

**Zur Nahrungs- und Bewegungsphysiologie
von *Salpa thompsoni* und *Salpa fusiformis***

**On the Feeding and Locomotary Physiology
of *Salpa thompsoni* and *Salpa fusiformis***

Reinke, M.

Inhaltsverzeichnis

	Seite
Zusammenfassung Summary	
1. <u>Einleitung</u>	1
2. <u>Material und Methoden</u>	4
2.1. Biometrie.....	4
2.1.1. Material.....	4
2.1.2. Längen- und Gewichte.....	4
2.1.3. Aschefreies Trockengewicht.....	5
2.1.4. CN-Analyse.....	5
2.1.5. Kalorimetrie.....	5
2.1.6. Berechnungen.....	5
2.2. Bewegung.....	6
2.2.1. Tiermaterial.....	6
2.2.2. Versuchsaufbau.....	6
2.2.3. Filmaufnahmen.....	6
2.2.4. Meßapparatur für die elektromechanische Bewegungsmessung.....	8
2.2.5. Auswertung und Berechnung.....	10
2.2.5.1. Kurzzeitstudien.....	10
2.2.5.2. Langzeitstudien.....	13
2.3. Filtration.....	13
2.4. Respiration.....	16
2.4.1. Tiermaterial.....	16
2.4.2. Meßapparatur.....	16
2.4.3. Versuchsdurchführung.....	18
2.5. Unterwassergewicht.....	19
2.5.1. Tiermaterial.....	19
2.5.2. Versuchsaufbau und Versuchsdurchführung.....	19
3. <u>Ergebnisse</u>	21
3.1. Biometrie von <u>Salpa thompsoni</u>	21
3.1.1. Längen und Gewichtsmessungen.....	21
3.1.2. Einfluß der Konservierung in Formalin auf Längen- und Gewichtsmessungen.....	21
3.1.3. Aschefreies Trockengewicht, CN-Analyse und Kalorimetrie.....	23
3.1.5. Meßfehlerbestimmung.....	24

3.2	Ergebnisse der Bewegungsstudien an <u>Salpa thompsoni</u> und <u>Salpa fusiformis</u>	25
3.2.1	Ergebnisse der Kurzzeituntersuchungen.....	25
3.2.1.1.	Bewegungen der Blastozoiden.....	25
3.2.1.1.1.	Vorwärtsschwimmen unter Normalbedingungen.....	25
3.2.1.1.2.	Bewegungen unter Streßbedingungen.....	28
3.2.1.2.	Bewegung der Oozoiden.....	30
3.2.1.2.1.	Normales Vorwärtsschwimmen.....	30
3.2.1.2.2.	Bewegung unter Streßbedingungen.....	32
3.2.2.	Ergebnisse der Langzeitbeobachtungen.....	34
3.2.2.1.	Systematische Einteilung der Bewegungsmuster und ihre Verteilung bei den Langzeitversuchen.....	34
3.2.2.2.	Schubkraft, Arbeit und gepumptes Volumen.....	40
3.3.	Schwimgeschwindigkeiten von <u>Salpa thompsoni</u> und <u>Salpa fusiformis</u>	42
3.4.	Ergebnisse der Filtrationsversuche an <u>Salpa thompsoni</u> ...	43
3.4.1.	Filtrations-Stunden-Volumen (FSV).....	43
3.5.	Ergebnisse der Respirationmessung bei <u>Salpa thompsoni</u> ..	45
3.6	Unterwassergewicht von <u>Salpa fusiformis</u>	48
4.	<u>Diskussion</u>	49
4.1.	Biometrie.....	49
4.1.1.	Standardlängen und Gewichte.....	49
4.1.2.	Kohlenstoff- und Energiegehalt.....	50
4.1.2.1.	Aschefreies Trockengewicht (AFTG).....	51
4.1.2.2.	CHN-Gehalte und C/N-Verhältnisse.....	52
4.1.2.3.	Energiegehaltsbestimmung durch Kalorimetrie.....	53
4.2.	Bewegungsstudien am Einzeltier.....	55
4.2.1.	Analyse des Bewegungsablaufes.....	55
4.2.2.	Vergleich der Vorschubkräfte bei den verschiedenen Bewegungsformen.....	55
4.2.2.1.	Vorschubkraft und Wasserwiderstand.....	56
4.2.2.2.	Vorschubkraft und Geschwindigkeiten.....	58
4.2.2.3.	Energieverbrauch durch Schwimmen und spezifische Transportarbeit.....	59

	Seite
4.2.3.	Bewegungsverhalten über längere Zeiträume..... 62
4.2.3.1.	Bewegungsmuster..... 62
4.2.3.2.	Bewegungsfrequenzen..... 63
4.3.	Vergleich von Pumpvolumen und Filtrationsvolumen..... 65
4.3.1.	Das Pump-Stunden-Volumen (PSV)..... 65
4.3.2.	Verhältnis von Filtrations-Stunden-Volumen (FSV) zum Pump-Stunden-Volumen (PSV)..... 66
4.4.	Respiration..... 68
4.4.1.	Respiration bei Ruhe und beim Schwimmen..... 68
4.4.2.	Vergleichende Respirationbetrachtung..... 70
4.5	Unterwassergewicht 71
4.6.	<u>Salpa thompsoni</u> und ihre Bedeutung als Einzeltier, als Aggregation und in der ökologischen Gemeinschaft.... 73
4.6.1.	<u>Salpa thompsoni</u> , <u>Euphausia superba</u> und antarktische Copepoden im Vergleich ihrer Biomasse und physio- logischen Leistungen der Filtration, Atmung und Bewegung des Einzeltieres..... 73
4.6.2.	Die Salpenaggregationen..... 75
4.6.3.	<u>Salpa thompsoni</u> in den verschiedenen Zonen der Antarktis und in der Subantarktis..... 77
4.6.3.1.	Subantarktis und nördliche Zone der Antarktis..... 77
4.6.3.2.	Intermediäre Zone der Antarktis..... 79
6.	<u>Literaturverzeichnis</u> 80
7.	<u>Tabellenanhang</u> 86

Zusammenfassung

Nach einer einführenden biometrischen Untersuchung habe ich mich in der vorliegenden Arbeit ausführlich mit dem Bewegungsverhalten von Salpa thompsoni beschäftigt. Die Biomechanik des Pumpvorganges in ihrer Bedeutung für Schwimmen und Filtration, und der damit verbundene Sauerstoff- und Energieverbrauch, sowie die Vertikalbewegung mit Hilfe der Dichteänderung wurden experimentell untersucht.

1. Die hochsignifikante Korrelation ($\alpha > 0.95$) aller biometrischen Parameter (Gesamtlänge, Körperlänge, Nucleuslänge, Feucht- und Trockengewicht, aschefreies Trockengewicht, Kohlenstoff-, Stickstoff- und Energiegehalt) untereinander lieferte eine allgemein gültige Korrelationsmatrix für Umrechnungen und Vergleiche. Die Relation von aschefreiem Trockengewicht zu Ascherest von 30 % zu 70 % ist, ebenfalls wie der geringe absolute Kohlenstoffgehalt des Einzeltieres von 10 % vom Trockengewicht, für gelatinöses Plankton charakteristisch.
2. Die statischen Vorschubkräfte einzelner Blastozoiden und Oozoiden von Salpa thompsoni wurden über eine speziell konstruierte elektromechanische Meßapparatur untersucht.
 - 2.1. Bei hoher zeitlicher Auflösung wurde der Verlauf der statischen Vorschubkräfte während eines Bewegungszyklus analysiert. Bei allen Individuen konnten Normal-, Flucht- und Rückwärtsschwimmen beobachtet werden. Jede Bewegung wurde in Einsaug- (Ingestions-)phase und Ausstoß- (Egestions-)phase unterteilt, die jeweils einen Beitrag zum Vorschub lieferten. Die Kräfte der Vorschubbewegungen bei der Normalbewegung stiegen im Quadrat der Körperlänge. Sie lagen in der Größenordnung von 0.5 mN bei einem 2.5 cm langen Tier und bei 3.1 mN bei einem 6 cm langen Tier. Im Bewegungsablauf konnten keine Unterschiede zwischen Salpa thompsoni und Salpa fusiformis festgestellt werden.
 - 2.2. Bei geringerer zeitlicher Auflösung wurden die Bewegungsmuster analysiert und die pro Stunde gepumpte Wassermenge errechnet. Sechs verschiedene Bewegungsmuster wurden beschrieben:
 1. regelmäßige schnelle Bewegungen (Frequenz > 40 Schläge min^{-1})
 2. Regelmäßige langsame Bewegungen (Frequenz ≤ 40 Schläge min^{-1})
 3. Regelmäßige Bewegungen abwechselnd mit hoher (> 40) und niedriger (≤ 40) Frequenz
 4. Regelmäßige Bewegungen in Gruppen mit jeweils ca. 4-5 Schlägen
 5. Unregelmäßige Bewegungen
 6. Rückwärtsbewegungen

Das pro Stunde gepumpte Wasservolumen (Pump-Stunden-Volumen) stieg mit dem Quadrat der Körperlänge. Die gepumpten Volumina lagen bei einem 2.5 cm langen Blastozoid von Salpa fusiformis bei 1.1 Liter pro Stunde, bei einem Blastozoid gleicher Länge von Salpa thompsoni bei 0.6 Liter pro Stunde.

3. Die pro Stunde filtrierte Wassermenge (Filtrations-Stunden-Volumen) der Blastozoiden von Salpa thompsoni wurde in geschlossenen Behältern über die Zehrungsrate von Algen (Isochrysis galbana) bestimmt. Das Filtrations-Stunden-Volumen zeigte eine sehr hohe Varianz. Es wurde gezeigt, dass das Pump-Stunden-Volumen wahrscheinlich die bessere Abschätzung für die filtrierte Wassermenge im freien Wasser ist.
4. Die spezifische Respirationsrate lag bei Blastozoiden von Salpa thompsoni zwischen 0.153 und 0.268 mg O₂ pro g Trockengewicht und Stunde. Die Respiration stieg bei Normalbewegung gegenüber dem Ruhestoffwechsel um mehr als das 3-fache an. Die Schwimmeffizienz als prozentualer Anteil der Schwimmleistung an der zugeführten chemischen Energie betrug etwa 8 %.
5. Blastozoiden und Oozoiden von Salpa fusiformis waren in der Lage durch Ionenaustausch mit dem sie umgebenden Meerwasser ihr Unterwassergewicht bis zu 3 mg pro Tier zu verändern. Die möglichen Auswirkungen für die Vertikalwanderung bei Salpa thompsoni wurden diskutiert.

Summary

In the present study biometrics of Salpa thompsoni and motile behaviour of Salpa thompsoni and Salpa fusiformis were investigated.

1. All biometric parameters (total length, body length, nucleus length, wet and dry weight, ash free dry weight and content of carbon, nitrogen and energy) were highly correlated ($\alpha \leq 0.05$), resulting in a general conversion matrix. Low content of carbon ($< 10\%$ of dry weight) and relation of ash free dry weight to ash ($\approx 3:7$) characterize the gelatinous plankton.
2. Static thrust of tethered single blastozoids and oozoids was measured electromechanically with highly sensitive strain gauges (10^{-4} N).
 - 2.1. Thrust was continuously analysed with high resolution during a motile cycle. All individuals showed normal, escape and reverse swimming. Each motile cycle was divided into ingestion and egestion phases, both contributing to propulsion. Thrust of normal swimming increased with square of body length, for instance 0.5 mN of 2.5 cm body length, 3.1 mN of 6 cm body length.
 - 2.2. Frequency patterns of movement were analysed and volume of pumped water per hour estimated. Movement was characterized by six distinct patterns:
 1. regular high frequency pumping (frequency > 40 beats per minute)
 2. regular low frequency pumping (frequency ≤ 40 beats per minute)
 3. regular pumping changing between high and low frequency
 4. regular pumping in groups of ca. 4-5 beats
 5. irregular pumping
 6. reverse movementVolume of water pumped per hour increased with square of body length. The Mediterranean species Salpa fusiformis pumped more water per hour (1.1-liter per hour, blastozoid 2.5 cm body length, 14° Celsius) than the Antarctic species Salpa thompsoni (0.6 l per hour, blastozoid 2.5 cm body length, 0° Celsius) because of higher frequency pumping.
3. Volume of water filtered (Salpa thompsoni) was estimated via consumption of algal cells (Isochrysis galbana) in 1-liter-containers. The results varied highly and were generally lower than those of pumped water.
4. Specific respiration rates of blastozoids of Salpa thompsoni were measured within 0.153 and 0.268 mg O_2 per gramm dry weight and hour. Efficiency of swimming was calculated as 8% of used chemical energy.
5. Blastozoids and Oozoids of Salpa fusiformis were able to change their under water weight up to 3 mg per animal by ionic regulation. The effect on vertical migration is discussed.

1. Einleitung

Die antarktischen Salpen Salpa thompsoni, Salpa gerlachei und Thlea racovitzai sind die einzigen stenothermen Kaltwasserarten der Thaliaceen (VAN SOEST 1975).

FOXTON (1961) unterteilte die bis dahin einheitliche Art Salpa fusiformis mit der Varietät Salpa fusiformis aspera über meristische (Anzahl der Muskelfasern in den Körpermuskeln) und morphologische Kriterien in die beiden antarktischen Arten S. thompsoni FOXTON und S. gerlachei FOXTON, sowie in die nichtantarktischen Arten S. fusiformis CUVIER und S. aspera CHAMISSO.

S. thompsoni und S. fusiformis sind einander so ähnlich, daß sie nur nach Anfärbung der Körpermuskeln und Auszählen der Muskelfasern unterschieden werden können.

Das Verbreitungsgebiet der Art S. thompsoni liegt circumpolar zwischen der subtropischen Konvergenz und 70°S. S. gerlachei ist auf die hohen pazifischen Breiten südlich 70°S beschränkt. Thlea racovitzai wird circumpolar südlich der antarktischen Konvergenz mit Schwerpunkt im atlantischen und indischen Sektor angetroffen (FOXTON 1971).

Salpen sind in ihrer ökologischen Bedeutung Opportunisten. Extrem hohe Wachstums- und Vermehrungsraten ermöglichen es ihnen, günstige Nahrungsbedingungen schneller als andere Herbivore zu nutzen. HERON (1972), HERON und BENHAM (1984) maßen an der tropischen Art Thalia democratica in der australischen Bucht stündliche Wachstumsraten bis zu 20 % der Körperlänge. Sie konnten zeigen, daß ein vollständiger Generationswechsel innerhalb von zwei Tagen abgeschlossen werden konnte.

Alle Salpenarten zeichnen sich durch stellenweise extrem hohe Konzentrationen aus, die über eng begrenzten Flecken ("Patches", Ø 3-5 km (HARDY und GUNTHER 1935)) aber auch über große Gebiete verteilt sind. PIATKOWSKI (1985) fand in der Scotia See maximale Dichten von Salpa thompsoni bis zu 41 000 Individuen pro m² in den oberen 200 m der Wassersäule. BERNER (1967) berichtet über eine Aggregation von Thalia democratica westlich von Süd-Kalifornien (USA) im Jahre 1950. Diese bedeckte ein Gebiet von 3 500 Quadratmeilen (≈ 12 000 km²) mit einer durchschnittlichen Konzentration von 19 250 Salpen pro m² bis zu einer Tiefe von 70 m.

Die Bedeutung der Salpen als Kohlenstoffproduzenten ist in neuerer Zeit mehrfach unter dem Aspekt des vertikalen Transportes organischen Kohlenstoffs aus der euphotischen Zone in die Tiefsee behandelt worden (WIEBE et al. 1979, SILVER and BRULAND 1981, BRULAND and SILVER 1981, MADIN 1982). Aggregationen von Salpa aspera liefern dem Tiefseepilankton und der benthischen Fauna täglich mehrere mg C pro m² und sind damit in der Lage, den täglichen Energiebedarf der Tiefseefauna voll zu decken (WIEBE et al. 1979).

Salpen sind erfolgreiche Filtrierer mit großen Filtrationsvolumina und feinmaschigen Filtrationsapparaten (HARBISON und GILMER 1976, HARBISON und McALLISTER 1979, DEIBEL 1982b, MULLIN 1983, MADIN und CETTA 1984). HARBISON und GILMER (1976) maßen bis über 100 ml pro min bei 6 cm langen Blastozoiden von Pegea confoederata. MULLIN (1983) zeigte, daß Partikel ab 1 µm Größe von Thalia democratica filtriert wurden. Salpenaggregationen können so einen Großteil des verfügbaren Phytoplanktons in kurzer Zeit "abgrasen" (FRASER 1962).

Eine anatomische Besonderheit der Salpen bzw. der pelagischen Tunicaten allgemein ist die direkte Kombination von Fortbewegung und Fressen durch eine spezielle Form des Strahlantriebes. Dieser unterscheidet sich von dem Strahlantrieb anderer Organismen, z.B. der pelagischen Tintenfische (JOHNSON et al. 1972) dadurch, daß das Wasser durch die Mundöffnung einströmt und durch Muskelkraft (bzw. Zilienschlag bei den Pyrosomen, BONE und TRUEMAN 1983) aus der Afteröffnung ausgestoßen wird.

Bei den Salpen wechseln geschlechtliche (kettenförmige Blastozoiden) und ungeschlechtliche Generation (solitäre Oozoiden) im Lebenszyklus ab (CHAMISSO (1819)).

Die Bewegungen der Salpen lassen sich in die des Einzeltieres und die der Kette einteilen. Das Einzeltier (Oozoid und einzelnes Blastozoid) schwimmt mit rhythmischen Pumpbewegungen. Dabei lösen Ruhepausen die Phasen dauernden Pumpens ab. Die Salpenkette zeigt trotz unabhängiger individueller Rhythmen eine gleichmäßige, elegante Gesamtbewegung. Mit der nervösen Steuerung der Muskulatur und der Koordination der Bewegung haben sich MACKIE und BONE (1977) beschäftigt.

Für eine Kette wie für ein Individuum werden die Verhaltensänderungen durch chemische, thermische, photische und taktile Reize hervorgerufen. Jüngere Ketten reagieren empfindlicher als ältere. Die Informationsübertragung in der Kette erfolgt durch ekto- und endodermale Reizleitung. Beide Reizleitungsarten sind bei älteren Ketten schwächer ausgeprägt und verlieren sich teilweise vollständig (MACKIE und BONE 1977).

Innerhalb der Familie der Salpen kennen wir Arten mit täglicher Vertikalwanderung (z. B. Salpa fusiformis, Salpa aspera) und ohne diese (z.B. Pegea confoederata, Salpa cylindrica, HARBISON und CAMPENOT 1979). Von den antarktischen Salpen zeigt nur Salpa thompsoni eine ausgeprägte tägliche Vertikalwanderung von über 200 m am Tag (REINKE 1980). Für diese Wanderungen wird viel Energie aufgewandt (TORRES 1974). Für S. fusiformis haben BONE et al. (1984) eine erste Abschätzung gegeben.

Sowohl Einzeltiere als auch Salpenketten können in den Bewegungs- pausen unter der Wasseroberfläche hängend, am Boden liegend oder im Wasser schwebend verharren. Diesen Zustand des Schwebens können sie durch Änderung ihres spezifischen Gewichtes über den Ausschluß von Sulfat-Ionen aus dem gelatinösen Mantel (ROBERTSON 1949, DENTON und SHAW 1962) regulieren.

Gleichzeitig mit der Pumpbewegung erfolgt eine unspezifische Filtration. Im Gastralraum der Salpen wird vom Endostyl ein Schleimnetz

produziert (IHLE 1958), durch das das Wasser passieren muß. SILVER und BRULAND (1981) zeigen in rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen der Kotballen von Salpa maxima netzartige Strukturen mit einer Maschenweite von $1.9 \times 0.2 \mu\text{m}$, die als Reste des Schleimfilters interpretiert werden.

Über die Filtration von S. thompsoni fehlen bisher Informationen, lediglich von HUNTLEY et al. (1985) liegt eine Kurznotiz mit der stündlichen Filtrationsleistung von 1 Liter eines 11 cm langen Blastozoides vor.

Die vorliegende Arbeit ist eine Analyse der Pumpvorganges in seiner Bedeutung für die Bewegung und Filtration von Salpa thompsoni und Salpa fusiformis.

Sie gliedert sich in fünf Abschnitte:

1. Biometrie

Die biometrischen Untersuchungen an S. thompsoni liefern Größe und Streuung sowie Umrechnungsfaktoren (Korrelationsmatrizen) für alle biometrischen Untersuchungen untereinander (Nucleuslänge, Körperlänge, Gesamtlänge, Volumen, Trockengewicht, aschefreies Trockengewicht, Kohlenstoff-, Stickstoff- und Energiegehalt) und den Einfluß verschiedener Konservierungsmethoden auf einige dieser Grunddaten.

2. Bewegung

Das Bewegungsverhalten einzelner Blastozoide und Oozoide von Salpa thompsoni und Salpa fusiformis wird mit einer speziell konstruierten elektromechanischen Meßapparatur untersucht.

- a) Kurzzeitstudien dienen zur Erfassung des Ablaufes einer Einzelbewegung, sowie der Größe der Schubkräfte, der Pumpvolumina, der Arbeit und der Leistung unter "Normal-" und Streßbedingungen,
- b) Langzeitstudien zur Erfassung und Systematisierung von Bewegungsmustern, Arbeit und Pumpvolumen.

3. Filtration

Die filtrierte Wassermenge der Blastozoide von S. thompsoni wird über die Zehrungsrate von Algen bestimmt.

4. Respiration

Die Schwimmleistung und die Schwimmeffizienz von Blastozoiden von S. thompsoni wird über die Respiration in Ruhe und bei normaler Schwimmaktivität ermittelt.

5. Unterwassergewicht

Das spezifische Gewicht wird über die Änderung des Unterwassergewichtes von S. fusiformis im Zeitverlauf untersucht.

2. Material und Methoden

2.1. Biometrie

2.1.1. Material

Biometrische Grunddaten wurden an 80 Blastozoiden und 20 Oozoiden von Salpa thompsoni ermittelt.

50 Blastozoide stammten von der Antarktis-Expedition mit FS "Meteor" 1980-81 (Station 465: 60°57.1'S, 54°54.5W am 28.2.1981; Hol 69, PIATKOWSKI und KLAGES 1982) aus dem Schließnetz RMT 8+1 (BAKER et al. 1973). Weitere 20 Oozoide und 30 Blastozoide wurden aus der Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Islands) aus 1 m² Ringtrawlholms am 15. und 19. Februar 1984 aus 30 m Tiefe gewonnen.

Das Tiermaterial von FS "Meteor" wurde nach der Längenmessung einzeln eingeschweißt und schockgefroren. Ebenso wurden die Oozoide aus der Admiralty Bay nach Längenmessung und zusätzlicher Wägung behandelt. Die Lagerungstemperatur des Gefrierungsgutes betrug -25°C.

Die Blastozoide aus der Admiralty Bay wurden nach der Vermessung und Wägung einzeln in 4 % Formol-Seewasser konserviert.

2.1.2. Längen- und Gewichtsmessungen

Alle Individuen wurden lebend in einem durchsichtigen Behälter mit einer Meßplatte in frischem Seewasser über einer Lichtquelle vermessen. Drei Standardlängen - Gesamtlänge, Körperlänge und der Durchmesser des kugelförmigen Verdauungstraktes (Nucleus) - wurden nach FOXTON (1966) gewählt und auf den unteren Millimeter bzw. beim Nucleus auf den unteren 1/10 mm erhoben. Der Meßfehler (95% Vertrauensbereich einer Einzelmessung) wurde mit:

- ± 3.4 mm bei der Gesamtlänge,
- ± 2.8 mm bei der Körperlänge und
- ± 0.034mm bei der Nucleuslänge angenommen (REINKE 1980).

Alle Gewichtsbestimmungen erfolgten auf vorgewogenem Aluminiumpapier auf einer elektronischen Analysenwaage (Sartorius MP16) auf 0.1 mg genau.

Zur Bestimmung des Feuchtgewichtes wurde das frische und das in Formol konservierte Material nach 15 sec Lagerung auf trockenem Filterpapier (REINKE 1980) gewogen. Die Wägung des Frostmaterials erfolgte ohne Vorbehandlung im gefrorenen Zustand.

Zur Trockengewichtsbestimmung wurden alle Proben vor der Wägung in einer Gefriertrocknungsanlage (Christ Type Alpha) bei einer Plattentemperatur von +40 °C und einem Druck von 0.05 mbar getrocknet.

Bei der Feucht- und Trockengewichtsbestimmung wurde der Meßfehler durch Doppelmessungen bestimmt und, bei Normalverteilung der Differenzen, mit dem t-Test für Paardifferenzen (SACHS 1984) errechnet.

Die Längen und Feuchtgewichte wurden bei den in Formalin konservierten Blastozoiden (aus der Admiralty Bay 1984) zur Messung des Einflusses der Konservierung nach 15-monatiger Lagerung erneut bestimmt. Die prozentualen Abweichungen zwischen erster und zweiter Messung wurden errechnet, zur Normalisierung winkeltransformiert ($\tilde{x} = \arcsin(x/100)$) (SACHS 1984) und mit dem t-Test für Paardifferenzen ($\alpha=0.05$) nach Prüfung auf Normalverteilung (R/S-Test, SACHS 1984) ausgewertet.

2.1.3. Aschefreies Trockengewicht

Zur Ermittlung des aschefreien Trockengewichtes wurde eine Fraktion (n=33) des getrockneten Tiermaterials in einem Muffelofen (Typ Heraeus MR170E) bei 500°C 48 Stunden verascht. Eine Zweitmessung an 19 Proben nach weiteren 24 Stunden zeigte die vollständige Veraschung und erlaubte die Bestimmung des Meßfehlers (SACHS 1984).

2.1.4. CHN-Analyse

Eine weitere Fraktion (n=32) wurde der CHN-Analyse in einem Carlo Erba-Elemental-Analysator unterzogen. Dazu wurde ca. 1 mg Substanz auf einer Sartorius µg-Waage auf Zinnfolie ausgewogen. Als CHN-Standard diente CHNO-Standard der Fa. Carlo Erba. 17 Doppelmessungen erlaubten die Berechnung des Meßfehlers.

2.1.5. Kalorimetrie

An weiteren 19 Fraktionen der Blastozoiden wurde auf einem Phillipson Microbombcalorimeter der Energiegehalt bestimmt (PHILLIPSON 1964). Der hohe Ascheanteil wurde durch Zugabe von ca. 30% Benzoesäurestandard (Riedel de Haën) kompensiert. 19 Mehrfachbestimmungen erlaubten die Kalkulation des Meßfehlers.

2.1.6. Berechnungen

Zur Erstellung der Korrelationsmatrizen wurden für die Längen-, Gewichts-, CHN- und Kalorimetriewerte Korrelationsanalysen durchgeführt. Je nach Fragestellung wurde die lineare bzw. Potenzkorrelation gerechnet.

Da bei den Berechnungen der Regressionskoeffizienten in diesem Fall auch die abhängige Variable einem Fehler unterliegt, hätten die Ausgleichsgeraden z.B. nach der Bartlett Methode (BARTLETT 1949) bestimmt werden müssen. Da sich aber auf Grund der hohen Korrelation die

resultierenden Geraden nur unwesentlich von denen der Methode der kleinsten Quadrate unterscheiden, konnte letztere in dieser Arbeit zur Auswertung gewählt werden.

Die Korrelations- und Regressionsanalysen wurden mit Hilfe des Programmpaketes 'Scientific Subroutines Package' der Fa. Digital Equipment auf einem Kleinrechner (PDP11/23) der gleichen Firma durchgeführt.

2.2. Bewegung

2.2.1. Tiermaterial

Die Blastozoiden von Salpa thompsoni stammten aus der Admiralty Bay (Februar 1984), die Blastozoiden und Oozoiden der nahe verwandten Art Salpa fusiformis aus der Bucht von Villefranche-sur-mer, Frankreich, Mittelmeer (April 1985).

2.2.2. Versuchsaufbau für die kontinuierliche elektromechanische Bewegungsaufzeichnung

Unter Normalbedingungen wird im folgenden die Hälterung bei 0°C Wassertemperatur von S. thompsoni und bei 14°C von S. fusiformis bei dauernder Frischwasserzufuhr im Dunkeln verstanden.

Für die Kurzzeitversuche wurden 7 Läufe von je ca. 3 Stunden und für die Langzeitversuche 6 Läufe von je 8 - 30 Stunden durchgeführt (Tabelle 2.2.1., 2.2.2.). Die Kurzzeitstudien erfolgten bei Normalbedingungen im Dunkeln (5 Läufe) und bei Streßbedingungen im grellen Licht (1000 Watt-Filmleuchte Kaiser Typ 3049) (2 Läufe). Die Langzeitstudien wurden nur bei Normalbedingungen im Dauerdunkel durchgeführt.

Da in dieser Meßvorrichtung die Salpe fixiert war (Kap.2.2.4.), wurden Schwimmgeschwindigkeiten gesondert mit einer Stoppuhr bestimmt.

2.2.3. Filmaufnahmen

Die Kurzzeitversuche unter Streßbedingungen wurden gleichzeitig mit einer SUPER 8 - Kamera (NIZO 2056, 36 Bilder sec⁻¹) in Macro-Zeitraffertechnik aufgenommen.

Die Filmaufnahmen dienten zur Bewegungsanalyse und zur Berechnung der Fläche der Egestionsöffnung.

Tabelle 2.2.1.: Überblick über die Kurzzeitstudien der Bewegung, Versuchsthematik, Versuchsbedingungen und Größenklassen der Versuchstiere (Blastozoid und Oozoid von Salpa fusiformis und Salpa thompsoni).

Versuchsdauer für alle Läufe t=120 min
 Versuchsbedingungen: Dauerdunkelheit und konstante Wassertemperatur 14°C bei Salpa fusiformis 0°C bei Salpa thompsoni
 Streßbedingungen: grelles Licht (1000lx)

Salpa fusiformis
Blastozoid (aus einer Kette)

Lauf Nr.	Anzahl Tiere	Körperlänge (cm)	Versuchsbedingung S= Streß N= Normal
1	2	2.5	S
2	3	2.5	N

Salpa thompsoni
Blastozoid

Lauf Nr.	Anzahl Tiere	Körperlänge (cm)	Versuchsbedingung S= Streß N= Normal
3	1	6.1	N
4	1	5.8	N

Salpa fusiformis
Oozoid

Lauf Nr.	Anzahl Tiere	Körperlänge (cm)	Versuchsbedingung S= Streß N= Normal
5	1	5.5	S
6	3	3.7, 4.1, 4.2	N
7	3	4.1, 4.3, 4.4	N

Tabelle 2.2.2.: Überblick über die Langzeitstudien der Bewegung, Versuchsthematik, Versuchsdauer und Größenklassen der Versuchstiere (Blastozoid und Oozoid von Salpa fusiformis und Salpa thompsoni).

Salpa fusiformis
Blastozoid (aus einer Kette)

Lauf Nr.	Anzahl Tiere	Körperlänge (cm)	Versuchsdauer (h)
8	3	0.95	9
9	3	1.10	20
10	3	2.51	31

Salpa thompsoni
Blastozoid

Lauf Nr.	Anzahl Tiere	Körperlänge (cm)	Versuchsdauer (h)
11	1	6.1	13
12	1	5.8	9

Salpa fusiformis
Oozoid

Lauf Nr.	Anzahl Tiere	Körperlänge (cm)	Versuchsdauer (h)
13	3	4.1, 4.4, 4.5	21

2.2.4 Meßapparatur für die elektromechanische Bewegungsmessung.

Für die Läufe unter Normalbedingungen wurden die Tiere in zylindrischen Plexiglasaquarien (0.4 Liter, Eigenkonstruktion) fixiert. Die Läufe unter Streßbedingungen und zum Filmen wurden in einem 10 Liter Plexiglas-Aquarium (35 x 18 x 20 cm) durchgeführt.

Die freigesetzten Kräfte pumpender Salpen wurden durch Federdehnung erfaßt. Dazu wurde ein Tier an einer Edelstahlblatfeder befestigt, deren Dehnung mittels eines Dehnungsmeßstreifens (DMS) (Hottinger Baldwin Meßtechnik Typ LY11 3/120) über einen Verstärker (Eigenbau) auf einem x-t Schreiber (Linseis Typ 7040) aufgezeichnet wurde (Abb.2.2.1.). Die Dehnung der Feder war gemäß dem Hook'schen Gesetz proportional zur einwirkenden Kraft.

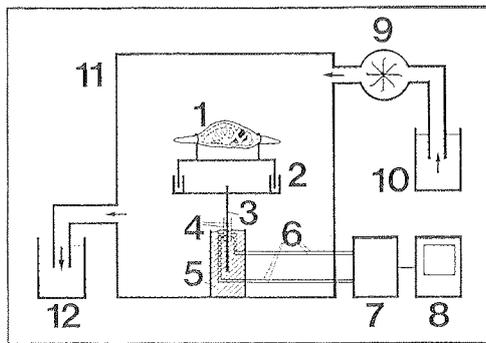


Abbildung 2.2.1.:

Übersicht über den Versuchsaufbau der elektromechanischen Messung und Filmung der Salpen am Beispiel eines Blastozoids

- 1 Versuchstier
- 2 Befestigung des Tieres an der Meßapparatur (s. Abb. 2.2.2.)
- 3 Edelstahlblatfeder in Seitenansicht
- 4 Dehnungsmeßstreifen
- 5 PVC Zylinder mit Polyesterharz gefüllt
- 6 Seewasserbeständige Kabelverbindung
- 7 Verstärker
- 8 Analogschreiber
- 9 Pumpe
- 10 Seewasserzufluß
- 11 Aquarium
- 12 Seewasserabfluß

Dehnungsmeßstreifen sind elektrische Widerstände, deren Widerstandswert sich linear mit Druck- bzw. Zugbelastung ändert. Auf jeder Seite der Blattfeder war auf gleicher Höhe ein Dehnungsmeßstreifen mit Schnellklebstoff (X60[®], Hottinger Baldwin Meßtechnik) befestigt (Abb. 2.2.3.). Mit Hilfe einer Brückenschaltung (Abb. 2.2.4.) konnten auch sehr geringe Dehnungen der Feder gemessen werden. In der verwendeten Apparatur konnten Kräfte bis zu 10^{-4} N ($\approx 0.01g$) erfaßt werden. Die

Empfindlichkeit lag damit um eine Zehnerpotenz über den freigesetzten Kräften.

Vor und nach jedem Lauf wurde die Meßapparatur mit Hilfe von vorgewogenen 0.1g Gewichten geeicht.

Die Tiere wurden mit einer Klammer aus rostfreiem WIPLA-Draht so befestigt, daß ihr Bewegungsablauf möglichst wenig beeinträchtigt wurde. Blastozoiden und Oozoiden wurden in unterschiedlichen, den Körperformen angepaßten Vorrichtungen fixiert (Abb.2.2.2.).

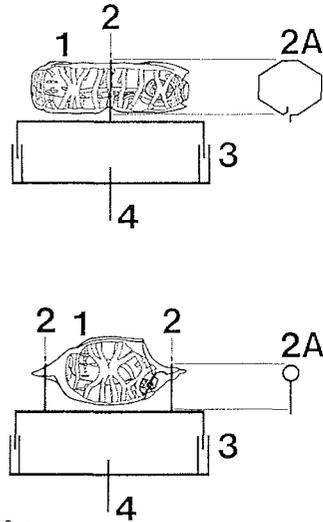


Abbildung 2.2.2.:

Unterschiedliche Befestigungs-konstruktion aus WIPLA-Draht für Oozoiden (oben) und Blastozoiden (unten) für die elektro-mechanische Bewegungsmessung

- 1 Versuchstier
- 2 Befestigungsschleife aus WIPLA-Draht (\varnothing 9 mm) in der Seitenansicht
- 2A im Querschnitt
- 3 Steckverbindungen aus WIPLA-Röhrchen Draht (Innen \varnothing 9 mm)
- 4 Edelstahlblatfeder

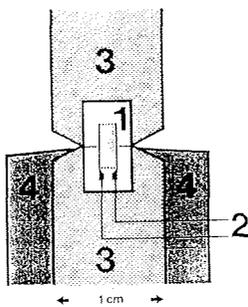


Abbildung 2.2.3.:

Detailansicht der elektromechanischen Meßaufnahmestelle an der Edelstahlblatfeder

- 1 Dehnungsmeßstreifen
- 2 elektrische Verbindungen
- 3 Edelstahlblatfeder
- 4 PVC-Zylinder mit Kunstharzfüllung

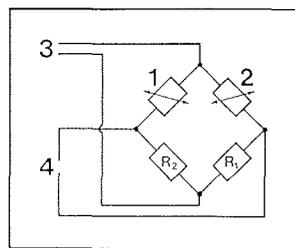


Abbildung 2.2.4. : Schaltprinzip der Brückenschaltung

- 1 Dehnungsmeßstreifen (DMS) Nr.1
- 2 DMS Nr.2
- 3 Ableitung zum Verstärker, Meßstrom
- 4 Zuleitung vom Verstärker, konstante Wechselspannung mit 500 Hz, $R_1=R_2$ Widerstände von je 1k Ohm (1%)

2.2.5. Auswertung und Berechnung

Vorschubkraft, Pumpvolumen, -arbeit und -leistung wurde aus den kontinuierlichen Schreiberaufzeichnungen sowie der Abmessungen der Versuchstiere errechnet.

Die Abmessungen der Versuchstiere wurden gemäß Kapitel 2.1.2. gewonnen. Die Größe der Egestionsöffnung wurde bei S. thompsoni sofort nach dem Versuch vermessen, bei S. fusiformis aus Filmaufnahmen bestimmt. Bei der Berechnung wurde vorausgesetzt, daß die Egestionsöffnung annähernd kreisrund und über die gesamte Zeitdauer der Egestion gleich groß war.

2.2.5.1. Kurzzeitstudien

Auswertung

Für die Ablaufanalyse wurde eine Vorlaufgeschwindigkeit des Analschreibers von 1.66 cm sec^{-1} gewählt.

Die Originalschriebe wurden photographisch verzerrungsfrei auf das Dreifache vergrößert. Für die Berechnungen wurden alle Strecken digitalisiert.

Hierzu wurden die Kurven mit einer Glasfibrerupe (Hewlett Packard) eines Digitalisierers (Hewlett Packard 7475A) abgefahren und alle Punkte im Abstand entsprechend einer Zeitspanne von 15 msec auf den Rechner übertragen und gespeichert. Bei jedem analysierten Ausschnitt der Bewegungsschriebe wurden so ca. 800 diskrete Wertepaare gewonnen.

Die Werte wurden nach einem Verfahren der Zeitreihenanalyse mit einem Tiefpaßfilter geglättet, um kleinräumige zufällige Schwankungen zu beseitigen (CHATFIELD 1979):

$$y(t) := \sum_{r=-q}^{+q} a_r y(t+r) \text{ mit } a_r = \binom{2q}{r} 0.5^{2q}$$

und $\sum a_r = 1$

- q = Gewichtungsfaktor
- r = Zählvariable
- a_r = Binomialkoeffizient
- t = Zeit
- y(t) = Wert von y zur Zeit t
- y(t+r) = Wert von y zur Zeit t+r

Am Beispiel eines Bewegungszyklus (Abb.2.2.5) wird gezeigt, wie die rechnerische und zeichnerische Auswertung der Schreiberausschnitte erfolgte:

Die durchgezogene Linie entspricht der Original-Schreiberlinie und somit der Weg-Zeit-Funktion der Blattfeder. Da nach dem Hook'schen Gesetz ($F(t) = D \cdot x(t)$, $F(t)$ = Kraft, D = Federkonstante, $x(t)$ = Federweg) jede Dehnung eine bestimmte Kraft erfordert, entspricht die durchgezogene Linie ebenfalls der Zeitfunktion der Kräfte, die an der Blattfeder angreifen.

Es handelt sich hierbei einerseits um die Kraft, die das Versuchstier auf die Feder ausübt, andererseits um die Rückstellkraft der Feder. Beide Kräfte überlagern sich im Bewegungszyklus zu einer Funktion.

Die einfach gestrichelte Linie (— · — · —) entspricht der ersten Ableitung der Orginalkurve, also der Geschwindigkeits-Zeit-Funktion ($v(t)=ds/dt$). Die doppelt gestrichelte Linie (— — — — —) entspricht der zweiten Ableitung, also der Beschleunigungs-Zeit-Funktion ($a(t)=dv/dt$).

Die erste für die Auswertung wichtige Stelle ist das Maximum (S) der Weg-Zeit-Funktion zum Zeitpunkt (t_e), da an dieser Stelle die maximale Auslenkung der Feder besteht, also die maximale Vorschubskraft vom Versuchstier auf sie ausgeübt wird. Zu diesem Zeitpunkt ist die Feder-geschwindigkeit Null (v), und die Beschleunigung nimmt einen Extremwert an (a_e).

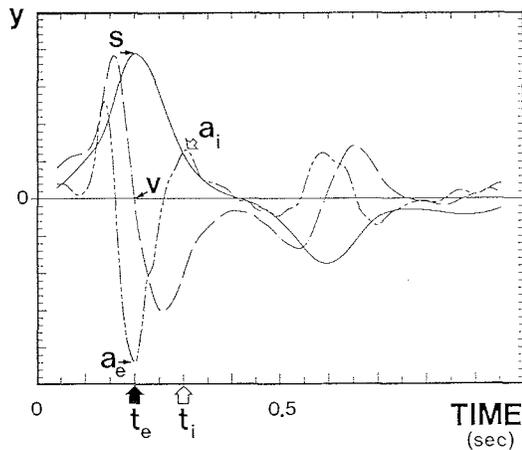


Abbildung 2.2.5.:

Auswertungsverfahren für die vom Versuchstier an der Blattfeder ausgeübten Kräfte am Beispiel eines Bewegungszyklus eines Oozoids von *Salpa fusiformis* (vergl. Abb.3.2.7.)

(— · — · —) Weg-Zeit-Funktion \equiv Dehnungs-Zeit-Funktion
 \equiv Kraft-Zeit-Funktion

(— · — · —) Geschwindigkeits-Zeit-Funktion
 (1. Ableitung der Weg-Zeit-Funktion)

(— — — — —) Beschleunigungs-Zeit-Funktion
 (2. Ableitung der Weg-Zeit-Funktion)

Beschreibung des Auswertungsverfahrens in Kapitel 2.2.5.1.

Die zweite für die Auswertung wichtige Stelle ist der folgende Extremwert (Maximum) der Beschleunigungs-Zeit-Funktion (a_i) zum Zeitpunkt (t_i). Nach dem Gesetz $F= M \cdot a$ (Kraft=Masse•Beschleunigung) wirkt hier wiederum eine maximal auslenkende Kraft auf die Feder ein. Diese wirkt der Rückstellkraft der Feder entgegen und zeigt, zu welchem Zeitpunkt das Versuchstier im Bewegungszyklus eine weitere vorwärtstreibende Kraft ausübt.

Berechnungen

Im folgenden sind die Berechnungen aus der Weg-Zeitfunktion zusammengestellt:

Egestionsdauer und Ingestionsdauer:

Zeitintervall der Egestion (Pumpen) und der Ingestion (Auffüllen);
gemessen vom Beginn bis zum Maximum, Maßeinheit (sec).

Schubkraft:

Die Schubkraft wurde nach folgendem Rechenschema ermittelt:

- 1) Bestimmung der Federkonstanten (D)
Quotient aus Eichgewicht (gemessen als Kraft F in Newton (N)) und des Schreiber-Ausschlages (x) in Meter (m):
 $D = F/x$
Maßeinheit ($N\ m^{-1}$).
- 2) Kraft als Funktion der Zeit (F(t))
 $F(t) := D \cdot x(t)$ (Hook'sches Gesetz)
Maßeinheit ($(N) \equiv kg\ m\ sec^{-2}$).

Gastralrauminnendruck:

Druck (P), der notwendig ist um die Vorschubkraft zu erhalten:

$$P(t) := F(t)/A$$

Maßeinheit (Pascal (Pa) $\equiv N\ m^{-2}$)

Wassergeschwindigkeit:

Durchschnittliche Wassergeschwindigkeit (U(t)) des Egestionsstrahls, die durch den Druck P(t) bei der Dichte ρ des Wassers erzeugt wird:
(Bernoulli Gleichung):

$$U(t) := \sqrt{2 P(t) / \rho}$$

Maßeinheit ($m\ sec^{-1}$)

Pumpvolumen je Bewegungszyklus

Menge des ausströmenden Wassers V(t) im Zeitraum t_0 bis t_1 :

$$V(t) := A \int_{t_0}^{t_1} U(t) dt$$

Maßeinheit (m^3)

Pumparbeit:

Arbeit, die an dem ausgepumpten Wasser verrichtet wurde als Funktion der Zeit (W(t)):

$$W(t) := \int F(t) U(t) dt$$

Maßeinheit ($(J) \equiv N\ m$)

Die Menge des gepumpten Wassers pro Fortbewegungsimpuls wurde für eine ideale Flüssigkeit ohne Viskosität berechnet. Die Reibungsverluste des Wassers bewirken eine Unterschätzung des gepumpten Wasservolumens,

der Pumparbeit und -leistung. Der Fehler ist aber klein, da wegen der im Verhältnis zum Durchmesser der Egestionsöffnung hohen Ausströmgeschwindigkeit (hohe Reynold'sche Zahl), viskose Prozesse nur eine geringe Rolle spielen.

Für die Berechnungen wurden auf einem Kleinrechner (PDP11, Digital Equipment) spezielle Programme entwickelt.

2.2.5.2. Langzeitstudien

In den Langzeitstudien wurden typische Bewegungsmuster der Tiere über den Tag beobachtet und in systematische Gruppen eingeteilt. Die Bewegungen wurden hierzu mit einer Geschwindigkeit von 5 cm min^{-1} auf dem Schreiber aufgezeichnet. Bei dieser Geschwindigkeit konnte sowohl die Schubkraft (analog Kap. 2.2.5.1.) errechnet, als auch Anzahl der Bewegungen durch Auszählung der Maxima bestimmt werden.

Die pro Stunde gepumpte Wassermenge (V_h) wird berechnet aus:
Egestionsvolumen $V(t)$ und Anzahl (n) der Pumpvorgänge
pro Stunde
 $V_h := V(t) \cdot n$
Maßeinheit ($\text{m}^3 \text{h}^{-1}$)

2.3. Filtration

Die von Blastozoiden von S. thompsoni filtrierte Wassermenge wurde über Zehrungsraten von Algen in geschlossenen 1-Liter-Behältern bestimmt.

Als Futter eignete sich der in einer f/2 Nährlösung (GUILLEARD und RHYTHER 1962) kultivierte Nordsee-Dinoflagellat Isochrysis galbana, der bei Temperaturen um den Gefrierpunkt überlebt, sich jedoch nicht mehr teilt (ELBRÄCHTER pers. Mitt.). Seine Form ist ellipsoid mit einem Hauptdurchmesser von ca. $15 \mu\text{m}$ und einem Nebendurchmesser von ca. $10 \mu\text{m}$.

Durch Auswertung von rasterelektronenmikroskopischen (SEM) Aufnahmen von Kotballen von S. thompsoni wurden zunächst die Größen unverdaulicher Partikel bestimmt. In den Kotballen wurden kleinste Teilchen bis $3 \mu\text{m}$ beobachtet (Abb.2.3.1.). Isochrysis galbana ($\emptyset 15 \times 10 \mu\text{m}$) wird also durch das Schleimnetz von S. thompsoni gefangen.

Das Filtrationsvolumen errechnet sich aus der Verminderung der Partikelzahl innerhalb des geschlossenen Behälters durch ein Tier. Als Filtrations-Stunden-Volumen (FSV) ("filtration rate") wird im folgenden das Filtrationsvolumen pro Stunde verstanden.

Der Versuch wurde als vollständig randomisierte Blockanlage mit 3 Tierlängen, 3 Algenkonzentrationen und zwei Temperaturen mit drei

Wiederholungen durchgeführt. Die Abhängigkeit des FSV von Tierlänge, Temperatur und Partikelkonzentration wurde geprüft.

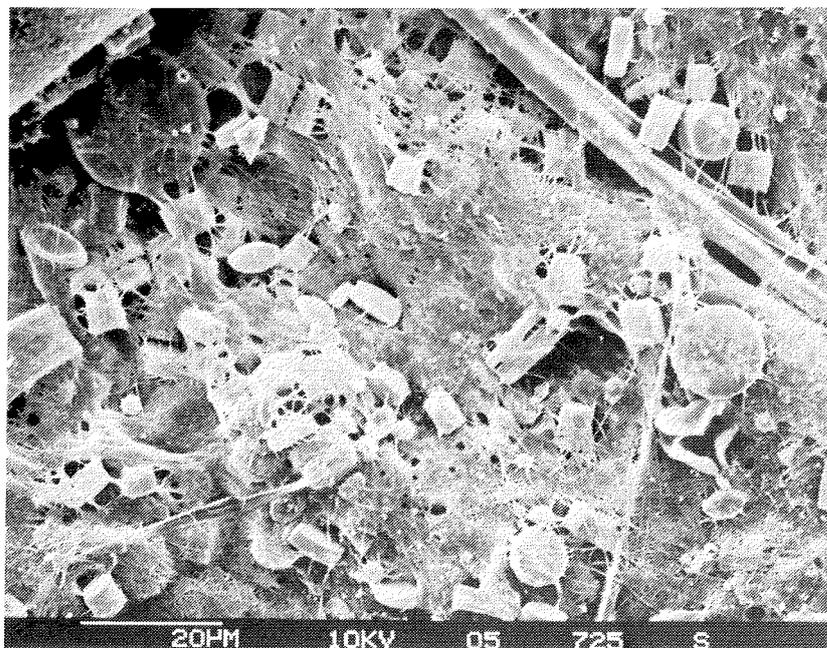


Abbildung 2.3.1.:

Rasterelektronenmikroskopische (SEM) Aufnahme des Kotballen eines Blastozoides von *Salpa thompsoni* mit unzerstörten Diatomeen und netzartigen Strukturen (mit freundlicher Genehmigung von Dr. WEFER)

Dazu wurden in 2 Kühlschränken mit unterschiedlicher Temperatur je 12 1-Liter-Kautexflaschen mit je einem Tier derart aufgestellt, daß jede Kombination aus Länge und Partikelkonzentration und je ein Standard (ohne Tier) bei jeder Temperatur vorhanden war. So ergaben sich pro Versuch 24 Versuchseinheiten (Abb.2.3.2. und Tab.2.3.1.).

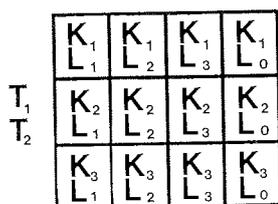


Abbildung 2.3.2.:

Vollständig randomisierte Blockanlage für Fütterungsversuche. Zusammenstellung eines Blocks jeder Algenkonzentration (K_1, K_2, K_3) und jeder Tierlänge (L_1, L_2, L_3), sowie eines Leergewichtes (ohne Tier L_0) in allen möglichen Kombinationen.

Eine Versuchseinheit besteht aus zwei Blöcken bei zwei verschiedenen Temperaturen (T_1, T_2).

Tabelle 2.3.1.: Körperlängen, Temperaturen und Ausgangskonzentrationen bei dem Versuch über die Filtration von *Salpa thompsoni* an dem Dinoflagellat *Isochrysis galbana*

Wiederholung	Größenklassen (L-Körper) (cm)			Temperaturen (°C)		Algenkonzentrationen (Anzahl ml ⁻¹)		
	GKL 1	GKL 2	GKL 3	T 1	T 2	KONZ 1	KONZ 2	KONZ 3
1	1.6	3.4	4.7	5.6	-0.7	352	1087	4446
2	1.6	3.0	4.1	3.2	-1.1	340	1381	3520
3	2.0	3.0	4.4	3.5	-1.9	389	1093	3459
Durchschnitt	1.7	3.1	4.4	4.1	-1.2	360	1187	3808

Zu Beginn, nach 2 und nach 4 Stunden wurde je eine 20 ml Probe mit einer Pipette aus jedem Gefäß entnommen und in 2 % Formol fixiert.

Die Blastozoiden wurden nach jedem Versuch vermessen. Es wurden, soweit möglich, alle Tiere einer Größenklasse aus einer Kette entnommen, um ein möglichst homogenes Material zu erhalten.

Die Algenproben wurden nach 3 min Färbung mit Acridinorange (Fa. Merck) und Filtration von 20 ml auf einem mit Sudanschwarz gefärbten Polykarbonatfilter (Nucleopore, 25 mm, Porenweite 0,2 µm) unter einem Zeiss M16 Mikroskop mit einer Epifluoreszenzanlage (ZIMMERMANN et al. 1978) ausgewertet. Gezählt wurde bei 250-facher Vergrößerung in einem Zählraster von 0.281 mm². Jeder Filter wurde halbiert und getrennt ausgezählt, um Effekte einer Ungleichverteilung zu erfassen.

Der zufällig ausgesuchte Testwert im 2. Block des Filtrationsversuchs wurde mit der theoretischen Verteilung (Poissonverteilung, CASSIE 1962) verglichen. Auf dem 10 % Niveau (α) ließ sich kein Unterschied nachweisen, so daß sich eine Abweichung der tatsächlichen Verteilung von der Poissonverteilung nicht beweisen läßt.

Werden pro Stichprobe 200 Algen gezählt, so liegt der 95 % Vertrauensbereich für die Grundgesamtheit zwischen 171 und 229 Algen pro Teilfläche (SACHS 1984).

Bei der Berechnung des Filtrations-Stunden-Volumens (FSV) wurde davon ausgegangen, daß die zahlenmäßige Abnahme an Algenzellen $n(t)$ innerhalb des geschlossenen 1 Liter Behälters proportional zum Bestand ist:

$$\frac{dn}{dt} = -z \cdot n(t) \quad n(t) = \text{Anzahl der Algenzellen pro ml zur Zeit } t$$

$z = \text{Proportionalitätsfaktor}$

Die Lösung erfolgte mit einem Differentialansatz 1. Ordnung (ANDERSON 1985):

$$\ln \frac{n(t_1)}{n(t_2)} = -z(t_2 - t_1) \quad \text{also}$$

t_1 = Zeitpunkt des Versuchsbeginns
 t_2 = Zeitpunkt des Versuchsendes
 $(t_2 - t_1)$ = Versuchsdauer in Stunden

$$z = \ln \frac{n(t_2)}{n(t_1)} \cdot \frac{1}{(t_2 - t_1)}$$

Das FSV errechnet sich dann nach:

$$\text{FSV} = V \cdot z \quad V = \text{Behältervolumen (1 Liter)}$$

Für beide Versuchsperioden (Dauer je 2 Stunden) wurden die Volumina berechnet. Die Meßwerte nach einem Verfahren von BOX und COX (1964) nach Linder (1979) transformiert und varianzanalytisch auf der Universitätsrechenanlage PDP10 mit dem Programmpaket 'SPSS 9' ausgewertet.

2.4. Respiration

Die Respiration von S. thompsoni (Blastozoiden) wurde über die Sauerstoffzehrung in geschlossenen Behältern gemessen und der Einfluß von Aquariengröße, Licht und Tierlänge auf die Atmung getestet.

2.4.1. Tiermaterial

Die Tiere wurden mit einem 1 m² Ringtrawl aus 20-25 m Tiefe der Admiralty Bay gefischt und bis zum Versuchsbeginn in einem 300-l-See-wasseraquarium zwischengehalten. Die Versuche begannen 4 bis 5 Stunden nach dem Fang. Für die Versuche wurden nur vitale, unbeschädigte Individuen verwandt.

2.4.2 Meßapparatur

Die Meßapparatur ist in Abbildung 2.4.1. schematisch dargestellt. Je zwei zylinderförmige Aquarien à 0.4 und 14 Liter wurden mit ultrafiltriertem Wasser (Sartorius Druckfiltrationsgerät 16277, Ø 293 mm, 0.4 µ Polycarbonatfilter) gefüllt, mehrere Stunden belüftet und mit DANVOSS Aggregaten gekühlt. Die Temperatur des Wasserbades wurde über Kontaktthermometer auf 1°C ± 0.25°C geregelt.

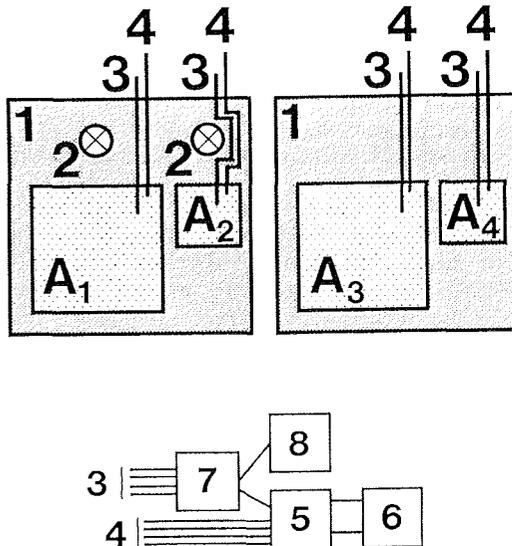


Abbildung 2.4.1.:

Schematische Übersicht über den Versuchsaufbau bei der Respirationmessung an Blastozoiden von *Salpa thompsoni*.

A₁, A₃ 14.0-Liter-Aquarien mit 13-16 Tieren besetzt
 A₂, A₄ 0.4-Liter-Aquarien mit einem Tier besetzt

- 1 Wasserbad zur Erhaltung einer konstanten Temperatur in den Versuchsaquarien
- 2 Beleuchtung mit einer Niedervoltlampe 60 Lux.
- 3 Sauerstoffmeßsonden mit Kabel zum Meßgerät (7)
- 4 Thermistoren mit Kabel zur Datenerfassungseinheit (5)
- 5 Datenerfassungseinheit mit Datenbus zum Mikrorechner (6), Analog-Digital-Wandler für die analogen Spannungen aus dem Sauerstoffmeßgerät (7) und Widerstandsmesser für die Thermistoren (3)
- 6 Mikrorechner zur Steuerung der Datenerfassungseinheit und zur Berechnung und Speicherung der Temperatur- und Sauerstoffmeßwerte
- 7 4-Kanal-Sauerstoffmeßgerät mit analogem Spannungsausgang
- 8 4-Kanal x-t-Analogschreiber

In jedem Aquarium wurde über Thermistoren (Hewlett Packard Typ 44007) die Temperatur erfaßt. Eine Datenerfassungseinheit (Hewlett Packard 3431A) maß den Widerstandswert der Thermistoren und übertrug den digitalen Wert an einen Kleinrechner (PDP11, Digital Equipment).

Der Sauerstoffpartialdruck wurde über ein Eschweiler 4-Kanal-Sauerstoffmeßgerät mit Polarisationselektroden gemessen. Die analogen Spannungen am Ausgang des Meßgerätes wurden durch die Datenerfassungseinheit digitalisiert und ebenfalls an den Kleinrechner übertragen.

Der Rechner steuerte die zeitliche Abfolge der Messungen und speicherte die Rohdaten. Zur Datenerfassung und Datenauswertung dienten eigene Programme. Die Berechnung des Sauerstoffgehaltes erfolgte in Anlehnung an HITCHMANN (1978).

Vor und nach jedem Lauf wurde eine 0 % und 100 % Kalibrierung der O₂-Sonden durchgeführt.

Die 0 % Kalibrierung erfolgte in gesättigter Natriumsulfid (Na₂SO₃) Lösung, die 100 % Kalibrierung in luftgesättigtem Meerwasser. In Vor- und Nachläufen wurde der Eigenbedarf der Sonden und die Blindatmung getestet. In keinem Fall konnte eine meßbare Abnahme festgestellt werden.

Während der Versuche befanden sich die Aquarien im Wasserbad in einem mattschwarz lackierten, lichtdicht abgeschirmten Behälter. Je zwei Aquarien wurden mit einer Niedervolt-Lampe (12V) beleuchtet. Die Helligkeit an der Oberfläche der Aquarien betrug ca. 60 lux.

2.4.3. Versuchsdurchführung

Die kleinen Aquarien wurden mit je einem Tier, die großen mit 13-16 Tieren besetzt. Tabelle 2.4.1. zeigt Volumina der Aquarien sowie Anzahl, Längen- und Trockengewichte der Individuen bei den beiden Versuchsläufen. Es wurde darauf geachtet, daß die Tiere in einem Aquarium möglichst jeweils aus einer Kette stammten, andernfalls wurden Tiere ähnlicher Länge gewählt. Die Durchschnittslängen der Tiere in beiden Versuchsläufen unterschieden sich signifikant.

Tabelle 2.4.1.: Volumina der Aquarien bei den Respirationsversuchen, sowie Längen und Gewichte der Versuchstiere (Blastozoiden von Salpa thompsoni)

1. Versuchslauf				
Aquarien Nr.	Volumen (Liter)	Anzahl Tiere	Körperlänge (mm)	Trockengewicht (10 ⁻³ g)
1	0.393	1	26	68
2	13.990	16	23.4±1.2	829
3*	0.389	1	26.5	70
4*	14.000	14	25.4±1.1	909

2. Versuchslauf				
Aquarien Nr.	Volumen (Liter)	Anzahl Tiere	Körperlänge (mm)	Trockengewicht (10 ⁻³ g)
1	0.393	1	38.0	175
2	13.980	14	34.5±2.7	1968
3*	0.389	1	38.0	173
4*	13.990	13	34.6±3.3	1798

*) verdunkelte Aquarien

Der Verbrauch an Sauerstoff wurde in mg O₂ pro g Trockengewicht und Stunde berechnet (spezifischer Sauerstoffverbrauch). Die Auswertung erfolgte varianzanalytisch, um den Einfluß von Aquariengröße und Licht zu prüfen. Wegen der geringen Zahl der Wiederholungen wurde ein Signifikanzniveau von $\alpha=0.10$ gewählt.

Die Gesamtmittelwerte beider Versuchsläufe wurden auf Unterschiede (t-Test) geprüft, um den Einfluß der Individuenlänge abzuschätzen.

2.5. Unterwassergewicht

Die Änderung des Unterwassergewichtes Salpa fusiformis über die Zeit wurde mit einer speziell konstruierten Aufhängevorrichtung elektronisch gemessen.

2.5.1. Tiermaterial

Die Blastozoiden und Oozoiden von Salpa fusiformis stammten aus der Bucht von Villefranche-sur-mer (April 1985). Nach dem Fang (1 m² Ringtrawl mit einem ca. 5-l-Aquarium als Netzbecher) wurden die Tiere bis zum Versuchsbeginn maximal 4 Stunden in einem 500-l-Seewasseraquarium zwischengehärtet.

2.5.2. Versuchsaufbau und Versuchsdurchführung

Das Unterwassergewicht der Salpen wurde in zwei Läufen mit Blastozoiden 24 und 36 Stunden lang und in einem Lauf mit einem Oozoid 24 Stunden lang kontinuierlich registriert.

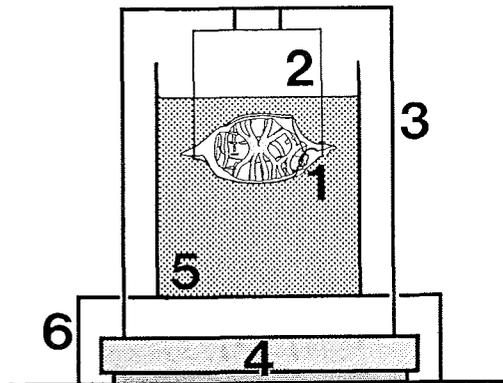


Abbildung 2.5.1.:

Schematische Übersicht über den Versuchsaufbau bei der kontinuierlichen Messung des Unterwassergewichtes an Blastozoiden von Salpa fusiformis

- 1 Blastozoid von Salpa fusiformis
- 2 Befestigung des Tieres an der Meßapparatur (s. Abb.2.2.2.)
- 3 "Dreibein", das auf der Waagschale (4) steht
- 4 Waagschale einer elektronischen Analysenwaage
- 5 Wassergefäß, das außerhalb der Waagschale abgestützt ist (6)
- 6 Abstützung des Wassergefäßes (5)

Im Versuchsverlauf wurden die Tiere alle 15 Minuten gewogen. Dabei wurde die Wägung jeweils fünfmal wiederholt und Mittelwert und Standardabweichung bestimmt.

Die Versuche erfolgten bei 14°C im temperaturkonstanten Raum bei Dauerdunkel.

Für die Untersuchung wurden die Tiere in einer Halterung analog der Abbildung 2.2.2. befestigt. Diese Halterung wurde an einem "Dreibein" fixiert, das auf der Waagschale einer elektronischen Analysenwaage (SARTORIUS MP16) stand. Die Salpe hing in einem Wassergefäß, das außerhalb der Waagschale abgestützt war und nicht mitgewogen wurde (Abb. 2.5.1.).

Die Zeitsteuerung und Protokollierung der Wägungen erfolgte mit einem programmierbaren Taschenrechner (Hewlett Packard 41CV).

3. Ergebnisse

3.1. Biometrie von Salpa thompsoni

3.1.1. Längen- und Gewichtsmessungen

Die Längenhäufigkeitsverteilung der Blastozoiden und Oozoiden von *S. thompsoni* vor dem Einfrieren ist in Abb. 3.1.1. dargestellt.

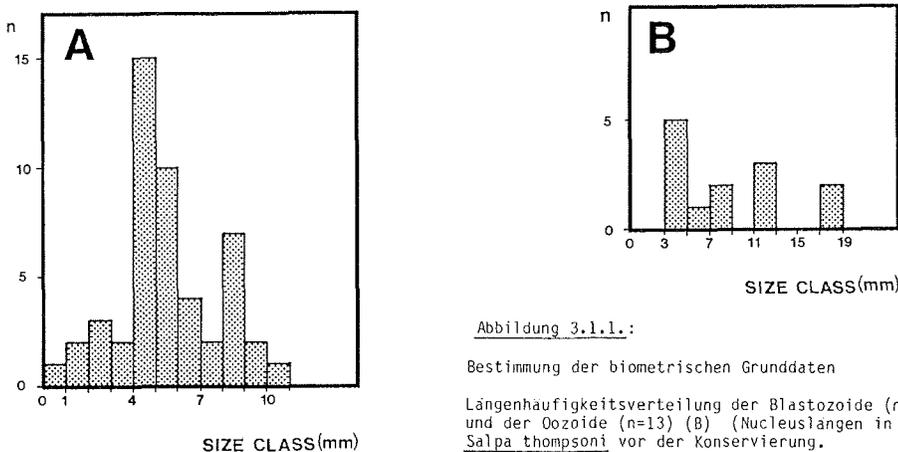


Abbildung 3.1.1.:

Bestimmung der biometrischen Grunddaten

Längenhäufigkeitsverteilung der Blastozoiden (n=49) (A) und der Oozoiden (n=13) (B) (Nucleuslängen in mm) von *Salpa thompsoni* vor der Konservierung.

Alle Standardlängen - Gesamtlänge, Körperlänge und Nucleuslänge - der Blastozoiden und Oozoiden sind hochsignifikant miteinander korreliert ($\alpha < 0.05$). Ebenso zeigen die logarithmierten Feucht- und Trockengewichte mit den logarithmierten Längen einen direkten linearen Zusammenhang ($\alpha < 0.05$) (Potenzregression) (Anhang: Tab.1.-Tab.4.)

3.1.2. Einfluß der Konservierung in Formalin auf Längen- und Gewichtsmessungen

Einfluß auf Längen und Feuchtgewicht

Alle Tiere wurden durch die Formalinkonservierung signifikant kleiner und leichter ($\alpha < 0.05$). Die Abnahmen betragen für

die Gesamtlänge 6.2%,
die Körperlänge 14.9 %,
die Nucleuslänge 9.9 % und
das Feuchtgewicht 50.2 %.

In Tabelle 3.1.1. sind die Ergebnisse aller Doppelmessungen vor und nach 15-monatiger Lagerung in Formol aufgeführt.

Tabelle 3.1.1.: Einfluß einer 15 monatigen Konservierung in 4% Formol-Seewasser auf die Längen- und Feuchtgewichtsbestimmung bei den Blastozoiden von *Salpa thompsoni*

S = statistisch signifikant auf dem vorgegebenen α Niveau
 NS = statistisch nicht signifikant auf dem vorgegebenen α Niveau

Parameter	Anzahl Doppel-messungen	Mittelwert und Standard-abweichung der transformierten Differenzen vor und nach der Konservierung	Test auf Nichtnormal verteilung (R/S-Test) SACHS(1984)	Mittlere Ab-weichung in % des Aus-gangsmaßes	95% Vertrauens-bereich	t-Test auf signifikante Unterschiede der Mittel-werte $\alpha=0.05$
Gesamtlänge	28	14.4 ± 4.41	NS	6,2	0.9-15.6	S
Körperlänge	28	22.7 ± 5.54	NS	14,9	4.1-30.9	S
Nucleuslänge	28	18.4 ± 5.83	NS	9,9	1.4-25.0	S
Feuchtgewicht	28	45.1 ± 4.89	NS	50.2	33.5-67.0	S

Einfluß auf das Trockengewicht

Beim Vergleich der Koeffizienten aus der Regression vom Feuchtgewicht der auf das Trockengewicht bei den tiefgefrorenen und formalinkonservierten Proben, zeigten die tiefgefrorenen Tiere bei gleichem Feuchtgewicht einen signifikant höheren Anteil an Trockensubstanz. ($\alpha < 0.05$) (Abb.3.1.2.). Bei einem Feuchtgewicht von einem Gramm beträgt das Trockengewicht eines formalinkonservierten Tieres nur etwa 20% dessen eines tiefgefrorenen. Bei 4 Gramm Feuchtgewicht sind es etwa 65%.

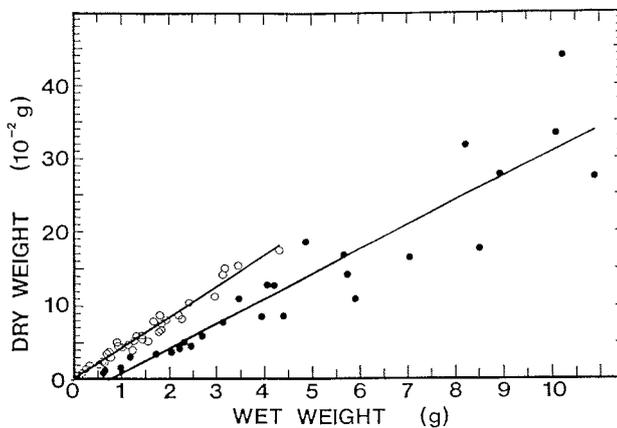


Abbildung 3.1.2.: Einfluß der Konservierung auf das Trockengewicht.

Abweichende lineare Regression von Feucht- und Trockengewicht der tiefgefrorenen (—○—) und der formalinkonservierten (—●—) Blastozoiden von *Salpa thompsoni* ($\alpha < 0.05$). Die Feuchtgewichte wurden vor, die Trockengewichte wurden nach der Konservierung bestimmt.

Regressionanalyse der tiefgefrorenen Blastozoiden:

$$W_T = 0.88 \cdot 10^{-3} + 0.041 W_F \quad (n=38, r=0.98, \alpha < 0.05)$$

Regressionanalyse der formalinkonservierten Blastozoiden:

$$W_T = -0.17 \cdot 10^{-1} + 0.062 W_F \quad (n=27, r=0.97, \alpha < 0.05)$$

W_T = Trockengewicht [g], W_F = Feuchtgewicht [g]

3.1.3. Aschefreies Trockengewicht, CN-Analyse und Kalorimetrie

Der aschefreie Anteil am Trockengewicht, der relative Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt in Prozent vom Trockengewicht sowie der relative Energiegehalt, gemessen in Kilojoule (kJ) pro Gramm aschefreies Trockengewicht (AFTG), zeigen keine Abhängigkeit ($\alpha \leq 0.05$) von Längen oder Gewichten.

Der aschefreie Anteil am Trockengewicht beträgt bei Blastozoiden 29.1 ± 5.5 % (n=21). Bei den Oozoiden wurde entsprechend ein Mittelwert von 30.3 ± 3.8 % (n=19) gemessen. Der relative Anteil des Kohlenstoffgehaltes am Trockengewicht liegt den Blastozoiden bei 9.5 ± 2.12 % (n=19), bei den Oozoiden bei 10.27 ± 1.3 % (n=13). Der relative Stickstoffgehalt am Trockengewicht wurde bei den Blastozoiden mit 1.22 ± 0.29 % (n=19) bei den Oozoiden mit 1.15 ± 0.21 % (n=13) bestimmt. Das AFTG enthält 12.4 ± 1.35 kJ $\text{g}_{\text{AFTG}}^{-1}$ Energie.

Tabelle 3.1.2. faßt die Ergebnisse zusammen. Die Ergebnisse der Korrelations- und Regressionsanalyse der absoluten Kohlen-, Stickstoff- und Energiewerte zeigen Tabellen 1.- 4. im Anhang.

Tabelle 3.1.2.: Aschefreies Trockengewicht, Energie-, Kohlenstoff- und Stickstoffgehalt der Blastozoiden und Oozoiden von *Salpa thompsoni*

	Anzahl Messungen	Aschefreies Trockengewicht (% vom Trockengew.) (AFTG %)	Anzahl Messungen	Energiegehalt (kJ g^{-1} AFTG)	Anzahl Messungen
Blastozoiden	21	29.1 ± 5.5	19	12.4 ± 1.35	19
Oozoiden	12	30.3 ± 3.8			13

	Kohlenstoffgehalt (% vom AFTG) C	Anzahl Messungen	Stickstoffgehalt (% vom AFTG) N	Anzahl Messungen	C/N
Blastozoiden	9.5 ± 2.1	19	1.22 ± 0.29	19	8.7 ± 1.8
Oozoiden	10.27 ± 1.3	13	1.15 ± 0.21	13	8.9 ± 0.6

Tabelle 3.1.3: Meßfehlerbestimmung bei der Erfassung der biometrischen Grunddaten von *Salpa thompsoni* m - Hilfe von Doppelbestimmungen (SACHS 1984) ($E-n \approx 10^{-n}$)

Art der Messung	Anzahl der Doppel-messungen N	Mittelwert der Differenzen Δx	Standard-abweichung s	Test auf Nicht-normalität (R/S) (SACHS 1984) $\alpha=0.10$	Abweichung des Mittelwertes der Differenzen von 0 (t-Test, SACHS 1984)) (* Wilcoxon-Test) $\alpha 0.05$	95% Vertrauensbereich einer Messung	95% Vertrauensbereich einer Messung in Ausgangsge
Feuchtwichtsbestimmung (g)	51	-0.153E-2	$\pm 0.364E-1$	NS	NS	$\pm 0.728E-1$	± 5.2
Trockengewichtsbestimmung (g)	25	-0.162E-2	$\pm 0.210E-2$	NS	S	$\pm 0.410E-2$	± 9.4
Aschefreies Trockengewicht (% Trockengew.)	19	-0.285	± 2.14	NS	NS	± 4.28	± 14.7
Kalorimetrie (kJ g^{-1} Aschefr.Trocken-19 gewicht)	19	0.168	± 0.652	S	*NS	± 1.30	± 11.8
Kohlenstoffgehalt C (% Trockengewicht)	17	0.891	± 1.27	NS	NS	± 2.54	± 37.7
Stickstoffgehalt N (% Trockengewicht)	15	0.393E-1	± 0.198	NS	NS	± 0.40	± 34.0
C/N - Verhältnis	14	0.848	± 2.06	NS	NS	± 4.12	± 47.4

3.1.5. Meßfehlerbestimmung

Die Meßfehlerbestimmung für alle Methoden mit Ausnahme der Längenmessungen sind in Tabelle 3.1.3. angegeben. Außer bei der Bestimmung des Energiegehaltes sind die jeweiligen Paardifferenzen normalverteilt, so daß der parametrische t-Test anwendbar war.

Im anderen Fall wurde der Wilcoxon Test für Paardifferenzen gerechnet. Nur bei der Trockengewichtsbestimmung ergibt sich eine signifikante Abweichung der Paardifferenzen von 0. Die Zunahme des Gewichtes von der ersten zur zweiten Messung um durchschnittlich 2.8 % ist durch die Aufnahme von Wasser aus der Umgebung zu erklären.

3.2. Ergebnisse der Bewegungsstudien an Salpa thompsoni und Salpa fusiformis

3.2.1 Ergebnisse der Kurzzeituntersuchungen

Bei der Analyse der Kurzzeitstudien wurde festgestellt, daß die Maßzahlen aller gemessenen und errechneten Parameter aus dem Bewegungsablauf von der Körperlänge des Versuchstieres abhängig sind und nur für die jeweilige Größenklasse gelten (Anhang Tab. 5.).

Bei den Kurzzeitstudien konnten für Blastozoiden und Oozoiden von S. fusiformis jeweils drei unterschiedliche typische Bewegungsformen beobachtet und analysiert werden:

1. Normales Vorwärtsschwimmen (Normalbedingungen)
2. Fluchtartiges Vorwärtsschwimmen (Stress)
3. Rückwärtsschwimmen (Stress)

Diese drei Bewegungsformen zeigte auch S. thompsoni. In den Versuchsreihen wurden hier jedoch nur Daten vom normalen Vorwärtsschwimmen analysiert, da keine Versuche unter Streßbedingungen durchgeführt wurden.

Das Rückwärtsschwimmen, auch "Egestionsreflex" (IHLE 1958) genannt, wird bei den "Bewegungsformen unter Streßbedingungen" eingeordnet und beschrieben, da es im allgemeinen eine Fluchtreaktion darstellt (IHLE 1958). Es tritt jedoch gelegentlich auch spontan unter Normalbedingungen auf.

3.2.1.1. Bewegungen der Blastozoiden

3.2.1.1.1. Vorwärtsschwimmen unter Normalbedingungen

Salpa fusiformis

Für die Analyse des normalen Vorwärtsschwimmens wurden Schriebe des Laufs Nr. 2 (Tab. 2.2.1.) ausgewertet. Die Abbildung 3.2.1.(a) zeigt die Kraft-Zeit-Funktion eines 2.5 cm langen Blastozoids. Diese läßt sich folgendermaßen erklären:

Vor dem Pumpvorgang erreicht der tonnenförmige Salpenkörper bei völliger Entspannung der Körpermuskeln die maximale Füllung seines Gastralraums. Die Vorwärtsbewegung wird durch Kontraktion der Körpermuskeln und der vorderen Lippenmuskeln eingeleitet. Bei (A) beginnt eine Egestionsphase, sie endet bei (C).

Die Lippenmuskeln und insbesondere die relativ stark ausgeprägten Zügelmuskeln bewirken, daß die Lippen durch den Kammerdruck aufeinandergepreßt werden und so einen dichten Verschuß bilden. Bis zum endgültigen Schluß der Lippen (B) vergehen zwischen 20 bis 80 Millisekunden. Während dieser Zeit überwiegt der Einfluß der Kräfte, die durch das aus der Mundöffnung ausströmende Wasser hervorgerufen werden, was einer geringfügigen initialen Bewegung gegen die Schwimmrichtung entspricht

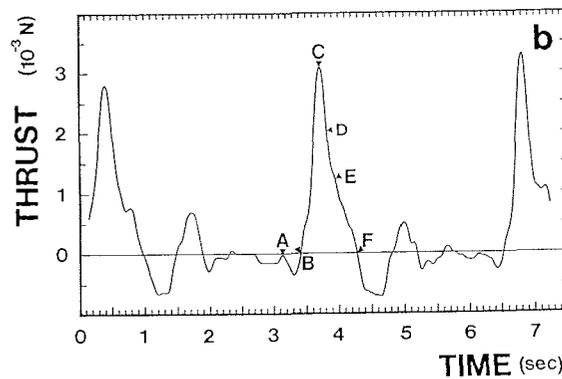
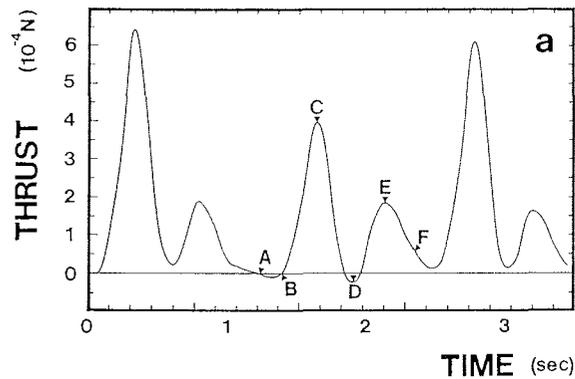


Abbildung 3.2.1.: Kraft-Zeit-Diagramm der Kurzzeituntersuchung

- a) eines Blastozoids von *Salpa fusiformis* ($L_{K0} = 2,5$ cm, Lauf 2)
 b) eines Blastozoids von *Salpa thompsoni* ($L_{K0} = 5,8$ cm, Lauf 4)

Thrust = Worschubskraft [N]

Vorwärtsschwimmen unter Normalbedingungen
 (Dauerdunkel, konstante Wassertemperatur
 14°C *S.fusiformis*, 0°C *S.thompsoni*)

Am Beispiel eines Schlages (Strecke AF) werden
 die folgenden Bewegungsphasen markiert:

- AC Egestionsphase ($AC=AB+BC$)
- AC Vorlaufphase ; BC Phase des Wasserausstoßes
- CD Dämpfungphase der Feder
- DE Ingestionsphase
- EF Dämpfungphase der Feder

(Abschnitt AB). Nach Lippenschluß kann sich in der Kammer der volle Druck entwickeln und in der Egestionsphase nach dem Raketenprinzip durch Ausstoßen des Wassers aus der Egestionsöffnung in eine vorwärtsgerichtete Kraft (BC) umgewandelt werden. Der Wasserausstoß aus der Egestionsöffnung dauert zwischen 140 und 230 msec. Die Strecke CD bezeichnet die ausschwingende Federkraft.

Beim Erschlaffen der Muskeln entsteht im Gastralraum ein Unterdruck durch die Elastizität des Mantels. Dieser wird beim Öffnen der Ingestionsöffnung zum Einstrom von Wasser genutzt. Die Egestionsöffnung wird mit Hilfe der hinteren Lippen- und Zügelmuskeln verschlossen. Hier bewirkt der Außendruck die endgültige Abdichtung der Öffnung. Bei der Ingestion erhält die Salpe durch die Sogwirkung einen zusätzlichen Impuls in Bewegungsrichtung (Strecke DE).

Im folgenden wird als Schlag ein Gesamt-Bewegungszyklus vom Beginn der Egestion bis zum Ende der Ingestion bezeichnet. Die Schlagfrequenz bezeichnet die Anzahl der Schläge pro Sekunde.

Während des Pumpens wird in der Egestionsphase am Wasser eine Arbeit von 0.01 Millijoule (mJ) verrichtet. Die maximale Leistung beträgt 0.17 Milliwatt (mW). Bei einem Pumpdurchgang werden in der Egestionsphase 0.34 Milliliter (ml) Wasser mit einer maximalen Geschwindigkeit von 31 cm sec^{-1} bei einem Druck von 50.0 Pascal (P) herausgepreßt.

Die Werte für die Ingestionsphase liegen deutlich niedriger. So wurde die Arbeit mit 0.0012 mJ und die Leistung mit 0.022 mW errechnet. Der Innendruck von 6.8 P bewirkt ein Ansaugen von 0.24 ml Wasser durch die Ingestionsöffnung.

Salpa thompsoni

Bei Blastozoiden von Salpa thompsoni ist der Bewegungsablauf sehr ähnlich. Die Auswertung erfolgte an Lauf Nr.4 (Tab.2.2.1., Abb.3.2.1.(b)). Da die Tiere aber ca. 2.4-mal größer waren (Körperlänge 5.8 cm) als die untersuchten Exemplare von S. fusiformis, ergeben sich beträchtliche Unterschiede in allen Werten.

So ist die Gesamtdauer eines Bewegungsablaufes (AF) mit 765 msec mehr als doppelt so lang wie bei S. fusiformis mit 354 msec. Von dieser Zeitspanne entfallen 574 msec auf die Egestion (AC), während die Ingestion (CE) 191 msec benötigt.

Es werden 180 msec bis zum vollständigen Lippenschluß der Ingestionsöffnung und zur Entwicklung des maximalen Innendrucks von 37 P benötigt. Auch bei S. thompsoni wird in der Phase bis zum vollständigen Lippenschluß eine Kraft gegen die Bewegungsrichtung ausgeübt (AB). Diese beträgt maximal 0.33 mN. Während der Vorschubphase steigt die Kraft auf 3.1 mN an. Dabei wird am Wasser eine Arbeit von 0.1 mJ mit einer maximalen Leistung von 0.831 W verrichtet. Es werden 4.4 ml Wasser mit einer maximalen Geschwindigkeit von 27 cm sec^{-1} gepumpt.

Kraft (0.99 mN) und Druck (6.8 P) während der Ingestion sind auch hier deutlich geringer als in der Egestionsphase. Die gepumpte Menge des Wassers errechnete sich mit 1.7 ml. Die Ingestionsarbeit beträgt 0.0092 mJ bei einer maximalen Leistung von 0.021 mW.

Die Schlagfrequenz liegt bei S. thompsoni bei 0.3, bei S. fusiformis bei 1.3 Schlägen pro Sekunde.

Wie die Filmaufnahmen an S. fusiformis zeigen, verfügen zumindest die Blastozoiden über die Fähigkeit, die Richtung des Egestionsstrahls zu variieren und so aktiv einen Kurswechsel vorzunehmen (Abb.3.2.2.).

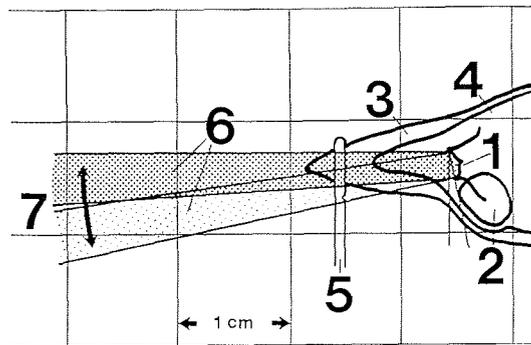


Abbildung 3.2.2.: Schematische Darstellung der Richtungsänderung des Egestionsstrahls bei einem Blastozoid von Salpa fusiformis (Lateralansicht) (nach Filmaufnahmen gezeichnet).

- 1 Egestionsöffnung
- 2 Nucleus
- 3 Mantel
- 4 Körper
- 5 Befestigung aus WIPLA-Draht
- 6 Zwei typische Richtungen eines Egestionsstrahls
- 7 Winkelabweichung des Egestionsstrahls

3.2.1.1.2. Bewegungen unter Streßbedingungen

3.2.1.1.2.1. Fluchtartiges Schwimmen

Alle Daten beziehen sich auf die Blastozoiden von Salpa fusiformis der gleichen Körperlänge (2.5 cm), wie sie im Kapitel 3.2.1.1.1. beschrieben wurden (Lauf Nr.1). Abbildung 3.2.3.(a) zeigt den zeitlichen Verlauf der Kraft.

Die endogenen und durch Umweltfaktoren ausgelösten Fluchtbewegungen zeigen Vortriebskräfte, die mit 1.7 mN fast die dreifache Stärke der normalen Bewegung erreichen.

Die größere Kraft wird durch eine Erhöhung der Ausströmungsgeschwindigkeit aus der Egestionsöffnung von 31 auf 52 cm sec⁻¹ bei einem Innendruck von 160 P hervorgerufen.

Die Wirkung der Kraft in Bewegungsrichtung ist entsprechend kürzer - 108 msec statt 160 msec -, da pro Bewegung jeweils nur die gleiche Wassermenge von 0.35 ml zur Verfügung steht.

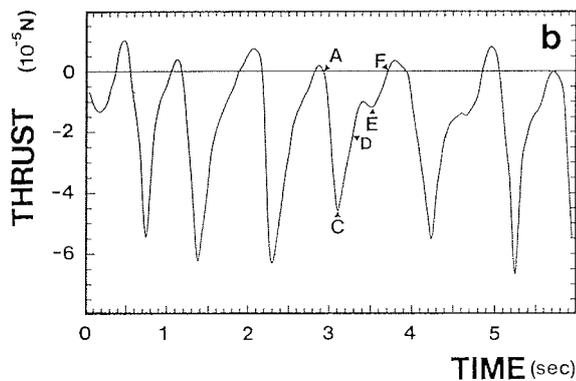
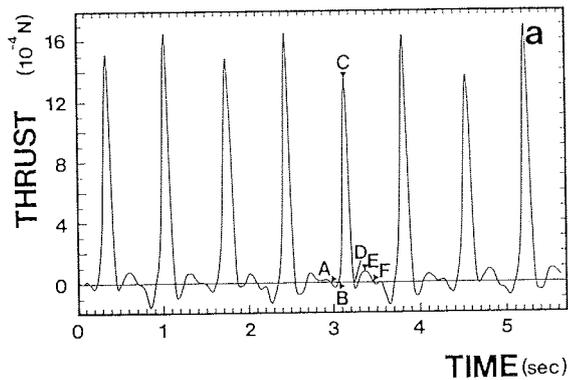


Abbildung 3.2.3.: Kraft-Zeit-Diagramme der Kurzzeituntersuchung an Blastozoiden von *Salpa fusiformis*

- a) Fluchtartiges Vorwärtsschwimmen unter Streßbedingungen
(grelles Licht: 1000W, $L_{K0} = 2,5$ cm, Lauf 1)
- b) Rückwärtsschwimmen unter Normalbedingungen
(Dauerdunkel 14°C, konstante Wassertemperatur 14°C, $L_{K0}=0,95$ cm, Lauf 8)

Thrust = Vorschubkraft [N]

Am Beispiel eines typischen Schlages (Strecke AF) werden die folgenden Bewegungsphasen markiert:

- AC Egestionsphase (AC=AB+BC)
- Nur bei a): AB Vorlaufphase
- BC Phase des Wasserausstoßes
- CD Dampfungsphase der Feder
- DE Ingestionsphase
- EF Dampfungsphase der Feder

Die aufgewandte Arbeit am Wasser beträgt mit 0.030 mJ ungefähr das Dreifache des normalen Schwimmens. Die maximale Leistung steigt auf das 5.5-fache, auf 0.94 mW, an.

Der Gesamtzyklus zeigt nur wenig Unterschiede zur Normalbewegung. Der vollständige Bewegungsablauf (AF) dauert bei beiden Bewegungsarten etwa 240 msec. Die Frequenz ist mit 1.4 Schlägen pro Sekunde nur geringfügig höher als bei der normalen Bewegung.

Die Dauer der Ingestion (120 msec) ist als Materialkonstante ebenfalls nicht erheblich abweichend. Der größte Zeitunterschied liegt in der Vorlaufphase (AB), in der durch die Ingestionsöffnung Wasser nach außen dringt. Diese Phase ist bei der Fluchtbewegung nahezu doppelt so lang (83 msec) wie bei der Normalbewegung (45 msec). Die Daten sind im Anhang Tabelle 5. zusammengefaßt.

3.2.1.1.2.2. Rückwärtsschwimmen

Abbildung 3.2.3.(b) zeigt den Kraft-Zeitverlauf eines Tieres der Körperlänge von 0.95 cm (Lauf 8).

Das Rückwärtsschwimmen, von IHLE (1958) auch als Egestionreflex bezeichnet, stellt eine Fluchtreaktion dar, die durch äußere Stimulation im Bereich der Lippen ausgelöst werden kann. Die Bewegung dient außerdem dazu, zu große Partikel zusammen mit dem Schleimnetz aus dem Mundraum zu entfernen. Sie tritt auch unter Normalbedingungen, wie hier im Lauf 8, spontan auf.

Die gesamte Reaktion (AF) dauert etwa 650 msec. Durch Schluß der Egestionsöffnung wird das Wasser beim Zusammenziehen des Körpers aus der Mundöffnung herausgepreßt. Die Salpe erreicht damit eine Schubkraft nach hinten von 0.058 mN. Diese Phase (AC) dauert etwa 190 msec, und es werden ca. 0.15 ml Wasser mit 8 cm sec^{-1} gepumpt. Danach erfolgt, der Verschuß der Mundöffnung und das aktive Öffnen der Egestionsöffnung, so daß der wesentliche Wassereinstrom in Schwimmrichtung erfolgt (E).

Durch den Einstrom von Wasser entsteht eine Kraft von maximal 0.010 mN über eine Dauer von ungefähr 110 msec. Die maximale Leistung bei der Egestion beträgt 0.009 mW, die Arbeit am gepumpten Wasser 0.0043 mJ. Durchschnittlich erfolgen 1.2 Schläge pro Sekunde.

3.2.1.2. Bewegung der Oozoiden

3.2.1.2.1. Normales Vorwärtsschwimmen

Die Bewegung der Oozoiden beruht auf dem gleichen Prinzip wie die der Blastozoiden. Die Analyse erfolgt im Lauf 6 (Tab. 2.2.1.) an einem Tier mit 4 cm Körperlänge.

Abbildung 3.2.4.(a) zeigt das Kraft-Zeit Diagramm. Deutlich sind Egestions(C) und Ingestionsmaximum (E) zu unterscheiden.

Oozoiden entwickeln zu Beginn der Egestion keine gegen die Bewegungsrichtung zeigende Kraft, da Egestions- und Ingestionsöffnung annähernd gleich groß sind. Die aus dem Anstieg des Innendrucks durch das ausströmende Wasser resultierende Schubkraft wirkt deshalb während des Mundschlusses bereits in Bewegungsrichtung.

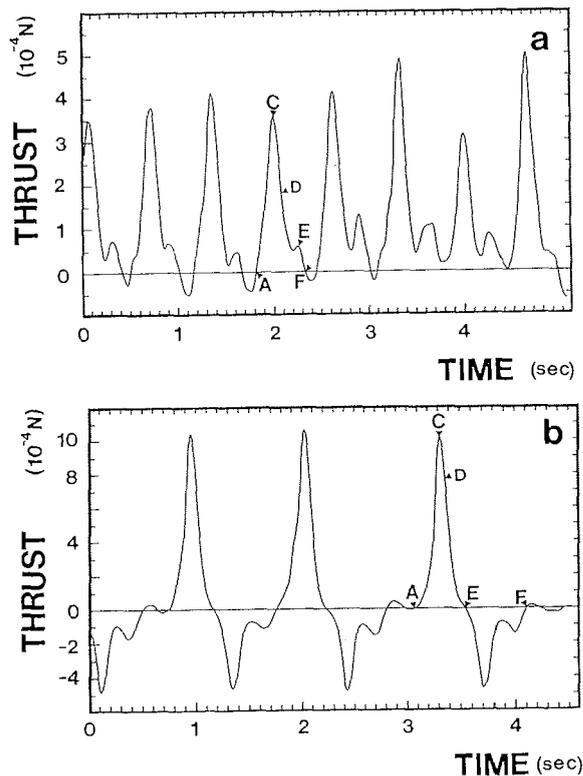


Abbildung 3.2.4.: Kraft-Zeit-Diagramme der Kurzzeituntersuchung an Oozoiden von *Salpa fusiformis*

- a) Vorwärtsschwimmen unter Normalbedingungen
(Dauerdunkel, konstante Wassertemperatur 14°C, $L_{K\ddot{o}}$ = 4.4 cm, Lauf 13)
- b) Fluchtartiges Vorwärtsschwimmen unter Streßbedingungen
(grelles Licht: 1000W, $L_{K\ddot{o}}$ = 5.5 cm, Lauf 5)

Thrust = Vorschubskraft [N]

Am Beispiel eines typischen Schlages (Strecke AF) werden die folgenden Bewegungsphasen markiert:

- AC Egestionsphase
- CD Dampfungsphase der Feder
- DE Ingestionsphase
- EF Dampfungsphase der Feder

Vor der Egestion wird durch eine Dilatation der Ringmuskeln die Egestionsöffnung rund geformt und so eine Erhöhung des Gastralraumvolumens erreicht. Die Egestionsphase (AC) hat mit 157 msec ungefähr die Länge der Ingestionsphase (DE). Sowohl in der Egestions- als auch in der Ingestionsphase erfolgt ein Vorschub in die Schwimmrichtung. Die Vorschubskraft bei der Egestion (C) ist mit 0.42 mN etwa drei mal so hoch wie die der Ingestion mit 0.15 mN. Die am ausgepumpten Wasser verrichtete Arbeit bei der Egestion liegt bei 0.044 mJ.

Da im Gegensatz zu den Blastozoiden der Verschluß der großen Egestionsöffnung bei der Ingestion sehr unvollständig ist, wie Filmaufnahmen (Lauf 5) belegen, ist die Vorschubkraft während der Ingestion die Resultierende aus der Wirkung des Wassereinstroms durch die Ingestions- und Egestionsöffnung. Es ergibt sich deshalb keine sinnvolle Basis zur Errechnung der Arbeit der Ingestion.

Die maximale Leistung der Egestion liegt bei 0.058 mW. Wegen der größeren Egestionsöffnung ist die Geschwindigkeit des Wasserstrahls mit 18 m sec^{-1} relativ langsam. Pro Schlag werden etwa 0.39 ml Wasser gepumpt. Die Schlagfrequenz beträgt 1.6 Schläge pro Sekunde.

3.2.1.2.2. Bewegung unter Streßbedingungen

3.2.1.2.2.1. Fluchtartiges Vorwärtsschwimmen

Die Fluchtbewegung wurde an etwas größeren Tieren untersucht (Körperlänge: 5.4 cm). Abbildung 3.2.4.(b) zeigt das Kraft-Zeit-Diagramm. Die starke Vorschubbewegung bewirkt bei der speziellen Bewegung der Oozide, daß der Körper bis zu einem Winkel von 25° aus der Horizontallage herausschwingt. Nach der Ingestion bewegt sich der Körper in die Ausgangslage zurück. Diese Überlagerung der Kräfte zeigt sich in der Strecke (EF) des Kraft-Zeit-Diagramms. Eine Korrektur der Kraftberechnung wurde entsprechend durchgeführt.

Der gesamte Bewegungsablauf (AF) dauert etwa 389 msec. Davon entfallen 229 msec auf die Egestion (AC) und 160 msec auf die Ingestion (DE).

Die Vorschubkraft (C) bei der Egestion beträgt 1.5 mN und ist damit 4,5 mal so groß wie die der Ingestion (E) mit 0.33 mN. Pro Bewegung werden 1.03 ml Wasser bei einem maximalen Innendruck von 80.7 P mit maximal 40 cm sec^{-1} aus der Egestionsöffnung herausgepreßt. Die am Wasser verrichtete Arbeit beträgt 0.031 mJ bei einer maximalen Leistung von 0.53 mW. Die Frequenz der Bewegung liegt bei 0.86 Schlägen pro Sekunde.

3.2.1.2.2.2. Rückwärtsschwimmen

Die Daten beziehen sich auf ein Tier mit einer Körperlänge von 4.3 cm (Lauf 7, Tab.2.2.1.). Abbildung 3.2.5. zeigt das Kraft-Zeit-Diagramm.

Beim Rückwärtsschwimmen der Oozide wird analog zum Verhalten der Blastozoiden das Wasser durch die Ingestionsöffnung ausgestoßen. Die Egestionsöffnung wird, wie Filmaufnahmen zeigen, weitgehend geschlossen. Um den Wassereinstrom in dieselbe Richtung wirksam werden zu lassen, erfolgt unmittelbar nach Beendigung der Egestion ein Lippenschluß der Mundöffnung. Das Wasser wird dabei im wesentlichen durch die Egestionsöffnung eingesogen.

Die Fortbewegung erfolgt durch Doppelschläge, zwei kurz aufeinander folgende Bewegungen, die sich in ihrer Kraftentwicklung unterscheiden. Die stärkere (A_1F_1) dauert 241 msec, die schwächere (A_2F_2)

291 msec. Davon entfallen 148 bzw. 236 msec auf die Egestionsphase (A_1C_1 bzw. A_2C_2) und 93 bzw. 55 msec auf die Ingestionsphase (C_1E_1 bzw. C_2E_2). Dabei werden 0.61 bzw. 0.34 mN an Kraft freigesetzt. Die gepumpten Wassermengen von 0.49 und 0.42 ml unterscheiden sich nur geringfügig, während Innendruck mit 22.9 P bzw. 12.1 P und Wassergeschwindigkeit 20.7 bzw. 15.4 cm sec⁻¹ größere Unterschiede aufzeigen.

Die Arbeit mit 0.0069 bzw. 0.0034 mJ und die Leistung mit 0.13 bzw. 0.05 mW differieren stark.

Die durchschnittliche Frequenz liegt bei 1.4 Schlägen pro Sekunde.

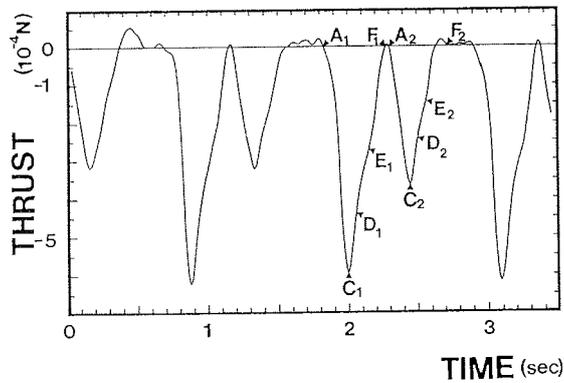


Abbildung 3.2.5.: Kraft-Zeit-Diagramm der Kurzzeituntersuchung (Lauf 13) eines Öozoids von *Salpa fusiformis* (LkÖ=4.4 cm):

THRUST = Vorschubkraft [N]

Rückwärtsschwimmen unter Normalbedingungen
(Dauerdunkel, konstante Wassertemperatur 14°C)

Am Beispiel eines Doppelschlages (Strecke AF)
werden die folgenden Bewegungsphasen markiert:

- A₁F₂ Doppelschlag-Gesamtlänge
- A₁F₁ Hauptschlag
- A₂F₂ Nebenschlag
- A₁C₁, A₂C₂ Egestionsphase
- C₁D₁, C₂D₂ Dämpfungsphase der Feder
- D₁E₁, D₂E₂ Ingestionsphase
- E₁F₁, E₂F₂ Dämpfungsphase der Feder

3.2.2. Ergebnisse der Langzeitbeobachtungen

3.2.2.1. Systematische Einteilung der Bewegungsmuster und ihre Verteilung bei den Langzeitversuchen

Aufgrund von Beobachtungen über einen längeren Zeitraum (8 - 30 Std.) können die Bewegungen von Salpen nach Frequenz und Stärke in 6 typische Bewegungsmuster eingeteilt werden.

1. Regelmäßige schnelle Bewegungen (Abb. 3.2.6.1.)
(Schlagfrequenz ≥ 40 Schläge min^{-1}):
 - a. ohne Pausen
 - b. mit Pausen
2. Regelmäßige langsame Bewegungen (Abb. 3.2.6.2.)
(Schlagfrequenz ≤ 40 Schläge min^{-1}):
 - a. ohne Pausen
 - b. mit Pausen
3. Regelmäßige Bewegungen abwechselnd mit hoher ($v \geq 40$) und niedriger ($v < 40$) Schlagfrequenz (Abb. 3.2.6.3.):
 - a. ohne Pausen
 - b. mit Pausen

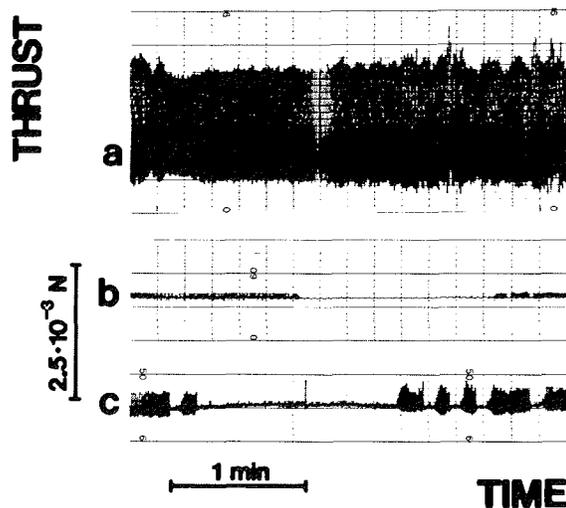


Abbildung:3.2.6.1.:

Charakteristische Original-Schreiberabschnitte

Bewegungsmuster 1:

- a Regelmäßige schnelle Bewegungen ohne Pausen
(Lauf 5, Nachlauf aus einer Kurzzeitstudie)
(*S. fusiformis*, Oozoid)
- b,c Regelmäßige schnelle Bewegungen mit Pausen
(b Lauf 8, c Lauf 10)
(*S. fusiformis*, Blastozoide)

(Beschreibung im Text, Gliederung der Laufnummern in Tab.2.2.1., Tab.2.2.2.)

Thrust = Vorschubskraft [10^{-3} N]

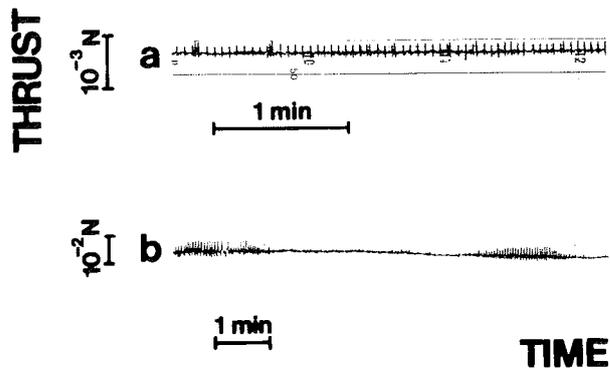


Abbildung:3.2.6.2.:

Charakteristische Original-Schreiberabschnitte

Bewegungsmuster 2:

- a Regelmäßige langsame Bewegungen ohne Pausen
(Lauf 10) (*S. fusiformis*, Blastozoid)
- b Regelmäßige langsame Bewegungen mit Pausen
(Lauf 12) (*S. thompsoni*, Blastozoid)

(Beschreibung im Text, Gliederung der Laufnummern in Tab.2.2.2.)

Thrust = Vorschubskraft [10^{-3} N]

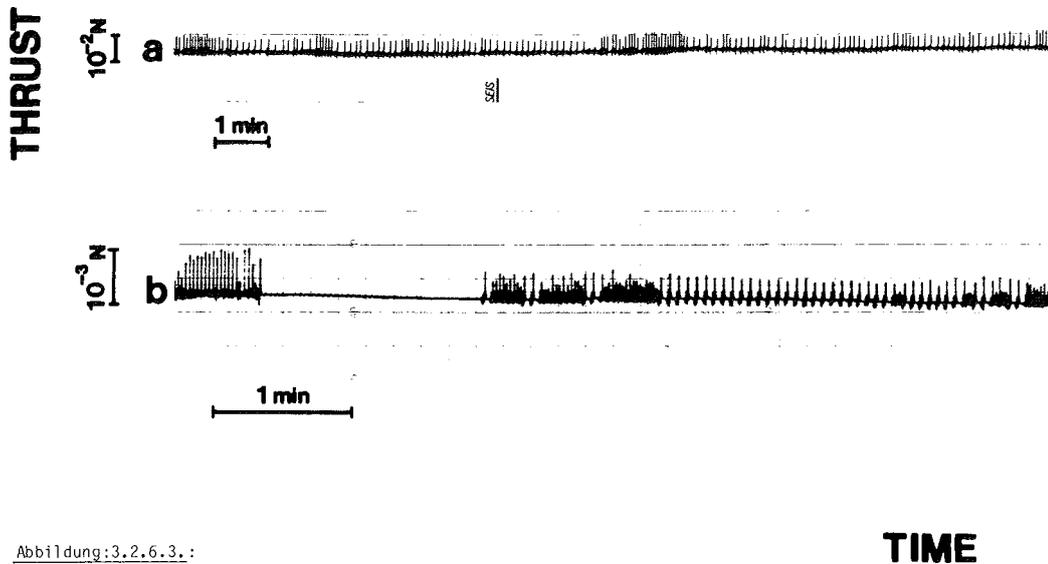


Abbildung:3.2.6.3.:

Charakteristische Original-Schreiberabschnitte

Bewegungsmuster 3:

- a Regelmäßige Bewegungen mit abwechselnd hoher ($v > 40$) und niedriger Schlagfrequenz ($v < 40$)
(Lauf 11) (*S. thompsoni*, Blastozoid)
- b Regelmäßige Bewegungen mit abwechselnd hoher ($v > 40$) und niedriger Schlagfrequenz ($v < 40$)
(Lauf 10) (*S. fusiformis*, Blastozoid)

(Beschreibung im Text, Gliederung der Laufnummern in Tab.2.2.2.)

Thrust = Vorschubskraft [10^{-3} N]

4. Regelmäßige Bewegungen in Gruppen mit jeweils ca. 4-5 Schlägen (Abb. 3.2.6.3.):
 - a. gruppierte Schläge gleichgroßer Vorschubkraft
 - b. gruppierte Schläge mit steigender Vorschubkraft innerhalb der Gruppe
5. Unregelmäßige Bewegungen (Abb. 3.2.6.5.)
6. Rückwärtsbewegungen (Abb. 3.2.6.5.)

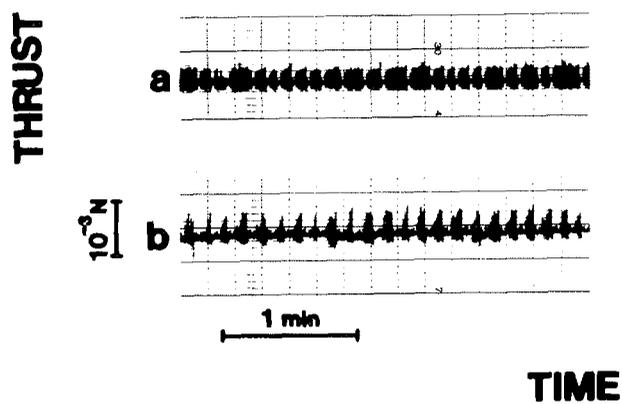


Abbildung:3.2.6.4.:

Charakteristische Original-Schreiberabschnitte
Bewegungsmuster 4:

Gruppierte Bewegungen

- a mit gleicher Kraft innerhalb der Gruppe
(Lauf 13) (*S. fusiformis*, Oozoid)
- b mit steigender Kraft innerhalb der Gruppe
(Lauf 13) (*S. fusiformis*, Oozoid)

(Beschreibung im Text, Gliederung der Laufnummern in Tab.2.2.2.)

Thrust = Vorschubskraft [10^{-3} N]

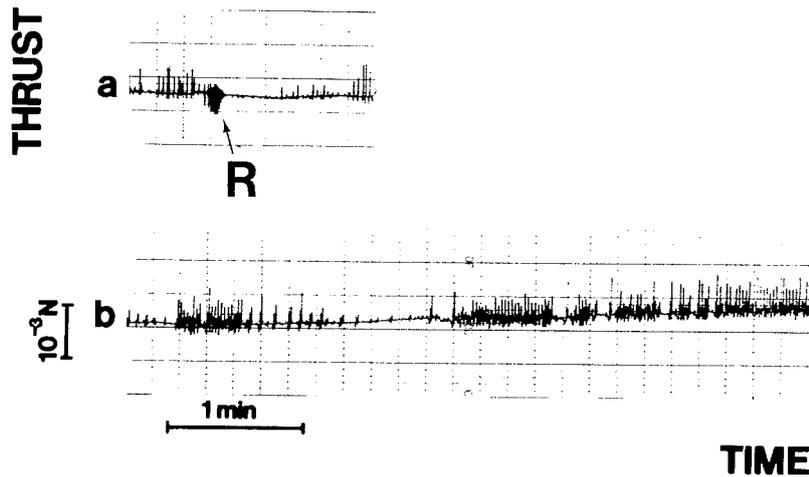


Abbildung 3.2.6.5.:

Charakteristische Original-Schreiberabschnitte

Bewegungsmuster 5 und 6:

- a Rückwärtsbewegung (R)
(Lauf 9) (*S. fusiformis*, Blastozoid)
- b unregelmäßige Bewegungen
(Lauf 10) (*S. fusiformis*, Blastozoid)

(Beschreibung im Text, Gliederung der Laufnummern in Tab.2.2.2.)

Thrust = Vorschubskraft [10^{-3} N]

Tabelle 3.2.2. zeigt die Verteilungsmuster im Laufe eines Tages. Eine eindeutige Zuordnung eines Bewegungstypus zu einer Tageszeit ist nicht möglich. In den ersten zwölf Stunden jedes Versuches überwiegen bei den Blastozoiden die regelmäßigen Bewegungen mit Wechsel zwischen schnell und langsam (Muster 3a und 3b) und regelmäßige schnelle Bewegungen mit Pausen (1b).

In der zweiten Hälfte der Versuche überwiegen gleichmäßige schnelle und langsame Bewegungen ohne Pausen (Muster 1a und 2a).

Die Tabelle 3.2.3. mit der Verteilung der Frequenzen zeigt, daß bei den großen Blastozoiden deutlich höhere Frequenzen registriert werden als bei den kleineren.

Bei den Oozoiden überwiegen die regelmäßigen Bewegungen in Gruppen zu 4 oder 5 Schlägen (Muster 4a und 4b). Bei freischwimmenden Oozoiden konnte dieses Verhalten ebenfalls beobachtet werden. Die Frequenz der Bewegungen der Oozoide liegt im Vergleich zu den Blastozoiden höher (Tabelle 3.2.3.).

Tabelle 3.2.3: Verteilungsmuster der Frequenzen (Bewegungen pro Minute) der Blastozoid- und Oozoiden von Salpa fusiformis (Lauf- und Tiernummern analog Tab. 2.2.2.)

Lauf Nr	Tier Nr	Blastozoid																Versuchsbeginn							
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
8	1	15	12	21																11	19	18	14	12	12
	2	24	17	35																18	26	26	16	19	22
	3	-	15	-																9	17	-	-	-	-
9	1	21	21	26	34	32	26	26	26	25	28		56	46	65	51	34	27	26	24	23	25	24	19	
	2	26	25	33	45	42	-	-	-	-	-		50	56	43	35	51	55	38	28	31	24	24	27	
	3	38	34	39	45	45	44	45	45	36	36		82	36	28	30	29	38	39	41	44	36	35	35	
10	1	72	48	56	60	60	55	70	70	44	48	51	50	51	54	48	44	61	65	64	48	77	60	56	68
	2	48	42	44	54	49	48	44	-	-	64	50	45	43	44	43	41	46	52	55	52	31	44	56	57
	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	26	47	47	35	38	37	44	52	-	-

↑
Versuchsbeginn

Oozoid

Lauf Nr	Tier Nr	Oozoid																							
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
13	1	30	41	42	38	24	90	90	85	80	80	73	71	70	70	55	50	45	35	19	14				26
	2	85	19	15	17	18	16	17	20	24	32	21	26	26	26	30	30	22	21	21	22				85
	3	70	82	80	81	80	57	44	34	38	52	65	75	85	72	75	75	70	65	-	-				44

↑

Tabelle 3.2.2: Verteilungsmuster der Bewegungstypen der Blastozoid- und Oozoiden von Salpa fusiformis (Lauf- und Tiernummern analog Tab. 2.2.2.) (Nummern der Bewegungsmuster analog Kapitel 3.2.2.1.)

Zuordnung der Verteilungsmuster zu den Zahlen im Text : bezeichnet den Übergang zwischen zwei Bewegungsmustern

Lauf Nr	Tier Nr	Blastozoid																Versuchsbeginn							
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
8	1	2b	2b	2b																2a	2a	5	5	5	1b
	2	5	2a	1a																2a	2a:3a	3a	5	5	5
	3	-	4a	-																2a	2a	-	-	-	-
9	1	2a	2a	2a	2a	2a	2a	2a	2a	2a	2a		3a	3a	3a:4a	4a	3a	3a	3a	3a	3a	3a	3a	3a	2a
	2	2a	2a	2a	1a	1a	-	-	-	-	-		1b	1b	1b	1b	1b	1b	1b	1b:3a	3a	3a	3a	3a:2a	2a
	3	3a	3a	3a:1a	1a	1a	1a	1a	1a	1a	1a		3a	3a:3b	3a:3b	3b:1b	1b	1b	1b:3a	3a	3a	3a	3a	3a	3a
10	1	4b	4b	4b	4b	4b:1a	4b:1a	4b:1a	1a	1a	1a	1a	1a	1a	1a:5	1a:4b	1a:4b	1a:4b	4b	4b	4b	5	4b	4b:4a	4a
	2	1a	1a	1a	1a	1a	1a	1a	1a:4b	1a:4b	1a:4b	1a	1a	1a	3a	3a	3a	3a	3a:1a	1a	1a:5	5	5	5:1a	1a
	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3b:1b	1b	1b:3b	3b	3b	3b	3b	3b	3b	3b	-

↑
Versuchsbeginn

Oozoid

Lauf Nr	Tier Nr	Oozoid																							
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
13	1	4a	4a	4a	4a	4a	4a:4b	4b	4b	4b	4b	4b:4a	4a	4b	4b:2a	2a	2a	2a	2a	2a:1a	1a	1a			2b
	2	1a	4a	4a	4a	4a	4a	4a	4a	4a	4a	4a	2a	1a	1a	1a:2a	1a:2a	1a	1a	1a	1a				1a
	3	4a	4b	4b	4b	4b	4b	4b:4a	4b	4b	4b	4b	4b	4b	2a	2a	2a	2a	2a	2a	-	-			-

↑
Versuchsbeginn

Bei einzelnen Blastozoiden von Salpa thompsoni können die Bewegungstypen 1 bis 3 und 6 beobachtet werden. Es überwiegen Typ 2b und 3b. Abbildung 3.2.7. zeigt Frequenz, Dauer der Bewegung und Pausen eines Versuchstieres von S. thompsoni. Die Schlagdauer zeigt eine gegenläufige Tendenz zwischen Schlagfrequenz und Pausenlänge. Die Frequenz liegt bei S. thompsoni deutlich niedriger als bei S. fusiformis.

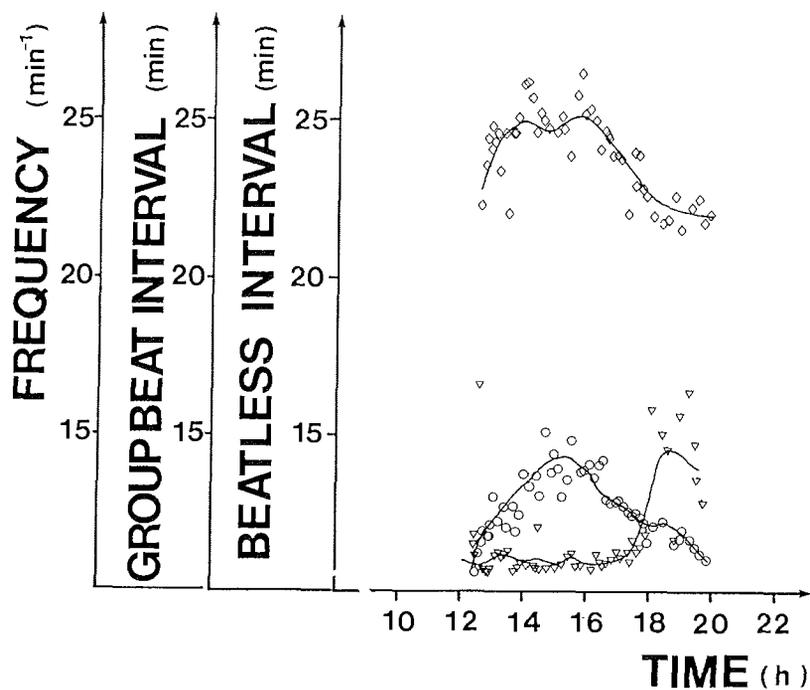


Abbildung 3.2.7.:

Vergleich von Schlagfrequenz (◇) (frequency) und Schlagintervall einer Schlaggruppe (○) (group beat interval), sowie der Pausenlängen (▽) (beatless interval) eines Blastozoids von S.thompsoni mit einer Körperlänge von 6 cm im Zeitverlauf. (Kurven handangepaßt)

Rückwärtsbewegungen wurden nur bei S. fusiformis registriert, bei S. thompsoni im Aquarium aber auch beobachtet. Die Dauer der Rückwärtsbewegungen ist immer kurz (Tabelle 3.2.4), die Häufigkeit relativ gering. Die Frequenz ist mit ≥ 70 Schlägen min^{-1} immer hoch.

Tabelle 3.2.4.: Häufigkeit und Dauer der Rückwärtsbewegungen der Blastozoiden und Oozoiden von *Salpa fusiformis*
Als Gruppen werden die einzelnen Phasen (ca. 30 Schläge) der Rückwärtsbewegungen bezeichnet

E-n $\equiv 10^{-n}$

Blastozoiden

Lauf Nr	Anzahl der Gruppen	Dauer der Gruppen (sec)	Frequenz (Beweg. min ⁻¹)	Kraft der Bewegungen (N)
1	5	57.9 ± 14.7	71.6 ± 4.1	7.1E-5 ± 1.3E-5
2	36	10.7 ± 9.8	72.4 ± 1.8	1.3E-5 ± 3.6E-5
4	4	7.8 ± 1.1	73.4 ± 1.9	32.5E-5 ± 1.5E-5

Oozoiden

Lauf Nr	Anzahl der Gruppen	Dauer der Gruppen (sec)	Frequenz (Beweg. min ⁻¹)	Kraft der Bewegungen (N)
6	2	36.8	75.1	42.1E-5

3.2.2.2. Schubkraft, Arbeit und gepumptes Volumen

In den Tabellen 3.2.5. und 3.2.6. sind Schubkraft und Arbeit aus den Langzeitversuchen zusammengestellt.

Bei *S. fusiformis* ergibt sich die Kraft (F) als Funktion der Körperlänge (L) wie folgt (Abb.3.2.8.):

$$F = 0.896 \cdot 10^{-4} \cdot L^{1.70} \quad (n=9, r=0.96) , F = \text{Kraft [N]} \\ L = \text{Körperlänge [cm]}$$

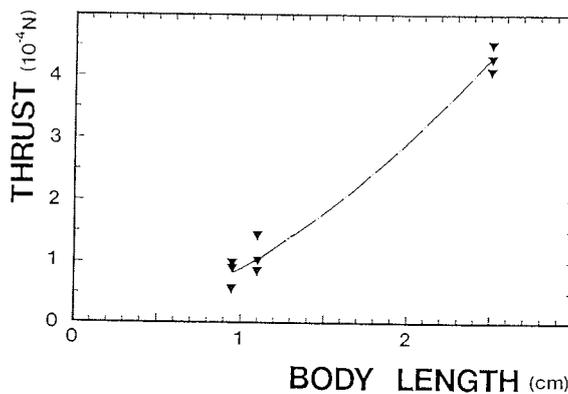


Abbildung 3.2.8.:

Vorschubskraft (thrust) als Funktion der Körperlänge (body length) bei Blastozoiden von *Salpa fusiformis*

$$F = 0.896 \cdot 10^{-4} \cdot L^{1.70} \quad (n=9, r=0.96, \alpha < 0.05)$$

F = Vorschubskraft [N]
L = Körperlänge [cm]

Für die Beziehung zwischen Arbeit (W) pro Stunde und Körperlänge ergibt sich ein deutlicher Unterschied im Exponenten aufgrund der unterschiedlichen Schlagfrequenzen der Größenklassen.

Für S. fusiformis gilt:

$$W = 0.13 \cdot 10^{-2} \cdot L^{3.2} \quad (n=9, r=0.90), \quad W = \text{Arbeit [J]} \\ L = \text{Körperlänge [cm]}$$

Für das Verhältnis von gepumptem Volumen und Körperlänge bei S. fusiformis gilt:

$$V = 0.17 \cdot L^{2.00} \quad (n=9, r=0.93), \quad V = \text{gepumptes Wasservolumen [l]} \\ L = \text{Körperlänge [cm]}$$

Die Tabellen 3.2.5. und 3.2.6. zeigen das Verhältnis von aufgewandter Arbeit und gepumptem Volumen bei Blastozoiden und Oozoiden von S. fusiformis und bei Blastozoiden von S. thompsoni. Die aufgewandte Arbeit pro Liter Wasser lag bei den Blastozoiden von S. fusiformis zwischen 4.5 und 23.4 mJ l⁻¹, bei den Blastozoiden von S. thompsoni bei durchschnittlich 22.9 mJ l⁻¹ und bei den Oozoiden von S. fusiformis zwischen 3.8 und 7.2 mJ l⁻¹.

Tabelle 3.2.5.: Kräfte, Arbeit und gepumptes Volumen bei den Langzeitversuchen an Blastozoiden und Oozoiden von Salpa fusiformis (Lauf Nr. analog Tab. 2.2.2.)

Blastozoide <u>Salpa fusiformis</u>						
Lauf Nr	Tier Nr	Anzahl Stunden	Kraft der Bewegungen (N)	Arbeit Stunde ⁻¹ (J/h)	Pump-Volumen Stunde ⁻¹ (l/h)	Arbeit Volumen ⁻¹ (J/l)
8	1	9	9.2E-5 ± 2.3E-5	7.8E-4 ± 2.8E-4	0.101 ± 0.025	7.7 E-3 ± 3.39E-3
	2	9	10.1E-5 ± 2.6E-5	14.0E-4 ± 5.0E-4	0.153 ± 0.041	9.1 E-3 ± 4.09E-3
	3	3	5.6E-5 ± 0.8E-5	4.3E-4 ± 1.1E-4	0.095 ± 0.026	4.5 E-3 ± 1.68E-3
9	1	22	8.5E-5 ± 1.7E-5	17.4E-4 ± 7.7E-4	0.243 ± 0.095	5.9 E-3 ± 3.92E-3
	2	15	14.5E-5 ± 4.3E-5	33.7E-4 ± 31.9E-4	0.290 ± 0.088	11.6 E-3 ± 11.56E-3
	3	21	10.2E-5 ± 2.4E-5	27.1E-4 ± 12.7E-4	0.313 ± 0.086	8.6 E-3 ± 4.70E-3
10	1	31	42.9E-5 ± 8.5E-5	275.3E-4 ± 62.8E-4	1.173 ± 0.277	23.4 E-3 ± 7.70E-3
	2	31	45.5E-5 ± 11.0E-5	234.6E-4 ± 68.5E-4	1.006 ± 0.168	23.3 E-3 ± 7.84E-3
	3	9	40.8E-5 ± 9.1E-5	181.5E-4 ± 61.6E-4	0.818 ± 0.177	21.1 E-3 ± 8.93E-3

Oozoide <u>Salpa fusiformis</u>						
Lauf Nr	Tier Nr	Anzahl Stunden	Kraft der Bewegungen (N)	Arbeit Stunde ⁻¹ (J/h)	Pump-Volumen Stunde ⁻¹ (l/h)	Arbeit Volumen ⁻¹ (J/l)
13	1	21	25.1E-5 ± 2.8E-5	92.3E-4 ± 47.2E-4	1.270 ± 0.584	7.2 E-3 ± 5.00E-3
	2	21	13.4E-5 ± 1.5E-5	25.3E-4 ± 16.5E-4	0.668 ± 0.168	3.8 E-3 ± 3.60E-3
	3	20	23.1E-5 ± 7.5E-5	100.0E-4 ± 40.6E-4	1.553 ± 0.367	6.4 E-3 ± 3.02E-3

Tabelle 3.2.6.: Kräfte, Arbeit und gepumptes Volumen bei den Langzeitversuchen an Blastozoiden und Oozoiden von Salpa thompsoni (Lauf Nr. analog Tab. 2.2.2.) (E-n = 10⁻ⁿ)

Blastozoide <u>Salpa thompsoni</u>						
Lauf Nr	Tier Nr	Anzahl Stunden	Kraft der Bewegungen (N)	Arbeit Stunde ⁻¹ (J/h)	Pump-Volumen Stunde ⁻¹ (l/h)	Arbeit Volumen ⁻¹ (J/L)
11	1	10	403 E-5 ± 101 E-5	620.8E-4 ± 59.7E-4	2.706 ± 1.063	22.9 E-3 ± 9.28E-3
	1	11	275 E-5 ± 124 E-5	695.8E-4 ± 227.3E-4	3.023 ± 0.992	22.9 E-3 ± 10.61E-3
	2	9	305 E-5 ± 104 E-5	276.3E-4 ± 70.4E-4	1.205 ± 0.307	22.90E-3 ± 8.26E-3

3.3. Schwimmgeschwindigkeiten von Salpa thompsoni und Salpa fusiformis

Schwimmgeschwindigkeiten wurden an Blastozoiden und Oozoiden von Salpa fusiformis und Salpa thompsoni unter Normalbedingungen gemessen.

Die Blastozoide und Oozoide von S. fusiformis legten im Durchschnitt ungefähr die eigene Körperlänge pro Sekunde zurück. Die Geschwindigkeiten lagen zwischen 1.1 und 3.9 cm sec⁻¹ bei den Blastozoiden (L_{Kö} 1.7 - 2.5 cm) und bei den Oozoiden (L_{Kö} 4 cm) zwischen 3.4 und 5.1 cm sec⁻¹ (Tab.3.3.1.). S. thompsoni legte durchschnittlich etwas weniger als die eigene Körperlänge pro Sekunde zurück. Die Spannweiten betragen hier 1.0 - 5.4 cm sec⁻¹ bei den Blastozoiden (L_{Kö} 3.0 - 5.0 cm) und 3.6 - 8.6 cm sec⁻¹ bei den Oozoiden (Tab.3.3.2.).

Tabelle 3.3.1.: Schwimmgeschwindigkeiten unter Normalbedingungen von Blastozoiden und Oozoiden von Salpa thompsoni

Salpa thompsoni Blastozoide

Körperlänge [cm]	Anzahl Tiere	Schwimmgeschwindigkeit [cm sec ⁻¹]	Standardabweichung	Spannweite
3.0	5	2.4	± 0.87	1.3 - 3.5
5.0	5	2.0	± 1.9	1.0 - 3.5

Oozoide

Körperlänge [cm]	Anzahl Tiere	Schwimmgeschwindigkeit [cm sec ⁻¹]	Standardabweichung	Spannweite
8.0	5	5.4	± 2.5	3.6 - 8.6

Tabelle 3.3.2.: Schwimgeschwindigkeiten unter Normalbedingungen von Blastozoiden und Oozoiden von Salpa fusiformis

Salpa fusiformis
Blastozoiden

Körperlänge [cm]	Anzahl Tiere	Schwimm- geschwindigkeit [cm sec ⁻¹]	Standard- abweichung	Spannweite
1.7	5	1.8	± 0.65	1.1 - 3.0
2.5	5	2.5	± 0.74	1.8 - 3.9

Oozoiden

Körperlänge [cm]	Anzahl Tiere	Schwimm- geschwindigkeit [cm sec ⁻¹]	Standard- abweichung	Spannweite
4.0	5	4.2	± 0.43	3.4 - 5.1

3.4. Ergebnisse der Filtrationsversuche an Salpa thompsoni

3.4.1. Filtrations-Stunden-Volumen (FSV)

Varianzanalytisch konnten signifikante Unterschiede im Filtrations-Stunden-Volumen (FSV) zwischen den Größenklassen und eine Wechselwirkung zwischen der Wassertemperatur und Größenklassen nachgewiesen werden (Tab. 3.4.1) Die Versuchsfaktoren zeigt Tabelle 2.3.1..

Tabelle 3.4.1.: Tafel der Varianzanalyse für die transformierten Ergebnisse der Filtrationsversuche an S. thompsoni

Ursache der Variation	Summe der Abweichungsquadrate	FG	MQ	f	Signif. von F
Konstante	96.582	1	96.582	167.598	0.000
Größenklassen (GKL)	5.046	2	2.523	4.377	0.020
Algenkonzentration (KONZ)	0.423	2	0.211	0.366	0.696
Temperatur (TEMP)	0.029	1	0.029	0.050	0.824
Wechselwirkung GKL KONZ	3.635	4	0.909	1.576	0.202
Wechselwirkung GKL TEMP	5.447	2	2.723	4.725	0.015
Wechselwirkung KONZ TEMP	0.009	2	0.005	0.008	0.992
Versuchsfehler	20.751	36	0.576		
Gesamtvariation	131.922	50			

MQ ≡ mittlere Quadrate
FG ≡ Freiheitsgrade
f ≡ Testwert der F-Verteilung

Die Wechselwirkung zwischen Größenklassen und Temperatur beruht auf der Tatsache, daß bei den beiden kleinen Größenklassen bei Temperaturerniedrigung ein Absinken der Filtrationsleistung, bei der größten Größenklasse ein Ansteigen der Filtrationsleistung beobachtet wurde (Tab. 3.4.2.).

Tabelle 3.4.2.: Zellenmittelwerte und Standardabweichungen bei der Varianzanalyse der Freißversuche an Salpa thompsoni

Angaben in l h⁻¹ (Filtrations-Stunden-Volumen)

Faktor	Stufe	Mittelwert	Standardabweichung	Anzahl der Beobachtungen	95% Vertrauensbereich	
Größenklasse Temperatur	1.GKL					
	Hohe Temp.	0.32	0.24	9	0.14	0.51
	Niedr.Temp.	0.17	0.16	9	0.05	0.30
Größenklasse Temperatur	2.GKL					
	Hohe Temp.	0.31	0.19	9	0.16	0.46
	Niedr.Temp.	0.29	0.11	9	0.20	0.37
Größenklasse Temperatur	3.GKL					
	Hohe Temp.	0.45	0.59	9	0.00	0.90
	Niedr.Temp.	0.66	0.27	9	0.45	0.86
Gesamtmittelwert		0.37	0.33	54	0.27	0.45

Für die gesamte Probe wurde ein durchschnittliches FSV von 0.37 l pro Stunde errechnet.

Zwischen Körperlänge (L) und Filtrationsleistung pro Stunde (FSV) ergibt sich folgender Zusammenhang:

$$FSV = 0.094 L^{0.97} \quad (n=54, r=0.45, \alpha < 0.05)$$

$$FSV = \text{Filtrations-Stunden-Volumen [l h}^{-1}\text{]}$$

$$L_{Kö} = \text{Körperlänge [cm]}$$

Da die Varianz sehr hoch ist und nur eine relativ geringe Korrelation (r = 0.45) zwischen Körperlänge und Filtrationsleistung besteht, ist die Regressionsgleichung nur bedingt aussagefähig (Kap. 4.3.2.).

3.5. Ergebnisse der Respirationsmessung bei *Salpa thompsoni*

Den Sauerstoffverbrauch von Blastozoiden von *S. thompsoni* in mgO_2 pro g Trockengewicht (g_D) und Stunde (h) während beider Versuchsläufe zeigt die Abbildung 3.5.1. (Lauf 1, Lauf 2).

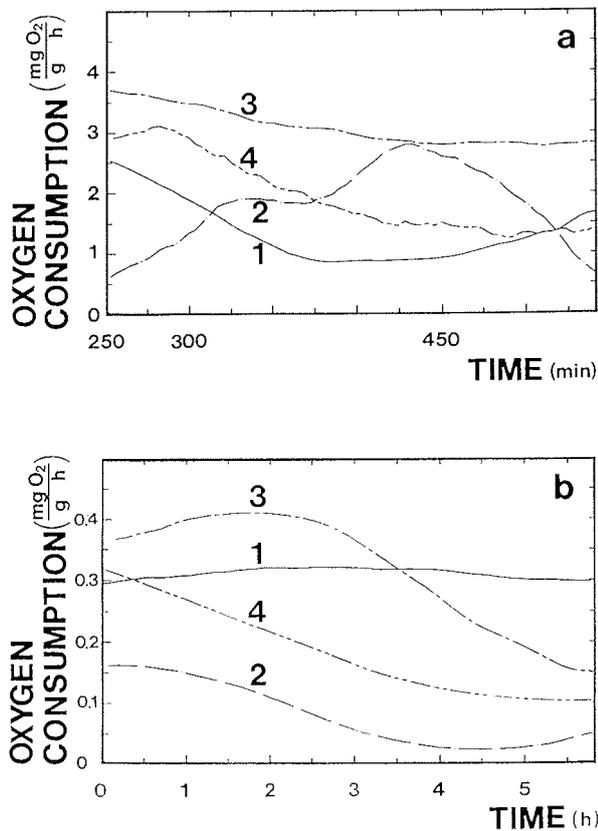


Abbildung 3.5.1.: Sauerstoffverbrauch (mg O_2 pro Gramm Trockengewicht und Stunde) der Blastozoiden von *Salpa thompsoni* im Zeitverlauf.

- a) Lauf 1, $L_{K0} = 2.5 \text{ cm}$
 b) Lauf 2, $L_{K0} = 3.4 \text{ cm}$

- 1 kleines Aquarium 0.4 Liter mit Licht
 2 großes Aquarium 14 Liter mit Licht
 3 kleines Aquarium 0.4 Liter ohne Licht
 4 großes Aquarium 14 Liter ohne Licht

Während der Messungen sank die Sättigung in den Aquarien nur in einem Fall (3) unter 90% (Abbildung 3.5.2.).

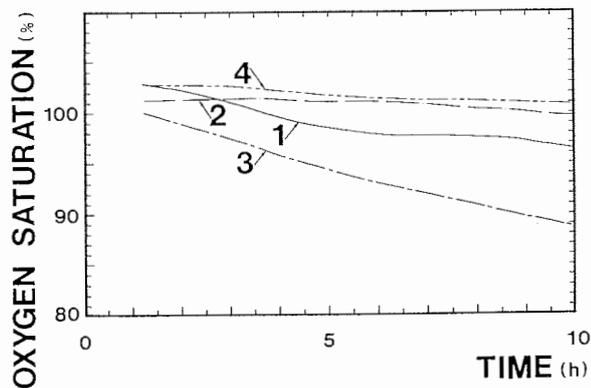


Abbildung 3.5.2.: Sauerstoffsättigung (%) in den Aquarien im Zeitverlauf während der Respirationsstudie an Blastozoiden von *Salpa thompsoni* am Beispiel von Lauf 1:

- 1 kleines Aquarium 0.4 l mit Licht
- 2 großes Aquarium 14 l mit Licht
- 3 kleines Aquarium 0.4 l ohne Licht
- 4 großes Aquarium 14 l ohne Licht

Der Temperaturverlauf ist am Beispiel des ersten Laufes in Abbildung 3.5.3. dargestellt.

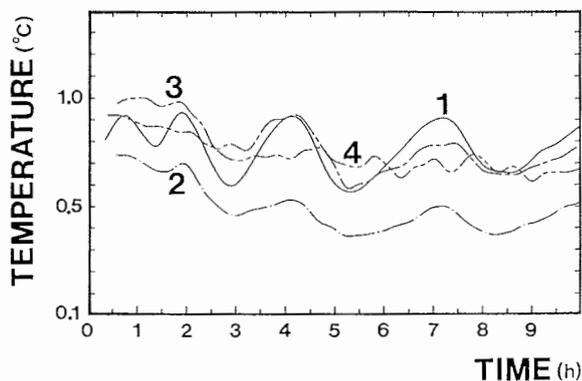


Abbildung 3.5.3.: Temperaturen (°C) in den Aquarien im Zeitverlauf während der Respirationsstudie an Blastozoiden von *Salpa thompsoni* am Beispiel von Lauf 1:

- 1 kleines Aquarium 0.4 l mit Licht
- 2 großes Aquarium 14 l mit Licht
- 3 kleines Aquarium 0.4 l ohne Licht
- 4 großes Aquarium 14 l ohne Licht

Die Atmung war in den kleinen Aquarien signifikant erhöht ($\alpha < 0.10$). Die Ergebnisse der Varianzanalyse zeigt Tabelle 3.5.1., Tabelle 3.5.2. zeigt den Vergleich der Mittelwerte aus den kleinen Aquarien ($0.268 \text{ mg O}_2 \text{ g}_D^{-1} \text{ h}^{-1}$) mit denen aus den großen ($0.153 \text{ mg O}_2 \text{ g}_D^{-1} \text{ h}^{-1}$) ($\text{g}_D \equiv \text{Gramm Trockengewicht}$).

Ein signifikanter Einfluß des Lichtes konnte nicht nachgewiesen werden. Zwischen den beiden Größenklassen der Tiere (Lauf 1, $L_{KÖ} = 2.5$ cm; Lauf 2, $L_{KÖ} = 3.4$ cm) konnte ebenfalls kein signifikanter Unterschied in der relativen Atmung gefunden werden (Tabelle 3.5.3.).

Tabelle 3.5.1.: Tafel der Varianzanalyse der Respiration von Blastozoiden von Salpa thompsoni

Ursache der Variation	Summe der Quadrate	Freiheitsgrade	Mittlere Quadrate	F-Testwert	Signifikanz ($\alpha 0.10$)
Aquariengröße A	2.63	1	2.63	6.39	S
Beleuchtung B	1.06	1	1.06	2.57	NS
Wechselwirkung A,B	0.012	1	0.012	0.029	NS
Versuchsfehler	1.65	4	0.411		
Gesamtvariation	5.35				

Tabelle 3.5.2.: Zellenmittelwerte bei der Varianzanalyse der Respiration von Salpa thompsoni bezüglich der Aquariengröße

Aquariotyp	Anzahl	Verbrauch $\text{mgO}_2 (\text{gD h})^{-1}$	Standardabweichung
0.4 Liter	4	0.268	0.082
14.0 Liter	4	0.153	0.049

Tabelle 3.5.3.: Zellenmittelwerte bei der Varianzanalyse der Respiration von Salpa thompsoni bezüglich der Größenklassen

Körperlänge (mm)	Anzahl	Verbrauch $\text{mgO}_2 (\text{gD h})^{-1}$	Standardabweichung
2.46	4	0.219	0.110
3.48	4	0.203	0.074

3.6 Unterwassergewicht von Salpa fusiformis

Abbildung 3.6.1. zeigt die Änderung des Unterwassergewichtes im Zeitverlauf für die Blastozoide und das Oozoid von Salpa fusiformis.

Die maximalen Differenzen betragen für

Blastozoide	3.5 mg	($L_{K\ddot{o}} = 2.5 \text{ cm}$, $g_w = 1.3 \text{ g}$)
	2.5 mg	($L_{K\ddot{o}} = 2.3 \text{ cm}$, $g_w = 1.0 \text{ g}$)

und das		
Oozoid	1.8 mg	($L_{K\ddot{o}} = 3.1 \text{ cm}$, $g_w = 2.0 \text{ g}$)
		($g_w \equiv \text{Feuchtgewicht}$)

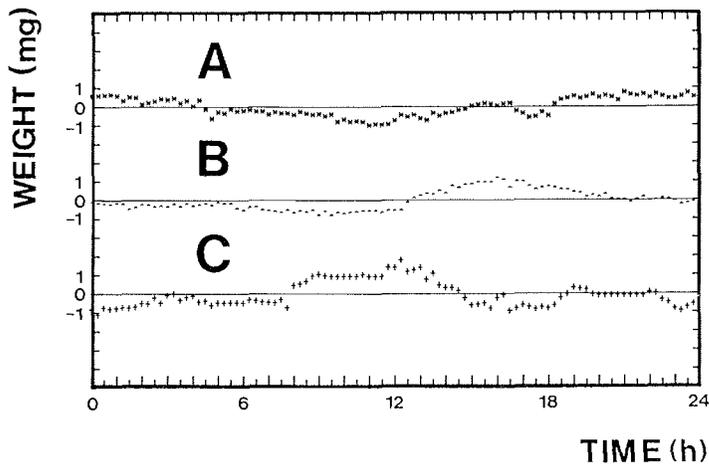


Abbildung 3.6.1.:

Kontinuierliche Messung des Unterwassergewichtes (weight) an einem Oozoid und 2 Blastozoiden von Salpa fusiformis

- A) Oozoid, Körperlänge = 3.1 cm, Feuchtgewicht = 2.0 g
- B) Blastozoid, Körperlänge = 2.3 cm, Feuchtgewicht = 1.0 g
- C) Blastozoid, Körperlänge = 2.5 cm, Feuchtgewicht = 1.3 g

4. Diskussion

4.1. Biometrie

4.1.1. Standardlängen und Gewichte

Die Standardlängen (Gesamtlänge, Körperlänge und Nucleuslänge, FOXTON 1966) und Gewichte (Feucht- und Trockengewicht) der untersuchten frischen Blastozoiden und Oozoiden von Salpa thompsoni zeigten hochsignifikante Korrelationen ($\alpha < 0.05$) untereinander. Jede kann also als Repräsentant für die anderen verwandt werden.

Da nahezu alle Autoren, die Untersuchungen an Salpen durchgeführt haben (z.B. FOXTON 1966, MADIN et al. 1981, IKEDA 1982, BONE und TRUEMAN 1983), bei der Beschreibung von Salpen der verschiedenen Arten die Körperlänge als Bezugsgröße zugrunde gelegt haben, wurde, um Vergleiche zu erleichtern, in der vorliegenden Arbeit ebenfalls diese Größe gewählt.

Alle Standardlängen und Gewichte wurden durch die Konservierung der Tiere in Formol verändert. Alle gemessenen Tiere wurden signifikant kleiner und leichter. Die Abnahmen betragen nach 15-monatiger Lagerung in 4 % Formol-Seewasserlösung für

die Gesamtlänge	6.2 %,
die Körperlänge	14.9 %,
die Nucleuslänge	9.9 % und
das Feuchtgewicht	50.2 %

(siehe Tab. 3.1.7.) von den Werten der frischen Tiere. Dieses Schrumpfungsphänomen läßt sich auf zweifache Weise erklären:

Zum einen bewirkt Formol eine Denaturierung der Strukturproteine, die im allgemeinen mit einer Verkürzung der Eiweißketten einhergeht (KARLSON 1972).

Zum anderen können auf Grund osmotischer Vorgänge durch Diffusion von Wasser in die Konservierungslösung Längen- und Gewichtsunterschiede hervorgerufen werden.

Übereinstimmend mit den eigenen Ergebnissen finden sich Beschreibungen über die Abnahme von Längen und Gewichten bei der Fixierung gelatinöser Tiere in der Literatur.

MADIN et al. (1981) untersuchten an Salpa maxima und Pegea confederata den Einfluß einer 18-monatigen Lagerung in 5 % Formol-Seewasserlösung. Sie fanden eine Abnahme der Körperlänge von 25 % und des Feuchtgewichtes von 55 %.

GRANDPERRIN und CABOCHE (1968) beobachteten an gelatinösen Tieren

nach 7-monatiger Lagerung in 10 % Formol-Seewasser-Lösung eine Abnahme von 46 % des Feuchtgewichtes.

Die Größenordnung der Abnahme ist von der Konzentration der Lösung und der Zeitdauer der Lagerung abhängig. Längen- und Gewichtsabnahmen werden erst dann nicht mehr eintreten, wenn sich nach einiger Zeit Lösungsgleichgewichte eingestellt haben. Eine Zeitreihenstudie hierzu wurde bisher an gelatinösem Plankton nicht durchgeführt.

Die relativ großen Unterschiede zwischen den eigenen Ergebnissen und den Ergebnissen von MADIN et al. (1981) von 14.9 % gegenüber 25 % Abnahme der Körperlänge ($L_{K\ddot{o}}$) sind durch unterschiedliche Auswertungsmethoden verursacht. MADIN et al. (1981) haben die Abnahme über Vergleiche an Hand einer Regressionsanalyse zwischen den Längen vor und nach der Konservierung berechnet. Sie haben die "konservierte Länge" als Funktion der "Lebendlänge" angegeben:

$$\text{konservierte } L_{K\ddot{o}} = 0.578 \text{ lebend } L_{K\ddot{o}} + 8.9$$

$$L_{K\ddot{o}} = \text{Körperlänge [mm]}$$

Bei dieser Methode wirkt sich die Nichtnormalverteilung der "Lebendlängen" stark aus. Aus der angegebenen Regressionsgleichung lassen sich "Schrumpfungen" zwischen 12.6 % für 30 mm Lebendlänge und 27.4 % für 60 mm Lebendlänge errechnen.

In den eigenen Berechnungen wurde hingegen der parametrische t-Test für paarweise angeordnete Meßwerte angewandt, nachdem auf Normalität getestet worden war. Dieser Test ist genauer, weil die starke Streuung, die zwischen verschiedenen Versuchstieren besteht, vermindert bzw. ausgeschaltet wird (SACHS 1984).

Bei der Bearbeitung bereits konservierter Salpenproben können die oben genannten Korrekturfaktoren (Tab. 3.1.7.) für Standardlängen und Gewichte verwandt werden, wenn eine Umrechnung auf natürliche Verhältnisse erfolgen soll. Wenn möglich, sollten jedoch Messungen der Lebendausgangslängen an Stichproben durchgeführt werden, da bei jeder Konservierung je nach Art und Dauer Abweichungen auftreten können.

4.1.2. Kohlenstoff- und Energiegehalt

Der Kohlenstoff- und Energiegehalt von Salpa thompsoni wurde in der vorliegenden Arbeit auf unterschiedliche Weise untersucht:

1. Differenz zwischen Trockengewicht und dem Ascherest nach Verbrennen bei 500 °C über 48 Stunden. Das aschefreie Trockengewicht (AFTG) wird häufig dem organischen Anteil des Trockengewichtes gleichgesetzt.
2. Direkte Bestimmung des Kohlenstoffgehaltes mittels der quantitativen CHN-Analyse.

3. Kalorimetrische Bestimmung des Energiegehaltes am Trockengewicht durch Messung der freiwerdenden Verbrennungswärme.

Alle drei Bestimmungen gehen vom Trockengewicht der Tiere aus. Dieses wird durch

die Füllung des Darmes und den Ernährungszustand des Tieres,
die Bedingungen beim Trocknen der Versuchstiere und
die Weiterbehandlung nach dem Trocknen beeinflusst.

MADIN et al. (1981) wiesen auf die Schwankungen des Kohlenstoffgehaltes in Abhängigkeit von der Darmfüllung hin. Da der Darm bei Salpen jedoch nicht ohne beträchtlichen Verlust an Körpersubstanzen entfernt werden kann, wurde in den vorliegenden Versuchen, wie bei MADIN (1981) und DEIBEL (1982a) darauf geachtet, daß nur Tiere mit gut gefülltem Darm verwendet wurden. Dadurch werden Schwankungen des Kohlenstoffgehaltes auf Grund unterschiedlicher Darmfüllung gering gehalten.

Beim Trocknen der Tiere mit zu hohen Temperaturen (>65 °C) können Gewichtsverluste durch leichtflüchtige, niedermolekulare Substanzen erfolgen. Dagegen kann beim Trocknen mit zu niedrigen Temperaturen Restwasser verbleiben.

GRANDPERRIN und CABOCHE (1968) geben als optimale Temperatur 63°C an. Als schonendste Methode der Trocknung hat sich die Gefriertrocknung erwiesen. Die Trocknung erfolgt unter Vakuum unterhalb der Denaturierungstemperatur der Proteine, die so in ihrer natürlichen Form verbleiben. Dieser Methode wurde in den vorliegenden Untersuchungen der Vorzug gegeben.

Werden getrocknete Proben von Salpen aus dem Gefriertrockner oder Trockenschrank an die Luft gebracht, können sich hygroskopische Eigenschaften der Inhaltsstoffe, beispielsweise von Salzen, wasseranziehend auswirken. Bei den obigen Untersuchungen betrug der durchschnittliche relative Gewichtszuwachs 2.8 % nach 30-minütiger Lagerung an der Luft (siehe Kap. 3.1.6.).

Aus diesem Grunde wurde bis zu den definitiven Bestimmungen darauf geachtet, daß die Proben möglichst nur kurzfristig der Luft ausgesetzt waren. In der Zwischenzeit wurden die Proben über Kieselgel-Trockenperlen (SERVA) gelagert.

4.1.2.1. Aschefreies Trockengewicht (AFTG)

Das aschefreie Trockengewicht (AFTG) bei S. thompsoni wurde für Blastozoiden mit 29.1 % (± 5.5 %, n=21) und für Oozoiden mit 30.3 % (± 3.8 %, n=12) vom Trockengewicht bestimmt (siehe Tab. 3.1.9.).

MADIN et al. (1981) haben im Nordatlantik für S. maxima mit 30.8 % (± 8.0 %, n=3, Blastozoiden) und für Pegea confoederata mit 30.0 % (± 3.8 %, n=5, Blastozoiden) ähnliche Werte gefunden.

Auch bei Ctenophoren (Pleurobrachia pileus) der Kieler Bucht liegen die Anteile des AFTG jahreszeitabhängig zwischen 27.5 % und 37.2 % vom Trockengewicht (SCHNEIDER 1982).

So scheint die Verteilung von AFTG zu Ascherest vom Trockengewicht mit ca. 30 % zu 70 % für gelatinöses Plankton typisch zu sein.

Die Anteile des AFTG bei anderen Vertretern des Zooplanktons im Nordpazifik und in der Beringsee zeigen folgende Relationen (OMORI 1969):

	AFTG %	Asche %
Pteropoda	60.7	39.4
Copepoda	96.6	3.4
Amphipoda	79.6	20.4
Euphausiaceae	91.8	8.2
Chaetognatha	95.5	4.5

Die völlig andere Verteilung ist auffällig. Dem gelatinösen Plankton fehlen feste Strukturen, die die Körperform stabilisieren. Die gespannte Körperstabilität, die sich mit dem Begriff des Turgors anschaulich beschreiben läßt, muß mittels osmotischer Vorgänge aufrecht erhalten werden. Da bei gelatinösen Tieren der Wassergehalt im Vergleich zur biologischen Substanz sehr hoch ist, ergibt sich aus energetischen Gründen ein hoher Anteil an "Seesalz". Es ist energetisch sicherlich günstiger, den hohen osmotischen Wert mit "Seesalz" aufzubauen, als mit organischen Substanzen herzustellen. Somit ist die Verschiebung im Verhältnis von organischem (AFTG) und anorganischem (Asche) Anteil bei gelatinösem Plankton erklärbar.

4.1.2.2. CHN-Gehalte und C/N-Verhältnisse

An Kohlenstoff- und Stickstoffgehalten bei Blastozoiden (n = 19) von Salpa thompsoni habe ich 34.2 % C und 4.2 % N vom aschefreien Trockengewicht (AFTG) bzw. 10.0 % C und 1.2 % N vom Trockengewicht (TG) und ein C/N-Verhältnis von 8.8 gemessen (Tab. 3.1.10.). Bei den Oozoiden waren die Ergebnisse fast gleich.

Die Bestimmung von Wasserstoff (H) mit dem CHN-Analyzer (CARLO ERBA) unterliegt starken Schwankungen (SCHNEIDER pers. Mitteilung). Dieses konnte an Hand der Doppelbestimmungen der eigenen Proben bestätigt werden. Es traten Differenzen bis zu 130 % für dieselbe Probe auf (Tab. 3.1.10.), so daß die Wasserstoffbestimmung mit Recht angezweifelt werden muß. Die Bestimmungen von C und N sind dagegen zuverlässig.

IKEDA und MITCHELL (1982) bestimmten bei Salpa thompsoni (n=12) mit 4.7 % C und 1.2 % N vom TG zwar einen gleichgroßen Stickstoffgehalt, jedoch nur den halben Kohlenstoffgehalt im Vergleich zu meinen Ergebnissen. Das C/N-Verhältnis (3.9) ist entsprechend niedriger. Diese Bestimmungen wurden nach einem 24-stündigen Respirationsexperiment mit Nahrungsentzug durchgeführt. Bei meinen ebenfalls 24 Stunden dauernden Respirationsexperimenten an Salpa thompsoni konnte ich am Versuchsende eine Entleerung des zunächst gefüllten Darmes beobachten.

Phytoplankton kann je nach Zustand ein C/N-Verhältnis zwischen 3 und 15 annehmen (BANSE 1974). Im Herbst wurden in der Antarktis (Scotia See) an Kotbällchen von S. thompsoni C/N-Verhältnisse von ≥ 10 gemessen

(HUNTLEY et al. 1985). Meine Untersuchungen habe ich im Herbst durchgeführt, so daß durch ein ebenfalls hohes C/N-Verhältnis des Darminhaltes die Abweichungen (doppelter C-Gehalt und doppeltes C/N-Verhältnis) und die Übereinstimmung (gleicher N-Gehalt) mit IKEDA und MITCHELL (1982) begründbar sind.

MADIN et al. (1981) fanden im Nordatlantik für Pegea confoederata (n=5) 24.1 % C und 3.4 % N und für Salpa maxima 37.7 % C und 8.2 % N vom AFTG.

Gelatinöses Plankton zeichnet sich, wie nach den Relationen von AFTG und Ascheanteil am Trockengewicht bereits vermutet werden konnte, durch niedrige absolute Kohlenstoff- und Stickstoffwerte aus.

Zum Vergleich seien hier die C- und N-Anteile und Verhältnisse, die OMORI (1969) an anderen Vertretern des Zooplanktons aus dem Nordpazifik und der Beringsee gemessen hat, angegeben:

	C	N	C/N
	% TG	% TG	
Pteropoda	22.1	3.5	6.3
Copepoda	53.3	9.4	5.7
Amphipoda	40.0	6.2	6.4
Euphausiaceae	41.8	10.3	4.1
Chaetognatha	45.6	10.9	4.2

4.1.2.3. Energiegehaltsbestimmung durch Kalorimetrie

Die freiwerdende Energie beim Verbrennen von Blastozoiden von Salpa thompsoni mit Hilfe der Kalorimetrie betrug 12.4 (± 1.35 , n=19) kJ pro g AFTG (Aschefreies Trockengewicht) (siehe Tab. 3.1.9.).

Da bei gelatinösem Plankton bisher keine kalorimetrischen Energiebestimmungen durchgeführt wurden, können hier keine direkten Vergleiche mit anderen Autoren angegeben werden.

Als Vergleich kann lediglich die Kalorimetrie von limnischen Copepoden (SALONEN et al. 1976) hinzugezogen werden.

<u>Eudiaptomus gracilis</u>	24.7 kJ g _{AFTG} ⁻¹
<u>Limnocalanus macurus</u>	31.2 kJ g _{AFTG} ⁻¹
<u>Macrocylops albidus</u>	22.8 kJ g _{AFTG} ⁻¹

Zur Erklärung dieser erheblichen Unterschiede des Energiegehaltes können die folgenden Überlegungen beisteuern:

Reine organische Substanz ist aus Eiweißen, Kohlenhydraten und Lipiden zusammengesetzt.

Die kalorischen Äquivalente dieser Stoffe betragen für

Eiweiß	18.1 kJ g ⁻¹ ,
Kohlenhydrat	17.5 kJ g ⁻¹ ,
Lipid	39.3 kJ g ⁻¹ (DOCUMENTA GEIGY 1977).

Demnach kann reine organische Substanz, je nach Zusammensetzung aus Eiweiß, Kohlenhydraten und Lipiden einen Energiewert zwischen 17.5 kJ g⁻¹ und 39.3 kJ g⁻¹ besitzen.

Unter der Voraussetzung, daß das AFTG mit der reinen organischen Substanz gleichgesetzt wird, scheinen die Energiegehalte (22.8 kJ bis 31.2 kJ pro g AFTG), wie sie SALONEN et al. (1976) bei Copepoden gefunden haben, wahrscheinliche Werte zu sein.

Dagegen sind die selbst gemessenen Energiegehalte für Salpa thompsoni mit 12.4 kJ pro g AFTG zu niedrig.

Die Frage stellt sich, ob es sich bei den niedrigen Werten um Meßfehler handelt, oder ob die Gleichsetzung von AFTG mit der reinen organischen Substanz hier nicht erlaubt ist.

Bei der kritischen Betrachtung des Trockengewichtes wurde oben bereits auf die Problematik der Trocknungstemperatur (Kap. 4.1.2.) und der hygroskopischen Eigenschaften der getrockneten Proben eingegangen. Demnach könnte das AFTG nicht nur aus reiner organischer Substanz, sondern zusätzlich auch noch aus Wasser, in Form von Kristallwasser oder absorbiertem Wasser, bestehen.

Sowohl SCHNEIDER (1982) als auch MADIN et al. (1981) haben die Menge der reinen organischen Substanz bei Vertretern des gelatinösen Planktons auf biochemischen Wege und mit der CHN-Analyse bestimmt und kamen mit beiden Methoden zu übereinstimmenden Ergebnissen für die Kohlenstoffwerte.

SCHNEIDER (1982) konnte bei dem Ctenophoren Pleurobrachia pileus aus der Kieler Bucht und MADIN et al. (1981) bei den Salpen Pegea confoederata und Salpa maxima aus dem Nordatlantik mit der biochemischen Analyse Differenzen zwischen dem AFTG und der reinen organischen Substanz messen. Diese Differenzen, die SCHNEIDER (pers. Mitteilung) mit dem CARLO-ERBA-Elemental-Analyser nicht als Wasser nachweisen konnte, identifizierten MADIN et al. (1981) jedoch mit einem anderen Gerät (PERKIN-ELMER-Elemental-Analyser) eindeutig als Wasser.

Die eigenen Messungen zeigten mit dem CARLO-ERBA-Elemental-Analyser große Fehler bei der Wasserstoff-Messung (130 %, Tab. 3.1.10.). Die CHN-Analyse kann hier deshalb nicht zur Identifizierung von Wasserresten im AFTG dienen.

So ist bei gelatinösem Plankton die Gleichsetzung von organischem Anteil mit dem aschefreien Trockengewicht nicht angebracht.

Eine günstigere Abschätzung des organischen Gehaltes kann nach einer Empfehlung von LENZ (1977) erfolgen. Er sagt, daß die zweifache Menge Kohlenstoff ungefähr dem Gehalt an organischer Substanz entspricht.

Auf die eigenen Versuche angewandt, ergibt sich für Salpa thompsoni ein Anteil von 68.4 % organischer Substanz am AFTG. Das bedeutet,

daß der Fehler bei der Gleichsetzung von AFTG mit der organischen Substanz bei 30 % liegt.

Berücksichtigt man den organischen Anteil mit 68 % vom AFTG bei der Energiebetrachtung, ergibt sich ein korrigierter Energiewert von 18.2 kJ pro g organischer Substanz (abgeschätzt über 2 x C-Gehalt). Dieser Wert liegt im unteren Bereich der oben beschriebenen Grenzen (17.5 - 39.3 kJ g_{AFTG}⁻¹). MADIN et al. (1981) haben bei ihren biochemischen Bestimmungen der organischen Substanzen bei Salpen des Nordatlantiks relativ hohe Proteinanteile (85 %) und niedrige Kohlenhydrat- und Lipidanteile (7 % und 8 %) gefunden. Eine organische Substanz dieser Zusammensetzung hat einen theoretischen Energiegehalt von 19.3 kJ g⁻¹, der den relativ niedrigen, direkt bestimmten Energiegehalt von S. thompsoni wahrscheinlich macht.

4.2. Bewegungsstudien am Einzeltier

Die Bewegungsstudien haben für das Einzeltier von Salpa thompsoni die Analyse des Bewegungsablaufes erbracht und die Abschätzung der Pumpleistung, des Pumpvolumens sowie des Energiebedarfes für die Bewegung ermöglicht.

4.2.1. Analyse des Bewegungsablaufes

Der Bewegungsablauf der Pumpbewegung von S. thompsoni und Salpa fusiformis wurde in einem statischen System über direkte Messung der Vorschubkraft im Zeitverlauf (Kap. 2.2.4. und 3.2.1.) analysiert. Die Schwimmgeschwindigkeit kann in einem statischen System nicht direkt gemessen werden.

Im Bewegungsablauf von S. fusiformis und S. thompsoni finden sich keine grundsätzlichen Unterschiede, da zwischen beiden Salpenarten trotz des unterschiedlichen Lebensraumes eine enge Verwandtschaft mit fast identischem anatomischen Aufbau besteht (FOXTON 1961).

Der Bewegungsablauf eines Schlages setzt sich jeweils aus dem Wechsel von Egestionsphase und Ingestionsphase zusammen (siehe Kap. 3.2. und 3.3.).

In der Egestionsphase wird Wasser aus der Egestionsöffnung ausgestoßen, in der Ingestionsphase aktiv durch die Ingestionsöffnung eingesaugt. In beiden Phasen wirkt eine Kraft in Bewegungsrichtung auf das Versuchstier.

4.2.2. Vergleich der Vorschubkräfte bei den verschiedenen Bewegungsformen

Meine Untersuchung zeigt drei verschiedene Bewegungsformen (normales und fluchtartiges Vorwärtsschwimmen sowie Rückwärtsschwimmen), die nach Größe und Richtung der Vorschubkraft unterschiedlich sind.

BONE und TRUEMAN (1983) haben an Salpa fusiformis mit einer Drucksonde, die sie in den Gastralraum des Versuchstieres eingeführt hatten, in einem statischen System den Gastralrauminnendruck kontinuierlich gemessen und daraus die Vorschubskräfte während der Bewegung errechnet.

Beim Vergleich der maximalen Vorschubskräfte der verschiedenen Bewegungsformen meiner Arbeit mit den Ergebnissen von BONE und TRUEMAN (1983) bei Blastozoiden und Oozoiden von S. fusiformis ähnlicher Körpergröße fällt auf, daß bei den Blastozoiden die direkt gemessenen Kräfte während der Fluchtreaktion von 1.66 mN sehr gut mit denen von BONE und TRUEMAN (1983) errechneten Ergebnissen von 1.7 mN übereinstimmen. Diese Kräfte sind ungefähr dreimal so hoch wie bei der Normalbewegung (0.55 mN):

Blastozoide von Salpa fusiformis

Autor (Normalbewegung)	0.55 mN	(L _{KÖ} = 2.5 cm)
Autor (Fluchtbewegung)	1.66 mN	(L _{KÖ} = 2.5 cm)
BONE und TRUEMAN (1983)	1.7 mN	(L _{KÖ} = 2.25-2.75 cm)

Auch bei den Oozoiden liegen die Kraftgrößen bei der Fluchtreaktion (1.04 mN) erheblich über denen der Normalreaktion (0.42 mN), wobei BONE und TRUEMAN (1983) jedoch einen noch höheren Wert (2.3 mN) errechnet haben.

Die Beleuchtung mit grellem Licht (Kap. 2.2.2.) bedeutet offensichtlich für die Salpen einen geringeren Stress als eine Meßsonde im Gastralraum.

Die Oozoide besitzen gegenüber den Blastozoiden eine komplexer angeordnete Muskulatur mit 13 Ringmuskeln, während es bei den Blastozoiden bei einfacherer Struktur nur 5 sind (IHLE 1958). Dieses ermöglicht den Oozoiden eine feinere Regulierung und größere Steigerung der Vorschubskraft durch Veränderung der Form und Größe der Ausströmöffnung.

4.2.2.1. Vorschubskraft und Wasserwiderstand

Bewegt sich ein formkonstanter Körper mit gleichmäßiger Geschwindigkeit durch das Wasser, wirkt seine Vorschubskraft einer gleichgroßen Reibungskraft, dem Wasserwiderstand, entgegen. Der Widerstandsbeiwert (c_w) beschreibt das Verhältnis von Widerstandskraft (F), Querschnittsfläche des Körpers (A), Dichte des Wassers (ρ) und Geschwindigkeit des Körpers (v).

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

- F= Widerstandskraft [N]
- A= Querschnittsfläche [m²]
- ρ = Dichte des Mediums [kg m⁻³]
- v= Geschwindigkeit [m sec]

Daraus folgt:

$$F = c_w A v^2 \rho / 2 .$$

Bei konstanter Geschwindigkeit und konstantem Widerstandsbeiwert, also bei Vorliegen einer kongruenten Körperform, gilt:

$$F \sim A$$

Dieser Zustand gilt bei der als Einzeltier schwimmenden Salpe annähernd nur für den kurzen Zeitraum, in dem sich das Tier während der Egestionsphase bei maximalem Wasserausstoß mit konstanter Geschwindigkeit bewegt. Dieses ist allerdings gleichzeitig der Zeitraum, in dem sich das Tier mit höchster Geschwindigkeit bewegt, und der somit für die Fortbewegung die größte Bedeutung besitzt.

Die Vorschubskraft für normales Schwimmen konnte experimentell als Funktion der Tierlänge (Kap. 2.2.4.) bestimmt werden. Die Ergebnisse der Messung der maximalen Vorschubkräfte von Salpa thompsoni und Salpa fusiformis wurden zusammengefaßt und die Regression

$$F = 0.235 L_{KÖ}^{1.96} \quad (n=12, r=0.99)$$

$F = \text{Vorschubskraft [N]}$
 $L_{KÖ} = \text{Körperlänge [cm]}$

errechnet (Abb. 4.2.1.). Das bedeutet, daß die gemessene Vorschubskraft ungefähr dem Quadrat der Körperlänge proportional ist. Somit zeigen Salpa fusiformis und Salpa thompsoni im Experiment als Einzeltier ein durchaus zweckmäßiges Verhalten, weil sie ihre Kraftentwicklung dem proportional zum Körperquerschnitt wachsenden Wasserwiderstand anpassen.

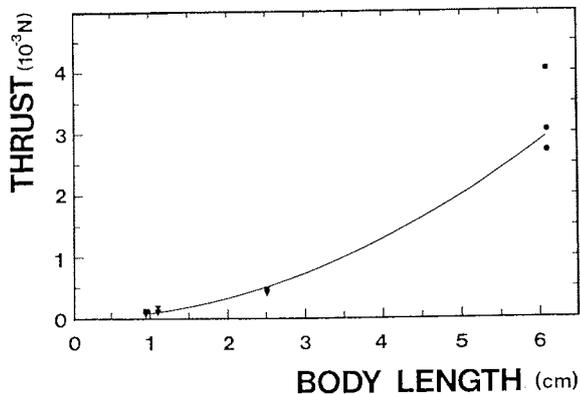


Abbildung 4.2.1.:

Regressionsanalyse von Körperlänge (cm) auf Vorschubkraft (N) der zusammengefaßten Ergebnisse von Salpa fusiformis und Salpa thompsoni.

● = S. thompsoni
 ▼ = S. fusiformis

$$F = 0.849 \cdot 10^{-4} \cdot L_{KÖ}^{1.97}$$

(n=12, r=0.98, $\alpha < 0.05$)

F = Vorschubkraft (N)
 $L_{KÖ}$ = Körperlänge (cm)

Die Blastozoidenkette bewegt sich mit fast konstanter Geschwindigkeit vorwärt. Jedes einzelne Tier liefert nur einen Anteil zum Gesamtimpuls. Obwohl die Bewegungen der Einzeltiere in der Kette nur im geringen Maß koordiniert sind (BONE und TRUEMAN 1983), wirkt insgesamt eine fast gleichmäßige Vorschubskraft.

Da der Durchmesser der Kette bei Verlängerung nicht verändert wird, ergibt sich für längere Ketten ein Vorteil. Die Reibung erhöht sich bei Verlängerung nur geringfügig (wegen der Beziehung zur Reynold'schen Zahl), während weitere Tiere zur Vorschubskraft beisteuern können. Das Schwimmen in Ketten bedeutet für die Blastozoide also eine Kräfteinsparung.

Mit der Bestimmung des Widerstandsbeiwertes von Salpa fusiformis haben sich BONE und TRUEMAN (1983) beschäftigt. Sie fanden bei Absinkversuchen mit betäubten Tieren Werte von 0.3 bis 0.35.

Zum Vergleich sei der Widerstandsbeiwert von Euphausia superba, in horizontaler Lage schwimmend angegeben:

$$c_w = 0.31 \text{ (KILS 1979).}$$

Die bei den betäubten Salpen gefundenen Wasserwiderstände und deren Beiwerte sind nicht ohne weiteres auf das schwimmende Tier anwendbar, da dieses insbesondere die Körperform und den Körperquerschnitt während des Pumpens variiert.

Während des Auspumpens (Egestion) kontrahieren sich die Körpermuskeln, der Querschnitt nimmt kontinuierlich ab, der Wasserwiderstand damit auch. In der folgenden Einsaugphase (Ingestion) dilatieren die Körpermuskeln, wirkt die elastische Rückstellung des Mantels, der Mund öffnet sich gleichzeitig und durch den Unterdruck wird Wasser in den Gastralraum gesogen.

Dabei sinkt der Wasserwiderstand weiter, weil die wirksame Querschnittsfläche um die Fläche der Mundöffnung vermindert wird. Sobald das Wasser nicht mehr eingesogen wird, steigt der Wasserwiderstand schlagartig auf einen Maximalwert, da jetzt die gesamte größte Querschnittsfläche der gefüllten Salpe als Widerstandsfläche wirkt.

Die größte wirksame Querschnittsfläche liegt auch bei der betäubten Salpe vor, so daß die von BONE und TRUEMAN (1983) gefundenen c_w -Werte Maximalwerte sind.

4.2.2.2. Vorschubskraft und Geschwindigkeiten

Vorschubkräfte können direkt nur am fixierten Tier, Schwimmgeschwindigkeiten nur am freischwimmenden Tier direkt gemessen werden.

Wie oben (Kap. 4.2.2.1.) gezeigt, ändern die Salpen sowohl Vorschubskraft als auch Körperdurchmesser, also Widerstandsbeiwert, ständig während des Bewegungsablaufes.

Dabei ändern sich auch die Schwimgeschwindigkeiten, wie in Filmaufnahmen gezeigt werden konnte (Kap. 3.3.3.). Die Schwimgeschwindigkeiten ändern sich jedoch langsamer als die Vorschubkräfte wegen der Beziehung $F \sim v^2$ (F = Vorschubkraft [N], v = Geschwindigkeit [cm/s]), aber auch auf Grund der Trägheit der Masse sowie der Viskosität des Wassers.

Die Schwimgeschwindigkeit von S. thompsoni betrug unter normalen Bedingungen bei den Oozoiden zwischen 3.6 und 8.6 cm/s ($L_{K\ddot{o}} = 8$ cm) und bei einzelnen Blastozoiden 1.0 bis 5.4 cm/s ($L_{K\ddot{o}} = 5$ cm).

BONE und TRUEMAN (1983) fanden ähnliche Werte für Salpa fusiformis im Mittelmeer:

Oozoide (2-8 cm/s, $L_{K\ddot{o}} = 3$ cm),
 einzelne Blastozoide (2-4 cm/s, $L_{K\ddot{o}} = 1.7$ cm) und
 Blastozoide in der Kette (4 cm/s, $L_{K\ddot{o}} = 0.75$ cm).

4.2.2.3. Energieverbrauch durch Schwimmen und spezifische Transportarbeit

Der Energieaufwand zum Schwimmen kann aus der am Wasser geleisteten Pumparbeit, aus den gemessenen Schlagfrequenzen und den Schwimgeschwindigkeiten errechnet werden.

Ein freischwimmender Blastozoid benötigt zum Schwimmen ohne Streß:

Salpa thompsoni 14 Schläge m^{-1}
 $[v = 0.3$ Hz, $L_{K\ddot{o}} = 6$ cm, $v = 2.4$ cm/s],
Salpa fusiformis 37 Schläge m^{-1}
 $[v = 1.3$ Hz, $L_{K\ddot{o}} = 2.5$ cm, $v = 3.5$ cm/s].

Aus der Anzahl der Schläge pro Meter und der Pumparbeit pro Schlag (siehe Kap. 2.2.5.1. und Kap. 3.2.1.) kann die Gesamtarbeit pro Meter für ein Tier errechnet werden.

Als Vergleichsmaß dient für Salpen unterschiedlicher Größe die spezifische Transportarbeit (W/M), als die Arbeit (J) pro Meter und kg Feuchtgewicht (kg_W) (BONE und TRUEMAN 1983).

Ich bestimmte für

Salpa thompsoni 0.130 J m^{-1} kg_W^{-1}
 $[M = 25.5$ g, $L_{K\ddot{o}} = 6$ cm, $v = 3.5$ cm/s],
Salpa fusiformis 0.300 J m^{-1} kg_W^{-1}
 $[M = 1.3$ g, $L_{K\ddot{o}} = 2.5$ cm, $v = 3.5$ cm/s].

(M = Masse in [g])

S. thompsoni muß gegenüber S. fusiformis weniger als die Hälfte der spezifischen Transportarbeit aufwenden.

Bei der idealen Bewegung mit konstanter Geschwindigkeit (v) und Form (c_w) gilt:

$$F \sim A \sim L^2 \quad \sim \text{ ist proportional}$$

F = Wasserwiderstand gleich der
 Vorschubskraft (bei konst v)
 A = Querschnittsfläche
 L = Körperlänge

Für die pro Meter vollbrachte Arbeit (W) gilt:

$$W \sim F .$$

Also folgt $W \sim L^2$.

Für die Masse (M) eines Einzeltieres gilt:

$$M \sim L^3 .$$

Die spezifische Transportarbeit ist:

$$W/M \sim L^2/L^3 = 1/L .$$

Bei der idealen Bewegung ist also die spezifische Transportarbeit umgekehrt proportional der Länge. Beim Einsetzen der gemessenen Größen in die Proportionalität

$$\left(\frac{W}{M}\right)_t / \left(\frac{W}{M}\right)_f = 2.31 \quad \text{und}$$

$$L_{K\ddot{o}f} / L_{K\ddot{o}t} = 2.40$$

$$\begin{aligned}
 W/M &= \text{spezifische Transportarbeit [J(m kg}_w\text{)}^{-1}] \\
 L_{K\ddot{o}} &= \text{Körperlänge [cm]} \\
 f &= \underline{\text{S. fusiformis}} \\
 t &= \underline{\text{S. thompsoni}}
 \end{aligned}$$

zeigt sich, daß die spezifische Transportarbeit eine für beide Salpenarten gültige Funktion der Länge ist.

Bei der wirklichen Bewegung spielen zum einen die nicht konstanten Fortbewegungsgeschwindigkeiten und wechselnden Körperformen, zum anderen die mit wachsender Körperlänge sich ändernden Einflüsse von Dichte und Viskosität des Wassers, ausgedrückt durch die Reynold'sche Zahl, eine Rolle.

BONE und TRUEMAN (1983) bestimmten die maximale Vorschubskraft unter Streßbedingungen (Gastralraumsonde), berechneten die spezifische Transportarbeit ($2.5 \text{ J(m kg}_w\text{)}^{-1}$) jedoch aus einer Vorschubsgeschwindigkeit unter Normalbedingungen. Daraus resultieren die 9-fach höheren Werte gegenüber meiner Untersuchung.

Im Vergleich zu Crustaceen müssen Salpen für die Bewegung ungefähr 1/10 der spezifischen Transportarbeit aufbringen. MORRIS et al. (1985) maßen für den Copepoden Pleuramamma xiphias zwischen 1.8 und 2.4 $J(m \text{ kg}_W)^{-1}$. Dieser Unterschied zeigt die Tendenz, daß kleinere Tiere beim Schwimmen eine höhere spezifische Energie aufwenden müssen als größere.

BRETT und GLASS (1973) stellten für den Fisch Oncorhynchus nerka eine Regression des spezifischen Energiebedarfs gegen das Gewicht auf:

$$y = 1.416 g_W^{-0.25}$$

y = Nettokosten des Transportes [$\text{cal g}^{-1} \text{ km}^{-1}$]
 g_W = Feuchtgewicht [g]

Für ein Tier von 1.3 g wurde ein Wert von

$$1.31 \text{ cal g}^{-1} \text{ km}^{-1} \cong 0.316 \text{ J m}^{-1} \text{ kg}_W^{-1} ,$$

für ein Tier von 25 g wurde ein Wert von

$$0.63 \text{ cal g}^{-1} \text{ km}^{-1} \cong 0.151 \text{ J m}^{-1} \text{ kg}_W^{-1}$$

vorhergesagt. Diese Werte liegen in derselben Größenordnung wie die einzelner Blastozoiden von Salpa fusiformis und Salpa thompsoni.

Durch das Vorkommen in Ketten kann der spezifische Energieaufwand für den Transport (=spezifische Transportarbeit) erheblich gesenkt werden. Der Wasserwiderstand der Kette bleibt, wie oben gezeigt, bei Verlängerung der Kette nahezu konstant, während das Gewicht vergrößert wird.

Dazu lassen sich folgende theoretische Überlegungen anstellen:

Bei konstanter Geschwindigkeit (v), Form (c_w) und Querschnittsfläche (A) gilt:

$$F \cong \text{konst} \quad \cong \text{ ist ungefähr}$$

$$\sim \text{ ist proportional}$$

F = Wasserwiderstand
= Vorschubskraft (bei konst v)

Für die pro Meter vollbrachte Arbeit (W) gilt:

$$W \sim F$$

Also folgt $W \cong \text{konst}$.

Für die Masse (M) der Kette gilt:

$$M \sim n \quad n = \text{Anzahl der Tiere in einer Kette}$$

$$M = \text{Feuchtgewicht der gesamten Kette}$$

Die spezifische Arbeit ist:

$$W/M \sim 1/n$$

Unter idealen Umständen ist die spezifische Transportarbeit also umgekehrt proportional der Anzahl der Tiere in der Kette .

Die limitierenden Faktoren unbegrenzter Kettenlängen sind:

1. Die initiale Kettenlänge (≈ 300 Tiere) ist begrenzt.
2. Mit steigender Kettenlänge besteht eine größere Gefahr für das Einzeltier, durch Räuber, insbesondere aber durch Parasiten wie Copepoden oder Amphipoden (HERON 1973), erbeutet bzw. befallen zu werden, da Ketten eine Konzentration von Individuen auf kleinstem Raum darstellen. Wenn ein Tier in der Kette angegriffen wird, erhöht sich die Wahrscheinlichkeit, daß auch andere Tiere in Mitleidenschaft gezogen werden.

Wie Beobachtungen gezeigt haben, nimmt die Anzahl (n) der Tiere in der Kette mit steigender Tiergröße (L_{K0}) ab, da die Verbindung der Tiere in einer Kette über Gewebebrücken erfolgt, die nach Bruch nicht wieder hergestellt werden können. Mit dem Alter der Kette steigt die Gesamtwahrscheinlichkeit, daß ein Ereignis eintritt, welches einen Kettenbruch zur Folge hat. Ursachen dafür können Angriffe von Räubern, aber auch physikalische Ursachen wie starker Seegang sein.

Die Verkürzung der Kette mit zunehmendem Alter ist auch biologisch sinnvoll, denn kleine Tiere, die in ihrer Fortbewegung durch die Viskosität des Wassers und durch hohe spezifische Transportarbeit mehr behindert sind, können diesen Nachteil durch eine höhere Anzahl von Tieren ausgleichen. Größere Tiere sind durch ihren günstigen spezifischen Energiebedarf für den Transport weniger auf die Einsparung durch die Kette angewiesen. Durch Verkürzung der Kette sinkt die Gefahr für das Einzeltier, gefressen zu werden.

4.2.3. Bewegungsverhalten über längere Zeiträume

4.2.3.1. Bewegungsmuster

Typisch auftretende Bewegungsmuster bei Salpa fusiformis und Salpa thompsoni konnten bei den Langzeitstudien gefunden und in 6 Klassen systematisiert werden. Die Versuche dienten außerdem dazu, Unterschiede im Bewegungsverhalten von Oozoiden und Blastozoiden, hier auch in Abhängigkeit von der Körperlänge, zu messen (Tab. 3.2.2.).

Die Versuchssituation beeinflusste gerade bei den Langzeitversuchen das Verhalten der Tiere deutlich.

Zu Versuchsbeginn herrschte durch die Handhabung und Fixierung in der Meßapparatur eine Streßsituation, dann folgte eine Phase der

Anpassung und zu Versuchsende, durch die Dauer bedingt, eine erneute Streßsituation.

Am deutlichsten ist dieses bei den Oozoiden zu beobachten. Diese zeichneten sich durch die einheitliche Verteilung der Bewegungsmuster aus. In der stabilen Mittelphase des Versuches finden wir ausschließlich die regelmäßig gruppierte Bewegung. Ganz deutlich ist zu Versuchsende der Übergang zur regelmäßigen, pausenlosen Bewegungsform, wohl als Ausdruck einer Streßreaktion, zu beobachten.

Bei den Blastozoiden ist ein Muster weniger offensichtlich, wobei die kleinsten Tiere ($L_{K\ddot{o}} = 0.95$ cm) ein uneinheitliches Bild zeigen. Bei den größeren Tieren ($L_{K\ddot{o}} = 1.1$ cm und $L_{K\ddot{o}} = 2.5$ cm) ist wie bei den Oozoiden die Tendenz zur pausenlosen Bewegungsform zum Versuchsende, wohl als Streßantwort, festzustellen.

Möglicherweise ist die größere Einheitlichkeit der Bewegungsmuster bei den Oozoiden auf die Lebensform als Einzeltier zurückzuführen, da hier die Fortbewegung nur durch die eigene Aktivität zustande kommt. Bei den Blastozoidenketten setzt sich die Kettenbewegung aus unkoordinierten, aber regelmäßigen Rhythmen der Kettentiere zur gleichmäßigen, gleitenden Kettenbewegung zusammen.

Verschiedene typische Bewegungsmuster wurden bisher an Salpen nur von HARBISON und CAMPENOT (1979) an verschiedenen Salpenarten beschrieben. Diese Autoren haben den Versuchstieren zwei Drähte an gegenüberliegenden Punkten des Mantels festgenäht und die Abstandsänderung der Drahtspitzen bei der Bewegung elektrisch über die Widerstandsänderung gemessen.

Sie fanden jedoch für jede Salpenart immer nur ein typisches Bewegungsmuster, z.B. für Salpa fusiformis regelmäßige Bewegungen ohne Pausen, Pegea socia regelmäßige Bewegungen mit Pausen, Salpa cylindrica regelmäßige Bewegungen abwechselnd mit hoher (> 40 Schläge pro Minute) und niedrigerer Frequenz (≤ 40 Schläge pro Minute).

Da in den eigenen Versuchen jedoch alle Bewegungsmuster für S. fusiformis und S. thompsoni gefunden wurden, liegt die Vermutung nahe, daß auch andere Salpenarten eine Vielfalt im Bewegungsmuster zeigen können und so ihr Bewegungsverhalten ebenfalls den Umweltbedingungen anpassen können.

4.2.3.2. Bewegungsfrequenzen

Die obengenannten Autoren HARBISON und CAMPENOT (1979) bestimmten in ihren Versuchen die Schlagfrequenz bei Salpen in Abhängigkeit von der Körperlänge und von der Wassertemperatur.

Die Schlagfrequenz nimmt mit steigender Körperlänge und sinkender Wassertemperatur ab.

Die Beziehung von Körperlänge und Schlagfrequenz bei 25°C wird durch die Regressionsgleichung

$$v = -0.98 L_{K\ddot{o}} + 110 \quad v = \text{Schlagfrequenz} \begin{cases} \text{[Schläge/min]} \\ \text{[mm]} \end{cases}$$

(r = 0.85 , n = 26) $L_{K\ddot{o}}$ = Körperlänge

für die 4 Arten der Gattung Salpa S. fusiformis, S. aspera, S. maxima und S. cylindrica ausgedrückt.

Die Abnahme der Schlagfrequenz mit der Temperatur war in den untersuchten Bereichen zwischen 5°C und 25°C annähernd linear. Zur Darstellung der Beziehung von Schlagfrequenz und Temperatur definierten die o.g. Autoren den Q_{10} Wert.

Dieser Wert gibt den Quotienten

$$Q_{10} = \frac{v_{t+10}}{v_t}$$

v_t = Schlagfrequenz bei der Temperatur t °C [Schläge/min]
 v_{t+10} = Schlagfrequenz bei der Temperatur t+10 °C [Schläge/min]

an. Für Salpa fusiformis beträgt der $Q_{10} = 1.3 (\pm 0.52, n = 5)$.

Die eigenen Versuche wurden mit

S. thompsoni bei 0°C und mit

S. fusiformis bei 15°C

durchgeführt. Aus obiger Regressionsgleichung und dem Q_{10} berechnen sich für die Temperaturen 0°C und 15°C für S. fusiformis:

0°C: $v = 0.52 (-0.98 L_{K\ddot{o}} + 110)$

15°C: $v = 0.77 (-0.98 L_{K\ddot{o}} + 110)$.

$L_{K\ddot{o}}$ = Körperlänge in [mm]
 v = Frequenz [Schläge/min]

Die Anwendung der Regressionsgleichung auch auf S. thompsoni liegt durch die enge Verwandtschaft mit S. fusiformis (FOXTON 1961) nahe. Im folgenden werden die errechneten und tatsächlich gemessenen Frequenzen am Beispiel von drei Tieren häufiger Körperlänge gegenübergestellt:

	$L_{K\ddot{o}}$ [cm]	Temperatur [°C]	Frequenz [Schläge/min] gemessen	errechnet
<u>S. thompsoni</u>	6.0	0	21-27	26.8
<u>S. fusiformis</u>	2.5	15	64-78	65.8
	1.1	15	72-85	76.3

Alle errechneten Werte liegen in den gemessenen Bereichen der kontinuierlichen Bewegungsmessung. Dieses spricht für die Anwendbarkeit der Regressionsgleichung auch für S. thompsoni.

Das bedeutet aber auch, daß bei S. thompsoni möglicherweise keine Adaptation der Schlagfrequenz an antarktische Temperaturen stattgefunden

hat. Bei einer Adaptation würde man höhere Schlagfrequenzen als die gemessenen erwarten können.

4.3. Vergleich von Pumpvolumen und Filtrationsvolumen

Bei den Salpen besteht zwischen gepumpten Wasservolumen (Pumpvolumen) und dem filtrierten Volumen (Filtrationsvolumen) auf Grund ihres Körperbaues eine enge funktionelle Verbindung.

Das Pumpvolumen ist diejenige Wassermenge, die bei der Bewegung der Salpe durch den Gastralraum hindurchgepumpt wird. Die Berechnung erfolgte gemäß Kapitel 2.2.5.1. .

Das Filtrationsvolumen errechnet sich aus der Verminderung der Partikel innerhalb eines geschlossenen Behälters durch ein Tier (Kap.2.3.). Es entspricht bei den Salpen dem Pumpvolumen, wenn 100 % Filtrationseffizienz vorliegt, d.h. alle Partikel beim Filtrieren aus dem Wasser entfernt werden. Bei geringerer Effizienz ist das Filtrationsvolumen kleiner als das Pumpvolumen. So wird das Filtrationsvolumen bei 50 % Effizienz nur die Hälfte des Pumpvolumens betragen.

Das Pump-Stunden-Volumen (PSV) ist das pro Stunde gepumpte Volumen. Das Filtration-Stunden-Volumen (FSV) ist entsprechend definiert.

4.3.1. Das Pump-Stunden-Volumen (PSV)

Das Pump-Stunden-Volumen (PSV), berechnet aus den Größen der Bewegung (Kap. 3.2.2.2.), zeigte eine Abhängigkeit von der Tiergröße und von der Schlagfrequenz, nicht aber von der Vorschubskraft (Anhang Tab. 5.). Es gilt für das PSV von S. fusiformis bei 15°C die Regression:

$$\text{PSV} := V_p/t = 0.17 \cdot L_{K\ddot{o}}^{2.0} \quad \begin{array}{l} \text{PSV} = \text{Pump-Stunden-Volumen [Liter/Std.]} \\ V_p = \text{Pumpvolumen [Liter(l)]} \\ t = \text{Zeit [Stunden(h)]} \\ L_{K\ddot{o}} = \text{Körperlänge [cm]} \end{array}$$

Da für die Schlagfrequenzen eine Abhängigkeit von der Wassertemperatur besteht (Kap.4.2.2.2.), kann die obige Regression für PSV auch auf die Temperatur 0°C für Salpa thompsoni umgerechnet werden:

$$\text{PSV} = V_p/t = 0.59 (0.17 L_{K\ddot{o}}^2) \quad \begin{array}{l} \text{PSV} = \text{Pump-Stunden-Volumen [Liter/Std.]} \\ V_p = \text{Pumpvolumen [Liter (l)]} \\ t = \text{Zeit [Stunden (h)]} \end{array}$$

Vergleicht man den mit Hilfe der Regression errechneten PSV-Wert von 3.6 l/h mit der gemessenen PSV-Spannweite von 1.84 - 3.96 l/h, kann man eine recht gute Übereinstimmung feststellen.

4.3.2. Verhältnis von Filtrations-Stunden-Volumen (FSV) zum Pump-Stunden-Volumen (PSV)

Für das Filtrations-Stunden-Volumen (FSV) der Blastozoiden von Salpa thompsoni wurde folgende Beziehung zur Körperlänge errechnet (Abb. 4.3.1.):

$$FSV = 0.094 \cdot L_{K\ddot{o}}^{0.97} \quad (n=54, r=0.45, \alpha < 0.05)$$

FSV = Filtrations-Stunden-Volumen [1/h]
 L_{K \ddot{o}} = Körperlänge [cm]

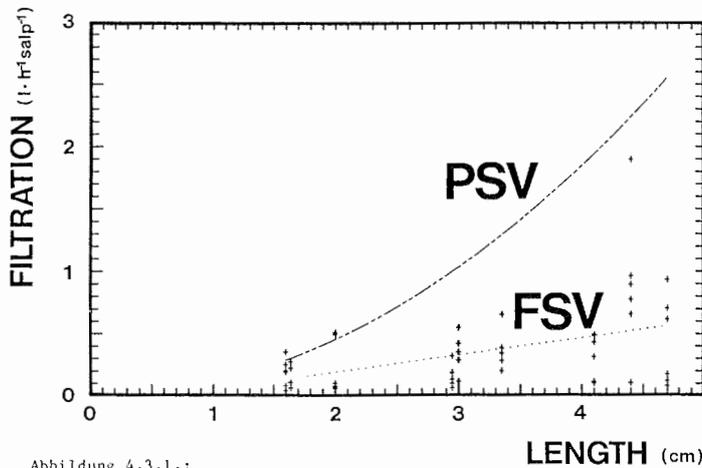


Abbildung 4.3.1.:

Vergleich des theoretischen Pump-Stunden-Volumens (PSV) mit dem gemessenen Filtrations-Stunden-Volumen (FSV) bei Blastozoiden von Salpa thompsoni

(Definition der Begriffe in Kapitel 4.3.1.)

Length = Körperlänge [cm]

+ FSV-Werte über die Zehrung von Algen im Experiment gemessen

(.....) $PSV = 0.094 L_{K\ddot{o}}^{0.97}$ (n = 54, r = 0.45, $\alpha < 0.05$)

(---) $PSV = 0.10 L_{K\ddot{o}}^{2.0}$

Das fast lineare Ansteigen des Filtrationsvolumens mit der Körperlänge ist für die Energiebilanz größerer Tiere extrem ungünstig, da das Körpervolumen mit der dritten Potenz zur Länge steigt.

Dieses Ergebnis widerspricht auch den Angaben aus der Literatur (HARBISON und GILMER 1976, MADIN und CETTA 1984).

Die Experimente der oben genannten Autoren unterschieden sich von meinem Versuchsaufbau.

HARBISON und GILMER (1976) verwendeten für die FSV-Bestimmung ein ähnliches Verfahren wie das meinige, benutzten jedoch erheblich größere Hälterungsfäße (20 Liter).

Tabelle 4.3.1.: Gegenüberstellung der Regressionsfaktoren a,b für das
 Stundenvolumen (SV) $SV = a \cdot L_K^b$
 FSV = Filtrations-Stunden-Volumen
 PSV = Pump-Stunden-Volumen

SV	a	b	Tierart	Bezug
FSV	0,194	1,79	<u>S. maxima</u>	HARBISON und GILMER 1976
FSV	0,192	2,14	<u>S. maxima</u>	MADIN und CETTA 1984
PSV	0,11	2,00	<u>S.thompsoni</u>	Autor
FSV	0,09	0,97	<u>S.thompsoni</u>	Autor

MADIN und CETTA (1984) bestimmten das FSV, indem sie die Menge der Darminhaltsstoffe (Chlorophyll und dessen Zerfallsprodukte) frisch gefangener Tiere von Salpa maxima mit den Chlorophyllgehalten des Wassers verglichen.

Vergleicht man die Exponenten der Regressionsanalyse des FSV auf die Körperlänge bei Salpa maxima (HARBISON und GILMER 1976: 1,79; MADIN und CETTA 1984: 2,14) mit dem des FSV (0,97) und dem des PSV (2,0) bei Salpa thompsoni, stimmen diese besser mit dem des PSV als mit dem des FSV überein.

Wie sind diese Unterschiede zu erklären?

Die Filtration von Nahrungspartikeln erfolgt mit Hilfe eines Schleimnetzes im Gastralraum (z.B. IHLE 1958). Da dieses Schleimnetz jedoch den Wasserwiderstand im Gastralraum erheblich vergrößert, wird bei der Fluchtreaktion auf die Bildung und damit auf die Filtration verzichtet.

Unter natürlichen Bedingungen ist bei allen im freien Wasser beobachteten Salpenarten dauernd ein Schleimnetz ausgebildet (MADIN 1974, 6 Arten, u.a. S. maxima, HAMNER et. al 1975).

In Aquarien beobachtete ich, daß die Salpen beim Kontakt mit einem Hindernis Fluchtreaktionen zeigten. In den von mir bei den Freßversuchen verwandten 1-Liter-Gefäßen wird ein Anstoßen an die Gefäßwände häufig vorkommen, so daß die Tiere einem dauernden Streß ausgesetzt sind. Da das Filtrations-Stunden-Volumen bei der Fluchtreaktion stark abnimmt, lassen sich die Unterschiede zwischen den Ergebnissen aus der Literatur (HARBISON und GILMER 1984, MADIN und CETTA 1984) und meinen durch die erhöhte Streßbelastung in den kleinen Gefäßen erklären.

Die Abschätzung des Filtrations-Stunden-Volumens von Salpen im freien Wasser über Freßversuche in geschlossenen Behältern besitzt also nur eine eingeschränkte Aussagefähigkeit. So lag selbst in den 20-Liter-Gefäßen (HARBISON und GILMER 1976) der Exponent der Regression von FSV auf die Körperlänge bei der gleichen Art (Salpa maxima) mit 1,79 deutlich unter dem mit der Methode über die Darminhaltsstoffe gewonnenen Wert von 2,14 (MADIN und CETTA 1984).

Alternative Methoden, zu denen auch die Abschätzung des Pumpvolumens zählt, ergeben also wahrscheinlich eine realistischere Abschätzung für das FSV unter natürlichen Bedingungen als die Freßversuche. Für Salpa thompsoni wird deshalb im folgenden das PSV als gültige Abschätzung der Filtration im freien Wasser betrachtet.

4.4. Respiration

Auf ein Durchflußsystem konnte für die Salpen wegen der niedrigen absoluten Respiration verzichtet werden.

Der Sauerstoffgehalt sank in meinen Untersuchungen in den großen 14-Liter-Aquarien insgesamt nur um 2 % bzw 3 %, in den kleinen 0.4-Liter-Aquarien jedoch um 6 % bzw. 11 %.

Der Sauerstoffverbrauch in den Aquarien wurde in Form der sogenannten spezifischen Respirationsrate (R), das ist der Sauerstoffverbrauch in mg pro Gramm Trockengewicht und Stunde, ausgedrückt. Diese Größe wurde zur gewichtsunabhängigen Vergleichbarkeit gewählt.

In den großen Aquarien war über die gesamte Versuchsdauer (6 Std.) der durchschnittliche spezifische Sauerstoffverbrauch geringer als in den kleinen:

$$\begin{aligned} 14.0 \text{ l: } R &= 0.153 \text{ mgO}_2(\text{g}_D \text{ h})^{-1} \\ 0.4 \text{ l: } R &= 0.268 \text{ mgO}_2(\text{g}_D \text{ h})^{-1} \end{aligned}$$

Die erhöhte Respiration ist in den kleinen Aquarien vermutlich durch verschiedene Streßfaktoren bedingt, wobei, wie man sehr gut beobachten konnte, das Anstoßen an die Aquarienwände von den Versuchstieren durch Fluchtbewegungen beantwortet wurde. Jedoch spielen in den kleinen Aquarien sicherlich auch die Sauerstoffabnahme und die höhere Konzentration von Stoffwechselabbauprodukten, bedingt durch das ungünstigere Tier-Wasser-Verhältnis, eine Rolle.

4.4.1. Respiration bei Ruhe und beim Schwimmen

Für die Bestimmungen der nachfolgenden Respirationsgrößen wurden aus obengenannten Gründen nur die Ergebnisse aus den großen Aquarien zu Grunde gelegt.

Betrachtet man den Verlauf der Respirations-Zeit-Kurven (Abb. 3.5.1.) finden wir mit $R_{\min} = 0.08 \text{ mgO}_2 \text{ g}_D^{-1} \text{ h}^{-1}$ (g_D = Trockengewicht) den unteren Durchschnittswert. Zu diesem Zeitpunkt haben sich alle Tiere mit minimaler Aktivität bewegt. Dieser Wert gibt deshalb eine Abschätzung für den Grundumsatz bei 0°C an.

Der Durchschnittswert des höchsten spezifischen Sauerstoffverbrauches beträgt $R_{\max} = 0.267 \text{ mgO}_2 \text{ g}_D^{-1} \text{ h}^{-1}$ (Tab.4.4.1.). Diese höchsten Werte sind Ausdruck der normalen Schwimmaktivität der Versuchstiere. Da die Aquarien ausreichend dimensioniert und das Wasser mit Sauerstoff gesättigt war, gehe ich davon aus, daß die Tiere annähernd streßlos, normal geschwommen sind.

Die Differenz von R_{\max} zu R_{\min} von $0.187 \text{ mgO}_2 \text{ g}_D^{-1} \text{ h}^{-1}$ soll einer Effizienzberechnung des Schwimmens über den Sauerstoffverbrauch dienen.

Tabelle 4.4.1.: Zusammenstellung aller Respirationsminima und -maxima [$\text{mg O}_2 \text{ g}_D^{-1} \text{ h}^{-1}$] im Zeitverlauf in den großen 14-Liter-Aquarien

g_D = Trockengewicht [g]
 R_{\min} = Respirationsminima [$\text{mg O}_2 \text{ g}_D^{-1} \text{ h}^{-1}$]
 R_{\max} = Respirationsmaxima [$\text{mg O}_2 \text{ g}_D^{-1} \text{ h}^{-1}$]

Körperlänge [cm]	R_{\min}	R_{\max}
2.5	0.06	0.28
2.5	0.13	0.31
3.4	0.03	0.16
3.4	0.10	0.32
Durchschnitt	0.08	0.27

Bei einem respiratorischen Quotienten (RQ) von 0.8 (WEBB 1975) kann 1 mg veratmeten Sauerstoffs mit dem energetischen Äquivalent von 14 Joule gleichgesetzt werden (DOCUMENTA GEIGY 1977).

Es entsprechen also:

$$0.187 \text{ mgO}_2 \text{ g}_D^{-1} \text{ h}^{-1} \equiv 2.62 \text{ J g}_D^{-1} \text{ h}^{-1}$$

Die für einen Schlag (Pumpzyklus) aufgewandte Arbeit (Tab.3.2.1) beträgt für ein 2.5 cm langes Tier von Salpa thompsoni, wie es in den Respirationsversuchen in kleinster Länge verwandt wurden :

$$W = 0.0103 \text{ mJ} \quad W = \text{Schlagarbeit eines Tieres der Körperlänge } 2.5 \text{ cm}$$

Für die Leistungsberechnung soll als untere Abschätzung der Schlagfrequenz für die Normalbewegung

$$v = 20 \text{ Schläge min}^{-1} \quad v = \text{Frequenz}$$

angenommen werden (Kap 4.2.2.2.).

Die Leistung P beträgt:

$$P = W \cdot v = 0.0124 \text{ J h}^{-1} \quad \begin{aligned} P &= \text{Leistung [J h}^{-1}] \\ W &= \text{Arbeit [J]} \\ v &= \text{Schlagfrequenz [h]} \end{aligned}$$

und die spezifische Schwimmleistung P^* :

$$P^* = 0.199 \text{ J (g}_D \text{ h)}^{-1} \quad P^* = \text{Spezifische Leistung, bezogen auf das Trockengewicht } g_D$$

Die Schwimmeffizienz ist der prozentuale Anteil der Schwimmleistung an der zugeführten chemischen Leistung. Sie beträgt 7.6 % für 2.5 cm (L_{K0}) lange Tiere.

WEBB (1975) errechnete für den Lachs Oncorhynchus nerka eine Schwimmeffizienz zwischen 6 und 25 % in Abhängigkeit von der Länge. TORRES (1984) kalkulierte für Euphausia superba eine Effizienz von maximal 1.8 %, für Euphausia pacifica von maximal 2.9 %.

Somit bewegen sich die Einzeltiere von Salpa thompsoni und wahrscheinlich auch die nahe verwandten Arten auf recht effiziente Weise vorwärts.

4.4.2. Vergleichende Respirationsbetrachtung

Mit der Respiration von Salpa thompsoni im Vergleich zu 14 anderen antarktischen Zooplanktonarten haben sich IKEDA und MITCHELL (1982) beschäftigt.

Die Respiration von Salpen aus wärmeren Gewässern haben

NIVAL et al. (1972) an Salpa maxima
 MAYZAUD und DALLOT (1977) an Salpa fusiformis
 TRUEMAN et al. (1983) an Salpa fusiformis

gemessen.

Zur besseren Vergleichbarkeit wurden alle Ergebnisse in die spezifische Respirationsrate umgerechnet. Sie sind in Tabelle 4.4.2. zusammengefaßt.

Tabelle 4.4.2.: Vergleich von Respirationswerten der Blastozoiden von Salpa maxima, Salpa fusiformis und Salpa thompsoni nach Angaben verschiedener Autoren

Die Angaben wurden in $\text{mgO}_2 \text{ gTrockengewicht}^{-1} \text{ h}^{-1}$ umgerechnet.

Literaturhinweis	Salpenart	Versuchstemperatur °C	Verbrauch in $\text{mgO}_2 \text{ g}^{-1} \text{ h}^{-1}$	Anzahl untersuchter Tiere	Größe der Versuchsaquarien (Liter)	Angabe im Text Maßzahl Einheit	Trockengewicht (mg)
NIVAL et al. (1972)	<u>Salpa maxima</u> Blastozoiden	15	0.17	3	0.125 - 0.500	0.12	129
			0.36			0.25 $\mu\text{O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$	
			0.41			0.29	
MAYZAUD und DALLOT (1977)	<u>Salpa fusiformis</u>	14	0.46	-	-	7.7 $\mu\text{O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ day}^{-1}$	-
BONE et al (1983)	<u>Salpa fusiformis</u> Blastozoiden	14.5	1.2 - 3.9	12	0.02	4 - 15 $\text{mgO}_2 \text{ ml}^{-1} \text{ Tier}^{-1}$	20-26*
IKEDA und MITCHELL (1982)	<u>Salpa thompsoni</u> Blastozoiden	-1.1	0.15	12	2.0	0.105 $\mu\text{O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ h}^{-1}$	114.
Autor	<u>Salpa thompsoni</u> Blastozoiden	0	0.08 - 0.286	57	14.0		96.4
			0	4	0.4		

*) Trockengewichte nach Längenangaben berechnet

IKEDA und MITCHELL (1982) kamen wie ich für Salpa thompsoni auf sehr ähnliche Werte der Respirationsrate. Entsprechend ihrer höheren Versuchstemperatur fanden die meisten Autoren auch höhere Respirationsraten. Lediglich NIVAL et al. (1972) kamen bei Salpa maxima zu unerwartet niedrigen Ergebnissen ($0.17 \text{ mgO}_2 (\text{g}_D \text{ h})^{-1}$). Auffällig hoch sind die Ergebnisse von TRUEMAN et al. (1983) ($2-3 \text{ mgO}_2 (\text{g}_D \text{ h})^{-1}$). Letztere haben die Respirationsversuche in sehr kleinen Gefäßen (20 ml) auf dem Schütteltisch gezielt unter Streßbedingungen durchgeführt. Die Unterschiede im O_2 -Verbrauch wurden vermutlich durch unterschiedliche Bewegungsaktivität der Versuchstiere verursacht.

4.5 Unterwassergewicht

Gelatinöse Tiere können ihr spezifisches Gewicht durch selektiven Ausschluß oder Anreicherung von Ionen in der Gallerthülle regulieren. Die Gewebsflüssigkeiten von Medusen, Ctenophoren, heteropoden und pteropoden Mollusken und Tunikaten sind spezifisch leichter als Meerwasser. Sie sind zwar mit dem Meerwasser isotonisch, enthalten aber die Ionen in anderen relativen Verhältnissen. Der teilweise Ausschluß des Sulfat-Ions ist dabei einer der wichtigsten den Auftrieb bedingenden Faktoren (DENTON 1963, DENTON und SHAW 1962).

In der vorliegenden Arbeit konnte ein Tagesgang im spezifischen Gewicht bei Blastozoiden und Oozoiden von Salpa fusiformis gezeigt werden.

Salpa fusiformis und Salpa thompsoni führen ausgedehnte tägliche Vertikalbewegungen von über 200 m bis maximal 500 m durch (WIEBE et al 1979, REINKE 1980, HARBISON und CAMPENOT 1982). Die Änderung im spezifischen Gewicht der Tiere kann eine Unterstützung dieser Wanderung darstellen.

Vertikalwandernde Salpen überwinden im Wasser vertikale Strecken bis zu 1000 m pro Tag (WIEBE et al. 1979), d.h. 500 m für den Auf- und Abstieg.

Jeweils 0.0147 mN ($\equiv 1.5 \text{ mg}$) stehen durch die Gewichtsänderung als Auftriebs- bzw. Absinkkraft zur Verfügung. Als untere Abschätzung soll im folgenden mit 0.00981 mN ($\equiv 1 \text{ mg}$) für eine 2 cm lange Salpe gerechnet werden.

Für die Auftriebs- bzw. Absinkgeschwindigkeit v_A gilt dann (Kap.4.2.2.1.):

$$v_A = \sqrt{\frac{2F}{\rho c_w A}}$$

F = Auftriebskraft [Newton]
 ρ = Dichte des Meerwassers
 c_w = Widerstandsbeiwert
 A = wirksame Querschnittsfläche [m^2]

Für eine konservative Abschätzung der Wanderungsgeschwindigkeit wird angenommen, daß die Salpe die Vertikalbewegung im rechten Winkel zur Längsachse durchführt. Setze ich dafür den Widerstandsbeiwert (c_w) gleich dem einer senkrecht zur Strömung stehenden Platte - dieses ist sicherlich eine obere Abschätzung des Wertes - erhalte ich:

$$c_w = 1$$

Die wirksame Querschnittsfläche ist ungefähr:

$$A = 1 \text{ cm}^2.$$

Es folgt für die Geschwindigkeit

$$v_A = 49.9 \text{ m h}^{-1}.$$

$v_A = \text{Auftriebs- bzw. Absinkgeschwindigkeit}$

Zur Überwindung einer Strecke von 500 m in vertikaler Richtung würden 10 Stunden ausreichen.

Die Änderung des spezifischen Gewichtes über die Verschiebung der relativen Verhältnisse der Ionen in der Gallerthülle kann die tägliche Vertikalbewegung also wirksam unterstützen.

Im freien Wasser sind auch noch andere Faktoren für die vertikale Bewegung wichtig. So kann eine Regulation der Dichte der Salpe auch über den Füllungsgrad des kugelförmigen Darmes (Nucleus) erfolgen. Vertikalwandernde Salpen fressen nachts in der euphotischen Zone. Da die im Darm eines Tieres konzentrierte Nahrung ein höheres spezifisches Gewicht als das Meerwasser besitzt, erhöht sich die Dichte des ganzen Individuums. Dieses begünstigt ein Absinken am Ende der Nacht.

Während des Aufenthaltes in der Tiefe tagsüber wird der größte Teil der aufgenommenen Nahrung verdaut und ausgeschieden. Das spezifische Gewicht der Tiere nimmt ab, und die Aufwärtsbewegung zu Beginn der Nacht wird unterstützt.

Neben der Dichteänderung hat die gerichtete Bewegung noch eine wesentliche Bedeutung. Beobachtungen an Oozoiden und einzelnen Blastozoiden freischwimmender Salpen (*S. fusiformis* und *S. thompsoni*) zeigen, daß diese in der Lage sind, gezielte Richtungsänderungen durchzuführen. Die Lenkung erfolgt über die Winkeländerung des Egestionsstrahls zur Längsachse des Tieres (Kap.3.2.1.1., Abb.3.2.3.). Bei den Ketten hingegen mit bis zu 300 Individuen (Blastozoiden) wurden im Aquarium schraubenförmige Bewegungen ohne eindeutiges Einhalten einer Richtung beobachtet. Da aber die Bewegungen durch die Enge des Geßes eingeschränkt waren, kann nicht ausgeschlossen werden, daß die Ketten im freien Wasser über einen längeren Zeitraum gezielt in einer Richtung schwimmen. Die notwendige Koordination der Aktivität der einzelnen Individuen könnte über die ekto- und endodermale Reizleitung in der Kette erfolgen (MACKIE und BONE 1977).

Die tägliche Vertikalbewegung der Salpen im freien Wasser ist sicher das Ergebnis eines komplexen Vorganges aller genannten und u.U. noch unentdeckter Faktoren. Eine Gewichtung der einzelnen Einflüsse ist weiteren Studien vorbehalten.

4.6. Salpa thompsoni und ihre Bedeutung als Einzeltier, als Aggregation und in der ökologischen Gemeinschaft

4.6.1. Salpa thompsoni, Euphausia superba und antarktische Copepoden im Vergleich ihrer Biomasse und physiologischen Leistungen der Filtration, Atmung und Bewegung des Einzeltieres

Die drei Zonen der Antarktis - die ständig eisfreie, die saisonal eisbedeckte und die dauernd eisbedeckte Zone (HEMPEL 1985) - sind durch unterschiedliche Zooplanktongemeinschaften geprägt.

Salpa thompsoni wird in den beiden äußeren Zonen angetroffen, während sie in der südlichsten Zone fehlt (FOXTON 1966). Da in der nördlichen Zone Copepoden und in der intermediären Zone Euphausia superba dominieren, werden die physiologischen Leistungen der Einzeltiere dieser drei Vertreter des Zooplanktons zunächst ohne direkten Bezug zu den speziellen antarktischen Umweltfaktoren einander gegenübergestellt (Tab. 4.6.1.).

Tabella 4.6.1.: Vergleich physiologischer Parameter von Salpa thompsoni, Euphausia superba, Calanus propinquus und Pleuromma xiphias

Parameter	<u>Salpa thompsoni</u> L _{KÖ} = 2.5 cm	<u>Euphausia superba</u> L _{KÖ} = 5 cm	<u>Calanus propinquus</u> L _{KÖ} = 0.3 cm
Biomasse			
Feuchtgewicht (g Ind ⁻¹)	1.34	0.97 (VOSS 1982)	0.005 (SCHNACK 1985)
Trockengewicht (mg Ind ⁻¹)	61.0	194.6 (VOSS 1982)	1.04 (SCHNACK 1985)
Kohlenstoffgewicht (mg Ind ⁻¹)	6.4	88.3 (IKEDA und MITCHELL 1982)	0.45 (SCHNACK 1985)
Wassergehalt (%)	95	80 (VOSS 1982)	83 (IKEDA und MITCHELL 1982)
AFTG:Asche	3:7	9.2:0.8	9.6:0.4
Filtration			
Filtrationsvolumen (l Ind ⁻¹ Tag ⁻¹)	15	50 (SCHNACK 1985)	0.45 (SCHNACK 1985)
spezifische Filtration (l gC ⁻¹ Tag ⁻¹)	2.34 · 10 ³	0.57 · 10 ³	1.00 · 10 ³
Atmung			
O ₂ -Verbrauch (µgO ₂ Ind ⁻¹ h ⁻¹)	9.34	180.6 (VOSS 1982)	1.69 (IKEDA und MITCHELL 1982)
spezifischer O ₂ -Verbrauch (mgO ₂ gC ⁻¹ h ⁻¹)	1.46	2.05	3.76
<u>Pleuromma xiphias</u>			
Bewegung			
Schwimmeffizienz (%)	7.6	1.8 (TORRES 1983)	8.0 (MORRIS et al. 1985)
Schwimgeschwindigkeit (cm s ⁻¹)	2.5-4.0	0.0 - 13.0 (KILS 1979)	0.9 - 3.2 (MORRIS et al. 1985)

Im Vergleich zu Krill und dem Copepoden Calanus propinquus ist der höhere Wasseranteil (> 95 %; Krill 80 %; Copepode 83 %) und die Verschiebung im Quotienten aschefreies Trockengewicht/Asche (3:7; Krill 9.2:0.8; Copepode 9.6:0.4) bei S. thompsoni auffällig.

Während ein 2.5 cm langes Blastozoid von S. thompsoni mit 1.34 g ein ähnliches Lebendfeuchtgewicht hat wie ein doppelt so langer Krill (0.97 g, VOSS 1982), besitzt es das 250-fache Feuchtgewicht eines Copepoden (0.005 g, SCHNACK 1985). Dieselbe Salpe besitzt aber nur die 14-fache Menge Kohlenstoff (6.4 mg) gegenüber dem Copepoden (0.45 mg, SCHNACK 1985) und nur 1/14 der Kohlenstoffmenge des Krills (88.3 mg).

Krill und Copepoden sind spezifische Filtrierer, die ihre Filtrationsleistung der Phytoplanktonkonzentration und -zusammensetzung anpassen (SCHNACK 1985). Für S. thompsoni kann eine unspezifische, konzentrationsunabhängige Filtration (BRÜLAND und SILVER 1981) im freien Wasser vorausgesetzt werden. Das maximal filtrierte Volumen pro Tag und Tier bei gleicher für Krill und Copepoden optimaler Phytoplanktonkonzentration verhält sich bei S. thompsoni ($15 \text{ l} \cdot \text{Tag}^{-1}$), Euphausia superba ($50 \text{ l} \cdot \text{Tag}^{-1}$, SCHNACK 1985) und Calanus propinquus ($0.45 \text{ l} \cdot \text{Tag}^{-1}$, SCHNACK 1985) wie 30:100:1.

Bezieht man das maximal filtrierte Volumen (gemessen als Pumpvolumen) auf den Kohlenstoffanteil der Tiere, verhalten sich die sogenannten spezifischen Filtrationsraten (bezogen auf Kohlenstoff) von S. thompsoni ($2.34 \text{ l}(\text{Tag} \cdot \text{gC})^{-1}$), Euphausia superba ($0.55 \text{ l}(\text{Tag} \cdot \text{gC})^{-1}$, SCHNACK 1985) und Calanus propinquus ($1.0 \text{ l}(\text{Tag} \cdot \text{gC})^{-1}$ SCHNACK 1985) ungefähr wie 5:1:2. Bei S. thompsoni ist die Filtration bezogen auf ihren organischen Anteil auffällig groß.

Die metabolischen Aktivitäten, abgeschätzt über die spezifische Respiration für Kohlenstoff (S. thompsoni $1.46 \text{ mgO}_2 (\text{h} \cdot \text{gC})^{-1}$, Euphausia superba $2.05 \text{ mgO}_2 (\text{h} \cdot \text{gC})^{-1}$ (VOSS 1982), Calanus propinquus $3.76 \text{ mgO}_2 (\text{h} \cdot \text{gC})^{-1}$ (IKEDA und MITCHELL 1982)) verhalten sich dagegen etwa wie 0.7:1:2.

Die erhöhte Filtrationsleistung (abgeschätzt über das Pumpvolumen) von S. thompsoni dient also nicht allein dem Stoffwechsel. Einerseits ist die relativ begrenzte Fähigkeit zum Aufschluß der Phytoplanktonzellen hierfür verantwortlich. BRÜLAND und SILVER (1981) konnten aus Kotbällchen Algenzellen mit erhaltenen, funktionsfähigen Chloroplasten isolieren. Salpen müssen, mangels hartschaliger Strukturen zum mechanischen Aufbrechen der Algenzellen, diese auf chemischen Wege aufschließen. Die o.g. Autoren konnten zeigen, daß eine Reihe von Algenarten nicht verdaut wurden.

Andererseits können Salpen kleinskalige, wenige Zentimeter große Anreicherungen von Phytoplankton wegen der Kopplung von Fortbewegung und Filtration nicht so effektiv nutzen wie Copepoden. So werden Copepoden in den kleinräumigen Phytoplanktonverdichtungen in höherer Konzentration gefunden (MULLIN und BROOKS 1976), da sie fast auf der Stelle schwebend filtrieren können. Salpen können zwar auf der Stelle schweben, jedoch nicht gleichzeitig filtrieren.

Den Schwebezustand erreichen Copepoden weitgehend durch Öltröpfchen als Auftriebskörper und durch Peraeopodenschlag, Euphausia superba nur durch Pleopodenschlag (KILS 1979) und S. thompsoni durch Veränderung des spezifischen Gewichtes.

Da genaue Messungen zum Schwimmen antarktischer Copepoden bisher nicht vorliegen, soll Pleuramamma xiphias (20°C) zum Vergleich hinzugezogen werden.

S. thompsoni schwimmt durch Strahlantrieb mit einer durchschnittlichen Normalgeschwindigkeit von 2.5 - 4 cm/s ($L_{K\ddot{o}} = 2.5$ cm), Copepoden bewegen sich durch Peraeopodenschlagen mit 0.9 bis 3.2 cm/s (Pleuramamma xiphias, MORRIS et al. 1985) vorwärts und Krill schwimmt durch Pleopodenschlag und Änderung des Schwimmwinkels bis zu 13 cm/s ($L = 5$ cm) (KILS 1979).

Unter Fluchtbedingungen können Salpen ihre Vorschubskraft verdreifachen und kurzfristig rückwärts schwimmen, Krill setzt beim Fluchtschwimmen zusätzlich das Schwanzschlagen ein (bis maximal 100 cm/s), Copepoden erhöhen ausschließlich die Peraeopodenaktivität.

Die Schwimmeffizienz von S. thompsoni (7.6 %), die mehr als viermal so hoch ist wie die des Krills (1.8 %, TORRES 1983) zeigt, daß Salpen chemische Energie erheblich effektiver in Fortbewegungsenergie umsetzen können.

Die ähnlich hohe Schwimmeffizienz von Pleuramamma xiphias (8 %, MORRIS et al. 1985) ist mit antarktischen Copepoden wegen des unbekanntem Einflusses der Temperatur (20°C) nur eingeschränkt vergleichbar.

4.6.2. Die Salpenaggregationen

Bei quantitativen Untersuchungen zur Verteilung von Salpen konnten das fleckenhafte Auftreten und die extrem hohen Konzentrationsunterschiede von 0 bis über 41 000 Tiere pro m² in den oberen 200 m der Wassersäule in kurz aufeinanderfolgenden Hols im gleichen Seegebiet gezeigt werden (HARDY und GUNTHER 1935, FOXTON 1966, PIATKOWSKI 1985, REINKE 1980).

FOXTON (1966) beschreibt einen engen Zusammenhang zwischen den Konzentrationen des Phytoplanktons und von Salpa thompsoni im jahreszeitlichen Zyklus. Die geringsten Konzentrationen wurden im Polarwinter gefunden, während im Sommer zwei Konzentrationsmaxima im November und im Januar-Februar beobachtet wurden (Abb. 4.6.1.).

Die Aggregation ist eine für alle Salpen typische Organisationsform. Eine Aggregation von S. thompsoni setzt sich auf eng umgrenztem Raum (\varnothing 3-5 km, 0-600 m Tiefe, FOXTON 1966) aus Oozoiden und Blastozoiden unterschiedlichen Alters zusammen.

Im Gegensatz zum Schwarm fehlt der Aggregation die Fähigkeit zum aktiven Zusammenhalt. Eine Aggregation bildet sich durch Vermehrung der Individuen bei optimaler Phytoplanktonkonzentration. Die Diffusion wirkt der Entwicklung einer Aggregation entgegen, sie muß durch eine Mindestwachstumsgeschwindigkeit und Höchstgenerationszeit kompensiert werden, damit sich die Aggregation nicht auflöst.

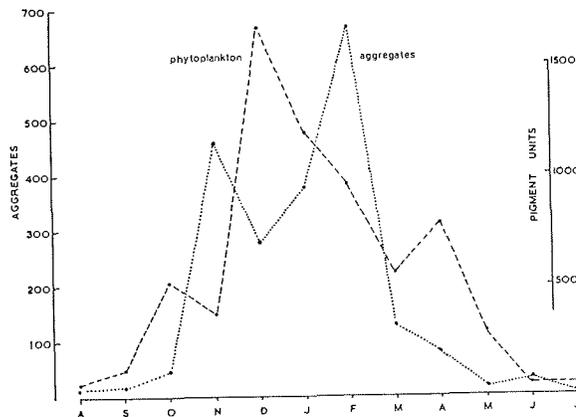


Abbildung 4.6.1.:

Jahreszeitlicher Verlauf des Blastozoidenvorkommens von *Salpa thompsoni* (Anzahl pro 20-Minuten-Einheitshol) und der Phytoplanktonkonzentration (Pigmenteinheiten) (aus FOXTON 1966)

Schnelles Wachstum und kurze Generationszyklen sind also die Voraussetzung für die Entstehung einer Salpen-Aggregation. Hierzu gibt es in der Antarktis keine Untersuchungen. Die Befunde von HERON (1972) und HERON und BENHAM (1984, 1985) bei *Thalia democratica* in der australischen Bucht - extrem hohes Wachstum von bis zu 20 % pro Stunde und sehr kurze Generationszeiten von 2 Tagen - sind wegen höherer Wassertemperaturen (16°C bis 23°C) für die Antarktis nur bedingt aussagekräftig. Genaue Untersuchungen der Wachstumsgeschwindigkeiten und der Generationszeiten von *S. thompsoni* in der Antarktis stehen noch aus.

Die physiologischen Leistungen von *S. thompsoni* als Aggregation werden am Beispiel der Längenhäufigkeitsverteilung vor Elephant-Inland (Dauerstation 168, Februar 1976, REINKE 1980) und den Ergebnissen für das Einzeltier aus der vorliegenden Arbeit gezeigt. Nimmt man an, daß *S. thompsoni* auf dieser Station in der gefundenen Dichte (65 Individuen m^{-2}) eine Fläche von 20 km^2 und eine Tiefe von 200 m umfaßte, hätte die Aggregation aus 1.3 Milliarden Tieren, also ungefähr 566 t Feuchtgewicht, entsprechend 3.5 t organischen Kohlenstoffs, bestanden.

Von derselben Aggregation würden pro Stunde $1.2 \cdot 10^6 m^3$ Wasser filtriert werden. Dieses entspricht einem täglichen filtrierten Volumen von 1.44 m der Wassersäule des umfaßten Seegebietes.

Bei Hochrechnung auf maximal gefundene Salpenkonzentrationen in Aggregationen (PIATKOWSKI 1985, 41 000 Tiere $\cdot m^{-2}$) hätte die Dichte den über 200-fachen Wert gegenüber obigem Beispiel. Die zu erwartende Bio-

masse würde dann 360 000 t, das Kohlenstoffgewicht 2200 t und die filtrierte Wassermenge pro Stunde $246 \cdot 10^6 \text{ m}^3$, entsprechend 290 m der Wassersäule pro Tag, betragen.

Diese Hochrechnungen sind sicherlich sehr kritisch zu beurteilen, sie geben jedoch einen Hinweis, in welcher Größenordnung S. thompsoni auf das Phytoplankton einwirken kann.

Die tägliche Vertikalwanderung ist die übergeordnete, charakteristische Bewegung der Salpenaggregation in der Wassersäule (HARDY und GUNTHER 1935, FOXTON 1966). Sie wurde für S. thompsoni mit über 200 m Tiefenunterschied pro Tag gemessen (REINKE 1980). Die Vertikalwanderung der Salpenaggregation ist eine zusammengesetzte Bewegung aus den Pumpbewegungen der Einzeltiere, der schraubenförmigen Kettenbewegung und der vertikalen Bewegung der Kette infolge Dichteänderung.

Die Energieabschätzung für die Vertikalwanderung der Aggregation von S. thompsoni kann aus dem bisher gemessenen Energieaufwand des Einzeltieres in der Kette noch nicht erfolgen, da weder über die Koordination des Kettenschwimmens noch über den Energieaufwand der Dichteänderung quantitative Untersuchungen vorliegen.

4.6.3. Salpa thompsoni in den verschiedenen Zonen der Antarktis und in der Subantarktis

Das Auftreten von S. thompsoni in der Subantarktis sowie in den beiden nördlichen Zonen der Antarktis mit ihren unterschiedlichen klimatischen Voraussetzungen für Planktongemeinschaften erfordert eine getrennte Betrachtung (Abb. 4.6.2.).

4.6.3.1. Subantarktis und nördliche Zone der Antarktis

S. thompsoni wird in diesen Zonen neben Copepoden, den dominierenden Vertretern des Zooplanktons, ebenfalls in hoher Konzentration gefunden.

Für S. thompsoni und viele Copepodenarten (ca. 50% Endemismus) scheint die antarktische Konvergenz keine derartig scharfe Begrenzung der Verbreitung zu sein, wie für Euphausia superba. Obwohl die nördliche Zone der Antarktis reich an Nährstoffen ist, besitzt sie eine relativ niedrige Primärproduktion (HEMPEL 1985).

Für S. thompsoni scheint das niedrige Nahrungsangebot zumindest fleckenweise zur Ausbildung von Aggregationen auszureichen (FOXTON 1966). Wegen der hohen Filtrationsleistungen der Aggregationen und der unspezifischen Filtration mit relativ geringem Nahrungsaufschluß ist S. thompsoni hier als Lieferant von organischem Material an die Tiefsee durchaus vergleichbar mit Salpen in anderen Ozeanen (WIEBE 1979, SILVER und BRULAND 1981, MADIN 1982) und gegenüber Copepoden in dieser Hinsicht von größerer Bedeutung. Da Copepoden geringere Mengen gezielter filtrieren (SCHNACK 1985) und die Algenzellen besser aufschließen

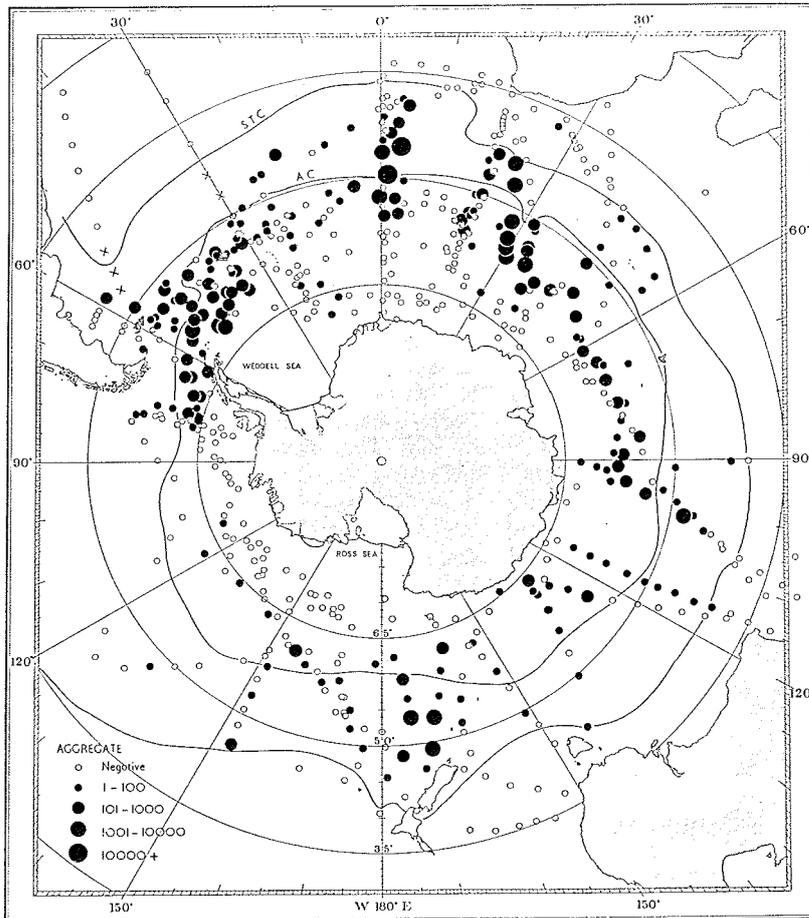


Abbildung 4.6.2.:

Horizontale Verteilung der Blastozoiden von *Salpa thompsoni* in den oberen 100 m der Wassersäule aus Nachtfängen mit einem 1 m² Netz (aus FOXTON 1966)

können, werden der Tiefsee kleinere Kotbällchen, wegen der geringeren Absinkgeschwindigkeit langsamer und in geringeren Mengen, zugeführt.

Da die geringe Primärproduktion einen limitierenden Faktor für Vermehrung und Wachstum aller Herbivoren dieser Zone darstellt, sind *S. thompsoni* und Copepoden hier als Nahrungskonkurrenten anzusehen.

4.6.3.2. Intermediäre Zone der Antarktis

In der intermediären Zone treten Salpa thompsoni und Euphausia superba in saisonalen Rhythmen in hohen Konzentrationen dominierend auf. Die Primärproduktion ist durch geringe Konzentrationen im Winter und durch zweigipfelige Konzentrationsmaxima im Sommer gekennzeichnet. Die mittlere jährliche Primärproduktion ist die höchste in der Antarktis (HEMPEL 1985).

Das Nahrungsangebot für Herbivore ist im Südsommer so reichlich, daß Krill und S. thompsoni generell nicht als Nahrungskonkurrenten betrachtet werden können. Die Versorgung der Tiefsee mit organischem Material erfolgt in hohem Maße durch absinkendes Phytoplankton direkt (SCHNACK et al. 1985), so daß S. thompsoni in ihrer Kotbällchenproduktion insgesamt eine untergeordnete Rolle spielt.

Lokal spielen extrem hohe Konzentrationen von Salpen und Krill jedoch wegen ihrer hohen Filtrationsleistungen eine erhebliche Rolle. Den Salpen kommt aber im Gegensatz zum Krill in dieser Region keine Schlüsselrolle als Zwischenglied im Nahrungsnetz zu, da sie aufgrund des hohen Wasseranteils und der hohen Salzkonzentration sowie der geringen organischen Kohlenstoffmenge für Räuber einen unbedeutenden Nährwert besitzen.

5. Literaturverzeichnis

- ANDERSON, V. (1985): Filtration and ingestion rates of Salpa fusiformis CUVIER (Tunicata:Thaliacea):Effects of size, individual weight and algae concentration, J. Exp. Mar. Biol. Ecol 87, 13-29
- BAKER, A. de C., M.R. CLARKE and J.J. HARRIS (1973): The N.I.O. combination net (RMT 1+8) and further developments of rectangular mid-water trawls, J.mar.biol.Ass.UK 53, 167-184
- BANSE, K. (1974): On the interpretation of data for the carbon-to-nitrogen ratio of phytoplankton, Limnol. Oceanogr. 19, 695-699
- BARTLETT, M. S. (1949): Fitting a straight line, when both variables are subject to error, Biometrics 5, 207-212
- BERNER, D. L. (1967): Distributional Atlas of Thaliacea in the California Current region, Calcofi Atlas No. 8, California Research Committee
- BONE, Q. and E. R. TRUEMAN (1983): Jet propulsion in salps (Tunicata: Thaliaceae), J.Zool., Lond. 201, 481-506
- BOX; G. E. P. und COX, D. R. (1964): An analysis of transformations, Journal of the Royal Statistical Society 25, 211-234
- BRETT, J. R. and N. R. GLASS (1973): Metabolic rates and critical swimming speed of sockeye salmon (Oncorhynchus nerka) in relation to size and temperature, J. Fish. Res. Bd. Can. 30, 379-387
- BRULAND, K. W. and M. SILVER (1981): Sinking rates of fecal pellets from gelatinous zooplankton (Salps, Pteropods, Doliolids), Mar.Biol. 63, 295-300
- CASSIE, R.M. (1962): Frequency distribution models in the ecology of plankton and other organisms, J. Anim. Ecol. 31, 65-92
- CHAMISSO, A. von (1819): Über die Gattung Salpa oder über den Generationswechsel, in A. von CHAMISSO ... und lasse gelten, was ich beobachtet habe, Dietrich Reimer Verlag 1983
- CHATFIELD, C. (1982): Analyse von Zeitreihen, Hauser Verlag, München
- DEIBEL, D. (1982)a): Laboratory-determined mortality, fecundity and growth rates of Thalia democratica (Forsk.) and Dolioletta gegenbauri (Uljanin) (Tunicata,Thaliacea), J.Plankton Res. 4, 143-153
- DEIBEL, D. (1982)b): Laboratory-measured grazing and ingestion rates of the salp Thalia democratica (Forsk.) and the doliolid Dolioletta gegenbauri (Uljanin) (Tunicata, Thaliacea), J.Plankton Res. 4, 189-201
- DENTON, E. J. (1963): Schwimmvorrichtungen bei Meerestieren, Endeavour 22, 3-8
- DENTON, E. J. and T. I. SHAW (1962): The buoyancy of gelatinous marine animals, J. Physiol. 161, 14P-15P
- DOCUMENTA GEIGY (1977): Wissenschaftliche Tabellen, 8.Auflage Basel
- FOXTON, P. (1961): Salpa fusiformis (Cuvier) and related species, Discovery Rep. 32, 1-32
- FOXTON, P. (1966): The distribution and life history of Salpa thompsoni (Foxton) with observations on a related species Salpa gerlachei (Foxton), Discovery Rep. 34, 1-116

- FOXTON, P. (1971): On Ihlea magalhanica and Ihlea racovitzai,
Discovery Rep. 35, 179-198
- FRASER, H. J. (1962): The role of ctenophores and salps in zooplankton
production and standing crop,
Rapp. P.-v. R un. Cons. perm. int. Explor. Mer 153, 121-123
- GRANDPERRIN, R. and C. CABOCHE (1968): Apercu sur l'action des proc d s
des conservation sur la biomass d'organismes micronectonique et
macroplanktoniques,
J. cons. perm. int. Explor. Mer 32, 209-215
- GUILLARD and J. RYTHER (1962): Studies of marine planktonic diatoms:
1. Cyclotella nana (Hustedt) and Detonula confervacea (Cleve),
Gran. Can. J. Microbiol. 8, 229-239
- HAMNER, W. M., L. P. MADIN, A. L. ALLDREDGE, R. W. GILMER, P. P. HAMNER
(1975): Underwater observations of gelatinous zooplankton: samp-
ling problems, feeding biology and behaviour,
Limnol. Oceanogr. 20, 907-917
- HARBISON, G. R. and V. L. McALISTER (1979): The filter feeding rates
and particle retention efficiencies of three species of Cyclosalpa
(Tunicata, Thaliacea), Limnol. Oceanogr. 24, 875-892
- HARBISON, G. R. and R. B. CAMPENOT (1979): Effects of temperature on the
swimming of salps (Tunicata, Thaliacea). Implications for vertical
migration, Limnol. Oceanogr. 24, 1081-1091
- HARBISON G. W. and R. W. GILMER (1976): The feeding rates of the pelagic
tunicate Pegea confoederata and two other salps,
Limnol. Oceanogr. 21, 517-528
- HARDY, A. C. and E. R. GUNTHER (1935): The plankton of the South Georgia
whaling grounds and adjacent waters, 1926-1927,
Discovery Rep. 11, 1-456
- HEMPEL, G. (1985): On the biology of polar seas, particularly the Sou-
thern Ocean, in GRAY, J. S. and M. E. CHRISTIANSEN (Eds): Marine
biology of polar regions and effects of stress on marine orga-
nisms, J. Wiley & Sons, 3-33
- HERON, A. C. (1972): Population ecology of a colonizing species: The pe-
lagic tunicate Thalia democratica: I. Individual growth rates and
generation time, Oecologia 10, 269-293
- HERON, A. C. (1973): A specialized predator-prey-relationship between
the copepod Sapphrina angusta and the pelagic tunicate Thalia de-
mocratica, J. Mar. Biol. Ass. U. K. 53, 429-435
- HERON, A. C. and E. E. BENHAM (1984): Individual growth rates of salps in
three populations, J. Plankton Res. 6, 811-828
- HITCHMAN, M. L. (1978): Measurement of dissolved oxygen, John Wiley &
Sons and Orbisphere Laboratories div. of Orbisphere Corporation,
Geneva, Switzerland; York, Maine
- HUNTLEY, M., V. MARIN, P. SYKES and R. ROHAN (1984): Antarctic salps,
II. Trophodynamics in the Scotia Sea and Bransfield Strait,
EOS 65:922-923
- IHLE, J. E. W. (1958): Salpidae, in Dr. H. G. BRONNS Klassen und Ord-
nungen des Tierreichs, Akademische Verlagsgesellschaft, Geest und
Portig K.G., Leipzig, Band 3, Supplement: Tunicata, Abteilung II:
Thaliacea, 2. Buch, 69-393

- IKEDA, T. and A. W. MITCHELL (1982): Oxygen uptake, ammonium excretion and phosphate excretion by Krill and other antarctic zooplankton in relation to their body size and chemical composition, *Mar. Biology* 71, 283-298
- JOHNSON, W., P. D. SODEN and E. R. TRUEMAN (1972): A study in jet propulsion: an analysis of the motion of the squid *Loligo vulgaris*, *J. exp. Biol* 56, 155-165
- KARLSON, P. (1972): Kurzes Lehrbuch der Biochemie, Georg Thieme Verlag, Stuttgart 8. Auflage
- KILS, U. (1979): Schwimmverhalten, Schwimmleistung und Energiebilanz des antarktischen Krills *Euphausia superba*. Ergebnisse der 2. deutschen Antarktis-Expedition des FFS 'Walter Herwig' im Südsommer 1977/78, *Ber. Inst. Meereskunde* 65, 83pp
- LENZ, J. (1977): Seston and its main components, in G. RHEINHEIMER (Ed.): *Microbial Ecology of a brackish water environment*, *Ecological Studies* 25, Springer Verlag Berlin, Heidelberg, 37-59
- LINDER, A. (1969): Planen und Auswerten von Versuchen, Verlag Birkhäuser
- LONGHURST, A. R. (1976): Vertical migration, in CUSHING, D. H. and A. J. WELSH (Eds.): *The ecology of the seas*, Blackwell Scientific Publications, Oxford
- MACKIE, G. O. and Q. BONE (1977): Locomotion and propagated skin impulses in salps (Tunicata: Thaliacea), *Biol. Bull.* 153, 180-197
- MADIN, L.P. (1974): Field observations on the feeding behaviour of salps, *Mar. Biol.* 25, 143-147
- MADIN, L.P. (1982): Production, composition and sedimentation of salp fecal pellets in oceanic waters, *Mar. Biol.* 67, 39-45
- MADIN, L.P. and C.M. CETTA (1984): The use of gut fluorescence to estimate grazing by oceanic salps, *J. Plankton Res.* 6, 475-492
- MADIN, L.P., C.M. CETTA and V.L. McALISTER (1981): Elemental and biochemical composition of salps (Tunicata, Thaliacea), *Mar. Biol* 63, 217-226
- MAYZAUD P. and S. DALLOT (1973): Respiration et excretion azotée du zooplancton, I. Evaluation des niveaux métabolique des quelques espèces des méditerranée occidentale, *Mar. Biol.* 19, 307-314
- MORRIS, M.J., G. GUST and J.J. TORRES (1985): Propulsion efficiencies and cost of transport for copepods: hydromechanical model of crustacean swimming, *Mar. Biol.* 86, 283-295
- MULLIN, M. M. (1983): In situ measurement of filtering rates of the salp *Thalia democratica* on phytoplankton and bacteria, *J. Plankton Res.* 5, 279-288
- MULLIN, M. M. and E. R. BROOKS (1976): Some consequences of distributional heterogeneity of phytoplankton and zooplankton, *Limnol. Oceanogr.* 21, 784-796
- MULLIN M.M. and P.M. EVANS (1974): The use of a deep tank in plankton ecology. 2. Efficiency of a planktonic food chain, *Limnol. Oceanogr.* 19, 902-911
- NIVAL, P., S. NIVAL and J. PALAZZOLI (1972): Données sur la respiration de différents organismes communs dans le plancton de Villefranche-sur-Mer, *Mar. Biol.* 17, 63-76

- OMORI, M. (1969): Weight and chemical composition of some oceanic zooplankton in the North Pacific Ocean, *Mar. Biol.* 3, 4-10
- PHILLIPSON, J. (1964): A miniature bomb calorimeter for small biological samples, *Oikos* 15, 130-139
- PIATKOWSKI, U. (1985): Maps of geographical distribution of macrozooplankton in the atlantic sector of the southern ocean, *Berichte zur Polarforschung* 22, 55 pp
- PIATKOWSKI, U. and N. KLAGES (1983): German Antarctic Expedition 1981/82 with FRV 'Walther Herwig' and RV 'Meteor'. First International BIOMASS Experiment (FIBEX). Data of micronekton and zooplankton hauls, *Bericht zur Polarforschung* 15
- REINKE, M. (1980): Untersuchungen an Beständen von Salpa thompsoni (Foxton) in der Scotia See, *Wiss. Arbeit zur ersten Staatsprüfung für das Lehramt an Gymnasien, Mat. Nat. Fakultät Universität Kiel*, 218 pp
- ROBERTSON, J. D. (1949): Ionic regulation in some marine invertebrates, *J. exp. Biol.* 26, 182-201
- SACHS, L. (1984): *Angewandte Statistik*, Springer Verlag Berlin, 551 pp
- SALONEN K., J. SARVALA, I. HAKALA and M.-L. VILJANEN (1976): The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates, *Limnol. Oceanogr.* 21, 724-730
- SCHNACK, S. B. (1985): Feeding by Euphausia superba and copepod species in response to varying concentrations of phytoplankton, in SIEGFRIED, W. R., L. R. CONDY and R. M. LAWS (Eds.): *Antarctic nutrient cycles and food webs*, Springer Verlag Berlin-Heidelberg
- SCHNACK, S. B., V. SMETACEK, B. v. BODUNGEN and P. STEGMAN (1985): Utilisation of phytoplankton by copepods in antarctic waters during spring, in GRAY J. S. and M. E. CHRISTIANSEN (Eds.): *Marine biology of polar regions and effects of stress on marine organisms*, J. Wiley & Sons Ltd.
- SCHNEIDER, G. (1982): Abundance and chemical composition of the ctenophore Pleurobrachia pileus in western Kiel bight, *ICES CM 1982/L:15*
- SOEST, van, R.W.M. (1975): Zoogeography and speciation in the salpidae (Tunicata, Thaliacea), *Beaufortia* 23, 181-213
- SILVER, M.W. (1971): The habitat of Salpa fusiformis in the California current as defined by stomach studies and the effect of salp swarms on the food supply of the plankton community, *Contr. Scripps. Inst. Oceanogr.* 41: 31-33
- SILVER, M.W. and K.W. BRULAND (1981): Differential feeding and fecal-pellet composition of salps and pteropods and the possible origin of the deep water flora and olive green 'cells', *Mar. Biol.* 62, 263-273
- TORRES, J. J. (1984): Relationship of oxygen consumption to swimming speed in Euphausia pacifica, II. Drag, efficiency and a comparison with other swimming organisms, *Mar. Biol.* 78, 231-237
- TORRES, J. J. and J. J. CHILDRESS (1983): Relationship of oxygen consumption to swimming speed in Euphausia pacifica l. Effects of temperature and pressure, *Mar. Biol.* 74, 79-86
- TRUEMAN, E.R., Q. BONE and J.C. BRACONNOT (1984): Oxygen consumption in swimming salps (Tunicata, Thaliacea), *J. exp. Biol.* 110, 323-327
- VOSS, J. (1982): *Respiration von Euphausia superba DANA und Meganyci-phanes norvegica M.SARS in Abhängigkeit von Größe und Temperatur*, Diplomarbeit, Universität Kiel, 87 pp

- WIEBE, P. H., L. P. MADIN, L. R. HAURY, G. R. HARBISON and L. M. PHILIBIN (1979): Diel vertical migration by Salpa aspera and its potential for large scale particular organic matter transport to the deep-sea, Mar. Biol. 53, 249-255
- WEBB, P.W. (1971): The swimming energy of trout, J.exp.Biol. 55, 489-520
- WEBB, P.W. (1975): Hydrodynamics and energetics of fish propulsion, Bull. Fish. Res. Bd. Can. 190, 1-159
- ZIMMERMANN, R., R. HURIGA and J. BECKER-BIRCK (1978): Simultaneous determination of the total number of aquatic bacteria and the number of thereof involved in respiration, App. Environm. Microbiol. 36, 926-936

Danksagung

Diese Arbeit ist die gekürzte Fassung einer Dissertation, die ich im Institut für Polarökologie der Christian-Albrechts-Universität, Kiel, erstellt habe.

Herrn Professor Dr. G. Hempel danke ich für die Anregung zur Bearbeitung der Thematik, die Bereitstellung eines Arbeitsplatzes im Institut für Polarökologie und für seine Hilfe und Beratung bei Durchführung und Fertigstellung der Arbeit. Er ermöglichte mir die Teilnahme an zwei Antarktisexpeditionen und einen 4-wöchigen Aufenthalt auf einer französischen meeresbiologischen Station zum Sammeln des für die vorliegende Arbeit notwendigen Materials.

Herrn Prof. Dr. S. Rakusa-Suszczewski, Ecology Institute, Warschau, danke ich für die Erlaubnis auf der polnischen Antarktisstation H. Arc-towski (King-George-Island, Süd-Shetland-Inseln) vom Oktober 1983 bis März 1984 wissenschaftlich zu arbeiten. Mein herzlicher Dank gilt auch den Stationsleitern (Dr. M. Zdanowski, R. Stepnik, MSC) und den Mitgliedern der VII und VIII polnischen Antarktisexpedition für die freundschaftliche Aufnahme und die Unterstützung in dieser Zeit.

Des weiteren danke ich dem Kapitän L. Suhrmeyer und der Besatzung von PFS "Polarstern" sowie den Mitgliedern des Alfred-Wegener-Instituts für Polar- und Meeresforschung für die logistische Unterstützung.

Bei Herrn Prof. Dr. P. Nival, dem Direktor der meeresbiologischen Station der Universität Paris in Villefranche-sur-mer bedanke ich mich für die Bereitstellung eines Laborplatzes, bei Herrn Dr. J. C. Braconnot und allen anderen Mitarbeitern der Station für die hilfsbereite Betreuung während meines Aufenthaltes im April 1985.

Herrn Dr. K. Ludwig vom Klinikum der Christian-Albrechts-Universität verdanke ich die Pläne zur Herstellung des Verstärkers für die elektromechanische Bewegungsmessung.

Allen Mitgliedern des Instituts für Polarökologie danke ich für ihre vielfältige Hilfe.

6. Tabellenanhang

Tabelle 1.: Korrelationsmatrix der Längen-Gewichtsbeziehungen der Blastozoiden von Salpa thompsoni

Parameter	L _{KÖ} (mm)	L _{Ges} (mm)	W _F (g)	W _T (g)	C (g)	N (g)	E (kJ)
Nucleuslänge							
L _{Nuc} (mm)	0.93	0.95	0.79	0.85	0.90	0.90	0.60
Körperlänge							
L _{KÖ} (mm)		0.95	0.85	0.90	0.85	0.82	0.68
Gesamtlänge							
L _{Ges} (mm)			0.76	0.85	0.93	0.91	0.67
Feuchtgewicht							
W _F (g)				0.98	0.98	0.97	0.82
Trockengewicht							
W _T (g)					0.97	0.96	0.76
Kohlenstoff							
C(g)						0.96	0.76
Stickstoff							
N(g)							0.76
Energiegehalt							
E(kJ)							-

Tabelle 2.: Korrelationsmatrix der Längen-Gewichtsbeziehungen der Oozoiden von Salpa thompsoni

Parameter	L _{Nuc} (mm)	W _F (mm)	W _T (g)	C (g)	N (g)
Körperlänge	0.96	0.97	0.96	0.97	0.98
L _{KÖ} (mm)					
Nucleuslänge		0.97	0.96	0.96	0.96
L _{Nuc} (mm)					
Feuchtgewicht			0.99	0.99	0.99
W _F (g)					
Trockengewicht				0.98	0.97
W _T (g)					
Kohlenstoff					1.00
C(g)					
Stickstoff					-
N(g)					

Tabelle 3.: Koeffizientenmatrix der Regressionsanalyse der Längen-
Gewichtsbeziehungen der Blastozoiden von *Salpa thompsoni*

n: Anzahl der Messungen
a: Achsenabschnitt
b: Regressionskoeffizient
lin: Lineare Regression
pot: Potenz Regression

E-n $\equiv 10^{-n}$

abhängige Variable	L _{KÖ} (mm)	L _{Ges} (mm)	W _F (g)	W _T (g)	C (g)	N (g)	E (kJ)
unabhängige Variable							
Nucleuslänge L _{Nuc} (mm)	n=48 lin a=2.79 b=3.18	n=48 lin a=6.11 b=5.21	n=42 pot a=0.22E-2 b=3.33	n=39 pot a=0.57E-3 b=2.41	n=15 pot a=0.53E-4 b=2.39	n=16 pot a=0.67E-5 b=2.40	n=14 pot a=0.11 b=1.66
Körperlänge L _{KÖ} (mm)	n=48 lin a=2.52 b=1.60	n=48 lin a=2.52 b=1.60	n=42 pot a=0.27E-4 b=3.36	n=39 pot a=0.19E-4 b=2.51	n=13 pot a=0.29E-5 b=2.39	n=13 pot a=0.29E-6 b=2.46	n=14 pot a=0.16E-1 b=1.57
Gesamtlänge L _{Ges} (mm)	n=42 pot a=0.52E-4 b=4.0	n=42 pot a=0.52E-4 b=4.0	n=42 pot a=0.52E-4 b=4.0	n=39 pot a=0.12E-4 b=2.89	n=14 pot a=0.60E-7 b=3.08	n=14 pot a=0.32E-8 b=3.30	n=14 pot a=0.60E-2 b=1.61
Feuchtgewicht W _F (g)	n=38 lin a=0.88E-3 b=0.41E-1	n=38 lin a=0.88E-3 b=0.41E-1	n=38 lin a=0.88E-3 b=0.41E-1	n=38 lin a=0.88E-3 b=0.41E-1	n=15 lin a=0.70E-3 b=0.35E-3	n=13 lin a=0.90E-4 b=0.44E-3	n=14 lin a=2.44 b=1.12
Trockengewicht W _T (g)	n=15 lin a=0.54 b=0.80E-1	n=13 lin a=0.10E-3 b=0.98E-2	n=18 lin a=2.73 b=26.3				

Tabelle 4.: Koeffizientenmatrix der Regressionsanalyse der Längen-
Gewichtsbeziehungen der Oozoide von Salpa thompsoni

Bezeichnungen analog zu Tabelle 3.1.4

E-n $\equiv 10^{-n}$

abhängige Variable	L _{Nuc} (mm)	W _F (g)	W _T (g)	C (g)	N (g)
<hr/>					
unabhängige Variable					
Körperlänge L _{KÖ} (mm)	n=13 lin a=-4.76 b=0.24	n=13 pot a=0.34E-3 b=2.44	n=13 pot a=0.27E-4 b=2.29	n=13 pot a=0.23E-5 b=2.34	n=13 pot a=0.14E-6 b=2.49
Nucleuslänge L _{Nuc} (mm)		n=13 pot a=0.23 b=1.52	n=13 pot a=0.13E-1 b=1.43	n=13 pot a=0.12E-2 b=1.45	n=13 pot a=1.2E-3 b=1.52
Feuchtgewicht W _F (g)			n=13 lin a=1.03 b=0.40E-1	n=13 lin a=1.00 b=0.40E-2	n=13 lin a=1.00 b=0.49E-3
Trockengewicht W _T (g)				n=13 lin a=1.00 b=0.10	n=13 lin a=1.00 b=0.12E-1