

**Untersuchungen zur Funktionsmorphologie
und Nahrungsaufnahme der Larven des
Antarktischen Krills, *Euphausia superba* Dana**

von Hans-Peter Marschall

**Berichte zur Polarforschung Nr. 23/August 1985
Reports on Polar Research no. 23/August 1985**

I N H A L T

	Seite
ZUSAMMENFASSUNG	5
SUMMARY	8
1. EINLEITUNG	11
2. MATERIAL UND METHODEN	19
2.1. Material	19
2.2. Methoden	21
2.2.1. Morphologische Untersuchungen	21
2.2.1.1. Lichtmikroskopische Untersuchungen	22
2.2.1.2. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen	23
2.2.2. Darminhaltsuntersuchungen	24
2.2.3. Untersuchungen der Schwimm- und Filtrations- bewegungen	24
2.2.3.1. 16 mm - Filmaufnahmen	25
2.2.3.2. Filmauswertung	28
2.2.3.3. Videofilmaufnahmen und deren Auswertung	29
3. ERGEBNISSE	31
3.1. Morphologie der Mundwerkzeuge	31
3.1.1. Anordnung der Mundwerkzeuge	32
3.1.2. 1. Thoracopode	36
3.1.3. 2. Maxille	38
3.1.4. 1. Maxille	40
3.1.5. Labrum und Labium	40
3.1.6. Mandibeln	42
3.2. Nahrung und Darminhalt	44
3.3. Analyse der Schwimm- und Filtrationsbewegungen	46
3.3.1. Schwimmbewegungen der 2. Antenne	47
3.3.2. Reinigung von 1. und 2. Antenne	49
3.3.3. Filtrations- und Schwimmbewegungen der Mundwerkzeuge	52
3.3.3.1. Propulsionsschlag	53
3.3.3.2. Rückholschlag	58
3.3.3.3. Auskämmen bzw. Handhaben und Ingestion der Nahrung	59

	Seite
3.3.4. Zeitliche und räumliche Koordination der Bewegungen	61
3.3.4.1. 2. Maxille und 1. Thoracopode	62
3.3.4.2. 2. Antenne, 2. Maxille und 1. Thoracopode	65
3.3.4.3. 1. Maxille und 1. Thoracopode	69
3.3.5. Strömungsverläufe	74
3.3.6. Frequenzanalyse	79
4. DISKUSSION	82
4.1. Verhalten und Nahrungsaufnahme	82
4.2. Filtration bei niedrigen Reynoldszahlen	84
4.3. Nahrungsspektrum	91
5. LITERATURVERZEICHNIS	93

ZUSAMMENFASSUNG

Im Rahmen der Arbeit sind die Mundwerkzeuge der Larven des antarktischen Krills, *Euphausia superba*, hinsichtlich ihrer Morphologie einschließlich der Feinstruktur und Anordnung am Körper sowie ihrer Bewegungen und Funktion bei der Nahrungsaufnahme untersucht worden.

Die Morphologie und die Anordnung der Mundwerkzeuge wurde licht- und rasterelektronenmikroskopisch untersucht. Für die einzelnen Mundwerkzeuge ergaben sich folgende Ergebnisse. Die Filtersetae der 2. Maxille bilden einen nur nach ventral offenen Filterraum, indem sie in zwei Reihen an der 2. Maxille inseriert sind und im basalen Bereich ineinander übergehen. In den Filterraum hinein ragen zusätzlich einige starke, grob gefiederte Setae. Die Setae 2. Ordnung an den Filtersetae haben ein ausgeprägtes flügelähnliches Profil und tragen Setae 3. Ordnung. In ihrer Feinstruktur unterscheiden sie sich sehr deutlich von den runden Setae 2. Ordnung auf Copepoden-Maxillen. Der 1. Thoracopode ist besonders im basalen Teil stark abgeplattet und verbreitert. Vom Coxopoditen des 1. Thoracopoden gehen zwei lange und eine kürzere Setae nach vorn zwischen die 2. Maxille und liegen von caudad dem Filterraum der 2. Maxille auf. Die 1. Maxille hat am Coxopoditen eine Reihe von gefiederten Setae, von denen zwei nach vorn gebogen sind und in der Regel zwischen das Labium gesteckt werden. Der Basipodit trägt zwei Reihen massiver, sich opponierender Dornen.

Zur Untersuchung der Funktion der Mundwerkzeuge wurden die Schwimm- und Freßbewegungen sowie die dabei erzeugten Strömungen anhand von Video- und Hochgeschwindigkeitsfilmaufnahmen beobachtet. Zusammen mit den Ergebnissen der morphologischen Untersuchungen ergibt sich dabei folgendes Bild für das Schwimmen und Filtrieren.

Die Krill-Larven schwimmen und filtrieren stets gleichzeitig. Die Schwimmbewegungen der 2. Antenne und die Bewegungen der Mundwerkzeuge erfolgen in der Regel mit der gleichen Frequenz, sind jedoch um 180° gegeneinander phasenverschoben. Die Schlagfrequenz betrug im Mittel 9,4 - 9,9 Hz. Die Bewegungen erfolgten auch in Gegenwart von Nahrungspartikeln mit großer Regelmäßigkeit. Eine Abhängigkeit der Schlagfrequenz der 2. Antenne und der Mundwerkzeuge von der Futterkonzentration wurde nicht beobachtet.

Die wirksame Fläche des 1. Thoracopoden wird zu Beginn des Propulsionsschlages dadurch, daß er senkrecht zur Bewegungsrichtung gedreht wird, maximal vergrößert. Die inneren Kanten des Coxopoditen werden einander genähert. Der Spalt zwischen ihnen ist durch ein Borstenfeld zusätzlich verkleinert. Im Anschluß daran wird der 1. Thoracopode schnell nach caudad geschlagen. Die 2. Maxille wird während des Propulsionsschlages des 1. Thoracopoden ebenfalls nach caudad

bewegt. Die Filtersetae werden v-förmig mit der Öffnung gegeneinander gespreizt, so daß der Fangraum sein maximales Volumen erreicht.

Zu Beginn des Rückholschlages wird der 1. Thoracopode zur Verringerung der wirksamen Fläche mit der inneren Kante nach vorn gedreht und dadurch u.a. der Spalt zwischen den Coxopoditen geöffnet, so daß beim anschließenden schnellen nach vorn Schlagen das während des Propulsionsschlages von ventral eingeströmte Wasser nach caudat entweichen kann.

Während des Rückholschlages wird die hintere Filterfläche der 2. Maxille von drei nach vorn gerichteten Setae des 1. Thoracopoden ausgekämmt und die filtrierte Partikel zum Labium transportiert. Auf der vorderen Filterfläche der 2. Maxille angesammelten Nahrungspartikel werden durch die Setae des Coxopoditen der 1. Maxille ausgekämmt und dann zusammen mit den durch die Setae des 1. Thoracopoden ausgekämmten Partikeln zur Kaufläche der Mandibeln transportiert.

Labrum und Labium bedecken die Mundöffnung. Die Setae im Bereich der Mundöffnung, der Futterrinne und die Setulae auf den zum Transport der Nahrung dienenden Setae weisen alle in Richtung der Mundöffnung. Sie können dadurch wie zwei gegeneinander bewegte Rechen funktionieren. Der Partikeltransport kann nur in Richtung der Mundöffnung erfolgen.

Im Gegensatz zu Copepoden scheinen die Krill-Larven in der Lage zu sein, sich überwiegend filtrierend zu ernähren. Um bei den ausschließlich laminaren Strömungen Wasser zwischen den Filtersetae passieren zu lassen, wird ein relativ hoher Druckgradient benötigt. Neben der starken Verbreiterung und der jeweiligen Drehung des 1. Thoracopoden ermöglicht vor allem der seitlich die Mundwerkzeuge bedeckende Carapaxrand den Aufbau dieses Druckgradienten. Einige zusätzliche Mechanismen zur Verringerung der die Filtration erschwerenden Grenzschichten werden aufgezeigt. Die Untersuchungen der Driftbahnen von Partikeln unterstützen die Annahme, daß sich die Krill-Larven filtrierend ernähren.

Während kleine Partikel vermutlich durch Filtration passiv auf den Setae der 2. Maxille angereichert werden, werden größere Partikel, nachdem sie in den Fangraum der 2. Maxille eingesogen wurden, vermutlich mit den Setae bzw. Dornen von 2. Maxille und 1. Thoracopoden festgehalten und mit den Dornen der 1. Maxille gehandhabt. Die Zerkleinerung großer Partikel vor der Ingestion erfolgt mit den Schneidkanten der Mandibel und eventuell auch mit den Dornen des Basipoditen der 1. Maxille. Die dabei zu erwartenden Verluste an gelöstem und partikulärem Kohlenstoff sollten bei Freßexperimenten berücksichtigt werden.

Anhand von Darminhaltsuntersuchungen konnte gezeigt werden, daß Diatomeen die Hauptnahrung der Krill-Larven sind. Das Größenspektrum der aufgenommenen Diatomeen erstreckte sich über einen weiten Größenbereich von 5 µm kleinen bis zu mehr als 200 µm langen Arten. Es wurden sowohl glatte Formen wie Fragilariopsis-Arten als auch Arten mit vielen Borsten (Corethron criophilum, Chaetoceros sp.) im Darm nachgewiesen. Anhand von Darminhaltsuntersuchungen sind aufgrund der weitgehenden Zerkleinerung der Nahrung bei der Ingestion bei Krill-Larven keine quantitativen und nur bedingt qualitative Aussagen über die aufgenommene Nahrung möglich.

Im Verbreitungsgebiet der Krill-Larven stellen Primärproduzenten < 20 µm das Biomasse-Maximum. Durch ihre filtrierende Lebensweise sind die Krill-Larven sehr gut an diese Nahrungsquelle angepaßt.

SUMMARY

In the present study the morphology of feeding appendages including fine structure and arrangement at the body as well as their functions during swimming and feeding were studied from 1. calyptopis to 1. furcilia stage of krill larvae.

Morphology and arrangement of the mouthparts were studied using light- and scanning electron microscopy. Filter setae form a filtering chamber open only to the ventral side of the body. Being inserted in two rows (one anterior, one posterior) the filtering setae merge at the basis of the 2. maxillae. In between these two rows a third row of setae extends into the filtering chamber. By using these setae, krill larvae can probably hold larger diatoms within the filtering chamber. Second degree setae of 2. maxillae differ markedly from those of copepods because of a wing like profile and by bearing setae of third degree. The 1. thoracopod, particularly the coxopodite, is broad and flattened. From each coxopodite of the 1. thoracopod two long and one shorter setae are directed forward between the 2. maxillae. Thus, the three setae can be placed from posterior on the rear setae of the filtering chamber. The coxopodite of 1. maxilla bears some plumose setae. Two of them are bend forward, and usually, rest in the gap of the paired labium. Each basipodite (1. maxilla) has two rows of solid spines opposing each other.

To evaluate functions of the feeding appendages, swimming and feeding movements as well as the induced currents were studied by analysis of video- and high speed movies of free swimming and tethered animals. Movies were taken with makro-lenses or by means of an inverted microscope. Combined with the morphological studies the following picture of swimming and feeding of the krill larvae could be drawn.

Krill larvae usually swim and filter at the same time. Swimming movements of the second antenna and filtering movements of the mouthpart have the same frequency but are performed with a phase difference of 180° . The mean frequency of the movement varied in between 9.4 and 9.9 beats sec^{-1} . Movements were performed regularly even when food particles were close to the feeding appendages. A correlation between food concentration and the frequency of the movement was not observed.

In the very beginning of the power stroke the flattened 1. thoracopod is set perpendicular to the direction of the movement. Hence, the effective area reaches its maximum. Due to the rotation of the 1. thoracopod and the fields of fine setae at the inner edges of the coxopodites, the gap between the coxopodites is nearly closed. Subsequently the 1. thoracopod is forced quickly backwards performing the power stroke. The 2. maxillae are also moved backwards in the power stroke

though over a smaller angle. The filter setae are spread like a V with the opening towards each other. The volume of the filtering chamber reaches its maximum during this phase.

At the beginning of the recovery stroke the 1. thoracopod rotates in order to decrease the effective area and to open the gap between the coxopodites. Therefore water can escape through this gap in the recovery stroke. At the end of the recovery stroke the posterior row of filter setae is combed by the three setae of the coxopodite of the 1. thoracopod. This way, filtered particles are transported towards the mouth opening. Particles collected on the anterior filter setae are combed by the setae of the coxopodite of the 1. maxillae, and are transported towards the mouth together with the particles of the posterior filter.

The mouth opening is covered by labrum and labium. Setae on the labium, in the food groove, and setulae on combing setae of feeding appendages are all directed towards the mouth opening and could probably act like rakes. Hence, moving the mouthparts the net transport of particles will be directed to the mouth opening.

While copepods actively capture water parcels containing particles, krill larvae are suggested to predominantly filter water through the setae of the 2. maxillae, which form a filtering chamber. To overcome boundary layers a relatively high pressure gradient is required. Krill larvae seem to be able to raise a pressure gradient sufficiently high to let the setae of the 2. maxillae act as filters. This is suggested to be achieved by covering the feeding appendages with the laterally extended carapax (1), rotating the 1. thoracopod to close or open the gap between the flattened appendage according to the direction of the movement (2). Distinct differences in fine structure of setulae of krill larvae and copepods may also enhance the capability of krill larvae to force water through the filter setae. Analysis of particle trajectories supported the above suggestions.

Small particles are expected to be enriched by filtration on the filtering setae of the 2. maxillae and to be subsequently transported towards the mouth by the combing structures of 1. maxillae and 1. thoracopod. Larger particles have to be handled individually by the krill larvae. After being sucked into the filtering chamber, the larvae can hold and manipulate them with the setae of the middle row of the 2. maxillae and the spines of the basipodite of the 1. maxilla.

Larger particles may be cut into bits not only by the cutting edges of the mandibles but also by the solid spines of the 1. maxilla. By cutting up larger food into pieces prior to ingestion, losses of DOC have to be expected and should be taken into account when measuring ingestion rates. Gut content analysis revealed that diatoms are the major food source of

krill larvae. Size spectrum of ingested diatoms covered a wide range from small species of approx. 5 μm in diameter up to large forms exceeding 200 μm in length. Spineless forms like *Fragilariopsis* species as well as spinose forms, e.g. Corethron criophilum and *Chaetoceros* species, were found in the guts inclusively their spines.

Due to the thorough mastication of the food items by the grinding parts of the mandible, a quantitative analysis of ingested food in krill larvae is not possible. Qualitative analysis can only be done to some extent.

In the natural environment of krill larvae, primary production and standing stock is dominated by species smaller than 20 μm . Due to the above described filtering capability of krill larvae, they seem to be well adapted to utilize small particles as food source.

1. EINLEITUNG

Die Basis der Nahrungskette sind in marinen und limnischen Ökosystemen vorwiegend kleine einzellige Algen. Wie können die Larven des Krills aus diesen kleinen und fein im Wasser verteilt vorkommenden Partikeln ihren Energiebedarf decken?

Für das Tier stellt sich dies Problem folgendermaßen dar: Es muß eine große Menge sehr viskosen Wassers durchsuchen, um eine ausreichende Menge für seine Ernährung geeigneter Partikel zu finden und darf dafür nur so wenig Energie wie möglich aufwenden, um eine positive Energiebilanz zu erreichen. Es sollte dazu über ein mechanisches System verfügen, mit dem es große Mengen von Wasser durchsehen und daraus Partikel separieren kann und über Sinnesorgane, mit denen es die Anwesenheit von Partikeln feststellen kann.

Diese als Suspensionsfressen bezeichnete Ernährungsweise ist in marinen Ökosystemen sowohl im Benthos als auch im Pelagial weit verbreitet, da im Meer die Hauptmasse der partikulären organischen Substanz in fein verteilter Form vorliegt (z.B. CONOVER 1978). Diese Ernährungsweise läßt sich nach der Art der Nahrung in herbivor, carnivor, detritivor bzw. omnivor einteilen. Nach dem Ernährungstyp kann eine Einteilung z.B. in Tentakelfänger, Greifer, Strudler oder Filtrierer vorgenommen werden. Bei einer Art können jedoch auch verschiedene Ernährungstypen während der Entwicklung realisiert werden bzw. gleichzeitig vorhanden sein.

Tentakelfänger wie Siphonophoren, Medusen und einige Ctenophoren halten Beuteorganismen, die zufällig die Tentakeln berühren mit Hilfe von spezialisierten Zellen fest. Im Gegensatz dazu fangen Greifer wie z.B. Chaetognathen und carnivore Copepoden aktiv und halten die Beute mit speziellen Greiforganen. Strudler wie Ciliaten, Rotatorien, Bryozoen und Tunicaten u.a. erzeugen mittels Cilienschlag eine Wasserströmung, mit der sie die Nahrungspartikel herbeistrudeln. Viele

Arten der Copepoden und Euphausiaceen gehören in die Gruppe der Filtrierer, aber auch größere Tiere wie einige Fischarten und die Bartenwale. Allen Filtrierern gemeinsam ist, daß sie über einen Mechanismus verfügen, mit dem die Nahrungspartikel ähnlich wie in einem Sieb konzentriert werden.

Die herbivoren Tiere wie Copepoden und Euphausiaceen machen die von den Primärproduzenten gespeicherte Energie für die Konsumenten höherer Ordnungen nutzbar. Ihnen kommt damit besonderer Bedeutung als Bindeglied zwischen autotrophen und heterotrophen Organismen im Stoffkreislauf zu. Im Vergleich zur Bedeutung dieses Schritts in der Nahrungskette, existieren über die Mechanik und das Verhalten bei der Nahrungsaufnahme filtrierender Organismen wenig gesicherte Erkenntnisse (u.a. MARSHALL & ORR 1955, KOEHL & STRICKLER 1981, JØRGENSEN 1983).

Der Frage nach der Nahrungsaufnahme filtrierender Organismen kann man von drei Seiten her näher kommen:

- Die Morphologie der Mundwerkzeuge läßt Rückschlüsse auf die in Frage kommende Nahrung zu (u.a. BOYD 1976, TURNER 1978, ANRAKU & OMORI 1963).
- Eine visuelle Untersuchung der Nahrungsaufnahme ist mit Hilfe von Filmaufnahmen möglich (u.a. STORCH 1929, KOEHL & STRICKLER 1981, PRICE & PAFFENHÖFER 1984).
- Aus der aufgenommenen Nahrung - ermittelt entweder in Freißversuchen oder anhand von Darminhaltsuntersuchungen - lassen sich Art und Menge der jeweils angebotenen Nahrung bestimmen (u.a. MARSHALL & ORR 1955, FROST 1972, SCHNACK 1975).

Der wesentliche Grund für den geringen Kenntnisstand liegt in den methodischen Schwierigkeiten, die bei einer Untersuchung dieser Fragen zu überwinden sind:

- die Tiere selbst sind meist sehr klein und daher in ihrem natürlichen Lebensraum schwer zu beobachten,
- die sehr komplexen Bewegungen der meist nur Bruchteile von Millimetern großen Mundwerkzeuge erfolgen mit etwa 5 - 80 Hz und sind aufgrund ihrer Komplexität und der Trägheit des menschlichen Sehens nur über die Analyse von Hochgeschwindigkeitsfilmaufnahmen zugänglich,
- bedingt durch die geringe Größe der Tiere und Partikel und die hohe Viskosität des Wassers sind überwiegend laminare Strömungen zu erwarten. Damit überwiegen die viskosen Kräfte die der Schwerkraft - ein Zustand, der außerhalb der menschlichen Erfahrungen liegt. Ein Vergleich: ein Ballspieler wäre nicht in der Lage, einen Ball zu fangen. Der Ball würde, bedingt durch die ihn und die Hand umgebenden Grenzschichten abgelenkt und dem geringsten Widerstand folgend der Hand ausweichen.

Beim Studium der Literatur über die Nahrungsaufnahme von Copepoden war auffällig, daß nur sehr wenige und zudem meist sehr alte Arbeiten sich auf direkte visuelle Untersuchungen des Verhaltens stützen.

STORCH & PFISTERER (1926), STORCH (1929) und CANNON (1928) waren mit die ersten Wissenschaftler, die sich eingehend mit der Nahrungsaufnahme von filtrierenden, planktischen Crustaceen beschäftigt haben. Neben der Untersuchung der Morphologie haben sie hauptsächlich Lebendbeobachtungen von Tieren unter dem Mikroskop durchgeführt. Die von ihnen geführte Diskussion verlief teilweise sehr kontrovers, insbesondere da sie ihre Beobachtungen nicht quantifizieren konnten. STORCH (1929) verwendete aus diesem Grund als erster Hochgeschwindigkeitsfilmaufnahmen, um zu einer besseren zeitlichen Auflösung und zu einer quantifizierbaren Beschreibung der Bewegungen bei der Nahrungsaufnahme zu gelangen. Trotz der zu dieser Zeit noch sehr begrenzten technischen Möglichkeiten, konnte er erstmals brauchbare Angaben zum Bewegungsablauf und zur Koordination der Extremitäten machen.

Sowohl STORCH (1929) als auch CANNON (1928) untersuchten die Tiere jedoch nur in kleinen Wassertropfen, was teilweise zu falschen Ergebnissen über den Strömungsverlauf und das Verhalten bei der Nahrungsaufnahme führte. Einig waren sie sich darin, daß die Filtration ein automatischer Vorgang ist. Bereits LOWNDES (1935) äußerte erstmals begründete Zweifel daran.

Bei den Ergebnissen aus Freßversuchen besteht ein Widerspruch zwischen den Aussagen aus Experimenten mit Algenkulturen bzw. natürlichem Futter.

Freßversuche mit Algenkulturen haben den Vorteil, daß die Rahmenbedingungen weniger komplex und besser kontrollierbar sind. FROST (1977) fand für den Copepoden Calanus pacificus bei Angebot von zwei verschiedenen großen Diatomeen-Arten, daß die größere Art bevorzugt gefressen wurde, auch wenn die kleinere Art von der Anzahl und der Biomasse her in der Umgebung der Copepoden dominierte.

Bei Freßversuchen mit der Diatomee Thalassiosira weissflogii - durch unterschiedliche Kulturbedingungen mit bzw. ohne Borsten - fanden GIFFORD, BOHRER & BOYD (1981), daß der Copepode Calanus finmarchicus die Form mit Borsten bevorzugte. Sie schlagen als Erklärung den unterschiedlichen Durchmesser der Zellen (einschließlich Borsten) vor, d.h. die Treffrate ist größer.

In Experimenten mit Algenkulturen aus einer oder mehreren Algenarten zeigte sich generell eine Bevorzugung der größeren Zellen. Daraus wurde von verschiedenen Autoren (z.B. FROST 1972, 1977, SCHNACK 1975, BOYD 1976, NIVAL & NIVAL 1976) die mechanische Filterhypothese abgeleitet bzw. vertreten. Die Vertreter dieser Hypothese gehen davon aus, daß nur Partikel mit einem Durchmesser gleich oder größer dem Abstand der Setae 2. Ordnung mechanisch aus dem Wasser herausfiltriert werden können. In der Regel nimmt der Abstand der Setae 2. Ordnung

von der Basis der Filterextremität zur Extremitätenspitze und von der Basis einer jeden Setae zur Setenspitze hin zu. Ab einer unteren Grenze der Partikelgröße steigt die Filtrationseffektivität proportional zur für den Teilchendurchmesser wirksamen Filtrationsfläche an und erreicht 100 % für alle Partikel, deren Durchmesser größer als der maximale Abstand zwischen den Setae 2. Ordnung ist. Demzufolge könnte man über die Abstände der Setae 2. Ordnung Aussagen über das Größenspektrum der Nahrung eines filtrierenden Organismen erhalten.

In Freßversuchen mit natürlichem Nahrungsangebot wurde dagegen häufig festgestellt, daß die Tiere selektiv Partikel der Größenklassen, die das Biomasse-Maximum ausmachen, fressen (POULET 1973, 1974, RICHMAN et al. 1977, SCHNACK 1985). Die Größenselektion der Copepoden würde demnach nicht mechanisch auf der Maschenweite der Filterborsten beruhen, sondern wäre ein aktiver, vom Verhalten gesteuerter Prozeß. Diese Ergebnisse stehen im Widerspruch zu den Aussagen der mechanischen Filtrationshypothese.

In jüngster Zeit sind eine Reihe von Arbeiten erschienen, die die Mechanik und das Verhalten von filtrierenden Organismen mit Hilfe von Hochgeschwindigkeitsfilmaufnahmen beschreiben (ROSENBERG 1980, KOEHL & STRICKLER 1981, PAFFENHÖFER et al. 1982, STRICKLER 1982, COWLES & STRICKLER 1983, PRICE & PAFFENHÖFER 1984).

PRICE & PAFFENHÖFER (1984, in press) fanden bei der Auswertung von Filmaufnahmen für verschiedene Copepoden-Arten, daß Zellen mit einem Durchmesser oberhalb einer artspezifischen Grenze, die für die von ihnen untersuchten Copepoden-Arten bei 8 - 11 μm lag, eine komplexe Fangbewegung der 2. Maxille zum Ergreifen dieser Zelle auslösten (siehe u.a. KOEHL & STRICKLER 1981).

Weibchen von Eucalanus pileatus, die erfahren im Fressen von Thalassiosira weissflogii (Durchmesser 11 μm) waren, zeigten eine 2,5 mal höhere Ingestionsrate (bezogen auf Zellen sec^{-1}) als die zuvor mit einer kleineren, keine Fangreaktion auslösenden Diatomee (Thalassiosira pseudonana, Durchmesser 5 μm) gefütterten Weibchen der gleichen Art. Frequenz und Dauer der Bewegung der Mundwerkzeuge waren nicht signifikant voneinander verschieden. Die deutlich erhöhte Ingestionsrate erreichten die erfahrenen Weibchen dadurch, daß sie die Zellen bereits auf eine größere Distanz wahrnahmen (345 bzw. 273 μm) und ergriffene Zellen seltener zurückwiesen.

Diese Ergebnisse zeigen deutlich, daß die Nahrungsaufnahme von Copepoden kein automatischer Vorgang ist, sondern überwiegend ein kontrolliertes, Lernvorgängen unterworfenes Verhalten und daß sich daher das Größenspektrum der aufgenommenen Nahrung nicht notwendigerweise aus den Abständen der Setulae vorhersagen läßt. Ungeklärt ist bisher, wie die Copepoden Partikel aufnehmen, die für eine Wahrnehmung zu klein sind. PRICE & PAFFENHÖFER (1984) schlagen eine passive Anreicherung auf der 2. Maxille als Erklärung vor, ohne den Mechanismus beschreiben zu können. Aufgrund hydrodynamischer Überlegungen ist angezweifelt worden, daß Copepoden in der Lage sind, mechanisch zu filtrieren. Aufgrund des geringen Abstandes der Setulae, ihrer Durchmesser und ihrer relativen Geschwindigkeiten sollen nach KOEHL & STRICKLER (1981) die Filterextremitäten der Copepoden eher wie ein Paddel als wie ein Filter wirken.

Euphausiaceen-Larven haben eine den Copepoden vergleichbare Größe, kommen in demselben marinen Ökosystem vor und sind mit den gleichen Problemen bei der Nahrungsaufnahme konfrontiert. Morphologisch unterscheiden sie sich deutlich von ihnen. Über ihre Nahrungsansprüche und ihr Verhalten bei der Nahrungsaufnahme ist bisher kaum etwas bekannt (MAUCHLINE

1980). Dies gilt insbesondere auch für die Larven des Krills, Euphausia superba, der eine zentrale Rolle in der Nahrungskette der Antarktis einnimmt.

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit habe ich mich mit der Ernährungsweise der Krill-Larven von der 1. Calyptopis bis zur 1. Furcilia beschäftigt.

Mit der Häutung zur 2. Furcilia wird in der Larvalentwicklung des Krills ein entscheidender Schritt vollzogen. Es werden gleichzeitig die Pleopoden und der Fangkorb funktional (Abb. 1).

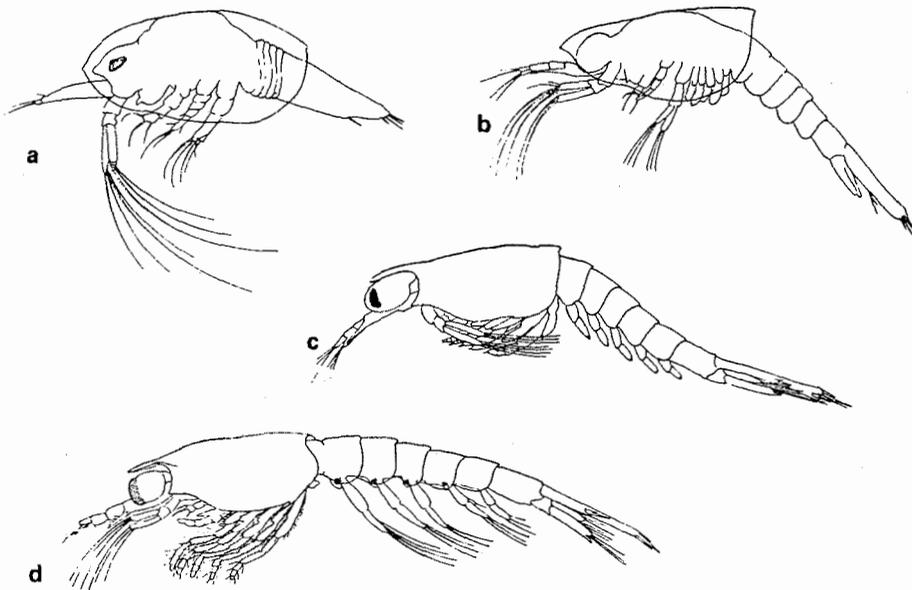


Abb. 1. a 1. Calyptopis, 19 x; b 3. Calyptopis, 11 x; c 1. Furcilia, 11 x; d 2. Furcilia, 19 x (nach FRASER 1936). Zu beachten ist, daß die Mundwerkzeuge von lateral gesehen überwiegend vom Carapaxrand bedeckt werden und daß mit der Häutung zur 2. Furcilia die Thoracopoden und die Pleopoden Setae tragen.

Es stellt sich die Frage:
 Wie ernähren sich die Krill-Larven solange sie noch keinen Fangkorb haben?

Zur Beantwortung dieser Frage habe ich zuerst die Morphologie und räumliche Anordnung der Mundwerkzeuge der Krill-Larven untersucht. Daraus ergaben sich Schlüsse auf die Nahrung der Krill-Larven (MARSCHALL 1985a). Anhand von Video- und Hochgeschwindigkeitsfilmaufnahmen wurde dann die Funktion der Extremitäten bei der Nahrungsaufnahme und der Fortbewegung studiert. Die Art der aufgenommenen Nahrung wurde mit Hilfe von Darminhaltsuntersuchungen ermittelt.

Die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen zur Morphologie der Mundwerkzeuge wurden mit Genehmigung des Dekans der mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität Kiel vorab veröffentlicht (MARSCHALL 1985a).



Abb. 1. a: I. Calyptra, 19 x; b: 3. Calyptra, 11 x; c: I. Furcilla, 11 x; d: S. Furcilla, 19 x (nach FRASER 1930). Zu beachten ist, daß die Mundwerkzeuge von lateral gesehen überwindig vom Carapaxrand bedeckt werden und daß mit der Häutung zur S. Furcilla die Thoracopoden und die Pleopoden setzen.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1. Material

Das Material für die vorliegende Untersuchung wurde von mir auf drei Reisen in die Antarktis gewonnen:

- | | |
|-----------------------|---|
| 05.02. bis 10.03.1981 | 56. Reise mit FS "Meteor" (HEMPEL 1981) |
| 30.01. bis 23.03.1982 | OBP mit RRS "John Biscoe" (HEMPEL & HEYWOOD 1982) |
| 17.01. bis 27.03.1984 | Aufenthalt auf der amerikanischen Forschungsstation "Palmer Station" (MARSCHALL 1985b). |

Zur Materialbeschaffung wurden während der ersten zwei Seereisen ein RMT (Rectangular Midwater Trawl) und ein NSN (Nansen-Schließ-Netz) eingesetzt. Mit dem RMT wird im Vergleich zum NSN ein sehr großes Wasservolumen filtriert. Die damit gefangenen Tiere sind jedoch in der Regel nach dem Fang in keinem guten Zustand, so daß sie für Lebenduntersuchungen ungeeignet sind. Die RMT-Fänge wurden daher lediglich Material für Untersuchungen am Tiere in fixiertem Zustand entnommen. Die Larven wurden teilweise direkt nach dem Fang aussortiert und in 4% Formol- bzw. 2% Glutaraldehyd fixiert. Wenn mit dem NSN genügend Tiere gefangen wurden, wurden auch aus diesem Material Tiere fixiert. Weiteres fixiertes Material entstammte RMT-Fängen der Antarktischen Expedition des FS "Walther Herwig" 1980/81 (PIATKOWSKI & KLAGES 1983). In Anbetracht der Tatsache, daß der Bedarf an Material für Lebenduntersuchungen das NSN verwendet. Das gewonnene Material stammte sowohl aus Oberflächenholz (0-200 m) als auch aus Tiefenholz (max. bis 2000 m), die in Stufen durchgeführt wurden (Stationslisten und Tiefenstufen siehe PIATKOWSKI 1983). Sofort nach dem Fang

an Deck war, wurden unbeschädigt erscheinende Krill-Larven mit einer Pipette aussortiert und in 500 - 1000 ml Flaschen mit Oberflächenwasser überführt und bei $0 \pm 1^\circ\text{C}$ gehältert.

Die Verbreitung der Krill-Larven im atlantischen Sektor der Antarktis ist sehr heterogen und schwankt von Jahr zu Jahr (HEMPEL & HEMPEL 1978, HEMPEL et al. 1979, RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1984). Es standen deshalb nicht immer Tiere für die Lebenduntersuchungen zur Verfügung. U.a. aus diesem Grund wurde versucht, Krill-Larven aus Eiern großzuziehen. Dazu lagen bisher keine Erfahrungen vor, so daß es erst während der Reise mit RRS "John Biscoe" gelang, Krill-Larven bis zum Metanaupliusstadium aufzuziehen (MARSCHALL & HIRCHE 1984).

Während des Forschungsaufenthaltes auf "Palmer Station" wurden zur Materialbeschaffung mehrere Ausfahrten mit RV "Hero" unternommen. Auf diesen Ausfahrten wurden sowohl gravide Weibchen mit dem Isaac-Midwater-Trawl als auch Krill-Larven mit einem NSN gefangen (MARSCHALL 1985b). Gravide Weibchen wurden nach dem Fang aussortiert und einzeln im Labor der Station in 3 l-Flaschen gehältert. Ca. 200 - 400 der abgelaichten Eier wurden jeweils in 250 ml-Gläser mit $0,45 \mu\text{m}$ GF/C-filtrierte Seewasser überführt und bei $0 - 4,5^\circ\text{C}$ erbrütet. Die Nauplien wurden nach dem Schlüpfen in 500 ml-Gläsern weitergehältert. Mit der Häutung zur 1. Calyptopis wurden die Larven täglich mit Kulturen von Nitzschia closterium bzw. mit einer Mischkultur von antarktischen Diatomeen bestehend hauptsächlich aus Thalassiosira-, Chaetoceros- und Flagellariopsis-Arten und Corethron criophilum gefüttert. Die Futterzugabe überstieg jeweils den täglichen Bedarf. Das Seewasser wurde täglich erneuert und das Entwicklungsstadium an 20 - 40 Eiern unter einem umgekehrten Mikroskop (siehe Kap. 2.2.1.1.) bestimmt, kontrolliert. Die Krill-Larven aus den NSN-Fängen wurden wie oben beschrieben gehältert und ebenfalls gefüttert. Sie dienten während des Aufenthalts auf der

Station als Kontrolltiere. Zwischen dem Verhalten der Tiere aus Wildfängen und dem der im Labor aufgezogenen Tiere zeigten sich keine Unterschiede.

2.2. Methoden

2.2.1. Morphologische Untersuchungen

Die Untersuchung der Morphologie der Mundwerkzeuge der Krill-Larven konzentrierte sich auf den Bau der einzelnen Extremitäten, insbesondere die Anordnung der Setae und Setulae sowie die räumliche Anordnung der Extremitäten und der Setae am Tier. Um ein umfassendes Bild zu erlangen, war es nötig, verschiedene, sich ergänzende Methoden anzuwenden. Die Morphologie wurde lichtmikroskopisch an lebenden Tieren, fixierten Tieren, einzelnen Mundwerkzeugen und Exuvien untersucht. Anhand der lichtmikroskopischen Analyse von Serienschnitten wurden zusätzliche Informationen über die räumliche Anordnung der Setae gewonnen. Da Feinstrukturen und der dreidimensionalen Anordnung der Setae und Setulae besondere Bedeutung zukommt (TURNER 1978, ALBERTI & KILS 1980), wurden diese auch mit Hilfe eines Rasterelektronenmikroskopes untersucht. Wie später gezeigt werden wird, wurden auf den Mundwerkzeugen mit dem Rasterelektronenmikroskop Feinstrukturen gefunden, die lichtmikroskopisch nicht mehr aufgelöst werden können. Das Rasterelektronenmikroskop bietet zusätzlich aufgrund seiner besseren räumlichen Abbildung Vorteile gegenüber dem Lichtmikroskop. Es wurde daher sowohl zur Untersuchung ganzer Tiere als auch einzelner Extremitäten verwendet.

2.2.1.1. Lichtmikroskopische Untersuchungen

Für die lichtmikroskopischen Arbeiten zur Morphologie und für die weiter unten beschriebenen Filmaufnahmen zur Bewegungsanalyse war es nötig, die Tiere und deren Exuvien sowohl im ganzen bei niedriger Vergrößerung, als auch in einzelnen Teilen bei hoher Vergrößerung zu betrachten. Die Auflösung sollte jeweils möglichst hoch sein. Am geeignetsten erwies sich ein umgekehrtes Mikroskop (Leitz Diavert), das mit Objektiven kleiner bis mittlerer Eigenvergrößerung (1,6 - 32 x) und sehr großem Arbeitsabstand ausgerüstet war. Die Objekte wurden zur Beobachtung in Planktonkammern mit einem Innendurchmesser von 25 mm und einer Höhe von 1 bzw. 2 cm überführt, in denen die lebenden Tiere sich bewegen konnten. Den Boden der Kammern bildete ein Deckglas (Dicke 0,17 mm). Auf der Oberseite konnte die Kammer mit einer kleinen Glasplatte so verschlossen werden, daß der Inhalt frei von Luftblasen war. Das geschlossene Wasservolumen reduzierte störende Einflüsse der Schiffsbewegung weitgehend.

Die Benutzung eines umgekehrten Mikroskops erlaubte die Anwendung mikroskopischer Techniken zur Auflösungs- bzw. Kontraststeigerung wie Köhlersche Beleuchtung, Dunkelfeld-Beleuchtung und Phasenkontrast. Die Auflösung betrug mit dem Objektiv 1,6-facher Eigenvergrößerung $5,5 \mu\text{m}$ und mit dem Objektiv 32-facher Eigenvergrößerung max. $0,7 \mu\text{m}$.

Zur lichtmikroskopischen Untersuchung einzelner Extremitäten wurden von fixierten Larven unter einem Stereomikroskop (Wild M 9) die Extremitäten abpräpariert und in Kaiser's Glycerin Gelantine eingebettet, die zum Anfärben der Extremitäten mit Bengalrosa versetzt war. Die Präparate wurden anschließend unter einem Zeiss-Mikroskop S 14 untersucht und photographisch dokumentiert.

Exuvien - kurz nach der Häutung vorsichtig in eine Planktonkammer pipettiert und sofort untersucht - zeigen noch gut die Anordnung der Extremitäten und eignen sich aufgrund ihrer hohen Transparenz besonders gut zur Untersuchung von sonst nicht sichtbaren Teilen der Mundwerkzeuge.

Von einzelnen Larven wurden Serienschritte angefertigt, indem die Tiere über eine Alkoholreihe und Propylenoxid entwässert und dann in Epon-Kunstharz eingebettet wurden. Von diesen Präparaten wurden Serien von Semidünnschnitten, jeweils von der Spitze der 1. Antenne bis zum Beginn des Pleons, mit einem Reichart-Ultramikrotom angefertigt (Schnittstärke ca. 2 μm). Die Schnitte wurden auf Objektträger aufgezogen, mit Richardson Blue angefärbt und mit Entellan (Merck) eingebettet. Diese Schnitte wurden ebenfalls mit dem Zeiss-Mikroskop untersucht.

2.2.1.2. Rasterelektronenmikroskopische Untersuchungen

Für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden in Formol fixierte Tiere zunächst mit destilliertem Wasser gereinigt, dann in einer aufsteigenden Alkoholreihe und abschließend in Dimethoxypropan entwässert und in flüssigem CO_2 nach der "Critical-Point-Methode" getrocknet (LANGE & BLÖDORN 1981). Ganze Tiere bzw. einzelne Extremitäten wurden mit Tempfix (G. Neubauer, Münster) auf Präparateteller aus Aluminium geklebt. Ein leitfähiger Oberflächenfilm aus Gold-Palladium wurde mittels Kathodenzerstäubung (Gerät: Polaron; aufgetragene Schichtstärke ca. 10 nm) aufgebracht. Die Untersuchungen wurden mit einem ISI-DS 130 Rasterelektronenmikroskop durchgeführt (MARSCHALL 1985a).

2.2.2. Darminhaltsuntersuchungen

Zur Untersuchung der Darminhalte wurden von verschiedenen Stationen der Antarktis-Expedition von FFS "Walther Herwig" 1980/81 je etwa 10 Krill-Larven der Stadien CI - CIII und FI wie oben beschrieben für die rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen getrocknet und zunächst mit Tempfix auf einem Präparateteller festgeklebt. Nach dem Erkalten wurde unter einem Wild M 9 Stereomikroskop der Darm des Tieres freigelegt und durch Anritzen der Oberfläche mit angeschliffenen Minutien-Nadeln bzw. durch Brechen geöffnet. Die so erhaltenen Teile des Darms bzw. der ausgebreitete Inhalt wurden durch nochmaliges Erwärmen des Präparatetellers auf 60°C festgeklebt (da Tempfix erst bei einer Temperatur von über 120°C schmilzt, bestand nicht die Gefahr, daß die feinen Teilchen vom Kleber benetzt wurden), anschließend wie oben beschrieben leitfähig gemacht und unter dem Rasterelektronenmikroskop untersucht.

2.2.3. Untersuchungen der Schwimm- und Filtrationsbewegungen

Die Untersuchungen der Schwimm- und Filtrationsbewegungen der Krill-Larven erfolgten anhand von 16 mm-Hochgeschwindigkeits- und Videofilmaufnahmen.

Die 16 mm-Kamera bietet gegenüber der Videokamera den entscheidenden Vorteil der hohen zeitlichen und räumlichen Auflösung. Die Bewegungen der Krill-Larven erfolgen in der Regel mit 5 - 12 Hz. Da jede Videoanlage entsprechend der Fernsehnorm mit 25 Bildern sec^{-1} aufzeichnet, ist sie nicht geeignet, diese Bewegungen im Detail zu untersuchen.

Für die Untersuchung langsamer ablaufender Vorgänge kann eine Videoanlage jedoch sinnvoll eingesetzt werden. Sie hat dann gegenüber der 16 mm-Kamera den Vorteil, daß lange

Aufnahmesequenzen (max. 3 Std.) ohne Bandwechsel bei geringen Kosten möglich sind und die Filme sofort nach der Aufnahme ausgewertet werden können.

Die geringe Größe der Tiere (1,5 - 7 mm) bedingt die Verwendung starker Vergrößerungen, die wiederum einen kleinen Arbeitsabstand und dadurch relativ kleine Versuchsgefäße (Wandeffekte, da Strömung vorwiegend laminar) erfordern. Die Tiere schwimmen relativ schnell und unregelmäßig im Raum, so daß es nicht möglich ist, den Bewegungen eines Tieres über eine ausreichend lange Zeit folgen. Aufgrund der geringen Tiefenschärfe wäre es auch nicht möglich gewesen, ortsfeste Bezugssysteme mitzufilmen. Gefilmt wurden daher zumeist ortsfeste Tiere.

2.2.3.1. 16 mm - Filmaufnahmen

Die Filmaufnahmen wurden mit einer 16 mm-Filmkamera vom Typ "Bolex H 16 Reflex" gemacht. Auf den drei Reisen standen jeweils unterschiedliche Gehäuse zur Verfügung. Die verwendeten Kameras hatten als Antrieb ein Federwerk, das nach einer maximalen Szenenlänge von 760 Bildern erneut aufgezogen werden muß. Zu beachten ist, daß sich die Filmgeschwindigkeit mit Ablaufen des Federwerks ändert.

Die für die Aufnahmen verwendete Filmgeschwindigkeit betrug nominal $64 \text{ Bilder sec}^{-1}$. Während des Aufenthalts auf "Palmer Station" wurde die verwendete Kamera mechanisch modifiziert, so daß mit einer Geschwindigkeit von maximal $81 \text{ Bilder sec}^{-1}$ gefilmt werden konnte. Um die Filmgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zahl der gefilmten Bilder zu eichen, wurde für jede der drei verwendeten Kameras mehrfach eine laufende Quarzstoppuhr mit $1/100 \text{ sec}$ -Anzeige gefilmt. Dieser Film wurde, wie weiter unten beschrieben wird, Bild für Bild ausgewertet und so für jede Kamera die Änderung der

Bildfrequenz über die Zeit ermittelt (Abb. 2). Der Unterschied in der Bildfrequenz der auf den beiden Seereisen verwendeten Kameras betrug weniger als 1 Bild sec^{-1} .

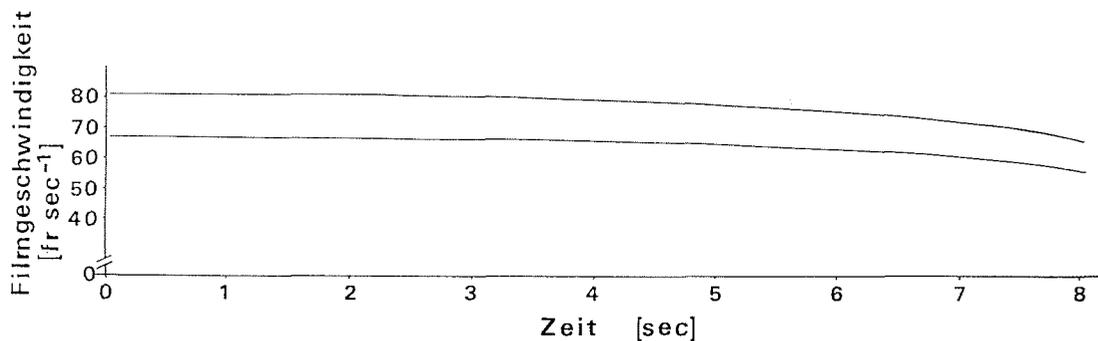


Abb. 2. Bildfrequenz in Abhängigkeit von der Laufzeit des Federwerks (Kameratyp Bolex H 16 Reflex).

- a für die Kamera, die auf den zwei Seereisen verwendet wurde
- b für die Kamera, die während des Aufenthalts auf "Palmer Station" benutzt wurde

Alle verwendeten Kameras waren mit einer variablen Sektorenblende ausgerüstet. Der Hersteller gibt an, daß bei der kleinsten Sektorenblende, die ausschließlich verwendet wurde und einer Filmgeschwindigkeit von 64 Bildern sec^{-1} , die Belichtungszeit 1/400 sec beträgt. Daraus läßt sich ein Öffnungswinkel der Sektorenblende von $57,6^\circ$ berechnen. Bei 81 Bildern sec^{-1} beträgt die Belichtungszeit 1/506 sec.

Die Filmkameras wurden über einen C-Mount Stützen direkt ohne ein Okular am oben beschriebenen umgekehrten Mikroskop angeschlossen. Zur Eichung des Längenmaßstabes wurde ein Objektmikrometer mit allen verwendeten Objektiven gefilmt.

Gefilmt wurde auf 16 mm Farbpositivmaterial "Kodakchrome 40 Typ A", sensibilisiert für Kunstlicht (3400°K). Dieses Filmmaterial hat ein hohes Auflösungsvermögen, jedoch eine steile Gradation und einen geringen Belichtungsspielraum. Das Filmmaterial kann nicht vom Anwender entwickelt werden. Eine

exakte Belichtungsmessung insbesondere bei Dunkelfeldaufnahmen ist am Mikroskop nur nach vorheriger Eichung möglich. Dazu und zur gelegentlichen Kontrolle der Belichtung wurde "Kodak Eastman Plus-x Negative Film 7231" verwendet, der sofort entwickelt werden konnte. Nach erfolgter Eichung konnte die Belichtung am Okularstutzen mit einem Lunasix Belichtungsmesser mit Mikroskopvorsatz gemessen und durch Regelung der Lampenspannung eingestellt werden.

Insgesamt wurden 57 Rollen à 30,5 m Film belichtet. Die Szenenlänge betrug wie oben angegeben 760 Bilder bzw. 12 sec bei einer Geschwindigkeit von 64 Bildern sec^{-1} und knapp 10 sec bei 81 Bildern sec^{-1} . Gedreht wurde nur, wenn die Larve

1. keine Beschädigungen aufwies und
2. normale Aktivität gezeigt hatte.

Gedreht wurden insgesamt ca. 760 Szenen von mehreren verschiedenen Exemplaren jedes untersuchten Larvenstadiums.

Trotz der relativ hohen Bildfrequenz und der durch den kleinen Öffnungswinkel der Sektorenblende gewählten kürzestmöglichen Belichtungszeit erfolgten einzelne Phasen der Bewegungen teilweise so schnell, daß Bewegungsunschärfen auftraten. Aus diesem Grund war das umgekehrte Mikroskop zusätzlich mit einer Mikroblitzeinrichtung ausgerüstet, mit deren Hilfe zur Ergänzung der Filmaufnahmen Fotos von lebenden Larven gemacht wurden. Die Regelung der Belichtungsdauer erfolgte über die Kameraelektronik (Olympus OM 2). Je nach verwendetem Objektiv betrug die Belichtungszeit 1/1000 - 1/40 000 sec. Diese Aufnahmen waren völlig frei von Bewegungsunschärfen.

Während der zwei Seereisen stand kein Kühlraum zur Verfügung, in dem die Film- und Fotoaufnahmen hätten durchgeführt werden können. Für die Hochgeschwindigkeitsfilmaufnahmen wurden jeweils kurz vor der Aufnahme eine oder mehrere aktiv

schwimmende Larven mit einer Pipette in die Planktonkammern überführt. Während der anschließenden Film- und Fotoaufnahmen bei Raumtemperatur erwärmte sich das Wasser in den Planktonkammern innerhalb von ca. 5 Minuten auf + 5°C. Bei dieser Temperatur zeigten die Larven noch kein deutlich verändertes Verhalten. Eine weitere Erhöhung der Wassertemperatur führte zu einer deutlichen Abnahme der Aktivität. Die Film- und Fotoaufnahmen wurden daher jeweils etwa nach 5 Minuten abgebrochen. Einmal gefilmte Larven wurden nicht wieder für Filmaufnahmen verwendet, lebten aber bei anschließender Hälterung weiter. Auf "Palmer Station" stand ein Kühlraum ($2 \pm 0,5^\circ\text{C}$) zur Verfügung, in dem die Film- und Fotoaufnahmen zeitlich unbegrenzt durchgeführt werden konnten. Während der Aufnahmen erhöhte sich die Wassertemperatur in der Planktonkammer nicht meßbar (Genauigkeit $\pm 0,1^\circ\text{C}$).

Aufgrund des geringen Volumens der Kammern konnte eine Beeinflussung der Tiere nicht von vornherein ausgeschlossen werden. Es wurden daher zur Kontrolle Lebendbeobachtungen und Videoaufnahmen (siehe Kap. 2.2.3.3.) gemacht.

Während des Aufenthalts auf "Palmer Station" wurden zusätzlich einzelne Larven mit Cyanoacrylat an Menschenhaaren festgeklebt und während der Filmaufnahmen in der Mitte der Planktonkammern fixiert. Die Tiere überlebten diese Behandlung mehr als 24 Stunden bis zum Abschluß des jeweiligen Versuchs und nahmen während dieser Zeit Nahrung auf.

2.2.3.2. Filmauswertung

Die Filmauswertung erfolgte mit einem Kodak-Analyst Filmprojektor, der eine kontinuierliche Projektion mit 1 - 24 Bilder sec^{-1} und eine zeitlich unbegrenzte Einzelbildprojektion bei präzisiertem Bildstand ermöglicht. Projiziert wurde über einen Oberflächenspiegel von unten durch eine Glasplatte auf einseitig transparente Zeichenfolie.

Zu Beginn der Auswertearbeiten wurde jeder Film mehrfach durchgesehen und die einzelnen Szenen katalogisiert. Im Anschluß daran wurden ausgewählte Sequenzen Bild für Bild gezeichnet. Um die Koordination und Veränderungen im Bewegungsablauf näher untersuchen zu können, wurden Lageveränderungen von ausgewählten, während des Bewegungsablaufes stets gut erkennbaren Punkten auf den Extremitäten über die Zeit als Schwingungen dargestellt. Dazu wurde auf die Projektionsfläche ein Koordinatensystem mit einem kleinsten Abstand von 1 mm gelegt. Zusätzlich wurden zwei lage-unveränderliche Punkte ausgewählt, mit denen die Eigenbewegungen des Tieres bestimmt wurden. Für die Speicherung und Verwaltung der anfallenden Datenmengen, die rechnerische Berücksichtigung der Eigenbewegung und der Änderungen der Filmgeschwindigkeit sowie die Ausgabe der Daten in Form einer graphischen Darstellung der Bewegungsamplituden wurde ein Computerprogramm (Rechner: Epson PX-8; Drucker: Epson FX-80) erstellt.

Die von den Bewegungen der Larven erzeugten Strömungen wurden analysiert, indem die Driftbahnen von Partikeln im Bereich der Extremitäten gezeichnet und vermessen wurden. Es wurden nur Driftbahnen von Partikeln ausgewertet, die sich in der sehr schmalen Schärfenebene befanden.

2.2.3.3. Videofilmaufnahmen und deren Auswertung

Für die Videofilmaufnahmen während des Aufenthalts auf "Palmer Station" wurden eine Panasonic-Farbvideokamera WV-3890 E sowie ein VHS-Videorecorder NV 100 der gleichen Firma verwendet. Da dieser Recorder über eine Standbildprojektionsmöglichkeit verfügt, war bereits während des Forschungsaufenthalts eine erste Auswertung der Filme möglich. Die endgültige Auswertung erfolgte später mit einem Panasonic-Videorecorder NV 8500, der anstelle eines Bandzählwerks die Laufzeit des Films anhand der Synchronisationsimpulse mißt und in Stunden, Minuten, Sekunden und Bildern angibt.

Die Videokamera verfügte wie die 16 mm-Filmkamera über einen C-Mount-Anschluß, so daß für beide Kameras die gleichen Objektive verwendet werden konnten und auch die Anschlußmöglichkeiten an das umgekehrte Mikroskop gegeben waren. Die in Kap. 2.2.3.1. beschriebenen Methoden konnten so auch mit der Videokamera angewandt werden. Es wurden insgesamt 12 Cassetten à 3 Stunden aufgezeichnet.

Die Videofilmaufnahmen wurden von freischwimmenden Tieren in relativ großen Kammern von 5 x 5 x 1 bis 10 x 10 x 5 cm gemacht. Sie dienten

1. dem Vergleich mit dem Verhalten der Tiere während der 16 mm-Filmaufnahmen und
2. der Bestimmung der Schlagfrequenzen.

Die Schlagfrequenz wurde ermittelt, indem die Dauer von mindestens 10, in der Regel von 40 Schlägen bestimmt wurde. Um eine etwaige Abhängigkeit der Schlagfrequenz von der Futterkonzentration festzustellen, wurden die Larven zuerst in GF/CI-Kultursystem (Seewasser) gefüttert. Nach 10 bis 160 Minuten wurden sie mit dem gleichen Futter, das auch zur Aufzucht verwendet wurde, in Kultur von Nitzschia closterium im Seewasser mit F/2 (GULLIARD & RYTHE 1962) als Nährmedium gefüttert. Die Krill-Larven müssen diese Diatomee wegen ihrer geringen Größe nicht einzeln handhaben.

2.2.3.3. Videofilmaufnahmen und deren Auswertung

Für die Videofilmaufnahmen während des Aufenthaltes auf "Palmer Station" wurden eine Parasonic-Farbvideokamera KV-3890 E sowie ein VHS-Videorecorder NV 100 der gleichen Firma verwendet. Da dieser Recorder über eine Standardprojektorfähigkeit verfügt, war bereits während des Forschungsaufenthaltes eine erste Auswertung der Filme möglich. Die endgültige Auswertung erfolgte später mit einem Parasonic-Videorecorder NV 8500, der anstelle eines Bandkassettenspiels die Laufzeit des Films anhand der Synchronisationsimpulse mißt und in Stunden, Minuten, Sekunden und Bildern angibt.

3. ERGEBNISSE

3.1. Morphologie der Mundwerkzeuge

Während der Naupliusphase haben die Krill-Larven die drei typischen Nauplius-Extremitäten: 1. Antenne, 2. Antenne und Mandibeln. Kurz vor der Häutung zum Metanauplius werden die Mandibeln zurückgebildet und während der Metanaupliusphase zu Kauwerkzeugen umgebildet (MARSCHALL & HIRCHE 1984). Erst mit der Häutung vom Metanauplius zur ersten Calyptopis werden die Mundwerkzeuge funktional. Sie bestehen aus den Mandibeln mit Labrum und dem geteilten Labium, der 1. und 2. Maxille sowie dem 1. Thoracopoden. Die Mundwerkzeuge werden vom Carapax größtenteils bedeckt (Abb. 3). Beim adulten Krill besteht der

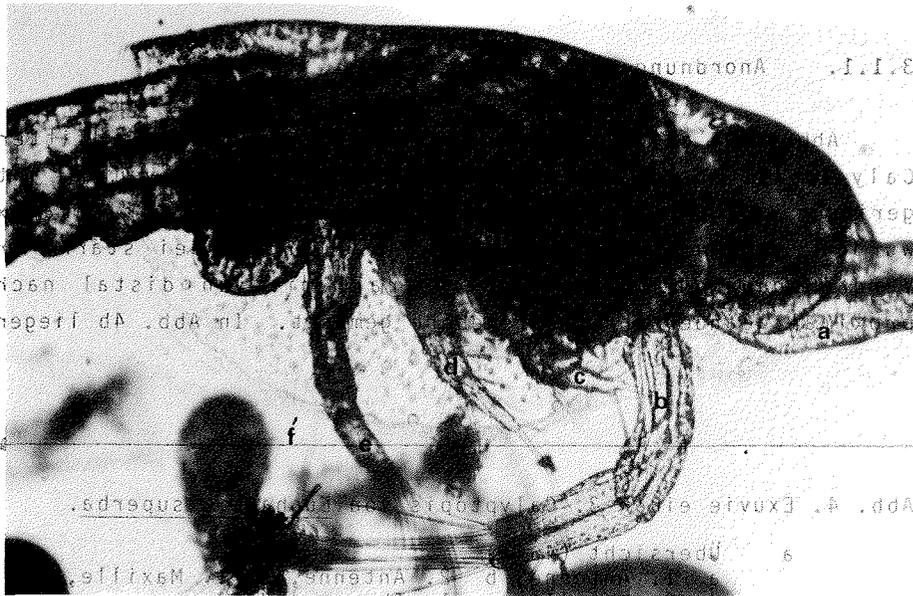


Abb. 3.2. Calyptopis von *Euphausia superba* (65 x).
a 1. Antenne, b 2. Antenne, c 1. Maxille,
d 2. Maxille, e 1. Thoracopode, f Carapaxrand

Filterapparat in der Hauptsache aus den sechs Thoracopoden (BARKLEY 1940, ALBERTI & KILS 1980, McCLATCHIE & BOYD 1983, KILS 1983). 2. bis 6. Thoracopode werden vom zweiten Calyptopis-Stadium an ausdifferenziert, bleiben aber bis zur Häutung zur 2. Furcilia funktionslos. Vom ersten Calyptopis-Stadium bis zum Ende des ersten Furcilia-Stadiums bleibt die Morphologie und die Anordnung der Mundwerkzeuge grundsätzlich gleich. Im folgenden werden die Mundwerkzeuge und deren räumliche Anordnung jeweils für alle Larvalstadien zusammen in der Reihenfolge, in der die Mundwerkzeuge bei der Nahrungsaufnahme verwendet werden - 1. Thoracopode, 2. Maxille, 1. Maxille, Labrum und Labium, Mandibeln - besprochen. Die wichtigsten Ergebnisse der rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen sind hier mit aufgeführt. Für weitergehende Ergebnisse wird auf MARSCHALL (1985a) verwiesen.

3.1.1. Anordnung der Mundwerkzeuge

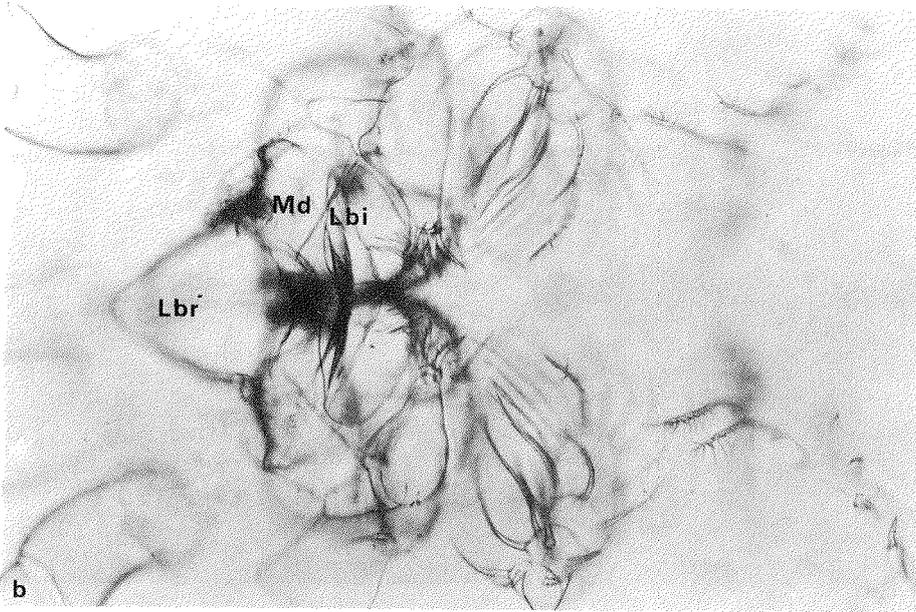
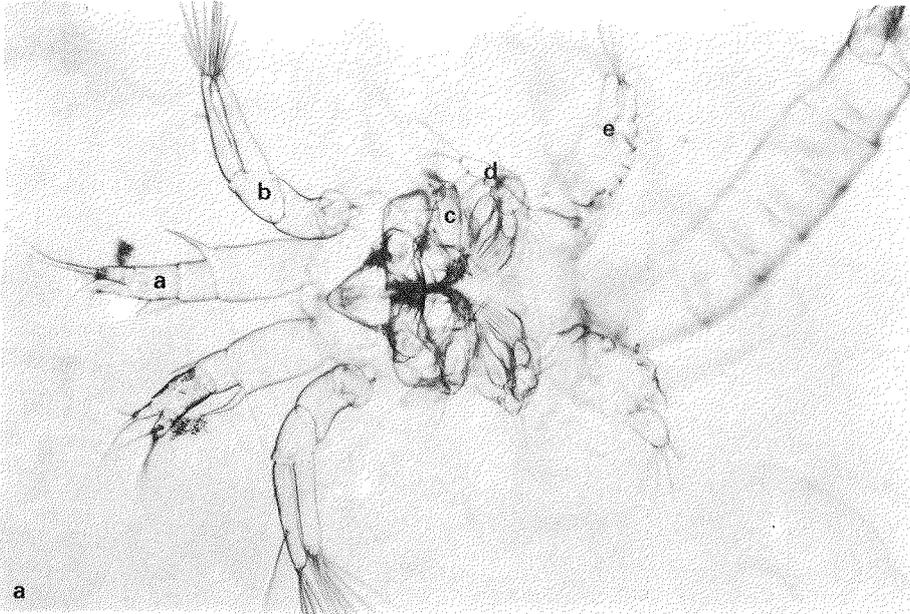
Abb. 4a-f zeigt Aufnahmen von der Exuvie einer dritten Calyptopis. Abb. 4a gibt ein Übersichtsbild von ventral mit geringer Vergrößerung und guter Schärfentiefe. Der Carapax wurden entfernt. Die Aufnahmen 4b-d wurden bei stärkerer Vergrößerung ebenfalls von ventral, mit von distal nach proximal geänderter Schärfenebene gemacht. In Abb. 4b liegen



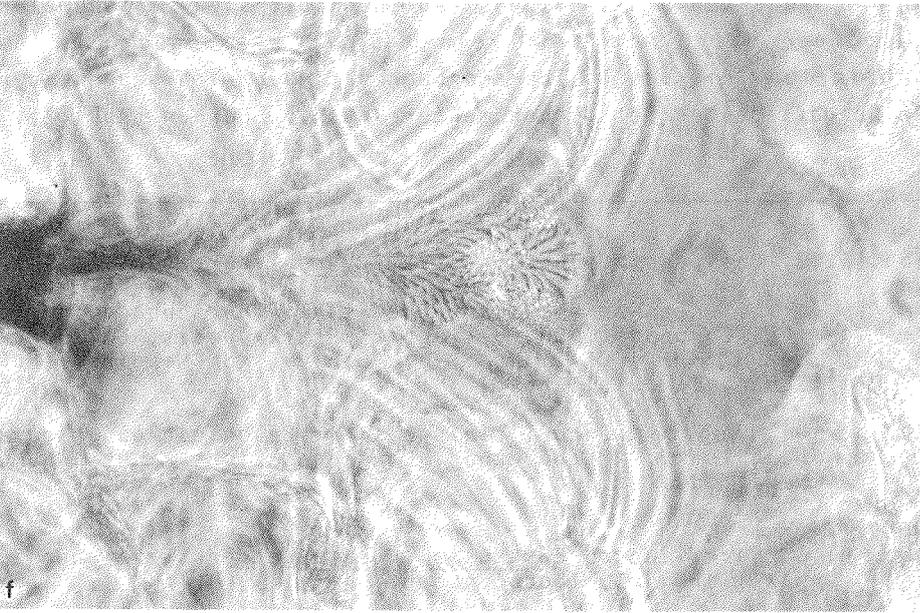
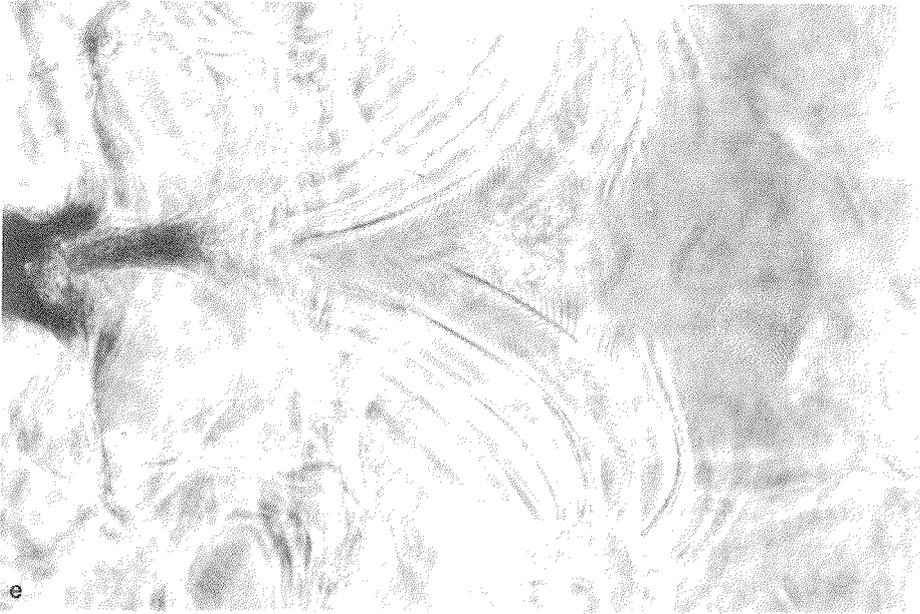
Abb. 4. Exuvie einer 3. Calyptopis von Euphausia superba.

- a Übersicht (46 x)
 - a 1. Antenne, b 2. Antenne, c 1. Maxille,
 - d 2. Maxille, e 1. Thoracopode
- b-f Mundwerkzeuge (Schärfenebene von distal nach proximal verlagert), b - d (113 x), e - f (231 x)
 - b Lbr Labrum, Lbi Labium, Md Mandibel

Linie in Abb. 4d zeigt die Lage des Querschnitts Abb. 9.







die distalen Teile von 1. und 2. Maxille sowie das paarige Labium und die Schneidekanten der Mandibeln in der Schärfeebene. In Abb. 4c liegt die Schärfeebene etwas proximaler, so daß die mittleren Teile von 1. und 2. Maxille sowie des Labrums gut zu erkennen sind. Andeutungsweise zu sehen sind ferner die Kauflächen der Mandibel. Abb. 4d zeigt den distalen Teil der Mundwerkzeuge.

3.1.2. 1. Thoracopode

Der 1. Thoracopode, insbesondere der Coxopodit, ist stark abgeplattet (Abb. 5), was darauf hindeutet, daß er u.a. zur Erzeugung von Strömungen dienen kann. Am Coxopoditen inserieren zwei sehr lange und zwei kürzere Setae. Eine kurze Seta ist caudat gerichtet. Die übrigen sind nach vorn gerichtet. Die zwei langen Setae können bis zum Labrum reichen (Abb. 6). An der Innenkante des Coxopoditen befindet sich ein schmaler Saum, der dicht mit sehr feinen Setae bestanden ist. Am proximalen Teil des 1. Thoracopoden befinden sich neben einer Reihe gefiederter Setae auch mehrere massive Dornen (Abb. 7).

Abb. 5. 3. Calyptopis von Euphausia superba von caudat.

a 1. Antenne, b 2. Antenne, c 1. Thoracopode (Cp Coxopodit, Bp Basipodit, Ex Exopodit, En Endopodit), Lbr Labrum, Lbi Labium, Md Mandibel (nur Schneidekante sichtbar)

Die Angaben der Bildleiste sind: Beschleunigungsspannung in kV, Vergrößerung, Länge des Eichstrichs in μm , Negativnummer.

Abb. 6. 1. Furcilia von Euphausia superba getrennt zwischen 2. Maxille und 1. Thoracopoden.

a 1. Maxille, b 2. Maxille, c 1. Thoracopode

Bildleiste siehe Abb. 5.

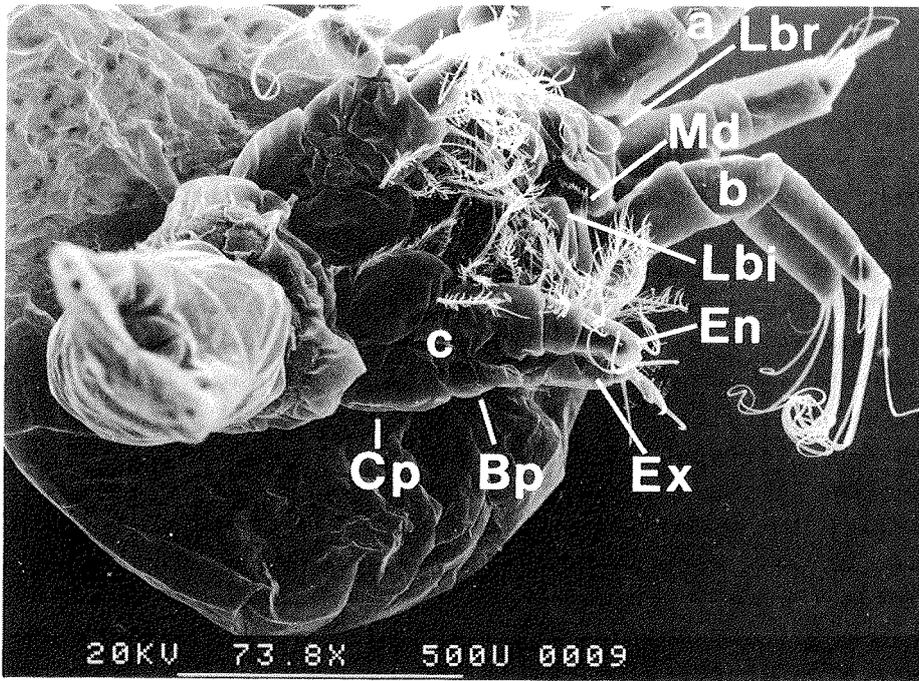


Abb. 5

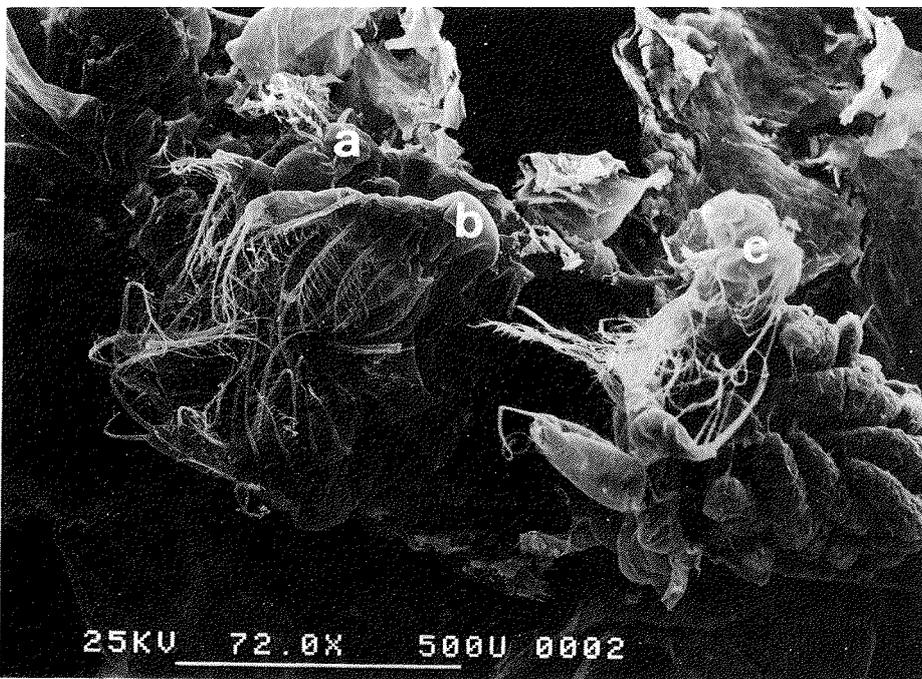
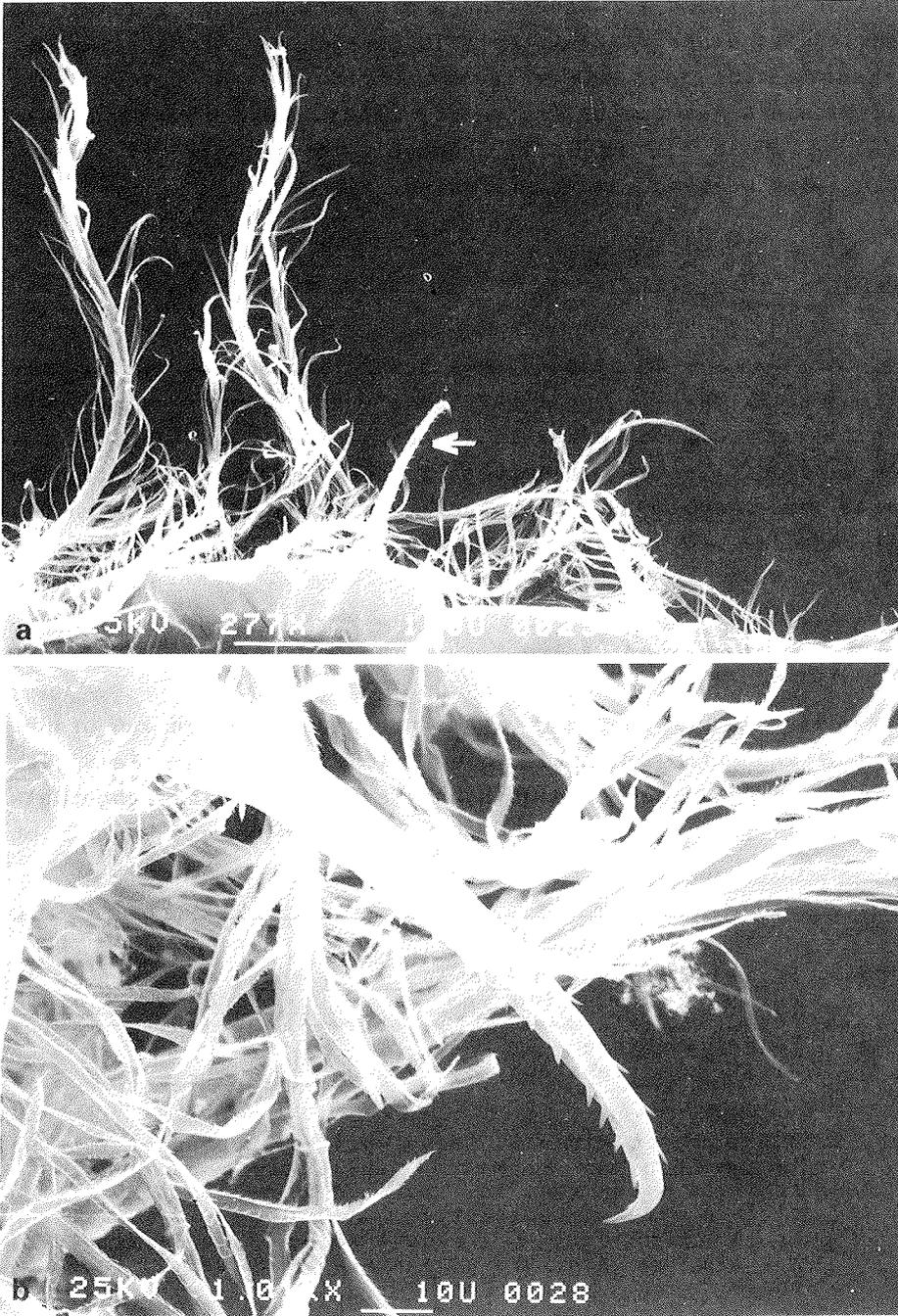


Abb. 6

3.1.3. 2. Maxille

Neu ist, daß die Setae 1. Ordnung der 2. Maxille nicht in einer Reihe stehen, wie es z.B. von FRASER (1936) dargestellt wurde und wie es für Copepoden typisch ist (STORCH & PFISTERER 1926, STORCH 1929, KAESTNER 1967, SCHNACK 1975). Es lassen sich vielmehr drei Reihen von Setae unterscheiden, von denen die vordere und die hintere Reihe im basalen Teil der 2. Maxille ineinander übergehen (Abb. 4, insbesondere 4d und e). Die Insertionsstellen der Setae sind von lateral betrachtet u-förmig angeordnet. Die Setae 1. Ordnung der mittleren Reihe tragen im Vergleich zu den übrigen Setae wenige sehr große Setae 2. Ordnung und enden in relativ massiven, dornigen Spitzen. Lebende Tiere halten die 2. Maxillen enger zusammen als auf der abgebildeten Exuvie zu sehen ist. So ergibt sich ein nur nach ventral offener Fangraum, der sowohl dazu geeignet wäre, kleine Partikel aus dem Wasser herauszufiltrieren als auch größere Partikel darin festzuhalten. Im Rahmen der rasterelektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden in diesem Fangraum mehrfach große Diatomeen gefunden. Diese waren stets bereits beschädigt, wahrscheinlich durch den Freßvorgang. Dies deutet darauf hin, daß die Larven beim Fressen fixiert wurden (Abb. 8). Für die Filtration kleiner Partikel kommt insbesondere der distale Bereich in Frage, da hier die Abstände zwischen den Setae am kleinsten sind (MARSCHALL 1985a). Im Bereich der proximalen Setae der 2. Maxille befindet sich ein Borstenfeld (Abb. 4f), dessen

-
- Abb. 7. a Nach vorn gerichtete Setae und Dornen des 1. Thoracopoden. Der Protopodit (von lateral, proximalen Ende links) befindet sich am unteren Bildrand.
- b Vergrößerung des markierten Dorns.
Bildleisten siehe Abb. 5.



Borsten nach vorn zur Mundöffnung hin weisen. Abb. 9 zeigt den Querschnitt einer 2. Calyptopis im Bereich der 2. Maxille, der erkennen läßt, daß dieses Borstenfeld in einer Futterrinne, die sich bis zum Labium erstreckt, liegt. Ferner erkennt man deutlich, daß die Setae 2. Ordnung v-förmig, mit der Öffnung nach innenweisend, angeordnet sind.

3.1.4. 1. Maxille

Massive, sich opponierende Dornen sitzen auf dem Basipoditen der 1. Maxille in einer Ebene mit dem proximalen Teil des Labrums. Im Gegensatz zu den Dornen des Basipoditen trägt der Coxopodit Setae mit Setulae 2. und 3. Ordnung. Die langen Setae des Coxopoditen sind nach vorn gebogen und reichen bis zwischen das Labium (Abb. 4 und Abb. 10).

3.1.5. Labrum und Labium

Das Labrum sowie das paarige Labium bedecken zum großen Teil die Mandibeln sowie die Mundöffnung. Der Teil des Labrums, der auf den Mandibeln aufliegt, trägt viele abgeplattete Setae (Abb. 11). Im Bereich des Labrums befinden sich



Abb. 8. 1. Calyptopis von Euphausia superba, dorsale Seite unten. 2. Maxillen von vorn. Corethron criophilum (durch Pfeile markiert), oberes Ende fehlt, unteres Ende unversehrt. Bildleiste siehe Abb. 5.

Abb. 9. Querschnitt einer 2. Calyptopis von Euphausia superba im Bereich der 2. Maxille (335 x). Lage des Querschnitts siehe Abb. 4d. (Dorsale Seite links, Differential-Interferenzkontrast). Fr Futterrinne, a vordere Reihe Filtersetae der 2. Maxille, b nach vorn gerichtete Setae des 1. Thoracopoden.

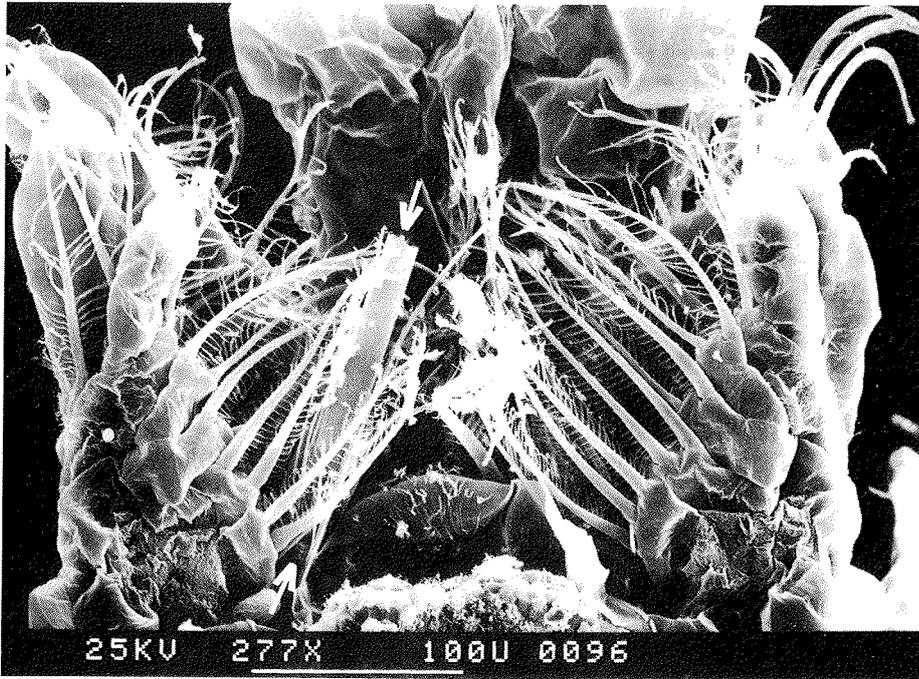


Abb. 8

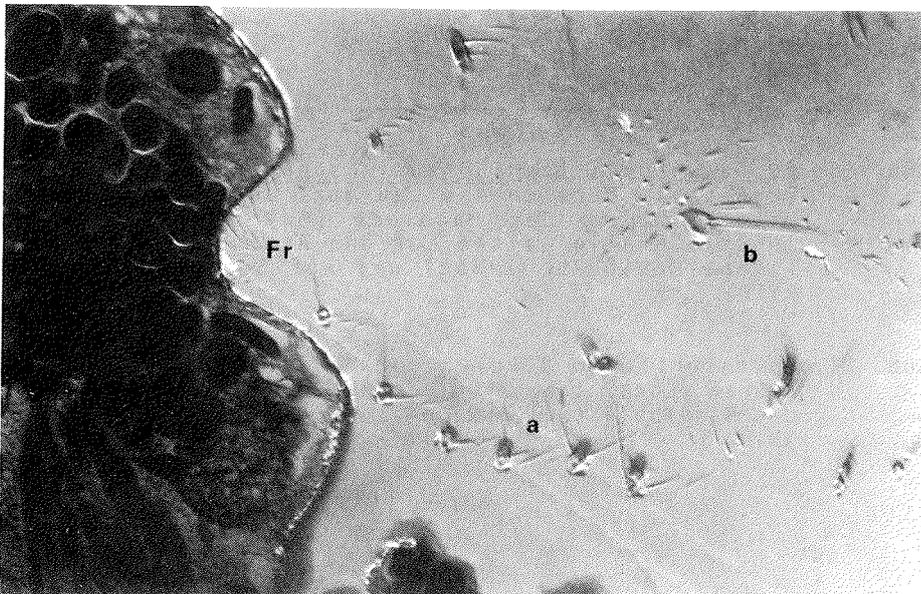


Abb. 9

wahrscheinlich Chemorezeptoren zur sensorischen Prüfung der Nahrung vor der Ingestion. Die Spalte des paarigen Labiums bildet den Endpunkt der Futterrinne (Abb. 4f und Abb. 10). Im Bereich der Spalte und auf der Innenseite befindet sich eine große Anzahl ebenfalls abgeplatteter Setae (Abb. 4b und Abb. 10). Generell sind die Setae in der Futterrinne und auf dem Labium in Richtung der Mundöffnung orientiert. Ein Transport von Partikeln ist entgegen dem Strich der Setae nicht zu erwarten.

3.1.6. Mandibeln

Die Schneidekanten der Mandibeln liegen distal auf einer Ebene mit den Dornen des Basipoditen der 1. Maxille; die Kauflächen sind sehr gut ausgebildet und liegen proximal in Höhe des Coxopoditen der 1. Maxille.

Abb. 10. 2. *Calyptopis* von *Euphausia superba* (335 x). Querschnitt im Bereich des Labiums. Unten Labium (Lbi) mit Anschnitt der Mandibel (Md) (dorsale Seite links). Pfeile weisen auf den Anschnitt einer Pore (siehe MARSCHALL 1985a) und auf Setae der 1. Maxille.

Abb. 11. Querschnitt im Bereich der Kaufläche (335 x). Das Labrum (Lbr) liegt von ventral (dorsale Seite links) den Mandibeln (Md) auf.

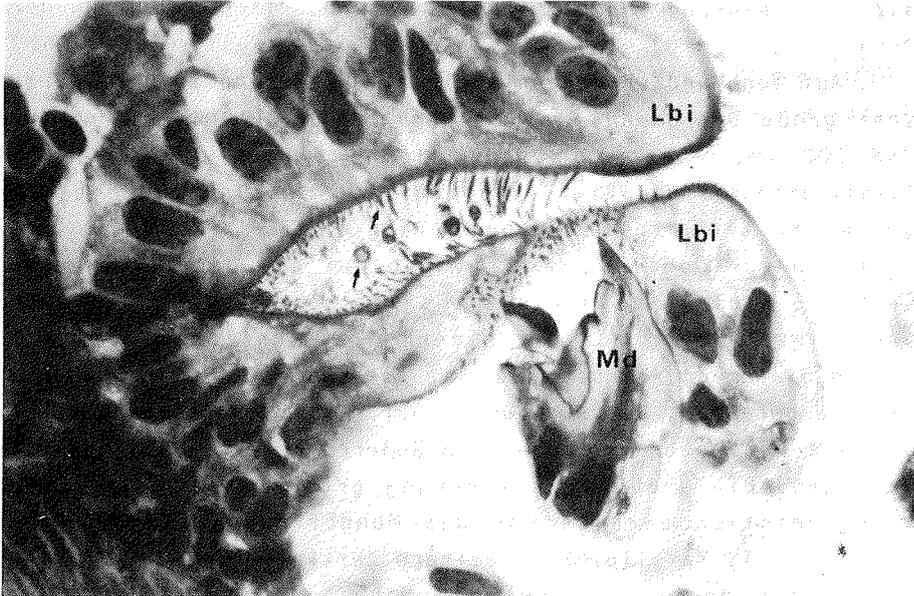


Abb. 10

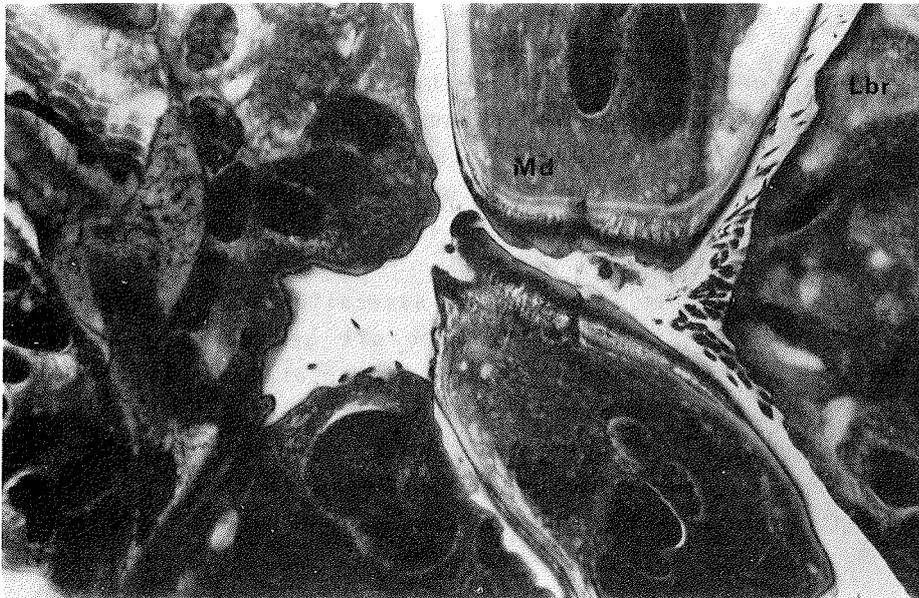


Abb. 11

3.2. Nahrung und Darminhalt

Auf den Mundwerkzeugen sowie als Fragmente im Darm wurden sehr große Diatomeen wie Corethron criophilum mit einer Länge von 200 μm , aber auch sehr kleine Formen der Gattungen Flagellariopsis und Thalassiosira mit 5 - 10 μm Durchmesser gefunden. Eine 1. Calyptopis kann große Zellen wie z.B. Corethron criophilum, die bezogen auf die Länge nur um den Faktor 5 kleiner sind als sie selbst, nicht aufnehmen kann, ohne diese vorher zu zerkleinern. Tatsächlich wiesen alle großen Diatomeen, selbst wenn sie sich noch im Fangraum der 2. Maxille befanden, Beschädigungen auf. Kleine Diatomeen wurden dagegen oft noch unversehrt im äußeren Bereich der Mandibeln gefunden. Die grobe Zerkleinerung großer Zellen geschieht wahrscheinlich bereits vor der Mundöffnung mit Hilfe der Dornen der 1. Maxille. Eine weitere Zerkleinerung findet dann im Bereich der Kauflächen der Mandibeln statt (MARSCHALL 1985b). Im Anschluß daran erfolgt wie bei den adulten Tieren (ZIMMER 1913, zitiert nach MAUCHLINE & FISHER 1969) im bereits funktionsfähigen Reusenmagen (Abb. 12) eine Separation von Schalen und organischer Substanz.

Aufgrund der starken mechanischen Zerkleinerung der aufgenommenen Nahrung sind anhand der Darminhaltsuntersuchungen bei Krill-Larven anders als beim adulten Krill (BARKLEY 1940, HART 1942, HUSTEDT 1958) und bei Copepoden (e.g. TURNER 1978, 1984) nur begrenzt qualitative Aussagen möglich.

Der Darminhalt bestand fast ausschließlich aus Fragmenten ($< 10 \mu\text{m}$) von Diatomeen-Schalen mit geringen organischen Resten. Eine Artbestimmung anhand dieser Diatomeen-Bruchstücke war nur in Ausnahmefällen möglich. Oft bereitete bereits die Zuordnung zu einer Gattung Schwierigkeiten. Fragmente von Diatomeen folgender Gattungen konnten mit Sicherheit bestimmt werden: Thalassiosira, Chaetoceros, Flagellaten, Coscinodis-



Abb. 12. Reusenmagen mit Nahrungsbrei (335 x). Ventral sind mehrere Setae zu sehen.

cus. Lediglich die Diatomeen-Art Corethron criophilum war anhand ihrer charakteristischen Borsten (FRYXELL & HASLE 1971) eindeutig bestimmbar. Neben Resten von Diatomeen wurden nur Fragmente des Silicoflagellaten Distephanus sp. gefunden. Diatomeen eines weiten Größenspektrums stellten also die Hauptnahrungsquelle der Krill-Larven dar. Erstaunlich ist, daß bereits die 1. Calyptopis so große Formen mit langen Fortsätzen z.B. Corethron criophilum fressen kann, von der vermutet worden ist, daß der adulte Krill sie als Nahrung meidet (FRYXELL et al. 1983).

3.3. Analyse der Schwimm- und Filtrationsbewegungen

Während der Naupliusphase schwimmen die Krill-Larven mit den 2. Antennen und den Mandibeln. Während der sich anschließenden Metanaupliusphase ist die 2. Antenne einzige Schwimmextremität (MARSCHALL 1985b). Ab der 1. Calyptopis kommt mit dem 1. Thoracopoden ein weiteres, Vortrieb erzeugendes Extremitätenpaar hinzu, das gleichzeitig auch eine wesentliche Funktion bei der Nahrungsfiltration hat. Bis zur 2. Furcilia bleiben die Zahl, der Bau und die Funktion der Extremitäten der Krill-Larven gleich, so daß sie im folgenden nicht nach Stadien getrennt besprochen werden. Unterschiede fanden sich in der Frequenz der Bewegungen zwischen der 1. Calyptopis und den übrigen Larvenstadien.

Die Angaben zur Dauer und Geschwindigkeit von Bewegungen erfolgen jeweils für die am häufigsten beobachtete Schlagfrequenz von 9 - 10 Hz (siehe Kap. 3.3.4. und 3.3.6.).

Bei der Untersuchung der Bewegungen hat sich gezeigt, daß die Schwimm- und die Filtrationsbewegungen stets gleichzeitig und zeitlich koordiniert ablaufen. Reine Schwimmbewegungen oder reine Freßbewegungen, wie für Copepoden beschrieben (STORCH & PFISTERER 1926, CANNON 1928, LOWNDES 1935, PRICE & PAFFENHÖFER 1984), wurden an Krill-Larven nicht beobachtet. Auch erfolgen die Bewegungen der Extremitätenpaare synchron mit Ausnahme der 2. Antenne bei einer Änderung der Schwimmrichtung. Im folgenden sollen zunächst die Schwimmbewegungen der 2. Antenne, dann die Filtrations- und Schwimmbewegungen der Mundwerkzeuge sowie die räumliche und zeitliche Koordination der Bewegungen der Extremitäten, die erzeugten Strömungen und die Frequenz der Bewegung beschrieben werden.

Schwierigkeiten ergaben sich durch die nur jeweils zweidimensionale Abbildung dieses komplexen Bewegungsablaufs auf dem Film sowie dadurch, daß wichtige Einzelheiten nur bei entsprechend hoher Vergrößerung zu erkennen waren, wodurch

dann aber der Zusammenhang mit anderen Bewegungen schwer herzustellen war. Um dennoch die Bewegungen beschreiben zu können, war es nötig, diese aus unterschiedlichen Richtungen mit Objektiven niedriger bis mittlerer Vergrößerung (1,6 - 20 x) zu filmen. Ein Großteil der Arbeit bestand darin, sich in die einzelnen Bewegungsabläufe einzusehen, um später die Szenen miteinander kombinieren zu können.

3.3.1. Schwimmbewegungen der 2. Antenne

Abb. 13 und 14 sind Zeichnungen des Bewegungsablaufs, gefilmt von caudat bzw. von dorsal.

Zum Beginn des Propulsionsschlages (Abb. 13, Bild 3; Abb. 14, Bild 1) ist die 2. Antenne in einem Winkel von ca. 15° zur Körperlängsachse gerade nach vorn gestreckt. Exo- und Endopodit sowie die an deren distalen Ende inserierten Setae sind dicht beieinander. In den ersten 30 ms, die die 2. Antenne nach hinten bewegt wird, weichen Exo- und Endopodit auseinander, und gleichzeitig werden die Setae entfaltet. Die 2. Antenne wird mit Ende des Propulsionsschlages mit max. $2,5 \text{ cm sec}^{-1}$ nach caudat bewegt. Die Gesamtdauer des Propulsionsschlages beträgt etwa 90 ms. Die Umkehr der Bewegungsrichtung erfolgt in der Regel, wenn sich die 2. Antenne in einem Winkel von knapp 90° zur Körperlängsachse befindet. Zur Steigerung der Antriebskraft kann die Umkehr der Bewegungsrichtung zeitweilig erst in einem Winkel von $140 - 150^\circ$ zur Körperlängsachse erfolgen. Abb. 3 zeigt den Carapax einer Calyptopis von der Seite. Er hat im Bereich der 2. Antenne eine Aussparung, um diese Bewegungen zu ermöglichen, und ist erst im Bereich der Mundwerkzeuge nach ventral verbreitert.

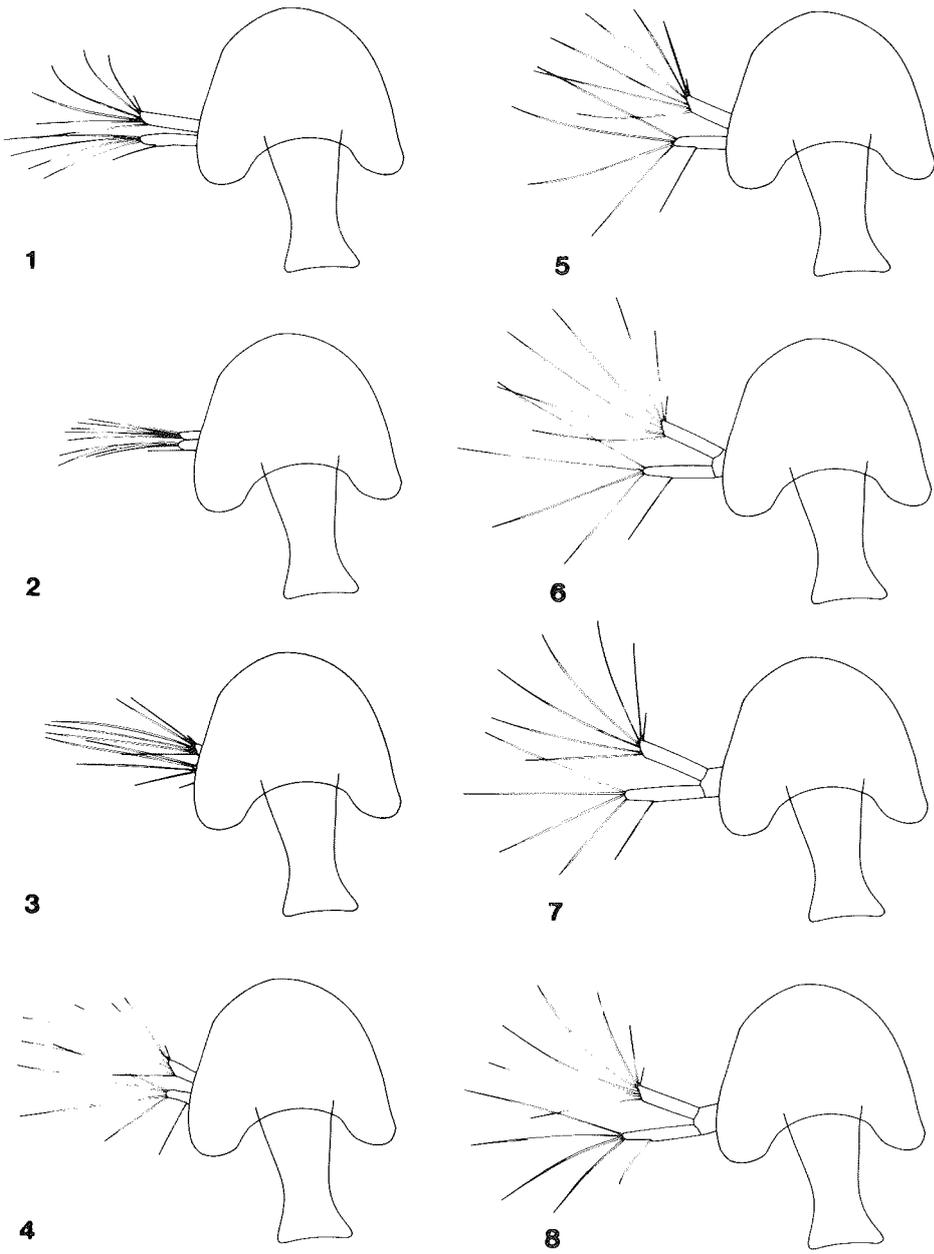


Abb. 13. Schwimmbewegungen der 2. Antenne einer 2. Calyptopis von Euphausia superba von caudat, dorsale Seite oben (7 x). $\Delta t = 15$ ms.

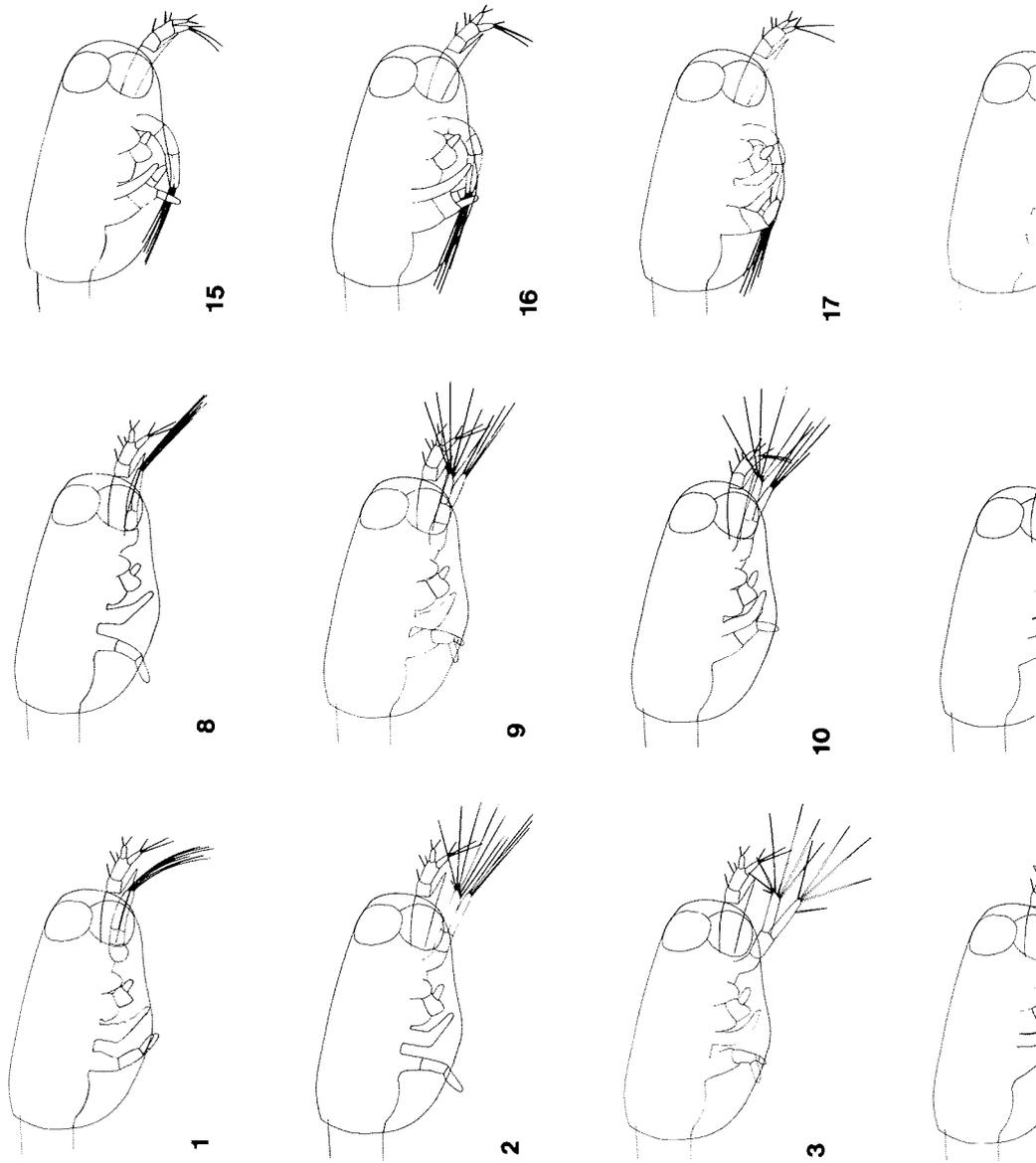
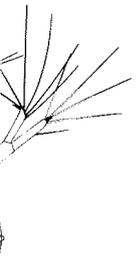
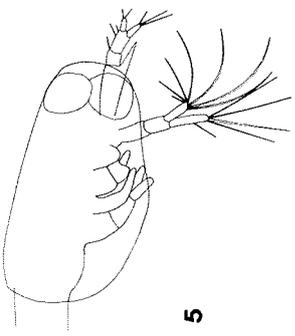


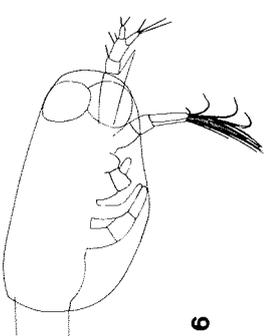
Abb. 14. Schwimmbewegungen der 2. Antenne sowie Reinigung von 1. und 2. Antenne einer 3. Calyptopis von Euphausia superba von ventral (20 x). $\Delta t = 15$ ms, zwischen Bild 18 und 19 45 ms, zwischen Bild 19 und 20 75 ms.



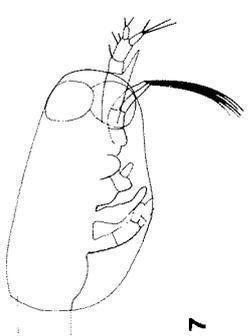
4



5



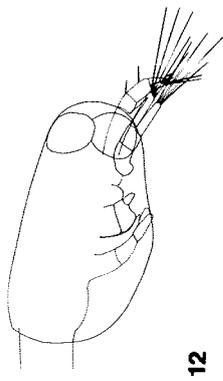
6



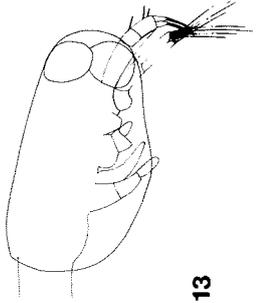
7



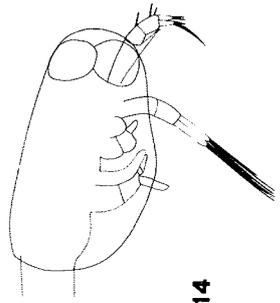
11



12



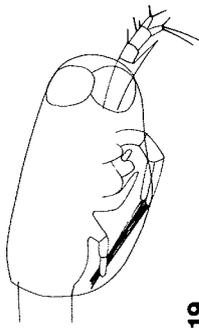
13



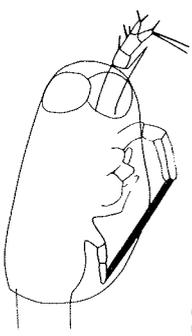
14



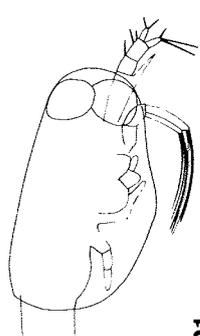
18



19



20



21

Während des Rückholschlages werden Exo- und Endopodit sowie die Setae zusammengelegt und die Setae zusätzlich nach hinten abgeknickt, um den Wasserwiderstand zu reduzieren (Abb. 13, Bild 1 und 2; Abb. 14, Bild 6 und 7). Beim Rückholschlag erreicht die 2. Antenne Geschwindigkeiten von etwa 3 cm sec^{-1} .

Der Rückholschlag ist mit einer Gesamtdauer von etwa 40 ms deutlich kürzer als der Propulsionsschlag.

Neben der Vergrößerung des Schlagwinkels diente auch die Erhöhung der Schlagfrequenz einer Steigerung des Antriebs (siehe Kap. 3.3.6.).

3.3.2. Reinigung von 1. und 2. Antenne

Auslösend für eine Reinigungsbewegung waren häufig spinöse Diatomeen, die sich in den Setae der 2. Antenne verhakt hatten.

Die Reinigung der Antennen (Abb. 14) erfolgt aus der laufenden Bewegung heraus direkt im Anschluß an einen Rückholschlag. Die 2. Antenne wird sehr kurz (ca. 15 ms) nach caudat bewegt, dabei werden Exo- und Endopodit gespreizt (Abb. 14, Bild 9). Anschließend werden 1. und 2. Antenne aufeinanderzubewegt, so daß die Spitze der 1. Antenne mit ihren Setae zwischen die Setae von Exo- und Endopodit der 2. Antenne, die jetzt wieder geschlossen werden, kommt. Bei der nun folgenden caudat gerichteten Bewegung der 2. Antenne wird der distale Teil der 1. Antenne ausgekämmt (75 ms) (Abb. 14, Bild 10 - 13) und die 2. Antenne anschließend weit nach caudat geschlagen (30 ms), ohne daß, wie beim Propulsionsschlag, die distalen Teile und die Setae gespreizt werden (Abb. 14, Bild 14). Die Entfaltung der Setae der 2. Antenne zu Beginn des Propulsionsschlages erfolgt daher nicht passiv durch Strömungen, sondern

unterliegt der Kontrolle des Tieres. Die Reinigung der 2. Antenne erfolgt durch den 1. Thoracopoden sowie 1. und 2. Maxille, indem die 2. Antenne zwischen Exo- und Endopoditen des 1. Thoracopoden gelegt wird und die 1. und 2. Maxille auf der 2. Antenne liegen. Der erste Thoracopode beginnt das Auskämmen der 2. Antenne, indem er sehr weit, mit jetzt wieder geschlossenem Exo- und Endopoditen, nach hinten bewegt wird. Danach werden die distalen Teile der Setae der 2. Antenne durch langsame Vorwärtsbewegung der 2. Antenne aus dem 1. Thoracopoden herausgezogen (ca. 165 ms) und die 2. Antenne anschließend in einer sehr schnellen Bewegung (15 ms) wieder nach vorn gebracht. Die Gesamtdauer der Reinigungsbewegung beträgt in der Regel etwa 300 ms. Auf den zeitlichen Ablauf und die Koordination von 2. Antenne und Mundwerkzeugen wird in Kapitel 3.3.4. noch genauer eingegangen werden.

3.3.3. Filtrations- und Schwimmbewegungen der Mundwerkzeuge

Filtrationsbewegungen von Crustaceen wurden teilweise als automatisch ablaufender, periodischer Vorgang (STORCH & PFISTERER 1926, CANNON 1928) aufgefaßt. Bereits LOWNDES (1935) vertrat die gegenteilige Ansicht. U.a. die Arbeiten von KOEHL & STRICKLER (1981), COWLES & STRICKLER (1983), PRICE & PAFFENHÖFER (1984) und PRICE & PAFFENHÖFER (in press), die sich auf visuelle Untersuchungen des Verhaltens von Copepoden stützen, haben gezeigt, daß die Filtrationsbewegungen eine große Plastizität aufweisen und aufgrund dessen einer neuronalen Kontrolle unterliegen müssen. Wie im folgenden gezeigt werden soll, variiert das Bewegungsmuster der Krill-Larven nicht so stark wie das der untersuchten Copepoden. Es sollen zunächst die Filtrationsbewegungen bestehend aus Propulsionsschlag, Rückholschlag und Auskämmen bzw. Handhaben und Ingestion der Nahrung beschrieben werden (Abb. 15 und 16) und dann auf Abweichungen eingegangen werden. Bei der Be-

schreibung von Propulsionsschlag und Rückholschlag werde ich mich zunächst auf 2. Maxille und 1. Thoracopoden beschränken. Die Bewegungen der 1. Maxille werden in Kap. 3.3.4.3. beschrieben.

3.3.3.1. Propulsionsschlag

Von lateral gesehen, beginnt der Propulsionsschlag damit, daß der stark verbreiterte Coxopodit und der Basipodit des 1. Thoracopoden gedreht werden, bis sie im rechten Winkel zur Körperlängsachse stehen. Der Spalt zwischen den inneren, lateralen Kanten der Coxopoditen wird dabei fast geschlossen. Gleichzeitig werden die Coxopoditen der 1. Thoracopoden langsam nach hinten bewegt, während die distalen Teile sich noch in der Rückholphase befinden und Kontakt mit der 2. Maxille haben, die geringfügig nach caudat bewegt wurde (Abb. 15, Bild 1 - 2, 7 -9) (siehe auch Kap. 3.3.4.1.).

Auf Filmaufnahmen von ventral wird deutlich, daß die 2. Maxillen zu Beginn des Propulsionsschlages weit auseinander, rechtwinklig zur Bewegungsrichtung stehen. Während des Propulsionsschlages des 1. Thoracopoden wird der Fangraum nach ventral geöffnet, da die 2. Maxille ebenfalls nach caudat bewegt wird. Die Setae der 2. Maxillen werden jeweils v-förmig mit der Öffnung zur Mittellinie gehalten.

Im weiteren Verlauf des Propulsionsschlages wird der distale Teil des 1. Thoracopoden mit hoher Geschwindigkeit nach caudat geschlagen. Der proximale Teil, d.h. der Coxopodit wird nur noch geringfügig nach hinten bewegt, von ventral gesehen ist der distale Teil des 1. Thoracopoden nach hinten umgeklappt (Abb. 15, Bild 3 und 4, 10 und 11).

Die 2. Maxille wird während des Propulsionsschlages langsam um etwa 20° nach hinten bewegt. In Abb. 15, Bild 3 - 5, 10 und 11 sieht man deutlich, wie zu diesem Zeitpunkt

die Setae v-förmig gespreizt sind, wobei die der vorderen Reihe nach vorn und die der hinteren Reihe nach hinten gerichtet sind. Dadurch und durch den herabgezogenen Carapaxrand erzielt die Larve einen nur nach ventral geöffneten Fangraum.

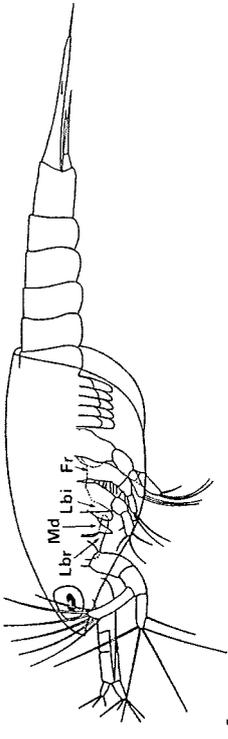
Gegen Ende des Propulsionsschlages werden die 2. Maxillen, von ventral betrachtet, aufeinanderzubewegt und dabei gleichzeitig gedreht, so daß die Spitzen der Filtersetae in Richtung Mundöffnung bewegt werden. Die 2. Maxillen werden bis zu einem Winkel von 40° zur Bewegungsrichtung - mit der inneren Kante nach vorn - gedreht.

Von ventral-caudat läßt sich erkennen, daß der Protopodit der 2. Maxille zu Beginn des Propulsionsschlages näher zum Körper bewegt wird (Abb. 16, Bild 2 - 4).

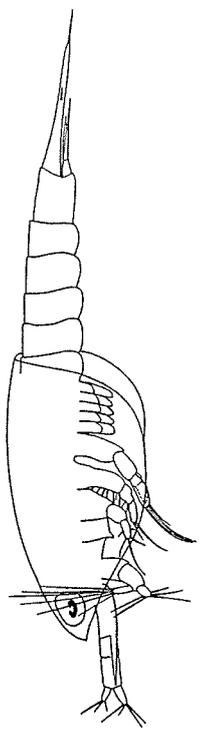
3.3.3.2. Rückholschlag

Der Rückholschlag wird eingeleitet mit einer Drehung des Coxopoditen des 1. Thoracopoden, so daß die inneren Kanten jetzt wieder etwas der Mundöffnung zugewandt sind (Abb. 15, Bild 5 und 12). Während des ersten Teils des Rückholschlages wird die 2. Maxille nicht bewegt. Ihre Bewegung setzt erst ein, nachdem sich der 1. Thoracopode der 2. Maxille stark genähert hat. Auf Filmaufnahmen von ventral sieht man, daß die

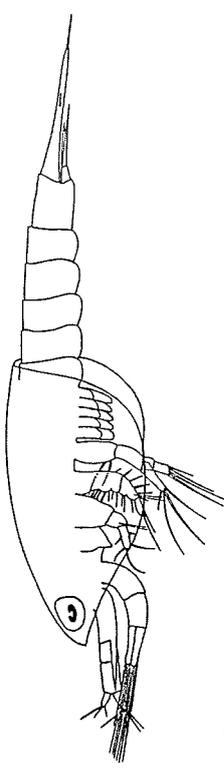
Abb. 15. Bewegungsablauf von 2. Antenne, 2. Maxille und 1. Thoracopoden (19 x). In Bild 1 sind zusätzlich Lage von Mandibel (Md), Labrum (Lbr), Labium (Lbi) und ventraler Rand der Futterrinne (Fr), in Bild 3 ist die Lage der zwei langen nach vorn zwischen die 2. Maxille reichenden Setae des Coxopoditen des 1. Thoracopoden eingezeichnet. Linien, die von anderen Extremitäten verdeckt sind, sind unterbrochen gezeichnet. Die Zeitdifferenz zwischen zwei aufeinanderfolgenden Bildern beträgt 15 ms.



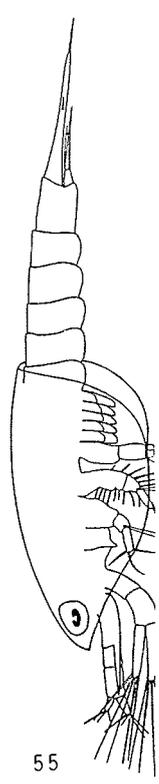
1



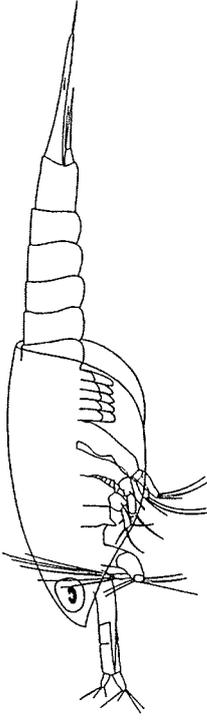
2



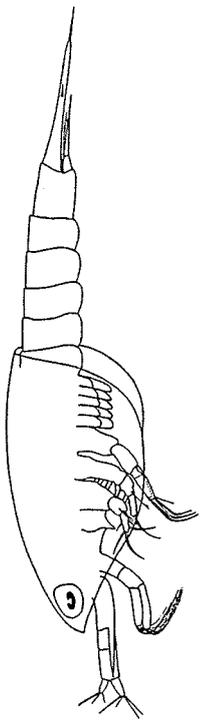
3



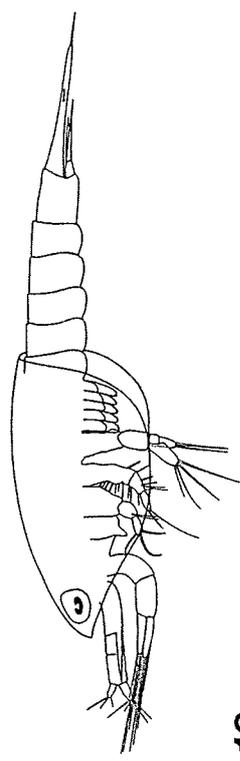
55



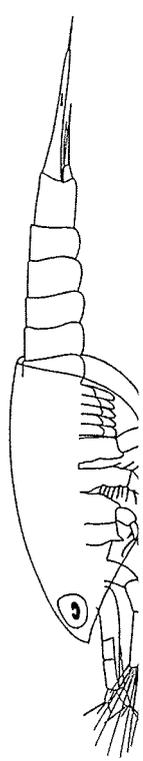
8

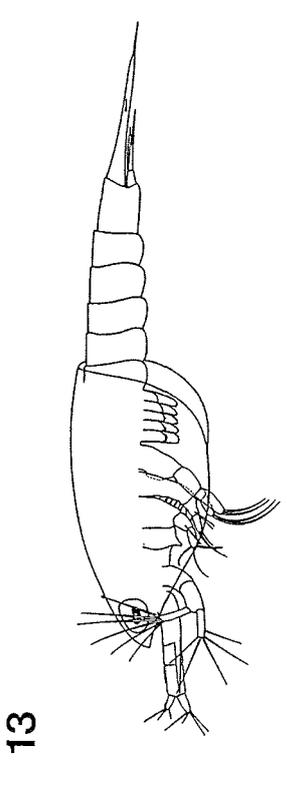
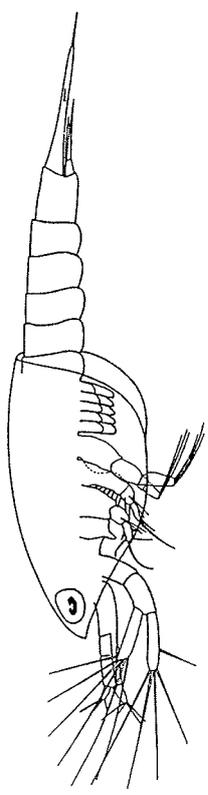
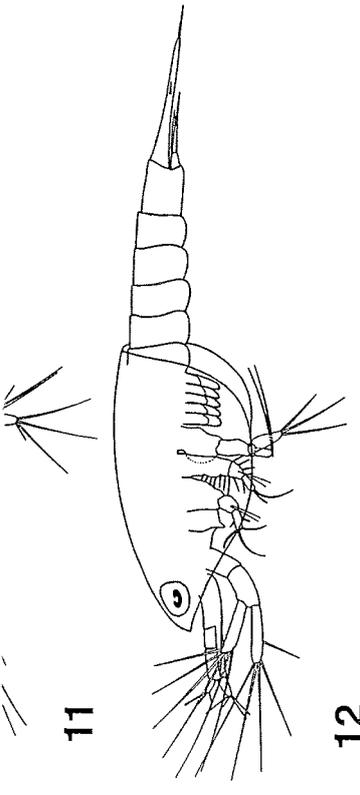
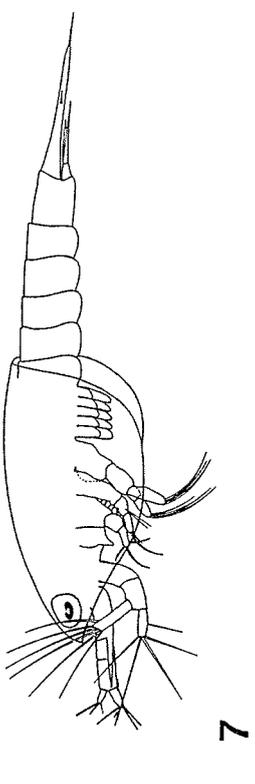
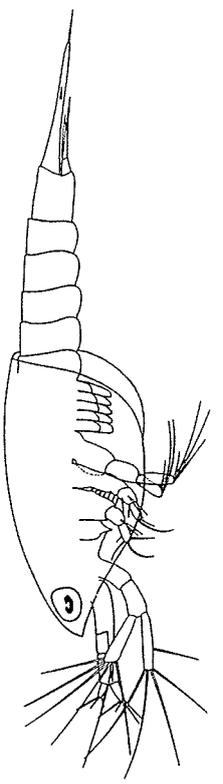
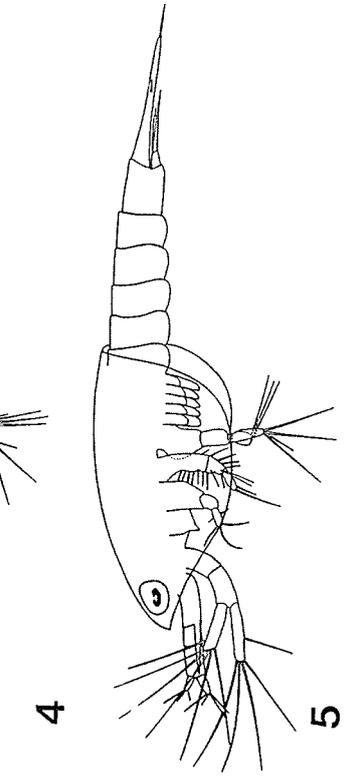


9



10





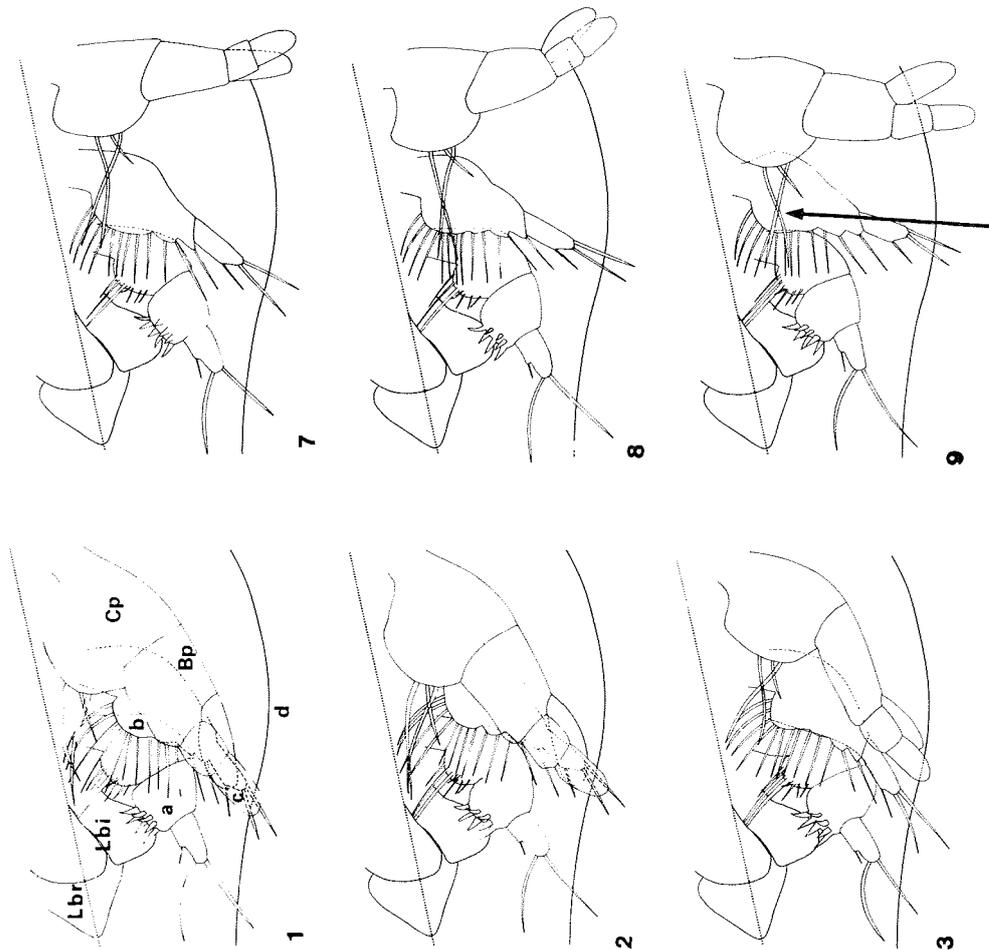
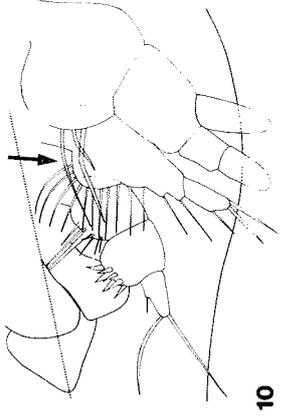
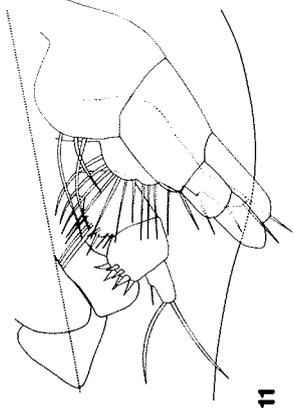


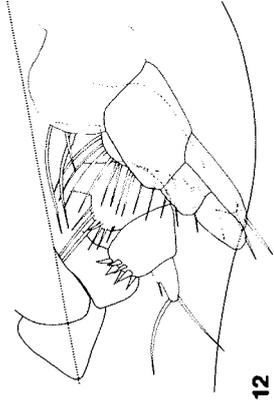
Abb. 16. Bewegungsablauf von 1. Maxille (a), 2. Maxille (b) und 1. Thoracopoden (c) von ventral, caudat-lateral (58 x). Labrum (Lbr) und Labium (Lbi) sind am linken, Carapaxrand (d) ist am unteren Bildrand zu sehen. Zu beachten sind die unterschiedliche Breite des Coxopoditen (Cp) und Basipoditen (Bp) des 1. Thoracopoden während des Propulsions- und des Rückhol-schlages sowie die von Bild 8 nach Bild 9 stark veränderte Durchbiegung der Setae des 1. Thoracopoden (durch Pfeil gekennzeichnet). Es sind nur die Extremitäten der rechten Körperseite gezeichnet. Die Körperachse (gepunktete Linie) dient der Orientierung. $\Delta t = 12,5 \text{ ms}$.



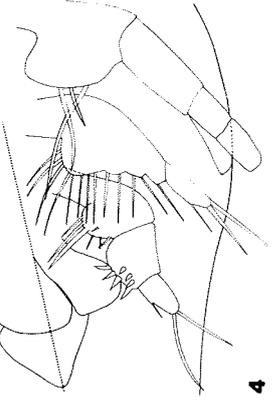
10



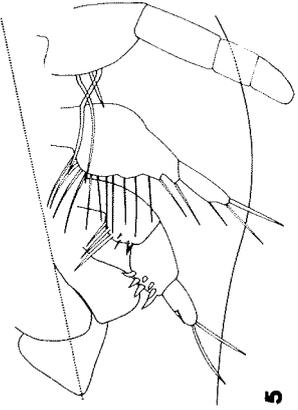
11



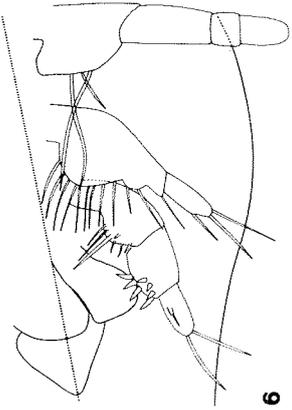
12



4



5



6

2. Maxillen gleichzeitig mit der Bewegung nach vorn auch nach außen bewegt und wieder senkrecht zur Bewegungsrichtung gedreht werden (Abb. 15, Bild 6 und 7, 13 und 14).

Während des Rückholschlages des 1. Thoracopoden werden die hinteren Filtersetae der 2. Maxille ausgekämmt, indem die Setae des Coxopoditen des 1. Thoracopoden von caudat auf den proximalen Bereich der hinteren Filtersetae aufgelegt und in Richtung auf das Labium über die Setae der 2. Maxillen bewegt werden. In der Schlußphase des Rückholschlages, wenn der 1. Thoracopode an seinem vorderen Umkehrpunkt angelangt ist, wird das Auskämmen des hinteren Filters der 2. Maxille dadurch vollendet, daß der Protopodit der 2. Maxille (Abb. 16, Bild 10 - 12) vom Körper weg bewegt wird und so die Filterborsten der 2. Maxille fast in ihrer gesamten Länge von den Setae des 1. Thoracopoden überstrichen werden.

3.3.3.3. Auskämmen bzw. Handhaben und Ingestion der Nahrung

Nachdem Nahrungspartikel wie oben beschrieben filtrierte wurden, müssen sie zur Mundöffnung gebracht werden. Zu unterscheiden sind dabei das Auskämmen kleiner Partikel und die Handhabung größerer Partikel.

Das Auskämmen kleiner Partikel erfolgt bei jedem Schlag wie oben beschrieben von caudat durch die Setae des Coxopoditen des 1. Thoracopoden. Die vorderen feingefiederten Setae der 2. Maxille werden mit Hilfe der Setae des Coxopoditen der 1. Maxille ausgekämmt. Die Bewegungen der 1. Maxille variieren stärker als die der anderen Setae. Im folgenden sind Bewegungen etwas verallgemeinert wiedergegeben.

Der Coxopodit der 1. Maxille wird während des Propulsionsschlages um die Längsachse gedreht, so daß die Setae sich den Filtersetae der 2. Maxille nähern. In manchen Schlägen ist die Drehung so stark, daß die langen Setae ganz aus der Spalte

des Labiums herausgezogen werden (Abb. 16, Bild 4 - 6). Während des Rückholschlages wird der Coxopodit wieder in die Ausgangslage zurückgedreht, wodurch die vordere Reihe Filtersetae der 2. Maxille ausgekämmt wird und sich die Setae der 1. Maxille wieder zwischen das Labium in Richtung Mundöffnung schieben (Abb. 16, Bild 7 und 8). In der Regel wird auch der Basipodit der 1. Maxille während des Propulsionsschlages in Richtung der 2. Maxille gedreht (Abb. 16, Bild 1 - 6), aber nur selten zum Auskämmen der distalen Teile der 2. Maxille verwendet.

Die Rückdrehung des Basipoditen im Laufe des Rückholschlages wird meist damit beendet, daß die Dornen der Basipoditen der 1. Maxillen ineinandergesteckt werden. In der Regel werden die Basipoditen beim folgenden Propulsionsschlag wieder in Richtung der 2. Maxille gedreht. Häufiger bleiben sie auch über mehrere Schläge ineinandergesteckt und werden dabei gegeneinander bewegt.

Ein Handhaben größerer Nahrungspartikel konnte nicht direkt beobachtet werden, wird aber sehr wahrscheinlich mit den Dornen des Basipoditen der 1. Maxille geschehen. Sowohl die mittlere Reihe Setae der 2. Maxille als auch einige der am 1. Thoracopoden gefundenen Setae bzw. Dornen werden dazu dienen, Nahrungspartikel festzuhalten.

Bei jedem Schlag werden filtrierte Partikel zum Labium transportiert und konzentrieren sich dort. In unregelmäßigen Abständen erfolgt die eigentliche Nahrungsaufnahme. Dies ist ein relativ langsamer Vorgang, der sich sehr gut auf den unter dem Mikroskop gedrehten Videofilmen von festgeklebten Tieren beobachten ließ. Das Labium wird auseinanderbewegt, so daß sich die Spalte verbreitert. Die sonst unbewegten Mandibeln werden ebenfalls auseinanderbewegt. Die Schneidkanten, die normalerweise ineinandergreifen, liegen jetzt weit auseinander. Die hintere Spitze des Labiums, die in geschlossenem Zustand auf den Mandibeln aufliegt, wird zurückgezogen, so daß

die Mundöffnung geöffnet ist. In diese Öffnung werden nun die Setae des Coxopoditen der 1. Maxille proximal im Bereich des Labiums und die Dornen des Basipoditen weiter distal im Bereich der Schneidkanten der Mandibel in die Mundöffnung hineingesteckt.

Beim Schließen der Mundöffnung wird gleichzeitig die 1. Maxille herausgezogen. Etwaige daran haftende Nahrung wird abgestreift. Der Abschluß der Mundöffnung erfolgt durch das Labrum, das sich wieder auf die Mandibeln legt, und dabei wahrscheinlich die Nahrung nach dorsal Richtung Kauflächen und Oesophagus drückt. Das Öffnen und Schließen der Mundöffnung erfolgt meist mehrmals mit kurzen Abständen hintereinander. Die Bewegung der Filterextremitäten wird dabei nicht unterbrochen.

3.3.4. Zeitliche und räumliche Koordination der Bewegungen

Der im vorherigen Kapitel beschriebene Bewegungsablauf ist aufgrund seiner Komplexität über mehrere Schläge hinweg nicht im Detail erfaßbar. Unterschiede zwischen aufeinanderfolgenden Schlägen sind nur in Ausnahmefällen zu erkennen.

Um diese Bewegungsabläufe über längere Zeitabschnitte erfassen zu können, wurde der Informationsgehalt der Filmaufnahmen stark reduziert, indem nur die Ortsveränderung einzelner markanter Punkte der Extremitäten über die Zeit graphisch dargestellt wurde. Diese Darstellungsweise hat den Vorteil, daß Informationen über die Frequenz der Bewegung, die Geschwindigkeit der Extremitäten in den einzelnen Phasen des Schlages und die Koordination der Extremitäten untereinander relativ leicht zugänglich sind.

Bei den folgenden Darstellungen ist zu beachten, daß sich die Bewegungsmuster während der untersuchten Phase der Larvalentwicklung des Krills nicht unterscheiden, wohl aber

Unterschiede in der Bewegungsfrequenz zwischen den Larvenstadien und auch bei ein und demselben Individuum auftreten. Bei der niedrigsten beobachteten Schlagfrequenz von etwa 4 Hz beträgt die Dauer eines Schlages 250 ms. Bei einer Schlagfrequenz von 12 Hz erstreckt sich jeder Schlag nur noch über 83 ms. Die Dauer der einzelnen Phase ändert sich jeweils proportional zur Änderung der Schlagfrequenz.

Die graphischen Darstellungen der Bewegungsmuster sind, wenn nicht anders angegeben, jeweils so orientiert, daß eine Bewegung nach oben einer Bewegung nach vorn und eine Bewegung nach unten einer Bewegung nach hinten entspricht.

3.3.4.1. 2. Maxille und 1. Thoracopode

Die Auswertung der in Abb. 18 wiedergegebenen Bewegungsabläufe erfolgte durch von lateral gefilmte Bewegungen. In Abb. 17 sind Orientierung des Tieres und Lage der einzelnen Meßpunkte wiedergegeben.

Abb. 18 zeigt das am häufigsten beobachtete Bewegungsmuster von 2. Maxillen und 1. Thoracopoden. Es dient gleichzeitig der Nahrungsfiltration und dem Schwimmen. 2. Maxillen und 1. Thoracopoden werden stets mit gleicher Frequenz in die gleiche Richtung bewegt. Die Amplitude der Bewegung der 2. Maxillen erwies sich als sehr konstant (Abb. 18a). Fang- und Greifbewegungen wie für Copepoden beschrieben (z.B. PRICE & PAFFENHÖFER 1984), wurden selbst dann nicht beobachtet, wenn sich größere Diatomeen-Zellen (\emptyset 10 - 150 μm), in nur 100 - 300 μm Entfernung von der 2. Maxille befanden.

Abb. 18c zeigt die Bewegung zweier Punkte auf dem Coxopoditen und eines Punktes auf dem Basipoditen des 1. Thoracopoden. Die Drehung des Coxopoditen des 1. Thoracopoden

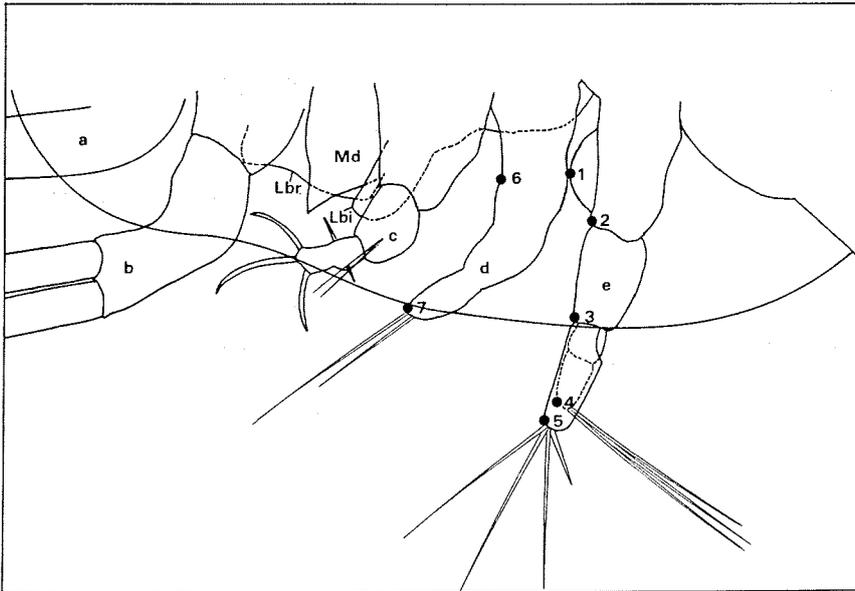


Abb. 17. Zeichnung nach einem Filmbild zu Beginn des Rückhol-
 schlages (104 x).
 a 1. Antenne, b 2. Antenne, c 1. Maxille, d 2.
 Maxille, e 1. Thoracopode, Lbr Labrum, Lbi Labium,
 Md Mandibel, 1 - 7 Lage der Meßpunkte

bewirkt, daß die Kurve für den Meßpunkt 1 während des Rückhol-
 schlages oberhalb und während der schnellen Phase des
 Propulsionsschlages unterhalb der Kurve von Meßpunkt 2 liegt.

Die Drehung des Coxopoditen erfolgt relativ langsam
 innerhalb von 30 - 45 ms zu Beginn jedes Propulsionsschlages.
 Die Bewegungen des Basipoditen des 1. Thoracopoden erfolgen
 jeweils gleichsinnig zum Coxopoditen mit einer zeitlichen
 Verzögerung von etwa 30 ms. Die Amplitude der Bewegungen ist
 im Vergleich zum Coxopoditen größer und variiert stärker.

Endo- und Exopodit des 1. Thoracopoden zeigen die größte
 Amplitude in der Bewegung (Abb. 18b). Die Umkehr der Bewe-

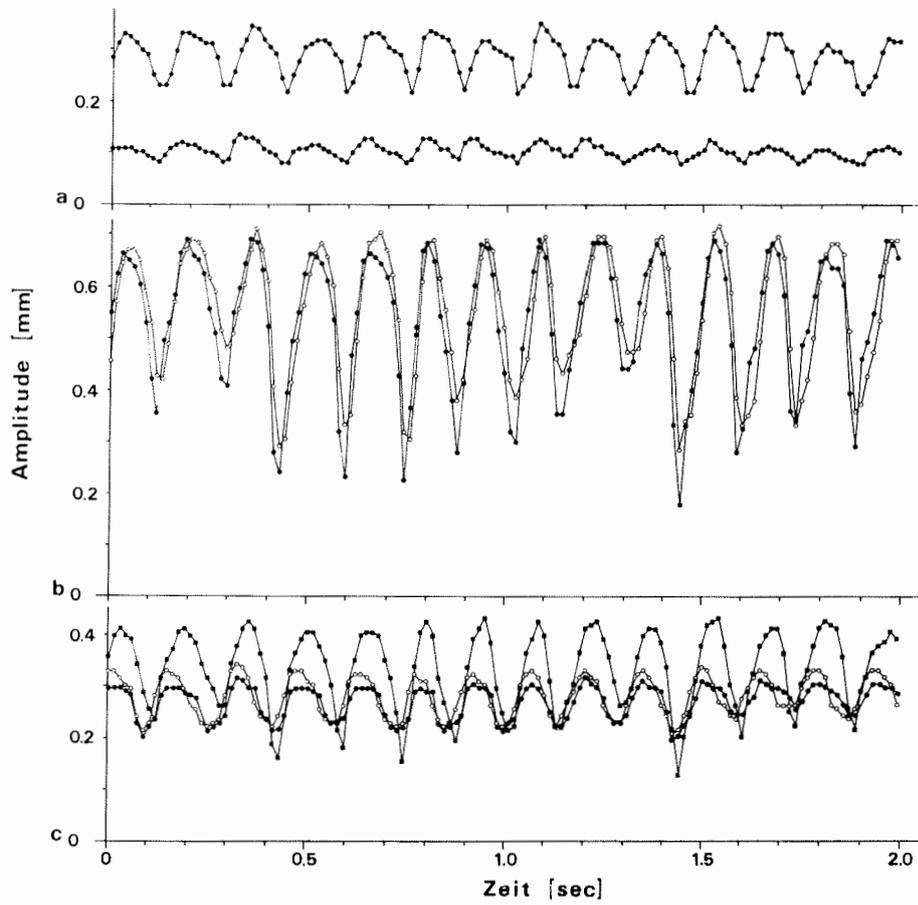


Abb. 18. Amplitude, Frequenz und Geschwindigkeit der Bewegung von 5 Punkten auf dem 1. Thoracopoden und 2. Punkten auf der 2. Maxille.

	Meßpunkt
16 a untere Kurve	6
16 a obere Kurve	7
16 b ●—●	4
16 b ○—○	5
16 c ○—○	1
16 c ●—●	2
16 c ■—■	3

gungsrichtung vom Endopoditen erfolgt aufgrund der Drehung des 1. Thoracopoden zu Beginn des Propulsionsschlages etwa 15 ms eher als die des Exopoditen.

3.3.4.2. 2. Antenne, 2. Maxille und 1. Thoracopode

Abb. 19 gibt die Lage der Meßpunkte, Abb. 20 das Bewegungsmuster von 2. Antennen, 2. Maxillen und 1. Thoracopoden über die Zeit wieder.

Die ersten sieben abgebildeten Schläge entsprechen dem Bewegungsmuster von Abb. 18 und sind ebenfalls Filtrationsbewegungen. Die Koppelung zwischen den Schwimmbewegungen der 2. Antennen einerseits und den Filtrationsbewegungen von 2. Maxillen und 1. Thoracopoden andererseits erfolgt im Normalfall mit einer Phasenverschiebung von 180° , d.h. die 2. Antenne befindet sich jeweils im Propulsionsschlag, während sich die Mundwerkzeuge im Rückholschlag befinden und umgekehrt. Die Koppelung zwischen den Bewegungen der 2. Antenne und den Mundwerkzeugen wird nur in Ausnahmefällen unterbrochen, so daß Filtration und Schwimmen in der Regel gleichzeitig erfolgen.

Einige der Ausnahmefälle sind in Abb. 20 dargestellt. Die bereits in Kap. 3.3.2. beschriebene Reinigungsbewegung der 2. Antenne setzt direkt aus der laufenden Bewegung heraus ein. Die Bewegung der 2. Antenne nach caudat erfolgt dabei erheblich weiter und schneller als im Rahmen der Schwimmbewegungen. 2. Maxille und 1. Thoracopode werden ebenfalls deutlich weiter nach hinten bewegt als normal.

Direkt anschließend an die Reinigung der 2. Antennen durch die Mundwerkzeuge beginnt eine Phase, in der die 2. Antenne zur weiteren Reinigung ausgeschlagen wird. Die Schlagfrequenz ist deutlich erhöht und reicht von 18 Hz zu

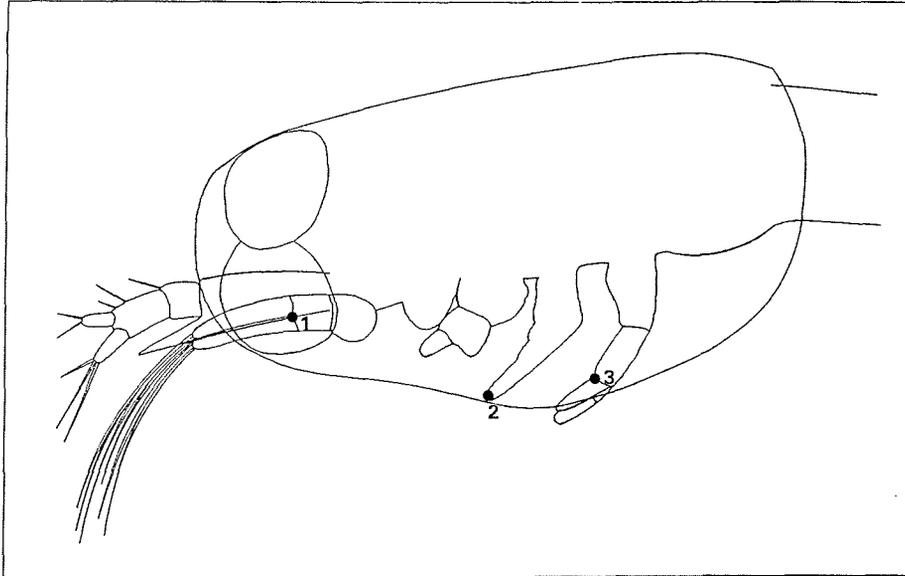


Abb. 19. Zeichnung nach einer Filmaufnahme von dorsal, lateral (52 x). Nur die Extremitäten der rechten Seite sind gezeichnet.

● Meßpunkte auf 2. Antenne (1), 2. Maxille (2) und 1. Thoracopoden (3)

Beginn, über 14 Hz im mittleren Bereich bis zu 12 Hz am Ende des Ausschlagens. Der Verlauf der Schläge ist relativ unregelmäßig. Während dieser Phase des Ausschlagens der 2. Antenne ist die Koppelung mit den Bewegungen von 2. Maxille und 1. Thoracopoden aufgehoben. Die Bewegung der Mundwerkzeuge erfolgt stark verlangsamt mit etwa 8 Hz.

Nach Beendigung des Ausschlagens der 2. Antenne setzen die zu Anfang beschriebenen Schwimm- und Filtrationsbewegungen von 2. Antenne und Mundwerkzeugen wieder koordiniert mit einer Frequenz von 12 Hz ein. In diesem Fall folgte nach sechs Schlägen eine Phase, in der die 2. Maxille intensiv ausgekämmt wurde. Die 2. Maxille wurde während dieser Zeit kaum noch bewegt. Die Bewegungsamplituden von 1. Thoracopoden und 2. Antennen nahmen stark ab und waren bei der verwendeten

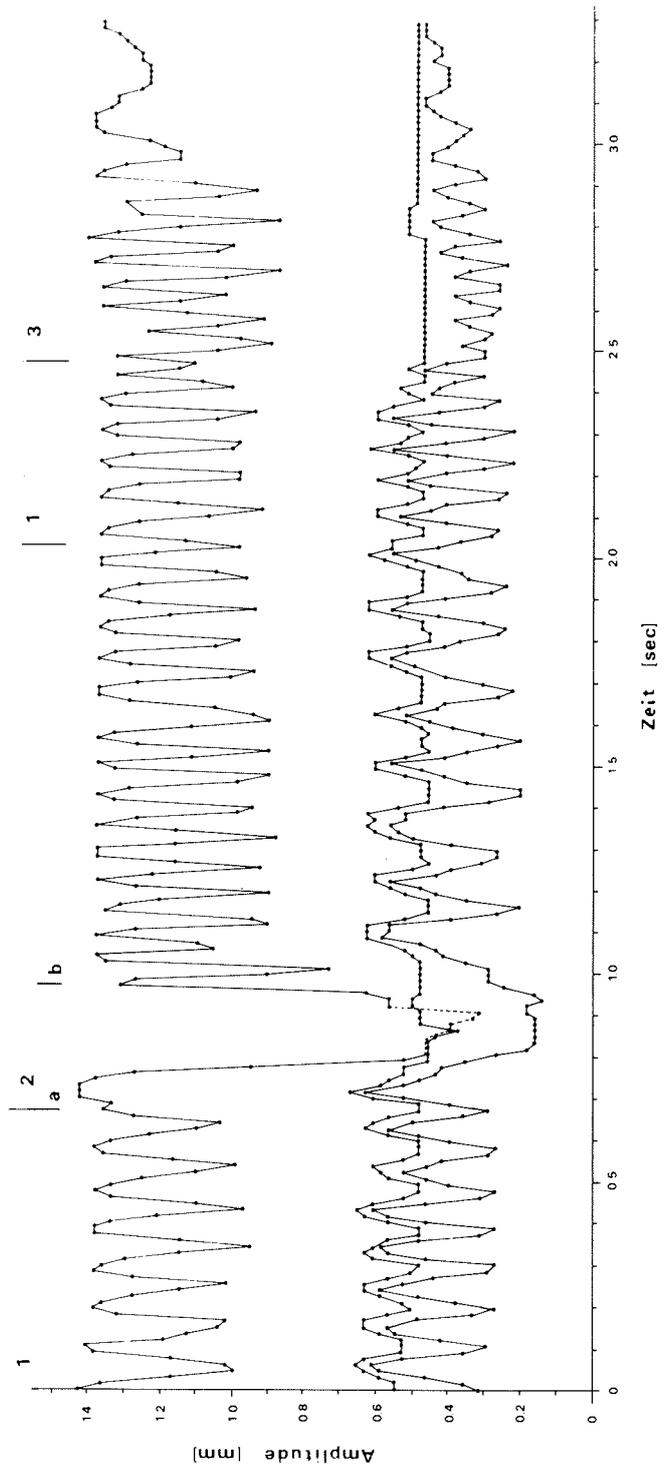


Abb. 20. Amplitude, Frequenz und Geschwindigkeit der Bewegungen von 2. Antenne, 2. Maxille und 1. Thoracopoden während Filtration (1), Auskämmen der 2. Antenne (2a), Auskämmen der 2. Antenne (2b), Auskämmen und Reinigen der 2. Maxille (3).

- obere Kurve
 - (im Überschneidungs-
 - bereich gestrichelt)
 - mittlere Kurve
 - untere Kurve
- 2. Antenne
 - 2. Maxille
 - 1. Thoracopode

Vergrößerung kaum mehr meßbar, daher ist in Abb. 20 nur der Beginn dieser Phase wiedergegeben. Im weiteren Verlauf des Auskämmens erfolgten keine Schwimmbewegungen der 2. Antenne mehr. Das gesamte Auskämmen der 2. Maxille dauerte in diesem Fall etwa 1 sec. Daran anschließend nahm das Tier das normale Bewegungsmuster wieder auf. Ein ähnliches Verhalten wurde auch an frei schwimmenden Larven beobachtet, die sich währenddessen sinken ließen.

Abb. 21 zeigt anfangs ebenfalls das normale Bewegungsmuster (Meßpunkte siehe Abb. 19). Die abweichenden Bewegungen zum Ende der Szene gehen mit einem zweimaligen Schwanzschlagen einher. Von KILS (1979) wurde das Schwanzschwimmen für den adulten Krill als Fluchtreaktion beschrieben. Die adulten Tiere erreichen dabei Schwimgeschwindigkeiten von 60 cm sec^{-1} nach rückwärts. Ähnlich dem Schwanzschwimmen der adulten Tiere klappen die Krill-Larven bei Berührung mit der Gefäßwand oder anderen Tieren ihr Pleon ein- oder mehrmals sehr heftig nach ventral. Dabei erzeugen sie keinen Rückstoß, d.h. sie bleiben auf der Stelle stehen. Die Bewegung ist jedoch so heftig, daß sich die Larven damit aus der Umklammerung kannibalischer Artgenossen befreien konnten.

Das Schwanzschlagen wird eingeleitet durch eine Verringerung der Amplituden der Bewegungen von 2. Maxille und 1. Thoracopoden. Während des Schwanzschlagens sind 2. Maxille und 1. Thoracopode nach vorne gestreckt und dicht an den Körper angelegt, während die Schwimmbewegungen der 2. Antenne nicht unterbrochen werden.

Im Anschluß an dieses Schwanzschlagen wurden für die Dauer von 700 ms keine Bewegungen mehr beobachtet. Sowohl freischwimmende Larven als auch der adulte Krill (KILS 1979) stellen von Zeit zu Zeit ihre Bewegungen ein und lassen sich dadurch absinken.

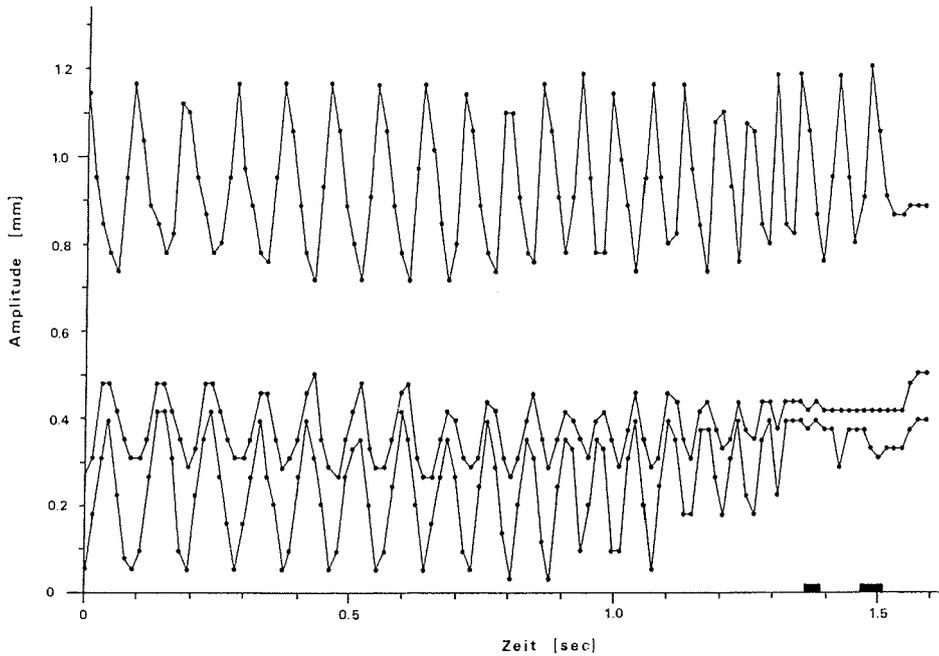


Abb. 21 Amplitude, Frequenz und Geschwindigkeit der Bewegungen von 2. Antenne, 2. Maxille und 1. Thoracopoden während der Filtration und zweimaligen Schwanzschlagen.

obere Kurve	2. Antenne
mittlere Kurve	2. Maxille
untere Kurve	1. Thoracopode
■	Dauer des Schwanzschlages

3.3.4.3. 1. Maxille und 1. Thoracopode

Die Bewegungen der 1. Maxille beim Auskämmen in Zusammenhang mit der Bewegung des 1. Thoracopoden sind in Abb. 23 wiedergegeben. Gefilmt wurde von ventral, caudat-lateral (Orientierung des Tieres und Lage der Meßpunkte siehe Abb. 22).

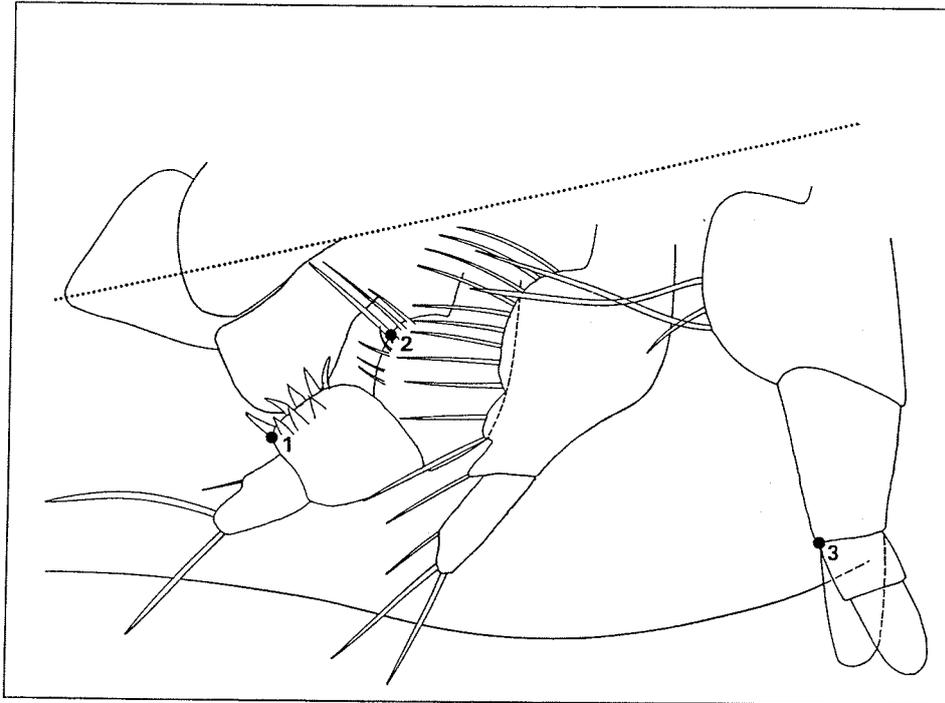


Abb. 22. Zeichnung nach einer Filmaufnahme von ventral, caudat-lateral (116 x). Labrum und Labium befinden sich links, der Carapaxrand am unteren Bildrand. Am 1. Thoracopoden sind nur die nach vorn gerichteten Setae des Coxopoditen eingezeichnet.

- Lage der Meßpunkte
- 1 auf Basipodit der 1. Maxille
- 2 auf Coxopodit der 1. Maxille
- 3 auf 1. Thoracopoden

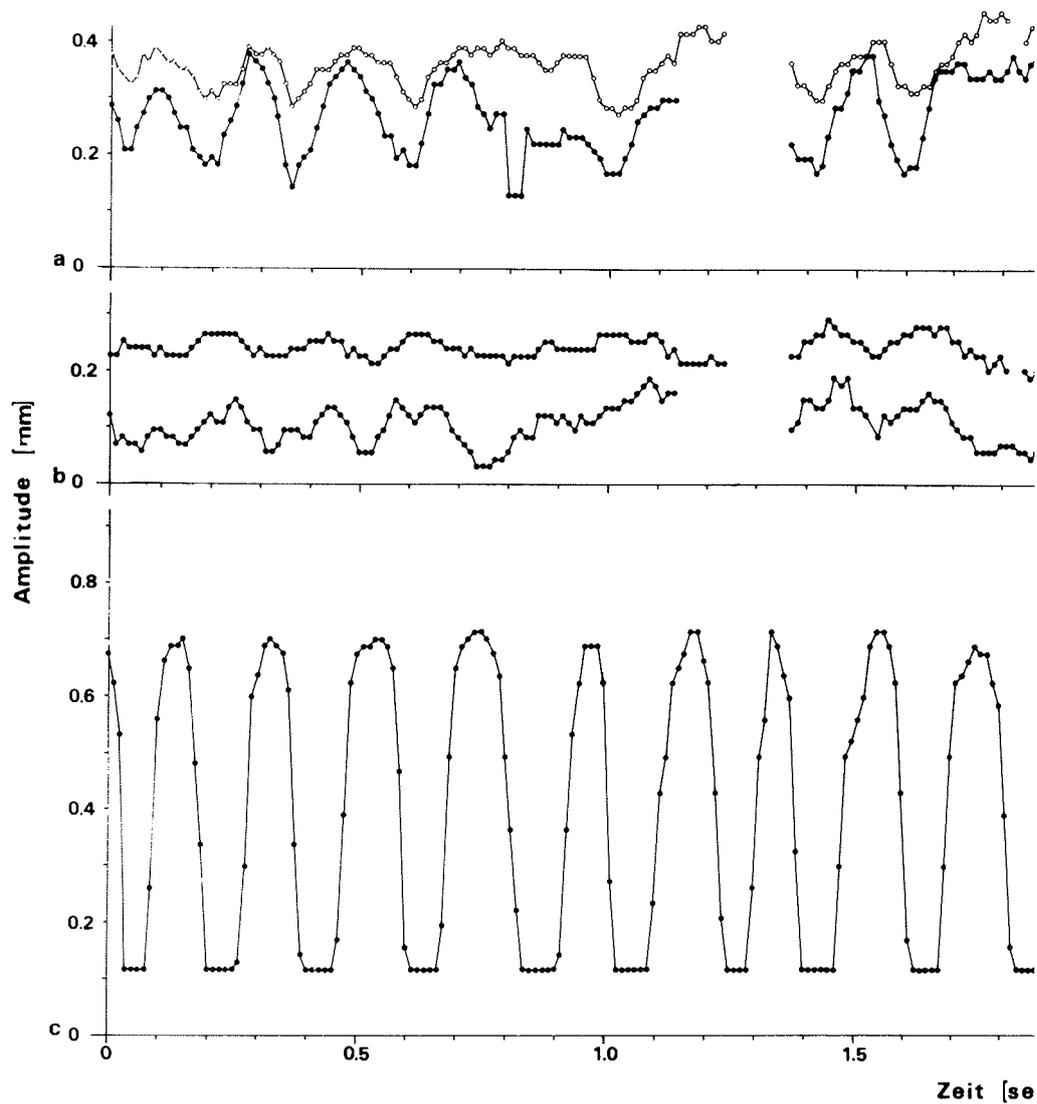
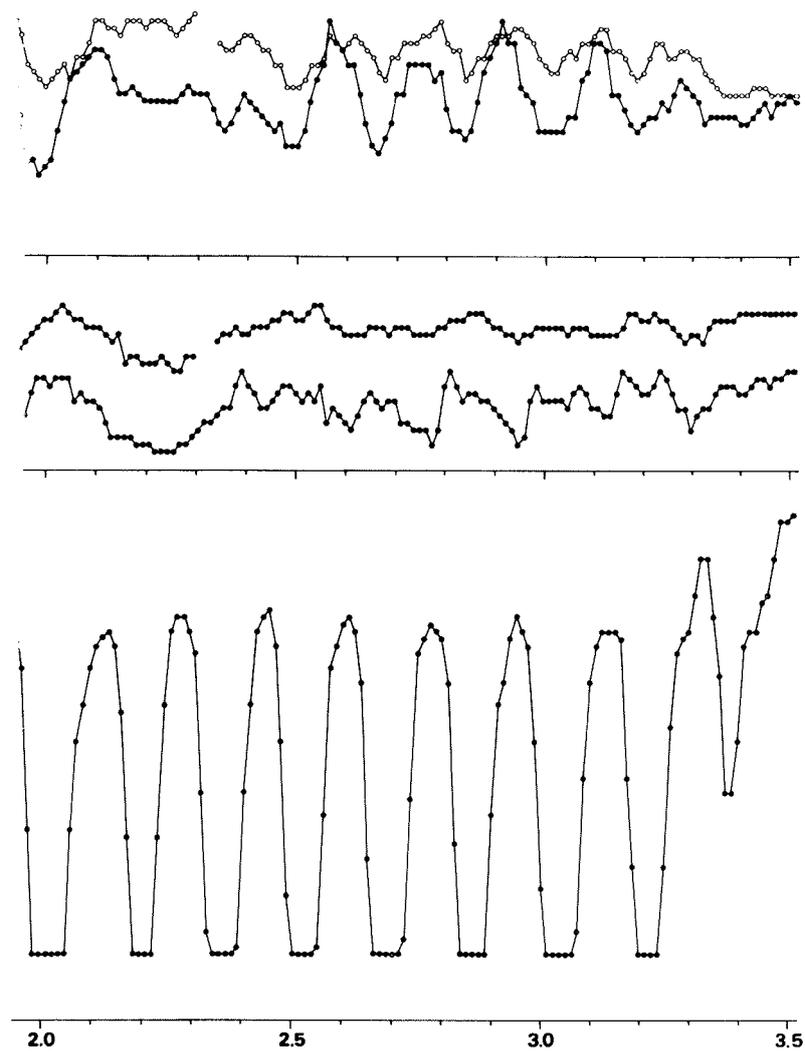


Abb. 23. Amplitude, Frequenz und Geschwindigkeit der Bewegungen vom 1. Thoracopoden in Richtung der x-Achse und vom Coxopoditen und Basipoditen der 1. Maxille sowohl in x- als auch in y-Richtung. Während der untersuchten Sequenz befand sich der Coxopodit der 1. Maxille einmal und der Basipodit der 1. Maxille dreimal in der Mundöffnung, so daß der Meßpunkt nicht mehr sichtbar war. Im caudalen Bereich befand sich der Meßpunkt des 1. Thoracopoden zeitweilig außerhalb des Bildfeldes.



- a 1. Maxille, Basipodit obere , Coxopodit untere Kurve.
Bewegungen in Richtung der y-Achse
- b 1. Maxille, Basipodit obere, Coxopodit untere Kurve.
Bewegungen in Richtung der x-Achse
- c 1. Thoracopode

Wiedergegeben sind die Bewegungen von je einem Punkt auf Coxopodit und Basipodit der 1. Maxille sowohl in Richtung der x- als auch der y-Achse. Ein Ansteigen der Kurve in Richtung der x-Achse bedeutet eine Bewegung nach vorn, in Richtung der y-Achse eine Bewegung zur Mitte, jeweils auf die Mundöffnung zu.

Auffällig ist, daß die Kurven der 2. Maxille sehr viel unregelmäßiger verlaufen als die der anderen Extremitäten. Während die Koordination der Bewegung entlang der y-Achse mit der des 1. Thoracopoden noch teilweise vorhanden ist, ist das Bewegungsmuster in Richtung der x-Achse sehr unregelmäßig. Die Koppelung der Bewegungen der 1. Maxille mit dem 1. Thoracopoden in Richtung der y-Achse zeigt, daß die Setae der 2. Maxille in der Regel während des Rückholschlages ausgekämmt werden. Unterbrochen wird das Auskämmen nur für den Transport von Nahrung zur Mundöffnung. Die Unregelmäßigkeiten in der Bewegung auf der x-Achse sind dadurch zu erklären, daß jeweils unterschiedliche Bereiche der 2. Maxille ausgekämmt werden. Die Kurven von Basipodit und Coxopodit verlaufen nicht immer gleichsinnig. Diese Extremitätenteile können also bis zu einem gewissen Grad unabhängig voneinander bewegt werden. Aufgrund des relativ unregelmäßigen Bewegungsablaufs ist zu vermuten, daß das Auskämmen und die Handhabung der Nahrung der neuronalen Kontrolle unterliegen.

3.3.5. Strömungsverläufe

Der Verlauf der Strömungen läßt sich bereits aus dem Bewegungsablauf der Extremitäten ableiten: aufgrund der Bewegungen werden von 2. Antenne und 1. Thoracopoden caudat gerichtete Strömungen erzeugt. Andere Extremitäten tragen nicht wesentlich zur Strömungserzeugung bei. Den im folgenden dargestellten Strömungsverläufen liegen Filmaufnahmen von festgeklebten Tieren zugrunde. Sie geben den tatsächlichen Strömungsverlauf daher nur genähert wieder.

Abb. 24 zeigt, daß nur Teilchen in einem engen Bereich rechts und links der Mittellinie des Tieres keine seitliche Ablenkung ihrer Driftbahn erfahren und daß sie, wenn sie sich ventral von der 1. Antenne befinden, wahrscheinlich in den Bereich der Mundwerkzeuge gelangen werden. Partikel, die unmittelbar in die Nähe der 2. Antenne kommen, werden halb-kreisförmig nach außen abgelenkt. Teilweise gerieten diese Partikel nach dem Verlassen des Bereichs der 2. Antenne in den der Mundwerkzeuge. Es wurde jedoch nie beobachtet, daß diese Teilchen aufgenommen wurden.

Vor Erreichen der 2. Antenne driften die Teilchen kontinuierlich mit einer Geschwindigkeit von $0,2 - 0,4 \text{ cm sec}^{-1}$. Im Bereich der 2. Antenne erreichten die Partikel maximale Geschwindigkeiten von $1,7 \text{ cm sec}^{-1}$. Während des Rückholschlages bleiben die Teilchen jedoch stehen bzw. werden kurzfristig wieder nach vorn gewegt; direkt nach Passieren der 2. Antenne beträgt die Geschwindigkeit der Teilchen $0,4 - 0,6 \text{ cm sec}^{-1}$.

Von lateral gesehen verlaufen die Driftbahnen von Partikeln annähernd halbkreisförmig (Abb. 25). Da die 2. Antenne beim Propulsionsschlag neben der Bewegung nach caudat auch geringfügig von ventral nach dorsal bewegt wird, erzeugt sie neben der caudaten Hauptströmung zusätzlich eine Strömungskomponente, die die Partikel auf das Tier zu bewegen.

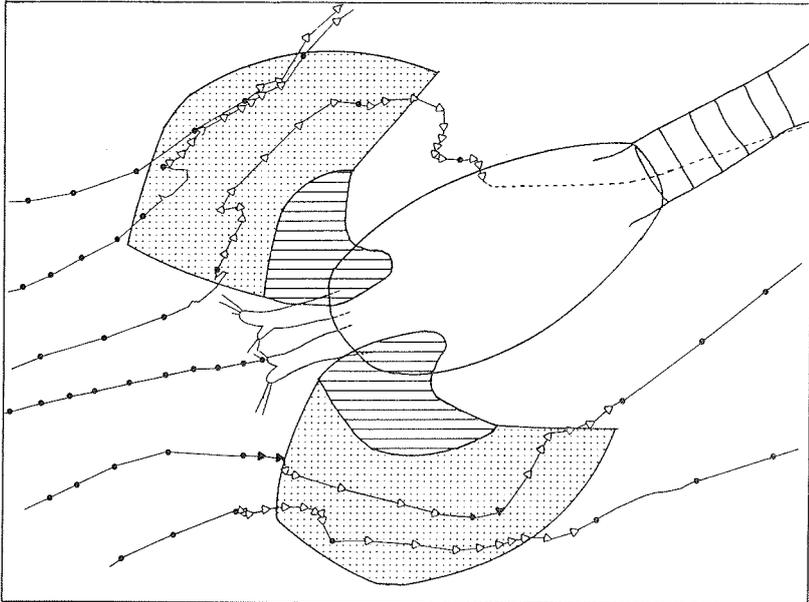


Abb. 24. Richtung und Geschwindigkeit von Driftbahnen ausgewählter Teilchen in der Bewegungsebene der 2. Antenne (29 x). Die Zeitdifferenz zwischen zwei Kreisen beträgt 150 ms. Bei schnellen Bewegungen sind Lage und Richtung des Teilchens nach jeweils 15 ms durch ein offenes Dreieck markiert. Ein geschlossenes Dreieck gibt an, daß während der vorangegangenen 15 ms keine Lageveränderung stattgefunden hat.

-  vom Protopoditen überstrichene Fläche
-  von den Setae überstrichene Fläche

Im Bereich der Mundwerkzeuge geraten die Partikel in die vom 1. Thoracopoden erzeugten Strömungen. Je nach Bewegungsrichtung des 1. Thoracopoden werden sie entweder stark nach caudad beschleunigt (Geschwindigkeiten zwischen $0,6$ und 1 cm sec^{-1}) oder beim Rückholschlag gestoppt bzw. geringfügig nach vorn bewegt. Die Ablenkung der Teilchen im Schwanzbereich vom Tier weg wird durch die vom 1. Thoracopoden erzeugten Strömungen bewirkt.

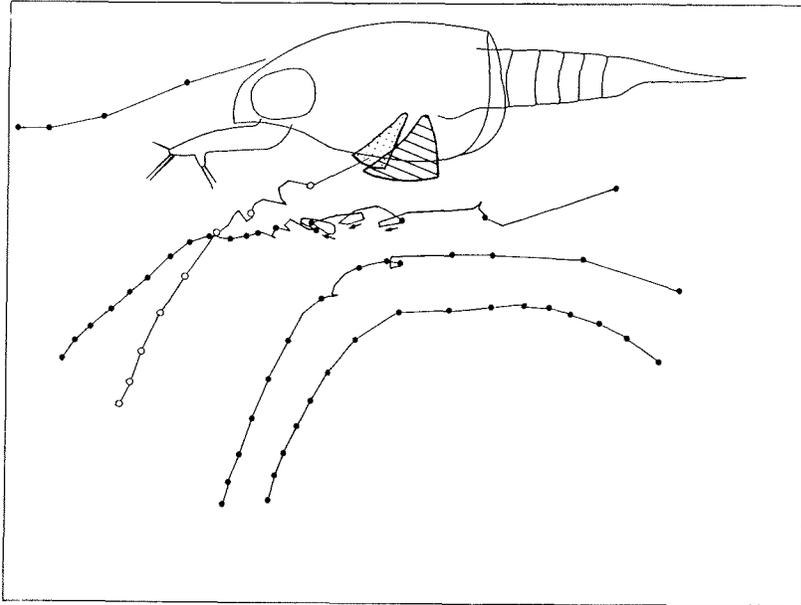


Abb. 25. Richtung und Geschwindigkeit von Driftbahnen ausgewählter Teilchen von lateral (22 x). Die Zeitdifferenz zwischen zwei Kreisen beträgt 150 ms. Mit offenen Kreisen ist die Driftbahn eines Teilchens markiert, das in den Fangraum der 2. Maxille gelangt. Zu beachten ist, daß Teilchen, die sich im dorsalen Bereich befinden, keine Ablenkung nach ventral erfahren.

-  von 2. Maxille überstrichene Fläche
-  vom 1. Thoracopoden überstrichene Fläche

Wie in Kap. 3.3.3.2. beschrieben, wird der 1. Thoracopode zu Beginn des Rückholschlages gedreht, so daß er nicht mehr senkrecht zur Bewegungsrichtung orientiert ist. Gleichzeitig knicken die Setae von Exo- und Endopodit nach hinten ab. Die wirksame Fläche des 1. Thoracopoden ist dadurch während des Rückholschlages gegenüber dem Propulsionsschlag deutlich verringert. Die während des Rückholschlages erzeugten Strömungen wirken nur auf Partikel, die sich in der Nähe der Mundwerkzeuge befinden.

Abb. 26 gibt die Driftbahn eines Partikels in Abhängigkeit von der Bewegung der Extremitäten wieder. Die Bahn des Teilchens vom vorhergehenden zum nächsten Bild ist durch Länge und Richtung des Pfeils gegeben, wobei die Pfeilspitze die gegenwärtige Lage des Teilchens markiert. Ein Kreis bedeutet, daß das Teilchen nicht bewegt wurde.

Während des 1. Schlages (Abb. 26, Bild 1 - 7) unterliegt das Teilchen überwiegend dem Einfluß der von der 2. Antenne erzeugten Strömungen, u.a. erkennbar daran, daß es sich während des Propulsionsschlages des 1. Thoracopoden nicht auf diesen zu bewegt (Abb. 26, Bild 3). Im 2. (Abb. 26, Bild 8 - 15) und 3. Schlag (Abb. 26, Bild 16 - 22) bewegt sich das Teilchen während des Propulsionsschlages des 1. Thoracopoden auf die Mundöffnung zu (Abb. 26, Bild 9). Der Abstand zum Carapaxrand beträgt dabei etwa 100 μm . Zu Beginn des 4. Schlages wird das Teilchen bis kurz vor die 2. Maxille bewegt und während des schnellen Teils des Propulsionsschlages des 1. Thoracopoden mit einer Geschwindigkeit von mind. 1,3 cm sec^{-1} in den Fangraum der 2. Maxille eingesogen.

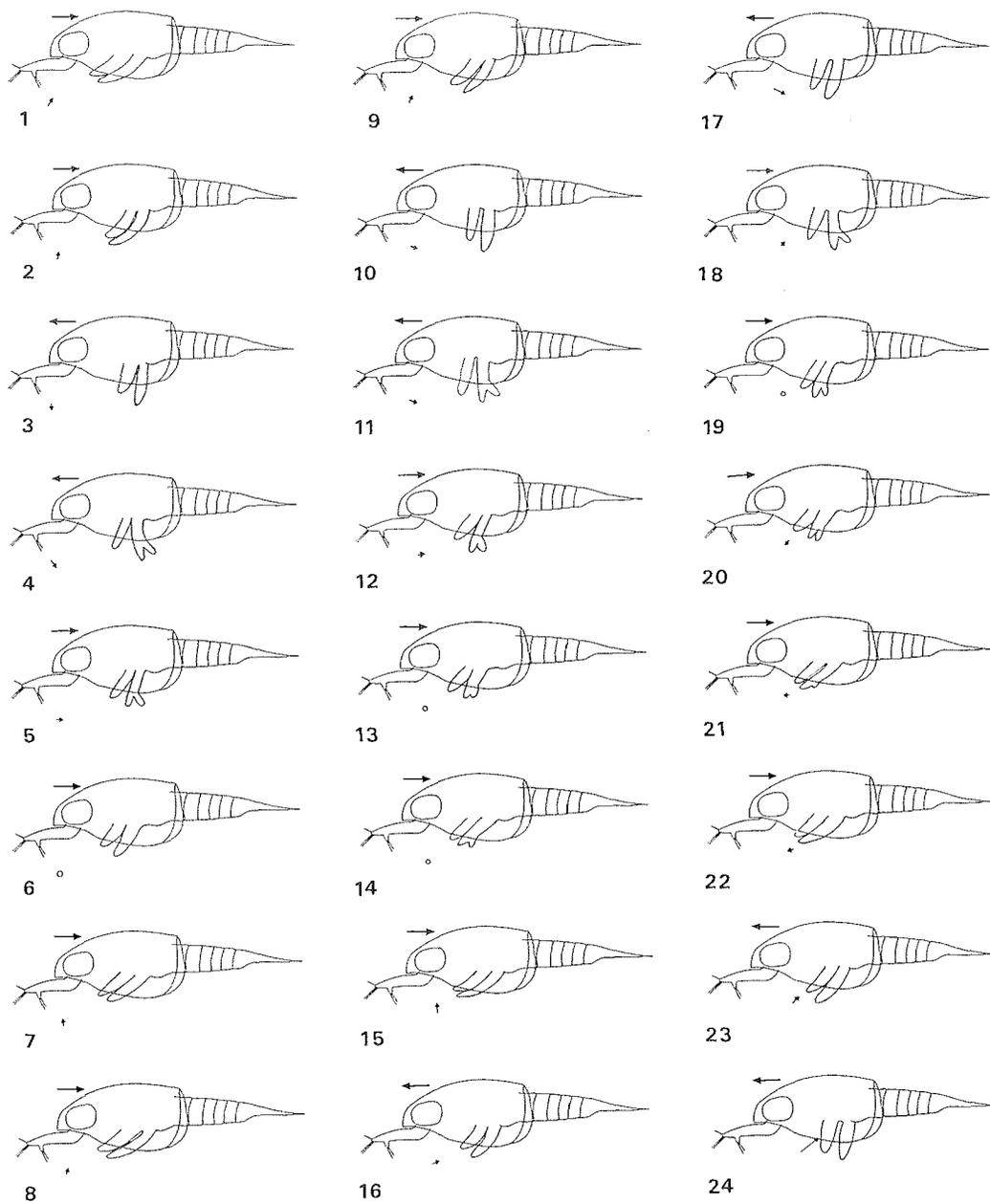


Abb. 26. Driftbahn eines Partikels in Abhängigkeit von der Bewegung der Extremitäten (15 x). Die Bewegungen des Tieres sind (entsprechend Abb. 15) schematisiert wiedergegeben. Die 2. Antenne wurde weggelassen. Ihre Bewegungsrichtung ist durch einen Pfeil oben links angegeben. Lage und Bewegungsrichtung des Partikels sind durch ein Dreieck gekennzeichnet. Die Länge des Striches gibt die zurückgelegte Strecke an ($\Delta t = 15 \text{ ms}$). Ein Kreis gibt an, daß das Teilchen nicht bewegt wurde.

3.3.6. Frequenzanalyse

Um die Schlagfrequenzen der Mundwerkzeuge und etwaige Abhängigkeiten von der Konzentration des Nahrungsangebots zu untersuchen, wurden von allen untersuchten Larvenstadien Videoaufnahmen frei schwimmender Tiere gemacht.

Die Endvergrößerung auf dem Videomonitor betrug 19 x. Die Auswertung der Schlagfrequenzen erfolgte anhand der Bewegungen der 2. Antenne, da diese besser zu erkennen war als die Mundwerkzeuge.

Die Koppelung der Bewegungen zwischen 2. Antenne und Mundwerkzeugen war während der ausgewerteten Sequenzen stets vorhanden, so daß indirekt über die Messung der Schlagfrequenz der 2. Antenne auch die Frequenz der Filtrationsbewegungen ermittelt werden konnte.

Die Anzahl dieser Sequenzen, die für das jeweilige Larvenstadium ausgewertet wurden, sowie die mittleren, minimalen und maximalen Schlagfrequenzen, die beobachtet wurden, sind in Tabelle 1 angegeben.

Tab. 1. Mittelwert (\bar{x}) der Schlagfrequenz der untersuchten Larvenstadien, sowie Standardabweichungen (SD) und Spannweite. Dauer der Sequenzen 4 - 7 sec.

Stadium	Sequenzen Σ	\bar{x}	\pm SD	Spannweite
S c h l ä g e s e c ⁻¹				
C I	60	5,4	1.1	3,6 - 10,3
C II	180	9,4	0.9	7,3 - 12,3
C III	21	9,9	1.1	8,2 - 11,9
F I	40	9,5	1.4	7,7 - 11,8

Ein Unterschied in der Schlagfrequenz wurde nur zwischen der 1. Calyptopis und den übrigen Larvenstadien gefunden. Die Schlagfrequenzen der 1. Calyptopis sind mit 5,4 Schlägen sec^{-1} fast um die Hälfte niedriger als die für die übrigen Larvenstadien beobachteten Frequenzen, die zwischen 9,4 und 9,9 Schlägen sec^{-1} liegen. Allerdings schwanken die beobachteten Schlagfrequenzen der 1. Calyptopis in einem wesentlich größeren Bereich (3,6 - 10,3 Schläge sec^{-1}). Die Sterblichkeit während des 1. Calyptopis-Stadiums war stets sehr hoch. Es ist möglich, daß die niedrigen Schlagfrequenzen zumindest teilweise bereits geschwächten Tieren zugehören.

Die Versuche zur Abhängigkeit der Schlagfrequenz vom Nahrungsangebot wurden zuerst an 2. Calyptopen durchgeführt. Bereits während der ersten Auswertung auf "Palmer Station" zeigte sich, daß die Schlagfrequenzen nicht von der Futterkonzentration beeinflusst werden (Tab. 2). Es wurde daher als ausreichend erachtet, dies für die anderen Larvenstadien zu testen, indem deren Schlagfrequenz nur bei sehr niedrigen bzw. sehr hohen Futterkonzentrationen gemessen wurde. Auch hier ließen sich über den Beobachtungszeitraum keine signifikanten Unterschiede in der Schlagfrequenz nachweisen (Tab. 2).

Tab. 2. Mittelwert (\bar{x}) der Schlagfrequenz der untersuchten Larvenstadien bei verschiedenen Futterkonzentrationen, sowie Standardabweichungen (SD) und Spannweite. Es wurden jeweils 20 Sequenzen mit einer Dauer von 4 - 7 sec ausgewertet.

Stadium	Futter- konzentration Zellen ml ⁻¹	Beobachtungs- zeitraum min	\bar{x} S c h l ä g e	\pm SD	Spannweite s e c ⁻¹
C I	ohne	33	5,35	2,59	3,6 - 10,3
	9100	71	5,2	0,42	4,3 - 6,6
	17600	77	5,65	0,34	4,5 - 6,9
C II	ohne	17	8,49	0,25	7,5 - 9,6
	580	17	9,63	1,57	7,5 - 11,5
	1700	23	9,52	0,79	8,2 - 12,2
	2890	12	9,76	0,45	8,0 - 10,5
	5780	28	9,15	0,25	7,5 - 9,6
	8590	17	9,65	0,80	8,1 - 11,3
	14020	25	9,66	0,72	7,8 - 11,3
	19200	28	9,63	0,40	8,8 - 11,0
	24000	20	9,30	0,42	8,0 - 10,9
C III	ohne	150	9,88	1,06	8,2 - 11,9
F I	ohne	79	9,72	1,66	7,7 - 11,8
	23400	40	9,33	0,83	8,2 - 11,5

4. DISKUSSION

Im folgenden sollen die Ergebnisse der einzelnen Untersuchungen zu Morphologie, Bewegungsabläufen, Strömungsverläufen und Schlagfrequenzen zusammengefaßt werden. Bisher liegen keine Ergebnisse über die Nahrungsaufnahme und Nahrung von Krill-Larven vor. Auch über Larven anderer Euphausiaceen-Arten ist bisher nichts bekannt (MAUCHLINE 1980). Deshalb sollen die Ergebnisse mit Literaturangaben über die Nahrungsaufnahme von herbivoren Copepoden verglichen werden. Daraus ergibt sich eine Diskussion der Problematik der Filtration bei niedrigen Reynoldszahlen. Abschließend wird kurz eingegangen auf das Nahrungsspektrum der Krill-Larven.

4.1. Verhalten und Nahrungsaufnahme

Die Ergebnisse der vorangegangenen Untersuchungen ergeben folgendes Bild der Nahrungsaufnahme der Krill-Larven vor Ausbildung des Fangkorbes.

Nauplien und Metanauplien nehmen noch keine Nahrung auf. Während ihres "developmental ascent" (MARR 1962) müssen sie aus der Tiefe, in die sie als Eier gesunken sind, in die euphotische Zone aufsteigen. Dazu sind sie aufgrund der Insertion ihrer Schwimextremitäten vor dem Massenschwerpunkt gut in der Lage (MARSCHALL 1985b).

Die Calyptopis- und Furcilien-Larven müssen sich zum Fressen in den oberen 100 - 200 m der Wassersäule aufhalten, da sie nur hier ausreichend Nahrung finden. Die Ausbildung des 1. Thoracopoden als weitere Schwimextremität hat nicht nur den Vorteil, zusätzlichen Vortrieb zu erzeugen, die Larven können damit auch ihre Schwimmrichtung bestimmen. Dadurch, daß 2. Antenne und 1. Thoracopode zeitlich versetzt den Vortrieb

erzeugen, wird die Fortbewegung kontinuierlicher. Gleichzeitig nutzen die Krill-Larven die vom 1. Thoracopoden erzeugten Strömungen zur Nahrungsfiltration durch die 2. Maxille aus.

Bei Krill-Larven ab dem 1. Calyptopis-Stadium erfolgen Fortbewegung und Nahrungsaufnahme gleichzeitig. Aufgrund der Doppelfunktion des 1. Thoracopoden wäre es nicht sinnvoll, die Filtration dem Nahrungsangebot anzupassen und bei Abwesenheit von Nahrung einzustellen, da dadurch lediglich die Energie für die Bewegungen der 2. Maxille eingespart würde.

Die eigentliche Nahrungsaufnahme beginnt mit dem Propulsionsschlag des 1. Thoracopoden. Die 2. Maxille wird etwas nach caudad bewegt, so daß sich der Fangraum nach ventral öffnet. Gleichzeitig werden die Innenkanten der Coxopoditen durch Drehung des 1. Thoracopoden um die Längsachse einander genähert und nach caudad bewegt. Das dabei nach hinten bewegte Wasser muß aus Kontinuitätsgründen ersetzt werden. Von caudad wird dies durch den 1. Thoracopoden selbst verhindert und der ventral herabgezogene Carapaxrand schließt einen Druckausgleich von der Seite aus. Sobald der Fangkorb funktional wird, d.h. nach der Häutung zur 2. Furcilia, verliert der Carapaxrand diese Funktion und wird zurückgebildet. Die seitliche Abgrenzung des Fangraumes ermöglicht es den Larven, den Druckausgleich durch Wasser über den Fangraum herzustellen. Dabei wird vermutlich das Wasser durch die Setae der 2. Maxille filtriert. Auf die Problematik der Filtration soll im nächsten Kapitel näher eingegangen werden. Bei der jetzt folgenden schnellen Phase des Propulsionsschlages wird der Fangraum durch das Zurückbewegen der 2. Maxille ganz geöffnet. Das vom 1. Thoracopoden nach caudad bewegte Wasser kann wiederum nur über den Fangraum ersetzt werden. Gleichzeitig werden die 2. Maxillen gegen Ende des Propulsionsschlages aufeinanderzubewegt, so daß sich das Volumen des Fangraumes verkleinert. Da der 1. Thoracopode zu Beginn des jetzt folgenden Rückholschlages gedreht wird, verringert sich seine

wirksame Fläche und ein Großteil des von ventral eingesogenen Wassers kann nach caudat entweichen, während der 1. Thoracopode nach vorn bewegt wird.

Durch die Anordnung der Extremitäten und den Bewegungsablauf ist es den Krill-Larven möglich, sich sowohl von kleinen im Wasser suspendierten Teilchen, die auf den Filtersetae der 2. Maxille angereichert werden, als auch von größeren Nahrungspartikeln, die nach dem Einsaugen in den Fangraum ergriffen und einzeln gehandhabt werden, zu ernähren.

4.2. Filtration bei niedrigen Reynoldszahlen

Bis vor kurzem herrschte generell die Ansicht, daß sich herbivore Copepoden durch Filtration, bei der das Wasser durch die Setae der 2. Maxille hindurchtritt und die Partikel wie auf einem Sieb zurückgehalten werden, ernähren. In neuerer Zeit äußerten verschiedene Autoren unter Berücksichtigung hydrodynamischer Aspekte die Vermutung, daß der Abstand zwischen den Setae zu klein ist, um nennenswerte Mengen von Wasser zu filtrieren (u.a. KOEHL & STRICKLER 1981, JØRGENSEN 1983).

Aufgrund der jeweiligen Durchmesser und der Strömungsgeschwindigkeiten sind bei Copepoden und Krill-Larven im Bereich der Filtersetae laminare Strömungen zu erwarten, da die Reynoldszahlen

$$Re = \frac{\rho V L}{\mu} \quad (\rho = \text{Dichte, } V = \text{relative Geschwindigkeit, } L = \text{Durchmesser, } \mu = \text{Viskosität})$$

immer sehr viel kleiner als 1 sind. Für Krill-Larven liegen sie maximal bei etwa 0,017 ($\rho = 1,0273 \text{ g cm}^{-3}$, $\mu = 0,017657 \text{ g cm}^{-1} \text{ s}^{-1}$, $L = 1 \text{ } \mu\text{m}$, $V = 3 \text{ cm s}^{-1}$).

Es wird sich eine laminare Grenzschicht (Abb. 27) ausbilden. Man kann die Strömungen innerhalb der Grenzschicht als Schichten unterschiedlicher Geschwindigkeit beschreiben, zwischen denen keine signifikanten Mischungsvorgänge stattfinden. Die Grenzschicht ist definiert als die Schicht, in der $u(x,y) < 99\%$ von u_∞ ist. Die Dicke der Grenzschicht, die die Setae umgibt, ist abhängig von deren Ausdehnung und Form und nimmt mit steigender relativer Strömungsgeschwindigkeit ab.

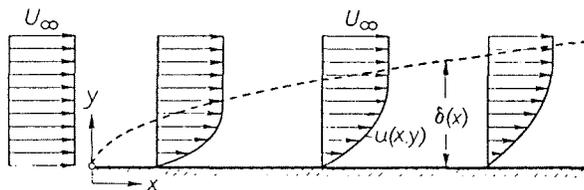


Abb. 27. "Grenzschicht an einer längsangeströmten ebenen Platte (schematisch)" (aus SCHLICHTING 1982).

Kleine pelagisch lebende Organismen wie Krill-Larven und Copepoden mußten sich in ihrer Lebensweise daran anpassen, daß ihre gesamte Oberfläche von einer laminaren Grenzschicht umgeben ist (STRICKLER 1984). KOEHL & STRICKLER 1981 beschreiben wie Eucalanus pileatus durch asynchrone Bewegungen der Mundwerkzeuge Nahrungspartikel (ab einer bestimmten Größe) mit dem sie umgebenden Wasser in die Reichweite der sehr beweglichen 2. Maxillen bringen und ergreifen (Abb. 28). Sie geben aufgrund von Berechnungen für die Dicke der Grenzschicht 14 - 23 μm an bei einem halben Inter-setulae-Abstand von 18 - 25 μm und kommen dadurch zu dem Schluß, daß die 2. Maxille während dieser Phase eher wie ein Paddel, denn wie ein Filter funktioniert. JØRGENSEN (1983) hat anhand der Ergebnisse von KOEHL & STRICKLER (1981) und anderer Autoren berechnet, daß, um Wasser durch die Setulae der 2. Maxille von Copepoden zu filtrieren, der Druckgradient im Bereich der

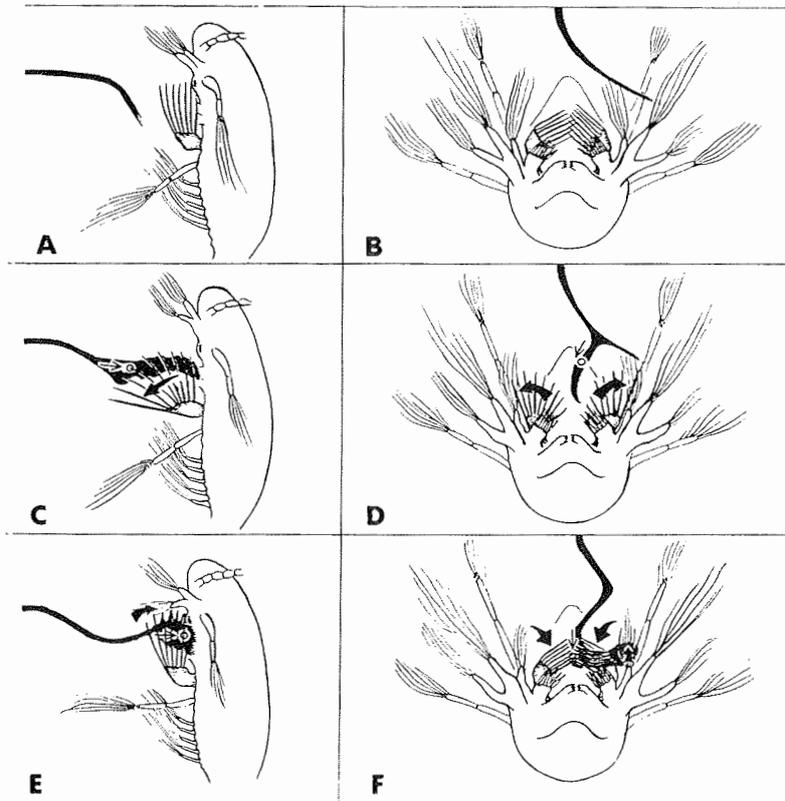


Abb. 28. "Diagrams traced from high-speed films of a feeding *Eucalanus pileatus*. Black streaks are dye streams from micropipette. Heavy arrows indicate movements of second maxillae (and of a first maxilla in F). Circles represent positions of and fine arrows indicate movements of algae observed during similar appendage motions in other frames of films. In first column, copepod is viewed from its left side and first maxilla has been left off for clarity. In second column, animal is viewed from its anterior end. Feeding currents bypass second maxillae (A-B) until an alga nears them. Alga is captured by an outward fling (C-D) and an inward sweep (E-F) of second maxillae as described in text." (Aus KOEHL & STRICKLER 1981).

Maxille größer als der Druck einer 1 mm hohen Wassersäule sein müßte. Zum Aufbau eines so hohen Druckes sind die Tiere wahrscheinlich nicht in der Lage (JØRGENSEN 1983). Nach KOEHL & STRICKLER (1981) funktioniert die 2. Maxille erst in der letzten Phase des Freßvorgangs als Filter. "Water can, of course, be forced to move through very narrow gaps when given no other escape route. During the closing of the second maxillae over an alga, for example, water is squeezed out between the setae" (KOEHL & STRICKLER 1981).

Die Berechnung der Grenzschichtdicke ist in der Regel nur näherungsweise möglich (SCHICHTING 1982). Hier ist die Berechnung noch dadurch erschwert, daß die Setae absolut und relativ zu den Grenzschichten sehr klein sind. Eine experimentelle Überprüfung der Ergebnisse wäre nur an vergrößerten Modellen möglich. Zusätzlich erschwert wird die Berechnung dadurch, daß die 2. Maxille nicht als ein stationäres Sieb wirkt, sondern sowohl die 2. Maxille als auch andere Extremitäten in ihrer Nähe bewegt werden. Der Einfluß dieser Bewegungen auf die Grenzschicht ist schwer abschätzbar. KOEHL & STRICKLER (1981) geben daher an, daß sie lediglich die Größenordnung der Grenzschicht berechnet haben.

Im Laufe der vorliegenden Untersuchung an Krill-Larven wurden eine Reihe von Beobachtungen gemacht, die nahelegen, daß die 2. Maxillen trotz der sehr kleinen Abstände der Setulae wie ein Filter funktionieren:

- Wenn die 2. Maxille zum Ergreifen von Partikeln dienen sollte, wäre es günstiger, wenn die Setae nur in einer Reihe stehen würden. Die Fläche, die von den Setae bedeckt werden kann, sollte stark vergrößerbar sein und die Bewegungsmöglichkeiten sollten nicht eingeschränkt sein, um Teilchen auch in weiterer Entfernung und aus verschiedenen Richtungen ergreifen zu können. Diese Bedingungen erfüllt die 2. Maxille der Krill-Larven nicht. Die Setae bilden

einen nur nach ventral offenen Raum. Die Filterfläche ist kaum veränderbar, und die 2. Maxille ist durch den Carapaxrand in ihrer Bewegungsfreiheit stark eingeschränkt.

- Asynchrone oder unregelmäßige Bewegungen zum Heranführen von Partikeln wurden nicht beobachtet. Die 2. Maxille zeigte den konstantesten Bewegungsrhythmus von allen Extremitäten.
- Sowohl der vordere als auch der hintere Teil des Filters werden regelmäßig ausgekämmt.
- Seitliche Abschirmung der 2. Maxille und die Vergrößerung bzw. Verkleinerung der wirksamen Fläche des 1. Thoracopoden zu Beginn des Propulsionsschlages bzw. Rückholschlages legen den Schluß nahe, daß ein Filtrationsstrom von vorn durch den Fangraum der 2. Maxille nach caudad erzeugt wird. Partikel, die sich während des Propulsionsschlages dicht vor der 2. Maxille befanden, wurden mit hoher Geschwindigkeit eingesogen. Die Bewegungen der 2. Maxille änderten sich dabei nicht.

Nimmt man an, daß die 2. Maxille der Krill-Larven tatsächlich als Filter wirkt, stellt sich die Frage, wie dies in Anbetracht des kleinen Inter-setulae-Abstandes von nur 2 - 5 μm (MARSCHALL 1985a) möglich ist.

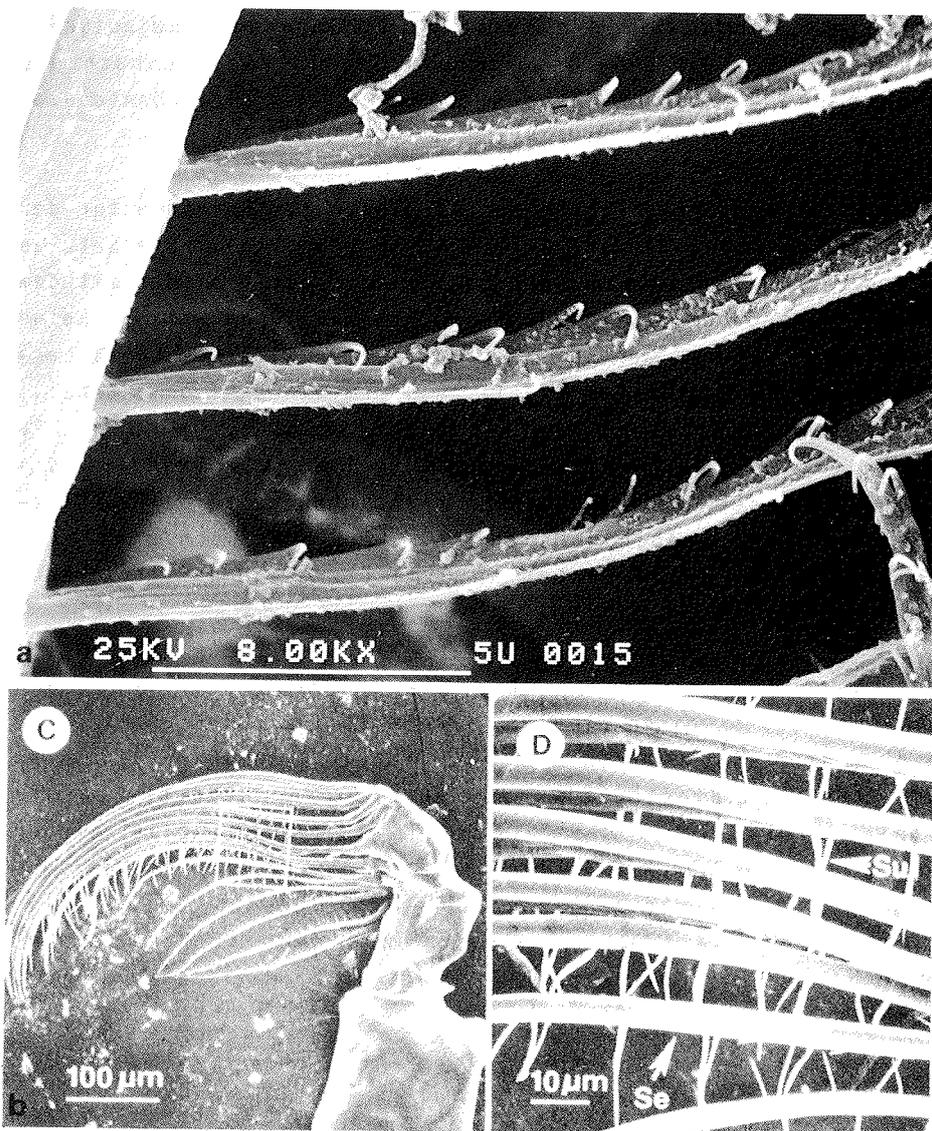
Mit Hilfe eines ausreichend hohen Druckunterschiedes könnte Wasser zwischen den Setulae hindurchgepreßt werden. Die seitliche Bedeckung der Mundwerkzeuge schränkt den Wassereinstrom auf einen kleinen Bereich ein, so daß es den Krill-Larven möglich ist, im Bereich der 2. Maxille einen höheren Druckgradienten aufzubauen, als dies Copepoden mit ihren freistehenden Mundwerkzeugen können.

Neben dem Aufbau eines starken Druckgradienten könnten die Krill-Larven den Durchtritt von Wasser durch die Setulae zusätzlich durch eine Verringerung der Grenzschicht erleich-

tern, z.B. indem sie die relative Strömungsgeschwindigkeit erhöhen. Das gegen Ende des Propulsionsschlages beobachtete Drehen und Aufeinanderzubewegen der 2. Maxillen könnte u.a. diesem Zweck dienen.

Interessant ist ferner der Vergleich der Feinstruktur der Setulae von Copepoden und Krill-Larven (Abb. 29). Die Setulae auf der 2. Maxille von Copepoden sind, soweit bisher mit dem Rasterelektronenmikroskop untersucht, rund und weisen keine Tertiärstrukturen auf. Die Setulae der Maxille der Krill-Larven haben ein deutliches Profil, das dem eines Flügels ähnelt. Die schmale Kante des Profils trägt Setae 3. Ordnung. Die Bedeutung dieses Profils für den Strömungsverlauf und die Ausbildung der Grenzschicht ist nicht ohne weiteres abschätzbar. Es liegt jedoch nahe zu vermuten, daß auch dies eine Anpassung der Krill-Larven an eine überwiegend filtrierende Lebensweise ist.

Nach dem was bisher über die Ernährung der Copepoden bekannt ist, scheinen diese zumindest zwei Ernährungsweisen zu haben. Zum einen nehmen sie große Partikel in ihrer Nähe wahr und ergreifen diese aktiv, zum anderen reichern sie passiv kleine Partikel auf der 2. Maxille an. Unbekannt ist bisher noch, ob dies durch Filtrieren oder einen anderen Mechanismus erfolgt. Krill-Larven scheinen sich dagegen überwiegend filtrierend zu ernähren, können aber auch große Partikel ergreifen, wenn sie in den Fangraum der 2. Maxille eingesogen wurden.



4.3. Nahrungsspektrum

Krill-Larven haben ein sehr großes Nahrungsspektrum. Mit den feinen Filtersetae der 2. Maxille sind sie in der Lage, noch sehr kleine Partikel aus dem Wasser herauszufiltrieren. Aufgrund der hydrodynamischen Komplikationen ist die Vorhersage der unteren Grenze der Partikelgrößen anhand der Inter-setulae-Distanzen nur mit Vorbehalt möglich. Es werden aber wahrscheinlich noch Partikel $< 2 \mu\text{m}$ filtriert werden können. Aufgrund der Grenzsicht um Setulae und Partikel ist der Abstand zwischen den Setulae größer als der kleinste Durchmesser von Partikeln, die noch zurückgehalten werden. Die Krill-Larven sind dadurch in der Lage, Nahrungsressourcen mit einer hohen Biomasse und Produktivität auszunutzen. Untersuchungen von VON BRÖCKEL (1981) im Gebiet zwischen der Bellingshausen See, der Bransfield Straße und Süd-Georgien haben gezeigt, daß im Februar, also zur gleichen Zeit, in der auch die Krill-Larven hier auftreten (MARR 1962, HEMPEL & HEMPEL 1978, HEMPEL et al. 1979), bis zu 90 % der Primärproduktion von Diatomeen, μ -Flagellaten und Dinoflagellaten $< 20 \mu\text{m}$ produziert werden und daß dieser Größenbereich auch in der Regel die meiste Biomasse stellt (siehe auch HEMPEL 1985).

Strukturen, wie sie die mittlere Reihe von Setae der 2. Maxille, die Dornen des Basipoditen der 1. Maxille und die Schneidekanten der Mandibel aufweisen, zeigen, daß die Krill-Larven aber auch größere Partikel zu ihrer Ernährung ausnutzen können.

-
- Abb. 29. a Krill-Larve, 2. Maxille, Setae 1., 2. und 3. Ordnung (siehe auch MARSCHALL 1985a, Fig. 5a - e).
Bildleiste siehe Abb. 5.
b Labidocera aestiva, 2. Maxille, Setae 1. und 2. Ordnung (aus TURNER 1978).

Im oberen Bereich des Größenspektrums liegen sowohl große Diatomeen als auch kleine Zooplankter wie Copepoden und Copepodite sowie mesoplanktische Larven. Krill-Larven werden sich aber kaum von gut schwimmenden Zooplanktern ernähren können, da ihre Schwimgeschwindigkeit etwa $0,4 - 1 \text{ cm sec}^{-1}$ beträgt (MARSCHALL 1985b) und sie nicht in der Lage sind, diese Geschwindigkeit auch nur kurzfristig zu erhöhen.

Das potentielle Nahrungsspektrum beginnt demnach bei einer unteren Größe von etwa $2 \mu\text{m}$ und endet bei Organismen, die fast so groß sind wie die Krill-Larven selbst.

Bei der Aufnahme von größeren Partikeln müssen diese bereits vor der Mundöffnung zerkleinert werden. Dies muß zwangsläufig zu Verlusten von partikulärer und gelöster organischer Substanz führen. Will man in Freßversuchen die Menge des aufgenommenen Kohlenstoffs ermitteln, so kann es zu Fehlern kommen, wenn, wie üblich, die aufgenommene Menge Kohlenstoff allein über die Abnahme der Zellzahl während der Freßversuche bestimmt wird. Die Größe dieser Verluste sollte daher in Freßversuchen mitbestimmt werden.

6. LITERATURVERZEICHNIS

- ALBERTI, G. & U. KILS (1980): The filtering basket of Euphausia superba. ICES 1980 L.54
- ANRAKU, M. & M. OMORI (1963): Preliminary survey of the relationship between feeding habits and the structure of the mouth parts of marine copepods. *Limnol. Oceanogr.* 8, 116-126
- BARKLEY, E. (1940): Nahrung und Filterapparat des Walkrebchens Euphausia superba Dana. *Z. Fisch.* 1, 65-156
- BOYD, C.M. (1976): Selection of particle sizes by filter-feeding copepods: A plea for reason. *Limnol. Oceanogr.* 21, 175-180
- BRÜCKEL, K. von (1981): The importance of nanoplankton within the pelagic Antarctic ecosystem. *Kiel Meeresforsch., Sonderh.* 5, 61-67
- CANNON, H.G. (1928): On the feeding mechanism of the copepods, Calanus finmarchicus and Diaptomus gracilis. *Brit. J. exp. Biol.* 6, 131-144
- CONOVER, R.J. (1978): Transformation of organic matter. In: Kinne, O. (Hrsg.): *Marine Ecology*. John Wiley & Sons, Chichester. Vol. 4, 221-499
- COWLES, T.J. & J.R. STRICKLER (1983): Characterization of feeding activity patterns in the planktonic copepods Centropages typicus Kroyer under various food conditions. *Limnol. Oceanogr.* 28, 106-115
- FRASER, F.C. (1936): On the development and distribution of the young stages of krill (Euphausia superba). *Discovery Rep.* 14, 3-192
- FROST, B.W. (1972): Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod Calanus pacificus. *Limnol. Oceanogr.* 17, 805-815
- FROST, B.W. (1977): Feeding behavior of Calanus pacificus in mixtures of food particles. *Limnol. Oceanogr.* 22, 472-491
- FRYXELL, G.A. & G.R. HASLE (1971): Corethron criophilum (Castracane), its distribution and structure. *Ant. Res. Ser.* 17, 335-346
- FRYXELL, G.A.; JOHANSEN, J.R. & G.F. DOUCETTE (1983): Phytoplankton cultures and collections around South Georgia. *Ant. J. U.S.* 1982 Rev. 17(5), 160-162

- GIFFORD, D.J.; BOHRER, R.N. & C.M. BOYD (1981): Spines on diatoms: Do copepods care? *Limnol. Oceanogr.* 26, 1057-1061
- GUILLARD, R.R. & J. RYHER (1962): Studies of marine planktonic diatoms. 1. Cyclotella nana Hustedt and Detonula confervacea (Cleve). *Gran. Can. J. Microbiol.* 8, 229-239
- HART, T.J. (1942): Phytoplankton periodicity in Antarctic surface waters. *Discovery Rep.* 21, 261-356
- HEMPEL, G. (1981): F.S. "Meteor"-Reise 56/4 - ANT III 5. Februar bis 10. März 1981. Fahrtbericht und Berichte der Arbeitsgruppen. Unveröff.
- HEMPEL, G. (1985): On the biology of polar seas, particularly the Southern Ocean. In: Gray, J.S. & M.E. Christiansen (Hrsg.): *Marine Biology of Polar Regions and Effects of Stress on Marine Organisms*. John Wiley & Sons Ltd., pp 3-33
- HEMPEL, G. & R.B. HEYWOOD (1982): Joint Biological Expedition on RRS John Biscoe, February 1982. *Ber. Polarforsch.* 5, 38 pp
- HEMPEL, I. & G. HEMPEL (1978): Larval krill (Euphausia superba) in the plankton and neuston samples of the German Antarctic Expedition 1975/76. *Meeresforsch.* 26, 206-216
- HEMPEL, I.; HEMPEL, G. & A. de C. BAKER (1979): Early life history stages of krill (Euphausia superba) in Bransfield Strait and Weddell Sea. *Meeresforsch.* 27, 267-281
- HUSTEDT, F. (1958): Diatomeen aus der Antarktis und dem Südatlantik. *Dtsch. Antarkt. Exped. 1938-39, Wiss. Ergebn. II, Lief. 2*, 103-191
- JØRGENSEN, C.B. (1983): Fluid mechanical aspects of suspension feeding. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 11, 89-103
- KAESTNER, A. (1967): *Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I. Wirbellose. 2. Teil.* Fischer Verlag, Stuttgart
- KILS, U. (1979): Schwimmverhalten, Schwimmleistung und Energiebilanz des antarktischen Krills, Euphausia superba. Ergebnisse der 2. deutschen Antarktis-Expedition des FFS "Walther Herwig" im Südsommer 1977/78. *Ber. Inst. Meereskunde Kiel* 65, 83 pp
- KILS, U. (1983): Swimming and feeding of Antarctic krill, Euphausia superba - some outstanding energetics and dynamics, some unique morphological details. *Ber. Polarforsch. Sonderh.* 4, 130-155

- KOEHL, M.A.R. & J.R. STRICKLER (1981): Copepod feeding currents: Food capture at low Reynolds number. *Limnol. Oceanogr.* 26, 1062-1073
- LANGE, R.H. & J. BLÖDORN (1981): *Das Elektronenmikroskop TEM + REM. Leitfaden für Biologen und Mediziner.* Thieme Verlag, Stuttgart, New York
- LOWNDES, A.G. (1935): The swimming and feeding of certain calanoid copepods. *Proc. Zool. Soc.* 105, 687-715
- MARR, J.W.S. (1962): The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). *Discovery Rep.* 32, 33-464
- MARSCHALL, H.-P. (1985a): Structural and functional analysis of the feeding appendages of krill larvae. In: Siegfried, W. R.; Condy, P.R. & R.M. Laws (Hrsg.): *Antarctic nutrient cycles and food webs.* Springer Verlag, Berlin, pp 346-354
- MARSCHALL, H.-P. (1985b): Development, swimming, and feeding of early life history stages of krill. *Ant. J. U.S.* 1984 Rev. 19(5), 136-138
- MARSCHALL, H.-P. & H.-J. HIRCHE (1984): Development of eggs and nauplii of *Euphausia superba*. *Pol. Biol.* 2, 245-256
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR (1955): On the biology of *Calanus finmarchicus*. VIII. Food uptake, assimilation and excretion in adult and stage V *Calanus*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 34, 495-529
- MARSHALL, S.M. & A.P. ORR (1956): On the biology of *Calanus finmarchicus* IX. Feeding and digestion in the young stages. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 35, 587-603
- MAUCLINE, J. (1980): The biology of Mysids and Euphausiids. In: Blaxter, J.H.S.; Russell, F.S. & M. Yonge (Hrsg.) *Advances in marine biology.* Academic Press, London. Vol. 18, 681 pp
- MAUCLINE, J. & L.R. FISHER (1969): The biology of Euphausiids. In: Russell, F.S. & M. Yonge (Hrsg.): *Advances in marine biology.* Academic Press, London. Vol. 7, 454 pp
- McCLATCHIE, S. & C.M. BOYD (1983): Morphological study of sieve efficiencies and mandibular surfaces in the Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40, 955-967
- NIVAL, P. & S. NIVAL (1976): Particle retention efficiencies of an herbivorous copepod, *Acartia clausii* (adult and copepodite stages) : Effects of grazing. *Limnol. Oceanogr.* 21, 300-308

- PAFFENHÖFER, G.-A.; STRICKLER, J.R. & M. ALCARAZ (1982): Suspension-feeding by herbivorous calanoid copepods: A cinematographic study. *Mar. Biol.* 67, 193-199
- PIATKOWSKI, U. (1983): Joint Biological Expedition on RRS "John Biscoe", February 1982 (II). Data of micronekton and zooplankton hauls. *Ber. Polarforsch.* 11, 40 pp
- PIATKOWSKI, U. & N. KLAGES (1983): German Antarctic Expedition 1980/81 with FRV "Walther Herwig" and RV "Meteor". First International BIOMASS Experiment. Data of micronekton and zooplankton hauls. *Ber. Polarforsch.* 15, 58 pp
- POULET, S.A. (1973): Grazing of on naturally occurring particulate matter. *Limnol. Oceanogr.* 18, 564-573
- POULET, S.A. (1974): Seasonal grazing of Pseudocalanus minutus on particles. *Mar. Biol.* 25, 109-123
- PRICE, H.J. & G.-A. PAFFENHÖFER (1984): Effects of feeding experience in the copepod Eucalanus pileatus: A cinematographic study. *Mar. Biol.* 84, 35-40
- PRICE, H.J. & G.-A. PAFFENHÖFER (in press): Perception of food availability by calanoid copepods. Plön Symposium Volume
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI, S. (1984): Krill larvae in the Atlantic sector of the Southern Ocean during FIBEX 1981. *Polar Biol.* 3, 141-147
- RICHMAN, S.; HEINLE, D.R. & R. HUFF (1977): Grazing by adult estuarine calanoid copepods of the Chesapeake Bay. *Mar. Biol.* 42, 69-84
- ROSENBERG, G.G. (1980): Filmed observations of filter feeding in the marine planktonic copepod Acartia clausii. *Limnol. Oceanogr.* 25, 738-742
- SCHLICHTING, H. (1982): Grenzschicht-Theorie. Verlag G. Braun, Karlsruhe.
- SCHNACK, S.B. (1975): Untersuchungen zur Nahrungsbiologie der Copepoden (Crustacea) in der Kieler Bucht. Dissertation Universität Kiel, 140 pp
- SCHNACK, S.B. (1982): The structure of the mouth parts of copepods in Kiel Bay. *Meeresforsch.* 29, 89-101
- SCHNACK, S.B. (1985): Feeding of Euphausia superba and copepod species in response to varying concentrations of phytoplankton. In: Siegfried, W. R.; Condy, P.R. & R.M. Laws (Hrsg.): Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Verlag, Berlin, pp 311-323

- STORCH, O. (1929): Analyse der Fangapparate niederer Krebse auf Grund von Mikro-Zeitlupenaufnahmen. *Biologia Generalis*, Bd. V, 1-62
- STORCH, O. & O. PFISTERER (1926): Der Fangapparat von *Diaptomus*. *Z. Vergl. Physiol.* 3, 330-376
- STRICKLER, J.R. (1982): Calanoid copepods, feeding currents, and the role of gravity. *Science* 218, 158-160
- STRICKLER, J.R. (1984): Sticky water: A selective force in copepod evolution. In: Meyers, D.G. & J.R. Strickler (Hrsg.): *Trophic interactions within aquatic ecosystems*. Westview Press Inc., Boulder. 187-239
- TURNER, J.T. (1978): Scanning electron microscope investigations of feeding habits and mouthpart structures of three species of copepods of the family Pontellidae. *Bull. Mar. Sci.* 28, 487-500
- TURNER, J.T. (1984): Zooplankton feeding ecology: contents of fecal pellets of the copepods *Temora turbinata* and *T. stylifera* from continental shelf and slope waters near the mouth of the Mississippi River. *Mar. Biol.* 82, 73-83
- ZIMMER, C. (1913): Untersuchungen über den inneren Bau von *Euphausia superba* Dana. *Zoologica* 67, 65-128

DANKSAGUNG

Mein erster Dank gilt Herrn Prof. Dr. Hempel für die großzügige Förderung und den Ansporn sowie die kritische Durchsicht meiner Arbeit, bei deren Anfertigung er mir großen Spielraum gewährte.

Frau Dr. Hempel, Frau Dr. Schnack, Herr Dr. Hirche und Herr Dr. Kils und meine Kollegen und Kommilitonen waren verständnisvolle Diskussionspartner und gaben mir vielerlei Anregung.

Herr Dr. Simonsen und Frau Hinz standen mir bei der Arbeit am Rasterelektronenmikroskop hilfreich zur Seite.

Allen Mitarbeitern des Alfred-Wegener-Instituts sei an dieser Stelle für vielfältige Hilfe gedankt.

Während der Expeditionen mit FS "Meteor" und RRS "John Biscoe" unterstützten mich Kollegen und Besatzungen bei meiner Arbeit. Die Wissenschaftler und das Stationspersonal auf "Palmer Station" sowie Kapitän Lennie und die Besatzung von RV "Hero" nahmen mich freundlich auf und unterstützten mich nach Kräften. Besonderen Dank schulde ich Dr. Hamner und Dr. Quetin für die vielen anregenden Diskussionen.

Die Studienstiftung des Deutschen Volkes hat mich während meiner Promotion ideell und finanziell gefördert.

Meinen Eltern schulde ich Dank dafür, daß sie mir durch ihre finanzielle Unterstützung mein Studium ermöglicht haben.

Zuletzt danke ich meiner Frau Sigrid für ihre tatkräftige Hilfe bei der Fertigstellung dieser Arbeit. Ihr Verständnis und ihre gute Laune haben wesentlich zum Gelingen der Arbeit beigetragen.

LEBENS LAUF

Am 1.10.1952 wurde ich, Hans-Peter Marschall, als Sohn des Offiziers Günther Marschall und seiner Ehefrau Edeltraut, geb. Land in Ludwigshafen/Rhein geboren.

Ostern 1959 wurde ich in Cuxhaven in die Volksschule eingeschult. 1964 wechselte ich zum Gymnasium an der Abendrothstraße, wo ich ab der 9. Klasse den mathematisch-naturwissenschaftlichen Zweig besuchte und im Mai 1973 die Reifeprüfung ablegte.

Im September 1973 begann ich die Berufsausbildung zum pharmazeutisch-technischen Assistenten an der Berufsfachschule Dr. von Morgenstern in Braunschweig. Diese Ausbildung beendete ich im März 1976 nach bestandener Prüfung.

Zum Sommersemester 1976 immatrikulierte ich mich an der Technischen Hochschule Braunschweig zunächst im Studiengang Chemie/Dipl. und wechselte im folgenden Wintersemester zum Studiengang Biologie/Dipl..

Nach der Diplom-Biologen-Vorprüfung im November 1978 ging ich zum Sommersemester 1979 an die Christian-Albrechts-Universität Kiel, wo ich mein Studium mit dem Hauptfach Biologische Meereskunde fortsetzte.

Im Februar/März 1981 nahm ich an einer Expedition in die Antarktis auf FS "Meteor" teil. Ein Jahr später war ich Mitglied der deutsch-britischen Antarktisexpedition mit RRS "John Biscoe".

Am 20.12.1982 erlangte ich das Diplom. Meine Diplomarbeit befaßte sich mit den Larvenstadien von *Meganyctiphanes norvegica* (M. Sars).

Seit dem 1.1.1983 bin ich Doktorand von Herrn Prof. Dr. G. Hempel und arbeite am Alfred-Wegener-Institut für Polarforschung in Bremerhaven. Von Januar bis März 1984 war ich Gastforscher auf der amerikanischen Antarktis-Forschungsstation "Palmer Station".

Vom 1.1.1983 - 31.12.1984 wurde ich als Promotionsstipendiat von der Studienstiftung des Deutschen Volkes gefördert.

Seit dem 9.10.1981 bin ich mit der Lehrerin Sigrid Marschall, geb. Baumgarten verheiratet.

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

Bremerhaven, den 24.5.1985

Folgende Hefte der Reihe „Berichte zur Polarforschung“ sind erschienen:

Verkaufspreis/DM

- * **Sonderheft Nr. 1/1981** – „Die Antarktis und ihr Lebensraum“
Eine Einführung für Besucher – Herausgegeben im Auftrag von SCAR
- Heft Nr. 1/1982** – „Die Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/1981“
zusammengestellt von Heinz Kohnen 11,50
- Heft Nr. 2/1982** – „Deutsche Antarktis-Expedition 1980/1981 mit FS ‚Meteor‘“
First International BIOMASS Experiment (FIBEX) – Liste der Zooplankton- und Mikronektonnetzfüge
zusammengestellt von Norbert Klages 10,-
- Heft Nr. 3/1982** – „Digitale und analoge Krill-Echolot-Rohdatenerfassung an Bord des Forschungsschiffes ‚Meteor‘“ (im Rahmen von FIBEX 1980/81, Fahrtabschnitt ANT III), von Bodo Morgenstern 19,50
- Heft Nr. 4/1982** – „Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81“
Liste der Planktonfänge und Lichtstärkemessungen
zusammengestellt von Gerd Hubold und H. Eberhard Drescher 12,50
- * **Heft Nr. 5/1982** – „Joint Biological Expedition on RRS ‚John Biscoe‘, February 1982“
by G. Hempel and R.B. Heywood
- * **Heft Nr. 6/1982** – „Antarktis-Expedition 1981/1982 (Unternehmen ‚Eiswarte‘)“
zusammengestellt von Gode Gravenhorst
- Heft Nr. 7/1982** – „Marin-Biologisches Begleitprogramm zur Standorterkundung 1979/80 mit MS ‚Polar-
sirkel‘ (Pre-Site Survey)“ – Stationslisten der Mikronekton- und Zooplanktonfänge sowie der Bodenfischerei
zusammengestellt von R. Schneppenheim 13,-
- Heft Nr. 8/1983** – „The Post-Fibex Data Interpretation Workshop“
by D. L. Cram and J.-C. Freytag with the collaboration of J. W. Schmidt, M. Mall, R. Kresse, T. Schwinghammer 10,-
- Heft Nr. 9/1983** – „Distribution of some groups of zooplankton in the inner Weddell Sea in summer 1979/80“
by I. Hempel, G. Hubold, B. Kaczmaruk, R. Keller, R. Weigmann-Haass 15,-
- Heft Nr. 10/1983** – „Fluor im antarktischen Ökosystem“ – DFG-Symposium November 1982
zusammengestellt von Dieter Adelung 23,-
- Heft Nr. 11/1983** – „Joint Biological Expedition on RRS ‚John Biscoe‘, February 1982 (II)“
Data of micronekton and zooplankton hauls, by Uwe Piatkowski 16,-
- Heft Nr. 12/1983** – „Das biologische Programm der ANTARKTIS-I-Expedition 1983 mit FS ‚Polarstern‘“
Stationslisten der Plankton-, Benthos- und Grundsleppnetzfüge und Liste der Probennahme an Robben
und Vögeln, von H. E. Drescher, G. Hubold, U. Piatkowski, J. Plötz und J. Voß 14,-
- * **Heft Nr. 13/1983** – „Die Antarktis-Expedition von MS ‚Polarbjörn‘ 1982/83“ (Sommercampagne zur
Atka-Bucht und zu den Kraul-Bergen), zusammengestellt von Heinz Kohnen
- * **Sonderheft Nr. 2/1983** – „Die erste Antarktis-Expedition von FS ‚Polarstern‘ (Kapstadt, 20. Januar 1983 –
Rio de Janeiro, 25. März 1983)“, Bericht des Fahrtleiters Prof. Dr. Gotthilf Hempel
- * **Sonderheft Nr. 3/1983** – „Sicherheit und Überleben bei Polarexpeditionen“
zusammengestellt von Heinz Kohnen
- Heft Nr. 14/1983** – „Die erste Antarktis-Expedition (ANTARKTIS I) von FS ‚Polarstern‘ 1982/83“
(in Vorbereitung)
- Sonderheft Nr. 4/1983** – „On the Biology of Krill *Euphausia superba*“ – Proceedings of the Seminar
and Report of the Krill Ecology Group, Bremerhaven 12. – 16. May 1983, edited by S. B. Schnack 75,-
- Heft Nr. 15/1983** – „German Antarctic Expedition 1980/81 with FRV ‚Walther Herwig‘ and RV ‚Meteor‘“ –
First International BIOMASS Experiment (FIBEX) – Data of micronekton and zooplankton hauls
by Uwe Piatkowski and Norbert Klages 22,50
- Sonderheft Nr. 5/1984** – „The observatories of the Georg-von-Neumayer Station“, by Ernst Augstein 8,-
- Heft Nr. 16/1984** – „FIBEX cruise zooplankton data“
by U. Piatkowski, I. Hempel and S. Rakusa-Suszczewski 19,-
- Heft Nr. 17/1984** – „Fahrtbericht (cruise report) der ‚Polarstern‘-Reise ARKTIS I, 1983“
von E. Augstein, G. Hempel und J. Thiede 29,-
- Heft Nr. 18/1984** – „Die Expedition ANTARKTIS II mit FS ‚Polarstern‘ 1983/84“,
Bericht von den Fahrtabschnitten 1, 2 und 3, herausgegeben von D. Fütterer 25,-
- Heft Nr. 19/1984** – „Die Expedition ANTARKTIS II, mit FS ‚Polarstern‘ 1983/84“,
Bericht vom Fahrtabschnitt 4, Punta Arenas–Kapstadt (ANT-II/4), herausgegeben von H. Kohnen 41,-
- Heft Nr. 20/1984** – „Die Expedition ARKTIS II des FS ‚Polarstern‘ 1984, mit Beiträgen des FS ‚Valdivia‘
und des Forschungsflugzeuges ‚Falcon 20‘ zum Marginal Ice Zone Experiment 1984 (MIZEX)“
von E. Augstein, G. Hempel, J. Schwarz, J. Thiede und W. Weigel 42,-