

Zur Ökologie der Fische im Weddellmeer

Ecology of Weddell sea fishes

Gerd Hubold

Ber. Polarforsch. 103 (1992)
ISSN 0176 - 5027

Diese Arbeit möchte ich Herrn Dr. Heinz-Eberhard Drescher widmen, der am 26. Juni 1983 in Ausübung seines Berufes tödlich verunglückte. Die enge freundschaftliche und wissenschaftliche Zusammenarbeit mit ihm auf den Expeditionen 1980/81 und 1983 führte mich in die Antarktisforschung ein und begeisterte mich für die Untersuchungen zur Ökologie der antarktischen Fische.

Dr. Gerd Hubold
Bundesforschungsanstalt für Fischerei,
Institut für Seefischerei
Palmaille 9
D-2000 Hamburg 50

Diese Arbeit wurde 1991 als Habilitationsschrift an der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel vorgelegt.
This contribution was submitted in 1991 as a habilitation thesis to the Christian-Albrechts-University in Kiel, Germany.

Zusammenfassung	I
Summary	III
Einleitung	1
Die Erforschung des Weddellmeeres	4
Zielsetzung und Durchführung	8
Lebensraum Weddellmeer	11
Abiotische Faktoren	11
Entstehungsgeschichte	11
Geographie und Morphologie	12
Hydrographie	15
Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoff	18
Meereis	21
Zusammenfassung	25
Die Biologie des Weddellmeeres	27
Phytoplankton und Primärproduktion	27
Zooplankton	30
Sedimentation und Benthos	36
Zusammenfassung	39
Die Fische des Weddellmeeres	41
Materialgewinnung	41
Die Zusammensetzung der Fischfauna	48
Taxonomie und Zoogeographie	48
Diversität	51
Gemeinschaftsanalyse	59
Zusammenfassung	65
Die Lebensweise der Fische	67
Verhalten, Aktivität	67
Sinnesleistungen	69
Schwimmvermögen, Ausdauer	70
Pelagisierung	71
Zusammenfassung	73

Nahrungsökologie	74
Ernährungstypen	74
Saisonalität in der Ernährung	76
Zusammenfassung	78
Kälteanpassung des Stoffwechsels	79
Zusammenfassung	82
Wachstum	83
Die Längen antarktischer Fische	83
Wachstum	85
Zusammenfassung	90
Reproduktion	91
Reifung	91
Absolute Fruchtbarkeit	93
Relative Fruchtbarkeit	96
Eigrößen	98
Gonadenwachstum und Laichzeiten	100
Das Laichverhalten der Weddellmeerfische	101
Gonadenentwicklung bei <u>Pleuragramma antarcticum</u>	105
Reproduktionsaufwand	108
Zusammenfassung	111
Larvenökologie	112
Zusammensetzung des Ichthyoplanktons	112
Saisonale Veränderungen im Ichthyoplankton	113
Die frühe Lebensgeschichte von <u>Pleuragramma antarcticum</u>	118
Zusammenfassung	125
Biomasse und Produktion	126
Demersale und pelagische Fischbestände	126
Produktionsschätzungen	128
Zusammenfassung	130
Zusammenfassende Diskussion	131
Lebensraum Weddellmeer	131
Die Fischfauna	132
Anpassungen	134
Lebenszyklen und Stoffwechsel	136
Die Stellung der Fische im Ökosystem des Weddellmeeres	139
Literatur	142

Liste der Tabellen

Tab. 1	Expeditionen in das Weddellmeer	6
Tab. 2a-c	Zooplankton Biomasse im atlantischen Sektor	32
Tab. 3	Zooplankton Produktion im atlantischen Sektor	32
Tab. 4	Fischarten und -zahlen/Netzhol	45
Tab. 5	Fischarten des Weddellmeeres	49
Tab. 6	Taxavergleich	50
Tab. 7	Diversität der Bodenfische	52
Tab. 8	Diversität der pelagischen Fische	53
Tab. 9	Charakterarten	62
Tab. 10	Mittlere Längen antarktischer Fischtaxa	84
Tab. 11	Wachstumsparameter	86
Tab. 12	Reifealter	91
Tab. 13	Fruchtbarkeitsparameter	93
Tab. 14	Gonadenvolumen und GSI	99
Tab. 15	Inkubationszeiten der Fischeier	102
Tab. 16	Fischbrut im Weddellmeer	114
Tab. 17	Fischbiomasse	127
Tab. 18	Mortalität	129
Tab. 19	Produktion	129

Liste der Abbildungen

Abb. 1	Topographie des Weddellmeeres	13
Abb. 2	Strömungen im Weddellmeer	15
Abb. 3	Wassermassen	19
Abb. 4	Eisbedeckung	22
Abb. 5	Dichteschichtung	24
Abb. 6	Zooplankton Biomasse	33
Abb. 7	Untersuchungsgebiete	41
Abb. 8a	Fangaufwand nach Bodentiefen (Bodennetze)	43
Abb. 8b	Fangaufwand nach Bodentiefen (pel. Netze)	43
Abb. 8c	Fangaufwand nach geographischer Breite (Bodennetze)	43
Abb. 8d	Fangaufwand nach geographischer Breite (pel. Netze)	44
Abb. 9a	Fische/Hol	45
Abb. 9b	Arten/Hol	46
Abb. 10	Kumulative Artensummen	47
Abb. 11	Diversität H' nach geographischer Breite	54
Abb. 12	Arten/Hol nach geographischer Breite (GSN)	55
Abb. 13	Arten/Hol nach geographischer Breite (AGT)	55

Abb. 14a	Arten/Hol nach Bodentiefen (GSN)	56
Abb. 14b	Arten/Hol nach Bodentiefen (AGT)	57
Abb. 15	Arten/Hol nach Bodentiefen (RMT)	58
Abb. 16	Dendrogramm der Stationen (GSN)	59
Abb. 17	MDS Plot der Stationen (GSN)	60
Abb. 18	Dominante Arten der Fischgemeinschaften	61
Abb. 19	Charakterarten der Fischgemeinschaften	63
Abb. 20a,b	Aktivitätsmuster	68
Abb. 21	Pelagisierung der Notothenioidei	72
Abb. 22	Nahrungsbeziehungen im Pelagial	76
Abb. 23	Ruhestoffwechsel polarer Fische	80
Abb. 24	Größen antarktischer Fische	83
Abb. 25	Antarktische Fische im auximetrischen Netz	88
Abb. 26	Reifealter der Notothenioidei	91
Abb. 27	Absolute Fruchtbarkeit (Channichthyidae)	94
Abb. 28	Absolute Fruchtbarkeit (Nototheniidae)	95
Abb. 29	Relative Fruchtbarkeit (Notothenioidei)	97
Abb. 30	Eidurchmesser	98
Abb. 31	Eientwicklung und Temperatur	102
Abb. 32	Inkubationszeiten	103
Abb. 33	Oocytengrößen von <u>Pleuragramma antarcticum</u>	106
Abb. 34	Gonadengewicht und Oocytenzahl bei <u>P. antarcticum</u>	106
Abb. 35	Relatives Gonadenvolumen (Nototheniidae)	109
Abb. 36	Relatives Gonadenvolumen (restl. Notothenioidei)	109
Abb. 37a-e	Fischbrut im Weddellmeer	113
Abb. 38	Fressende Postlarve von <u>Pagetopsis</u> sp.	116
Abb. 39	Relative Anteile der Fischbruttaxa	117
Abb. 40	Saisonale Ausbreitung der <u>P. antarcticum</u> Brut	119
Abb. 41	Verbreitung der <u>P. antarcticum</u> Larven	120
Abb. 42	Vertikalverteilung der <u>P. antarcticum</u> Larven	121
Abb. 43	Lebenszyklus von <u>P. antarcticum</u>	122
Abb. 44	Harden-Jones Schema für <u>P. antarcticum</u>	124

Zusammenfassung

Die Lebensbedingungen im Weddellmeer lassen sich mit den Faktoren "niedrige Temperatur und starke Saisonalität" allein nicht ausreichend charakterisieren. Ein ausgeprägtes Strömungs- und Eisdriftsystem, sommerliche Schichtung durch Eisschmelze und Advektion, sowie eine klare Wassermassenverteilung auf dem Schelf sind weitere wichtige Faktoren, die das Leben der Fische im Weddellmeer bestimmen.

Die Primärproduktion im Weddellmeer ist dem Betrag nach der borealer Meere ähnlich; die Produktion wird allerdings in einer sehr kurzen Sommerperiode erzeugt. Cyclopide und calanoide Copepoden sind die hauptsächlichlichen Sekundärproduzenten im Pelagial. Die Größenfraktion < 15 mm, die zum weitaus größten Teil aus cyclopiden und calanoiden Copepoden besteht, stellt etwa 75-80 % der Biomasse und mehr als 90 % der Sekundärproduktion. Wichtige Euphausiaceen im südlichen Weddellmeer sind vor allem E. crystallorophias, während Krill (E. superba) nur eine geringe Rolle spielt. Biomasse und Produktion des Zooplanktons sind im südlichen Weddellmeer geringer als in den nördlichen Gebieten. Ein großer Teil der sommerlichen Primärproduktion der südlichen Schelfgebiete sinkt - oft als Kotballen mit unverdauten Zellen - in tiefere Wasserschichten ab. Eine starke bodennahe Strömung auf dem östlichen Schelf bewirkt, daß Partikel über weite Strecken verfrachtet werden und dem Benthos in unproduktiven Gebieten als allochthone Nahrung zur Verfügung stehen. Langsame bakterielle Abbauraten ermöglichen eine Konservierung des organischen Materials, das so noch lange nach seinem Entstehen für Suspensionsfresser verwertbar ist.

Ungeachtet der geringen Diversität auf Ordnungs-, Unterordnungs- und Familienniveau und der auf die Gesamtantarktis bezogenen Artenarmut wird der Schelf des südlichen Weddellmeeres von mehreren artenreichen Bodenfischgemeinschaften bewohnt. Dahingegen erscheinen die pelagischen Fischgemeinschaften als artenarm.

Die zumeist trägen Bodenfische des Weddellmeeres stellen einen Verhaltenstypus dar, der in anderen Meeresgebieten in dieser Ausprägung selten zu finden ist. Selbst bei relativ trägen Bodenfischen der Ostsee liegt die Häufigkeit der spontanen Bewegungen eine Größenordnung über der eines antarktischen Bodenfisches. Trotz dieser passiven Lebensweise sind die Sinnesleistungen der Weddellmeerfische gut entwickelt und sie sind reaktions- und lernfähig. Die Trägheit ist zum Teil auf die temperaturbedingten muskelphysiologischen Leistungsbeschränkungen zurückzuführen. Darüberhinaus stellt die passive Lebensweise eine Anpassung an das niedrige und episodisch auftretende Nahrungsangebot der hohen Breiten dar.

Der Ruhestoffwechsel der antarktischen Fische ist in seiner Höhe dem von Fischen anderer Temperaturzonen ähnlich, wenn man ähnliche Aktivitätstypen betrachtet. Die Reduktion der Aufwendungen für Aktivität durch die tatsächlich geringere Bewegungsleistung kann die relativ hohen Ausgaben des Ruhemetabolismus auffangen, so daß der Gesamtstoffwechsel gering bleibt.

Im Unterschied zu borealen Fischen halten die Fische des Weddellmeeres keine ausgeprägte Winterruhe. Auch am Ende des Winters waren Nahrungszusammensetzung, Magenfüllungsgrad und Kondition der untersuchten Arten im Pelagial und Benthos den Sommerwerten ähnlich. Die Saisonalität der Primärproduktion wird im Nahrungsnetz bis zu den Fischen also weitgehend verwischt.

Die meisten Fische des Weddellmeeres wachsen langsam. Einige räuberische Arten der Familie Channichthyidae können jedoch in den südlichen Schelfgebieten deutlich schneller wachsen als Nototheniidae, Bathydraconidae und Artedidraconidae. Das Wachstum der antarktischen Notothenioidei läßt sich daher nicht in einfacher Weise einem meridionalen Temperatur- oder Nahrungsgradienten zuordnen, sondern wird von den ökologischen Notwendigkeiten des Lebensraumes und der Nische einer jeden Art gesteuert. Fischarten subantarktischer krillreicher Meeresgebiete wachsen wie ökologisch vergleichbare Fische borealer Meere.

Die Weddellmeerfische zeigen einen hohen Reproduktionsaufwand über eine lange adulte Lebensspanne. Bei einem insgesamt reduzierten Stoffwechsel gewinnt damit der Aufwand für die Reproduktion in der Energiebilanz der Fische eine große Bedeutung.

Die relativ großen Eier hochantarktischer Fischarten benötigen für ihre Entwicklung je nach Größe zwischen drei und sechs Monate, und zeigen damit keine Kältekompensation der Inkubationsgeschwindigkeit. Die Entwicklungszeiten folgen der Temperaturabhängigkeit borealer und arktischer Fischarten. Die sehr langen Entwicklungszeiten bedeuten ein hohes Mortalitätsrisiko durch Freßfeinde. Brutpflege- und Brutvorsorgeverhalten dürfte aus diesem Grund bei den Weddellmeerfischen weit verbreitet sein.

Von mehr als 75 im Weddellmeer vorkommenden Fischarten wurden Jugendstadien von 23 Arten im Pelagial angetroffen. Das neritische Ichthyoplankton lebt in einem bis zu 50 km breiten Bereich im Küstenstrom; jenseits dieser Zone kommen notothenioide Jugendstadien nicht vor. Aufgrund der großen Wassertiefen vor der Schelfeisküste werden Larven ozeanischer Arten auch dicht unter der Küste gefunden.

Die frühen Stadien von Pleuragramma antarcticum, der einzigen häufigen Fischart des Weddellmeerschelfs, sind an die saisonalen Bedingungen im Pelagial gut angepaßt. Sie verfügen über einen Dottervorrat, der ihnen ein Überleben von mindestens drei Wochen ohne Nahrung ermöglicht. Die weitere Entwicklung der neritischen Art findet in einer hydrographisch stabilen Oberflächenschicht statt, in der Nahrungsorganismen in ausreichender Dichte vorkommen. Während des Sommers werden die Larven in der Oberflächenschicht in einer vorhersagbaren Drift entlang der Küste vor allem zum südlichen Schelf transportiert. Mit dem bei Halley Bay divergierenden Küstenstrom können Larven jedoch auch nach Westen und Norden bis zur Antarktischen Halbinsel verfrachtet werden. Die Ausprägung dieses Driftschemas ist von der sommerlichen Eisbedeckung abhängig. Etwaige Klimaschwankungen, die zu einer Veränderung der Eisdynamik führen, können daher bereits frühzeitig Auswirkungen auf das Überleben der pelagischen Fischbrut im Weddellmeer haben.

Fische stellen im Weddellmeer nur eine geringe benthische Biomasse von 0,1 bis 1 g m⁻², die von Nordosten nach Südwesten abnimmt. Am Schelfhang können durch die Schwarmbildung von P. antarcticum fleckenhaft dichte Vorkommen entstehen. Die geschätzte Fischproduktion auf dem Schelf des Weddellmeeres beträgt 0,5 t km⁻² pro Jahr. Sowohl die mittlere Fischdichte als auch die Produktion liegt im südlichen Weddellmeer damit um eine Größenordnung unter der der subantarktischen Inseln.

Trotz dieser geringen Produktion spielen die Fische im hochantarktischen Ökosystem eine Zentrale Rolle. Bei nur geringem Vorkommen von Krill (E. superba) sind Fische die Hauptnährtiere für alle höheren Konsumenten, insbesondere für die typischen Bewohner der kontinentalen Küsten, Kaiserpinguin und Weddellrobbe.

Summary

The environmental conditions in the Antarctic Weddell Sea are not only characterized by low, but constant water temperature and a pronounced seasonality of light and sea-ice conditions. In addition to these factors, a markedly stable current system and sea-ice drift pattern, strong summer stratification by melting ice and advection, and a clear water mass separation over the continental shelf and slope are important environmental features in the ecology of the fishes.

Total primary production in the Weddell Sea is similar to that of boreal seas. This production is confined, however, to a short summer season of few weeks duration. Main grazers are cyclopid and calanoid copepods in the size fraction < 15 mm, which account for 75-80% of zooplankton biomass and 90% of zooplankton production. The principal euphausiid species is Euphausia crystallorophias. Krill, Euphausia superba is only a minor fraction of the zooplankton. A large part of the primary production sinks out of the euphotic zone, often in the form of fecal pellets and viable cells. Due to strong bottom currents, the sinking particles are transported over distances and serve as allochthonous food for benthos organisms in the southern unproductive shelf areas. Slow bacterial decomposition rates allow for long term conservation of floating particulate organic matter. Due to these distribution and conservation mechanisms, benthic communities are less affected by the seasonal signal of primary production than pelagic communities.

As a result of long evolutionary development under constant or predictable environmental conditions, the demersal fish communities of the high Antarctic shelves of today are diverse and species-rich when compared to boreal communities, e.g. in the North Sea. This is in contrast to the low diversity on the high taxonomic levels of orders, suborders and families, and to the overall low species number of Antarctic fishes. Pelagic fish communities are of low diversity.

The majority of Weddell Sea fish species is characterized by an extremely sluggish behavior. In comparison with a moderately active boreal fish, the Antarctic counterpart moves 10 to 100 times less frequently. In spite of this passive way of life, sensory capacity is well developed and the fishes are capable of fast reactions and learning in captivity. The extremely sluggish behaviour of the majority of antarctic species can be interpreted as an effect of low temperature on muscle physiology. It is, however, also a very efficient adaptation to an environment of low and sporadic food supply of mainly advected or actively moving particles (e.g. deep-living plankton or benthic crustaceans), which are among the preferred food of most demersal fish.

Resting metabolism (measured as oxygen consumption) of notothenioid fishes is similar to that of boreal species, if fishes of similar behaviour and activity patterns are compared. Low activity and growth compensate for this relatively high resting metabolism and allow for an overall low energy level in Weddell Sea fishes.

Weddell Sea fishes do not appear to hibernate during winter. At the end of winter, food composition, stomach fullness, and condition of several investigated species both in the water column and near the bottom were similar to summer samples. The seasonal production signal therefore seems to be widely evened out on the trophic level of fishes.

Growth is typically slow. Channichthyids, however, grow generally faster than Nototheniids, bathydraconids or artedidraconids even on the cold southern shelf. Trophic niche and life history strategy seem to be more important factors in the control of growth than temperature.

Gonado-somatic indices of Weddell Sea fishes are in the upper range of values known from boreal species. As annual spawning is supposed to occur over a long adult life span, total reproduction effort is high when compared to boreal species.

The typically large eggs have incubation times between three and six months, which indicates a complete lack of temperature compensation at this stage. Fecundity is low, and as a result, brood caring behaviour was observed or indirectly concluded for several species. Two thirds of the 75 recorded species do not appear in the water column during early life but enter directly the benthic food web as large larvae or early juveniles. Twenty three species of pelagic fish larvae were found. Nototheniid larvae are confined to the shelf and slope region. Offshore, only early stages of mesopelagic species occur.

Early stages of the only abundant fish species, Pleuragramma antarcticum, are well adapted to the seasonal pelagic production cycle. The young appear in the surface layer of the eastern shelf at an early phase of the spring bloom to make use of the rapidly developing zooplankton. During the short summer they drift with the coastal current towards the southern and western nursery grounds. This phase of the Pleuragramma life cycle is probably sensitive to interannual changes of environmental conditions such as the seasonal sea ice cover and surface stratification.

The Weddell Sea shelf fishes build up a biomass of only 0.1 to 1 g m⁻² with a decreasing tendency from northeast to southwest. Locally, the pelagic Pleuragramma stocks can amount to few g m⁻². Estimated overall production is in the order of 0.5 t km⁻² y⁻¹, which is one order of magnitude lower than that of subantarctic island shelves.

In spite of this low biomass and production, the fishes play an important role in the high antarctic food web. Due to the lack of krill, fishes are the principal food resource of most top predators, especially of the Emperor Penguins and Weddell Seals.

Einleitung

Die Fische haben sich eine Vielzahl auch extremer aquatischer Lebensräume erschlossen. Spezialisierte Arten leben beispielsweise in heißen Quellen oder tropischen Gezeitentümpeln unter hohen oder stark schwankenden Temperaturen; andere Arten besiedeln die sehr kalten und produktionsarmen polaren Eismeere und die arktischen Flüsse und Seen. Sie haben dabei vielfältige Anpassungen der Morphologie, Physiologie, des Verhaltens, der Lebenszyklen usw. entwickelt, die die Bedingungen ihres Lebensraumes widerspiegeln.

Im Verlauf ihrer ontogenetischen Entwicklung sind die Fische an unterschiedlichen pelagischen und benthischen Nahrungsnetzen beteiligt. Die Larven vieler Arten gehören dem Zooplankton an; adulte Fische können durch ihre Individuengröße im Dezimeter- bis Meterbereich zu Endgliedern von Nahrungsketten werden. Die Kenntnis der Fischfauna eines Meeresgebietes und der ökologischen Anpassungen ihrer Lebensstadien liefert so auf ganz verschiedenen Ebenen Informationen, die zu einem allgemeinen Verständnis der Struktur und Funktion des Ökosystems beitragen können.

Von den mehr als 20 000 Arten rezenter Knochenfische leben etwa 280 südlich der antarktischen Konvergenz (Andriashev 1987). Den **ozeanischen** Bereich des südpolaren Ringozeans bewohnen 75 meso- und bathypelagische Arten kosmopolitischer Fischfamilien wie Myctophidae, Gonostomatidae, Paralepididae und Bathylagidae. In den **Schelfmeeren** stellen nur fünf Fischfamilien, die in der Unterordnung **Notothenioidei** zusammengefaßt werden, über 50% der Arten und mehr als 90% der Fischbiomasse (Andriashev 1987). Aus einer taxonomisch vielfältigen Fischfauna zu Beginn des Tertiärs vor 60 Millionen Jahren, die in Fossilfunden von Seymour Island (Antarktische Halbinsel) dokumentiert ist, konnten sich nur wenige Taxa an die durch Abkühlung veränderten Lebensbedingungen der antarktischen Schelfmeere während des Miozäns vor 25 bis 5 Millionen Jahren anpassen (Eastman und Grande 1989). Der Ursprung der Notothenioidei kann bislang nicht durch Fossilfunde belegt werden. Die Unterordnung umfaßt heute mehr als 100 eng verwandte Arten, die verschiedene Ökotypen vom ursprünglichen trägen Bodenfisch bis zum heringsähnlichen pelagischen Schwarmfisch repräsentieren. In anderen Meeresgebieten werden diese Ökotypen von sehr unterschiedlichen Großtaxa gestellt.

Physiologische und biochemische Anpassungen ermöglichen den antarktischen Fischen das Leben bei Temperaturen nahe dem Gefrierpunkt des Meerwassers. Wohl-schlag (1964) stellte in seiner Hypothese von der "Metabolic Cold Adaptation" einen Zusammenhang zwischen einem relativ hohen Routinestoffwechsel und dem langsamen Wachstum antarktischer Fische her. Dieser Hypothese wurde später von Holeyton (1974) heftig widersprochen. Die kontroverse Diskussion führte über viele

Jahre zu einem starken Interesse an der Physiologie antarktischer Fische. Der aktuelle Kenntnisstand wurde unlängst ausführlich dargestellt (Eastman und DeVries 1986; Clarke 1987; Macdonald et al. 1987).

Seit der Entdeckung von Gefrierschutzsubstanzen bei antarktischen Fischen (DeVries 1970, 1971) befassen sich Physiologen und Biochemiker mit der Aufklärung der Struktur und Wirkung dieser Makromoleküle, die es den Tieren ermöglichen, in Wassertemperaturen zu leben, die unter dem normalen Gefrierpunkt der Körperflüssigkeiten liegen. Eine Übersicht über Glykoproteine und Glykopeptide als Frostschutzsubstanzen geben Eastman und DeVries (1986, 1987). In jüngster Zeit wurden in Fischen des Weddellmeeres weitere Glykoproteine gefunden (A. Wöhrmann, pers. Mittlg.).

Die Reduktion der Erythrocytenzahlen und der fast völlige Verlust von Hämoglobin bei den Weißblutfischen (Channichthyidae) wurde erstmals von Ruud (1954, 1958) beschrieben. Über die physiologische Ursache und ökologische Bedeutung dieser erstaunlichen Erscheinung, die in geringem Umfang auch bei anderen antarktischen und einigen arktischen Fischarten angetroffen wird, besteht noch Unklarheit (Hureau et al. 1977; Macdonald et al. 1987).

Im Vergleich zu den seit recht langer Zeit intensiv untersuchten physiologischen und biochemischen Anpassungen adulter antarktischer Fische an niedrige Temperatur und hohen Sauerstoffgehalt ist unsere Kenntnis über ihre **Ökologie** und **Lebenszyklen** noch gering. Wie in anderen Meeren durchlaufen viele Knochenfische der Antarktis eine indirekte Entwicklung mit pelagischen Larven und Juvenilstadien. In einem Meeresgebiet nutzen so die Entwicklungsstadien der Fische verschiedene Teilsysteme: demersale Eier sind Teil des Benthos, pelagische Eier, Larven und Juvenile sind Teile des Planktons und Nektons; Adulte können benthisch, benthopelagisch oder pelagisch leben. Die verschiedenen Entwicklungsstadien der Fische können daher sehr unterschiedliche Umweltbedingungen erfahren. Die Embryonal- und Larvalphase ist gegenüber äußeren Einflüssen besonders empfindlich; so verlängert sich z.B. die Eientwicklung vieler Nordseefische bei niedrigen Temperaturen deutlich (Hempel 1979). Nach dem Schlupf ist die Fischbrut innerhalb bestimmter Zeiträume auf relativ hohe Konzentrationen von Nahrungspartikeln aus einem engen Größenspektrum angewiesen. Sowohl das gemeinsame Vorkommen von Fischlarven und ihrer Nahrung wie auch die weitere gemeinsame Entwicklung muß aufeinander abgestimmt sein ("Match-Mismatch-Hypothese"; Harden Jones 1968; Cushing 1974, 1975). Die Lebenszyklen der Populationen sind an beständige hydrographische Strukturen gebunden ("retention areas", Iles und Sinclair 1982; Sinclair 1988).

In der Entwicklungsgeschichte der Arten spielt deshalb neben den Anpassungen des Individuums an die **Bedingungen** der Umwelt die Abstimmung der Lebenszyklen mit den saisonalen abiotischen und biologischen **Prozessen** eine wichtige Rolle. Umweltbedingungen, die für einzelne Individuen durchaus zu tolerieren sind, können Prozesse bewirken, die den Lebenszyklus nicht schließen und so zum Zusammenbruch der Population führen ("Member-Vagrant-Hypothese"; Sinclair 1988).

Einige der dominierenden **arktischen** Fischarten, die z. B. im Barentsmeer als Juvenile und Adulte unter polaren Bedingungen leben, wandern zur Fortpflanzung in niedere Breiten (Altukhov 1979; Bergstad *et al.* 1987), wo sie günstigere **Bedingungen** (Temperatur, Nahrungsmenge) oder günstigere **Prozesse** (Ausprägung der sommerlichen Oberflächenschichtung, Verlauf der Produktionsperiode, Entwicklung des Zooplanktons) antreffen. Diese Arten konnten während der pleistozänen Vereisungen nach Süden ausweichen und in Warmzeiten wieder nach Norden vordringen.

Im Gegensatz dazu sind die **antarktischen** Küstenfische durch die großen Tiefseebecken des Südpolarmeeres von den Schelfgebieten der gemäßigten Zone isoliert und mußten ihren gesamten Lebenszyklus an die Hydrographie und Produktionsprozesse der hohen Breiten anpassen. Unter den bestimmenden Faktoren für die heutige Ausprägung der antarktischen Fischgemeinschaften wird daher der Reproduktionsökologie und frühen Lebensgeschichte im Pelagial eine wichtige Rolle zufallen. Damit tritt neben die Frage, wie sich die Physiologie der Fische an die seit 50 Mio. Jahren langsam sinkenden Temperaturen in der Antarktis anpassen konnte, die Frage nach der Abstimmung der Lebenszyklen und der Lebensweise auf die sehr stark wechselnden Umweltbedingungen der letzten zwei Mio. Jahre.

Untersuchungen zur Ökologie antarktischer Fische konnten bisher fast ausschließlich im Bereich der **subantarktischen Inseln** (Kerguelen, Südgeorgien) und im Seegebiet um die **Antarktische Halbinsel** durchgeführt werden (z.B. Everson 1969; Hureau 1970; Duhamel 1981; Kock 1981; Kellermann 1986). Erst seit wenigen Jahren werden regelmäßig verschiedene Entwicklungsstadien **hochantarktischer** Fischarten in den kontinentalen Schelfgebieten des Rossmeeres, des Weddellmeeres und der ostantarktischen Prydz-Bucht mit quantitativen Methoden gefangen und untersucht. Es stellte sich dabei heraus, daß sich Artengemeinschaften, Biologie und Bedeutung der Fische in verschiedenen Gebieten des Südpolarmeeres deutlich unterscheiden (Hureau 1962, 1970; DeWitt 1970; Hubold 1985; Williams 1985a,b; Hubold und Ekau 1987; Ekau 1988; Schwarzbach 1988). Die Einordnung der neuen Ergebnisse erfordert daher eine stärkere Differenzierung der geographischen Regionen. Entgegen dem noch vor wenigen Jahren häufig verwendeten Begriff vom "Ökosystem Antarktis" werden heute mindestens drei Untersysteme unterschieden:

Die dauernd eisfreie ozeanische **Westwinddrift**, die **saisonale Treibeiszone** und die **permanente Treibeiszone** (Hempel 1985a,b). Darüber hinaus unterscheiden sich die Schelfgebiete der antarktischen Inseln untereinander, sowie die Schelfgebiete des Kontinents und der Antarktischen Halbinsel.

Die vorliegende Schrift behandelt die Fische und ihren Lebensraum im kontinentalen Schelfgebiet des südlichen Weddellmeeres. Dieses hochantarktische Schelfmeer ist eines der letzten von menschlichen Einflüssen unberührten Großökosysteme der Erde. Von den weiter im Norden liegenden krillreichen Gebieten, in denen seit dem vorigen Jahrhundert erhebliche Eingriffe durch Robbenschlag, Walfang und Fischerei erfolgten, ist das Schelfmeer hydrographisch und zoogeographisch weitgehend isoliert. Die jetzt vorliegenden Forschungsergebnisse zeichnen ein Bild von einem hochpolaren Lebensraum, in dem die Ökologie der Fische in einem von der Fischerei unberührten Zustand dargestellt werden kann.

Die Erforschung des Weddellmeeres

Der nördliche Bereich des Weddellmeeres wurde erstmals im 18. Jahrhundert von James Cook erreicht. Im frühen 19. Jahrhundert drang Bellingshausen bis 69°S vor. Die Existenz eines weit nach Süden reichenden Meeres wurde aber erst im Jahr 1823 durch den Robbenfänger James Weddell bewiesen. Weddell segelte mit dem englischen Schiff "Jane" zwischen 30 und 40° westlicher Länge nach Süden und erreichte die Position 74°15'S. Fünfzehn Jahre später befuhr Dumont d'Urville das nördliche Weddellmeer und das Gebiet um die Antarktische Halbinsel. Weitere Expeditionen erfolgten in den Jahren 1893 ("Jason"), 1898 ("Valdivia") und 1901 - 1903 ("Antarktik") (**Tabelle 1**).

Die erste Forschungsreise bis zur Südküste des Weddellmeeres führte die "Scotia" in den Jahren 1902 - 1904 durch. Die "Scotia" erreichte Coats Land und führte neben ozeanographischen Messungen erste biologische Untersuchungen am Benthos und an Fischen durch (Bell 1908). Die Expedition der "Deutschland" drang in den Jahren 1911 - 1912 bis in die Vahsel Bucht (77°30'S) vor; das Schiff fror später bei 74°S ein und driftete mit dem Treibeis nach Norden. Auch während der Eisdrift wurden ozeanographische und biologische Arbeiten durchgeführt, die die Vorstellungen über die atlantische Tiefenzirkulation begründeten und erste Kenntnis über die Planktonorganismen des inneren Weddellmeeres erbrachten (Brennecke 1921; Lohmann 1928 u.a.). Euphorisch schreibt Brennecke in seiner wissenschaftlichen Auswertung der ozeanographischen Daten, daß "„das Weddellmeer durch die "Deutschland" -

Tabelle 1: Expeditionen in das Weddellmeer (nach Andriashev 1965; Kohnen 1981; Headland 1989; G. Krause, AWI, pers. Mittlg.)

Schiff	Jahr	Gebiet	Disziplin
Resolution	1772-73	südl. Bouvet bis 58°S	Geographie/Naturkunde
Adventure	1775	östl. Ant. Halbinsel	Geographie/Naturkunde
Wostok/Mirny	1819	südl. S. Sandwich Is. 69°S	Geographie/Naturkunde
Jane	1822-24	74°S/30-40°W	Robbenschlag
L'Astrolabe	1838	bis 63°30S	Geographie/Naturkunde
Jason	1892-93	östl. Halbinsel bis 68°S	Robbenschlag (Fossilien)
Valdivia	1898	südl. Bouvet Is. bis 64°S	Ozeanographie
Antarktik	1901-3	östl. Halbinsel	Geographie/Naturkunde
Scotia	1902-04	Coats Land bis 73°S	Geographie/Naturkunde (Fische)
Deutschland	1911-12	südl. Weddellmeer	Geographie
Endurance	1914-16	südl. Weddellmeer	Geographie
Quest	1921-22	östl. Weddellmeer	Geographie/Naturkunde
Meteor	1926	nördl. Weddellmeer	Ozeanographie
Hektoria	1928-29	östl. Halbinsel	Geogr. Flugerkundung
Discovery	1929	nördl./östl. Weddellmeer	Ozeanographie/Biologie
Norvegia	1930	Kapp Norvegia, 71°S	Geographie
Norvegia u.a.	1932-37	20°W-45°E	Geologie/Ozeanographie
Discovery	1931-35	nördl./östl. Weddellmeer	Ozeanographie/Biologie
W. Scoresby	1930-32	nördl./östl. Weddellmeer	Ozeanographie/Biologie
Discovery II	1931-33	Kapp Norvegia 69°S	Ozeanographie/Biologie
Schwabenland	1938-39	östl. Weddellmeer	Luftphotografie
Norsel	1949-52	Coats Land	Ozeanogr./Luftphotogr.
Gen. Belgrano	1954-55	Filchner Schelfeis	Meteorologie
Bahia Aguirre	1954-55	nördl./östl. Weddellmeer	Ozeanographie
Gen. San Martin u.a.	1955-61	35-45°W, südl. Weddellmeer	Ozeanographie
Theron	1955-58	südl. Weddellmeer	Landexpedition
Magga Dan	1955-58	südl. Weddellmeer	Landexpedition
Staten Island	1956-57	Kapp Norvegia	Ozeanographie
Ob. Lena, Atka	1957-59	südl./östl. Weddellmeer	Ozeanographie
Burton Island	1958	südl./östl. Weddellmeer	Ozeanographie
Westwind	1958	südl./östl. Weddellmeer	Ozeanographie
Glacier	1958-59	S. Shetlands-Kapp Norvegia	Ozeanographie
Gen. San Martin	1958-61	südl. Weddellmeer	Ozeanographie
Edisto	1959	südl. Weddellmeer	Ozeanographie/Biologie
Eltanin	1963-64	64°S/27°W-52°W	Ozeanographie
Gen. San Martin	1963-64	südl. Weddellmeer	Ozeanographie/Biologie
Gen. San Martin	1964-65	südl. Weddellmeer	Ozeanographie/Biologie
Gen. San Martin	1968	südl. Weddellmeer	Ozeanographie/Biologie
Glacier	1968-70	südl. Weddellmeer	Ozeanographie/Biologie
Eltanin	1972	südl. Weddellmeer	Ozeanographie/Biologie
Glacier	1973	südl. Weddellmeer	Ozeanographie/Biologie
IWSOE Expeditionen	1975-76	südl. Weddellmeer	Ozeanographie
Polarsirkel	1976-77	südl./östl. Weddellmeer	Ozeanogr./Geophys./Biol.
Explora	1977-78	östl. Weddellmeer	Geophysik
Burton Island	1977	bis 73°S/43°W	Ozeanographie/Biologie
Polarsirkel	1978-79	südl. Weddellmeer	Oz./Geophys./Biol.
Polarsirkel	1979-80	süd-östl. Weddellmeer	Ozeanogr./Biol. (Fische)
Meteor	1980-81	nördl. Weddellmeer	Ozeanogr./Biol.
Polarsirkel	1980-81	südl. Weddellmeer	Ozeanogr./Biol. (Fische)
Mikhail Somov	1981	63°S/0°W bis Packeis	Ozeanogr./Biologie
Polarqueen	1981-82	südl. Weddellmeer	Glaziol./Geophysik
Hakueri Maru	1981-82	östl. Weddellmeer	Geophysik
Polarstern	1982-83	südl. Weddellmeer	Biol. (Fische)/Ozeano./Geol.
Polarbjörn	1982-83	südl. Weddellmeer	Logistik/Warmblüterbiol.
Polarstern	1983-84	südl. Weddellmeer	Glaziologie
Polarstern	1984-85	südl. Weddellmeer/Vestkapp	Biol. (Fische)/Ozeanogr.
Andenes	1984-85	südl. Weddellmeer	Ozeanographie
Polarstern	1985-86	südl./östl. Weddellmeer	Geologie
Polarstern	1986	südl. Weddellmeer	Biol. (Fische)/Ozeanogr.
Joides Resolution	1986-87	östl. Weddellmeer	Geologie
Polarstern	1986-87	südl. Weddellmeer	Geologie/Glaziologie
Irizar	1986-87	südl. Weddellmeer	Ozeanographie
Polarstern	1988-89	südl. Weddellmeer	Biologie (Fische)
Polarstern	1990-91	südl. Weddellmeer	Biologie (Fische)

Beobachtungen mit zu den am besten erforschten reinen polaren Meeren zu rechnen ist". Tatsächlich lieferten Brennecke's Messungen, die mit den damals modernsten Instrumenten durchgeführt wurden, die ersten präzisen ozeanographischen Daten aus dem Südpolarmeer (Deacon 1977). Zwei Jahre nach der "Deutschland"-Expedition for die "Endurance" unter Shackleton im Treibeis des südlichen Weddellmeeres ein und driftete nach Norden, wo sie später sank.

Umfangreiche biologische Untersuchungen wurden im Südpolarmeer während der "Discovery" und "William Scoresby"-Expeditionen (1929 - 1935) durchgeführt. Die "Discovery" drang allerdings nur in die nördlichen und östlichen Randgebiete des Weddellmeeres ein. Untersuchungen in den südlichen Küstengebieten durch die "Norvegia" unter Riiser und Larsen in den Jahren 1930 bis 1937 und durch die deutsche "Schwabenland"- Expedition 1938 unter Ritscher waren hauptsächlich auf die Landvermessung ausgerichtet.

Eine große britisch/norwegisch/schwedische geographische Expedition in den Jahren 1949 bis 1952 führte zur Errichtung der Maudheim Station bei Kapp Norvegia. Mehrere argentinische Expeditionen zwischen 1955 und 1961 vertieften die ozeanographischen Kenntnisse. Seit 1956 ist die englische Forschungsstation Halley Bay ständig besetzt. Mit dem "Internationalen Geophysikalischen Jahr" (1957) und dem "International Weddell Sea Oceanographic Experiment" ab 1968 beteiligten sich Amerikaner, Russen und Argentinier intensiv an der Erforschung des südlichen Weddellmeeres. Hauptanliegen dieser Untersuchungen war es, die Bildungsprozesse des antarktischen Bodenwassers zu beschreiben. Norwegische Expeditionen in den siebziger Jahren befaßten sich vor allem mit ozeanographischen und seismischen Untersuchungen.

Biologische Forschungen fanden im Rahmen der aufgezählten Expeditionen nur in geringem Maße statt, so etwa Messungen der Primärproduktion (El-Sayed und Mandelli 1965; El-Sayed 1968, 1970, 1971) und erste systematische Zooplanktonfänge (Fevolden 1979, 1980). Die Lebensgemeinschaften des Weddellmeeres gehörten trotz des vergleichsweise großen internationalen Forschungsaufwandes bis zum Ende der siebziger Jahre zu den am wenigsten untersuchten des Südpolarmeer.

Seit der "Polarsirkel"-Expedition 1979/80 werden im Weddellmeer im Rahmen eines deutschen multidisziplinären Projektes biologische Arbeiten verschiedener Arbeitsrichtungen regelmäßig durchgeführt. Bereits während der ersten Reise konnte die "Polarsirkel" dank einer außergewöhnlich günstigen Eislage am Filchner Schelfeis entlang bis zum Fuß der Antarktischen Halbinsel vordringen und neben ozeanographischen Meßergebnissen Plankton, Benthos und Fischproben sammeln (Gammelsröd und Slotsvik 1981; Schneppenheim 1981, 1982). Im Rahmen mehrerer weiterer Expeditionen mit den Schiffen "Polarsirkel" und "Polarbjörn" und ab 1983 mit dem

neuen deutschen Forschungseisbrecher "Polarstern" wurden in den folgenden Jahren Untersuchungen am Phytoplankton, Zooplankton, Benthos, Fischen und Warmblütern durchgeführt (Hubold und Drescher 1982; Drescher *et al.* 1983; Hempel 1983, 1985c; Schnack-Schiel 1987; Arntz *et al.* 1990). Alternierend oder parallel zu den biologischen Untersuchungen wurden ozeanographische, meteorologische, glaziologische und geologische Fragestellungen bearbeitet (Kohnen 1982, 1983, 1984; Fütterer 1984, 1986), so daß jetzt gute Datensätze über die Biota und ihre Umweltbedingungen im östlichen und südlichen Schelfbereich des Weddellmeeres vorliegen.

Mit der "European Polarstern Study 1988/89" (EPOS) wurde der Erforschung des Weddellmeeres ein neues, internationales Kapitel hinzugefügt. Aufbauend auf den seit 1980 erarbeiteten Grundlagenkenntnissen wurden in einer Reihe von Detailstudien die physiologischen, biochemischen und autökologischen Besonderheiten der Biota im Weddellmeer untersucht (Hempel *et al.* 1989; Arntz *et al.* 1990). Wissenschaftler aus elf europäischen Ländern nahmen an EPOS teil. Diese Untersuchungen leiten über in ein neues internationales Vorhaben zur Erforschung der antarktischen Meereiszone (Ecology of the Antarctic Sea Ice Zone (EASIZ); ANON 1990), das als Nachfolgeprojekt von BIOMASS (Biological Investigations On Marine Antarctic Systems and Stocks) die Struktur und Dynamik der fast ständig oder saisonal von Treibeis beeinflussten Biotope des Südpolarmeeres zum Ziel haben wird.

Zielsetzung und Durchführung

Unsere Kenntnis von den Fischen der Antarktis basiert neben den frühen taxonomischen Arbeiten im wesentlichen auf fischereibiologischen und autökologischen Studien an kommerziellen Arten der **subantarktischen Inseln** (z.B. Everson 1969; Burchett 1983 a,b; Kock 1985), sowie auf den biochemischen und physiologischen Arbeiten an den Fischen des **Rossmerees** im McMurdo Sound (z.B. Eastman und DeVries 1986, 1987; Macdonald *et al.* 1987). Synökologische Untersuchungen konzentrierten sich besonders auf die Wechselwirkungen zwischen **Fischen** und **Krill** (z.B. Slosarczyk 1983 a,b; Williams 1985 a,b).

In den krillarmen, eisbedeckten Gebieten der hochantarktischen Schelfmeere wurden die Fischgemeinschaften nur in geringem Umfang untersucht; so existiert für das Rossmeer bis heute keine ausführliche bestandskundliche Aufnahme der Fischfauna. Das Spektrum der intensiv biochemisch und physiologisch untersuchten Arten (Macdonald *et al.* 1987) stellt nur einen kleinen Ausschnitt aus der Gesamtzahl der Fischtaxa dar und ist aufgrund der verwendeten Fangmethoden (Reusen und Langleinen) nicht repräsentativ für die Fischgemeinschaften.

Ein Ziel des interdisziplinären Forschungsvorhabens, das seit 1979/80 im südlichen **Weddellmeer** realisiert wurde, bestand darin, Informationen über die Ökologie der Fische in den schwer zugänglichen Meeresgebieten der Hochantarktis zu gewinnen und diese Kenntnis in unser Bild von den antarktischen Ökosystemen einzuweben. Zu diesem Zweck wurden erstmalig in einem antarktischen Schelfmeer in großem Umfang planktologische und fischbiologische Untersuchungen mit Schleppnetzen auch in eisbedeckten Gebieten durchgeführt und so ein reiches Proben- und Datentmaterial gewonnen.

Ausgehend von dem geringen Kenntnisstand über das südliche Weddellmeer und seine Fauna stand die **Bestandsaufnahme** und **Zoogeographie** der Fische, sowie die Beschreibung der Umweltparameter des ausgedehnten Schelfgebietes am Anfang der Untersuchungen (Expeditionen 1979/80 bis 1983). Überraschend stellte sich die Fischfauna dieses hochpolaren, ganzjährig eisbedeckten Meeresgebietes als artenreich und regional differenziert heraus; die Verbreitungsmuster zeigten starke Beziehungen zur Topographie und Hydrographie. Die Artenzusammensetzung wies deutliche Unterschiede zu den nördlichen Meeresgebieten der Antarktis auf. Einige Arten konnten aufgrund ihrer Dominanz als **Schlüsselarten** charakterisiert werden. Pelagische Larven und Jugendstadien von Fischen stellten einen wichtigen Bestandteil des Makrozooplanktons und Mikronektons und wiesen auf das Vorhandensein von reproduzierenden Fischbeständen im Weddellmeer hin. Die im Mageninhalt von Robben und Pinguinen identifizierten Fischanteile ließen auf eine von den höheren

Konsumenten genutzte **Produktion** der Fischbestände schließen.

Basierend auf den Erkenntnissen über die großräumige Zusammensetzung der Fischfauna wurden in ausgewählten Zielgebieten bei Vestkapp und vor dem Filchner Schelfeis mesoskalige Detailstudien unternommen, die Aufschluß über die kleinräumigen **Verbreitungsmuster** und **Artengemeinschaften** und deren Abhängigkeit von abiotischen Parametern, sowie über zeitliche Veränderungen während der kurzen sommerlichen Produktionsperiode gaben (Expedition 1985). Die Winterexpedition von FS "Polarstern" (1986) erlaubte erstmals eine Probennahme im südlichen Weddellmeer außerhalb des Sommers und ermöglichte Schlußfolgerungen über **saisonale Veränderungen** in den benthischen und pelagischen Populationen und ihrer Umwelt.

In **autökologischen** Studien an Schlüsselarten der Schelflebensgemeinschaft wurden unterschiedliche Anpassungen der Fische und ihrer Lebenszyklen an die Umweltbedingungen des Lebensraumes beschrieben. Wachstum, Reproduktion und Ontogenie standen im Zentrum des Interesses. Populationsdynamische Untersuchungen wurden im Hinblick auf die Produktionskraft und Bedeutung der Fische im Nahrungsnetz aufgenommen; mit Nahrungsuntersuchungen wurden **synökologische** Wechselwirkungen zwischen Fischen, Plankton und Benthos im Schelfmeer festgestellt.

Die vorliegenden Untersuchungsergebnisse erlauben die Beschreibung einiger ökologischer Zusammenhänge, die unter anderem auch für eine sinnvolle Interpretation ökophysiologischer und biochemischer Befunde notwendig sind. Die bisherige Kenntnis sehr spezifischer Anpassungen stammt oft von Fischen, über deren Lebensweise und natürliche Umweltbeziehungen bisher kaum etwas bekannt war.

Der Schwerpunkt meiner Arbeiten im Weddellmeer lag auf den Untersuchungen zur Reproduktionsökologie und frühen Lebensgeschichte der Fische sowie ihrer Stellung im Nahrungsnetz des Schelfmeeres. Das zugrundeliegende Material wurde in arbeitsteiliger Zusammenarbeit mit verschiedenen Arbeitsgruppen aus Kiel, Hamburg und Bremerhaven während sechs Antarktisexpeditionen in den Jahren 1980 bis 1989 gewonnen. Durch die Teilnahme an vier dieser Expeditionen war es mir möglich, an einem großen Teil der wissenschaftlichen Planung und biologischen Feldarbeiten unmittelbar mitzuwirken. Über den von mir selbst bearbeiteten Themenkreis hinaus möchte ich eine Zusammenschau veröffentlichter und zum Teil unveröffentlichter Ergebnisse leisten, die in der Arbeitsgruppe von Prof. G. Hempel in den vergangenen Jahren über die Fische des Weddellmeeres und ihren wenig erforschten Lebensraum entstanden sind, und zu deren Zustandekommen ich im Rahmen der Betreuung von Diplomarbeiten und Dissertationen beitragen konnte.

Die neuen Befunde sollen in die bestehenden Vorstellungen von der Ökologie der antarktischen Fische verschiedener Meeresregionen eingebracht werden. Gelegentliche Vergleiche mit der Ökologie der nordpolaren Fische zeigen die Unterschiedlichkeit beider polarer Meeresgebiete auf. Die Besonderheiten antarktischer bzw. polarer Fische sollen anhand einiger allgemeiner Erörterungen zu Wachstum, Reproduktion und Biologie hervorgehoben werden.

In der vorliegenden Arbeit wird die Ökologie der Fische in einem Meeresgebiet beschrieben, dessen abiotische und biotische Lebensbedingungen sich deutlich von denen der wesentlich besser untersuchten ozeanischen und subantarktischen Gebiete unterscheiden. Das Weddellmeer stellt ein eigenes Großökosystem ("Large Marine Ecosystem") innerhalb des Antarktischen Ringozeans dar, dessen wichtigste Charakteristika von Hempel (1990) erstmals umrissen wurden. Mit der vorliegenden Arbeit möchte ich diesen breiten ökologischen Ansatz aufgreifen und weiterentwickeln und beginne die Beschreibung der Ökologie der Fische mit einer Darstellung der physikalischen und biologischen Gegebenheiten im Weddellmeer.

Lebensraum Weddellmeer

Abiotische Faktoren

Entstehungsgeschichte

Seit 50 Mio. Jahren kühlt der antarktische Ozean langsam ab (Kennett 1977). Zwischen dem Eozän und dem Oligozän vor 35 - 40 Mio. Jahren, im mittleren Miozän (vor 15 - 20 Mio Jahren) und im ausgehenden Pliozän (vor 4 - 5 Mio Jahren) traten stärkere Abkühlungsphasen auf. Die Temperaturänderungen lagen in einer Größenordnung von ca. 3 °C pro 1 Mio. Jahren, und dürften damit für die physiologische Anpassung der Organismen keine besondere Schwierigkeit dargestellt haben (Clarke und Crame 1989). Die Drake Passage war bis zum Ende des Eozäns noch geschlossen und öffnete sich vor 28 - 23 Mio. Jahren (Elliot 1985). Damit war der etwa $36 \times 10^6 \text{ km}^2$ große zirkumantarktische Ringozean entstanden. Seit dieser Zeit ist die Antarktis **kalt** und vom subtropischen Bereich **isoliert**. Tiefe Becken und ozeanische Frontalzonen trennen heute die Schelfgebiete von denen anderer Kontinente. Die Entfernung zwischen Südamerika und dem antarktischen Schelf beträgt fast 1000 km, nach Südafrika sind es mehr als 4000 und nach Neuseeland etwa 2500 km. Damit ist der antarktische Ozean der älteste, größte und am stärksten isolierte marine Lebensraum der Erde (Hedgpeth 1977).

Während der Eiszeiten noch bis vor etwa 18 000 Jahren bedeckten die kontinentalen Schelfeise wesentlich weitere Gebiete als heute. Hughes (1981) geht von einer eiszeitlichen Verdreifachung der westantarktischen Schelfeise bis zum Kontinentalabhang aus; auch die schmalere Kontinentalschelfe der Ostantarktis waren mehrmals während der Eiszeiten vollständig vom Inlandeis bedeckt. Elverhoi und Maisey (1983) vermuten vollständige ("grounded") Eisbedeckung des südlichen Weddellmeeres während der Eiszeiten. Das Eis war bis zu 800 m mächtiger als heute (Andersen *et al.* 1980; Orheim und Elverhoi 1981).

Obwohl letztlich nicht sicher ist, daß die gesamten hochantarktischen Flachwassergebiete während der Eiszeiten gleichzeitig von Eis bedeckt waren, d.h. ob der Schelflebensraum zeitweise vollständig verloren ging, sind doch dramatische Veränderungen der Schelfgebiete in geologisch kurzen Zeiträumen als sicher anzunehmen. Die wiederholte Vereisung seit dem Beginn des Pleistozäns muß zu mehrmaligem Verschwinden und Wiederbesiedelung der Schelfmeere geführt haben. **Bodenbewohnende** Organismen konnten den Schelf wahrscheinlich aus der Tiefsee oder aus Refugien von nördlichen Inselschelfen (z.B. Südgeorgien) rekolonisieren (Arnaud 1977). **Pelagische** Küstenfische, deren Vorkommen heute auf die Schelfgebiete beschränkt ist, konnten in Zeiten der Vereisung aufgrund ihrer Fortpflanzungsbiologie sicher nicht im ozeanischen Pelagial überleben. Küstenarten mit

flexiblen Lebenszyklen könnten jedoch in subantarktischen neritischen Rückzugsgebieten überdauert haben. Diese diskontinuierliche Entwicklungsgeschichte erklärt die heutige Artenarmut holopelagischer Fische in den antarktischen Schelfmeeren (DeWitt 1970; Hubold und Ekau 1987). Damit stellen die antarktischen Schelfgebiete, im Gegensatz zum Südpolarmeer als Ganzem, in ihrer gegenwärtigen Ausprägung wahrscheinlich eher junge Systeme dar.

Geographie und Morphologie

Im antarktischen Ringozean stellt das Weddellmeer neben Rossmeer und Prydz-Bucht eines der großen hydrographisch und geographisch definierbaren Teilsysteme dar. Das Weddellmeer ist eingefaßt zwischen der Inselkette des Scotia Bogens bei etwa 60°S im Norden, der Antarktischen Halbinsel im Westen und dem Kontinent im Süden bei 70 bis 78° 30' S. (**Abbildung 1**). Nach Osten erstreckt sich die dem Weddellmeer zugehörige Zirkulation bis etwa 20-30°E (Deacon 1937) oder sogar bis 40°E (Gordon *et al.* 1981).

Als östliche geographische Begrenzung wird allerdings normalerweise eine Linie von den Süd-Sandwich-Inseln (26°W) zum Kapp Norvegia (14°W) angenommen (Carmack und Foster 1977). In dieser engeren Definition entspricht die Fläche des Weddellmeeres mit 2,3 Mio. km² etwa der des europäischen Mittelmeeres (Hellmer und Bersch 1985).

Der weitaus größte Teil des Weddellmeeres (75%) ist dem ozeanischen Tiefwassersystem des Südpolarmees zuzurechnen. Die Wassertiefen betragen durchweg über 2000 m. In den ozeanischen Teilen des Weddellmeeres leben Fische kosmopolitischer meso- und bathypelagischer Familien unter Temperaturbedingungen, die nur wenige Grade unter denen der Kaltwassersphäre anderer Ozeane liegen. Typisch "antarktische" Lebensbedingungen mit Temperaturen nahe dem Gefrierpunkt des Meerwassers finden sich vor allem in den kontinentalen Schelfmeeren und in geringerer Ausprägung im Seegebiet um die Antarktische Halbinsel, sowie auf den südlichen Inselfelken.

Etwa ein Viertel der Fläche des Weddellmeeres sind Schelfgebiete, deren typische Wassertiefe von 200 - 500 m deutlich größer ist als die anderer Schelfgebiete. Die Flachwassergebiete sind im Osten und an der Nordspitze der Antarktischen Halbinsel nur 0 - 100 km breit. In einigen Gebieten wird der gesamte Schelf von schwimmenden Schelfeistafeln bedeckt (z. B. bei 20°W). Bei 25°W, nördlich von Halley Bay, verläuft der Schelfhang nach Westen, während die Küstenlinie nach Südwesten zurückweicht, so daß im Süden des Weddellmeeres ein bis zu 500 km breites, 400

bis 600 m tiefes Schelfgebiet besteht (**Abbildung 1**). Der östliche Schelf zwischen 0°E/W und 25 °W (Halley Bay) erstreckt sich über etwa 1000 km Länge, und umfaßt ca. 50 000 km². Südlich von Halley Bay wird im Sommer ein Gebiet von maximal etwa 450 x 450 km eisfrei, so daß eine "biologisch aktive" Schelffläche im Süden von 200 000 km² angenommen werden kann.

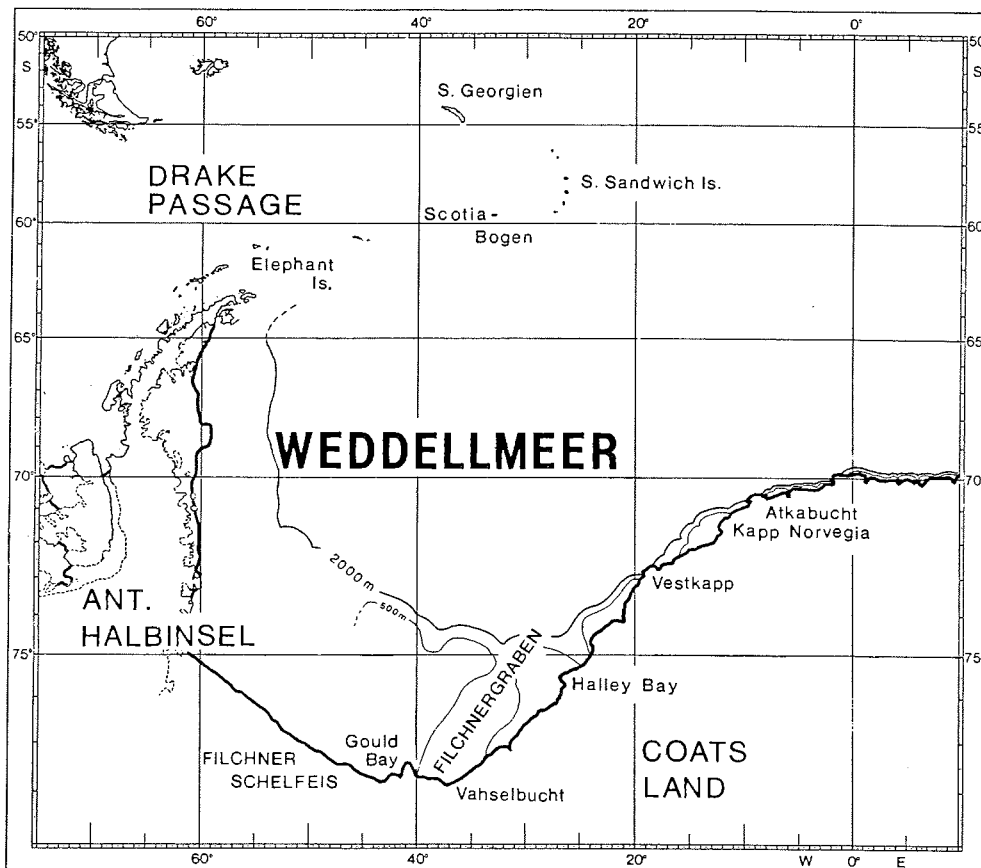


Abbildung 1: Geographie und Morphologie des Weddellmeeres

Wassertiefen von weniger als 100 m finden sich nur an wenigen Stellen, z.B. in der Atka Bucht (Wegner 1981); auch küstennahe Schelfgebiete weisen normalerweise Tiefen von über 200 m auf. Die für ostantarktische Schelfe typischen küstenparallelen, tiefen Einkerbungen, sogenannte "Innershelf Depressions" (Andriashev 1977), fehlen im Weddellmeer weitgehend (Johnson *et al.* 1981). Stattdessen ist der Kontinentalhang durch eine Reihe küstensenkrechter Grabentiefen gestaltet. Die wichtigste Einkerbung im Weddellmeer ist der über 1000 m tiefe Filchnergraben (**Abbildung 1**), der die Grenze zwischen östlichem und westlichem Schelf darstellt. Seine

Entstehung wird einer starken Vereisung im Tertiär zugeschrieben; noch im ausgehenden Pleistozän soll ein aufliegender Gletscher den Filchnergraben ausgefüllt haben (Johnson *et al.* 1981). Die Satteltiefe von weniger als 600 m am Ausgang des Grabens wird von einer Endmoräne gebildet. Der Filchnergraben setzt sich unter dem Filchner Schelfeis ca. 600 km bis 83°S fort (Jankowski und Drewry 1981; Robin *et al.* 1983).

Die gesamte Küste des Weddellmeeres wird von Schelfeisen oder Gletschern gesäumt, die auf dem Schelf bei 200 - 300 m Tiefe aufliegen oder über größeren Bodentiefen schwimmen können. Flachwassergebiete mit benthischen Großalgen fehlen daher im Weddellmeer völlig. Die seewärtige Ausdehnung der Schelfeise ist nicht konstant. Das Filchner-Schelfeis rückt seit etwa 20 Jahren mit 1-1,8 km/Jahr vor (Robin *et al.* 1983; Lange und Kohlen 1985). Starker Zuwachs wurde auch für das Brunt-Schelfeis (75°30'S/27°W) mit 2 km/Jahr ermittelt (von 1956 bis 1984 rückte hier die Eistafel um 56 km vor; Thomas 1973). Einige Küsten scheinen jedoch auch über lange Zeiträume unverändert zu bleiben. So wird z.B. die von Schelfeis umrandete Atkabucht seit vielen Jahren in derselben Position gebildet. Eine konstante Küstenlinie besteht entlang der Caird und Luitpold Küste (76 - 78°S; 25 - 37°W), da hier aufgrund des steilen Untergrundes die Gletscher laufend an der Küste abbrechen.

Die seewärtige Ausdehnung der Eistafeln beeinflusst sowohl die pelagischen als auch die benthischen Lebensräume. Aufliegendes Schelfeis zerstört bei seinem Vorrücken die sessile Bodenfauna. Im Pelagial kann es zu lokalen Veränderungen der Strömungsverhältnisse kommen. Neben einer Ablenkung des Küstenstromes beeinflusst das Abschmelzen an den Vorder- und Unterseiten den Dichtegradienten im Meer und wirkt damit auf die Dynamik des Wasserkörpers ein. Die Neigung des Schelfeises verändert den katabatischen Luftabfluß und übt damit einen Einfluß auf die Oberflächenströmung und die Schichtung der Wassersäule aus (Kottmeier und Fahrbach 1989). Die Neigung der Schelfeise ist im Weddellmeer allgemein geringer als in der Ostantarktis; die katabatischen Winde sind daher schwächer ausgeprägt und verhindern nicht die Ausbildung einer sommerlichen Oberflächenschichtung.

Das Anwachsen und Abbrechen von Schelfeis beeinflusst den Schelflebensraum in Zeiträumen von Jahren bis Jahrzehnten oder mehr. Kurzfristige Veränderungen im Pelagial und am Boden entstehen durch driftende Eisberge, die viele km² groß sein können. Driftende Eisberge können Bodenlebensgemeinschaften zerstören und Oberflächenströmungen beeinflussen. Der Meeresboden ist in manchen Gebieten von Eisbergspuren durchzogen (Lien 1981). Die Fische wurden daher in geologischen und aktuellen Zeitspannen wiederholt aus den Schelfgebieten verdrängt und mußten diese aus Refugien wiederbesiedeln (Arnaud 1977; Andriashev 1965).

Hydrographie

Die Schelfgebiete des Weddellmeeres liegen im Bereich der **Ostwinddrift** (EWD). Dieses um den gesamten Kontinent verlaufende Stromsystem wird von den relativ konstanten katabatischen Winden angetrieben, die vom Inlandeis abfließen. In die EWD sind mehrere zyklonale Wirbelsysteme eingefügt, deren größter der **Weddellwirbel** ist (**Abbildung 2**). Ebenfalls von erheblicher Ausdehnung ist der Rossmeerwirbel. Ein dritter Wirbel wurde neuerdings im Gebiet der Ostantarktis in der Prydz Bucht beschrieben (Smith *et al.* 1984).

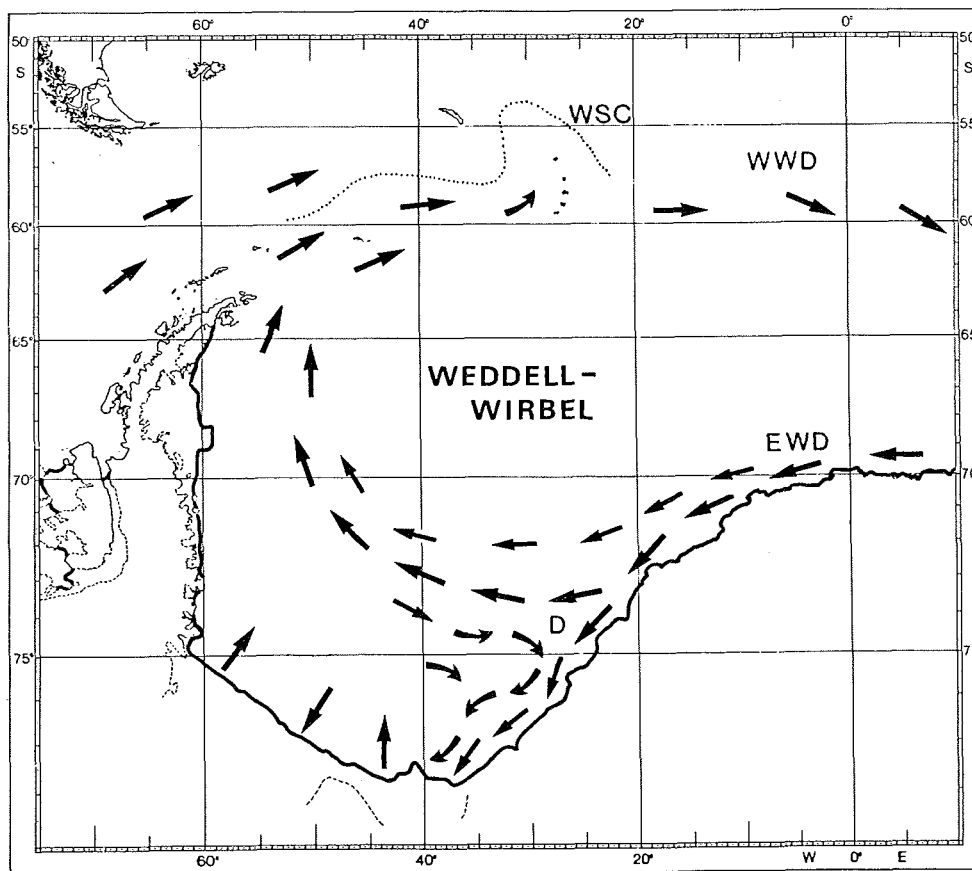


Abbildung 2: Schema der Oberflächenströmungen im Weddellmeer. D: Halley Bay Divergenz; EWD: Ostwinddrift; WSC: Weddell-Scotia-Konfluenz; WWD: Westwinddrift (verändert nach Gill 1973; Foster und Carmack 1977; Robin *et al.* 1983)

Der Weddellwirbel wird topographisch durch die weit nach Norden reichende Antarktische Halbinsel bewirkt, die die Ostwinddrift nach Norden ablenkt (**Abbildung 2**). In der Weddell-Scotia-Konfluenz biegt der Strom dann nach Osten ab und verläuft als südliche Komponente der **Westwinddrift** bis etwa 20 - 40°E, von wo ein nach Süden gerichteter Rückstrom angenommen wird (Deacon 1937, 1976; Gordon *et al.* 1981). Der nach Westen gerichtete Weddell-Küstenstrom läßt sich am Kontinentalhang bereits bei 40°E nachweisen.

Mittlere Strömungsgeschwindigkeiten der EWD liegen bei 5 - 10 cm s⁻¹, wie aufgrund der Drift großer Eisberge ermittelt wurde (Hellmer und Bersch 1985). In einigen Küstengebieten werden jedoch auch wesentlich höhere Geschwindigkeiten gemessen. Der Küstenstrom erreicht am Eingang des Weddellmeeres Stromgeschwindigkeiten von 30 - 40 cm s⁻¹ (Carmack und Foster 1977). Bei 20°W wurden bis zu 25 cm s⁻¹ in einem Stromkern von 20 km Breite über dem Schelfhang festgestellt (Kottmeier und Fahrbach 1989). Auch in einer Entfernung von 50 km vor der Küste betragen die nach Westen gerichteten Stromgeschwindigkeiten im Sommer noch 8 cm s⁻¹ als Mittel über vier Monate in den oberen 70 m. Bis in 700 m Tiefe waren noch Geschwindigkeiten von 5 cm s⁻¹ festzustellen, darunter 2 cm s⁻¹. Der küstennormale Dichtegradient zeigt einen möglichen Gegenstrom am Schelfrand an (Fahrbach *et al.* 1987). Der Gegenstrom konnte bei 25°W mit Strommessern erstmals direkt nachgewiesen werden. Er verläuft am Kontinentalhang in ca. 1000 - 2000 m Tiefe und weist Geschwindigkeiten von 5 - 8 cm s⁻¹ auf (Kottmeier und Fahrbach 1989). Zum Ozean wird der Küstenstrom durch eine ausgeprägte Frontalzone über dem äußeren Schelfhang abgegrenzt (Küstenkonvergenz der Ostwinddrift). Der Küstenstrom wurde sowohl am Ende des Winters (Oktober) als auch im Sommer (Januar/Februar) nachgewiesen; er ist richtungsstabil und folgt der Bodentopographie (Kottmeier und Fahrbach 1989).

Westlich von Halley Bay, am nördlichen Ausgang des Filchnergrabens bei etwa 75°S/29°W (Gill 1973), bzw. bei 27°W (Carmack und Foster 1975) divergiert der Küstenstrom (**Abbildung 2**). Ein Teil strömt im Weddellwirbel als "V-förmiger Fluß" zwischen Schelfwasser und ozeanischem Wasser mit 6 bis 9 cm s⁻¹ über dem Kontinentalhang nach Westen (Gill 1973; Gordon *et al.* 1981; Foldvik *et al.* 1985). Auch am Boden wurde der Strom anhand von richtungszeigenden Bodenphotographien beobachtet (Hollister und Elder 1969). Die Bodenströmung liegt bei 6 - 7 cm s⁻¹ (Foldvik *et al.* 1985).

Der "Hauptteil" (Gill 1973), bzw. "ein Teil" (Carmack und Foster 1975) des Weddell-Küstenstromes folgt dem Küstenverlauf nach Südwesten, wo sich vor dem Filchner Schelfeis auf dem breiten südlichen Schelf eine vom Weddellwirbel unabhängige zyklonische Zirkulation ausbildet (Carmack und Foster 1977).

Zwischen 2°E und 32°W kann ein Wasserkörper im Küstenstrom in etwa sechs Monaten versetzt werden; in weiteren drei Monaten könnte er bis nach 70°S / 50°W gelangen (Gill 1973) und drei bis vier Monate später wäre die Spitze der Antarktischen Halbinsel erreicht.

Küstenstrom, Küstenkonvergenz und die Zirkulation auf dem südlichen Schelf stellen damit Transport- und Retentionsstrukturen für pelagische und benthische Organismen der Schelflebensgemeinschaft des Weddellmeeres dar. Für die pelagischen Jugendstadien neritischer Fische ist der Verbleib im Küstenstrom von großer Bedeutung; in Planktonuntersuchungen wird stets eine deutliche ozeanische Ausbreitungsgrenze der neritischen Formen beobachtet (Hubold *et al.* 1988; Hubold 1990). Die Larvendrift bestimmt die geographische Basis eines Fischbestandes (Harden Jones 1968; Cushing 1975). Die Dimension des Retentionsgebietes, in dem der Lebenszyklus abgeschlossen werden kann, beeinflusst die Größe der zugehörigen Fischpopulation (Iles und Sinclair 1982; Sinclair 1988). Die Abstimmung der Larvalentwicklung auf die Strömungsbedingungen stellt somit ein wichtiges Kriterium für die Anpassung der Fische an ihren Lebensraum dar.

Entsprechend dem Zirkulationsgeschehen sind verschiedene Skalen hydrographisch definierter Retentionsgebiete im Weddellmeer möglich: Der Erhalt der Populationen ozeanischer pelagischer (oder kryopelagischer) Arten (Copepoden, Krill?, mesopelagische Fische) kann in der geschlossenen Zirkulation des Weddellwirbels erfolgen, wenn durch lange Lebensspannen bzw. lange Larvalzeiten oder durch ozeanische Reproduktion der Driftzeitraum überbrückt werden kann. Für neritische Formen ist eine küstennahe Drift mit dem Küstenstrom vom östlichen Schelf nach Süden zum Filchner Schelfeis denkbar. Fische (und Euphausiaceen?) können nach der larvalen Drift gegen die Strömung zurückwandern oder einen bodennahen Gegenstrom nutzen. Es ist ebenfalls vorstellbar, daß die Organismen mit der küstennahen zirkumkontinentalen Ostwinddrift im Laufe größerer Zeiträume (mehrere Generationen) um den Kontinent herum transportiert werden, so daß im gesamten Verbreitungsgebiet nur eine Population existiert. Die zonalen Verbreitungsmuster vieler antarktischer Taxa lassen eine solche Möglichkeit zu. So konnten z.B. in populationsgenetischen Untersuchungen am Krill bislang keine geographischen Unterschiede nachgewiesen werden, die auf unterschiedliche Populationen hinweisen (Fevolden und Schneppenheim 1989).

Temperatur, Salzgehalt und Sauerstoff

Von Norden nach Süden fortschreitend sinken die Temperaturen im antarktischen Oberflächenwasser von + 2°C auf -1,8°C. Eine sommerlich erwärmte Deckschicht von 30 bis 80 m Stärke kann Temperaturen von +6 bis +1°C aufweisen (Hufford und Seabrooke 1970; Wegner 1982). Typische Salzgehalte betragen $34,0 - 34,5 \times 10^{-3}$. Durch abschmelzendes Eis kann der Oberflächensalzgehalt auf Werte um 30×10^{-3} herabgesetzt sein (Fukuchi *et al.* 1985).

Eine Wassermasse mit Temperaturen zwischen 0,0 und +0,7°C und Salzgehalten um $34,7 \times 10^{-3}$ (Seabrooke *et al.* 1971), das **Warme Tiefenwasser**, füllt den größten Teil des zentralen Weddellmeeres aus. Hier findet sich in 400 - 600 m Tiefe ein Sauerstoffminimum von 4,0 - 4,7 ml l⁻¹ (K.P. Koltermann, pers. Mittlg.). Höhere Sauerstoffwerte von 5,2 - 5,8 ml l⁻¹ bei niedrigeren Temperaturen zeichnen das **Antarktische Bodenwasser** aus. Brennecke (1921) maß durchweg Bodentemperaturen von -0,47 bis -0,50°C im zentralen Becken des Weddellmeeres.

Die Wassermasse auf dem **Schelf** entsteht in erster Linie durch winterliche Konvektion (Hellmer und Bersch 1985). Das Schelfwasser ist deshalb in allen Tiefen **sauerstoffreich**. Auf dem südlichen Schelf des Weddellmeeres wurden Sauerstoffwerte zwischen 6,6 bis > 9 ml l⁻¹ beobachtet (K.P. Koltermann, pers. Mittlg.). Auch im Jahresgang schwanken die Sauerstoffwerte im Weddellmeer nur geringfügig. Unter der winterlichen Eisdecke fand Brennecke (1921) eine geringe O₂ Abnahme von 93% Sättigung im März 1912 auf 78% Anfang September. Sauerstoff tritt also außer vielleicht in austauscharmen, dauernd vom Schelfeis bedeckten Meeresgebieten niemals als Mangelfaktor auf. Diese ungewöhnlich stabile Sauerstoffsituation erlaubt den antarktischen Fischen, ihre Atmungspigmente im Blut zu reduzieren. Hämoglobinfreie Arten scheinen durch die verringerte Blutviskosität energetische Vorteile zu erzielen.

Die Wassermassen auf dem Schelf des Weddellmeeres werden in **Östliches Schelfwasser**, **Westliches Schelfwasser** und **Eisschelfwasser** unterschieden. Das Östliche Schelfwasser bedeckt den Schelf östlich des Filchnergrabens entlang der Küsten von Coats Land und Dronning Maud Land. Die Sommertemperaturen liegen zwischen weniger als -1,8°C am Boden bis über +0,4°C an der Oberfläche; die Salzgehalte betragen $33,9$ bis $34,4 \times 10^{-3}$ (Seabrooke *et al.* 1971, Carmack und Foster 1975). Trotz niedrigerer Temperaturen ist das Östliche Schelfwasser leichter ($\sigma_T = 27,7$) als das Warme Tiefenwasser ($\sigma_T = 27,8$). Das Schelfwasser vermischt sich erst bei Salzgehalten über $34,51 \times 10^{-3}$ mit dem Tiefenwasser (Seabrooke *et al.* 1971). Aus diesem Grund reicht das Schelfwasser auf dem schmalen östlichen Schelf nur bis in eine Tiefe von etwa 500 m (**Abbildung 3**). In dieser Tiefe stößt das warme Tiefenwasser an den Kontinentalhang; "der warme Zwischenstrom lehnt sich an den

Kontinentalschelf an" (Brennecke 1921). Regional unterschiedlich, erreichen die Bodentemperaturen Maxima von $+0,3$ bis $+0,7^{\circ}\text{C}$ in Tiefen um 1000 m am Schelfhang (Brennecke 1921; Bullister *et al.* 1985; Fahrbach *et al.* 1987). Auf dem flacheren Schelf liegt die Bodentemperatur hingegen dauernd bei weniger als $-1,8^{\circ}\text{C}$.

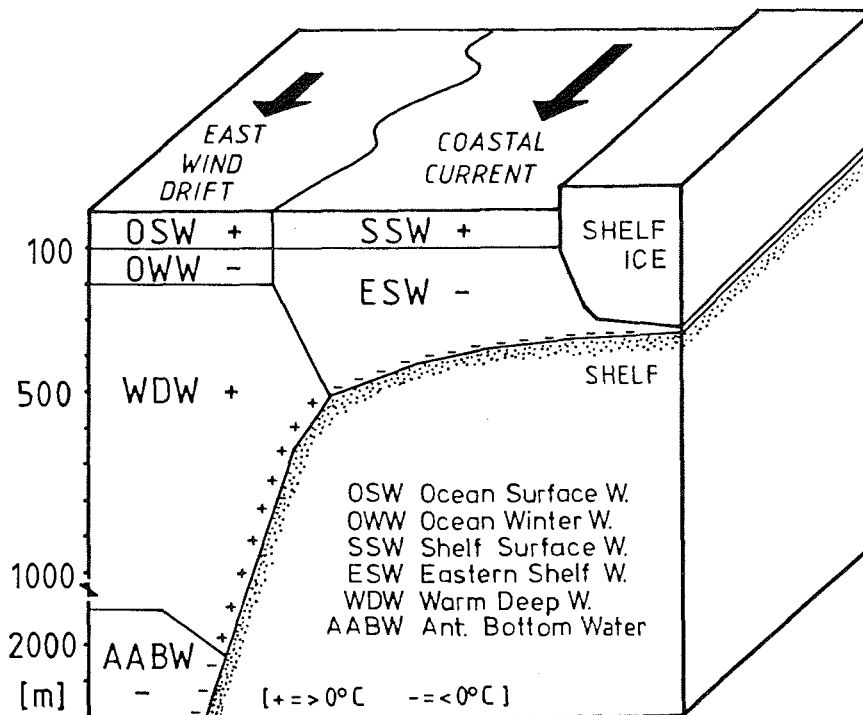


Abbildung 3: Verteilung der Wassermassen in einem küstensenkrechten Schnitt vor Vestkapp.

Die Grenzschicht zwischen warmem Tiefenwasser und kaltem Schelfwasser ist räumlich und zeitlich variabel. Im Jahresverlauf wurden in Langzeitverankerungen bei Kapp Norvegia in 600 m Tiefe periodische Temperaturveränderungen gemessen, die auf langwellige Wassermassenverlagerungen am Schelfhang hindeuten; der Bodenlebensraum wird hierdurch im Wechsel von Wasser unterschiedlicher Herkunft mit Temperaturen zwischen $-1,8$ und $+0,5^{\circ}\text{C}$ überstrichen (Arntz *et al.* im Druck). Die Temperaturveränderungen liegen im zeitlichen Spektrum von Gezeitenbewegungen und stellen daher kein saisonales Signal für die sessilen Bodengemeinschaften dar.

Die mittleren Temperaturen des Schelfwasserkörpers sind im Jahresverlauf weitgehend konstant. Messungen des Jahresganges bei Kapp Norvegia zeigen gegen Ende des Sommers in 300 m Tiefe durch turbulente Beimischung von Oberflächenwasser leicht erhöhte Temperaturen um $-1,5^{\circ}\text{C}$, die im Verlauf des Winters auf konstant $-1,8^{\circ}\text{C}$ zurückgehen (Arntz *et al.* im Druck). Im McMurdo Sound, einem dem südlichen Weddellmeer vergleichbaren Schelfgebiet im Rossmeer, betrug die mittlere jährliche Wassertemperatur unter der Oberflächenschicht gleichbleibend $-1,81^{\circ}\text{C}$ (Standardabweichung: $0,08^{\circ}\text{C}$; Littlepage 1965).

Die von antarktischen Fischen zu tolerierenden Temperaturen liegen somit etwa zwischen $+6^{\circ}\text{C}$ im Bereich der subantarktischen Inseln und -2°C am Kontinent. In vielen Lebensräumen ist die tatsächliche Schwankungsbreite jedoch wesentlich geringer. Die Fische können allerdings durch Wanderungen z.B. auf dem schmalen östlichen Schelf des Weddellmeeres verschiedene Bodenwassertemperaturen von $-1,8$ bis $+0,5^{\circ}\text{C}$ aktiv aufsuchen.

Eine gewisse Saisonalität der Wassertemperatur auch in hohen Breiten entsteht durch die Ausbildung einer sommerlichen erwärmten Deckschicht. Diese ist für viele biologische Abläufe im Pelagial von entscheidender Bedeutung. Hohe Phytoplanktonkonzentrationen werden oberflächennah in stabil geschichteten Situationen vorgefunden, und die Photosyntheseraten sind zwischen 0 und 4°C positiv temperaturabhängig (Bunt 1968; Neori und Holm-Hansen 1982; Tilzer *et al.* 1985; El-Sayed 1987). In einer dünnen Oberflächenschicht fand Bunt (1966) hohe Konzentrationen autotropher Flagellaten (240 000 Individuen/Liter), die im darunter liegenden Wasserkörper völlig fehlten. Von Bodungen *et al.* (1988) stellten im östlichen Weddellmeer maximale Produktionsraten in den oberen 5 m der durch Schmelzwasser geschichteten Wassersäule fest. Ähnliche Verhältnisse berichtet von Bröckel (1985) aus dem südlichen Weddellmeer. Auch für das kalt-adaptierte Zooplankton und die Fischbrut könnten bereits geringfügig über dem Mittel liegende Oberflächentemperaturen deutliche saisonale Signale darstellen.

Die Oberflächentemperaturen im südlichen Weddellmeer variieren in geringem Umfang von Jahr zu Jahr. Verhältnismäßig hohe Temperaturen von $+0,5^{\circ}\text{C}$ wurden 1979/80 gemessen (Gammelsrød und Slotsvik 1981). Westlich von Halley Bay betrug im Sommer 1989 die Oberflächentemperatur in einer 40 m dicken Deckschicht $+1^{\circ}\text{C}$ (G. Rohardt, pers. Mittlg.) Im eisreichen Sommer 1980/81 lagen die maximalen Wassertemperaturen in der Gould Bay hingegen nur bei $-0,8^{\circ}\text{C}$ (G. Wegner, pers. Mittlg.); der vorausgehende Winter zeichnete sich durch eine außergewöhnlich weit nach Norden reichende Meereisdecke aus (Strübing 1982; Sahrhage 1988). Diese relativ geringen Temperaturunterschiede können im Zusammenspiel mit weniger ausgeprägter Eisschmelze zu Stabilitätsunterschieden im Oberflächenwasser führen, die für die Entwicklung der sommerlichen Planktongemeinschaften von Bedeutung

sind. Die Abundanzen von Fischlarven im südlichen Weddellmeer lagen im eisreichen Sommer 1980/81 um eine Größenordnung unter denen des eisarmen Sommers 1979/80 (Hubold 1985).

Meereis

Das Südpolarmeer ist im Winter etwa zur Hälfte von **Treibeis** bedeckt. Die nördlichen und ozeanischen Teile des Weddellmeeres liegen im Bereich der **saisonalen Treibeiszone**, während die südlichen Schelfgebiete der **permanenten Treibeiszone** angehören (Hempel 1985 a,b). Im Sommer (Februar) bleibt ein Gebiet von ca. 800 000 km² stark gepreßten Meereises im Westen des Weddellmeeres bestehen (**Abbildung 4**). Diese Resteiszzone stellt ein Rückzugsgebiet für die meereisbewohnenden Robben und die mit dem Eis assoziierte kryopelagische Fauna dar. In manchen Jahren bleibt auch das gesamte Gebiet westlich von 25°W eisbedeckt (Strübing 1982).

Das **antarktische** Meereis ähnelt über weite Gebiete eher einem Treibeisfeld als dem festen **arktischen** Packeis (Wadhams 1980). Der Grad der Eisbedeckung liegt auch im Winter nur bei 6/10 bis < 10/10. Ursache hierfür ist der andauernd wirkende Windschub, der das Eis divergierend nach Norden bewegt. Es entstehen dadurch einerseits Eispressungen und Überschichtungen, andererseits breite **Polynyen** (aus dem Russischen für "offenes Wasser") und schmale Waken. An den kontinentalen Schelfeisküsten entstehen Küstenpolynyen, die auch im Winter durch die katabatischen Winde häufig offengehalten werden.

Das Meereis stellt einen der bedeutendsten Umweltfaktoren im Südpolarmeer dar. Im Eis findet sich eine komplexe Lebensgemeinschaft von Diatomeen, Protozoen und Metazoen; einige Fischarten (z.B. Pagothenia borchgrevinki) sind Teil dieser "kryopelagischen" (Andriashhev 1966) oder "sympagischen" (Gulliksen und Lönne 1987) Gemeinschaft. Die sympagische Produktion des zeitigen Frühjahrs und des Herbstes und die auf ihr aufbauende Nahrungskette, sowie das Eis als Lebensraum und Transportmedium, haben eine bislang kaum abschätzbare Bedeutung für die pelagischen Gemeinschaften des Südpolarmeeres.

Die Variabilität der lichtabsorbierenden Eisbedeckung kann vor allem in Küstengebieten die saisonale Lichtperiodik überlagern. Die Besiedlung des Eises beeinflusst dessen physikalische Eigenschaften und führt zum schnelleren Abschmelzen des bewachsenen (dunkleren) Eises im Frühjahr (Littlepage 1965). White (1977) berichtet von der Eisbedeckung in einer Bucht auf Signy Island (61°S), die im Minimum 70 Tage, im Maximum 241 Tage anhielt.

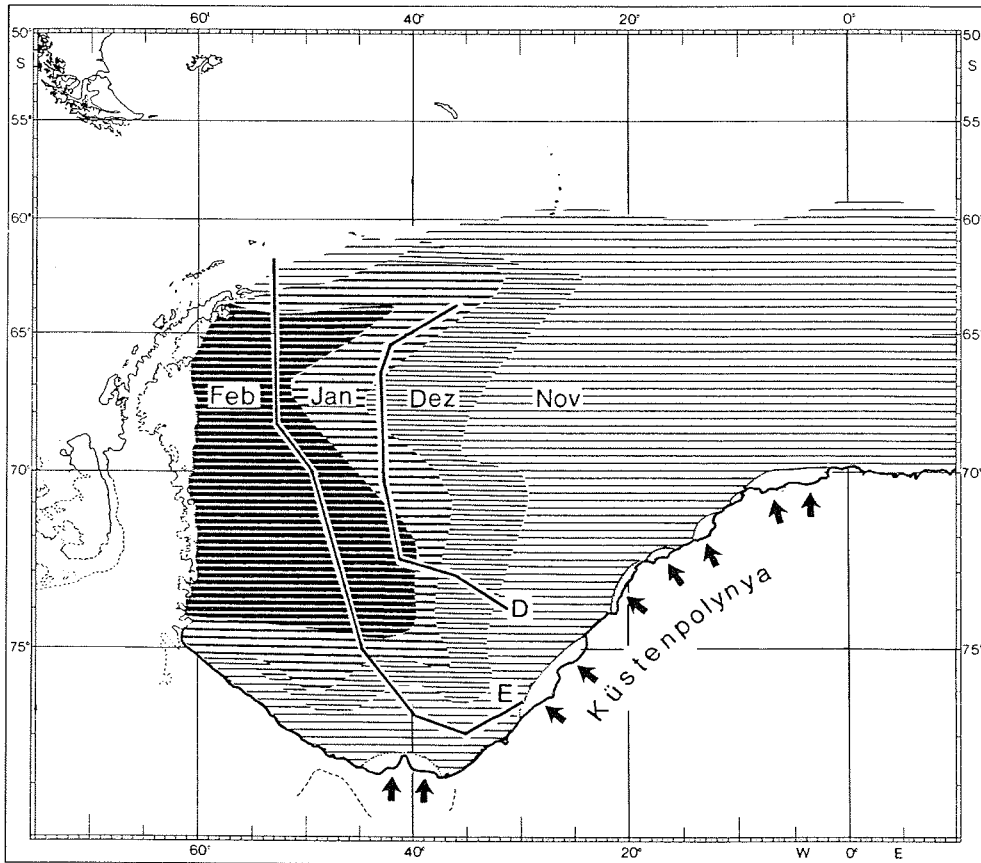


Abbildung 4: Saisonale Veränderungen der minimalen Eisbedeckung im Weddellmeer (nach Strübing 1982, verändert). Die Driftrichtung des in den Küstenpolynyen entstehenden Eises wird durch die Driftwege eingefrorener Forschungsschiffe verdeutlicht (D: Drift der "Deutschland"; E: Drift der "Endurance")

Die in einigen Gebieten der Antarktis (z.B. in der Davis See; Gruzov 1977) bedeutende Beeinträchtigung benthischer photosynthetischer Primärproduktion durch Eisbeschattung hat im Weddellmeer nur geringe Bedeutung, da der Meeresboden bei etwa 400 - 500 m durchweg unter der euphotischen Zone liegt. Eine Abschattung des Pelagials tritt wegen der unvollständigen Eisbedeckung ebenfalls in den Hintergrund; die Ausbildung der Küstenpolynyen auch im Winter ermöglicht das Eindringen von Licht. Die Produktion der autotrophen Eislebensgemeinschaft sowie die sommerliche Stabilisierung der Wassersäule durch Abschmelzen des Eises und die Freisetzung von im Eis lebenden Organismen dürften dagegen sehr wesentliche Beiträge des Eises zur pelagischen Produktion des Weddellmeeres sein.

Die Küstenpolynyen können nach Satellitenaufnahmen auch im Winter 50 - 100 km breit sein. Sie sind, vor allem im Winter, aktive Bildungsstätten für Meereis (Gordon und Comiso 1988). Bei Eisbildung ist durch das Ausfrieren von Salz keine stabile Schichtung des Oberflächenwassers möglich, so daß pelagische Primärproduktion auch bei reichem Lichtangebot im Herbst oder Frühjahr behindert wird. Das im Süden gebildete Eis wird großräumig nach Norden verfrachtet. Die 1912 vom Eis eingeschlossene "Deutschland" driftete vom 8. März bis zum 26. November (= 236 Tage) von $73^{\circ} 43'S / 31^{\circ} 6'W$ nach $63^{\circ} 37'S / 36^{\circ} 34'W$. Die Driftstrecke in der Originalscholle betrug 1507 sm (Brennecke 1921). Nach dieser Mindestberechnung (Umwege zwischen den mehrere Tage auseinanderliegenden Positionsbestimmungen wurden nicht berücksichtigt) ergibt sich eine Driftgeschwindigkeit von etwa 13 km d^{-1} . Die Karte des Driftverlaufes zeigt im Vergleich mit der Drift der "Endurance" parallele Driftwege nach Norden (**Abbildung 4**).

Die Eisdrift liegt auf dem östlichen Schelf mit ca. 20 cm s^{-1} in derselben Größenordnung wie die Stromgeschwindigkeiten im Küstenstrom. Über dem zentralen Weddellmeer bewegt sich das Eis mit etwa 15 cm s^{-1} deutlich schneller nach Norden als das unterliegende Wasser. Mit dem Eis driftende Organismen können so im Verlauf eines Winters von den östlichen und südlichen Schelfgebieten leicht bis zur Nordspitze der Antarktischen Halbinsel gelangen. Diese gerichtete Eisdrift stellt neben dem Stromsystem des Weddellwirbels einen weiteren großräumigen und beständigen Transportmechanismus im Ökosystem des Weddellmeeres dar.

Von den im Südpolarmeer am Winterende vorliegenden $20 \times 10^6 \text{ km}^2$ Eis schmelzen etwa $15 \times 10^6 \text{ km}^2$ im Verlauf des Sommers; bei einer Eisdicke von im Mittel 1 m bedeutet dies die Freisetzung von ca. $15 \times 10^{12} \text{ m}^3$ salzarmen Wassers (Salzgehalt $6 - 9 \times 10^{-3}$). Das Schmelzwasser stabilisiert die Oberflächenschicht und breitet sich schnell horizontal aus. Die Dynamik des Abschmelzprozesses und die damit verbundenen Auswirkungen auf die biologischen Prozesse sind bisher kaum untersucht worden. Die Übersichtung des kalten Winterwassers durch das Schmelzwasser und die horizontale Ausbreitung dieses Wassers stellt einen großräumigen, saisonalen Prozeß dar.

Bei niedrigen Temperaturen wird die Dichte des Meerwassers in erster Linie vom Salzgehalt bestimmt. Eine Salzgehaltsänderung von $0,04 \times 10^{-3}$ übt bei 0°C einen 10-fach stärkeren Effekt auf die Dichte aus als eine Temperaturänderung von $0,1^{\circ}\text{K}$ (Ostapoff 1965). Eine geringe Temperaturerhöhung der Wasseroberfläche in den Polynyen des südlichen Weddellmeeres kann daher nicht direkt zur Stabilisierung der Wassersäule führen; erst das aus dem abschmelzenden Meereis freigesetzte salzarme Wasser bewirkt eine schnelle Stabilisierung und damit in einem positiv rückgekoppelten Prozeß eine weitere Erwärmung der Deckschicht. Großräumige

Advektion von Schmelzwasser kann daher die Stabilisierung und damit das Produktionsgeschehen in den südlichen Schelfgebieten wesentlich beeinflussen.

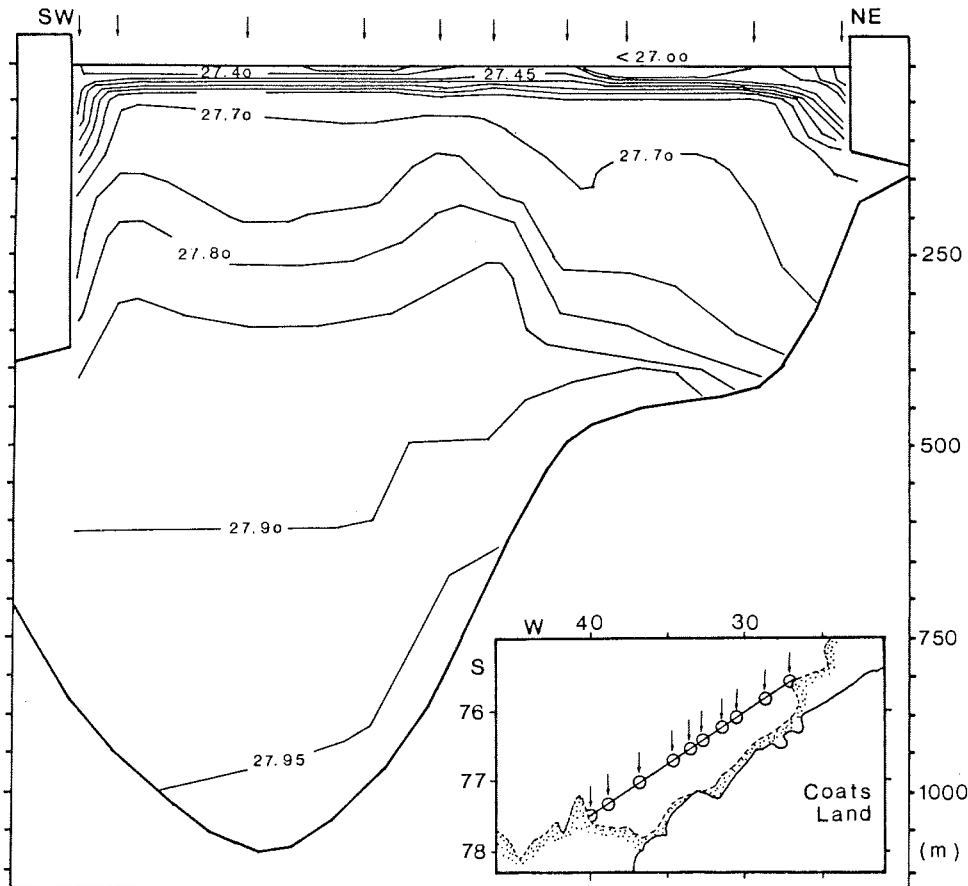


Abbildung 5: Sommerliche Dichteschichtung im südlichen Weddellmeer (verändert nach Gammelsrød und Slotsvik 1981 und Gammelsrød, unveröffentl.)

Ein Teil des Oberflächenwassers driftet nördlich von Halley Bay mit dem nördlichen Zweig des Küstenstromes nach Westen in Richtung auf die Antarktische Halbinsel. Das küstennahe Oberflächenwasser folgt hingegen der Schelfeiskante nach Süden, wo es an der Eisfront des Filchner Schelfeises auf eine 200 bis 300 m hinreichende, senkrechte Eismauer stößt. Die oberen Wasserschichten werden an dieser Barriere nach Westen abgelenkt, während mittlere und tiefe Wasserschichten nach

Süden unter das Eis strömen (**Abbildungen 2 und 5**). Die Oberflächenschichtung wird hierbei lediglich unmittelbar an der Eisfront durch Gezeitenströmung (bei ablaufendem Wasser) aufgebrochen (**Abbildung 5**).

Die stabile Deckschicht bewirkt, daß das Oberflächenplankton nicht unter die Schelfeistafel verfrachtet wird. Der Stau des Oberflächenwassers an der Eisbarriere über dem Filchner Graben erklärt die wiederholt in diesem Meeresgebiet beobachteten hohen Konzentrationen von Plankton (El-Sayed 1971, 1987; Boysen-Ennen 1987; Piatkowski 1987) und Fischbrut (Hubold 1985; Hubold *et al.* 1988).

Entlang des Filchner Schelfeises nach Westen verringert sich der Anteil des advektierten Oberflächenwassers schnell; in manchen Jahren öffnet sich hier die Polynya überhaupt nicht. Der Filchnergraben, bzw. der regelmäßige Eisstau am Horn von Drushnaia, scheint für die Ausbreitung des Oberflächenwassers eine Grenze darzustellen. Das vorspringende Schelfeis über dem Filchnergraben brach 1986 großflächig ab. Die Auswirkungen der veränderten Küstenform auf die Ausbreitung der sommerlichen Polynya und damit verbunden auf das Plankton im südlichen Weddellmeer wurden noch nicht untersucht.

Die eisfreie (bzw. küstenparallel durchgehende, oberflächenstabilisierte) sommerliche Küstenpolynya existiert etwa 50 (Filchnergraben) bis 90 Tage (Atka Bucht; Strübing 1982). Herbstliche Abkühlung und nachfolgende Eisbildung setzen im Süden des Weddellmeeres bereits Mitte Februar ein; etwa ab Mitte März ist das Meer auch bei 70 °S wieder eisbedeckt. Über die meridionale Ausdehnung des südlichen Weddellmeeres von acht Breitengraden von 70 bis 78 °S nimmt die Dauer der eisfreien Periode etwa um die Hälfte ab; die Gould Bay westlich des Filchnergrabens (77 ° 30'S / 45 °W) ist nur während einer kurzen Zeit an die östliche Küstenpolynya angebunden. Der westliche Schelf unterscheidet sich damit in seiner Eisbedeckung deutlich vom östlichen Schelf. Unabhängig vom Lichtangebot bzw. der geographischen Breite bedingt die Ausprägung der Küstenpolynya einen saisonalen Prozeß, der die pelagische Produktion im Weddellmeer steuern kann.

Zusammenfassung

Die Lebensbedingungen im Weddellmeer lassen sich mit den Faktoren niedrige Temperatur und starke, durch veränderliche Licht- und Eisbedingungen geprägte Saisonalität allein nicht ausreichend charakterisieren. Ein ausgeprägtes Strömungs- und Eisdriftsystem, sommerliche Schichtung durch Eisschmelze und Advektion, sowie eine klare Wassermassenverteilung auf dem Schelf sind weitere wichtige Faktoren, die das Leben im Weddellmeer bestimmen. Regelmäßig auftretende

Strömungsbedingungen können in den Lebenszyklen für die Larvendrift genutzt werden. Der konstante, kräftige Küstenstrom, der schwebende Nahrungspartikel (Detritus, Plankton) über weite Distanzen transportieren kann, stellt eine beständige Nahrungsquelle für sessile Benthosorganismen dar. Hohe Sauerstoffkonzentrationen und praktisch konstante Temperaturen über geologische Zeiträume ermöglichen entsprechende spezialisierte physiologische Anpassungen der Organismen.

Die Biologie des Weddellmeeres

Phytoplankton und Primärproduktion

Bis in die siebziger Jahre galt der Antarktische Ozean als eine der fruchtbarsten Großregionen des Weltmeeres (z.B. Ryther 1963; Strickland 1965; Cushing 1972). In der neueren Literatur werden geringere mittlere Primärproduktionswerte und eine große räumliche und zeitliche Heterogenität des Phytoplanktons beschrieben (Holm-Hansen *et al.* 1977; Heywood und Whitaker 1984; von Bodungen *et al.* 1988; El Sayed 1988; Smetacek *et al.* 1990). Limitierende Faktoren sind bei insgesamt hohen Nährstoffkonzentrationen das saisonale Lichtangebot und die Stabilität der Wassersäule, aber auch die niedrigen Wassertemperaturen.

Niedrige Wassertemperaturen hemmen die Photosynthese auch bei antarktischem Phytoplankton (Neori und Holm-Hansen 1982; Tilzer 1988). Bei nicht limitierenden Nährstoffkonzentrationen und ausreichender Einstrahlung liegen in den hochantarktischen Meeresgebieten die Teilungsraten der Phytoplanktonzellen bei 0,1 bis 0,3 pro Tag (Holm-Hansen *et al.* 1977); in den nördlichen Gebieten nahe der Konvergenz werden 0,7 bis 0,9 Teilungen pro Tag erreicht (El-Sayed und Taguchi 1981).

Während bei 50 bis 55°S Algenwachstum im Pelagial mindestens von November bis April/Mai stattfindet, ist die Wachstumsperiode südlich von 66°S auf die Monate Dezember bis März begrenzt (Hart 1934, 1942; Heywood und Whitaker 1984; Fukuchi *et al.* 1985, El-Sayed 1987). Schwachlicht-adaptierte Pflanzenzellen können auch außerhalb dieses Zeitraumes wachsen, wenn sie im Meereis leben. Die pelagische Produktion wird durch die im vorigen Kapitel beschriebenen saisonalen Prozesse der Meereisbedeckung stark beeinflusst.

Trotz der geringen Teilungsraten werden im südlichen Weddellmeer im Sommer hohe Biomassen und Kohlenstoff-Fixierungsraten gemessen: Zwischen 73 - 75°S / 40 - 50°W wurden ausgedehnte Gebiete mit sehr hoher Phytoplanktonkonzentration angetroffen (El Sayed 1971; Comiso *et al.* 1990). Vor Coats Land (75 bis 77 °S) lagen die Produktionsraten bei bis zu 1,6 g C m⁻² d⁻¹ (Mittel: 0,41 bis 0,67 g C m⁻² d⁻¹; El-Sayed und Taguchi 1981; von Bröckel 1985). Das nördliche Weddellmeer ist in seinen ozeanischen Bereichen mit Produktionswerten von 0,1 bis 0,2 g C m⁻² d⁻¹ im Vergleich dazu produktionsarm (El-Sayed und Taguchi 1981; Heywood und Whitaker 1984). Im Bereich der Antarktischen Halbinsel und in der Nähe zurückweichender Eiskanten maßen von Bodungen *et al.* (1986) Produktionsraten von 0,3 - 1,0 g C m⁻² d⁻¹ und Smith und Nelson (1986) 0,57 g C m⁻² d⁻¹.

Diese Produktionsunterschiede werden neuerdings auf die Existenz zweier alternierender Zustände des Sommerpelagials zurückgeführt: ein durch Stabilisie-

Die Bildung der Wassersäule bewirkte ein hochproduktives "Exportsystem" im Frühjahr, das im Verlauf der Sommerentwicklung in ein selbsterhaltendes "Retentionssystem" ohne hohe Absinkverluste über (Smetacek *et al.* 1990; Schalk *et al.* in Vorb.). Regional herrscht im Zentrum des Weddellwirbels das Retentionssystem mit geringer Exportproduktion vor, während in den nördlichen und südlichen Randgebieten produktive Exportsysteme persistieren können.

Detaillierte Untersuchungen an Phytoplanktongemeinschaften des südlichen Weddellmeeres wurden bei 20°W (Vestkapp) im Sommer 1985 und im Spätwinter/Frühjahr 1986 durchgeführt (von Bodungen *et al.* 1985; Elbrächter *et al.* 1987; Nöthig 1988). Während der Wintermonate ist die oberflächennahe Wassersäule weitgehend frei von Partikeln: noch im zeitigen Frühjahr 1986 (November) lag die Secchi-Tiefe bei Vestkapp zwischen 70 und 80 m (Gieskes *et al.* 1987) und die Chlorophyll-a Konzentrationen betragen weniger als $0,01 \text{ mg m}^{-3}$ (Elbrächter *et al.* 1987). Da zu dieser Jahreszeit bereits ausreichend Licht vorhanden ist, wird die Phytoplanktonentwicklung wahrscheinlich von der geringen Stabilität der Wassersäule limitiert. Mit Einsetzen der Oberflächenstabilisierung im Dezember beginnt eine rasche Entwicklung der sommerlichen Planktongemeinschaften.

Während eines vierwöchigen Untersuchungszeitraumes im Sommer 1987 betrug der Chlorophyll-a Gehalt im Wasser bei Vestkapp im Mittel $1,1 \text{ mg m}^{-3}$ (Januar) bis $1,2 \text{ mg m}^{-3}$ (Februar). Die Primärproduktion lag bei $489 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ im Januar, aber nur bei $268 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ im Februar, obgleich die mittlere Einstrahlungsintensität von $3,6$ auf $4,1 \text{ KWh m}^{-2}$ anstieg (Nöthig 1988). Deutliche Unterschiede wurden im Untersuchungszeitraum in der Artenzusammensetzung des Phytoplanktons beobachtet: Im Januar dominierte *Phaeocystis pouchetii*, im Februar eine mehr ozeanisch geprägte Diatomeengemeinschaft. Bereits im Februar wurden in tieferen Wasserschichten zunehmend Ruhestadien von Phytoplanktonorganismen gefunden, die auf einen frühzeitigen Abschluß der Sommerentwicklung eines Teils der Population hindeuten (Nöthig 1988).

Die bei Vestkapp beobachteten Artensukzessionen und Produktionsveränderungen spiegeln sowohl die schnelle Entwicklung der sommerlichen Planktongemeinschaften als auch die Advektion von Oberflächenwasser im Küstenstrom wider. Die örtlich und zeitlich veränderliche Produktion läßt sich nicht direkt auf unterschiedliche Licht- oder Nährstoffbedingungen zurückführen (von Bröckel 1985), sondern wird durch biologische Abläufe in der sommerlichen Planktonentwicklung bewirkt.

Der im Spätsommer im Süden und Westen des Weddellmeeres festgestellte hohe Phytoplanktonbestand wie auch die stellenweise große Zooplanktonbiomasse (El-Sayed und Taguchi 1981) sind Hinweise auf eine advektive Anreicherung der Organismen mit dem Küstenstrom während des Sommers, die durch zeitweise sehr

hohe Stabilität der oberflächlichen Wasserschichten in diesem Gebiet noch verstärkt wird (s. Abbildung 5, Seite 24). Von Nordosten nach Südwesten ergibt sich so aufgrund der advektiven Prozesse eine zeitliche Verschiebung der Biomassemaxima: im Frühjahr finden sich erhöhte Phytoplanktonkonzentrationen im Norden und Osten, während das verdriftete Plankton im Südwesten bis weit in den Herbst hinein im Treibeis angereichert wird. Ein Teil dieser Biomasse wird möglicherweise in das sich im Herbst bildende Neueis eingefroren und mit der Eisdrift nach Norden verfrachtet; das im Eis eingeschlossene oder unter dem Eis weiter wachsende Plankton stellt dann eine wichtige winterliche Nahrungsquelle für kryopelagische oder sympagische Organismen wie den Krill dar (Marschall 1988).

Ausgehend von den bei Vestkapp gemessenen Produktionswerten (Nöthig 1988) errechnet sich eine jährliche (100 Tage) Produktion von 30 - 40 g C m⁻² auf dem östlichen Schelf, verglichen mit etwa 20 - 30 g C m⁻² in den nördlichen, ozeanischen Bereichen des Weddellmeeres (Jennings *et al.* 1984). Berechnungen der "neuen Produktion", die vom Gesamtnährstoffverbrauch (NO₃) ausgehen, liegen zwischen 26 und 33 g C m⁻² auf dem östlichen Schelf (von Bodungen *et al.* 1988).

Zur pelagischen Primärproduktion kommt ein regional unterschiedlicher, weitgehend unbekannter Anteil an **Eisalgen**produktion hinzu. Im Treibeis des nördlichen Weddellmeeres fanden Garrison und Buck (1989) mittlere Chl.-a Konzentrationen von 10 mg m⁻³, d.h. etwa dem zehnfachen der mittleren Konzentrationen in der Wassersäule. Bei einer angenommenen Tiefe der euphotischen Zone von 100 m könnte die Eisalgenbiomasse einen Anteil von mindestens 10 % am gesamten Phytoplankton haben. Sullivan *et al.* (1985) schätzten die **Jahresproduktion** der autotrophen Meeresorganismen im McMurdo Sound auf 5 g C m⁻². Andere Schätzungen des Anteils der Eisalgen an der Gesamtproduktion liegen zwischen 0,005% (Bunt 1968) und 20% (Holdgate und Tinker 1979). Der Eisalgenproduktion kommt besondere Bedeutung im Frühjahr, vor dem Einsetzen der pelagischen Produktion, sowie im Herbst und möglicherweise im Winter zu.

Im Gegensatz zu den Küstengebieten der Antarktischen Halbinsel und der benachbarten Inseln, die stellenweise produktive benthische Großalgenzonen aufweisen (Dieckmann *et al.* 1985; Dawson *et al.* 1985; Liebezeit und von Bodungen 1987), wachsen im Weddellmeer aufgrund der tief liegenden Meeresböden und Schelfeisküsten keine Makroalgen. Die Primärproduktion basiert daher ausschließlich auf Mikroautotrophen im Epipelagial und im Meereis.

Die mittlere jährliche Primärproduktion großer Teile des Weddellmeeres dürfte also bei annähernd 20 - 40 g C m⁻² anzusetzen sein und ist damit der Produktion temperierter Meere vergleichbar (von Bodungen *et al.* 1988). Bei günstigen Schichtungs- und Lichtverhältnissen können in den Akkumulationsgebieten bis in

den Herbst hinein hohe pelagische oder kryopelagische Primärproduktionsraten aufrechterhalten werden (Comiso et al. 1990). Hohe Biomassen und Produktionsraten werden im Frühjahr in den nördlichen und östlichen Gebieten erzielt, während im Herbst durch Advektion und Akkumulation in den südlichen und westlichen Gebieten hohe Biomassen angesammelt werden.

Zooplankton

Die Zusammensetzung des antarktischen Zooplanktons unterscheidet sich nicht grundsätzlich von der anderer Meere. Copepoden, Euphausiaceen, Salpen, Amphipoden, Chaetognathen und Mollusken beherrschen die Gemeinschaften (Foxton 1956; Boysen-Ennen und Piatkowski 1988). Fischbrut ist selten; lediglich in hochantarktischen Gebieten nimmt ihre Abundanz im Plankton stark zu (Hopkins 1987; Hubold et al. 1988).

Eine Besonderheit im Südpolarmeer stellt der antarktische Krill Euphausia superba dar. Diese größte Euphausiaceenart tritt in Schwärmen auf und kann als antarktisches Pendant zu den pelagischen Massenfischen anderer stark saisonaler mariner Systeme aufgefaßt werden (Hempel 1981). Eine Vielzahl von spezialisierten Anpassungen ermöglicht dem Krill sowohl das Leben am und im Treibeis als auch im freien Wasser. Euphausia superba ist das wohl "erfolgreichste" antarktische Tier, mit einer Biomasse, die für die gesamte Antarktis auf 300 - 500 Mio t geschätzt wird (Hempel 1985 b).

Der Krill hat in verschiedenen Teilsystemen des antarktischen Ozeans eine sehr unterschiedliche Bedeutung. Die große Biomasse ist nicht gleichmäßig verteilt, sondern konzentriert sich in bestimmten Meeresgebieten im atlantischen Sektor und zirkumantarktisch in der Ostwinddrift. In den kontinentalen Schelfmeeren wie dem inneren Weddellmeer wurden hingegen nur geringe Krillkonzentrationen gefunden (Marr 1962; Hopkins 1987; Fevolden 1979, 1980; Piatkowski 1987; Boysen-Ennen et al. in Vorb.).

Die **Zooplanktonbiomasse** erreicht im Antarktischen Ozean ihre Maximalwerte zwischen 50° - 55° S in der Westwinddrift (Foxton 1956). Der über eine Tiefe von 1000 m integrierte Biomassewert ist im Jahresverlauf etwa konstant. Im Sommer konzentriert sich das Zooplankton in den oberflächennahen Schichten, während es im Winter in die Tiefe wandert.

Eine weithin gebräuchliche Unterteilung des Zooplanktons in Größenfraktionen wurde von Parsons et al. (1984) vorgeschlagen. Organismen unter 0,2 mm werden als Mikroplankton bezeichnet; der Bereich zwischen 0,2 und 20 mm als Mesoplankton und die Fraktion über 20 mm als Makroplankton. Aus dem Südpolarmeer liegen nur einige Biomasseschätzungen vor, die zumeist für die Fraktionen < 1 mm, 1 - 15 mm und > 15 mm angegeben wurden. Aus praktischen Gründen werden für die Beschreibung des Zooplanktons deshalb hier diese Größenklassen zugrundegelegt.

Das **Mikroplankton** (Metazoen < 1 mm) besteht hauptsächlich aus Nauplien und Copepoditstadien von Oncaea spp., Oithona spp., Metridia gerlachei, Ctenocalanus citer und Microcalanus pygmaeus (Hopkins 1985; Franz 1988). In den südlichen Schelfgebieten kommen auch Mollusken (Limacina helicina) und Tintinniden (Laackmaniella prolongata und Cymatocylis drygalskii) in hohen Abundanzen vor (Boysen-Ennen 1987; Boltovskoy et al. 1989). Im nördlichen Weddellmeer (58°S) fand Franz (1988) im Frühjahr eine Biomasse von 5 g m⁻² (Naßgewicht) cyclopider Copepoden. Südlich von 70°S betrug auf dem Schelf des Weddellmeeres im zeitigen Frühjahr die Mikroplanktonbiomasse 1 - 4 g m⁻² (**Tabelle 2a**).

Die mittlere Biomasse des **Mesoplanktons** (1 - 15 mm) erreicht an der Antarktischen Halbinsel 29 g m⁻² (Naßgewicht; nach Hopkins 1985). Weiter südlich im Weddellmeer zwischen 65 und 70°S werden Werte zwischen 6 und 18 g m⁻² angetroffen (**Tabelle 2b**). Auf dem östlichen und südlichen Weddellmeerschelf zwischen 70 und 77°30'S beträgt die Mesoplankton-Biomasse nach Süden abnehmend 18 bis 7 g m⁻² (Boysen-Ennen et al., in Vorb.). Wichtige Taxa in dieser Planktonfraktion sind die Copepoden Calanoides acutus, Calanus propinquus, Metridia gerlachei und ihre Larvalstadien. Von geringerer Bedeutung sind Chaetognathen (Eukrohnia hamata), Salpen (Salpa thompsoni) und im Süden auch Pteropoden (Limacina helicina). Auf dem östlichen Schelf des Weddellmeeres können im Spätsommer die Calyptopis-Larven des Krill (E. superba) einen zahlenmäßig wichtigen Anteil des Mesoplanktons stellen (Hubold et al. 1988).

Das **Makroplankton/Mikronekton** (>15 mm) setzt sich über weite ozeanische Gebiete des Südpolarmees vor allem aus Krill (E. superba) und gelatinösen Organismen (Salpen, Siphonophoren, Quallen) zusammen. In den südlichen Schelfgebieten sind die kleinere Leuchtgarnele Euphausia crystallorophias und Fische der Art Pleuragramma antarcticum das wichtigste Makrozooplankton/Mikronekton (Hopkins 1987; Piatkowski 1987; Hubold und Ekau 1987) und können die Nahrungsbasis für plankton/nektonfressende Pinguine bilden (Emison 1968; Paulin 1975).

Tabelle 2 a-c: Zooplankton-Biomassewerte im Atlantischen Sektor der Antarktis (aus Literaturdaten; Umrechnung Trockengewicht TG : Naßgewicht NG = 1 : 8 [Mesoplankton] bzw. 1 : 5 [Makroplankton] nach Hagen 1988). Hauptsächliche Taxa: Cy = Cyclopide Copepoden; Ca = Calanoide Copepoden; Ch = Chaetognathen; E = Euphausiaceen; ES = E. superba; EC = E. crystallorophias; PA = P. antarcticum.

2 a: Mikrozooplankton (< 1 mm)

Gebiet	Lat. (°S)	Tiefe (m)	NG (g/m ³)	Arten	Autor
N. Weddellmeer	58	0-200	5	Cy	Fransz 1988
Atka B.	70	0-200	2	Cy, Ca	Fransz 1988
Vestkapp	72	0-200	4	Cy, Ca	Fransz 1988
Halley Bay	75	0-200	1	Cy, Ca	Fransz 1988

2 b: Mesozooplankton (1 - 15 mm)

Gebiet	Lat. (°S)	Tiefe (m)	NG (g/m ³)	Arten	Autor
Ant. Halbinsel	64	0-1000	29	Ca	Hopkins 1985
Z. Weddellmeer	65-70	0-200	6	Ca	El Sayed & Taguchi 1981
Z. Weddellmeer	66	0-1000	10	Ca	Hopkins & Torres 1988
Z. Weddellmeer	66-73	0-300	18	Ca	Boysen-Ennen <u>et al.</u> (in Vorb.)
NE Schelf	70-74	0-300	18	Ca	Boysen-Ennen <u>et al.</u> (in Vorb.)
Südl. Schelf	75-78	0-300	7	Ca	Boysen-Ennen <u>et al.</u> (in Vorb.)

2 c: Makrozooplankton/Mikronekton (> 15 mm)

Gebiet	Lat. (°S)	Tiefe (m)	NG (g/m ³)	Arten	Autor
Bransfield Str.	63	0-200	8	ES(Mittel)	Siegel 1986
Z. Weddellmeer	66-73	0-300	3	E	Boysen-Ennen <u>et al.</u> (in Vorb.)
NE Schelf	70-74	0-300	6	ES	Boysen-Ennen <u>et al.</u> (in Vorb.)
Südl. Schelf	75-78	0-300	3	EC, PA	Boysen-Ennen <u>et al.</u> (in Vorb.)

Tabelle 3: Biomassewerte (B, als Naßgewicht in g m⁻³) aus den Tabellen 2 a-c und geschätzte Produktion (P) des Zooplanktons in verschiedenen Gebieten des Atlantischen Sektors. <65°S=Antarktische Halbinsel; 65-70°S=Zentrales Weddellmeer; 70-75°S=Östlicher Weddellmeerschelf; >75°S=Südlicher Weddellmeerschelf. (P/B Copepoden = 4,5 nach Voronina et al. 1980; P/B Makroplankton = 1 (Krill nach Everson 1977a; Siegel 1987).

Fraktion	< 65°S				66 - 73°S				70 - 74°S				75-78°S			
	B	%	P	%	B	%	P	%	B	%	P	%	B	%	P	%
Mikroplankton	5	12	23	14	2	13	9	15	4	14	18	17	1	9	5	13
Mesoplankton	29	69	131	81	11	69	50	81	18	64	81	77	7	64	32	80
Makroplankton	8	19	8	5	3	19	5	5	6	21	11	6	3	27	5	8
Summe	42		162		16		64		28		110		11		42	

Im Bereich der Antarktischen Halbinsel (Bransfield Straße und Süd-Shetland Inseln, 61 - 63°S) beträgt die mittlere Krillbiomasse 8 g Naßgewicht m⁻² (Siegel 1986). Aus akustischen Messungen an 1300 Krillschwärmen berechnete Hampton (1985) eine mittlere Krillbiomasse von 31 g m⁻² im Schwarm. Gelegentlich werden auch Schwärmdichten bis 285 oder 550 g m⁻² erreicht (Hopkins 1985; Siegel 1986).

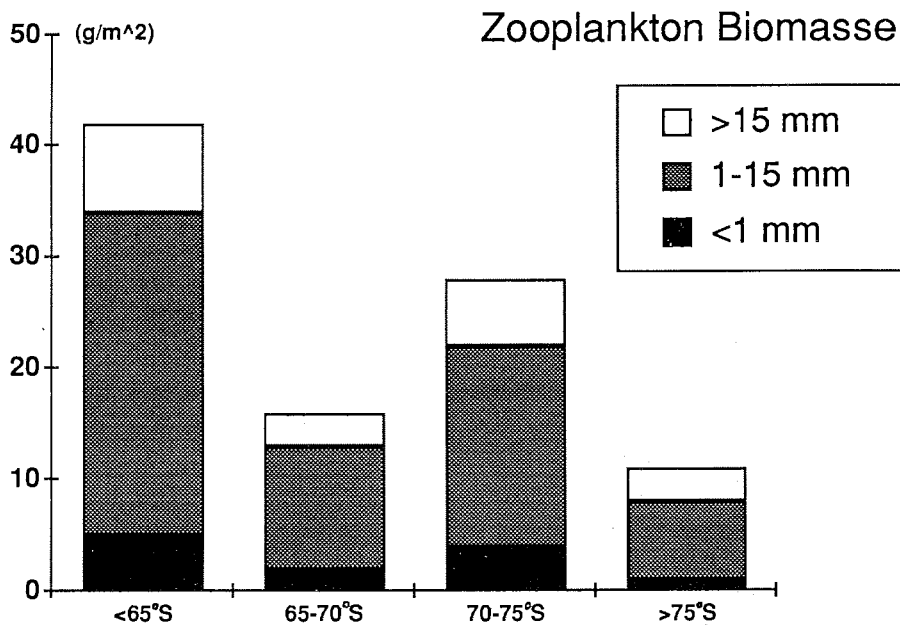


Abbildung 6: Biomasse verschiedener Zooplanktonfraktionen in unterschiedlichen geographischen Breiten im Atlantischen Sektor der Antarktis. (Mikroplankton <1 mm; Mesoplankton 1-15 mm; Makroplankton >15 mm. (aus Tab. 3)

Südlich von 65°S nimmt die Häufigkeit des Makroplanktons im zentralen Weddellmeer deutlich auf 3 g m⁻² ab. Die mittlere Biomasse im östlichen Schelfbereich des Weddellmeeres (70 - 75°S) liegt bei 6 g m⁻², und in den südlichen Schelfgebieten des Weddellmeeres beträgt die Biomasse des Makrozooplanktons 3 g m⁻² (Boysen-Ennen *et al.* in Vorb.).

Aus den Werten der Tabellen 2 a-c lassen sich **mittlere Biomassen** der verschiedenen Zooplanktonfraktionen für die unterschiedlichen geographischen Breiten im Weddellmeer abschätzen (**Tabelle 3**). Die Gesamtbiomasse nimmt von Norden nach Süden auf ein Viertel ab; das zentrale Weddellmeer (65 - 70°S) hat eine geringere Zooplanktondichte als der östliche Schelf (70 - 75°S). Auf die cyclopiden Copepoden

(Mikroplankton) entfallen etwa 10 - 15 % der Biomasse. Die Schätzungen für diese Planktonfraktion sind allerdings wegen der wenigen zugrundeliegenden Untersuchungen sehr unsicher. Die Mesoplankton-Biomasse ist in allen Gebieten des Weddellmeeres hoch (**Abbildung 6**). Ihr relativer Anteil beträgt 60 bis 70 Gewichtsprozent. Das Makroplankton stellt etwa 20 - 30% der Biomasse. Nur in Schwarmkonzentrationen erreicht Krill (*E. superba*) die Biomasse des Copepodenplanktons oder kann diese um ein Vielfaches übertreffen.

Für antarktische Copepoden der Art *Calanoides acutus* berechneten Voronina et al. (1980) eine Turnover Rate (P/B) von 4,5. Die Produktion dieser dem Mesozooplankton zugerechneten Plankter liegt damit unter dem für Copepoden anderer Meere typischen P/B Verhältnis von 10 (Dickie 1972). Dies steht im Einklang mit der relativ kurzen jährlichen Primärproduktionsperiode und den langen Generationszeiten der antarktischen Arten.

Setzt man für das Mesoplankton des Weddellmeeres, das in seiner Mehrzahl aus Copepoden mit einjährigem Generationszyklus besteht, sowie für das Mikroplankton diese P/B Relation als Mindestwert an, so läßt sich aus den vorliegenden Biomassedaten grob die jährliche Sekundärproduktion dieser Größenfraktionen im Verhältnis zum Krill schätzen (**Tabelle 3**). Für Krill wird eine P/B Relation von 1 (Everson 1977a; Siegel 1987) angenommen.

Die Zooplankton**produktion** nimmt im Weddellmeer großräumig von Norden nach Süden ab. Der Anteil des Mesoplanktons an der Produktion ist in allen Meeresgebieten mit 70 - 80 % hoch. Mindestens fünfzehn Prozent der Produktion entfallen auf die cyclopiden Copepoden. Die Makroplanktonproduktion hat einen Anteil von weniger als 10 % an der Produktion.

Die jährliche Zooplanktonproduktion des südlichen Weddellmeerschelfs von 40 bis 110 g m⁻² (**Tabelle 3**) liegt damit unter der Produktion weiter nördlich gelegener antarktischer Schelfgebiete. Im zentralen Weddellmeer lebt eine vergleichsweise produktionsarme Zooplanktongemeinschaft. Der wesentliche Anteil der Produktion besteht in allen Meeresgebieten aus Copepoden und anderen Mesoplanktonorganismen.

Während der Sommermonate hält sich das herbivore Zooplankton in Oberflächennähe auf und speichert in Form von Lipiden - meist Wachsester - die Energie für die nahrungsarme Zeit (Hagen 1988). Im Winter ist das Epipelagial dünn besiedelt; noch im Oktober/November betragen mittlere Abundanzen der häufigsten Mesozooplankter (Größenfraktion > 300 µm) im Weddellmeer nur 10 - 20 % der Sommerwerte im Januar (Hubold und Hempel 1987). Rippenqualen, überwinterte Jungfische und adulte *E. crystallophias* sind die hauptsächlichen Taxa im Makroplankton. Krill

(Euphausia superba) findet sich zu dieser Jahreszeit vor allem unter dem Meereis (Marschall 1988).

Bereits vor dem Beginn der saisonalen Phytoplanktonproduktion im zeitigen Frühjahr halten sich Mikroplanktonorganismen (cyclopide Copepoden der Gattungen Oithona und Oncaea) an der Oberfläche auf. Die Populationen setzen sich aus verschiedenen Entwicklungsstadien zusammen und können auf die einsetzende Frühjahrsproduktion schnell reagieren (Fransz 1988). Mit Abundanz von > 1000 Individuen pro m^3 stellen diese kleinen Copepoden eine Nahrungsressource für pelagische Fischbrut dar, die bereits vor dem Einsetzen der an die Phytoplanktonblüte gekoppelte Reproduktion der calanoiden Copepoden zur Verfügung steht.

Im November und Dezember entwickeln sich schnell die sommerlichen Zooplanktongemeinschaften des Weddellmeeres. Krill verläßt seinen kryopelagischen Lebensraum unter den Eisschollen und lebt pelagisch in den oberen Wasserschichten. Von den calanoiden Copepoden wandern zuerst Weibchen von Calanoides acutus aus der Tiefe in die Deckschicht und legen Eier (Schnack-Schiel et al. im Druck). Später folgen C. propinquus und R. gigas. Die Entwicklungsstadien dieser Arten dominieren während des Sommers und stellen die Hauptbiomasse im Mesoplankton. Ebenfalls zu Beginn des Sommers erscheinen die Larven der Euphausiaceen Thysanoessa macrura und Euphausia crystallorophias im Oberflächenplankton (Hempel und Hempel 1982).

Im Dezember und Januar erreicht die Zooplankton-Biomasse in den östlichen Schelfgebieten des Weddellmeeres ein Maximum. Von Januar bis Februar verändert sich die pelagische Gemeinschaft drastisch: Im Südsommer 1985 verringerten sich die Abundanz häufiger Mesoplankter ($> 300 \mu m$) in der Oberflächenschicht innerhalb von drei Wochen um mehr als 50 % (Hubold und Hempel 1987; Hubold et al. 1988), während die Abundanz der jungen Entwicklungsstadien calanoider Copepoden stark anstiegen (Schnack-Schiel et al. im Druck). "Frühe" Arten wie C. acutus haben zu diesem Zeitpunkt bereits große Lipidspeicher angelegt (Hagen 1988) und wandern in tiefere Wasserschichten. Die Jugendstadien (Copepodite I und II) der Copepoden und Calyptopis-Larven des Krill dominieren das spätsommerliche herbivore Plankton des Küstenstromes. Omnivore und carnivore Zooplankter zeigen weniger ausgeprägte saisonale Entwicklungen und legen in der Regel keine großen Lipidspeicher an. Im Herbst wurde in der Prydz-Bucht (Ostantarktis) beobachtet, daß carnivores Zooplankton im Oberflächenwasser dominierte und sich dort möglicherweise von Calyptopis-Larven von E. superba ernährte (Hosie 1988).

Ungeachtet der in hohen Breiten sehr kurzen Saison nutzen verschiedene Planktonorganismen also unterschiedliche Phasen der Produktionsperiode für ihr saisonales Wachstum und die Reproduktion. Obwohl von Norden nach Süden die Som-

merentwicklung in einem immer kleineren "Produktionsfenster" stattfinden muß, zeigen auch die hochantarktischen Schelfgemeinschaften eine ausgeprägte Arten- und Stadiensukzession im Oberflächenplankton. Aus dieser Beobachtung ergibt sich die Annahme schneller Entwicklungsabläufe des Planktons in hohen Breiten ungeachtet der niedrigen Wassertemperaturen. Pelagische Fischlarven müssen sich in ihrer Entwicklung an diese Abläufe im omnivoren Mikroplankton und im herbivoren Mesoplankton, das ihre Nahrungsbasis darstellt, anpassen. Die Larven der häufigsten hochantarktischen Fischart, Pleuragramma antarcticum, scheinen während des Sommers zu hohen Wachstumsleistungen befähigt zu sein, die denen von Heringslarven nahekommen (Hubold 1985). Auch im Vorkommen der Fischbrut wird eine Artensukzession auf dem Schelf des Weddellmeeres beobachtet (Hubold 1990).

Sedimentation und Benthos

Die Primärproduktion wird schnell von den herbivoren Planktern aufgenommen. Besonders in den Exportsystemen der Eisrandzonen (Smetacek et al. 1990) wird ein Teil der Nahrung unvollständig verdaut als Kotballen abgegeben, die aus der euphotischen Zone absinken. Kurzzeitige Spitzenproduktion sedimentiert auch direkt.

Neben Kotballen sinken Detrituspartikel, sowie plasmahaltige Planktonzellen und Sporen ab (Smetacek 1985; Nöthig 1988). Lebensfähige Zellen und organisches Material erreichen unzerstört tiefe Wasserschichten und den Meeresboden, da der bakterielle Abbau organischer Substanz in der **Wassersäule** unterhalb der euphotischen Zone sehr langsam vonstatten geht (Austin 1988). Die berechnete Primärproduktion eines Monats betrug im Sommer im südlichen Weddellmeer 11 -13 g C m⁻²; hiervon sedimentierten 2,4 g C m⁻² hauptsächlich in Form von Kotballen nicht näher identifizierter Zooplankter (von Bodungen et al. 1988).

Die Bakterienbesiedlung am **Boden** des Südpolarmeeres ist ähnlich der in temperierten und subtropischen Meeren (Smith et al. 1989). Psychrophile Stämme bauen organische Substanz auch bei den niedrigen Wassertemperaturen des Südpolarmeeres ab (Reichardt 1987). Die Abbauraten sind jedoch wesentlich langsamer als in warmen Küstengewässern (Smith et al. 1989), so daß organisches Material über relativ lange Zeit konserviert werden kann, vor allem, wenn es durch die Bodenströmung in der Wassersäule gehalten wird. Die starken bis zum Boden reichenden Strömungen im südlichen Weddellmeer verteilen das absinkende Material über weite Entfernungen und verhindern schnelle Sedimentation. Die Sedimentation auf dem

Schelf des Weddellmeeres beträgt ca. $< 1 - 3$ cm/1000 Jahre (Johnson et al. 1981; Grobe 1986).

Die geringen bakteriellen Abbauraten in der Wassersäule, verbunden mit Advektion und Resuspension bewirken, daß organisches Material über lange Zeit und weit entfernt von den Produktionsstätten in den tieferen Wasserschichten und in Bodennähe als "akkumulierte Energie" (Gruzov 1977) für die Ernährung eines arten- und biomassereichen Benthos zur Verfügung steht.

Ein Strom driftender Partikel ("Nepheloidsschicht") über dem Schelfboden des Weddellmeeres wurde eindrucksvoll während der Benthosuntersuchungen mit einer Unterwasserkamera dokumentiert (P. Marschall, pers. Mittlg.). Typische, in die bodennahen Wasserschichten aufragende Suspensionsfresser zeigen die Bedeutung der driftenden Partikel für die Epifauna. Ansammlungen von omnivoren pelagischen Euphausia crystallorophias dicht über dem Boden kommen ebenfalls als Konsumenten des Partikelstromes in Betracht (J. Gutt, pers. Mittlg.). In strömungsärmeren Schelfgebieten kann das suspendierte Material sedimentieren und Gemeinschaften von substratfressenden Organismen wie z.B. Holothurien erhalten (Gutt 1988).

Die Verfügbarkeit des suspendierten und resuspendierten Materials im Benthopelagial dürfte nur relativ lose mit dem saisonalen Produktionszyklus verbunden sein. Die Unterwasser-Videoaufnahmen zeigten eine große Zahl driftender Partikel in bodennahen Wasserschichten auch im Spätwinter/frühen Frühjahr (Oktober-November), zu einer Zeit als die Oberflächenproduktion noch nicht eingesetzt hatte, und auch keine starken Abtauprozesse belebten Meereises zu beobachten waren. Bodenlebende Gemeinschaften der tiefen kontinentalen Schelfgebiete, die sich aus der Nepheloidsschicht ernähren, dürften damit saisonalen Nahrungsschwankungen weniger deutlich ausgesetzt sein als pelagische Gemeinschaften und auch als die unmittelbarer an der Oberflächenproduktion partizipierenden Benthosorganismen in den Flachwassergebieten der Ostantarktis und der nördlicheren Inselschelfe. Ein Indiz für die möglicherweise **geringe Saisonalität** des Nahrungsangebotes am Meeresboden ist die Tatsache, daß Benthosorganismen der **Antarktis** in der Regel keine Lipidspeicher anlegen (Clarke 1985). Im Gegensatz hierzu vermutet Graf (1989) **starke Saisonalität** des Nahrungsangebotes im Benthos der **Arktis** aufgrund der jahreszeitlich unterschiedlichen **qualitativen** Zusammensetzung des sedimentierenden Materials. Inwieweit dies auch für die Antarktis zutrifft, ist bislang unbekannt.

Ein Teil der organischen Partikel kann in mittleren und bodennahen Wasserschichten unter Festeisgebiete oder sogar bis unter die schwimmenden Schelfeise gelangen und dort Lebensgemeinschaften mit kurzen Nahrungsketten erhalten (Azam et al. 1978). Detritus- und Aasfresser wie die Amphipoden Orchomene spp. und aktive

crustaceenfressende Fische der Gattung Pagothenia wurden unter Schelfeisen weit hinter der Abbruchlinie durch Bohrlöcher fotografiert oder in Reusen gefangen (Lipps et al. 1979; Bruchhausen et al. 1979; Horrigan 1981).

Da die jährliche Produktionsperiode nach Süden schnell kürzer wird, stellen Advektion und langsamer bakterieller Abbau von organischer Substanz Schlüsselprozesse im Nahrungsgefüge der Hochantarktis dar. Advektion von organischem Material ist Grundlage der Benthosgesellschaften im McMurdo Sound (Barry 1988; Barry und Dayton 1988). Eine auf Advektion beruhende Nahrungskette vom Plankton bis zu den Weddellrobben im McMurdo Sound wurde von Castellini et al. (1984) beschrieben.

Die tiefen Schelfgebiete des Weddellmeeres sind von sessilen Suspensionsfressern wie Schwämmen, Hydroidpolypen, Tunicaten, sessilen Polychaeten etc. besiedelt (Arntz et al. im Druck). In manchen Gebieten der Hochantarktis bedecken Schwämme 55 % der Fläche (McMurdo-Glasschwamm-Gemeinschaft, Bullivant und Dearborn 1967); auf dem östlichen Schelf des Weddellmeeres lebt im starken Küstenstrom eine ähnlich zusammengesetzte filtrierende epibenthische Fauna (Voß 1988).

Auf strömungsärmeren, tiefen Schelfflächen und im Filchnergraben findet sich weiches Sediment, auf dem epistratfressende Weidegänger wie Prosobranchier, Ophiuroiden, Holothurien und Polychaeten dominieren (Voß 1988; Gutt 1988). Hier können die Holothurien bis zu 90 % der Biomasse stellen (Gutt 1988). Die Verteilung und Zusammensetzung der benthischen Gemeinschaften spiegelt die unterschiedlichen Advektions- und Sedimentationsprozesse auf dem östlichen und südlichen Schelf wider. Die Benthosgemeinschaften "Östlicher Schelf", "Südlicher Schelf" und "Südliche Grabengemeinschaft" unterscheiden sich besonders im Artenspektrum ihrer Echinodermen (Voß 1988).

Benthosbiomassen von < 500 g (Naßgewicht) m^{-2} werden aus dem Flachwasser (0 - 13 m) der Ostantarktis beschrieben (Nakajima et al. 1982). Die Muschel Admussium colbecki kann lokal Bestandsdichten von 2 kg m^{-2} erreichen. Die Biomasse auf dem Schelf der Ostantarktis beträgt bis zu $1,3$ kg m^{-2} in 100 - 200 m Tiefe (Belyaev und Ushakov 1957, zit. nach Arnaud 1977; Picken 1985). Permitin (1970) gibt 450 - 500 g m^{-2} als mittlere Benthosbiomasse an. Im Weddellmeer wurden in Mehrfach-Greiferproben (Gerdes 1990) mittlere Individuendichten zwischen 2500 und 7200 Makrobenthosorganismen pro m^2 auf dem südlichen, bzw. östlichen Schelf gefunden (Gerdes, im Druck). Es wurden 39 Taxa im Größenbereich mm bis dm berücksichtigt. Die mittleren Biomassen (Naßgewicht) betragen zwischen 30 g m^{-2} (südlicher Schelf) und 600 g m^{-2} (Kapp Norvegia). An einzelnen Stationen des östlichen Schelfs wurden maximale Benthosbiomassen von $1,7$ kg pro m^2 gefunden.

Etwa die Hälfte der hohen Benthos-Biomasse auf dem östlichen Schelf besteht aus Schwämmen, Bryozoen und Echinodermen, die nicht als Fischnahrung in Betracht kommen. Die restliche Biomasse wird von Polychaeten (30%), Crustaceen (8%), Mollusken (3%) und anderen Taxa (8%) bestritten. Auf dem südlichen Schelf stellen die Echinodermen die Hälfte der Biomasse; Schwämme sind hier ohne Bedeutung. Etwa 30% der Biomasse bestehen wiederum aus Polychaeten und 6% aus Mollusken (Gerdes im Druck).

Die **Produktionraten** langlebiger Evertebraten bei niedrigen Temperaturen sind gegenüber kurzlebigen Organismen temperierter Meere erniedrigt (Banse und Mosher 1980). Typische jährliche P/B Raten im Meiobenthos temperierter Meere liegen zwischen 0,1 und 5,5; die hohen Werte werden in den Polarmeeren nicht erreicht (Clarke 1985). Literaturwerte zum P/B Verhältnis antarktischer Makrobenthosorganismen bewegen sich zwischen nahe 0 (Schwämme, Dayton 1979), 0,4 (Muschel *Admussium colbecki*; Stockton 1984), 0,7 (Muschel *Nacella*; Picken 1980), 1 (Isopode *Serolis*; Luxmore 1982) bis > 2 für Mollusken bei Signy Island (Picken 1979). Mit einem grob geschätzten P/B Verhältnis von 1 beträgt die jährliche nutzbare Produktion im Benthos des Weddellmeerschelfs 15 bis 300 g m⁻².

Zusammenfassung

Die Primärproduktion im Weddellmeer ist dem Betrag nach der borealer Meere ähnlich; die Produktion wird allerdings in einer sehr kurzen Sommerperiode erzeugt. Cyclopide und calanoide Copepoden sind die hauptsächlichen Sekundärproduzenten im Pelagial. Die Größenfraktion < 15 mm, die zum weitaus größten Teil aus cyclopiden und calanoiden Copepoden besteht, stellt etwa 75-80 % der Biomasse und mehr als 90 % der Sekundärproduktion. Wichtige Euphausiaceen im südlichen Weddellmeer sind vor allem *E. crystallophias*, während Krill (*E. superba*) nur eine geringe Rolle spielt. Biomasse und Produktion des Zooplanktons sind im südlichen Weddellmeer geringer als in den nördlichen Gebieten. Ein großer Teil der sommerlichen Primärproduktion der südlichen Schelfgebiete sinkt - zumeist als Kotballen mit unverdauten Zellen - in tiefere Wasserschichten ab. Eine starke bodennahe Strömung auf dem östlichen Schelf bewirkt, daß die Partikel über weite Strecken verfrachtet werden und dem Benthos in unproduktiven Gebieten als allochthone Nahrung zur Verfügung stehen. Langsame bakterielle Abbauraten ermöglichen eine Konservierung des organischen Materials, das so noch lange nach seinem Entstehen für Suspensionsfresser verwertbar ist. Die Benthosorganismen sind daher einer geringeren Saisonalität des Nahrungsangebotes ausgesetzt als pelagische Organismen.

Aufgrund der taxonomischen Zusammensetzung des Benthos aus Schwämmen und zum Teil hartschaligen Organismen steht nicht die gesamte hohe Biomasse als Fischnahrung zur Verfügung. Das nutzbare Nahrungsangebot für die Fische am Boden des Weddellmeeres besteht vor allem aus Polychaeten und vagilen Crustaceen. Vor allem die sehr aktiven Amphipoden dürften in den Biomasseschätzungen aus Greiferproben stark unterschätzt sein. Amphipoden der Gattung Orchomene werden in sehr großen Zahlen in beköderten Reusen gefangen (Klages, pers. Mittlg.) und stellen eine zusätzliche nutzbare Nahrung für adulte Fische dar, so daß von einem relativ hohen, saisonal stabilen Nahrungsangebot für bodenbewohnende Fische im Weddellmeer ausgegangen werden kann.

Die Fische des Weddellmeeres

Materialgewinnung

Die dieser Arbeit zugrundeliegenden fischbiologischen Feldarbeiten fanden zwischen 1979/80 und 1989 auf sechs Expeditionen in das südliche und östliche Weddellmeer statt. Die Probennahme erfolgte jeweils in den Monaten Oktober bis März in der Küstenpolynya über dem Schelf, sowie am Schelfabhang und über den Tiefseegebieten südlich von 65°S zwischen 8°W und 61°W (**Abbildung 7**).

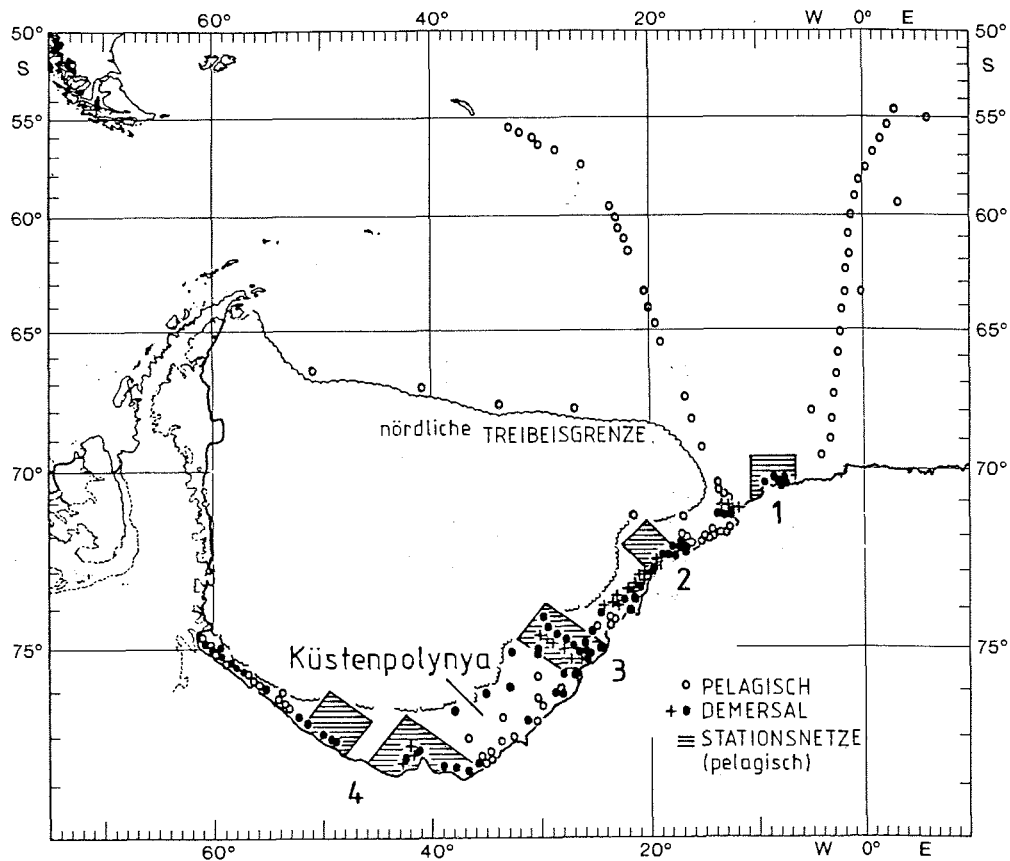


Abbildung 7: Das Untersuchungsgebiet im südlichen Weddellmeer (mit minimaler sommerlicher Eisbedeckung). Kreuze: Stationen mit Grundsleppnetzfangen. Gefüllte Ovale: Agassiz Trawl Hols. Offene Ovale: RMT und Bongonetzzstationen (nicht alle Stationen sind eingezeichnet). Schwerpunktuntersuchungsgebiete: 1= Atka Bucht; 2= Vestkapp; 3= Halley Bay; 4= Vahselbucht/Filchnergraben/Gould Bay.

Ziel der Untersuchungen war es, erstmals in einem hochantarktischen, fast dauernd eisbedeckten Schelfmeer die Fischfauna zu beschreiben. Hierzu wurden Fänge nach den Möglichkeiten der Eisfahrt in allen Teilen des Untersuchungsgebietes durchgeführt. In Schwerpunktgebieten, z.B. vor der Atka Bucht, bei Vestkapp, westlich von Halley Bay und über dem südlichen Filchnergraben wurden küstennormale und küstenparallele Stationsprofile bzw. Stationsnetze z.T. wiederholt bearbeitet, um lokale Verbreitungsmuster und zeitliche Veränderungen der Boden- und Freiwassergemeinschaften zu dokumentieren.

Die Einsatzmöglichkeiten für großes Fischereigeschirr sind im Treibeis sehr eingeschränkt. Aus diesem Grund wurden Fische aus unterschiedlichen Fanggeräten bearbeitet. Die technischen Beschreibungen der Geräte, sowie die Durchführung und Verteilung der Hols während der einzelnen Expeditionen sind ausführlich in den Expeditionsberichten dargestellt (Schneppenheim 1982; Hubold und Drescher 1982; Drescher *et al.* 1983; Hempel 1983; Hempel 1985c; Schnack-Schiel 1987; Arntz *et al.* 1990). Die vorliegende Auswertung umfaßt die quantitativ bearbeiteten Fänge der Kastendredgen (**DRE**; 27 Hols), Grundsleppnetze (**GSN**; 31 Hols), Agassiz Trawls (**AGT**; 99 Hols), benthopelagischen Netze (**BPN**; 6 Hols), Krillnetze (**KN**; 17 Hols), Mehrfachschließnetze (**RMT 8+1 m**; 85 Hols) und Bongonetze (**BGO**; 202 Hols). Mit diesem breitgefächerten Probennahmeaufwand konnte mit Ausnahme des Kryp pelagials das gesamte Spektrum der Fischgemeinschaften des Weddellmeeres in den verschiedenen Teilsystemen **Benthal, Benthopelagial und Pelagial** auf dem Schelf und über Tiefwasser beprobt werden. Es wurde sowohl die Adultfischfauna als auch die Juvenilstadien und das Ichthyoplankton erfaßt.

Trotz der eingeschränkten Möglichkeiten der Probennahme konnte bezogen auf Bodentiefen und geographische Breite eine insgesamt gute Abdeckung des Untersuchungsgebietes mit den unterschiedlichen Fanggeräten realisiert werden (**Abbildung 8 a-d**). Der Schwerpunkt der Probennahme lag auf dem küstennahen Schelf zwischen 200 und 400 m Wassertiefe. Flachere Gebiete sind im Weddellmeer in der Regel von Fest- oder Schelfeis bedeckt und nicht zugänglich. Die maximale Einsatztiefe des Grundsleppnetzes war schiffstechnisch auf etwa 800 m begrenzt; Hols mit dem Agassiz Trawl wurden bis 2000 m durchgeführt. Die pelagische Probennahme reichte über die Grenzen des Kontinentalschelfes hinaus und repräsentiert damit auch die ozeanischen Fauna in den oberen 300 m der Wassersäule.

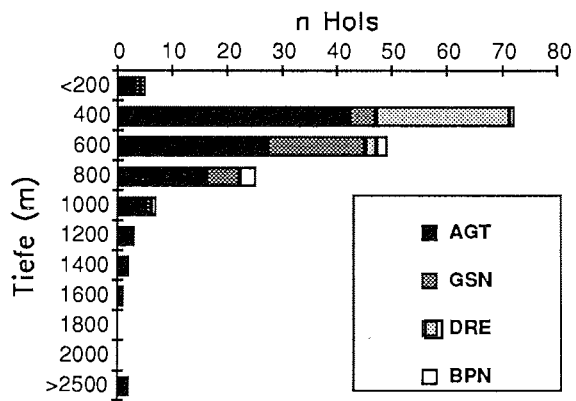


Abbildung 8a: Fangaufwand nach Bodentiefen (Bodennetze: AGT= Agassiz Trawl; GSN= Grundschleppnetz; DRE= Kastendredge; BPN= Benthopelagisches Netz).

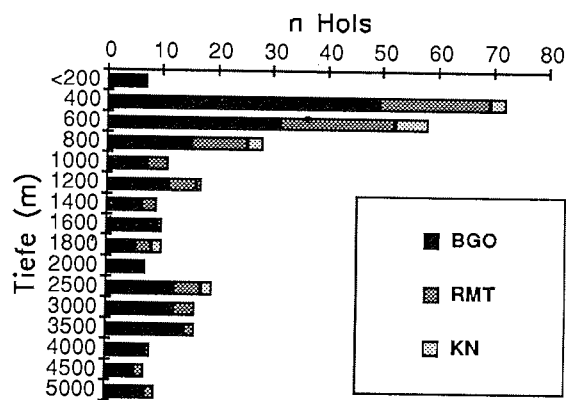


Abbildung 8b: Fangaufwand nach Bodentiefen (Pelagische Netze: BGO= Bongonetz; RMT= Rectangular Midwater Trawl; KN= Krillnetz).

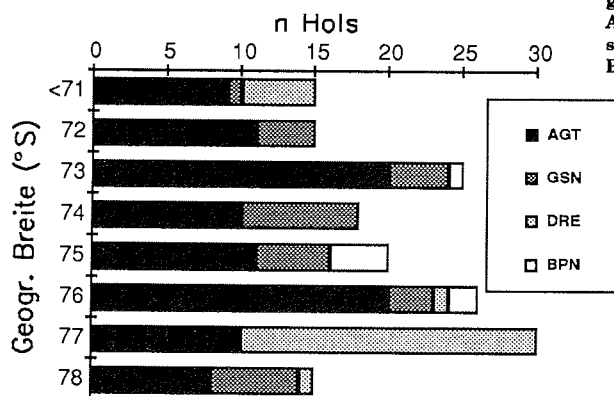


Abbildung 8c: Fangaufwand nach geographischer Breite (Bodennetze: AGT= Agassiz Trawl; GSN= Grundschleppnetz; DRE= Kastendredge; BPN= Benthopelagisches Netz).

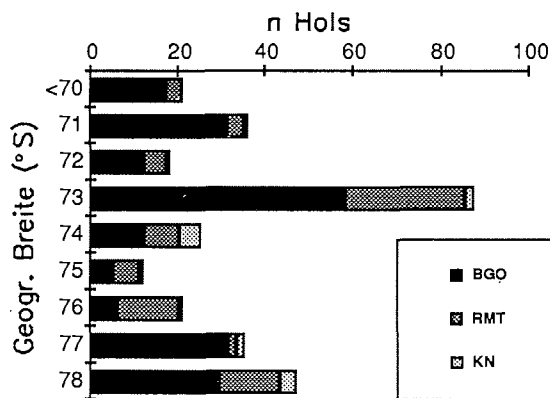


Abbildung 8d: Fangaufwand nach geographischer Breite (Pelagische Netze: BGO= Bongonetz; RMT= Rectangular Midwater Trawl; KN= Krillnetz)

Die Fische wurden quantitativ aus den Fängen entnommen und noch an Bord bestimmt und vermessen. Unterproben wurden für taxonomische, physiologische, histologische und biochemische Untersuchungen, Nahrungsanalysen und Altersbestimmungen konserviert (Formaldehyd, Alkohol, Bouin usw.) oder tiefgefroren (-30/-80°C). Einige Exemplare konnten lebend nach Deutschland überführt werden, wo über lange Zeit Messungen zum Sauerstoffverbrauch und zur Spontanaktivität an den gehälterten Fischen durchgeführt wurden.

Die Rohdaten, Bearbeitungsergebnisse und relevanten Literaturdaten wurden in einer kommerziellen PC Datenbank (Dataease) gespeichert und ausgewertet (Systat, MS-Chart, Drawperfect, Statpak). Multivariate Statistik, Clusteranalysen und Diversitätsberechnungen wurden mit einem Programm von D. Piepenburg (Institut für Polarökologie Kiel) durchgeführt.

Mit den unterschiedlichen Netzen werden verschiedene Teilmengen der Fischpopulationen erfaßt. Die maximale **Individuenzahl** pro Hol steigt von den Dredgefängen zu den benthopelagischen Trawls um mehr als drei Größenordnungen an (**Tabelle 4**). Die Hauptprobennahmegeräte Agassiz Trawl und Grundschieppnetz fingen im Sommer im Mittel 22 bzw. 423 Individuen pro Hol; im Pelagial wurden im RMT und im Krillnetz etwa 100 Individuen pro Hol gefangen. Während die Individuenzahlen der Bodenfänge des Winters mit denen im Sommer vergleichbar sind, nehmen die Winterfänge im Pelagial auf weniger als zehn Individuen pro Hol ab (**Abbildung 9a**).

Tabelle 4: Arten- und Individuenzahlen pro Hol (ohne Leerfänge) der verschiedenen Fanggeräte (Adult- und Juvenilfauna).

		n Hols	Arten/Hol			Individuen/Hol		
			Min	Median	Max	Min	Median	Max
Sommer	DRE	30	1	3	7	1	3	79
	AGT	53	2	8	13	2	22	133
	BPN	6	6	10	25	44	738	146442
	GSN	20	12	17	26	142	423	2412
	RMT	49	1	4	11	1	69	1987
	KN	10	2	5	10	8	137	779
Winter	AGT	18	3	7	15	6	14	52
	GSN	7	14	17	22	195	532	737
	RMT	14	1	2	5	1	8	50
	KN	7	2	3	4	3	6	53

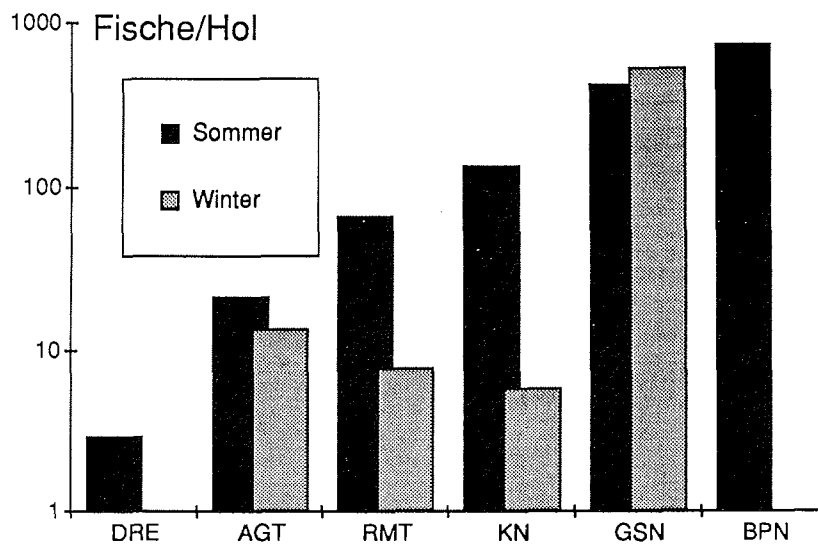


Abbildung 9 a: Mediane Individuenzahlen pro Netzhol (DRE= Kastendredge; AGT=Agassiz Trawl; RMT= Rectangular Midwater Trawl; KN= Krillnetz; GSN= Grundsleppnetz; BPN=Benthopelagisches Netz;)

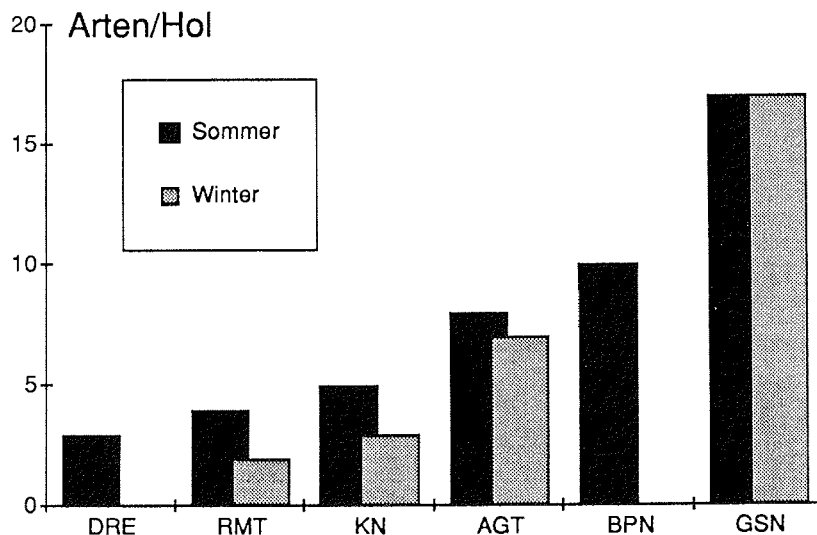


Abbildung 9 b: Mediane Artenzahlen von Fischen pro Netzhol

Die meisten **Arten** (17/Hol) fängt das Grundsleppnetz, während Agassiz Trawl (8 Arten/Hol) und Dredge (3 Arten/Hol) nur einen kleineren Ausschnitt der Bodenfischpopulation erfassen (**Tabelle 4; Abbildung 9b**). In den wenigen benthopelagischen Fängen werden im Mittel zehn Arten gefangen, allerdings ist die Schwankungsbreite der Artenzahl in diesem Netz sehr hoch (12 bis 26). Unterschiede in den Fängen entstehen durch unterschiedliche Nähe der Hols zum Boden; in einigen Fällen berührte das Netz den Boden, so daß sowohl die benthische als auch die benthopelagische Fauna erfaßt wurde. Im Pelagial fangen RMT und Krillnetz im Sommer zwischen vier und fünf Arten pro Hol. Das sehr viel kleinere Bongonetz sammelt im Ichthyoplankton drei (0 - 10) Arten.

Wie bei den Individuenzahlen, lassen sich auch bei den Artenzahlen pro Hol im Benthos keine jahreszeitlichen Unterschiede feststellen, während die Artenzahl in den pelagischen Netzen in den Spätwinterfängen auf die Hälfte abnimmt.

Auch die **Gesamtartenzahlen** der in den verschiedenen Netzen gesammelten Fische sind unterschiedlich: Mit 27 Dredgefängen wurden insgesamt nur 25 Fischarten gefangen. In 53 Agassiz Trawl Hols (Sommerfänge) wurden 57 Arten gefangen, d.h. etwa so viele wie in den Grundsleppnetzen (59 Arten). Die hohe Anzahl

der AGT Fänge gleicht also die geringere Fängigkeit insgesamt aus. Die kumulative Artenkurve aus 53 AGT Fängen nähert sich allerdings noch keinem asymptotischen Endwert (**Abbildung 10**). Im Gegensatz dazu erreicht die Artenzahl mit dem zwölften von siebenundzwanzig GSN Hols bereits 55 von insgesamt 59 Arten. Die Zusammensetzung der Bodenfischgemeinschaft im Weddellmeer ist daher bereits mit relativ wenigen GSN Hols recht gut abzuschätzen.

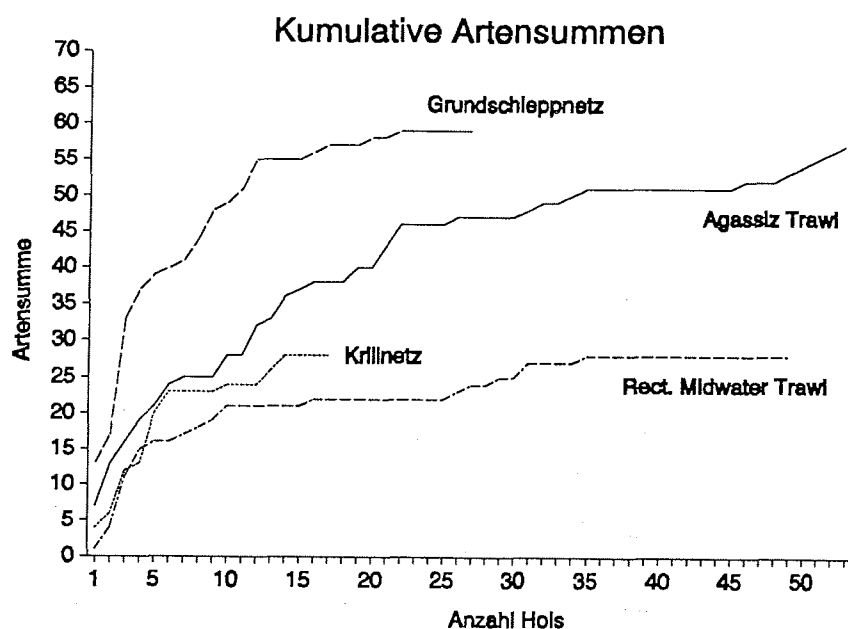


Abbildung 10: Kumulative Artenkurven pro Hol der verschiedenen demersalen und pelagischen Netzfänge.

Im Benthopelagial wurden 36 Arten gefangen. Die geringe Zahl der benthopelagischen Fänge (6) läßt allerdings noch keine Rückschlüsse auf die tatsächliche Artenzahl dieses Lebensraumes zu.

Im **Pelagial** ist die Artenzahl aus verschiedenen Netztypen relativ einheitlich. Das große Krillnetz fängt mit 28 Arten insgesamt nicht mehr Arten als das RMT. Bereits Mit 14 KN-Hols sind alle 28 pelagisch vorkommenden Arten von juvenilen und adulten Fischen erfaßt; dieselbe Artenzahl wird mit 35 RMT-Netzfängen erreicht. Im Ichthyoplankton (Bongonetz-Fänge) kommen 25 Arten vor (S. Kap. Larvenökologie S. 112 ff).

Die Zusammensetzung der Fischfauna

Taxonomie und Zoogeographie

Die insgesamt mehr als 200 000 im Weddellmeer gefangenen juvenilen und adulten Fische gehörten 76 Fischarten aus 8 Ordnungen, 14 Familien und 43 Gattungen an. Einige seltene Arten sind Irrgäste aus nördlicheren Meeresgebieten (z.B. Notothenia spp.; Anotopterus pharao). In einigen Taxa steht eine systematische Neubearbeitung aus; Exemplare der Familien Artedidraconidae (Pogonophryne spp.), Liparidae, Rajidae und Zoarcidae aus dem Weddellmeer gehören z.T. neuen Arten an. Die nicht bestimmbareren Arten wurden in **Tabelle 5** auf dem Gattungsniveau zusammengefaßt.

Die Barschartigen (**Perciformes**) sind mit 59 Arten aus fünf Familien die bei weitem vielfältigste **Ordnung**. Die perciforme **Unterordnung Notothenioidei** ist im Weddellmeer mit mehr als 53 Arten (70%) vertreten (die taxonomische Bearbeitung der Fänge ist noch nicht in allen Fällen abgeschlossen). Die artenreichste **Familie** der Notothenioidei sind die **Nototheniidae** (33%), gefolgt von den **Artedidraconidae** (28%) und den **Bathydraconidae** (22%). Auf die **Channichthyidae** entfallen 17% der Arten.

Die **Individuenzahlen** sind außerordentlich ungleich auf die Taxa verteilt: 99% der Fische sind Notothenioidei, 94% davon gehören zur Familie Nototheniidae. Dies ist auf die Dominanz der Art Pleuragramma antarcticum zurückzuführen. Pleuragramma antarcticum stellt 91% aller gefangenen adulten Fische und 97% der Individuen der Familie. Mit 1,2% ist die nächsthäufige Art des Weddellmeeres der Weißblutfisch Chionodraco myersi. Auch ohne P. antarcticum stellen die **Nototheniidae** im Weddellmeer noch 35% und die Unterordnung Notothenioidei 88% der Individuen. Andere Familien erreichen dann maximal 4% (**Myctophidae** und **Macrouridae**).

Ohne P. antarcticum entfallen bei den Nototheniidae auf die Gattung Trematomus 98% der Individuen. Von den sieben Arten der Gattung ist Trematomus scotti die individuenreichste (38%). Ebenfalls häufig sind T. lepidorhinus und T. eulepidotus mit 31 bzw. 25% der Individuen).

Bei den Weißblutfischen (**Channichthyidae**) ist Chionodraco myersi mit 68% der Individuen die häufigste Art. Von gewisser Bedeutung ist auch Pagetopsis maculatus. Die **Bathydraconidae** sind mit weniger als 2000 gefangenen Exemplaren die seltenste Familie. Von 13 Arten sind nur fünf regelmäßig anzutreffen. Häufigster Vertreter der **Artedidraconidae** ist Dolloidraco longedorsalis (56%). Ebenfalls von Bedeutung ist die artenreiche Gattung Pogonophryne, die 17% der Artedidraconidae stellt.

Tabelle 5: Liste der im Weddellmeer (> 65°S) gefangenen Fischarten der Expeditionen von 1979/80 bis 1989 (Adulte Fische aus GSN, BPN, AGT, RMT, DRE).

Taxon	n	Taxon	n
RAJIFORMES			
Rajidae	114	Psilodraco breviceps	3
Rajidae indet.	22	Akarotaxis nudiceps	247
Bathyraja sp.	61	Bathyraco antarcticus	2
Bathyraja sp.	222	Bathyraco marri	465
Bathyraja maccaini	9	Bathyraco macrolepis	21
GADIFORMES		Bathyraco scotiae	2
Muraenolepidae	59	Gerlachea australis	432
Muraenolepidae indet.	2	Cygnodraco mawsoni	137
Muraenolepis sp.	56	Gymnodraco acuticeps	30
Muraenolepis orangiensis	1	Channichthyidae	5208
MACROURIFORMES		Channichthyidae indet.	1
Macrouridae	735	Neopagetopsis ionah	52
Macrouridae indet.	62	Cryodraco antarcticus	189
Macrourus holotrachys	673	Chionodraco sp.	6
PERCIFORMES		Chionodraco hamatus	163
Nototheniidae	190413	Chionodraco myersi	3538
Notothenia kempfi	4	Chaenodraco wilsoni	335
Pagothenia hansonii	34	Pagetopsis sp.	1
Trematomus eulepidotus	1626	Pagetopsis macropterus	45
Trematomus newnesi	2	Pagetopsis maculatus	766
Pagothenia bernacchii	29	Dacodraco hunteri	95
Pagothenia borchgrevinkii	7	Chionobathyscus dewitti	17
Nototheniops larseni (?)	15	Zoarcidae	200
Dissostichus mawsoni	11	Zoarcidae indet.	126
Pleuragramma antarcticum	183815	Lycenchelis sp.	60
Aethotaxis mitopteryx	42	Lycodapus antarcticus	2
Notothenia coriiceps	1	Lycodichthys antarcticus	6
Notothenia mizops (?)	5	Pachycera brachycephalum	4
Trematomus sp.	1	Ophthalmolycus concolor	1
Trematomus scotti	2426	Ophthalmolycus bothriocephalus	1
Trematomus nicolai	24	SCORPAENIFORMES	
Trematomus centronotus (=pennellii)	89	Liparidae	114
Trematomus loennbergii	261	Liparidae indet.	71
Trematomus lepidorhinus	2021	Paraliparis edentatus	2
Artedidraconidae	3015	Paraliparis sp.	33
Artedidraco sp.	4	Paraliparis antarcticus	4
Artedidraco mirus (?)	193	Careproctus sp.	3
Artedidraco skottsbergii	176	Genioliparis sp.	1
Artedidraco orianae	28	STEPHANOBERYCIFORMES	
Artedidraco loennbergii	289	Melamphaeidae	1
Artedidraco shackletoni	71	Melamphaeidae indet.	1
Pogonophryne macropogon	1	MYCTOPHIFORMES	
Pogonophryne sp.	410	Paralepididae	44
Pogonophryne phyllopogon	18	Notolepis coatsi	44
Pogonophryne marmorata	1	Myctophidae	692
Pogonophryne pernitini	43	Myctophidae indet.	93
Pogonophryne barsukovi	1	Electrona antarctica	506
Pogonophryne mentella	1	Gymnoscopelus opisthopterus	92
Pogonophryne scotti	33	Gymnoscopelus bolini	1
Dolloidraco longedorsalis	1694	CLUPEIFORMES	
Histiodraco velifer	52	Anotopteridae	8
Bathydraconidae	1939	Anotopterus pharao	8
Bathydraconidae indet.	1	Bathylagidae	350
Bathyraco sp.	2	Bathylagus antarcticus	350
Prionodraco evansii	285		
Vomeridens infuscipinnis	18		
Racovitzia glacialis	294		
		Gesamt	202 892

Die Fischfauna des Weddellmeeres wird damit noch stärker von der endemischen Unterordnung Notothenioidei beherrscht als die antarktischen Schelfmeere insgesamt (70% der Arten im Weddellmeer; 57% insgesamt; Andriashev 1987). Einwanderer und kosmopolitische Arten spielen im Gegensatz zu den weiter nördlich gelegenen Inselschelfen kaum eine Rolle.

Die **Artenvielfalt** der Fische im Weddellmeer südlich von 65°S ist mit mindestens 75 Arten **höher** als die der weiter nördlich (61°S) gelegenen Inselschelfe des Scotia Bogens. Von Elephant Island sind insgesamt 57 Arten dokumentiert (Nast *et al.* 1987). Lediglich 28 Bodenfischarten (d.h. ohne meso- und bathypelagische Arten) sind beiden Gebieten gemeinsam (**Tabelle 6**). Auch auf dem **Gattungsniveau** ist die Weddellmeerfauna stärker diversifiziert als die der maritimen Antarktis, während die Zahl der **Familien** durch Fische des patagonischen Schelfs (z.B. Gadidae) bei Elephant Island höher liegt. Auch die Fauna Südgeorgiens, der Süd-Shetland Inseln und des Scotia Bogens ist artenärmer als die des Weddellmeeres (Permitin 1978; Targett 1981; Iwami und Abe 1982; Kock, pers. Mittlg.). Häufigste Einzelart auf den Inselschelfen des Scotia Bogens und der Antarktischen Halbinsel ist nach der Dezimierung der Art Notothenia rossii durch die Fischerei Notothenia gibberifrons.

Tabelle 6: Anzahlen von Bodenfischarten (ohne mesopelagische und bathypelagische Arten) im Weddellmeer. Daten n. Nast *et al.* (1987).

	Weddellmeer	Elephant Isl.	gemeinsam
Ordnungen	5	5	5
Familien	9	11	9
Gattungen	33	31	29
Arten	69	44	28

In anderen kontinental-antarktischen Meeresgebieten außerhalb des Weddellmeeres wurden bisher nur wenige quantitative Bestandsuntersuchungen durchgeführt. Iwami und Abe (1981) fingen im **Rossmeer** auf vier Trawlstationen 24 Fischarten aus sechs Familien. Pleuragramma antarcticum und Chionodraco myersi waren die häufigsten Arten. In der ostantarktischen **Prydz-Bucht** wurden in zehn Bodentrawls 36 Arten gefangen (Williams unveröffentl.); auch hier dominierte P. antarcticum. Chionodraco myersi war nach Trematomus eulepidotus die dritthäufigste Art.

Alle Arten des Rossmeeres und der Prydz-Bucht wurden auch im Weddellmeer nachgewiesen. Artenszusammensetzung und Dominanzen deuten auf eine zirkumantarktisch einheitliche Fischfauna in den hochantarktischen Schelfgebieten. Die Ökologie der Fische im Weddellmeer kann damit auch für andere kontinental-antarktische Meeresgebiete relevant sein.

Diversität

Die Gesamtzahl von ca. 200 Bödenfischarten im Südpolarmeer ist geringer als die der Nordsee und angrenzender Gebiete (350 Arten in Nordwest Europa, Wheeler 1978). Auf dem Schelf des Weddellmeeres, der mit 500.000 km² etwa der Nordsee entspricht, leben deutlich weniger als 100 Arten. Diese **Artenarmut** wird als Indiz für eine **geringe Diversität** der antarktischen Fischfauna zitiert (z.B. Llano 1978; Targett 1981; Eastman und DeVries 1987; North und White 1987; Clarke 1990; Eastman und Grande 1989).

Die Gesamtartenzahl gibt jedoch kein adäquates Bild von der Diversität in den einzelnen Habitaten und zwischen benachbarten Lebensräumen (**α- und β-Diversität**; Whittaker 1960; Macarthur 1965; Wilson und Shmida 1984). In den Fischgemeinschaften, die sich z.B. in einem Schleppnetzfang abbilden (Schleppstrecken von 1 bis 10 km) kommen regelmäßig wesentlich weniger Fischarten zusammen vor als im gesamten betrachteten Meeresgebiet. In der Nordsee werden in Grundsleppnetzholts nach Daten von S. Ehrlich (pers. Mittlg.) z.B. 6 - 18 Arten/Hol gefangen. Die Zusammensetzung solcher Fänge kann als ein Maß für die α-Diversität der lokalen Fischgesellschaften genommen werden.

Die Gemeinschaften sind die angemessene Bezugsgröße für Diversitätsberechnungen und synökologische Betrachtungen. Gesamtartenzahlen und taxonomische Vielfalt des übergeordneten Systems ("Weddellmeer", "Südpolarmeer") sind bedeutsam für tiergeographische und evolutionäre Betrachtungen, jedoch für das Verständnis der ökologischen Zusammenhänge von nachgeordneter Bedeutung. Der Begriff "Diversität" wird im folgenden daher stets im Sinne von α-Diversität gebraucht (Whittaker 1960).

Ein robustes Maß für die Diversität ist die Artenzahl pro Hol, die bei annähernd standardisierter, ausreichend langer Holdurchführung bereits ein gutes Bild von den Gemeinschaften liefert. Der Artenreichtum **AR=(s-1)/ln N** (s=Anzahl der Arten, N=Anzahl der Individuen) berücksichtigt zusätzlich die unterschiedlichen Individuenzahlen. Der Diversitätsindex H'

$$H' = -\sum_{i=1}^k (n_i/N) \ln (n_i/N)$$

(Shannon und Weaver 1949) beinhaltet sowohl die Artenzahl als auch die Verteilung der Individuen auf die Arten. Die von H' abgeleitete Äquität (Evenness) ist ein Maß allein für die Gleichmäßigkeit der Verteilung: **E=H'/ln s** (Pielou 1966). Diversitätswerte H' wurden für antarktische Fischgemeinschaften von Targett (1981) und

Tiedtke und Kock (1989) angegeben; weitere Diversitätswerte konnten aus den veröffentlichten Rohdaten von Iwami und Abe (1981, 1982) und aus unveröffentlichten Daten von K.-H. Kock (pers. Mittlg.) und R. Williams (pers. Mittlg.) berechnet werden. Die Diversitätswerte sind aufgrund unterschiedlicher Holddurchführung (Netzform, Holddauer, Schleppgeschwindigkeit etc.) nicht vollständig vergleichbar. Die Zahlen ergeben jedoch einen ersten Anhaltspunkt bezüglich der großräumigen Diversitätsunterschiede.

Tabelle 7: Artenreichtum (AR), α -Diversität H' , Evenness (E) im Benthos und Benthopelagial in verschiedenen Meeresgebieten. (Mittelwerte aus n Hols). GSN=Grundschieppnetz; AGT=Agassiz Trawl; BPN=Benthopelagisches Netz

	Lat°S/N	Arten/Hol		Diversität			n Hols	Quelle
		Mittel	min-max	AR	H'	E		
GSN								
Nordsee	54-60°N	13	6-18	1,7	1,054	0,400	7	n. Daten v. Ehrich (p. Mittlg.)
Süd-Grönland	61-65°N	9	6-15	1,6	1,236	0,569	5	n. Daten v. Ehrich (")
South Georgia	53°S	10	6-15	1,5	1,315	0,534	107	n. Daten v. Kock (")
Elephant Isl.	61°S	11	4-24	1,6	1,006	0,443	136	n. Daten v. Kock (")
S. Orkney Isl.	61°S	11	7-15	1,6	1,169	0,481	46	n. Daten v. Kock (")
S. Shetland Isl.	62-63°S	15	10-19	2,3	1,538	0,569	8	Iwami und Abe (1982)
Rossmeer	72-76°S	9	6-13	2,5	1,677	0,786	4	Iwami und Abe (1981)
Weddellmeer								
Gesamt	70-78°S	17	12-28	2,7	1,789	0,624	27	Daten v. Ekau und Hubold
Sommer	70-78°S	17	12-28	2,7	1,787	0,621	20	D. Ekau, Hubold, Schwarzb.
Winter	73-74°S	17	14-22	2,7	1,818	0,632	7	Daten v. Ekau und Hubold
AGT (und vergleichbare Netze)								
Ost-Grönland	78-80°N	5	2-11	1,2	1,157	0,785	17	Piepenburg (pers. Mittlg.)
Südgeorgien	53°S				0,481	0,209		Targett (1981)
Südgeorgien	54°S				1,293	0,504		Targett (1981)
Süd Sandwich Is.	57°S				0,194	0,121		Targett (1981)
Süd Orkney Is.	60°S				1,159	0,557		Targett (1981)
Süd Orkney Is.	61°S				0,702	0,293		Targett (1981)
Prydz Bay	67°S	7	2-9	2,1	1,590	0,862	10	Williams (pers. Mittlg.)
Weddellmeer								
Sommer	70-78°S	8	2-13	2,1	1,601	0,831	53	D. Ekau, Hubold, Schwarzb.
Winter	70-76°S	7	3-15	2,0	1,545	0,851	18	D. Ekau, Hubold, Schwarzb.
BPN								
Weddellmeer	74-75 S	10	6-25	1,7	0,971	0,398	6	n. D. v. Hureau et al. 1990

Nach der Zusammenstellung in **Tabelle 7** liegt die Diversität H' in den **Bodenfischgemeinschaften** des Weddellmeeres über vergleichbaren Werten aus Grundschieppnetzfangen in anderen Meeresgebieten innerhalb und außerhalb der Antarktis (Nordsee, süd-grönländischer Schelf, Südgeorgien, Elephant Island, Süd Orkneys). Dieser Befund wiederholt sich im Artenreichtum (AR) und in den mittleren Artenzahlen pro Hol. In den beiden anderen kontinental-antarktischen Schelfgebieten (Rossmeer und Prydz-Bucht) werden bei gleichfalls hoher Dominanz der Notothenioidei dem Weddellmeer sehr ähnliche Diversitätswerte angetroffen; der Süd Shetland Schelf weist eine etwas geringere Diversität auf.

Die Fischgemeinschaft des **Benthopelagials** ist gegenüber dem Benthos weniger divers (Tabelle 7), obgleich das eingesetzte große Netz bis zu 25 Arten pro Hol in bodennahen Wasserschichten fing. Die Verteilung der Individuen auf die Arten ist durch Massenvorkommen von *P. antarcticum* und *Macrourus holotrachys* sehr unregelmäßig (Evenness <0,4) und unterscheidet sich hierin von der Bodenfischgemeinschaft. Die Zahlen für diesen Tiefenbereich sind aufgrund der großen Schwankungsbreite in den wenigen Hols jedoch sehr unsicher. Benthopelagische Fänge aus anderen antarktischen Meeresgebieten liegen nicht vor. Inwiefern von einer eigenen benthopelagischen Gemeinschaft gesprochen werden kann, die sich sowohl vom Pelagial als auch vom Benthos abgrenzen läßt, ist aus den vorliegenden Fängen noch nicht abschließend zu sagen. Diversität und Artenreichtum sind in größerem Bodenabstand im **Pelagial** geringer als in Bodennähe und am Boden (Tabelle 8).

Tabelle 8: Diversität im Pelagial: Arten pro Hol, Artenreichtum AR, α -Diversität H'; und Äquität E der Fische in verschiedenen Meeresgebieten (Krillnetz KN und Rectangular Midwater Trawl RMT Fänge)

Lat°S	Arten/Hol		Diversität			n Hols	Quelle
	Mittel	min-max	AR	H'	E		
KN							
Weddellmeer							
gesamt	72-78°S	5 2-10	1,0	0,665	0,521	17	Hubold (unveröff.)
Sommer	72-78°S	5 2-10	1,1	0,685	0,429	10	Hubold und Ekau (1987)
Winter	73-77°S	3 2-4	0,9	0,636	0,651	7	Hubold (unveröff.)
Scotia See	61-65°S	3 1-8	-	-	-	35	Slosarczyk+Rembisz.(1982)
Scotia See	61-64°S	3 1-7	-	-	-	27	Slosarczyk (1986)
RMT							
Weddellmeer							
Sommer	65-77°S	4 1-11	0,9	0,654	0,431	49	Hubold (unveröff.)
Winter	72-76°S	2 1-5	0,7	0,513	0,457	13	Hubold (unveröff.)

Pelagische Fänge in der Scotia See zwischen 54°S und 64°S mit RMT Netzen ergaben ebenfalls bis zu 28 Fischarten im oberflächennahen Wasser (Kock 1982). Zwanzig Arten (3-4 Arten pro Hol) fingen Chlapowski und Krzeptowski (1978) in Krillnetzen im selben Seegebiet, und 13-14 Arten (3/Hol) wurden im Pelagial um die Antarktische Halbinsel von Slosarczyk und Rembiszewski (1982) und Slosarczyk (1986) angegeben.

Großräumige meridionale Unterschiede in den Artenzahlen oder der Diversität im Pelagial lassen sich aus den verfügbaren Daten nicht ableiten. Im Vergleich zur Scotia See scheint sich im Weddellmeer aber auch im Pelagial eine geringfügig höhere Artenzahl/Hol abzuzeichnen.

Die vergleichsweise **hohe α -Diversität** der Bodenfischgemeinschaften im Weddellmeer (und auch im Rossmeer und der Prydz-Bucht) steht im Widerspruch zur **geringen Gesamtdiversität** der antarktischen Fischfauna. Trotz der **generellen Artenarmut** antarktischer Fische sind im Weddellmeer **artenreiche Bodenfischgemeinschaften** anzutreffen. Neben den dominierenden Notothenioidei tritt noch eine Vielzahl weiterer Arten in geringerem Umfang regelmäßig auf. Von "strikingly low species richness" der antarktischen Fischfauna (Clarke und Crame 1989) kann deshalb in den hochantarktischen Schelfmeergemeinschaften nicht gesprochen werden. Aus den vorliegenden Daten zeichnet sich sogar eine **signifikante, großräumige Diversitätszunahme** in den **Bodenfischgemeinschaften** von **niederen zu höheren Breiten** im atlantischen Sektor des Antarktischen Ozeans ab (**Abbildung 11**).

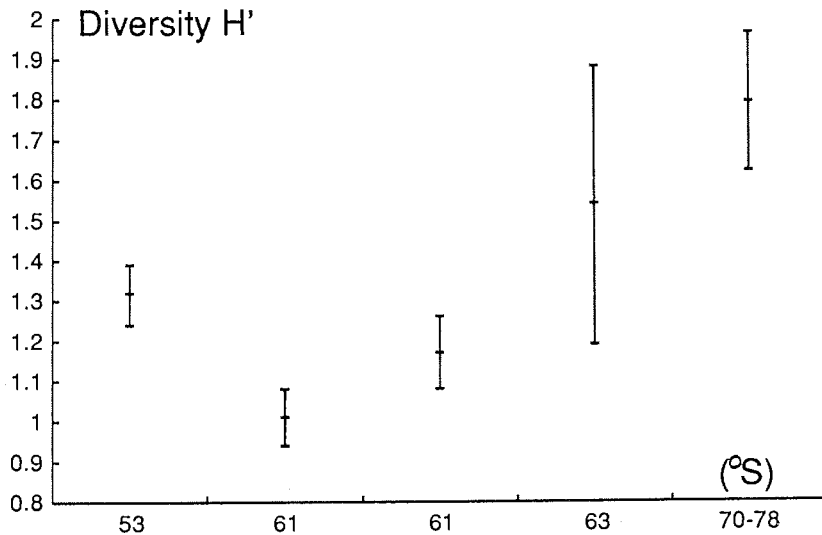


Abbildung 11: Großräumige Diversitätsunterschiede der Bodenfischfauna im atlantischen Sektor der Antarktis (Grundschieppnetzfüge; Mittelwerte aus Tabelle 7 S. 52 sowie 95% Vertrauensbereiche der Mittel)

Obwohl das Untersuchungsgebiet im südlichen Weddellmeer acht Breitengrade (70 bis 78°S) umfaßt, sind **regionale Diversitätsunterschiede** in der Fischbesiedlung nur gering ausgeprägt. In den Grundschieppnetzfügen zeigt sich eine Abnahme der mittleren Artenzahlen/Hol von 21 (70-71°S) auf 15 (> 77°S) von Norden nach Süden an (**Abbildung 12**).

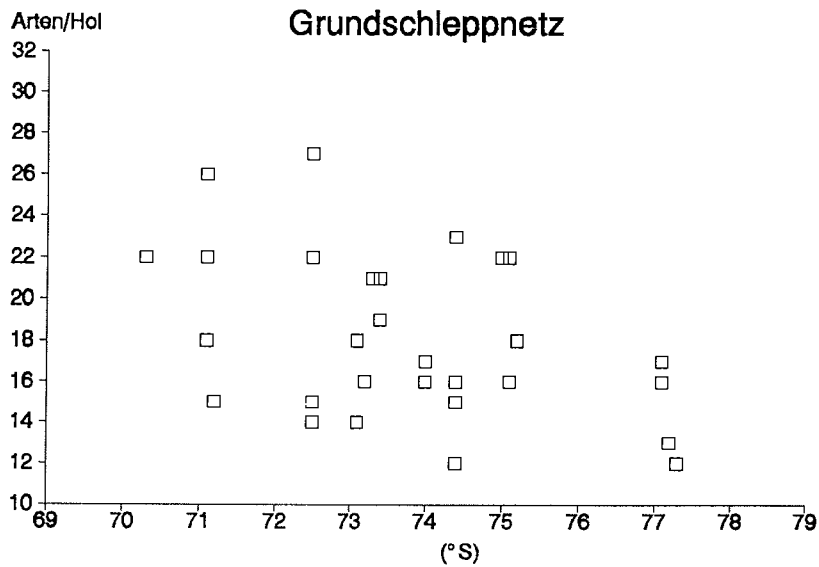


Abbildung 12: Arten/Hol in Grundschieppnetzfangen auf dem östlichen und südlichen Schelf des Weddellmeeres.

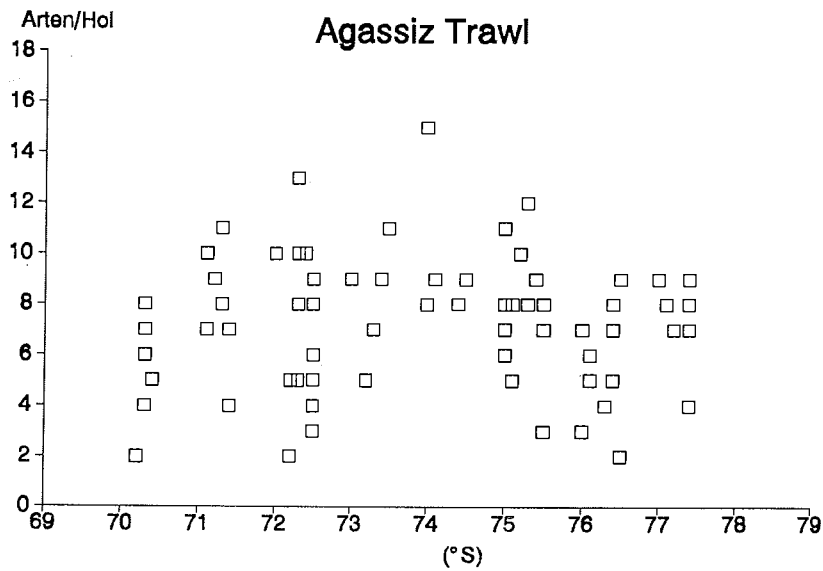


Abbildung 13: Arten/Hol in Agassiz Trawl Fangen auf dem östlichen und südlichen Schelf des Weddellmeeres.

In Gemeinschaftsanalysen der Bodenfische aus Agassiz-Trawl Fängen fand Schwarzbach (1988) keine deutlichen Unterschiede in Diversität, Artenreichtum und Evenness zwischen östlichem und südlichen Schelf des Weddellmeeres. In der Gesamtauswertung aller zur Verfügung stehenden AGT-Fänge auf dem Schelf zwischen 70 und 77°40' S läßt sich ebenfalls keine signifikante Veränderung der Artenzahl/Hol mit der geographischen Breite feststellen (**Abbildung 13**).

Aus den wenigen (10) Sommerfängen mit dem Krillnetz sind großräumige Unterschiede der Diversität im **Pelagial** nicht abzulesen. Mit sieben (2-10) Arten juveniler Fische/Hol sind die KN Fänge (nur Sommer) in der Gould Bay (<78°S) artenreicher als auf dem nordöstlichen Schelf (3-6 Arten/Hol). Diese Tendenz zeichnet sich in den Diversitätsindices nicht ab. Der Artenreichtum liegt im Norden bei 1,4 und in der Gould Bay bei eins; die höhere Artenzahl ist mit höheren Individuenzahlen im Süden verknüpft.

In RMT-Fängen werden im **ozeanischen** Bereich (65 - 70°S) und auf dem nordöstlichen Schelf (<71°S) weniger als drei Arten/Hol angetroffen; ein Artenmaximum von sieben Arten/Hol liegt bei 72-73°S; bis 78°S nehmen die Artenzahlen wieder auf vier pro Hol ab. Weder im Pelagial noch im Benthos sind damit signifikante meridionale Diversitätsunterschiede der Fischgemeinschaften entlang der Küste des Weddellmeeres zu beobachten. Die latitudinalen Produktionsunterschiede bilden sich also nicht unmittelbar in der Vielfalt der Fischgemeinschaften ab.

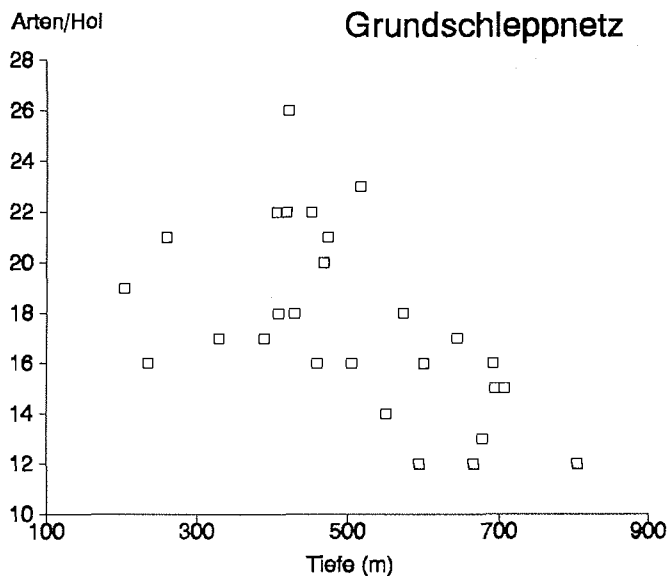


Abbildung 14a: Arten/Hol in Grundschieppnetzfangen auf dem östlichen und südlichen Schelf des Weddellmeeres, nach Bodentiefen.

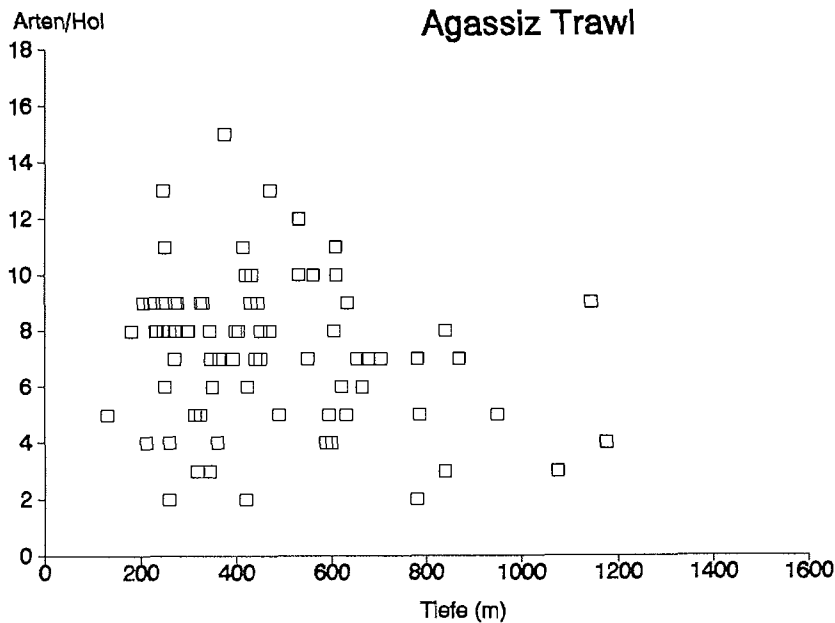


Abbildung 14b: Arten/Hol in Agassiz-Trawlfängen auf dem östlichen und südlichen Schelf des Weddellmeeres, nach Bodentiefen.

Im Gegensatz zu den recht ausgeglichenen Diversitäten entlang der Küste ändert sich die Fischfauna senkrecht zur Küste mit zunehmender Bodentiefe deutlich. In den Bodennetzfängen nehmen die Artenzahlen am Kontinentalhang unter 600 m generell ab (**Abbildung 14 a,b**).

Das Diversitätsmaximum liegt auf dem östlichen Schelf zwischen 400 und 500 m Bodentiefe. In dieser Tiefe findet der Übergang von kaltem Schelfwasser zu wärmerem Tiefenwasser statt (siehe Abb. 3, Seite 18). Eine Überschneidung unterschiedlicher Bodenfischgemeinschaften mit verschiedenen Temperatur- und Tiefenpräferenzen im Bereich dieser Wassermassengrenze ist daher eine plausible Erklärung für die relativ hohen Artenzahlen. Artenmaxima zwischen 400 und 600 m Bodentiefe wurden auf dem ostantarktischen Schelf als "glaziale Submergenz" bezeichnet (DeWitt 1971; Andriashev 1977, 1987). Eine Abdrängung der Arten der Flachwasserfauna in tiefere Bereiche während der Miozän-Pliozän Vereisung vor 5 Mio. Jahren wird als Ursache für die Artenhäufung in tieferen Strata angesehen. Eine ökologische Begründung für das rezente Verbleiben der Arten am Schelfhang nach Rückgang der kontinentalen Vereisung bietet diese Hypothese jedoch nicht an. Ein Zusammenhang der hohen Artenzahlen mit den aktuellen hydrographischen Bedingungen am Schelfrand erscheint daher wahrscheinlicher.

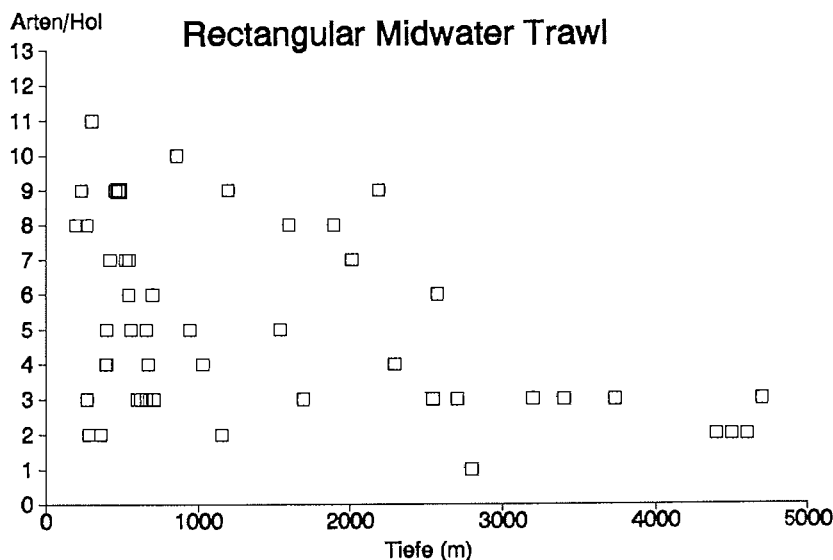


Abbildung 15: Arten/Hol in RMT-Fängen auf dem östlichen und südlichen Schelf des Weddellmeeres, nach Bodentiefen.

Im **Pelagial** liegen die Artenzahlen auf dem Schelf bei zwei bis elf pro RMT-Hol (**Abbildung 15**). Zum zentralen Weddellmeer nimmt dann die Artenzahl im Pelagial signifikant auf zwei bis drei Arten/Hol ab. Entsprechend werden auf dem Schelf und Schelfhang Diversitätswerte H' von 0,5 bis 1 gefunden, während über dem zentralen Weddellmeer nur Werte um $H'=0,3$ erreicht werden.

Eine **saisonale** Auflösung möglicher **Diversitätsunterschiede** in den Fischgemeinschaften ist nur in sehr begrenztem Umfang möglich, da lediglich während der Expedition 1986 Fischfänge im Weddellmeer im Spätwinter/Frühjahr durchgeführt werden konnten. Im **Benthal** lassen sich insgesamt keine Diversitätsunterschiede zwischen Oktober/November und Januar/März feststellen (**Tabellen 4 und 7**). Die Bodenfische des Schelfs bleiben also auch während des Winters auf dem Schelf und wandern nicht in die Tiefsee ab.

Deutlich verringerte Artenzahlen und Diversität im **Pelagial** im Spätwinter entsprechen der Erwartung eines nahrungsarmen pelagischen Lebensraumes während des Winters (**Tabellen 4 und 8**). Allerdings zeigen die im Winter pelagisch vorkommenden Arten, daß ein Überleben im Oberflächenwasser möglich ist. Die im Oktober und November gefangenen pelagischen juvenilen Nototheniiden und Channicht-hyden zeigten keinerlei Anzeichen für eine mangelhafte Ernährung oder schlechte Kondition.

Gemeinschaftsanalyse

Die **Bodenfischgemeinschaften** des Weddellmeeres wurden erstmals von Schwarzbach (1988) mit multivariater Statistik beschrieben. Sie konnte aus AGT Fängen drei Stationscluster definieren. Danach zeigen relativ flache (<400 m) Stationen auf dem östlichen und südlichen Schelf eine einheitliche Fischbesiedlung. Zusammengefaßt werden ebenfalls tiefe Stationen des Filchnergrabens und der Rönne Vertiefung. Das dritte Cluster umfaßt einen "Übergangsbereich" zwischen Schelf und tieferem Schelffrang, bzw. Grabentiefen.

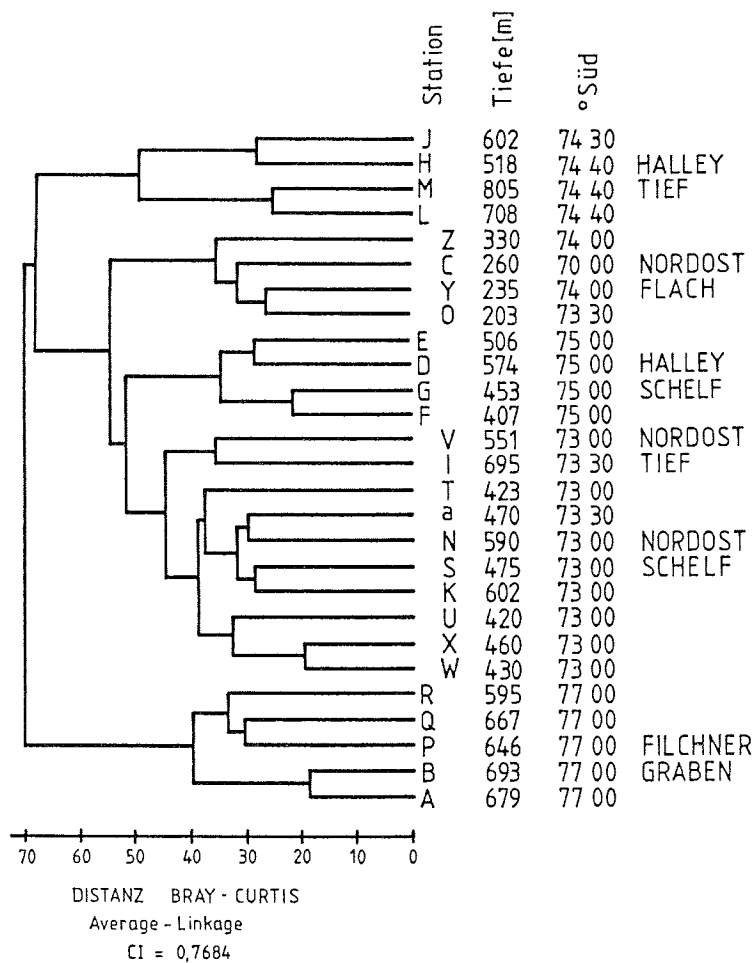


Abbildung 16: Dendrogramm der mit der Clusteranalyse gruppierten GSN Stationen ($\sqrt{\lambda}$ -transformierte Rohdaten)

Mit den vorliegenden **GSN** Fängen wurden entsprechende Gemeinschaftsanalysen durchgeführt. Aus den transformierten Rohdaten lassen sich mit einer Arten-Stationen-Matrix vier bis fünf Stationscluster bilden (**Abbildung 16**). Diese Cluster entsprechen weitgehend den von Schwarzbach (1988) gefundenen Gemeinschaften.

Bestimmende Faktoren für die Clusterbildung in den Bodenfischgemeinschaften sind **Tiefe** und in geringerem Umfang **geographische Breite**. Jahreszeitliche Unterschiede spielen bei der Zuordnung der Stationen keine Rolle. Alle Stationen des tiefen, südlichen Filchnergrabens (>600 m; >77°S; Cluster "**ABPRQ**") setzen sich deutlich vom Rest der Stationen ab. Ebenso deutlich werden die flachen Stationen des nordöstlichen Schelfs zusammengefaßt (<330 m; 70-74°S; "**ZCYO**"). Ein drittes Cluster ("**JHML**") beinhaltet tiefe Stationen (518-805 m) des Schelfhanges vor Halley Bay (74°40 S). Die tiefen Stationen (551-995 m) vor Vestkapp ("**VI**") bilden ein eigenes Cluster; der Rest der Schelfstationen bildet je ein Cluster von Halley Bay ("**EDGF**") und Vestkappstationen (Cluster "**TaNSKUXW**").

Eine alternative Darstellung der Ähnlichkeitsstruktur mittels multidimensionaler Skalierung (MDS, Field *et al.* 1982) zeigt eine Überschneidung der tiefen nordöstlichen Stationen mit der Gruppe tiefer Hols vor Halley Bay (**Abbildung 17**).

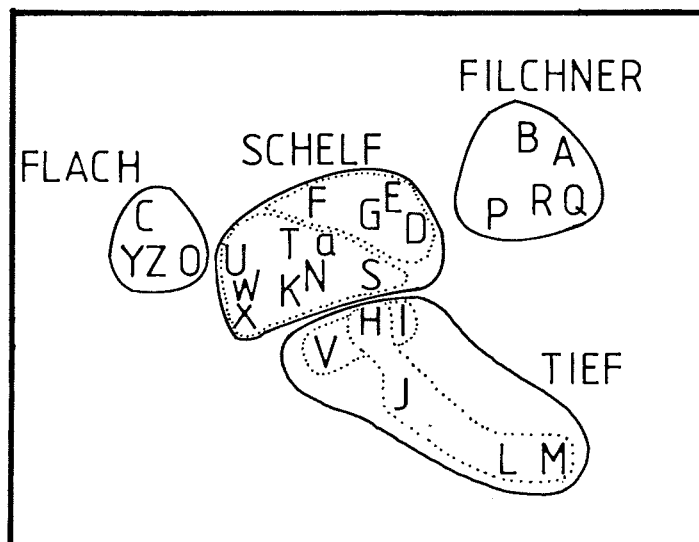


Abbildung 17: Multidimensionale Skalierung der GSN Hols. (\sqrt{V} -transformierte Artenhäufigkeiten, Bray Curtis Index. Matrix aus Abb. 16)

Im **Pelagial** können mit der Clusteranalyse nur in geringem Umfang Stationsgruppen nach der Ähnlichkeit ihrer Artenhäufigkeiten definiert werden. **Krillnetz-**Hols über Wassertiefen >1600 m separieren sich vom Rest der (Schelf-) Stationen. Dieses Trennungsmerkmal überwiegt selbst das jahreszeitliche Signal im Pelagial: Die Fänge des Flach- bzw. Tiefwasserbereiches werden stets zusammen gruppiert. Weitere Stationsgruppen lassen sich auch durch Skalierungsverfahren nicht definieren. Auch in **RMT-Hols**, die die pelagischen Juvenilstadien erfassen, werden die tiefen ozeanischen Stationen des nördlichen Bereiches von den neritischen Stationen abgegrenzt. Auf dem Schelf selbst ist die Clusterbildung gering. Lediglich das Gebiet des Filchnergrabens und des südlichen Schelfs unterscheidet sich deutlich vom Rest der Stationen.

Das Arteninventar der unterschiedlichen Stationscluster ist untereinander recht ähnlich. Die relativ schwach ausgeprägten Umweltgradienten führen dazu, daß die Mehrzahl der Fischarten in verschiedenen Stationsclustern vertreten ist. Die Cluster unterscheiden sich jedoch durch die **Häufigkeiten** der vorkommenden Arten. Die drei **dominanten Arten** jedes Stationsclusters sind in **Abbildung 18** dargestellt.

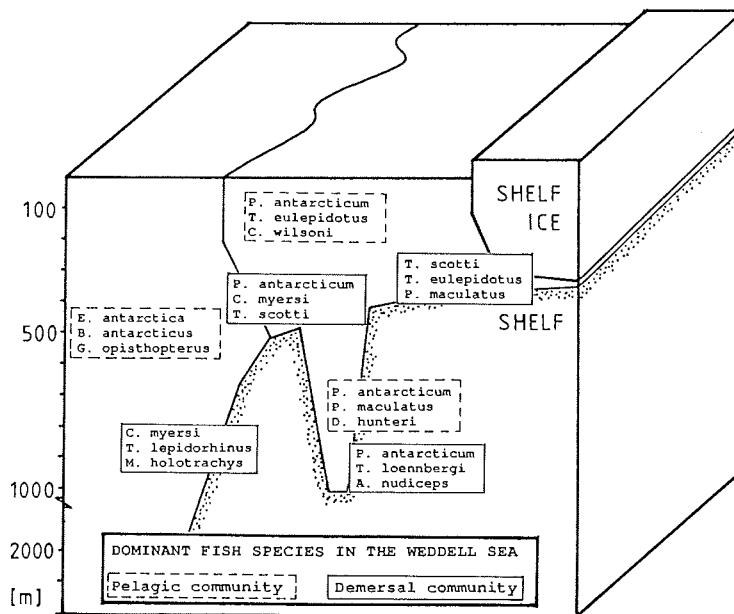


Abbildung 18: Dominante Arten der Fischgemeinschaften im Weddellmeer. Pelagische Gemeinschaften aus Krillnetzfangen; benthische Gemeinschaften aus Grundschleppnetzfangen. 1=Ozeanisch pelagische G.; 2=Neritisch pelagische G.; 3=Flachwassergemeinschaft; 4=Schelfgemeinschaft; 5=Hanggemeinschaft; 6=Pelagische Filchnergemeinschaft; 7=Demersale Filchnergemeinschaft (verändert nach Hubold im Druck).

Im Pelagial und auf dem äußeren Schelf des östlichen Weddellmeeres, sowie in Pelagial und Benthos des südlichen Schelfs und im Filchnergraben dominiert Pleuragramma antarcticum die Gemeinschaften. Chionodraco myersi ist in den tieferen Schelfbereichen die wichtigste demersale Art, während im Flachwasser der kleine Trematomus scotti 28% aller Individuen stellt. Der ozeanische Bereich wird von den mesopelagischen Leuchtsardinen Electrona antarctica beherrscht. In allen Schelfgemeinschaften werden die drei dominanten Arten aus den Familien Nototheniidae und Channichthyidae gestellt; lediglich im südlichen Filchnergraben erlangt auch eine Bathydraconidenart, Akarotaxis nudiceps, eine gewisse zahlenmäßige Bedeutung.

Als **Charakterarten** gelten diejenigen Arten, von deren Gesamtindividuen mehr als 50% im jeweiligen Cluster vorkommen oder deren Präsenz im Cluster mehr als 50% der Gesamtpräsenz beträgt (Piepenburg 1989). Nach diesen Kriterien wird die Bodenfischgemeinschaft auf dem **Schelf** im Tiefenbereich 400-600 m (mittlere Tiefe des Clusters: 450 m) durch die Art P. antarcticum charakterisiert (**Tabelle 9**). Ein Teil der ansonsten eher pelagisch lebenden Individuen hält sich offenbar genügend nahe am Boden auf, um in großer Zahl mit dem GSN gefangen zu werden. Neben Pleuragramma sind Chionodraco myersi und Trematomus scotti Charakterarten der Schelfgemeinschaft (**Abbildung 19**). Mit $H=1,95$ ist diese Gemeinschaft diverser als das Mittel aller Gemeinschaften (1,78; **Tabelle 7**). Es kommen insgesamt 43 Arten vor, 20 je Hol. Die Evenness ist mit 0,66 vergleichsweise hoch.

Tabelle 9: Charakterarten der Bodenfischgemeinschaften im Weddellmeer aus GSN Fängen. Als Charakterarten wurden jeweils die nach Dominanz geordneten ersten 3 Arten definiert, deren Individuen zu >50% im jeweiligen Cluster vorkam (DAI > 50%) oder deren Präsenz im Cluster bezogen auf die Gesamtpräsenz 50% überstieg (DAS > 50%). D=Individuendominanz in Prozent; P=Präsenz in Prozent.

	gesamt		Schelf				Flach				Hang				Filchner				
	D	P	D	P	DAI	DAS	D	P	DAI	DAS	D	P	DAI	DAS	D	P	DAI	DAS	
<u>P. antarcticum</u>	23	77	28	92	79	50													
<u>C. myersi</u>	18	81	16	100	59	57													
<u>T. scotti</u>	11	77	12	100	71	60													
<u>P. maculatus</u>	3	68					19	100	55	20									
<u>A. skottsbergi</u>	<1	26					4	100	90	57									
<u>T. centronotus</u>	<1	29					3	100	95	57									
<u>M. holotrachys</u>	2	16									9	67	100	100					
<u>B. marri</u>	1	26									7	50	94	43					
<u>Muraenolepis sp.</u>	<1	16									1	50	100	100					
<u>T. loennbergi</u>	1	42													10	10	78	46	
<u>A. nudiceps</u>	1	26													9	100	90	71	
<u>D. hunteri</u>	<1	42													2	100	67	46	

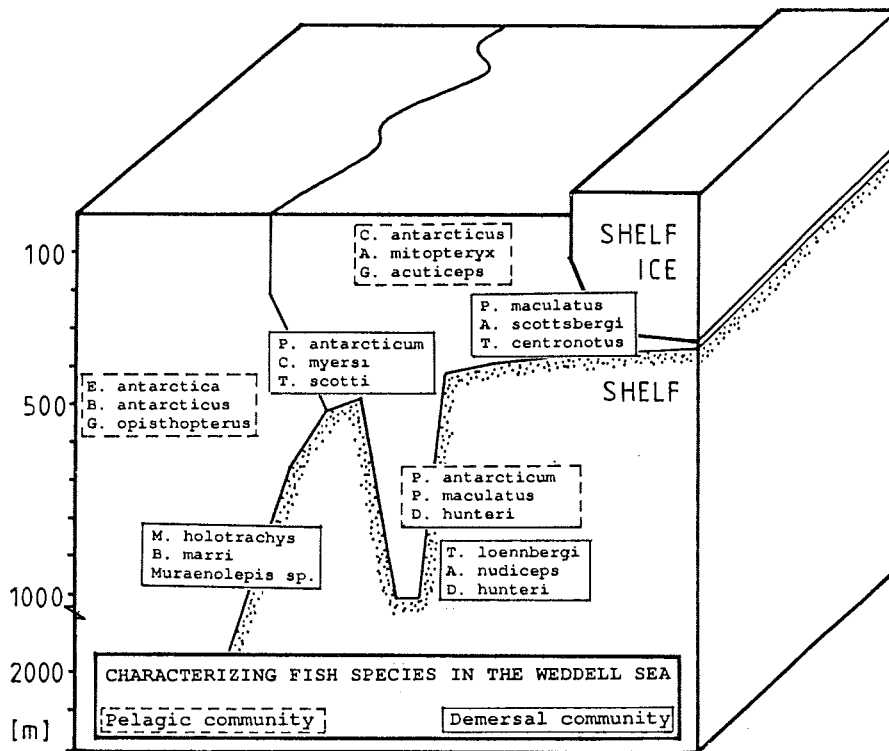


Abbildung 19: Charakterarten der Fischgemeinschaften im Weddellmeer. Pelagische Gemeinschaften aus Krillnetzfangen; benthische Gemeinschaften aus Grundschieppnetzfangen. Legende wie Abb. 18.

Für **Flachwassergebiete** (Wassertiefe 200-330 m; Mittel 260 m) sind Pagetopsis maculatus, Artedidraco skottsbergi und Trematomus centronotus typisch. Insgesamt kommen nur 30 Arten in diesem Cluster vor, die aber mit 18/Hol recht gleichmäßig verteilt sind (Evenness 0,63). Die Diversität liegt mit $H' = 1,83$ etwas unter der des mittleren Schelfs.

Der **Schelfhang** (Wassertiefe 500-800 m; Mittel 650 m) wird von 37 Fischarten bewohnt, von denen Macrourus holotrachys, Bathyraco marri und Muraenolepis sp. die Charakterarten sind. Die Diversität H' ist mit 1,49 deutlich geringer als auf dem Schelf; die Individuen sind bei einer Evenness von 0,54 ungleichmäßiger auf die Arten verteilt. Es werden 16 Arten/Hol gefangen.

Im südlichen Weddellmeer (Gould Bay und **Filchnergraben**) in Tiefen von 600 - 700 m sind Trematomus loennbergi, Akarotaxis nudiceps und Dacodraco hunteri typisch. Die Diversität H' ist mit 1,66 höher als am nordöstlichen Schelfhang und die Individuen sind gleichmäßiger verteilt (Evenness $E=0,63$). 14 Arten werden pro Hol gefangen, nur 27 Arten kommen insgesamt vor.

Die **pelagischen** Fischgemeinschaften des Schelfs (**aus KN-Fängen**) sind auf hohem Niveau ($>0,8$ Distanzmaß im Bray Curtis Index) von der ozeanischen Gemeinschaft unterschieden. Charakterarten des **ozeanischen Pelagials** (über Wassertiefen von 1700 - 2300 m) sind Electrona antarctica, Bathylagus antarcticus und Gymnoscopelus opisthopterus (**Abbildung 19**); insgesamt werden ozeanisch 13 Arten mit dem KN gefangen (fünf pro Hol). Die Diversität ist mit 0,83 etwas höher als im Gesamtgebiet (**Tabelle 8**). Die Individuen sind ungleich verteilt (Evenness= $0,55$).

In der **neritischen Gemeinschaft** des **nordöstlichen Schelfpelagials** sind Cryodraco antarcticus, Aethotaxis mitopteryx, und Gymnodraco acuticeps charakteristische Arten. Die Diversität H' ist mit 1,10 relativ hoch, und die Verteilung ist mit $E=0,83$ sehr gleichmäßig. Insgesamt wurden neun Arten (4/Hol) gefangen.

Das Pelagial des **südlichen Schelfs und des Filchnergrabens** wird durch P. antarcticum, Pagetopsis maculatus und Dacodraco hunteri charakterisiert. Siebzehn Arten kommen vor (5/Hol). Die Diversität ist mit $H'=0,4$ sehr gering und die Individuen sind ungleich auf die Arten verteilt ($E=0,374$).

Auch die in **RMT-Fängen** dokumentierte **pelagische Juvenil- und Larvalfauna** unterscheidet sich klar in eine ozeanische und eine neritische Fauna. Für den **ozeanischen** Tiefwasserbereich sind postlarvale und juvenile Notolepis coatsi, Bathylagus antarcticus und Electrona antarctica charakteristisch (Wassertiefe 550 bis 4600 m; Mittel 3000 m). Drei Arten pro Hol werden gefangen; zehn Arten kommen insgesamt in ozeanischen RMT Fängen vor. Die Diversität H' ist mit 0,446 gering, die Individuen sind ungleich verteilt ($E=0,358$).

Über dem **südlichen tiefen Schelf** und dem Filchnergraben sind Diversität ($H'=0,60$) und Evenness ($E=0,50$) der Juvenilfauna mäßig hoch. Von insgesamt neun Arten juveniler Fische im Gebiet werden vier pro Hol gefangen. P. antarcticum dominiert mit 86%. Charakterarten dieser Juvenilfauna sind Dacodraco hunteri, Gerlachea australis und Trematomus centronotus. **Flachwasserstationen des östlichen Schelfs** (73-76°S) werden durch juvenile Aethotaxis mitopteryx, Prionodraco evansii und Pagothenia borchgrevinki charakterisiert. Dominant ist auch hier P. antarcticum (54%). Die Diversität ist mit 0,812 deutlich höher als über dem südlichen Graben bei vergleichbarer Evenness. Von 13 Arten werden sechs pro Hol

gefangen. **Nördliche, tiefere Bereiche** des Schelfs sind ebenfalls divers ($H' = 0,87$) und werden von P. antarcticum dominiert (92%). Trematomus eulepidotus, Racovitzia glacialis und Trematomus lepidorhinus sind Charakterarten der pelagischen Larvengemeinschaft. Von 18 vorkommenden Arten werden pro Hol neun gefangen.

Die **pelagische Gemeinschaft auf dem Schelf** zeigt deutliche jahreszeitliche Veränderungen zwischen **Sommer und Spätwinter**. Die mittlere Artenzahl/Hol (Tabelle 8) und die Gesamtartenzahl liegt im Spätwinter/zeitigen Frühjahr (Oktober-November) etwa um die Hälfte unter den Sommerwerten (Gesamtartenzahl RMT Sommer:Winter=27:13; KN=18:9 Arten). Alle Winterarten kommen auch im Sommer vor; die Wintergemeinschaft stellt daher einen Ausschnitt der Sommergemeinschaft dar und beherbergt keine saisonal einwandernden Arten.

Im **Sommer** dominiert Pleuragramma antarcticum das Pelagial (83-93%). Juvenile Pagetopsis maculatus, Dacodraco hunteri, C. wilsoni und T. eulepidotus werden im Krillnetz gefangen. Im RMT finden sich zusätzlich kleinere Stadien von Aethotaxis mitopteryx und Trematomus scotti. Im **Spätwinter/Frühjahr** sind ebenfalls Pleuragramma (82-86%) dominant, gefolgt von Pagetopsis maculatus, Chionodraco myersi, Dacodraco hunteri und Chaenodraco wilsoni im Krillnetz. Im RMT kommen zusätzlich Cryodraco antarcticus, Gerlachea australis und T. centronotus vor.

Zusammenfassung

Ungeachtet der geringen Diversität auf Ordnungs-, Unterordnungs- und Familien-niveau und der auf die **Gesamtantarktis** bezogenen **Artenarmut** wird der Schelf des südlichen **Weddellmeeres** von mehreren **artenreichen Bodenfischgemeinschaften** bewohnt. Dies fügt sich in das Bild hoher Diversität im antarktischen Evertebraten-Benthos. Die langen Evolutionszeiträume und die Stabilität des Bodenlebensraumes des antarktischen Kontinentalschelfs (soweit nicht durch eiszeitliches Schelfeis zerstört) haben zur Entwicklung einer endemischen Fischfauna geführt, die verschiedene Nischen des Benthals ausfüllt.

Dahingegen erscheinen die **pelagischen Fischgemeinschaften** als **artenarm**. Möglicherweise beeinträchtigte das Vorrücken der kontinentalen Schelfeise während der Eiszeiten durch Veränderungen der Oberflächenhydrographie das Schelfpelagial stärker als das **Benthal**, so daß Arten mit pelagischen Lebenszyklen von den Veränderungen der Umwelt in kürzeren Zeitskalen betroffen wurden.

Die Fischfauna des Weddellmeeres läßt sich in mehrere typische Gemeinschaften (im Sinne von auf Umweltgradienten bezogene "assemblages") gliedern. Die stärk-

sten Gradienten sind sowohl im Pelagial wie im Benthos senkrecht zur Küste festzustellen. Das Schelfpelagial unterscheidet sich in der Fischfauna deutlich vom ozeanischen Pelagial. Drei tiefenbezogene Bodenfischgemeinschaften können im Flachwasser, auf dem Schelf und am Kontinentalhang definiert werden. Entlang der Küste von 70 bis 76°S verändern sich die Gemeinschaften nur in geringem Umfang. Der südliche Schelf (> 76°S), im Bereich des Filchnergrabens ist jedoch sowohl in seiner pelagischen als auch in der benthischen Fischfauna deutlich von den Gemeinschaften des nordöstlichen Schelfs abzugrenzen.

Die nördliche ozeanische Fischfauna dringt nicht auf den Schelf vor, so daß die Schelfgemeinschaft deutlich von der ozeanischen Gemeinschaft getrennt ist. In den Gemeinschaftsanalysen rangiert dieser Unterschied vor den ebenfalls erheblichen saisonalen Unterschieden der pelagischen Gemeinschaften. Die antarktischen Küstenfische konnten daher im Pelagial in einen von kosmopolitischen Fischtaxa weitgehend ungenutzten Lebensraum vordringen.

Die Lebensweise der Fische

Verhalten, Aktivität

Die relativ große α -Diversität der Fischfauna im Weddellmeer zeigt, daß auch unter den extremen Bedingungen dieses Lebensraumes eine Vielzahl unterschiedlicher Nischen von Fischen besetzt werden konnte.

Über die natürlichen Aktivitätsmuster antarktischer Fische ist wenig bekannt. Harpagifer antarcticus aus dem Flachwasser im Gebiet der Antarktischen Halbinsel ist vor allem während des Winters aktiv, wenn die Fische durch die Eisbedeckung vor Vögeln und Robben geschützt sind (Daniels 1978, 1982). Unterwasseraufnahmen aus dem Weddellmeer zeigen wie pelagische Pleuragramma antarcticum langsam schwimmend durch das Wasser ziehen (Marschall pers. Mittlg.) Wells (1987) berichtet von häufigen Schwimmversuchen bei den Nototheniiden Pagothenia borchgrevinki in Respirationskammern. In Aquarien gehältere Pagothenia hansonii zeigen starke Spontanaktivität (Eastman und DeVries 1982). Aufgrund von muskelphysiologischen Befunden schließt Johnston (1989), daß der Bathydraconide Psilodraco breviceps eine aktive Art ist.

Unsere langfristig im Aquarium am Institut für Polarökologie gehälteren antarktischen Artedidraconidae zeigen hingegen nur geringe Aktivität: die mit einer Lichtschranke registrierten Bewegungen von Pogonophryne scotti weisen ein unregelmäßiges Muster von kurzen, etwa halbstündigen Mobilitätsphasen auf, in denen die Tiere langsam auf ihren Ventralflossen "umherlaufen", unterbrochen durch mehrstündige Ruhephasen (**Abbildung 20a**). Während der Ruhephasen verhält sich Pogonophryne beinahe bewegungslos. Im Vergleich hierzu ist die Aktivität einer ebenfalls eher trägen borealen Bodenfischart (Zoarces viviparus) um zwei Größenordnungen höher (**Abbildung 20b**). Das Muster der Bewegungen (mehrstündige geringe Aktivität, Phasen verstärkter Aktivität) ist ähnlich; Z. viviparus bewegt sich jedoch während der Ruhephasen häufig in geringem Umfang.

Aus dem Aktivitätsmuster von Pogonophryne scotti läßt sich ableiten, daß die Tiere von Zeit zu Zeit kurze Ortsveränderungen vornehmen, ansonsten aber sedentär leben und auf bewegliche Nahrung (bei Pogonophryne hauptsächlich Amphipoden) ansitzen. Photoaufnahmen aus dem Weddellmeer zeigen die Laufspuren von Pogonophryne sp. auf dem weichen Sediment (Ekau und Gutt 1990). Im Aquarium nehmen die Artedidraconidae keine unbewegliche Nahrung auf; sie schnappen jedoch heftig nach bewegten Gegenständen und Futtertieren.

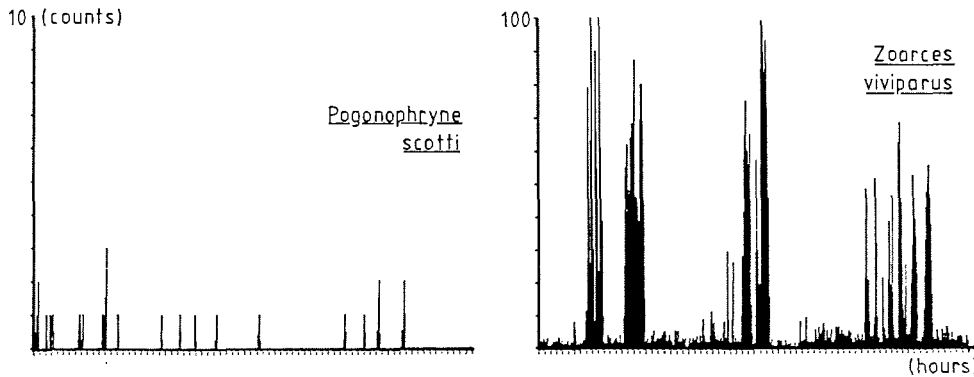


Abbildung 20: Bewegungsaktivität träger Bodenfische. a) *Pogonophryne scotti* (Weddellmeer); b) *Zoarces viviparus* (Ostsee). Die Bewegungen der Fische wurden drei Tage lang über eine Lichtschranke registriert. Aufgetragen sind die über 5 Min. summierten Bewegungen. Versuchstemperatur: a) = 0°C; b) = 4°C. Beide Versuche bei Dauerdämmerlicht.

Ein besonders auffälliges Verhalten zeichnet Artedidraconidae der Art *Dolloidraco longedorsalis* aus. Die Fische sind im Aquarium völlig passiv; alle Bewegungen erscheinen zeitlupenartig verlangsamt (Hubold unveröffentl.). Die Fische zeigen keine Fluchtreaktion und rollen sich bei Gefahr lediglich langsam zusammen. Auch auf Unterwasseraufnahmen werden *D. longedorsalis* zumeist regungslos lauernd am Boden dokumentiert (Gutt unveröffentl.).

Die Mehrzahl der Bodenfische des Weddellmeeres lebt solitär. Im Aquarium zeigen *Artedidraco orianae* Revierverhalten. *Pogonophryne barsukovi* reagieren bei Begegnungen mit Artgenossen mit Drohgebärden (Flossenwedeln, Aufstellen der Dorsalflosse) und führen Beißkämpfe aus (von Dorrien und Hubold, unveröffentl.). Solche Verhaltensweisen sind nicht unähnlich denen, die andere Barschartige (z.B. Cichlidae) charakterisieren. Viele der antarktischen Notothenioidei sind also entsprechend ihrer perciformen Abstammung Fische mit einem vermutlich hochentwickelten Verhaltensrepertoire, die trotz ihrer weitgehenden Bewegungslosigkeit regen Anteil an ihrer Umgebung nehmen können.

Unter den Bodenfischen finden sich auch beweglichere Arten, die Nahrung offenbar über größere Entfernung wahrnehmen und aktiv aufsuchen. Diese Arten werden z.B. mit beköderten Reusen gefangen. Die verwendeten Fanggeräte verfügen nicht über Leitgarne, die wandernde Fische in die Reusen führen, sondern müssen gezielt angeschwommen werden (Naito 1982). In Reusenfängen am Boden der Lützow-Holm-Bucht (Ostantarktis) stellten die Nototheniiden *P. bernacchii* und *P. hansonii*

63 bzw. 25% der Individuen (Naito 1982). In Reusenfängen im Weddellmeer wurden vor allem P. bernacchii (44%), P. hansonii (22%), T. eulepidotus (13%) und T. lepidorhinus (9%) gefangen (Ekau 1988). Die häufig in Reusen angetroffenen Arten im McMurdo Sound (Rossmeer) sind ebenfalls P. bernacchii, P. hansonii, sowie T. (centronotus) pennellii (Macdonald *et al.* 1987).

Während T. eulepidotus und T. lepidorhinus auch in Schleppnetzfangen häufig sind, steht die auffallende Dominanz der Pagothenia spp. in den Reusenfängen im Gegensatz zu ihrer geringen Präsenz in den Netzfängen. In allen Netzfängen im Weddellmeer wurden insgesamt nur 29 Exemplare von P. bernacchii und 34 P. hansonii registriert, d.h. weniger als 0,5% der Fische der Familie Nototheniidae (ohne P. antarcticum). Die überdurchschnittliche Fähigkeit, Reusen aufzusuchen, unterscheidet diese aktiven Arten von der Mehrzahl der bodenlebenden Nototheniidae. Die Sonderstellung der Gattung Pagothenia deutet sich auch darin an, daß einige Arten eng mit Eis assoziiert (sympagisch, kryopelagisch) leben (P. borchgrevinki, P. brachysoma; Andriashev 1987). Diese Fische besiedeln außer dem Meereis auch die Unterseiten der Eisberge und Schelfeise. P. borchgrevinki wurde sogar 80 km eiseinwärts unter dem Ross-Schelfeis beobachtet (Andriashev 1987). Die Ergebnisse physiologischer Untersuchungen, die an diesen Arten erzielt werden, können daher nicht ohne weiteres auf die trägen antarktischen Notothenioidei übertragen werden (s.u.).

Saisonale Aktivitätsunterschiede bei den Bodenfischen des Weddellmeeres sind nicht bekannt. Angel- und Reusenfänge im Winter zeigen, daß die aktiven Arten zu jeder Jahreszeit auf Köder ansprechen und somit keine Winterruhe einhalten (Marshall 1964; Andriashev 1966; Naito 1982).

Sinnesleistungen

Die Leistungen des peripheren Nervensystems der antarktischen Fische sind an die niedrigen Umgebungstemperaturen weitgehend angepaßt (Macdonald 1981). Das Sehvermögen steht dem anderer Knochenfische nicht nach (Eastman und DeVries 1984; Eastman 1988). Die Augenbewegungen bei P. bernacchii erreichen mit Winkelgeschwindigkeiten von bis zu 120° pro Sekunde Werte, die Fischen anderer Meere vergleichbar, d.h. weitgehend temperaturkompensiert sind (Montgomery und Macdonald 1984). Reizleitungsgeschwindigkeiten sind mit 10-12 m/s bei Dissostichus mawsoni etwa halb so schnell wie bei borealen Arten bei 15 °C (Macdonald *et al.* 1987). Vergleichbare Untersuchungen an trägen antarktischen Bodenfischen liegen noch nicht vor. Entsprechend ihrer Lebensweise dürften sedentäre Arten weniger hohe Leistungen zeigen (z.B. der besonders träge Dolloidraco longedorsalis).

Temperaturanpassungen des Zentralnervensystems sind von den synaptischen Membranen des Gehirns bekannt. Die Polarität von Hirngangliosiden erreicht bei antarktischen Fischen ein Maximum im Tierreich (Rahmann und Hilbig 1980; Rahmann *et al.* 1984). Diese biochemische Anpassung soll es den notothenioiden Fischen ermöglichen, bei niedrigen Temperaturen die nervöse Koordination, Wahrnehmungs- und Lernfähigkeit aufrechtzuerhalten. Tatsächlich können im Aquarium gehältere Exemplare verschiedener Arten lernen, toten Krill von der Pinzette zu nehmen und eine Fütterungsroutine über mehrere Tage zu erinnern. Bei Bewegung vor dem Aquarium schwimmen die Tiere in Erwartung des von oben verabreichten Futters auf. Auch in dieser Hinsicht zeigen die antarktischen Notothenioidei ein differenziertes Verhalten, das sie als hochentwickelte perciforme Fische ausweist.

Schwimmvermögen, Ausdauer

Antarktische Fische sind keine ausdauernden Schnellschwimmer. Zum langsamen Schwimmen werden in erster Linie die Pectoralflossen benutzt. Die zugehörige Muskulatur besteht bei allen untersuchten Notothenioidei aus roten Fasern und ist für Dauerbeanspruchung ausgelegt (Johnston 1989). Die aus weißen "schnellen" Fasern bestehende Axialmuskulatur ist dagegen gering entwickelt. Sie wird für kurze Fluchtbewegungen und eventuell zum Beutefang eingesetzt, ist nur in geringem Maße zur anaeroben Betrieb fähig und kann nur über sehr kurze Zeit Leistung erbringen (Johnston *et al.* 1988; Johnston 1989).

Die maximalen Schwimgeschwindigkeiten von *P. borchgrevinki* liegen im Bereich von 110 cm/s und sind damit vergleichsweise niedrig (Montgomery und Macdonald 1984). Die Schwimmleistung dieses aktiven Fisches soll damit weniger temperaturkompensiert sein als sein Nervensystem (Montgomery und Macdonald 1984; Macdonald *et al.* 1977; Johnston 1989). Ähnliche Befunde bei *N. neglecta* wurden von Dunn und Johnston (1986) dahingehend interpretiert, daß diese Art bei der Nahrungssuche ihre Beute nicht verfolgt und einen Schutz vor Feinden eher durch Tarnung als durch Flucht erreicht. Dieses Verhaltensmuster dürfte auf die Mehrzahl der antarktischen Notothenioidei zutreffen (z.B. auch auf *Harpagifer antarcticus*; Daniels 1982).

Die aufgrund der Reduktion des Hämoglobingehaltes geringe Sauerstoffkapazität des Blutes und die geringen Kiemenoberflächen (Kunzmann 1986, 1990) limitieren zusätzlich die physische Leistungsfähigkeit und Ausdauer antarktischer Fische. Dies gilt auch für die aktiveren Arten. Cryopelagische *Pagothenia borchgrevinki* benötigen nach Aktivitätsphasen lange Ruhezeiten (Davison *et al.* 1988). In Ruhe erreicht der Sauerstoffverbrauch der Fische erst nach mehreren Stunden wieder normale

Werte. Erhöhte Lactatkonzentrationen im Muskel werden erst nach mehr als 50 Stunden abgebaut (Forster *et al.* 1987; Davison *et al.* 1988). Bei Revierkämpfen legen *Pogonophryne barsukovi* nach 5- bis 10-minütigen Kampfaktivitäten Pausen von 30 bis 90 Minuten ein; nach drei bis vier Stunden ist das Interesse der durch eine Scheibe getrennten Rivalen aneinander erloschen (von Dorrien und Hubold, unveröffentl.)

Das Schwimmvermögen ist bei den Notothenioidei also insgesamt gering entwickelt. Hochleistungen führen zu schneller Erschöpfung, die lange Erholungsphasen erfordern. Die Routineaktivität beschränkt sich auch bei den aktiveren pelagischen Arten auf langsames Schwimmen mit den Pectoralflossen. Selbst diese Schwimmform wird von den bodenlebenden Arten nur sehr sparsam eingesetzt. Die gesamte Bewegungsaktivität ist auf ein notwendiges Minimum beschränkt. Die Mehrzahl der Fische führt damit eine den sedentären Benthosorganismen ähnliche energiesparende Lebensweise.

Pelagisierung

Einige Bodenfische steigen regelmäßig ins Pelagial auf, wo sie in benthopelagischen und pelagischen Netzen gefangen werden. Larven und Juvenile können passiv schwebend im Pelagial verbringen; mit zunehmendem Alter verlieren die durchweg schwimmblassenlosen Notothenioidei bis auf wenige Ausnahmen jedoch die Schwebefähigkeit. Ihr Gewicht in Wasser beträgt 3-4% des Gewichts an der Luft (Eastman und DeVries 1982). Selbst die wenig verknöcherten Channichthyiden sinken in Ruhe sofort zu Boden (J. Gutt, Filmaufnahmen, pers. Mittlg.).

In der Literatur werden pelagische Entwicklungsstadien von mindestens 59 antarktischen Küstenfischarten erwähnt, die in Oberflächenholz gefunden wurden. Achtundzwanzig Arten werden auch als Adulti in pelagischen Netzen gefangen. Die Affinität zum Oberflächenwasser ist in den Familien unterschiedlich stark ausgeprägt. Die geringste Pelagisierung zeigen die Artedidraconidae und Harpagiferidae: nur 16 bzw. 33% der Arten dieser beiden Familien haben pelagische Stadien (**Abbildung 21**). Adulte werden nicht im freien Wasser beobachtet. Etwa 44% der Bathydraconidae besitzen pelagische Larven, und 19 % der Adulten wurden pelagisch gefangen. Bei den Nototheniidae sind 76% der Larven und 40% der Adulten zeitweise im freien Wasser anzutreffen. Die stärkste Tendenz zum Pelagial haben die Channichthyidae mit 87% der Larven und 47 % der Adulten.

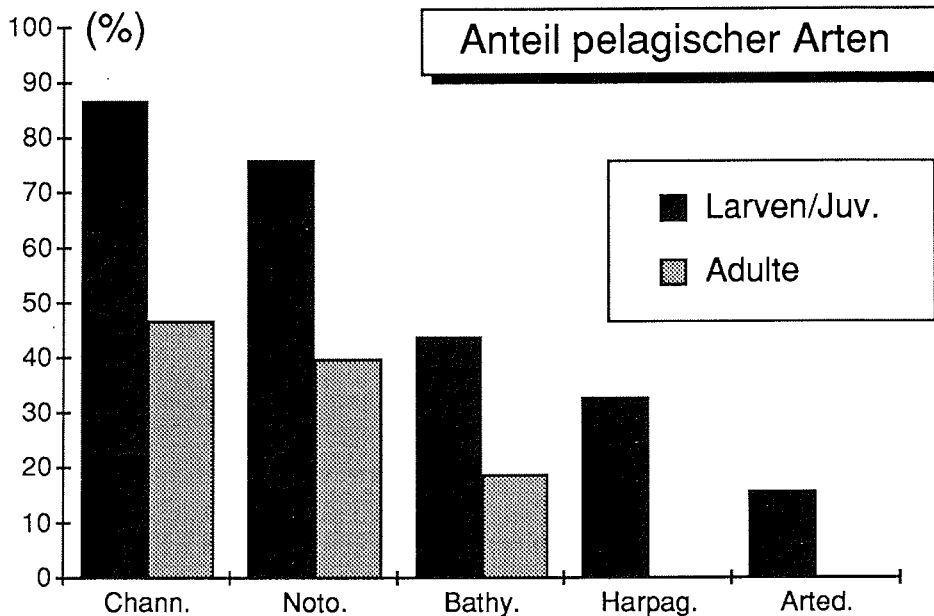


Abbildung 21: Relative Anteile der in pelagischen Netzen angetroffenen Arten der Familien der antarktischen Notothenioidei.

In der Familie Nototheniidae läßt sich anhand von morphologischen Merkmalen der Adulten eine Rangordnung der Pelagisierung aufstellen: bodenbewohnende Arten sind T. centronotus, T. scotti, T. nicolai, P. bernacchii und P. hansonii; deutlich zum pelagischen Leben tendieren T. loennbergi, T. eulepidotus, T. lepidorhinus und P. borchgrevinkii (in aufsteigender Reihenfolge; Ekau 1988). Als holopelagisch gelten die Nototheniiden Pleuragramma antarcticum und Dissostichus mawsoni.

Die heringsähnlichen P. antarcticum leben als Adulte in Bodennähe (5-15 m; ANON 1985) oder in mittleren Wasserschichten in losen Schwärmen zusammen. Filmaufnahmen aus dem Weddellmeer zeigen, daß sich die Fische zumeist langsam durch das Wasser bewegen (J. Gutt, pers. Mittlg.). Zum Schwimmen benutzen sie die Pectoralflossen in der Art aller Nototheniiden ("labriformes" Schwimmen). Bei Annäherung der Kamera fliehen sie über kurze Distanzen durch einige wenige Caudalflossenschläge ("sub-carangiformes" Schwimmen). Die Bewegungsweise von Pleuragramma unterscheidet sich damit nicht grundlegend von der Schwimmweise anderer bodenbewohnender Nototheniiden.

Zusammenfassung

Die zumeist trägen Bodenfische des Weddellmeeres stellen einen Verhaltenstypus dar, der in anderen Meeresgebieten in dieser Ausprägung kaum zu finden ist. Selbst bei relativ trägen Bodenfischen der Ostsee liegt die Häufigkeit der spontanen Bewegungen eine Größenordnung über der eines antarktischen Bodenfisches. Trotz dieser passiven Lebensweise sind die Sinnesleistungen der Weddellmeerfische gut entwickelt und sie sind reaktions- und lernfähig. Ihre maximale Schwimmgeschwindigkeit und ihre Ausdauer ist gering. Auch diejenigen Arten, die zu einer benthopelagischen oder pelagischen Lebensweise übergegangen sind, bewegen sich sehr langsam. Die Tendenz zur Pelagisierung ist bei den Artedidraconidae und Harpagiferidae gering, und steigt von den Bathydraconidae über die Nototheniidae zu den Channichthyidae an.

Nahrungsökologie

Die Weddellmeerfische können mit sehr wenig Nahrung auskommen. Im Aquarium gehältere T. eulepidotus hungerten 361 Tage, ohne daß deutliche Veränderungen im Lipid-, Protein- oder Wassergehalt der Leber und der Muskulatur gegenüber frisch gefangenen Individuen feststellbar waren. Über den gesamten Zeitraum wurden offenbar nur die sub-cutanen Fettreserven aufgezehrt (Wöhrmann 1988). Die Fische können also Zeiten geringen Nahrungsangebotes ohne Schwierigkeiten überstehen. Diese Fähigkeit erscheint im Licht der geringen Produktion der hohen Breiten sinnvoll, da es den Tieren so ermöglicht wird, auf episodische Nahrungsangebote zu warten (z.B. Krillschwärme, Fischeschwärme, saisonal tiefliebendes Zooplankton).

Ernährungstypen

Sehr träge Bodenfische, wie sie unter den Artedidraconiden anzutreffen sind, sind als reine Benthosfresser zum Teil auf wenige Nährtiere spezialisiert. Die Nahrung der unbeweglichen Dolloidraco longedorsalis und anderer kleiner Artedidraconiden besteht aus einigen Arten erranter Polychaeten, denen die Fische auflauern (Daniels 1982; Schwarzbach 1988). Die ebenfalls trägen Pogonophryne spp. sind typische Amphipodenfresser (Schwarzbach 1988). Auch in diesem Fall können die Fische auf ihre beweglichen Beutetiere ansitzen ("sit and wait"). Möglicherweise spielt die bei allen Artedidraconiden gut ausgebildete Barbel eine Rolle beim Nahrungserwerb.

Die **aktiven** boden- und eisbewohnenden Trematomus- und Pagothenia Arten suchen ihre Nahrung gezielt auf und sind damit von der Bewegung ihrer Beute oder dem Zutrag von Nahrung mit der Strömung unabhängig. Die aktiven Arten des Bodens und des Kryopelagials nutzen sehr unterschiedliche substratbewohnende und freischwimmende Crustaceen, errante und sedentäre Polychaeten, Mollusken und Siphonophoren, aber auch Fischeier (Kock *et al.* 1984; Schwarzbach 1988). P. borchgrevinki frißt hauptsächlich Copepoden und Amphipoden (Eastman 1985b; Eastman und DeVries 1985; Forster *et al.* 1987).

Einige Bodenfische haben Anpassungen entwickelt, um in die bodennahe Nepheloidschicht aufzuzugan: Cryodraco antarcticus steht auf seinen verlängerten Ventralflossen; adulte Aethotaxis mitopteryx sind schwebfähig und können mit ihren filamentös ausgezogenen Ventralflossenstrahlen Kontakt zum Substrat halten. Arten der Gattung Trematomus und Pagetopsis werden bisweilen auf hochaufragenden Schwämmen und Crinoiden sitzend angetroffen (Moreno 1980; J. Gutt, pers. Mittlg.). Diese Fische ernähren sich von benthopelagischen Crustaceen wie

Amphipoden, Mysidaceen und Euphausiaceen, die ihnen die kräftige Bodenströmung im Küstenstrom heranträgt. Aufgrund der Advektion von Nahrung können diese Arten die Nahrungsproduktion eines größeren Einzugsbereiches nutzen und dadurch an günstigen Stellen dichte Bestände bilden. Ihr Energieaufwand für die Nahrungssuche ist gering. Die Arten dieses Ernährungstyps gehören zu den häufigeren Fischen im Weddellmeer (Tabelle 5, S. 49).

Arten, die sich im Pelagial ernähren (T. lepidorhinus, T. eulepidotus, Chionodraco myersi, Pagetopsis maculatus u.a.) nutzen Ressourcen, die von der Primärproduktion größerer ozeanischer Gebiete getragen werden und somit ein großes Nahrungspotential bieten. T. lepidorhinus und T. eulepidotus sind nach P. antarcticum und T. scotti die häufigsten Nototheniiden; Chionodraco myersi ist der zweithäufigste Fisch des Weddellmeeres überhaupt und ernährt sich räuberisch ausschließlich von Euphausiaceen und Pleuragramma antarcticum (Schwarzbach 1988; Hubold und Ekau 1990). Der Aufwand für die pelagische Nahrungssuche wird offenbar durch das Erschließen des zusätzlichen bodenfernen Nahrungsangebotes kompensiert. Besonders das oberflächennahe Vorkommen von Euphausia superba wird als Ursache für die ontogenetische wie phylogenetische Tendenz vieler Notothenioidei zum Übergang in das Pelagial angesehen (Nybelin 1947). Die Krillbestände im Weddellmeer sind jedoch gering (s. Kapitel Zooplankton). Die pelagische Nahrungsnische der Notothenioidei im Weddellmeer wird daher in erster Linie von den Copepoden, sowie von E. crystallophias und Fischbrut (P. antarcticum) gebildet (Hubold und Ekau 1990).

Von 110 Meso- und Makroplanktonarten, die regelmäßig im Weddellmeer vorkommen (Boysen-Ennen und Piatkowski 1988), werden insgesamt nur etwa 20 in der Nahrung von juvenilen Notothenioidei gefunden. Diese erstaunliche Einschränkung steht in Zusammenhang mit der Biomasseverteilung der Planktonorganismen. Die Planktonbiomasse ist in zwei Größenklassen (Mesoplankton/Makroplankton) konzentriert (Boysen-Ennen *et al.* in Vorb.). Die Fische nutzen in der Regel nur eines der beiden Biomassemaxima (Copepoden, bzw. Euphausiaceen/Fischbrut). Die Nahrung der **Channichthyiden** besteht aus E. crystallophias und/oder P. antarcticum (Abbildung 22). Arten, die von Euphausiaceen und Fischbrut leben (Chionodraco, Pagetopsis), sind im Weddellmeer häufiger als die reinen Euphausiaceenfresser (Hubold und Ekau 1990). Im Gegensatz dazu sind die häufigen Channichthyiden der Subantarktis (z.B. Champsocephalus gunnari) vorwiegend Krillfresser (Kock 1981; Fischer und Hureau 1985).

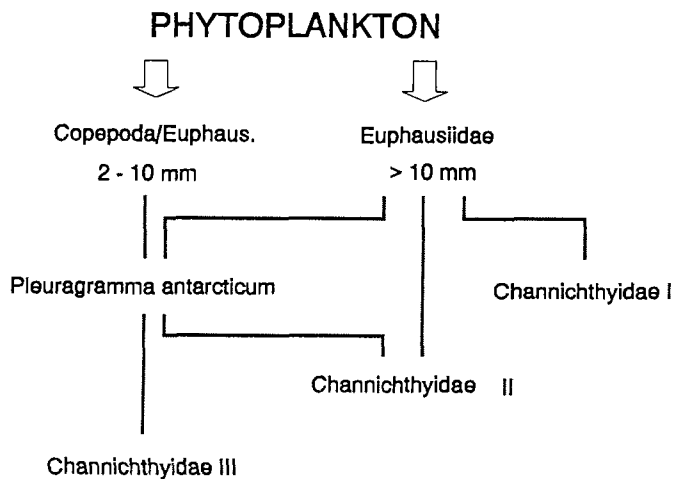


Abbildung 22: Schema der Nahrungsnischen einiger pelagischer Nototherioidei im Weddellmeer

Als einzige planktivore holopelagische Art des Weddellmeeres frisst P. antarcticum in allen Entwicklungsstadien Copepoden (Hubold 1985b; Hubold und Ekau 1990). Ältere Pleuragramma ab 10 cm nutzen **zusätzlich** das zweite Biomassemaximum im Makroplankton (>15 mm Größenbereich), das aus Euphausiaceen (E. crystallorophias) und in geringerem Umfang aus E. superba besteht (Hubold 1985b; Boysen-Ennen *et al.* in Vorb.). Die Art hat auf diese Weise eine breitere Nahrungsbasis in den produktiven kleinen Zooplanktonfraktionen als andere pelagische Arten. Pleuragramma antarcticum gewinnt durch ihre Häufigkeit und Verfügbarkeit als Nahrung für räuberische Fischarten und Warmblüter eine zentrale Bedeutung in den Nahrungsnetzen der Hochantarktis.

Saisonalität in der Ernährung

Die Nahrungsuntersuchungen beziehen sich zum größten Teil auf die Sommermonate (Dezember bis Februar). Einige wenige Untersuchungen im zeitigen Frühjahr (Oktober/November) belegen, daß die Bodenfische auch zu dieser Jahreszeit fressen. In den Mägen der Arten T. scotti, T. eulepidotus und C. myersi wurde im Spätwinter/Frühjahr eine ähnliche Nahrungszusammensetzung festgestellt wie im Sommer; bei Trematomus eulepidotus wurden in der Winternahrung sogar zusätzliche

pelagische Taxa gefunden, die im Sommer fehlten (Wöhrmann 1988). Die Mägen der meisten Arten waren normal gefüllt, so daß saisonaler Nahrungsmangel oder Rückgang der Aktivität während des Winters im Weddellmeer nicht wahrscheinlich ist (Ekau et al. 1987).

Eine ausgeprägte Saisonalität ist dagegen im Epipelagial zu erwarten. Die Abundanzen häufiger Zooplanktonorganismen waren im Oktober/November gegenüber den Sommerwerten um einen Faktor 5 bis 10 verringert (Hubold und Hempel 1987). Kleine Entwicklungsstadien herbivorer Plankter treten vor allem im Frühjahr und Sommer auf (Fransz 1988, Hubold et al. 1988; Schnack-Schiel et al. in Vorb.).

Die kleinste Zooplanktonfraktion wird nur von einigen Fischarten während der Larvalphase genutzt (z.B. von P. antarcticum: von Dorrien 1989), die dementsprechend zeitgleich mit der Frühlingsblüte im Pelagial erscheinen (s. Kap. Larvenökologie). Die Mehrzahl der pelagischen Taxa (z.B. alle Channichthyiden) ernährt sich räuberisch von größeren Partikeln und ist damit nicht unmittelbar auf die Frühlingsproduktion im Pelagial angewiesen (Hubold und Ekau 1990). Langlebige Zooplankter und Fischbrut stellen die Hauptressourcen für diese Arten dar. Jahreszeitliche Vertikalwanderungen des Zooplanktons führen zu einer Verlagerung der Biomasse in tiefere Wasserschichten während des Winters; die Gesamtplanktonbiomasse bleibt jedoch über die Wassersäule (1000 - 0 m) integriert im Jahresverlauf etwa konstant (Foxton 1956). Pelagische Fische können daher im Winter zumindest in tieferen Wasserschichten auf Zooplankton zurückgreifen.

Nahrungsuntersuchungen an überwinterten Juvenilen von P. antarcticum zeigen, daß die Fische im Oktober und November gefüllte Mägen aufweisen. Die Kondition der Fische ist gut und sie besitzen Lipidreserven (Hubold und Hagen in Vorb.). Die Nahrung im Spätwinter unterscheidet sich von der Sommernahrung in ihrer taxonomischen Zusammensetzung: in den Mägen wurden fast ausschließlich Copepoden gefunden, während im Sommer der Anteil von Euphausiaceen in der Nahrung deutlich höher liegt. Juvenile Pleuragramma, die im Spätwinter aus Mägen von demersalen Pagetopsis maculatus entnommen wurden, hatten einen ungewöhnlich hohen Anteil von tiefliebenden Copepodenarten (Spinocalanus sp., Scaphocalanus sp., Scolecithricella sp.) gefressen, die während des Sommers nicht zum Nahrungsspektrum gehören. Aus dieser Beobachtung läßt sich ableiten, daß die Fische während des Winters tatsächlich dem Zooplankton auf seiner Wanderung in die tiefen Wasserschichten folgen; sie werden auf der Nahrungssuche dann selbst Opfer der in Bodennähe lauerten räuberischen Channichthyiden. Die Nahrung von Chionodraco myersi und Pagetopsis maculatus in Bodennetzfängen bestand bei Vestkapp im Winter überwiegend oder ausschließlich aus Fisch (P. antarcticum), während im Sommer ein 20 - 90 prozentiger Euphausiaceenanteil gefunden wurde

(Schwarzbach 1988). Einige wenige weitere Fischarten, die im Winter im Pelagial angetroffen wurden (Channichthyidae), lebten von E. crystallorophias (Dacodraco hunteri; Pagetopsis maculatus) oder von Copepoden (Cryodraco sp.).

Zusammenfassung

Viele Fischarten des Weddellmeeres zeigen eine Tendenz zu pelagischer Lebensweise. Die Nahrungsüberlappung ist innerhalb der Lebensräume (Benthos, Benthopelagial, Pelagial) relativ hoch, zwischen diesen aber gering (Schwarzbach 1988). Die Ernährung vieler Arten ist hochspezialisiert, aber nur Arten mit einem relativ breiten benthischem oder pelagischem Nahrungsspektrum (Trematomus scotti, Pleuragramma antarcticum) oder räuberische Euphausiaceen-/Fischfresser (Chionodraco myersi) bilden größere Bestände.

Im Unterschied zu borealen Fischen halten die Fische des Weddellmeeres keine ausgeprägte Winterruhe. Auch am Ende des Winters, zu einer Jahreszeit also, die den größten zeitlichen Abstand zu der vergangenen pelagischen Produktionsperiode aufweist, waren Nahrungszusammensetzung, Magenfüllungsgrad und Kondition der untersuchten Arten im Pelagial **und** Benthos den Sommerwerten ähnlich. Die Saisonalität der Primärproduktion wird im Nahrungsnetz bis zu den Fischen also weitgehend verwischt. Saisonale Wanderungen pelagischer Organismen in tiefere Wasserschichten während des Winters können von pelagischen Fischen nachvollzogen werden; durch die Tiefenwanderung von Plankton und Nekton kann sogar das Nahrungsangebot benthopelagischer Arten ergänzt werden.

Kälteanpassung des Stoffwechsels

Kaltblütige Wirbeltiere der gemäßigten Breiten überleben niedrige Temperaturen in Kältestarre, während polare Fische normale Lebensäußerungen bei Temperaturen bis -2°C aufrechterhalten müssen. Ihr Stoffwechsel ist kälteangepaßt, und sie können die thermodynamischen Auswirkungen niedriger Temperatur in gewissem Umfang kompensieren. Über das Ausmaß der Kompensation bestehen unterschiedliche Auffassungen, die zwischen vollkommener Kompensation (Scholander *et al.* 1953; Wohlschlag 1964) und minimaler Kompensation (Holeton 1974; Clarke 1983) schwanken.

Wohlschlag (1964) stellte fest, daß der Ruhestoffwechsel hochantarktischer Nototheniiden aus dem McMurdo Sound (Rossmeer) ähnlich dem von Fischen aus temperierten Meeren sein kann und formulierte das Konzept der "Kälteadaptation des Stoffwechsels" (metabolic cold adaptation, MCA), das grundsätzlich für die angepaßten polaren Fische gelten soll. Nicht angepaßte Einwandererarten können dagegen einen sehr niedrigen Ruhestoffwechsel aufweisen.

Obwohl einige der frühen Messungen aufgrund von Streßverhalten der Fische möglicherweise um einen Faktor 2-3 zu hoch liegen (Holeton 1974), zeigen neuere Untersuchungen, daß der Ruhesauerstoffverbrauch antarktischer Fischarten mit 30 bis 70 mg $\text{O}_2/\text{kg}/\text{Std}$ (100 g Fisch) für Individuen ähnlicher Größe zwar **unter** dem eines perciformen Fisches aus gemäßigten Breiten liegt (*Perca flavescens*: 100 mg $\text{O}_2/\text{kg}/\text{Std}$.; Wells 1987); der Verbrauch liegt jedoch deutlich **über** dem Erwartungswert von 10-20 mg $\text{O}_2/\text{kg}/\text{Std}$., der sich aus der Extrapolation der Respiration der temperierten Art auf 0°C ergeben würde (Wells 1987; Forster *et al.* 1987; Saint-Paul *et al.* 1988). Lediglich Zoarcidae der Art *Rhigophila* (*Lycenchelis*) *dearborni* weisen eine sehr geringe, nicht kältekompensierte Respirationsrate auf (Wohlschlag 1963). In einer neueren Übersicht zur Respiration antarktischer Fische kommt Wells (1987) zu dem Schluß, daß eine metabolische Kälteanpassung bei spezialisierten antarktischen Fischen (d.h. den endemischen Notothenioidei) nicht bestritten werden kann.

Die untersuchten hochantarktischen Nototheniiden (*P. borchgrevinki*; *T. bernacchii*, *P. hansonii*, *T. loennbergi*, *T. centronotus*) sind durchweg vergleichsweise **aktive** Arten aus Reusen und Angelfängen. Erst in neuer Zeit wurden Messungen an **trägen** Notothenioidei unternommen (Saint-Paul *et al.* 1988). Unsere Untersuchungen an *Pogonophryne scotti* zeigten, daß ein sehr **träger notothernioider Fisch** der Hochantarktis in Ruhe einen **geringeren Sauerstoffverbrauch** hat, als die potentiell aktiven *Trematomus* und *Pagothenia* Arten "in Ruhe". Gegenüber den ebenfalls trägen Zoarcidae weist *Pogonophryne* jedoch einen etwa doppelt so hohen Respirationswert auf (**Abbildung 23**).

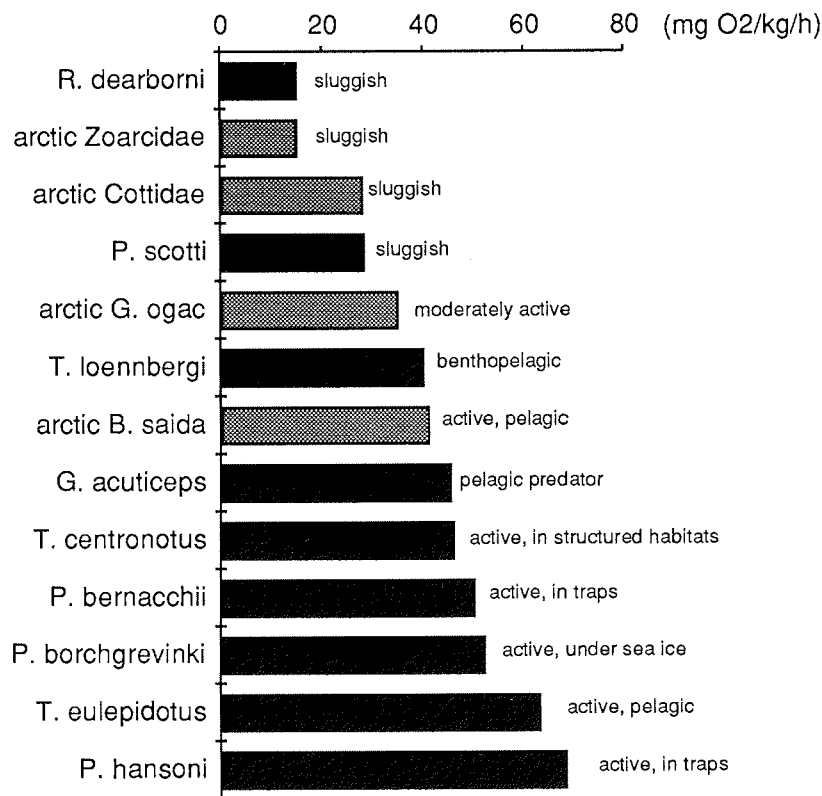


Abbildung 23: Ruhesauerstoffverbrauch polarer Fische. Berücksichtigt wurden nur Messungen bei Temperaturen $<-1^{\circ}\text{C}$. Daten z. T. umgerechnet nach Holeyton 1974; Macdonald *et al.* 1987; Mikhail und Welch 1989; Saint-Paul *et al.* 1988; Wells 1987). Arktische Arten schraffiert.

Die Zusammenstellung neuer Messungen des Sauerstoffverbrauches polarer Fische (nur Messungen bei $<-1^{\circ}\text{C}$ an Arten des Kaltwasserbereiches) zeigt, daß die Leistung des Ruhemetabolismus sowohl mit dem **Aktivitätstypus** als auch mit der **taxonomischen Zugehörigkeit** korreliert ist (Abbildung 23). Die mit Abstand geringste Atmungsaktivität (10-20 mg O₂/kg/Std.) zeigen übereinstimmend die arktischen und antarktischen Zoarcidae, deren Ursprung im Nordpazifik sie als nicht primär polare Fischgruppe ausweist (Andriashev 1965). Der Sauerstoffverbrauch der Zoarcidae kann daher als **Basiswert** für den Ruhemetabolismus eines im kalten Wasser lebensfähigen, jedoch dort nicht primär heimischen Fisches angesehen werden.

Der Sauerstoffverbrauch von Pogonophryne scotti und der der arktischen Cottidae ist mit 28 mg O₂/kg/Std. bei gleicher Wassertemperatur etwa doppelt so hoch wie der der Zoarcidae. Diese hochangepaßten polaren Tiere unterhalten also in Ruhe einen deutlich erhöhten Stoffwechsel gegenüber den ihnen in der Lebensweise ähnlichen Zoarcidae.

Ein anderes Maß für die Anpassung an den hochpolaren Lebensraum stellt die Gefrierresistenz der Fische dar. Zoarcidae besitzen nur einen geringen Gefrierschutz aus Glycopeptiden. Die arktischen Cottidae bauen im Winter hohe Konzentrationen von Gefrierschutzsubstanzen auf; antarktische Notothenioidei besitzen ganzjährig einen Gefrierschutz aus großmolekularen Glycoproteinen (DeVries und Somero 1970). Die Konzentrationen dieser Substanzen werden entsprechend der Lebensweise nur auf die tatsächlich notwendige Temperaturtoleranz eingestellt. So ist bekannt, daß im selben Lebensraum (Rossmeer) der oberflächennah in ständigem Eiskontakt lebende P. borchgrvinki einen stärkeren Gefrierschutz unterhält als die Bodenarten P. hansonii, T. loennbergi und T. bernacchii (DeVries und Lin 1977). Der physiologische Aufwand, der zur Rückhaltung dieser Moleküle getrieben wird (aglomeruläre Nieren bei den Notothenioidei und die sehr fein abgestimmte Regulation des Gefrierschutzes je nach den Erfordernissen des Lebensraumes) weist darauf hin, daß der Gefrierschutz einen vermutlich aufwendigen Stoffwechselprozeß darstellt, der sich im Ruhesauerstoffverbrauch niederschlägt.

Der Respirationsbetrag, den hochangepaßte polare Fische (Notothenioidei, Gadidae, Cottidae) im Vergleich zu weniger adaptierten Arten (Zoarcidae) für ihre spezialisierten Anpassungen **mindestens** zusätzlich aufwenden, kann aus dem Vergleich zwischen den ökologisch ähnlichen R. dearborni/P. scotti/M. scorpius grob auf etwa **15 mg O₂/kg/Std.** abgeschätzt werden. Diese Stoffwechselaktivität, die z.B. zur Aufrechterhaltung eines wirksamen Gefrierschutzes dienen kann, stellt demnach bei den angepaßten Arten einen **Grundbetrag für die metabolische Kälteanpassung** dar. Eine weitere, abgestufte Erhöhung des Ruhemetabolismus kann einerseits durch höhere Konzentrationen von Gefrierschutzproteinen entstehen, andererseits der **Lebensweise** zugeordnet werden. Die nach ihrem Ruhemetabolismus in aufsteigender Reihe angeordneten Arten (**Abbildung 23**) stellen auch eine aufsteigende Reihe von Aktivitätstypen dar. Wells (1987) vermutet, daß erhöhter Ruhemetabolismus die Voraussetzung für erhöhte Aktivität ("scope of activity") sei, d.h. daß sich die potentielle Aktivität im Ruhestoffwechsel niederschlägt. Diese Vermutung wird durch die Zusammenstellung in **Abbildung 23** gestützt. Arktische Arten lassen sich in die Reihung antarktischer Arten mühelos einfügen.

Zusammenfassung

Die antarktischen Fische weisen ein breites Spektrum von Aktivitätstypen vom inaktiven Bodenfisch bis zum umherstreifenden pelagischen Räuber auf. Die meisten Arten leben inaktiv am Boden. Der Ruhestoffwechsel träger, nicht-notothenioider Arten ist gering. Bei den hochangepaßten notothenioiden Arten, die z.B. einen wirksamen Gefrierschutz durch hochmolekulare Glycoproteine aufrechterhalten, ist der Ruheumsatz gegenüber dem nach der Q_{10} -Regel erwarteten Wert um einen Faktor von mindestens 2 erhöht. Ein darüber hinausgehender Ruhesauerstoffverbrauch bei aktiven Arten kann mit weitergehenden Anpassungen wie z.B. einem erhöhten Aktivitätspotential ("scope of activity", Wells 1987) zusammenhängen.

Der Stoffwechsel der antarktischen Fische ist in seiner Höhe dem von Fischen anderer Temperaturzonen ähnlich, wenn man ähnliche Aktivitätstypen betrachtet; selbst träge boreale Arten sind jedoch weitaus aktiver als träge antarktische Arten. Diese Trägheit ist zum Teil auf die temperaturbedingten muskelphysiologischen Leistungsbeschränkungen zurückzuführen. Darüberhinaus stellt die passive Lebensweise eine Anpassung an das niedrige und episodisch auftretende Nahrungsangebot der hohen Breiten dar. Die Reduktion der Aufwendungen für Aktivität durch tatsächlich geringere Bewegungsleistung kann die relativ hohen Ausgaben für den Ruhemetabolismus auffangen, so daß der Gesamtstoffwechsel gering bleibt.

Die Kälteadaptation des Stoffwechsels führt auch bei aktiven antarktischen Arten nicht zu einer vollständigen Leistungsgleichheit mit Fischen wärmerer Meere. Sinnesleistungen (Beuteerwerb) sind stärker kältekompensiert als Schwimmgeschwindigkeit und Ausdauer (Fluchtfähigkeit). Evolutionäre Mechanismen, die zu diesen Anpassungen geführt haben könnten, sind ein insgesamt geringes Nahrungsangebot bei gleichzeitig geringem Feinddruck in den überwiegend tiefen Schelfbodengemeinschaften der Hochantarktis.

Wachstum

Die Längen antarktischer Fische

Die größte Fischart im Weddellmeer ist Dissostichus mawsoni. Diese Art erreicht im Rossmeer bis zu 175 cm (Fischer und Hureau 1985). Bathyraja maccaini (75 cm) und Macrourus holotrachys (71 cm), sowie die Channichthyiden Chionobathyscus dewitti (61 cm) und Cryodraco antarcticus (56 cm) sind weitere große Arten. Als gelegentliche Einwanderer wurden mesopelagische Anotopterus pharao (bis 100 cm Länge) gefangen. Die weitaus meisten Fischarten bleiben jedoch deutlich kleiner: 77% der Fischarten im Weddellmeer sind kleiner als 35 cm, und über die Hälfte der Arten wird nicht größer als 25 cm (Abbildung 24).

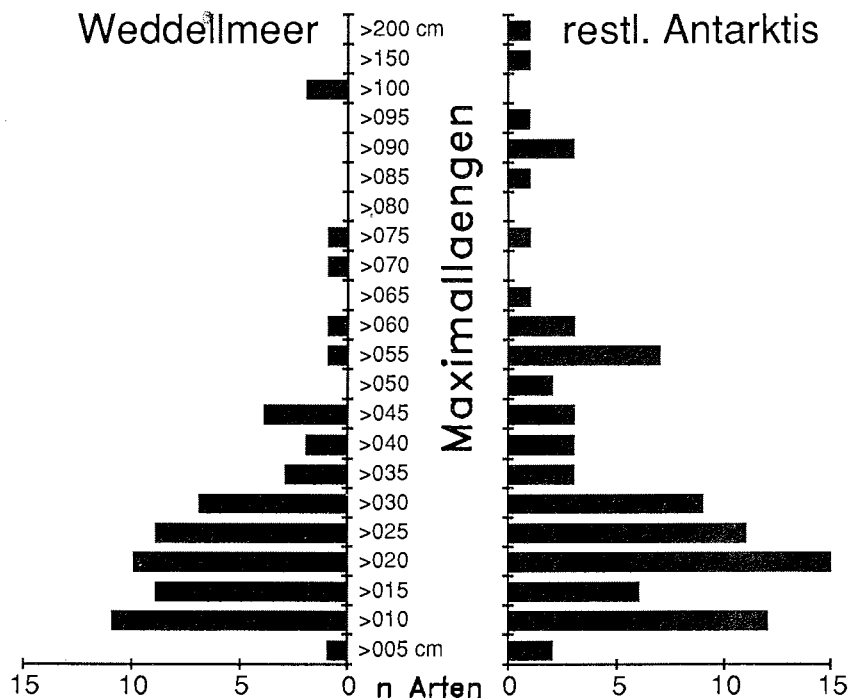


Abbildung 24: Maximallängen von 65 Fischarten im Weddellmeer und in anderen antarktischen Gebieten (85 Arten). Nach Originalfangdaten und Literaturdaten von: Andriashev 1966; Boulenger 1902; DeWitt 1962; DeWitt und Hureau 1979; Duhamel 1987; Eakin und Kock 1984; Ekau 1988; Fischer und Hureau 1985; Gon 1987; Gosse 1961; Gubsch 1982; Hecht 1987; Hureau 1962; Hubold und Ekau 1987; Hureau et al. 1990; Iwami und Abe 1981; Lönnberg 1905; Marshall 1953; Meisner und Kratkii 1978; Ojeda 1986; Permitin 1969, 1973; Regan 1913; Rembiszewski et al. 1978; Schwarzbach 1988; Shandikov 1986; Skora 1981; Sosinski 1981; Sosinski und Skora 1979; Takahashi und Nemoto 1984; Tarverdiyeva und Pinskaya 1980; Tomo und Cordero-Funes 1972; Waite 1911; Yukhov 1971.

Das Muster der Längenverteilung der Weddellmeerarten entspricht damit recht gut dem der Gesamtantarktis. Allerdings kommen nur sechs Arten mit Maximallängen über 50 cm vor; aus den anderen antarktischen Gebieten sind dagegen 21 große Arten bekannt.

Die Fische der Familie **Bathydraconidae** sind im Weddellmeer und anderen antarktischen Gebieten von ähnlicher Größe (Tabelle 10). Bei den **Artedidraconiden** sind die Weddellmeerarten signifikant größer als in der Gesamtantarktis. Die Arten der **Nototheniiden** und **Channichthyiden** sind im Weddellmeer dagegen deutlich kleiner als in anderen antarktischen Meeresgebieten. Allerdings sind diese Unterschiede statistisch nicht abzuschließen (U Test; $p=0,14$). Gegenüber einer älteren Zusammenstellung der maximalen Artenlängen (Andriashev 1965) ergeben sich höhere Werte durch die Aufnahme neuerer Literaturdaten mit größeren Individuallängen.

Tabelle 10: Mediane (und Mittelwerte, in Klammern) der Maximallängen (in cm) der Arten in den Familien der Notothenioidei im Weddellmeer und in der Gesamtantarktis nach Literaturdaten (s. Abb. 24) und im Vergleich mit einer älteren Zusammenfassung von Andriashev (1965).

Familie	Weddellmeer	andere Gebiete Lit. Daten	sign	Andriashev (1965)
Channichthyidae	39 (40)	52 (48)	-	(43)
Nototheniidae	26 (33)	31 (48)	-	(36)
Bathydraconidae	23 (23)	24 (27)	-	(26)
Artedidraconidae/Harp.	16 (17)	12 (14)	*	(15)
Gesamt Median (Mittel)	25 (30)	26 (38)		

Diese Größenunterschiede sind, obgleich statistisch meist nicht signifikant, bemerkenswert. Sie sind nicht auf geringere Endlängen **weitverbreiteter** Arten in den südlichen Schelfgebieten zurückzuführen: Die Maximallängen solcher Arten weisen **keine** Unterschiede zwischen dem Weddellmeer und den anderen antarktischen Gebieten auf ($n=49$ Wertepaare; Wilcoxon-Test; $p=0,29$). Die geringeren Endlängen der Weddellmeerfische beruhen daher auf dem Vorkommen **kleinerer Arten** der Nototheniidae und Channichthyidae, und auf der verhältnismäßig hohen Artenzahl der kleinen Artedidraconiden. Große Formen sind hier mit Ausnahme von Dis-sostichus mawsoni nur unter den Channichthyiden (Chionobathyscus und Cryodra-co) und bei den nicht-notothenioiden Taxa zu finden (Bathyraja, Macrourus, Anotop-terus). Die **häufigen** Arten des Weddellmeeres gehören durchweg zu den **kleineren Formen** (Pleuragramma antarcticum: 26 cm, Trematomus scotti: 19 cm Maximal-länge). Unter den dominanten Arten weist lediglich der räuberische Chionodraco

myersi (39 cm) eine über dem Mittel liegende Maximallänge auf; in seiner Familie gehört C. myersi jedoch ebenfalls zu den kleineren Arten. Kleinwüchsigkeit scheint demnach ein Aspekt der Anpassung der Fische an den hochantarktischen Schelflebensraum zu sein.

Wachstum

Die bewegungsarme Lebensweise und die prinzipiell günstigere, verlustärmere Energieauswertung im kalten Wasser (Clarke 1983) könnten dazu führen, daß antarktische Fische schnell wachsen (Wohlschlag 1961, 1962; Everson 1977b).

Altersuntersuchungen an Fischen des Weddellmeeres zeigen jedoch, daß viele Arten ihre geringe Endlänge erst in hohem Alter erreichen. Die von Ekau (1988) im Weddellmeer untersuchten Arten der Gattungen Trematomus und Pagothenia waren bei Längen zwischen 20 und 30 cm über 20 Jahre alt. Ein 34 cm langer Aethotaxis mitopteryx wurde auf über 30 Jahre geschätzt. P. antarcticum von 24,5 cm Länge sind mehr als 20 Jahre (Hubold und Tomo 1988) oder sogar über 30 Jahre alt (Radtke et al., in Vorb.).

Es wurden verschiedentlich Versuche unternommen, die Wachstumsleistung antarktischer Fische untereinander und mit Fischen anderer Meere zu vergleichen. Everson (1977b) fand, daß der jährliche Längenzuwachs **subantarktischer** Arten dem **arktischer** Fischarten, z.B. des Saiblings (Salvelinus alpinus) ähnlich ist. Notothenia rossii erreicht (nach Daten von Olsen 1954) Wachstumsraten ähnlich denen des Kabeljaus (Gadus morhua) vor Neufundland.

Ein Maß für die Geschwindigkeit, mit der die Fische ihre Endlänge erreichen, ist der Wachstumskoeffizient "k" der von-Bertalanffy-Wachstumsfunktion (VBGF). North und White (1987) vergleichen die Wachstumskoeffizienten antarktischer Fische in Bezug auf ihre theoretischen Endlängen (L_{∞}) und stellten eine negative Korrelation zwischen beiden Parametern fest. Der aus Endgewicht (W_{∞}) und "k" berechnete Index "P" ("Growth Performance") greift diesen Zusammenhang auf und beschreibt das maximale Wachstum am Wendepunkt der Gewichtswachstumskurve (Pauly 1979). Der Index "P" erlaubt so einen Wachstumsvergleich zwischen unterschiedlich großen Fischarten.

Tabelle 11: Berechnungen der "Growth Performance P" (Mittelwerte für k, W_{∞} , L_{∞} und t_0 nach den Literaturangaben gemittelt). Datensätze geordnet nach "P". (Fett: Weddellmeer)

No Art	P	$W_{\infty}(g)$	$L_{\infty}(cm)$	k	t_0	Daten aus
01 Dissostichus mawsoni	3,66	75967	185	0,06	-4,7	Burchett et al. 1984
02 Notothenia rossii marmorata	3,24	11683	89	0,15	-0,5	Shust & Pinakaya 1978; Freytag 1980; North & White 1987; Burchett 1983a; Olsen 1954; Everson 1977b; Scherbich & Slepokurov 1976
03 Notothenia rossii rossii	3,16	12270	91	0,12	-1,0	Hureau 1970; Tankevic 1986
04 Pseudochaenichthys georgianus	2,81	2330	58	0,28	1,3	Kock 1981; Kock et al 1985; Chojnacki & Palczewski 1981
05 Chaenocephalus aceratus	2,75	2690	69	0,21	0,5	Kock 1981; Gubsch 1980
06 Channichthys rhinoceratus	2,61	1562	56	0,26	0,6	Hureau 1966
07 Notothenia gibberifrons	2,58	2397	54	0,16	-0,3	Shust & Pinskaya 1978; Hoffmann 1982; Kock et al. 1985; Boronin & Altman 1979
08 Chionodraco rastrospinosus	2,52	1724	51	0,19	-0,8	Rowedder 1984
09 Champsocephalus gunnari	2,51	956	66	0,34	0,2	Kock 1981; Kock et al. 1985; Sosinski 1981
10 Notothenia squamifrons	2,50	3188	55	0,1	0,03	Kock et al 1985; Duhamel & Ozouf-Costaz 1985; Duhamel & Pletikoscic 1983
11 Notothenia neglecta	2,40	2236	49	0,11	-1,3	Everson 1970
12 Notothenia ramsayi	2,35	769	40	0,29	0,2	Ekau 1982
13 Pagothenia hansonii	2,27	1353	37	0,14	-1,4	Shust & Pinskaya 1978; Hureau 1970
14 Trematomus nicolai	1,98	1191	38	0,08	0,1	Ekau 1988
15 Pagothenia hansonii	1,87	924	37	0,08	0,3	Ekau 1988
16 Pagothenia bernacchii	1,73	595	31	0,09	0,3	Ekau 1988
17 Trematomus centronotus	1,71	862	34	0,06	0,03	Ekau 1988
18 Pagothenia bernacchii	1,67	309	30	0,15	0,3	Pauly 1979 nach Wohlschlag 1962; Hureau 1970
19 Trematomus eulepidotus	1,66	380	27	0,12	-0,5	Ekau 1988
20 Trematomus centronotus	1,65	450	28	0,1	-1,9	Zuur 1977
21 Trematomus lepidorhinus	1,63	354	26	0,12	0,3	Ekau 1988
22 Trematomus loennbergi	1,60	365	29	0,11	0,2	Ekau 1988
23 Pleuragramma antarcticum	1,59	226	31	0,17	0,1	Gheracimhook 1987; & pers. Mittlg.
24 Aethotaxis mitopteryx	1,52	833	41	0,04	-3,6	Ekau 1988
25 Pagothenia borchgrevinkii	1,50	224	25	0,14	0,03	Ekau 1988
26 Pagetopsis maculatus	1,42	43	17	0,61	0,3	Räke und v.Dorrien unveröff.
27 Pleuragramma antarcticum	1,08	171	31	0,07	-1,2	Hubold & Tomo 1988 (Mittel)
28 Harpagifer bispinis	0,91	37	11	0,22	1,3	North & White 1987 n Daniels 1982; Tomo & Cordero Funes 1972
29 Trematomus scotti	0,71	37	14	0,14	-1,0	Ekau 1988

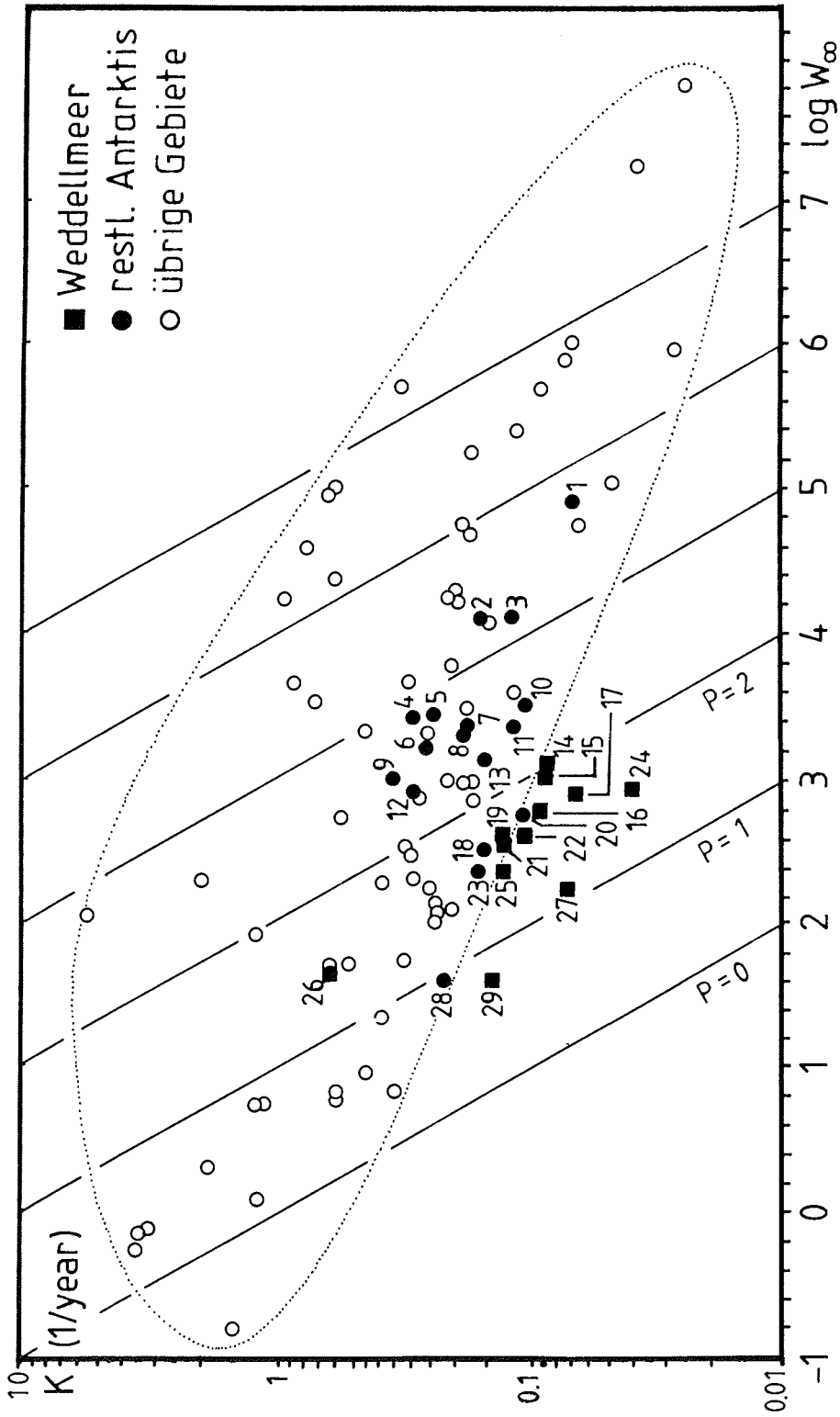
Die Wachstumsleistung "P" der Weddellmeerfische liegt mit 0,7 bis 2 am unteren Ende der Skala des antarktischen Fischwachstums (Tabelle 11). Die niedrigen P-Werte der Nototheniiden des **Weddellmeeres** beruhen auf **kleinen Wachstums-koeffizienten k bei gleichzeitig geringen Endgrößen**. Auch in den anderen **kontinental-antarktischen** Gebieten wachsen die Fische ähnlich langsam (Pagothenia bernacchii, Rossmeer, Küste von Adelieland, Hureau 1970; Trematomus centronotus, Rossmeer; Zuur 1977). Die kontinental-antarktischen Fischarten unterscheiden sich damit in ihrer Wachstumsleistung von den meisten nördlicheren antarktischen Fischarten. Eine Darstellung der Wachstumsparameter im "auximetricen Netz" (Pauly 1979) verdeutlicht einerseits das "normale" Wachstum subant-

arktischer und maritim-antarktischer Arten (gefüllte Kreise in **Abbildung 25**) und andererseits die aus dem von Pauly (1979) ermittelten Rahmen fallenden geringen Wachstumsleistungen der Weddellmeerfische. Nach ihrer Wachstumsleistung (P) ähneln die Weddellmeerfische in dieser Darstellung den wesentlich kleineren temperierten und tropischen Arten der Blennidae, Cottidae, Callyonimidae, Gadidae u.a. Diese Wachstumscharakteristika stellen damit eine Erweiterung der bisher bekannten Spannbreite des Wachstums mariner Knochenfische dar. Besonders langsam wachsen Aethotaxis mitopteryx, Pleuragramma antarcticum und Trematomus scotti.

Im Unterschied zu den südlichen Schelfarten fügen sich Fische aus **subantarktischen** Meeresgebieten gut in das allgemeine Wachstumsschema mariner Knochenfische ein (**Abbildung 25**). Die fischereilich genutzten Marmorbarsche Notothenia rossii und N. r. marmorata wachsen wie die Gadiden Pollachius virens und Gadus morhua. Die Channichthyiden zeigen ein den Scombriden oder Labriden ähnliches Wachstum. Die jeweils ähnlichen Wachstumstypen zeigen Übereinstimmungen in der Lebens- bzw. Ernährungsweise: Dissostichus mawsoni, der ähnliche Wachstumsparameter aufweist wie der boreale Anglerfisch Lophius piscatorius, ist wie dieser ein räuberischer Fischfresser (wenn auch mit einer anderen Ernährungsstrategie); Notothenia rossii und N. r. marmorata entsprechen in Habitus und Lebensweise recht gut ihren nördlichen Pendanten Pollachius virens, bzw. Gadus morhua. Die subantarktischen Channichthyiden können eine den semipelagischen Labriden und den Kleinthunen (Rastrelliger spp.) ähnliche Lebensweise führen, wenn sie antarktischen Krill jagen.

Über die Ursachen des auffallend geringen Wachstums **hochantarktischer** Nototheniiden können nur Vermutungen angestellt werden. Ekau (1988) diskutiert die Möglichkeit, daß hochantarktische Arten ihr Wachstumspotential auf dem südlichen Schelf nicht ausschöpfen können. Für diese Annahme spricht, daß weit verbreitete südliche Arten in nördlichen Meeresgebieten schneller wachsen sollen: Das Wachstum der hochantarktischen Art P. hansonii ist bei Südgeorgien deutlich besser als im Weddellmeer (Shust und Pinskaya 1978; Ekau 1988). Meridional weit verbreitete Arten sind jedoch die Ausnahme.

Abbildung 25: Wachstumsleistung "P" antarktischer Fische eingetragen in das "auximetrischen Netz" (Pauly 1979). Werte aus Tabelle 11.



Die Lebensbedingungen der südlichen Schelfarten unterscheiden sich von denen der nördlichen Schelfe und der subantarktischen Inseln vor allem durch die geringeren Wassertemperaturen (dauernd unter 0 bis -2°C) und die stärkere Saisonalität mit der damit verbundenen unterschiedlichen Struktur des Nahrungsnetzes mit wenig Krill und insgesamt geringerer Sekundärproduktion. Ein möglicher Einfluß der Temperatur auf das Wachstum müßte sich auch innerhalb der Nototheniiden des Weddellmeeres aufgrund der unterschiedlichen Umgebungstemperaturen auf dem Schelf und am Kontinentallhang nachweisen lassen. Der Übergang vom kalten Schelfwasser zum relativ warmen Tiefenwasser ab etwa 500 m Bodentiefe (s. Abbildung 3, S.18) stellt eine Verbreitungsgrenze für einige Arten dar. Aethotaxis mitopteryx kommt als Adultus nur in Wassertiefen über 420 m im warmen Tiefenwasser vor (Ekau 1988). Die Art hat dennoch das mit Abstand geringste Wachstum. Die relativ schnellwüchsigen T. nicolai und P. hansonii sind dagegen im kalten Schelfwasser zuhause, und auch Dissostichus mawsonii kommt in den südlichen Schelfgebieten im Kaltwasserbereich vor. Die Wachstumsparameter einer nördlichen "Warmwasserpopulation" von Pleuragramma antarcticum von der Antarktischen Halbinsel lagen nur geringfügig über denen des südlichen Schelfs (Hubold und Tomo 1988). Aus diesen Beobachtungen ist zu schließen, daß höhere Temperaturen innerhalb des hochantarktischen Schelflebensraumes das Wachstum der Nototheniiden nicht deutlich verbessern.

Das Nahrungsangebot im Pelagial kann aufgrund von Advektion und höherer Produktivität der Organismen zumindest saisonal deutlich über dem des Benthals liegen. Damit sollten pelagische Arten generell schneller wachsen können als benthische. Dies deutet sich im Larvalwachstum (s.u.) an; unter den Nototheniiden läßt sich jedoch keine Beziehung zwischen Pelagisierung und Gesamtwachstum (als P) herstellen: der am weitesten entwickelte pelagische Fisch, Pleuragramma antarcticum, zeigt ein sehr geringes Wachstum. Direkte Unterschiede des Nahrungsangebotes in Pelagial und Benthos können daher ebenfalls nicht zur Erklärung des Wachstums der Weddellmeerfische herangezogen werden.

Die Ursachen für das beobachtete geringe Wachstum liegen daher eher in ökologischen Anpassungen des gesamten **Lebenszyklus** an die Umweltbedingungen des Lebensraumes. Für die Benthos- und Kleinplanktonfresser mit sedentärer bis mäßig mobiler (benthopelagischer) Lebensweise scheinen geringe Endgröße und sehr langsames Wachstum erfolgreiche Anpassungen an ihre Nahrungs- und Überlebensbedingungen darzustellen.

Die trägen Bodenfische verhalten sich in dieser Hinsicht sehr ähnlich den vertebraten Benthosorganismen (Arntz et al. im Druck), denen sie sich auch in der Ernährungsweise angenähert haben. Andere Ernährungstypen, vor allem die pelagischen räuberischen Channichthyidae, können andere Wachstumscharakteristika

aufweisen. Diese Fische zeigen bei Wassertemperaturen von $-1,8^{\circ}\text{C}$ Wachstumsparameter, die denen kleiner borealer Gadiden (*Trisopterus esmarkii*) gleichkommen.

Zusammenfassung

Die meisten Fische des Weddellmeeres wachsen langsam. Ihre Wachstumsleistung, ausgedrückt als "Growth Performance P" ähnelt der wesentlich kleinerer Arten tropischer und temperierter Meere. Einige räuberische Arten der Familie Channichthyidae können jedoch im selben Lebensraum deutlich schneller wachsen als Nototheniidae, Bathydraconidae und Artedidraconidae. Das Wachstum der antarktischen Notothenioidei läßt sich daher nicht in einfacher Weise einem meridionalen Temperaturgradienten zuordnen, sondern wird von den ökologischen Notwendigkeiten des Lebensraumes und der Nische einer jeden Art gesteuert. Fischarten subantarktischer krillreicher Meeresgebiete wachsen wie ökologisch vergleichbare Fische borealer Meere.

Reproduktion

Reifung

Viele antarktische Fische werden geschlechtsreif, wenn sie etwa die Hälfte bis 3/4 ihrer Endlänge erreicht haben (North und White 1987; Kock und Kellermann 1991). Sie sind dann zwischen 3 und 9 Jahre alt (Tabelle 12). Aus den südlichen Schelfgebieten liegen erst wenige Untersuchungen über Reifelängen und -alter vor. Die Entwicklung der Gonaden bei *P. antarcticum* setzt im Weddellmeer zwischen 12,5 und 18,5 cm Länge (entsprechend 6 - 12 Jahre) ein; bei 13,7 cm (d.h. bei 55 % ihrer Maximallänge) sind 50% der Fische reif (Hubold 1984). Dieser Länge entspricht ein mittleres Alter von 7 Jahren (Hubold und Tomo 1988). Andere hochantarktische Arten aus der Ostantarktis und dem Rossmeer werden im Alter von 5 bis 9 Jahren geschlechtsreif (Wohlschlag 1961; Hureau 1970; Burchett *et al.* 1984). Die wenigen verfügbaren Daten deuten an, daß die Reifung der **südlichen Schelfarten** gegenüber den subantarktischen Arten **nicht generell verzögert** ist (Abbildung 26).

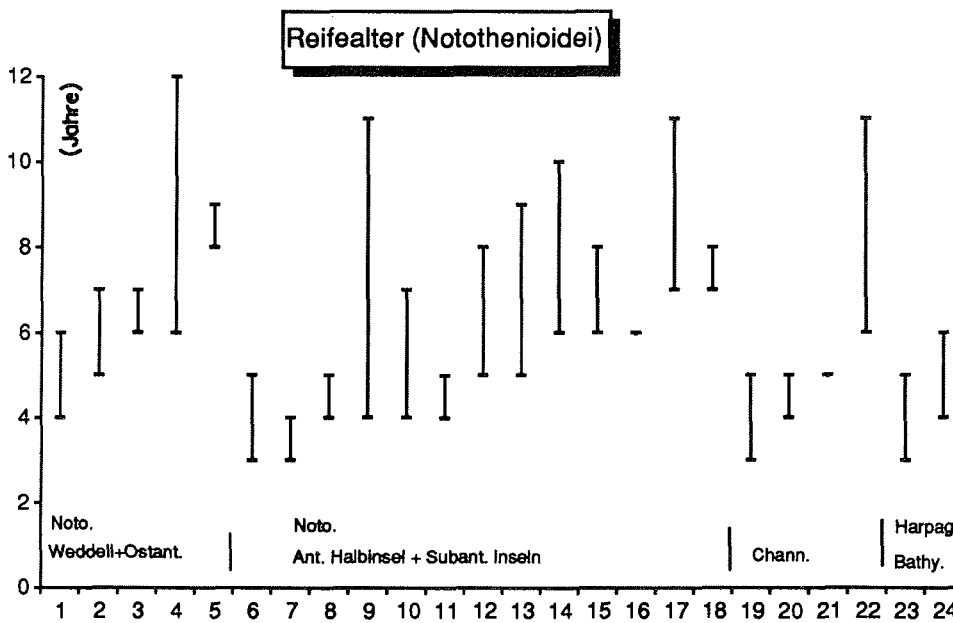


Abbildung 26: Minima und Maxima des Reifealters antarktischer Fische aus verschiedenen Gebieten. Artencodes und Herkunft der Daten siehe Tabelle 12.

Dahingegen werden bei Arten mit weiter geographischer Verbreitung die südlichen Populationen später reif: So wird *P. hansonii* bei Südgeorgien mit 4, auf dem Kontinentalschelf der Ostantarktis dagegen erst mit 7 Jahren geschlechtsreif (Shust und Pinskaya 1978; Hureau 1970). Ein ähnlicher Unterschied (6 bzw. 8 Jahre) findet sich bei *N. coriiceps neglecta* von den Kerguelen und Terre Adelie (Hureau 1970; Duhamel 1987). Bei weitverbreiteten Arten dürfte der frühere Eintritt der Reife unmittelbar mit den besseren Wachstumsraten in den nördlichen Gebieten zusammenhängen, d.h. die Reifungslänge ist konstant (vgl. Tab. 11, S. 86).

Tabelle 12: Reifealter antarktischer Fischarten (fett: kontinental antarktische Arten) nach verschiedenen Autoren.

Nr Art	Reifealter			Gebiet	Quelle
	Min.	Max.	Mittel		
01 <i>Pleuragramma antarcticum</i>	4	6	5	Ostantarktis	Faleeva und Gheracimhook 1988
02 <i>P. bernacchii</i>	5	7	5	McMurdo Sound	Wohlschlag 1961
				Terre Adelie	Hureau 1970
03 <i>Pagothenia hansonii</i>	6	7	7	Terre Adelie	Hureau 1970
04 <i>Pleuragramma antarcticum</i>	6	12	7	Weddellmeer	Hubold 1984; Hubold & Tomo 1988
05 <i>Dissostichus mawsoni</i>	8	9	9	McMurdo Sound	Burchett et al. 1984
06 <i>Pagothenia hansonii</i>	3	5	4	S. Georgien	Shust und Pinskaya 1978
07 <i>Notothenia cyanobranchia</i>	3	4	4	Kerguelen	Hureau 1970; Duhamel 1987
08 <i>Nototheniops nudifrons</i>	4	5	5	Low Island	Hourigan und Radtke 1989
09 <i>Notothenia r. marmorata</i>	4	11	7	S. Georgien	Olsen 1964; Scherbich 1976; Shust und Pinskaya 1978; Burchett 1983; Kock et al. 1985
10 <i>Notothenia magellanica</i>	4	7	5	Kerguelen	Hureau 1970; Duhamel 1987
11 <i>Nototheniops larseni</i>	4	5	5	S. Georgien	Kock 1981, North und White 1987
12 <i>Notothenia r. rossii</i>	5	8	7	Kerguelen	Hureau 1970; Duhamel und Hureau 1981; Duhamel 1982, 1987
13 <i>Notothenia squamifrons</i>	5	9	7	Kerg/Crozet	Duhamel und Hureau 1981; Duhamel und Pleticosic 1983; Duhamel 1987
14 <i>Notothenia gibberifrons</i>	6	10	7	S. Georgien	Boronin und Altman 1979 Hoffmann 1982
15 <i>Dissostichus eleginoides</i>	6	8	7	Kerguelen	Duhamel und Hureau 1981; Duhamel 1987
16 <i>Notothenia coriiceps</i>			6	Kerguelen	Duhamel 1987
17 <i>Notothenia neglecta</i>	7	11	8	S. Orkneys	Everson 1970
				Terre Adelie	Hureau 1970
18 <i>Notothenia coriiceps</i>	7	8	8	Terre Adelie	Hureau 1970
19 <i>Champscephalus gunnari</i>	3	5	3	S. Georgien	Olsen 1955; Kock 1981, Sosinski 1981
21 <i>Channichthys rhinoceratus</i>			5	Kerguelen	Hureau 1966, Duhamel & Hureau 1981
22 <i>Chaenocephalus aceratus</i>	6	11	7	S. Georgien	Gubsch 1980; Kock 1981
20 <i>Chiono draco rastros spinosus</i>	4	5	4	S. Shetl./Orkn.	Gubsch 1982; Kock et al. 1985
23 <i>Harpagifer bispinis</i>	3	5	4	S. Georgien	North und White 1987
24 <i>Pseudochaen. georgianus</i>	4	6	5	S. Georgien	Permitin 1973; Kock 1981

Absolute Fruchtbarkeit

Fruchtbarkeitsuntersuchungen an Weddellmeerfischen ergaben recht niedrige Werte zwischen 200 und 18000 Eier/Weibchen (**Tabelle 13**). Einige der Angaben beruhen allerdings nur auf einem oder wenigen Individuen. Geringe Eizahlen von weniger als 2000 Eiern haben die kleinen Artedidraconidae. Die Fruchtbarkeit der Art Harpagifer antarcticus (Harpagiferidae) von der antarktischen Halbinsel liegt mit 400 bis 2000 Eiern in derselben Größenordnung (Daniels 1978). Ebenfalls geringe Fruchtbarkeit kennzeichnet die Bathydraconidae. Kleine Arten dieser Familie legen weniger als 2000 Eier pro Saison; der bis 50 cm große Cygnodraco mawsoni produziert etwa 8000 Eier. Der ebenfalls bis 50 cm große Parachaenichthys georgianus hat bei Südgeorgien eine mittlere Fruchtbarkeit von 14000 Eiern (Permitin 1973). Die Eier werden vermutlich alle auf einmal abgelegt; Portionslaicher wurden bisher aus der Antarktis nicht beschrieben.

Tabelle 13: Fruchtbarkeitsparameter einiger Weddellmeerfische. (Quelle 1= Kock und Kellermann 1991). * = nur ein Exemplar.

Nr. Art	Abs. Fruchtbarkeit (ges. Eizahl)		Rel. Fruchtbar. (Eier/g)		Eigröße (Oocyten) (mm)	Quelle
	Min	Max	Min	Max		
<u>Nototheniidae:</u>						
T. eulepidotus	1400	17800	12	36	4,3	Ekau 1990, Duhamel <u>et al.</u> im Druck; in 1)
P. antarcticum	1700	13000	34	203	2,0	Hubold, unveröff.
T. lepidorhinus	2200	10800	12	51	2,6	Ekau 1990
T. centronotus	2500	6300	12	23	2,6	Ekau 1990
T. loennbergi	5900	13200	22	60	3,5	Ekau 1990
T. nicolai	8900	8900*	17	17	2,3	Ekau 1990
P. hansonii	9600	9600*	25	25	3,5	Ekau 1990
<u>Artedidraconidae:</u>						
A. shackletoni	170	310	9	16	3,2	Ekau 1990
A. loennbergi	136	136*	16	16	3,7	Duhamel <u>et al.</u> in 1)
A. skottsbergi					3,0	Lisovenko 1987 in 1)
Pogonophryne sp.	980	1800	7	11	2,7	Ekau 1990
<u>Bathydraconidae:</u>						
R. glacialis	1400	2115	21	27	4,3	Ekau 1990, Kellermann 1990, Duhamel <u>et al.</u> in 1)
A. nudiceps	200	200*	16	16	2,6	Ekau 1990
C. mawsoni	3400	8500	10	11	3,6	Ekau 1990
G. australis	1143	1143*	21	21	3,0	Lisovenko 1987, Duhamel <u>et al.</u> in 1)
P. evansii					3,7	Kellermann 1990
B. marri	1675	2500	42	48		Duhamel <u>et al.</u> in 1)
<u>Channichthyidae:</u>						
C. antarcticus	7364	10700	7	7	4,4	Ekau 1990, Duhamel <u>et al.</u> in 1)
C. hamatus	2900	4218	5	8	4,1	Ekau 1990, Duhamel <u>et al.</u> in 1)
C. myersi	3033	6200	8	19	4,3	Ekau 1990, Duhamel <u>et al.</u> in 1)
C. dewitti		15612		8	3,6	Duhamel <u>et al.</u> in 1)
N. ionah					4,0	Lisovenko 1987 in 1)
P. macropterus					4,0	Pappenheim 1912; Lisovenko 1987 in 1)
P. maculatus					4,8	Kellermann 1990 in 1)

Die wenigen Fruchtbarkeitsdaten von **Channichthyiden** aus dem Weddellmeer liegen mit 2900 bis 15600 Eiern pro Fisch innerhalb des Bereiches, der von den Channichthyiden nördlicher Meeresgebiete bekannt ist (**Abbildung 27**). Die weit verbreitete Art Chionodraco hamatus ist im Weddellmeer ebenso fruchtbar wie bei den Süd Orkney/ S. Shetland Inseln. Bei C. aceratus soll die Fruchtbarkeit von Norden nach Süden ansteigen (Kock und Kellermann 1991).

Eizahlen zwischen <2000 und 18000 pro Weibchen charakterisieren die Nototheniiden der südlichen Schelfgebiete im Weddellmeer (**Tabelle 13**). Subantarktische Nototheniiden haben Eizahlen, die denen der südlichen Schelfarten ähnlich sind (z.B. N. angustifrons, N. larseni, N. nudifrons, N. tchizh) **oder** deutlich höher liegen (z.B. N. gibberifrons, N. rossii, N. r. marmorata, N. kempi u.a.; **Abbildung 28**). Das subantarktische Pendant zu D. mawsoni, D. eleginoides, ist etwas weniger fruchtbar als die hochantarktische Art.

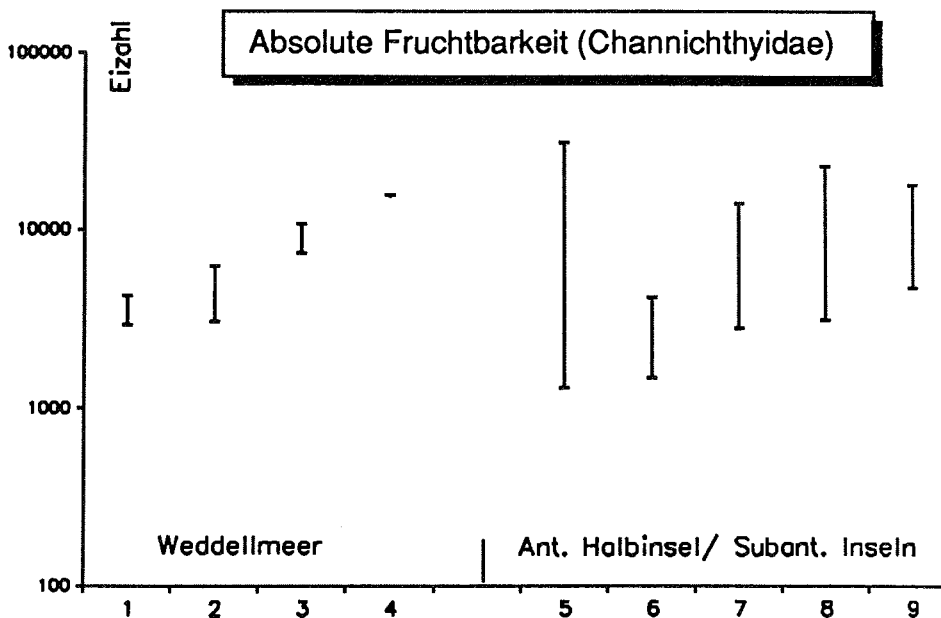


Abbildung 27: Absolute Fruchtbarkeit (Min. - Max. Bereichsangaben der Oocyten/Weibchen) einiger antarktischer Channichthyiden. Art 1= C. hamatus; 2= C. myersi; 3= C. antarcticus; 4= C. dewitti; 5= C. gunnari; 6= C. rastrospinosus; 7= C. rhinoceratus; 8= C. aceratus; 9= P. georgianus (nach Tabelle 12 und Daten aus Kock und Kellermann 1991).

In den subantarktischen Meeresgebieten leben also sowohl Arten geringer als auch hoher Fruchtbarkeit, während **im Süden** mit Ausnahme von Dissostichus mawsoni eher geringe absolute Fruchtbarkeiten zu finden sind (**Abbildung 28**). Der Un-

terschied ist bei einseitiger Fragestellung mit $p=0,04$ signifikant (U-Test). Die hohen Fruchtbarkeitswerte finden sich in erster Linie bei den großen Arten. Das weitgehende Fehlen sehr fruchtbarer Arten im Weddellmeer (Ausnahme: Dissostichus mawsoni) kann daher mit dem Fehlen der großen Arten erklärt werden (vgl. **Abb. 24** S. 83) und beruht nicht auf einer Verringerung der Fruchtbarkeit unter hochpolaren Umweltbedingungen per se.

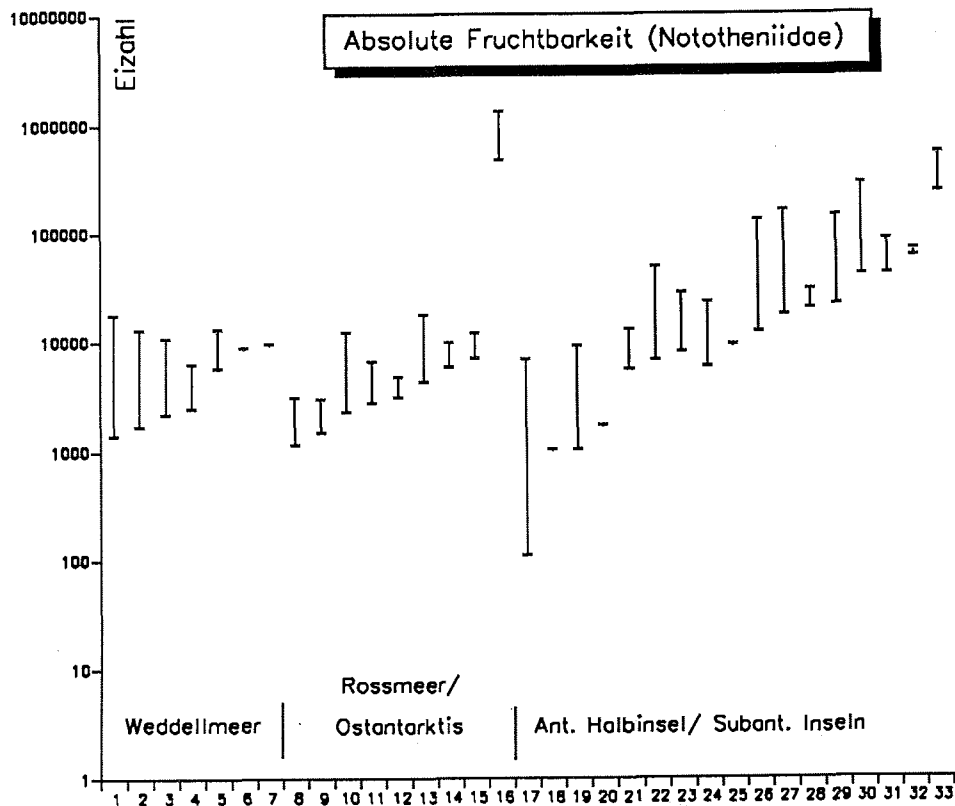


Abbildung 28: Absolute Fruchtbarkeit (Min.-Max. Bereichsangaben der Oocyten/Individuum) antarktischer Nototheniidae aus verschiedenen Meeresgebieten. (nach Tabelle 12 und Kock und Kellermann 1991). Arten: 1= T. eulepidotus; 2= P. antarcticum; 3= T. lepidorhinus; 4= T. centronotus; 5= T. loennbergi; 6= T. nicolai; 7= P. hansonii; 8= P. bernachii; 9= P. borchgrevinkii; 10= T. newnesi; 11= T. centronotus; 12= P. bernachii (Labor); 13= P. antarcticum; 14= T. eulepidotus; 15= P. hansonii; 16= D. mawsoni; 17= N. nudifrons; 18= N. tchizh; 19= N. larseni; 20= P. bernachii; 21= N. angustifrons; 22= N. neglecta; 23= P. guntheri; 24= P. hansonii; 25= N. mizops; 26= N. rossii; 27= N. kempi; 28= N. cyanobrancha; 29= N. gibberifrons; 30= N. squamifrons; 31= N. acuta; 32= N. magellanica; 33= D. eleginoides

Weit verbreitete Arten unterliegen intraspezifischen Fruchtbarkeitsunterschieden. Hochantarktische Arten, die auch in subantarktischen Gebieten vorkommen, haben dort unter Umständen eine größere Fruchtbarkeit als in den südlichen Meeresteilen: *P. hansonii* produziert bei Südgeorgien bis zu 23000 Eier (**Abb. 28** Nr. 24), während die Art in den südlichen kontinentalen Gebieten maximal 12000 Eier aufweist (**Abb. 28** Nr. 15). Meridionale Fruchtbarkeitsschwankungen wurden auch bei den subantarktischen Arten *N. larseni*, *N. nudifrons* und *N. gibberifrons* beobachtet (Kock und Kellermann 1991). Die kontinental antarktische Art *P. bernacchii* hat in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet Fruchtbarkeitswerte von 1000 bis 3000 Eiern (**Abb. 28** Nr. 8); Gelege von im Aquarium gehälterten Exemplaren enthielten dagegen 3000 - 4800 Eier (**Abb. 28** Nr. 12; Kondo *et al.* 1988). Möglicherweise hatten die gehälterten Tiere unter besseren Ernährungsbedingungen die Möglichkeit zur Ausbildung einer größeren Eizahl.

Relative Fruchtbarkeit

Die relative Fruchtbarkeit der untersuchten Weddellmeerfische liegt zwischen 5 (*Chionodraco hamatus*) und 200 Oocyten/g (*P. antarcticum*; **Tabelle 13**). Channichthyidae haben mit weniger als 20 Oocyten/g die geringste relative Fruchtbarkeit; bis auf den etwas fruchtbareren *C. gunnari* (14-31 Oocyten/g) entsprechen diese Werte denen der Channichthyiden nördlicher Meeresgebiete (Kock und Kellermann 1991). Artedidraconidae und Bathydraconidae der Hochantarktis haben zwischen 10 und 20 Oocyten/g (Ekau 1990), ähnlich wie auch der subantarktische Bathydraconide *Parachaenichthys georgianus* (11 Oocyten/g). *Psilodraco breviceps* von Südgeorgien hat dagegen eine höhere relative Fruchtbarkeit von 74 Oocyten/g (Permitin 1973).

Nototheniidae weisen die höchsten relativen Eizahlen auf. Herausragend unter allen hochantarktischen Nototheniiden ist *P. antarcticum* mit bis zu 200 Oocyten/g (**Abbildung 29**). Auch *T. loennbergi* und *T. lepidorhinus* sind mit bis zu 60, bzw. 50 Oocyten/g relativ fruchtbar. Die große Art *Dissostichus mawsoni* liegt mit ihrer relativen Fruchtbarkeit im mittleren Bereich und nicht, wie von North und White (1987) irrtümlich angegeben, am unteren Ende der Skala. Die **subantarktischen Nototheniiden** überdecken einen weiten Bereich relativer Fruchtbarkeit von 5-10 Oocyten/g (*N. r. rossii*) bis zu 195 Oocyten/g bei *N. larseni* und 350 Oocyten/g (*N. angustifrons*). Die Mediane der Fruchtbarkeitswerte der südlichen Schelfarten und der subantarktischen Gebiete unterscheiden sich deutlich (22, bzw. 51 Eier/g).

Obwohl die Unterschiede zwischen beiden Gebieten bei einseitiger Fragestellung statistisch signifikant sind (U-Test; $p=0,03$), zeigt das Beispiel der hochantarktischen Art *P. antarcticum*, daß die relative Fruchtbarkeit nicht ausnahmslos zu den höheren Breiten hin abnimmt, sondern auch von anderen in der Reproduktionsstrategie begründeten Faktoren beeinflusst wird. Der von North und White (1987) vermutete negative Zusammenhang zwischen Endlänge und relativer Fruchtbarkeit ist nach den vorliegenden Daten nur sehr schwach ausgeprägt ($r^2=0,15$).

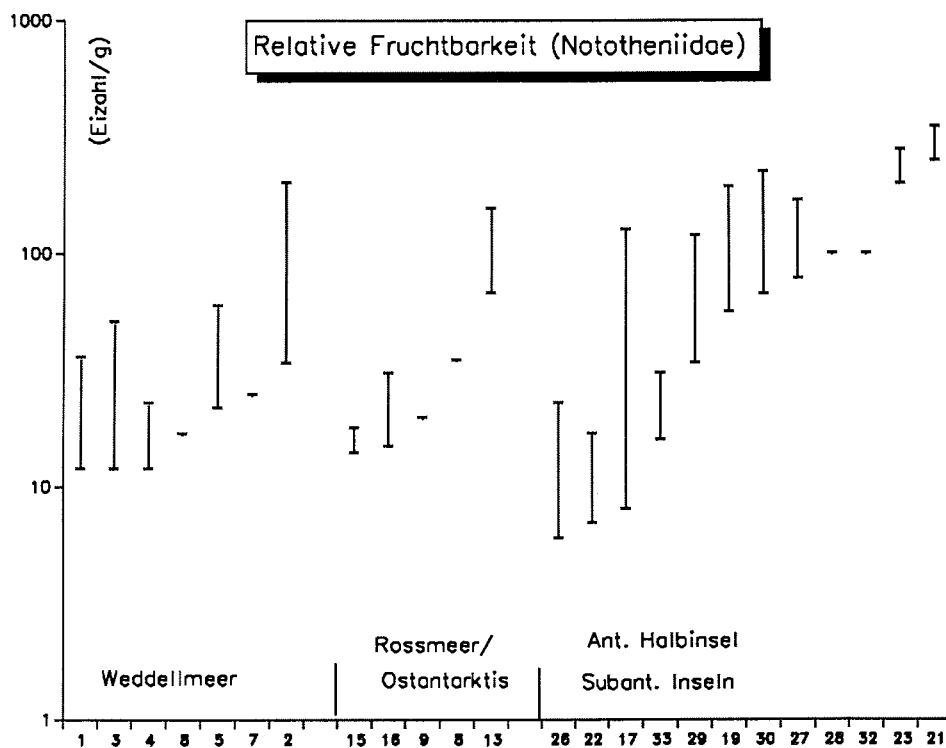


Abbildung 29: Relative Fruchtbarkeit (Oocyten/g Schlachtgewicht) antarktischer Nototheniidae. Fischarten in jedem Gebiet nach minimaler Oocytenzahl aufsteigend angeordnet. Die Balken verbinden den jeweiligen Minimal- und Maximalwert. Artencodes und Herkunft der Daten wie in Abbildung 28.

Eigrößen

Die antarktischen Fische haben im Vergleich zur Mehrzahl der Fische anderer Regionen zwar wenige, aber große Eier. Die Eigrößen der antarktischen Fische sind häufig nur von reifenden Oocyten bekannt. Hierdurch ergeben sich Unsicherheiten bezüglich der tatsächlichen Eigrößen zum Zeitpunkt des Laichens. Die jeweils größten Oocyten- bzw. Eidurchmesser aus der verfügbaren Literatur sind für einige Fischarten in **Tabelle 14** aufgelistet. Die maximalen Oocyten- bzw. Eidurchmesser der **Weddellmeerfische** liegen zwischen 2,0 mm (*P. antarcticum*) und 4,4 mm (*Cryodraco antarcticus*). Die mittleren Oocytengrößen (Mediane) der Bathydraconidae und Artedidraconidae im Weddellmeer liegen um 3 mm, die der Channichthyiden bei 4,4 mm. Die Oocytengrößen der Weddellmeerfische stimmen gut mit den Werten verwandter subantarktischer Arten überein (*Harpagifer antarcticus*: 2,5 mm (Daniels 1978); *Parachaenichthys charcoti* 3,2 mm (Bellisio 1965); *Champscephalus gunnari* 3-4 mm (Kock 1981); *Chaenocephalus aceratus* 4,4 mm (Kock und Kellermann 1991).

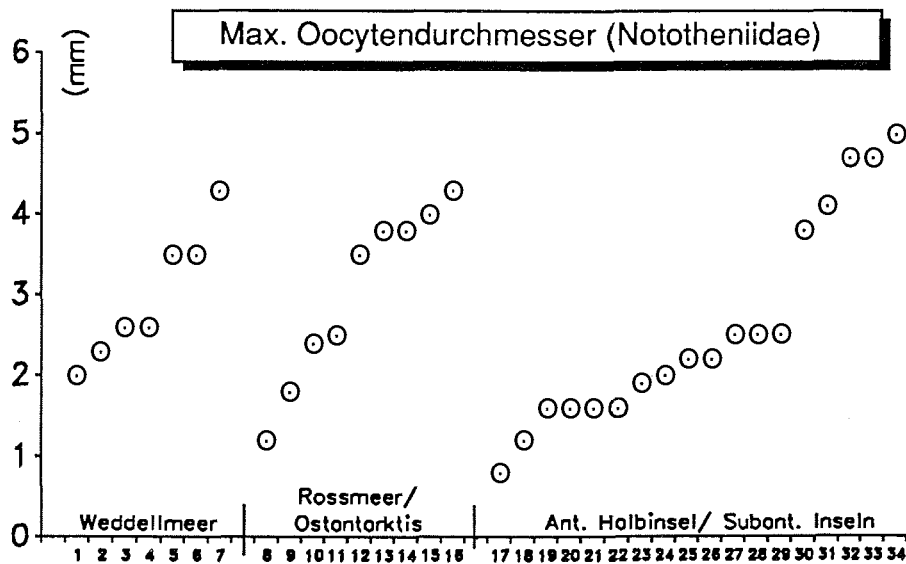


Abbildung 30: Maximale Oocyten Durchmesser antarktischer Fische (Daten nach Tabelle 13 und aus Kock und Kellermann 1991). Arten: 1= *P. antarcticum*; 2= *T. nicolai*; 3= *T. lepidorhinus*; 4= *T. centronotus*; 5= *T. loennbergi*; 6= *P. hansonii*; 7= *T. eulepidotus*; 8= *N. neglecta*; 9= *P. antarcticum*; 10= *P. borchgrevinkii*; 11= *T. scottii*; 12= *P. hansonii*; 13= *T. tokarevi*; 14= *T. centronotus*; 15= *P. bernacchii*; 16= *D. mawsoni*; 17= *P. magellanica*; 18= *P. guntheri*; 19= *N. acuta*; 20= *N. kempii*; 21= *N. cyanobranchia*; 22= *N. angustifrons*; 23= *N. squamifrons*; 24= *N. mizops*; 25= *N. tchizh*; 26= *N. larseni*; 27= *N. gibberifrons*; 28= *T. newnesi*; 29= *N. nudifrons*; 30= *P. hansonii*; 31= *P. bernacchii*; 32= *N. neglecta*; 33= *D. eleginoides*; 34= *N. rossii*.

Tabelle 14: Relative Fruchtbarkeit, Oocyten Durchmesser und relatives Gonadenvolumen (mm³/g) antarktischer Fische berechnet aus Literaturangaben (Ekau 1990; Kock und Kellermann 1991; Hubold unveröff.) Die Oocytenvolumen als Kugelvolumen ($\frac{4}{3}\pi r^3$). Gon.Vol= Eivolumen x Oocytenzahl/g. GSI_r = (100/(rel.Gon.Vol+1000)) x rel.Gon.Vol. (siehe Text).

Art	Gebiet	Eier/g		Oocyten- größe (mm)	Eivol. (mm ³)	rel. Gon. Vol.		GSI _r	
		min (n)	max (n)			min (mm ³ /g)	max	min (%)	max (%)
Nototheniidae									
T. eulepidotus	Weddell Sea	12	36	4,3	41,6	499	1498	33	60
P. antarcticum	Weddell Sea	34	203	2,0	4,2	142	850	13	46
T. lepidorhinus	Weddell Sea	12	51	2,6	9,2	110	469	10	32
T. centronotus	Weddell Sea	12	23	3,8	28,7	345	661	26	40
T. loennbergi	Weddell Sea	22	60	3,5	22,4	494	1346	33	57
T. nicolai	Weddell Sea	17	17	2,3	6,4	108	108	10	10
P. hansonii	Weddell Sea	25	25	3,5	22,4	561	561	36	36
P. borchgrevinkii	Davis Sea	20	20	2,4	7,2	145	145	13	13
P. bernachii	Ross Sea	35	35	3,9	31,0	1087	1087	52	52
P. antarcticum	Mawson Sea	68	157	1,8	3,1	208	479	17	32
P. hansonii	Adelie Land	14	18	3,5	22,4	314	404	24	29
D. mawsonii	Ross Sea	14	31	4,3	41,6	583	1290	37	56
N. nudifrons	S.Georgia	51	127	2,0	4,2	214	532	18	35
N. nudifrons	Elephant Is.	8	57	2,5	8,2	65	466	6	32
N. larseni	S.Georgia	140	195	2,0	4,2	586	816	37	45
N. angustifrons	S.Georgia	202	353	1,6	2,1	433	757	30	43
P. hansonii	S.Georgia	19	32	3,8	28,7	546	919	35	48
N. rossii	S.Georgia	8	24	5,0	65,4	523	1570	34	61
N. neglecta	Elephant Is.	7	17	4,7	54,3	380	924	28	48
N. kempi	S.Orkneys	78	170	1,6	2,1	167	364	14	27
N. gibberifrons	S.Georgia	34	104	2,5	8,2	278	850	22	46
D. eleginoides	Burdwood B.	16	31	4,7	54,3	869	1684	47	63
N. cyanobrancha	Kerguelen	100	100	1,6	2,1	214	214	18	18
N. squamifrons	S.Georgia	67	159	1,9	3,6	241	571	19	36
P. guntheri	S.Georgia	200	280	1,2	0,9	181	253	15	20
Artedidraconidae									
A. shackletoni	Weddell Sea	9	16	3,2	17,2	154	274	13	22
A. loennbergi	Weddell Sea	16	16	3,7	26,5	424	424	30	30
Pogonophryne sp.	Weddell Sea	7	11	2,8	11,5	80	126	7	11
H. antarcticus	S.Orkneys	76	100	2,6	9,2	699	920	41	48
Bathydraconidae									
R. glacialis	Weddell Sea	21	27	4,3	41,6	874	1123	47	53
G. australis	Weddell Sea	21	21	3,1	15,6	327	327	25	25
A. nudiceps	Weddell Sea	16	16	2,6	9,2	147	147	13	13
C. mawsonii	Weddell Sea	10	11	3,6	24,4	244	269	20	21
P. georgianus	S.Georgia	9	13	4,0	33,5	301	435	23	30
Channichthyidae									
C. hamatus	Weddell Sea	5	8	4,1	36,1	180	289	15	22
C. dewitti	Weddell Sea	8	8	3,6	24,4	195	195	16	16
C. myersi	Weddell Sea	8	20	4,2	38,8	310	776	24	44
C. antarcticus	Weddell Sea	7	7	4,4	44,6	312	312	24	24
N. ionah	Mawson Sea	3	5	4,0	33,5	101	168	9	14
C. hamatus	Mawson Sea	4	5	4,9	61,6	246	308	20	24
C. wilsoni	Cosmon.Sea	1	4	5,0	65,4	65	262	6	21
C. gunnari	S.Georgia	12	31	4,0	33,5	402	1038	29	51
C. aceratus	S.Georgia	4	7	4,4	44,6	178	312	15	24
P. georgianus	S.Georgia	4	7	4,5	47,7	191	334	16	25
C. rastropinosus	S.Shetlands	4	6	5,0	65,4	262	393	21	28
C. rhinoceratus	Kerguelen	10	14	4,5	47,7	477	668	32	40

Bei den Nototheniiden variieren die Eigrößen (maximale Oocytendurchmesser) der Arten in den drei betrachteten geographischen Gebieten (Weddellmeer, sonstige Hochantarktis, Subantarktis) jeweils über ein weites Größenspektrum (**Abbildung 30**). Die größten Eidurchmesser (5 mm) kommen bei den subantarktischen Arten N. r. rossii und N. r. marmorata, D. eleginoides und N. neglecta vor. Von den hochantarktischen Arten haben T. eulepidotus, D. mawsoni und P. bernacchii sehr große Eier. Eine signifikante meridionale Zunahme der Eigrößen von den subantarktischen zu den hochantarktischen Arten läßt sich aus dem begrenzten Datensatz (Tabelle 14) nicht nachweisen (U-Test, $p=0,23$ einseitig). Intraspezifische Unterschiede in den Eigrößen konnten für Weddellmeerfische bisher nicht beschrieben werden.

Die Eigrößen der Weddellmeerfische sind mit der absoluten Fruchtbarkeit nicht korreliert (Werte aus Tabellen 13/14; $r^2=0,03$). Dies mag zum Teil an den Messungen an nicht voll ausgereiften Oocyten liegen, hängt aber vermutlich vor allem mit den sehr unterschiedlichen Größen der Fische zusammen. Die großen fruchtbaren Arten (Dissostichus, Notothenia) haben gleichzeitig die größten Oocyten. Der negative Zusammenhang zwischen Oocytengröße und **relativer** Fruchtbarkeit ist hingegen mit $r^2=0,8$ deutlich. Fische vergleichbarer Größen haben bei hoher Eizahl kleinere Eier als Fische mit geringer Eizahl.

Eier antarktischer Fische sind relativ zu denen anderer Meeresfische groß. Mit Durchmessern zwischen 2 und 5 mm liegen sie deutlich über den typischen Eigrößen borealer mariner Fische von 0,6-2,2 mm (Hempel 1979). Die aus großen Eiern schlüpfenden großen Larven haben ein breiteres Nahrungsspektrum und können länger hungern (Blaxter und Hempel 1963). Die Größe der Eier erhöht damit die Überlebensrate der Larven im stark saisonalen Lebensraum. Große Eier haben generell lange Inkubationszeiten, während der die Eier einem Mortalitätsrisiko durch Laichräuber ausgesetzt sind. Allerdings gibt es auch unter den antarktischen Fischen große Unterschiede in den Eidurchmessern, die auf sehr verschiedene Reproduktionsstrategien hinweisen. Diese Unterschiede sind nicht einfach den geographischen Regionen zuzuordnen.

Gonadenwachstum und Laichzeiten

Der jährliche Zyklus des Gonadenwachstums antarktischer Fische ist durch eine mehrmonatige Ruhephase gekennzeichnet, während der das Gewicht des Ovars nur etwa 2-3 % des Körpergewichtes beträgt. Vor dem Laichen steigt das Gonadengewicht dann auf ca. 20-30% oder sogar über 50% des Gesamtgewichtes an (Everson 1970; Butskaya und Faleeva 1987; Kock und Kellermann 1991). Dieser Prozentwert ("Gonadosomatischer - Index", GSI) kann unter bestimmten Bedingungen als Maß

Absolute Fruchtbarkeit

Fruchtbarkeitsuntersuchungen an Weddellmeerfischen ergaben recht niedrige Werte zwischen 200 und 18000 Eier/Weibchen (**Tabelle 13**). Einige der Angaben beruhen allerdings nur auf einem oder wenigen Individuen. Geringe Eizahlen von weniger als 2000 Eiern haben die kleinen Artedidraconidae. Die Fruchtbarkeit der Art Harpagifer antarcticus (Harpagiferidae) von der antarktischen Halbinsel liegt mit 400 bis 2000 Eiern in derselben Größenordnung (Daniels 1978). Ebenfalls geringe Fruchtbarkeit kennzeichnet die Bathydraconidae. Kleine Arten dieser Familie legen weniger als 2000 Eier pro Saison; der bis 50 cm große Cygnodraco mawsoni produziert etwa 8000 Eier. Der ebenfalls bis 50 cm große Parachaenichthys georgianus hat bei Südgeorgien eine mittlere Fruchtbarkeit von 14000 Eiern (Permitin 1973). Die Eier werden vermutlich alle auf einmal abgelegt; Portionslaicher wurden bisher aus der Antarktis nicht beschrieben.

Tabelle 13: Fruchtbarkeitsparameter einiger Weddellmeerfische. (Quelle 1= Kock und Kellermann 1991). * = nur ein Exemplar.

Nr. Art	Abs. Fruchtbarkeit (ges. Eizahl)		Rel. Fruchtb. (Eier/g)		Eigröße (Oocyten) (mm)	Quelle
	Min	Max	Min	Max		
<u>Nototheniidae:</u>						
<u>T. eulepidotus</u>	1400	17800	12	36	4,3	Ekau 1990, Duhamel <u>et al.</u> im Druck; in 1)
<u>P. antarcticum</u>	1700	13000	34	203	2,0	Hubold, unveröff.
<u>T. lepidorhinus</u>	2200	10800	12	51	2,6	Ekau 1990
<u>T. centronotus</u>	2500	6300	12	23	2,6	Ekau 1990
<u>T. loennbergi</u>	5900	13200	22	60	3,5	Ekau 1990
<u>T. nicolai</u>	8900	8900*	17	17	2,3	Ekau 1990
<u>P. hansonii</u>	9600	9600*	25	25	3,5	Ekau 1990
<u>Artedidraconidae:</u>						
<u>A. shackletoni</u>	170	310	9	16	3,2	Ekau 1990
<u>A. loennbergi</u>	136	136*	16	16	3,7	Duhamel <u>et al.</u> in 1)
<u>A. skottsbergi</u>					3,0	Lisovenko 1987 in 1)
<u>Pogonophryne sp.</u>	980	1800	7	11	2,7	Ekau 1990
<u>Bathydraconidae:</u>						
<u>R. glacialis</u>	1400	2115	21	27	4,3	Ekau 1990, Kellermann 1990, Duhamel <u>et al.</u> in 1))
<u>A. nudiceps</u>	200	200*	16	16	2,6	Ekau 1990
<u>C. mawsoni</u>	3400	8500	10	11	3,6	Ekau 1990
<u>G. australis</u>	1143	1143*	21	21	3,0	Lisovenko 1987, Duhamel <u>et al.</u> in 1)
<u>P. evansii</u>					3,7	Kellermann 1990
<u>B. marri</u>	1675	2500	42	48		Duhamel <u>et al.</u> in 1)
<u>Channichthyidae:</u>						
<u>C. antarcticus</u>	7364	10700	7	7	4,4	Ekau 1990, Duhamel <u>et al.</u> in 1)
<u>C. hamatus</u>	2900	4218	5	8	4,1	Ekau 1990, Duhamel <u>et al.</u> in 1)
<u>C. myersi</u>	3033	6200	8	19	4,3	Ekau 1990, Duhamel <u>et al.</u> in 1)
<u>C. dewitti</u>		15612		8	3,6	Duhamel <u>et al.</u> in 1)
<u>N. ionah</u>					4,0	Lisovenko 1987 in 1)
<u>P. macropterus</u>					4,0	Pappenheim 1912; Lisovenko 1987 in 1)
<u>P. maculatus</u>					4,8	Kellermann 1990 in 1)

Die wenigen Fruchtbarkeitsdaten von **Channichthyiden** aus dem Weddellmeer liegen mit 2900 bis 15600 Eiern pro Fisch innerhalb des Bereiches, der von den Channichthyiden nördlicher Meeresgebiete bekannt ist (**Abbildung 27**). Die weit verbreitete Art Chionodraco hamatus ist im Weddellmeer ebenso fruchtbar wie bei den Süd Orkney/ S. Shetland Inseln. Bei C. aceratus soll die Fruchtbarkeit von Norden nach Süden ansteigen (Kock und Kellermann 1991).

Eizahlen zwischen <2000 und 18000 pro Weibchen charakterisieren die Nototheniiden der südlichen Schelfgebiete im Weddellmeer (**Tabelle 13**). Subantarktische Nototheniiden haben Eizahlen, die denen der südlichen Schelfarten ähnlich sind (z.B. N. angustifrons, N. larseni, N. nudifrons, N. tchizh) oder deutlich höher liegen (z.B. N. gibberifrons, N. rossii, N. r. marmorata, N. kempi u.a.; **Abbildung 28**). Das subantarktische Pendant zu D. mawsoni, D. eleginoides, ist etwas weniger fruchtbar als die hochantarktische Art.

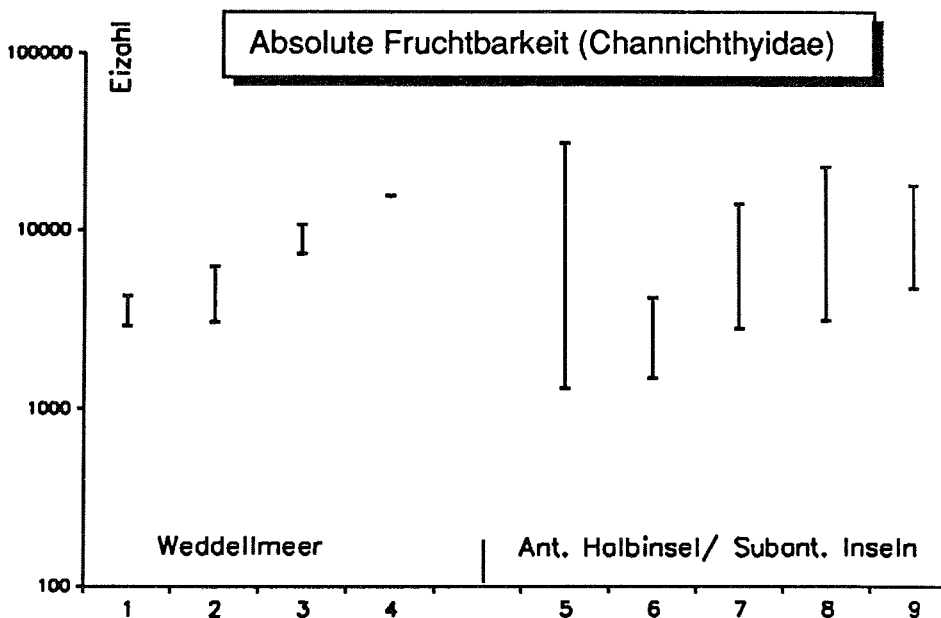


Abbildung 27: Absolute Fruchtbarkeit (Min. - Max. Bereichsangaben der Oocyten/Weibchen) einiger antarktischer Channichthyiden. Art 1= C. hamatus; 2= C. myersi; 3= C. antarcticus; 4= C. dewitti; 5= C. gunnari; 6= C. rastrospinosus; 7= C. rhinoceratus; 8= C. aceratus; 9= P. georgianus (nach Tabelle 12 und Daten aus Kock und Kellermann 1991).

In den subantarktischen Meeresgebieten leben also sowohl Arten geringer als auch hoher Fruchtbarkeit, während **im Süden** mit Ausnahme von Dissostichus mawsoni eher geringe absolute Fruchtbarkeiten zu finden sind (**Abbildung 28**). Der Un-

terschied ist bei einseitiger Fragestellung mit $p=0,04$ signifikant (U-Test). Die hohen Fruchtbarkeitswerte finden sich in erster Linie bei den großen Arten. Das weitgehende Fehlen sehr fruchtbarer Arten im Weddellmeer (Ausnahme: *Dissostichus mawsoni*) kann daher mit dem Fehlen der großen Arten erklärt werden (vgl. Abb. 24 S. 83) und beruht nicht auf einer Verringerung der Fruchtbarkeit unter hochpolaren Umweltbedingungen *per se*.

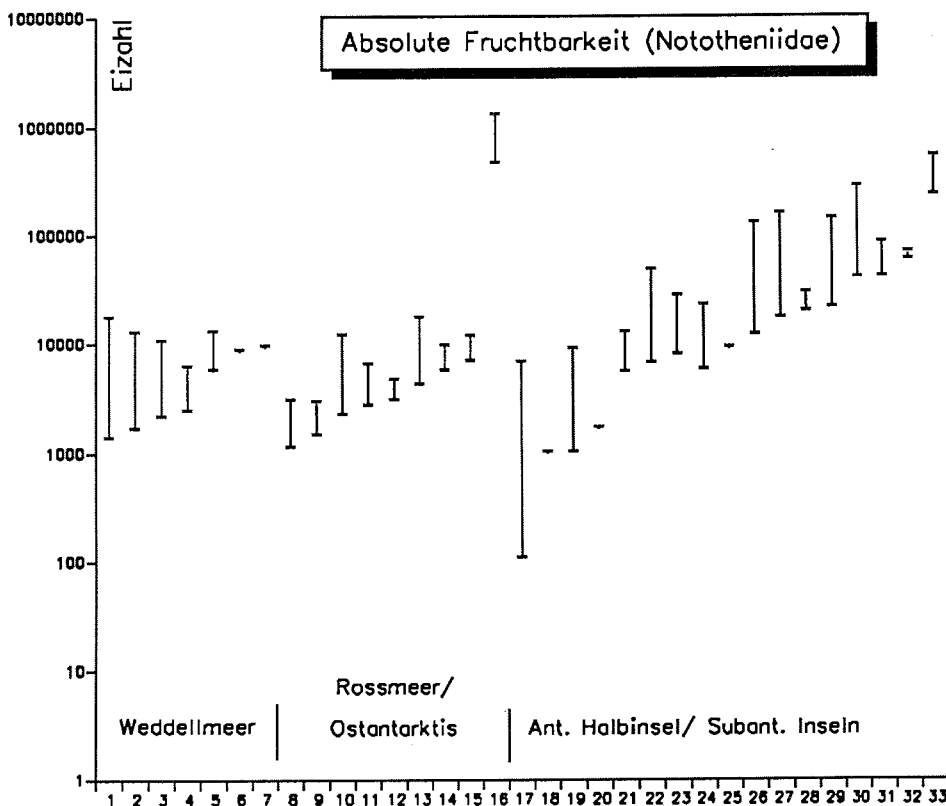


Abbildung 28: Absolute Fruchtbarkeit (Min.-Max. Bereichsangaben der Oocyten/Individuum) antarktischer Nototheniidae aus verschiedenen Meeresgebieten. (nach Tabelle 12 und Kock und Kellermann 1991). Arten: 1= *T. eulepidotus*; 2= *P. antarcticum*; 3= *T. lepidorhinus*; 4= *T. centronotus*; 5= *T. loennbergi*; 6= *T. nicolai*; 7= *P. hansonii*; 8= *P. bernachii*; 9= *P. borchgrevinkii*; 10= *T. newnesi*; 11= *T. centronotus*; 12= *P. bernachii* (Labor); 13= *P. antarcticum*; 14= *T. eulepidotus*; 15= *P. hansonii*; 16= *D. mawsoni*; 17= *N. nudifrons*; 18= *N. larseni*; 19= *N. tchizh*; 20= *P. bernacchii*; 21= *N. angustifrons*; 22= *N. neglecta*; 23= *P. guntheri*; 24= *P. hansonii*; 25= *N. mizops*; 26= *N. rossii*; 27= *N. kempj*; 28= *N. cyanobrancha*; 29= *N. gibberifrons*; 30= *N. squamifrons*; 31= *N. acuta*; 32= *N. magellanica*; 33= *D. eleginoides*

Weit verbreitete Arten unterliegen intraspezifischen Fruchtbarkeitsunterschieden. Hochantarktische Arten, die auch in subantarktischen Gebieten vorkommen, haben dort unter Umständen eine größere Fruchtbarkeit als in den südlichen Meeresteilen: *P. hansonii* produziert bei Südgeorgien bis zu 23000 Eier (**Abb. 28** Nr. 24), während die Art in den südlichen kontinentalen Gebieten maximal 12000 Eier aufweist (**Abb. 28** Nr. 15). Meridionale Fruchtbarkeitsschwankungen wurden auch bei den subantarktischen Arten *N. larseni*, *N. nudifrons* und *N. gibberifrons* beobachtet (Kock und Kellermann 1991). Die kontinental antarktische Art *P. bernacchii* hat in ihrem natürlichen Verbreitungsgebiet Fruchtbarkeitswerte von 1000 bis 3000 Eiern (**Abb. 28** Nr. 8); Gelege von im Aquarium gehälterten Exemplaren enthielten dagegen 3000 - 4800 Eier (**Abb. 28** Nr. 12; Kondo *et al.* 1988). Möglicherweise hatten die gehälterten Tiere unter besseren Ernährungsbedingungen die Möglichkeit zur Ausbildung einer größeren Eizahl.

Relative Fruchtbarkeit

Die relative Fruchtbarkeit der untersuchten Weddellmeerfische liegt zwischen 5 (*Chionodraco hamatus*) und 200 Oocyten/g (*P. antarcticum*; **Tabelle 13**). Channichthyidae haben mit weniger als 20 Oocyten/g die geringste relative Fruchtbarkeit; bis auf den etwas fruchtbareren *C. gunnari* (14-31 Oocyten/g) entsprechen diese Werte denen der Channichthyiden nördlicher Meeresgebiete (Kock und Kellermann 1991). Artedidraconidae und Bathydraconidae der Hochantarktis haben zwischen 10 und 20 Oocyten/g (Ekau 1990), ähnlich wie auch der subantarktische Bathydraconide *Parachaenichthys georgianus* (11 Oocyten/g). *Psilodraco breviceps* von Südgeorgien hat dagegen eine höhere relative Fruchtbarkeit von 74 Oocyten/g (Permitin 1973).

Nototheniidae weisen die höchsten relativen Eizahlen auf. Herausragend unter allen hochantarktischen Nototheniiden ist *P. antarcticum* mit bis zu 200 Oocyten/g (**Abbildung 29**). Auch *T. loennbergi* und *T. lepidorhinus* sind mit bis zu 60, bzw. 50 Oocyten/g relativ fruchtbar. Die große Art *Dissostichus mawsoni* liegt mit ihrer relativen Fruchtbarkeit im mittleren Bereich und nicht, wie von North und White (1987) irrtümlich angegeben, am unteren Ende der Skala. Die **subantarktischen Nototheniiden** überdecken einen weiten Bereich relativer Fruchtbarkeit von 5-10 Oocyten/g (*N. r. rossii*) bis zu 195 Oocyten/g bei *N. larseni* und 350 Oocyten/g (*N. angustifrons*). Die Mediane der Fruchtbarkeitswerte der südlichen Schelfarten und der subantarktischen Gebiete unterscheiden sich deutlich (22, bzw. 51 Eier/g).

Obwohl die Unterschiede zwischen beiden Gebieten bei einseitiger Fragestellung statistisch signifikant sind (U-Test; $p=0,03$), zeigt das Beispiel der hochantarktischen Art *P. antarcticum*, daß die relative Fruchtbarkeit nicht ausnahmslos zu den höheren Breiten hin abnimmt, sondern auch von anderen in der Reproduktionsstrategie begründeten Faktoren beeinflusst wird. Der von North und White (1987) vermutete negative Zusammenhang zwischen Endlänge und relativer Fruchtbarkeit ist nach den vorliegenden Daten nur sehr schwach ausgeprägt ($r^2=0,15$).

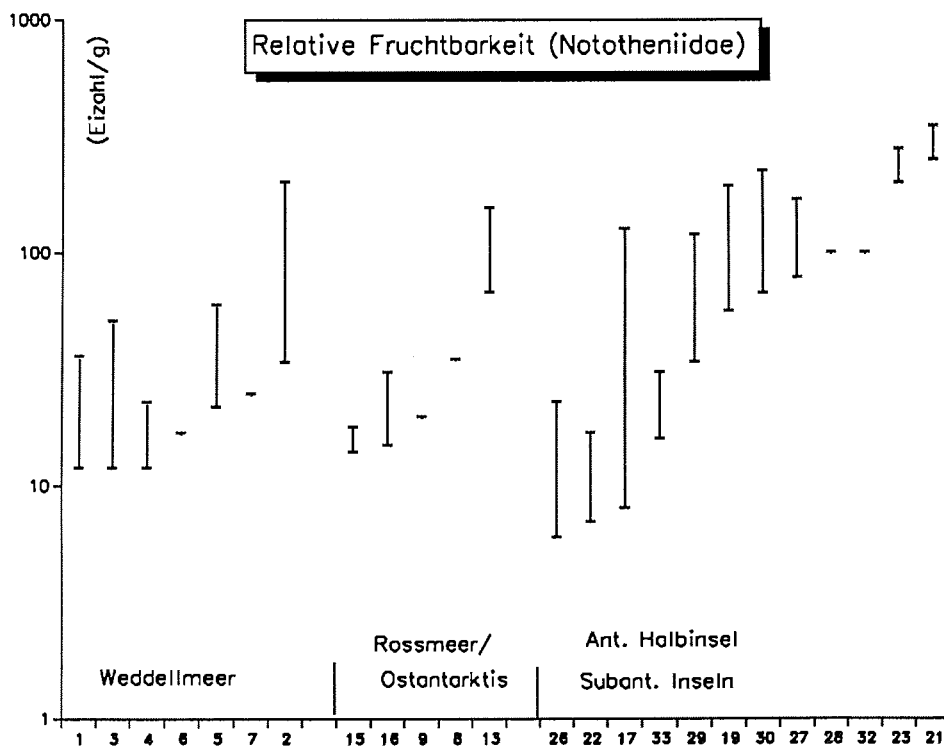


Abbildung 29: Relative Fruchtbarkeit (Oocyten/g Schlachtgewicht) antarktischer Nototheniidae. Fischarten in jedem Gebiet nach minimaler Oocytenzahl aufsteigend angeordnet. Die Balken verbinden den jeweiligen Minimal- und Maximalwert. Artencodes und Herkunft der Daten wie in Abbildung 28.

Eigrößen

Die antarktischen Fische haben im Vergleich zur Mehrzahl der Fische anderer Regionen zwar wenige, aber große Eier. Die Eigrößen der antarktischen Fische sind häufig nur von reifenden Oocyten bekannt. Hierdurch ergeben sich Unsicherheiten bezüglich der tatsächlichen Eigrößen zum Zeitpunkt des Laichens. Die jeweils größten Oocyten- bzw. Eidurchmesser aus der verfügbaren Literatur sind für einige Fischarten in **Tabelle 14** aufgelistet. Die maximalen Oocyten- bzw. Eidurchmesser der **Weddellmeerfische** liegen zwischen 2,0 mm (P. antarcticum) und 4,4 mm (Cryodraco antarcticus). Die mittleren Oocytengrößen (Mediane) der Bathydraconidae und Artedidraconidae im Weddellmeer liegen um 3 mm, die der Channichthyiden bei 4,4 mm. Die Oocytengrößen der Weddellmeerfische stimmen gut mit den Werten verwandter subantarktischer Arten überein (Harpagifer antarcticus: 2,5 mm (Daniels 1978); Parachaenichthys charcoti 3,2 mm (Bellisio 1965); Champscephalus gunnari 3-4 mm (Kock 1981); Chaenocephalus aceratus 4,4 mm (Kock und Kellermann 1991).

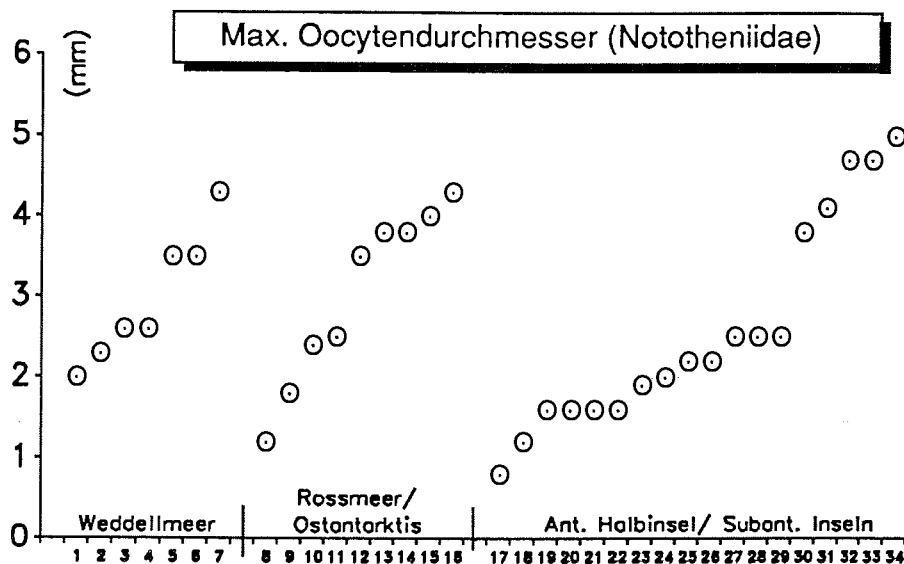


Abbildung 30: Maximale Oocytendurchmesser antarktischer Fische (Daten nach Tabelle 13 und aus Kock und Kellermann 1991). Arten: 1= P. antarcticum; 2= T. nicolaj; 3= T. lepidorhinus; 4= T. centronotus; 5= T. loennbergi; 6= P. hansonii; 7= T. eulepidotus; 8= N. neglecta; 9= P. antarcticum; 10= P. borchgrevinkii; 11= T. scottii; 12= P. hansonii; 13= T. tokarevi; 14= T. centronotus; 15= P. bernacchii; 16= D. mawsoni; 17= P. magellanica; 18= P. guntheri; 19= N. acuta; 20= N. kempii; 21= N. cyanobranchia; 22= N. angustifrons; 23= N. squamifrons; 24= N. mizops; 25= N. tchizh; 26= N. larseni; 27= N. gibberifrons; 28= T. newnesi; 29= N. nudifrons; 30= P. hansonii; 31= P. bernacchii; 32= N. neglecta; 33= D. eleginoides; 34= N. rossii.

Tabelle 14: Relative Fruchtbarkeit, Oocyten Durchmesser und relatives Gonadenvolumen (mm³/g) antarktischer Fische berechnet aus Literaturangaben (Ekau 1990; Kock und Kellermann 1991; Hubold unveröff.) Die Oocytenvolumen als Kugelvolumen ($\frac{4}{3}\pi r^3$). Gon.Vol= Eivolumen x Oocytenzahl/g. GSI_r = $(100/(\text{rel.Gon.Vol}+1000)) \times \text{rel.Gon.Vol.}$ (siehe Text).

Art	Gebiet	Eier/g		Oocyten- größe (mm)	Eivol. (mm ³)	rel. Gon. Vol.		GSI _r	
		min (n)	max (n)			min (mm ³ /g)	max	min (%)	max (%)
Nototheniidae									
T. eulepidotus	Weddell Sea	12	36	4,3	41,6	499	1498	33	60
P. antarcticum	Weddell Sea	34	203	2,0	4,2	142	850	13	46
T. lepidorhinus	Weddell Sea	12	51	2,6	9,2	110	469	10	32
T. centronotus	Weddell Sea	12	23	3,8	28,7	345	661	26	40
T. loennbergi	Weddell Sea	22	60	3,5	22,4	494	1346	33	57
T. nicolai	Weddell Sea	17	17	2,3	6,4	108	108	10	10
P. hansonii	Weddell Sea	25	25	3,5	22,4	561	561	36	36
P. borchgrevinkii	Davis Sea	20	20	2,4	7,2	145	145	13	13
P. bernacchii	Ross Sea	35	35	3,9	31,0	1087	1087	52	52
P. antarcticum	Mawson Sea	68	157	1,8	3,1	208	479	17	32
P. hansonii	Adelie Land	14	18	3,5	22,4	314	404	24	29
D. mawsonii	Ross Sea	14	31	4,3	41,6	583	1290	37	56
N. nudifrons	S.Georgia	51	127	2,0	4,2	214	532	18	35
N. nudifrons	Elephant Is.	8	57	2,5	8,2	65	466	6	32
N. larseni	S.Georgia	140	195	2,0	4,2	586	816	37	45
N. angustifrons	S.Georgia	202	353	1,6	2,1	433	757	30	43
P. hansonii	S.Georgia	19	32	3,8	28,7	546	919	35	48
N. rossii	S.Georgia	8	24	5,0	65,4	523	1570	34	61
N. neglecta	Elephant Is.	7	17	4,7	54,3	380	924	28	48
N. kempii	S.Orkneys	78	170	1,6	2,1	167	364	14	27
N. gibberifrons	S.Georgia	34	104	2,5	8,2	278	850	22	46
D. eleginoides	Burdwood B.	16	31	4,7	54,3	869	1684	47	63
N. cyanobranchia	Kerguelen	100	100	1,6	2,1	214	214	18	18
N. squamifrons	S.Georgia	67	159	1,9	3,6	241	571	19	36
P. guntheri	S.Georgia	200	280	1,2	0,9	181	263	15	20
Artedidraconidae									
A. shackletoni	Weddell Sea	9	16	3,2	17,2	154	274	13	22
A. loennbergi	Weddell Sea	16	16	3,7	26,5	424	424	30	30
Pogonophryne sp.	Weddell Sea	7	11	2,8	11,5	80	126	7	11
H. antarcticus	S.Orkneys	76	100	2,6	9,2	699	920	41	48
Bathydraconidae									
R. glacialis	Weddell Sea	21	27	4,3	41,6	874	1123	47	53
G. australis	Weddell Sea	21	21	3,1	15,6	327	327	25	25
A. nudiceps	Weddell Sea	16	16	2,6	9,2	147	147	13	13
C. mawsonii	Weddell Sea	10	11	3,6	24,4	244	269	20	21
P. georgianus	S.Georgia	9	13	4,0	33,5	301	435	23	30
Channichthyidae									
C. hamatus	Weddell Sea	5	8	4,1	36,1	180	289	15	22
C. dewitti	Weddell Sea	8	8	3,6	24,4	195	195	16	16
C. myersi	Weddell Sea	8	20	4,2	38,8	310	776	24	44
C. antarcticus	Weddell Sea	7	7	4,4	44,6	312	312	24	24
N. ionah	Mawson Sea	3	5	4,0	33,5	101	168	9	14
C. hamatus	Mawson Sea	4	5	4,9	61,6	246	308	20	24
C. wilsoni	Cosmon.Sea	1	4	5,0	65,4	65	262	6	21
C. gunnari	S.Georgia	12	31	4,0	33,5	402	1038	29	51
C. aceratus	S.Georgia	4	7	4,4	44,6	178	312	15	24
P. georgianus	S.Georgia	4	7	4,5	47,7	191	334	16	25
C. rastropinosus	S.Shetlands	4	6	5,0	65,4	262	393	21	28
C. rhinoceratus	Kerguelen	10	14	4,5	47,7	477	668	32	40

Bei den Nototheniiden variieren die Eigrößen (maximale Oocyten Durchmesser) der Arten in den drei betrachteten geographischen Gebieten (Weddellmeer, sonstige Hochantarktis, Subantarktis) jeweils über ein weites Größenspektrum (**Abbildung 30**). Die größten Eidurchmesser (5 mm) kommen bei den subantarktischen Arten N. r. rossii und N. r. marmorata, D. eleginoides und N. neglecta vor. Von den hochantarktischen Arten haben T. eulepidotus, D. mawsoni und P. bernacchii sehr große Eier. Eine signifikante meridionale Zunahme der Eigrößen von den subantarktischen zu den hochantarktischen Arten läßt sich aus dem begrenzten Datensatz (Tabelle 14) nicht nachweisen (U-Test, $p=0,23$ einseitig). Intraspezifische Unterschiede in den Eigrößen konnten für Weddellmeerfische bisher nicht beschrieben werden.

Die Eigrößen der Weddellmeerfische sind mit der absoluten Fruchtbarkeit nicht korreliert (Werte aus Tabellen 13/14; $r^2=0,03$). Dies mag zum Teil an den Messungen an nicht voll ausgereiften Oocyten liegen, hängt aber vermutlich vor allem mit den sehr unterschiedlichen Größen der Fische zusammen. Die großen fruchtbaren Arten (Dissostichus, Notothenia) haben gleichzeitig die größten Oocyten. Der negative Zusammenhang zwischen Oocytengröße und **relativer** Fruchtbarkeit ist hingegen mit $r^2=0,8$ deutlich. Fische vergleichbarer Größen haben bei hoher Eizahl kleinere Eier als Fische mit geringer Eizahl.

Eier antarktischer Fische sind relativ zu denen anderer Meeresfische groß. Mit Durchmessern zwischen 2 und 5 mm liegen sie deutlich über den typischen Eigrößen borealer mariner Fische von 0,6-2,2 mm (Hempel 1979). Die aus großen Eiern schlüpfenden großen Larven haben ein breiteres Nahrungsspektrum und können länger hungern (Blaxter und Hempel 1963). Die Größe der Eier erhöht damit die Überlebensrate der Larven im stark saisonalen Lebensraum. Große Eier haben generell lange Inkubationszeiten, während der die Eier einem Mortalitätsrisiko durch Laichräuber ausgesetzt sind. Allerdings gibt es auch unter den antarktischen Fischen große Unterschiede in den Eidurchmessern, die auf sehr verschiedene Reproduktionsstrategien hinweisen. Diese Unterschiede sind nicht einfach den geographischen Regionen zuzuordnen.

Gonadenwachstum und Laichzeiten

Der jährliche Zyklus des Gonadenwachstums antarktischer Fische ist durch eine mehrmonatige Ruhephase gekennzeichnet, während der das Gewicht des Ovars nur etwa 2-3 % des Körpergewichtes beträgt. Vor dem Laichen steigt das Gonadengewicht dann auf ca. 20-30% oder sogar über 50% des Gesamtgewichtes an (Everson 1970; Butskaya und Faleeva 1987; Kock und Kellermann 1991). Dieser Prozentwert ("Gonadosomatischer - Index", GSI) kann unter bestimmten Bedingungen als Maß

für die Laichbereitschaft einer Population verwendet werden (Kock und Kellermann 1991). Ein hoher GSI ist typisch für Fische mit einmaliger jährlicher Laichabgabe (Blaxter 1969).

Die im Weddellmeer im Frühjahr und Sommer gefangenen Fische weisen relativ geringe Gonadengewichte mit GSI Werten deutlich unter 20 auf (Ekau 1990) und sind damit nicht laichreif. Lediglich Artedidraco shackletoni, Cygnodraco mawsoni, Chionodraco myersi, Cryodraco antarcticus, Trematomus centronotus, und Trematomus eulepidotus können GSI Werte um oder über 20 im Frühjahr oder Sommer im Weddellmeer zeigen. In ostantarktischen Schelfgebieten und im Rossmeer wurden im Sommer GSI Werte um 20 auch bei den Arten P. hansonii und P. bernacchii beobachtet (Dearborn 1965b; Hureau 1970; Andriashev *et al.* 1979 zit. in Kock und Kellermann 1991). Diese sehr vereinzelt Beobachtungen hoher Gonadengewichte lassen noch keine endgültigen Angaben über die Laichzeiten der hochantarktischen Fischarten zu. Die zumeist geringe Ausformung der Gonaden zwischen Oktober und Februar deutet jedoch darauf hin, daß die Mehrzahl der Arten nicht während des Frühjahrs und Sommers im Weddellmeer laicht.

Das Laichverhalten der Weddellmeerfische

Direkte Beobachtungen zur Eiablage bei Weddellmeerfischen konnten bisher nicht durchgeführt werden. Die Dauer der Inkubationszeiten ist weitgehend unbekannt. Einige wenige Ergebnisse aus direkten Tauchbeobachtungen (im Flachwasser der Antarktischen Halbinsel), Feldexperimenten und Laboruntersuchungen in verschiedenen antarktischen Meeresgebieten sind in **Tabelle 15** gelistet. Die Darstellung in **Abbildung 31** zeigt, daß die Inkubationszeiten der großen (>4 mm) Eier von N. neglecta und N. rossii auf den nördlichen Inselfelshen (Kerguelen und Südgeorgien) bei 2,5 und 3°C etwa so lang sind wie die der kleinen Eier (2 -2,5 mm) von P. antarcticum (Weddellmeer) und H. bispinis (Antarktische Halbinsel) bei Minustemperaturen. Die Entwicklungszeiten verlängern sich bei N. neglecta bei niedrigen Temperaturen auf den S. Orkney Schelf von 100 auf 150 Tage (White *et al.* 1982). Die großen Eier von T. eulepidotus haben bei niedrigen Temperaturen Entwicklungszeiten von mindestens 130 - 160 Tagen (ab Gastrulastadium; Ekau 1989).

Tabelle 15: Inkubationszeiten von Eiern einiger antarktischer Fischarten.

Art	Eidurchmesser (mm)	Temperatur (°C)	Inkubationszeit (Tage)	Quelle
<i>T. eulepidotus</i>	4,3	0	131-159 v Gastrula	Ekau 1989
<i>N. neglecta</i>	(>4)	+2/+3	103	White et al. 1982
<i>N. neglecta</i>	(>4)	-1,8/-1	150	White et al. 1982
<i>N. r. rossii</i>	4,1	+3,1	70-100	Camus und Duhamel 1985
<i>N. nudifrons</i>	2-2,5	-0,7	124	Hourigan und Radtke 1989
<i>H. bispinis</i>	2,0	-1,8/-1	98-126	Daniels 1978
<i>P. antarcticum</i>	2,0	-1,8	100	Hubold unveröff.

Die Eientwicklung der antarktischen Fische scheint sowohl temperatur- als auch größenabhängig zu sein und folgt damit dem generellen Schema der Knochenfische (Blaxter 1969, Hempel 1979). Die Mehrzahl der Fische des Weddellmeeres mit Eigrößen von 3 - 4 mm dürfte bei Temperaturen um -1,8°C sehr lange Inkubationszeiten haben.

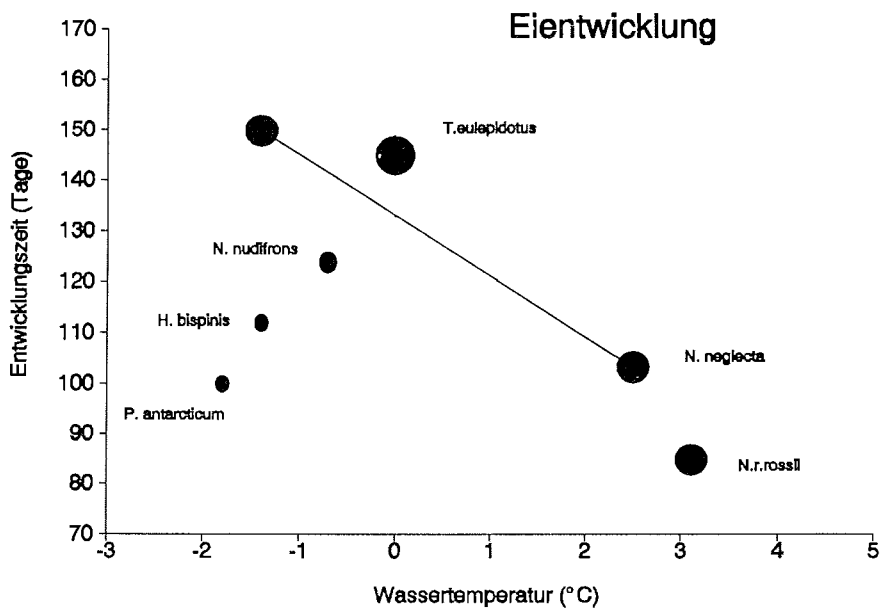


Abbildung 31: Inkubationszeiten antarktischer Fischeier in Abhängigkeit von der Temperatur. Daten aus Tabelle 15

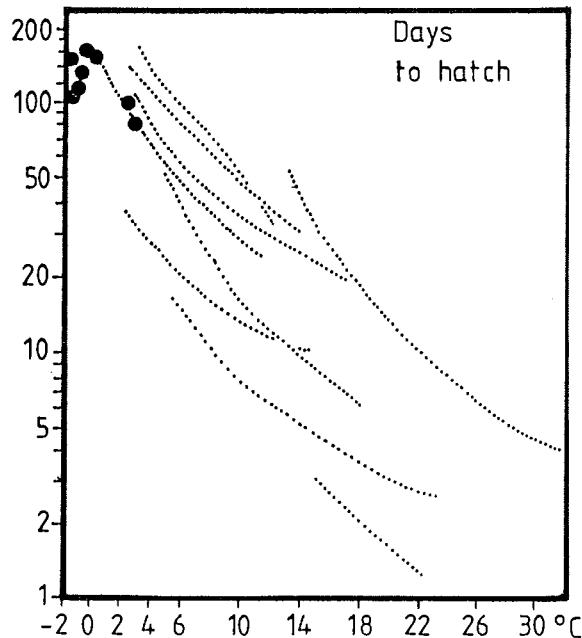


Abbildung 32: Inkubationszeiten antarktischer Fischeier (gefüllte Kreise) im Vergleich mit temperaturabhängigen Entwicklungszeiten borealer Arten (gestrichelte Linien; verändert nach Blaxter 1969)

Unter der vereinfachenden Annahme einer linearen Temperaturabhängigkeit der Inkubationszeiten läßt sich aus den beiden Werten von *N. neglecta* eine Bezugslinie ableiten (Abbildung 31) aus der sich die Eientwicklungszeiten bei verschiedenen Temperaturen abschätzen lassen. Für *T. eulepidotus* ergibt sich ausgehend von 131 bis 160 Tagen Entwicklung im Labor bei 0°C (Ekau 1990) eine Inkubationszeit in situ von mindestens 180 Tagen bei -1,8°C. Indirekte Beobachtungen von Laichzeiten und Schlupfzeitpunkten verschiedener Arten bei Südgeorgien (North und White 1987) bestätigen Eientwicklungszeiten von drei bis sechs Monaten.

Die Eientwicklungszeiten der Weddellmeerfische entsprechen denen borealer oder arktischer Salmoniden mit ähnlich großen Eiern und deren Temperaturabhängigkeit (Abbildung 32). Die antarktischen Fische zeigen damit **keine Temperaturkompensation** der Eientwicklungszeiten. Die sehr langen Eientwicklungszeiten dürften in der Anpassung der Fische an das Leben im polaren Meer einen kritischen Faktor darstellen. Eine Verkürzung der Entwicklungszeit bei einigen Arten kann offenbar nur durch Verringerung der Eigröße, nicht aber durch beschleunigte Entwicklungsraten erreicht werden. Kleine Eier und damit kleine Larven sind in den Polargebieten aber die Ausnahme. Die Vorteile großer Eier für das Überleben der Fischbrut in polaren Gebieten stellt Marshall (1953) ausführlich dar. So können z.B. die Entwicklungsraten größerer Larven aufgrund eines großen Dottervorrates beschleunigt sein.

Der relative Nahrungsbedarf ist erniedrigt, die Beweglichkeit der Larven im viskosen Wasser ist verbessert. Diese Vorteile überwiegen offenbar im Selektionsprozeß die Verluste durch die längere Entwicklung. Die Ausbildung großer Eier mit langer Entwicklungszeit erfordert daher Anpassungen (z.B. Brutpflege), die zur Verringerung der Eimortalität beitragen können. Diese Anpassungen können zusätzliche Energien binden, die für andere Stoffwechsellleistungen (z.B. Wachstum) nicht zur Verfügung stehen.

Von einigen subantarktischen Arten ist bekannt, daß sie eine intensive Brutpflege betreiben. Taucherbeobachtungen an der Antarktischen Halbinsel belegen dies bei Harpagifer antarcticus (Daniels 1978), Pagothenia bernacchii (Moreno 1980) und Nototheniops nudifrons (Hourigan und Radtke 1989). Aufgrund ihrer Verwandtschaft mit den perciformen Fischen und einer zumeist demersalen Lebensweise könnte Brutpflege auch im Fortpflanzungsverhalten der hochantarktischen Notothenioidei durchaus häufig vorkommen. Vor allem Artedidraconiden und einige Bathydraconiden haben Eizahlen von weniger als 200 bis 2000 Eiern/Weibchen. Diese geringen Eizahlen sind deutliche Hinweise auf Brutpflegeverhalten.

Pelagische Eier scheinen bei Fischen des Weddellmeeres nicht vorzukommen. In keinem der seit 1979 durchgeführten Planktonfänge im Schelfbereich wurden Fischeier gefunden; lediglich im zentralen Weddellmeer wurden gelegentlich Eier mesopelagischer Arten angetroffen. Während der mehrmonatigen Entwicklungszeit würden pelagische Eier im Küstenstrom vom Laichgebiet wegtransportiert und so die Rekrutierung auf dem östlichen und südlichen Schelf gefährdet. Ein Einfrieren in das auch im Winter laufend neugebildete Eis in der Küstenpolynya könnte überdies die Eier zerstören. Diese Mortalitätsfaktoren im Embryonalstadium könnten nur durch eine starke Erhöhung der Fruchtbarkeit ausgeglichen werden, auch wenn der Raubdruck durch die stark reduzierten Individuenzahlen von Makroplankton im winterlichen Pelagial (Hubold und Hempel 1987) stark reduziert ist. Die für eine pelagische Fortpflanzung erforderliche sehr hohe Eizahl kann von den Fischarten des Weddellmeeres wahrscheinlich nicht geleistet werden.

Von den wenigen untersuchten Arten zeigten lediglich die Oocyten von P. antarcticum aufgrund ihrer wenig robusten Eihüllen Anzeichen für eine mögliche pelagische Entwicklung (Faleeva und Gheracimchoc 1988). Weit entwickelte P. antarcticum Eier wurden jedoch im Weddellmeer Anfang November in Mägen benthosfressender T. scotti und T. centronotus gefunden, die zwischen oder auf der aus Schwämmen und Bryozoen bestehenden Epifauna leben (Hubold 1990). Die Eier könnten sich demnach in Bodennähe schwebend oder leicht angeheftet an aufragenden Benthosorganismen wie Bryozoen und Schwämmen entwickeln, wo sie von T. centronotus und T. scotti erbeutet werden. Der bei Vestkapp und Kapp Norvegia festgestellte langsame, bodennahe Gegenstrom zum Küstenstrom (s. S. 15) kann

bodennah driftende Eier und Larven während ihrer mehrmonatigen Entwicklung auf dem Schelf und am Schelfabhang entlang nach Nordosten transportieren. In den tiefen küstensenkrechten Grabentiefen entstehen stationäre Wirbel, die als Retentionsstrukturen für driftende Eier dienen können. Die auffällige Konzentration junger P. antarcticum Larven in der Nähe der Gräben spricht für einen solchen Mechanismus (Hubold 1984). Auch ein Abläichen an der Unterseite der Schelfeise über Grabentiefen und Entwicklung der Eier unter dem Festeis ist denkbar.

Die in denselben Fischmägen auftretenden Channichthyideneier (Chionodraco myersi und Pagetopsis maculatus) lassen auf die Existenz weiterer Arten mit benthopelagisch driftenden oder epibenthisch angehefteten Eiern schließen. Beide Channichthyidenarten leben räuberisch von Pleuragramma und sind durch das gemeinsame Vorkommen ihrer Eier bereits in ihrem frühesten Lebensabschnitt an die Lebensgeschichte ihrer Nahrungsart angepaßt (Marshall 1953; Hubold und Ekau 1989; Hubold 1990).

Gonadenentwicklung bei Pleuragramma antarcticum

Die Gonaden von P. antarcticum befinden sich im Sommer (Januar / Februar) bei Ovariengewichten von 0,3 bis 1,7 g (Mittel: 0,8; mittlerer GSI: 1,3 %) im "Ruhestadium". Der größte Teil (50 - 90%) der 15 000 bis 60 000 unterscheidbaren Oocyten hat einen Durchmesser, der um einen Modalwert von 0,12 mm streut (**Abbildung 33**). Bereits in diesem Stadium sind jedoch die Oocyten für die kommende Laichperiode deutlich erkennbar: Von der Hauptmasse abgesetzt findet sich in der Gonade eine kleinere Anzahl von 1700 bis 13 000 Oocyten von 0,46 mm (0,38 bis 0,63 mm) Durchmesser.

Größere Fische haben einen etwas höheren Anteil großer Oocyten: 50% der Varianz der Oocytenzahl in der größeren Gruppe wird durch die Fischlänge (bzw. das Fischgewicht) erklärt ($r^2=0,49$ bzw. $0,50$; lin. Reg. für Länge bzw. Gewicht). Die Anzahl der Oocyten in der 0,5 mm Fraktion bestimmt das Gonadengewicht ($r^2=0,78$; **Abbildung 34**).

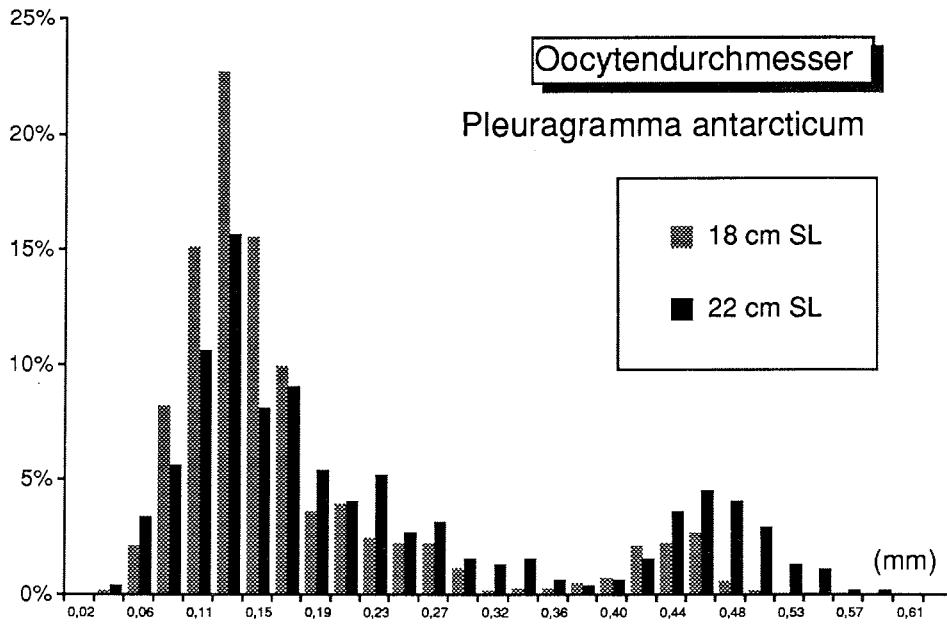


Abbildung 33: Prozentuale Häufigkeitsverteilung von Oocytengrößen zweier ausgewählter P. antarcticum aus dem südlichen Weddellmeer (78°S Gould Bay, 5.2.1985)

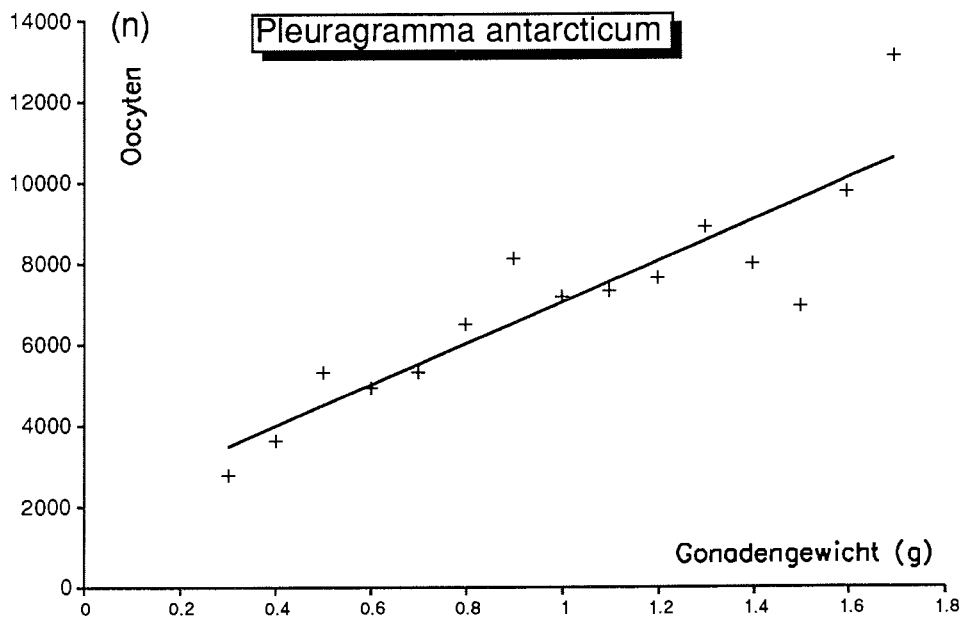


Abbildung 34: Beziehung zwischen Gonadengewicht (g) und Anzahl reifender Oocyten (Fraktion > 0,4 mm) bei 63 Pleuragramma antarcticum aus dem südlichen Weddellmeer (Polarstern ANT I und III, Feb. 1983 und 1985)

Die Größe der Oocyten in der großen Fraktion ist dagegen bei verschiedenen Individuen sehr einheitlich und korreliert nicht mit dem Gonadengewicht ($r^2=0,05$), jedoch mit dem gonado-somatischen Index ($r^2=0,53$). In diesem "Ruhestadium" der Ovarentwicklung werden also zunächst Eizellen aus der 0,1 mm Gruppe bis zu einer Größe von etwa 0,5 mm entwickelt. Die Zahl der großen Oocyten nimmt bis zum Ende des Sommers nur noch geringfügig zu: Bereits im Februar betragen die Zahlen der abgesonderten Oocyten im Weddellmeer im Mittel 6750 (95% VB = 6016 bis 7485 Oocyten; $n=52$); im März findet man bei Fischen in der Ostantarktis 4000 bis 17000 (Mittel: 7500) große Oocyten (Gheracimhook 1987, Faleeva und Gheracimhook 1988).

Im Spätsommer beginnen die Oocyten sich zu vergrößern und erreichen im März in der Ostantarktis bereits Größen von 0,7 - 0,8 mm (Gheracimhook 1987). Der GSI steigt dabei zunächst nur auf 3,2 % (Gheracimhook, pers. Mittlg.). Erst im späteren Herbst und Winter wachsen die Oocyten auf ihre Endgröße von 1,6 bis 1,8 mm heran (Faleeva und Gheracimhook 1987); abgelegte Eier von P. antarcticum haben kurz vor dem Schlupf einen Durchmesser von ca. 2 mm (Hubold 1990). Die mittlere Gonadenmasse bei der Eiablage muß demnach ein Vielfaches des im Februar und März beobachteten GSI Wertes betragen. Bei einem Oocytendurchmesser von 1,8 bis 2 mm (Laichzeit) läßt sich ein GSI kurz vor dem Laichen von etwa 13 - 46% des Körpergewichtes (ohne Gonaden) schätzen (Tabelle 14). Damit liegt der GSI von P. antarcticum im Bereich der anderen kontinental-antarktischen und subantarktischen Nototheniiden (Abbildung 35).

Bei einem linearen Oocytenwachstum von 0,2 mm/Monat (als Extrapolation des Zuwachses von Februar bis März) könnte die Laichreife etwa im August erreicht sein. Faleeva und Gheracimhook (1988) gehen von einer Laichzeit im Winter oder Frühjahr in der Ostantarktis aus. Direkte Beobachtungen über das Laichen von P. antarcticum oder anderer hochantarktischer Fische wurden bisher nicht bekannt. Bei einem festgestellten Schlupfzeitpunkt um Mitte November (Hubold 1990) erscheint die Schätzung des Laichzeitpunktes im August und eine dreimonatige Inkubationszeit als durchaus realistisch.

Die Lage der Laichgebiete entlang der Küste des östlichen Schelfs impliziert, daß ein großer Teil des im Sommer im Süden festgestellten Pleuragramma Bestandes eine saisonale Laichwanderung nach Nordosten vollzieht. Die Wanderung erfolgt entgegen der Strömungsrichtung des Küstenstromes im Sommer und Herbst, so daß im Winter (August) die Laichgebiete bei Vestkapp, Kapp Norvegia und weiter östlich erreicht werden. Die Tiere gelangen nach dem Laichgeschäft mit dem Küstenstrom wieder in die südlichen Schelfgebiete. Zum Schlupfzeitpunkt der Brut im November befinden sich in den nordöstlichen Laichgebieten keine adulten P. antarcticum; es wurden dort lediglich geringe Anzahlen juveniler Fische gefangen (Ekau et al. 1987).

Reproduktionsaufwand

Das Produkt aus maximaler Oocytengröße (in mm^3) und relativer Fruchtbarkeit (Oocyten/g) stellt als relatives Gonadenvolumen ($\text{mm}^3 \text{g}^{-1}$) ein vergleichbares Maß für den Reproduktionsaufwand dar. Unter der vereinfachenden Voraussetzung, daß das Volumen der Gonade ihrem Gewicht direkt proportional ist ($\text{mm}^3 \text{g}^{-1} \approx \text{mg g}^{-1}$), kann das relative Gonadenvolumen als volumenbezogener gonadosomatischer Index (GSI_v) ausgedrückt werden ($\text{GSI}_v (\%) = (100/(\text{Gon.Vol}+1000)) \times \text{Gon.Vol}$).

Das Gonadenvolumen g^{-1} Körpergewicht (Schlachtgewicht ohne Gonaden) beträgt bei den aufgelisteten Arten (**Tabelle 14**) 100 bis $1500 \text{ mm}^3 \text{g}^{-1}$, das entspricht (bei Gleichsetzung von Volumen und Masse) 10 bis 60% des Gesamtgewichtes der Fische. Der GSI der einzelnen Arten dürfte zur Laichzeit in diesem Bereich liegen. Kock und Kellermann (1991) vermuten, daß ein GSI von mindestens 20-30% für die Mehrzahl antarktischer Fische typisch ist. Auch höhere GSI Werte von 30-50% wurden gefunden (N. r. rossii). Aufgrund der Unsicherheiten bei der Größenschätzung der Oocyten und wegen des sehr geringen Stichprobenumfangs läßt sich bei den meisten Weddellmeerarten der Reproduktionsaufwand noch nicht zuverlässig beurteilen. Bei den Trematomus und Pagothenia Arten des Weddellmeeres sind maximale Oocytendurchmesser von weniger als 3 mm wohl unterschätzt, da die Probennahme zum Zeitpunkt relativ geringer Reife im Sommer erfolgte (Ekau 1988, 1990). Die verbleibenden Arten (einschließlich P. antarcticum) weisen relative Gonadenvolumina von 150 bis $1500 \text{ mm}^3 \text{g}^{-1}$ Schlachtgewicht auf. Die kleineren Eidurchmesser von P. antarcticum werden durch die hohe relative Eizahl zu einem Teil kompensiert. Das relative Gonadenvolumen ist bei den Trematomus Arten (T. eulepidotus, T. loennbergi) jedoch größer als bei Pleuragramma und auch größer als bei den Pagothenia Arten.

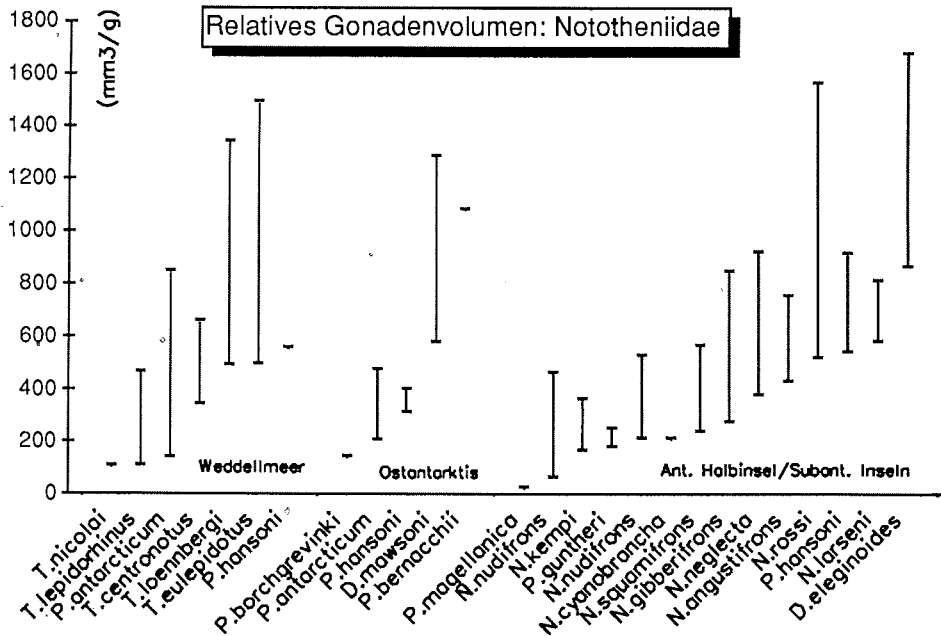


Abbildung 35: Relative Gonadenvolumen antarktischer Nototheniidae nach Regionen. Werte der Tabelle 14.

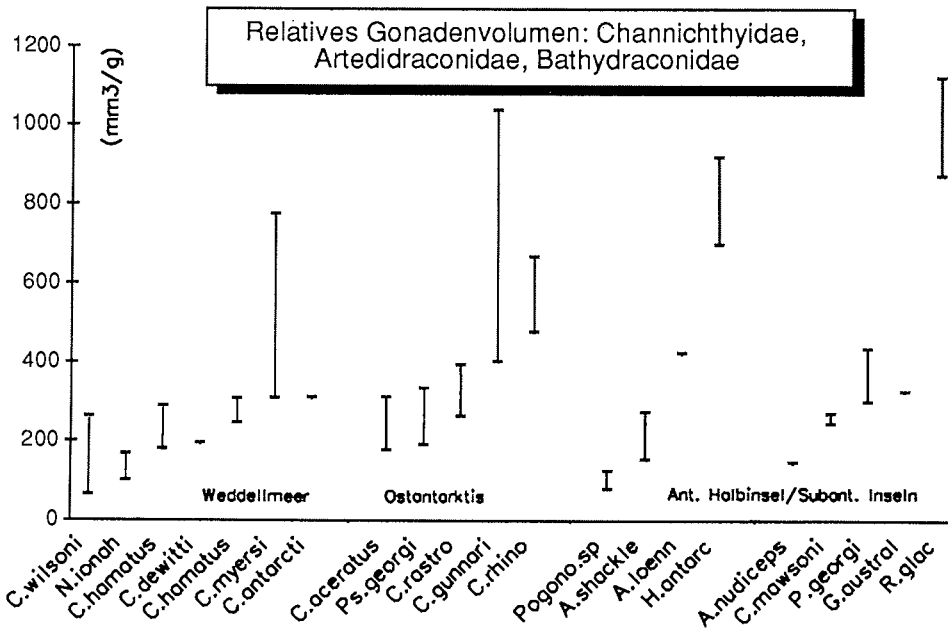


Abbildung 36: Relative Gonadenvolumen antarktischer Channichthyidae, Artedidraconidae und Bathydraconidae. Werte nach Tabelle 14

Regionale Unterschiede sind bei der kontinental-antarktischen Art P. hansonii, für die Fruchtbarkeitsdaten verschiedener Gebiete vorliegen, nicht festzustellen (**Tabelle 14**). Dem geringeren Gonadenvolumen von P. antarcticum in der Ostantarktis liegt bei ähnlicher Fruchtbarkeit ein geringerer Oocytendurchmesser zugrunde (Faleeva und Gheracimchoc 1987); für das Weddellmeer wurde der Durchmesser der abgelaichten Eier verwendet (Hubold, unveröff.), so daß dieser Wert eher überschätzt ist.

Bei den subantarktischen Arten N. nudifrons und N. larseni bestehen interessante Unterschiede zwischen den Populationen Südgeorgiens und der Süd-Orkney Inseln. Die südlicheren Populationen haben jeweils ein geringeres relatives Gonadenvolumen. Dies stimmt mit der Beobachtung der Abnahme der Fruchtbarkeit dieser Arten nach Süden überein (Kock und Kellermann 1991), die offenbar nicht durch die Eigröße kompensiert wird.

Artedidraconiden, Bathydraconiden und Channichthyiden wurden nur in geringem Umfang im Weddellmeer auf ihre Fruchtbarkeit untersucht. Die wenigen Daten, die z.T. nur auf einer einzigen Probe beruhen, können nicht mehr als einen ersten Eindruck von den Reproduktionsparametern geben. Hiernach scheinen bei allen Arten der drei Familien weitaus **geringere** relative Gonadenvolumina vorzukommen als bei den Nototheniiden. Trotz der vor allem bei den Channichthyiden sehr großen Eidurchmesser ist aufgrund der geringen relativen Fruchtbarkeit der Gesamtaufwand für die Reproduktion bei diesen Taxa nicht hoch.

Die regionalen Unterschiede des Reproduktionsaufwandes der Nototheniidenarten der Subantarktis und der Hochantarktis sind aus dem vorhandenen Datenmaterial nicht statistisch abzusichern (U-Test $p=0,82$). Allerdings sind die relativen Gonadenvolumen der nicht-nototheniiden Arten signifikant kleiner als die der hochantarktischen und subantarktischen Nototheniiden (U-Test $p<0,05$). Regional weisen die Channichthyiden und Bathydraconiden der subantarktischen Gebiete etwas höhere Gonadenvolumina als die Weddellmeerarten auf: C. gunnari 324-613 mm³/g; C. aceratus 217-489 mm³/g; Parachaenichthys georgianus 368 mm³/g (berechnet nach Daten von Kock und Kellermann 1991). Auch diese Gonadenvolumina liegen jedoch immer noch deutlich unter denen der Nototheniiden.

Zusammenfassung

Die gonadosomatischen Indices der Weddellmeerfische liegen am oberen Ende der für Knochenfische typischen Werte von 5-30% und ähneln dem Aufwand der z.B. von Cypriniden und Salmoniden für die Fortpflanzung betrieben wird (Wootton 1990). Hohe GSI Werte sind typisch für Fische mit einem einzigen Laichvorgang pro Jahr. Einige der borealen Arten haben nur eine kurze Lebensdauer oder laichen sogar nur einmal im Leben (z.B. Pazifische Lachse *Oncorhynchus* spp.). Dagegen betreiben die antarktischen Fische nach einer relativ langen Juvenilphase von 3 - 9 Jahren einen hohen Reproduktionsaufwand über eine lange adulte Lebensspanne. Da die jährlich für die Reproduktion aufgewendete Energie bei den Antarktischen gegenüber Arten borealer Meere offenbar nicht verringert ist, wird die über die Lebensspanne integrierte gesamte **Reproduktionsleistung deutlich höher** als bei den meisten Fischen gemäßigter Breiten. Bei einem insgesamt reduzierten Stoffwechsel gewinnt damit der Aufwand für die Reproduktion in der Energiebilanz der Fische eine große Bedeutung.

Die Eier hochantarktischer Fischarten benötigen für ihre Entwicklung je nach Größe zwischen drei und sechs Monate, und zeigen damit keine Kältekompensation der Inkubationsgeschwindigkeit. Die Entwicklungszeiten folgen der Temperaturabhängigkeit borealer und arktischer Fischarten. Die sehr langen Entwicklungszeiten besonders der für die Überlebensfähigkeit der Larven günstigen großen Eier bedeutet ein hohes Mortalitätsrisiko durch Freßfeinde. Brutpflege- und Brutvorsoorgeverhalten dürfte aus diesem Grund bei den Weddellmeerfischen weit verbreitet sein. Der nach dem gonadosomatischen Index geschätzte Reproduktionsaufwand antarktischer Fische liegt im oberen Bereich dessen, was boreale Fische aufwenden. Zum metabolischen Reproduktionsaufwand, der für die Bereitstellung der Eisubstanz benötigt wird, kommt ein möglicherweise erheblicher Aufwand für Brutpflegeaktivität. In Konkurrenz zu den anderen Stoffwechselleistungen kann bei begrenzter verfügbarer Energie die Reproduktion zur Verminderung der Wachstumsleistungen beitragen. Die Channichthyiden, deren Wachstum bei gleichen Umweltbedingungen besser als das der Nototheniiden ist, zeigen einen verhältnismäßig geringen Reproduktionsaufwand.

Larvenökologie

Zusammensetzung des Ichthyoplanktons

Von den mehr als 75 Fischarten des Weddellmeeres wurden in pelagischen Netzfängen bisher 23 Arten gefunden (Hubold 1990). Die Gesamtartenzahl im Pelagial des Weddellmeeres ist damit ebenso hoch wie die subantarktischer Gebiete. Mit ähnlichem Aufwand wurden im Bereich der Antarktischen Halbinsel 22 Ichthyoplanktonarten gefangen (Kellermann und Kock 1988). Die Tendenz, pelagische Larvenformen auszubilden, ist in den Familien sehr unterschiedlich ausgeprägt: Den höchsten Artenanteil pelagischer Larven haben die Channicht-hyiden mit acht von zehn Arten. Bei den Nototheniiden wurden von 17 vorkommenden Arten 10 mit pelagischen Stadien gefunden und bei den Bathydraconiden 6 von 12. Nur zwei der etwa 14 Artedidraconidenarten haben pelagische Larven. Mit dem Verzicht auf pelagische Larvalformen wird die starke Einbindung der Artedidraconiden in den benthischen Lebensraum deutlich; diese Gruppe weist dementsprechend die geringsten absoluten Fruchtbarkeiten auf (Tabelle 13 S. 93). Es ist anzunehmen, daß die Mehrzahl der Artedidraconidae Brutpflege betreibt und die wenigen, großen Jungfische in Bodennähe leben.

Die Fischbrut erreicht im Zooplankton des Weddellmeeres einen Biomasseanteil von ca. 1% (Boysen-Ennen *et al.* in Vorb.); in Bongonetzfängen auf dem südlichen Schelf kann der Anteil lokal wesentlich darüber liegen. Fischbrut stellt damit auf den kontinentalen Schelfen der Antarktis einen deutlich höheren Anteil am Plankton als in den zirkumantarktischen ozeanischen Bereichen (Hart, pers. Mittlg. in Hempel 1971). Häufigste Art im Weddellmeer wie auch in anderen kontinental-antarktischen Schelfmeeren ist *P. antarcticum*. Die Brut dominiert das Ichthyoplankton zu über 99% (Hubold 1985, 1990).

Zwischen ozeanischem (Tiefwasser) Lebensraum und Schelf besteht eine klare faunistische Trennung. Larven ozeanischer Arten (Myctophidae, Bathylagidae, Paralepididae) werden nicht auf dem Schelf angetroffen; Notothenioidei fehlen in Planktonfängen des zentralen Weddellmeeres (Hubold 1985). Lediglich im Bereich der Grabentiefen auf dem östlichen Schelf, wo die schwimmende Schelfeisdecke über 2000 m Wassertiefe reicht, vermischt sich ozeanisches und neritisches Ichthyoplankton.

Der eisfreie Sommer ist in den südlichen Schelfgebieten kurz. Vor November finden sich im Oberflächenplankton nur wenige Organismen. Dezember und Januar sind die Monate mit abundantem Oberflächenplankton; bereits im Februar wandern einige Copepoden wieder in die Tiefe (Hubold und Hempel 1987; Schnack-Schiel *et al.* im Druck). Die auf kleines Zooplankton angewiesene Fischbrut muß rechtzeitig

zum Beginn der Produktionsperiode im November im Plankton erscheinen, und ihre Entwicklung muß mit der der Zooplanktonorganismen schritthalten. Die sommerliche Oberflächengemeinschaft des Ichthyoplanktons wird daher durch schnelle Entwicklung und Veränderung gekennzeichnet sein.

Saisonale Veränderungen im Ichthyoplankton

Planktonfänge aus dem südlichen Weddellmeer liegen für die Monate Oktober/November und Januar/Februar vor. Am Ende des antarktischen Winters (**Oktober**) leben im Pelagial des Weddellmeeres sieben Fischarten (**Tabelle 16**). Dottersacklarven der nicht-notothenioiden Arten Macrourus holotrachys und Muraenolepis microps kommen vereinzelt in tieferen Wasserschichten (1000-500 m) über dem äußeren Schelfhang (Bodentiefe >2500 m) vor. Diese nördlichen Arten nutzen für ihre Reproduktion offenbar das warme Tiefenwasser, das es ihnen ermöglicht, ihre Verbreitung bis in das südliche Weddellmeer auszudehnen und sich hier auch fortzupflanzen.

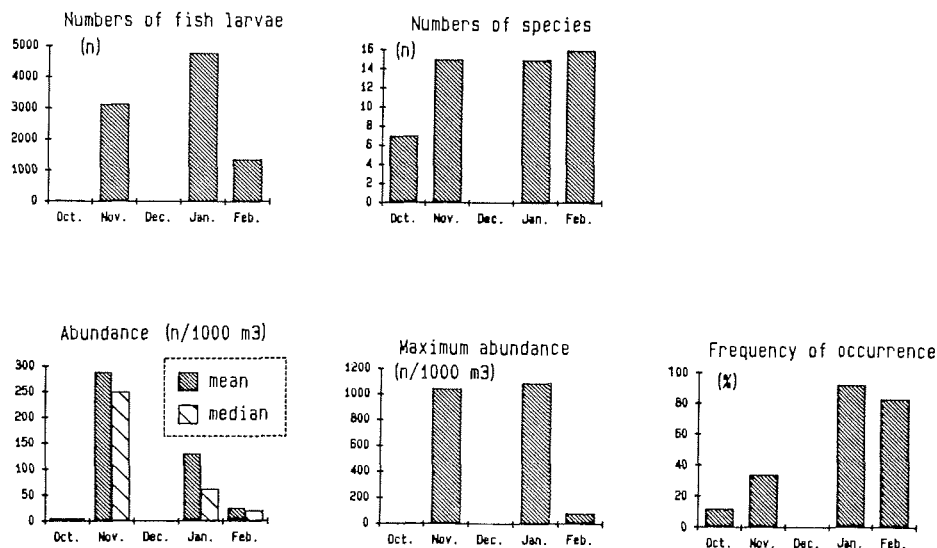


Abbildung 37: Monatliche Veränderung des Fischbrutauftommens im Weddellmeer. a: Anzahl gefangener Larven; b: Anzahl der Arten; c: Abundanz; d: Maximale Abundanz; e: prozentualer Anteil positiver Fänge (aus Hubold 1990)

Tabelle 16: Anzahlen, Längen und prozentuale Anteile der Fischbruttaxa im östlichen Weddellmeer (Vestkapp) zu verschiedenen Jahreszeiten (Okt/Nov. = Spätwinter/Frühjahr; Jan./Feb. = Sommer). Fänge aus Bongonetzen, RMT und Multinetz kombiniert. "J" = Juvenile Fische. Fett = Dottersacklarven (aus Hubold 1990, verändert)

Taxon	Oktober		November		Januar		Februar	
	n	SL (%)	n	SL (%)	n	SL (%)	n	SL (%)
Nototheniidae								
<i>Pleuragramma antarcticum</i> J	27	38 (61)	133	38 (4)				
<i>Pleuragramma antarcticum</i>			2949	9 (89)	4656	15 (97)	1217	19 (89)
<i>Trematomus centronotus</i>	9	18 (21)	1	18 (<1)				
<i>Trematomus scotti</i>					12	11 (<1)	17	15 (1)
<i>Trematomus lepidorhinus</i>					3	17 (<1)	5	19 (<1)
<i>Trematomus eulepidotus</i>					2	33 (<1)	6	50 (<1)
<i>Pagothenia brachysoma</i>					1	30 (<1)		
<i>Aethotaxis mitopteryx</i>			8	15 (<1)	3	20 (<1)		
Channichthyidae								
<i>Chaenodraco wilsoni</i>	1	40 (2)	2	40 (<1)				
<i>Pagetopsis maculatus</i> J	3	40 (7)						
<i>Pagetopsis maculatus</i>			1	12 (<1)	7	18 (<1)	3	20 (<1)
<i>Pagetopsis macropterus</i>			2	36 (<1)				
<i>Cryodraco antarcticus</i>			4	30 (<1)	1	45 (<1)		
<i>Chionodraco myersi</i> J			1	58 (<1)				
<i>Chionodraco myersi</i>			33	19 (1)	8	28 (<1)	9	30 (<1)
<i>Dacodraco hunteri</i>					9	20 (<1)	7	22 (<1)
Bathyaconidae								
<i>Gerlachea australis</i>	1	26 (2)	3	44 (<1)				
<i>Racovitzia glacialis</i>			1	16 (<1)	8	20 (<1)	4	22 (<1)
<i>Prionodraco evansii</i>			1	13 (<1)	1	15 (<1)	1	26 (<1)
<i>Gymnodraco acuticeps</i>							1	41 (<1)
Artedidraconidae								
Artedidraconidae spp.			2	10 (<1)			2	17 (<1)
Macrouridae								
Macrouridae sp. J			1	50 (<1)				
Macrouridae sp.	1	10 (2)	1	10 (<1)			2	13 (<1)
Muraenolepidae								
<i>Muraenolepis microps</i>	2	7 (5)					1	10 (<1)
Bathylagidae								
<i>Bathylagus</i> sp.			1	10 (<1)	11	15 (<1)	14	16 (1)
Paralepididae								
<i>Notolepis</i> sp.			1	38 (<1)	66	30 (1)	66	35 (5)
Myctophidae								
<i>Electrona</i> sp.					9	14 (<1)	12	16 (<1)
Gesamt Individuen / Taxa	44 / 7		3145 / 15		4797 / 15		1367 / 16	

Im Oberflächenwasser des Schelfs wurden im Oktober ältere Postlarven von T. centronotus und G. australis von 18 - 26 mm Länge gefangen, die während des Winters geschlüpft sein müssen. Die übrige pelagische Fischfauna bestand aus überwinterten juvenilen P. antarcticum, Chaenodraco wilsoni und Pagetopsis maculatus des vorhergehenden Jahrgangs. Die Abundanzen des Ichthyoplanktons sind in dieser Jahreszeit insgesamt gering; in über 100 000 m³ filtriertem Wasservolumen wurden lediglich 44 Fische gefangen (Hubold 1990; **Tabelle 16**; **Abbildung 37a**).

Obwohl die Makroplanktondichte im Vergleich zum Sommer auf etwa 10% verringert war (Hubold und Hempel 1987), zeigten die überwinterten Juvenilen keine Anzeichen von Abmagerung oder ungewöhnlich niedrige Lipidgehalte (Hubold und Hagen in Vorb.). Ihre Nahrung bestand überwiegend aus calanoiden Copepoden, nicht jedoch wie im Sommer aus Euphausiaceen.

Im **November** finden sich 15 Fischarten im Plankton (**Abbildung 37b**; **Tabelle 16**). Neben den überwinterten Postlarven und Juvenilen wurden Dottersacklarven von Pagetopsis maculatus, Chionodraco myersi, Aethotaxis mitopteryx, sowie einige Bathydraconidae, Artedidraconidae, Macrouridae und Bathylagidae gefangen. Ab Mitte November schlüpfen im südöstlichen Weddellmeer bei Vestkapp P. antarcticum in großen Mengen; bis über 1000 Larven/1000 m³ wurden im Schlupfgebiet registriert (**Abbildung 37c**). Die Larven wurden zuerst in tiefen Wasserschichten unterhalb 500 m angetroffen. Innerhalb weniger Tage erschienen sie danach in Oberflächennähe, wo sie sich in der im Dezember schnell stabilisierenden Deckschicht konzentrieren.

Der Schlupfzeitpunkt der Pleuragramma-Larven (Mitte November) lag im Untersuchungsjahr (1986) deutlich **vor** dem Einsetzen der Frühjahrsstabilisierung und **vor** dem Beginn der Produktionsperiode im südöstlichen Weddellmeer. Das Pelagial war zu diesem Zeitpunkt beinahe frei von Phytoplankton (Elbrächter et al. 1987). Noch **vor** Pleuragramma schlüpften die räuberischen Channichthyidenlarven (Pagetopsis macropterus, Chionodraco myersi), deren Nahrung zu einem großen Teil aus Pleuragramma Larven besteht (Hubold und Ekau 1990; **Abbildung 38**).

Ebenfalls vor dem Beginn der Frühjahrsblüte werden cyclopide Copepoden aller Entwicklungsstadien an der Oberfläche angetroffen (Fransz 1988), und die Weibchen der calanoiden Copepoden Calanoides acutus wandern in die Deckschicht und legen Eier. Die Konsumenten der verschiedenen trophischen Ebenen sind durch ihr frühzeitiges Auftreten in der Lage, die einsetzende Frühjahrsproduktion ihrer Nahrungsorganismen ohne Zeitverzug zu nutzen. Die Dotterreserven ermöglichen der Fischbrut, Verzögerungen der einsetzenden Produktion, etwa durch veränderliche Eisbedeckung, zu überdauern: Die 7-12 mm großen P. antarcticum Larven überleben mehrere Wochen ohne Nahrung. An Bord gehälterte Larven hatten nach

3 Wochen ihren Dottervorrat nicht vollständig aufgezehrt (Hubold unveröff.). Von Harpagifer antarcticus sind fünf Wochen Überlebenszeit ohne Nahrung nach dem Schlupf bekannt (Daniels 1978). Die räuberischen Taxa (Channichthyidae) verfügen über wesentlich größere Dottervorräte und sind daher an noch längere Perioden von Nahrungsknappheit angepasst.

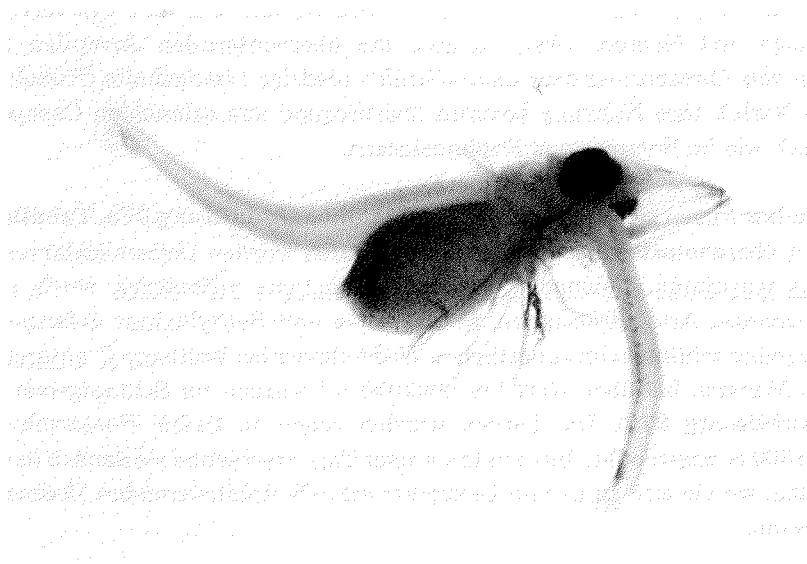


Abbildung 38: Channichthyidenlarve (Pagetopsis maculatus) mit halbverschluckter Pleuragramma antarcticum Larve. Eine weitere Larve befindet sich bereits aufgerollt im Magen.

In der sommerlichen Zooplanktongemeinschaft finden sich im **Januar** 15 Ichthyoplanktonarten. Die Nahrungsbedingungen sind in der Oberflächenschicht offenbar sehr gut: Der Anteil leerer Mägen betrug bei P. antarcticum-Larven im Weddellmeer weniger als 5% und der Mageninhalt (Cyclopide Copepoden Oithona spp. und Oncaea spp.; Copepodeneier) bestand im Mittel aus neun Partikeln (von Dorrien 1989). Im Vergleich dazu waren bei derselben Art an der Antarktischen Halbinsel 10-22% der Mägen leer und die Partikelzahl lag bei drei (Kellermann 1988). Die im südlichen Weddellmeer durch Schmelzwasser stabilisierte Deckschicht mit erhöhter Temperatur ermöglicht eine rasche Planktonentwicklung und konzentriert die Organismen in einer dünnen Oberflächenschicht (s. **Abb. 5** S. 24). So

erreichen *P. antarcticum* Larven mit Wachstumsraten von 0,2 mm/Tag (Keller 1983; Hubold 1985) annähernd denselben Betrag wie Heringslarven in der Schlei (Schnack 1972). Auch die Fischbrut subantarktischer Küstengewässer wächst schnell (North 1990).

Die Planktongemeinschaften des Weddellmeerschelfs verändern sich schnell während des kurzen Sommers. Auch die Fischbrutzusammensetzung zeigt deutliche Veränderungen in einem Zeitraum von nur vier Wochen (Januar bis Februar; Vestkapp Box Untersuchungen 1985). Während die Gesamtartenzahl mit 16 im Februar gegenüber Januar etwa konstant bleibt (Abbildung 37b), nehmen Anzahl, Abundanz und maximale Häufigkeit der Fischbrut stark ab. Einige neue Arten vor allem aus dem ozeanischen Bereich treten verstärkt im Küstenbereich auf (Tabelle 16). Aufgrund der starken Abnahme der *Pleuragramma* Abundanzen verschiebt sich die relative Zusammensetzung der Ichthyofauna zum Sommerende gegenüber dem Frühjahr zugunsten der mesopelagischen Arten (Abbildung 39). Eine ähnliche Artenverschiebung zu ozeanischen Arten wird auch im Phytoplankton (Nöthig 1988) und im Zooplankton beobachtet (Hubold *et al.* 1988). Die Fischbrut wird im Verlauf des Sommers nach Südwesten parallel zur Küste verfrachtet und dabei horizontal zerstreut. Bei abnehmenden Larvendichten bleibt der hohe Anteil positiver Fänge in der Vestkapp Box bestehen (Abbildung 37e).

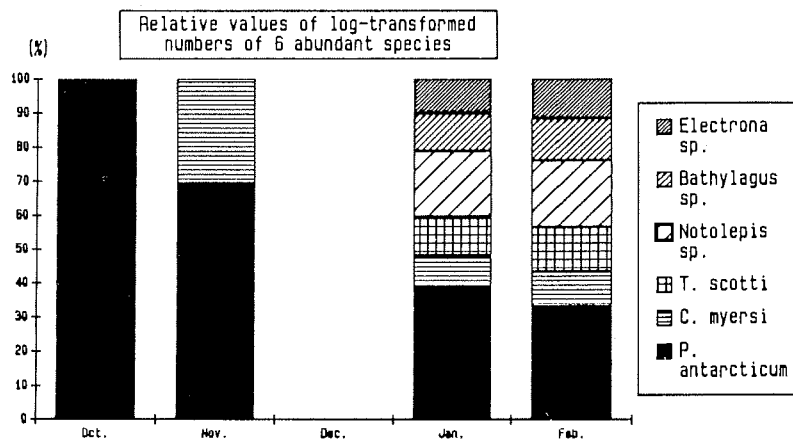


Abbildung 39: Zeitliche Veränderungen häufiger Fischbruttaxa (relative Anzahlen, log-transformiert) im Weddellmeer (Vestkapp Gebiet).

Das zeitlich versetzte Auftreten der Planktonorganismen einschließlich Fischbrut zeigt eine differenzierte Anpassung verschiedener Arten an die saisonalen Abläufe im Pelagial der Hochantarktis. Obgleich die Produktionsperiode des antarktischen Sommers nach Süden kürzer wird, werden die auch aus nördlicheren Gebieten bekannten Artensukzessionen (z.B. bei den Copepoden) beibehalten. Die Fischbrut stellt in dieser Hinsicht keine Ausnahme dar und zeigt, daß ein schnelles Wachstum während des Sommers im Pelagial auch bei niedrigen Wassertemperaturen um 0°C möglich ist.

Die frühe Lebensgeschichte von Pleuragramma antarcticum

Das Bild der saisonalen Veränderungen im Ichthyoplankton wird in erster Linie durch die dominierende Art Pleuragramma antarcticum bestimmt. Die frühe Lebensgeschichte dieser Fische stellt ein besonderes Beispiel für die Anpassung hochantarktischer pelagischer Fischbrut an ihren Lebensraum dar. Laichgebiete von P. antarcticum werden rund um den antarktischen Kontinent vermutet (Andriashev 1965). Die Eier sind ca. 2 mm groß und verhältnismäßig dünnschalig. Eine benthopelagische Entwicklung im Gebiet der Wassermassengrenze zwischen kaltem Schelfwasser und warmem Tiefenwasser auf dem äußeren Schelf bzw. Schelfhang ist denkbar. Schlupffreie Embryonen wurden erstmals im Oktober 1986 bei Vestkapp im Weddellmeer in Mägen benthosfressender Trematomus spp. festgestellt (Hubold 1990).

Der Schlupf der P. antarcticum Larven erfolgt im Weddellmeer im frühen Frühjahr. Während der Spätwinterexpedition 1986 wurden bei Vestkapp über mehrere Wochen Planktonfänge durchgeführt. Die ersten Dottersacklarven traten Anfang November in Fängen mit dem Multinetz in Wassertiefen unter 500 m am Schelfhang auf; in wenigen Tagen stiegen die Larven dann zur Oberfläche auf. Der neue Larvenjahrgang schlüpft über dem Schelfhang bei Bodentiefen zwischen 1000 und 1500 m räumlich getrennt von den im Flachwasserbereich überwinterten Juvenilen (**Abbildung 40**). Die schlüpfende Brut entgeht so der direkten Bedrohung durch ihre älteren Artgenossen.

Von November bis Februar verschiebt sich der Verbreitungsschwerpunkt der Larven weiter zu den tieferen (küstenferneren) Gebieten hin. Die mittlere Küstenentfernung der Brut betrug im November 3 Seemeilen, im Januar 16 und im Februar 27 sm (Hubold 1990).

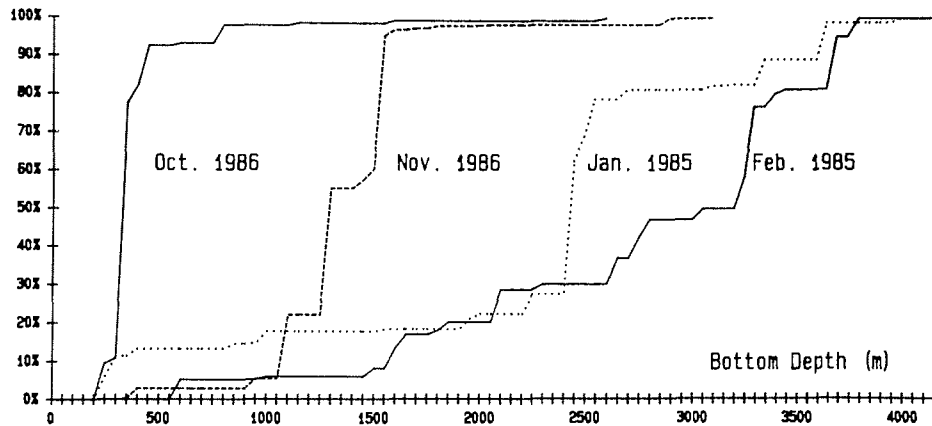


Abbildung 40: Kumulative Prozentzahlen larvaler und juveniler *Pleuragramma antarcticum* aufgetragen nach zunehmender Bodentiefe bei Vestkapp. Oktober: Nur Juvenile; November: Dottersacklarven; Januar und Februar: Postlarven (aus Hubold 1990)

Der seewärtigen Ausbreitung sind vermutlich durch die Frontalzone des Küstenstromes Grenzen gesetzt; im zentralen Weddellmeer jenseits (nördlich) des Küstenstromes werden keine *Pleuragramma* Larven gefangen. Diese Ausbreitungsschranke zeigt sich deutlich in den Gemeinschaftsanalysen des Planktons. Im Verlauf des Sommers erfolgt eine Verdriftung im Küstenstrom nach Südwesten, die zu einer Anhäufung von Fischbrut in der Vahselbucht und Gould Bay führt (Abbildung 41). Im Februar liegen die Abundanzen in diesem Meeresgebiet um einen Faktor 10 über denen der weiter stromaufwärts gelegenen Küstengebiete. Weiter westlich entlang des Rönne/Filchner-Schelfeises nehmen die Larvenzahlen dann schnell ab, so daß in diesem Gebiet praktisch keine Fischbrut mehr angetroffen wird. Ein unbekannter Anteil der Fischbrut des östlichen Schelfs wird mit dem nördlichen Zweig des Küstenstromes bei Halley Bay (Abb. 2 S. 15) nach Westen und Norden verbracht. Erste Planktonfänge aus dem Meeresgebiet westlich von Halley Bay zeigen die Anwesenheit von *P. antarcticum* Larven auch in diesem Zweig des Küstenstromsystems (U. Piatkowski, pers. Mittlg.). Diese Larven können mit der großräumigen Zirkulation nach Norden in den Bereich der Antarktischen Halbinsel gelangen. Die dort typischen Längenzusammensetzungen der *Pleuragramma*- Brut mit einem Schwergewicht auf den größeren Postlarven und Juvenilen bei relativ geringen Abundanzen kleiner Larven sprechen für einen kräftigen Zustrom aus den südöstlichen Laichgebieten (Kellermann 1986).

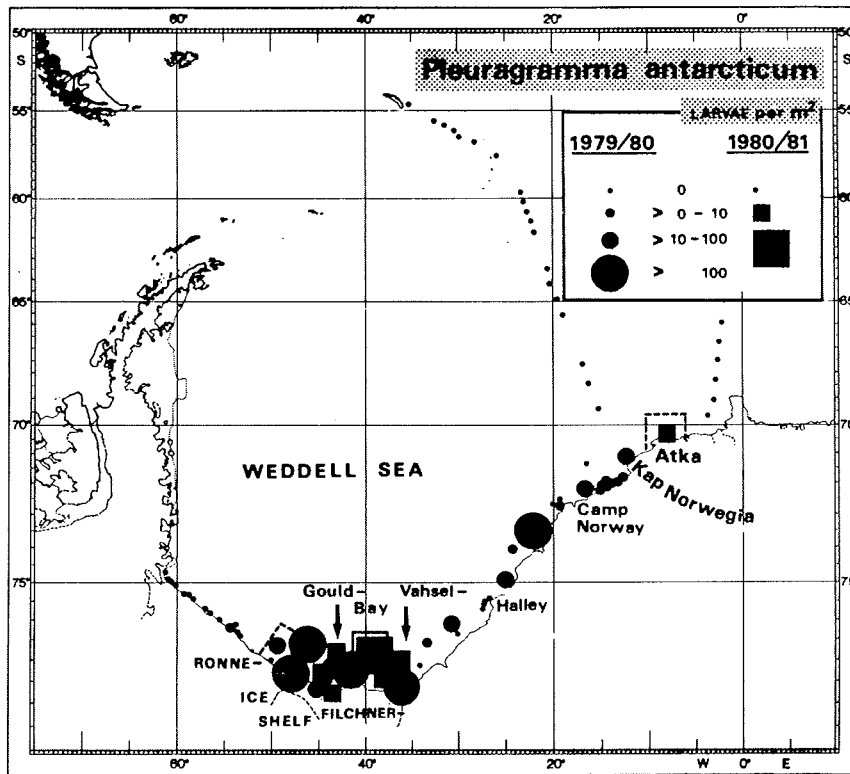


Abbildung 41: Verbreitung der Larven von *P. antarcticum* im südlichen Weddellmeer während der Expeditionen 1979/80 und 1980/81 (Hubold 1985)

Es ist denkbar, daß die Stärke des nach Westen und Norden gerichteten Astes des Küstenstromes bei geringerer Eisbedeckung verstärkt wird, so daß die später erscheinenden *Pleuragramma*larven sowie ozeanische Taxa (aber auch Krillbrut) vor allem in Richtung Halbinsel und weniger auf den südlichen Schelf transportiert werden. Einen Hinweis hierauf geben z.B. die 1989 während der EPOS Expedition beobachteten hohen Krill- und *Pleuragramma*-Konzentrationen im nördlichen Ast der Divergenz: das Jahr zeichnete sich durch außergewöhnlich geringe Eisbedeckung und hohe Oberflächentemperaturen aus (Arntz *et al.* 1990). Etwaige klimatisch bedingte mittel- und langfristige Veränderungen der sommerlichen Schmelzprozesse und der damit verbundenen **oberflächennahen Schichtungsverhältnisse** können demnach drastische Auswirkungen auf die Entwicklung der Fischbrut in der Hochantarktis haben, noch bevor sich **mittlere** Umweltbedingungen wie Wassertemperaturen etc. meßbar verändern.

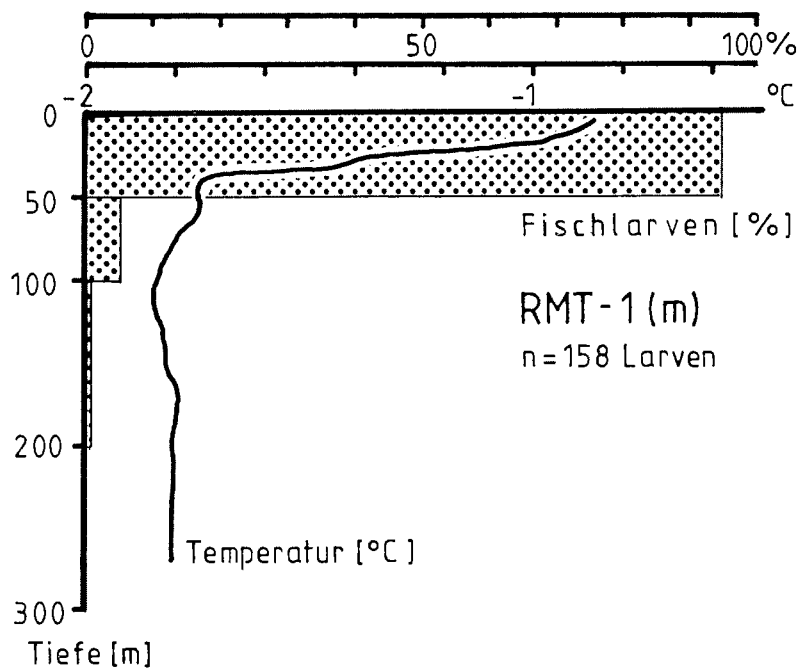


Abbildung 42: Vertikalverteilung der *P. antarcticum* Brut im südlichen Weddellmeer (RMT-8+1, Feb. 1983).

Die jungen Fischlarven konzentrieren sich in den oberen 50 m der Wassersäule (**Abbildung 42**). Da in der dünnen, stabilen Oberflächenschicht offenbar auch das Phyto- und Zooplankton angehäuft wird, sind die Nahrungsbedingungen im südlichen Akkumulationsgebiet günstiger als in den östlichen Schelfgebieten: Die Mägen von *P. antarcticum* Postlarven wiesen im Filchnergraben-Bereich im Mittel 29 Nahrungspartikel auf (cyclopede Copepoden, Tintinnen, Flügelschnecken *Limacina helicina*) und lediglich <1% der Mägen waren leer (von Dorrien 1989).

Nach ihrem ersten Sommer im Oberflächenplankton wandern ältere Postlarven und Juvenile von *P. antarcticum* in tiefere Wasserschichten. Sie halten sich jedoch im Gegensatz zu den jüngeren Postlarven ausschließlich über dem Schelf auf. Ein Teil der Juvenile verbleibt im südlichen Schelfgebiet, ein anderer Teil wächst in den krillreichen nördlichen Schelfgebieten im Bereich der Antarktischen Halbinsel auf. Längenhäufigkeitsverteilungen von *P. antarcticum* in nördlichen und südlichen

Gebieten des Weddellmeeres unterscheiden sich in typischer Weise: P. antarcticum an der Antarktischen Halbinsel weisen Häufigkeitsmaxima bei Juvenillängen auf, während im Weddellmeer Larven und große Adulte vorherrschen (Hubold und Tomo 1988; Hubold und Ekau 1987; Skora, pers. Mittlg; White pers. Mittlg.). Auch in der Ostantarktis werden juvenile P. antarcticum häufig in Krillgebieten angetroffen, und ihre Nahrung besteht dann hauptsächlich aus Euphausia superba (Williams 1985b; Moreno *et al.* 1986; Gorelova und Gheracimchok 1980).

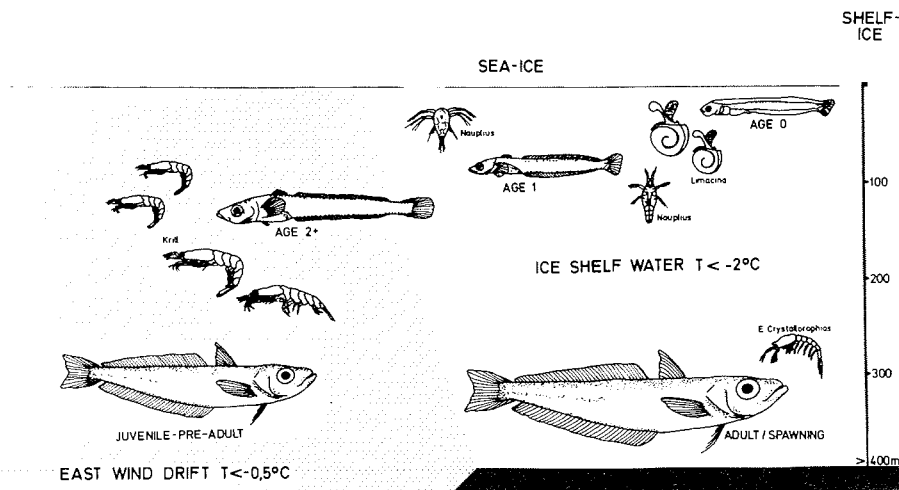


Abbildung 43: Lebenszyklus von Pleuragramma antarcticum im Weddellmeer (aus Hubold 1985).

Die Juvenilentwicklung erstreckt sich über mehrere Jahre, während derer die heranwachsenden Fische das Zooplankton des Schelfs und der Ostwinddrift in einem geographisch ausgedehnten Gebiet nutzen (Williams 1985 a,b). Mit zunehmendem Alter wandern die Fische in die südlichen Schelfgebiete zurück (Hubold 1985; Radtke *et al.* in Vorb; **Abbildung 43**). Die rückwandernden Rekruten führen den südlichen Schelfgebieten auf diese Weise Energie aus nördlicheren Meeresteilen zu (Hubold und Tomo 1989).

Die räumliche Einbindung der Lebenszyklen borealer Knochenfische in den Lebensraum wurde von Harden Jones (1968) und Cushing (1975) modellhaft in einem Wanderungs- und Driftschema dargestellt (**Abbildung 44** oben). Die passive Larvendrift verbindet das Laichgebiet mit dem stromabwärts gelegenen Aufwuchsgebiet, von dem aus die Rekrutierung zum Adultbestand erfolgt. Die Laichwanderung der Adulten ist ebenfalls stromaufwärts gerichtet. Die Lebensgeschichte der P. antarcticum Population des Weddellmeeres entspricht diesem Schema nur bedingt. Das Verbreitungsgebiet auf dem Schelf ist so schmal, daß hier Larvenauf-

wuchsgebiet und Adultgebiet im Filchnergrabenbereich räumlich zusammenfallen (**Abbildung 44** Mitte).

Aufgrund der großen Wassertiefe findet jedoch eine **vertikale Trennung** statt, so daß die Altersklassen ohne Kannibalismus im selben Gebiet leben können (**Abbildung 44** unten). Nahrungsanalysen haben ergeben, daß adulte Pleuragramma im Filchnergraben keine Fischbrut fressen, obwohl diese häufig ist und in das gefressene Größenspektrum fällt (Hubold 1985). In Mägen juveniler Exemplare, die in geringerer Wassertiefe leben, finden sich hingegen gelegentlich Pleuragramma Larven (Hubold und Eka 1990).

Eine kritische Phase für den Kannibalismus zwischen Juvenilen und Larven ist der Aufstieg der Brut nach dem Schlupf. Die Dottersacklarven müssen die von den Adulten und Juvenilen bewohnten tiefen und mittleren Wasserschichten des Schelfbereiches durchqueren. Die Verlagerung des Schlupfes auf den äußeren Schelfhang ist in dieser Hinsicht als ein adaptiver Mechanismus zur Vermeidung von Kannibalismus zu sehen. Die weitgehende Trennung von Brut, Juvenilen und Adulten ist an eine entsprechende Morphologie des Kontinentalschelfs mit ausreichenden Flachwasserzonen und an eine stabile Schichtung der Wassersäule, wie sie im südlichen Schelfgebiet im Sommer vorherrscht, gebunden.

Ähnlich breite Schelfgebiete fehlen im Bereich der Antarktischen Halbinsel. Stratifizierte Planktonfänge in der Bransfield Straße haben ergeben, daß dort aufgrund von turbulenten Bedingungen die vertikale Zonierung der Pleuragramma-Stadien verwischt ist (Kellermann 1988). Ebenso zeigen einzelne Stationen im südlichen Weddellmeer, an denen die Schichtung aufgehoben ist, eine Vermischung von Larven und Juvenilen in der Wassersäule (z.B. vor dem Schelfeis bei Halley Bay). Die von der Eisschmelze und den meteorologischen Bedingungen abhängigen stabilen hydrographischen Verhältnisse im Sommer dürften damit für die Larvenmortalität von P. antarcticum eine wichtige Rolle spielen; die Stabilitätsbedingungen sind im südlichen Schelfgebiet günstiger als in den stürmischen nördlichen Gebieten der Antarktischen Halbinsel und des östlichen Weddellmeeres.

Die mittlere Larvendichte bei Vestkapp betrug im November 227 Larven pro 1000 m³; im Januar wurden im selben Gebiet 130 und im Februar 26 Larven pro 1000 m³ registriert (Hubold 1990). Die hohen Larvendichten werden offenbar während des gesamten Frühsommers durch später schlüpfende Brut aufrechterhalten, wie die Präsenz sehr kleiner Larven in den Fängen noch im Januar und Februar beweist (Hubold 1984). Nach Beendigung des Zustromes neuer Brut nehmen die Larvenzahlen bei Vestkapp schnell ab. Ein großer Teil dieser Abnahme wird auf die Ausbreitung und den Wegtransport im Küstenstrom zurückgeführt (Hubold 1990). Eine Mortalitätsberechnung ist deshalb aus diesen Daten nicht möglich.

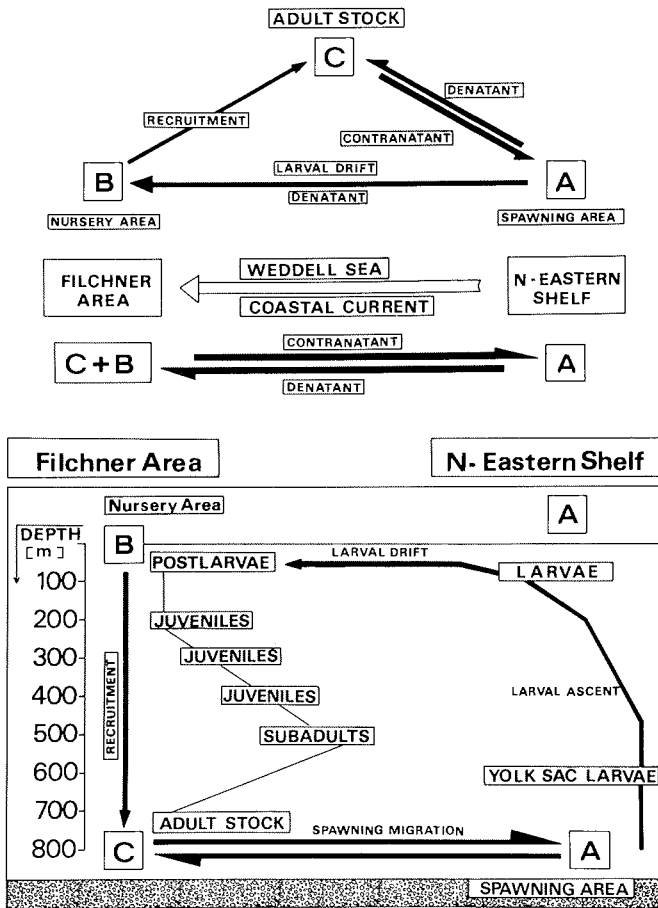


Abbildung 44: Schematische Darstellung des Lebenszyklus von *P. antarcticum* im Weddellmeer in Anlehnung an das Schema von Harden Jones 1968; Cushing 1975)

Zusammenfassung

Von mehr als 75 im Weddellmeer vorkommenden Fischarten wurden Jugendstadien von 23 Arten im Pelagial angetroffen. Das neritische Ichthyoplankton lebt in einem bis zu 50 km breiten Bereich im Küstenstrom; jenseits dieser Zone kommen notothenioide Jugendstadien nicht vor. Aufgrund der großen Wassertiefen vor der Schelfeisküste werden Larven ozeanischer Arten auch dicht unter der Küste

gefunden. Während des Sommers (Januar - Februar) verändert sich die Artenzusammensetzung des neritischen Ichthyoplanktons zugunsten der ozeanischen Taxa (Paralepididae, Myctophidae).

Die notothenioide Fischbrut des Weddellmeerschelfs ist außer der Art Pleuragramma antarcticum nur in geringen Individuenzahlen in pelagischen Netzen zu fangen. Die Larven von P. antarcticum sind an die saisonalen Bedingungen im Pelagial gut angepasst. Eine frühe Präsenz im Oberflächenplankton sichert die schnelle Nutzung der einsetzenden Sekundärproduktion, birgt aber auch das Risiko des Verhungerns bei verspätet einsetzender Produktion. Daher verfügen die Larven über einen Dottervorrat, der ihnen ein Überleben von mindestens drei Wochen ohne Nahrung ermöglicht. Die P. antarcticum Larven schlüpfen zu verschiedenen Zeitpunkten entlang der östlichen Küste des Weddellmeeres, so daß mindestens ein Teil des Jahrganges in eine günstige Planktonentwicklung hineinwächst.

Die Larvenentwicklung der neritischen Arten findet in einer hydrographisch stabilen Oberflächenschicht statt, in der Nahrungsorganismen in ausreichender Dichte vorkommen. Während des Sommers werden die Larven in der Oberflächenschicht in einer vorhersagbaren Drift entlang der Küste vor allem zum südlichen Schelf transportiert. Mit dem bei Halley Bay divergierenden Küstenstrom können Larven jedoch auch nach Westen und Norden bis zur Antarktischen Halbinsel verfrachtet werden. Die Ausprägung dieses Driftschemas ist von der sommerlichen Eisbedeckung abhängig. Etwaige Klimaschwankungen, die zu einer Veränderung der Eisdynamik führen, können daher bereits frühzeitig Auswirkungen auf das Überleben der pelagischen Fischbrut im Weddellmeer haben.

Biomasse und Produktion

Demersale und pelagische Fischbestände

Die aus Grundschleppnetzfangen ermittelte Bodenfischdichte des Weddellmeeres beträgt auf dem nordöstlichen Schelf 3500 bis 30 000 Individuen pro km^2 ; d.h. auf 30 bis 300 m^2 Meeresboden lebt ein Fisch (Ekau 1990). Die zumeist kleinen Fische bilden eine Biomasse von 260 bis 3700 kg km^{-2} (0,3 - 3,7 g m^{-2} ; Mittel 0,9 g m^{-2}). Weiter südlich in der Gould Bay kommen nur noch 2800 bis 8900 Fische auf jedem km^2 vor und die Biomasse beträgt lediglich 0,1 - 0,4 g m^{-2} (Mittel 0,3 g m^{-2}). Der Bodenfischbestand auf dem Schelf des Weddellmeeres (ca. 50 000 km^2 östlicher Schelf und ca. 200 000 km^2 eisfreier südlicher Schelf) liegt damit in einer Größenordnung von 100 000 t.

In pelagischen Krillnetzholts im östlichen und südlichen Weddellmeer wurden im Sommer zwischen 24 und 415 Fische pro Stunde Schleppzeit gefangen (Hubold und Ekau 1987). Der Einheitsfang lag zwischen 0,25 und 4,5 kg h^{-1} . Nach den Holdaten läßt sich dieser Fang grob auf die befischte Fläche umrechnen. Er liegt demnach in einer Größenordnung von 1 g m^{-2} (1 t km^{-2}) in der Gould Bay, bzw. 0,1 g m^{-2} auf dem nordöstlichen Schelf. Die pelagische Fischbiomasse wird zu 99% von Pleuragramma antarcticum bestritten. Bei einer flächenhaften Ausbreitung der Fische auf dem östlichen und auf der Hälfte des südlichen Schelfs (also etwa des maximalen eisfreien Schelfgebietes im Sommer) ergibt sich ein Pleuragramma-Bestand von etwa 200 000 t.

Aus den populationsdynamischen Parametern (Fruchtbarkeit 6700 Eier pro Weibchen; mittleres Fischgewicht 30 g; Anteil der ♀♀ an der gesamten Juvenil- und Adultpopulation 16%; Hubold 1985) enthält dieser Bestand ca. 2×10^9 ♀♀, die eine jährliche Gesamteizahl von 12×10^{12} erzeugen können. Auf die Fläche des östlichen und südlichen (eisfreien) Schelfs verteilt, ergibt sich eine mittlere Eiproduktion von 50 Eiern m^{-2} .

Die beobachteten Larvendichten im Sommer betragen zwischen 20 Larven m^{-2} auf dem östlichen Schelf und bis über 200 Larven m^{-2} über dem Filchnergraben (Bongonetzfänge im Sommer 1985; Hubold *et al.* 1988). Aus RMT Fängen von 1983 wurden etwas geringere Dichten von 10 - 50 Larven m^{-2} berechnet (Hubold 1984). Die Larvenzahlen liegen also in derselben Größenordnung wie die geschätzte Eiproduktion. Da die Larvenzahlen aufgrund der natürlichen Sterblichkeitsverluste um Größenordnungen unter der Eizahl liegen dürften, ist der Pleuragramma-Bestand des Weddellmeeres sicher deutlich größer als 200 000 t. Es muß daher sowohl von einem größeren Verbreitungsgebiet des Laicherbestandes auf dem gesamten Weddellmeerschelf (500 000 km^2) als auch einer höheren flächenbezogenen Biomasse

als 1 t km^{-2} ausgegangen werden. Die während der EPOS Expedition 1988 im südlichen Weddellmeer durchgeführten Fänge mit dem benthopelagischen Netz deuten auf sehr hohe Konzentrationen von P. antarcticum auf dem äußeren Schelf westlich von Halley Bay. Hier wurden auf zwei Stationen 600-700 kg dieser Fische in halbstündigen Hols gefangen (Kock, pers. Mittlg.); eine grobe Überschlagsrechnung ergibt aus den Holdaten eine Fischbestandsdichte von über 10 t km^{-2} für das Schelfhanggebiet. Bei einer Breite dieses Akkumulationsgebietes von etwa 20 km entlang der östlichen und südlichen Küste (ca. 1500 km) würde sich eine Biomasse von weiteren 300 000 t P. antarcticum im südlichen Weddellmeer errechnen, so daß ein Gesamtbestand von mehr als 500 000 t angenommen werden kann.

Während die demersalen Bestände von Nordosten nach Südwesten deutlich abnehmen, steigt die pelagische (Pleuragramma-) Biomasse nach Süden an. Der prozentuale Anteil der pelagischen Fische in Netzfängen liegt in der Gould Bay im Sommer bei 81% und bei Vestkapp bei 9%. Im späten Winter (Oktober) wurde im Pelagial in Netzfängen auf dem östlichen Schelf nur eine Fischbiomasse von $0,01 \text{ t km}^{-2}$ angetroffen, während die Bodenfische mit $1,2 \text{ t km}^{-2}$ sogar eine etwas höhere Biomasse als im Sommer aufwiesen (Ekau 1988). Wie die großen Larvenvorkommen auf dem östlichen Schelf zeigen, muß sich ein großer Teil des südlichen Pleuragramma-Bestandes zur Laichzeit auf den östlichen Schelf begeben. Zu den ganzjährig konstanten, aber geringen demersalen Bodenfischbeständen kommt daher in den östlichen Schelfgebieten ein saisonal veränderlicher pelagischer Anteil hinzu, der durch die küstenparallelen Wanderungen von P. antarcticum Schwärmen bestimmt wird und zu zeitweilig hohen Fischbeständen am Schelfhang führen kann.

Tabelle 17: Fischbestandschätzungen für einige antarktische Meeresgebiete des Atlantischen Sektors.

Lat (°S)	Gebiet	demersale Biomasse (t km^{-2})	pelagische Biomasse (t km^{-2})	Quelle
54	Südgeorgien	4,4 - 6		Sosinski und Skora (1988)
61	Elephant Isl.	3,1		berechnet nach Kock (1986)
73	Weddellmeer	0,9		Ekau (1990)
75	Weddellmeer		0,1	Hubold und Ekau (1987)
78	Weddellmeer	0,3	10 (Schelfhang)	nach Hureau <i>et al.</i> (unveröff.)
			1,3	Ekau (1990)
				Hubold und Ekau (1987)

Die mittlere Bestandsdichte der Fische im Weddellmeer liegt, abgesehen von den Akkumulationsgebieten am Schelfhang, auch bei einem vermutlich unterschätzten Pleuragramma-Bestand, an der unteren Grenze der heutigen Fischbiomasse der subantarktischen Inseln und der maritimen Antarktis (**Tabelle 17**). Die unbefischte Biomasse auf dem Schelf von Südgeorgien wurde großräumig auf über 10 t km² geschätzt (Everson 1977a), so daß ein Biomasseunterschied von einem Faktor 5 bis 10 zwischen den nördlichen Inselgebieten und dem südlichen Schelf im atlantischen Sektor der Antarktis angenommen werden kann.

Produktionsschätzungen

Unter der Annahme eines im Gleichgewicht befindlichen Bestandes gleicht die jährliche Produktion die Sterblichkeitsverluste aus; d.h. Z (oder M in unbefischten Beständen) ist gleich der Produktionsrate P/B (Allen 1971). Eine einfache Produktionsschätzung läßt sich dann nach $P = B \times Z$ anstellen. Everson (1970) berechnete für Notothenia neglecta eine jährliche Sterblichkeitsrate von $Z=0,36$ in den Küstengewässern von Signy Island. Dieser Wert liegt über der Mortalitätserwartung, die sich empirisch aus Wachstumsparametern und der Umgebungstemperatur ableiten läßt (Pauly 1980). Aufgrund des Konzepts der metabolischen Kälteadaptation (Wohlschlag 1964) und aufgrund des hohen Mortalitätswertes von N. neglecta führte Pauly (1980) in seine Gleichung einen Korrekturterm für kälteadaptierte antarktische Fische ein, der ihre Mortalität der von Fischarten gleichsetzt, die bei 24°C leben.

Da das Wohlschlag-Konzept heute nicht mehr in vollem Umfang aufrechterhalten wird (siehe S. 79 ff.) und die Stoffwechselraten kaltadaptierter Fische eher bei der Hälfte bis ein Drittel des ursprünglich veranschlagten Wertes liegen, erscheint ein halbierter Korrekturwert von 12°C für die Pauly-Gleichung als angemessener. Mit dieser Temperatur und den Wachstumsparametern aus Tabelle 11 (S.86) lassen sich einige Werte für die natürliche Sterblichkeit von Weddellmeerfischen ableiten. Bei Arten, für die das Reifealter bekannt ist, kann zudem eine Mortalitätsschätzung nach Rikhter und Efanov (1976) angegeben werden (**Tabelle 18**).

Die resultierenden Mortalitätsschätzungen liegen zwischen $Z=0,1$ und $0,4$ für Nototheniiden. Die Mortalitätsschätzung für Dissostichus mawsoni aus dem Rossmeer liegt mit der niedrigeren Korrekturtemperatur etwas unter der mit 24°C berechneten Schätzung von Kock *et al.* 1985 ($Z=0,15$). Die wenigen mit der Rikhter-Methode berechenbaren Werte sind den nach Pauly geschätzten größenordnungsmäßig ähnlich.

Tabelle 18: Mortalitätsschätzungen für einige Weddellmeerfische nach Pauly (1980):
 $\log Z = -0,0066 - 0,279 \log L_{\infty} + 0,6543 \log k + 0,4634 \log T$ ("Z_L") und $\log Z = -0,2107 - 0,0824 \log W_{\infty} + 0,6757 \log K + 0,4627 \log T$ ("Z_W") auf 12°C korrigiert; und nach Rikhter und Efanov (1976): $Z = (1,521 / 0,72 t_{\infty}) - 0,155$ ("Z_{R+E}")

Art	W _∞ (g)	L _∞ (cm)	k	Z _L	Z _W	Reife- alter	Z _{R+E}
Aethotaxis mitopteryx	833	41	0,04	0,14	0,13		
Trematomus nicolai	1191	38	0,08	0,22	0,20		
Pagothenia hansonii	924	37	0,08	0,22	0,20	7	0,15
Trematomus centronotus	862	34	0,06	0,19	0,17		
Pleuragramma antarcticum	171	31	0,07	0,21	0,21	6	0,20
Pagothenia bernacchii	595	31	0,09	0,25	0,23	5	0,27
Trematomus loennbergi	365	29	0,11	0,29	0,27		
Trematomus eulepidotus	380	27	0,12	0,31	0,28		
Trematomus lepidorhinus	354	26	0,12	0,31	0,29		
Pagothenia borchgrevinkii	224	25	0,14	0,35	0,33		
Pagetopsis maculatus	58	17	0,60	1,01	0,99		
Trematomus scottii	37	14	0,14	0,41	0,38		
Dissostichus mawsonii (Rossmeer)	75967	185	0,06	0,11	0,11	9	0,08

Die Mortalitätsraten von Fischen der Antarktischen Halbinsel betragen $Z = 0,2$ bis $0,3$ (Nototheniidae) bis $Z = 0,3$ bis $0,4$ (Channichthyidae; berechnet nach verschiedenen Methoden von Kock et al. 1985). Bis auf die Schätzung nach Olsen (1954) von $Z = 0,18$ für *N. rossii* bei Südgeorgien entstammen alle Werte befisheten Populationen. Sie dürften damit über den ursprünglichen natürlichen Mortalitätswerten (M) liegen. Die aus den Mortalitätswerten abgeleiteten Produktionsschätzungen sind in Tabelle 19 zusammengestellt.

Tabelle 19: Produktionsschätzungen für die häufigsten Fischarten des östlichen und südlichen Weddellmeeres. In Klammern: Mortalität geschätzt nach vergleichbaren Taxa.

Art	B (g m ⁻²)	Z	P (g m ⁻² J ⁻¹)
Vestkapp: Demersale Arten			
Chionodraco myersi	0,44	(0,5)	(0,22)
Pagetopsis maculatus	0,05	0,9	0,05
Chionodraco hamatus	0,06	(0,5)	(0,03)
Cryodraco antarcticus	0,04	(0,5)	(0,02)
Trematomus eulepidotus	0,10	0,3	0,03
Trematomus lepidorhinus	0,05	0,3	0,02
Trematomus scottii	0,04	0,4	0,02
Rest	0,13	(0,3)	(0,04)
Vestkapp: Pelagische Arten			
Pleuragramma antarcticum	0,10	0,2	0,02
Vestkapp gesamt:	1,01		0,45
Südl. Schelf: Demersale Arten			
Südl. Schelf: Pelagische Arten	1,3	0,2	0,25
Südl. Schelf: Gesamt	1,6		0,35

Die nach Hauptbiomassearten (Ekau 1990) aufgeschlüsselte Tabelle zeigt den dominierenden Anteil von Chionodraco myersi an der Bodenfischproduktion im östlichen Weddellmeer. Mit weniger als $0,5 \text{ g m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ ist die Fischproduktion insgesamt gering. In der weiter südlich gelegenen Gould Bay kommen größere Channichthyidenbestände nicht mehr vor. Die Bodenfischbestände von lediglich $0,3 \text{ t km}^{-2}$ produzieren sicher nicht mehr als $0,1 \text{ g m}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$. Im Pelagial des südlichen Weddellmeeres kann bei einer Dichte von mindestens 1 t km^{-2} Pleuragramma antarcticum und einer Mortalität von 0,2 mit einer Jahresproduktion von mehr als $0,2 \text{ g m}^{-2}$ gerechnet werden.

Zusammenfassung

Fische stellen im Weddellmeer nur eine geringe benthische Biomasse von $0,1$ bis 1 g m^{-2} , die von Nordosten nach Südwesten abnimmt. Der Anteil der pelagischen Fische (P. antarcticum) steigt jedoch (im Sommer) nach Süden hin an. Während die Bodenfischbiomasse im Jahresverlauf konstant ist, verlagert sich die (bentho-) pelagische Biomasse saisonal im Rahmen der Laichwanderungen von P. antarcticum vom südlichen Schelf (Sommer) zu den Laichgebieten auf dem nordöstlichen Schelf (Herbst-Winter). Am Schelfhang können durch die Schwarmbildung von P. antarcticum fleckenhaft dichte Vorkommen entstehen. Die geschätzte Fischproduktion auf dem Schelf des Weddellmeeres beträgt $0,5 \text{ t km}^{-2}$ pro Jahr. Sowohl die mittlere Fischdichte als auch die Produktion liegt im südlichen Weddellmeer damit um eine Größenordnung unter der der subantarktischen Inseln. Dieser Befund steht im Widerspruch zu früheren Abschätzungen, die aufgrund der Untersuchungen bei Signy Island und Berechnungen des Gesamtfischkonsums durch Warmblüter eine Produktion von $7,5 \text{ t km}^{-2}$ für den gesamten antarktischen Schelf annahmen (Everson 1977a).

Zusammenfassende Diskussion

Lebensraum Weddellmeer

Das Weddellmeer gehört zu den am wenigsten zugänglichen Teilen des Antarktischen Ozeans. Bis vor wenigen Jahren waren die physikalischen Bedingungen und Lebensgemeinschaften dieses Meeres weitgehend unerforscht. Die dauernde Präsenz von Treibeis behindert das Befahren des Weddellmeeres selbst im Sommer und erschwert den Einsatz meereskundlicher Forschungsgeräte. Im Winter war das südliche Schelfgebiet für Forschungsschiffe (mit Ausnahme der "Deutschland" Expedition) bisher weitgehend unzugänglich. Systematische flächendeckende oder ganzjährige Probennahme und prozessorientierte Forschungsansätze sind aus diesen Gründen nur unter großen Schwierigkeiten durchführbar. Erst mit dem Einsatz des Forschungsseisbrechers "Polarstern" des Alfred-Wegener-Institutes in Bremerhaven wurde umfangreiche biologische Probennahme und der Einsatz von Fischereigeschirr im Weddellmeer möglich. Die in dieser Arbeit vorgestellten Forschungsergebnisse geben einen ersten Einblick in die Ökologie der Fische dieses außergewöhnlichen Lebensraumes.

Trotz permanenter Eisbedeckung, Wassertemperaturen stets in der Nähe des Gefrierpunktes sowie einer stark ausgeprägte Saisonalität der Primärproduktion ist das Leben im Weddellmeer überraschend reichhaltig. Die Vielfalt der marinen Lebensgemeinschaften erklärt sich daraus, daß eine Reihe von abiotischen Faktoren für die Meerestiere durchaus **günstig** sind:

- ▶ Die Wärmekapazität des Ozeans fängt die starken saisonalen Temperaturunterschiede der Luft auf, so daß die Wassertemperaturen niedrig, aber praktisch konstant sind
- ▶ Durch winterliche Konvektion wird eine dauernde Sauerstoffsättigung des Wassers in allen Tiefen sichergestellt
- ▶ Stabile meteorologische Verhältnisse mit einer kontinentalen Hochdrucklage und ablandigen katabatischen Winden bewirken konstante Strömungsverhältnisse im Küstenstrom des östlichen und südlichen Weddellmeeres
- ▶ Ein kräftiger Bodenstrom transportiert absinkendes Material über große Entfernungen und versorgt sessile Bodentiere mit Nahrung
- ▶ Die großräumige Wassermassenzirkulation im Weddellwirbel ist stabil und stellt eine hydrographische Struktur (Retentionsgebiet) dar, in der pelagische Lebenszyklen geschlossen werden können

- ▶ Das Zirkulationsmuster wiederholt sich im Meereis, das von seinem Bildungsort im Osten und Süden nach Westen und Norden, und in der Westwinddrift wieder nach Osten driftet. Das nach Süden und Westen zurückfließende Oberflächenschmelzwasser schließt den jährlichen Kreislauf
- ▶ Der Abschmelzprozeß des Eises im November und Dezember führt zu einer Stabilisierung des Oberflächenwassers und wirkt tiefgreifender Durchmischung entgegen, so daß die pelagische Primärproduktion gefördert wird
- ▶ Das Eis selbst stellt einen reich strukturierten pelagischen Lebensraum dar, der Pflanzen und Tieren Substrat, Nahrung und Schutz bietet
- ▶ Die im Vergleich zur Arktis weniger polare Lage des Weddellmeeres (wie des gesamten Antarktischen Ozeans) bedingt ein gemäßigttes Lichtregime, so daß winterliche Dauerdunkelheit nur in den südlichsten Teilgebieten vorkommt
- ▶ Eine lange erdgeschichtliche Entwicklung zu den heutigen Umweltbedingungen ermöglichte evolutionäre Anpassungen, die die negativen Auswirkungen niedriger Temperaturen und saisonalen Nahrungsangebotes auf die Organismen kompensieren
- ▶ Die geographische Isolation des Schelfmeeres von anderen Schelfgebieten bewahrt die endemischen Arten vor Konkurrenzdruck durch Zuwanderer

Die Lebensbedingungen im Weddellmeer weisen somit eine Reihe von Besonderheiten auf, die sich in der Ökologie der Fische niederschlagen. Diese Besonderheiten erklären auch die Verschiedenartigkeit der antarktischen Fauna im Vergleich zur **Arktis**. Abgesehen von niedrigen Wassertemperaturen, Eisbedeckung und zum Pol hin abnehmender Primärproduktion haben Arktis und Antarktis nur wenige Gemeinsamkeiten (Dunbar 1968).

Die Fischfauna

Die notothenioiden Fische der Antarktis sind ihrer Abstammung entsprechend vor allem ein Teil der benthischen Lebensgemeinschaft, in der sie ihre größte Vielfalt erreichen. Mit etwa 200 Arten ist die **Gesamtdiversität** der antarktischen Schelffischfauna geringer als die der Nordsee und angrenzender Gebiete; sie übertrifft jedoch deutlich die Gesamtdiversität der **Hocharktis**, in der weniger als 50 Fischarten dauernd leben (Zenkevitch 1963). Während die arktische Fischfauna eine nach Norden hin verarmte boreale Fauna mit nur wenigen endemischen Arten darstellt, leben im **antarktischen** Schelfmeer die zumeist endemischen Arten in Gemeinschaften zusammen, die sich durch eine **hohe α -Diversität** auszeichnen. Die α -Diversität im Weddellmeer ist größer als die der Nordsee, des grönländischen

Schelfs oder der maritim-antarktischen Schelfgebiete. Die Gesamtzahl der verschiedenen Assoziationen ist jedoch klein (z.B. 6 Fischgemeinschaftscluster auf dem gesamten Weddellmeerschelf) und die Gesamtvielfalt bleibt daher trotz der weiten geographischen Ausdehnung des Ozeans gering. Die zirkumantarktische Verbreitung vieler Arten und Gemeinschaften ist ein Zeichen für diese Einförmigkeit des Großlebensraumes "Antarktischer Schelf".

Von niederen zu höheren Breiten nimmt die α -Diversität in den Fischgemeinschaften des atlantischen Sektors im Südpolarmeer großräumig bis etwa 75°S zu, um dann in den ständig eisbedeckten Teilen des südlichen Weddellmeeres wieder geringfügig abzunehmen. Die Verstärkung der **polaren** Umweltbedingungen nach Süden wirkt sich offenbar **nicht** negativ auf die Diversität der Fischgemeinschaften aus. Das Alter des Lebensraumes, die Konstanz der Umweltbedingungen, die Habitatgliederung durch strukturbildende große Benthosorganismen, z.B. Schwämme, sowie Advektion von Nahrung im Küstenstrom sind Faktoren, die auch in den südlichen Teilen des Weddellmeeres eine hohe α -Diversität ermöglichen.

Die **Biomasse** der Bodenfischgemeinschaften nimmt dagegen erwartungsgemäß großräumig von Norden nach Süden ab und beträgt im Weddellmeer nur etwa 1/10 der Biomasse der subantarktischen Inselschelfe. Vom östlichen zum südlichen Schelf wiederholt sich der großräumige Trend: Während im Gebiet um Vestkapp (73°S) ca. 1 t Bodenfische pro km² festgestellt wurden, liegt der Bestand in der Gould Bay (77°30'S) nur bei 0,3 t km⁻². Die Fischdichte spiegelt die geringe Produktion des etwa zur Hälfte aus hartschaligen Taxa zusammengesetzten Benthos des kontinentalen Schelfs wider. Auch in den Benthosgemeinschaften wird eine Biomasseabnahme vom östlichen zum südlichen Schelf im Weddellmeer beobachtet (Voß 1988; Gutt 1988; Arntz *et al.* im Druck; Gerdes im Druck).

Ein überraschend hoher Fischbestand im **Pelagial** des südlichen Weddellmeeres von mehr als 1 t km⁻² wird ausschließlich von der Art Pleuragramma antarcticum bestritten. Pleuragramma besetzt im Pelagial der antarktischen Schelfmeere praktisch allein die Nische der planktonfressenden Schwarmfische: als einzige Art nutzt P. antarcticum im Verlauf ihres Lebenszyklus sowohl die Mikro- und Mesoplanktonbestände als auch das Makroplankton und besitzt damit eine breitere Nahrungsbasis als alle anderen hochantarktischen Arten (Hubold und Ekau 1987). Während ihrer mehrjährigen Juvenilentwicklung nutzt P. antarcticum die produktionsreicheren Gewässer der Ostwinddrift und der Antarktischen Halbinsel, während die adulten Fische vor allem in den südlichen Schelfgebieten vorkommen. Auf diese Weise bewirkt Pleuragramma in ihrem Lebenszyklus einen Biomassetransport von niederen zu höheren antarktischen Breiten, der den warmblütigen Fischkonsumenten des südlichen Schelfgebietes zugute kommt (Hubold und Tomo 1988). Die Laichwanderungen des Adultbestandes schließlich ermöglichen die

Existenz großer Kolonien fischfressender Weddellrobben und Kaiserpinguine auf dem schmalen östlichen Weddellmeerschelf (s. u.).

Die evolutionäre Entwicklung der notothenioiden Fische ist ein Beispiel radiativer Adaptation, wie es bei Fischen in vergleichbarer Weise nur in den ostafrikanischen Grabenseen angetroffen wird (Trewavas 1949). Hier wie dort hat sich unter langandauernder Isolation eine monophyletische perciforme Fischgruppe in die vorhandenen Nischen des Ökosystems hineinentwickelt, die in anderen Gebieten von verschiedenen **Fischordnungen** besetzt sind. So sind z.B. in der **Arktis** aufgrund der Anbindung an boreale Schelfgebiete bis in hohe Breiten Vertreter aller wichtigen marinen Knochenfischordnungen vertreten, deren anpassungsfähigste Vertreter in die nordpolaren Nischen vordringen konnten. Besondere Spezialisierungen wurden dabei in der Arktis nur in Ausnahmefällen entwickelt (z.B. Polardorsch, Boreogadus saida: sympagische Lebensweise). Während der Eiszeiten konnten die boreoarktischen Arten ihre Verbreitungsgebiete entlang der Schelfsockel nach Süden verlagern und in Zeiten der Erwärmung wieder nach Norden vordringen. Entsprechende temperaturabhängige Bestandsverlagerungen wurden an rezenten Fischpopulationen im Nordatlantik gezeigt (Murawski und Mountain 1990). Biologie und Lebenszyklen der **arktischen** Arten sind daher eher an wechselhafte Umweltbedingungen angepaßt als an extreme, aber konstante polare Bedingungen, wie sie den **antarktischen** Lebensraum charakterisieren. Natürliche oder anthropogene Störungen ihrer Umwelt (z.B. durch Fischerei, Umweltverschmutzung oder Klimaveränderungen) werden daher von boreal-**arktischen** Arten vermutlich leichter ertragen als von den stenöken **antarktischen** Arten.

Anpassungen

Für die erfolgreiche Anpassung der Notothenioidei an ihren antarktischen Lebensraum waren eine Reihe von Modifikationen des Bauplanes und der Physiologie, der Biochemie und der Lebensstrategien ausschlaggebend. Die mehr als 20 Millionen Jahre währende Entwicklungszeit in der Antarktis, die auch durch die periodischen Vereisungen im Pleistozän nicht nachhaltig unterbrochen wurde (Clarke und Crame 1990; Eastman 1990) dürfte dazu geführt haben, daß die heutigen Arten an ihren Lebensraum gut angepaßt sind und daß die Artenvielfalt die Nischen der **benthischen** Lebensräume weitgehend ausschöpft. Die benthischen Lebensgemeinschaften konnten Vereisungsperioden in Grabentiefen und am Kontinentalabhang überdauern (Andriashev 1965; Arnaud 1977). Die heute durchweg tiefen Verbreitungsmaxima der antarktischen Fische und morphologische Anklänge an Tiefseeformen sprechen für eine zeitweise Verlagerung der Populationen in tiefere Bereiche. Offenbar überlebten die benthischen Gemeinschaften auch

bei geringem Nahrungsangebot in hoher Diversität, etwa wie die heutige biomassearme Fischgemeinschaft der Rönne Vertiefung im Südwesten des Weddellmeeres weit entfernt von den produktiven Bereichen des östlichen Weddellmeeres in einer hohen Diversität existiert (Schwarzbach 1988).

Das Vorrücken der kontinentalen Schelfeise bis über den Rand des Kontinentalsokkels hinaus betraf das **Pelagial** offenbar stärker als das Benthos. Das Pelagial des Weddellmeeres ist vergleichsweise arm an Fischarten: Mit der holopelagischen Nototheniidenart Pleuragramma antarcticum beherbergt das Ökosystem nur **einen** planktonfressenden Schwarmfisch, der den weltweit verbreiteten und diversifizierten Heringsfischen (Clupeiden) ökologisch und in der Körperform ähnelt (DeWitt 1970; Hubold und Ekau 1987). Ein träger, pelagischer Räuber ist Dissostichus mawsoni. Die weitaus meisten Fischarten der Antarktis besiedeln das Epipelagial nur als Larven oder Juvenile. Diese weitgehende Abwesenheit aus dem Pelagial kann zum Teil mit der benthischen Abstammung der schwimmblasenlosen Notothenioidei erklärt werden, die sekundär Auftriebsmechanismen (Lipideinlagerungen, geringe Verknöcherung) für ein erfolgreiches Leben in der freien Wassersäule entwickeln mußten. Möglicherweise behinderte der genetische Rahmen des Ur-Notothenioiden die Entwicklung bestimmter Ökotypen, wie z.B. eines aktiven pelagischen Räubers oder eines filtrierenden Planktonfressers. Andererseits beweist das Beispiel der ostafrikanischen Grabenseen, daß eine außerordentlich weitgehende morphologische und trophische Diversifizierung bei den Cichliden sogar in einem kürzeren Zeitraum möglich war (allerdings bei kürzeren Generationszeiten). Auch das Fehlen meroplanktischer Larven wirbelloser Benthostiere (Boysen-Ennen 1988) deutet darauf hin, daß nicht genetische Restriktionen, sondern die historische Entwicklung des hochantarktischen Pelagials die Besiedlung dieses Lebensraumes für die antarktischen Fische erschwert hat. Die rezenten pelagischen Larval- und Juvenilgemeinschaften werden daher als Indiz für einen anhaltenden Entwicklungsprozeß der notothenioiden Fische in das Schelfpelagial hinein verstanden (DeWitt 1970; Hubold und Ekau 1987).

Alle Fischarten des Weddellmeeres besitzen einen ausreichenden Gefrierschutz, der sie in die Lage versetzt, sich in ihrem Lebensraum frei zu bewegen, ohne der Gefahr des Gefrierens ihrer Körperflüssigkeiten ausgesetzt zu sein. Aufgrund der geringen saisonalen Temperaturschwankungen am Meeresboden muß der biochemische Kälteschutz ganzjährig aufrechterhalten werden. Eine Winterruhe, wie sie von einigen borealen oder arktischen Arten bekannt ist (Scholander 1954), kommt wahrscheinlich bei hochantarktischen Fischen nicht vor, wie die gute Kondition und normal gefüllte Mägen der Fische des östlichen Weddellmeerschelfs zum Ende des antarktischen Winters zeigen (Wöhrmann 1988; Hubold unveröff.). Der insgesamt hohe Anteil leerer Mägen zu allen Jahreszeiten läßt eher auf eine generell unregelmäßige als auf eine stark saisonale Nahrungsaufnahme der demersalen Fische des

Weddellmeeres schließen.

Auch die Leistungen des Nervensystems, des Immunsystems, die Muskelfunktionen usw. weisen alle notwendigen Anpassungen auf, die für ein ganzjährig "normales" Leben im kalten Wasser notwendig sind. Die Summe dieser Anpassungen schlägt sich im Stoffwechsel der Fische nieder und kann als erhöhter Ruhesauerstoffverbrauch gemessen werden. Die als "Metabolic Cold Adaptation" (MCA) zusammengefaßten physiologischen Leistungen kaltadaptierter Arten sind eine besondere Anpassung der notothenioiden Fische an ihren Lebensraum. Dies gilt besonders für die hochantarktischen Fischarten (Wells 1987), an denen das Konzept entwickelt wurde (Wohlschlag 1964), während die subantarktischen und arktischen Arten, die zur Widerlegung des Konzepts herangezogen wurden, schwächere Anpassungen aufweisen (Holeton 1974). Insofern sind die Ansätze beider Hypothesen berechtigt; die heutige, differenzierte Betrachtungsweise, in der die Antarktis nicht mehr als ein einheitliches Großsystem, sondern als ein Gebiet mit unterschiedlichen Lebensräumen und Anpassungsmustern gesehen wird, führt diese Diskussion weiter (Hempel 1985; Hubold im Druck).

Lebenszyklen und Stoffwechsel

Fast alle im Weddellmeer heimischen Fischarten sind kleinwüchsig. Lediglich der weit umherwandernde Dissostichus mawsoni erreicht eine Endlänge von mehr als einem Meter. Auch in der Arktis sind die nördlichen, angepaßten Gattungen wie Boreogadus, Arctogadus, Myoxocephalus, Artediellus usw. klein. Die Endgröße wird bei den Weddellmeerfischen erst nach vielen Jahren erreicht, d.h. die geringe Größe ist mit einem sehr langsamen Wachstum verbunden. Aufgrund des langsamen Wachstums durchleben die Notothenioidei in ihrer Entwicklung eine lange Juvenilphase von fünf bis sieben Jahren, der eine ebenfalls lange adulte Reproduktionsphase folgt. Im Gegensatz zu den Weddellmeerfischen wachsen viele **subantarktische** Fische vergleichsweise schnell; ihre Wachstumsparameter ähneln denen ökologisch ähnlicher borealer Fische.

Das langsame Wachstum in der Hochantarktis ist kein direkter Effekt der niedrigen Wassertemperaturen. Fischlarven im Weddellmeer können genauso schnell wie boreale Heringslarven wachsen (Hubold 1985). Channichthyiden wachsen im kalten Schelfwasser schneller als Nototheniiden, während tiefliebende Aethotaxis mitopteryx im relativ warmen Tiefenwasser sehr langsam wachsen. Der arktische Polardorsch Boreogadus saida wächst ebenfalls im kalten Wasser schnell (Lowry und Frost 1981).

Diese wenigen Beispiele zeigen, daß das langsame Wachstum angepaßter Arten teilweise mit anderen Faktoren als der Temperatur erklärt werden muß. Vor allem das insgesamt geringe und saisonale Nahrungsangebot wird als wichtigster limitierender Faktor diskutiert (Clarke 1983). Bei guten Nahrungsbedingungen können entsprechend bessere Wachstumsleistungen erzielt werden: Larvale Pleuragramma antarcticum leben im geschichteten Sommerwasser unter guten Nahrungsbedingungen und können im Dauerlicht kontinuierlich fressen. Ihr Wachstum ist während des Sommers schnell. Channichthyiden sind räuberische Euphausiaceen- und Fischfresser, die vor allem im antarktischen Krill und in P. antarcticum eine reiche Nahrungsquelle haben. Die Nototheniiden Südgeorgiens erreichen bessere Wachstumsraten, wenn sie die Krillressourcen nutzen können (Everson 1977b). Die Zooplanktondichten am tiefen Schelfhang des Weddellmeeres scheinen hingegen für adulte Aethotaxis mitopteryx und P. antarcticum keine ergiebige Nahrungsquelle darzustellen.

Experimentelle Untersuchungen zum Wachstum **hochantarktischer** Fische unter **günstigen** Nahrungsbedingungen konnten noch nicht durchgeführt werden. Erste Beobachtungen an im Aquarium gehaltenen Artedidraconiden weisen jedoch auf langsames Wachstum auch unter guten Nahrungsbedingungen hin (Hubold unveröff.). Dies würde bedeuten, daß das langsame Wachstum nicht primär auf Nahrungsmangel beruht, sondern vor allem **genetisch** bedingt ist. Nach den Vorstellungen der "Life History Theory" kann unter bestimmten Mortalitätsbedingungen langsames Wachstum selektiert werden (Wootton 1990). Ein relativ hoher oder unregelmäßiger Mortalitätsdruck auf **junge** Stadien bei gleichzeitig geringer Mortalität **adult**er Fische bewirkt die Selektion zu später Reproduktion und Langlebigkeit verbunden mit geringem Wachstum (Murphy 1968; Schaffer 1979). Solche Selektionsmechanismen sind im hochantarktischen System denkbar: Im **Pelagial** können durch die starken jährlichen Schwankungen in der Eisbedeckung und den damit verbundenen Unterschieden im Advektionsgeschehen und der Stabilisierung der Wassersäule die Aufwuchsbedingungen für pelagische Fischbrut unvorhersagbar variieren und zum Ausfall eines oder mehrerer Jahrgänge führen, so daß ein langlebiger Adultbestand die Reproduktionskapazität aufrechterhalten muß. Auch ein sehr hoher Feinddruck auf demersale Fischbrut in den komplexen **benthischen** Gemeinschaften ist denkbar. Amphipoden der Gattung Orchomene bevölkern in großer Zahl den Meeresboden. Diese beweglichen Aasfresser fallen lebende Fische an (Rakusa-Suszczewski 1982). Im Aquarium wurden lebende, juvenile Pogonophryne sp. (8 cm) überwältigt (M. Klages pers. Mittlg.). Es ist denkbar, daß der Mortalitätsdruck auf junge Fische am Boden des Weddellmeeres so hoch ist, daß entsprechende Anpassungen, z.B. ein Ausweichen in das Benthopelagial oder Pelagial, entwickelt wurden.

Demgegenüber erscheint das Mortalitätsrisiko der adulten Individuen auf dem tiefen Schelf gering zu sein, da nur wenige Warmblüter Bodenfische (und anderes Benthos) erbeuten können. Die tieftauchenden Weddellrobben konzentrieren sich in Kolonien entlang der nordöstlichen Küste des Weddellmeeres, von wo aus sie nicht den gesamten Schelfbereich bejagen können. Laws (1977) stellte eine Beziehung zwischen den tiefen Schelfböden und dem Fehlen benthosfressender Warmblüter in der Antarktis (im Gegensatz zur Arktis) her. Der Fang sehr alter Pleuragramma antarcticum im südlichen Weddellmeer deutet ebenfalls auf einen geringen Mortalitätsdruck durch Freißfeinde im hochantarktischen Schelfmeer. Ein ähnliches Mortalitätsmuster und entsprechende zur k-Selektion tendierende Lebensstrategien verbunden mit langsamem Wachstum sind auch für das evertbrate Benthos typisch (Berkman 1990; Arntz et al. im Druck).

Der in Wachstum eingesparte Energieaufwand kann in andere Stoffwechselwege investiert werden. Die verfügbare Energie wird zwischen den großen Verbrauchern (Grundumsatz incl. allen Anpassungskosten, Aktivität, Fortpflanzung und Wachstum) entsprechend den Anforderungen des Lebensraumes aufgeteilt. Der Aufwand für ein "normales" Funktionieren ist im kalten Wasser für die antarktischen Fische höher als nach den Temperaturbedingungen zu erwarten: Selbst in Ruhe wird ein als erhöhte Respiration messbarer Energieumsatz für die Aufrechterhaltung von Gefrierschutz, Reaktionsfähigkeit und Aktivitätspotential, aber auch z.B. für die Verdauung vorgehalten (Holeton 1983; Wells 1987). Der Energieverbrauch für Bewegung ist durch die im Vergleich zu gemäßigten Breiten verdoppelte Viskosität des Wassers heraufgesetzt; er wird jedoch durch träges Verhalten niedrig gehalten. Der Reproduktionsaufwand hängt ab von den Überlebenschancen der Eier und Larven und scheint gegenüber dem in anderen Meeren notwendigen Aufwand erhöht zu sein. Erhebliche Energie wird für die Fortpflanzung aufgewendet; nach den Schätzungen des relativen Gonadengewichts liegen viele antarktische Arten im oberen Bereich dessen, was boreale Fische für die jährliche Fortpflanzung aufwenden. Zu diesem Aufwand ist noch ein unbekannter Betrag für Brutpflegeverhalten (Artedidraconidae, Bathydraconidae, einige Nototheniidae) und Brutvor-sorgeverhalten (z. B. Laichwanderungen: Pleuragramma, Channichthyidae?) hinzuzurechnen.

Die Reproduktionsstrategien der Weddellmeerfische reichen von der Ausbildung weniger großer Eier (evtl. mit Brutpflege) bis zu vielen relativ kleinen, frei abgelegten benthopelagischen Eiern (Pleuragramma antarcticum). Bei der Mehrzahl der Arten sind die Larven relativ groß und hungerfähig. Selbst Pleuragramma antarcticum, die Art mit den kleinsten Eiern, besitzt Larven, die mit ca. 10 mm Länge größer sind als die der meisten marinen Fische gemäßigter Breiten und mindestens 3 Wochen hungern können (Hubold unveröff.). Neben der Hungerfähigkeit muß z.B. auch die höhere Leistungsfähigkeit der größeren Larven im viskosen

Wasser berücksichtigt werden.

Die im kalten saisonalen System vorteilhaften großen Eier sind durch ihre lange, offenbar nicht kälte-kompensierte Entwicklungszeit einem erheblichen Räuberdruck durch Benthosbewohner ausgesetzt. Mit Fischeiern gefüllte Mägen benthosfressender Fische belegen dies (Schwarzbach 1988; Wöhrmann 1989). Kleine Eier entwickeln sich schneller als große, und es können eine größere Zahl von Eiern pro Saison abgelegt werden. Die kleinen pelagischen Larven nutzen die kurzfristige sommerliche Zooplanktonproduktion. Sie scheinen jedoch in starkem Maß von den variablen Umweltbedingungen im Pelagial betroffen zu sein. Sehr hohe Larvendichten in einem Jahr mit weit nach Süden reichender stabiler Küstenpolynya (1979/80) gegenüber geringen Dichten in der Saison 1980/81 zeigen mögliche Beziehungen zwischen der Larval-Mortalität von *P. antarcticum* und der großräumigen Eisdynamik im Weddellmeer auf (Hubold 1985a). Die Überlebenschancen der *Pleuragramma*-Brut sind an das Entstehen der sommerlichen durchgehenden Küstenpolynya gekoppelt, die sowohl für die Larvendrift, als auch für die Stabilisierung der Oberflächenschicht im südlichen Schelfgebiet und damit für die Lebensbedingungen im Aufwuchsgebiet bestimmend ist.

Die Stellung der Fische im Ökosystem des Weddellmeeres

In den **subantarktischen** und ozeanischen Gebieten des Südpolarmeeres tritt die Bedeutung der Fische in den Nahrungsnetzen hinter die des antarktischen Krills zurück. Fische sind in diesen Meeresgebieten wie die Mehrzahl der Meeressäuger und Vögel **Krillkonsumenten**. In hohen Breiten der Antarktis, z.B. im **Weddellmeer** stehen dagegen **Fische** im Zentrum der Nahrungsnetze (Eastman 1985a; Takahashi und Nemoto 1984). Die ganzjährig auf dem Schelf des südlichen Weddellmeeres heimischen Warmblüter Weddellrobbe und Kaiserpinguin sind typische **Fischfresser** (Calhaem und Christoffel 1969; Plötz 1986, 1990; Klages 1988; Gales *et al* 1990).

Da die wandernde *Pleuragramma*-Biomasse größer ist als die ortstreuen demersalen Fischbestände, wird diese Art für viele höhere Konsumenten zur wichtigsten Nahrung. Durch ihr pelagisches Vorkommen in Schwärmen ist *Pleuragramma* zudem für tauchende Warmblüter leichter erreichbar als die tiefliebenden und verstreuten Bodenfische. Die Nahrungszusammensetzung der Weddellrobben drückt diese Präferenz deutlich aus (Plötz 1988). *P. antarcticum* ist vor allem für Weddellrobben und Kaiserpinguine wichtig (Falla 1937; Emison 1968; Testa *et al*. 1985;

Plötz 1986; Klages 1988; Gales *et al.* 1990), kann aber auch in der Nahrung von Adeliepinguinen dominieren (Emison 1968). Deutlich seltener werden Channichthyiden und Fische der Gattung Trematomus in der Nahrung der Warmblüter gefunden. Lediglich im Spätwinter dominierte Chionodraco myersi in der Nahrung der Weddellrobben am Vestkapp (Plötz 1988).

Im südlichen und östlichen Weddellmeer wurde der Bestand an Kaiserpinguinen und Weddellrobben nach Zählungen im Spätwinter 1986 auf 130 000 bzw. 12 000 Individuen geschätzt (G. Hempel, B. Stonehouse pers. Mittl.). Weddellrobben haben einen täglichen Nahrungsbedarf von etwa 13 (Plötz 1986) bis 18 kg (Öritsland 1977). Bei einem Mittel von 15 kg und einer angenommenen jährlichen Freßzeit von 335 Tagen (Öritsland 1977; Laws 1977) verbraucht der Bestand 50 000 t Nahrung. Ca. 50 - 60 % der Nahrung sind Fische (Davis *et al.* 1982; Bonner 1985), so daß etwa 25 000 t Fisch pro Jahr von den Weddellrobben des östlichen Weddellmeeres verzehrt werden.

Die Kaiserpinguine fressen etwa 1,5 kg pro Tag (Klages 1988; Gales *et al.* 1990). Die Population verbraucht dann in 335 Tagen 65 000 t Nahrung. 38 bis 78 % hiervon sind Fische (Klages 1988; Gales *et al.* 1990), so daß ein Bedarf von gleichfalls mindestens 25 000 t Fisch pro Jahr entsteht.

Während des Sommers wird das südliche Schelfgebiet von einer Reihe von Sommergästen besucht (Flugvögel, Schwertwale, Entenwale, Minkewale, Adeliepinguine und Krabbenfresserrobber), die ebenfalls eine erhebliche Menge Fisch verzehren können, so daß sich ein erheblich höherer jährlicher Gesamtkonsum an Fisch durch Warmblüter im südlichen Weddellmeer annehmen läßt. Von der geschätzten Fischproduktion von $0,5 \text{ t km}^{-2} \text{ Jahr}^{-1}$ (d.h. auf den sommerlich eisfreien Schelf bezogen 125 000 t) erfolgt die Entnahme durch die Hauptkonsumenten Weddellrobben und Kaiserpinguine nicht gleichmäßig, sondern vor allem in der Nähe der Kolonien auf dem östlichen Schelf. Es ist kaum vorstellbar, daß die lokalen Bodenfischbestände diesem massiven Wegfraß standhalten können. Einen Ausgleich bilden die wandernden Pleuragramma-Schwärme, durch die die Fischproduktion des weiten, von Warmblütern kaum besiedelten südlichen Schelfs den Brutkolonien des östlichen Schelfs zugänglich wird. Da sich diese Wanderungen in erster Linie entlang des Schelfhanges vollziehen, werden die Fische besonders an solchen Stellen zu einer erreichbaren Beute für die Warmblüter, an denen der Schelfhang in unmittelbarer Nähe der Brutkolonien liegt. Eine solche Stelle, an denen ein hoher Bestand an Robben und Pinguinen von den vorbeiziehenden Fischen existieren kann, befindet sich im östlichen Weddellmeer am Vestkapp. An diesem Kap gelangen durch die Präsenz des ozeanischen Wasserkörpers über dem tiefen Graben zusätzlich auch mesopelagische Fische des zentralen Weddellmeeres (z.B. Notolepis coatsi) in Küstennähe und werden dort ebenfalls von den Kaiserpinguinen erbeutet (Klages 1988).

Trotz des insgesamt erheblichen Wegfraßes erscheinen die Fischbestände des Weddellmeeres nicht stark beansprucht. Der Anteil sehr alter Fische im südlichen Pleuragrammabestand (Hubold und Tomo 1989; Radtke *et al.* in Vorb.), die auffällig geringen Fluchtreaktionen der Bodenfische vor dem "Sprint"-Kamerafahrzeug (Gutt pers. Mittlg.) oder vor Tauchern (Daniels 1978) unterstreichen den offenbar geringen Feinddruck. Wiederholt beobachtete tot an der Oberfläche treibende oder im Eis eingefrorene *P. antarcticum* verschiedener Altersklassen (Boulenger 1902; DeWitt und Tyler 1960; Plötz pers. Mittlg.) zeigen, daß zumindest für diese Art neben den biologischen Mortalitätsrisiken auch abiotische Faktoren eine große Bedeutung haben können.

Auch für die hochantarktischen Warmblüter sind umweltbedingte Mortalitätsrisiken möglicherweise bedeutender als Nahrungsmangel: Kaiserpinguine und Weddellrobben sind für ihre Fortpflanzung auf eine stabile Festeisdecke in von See her zugänglichen Buchten und Inlets angewiesen. Diese Eisbedingungen werden nur an wenigen Stellen entlang der Schelfeisküste angetroffen; die Brutplätze müssen zudem in der Nähe nutzbarer Fischvorkommen bzw. Wanderwege liegen. Das feste Meereis bricht im Verlauf des Sommers auf und die Schollen werden schnell in der Dünung zerstört. In Jahren mit sehr frühem Eisaufbruch können auf diese Weise noch nicht schwimmfähige Jungvögel ihren sicheren Lebensraum verlieren. Auch adulte Robben sind während des Haarwechsels auf Eisliegeplätze angewiesen. Ein Jahr mit frühzeitigem Eisaufbruch und sehr geringer Eisbedeckung im östlichen Weddellmeer war z.B. 1981. In der Atkabucht verloren die Pinguine ihre Standplätze auf den Festeisflächen im Februar noch bevor die Mauser abgeschlossen war. Robben und Pinguine drängten sich in diesem Jahr in außerordentlich hohen Dichten auf den wenigen verbleibenden Eisschollen (Drescher und Hubold, unveröff.).

Die **hochantarktischen** Lebensgemeinschaften der permanenten Treibeiszone sind sicher in besonderem Maße von klimatisch bedingten abiotischen Umweltfaktoren, und hier vor allem den jährlichen Veränderungen des **Eiszyklus** abhängig. Die Erforschung der Ökologie hochantarktischer Lebensgemeinschaften und ihrer Beziehung zu den Eisbedingungen stellen daher einen Schwerpunkt der künftigen internationalen Antarktisforschung im Rahmen des neuen **EASIZ** Programmes (**E**cology of the **A**ntarctic **S**ea **I**ce **Z**one) dar und sollten auch zu einem wichtiges Thema der künftigen deutschen biologischen Forschungen im Weddellmeer werden.

Literatur

- Allen K R (1971) Relation between Production and Biomass. J. Fish Res. Bd. Canada 28:1573-1581.
- Altukhov K A (1979) The Reproduction and Development of the Arctic Cod, *Boreogadus saida* in the White Sea. J. Ichthyol. 19(5):93-101.
- Andersen N C (1984) Genera and subfamilies of the family Nototheniidae (Pisces, Perciformes) from the Antarctic and Subantarctic. Steenstrupia 10:1-34.
- Andersen J B, Kurtz D D, Domack (1980) Glacial and Glacial Marine Sediments of the Antarctic Continental Shelf. J. Geol. 88:399-414.
- Andriashev A P (1965) A general review of the Antarctic fish fauna. in: Biogeography and Ecology in Antarctica, Oye P van, Mieghem J van (Hrsg.) Junk Publ., The Hague, Monographiae Biologicae 15:491-550.
- Andriashev A P (1966) The Problems of the Life Community Associated With the Antarctic Fast Ice. in: Symposium on Antarctic Oceanography. Scott Polar Research Inst. Cambridge:147-155.
- Andriashev A P (1977) Some Additions of the Vertical Zonation of Marine Bottom Fauna. in: Adaptations Within Antarctic Ecosystems, Llano G A (Hrsg.), Gulf Publishing Co., Houston:351-360.
- Andriashev A P (1987) A General Review of the Antarctic Bottom Fish Fauna. in: Kullander S O, Fernholm B (Hrsg.) Proceedings of the 5. Congress of European Ichthyologists, Stockholm 1985.:357-372.
- Andriashev A P, Butskaya N A, Faleeva T I (1979) Sexual cycles of Antarctic fishes *Trematomus bernacchii* and *Pagothenia borchgrevinkii* (Nototheniidae) in connection with adaption to living conditions (in Russian). Dokl.Akad.Nauk.S.S.S.R. 248(2):499-502.
- ANON (1988) Report on a Meeting of the SCAR Group of Specialists on Southern Ocean Ecology; Paris 27 - 29 May 1987. SCAR Report No 3:1-20.
- ANON (1989) SCAR Group of Specialists on Southern Ocean Ecology. Meeting at Hobart, Tasmania, 3 - 5 September 1988. SCAR Report No. 5:21-28.
- ANON (1990) SCAR/SCOR Workshop on the Ecology of the Antarctic Sea Ice Zone, 18-21 May 1990, Trondheim, Norway. SCAR Report (im Druck).
- Arnaud P M (1977) Adaptations within the Antarctic Marine Benthic Ecosystem. in: Llano G A (Hrsg.) Adaptations within Antarctic Ecosystems. Gulf Publishing Comp. Houston, Texas:135-158.
- Arntz W, Ernst E, Hempel I (1990) The Expedition ANTARKTIS VII/4 (Epos leg 3) and VII/5 of RV "Polarstern" in 1989. Ber. z. Polarforschung 68:1-214.
- Arntz W E, Brey T, Gerdes D, Gorny M, Gutt J, Hain S, Klages M (Manuskript) Patterns of life history and population dynamics of benthic invertebrates under the high Antarctic conditions of the Weddell Sea. Proc. 25th Symp. Europ. Mar. Biol. Ferrara, Italy (im Druck)
- Austin B (1988) Marine Microbiology. Cambridge Univ. Press:1-222.
- Azam F D, Holm-Hansen O, Campbell L, Carlucci A, Williams P (1978) Occurrence and Metabolic Activity of Living Organisms under the Ross Ice Shelf. Transactions of the American Geophysical Union, 59 (4):308.
- Banase K, Mosher S (1980) Adult Body Mass and Annual Production/Biomass Relationships of Field Populations. Ecol. Monogr. 50(3):355-379.
- Barry J P (1988) Hydrographic Patterns in McMurdo Sound, Antarctica and their Relationships to Local Benthic Communities. Polar Biol 8(5):377-392.
- Barry J P, Dayton P K (1988) Current Patterns in McMurdo Sound, Antarctica and their Relationship to Local Biotic Communities. Polar Biol. 8(5):367-376.
- Bellisio N B (1965) Peces Antarticos del sector Argentino, Parte II: Especimenes obtenidos en la campana naval Antartica 1963-64. Publ. Serv. Hidrogr. Naval No 901:1-78.
- Bengtson J L, Laws R M (1985) Trends in Crabeater Seal Age at Maturity: An Insight into Antarctic Marine Interactions. in: Siegfried W R, Condy P R, Laws R M (Hrsg.) Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Springer Verlag Berlin, Heidelberg:669-675.
- Bergstad O A, Jorgensen T, Dragesund O (1987) Life History and Ecology of the Gadoid Resources of the Barents Sea. Fisheries Research 5:119-161.
- Berkman P A (1990) The Population Biology of the Antarctic Scallop *Admussium colbecki* (Smith 1902) at New Harbor, Ross Sea. in: Kerry K R, Hempel G (Hrsg.) Antarctic Ecosystems. Springer Verlag Berlin Heidelberg:281-288.
- Berkman P A, Marks D S, Shreve G P (1986) Winter sediment resuspension in McMurdo Sound Antarctica, and its ecological implications. Polar Biol. 6:1-4.
- Blaxter J H S (1969) Eggs and Larvae. in: Fish Physiology Vol III: Reproduction and Growth, Bioluminescence, Pigments, and Poisons. Hoar W S, Randall D J (Hrsg.). Acad. Press, N. York:177-252.
- Blaxter J H S, Hempel G (1963) The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). ICES 28:211-240.

- Bodungen B von, Chen X, Fritsche P, Meiners A, Nöthig E M, Spies A, Stöffler W, Sui Q (1985)** Phytoplankton. in: Hempel G (Hrsg.) Die Expedition ANTARKTIS III mit FS "Polarstern" 1984/85. Ber. z. Polarforsch. 25:105-111.
- Bodungen B von, Smetacek V S, Tilzer M M, Zeitzschel B (1986)** Primary production and sedimentation during spring in the Antarctic Peninsula region. Deep-Sea Res. 33:177-194.
- Bodungen B von, Nöthig EM, Sui Q (1988)** New Production of Phytoplankton and Sedimentation During Summer 1985 in the Southeastern Weddell Sea. J. Compar. Biochem. Physiol. 90B:475-487.
- Boesch D F (1972)** Species diversity of marine macrobenthos in the Virginia area. Chesapeake Sci. 13:206-211.
- Boltovskoy D, Alder V A, Spinelli F (1989)** Summer Weddell Sea Microplankton: Assemblage Structure, Distribution and Abundance, with special emphasis on Tintinnia. Polar Biol. 9 (7):447-456.
- Bonner W N (1985)** Birds and Mammals - Antarctic Seals. in: Bonner W N, Walton D W H (Hrsg.) Key Environments Antarctica; Pergamon Press, Oxford:202-222.
- Boronin A V, Altman Y S (1979)** Growth and natural mortality of green Notothenia. (in russ). Trudy Atlant. Nauchno-issled. Ryb. Khoz. Okeanogr., 81:66-71.
- Boulenger G A (1902)** Report on the collections of Natural History made in the Antarctic Regions during the Voyage of the Southern Cross. Southern Cross Collections. V: Pisces:174-189.
- Boysen-Ennen E, Hagen W, Hubold G, Piatkowski U (Manuskript)** Zooplankton Biomass in the Ice-Covered Weddell Sea, Antarctica. Marine Biol. (eingereicht)
- Boysen-Ennen E, Piatkowski U (1988)** Meso- and Macrozooplankton Communities in the Weddell Sea. Polar Biol. 9:17-35.
- Boysen-Ennen E (1987)** Zur Verbreitung des Meso- und Makrozooplanktons im Oberflächenwasser der Weddell See (Antarktis). Ber. z. Polarforsch. 35:1-126.
- Bradstreet S W, Cross W E (1982)** Trophic Relationships at High Ice Edges. ARCTIC 35 (1):1-12.
- Brennecke W (1921)** Die ozeanographischen Arbeiten der Deutschen Antarktischen Expedition 1911-1912. Arch. Deut. Seewarte 39(1):1-215.
- Brückel K von (1985)** Primary Production Data From the Southeastern Weddell Sea. Polar Biol. 4:75-80.
- Brown S G, Lockyer C H (1984)** Whales. in: Antarctic Ecology. Laws RM (Hrsg.); Acad. Press. :717-782.
- Bruchhausen P M, Raymond J A, Jacobs S, DeVries A L, Thorndike E M, DeWitt H H (1979)** Fish, Crustaceans and Sea Floor under the Ross Ice Shelf. Science 203:449-450.
- Bullister J, Hellmer H, Krause G, Rohardt G, Schlosser P, Witte H (1985)** Physical Oceanography. In: Hempel G (Hrsg.) Die Expedition ANTARKTIS III mit FS "Polarstern" 1984/85. Ber. z. Polarforschung, 25:99-103.
- Bullivant J S, Dearborn J H (1967)** Stanford University invertebrate studies on the Ross Sea, 1958 - 1961: General account and station list. In The Fauna of the Ross Sea. Part 5; General accounts, station lists and benthic ecology. Bull. NZ Dep. scient. ind. Res. 176:1-77.
- Bunt J S (1960)** Introductory studies: Hydrology and Plankton, Mawson, June 1956 - Feb 1957. Austral. NARE Antarct. Res. Exped. Repts. Ser. B3.
- Bunt J S (1964)** Primary Productivity Under Sea-Ice in Antarctic Waters. 2. Influence of Light and Other Factors on Photosynthetic Activities of Antarctic Marine Microalgae. in: Milton O L (Hrsg.) Biology of the Antarctic Seas. Ant. Res. Ser. Vol. 1. American Geophysical Union. Washington D C:27-31.
- Bunt J S (1966)** Microalgae of the Antarctic Pack Ice Zone. In: Symposium on Antarctic Oceanography, Scott Polar Inst. Cambridge 1968:198-218.
- Bunt J S (1968)** Some Characteristics of Microalgae Isolated from Antarctic Sea Ice. in: Llano G A, Schmitt W L (Hrsg.) Biology of the Antarctic Seas, Ant. Res. Ser. II; Amer. Geophys. Union; Wash. DC: 1-14.
- Burchett M S (1983 a)** Age and growth of the antarctic fish *Notothenia rossii* from S Georgia. Brit. Antarct. Surv. Bull. No. 60:45-61.
- Burchett M S (1983 b)** The life cycle of *Notothenia rossii* from South Georgia. Br. Antarct. Surv. Bull. No 61:71-73.
- Burchett M S, DeVries A, Briggs A J (1984)** Age determination and growth of *Dissostichus mawsoni* (Norman, 1937) (Pisces, Nototheniidae) from McMurdo Sound (Antarctica). Cybium 8(1):27-31.
- Burkholder P R, Mandelli E F (1965)** Productivity of Microalgae in Antarctic Sea Ice. Science 149:872-874.
- Butskaya N A, Falceva T I (1987)** Seasonal changes in the gonada and fecundity of Antarctic fishes *Trematomus bernacchii*, *Trematomus hansonii* and *Pagothenia borchgrevinki* (Nototheniidae). Vopr. Ikhtiol. 1:114-123.

- Calhaem J, Christoffel D (1969)** Some observations on the feeding habits of a Weddell seal and measurements of its prey - *Dissostichus mawsoni* - at McMurdo Sound, Antarctica. *N.Z.J.Mar.Freshw.Res.* 3(2):181-190.
- Camus P, Duhamel G (1985)** Spawning and embryological development of *Notothenia rossii rossii* (Richardson, 1844), Nototheniidae from the Kerguelen Islands. *Cybiurn*, 9:283-293.
- Carmack E C (1974)** A Quantitative Characterization of Water Masses in the Weddell Sea During Summer. *Deep-Sea Res.* 21:431-443.
- Carmack E C, Foster T D (1975)** Circulation and Distribution of Oceanographic Properties Near the Filchner Ice Shelf. *Deep-Sea Res.* 22:77-90.
- Carmack E C, Foster T D (1977)** Water Masses and Circulation in the Weddell Sea. in: Dunbar M J (Hrsg.) *Polar Oceans. Arctic Inst. of North America*:151-165.
- Castellini M A, Davis R W, Davis M, Horning M (1984)** Antarctic Marine Life under the McMurdo Ice Shelf at White Island. A link between Nutrient Influx and Seal Population. *Polar Biol* 2:229-231.
- Chlapowski K, Krzeptowski M (1978)** On the presence of fishes in Antarctic krill catches (Poland). *Acta Ichthyol. Pisc.* 8(1):1-8.
- Chojnacki J, Palczewski P (1981)** Age and growth rate of *Pseudochaenichthys georgianus* Norman 1937 (Fam. Channichthyidae) of the South Georgia region. *Pol. Polar Res.* 2(3-4):145-157.
- Clarke A (1980)** A Reappraisal of the Concept of Metabolic Cold Adaptation in Polar Marine Invertebrates. *Biol. J. Lin. Soc.* 14:77-92.
- Clarke A (1983)** Life in cold water: the physiological ecology of polar marine ectotherms. *Oceanogr. Mar Biol Ann Rev* 21:341-453.
- Clarke A (1985)** Energy Flow in the Southern Ocean Food Web. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (Hrsg.) *Antarctic Nutrient Cycles and food webs. Proc. 4th SCAR Symp. on Antarctic Biology.* Springer Berlin, Heidelberg, N.York:573-581.
- Clarke A (1987)** Temperature, Latitude and Reproductive Effort. *Mar. Ecology Prog. Ser.* 38:89-99.
- Clarke A (1990)** Temperature and evolution: Southern Ocean cooling and the Antarctic marine fauna. in: Kerry K R, Hempel G (Hrsg.) *Antarctic Ecosystems - Ecological Change and Conservation.* Springer Berlin Heidelberg:9-22.
- Clarke A, Crame J A (1989)** The origin of the Southern Ocean marine fauna. in: Crame J A (Hrsg.) *Origins and Evolution of the Antarctic Biota.* Geological Society Special Publication No 47:253-268.
- Comiso J C, Maynard N G, Smith W O, Sullivan C W (1990)**: Satellite Ocean Color Studies of Antarctic Ice Edges in Summer and Autumn. *J. Geophys. Res.* 95(C6):9481-9496.
- Croxall J P (1984)** Seabirds. In: Laws RM (Hrsg.) *Antarctic Ecology.* vol 2. Academic Press, London:533-619.
- Croxall J P, Prince P A, Ricketts C (1985)** Relationships Between Prey Life-Cycles and the Extent, Nature and Timing of Seal and Seabird Predation in the Scotia Sea. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (Hrsg.) *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs.* Springer-Verlag Berlin:516-532.
- Cushing D H (1972)** Atlas of the Living Resources of the Seas. *FAO Fish. Circ.* 126.
- Cushing D H (1974)** The possible Density-Dependence of Larval Mortality and Adult Mortality in Fishes. In: Blaxter JHS (Hrsg.) *The Early Life History of Fish.* Springer Verlag Berlin, Heidelberg NY: 103 - 111.
- Cushing D H (1975)** Marine Ecology and Fisheries. Cambridge Univ. Press., Chapter 5: The Circuits of Migration and the Unity of Fish Stocks:85-108.
- Daniels R A (1978)** Nesting behaviour of *Harpagifer bispinis* in Arthur Harbour, ANT Peninsula. *J. Fish Biol.* 12:465-474.
- Daniels R A (1982)** Feeding ecology of some fishes of the Antarctic Peninsula. *Fish Bulletin* 80(3): 575-588.
- Davis R, Castellini M, Horning M, Davis M, Kooyman G, Mane R (1982)** Winter Ecology of Weddell Seals at White Island. *Antarctic Journal 1982 Review Vol XVII No 5*:183-184.
- Davison W, Forster M E, Franklin C E, Taylor H H (1988)** Recovery from Exhausting Exercise in an Antarctic Fish, *Pagothenia borchgrevinki*. *Polar Biol.* 8 (3):167-172.
- Dawson R, Schramm W, Bölter M (1985)** Factors Influencing the Production, Decomposition and Distribution of Organic and Inorganic Matter in Admiralty Bay, King George Island. In: Siegfried W R, Condy P R, Laws R M (Hrsg.) *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs.* Springer-Verlag Berlin:109-114.
- Dayton P K (1979)** Observations of Growth, Dispersal, and Population Dynamics of Some Sponges in McMurdo Sound, Antarctica. in: *Biologie des Spongiaires. Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique.* Levi C, Boury-Esnault N (Hrsg.) Paris.:271-282.
- Deacon G E R (1937)** The Hydrography of the Southern Ocean. *Discovery Reports*, 15:1-124.

- Deacon G E R (1976)** The Cyclonic Circulation in the Weddell Sea. *Deep-Sea Res.* 23 (1):125-126.
- Deacon G E R (1977)** The Southern Ocean: History of Exploration. In: Llano (Hrsg.), *Adaptations Within Antarctic Ecosystems*. Proc. 3rd. SCAR Symp. on Ant. Biol., Gulf Publ. Comp., Houston: XV-XXXVII.
- Dearborn J H (1965 a)** Food of Weddell Seals at the McMurdo Sound, Antarctica. *J. Mammal.* 46(1):37-43.
- Dearborn J H (1965 b)** Reproduction in the nototheniid fish *Trematomus bernacchii* Boul. at McMurdo Sound, Antarctica. *Copeia* 1965:302-308.
- DeVries A L (1971)** Glycoproteins as Biological Antifreeze Agents in Antarctic Fishes. *Science*, Vol. 171:1152-1155.
- DeVries A L (1970)** Freezing Resistance in Antarctic Fishes. Holdgate (Hrsg.) *Antarctic Ecology*. Acad. Press:321-328.
- DeVries A L, Somero G N (1970)** The physiology and biochemistry of low temperature adaptation in Antarctic marine organisms SCAR Symposium on ANT Ice and water masses, Tokyo:101-113.
- DeVries A L, Lin Y (1977)** The Role of Glycoprotein Antifreezes in the Survival of Antarctic Fishes. in: Llano G A (Hrsg.): *Adaptations within Antarctic Ecosystems*. Gulf Publishing Comp. Houston, Texas:439-458.
- DeWitt H H (1962)** A new Antarctic nototheniid fish with notes on 2 recently described nototheniid formes. *Copeia* (4):826-833.
- DeWitt H H (1970)** The character of the midwater fish fauna of the Ross Sea, Antarctica. In: Holdgate M W (Hrsg.) *Antarctic Ecology* vol I. Academic Press, London.:305-314.
- DeWitt H H (1971)** Coastal and Deep-water Benthic Fishes of the Antarctic. *Antarctic Map Folio Series Folio 15*.
- DeWitt H H, Tyler J C (1960)** Fishes of the Stanford Antarctic Program 1958-59. *Stanf. Ichthyol. Bull* 7(4):162-199.
- DeWitt H H, Hureau J C (1979)** Fishes collected during "Hero" Cruise 72-2 in the Palmer Archipelago, Antarctica, with description of two new genera and three new species. *Bull. Mus. Hist. Nat., Paris* 4. serie, (1), section A, (3):775-820.
- Dickie L M (1972)** Food chains and fish productions. *ICNAF Spec. Publ.* 8:201-221.
- Dieckmann G, Reichard W, Zielinski K (1985)** Growth and Production of Seaweed, *Himantothallus grandifolius*, at King George Island. In: Siegfried W R, Condy P R, Laws R M (Hrsg.) *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Proc. 4th SCAR Symp. on Antarctic Biology. Springer Berlin, Heidelberg, N.York:104-108.
- Dieckmann G, Rohardt H, Hellmer H, Kipfstuhl J (1986)** The Occurrence of Ice Platelets at 250 m Depth Near the Filchner Ice Shelf and its Significance for Sea Ice Biology. *Deep-Sea Res.* Vol 33(2):141-148.
- Dobbs G H, Lin J, DeVries A C (1974)** Agglomerularism in Antarctic fish. *Science* 185 (4153):793-794.
- Dorrien C von (1989)** Ichthyoplankton in Abhängigkeit von Hydrographie und Zooplankton im Weddellmeer. Diplomarbeit Univ. Kiel:1-66.
- Dorrien C von, Hubold G (Manuskript)** Food and Feeding of Larval *Pleuragramma antarcticum* (Pisces, Nototheniidae) in the Weddell Sea (in Vorbereitung).
- Drescher H E, Hubold G, Piatkowski U, Plötz J, Voss J (1983)** Das biologische Programm der Ant-I-Expedition mit FS Polarstern. *Ber. z. Polarforsch.* 12:1-34.
- Duhamel G (1981)** Caracteristiques biologiques des principales especes de poissons du plateau continental des Iles Kerguelen. *Cybiurn* 5(1):19-32.
- Duhamel G (1982)** Biology and Population dynamics of *Notothenia rosii rosii* Richardson 1844 from Kerguelen Islands (Indian sector of South Ocean). *Polar Biol.* 1(3):141-151.
- Duhamel G (1987)** Reproduction des Nototheniidae et Channichthyidae des Iles Kerguelen. Colloque sur l'ecologie marine des ils subantarctiques et antarctiques. *Museum National d'histoire Naturelle. CNFRA* No 57:91-107.
- Duhamel G, Hureau J C (1981)** La situation de la peche aux iles Kerguelen in 1981. *Peche maritime* 60(5):272-279.
- Duhamel G, Pletikosic M (1983)** Données biologiques sur les Nototheniidae des Iles Crozet. *Cybiurn* 7(3):43-57.
- Duhamel G, Ozouf-Costaz C (1985)** Age, Growth and Reproductive Biology of *Notothenia squamifrons* Gunther 1880 from the Indian Sector of the Southern Ocean. *Polar Biol.* 4:143-153.
- Duhamel G, Kock K H, Balguerias E, Hureau J C (Manuskript)** Reproduction in fish of the Weddell Sea (in Vorber.).
- Dunbar M J (1968)** Ecological development in polar regions. A study in evolution. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.:1-119.

- Dunbar R B, Anderson J B, Domack E W (1985)** Oceanographic Influences on Sedimentation Along the Antarctic Continental Shelf. in: Jacobs S (Hrsg.) Oceanology of the Antarctic Continental Shelf. Ant. Res. Ser. Vol. 43; Am Geophysical Union:291-312.
- Dunn J F, Johnston I A (1986)** Metabolic constraints on burstswimming in the Antarctic teleost *Notothenia neglecta*. Marine Biology, 91:433-440.
- Eakin R R, Kock K H (1984)** Fishes of the genus *Pogonophryne* (Pisces, Harpagiferidae) collected during cruises of the FRG (1975-1981) in west antarctica and in the Weddell Sea. Arch. Fisch Wiss. 35(1/2):17-42.
- Eastman J T (1985 a)** *Pleuragramma antarcticum* (Pisces, Nototheniidae) as food for other fishes in McMurdo Sound, Antarctica. Polar Biol. 4:155-160.
- Eastman J T (1985 b)** The evolution of neutrally buoyant Notothenioid fishes: their specializations and potential interactions in the Antarctic marine food web. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (Hrsg.) Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Verlag, Berlin Heidelberg. pp 430 - 436.
- Eastman J T (1988)** Ocular Morphology in Antarctic Notothenioid Fishes. Journ. of Morphology, 196:283 - 306.
- Eastman J T, DeVries A L (1982)** Buoyancy studies of Notothenioid Fishes in McMurdo Sound, Antarctica Copeia, 1982. (2):385-393.
- Eastman J T, DeVries A L (1985)** Adaptations for cryopelagic life in Antarctic Notothenioid fish *Pagothenia borchgrevinkii*. Polar Biol. 4:45-52.
- Eastman J T, DeVries A L (1986)** Antarctic Fishes. Scientific American. 254(11): 106 - 114.
- Eastman J T, DeVries A L (1987)** Die Antarktische. Spektrum der Wissenschaft, Jan.1987:84-91.
- Eastman J T, Grande L (1989)** Evolution of the Antarctic fish fauna with emphasis on the recent notothenioids. in: Crame J A (Hrsg.) Origins and Evolution of the Antarctic Biota; Geological Society Special Publication No 47:241-252.
- Eicken H, Grenfell T C, Stonehouse B (1987)** Brief Description of the Sea Ice Conditions Along the Cruise Track. In: Schnack-Schiel S (Hrsg.) Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). Ber. z. Polarforsch. 39:145-149.
- Ekau W (1982)** Biological investigations on *Notothenia ramsayi* Regan 1913 (Pisces, Notothenioidae). Arch. Fisch Wiss. 33(1/2):43-68.
- Ekau W (1988)** Ökomorphologie nototheniider Fische aus dem Weddellmeer, Antarktis. Ber. Polarforsch. 51:1-140.
- Ekau W (1989)** Egg development of *Trematomus eulepidotus* Regan 1914 (Nototheniidae, Pisces) from the Weddell Sea, Antarctica. Cybium: 13(3):213-219.
- Ekau W (1990)** Demersal fish fauna of the Weddell Sea, Antarctica. Antarctic Science 2(2):1-9.
- Ekau W, Hubold G, Wöhrmann A (1987)** Fish and Fish Larvae. In: Schnack-Schiel (Hrsg.) The Winter Expedition of RV "Polarstern" to the Antarctic (ANT V/1-3). Ber. z. Polarforsch. 39:210-218.
- Ekau W, Gutt J (Manuskript)** Notothenioid fishes from the Weddell Sea and their habitat, observed by underwater photography and television. Proc. 12th Symposium on Polar Biology, Tokyo 1989. (im Druck)
- Elbrächter M, Gieskes W W C, Rabech U, Scharek R, Schaumann K, Smetacek V, Veth C (1987)** Phytoplankton and heterotrophic microorganisms in the water column. in: Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). Ber. z. Polarforsch. 39:190-196.
- Elliot D H (1985)** Physical Geography - Geological Evolution. In: Bonner W N, Walton D W H (Hrsg.) Key Environments, Antarctica:39-61.
- El-Sayed S Z (1968)** On the Productivity of the Southwest Atlantic Ocean and the Waters West of the Antarctic Peninsula. Ant. Res. Ser. 11:15-47.
- El-Sayed S Z (1970)** On the Productivity of the Southern Ocean (Atlantic and Pacific Sectors). in: Holdgate MW (Hrsg.) Antarctic Ecology. Acad. Press London-New York.:119-135.
- El-Sayed S Z (1971)** Observations on Phytoplankton Bloom in the Weddell Sea in: Biology of the Antarctic Seas. GA LLano and IE Wallen (Hrsg.) Ant. Res. Ser., 17:301-312.
- El-Sayed S Z (1985)** Plankton of the Antarctic seas. In: Bonner WN, Walton DWH (Hrsg.) Key Environments: Antarctica. Pergamon Press, Oxford:135-153.
- El-Sayed S Z (1987)** Biological Productivity of Antarctic Waters: Present Paradoxes and Emerging Paradigms. El-Sayed S Z, Tomo A P (Hrsg.): Antarctic Aquatic Biology. Proceedings of the Regional Symposium on Recent Advances in Antarctic Aquatic Biology. San Carlos de Bariloche, Argentina 6.-10. June, 1983. BIOMASS Scientific Series, 7:1-22.
- El-Sayed S Z (1988)** Seasonal and interannual variabilities in antarctic phytoplankton with reference to krill distribution. in: Sahrhage D (ed.) Antarctic Ocean and Resources Variability. Springer Verlag Berlin Heidelberg N York:101-119.
- El-Sayed S Z, Mandelli E F (1965)** Primary Production and Standing Crop of Pytoplankton in the Weddell Sea and Drake Passage. in: Biology of the Antarctic Sea II. GA Llano (Hrsg.). American Geophysical Union, Washington D.C.:87-106.

- El-Sayed S Z, Taguchi S (1981)** Primary Production and Standing Crop of Phytoplankton Along the Ice-Edge in the Weddell Sea. *Deep-Sea Res.* Vol. 28A (9):1017-1032.
- Elverhoi A, Maisey G (1983)** Glacial Erosion and Morphology of the Eastern and Southeastern Weddell Sea Shelf. In: *Antarctic Earth Science, Proc. of the 4th Ant. Symp. on A.E.S., Adelaide, 1982.* Oliver R L, James P R, Jago J B (Hrsg.). Austr. Acad. Sci.; Canberra 1983:483-487.
- Emison W B (1968)** Feeding Preference of the Adelie Penguin at Cape Crozier, Ross Isl. in: Austin O.L.(Hrsg.) *Antarctic Bird Studies ANT. Res. Series Vol 12.* Am Geophysical Union Wash DC:191-212.
- Everson I (1969)** Inshore Fishes from the South Orkney and South Islands, the antarctic peninsula and S. Georgia. *Brit. Ant. Survey Bull.* 19:89-96.
- Everson I (1970)** The population dynamics and energy budget of *Notothenia neglecta* Nybelin at Signy Island, South Orkney Islands. *Brit. Ant. Surv. Bull.* 23:25-50.
- Everson I (1977 a)** The Living Resources of the Southern Ocean. FAO, Rome. 156:75-112.
- Everson I (1977 b)** Antarctic marine secondary production and the phenomenon of cold adaptation *Phil Trans. R. Soc. Lond. B* 279:55-66.
- Everson I (1984)** Zooplankton. In: Laws R M (Hrsg.) *Antarctic Ecology.* Academic Press, London:463-490.
- Everson I (1988)** Can we satisfactorily estimate variation in krill abundance? In: Sahrhage (Hrsg.) *Antarctic Ocean and Resources Variability.* Springer, Heidelberg:199-208.
- Fahrbach E, Klindt H, Muus D, Rohardt G, Salameh P (1987)** Physical Oceanography. In: Schnack-Schiel S (Hrsg.): *Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3).* Ber. z. Polarforsch. 39:156-169.
- Faleeva T I, Gheracimhook V V (1988)** Some aspects of the reproductive biology of the antarctic silverfish. (unveröff. Ms. engl).
- Falla R A (1937)** Birds of the British, Australian, and New Zealand Antarctic Research Expedition (1929 - 1931), and of the Australasian Antarctic Expedition (1911 - 1914). B.A.N.Z. Antarctic Res. Expedition, 1929 - 1931, Ser. B. (Zool.& Bot.), 2:1-304.
- Fevolden S (1980)** Krill off Buvetoya and in the Southern Weddell Sea With a Description of Larval Stages of *Euphausia crystallorophias*. *Sarsia* 65:149-162.
- Fevolden S, Schneppenheim R (1989)** Genetic homogeneity of Krill (*Euphausia superba* Dana) in the Southern Ocean. *Polar Biol.* 9:533-539.
- Fevolden S (1979)** Investigations on Krill (Euphausiacea) Sampled During the Norwegian Antarctic Research Expedition 1976/77 *Sarsia* 64:189-198.
- Field J G, Clarke K R, Warwick R M (1982)** A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 8:37-52.
- Fischer W, Hureau J C (1985)** FAO Species Identification Sheets for Fishery Purposes. Southern Ocean. FAO, Rome:1-471.
- Foldvik A, Kvinge T (1977)** Thermohaline Convection in the Vicinity of an Ice Shelf. In: Dunbar MJ (Hrsg.) *Polar Oceans. Proc. of the Polar Oceans Conference, McGill Univ. Montreal, May 1974:* 247-255.
- Foldvik A, Kvinge T, Törresen T (1985)** Bottom Currents Near the Continental Shelf Break in the Weddell Sea. In: S Jacobs (Hrsg.): *Oceanology of the Antarctic Continental Shelf. Ant Res. Ser. No 43;* Am Geophys. Union:21-34.
- Forster M E, Franklin C E, Taylor H H, Davison W (1987)** The Aerobic Scope of an Antarctic Fish, *Pagothenia borchgrevinki* and its significance for Metabolic Cold Adaptation. *Polar Biol.* 8(2):155-159.
- Foster T D, Carmack E C (1977)** Antarctic Bottom Water Formation in the Weddell Sea. In: Dunbar MJ (Hrsg.): *Polar Oceans. Arctic Inst. of North America:*167-177.
- Foster T D, Foldvik A, Middleton J H (1987)** Mixing and bottom water formation in the shelf break region of the southern Weddell Sea. *Deep Sea Res., Vol. 34 No.11:*1771-1794.
- Foster T D (1981)** The Physical Oceanography of the Southern Ocean: Key to Understanding its Biology. In: BIOMASS Vol II; Selected Contributions to the Woodshole Conference on Living Resources of the Southern Ocean, 1976. SCAR/SCOR Cambridge:9-22.
- Foster T D, Carmack E C (1977)** Antarctic Bottom Water Formation in the Weddell Sea. In: Dunbar M J (Hrsg.): *Polar Oceans: Arctic Inst. of North America:*167-177.
- Foxton P (1956)** The Distribution of the Standing Crop of Zooplankton in the Southern Ocean. *Discovery Rep.* 28:191-236.
- Franz G (1988)** Vernal Abundance, Structure and Development of Epipelagic Copepod Populations of the Eastern Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biol* 9:107-114.
- Freytag G (1980)** Length, Age and Growth of *Notothenia rossii marmorata* Fischer 1885 in the West Antarctic Waters. *Arch. Fisch. Wiss.* 30(1):39-66.

- Fukuchi M, Tanimura A, Ohtsuka H (1985)** Marine Biological and Oceanographical Investigations in Lützow-Holm Bay, Antarctica. In: Siegfried W R, Condy P R, Laws R M (Hrsg.) Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Proc. 4th SCAR Symp. on Antarctic Biology. Springer Berlin, Heidelberg, N.York:52-59.
- Fütterer D (1984)** Die Expedition ANTARKTIS II mit FS Polarstern 1983/84. Ber. z. Polarforsch. 18:1-92.
- Fütterer D (1986)** Die Expedition ANTARKTIS IV mit FS Polarstern 1985/86. Ber. z. Polarforsch. 32:1-114.
- Gales N J, Klages N T W, Williams R, Woehler E J (1990)** The diet of the Emperor Penguin, *Aptenodytes forsteri*, in Amanda Bay, Princess Elizabeth Land, Antarctica. Antarctic Science 2(1):23-28.
- Gammelsrød T, Slotsvik N (1981)** Physical Oceanography of the Weddell Sea. Some Results from the German Expedition 1979-80. Polarforschung, 51(1):101-111.
- Gerdes D (1990)** Antarctic trials of the multi-box corer, a new device for benthos sampling. Polar Record 26(156):35-38.
- Gerdes D (Manuskript)** Composition of the benthos community in the southern Weddell Sea.
- Gheracimchoc V V (1987)** On the fecundity of Antarctic Sidestripe, *Pleuragramma antarcticum*. Vopr. Ikhtiol. 5:868-860.
- Gieskes W W C, Veth C, Wöhrmann A, Gräfe M (1987)** Secchi Disc Visibility World Record Shattered. EOS 68(9):123.
- Gilbert JR, Erickson AW (1977)** Distribution and Abundance of Seals in the Pack Ice of the Pacific Sector of the Southern Ocean. in: LLano G (Hrsg.) Adaptations within Antarctic ecosystems:703-740.
- Gill A E (1973)** Circulation and Bottom Water Production in the Weddell Sea. Deep-Sea Res. 20:111-140.
- Gon O (1987)** The fishes of the genus *Bathylagus* of the Southern Ocean. J L B Smith Inst. Spec. Publ. 43:1-22.
- Gordon A L, Martinson D G, Taylor H W (1981)** The Wind Driven Circulation in the Weddell-Enderby Basin. Deep-Sea Res. 28 A:151-163.
- Gordon A L, Comiso J C (1988)** Polynjas im Südpolarmeer. Spektrum der Wissenschaften, Aug.:92-99.
- Gorelova T A, Gheracimchoc V V (1980)** Data on nutrition and daily consumption of juvenile *Pleuragramma antarcticum*. In: Parin, N V (Hrsg.) Fishes of the Open Ocean. Shirsov Inst. Oceanogr. Acad. Sci. USSR:103-109 (in Russ).
- Gosse J P (1961)** Poissons antarctiques recoltés par l'expédition Belge "Isis 1961". Bull. Inst. Royal Sci. Nat. Belg. 37:1-10.
- Graf G (1989)** Die Reaktion des Benthals auf den saisonalen Partikelfluß und die laterale Advektion, sowie deren Bedeutung für Sauerstoff- und Kohlenstoffbilanzen. Sonderforschungsbereich 313 "Sedimentation im Europäischen Nordmeer"; Christian-Albrechts-Universität zu Kiel:1-77.
- Grobe H (1986)** Spätpleistozäne Sedimentationsprozesse am antarktischen Kontinentalabhang vor Kapp Norvegia, östliche Weddellsee. Ber. z. Polarforsch. 27:1-127.
- Gruzov E N (1977)** Seasonal Alterations in Coastal Communities in the Davis Sea. in: LLano G A (Hrsg.) Adaptations Within Antarctic Ecosystems. Gulf Publishing Comp. Houston, Texas:263-278.
- Gubsch G (1980)** Untersuchungen zur Altersbestimmung und zum Wachstum beim Eisfisch *Chaenophthalmus aceratus* Lönnberg. Fischerei-Forschung, wiss. Reihe 18 (1980) 1:7-10.
- Gubsch G (1982)** Zur Verbreitung und zur Biologie der Eisfische (Chaenichthyidae) im atlantischen Sektor der Antarktis. Fischerei-Forschung, Wiss. Schriftreihe 20(2):39-47.
- Gulliksen B, Lønne, O J (1987)** Distribution, Abundance, and Ecological Importance of Marine Sympagic Fauna ("Under-Ice Fauna") in the Arctic. ICES REV No B:1-21. (Manuskript).
- Gutt J (1988)** Zur Verbreitung und Ökologie der Seegurken (Holothuroidea, Echinodermata) im Weddellmeer (Antarktis). Ber. z. Polarforsch. 41:1-87.
- Hagen W (1988)** Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton. Ber. zur Polarforsch. 49:1-129.
- Hampton I (1985)** Abundance, Distribution and Behaviour of Antarctic Krill (*E. superba*) in the Southern Ocean Between 15°E and 30°E during FIBEX. in: Siegfried W K, Condy P R, Laws R M (Hrsg.) Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Springer, Berlin Heidelberg N York Tokyo:294-303.
- Hampton I (1983)** Preliminary report on the FIBEX acoustic work to estimate the abundance of *E. superba*. In: Proceedings of the BIOMASS Colloquium in 1982. Mem. Natl. Inst. Polar Res. Spec. Issue 27:165-175.
- Harden Jones F R (1968)** Fish Migration. Edward Arnold Ltd., London:1-325.

- Hart T M (1934)** On the Phytoplankton of the South-West Atlantic and the Bellingshausen Sea, 1929-31. *Discovery Reports* 8:1-268.
- Hart T J (1942)** Phytoplankton Periodicity in Antarctic Surface Waters. *Discovery Rep* 21:261-356.
- Harwood J, Croxall J P (1988)** The Assessment of Competition Between Seals and Commercial Fisheries in the North Sea and the Antarctic. *Mar. Mammal Science* 4(1):13-33.
- Headland R K (1989)** Chronological list of Antarctic Expeditions and related historical events. *Studies in Polar Research*, Cambridge Univ. Press:1-730.
- Hecht T (1987)** A Guide to the Otoliths of Southern Ocean Fishes. *South African Journal of Antarctic Research*, Vol 17(1):1-87.
- Hedgpeth J W (1977)** The Antarctic Marine Ecosystem. In: Llano G A (Hrsg.): *Adaptations Within Antarctic Ecosystems*. Gulf Publishing Comp. Houston, Texas:3-10.
- Hellmer H, Bersch M (1985)** The Southern Ocean. A Survey of Oceanographic and Marine Meteorological Research Work. *Ber. z. Polarforsch.* 26:1-115.
- Hempel G (1971)** Antarctic. in: *The Fish Resources of the Ocean*. Gulland JA (Hrsg.). Fishing News (Books) Ltd., England:162-168.
- Hempel G (1979)** Early Life History of Fish. The Egg Stage. *Wash. Sea Grant, Univ. Wash. Press, Seattle*:1-70.
- Hempel G (1981)** Das antarktische Ökosystem und seine fischereiliche Nutzung. *Jahrb. der Wittheit zu Bremen*, Band XXV:55-68.
- Hempel G (1983)** Die Expedition ANTARKTIS-I mit FS "Polarstern" 1982/83. *Ber. zur Polarforsch.* 14:1-141.
- Hempel G (1985 a)** Antarctic Marine Food Webs. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (Hrsg.) *Antarctic nutrient Cycles and Food Webs*. Proc. 4th SCAR Symp. on Antarctic Biology. Springer Berlin, Heidelberg, N.York:266-270.
- Hempel G (1985 b)** On the Biology of Polar Seas, Particularly the Southern Ocean. In: Gray J S, Christiansen M E (Hrsg.). *Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms*. Wiley and Sons:3-33.
- Hempel G (1985 c)** Die Expedition ANTARKTIS III mit FS "Polarstern" 1984/85. *Ber. z. Polarforsch.* 25:1-209.
- Hempel G (1990)** The Weddell Sea - a High Polar Ecosystem. in: Sherman, Alexander, Gold (Hrsg.) *Large Marine Ecosystems - Patterns, Processes, and yields*. Publ. No. 90-30S, American Society for the Advancement of Science (AAAS):5-18.
- Hempel I, Hempel G (1982)** Distribution of Euphausiid Larvae in the Southern Weddell Sea. *Meeresforschung* 29(4):253-266.
- Hempel I, Schalk PH, Smetacek V (1989)** The Expedition Antarktis VII/3 (EPOS LEG 2) of RV "Polarstern" in 1988/89. *Ber. z. Polarforsch.* 65:1-199.
- Heywood R B (1984)** British Antarctic Survey Offshore Biological Programme. Cruise 4 (27 July-29 Sept 1983) Report; Cambridge.
- Heywood R B, Whitaker T M (1984)** The Antarctic Marine Flora. In: Laws RM (Hrsg.) *Antarctic Ecology*. Academic Press, London:373-420.
- Hoffmann U (1982)** Zur Altersbestimmung und zum Wachstum von *Notothenia gibberifrons* Lönnberg bei South Georgia. *Fisch.-Forsch.* 20(2):49-53.
- Holdgate M W, Tinker J (1979)** Oil and Other Minerals in the Antarctic. The Environmental Implications of Possible Mineral Exploration or Exploitation in Antarctica. Rep. of Rockefeller Foundation Workshop 1979. SCAR Publ. 1-51.
- Holeton G F (1974)** Metabolic Cold Adaptations of Polar Fish: Fact or Artefact? *Physiol Zool* 47: 137-152.
- Hollister C D, Elder R B (1969)** Contour Currents in the Weddell Sea. *Deep-Sea Res* 16:99-102.
- Holm-Hansen O, El-Sayed SZ, Franceschini GA, Cuhel RL (1977)** Primary Production and the Factors Controlling Phytoplankton Growth in the Southern Ocean. in: Llano G A (Hrsg.): *Adaptations Within Antarctic Ecosystems*. Gulf Publishing Comp. Houston, Texas:11-50.
- Hopkins T L (1985)** The Zooplankton Community of Croker Passage, Antarctic Peninsula. *Polar Biol.* 4:161-170.
- Hopkins T L (1987)** Midwater Food Web in McMurdo Sound, Ross Sea, Antarctica. *Marine Biol.* 96: 93 - 106.
- Hopkins T L (1971)** Zooplankton Standing Crop in the Pacific Sector of the Antarctic. In: *Biology of the Antarctic Seas IV*. Llano G A, Wallen I E, (Hrsg.), *Antarct. Res.Ser.* 17:347-362.
- Horrigan S G (1981)** Primary Production Under the Ross Ice Shelf, Antarctica. *Limn. Oceanogr.* 26(2): 378-382.
- Hosie GW (1988)** Euphausiid Zooplankton Community Structure, Succession and Interactions in the Prydz Bay Region. 5th Symposium on Antarctic Biology, Hobart 1988 (Abstract)
- Hourigan T F, Radtke R L (1989)** Reproduction of the Antarctic fish *Nototheniops nudifrons*. *Marine Biology* 100:277-283.

- Hubold G (1984)** Spatial Distribution of Pleuragramma antarcticum (Pisces: Nototheniidae) Near the Filchner and Larsen Ice Shelves (Weddell Sea/ Antarctica). *Polar Biol.* 3:231-236.
- Hubold G (1985 a)** On the early life history of the high Antarctic silverfish Pleuragramma antarcticum. In: Siegfried W R, Condy P R, Laws R M (Hrsg.) Antarctic nutrient cycles and food webs. Proc. 4th SCAR Symp. on Antarctic Biology. Springer Berlin, Heidelberg, N.York:445-461.
- Hubold G (1985 b)** Stomach contents of the Antarctic silverfish Pleuragramma antarcticum from the southern and eastern Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biol.* 5:43-48.
- Hubold G (1990)** Seasonal Patterns of Ichthyoplankton Distribution and Abundance in the Southern Weddell Sea. in: Kerry K R, Hempel G (Hrsg.) Antarctic Ecosystems - Ecological Change and Conservation. Springer Berlin Heidelberg:149-158.
- Hubold G (Manuskript):** Ecology of notothenioid fishes in the Weddell Sea. Proc. Second International Conf. 1. Biology of Antarctic Fishes, Ravello 1990 (im Druck)
- Hubold G, Drescher H E (1982)** Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81 mit MS "Polarsirkel": Liste der Zooplanktonfänge und Lichtstärkemessungen. *Ber. z. Polarforsch.* 4:1-30.
- Hubold G, Eka W (1987)** Midwater Fish Fauna of the Weddell Sea, Antarctica. Proc. V Congr. Europ. Ichthyol. Stockholm 1985:391-396.
- Hubold G, Hempel I (1987)** Seasonal Variability of Zooplankton in the Southern Weddell Sea. *Meeresforschung* 31(3-4):185-192.
- Hubold G, Hempel I, Meyer M (1988)** Zooplankton Communities in the Southern Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biol.* 8:225-233.
- Hubold G, Tomo A P (1989)** Age and Growth of Antarctic Silverfish Pleuragramma antarcticum Boulenger, 1902, from the southern Weddell Sea and Antarctic Peninsula. *Polar Biol* 9:205-212.
- Hubold G, Eka W (1990)** Feeding patterns of post-larval and juvenile Notothenioids in the southern Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biol.* 10:255-260
- Hubold G, Hagen W (Manuskript)** Winter food and condition of juvenile Pleuragramma antarcticum in the Weddell Sea. (in Vorb.)
- Hufford G L, Seabrooke J M (1970)** Oceanography of the Weddell Sea in 1969 (WSOE). US Coast Guard Oceanographic Report CG 373 No 31:1-32.
- Hughes T J (1981)** Numerical Reconstruction of Paleo-Ice Sheets. in: Denton GH and Hughes TJ (Hrsg.). The Last Great Ice Sheets: New York, Wiley Interscience: 221-261.
- Hureau J C (1962)** Poissons antarctiques recoltés au cours de la onzième expédition française en Terre Adélie (1960-62). *Bull Mus Hist nat, Paris* 34, 3:228-238.
- Hureau J C (1966)** Biologie de Chaenichthys rhinoceratus Richardson, et problème du sang incolore des Chaenichthyidae poissons des Mers Australes. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 91:735-751.
- Hureau J C (1970)** Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Int. Oceanogr. Monaco* 68 (1391):1-244.
- Hureau J C, Petit D, Fine J M, Marneux M (1977)** New Cytological, Biochemical, and Physiological Data on the Colourless Blood of the Channichthyidae (Pisces, Teleosteans, Perciformes). In: Llano GA (Hrsg.): Adaptations Within Antarctic Ecosystems. Proc. of the 3rd SCAR Symp. on Ant. Biol.; Gulf Publishing Comp. Houston, Texas:459-477.
- Hureau J C, Balgerias E, Duhamel G, Kock K H, Ozouf-Costaz C, White M (1990)** Fish Fauna of the Eastern Weddell Sea. in: Arntz W, Ernst W, Hempel I (Hrsg.) The Expedition Antarktis VII/4 (EPOS leg 3) and VII/5 of RV Polarstern in 1989. *Ber. zur Polarforsch.* 68:130-139.
- Iles T D, Sinclair M (1982)** Atlantic Herring: Stock Discreteness and Abundance. *Science*, 215: 627-633.
- Iwami T, Abe T (1982)** Notes on the fishes collected during the 1980-81 Exploratory Bottom trawl Fishing off the South Shetland Islands. Proc of the fifth Symposium on Antarctic Biology. Mem. Nac. Inst. of Polar Research Tokyo, Special Issue, No 23:55-63.
- Iwami T, Abe T (1981)** The collection of the fishes trawled in the Ross Sea. *Namkyoku Shiro (Antarct. Rec)* 71:130-141.
- Iwami T (1985)** Osteology and relationships of the Family Channichthyidae. *Mem. Natl. Inst. Polar Res. Ser. E.* No 36:1-69.
- Jankowski E J, Drewry D J (1981)** The Structure of West Antarctica From Geophysical Studies. *Nature* 291:17-21.
- Jennings J C, Gordon L J, Nelson D M (1984)** Nutrient Depletion Indicates High Primary Productivity in the Weddell Sea. *Nature* 309:51-53.
- Johnson G L, Vanney J R, Elverhoi A, LaBreque J L (1981)** Morphology of the Weddell Sea and Southwest Indian Ocean. *Dt. Hydrogr. Z.* 34 H6:263-272.
- Johnston I A (1989)** Antarctic fish muscles - structure, function and physiology. *Antarctic Science* 1 (2):97-108.

- Johnston I A, Camm J P, White M (1988)** Specializations of swimming muscles in the pelagic antarctic fish Pleuragramma antarcticum. Marine Biol. 100:3-12.
- Keller R (1983)** Contributions to the early life history of Pleuragramma antarcticum Boul. 1902 (Pisces, Nototheniidae) in the Weddell Sea. Meeresforschung 30:10-24.
- Kellermann A (1986)** Zur Biologie der Jugendstadien der Notothenioidei (Pisces) an der Antarktischen Halbinsel. Ber. z. Polarforsch. 31:1-149.
- Kellermann A (Manuskript)** Winter Aspects of the ichthyoplankton community in Antarctic Peninsula Waters. Polar Biol. (im Druck)
- Kellermann A, Kock K H (1984)** Postlarval and juvenile notothenioids (Pisces, Perciformes) in the southern Scotia Sea and northern Weddell Sea during FIBEX 981. Meeresforsch., 30:82-93.
- Kellermann A, Kock K H (1988)** Patterns of spatial and temporal distribution and their variation in early life stages of antarctic fish in the antarctic peninsula region. In: Sahrhage D (Hrsg.): Antarctic Ocean Variability. Springer Verlag:147-159.
- Kennett J P (1977)** Cenozoic evolution of antarctic glaciation, the circum antarctic ocean and their impact on global palaeoceanography. J. Geophys. Res 82:3843-3876.
- Klages N (1988)** Food and Feeding Ecology of Emperor Penguins in the Eastern Weddell Sea. Polar Biol. 9:385-390.
- Kock K H (1981)** Fischereibiologische Untersuchungen an drei antarktischen Fischarten: Champsocephalus gunnari Lönnberg, 1905, Chaenocephalus aceratus (Lönnberg, 1906) und Pseudochaenichthys georgianus Norman, 1937 (Notothenioidei, Chanichthyidae). Mitt. Inst. Seef. 32:1-226.
- Kock K H (1982)** Fische aus RMT 8 - und Krillschwimmeschleppnetzfangen während FIBEX 1981. Arch. Fisch Wiss. 33:97-112.
- Kock K H (1985)** Marine Habitats - Antarctic Fish. in: Bonner N, Walton D W H (Hrsg.): Key environments: Antarctica. Pergamon Press:173-192.
- Kock K H (1986)** The state of exploited Antarctic fish stocks in the Scotia Arc Region, during Sibex (1983-1985) Arch. Fisch Wiss. 37:129-186.
- Kock K H, Schneppenheim R, Siegel V (1984)** A contribution to the fish fauna of the Weddell Sea. Arch. Fisch Wiss. 34(2/3):103-120.
- Kock K H, Duhamel G, Hureau J C (1985)** Biology and Status of exploited antarctic fish stocks: A review. Biomass Scientific Series No 6: 143 pp.
- Kock K H, Kellermann A (1991)** Review: Reproduction in Antarctic notothenioid Fish. Antarctic Science 3(2):125-150.
- Kohnen H (1981)** Antarktis Expedition. Lübbe Verlag:1-208.
- Kohnen H (1982)** Die Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81. Ber. z. Polarforsch. 1:1-50.
- Kohnen H (1983)** Die Antarktisexpedition von MS "Polarbjörn" 1982/83 (Sommercampagne zur Atka Bucht und zu den Kraul-Bergen). Ber. z. Polarforsch. 13:1-78.
- Kohnen H (1984)** Die Expedition ANTARKTIS II mit FS "Polarstern" 1983/84, Fahrtabschnitt 4. Ber. z. Polarforsch. 19:1-185.
- Kondo Y, Sakakibara S, Tobayama, Hoshiai T (1988)** Spawning behavior of the Antarctic fish Trematomus bernacchii in captivity. 11th Symposium on Polar Biol; NIPR, Tokyo (Abstract).
- Kosłowski G (1969)** Die WMO Eismomenclatur. D. hydrogr. Z. 22:256-267.
- Kottmeier Ch, Fahrbach E (1989)** Wechselwirkung zwischen Wasser, Eis und Luft in der antarktischen Küstenzone. Promet, 19 (1/2):15-22.
- Kottmeier Ch, Hartig R (1988)** Drifting Buoy Data. In Fahrbach E (Hrsg.). Meteorological and Oceanographic Data of the Winter-Weddell-Sea Project 1986 (ANT V/3). Ber. z. Polarforsch. 46:5-38.
- Kunzmann A (1986)** Kiemenmorphometrie von zwei antarktischen Fischarten: Pleuragramma antarcticum und Notothenia gibberifrons. Diplomarbeit, Universität Kiel:1-84.
- Kunzmann A (1990)** Gill morphometrics of two Antarctic fish species: Pleuragramma antarcticum and Notothenia gibberifrons Polar Biol. 11:9-18.
- LaCock G D, Hecht T, Klages N (1984)** The Winter Diet of Gentoo Penguins of Marion Isl. Ostrich, 55:188-191.
- Lange M A, Kohnen H (1985)** Ice Front Fluctuations in the Eastern and Southern Weddell Sea. Annals of Glaciology 6:187-192.
- Laws R M (1984)** Seals. In: Antarctic Ecology. Laws RM (Hrsg.) Academic Press, London. Vol 2:621-716.
- Laws R M (1977)** Seals and Whales of the Southern Ocean. In: Fuchs V, Laws RM (Hrsg.) Scientific Research in Antarctica. Philosophical Transactions of the London Royal Society:81-96.
- Liebezeit G, Bodungen B v (1987)** Biogenic Fluxes in the Bransfield Strait: Planktonic Versus Macroalgal Sources. Mar. Ecol. Prog. Ser 36:23-32.

- Lien R (1981)** Sea Bed Features in the Blaaenga Area, Weddell Sea, Antarctica. Proc. POAC 1981, Quebec 3:706-716.
- Lipps J H, Ronan T E, Delaca T E (1979)** Life Below the Ross Ice Shelf, Antarctica. Science 203:447-449.
- Lisovenko L A (1987)** Reproductive biology of Antarctic fish in relation to their environment. in: Biological Resources of the Arctic and Antarctic, Nauka, Moscow:337-357.
- Littlepage, I L (1965)** Additional Oceanographic Studies in McMurdo Sound, Antarctica. in: Biology of the Antarctic Seas II. Am Geophys. Union, Antarct. Res. Ser.5:1-37.
- Llano G A (1978)** Ecology of the southern Ocean Region. Univ of Miami law review, Vol. 33(2):357-369.
- Lohmann H (1928)** Beiträge zur Planktonbevölkerung der Weddell See: I. Allgemeines über die Fahrt, die Planktonfänge und die hydrographischen Verhältnisse der Weddell See. Int. Rev. ges. Hydrob. Hydrogr. 20:1-12.
- Lönnberg A J E (1905)** The fishes of the Swedish South Polar Expedition. Wissensch Ergebn Schwed Südpol Exped. 5; 6:1-69.
- Lowry L F, Frost K J (1981)** Distribution, growth and foods of Arctic cod (*Boreogadus saida*) in the Bering, Chukchi and Beaufort seas. Can. Field Nat. 95(2):186-191
- Lusquinos A J (1963)** Extreme Temperatures in the Weddell Sea. In: Arbok for Universitetet i Bergen (mathematisk - naturvitensk. Serie) 23:1-19.
- Luxmore R A (1982)** The Reproductive Biology of Some Serolid Isopods from the Antarctic. Polar Biol. 1:3-11.
- MacArthur R H (1965)** Patterns of species diversity. Biol. Rev. 40:510-533.
- Macdonald J A (1981)** Temperature adaptation in the peripheral nervous system: Antarctic vs. temperate poikilotherms. Journ. of Comp. Physiol. 142:411-418.
- Macdonald J A, Montgomery J C, Wells R G M (1987)** Comparative Physiology of Antarctic Fishes. Advances in Marine Biology, Vol. 24:321-388.
- Marr J (1962)** The Natural History and Geography of the Antarctic Krill (*Euphausia superba* Dana). Discovery Rep 32: 33-464.
- Marschall H P (1988)** The Overwintering Strategy of Antarctic Krill Under the Pack-Ice of the Weddell Sea. Polar Biol. 9: 129-135.
- Marshall N B (1953)** Egg Size in Arctic, Antarctic and Deep Sea Fishes. Evolution, 7:328-341.
- Marshall N B (1964)** Fish. In: Priestley R, Adie R J, Robin G de Q (Hrsg.): Antarctic research; a review of british scientific achievement in Antarctica. Butterworth, London: 206-218.
- McGurk M D (1986)** Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. Mar Ecol Prog. Ser. 34:227-242.
- Meisner E F, Kratkii V E (1978)** New data on the distribution of Antarctic fishes. Sov. J. Mar. Biol. 4(4):733-738.
- Mikhail M Y, Welch H E (1989)** Biology of Greenland cod, *Gadus ogac*, at Saqvaquac, northwest coast of Hudson Bay. Environmental Biology of Fishes 26:49-62.
- Mizdalski E (1989)** Weight and length data of zooplankton in the Weddell Sea in austral spring 1986 (ANT V/3). Ber. z. Polarforsch. 55:1-72.
- Montgomery J C, Macdonald J A (1984)** Performance of motor Systems in Antarctic fishes. Journal of Comparative Physiology A 154:241-248.
- Moreno C A (1980)** Observations on food and reproduction in *Trematomus bernacchii* (Pisces: Nototheniidae) from the Palmer Archipelago, Antarctica. Copeia, 1980:171-173.
- Moreno C A, Rueda T, Asencio G (1986)** Nicho trófico de *Pleuragramma antarcticum* de la region del estrecho Bransfield, con una comparacion cuantitativa con otras areas del Oceano Antartico. Ser. Cient. INACH, 35:145-169.
- Mosby H (1934)** The Waters of the Atlantic Antarctic Ocean. Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expedition 1927 - 1928; 1 (11):1-131.
- Murawski S A, Mountain D G (1990)** Climate change and marine fish distributions: Analogies from seasonal and annual variability. ICES CM 1990/C:36
- Naito Y (1982)** Fish Fauna in the northeastern parts of Lützow-Holm Bay with some notes on the stomach contents in: Proceedings of the fifth Symposium on Antarctic Biology Memoirs of national Institute of Polar Research, Spec. Issue No 23:63-71.
- Nakajima Y, Watanabe K, Naito Y (1982)** Diving Observations of the Marine Benthos at Syowa Station, Antarctica. Proc. 5th Symp. on Ant Biology; Mem. Natl. Inst. Polar Res. (Tokyo); Spec. Issue 23:44-54.
- Nast F, Kock K H, Sahrhage D, Stein M, Tiedtke J E (1987)** Hydrography, Krill and fish and their possible relationships around Elephant Island. Antarctic Ocean and Resources Variability. Sahrhage D (Hrsg.), Springer-Verlag Berlin Heidelberg:183-198.
- Neori A, Holm-Hansen O (1982)** Effect of Temperature on Rate of Photosynthesis in Antarctic Phytoplankton. Polar Biol. 1:33-38.

- Neori A, Holm-Hansen O (1982)** Effect of Temperature on Rate of Photosynthesis in Antarctic Phytoplankton. *Polar Biology* 1:33-38.
- North A W (1990)** Ecological studies of Antarctic fish with emphasis on early development of inshore stages at South Georgia. Thesis, British Ant. Survey, Cambridge:1-319.
- North A W, White M G (1987)** Reproductive strategies of Antarctic fish. *Proc. V Congr. europ Ichthyol. Stockholm 1985*: 381-390
- Nöthig E M (1988)** Untersuchungen zur Ökologie des Phytoplanktons im südöstlichen Weddellmeer (Antarktis) im Januar/Februar 1985. *Ber z Polarforsch.* 53:1-118.
- Nybelin O (1947)** Antarctic Fishes. Scientific Results of the Norwegian Antarctic Exped. 1927-1928 - No 26:1-76
- Ojeda F P (1986)** Morphological Characterization of the Alimentary tract of Antarctic fishes and its relation to feeding habits. *Polar Biol.* 5:125-128
- Olsen S (1954)** South Georgian Cod (*Notothenia rossii marmorata* Fischer) Norsk Hvalfangst-Tidende 43 (7):373-382.
- Olsen S (1955)** A contribution to the systematics and biology of Chaenichthyid fishes from South Georgia. *Nytt. Magaz. for Zool.*, vol 3:79-93.
- Orheim O, Elverhoi A (1981)** A Model for Submarine Glacial Deposition. *Annals Glaciology* 2:123-128.
- Öritsland T (1977)** Food Consumption of Seals in the Antarctic Pack Ice. In: Llano G A (Hrsg.): Adaptations within Antarctic Ecosystems. Gulf Publishing Comp. Houston, Texas:749-768.
- Ostapoff F (1965)** Antarctic Oceanography. In: Van Mieghem J, van Oye P (Hrsg.) Biogeography and Ecology in Antarctica. Junk, The Hague:97-126.
- Pappenheim P (1912)** Die Fische der deutschen Südpolarexpedition 1901-1903 I: Die Fische der Antarktis und Subantarktis. *Deutsche Südpolexpedition* 13:160-183.
- Parsons T R, Takahashi M, Hargrave B (1984)** Biological Oceanographic Processes. (3rd. edition). Pergamon Press, Oxford:1-330.
- Paulin CD (1975)** Feeding of the Adelie Penguin *Pygoscelis adeliae*. *Mauri Ora*, 3:27-30.
- Pauly D (1979)** Gill size and temperature as governing factors in fish growth. A generalization of Von Bertalanffy's growth formula. *Ber Inst Meeresk Kiel*, no 63:1-166.
- Pauly D (1980)** On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J.Cons. int. Explor. Mer*, 39(2):175-192.
- Permitin Y Y (1969)** New data on the species composition and distribution of fishes of the Scotia Sea in Antarctica (second communication). *Problemy Ikhtiol.* 9(2). Übers: Problems of Ichthyology, Wash. DC:167-181.
- Permitin Y Y (1970)** The consumption of krill by Antarctic Fish. In: Antarctic Ecology. Holdgate (Hrsg.), Acad. Press:177-182.
- Permitin Y Y (1973)** Fecundity and reproductive Biology of Icefish (Chaenichthyidae), Fish of the family Meraenolepidae and Dragonfish (Bathydracnidae) of the Scotia Sea (Antarctica) *J. Ichthyol.* 13:204-215.
- Permitin Y Y, Tarverdieva M I (1972)** The food of some Antarctic fish in the South Georgia Area. *J. Ichthyol.* 12 (1):104-114.
- Piatkowski U (1987)** Zoogeographische Untersuchungen und Gemeinschaftsanalysen an antarktischen Makroplankton. *Ber. z. Polarforsch.* 34:1-150.
- Picken G B (1979)** Growth, Production, and Biomass of the Antarctic Gastropod *Laevilacunaria antarctica* Martens 1885. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 40:71-79.
- Picken G B (1980)** The Distribution, Growth, and Reproduction of the Antarctic Limpet *Nacella (Patini-gera) concinna*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 42:71-85.
- Picken G B (1985)** Marine Habitats - Benthos. In: Key Environments Antarctica. Bonner W N, Walton D W H (Hrsg.):154-172.
- Pielou E C (1984)** The interpretation of Ecological Data. John Wiley and Sons, New York:1-263.
- Piepenburg D (Manuskript)** Computer aided analyses of species-station tables. *Ber. z. Polarforsch (im Druck)*
- Plötz J (1986)** Summer Diet of Weddell Seals (*Leptonychotes weddelli*) in the Eastern and Southern Weddell Sea, Antarctica. *Polar Biol.* 6:97-102.
- Plötz J (1988)** Feeding strategy of Weddell Seals (*Leptonychotes weddelli*) in response to local food supply. *V Symp Ant Biol, Hobart (Abstract)*
- Priddle J, Croxall JP, Everson I, Heywood RB, Murphy EJ, Prince P A, Sear C B (1987)** Large-Scale Fluctuations in Distribution and Abundance of Krill - A Discussion of Possible Causes. in: Sahrhage D (Hrsg.) Antarctic Ocean and Resources Variability. Springer Berlin Heidelberg New York London Paris Tokyo:169-182.

- Radtke R L, Hubold G, Folsom S D, Lenz P H** (Manuskript) Otolith structural and chemical analyses: the key to resolving age and growth of the Antarctic Silverfish, *Pleuragramma antarcticum* (in Vorb.)
- Räke P, von Dorrien C** (1987) Altersanalysen an *Pagetopsis maculatus* (Barsukov & Permitin) (Channichthyidae). Semesterarbeit Inst. f. Meereskunde Kiel (Manuskript).
- Rahmann H, Hilbig R** (1980) Brain Gangliosides are involved in the adaptation of antarctic fish to extreme low temperatures. *Naturwissensch.* 67:259.
- Rahmann H, Schneppenheim R, Hilbig R, Lauke G** (1984) Variability in brain ganglioside composition: A further molecular mechanism beside serum antifreeze glycoproteins for adaptation to cold in antarctic and arctic boreal fishes. *Polar Biol.* 3:119-125.
- Rakusa-Suszczewski S** (1982) The biology and metabolism of *Orchomene plebs* (Hurley 1965) (Amphipoda: Gammaridea) from McMurdo Sound, Ross Sea, Antarctica. *Polar Biol.* 1:47-54.
- Rawlence D J, Ensor P H, Knox G A** (1987) Summer Tide-Crack Phytoplankton at White Island, McMurdo Sound, Antarctica. *NZ J. Mar Freshwater Res.* 21:91-97.
- Regan C T** (1913) The Antarctic fishes of the Scottish national Antarctic Exped. *Trans Roy Soc Edinb.* 49:229-293
- Reichardt W** (1987) Differential Temperature Effects on the Efficiency of Carbon Pathways in Antarctic Marine Benthos. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 40:127-135.
- Rembiszewski J M, Krzeptowski M, Linkowski T B** (1978) Fishes (Pisces) as by-catch in fisheries of krill *Euphausia superba* Dana (Euphausiacea, Crustacea). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 25(3):677-695.
- Rikhter V A, Efanov V N** (1976) On one of the approaches to estimation of natural mortality of fish populations. *Int. Council N. Atlant. Fisheries Res. Doc.* 76/IV/8, No 3777.
- Robin G de Q, Doake C S M, Kohnen H, Crabtree R D, Jordan S R, Möller D** (1983) Regime of the Filchner Ronne Ice Shelves, Antarctica. *Nature*, Vol. 302 No 5909:582-586.
- Rowedder U** (1984) Nahrungsökologie antarktischer Fische. Doktorarbeit, Univ Kiel:1-101.
- Rubin M J** (1965) Antarctic Climatology. In: Van Mieghem J, van Oye P (Hrs.) *Biogeography and Ecology in Antarctica*. Junk, The Hague:72-96.
- Ruud J T** (1958) Vertebrates Without Blood Pigment; a Study of the Fish Family Chaenichthyidae. *XVth Int. Congr. Zool. Sect. VI*, pap.32:1-3.
- Ruud J T** (1954) Vertebrates Without Erythrocytes and Blood Pigment. *Nature*, Lond.:4410:848-850.
- Ryther J H** (1963) Oceanographic Variations in Productivity. In: *The Seas*, Hill M N (Hrsg.). Wiley, New York:347-380.
- Sahrhage D** (1988) Some Indications for Environmental and Krill Resources Variability in the Southern Ocean. in: Sahrhage D (Hrsg.) *Antarctic Ocean and Resources Variability*. Springer Verlag Berlin Heidelberg, N. York:33-40.
- Saint-Paul U, Hubold G, Ekau W** (1988) Acclimation Effects on Routine Oxygen Consumption of the Antarctic Fish *Pogonophryne scotti* (Arteidraconidae). *Polar Biol.* 9:125-128.
- Schalk P H, Brey T, Bathmann U, Arntz W, Gerdes D, Dieckmann G, Ekau W, Gradinger R, Nöthig E, Schnack-Schiel S B, Siegel V, Smetacek V, Van Franeker J A** (1990) Towards a Conceptual Model for the Antarctic Marine Ecosystem. *ICES C.M.* 1990/L:30 (Poster).
- Scherbich L V** (1976) Length weight composition and growth rate of marbled notothenia. (in russ). *Trudy Atlant. Nauchno-issled. Ryb. Khoz. Okeanogr.* 65:151-159.
- Scherbich L V, Slepukurov V A** (1976) Natural mortality of the marbled notothenia. (in russ). *Trudy Atlant. Nauchno-issled. Ryb. Khoz. Okeanogr.* 60:76-84.
- Schnack D** (1972) Nahrungsökologische Untersuchungen an Heringslarven. *Ber. dt. wiss. Komm. Meeresforschung* 22:273-343.
- Schnack-Schiel SB** (1987) Die Expedition ANT-ARKTIS V 1-3 mit FS "Polarstern" 1986. *Ber. z. Polarforsch.* 39:1-260.
- Schnack-Schiel S, Hagen W, Mizdalski E** (1991) A seasonal comparison of dominant calanoid copepods in the eastern Weddell Sea. *Marine Biol.* (im Druck)
- Schneppenheim R** (1981) Results of the Biological Investigations in the Weddell Sea during a Site Survey 1979/80. *Polarforschung* 51(1):91-99.
- Schneppenheim R** (1982) Marin-biologisches Begleitprogramm zur Standorterkundung 1979/80 mit MS "Polarsirkel" (Pre-Site-Survey). Stationsliste der Mikronekton- und Zooplankton fänge sowie der Bodenfischerei. *Ber. z. Polarforsch.* 7:1-32.
- Scholander P F, Flagg W, Walters V, Irving L** (1953) Climatic Adaptation in Arctic and Tropical Poikilotherms. *Physiological Zoology* 26:67-92.
- Schwarzbach W** (1988) Die Fischfauna der östlichen und südöstlichen Weddellsee: Geographische Verbreitung, Nahrung und trophische Stellung der Fischarten. *Ber. z. Polarforsch.* 54:1-94.

- Seabrooke I M, Hufford G L, Elder R B (1971)** Formation of Antarctic Bottom Water in the Weddell Sea. *Journ. of Geophysical Res.* 76:2164-2178.
- Sergeant D E (1973)** Feeding, Growth, and Productivity of Northwest Atlantic Harp Seals (Pagophilus groenlandicus). *J. Fish. Res. Board Can* 30:17-29.
- Shandikov G A (1986)** Sexual dimorphism and fecundity of Nototheniops tchizh from the Indian Ocean Sector of the Antarctic in relation to species differences in the genus Nototheniops. *Vopr. Ikhtiol.* No 4 (1985): 617 - 625.
- Shannon C E, Weaver W (1949)** The mathematical theory of communication. Univ. Ill. Press; Urbana:1-117.
- Shust K V, Pinskaya I A (1979)** Age and rate of growth of six species of nototheniid fishes (Fam Nototheniidae). *J. Ichthyol.* 18(5):743-749.
- Siegel V (1986)** Structure and Composition of the Antarctic Krill Stock in the Bransfield Strait (Antarctic Peninsula) during the Second International BIOMASS Experiment (SIBEX). *Arch. Fisch Wiss.* 37:51-72.
- Siegel V (1987)** Age and growth of Antarctic Euphausiacea (Crustacea) under natural conditions. *Mar Biol* 96:483-495.
- Sinclair M (1988)** Marine Populations. An Essay on Population Regulation and speciation. Books in Recruitment Fishery Oceanography. Wash. Sea Grant Prog., Univ Wash Press, Seattle:1-252.
- Skora K E (1981)** Introductory data on the biology of Chosen species of Antarctic fishes. *Oceanographia* No 8:80-108.
- Slosarczyk W (1983 a)** Preliminary estimation of Abundance of juvenile Nototheniidae and Channichthyidae within krill swarms east of South Georgia. *Acta Ichthyol. et Pisc.* Vol. XIII, (I):3-9.
- Slosarczyk W (1983 b)** Juvenile Trematomus bernacchii (Boul. 1902) and Pagothenia brachysoma (Pappenheim 1912) (Pisces, Nototheniidae) within krill concentrations off Balleny Islands (Antarctic) *Polish Polar Res.* 4(1-4):57-69.
- Slosarczyk W (1986)** Attempts at a quantitative estimate by trawl sampling of distribution of postlarval and juvenile notothenioids (Pisces, perciformes) in relation to environmental conditions in the Antarctic Peninsula region during SIBEX 1983-84 *Mem Natl Inst Polar Res Spec Issue*, 40:299-315.
- Slosarczyk W, Rembiszewski J M (1982)** The occurrence of juvenile Notothenioides (Pisces) within krill concentrations in the region of the Bransfield Strait and the southern Drake Passage. *Pol Polar Res* 3: 299-312.
- Smetacek V (1985)** Die Struktur mariner pelagischer Systeme. Ansätze zu einer Synthese von physiko-chemischen und biologischen Betrachtungsweisen. *Habil. Schrift Univ Kiel*:1-92.
- Smetacek V, Scharek R, Nöthig E-M (1990)** Seasonal and Regional Variation in the Pelagial and its Relationship to the Life History of Krill. in: Kerry K R, Hempel G (Hrsg.) *Antarctic Ecosystems - Ecological Change and Conservation*. Springer Verlag Berlin Heidelberg:103-114.
- Smith NR, Zhaogian D, Kerry KR, Wright S (1984)** Water Masses and Circulation in the Region of Prydz Bay, Antarctica. *Deep-Sea Res.* Vol 31 No 9:1121-1147.
- Smith W O, Nelson D M (1985)** Phytoplankton Bloom Produced by a Receding Ice-Edge in the Ross Sea: Spatial Coherence With the Density Field. *Science* 227:163-166.
- Smith W O, Nelson D M (1986)** Importance of Ice Edge Phytoplankton Production in the Southern Ocean. *Bio Science* Vol 36 No 4: 251-257.
- Smith G A, Davis J D, Muscat A M, Moe R L, White D C (1989)** Lipid Composition and Metabolic Activities of Benthic Near-Shore Microbial Communities of Arthur Harbor, Antarctic Peninsula: Comparisons with McMurdo Sound. *Polar Biol.* Vol 9 (8):517-524.
- Southwood T R E (1988)** Tactics, strategies and templets. *Oikos* 52:3-18.
- Sosinski J, Skora K E (1979)** Neue Arten industriemäßig verwertbarer Fische der antarktischen Region. (poln). *Biul Morsk Inst Ryback* 54(4):12-15.
- Sosinski J, Skora K (1988)** Biomass estimate of commercial fish on the shelf of south Georgia by the swept area method. *Bull. Sea Fish. Inst.* 18:8-14.
- Sosinski J (1981)** Comparative Biology of Antarctic Icefish Champscephalus gunnari Lönnberg 1905 from the Antarctic Skedia i materialy. Ser. V No. 48, Gdynia (polnisch, engl. Abstract).
- Stein M (1986)** Variability of Water Masses and Currents off the Antarctic Peninsula During SIBEX. *Arch. Fisch Wiss.* 37 Beih 1:25-50.
- Stockton W L (1984)** The Biology and Ecology of the Epifaunal Scallop Admussium colbecki on the West Side of McMurdo Sound, Antarctica. *Mar. Biol.* 78:171-178.
- Strickland J D H (1965)** Production of organic matter in the primary stages of the marine food chain. In *Chemical Oceanography*; Riley JP, Skirrow G (Hrsg.), Academic Press, London, Vol. 1:477-610.

- Strübing K (1982)** Die Zugänglichkeit von Forschungsstationen am Rande der Weddellsee in Abhängigkeit von den Meereisverhältnissen. in: Proceedings of the Intermaritec 12, Hamburg, 29-30 Sept. 1982:431-442.
- Sullivan C W, Palmisano A L, Kottmeier S, McGrath Grossi S, Moe R (1985)** The Influence of Light on Growth and Development of Sea Ice Microbial Communities in McMurdo Sound. In: Siegfried W R, Condy P R, Laws R M (Hrsg.) Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Proc. 4th SCAR Symp. on Antarctic Biology. Springer Berlin, Heidelberg, N.York:78-83.
- Takahashi M (1983)** Trophic ecology of demersal fish community north of the South Shetland Islands, with notes on the ecological role of the krill. Mem.Natl Inst.Polar Res. Spec.Issue 27:183-192.
- Takahashi M, Nemoto T (1984)** The food of some Antarctic Fish in the western Ross Sea in summer 1979 Polar Biology 3:237-239.
- Tankevich PB (1986)** Morphometric characteristics of the Kerguelen marbled Notothenia Notothenia rossi rossi Richardson from the Indian Ocean sector of the southern ocean. Vopr. Ikhtiol. 26(2):328-332.
- Targett T E (1981)** Trophic Ecology and Structure of coastal Antarctic Fish Communities Marine Ecology Progress Series Vol 4:243-263.
- Taverdijeva MI, Pinskaya IA (1980)** The feeding of fishes of the families Nototheniidae and Chaenichthyidae on the shelves of the Antarctic Peninsula and the South Shetlands J. Ichthyol. Vol 20(4):50-60.
- Testa J W, Siniff D B, Ross M J, Winter J D (1985)** Weddell Seal - Antarctic Cod Interactions in McMurdo Sound, Antarctica. In: Siegfried W R, Condy P R, Laws R M (Hrsg.) Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs. Proc. 4th SCAR Symp. on Antarctic Biology. Springer Berlin, Heidelberg, N.York:561-565.
- Thomas R H (1973)** The Dynamics of the Brunt Ice Shelf, Coats Land, Antarctica. J. Glaciol. 12:45-53.
- Tiedtke J, Kock KH (1989)** Structure and composition of the demersal fish fauna around Elephant Island. Arch. Fisch Wiss. 39 Beih.1:143-169.
- Tilzer M M (1988)** The Production Potential of Phytoplankton in the Southern Ocean. 5th Symposium on Antarctic Biology, Hobart (Abstract).
- Tilzer M M, von Bodungen B, Smetacek V (1985)** Light-dependence of phytoplankton photosynthesis in the Antarctic ocean: implications for regulating productivity. In: Siegfried W R, Condy P R, Laws R M (Hrsg.) Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Verlag, Berlin Heidelberg:60-69.
- Tomo A P, Cordero-Funes J R (1972)** Edad y crecimiento en largo del Harpagifer bispinis antarcticus. Contrib. Inst. Ant. Argentino 96:1-19.
- Trewawas E (1949)** The origin and evolution of the Cichlid fishes of the great African lakes with special reference to Lake Nyasa. Proc. 13th Int. Congr. Zool.:365-368.
- Voronina N M, Menshutkin K V, Tseytlin V B (1980)** Production of the Common Species of Antarctic Copepods *Calanoides acutus*. Oceanol. Acad. Sci. USSR, Vol. 20(1):90-93.
- Voß J (1988)** Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis). Ber. z. Polarforsch. 45:1-144.
- Wadhams P (1980)** Ice Characteristics in the Seasonal Sea Ice Zone. Cold Regions Science and Technology 2:37-87.
- Waite E R (1911)** Antarctic fishes. British Antarctic Expedition 1907-09 Repts. Sci. Invest. Biol 2(2):11-16.
- Wegner G (1982)** Two Temperature Sections Through the Southern Atlantic and South-eastern Weddell Sea. Meeresforschung 29(4):239-243.
- Wegner G (1981)** Bathymetric Chart of the Atka Ice Port. Dt. Hydrogr. Z. 34(4):162-166.
- Wells R M G (1987)** Respiration of Antarctic fish from McMurdo Sound. Comp. Biochem. Physiol. Vol. 88A, No 3:417-424.
- Wheeler A (1978)** Key to the fishes of northern Europe. Frederick Warne London:1-380.
- White M (1977)** Ecological Adaptations by Antarctic Poikilotherms to the Polar Marine Environment. In: Llano GA (Hrsg.): Adaptations Within Antarctic Ecosystems. Gulf Publishing Comp. Houston, Texas: 197-208.
- White M G (1984)** Marine Benthos. in: Antarctic Ecology, Vol. 2. Laws RM (Hrsg.) Academic Press, London:421-461.
- White M G, North A W, Twelves E L, Jones S (1982)** Early development of some nototheniid fish from the Scotia Sea Cybium 6:43-51.
- Whittaker R H (1960)** Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. Ecol. Monogr. 30:279-338.
- Williams R (1985 a)** The potential impact of a Krill fishery upon pelagic fish in the Prydz Bay area of Antarctica. Polar Biology 5:1-4.
- Williams R (1985 b)** Trophic relationships between pelagic fishes and euphausiids in Antarctic waters. In: Siegfried WR, Condy PR, Laws RM (Hrsg.) Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Verlag, Berlin Heidelberg:452-459

Wilson M V, Shmida A (1984) Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journ. of Ecol.* 72:1055-1064.

Wohlschlag D E (1961) Growth of an Antarctic fish at freezing temperatures. *Copeia* 1:11-18.

Wohlschlag D E (1962) Antarctic fish growth and metabolic differences related to sex. *Ecology*, 43(4):589-597.

Wohlschlag D E (1963) An antarctic fish with unusual low metabolism. *Ecology*, Vol. 44(3):557-564.

Wohlschlag D E (1964) Respiratory Metabolism and Ecological Characteristics of Some Fishes in McMurdo Sound, Antarctica. In: Lee MO (Hrsg.) *Biology of the Antarctic seas*. Am. Geophysical Union, Washington DC; Ant. Res. Ser. Vol.1:33-62.

Wöhrmann A (1988) Jahreszeitliche Unterschiede in der Ernährung antarktischer Fische (Notothenioidei: *Trematomus eulepidotus*, *T. scotti*, *Chionodraco myersi*). Dipl. Arb Univ Kiel, 1988:1-111.

Wootton R J (1990) Ecology of teleost fishes. Chapman and Hall; Fish and Fisheries Series; London:1-404.

Yukhov V L (1971) The range of *Dissostichus mawsoni* and some features of its biology. *Vop. Ikhtiol.* 11(1):8-18.

Zenkevitch L (1963) *Biology of the Seas of the USSR*. George Allen and Unwin, London:1-995.

Zuur R (1977) The age and growth of *Trematomus bernachii* and *T. centronotus*. B.Sc. Thesis, University of Canterbury:1-110.

Zwally H J, Comiso J C, Parkinson C L, Cambell W J, Carsey F D, Gloersen P (1983 a) Antarctic Sea-Ice, 1973-76: Satellite Passive Microwave Observations. *Nat. Aeronaut. Space Admin.*, Wash. DC:1-206.

Zwally H J, Parkinson C L, Comiso J C (1983 b) Variability of Antarctic Sea Ice and Changes in Carbon Dioxide. *Science* 220 (4601):1005-1012.

Danksagung

Die Auswertung und Niederschrift des Datenmaterials erfolgte hauptsächlich in vielen Stunden abendlicher und wochenendlicher Tätigkeit zuhause und wurde mir durch das außerordentliche Verständnis und die Geduld meiner Frau Elke und meiner Kinder Leon und Lena ermöglicht. Ihnen gilt daher mein erster Dank und das Versprechen, in Zukunft wieder mehr für sie da zu sein. Herr Prof. Hempel, Initiator und Leiter des multidisziplinären Projektes zur Erforschung ökologischer Zusammenhänge im Weddellmeer unterstützte und betreute meine Arbeiten auf See und im Labor. Sein großer Einsatz als Expeditionsleiter ermöglichte die Durchführung auch schwieriger Probenahme (wie z.B. die Fänge mit dem Krillnetz im winterlichen Treibeis). Für seine langjährige konstruktive Begleitung meiner Arbeiten sei ihm besonders gedankt.

Beginnend mit der Polarsirkel Expedition 1979/80 war eine Vielzahl von Kollegen an der Gewinnung des Probenmaterials beteiligt. Neben den Bordwissenschaftlern möchte ich vor allem auch den Logistikern und Technikern des Alfred-Wegener-Institutes und den Schiffsbesatzungen für die Durchführung der oft mühsamen Geräteeinsätze danken. Den Kollegen im AWI und IPÖ möchte ich für ihre Diskussionsbereitschaft und Unterstützung auf See und an Land meinen Dank sagen. Einsicht in z.T. unveröffentlichte Fisch- und Benthosdaten erhielt ich von Werner Ekau, Dieter Gerdes, Julian Gutt, Michael Klages, Jochen Plötz, Reinhard Schneppenheim, Wiebke Schwarzbach und Jochen Voß. Vergleichsfischereidaten aus anderen Meeresgebieten wurden freundlicherweise von Karl-Hermann Kock und Siegfried Ehrlich (Bundesforschungsanstalt für Fischerei Hamburg) und Richard Williams (CSIRO, Australien) zur Verfügung gestellt. Hartmut Hellmer, Gerhard Rohardt und Eberhard Fahrbach (AWI) berieten mich in Fragen der Ozeanographie. Die Zooplanktonuntersuchungen erfolgten in Zusammenarbeit mit Uwe Piatkowski (IfMK), Elisabeth Boysen-Ennen, Irmtraut Hempel (IPÖ) und Sigrid Schnack-Schiel (AWI). Elke Mizdalski (AWI) sei für die Bestimmung vieler Fischnährtiere herzlich gedankt. Adolf Kellermann (AWI) identifizierte einen großen Teil des Fischbrutmaterials. Hilfe in biostatistischen Verfahren erteilte Dieter Piepenburg (IPÖ). Um die Betreuung lebender Fische machten sich Andreas Wöhrmann, Christian von Dorrien, Patricia Räke und Richard Steinmetz verdient. Für die geduldige Durchsicht der Rohfassungen dieser Arbeit danke ich Wilhelm Hagen vom Institut für Polarökologie.

