

Der Bestand von *Calanus finmarchicus* in der Irminger See im Juni 1955

HORST J. AURICH

Biologische Anstalt Helgoland, Litoralstation, List auf Sylt

ABSTRACT: The stock of *Calanus finmarchicus* in the Irminger Sea in June 1955. During the cruise of the Fisheries Research vessel "Anton Dohrn" in the Irminger Sea in June 1955, the morphological and physiological composition of the stock of the copepod *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS) sensu lato was studied. The form *helgolandicus* is restricted to the Northeast Atlantic water body, the form *glacialis* to the East Greenland water body, whereas *finmarchicus* sensu stricto is distributed throughout the whole area. In regard to the wide variation ranges of the morphological distinctive traits and to the occurrence of intermediate forms in the border districts, the forms, hitherto described as species, are regarded as geographical races. The stock of *C. finmarchicus* s. str. is divided into several populations, which differ one from another in their medium size. In *C. finmarchicus*, the size of adults and earlier stages is negatively related to the temperature; this correlation is lacking in populations which drifted under different temperature conditions. The distribution of the forms and populations correspond to the hydrographical and planktological pattern.

EINLEITUNG

Seit den Berichten über das gleichzeitige Auftreten abweichend großer Exemplare des Copepoden *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS) sensu lato neben solchen normaler Länge in den arktischen und subarktischen Gewässern ist wiederholt versucht worden, die Ursachen der teils kontinuierlichen, teils sprunghaften Variabilität dieser Art aufzudecken. Die Körperlänge der Weibchen von *C. finmarchicus* sensu lato kann zwischen 2,4 und 5,7 mm liegen. Nachdem man noch weitere morphologische Unterschiede zwischen einzelnen Größengruppen fand, wurde die Art schließlich von einigen Autoren (SARS 1903, WILSON 1932, ROSE 1933, YASHNOV 1955, 1958, GRAINGER 1961, 1963, GRICE 1963) in vier als selbständig betrachtete Arten aufgelöst: *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS 1765) sensu stricto, *C. helgolandicus* (CLAUS 1863) mit der var. *ponticus* YASHNOV 1955, *C. glacialis* YASHNOV 1955 und *C. pacificus* BRODSKY 1948. Andere Autoren stehen jedoch einer solchen Aufspaltung in genetisch isolierte Arten ablehnend oder doch abwartend gegenüber (WITH 1915, MARSHALL & ORR 1957 und andere).

Allgemein führt man die große Variabilität von *C. finmarchicus* zurück auf jahreszeitliche und örtliche Schwankungen der Temperatur- und Ernährungsverhältnisse, von denen die Zuwachsrate zwischen den einzelnen Häutungsstadien sowie der Eintritt

der Geschlechtsreife, mit der das Wachstum bei den freilebenden Copepoden abgeschlossen ist, entscheidend bestimmt werden (ADLER & JESPERSEN 1920, BOGOROV 1933, 1934, DEEVEY 1960, USSING 1938). Gleichzeitiges Auftreten verschiedener Größengruppen im selben Gebiet wird entweder erklärt durch unterschiedliche Entwicklungsdauer der zeitlich aufeinanderfolgenden Generationen oder auf Vermischung von Beständen zurückgeführt, die unter abweichenden Milieuverhältnissen herangewachsen sind (STØRMER 1929, WIBORG 1954, 1955). Das Vorkommen zusätzlicher Häutungsstadien (in der Regel durchlaufen die Copepoden 6 Nauplius- und 5 Copepodit-Stadien und werden auf dem 6. geschlechtsreif), wodurch das Wachstum bei Teilen einer Generation verlängert werden könnte, ließ sich für *Calanus* nicht nachweisen (CURRIE 1918, SEWELL 1948).

Eine Entscheidung darüber, ob die verschiedenen Größengruppen und Formen lediglich Temporalvariationen sind, ob sie auf Unterschieden in den Genkomplexen der Bestände einer einzigen, plastischen Art beruhen im Sinne geographischer Rassen oder Glieder eines „cline-system“ (REES 1949), oder ob sie gut getrennte Arten darstellen, wird wohl allein durch Kulturversuche möglich sein. Derartige Versuche setzen jedoch ausreichende Kenntnis der in der Natur zu beobachtenden Variabilität voraus.

Nachdem für das Europäische Nordmeer und die Nordsee einerseits (GRAN 1902, MRAZEK 1902, DAMAS & KOEFOED 1908/09, GRUZOV & PAVSHTIKS 1961, REES 1949, WIBORG 1955), für die grönländischen und kanadischen Gewässer andererseits (WILLEY 1920, JESPERSEN 1934, 1939, USSING 1938, GRAINGER 1961, 1963, 1965) Verbreitung und Längenvariation von *C. finmarchicus* ausführlich beschrieben wurden, soll im folgenden der *C. finmarchicus*-Bestand des dazwischenliegenden Seegebietes, der Irminger See, einer entsprechenden Analyse unterzogen werden.

MATERIAL

Im Rahmen einer hydrographisch-biologischen Untersuchung der Irminger See durch das Fischerei-Forschungsschiff „Anton Dohrn“ in der Zeit vom 29. Mai bis zum 6. Juli 1955 wurden auf 84 Stationen quantitative Planktonfänge ausgeführt. Über die hydrographischen Verhältnisse sowie die Verbreitung des Nannoplanktons haben DIETRICH (1957), KALLE (1957), GILLBRICHT (1959) und JOSEPH (1959) berichtet. Aus der genannten Arbeit von DIETRICH wurde außer einzelnen Angaben über die Temperaturverhältnisse die in die Karte der Plankton-Stationen (Abb. 1) eingetragene Topographie des physikalischen Meeresniveaus übernommen. Hierbei wurden jedoch die zwischen den Stationen 253 und 255 verlaufenden Isohypsen über das nicht untersuchte Gebiet hinweg an das von Süden kommende Liniensystem angeschlossen, da nach dem Planktoncharakter diese Stationen eindeutig noch zu dem Verbreitungsgebiet der Formen des temperierten Atlantiks gehören und wesentlich von den benachbarten Stationen 257 bis 260 im Ostisland-Strom abweichen.

Um quantitativ möglichst vergleichbare und von der täglichen Vertikalwanderung unabhängige Planktonproben zu erhalten, wurden Vertikalfänge mit dem Helgoländer Larvennetz ausgeführt (Eingangsöffnung 1,6 m², Maschenweite 0,9 bis 1 mm), und zwar in der Regel von 120 bis 0 m Wassertiefe, auf einigen Stationen außerdem auch

aus anderen Tiefenstufen. Hierbei ergab sich, daß die Masse des *C. finmarchicus*-Bestandes zur Zeit der Fahrt meist oberhalb 120 m stand (Tab. 1).

Tabelle 1
Häufigkeit von *Calanus finmarchicus* je Fang (Prozentwerte)

Wassertiefen (m)	135	139	140	Stationen 141	155	168	194
0- 25		2 880					
25- 50	2 293	4 620	23 984	14 120	6 420	28 420	43 694
50-120	44	15	84	49	69	59	83
120-700	2 947	23 900	4 576	9 320	2 827	19 720	8 915
	56	76	16	33	31	41	17
				18			

Der Bestandsanalyse wurde daher, soweit nicht anders vermerkt, die Häufigkeit in der oberen 120-m-Schicht zugrunde gelegt. Als Körperlänge wird, wie üblich, der Abstand zwischen Stirn und Ende der Furkalanhänge in mm angegeben.

LÄNGENVARIATION

Die Körperlänge der geschlechtsreifen Tiere von *C. finmarchicus* s. l. variiert innerhalb des Untersuchungsgebietes im Juni 1955 bei den Weibchen von 2,4 bis 5,5 mm, bei den Männchen von 2,7 bis 4,0 mm; von der Gruppe der abweichend großen, als *C. glacialis* beschriebenen Form wurden während der Fahrt nur Weibchen und jüngere Stadien gefangen. Dieser Schwankungsbereich deckt sich nahezu ganz mit den in der Literatur für die verschiedenen Formen oder „Arten“ von *C. finmarchicus* s. l. angegebenen Längenmaßen; nur für die subarktischen Gewässer von Grönland, Kanada und die Barents-See geben JESPERSEN (1934, 1939), GRAINGER (1961) und YASHNOV (1955) noch höhere Werte an: ♀♀ bis 5,8 mm, ♂♂ bis 5,2 mm.

Dagegen variiert die Körperlänge im einzelnen Fang, wie zu erwarten, erheblich weniger. In der Mehrzahl der Fälle ordnen sich die einzelnen Meßwerte unimodal um einen zentralen Wert, doch sind in Gebieten stärkerer Vermischung oder Überschichtung der Wasserkörper auch zwei- bis mehrgipfelige Verteilungen zu beobachten. Dies trifft immer dort zu, wo sich das Verbreitungsgebiet der typischen Form mit dem der *glacialis*-Form überschneidet. Da sich aber die Variationsbreiten beider Formen kaum überlagern, werden sie bei den folgenden Größenanalysen stets getrennt behandelt.

Trägt man die für jede Station einzeln berechneten Mittelwerte der Länge der Weibchen in eine Karte ein (Abb. 2), so zeigt sich, daß innerhalb größerer Gebiete die Tiere hinsichtlich der Durchschnittslänge wohl gut übereinstimmen, von den benachbarten Beständen aber durch einen merklichen Sprung abweichen. Hiernach läßt sich der gesamte *finmarchicus*-Bestand in mehrere Populationen auflösen, deren Areale in deutlicher Beziehung zur hydrographischen Gliederung des Untersuchungsgebietes stehen.

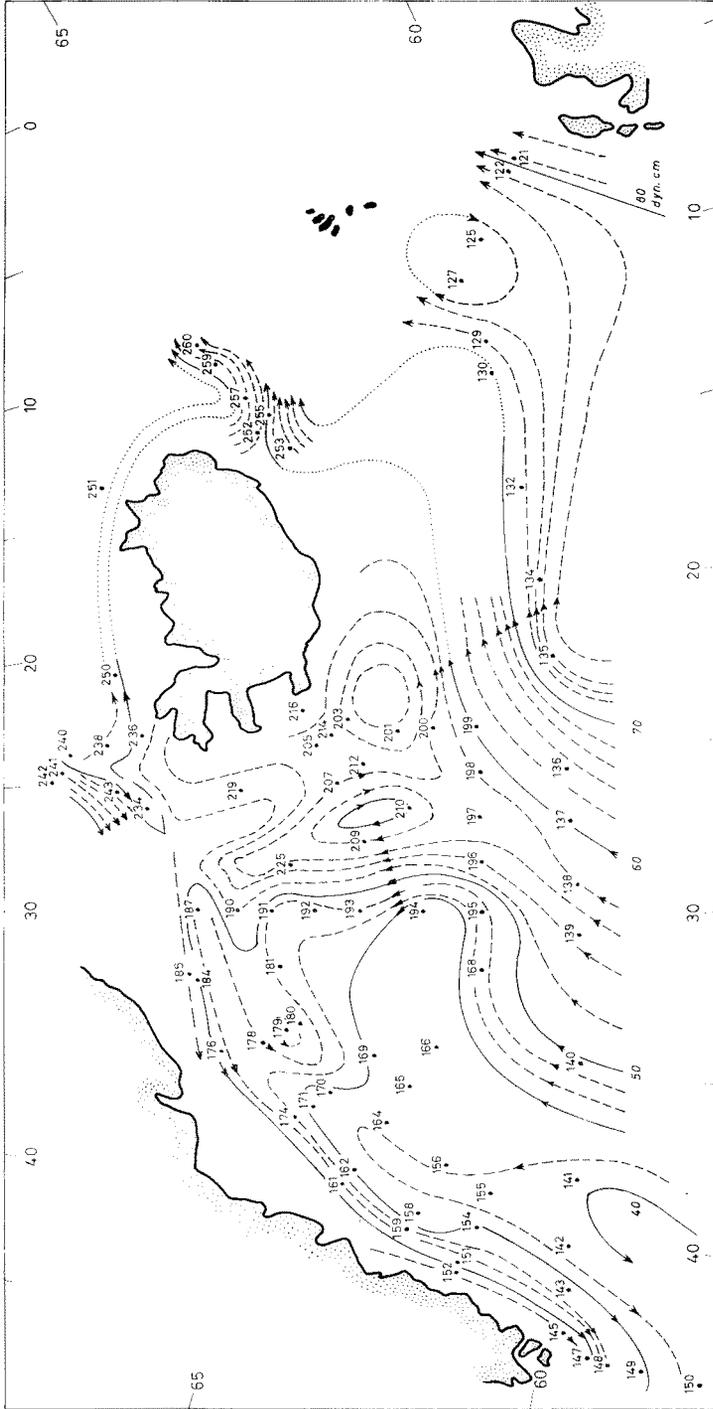


Abb. 1: Karte der Planktonstationen und der Topographie des physikalischen Meeresniveaus der Fahrt „Anton Dohrn“ vom 29. Mai bis 6. Juli 1955. (Nach DIETRICH 1957)

Das Gebiet der Nordostatlantischen Drift, etwa von 28° W bis zum Island-Schottland-Rücken, nehmen kleinwüchsige Populationen ($A_1 - A_3$) ein, von denen die Population des mittleren Stromastes (A_2) die geringste Durchschnittslänge aufweist (Tab. 2). Wie Tabelle 2 erkennen läßt, sind die Längenunterschiede auch schon bei den jüngeren Entwicklungsstadien ausgeprägt. Nach den morphologischen Unterscheidungsmerk-

Tabelle 2

Körperlänge von *Calanus finmarchicus* s. l. im Gebiet der Nordostatlantischen Drift. Fettdruck: Körperlänge in mm (arithmetisches Mittel), links davon Minimal-, rechts Maximalwert; n: Anzahl der gemessenen Individuen; σ : Standardabweichung; ε : Fehler des Mittelwertes

Popula- tion	♀♀	♂♂	Stadium V	Stadium IV	Stadium III	Stadium II
A_1	2,7-3,14-3,6	2,8-3,12-3,5	2,3-2,80-3,3	1,8-2,08-2,3	1,4-1,58-1,9	
<i>finm.</i> +	n 189	83	171			
<i>belgol.</i>	$\sigma \pm$ 0,204	0,172	0,201			
	$\varepsilon \pm$ 0,015	0,019	0,015			
A_2	2,4-2,96-3,5	2,7-2,96-3,4	2,1-2,62-3,1	1,7-2,04-2,4	1,3-1,53-1,7	0,8-1,12-1,2
<i>finm.</i>	n 493	117	345			
	$\sigma \pm$ 0,211	0,139	0,217			
	$\varepsilon \pm$ 0,009	0,013	0,012			
A_3	2,5-3,11-3,8	2,7-3,08-3,6	2,2-2,77-3,5	1,7-2,11-2,5	1,3-1,60-1,9	1,2-1,27-1,4
<i>finm.</i>	n 1531	319	822			
	$\sigma \pm$ 0,205	0,180	0,229			
	$\varepsilon \pm$ 0,005	0,010	0,008			

malen gehören die Tiere der Populationen A_2 und A_3 fast ohne Ausnahme der typischen *finmarchicus*-Form an, während in A_1 neben ihr auch *belgolandicus* und intermediäre Formen auftreten:

	<i>finmarchicus</i> + intermediäre Formen	<i>belgolandicus</i>	
A_1	70 %	30 %	
A_2 {	Station 135	99 %	1 %
{	übrige Stationen	100 %	0 %
A_3	100 %	0 %	

Getrennt durch eine relativ schmale Zwischenzone (B_1) folgt westlich, in der Irminger See, die Population C. Sie gehört, abgesehen von wenigen, nur in den Fängen aus größerer Tiefe vorkommenden Exemplaren von *glacialis*, der typischen Form *finmarchicus* an. Von etwa gleicher Länge sind die Tiere der Population D nördlich der Island-Grönland-Schwelle, doch tritt hier auch im Oberflächenwasser regelmäßig *glacialis* auf, selten aber mehr als 1 % der Gesamtzahl ausmachend.

Alle bis jetzt genannten Populationen werden durch schmalere Zonen ($B_1 - B_3$) getrennt beziehungsweise begrenzt, deren *finmarchicus*-Bestände hinsichtlich der Körperlänge eine Zwischenstellung einnehmen.

Die Verbreitung dieser Bestände folgt zunächst dem Verlauf des Irminger Stromes (B_1), gabelt sich dann wie dieser in einen nach Westen und später Südwesten umbiegen-

Tabelle 3

Körperlänge von *Calanus finmarchicus* s. l. in den Gebieten südlich und nördlich der Island-Grönland-Schwelle. Weitere Details siehe Text zu Tabelle 2

Popula- tion	♀♀	♂♂	Stadium V	Stadium IV	Stadium III	Stadium II
C	2,9–3,61–4,2	3,2–3,54–3,8	2,5–3,15–3,7	1,9–2,37–2,8	1,4–1,70–2,0	1,1–1,21–1,4
<i>finm.</i>	n 1889	162	1715			
	$\sigma\pm$ 0,200	0,143	0,199			
	$\varepsilon\pm$ 0,005	0,011	0,005			
<i>glacial.</i>	4,6–5,5		4,1	2,9–2,95–3,1		
D	2,9–3,54–4,2	3,3–3,61–4,0	2,4–3,10–3,8	2,0–2,39–2,8	1,5–1,80–2,1	1,2–1,31–1,4
<i>finm.</i>	n 458	40	895			
	$\sigma\pm$ 0,234	0,145	0,246			
	$\varepsilon\pm$ 0,011	0,023	0,008			
<i>glacial.</i>	4,0–4,66–5,4		3,9–4,25–4,6	3,0–3,03–3,1	2,1–2,21–2,3	1,4–1,55–1,6
	n 210		35			
	$\sigma\pm$ 0,289		0,187			
	$\varepsilon\pm$ 0,020		0,032			

Tabelle 4

Körperlänge von *Calanus finmarchicus* s. l. im Gebiet des Irminger Stromes und seiner Fortsetzungen. Weitere Details siehe Text zu Tabelle 2

Popula- tion	♀♀	♂♂	Stadium V	Stadium IV	Stadium III	Stadium II
B ₁	2,8–3,36–3,9	3,0–3,33–3,7	2,4–2,99–3,4	1,8–2,20–2,5	1,4–1,63–1,8	
<i>finm.</i>	n 231	31	244			
	$\sigma\pm$ 0,232	0,176	0,198			
	$\varepsilon\pm$ 0,015	0,032	0,013			
B _{2-Irm.}	2,8–3,44–4,0	2,9–3,37–3,8	2,3–2,98–3,5	1,7–2,25–2,7	1,5–1,68–1,9	
<i>finm.</i>	n 618	147	544			
	$\sigma\pm$ 0,220	0,167	0,216			
	$\varepsilon\pm$ 0,009	0,014	0,009			
B _{2-Gr.}	2,8–3,38–4,2	3,0–3,33–3,7	2,3–3,08–3,7	1,9–2,36–2,7	1,6–1,77–2,0	
<i>finm.</i>	n 869	47	536			
	$\sigma\pm$ 0,219	0,150	0,232			
	$\varepsilon\pm$ 0,007	0,022	0,010			
<i>glacial.</i>	4,1–4,75–5,2		3,6–3,95–4,3	2,7–2,89–3,3	2,0–2,18–2,4	1,5–1,58–1,7
	n 85		64			
	$\sigma\pm$ 0,310		0,182			
	$\varepsilon\pm$ 0,034		0,023			
B ₃	2,7–3,34–4,0	2,8–3,32–3,9	2,3–2,95–3,7	1,8–2,23–2,7	1,4–1,65–1,9	1,1–1,20–1,3
<i>finm.</i>	n 590	115	861			
	$\sigma\pm$ 0,224	0,193	0,256			
	$\varepsilon\pm$ 0,009	0,018	0,009			
<i>glacial.</i>			3,8–3,98–4,3	2,8–2,88–2,9		

den Ast (B₂), der sich mit kaltem Wasser subpolarer Herkunft zum Ostgrönland-Strom vereinigt, und in einen Island im Norden umfließenden Ast (B₃). In den wärmeren Abschnitten, in B₁, auf der linken Flanke des Ostgrönland-Stromes (B_{2-Irm.}) und in der

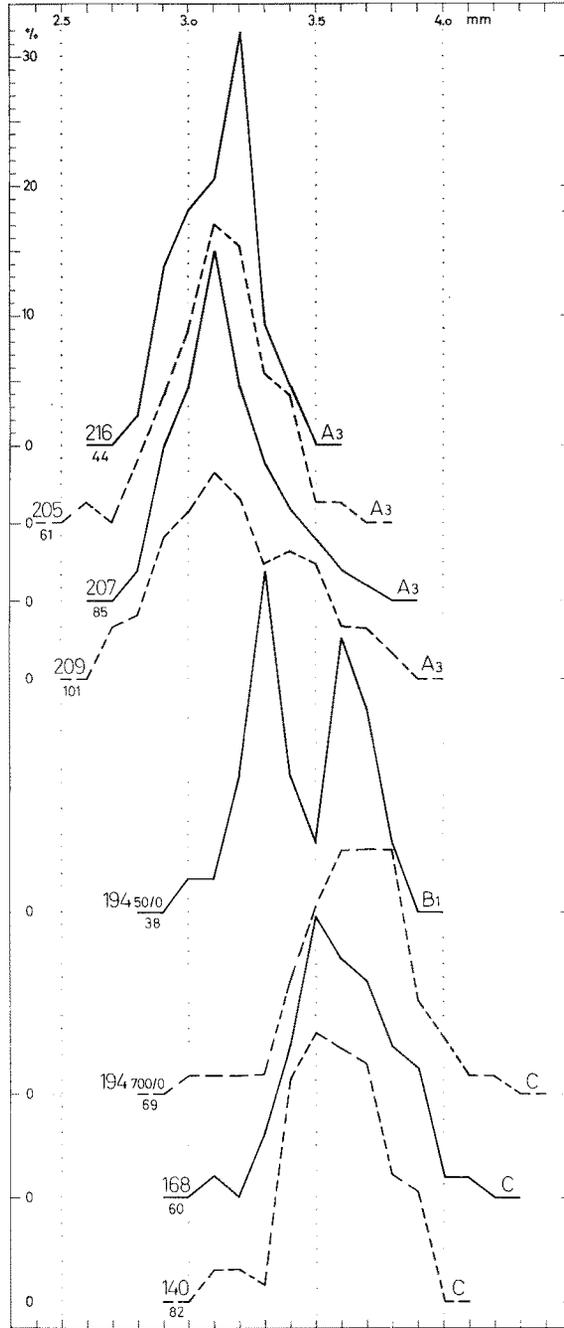


Abb. 3: Prozentuale Längenverteilung der Weibchen von *C. finmarchicus* s. str. auf Schnitt I von Island zur Irminger See. Links der Variationspolygone: Nummer der Station, Tiefenstufe (sofern von 120/0 m abweichend) und Zahl der gemessenen Tiere. Rechts der Variationspolygone: Populations-Zugehörigkeit

westlichen Hälfte von B₃, kommt nur die typische *finmarchicus*-Form vor, während auf der von Kaltwasser gebildeten Flanke des Ostgrönland-Stromes (B_{2-Gr.}) sowie auf den im Bereich des Ostisland-Stromes gelegenen Stationen von B₃ in geringerer Häufigkeit auch *glacialis* auftritt. Ergeben sich nun für die Populationen A, C und D, von wenigen Stationen am Rande der Areale abgesehen, immer eingipfelige Verteilungsbilder, so zeigen die Variationspolygone der B-Populationen neben einem Hauptgipfel bei 3,3 bis 3,4 mm meist noch sekundäre Maxima bei 3,0 bis 3,2 und 3,6 bis 3,8 mm, die etwa den Durchschnittslängen der benachbarten Populationen entsprechen. Sie deuten auf Vermischungsvorgänge oder Überschichtungen verschiedener Wasserkörper in den Arealen B₁ – B₃ hin. Besonders gut ist der Wechsel von einheitlichen mit Misch-Populationen auf Schnitten zu verfolgen, die durch verschiedene Wasserkörper führen. Beispiele hierfür seien in den Abbildungen 3 bis 6 gegeben. Der erste Schnitt (Abb. 3) verläuft von Island in südwestlicher Richtung zur Irminger See. Die Stationen 216, 205 und 207 zeigen reine Bestände der Population A₃ mit exzessiver, unimodaler Häufung der Längenwerte bei 3,1 bis 3,2 mm. Auf der nächsten Station macht sich bereits eine Beimischung größerer Formen bemerkbar, die dann im Oberflächenwasser der Station 194 getrennt in Erscheinung treten, während die A₃-Größengruppe nahezu verschwunden ist. In dem bis 700 m Tiefe reichenden Vertikalfang derselben Station sind praktisch nur noch die großen Tiere der Population C vorhanden, die auf den folgenden Stationen 168 und 140 dominieren. Daß sich auch für die jüngeren Entwicklungsstadien entsprechende Verschiebungen der Längenverteilung ergeben, zeigen die Größenanalysen der Copepoditstadien V und IV auf Station 194:

			Neben-Gipfel	Haupt-Gipfel
Copepoditstadium V	Oberflächenfang	50/0 m	2,7 mm	3,0–3,2 mm
	Tiefenfang	700/0 m	—	3,0–3,1 mm
Copepoditstadium IV	Oberflächenfang	50/0 m	2,2 mm	2,4 mm
	Tiefenfang	700/0 m	—	2,3 mm

Der einzige Unterschied besteht darin, daß bei den Jugendstadien im Oberflächenfang die größere Längengruppe etwas häufiger als die kleinere ist.

Ein zweiter Schnitt (Abb. 4) verläuft etwa rechtwinkelig zu dem vorhergehenden von Kap Dan nach Südosten. Station 176 liegt in der subpolaren Hälfte des Ostgrönland-Stromes; die wenigen hier auftretenden *glacialis*-Individuen von über 4 mm Länge bleiben im Diagramm unberücksichtigt. Die Masse des Bestandes gehört zu der dem Irminger Strom eigenen Längengruppe von 3,3 bis 3,5 mm, während eine kleine Gruppe etwas längerer Tiere wohl wie *glacialis* im subpolaren Wasser aus Areal D mitgeführt wird. Die folgenden drei Stationen liegen auf der atlantischen, der Irminger See zugekehrten Flanke des Ostgrönland-Stromes. Nach DIETRICH (1957 p. 270; Abb. 22) sind auf den Stationen 178 und 180 in den oberen 500 m Kerne atlantischen Wassers eingeschlossen. Selbst diese feinen hydrographischen Unregelmäßigkeiten machen sich in der Längengliederung von *finmarchicus* bemerkbar: Auf den Stationen mit atlantischem Kern dominiert die B₂-eigene Längengruppe von 3,3 mm, wogegen auf der dazwischenliegenden Station 179 ohne solchen Kern die Beimischung größerer Tiere – hier wohl im Tiefenwasser aus der Population C zugeführt – eine Verschiebung des Hauptgipfels nach 3,5 mm sowie ein sekundäres Maxi-

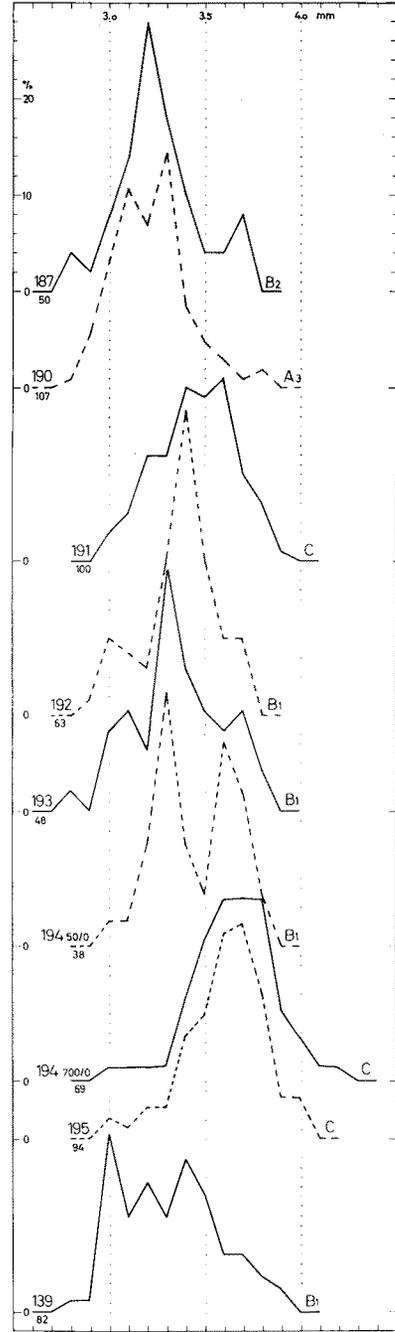
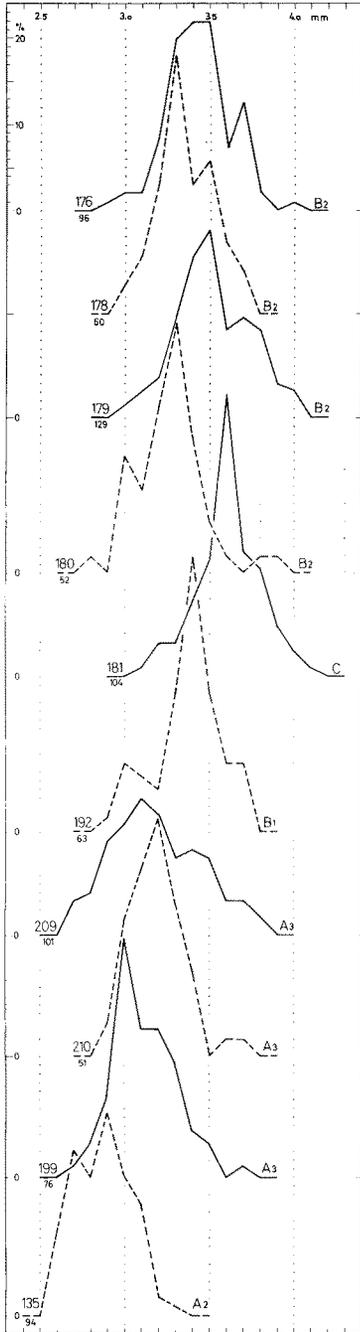


Abb. 4: Prozentuale Längenverteilung der Weibchen von *C. finmarchicus* s. str. auf Schnitt II von Kap Dan nach Südosten

Abb. 5: Prozentuale Längenverteilung der Weibchen von *C. finmarchicus* s. str. auf Schnitt III in der Achse des Irminger Stromes

zum bei 3,7 mm bewirkt. Station 181 zeigt einen reinen C-Bestand. Auf Station 192 wird der Irminger Strom gekreuzt; neben der der Population B eigenen Gruppe von 3,4 mm sind noch Reste aus C stammender Tiere sowie Vorboten aus A_3 erkennbar. Als Grenzstation hat 209 noch eine starke B_1 -Komponente, doch herrscht bereits, wie auf den folgenden Stationen 210 und 199, die Längengruppe 3,0–3,2 der Population A_3 vor. Station 135 gehört schließlich der Population A_2 an.

Der dritte Schnitt (Abb. 5) folgt etwa der Achse des Irminger Stromes. Starke Vermischungsvorgänge prägen das Bild der Längenverteilung auf Station 139; die Gruppen A_3 (3,0 mm) und B_1 (3,4 mm) halten sich etwa die Waage, dazu kommen wenige Tiere aus C. Stationen 195 und 194 (Tiefenfang) liegen außerhalb des Strombereichs und zeigen ziemlich reine C-Bestände. An der Oberfläche von Station 194 tritt daneben, wie bereits erwähnt, die B-eigene Längengruppe auf, die dann auf den Stationen 193 und 192 vorherrscht neben Komponenten aus den östlich wie westlich angrenzenden Gebieten A_3 und C. So verwickelt wie die hydrographischen Verhältnisse am Südhang der Island-Grönland-Schwelle, wo an der Oberfläche Kaltwasser des Ostgrönland-Stromes, Wasser der Irminger See und wärmeres Nordostatlantisches Wasser der Areale A_3 und B_1 zusammentreffen, so unregelmäßig ist auch die Zusammensetzung der *finmarchicus*-Bestände in diesem Gebiet. Ihre Zuordnung zu einer der oben aufgestellten Populationen bleibt unsicher; meist wurde nach dem Gesamteindruck entschieden, den Längenverteilung bei Weibchen und Jugendstadien, der Altersaufbau und das Vorkommen beziehungsweise Fehlen von *glacialis* ergaben. Den Bestand der Station 191 bilden im wesentlichen Tiere aus den Populationen C und B_1 , auf Station 190 solche aus B_1 und A_3 , während auf Station 187 ein geringer Anteil großer Tiere (3,7 mm) aus D hinzukommt.

In Abbildung 6 schließlich sind sämtliche Stationen der nördlichen Areale D und B_3 zu einem Schnitt vereinigt. Die Stationen 234 und 240 bis 243 liegen jenseits der Polarfront im kalten Ostgrönland-Wasser. Mit Ausnahme von Station 240 beträgt die Oberflächentemperatur weniger als 0° C. Auf allen Stationen des Areals D kommt neben *finmarchicus* in geringer Zahl auch *glacialis* vor. In den Längenkurven würde ihr Maximum unter den Werten 4,5 bis 4,9 erscheinen. Hiervon abgesehen ist der Bestand der typischen Form bereits uneinheitlich infolge Beimengung kleinerer Tiere, teils aus dem Europäischen Nordmeer, teils aus dem Irminger Strom stammend, zu einer eigenen Längengruppe. Entsprechende, unregelmäßig bimodale Verteilungen sind auch bei den Copedit-Stadien V zu beobachten. Gegen das wärmere Wasser ist das Gebiet D durch den plötzlichen Temperatursprung in der Polarfront scharf abgesetzt. Diese Grenze verläuft an der Oberfläche zwischen den Stationen 241 und 240 hindurch, liegt aber auf Station 240 unterhalb 50 m, bei Station 238 sogar unterhalb 100 m Tiefe. Daher werden vom Vertikalfang auf 240 noch beide Wasserkörper durchfischt, auf 238 dagegen nur die wärmere Deckschicht, und entsprechend ist die Längenverteilung zwei- beziehungsweise nur eingipfelig. Station 236 leitet über zum Gebiet der Population A_3 , die auf den nächsten Stationen 219 und 207 angeschnitten ist.

Verfolgt man die Größenverteilung von Station 238 aus über 250 in ostwärtiger Richtung (Abb. 6 rechte Hälfte), so führt der Schnitt zunächst durch ein Gebiet mehr oder weniger reiner Bestände mit teilweise sehr exzessiver Verteilung um die Werte 3,3 bis 3,4 mm (Station 250 über 260 bis 257). Vermutlich handelt es sich hier um

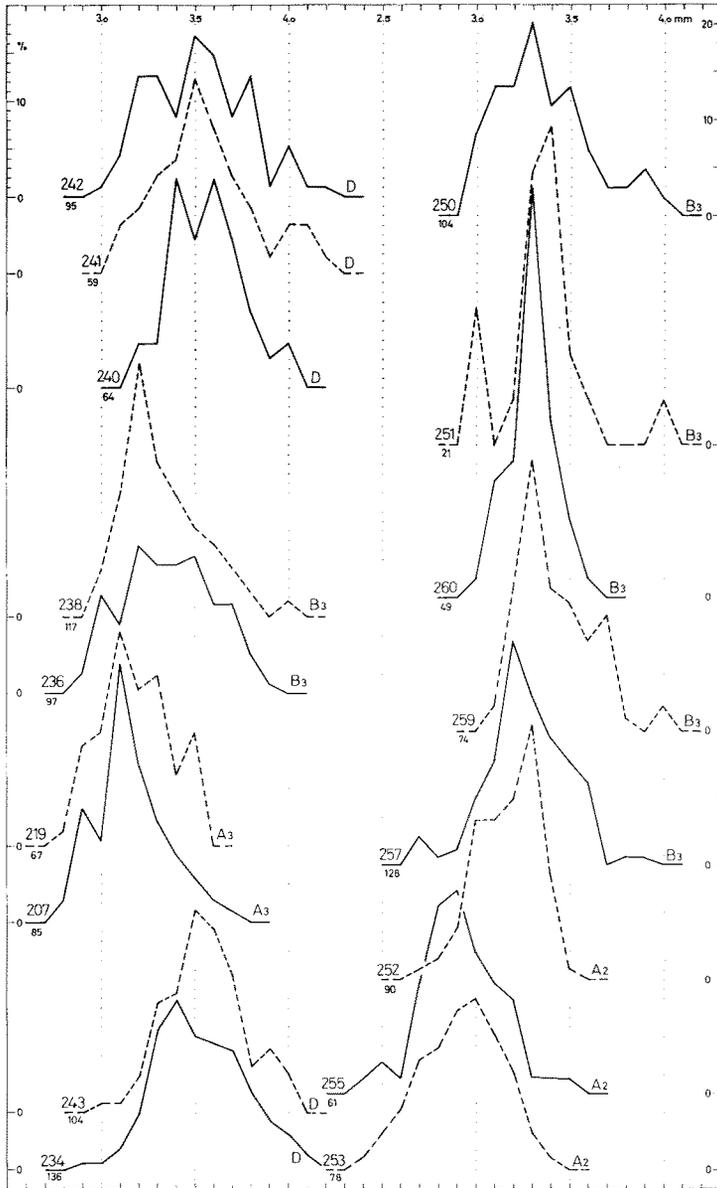


Abb. 6: Prozentuale Längenverteilung der Weibchen von *C. finmarchicus* s. str. auf Schnitt IV im Nordwesten, Norden und Osten von Isand

eine südliche Population des Europäischen Nordmeeres. Nach der Größe der Weibchen gehört auch noch Station 252 hierzu, nach der Länge der Copepoditstadien und dem allgemeinen Planktoncharakter ist sie besser dem Areal A₂ einzuordnen, in dem der Schnitt auf den Stationen 255 und 253 mit abweichend kleinen Tieren endet.

Zur Beurteilung der Signifikanz der Unterschiede zwischen den von uns aufgestellten Populationen wurde der Quotient aus der Differenz der Mittelwerte der Körperlänge und dem mittleren Fehler dieser Differenz berechnet (Tab. 5). Danach ist bei den Weibchen nur für die Abweichungen der Population A_1 gegenüber A_3 , und von

Tabelle 5
Signifikanz der Unterschiede der mittleren Körperlänge der Populationen von *Calanus finmarchicus* (ohne *glacialis*)

♀ ♂	A_2	A_1	A_{3-S+W}	$A_{3-IsI.}$	B_1	$B_{2-Irm.}$	$B_{2-Gr.}$	B_3	D	C
A_2		10	12	12	22	37	35	28	39	60
A_1	5		2	1	11	17	15	11	22	30
A_{3-S+W}	5	1		1	16	30	28	21	34	62
$A_{3-IsI.}$	5	2	1		14	26	24	18	31	51
B_1	10	6	6	8		4	1	1	10	15
$B_{2-Irm.}$							4	8	8	18
$B_{2-Gr.}$	20	10	12	17	1	1		4	12	26
B_3	15	8	9	12	1	1			14	27
D	23	16	17	21	7	12		10		6
C	27	17	18	24	6	12		9	3	

B_1 gegenüber B_{2-3} der Wert des Quotienten kleiner als 3, der Unterschied zwischen diesen Populations-Paaren also statistisch nicht gesichert. Bei den Männchen, für die weniger umfangreiche Meßreihen vorliegen, gilt dies außerdem für die Unterschiede zwischen Population C und D.

ALTERSZUSAMMENSETZUNG

Nach den Beobachtungen verschiedener Autoren laicht *Calanus finmarchicus* vor der Ostküste Grönlands (JESPERSEN 1939, USSING 1938, WITH 1915) und in den Gewässern nördlich und südlich von Island (GRUZOV & PAVSHTIKS 1961, JESPERSEN 1940) nur einmal im Jahre während Mai bis Juli. Für die Norwegische See, das Gebiet um Schottland und die Fär Öer (DAMAS 1905, GIBBONS 1933, 1936, ØSTVED 1955) sowie das Seegebiet im Süden und Westen Islands (JESPERSEN 1940, PAULSEN 1906) werden zwei bis drei Laichperioden angegeben, die erste von März bis April, eine zweite und vielleicht noch eine dritte im Juli bis August.

Abbildung 7 zeigt den Altersaufbau des *finmarchicus*-Bestandes während Juni 1955. Entsprechend ihrem Anteil sind die einzelnen Copepoditstadien III bis VI (adulte Tiere) durch Sektoren verschiedener Größe und Schraffur wiedergegeben. Die von dem Netz nur sehr unvollkommen erfaßten jüngeren Stadien I und II wurden Stadium III zugerechnet.

Im südwestlichen Teil unserer Populationen B₂ und C (Fangdatum 4. bis 7. Juni) sowie in Population D (29. Juni bis 2. Juli) gehören die erwachsenen Tiere wohl meist noch der überwinterten Generation des Vorjahres an. Ihre Kopulationsperiode ist aber beendet, so daß kaum noch Spermatophoren tragende Weibchen anzutreffen sind, und der Anteil der Männchen weniger als 10 % aller adulten Tiere beträgt. Zuweilen bestand in B₂ und C der Fang bis über 10 % aus abgestorbenen Tieren, Resten der vorjährigen Generation. Beide Male ist die Entwicklung durch die extrem niedrigen Temperaturen verlangsamt; die Population D lebt jenseits der Polarfront in subarktischem Wasser, die südlichen Teile von B₂ und C andererseits fallen mit einem Minimum der Oberflächen-Temperaturen von weniger als 6° C zusammen. In allen übrigen Gebieten treffen wir dagegen nur noch die Nachkommen aus dem ersten Laichen des Jahres 1955 an, allerdings je nach dem Zeitpunkt der Probenentnahme beziehungsweise den örtlichen Temperaturverhältnissen auf verschiedener Entwicklungsstufe stehend.

In der nordöstlichen Hälfte der Population C ist die Entwicklung der neuen Generation erst wenig fortgeschritten, häufig steht mehr als die Hälfte der Tiere noch auf den Häutungsstadien III und jünger. Die Anzahl ausgewachsener Tiere bleibt überall gering, Weibchen mit Spermatophoren fehlen fast ganz, und der Anteil der Männchen liegt im allgemeinen unter 10 %, auf einigen Randstationen auch auf über 20 % ansteigend. Da innerhalb des zyklonalen Wirbels der Irminger See kaltes Tiefenwasser bis dicht unter die Oberfläche angehoben ist – die Mächtigkeit der über 5° C warmen Deckschicht beträgt hier nur 25 bis 300 m –, lebt der größte Teil der erwachsenen Tiere bei niedriger Temperatur, wodurch der Eintritt ihrer Geschlechtsreife verzögert ist. Eine Übersicht über die Häufigkeit der ausgewachsenen Tiere und Jugendstadien in einigen Stufenfängen im Areal C vermittelt ein Bild ihrer unterschiedlichen Vertikalverteilung (Tab. 6).

Einem ähnlichen Altersaufbau begegnen wir östlich Islands (B₃ und nördliche Stationen von A₂), nur ist hier die Entwicklung durch das kalte Wasser des Ostisland-Stromes verzögert. Trotz der späten Probennahme (am Ende der Fahrt, Anfang Juli) ist die neue Generation kaum über die Stadien III–IV hinausgekommen. Ausgewachsene Tiere sind relativ selten, davon auf den hier gelegenen Stationen von B₃ nur 6 bis

Tabelle 6

Übersicht über die Häufigkeit ausgewachsener Individuen und Jugendstadien in einigen Stufenfängen im Areal C

Station	Tiefenlage der 5° C-Isotherme	Stufenfang	Häufigkeit je Stufenfang	
			♀♀ und ♂♂	Copepodit III-V
141	35 m	50/0 m	6 432	6 628
		700/50 m	11 320	4 200
155	37 m	50/0 m	1 207	5 213
		700/50 m	2 386	441
168	320 m	50/0 m	783	27 637
		700/50 m	3 192	16 528
194	200 m	50/0 m	39	43 660
		700/50 m	2 962	5 940

13 %, von A₂ höchstens 1 % Männchen, während Spermatophoren tragende Weibchen so gut wie ganz fehlen. Auf Station 251 bestand der Fang zu etwa 10 % aus abgestorbenen Tieren der überwinterten Generation.

Etwas älter sind die Bestände in A₁, auf den südlichen und südwestlichen Stationen von A₂ und A₃ sowie im Irminger Strom und seinen Fortsetzungen B₁₋₃, hier allerdings nur so weit, wie sich der Einfluß des wärmeren atlantischen Wassers bemerkbar macht. In allen Gebieten reicht über 5° C warmes Wasser bis in 400 bis 1200 m Tiefe, in den flachen Teilen bis zum Meeresboden. Meist über 1/2 bis 3/4 der Fänge wird von den älteren Stadien IV und V gebildet. Die geschlechtsreifen Tiere haben an Häufigkeit zwar kaum zugenommen, dafür beträgt der Anteil der Männchen oft über 10 bis nahezu 50 %, und fast überall treten Weibchen mit Spermatophoren auf; ein Zeichen, daß hier bereits die zweite Fortpflanzungsperiode begonnen hat.

Am weitesten ist die Entwicklung bei der Teilpopulation von A₃ südwestlich Islands vorgeschritten. Mehr als die Hälfte der Tiere hat das Stadium V erreicht oder ist voll ausgewachsen und befindet sich in Kopulation, wie aus der Menge Spermatophoren tragender Weibchen und der Häufigkeit der Männchen (10 bis 30 %) hervorgeht. Die beschleunigte Entwicklung scheint jedoch weniger durch die Temperaturverhältnisse bedingt zu sein. Zur Zeit der Fahrt ist hier im Oberflächenwasser sogar ein schwaches Temperatur-Minimum angedeutet. Dagegen weist die starke Trübung des Wassers auf eine intensive Phytoplanktonentwicklung während der vorhergehenden Monate hin (GILLBRICHT 1959, JOSEPH 1959), durch die das Wachstum der Nauplien und frühen Entwicklungsstadien besonders gefördert wurde.

Für die Unterscheidung und Abgrenzung der Populationen läßt sich demnach der altersmäßige Aufbau nur bedingt verwenden. Wenn die Vermutung zutrifft, daß nämlich das Längenwachstum von *finmarchicus* schon zu einem sehr frühen Zeitpunkt seiner Entwicklung determiniert wird, etwa wie bei den Dauermodifikationen und Parallelinduktionen anderer Tierarten – hierauf deutet das Vorkommen verschiedener Eigrößen und -formen (MARSHALL, ORR & REES 1953) und von Längenunterschieden auch bei den jüngeren Copepoditstadien hin –, so werden später eintretende Veränderungen in den hydrographischen Verhältnissen zwar ohne merklichen Einfluß auf die

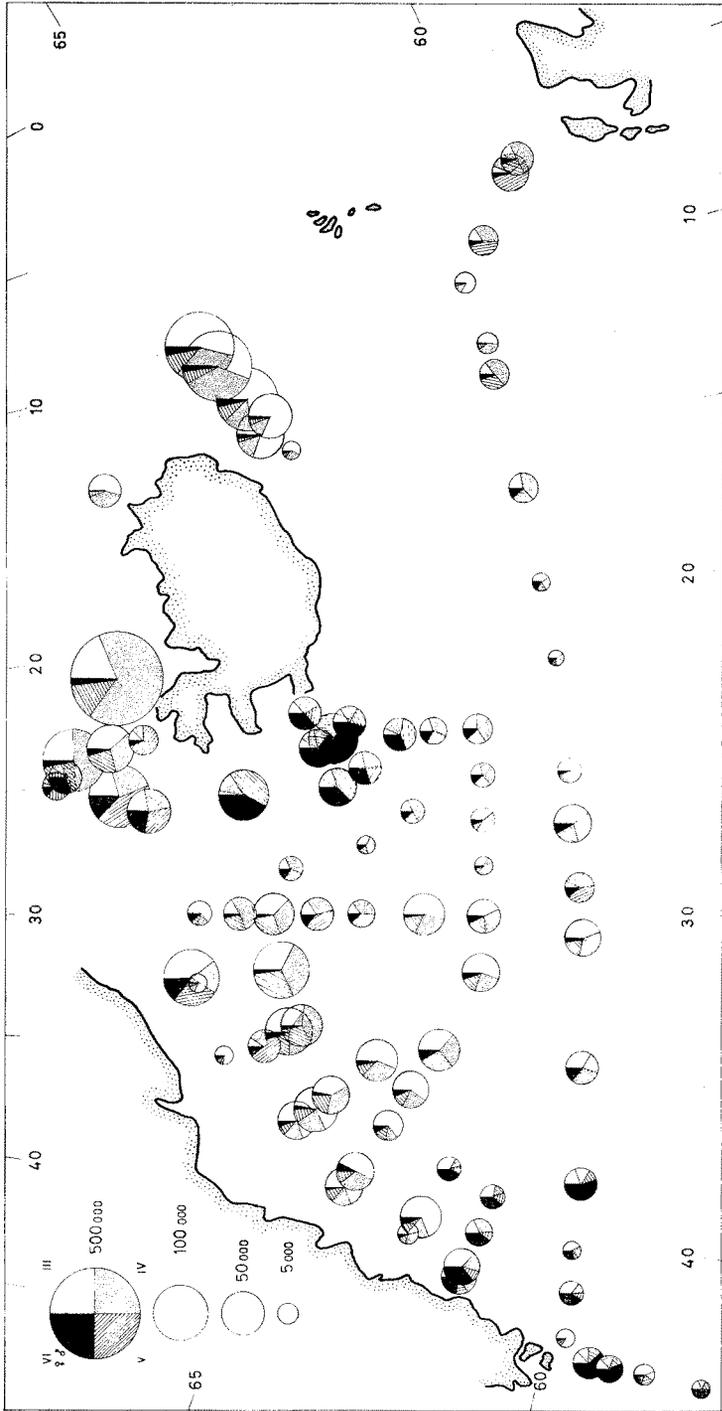


Abb. 7: Bestandsdichte und Altersaufbau bei *C. finmarchicus* s. str. im Juni bis Anfang Juli 1955

Körpergröße der erwachsenen Tiere bleiben, wohl aber werden sie Unterschiede im physiologischen Zustand der Bestände (Altersaufbau, Eintritt von Geschlechtsreife und Laichablage) bewirken können. Selbstverständlich müssen dabei auch zeitliche Differenzen im Termin der Probennahme berücksichtigt werden.

POPULATIONSDICHTE

Für die Darstellung der Häufigkeit von *C. finmarchicus* s. l. in den oberen 120 m wurde die Projektion von Kugeln gewählt, deren Inhalt der Zahl aller Copepoditstadien III–VI je Vertikalfang entspricht. Berücksichtigen wir, daß die Populationsdichte während der Entwicklung infolge der natürlichen Zehrung fortlaufend abnimmt, so ergibt sich folgendes Bild der horizontalen Verbreitung. Am geringsten ist die Häufigkeit von *finmarchicus*-Individuen im Bereich des atlantischen Wassers; sie beträgt im Durchschnitt für die einzelnen Populationen:

A ₁	A ₂ südlicher Teil	A ₃ südwestliche Stationen	B ₁	C südwestliche Hälfte
22 150	7 600	12 300	27 800	10 650

Gegen das kalte Wasser hin steigt die Populationsdichte an, erreicht nördlich Islands ihr Maximum und sinkt jenseits der Polarfront wieder ab:

A ₂ nördliche Stationen	A ₃ südwestl. Islands	B ₂ Ostgrönland-Strom Irminger- Flanke	B ₃ Grönland- Flanke	B ₃	C nordöstl. Hälfte	D
66 200	41 700	47 650	15 500	180 000	37 500	84 000

Für das ganze Untersuchungsgebiet beträgt das Verhältnis von größter zu kleinster Bestandsdichte rund 125 : 1, letztere schwankt also um mehr als zwei Zehnerpotenzen. Dagegen ist innerhalb der nach Körperlänge und Altersaufbau einheitlichen

Tabelle 7

Abweichungen der Bestandsdichte zwischen den Extremen und gegenüber dem Mittelwert

Gesamtgebiet	Größe der Gebiete	Zahl der Stationen	Populationsdichte		
			maximale minimale	maximale mittlere	mittlere minimale
		84	125	6	22
A ₂ südliche Stationen	Strecke von Station 127 bis 135: 660 km	6	8,0	2,2	3,7
A ₃ Population über dem Schelf westlich Islands	Durchmesser: 290 km	8	4,6	2,1	2,1
B ₃ Stationen östlich Islands	Strecke von Station 257 bis 260: 120 km	3	1,5	1,1	1,3
C nordöstliche Hälfte	Seitenlänge des etwa dreieckigen Gebietes: 350 km	9	8,7	2,7	3,2

Populationen dieser Quotient erheblich kleiner, besonders für die Abweichungen gegenüber der mittleren Populationsdichte, wie Tabelle 7 zeigt.

In Anbetracht der vielen Fehlerquellen, mit denen die Bestimmung der Bestandsdichten von Planktonorganismen mit Hilfe von Netzfängen und durch Auszählung von Teilproben behaftet ist, dürfen erst Unterschiede von mehr als einer Zehnerpotenz als real angesehen werden. Entgegen der immer noch häufig vertretenen Ansicht einer sehr ungleichmäßigen horizontalen Verteilung des Zooplanktons ergeben unsere Untersuchungen, daß *Calanus finmarchicus* – und ebenso noch viele andere Formen des Zooplanktons – auf offener See und innerhalb einheitlicher Populationen über Strecken von mehr als 600 km gleichförmig verbreitet ist, wobei die extremen Werte im allgemeinen um weniger als das 3fache von der mittleren Populationsdichte abweichen.

MORPHOLOGISCHE UNTERSCHIEDE

Zur Ergänzung und zum Vergleich wurden in diesem Kapitel auch Meßwerte von Tieren aus der Nordsee und dem mittleren Atlantik hinzugezogen („Gauss“ 1958, „Anton Dohrn“ 1958). Drei der eingangs erwähnten und zum Teil als besondere Arten beschriebenen Formen von *Calanus finmarchicus* s. l., im folgenden kurz als *finmarchicus* s. str., *helgolandicus* und *glacialis* bezeichnet, treten in unseren Fängen auf. Von ihnen ist *finmarchicus* s. str. über das ganze Gebiet verbreitet und fehlt auf keiner Station, *helgolandicus* kommt nur in den beiden südöstlichen Arealen vor, in A₁ zuweilen etwa in gleicher Häufigkeit wie *finmarchicus* s. str., in A₂ nur noch ganz vereinzelt, während die dritte Form, *glacialis*, auf die Gebiete mit subarktischem Wasser und das Tiefenwasser einiger Stationen des stationären Wirbels der Irminger See beschränkt bleibt. In den Arealen B₂, B₃ (hier nur auf dem Entwicklungsstadium V und jünger) und D gehören etwa 1–5 % der Tiere zu *glacialis*, im Tiefenwasser des Gebietes C sind es dagegen immer nur vereinzelte Exemplare.

Für die Trennung der genannten Formen eignen sich vor allem folgende Merkmale: (1) Die Körperlänge der Weibchen beträgt bei

<i>helgolandicus</i>	2,4 bis 3,7, meist 2,8 bis 3,2 mm
<i>finmarchicus</i> s. str.	2,7 bis 4,3, meist 3,0 bis 3,7 mm
<i>glacialis</i>	4,0 bis 5,7, meist 4,6 bis 4,8 mm

Hiernach ist allein *glacialis*, auch auf jüngere Stadien (Abb. 14), gut abzutrennen, während die beiden anderen Formen kaum voneinander abweichen; nach REES (1949) wird in der Nordsee *helgolandicus* zeitweise sogar noch größer als die typische Form.

(2) Das Stirnprofil (Abb. 8) ist bei den Weibchen von *finmarchicus* s. str. und *glacialis* etwa halbkreisförmig, bei *helgolandicus* mehr konisch gerundet, doch kommen in den von beiden Formen gemeinsam bewohnten Gebieten gar nicht so selten auch intermediäre Bildungen vor, oder Tiere, die nach dem Stirnprofil der einen, nach anderen Merkmalen der anderen Form zugehören (Abb. 8c bis e).

(3) Die relative Länge der Furkalanhänge eignet sich nur zur Abtrennung von *helgolandicus*. Das Verhältnis ihrer Länge zur Breite beträgt bei

<i>helgolandicus</i>	♀♀	1,5–2,1, meist 1,6–1,8
<i>finmarchicus</i> s. str.	♀♀	1,8–2,3, meist 1,9–2,2
<i>glacialis</i>	♀♀	meist 1,9–2,1

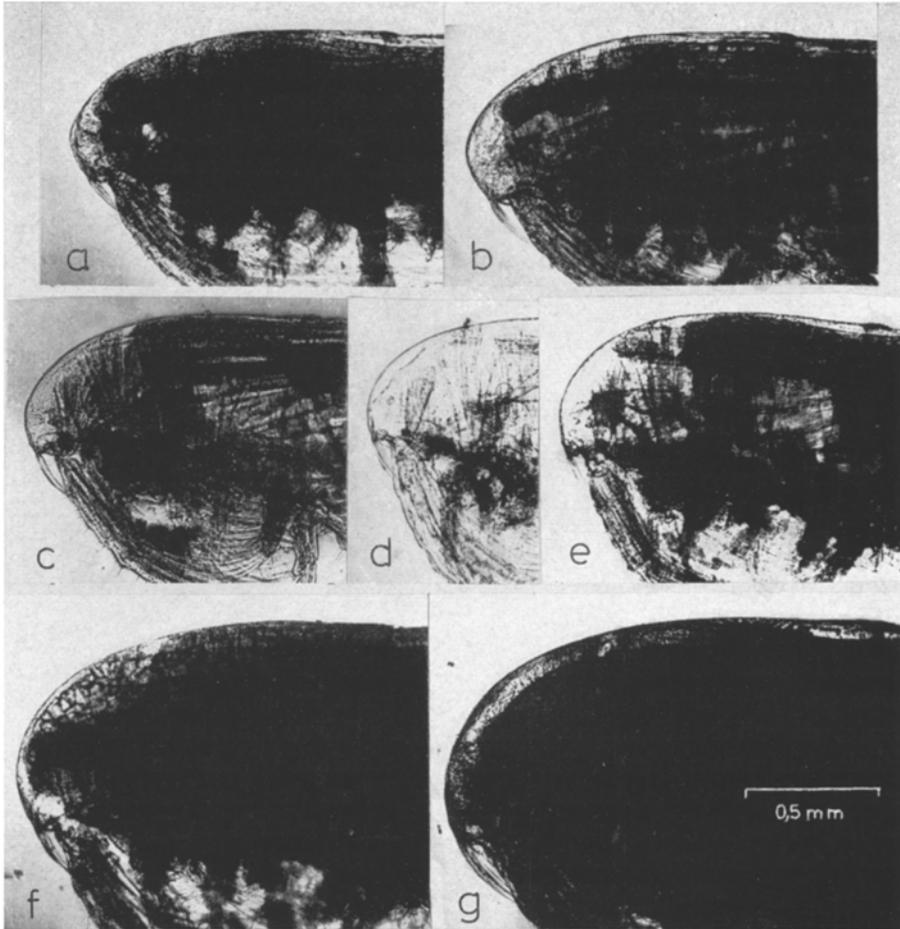


Abb. 8: Stirnprofil. (a) *C. finmarchicus belgolandicus* ♀ 3,2 mm; Nordsee, März 1955. (b) *C. finmarchicus belgolandicus* ♀ 3,4 mm; nordwestlich der Azoren, April 1958. (c) intermediäre Form ♀ 2,9 mm; Population A₂, Station 132. (d) intermediäre Form ♀ 3,0 mm; Population A₂, Station 198 (vergleiche hiermit die Bezahnung des 5. Beinpaares, Abb. 9). (e) *C. finmarchicus finmarchicus* ♀ 4,2 mm; Population C, Station 141. (f) *C. finmarchicus finmarchicus* ♀ 4,2 mm; Population C, Station 141. (g) *C. finmarchicus glacialis* ♀ 4,95 mm; Population D, Station 243

(4) Gleiches gilt für das erste Glied des Exopoden des 5. Beinpaares, das ebenfalls bei *belgolandicus* gedrungener ist; der Quotient von Länge : distale Breite beträgt für:

	♀♀	♂♂
<i>belgolandicus</i>	1,25–1,7, meist 1,3–1,4	1,3–1,7, meist 1,5
<i>finmarchicus</i> s. str.	1,4–2,0, meist 1,5–1,7	1,6–2,3, meist 1,8
<i>glacialis</i>	1,4–1,9, meist 1,6–1,8	1,8–2,0, meist 1,9

(5) Besondere Bedeutung kommt nach REES (1949) und YASHNOV (1955) der Form der Zähnenreihe längs der Innenkante der Basipoden des 5. Beinpaares der Weibchen zu. Sowohl bei *belgolandicus* als auch bei *glacialis* biegt diese in ihrem

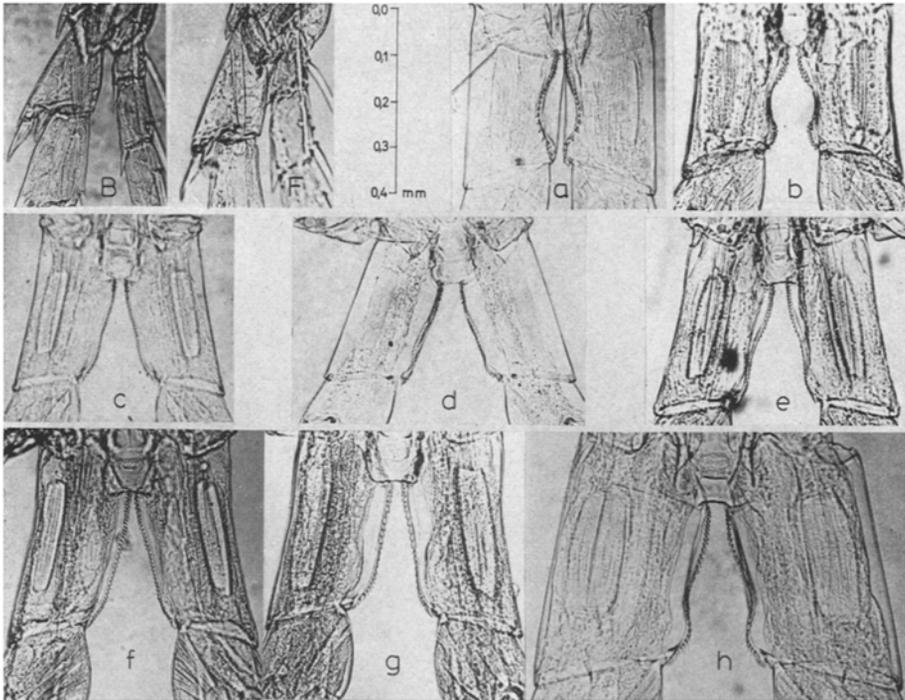


Abb. 9: Erstes Glied des Exopoden und Bezeichnung der Basipoden des 5. Beinpaares der Weibchen. (B) *C. finmarchicus helgolandicus* (wie Abb. 8b). (F) *C. finmarchicus finmarchicus* (wie Abb. 9f). (a, b) *C. finmarchicus helgolandicus* (wie Abb. 8a, b). (c, d, e) intermediäre Formen (wie Abb. 8c, d, e). (f, F) *C. finmarchicus finmarchicus* ♀ 3,85 mm, Population C, Station 166. (g) intermediäre Form ♀ 4,0 mm, Population D, Station 243. (h) *C. finmarchicus glacialis* (wie Abb. 8g)

mittleren Teil auf die Rückseite der Glieder um (nicht auf die Vorderseite, wie GIESBRECHT 1892, p. 112 irrtümlich schreibt), zugleich treten hier die Zähnchen aus der Ebene des Gliedes heraus und stehen mehr senkrecht zu ihr. Bei *finmarchicus* ist dagegen die Zahnreihe mehr gerade gestreckt, und die Zähnchen liegen alle in der Gliedebene. Auch hier treten, wie schon erwähnt, intermediäre Formen auf (vergleiche hierzu Abb. 8c–e und 9c–e).

Die Anzahl der Zähnchen je Reihe variiert sehr, kann an den Beinen beider Seiten bis um 6 und mehr Zähne differieren und wird häufig noch durch zusätzliche Zähnchen neben den am proximalen Ende stehenden erhöht. Nach eigenen Zählungen und nach den Angaben in der Literatur (in Klammern gesetzt) beträgt die Zahl der Zähne, ohne die akzessorischen, je Reihe:

	<i>helgolandicus</i>	<i>finmarchicus</i> s. str.	<i>glacialis</i>
♀♀	22–35 (39), meist 25–30	24–51 (55), meist 30–40	25–38 (43), meist 29–34
Copepodit			
V	17–29, meist 21–29	25–46, meist 29–40	28–32
IV	0	3–15	12–15
♂♂	16–28	17–30	21–28 (35)

Bei dem Copepoditstadium IV sind die Zähnchen nicht in einer Reihe, sondern in einer unregelmäßigen Gruppe angeordnet. Während die konkave Form der Zahnleiste *helgolandicus* und *glacialis* gemein ist, nimmt wiederum *helgolandicus* durch die meist geringere Zahl der Zähnchen und ihr Fehlen bei Stadium IV eine Sonderstellung ein. Die Männchen zeigen weder in der Anordnung noch in der Zahl der Zähnchen Unterschiede; immer ist bei ihnen die Zahnreihe im mittleren Teil stark konkav eingebuchtet.

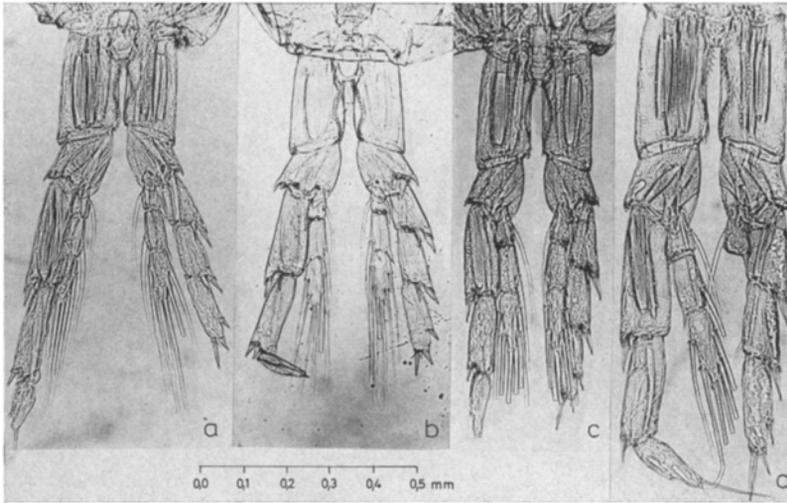


Abb. 10: 5. Beinpaar der Männchen. (a) *C. finmarchicus helgolandicus*, Nordsee, März 1952, ♂ 3,3 mm. (b) *C. finmarchicus helgolandicus*, Atlantik nordwestlich der Azoren, April 1958, ♂ 3,0 mm. (c) *C. finmarchicus finmarchicus*, Population C, Station 141, ♂ 3,55 mm. (d) *C. finmarchicus glacialis*, Nordatlantik, März 1958, ♂ 4,4 mm

(6) YASHNOV (1958) verwendet zur Trennung ferner die Anzahl der Außenrandborsten am Endglied der Endopoden des 5. Beinpaares der Weibchen. Da nur die Alternative zwischen 1 oder 2 Borsten besteht, das Merkmal außerdem sehr von Bestand zu Bestand variiert, genügt es nur einer zusätzlichen statistischen Kennzeichnung von *helgolandicus*:

	prozentuelle Häufigkeit (in Klammern Werte nach YASHNOV)		
	<i>helgolandicus</i>	<i>finmarchicus</i> s. str.	<i>glacialis</i>
beiderseits je 1 Außenrandborste	96 (75)	73 (58)	51 (60) %
je 2 oder nur einer- seits 2 Borsten	4 (25)	27 (42)	49 (40) %

(7) Bei den Männchen gründet sich die Trennung der Formen in erster Linie auf den verschiedenen Grad der Asymmetrie des 5. Beinpaares (Abb. 10). Dieser läßt sich am besten graphisch erfassen, indem man die relativen Längen (in % der Länge des linken Exopoden) der Beinäste zueinander in Beziehung setzt. Abbildung 11 bringt als Beispiel die Beziehungen der Länge des linken Endopoden beziehungsweise des rechten Exopoden zur Länge des linken Exopoden bis zum distalen Ende seines zwei-

ten Gliedes. Wie sich aus der breiten Streuung und gruppenweisen Anordnung der Meßwerte ergibt, ist das Merkmal sehr variabel, der Grad der Asymmetrie verändert sich mehr oder weniger sprunghaft von Form zu Form, aber auch zwischen räumlich getrennten Beständen. Am stärksten ist die Asymmetrie bei den Nordsee-Tieren, etwas

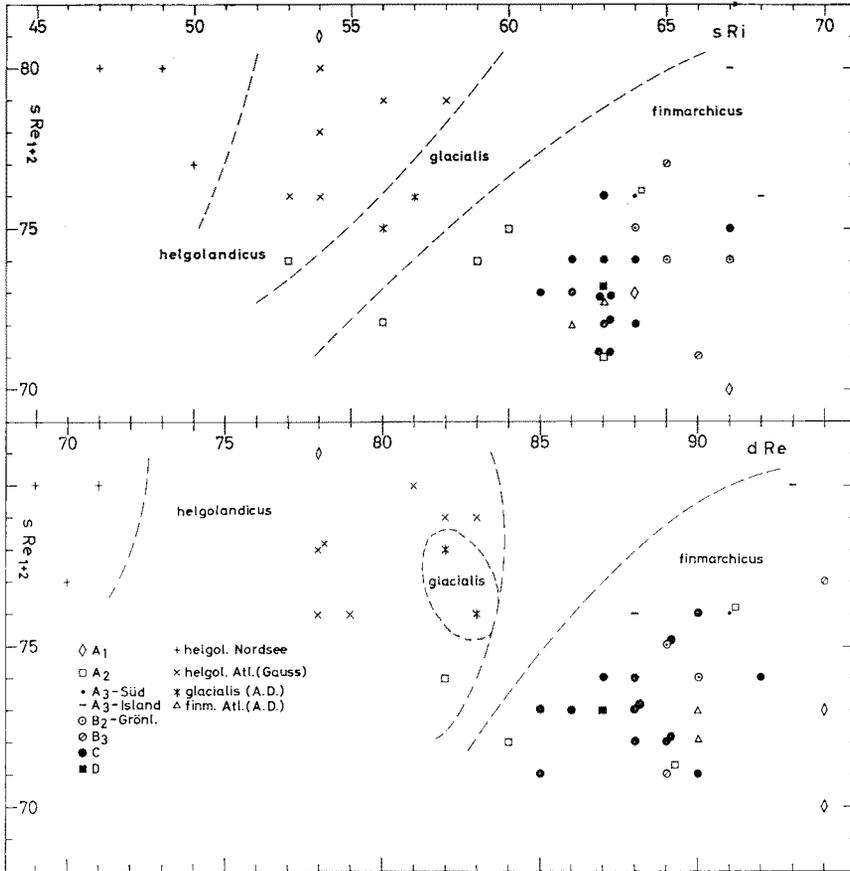


Abb. 11: Asymmetrie des 5. Beinpaars der Männchen. Beziehungen zwischen den relativen Längen (in % der Länge des linken Exopoden) des linken Endopoden (s Ri) beziehungsweise des rechten Exopoden (d Re) zur Länge der ersten beiden Glieder des linken Exopoden (s Re₁₊₂). Zur Ergänzung wurden auch einige Tiere aus der Nordsee, dem mittleren („Gauss“ 1958) und nördlichen Nordatlantik („Anton Dohrn“) gemessen

schwächer bei dem atlantischen Bestand von *helgolandicus* ausgeprägt. Von hier nimmt sie über *glacialis* gegen die typische *finmarchicus*-Form hin ab, von der die Tiere des Grenzareals A₂ aber noch eine engere Verwandtschaft mit *helgolandicus* zeigen.

Zusammenfassend ergibt sich, daß *helgolandicus* die morphologisch am weitesten abweichende Form ist, besonders ihre Nordsee-Population. Mindestens in sieben Merkmalen weicht sie von den beiden anderen Formen ab: Stirnprofil, gedrungene Form

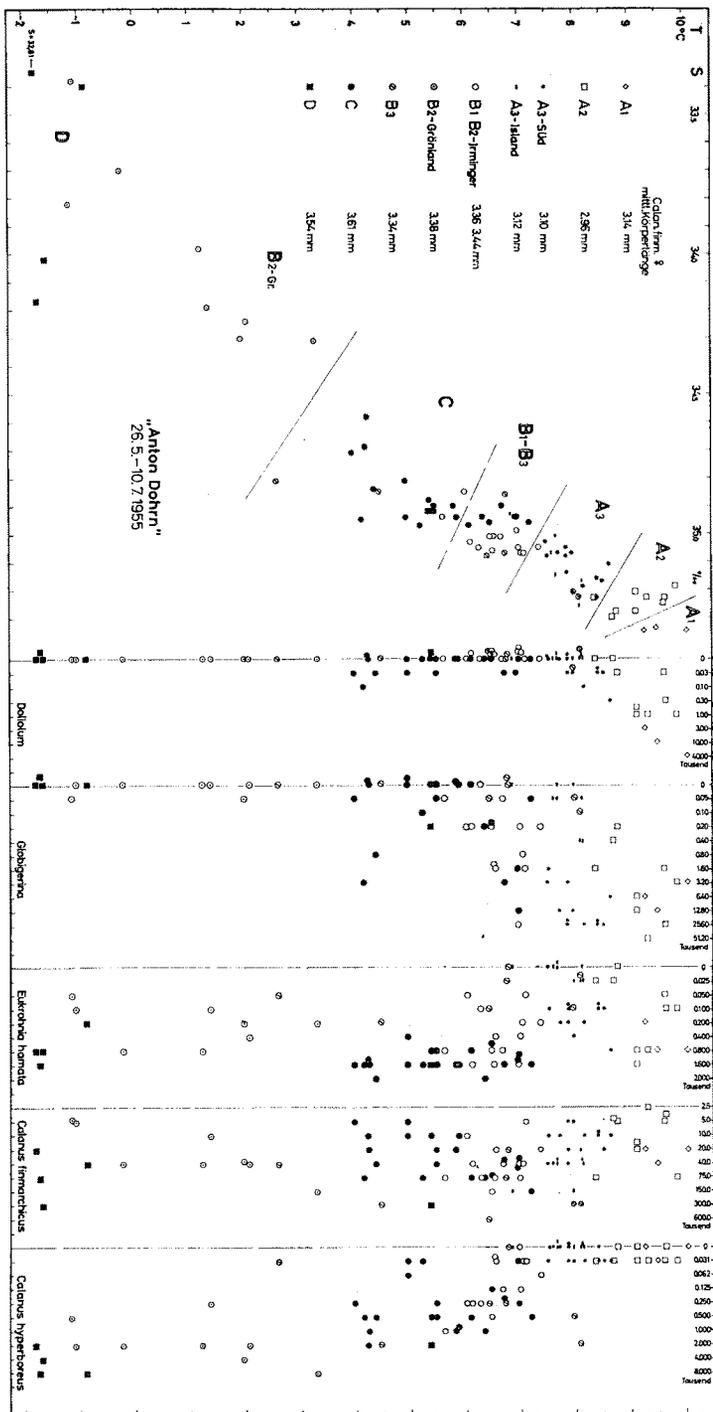


Abb. 12: Beziehungen zwischen Temperatur und Salzgehalt in 50 m Tiefe und den Bestandsdichten einiger als Beispiel gebrachter Arten des Zooplanktons. Für die Bestandsdichten wurden die gleichen Signaturen wie für die *Calanus*-Populationen verwendet.

der Furkalanhänge und des 1. Gliedes des Exopoden des 5. Beinpaars der Weibchen, geringere Zahl der Zähnchen an den Basalgliedern, der Borsten am Endopoden der 5. Beine, Fehlen dieser Zähnchen bei Stadium IV und stärkere Asymmetrie dieser Beine bei den Männchen. Demgegenüber kommen nur zwei Merkmale ausschließlich *finmarchicus* s. str. zu (gerade Zahnleiste bei den Weibchen, geringste Asymmetrie bei den Männchen), und gar nur eins *glacialis* (Körperlänge), während diese beiden Formen in den anderen Merkmalen ziemlich übereinstimmen.

BEZIEHUNGEN ZU DEN HYDROGRAPHISCHEN VERHÄLTNISSEN

Es bleibt nun noch zu klären, inwieweit die unter sehr verschiedenen Gesichtspunkten erfolgte Gliederung des *finmarchicus*-Bestandes lediglich eine Folge geographischer und mehr lokaler Unterschiede im Milieu ist oder ob sie Ausdruck genetischer Abweichungen der einzelnen Bestände ist. Setzt man die vornehmlich nach der Durchschnittslänge voneinander getrennten Populationen in Form eines T-S-Diagramms (Abb. 12) in Beziehung zur hydrographischen Gliederung des Gebietes, so wird zunächst erkennbar, daß die Verbreitungsgebiete der drei morphologisch zu unterscheidenden Formen etwa mit den von DIETRICH (1957) unterschiedenen Hauptwasserkörpern übereinstimmen. Die am oberen rechten Ende des T-S-Diagramms erscheinenden Populationen A₁ und A₂ liegen im „Nordatlantischen Wasser“; so weit reicht gerade das Verbreitungsgebiet von *helgolandicus* noch in unser Gebiet herein. Am entgegengesetzten Ende stehen die Populationen B_{2-Gr.} und D, beide jenseits der Polarfront im „Ostgrönland-Wasser“ gelegen und durch das Vorkommen von *glacialis* neben der typischen Form gekennzeichnet. In den dazwischenliegenden Teilen findet eine nach der Mitte hin zunehmende Vermischung beider Wasserarten statt und führt zur Bildung des dritten charakteristischen Hauptwasserkörpers, des „Irminger See-Wassers“. Diese Mischungszonen haben, wenigstens in den oberen Schichten, reine Bestände von *finmarchicus* s. str.

Entsprechend dieser dreistufigen Gliederung wandelt sich auch der Planktoncharakter (Abb. 12 rechte Hälfte). Im Nordatlantischen Wasser haben die Formen des temperierten Atlantiks ihr Häufigkeitsmaximum innerhalb unseres Gebietes: *Doliolum*, *Globigerina*, ferner einige Siphonophoren und *Metridia lucens*. Das Irminger See-Wasser ist gekennzeichnet durch zunehmende Häufigkeit kälteliebender Arten, die infolge der Anhebung des Tiefenwassers innerhalb des zykonalen Wirbels in Oberflächennähe geraten: *Eukrohnia hamata*, *Sagitta maxima*, *Conchoecia obtusata*, *Limacina retroversa* und die Copepoden *Calanus hyperboreus* und *Metridia longa*. Diese beiden erreichen ihre größte Häufigkeit neben *Pareuchaeta glacialis* aber erst im Ostgrönland-Wasser.

Die Gebundenheit der drei *finmarchicus*-Formen an weiträumige, hydrographisch und biologisch gut unterschiedene Bezirke des Nordatlantiks rechtfertigt es, sie als geographische Rassen (RENSCH) oder Glieder eines „cline-system“ (HUXLEY) zu betrachten und entsprechend ternär zu benennen, solange der allein experimentell mögliche Nachweis ihrer genetischen Isolation noch aussteht. *Calanus finmarchicus glacialis* und *C. finmarchicus finmarchicus* werden geographisch durch die Polarfront von-

einander getrennt, letzterer von *finmarchicus helgolandicus* durch den verschiedenen Jahresgang der Temperatur in ihren Verbreitungsgebieten. Erfährt das Leben der einen Rasse durch die winterliche Abkühlung und Vertikalzirkulation eine längere Unterbrechung – *finmarchicus* fehlt während der Wintermonate im Oberflächenwasser –, so gewähren die mehr ausgeglichenen Temperatur- und Ernährungsverhältnisse im Nordostatlantischen Wasser *helgolandicus* annähernd gleichbleibende Existenzmöglichkeit. Diese gegenseitige, schärfere Abgrenzung der drei großen Wasserkörper ist vermutlich die Ursache für das Entstehen von Unterschieden in den Genkomplexen der ihnen eigenen, morphologisch aber voneinander abweichenden Rassenbestände.

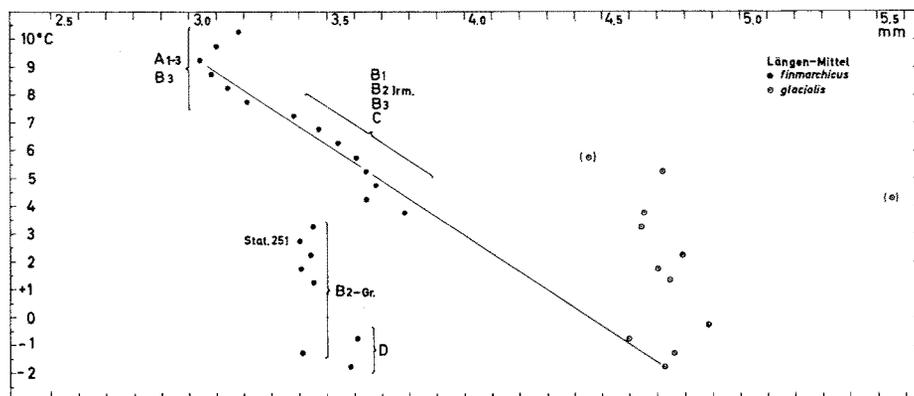


Abb. 13: Temperatur-Längen-Korrelation bei *C. finmarchicus* s. l.: Weibchen

Anders verhält es sich bei der Längenvariation, die wir innerhalb des Verbreitungsgebietes der *finmarchicus*-Rasse beobachten und die unserer Gliederung ihres Bestandes in einzelne Populationen zugrunde gelegt ist. Hier läßt sich eine deutliche, negative Korrelation zwischen Temperatur und Körpergröße feststellen, die gelegentlich durch eine positive Abhängigkeit des Wachstums vom Nahrungsangebot zur Zeit der Entwicklung überlagert sein kann (siehe p. 260). Für eine Untersuchung dieser Beziehungen wurde das gesamte Material, unabhängig von der Zugehörigkeit der Stationen zu bestimmten Populationsarealen, nach der Temperatur in 50 m Tiefe in Klassen von je $0,5^{\circ}\text{C}$ eingeteilt und dann die Durchschnittslänge in den einzelnen Klassen berechnet. Abbildung 13 zeigt das Ergebnis in Form eines Korrelationsdiagramms.

Abgesehen von den Tieren der höchsten Temperaturklassen ($9,5^{\circ}$ bis $10,5^{\circ}\text{C}$) folgen die Längenmittel zunächst einer Korrelationsgeraden. Zwischen $9,5^{\circ}$ und $3,5^{\circ}\text{C}$ nehmen die Mittelwerte stetig von 2,99 auf 3,73 mm zu. Unterhalb $3,5^{\circ}\text{C}$ bricht diese negative Temperatur-Längen-Korrelation plötzlich ab, und von hier an ordnen sich die einzelnen Meßpunkte zu drei Gruppen, in denen die Durchschnittslänge auch bei weiterem Sinken der Temperatur konstant bleibt. An der Bildung der Klassenmittel sind im Bereich herrschender Temperatur-Längen-Korrelation ausschließlich Tiere der *finmarchicus*-Rasse beteiligt (nur bei den Meßwerten der zwei obersten Temperatur-

klassen auch *helgolandicus*). In den Gruppen ohne derartige Korrelation gehören im Längenbereich zwischen 3,35 und 3,56 mm die Tiere ebenfalls nur zu *finmarchicus finmarchicus*, stammen aber von Stationen, die bereits im Ostgrönland-Wasser liegen; die dritte, temperatur-unabhängige Gruppe entspricht dagegen *finmarchicus glacialis*.

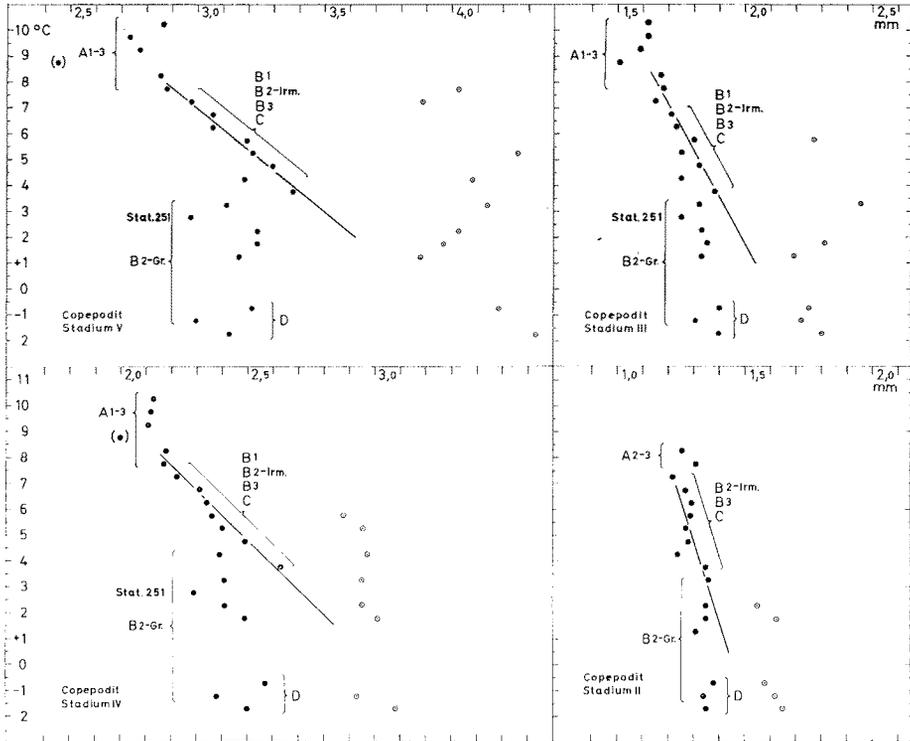


Abb. 14: Temperatur-Längen-Korrelation bei *C. finmarchicus* s. l.: Copepodit-Stadien II bis V

Völlig entsprechende Beziehungen bestehen auch bei den Copepoditstadien V bis II. Für das bereits sehr kleine Stadium II ist allerdings die Meßgenauigkeit unzureichend, außerdem die Trennung von den entsprechenden Stadien von *C. hyperboreus* unsicher (Abb. 14).

Diese alternativ verschiedenen Beziehungen zwischen Körpergröße und Temperatur sowohl bei ausgewachsenen wie auch jüngeren Stadien der gleichen, aber unter abweichenden Milieuverhältnissen angetroffenen Rasse legen den Schluß nahe, daß das Längenwachstum und damit auch die definitive Größe bei *Calanus finmarchicus* bereits zu einem sehr frühen Zeitpunkt seiner Entwicklung, vielleicht schon im Moment der Eiablage durch die dann gerade herrschende Temperatur (und Salzgehalt?) entscheidend bestimmt wird. Hierfür spricht auch das Vorkommen verschiedener Eigrößen und -formen bei *C. finmarchicus* (MARSHALL, ORR & REES 1953) sowie ähnliche Verhältnisse bei den atlantischen Rassen des Herings (HEMPEL 1962). Geraten die Tiere

später in den Strömungen oder durch Vermischungsvorgänge unter andere Temperaturverhältnisse, so behalten sie ihr anfangs induziertes Größenwachstum bei, mögen sie nun aus Gebieten höherer Temperatur in solche niedrigerer Temperatur gelangt sein – *finmarchicus* in den Arealen jenseits der Polarfront (B_{2-Gr.} und D) – oder umgekehrt aus Kalt- in Warmwasserkörper: *finmarchicus glacialis* auf den Stationen diesseits der Polarfront (B₂₋₃ und C). Der Wert 3,5° C, der in unserem Diagramm die *finmarchicus*-Bestände mit oder ohne Temperatur-Längen-Korrelation trennt, fällt genau in den Temperaturgradienten der Polarfront, welche die Meeresgebiete mit großer beziehungsweise kleiner Amplitude der Jahresschwankungen der Temperatur voneinander scheidet. Wenn aber in dem Gebiet, in dem eine deutliche Temperaturabhängigkeit des Größenwachstums besteht, die Längenverteilung keineswegs kontinuierlich ist, sondern eine feinere Stufung in einzelne Populationen aufweist, so ist dies ein Ausdruck der eben so diskontinuierlichen Gliederung der Wasserkörper in einzelne Stromzweige und Wirbel, wie der Vergleich der Karten in Abbildungen 1 und 2 zu erkennen gibt.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Von den drei morphologisch unterschiedenen und zuweilen als Arten voneinander getrennten Formen des Copepoden *Calanus finmarchicus* s. l. tritt *helgolandicus* (CLAUS) nur im Südosten des Untersuchungsgebietes im „Nordostatlantischen Wasser“ auf, *glacialis* YASHNOV ist auf das „Ostgrönland-Wasser“ jenseits der Polarfront beschränkt, kommt aber vereinzelt auch im Tiefenwasser der Irminger See vor, während *finmarchicus* (GUNNERUS) s. str. über das ganze Gebiet verbreitet ist und im „Irminger-See-Wasser“ und dem angrenzenden Mischwasser reine Bestände bildet.
2. Das Vorkommen intermediärer Formen in den Grenzgebieten sowie die großen, sich teilweise überlagernden Variationsbreiten der Merkmale lassen vermuten, daß die genannten Formen genetisch nicht streng isoliert, sondern als geographische Rassen einer plastischen Art *C. finmarchicus* s. l. miteinander verbunden sind.
3. Der Bestand der *finmarchicus*-Rasse ist in mehrere Populationen aufgeteilt, die sich in ihrer mittleren Körpergröße und dem Entwicklungsgrad unterscheiden. Ihre Verbreitungsareale entsprechen weitgehend der hydrographischen Gliederung der Wasserkörper.
4. In den Gebieten diesseits der Polarfront mit großen jahreszeitlichen Schwankungen der Temperatur besteht eine negative Korrelation zwischen der Länge der ausgewachsenen und auch jüngeren Stadien einerseits, und den örtlichen Temperaturverhältnissen andererseits. Derartige Beziehungen fehlen dagegen in den Gebieten jenseits der Polarfront mit kleiner Jahresamplitude der Temperaturschwankungen. Tiere, die durch Verdriftung oder Vermischungsvorgänge unter andere Milieuverhältnisse geraten, behalten ihr ursprüngliches Längenwachstum bei.
5. Dieses unterschiedliche Verhalten gegenüber der Temperatur macht es wahrscheinlich, daß bei *Calanus finmarchicus* das Längenwachstum zu einem sehr frühen Zeitpunkt der Entwicklung im wesentlichen determiniert wird.

Diese Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Wissenschaftlichen Kommission für Meeresforschung durchgeführt.

ZITIERTE LITERATUR

- ADLER, G. & JESPERSEN, P., 1920. Variations saisonnières chez quelques copépodes planctoniques marins. *Meddr Kommn Havunders.* (Ser. Plankton) **2**, 1–46.
- BOGOROV, B. G., 1933. Modifications in the biomass of *Calanus finmarchicus* in accordance with its age. *Byull. gosud. okeanogr.* **8**, 1–16.
- 1934. Seasonal changes in biomass of *Calanus finmarchicus* in the Plymouth area in 1930. *J. mar. biol. Ass. U. K.* **19**, 585–612.
- CURRIE, M. E., 1918. Exuviation and variation of plankton copepods with special reference to *Calanus finmarchicus*. *Proc. Trans. R. Soc. Can.* (Ser. 3) **12**, 207–233.
- DAMAS, D., 1905. Notes biologiques sur les copépodes de la Mer norvégienne. *Publs Circonst. Cons. perm. int. Explor. Mer* **22**, 1–22.
- & KOEFOED, E., 1908–09. Le plancton de la mer de Grönland. In: Orléans, Duc d': Croisière océanographique accomplie à bord de la Belgica dans la Mer du Grönland 1905. Bruxelles (1907), 347–453.
- DEEVEY, G. B., 1960. Plankton studies. 2. Relative effects of temperature and food on seasonal variations in length of marine copepods in some eastern American and western European waters. *Bull. Bingham oceanogr. Coll.* **17**, 54–86.
- DIETRICH, G., 1957. Schichtung und Zirkulation der Irminger See im Juni 1955. *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* **14**, 255–312.
- GIBBONS, S. G., 1933. A study of the biology of *Calanus finmarchicus* in the North-Western North Sea. *Scient. Invest. Fishery Bd Scotl.* 1933 (1), 1–24.
- 1936. *Calanus finmarchicus* and other copepods in Scottish waters in 1933. *Scient. Invest. Fishery Bd Scotl.* 1936 (2), 1–37.
- GIESBRECHT, W., 1892. Systematik und Faunistik der pelagischen Copepoden des Golfes von Neapel. *Fauna Flora Golf. Neapel* **19**, 1–831.
- GILLBRICHT, M., 1959. Die Planktonverteilung in der Irminger See im Juni 1955. *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* **15**, 260–275.
- GRAINGER, E. H., 1961. The copepods *Calanus glacialis* (JASCHNOV) and *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS) in Canadian arctic-subarctic waters. *J. Fish. Res. Bd Can.* **18**, 663–678.
- 1963. Copepods of the genus *Calanus* as indicators of eastern Canadian waters. *Spec. Publs R. Soc. Can.* **5**, 68–94.
- 1965. Zooplankton from the Arctic ocean and adjacent Canadian waters. *J. Fish. Res. Bd Can.* **22**, 543–564.
- GRAN, H. H., 1902. Das Plankton des norwegischen Nordmeeres von biologischen und hydrographischen Gesichtspunkten behandelt. *Rep. Norw. Fishery mar. Invest.* **2** (5), 1–222.
- GRICE, G. D., 1963. Deep water copepods from the western North Atlantic with notes on five species. *Bull. mar. Sci. Gulf Caribb.* **13**, 493–501.
- GRUZOV, L. N. & PAVSHTIKS, E. A., 1961. Soviet plankton investigations in the Norwegian sea in 1959. *Annl. biol., Copenh.* **16**, 69–71.
- HEMPEL, G., 1962. Zur Unterscheidung der Laichgemeinschaften beim Hering, *Clupea harengus* L. *Zool. Anz.* (Suppl. Bd.) **26**, 579–591.
- JESPERSEN, P., 1934. Copepoda. (The Godthaab expedition 1928) *Meddr Grønland* **79** (10), 1–156.
- 1939. Investigations on the copepod fauna in East Greenland waters. *Meddr Grønland* **119** (9), 1–106.
- 1940. Non-parasitic copepoda. *Zoology Iceland* **3** (33), 1–116.
- JOSEPH, J., 1959. Die Trübungsverhältnisse in der Irminger See im Juni 1955 und ihre hydrographischen Ursachen. *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* **15**, 238–259.
- KALLE, K., 1957. Chemische Untersuchungen in der Irminger See im Juni 1955. *Ber. dt. wiss. Kommn Meeresforsch.* **14**, 313–328.

- MARSHALL, S. M. & ORR, M. A., 1955. The biology of a marine copepod *Calanus finmarchicus* (GUNNERUS). Oliver & Boyd, London, 188 pp.
- — & REES, C. B., 1953. *Calanus finmarchicus* and related forms. *Nature, Lond.* **171**, 1163.
- MRÁZEK, A., 1902. Arktische Copepoden. *Fauna arct.* **2** (3), 499–528.
- ØSTVED, O. J., 1955. Zooplankton investigations from the Weather Ship M in the Norwegian Sea, 1948–1949. *Hvalråd. Skr.* **40**, 1–93.
- PAULSEN, O., 1906. Studies on the biology of *Calanus finmarchicus* in the waters round Iceland. *Meddr Kommn Havunders* **1**, 1–21.
- REES, C. B., 1949. Continuous plankton records: The distribution of *Calanus finmarchicus* and its forms in the North Sea, 1938–1939. *Hull Bull. mar. Ecol.* **2**, 215–275.
- ROSE, M., 1933. Copépodes pélagiques. *Faune Fr.* **26**, 1–375.
- SARS, G. O., 1903. An account of the crustacea of Norway. 4. Copepoda. Calanoida. Bergen Museum, Bergen, 171 pp.
- SEWELL, R. B. S., 1948. The free-swimming planktonic Copepoda. Geographical distribution. *Scient. Rep. John Murray Exped.* **8** (3), 317–592.
- STØRMER, L., 1929. Copepods from the “Michael Sars” Expedition, 1924. *Rapp. P.-v. Réunion. Cons. perm. int. Explor. Mer* **56**, 1–57.
- USSING, H. H., 1938. The biology of some important plankton animals in the fjords of East Greenland. *Meddr Grønland* **100** (7), 1–108.
- WIBORG, K. F., 1954. Investigations on zooplankton in coastal and offshore waters of western and northwestern Norway. With special reference to the copepods. *Fisk Dir. Skr.* (Ser. Havunders.) **11** (1), 1–246.
- 1955. Zooplankton in relation to hydrography in the Norwegian Sea. *Fisk Dir. Skr.* (Ser. Havunders.) **11** (4), 1–66.
- WILSON, C. B., 1932. The copepods of the Woods Hole region Massachusetts. *Bull. U.S. natn. Mus.* **158**, 1–624.
- WITH, C., 1915. Copepoda. 1. Calanoida Amphascandria. *Dan. Ingolf-Exped.* **3** (4), 1–260.
- YASHNOV, V. A., 1955. Morphology, distribution and systematics of *Calanus finmarchicus* s. l. *Zool. Zh.* **34**, 1210–1223.
- 1958. Comparative morphology of the species *Calanus finmarchicus* s. l. *Zool. Zh.* **36**, 191–198.