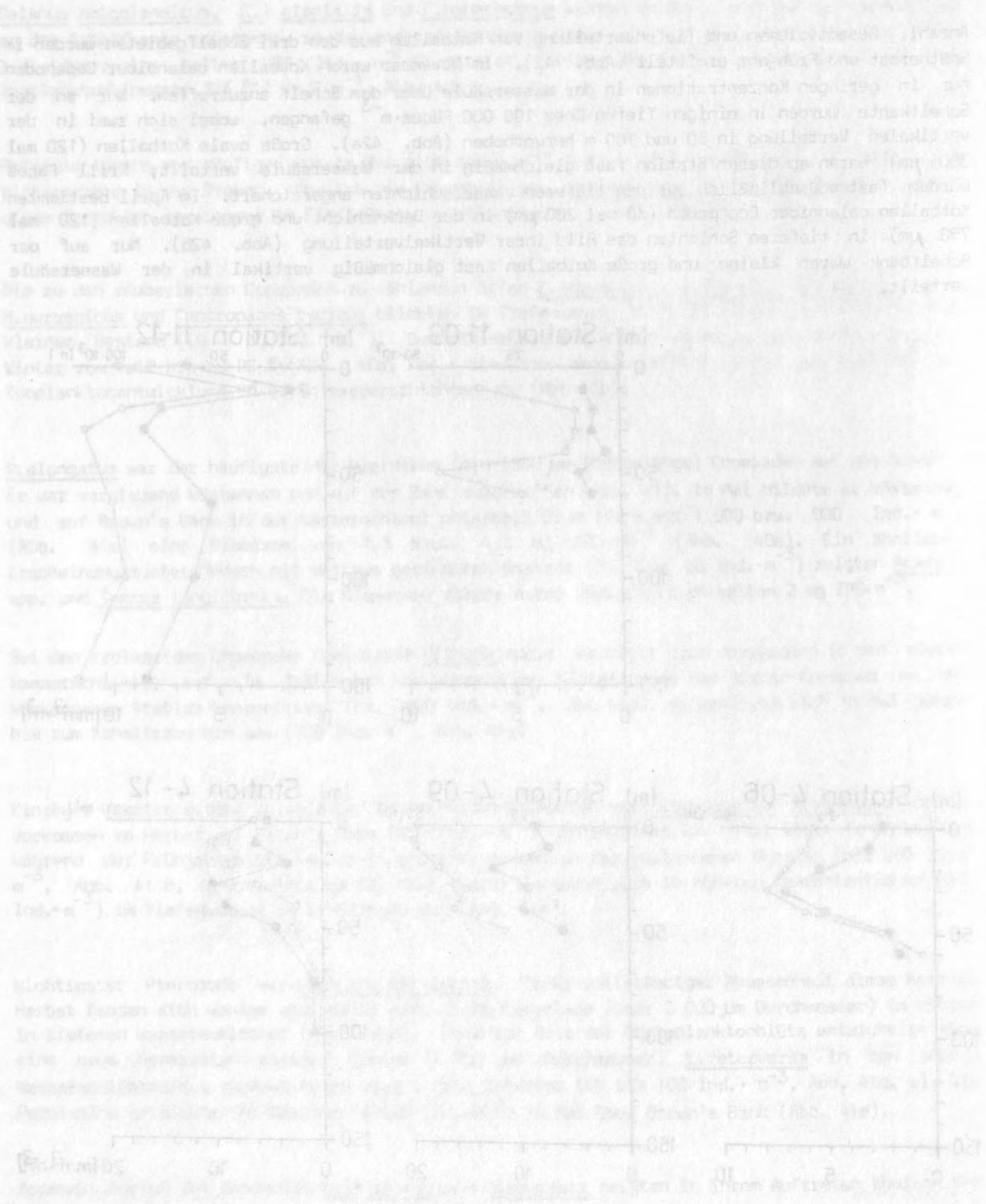


Abb. 43 Vertikale Verteilung von Kotalleln (U) und Kotallelnen (O) von Stationen Katerner (11-02), bei Grenv's Hark (4-02) und bei dem Station (4-08) im a) November 1984 und b) April 1985 auf dem hova Skelle Skelle.

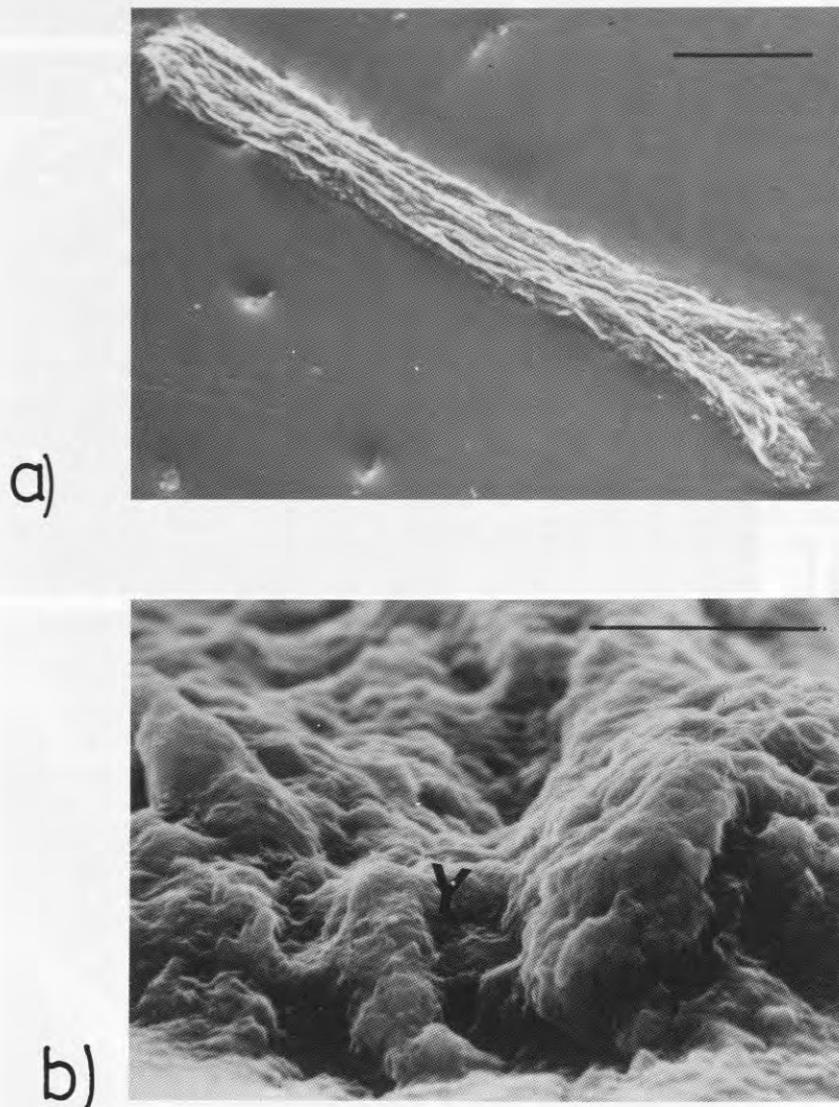


Abb. 43) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von Copepodenkotballen aus der Deckschicht über Brown's Bank, Nova Scotia (Kanada) vom November 1984.
 a) Übersicht über einen fast leeren Kotballen. Meßbalken = 100 μm .
 b) Ausschnitt aus a: Die peritrophe Membran (Y) bedeckt den undefinierbaren Inhalt aus amorphen Material. Meßbalken = 10 μm .

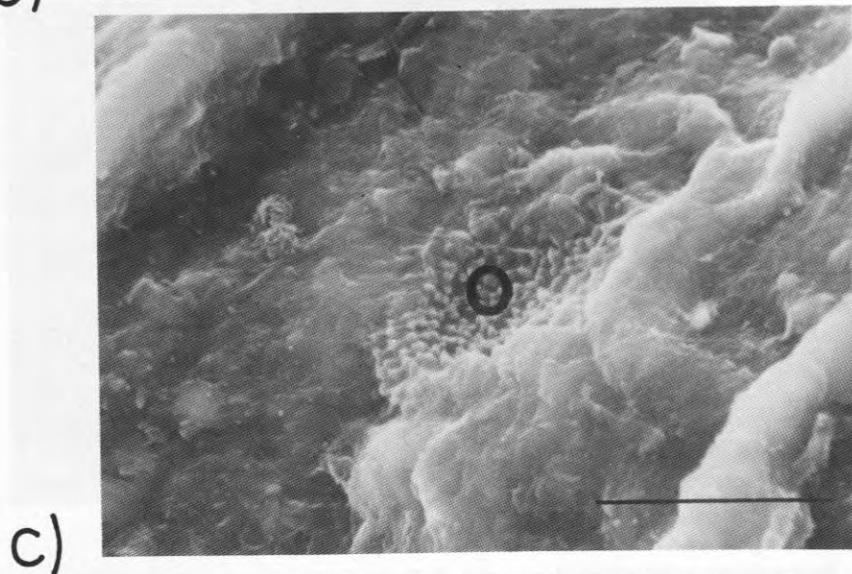
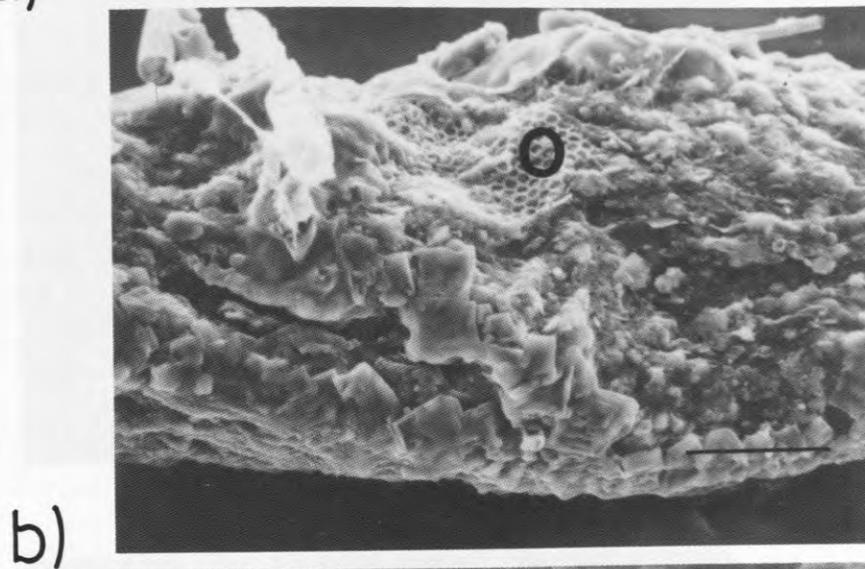
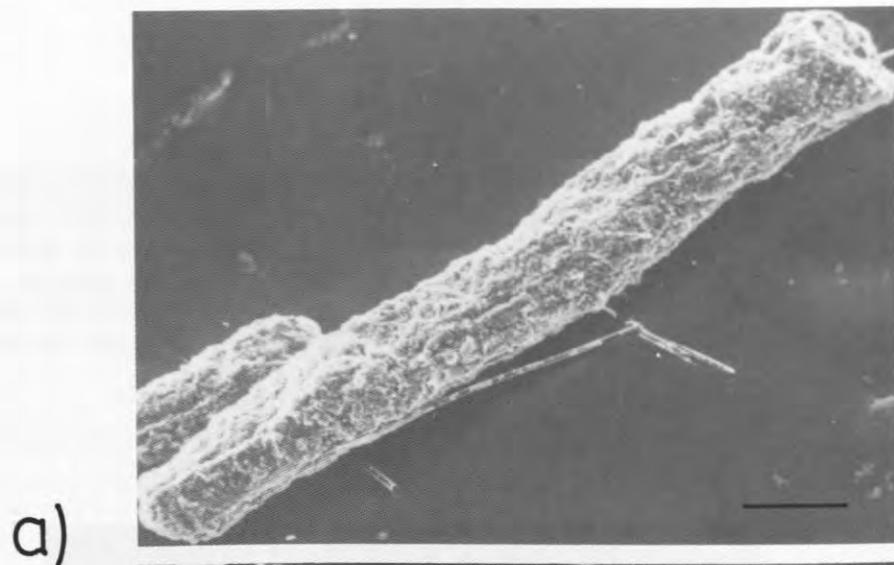


Abb. 44) Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen von Copepodenkotballen aus der Deckschicht über Brown's Bank, Nova Scotia (Kanada) vom April 1985.

a) Übersicht über einen prall gefüllten Kotballen. Meßbalken=100 μm .

b) Ausschnitt aus a: Neben dem amorphen Material sind Reste von Diatomeenschalen erkennbar (O). Meßbalken = 10 μm .

c) Ausschnitt aus einen anderen prall gefüllten Copepodenkotballen: Die peritrophen Membran bedeckt teilweise eine intakte Diatomeenschale (O). Meßbalken = 10 μm .

3.3.2. Diskussion der Ergebnisse vom Nova Scotia Schelf

Trotz der eingeschränkten Möglichkeiten bei der Probennahme auf dem kanadischen Schelf, bedingt durch das Fehlen einer für ökologisch-planktologische Untersuchungen unabdingbar notwendigen Arbeitsgruppe und durch die monatlichen Intervalle der Schiffsausfahrten, wurde die Entwicklung im Plankton über der Brown's Bank vom Spätherbst 1984 bis zum Frühsommer 1985 verfolgt. Dabei wurden sowohl hydrographische und chemische Daten als auch Arten und Biomassen des Phyto- und Zooplanktons erfasst.

Hydrographie

Die küstenparallele Nova Scotia Strömung, die aus dem Labrador und dem St. Lawrence Strom gespeist wird und im Winter ihr Maximum erreicht (Drinkwater et al. 1979), ist über der Schelfmitte konzentriert und wird küstennah durch Süßwasserabflüsse und an der Schelfkante durch Atlantikwasser (slope water region) begrenzt. Auf den Schelfbänken und im Besonderen auf Brown's Bank bilden sich Wirbel aus, die bis zu vier Wochen ortsstabil sein können (Smith 1983). Diese Wirbel bestehen zum Hauptanteil aus Wasser der Nova Scotia Strömung, die im Winter durchmischt ist. Der Nova Scotia Strömung ist in den Schelfmulden Atlantikwasser unterlagert. Diese vertikale Schichtung wird im Sommer durch Ausbildung einer erwärmten zusätzlichen Deckschicht von 20 bis 30 Meter Mächtigkeit ergänzt (Hachey et al. 1954, Houghton et al. 1978).

Die hydrographischen Daten dieser Arbeit bestätigen die Existenz durch Salzgehalt und Temperatur abgegrenzter Wasserkörper über Brown's Bank in nahezu allen Untersuchungsmonaten. Auch in Nährsalzgehalt, Phyto- und Zooplankton Artenzusammensetzung und Biomassen, die später noch ausführlich diskutiert werden, unterscheidet sich das Wasser über der Bank von küstennahen Wassermassen und denen an der Schelfkante.

Der Einfluß der Topographie auf die Planktonentwicklung im Nova Scotia Strom war Gegenstand langjähriger Untersuchungen (Fournier et al. 1979, Herman et al. 1981, Tremblay und Roff 1983a). Übereinstimmend wurde dabei festgestellt, daß die Wachstumsperiode von Phyto- und Zooplankton vor allem auf den Schelfbänken und an den hydrographischen Fronten beginnt, wo im Jahresverlauf auch die jeweils höchsten Biomassen erreicht werden. So muß auch in dieser Arbeit davon ausgegangen werden, daß Plankton sich zuerst in Wasserkörpern über Brown's Bank und der Front vom Schelf- zum Atlantikwasser entwickelte und dann in angrenzende Gebiete verdriftet wurde.

Phytoplankton

Erstmals für den südwestlichen Nova Scotia Schelf wurden Vorgeschichte, Entwicklung und Ausklang einer Phytoplanktonblüte im Frühjahr in allen wesentlichen Phasen erfasst. Während des vorangegangenen Spätherbstes 1984 wurden Artenzusammensetzung und Biomasse der Autotrophen größtenteils von Diatomeen gebildet. Nach der winterlichen viermonatigen Wachstumsruhe waren die gleichen Arten, die die geringe Phytoplanktonbiomasse im Winter bildeten oder die als Ruhesporen überdauerten, in der Frühjahrsblüte bestandsbildend. Aufgrund des ausgeprägten Strömungssystems auf dem Nova Scotia Schelf kann davon ausgegangen werden, daß die Bildung von Ruhesporen von Thalassiosira nordenskiöldii und Chaetoceros sp., die im herbstlichen Tiefenwasser vorgefunden wurden, überall entlang der südlichen kanadischen Atlantikküste gleich

war. Obwohl Vergleichdaten aus dem St. Lawrence Mündungsdelta und aus dem Labradorstrom für meinen Untersuchungszeitraum noch nicht vorliegen, ist aus früheren Jahren bekannt, daß in gleichen Jahren Diatomeenpopulationen ähnlicher Artenzusammensetzung in mehreren Gebieten der kanadischen Atlantikregion vorkamen (Levasseur *et al.* 1984). Jährliche Schwankungen im Artenspektrum sind dagegen bisher nicht vollständig verstanden, obwohl dieses Phänomen auch aus fast allen anderen boreal-atlantischen Meeresgebieten bekannt ist (Smayda 1980, Smetacek im Druck).

Im folgenden werden diejenigen Faktoren diskutiert, die diese für das Schelf starke Blüte (bis $7 \text{ mg Chl. a} \cdot \text{l}^{-1}$) ermöglichten. Wichtige Voraussetzungen für das Wachstum jeder Planktonblüte sind ausreichende Nährsalzmengen, ausreichende Einstrahlung und eine stabilisierte obere Wasserschicht. Die Nährsalzkonzentrationen im winterlichen Schelfwasser erreichten aufgrund von Vermischungsprozessen mit Tiefenwasser Werte von z.B. über $10 \mu\text{M NO}_3^- \text{-N}$ und lagen so in einem für den Nordatlantik typischen Bereich. Mit Verbesserung des Lichtklimas durch Erhöhung der täglichen Einstrahlung im Frühjahr, gekoppelt mit der Ausbildung einer flachen (20-30m) und nur leicht erwärmten Deckschicht, trat ab März eine leichte Erhöhung der Phytoplanktonbiomasse auf. Vertikale Durchmischungsprozesse im Nova Scotia Strom verhinderten jedoch dort und zu dieser Zeit die Entwicklung einer Blüte.

Die Entwicklung einer Frühjahrsblüte mit Anstieg autotropher Biomasse bis zur Erschöpfung der winterlichen Nährsalzkonzentrationen, wie es typisch für boreale Schelf- und Küstensysteme ist (Smetacek *et al.* 1984, Smetacek und Pollehne, im Druck), fand im April 1985 mit Werten über $7 \mu\text{g Chl. a} \cdot \text{l}^{-1}$ und unter $1 \mu\text{M NO}_3^- \text{-N}$ über Brown's Bank statt. Die Biomasse war hoch im Vergleich zu anderen Jahren, in denen über den Schelfbänken selten $0,025 \text{ g Chl. a} \cdot \text{m}^{-2}$ ($1,5 \mu\text{g Chl. a} \cdot \text{l}^{-1}$) erreicht wurde (Fournier *et al.* 1977, Herman und Platt 1983). Erstmals wurde hier also eine Phytoplanktonblüte über Brown's Bank beschrieben, deren Biomasse mindestens das Doppelte früherer Jahre betrug und somit in Höhe und Artenzusammensetzung eher den Frühjahrsblüten auf Georges Bank (Sissenwine *et al.* 1984) und denen europäischer atlantischer Schelf- und Flachwassergebiete (Smetacek 1985b, Franz und Gieske 1984, Peinert *et al.* 1982) entsprach. Da sich diese Blüte auf der Bank konzentrierte und in angrenzenden Gebieten nur maximal ein Drittel der Biomasse gebildet wurde, liegt der Schluß nahe, daß sich durch das sturmfreie Wetter begünstigt eine Wassermasse über mehrere Wochen über der Bank hielt.

Obwohl auf Brown's Bank die hydrographischen Daten die Existenz einer homogenen Wassermasse bis zum Meeresboden (70m) andeuten (Abb. 32b), waren Nährsalze an der Meeresoberfläche verstärkt reduziert (Abb. 36). Diese ungewöhnliche Situation, in der hohe Biomassen ($3 \mu\text{g Chl. a} \cdot \text{l}^{-1}$) bis zum Meeresboden und der höchste Wert an der Meeresoberfläche ($7 \mu\text{g Chl. a} \cdot \text{l}^{-1}$) auftraten aber Nährsalze nur in den oberen Metern des Wasserkörpers reduziert waren, läßt sich folgendermaßen deuten. Die in der Deckschicht der Nova Scotia Strömung begonnene Phytoplanktonentwicklung setzt sich über Brown's Bank fort. Tritt im ortsstabilen Wasserkörper über der Bank eine Beruhigung der vertikalen Durchmischung ein, ist Phytoplanktonwachstum vor allem auf die oberen Wasserschichten begrenzt und resultiert im exponentiellem Aufbau der Biomasse. Erneute Durchmischung, die bei fehlenden Stabilitäten in der Wassersäule schon durch geringen Energieeintrag (z.B. nachts) möglich ist, verteilt die hohe Biomasse vertikal gleichmäßig. Erneute Produktion in der euphotischen Zone bei wieder eingeschränkter Durchmischung (z.B. an einem Sonnentag) bewirkt, daß sich die Biomasse in der Deckschicht noch stärker erhöht (über $130 \text{ mg PPC} \cdot \text{m}^{-3}$) und die momentane Nährsalzaufnahme in der produktivsten Schicht den Nährsalzausgleich in der Wassersäule übersteigt. Als Resultat kann sich dann eine bis zum Boden insgesamt hohe Biomasse, deren Maximalwert bei stark reduzierten Nährsalzen in der Deckschicht auftritt, und ein gegenüber den Winterwerten reduzierter Nährsalzgehalt bis zum Boden einstellen.

Die Phytoplanktonblüte über der Bank war im Mai beendet; Chlorophyll Konzentrationen waren auf unter $1 \mu\text{g Chl. a} \cdot \text{l}^{-1}$ gesunken. Aus detaillierten Untersuchungen über das Ende einer Frühjahrsblüte in der Kieler Bucht (Smetacek 1980a, Peinert *et al.* 1982) und aus der Bornholm See (Smetacek *et al.* 1978) ist bekannt, daß dies auf den Verlust des organischen Materials via Sedimentation beruht. Peinert (1985) beschreibt ähnliche Vorgänge im norwegischen Küstenstrom und schließt aus den Ergebnissen auf kurzzeitige aber intensive Sedimentationsereignisse. Es ist anzunehmen, daß auch über dem kanadischen Schelf die Sedimentation das Schicksal der Hauptmasse der Frühjahrsblüte gewesen ist. Mindestens $6 \text{ mg PPC} \cdot \text{m}^{-2}$ müssen dabei die Wassersäule verlassen haben und entweder direkt auf den Schelfbänken zu liegen kommen oder durch Lateraltransport am Kontinentalhang abgelagert worden sein. Ein Indiz für einen Eintrag pelagischen Kohlenstoffs ins Benthos der Schelfbänke ist das umfangreiche und stark kommerziell genutzte Vorkommen filtrierender Muscheln (*Placocopecten magellanicus*, Dickie 1955). Grant (pers. Mitt.) diskutiert den lateralen Eintrag partikulären Kohlenstoffs am Kontinentalhang vor Nova Scotia und hebt hervor, daß, da die benthische Biomasse am Hang eine Größenordnung über der des Schelfes liegt, der Hauptanteil des auf dem Schelf produzierten Materials erst am Hang von benthischen Organismen gebunden wird. Graf (pers. Mitt.) vermutet ähnliches am Kontinentalhang vor Nord-Norwegen, an dem in ca. 1300 m Tiefe ein Maximum benthischer Biomasse und Aktivität gemessen wurde. Vor diesem Hintergrund lassen sich zwei unterschiedliche benthische Lebensgemeinschaften als Konsumenten des Phytoplanktonkohlenstoffs der Frühjahrsblüte erkennen: Während und kurz nach der Blüte wird organisches Material durch Filtrierer (Metazoen) auf dem Schelf (vor allen auf den Bänken) gebunden; der restliche und weitaus größte Teil der Blüte dient den Organismen des Kontinentalhanges (vermutlich überwiegend Protozoen) als Nahrungsquelle. Bilanzen dieses Kohlenstofftransportes werden aber erst durch Bestimmung der Raten von Sedimentation und Lateraltransport sowie über die Messung benthischer Aktivität möglich und stehen für dieses Gebiet zur Zeit aus.

Die Nährsalz- ($3 \mu\text{M NO}_3^- \text{-N}$) und Chlorophyllverteilung (unter $1 \mu\text{g} \cdot \text{l}^{-1}$) im Mai in der Deckschicht, die durch die Thermokline auf allen Stationen vom nährsalzhaltigen Tiefenwasser abgetrennt war, deutet auf den sommerlichen Zustand im Pelagial hin. Da für diese Zeit keine Phytoplanktonproben vorliegen und aus früheren Untersuchungen keine Informationen über Phytoplanktonarten der Sommerpopulation bekannt sind, kann nur aus angrenzenden Gebieten auf das Artenspektrum auf Brown's Bank im Sommer geschlossen werden. Im St. Lawrence Estuar (Levasseur *et al.* 1984) und im Schelfgebiet vor New York (Casper und Stepien 1984) dominieren zu dieser Zeit vor allem kleine Diatomeen (*Chaetoceros debilis*, *Leptocylindrus minimus*, *L. danicus*, *Nitzschia seriata*), μ - und Dinoflagellaten (*Ceratium tripos*). Auch in europäischen Gewässern sind diese Arten typische Vertreter sommerlicher pelagischer Systeme, die auf regenerierter Produktion (definiert nach Dugdale und Goering 1967) basieren, da der Eintrag neuer Nährsalze aus tieferen Wasserschichten durch die Ausbildung starker Sprungschichten unterbunden wird (Smetacek und Pollehne im Druck).

Zooplankton

Verteilung und Entwicklung des Zooplankton auf dem Nova Scotia Schelf und auf den Schelfbänken sind in zahlreichen Arbeiten beschrieben worden. Die Zooplanktonkonzentration nimmt auf dem Schelf im Spätherbst auf unter $1000 \text{ Ind} \cdot \text{m}^{-3}$ ab (Dugas 1984); überwinternde Zooplankter wandern in tiefere (weit unterhalb 200 m) Wasserschichten und verharren dort bis zum nächsten Frühjahr. *Calanus glacialis*, *C. hyperboreus* und adulte *L. retroversa*, die als arcto-boreale Arten klassifiziert werden (Fish und Johnson 1937, Grainger 1963, Colebrook 1964, Briggs 1974, Longhurst *et al.* 1984) bestimmen die biomassearmen (unter $50 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$) Populationen im Winter. Im Frühjahr, während und kurz nach der Phytoplanktonblüte, wächst auf den Schelfbänken und am Schelfhang beginnend eine vorwiegend aus Copepodennauplien und jungen Copepoditstadien bestehende Zooplanktonpopulation heran, deren jährliches Maximum (ca. $250 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$, $12 \text{ g ZPC} \cdot \text{m}^{-2}$,

Sameoto 1978, 1982) im Sommer an der Schelfkante beschrieben ist. Vor diesem Hintergrund jährlicher Zooplanktonsuccession werden im folgenden für die wichtigsten Zooplankter Verteilungsmuster auf dem Schelf, Art der Überwinterung und Beginn erneuter Aktivität im Frühjahr diskutiert und in Beziehung zu den anderen Abläufen im Pelagial gestellt.

C.glacialis und C.hyperboreus kamen während der hier durchgeführten Untersuchungen ausschließlich als Adulte auf dem südwestlichen Nova Scotia Schelf vor. Da C.glacialis und C.hyperboreus als arcto-boreale Arten beschrieben sind (Grainger 1983), muß davon ausgegangen werden, daß sie aus weiter nördlich gelegenen Meeresgebieten angetrieben wurden (Tremblay und Roff 1983a). Ihr Vorkommen war auf dem Schelf auf die Wintermonate konzentriert, in denen der Phytoplanktonbestand in der Wassersäule die geringsten Werte im Jahresverlauf aufwies. Ob diese Tiere freßaktiv waren, kann hier nicht abschließend geklärt werden. Auch Reproduktion von C.glacialis und C.hyperboreus wurde weder direkt (durch an Weibchen haftende Eier) noch indirekt (durch Auftreten von Nauplien und Copepodite) beobachtet. Dieses Ergebnis steht im Gegensatz zu Beobachtungen von Dugas (1984), die einen wenn auch geringen Bestand von C.glacialis Copepoditen im Frühjahr auf dem Schelf nachwies. Dieser Bestand war, verglichen mit den anderen Zooplanktonarten, in Biomasse und wahrscheinlich auch in der Sekundärproduktion um eine Größenordnung kleiner Daher kann hier davon ausgegangen werden, daß diese Arten für die Zooplanktonentwicklung und den Stoffumsatz im Frühjahr auf dem Schelf nur geringe Bedeutung haben.

Ebenfalls fast nur in den Wintermonaten wurden große Adulte (über 2 mm Durchmesser) des Pteropoden Limacina retroversa auf dem Schelf angetroffen, während Jugendformen im April und Mai das Schelfwasser besiedelten. Dies steht in Übereinstimmung mit den Ergebnissen von Dugas (1984), die ein Maximum großer Tiere für den Februar und eines für kleine Tiere im Frühsommer über Brown's Bank beschreibt. Diese Ergebnisse erhärten die Vermutung, die in der Diskussion der Ergebnisse vom Lofotenschelf entwickelt wurde, daß die Art L. retroversa mit wenigen Adulten die Wintermonate überdauert. Einsetzende Reproduktion im Frühjahr, ein Prozess, dessen Dokumentation für diese Art noch aussteht, erzeugt dann den Bestand junger Tiere im Sommer. Nach Wiborg (1955) ist diese ozeanische Art nur vereinzelt küstennah anzutreffen; sie gelangt jedoch gelegentlich massenhaft durch laterale Vermischungsprozesse, bei denen atlantisches Wasser bis in den Golf von Maine einströmt, in Schelfwasser über Brown's Bank (Redfield 1939). Aus Beobachtungen aus mehreren Profilmfahrten über dem südwestlichen Nova Scotia Schelf im Frühsommer schließen Tremblay und Roff (1983a), daß L. retroversa durch einströmendes atlantisches Tiefenwassers bis auf Brown's Bank verfrachtet wird und anschließend in die oberen Wasserschichten einwandert. Obwohl dieser Pteropode kein Vertreter von Schelfgewässern ist, führt doch, wie am Beispiel der Zooplanktongemeinschaft auf dem Lofotenschelf gezeigt wurde, sein zeitweise massenhaftes Auftreten wahrscheinlich zu erheblichem Umsatz und/oder Verlust von organischer und anorganischer Substanz auch im Pelagial über Brown's Bank.

Nach vorliegenden Erkenntnissen gilt Calanus finmarchicus als wichtigster Vertreter im Zooplankton des Nova Scotia Schelfmeeres. Der Copepode reift zwar schon im Februar nach winterlicher Diapause in über 200 m tiefen, kalten Wasserschichten als Copepodit IV und V zum Adulten heran (McLaren und Corkett im Druck), beginnt aber mit der Reproduktion erst zur Zeit der Phytoplanktonblüte (Marshall und Orr 1972). Die eigenen Ergebnisse bestätigen dieses Entwicklungsmuster, weisen aber zwei überwinternde Populationen, eine im tiefen küstennahen Gewässer und eine im atlantischen Tiefenwasser, aus. Wiederbesiedlung der Deckschichten und Eiablage begannen über der Schelfbank, über der auch die Phytoplanktonentwicklung zuerst auftrat. Laichbereite Calanus wandern demnach vor Beginn der Frühjahrsblüte zur Eiablage in die driftenden Wasserkörper über dem Schelf, in denen sie sich dann (wahrscheinlich aktiv) in dem für das Heranwachsen der Nauplien günstigen ortsstabilen und nahrungsreichen Wasserwirbel über der Bank konzentrieren. In diesen Zonen wird die Höhe der reproduzierten Nauplien Zahl dann vom Bestand überwinternder Weibchen bestimmt, wie Colebrook (1985) an C.finmarchicus des

Nordatlantik und der Nordsee nachwies.

McLaren und Corkett (im Druck) beschreiben eine Sukzession zweier Generationen C.finmarchicus im Jahresgang auf Brown's Bank; aus den vor der Frühjahrsblüte abgelaichten Eiern wachsen bis in den Mai geschlechtsreife Adulte der Sommerpopulation heran. Ihre Eier entwickeln sich zu Copepoditen der nächsten Wintergeneration. Wenn einige Tiere der Wintergeneration ihre Entwicklung zu Adulten fortgesetzt haben und nicht beim Copepoditstadium stehengeblieben sind, und diese Adulten nochmals im Herbst laichen, dann könnten die in dieser Arbeit beobachteten ungewöhnlich hohen Ei- und Nauplienkonzentrationen des Novembers als drittes Reproduktionsmaximum des Jahres angesehen werden. Dies ließe sich mit den hohen Sommertemperaturen von über 15 °C auf dem Schelf erklären, die die Entwicklungszeiten vom Nauplius zum Adulten erheblich beschleunigen (Marshall und Orr 1972). Der Lebenszyklus des an subarktische Verhältnisse angepassten und vermutlich durch großräumigen ozeanischen Wassertransport auf das Nova Scotia Schelf eingebürgerten Copepoden deckt sich somit nicht vollkommen mit dem Jahresgang der Phytoplanktonentwicklung, sodaß es zeitweilig zur Überproduktion von Nachkommen kommt.

Die Höhe der Sekundärproduktion von C.finmarchicus im Frühjahr wurde mit der Methode von Tremblay und Roff (1983b) anhand der Biomassen abgeschätzt. Die berechnete Sekundärproduktion von ca. $0,34 \text{ kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{Tag}^{-1}$, die Calanus finmarchicus demnach im Frühjahr erreichte, bewegt sich in einer Größenordnung, die Mills und Fournier (1979) für das Ökosystem des Nova Scotia Schelfes angenommen und als zu gering für die Erklärung des Energie transfers vom Phytoplankton zum Fisch eingestuft haben. Obwohl die Voraussetzungen der Berechnungen der Produktion unter Zuhilfenahme der P/B-Verhältnisse stark angezweifelt werden (McLaren und Corkett 1984), sieht Banse (1984) die Genauigkeit solcher Produktionsabschätzung als mit der gleichen Fehlerbreite behaftet, wie die anderen von McLaren und Corkett (1984) vorgeschlagenen Methoden. Banse (1984) schlägt daraufhin vor, berechnete Werte der Sekundärproduktion nur als Annäherungen an die bestehenden realen Größen zu verwenden. Trotzdem bleibt die Kritik bestehen, daß physiologische Zustände der Arten (Diapause, Hauptwachstumsphase) sich nicht notwendiger Weise in der Biomasse niederschlagen und somit bei gleicher Biomasse sehr unterschiedliche Aktivitäten (Fressen, Reproduzieren, Assimilieren, Ruhen) auftreten können (McLaren und Corkett 1984). Als Ergebnis dieser Diskussion werte ich die berechnete Höhe der Sekundärproduktion als erste Näherung an in situ Situationen. Da C. finmarchicus während der Reproduktionsphase im Frühjahr weder von seinen winterlichen Fettreserven lebt, noch diese aufbaut (Marshall und Orr 1972), kommt die assimilierte Nahrung somit dem Erhalt und dem Wachstum der Population zugute.

C.finmarchicus, dessen Kotballen zu Zeiten reichen Nahrungsangebotes mit z.T. unverdaulichem Phytoplankton gefüllt waren, sorgt dann für den Erhalt von Materie in der Deckschicht, wenn seine Kotballen nicht in tiefere Schichten einsinken. Wie schon auf dem Lofotenschelf läßt sich auch hier aus der vertikalen Verteilung der Copepodenkotballen in der Wassersäule schließen, daß über Brown's Bank keine große Sedimentation dieser Fäces stattgefunden haben kann. Weitere Argumente für die Hypothese, daß Copepodenkot keine große vertikale Transportfunktion zugeschrieben werden darf, finden sich bei Smetacek (1980b, 1984), Krause (1981) und Peinert (1985). C.finmarchicus sorgt durch seine Kotballen demnach zum Materietransfer von "Blütensystem" im Frühjahr zum "steady state System" des Sommers.

In anderer Weise als bei C.finmarchicus an die hydrographischen Strukturen des Nova Scotia Schelfes gekoppelt sind Winterruhe und beginnende Reproduktion kleinerer (ca. 1000 µm Länge) Copepoden. Der häufigste Copepode dieser Gruppe war Pseudocalanus elongatus, dessen überwinterte Copepoditstadien (C IV,V) während der Wintermonate in den tiefen küstennahen Stationen konzentriert waren. Im Gegensatz zu C.finmarchicus treten die Nauplien von P.elongatus schon vor Beginn der Frühjahrsblüte über Brown's Bank auf. Seine Reproduktion muß

also durch andere Faktoren als Nahrung beeinflusst sein. Corkett et al. (im Druck) erklären die ab Februar beginnende Reproduktion von P.elongatus mit endogenen Rhythmen. Die Autoren geben aber auch Indizien für laichspezifisches Wanderverhalten von P.elongatus in topographisch begünstigte Wasserkörper (Deckschicht der Schelfbänke und Meeresbuchten an den Küsten). Die weiteren im Verlauf des Sommers auftretenden Kohorten von P.elongatus konzentrieren sich in den nahrungsreichen Zonen solcher Gebiete; ihre Stärke scheint von der aktuellen Nahrungssituation beeinflusst (Corkett und McLaren 1978).

Wie bei Calanus können Kotballen von P.elongatus während der Frühjahrsblüte intakte Phytoplankter und große Mengen Chlorophyll (über 1 ng Chl.a·Kotballen⁻¹, Bathmann und Liebezeit 1986) enthalten. Trifft für diese Kotballen ebenfalls die Annahme zu, daß sie in der Deckschicht verbleiben, sorgt P.elongatus auch in den Schelfgewässern für den Stoffhaushalt in dieser Schicht, die nach dem Absinken der Phytoplanktonfrühjahrsblüte vor allem an Nährsalzen verarmt ist.

Die Art der Überwinterung einiger Acartia-Arten unterscheidet sich von der der schon besprochenen Copepoden. Von Acartia-Arten der Narragansett Bay ist bekannt, daß sie als benthische Dauereier den Winter verbringen, um zum Frühjahr bei Temperaturen über 6 °C die produktive Deckschicht wiederzubesiedeln (Marcus 1984, Sullivan und McManus 1986). Das Erscheinungsmuster von in dieser Arbeit vor allem küstennah und im späten Frühjahr vorgefundenen Acartia-Arten läßt vermuten, daß diese Arten gleiche Überwinterungsstrategien auch auf dem Nova Scotia Schelf verfolgen. Der Beginn der Frühjahrsentwicklung dieser Copepoden ist somit nicht direkt mit der Frühjahrsblüte im Phytoplankton gekoppelt, sondern temperaturabhängig. Da der Beginn der Frühjahrsblüte durch die Ausbildung einer Deckschicht begünstigt wird, die sich ihrerseits durch Temperaturerhöhung stabilisiert, besteht bei Acartia eine indirekte Kopplung von Algenblüte und Nauplienerscheinungen.

Microsetella norvegica, ein kleiner (ca. 450 µm Körperlänge) pelagischer (Hirakawa 1974) harpactoider Copepode, dessen massenhaftes Auftreten (10^4 Ind. · m⁻³) in Meeresbuchten schon seit längerem bekannt ist (Fish 1955, Hiroto und Hara 1975, Townsend 1984), wurde erst kürzlich in Konzentrationen von 10^3 Ind. · m⁻³ auch für das Nova Scotia Schelf beschrieben (Dugas und Koslow 1984). Die von den Autoren erwähnten Konzentrationen stimmen im allgemeinen mit den eigenen Ergebnissen überein, wenngleich dieser Copepode im Winter 1984/85 an den küstennahen Stationen um eine Größenordnung häufiger vorkam. Erklärungen für die Schwankungen in der Häufigkeit von M.norvegica auf dem Nova Scotia Schelf (Fish 1955, Tremblay und Roff 1983a, Dugas und Koslow 1984) können jedoch erst nach genauen Studien seines noch weitgehend unbekanntes Lebenszyklus gegeben werden. Das Vorkommen von Microsetella und somit sein Lebenszyklus könnte an das Auftreten pelagischer Detritusaggregate gekoppelt sein. Rohlke (pers. Mitt.) stellte gehäuftes Vorkommen tropischer und subtropischer pelagischer Harpactoiden an solchen Mikroaggregaten fest.

Oithona (similis ?) stellte, als häufigster Copepode an der Brown's Bank, nur maximal 10 % der Gesamtzooplanktonbiomasse. Aus seiner räumlich/zeitlich homogenen Verteilung folgt, daß Oithona keine besonderen Überwinterungsstadien ausbildet und sich zu allen Jahreszeiten reproduziert. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen gelangen McLaren und Corkett (im Druck), obwohl sie das Oithona Vorkommen in 4 Generationen pro Jahr auf Brown's Bank diskutieren.

Oithona, der als omnivorer Copepode auch Jugendstadien größerer Zooplankter frißt (Turner 1984a), kann somit bestandregulierend wirken. Seine kleinen (150 mal 25 µm) Kotballen sinken wahrscheinlich noch langsamer, als die größerer Copepoden. Somit führt auch die Nahrungsverwertung von Oithona zum Stoffhaushalt in oberen Schichten des Pelagials.

Abschließend können die Zooplankter auf dem Nova Scotia Schelf in mehrere örtlich gebundene Gemeinschaften gruppiert werden, wie es Tremblay und Roff (1983a) anhand eines Temperatur-Salzgehalts-Küstenentfernungs-Gradienten in "inshore, intermediate, offshore" Populationen vorschlagen. In küstennahen Gewässern besiedeln abweichend von der Zusammensetzung des Zooplanktons im restlichen Schelfwasser die neritischen Arten Acartia sp. und Temora longicornis die Deckschicht im Frühjahr. Eine weitere Zooplanktonpopulation bildet sich aufgrund der günstigen Ernährungsbedingungen im Frühjahr über der Bank und wird von C.firmarchicus und P.elongatus dominiert. Eine dritte Gruppe Zooplankter findet sich in tieferen atlantischen Wasserschichten und wird während des Winters von C.firmarchicus Copepoditen, die sich in Diapause befinden, und im Sommer von den großen räuberischen Copepoden Pleuromamma robusta und Euchaeta norvegica bestimmt. Neben diesen drei räumlich und zeitlich abgegrenzten Gruppen findet sich eine vierte Zooplanktongemeinschaft in der Deckschicht über der Schelfkante. Hier kommt es als Folge von Konvergenz von Schelfwasser an der Front zum Atlantikwasser (Herman et al. 1981) zur Akkumulation von Zooplankton. Die Artenzusammensetzung und die Höhe der Biomasse gleicht der über Brown's Bank. Die Ursache der Bildung der unterschiedlichen Zooplanktongruppen küstennah, auf der Bank, in der Deckschicht an der Schelfkante und im atlantischen Tiefenwasser sind in hydrographischen und produktionsbiologischen Faktoren zu suchen. Die unterschiedlich gewichtete Bedeutung der einzelnen Faktoren auf die Zooplanktonzusammensetzung in Raum und Zeit wird in der allgemeinen Diskussion noch weiter erläutert werden.

3.3.2.4. Fischlarven

Der physiologische Zustand von Fischlarven auf dem Nova Scotia Schelf hängt von Ort und Zeit ihres Auftretens in Abstimmung von dem Auftreten des Zooplanktons und dessen Biomasse ab. Koslow et al. (1985) zeigen, daß sich Dorschlarven auf Brown's Bank in hohen Konzentrationen von Nauplien und Copepoditen besser entwickeln, als in angrenzenden weniger produktiven Gebieten. Auch Heringseier und -larven sind auf den flachen Bänken dieser Gegend konzentriert, auf denen sie aufgrund der Strömungsbedingungen längere Zeit gehalten werden (Sinclair und Iles 1985). Zum Sommer verlassen die Jungfische diese "Kinderstuben" und konzentrieren sich nunmehr aktiv an den zu der Zeit produktiven Temperatur - Fronten (Sinclair und Iles 1985). Eine solche produktive Front ist in dieser Arbeit im Mai an der Schelfkante beschrieben und durch hohe Phytoplankton- und Zooplanktonbiomassen charakterisiert worden. In wie weit auch in diesem Fall Planktonbiomasse und Fischlarvenbestand positiv zu korrelieren ist, kann erst nach Abschluß der Auswertung aller Ergebnisse der Gruppe Fischereibiologie (Dalhousie University, Halifax, Prof. Dr. A. Koslow) geklärt werden.



Ergebnisse der Clusteranalysen

Ein statistischer Vergleich aller bearbeiteten Stationen des norwegischen und kanadischen Schelfes und der Gewässer westlich vor Irland hinsichtlich der Zusammensetzung des Zooplanktons (ohne Berücksichtigung gelatinöser Formen) ist im Clusterdiagramm (Abb.45) dargestellt. Bis zum Distanzmaß von "1" wurden alle die Stationen miteinander verbunden, deren Artenzusammensetzung weniger als 1 % verschieden ist. Das Distanzmaß "2" bildet die Grenze aller Stationen, deren Unterschied bis zu 5% beträgt. Stationen, die zwischen Distanzmaßen "2" und "3" geclustert sind, weisen eine signifikant andere Artenzusammensetzung auf. Es sollte die Frage beantwortet werden, ob sich Stationen anhand der vorgefundenen Zooplanktonzusammensetzung zu Gruppen zusammenfassen lassen. Basis der Analysen ist eine 216 mal 68 Datenmatrix, deren verkürzte Form im Anhang wiedergegeben ist.

Die Artenzusammensetzung der drei Untersuchungsgebiete unterschied sich nicht grundlegend voneinander; dennoch bildeten sich einzelne Stationsgruppen heraus, deren gemeinsame Merkmale entweder die Beprobung in gleicher Jahreszeit oder in gleicher relativer Lage auf den Schelfen waren. Die in ihrer Zooplanktonzusammensetzung am deutlichsten von allen anderen abgegrenzte Gruppe wurde von den Stationen im Tiefenwasser jenseits des Norwegen- und Irlandschelfes gebildet, die untereinander jedoch sehr ähnlich waren. Eine zweite Gruppe durch den Zooplanktonbestand auf dem 95 % Niveau korrelierter Stationen umfaßte alle auf dem Lofotenschelf im Frühjahr und über Brown's Bank im Mai untersuchten Wasserkörper. Eine dritte Gruppe vereinigt in Ort und Zeit der Probenahme so unterschiedliche Stationen wie die November-, März- und Aprilstationen auf dem Nova Scotia Schelf, die Stationen vor Irland und die Sommerstationen auf dem Lofotenschelf.

Zusammenfassend ergeben sich aus der Clusteranalyse der Zusammensetzung des Zooplanktons Gruppen, die Stationen ähnlicher Wasserkörper und aus gleicher Jahreszeit (= Systemzustand im Pelagial) verbinden. Die Artenzusammensetzung des Zooplanktons einzelner Wasserkörper bietet im allgemeinen keine Möglichkeiten ihrer geographischen Zuordnung zu Schelfgebieten westlich oder östlich des Atlantiks.

In einer weiteren Korrelationsrechnung wurde der Frage nachgegangen, ob Arten (inclusive gelatinöser Formen) und/oder Entwicklungsstadien einzelner Arten (aus der Gruppe der Copepoden) unabhängig vom jeweiligen Untersuchungsgebiet bevorzugt (= signifikant auf dem 95% Niveau) miteinander vorkamen. Anhand der Clusteranalyse ließen sich zwei Großgruppen, die diejenigen Tiere zusammenfassten, die mit mehr als 95 % Wahrscheinlichkeit gemeinsam vorkamen, klar voneinander unterscheiden (Abb. 46). Zu der ersten Großgruppe gehörten alle Entwicklungsstadien calanoider Copepoden (Eier, Nauplien und Copepodite), die Copepoden P.elongatus, C.finmarchicus, C.helgolandicus, Acartia sp., M.norvegica, Oithona sp. zusammen mit allen Größenklassen des Pteropoden L.retroversa und großen Appendicularien (größer 2000 µm). Alle anderen während dieser Arbeit vorgefundenen Zooplankter bildeten die zweite Großgruppe.

Auf dem 99 % Niveau zeichneten sich in beiden Großgruppen mehrere Untergruppen gemeinsam vorkommender Arten ab. In der ersten Großgruppe waren fünf Tiergemeinschaften erkennbar. In der ersten Gemeinschaft wurden Copepodeneier und Adulte C.finmarchicus statistisch zusammengefasst. Große Copepodite (über 1500 µm Länge) stellten die zweite Gruppe. L.retroversa, große (über 2000 µm) Appendicularien, C.helgolandicus und Acartia sp. waren zu 99% miteinander in Gruppe Drei korreliert. P.elongatus stellte den einzigen Vertreter der vierten Gruppe. Cyclopoide Copepoden der Gattung Oithona und der harpactoide Copepode M.norvegica bildeten hier zusammen mit Nauplien und Kleinen (unter 1000 µm Körperlänge) Copepoditen die fünfte Untergruppe.

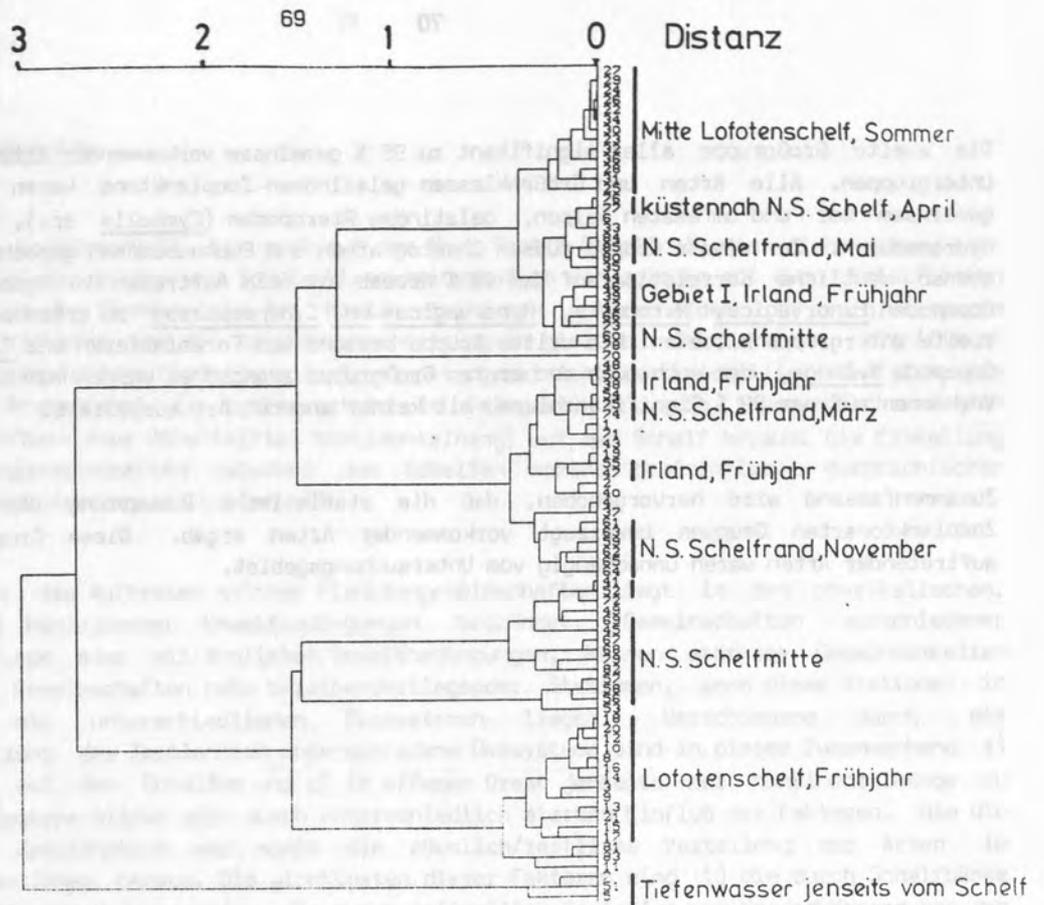


Abb. 45) Clusterdiagramm aller untersuchter Stationen nach Zooplanktonarten. Die Zahlen bezeichnen die Stationen.

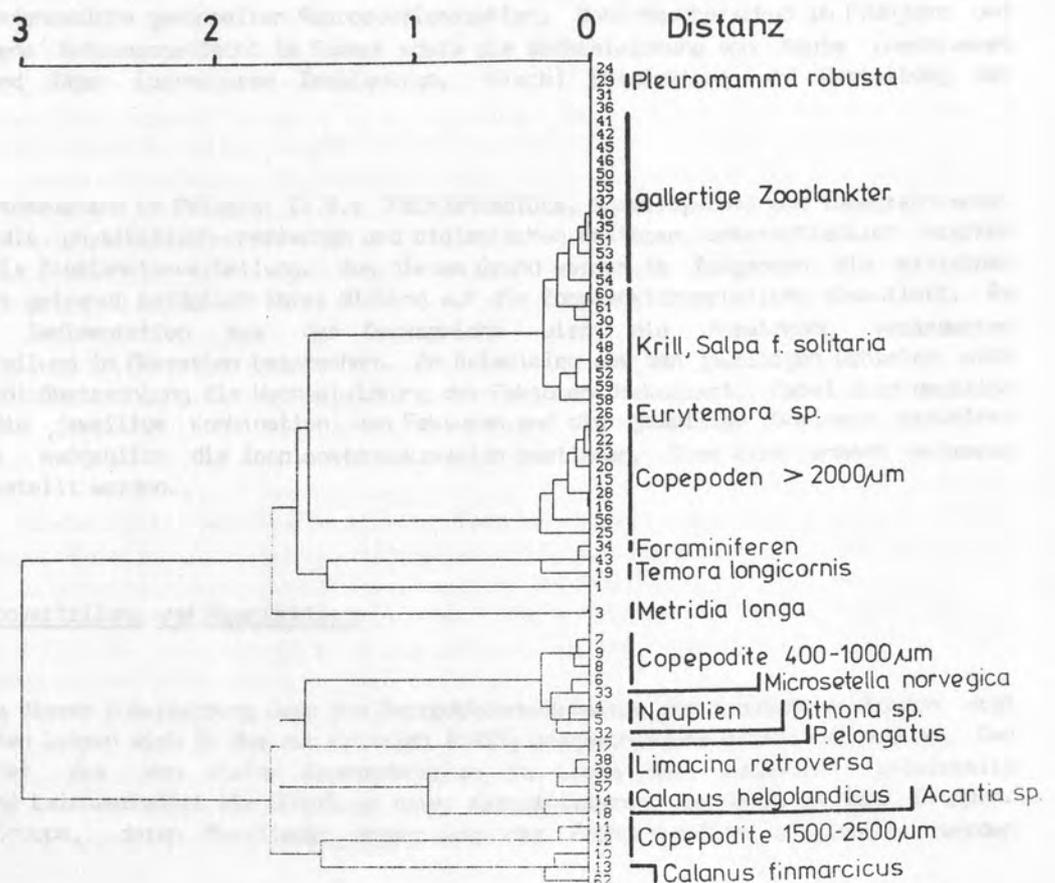


Abb. 46) Clusterdiagramm aller gefundenen Arten nach Stationen. Die Zahlen bezeichnen die Arten bzw. Entwicklungsstadien, von denen die wichtigsten aufgeführt sind.

Die zweite Großgruppe aller signifikant zu 95 % gemeinsam vorkommender Arten enthielt vier Untergruppen. Alle Arten und Größenklassen gelatinösen Zooplanktons kamen wenn, dann nur gemeinsam vor und umfassten Salpen, gelatinöse Pteropoden (Cymbulia sp.), Ctenophoren und Hydromedusen. Zu dieser Gruppe müssen Chaetognathen und Euphausiaceen gerechnet werden. Eine ebenso deutliche Korrelation auf dem 99 % Niveau war beim Auftreten der großen räuberischen Copepoden E.norvegica, P.robusta, H.norvegicus und C.hyperboreus zu erkennen, die damit die zweite Untergruppe bildeten. Die dritte Gruppe bestand aus Foraminiferen und I.longicornis. Der Copepode M.longa, der auch noch der ersten Großgruppe zugeordnet werden mußte, war in seinem Vorkommen auf dem 99 % Signifikanzniveau mit keiner anderen Art korreliert.

Zusammenfassend wird hervorgehoben, daß die statistische Auswertung des Vorkommens von Zooplanktonarten Gruppen bevorzugt vorkommender Arten ergab. Diese Gruppen gemeinsamen auftretender Arten waren unabhängig vom Untersuchungsgebiet.

4. Allgemeine Diskussion

Sowohl auf dem Lofotenschelf als auch auf dem Nova Scotia Schelf ließen sich anhand der statistischen Analysen küstennahe Zooplanktongemeinschaften von solchen auf den Schelfbänken und von denen an den Fronten über den Kontinentalhängen unterscheiden. In vergleichbaren Regionen beider Schelfe war die Artenzusammensetzung in gleichen Jahreszeiten signifikant ähnlich. Als Kriterien der Einteilung in Zooplanktongemeinschaften kristallisierten sich die Jahreszeit der Probennahme (= Systemzustand im Pelagial) und die topographische Region (Küstennah, Schelfbank oder Schelfmitte, Kontinentalhang) auf dem Schelf heraus. Die Einteilung von Zooplanktongemeinschaften zwischen den Schelfen anhand großräumiger geographischer Kriterien erscheint dagegen wenig sinnvoll.

Die Ursache für das Auftreten solcher Planktongemeinschaften liegt in den physikalischen, chemischen und biologischen Umweltbedingungen begründet. Gemeinschaften verschiedener geographischer Lage aber mit ähnlichen Umweltbedingungen, können stärkere Gemeinsamkeiten aufweisen, als Gemeinschaften nahe beieinanderliegender Stationen, wenn diese Stationen in Wasserkörpern mit unterschiedlichen Ökosystemen liegen. Verschiedene durch die Artenzusammensetzung des Zooplankton unterschiedene Ökosysteme sind in diesem Zusammenhang a) küstennah, b) auf den Schelfen und c) im offenen Ozean jenseits der Kontinentalhänge zu finden. Diese Systeme bilden sich durch unterschiedlich starken Einfluß der Faktoren, die die Sukzession des Zooplankton und somit die räumlich/zeitliche Verteilung der Arten im Jahresverlauf bestimmen, heraus. Die wichtigsten dieser Faktoren sind 1) die durch Schelfbänke und Fjorde beeinflusste Hydrographie, die durch zeitweilige Isolation von Wasserkörpern von den küstenparallelen Strömungen gekennzeichnet ist, 2) die Nahrungsbedingungen der Zooplankter, die von der Wachstumsruhe der Phytoplankter im Winter, dem diskreten Beginn der Frühjahrsblüte und der kontinuierlichen Primärproduktion im Sommer geprägt wird und 3) die darauf abgestimmte Biologie der Zooplankter selbst. Vom letzteren beeinflussen vor allem die Art der Winterruhe, die an die Frühjahrsblüte gekoppelten Reproduktionszyklen, Nahrungsüberschuß im Frühjahr und das ausgeglichene Nahrungsgeflecht im Sommer sowie die Wechselwirkung von Beute (herbivorem Zooplankton) und Jäger (carnivorem Zooplankton, Fisch) Entwicklung und Verteilung der Zooplankter.

Je nach dem Systemzustand im Pelagial (z.B.: Frühjahrsblüte, Sommersystem) und topographischer Region haben die physikalisch-chemischen und biologischen Faktoren unterschiedlich starken Einfluß auf die Zooplanktonverteilung. Aus diesem Grund werden im folgenden die einzelnen Faktoren zuerst getrennt bezüglich ihrer Wirkung auf die Zooplanktonverteilung diskutiert. Am Beispiel der Sedimentation aus der Deckschicht wird die Auswirkung veränderter Zooplanktonverteilung im Ökosystem besprochen. An Beispielen aus den jeweiligen Gebieten wird dann in der Schlußbetrachtung die Wechselwirkung der Faktoren diskutiert. Dabei wird deutlich werden, daß die jeweilige Kombination von Faktoren und die jeweilige Dominanz einzelner Faktorengruppen maßgeblich die Zooplanktonsukzession bestimmen. Dies wird anhand mehrerer Graphiken dargestellt werden.

4.1. Zooplanktonverteilung und Reproduktion

Die Ergebnisse dieser Untersuchung über das Reproduktionsverhalten der Zooplankter in den drei borealen Gebieten lassen sich in das von Heinrich (1962) vorgeschlagene Schema einordnen. Der Autor verwendet das von vielen Copepodenarten im Laufe der Evolution entwickelte unterschiedliche Laichverhalten als Grundlage einer Klassifizierung der Arten in drei Gruppen. Zur ersten Gruppe, deren Mitglieder nicht vor der Frühjahrsblüte ablaichen, werden

C.finmarchicus, P.elongatus, P.parvus, C.hamatus, A.clausi gezählt. Arten, die fakultativ in oder außerhalb von Perioden des Algenwachstums laichen und dabei der Bruterfolg unabhängig vom Phytoplanktonbestand ist (C.cristatus, C.plumchrus), bilden die zweite Gruppe. Hierzu müssen auch die ozeanisch vorkommenden E.norvegica und P.robusta gerechnet werden. Weiterhin gehören dieser Gruppe noch M.longa, C.hyperboreus, M.pygmeus an, die im Winter und vor der Frühjahrsblüte ihre Nachkommen produzieren. In der dritten Gruppe werden ganzjährig reproduzierende Copepoden, deren Bruterfolg vom Phytoplanktonbestand abhängt (P.elongatus, O.similis, A.longiremis, A.bifilosa, E.hirodinoides und viele tropische Arten), vereinigt.

Da auf den Schelfen die Copepoden der ersten Gruppe, im atlantischen Zwischenwasser die der zweiten und küstennah die der dritten Gruppe (nach Heinrich 1962) dominierten, mußte dies Auswirkungen auf das Vorkommen der adulten Zooplankter und deren Nachkommen gehabt haben.

Colebrook (1985) hat erstmals an C.finmarchicus durch die Auswertung der langjährigen Untersuchungen über die horizontale Zooplanktonverteilung im Nordatlantik nachgewiesen, daß Bestand und Verteilung der überwinternden Copepoditstadien Höhe und Verbreitung der Nauplienpopulation im Frühjahr bestimmen. Das Vorkommen der Nauplien war in dieser Arbeit mit dem mehrerer Copepoden (P.elongatus, C.helgolandicus, C.finmarchicus und Acartia sp.) korreliert. Diese Copepoden begannen mit der Reproduktion zur Frühjahrsblüte des Phytoplanktons. Der Ort dieser Reproduktion wurde durch die hydrographischen Rahmenbedingungen (siehe auch Kap. 4.5.) geprägt. Die Nauplienkohorten des Frühjahres bildeten die Kohorten der Copepodite und Copepoden im Sommer. Ort und Zeit der Reproduktion der Copepoden bestimmen also die Abfolge der sich entwickelnden Generationen.

4.2. Zoo- und Phytoplanktonverteilung

Die Eiproduktion und die Entwicklung der neuen Generationen der im Frühjahr zahlreich auf den Schelfen vorkommenden dominierenden Copepoden, die der ersten Reproduktionsgruppe nach Heinrich (1962) angehören, ist von Zeitpunkt und Ort der Phytoplanktonfrühjahrsblüte abhängig. Dies wurde besonders ausführlich anhand der Ergebnisse vom Lofotenschelf diskutiert, gilt aber auch für das Nova Scotia Schelf. Das zu dieser Zeit überreiche Nahrungsangebot wird von den Überwinterern (C.finmarchicus) zur Oogenese benötigt. Die Copepodennauplien, die noch zum "passiven Plankton" gerechnet werden müssen, sind bis zur ihrer Entwicklung zu Copepoditen auf ausreichendes und abhängig von den Arten auch auf ein nahezu kontinuierliches Nahrungsangebot angewiesen. Dieses Nahrungsangebot finden die Nauplien in den Zonen hoher Phytoplanktonkonzentrationen; Nahrungsbegrenzung ist an solchen Orten höchst unwahrscheinlich. Die Verteilung dieser Entwicklungsstadien der Copepoden ist demnach im Frühjahr vom räumlichen und zeitlichen Auftreten der Phytoplanktonblüte abhängig.

Im Sommer scheint, wie in der Diskussion der Ergebnisse vom Lofotenschelf erläutert, die Zooplanktonverteilung gleichmäßiger als im Frühjahr zu sein. Die Hauptbiomassen von Zoo- als auch von Phytoplanktern konzentrierten sich zu dieser Zeit auf die durch ausgeprägte Thermoklinen stabilisierten Deckschichten der untersuchten Gebiete. Hier fand vermutlich auch der Großteil des Nahrungstransfers zwischen den Organismengruppen statt. Im Gegensatz zum Frühjahr, wo sich eine einfache Nahrungskette (Phytoplankton-Zooplankton) ausgebildet hatte, beherrschte im Sommer ein Nahrungsgeflecht das Pelagial der Deckschichten. Die Verflechtung der Nahrungsbeziehungen war zu dieser Zeit durch das gleichzeitige Vorhandensein eines breiten Spektrums an Konsumenten, wie dem zahlreichen Vorkommen von Protozooplanktern, aller Entwicklungsstadien der Copepoden und einer Vielzahl anderer Zooplanktonarten, die am weitesten ausgebildetste des ganzen Jahres. Die Zooplanktonbiomasse betrug im Sommer etwa das fünffache

der Phytoplanktonbiomasse; dieses Verhältnis blieb über mehrere Wochen relativ konstant. Da der Phytoplanktonbestand nicht binnen kurzem abgegrast war, können die Zooplankter zu dieser Zeit nur die "Produktion" der Phytoplankter gefressen haben. Der Begriff der "Nahrungsbegrenzung für Zooplankton" erfaßt diesen Zustand im sommerlichen Pelagial höchst unvollkommen. Meiner Meinung nach handelt es sich vielmehr um ein (durch Evolution) ausbalanciertes Verhältnis von Nahrungsangebot und -nachfrage. Dieses Gleichgewicht kann durch "unerwartete" Ereignisse, wie z.B. das Auftreten riesiger Herbivorenschwärme, gestört werden. Die Salpen vor dem irischen Schelf im Frühjahr führen zu so einem Ungleichgewicht in der Nahrungsnetzwerk. Auf Grund solcher Ereignisse kann Nahrung für andere Zooplankter im Sommer limitierend für Wachstum und Reproduktion werden. Im allgemeinen führt aber erst das Ende der pflanzlichen Wachstumsperiode zu einer Verringerung der Zooplanktonbiomasse und zum Verschwinden überwinternder Zooplankter aus der Deckschicht.

Die Nachkommen der Copepoden, die sich außerhalb hoher Phytoplanktonproduktion entwickelten (Arten der zweiten Gruppe nach Heinrich 1962), müssen an das dann herrschende "Nahrungsvakuum" angepaßt sein. Verschiedene Möglichkeiten der Anpassung sind denkbar: Die Nauplien sind so zahlreich, daß Kannibalismus zwar zur starken Mortalität in der Nauplienpopulation führt, aber dadurch einige Nauplien zu Adulten heranwachsen können. Konzentration der Nauplien an Aggregaten und/oder anderem Detritus durch entsprechende Eiablage ist ein weiterer denkbarer Mechanismus, der der Versorgung der Brut dienlich wäre. Nekrophagische oder parasitische Ernährungsweise von Nauplien an den Elterntieren oder anderen Zooplanktern würde die Copepodennachkommen ebenfalls von Pflanzenwachstum unabhängig machen. Alle hier postulierten Ernährungsweisen von Nauplien würden dazu führen, daß ihre Verteilung und Entwicklung unabhängig von der pflanzlichen Wachstumsperiode wäre. Um die hier skizzierten Vermutungen über Mechanismen der Naupliernahrung zu verifizieren, sind weitere intensive Feldstudien über Ort und Zeit der Reproduktion sowie Laboruntersuchungen zur Naupliernahrung erforderlich.

4.3. Fraßdruck auf Herbivore durch andere Copepoden

Fraßdruck durch Carnivore auf den Schelfen scheint für die Zooplanktonverteilung von untergeordneter Bedeutung zu sein. Nur im Untersuchungsgebiet über dem Kontinentalhang vor der irischen Küste wurden starke Anzeichen für eine Beeinflussung der Zooplanktonverteilung durch Wegfraß registriert. In der entsprechenden speziellen Diskussion wurde ausgeführt, daß große greifende Copepoden (P.robusta, E.norvegica) den Bestand von Calanus örtlich begrenzt dezimierten. Die großen Greifer wurden auch am Lofotenschelf und am Kontinentalhang vor Nordostamerika angetroffen, aber ihre Bestände (in Individuenzahl $\cdot m^{-3}$) waren dort um ein Drittel niedriger als vor Irland. Die Anzahl der Greifer reichte vor Norwegen und Kanada nicht aus, den Herbivorenbestand im Frühjahr und Sommer erkennbar zu vermindern. Nur im Winter, wenn sich Euchaeta in den tiefen Wasserschichten jenseits des Kontinentalhanges aufhält, in denen Calanus Copepodite ihre Winterruhe verbringen, könnten die Greifer diesen Bestand meßbar dezimieren. Die überwinternden Copepoden stellen zu dieser Zeit leicht zu greifende und sehr energiereiche Nahrung dar. Gerade zu dieser Zeit produziert Euchaeta die Hauptmasse ihrer Nachkommen. Die Vermutung liegt nahe, daß sie vorher die mit Fettreserven angefüllten und bewegungsträgen Calanus Copepoditen gefressen haben. Ob dies den Bestand der Überwinterer jedoch signifikant reduziert, ist bislang unbekannt.

Der Lebenszyklus Herbivorer seinerseits beeinflußt auch die Aktivität und das Vorkommen der Greifer, wie dies das Reproduktionsverhalten von E.norvegica gezeigt hatte. Solche Beeinflussung der Verteilung und der Reproduktion großer Copepoden durch die Nahrungsorganismen wurde nur jenseits der Schelfe aber nicht auf ihnen beobachtet.

4.4. Zooplanktonverteilung und Fischentwicklung

Die lokale Verringerung des Zooplanktonbestandes durch Fischschwärme in Deckschichten ist dokumentiert, obwohl sich die meisten Arbeiten mit dem umgekehrten Einfluß, also der Entwicklung der Fischlarven in Abhängigkeit vom Zooplanktonbestand befassen (z.B. Koslow 1983). Carnivore fressen Schneisen in einen homogenen Herbivorenbestand und tragen somit zur Bildung von Patchess bei (Schnack et al. im Druck). Dadurch wird wahrscheinlich das Wachstum des Phytoplanktons örtlich gefördert (Brainbridge 1953); denn ein durchziehender Carnivorenschwarm hinterläßt sowohl Schneisen im Herbivorenbestand als auch Fahnen gelöster ausgeschiedener anorganischer Substanzen (Brainbridge 1953), die dem Phytoplankton als Nährsalze dienen können. Ob Fraß eines hohen Bestandes von Fischlarven zur signifikanten Verringerung des Zooplanktonbestandes innerhalb eines Wasserkörpers (wie z.B. im Wirbel über Brown's Bank) führen kann, bedarf jedoch noch der Klärung.

Die Fischbrutgebiete und die Laichzeiten einiger Fischarten fallen übereinstimmend in den beiden untersuchten Schelfmeeren mit dem Maximum im zeitlichen/räumlichen Vorkommen der Zooplanktonreproduktion zusammen. Auf dem Lofotenschelf und im Vestfjord laicht der Dorsch zwischen März und April (Bjørke 1981) im gleichen Gebiet und zur gleichen Zeit des Reproduktionsmaximums von C.finmarchicus (Skreslet 1981). Zooplankton- und Fischbrut sind in ähnlichem Maße an hydrographischen Fronten und wahrscheinlich auch an Schichten wie der Thermokline konzentriert; das Auftreten solcher Schichten ist für die Verteilung und den Erfolg der Larven wahrscheinlich wesentliche Voraussetzung (Ellertsen et al. 1981). Auch auf dem Nova Scotia Schelf laichen Dorsch und Köhler über den Schelfbänken zu Zeiten starker Zooplanktonentwicklung. Auch hier sind Menge und Erfolg der Fischbrut und des Zooplanktons von den genannten hydrographischen Rahmenbedingungen abhängig (Koslow 1983, Sinclair et al. im Druck). Aufgrund dieser Tatsachen ist es wahrscheinlich, daß Fischlarven am Zooplanktonbestand fressen und diesen örtlich und zeitlich begrenzt dezimieren.

Nur Spekulationen lassen sich über den Fraßdruck wagen, den Zwischenwasserfische auf zur Winterruhe abgesunkene Calanus bzw. auf große immer in solchen Tiefen lebende Copepoden (Euchaeta, Pleuromamma) ausüben. Aus dem sauerstoffarmen Mesopelagial des Roten Meeres ist bekannt, daß besonders in den Schichten Zooplanktonansammlungen vorkommen, wo der Sauerstoffgehalt nicht mehr ausreichend hoch für Fische ist (Weickart 1982). Die Zooplankter entziehen sich hier also aktiv dem Fraßdruck der Fische. Das nordatlantische Mesopelagial weist keine solche Sauerstoffarmut auf (Dietrich et al. 1975). Die trägen energiereichen Überwinterungsstadien von Calanus sollten daher leicht erreichbares Futter für planktivore Fische darstellen.

Von den mesopelagischen Fischen sind bisher nur die Myctophiden und hiervon besonders Benthosema glaciale bezüglich ihres Fraßverhaltens näher untersucht (Gjøsaeter 1973, Hopkins und Baird 1977, Kinzer 1982, Roe und Badcock 1984). Alle Autoren stellen dabei übereinstimmend fest, daß die Myctophiden tagsüber bevorzugt Tiefen zwischen 150 und 400 m aufsuchen, aber dort keine Nahrung aufnehmen. Der Nahrungserwerb findet nachts in den oberen 100 m (meistens sogar oberhalb 50 m) statt. Copepoden stellen 50 bis 90 % der in den Fischmägen gefundenen Nahrung (Kinzer 1982). All diese Untersuchungen wurden entweder zwischen Frühjahr und Herbst oder in subtropischen Gewässern, die nicht die ausgeprägte Winterruhe der Copepoden aus borealen Meeren aufweisen, durchgeführt. Es fehlen jedoch noch Informationen über das Fraßverhalten und somit über den Nahrungsdruck auf Zooplankter, den mesopelagische Fische in borealen Gewässern im Winter ausüben.

4.5. Zooplanktonverteilung und physikalische Faktoren

Die Hydrographie hatte durch eine Reihe von Prozessen, von denen Zeitzschel (1978) einige bezüglich ihres Einflusses auf die Planktonverteilung diskutiert (z.B.: Auftrieb, Süßwassereintrag, Wirbel, Inselzirkulation, Turbulenzen durch Einstrahlung, Wellen, Gezeiten und interne Wellen), direkt oder indirekt Einfluß auf Verteilung und Entwicklung der Zooplankter in den untersuchten Gebieten. Indirekt wirken physikalische Faktoren über die Ausbildung der Sukzession im Phytoplankton, die ihrerseits die Sukzession der Zooplankter beeinflusst, wie in den Diskussionen über die Zooplanktonreproduktion (Kapitel 4.1.) und die Phytoplanktonverteilung (Kapitel 4.2.) deutlich wurde. Direkt wirken diese Faktoren durch Konzentration oder Verdriftung der Zooplankter durch Strömungen und/oder durch Absperrung von Wasserkörpern durch horizontale oder vertikale Fronten, die von vielen Arten nicht durchquert werden. Solare Einstrahlung und Wetter sind die übergeordneten auch die Hydrographie steuernden Faktoren. Im folgenden werden zuerst die Wirkungen der physikalischen Faktoren auf die Phytoplankton Sukzession besprochen. Anschließend wird die direkte Auswirkung der Hydrographie auf die Zooplanktonverteilung abgehandelt.

Allgemein für den Beginn der Frühjahrsproduktion des Phytoplanktons ist neben ausreichenden Nährsalzen und genügender Einstrahlung die Ausbildung stabiler Schichtung notwendige Voraussetzung (Lebrasseur et al. 1984, Smetacek und Passow in Vorber.). Die Ausbildung dieser Schichtung kann auf beiden Schelfen durch die Erhöhung der Wassertemperatur an der Meeresoberfläche durch die verstärkte Einstrahlung erfolgen. Diese Erwärmung kann jedoch erst dann dauerhafte Stabilität erzeugen, wenn die Wassermassen den jeweiligen Strömungssystemen für mehrere Wochen entzogen werden, da die in fließenden Wasserkörpern wirkenden Kräfte stete Durchmischung verursachen. An hydrographischen Fronten, an denen starke Dichtegradienten durch Wasserkörper unterschiedlichen Salzgehaltes hervorgerufen werden, treten Stabilitäten unabhängig von der Einstrahlung ganzjährig auf. Wie in den speziellen Diskussionen ausgeführt, finden sich in den beiden Schelfgebieten regional topographische Gegebenheiten (Brown's Bank, Vestfjord), die solche Wasserberuhigung im Frühjahr und Sommer begünstigen und hydrographische Fronten, die ganzjährig und vorwiegend über den Kontinentabhängen anzutreffen sind.

Die Einstrahlung in den beiden Schelfgebieten, die geographisch weit auseinanderliegen, ist im Frühjahr (und natürlich im Herbst) fast gleich. Während die Lofoten von 67 und 69 Grad nördlicher Breite begrenzt werden, liegt Brown's Bank zwischen 42 und 43 Grad Nord etwa 2700 km südlicher. Auf dem Lofotenschelf ist der Jahresgang im Lichtklima durch ganztägige Dunkelheit im Winter und 24 stündige Einstrahlung im Sommer geprägt; die Einstrahlung über dem Nova Scotia Schelf ist, mit nur um einige Stunden im Sommer längerer Hellperiode als im Winter, in etwa 5 fach höher als bei den Lofoten. Trotz dieser erheblichen Unterschiede in der Einstrahlung während des Winters beträgt auf den Schelfen beider Gebiete der Jahresmittelwert der Wassertemperatur an der Oberfläche im Frühjahr durchschnittlich 6 °C. Sehr ähnlich sind ebenfalls die winterlichen und sommerlichen Durchschnittstemperaturen. Erklärbar ist dieses Paradoxon, wenn man sich die Herkunft der die Schelfsysteme bestimmenden Wassermassen vergegenwärtigt. Die Wassermassen des Golfstromsystems führen überdurchschnittlich warmes Wasser über das Lofotenschelf; der kalte Labradorstrom bewirkt die für die geographische Lage vergleichsweise niedrige Temperatur der Wassermassen über dem Nova Scotia Schelf.

Aus diesen Tatsachen wird verständlich, daß im langjährigen Mittel der Beginn der durch Diatomeen gebildeten Phytoplankton"blüte" in beiden Gebieten im April zu erwarten ist (Rey 1981, Fournier et al. 1984). Räumlich setzt die Blüte an den Fronten und über den Schelfbänken ein. Während auf dem Lofotenschelf die Menge des in dieser Zeit produzierten Phytoplanktons den

Begriff "Blüte" rechtfertigt, sind, mit Ausnahme der in dieser Arbeit vorgestellten Ergebnisse, ähnlich hohe Biomassen über dem Nova Scotia Schelf bisher noch nicht beschrieben worden. Trotzdem ist die Bildung neuer autotropher Biomasse während des Frühjahres auch in diesem Gebiet ausreichend dokumentiert (Mills und Fournier 1979). In beiden Gebieten ist dies auch Ort und Zeit des beginnenden Aufbaues der Zooplanktonbiomasse.

Von den physikalischen Größen wirkt sich direkt vor allem die Hydrographie auf die Verteilung der Zooplankter auf den Schelfen aus. Sinclair et al. (im Druck) vertreten dazu die Auffassung, daß "...the physical oceanographic processes of advection and diffusion can have a direct impact (i.e. without links through primary production) on population abundance of zooplankton as well as on fish populations during their early life history stages." Grundlagen dieser Schlußfolgerung sind die intensiven Analysen der Zooplanktonverteilung des Nordostatlantiks (Colebrook 1978, 1979, 1981, 1982a, 1982b, 1982c, 1984, 1985, Colebrook und Taylor 1984, Gerrod und Colebrook 1978, Radach 1984). Colebrook folgert in seinen Arbeiten, daß unterschiedlicher Energiefluß in einer einfachen linearen Nahrungskette die beobachteten Schwankungen der Biomasse zwischen den Jahren nicht hervorrufen kann. Stattdessen werden die Auswirkungen des Golf- Nordatlantik- Stromsystems auf periphere Systeme immer deutlicher (Garrod und Colebrook 1978). Dies hat Konsequenzen bis in den Fischbestand hinein. Großskalige ozeanische Zirkulationen beeinflussen zumindest den Dorschfang auf dem Nova Scotia Schelf und im Gulf of Maine (Sinclair et al. im Druck).

Im Nordatlantik wird die Verteilung des Zooplanktons nicht nur auf den Schelfen sondern auch großräumiger überwiegend von der Hydrographie bestimmt. Die Wasserkörper aller größeren geographisch getrennten Gebiete des Nordatlantiks sind durch oberflächennahen Strömungssysteme miteinander verbunden (Dietrich et al. 1975). Aus dem Golfstromsystem und dem Nordatlantikstrom, der Wasser aus der Sargasso See und von der Ostküste Nordamerikas bis nach Nord-Europa führt, entwickelt sich der Norwegenstrom, der bis in die Barentsee wirkt. Aus dem Nordmeer führt der Ostgrönlandstrom polares Wasser nach Süden und trifft sich mit dem nordwärts fließenden Westgrönlandstrom, der in die Baffin Bay mündet. Aus ihr wird der Labradorstrom gespeist, der nach Südwesten an der Ostküste Nordamerikas entlangfließt bis er am Golfstrom endet. Über die Zeitskalen des Wassertransportes entlang der skizzierten Strömungssysteme, die hier nur sehr vereinfacht dargestellt werden konnten, fehlt noch jede genaue Information; sie liegen wahrscheinlich im Bereich einiger Jahre. Die Zooplankter reagieren vermutlich artspezifisch und nicht als zusammenhängende Population in diesem dynamischen hydrographischen System (Colebrook 1985).

4.6. Sedimentation und Zooplanktonverteilung

Der Beitrag der Zooplankter an der Sedimentation aus den oberen Schichten des Pelagials ist ausführlich von Angel (1984) zusammengefaßt worden. Im wesentlichen vertritt der Autor dabei die Meinung, daß absinkende Copepodenkotballen erheblich zum Partikelverlust aus der Deckschicht beitragen. Aus eigenen Daten und aus weiteren Beobachtungen der Verteilung von Kotballen (Smetacek 1980b, Krause 1981, Peinert 1985, Smetacek 1984, Bathmann und Liebezeit 1986) wurden darüber hinaus in der vorliegenden Arbeit weitergehende Vorstellungen über die Rolle der Kotballen in pelagischen Systemen entwickelt. Von Herbivoren abgeschiedene Kotpartikel sinken nach diesen Vorstellungen nur dann in tiefere Wasserschichten, wenn sie 1) sehr groß sind (Salpen-, Krill-, Anchoviskot; Fowler und Small 1974, Iseki 1981), 2) viel anorganisches und schweres Material enthalten (Honjo und Roman 1978, Honjo 1982) oder 3) in tiefen licht- und turbulenzarmen Wasserschichten poduziert wurden (Bathmann 1984). Kotpartikel verbleiben dagegen im umgebenden Medium, wenn sie 1) voluminös aber nicht schwer sind (z.B. Salpenpseudofäces, Madin 1982), 2) sehr klein sind (pers. Beobachtungen) oder 3) schnell nach

der Produktion wieder gefressen oder mikrobiell (Honjo und Roman 1978) abgebaut werden.

Außer durch ihre festen Stoffwechselprodukte tragen Zooplankter durch ihre Mortalität zum Partikelfluß aus dem Pelagial bei. Detaillierte Untersuchungen in diese Richtung sind mir nicht bekannt, es besteht aber der begründete Verdacht, daß zumindest am Ende der Reproduktionsperiode und am Ende der jährlichen Wachstumsperiode absterbende Tiere bis in tiefe Wasserschichten absinken (Smetacek 1984). Indizien aber keine schlüssigen Beweise für diese These liefern Funde toter Zooplankter in Sinkstoff-Fallen am Ende der Frühjahrsblüte (Smetacek *et al.* 1978) und Tierleichen, die von mir an der Sedimentoberfläche von Kastengreiferproben aus der Norwegischen See beobachtet wurden.

4.7. Schlußbetrachtung

Die gleichen angesprochenen biotischen und abiotischen Faktoren erzeugen dann verschiedene Zooplanktongemeinschaften, wenn sie in unterschiedlichem Maße direkt oder indirekt auf die Zooplanktonverteilung wirken. Für unterschiedliche Jahreszeiten und unterschiedliche Orte auf oder jenseits der Schelfgebiete, daß heißt auch für unterschiedliche Systemzustände im Pelagial, haben die einzelnen Komponenten verschiedene Gewichtung in ihrer Wirkung auf die Zooplanktonverteilung. Jede Zooplanktongemeinschaft kann also einer anderen Kombination von maßgeblich beeinflussenden Faktoren zugeordnet werden. Dies soll anhand einiger Beispiele aufgezeigt werden. Abb. 47a zeigt Faktoren, die direkt und/oder indirekt an der Ausbildung der Zooplanktongemeinschaften beteiligt sind. In Abb. 47 b-e sind jeweils die wichtigen Faktoren hervorgehoben, die eine bestimmte Verteilung maßgeblich bedingt haben, Abb. 47 f zeigt Auswirkungen, die eine Änderung der Zooplanktonverteilung auf die Sedimentation haben kann.

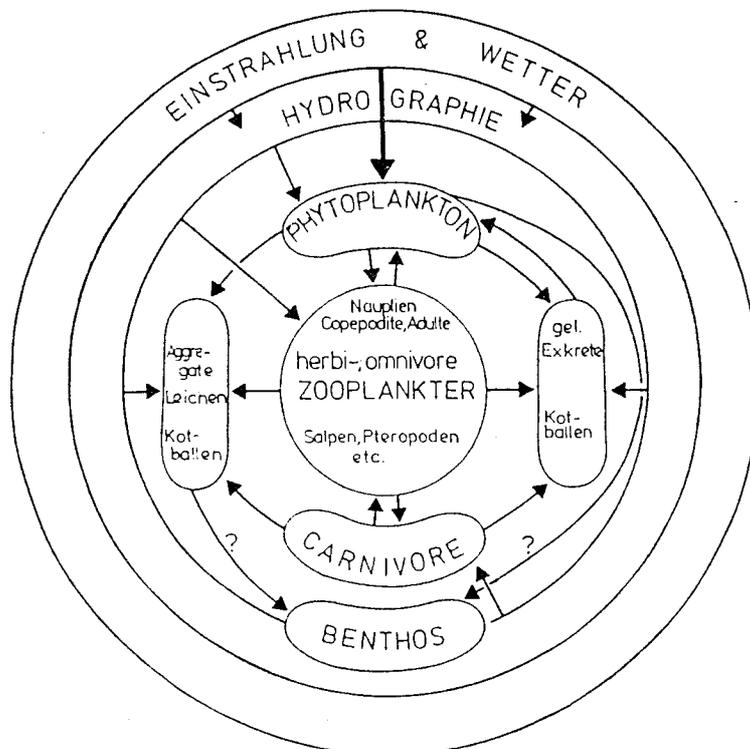


Abb. 47a) Schematische Darstellung verschiedener Komponenten, die direkt oder indirekt mit der Zooplanktonverteilung verknüpft sind. Die Verteilung (Blöcke) und die Richtung ihrer gegenseitigen Beeinflussung (Pfeile).

Beispiel: Frühlingsblüte auf den Schelfen (Abb. 47b)

Im Frühjahr bestimmt der Beginn und der Ort der Phytoplanktonblüte auf den Schelfen den Beginn der Entwicklung der häufigen Copepoden. Die Blüte wird direkt durch die Einstrahlung und die hydrographischen Rahmenbedingungen ausgelöst, so daß diese physikalischen Faktoren hier indirekt auch die Zooplanktonentwicklung beeinflussen.

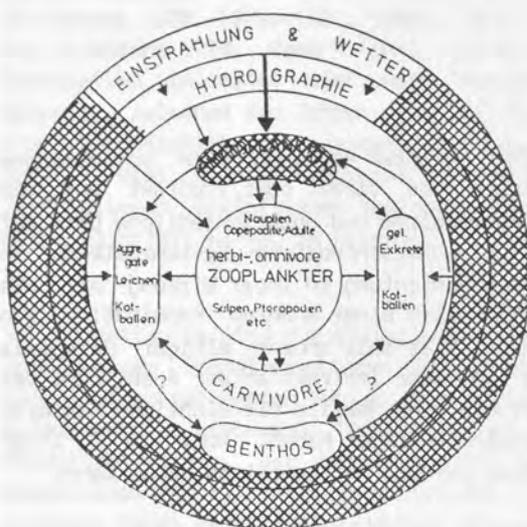


Abb. 47b)

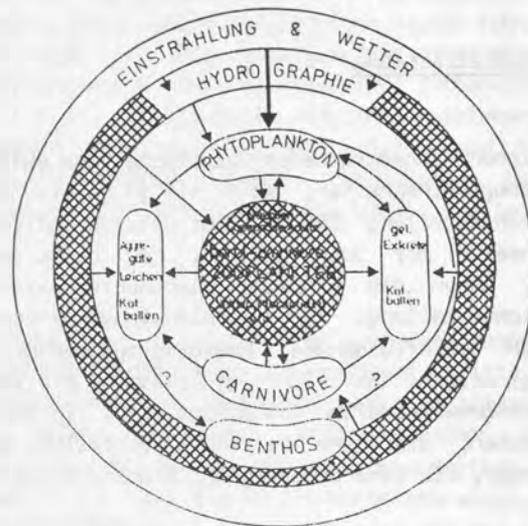


Abb. 47c)

Beispiel: Sommersystem auf dem Lofotenschelf (Abb. 47c)

Das regenerierende pelagische System der Deckschicht im Sommer hat ein ausgewogenes Nahrungsnetz. Dies ist die Grundlage kontinuierlicher Reproduktion, die zu einem horizontal gleichverteilten Zooplanktonbestand führt. Die thermisch stabilisierte Deckschicht begünstigt diese Gleichverteilung der Biomassen.

Beispiel: Winterzustand auf dem Nova Scotia Schelf (Abb. 47d)

Im Lebenszyklus fast aller Zooplankter treten im Winter Ruhestadien auf. Die winterlichen Tiefenmaxima der Copepodenbiomasse sind ein meßbares Ergebnis. Die Zooplanktonverteilung ist im Winter maßgeblich durch den Lebensrhythmus der Organismen bestimmt.

Beispiel: Fischlarvenentwicklung und Zooplanktonbestand auf beiden Schelfen (Abb. 47e)

In hydrographisch stabilisierten Wasserkörpern auf den Schelfen oder in Fronten laichen einige Fischarten zu den Zeiten im Frühjahr, wenn Zooplankter (vor allem calanoide Copepoden) an gleicher Stelle ihr erstes alljährliches Reproduktionsmaximum erreichen. Der Fraßdruck, den die Schwärme heranwachsender Fischlarven auf das Zooplankton ausüben, kann örtlich den Zooplanktonbestand kontrollieren.

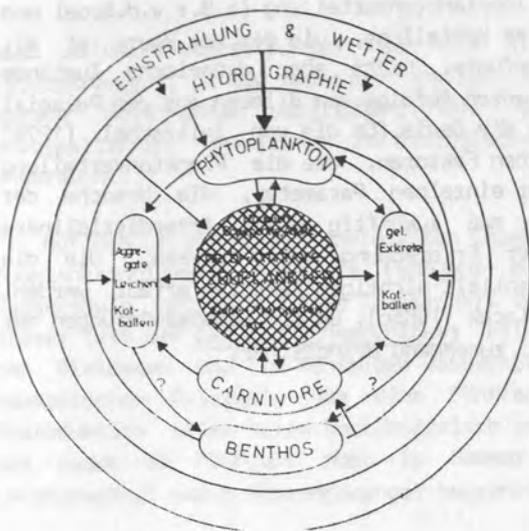


Abb. 47d)

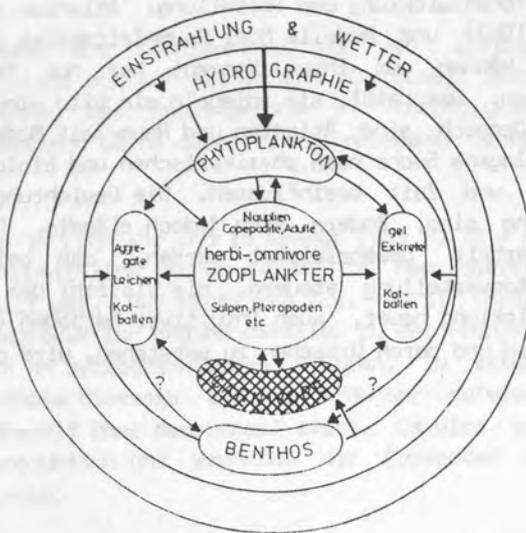


Abb. 47e)

Beispiel: Massenvorkommen Herbivorer und Auftreten Carnivorer während einer Frühjahrsblüte im Ozean (Abb. 47f)

Salpenfraß führt durch Ausfällen von Silikat aus der Deckschicht durch absinkende Kotbällen zum Ende der Phytoplanktonblüte. Dies ereignet sich noch vor Erschöpfung der sonst das Wachstum limitierenden stickstoffhaltigen Nährsalze. Salpenfraß überführt ein System neuer in ein System regenerierender Produktion.

Herbivore Copepoden werden durch Fraßdruck, der von carnivoren Copepoden ausgeübt wird, lokal dezimiert. Dadurch wird der Materieverlust oberer Schichten erhöht, da Partikel, die sonst von Herbivoren gefressen werden, nun verstärkt aus dieser Schicht heraus sinken.

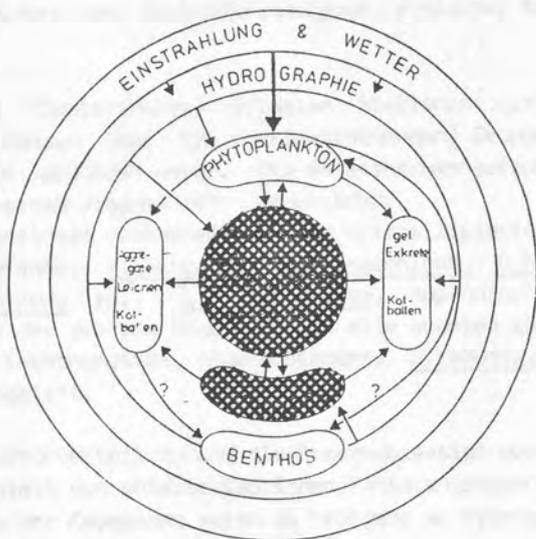


Abb. 47f)

Aus diesen Ausführungen ergeben sich Konsequenzen für weitere Forschung nach Ursachen der Zooplanktonentwicklung und Verteilung. Atlanten der Zooplanktonverteilung (z.B.: v.d.Spoel und Heyman 1983) und Modelle über Raum-Zeitskalen dieser Verteilung, wie das von Haury et al. (1978), können vom ihrem Konzept her nur festgefügte, nicht aber dynamische Zustände darstellen. Das heißt, sie spiegeln ein Bild einer ganzen Abfolge von Bildern aus dem Pelagial wider. Dennoch sind Atlanten und Raum-Zeit Modelle die Basis für die von Zeitzschel (1978) vorgeschlagene Suche nach physikalischen und biologischen Faktoren, die die Planktonverteilung in Raum und Zeit beeinflussen. Die Gewichtung der einzelnen Parameter, die Ursache der Verteilung sind, ändern sich jedoch ständig. Daher muß zukünftig durch interdisziplinäre Zusammenarbeit gewährleistet werden, daß bei der Erforschung der Prozesse, die die Zooplanktonverteilung steuern, die Vielzahl der potentiell wichtigen Faktoren erfaßt werden. Die Entwicklung neuer, auch intuitiver Methoden (Smetacek 1985c), um die Lebensäußerungen der Organismen und deren Ursachen zu verstehen, wird dabei zunehmend dringlicher.

6. Zusammenfassung

Die Artenzusammensetzungen und die Biomassen des Zooplanktons auf dem Lofotenschelf (Nordnorwegen), in den Gewässern westlich von Irland und auf dem Nova Scotia Schelf (Ostkanada) wurden miteinander verglichen. Die Sukzession des Zooplanktons in Abhängigkeit von physikalischen, chemischen und biologischen Faktoren wurde dabei zu verschiedenen Jahreszeiten untersucht.

1) Auf dem Lofotenschelf dominierten Copepoden im Frühjahr und im Sommer 1983 zu 70 - 90 % die Zooplanktonbiomasse, die im Frühjahr durchschnittlich $10 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$ in den oberen 50 m Wassersäule betrug und sehr fleckenhaft verteilt war. Der häufigste (ca. 90 %) Copepode zu dieser Zeit war Calanus finmarchicus; seine Reproduktion begann parallel zu der Frühjahrsblüte der Diatomeen und in denselben Wasserkörpern an hydrographischen Fronten. Im artenreichen sommerlichen Pelagial, das eine fünffach höhere Biomasse als im Frühjahr aufwies, fand Reproduktion aller Arten kontinuierlich und überall über dem Schelf statt. Es wird vermutet, daß weder im Frühjahr noch im Sommer Reproduktion und Wachstum der Copepoden auf dem Lofotenschelf durch Nahrungsmangel begrenzt wurden.

2) In den Gewässern vor der irischen Küste im Frühjahr 1984 dominierten gallertige Zooplankter (Salpa fusiformis gregarina, S.f.solitaria, Cymbulia sp., Euclio sp.) mit maximal $360 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3}$ die Biomasse der anderen Zooplankter (maximal $70 \text{ mg C} \cdot \text{m}^{-3}$). Der Salpenfraß während der Diatomeenblüte führte vermutlich a) zur relativen Anreicherung von Stickstoff und Phosphor in der Deckschicht durch Exkretion und b) zum Ausfällen biogenen Materials durch schnell sinkende Kotballen in Wassertiefen unterhalb 200 m.

In 50 bis 200 m Wassertiefe im Untersuchungsgebiet II dominierten große greifende Copepoden (Euchaeta norvegica, Pleuromamma robusta), die Calanus-Arten waren hier signifikant verringert.

3) Auf dem Nova Scotia Schelf wurde im Winter die geringe Biomasse (unter $20 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$) des Zooplankton bis zu 80 % von C.finmarchicus Copepoditen (C IV) und stellenweise zu 20 % von C.glacialis und C.hyperboreus gebildet. Ab April, als eine Diatomeenblüte über Brown's Bank auftrat, die erstmalig für dieses Gebiet mit bis zu $7 \mu\text{g Chl. a} \cdot \text{l}^{-1}$ beschrieben wurde, wurden hier bis zu $2000 \text{ Copepodennauplien} \cdot \text{m}^{-3}$ gefunden. Ihre Entwicklung zu Copepoditen und Adulten und das zusätzliche Auftreten von P.elongatus, Acartia sp., E.norvegica und Limacina retroversa sorgten im Mai für den Anstieg der Biomasse auf bis zu $180 \text{ mg ZPC} \cdot \text{m}^{-3}$ bei über $18\,000 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-3}$. Die Überwinterungs- und Reproduktionstypen einzelner Arten wurden vor diesem Hintergrund diskutiert.

4) In einer Clusteranalyse bildeten Stationen gleicher Schelfpositionen (küstennah, Schelfbänke, Fronten über den Kontinentalhängen) Gruppen, die durch das Vorkommen gleicher Zooplanktonarten verbunden waren. Die Artenzusammensetzungen auf den verschiedenen Positionen eines Schelfes waren dagegen sehr verschieden.

Im Cluster gemeinsam vorkommender Arten kristallisierten sich zwei Großgruppen heraus: Die erste Gruppe umfaßte: P.elongatus, C.finmarchicus, C.hyperboreus, Acartia sp., Microsetella norvegica, Oithona sp., L. retroversa, Appendicularien, Copepodeneier, -nauplien und Copepodite. In der zweiten Gruppe wurden alle anderen Zooplankter (Cymbulia sp., Ctenophoren, Hydromedusen, Chaetognathen, Euphausiaceen, P.robusta, E.norvegica, C.hyperboreus, Metridia longa) zusammengefaßt.

5) Die Zooplanktonverteilung und die Artensukzession wurden in den drei untersuchten Gebieten zu jeder Jahreszeit von unterschiedlichen Faktorengruppen bestimmt.

a) Die Nauplien der Copepoden waren im Frühjahr an hydrographischen Fronten konzentriert; ihre Verteilung war fleckenhaft.

b) Die Phytoplanktonfrühjahrsblüte stellte die "Zeitmarke" für den Beginn der Copepodenreproduktion dar. Die Reproduktion setzte sich im Sommer auch unter geänderten Nahrungsbedingungen kontinuierlich fort.

- c) Nahrungsbegrenzung für Zooplanktonwachstum und -reproduktion trat im Frühjahr und Sommer auf den Schelfen nicht auf.
- d) Herbivore wurden nur in einem Gebiet vor der irischen Küste durch Carnivore signifikant verringert.
- e) Die Hydrographie beeinflusste direkt (z.B.:Verdriftung, Anreicherung, Verdünnung) und indirekt (stabilitätsabhängige Entwicklung einer Planktonblüte) die Verteilung der Zooplankter.

6. Literaturverzeichnis

- Angel, M.V., 1984: Detrital organic fluxes through pelagic ecosystems. In: Fasham, M.J.R. (Ed.): Flows of energy and materials in marine ecosystems. Nato Conference Series IV. Marine Science 13: 475-516
- Andersen, V., 1985: Filtration and ingestion rates of Salpa fusiformis Cuvier (Tunicata: Thaliacea): Effects of size, individual weight and algal concentration. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 87: 13-29
- Antezana, T. and K. Ray, 1984: Feeding of Euphausia superba in a swarm north of Elephant Island. J. Crust. Biol. 4 (Spec. No. 1): 142-155
- Allredge, A.L., 1984: The quantitative significance of gelatinous zooplankton as pelagic consumers. In: Fasham, M.J.R. (Ed.): Flows of energy and materials in marine ecosystems. Nato Conference Series IV. Marine Science 13: 407-458
- Apstein, C., 1911: Tunicata. Bull. trimest. Result. Crois. period. Cons. Int. Explor. Mer, Deuxieme Partie 1911: 150-162
- Audunson, T., V. Dalen, H. Krogstad, U. Lie and P. Steinbakke, 1981: Some observations of ocean fronts, waves and currents in the surface along the Norwegian coast from satellite images and drifting buoys. In: Saetre, R. and M. Mork (Eds.): The Norwegian coastal current. Bergen, pp. 20-57
- Bainbrigde, V., 1953: Studies on the interrelationships of zooplankton and phytoplankton. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 32: 385-447
- Bamstedt, U., 1975: Studies on deep-water pelagic community of Korsfjorden, Western Norway. Ecological aspects of individual variations in weight and protein and lipid content of Euchaeta norvegica (Copepoda). Sarsia 59: 31-46
- Banase, K., 1984: Singular, mass-specific P/B ratios cannot be used to estimate copepod production. Reply. Can. J. Fish. Aqu. Sci. 41: 833-834
- Bathmann, U., 1984: Struktur und Bedeutung des Zooplanktons beim Übergang von der Frühjahrs- zur Sommerphase in der zentralen Ostsee. Dipl. Arbeit, Univ. Kiel, 76 pp.
- Bathmann, U. and G. Liebezeit, 1986: Chlorophyll in copepod faecal pellets: Changes in pellet numbers and pigment content during a declining Baltic spring bloom. P.S.Z.N.I. Mar. Ecol.: in press
- Biggs, D.C., 1977: Respiration and ammonium excretion by open ocean gelatinous zooplankton. Limnol. Oceanogr. 22: 108-117
- Billett, D.S.M., R.S. Lampitt, A.L. Rice and R.F.C. Mantoura, 1983: Seasonal sedimentation of phytoplankton to the deep-sea benthos. Nature 302: 520-522
- Bjørke, H., 1981: Distribution of fish eggs and larvae from Stad to Lofoten during April 1976-80. In: Saetre, R. and M. Mork (Eds.): The Norwegian coastal current. Bergen, pp. 583-603
- Bodungen, B.v., in press: Phytoplankton-krill relationships during spring in the Bransfield Strait, Antarctica.- Implications from sediment trap collections. Polar Biol.

- Bodungen, B.v., K.v. Bröckel, V. Smetacek and B. Zeitzschel, 1981: Growth and sedimentation of the phytoplankton spring bloom in the Bornholm Sea (Baltic Sea). *Kieler Meeresforsch. Sonderh.* 5: 49-60
- Bölter, M., M. Meyer and B. Probst, 1980: A statistical scheme for structural analysis in marine ecosystems. *Ecol. Model.* 9: 143-151
- Braarud, T., K.R. Garder and O. Nordli, 1958: Seasonal changes in the phytoplankton at various points off the Norwegian west coast. *Fisk Dir. Skr. Ser. Havunders.* 12: 1-77
- Braarud, T. and I. Nygaard, 1980: Phytoplankton observations in offshore Norwegian coastal waters between 62° N and 69° N. *Sarsia* 65: 93-114
- Brattström, H., 1972: On *Salpa fusiformis* Cuvier (Thaliacea) in Norwegian coastal and offshore waters. *Sarsia* 48: 71-90
- Briggs, J.C., 1974: *Marine zoogeography*. McGraw-Hill Press, N.Y., 475 pp.
- Bruland, K.W. and M.W. Silver, 1981: Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (salps, pteropods, doliolids). *Mar. Biol.* 63: 295-300
- Colebrook, J.M., 1964: Continuous plankton records: a principal component analysis of the geographic distribution of zooplankton. *Bull. Mar. Ecol.* 6: 78-100
- Colebrook, J.M., 1978: Continuous plankton records: Zooplankton and environment, north-east Atlantic and North Sea, 1948-1975. *Oceanol. Acta* 1: 9-23
- Colebrook, J.M., 1979: Continuous plankton records: Seasonal cycles of phytoplankton and copepods in the North Atlantic Ocean and the North Sea. *Mar. Biol.* 51: 23-32
- Colebrook, J.M., 1981: Continuous plankton records: Persistence in time-series of annual means of abundance of zooplankton. *Mar. Biol.* 61: 143-149
- Colebrook, J.M., 1982a: Continuous plankton records: Phytoplankton, zooplankton and environment, north-east Atlantic and North Sea, 1958-1980. *Oceanol. Acta* 5: 473-480
- Colebrook, J.M., 1982b: Continuous plankton records: Persistence in time-series and population dynamics of *Pseudocalanus elongatus* and *Acartia clausii*. *Mar. Biol.* 66: 289-294
- Colebrook, J.M., 1982c: Continuous plankton records: Seasonal variations in the distribution and abundance of plankton in the North Atlantic Ocean and the North Sea. *J. Plankton Res.* 4: 435-462
- Colebrook, J.M., 1984: Continuous plankton records: Relationships between species of phytoplankton and zooplankton in the seasonal cycle. *Mar. Biol.* 83: 313-323
- Colebrook, J.M., 1985: Continuous plankton records: Overwintering and annual fluctuations in the abundance of zooplankton. *Mar. Biol.* 84: 261-265
- Colebrook, J.M. and A.H. Taylor, 1984: Significant time scales of longterm variability in the plankton and environment. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer* 183: 20-26
- Conover, R.J. and E.D.S. Conover, 1968: Respiration and nitrogen excretion by some marine zooplankton in relation to their life cycle. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 48: 49-75

- Corkett, C.J. and I.A. McLaren, 1978: The biology of Pseudocalanus elongatus. Adv. Mar. Biol. 15: 2-234
- Corkett, C.J., I.A. McLaren and J.-M. Sevigny, in press: The rearing of the marine calanoid copepods Calanus finmarchicus (Gunnerus), C.glacialis Jaschnov und C.hyperboreus Krøyer with comment on the equiproportional rule (Copepoda). Proc. of the Conference in Syllogeus. Nat. Museum Can.
- Cosper, E. and J.C. Stepien, 1984: Phytoplankton-zooplankton coupling in the outer continental shelf and slope waters of the Mid-Atlantic Bight, June 1979. Estuar. Coast. Shelf Sci. 18: 145-155
- Deibel, D., 1980: Feeding, growth and swarm dynamics of neritic tunicates from Georgia Bight. Ph. D. Thesis, Univ. Ga., Athens, 156 pp.
- Deibel, D., 1982 : Laboratory-measured grazing and ingestion rates of salp, Thalia democratia Forskal, and the doliolid, Doliioletta gegenbauri Uljanin (Tunicata, Thaliacea). J. Plankton Res. 4: 189-201
- Deibel, D., 1985: Clearance rates of the salp Thalia democratia fed naturally occurring particles. Mar. Biol. 86: 47-54
- Dickie, L.M., 1955: Fluctuations in abundance of the giant scallop Plactopecten magellanicus (Gmelin), in the Digby area of the Bay of Fundy. J. Fish. Res. Board Can. 12: 797-857
- Dietrich, G., K. Kalle, W. Krauss und G. Siedler, 1975: Allgemeine Meereskunde. Gebr. Borntraeger, Berlin, 593 pp.
- Drinkwater, K., B. Petrie and W.H. Sutcliffe, 1979: Seasonal geostrophic volume transport along the Scotian Shelf. Estuar. Coast. Mar. Sci. 9: 17-27
- Dugas, J.C., 1984: Development of the zooplankton community in the Browns Bank region between February and November of 1983. M. Sci. Thesis, Dalhousie Univ., Halifax, 117 pp.
- Dugas, J.C. and J.A. Koslow, 1984: Microsetella norvegica: A rare report of a potentially abundant copepod on the Scotian Shelf. Mar. Biol. 84: 131-134
- Dugdale, R.C. and J.J. Goering, 1967: Uptake of new and regenerated forms of nitrogen in primary productivity. Limnol. Oceanogr. 12: 196-206
- Dunbar, R.B. and W.H. Berger, 1981: Fecal pellet flux to modern bottom sediment of Santa Barbara Basin (California) based on sediment trapping. Geol. Soc. Am. Bull. Pt. I 92: 212-218
- Edler, L. (Ed.), 1979: Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. Phytoplankton and chlorophyll. BMB Publ. 5: 1-38
- Ellertsen, B., G.K. Furnes, P. Solemdal and S. Sundby, 1981: Influence of wind induced currents on the distribution of cod eggs and zooplankton in Vestfjorden. In: Saetre, R. and M. Mork (Eds.): The Norwegian coastal current. Bergen, pp. 604-628
- Ellett, D.J. and J.H.A. Martin, 1973: The physical and chemical oceanography of the Rockall Channel. Deep-Sea Res. 20: 585-625
- Fish, C.J., 1955: Observation on the biology of Microsetella norvegica. Rap. Mar. Biol. Oceanogr., Deep-Sea Res. Suppl. 3: 242-249

- Fish, C.J. and M.W. Johnson, 1937: The biology of the zooplankton population in the Bay of Fundy and Gulf of Maine with special reference to production and distribution. J. Biol. Board Can. 3: 189-322
- Fournier, R.O., J. Marra, R. Bohrer and M. vanDet, 1977: Plankton dynamics and nutrient enrichment of the Scotian Shelf. J. Fish. Res. Board Can. 34: 1004-1018
- Fournier, R.O., M. vanDet, J.S. Wilson and N.B. Hargreaves, 1979: Influence of the shelf-break front off Nova Scotia on phytoplankton standing stock in winter. J. Fish. Res. Board Can. 36: 1228-1237
- Fournier, R.O., M. vanDet, N.B. Hargreaves, J.S. Wilson, T.A. Clair and R. Ernst, 1984: Physical factors controlling summer distribution of chlorophyll a off southwestern Nova Scotia. Limnol. Oceanogr. 29: 517-526
- Fowler, S.W. and L.F. Small, 1972: Sinking rates of euphausiid fecal pellets. Limnol. Oceanogr. 17: 293-296
- Frankenberg, D. and K.L. Smith Jr., 1967: Coprophagy in marine animals. Limnol. Oceanogr. 12: 443-450
- Fransz, H.G. and W.W.C. Gieskes, 1984: The unbalance of phytoplankton and copepods in the North Sea. Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer 183: 218-225
- Fraser, J.H., 1949: The distribution of Thaliacea in Scottish waters. Scot. Home Dept. Fish. Div. Sci. Invest. 1: 1-44
- Furnes, G.K. and S. Sundby, 1981: Upwelling and wind induced circulation in Vestfjord. In: Saetre, R. and M. Mork (Eds.): The Norwegian coastal current. Bergen, pp. 152-177
- Garrett, C.J.R. and R.H. Loucks, 1976: Upwelling along the Yarmouth shore of Nova Scotia. J. Fish. Res. Board Can. 33: 116-117
- Garrett, C.J.R., J.R. Keeley and D.A. Greenberg, 1978: Tidal mixing versus thermal stratification in the Bay of Fundy and the Gulf of Maine. Atmosphere-Ocean 4: 403-423
- Gerrod, D.J. and J.M. Colebrook, 1978: Biological effects of variability in the north Atlantic Ocean. Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer 173: 128-144
- Gjösæter, J., 1973: The food of the myctophid fish, Benthosema glaciale (Reinhardt), from western Norway. Sarsia 52: 53-58
- Graßhoff, K. (Ed.), 1976: Methods of seawater analysis. Verlag. Chemie, Weinheim, 317 pp.
- Grainger, E.H., 1963: Copepods on the genus Calanus as indicators of eastern Canadian waters. In: Dunbar, M.J. (Ed.): Marine distributions. R. Soc. Can. Spec. Publ. 5: 68-94
- Hachey, H.B., F. Hermann and W.B. Bailey, 1954: The waters of the ICNAF convention area. Int. Comm. Northwest Atl. Fish. Annu. Proc. 4: 67-102
- Hampton, I., 1985: Abundance, distribution and behaviour of Euphausia superba in the Southern Ocean between 15° and 30° E during FIBEX. In: Siegfried, W.R., P.R. Condy and R.M. Laws (Eds.): Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Verlag, Heidelberg, pp. 294-303

- Harbinson, G.R. and R.W. Gilmer, 1976: The feeding rates of the pelagic tunicate Pegea confederata and two other salps. Limnol. Oceanogr. 20: 907-917
- Harbinson, G.R. and V.L. McAlister, 1979: The filter-feeding rates and particle retention of three species of Cyclosalpa (Tunicata, Thaliacea). Limnol. Oceanogr. 21: 875-892
- Hardy, A.C., 1923: Notes of the Atlantic plankton taken off the east coast of England in 1921 and 1922. Publ. Circ. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 78: 5-10
- Haury, L.R., J.A. McGowan and P.H. Wiebe, 1978: Patterns and processes in the time-space scales of plankton distribution. In: Steele, J.H. (Ed.): Spatial pattern in plankton communities. Nato Conference Ser. IV. Marine Science 3: 277-328
- Heinrich, A.K., 1962: The life histories of plankton animals and seasonal cycles of plankton communities in the oceans. J. du Conseil 27: 15-24
- Herman, A.W., D.D. Sameoto and A.R. Longhurst, 1981: Vertical and horizontal distribution patterns of copepods near the shelf break south of Nova Scotia. Can. J. Fish. Aqu. Sci. 38: 1065-1076
- Herman, A.W. and T. Platt, 1983: Numerical modelling of diel carbon production and zooplankton grazing on the Scotian Shelf based on observational data. Ecol. Model. 18: 55-72
- Hensen, V., 1887: Über die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibenden Materials an Pflanzen und Tieren. Ber. Komm. wiss. Unters. dt. Meere 5: 1-108
- Hillebrandt, M., 1972: Untersuchungen über qualitative und quantitative Zusammensetzung des Zooplanktons in der Kieler Bucht während der Jahre 1966-1968. Diss. Univ. Kiel, 138 pp.
- Hirakawa, K., 1974: Biology of a harpacticoid copepod Microsetella norvegica in Oshoro Bay Hokkaido, Japan. Bull. Plankt. Soc. Jpn. 21: 41-54
- Hirota, R. and M. Hara, 1975: Zooplankton investigations in Yatsushiro-Kai western Kyushu, Japan. Part I. Regional and seasonal occurrences of the important zooplankton. J. Oceanogr. Soc. Jap. 31: 115-123
- Hisao, S.C.T., 1939: The anatomy and histology of the gut of Cymbulia peronii (Blainville). Proc. malacol. Soc. Lond. 22: 62-72
- Honjo, S., 1982: Seasonality and interaction of biogenic and lithogenic particulate flux at the Panama Basin. Science 218: 883-884
- Honjo, S. and M.R. Roman, 1978: Marine copepod fecal pellets: Production, preservation and sedimentation. J. Mar. Res. 36: 45-57
- Hopkins, C.C.E., S. Falk-Petersen, T. Tande and H.C. Eilertsen, 1978: A preliminary study of zooplankton sound scattering layers in Balsfjorden: Structure, energetics and migrations. Sarsia 63: 255-264
- Hopkins, C.C.E., K.S. Tande and S. Grønvik, 1984: Ecological investigations of the zooplankton community of Balsfjorden, Northern Norway: An analysis of growth and overwintering tactics in relation to niche and environment in Metridia longa (Lubbock), Calanus finmarchicus (Gunnerus), Thysanoessa inermis (Krøyer) and T. raschi (Sars). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 82: 77-99

- Hopkins, T.L. and R.C. Baird, 1977: Aspects of the feeding ecology of oceanic midwater fishes. In: Andersen, N.R. and B.J. Zahuranec (Eds.): Oceanic sound scattering prediction. Plenum Press N.Y., pp. 325-360
- Houghton, R.W., P.C. Smith and R.O. Fournier, 1978: A simple model for cross-shelf mixing on the Scotian Shelf. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 414-421
- Huntley, M. and C. Boyd, 1984: Food-limited growth of marine zooplankton. *Americ. Nat.* 124: 455-478
- Iseki, K., 1981: Particulate organic matter transport to the deep sea by salp fecal pellets. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 5: 55-60
- Jeffrey, S.W. and G.F. Humprey, 1975: New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c₁, c₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton. *Biochem. Physiol. Pflanzen* 167: 191-197
- Kinzer, J., 1982: The food of four myctophid fish species off Northwest Africa. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer* 180: 385-390
- Komar, P.D., A.P. Morse, L.F. Small and S.W. Fowler, 1981: An analysis of sinking rates of natural copepod and euphausiid fecal pellets. *Limnol. Oceanogr.* 26: 172-180
- Koslow, J.A., 1983: Zooplankton community structure in the North Sea and northeast Atlantic: Development and test of a biological model. *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* 40: 1912-1924
- Koslow, J.A., S. Brault, J. Dugas, R.O. Fournier and P. Hughes, 1985: Condition of larval cod (*Gadus morhua*) off southwest Nova Scotia in 1983 in relation to plankton abundance and temperature. *Mar. Biol.* 86: 113-121
- Krause, M., 1981: Vertical distribution of fecal pellets during FLEX '76. *Helgoländer Meeresunters.* 34: 313-327
- Kröbel, W., 1973: Die Kieler Multimeeressonde. *Meteor- Forschungsergebn. Reihe A*: 53-67
- Lampitt, R.S., 1985: Evidence for the seasonal deposition of detritus to the deep-sea floor and its subsequent resuspension. *Deep-Sea Res.* 32: 465-471
- Lenz, J., 1971: Zur Methode der Sestonbestimmung. *Kieler Meeresforsch.* 27: 180-193
- Lenz, J., 1977: On detritus as a source of pelagic filter feeders. *Mar. Biol.* 41: 39-48
- Levasseur, M., J.-C. Therriault and L. Legendre, 1984: Hierarchical control of phytoplankton succession by physical factors. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 19: 211-222
- Lie, U., 1965: Quantities of zooplankton and propagation of *Calanus finmarchicus* at permanent stations on the Norwegian coast and at Spitsbergen, 1959-1962. *Fisk Dir. Skr. Ser. Havunders.* 13 (8): 5-19
- Longhurst, A., D.D. Sameoto and A. Herman, 1984: Vertical distribution of Arctic zooplankton in summer: Eastern Canadian Archipelago. *J. Plankton Res.* 6: 137-168
- Madin, L.P., 1974: Field observations on the feeding behavior of salps (Tunicata:Thaliacea). *Mar. Biol.* 25: 143-147

- Madin, L.P., 1982: Production, composition and sedimentation of salp fecal pellets in oceanic waters. *Mar. Biol.* 67: 39-45
- Marcus, N.H., 1984: Recruitment of copepod nauplii into the plankton: Importance of diapause eggs and benthic processes. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 15: 47-54
- Marshall, S.M. and A.P. Orr, 1972: The biology of a marine copepod. Oliver and Boyd, Edinburgh, 195 pp.
- Martens, V., 1978: Faecal pellets. In: Fraser, J.H. (Ed.): *Fiches D'Identifi. du Zoopl.* 162: 1-4
- Mauchline, J., 1980: The biology of mysids and euphausiids. *Adv. Mar. Biol.* 18: 1-677
- McLaren, I.A. and C.J. Corkett, 1984: Singular, mass-specific P/B ratios cannot be used to estimate copepod production. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 828-830
- McLaren, I.A. and C.J. Corkett, in press: Life cycles and production of two copepods on the Scotian Shelf, eastern Canada. *Proc. of the Conference in Syllogeous. Nat. Museum Can.*
- Meyer, M. und M. Bölter, 1981: Programmblock zur Strukturanalyse von Ökosystemen. Rep. SFB 95, Univ. Kiel 58: 1-47
- Mills, E.L. and R.O. Fournier, 1979: Fish production and the marine ecosystems of the Scotian Shelf, eastern Canada. *Mar. Biol.* 54: 101-108
- Morton, J.E., 1954: The biology of *Limacina retroversa*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 33: 297-312
- Murray, J. and J. Hjort, 1912: *Atlantehavet*. Aschehoug and Co., Kristiania, 595 pp.
- Nordgaard, 1912: Faunistike og biologiske iakttagelser ved den biologiske stasjon i Bergen. *K. Norske Vidensk. Selsk. Skr.* 6: 1-58
- Paffenhöfer, G.-A., and S.C. Knowles, 1979: Ecological implications of fecal pellet size, production and consumption by copepods. *J. Mar. Res.* 37: 35-49
- Parsons, T.R., M. Takahashi and B.T. Hargrave, 1977: *Biological oceanographic processes*. 2nd Ed., Pergamon Press, Oxford, 322 pp.
- Peinert, R., 1985: Saisonale und regionale Aspekte der Produktion und Sedimentation von Partikeln im Meer. Ber. SFB 313, Univ. Kiel 2: 1-108
- Peinert, R., A. Saure, P. Stegmann, C. Stienen, H. Haardt and V. Smetacek, 1982: Dynamics of primary production and sedimentation in a coastal ecosystem. *Neth. J. Sea Res.* 16: 276-289
- Pomeroy, L.R. and D. Deibel, 1980: Aggregation of organic matter by pelagic tunicates. *Limnol. Oceanogr.* 25: 643-652
- Poulet, S.A., 1976: Feeding of *Pseudocalanus elongatus* on living and nonliving particles. *Mar. Biol.* 34: 117-125
- Radach, G., 1984: Variations in the plankton in relation to climate. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer* 185: 234-254
- Redfield, A.C., 1939: The history of a population *Limacina retroversa* during its drift across the Gulf of Maine. *Biol. Bull.* 76: 26-47

- Rey, F., 1981: The development of the spring phytoplankton outburst at selected sites off the Norwegian coast. In: Saetre, R. and M. Mork (Eds.): The Norwegian coastal current. Bergen, pp. 649-680
- Robertson, A., 1968: The continuous plankton recorder. A method for studying the biomass of calanoid copepods. *Bull. Mar. Ecol.* 6: 185-223
- Roe, H.S.J. and J. Badcock, 1984: The diel migrations and distributions within a mesopelagic community in the north east Atlantic. 5. Vertical migrations and feeding of fish. *Progr. Oceanogr.* 13: 389-424
- Sakshaug, E., S. Mykstad, K. Andresen, E.N. Hegseth and L. Jørgensen, 1981: Phytoplankton off the Møre coast in 1975-1979: Distribution, species composition, chemical composition and conditions for growth. In: Saetre, R. and M. Mork (Eds.): The Norwegian coastal current. Bergen, pp. 681-712
- Sameoto, D.D., 1978. Zooplankton sample variation on the Scotian Shelf. *J. Fish. Res. Board Can.* 35: 1207-1222
- Sameoto, D.D., 1982: Zooplankton and micronekton abundance in acoustic scattering layers on the Nova Scotian slope. *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* 39: 760-777
- Sars, M., 1829: *Bidrag til Södyrenes Naturhistorie*. Bergen, 157 pp.
- Schnack, S.B., V. Smetacek, B. v. Bodungen and P. Stegmann, 1985: Utilization of phytoplankton by copepods in Antarctic waters during spring. In: Gray, J.S. and M.E. Christiansen (Eds.): *Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms*. J. Wiley & Sons, pp. 65-81
- Silver, M.W. and K.W. Bruland, 1981: Differential feeding and fecal pellet composition of salps and pteropods, and the possible origin of the deep-water flora and olive-green "cells". *Mar. Biol.* 62: 263-273
- Sinclair, M. and T.D. Iles, 1985: Atlantic herring (*Clupea harengus*) distributions in the Gulf of Maine - Scotian Shelf area in relation to oceanographic features. *Can. J. Fish. Aqu. Sci.* 42: 880-887
- Sinclair, M., G.L. Budgen, C.L. Tang, J.-C. Therriault and P.A. Yeats, 1986: Assessment of effects of freshwater runoff variability on fisheries production in coastal waters - the Gulf of St. Lawrence example. In: Skreslet, S. (Ed.): *The role of freshwater outflow in coastal marine systems*. Springer Verlag, Heidelberg, in press
- Sissenerwine, M.P., E.B. Cohen and M.D. Grosslein, 1984: Structure of the Georges Bank ecosystem. *Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int. Explor. Mer* 183: 243-254
- Skreslet, S., 1981: Informations and opinions on how freshwater outflow to the Norwegian Coastal Current influences biological production and recruitment of fish stocks in adjacent seas. In: Saetre, R. and M. Mork (Eds.): The Norwegian coastal current. Bergen, pp. 712-748
- Smayda, T.J., 1980: Phytoplankton species succession. In: Morris, I. (Ed.): *The physiological ecology of phytoplankton*. Blackwell Sci. Publ., Oxford, pp. 493-570
- Smetacek, V., 1975: Die Sukzession des Phytoplanktons in der westlichen Kieler Bucht. *Diss., Univ. Kiel*, 151 pp.

- Smetacek, V., 1980a: Annual cycle of sedimentation in relation to plankton ecology in western Kiel Bight. *Ophelia* 1: 65-76
- Smetacek, V., 1980b: Zooplankton standing stock, copepod faecal pellets and particulate detritus in Kiel Bight. *Estuar. Coast. Mar. Sci.* 11: 477-490
- Smetacek, V., 1984: The supply of food to the benthos. In: Fasham, M.J. (Ed.): Flows of energy and materials in marine ecosystems. Nato Conference Series IV. *Marine Science* 13: 517-548
- Smetacek, V., 1985a: The role of sinking in diatom life-cycles: Ecological, evolutionary and geological significance. *Mar. Biol.* 84: 239-251
- Smetacek, V., 1985b: The annual cycle of Kiel Bight plankton: A long-term analysis. *Estuaries* 8: 145-157
- Smetacek, V., 1985c: Die Struktur mariner pelagischer Systeme: Ansätze zu einer Synthese von physiko-chemischen und biologischen Betrachtungsweisen. *Habil. Schrift, Univ. Kiel*, 92 pp.
- Smetacek, V., in press: Plankton characteristics. In: Postma, H. and J.J. Zijlstra (Eds.): *Ecosystems of the world: Continental shelves*. Elsevier, North Holland
- Smetacek, V., K. v.Bröckel, B. Zeitzschel and W. Zenk, 1978: Sedimentation of particulate matter during a phytoplankton spring bloom in relation to the hydrographical regime. *Mar. Biol.* 47: 211-226
- Smetacek, V., B. v.Bodungen, B. Knoppers, R. Peinert, F. Pollehne, P. Stegmann and B. Zeitzschel, 1984: Seasonal stages characterizing the annual cycle of an inshore pelagic system. *Rapp. P.-v. Cons. Int. Explor. Mer* 183: 126-135
- Smetacek, V. and F. Pollehne, in press: Nutrient cycling between water column and sediment: A reappraisal of the conceptual framework. *Ophelia*
- Smetacek, V. and U. Passow, manuscript: The critical depth model of phytoplankton growth: Theory and practice.
- Smith, P.C., 1983: The mean and seasonal circulation off southwest Nova Scotia. *J. Phys. Oceanogr.* 13: 1034-1054
- Sømme, J.D., 1934: Animal plankton of the Norwegian coast waters and the open sea. I. Production of *Calanus finmarchicus* (Gunner) and *Calanus hyperboreus* (Krøyer) in the Lofoten area. *Rep. Norweg. Fish. Invest.* 4: 1-163
- Spoel, S.v.d., 1967: Euthecosomata, a group with remarkable developmental stages (Gastropoda, Pteropoda). Noorduynd & Zn, Gorinchem, 375 pp.
- Spoel, S.v.d. and R.P. Heyman, 1983: A comparative atlas of zooplankton. Springer Verlag, Heidelberg 186 pp.
- Stommel, H., 1963: Varieties of oceanographic experience. *Science* 139: 572-576
- Stommel, H., 1965: Some thoughts about planning the Kuroshio survey. In: *Proc. Symp. on the Kuroshio*, Tokyo, Oct. 29, 1963, *Oceanogr. Soc. Jpn. and UNESCO*
- Strathmann, R.R., 1967: Estimating the organic carbon content of phytoplankton from cell volume or plasma volume. *Limnol. Oceanogr.* 12: 411-418

- Strickland, J.D.H. and T.R. Parsons, 1972: A practical handbook of seawater analysis. Fish. Res. Board Can. Bull. 167: 1-310
- Sullivan, B.K. and L.T. McManus, 1986: Factors controlling seasonal succession of the copepods Acartia hudsonica and A.tonsa in Narragansett Bay, Rhode Island: Temperature and resting egg production. Mar. Ecol. Progr. Ser. 28: 121-128
- Sundby, S., 1978: In/out flow of coastal water in Vestfjorden. Coun. Meet. Int. Coun. Explor. Sea C 51: 1-17
- Sutcliffe, W.H.Jr., R.H. Loucks and K.F. Drinkwater, 1976: Coastal circulation and physical oceanography of the Scotian Shelf and the Gulf of Maine. J. Fish. Res. Board Can. 33: 98-115
- Thiede, J., S.A. Gerlach und G. Wefer, 1985: Sedimentation im europäischen Nordmeer. Berichte SFB 313 Nr. 1: 110 pp.
- Thompson, B.M., 1982: Growth and development of Pseudocalanus elongatus and Calanus sp. in the laboratory. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 62: 359-372
- Townsend, D.W., 1984: Comparison of inshore zooplankton and ichthyoplankton populations of the Gulf of Maine. Mar. Ecol. Progr. Ser. 15: 79-90
- Tremblay, M.J. and J.C. Roff, 1983a: Community gradients in the Scotian Shelf zooplankton. Can. J. Fish. Aqu. Sci. 40: 598-611
- Tremblay, M.J. and J.C. Roff, 1983b: Production estimates for Scotian Shelf copepods based on mass specific P/B ratios. Can. J. Fish. Aqu. Sci. 40: 749-753
- Tulloch, D.S. and J.B. Tait, 1959: Hydrography of the north-western approaches to the British Isles. J. Mar. Res. 1: 1-32
- Turner, J.T., 1978: Scanning electron microscope investigations of feeding habits and mouthpart structures of three species of copepods of the family Pontellidae. Bull. Mar. Sci. 28: 487-500
- Turner, J.T., 1984a: The feeding ecology of some zooplankters that are important prey items of larval fish. NOAA Techn. Rep. NMFS 7: 1-28
- Turner, J.T., 1984b: Zooplankton feeding ecology: Contents of fecal pellets of the copepods Eucalanus pileatus and Paracalanus quasimodo from continental shelf waters of the Gulf of Mexico. Mar. Ecol. Progr. Ser. 15: 27-46
- Turner, J.T., 1984c: Zooplankton feeding ecology: Contents of fecal pellets of the copepods Iemora turbinata and I.stylifera from continental shelf and slope near the mouth of the Mississippi river. Mar. Biol. 82: 73-83
- Turner, J.T., 1984d: Zooplankton feeding ecology: Contents of fecal pellets of the copepods Acartia tonsa and Labidocera aestiva from continental shelf waters near the mouth of the Mississippi river. P.S.Z.N. Mar. Ecol. 5: 265-282
- Turner, J.T., 1985: Zooplankton feeding ecology: Contents of fecal pellets of the copepod Anomalocera ornata from continental shelf and slope waters of the Gulf of Mexico. P.S.Z.N.I. Mar. Ecol. 6: 285-298

- Turner, J.T., 1986: Zooplankton feeding ecology: Contents of fecal pellets of the copepod Undinula vulgaris from continental shelf and slope waters of the Gulf of Mexico. P.S.Z.N.I. Mar. Ecol. 7: 1-14
- Utermöhl, H., 1931: Über das umgekehrte Mikroskop. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 5: 567-596
- Utermöhl, H., 1958: Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitt. Int. Ver. Limnol. 9: 1-38
- Weikert, H., 1982: The vertical distribution of zooplankton in relation to habitat zones in the area of the Atlantis II deep, central Red Sea. Mar. Ecol. Progr. Ser. 8: 129-143
- Wiborg, K.F., 1940: The production of zooplankton in Oslo Fjord in 1933-1934, with special reference to copepods. Hvalrad. Skr. 21: 1-87
- Wiborg, K.F., 1954: Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and northwestern Norway. Fisk Dir. Skr. Ser. Havunders. 11 (1): 1-245
- Wiborg, K.F., 1955: Zooplankton in relationship to hydrography in the Norwegian Sea. Fisk Dir. Skr. Ser. Havunders. 11 (4): 1-66
- Wiborg, K.F., 1958: Quantitative variations of the zooplankton in Norwegian coastal and offshore waters during the years 1949-1956. Fisk Dir. Skr. Ser. Havunders. 12 (1): 1-17
- Wiborg, K.F., 1976a: Quantitative distribution of zooplankton in the coast and bank areas of western and northwestern Norway during March-June 1959-1966. Fisk Dir. Skr. Ser. Havunders. 16: 259-277
- Wiborg, K.F., 1976b: Variation in zooplankton volumes at the permanent oceanographic stations along the Norwegian coast and at weather ship station M(ike) in the Norwegian Sea during the years 1949-1972. Fisk Dir. Skr. Ser. Havunders. 16: 465-487
- Williams, P.J.leB., 1981: Incorporation of microheterotrophic processes into the classical paradigm of the planktonic food web. Kieler Meeresforschung. Sonderh. 5: 1-28
- Zeitzschel, B., 1978: Oceanographic factors influencing the distribution of plankton in space and time. Micropaleontol. 24: 139-159

Anhang

Tabellen: Zooplanktonbiomassen ($\mu\text{g Kohlenstoff} \cdot \text{m}^{-3}$) auf den Stationen vor Norwegen, Irland und Kanada. Sta. = Station, m = Fangintervall, N. = Nauplien, Cop. = Copepodite, kl.C. = Copepoden bis 1500 μm Körperlänge, gr.C. = Copepoden über 1500 μm Länge, Räub. = greifende Copepoden, Oith. = Oithona spp., Micro. = Microsetella norvegica, App. = Appendicularien, Limn. = Limacina retroversa

Zooplanktonbiomasse der Fänge vor Norwegen im Frühjahr 1984

Sta.	m	N.	Cop.	kl.C.	gr.C.	Räub.	Oith.	Micro.	App.	Limn.
110	0- 50	150	500	20	0	0	38	48	161	0
110	50-200	0	1728	43	6072	0	0	0	0	0
113	0-100	55	2373	108	13472	0	24	0	0	0
116	0- 50	18	414	41	13710	44165	153	32	0	135
116	50-800	0	320	57	18229	44230	0	0	0	137
117	0- 50	90	5563	0	7487	485	191	96	0	2
117	50-400	0	11	0	2070	123	0	0	0	0
119	0- 50	36	8710	762	1518	0	38	0	0	0
119	50-150	0	645	0	2310	0	0	0	0	0
121	0- 50	78	20442	43	4554	0	38	8	0	69
121	50-150	0	7008	73	9174	0	12	0	0	2379
132	0- 50	98	12379	108	96502	0	167	8	6	0
132	50-250	0	1160	126	1705	0	0	0	6	0
142	0- 50	58	3589	152	9174	0	76	0	0	0
142	50-150	0	1409	0	531	0	0	0	0	0
152	0- 50	63	10166	69	8372	0	172	0	0	0
152	50-150	0	81	126	3003	0	1	0	0	0
171	0- 50	156	3698	33	3063	0	1	0	0	0
171	50-150	0	460	20	2209	0	0	0	0	0
173	0- 50	36	8287	0	10692	0	134	16	0	0
173	50-150	0	14	150	3069	0	0	0	6	0

Zooplanktonbiomasse der Fänge vor Norwegen im Sommer 1984

8	0- 10	442	8202	521	24050	0	313	161	73	36236
8	10-150	28	1149	672	27890	2	56	11	76	500
31	0- 50	103	4135	180	24054	0	138	24	129	1210
31	50-150	0	1307	32	6108	0	78	0	5	1360
43	0- 50	165	5829	27	34102	0	36	56	35	3686
43	50-150	9	911	9	4608	0	43	20	16	1117
46	0- 50	111	4777	0	120472	0	57	57	0	37953
46	50-150	22	561	0	2094	0	11	20	3	1988
58	0- 50	135	11973	313	41722	64	95	283	248	28192
58	50-150	23	928	9	5008	0	35	24	3	6066
65	0- 50	71	5863	77	35818	64	115	89	0	5708
65	50-150	9	450	3	257	0	18	8	0	69
70	0- 50	136	5862	230	37086	0	166	146	189	10384
70	50-150	12	1409	10	7974	0	33	81	3	18
72	0- 50	133	4569	0	0	0	0	40	59	8066
72	50-150	5	222	0	0	0	0	6	4	344

Zooplanktonbiomasse der Fänge vor Irland

Sta.	m	N.	Cop.	kl.C.	gr.C.	Räub.	Oith.	Micro.	App.	Limn.
296	0- 50	81	2099	1726	26036	0	459	79	7	0
296	50-100	0	1034	2000	11500	0	57	16	0	0
296	100-250	36	44	250	6072	0	0	0	0	0
299	0- 50	40	1572	166	3036	0	498	16	0	0
299	50-100	50	356	568	0	44620	114	48	7	0
299	100-250	17	459	128	1518	430	0	32	0	0
300	0- 50	162	3084	1143	7590	22310	191	177	0	0
300	50-200	0	105	148	0	19250	0	0	0	0
326	0- 50	224	12418	14226	31990	0	959	48	0	0
326	50-200	1	959	914	15894	42	38	0	0	0
330	0- 50	310	10677	11734	43220	2250	498	81	0	0
330	50-200	19	622	364	13260	750	0	0	0	0
332	0- 50	110	15881	2641	6072	2250	306	97	0	0
332	50-200	0	1404	1337	6072	10791	0	0	0	0
333	0- 50	187	17074	5117	30492	129	1037	129	0	0
333	50-200	0	3874	657	990	42	64	0	23	0
368	0- 50	282	4165	1745	0	0	766	403	0	0
368	50-200	40	909	973	1980	0	152	0	0	0

Zooplanktonbiomasse der Fänge vor Kanada

Sta.	m	N.	Cop.	kl.C.	gr.C.	Räub.	Oith.	Micro.	App.	Limn.
10-6	0- 50	80	544	85	2720	395	186	19	243	1
10-6	50- 85	85	818	457	18370	3165	225	40	84	0
10-9	0- 35	14	794	55	474	1	4	20	5	15
10-9	35- 55	42	674	117	474	182	77	77	0	0
10-12	0- 50	1	98	48	537	198	11	11	0	78
10-12	50-150	1	472	21	19207	334	6	11	0	0
2-6	0- 50	17	475	83	1194	0	320	108	0	918
2-6	50- 90	6	401	275	2369	780	0	41	0	143
2-9	0- 50	5	539	453	5000	0	0	0	0	106
2-12	0- 50	1	192	48	16771	0	1	1	0	0
2-12	50-200	12	222	255	16934	2643	85	91	0	1246
3-6	0- 50	41	680	246	9406	4907	36	17	2	95
3-6	50-100	0	0	163	1238	0	0	0	0	115
3-9	0- 50	72	2160	276	676	442	224	257	17	0
3-12	0- 50	20	182	1	495	0	7	6	0	3
3-12	50-100	39	176	0	142	0	64	48	0	44
4-6	0- 50	4	502	102	2084	0	11	45	0	131
4-6	50- 75	34	833	68	725	0	195	311	0	77
4-9	0- 50	168	1549	475	3239	2250	141	10	6	34
4-12	0- 50	12	3389	389	10818	1442	5	0	45	314
4-12	50-100	8	534	4	92	34	117	10	0	0
5-6	0- 50	52	8525	885	21275	4886	100	77	41	676
5-6	50-100	36	35707	7292	111493	23810	20	5	0	576
5-9	0- 50	426	22862	1734	13377	14782	120	0	0	6174
5-9	50- 75	5	18661	4292	27407	23405	13	0	0	0
5-12	0- 50	574	53972	2240	92804	17290	376	108	718	3819
5-12	50-215	321	3195	214	11896	8450	685	240	0	475