

**Biochemische Untersuchungen zum Lipidstoffwechsel
antarktischer Copepoden**

**Biochemical investigations on the lipidmetabolism
of Antarctic copepods**

Kirsten Fahl

**Ber. Polarforsch. 157 (1995)
ISSN 0176 - 5027**

Kirsten Fahl

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung
Columbusstraße; D-27568 Bremerhaven; Bundesrepublik Deutschland

Die vorliegende Arbeit ist eine inhaltlich unveränderte Fassung einer
Dissertation, die 1994 im Fachbereich Biologie/Chemie der Universität
Bremen angefertigt wurde

INHALTSVERZEICHNES

	DANKSAGUNG	III
	ZUSAMMENFASSUNG	IV
	SUMMARY	VII
	ABKÜRZUNGEN	X
1	EINLEITUNG	
1.1	Lipide	1
1.1.1	Struktur und Funktion	1
1.1.2	Biosynthese und Abbau	2
1.2.	Das Untersuchungsgebiet	4
1.2.1	Abiotische Faktoren	4
1.2.2	Biotische Faktoren	10
1.2.2.1	Primärproduktion	10
1.2.2.2	Zooplankton	12
1.2.2.3	Fragestellung	15
2	MATERIAL UND METHODEN	
2.1	Probennahme und Bearbeitung der Proben an Bord	17
2.2	Kultorexperimente an Bord	18
2.2.1	Fütterungsversuche	18
2.2.2	¹⁴ C-Markierung der Organismen	18
2.2.3	Aktivitätsmessungen an Bord	19
2.2.4	Experimente zur Bestimmung der Nahrungsselektivität im antarktischen Winter	20
2.2.5	Experiment zur Ermittlung des carnivoren Freßverhaltens von <i>Metridia gerlachei</i>	21
2.3	Analyse der Lipide	22
2.3.1	Aufarbeitung der Proben für die Lipidanalytik	22
2.3.2	Aufarbeitung der radioaktiv markierten Proben	23
2.3.3	Dünnschichtchromatographie	24
2.3.4	Eindimensionale Gaschromatographie	25
2.3.5	Präparative, zweidimensionale Gaschromatographie	26
2.3.5.1	Das Kaltaufgabesystem (KAS)	28
2.3.5.2	Der präparative Teil	30
2.3.5.3	Die zweidimensionale Säulenschaltung	32
3	ERGEBNISSE	
3.1	Lipidverteilung und Gesamtlipidgehalt der antarktischen Copepoden im Winter	34

3.1.1	<i>Calanoides acutus</i>	34
3.1.2	<i>Calanus propinquus</i>	36
3.1.3	<i>Metridia gerlachei</i>	38
3.2	Lipidverteilung und Gesamtlipidgehalt der antarktischen Copepoden im Sommer	40
3.2.1	<i>Calanoides acutus</i>	40
3.2.2	<i>Calanus propinquus</i>	45
3.2.3	<i>Metridia gerlachei</i>	48
3.2.4	<i>Euchaeta antarctica</i>	51
3.2.5	<i>Rhincalanus gigas</i>	53
3.3	Fütterungsexperimente	55
3.3.1	Fütterung von <i>Calanoides acutus</i> mit <i>Thalassiosira antarctica</i>	55
3.3.2	Fütterung von <i>Calanus propinquus</i> mit <i>Thalassiosira antarctica</i>	56
3.3.3	Fütterung von <i>Metridia gerlachei</i> mit <i>Thalassiosira antarctica</i>	57
3.3.4	Fütterung von <i>Metridia gerlachei</i> mit <i>Calanus propinquus</i>	57
3.4	Bestimmung der Selektivität in der Nahrungsaufnahme	58
3.5	Bestimmung der Grazingraten der Copepoden	59
3.5.1	Berechnung der Grazingraten nach DARO (1978)	59
3.5.2	Berechnung der Grazingraten nach FROST (1972)	68
3.6	Versuche zur Dynamik des Lipidstoffwechsels	71
3.6.1	¹⁴ C-Akkumulation in den Gesamtlipiden und wäßrigen Metaboliten von <i>Calanoides acutus</i>	71
3.6.2	¹⁴ C-Akkumulation in den Gesamtlipiden und wäßrigen Metaboliten von <i>Calanus propinquus</i>	74
3.6.3	¹⁴ C-Akkumulation in den Gesamtlipiden und wäßrigen Metaboliten von <i>Metridia gerlachei</i>	76
3.6.4	¹⁴ C-Akkumulation in den Lipidklassen von <i>Calanoides acutus</i>	78
3.6.5	¹⁴ C-Akkumulation in den Lipidklassen von <i>Calanus propinquus</i>	79
3.6.6	¹⁴ C-Akkumulation in den Fettsäuren und Fettalkoholen von <i>Calanoides acutus</i>	84
3.6.6	¹⁴ C-Akkumulation in den Fettsäuren von <i>Calanus propinquus</i>	84
4	DISKUSSION	
4.1	Lipidverteilung unter besonderer Berücksichtigung der Markerfettsäuren	95
4.2	¹⁴ C-Akkumulation in den Lipiden der Copepoden	101
5	LITERATUR	109
6	ANHANG	120

DANKSAGUNG

Herrn PD Dr. G. Kattner danke ich für die Vergabe des Themas dieser Dissertation, seine Unterstützung, besonders in der Endphase und die Begutachtung der Arbeit. Ich habe mich in der Arbeitsgruppe immer wohlgefühlt.

Herrn Prof. Dr. D. Beyersmann danke ich für die bereitwillige Übernahme des Korreferates.

Herrn Prof. Dr. W. Ernst danke ich für seine letzte Amtshandlung, durch die er die Finanzierung meiner Arbeit ermöglichte.

Bei Herrn Dr. P. Lemke und Herrn Dr. E. Fahrbach bedanke ich mich für die ermöglichte Teilnahme an den Expeditionen ANT X/4 und ANT X/7. In diesen Zusammenhang gilt mein besonderer Dank der Besatzung von FS "Polarstern" für ihren unermüdlichen Einsatz besonders während der Winterreise.

Außerdem möchte ich mich bei Andreas Wisotzki, Martin Graeve, Markus Baumann, Frank Kurbjeweit, Marthi Stürken-Rodewald, Renate Bremer, Beate Hollmann, Klaus-Uwe Richter, Thaddäus Bluszcz, Sieglinde Unverricht, Berit Kirchhoff, Matthias Gorny, Dieter Gerdes, Sabine Schröder, Sabine Seisel, Georg Hanke, Ruben Lara und der gesamten "Geochemie" bedanken. Sie haben alle auf die eine oder andere Weise zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen.

Meinem ehemaligen Lehrmeister Uli Bathmann danke ich ganz herzlich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Außerdem bedanke ich mich bei ihm und Evi Nöthig dafür, daß sie immer Zeit für mich hatten und mir die Grundlagen für wissenschaftliches Arbeiten vermittelt haben.

Mein besonderer Dank gilt Mike Schröder. Er hat mir mit viel Geduld geholfen, die Geheimnisse der Ozeanographie zu ergründen. Außerdem danke ich ihm, Ilsetraut Stölting, Nicole Brunken, Mark Drinkwater, Petra Ahlers und Rolf Weller, die mir durch ihre Freundschaft in jeder Phase dieser Arbeit geholfen haben, wann immer es nötig war.

Meiner Schwester Uta danke ich für das Korrekturlesen dieser Arbeit.

Zuletzt möchte ich mich von ganzem Herzen bei meinen Eltern bedanken, die durch ihre Unterstützung und ihr uneingeschränktes Vertrauen das Erreichen dieses Zieles ermöglichten.

ZUSAMMENFASSUNG

In der vorliegenden Arbeit wurden im antarktischen Sommer und im Winter lipidstoffwechselphysiologische Untersuchungen an den endemischen Copepoden *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Rhincalanus gigas* und *Euchaeta antarctica* durchgeführt. Die Ergebnisse haben gezeigt, daß die Lipide eine zentrale Rolle im antarktischen Ökosystem spielen. Die Organismen haben sich durch unterschiedliche Lipidsynthesen, die abhängig von ihrer Ernährungsweise und Überwinterungsstrategie sind, eine Möglichkeit geschaffen, die ausgeprägte Saisonalität der Antarktis zu kompensieren. Die Copepoden sind in der Lage, große Lipidmengen anzureichern und bilden somit ein langfristiges Energiereservoir, das anderen Organismen im Pelagial zur Verfügung steht. Sie beeinflussen die Vorgänge in ihrem Lebensraum also zum einen durch die Kontrolle der Primärproduktion, was vornehmlich für die herbivoren Copepoden gilt, und zum anderen dadurch, daß sie als energiereiche Nahrung den höheren Gliedern der Nahrungskette zur Verfügung stehen. Für die Copepoden, die in ihrer Ernährung auf das Phytoplankton angewiesen sind, konnten eindeutige trophische Beziehungen festgestellt werden. Diese Organismen konnten bezüglich ihrer Markerfettsäurezusammensetzung drei hydrographischen Bereichen zugeordnet werden, die durch physikalische und chemische Parameter sowie die Phytoplanktonverteilung charakterisiert sind.

Die Ernährungsweisen und Überwinterungsstrategien haben sich durch die Lipidzusammensetzung der Copepoden manifestiert. *Euchaeta antarctica* ist vorwiegend carnivor und das ganze Jahr hindurch freßaktiv. Die Synthese der kurzkettigen Fettsäuren (z.B. 18:1) und Fettalkohole (14:0, 16:0, 16:1) bestätigen dies. Die Gesamtlipidgehalte von *E. antarctica*, die bis zu 75 % aus Wachsestern bestehen, sind während des ganzen Jahres gleichbleibend hoch. Ein ähnliches Verhalten ist für *Metridia gerlachei* zu beobachten. Fütterungsversuche haben gezeigt, daß diese Copepodenart zwar in der Lage ist, sich rein carnivor zu ernähren, bevorzugt aber eine omnivore Ernährungsweise aufweist. *M. gerlachei* synthetisiert neben den Wachsestern auch Triacylglyceride. Die Hauptbestandteile dieser beiden Lipidklassen sind die 18:1 Fettsäure und die kurzkettigen Fettalkohole. Diese Copepodenart akkumuliert von allen Arten die geringsten Lipidmengen. Auch *M. gerlachei* ist ganzjährig freßaktiv. Hierdurch unterscheidet er sich von *Rhincalanus gigas*. Die Organismen dieser Art weisen zwar eine ähnliche Lipidzusammensetzung wie *M. gerlachei* auf, sinken aber im Winter in tiefe Wasserschichten ab und leben dort von den angelegten Lipidreserven. *R. gigas* ist also unter Betrachtung der Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung zwischen *M. gerlachei* und dem rein herbivoren Copepoden *Calanoides acutus* anzusiedeln. Letzteres ist die einzige antarktische Copepodenart, die die Lipidreserven ausschließlich in Form

von Wachsestern anlegt. Die Hauptbestandteile sind die langkettigen, energiereichen Fettsäuren 20:1 und 22:1 mit den entsprechenden Fettalkoholen. Es hat sich durch die Verwendung von radioaktivem Kohlenstoff in Fütterungsversuchen gezeigt, daß die Akkumulation in den Fettalkoholen und darauffolgend in den Wachsestern selbst im Sommer langsamer vorstatten geht als die Akkumulation in den Fettsäuren. Als Grund wird die Verzögerung der Wachsestersynthese durch die vorangehende Reduktion der Fettsäuren zum entsprechenden Fettalkohol angenommen. Die Analysen von Fettsäuren bzw. Fettalkoholen und die Bestimmung der ^{14}C -Akkumulation war nur durch die Verwendung der präparativen, zweidimensionalen Gaschromatographie möglich. Es gibt bislang kaum vergleichbare Untersuchungen und bisher keine an antarktischen Copepoden.

Im Winter ist der Lipidstoffwechsel von *Calanoides acutus* auf ein Minimum herabgesetzt, so daß die Tiere auf angebotene Nahrung, bestehend aus der Diatomee *Thalassiosira antarctica*, fast nicht reagiert haben. Hierbei zeigte sich im Winter eine Selektivität bezüglich der Nahrungsaufnahme, wobei *C. acutus* - wenn überhaupt - nur kleinere Diatomeen gefressen hat. *Calanus propinquus* hingegen selektierte während dieser Experimente nicht. Diese Copepodenart unterscheidet sich von allen anderen Arten durch die ausschließliche Synthese von Triacylglyceriden, deren Hauptbestandteile ungewöhnlicherweise zu nahezu gleichen Anteilen die beiden Fettsäure-Isomere 22:1(n-11) und 22:1(n-9) sind. Wichtige Aspekte haben sich aus den geographischen und jahreszeitlichen Vergleichen dieser Art ergeben. Es zeigte sich, daß *C. propinquus* in Gebieten, in denen die Tiere im Winter im oberflächennahen Winterwasser zu finden sind, im Sommer das ^{14}C relativ langsam in die Lipide einbauen. Kurzzeitversuche haben ergeben, daß anfangs vermehrt in den Polarlipiden angereichert wird. Im Winter verschiebt sich dann das Verhältnis zugunsten der ^{14}C -Akkumulation in den Triacylglyceriden. *C. propinquus* hat also eine jahreszeitliche Abhängigkeit in Bezug auf die Akkumulationsgeschwindigkeit in den unterschiedlichen Lipidklassen entwickelt, was den Lipidstoffwechsel in Winter effektiver macht. Tiere aus dem Maud Rise Regime verhalten sich sowohl im Sommer als auch im Winter eher wie *C. acutus*. Der Grund ist die Besonderheit dieser Region bezüglich der biologischen und hydrographischen Parameter. Es wäre zu erwarten, daß *C. propinquus* sich hier entsprechend den Organismen im Weddellmeer verhält, da Maud Rise südlich der Weddellfront und somit im Einfluß der Wassermassen des Weddellwirbels liegt. Dies ist jedoch nicht der Fall. Sowohl bezüglich der Überwinterungsstrategien als auch in Bezug auf die Lipidakkumulation sind die Organismen bei Maud Rise eher mit den Tieren dieser Art im Antarktischen Zirkumpolarstrom zu vergleichen. Die Copepoden akkumulieren in dieser Region das ^{14}C im Sommer sehr schnell, um genügend Reserven für den Winter anzulegen. *C. propinquus* hat also in unterschiedlichen Regimen unterschiedliche Formen

der Lipidsynthese. Dieser Copepode besitzt anscheinend die Fähigkeit, sich auf die vorherrschenden Bedingungen einzustellen.

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß die Copepodenarten in der Antarktis verschiedene ökologische Nischen besetzen, wodurch die Konkurrenz um die Nahrung in den Zeiten der Phytoplanktonarmut verringert wird. Jede einzelne Art hat sich im Laufe der Evolution auf unterschiedliche Weise auf die Extrembedingungen im antarktischen Ökosystem eingestellt.

SUMMARY

In this research, the winter and summer physiological exchange of lipids is investigated in the endemic species of Antarctic copepod: *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachai*, *Rhincalanus gigas*, and *Euchaeta antarctica*. The results have shown that lipids play a central role in the Antarctic ecological system. Due to different endproducts of the lipid biosynthesis, these organisms depend upon feeding habits and overwintering strategies as one way of succeeding in compensating for the pronounced seasonality in the Antarctic. Copepods are in the position of being able to build up large reserves of lipids, and thus form a large, long-lasting energy reservoir which is at the disposal of other organisms in the Pelagic system. They exert an influence on the processes in their living environment in two ways. On the one hand they have control upon the primary production, which chiefly applies to the herbivorous copepods, and on the other hand since they are available as energy rich nourishment to higher members of the food chain. For the copepods that are dependent upon phytoplankton for their nourishment, definitive trophic relationships are developed. These organisms could, due to their marker fatty acid compositions be classified into three hydrographic regions characterised by their particular physical and chemical parameters, or equally their phytoplankton distributions.

The feeding habits and overwintering strategies are manifested through the lipid uptake of the copepods. *Euchaeta antarctica* is predominantly carnivorous and feeds actively throughout the whole year. The synthesis of short-chain fatty acids (e.g. 18:1) and fatty alcohols (14:0, 16:0, 16:1) prove this. The complete lipid capacity of *Euchaeta antarctica*, which comprises up to 75% wax ester, remains similarly high throughout the whole year. A similar characteristic is observed for *Metridia gerlachei*. Feeding tests for this copepod species show that though it is in the position of feeding as a pure carnivore, it nevertheless displays omnivorous feeding habits. *M. gerlachei* also synthesises triacylglycerols besides wax ester. The main characteristics of both of these whole lipid classes are the 18:1 fatty acids and the short-chain fatty alcohols. Of all copepods, these species accumulate the least quantities of lipids. Also *M. gerlachei* feeds actively the whole year. This distinguishes this species from *Rhincalanus gigas*. Organisms of this species indeed display similar lipid compositions to *M. gerlachei* but sink in winter down into deep ocean layers and live there from the lipid reserves which they have built up. *R. gigas* is, in view of its fatty acid and fatty alcohol composition, settled between *M. gerlachei* and the pure herbivore copepod *Calanoides acutus*. Lastly it is the only Antarctic copepod species which stores its lipid reserves exclusively as wax ester. The main constituents are the long-chain, energy-rich, fatty acids

20:1 and 22:1 with the corresponding fatty alcohols. It was shown through the application of radioactive ^{14}C in feeding experiments that its accumulation in fatty alcohol and subsequently in the wax ester happens slower than its accumulation in the fatty acids. It is thought that the reason is the retardation of the synthesis of wax ester through the preceding reduction in the take-up of fatty acid to corresponding fatty alcohol. The analysis of fatty acids together with fatty alcohols, and the verification of ^{14}C accumulation was possible only through the application of two-dimensional gas chromatography. Until now there have been almost no comparable investigations of this kind and none on Antarctic copepods.

In winter, the lipid metabolism of *Calanoides acutus* has reached such a low level, that organisms which they feed on, consisting of the diatoms *Thalassiosira antarctica*, show almost no reaction. This thereby demonstrates selectivity in relation to feeding take-up, whereby *C. acutus* - if at all - eats only the small diatoms. *Calanus propinquus*, however, was not selected during this experiment. This copepod species distinguishes itself from all others through its exclusive synthesis of triacylglycerols and the main characteristic is unusually similar parts of both fatty-acid isomers 22:1 (n-11) and 22:1 (n-9). There are also important aspects of the geographic and seasonal characteristics of this species of copepod. It is shown that *Calanus propinquus* is found in winter in regions in which the animals are found in the near-surface winter water, and that in summer the ^{14}C builds up relatively slowly in the lipids. Short-timescale experiments found that initially the build-up of polar lipids would be enhanced. In the winter, the proportion of ^{14}C shifts in favour of triacylglycerols. *Calanus propinquus* had also developed a time-of-year dependence in relation to the accumulation rate of different types of lipids, which makes lipid exchange more effective in winter. These organisms from the Maud Rise regime behave in summer, as well as in winter, rather similarly to *C. acutus*. The reason for this is the peculiarity of this region with relation to biological and hydrographic parameters. It would be expected that *Calanus propinquus* itself would behave in a way corresponding to other organisms in the Weddell Gyre, since Maud Rise lies south of the Weddell front and thus within the water masses of the Weddell Gyre. This, however, is not the case. Both the overwintering strategies and the lipid accumulation of these organisms, respectively, at Maud Rise are more comparable to organisms of this species living in the Antarctic Circumpolar current. The copepods in this region accumulate ^{14}C very quickly in summer, so as to store enough reserves for winter. *Calanus propinquus* has thus different forms of lipid synthesis in different regimes. This copepod apparently has the capability to adapt itself to the prevailing conditions.

The research has shown that Antarctic copepods possess different ecological niches through which competition for nourishment will be minimised in times of phytoplankton poverty. Each single species has through the course of evolution adapted itself in different manners to the extreme conditions in the Antarctic ecosystem.

ABKÜRZUNGSVERZEICHNIS

ACC	Antarctic Circumpolar Current (Antarktischer Zirkumpolarstrom)
ANT	Antarktis
<i>C. acutus, C.a., Ca</i>	<i>Calanoides acutus</i>
<i>C. propinquus, C.p., Cp</i>	<i>Calanus propinquus</i>
CDW	Circumpolar Deep Water (Zirkumpolares Tiefenwasser)
Chl <i>a</i>	Chlorophyll <i>a</i>
CIII, IV, V	Copepoditstadium III, IV, V
CTD	conductivity (Leitfähigkeit), temperature (Temperatur), depth (Tiefe)
DPM	Decays per minute (Impulse pro Minute)
<i>E. antarctica</i>	<i>Euchaeta antarctica</i>
F	female (weiblich)
GL	Gesamtlipid
KAS	Kaltaufgabesystem
M	male (männlich)
PL	Polarlipid
<i>R. gigas</i>	<i>Rhincalanus gigas</i>
Sv	Sverdrup (1 Sv = 10 ⁶ m ³ /s)
<i>T. antarctica</i>	<i>Thalassiosira antarctica</i>
TAG	Triacylglycerid
TW	Tiefenwasser
WDW	Warm Deep Water (Warmes Tiefenwasser)
WE	Wachsester
WF	Weddell Front (Weddellfront)
WOCE	World Ocean Circulation Experiment
WSBW	Weddell Sea Bottom Water (Weddellmeer Bodenwasser)
WSDW	Weddell Sea Deep Water (Weddellmeer Tiefenwasser)
WW	Winter Water (Winterwasser)

1 EINLEITUNG

1.1 Lipide

1.1.1 Struktur und Funktion

Lipide sind eine Gruppe von Biomolekülen, die sich grundlegend z.B. von Aminosäuren und Proteinen unterscheiden, da sie nicht in Wasser löslich sind, wohl aber in organischen Lösungsmitteln. Die Vertreter dieser Stoffgruppe haben ein breites Spektrum biologischer Funktionen. Sie dienen insbesondere als Energiespeicher. Der Energieertrag für die Organismen beträgt bei vollständiger Oxidation für die Triacylglyceride ca. 38 KJ/g, dagegen für die Proteine und Kohlenhydrate nur 17 KJ/g. Der Grund hierfür ist, daß die Triacylglyceride in reduzierter, wasserfreier Form vorliegen. Neben der Speicherfunktion sind Lipide außerdem Biomembranbestandteile; hierzu gehören die Phospholipide, Glykolipide und das Cholesterin. Die Phospholipide (Abbildung 1) übernehmen hierbei die größten Anteile.

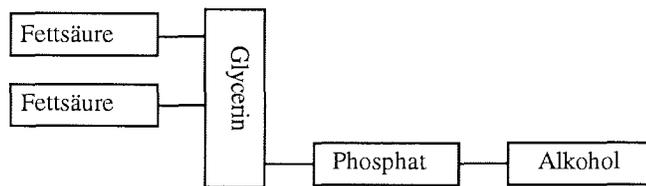


Abbildung 1: Schematische Darstellung eines Phospholipids

Für polare Copepoden ist ein großer Anteil an hochungesättigten Fettsäuren in den Membranlipiden charakteristisch. Diese Fettsäuren können von den Zooplanktern nicht selbst synthetisiert werden. Die mehrfachungesättigten Fettsäuren gewährleisten die Erhaltung der Membranfluidität auch bei tiefen Temperaturen (BELL *et al.*, 1986; FARKAS *et al.*, 1988), da die Übergangstemperatur vom starren zum flüssigen Zustand von der Länge und dem Sättigungsgrad der Fettsäuren abhängig ist. Der starre Zustand wird durch gesättigte Fettsäuren begünstigt, weil ihre geraden Kohlenwasserstoffketten gut miteinander in Wechselwirkung treten können. Auf der anderen Seite verursacht eine *cis*-Doppelbindung, wie sie in fast allen Fettsäuren vorliegt, einen Knick in der Kohlenwasserstoffkette, der nicht mit einer hochgeordneten Struktur vereinbar ist und so die Schmelztemperatur herabsetzt. Bei Eukaryonten regelt neben dem Sättigungsgrad und der Kettenlänge der Fettsäuren auch das Cholesterin die Membranfluidität. Es hemmt zusätzlich die Kristallisation der Fettsäuren, indem es sich zwischen die Fettsäuren lagert und so den Phasenübergang verhindert (STRYER, 1987).

Die Speicherlipide der Copepoden bestehen in den polaren Breiten hauptsächlich aus Wachsester (Abbildung 2) (z.B., LEE *et al.*, 1971; KATTNER & GRAEVE, 1992; HAGEN *et al.*, 1993). Einige Zooplankter synthetisieren jedoch auch Triacylglyceride (Abbildung 2).

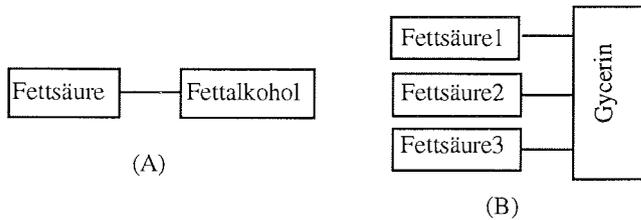


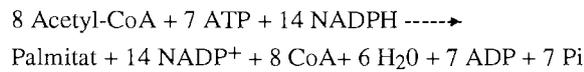
Abbildung 2: Schematische Darstellung von Wachsester (A) und Triacylglycerid (B)

Wachsester sind als Speicherform relativ ungewöhnlich. Die meisten höheren Organismen synthetisieren die energiereichen Triacylglyceride als Reservestoffe. Es hat sich gezeigt, daß die Wachsestersynthese bei den Copepoden häufig mit einer herbivoren Ernährungsweise gekoppelt ist (KATTNER *et al.*, 1994). Das heißt jedoch nicht, daß das Zooplankton die Wachsester über die Nahrung aufnehmen kann. Da Pflanzen keine Wachsester enthalten, nutzen die Copepoden lediglich einen Teil der Fettsäuren des Phytoplanktons direkt zum Aufbau ihrer Lipide. Die Akkumulation bestimmter spezifischer Phytoplanktonfettsäuren, die nicht von den Copepoden synthetisiert werden können, ermöglicht die Untersuchung von trophischen Beziehungen zwischen diesen Organismengruppen. Hierzu gehören z.B. die 16:1 und 20:5 Fettsäuren. Sie sind typisch für Diatomeen (z.B., KATES & VOLCANI, 1966). Gleiches gilt für die 18:4 und 22:6 Fettsäuren, die typisch für Dinoflagellaten und auch für *Phaeocystis* spp. sind (HARRINGTON *et al.*, 1970; SARGENT *et al.*, 1985). Der Großteil aller anderen Fettsäuren wird *de novo* synthetisiert.

1.1.2 Biosynthese und Abbau

Bei der Biosynthese werden Fettsäuren aus C₂-Einheiten ("Acetat-Regel") extramitochondrial aufgebaut. Die Hauptprodukte sind Palmitin- (16:0) und Stearinsäure (18:0). Die Fettsäuresynthese kann aufgrund der beteiligten Enzymsysteme in zwei Stufen eingeteilt werden. Hierbei ist in der ersten Stufe der entscheidende, energieverbrauchende Schritt die Bildung von Malonyl-Coenzym A durch eine Carboxylierung des Acetyl-CoA in einem irreversiblen Prozeß. Das beteiligte Enzym ist die Acetyl-CoA-Carboxylase. Die zweite Stufe ist dann die Bildung der Fettsäure über

Kondensations-, Reduktions- und Wasserabspaltungsreaktionen. Diese Reaktionen werden durch das Fettsäure-Synthetase-System katalysiert. Die Gesamtgleichung der Palmitatsynthese lautet (THIELE, 1979):



Die Desaturierung der Fettsäuren ist hinsichtlich der Stellung und Konfiguration sehr spezifisch. Fast alle eingeführten Doppelbindungen sind zunächst D⁹-cis konfiguriert.

Die Synthese der Wachsester erfolgt nach Reduktion der Fettsäuren über die entsprechenden Fettaldehyde zu Fettalkoholen. Dieser Fettalkohol bildet dann mit einer Fettsäure den Ester. Der Aufbau der Triacylglyceride ist weitaus komplexer. Der Abbau erfolgt durch hydrolytische Spaltung der Ester-Bindungen. Die Fettsäuren werden über die sogenannte beta-Oxidation abgebaut, die in den Mitochondrien erfolgt und deshalb den Transport der Fettsäuren erfordert. Als Carrier dient das Carnitin. Die eigentliche beta-Oxidation erfolgt dann in vier Schritten, die sich aus Dehydrierung (1), Hydratation (2), wiederholter Dehydrierung (3) und Thiolyse (4) zusammensetzt. Das detaillierte Schema ist in Abbildung 3 dargestellt.

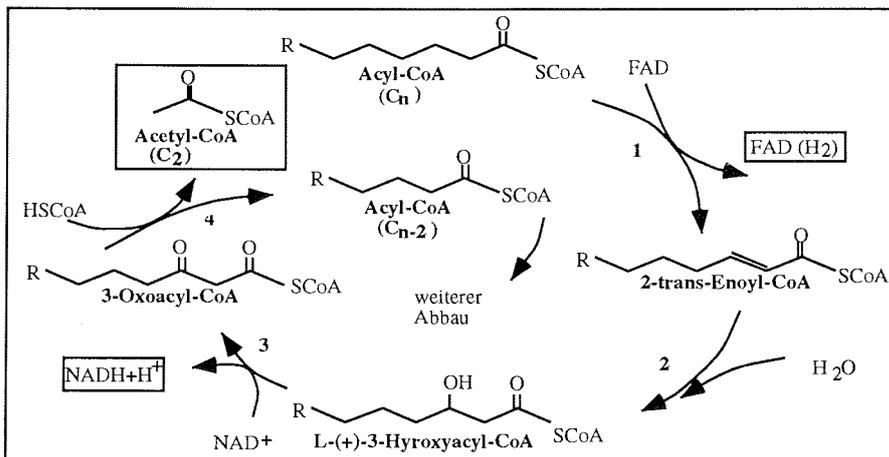


Abbildung 3: Schematische Darstellung der beta-Oxidation gesättigter Fettsäuren

1.2 Das Untersuchungsgebiet

1.2.1 Abiotische Faktoren

Da neben der Saisonalität aller Parameter die hydrographischen Bedingungen im Untersuchungsgebiet für die Verteilung der Biomasse verantwortlich sind, wird im folgenden darauf näher eingegangen.

Das Südpolarmeer erstreckt sich polwärts der Subtropenfront bis zum antarktischen Kontinent. Als einziges, großräumiges Strömungssystem der Erde, das nicht durch kontinentale Landmassen begrenzt wird, verbindet es die drei großen, angrenzenden Ozeane miteinander und schließt den globalen, ozeanischen Wasserkreislauf. Seine Fläche beträgt etwa $75 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ und umfaßt damit 22 % der Fläche des Weltozeans bzw. 10 % seines Volumens.

Zwei unterschiedlich strukturierte Strömungssysteme prägen das Südpolarmeer :

- 1) die nach Osten strömenden Wassermassen des Antarktischen Zirkumpolarstroms (ACC) und
- 2) die südlich davon gelegenen subpolaren Wirbel.

Der Hauptantrieb beider Regime erfolgt durch die atmosphärischen Windsysteme. Der Zirkumpolarstrom besitzt eine überwiegend zonale Ausrichtung der Stromkomponenten, die sich in Fronten und Frontalzonen aufspaltet.

Die subpolaren Wirbel, deren zyklonale Bewegungsrichtungen vergleichsweise große Meridional Komponenten im Strömungsmuster aufweisen, sind die wesentlichen Gebiete für Wassermassenbildung und Belüftung des tiefen Ozeans in der Südhemisphäre. Sie führen warme, salzreiche Wassermassen des Zirkumpolarstroms weit nach Süden an die antarktische Küste, wo diese mit den ausgedehnten Schelfeisflächen in Berührung kommen. Dort und am Kontinentalabhang der sehr breiten Schelfregionen kommt es unter Einfluß der extremen Klimabedingungen zu Gefrierprozessen, die eine Voraussetzung für die Bodenwasserbildung darstellen. Der Weddellwirbel im atlantischen Sektor des Südpolarmeeres ist der größte bekannte, subpolare Wirbel. Er hat eine Fläche von $2,3 \times 10^6 \text{ km}^2$, was etwa der des europäischen Mittelmeeres entspricht. Mit einem Volumentransport von etwa 30 Sv (FAHRBACH *et al.*, 1994) trägt er außerdem 70 % zur Bildung von Antarktischem Bodenwassers bei. Die geographische Begrenzung des Weddellwirbels ist im Süden durch das Filchner-Rønne Schelfeis und im Westen und Nordwesten durch die Antarktische Halbinsel sowie den Scotia Bogen gegeben.

Die Nordgrenze bei etwa 56°S wird durch die Weddellfront (WF) gebildet, die gleichzeitig die südlichste Ausbreitung des nährstoffreichen und sauerstoffarmen oberen Zirkumpolaren Tiefenwassers darstellt (ORSI *et al.*, 1994; SCHRÖDER *et al.*, in Vorbereitung). Sie ist außerdem der Übergang aus einem Gebiet starker Horizontalgradienten innerhalb des ACC in eine Region mit geringeren, zonalen Gegensätzen. An der östlichen Begrenzung des Weddellwirbels im Bereich von 15°- 40°E (GOURETSKI & DANILOV, 1993) erfolgt der einzige bedeutende Einstrom aus nördlichen Gebieten in das Weddellmeer. Er führt Salz und Wärme im Zirkumpolaren Tiefenwasser (CDW) in das Warme Tiefenwasser (WDW) des Weddellmeeres und kompensiert dadurch den Ausstrom von Weddellmeer Tiefenwasser (WSDW) und Weddellmeer Bodenwasser (WSBW) durch die tiefen Rinnen an seiner Nordgrenze (LOCARNINI *et al.*, 1993; ORSI *et al.*, 1993). Die Struktur des Weddellwirbels, die schematisch in Abbildung 4 dargestellt ist, setzt sich aus dem östlichen Randstrom, dem Antarktischen Küstenstrom und dem westlichen Randstrom zusammen. Beide Randströme haben ihren Kern über dem Schelfabhang und folgen im wesentlichen der Topographie (FAHRBACH *et al.*, 1994). Der Antarktische Küstenstrom erhält seinen Antrieb hauptsächlich durch die Ostwinde nahe der Küste südlich der Antarktischen Divergenzzone. Sie bedingen einen Anstau an der Küste, der eine drastische Vertiefung der Isolinien zur Folge hat und durch tiefe Konvektion im Bereich der Küstenpolynjas verstärkt wird. Seewärts des Küstenstroms bildet sich eine Frontalzone aus, die im Osten die kalten, salzarmen Wassermassen auf dem Schelf vom salzreichen Innern des Wirbels trennt. Im Süden und Westen ist infolge der sehr breiten Schelfgebiete und der fast ganzjährigen Eisbedeckung das über dem Schelf liegende Wasser salzreicher als das Wasser im Wirbelzentrum. Das Zusammenwirken von sehr kaltem, frischem Winterwasser (WW) mit Temperaturen nahe dem Gefrierpunkt, warmem, salzreichem Tiefenwasser und den unterschiedlichen Schelfwassertypen begünstigt hier die Bodenwasserbildung, deren Mechanismen in FOSTER & CARMACK (1976), FOLDVIK *et al.* (1985) und FAHRBACH *et al.* (1994) genau beschrieben werden. Eine Klassifizierung und Verteilung der Wassermassen des Weddellmeeres findet sich bei HELLMER *et al.* (1985) und ORSI *et al.* (1993).

Zur Verdeutlichung der großräumigen Struktur der Wassermassen im Weddellmeer sind die Temperaturverteilungen der oberen 2000 m von vier Schnitten der Fahrten ANT X/4 und X/7 in den Abbildungen 5 und 6 dargestellt. In der Vertikalstruktur lassen sich drei Wassermassen charakterisieren. Die oberen 150 m werden durch das Antarktische Oberflächenwasser gebildet, das im Sommer aus einer sehr dünnen (< 40 m) warmen Schicht und dem darunter liegenden kalten Winterwasser (WW, $t < -1,6$ °C) besteht. Im Winter nimmt das Winterwasser den ganzen Tiefenbereich ein. Die Untergrenze dieser Schicht ist gleichzeitig die Hauptsprungschicht und der Übergang zum Warmen

Einleitung

Tiefenwasser des Weddellmeeres (WDW, $t > 0\text{ °C}$). Es erstreckt sich im Inneren im Tiefenbereich von 150 m - 1200 m. Darunter geht es in das Weddellmeer Tiefenwasser (WSDW, $t < 0\text{ °C}$) über, welches mit 66 % des Gesamtvolumens die mächtigste Wassermasse des Weddellmeeres ist. Darunter schließt sich noch das kalte ($t < -0,7\text{ °C}$) Weddellmeer Bodenwasser (WSBW) an, das die untersten 500-800 m im tiefen Becken ausfüllt. Im Randstrombereich ist, infolge des starken Absinkens der Isolinien, die Vertikalausdehnung der einzelnen Wassermassen sehr unterschiedlich.

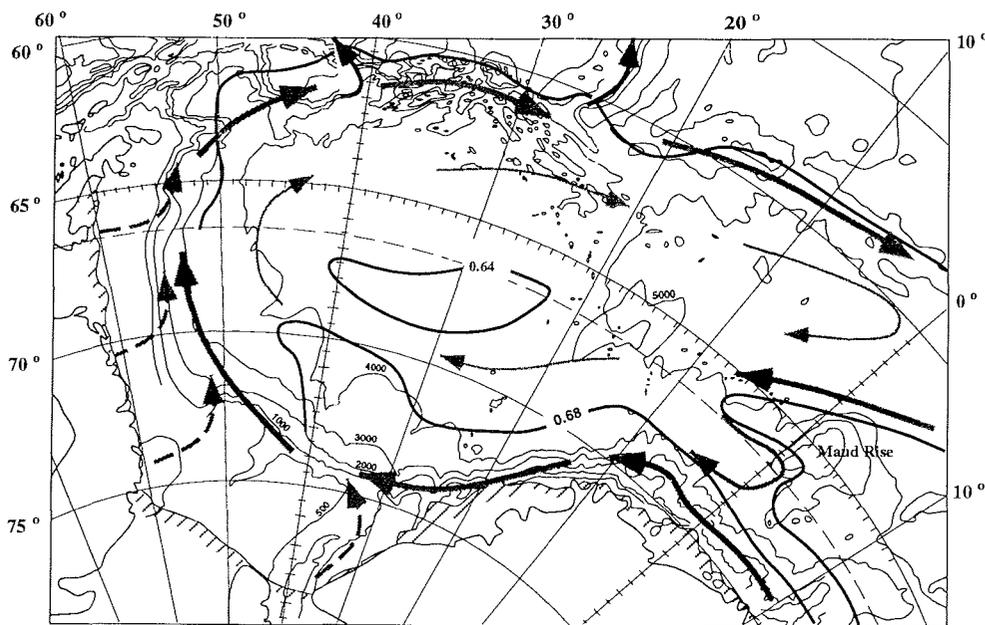


Abbildung 4: Zirkulationsschema des Weddellwirbels modifiziert nach COMISO & GORDON (1987)

So kann es hier vorkommen, daß sich die Winterwasser-Schicht bis 500 m und mehr vertieft, wobei es zu Beimengungen von kalten, salzarmen Schelfwassermassen kommen kann. Das WDW wird dabei auch weiter in die Tiefe gedrängt und sinkt bis 1500 m und mehr ab.

Eine Besonderheit ist das Gebiet um Maud Rise (65°S, 5°E), dessen höchste Erhebung bis etwa 2000 m unter die Oberfläche ragt. Als Folge davon hat sich ein eigenständiges Zirkulationssystem ausgebildet, das die Wassermassen im Umkreis von mehr als 200 km beeinflusst. Das Aufquellen von WDW und neu hinzugeführten zirkumpolaren Wassermassen wird hier verstärkt und führt zu einer Zufuhr von Salz in die

oberflächennahe Schicht und verstärktem Wärmeverlust im Zentrum dieses mesoskaligen Wirbels (BERSCH *et al.*, 1992).

Die Deckschicht wird dabei vertieft, und es bildet sich eine kalte, salzreiche Zelle über der Erhebung aus. Umgeben wird diese durch Wasserkörper mit anomal hohen Temperaturen ($t > 1,0$ °C), die sich wie ein Gürtel um Maud Rise verteilen und sich über eine Tiefenschicht von 200 - 700 m erstrecken (BAGRIANTSEV *et al.*, 1989). Sichtbar wird dieser erhöhte Wärmefluß durch die Oberfläche auch in der Karte der Eiskonzentrationen (vom 14.06.92, siehe HAAS *et al.*, 1992), die minimale Eisbedeckung in diesem Seegebiet zeigt. Auch die routinemäßigen Satellitenaufnahmen, die ZWALLY *et al.* (1983) veröffentlichten, verdeutlichen, daß sich in dieser Region das Meereis erst sehr spät schließt, allerdings auch früh im Sommer wieder öffnet. Die saisonal sehr stark schwankende Eisbedeckung im gesamten Weddellmeer zusammen mit der extrem variierenden Einstrahlung spielt eine wesentliche Rolle in der Verteilung und Zusammensetzung der Biomasse. Während sich im Winter das Meereis bis fast 55°S nach Norden ausbreitet und damit das Weddellmeer fast vollständig bedeckt, ausgenommen sind hier die Küstenpolynjas, schmelzen im Sommer 80 % dieser Eismasse wieder ab, so daß nur eine kleine Region im Südwesten vor der Antarktischen Halbinsel ständig von Eis bedeckt bleibt.

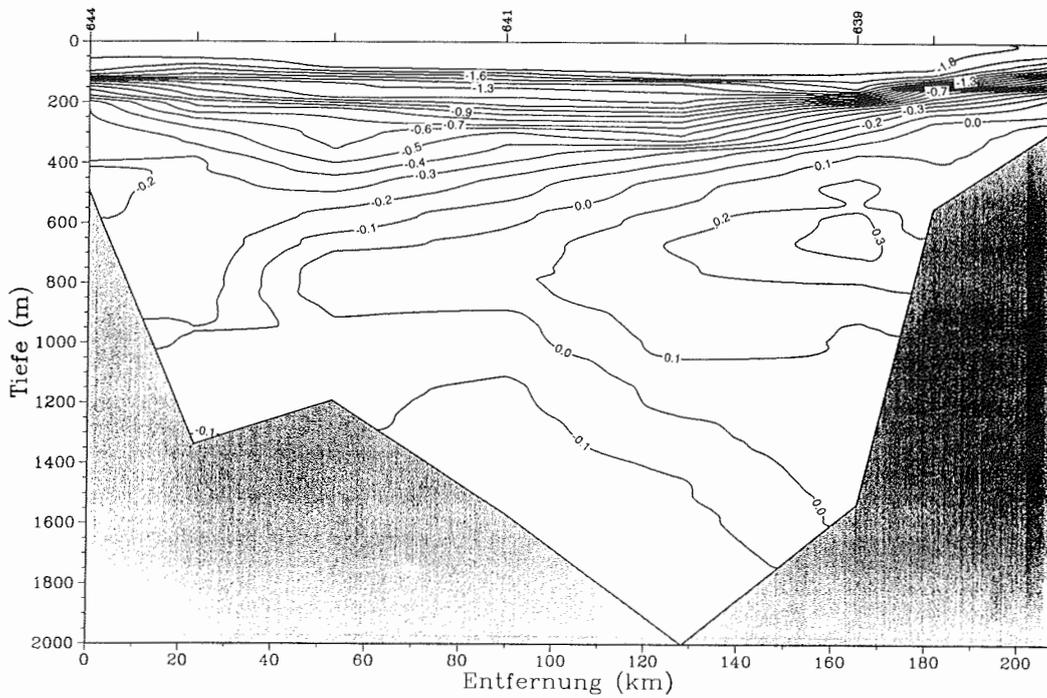
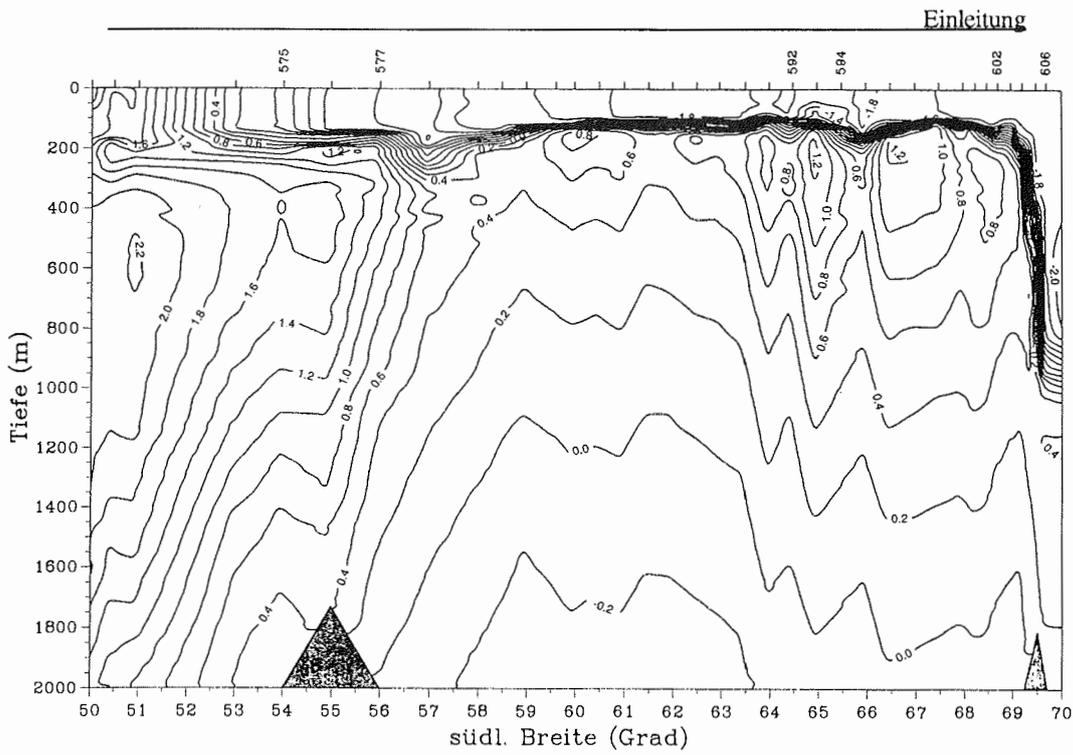


Abbildung 5: Temperaturschnitte der Expedition ANT X/4

1.2.2 Biotische Faktoren

1.2.2.1 Primärproduktion

Die Primärproduktion im Weddellmeer ist dem saisonalen Lichtangebot, der Stabilität der Wassersäule und den niedrigen Temperaturen unterworfen. So ist das Phytoplanktonwachstum trotz der hohen Nährstoffkonzentrationen auf wenige Monate im Jahr beschränkt. Früher wurde die Antarktis als Ökosystem beschrieben, daß sich durch eine kurze aber produktive Phytoplanktonwachstumsphase auszeichnet, in der sich die Sekundärproduzenten hauptsächlich von den großen, dominanten Diatomeen ernähren. Eingehende Untersuchungen im letzten Jahrzehnt haben jedoch ergeben, daß es sich erstens im Vergleich zu anderen Meeresgebieten nicht um eine außergewöhnliche Produktivität handelt (OLSON, 1980; HEWES *et al.*, 1985; HEMPEL, 1985) und daß zweitens die planktischen Gemeinschaften neben den Diatomeen ebenso durch Haptophyceen (z.B. *Phaeocystis*) und Flagellaten charakterisiert sind (EL-SAYED, 1984; SAKSHAUG & HOLM-HANSEN, 1994; HEYWOOD & PRIDDLE, 1987; SMETACEK *et al.*, 1990; LANCELOT *et al.*, 1991).

Das Zusammentreffen von geringem Phytoplanktonwachstum und hohen Makronährstoff-Konzentrationen ist untypisch für die ozeanische Primärproduktion und wird deshalb als "Antarktisches Paradoxon" bezeichnet (TRÉGUER & JACQUES, 1992; PRIDDLE *et al.*, 1992). Da das Phytoplanktonwachstum in der Antarktis meist nicht über die Nährsalzkonzentrationen (z.B. Nitrat und Phosphat) limitiert wird, stellt sich die Frage nach der Rolle anderer potentieller Kontrollmechanismen. Die Bedeutung der Mikronährstoffe, wie z.B. Eisen, wird von MARTIN & FITZWATER (1988) diskutiert. Hierzu führten DE BAAR *et al.* (1990) und BUMA *et al.* (1991) Kulturexperimente durch, die zeigen, daß die Zugabe von Eisen das Algenwachstum stimuliert. MARTIN *et al.* (1990) korrelieren für antarktische Regionen Phytoplankton-Konzentrationen und Eisengehalte und bestätigen die Ergebnisse von DE BAAR *et al.* (1990).

Neben den oben genannten Parametern spielt das Zooplankton die entscheidende Rolle bezüglich der Kontrolle der Primärproduktion. Durch ihre Freßaktivitäten kontrollieren sie sowohl die Konzentration als auch die Zusammensetzung der Phytoplanktonbiomasse ("Top-down-Kontrolle").

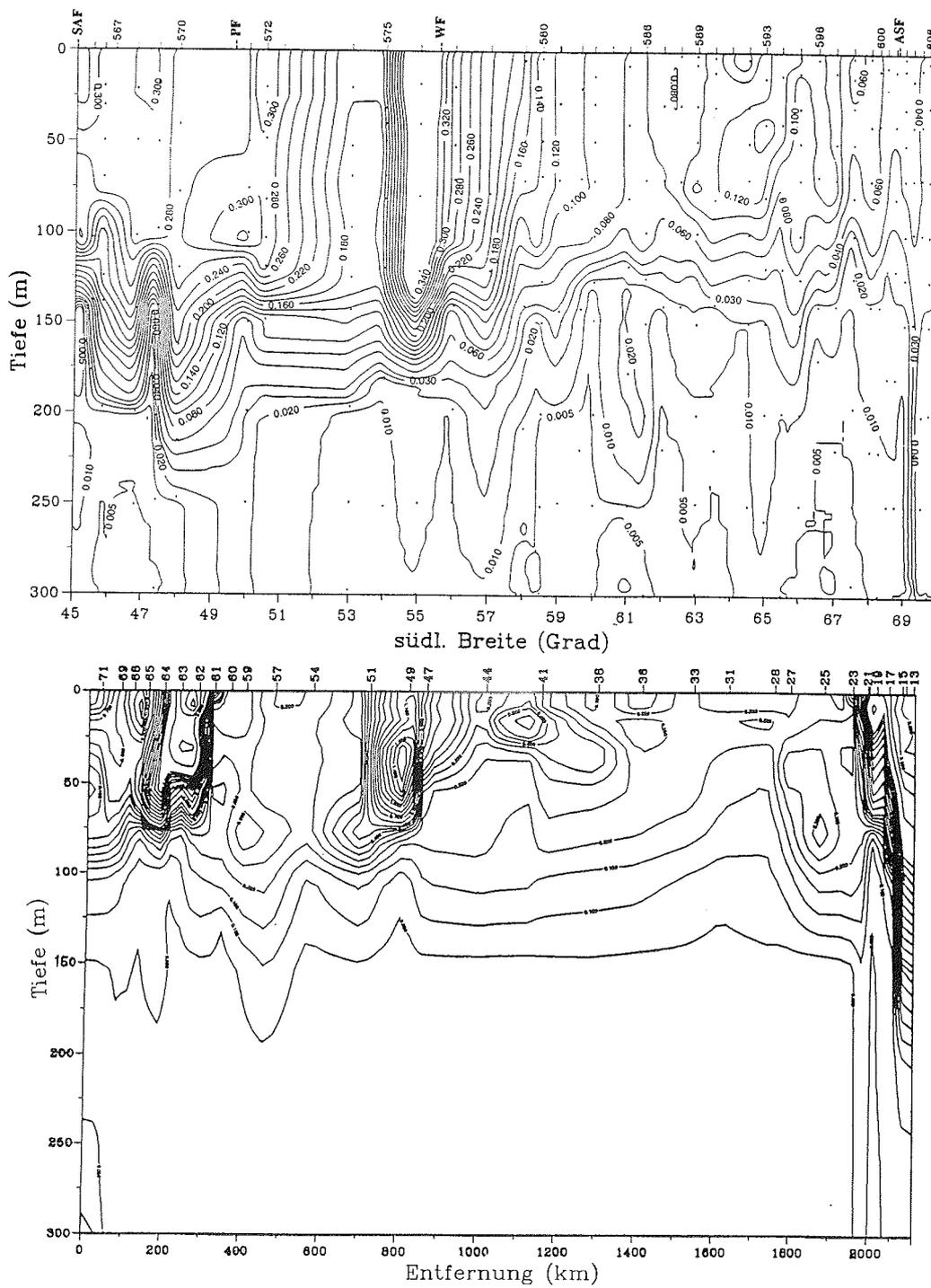


Abbildung 7: Chlorophyll *a* -Verteilung auf der Expedition ANT X/4+7

1.2.2.2 Zooplankton

Ein besonderes Merkmal der antarktischen Meso- und Makrozooplankter ist die Biomassekonstanz in den oberen 1000 m über das ganze Jahr (FOXTON, 1956, 1964; HOPKINS, 1971; ATKINSON & PECK, 1988). Die Gemeinschaft der sogenannten "Grazer" setzt sich aus heterotrophen Protozoen (SMETACEK *et al.*, 1990), Meso- und Metazooplankton zusammen. Diese Organismengruppen sind in der Lage, direkt oder indirekt das Phytoplankton zumindest lokal drastisch zu reduzieren (VON BODUNGEN, 1986; WEFER *et al.*, 1988). Es besteht also ein direkter Zusammenhang zwischen Primär- und Sekundärproduzenten (SMETACEK *et al.*, 1990). Die Zooplankter kontrollieren die Primärproduktion durch ihre Freßaktivitäten und zusätzlich durch die Remineralisierung der im Phytoplankton gebundenen Nährstoffe (SMETACEK, 1991). Besonders die herbivoren Zooplankter richten sich in ihrem gesamten Lebenszyklus nach dem periodisch auftretenden Nahrungsangebot. Die größten Anteil der Biomasse der Sekundärproduzenten im Weddellmeer machen die calanoiden Copepoden aus.

Während sich einige Arten sowohl im Sommer als auch im Winter an der Oberfläche bzw. unter dem Eis aufhalten, sinken andere im Winter in tiefe Wasserschichten ab, um dort mit Hilfe der im Sommer aufgebauten Lipide in einer Art Diapause zu überdauern (SCHNACK-SCHIEL *et al.*, 1991). Somit ist das Epipelagial im Winter relativ dünn besiedelt.

Die großen, dominanten Spezies dieser Region sind *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Rhincalanus gigas* und *Euchaeta antarctica*. Diese Arten unterscheiden sich bezüglich ihrer Ernährungsweisen, Überwinterungsstrategien und daraus folgend auch bezüglich ihrer Lipidstoffwechsel. Durch die ausgeprägte Saisonalität des Südpolarmeer sind diese Organismen gezwungen, sich entweder auf die kurzen Wachstumsphasen des Phytoplanktons einzustellen oder sich ganzjährig zusätzlich oder ausschließlich von den vorhandenen Metazoen oder dem partikulären Material zu ernähren. Die unterschiedlichen Copepodenarten haben dabei unterschiedliche "Überlebensstrategien" entwickelt.

Calanoides acutus ist ein rein herbivorer Ernährer. Während der ersten Phytoplanktonblüte im November/Dezember steigen die Weibchen aus den tiefen Wasserschichten in das Winterwasser (WW) auf und legen Eier. So gewährleisten sie, daß sich die neue Generation unter guten Nahrungsbedingungen optimal entwickeln und Reserven für den bevorstehenden Winter anlegen kann. Sie sinken dann als erste Art wieder in die Tiefe und verbringen die Hungerperiode in einer Diapause im Warmen Tiefenwasser (WDW) (VORONINA, 1978; ATKINSON, 1991; SCHNACK-SCHIEL *et*

al., 1991; HAGEN *et al.*, 1993). *C. acutus* legt seine Lipidreserven fast ausschließlich in Form von Wachsester an (KATTNER *et al.*, 1994). Untersuchungen an Organismen der nördlichen, polaren Breiten haben ergeben, daß fast alle dominanten, arktischen Copepoden große Anteile an Wachsestern synthetisieren (LEE *et al.*, 1971; KATTNER & GRAEVE, 1992; GRAEVE, 1993).

Rhincalanus gigas verfolgt im Prinzip die gleiche Strategie wie *Calanoides acutus*, sinkt aber im Winter etwas später als *C. acutus* in die Tiefe ab und steigt im Frühling auch mit leichter zeitlicher Verzögerung wieder auf (MARIN & SCHNACK-SCHIEL, 1993). Auch *R. gigas* legt seine Speicherlipide als Wachsester an. Neuere Untersuchungen zur Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung haben ergeben, daß *R. gigas* in seiner Ernährungsweise zwischen *C. acutus* und *Metridia gerlachei*, einer omnivoren Art, anzusiedeln ist (GRAEVE *et al.*, 1994).

Calanus propinquus synthetisiert als Speicherform ausschließlich Triacylglyceride, was für polare Copepoden ungewöhnlich ist (HAGEN, 1988; FAHL, 1991; HAGEN *et al.*, 1993). Auch bezüglich seiner Überwinterungsstrategie weicht *C. propinquus* von den beiden oben genannten Copepodenarten ab. Im Winter sinkt dieser Copepode im Bereich des Antarktischen Zirkumpolarstroms in tiefe Wasserschichten, wohingegen diese Art im Weddellmeer in der Oberfläche zu finden ist (NÖTHIG *et al.*, 1991). Unter Berücksichtigung dieser Tatsachen formulieren HAGEN *et al.* (1993) und KATTNER *et al.* (1994) eine opportunistische Ernährung, die im Sommer durch ein herbivores und im Winter durch ein omnivores Verhalten charakterisiert ist.

Metridia gerlachei ist eine omnivore Art. Da diese Spezies in seiner Ernährung nicht ausschließlich auf das Phytoplankton angewiesen ist, werden nur geringe Lipidreserven angelegt. Diese Speicherstoffe setzen sich aus Wachsestern und Triacylglyceriden zusammen, die erhebliche, prozentuale Schwankungen aufweisen können. Einige Stadien machen zwar im Winter eine Vertikalwanderung, jedoch ist *M. gerlachei* auch in den oberen Schichten des Winterwasser in hohen Abundanzen vertreten (SCHNACK-SCHIEL *et al.*, 1991).

Euchaeta antarctica ist ähnlich wie der Krill ein carnivorer Zooplankter und ernährt sich von kleineren Metazoen, vornehmlich herbivoren Copepoden (HAGEN *et al.*, submitted). Bedingt durch seine Ernährungsweise ist er den ganzen Winter über in den oberen Wasserschichten zu finden. *E. antarctica* ist ganzjährig freibaktiv (HOPKINS *et al.*, 1993). Die Speicherlipide legt dieser Copepodenart hauptsächlich in Form von Wachsestern an.

Die bisherigen Untersuchungen über den Lipidstoffwechsel polarer Copepoden wurden hauptsächlich in den nördlichen, polaren Breiten an den dominanten Arten dieser Zone durchgeführt (LEE, 1974, 1975; PASCAL & ACKMAN, 1976; SARGENT & WHITTLE, 1981; SARGENT & HENDERSON, 1986; KATTNER *et al.*, 1989; KATTNER & GRAEVE, 1991; GRAEVE & KATTNER, 1992; GRAEVE, 1993). Zur Klärung des Lipidstoffwechsels der Zooplankter wurden in dieser Arbeit saisonal vergleichende Untersuchungen durchgeführt. Zum einen handelt es sich dabei um standardisierte, gaschromatographische Analysen (nach KATTNER & FRICKE, 1986) zur Bestimmung der Lipidgehalte, Wachsesteranteile und Fettsäure- bzw. Fettalkoholzusammensetzung und zum anderen um zweidimensional, präparativ gaschromatographische Analysen. Diese Analysenart und die hierfür entwickelte Methode wurde erstmals in dieser Form für die Lipidanalytik angewandt. Um Aussagen über die Dynamik des Lipidstoffwechsels der Copepoden machen zu können, wurden zusätzlich zu den Felduntersuchungen Experimente mit radioaktiv markiertem Phytoplanktonmaterial durchgeführt, welches an die Tiere verfüttert wurde und somit Erkenntnisse über die Akkumulation des ^{14}C in die Lipide, die wäßrigen Metabolite, die Lipidklassen und die Fettsäuren bzw. Fettalkohole vermittelt.

1.2.2.3 Fragestellung

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es durch die detaillierte Analyse der Lipide des antarktischen Phyto- und Zooplanktons direkte trophische Beziehungen zwischen der regionalen Phytoplanktonverteilung und dem Zooplankton aufzuzeigen und zu untersuchen, inwieweit die Lipidmuster bestimmte Lebensstrategien, wie z.B. Ernährungsweise und Überwinterung widerspiegeln. In engem Zusammenhang damit stehen auch die Fragen nach der Lipidbiosynthese antarktischer Copepoden, die durch Einbauversuche von radioaktiven Isotopen in die Lipide beantwortet werden sollen. Die Beantwortung dieser Fragen soll anhand der Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzungen der fünf wichtigsten, endemischen Copepodenarten *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, *Metridia gerlachei*, *Rhincalanus gigas* und *Euchaeta antarctica* erfolgen. Hierbei stellt sich zusätzlich die Frage, ob und inwieweit die Gesamtlipidverteilung und die Verteilung bestimmter Fettsäuren, der sogenannten Markerfettsäuren, auch von den im Weddellmeer vorherrschenden, hydrographischen Bedingungen abhängt. Ausgehend von der Kenntnis der Lipidzusammensetzung soll mit Hilfe von Fütterungsversuchen der direkte Einbau algenspezifischer Fettsäuren und dessen zeitlicher Verlauf in die Copepoden untersucht werden. Für die Untersuchungen zur Dynamik der Lipidbiosynthese sind die beiden Copepodenarten *Calanoides acutus* und *Calanus propinquus* vorgesehen. Mit Hilfe von Fütterungsversuchen mit radioaktiv markierten Algen, im vorliegenden Fall ^{14}C -markiert, soll der Einbau von Kohlenstoff in die Lipide verfolgt werden. Um die Fragen nach der Akkumulationsgeschwindigkeit des ^{14}C in den Lipidklassen und Fettsäuren bzw. Fettalkoholen zu beantworten, soll eine neue Methode mit Hilfe der präparativen, zweidimensionalen Gaschromatographie entwickelt werden, die die Trennung und Anreicherung individueller Komponenten ermöglichen soll. Ziel dieser Untersuchungen ist es, Informationen darüber zu erhalten, ob die Copepoden das ^{14}C in bestimmte Komponenten bevorzugt einbauen, und ob diese Akkumulation artenabhängig und saisonalen Schwankungen unterworfen ist.

2 MATERIAL UND METHODEN

Das Probenmaterial wurde auf den Antarktis-Expeditionen ANT X/4 (21.05.-06.08.1992) und ANT X/7 (01.12.-27.01.1993) mit FS "Polarstern" gesammelt. Beide Expeditionen waren in das "World Ocean Circulation Experiment" (WOCE) eingebunden. Die Stationen und Positionen sind in den Abbildungen 8 und 9 zusammengestellt. Eine ausführliche Beschreibung der Fahrtverläufe gibt LEMKE (1994). Auf beiden Expeditionen wurden Phyto- und Zooplanktonproben genommen. Zum einen wurde ein dichtes Stationsnetz auf einem Schnitt quer durch das Weddellmeer abgefahren, zum anderen Proben für Kulturexperimente gewonnen.

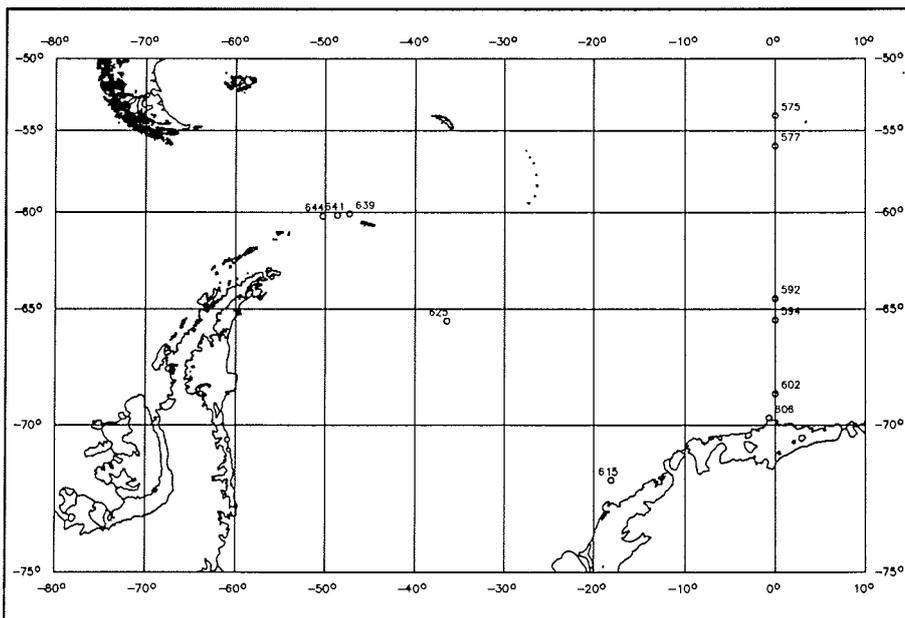


Abbildung 8: Stationen für die Probenahme für die Lipidanalytik auf der Expedition ANT X/4

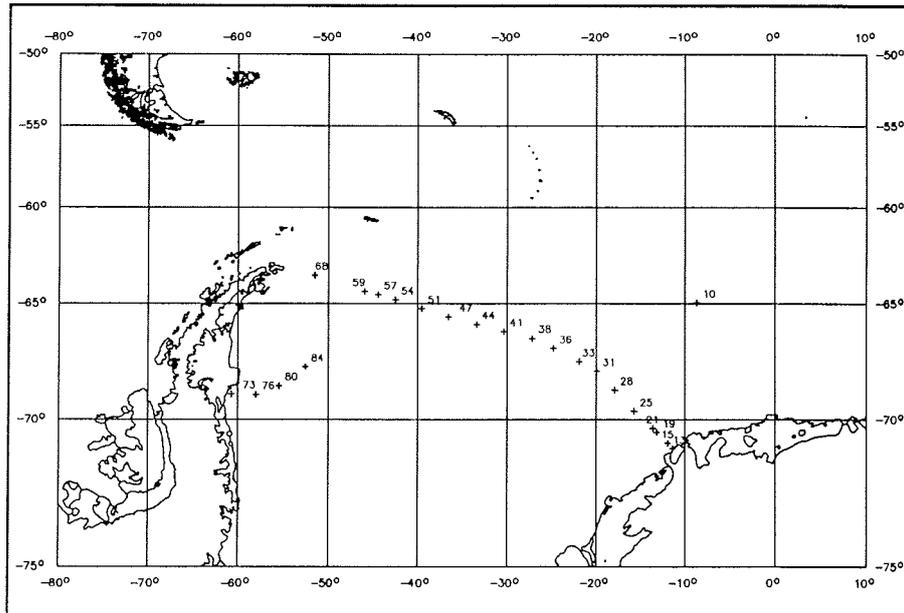


Abbildung 9: Stationen für die Probennahme für die Lipidanalytik auf der Expedition ANT X/7

2.1 Probennahme und Bearbeitung der Proben an Bord

Das Phytoplanktonmaterial wurde mit Hilfe von Vertikalfängen (0-20 m) mit einem 20 μm Handnetz (Apsteinnetz) und aus Wasserschöpfern (12 l) kombiniert mit einer CTD-Sonde gewonnen. Die Sonde lieferte die hydrographischen Daten für das Untersuchungsgebiet.

Das Zooplanktonmaterial wurde auf beiden Fahrtabschnitten mit dem Bongonetz (Öffnungsdurchmesser 60 cm; Netz mit 100 μm oder 300 μm Maschenweite) und in einigen Fällen mit dem Multinetz (100 μm oder 300 μm Maschenweite) gefangen. Im australen Winter mußte auf einer Station aufgrund der Witterungsverhältnisse und der starken Eisbedeckung die Probennahme per Hand mit dem Nansennetz durch den Brunnenschacht des Schiffes erfolgen. Mit dem Bongonetz wurden Doppelvertikalfänge aus unterschiedlichen Tiefen durchgeführt. Während der Expedition ANT X/4 betrug diese Tiefe, angeglichen an die Überwinterungsstrategie der Zooplankter, 1000 m und im

australen Sommer 500 m. Das Netz war an beiden Enden mit 2 l Netzbechern versehen, in der sich die Zooplankter während des Hiebens sammeln. Sie können so weitgehend unbeschädigt an Deck befördert werden, was besonders für die Lebendexperimente von großer Bedeutung ist. An Bord wurden die Fänge in 10-l-Eimer überführt, mit Wasser aus der Seewasserleitung (0 °C) verdünnt und möglichst schnell in einen Kühlcontainer gebracht. Im Kühlcontainer wurden die lebenden Zooplankter bei 0 °C aussortiert. Für die Lipidanalysen wurden nach taxonomischer Bestimmung mit Hilfe des Binokulars die noch lebenden Tiere in Glasröhrchen mit Dichlormethan/Methanol (2:1, V/V) gegeben und bei -30 °C gelagert. Zusätzlich wurden Copepoden für unterschiedliche Experimente nach Arten und Entwicklungsstadien getrennt und in entsprechenden Gefäßen gehältert. Die gesammelten Proben und die Versuchsansätze sind in den Tabellen 33 - 39 (Anhang) zusammengefaßt.

2.2 Kulturexperimente an Bord

2.2.1 Fütterungsversuche

Die Fütterungsexperimente wurden auf ANT X/4 mit *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* durchgeführt. Es sollte festgestellt werden, ob die Zooplankter auf eine Änderung des Nahrungsangebots auch im Winter mit einer Änderung des Fettsäuremusters reagieren. Alle drei Copepodenarten hatten direkt nach dem Fang geringe prozentuale Anteile an der für Diatomeen typischen 16:1-Fettsäure. Deshalb wurde als Futteralge eine Monokultur der Diatomee *Thalassiosira antarctica* verwendet. Die Algen wurden hierzu bei *in-situ*-Temperatur (ca. -1,8 °C) in filtriertem, antarktischen Seewasser solange kultiviert, bis die Zellzahl bei ca. 1500 Zellen/ml lag. Anschließend wurde die Algensuspension auf 3-l-Bechergläser verteilt und jeweils 30 Tiere hinzugegeben. Bei den Experimenten handelte es sich um Langzeitversuche, deren zeitlicher Ablauf in den Tabellen 36- 39 (Anhang) beschrieben ist.

2.2.2 ¹⁴C-Markierung der Organismen

Die für die stoffwechselphysiologischen Experimente verwendeten Algen (*Thalassiosira antarctica*, *Nitzschia* spp. und eine vor Ort genommene Mischkultur) wurden in 10-l-Kulturflaschen mit NaH¹⁴CO₃ (Fa. Amersham, 500 µl Ampullen mit 19,5 x 10² MBq/mmol) 3 Tage inkubiert. Nach BAUMANN (1990) und TILLMANN (1987) kann nach diesem Zeitraum davon ausgegangen werden, daß der gesamte organische Kohlenstoff im Phytoplankton durch ¹⁴C ersetzt ist. Zur Inkubation wurden 3,7 MBq Bicarbonat pro Liter Medium (filtriertes, antarktisches Seewasser) verwendet. Anschließend wurden die Phytoplanktonkulturen auf verschließbare 1-Liter-

Duranflaschen verteilt und ca. 30 Copepoden hinzugegeben. Die zeitliche Abfolge der Probennahme und die Anzahl der für die Experimente eingesetzten Tiere sind den Tabellen 36 bis 39 (Anhang) zu entnehmen.

2.2.3 Aktivitätsmessungen an Bord

Einige Parameter wurden direkt an Bord gemessen, um die in den Kulturgefäßen vorherrschenden Bedingungen zu kontrollieren. Hierzu gehörten die Aktivitätsmessungen¹ sowohl bei den Phytoplanktern als auch bei den Zooplanktern, die Chlorophyll *a* -Gehalte und die Nährsalzkonzentrationen. Auf der Reise ANT X/4 wurden außerdem die Phytoplanktonkulturen bei jeder Probennahme mikroskopisch untersucht (E.-M. NÖTHIG, Alfred-Wegener-Institut, Bremerhaven).

Vor Beginn des Versuchs wurden die Aktivitäten in den Ampulen mit $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$, die zur Markierung der Algen verwendet wurden, kontrolliert. Diese Messungen setzten sich wie alle folgenden an Bord durchgeführten ^{14}C -Messungen aus zwei Doppelbestimmungen zusammen. Zuerst wurde jeweils die Gesamtaktivität gemessen. Hierzu wurden 100 μl Probe in ein Scintillationsgefäß mit 5 ml Instagel (Scintillationscocktail) gegeben und im Scintillationszähler gemessen. Zur Bestimmung der Aktivität des organisch gebundenen ^{14}C wurden 100 μl der Probe mit Salzsäure (2 mol/l) versetzt, um das Ausgasen des radioaktiven Kohlendioxids zu bewirken. Die Messung erfolgte danach ebenfalls in Scintillationsgefäßen mit 5 ml Instagel.

Der Versuchsansatz setzte sich jeweils aus drei Bereichen zusammen. Zum einen handelte es sich dabei um eine "Kontrolle ohne ^{14}C und ohne Copepoden", die zur Bestimmung der Algenwachstumsraten für die Berechnung des Grazingfaktors herangezogen wurde, zum anderen um eine "Kontrolle ohne ^{14}C mit Copepoden", zur Bestimmung der Begleitparameter. Den dritten Teil bildeten die eigentlichen Zeitreihen mit ^{14}C und Copepoden, die zur Bestimmung der Kinetik des Lipidstoffwechsels in einem Dichlormethan/Methanol-Gemisch (2:1, V/V) konserviert wurden, da diese Analytik nicht an Bord durchgeführt werden konnte. Das Arbeitsschema für die an Bord durchgeführten Messungen ist in Tabelle 1 zusammengestellt.

¹ Es sei zum besseren Verständnis darauf hingewiesen, daß das Wort "Aktivität" als Synonym für die gemessenen Impulse/Minute (decays per minutes = DPM) in den jeweiligen Proben steht.

Tabelle 1: Arbeitsschema für die ^{14}C -Messungen an Bord

<p>Ampulle mit $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ -Bestimmung der Gesamtaktivität (2* 100 μl Probe auf 5 ml Instagel) -Bestimmung der Aktivität nach den Ausgasen mit HCl als Blank für die Aktivität des anorganischen ^{14}C (2* 100 μl Probe auf 5 ml Instagel)</p>		
<p>Proben -Bestimmung der Anfangsaktivität (100 μl Probe (1/1000 verdünnt) auf 5 ml Instagel) -Bestimmung der Aktivität des organischen ^{14}C (100 μl Probe (1/1000 verdünnt) versetzt mit 5 Tropfen 2 mol HCl auf 5 ml Instagel) -Bestimmung von Chlorophyll <i>a</i>, POC, Nährsalzen, Utermöhl (zur mikroskopischen Untersuchung)</p>		
<p>1. Kontrolle (ohne ^{14}C, ohne Copepoden)</p>	<p>2. Kontrolle (ohne ^{14}C, mit Copepoden)</p>	<p>3. Zeitreihe (mit ^{14}C, mit Copepoden)</p>
<u>Utermöhl</u> (5 ml)	<u>Utermöhl</u> (5 ml)	<u>Aktivität(gesamt)</u> 3*5 ml
<u>Chl <i>a</i></u> (20 ml)	<u>Chl <i>a</i></u> (20 ml)	<u>Aktivität(organ.)</u> 3*5 ml+HCl
<u>POC</u> (50 ml)	<u>POC</u> (50 ml)	Spülen der Tiere bis <400 DPM
<u>Nährsalze</u> (5 ml) filtriert	<u>Nährsalze</u> (5 ml) filtriert	<u>2 Copepoden</u> sofort mit Glasspatel zerkleinern (Aktivitätsmessung)
<u>Phytoplankton</u> (50 ml) Dichlormethan/Methanol (2:1, V/V) für die Lipidbestimmung	<u>Copepoden</u> in Dichlormethan/Methanol (2:1, V/V) für die Lipidbestimmung	<u>restliche Copepoden</u> in Dichlormethan/Methanol (2:1, V/V)
		<u>Phytoplankton</u> (400 ml) in Dichlormethan/Methanol

2.2.4 Experimente zur Bestimmung der Nahrungsselektivität im antarktischen Winter

Während der Expedition ANT X/4 wurde an Station 625 mit *Calanoides acutus* und *Calanus propinquus* ein Experiment durchgeführt, das Aufschluß darüber geben sollte, ob die beiden Copepodenarten eine Selektivität bezüglich der Nahrungsaufnahme besitzen. Hierzu wurde zum einen eine ^{14}C -markierte Monokultur von *Thalassiosira antarctica* (3,7 MBq/Liter Algenkultur) und zum anderen eine ^{14}C -markierte Mischkultur aus dem "zentralen Weddellmeer-Regime" verwendet. Die Markierung der Algen und der Copepoden wurde wie in Kapitel 2.2.2 beschrieben durchgeführt. Die einzelnen

Versuche wurden nach jeweils 4, 7, 14 und 20 Tagen abgebrochen. Hierbei wurden nach Beendigung des jeweiligen Ansatzes die Tiere auf ein feinmaschiges Netz gegeben und solange gespült, bis die Radioaktivität im Spülwasser unter 100 DPM gesunken war. Anschließend wurden die Organismen in ein Scintillationsgefäß gegeben, mit einem Glasstab zerkleinert und mit 5 ml Scintillationscocktail im Scintillationszähler gemessen.

2.2.5 Experiment zur Ermittlung des carnivoren Freßverhaltens von *Metridia gerlachei*

Im antarktischen Winter wurde *Metridia gerlachei* von Station 615 mit radioaktiv markierten *Calanus propinquus* (Copepoditstadium III) gefüttert, um festzustellen, ob *M. gerlachei* in der Lage ist, sich rein carnivor zu ernähren. Hierzu wurden 31 Copepoditstadien III 8 Tage in 1-l-Glasflaschen mit einer ¹⁴C-markierten Monokultur von *Thalassiosira antarctica* (zur Markierung der Algen siehe Kapitel 2.2.2) gehältert. Anschließend wurden sie mit 25 unmarkierten, frisch gefangenen *M. gerlachei* in filtriertes Seewasser gegeben. Der Versuch wurde nach 12 Tagen beendet und die Aktivität in den lebenden *M. gerlachei* und den noch vorhandenen *C. propinquus* bestimmt.

2.3 Analyse der Lipide

2.3.1 Aufarbeitung der Proben für die Lipidanalytik

Alle Glasgeräte, die für die Bearbeitung der Proben benutzt wurden, wurden über Nacht im Extranbad und anschließend im Chromschwefelsäurebad gereinigt, danach gründlich mit Milli Q-Wasser gespült und getrocknet. Die Extraktion und Reinigung der Proben erfolgte leicht modifiziert nach FOLCH (1957) und BLIGH & DYER (1959). Die detaillierte Beschreibung der Aufarbeitung ist in Tabelle 2 zusammengefaßt.

Tabelle 2: Schema zur Aufarbeitung der Proben

Im POTTER-Homogenisiergerät zerkleinern der Organismen	
Zugabe einer definierten Menge Standard (Nonadecan- säuremethylester, 19:0)	
10 ml Chloroform/Methanol (2:1 V/V) hinzufügen	_____ dreimal
3 min mit POTTER bei 1000 U/min homogenisieren	_____ wiederholen
Lösung in Scheidetrichter überführen	
4 ml 0,88 %ige KCl-Lsg hinzufügen (bei den Phyto- planktonproben nicht notwendig), kräftig schütteln und trennen lassen	
Untere Phase ablassen und im Rundkolben sammeln	
Zweimal nachextrahieren	
Lösungsmittel im Rotationsverdampfer abdampfen	
In 3 ml Chloroform aufnehmen und in Röhrchen mit Schraubverschluß und Teflondichtung unter Stickstoff aufbewahren	
Ein Aliquot des Extrakts entnehmen und in ein weiteres Röhrchen geben, am Rotations- verdampfer bis zur Trockne eindampfen	
250 µl Hexan und 1000 µl 3% Schwefelsäure in Methanol hinzufügen und 4 Stunden bei 80°C im Heizblock umestern	
Nach Abkühlen Zugabe von ca. 4 ml Milli Q-Wasser	
3x mit ca 2-3ml Hexan ausschütteln und die Extrakte in einem Spitzkolben vereinigen	
Extrakte eindampfen, in Hexan aufnehmen und Injektion von 1 µl Extrakt in den GC	

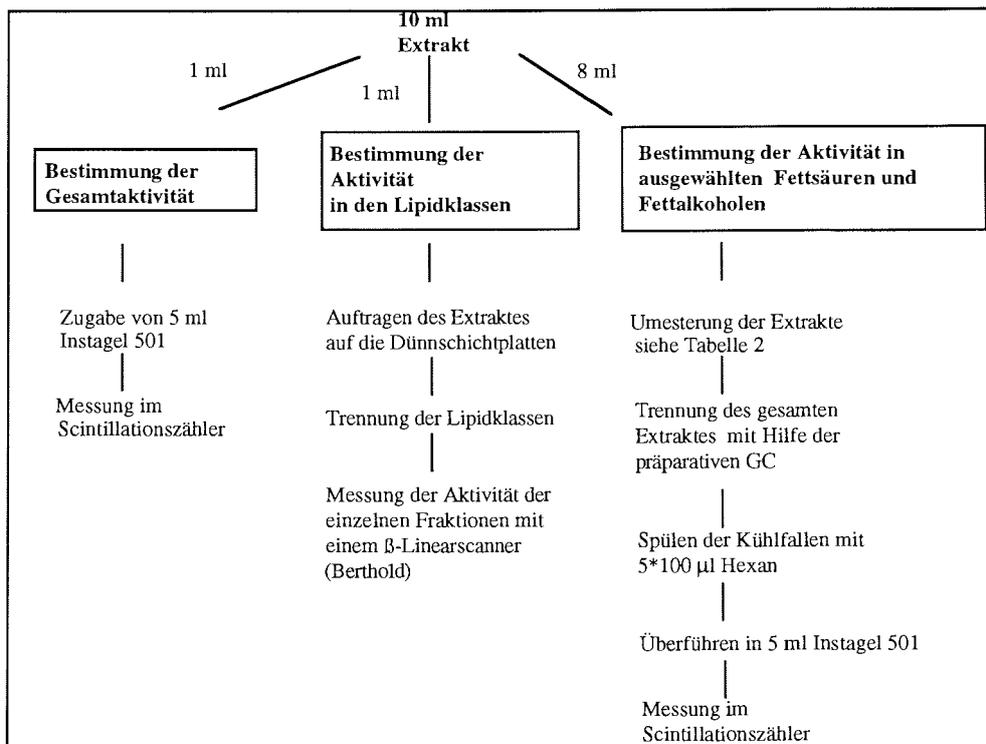
2.3.2 Aufarbeitung der radioaktiv markierten Proben

Die radioaktiv markierten Proben wurden auf

- Gesamtaktivität in den Lipiden
- Gesamtaktivität in den wasserlöslichen Metaboliten
- Aktivität in den Lipidklassen
- Aktivität in ausgewählten Fettsäuren und Fettalkoholen

untersucht. Hierzu wurden die Proben wie in Tabelle 2 beschrieben extrahiert. Nach dem Ausschütteln von 10 ml Extrakt mit 4 ml 0,88 % KCl-Lsg. wurden sowohl der wässrigen Phase als auch der Lipidphase 1 ml entnommen und nach Zugabe von 5 ml Scintillationscocktail im Scintillationszähler vermessen, um die Radioaktivitäten in den jeweiligen Fraktionen zu bestimmen. Für die Messung der Lipidphase wurde als Scintillationscocktail Instagel 501 und für die der wässrigen Fraktion Quickzint 1 verwendet.

Tabelle 3: Aufarbeitungsschema der ^{14}C -markierten Proben für die Analytik



Die verbleibenden 8 ml Probenextrakt wurden für die Bestimmung der Aktivitäten der Fettsäuren und Fettalkohole verwendet. Diese Proben wurden wie in Tabelle 2 beschrieben gereinigt und umgeestert. Die Trennung und Anreicherung dieser Komponenten wurde mit Hilfe der präparativen, zweidimensionalen Gaschromatographie durchgeführt. Nach der Anreicherung der ausgewählten Lipidkomponenten in den Kühlfallen wurden diese fünfmal mit 100 µl Hexan gespült, in 5 ml Instagel überführt und anschließend im Scintillationzähler gemessen. Die detaillierte Aufarbeitung des Lipidextrakts ist in Tabelle 3 zusammengefaßt.

2.3.3 Dünnschichtchromatographie

Die Dünnschichtchromatographie wurde zur Trennung der einzelnen Lipidklassen radioaktiver Extrakte verwendet. Als stationäre Phase diente Kieselgel G (30 g in 85 ml Wasser), das auf Glasplatten von 20 x 20 cm² Größe aufgetragen wurde. Die Reinigung der Glasplatten erfolgte über Nacht im Extranbad und anschließend, gründlichem Spülen mit Milli Q-Wasser. Nach dem Trocknen wurden sie zuerst mit Aceton und dann mit Hexan gesäubert. Zusätzlich wurden PSC-Fertigplatten (Kieselgel 60 F₂₅₄, MERCK) verwendet. Das Auftragen auf die Platten erfolgte nach STAHL (1967). Anschließend wurden die Platten bei 110 °C im Trockenschrank aktiviert. Als Laufmittel diente Hexan: Diethylether: Eisessig (90:10:1 V/V/V). Die Bestimmung der Aktivitäten in den Fraktionen erfolgte mit einem β-Linearscanner (BERTHOLD)

2.3.4 Eindimensionale Gaschromatographie

Die Gaschromatographie diente zur Analyse von Fettsäuren und Fettalkoholen, deren Summe im folgenden als Gesamtlipid bezeichnet wird. Die Berechnung der Wachsester wurde mit Hilfe der Fettalkoholflächen der Chromatogramme unter Berücksichtigung der Molekulargewichte der Fettalkohole und Fettsäuren berechnet.

Die Gaschromatographie wurde sowohl an Bord als auch im Institut durchgeführt. Die verwendete Methode ist auf KATTNER & FRICKE (1986) zurückzuführen. Es handelte sich sowohl um eine qualitative als auch quantitative Bestimmung.

Beschreibung der GC-Bedingungen:

Gerät:	CARLO ERBA HRGC 5300
Säule:	30 m x 0,25 mm (Flüssigphase: DB-FFAP, Filmdicke: 0.25 µm)
Temp. prog.:	Anfangtemperatur: 160 °C Rate: 4 °C/min Endtemperatur: 240 °C (15 min isotherm)
Trägergas:	Helium; Vordruck: 95 kPa
Trägergasstrom:	2 ml/min (gemessen bei Raumtemperatur)
Detektor:	FID (Betriebstemperatur: 280 °C) Wasserstoff: 50 kPa, Luft: 100 kPa
Injektor:	Split/Splitless; Temperatur: 280 °C (im Split-Mode gefahren) Splitrate: 1:25 Splitstrom: 30 ml/min (gemessen bei Raumtemperatur)

Die Registrierung der Chromatogramme erfolgte mit einem Hitachi D-2000 Chromato-Integrator (MERCK). Die Identifizierung der Fettsäuren und Fettalkohole erfolgte mit Hilfe zweier Standardgemische, deren Zusammensetzung im Anhang (Tabelle 40, 41) beschrieben ist. Die benutzten Abkürzungen für die Komponenten x:y(n-z) sind wie folgt zu interpretieren: x ist die Anzahl der Kohlenstoffatome, y die Anzahl der Doppelbindungen und z die Position der Doppelbindung vom terminalen Kohlenstoffatom gezählt. Der Marinolstandard (Anhang, Tabelle 41) wurde von der Arbeitsgruppe von J. R. Sargent (Stirling, Scotland) zur Verfügung gestellt. Bei diesem Standard handelt es sich um einen Fischextrakt, der in seiner Zusammensetzung den zu untersuchenden Proben ähnelt.

2.3.5 Präparative, zweidimensionale Gaschromatographie

Die präparative, zweidimensionale Gaschromatographie wurde in dieser Arbeit zur Isolierung und Anreicherung ausgewählter, radioaktiv markierter Fettsäuren und Fettalkohole von *Calanoides acutus* und *Calanus propinquus* verwendet. Diese beiden Arten wurden ausgewählt, da sie besonders prägnante Unterschiede in ihrem Lipidmuster aufweisen. Zunächst wurden die Möglichkeiten und Grenzen des Systems systematisch erarbeitet und optimiert. Die drei Bereiche, die optimiert werden mußten, sind das Kaltaufgabesystem (KAS), die zweidimensionale Säulenschaltung und der präparative Teil. Der Aufbau des gesamten Systems ist in Abbildung 10 dargestellt.

Die präparative, zweidimensionale Gaschromatographie wurde in ihren Grundlagen von ZLATKIS & PRETORIUS (1971) und SZEPESY (1971) beschrieben und für allgemeine, organisch chemische Fragestellungen genutzt. Später machte man sich diese Analytik auch für komplexere Probleme zueigen. Hierbei wurden von BERTSCH (1990) und WERKHOFF *et al.* (1991) sowohl isomere Gemische als auch enantiomere Wirkstoffe getrennt und angereichert, was besonders für pharmazeutische Fragestellungen von großer Bedeutung ist.

Das System besteht aus einem temperaturregulierbaren Kaltaufgabesystem (KAS), zwei druck- und strömungsgesteuerten, hintereinandergeschalteten Säulen (Vorsäule: VS; Hauptsäule: HS) unterschiedlicher oder gleicher Polarität und einem präparativen Teil (Präp.). Zwischengeschaltete Magnetventile (PC1 und PC2) ermöglichen über Trägergasgegenströme ein Ausblenden und Schneiden bestimmter Komponenten (heart cutting). Hierdurch kann auch bei hohen Substanzkonzentrationen und vorhandener Probenmatrix eine Überlastung der Hauptsäule ausgeschlossen und eine Verbesserung der Trennung bewirkt werden (HYVER & SANDRA, 1989; GOERKELER & MÜLLER, 1990). Die Probenkapazität der in dieser Arbeit verwendeten widebore-Säulen (\varnothing : 0,53 mm) konnte dadurch in den Mikrogramm-Bereich (maximal 2 μg /Komponente) erweitert werden. Die Richtungen aller Flüsse werden nach dem Prinzip der Deansschaltung (BERTSCH, 1990) reguliert, in dem außerhalb des Systems liegende Ventile die Druckregulierung steuern. In dem verwendeten System befinden sich beide Trennsäulen in einem Ofen, was eine Einschränkung in der Trennleistung bedeutet, da lediglich eine zeitverschobene Eluierung auf Vor- und Hauptsäule möglich war. Ein Zweiofensystem würde zwei unterschiedliche, hintereinandergeschaltete Temperaturprogramme und - bei Nutzung einer zwischengeschalteten Kondensationsfalle - eine Reinjektion ermöglichen.

2.3.5.1 Das Kaltaufgabesystem (KAS)

In dieser Arbeit wurde als Injektionssystem das Kaltaufgabesystem (KAS) verwendet. Der schematische Aufbau ist in Abbildung 11 aufgezeigt. Es ermöglicht im Gegensatz zu den herkömmlichen Split/Splitless- oder on-column-Systemen eine wiederholte Probeninjektion pro Lauf. Außerdem besteht die Möglichkeit, gegebenenfalls das Lösungsmittel über ein Magnetventil (PC1) aus dem System zu leiten. Durch das Temperaturprogramm des KAS wird die Probe erst nach dem Sammeln in der Verdampferkammer verdampft. Anschließend besteht die Möglichkeit, die gesamte Probe über den Fraktionsvorverteiler (FVV) auf die Vorsäule zu überführen. Bei der Benutzung des Splitventils muß folgendes beachtet werden: Erstens muß der Gegenstrom größer sein als der Trägergasstrom, da es sonst zu einer ungewollten Überführung bzw.

Verschleppung der auszublendenden Komponente auf die Vorsäule kommt, und zweitens müssen die beiden Magnetventile (PC1 und PC2) abgeglichen werden, da sonst kein konstanter Gasstrom gewährleistet ist. Der Abgleich erfolgt mit Hilfe eines Schrittmotors (SM) bei Ofentemperatur entweder manuell, oder er wird instrumentell über die Pneumatikeinheit gesteuert.

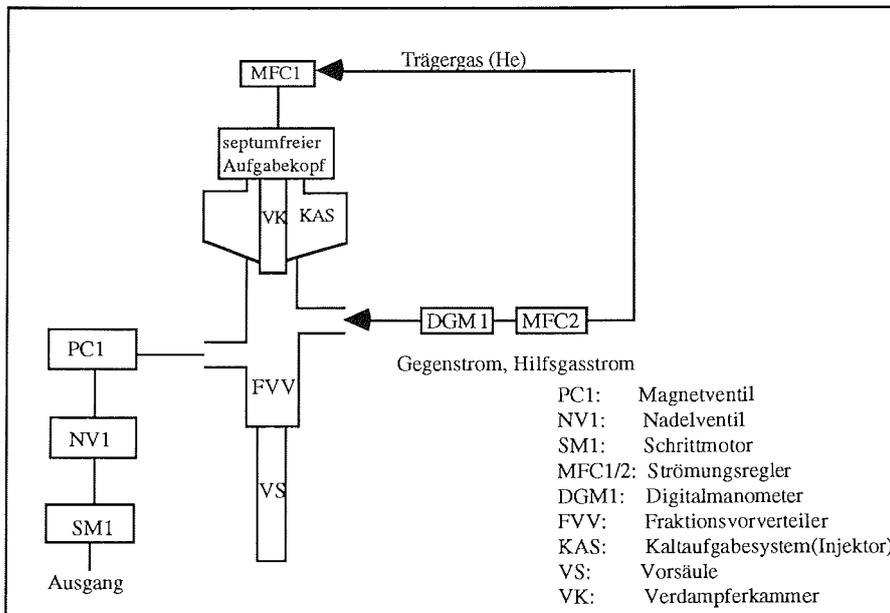


Abbildung 11: Schematische Darstellung des Kaltaufgabesystems

In der Fettsäure- und Fettalkoholanalytik stellte sich folgendes KAS-Temperaturprogramm sowohl für *Calanoides acutus* als auch für *Calanus propinquus* als optimal heraus:

Angangstemperatur: 150 °C
 Heizrate: 10 °C/s
 Endtemperatur: 300 °C

Es hat sich gezeigt, daß zu niedrige KAS-Temperaturen ein Verschmieren der Peaks bewirken. Wichtig ist festzuhalten, daß man die KAS-Endtemperatur immer größer (40 °C und mehr) als die Säulenendtemperatur wählen sollte, da es sonst zu Kondensationsvorgängen in dem Verdampferrohr kommen kann, und außerdem die Injektionsbande unnötig verbreitert wird.

2.3.5.2 Der präparative Teil

Der präparative Teil des Systems wurde in dieser Arbeit genutzt, um die radioaktiv markierten Fettsäuren und Fettalkohole anzureichern. Er besteht aus einer Abfallfalle und 6 Probenfallen, die auf der einen Seite über Transferleitungen (\varnothing 32 mm) und Monitorverteiler mit der Hauptsäule (HS) und auf der anderen Seite mit den Magnetventilen verbunden sind. Die Magnetventile sind den Fallen nachgeschaltet und steuern durch Öffnung unter Vorgabe der komponentenspezifischen Retentionszeit das Einleiten in die Fallen. Die Fallen wurden aus 30 cm langen Kapillarröhrchen als Wendelfallen nach Vorgabe der Firma HAARMANN & REINER (Holzminden) hergestellt. Die detaillierte Herstellungsprozedur ist bei WESSEL (1992) beschrieben. Die Wendelfallen erhöhen im Gegensatz zu den herkömmlichen U-förmigen Fallen die Wiederfindungsrate, weil durch die Oberflächenvergrößerung die Verweilzeit der aus dem Gasstrom kondensierten Substanzen in der Falle verlängert wird.

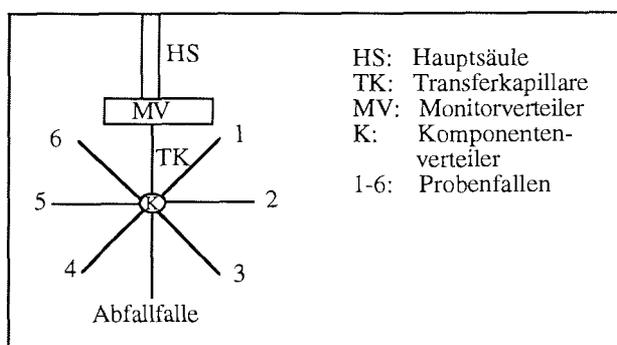


Abbildung 12: Schematische Darstellung des präparativen Teils

Es wurden den 6 Probenfallen die in Tabelle 4 zusammengefaßten Fettsäuren und Fettalkohole zugeordnet.

Tabelle 4: Probenfallenzuordnung für *Calanus propinquus* und *Calanoides acutus*

	<i>C. propinquus</i>	<i>C. acutus</i>
Fettsäure		
16:0	Falle 1	
16:1	Falle 2	Falle 1
18:1	Falle 3	
20:1	Falle 4	Falle 2
22:1	Falle 5	Falle 4
22:6	Falle 6	Falle 6
Fettalkohol		
20:1		Falle 3
22:1		Falle 5

Die Kondensationstemperaturen wurden mit Hilfe eines Kälteumwälzthermostaten (Arbeitstemperatur: -80 °C bis 100 °C; Kühlmittel: Ethanol) eingestellt, wobei darauf geachtet werden mußte, daß durch Kälteverluste an die Umgebung die Temperatureinstellung am Gerät nicht mit der tatsächlichen Temperatur des Fallenisulationsblocks übereinstimmte. Diese Differenzen wurden mit einem PT-100-Fühler gemessen. Sie sind in Tabelle 5 aufgeführt.

Tabelle 5: Ist- und Sollwerte im Isolationsblock der Fallen

SOLLWERT (°C)	ISTWERT (°C)
9,9	12,4
7,7	11,0
5,3	8,9
2,6	7,0
1,8	6,2
0,0	4,1
-1,3	2,9
-3,1	1,5
-5,2	0,0

Mit Hilfe eines definierten Standards (Nonadecanfettsäuremethylester) wurde die optimale Kondensationstemperatur für die Fettsäuremethylester ermittelt. Abbildung 13 zeigt die Wiederfindungsraten in %. Es wurden hierzu 10 Injektionen durchgeführt, wobei der Standard am Ende eines jeden Laufes in einer Kühlfalle angereichert wurde. Während der Messungen der Proben wurden die Wiederfindungsraten jedoch mit Hilfe der Scintillationsmessung bestimmt und hierfür die Aktivitätsänderung in der gesamten Probe zugrundegelegt.

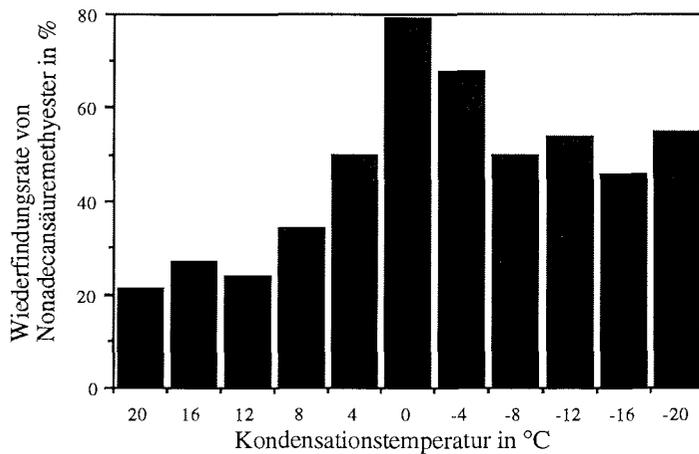


Abbildung 13: Abhängigkeit der Wiederfindungsraten in % von der Kondensationstemperatur

2.3.5.3 Die zweidimensionale Säulenschaltung

Bei den beiden Copepodenarten mußten für eine ausreichende Trennung der Fettsäuren und Fettalkohole zwei unterschiedliche Methoden verwendet werden. Der Grund liegt in den unterschiedlichen Lipidmustern beider Arten. Während *Calanus propinquus* ausschließlich Fettsäuren besitzt, synthetisiert *Calanoides acutus* sowohl Fettsäuren als auch Fettalkohole. Letzteres erschwert den Trennprozeß, weil die Fettalkohole in einigen Fällen auf einer widebore-Säule nicht von den Fettsäuremethylestern zu trennen sind. Für die zweidimensionale Säulenschaltung wurden mit Hilfe eines Standardgemisches (Gesamtalkohol- und Marinolstandard; Tabelle 40, 41 im Anhang) drei unterschiedliche Säulenkombinationen getestet, die in Tabelle 6 zusammengestellt sind.

Tabelle 6: Zusammenstellung der Säulenkombinationen

Säule	Phase	Durchmesser (mm)	Filmdicke (Micron)	Länge (m)
Vorsäule	DB 1701	0,53	1	5 und 30
Hauptsäule	DB FFAP	0,53	1	30
Vorsäule	DB 23	0,53	0,5	5 und 30
Hauptsäule	DB FFAP	0,53	1	30
Vorsäule	DB FFAP	0,53	1	5 und 30
Hauptsäule	DB FFAP	0,53	1	30

Das Hintereinanderschalten von zwei DB FFAP-Säulen hat sich für die Trennung der Fettsäuremethylester und Fettalkohole als optimal erwiesen. Die pneumatischen

Einstellungen, das Temperaturprogramm und die Wahl der Ausblendungen (Schnitte) wird für beide Copepodenarten in Tabelle 7 gezeigt.

Tabelle 7: Aufstellung der Temperaturprogramme, Schnitte und Pneumatik für *C. propinquus* und *C. acutus* (TGS1/2=Trägergasstrom, GGS1/2=Gegengasstrom, HGS1/2=Hilfsgasstrom, PC1/2=Magnetventile)

Art	Schnitte (min)	Temperaturprogramm	Pneumatik (ml/min)
<i>C. propinquus</i>	PC1: 0-1,5 PC2: aus	Anfang: 120 °C Rate: 4 °C/min Ende: 240 °C (15 min)	TGS1: 6 TGS2: 6 GGS1: 7 GGS2: 8 HGS1: 1 HGS2: 1
<i>C. acutus</i>	PC1: 0-1,5 PC2: 0-12,5	Anfang: 120 °C Rate 1: 10 °C/min T2: 180 °C Rate 2: 4 °C/min Ende: 240 °C (15 min)	TGS1: 10 TGS2: 10 GGS1: 15 GGS2: 15 HGS1: 1 HGS2: 1

3 ERGEBNISSE

3.1 Lipidverteilung und Gesamtlipidgehalt der antarktischen Copepoden im Winter

3.1.1 *Calanoides acutus*

Im antarktischen Winter (ANT X/4) wurden die Copepoditstadien IV und V von *Calanoides acutus* untersucht. Bei den beprobten Stationen (Abbildung 8) handelte es sich zum einen um Stationen auf dem Greenwich Meridian und zum anderen um Stationen im zentralen Weddellmeer. Obwohl die Tiefe der Fänge der Überwinterungsstrategie der Copepoden angepaßt wurde, konnten von dieser Art nur wenige Organismen gefangen werden.

Tabelle 8 zeigt die Gesamtlipidgehalte (GL) und die prozentualen Anteile der Wachsester vom Gesamtlipidgehalt. Die Lipidgehalte liegen für die CV-Stadien zwischen 101 und 190 µg/Tier und für das CIV-Stadium bei 90 µg/Tier. Die prozentualen Wachsesteranteile schwanken zwischen 49 % und 84 %.

Tabelle 8: Gesamtlipidgehalt (GL)/Tier und prozentualer Anteil der Wachsester (WE) von *C. acutus*

Station	Stadium	GL [µg] /Tier	%WE vom GL
575	CV	190,2	77,4
592	CV	160,2	78,2
592	CIV	90,3	84,2
615	CV	101,1	49,3

Die Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung (Tabelle 9) zeigt für das CV-Stadium an Station 575 eine Dominanz der 16:0, 16:1, 20:1, 20:5 und 22:6 Fettsäuren und der 16:1, 20:1 und 22:1 Fettalkohole. Die Organismen an den Stationen 592 und 615 weisen sowohl für das CIV-Stadium als auch für die CV-Stadien hohe prozentuale Anteile an 16:1, 20:1, 20:5 und 22:6 Fettsäuren und 14:0, 16:0, 16:1, 20:1 und 22:1 Fettalkoholen auf. Es zeigt sich, daß die beiden langkettigen Fettalkoholkomponenten 20:1 und 22:1 an allen Stationen besonders stark vertreten sind. Sie machen zusammen bis zu 78 % der gesamten Fettalkohole aus.

Tabelle 9: Prozentuale Verteilung der Fettsäuren und Fettalkohole in *C. acutus*

Station Stadium	575 CV	592 CIV	592 CV	615 CV
Fettsäure				
14:0	8,2	3,5	5,6	6,5
15:0	1,1	-	1,1	-
16:0	5,2	7,3	-	-
16:1(n-7)	16,9	10,1	11,1	15,3
16:2(n-6)	-	1,5	1,3	2,3
16:3(n-3)	-	1,3	-	-
16:4(n-?)	-	4,4	1,9	1,1
18:0	7,8	1,6	2,6	5,3
18:1(n-9)	3,7	5,5	3,4	6,1
18:1(n-7)	-	2,3	1,4	0,8
18:2(n-6)	2,6	2,7	2,9	1,9
18:3(n-3)	-	-	-	-
18:4(n-3)	5,9	3,7	2,4	4,6
20:1(n-9)	9,1	6,7	15,5	9,4
20:4(n-6)	-	3,3	2,6	1,6
20:5(n-3)	17,3	29,1	24,9	24,2
22:1(n-11)	6,9	6,8	7,1	5,9
22:1(n-9)	2,1	4,9	4,1	3,4
22:5(n-3)	-	2,4	1,9	1,5
22:6(n-3)	13,2	11,4	10,3	10,1
Fett- alkohol				
14:0	5,5	12,1	9,1	10,1
16:0	11,3	23,6	10,5	9,2
16:1(n-7)	9,5	11,3	11,4	13,4
18:0	-	-	-	-
18:1(n-9)	-	-	-	-
20:1(n-9)	43,1	42,1	58,1	55,6
22:1(n-11)	20,1	10,9	19,5	11,7

3.1.2 *Calanus propinquus*

Für *Calanus propinquus* wurden im australen Winter die Gesamtlipidgehalte (Tabelle 10) und die Fettsäurezusammensetzungen (Tabelle 11) ermittelt. Bei den Tieren handelt es sich um weibliche Organismen und um Copepoditstadien III, IV und V von den Stationen 575, 577, 606 und 615. Die ersten beiden Stationen liegen auf dem Greenwich Meridian, Station 606 auf dem Kontinentalschelf. 615 ist die am südlichsten gelegene Station (Abbildung 8). Durch die Untersuchungen der unterschiedlichen Stadien konnten auch ontogenetische Aspekte berücksichtigt werden.

Die Gesamtlipidgehalte für die Weibchen liegen zwischen 410 und 480 µg/Tier, die der CV-Stadien zwischen 160 und 220 µg/Tier. Für die CIV-Organismen ergibt sich ein Bereich zwischen 50 und 101 µg/Tier. Das an Station 575 untersuchte Copepoditstadium III hat einen Gesamtlipidgehalt von 20 µg/Tier. *Calanus propinquus* besitzt keine Wachsester; der Anteil an Triacylglyceriden wurde nicht bestimmt.

Tabelle 10: Gesamtlipidgehalt (GL)/Tier von *C. propinquus*

Station	Stadium	GL [µg] /Tier
575	F	480,4
575	CV	220,9
575	CIV	50,1
575	CIII	20,3
577	F	410,2
577	CV	160,6
577	CIV	65,1
606	CV	215,3
606	CIV	101,2
615	F	411,3
615	CV	199,4
615	CIV	73,3

Die prozentuale Verteilung der Fettsäuren im antarktischen Winter ergibt an Station 575 für die Copepoditstadien III und IV eine Dominanz der 16:0, 20:5, 22:1(n-11), 22:1(n-9) und 22:6 Fettsäuren. Die Weibchen und CV-Stadien an dieser Station unterscheiden sich von den anderen Entwicklungsstadien im wesentlichen durch ihre sehr geringen Anteile an den beiden 22:1-Fettsäure-Isomeren. Die hochungesättigten Fettsäuren verschieben sich mit höherem Entwicklungsstadium in Richtung der 22:6 Fettsäure. Die Lipidmuster der Organismen der Stationen 577, 606 und 615 gleichen denen der CIII- und CIV-Stadien an Station 575. Allen Stationen ist gemeinsam, daß das (n-9)-Isomer der 22:1 Fettsäure stärker oder zumindest gleich stark vorhanden ist wie das (n-11)-Isomer. Fettkohole sind in den Organismen nicht nachgewiesen worden.

Tabelle 11: Prozentuale Verteilung der Fettsäuren in *C. propinquus*

Station	575	575	575	575	577	577	577	606	606	615	615
Stadium	F	CV	CIV	CHH	F	CV	CIV	CV	CIV	CV	CIV
Fettsäure											
14:0	5,3	5,6	5,5	4,5	5,6	5,6	6,2	6,6	5,6	4,2	5,1
15:0	2,2	1,1	-	1,1	1,2	1,0	1,2	1,1	1,0	1,2	1,9
16:0	21,8	17,1	25,5	17,2	14,0	14,3	16,3	15,3	16,6	15,0	18,4
16:1(n-7)	7,6	4,3	3,1	4,6	8,3	10,5	9,0	9,0	6,6	5,8	4,3
16:2(n-6)	-	-	-	-	1,0	1,6	1,0	1,6	-	-	-
16:3(n-3)	-	-	-	-	-	1,1	-	-	-	-	-
16:4(n-?)	-	-	-	-	1,3	2,3	2,6	1,5	-	-	-
18:0	5,1	2,9	4,4	3,8	1,9	1,1	2,0	1,9	2,0	2,3	2,1
18:1(n-9)	5,9	3,2	4,1	3,5	2,2	2,6	4,6	5,1	3	4,6	4,0
18:1(n-7)	1,4	1,3	-	1,6	1,1	1,1	2,0	2,0	2,6	1,0	1,0
18:2(n-6)	2,8	2,2	-	2,1	1,0	1,6	1,6	2,6	1,3	2,6	2,6
18:3(n-3)	-	1,6	-	1,3	-	-	4,0	1,0	-	1,9	-
18:4(n-3)	1,1	6,2	6,5	6,1	2,9	2,8	3,6	4,6	3,3	4,3	2,1
20:1(n-9)	9,5	2,6	-	2,6	3,1	3,9	2,1	2,0	2,5	6,7	1,9
20:4(n-6)	3,5	1,1	-	-	1,0	1,6	-	1,6	-	1,9	-
20:5(n-3)	11,6	20,1	15,4	17,6	19,3	22,1	24,0	18,0	19,0	12,1	10,8
22:1(n-11)	3,1	4,5	13,6	17,0	13,0	11,0	5,6	7,6	8,3	10,0	18,3
22:1(n-9)	2,1	5,5	10,2	12,6	14,3	12,0	6,6	9,0	9,3	22,1	16,4
22:5(n-3)	1,1	1,0	-	-	1,0	1,6	1,0	1,6	1,0	1,2	-
22:6(n-3)	15,9	24,1	13,9	11,6	10,6	9,0	12,6	14,0	19,6	7,9	10,9

3.1.3 *Metridia gerlachei*

An Station 625, die im zentralen Weddellmeer liegt, wurden die Copepoditstadien III, IV, V und weibliche *Metridia gerlachei* untersucht. An den Stationen 639 und 641 handelt es sich nicht um integrierende Vertikalfänge, sondern die Organismen wurden in unterschiedlichen Tiefen gefangen. Dadurch sollten sich Informationen über die Gesamtlipidgehalte und die Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzungen der Tiere im Winterwasser und im Tiefenwasser ergeben.

Die Gesamtlipidgehalte (Tabelle 12) zeigen für die einzelnen Entwicklungsstadien große Schwankungen, die bei den Weibchen zwischen 12 und 46 µg/Tier und bei den CV-Stadien zwischen 2 und 29 µg/Tier liegen. Das CIV-Stadium von Station 625 hat einen Lipidgehalt von 19,6 µg/Tier, das Copepoditstadium III von 1,3 µg/Tier. Die Ergebnisse von Station 644 zeigen, daß die Männchen einen geringeren Gesamtlipidgehalt besitzen als die Weibchen an der gleichen Station. Die Berechnung der Wachsesteranteile ergibt für die Weibchen der Station 615 einen Anteil von 50,9 %. An den anderen Stationen liegen die Anteile für die weiblichen Organismen in der gleichen Größenordnung. Dies gilt ebenso für die Männchen der Station 644. Die CV-Stadien der Stationen 625 und 641 liegen in ihren Werten etwas höher als die Weibchen und Männchen. Es ergeben sich hierfür Wachsesteranteile von über 60 %. Der Wachsestergehalt der CIII- und CIV-Stadien liegt unter 20 %.

Tabelle 12: Gesamtlipidgehalt (GL)/Tier und prozentualer Anteil der Wachsester (WE) für *M. gerlachei* (TW= Tiefenwasser; WW= Winterwasser, M= Männchen, F= Weibchen)

Station	Stadium	GL [µg] /Tier	%WE vom GL
615	F	39,5	50,9
625	CIII	1,3	17,9
625	CIV	19,6	17,1
625	CV	29,6	67,2
625	F	44,6	49,3
639	F (TW)	12,5	61,1
639	CV (WW)	2,4	10,9
641	F (TW)	44,6	61,1
641	CV (TW)	28,8	65,2
644	M	19,4	50,3
644	F	45,9	56,6

Die Ergebnisse der Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzungen (Tabelle 13) zeigen für die CIII- und CIV-Stadien und das CV-Stadium an Station 639 im Winterwasser hohe prozentuale Anteile der 16:0 Fettsäure. Die Dominanz der 18:1, 20:5 und 22:6 Fettsäuren ist bei allen Entwicklungsstadien ähnlich. Bei den CV-Stadien und bei den Weibchen sind die Anteile der 18:1 Fettsäure sehr viel höher als bei den anderen Entwicklungsstadien.

An Fettalkoholen enthalten alle Stadien bevorzugt die kurzkettigen Komponenten 14:0 und 16:0. Die Organismen aus dem Tiefenwasser weisen neben den üblichen, dominanten Komponenten größere prozentuale Anteile der 18:1 Fettsäure auf, während bei den Tieren aus dem Winterwasser eine Dominanz der 16:0 Fettsäure zu beobachten ist.

Tabelle 13: Prozentuale Verteilung der Fettsäuren und Fettalkohole in *M. gerlachei* (TW= Tiefenwasser; WW= Winterwasser)

Station	615	625	625	625	625	639	639	641	641	644	644
Stadium	F	CIII	CIV	CV	F	TW F	WW CV	TW F	TW CV	M	F
Fettsäure											
14:0	2,1	6,3	5,9	0,9	0,9	1,2	4,2	1,8	1,1	1,1	1,1
15:0	-	3,3	2,1	-	0,3	-	1,5	0,1	0,1	0,3	0,2
16:0	4,5	23,8	27,0	2,4	3,4	7,3	19,6	5,1	3,7	4,2	6,4
16:1(n-7)	7,0	9,5	5,5	7,8	7,9	8,5	4,3	14,5	18,1	11,8	15,6
16:2(n-6)	1,2	0,7	-	1,2	1,6	2,6	3,8	1,9	2,1	-	2,6
16:3(n-3)	-	1,4	-	0,2	0,2	2,2	1,1	0,7	0,6	29,4	0,6
16:4(n-?)	0,9	-	-	0,8	0,7	3,3	-	1,9	1,8	1,1	1,3
18:0	0,8	9,3	18,8	0,5	1,3	2,2	6,6	0,7	0,9	0,9	0,6
18:1(n-9)	22,5	19,2	16,7	33,1	30,3	29,4	7,3	19,5	16,7	14,4	17,4
18:1(n-7)	2,5	1,5	2,6	1,6	1,7	2,6	4,3	4,5	4,2	2,8	2,9
18:2(n-6)	2,1	3,2	3,5	1,7	1,7	1,0	1,3	1,9	2,2	1,4	1,6
18:3(n-3)	1,6	0,5	-	0,6	0,6	0,4	-	0,7	0,8	0,5	0,6
18:4(n-3)	5,1	1,3	1,1	6,4	4,6	3,3	1,1	4,5	4,8	3,1	2,6
20:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20:4(n-6)	1,0	-	-	0,7	0,7	-	-	0,9	0,7	0,4	0,5
20:5(n-3)	19,6	7,1	9,9	14,9	16,6	22,5	19,3	19,8	17,2	12,8	15,4
22:1(n-11)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22:5(n-3)	-	1,4	-	0,9	0,9	-	-	1,3	1,9	1,4	1,0
22:6(n-3)	29,0	11,6	6,9	26,4	26,3	13,7	25,7	20,2	22,6	13,6	29,8
Fett- alkohol											
14:0	50,9	36,6	44,9	48,9	63,3	38,7	44,0	44,7	44,5	44,8	49,1
16:0	46,1	47,5	43,3	40,5	25,3	41,1	41,0	40,9	39,9	39,0	36,7
16:1(n-7)	4,0	-	-	3,0	3,3	6,2	-	5,1	4,5	5,1	5,9
18:0	-	15,8	11,8	1,9	2,1	2,8	14,9	1,5	1,3	1,9	1,2
18:1(n-9)	-	-	-	5,7	5,9	11,4	-	7,8	9,8	9,1	7,1
20:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22:1(n-11)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

3.2 Lipidverteilung und Gesamtlipidgehalt der antarktischen Copepoden im Sommer

3.2.1 *Calanoides acutus*

Im antarktischen Sommer wurden von *Calanoides acutus* sowohl Weibchen als auch CV- und CIV-Entwicklungsstadien untersucht. Die Organismen stammen aus der Region westlich von Maud Rise, dem nördlichen Bereich des Weddellmeeres und dem Gebiet vor dem Larsen-Schelfeis. Im Weddellmeer ist das Probengebiet zur besseren Übersicht in fünf Zonen eingeteilt. Diese Zoneneinteilung mit den dazugehörigen Abkürzungen wird im folgenden für alle Copepodenarten angewendet.

1. östl. RS: östlicher Randstrom (Stationen auf dem östlichen Schelf und im Küstenstrom über dem Kontinentalhang)
2. östl. ÜZ: östliche Übergangszone (Bereich zwischen dem östlichen Randstrom und dem Zentrum des Weddellmeeres)
3. Zentrum: Zentrum des Weddellmeeres
4. westl. ÜZ: westliche Übergangszone (Bereich zwischen dem westlichen Randstrom und dem Zentrum des Weddellmeeres)
5. westl. RS: westlicher Randstrom (Stationen auf dem westlichen Schelf und am Kontinentalhang)

Die Gesamtlipidgehalte der Weibchen (Tabelle 14) liegen zwischen 64 und 395 $\mu\text{g}/\text{Tier}$. Die maximalen Werte sind an den Stationen 54, 80 und 84, die minimalen Werte an den Stationen 31 und 33 zu finden. Die Wachsesteranteile liegen zwischen 61 und 91 % des Gesamtlipidgehalts. Für die Copepoditstadien V ergibt sich bezüglich der Gesamtlipidgehalte eine große Variabilität. Sie liegen zwischen 5,1 und 106,7 $\mu\text{g}/\text{Tier}$. An Station 28 sinkt der Lipidgehalt sogar auf 1,9 $\mu\text{g}/\text{Tier}$. Die Schwankungen in den Lipidgehalten finden sich in den Wachsesteranteilen der Organismen mit Werten zwischen 14,4 und 80,7 % wieder. Die beiden CIV- Stadien der Schelfstationen 11 und 13 haben einen Gesamtlipidgehalt von 9,9 bzw. 24,4 $\mu\text{g}/\text{Tier}$, ihre Wachsesteranteile liegen bei 49,7 bzw. 79,8 %.

Tabelle 14: Gesamtlipidgehalt (GL)/Tier und prozentualer Anteil der Wachsester (WE) für *C. acutus*

Station	Zone	Stadium	GL [μ g] /Tier	%WE vom GL
11	östl. RS	F	183,1	86,1
31	östl. ÜZ	F	64,3	68,9
33	östl. ÜZ	F	123,6	87,9
47	Zentrum	F	131,1	82,9
54	westl. ÜZ	F	237,0	91,0
57	westl. ÜZ	F	161,6	60,9
80	westl. RS	F	394,4	77,3
84	westl. RS	F	325,3	75,9
10	Maud Rise	CV	5,1	42,7
11	östl. RS	CV	27,3	58,3
13	östl. RS	CV	78,2	79,7
15	östl. RS	CV	47,6	80,7
19	östl. RS	CV	46,2	77,3
21	östl. ÜZ	CV	62,1	77,4
25	östl. ÜZ	CV	15,7	66,5
28	östl. ÜZ	CV	1,9	36,5
31	östl. ÜZ	CV	6,5	40,7
33	östl. ÜZ	CV	4,8	14,5
47	Zentrum	CV	78,1	41,1
54	westl. ÜZ	CV	71,9	76,9
57	westl. ÜZ	CV	106,7	77,3
11	östl. RS	CIV	9,9	49,7
13	östl. RS	CIV	24,4	79,8

Die Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung (Tabelle 15, 16) zeigt für alle Weibchen große prozentuale Anteile der Fettsäuren 16:1, 18:1, 20:1, 20:5 und 22:6 sowie der Fettalkohole 20:1 und 22:1. Die einzige Ausnahme bilden die Weibchen der Station 11; diese Organismen besitzen keine 22:6 Fettsäure. An den Stationen 11, 47, 80 und 84 ist zusätzlich die 18:4 Fettsäure dominant. Die Ergebnisse der Copepoditstadien IV und V (Tabelle XX) zeigen, daß bei den meisten Organismen die 14:0, 18:1, 20:1, 20:5, 22:1 und 22:6 Fettsäuren und die langkettigen Fettalkohole 20:1 und 22:1 dominieren. Eine Ausnahme bilden die CV-Stadien der Stationen 10 und 28. Die langkettigen Fettsäuren 20:1 und 22:1 und die hochungesättigte 22:6 Fettsäure sind hier gar nicht oder nur in geringen Mengen vorhanden. Das CV-Stadium der Station 28 hat in seinem Lipidmuster fast ausschließlich gesättigte Komponenten in hohen prozentualen Anteilen.

Tabelle 15: Prozentuale Verteilung der Fettsäuren und Fettalkohole in *C. acutus* (F) auf der Expedition ANT X/7

Station	11	31	33	47	54	57	80	84
	östl. RS	östl. ÜZ		Zentrum	westl. ÜZ		westl. RS	
Fettsäure								
14:0	6,4	6,9	7,0	6,2	7,9	6,3	2,6	2,7
15:0	0,1	0,2	-	-	-	-	-	-
16:0	5,3	5,7	4,6	3,7	4,2	3,7	2,7	2,7
16:1(n-7)	6,3	9,1	10,3	7,0	7,5	5,6	4,6	5,1
16:2(n-6)	0,6	0,5	0,1	0,3	0,4	0,2	0,4	0,4
16:3(n-3)	0,2	0,1	0,2	0,1	0,1	-	0,2	0,2
16:4(n-?)	-	-	-	-	0,1	-	2,2	2,2
18:0	0,9	0,5	0,6	0,4	0,3	0,3	0,3	0,4
18:1(n-9)	7,6	6,7	6,8	7,8	8,6	7,3	3,9	4,0
18:1(n-7)	0,9	1,2	1,5	0,9	1,5	1,2	0,8	0,8
18:2(n-6)	2,5	2,3	2,4	2,5	2,5	2,3	1,2	1,3
18:3(n-3)	1,1	0,7	0,8	1,1	1,3	1,0	0,8	0,8
18:4(n-3)	11,2	1,9	3,4	12,4	7,9	4,8	16,6	17,9
20:1(n-9)	28,7	22,5	30,5	25,5	7,9	26,8	20,8	18,7
20:4(n-6)	2,5	1,9	2,2	2,5	3,3	2,3	3,1	3,2
20:5(n-3)	8,8	13,4	7,1	9,1	12,6	11,2	17,0	17,6
22:1(n-11)	12,8	8,6	12,1	8,0	16,4	12,8	7,5	6,4
22:1(n-9)	3,8	4,5	4,9	3,5	6,0	5,6	2,8	2,5
22:5(n-3)	0,4	0,9	-	-	0,2	-	0,9	1,0
22:6(n-3)	-	12,5	5,5	8,4	10,5	7,9	10,8	11,3
Fettalkohol								
14:0	8,3	8,8	8,3	10,2	5,7	8,3	8,4	9,6
16:0	7,5	10,1	8,4	8,2	5,5	7,8	7,6	8,1
16:1(n-7)	2,1	2,4	2,8	2,3	1,0	1,3	2,1	2,4
18:0	-	-	-	-	-	-	-	-
18:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	-
20:1(n-9)	55,0	52,4	57,6	56,7	64,2	48,2	60,0	58,6
22:1(n-11)	27,1	26,3	22,9	22,6	23,3	34,1	21,7	21,1

Tabelle 16: Prozentuale Verteilung der Fettsäuren und Fettalkohole in *C. acutus* (CV, CIV)

Station	10	11	11	13	13	15	19	21	25	28	31	33	47	54	57	
	Maud Rise	östl. RS						östl. ÜZ						Zentrum	westl. ÜZ	
Stadium	CV	CV	CIV	CV	CIV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV	CV
Fettsäure																
14:0	10,7	6,5	17,1	6,7	6,6	7,0	6,2	7,3	9,5	19,7	7,4	6,0	4,3	4,5	7,1	-
15:0	0,4	-	0,7	-	0,2	0,1	0,1	0,2	0,3	1,8	0,4	0,3	-	-	-	-
16:0	28,5	7,9	6,3	5,2	4,2	4,9	4,8	5,3	11,4	54,9	16,5	14,2	3,5	4,0	4,3	-
16:1(n-7)	6,7	6,7	5,8	5,4	5,0	5,1	4,5	9,0	7,4	1,4	8,0	3,9	3,8	5,3	5,3	-
16:2(n-6)	0,9	0,6	-	0,5	0,6	0,4	0,4	0,4	-	0,9	0,3	0,2	0,3	0,3	0,3	-
16:3(n-3)	-	0,4	-	-	0,2	0,1	0,2	-	-	0,7	-	-	0,1	0,1	-	-
16:4(n-?)	-	6,3	-	-	0,8	-	0,6	-	-	-	-	-	0,7	0,2	0,1	-
18:0	10,6	1,1	2,7	0,4	1,0	0,7	0,5	0,8	4,2	12,6	1,9	2,1	0,8	0,6	0,4	-
18:1(n-9)	13,1	10,6	5,4	5,3	5,0	6,3	5,7	6,4	6,1	1,0	5,2	5,0	6,7	7,7	8,2	-
18:1(n-7)	2,0	1,3	2,4	1,2	1,7	1,0	1,0	1,1	0,8	-	1,8	1,2	0,7	1,3	1,0	-
18:2(n-6)	3,3	1,5	1,2	1,6	1,6	2,0	2,0	2,3	2,3	-	1,9	1,5	2,2	2,7	2,7	-
18:3(n-3)	0,6	1,0	0,9	0,9	1,4	1,1	1,2	0,7	-	-	-	0,4	1,0	1,1	1,3	-
18:4(n-3)	2,3	12,8	14,5	5,9	14,4	8,1	7,6	2,0	1,8	-	-	1,2	18,3	7,9	7,0	-
20:1(n-9)	-	15,8	10,5	29,6	22,1	28,2	25,1	26,9	18,3	-	6,4	3,9	19,2	23,9	26,4	-
20:4(n-6)	0,4	2,2	2,6	1,9	1,5	2,1	2,3	1,8	2,0	-	1,1	0,8	3,3	2,8	2,5	-
20:5(n-3)	16,9	15,0	12,8	6,1	13,1	7,6	8,7	12,0	10,6	-	18,9	19,8	9,7	12,2	11,3	-
22:1(n-11)	2,6	8,3	5,8	13,0	10,5	10,2	11,5	10,5	12,0	1,1	4,8	2,2	9,9	9,2	9,2	-
22:1(n-9)	1,0	1,9	1,3	4,5	3,5	4,1	3,1	4,8	2,5	-	0,9	1,3	2,9	3,5	3,3	-
22:5(n-3)	-	0,4	-	-	0,5	0,7	0,4	0,4	-	5,9	-	-	1,4	0,6	0,3	-
22:6(n-3)	-	-	10,1	11,8	6,3	10,3	14,0	8,2	10,9	-	24,6	36,1	11,5	12,1	9,2	-
Fettalkohol																
14:0	19,3	19,3	20,8	6,1	7,9	7,5	7,7	7,6	19,0	21,4	11,1	16,7	32,6	7,9	8,3	-
16:0	17,1	-	17,5	5,8	6,7	6,9	6,8	7,0	9,1	23,3	11,8	21,9	24,6	7,9	7,5	-
16:1(n-7)	1,8	4,9	-	1,1	1,1	1,4	1,2	1,8	1,2	-	2,3	-	4,1	1,7	1,1	-
18:0	8,1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18:1(n-9)	4,0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20:1(n-9)	30,8	53,6	48,7	59,8	55,8	62,2	58,4	55,2	43,8	-	36,8	46,8	0,9	61,0	55,9	-
22:1(n-11)	18,9	22,3	13,0	27,1	28,5	22,0	25,9	28,4	26,9	55,2	38,0	14,6	37,8	21,5	27,2	-

43

Ergebnisse

In Abbildung 14 ist eine artenspezifische Speicherfettsäure (20:1) und eine Membranfettsäure (22:6) jeweils in den prozentualen Anteilen vom Gesamtlipidgehalt dargestellt. Es zeigt sich, daß die beiden Fettsäuren ein über den Schnitt gegenläufiges Verhalten aufweisen. Die Korrelation zwischen beiden Fettsäuren ist jedoch nicht signifikant.

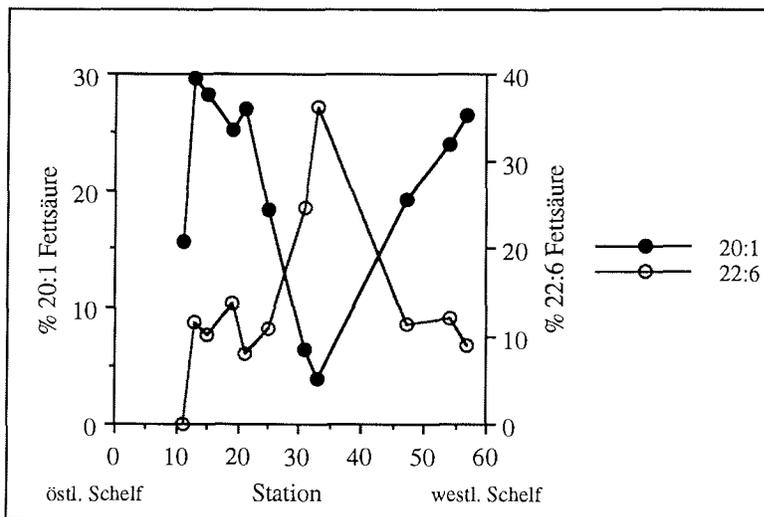


Abbildung 14: Verteilung der artspezifischen Speicherfettsäure und einer Membranfettsäure in % vom Gesamtlipidgehalt für *C. acutus* (CV)

3.2.2 *Calanus propinquus*

Im Sommer (ANT X/7) wurden Weibchen und Copepoditstadien V der Art *Calanus propinquus* gefangen. Die Gesamtlipidgehalte (Tabelle 17) zeigen Werte zwischen 21 und 196 $\mu\text{g}/\text{Tier}$ für die Weibchen und 53 bzw. 54 $\mu\text{g}/\text{Tier}$ für die CV-Stadien. Die geringsten Gehalte sind an den Stationen 21 und 59 zu finden, die maximalen Werte sind an den Stationen gemessen worden, die im östlichen Küstenstrom und westlichen Randstrom liegen. Für den zentralen Weddellmeerbereich ergeben sich Gesamtlipidgehalte zwischen 20 und 40 $\mu\text{g}/\text{Tier}$.

Tabelle 17: Gesamtlipidgehalt (GL)/Tier für *C. propinquus*

Station	Zone	Stadium	GL [μg] /Tier
10	Maud Rise	F	78,1
13	östl. RS	F	69,6
15	östl. RS	F	87,4
19	östl. RS	F	64,8
21	östl. ÜZ	F	20,8
25	östl. ÜZ	F	44,4
28	östl. ÜZ	F	26,6
31	östl. ÜZ	F	28,1
33	östl. ÜZ	F	31,0
36	Zentrum	F	38,3
38	Zentrum	F	41,7
41	Zentrum	F	33,7
44	Zentrum	F	20,9
54	westl. ÜZ	F	25,1
57	westl. ÜZ	F	26,6
59	westl. ÜZ	F	19,1
68	westl. RS	F	64,1
80	westl. RS	F	195,9
11	östl. RS	CV	54,4
15	östl. RS	CV	52,6

Tabelle 18 zeigt die prozentuale Fettsäurezusammensetzung von *Calanus propinquus* Weibchen und CV-Stadien im antarktischen Sommer. Es ist für fast alle Individuen eine Dominanz der 16:0, 20:5, 22:1(n-11), 22:1(n-9) und 22:6 Fettsäuren zu erkennen. Eine Ausnahme bilden lediglich die Stationen 21, 31 und 38 bis 59 bezüglich ihrer geringeren Gehalte an 22:1(n-11)- und 22:1(n-9)-Isomeren. Hierbei handelt es sich um die gleichen Stationen, die sich auch durch geringe Gesamtlipidgehalte auszeichnen. In fast allen Fällen ist das (n-9)-Isomer in höheren oder zumindest nahezu gleichen prozentualen Anteilen vorhanden wie das (n-11)-Isomer.

Tabelle 18: Prozentuale Verteilung der Fettsäuren in *C. propinquus* (F, CV)

Station	10	11	13	15	19	21	25	28	31	33	36	38	41	44	54	57	59	68	80	
	Maud Rise	östl. RS				östl. ÜZ					Zentrum				westl. ÜZ		westl. RS			
Stadium	F	CV	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F	
Fettsäure																				
14:0	4,2	2,8	3,4	3,2	3,3	3,2	3,1	2,8	3,2	4,1	4,1	4,2	4,2	3,7	3,5	4,2	5,1	3,2	2,8	
15:0	1,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	-	-	
16:0	13,1	9,1	11,2	12,1	10,6	16,1	11,2	13,1	11,1	12,2	12,2	14,3	15,1	18,1	16,1	16,6	22,2	16,2	14,2	
16:1(n-7)	3,3	3,2	3,1	3,2	5,1	3,1	2,1	2,2	1,8	2,2	2,1	6,1	2,7	3,1	3,2	3,2	4,3	5,1	4,1	
16:2(n-6)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	-	-	-	-	-	-	-	
16:3(n-3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
16:4(n-?)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	
18:0	2,4	1,4	1,3	1,3	1,3	2,2	1,1	2,3	2,3	1,1	1,4	1,1	1,1	1,2	2,4	2,1	1,8	2,1	1,1	
18:1(n-9)	3,6	2,6	2,1	1,6	2,1	2,3	1,9	2,1	3,5	3,2	3,4	7,6	4,3	4,2	3,3	3,2	3,7	3,3	2,1	
18:1(n-7)	1,4	1,2	1,3	1,1	1,3	2,1	1,1	1,1	1,1	1,2	1,3	1,1	1,1	1,2	2,1	2,3	2,1	2,1	1,1	
18:2(n-6)	1,3	1,1	1,1	1,1	1,6	1,2	1,3	1,2	2,3	2,2	2,1	1,6	2,1	2,2	1,2	1,9	2,1	1,1	1,3	
18:3(n-3)	-	-	1,2	1,3	-	1,3	-	-	1,1	1,1	1,3	1,2	1,1	1,2	-	1,1	1,3	1,2	1,4	
18:4(n-3)	3,2	3,3	2,4	3,4	1,3	1,1	1,2	1,3	1,4	2,6	2,4	2,1	2,1	2,3	1,2	1,8	1,2	2,3	2,9	
20:1(n-9)	3,1	5,4	3,3	2,6	2,1	1,2	2,6	1,2	1,4	2,0	1,2	2,2	1,2	1,3	1,2	1,2	1,3	2,7	5,1	
20:4(n-6)	-	3,9	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	1,4	-	1,2	1,1	1,1	1,0	
20:5(n-3)	10,1	7,2	11,9	8,2	13,2	23,1	10,6	16,2	22,2	17,1	19,1	18,1	22,7	27,1	23,3	21,8	33,9	15,1	11,3	
22:1(n-11)	15,3	18,4	16,6	27,5	20,2	4,3	29,2	10,1	1,1	11,1	5,3	4,2	2,7	1,2	1,1	1,3	-	18,7	22,9	
22:1(n-9)	16,1	15,2	21,1	16,4	15,1	4,1	15,1	9,6	2,3	10,9	6,3	4,6	3,2	1,1	2,3	1,7	1,2	11,1	19,5	
22:5(n-3)	1,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	
22:6(n-3)	22,3	26,3	20,0	17,0	23,1	34,3	20,2	36,1	46,2	31,1	39,1	31,7	36,2	30,8	38,8	37,2	19,2	15,1	8,5	

46

Ergebnisse

In Abbildung 15 ist wie für *Calanoides acutus* die Summe der artenspezifischen Speicherfettsäure-Isomere (22:1) und einer Membranfettsäure (22:6) jeweils in den prozentualen Anteilen vom Gesamtlipidgehalt dargestellt. Die beiden ausgewählten Fettsäuren weisen ein über den Schnitt gegenläufiges Verhalten auf. Die Korrelation der beiden Fettsäuren ist im Gegensatz zu *C. acutus* signifikant

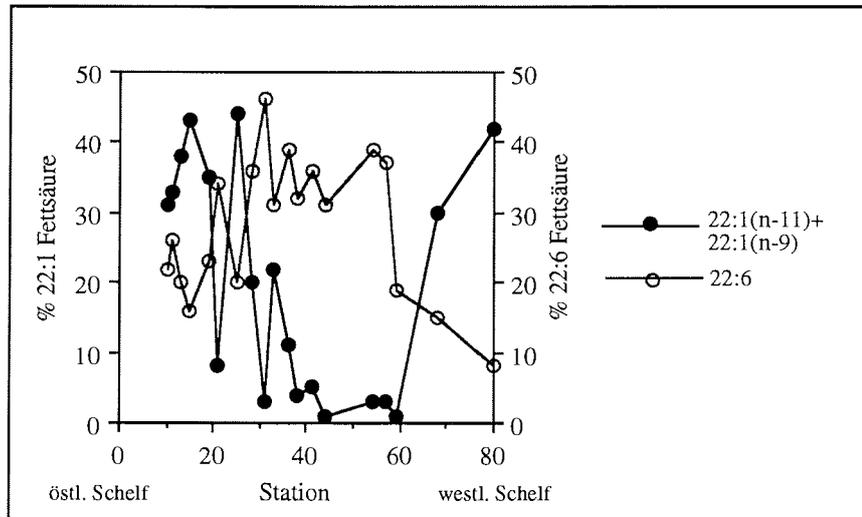


Abbildung 15: Verteilung der artspezifischen Speicherfettsäure und einer Membranfettsäure in % vom Gesamtlipidgehalt für *C. propinquus* (F)

3.2.3 *Metridia gerlachei*

In antarktischen Sommer wurden nur weibliche Organismen von *Metridia gerlachei* untersucht. Die Gesamtlipidgehalte (Tabelle 19) liegen zwischen 3 und 22 µg/Tier. Mit Ausnahme der Stationen 21, 25 und 28, an denen sich die Weibchen durch geringe Werte auszeichnen, liegen die Lipidgehalte aller Weibchen um einen Mittelwert von 16 µg/Tier mit einer maximalen Abweichung von 6 µg/Tier. Die Wachsesteranteile liegen an Station 13 und 84 unter 5 %. An Station 25 weisen die Weibchen maximale Wachsesteranteile von 88 % auf. Die Tiere der übrigen Stationen haben Wachsestergehalte, die im Mittel bei 40±13 % liegen.

Tabelle 19: Gesamtlipidgehalt (GL)/Tier und prozentualer Anteil der Wachsester (WE) für *M. gerlachei*

Station	Zone	Stadium	GL [µg] /Tier	%WE vom GL
11	östl. RS	F	15,2	15,2
13	östl. RS	F	8,9	1,8
15	östl. RS	F	17,1	56,2
19	östl. RS	F	16,4	63,9
21	östl. ÜZ	F	7,6	41,9
25	östl. ÜZ	F	8,6	87,8
28	östl. ÜZ	F	3,0	45,3
31	östl. ÜZ	F	14,9	42,9
33	östl. ÜZ	F	13,2	57,2
36	Zentrum	F	20,6	35,3
38	Zentrum	F	22,1	45,9
41	Zentrum	F	19,3	26,9
44	Zentrum	F	17,4	38,8
51	westl. ÜZ	F	16,4	40,3
54	westl. ÜZ	F	18,1	48,7
57	westl. ÜZ	F	14,3	43,1
59	westl. RS	F	14,3	30,3
68	westl. RS	F	13,9	24,1
73	westl. RS	F	11,8	43,8
76	westl. RS	F	16,7	22,3
80	westl. RS	F	12,3	26,3
84	westl. RS	F	11,6	3,3

Die Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzungen sind in Tabelle 20 zusammengefaßt. Die Daten lassen für alle Weibchen eine Dominanz der 16:0 (teilweise auch 16:1), 18:1, 20:5 und 22:6 Fettsäuren sowie der kurzkettigen Fettalkohole 14:0 und 16:0 erkennen. Die einzigen Stationen, an denen sich die Tiere durch geringere prozentuale Anteile der 18:1 Fettsäure auszeichnen, sind die Stationen 13 und 84. Hier besitzen die Tiere auch nur sehr geringe Gesamtlipidgehalte.

Tabelle 20: Prozentuale Verteilung der Fettsäuren und Fettalkohole in *M. gerlachei* (F)

Station	10	11	13	15	19	21	25	28	31	33	36	41	44	51	54	57	59	68	73	76	80	84
	Maud Rise	östl. RS			östl. ÜZ						Zentrum			westl. ÜZ			westl. RS					
Fettsäure																						
14:0	9,1	5,0	6,0	3,6	2,0	5,0	4,3	3,0	2,0	3,0	2,2	4,0	3,0	3,0	1,1	3,5	3,0	2,7	4,0	3,0	1,8	4,2
15:0	-	-	-	-	-	1,0	1,0	1,0	-	1,0	-	-	1,0	5,0	-	-	-	-	1,0	-	-	1,0
16:0	14,0	14,0	20,1	11,0	8,0	21,1	17,0	12,0	6,4	11,0	8,0	12,0	11,6	22,0	7,0	11,0	13,0	13,2	16,0	13,0	13,0	17,2
16:1(n-7)	5,2	3,1	2,0	6,0	8,0	3,0	6,0	4,0	4,0	7,0	4,0	3,0	4,0	4,0	7,0	4,0	4,0	4,0	5,0	6,0	5,0	3,0
16:2(n-6)	1,8	1,0	-	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	-	1,0	-	1,0	1,0	-	1,0	1,0	2,0	1,0	-
16:3(n-3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0	-	-	-	-	1,0	-	-
16:4(n-?)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2,0	-	-	-	-	-	1,0	1,0
18:0	2,1	1,0	2,0	1,0	1,0	5,0	5,0	6,0	2,0	1,0	2,0	2,0	2,0	3,0	2,0	3,0	2,0	2,0	4,0	2,0	2,0	2,2
18:1(n-9)	24,9	17,0	7,0	29,0	37,0	18,0	29,0	21,0	32,3	39,0	31,0	20,0	24,0	18,0	31,0	23,0	19,0	14,0	8,0	12,0	16,0	5,0
18:1(n-7)	0,4	1,0	2,3	1,0	1,2	1,0	1,0	1,1	0,9	1,0	0,7	1,1	1,0	2,0	2,2	1,0	1,0	350	5,0	6,0	3,0	4,0
18:2(n-6)	2,1	2,0	2,0	1,0	1,0	2,0	2,0	1,0	1,0	2,0	2,0	2,0	2,0	2,0	1,5	2,0	2,2	1,0	1,0	1,0	2,0	1,9
18:3(n-3)	1,8	1,0	1,0	1,0	-	1,0	-	-	-	1,0	-	1,6	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	-	1,0	0,3
18:4(n-3)	3,1	5,0	5,0	4,0	4,0	2,0	2,5	1,0	3,1	2,2	3,0	3,1	3,0	2,0	4,1	3,0	350	3,0	3,0	3,0	3,0	2,0
20:1(n-9)	1,6	2,0	2,0	1,0	2,0	2,5	1,0	1,0	2,0	2,0	2,0	2,0	1,0	2,0	2,1	2,0	2,0	2,0	1,0	2,0	1,0	1,4
20:4(n-?)	1,8	-	1,2	-	1,0	-	-	-	-	1,0	-	1,0	-	-	1,0	1,8	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0	1,0
20:5(n-3)	13,4	18,0	22,0	14,0	15,0	16,0	10,0	14,0	13,0	15,0	15,0	17,0	16,0	13,9	14,0	15,0	19,0	22,0	19,0	21,0	23,0	22,1
22:1(n-11)	-	-	1,0	-	-	-	-	-	-	-	1,0	-	-	-	-	-	1,0	1,0	1,0	1,0	-	-
22:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22:5(n-3)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1,0	-	0,7	0,3	1,0	1,1	-	1,0	0,5	1,0	2,0	1,0	0,7
22:6(n-3)	23,1	28,0	27,1	25,0	18,0	23,6	23,0	35,0	33,2	10,2	30,4	31,0	30,5	21,4	25,0	31,2	26,0	29,1	26,0	23,1	25,5	33,2
Fettalkohol																						
14:0	58,2	59,5	71,0	70,7	68,4	64,9	62,1	63,0	68,0	72,1	69,0	61,5	56,1	47,0	61,8	66,8	63,7	55,1	56,0	49,2	56,8	-
16:0	35,3	34,0	27,6	26,0	28,1	35,1	37,9	27,7	32,0	24,6	31,0	36,3	35,0	25,0	26,1	26,2	27,0	38,0	44,0	46,2	34,1	100,0
16:1(n-7)	6,5	6,5	-	3,5	3,5	-	-	-	-	3,3	-	2,2	8,9	28,0	3,1	7,0	9,3	6,9	-	4,6	9,1	-
18:0	-	-	-	-	-	-	-	9,3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22:1(n-11)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Auch für *Metridia gerlachei* ergibt sich für die Speicherfettsäure 18:1 und die Membranfettsäure 22:6 über den gesamten Schnitt ein nahezu gegenläufiges Auftreten (Abbildung 16). Es ist jedoch keine signifikante Korrelation zwischen der 18:1 und 22:6 Fettsäure festzustellen.

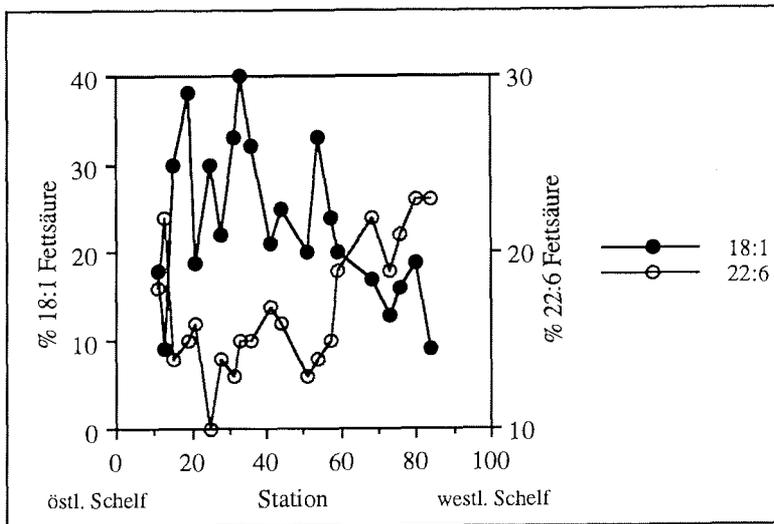


Abbildung 16: Verteilung der artspezifischen Speicherfettsäure und einer Membranfettsäure in % vom Gesamtlipidgehalt für *M. gerlachei* (F)

3.2.4 *Euchaeta antarctica*

An einigen Stationen auf der Expedition ANT X/7 wurden CV-Stadien und Weibchen von *Euchaeta antarctica* untersucht. Die Werte für die Gesamtlipidgehalte (Tabelle 21) liegen für die Weibchen an Station 11, die sich im östlichen Küstenstrom befindet, bei 460 µg/Tier, die Gehalte an den beiden Stationen 47 und 51 im zentralen Weddellmeerbereich um 400 µg/Tier. Zu einer Zunahme der Gesamtlipidgehalte kommt es in dem Bereich, der den Übergang zwischen dem Zentrum der Weddellmeeres und dem westlichen Kontinentalschelf bildet. Hier betragen die Werte 2900 bzw. 604 µg/Tier. Diese Tendenzen finden sich auch bei den CV-Stadien. Die Gesamtlipidgehalte liegen an Station 51 bei 230 µg/Tier und an den Stationen 54 und 57 um 1000 µg/Tier. Die Wachsesteranteile liegen bei den Weibchen und bei den CV-Stadien zwischen 59 und 77 %. Sie haben etwas niedrigere Werte an der Station, die sich durch maximale Gesamtlipidgehalte auszeichnen. Die Copepoditstadien V haben Wachsestergehalte zwischen 60 und 70 %.

Tabelle 21: Gesamtlipidgehalt (GL) /Tier und prozentualer Anteil der Wachsester (WE) für *E. antarctica*

Station	Zone	Stadium	GL [µg] /Tier	%WE vom GL
11	östl. RS	F	459,3	76,6
47	Zentrum	F	379,1	68,2
51	westl. ÜZ	F	497,3	59,8
54	westl. ÜZ	F	2894,0	58,6
57	westl. ÜZ	F	604,1	60,6
51	westl. ÜZ	CV	230,1	67,7
54	westl. ÜZ	CV	1282,2	68,1
57	westl. ÜZ	CV	858,3	59,9

Die Lipidmuster (Tabelle 22) zeigen für alle Organismen hohe prozentuale Anteile der 16:1, 18:1(n-9), 20:1, 20:5 und 22:6 Fettsäuren und der Fettalkohole 14:0, 16:0. An den Stationen im zentralen Weddellmeer ist zudem der langkettige Fettalkohol 20:1 mit über 10 % vorhanden. Es zeigt sich, daß die Variabilität in den Fettsäuren und Fettalkoholen sehr gering ist. Die 18:1(n-9) Fettsäure beispielsweise hat einen Mittelwert von 38 % mit einer Abweichung von nur ± 5 %.

Tabelle 22: Prozentuale Verteilung der Fettsäuren und Fettalkohole in *E. antarctica*

Station	11	47	47	51	51	54	54	57
	östl.RS	westl. ÜZ						
Stadium	F	F	CV	F	CV	F	CV	F
Fettsäure								
14:0	0,8	1,5	0,5	0,6	0,4	0,8	0,3	0,9
15:0	-	-	-	-	-	-	0,4	-
16:0	1,8	2,2	0,7	1,0	1,0	1,9	2,0	1,7
16:1(n-7)	24,2	21,2	22,9	21,2	23,0	18,6	21,1	18,4
16:2(n-6)	1,3	0,7	1,0	0,5	0,8	0,5	0,6	0,5
16:3(n-3)	0,7	0,5	0,6	0,4	0,6	0,4	0,5	0,4
16:4(n-2)	0,6	0,4	-	-	-	0,3	1,2	0,5
18:0	0,7	0,3	0,5	0,1	0,6	0,4	1,6	0,6
18:1(n-9)	35,3	34,1	43,2	37,0	43,7	33,6	45,4	33,4
18:1(n-7)	1,9	1,4	1,4	1,2	1,1	1,2	1,8	1,0
18:2(n-6)	1,9	2,4	1,7	2,1	1,7	1,9	1,3	2,1
18:3(n-3)	0,7	0,8	0,5	0,8	0,5	0,9	0,4	0,8
18:4(n-3)	2,7	4,1	2,2	5,0	2,0	6,0	2,4	4,4
20:1(n-9)	5,6	11,6	5,0	10,2	6,4	8,9	2,1	12,7
20:4(n-6)	0,7	1,0	0,7	0,8	0,5	1,0	0,1	1,1
20:5(n-3)	11,4	6,1	6,4	5,4	5,8	6,8	6,6	6,2
22:1(n-11)	2,6	2,7	0,8	2,9	1,3	3,0	0,2	4,0
22:1(n-9)	0,2	0,4	-	0,1	0,2	0,7	-	0,7
22:5(n-3)	0,4	0,3	0,4	0,2	0,7	0,3	0,3	0,2
22:6(n-3)	6,4	8,2	11,5	10,4	9,4	12,9	11,7	10,4
Fett-alkohol								
14:0	47,0	36,1	45,1	31,4	36,5	30,6	34,7	29,4
16:0	33,9	30,4	34,9	31,4	39,8	34,4	52,8	27,6
16:1(n-7)	2,8	4,3	5,1	4,1	7,0	5,4	8,1	3,8
18:0	-	-	-	-	-	-	-	-
18:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	-
20:1(n-9)	7,0	16,0	10,5	16,9	11,8	16,7	3,1	20,5
22:1(n-11)	8,3	12,2	4,5	16,3	4,9	13,0	1,3	18,8

3.2.5 *Rhincalanus gigas*

Im antarktischen Sommer wurden die Gesamtlipidgehalte und Fettsäure- bzw. Fettalkoholzusammensetzungen von *Rhincalanus gigas* untersucht. Hierbei handelt es sich um Weibchen und Copepoditstadien V. Die Gesamtlipid- und Wachsestergehalte sind in Tabelle 23 zusammengestellt. Die Lipidgehalte der Weibchen liegen zwischen 97 und 972 $\mu\text{g}/\text{Tier}$ und für die CV-Stadien zwischen 68 und 255 $\mu\text{g}/\text{Tier}$. Der maximale Wert ist für die weiblichen Organismen an Station 54 und der minimale an Station 28 zu finden. Für die CV-Stadien liegen die niedrigsten Gesamtlipidgehalte an den Stationen im östlichen und westlichen Küstenstrom. Die Lipidgehalte der Tiere an allen anderen Stationen schwanken um 200 $\mu\text{g}/\text{Tier}$. Die Wachsesteranteile liegen für die Weibchen um einen Mittelwert von 68 % mit nur geringen Abweichungen. Die prozentualen Anteile der Wachsester in den CV-Stadien sind höher als in den Weibchen. Sie liegen im Mittel bei 76%. Die Ausnahme bilden die Tiere an Station 84; hier machen die Wachsester nur 9 % des Lipidgehalts aus.

Tabelle 23: Gesamtlipidgehalt (GL)/Tier und prozentualer Anteil der Wachsester (WE) für *R. gigas*

Station	Zone	Stadium	GL [μg] /Tier	%WE vom GL
28	östl. ÜZ	F	97,2	72,2
31	östl. ÜZ	F	112,3	70,5
33	östl. ÜZ	F	147,0	63,1
47	Zentrum	F	203,8	72,5
54	westl. ÜZ	F	972,1	76,6
68	westl. RS	F	468,6	75,9
80	westl. RS	F	200,4	61,3
84	westl. RS	F	269,3	53,9
11	östl. RS	CV	68,1	76,7
28	östl. ÜZ	CV	181,2	72,9
31	östl. ÜZ	CV	130,8	71,6
33	östl. ÜZ	CV	131,7	84,8
47	Zentrum	CV	216,0	75,6
54	westl. ÜZ	CV	255,3	71,4
84	westl. RS	CV	11,2	8,7

In Tabelle 24 sind die Fettsäure- und Fettalkoholmuster von *Rhincalanus gigas* Weibchen und CV-Stadien zusammengefaßt. Es ergibt sich sowohl für die Weibchen als auch für die CV-Stadien eine Dominanz der Fettsäuren 16:1, 18:1, 18:4, 20:5 und 22:6 und der kurzkettigen Fettalkohole 14:0 und 16:0. Die Schwankungen der Fettsäure- und Fettalkoholanteile sind für die Organismen aller Stationen sehr gering.

Tabelle 24: Prozentuale Verteilung der Fettsäuren und Fettalkohole in *R. gigas*

Station	11	28	28	31	31	33	33	47	47	54	54	68	80	84	84
	östl. RS		östl. ÜZ				Zentrum		westl. ÜZ		westl. RS				
Stadium	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	CV	F	F	F	CV	F
Fettsäure															
14:0	1,5	0,6	1,0	0,8	1,3	1,3	1,0	0,6	1,9	0,4	0,4	0,6	0,6	3,5	0,5
15:0	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16:0	6,9	3,2	5,4	3,8	6,4	5,8	5,0	3,0	4,2	2,5	3,3	2,8	3,4	21,4	2,7
16:1(n-7)	12,9	10,2	13,8	11,4	13,9	5,5	12,9	12,8	10,2	0,1	10,1	16,8	10,2	5,0	9,5
16:2(n-6)	3,6	1,8	3,1	2,3	2,7	1,3	2,5	1,7	1,6	1,4	1,5	3,3	2,4	1,2	2,7
16:3(n-3)	0,7	0,3	0,4	0,5	-	-	0,3	0,3	0,2	0,2	0,2	0,9	0,5	-	0,6
16:4(n-2)	-	1,6	1,4	-	0,9	1,0	-	0,8	0,7	0,6	0,8	1,4	2,5	0,6	1,8
18:0	2,5	0,4	0,1	0,3	0,2	2,2	1,3	0,4	0,4	0,3	0,4	0,4	0,5	4,8	0,3
18:1(n-9)	29,2	24,5	21,2	23,9	21,9	24,4	21,2	30,6	23,1	26,6	24,9	25,6	17,3	12,1	15,2
18:1(n-7)	2,6	3,2	2,6	3,0	2,5	3,1	3,2	1,4	2,0	1,2	2,5	2,0	2,8	5,3	2,3
18:2(n-6)	2,4	2,9	3,5	3,0	3,1	3,6	3,3	3,8	2,9	2,3	2,7	1,7	2,0	1,1	1,3
18:3(n-3)	0,4	1,1	1,0	1,0	0,8	1,5	0,9	1,2	1,0	1,2	1,2	0,9	1,0	-	0,8
18:4(n-3)	4,1	17,3	12,2	13,2	9,3	23,4	12,5	16,9	15,9	23,3	19,6	14,2	17,5	1,3	14,5
20:1(n-9)	0,5	1,1	-	0,7	1,2	0,8	1,4	1,3	7,1	1,1	1,0	1,0	0,7	0,9	-
20:4(n-6)	1,7	1,6	2,0	1,8	2,1	0,8	3,1	1,5	1,7	15,4	1,6	0,9	1,5	-	19,9
20:5(n-3)	23,3	20,2	23,5	24,3	21,2	13,0	19,9	15,5	15,3	14,6	19,0	20,1	26,0	19,2	19,4
22:1(n-11)	-	-	-	-	-	-	-	-	2,2	-	-	-	-	1,1	-
22:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	-	0,5	-	-	-	-	-	-
22:5(n-3)	-	0,4	0,3	0,4	0,4	0,4	0,3	0,4	0,2	0,5	0,4	0,2	0,3	-	0,3
22:6(n-3)	7,6	9,6	8,6	9,8	12,0	11,8	11,3	7,7	9,0	8,3	10,3	7,1	10,8	22,4	8,4
Fettalkohol															
14:0	51,9	49,8	51,2	46,0	54,1	50,4	51,2	52,8	48,1	52,9	51,4	55,0	46,0	55,9	49,4
16:0	40,8	48,2	44,7	46,0	41,1	36,9	37,4	45,2	46,8	45,0	46,1	41,5	48,5	41,6	46,4
16:1(n-7)	4,1	1,9	4,1	6,3	3,3	2,4	6,5	2,0	2,8	2,2	2,5	2,9	5,1	-	4,2
18:0	-	-	-	-	-	-	2,5	-	-	-	-	-	-	-	-
18:1(n-9)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20:1(n-9)	3,1	-	-	-	-	1,0	-	-	0,8	-	-	0,7	-	2,5	-
22:1(n-11)	-	-	-	-	-	1,2	-	-	1,6	-	-	-	0,4	-	-

3.3 Fütterungsexperimente

Die Fütterungsversuche im antarktischen Winter wurden mit *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* von der Station 615 durchgeführt. Es sollte festgestellt werden, ob die Zooplankter auf eine Änderung des Nahrungsangebots mit einer Änderung ihres Lipidmusters reagieren. Hierzu wurde die Veränderung der prozentualen Anteile der bestimmter Fettsäuren (16:0, 16:1, 18:4, 20:5, 22:6) am Gesamtlipidgehalt ermittelt. Die Fettsäuremuster der Organismen zeigten nach dem Fang geringe prozentuale Anteile an der für Diatomeen typischen 16:1 Fettsäure und wurden daher mit *Thalassiosira antarctica* gefüttert, die sehr hohe Anteile dieser Fettsäure enthält.

3.3.1 Fütterung von *Calanoides acutus* mit *Thalassiosira antarctica*

Die Ergebnisse für *Calanoides acutus* sind in Abbildung 17 dargestellt und zeigen für alle Fettsäuren nur geringe Änderungen. Für die 16:1 und 22:6 Fettsäure sind leichte Anstiege zu verzeichnen (maximal 1,2 %). Alle anderen Fettsäuren nehmen während des Versuchs ab. Die größte Abnahme zeigt sich für die 20:5 Fettsäure mit 3 %.

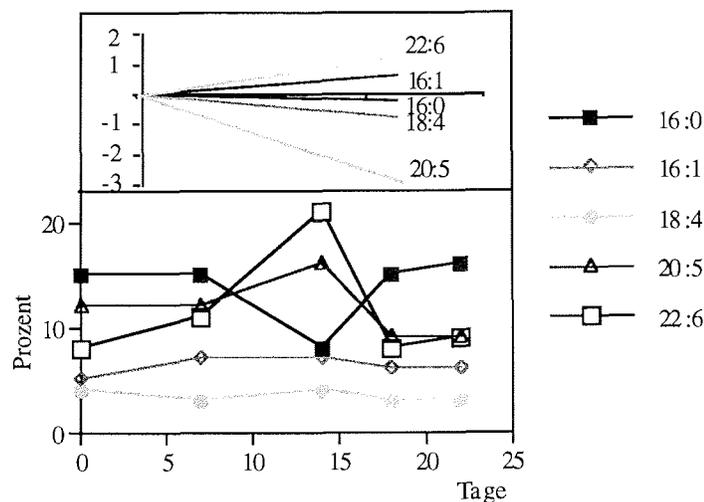


Abbildung 17: Zu- und Abnahme der prozentualen Anteile der Fettsäuren von *C. acutus* (Station 615); oben zur besseren Übersicht aufgetragen als Steigung der Regressionsgeraden

3.3.2 Fütterung von *Calanus propinquus* mit *Thalassiosira antarctica*

Die Ergebnisse für die Fütterungsversuche mit *Calanus propinquus* sind in Abbildung 18 dargestellt und zeigen für alle Fettsäuren ebenfalls nur geringe Änderungen. Für die 16:1 Fettsäure ist ein leichter Anstieg zu verzeichnen (2 %). Alle anderen Fettsäuren nehmen während des Versuchs ab. Die größte Abnahme zeigt sich für die 20:5 Fettsäure mit 1,7 %.

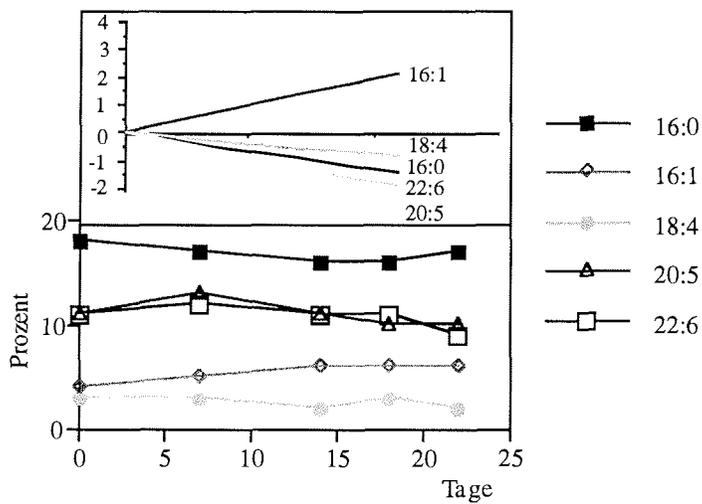


Abbildung 18: Zu- und Abnahme der prozentualen Anteile der Fettsäuren von *C. propinquus* (Station 615); oben zur besseren Übersicht aufgetragen als Steigung der Regressionsgeraden

3.3.3 Fütterung von *Metridia gerlachei* mit *Thalassiosira antarctica*

Die Ergebnisse für *Metridia gerlachei* sind in Abbildung 19 dargestellt und zeigen für alle Fettsäuren nur geringe Änderungen. Für die 16:0 und 16:1 Fettsäuren sind leichte Anstiege zu verzeichnen (maximal 0,7 %). Alle anderen Fettsäuren nehmen während des Versuchs ab. Die größte Abnahme zeigt sich für die 22:6 Fettsäure mit 4 %. Der Vergleich der drei Copepodenarten zeigt für alle Organismen einen leichten prozentualen Anstieg der 16:1 Fettsäure. Er ist für *M. gerlachei* und *Calanoides acutus* ungefähr gleich niedrig. Lediglich für *Calanus propinquus* sind etwas höhere prozentuale Anteile der Diatomeenfettsäure zu verzeichnen.

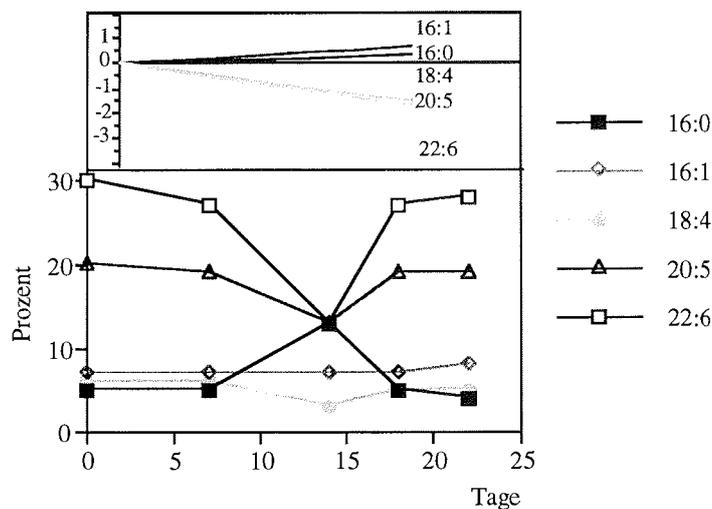


Abbildung 19: Zu- und Abnahme der prozentualen Anteile der Fettsäuren von *M. gerlachei* (Station 615); oben zur besseren Übersicht aufgetragen als Steigung der Regressionsgeraden

3.3.4 Fütterung von *Metridia gerlachei* mit *Calanus propinquus*

Im antarktischen Winter wurden an Station 615 weibliche *Metridia gerlachei* mit radioaktiv markierten CIII-Entwicklungsstadien der Copepodenart *Calanus propinquus* gefüttert. Es sollte hiermit geklärt werden, ob *M. gerlachei* in der Lage ist, sich rein carnivor zu ernähren. Es zeigt sich, daß die Aktivität in *M. gerlachei* innerhalb von 12 Tagen auf 50 DPM/Tier ansteigt. Die Messungen ergeben für *C. propinquus* (CIII) ein Absinken der Aktivität während der 12 Tage von 213 auf 82 DPM/Tier. Die Zählungen der Organismen haben ergeben, daß zwei *M. gerlachei* tot waren, die Anzahl der *C. propinquus* hat sich von 31 auf 26 verringert.

3.4 Bestimmung der Selektivität in der Nahrungsaufnahme

Um das selektive Freßverhalten von *Calanoides acutus* und *Calanus propinquus* im antarktischen Winter zu untersuchen, wurden Copepoditstadien V sowohl mit einer radioaktiv markierten Monokultur von *Thalassiosira antarctica* als auch mit einer Mischkultur aus dem zentralen Weddellmeer gefüttert. Die Tiere wurden an Station 625 gefangen. Die Ergebnisse sind in Abbildung 20 zusammengefaßt. Es zeigt sich, daß *C. propinquus* eine um den Faktor 30 höhere Akkumulation von ^{14}C aufweist als *C. acutus*. Während für *C. propinquus* die Werte für beide Versuchsansätze nahezu gleich sind (von 2750 bis 5230 DPM/Tier), lassen sich für *C. acutus* deutliche Unterschiede erkennen. Die Aktivität in den mit *T. antarctica* gefütterten Organismen liegen um den Faktor 10 unter den Aktivitäten der Tiere, die in der Mischkultur gehalten wurden. Die Werte liegen für die Fütterung mit *T. antarctica* zwischen 8 und 120 DPM/Tier, die für die Mischkultur zwischen 37 und 820 DPM/Tier.

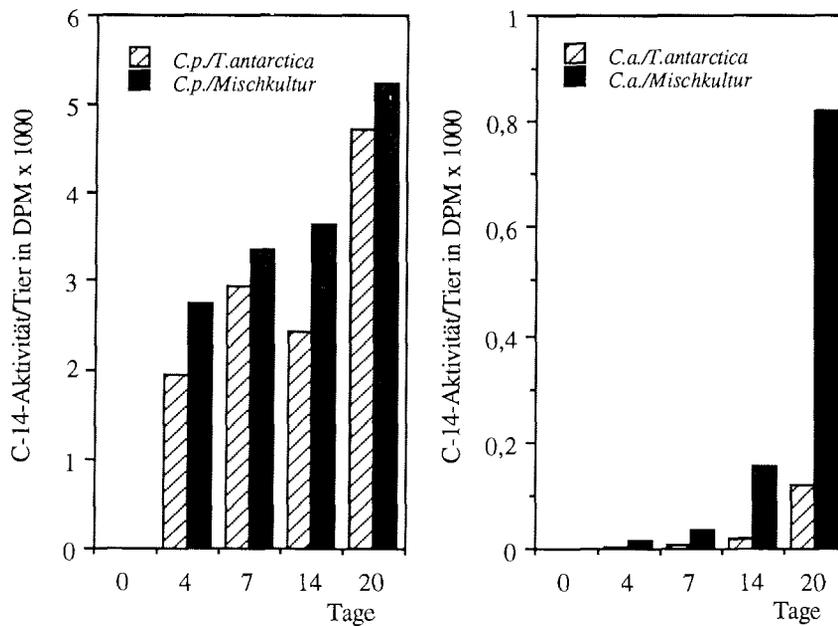


Abbildung 20: ^{14}C -Änderung mit der Zeit für *C. acutus* (C.a., CV) und *C. propinquus* (C.p., CV) gefüttert mit *T. antarctica* und einer Mischkultur

3.5 Bestimmung der Grazingraten der Copepoden

Um Informationen über die ökologische Beziehung zwischen Phytoplankton und Zooplankton, den beiden ersten Gliedern des verzweigten Nahrungsnetzes, zu erhalten, wurden die Grazingraten exemplarisch für die Copepodenarten *Calanoides acutus* und *Calanus propinquus* berechnet. Dabei wurde saisonal und geographisch unterschieden, indem je eine Station aus dem Maud Rise Regime und eine aus dem zentralen Weddellmeer gewählt wurde. Zur Berechnung wurden zwei Methoden herangezogen und verglichen. Es handelt sich zum einen um die ^{14}C -Methode nach DARO (1978) und zum anderen um die Bestimmung von Grazingraten nach FROST (1972), der die Chlorophyll *a* -Konzentrationen als Berechnungs-grundlage nutzt. Im folgenden sind beide Methoden kurz erläutert und die Ergebnisse aufgezeigt.

3.5.1 Berechnung der Grazingraten nach DARO (1978)

DARO (1978) formuliert während des Grazingexperiments zwei Phasen der ^{14}C -Aufnahme bzw. ^{14}C -Abgabe durch die Copepoden. Zum einen handelt es sich um die wirkliche Ingestion, zum anderen um die Exkretion und Respiration (siehe Abbildung 21).

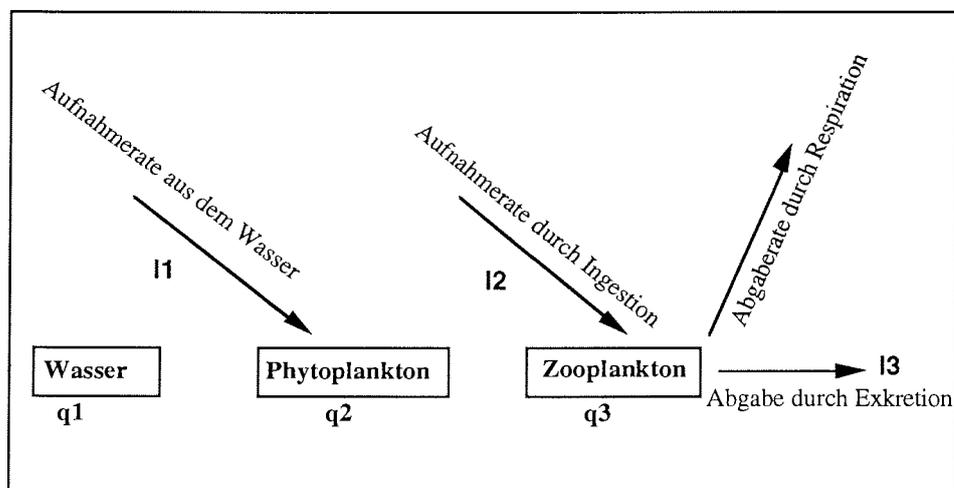


Abbildung 21: ^{14}C -Aufnahme- und ^{14}C -Abgabemechanismen für die Bestimmung der Grazingrate (q_1 : ^{14}C -Konzentration in Wasser, q_2 : ^{14}C -Konzentration im Phytoplankton; q_3 : ^{14}C -Konzentration im Zooplankton) nach DARO (1978)

In diesem mathematischen Ansatz wird von Differentialgleichungen ausgegangen, die nach einer Vielzahl von Vereinfachungen folgende Formel ergeben. Auf die Auswirkungen, die die Vereinfachungen auf die Ergebnisse haben, wird in der Diskussion der Ergebnisse näher eingegangen.

$$I_2 = 2 * q_3 / (t * q_2)$$

hierbei sind:

I ₂ :	Grazingrate
q ₂ :	Aktivität im Phytoplankton
q ₃ :	Aktivität im Zooplankton
t:	Versuchsdauer [h]

Wie aus der Formel ersichtlich wird, werden zur Berechnung der Grazingraten die Änderungen der Radioaktivitäten mit der Zeit sowohl für die Phytoplankter als auch für die Zooplankter benötigt. Sie sind in den Abbildungen 22 bis 27 für *Calanus propinquus*, *Calanoides acutus* und *Metridia gerlachei* mit den entsprechenden Futteralgen dargestellt. Es wurden wie oben erwähnt nicht von allen Ansätzen die Grazingraten berechnet; die Ergebnisse der Aktivitätsmessungen werden jedoch der Vollständigkeit halber mit aufgenommen. In Abbildung 22 sind die Aktivitäten in *Calanoides acutus* und den entsprechenden Futteralgen an den im Sommer beprobten Stationen dargestellt. Es ist zu erkennen, daß die Aktivitätszunahme in den Organismen mit einer Abnahme im Phytoplankton verbunden ist. Eine Ausnahme sind nur die Organismen von Station 44. Die Aktivität in *C. acutus* steigt zwar in den ersten 7 Tagen auf fast 500 DPM/Tier, die Aktivität in *Nitzschia* spp. bleibt jedoch bis zum Ende der Versuchsreihe nahezu gleich. Der Wert liegt bei 35000 DPM/l Algenkultur. *C. acutus* von Station 41 akkumuliert größere Mengen an ¹⁴C als die Tiere dieser Art von Station 44. Die Aktivitäten betragen hier nach 15 Tagen bereits 6000 DPM/Tier. Die Werte in den Algen entsprechen in der Größenordnung den Aktivitäten in *Nitzschia* spp. Die Organismen der Station 10 zeichnen sich durch die höchsten ¹⁴C Akkumulationen aus. Es kommt in den ersten 2 Tagen zu einem Anstieg auf 9000 DPM/Tier. Bis zum Ende des Versuchs sinkt die Aktivität auf 1900 DPM/Tier ab.

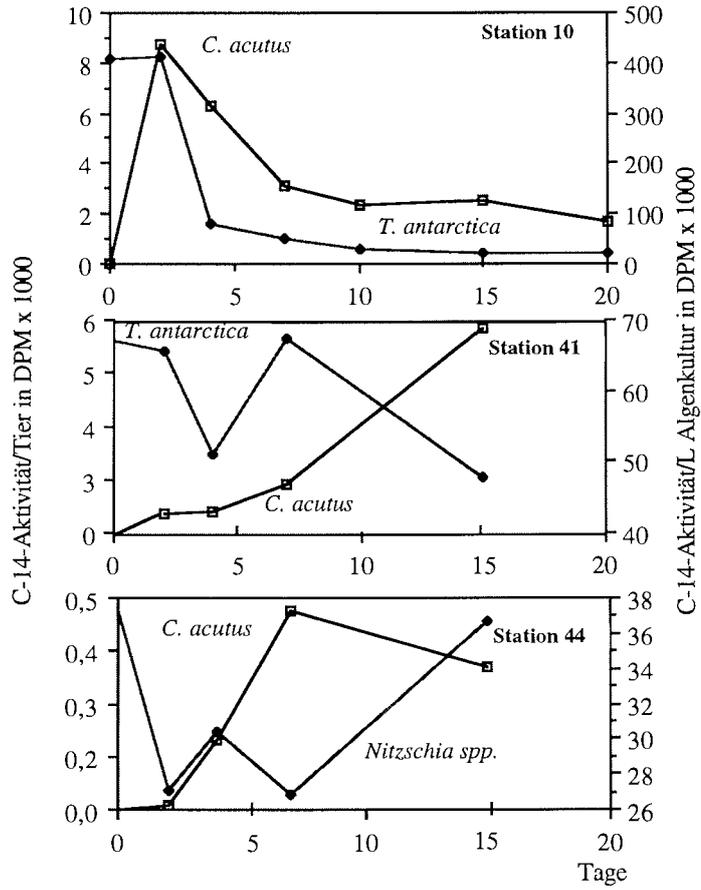


Abbildung 22: Aktivitäten in *C. acutus* und den entsprechenden Futteralgen

Die Ergebnisse der Experimente mit *Calanoides acutus* und radioaktiv markierten *Thalassiosira antarctica*-Monokulturen im antarktischen Winter sind für die Organismen von den Stationen 592 und 615 in Abbildung 23 dargestellt. Während die Aktivitäten in *C. acutus* von Station 592 um einen Mittelwert von 400 DPM/Tier schwanken, ist an Station 615 eine Aktivitätszunahme in den ersten 15 Tagen bis auf 5000 DPM/Tier zu verzeichnen. Die Messungen für das Phytoplankton ergeben für Station 592 einen leichten Anstieg von $7 \cdot 10^5$ auf $14 \cdot 10^5$ DPM/l Algenkultur, wohingegen an Station 615 eine Abnahme von $3 \cdot 10^6$ auf $19 \cdot 10^5$ zu beobachten ist.

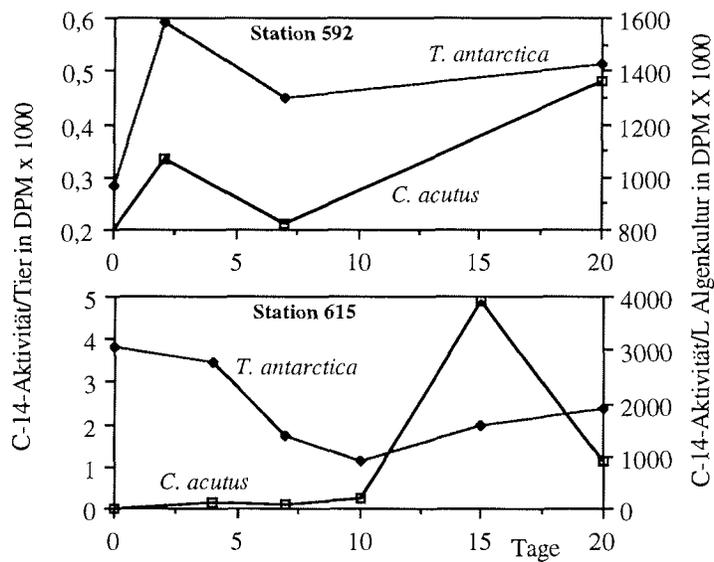


Abbildung 23: Aktivitäten in *C. acutus* und *T. antarctica*

Die ^{14}C -Aktivitäten in *Calanus propinquus* und *Thalassiosira antarctica* wurden im Sommer mit Tieren von den Stationen 10 und 41 gemessen (Abbildung 24). Die Ergebnisse zeigen an Station 10 ein ähnliches Bild wie bei *Calanoides acutus*. Es kommt zu einem Anstieg der Aktivitäten in den Tieren in den ersten 2 Tagen auf 8900 DPM/Tier, anschließend fällt die Aktivität kontinuierlich ab. Eine Abnahme ist auch für die Futteralge *T. antarctica* zu beobachten. An Station 41 kommt es in Tier und Alge zu einer Aktivitätszunahme. Die maximalen Werte liegen nach 15 Tagen für *C. propinquus* bei 1900 DPM/Tier und für *T. antarctica* bei fast 40000 DPM/l Algenkultur. Der Vergleich von *C. propinquus* und *C. acutus* an den jeweils gleichen Stationen zeigt an der Station 41 eine ^{14}C -Akkumulation für *C. acutus*, die um den Faktor 3 höher ist, wohingegen in den beiden Arten von Station 10 ähnliche Aktivitäten gemessen wurden.

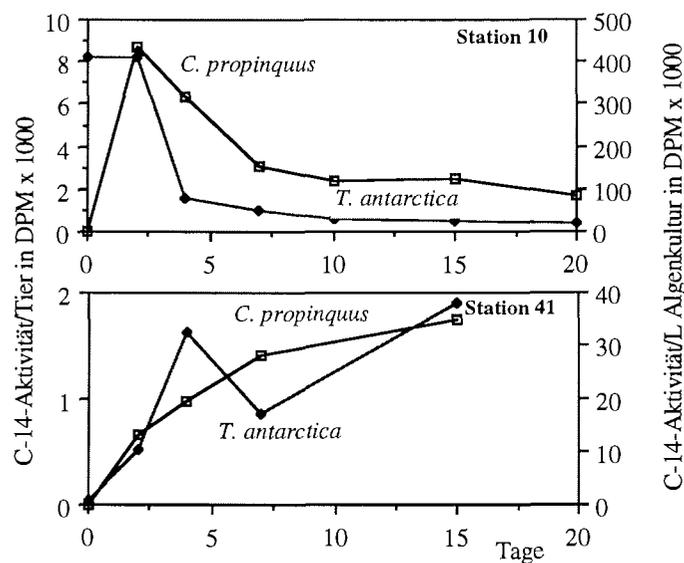


Abbildung 24: Aktivitäten in *C. propinquus* und *T. antarctica*

Im Winter wurden von *Calanus propinquus* an Station 615 neben den CV-Stadien auch die Copepoditstadien IV untersucht. Die Futteralge war in allen Fällen die Diatomee *Thalassiosira antarctica*. Es zeigt sich in den Copepoden von Station 592 in den ersten 2 Tagen eine Zunahme auf 8000 DPM/Tier in der ^{14}C -Aktivität, anschließend schwankt die Aktivität um einen Mittelwert von 6000 DPM/Tier (Abbildung 25). Die Aktivität in den Algen liegt um $1,4 \cdot 10^6$ DPM/l Algenkultur. Die Messungen ergeben für das Copepoditstadium V von Station 615 einen Aktivitätsanstieg in 20 Tagen auf 24000 DPM/Tier, der mit einer Aktivitätsabnahme in den Algen von $2,5 \cdot 10^6$ auf $1,1 \cdot 10^6$ DPM/l Algenkultur verbunden ist. Im Gegensatz dazu kommt es für das CIV-

Entwicklungsstadium lediglich zu einer Zunahme der ^{14}C -Aktivität auf 9800 DPM/Tier, womit sie um den Faktor 2,4 kleiner ist als die des CV-Stadiums. Der Vergleich der beiden Stationen zeigt, daß die Aktivität der CV-Entwicklungsstadien von Station 615 im Mittel ungefähr dreimal so hoch ist wie die von Station 592, womit die CV-Stadien der Maud Rise Station bezüglich der ^{14}C -Akkumulation ungefähr den Copepoditstadien IV von Station 615 entsprechen.

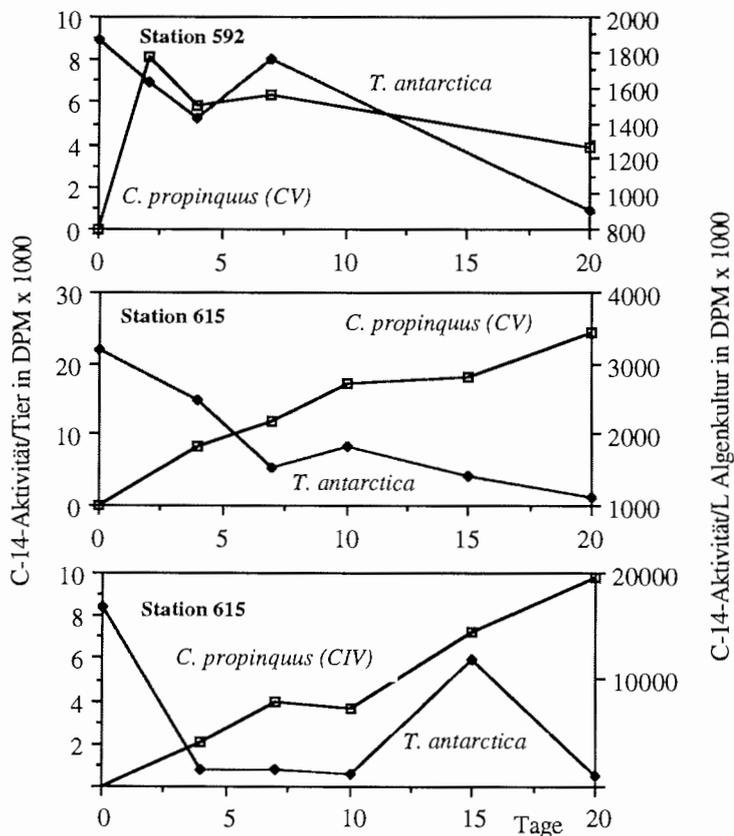


Abbildung 25: Aktivitäten in *C. propinquus* (CV, CIV) und *T. antarctica*

Die Aktivitätsmessungen für *Metridia gerlachei* und *Phaeocystis* spp. als Futteralge in Sommer von Station 38 zeigen für Phyto- und Zooplankton einen nahezu gleichen Anstieg der Kurven bis zum Versuchsende (Abbildung 26). Die Aktivitäten in *M. gerlachei* steigen in 20 Tagen bis auf 25000 DPM/Tier an, womit diese Art bezüglich der ^{14}C -Akkumulation um eine Zehnerpotenz über den beiden anderen untersuchten Arten liegt. Die Aktivität in *Phaeocystis* steigt bis auf $1 \cdot 10^7$ DPM/l Algenkultur an.

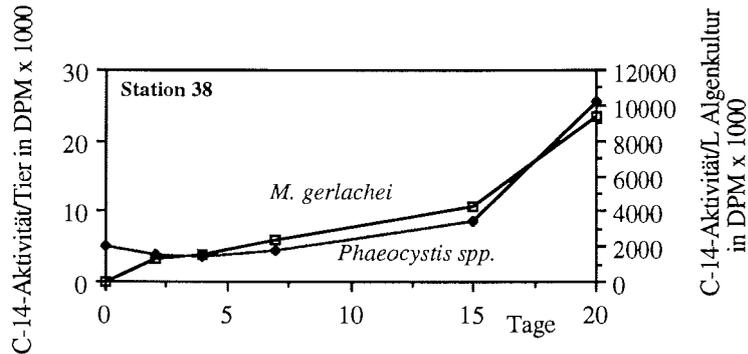


Abbildung 26: Aktivitäten in *M. gerlachei* und *Phaeocystis spp.*

Die im Winter an Station 615 untersuchten *Metridia gerlachei* wurden mit *Thalassiosira antarctica* gefüttert und zeigen eine Aktivitätszunahme bis zum 20. Tag (Abbildung 27). Die ^{14}C -Aktivität steigt bis auf $1,5 \cdot 10^5$ DPM/Tier an, womit sie die höchste Akkumulation aller im Winter untersuchten Arten und Entwicklungsstadien aufweist. Die Aktivität in der *Thalassiosira antarctica*-Kultur sinkt während des Experiments von $3,4 \cdot 10^6$ auf $1,2 \cdot 10^6$ DPM/l Algenkultur.

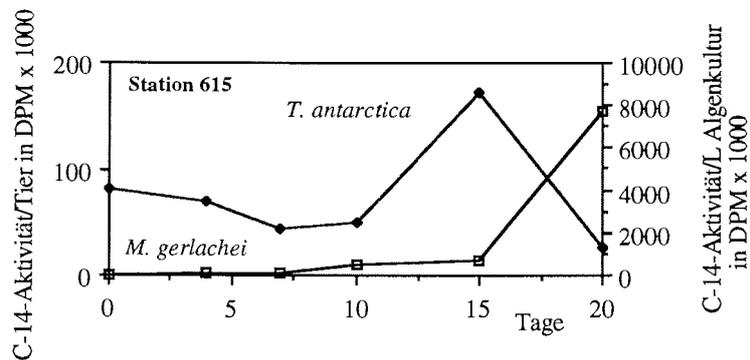


Abbildung 27: Aktivitäten in *M. gerlachei* und *T. antarctica*.

Der Vergleich der Ergebnisse vom Sommer und vom Winter bei Maud Rise und an den Stationen im Weddellmeer zeigt für *Calanoides acutus* im Maud Rise Regime eine um das 20fach höhere Akkumulation für den Sommer, wohingegen *Calanus propinquus* in dieser Jahreszeit lediglich 1,5mal stärker akkumuliert. Für den Weddellmeerbereich ergibt sich für *Metridia gerlachei* eine im Winter gegenüber dem Sommer verzehnfachte ^{14}C -Akkumulation, die in beiden Jahreszeiten weitaus größer ist als die der anderen beiden

Copepodenarten. Auch für *C. propinquus* lassen sich im Weddellmeer für den Winter höhere Aktivitäten in den Tieren verzeichnen als im Sommer, wohingegen *C. acutus* im Sommer mehr ^{14}C akkumuliert.

In Tabelle 25 sind die Ergebnisse der Berechnung der Grazingraten für den antarktischen Sommer zusammengestellt. Es ist zu erkennen, daß die Grazingraten für *Calanus propinquus* von Station 10 mit der Zeit abnehmen, wohingegen sie bei *Calanoides acutus* eher anzusteigen scheinen. Die Werte liegen für *C. propinquus* am Anfang des Experiments bei $0,531 \text{ h}^{-1}$ und am Ende bei $0,016 \text{ h}^{-1}$, für *C. acutus* hingegen nach 2 Tagen bei $0,093 \text{ h}^{-1}$ und nach 20 Tagen bei $0,105 \text{ h}^{-1}$. Die Werte für *C. propinquus* von Station 41 sinken von $0,089 \text{ h}^{-1}$ auf $0,009 \text{ h}^{-1}$. Für *C. acutus* bleiben die Werte nahezu konstant. Sie schwanken zwischen $0,020 \text{ h}^{-1}$ und $0,036 \text{ h}^{-1}$.

Tabelle 25: Grazingraten [h^{-1}] für *C. acutus* (Ca) und *C. propinquus* (Cp) von den Stationen um Maud Rise (10) und im zentralen Weddellmeer (41) im Sommer

Art Stadium Station	Ca F 10	Cp F 10	Ca F 41	Cp F 41
Tage				
2	0,093	0,531	0,036	0,089
4	0,061	0,113	0,035	0,029
7	0,050	0,029	0,021	0,042
10	0,038	0,027	-	-
15	0,057	0,032	0,020	0,009
20	0,105	0,016	-	-

Die Winterwerte (Tabelle 26) liegen für beide Copepodenarten weitaus niedriger als die Sommerwerte. Für *Calanus propinquus* (Station 592) liegen sie am Anfang des Experiments bei $3,4 \cdot 10^{-4} \text{ h}^{-1}$ und sinken dann bis zum Ende auf $0,53 \cdot 10^{-4} \text{ h}^{-1}$ ab. Für *Calanoides acutus* hingegen sind die Werte nach 2 Tagen bei $0,012 \text{ h}^{-1}$ und nach 20 Tagen bei $2,8 \cdot 10^{-4} \text{ h}^{-1}$. Zusätzlich wurden die Grazingraten der CIV-Stadien von *C. propinquus* von Station 615 berechnet. Die Raten nehmen von *C. propinquus* (CV) über *C. propinquus* (CIV) und *C. acutus*, die die geringsten Grazingraten aufweisen, ab. Sie liegen für *C. acutus* um den Faktor 100 unter denen des Sommers (Maud Rise Station) und schwanken um $1 \cdot 10^{-4} \text{ h}^{-1}$. Für *C. propinquus* (CV) liegen die Werte für die gesamte Versuchsdauer um $1,9 \cdot 10^{-3} \text{ h}^{-1}$, für *C. propinquus* (CIV) zwischen $1,1 \cdot 10^{-4}$ und $8,2 \cdot 10^{-4} \text{ h}^{-1}$.

Tabelle 26: Grazingraten [h⁻¹] für *C. acutus* (Ca) und *C. propinquus* (Cp) an Stationen bei Maud Rise (Stat. 592) und im Weddellmeer (Stat. 615) im Winter

Art Stadium Station	Ca CV 592	Cp CV 592	Ca CV 615	Cp CV 615	Cp CIV 615
Tage					
2	120*10 ⁻⁴	3,40*10 ⁻⁴	-	-	-
4	18*10 ⁻⁴	1,20*10 ⁻⁴	0,24*10 ⁻⁴	16*10 ⁻⁴	6,3*10 ⁻⁴
7	14*10 ⁻⁴	0,34*10 ⁻⁴	0,21*10 ⁻⁴	22*10 ⁻⁴	7,6*10 ⁻⁴
10	-	-	0,56*10 ⁻⁴	19*10 ⁻⁴	6,4*10 ⁻⁴
15	-	-	4,20*10 ⁻⁴	17*10 ⁻⁴	8,2*10 ⁻⁴
20	2,8*10 ⁻⁴	0,53*10 ⁻⁴	0,60*10 ⁻⁴	22*10 ⁻⁴	1,1*10 ⁻⁴

3.5.2 Berechnung der Grazingraten nach FROST (1972)

FROST (1972) berechnet die Grazingraten mit Hilfe der Phytoplanktonzellkonzentration. Hierbei können als Konzentrationsangaben sowohl die Zellzahlen als auch die Chlorophyll *a*-Konzentration verwendet werden. Vor der eigentlichen Bestimmung des Grazingfaktors ist die Berechnung der Algenwachstumskonstante (*k*) erforderlich. Sie erfolgt nach der Beziehung:

$$C_2 = C_1 * e^{k(t_2-t_1)}$$

hierbei ist:

C₁: Chlorophyllkonzentration ohne Grazer zum Zeitpunkt t₁ in µg/l
 C₂: Chlorophyllkonzentration mit Grazern zum Zeitpunkt t₂ in µg/l
 k: Wachstumskonstante
 t₂: Endzeit [h]
 t₁: Anfangszeit[h]

daraus folgt : $k = \frac{\ln(C_2 - C_1)}{(t_2 - t_1)}$

Die für die Berechnung der Grazingfaktoren benötigten Algenwachstumskonstanten sind in Tabelle 27 zusammengefaßt.

Tabelle 27: Algenwachstumskonstanten

Art	Stadium	Station	Algenwachstums- konstante (k) [h ⁻¹]
<i>C. acutus</i>	CV	10	0,31
<i>C. acutus</i>	CV	41	0,26
<i>C. acutus</i>	CV	592	0,40
<i>C. acutus</i>	CV	615	0,36
<i>C. propinquus</i>	CV	10	0,36
<i>C. propinquus</i>	CV	41	0,31
<i>C. propinquus</i>	CV	592	0,27
<i>C. propinquus</i>	CV	615	0,29
<i>C. propinquus</i>	CIV	615	0,19

Folgende Formel wird zur Berechnung des Grazingfaktors (g) benutzt:

$$C_2' = C_1' * e^{(k-g)(t_2-t_1)}$$

hierbei ist:

C₁' : Chlorophyllkonzentration mit Grazern zum Zeitpunkt t₁ in µg/l

C₂' : Chlorophyllkonzentration mit Grazern zum Zeitpunkt t₂ in µg/l

k: Wachstumskonstante

g: Grazingfaktor

t₂: Endzeit; t₁: Anfangszeit [h]

daraus folgt für :

$$g = k - \frac{\ln(C_2 - C_1)}{(t_2 - t_1)}$$

Der Grazingfaktor gibt die Menge an Chlorophyll *a* an, die von einem Tier pro Stunde aufgenommen wird.

Die errechneten Grazingraten (Tabelle 28) nach FROST (1972) ergeben etwas höhere Werte für *Calanus propinquus* im Vergleich zu den anderen Copepoden sowohl im Sommer als auch im Winter. Die maximale Rate ist bei den Copepoden von Station 10 zu finden. Sie liegt in den ersten zwei Tagen bei 1,51 h⁻¹, sinkt dann aber bis zum Versuchsende auf 0,19 h⁻¹ ab. Für *Calanoides acutus* ist keine eindeutige Abnahme während des Experiments zu beobachten. Die Grazingraten schwanken im Sommer um einen Wert von 0,38 h⁻¹ und im Winter um 0,31 h⁻¹. Die Grazingraten liegen für *C. propinquus* von Station 41 am Anfang des Versuches bei 0,58 h⁻¹ und sinken während der folgenden 15 Tagen ab. Negative Grazingraten kommen dadurch zustande, daß das Phytoplanktonwachstum größer ist als die Abnahme der Algen, die Ingestion der Copepoden erfolgt.

Tabelle 28: Grazingraten [h⁻¹] für *C. acutus* (Ca) und *C. propinquus* (Cp) an Stationen um Maud Rise (10) und im zentrales Weddellmeer (41) im Sommer

Art	Ca	Cp	Ca	Cp
Stadium	F	F	F	F
Station	10	10	41	41
Tage				
2	0,27	1,51	0,41	0,58
4	0,61	-0,12	-0,18	0,40
7	-0,06	0,78	0,35	0,23
10	0,37	0,48	-	-
15	0,31	0,53	0,36	-1,69
20	0,38	0,19	-	-

Die Grazingraten im Winter liegen leicht unter den Sommerwerten (Tabelle 29). Für *Calanus propinquus* ist für beide Copepoditstadien eine leichte Abnahme der Freßaktivität zum Versuchsende hin zu erkennen. Die Werte unterliegen sehr geringen Schwankungen zwischen $0,3 \text{ h}^{-1}$ und $0,4 \text{ h}^{-1}$. *Calanoides acutus* hat geringere Grazingraten als *Calanus propinquus* mit Werten um $0,28 \text{ h}^{-1}$ an Station 592 und um $0,29 \text{ h}^{-1}$ an Station 615.

Tabelle 29: Grazingraten [h^{-1}] für *C. acutus* (Ca) und *C. propinquus* (Cp) an Stationen bei Maud Rise (Stat. 592) und im Weddellmeer (Stat. 615) im Winter

Art	Ca	Cp	Ca	Cp	Cp
Stadium	CV	CV	CV	CV	CIV
Station	592	592	615	615	615
Tage					
2	0,30	0,42	-	-	-
4	0,23	0,33	0,31	0,42	0,40
7	0,29	0,34	0,39	0,31	0,32
10	-	-	0,29	0,36	0,34
15	-	-	0,23	0,32	0,33
20	0,31	0,31	0,27	0,37	0,33

Der Vergleich der berechneten Grazingraten nach DARO (1978) und FROST (1972) ist exemplarisch für die Copepoditstadien V von *Calanus propinquus* und *Calanoides acutus* von einer Station im Sommer und einer Station im Winter durchgeführt worden. Es zeigt sich, daß die Grazingraten im Sommer nach der Chlorophyll *a* -Methode für *C. acutus* im Mittel um den Faktor 5, für *C. propinquus* um dem Faktor 12 höher liegen, als die nach DARO ermittelten Werte. Im Winter sind die Unterschiede sehr viel drastischer. Die Grazingraten nach DARO sind hier für *C. acutus* 7500mal und für *C. propinquus* 200mal kleiner als die nach FROST berechneten Daten.

3.6 Versuche zur Dynamik des Lipidstoffwechsels

3.6.1 ^{14}C -Akkumulation in den Gesamtlipiden und wäßrigen Metaboliten von *Calanoides acutus*

Zusätzlich zu den Gesamtaktivitäten im Phyto- und Zooplankton wurden auch die Aktivitäten in den Gesamtlipiden und in den wäßrigen Metaboliten bestimmt. Durch die relativ lange Versuchsdauer (20 Tage) kann es zu einem ^{14}C -Verlust an der Gesamtproduktion kommen, da in diesem Zeitraum ein Einbau des Kohlenstoffisotops in die Stützsubstanz der Tiere erfolgt, die hier nicht erfaßt wird. Es wurden lediglich die Langzeitversuche graphisch dargestellt. Die an den Stationen 10, 41 und 615 zusätzlich durchgeführten Kurzzeitversuche bestätigen aber weitgehend den Kurvenverlauf der Langzeitversuche. Für *Calanoides acutus* sind die Ergebnisse für den australen Sommer in Abbildung 28 dargestellt. Für die Tiere von Station 10 ist ein schneller Anstieg der Aktivitäten in den wäßrigen Metaboliten bis 11000 DPM/Tier festzustellen, anschließend ist die Aktivitätsänderung nur noch gering. Im Gegensatz dazu nimmt die Aktivität in der Lipidfraktion bis zum 10. Tag auf 36000 DPM/Tier zu, worauf eine Abnahme bis zum Versuchsende folgt. Die in den Organismen von Station 41 gemessenen Aktivitäten liegen in der wäßrigen Fraktion bei 3800 DPM/Tier und in der Lipidfraktion bei 5800 DPM/Tier nach jeweils 15 Tagen. Für *C. acutus* von Station 44 zeigt sich für die wäßrigen Metaboliten ein Aktivitätsanstieg bis zum 15. Tag auf 1500 DPM/Tier. Die ^{14}C -Aktivität in den Lipiden ist geringer. Es ist eine nur Zunahme bis zum 7. Tag auf 500 DPM/Tier zu verzeichnen. Bis zum Versuchsende findet keine weitere Aktivitätsänderung statt.

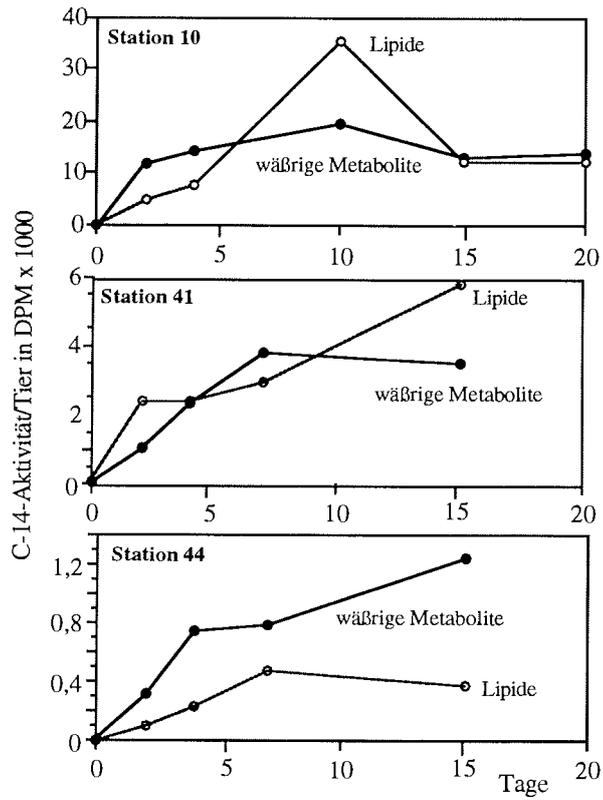


Abbildung 28: Aktivitäten in den Gesamtlipiden und den wäßrigen Metaboliten von *C. acutus* im Sommer

Abbildung 29 zeigt die Aktivitäten in den Lipiden und den wässrigen Metaboliten für die Experimente im antarktischen Winter mit *C. acutus* von den Stationen 592 und 615. Im Winter sind prinzipiell niedrigere Akkumulationen als für den Sommer festzustellen. Mit Ausnahme des 15-Tage-Wertes an Station 615 sind die Aktivitäten der Tiere dieser Station niedriger als an Station 592. Sie liegen für die Organismen der Station 592 in der Lipidfraktion bei 140 und in der wässrigen Fraktion bei 250 DPM/Tier. Für *C. acutus* von Station 615 ist in beiden Fraktionen ein leichter Anstieg bis zum 20. Tag zu erkennen. Die Aktivitäten in den Lipiden steigen auf 360 DPM/Tier, die in den wässrigen Metaboliten auf 800 DPM/Tier.

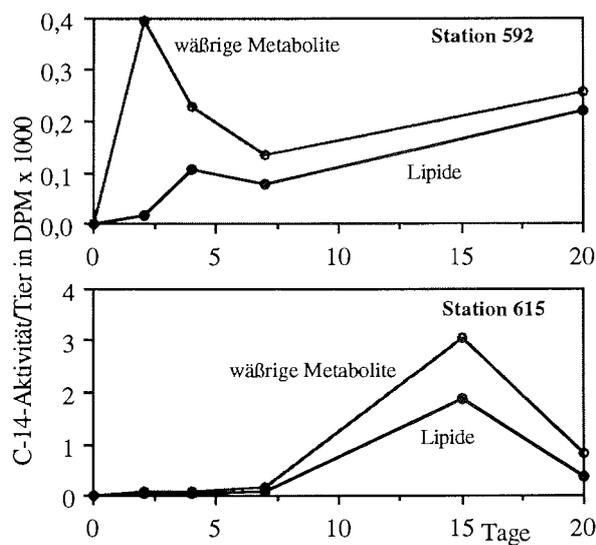


Abbildung 29: Aktivitäten in den Lipiden und den wässrigen Metaboliten von *C. acutus* (CV) im Winter

3.6.2 ^{14}C -Akkumulation in den Gesamtlipiden und wäßrigen Metaboliten von *Calanus propinquus*

Die ^{14}C -Akkumulationen in den Gesamtlipiden und wäßrigen Metaboliten von *Calanus propinquus* wurden sowohl im Sommer als auch im Winter an 2 Stationen untersucht. Es handelt sich wiederum um eine Station im Maud Rise Regime und eine im Weddellmeer. Ein Anstieg der Aktivität in den wäßrigen Metaboliten und der Lipidfraktion ist in den ersten zwei Tagen zu beobachten (Station 10) und erreicht für die Lipide 8000 DPM/Tier und ist für die wäßrigen Metaboliten ungefähr doppelt so hoch (Abbildung 30). Danach sinkt die Aktivität in beiden Fraktionen bis zum 7. Tag und bleibt dann in beiden Fraktionen konstant. In den Organismen von Station 41 kommt es zu einem Anstieg der Aktivität in den ersten 15 Tagen auf 1800 DPM/Tier in der Lipidfraktion. Die Akkumulation in den wäßrigen Metaboliten ist höher als in den Lipiden. Hier ist eine erhöhte Akkumulation bis zum 7. Tag auf einen Wert von 2900 DPM/Tier zu beobachten. Bis zum Versuchsende kommt es zu keiner weiteren Aktivitätsänderung.

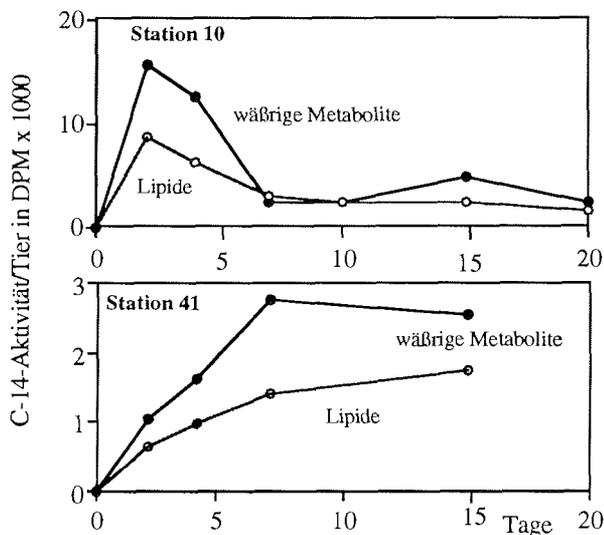


Abbildung 30: Aktivitäten in den Gesamtlipiden und den wäßrigen Metaboliten von *C. propinquus* im Sommer

Im antarktischen Winter wurde *Calanus propinquus* von den Stationen 592 und 615 untersucht. An Station 615 wurden die Untersuchungen auf die CIV-Stadien ausgedehnt. Für den Winter werden prinzipiell niedrigere Akkumulationen als für den Sommer gefunden (Abbildung 31). In den Lipiden liegen sie für die Tiere von Station 592 nach einem Ansteigen in den ersten 2 Tagen im Mittel bei 2000 DPM/Tier. In der wäßrigen

Fraktion ist nach einem Anstieg bis zum 2. Tag auf 6000 DPM/Tier eine Abnahme bis zum Versuchsende zu verzeichnen. In *C. propinquus* von Station 615 steigt die Aktivität der CV-Stadien in beiden Fraktionen bis zum 20. Tag an. Die Werte für die wässrigen Metaboliten liegen um den Faktor 2 höher als die der Lipidfraktion. Die CIV-Stadien dieser Station zeigen die gleichen Tendenzen wie die älteren Organismen, die Akkumulation ist nur geringer. Die Aktivitäten erreichen in den Lipiden Werte von maximal 3500 DPM/Tier und in den wässrigen Metaboliten von 6300 DPM/Tier.

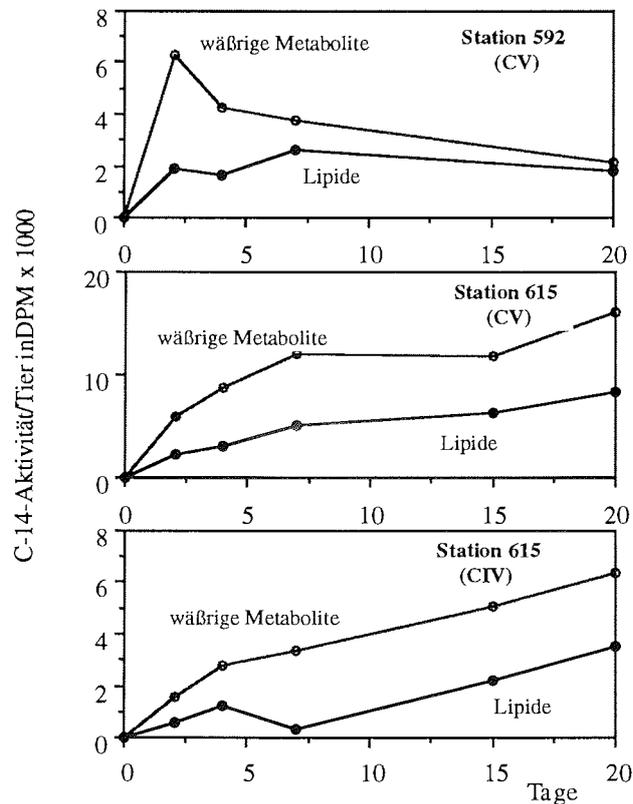


Abbildung 31: Aktivitäten in den Lipiden und den wässrigen Metaboliten von *C. propinquus* (CV, CIV) im Winter

Der Vergleich der beiden Jahreszeiten zeigt für das Maud Rise Regime eine im Sommer um den Faktor 4 erhöhte Akkumulation, wohingegen für das Weddellmeer im Winter eine größere ^{14}C -Anreicherung zu beobachten ist.

3.6.3 ^{14}C -Akkumulation in den Gesamtlipiden und wäßrigen Metaboliten von *Metridia gerlachei*

Im antarktischen Sommer und Winter wurden an jeweils einer Station im Weddellmeer die ^{14}C -Akkumulation in den Gesamtlipiden und wäßrigen Metaboliten von *Metridia gerlachei* untersucht. Abbildung 32 zeigt die Aktivitäten in den Organismen von Station 38 (zentrales Weddellmeer). Die Aktivität steigt in beiden Fraktionen bis zum 15. Tag an. Es ist bis zu diesem Zeitpunkt für die Lipide die gleiche Akkumulation zu beobachten wie für die wäßrigen Metaboliten. Erst nach 15 Tagen reichert sich das ^{14}C vermehrt in den wäßrigen Komponenten an. Die Aktivität steigt in den letzten 5 Versuchstagen von 9000 auf 20000 DPM/Tier an, während sie in den Lipiden nahezu gleich bleibt.

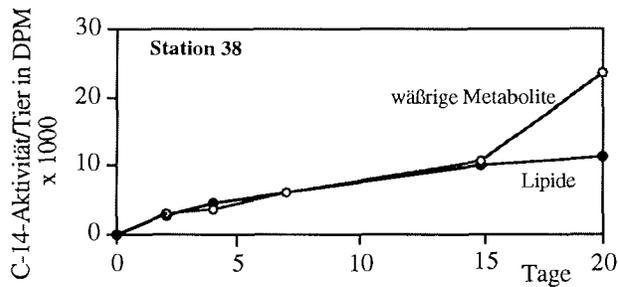


Abbildung 32: Aktivitäten in den Gesamtlipiden und den wäßrigen Metaboliten von *M. gerlachei* (F) im Sommer

Im Winter nehmen die Aktivitäten in *Metridia gerlachei* über die gesamte Versuchsdauer zu (Abbildung 33). In den Lipiden steigt die Aktivität auf 5000 DPM/Tier, in den wäßrigen Metaboliten auf 10400 DPM/Tier. Die Tiere akkumulieren im Sommer etwas stärker als im Winter. Vergleicht man *M. gerlachei* mit den beiden anderen untersuchten Arten von dieser Station, so zeigt sich, daß zumindest die ^{14}C -Akkumulation in den Lipiden von *M. gerlachei* zwischen den sehr niedrigen Werten für *Calanoides acutus* und den relativ hohen für *Calanus propinquus* liegt. Gleiches gilt auch für die wäßrigen Metaboliten.

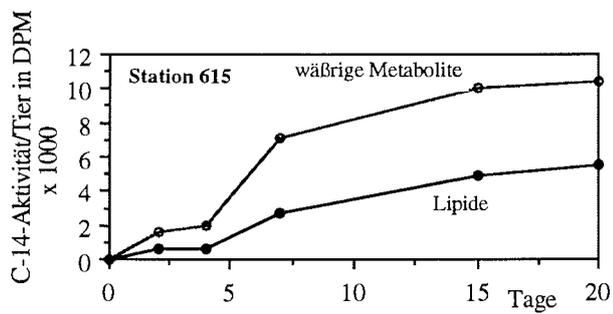


Abbildung 33: Aktivitäten in den Lipiden und den wäßrigen Metaboliten von *M. gerlachei* (F) im Winter

3.6.4 ^{14}C -Akkumulation in den Lipidklassen von *Calanoides acutus*

Der ^{14}C -Einbau in die Lipidklassen wurde für *Calanoides acutus* von Station 41 im antarktischen Sommer untersucht. Die Untersuchungen konnten für den Winter nicht durchgeführt werden, da die ^{14}C -Akkumulation in den Gesamtlipiden zu gering war.

Abbildung 34 zeigt die ^{14}C -Akkumulation in den drei untersuchten Lipidklassen von *Calanoides acutus*. Die höchsten Aktivitäten sind in den Polarlipiden zu finden. Sie steigen bis zum 15. Tag auf 2300 DPM/Tier an. Der prozentuale Anteil der Polarlipidaktivität an der Gesamtlipidaktivität beträgt nach zwei Tagen 80 % und sinkt nach 15 Tagen auf 43 % (Tabelle 30), obwohl die Aktivität in den Polarlipiden insgesamt ansteigt. Sowohl die Aktivitäten als auch die prozentualen Anteile an der Gesamtlipidaktivität der Triacylglyceride (TAG) und der Wachsester (WE) sind nach zwei Tagen relativ gering (TAG: 9 % und WE: 11 %). Bis zum Ende der Messungen (15 Tage) steigen die prozentualen Anteile der TAG auf 25 % und die der WE auf 42 % an, das entspricht für die TAG 1200 DPM/Tier und die Wachsester 2200 DPM/Tier. WE und PL unterscheiden sich jedoch bezüglich der Geschwindigkeit der ^{14}C -Akkumulation. Während in den PL der Anstieg in den ersten 2 Tagen stattfindet, wird in den Wachsestern erst nach 7 Tagen vermehrt ^{14}C akkumuliert. Mit den Tieren von Station 41 im Sommer wurde neben dem Langzeitversuch auch ein Kurzzeitversuch durchgeführt. Die Ergebnisse zeigen für alle drei untersuchten Lipidklassen eine Aktivitätszunahme schon in den ersten 24 Stunden. Die Akkumulation in den Polarlipiden (PL) ist am höchsten. Die TAG und WE steigen nahezu gleich langsam bis auf 200 DPM/Tier an, wohingegen in den PL nach 24 Stunden Aktivitäten bis 1500 DPM/Tier gemessen wurden. Die prozentualen Anteile der Lipidklassenaktivität an der Gesamtlipidaktivität sinken für die Polarlipide von 90 % auf 77 %, während sie sowohl bei den TAG als auch bei den WE leicht ansteigen.

Tabelle 30: Aktivitäten in % von der Gesamtlipidaktivität in den Lipidklassen von *C. acutus* an der Station 41

Tag	% TAG	% PL	% WE	Stunden	% TAG	% PL	% WE
2	9	80	11	2	6	4	90
4	15	75	10	4	6	3	91
7	36	50	14	6	5	10	85
-	-	-	-	10	16	7	77
15	25	43	42	15	10	10	79
-	-	-	-	24	12	11	77

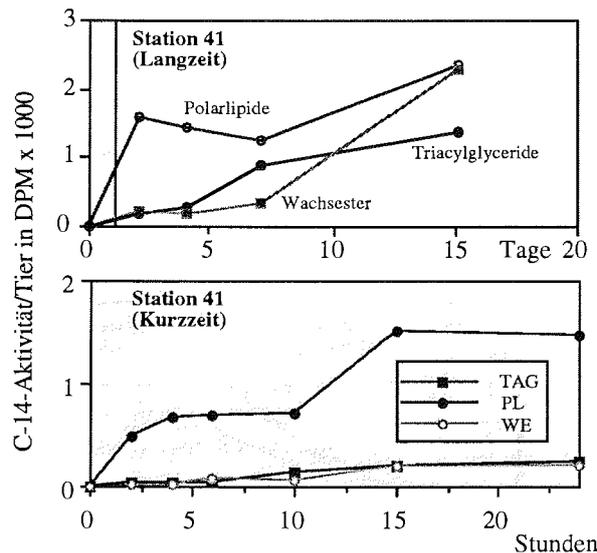


Abbildung 34: Aktivitäten in den Lipidklassen von *C. acutus* im Sommer (der grau markierte Bereich kennzeichnet gleiche Zeiträume)

3.7.5 ¹⁴C-Akkumulation in den Lipidklassen von *Calanus propinquus*

Die Akkumulation in den Lipidklassen wurde für *Calanus propinquus* von den Stationen 10 und 41 im antarktischen Sommer und 592 und 615 im Winter untersucht. An den Stationen 10 und 615 wurden die Langzeitversuche durch Kurzzeitversuche (2-24 Stunden) ergänzt. In den Tieren von Station 10 kommt es in den ersten 2 Tagen zu einem Anstieg der ¹⁴C-Aktivität auf 5500 DPM/Tier in den Polarlipiden und auf 2500 DPM/Tier in den Triacylglyceriden; anschließend ist eine Aktivitätsabnahme bis zum 20. Tag zu erkennen (Abbildung 35). Im Gegensatz dazu steigt in *C. propinquus* von Station 41 die Akkumulation in beiden Fraktionen bis zum Ende des Experiments langsam an. In den ersten 24 Stunden kommt es in den Tieren von Station 10 in den PL zu einer ¹⁴C-Akkumulation von 5000 DPM/Tier und in den TAG von 2300 DPM/Tier. In *C. propinquus* wurden während des Kurzzeitversuchs mit Tieren von Station 41 geringere Aktivitäten von 900 DPM/Tier für die PL und 250 DPM/Tier für die TAG gemessen. Tabelle 31 zeigt die prozentualen Anteile der Aktivitäten in den Lipidklassen an der Gesamtlipidaktivität. Die prozentualen Anteile der TAG schwanken für die Copepoden von Station 10 um einen Mittelwert von 40 % und in den PL um 60 %. Für die Organismen von Station 41 liegen die Anteile der TAG bei 28 % und die der PL bei 72 %.

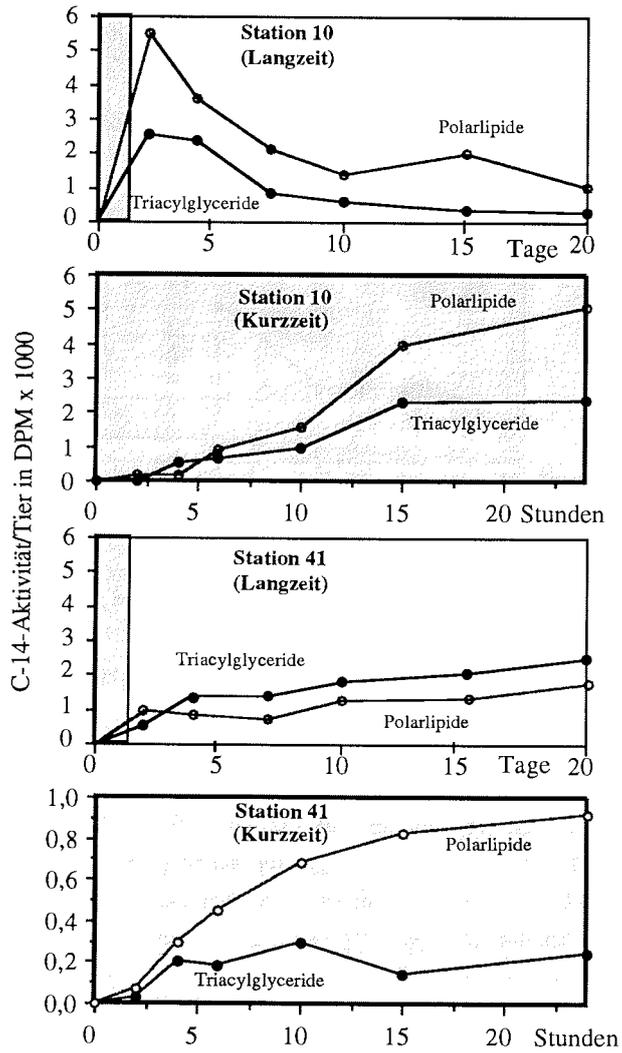


Abbildung 35: Aktivitäten in den Lipidklassen von *C. propinquus* im Sommer (der grau markierte Bereich kennzeichnet gleiche Zeiträume)

Tabelle 31: Aktivitäten in % von der Gesamtlipidaktivität in den Lipidklassen von *C. propinquus* (Kurzzeitversuche)

Stunden	Station 10		Station 41	
	% TAG	% PL	% TAG	% PL
2	10	90	32	68
4	73	27	40	60
6	44	56	29	71
10	39	61	30	70
15	37	63	15	85
24	32	68	21	79

Der Vergleich der beiden Langzeitversuche im antarktischen Winter (Abbildung 36) zeigt für die Tiere von Station 615 eine sehr viel größere ^{14}C -Akkumulation in den TAG als für *C. propinquus* von Station 592. In den Tieren der Maud Rise Station findet ein Anstieg der ^{14}C -Aktivität in den TAG bis zum 7. Tag auf 2200 DPM/Tier statt, während die Akkumulation in den PL nach einer geringen Zunahme nahezu konstant bleibt. Ähnlich sieht die Änderung der Aktivität für die PL in den Tieren von Station 615 aus. Nach einem Anstieg auf 1000 DPM/Tier in den ersten 24 Stunden kommt es zu einer Stagnation in der Akkumulation. Im Gegensatz dazu ist für die Akkumulation in den TAG in den Copepoden der Station 615 ein stetiger Anstieg bis 7000 DPM/Tier innerhalb von 20 Tagen zu verzeichnen.

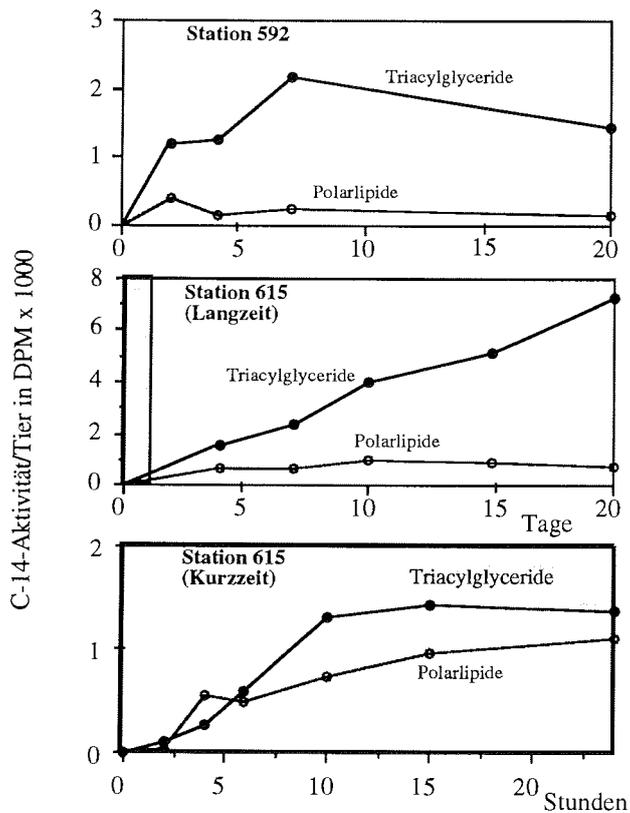


Abbildung 36: Aktivitäten in den Lipidklassen von *C. propinquus* (der grau markierte Bereich kennzeichnet gleiche Zeiträume)

Tabelle 32 zeigt die prozentualen Anteile der Aktivitäten in den Lipidklassen an der Aktivität in den Gesamtlipiden. Es ist zu erkennen, daß es langfristig zu einer Zunahme des Anteils an TAG bis 91 % kommt. In den ersten 24 Stunden schwanken die Anteile der TAG um einen Mittelwert von 56 % und die der PL um 44 %.

Tabelle 32: Aktivitäten in % von der Gesamtlipidaktivität in den Lipidklassen in *C. propinquus* (Langzeit- und Kurzzeitversuche) im Winter

Station	592		615		615			
	Tag	% TAG	% PL	% TAG	% PL	Stunden	% TAG	% PL
	2	75	25	-	-	2	69	31
	4	89	11	70	30	4	32	68
	7	90	10	78	22	6	55	45
	10	-	-	80	20	10	64	36
	15	-	-	85	15	15	60	40
	20	90	10	91	9	24	55	45

Der jahreszeitliche Vergleich der Stationen zeigt, daß *Calanus propinquus* an der Maud Rise Station im Sommer im Mittel eine höhere ^{14}C -Akkumulation aufweist als im Winter. Im Gegensatz dazu wird im Weddellmeer im Winter von den Tieren mehr akkumuliert als im Sommer. Die Gegenüberstellung der beiden Copepodenarten *C. propinquus* und *Calanoides acutus* zeigt, daß der Einbau des ^{14}C in die Wachsester von *C. acutus* sehr viel langsamer geht als der Einbau in die TAG von *C. propinquus*.

3.6.6 ¹⁴C-Akkumulation in den Fettsäuren und Fettalkoholen von *Calanoides acutus*

Die Akkumulation in den ausgewählten Fettsäuren und Fettalkoholen wurde für *Calanoides acutus* an Organismen der Stationen 41 und 44 im australen Sommer untersucht. Bei den angereicherten, markierten Lipidkomponenten handelt es sich zum einen um die für *C. acutus* typischen Fettsäuren bzw. Fettalkohole der Speicherlipide, die 20:1 und 22:1 Fettsäuren und die entsprechenden Alkohole, und zum anderen um die Membranfettsäure 22:6. Da es sich bei der Futteralge in diesem Experiment um die Diatomee *Thalassiosira antarctica* handelt, wurde zusätzlich die 16:1 Fettsäure ausgewählt, die charakteristisch für diese Algenart ist. Sie kann von den Copepoden nicht synthetisiert werden und muß deshalb direkt über die Nahrung aufgenommen werden. Durch die Auswahl dieser Fettsäuren und Fettalkohole ist gewährleistet, daß alle entscheidenden Bereiche des Lipidstoffwechsels bezüglich ihrer Dynamik untersucht werden konnten.

Die Ergebnisse an Station 41 (Abbildung 37) zeigen für die 20:1, 22:1 und 22:6 Fettsäuren einen starken Anstieg schon in den ersten 2 Tagen. Danach kommt es in diesen Komponenten zu einer Aktivitätsabnahme. Nach 4 Tagen ist in der 22:1 und 22:6 Fettsäure und in dem 22:1 Alkohol ein Anstieg bis zum Ende des Versuchs zu beobachten, der für den Fettalkohol erst langsam und nach 15 Tagen schneller erfolgt.

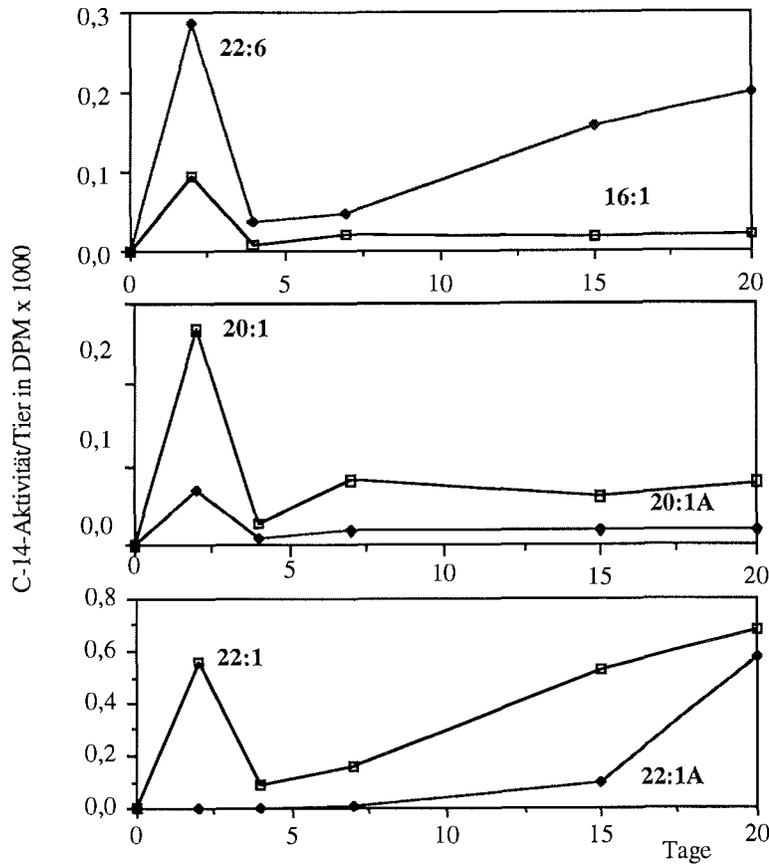


Abbildung 37: Aktivitäten in den Fettsäuren und Fettalkoholen von *C. acutus* an Station 41

In den Tieren von Station 44 (Abbildung 38) zeigt sich für die ^{14}C -Akkumulation fast aller Komponenten ein Anstieg bis zum 7. Tag. Eine Ausnahme bilden hier die 16:1 Fettsäure und der 20:1 Fettalkohol. Beide steigen zwar in den ersten 2 Tagen leicht an, stagnieren dann aber bis zum 15. Tag. Erst danach ist eine Aktivitätszunahme zubeobachten. Der 22:1 Alkohol verhält sich zwischen dem 15. und 20. Tag ähnlich, auch hier ist der Hauptanstieg bezüglich der ^{14}C -Markierung in diesen Tagen zu verzeichnen.

Der Unterschied zwischen den beiden Sommerstationen liegt mehr in der Dynamik als in der absoluten Akkumulation. Während in den Copepoden von Station 41 der größte Teil des ^{14}C in den ersten 2 Tagen in die Fettsäuren eingebaut wird, geschieht dies in den Organismen von Station 44 bis zum 7. Tag. Die Fettalkohole verhalten sich an beiden

Stationen ähnlich. Hier ist für beide Komponenten ein sehr langsamer Anstieg zu beobachten.

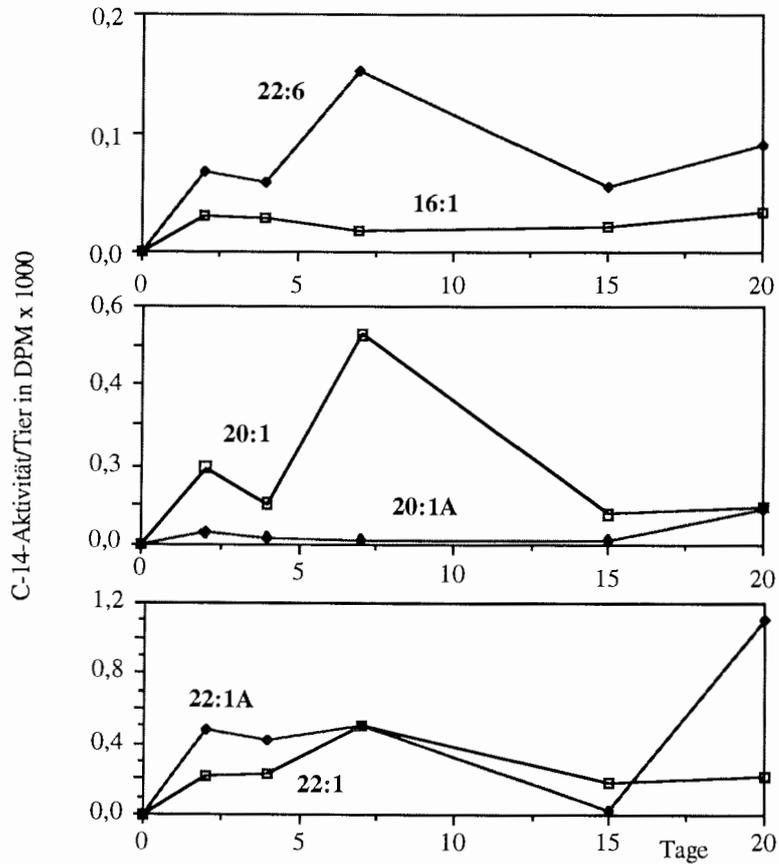


Abbildung 38: Aktivitäten in den Fettsäuren und Fettalkoholen von *C. acutus* an Station 44

3.6.6 ^{14}C -Akkumulation in den Fettsäuren von *Calanus propinquus*

Die ^{14}C -Akkumulation in den Fettsäuren von *Calanus propinquus* wurde an zwei Stationen (Station 10 und 41) auf der Expedition ANT X/7 und an zwei Stationen (Station 592 und 615) auf ANT X/4 untersucht. Hierbei handelt es sich jeweils um eine Station im zentralen Weddellmeer und um eine Station bei bzw. westlich von Maud Rise. Die Fettsäuren wurden nach den gleichen Kriterien wie bei *Calanoides acutus* ausgewählt. Bei den typischen Speicherkomponenten handelt es sich um die Summe der 22:1 Fettsäure-Isomere und die 20:1 Fettsäure. Die Membrankomponente ist die 22:6 Fettsäuren. Außerdem wurde die ^{14}C -Akkumulation in den 16:1 und 18:1 Fettsäuren untersucht. Die Ergebnisse der ^{14}C -Akkumulation in den Fettsäuren von *C. propinquus* von Station 10 (Abbildung 39) zeigen für die 16:0, 16:1 und 18:1 Fettsäuren eine maximale Aktivität nach 2 Tagen. Die ^{14}C -Aktivität in der 16:0 Fettsäure sinkt anschließend und schwankt um einen Wert von 500 DPM/Tier. Für die beiden Monoensäuren kommt es nach dem Anstieg zu einer Abnahme der Akkumulation unter 200 DPM/Tier. Die Aktivität der hochungesättigten Membranfettsäure steigt in den ersten 2 Tagen nur leicht auf 150 DPM/Tier an und schwankt dann um diesen Wert bis zum Ende des Versuchs. Ein ähnliches Verhalten ist für die 22:1 Fettsäure zu beobachten. Für die 20:1 Komponente ist eine leichte Zunahme der Aktivität auf 170 DPM/Tier bis zum 2. Tag, gefolgt von einer vermehrten ^{14}C -Akkumulation bis zum 7. Tag auf 700 DPM/Tier zu verzeichnen. Nach einer Abnahme auf 180 DPM/Tier bleibt der Wert bis zum 15. Tag konstant und steigt dann bis zum 20. Tag auf fast 800 DPM/Tier an.

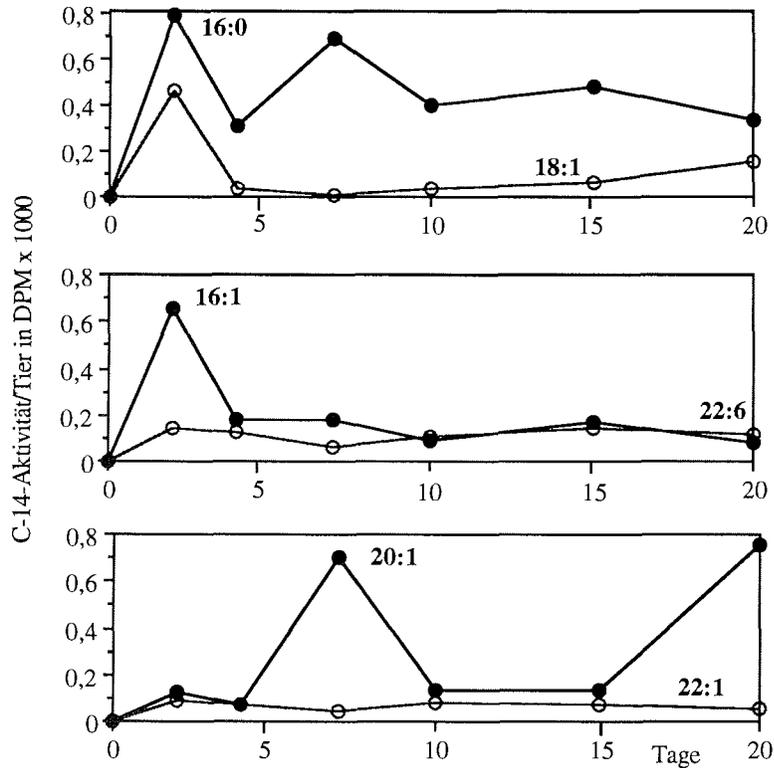


Abbildung 39: Aktivitäten in den Fettsäuren von *C. propinquus* an Station 10

Die ^{14}C -Aktivitäten in den Tieren von Station 41 (Abbildung 40) liegen unter denen von Station 10. Es kommt zu einem Aktivitätsanstieg in den 16:0 und 18:1 Fettsäuren. Nach einer geringen Abnahme steigt die ^{14}C -Akkumulation in der 16:0 Fettsäure bis zum 15. Tag auf 220 DPM/Tier an, wohingegen in der 18:1 Fettsäure nur eine geringe Aktivitätsänderung zu erkennen ist. Gleiches gilt für die 20:1 und 22:6 Fettsäuren. Für die typische Speicherfettsäure 22:1 von *Calanus propinquus* ist zwischen dem 7. und 15. Tag die größte Zunahme auf fast 400 DPM/Tier zu verzeichnen. Die Aktivität der 16:1 Fettsäure steigt in den ersten 2 Tagen langsam und bis zum 7. Tag schneller bis 220 DPM/Tier an. Danach folgt eine Abnahme der ^{14}C -Aktivität.

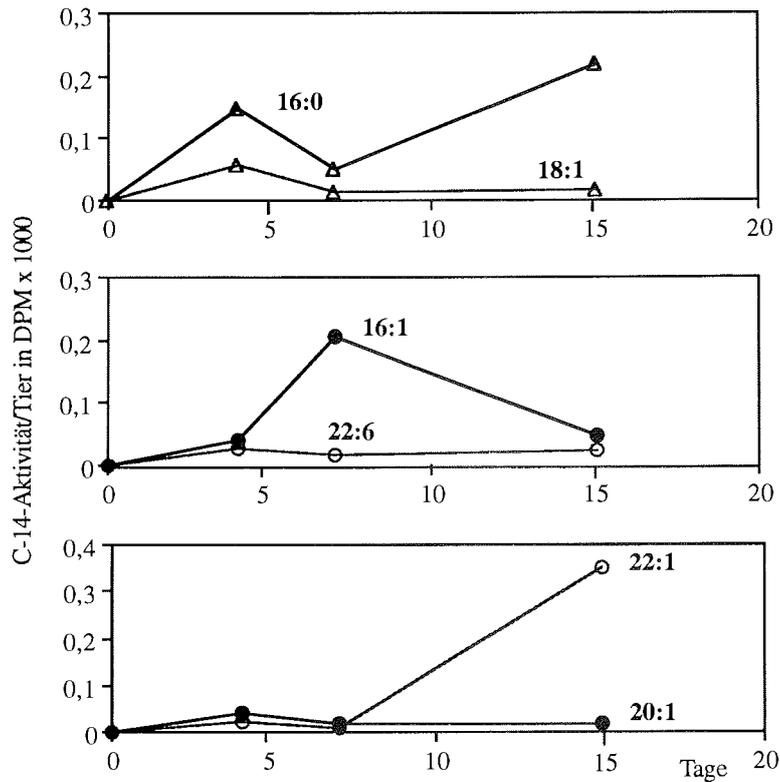


Abbildung 40: Aktivitäten in den Fettsäuren von *C. propinquus* an Station 41

Der Vergleich der beiden im Sommer beprobten Stationen zeigt trotz der höheren Aktivitäten der Copepoden von Station 10 ein ähnliches Verhalten der beiden Membranfettsäuren 16:0 und 22:6. *Calanus propinquus* von Station 10 akkumuliert in die Markerfettsäure 16:1 schneller und mehr als die Organismen der Station im Weddellmeer. Für die Speicherfettsäure 22:1 ist in *C. propinquus* von Station 41 eine stärkere Akkumulation des ^{14}C zu beobachten. Der Vergleich von *C. propinquus* und *Calanoides acutus* läßt für *C. acutus* eine langsamere Akkumulation des ^{14}C in die Speicherkomponenten aber einen schnelleren Einbau in die hochungesättigte Membranfettsäure erkennen.

Die im Winter von Station 592 untersuchten *Calanus propinquus* Organismen (Abbildung 41) zeigen einen Anstieg in der Markierung in den ersten 2 Tagen in allen untersuchten Komponenten. Die gemessenen Aktivitäten sind in der 22:1 Fettsäure mit fast 800 DPM/Tier am höchsten. Sie nehmen dann in der Reihenfolge 16:1, 16:0, 20:1, 18:1 und

22:6 ab. In der 16:0 Fettsäure kommt es nach einer geringen Schwankung zu einer verstärkten Akkumulation bis 500 DPM/Tier nach 7 Tagen. Dieser Wert bleibt bis zum Versuchsende nahezu konstant. Auch die 18:1, 20:1 und 22:6 Fettsäuren zeigen bis zum 20. Tag nur geringe Änderungen in der ^{14}C -Aktivität. Die Akkumulation in die 16:1 Fettsäure sinkt nach dem anfänglichen Anstieg auf 200 DPM/Tier, um bis zum Ende des Versuchs wieder auf 300 DPM/Tier anzusteigen. Die Aktivität der 22:1 Fettsäure nimmt bis zum 7. Tag ab. Anschließend ist eine leichte Zunahme auf 150 DPM/Tier zu beobachten.

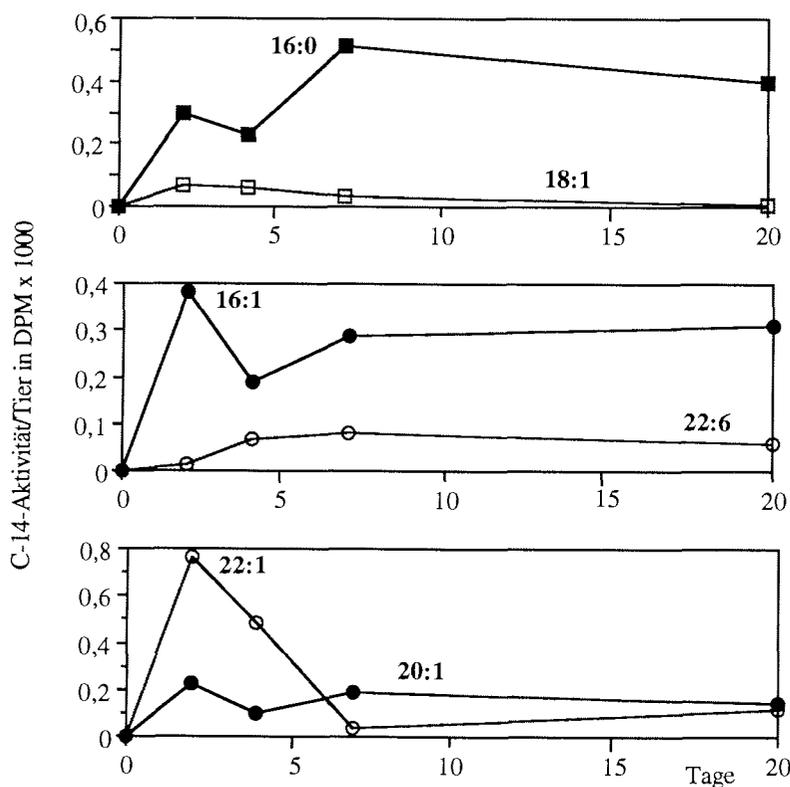


Abbildung 41: Aktivitäten in den Fettsäuren von *C. propinquus* an Station 592

In *Calanus propinquus* von Station 615 (Abbildung 42) zeigt sich für alle Fettsäuren ein stetiger Anstieg in der ^{14}C -Akkumulation bis zum 20. Tag. Die gemessene Aktivitäten liegen alle unter 200 DPM/Tier. Die im Weddellmeer gefangenen *C. propinquus* Individuen hatten damit im Mittel weniger akkumuliert als die Tieren von Station 592. Während die Organismen der Station bei Maud Rise eher ein schneller Anstieg innerhalb

der ersten 2 Tage zu beobachten ist, ist die ^{14}C -Akkumulation in den Fettsäuren von *C. propinquus* von Station 615 eher kontinuierlich langsam.

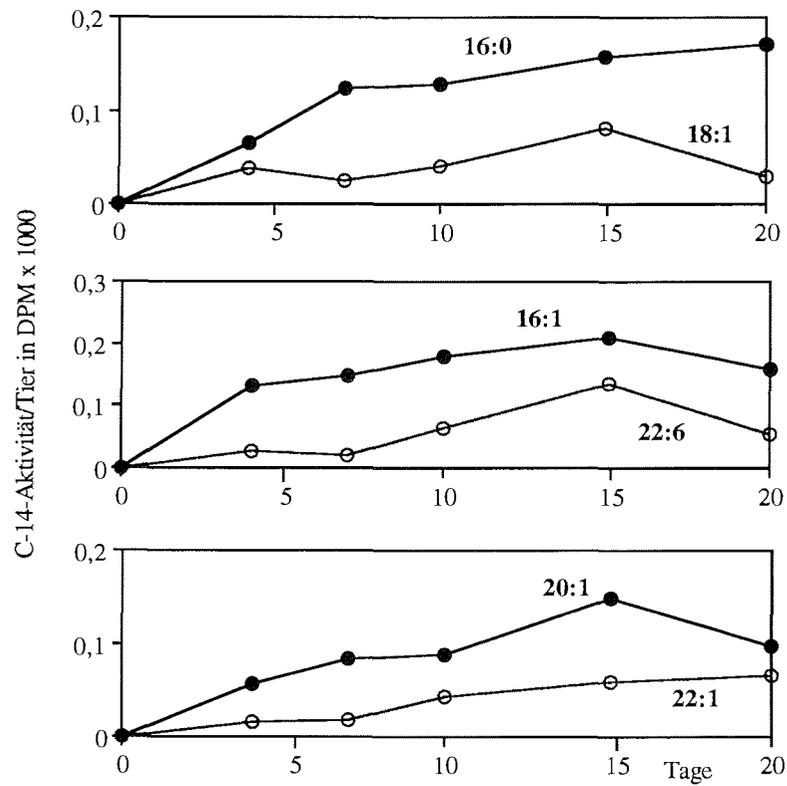


Abbildung 42: Aktivitäten in den Fettsäuren von *C. propinquus* an Station 615

4 DISKUSSION

Alle in der vorliegenden Arbeit beschriebenen Zooplankter haben durch ihre Überwinterungsstrategie, ihre Ernährungsweise und ihrem daraus resultierenden Lipidstoffwechsel eine Anpassung an die Extrembedingungen im antarktischen Pelagial entwickelt. Es ist bekannt, daß die Copepoden in den polaren Regionen enorme Lipidreserven anlegen können. Diese Speicherlipide liegen typischerweise in Form von Wachsestern vor (LEE, 1974, 1975; SARGENT, 1978; HAGEN, 1988; KATTNER *et al.*, 1989; HAGEN *et al.*, 1993). LEE *et al.* (1971) und LEE & HIROTO (1973) stellen die Hypothese auf, daß die Wachsester die optimale Speicherform darstellen, um die Saisonalität im Nahrungsangebot zu kompensieren. Es hat sich jedoch gezeigt, daß es Copepoden gibt, die neben den Wachsestern auch energiereiche Triacylglyceride als Speicherform nutzen. *Calanus propinquus* synthetisiert sogar ausschließlich Triacylglyceride als Energiereserve (HAGEN, 1988; HAGEN *et al.*, 1993; FAHL, 1991; KATTNER *et al.*, 1994).

Die Copepoden synthetisieren einen Teil ihrer Fettsäuren, die für den Aufbau von Speicher- und Membranlipiden und die Reduktion zu Fettalkoholen benötigt werden, in der *de-novo*-Biosynthese (siehe Einleitung). Einige Fettsäuren, die sogenannten essentiellen Fettsäuren, können von den Organismen jedoch nicht synthetisiert werden und müssen durch die Nahrung aufgenommen werden. Die als Nahrung wichtigen Phytoplankter enthalten spezifische Fettsäuren (z.B., KATES & VOLCANI, 1966; ACKMAN *et al.*, 1968; HARRINGTON *et al.*, 1970; POHL & ZURHEIDE, 1979; FALK-PETERSEN *et al.*, 1987; FRASER *et al.*, 1989). Diese Fettsäuren können daher als Marker benutzt werden, um trophische Beziehungen aufzuzeigen. Dadurch lassen sich Verknüpfungen zwischen Primär- und Sekundärproduzenten herstellen.

Im antarktischen Winter wurden in dieser Arbeit die drei endemischen Copepodenarten *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* untersucht. Im Sommer konnten zusätzlich Organismen der Arten *Rhincalanus gigas* und *Euchaeta antarctica* bearbeitet werden. Diese fünf Spezies machen den Hauptbestandteil der Zooplanktonbiomasse im Untersuchungsgebiet aus (VERVOORT, 1965; HOPKINS, 1971; VORONINA, 1978, 1984). Allein *C. acutus* und *C. propinquus* bilden 20 % der Biomasse (BOYSEN-ENNEN *et al.*, 1991).

Diese Copepodenarten sind Vertreter unterschiedlicher Verbreitungsgebiete, Ernährungsweisen und Überwinterungsstrategien. Während *Calanoides acutus* und *Rhincalanus gigas* das Zentrum ihres Verbreitungsgebietes im Antarktischen

Zirkumpolarstrom (ACC) und im Warmen Tiefenwasser (WDW) des Weddellwirbels haben, leben *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachi* hauptsächlich im kälteren Weddellwirbelregime (MAKAROV *et al.*, 1982; BATHMANN *et al.*, 1993). Die Verbreitungsgebiete sind auch gleichzeitig die Bereiche, in denen sich die Copepoden reproduzieren.

Die Lebenszyklen und Überwinterungsstrategien der Copepodenarten sind vielfach untersucht (ANDREWS, 1966; VORONINA, 1972; SCHNACK-SCHIEL *et al.*, 1991; BATHMANN *et al.*, 1993). Für *Calanoides acutus* wird ein Aufsteigen im Frühling aus dem Warmen Tiefenwasser (WDW) des Weddellwirbels (unter 500 m) beschrieben, wo sie die Hungerperioden in einer Art Ruhestadium (Diapause) überdauern (VORONINA, 1978; MARIN, 1986; ATKINSON 1989; ATKINSON 1991; HUNTLEY & ESCRITOR, 1991; SCHNACK-SCHIEL *et al.*, 1991). Dieser sich rein herbivor ernährende Copepode wandert nach einer intensiven Freß- und Wachstumsphase, in der die Anlage der Lipidreserven fast ausschließlich in Form von Wachsestern (HAGEN, 1988; HAGEN *et al.*, 1993 KATTNER *et al.*, 1994) stattfindet, in Mai wieder in die Tiefe.

Nach VORONINA (1978) sollen *Calanus propinquus* und *Rhincalanus gigas* jeweils mit etwas zeitlicher Verzögerung die gleichen Zyklen durchlaufen wie *Calanoides acutus*. Hierbei wandert *R. gigas* als letzter im Juni in das WDW ab. Es wurde lange angenommen, daß auch diese beiden Copepodenarten zu den rein herbivoren Vertretern gehören. Neuere Untersuchungen ergeben jedoch sowohl bezüglich der Überwinterungsstrategie von *C. propinquus* als auch in Bezug auf die Ernährungsweise der beiden anderen Copepoden ein vollständig anderes Bild. Beobachtungen während einer Weddellwirbel-Winterstudie (WWGS '89, September-November) (AUGSTEIN *et al.*, 1991) ergeben, daß sich *C. propinquus* zwar im Bereich des ACC in tiefen Wasserschichten aufhält, im zentralen Weddellmeer jedoch im oberflächennahen Winterwasser (WW) zu finden ist (NÖTHIG *et al.*, 1991; BATHMANN *et al.*, 1993). Andere Autoren bestätigen diese Beobachtungen (SCHNACK-SCHIEL *et al.*, 1991; ATKINSON, 1991; MARIN, 1988). BATHMANN *et al.* (1993) spekulieren, daß der Grund für das Auftreten von *C. propinquus* im Oberflächenwasser eine trophische Anpassung dieser Art an die Algenflora der Meereisunterseite ist, ähnlich wie es für den Krill *Euphausia superba* beschrieben wird (MARSCHALL, 1987).

Es stellt sich die Frage, ob *Calanus propinquus* genau wie *Metridia gerlachei* und *Euchaeta antarctica* im Winter freßaktiv ist, wodurch diese Art sich von *Calanoides acutus* und *Rhincalanus gigas* unterscheiden würde. Untersuchungen von SCHNACK-SCHIEL

(1987) haben ergeben, daß der sich omnivor ernährende Nahrungsopportunist *M. gerlachei* (HOPKINS, 1985) seine Freßaktivitäten sogar bei extrem niedrigen Chlorophyll *a*-Konzentrationen (Chl *a*-Konzentrationen) nicht einstellt. *E. antarctica* ist aufgrund seiner carnivoren Ernährungsweise einer der wichtigsten Räuber des Weddellmeerregimes. Auch er ist das ganze Jahr hindurch freßaktiv (HOPKINS *et al.*, 1993).

Der Schlüsselfaktor zum Verständnis der Lebenszyklen der polaren Zooplankter und ihre Bedeutung für die Vorgänge im Pelagial ist ihre Überwinterungsstrategie (BATHMANN *et al.*, 1993). Es stellt sich also die Frage, wie die unterschiedlichen, endemischen Copepodenarten die langen Hungerperioden überdauern, und wie ihr Lipidstoffwechsel für diesen Zweck angepaßt ist. Neuere Untersuchungen haben gezeigt, daß die Überwinterungsstrategie, die Ernährungsweise und die Art der Lipidakkumulation eng miteinander verknüpft sind (SCHNACK-SCHIEL *et al.*, 1991; HAGEN *et al.*, 1993; MARIN & SCHNACK-SCHIEL, 1993; BATHMANN *et al.*, 1993; GRAEVE *et al.*, 1994; KATTNER *et al.*, 1994).

Die erschwerten Bedingungen, die der australe Hochwinter mit seiner starken Eisbedeckung und der langen Dunkelheit mit sich bringt, haben bisher die Untersuchungen am Lipidstoffwechsel der Zooplankter verhindert. Es gibt daher für die Winterverhältnisse keine vergleichbaren Studien.

4.1 Lipidverteilung unter besonderer Berücksichtigung der Markerfettsäuren

Aufgrund der im antarktischen Sommer ermittelten Lipiddaten läßt sich bezüglich der Gesamtlipidgehalte fast aller Entwicklungsstadien der Copepoden eine Einteilung der Probennahmegebiete im Weddellmeer in unterschiedliche Zonen vornehmen. Eine ähnliche Einteilung wird von HOPPEMA *et al.* (submitted) bezüglich der Kohlendioxid-Daten und von NÖTHIG *et al.* (1991) in Bezug auf die Phytoplanktonverteilung vorgenommen. Die ermittelten Winterwerte ergeben nicht dieses Einteilungsschema, werden aber zur besseren Übersicht in den entsprechenden geographischen Bereichen, in denen sich die beprobten Stationen befinden, diskutiert.

Die erste Zone bildet der östliche und westliche Randstrom mit dem Kontinentalschelf und -hang (Station 11-20, 59-84 im Sommer und Station 615 im Winter). Charakteristisch für die beiden Schelfgebiete sind die ablandigen Winde und die relativ großen Gezeiten (relativ im Vergleich zu den Bereichen großer Wassertiefe) im Sommer, die das Entstehen von Küstenpolynjas und somit eine Beschleunigung der Schmelzprozesse durch mögliche Oberflächenerwärmung bewirken. Die Bedingungen für eine Phytoplanktonentwicklung sind damit geschaffen. Die relativ hohen Lipidgehalte in diesem Bereich im Sommer für die CV-Stadien von *Calanoides acutus* und für die Weibchen von *Calanus propinquus* lassen sich auf die hohe Phytoplanktonbiomasse in diesem Bereich zurückführen. BAUMANN *et al.* (1994) beschreiben für die Küstenpolynja des östlichen Schelfs vor Kapp Norvegia zwischen Station 13 und 23 eine Blütensituation mit Chl *a*-Konzentrationen über 5 mg/m³. Diese Blüte setzte sich hauptsächlich aus *Phaeocystis*-Kolonien und wenigen Diatomeen zusammen, was sich in der Fettsäurezusammensetzung von *C. acutus* widerspiegelt. Es finden sich für den Küstenstrom große prozentuale Anteile der für *Phaeocystis* typischen 18:4 Fettsäure (SARGENT *et al.*, 1985; GRAEVE, 1993) in allen Entwicklungsstadien. Im Gegensatz hierzu zeigt *C. propinquus* keine erhöhte Akkumulation der 18:4 Fettsäure. Es sind ausschließlich hohe Anteile an den Membranfettsäuren 20:5 und 22:6 zu beobachten. Gleiches gilt für *Rhincalanus gigas* und *Euchaeta antarctica*. *R. gigas* zeigt für den östlichen Schelfbereich hohe prozentuale Anteile an den für Diatomeen typischen 16:1 (12,9 %) und 20:5 Fettsäuren (23,3 %) (KATES & VOLCANI, 1966; ACKMAN *et al.*, 1968; KATTNER *et al.*, 1983; GRAEVE *et al.*, 1994).

Die im Winter ermittelten Gesamtlipidgehalte liegen sowohl für *Calanoides acutus* als auch für *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* weit über den Sommerwerten. Außerdem zeigen sich für alle drei Arten große Anteile an den 16:1, 20:5 und 22:6

Fettsäuren. Die in dieser Arbeit im Winter durchgeführten Fütterungsversuche bestätigen die Annahme, daß die Tiere erst im frühen Sommer mit der Lipidakkumulation beginnen, um maximale Lipidreserven einzulagern. Der Abbau dieser Reserven hatte im frühen Winter jedoch noch nicht stattgefunden. Die geringe Änderung der Fettsäuremuster der Tiere in den Fütterungsversuchen mit *Thalassiosira antarctica* im Winter zeigt, daß die drei Copepodenarten *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* zu dieser Jahreszeit die Markerfettsäuren dieser großen Diatomee nicht oder nur in geringen Mengen in ihre Lipide einbauen. Ergebnisse von GRAEVE (1993) und die eigenen Untersuchungen zur Fettsäurezusammensetzung im Sommer zeigen, daß diese Akkumulation prinzipiell stattfindet. Der geringe Einbau im Winter kann zwei Gründe haben. Zum einen besteht die Möglichkeit, daß die Tiere ihre Stoffwechsellätigkeit im Winter herabsetzen, was insbesondere für *C. acutus* aufgrund seiner Überwinterungsstrategie sehr wahrscheinlich ist. Zum anderen besteht die Möglichkeit, daß die Copepoden speziell im Winter eine Selektivität in ihrer Nahrungsaufnahme ausgebildet haben. Es ist anzunehmen, daß die Tiere nur bedingt auf die Fütterung mit dieser großen Diatomee reagieren, da diese schließlich in der Natur als eines der ersten Phytoplankton sukzessionsstadien im Frühling vorkommt. In einem weiteren Experiment mit *T. antarctica* und einer vor Ort genommenen Mischkultur, die zusätzlich aus kleinen Diatomeen bestand, wurden *C. acutus* und *C. propinquus* parallel beide unterschiedlichen Nahrungen angeboten. Hierzu wurden die Algen markiert, um anschließend die ^{14}C -Akkumulation in den Tieren bestimmen zu können. Die Ergebnisse zeigen, daß *C. acutus* seinen Lipidstoffwechsel im Winter auf ein Minimum herabgesetzt hat und nur wenig ^{14}C akkumuliert. Dieser Copepode beginnt mit der Akkumulation erst nach 20 Tagen und das ausschließlich, wenn die Tiere in der Mischkultur gehältert werden. Mikroskopische Untersuchungen von NÖTHIG (pers. Mitteilung) bestätigen dies. Diese Beobachtungen haben ergeben, daß *C. acutus* fast ausschließlich die kleineren Diatomeen frißt. Im Gegensatz dazu selektiert *C. propinquus* nicht und zeigt eine 30mal höhere Akkumulation als *C. acutus*. Das unterstützt die Hypothese, daß *C. acutus* in einer Zeit, in der er durch seine eingelagerten Lipidreserven unter natürlichen Bedingungen keine Nahrung aufnehmen würde, die kleinen Diatomeen den größeren Vertretern vorzieht, wohingegen *C. propinquus* mehr opportunistisch reagiert.

Es zeigt sich, daß der direkte Zusammenhang zwischen Phytoplanktonpopulation und dem Lipidmuster der Copepoden im Sommer nur für *Calanoides acutus* bestätigt werden kann, was den rein herbivoren Charakter dieses Copepoden unterstreicht. KATTNER *et al.* (1994) und HAGEN *et al.* (1993) finden für *C. acutus* auch im Frühling eine erhöhte Akkumulation der Markerfettsäuren.

Für *Rhincalanus gigas* ist eine Anreicherung der Diatomeenfettsäuren in Fettsäuremuster zu beobachten, obwohl die Kieselalgen nur in geringen Anteilen in der Wassersäule vorhanden waren (BAUMANN *et al.*, 1994). Diese Zusammensetzung läßt vermuten, daß die vorhandenen trophischen Marker noch von einem früheren Phytoplankton sukzessionsstadium stammen, da diese Copepodenart prinzipiell die 18:4 Fettsäure akkumuliert. KATTNER *et al.* (1994) finden in *R. gigas* im Frühsommer hohe Anteile der 18:4 Fettsäure. Das würde bedeuten, daß *R. gigas* langsamer auf die neue Phytoplanktonsituation reagiert als *Calanoides acutus*.

SCHNACK-SCHIEL *et al.* (1991) beschreiben für *Calanus propinquus* im Sommer ein herbivores Freßverhalten, welches im allgemeinen eine Anreicherung von Markerfettsäuren mit sich bringt. Die Ergebnisse dieser Arbeit zeigen jedoch lediglich die typischen Membranfettsäuren der Phytoplankter im Fettsäuremuster der untersuchten Organismen. Auch die Gesamtlipidgehalte der Weibchen liegen weit unter den von HAGEN (1988) zu dieser Jahreszeit gemessenen Werte. Mikroskopische Untersuchungen von KURBJEWIT (pers. Mitteilung) können diese niedrigen Lipidgehalte erklären. Es hatte sich gezeigt, daß viele Organismen bedingt durch die vorangegangene Eiablage keine Lipide in ihren Ölsäcken und somit ihren Lipidvorrat auf ein absolutes Minimum reduziert hatten. Erst im westlichen Randstrom wurden für *C. propinquus* höhere Gesamtlipidgehalte gefunden. Der Grund hierfür ist die fortgeschrittene Jahreszeit. Es ist bekannt, daß *C. propinquus* später als z.B. *Calanoides acutus* mit der Lipidanreicherung beginnt. Die Ergebnisse im Winter zeigen jedoch eine eindeutig trophische Beziehung, die durch eine Erhöhung der 16:1, 20:5 und 22:6 Anteile im Lipidmuster charakterisiert ist. Es ist daher anzunehmen, daß *C. propinquus* im Gegensatz zu *C. acutus* erst später im Sommer mit der Anlage von Speicherlipiden für die Überwinterung und den kommenden Entwicklungszyklus beginnt. Diese Annahme wird durch VORONINA (1978) unterstützt, der für *C. propinquus* eine zeitliche Verzögerung der Entwicklung im jahreszeitlichen Ablauf im Vergleich zu *C. acutus* beschreibt.

Die Lipidmuster von *Euchaeta antarctica* zeigen für alle Entwicklungsstadien hohe prozentuale Anteile an den 16:1 und 20:5 Fettsäuren. *E. antarctica* ernährt sich carnivor (WARD & ROBINS, 1987; ØRESLAND, 1991; HOPKINS *et al.*, 1993; ØRESLAND & WARD, 1993). Da sich diese Art also nicht direkt vom Phytoplankton ernährt, ist anzunehmen, daß die Akkumulation der 16:1 und 20:5 Fettsäuren indirekt über die Ingestions von herbivoren Copepoden herrührt.

Die zweite Zone bilden im Sommer die Stationen 21 bis 31 und 54 bis 59. Es handelt sich um einen Übergangsbereich zwischen den Randströmen und dem zentralen Weddellmeer.

Trotz des fortgeschrittenen Sommers herrschte in diesem Bereich eine Art Wintersituation mit 100 % Eisbedeckung. Sowohl die biologische als auch die hydrographische Situation spiegelt die Besonderheit dieses Bereiches wider (BATHMANN *et al.*, 1994). BAUMANN (pers. Mitteilung) beobachtete für diese Zone ein sehr geringes Phytoplanktonaufkommen mit Chl *a* -Konzentrationen weit unter 0,2 mg/m³. Die Temperatur- und Salzgehaltsstrukturen lassen ebenfalls auf eine lokale Besonderheit schließen (FAHRBACH *et al.*, 1994). In den oberen 500 m ist im Vergleich zu den Randströmen eine gegenläufige Steigung der Isolinien beider Parameter zu beobachten. Die Stationen zeichnen sich durch sehr geringe Gesamtlipidgehalte der Weibchen und CV-Stadien von *Calanoides acutus*, der Weibchen von *Metridia gerlachei*, *Calanus propinquus* und *Rhincalanus gigas* aus. Die Copepoden hatten somit noch nicht die Möglichkeit, die während des Winters aufgezeirten Lipide neu zu akkumulieren, da noch kein Vertikaleintrag von frisch gewachsenem Phytoplankton stattgefunden hatte. Ob auch die Reproduktion in diesem Bereich später beginnt, ist nicht geklärt. Die einzige Ausnahme von den niedrigen Lipidgehalten der Übergangszone ist Station 54. Die auffallend hohen Gehalte sind jedoch nur schwer zu verstehen, da weder die biologischen Gegebenheiten noch die Nährstoffbedingungen das Abweichen von den Tieren der anderen Stationen erklären. Die Verteilung der Markerfettsäuren zeigt für *C. acutus* hohe prozentuale Anteile an Diatomeenfettsäuren und für *R. gigas* hohe Gehalte an Diatomeen- und Dinoflagellatenfettsäuren (16:1, 18:4, 20:5 und 22:6). *C. propinquus* und *M. gerlachei* zeigen ausschließlich erhöhte Anteile an den hochungesättigten Membranfettsäuren.

Der zentrale Bereich des Weddellwirbels bildet die dritte Zone (Stationen 36-52 im Sommer und Station 625 im Winter), die durch geringe Stromgeschwindigkeiten von < 1 cm/s im Jahresmittel (FAHRBACH *et al.*, 1994) gekennzeichnet ist. Es handelt es sich also um ein relativ stabiles System. BAUMANN *et al.* (1994) beschreiben für diese Zone Chl *a*-Konzentrationen von maximal 1,8 mg/m³. Bei der Sukzession dieser pelagischen Gemeinschaft handelt es sich um einen Übergangszustand von Diatomeen zu Silicoflagellaten. Bezüglich der Lipidgehalte zeichnet sich der zentrale Bereich im Sommer durch relativ große Gehalte für *Calanoides acutus*, *Rhincalanus gigas* und *Euchaeta antarctica* aus. Sie liegen in der Größenordnung der für die Schelfgebiete ermittelten Werte. Für *Calanus propinquus* ergibt sich ein geläufiges Verhalten. Die Lipidwerte dieser Zone sind die geringsten des gesamten Weddellmeerschnittes. Die Gesamtlipidgehalte von *Metridia gerlachei* liegen in der gleichen Größenordnung wie die in den anderen Zonen. Die hohe Phytoplanktonbiomasse begünstigt prinzipiell die Lipidakkumulation der Copepoden. Experimente von KURBJEWIT (1993) zur *in situ* Eiproduktion der Copepoden ergaben für *C. propinquus* im zentralen

Weddellmeerbereich im Sommer eine maximale Eiablage. Dies läßt den Schluß zu, daß die Copepoden den größten Teil ihrer Lipide für die Reproduktion eingesetzt hatten. Darüber hinaus weist diese Copepodenart geringere Lipidakkumulationen auf als z.B. *C. acutus*, da *C. propinquus* den gesamten Winter freßaktiv ist und daher offenbar nicht so große Lipidreserven anlegt. *C. acutus* hingegen speichert in einer kurzen, freßintensiven Phase die Lipide. Der Freßdruck von *C. acutus* ist deshalb wahrscheinlich größer als der von *C. propinquus*. *M. gerlachei* nimmt eine Sonderstellung ein, da sich diese Art im Gegensatz zu *C. propinquus* das ganze Jahr über omnivor ernährt und selbst bei geringem Phytoplankton- und Partikelauftreten seine Freßaktivität nicht einstellt (SCHNACK-SCHIEL, 1987). Dies ist auch die Erklärung für die Gleichverteilung der Lipidgehalte in *M. gerlachei* über den gesamten Schnitt. Diese Art akkumuliert zwar im Sommer Lipide, aber in einem sehr viel geringeren Maße als die anderen Copepoden. Vergleicht man die Werte für die unterschiedlichen Jahreszeiten, so zeigt sich für *M. gerlachei* eine Lipidanreicherung während des Sommer um den Faktor zwei, während der Faktor für die im Sommer rein herbivoren Organismen um vier liegt.

Bezüglich der Markerfettsäuren lassen sich im Sommer nur für *Calanoides acutus* und *Rhincalanus gigas* eindeutige trophische Beziehungen aufzeigen. Diese beiden Copepodenarten weisen hohe Anteile an den typischen Fettsäuren der dominanten Phytoplanktonarten, den Diatomeen (16:1 und 20:5) und den Flagellaten (18:4 und 22:6) auf. Für *Euchaeta antarctica* ergibt sich wieder eine wahrscheinlich durch Ingestion von unterschiedlichen Metazoen bedingte Anreicherung der 16:1, 20:5 und 22:6 Fettsäuren. *Metridia gerlachei* und *Calanus propinquus* zeigen hohe Anteile an den Membranfettsäuren 16:0, 20:5 und 22:6. Dies ist zwar auch ein Zeichen für Phytoplanktonfraß, eine Aussage über die gefressenen Arten kann jedoch nicht gemacht werden, da die dazugehörigen Phytoplankton-Markerfettsäuren fehlen. Anders ist das für *M. gerlachei* im Winter. Alle untersuchten Stadien von Station 625 zeigen eine vermehrte Anreicherung an 16:1, 20:5 und 22:6, für die CV-Stadien und die Weibchen gilt das auch für die 18:4 Fettsäure. Diese Markerfettsäureverteilung in Kombination mit der Tatsache, daß *M. gerlachei*, wie oben beschrieben, seinen Gesamtlipidgehalt zum Winter hin fast auf das Doppelte erhöht, zeigt, daß dieser Copepode aufgrund seiner Ernährungsstrategie die Speicherlipide im Sommer erst später als z.B. *C. acutus* anlegt.

Im antarktischen Winter wurden zusätzlich zwei weitere Bereiche beprobt. Es handelt sich zum einen um Stationen auf dem Greenwich Meridian (575 bis 606) zwischen Kapstadt und dem antarktischen Kontinentalschelf und zum anderen um Stationen im Gebiet der Scotia See (639 bis 644). Die Chlorophyll *a* - Konzentrationen in diesem Bereich sind der Jahreszeit gemäß relativ gering. Es sind lediglich zwischen den

Stationen 575 und 577 höhere Konzentrationen von $0,44 \text{ mg/m}^3$ vorhanden (NÖTHIG *et al.*, 1994). Es handelt sich bei diesem Maximum um den Übergang zwischen den Wassermassen des ACC und des Weddellwirbels im Bereich der Weddellfront. Das Phytoplankton setzt sich aus Dinoflagellaten und wenigen Diatomeen zusammen. Entlang des Greenwich Meridians wurden Copepoditstadien und Weibchen von *Calanoides acutus* und *Calanus propinquus* untersucht. Hierbei zeigt sich eine Abnahme der Gesamtlipidgehalte von den Weibchen bis zu den CIII-Stadien. Die Gehalte liegen für *Calanus propinquus* weit über denen von *Calanoides acutus*. Die Lipidmuster von *C. acutus* (CV) und den Copepoditstadien von *C. propinquus* zeigen eine Dominanz an 16:1, 18:4, 20:5 und 22:6 Fettsäuren, was die Algenzusammensetzung, bestehend aus Diatomeen und Dinoflagellaten bestätigt. Die Fettsäurezusammensetzung von *C. acutus* ist entlang des gesamten Schnitts durch typische Diatomeenfettsäuren dominiert. Die gleichen Komponenten sind in großen, prozentualen Anteilen in *C. propinquus* zu finden. Beide Arten reagieren also im ACC auf das Nahrungsangebot mit einer Akkumulation der artenspezifischen Phytoplanktonfettsäuren in den Lipiden. Der Grund ist der ähnliche Lebenszyklus der beiden Copepodenarten, die hier in tiefen Wasserschichten überwintern und somit nur im Sommer in einer intensiven Freßphase die Lipide akkumulieren. Dies führt zu einer vermehrten Anreicherung der Markerfettsäuren. Im Weddellmeer dagegen ist *C. propinquus* anders als der rein herbivore *C. acutus* auch im Winter freßaktiv, wodurch seine Lipidakkumulation und damit die Anreicherung der Markerfettsäuren geringer ist.

Die in der Scotiasee gefangenen *Metridia gerlachei* weisen doppelt so hohe Lipidwerte im Winter als im Sommer auf. Sie sind jedoch sehr viel niedriger als die Gesamtlipidgehalte der beiden anderen Copepodenarten. Durch die ganzjährig omnivore Ernährungsweise legt *M. gerlachei* keine großen Reserven für den Winter an. Fütterungsversuche, die in dieser Arbeit mit weiblichen *M. gerlachei* und Copepoditstadien III von *Calanus propinquus* durchgeführt wurden, haben ergeben, daß *M. gerlachei* sogar in der Lage ist, sich rein carnivor zu ernähren, wodurch er von den herrschenden Phytoplanktonbedingungen unabhängig wird.

4.2 ^{14}C -Akkumulation in den Lipiden der Copepoden

Untersuchungen mit radioaktiven Isotopen in Fütterungsversuchen wurden an dominanten Arten der Arktis (GRAEVE, 1993) und in gemäßigten Breiten (COPPING & LORENZEN, 1980) durchgeführt. In der vorliegenden Arbeit wurden diese Untersuchungen durch die Fütterung der drei endemischen, antarktischen Copepodenarten *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus* und *Metridia gerlachei* mit ^{14}C -markierten Algen erweitert, um Informationen über die Dynamik des Lipidstoffwechsels antarktischer, calanoider Copepoden zu erhalten. Hierzu wurden neben der ^{14}C -Akkumulation in den Gesamtlipiden und Lipidklassen für *C. acutus* und *C. propinquus* auch die Akkumulation in den Fettsäuren bzw. Fettalkoholen untersucht. Letzteres wurde bislang nur an größeren Organismen wie *Euphausia superba* (POND, 1994) und *Panaeus esculentus* (DALL *et al.*, 1993) durchgeführt. Der Grund hierfür ist die Tatsache, daß die Lipidakkumulation und damit die ^{14}C -Aktivität in den Copepoden geringer ist, was die Messungen erheblich erschwert. Das Problem wurde in der vorliegenden Arbeit durch die Anwendung der präparativen, zweidimensionalen Gaschromatographie gelöst, die eine Trennung und Anreicherung der einzelnen Komponenten ermöglicht.

Die Hauptanwendungsgebiete radioaktiver Isotope in Fütterungsversuchen sind die zur Klärung trophischer Beziehungen, die in der Biologie über die Freß- bzw. Grazingraten der Tiere bestimmt werden (LAMPERT, 1977; COPPING & LORENZEN, 1980; PETERS, 1984). Auch in der vorliegenden Arbeit wurden die Grazingraten der Copepoden nach zwei Methoden berechnet, wobei es sich zum einen um die Berechnung über die Abnahme der Chlorophyll *a* - Konzentrationen in den Algen nach FROST (1972) und zum anderen um die Methode unter Anwendung der Radioaktivität in den Algen und den Copepoden nach DARO (1978) handelt. Es hat sich gezeigt, daß bei der Methode nach DARO die Grazingraten sehr viel niedriger sind als die nach FROST (1972) berechneten Raten. BAARS & OOSTERHUIS (1984) diskutieren diese Problematik. Die entscheidende Diskrepanz zu den in der vorliegenden Arbeit vorherrschenden Versuchsbedingungen ist die Länge der Inkubation. Sowohl DARO als auch GULATI (1985) inkubieren nur über einige Stunden. Die Ergebnisse gerade im Winter rechtfertigen jedoch für bestimmte Copepodenarten eine Inkubationszeit in der Größenordnung von Tagen. Es wurde getestet, inwiefern die mathematischen Näherungen die Berechnung der Grazingraten verändern. Die Grazingratenberechnung nach der vereinfachten Formel mit Näherung und ohne diese haben gezeigt, daß die Werte nur geringfügig variieren. Kritisch bei der Methode ist die Vernachlässigung der Exkretion der Copepoden, die DARO durch die geringe Inkubationsdauer rechtfertigt. COPPING & LORENZEN (1980) bestätigen, daß der Verlust für den inkorporierten

Algenkohlenstoff über die Kotballen zumindest bei herbivoren Organismen minimal ist. LASKER (1966) beschreibt z.B. für Euphausiaceen, daß 1-4,8 % des ingestierten Kohlenstoffs in den Kotballen wiederzufinden ist. Diese Angaben sind jedoch abhängig von der Ernährungsweise des Copepoden oder der anderen Metazoen und stellen für die in dieser Arbeit durchgeführten Experimente sicherlich die Hauptverlustquelle dar. FROST (1972) führte eine Berechnung durch, die unabhängig von diesem Parameter ist, weil für die Bestimmung der Grazingraten ausschließlich die Konzentrationsabnahme an Chlorophyll *a* - also der photosynthetisch intakten Algen - berücksichtigt wird. Somit ist festzuhalten, daß die Anwendung der Methode nach FROST (1972) für Langzeitversuche sinnvoller ist.

Die Lipidverteilungen und -zusammensetzungen liefern nur eine Momentaufnahme und lassen keine Aussagen über die Dynamik der Lipidakkumulation zu. Um weitere Informationen über den Lipidstoffwechsel zu erhalten, wurde ebenfalls radioaktiver Kohlenstoff in Fütterungsversuchen benutzt. Es sollte geklärt werden, ob und inwiefern die Dynamik der ¹⁴C-Akkumulation arten- und jahreszeitenabhängig ist. Die Auswahl der Lipidkomponenten für diese stoffwechselphysiologischen Untersuchungen haben sich aus der Lipidzusammensetzung der Copepoden ergeben.

Für *Calanoides acutus* bestätigen die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit frühere Untersuchungen zur Lipidzusammensetzung dieser Art (HAGEN, 1988; FAHL, 1991; HAGEN *et al.*, 1993; KATTNER *et al.*, 1994). *C. acutus* baut die Lipide fast ausschließlich in Form von Wachsestern (WE) auf, was für herbivore Copepoden die typische Speicherform in polaren Regionen ist (SARGENT, 1976; KATTNER *et al.*, 1989; GRAEVE, 1993). Es wurden sowohl im antarktischen Sommer als auch im Winter Wachsesteranteile von bis zu 90 % vom Gesamtlipidgehalt errechnet. LEE *et al.* (1971) stellen fest, daß Copepoden - wenn vorhanden - zuerst ihre Triacylglyceride (TAG) abbauen und danach langsamer ihre WE. Dies könnte bedeuten, daß die triglyceridabbauenden Enzyme ständig aktiviert sind, während die wachsesterabbauenden Enzyme nur bei Streß und in Hungerperioden aktiv sind. Diese Tatsache macht die WE zu einer wichtigen Speicherform für *C. acutus*, der aufgrund seiner Überwinterungsstrategie darauf angewiesen ist, eine dauerhafte und ständig verfügbare Reserveform zu synthetisieren. SARGENT & HENDERSON (1986) gehen mit ihrer Hypothese bezüglich der Vorteile der Wachsestersynthese noch weiter. Normalerweise wird die *de novo* Lipidbiosynthese über Kontrollmechanismen des Enzymsystems gehemmt, wenn ein Überschuß an Fettsäuren zur Verfügung steht. Bei der Wachsestersynthese werden diese Hemmechanismen umgangen, indem die Fettsäuren zu

Fettalkoholen reduziert werden. So können neben den Lipiden auch Proteine und Kohlenhydrate aus der Nahrung in WE umgewandelt werden.

Die für *Calanoides acutus* charakteristischen Bestandteile der Speicherlipide sind die langkettigen Fettsäuren 20:1 und 22:1 und die entsprechenden Fettalkohole. Sie nehmen neben den Markerfettsäuren und den Membrankomponenten den größten prozentualen Anteil am Gesamtlipidgehalt ein. Der Aufbau dieser langkettigen Fettsäuren und deren Reduktion zu den Fettalkoholen, aus denen die Wachsester über eine Esterbildung dieser beiden Komponenten gebildet werden, ist außergewöhnlich für die antarktischen Copepoden. *C. acutus* ist der einzige Vertreter dieser Region, der diese langkettigen, energiereichen Fettalkohole aufbaut. Im Gegensatz hierzu scheint dieser Syntheseweg (Abbildung 43) für die arktischen Copepoden, wie z.B. *Calanus hyperboreus*, *Calanus glacialis* und *Calanus finmarchicus* üblich zu sein.

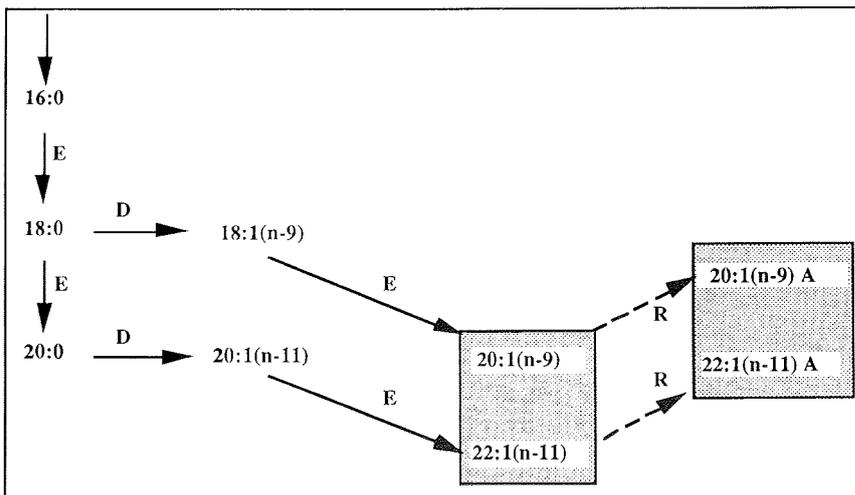


Abbildung 43: Biosyntheseweg der Monoenfettsäuren für *Calanoides acutus* (D= Desaturierung, E= Elongation, R= Reduktion)

Die Lipiddynamik im Winter ist zum einen im Maud Rise Regime und zum anderen im Weddellmeer durchgeführt worden. Es hat sich für *Calanoides acutus* gezeigt, daß die Freßaktivitäten bei Maud Rise im Sommer 33 % höher sind als im Winter. Die maximalen Grazingraten betragen im Sommer $0,6 \mu\text{g Chl } a / \text{Tier} \cdot \text{h}$, am Anfang des Winters nur $0,4 \mu\text{g Chl } a / \text{Tier} \cdot \text{h}$. Diese Tendenz spiegelt sich bezüglich der ^{14}C -Akkumulation in den Lipiden und deren Bestandteilen wider. Prinzipiell ist zu Beginn der Experimente die Einlagerung in die wasserlöslichen Metabolite höher. Es besteht die Möglichkeit, daß die ^{14}C -Akkumulation in den niedermolekularen Komponenten schneller erfolgt und erst

nach einiger Zeit auch die höhermolekularen Bestandteile markiert werden (TILLMANN, 1987). Bezüglich der Lipidakkumulation läßt sich für *C. acutus* im Sommer die größte Anreicherung im Vergleich zu den anderen untersuchten Arten erkennen. Sie ist für alle Bestandteile und für beide Jahreszeiten im Maud Rise Regime höher als im Weddellmeer. Der Grund ist wahrscheinlich, daß bedingt durch die geographische Lage der beiden Regionen die Probennahme an der Maud Rise Station in beiden Jahreszeiten sehr früh erfolgte, so daß es sich während der Winterreise eigentlich um Spätherbst und während der Sommerexpedition um Spätfrühling handelte. Da *C. acutus* im Sommer als erster aus dem Warmen Tiefenwasser (WDW) aufsteigt, beginnen seine Freßaktivitäten auch früher als die der anderen Arten. Während der Winterexpedition hingegen hielten sich die Tiere bei Maud Rise noch in den oberen Wasserschichten (Winterwasser) auf, was bedeutet, daß sie mit der Überwinterung noch nicht begonnen hatten. Im Weddellmeer jedoch befand sich *C. acutus* schon in der "Diapause", was die geringe Akkumulation mit Grazingraten um 62 % unter den Sommerwerten bestätigt. Es hat sich gezeigt, daß *C. acutus* im Winter 15 Tage benötigt, um die ^{14}C -Menge zu akkumulieren, die diese Copepodenart im Sommer schon nach 2 Tagen eingebaut hatte. Das heißt, daß *C. acutus* seinen Stoffwechsel im Winter auf eine Minimaltätigkeit reduziert hat und lange Zeit benötigt, um auf die im Experiment simulierte Algenblüte zu reagieren.

Im Sommer akkumuliert *Calanoides acutus* in den ersten 2 Tagen das ^{14}C vermehrt in die Polarlipide (PL). Die Anreicherung in den Wachsesteren (WE) und Triacylglyceriden (TAG) ist im Gegensatz dazu sehr gering. Erst nach 7 Tagen ist ein starker ^{14}C -Akkumulationsanstieg in den WE zu beobachten. Die Untersuchungen der Fettsäuren und Fettalkohole bestätigen dies. Hier findet eine schnelle Anreicherung in den 20:1, 22:1 und 22:6 Fettsäuren statt, während die Akkumulation in den Fettalkoholen sehr viel langsamer verläuft. Der Syntheseweg erklärt diese unterschiedliche Akkumulationsgeschwindigkeit. Zum Wachsesteraufbau sind anfangs Kettenverlängerungen und Desaturierungsprozesse nötig, aus denen die langkettigen Komponenten 20:1 und 22:1 gebildet werden. Erst im Anschluß daran werden die Fettsäuren über die entsprechenden Fettaldehyde zu den Fettalkoholen reduziert, aus denen dann die Wachsester über eine Esterbildung gebildet werden. Diese Verzögerung in der Wachsestersynthese im Vergleich zu der Triacylglyceridsynthese spiegelt sich in der verlangsamten Akkumulation in den Fettalkoholen wider.

Abschließend ist festzuhalten, daß *Calanoides acutus* im Sommer sehr früh mit der Lipidakkumulation beginnt. Hierbei findet zu Beginn der Aufbau der Membrankomponenten, die Kettenverlängerung und Desaturierung statt. Erst nach Tagen beginnt *C. acutus* mit der Wachsestersynthese. Im Winter während der "Diapause" ist der

Stoffwechsel des Copepoden soweit herabgesetzt, daß er erst nach einer langen Akklimatisierungsphase auf das Phytoplankton mit Fraß reagiert. Diese sehr stabile "innere Uhr" von *C. acutus* ist jedoch für die Lebensgemeinschaft in der Antarktis notwendig, denn die geringen Phytoplanktonkonzentrationen im Winter würden unter anderen Umständen eine starke Konkurrenz mit den im Winter freßaktiven Organismen bedeuten.

Metridia gerlachei synthetisiert neben den Wachsester (WE) auch vermehrt Triacylglyceride (TAG) und unterscheidet sich dadurch von *Calanoides acutus*. Die Anteile der beiden Lipidklassen an den Gesamtlipiden variieren sehr stark. Für den Winter liegen die Werte für die WE zwar um 50 %, im Sommer schwanken sie aber zwischen 2 und 85 %. Diese hohe Variabilität ist bedingt durch das omnivore Freßverhalten dieser Copepodenart. Die Ernährungsweise liefert auch die Erklärung für die großen Anteile an der 18:1 Fettsäure (Syntheseweg: siehe Abbildung 44) und den kurzkettigen Fettalkoholen 14:0, 16:0 und 16:1. *M. gerlachei* ist nicht darauf angewiesen, die energiereichen, langkettigen Komponenten aufzubauen, da er auch im Winter freßaktiv ist und so keine großen Reserven benötigt. Die ¹⁴C-Akkumulation in den Gesamtlipiden bestätigt das Freßverhalten des Copepoden. Die Akkumulationen liegen in Sommer in der Größenordnung der für *Calanus propinquus* gefundenen ¹⁴C-Anreicherungen, wohingegen sie im Winter zwischen denen von *C. propinquus* und denen von *C. acutus* liegen. Dieses Verhalten zeigt, daß *C. propinquus* in seiner Ernährungsweise eher *M. gerlachei* entspricht.

Calanus propinquus ist unter den polaren Copepoden die große Ausnahme. Er synthetisiert ausschließlich Triacylglyceride (TAG) als Speicherform. Lediglich der größere Vertreter dieser Organismengruppe *Euchirella rostromagna* verfolgt eine ähnliche Lipidstoffwechselstrategie (HAGEN *et al.*, submitted). Es stellt sich jedoch die Frage, ob evolutionär nicht *C. propinquus* die Regel und alle anderen Copepoden die Ausnahme sind, da sowohl die Bakterien und Phytoplankter als auch die meisten höheren Organismen, wie auch der Mensch, TAG aufbauen, um Energiereserven anzulegen. Ungewöhnlich ist außer dem Aufbau von TAG die Fettsäurezusammensetzung. Neben den üblichen Membran- und Markerfettsäuren weist *C. propinquus* große Anteile an den langkettigen 22:1 Fettsäuren auf, wobei das (n-9)-Isomer meist in gleichen Anteilen wie das (n-11)-Isomer vorhanden ist. Normalerweise ist in den Copepoden jedoch das höhere Isomer weit überrepräsentiert. Der Syntheseweg in Abbildung 44 zeigt, daß für die Bildung beider 22:1 Fettsäure-Isomere aus der Stearinsäure zwei Kettenverlängerungen und eine Desaturierung erforderlich ist. Die Energiebilanz dürfte demnach für beide Wege gleich sein. Der einzige Unterschied liegt in der Geschwindigkeit der Reaktionen. Es ist

bekannt, daß bei einer Kettenverlängerung die Geschwindigkeiten der Umsetzungen mit zunehmender Kettenlänge abnehmen, und daß die ungesättigten Fettsäuren rascher verlängert werden als die entsprechenden gesättigten (THIELE, 1979). Das würde bedeuten, daß die Geschwindigkeit zur Bildung des (n-9)-Isomers größer ist. Somit hätte *C. propinquus* eine Strategie entwickelt, die ihm einen schnellen und effektiven Aufbau zweier, energiereicher Fettsäuren ermöglicht. Die ausschließliche Synthese von TAG macht dies auch erforderlich. Wachstestersynthetisierende Organismen haben den Vorteil, daß die abbauenden Enzyme nur in Hungersituationen aktiv sind. Da dies für die triacylglyceridabbauenden Enzyme nicht gilt, ist *C. propinquus* wahrscheinlich gezwungen, die Synthese über den schnelleren Weg der Bildung des 22:1(n-9)-Isomers zu beschleunigen, damit im Falle der Futterknappheit genügend Energiereserve zur Verfügung steht.

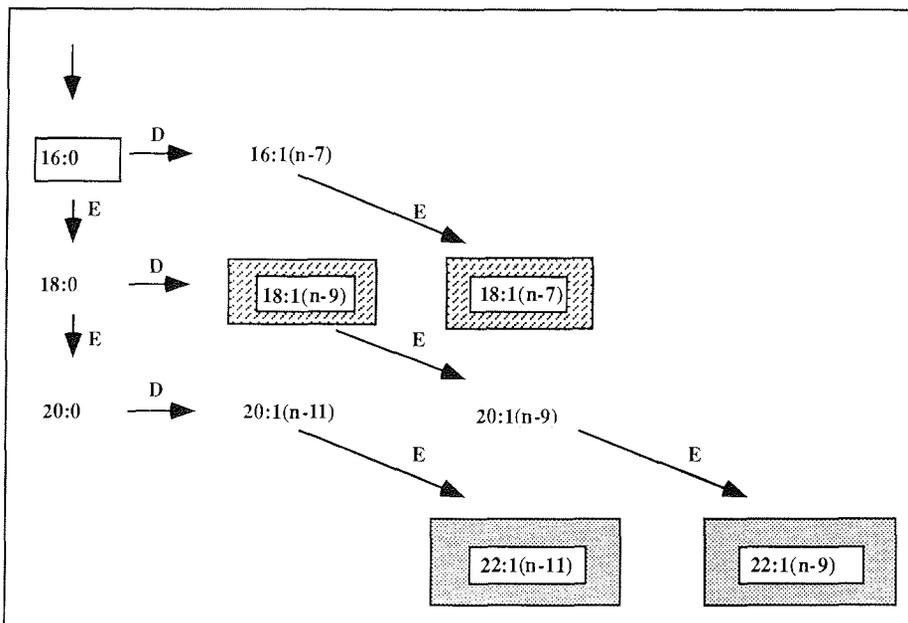


Abbildung 44: Biosyntheseweg der Monoenfettsäuren für *Calanus propinquus* (grau) und *Metridia gerlachei* (gestreift) (D= Desaturierung; E= Elongation)

Die Untersuchungen mit Hilfe des radioaktiven Kohlenstoffs haben gezeigt, daß *Calanus propinquus* zwar im Sommer freßaktiver ist als im Winter, in dieser Zeit aber im Gegensatz zu *Calanoides acutus* seine Lipidbiosynthese nicht so stark herabsetzt. Die Grazingraten liegen im Sommer bei $1,5 \mu\text{g Chl } a / \text{Tier} \cdot \text{h}$ und im Winter bei $0,4 \mu\text{g Chl } a / \text{Tier} \cdot \text{h}$. Interessant ist hierbei besonders, daß für *C. propinquus* sowohl die

Grazingraten als auch die ^{14}C -Akkumulation in die Gesamtlipide im Winter im Weddellmeer höher sind als im Maud Rise Regime. Prinzipiell ist das nicht ungewöhnlich, da bekannt ist, daß *C. propinquus* im Weddellmeer den Winter im WW verbringt und auch weiter freßaktiv bleibt. Der Bereich von Maud Rise liegt südlich der Weddellfront und damit im Einflußbereich der Wassermassen des Weddellwirbels, so daß für *C. propinquus* das gleiche Überwinterungsverhalten angenommen werden könnte. Aufgrund der speziellen hydrographischen und topographischen Gegebenheiten in diesem Gebiet findet man jedoch auch bei den Organismen ein verändertes Verhalten, das gewissermaßen zwischen der Überwinterungsstrategie im ACC und der im Weddellmeer liegt. SPIRIDONOV (pers. Mitteilung) findet *C. propinquus* im Winter sowohl im WW als auch im WDW.

Die ^{14}C -Akkumulation in den Lipidklassen zeigt für beide Regionen im Sommer eine vermehrte Akkumulation in den Polarlipiden in den ersten Tagen, wobei bei Maud Rise auch in den TAG die maximale Aktivität schon nach zwei Tagen erreicht wird, während die Akkumulation im Weddellmeer viel langsamer mit einem stetigen Anstieg innerhalb von 30 Tagen vonstatten geht. Die Geschwindigkeiten der Lipidakkumulation im Sommer zeigen also einen klaren Zusammenhang mit dem Freßverhalten im Winter. In Bereichen, in denen die Organismen im Winter freßaktiv sind, findet im Sommer eine langsamere Akkumulation statt als in Bereichen, in denen die Tiere ihre Freßaktivität im Winter herabsetzen. Dies ist auch zu erwarten, da *C. propinquus* im Weddellmeer nicht auf eine schnelle Akkumulation angewiesen ist. Im Winter lagert *C. propinquus* in den Experimenten bis zu 90% der Aktivität der Gesamtlipide in den TAG ein, davon 60% schon in den ersten 24 Stunden. Das heißt, daß der Copepode im Winter energetisch gesehen effektiver synthetisiert, während im Sommer ein Großteil der Energie für den Aufbau von PL benutzt wird.

Die Dynamik der ^{14}C -Akkumulation in den Lipidklassen wird durch die Dynamik der Fettsäuren bestätigt. Auch hier erfolgt im Weddellmeer der Anstieg der ^{14}C -Aktivität in allen Komponenten langsamer als im Maud Rise Regime. Hier ist lediglich im Sommer ein schneller Anstieg in den gesättigten Komponenten zu beobachten. Die Effektivität des Lipidstoffwechsels im Weddellmeer im Winter wird auch durch den kontinuierlichen Anstieg der ^{14}C -Akkumulation in den Speicherfettsäuren deutlich und bestätigt das Akkumulationsverhalten in *C. propinquus* bezüglich der TAG.

Es läßt sich also zusammenfassen, daß *Calanus propinquus* trotz höherer Grazingraten im Sommer weniger ^{14}C in den Lipiden akkumuliert als *Calanoides acutus*. Der Grund hierfür kann sein, daß *C. propinquus* auch im Winter Speicherstoffe einlagern kann. *C.*

propinquus stellt seinen Lipidstoffwechsel sehr effektiv auf seine Überwinterungsstrategie ein. Im Weddellmeer akkumuliert diese Copepodenart im Sommer relativ langsam. Im Winter erhöht *C. propinquus* die Akkumulationsgeschwindigkeit in den TAG. Die ^{14}C -Akkumulation ist bei Maud Rise sowohl im Sommer als auch im Winter in allen Komponenten schneller als im Weddellmeer.

5 LITERATUR

- Ackman R. G., Tocher C. S., McLachlan J. (1968) Marine phytoplankter fatty acid. J. Fish. Res. Board Can. 25: 1603-1620
- Andrews J. H. (1966) The distribution and life-history of *Calanoides acutus* (Giesbrecht). Discovery Rep. 34: 117-162
- Atkinson A. (1991) Life cycles of *Calanoides acutus*, *Calanus simillimus* and *Rhincalanus gigas* (Copepoda: Calanoidae) within the Scotia Sea. Mar. Biol. 109: 79-91
- Atkinson A. (1989) Distribution of six major copepod species around South Georgia during an austral winter. Polar Biol. 10: 81-88
- Atkinson A., Peck J. M. (1988) A summer-winter comparison of zooplankton in the oceanic area around South Georgia. Polar Biol. 8: 463-473
- Augstein E., Bagriantsev N., Schenke H. W. (1991) Die Expedition ANTARKTIS VIII/1-2, 1989 mit der Winter Weddell Gyre Study der Forschungsschiffe "Polarstern" und "Akademik Fedorov". Ber. Polarforsch. 84: 134 pp
- Baars M. A., Oosterhuis S. S. (1984) Diurnal feeding rhythms in the North Sea copepods measured by gut fluorescence, digestive enzyme activity and grazing of labelled food. Neth. J. Sea Res. 18: 97-119
- Bagriantsev N. V., Gordon A. L., Huber B. A. (1989) Weddell Gyre: temperature maximum stratum. J. Geophys. Res. 94: 8331-8334
- Bathmann U. V., Makarov R. R., Spiridonov V. A., Rohardt G. (1993) Winter distribution and overwintering strategies of the Antarctic copepod species *Calanoides acutus*, *Rhincalanus gigas* and *Calanus propinquus* (Crustacea, Calanoida) in the Weddell Sea. Polar Biol. 13: 659-673
- Bathmann U. V., Smetacek V., de Baar H., Fahrbach E., Krause G. (1994) Die Expedition ANTARKTIS X/6-8 des Forschungsschiffes "POLARSTERN" 1992/93. Ber. Polarforsch. 135: 235 pp

- Baumann M. E. M. (1990) Untersuchung zur Primärproduktion und Verteilung des Phytoplanktons der Grönlandsee mit Kulturexperimenten zum Einfluß des Lichtes und der Temperatur auf Wachstum und Photosyntheseleistung arktischer Diatomeen. Dissertation, RWTH Aachen 129 pp
- Baumann M. E. M., Goeyens L., Brandini F. (1994) In: Die Expedition ANTARKTIS X/6-8 des Forschungsschiffes "POLARSTERN" 1992/93. Bathmann U., Smetacek V., de Baar H., Fahrbach E., Krause G. (eds.). Ber. Polarforsch. 135: 235 pp
- Bell M. V., Henderson R. J., Sargent J. R. (1986) The role of polyunsaturated fatty acids in fish. Comp. Biochem. Physiol. 83 B: 711-719
- Bersch M., Becker G. A., Frey H., Koltermann K. P. (1992) Topographic effects of Maud Rise on the stratification and circulation of the Weddell Gyre. Deep-Sea Res. 39: 303-331
- Bertsch W. (1990) Multidimensional gas chromatography. In: Cortes H.J. (ed.), Multidimensional chromatography. Marcel Dekker Verlag, New York 75-145
- Bligh E.G., Dyer W. J. (1959) A rapid method of total lipid extraction and purification. Can. J. Biochem. Physiol. 37: 911-917
- Bodungen B. v. (1986) Phytoplankton growth and krill grazing during spring in the Bransfield Straight, Antarctica - implications from sediment trap collections. Polar Biol. 6: 153-160
- Boysen-Ennen E., Hagen W., Hubold G., Piatkowski U., (1991) Zooplankton biomass in the ice-covered Weddell Sea, Antarctica. Mar. Biol. 111: 227-235
- Buma A. G. J., de Baar H., Nolting R. F., van Bennekom A. J. (1991) Metal enrichment experiments in the Weddell Sea: Effects of Fe and Mn on various plankton communities. Limnol. Oceanogr. 36: 1865-1878
- Comiso J. C., Gordon A. L. (1987) Recurring Polynyas over the Cosmonaut Sea and the Maud Rise. J. Geophys. Res. 92: 2819-2823
- Copping A. E., Lorenzen C. J. (1980) Carbon budget of a marine phytoplankton-herbivore system with carbon-14 as a tracer. Limnol. Oceanogr. 25: 873-882
- Dall W., Chandumpai A., Smith D. M. (1993) The fate of same ¹⁴C-labelled dietary lipids in the tiger prawn *Penaeus esculentus*. Mar. Biol. 115: 39-45

- Daro M. H. (1978) A simplified ^{14}C method for grazing measurements on natural planktonic populations. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 31: 241-248
- de Baar H., Buma A. G. J., Nolting R. F., Cadée G. C., Jacques G., Treguer P. (1990) Iron limitation of the Southern Ocean: Experimental observations in the Weddell and Scotia Sea. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 65: 105-122
- El-Sayed S. Z. (1984) Productivity in Antarctic waters: a reappraisal. In: *Marine phytoplankton and productivity*. Holm-Hansen O., Bolis L., Gilles R. (eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 73-91
- Fahl K. (1991) Chromatographische Untersuchungen der Lipide ausgewählter Organismen und Habitate des Weddellmeeres (Antarktis). Diplomarbeit, Universität Bremen 59 pp
- Fahrbach E., Boehme T., Corleis v. d. Voet J., Fischer H., Hamann R., Kolb L., Latten A., Rohardt G., Schütt E., Seiß G., Strass V., Witte H., Zwein F. (1994) In: *Die Expedition ANTARKTIS X/6-8 des Forschungsschiffes "POLARSTERN" 1992/93*. Bathmann U., Smetacek V., de Baar H., Fahrbach E., Krause G. (eds.). *Ber. Polarforsch.* 135: 135-156
- Fahrbach E., Rohardt G., Schröder M., Strass V. (in press) Transport and structure of the Weddell Gyre. *Annales Geophysicae*
- Fahrbach E., Rohardt G., Scheele N., Schröder M., Strass V., Wisotzki A. (submitted) Formation and discharge of deep and bottom water in the northwestern Weddell Sea. *J. Mar. Res.*
- Falk-Petersen S., Sargent J. R., Tande K. (1987) Lipid composition of Zooplankton in relation to the sub-Arctic food web. *Polar Biol.* 8: 115-120
- Farkas T., Storebakken T., Bhosle N. B. (1988) Composition and physical state of phospholipids in calanoid copepods from India and Norway. *Lipid* 23: 619-622
- Folch J., Lees M., Sloane-Stanley G. H. (1957) A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *J. Biol. Chem.* 226: 497-509
- Foldvik A., Kvinge T., Tørresen T. (1985) Bottom currents near the continental shelf break in the Weddell Sea. *Oceanology of the Antarctic Continental Shelf*. *Antarctic Res. Ser.* 43: 21-34

- Forster T. D., Carmack E. C. (1976) Temperature and salinity in the Weddell Sea. J. Phys. Oceanogr. 6: 36-44
- Foxton P. (1956) The distribution of the standing crop of zooplankton in the Southern Ocean. Discovery Rep. 28: 191-236
- Foxton P. (1964) Seasonal variations in the plankton of Antarctic waters. In: Carrick R., Holgate M.W., Prevost J. (eds.) Biologie Antarctique. Hermann, Paris 311-318
- Fraser A. J., Sargent J. R., Gamble J. C., Seaton D. D. (1989) Formation and transfer of fatty acids in an enclosed marine food chain comprising phytoplankton, zooplankton and herring (*Clupea harengus* L.) larvae. Mar. Chem. 27: 1-18
- Frost B. W. (1972) Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. Limnol. Oceanogr. 17: 805-815
- Goerkeler U. K., Müller F. (1990) Process multidimensional gas chromatography. In: Cortes H.J. (ed.), Multidimensional chromatography. Marcel Dekker Verlag, New York 191-218
- Gouretski V. V., Danilov A. I. (1993) Weddell Gyre: structure of the eastern boundary. Deep-Sea Res. 40: 561-582
- Graeve M. (1993) Umsatz und Verteilung von Lipiden in arktischen marinen Organismen unter besonderer Berücksichtigung unterer trophischer Stufen. Ber. Polarforsch. 124: 141 pp
- Graeve M., Hagen W., Kattner G. (1994) Herbivorous or omnivorous? On the significance of lipid composition as trophic markers in Antarctic copepods. Deep-Sea Res. 41: 915-924
- Graeve M., Kattner G. (1992) Species-specific differences in the intact wax ester of *Calanus hyperboreus* and *C. finmarchicus* from Fram Strait-Greenland Sea. Mar. Chem. 39: 269-281
- Gulati R. D. (1985) Zooplankton grazing methods using radioactive tracers: technical problems. Hydrobiol. Bull. 19: 61-69

- Haas C., Viehoff T., Eicken H. (1992) Sea-ice conditions during the Winter-Weddell-Gyre-Study 1992 ANT X/4 with RV "Polarstern": Shipboard observations and AVHRR satellite imagery. Berichte aus dem Fachbereich Physik des Alfred-Wegener-Instituts, Bremerhaven 34
- Hagen W. (1988) Zur Bedeutung der Lipide im antarktischen Zooplankton. Ber. Polarforsch. 49: 120 pp
- Hagen W., Kattner G., Graeve M. (submitted) Lipids in the Antarctic copepods *Euchaeta antarctica* and *Euchirella rostromagna*: New aspects on the lipid biochemistry of polar copepods. Limnol. Oceanogr.
- Hagen W., Kattner G., Graeve M. (1993) *Calanoides acutus* and *Calanus propinquus*, Antarctic copepods with different lipid storage modes via wax esters or triacylglycerols. Mar. Ecol. Prog. Ser. 97: 135-142
- Harrington G. W., Beach B. H., Dunham J. E., Holz G. G. Jr., (1970) The polyunsaturated fatty acids of marine dinoflagelates. J. Protozool. 17: 213-219
- Hellmer H., Bersch M., Augstein E., Gravemann I. (1985) "The Southern Ocean". Ber. Polarforsch. 25: 98 pp
- Hempel G. (1985) Antarctic marine food webs. In: Siegfried W.R., Condy P.R., Laws R.M. (eds.). Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 266-270
- Hewes C. D., Holm-Hansen O., Sakshaug E. (1985) Alternate carbon pathways at lower trophic levels in the Antarctic food web. In: Siegfried W.R., Condy P.R., Laws R.M. (eds.). Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 266-270
- Heywood R. B., Priddle J. (1987) Retention of phytoplankton by an eddy. Cont. Shelf Res. 7: 937-955
- Hopkins T. L. (1971) Zooplankton standing crop in the Pacific sector of the Antarctic. In: Llano G.A., Wallen T.E. (eds.). Antarctic Research Series 17, Biology of the Antarctic Seas IV, American Geographical Union 347-362
- Hopkins T. L. (1985) Food web of an Antarctic midwater ecosystem. Mar. Biol. 89: 197-212

- Hopkins T. L., Lancraft T. M., Torres J. J., Donnelly J. (1993) Community structure and trophic ecology of zooplankton in the Scotia Sea Marginal Ice Zone in winter (1988). *Deep-Sea Res.* 40: 81-105
- Hoppema M., Fahrbach E., Schröder M., Wisotzki A., de Baar H. (submitted) A winter-summer comparison of carbon dioxide and oxygen in the Weddell Sea surface. *Mar. Chem.*
- Huntley M., Escritor F. (1991) Dynamics of *Calanoides acutus* (Copepoda: Calanoidae) in Antarctic coastal waters. *Deep-Sea Res.* 38: 1145-1167
- Hyver K. J., Sandra P. (1989) High resolution gas chromatography. Hewlett-Packard 300 pp
- Kates K., Volcani B. E. (1966) Lipid components of diatoms. *Biochem. Biophys. Acta* 116: 264-278
- Kattner G., Fricke H. S. G. (1986) Simple gas-liquid chromatographic method for simultaneous determination of fatty acids and alcohols in wax esters of marine organisms. *J. Chromat.* 361: 313-318
- Kattner G., Gercken G., Eberlein K. (1983) Development of lipids during a spring plankton bloom in the Northern North Sea. I. Particulate fatty acids. *Mar. Chem.* 14: 149-162
- Kattner G., Graeve M., Hagen W. (1994) Ontogenetic and seasonal changes in lipid and fatty acid/alcohol composition of the dominant Antarctic copepods *Calanus propinquus*, *Calanoides acutus* and *Rhincalanus gigas*. *Mar. Biol.* 118: 637-644
- Kattner G., Graeve M. (1991) Wax ester composition of the dominant calanoid copepods of the Greenland Sea/Fram Strait region. *Polar. Res.* 10: 479-487
- Kattner G., Hirche H. J., Krause M. (1989) Spatial variability in lipid composition of calanoid copepods from Fram Strait, the Arctic. *Mar. Biol.* 102: 473-480
- Kurbjeweit F. (1993) Reproduktion und Lebenszyklen dominanter Copepodenarten aus dem Weddellmeer (Antarktis). Doktorarbeit, Universität Bremen 236 pp
- Lampert W. (1977) Studies on the carbon balance of *Daphnia pulex* as related to environmental conditions. I. Methodological problems of the use of ^{14}C for the measurement of carbon assimilation. *Arch. Hydrobiol./ Suppl.* 48: 287-309

- Lancelot C., Mathot S., Becquevort S., Danois J., Billen G. (1991) Carbon and nitrogen cycling through the microbial network of the marginal ice edge zone of the Southern Ocean with particular emphasis to the Northwestern Weddell Sea. Belgian Scientific Research Programme on Antarctica: Scientific results of Phase 2
- Lasker R. (1966) Feeding, growth, respiration and carbon utilization of a euphausiid crustacean. J. Fish. Res. Board Can. 23: 1291-1317
- Lee R. F. (1975) Lipids of Arctic zooplankton. Comp. Biochem. Physiol. 51: 263-266
- Lee R. F. (1974) Lipid composition of the copepod *Calanus hyperboreus* from the Arctic ocean. Changes with depth and season. Mar. Biol. 26: 313-318
- Lee R. F., Hiroto J. (1973) Wax esters in tropical zooplankton and nekton and the geographical distribution of wax esters in marine copepods. Limnol. Oceanogr. 18: 227-239
- Lee R. F., Nevenzel J. C., Paffenhöfer G.-A. (1971) Importance of wax esters and other lipids in the marine food chain: phytoplankton and copepods. Mar. Biol. 9: 99-108
- Lemke P. (1994) Die Expedition ANTARKTIS X/4 mit FS "Polarstern" 1992. Ber. Polarforsch. 140: 90 pp
- Locarnini R. A., Whitworth III T., Nowlin Jr. W. D. (1993) The importance of the Scotia Sea on the outflow of Weddell Sea Deep Water. J. Mar. Res. 51: 135-153
- Makarov R. R., Maslennikov V. V., Movchan O. A., Solyankin E. V. (1982) Oceanographic conditions and regional peculiarities of seasonal successions in plankton of the coastal waters of Antarctic Peninsula. Antarctica 21: 101-117
- Marin V. (1986) Distribution and life cycle of three Antarctic copepods (*Calanoides acutus*, *Calanus propinquus*, and *Rhincalanus gigas*). PhD thesis, University of California, San Diego 177 pp
- Marin V. (1988) Qualitative models of the life cycles of *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus* and *Rhincalanus gigas*. Polar Biol. 8: 439-446
- Marin V. H., Schnack-Schiel S. B. (1993) The occurrence of *Rhincalanus gigas*, *Calanoides acutus*, and *Calanus propinquus* (Copepoda: Calanoida) in late May in the area of the Antarctic Peninsula. Polar Biol. 13: 35-40

- Marschall H. P. (1987) Winter distribution, behaviour and feeding of krill. In: Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3) (ed. Schnack-Schiel). Ber. Polarforsch. 39: 205-209
- Martin J. H., Fitzwater S. E. (1988) Iron deficiency limits phytoplankton growth in the north-east Pacific subarctic. Nature 331: 341-343
- Martin J. H., Gordon R. M., Fitzwater S. E. (1990) Iron in Antarctic waters. Nature 345: 156-158
- Nöthig E.-M., Bathmann U. V., Jennings J. C. Jr, Fahrbach E., Gradinger R., Gordon L. I., Makarov R. (1991) Regional relationship between biological and hydrographical properties in the Weddell Gyre in late austral winter 1989. Mar. Chem. 35: 325-336
- Nöthig E.-M., Spiridonov V., Jahn P., Schulze C. (1994) In: Die Expedition ANTARKTIS X/6-8 des Forschungsschiffes "POLARSTERN" 1992/93. Bathmann U., Smetacek V., de Baar H., Fahrbach E., Krause G. (eds.). Ber. Polarforsch. 135: 235 pp
- Olsen R. J. (1980) Nitrate and ammonium uptake in Antarctic waters. Limnol. Oceanogr. 25: 1064-1074
- Øresland V. (1991) Feeding of the carnivorous copepod *Euchaeta antarctica* in Antarctic waters. Mar. Ecol. Prog. Ser. 78: 41-47
- Øresland V., Ward P. (1993) Summer and winter diet of four carnivorous species around South Georgia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 98: 73-78
- Orsi A. H., Nowlin Jr. W. D., Whitworth III T. (1993) On the circulation and stratification of the Weddell Gyre. Deep-Sea Res. 40: 169-203
- Orsi A. H., Whitworth III T., Nowlin Jr. W. D. (submitted) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. Deep-Sea Res.
- Parsons T. R., Takahashi M., Hargrave B. (1984) Biological oceanographic processes. Pergamon Press, Oxford 332 pp
- Pascal J. C., Ackman R. G. (1976) Long chain monoethylenic alcohols and acid isomers in lipids of copepods and capelin. Chem. Phys. Lip. 16: 219-223

- Peters R. H. (1984) Method for the study of feeding, grazing and assimilation by zooplankton. In: Downing J.A., Rigler F. H. (eds.) A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. Blackwell Scientific Publications 336-412
- Pohl P., Zurheide F. (1979) Fatty acids and lipids of marine algae and their control of biosynthesis by environmental factors. In: Hoppe H. A. *et al.* (ed.). Marine algae in pharmaceutical science. Walter de Gruyter, Berlin 473-523
- Pond D. W. (1994) A lipid budget for Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). PhD thesis, University of Stirling 154 pp
- Priddle J., Smetacek V., Bathmann U. V. (1992) Antarctic marine primary production, biogeochemical carbon cycle and climatic change. Phil. Trans. R. Soc. London. B 338: 289-297
- Sakshaug E., Holm-Hansen O. (1984) Factors governing pelagic productions in polar oceans. In: Marine phytoplankton and productivity. Holm-Hansen O., Bolis L., Gilles R. (eds.). Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York 1-18
- Sargent J. R. (1978) Marine wax esters. Sci. Prog. Oxf. 65: 437-458
- Sargent J. R., Eiteltsen H. C., Falk-Petersen S., Taasen J. P. (1985) Carbon assimilation and lipid production in phytoplankton in northern Norwegian fjords. Mar. Biol. 85: 109-116
- Sargent J. R., Falk-Petersen S. (1981) Ecological investigations on the zooplankton community of Balsfjorden, northern Norway: lipids and fatty acids in *Meganyctiphanes norvegica*, *Thysanoessa rascheii* and *T. inermis* during midwinter. Mar. Biol. 62: 131-137
- Sargent J. R., Henderson R. J. (1986) Lipids. In: Corner E.D.S. & O'Hara S. C. M. (eds.). The biological chemistry of marine copepods. Clarendon Press, Oxford 59-108
- Sargent J. R., Whittle K. J. (1981) Lipids and hydrocarbons in the marine food web. In: Analysis of marine ecosystems. Longhurst A. (ed.). Academic Press, London 491-533
- Schnack-Schiel S. B. (1987) Die Winterexpedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). Ber. Polarforsch. 39: 256 pp

- Schnack-Schiel S. B., Hagen W., Mizdalski E. (1991) Seasonal comparison of *Calanoides acutus* und *Calanoides propinquus* (Copepoda: Calanoida) in the Southeastern Weddell Sea, Antarctica. Mar. Ecol. Prog. Ser. 70: 17-27
- Schröder M., Hoppema M., Wisotzki A. (in Vorbereitung) On the physical and chemical properties of the Southern Ocean between South Africa and Antarctica in winter.
- Smetacek V. (1991) Die Primärproduktion der marinen Plankton-Algen. In: Biologie der Meere. Spektrum Akad. Verlag, Heidelberg 34-45
- Smetacek V., Scharek R., Nöthig E.-M. (1990) Antarctic ecosystem. Ecological change and conservation. Kerry K.R., Hempel G. (eds.). Springer Verlag 104-114
- Stahl E. (1967) In: Mangold H. K. Aliphatische Lipide. Dünnschichtchromatographie: ein Laboratoriumshandbuch. Herausgeber: Stahl E. 2. Auflage: 350-404
- Stryer L. (1987) Biochemie. Vieweg Verlag 4. Auflage: 293-303
- Szepesy L. (1971) Gaschromatography. Butterworth & Co, London 310-333
- Thiele O. W. (1986) Lipide, Isoprenoide mit Steroiden. Georg Thieme Verlag, Stuttgart: 415 pp
- Tillmann U. (1987) Versuche zur Abhängigkeit des Fett- und Proteingehaltes arktischer Diatomeen von Temperatur und Licht in statischen Kulturen. Diplomarbeit, RWTH Aachen 100 pp
- Tréguer P., Jacques G. (1992) Dynamics of nutrients and phytoplankton, and structure of food webs in the different sub-systems of the Antarctic Ocean. Polar Biol. 13: 45-56
- Vervoort W. (1965) Notes on the biogeography and ecology of freeliving marine Copepoda. In: Oye P., Mieghem J. (eds.) Biogeography and Ecology of the Antarctic. Monogr. Biol. 15: 381-401
- Voronina N. M. (1978) Variability of ecosystems. In: Charnock H., Deacon G. (eds.). Advances in Oceanography, Plenum Press, New York 221-243
- Voronina N. M. (1984) Ecosystems of the pelagial of the Southern Ocean. Nauka Moscow 206 pp
- Voronina N. M. (1972) Vertical structure of a pelagic community in the Antarctic. Oceanology 12: 415-420

- Ward P., Robins D. B. (1987) The reproductive biology of *Euchaeta antarctica* Giesbrecht (Copepoda: Calanoida) at South Georgia. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 108: 127-145
- Wefer G., Fischer G., Fütterer D., Gersonde R. (1988) Seasonal particle flux in the Bransfield Straight (Antarctica). Deep-Sea Res. 35: 891-898
- Werkhoff P., Bretschneider W., Brennecke S. (1991) Multidimensionale präparative Kapillargaschromatographie in der Aromastoff-Forschung. Gerstel GmbH, Mülheim pp 5
- Wessel S. (1992) Anreicherung und Isolation organischer Spurenstoffe aus marinen Organismen mit Methoden der mehrdimensionalen Gaschromatographie. Diplomarbeit, Universität Bremen pp 71
- Zlatkis A., Pretorius V. (1971) Preparative gaschromatography. Wiley Interscience, New York 143-233
- Zwally H. J., Comiso J. C., Parkinson C. L. (1983) Antarctic sea ice, 1973 -1976. NASA, Scientific and Technical Information Branch 9: 206 pp

Tabelle 33: Zusammenstellung der gesammelten Proben für die Lipidanalytik auf der Expedition ANT X/4

Station	Art	Stadium	Anzahl
639	Mg	CV	24
644	Mg	F	15
644	Mg	CV	22
639	Mg	CV	17
625	Mg	CV	50
625	Mg	CV	26
641	Mg	F	25
625	Mg	F	20
625	Mg	CV	30
625	Mg	CIV	38
641	Mg	CV	34
575	Ca	CV	1
575	Cp	CV	17
575	Cp	CIII	17
575	Cp	F	1
575	Cp	CIV	2
577	Cp	CV	30
577	Cp	CIV	18
577	Cp	F	5
592/93	Ca	CIV	37
592/93	Cp	CIV	50
606	Cp	CIV	35
606	Cp	CV	8

Tabelle 34: Zusammenstellung der gesammelten Proben für die Lipidanalytik auf der Expedition ANT X/7

Station	Art	Stadium	Anzahl
10	Ca	CV	17
10	Cp	F	6
11	Euchaeta	?	4
11	Rg	?	3
11	Me	F	70
11	Cp	CV	21
11	Cp	CIII	12
11	Ca	CIV	7
11	Ca	F	8
11	Ca	CV	38
13	Ca	CIV	38
13	Ca	CV	21
13	Me	F	32
13	Cp	F	26
15	Me	F	30
15	Cp	CV	36
15	Cp	F	12
15	Ca	CV	44
15	Me	F	16
19	Cp	F	19
19	Ca	CV	33
19	Me	F	43
21	Cp	CV	39
21	Cp	F	21
21	Me	F	18
21	Me	F	20
21	Ca	CV	22
25	Me	F	20
25	Cp	F	15
28	Cp	F	20
28	Me	F	20
28	Rg	CV	11
28	Rg	F	24
28	Ca	CV	33
31	Rg	CV	15
31	Rg	F	18
31	Ca	F	19
31	Ca	CV	51
33	Ca	F	19
33	Rg	F	9
33	Rg	CV	3
33	Ca	CV	44
33	Cp	F	?
15-33	Micro	F	73
13.01.1992	Micro	F	83
51/54/57	Micro	F	70
38	Cp	F	5843
38	Cp	F	20
31	Cp	F	7
36	Cp	F	20
36	Me	F	18
31	Me	F	20
11/12	Stephos	M	31
44	Cp	F	19
47	Euchaeta	F	12
47	???		2

Tabelle 35: Zusammenstellung der gesammelten Proben für die Lipidanalytik auf der Expedition ANT X/7

Station	Art	Stadium	Anzahl
33	Cp	F	19
47	Ca	F	29
47	Euchaeta	CV	13
44	Me	F	17
47	Rg	F	12
47	Ca	CV	23
47	Rg	CV	6
41	Me	F	19
41	Cp	F	20

Tabelle 36: Zusammenstellung der gesammelten Proben für die Kulturversuche mit radioaktiv markierten Zooplanktern auf der Expedition ANT X/4

Bezeichnung	Ansatzdauer	Station	Art	Stadium	Anzahl/ Filtrations- volumen
78	6 T./Misch	625	Ca	CV	17
79	6 T./T.ant.	625	Cp	CV	18
80	6 T./T.ant.	625	Ca	CV	16
83	11 T.	615	Cp	CIH	25
84	11 T.	615	Me	F	20
86	20 T.	615	Cp	CIV	30
87	20 T.	615	Cp/Phyto		400ml
88	20 T.	615	Cp	CV	20
89	20 T.	615	Cp/Phyto		400ml
90	20 T.	615	Ca	CV	25
91	20 T.	615	Ca/Phyto		400ml
92	20 T.	615	Me	F	27
93	20 T.	615	Me/Phyto		400ml
K93.1	2 Std	615	Cp	CV	18
K93.2	4 Std	615	Cp	CV	20
K93.3	6 Std	615	Cp	CV	15
K93.4	10 Std	615	Cp	CV	15
K93.5	15 Std	615	Cp	CV	16
K93.6	24 Std	615	Cp	CV	17
113	13 T./Misch	625	Cp	CV	17
114	13 T./T.ant.	625	Cp	CV	17
115	13 T./Misch	625	Ca	CV	18
116	13 T./T.ant.	625	Ca	CV	11
K116.1	2 Std	625	Cp	CV	20
K116.2	6 Std	625	Cp	CV	12
K116.3	10 Std	625	Cp	CV	17
K116.4	15 Std	625	Cp	CV	15
K116.5	24 Std	625	Cp	CV	18
117	6 T.	615	Cp	CIV	20
118	6 T.	615	Cp	CV	18
119	6 T.	615	Ca	CV	24
120	6 T.	615	Me	F	27

Tabelle 37: Zusammenstellung der gesammelten Proben für die Kulturversuche mit radioaktiv markierten Zooplanktern auf der Expedition ANT X/4

Bezeichnung	Ansatzdauer	Station	Art	Stadium	Anzahl/ Filtrations- volumen
11	2 T.	592/3	Cp	CV	18
12	2 T.	592/3	Cp/Phyto		300ml
13	2 T.	592/3	Ca	CV	39
14	2 T.	592/3	Ca/Phyto		250ml
15	4 T.	592/3	Cp	CV	18
16	4 T.	592/3	Cp/Phyto		250ml
17	4 T.	592/3	Ca	CV	48
18	4 T.	592/3	Ca/Phyto		250ml
21	7 T.	592/3	Cp/phyto		400ml
22	7 T.	592/3	Cp	CV	23
23	7 T.	592/3	Ca	CV	35
24	7 T.	592/3	Ca/Phyto		400ml
25	0 T.	615	Diato.gemisch		500ml
26	0 T.	615	Diato.gemisch		500ml
28	20 T.	592/3	Cp	CV	14
29	20 T.	592/3	Cp/Phyto		400ml
30	20 T.	592/3	Ca	CV	27
31	20 T.	592/3	Ca/Phyto		400ml
32	Kontr.Ende	592/3	Ca	CV	28
33	Kontr.Ende	592/3	Cp	CV	8
38	4 T.	615	Cp	CIV	36
39	4 T.	615	Cp/Phyto		400ml
40	4 T.	615	Ca	CV	28
41	4 T.	615	Ca/Phyto		400ml
42	4 T.	615	Cp	CV	20
43	4 T.	615	Cp/Phyto		400ml
44	4 T.	615	Me	F	28
45	4 T.	615	Me/Phyto		400ml
48	7 T.	615	Cp/Phyto	CIV	400ml
49	7 T.	615	Cp/Phyto	CV	400ml
50	7 T.	615	Ca/Phyto	CV	400ml
51	7 T.	615	Me/Phyto	F	400ml
52	7 T.	615	Cp	CIV	38
53	7 T.	615	Ca	CV	27
54	7 T.	615	Cp	CV	20
55	7 T.	615	Me	F	31
56	8 T.	615	Cp	CIII	16
58	10 T.	615	Cp	CIV	26
59	10 T.	615	Cp/Phyto		400ml
60	10 T.	615	Cp	CV	20
61	10 T.	615	Cp/Phyto		400ml
62	10 T.	615	Ca	CV	28
63	10 T.	615	Ca/Phyto		400ml
64	10 T.	615	Me	F	30
65	10 T.	615	Me/Phyto		400ml
68	15 T.	615	Cp	CIV	35
69	15 T.	615	Cp/Phyto		400ml
70	15 T.	615	Cp	CV	20
71	15 T.	615	Cp/Phyto		400ml
72	15 T.	615	Ca	CV	22
73	15 T.	615	Ca/Phyto		400ml
74	15 T.	615	Me	F	29
75	15 T.	615	Me/Phyto		400ml
77	6 T./Misch	625	Cp	CV	18

Tabelle 38: Zusammenstellung der gesammelten Proben für die Kulturversuche mit radioaktiv markierten Zooplanktern auf der Expedition ANT X/7

Bezeichnung	Ansatzdauer	Station	Art	Stadium	Anzahl/ Filtrations- volumen
1. Ansatz					
7.1	Anfang	10	Cp	F	-
7.2	2 T.	10	Cp	F	21
7.4	4 T.	10	Cp	F	15
7.6	7 T.	10	Cp	F	17
7.8	10 T.	10	Cp	F	17
7.10	15 T.	10	Cp	F	16
7.12	20 T.	10	Cp	F	17
K7.14	2 Std	10	Cp	CV	18
K7.15	4 Std	10	Cp	CV	20
K7.16	6Std	10	Cp	CV	15
K7.17	10 Std	10	Cp	CV	15
K7.18	15 Std	10	Cp	CV	16
K7.19	24 Std	10	Cp	CV	17
7.1	Anfang	10	Cp/SK1	F	250ml
7.2	2 T.	10	Cp/SK1	F	400ml
7.4	4 T.	10	Cp/SK1	F	400ml
7.6	7 T.	10	Cp/SK1	F	400ml
7.8	10 T.	10	Cp/SK1	F	400ml
7.10	15 T.	10	Cp/SK1	F	400ml
7.12	20 T.	10	Cp/SK1	F	800ml
	Anfang	10	Ca	F	-
7.3	2 T.	10	Ca	F	13
7.5	4 T.	10	Ca	F	15
7.7	7 T.	10	Ca	F	14
7.9	10 T.	10	Ca	F	10
7.11	15 T.	10	Ca	F	11
7.13	20 T.	10	Ca	F	8
	Anfang	10	Ca/SK1		400ml
7.3	2 T.	10	Ca/SK1		400ml
7.5	4 T.	10	Ca/SK1		400ml
7.7	7 T.	10	Ca/SK1		400ml
7.9	10 T.	10	Ca/SK1		400ml
7.11	15 T.	10	Ca/SK1		400ml
7.13	20 T.	10	Ca/SK1		700ml
2. Ansatz verworfen					
3. Ansatz					
	Anfang	38	Metr.gerlach.	F	-
73.1	2 T.	38	Metr.gerlach.	F	28
73.2	4 T.	38	Metr.gerlach.	F	28
73.3	7 T.	38	Metr.gerlach.	F	27

Tabelle 39: Zusammenstellung der gesammelten Proben für die Kulturversuche mit radioaktiv markierten Zooplanktern auf der Expedition ANT X/7

Bezeichnung	Ansatzdauer	Station	Art	Stadium	Anzahl/ Filtrations- volumen
73.4	15 T.	38	Metr.gerlach.	F	29
73.5	20 T.	38	Metr.gerlach.	F	30
	Anfang	38	Metr./Phaeo		-
73.1	2 T.	38	Metr./Phaeo		400ml
73.2	4 T.	38	Metr./Phaeo		400ml
73.3	7 T.	38	Metr./Phaeo		400ml
73.4	15 T.	38	Metr./Phaeo		500ml
73.5	20 T.	38	Metr./Phaeo		500ml
4. Ansatz					
74.1	2 T.	41	Ca	F	39
74.3	4 T.	41	Ca	F	43
74.4	7 T.	41	Ca	F	29
74.6	15 T.	41	Ca	F	28
74.1	2 T.	41	Ca/T.antarct.		800ml
74.3	4 T.	41	Ca/T.antarct.		900ml
74.4	7 T.	41	Ca/T.antarct.		700ml
74.6	15 T.	41	Ca/T.antarct.		800ml
74.2	4 T.	41	Cp	F	30
74.5	7 T.	41	Cp	F	41
74.7	15 T.	41	Cp	F	36
74.2	4 T.	41	Cp/T.antarct.		700ml
74.5	7 T.	41	Cp/T.antarct.		800ml
74.7	15 T.	41	Cp/T.antarct.		800ml
5. Ansatz					
75.1	2 T.	44	Ca	F	46
75.2	4 T.	44	Ca	F	29
75.3	7 T.	44	Ca	F	36
75.4	15 T.	44	Ca	F	34
75.1	2 T.	44	Ca /SK11		700ml
75.2	4 T.	44	Ca /SK11		700ml
75.3	7 T.	44	Ca /SK11		700ml
75.4	15 T.	44	Ca /SK11		700ml

Tabelle 40: Gesamtalkoholstandard (Gemisch 1)

Trivialname	Abkürzung	Gewichtsanteil
Laurylalkohol	12:0	25,0 mg
Myristylalkohol	14:0	27,0 mg
Cetylalkohol	16:0	27,0 mg
Stearylalkohol	18:0	25,8 mg
Arachidylalkohol	20:0	25,0 mg
Behenylalkohol	22:0	27,5 mg
Palmitoleylalkohol	16:1(n-7)	25,0 mg
Oleylalkohol	18:1(n-9)	25,0 mg
Linoleylalkohol	18:2(n-6)	25,0 mg
11-Eicosenol	20:1(n-9)	25,0 mg
Erucylalkohol	22:1(n-9)	25,0 mg

Tabelle 41: Marinolstandard (Gemisch 2)

Systematischer Name	Abkürzung
Tetradecansäure	14:0
Pentadecansäure	15:0
Hexadecansäure	16:0
cis-9-Hexadecaensäure	16:1(n-7)
cis-11-Hexadecaensäure	16:1(n-5)
all-cis-7,10-Hexadecadiensäure	16:2(n-6)
all-cis-7,10,13-Hexadecatriensäure	16:3(n-3)
all-cis-4,7,10,13-Hexadecatetraensäure	16:4(n-3)
Octadecansäure	18:0
cis-9-Octadecaensäure	18:1(n-9)
cis-11-Octadecaensäure	18:1(n-7)
all-cis-9,12-Octadecadiensäure	18:2(n-6)
all-cis-9,12,15-Octadecatriensäure	18:3(n-3)
all-cis-6,9,12,15-Octadecatetraensäure	18:4(n-3)
Eicosansäure	20:0
cis-Eicosaensäure	20:1
all-cis-5,8,11,14-Eicosatetraensäure	20:4(n-6)
all-cis-8,11,14,17-Eicosatetraensäure	20:4(n-3)
all-cis-5,8,11,14,17-Eicosapentaensäure	20:5(n-3)
cis-11-Docosaensäure	22:1(n-11)
cis-13-Docosaensäure	22:1(n-9)
all-cis-7,10,13,16,19-Docosapentaensäure	22:5(n-3)
all-cis-4,7,10,13,16,19-Docosahexaensäure	22:6(n-3)

Tabelle 42: Gesamtlipidgehalt (GL) pro Trockengewicht (TG) von *C. propinquus* (F) auf der Expedition ANT X/7

Station	Gesamtlipid in μg	Trockengewicht in μg	GL vom TG in %
68	64,1	1136,8	5,6
59	19,3	909,9	2,1
57	26,1	924,0	2,8
54	25,3	1115,0	2,3
44	20,1	1020,4	2,0
41	33,3	963,4	3,5
38	41,3	1018,2	4,1
36	38,4	1105,6	3,5
33	31,1	237,3	13,1
31	28,5	176,7	16,1
28	26,4	740,6	3,6
25	44,1	778,7	5,7
21	20,1	878,5	2,3
19	64,4	1094,6	5,9
15	87,3	832,0	10,5

Tabelle 43: Gesamtlipidgehalt (GL) pro Trockengewicht (TG) von *M. gerlachei* (F) auf der Expedition ANT X/7

Station	Gesamtlipid in μg	Trockengewicht in μg	GL vom TG in %
84	11,2	231,7	4,8
80	12,4	235,8	5,3
76	16,3	240,0	6,8
73	11,2	213,2	5,3
68	13,4	250,8	5,3
59	14,3	254,1	5,6
57	14,1	227,1	6,2
54	18,3	203,8	9,0
51	16,4	236,9	6,9
44	17,3	238,4	7,3
41	19,4	301,5	6,4
38	22,4	244,0	9,2
36	20,3	243,2	8,3
33	13,4	237,3	5,6
31	14,3	176,7	8,1
28	3,9	155,5	2,5
25	8,4	174,8	4,8
21	7,6	194,9	3,9
19	16,2	205,9	7,9
15	17,6	266,4	6,6
13	8,4	217,9	3,9
11	15,3	181,3	8,4
10	14,6	158,9	9,2

Tabelle 44: Eisbedeckung in 1/10 der Expedition ANT X/4 und ANT X/7 (die in dieser Arbeit beprobten Stationen, die nicht in dieser Tabelle aufgeführt sind, lagen im offenen Wasser)

ANT X/4		ANT X/7	
Station	Eisbedeckung	Station	Eisbedeckung
649	06,0	10	0,0
648	08,2	13	1,0
644	08,4	15	1,0
641	09,7	19	2,0
637	06,2	21	2,0
635	08,9	25	9,0
629	09,8	28	8,0
627	10,0	31	9,0
626	10,0	33	9,0
625	10,0	36	6,0
624	10,0	41	4,0
619	10,0	44	0,0
618	10,0	51	1,0
613	09,8	54	9,0
612	09,9	57	1,0
610	09,9	59	1,0
606	09,8	68	1,0

Tabelle 45: Stationsliste der Expedition ANT X/4

Station	Datum	Zeit	Breite (Grad)	Breite (min)	Länge (Grad)	Länge (min)	Wasser- tiefe (m)
575	08.06.1992	06:16	S 54	S 00,3	E 00	E 01,0	2562
577	09.06.1992	08:37	S 56	S 00,1	E 00	E 00,1	3656
592	14.06.1992	06:47	S 64	S 30,3	E 00	E 00,0	4659
593	14.06.1992	06:47	S 65	S 00,2	E 00	E 00,8	3718
602	17.06.1992	12:52	S 68	S 44,7	E 00	E 01,5	3754
606	19.06.1992	01:11	S 69	S 42,6	W 00	W 40,8	2112
615	01.07.1992	12:03	S 70	S 30,0	W 18	W 06,6	1966
625	14.07.1992	23:32	S 65	S 35,1	W 36	W 27,1	4844
639	26.07.1992	19:05	S 60	S 05,5	W 47	W 18,9	1534
641	27.07.1992	11:01	S 60	S 10,2	W 48	W 39,2	1564
644	28.07.1992	00:29	S 60	S 13,9	W 50	W 16,9	496
649	30.07.1992	10:20	S 61	S 00,2	W 58	W 25,2	5209

Tabelle 46: Stationsliste der Expedition ANT X/7

Station	Datum	Zeit	Breite (Grad)	Breite (min)	Länge (Grad)	Länge (min)	Wasser- tiefe (m)
10	14.12.1992	13:22	S 64	S 58,7	W 08	W 42,9	506
13	18.12.1992	15:34	S 71	S 06,9	W 11	W 24,8	366
15	19.12.1992	00:38	S 70	S 54,9	W 11	W 55,6	1517
19	20.12.1992	18:48	S 70	S 30,1	W 13	W 10,5	2356
21	21.12.1992	02:53	S 70	S 20,5	W 13	W 36,8	3646
25	22.12.1992	12:31	S 69	S 39,8	W 15	W 43,3	4718
28	24.12.1992	00:13	S 68	S 49,1	W 17	W 56,6	4750
31	26.12.1992	12:42	S 68	S 01,9	W 19	W 57,9	4854
33	28.12.1992	05:33	S 67	S 37,2	W 21	W 56,7	4864
36	29.12.1992	09:28	S 67	S 02,7	W 24	W 52,7	4816
41	02.01.1993	00:13	S 66	S 16,8	W 30	W 20,5	4768
44	02.01.1993	23:39	S 65	S 57,6	W 33	W 25,2	4748
47	04.01.1993	04:26	S 65	S 36,9	W 36	W 34,8	4723
51	05.01.1993	13:20	S 65	S 13,6	W 39	W 03,2	4718
54	06.01.1993	19:11	S 64	S 48,9	W 42	W 09,6	4667
57	07.01.1993	16:49	S 64	S 33,9	W 44	W 25,5	4532
59	08.01.1993	06:44	S 64	S 23,7	W 45	W 56,2	4415
68	11.01.1993	08:08	S 63	S 37,2	W 51	W 31,5	1999
73	14.01.1993	11:10	S 68	S 58,2	W 60	W 42,1	283
76	15.01.1993	01:18	S 69	S 00,2	W 57	W 59,4	413
80	15.01.1993	19:13	S 68	S 38,8	W 55	W 28,6	1383
84	16.01.1993	16:24	S 67	S 50,9	W 52	W 34,1	3058

Tabelle 47: Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung in % von *M. gerlachei* (Fütterungsversuch mit *T. antarctica* in Kapitel 3.3.3)

Tage	0	7	14	18	22
Fettsäure					
14:0	2	1	4	1	1
15:0	0	0	1	0	0
16:0	5	5	13	5	4
16:1	7	7	7	7	8
16:2	1	1	1	1	1
16:3	0	0	0	0	0
16:4	1	1	0	1	1
18:0	1	1	1	1	1
18:1(n-9)	22	21	9	23	24
18:1(n-7)	2	1	1	2	2
18:2	2	2	2	2	2
18:3	1	1	1	1	1
18:4	6	6	3	5	5
20:1	0	1	2	1	1
20:4	1	1	1	1	1
20:5	20	19	13	19	19
22:1(n-11)	0	1	15	1	0
22:1(n-9)	0	1	12	1	0
22:5	0	1	1	1	1
22:6	30	27	13	27	28
Fettalkohol					
14:0	51	54	56	55	57
16:0	46	43	41	41	41
16:1	4	4	3	3	2
18:0	0	0	0	0	0
18:1	0	0	0	0	0
18:2	0	0	0	0	0
20:0	0	0	0	0	0
20:1	0	0	0	0	0
22:0	0	0	0	0	0
22:1	0	0	0	0	0

Tabelle 48: Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung in % von *C. propinquus*
(Fütterungsversuch mit *T. antarctica* in Kapitel 3.3.2)

Tage	0	7	14	18	22
Fettsäure					
14:0	4	5	2	4	5
15:0	1	1	0	1	1
16:0	15	15	8	15	16
16:1	5	7	7	6	6
16:2	0	0	1	0	0
16:3	0	0	0	0	0
16:4	0	0	1	0	0
18:0	2	1	1	1	2
18:1(n-9)	4	3	18	3	3
18:1(n-7)	1	1	1	2	1
18:2	2	2	2	1	2
18:3	1	1	1	1	1
18:4	4	3	4	3	3
20:1	6	3	2	4	3
20:4	1	1	1	1	1
20:5	12	12	16	9	9
22:1(n-11)	11	16	7	21	20
22:1(n-9)	23	16	6	22	17
22:5	1	1	1	1	1
22:6	8	11	21	8	9

Tabelle 49: Fettsäure- und Fettalkoholzusammensetzung in % von *C. acutus* (Fütterungsversuch mit *T. antarctica* in Kapitel 3.3.1)

Tage	0	7	14	18	22
Fettsäure					
14:0	2	1	2	1	1
15:0	0	0	1	0	0
16:0	15	15	9	15	16
16:1	6	7	6	6	6
16:2	1	2	1	1	1
16:3	0	2	0	0	0
16:4	1	1	0	1	1
18:0	5	6	2	1	1
18:1(n-9)	5	3	4	4	5
18:1(n-7)	2	1	1	2	2
18:2	2	2	2	2	2
18:3	1	1	1	1	1
18:4	4	3	4	3	3
20:1	28	30	21	31	29
20:4	1	1	1	1	1
20:5	12	12	15	10	10
22:1(n-11)	10	8	6	10	9
22:1(n-9)	4	1	2	1	2
22:5	0	1	1	1	1
22:6	9	11	21	8	9
Fettalkohol					
14:0	1	4	6	10	7
16:0	9	3	1	1	3
16:1	0	2	3	3	2
18:0	0	0	0	0	0
18:1	0	0	0	0	0
18:2	0	0	0	0	0
20:0	0	0	0	0	0
20:1	50	54	46	45	37
22:0	4	4	3	0	10
22:1	36	33	41	41	41

