

GEFÖRDERT VOM



Bundesministerium
für Bildung
und Forschung

Die Verantwortung für den Inhalt dieser
Veröffentlichung liegt beim Autor.

BMBF-Verbundprojekt TRAFFIC

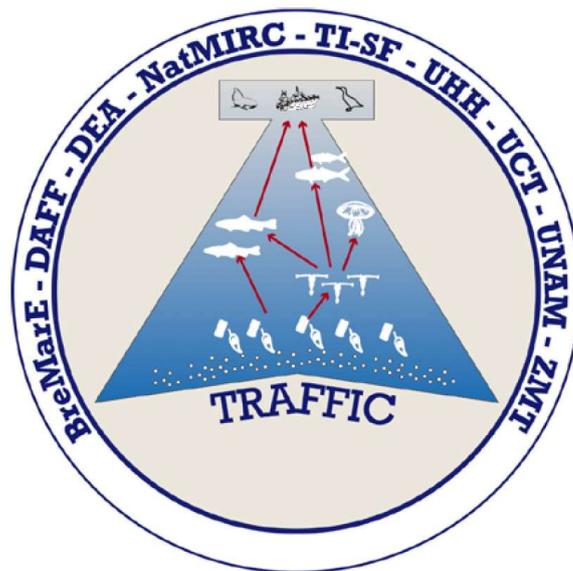
Förderkennzeichen: 03F0797B

Verbundvorhaben

WTZ Südliches Afrika SPACES II: TRAFFIC – Tropische Transfereffizienz im Benguelastrom

Teilprojekt 3:

**Pelagische Nahrungsnetzstrukturen, trophische Wechselwirkungen und die Rolle des Zooplanktons
für die trophische Transfereffizienz im nördlichen und südlichen Benguela-Auftriebssystem**



Sachbericht für die Projektlaufzeit 01.07.2018 bis 31.07.2022

PD Dr. Holger Auel, Prof. Dr. Wilhelm Hagen und Dr. Maya Bode-Dalby
Universität Bremen (FB 02)
BreMarE – Bremen Marine Ecology
Postfach 330 440
28334 Bremen
hauel@uni-bremen.de

I. Kurzdarstellung

1. Aufgabenstellung

Küstenauftriebsgebiete, wie der Benguelastrom vor dem südlichen Afrika, stellen 20% des weltweiten Fischereiertrags auf nur 2% der Fläche des Weltozeans. Dabei gibt es starke regionale Unterschiede in den Fischbeständen und Fischereianlandungen zwischen verschiedenen Teilsystemen. In den 1970/80iger Jahren sind die Sardinen- und Sardellenbestände sowohl im nördlichen, als auch im südlichen Benguela-Auftriebsgebiet zusammengebrochen. Trotz ähnlicher Primärproduktion haben sich die Bestände im südlichen Benguela-Auftriebssystem weitestgehend erholt und stellen somit immer noch eine wirtschaftlich wichtige Fischereigrundlage dar. Das Verbundvorhaben TRAFFIC erforschte die Ursachen der unterschiedlichen Produktivität im nördlichen und südlichen Benguela-Auftriebssystem und wie beide Teilsysteme auf den globalen Klimawandel reagieren. Dabei wurde die Hypothese aufgestellt/untersucht, dass diese Unterschiede hauptsächlich auf unterschiedliche trophische Transfereffizienzen zurückzuführen sind, mit denen Energie und organische Masse entlang der Nahrungskette weitergeleitet werden. Teilprojekt 3 (TP3), das die Universität Bremen in enger Kooperation mit südafrikanischen und namibischen Partnern durchführt, untersuchte dabei die Struktur des pelagischen Nahrungsnetzes, Räuber-Beute-Beziehungen und die Rolle des Zooplanktons für die trophische Transfereffizienz (TTE) im nördlichen (nBUS) und südlichen (sBUS) Benguela-Auftriebsgebiet. Zooplankton stellt die zentrale Verbindung zwischen Primärproduktion und Fischbeständen dar und hat daher einen wesentlichen Einfluss auf die TTE. Besonderer Fokus lag also darauf, wie Wechselwirkungen des Zooplanktons die gesamte TTE beeinflussen und damit letztlich auch pelagische Fischbestände und ihren Fischereiertrag. Gemeinsam mit afrikanischen Partnern (DFFE, UCT, NatMIRC) analysierte TP3 existierende Datensätze zum Zooplanktonbestand und zu seiner Rolle im Nahrungsnetz. Neue Zooplanktonproben und -daten wurden auf den beiden Forschungsexpeditionen M153 und SO285 gesammelt bzw. erhoben. Damit leistete TP3 einen wesentlichen Beitrag zum Aufbau einer Forschungspartnerschaft mit Ländern des südlichen Afrikas (SPACES) zu den Folgen des globalen Klimawandels und stellt die Datengrundlage sowie gut ausgebildete Nachwuchswissenschaftler für die Entwicklung nachhaltiger Nutzungsstrategien. Insbesondere konzentrierte sich TP3 auf die Arbeitshypothesen H2 (Nahrungskettenlängen) und H3 ("Sackgassen" im Nahrungsnetz) und – in Kooperation mit anderen TPs – auf die Hypothesen H1 (Auswirkungen des globalen Wandels) und H4 (Kohlenstoffexport).

2. Voraussetzung

Das Teilprojekt ist eingegliedert in das BMBF-Verbundprojekt SPACES II: TRAFFIC – Trophische Transfereffizienz im Benguelastrom. TRAFFIC behandelt die Themenschwerpunkte 4 und 5 der FONA-Ausschreibung für „SPACES – Forschungspartnerschaften zur Anpassung komplexer Prozesse im System Erde in der Region Südliches Afrika“. Das Ziel der FONA-Ausschreibung war die langfristige Befähigung zur nachhaltigen Nutzung und Erhaltung ökologischer und ökonomischer Ressourcen sowie gesellschaftlicher Systeme. Küstenauftriebsgebiete spielen, neben ihrer großen sozioökonomischen Bedeutung durch hohe Fischereierträge, eine essentielle Rolle im globalen Kohlenstoffkreislauf und Klimawandel. TRAFFIC untersuchte trophische Wechselwirkungen sowie Energie- und Kohlenstoffflüsse im nBUS und sBUS, um die biologische Kohlenstoffpumpe besser zu

verstehen und die Vorhersagbarkeit der Reaktionen von Küstenauftriebssystemen auf den Klimawandel zu verbessern.

Diese TRAFFIC-Ziele deckten sich mit der South African Research Infrastructure Roadmap (DST 2016), die auf ein besseres Verständnis zielt, wie der Klimawandel Küstenökosysteme verändert und den Lebensunterhalt der Bevölkerung beeinflusst (inkl. Fischerei, Aquakultur und Tourismus). TRAFFIC unterstützte auch Namibias "National Programme on Research, Science, Technology and Innovation" (NPRSTI) durch die Förderung und Fortentwicklung geowissenschaftlicher Kenntnisse zum Erdsystem (NCRST 2014).

Um die TTE zu analysieren, ist ein interdisziplinärer Ansatz und enge Zusammenarbeit der unterschiedlichen Teilprojekte und Projektpartner unabdingbar (von physikalischer Ozeanographie über Phytoplankton, Zooplankton bis zum Fisch). TP3 trägt zu den übergreifenden Zielen von TRAFFIC bei, indem es die zooplanktonbezogenen Daten bereitstellte, v.a. zu Nahrungsnetzbeziehungen (stabile Isotope, Fettsäuremuster), Zooplanktonbiomasseverteilung und -artenzusammensetzung sowie arten- und stadienspezifische Umsatzraten (Respiration, Konsum, Kotballenproduktion), u.a. um die TTE im nBUS und sBUS zu bestimmen. Die Untersuchungen ermöglichen ein besseres Verständnis über die Prozesse der Produktion und Nahrungsaufnahme bzw. -verwertung in Küstenauftriebsgebieten und dessen Teilgebieten und tragen somit auch zum Verständnis bei, wie Produktion und Stabilität von Ökosystemen durch Klimawandel beeinflusst werden. Durch enge Kooperation mit Südafrika und Namibia wurden – soweit COVID-19 es ermöglichte – der wissenschaftliche Austausch und die lokalen Kapazitäten für ein wissenschaftsbasiertes Ressourcenmanagement gestärkt.

3. Planung und Ablauf

Das beantragte Vorhaben begann am 01.07.2018. Zum 16.07.2018 wurde die wissenschaftliche Mitarbeiterin Dr. Maya Bode-Dalby mit 28 Wochenstunden für die gesamte Projektlaufzeit angestellt/beschäftigt. Die erste Expedition mit dem FS *Meteor* (M153) fand planmäßig vom 14.02.-15.03.2019 statt, so dass die ersten Feldarbeiten und Beprobungen am Ende des südlichen Sommers durchgeführt werden konnten. Eine zweite Ausfahrt sollte im südlichen Winter stattfinden, um saisonale Effekte zu untersuchen. Diese zweite Expedition war ursprünglich für September 2020 geplant, musste jedoch pandemiebedingt um ein Jahr verschoben werden. Aufgrund strenger COVID-19-Regularien musste die Reise von Emden bis Emden durchgeführt werden. Somit verlängerte sich die zweite Expedition um 1 ½ Monate und fand schließlich vom 20.08.2021 bis 02.11.2021 mit dem FS *Sonne* (SO285) statt.

Insgesamt wurden sieben Masterarbeiten, drei Bachelorarbeiten und sieben studentische Projektarbeiten im Projektzeitraum durchgeführt (detaillierte Auflistung s. u.). In den letzten Projektmonaten wurden insbesondere die Proben der Expedition SO285 bearbeitet, Ergebnisse weiter ausgewertet und in Form von Manuskripten ausgearbeitet. Zwei Manuskripte sind bereits eingereicht (s. II. 6.).

Ergebnisse des Teilprojekts wurden auf dem SAMSS – South African Marine Science Symposium (20.-24.06.2022) in Durban, Südafrika, sowie bei der e-ICOC – International Conference on Copepoda (25.-30.07.2022) online vorgestellt.

Studentische Projektarbeiten:

Eichinger L (2019) Biomasseverteilung des Mesozooplanktons im südlichen Benguelastrom. Projektarbeit, Universität Bremen.

Oliveira L (2019) Vertical distribution and diversity of calanoid copepods in the southeastern Atlantic Ocean. Projektarbeit, Universität Bremen.

Würth R (2019) Respiration rates of calanoid copepods and euphausiids in the Benguela upwelling system. Projektarbeit, Universität Bremen.

Rittinghaus H (2021) Regional and vertical distribution of the copepod family Calanidae in relation to the upwelling intensity in the southern Benguela Current System. Projektarbeit, Universität Bremen.

Stegeman H (2022) Fecal pellet production of dominant copepods as part of the passive carbon flux in the Benguela Upwelling System. Projektarbeit, Universität Bremen.

Rathnayake I (2022) Diet analysis of two hyperiid amphipods in the southern Benguela upwelling system using DNA metabarcoding. Projektarbeit, Universität Bremen und AWI.

Barring S (2022) Saisonale Biomasseverteilung des Mesozooplanktons im nördlichen und südlichen Benguelastrom. Projektarbeit, Universität Bremen.

Bachelorarbeiten:

Eichinger L (2019) Ökologische Bedeutung von Auftriebsfilamenten im nördlichen Benguelastrom. Bachelorarbeit, Universität Bremen.

Rittinghaus H (2021) On the distribution, population structure and ecological role of key species of the copepod family Calanidae in the Benguela Upwelling System. Bachelorarbeit, Universität Bremen.

Barring S (2022) Mesozooplanktonbiomasse im Küstenauftriebssystem des Benguelastroms: Räumliche und saisonale Muster. Bachelorarbeit, Universität Bremen.

Masterarbeiten:

Oliveira L (2019) The role of copepods in the carbon flux in the subtropical southeastern Atlantic Ocean. Masterarbeit, Universität Bremen.

Mathiske A (2019) Food web analysis of the southern Benguela Upwelling System by means of trophic biomarkers (stable isotopes, fatty acids). Masterarbeit, Universität Bremen.

Würth R (2019) Zooplankton community consumption along a cross-shelf transect in the southern Benguela upwelling system and its effect on the vertical carbon flux. Masterarbeit, Universität Bremen.

Rathnayake I (2022) Diet analysis of two hyperiid amphipods in the southern Benguela Upwelling System using DNA metabarcoding. Masterarbeit, Universität Bremen und AWI.

Stegeman H (2022) Fecal pellet production of dominant copepods as part of the passive carbon flux in the Benguela Upwelling System. Masterarbeit, Universität Bremen.

Kremer K (2022) Trophic position and nutritional ecology of pelagic squids in the Benguela Upwelling System. Masterarbeit, Universität Bremen und Thünen Institut.

Ojanen E (2023) Mesozooplankton community composition in relation to upwelling intensities in the northern and the southern Benguela Upwelling System. Masterarbeit.

4. Wissenschaftlicher und technischer Stand, an den angeknüpft wurde

Während des vorherigen BMBF-geförderten GENUS-Projekts wurden Schlüsselarten des Zooplanktons im nBUS bestimmt und ihre trophischen Beziehungen charakterisiert. Während sich GENUS I und GENUS II ausschließlich auf den nBUS konzentrierten, wurde festgestellt, dass die trophischen Nahrungsnetzbeziehungen wesentlich komplizierter sind, als zuvor für Küstenauftriebsgebiete angenommen wurde. Das TRAFFIC-Projekt knüpft an die von GENUS I und II im nBUS generierten Daten an, und nutzte diese, um so auch zeitliche Veränderungen untersuchen zu können, also, ob sich Nahrungsnetzbeziehungen im nBUS mit der Zeit verändert haben. So konnten auch klimatische Einflüsse auf die Ökosystemstruktur und Funktion sowie auf biogeochemische Stoffflüsse erfasst werden, so dass TRAFFIC-Daten zur Verbesserung von Ökosystemmodellen beitragen können.

Die afrikanischen Partner des TRAFFIC-Projekts NatMIRC in Namibia und DFFE in Südafrika sind die behördlichen Strukturen für das Fischereimanagement in Namibia und Südafrika. Sie führen regelmäßige Monitoring-Programme durch. Die TRAFFIC-Daten ergänzen somit diese Langzeitdatenserien über die Zooplanktonverteilung und liefern neue Daten über die Biomasseverteilung, Nahrungsnetzbeziehungen und Kohlenstoffumsatzraten.

Darüber hinaus werden ähnliche Fragestellungen zur Produktivität von Auftriebssystemen im Klimawandel und zur TTE im ebenfalls BMBF-geförderten Verbundvorhaben CUSCO – Coastal Upwelling System in a Changing Ocean im Humboldtstrom vor Peru erforscht, an denen mehrere Partnerinstitutionen (Universitäten Bremen und Hamburg) des TRAFFIC-Projekts beteiligt sind.

5. Zusammenarbeit mit anderen Stellen

Die Expeditionen erforderten gemeinsame, detaillierte Planungen sowie gute Teamarbeit, gegenseitige Unterstützung und intensive Zusammenarbeit an Bord. Zooplankton ist das Bindeglied zwischen Primärproduktion und höheren trophischen Ebenen; daher fand auch nach den Expeditionen ein kontinuierlicher Austausch mit den verschiedenen Teilprojekten und Projektpartnern statt. Monatliche Projekttreffen fanden zusätzlich zum persönlichen Austausch statt, um über die Auswertung und Ergebnisse zu diskutieren, oft per ZOOM-Videokonferenzen wegen der COVID-19-Pandemie und um afrikanische Partner einzubinden. TRAFFIC-Daten sind bereits in die Datenbank PANGAEA überführt (s. II. 6.)

Kooperationspartner außerhalb des Verbundes:

Außerhalb des TRAFFIC-Verbundes wurden vor allem Kooperationspartner am Alfred Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung (AWI) in die Probenauswertung einbezogen wegen ihrer methodischen Expertise bei der molekulargenetischen Analyse von Mageninhalten (Dr. Havermans) bzw. bei der Quantifizierung von Kohlenstoff- und Partikelflüssen (Prof. Iversen). Diese Koopera-

tionen führten zur gemeinsamen Betreuung von Examensarbeiten im Rahmen von TRAFFIC. Zusätzlich fand ein Austausch mit physikalischen Ozeanographen am Leibniz-Institut für Ostseeforschung in Warnemünde (IOW) statt, die über langjährige Erfahrung im BUS verfügen.

Dr. Charlotte Havermans, AWI Bremerhaven (Metabarcoding von Zooplankton-Mageninhalten)

Prof. Dr. Morten Iversen, AWI Bremerhaven (Biologische Kohlenstoffpumpe)

GEFÖRDERT VOM



Bundesministerium
für Bildung
und Forschung

Die Verantwortung für den Inhalt dieser
Veröffentlichung liegt beim Autor.

BMBF-Verbundprojekt TRAFFIC

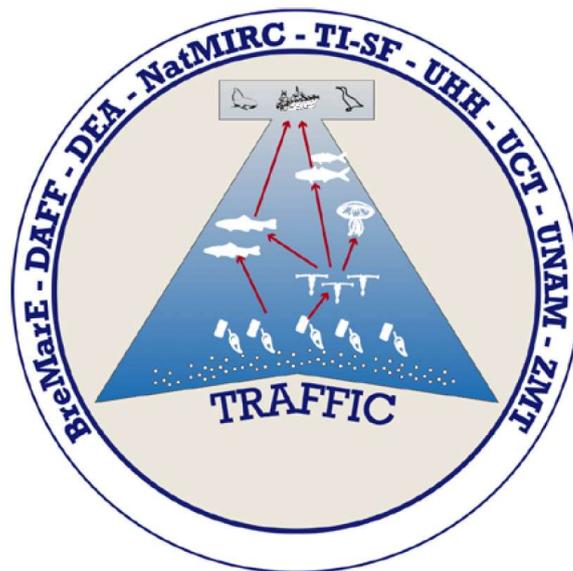
Förderkennzeichen: 03F0797B

Verbundvorhaben

WTZ Südliches Afrika SPACES II: TRAFFIC – Tropische Transfereffizienz im Benguelastrom

Teilprojekt 3:

Pelagische Nahrungsnetzstrukturen, trophische Wechselwirkungen und die Rolle des Zooplanktons
für die trophische Transfereffizienz im nördlichen und südlichen Benguela-Auftriebssystem



Sachbericht für die Projektlaufzeit 01.07.2018 bis 31.07.2022

PD Dr. Holger Auel, Prof. Dr. Wilhelm Hagen und Dr. Maya Bode-Dalby
Universität Bremen (FB 02)
BreMarE – Bremen Marine Ecology
Postfach 330 440
28334 Bremen
hauel@uni-bremen.de

II. Eingehende Darstellung

1. Verwendung der Zuwendung und erzielte Ergebnisse im Einzelnen mit Gegenüberstellung der vorgegebenen Ziele

Im Rahmen der bewilligten Zuwendung konnten die Hauptziele von TP3 in TRAFFIC erreicht werden: Die Struktur des pelagischen Nahrungsnetzes, die Räuber-Beute-Beziehungen und die Rolle des Zooplanktons für die TTE im nBUS und sBUS wurden bestimmt. Darüber hinaus wurden die Kohlenstoffumsatzraten für Respiration, Konsum und Kotballenproduktion quantifiziert, die zu einem besseren Verständnis der Rolle des Zooplankton für die biologische Kohlenstoffpumpe beitragen.

- **Struktur des pelagischen Nahrungsnetzes**

Um Aussagen über unterschiedliche TTE in verschiedenen marinen Ökosystemen treffen zu können, ist das Wissen über die verschiedenen Strukturen der pelagischen Nahrungsnetze, insbesondere die Abundanz, Biomasse und Artenzusammensetzung, Grundvoraussetzung. Dazu wurden Zooplanktonproben entlang von sieben Transekten während beider Ausfahrten gesammelt (Abb. 1). Mesozooplankton wurde mit Hilfe eines vertikalen Multinetzes (Hydrobios Multinetz Midi, 0,25 m² Netzöffnung, 5 Netze, 200 µm Maschenweite) in bis zu fünf verschiedenen Tiefenstufen – je nach Bodentiefe – gesammelt. Die Fänge wurden anschließend für Abundanz-, Biomasse- und Artenzusammensetzungsanalysen an der Universität Bremen in einer 4% Borax-gepufferten Seewasser-Formol-Lösung fixiert. An der Universität Bremen wurden die Proben mit einem Planktonsplitter geteilt: Eine Hälfte wurde getrocknet und für die Biomassebestimmung verwendet, während die andere Hälfte für Abundanz- und Artenzusammensetzungsanalysen mit Hilfe eines Leica MZ12.5 Binokulars genutzt bzw. aufbewahrt wurde.

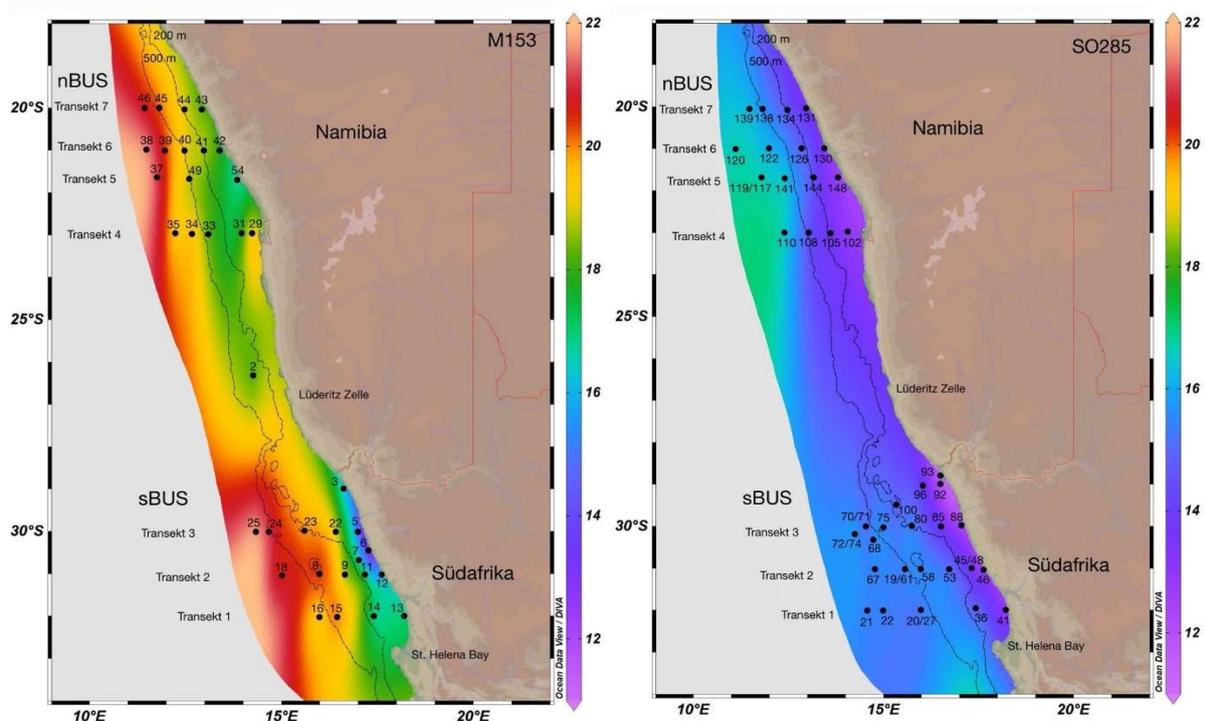


Abb. 1: Gezeigt sind die beprobten Stationen links während M153 (Februar/März 2019) und rechts während SO285 (September 2021) unterlegt mit der gemessenen Oberflächentemperatur.

Die Biomasseverteilung an der Meeresoberfläche (0-50 m) unterschied sich stark sowohl zwischen nBUS und sBUS (regional) als auch zwischen den beiden Expeditionen (saisonal; Abb. 2). Im nBUS war während M153 die Biomasse am höchsten auf dem Schelf, während sie bei SO285 eher gleichmäßig verteilt war mit tendenziell höheren Biomassen offshore. Im sBUS war die Zooplanktonbiomasse während M153 generell höher als im nBUS. Eine naheliegende Erklärung dazu war, dass im sBUS zurzeit der Expedition Auftrieb herrschte, während diese Jahreszeit im nBUS als „quiescent“, ohne Auftrieb, bezeichnet wird. Jedoch war die Biomasse während SO285 ebenfalls im sBUS höher als im nBUS, während zu der Zeit in beiden Subsystemen Auftrieb herrschte (Abb. 1), so dass kein klarer saisonaler Effekt ersichtlich war.

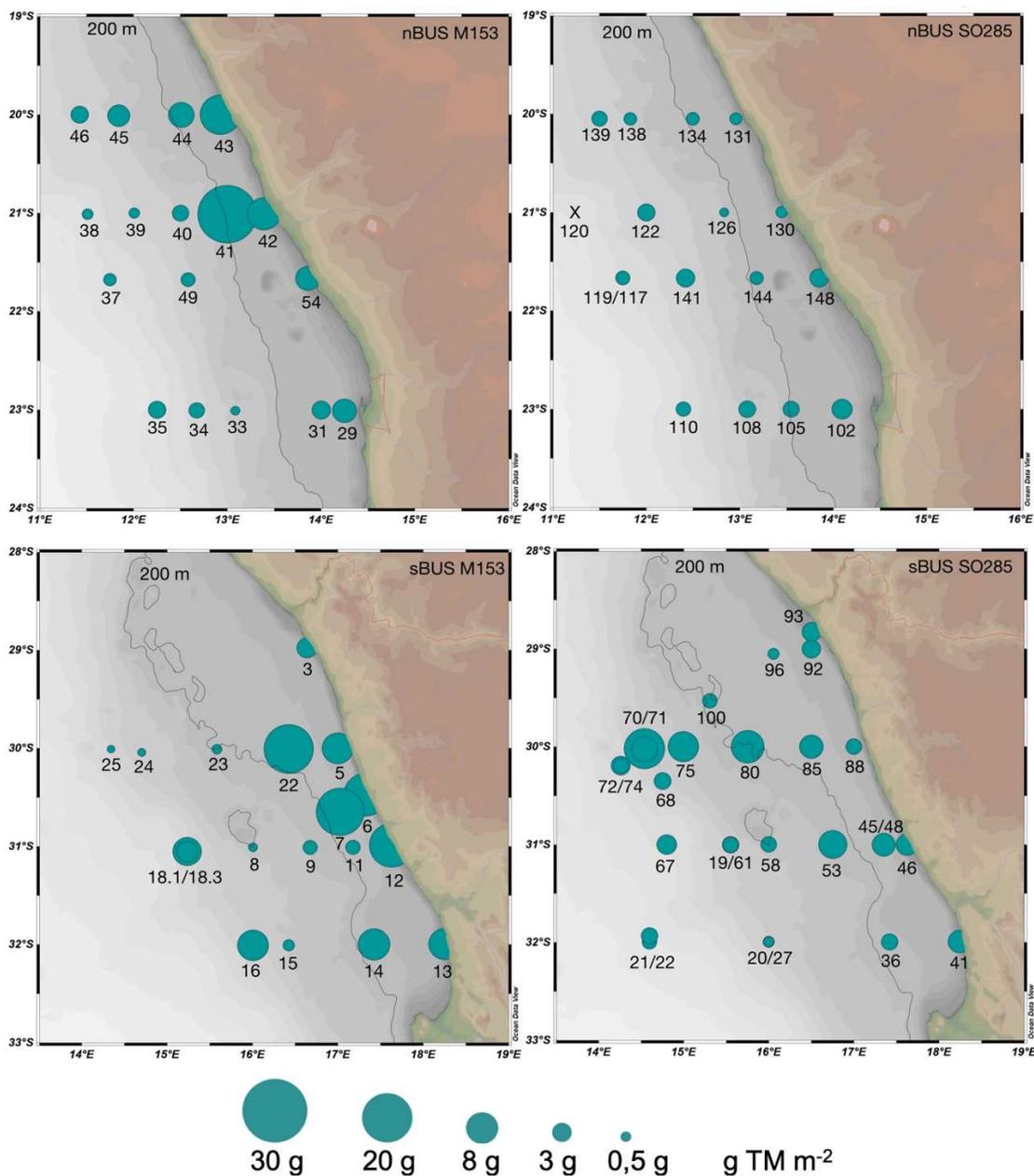


Abb. 2: Vergleichende regionale Verteilung der Mesozooplanktonbiomasse innerhalb der oberen 50 m im Benguelstrom. Links: M153, rechts: SO285. Oben: nBUS, unten: sBUS. TM: Trockenmasse.

Während M153 war die Abundanz („standing stock“) der Copepoden im sBUS auf dem Schelf bei den Stationen 6 ($904 \times 10^3 \text{ ind. m}^{-2}$), 7 ($827 \times 10^3 \text{ ind. m}^{-2}$) und 12 ($432 \times 10^3 \text{ ind. m}^{-2}$) am höchsten (Abb. 3). Die Biomasse der Copepoden hatte eine ähnliche regionale Verteilung mit der höchsten Biomasse auf dem Schelf bei den Stationen 6 (4.0 g C m^{-2}), 7 (1.8 g C m^{-2}) und 12 (1.2 g C m^{-2}). Diese hohen Abundanzen bzw. Biomassen waren typischerweise mit einem abklingenden Auftriebsereignis assoziiert, d.h. kalte Oberflächentemperaturen um die 12°C an der Küste (Abb. 1). Entsprechend niedriger waren die Abundanzen bzw. Biomassen der Copepoden im ozeanischen Bereich mit $59\text{-}77 \times 10^3 \text{ ind. m}^{-2}$ und $0.2\text{-}0.5 \text{ g C m}^{-2}$ auf dem 31°S -Transekt (Abb. 3).

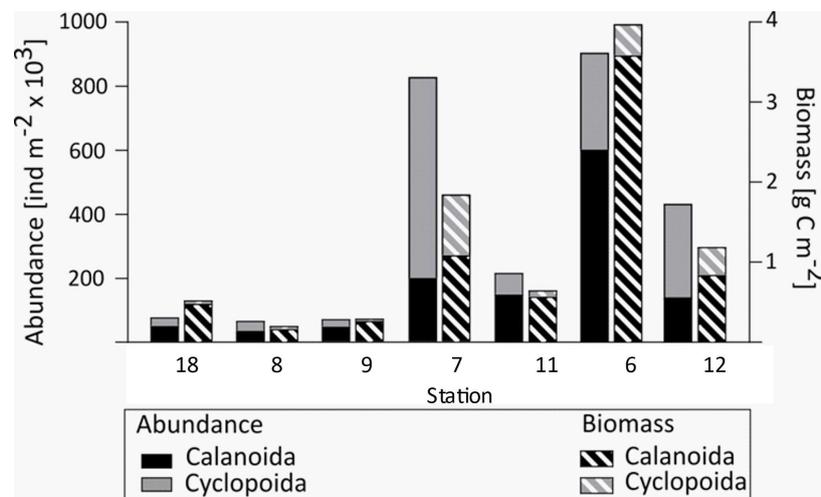


Abb. 3: Abundanz (links, $\text{ind. m}^{-2} \times 10^3$) und Biomasse (rechts, g C m^{-2}) der calanoiden (schwarz) und cyclopoiden (grau) Copepoden für jede Station entlang des 31°S -Transekts von rechts nach links mit zunehmender Distanz zur Küste während M153 (s. Abb. 1, vgl. auch Abb. 2 zur Biomasseverteilung).

Die Verteilung der größeren Schlüsselarten der calaniden Copepoden im nBUS und im sBUS während M153 zeigte, dass junge calanide Copepoditstadien C1-3 und *Calanoides natalis* sowohl im nBUS, als auch im sBUS dominierten, jedoch mit deutlich höheren Abundanzen im sBUS (Abb. 4). Die höchsten Abundanzen waren mit einem abklingenden Auftriebsevent im sBUS auf dem Schelf assoziiert (Abb. 1). Außerdem waren *Nannocalanus minor*, *Mesocalanus tenuicornis* und *Neocalanus gracilis* in wärmeren Offshore-Wassermassen abundant. Vor allem *N. minor* ist typischerweise mit dem Warmwassereinstrom auf dem Schelf im nBUS assoziiert. *Calanus agulhensis* nahm eine besondere Rolle ein. Diese Art ist auf der Agulhasbank mit Auftriebswasser assoziiert, wurde hier aber vor allem im wärmeren Wasser offshore im sBUS gefunden.

Die höheren Zooplanktonabundanzen und -biomassen im sBUS lassen darauf schließen, dass neben den höheren Fischereierträgen bereits auf den trophischen Ebenen des Zooplankton eine höhere Produktion im sBUS stattfindet.

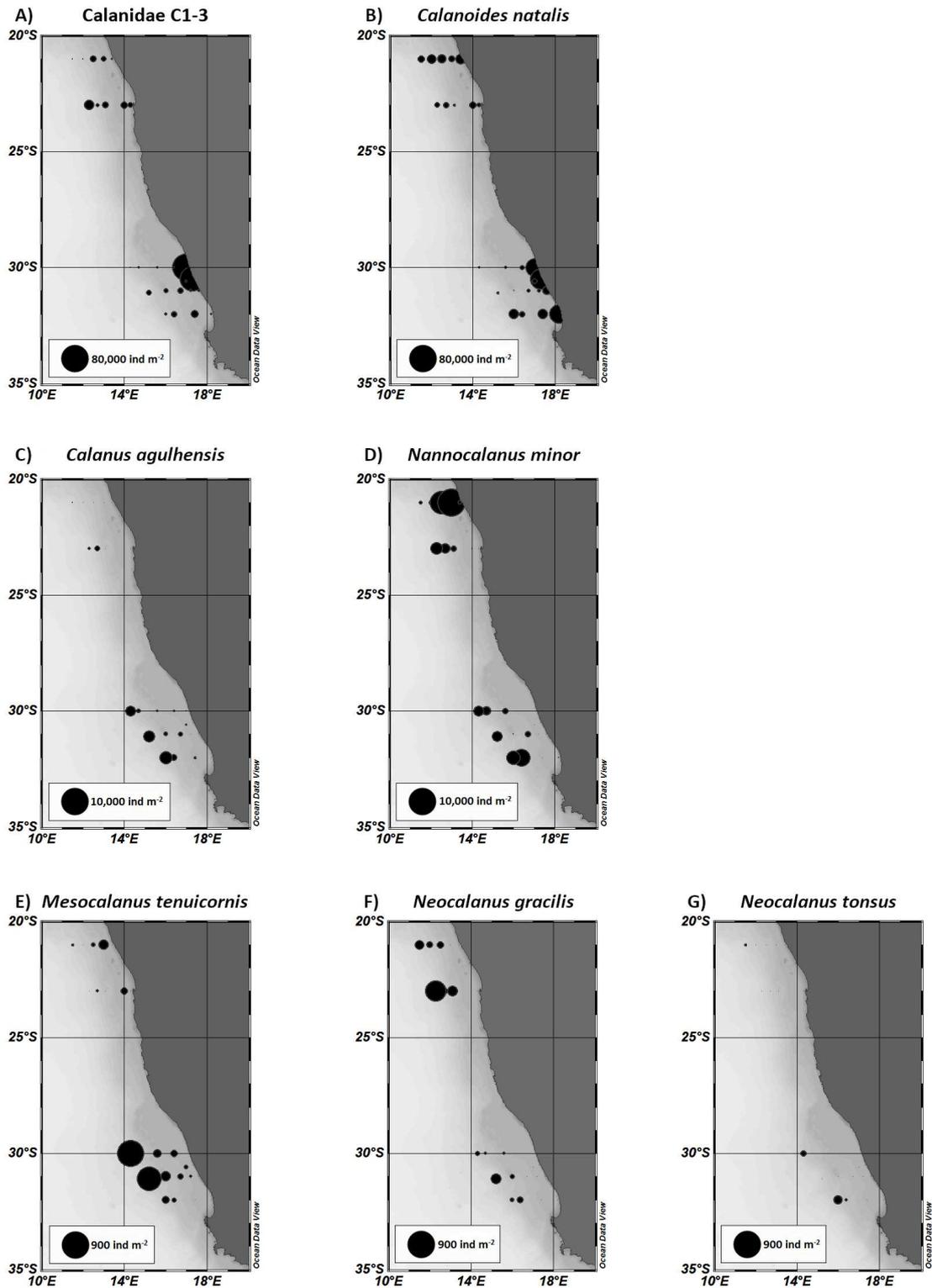


Abb. 4: Übersicht zur Verteilung der calaniden Copepodenarten (Abundanz in Individuen pro m²) im nBUS und sBUS während der Meteor-Reise M153 im Februar/März 2019.

- **Räuber-Beute-Beziehungen und die Rolle des Zooplanktons für TTE im nBUS und sBUS**

Eine weitere Voraussetzung, um Aussagen über die TTE in verschiedenen pelagischen Ökosystemen treffen zu können, ist das Verständnis über die Räuber-Beute-Beziehungen in den verschiedenen Subsystemen. Dazu wurden während beider Expeditionen auf dem Schiff Schlüsselarten aus den Netzfängen aussortiert und bei -80°C für spätere trophische Biomarker-Analysen an der Universität Bremen (stabile Isotope $\delta^{15}\text{N}$ und $\delta^{13}\text{C}$, Fettsäuremuster) eingefroren. Zusätzlich dazu wurden individuelle Trockenmassen (Biomassen) und Körperlängen bestimmt.

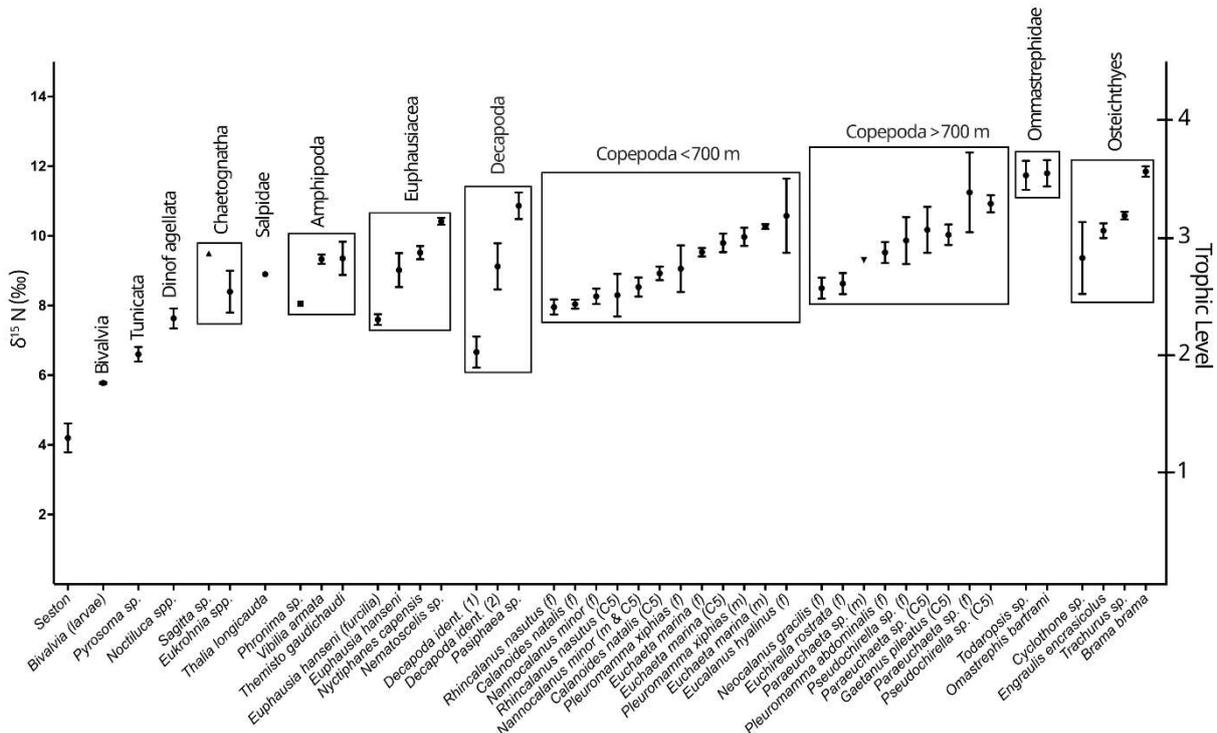


Abb. 5: $\delta^{15}\text{N}$ -Werte und trophische Ebenen von 47 Taxa (Seston bis Fische) aus dem südlichen Benguela-Auftriebsgebiet. Trophische Ebenen wurden berechnet mit einem Anreicherungsfaktor von 3,4‰ pro trophischer Ebene. C5 = Copepodidstadium 5, f = female.

$\delta^{15}\text{N}$ -Werte lagen zwischen 4 und 13‰ mit niedrigsten Werten in den Sestonproben und höchsten in Fisch- und Cephalopodenarten im sBUS (Abb. 5). Im nBUS hatten Seevögel mit $15,3 \pm 0,1$ ‰ die höchsten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte. Trophische Ebenen variierten zwischen 1 für Seston und 4 für bestimmte Fische und Seevögel im nBUS. Die höchsten trophischen Ebenen im sBUS lagen zwischen 3,0 und 3,5. Sogar innerhalb verschiedener Taxa (Decapoda: 6-11‰, Euphausiacea: 7-10‰, Copepoda: 8-12‰, Osteichthyes: 8-13‰) waren enorme $\delta^{15}\text{N}$ -Unterschiede (größer als eine trophische Ebene) zu beobachten (Abb. 5). Die Ergebnisse zeigten, dass auch das Nahrungsnetz im sBUS wesentlich komplexer ist, als man zuvor angenommen hatte. Ein Vergleich der trophischen Ebenen der gleichen Arten aus GENUS- und TRAFFIC-Daten aus dem nBUS zeigte, dass es keine signifikanten zeitlichen Veränderungen der artspezifischen trophischen Ebenen gab (Abb. 6). Einige trophische Level (TL) aus Schukat et al. (2014, gesammelt während GENUS im März/April 2009) waren zwar signifikant höher als die in TRAFFIC bestimmten TL, während andere jedoch signifikant niedriger oder

unverändert waren (Abb. 6A). Ebenso waren während der beiden TRAFFIC-Expeditionen die TL bestimmter Arten tendenziell im nBUS höher als im sBUS; jedoch war kein konsistentes Muster erkennbar (Abb. 6B).

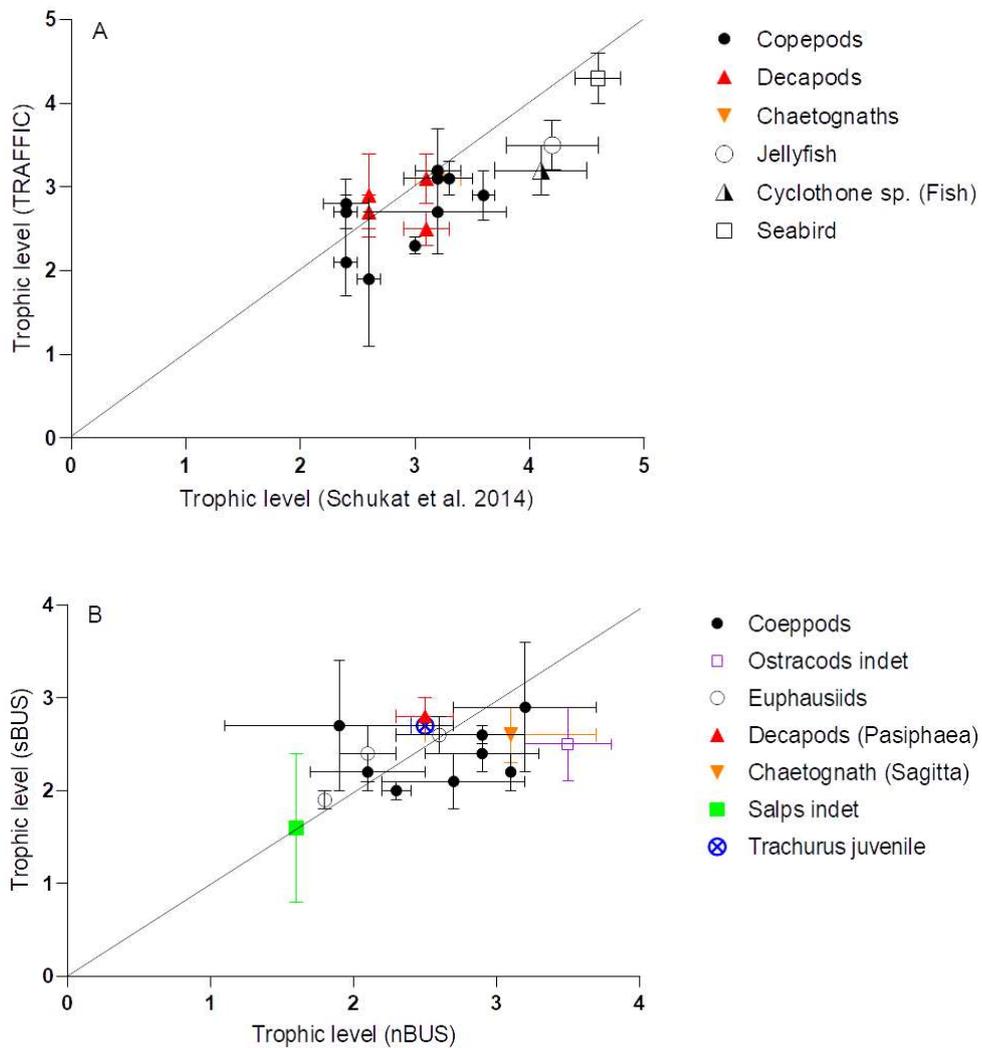


Abb. 6: Vergleich der trophischen Level (TL) der gleichen Arten a) während TRAFFIC und des früheren GENUS-Projekts und b) aus dem sBUS und dem nBUS der TRAFFIC-Reisen. Die TL wurden zur Basis *Nannocalanus minor* (Copepoda, TL=2) berechnet.

Die Unterschiede in den Nahrungsnetzen des nBUS und sBUS waren somit hauptsächlich in der Artenzusammensetzung (siehe auch Abb. 7) sowie in der Abundanz und Biomasse zu beobachten.

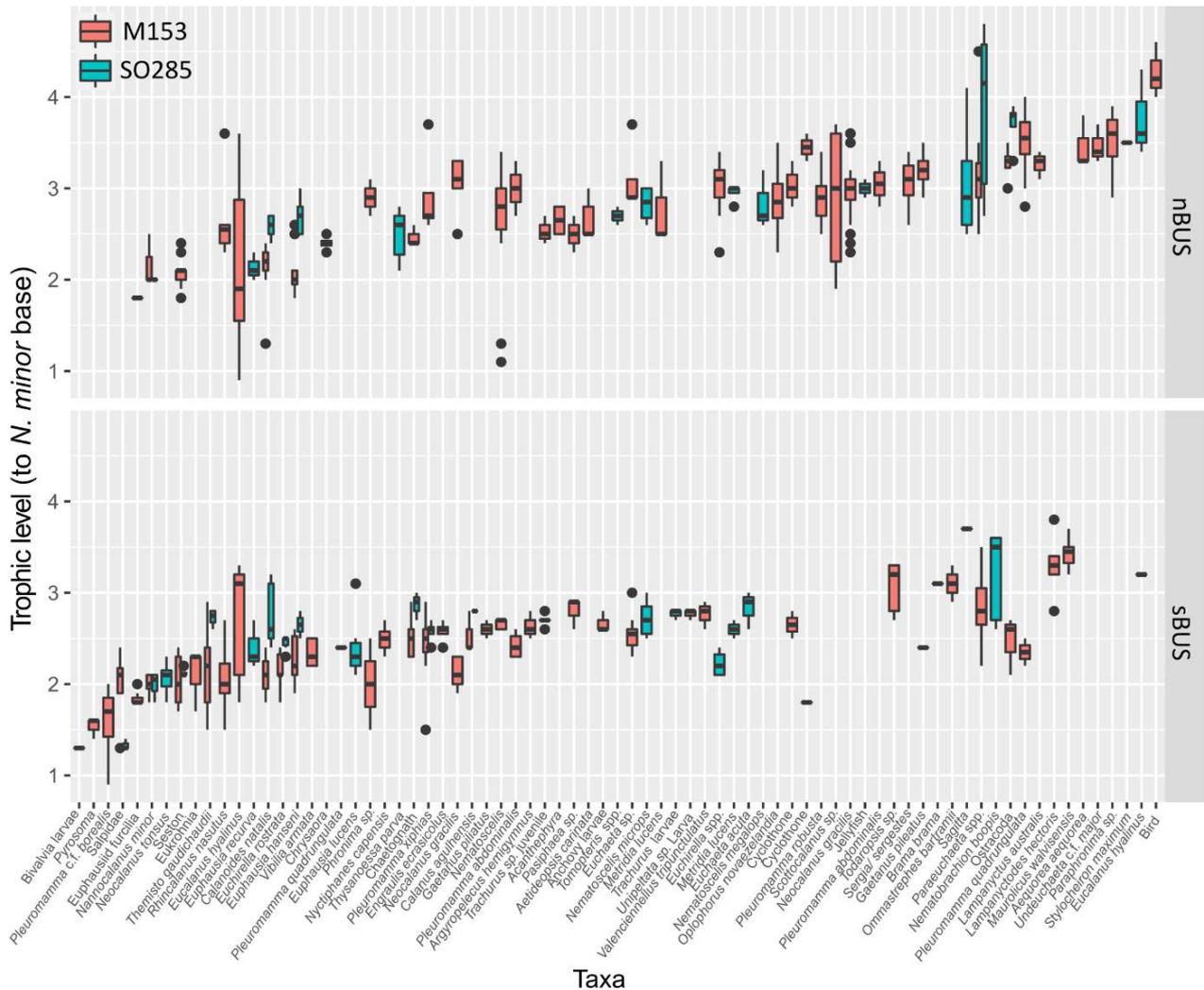


Abb. 7: Trophische Level, berechnet zur Basis *Nannocalanus minor* (Copepoda, TL=2), für nBUS (oben) und sBUS (unten) während M153 (rot) und SO285 (blau).

- Kohlenstoffumsatzraten: Respiration, Konsum und Kotballenproduktion

Um den Einfluss des Klimawandels auf marine Ökosysteme und die biologische Kohlenstoffpumpe zu verstehen, spielt die Verteilung zusammen mit der Physiologie pelagischer Schlüsselarten eine wichtige Rolle. Experimentelle Untersuchungen zur Respiration des Mesozooplanktons, hauptsächlich Copepoden und Krill (Abb. 8), als Proxy für metabolische Raten wurden auf der M153-Expedition durchgeführt und zusammen mit bereits vorhandenen Daten aus dem vorherigen GENUS-Projekt aus dem nBUS ausgewertet. Dazu wurde die gleiche Methode verwendet und die Respiration mit Hilfe von Optodenrespirometrie nicht invasiv gemessen und anschließend die individuellen Trockenmassen bestimmt. Die Auswertung zeigte, dass sich die neuen TRAFFIC-Daten aus beiden Subsystemen gut in die bisherigen Daten einfügten und somit eine multiple Regressionsanalyse über das gesamte Gebiet durchgeführt werden konnte. Die beiden folgenden Gleichungen setzen die Respirationsrate R in Beziehung zur Körpermasse DM und Umgebungstemperatur T .

$$1) \ln R_{OC} [\mu\text{L O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}] = -1.228 + 0.726 \ln(DM) + 0.106 T \quad (R^2 = 0.65)$$

$$2) \ln R_{TF} [\mu\text{L O}_2 \text{ ind}^{-1} \text{ h}^{-1}] = -2.896 + 0.685 \ln(DM) + 0.179 T \quad (R^2 = 0.71)$$

Dabei entspricht R der individuellen Respirationsrate, DM der jeweiligen individuellen Trockenmasse, T der mittleren Habitatterperatur im jeweiligen Tiefenintervall. Die Copepoden konnten in zwei funktionelle Gruppen aufgeteilt werden: R_{TF} (TF = „thrifty floater“) in Gleichung 2 entspricht der Respiration der Copepodenfamilien der Eucalanidae, Rhincalanidae und Subeucalanidae. Diese Gruppe kennzeichnet sich durch einen transparenten, länglichen Körperbau, mit hohem Wasser- und Lipidanteil, zusammen mit eher niedrigen metabolischen Raten und eher langsamen Bewegungen. Im Gegensatz dazu beschreibt R_{OC} in Gleichung 1 die Respirationraten aller anderen, aktiven Copepodenarten.

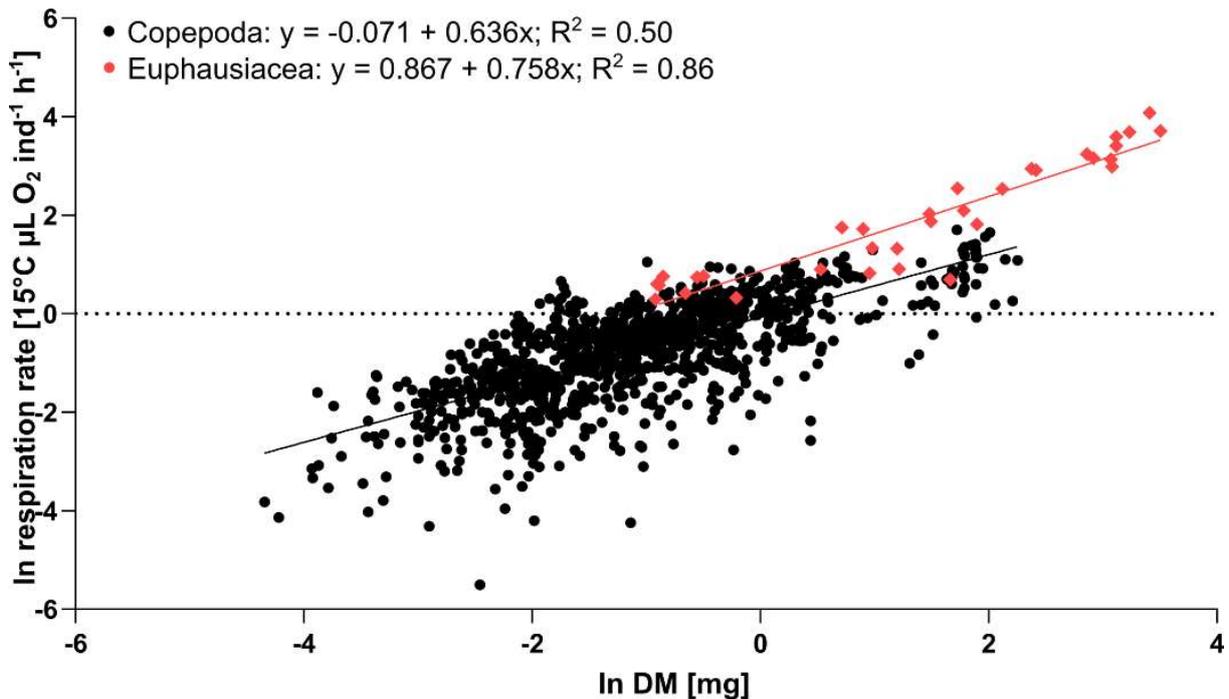


Abb. 8: LN-transformierte individuelle Respirationsraten der Copepoden (schwarz) und der Euphausiaceen (rot) während M153 zusammen mit Daten aus dem vorherigen GENUS-Projekt.

Zur Berechnung von Respirationsraten für Arten oder Stadien, die aus logistischen Gründen an Board nicht gemessen werden konnten, wurden Längen-Trockenmassen-Beziehungen aus Frostproben der M153-Ausfahrt erstellt. Somit konnten Respirationsraten an Hand von Längenmessungen für weitere Schlüsselarten bestimmt werden, deren Material nur aus Formolproben vorhanden war. Für Copepoden wurde ein höheres Bestimmtheitsmaß erzielt, wenn man die Prosomalänge und nicht die gesamte Körperlänge („body length“) verwendete (Abb. 9). Die Längen-Trockenmassen-Beziehungen der Copepoden ergaben ebenfalls eine klare Trennung unterschiedlicher funktioneller Gruppen: Eucalanidae, Rhincalanidae und Subeucalanidae („Thrifty floater“) unterschieden sich signifikant in ihrem Schnittpunkt mit der Y-Achse im Vergleich zu allen anderen Copepodenarten (p-Werte <0,0001).

- 3) $\ln DM_A [\text{mg ind}^{-1}] = -4.892 + 2.552 \times \ln (\text{BL} [\text{mm}])$, $R^2 = 0.94$
- 4) $\ln DM_E [\text{mg ind}^{-1}] = -6.851 + 3.246 \times \ln (\text{BL} [\text{mm}])$, $R^2 = 0.98$
- 5) $\ln DM_{TF} [\text{mg ind}^{-1}] = -4.996 + 2.649 \times \ln (\text{PL} [\text{mm}])$, $R^2 = 0.65$
- 6) $\ln DM_{OC} [\text{mg ind}^{-1}] = -3.781 + 2.729 \times \ln (\text{PL} [\text{mm}])$, $R^2 = 0.92$

Dabei ist DM die individuelle Trockenmasse der A=Amphipoden, E=Euphausiaceen, TF="Thrifty floater" copepods und OC= alle anderen Copepoden. BL entspricht Gesamtkörperlänge und PL der Prosomalänge der Copepoden (Abb. 9).

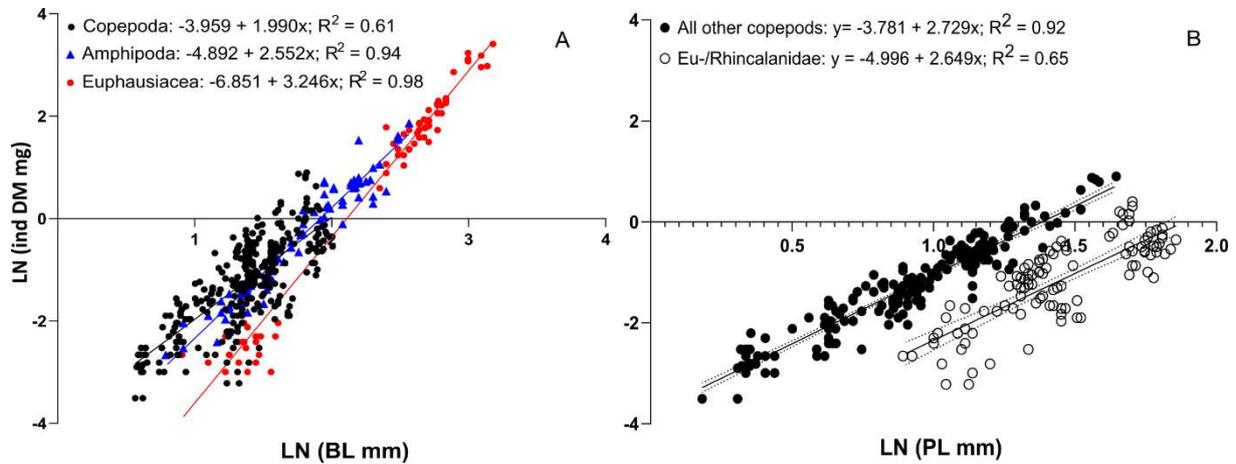


Abb. 9: Beziehungen zwischen LN-transformierten individuellen Trockenmassen (DM) und a) der Gesamtkörperlängen (BL) der Amphipoden (blau), Euphausiaceen (rot) und Copepoden (schwarz) und b) der Prosomalängen der "Thrifty floaters" (offene Kreise) und aller anderen Copepodenarten (schwarze Punkte). Die Unterschiede der Y-Achsenabschnitte und Steigungen waren signifikant (p -Werte $<0,0001$).

Die individuellen Respirationsraten dienten als Proxy, um schließlich individuelle Kohlenstoff-Ingestions- und Kotballenproduktionsraten zu berechnen. Mit Hilfe der Abundanzen der unterschiedlichen Taxa konnten somit Kohlenstoff-Ingestions- und -Kotballenproduktionsraten verschiedener Copepodengemeinschaften berechnet werden (Abb. 10). Auf dem Schelf waren die Ingestionsraten generell höher als im ozeanischen Bereich (Abb. 10).

Auffällig war, dass vor allem kleine calanoide Copepoden (sowohl kleine Arten, als auch juvenile Stadien größerer Arten) nicht nur in ihrer Abundanz, sondern auch in der Biomasse und somit auch in den Energieumsatzraten der Copepodengemeinschaften meist dominierten und somit eine wichtige ökologische Rolle einnahmen (Abb. 10). Copepoden sind nicht nur in ihrer Taxonomie divers, sondern auch in ihren funktionellen Eigenschaften. Verschiedene funktionelle Merkmale wie Fressstrategien/-präferenzen, bestimmte Verhaltensmuster, wie z.B. tägliche vertikale Wanderungen, sowie metabolische Raten und Körpergröße sind entscheidend für die Funktion der jeweiligen Gruppe (Art und Entwicklungsstadium) in der biologischen Kohlenstoffpumpe. Die berechneten Kotballenproduktionsraten ergaben, dass die kleinen Copepoden (<1 mm Prosomalänge=PL) insgesamt mehr Kohlenstoff in Form von Kotballen produzieren als die großen Copepoden ($>1,5$ mm PL). Dabei ist ihre unterschiedliche Funktion im Kohlenstoffkreislauf unbedingt zu beachten: Große Copepoden produzieren große Kotballen, die relativ schnell in tiefere Meeresschichten absinken (passiver Kohlenstofffluss). Kleine Copepoden produzieren kleine Kotballen, die effizient zur Remineralisierung von Kohlenstoff und Nährstoffen in der jeweiligen Wasserschicht beitragen, was wiederum die Phytoplanktonproduktion weiter anregen kann („Recycling“). Auf dem Schelf im sBUS produzierten große Copepoden täglich Kotballen von bis zu $42 \text{ mg C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ und kleine Copepoden insgesamt bis zu

75 mg C m⁻² d⁻¹ (Station 6, 20-55 m, Abb. 11). Zu den großen Copepoden auf dem Schelf zählten vor allem Copepoditstadien C4/5 und erwachsene Weibchen von *C. natalis* (bis zu 38 mg C m⁻² d⁻¹ Kotballenproduktion), die somit eine Schlüsselrolle sowohl im Nahrungsnetz, als auch im passiven Kohlenstofffluss im Benguelastrom einnimmt. Die dominanten kleinen Copepoden auf dem Schelf waren junge C1-3-Stadien der Calanidae (insg. max. 17 mg C m⁻² d⁻¹ vor allem *C. natalis*) und kleine Copepodengattungen wie *Ctenocalanus*, *Paracalanus* und *Clausocalanus* (insg. max. 68 mg C m⁻² d⁻¹). *Metridia lucens* war eine wichtige Copepodenart mittlerer Größe (PL= 1,0-1,5 mm) auf dem Schelf. Die Weibchen und Männchen produzierten zusammen bis zu 15 mg C m⁻² d⁻¹ in Form von Kotballen. Copepoditstadien C4/5 und Weibchen dieser Art unternehmen tägliche vertikale Wanderungen und sind somit Bindeglied der verschiedenen passiven und aktiven Kohlenstoffflüsse.

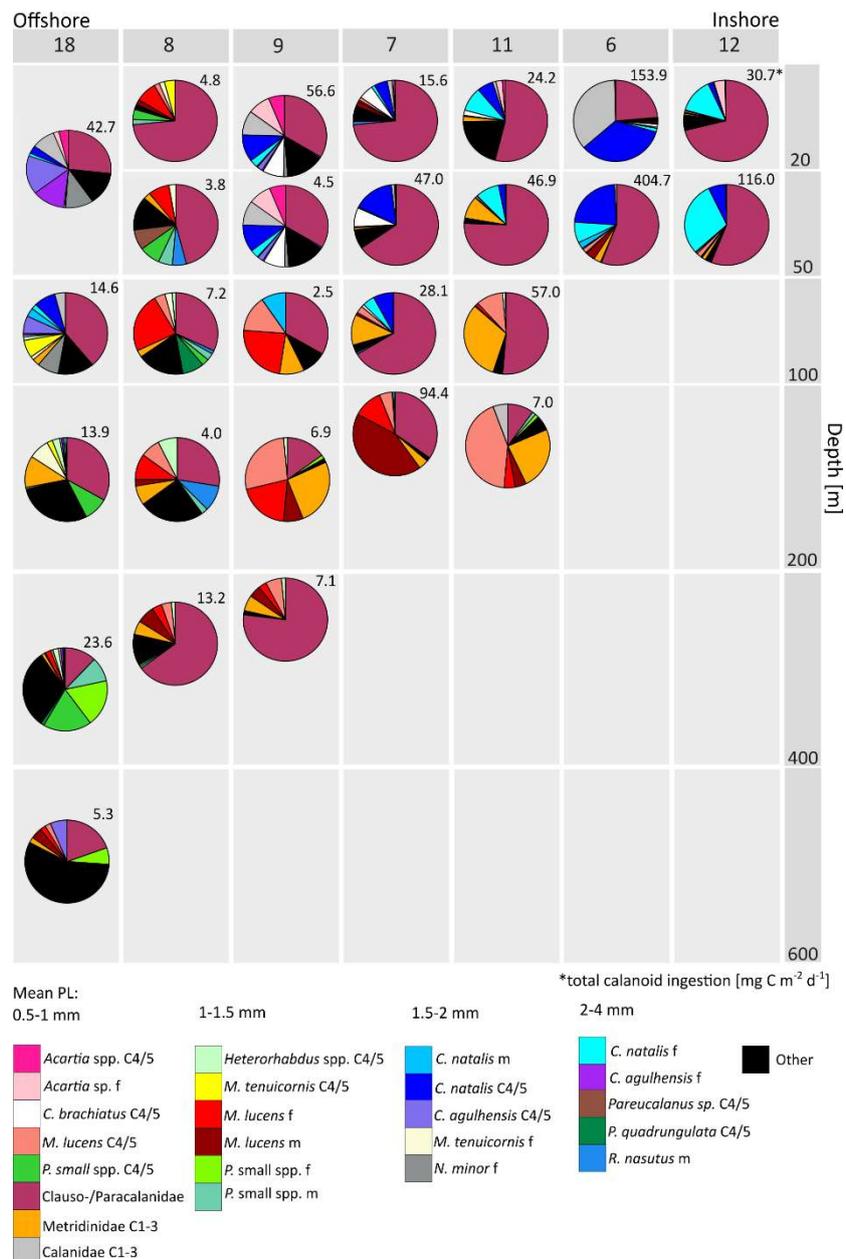


Abb. 10: Kohlenstoff-Ingestionsraten der unterschiedlichen calanoiden Copepodenarten und -stadien entlang des 31°S-Transekts im sBUS während M153 von der Küste (rechts) bis zum offenen Ozean (links). Zahlen oberhalb der Torten geben die täglichen Gesamtgestionsraten (mg C m⁻² d⁻¹) der

calanoiden Copepoden in dem entsprechenden Tiefenintervall. Die taxonomischen Gruppen sind nach ihrer mittleren Prosomalänge („mean PL“) in der Legende gruppiert. Die Gruppe „other“ umfasst alle Taxa mit $\leq 5\%$ Beitrag an der Gesamtigestion. f=Weibchen, m=Männchen, C4/5=Copepoditstadien C4 und C5 zusammengefasst, C1-3=Copepoditstadien C1 bis C3 zusammengefasst.

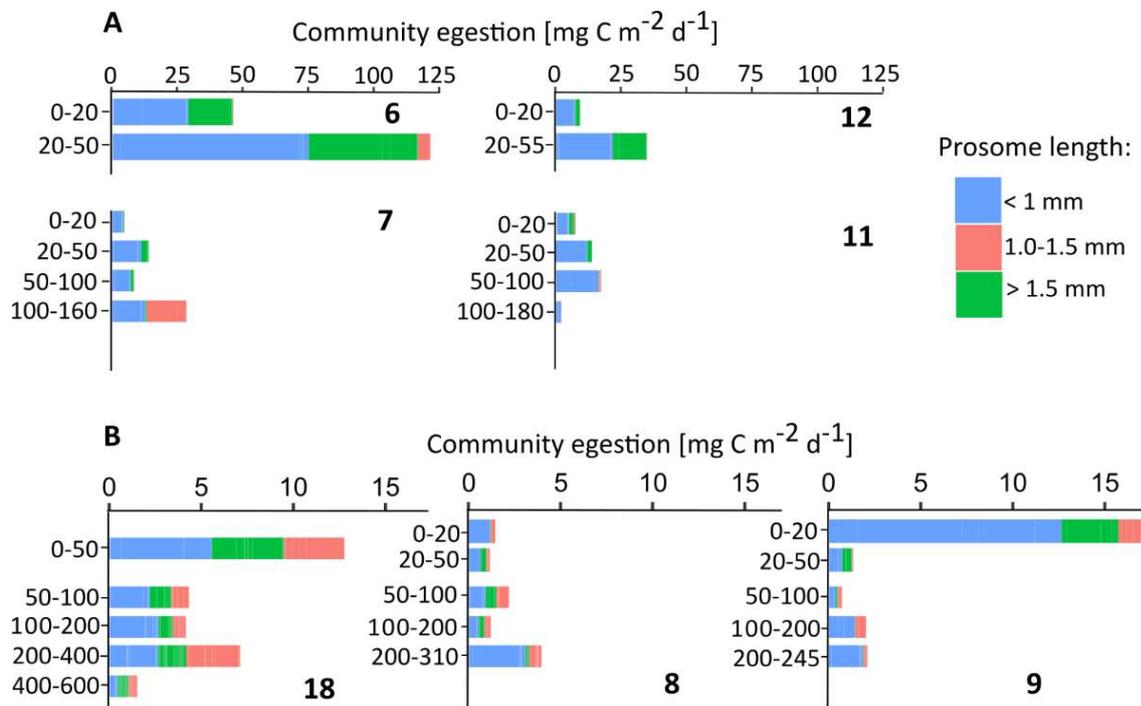


Abb. 11: Berechnete tägliche Kotballenproduktion ($\text{mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$) zusammengefasst für die drei Größenklassen kleiner Copepoden (blau), mittlerer Copepoden (rot) und großer Copepoden (grün) an verschiedenen Stationen und Tiefenstufen im sBUS. Für Artenzusammensetzung siehe Abb. 10, für die Positionen der Stationen siehe Abb. 1.

Auch im offenen Ozean des Benguela-Auftriebsgebiets fanden tägliche Vertikalwanderungen statt, die substantiell zum aktiven Kohlenstofftransport in die Tiefsee beitragen. Während TRAFFIC konnten die Copepodengemeinschaften weiter in nicht-migrierende und migrierende funktionelle Gruppen eingeteilt werden (Abb. 12). Diese Zuordnung war nur möglich aufgrund einer besonders hohen vertikalen Auflösung der beprobten Stationen einhergehend mit einer hohen taxonomischen Auflösung der Copepodengemeinschaft. Im ozeanischen Bereich des Benguelastroms transportierten die Copepoden aktiv bis zu $10,5 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ respiratorischen Kohlenstoff vom Epipelagial ins Mesopelagial. Zusätzlich dazu wurden bis zu $8 \text{ mg C m}^{-2} \text{d}^{-1}$ des an der Oberfläche aufgenommenen Kohlenstoffs im Mesopelagial wieder ausgeschieden. Im ozeanischen Bereich waren neben *M. lucens* auch mittelgroße *Pleuromamma* Arten (vor allem *P. borealis*) wichtige tägliche Vertikalwanderer. Im nBUS waren außerdem größere *Pleuromamma robusta* sowie der Amphipode *Vibilia armata* wichtige tagesperiodische Vertikalwanderer.

Die Unterschiede der Copepodengemeinschaften in den beiden Subsystemen und auch zwischen anderen Auftriebsgebieten/marinen Ökosystemen bedarf unbedingt weiterer Untersuchungen in

zukünftigen Projekten; insbesondere die Rolle der bisher wenig beachteten, kleineren Zooplanktonarten, da diese generell in biogeochemischen Modellen und Kohlenstoffbudgets bisher unterschätzt werden.

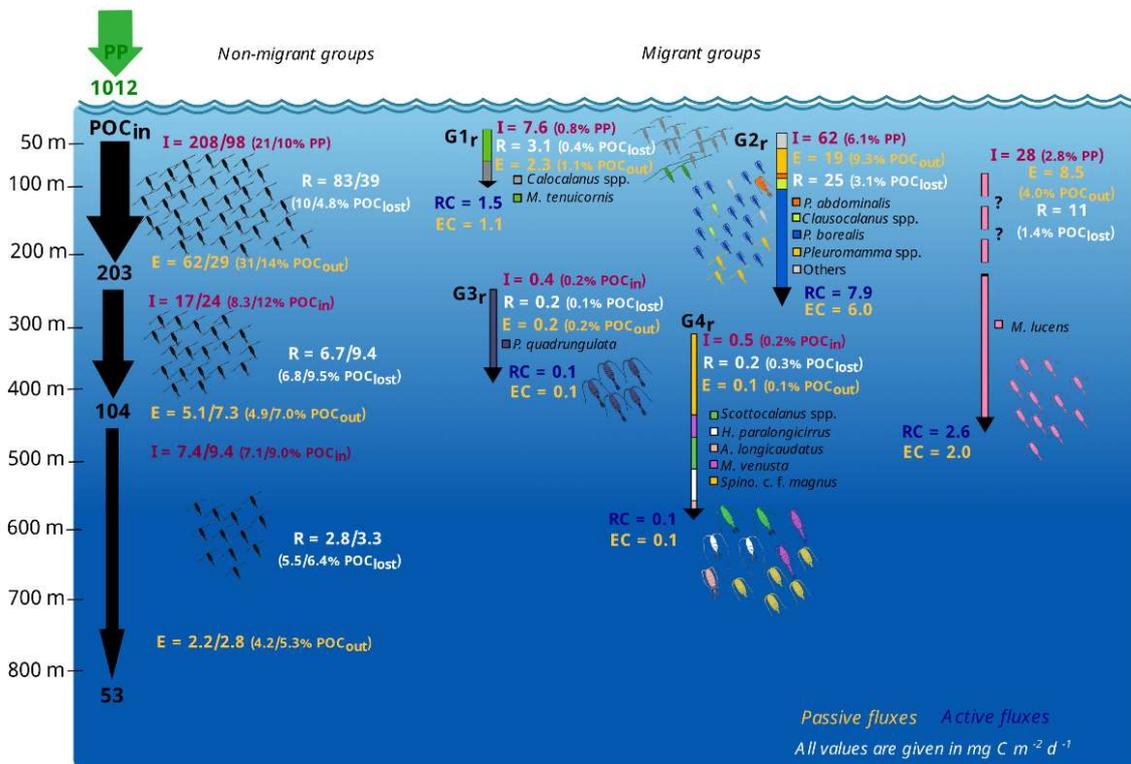


Abb. 12: Schematische Darstellung der Rolle der calanoiden Copepoden in der biologischen Kohlenstoffpumpe im ozeanischen Bereich des Benguelastroms. POC_{in} ist der eingetragene partikuläre organische Kohlenstoff an der Oberfläche in Form von Primärproduktion und in tieferen Schichten in Form von herabsinkendem POC. Die Ingestion (I), Respiration (R) und Kotballenproduktion (E) der links nicht-migrierenden funktionellen Gruppen, die mindestens aus drei Untergruppen bestehen, und rechts der vier verschiedenen migrierenden Gruppen. Nur die Gruppen der regulär wandernden Arten (nachts oben, tagsüber unten) sind dargestellt. Der potentielle Effekt der Ingestion auf Primärproduktion (PP) bzw. POC_{in}, der Kotballenproduktion auf POC_{out} und Respiration auf POC_{lost} ist jeweils in Prozent angegeben. POC_{out} ist jeweils der organische Kohlenstoff, der in der darunter liegenden Tiefenstufe ankommt, berechnet aus der Primärproduktion. POC_{lost} ist jeweils der organische Kohlenstoff (POC_{in} – POC_{out}), der in der jeweiligen Tiefenstufe "verloren" geht, d.h. zu gelöstem anorganischen Kohlenstoff remineralisiert wird. RC ist jeweils der respirierte Kohlenstoff und EC der ausgeschiedene Kohlenstoff in Form von Kotballen der jeweiligen funktionellen Gruppe in der jeweiligen Tiefe. Alle Werte sind in täglichen Raten als mg C m⁻² d⁻¹ angegeben.

2. Zu den wichtigste Positionen des zahlenmäßigen Nachweises

Die Zuwendung wurde entsprechend der Bewilligung verwendet. Die im Rahmen der Personalausgaben beantragten und bewilligten Mittel wurden wie vorgesehen ausgegeben. Der weitaus größte Teil diente der Anstellung von Frau Dr. Maya Bode-Dalby als wissenschaftliche Mitarbeiterin. Weitere Personalmittel wurden für die Bezahlung studentischer Hilfskräfte auf den Seereisen, sowie für Laborarbeiten verwendet. Aufgrund tariflicher Gehaltssteigerungen während der Projektlaufzeit waren die Personalkosten letztendlich höher als ursprünglich veranschlagt. Reisemittel wurden wie vorgesehen für die Teilnahme an den beiden Schiffsexpeditionen verwendet. Aufgrund der COVID-19-Pandemie konnten ab März 2020 keine Reisen zu den Kooperationspartner in Südafrika und Namibia mehr stattfinden. Die SAMSS-Konferenz wurde pandemiebedingt in den Juni 2022 verlegt und konnte dann planmäßig stattfinden. Die Teilnahme von PD Dr. Auel an der SAMSS-Konferenz wurde durch eine Förderung des DAAD für eine an SAMSS angelehnte Summer School zum SPACES II-Capacity Building finanziert, so dass eingesparte Reisemittel anteilig für den Ausgleich der Finanzierungslücke bei den Personalkosten genutzt werden konnten. Die Mittel für Verbrauchsmaterial und externe Aufträge für die Analyse stabiler Isotope wurden planmäßig ausgegeben.

Pandemiebedingt wurde die Projektlaufzeit bis zum 31.07.2022 verlängert.

3. Notwendigkeit und Angemessenheit der geleisteten Arbeit

Die von uns durchgeführten Forschungsarbeiten waren entsprechend unserem Antrag notwendig und angemessen, um die Ziele des Forschungsvorhabens zu erreichen.

4. Voraussichtliche Nutzung und Verwertbarkeit der Ergebnisse im Sinne des fortgeschriebenen Verwertungsplans

Der Fokus des Projekts lag auf der Erforschung der trophischen Transfereffizienz im Küstenauftriebssystem des Benguelastroms und wie sich die Produktivität dieses Ökosystems mit dem Klimawandel ändert. Somit waren keine direkt wirtschaftlich verwertbaren Ergebnisse avisiert worden. Die Erkenntnisse dieses Projektes tragen jedoch wesentlich zum besseren Verständnis trophischer Interaktionen und der Produktivität des BUS bei und bilden somit die Grundlage für ein nachhaltiges Management der Fischerei und natürlicher Ressourcen im südlichen Afrika. Die dafür verantwortlichen behördlichen Strukturen NatMIRC und DFFE waren als afrikanische Projektpartner direkt in das TRAFFIC-Projekt eingebunden, so dass wissenschaftliche Erkenntnisse auf schnellstem Wege in ein optimiertes Management einfließen können. Durch die aktive Einbindung junger Nachwuchswissenschaftler aus Südafrika, Namibia und Deutschland in die praktische Forschung wurde außerdem ein wesentlicher Beitrag zum Capacity Building in der Meeresforschung und dem nachhaltigen Management mariner Ressourcen geleistet. Die TRAFFIC-Daten ergänzen Langzeitdaten zur Zooplanktonverteilung als Basis für verbesserte Ökosystem- und Kohlenstoffflussmodelle.

5. Während der Durchführung des Vorhabens dem ZE bekannt gewordene Fortschritte auf dem Gebiet des Vorhabens bei anderen Stellen

Relevante Ergebnisse von dritter Seite sind nicht bekannt. Durch den engen Kontakt mit Projektpartnern in Südafrika und Namibia hatten wir jederzeit einen aktuellen Überblick über die

Forschungsaktivitäten vor Ort. Darüber hinaus wurden potenzielle Fortschritte anderer Stellen bezüglich unserer Thematik im Verlaufe des Projektes anhand der einschlägigen wissenschaftlichen Publikationen intensiv recherchiert. Es wurden jedoch keine Veröffentlichungen zu Arbeiten im Benguelastrom bekannt, die direkte Auswirkungen auf unser Forschungsvorhaben gehabt hätten oder die in diesem Projekt bearbeiteten Fragestellungen bereits beantwortet hätten.

6. Erfolgte oder geplante Veröffentlichungen im Berichtszeitraum

Publikationen:

Bode-Dalby M, Würth R, Oliveira LDF, Lamont T, Verheye H, Schukat A, Hagen W, Auel H (2022) Small is beautiful: the important role of small copepods in carbon budgets of the southern Benguela upwelling system. *Journal of Plankton Research* 1–19. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbac061>

Oliveira LDF, Bode-Dalby M, Schukat A, Auel H, Hagen W (2022) Cascading effects of calanoid copepod functional groups on the biological carbon pump in the subtropical South Atlantic. *Frontiers of Marine Science* 9:920483. doi: 10.3389/fmars.2022.920483

Duncan SE, Sell AF, Hagen W and Fock HO (2022) Environmental drivers of upper mesopelagic fish assemblages in the Benguela Upwelling Systems. *Marine Ecology Progress Series* 688: 133-153. doi: <https://doi.org/10.3354/meps14017>

Bode-Dalby M, Würth R, Lamont T, Verheye H, Martin B, van Beusekom J, Dudeck T, Hagen W, Auel H (in Vorbereitung) Carbon and energy fluxes through the pelagic food web of the southern Benguela Upwelling System.

Bode-Dalby M, Rittinghaus H, Verheye H, Jenny Huggett, Auel H, Hagen W (in Vorbereitung) Environmental drivers of calanid copepod abundances in the northern and the southern Benguela Current upwelling system.

Bode-Dalby M, Hagen W, Auel H (in Vorbereitung) The role of copepods and amphipods in the biological carbon pump of the Benguela upwelling system.

Mathiske A, Bode-Dalby M, Dorschner S, Hagen W, Verheye H, Auel H (in Vorbereitung) Food web structure and trophic pathways in the southern Benguela Current Upwelling System.

Datensätze in PANGAEA:

Oliveira LDF, Bode-Dalby M, Schukat A, Auel H, Hagen W (2022) Abundance of calanoid copepods in the subtropical South Atlantic Ocean during Polarstern cruise PS81 (ANT-XXIX/1). PANGAEA, <https://doi.pangaea.de/10.1594/PANGAEA.946058>

Bode-Dalby M, Würth R, Oliveira LDF, Verheye HM, Hagen W, Auel H (2022): Copepod community ingestion, respiration and length-dry mass relationships in the southern Benguela upwelling system during METEOR cruise M153. PANGAEA, <https://doi.org/10.1594/PANGAEA.946040>

Vorträge und Poster auf internationalen Konferenzen:

Bode-Dalby M, Würth R, Oliveira LDF, Verheye H, Lamont T, Schukat A, Hagen W, Auel H (2022) Small is beautiful – The important role of small copepods in carbon budgets of the southern Benguela upwelling system, International Conference on Copepoda 25.-30.07.2022, online Vortrag

Auel H, Mathiske A, Bode-Dalby M, Hagen W, Verheye H (2022) Trophic Interactions and Pelagic food-web structure in the Benguela Current upwelling system, Southern African Marine Science Symposium, 20.-24.06.2022, Vortrag.

Oliveira LDF, Bode-Dalby M, Schukat A, Auel H, Hagen W (2022) Copepod-mediated effects on the biological carbon pump in the subtropical South Atlantic, Southern African Marine Science Symposium, 20.-24.06.2022, Poster.

Duncan S, Auel H, Bode-Dalby M, Fock H, Hagen W, Horton M, Koppelman R, Lahajnar N, van der Lingen C, Martin B, Sell A (2022) Pelagic food web structure in the northern and southern Benguela upwelling systems, Southern African Marine Science Symposium, 20.-24.06.2022, Poster.