

Untersuchungen zur Verteilung und Ökologie der Thaliacea im Südostatlantik vor Namibia



Vorgelegt von
Pawel Kassatov
(24.02.1987)

Universität Hamburg
Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaften

März 2012

1. Gutachter: Prof. Dr. Christian Möllmann
2. Gutachter: Dr. Rolf Koppelman

Hiermit bestätige ich, dass die vorliegende Arbeit von mir selbstständig verfasst wurde und ich keine anderen als die angegebenen Hilfsmittel - insbesondere keine im Quellenverzeichnis nicht benannten Internetquellen - benutzt habe und die Arbeit von mir vorher nicht einem anderen Prüfungsverfahren eingereicht wurde. Die eingereichte schriftliche Fassung entspricht der auf dem elektronischen Speichermedium. Ich bin damit einverstanden, dass die Bachelorarbeit veröffentlicht wird.

Ort, Datum, Unterschrift

„... an diesen durchsichtigen Weichtieren des hohen Meeres die uns wichtig dünkende Entdeckung machten, dass bei denselben eine und dieselbe Art sich in abwechselnden Generationen unter zwei sehr wesentlich verschiedenen Formen darstellt; dass nämlich eine einzeln freischwimmende Salpa anders gestalte, fast polypenartig aneinander gekettete Jungen lebendig gebiert, deren jedes in der zusammen aufgewachsenen Republik wiederum einzeln freischwimmende Tiere zur Welt setzt, in denen die Form der vorvorigen Generation wiederkehrt. Es ist, als gebäre die Raupe den Schmetterling und der Schmetterling hinwiederum die Raupe.“

Dichter und Naturforscher Adelbert von Chamisso über seine Beobachtungen des besonderen Lebenszyklus der Salpida, 1819

Inhaltsverzeichnis

Abstract.....	I
Zusammenfassung.....	II
1. Einleitung.....	1
1.1 Taxonomie und ökologische Rolle der Thaliacea.....	1
1.2 Die Lebenszyklen.....	4
1.3 Auftriebsgebiete.....	7
1.4 Fragestellung.....	10
2. Material und Methoden.....	11
3. Ergebnisse.....	17
3.1 Hydrographie.....	17
3.2 Verteilung der Thaliacea.....	19
3.3 Gemeinschaftsanalyse.....	20
3.4 Tiefen- und tageszeitabhängige Verteilung.....	21
3.5 Analyse anhand stabiler Isotope.....	31
4. Diskussion.....	33
4.1 Verteilung der Thaliacea.....	33
4.2 Trophische Stellung der Thaliacea.....	37
4.3 Methodenkritik.....	38
4.4 Fazit.....	39
5. Danksagungen.....	40
6. Referenzen.....	40

Abstract

Thaliacea (Chordata, Tunicata) are pelagic filter-feeders that colonize all oceans, however their regional abundances and ecological impact is yet to be investigated, especially due to their ability to spawn in massive blooms, taking influence on the whole ecosystem. The samples were taken during two cruises in September '10 and January/February '11 on a transect line off Walvis Bay, Namibia, using a 1 m² double multiple closing net (MOCNESS). Seasonal variations between austral spring and summer, vertical and spatial distribution as well as day/night differences have been recorded and analyzed.

Three Doliolida and four Salpida species were identified within the samples. No obvious patterns of daytime-dependent migrations were detected, though the samples were different in numbers of species as well as abundances of them at different times of a day. The Thaliacea preferred the upper 100 m in general, during both seasons there were only few species caught in the neritic area, while the standing stock increased massively with distance to the coast. In austral spring there was presumably a detected bloom of *Salpa fusiformis* with a max. abundance of ~60.000 ind.1000 m⁻³ at the shelfbreak – the highest concentrations of Thaliacea during both cruises. In austral summer, however, this species was not detected in the samples anymore. Instead, *Ritteriella retracta* and *Thalia democratica* were identified in moderate concentrations. At the oceanic station the Doliolida *Doliolum* sp. was detected with about 10.000 ind.1000 m⁻³. Salp blooms and distribution patterns are discussed.

Stable isotope analysis has proven the thaliacean role of primary consumers within the Benguela ecosystem. $\delta^{15}\text{N}$ -values of seston from the different regions (shelf, shelf-break, open ocean) were subtracted from the $\delta^{15}\text{N}$ -values of the measured Thaliacea to place the data on a common basis. Referring to seston-corrected $\delta^{15}\text{N}$ -values, ranging between 0.57‰ and 6.74‰, the Thaliacea take place inbetween the first and second trophic level. The oceanic influence was an important issue regarding the $\delta^{15}\text{N}$ -values, all neritic species had values less than 2.5‰.

Zusammenfassung

Thaliacea (Chordata, Tunicata) sind pelagische Filtrierer, die in allen Ozeanen festgestellt wurden, ihre regionale Verteilung sowie die ökologische Rolle speziell im Hinblick auf die spontan auftretenden, massenhaften Salpenblüten bedarf weiterer intensiver Forschung.

Die Zooplanktonproben wurden während zweier Expeditionen im September 2010 und Januar/Februar 2011 auf einem Transekt vor Walvis Bay, Namibia, mithilfe eines 1 m²-Multischließnetzes (Doppel-MOCNESS) gewonnen. Saisonale Unterschiede (Südfrühling/Südsommer), vertikale und horizontale Verteilung, sowie mögliche tageszeitliche Migrationsmuster sind in die Auswertung mit eingeflossen.

Es wurden insgesamt drei Doliolida- und vier Salpidaarten in den vorliegenden Proben identifiziert.

Tageszeitliche Unterschiede wurden zwar festgestellt, jedoch keine eindeutigen Muster vertikaler Migration ermittelt. Die Thaliacea hielten sich bevorzugt im oberen Epipelagial auf, zu beiden Jahreszeiten wurden in Schelfnähe nur wenige Individuen gefangen, während die Bestände mit zunehmendem ozeanischem Charakter stiegen. Im Südfrühling lag wahrscheinlich eine Salpenblüte von *Salpa fusiformis* (etwa 60.000 Ind.1000 m⁻³) vor, hier wurden an der Schelfkante die mit Abstand höchsten Bestände beider Expeditionen ermittelt. Im Sommer hingegen wurde diese Art nicht mehr in den Proben identifiziert, hier dominierte an der ozeanischen Station *Doliolum* sp. (10.000 Ind.1000 m⁻³). Salpenblüten und Verteilungsmuster werden im Diskussionsteil ausführlich behandelt.

Die Analyse mithilfe stabiler Isotope hat die Rolle der Thaliacea als Primärkonsumenten bestätigt. Anhand der $\delta^{15}\text{N}$ -Signale konnte die trophische Stellung im Ökosystem ermittelt werden. Von den absoluten Messwerten wurden die Werte des Sestons von den verschiedenen Regionen (Schelf, Schelfkante, offener Ozean) abgezogen, um die Ergebnisse auf eine gemeinsame Basis zu stellen. Die Seston-korrigierten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte wiesen eine Spannweite zwischen 0,57‰ und 6,74‰ auf, so dass sich die Thaliacea theoretisch auf die erste und zweite trophische Ebene verteilten. Für die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte schien die Entfernung von der Küste ein wichtiger Faktor zu sein, keine Schelfart wies einen Wert höher als 2,5‰ auf.

1. Einleitung

1.1 Taxonomie und ökologische Rolle der Thaliacea

Thaliacea sind ozeanische, freischwimmende Makrozooplankter, die in allen Weltmeeren vorkommen, jedoch ist deren Auftreten sehr ungleichmäßig und durch mehrere äußere Faktoren bedingt, die bei weitem nicht vollständig erforscht sind. Die Tiere gehören zum Unterstamm der Tunicata (Manteltiere) und werden in drei Ordnungen unterteilt – Salpida, Doliolida und Pyrosomida. Im Allgemeinen sind die Thaliacea vermehrt in wärmeren und gemäßigten Gewässern vertreten, einige Spezialisten sind jedoch auf hohe Breitengrade beschränkt, so wie die ausschließlich vor dem gesamten antarktischen Kontinent vorkommende Salpida *Ihlea racovitzai* (Foxton, 1971; Esnal und Daponte, 1990) sowie die bis jetzt einzige festgestellte antarktische Doliolida *Doliolina intermedia* (Neumann, 1906, 1913).

Thaliacea sind Filtrierer, die sich mittels interner Kiemen vom Phytoplankton ernähren. Die Vorwärtsbewegung hängt vor allem bei den Salpida unmittelbar mit der Ernährung zusammen, denn das durch die anterior gelegene Branchialöffnung inhalierte Wasser wird an den Kiemen gefiltert und durch die posteriore Atrialöffnung exhaliert, was gleichzeitig für die Vorwärtsbewegung sorgt (Fedele, 1921). Die Kiemenspalten sind bei einigen Arten äußerst flexibel und können sich dem aktuellen Nahrungsangebot (Partikelgröße) optimal anpassen – vom Mikrometerbereich bis hin zu größeren Diatomea (Braconnot, 1971). Das Kiemennetz wird zusammen mit der Nahrung mitverdaut und immer wieder neu vom Endostyl sezerniert (Deibel und Paffenhöfer, 1988).

Im Gegensatz zu der zur Ernährung und gleichzeitigen Fortbewegung nötigen muskulären Peristaltik bei den Salpida (Fedele, 1921) können die Doliolida Schwimmen und Fressen weitgehend trennen und bei der Nahrungsaufnahme nahezu vollständig verharren (Alldredge und Madin, 1982). Das Wasser wird hierbei nämlich per Cilienschlag in den Innenraum getrieben.

Die Salpida haben nach bisherigen Erkenntnissen die höchste Diversität innerhalb der Thaliacea, sowohl in den Variationsformen der Morphologie als auch in der globalen Verbreitung (Boltovskoy, 1999). Am häufigsten jedoch (zumindest in den warmen Ozeanen) wurden *Thalia democratica*, *Iasis zonaria* und *Salpa fusiformis* gefangen und untersucht.

Mehrere biologische Eigenschaften der Salpida erlauben bei plötzlich vermehrtem Nahrungsangebot regelrechte Salpenblüten (Silver, 1975), die sich über hunderte

Quadratkilometer erstrecken können (siehe Thompson, 1942; Foxton, 1966; Berner, 1967; Brattström, 1972; Wiebe et al., 1979; Le Borgne, 1983; Casareto und Nemoto, 1986; Lancraft et al., 1989; Huntley et al., 1989):

- a.) die asexuelle Reproduktion von hunderten Tieren aus nur einem Individuum (Heron, 1972a; Heron und Benham 1984, 1985; Esnal et al., 1987; Madin und Purcell, 1992)
- b.) die überaus hohen somatischen Wachstumsraten (z.B: *Thalia democratica* – bis zu 10% der Gesamtlänge pro Stunde), die fast an die von Protozoa heranreichen. (Heron, 1972 a,b; Deibel, 1982; Heron und Benham, 1984, 1985; Le Borgne und Moll, 1986)
- c.) die kurze Generationszeit (z.B: *Thalia democratica* – beide Stadien können in 48 Stunden durchlaufen werden) (Heron, 1972a).

Bis auf die oben erwähnte Spezies *Thalia democratica* liegen bisher nur Nachweise für Salpenblüten von *Salpa fusiformis* und *Cyclosalpa bakeri* vor, da es heute noch immer an Thaliacea-Spezialisten sowie aussagekräftigen Planktonfängen mangelt.

Neben den Salpida sind auch die Doliolida bei günstigen Umweltbedingungen in Blüten anzutreffen. Nach Boltovskoy (1999), ist die Spezies *Doliolum denticulatum* bei weitem am häufigsten in den warmen Teilen der Weltmeere vertreten. Global ebenfalls häufig vertreten sind *Doliolina muelleri* sowie *Dolioletta gegenbauri*, alle drei Spezies wurden auch in den in dieser Arbeit untersuchten Proben vorgefunden.

Die Temperatur scheint bei der Verbreitung einen äußerst entscheidenden Faktor zu spielen, so stellten Berner und Reid (1961) fest, dass *Doliolum denticulatum* entlang der kalifornischen Küste (14-15°C) stark durch den Faktor Temperatur limitiert ist.

Unterstützt wurde diese Beobachtung durch Lazarus und Dowler (1979), die *Doliolum denticulatum* als Indikator für warme Gewässer der Agulhas Strömung heranzogen (15° Isotherme als ökologische Barriere).

Von der vertikalen Verbreitung der Doliolida existieren nur wenige Datenaufnahmen, es wird angenommen, dass der Großteil sich in den oberen 100 Metern als Oberflächenbewohner aufhält (Braconnot, 1970); Auswertungen ergaben, dass sich nur sehr wenige Doliolida in den oberen 10 Metern sowie direkt über dem Boden aufhalten, ebenfalls liegen nur wenige Fänge aus Tiefen über 100 Meter vor.

Bei den Salpida hingegen wurde ein intensives vertikales Migrationsverhalten festgestellt, so wandern einige Arten (z.B. *Salpa aspera*) auf Strecken von mindestens 800 Metern (Wiebe et al., 1979).

Es wird vermutet (Madin et al., 1996; Gibbons, 1996), dass migrierende und nicht-migrierende Spezies sich durch Isolationsmechanismen behauptet haben. Die biotischen Faktoren, wie unterschiedliche Zusammensetzungen des Phytoplanktons in unterschiedlichen Tiefen, sowie die abiotischen Einflüsse werden von den verschiedenen Spezies nicht gleichmäßig toleriert, was aufgrund der Verteilung in unterschiedlichen Tiefen eine interspezifische Konkurrenzvermeidung bewirkt.

Sowohl die geographische als auch die vertikale Verteilung der Salpida und Doliolida bleibt eine der zentralen Fragen der Thaliaceaforschung, da sie häufig eine Schlüsselrolle in der Nahrungskette einnehmen sowie an biochemischen Kreisläufen beteiligt sind.

Auch neue Artbeschreibungen kommen regelmäßig hinzu, so wurde die Kettensalpenform der seltenen *Helicosalpa younti* erst kürzlich (Esnal et al., 1998) vollständig beschrieben, da bis dato nur zwei Solitärformen gefangen wurden (Yount, 1954; Kashkina, 1973).

Eine wichtige Rolle spielen die Thaliacea im vertikalen Kohlenstofffluss der Ozeane, sie scheiden nämlich 1-10 mm lange, schnell sinkende Pellets aus, die sich bei einer entsprechend flächenhaften Salpenblüte summieren und biogeochemische Kreisläufe wesentlich beeinflussen können (Caron et al., 1989). So stellten Fernex et al. (1996) fest, dass organische Stickstoffkonzentrationen und Ammonifikationsraten in Bodensedimenten im nordwestlichen Mittelmeer nach Salpenblüten am höchsten waren.

Weiterhin sind Salpida und Doliolida eine überaus wichtige Nahrungsquelle für zahlreiche andere Meeresbewohner. Es ist aufgrund der gallertartigen Zusammensetzung zwar schwer deren Überreste im Darmtrakt anderer Tiere nachzuweisen, dennoch existieren mehrere Belege von Spezies, deren Großteil der Nahrung aus den Thaliacea besteht: unter Anderem werden Salpida von vielen Fischlarven gefressen (Kashkina, 1986; Fortier et al., 1994), aber auch Ctenophora, Heteropoda und Amphipoda (Hamner et al., 1975; Madin et al., 1996), sowie Krill (*Euphausia superba*) sind bekannte Prädatoren (Kawaguchi und Takahashi, 1996). Neben den häufig vorhandenen Salpida und Doliolida kommen ebenfalls Pyrosomida vor - holoplanktonische, koloniale Tunicata, die bekannt für ihre Biolumineszenz sind. Sie sind bei weitem weniger erforscht als die Salpida und Doliolida, bis heute sind nur 8 Spezies bekannt. Bis auf das Vorkommen in warmen und gemäßigten Ozeanen ist die Verbreitung unklar. Erwachsene Kolonien sind hohlzylinderförmig und erreichen eine Länge von einigen Zentimetern bis an die 20 Meter, wie zum Beispiel *Pyrostremma spinosum* (Baker, 1971).

Die Nahrungsresorption aus durchfließendem Wasser läuft ähnlich wie bei den Doliolida und Salpida ab und ermöglicht die Vorwärtsbewegung. Derzeit ist unklar, wie die Pyrosomida über mehrere hundert Meter vertikal migrieren können, da ihre Bewegungsweise eigentlich nur eindimensional erfolgt (Boltovskoy, 1999). *Pyrosoma atlanticum* ist die bis heute am häufigsten gefangene Spezies, sie kann in riesigen Schwärmen auftreten (Berner, 1967; Goy, 1977; Angel, 1989; Drits et al., 1992). Andersen und Sardou (1994) nehmen an, dass Pyrosomida mindestens ebenso wichtige Mitglieder des vertikalen Kohlenstoffflusses sind wie die Salpida.

1.2 Die Lebenszyklen

Eine Besonderheit der Thaliacea ist der mitunter komplizierte Lebenszyklus mit Unterschieden auch auf Familienebene.

Salpen:

Wie bei allen Thaliacea ist der Lebenszyklus der Salpida (Abb.1) durch einen metagenetischen Generationswechsel gekennzeichnet. Durch ungeschlechtliche Knospung können innerhalb kürzester Zeit mehrere Individuen hervorgebracht werden, ohne auf einen Sexualpartner angewiesen zu sein, während die Genpooledurchmischung durch die sexuelle Generation gesichert ist.

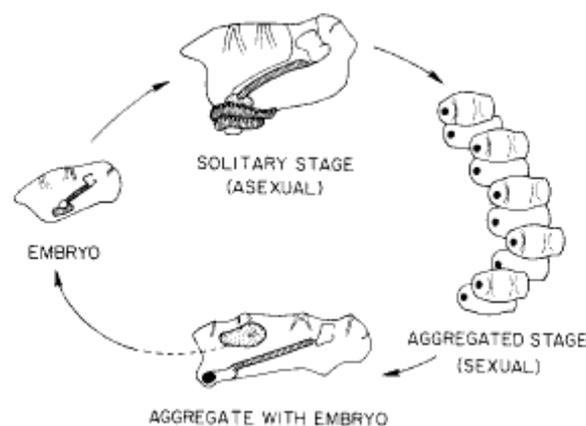
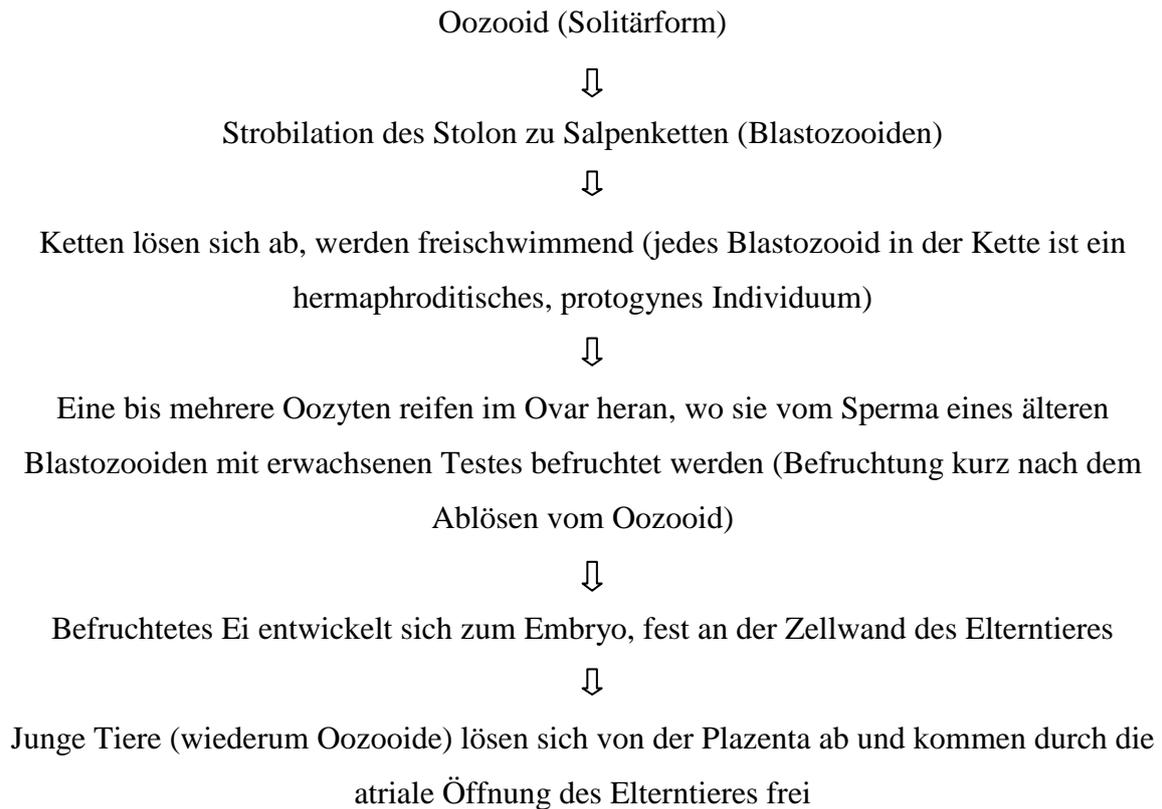


Abb. 1: Der Lebenszyklus der Salpida im Überblick. Aus Alldredge und Madin (1982).



Doliolida:

Die Doliolida haben einen komplexeren Lebenszyklus als die Salpida, es lassen sich 4 Stadien unterscheiden (Abb. 2). Zudem ist bisher nicht von jeder Spezies der gesamte Lebenszyklus dokumentiert worden, was Identifikationsschwierigkeiten auch für Experten auf dem Gebiet mit sich bringt. Godeaux (1961) bezeichnete weiterhin einige Doliolida als „cryptic species“, da sie im Oozoidstadium nur sehr schwer voneinander unterscheidbar sind.

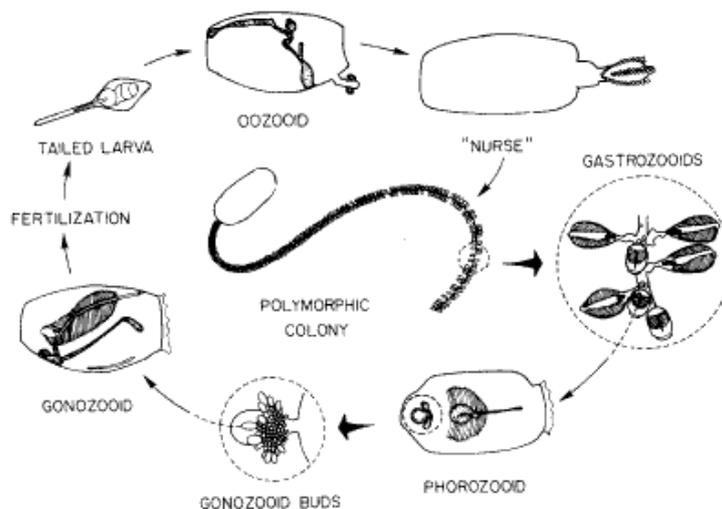


Abb. 2: Der Lebenszyklus der Doliolida im Überblick. Aus Alldredge und Madin (1982).

Gonozoid (sexuelle Reproduktion)



Befruchtung



Freischwimmende Larve mit Schwanz (außer *Dolioletta gegenbauri*, (Braconnot, 1970))



Oozoid (verliert im Laufe der Zeit Kiemen und Eingeweide)



Amme



Durch Knospung entstehen 2 Arten von Zoiden:

- a.) die externen Reihen werden zu Trophozoiden (Ernährungsfunktion, verbleiben an der Amme)
- b.) die zentrale Reihe wird zu Phorozoiden und schließlich wieder zu Gonozoiden

Einen abweichenden Lebenszyklus kann die Spezies *Doliolum nationalis* aufweisen, ihre isolierten Phorozooide können nämlich an ihren Fortsätzen neue, asexuelle Individuen hervorbringen, die freigesetzt werden (Borgert, 1894). Diese sind in der Lage, schnell eine neue Generation anderer Phorozooide hervorzubringen, womit eine neue Nische in kürzester Zeit eingenommen werden kann (Braconnot, 1967; Braconnot und Casanova, 1967). Bei optimalen Lebensbedingungen kommt ein Intermediärtyp hinzu, der sowohl Gonaden, als auch einen Fortsatz mit Knospen besitzt (Gonophorozoid) (Braconnot, 1967). Somit kann der „kurze Zyklus“ von *Doliolum nationalis* wieder geschlossen werden. Es ist ersichtlich, dass speziell dieser Doliolidaspezies in manchen Gebieten eine entscheidende Rolle in biogeochemischen Kreisläufen zukommt. Warum ausgerechnet nur eine Doliolidaart in diesen Zyklus einzutreten vermag und welche weiteren Konsequenzen das hat, ist noch nicht geklärt (Bone, 1998).

1.2 Auftriebsgebiete

Winde sind die Schlüssel globaler Meeresströmungen und auch auf lokaler Ebene von besonderer Bedeutung. So können küstenparallele Winde im Zusammenspiel mit der Corioliskraft aufgrund der Rotation der Erde ein Abdriften des Oberflächenwassers um bis zu 45° zur Windrichtung (im Uhrzeigersinn auf der Nordhalbkugel, entsprechend gegen den Uhrzeigersinn auf der Südhalbkugel) hervorrufen. Während in der freien Atmosphäre die Reibung vernachlässigbar ist, werden die tieferen Wasserschichten nicht gleichmäßig stark vom Wind beeinflusst, die Ablenkung durch die Corioliskraft wird geringer und die Trägheit des Wasserkörpers mit zunehmender Tiefe immer größer – theoretisch lässt sich der Prozess mit der „Ekmanspirale“ darstellen (Abb. 3). Am tiefsten Punkt der „Ekman-Schicht“ ist die Strömungsrichtung theoretisch entgegengesetzt zur ursprünglichen Windrichtung, und der Betrag ist nur noch $1/23$ des Oberflächenwertes. Die resultierende Gesamtströmung in der „Ekman-Schicht“ beträgt 90° zur Windrichtung.

Das Ursprungskonzept dazu lieferte der norwegische Entdecker Fridtjof Nansen – er ließ sein Schiff „*Fram*“ während einer Polarexpedition in den 1890er Jahren im Eis vor Spitzbergen zufrieren und über zwei Jahre lang verdriften. Nansen stellte fest, dass das Schiff immer von der Windrichtung aus nach rechts abdriftete und erkannte sowohl die Corioliskraft als Ursache als auch die mit der Tiefe zunehmende Trägheit des Wasserkörpers. Mathematisch wurde das Phänomen von V. Walfrid Ekman 1905 formuliert und ging als die „Ekmanspirale“ in die Literatur ein.

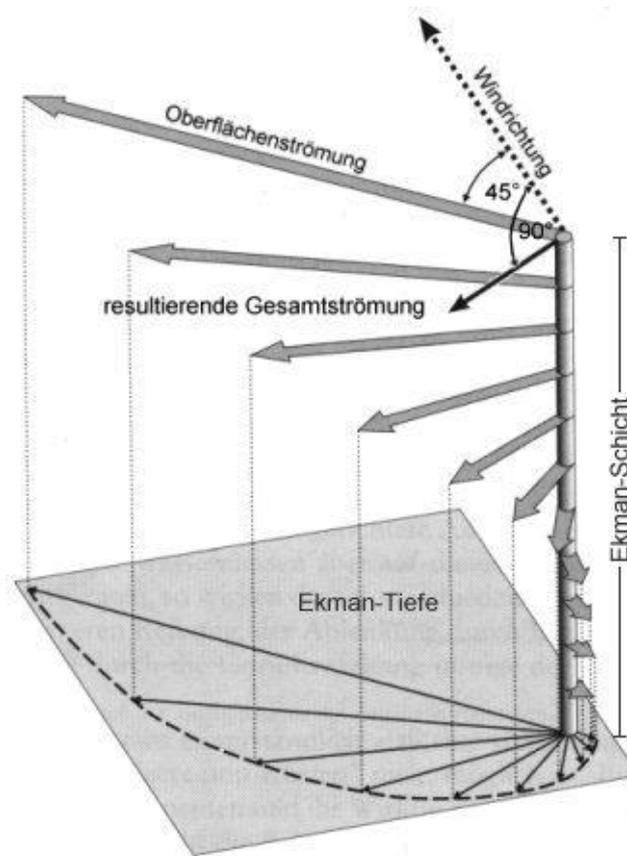


Abb. 3: Theoretisches Modell der Ekman-Spirale. Verdeutlicht sind der nur noch geringe Strömungsbetrag sowie die um 180° gedrehte Strömungsrichtung in der untersten Ebene der Ekman-Schicht. Die durchschnittliche Strömungsrichtung der Wassermassen ist ebenfalls veranschaulicht. Aus enso.info

Da das so verdriftete Wasser ersetzt werden muss, fließt nährstoffreiches, kaltes Tiefenwasser in die lichtdurchfluteten Bereiche nach und unterstützt die Primärproduktion. Dieses vertikale Nachströmen des Tiefenwassers in euphotische Schichten wird als Auftrieb bezeichnet. Das Tiefenwasser ist bis zu 8°C kälter, als das der Oberflächenschicht, kommt aus bis zu 400 m Tiefe und fließt langsam nach (einige Meter am Tag). Noch ist die ökologische Bedeutung der Auftriebsgebiete nicht vollständig untersucht worden, fest steht jedoch dass sie von großer Bedeutung für das Phytoplanktonwachstum und somit die Primärproduktion der Ozeane sind, die Grundlage für nächsthöhere trophische Ebenen (NOAA).

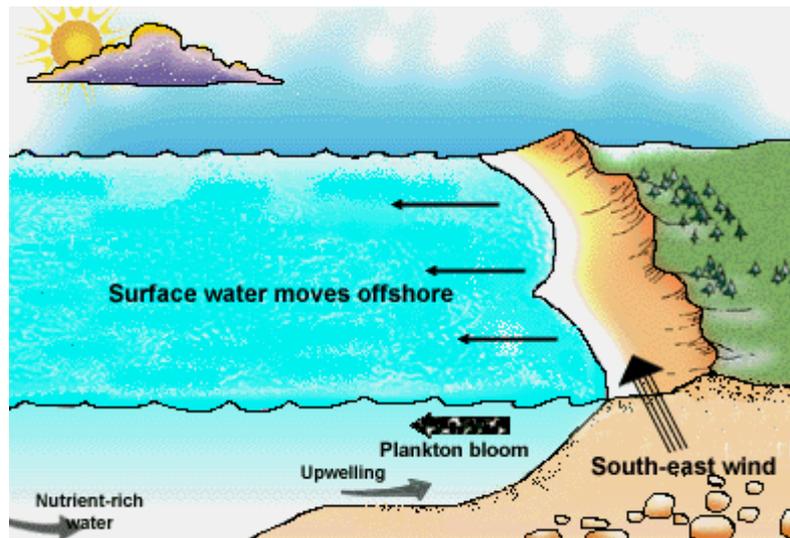


Abb. 4: Schema des Benguela-Auftriebsgebiets: durch den küstenparallelen Südostpassat wird aufgrund oben genannter physikalischer Grundlagen Oberflächenwasser seewärts verdriftet und durch nährstoffreiches, kaltes Tiefenwasser ersetzt. Die nun in der euphotischen Zone optimalen Bedingungen induzieren verstärktes Phytoplanktonwachstum. Aus Nielsen (2009).

Mit einer Fläche von nur 0,1% der Ozeane (etwa so groß, wie der US-Bundesstaat Kalifornien) liefern Auftriebsgebiete fast 20% aller kommerziell gefangenen Fischbestände weltweit (Pauly und Christensen, 1995).

Das Benguela-Auftriebsgebiet an der südwestlichen Küste Afrikas dehnt sich von 37°S bis 14°S, es ist eines der größten und produktivsten Auftriebsgebiete der Erde und wird in zwei größere Ökosysteme (nördliches und südliches Benguela) unterteilt (Heymans et al., 2004). Im letzten Jahrhundert wurden die produktiven Gewässer massivem Fischereidruck ausgesetzt, was mit weiteren anthropogenen sowie klimatischen Faktoren zu einer teilweisen Umstrukturierung der ansonsten kurzen Nahrungsketten geführt haben könnte (Cury und Shannon, 2004). Durch das Abfischen kleinerer planktivorer Fische kann sich gelatinöses Plankton ohne größeren Konkurrenzdruck behaupten und beeinträchtigt die Rekrutierung zusätzlich, da auch Fischeier und -larven konsumiert werden (Sommer et al., 2002). Im nördlichen Benguela wurde beobachtet, dass nach Jahren kollabierender Fischbestände massive Quallenblüten auftraten (Lynam et al., 2006).

Einen weiteren wichtigen anthropogenen Faktor für solche „Regime Shifts“ stellt die Eutrophierung dar (Purcell et al., 2007). Küstengewässer sind oft beeinträchtigt durch Einflüsse von Abwasserleitungen und gedüngten Feldern, womit zusätzlich Stickstoff und Phosphor, aber nur wenig Silikat bereitgestellt wird (Richardson et al., 2009).

Es wird vermutet („silica deficiency hypothesis“), dass unter diesen Bedingungen die Diatomea durch Flagellata verdrängt werden, was sich in einer Größenreduktion der Primär-

und Sekundärproduzenten, sowie einer Verlängerung der Nahrungskette äußert (Cushing, 1989; Harashima et al., 2006). Gelatinöse planktivore Organismen sind nun Fischen und anderen Vertebrata gegenüber aufgrund ihres unspezifischeren Nahrungsspektrums im Vorteil (Parsons und Lalli, 2002), zudem kommen sie mit extremen abiotischen Faktoren, wie teilweise auftretenden hypoxischen Bedingungen, besser zurecht oder profitieren sogar von ihnen (Richardson et al., 2009).

Klimatische Entwicklungen sind ebenfalls verantwortlich für Regime Shifts. In 18 von 24 Langzeitstudien wurde festgestellt, dass wärmere Wassertemperaturen sich auf das Populationswachstum pelagischer Cnidaria und Ctenophora positiv ausgewirkt haben (Purcell et al., 2007). Die globale Durchschnittstemperatur wird sich in den nächsten Jahrzehnten voraussichtlich erhöhen, das begünstigt nicht nur die Populationsgrößen gelatinöser Organismen, sondern auch ihre weitere Verbreitung polwärts, wie im Falle der Rippenqualle *Mnemiopsis leidyi* (Sullivan et al., 2001; Faase und Bayha, 2006; Hansson, 2006). Der Generationszyklus wäre mit einer Veränderung der Stadiendauer durch ein wärmeres Milieu ebenfalls betroffen (Purcell et al., 2007).

Zwar kommen spontan auftretende Quallenblüten regelmäßig innerhalb intakter Ökosysteme vor (Graham et al., 2001), dennoch bedarf ihr vermehrtes Auftreten in den letzten Jahrzehnten und die damit zusammenhängenden Folgen weiterer intensiver Forschung und weiterer Maßnahmen seitens der Fischereiindustrie (Richardson et al., 2009). Nicht nur Coelenterata werden durch klimatische Änderungen beeinflusst, auch für andere gelatinöse Organismen, wie z.B. Tunicata konnten Veränderungen in der Artzusammensetzung und Abundanz bei verändertem Hydroklima festgestellt werden (Lavaniegos und Ohman, 2003).

1.3 Fragestellung

Trotz der relativ weiten Verbreitung der Thaliacea sind sie in vielen Hinsichten sehr wenig erforscht, denn aufgrund ihrer ungleichmäßigen Verteilung sowohl regional als auch global, sowie des schlechten Zustands der Fänge ist es noch heute kein Leichtes, quantitative und physiologische Untersuchungen an ihnen durchzuführen, so dass viele neuere Erkenntnisse erst durch *in situ* Methoden im Labor möglich wurden (Madin et al., 1996).

Es liegen zwar viele Daten aus unterschiedlichen Ozeanen vor, wichtige Aspekte wurden jedoch bis heute noch nicht vollständig geklärt. Beispielsweise die Abwesenheit arktischer Salpenspezies, während sich in der Antarktis mehrere Arten behaupten konnten oder die ökologische Bedeutung der massenhaften Salpenblüten (Bone, 1998).

Die Verteilung und ökologische Bedeutung der Thaliacea in den Gewässern vor Namibia ist ebenfalls noch nicht vollständig erforscht. Ziel dieser Bachelorarbeit ist die taxonomische Einordnung und Quantifizierung der in unterschiedlichen Tiefen entlang der namibischen Küste gefangenen Thaliacea und die Analyse der trophischen Stellung mithilfe stabiler Isotope.

2. Material und Methoden

Die untersuchten Planktonproben stammen von zwei Forschungsfahrten des BMBF-Projektes *Geochemistry and Ecology of the Namibian Upwelling System (GENUS)*. Die Zooplanktonproben, die auf der *RRS Discovery*-Expedition D356 gewonnen wurden, stammen vom September 2010 (Südfrühling), während die Proben von der *Maria S. Merian*-Expedition MSM 17/3 im Januar/Februar 2011 (Südsommer) gefangen wurden, so dass eventuelle saisonale Schwankungen festgestellt werden können.

Bei den Probennahmen auf einem Transekt vor Walvis Bay (Abb. 5) wurde ein 1m² Doppel-MOCNESS (Multiple Opening and Closing Net and Environmental Sensing System) eingesetzt (Wiebe et al. 1985). Das MOCNESS besteht aus 18 Netzen (2x9 parallel) mit einer Maschenweite von 333 µm, die nacheinander geöffnet und geschlossen werden können, womit unterschiedliche Tiefenhorizonte beprobt werden können. Bei einer Geschwindigkeit von etwa 2 Knoten wurden die Netze intervallweise durchs Wasser gezogen, während die Tiefe und das Durchflussvolumen protokolliert wurden. Nach dem Einholen der Netze wurde die eine Netzhälfte tiefgefroren, um sie für nachfolgende Analysen, wie Untersuchungen stabiler Isotope zugänglich zu machen, während die andere Hälfte in eine mit Natriumtetraborat gepufferte 4%ige Formaldehydlösung überführt wurde.

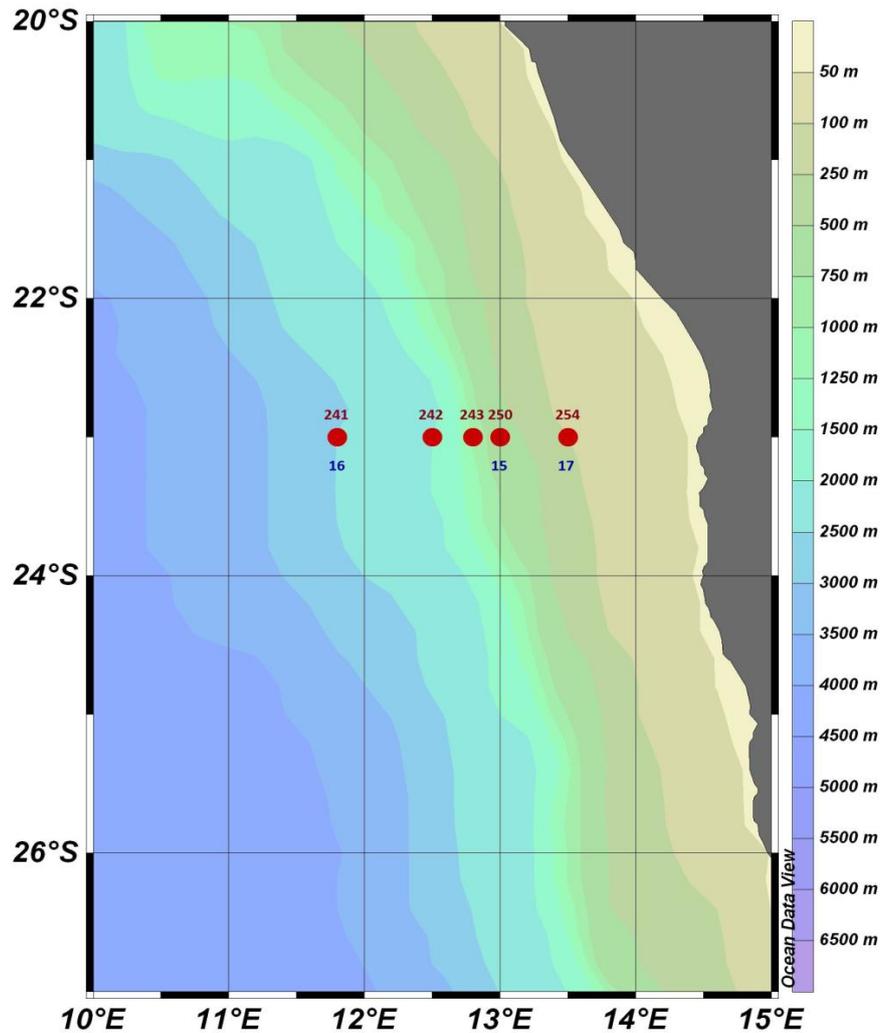


Abb. 5: Untersuchte Stationen im Walvis Bay Transekt, oben eingezeichnet sind die Stationsnummern der *Maria S. Merian*-Expedition, unten die der *Discovery*-Expedition

Tab. 1: *Discovery*-Fangdaten der MOCNESS-Hols vor Walvis Bay. Lokale Zeit = UTC + 2h
D356

Hol	Station	Datum	Startzeit UTC	Wassertiefe [m]	Probenintervalle (Tiefe in m)
6	15	19.09.2010	22:20	437	350-300-250-200-150-100-50-25-0
7	15	20.09.2010	05:20	462	350-300-250-200-150-100-50-25-0
8	16	20.09.2010	17:16	2998	2620-2500-2250-2000-1750-1500- 1250-1000-800-600-400-200-100-50-25-0
9	16	21.09.2010	07:16	2889	1000-800-600-400-200-100-50-25-0
10	17	22.09.2010	00:02	231	150-100-50-25-0
11	17	22.09.2010	07:34	271	150-100-50-25-0

Tab. 2: *Maria S. Merian*-Fangdaten der MOCNESS-Hols vor Walvis Bay. Lokale Zeit = UTC + 2h

MSM17/3

Hol	Station	Datum	Startzeit UTC	Wassertiefe [m]	Probenintervalle (Tiefe in m)
7	241	05.02.2011	19:14	2960	1000-800-600-400-200-100-50-25-0
8	241	06.02.2011	06:23	2960	1000-800-600-400-200-100-50-25-0
9	242	06.02.2011	15:26	1700	1000-800-600-400-200-100-50-25-0
10	242	06.02.2011	21:23	1650	1000-800-600-400-200-100-50-25-0
11	243	07.02.2011	01:17	930	800-600-400-200-100-50-25-0
12	243	07.02.2011	10:34	930	800-600-400-200-100-50-25-0
13	250	08.02.2011	09:27	350	300-200-100-50-25-0
14	254	08.02.2011	21:32	155	140-100-50-25-0

Alle drei Stationen der *Discovery*-Expedition wurden sowohl tagsüber als auch nachts beprobt, an den Stationen 241, 242 und 243 der *Maria S. Merian* wurde das Zooplankton ebenfalls sowohl am Tag als auch nachts gefangen. So können neben eventuellen saisonalen Unterschieden aus Daten von zwei Forschungsreisen im Südfrühling und Südsommer auch migrationsbedingte, tageszeitabhängige Schwankungen in der Abundanz festgestellt werden.

Laborbehandlung

Das Zooplankton wurde im Labor zunächst in fünf Größenfraktionen mittels einer Siebkette sortiert: <0,5 mm, 0,5-1 mm, 1-2 mm, 2-5 mm, >5 mm, danach gewogen und in Sortierlösung überführt, eine formolfreie Konservierungsflüssigkeit zusammengesetzt aus 0,5% Propylenphenoxetol, 5% Propylenglykol und 94,5% Leitungswasser.

Die Proben wurden unter einem Binokular untersucht, ausgezählt und soweit wie möglich bis zur Gattung oder Art taxonomisch bestimmt. Für die Beschreibung der Thaliacea wurden die einzelnen Siebfraktionen zusammengefasst. Als Bestimmungsliteratur wurde der Schlüssel aus „*The Biology of Pelagic Tunicates*“ (Bone, 1998) verwendet, ergänzt durch Literatur und Abbildungen aus „*South Atlantic Zooplankton, Volume 2*“ (Boltovskoy, 1999), sowie „*An Introduction to the Zooplankton of the Benguela Current Region*“ (Gibbons, 1997).

Um die Abundanzen in Ind.1000 m⁻³ anzugeben, wurde folgende Formel angewandt:

$$\frac{(\text{ausgezählte Individuen} * 1000)}{\text{filtriertes Volumen} * \text{Teilerfaktor}}$$

Größere Proben wurden, um ein genaueres Durchsichten zu ermöglichen, geteilt und die Teilerfaktoren bei der Endberechnung entsprechend herangezogen.

Aus einem Teil der an Bord tiefgefrorenen Proben wurden ebenfalls Salpen herausortiert, um deren trophische Stellung mithilfe der Analyse der stabilen Isotope $\delta^{13}\text{C}$ und $\delta^{15}\text{N}$ zu bestimmen. Dabei wurde statt der Sortierlösung Leitungswasser verwendet, damit die späteren Ergebnisse nicht von den gelösten Chemikalien beeinflusst werden.

Die ausgewählten Proben wurden über Nacht gefriergetrocknet, mit einem Mörser zerkleinert und in 1,5 mL Eppendorfgefäßen an das Auswertungslabor in Berlin eingeschickt.

Alle sechzehn Proben stammen von der Forschungsfahrt der *Maria S. Merian* (MSM17/3). Es wurden unterschiedliche Spezies aus verschiedenen Gebieten (Schelf, Schelfkante, offener Ozean) sowie variierenden Tiefen zur Analyse geschickt, um eventuelle Unterschiede in den trophischen Ebenen sowie der Nahrungszusammensetzung festzustellen.

Stabile Isotope des Stickstoffs werden herangezogen, um die trophische Stellung eines Konsumenten zu ermitteln, da sein $\delta^{15}\text{N}$ um etwa 3-4‰ relativ zu seiner Nahrung angereichert wird (Peterson und Fry, 1987). $\delta^{13}\text{C}$ hingegen verändert sich nur minimal, so dass die Kohlenstoffquelle ermittelt werden kann (Post, 2002). Für die Analyse wurde ein THERMO/Finnigan MAT V Isotopenverhältnismassenspektrometer mit einem THERMO Flash EA 1112 Elemental-Analyser über ein THERMO/Finnigan Conflo III-Interface eingesetzt, der analytische Fehler dieser Apparatur liegt unter 0,15‰. Das Isotopenverhältnis wird nach folgender Formel ermittelt:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ oder } \delta^{15}\text{N}[\text{‰}] = [(R_{\text{Probe}}/R_{\text{Standard}})-1]*1000$$

wobei R das Verhältnis $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ bzw. $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ darstellt. Als Standard wird für Stickstoff das atmosphärische N_2 herangezogen, während PeeDee Belemnite für Kohlenstoff verwendet wird (siehe auch Koppelman et al., 2009).

Die ermittelten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte der Thaliacea wurden korrigiert, indem vorliegende Sestonwerte vom Walvis Bay Transekt (Tab. 3) von ihnen subtrahiert wurden, und in einem Diagramm gegen die $\delta^{13}\text{C}$ -Werte aufgetragen. Da nicht alle Thaliacea am Walvis Bay Transekt gefangen wurden, müssen mögliche regionale Unterschiede in den $\delta^{15}\text{N}$ -Werten bei der weiteren Analyse beachtet werden.

Tab. 3: $\delta^{15}\text{N}$ -Werte des Sestons im Südsommer 2011 auf dem Walvis Bay Transekt. Verändert nach Koppelman (in Vorb.). ÄS: äußerer Schelf, SK: Schelfkante, O: offener Ozean

Tiefe	ÄS	SK	O
0	6.62	6.83	5.6
10	5.79	6.61	
20	6.02	5.54	8.66
28			
30	5.89	7.3	
40			
45			
50	8.22	7.73	
65			8.93
75		7.77	6.71
100			
Mittelwert	6.51	6.96	7.48

Da in etwa 3,4‰ Stickstoffisotope pro trophischer Ebene angereichert werden (Minagawa und Wada, 1984), wurden die korrigierten $\delta^{15}\text{N}$ -Ergebnisse der Thaliacea jeweils durch diesen Wert geteilt, um deren trophische Stellung im Ökosystem zu ermitteln.

Tab. 4: Fangdaten der Proben für die Isotopenanalysen. Regionen: LÜ: Lüderitz Transekt, RP: Rocky Point Transekt, WB: Walvis Bay Transekt. Stadienabkürzungen: B: Blastozoid, N: Amme, O: Oozoid

Art (Stadium)	Datum	Region	Lokation	Wassertiefe [m]
<i>Dolioletta</i> sp. (N)	15.02.2011	RP	Schelf	200
<i>Ritteriella retracta</i> (B)	06.02.2011	LÜ	Ozeanisch	2960
<i>Dolioletta</i> sp. (N)	06.02.2011	LÜ	Ozeanisch	2960
<i>Dolioletta</i> sp. (N)	14.02.2011	RP	Schelf	200
<i>Thalia democratica</i> (B)	14.02.2011	RP	Schelf	200
<i>Doliolum</i> sp. (B)	08.02.2011	WB	Schelfkante	350
<i>Doliolum</i> sp. (B)	06.02.2011	LÜ	Ozeanisch	2960
<i>Thalia democratica</i> (B+O)	16.02.2011	RP	Ozeanisch	1220
<i>Dolioletta</i> sp. (N)	06.02.2011	WB	Ozeanisch	1700
<i>Doliolum</i> sp. (B)	14.02.2011	RP	Schelf	200
<i>Thalia democratica</i> (O)	15.02.2011	RP	Schelf	200
<i>Dolioletta</i> sp. (N)	06.02.2011	WB	Ozeanisch	1700
<i>Thalia democratica</i> (B+O)	07.02.2011	WB	Schelfkante	930
<i>Dolioletta</i> sp. (N)	06.02.2011	LÜ	Ozeanisch	2960
<i>Thalia democratica</i> (B)	03.02.2011	LÜ	Ozeanisch	1130
<i>Doliolum</i> sp. (B)	03.02.2011	LÜ	Ozeanisch	1130

Zusätzlich zur quantitativen Auswertung wurde eine Gemeinschaftsanalyse durchgeführt. Es wurden drei unterschiedliche Indices verwendet, um die Artenzusammensetzung der Thaliacea zu unterschiedlichen Jahreszeiten an den verschiedenen Stationen zu analysieren.

Dominanz-Index (nach Simpson 1949): $D = \sum (n/N)^2$

wobei n die Individuenanzahl der untersuchten Art und N die Gesamtindividuen aller Arten sind. Der Dominanz-Index kann Werte zwischen 0 und 1 annehmen, wobei 1 die absolute Dominanz darstellt (nur eine Spezies präsent).

Diversitäts-Index (nach Shannon und Weaver 1949): $H = -\sum (n/N) \ln(n/N)$

wobei n die Individuenanzahl der untersuchten Art und N die Gesamtindividuen aller Arten sind. Der Shannon-Index kann Werte zwischen 0 und 5 annehmen, wobei bei $H = 4$ bereits sehr hohe Diversität vorliegt und bei 0 nur eine Spezies repräsentiert ist.

Gleichverteilungsindex (nach Pielou, 1966): $J = H/\ln N$

wobei H der Shannon-Weaver Wert ist und N die Gesamtindividuenanzahl. Der Pielou-Index kann Werte zwischen 0 und 1 einnehmen, wobei bei niedrigen Werten eine Spezies die meisten Individuen darstellt, während bei hohen Werten die Population gleichmässiger aufgeteilt ist.

3. Ergebnisse

3.1 Hydrographie

In der Temperatur, dem Salzgehalt sowie dem Sauerstoffgehalt des Wassers (siehe Koppelmann et al., in Vorb.) konnten saisonale Unterschiede zwischen dem Südfrühling 2010 und Südsommer 2011 festgestellt werden, die auf die Abundanzen Einfluss nehmen können (Abb. 7).

Im September 2010 (Südfrühling) war das Oberflächenwasser am Schelf etwa 14°C kalt, während es sich im offenen Ozean auf bis zu 17°C erwärmte. Im Januar/Februar 2011 hingegen erreichte die Wassertemperatur auch am Schelf 18°C und 21°C im offenen Ozean. Zu beiden Jahreszeiten sank die Temperatur mit zunehmender Wassertiefe. Am Schelf war im September 2010 mit 35,0 PSU eine etwas niedrigere Salinität als im offenen Ozean (35,4 PSU) verzeichnet worden, während sie im Südsommer 2011 auf dem gesamten Küstenschnitt etwa 35,2 PSU in den oberen 150 m betrug. Mit zunehmender Tiefe nahm der Salzgehalt während beider Expeditionen bis auf 34,8 PSU ab.

Im September 2010 wurden Sauerstoffkonzentrationen von 5-6 ml/l auch in Schichten bis 150 m Tiefe gemessen, während sie im Südsommer 2011 nur 3 ml/l in der oberen Wasserschicht am Schelf betrug. Die Minimalkonzentrationen von unter 1 ml/l waren hier bereits in 50 m Tiefe am Schelf zu verzeichnen, während sie im Südfrühling erst ab 100 m Tiefe erreicht wurden.

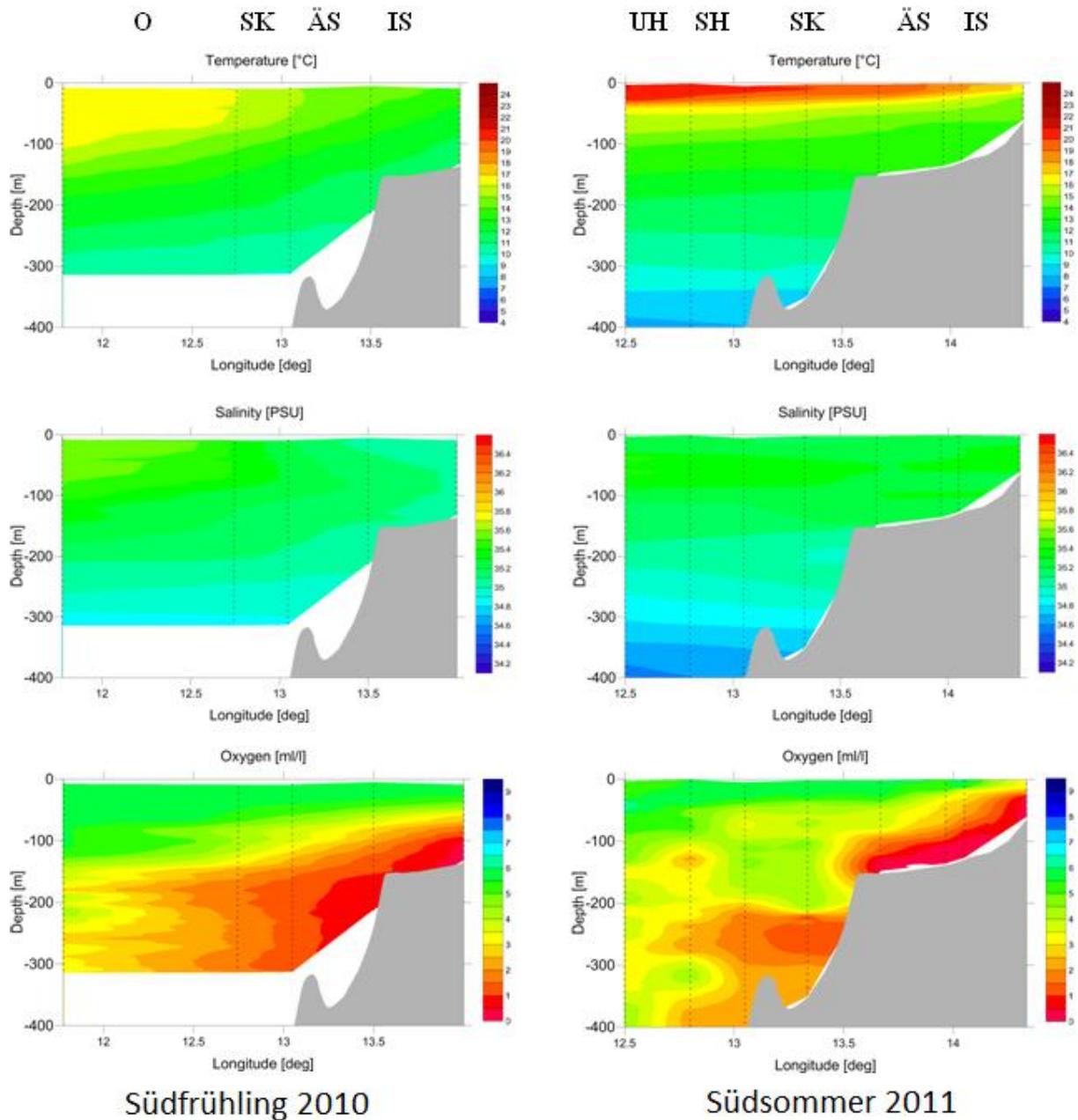


Abb. 7: Temperatur, Salinität und Sauerstoffgehalt vor Walvis Bay während der Expeditionen. Verändert nach Koppelman et al. (in Vorbereitung). IS: innerer Schelf ÄS: äußerer Schelf; SK: Schelfkante; SH: Schelfhang; UH: unterer Hang; O: offener Ozean

Artenliste

In den Zooplanktonproben vom September 2010 wurden drei Gattungen der Doliolida in unterschiedlichen Stadien identifiziert, es wurde nur bis zur Gattungsebene bestimmt, um Irrtümer in der komplizierten Taxonomie auszuschließen. Ferner wurden zwei Gattungen der Salpida mit je einer Art identifiziert, wobei *Salpa fusiformis* sehr häufig vorgefunden wurde.

Tab. 5: Vorgefundene Thaliacea während der *Discovery*-Expedition (Südfrühling)

Ordnung	Gattung, (Art)	Stadien
Doliolida	<i>Dolioletta</i> sp. (Borgert, 1894)	Ammen
	<i>Doliolina</i> sp. (Garstang, 1933)	Ammen, Gonozooide
	<i>Doliolum</i> sp. (Quoy & Gaimard, 1834)	Ammen, Gonozooide
Salpida	<i>Iasis zonaria</i> (Pallas, 1774)	Blastozooide
	<i>Salpa fusiformis</i> (Cuvier, 1804)	Blastozooide, Oozooide

Die Proben der *Maria S. Merian* wiesen viele Doliolida auf, bei den Salpida dominierte hier *Ritteriella retracta*, während *Salpa fusiformis* nicht mehr vertreten war. *Iasis zonaria* sowie *Thalia democratica* waren ebenfalls in den Proben vertreten, wobei von Letzterer auch Oozoidstadien gefangen wurden.

Tab. 6: Vorgefundene Thaliacea während der *Merian*-Expedition (Südsommer)

Ordnung	Gattung, (Art)	Stadien
Doliolida	<i>Dolioletta</i> sp. (Borgert, 1894)	Ammen, Gonozooide, Oozooide
	<i>Doliolina</i> sp. (Garstang, 1933)	Ammen, Gonozooide
	<i>Doliolum</i> sp. (Quoy & Gaimard, 1834)	Gonozooide
Salpida	<i>Iasis zonaria</i> (Pallas, 1774)	Blastozooide
	<i>Ritteriella retracta</i> (Ritter, 1906)	Blastozooide, Oozooide
	<i>Thalia democratica</i> (Forskål, 1775)	Blastozooide, Oozooide

3.2 Verteilung der Thaliacea

Es wurden für alle Stationen beider Reisen sowohl die Artendiversität als auch der Thaliaceabestand unter einem Quadratmeter bis in eine Tiefe von 200 Metern (beziehungsweise maximaler Tiefe am Schelf) dargestellt, um den Einfluss des Auftriebsgebietes auf die Verteilung dieser Gruppe zu untersuchen. Aus Daten beider Expeditionen lässt sich schließen, dass die Diversität der Thaliacea am Schelf am geringsten ist und sich mit zunehmendem ozeanischem Charakter erhöht (Abb. 7)

Die Daten vom Januar/Februar 2011 zeigen eine ähnliche Tendenz bezogen auf den Bestand - an küstennahen Stationen wurden nur wenige Individuen gefangen, während die ozeanische

Außenstation mit etwa 800 Individuen unter einem Quadratmeter den Großteil des Bestandes ausmacht.

Ein anderes Bild liefern hingegen die Daten vom September 2010, hier erreicht der Bestand an der Schelfkante seinen Maximalwert mit etwa 3500 Individuen unter einem Quadratmeter, während die Thaliaceabestände am Schelf sowie im offenen Meer nur im unteren dreistelligen Bereich liegen.

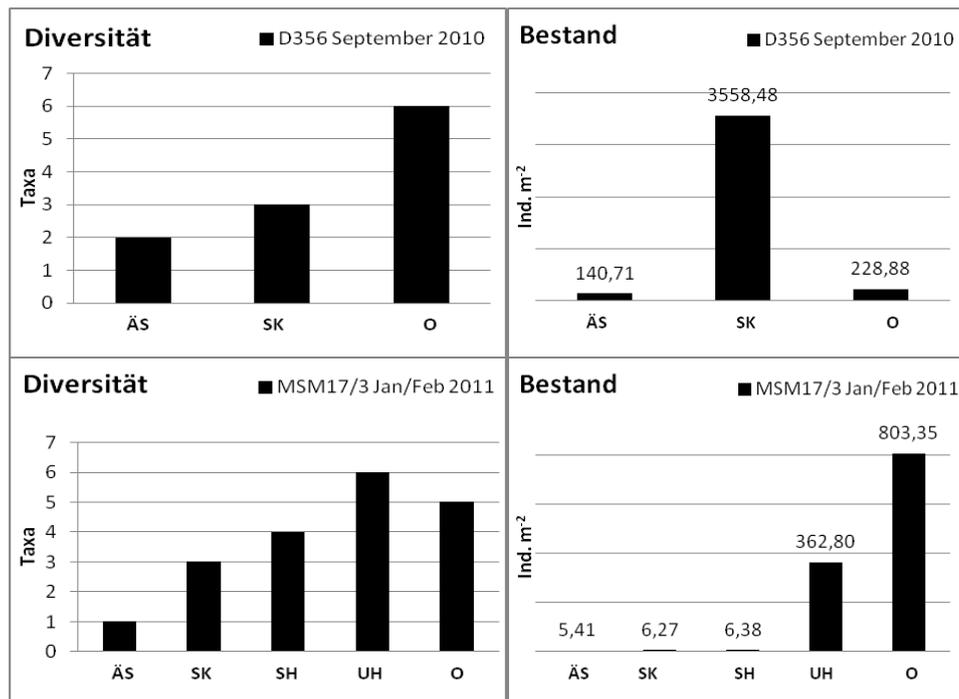


Abb. 7: Oben: September 2010 (Südfrühling), unten: Januar/Februar 2011 (Südsommer) Links ist jeweils die Artendiversität der Thaliacea auf einem Schnitt von der Küste in den offenen Ozean dargestellt, rechts die ausgerechneten Bestände (Ind.m⁻² bis 200 m Tiefe) an den jeweiligen Stationen. ÄS: äußerer Schelf; SK: Schelfkante; SH: Schelfhang; UH: unterer Hang; O: offener Ozean

3.3 Gemeinschaftsanalyse

Im September 2010 wurde am Schelf und an der Schelfkante fast ausschließlich *Salpa fusiformis* gefangen, die Artenzahl und Diversität stieg erst an der ozeanischen Station (Shannon-Index, Tab. 7). Hier dominierte *Doliolum* sp. mit etwa 70% tagsüber die Proben, nachts wurde wiederum vor allem *Salpa fusiformis* gefangen, die Gleichmäßigkeit sank zwar, die allgemeine Artendiversität wies jedoch den gleichen Wert wie am Tage auf.

Im Januar/Februar 2011 war an allen Stationen, bis auf den Schelf mit nur einer Art, eine höhere Artendiversität zu verzeichnen als im September 2010 (Tab. 7), die Taxa waren ebenfalls gleichmäßiger verteilt (Pielou-Index). Tagsüber war am Schelfhang die höchste Diversität vorhanden, die Arten waren gleichmäßig verteilt und keine Spezies dominierte die

Proben. Während an der Schelfkante und am Schelfhang tagsüber eine höhere Diversität mit gleichmäßigerer Verteilung beobachtet wurde, verhielt es sich nachts im offenen Ozean umgekehrt. Hier wurde die zweithöchste Artendiversität aller Proben vorgefunden, auch hier waren die Taxa relativ gleichmäßig verteilt, ohne eine dominante Spezies.

Tab. 7: Ergebnisse der Gemeinschaftsanalyse ÄS: äußerer Schelf; SK: Schelfkante; SH: Schelfhang; UH: unterer Hang; O: offener Ozean

<i>September 2010 (Südfrühling)</i>	ÄS, Tag	ÄS, Nacht	SK, Tag	SK, Nacht	O, Tag	O, Nacht		
Arten	1	2	2	2	3	6		
Dominanz-Index (nach Simpson)	1,00	0,99	1,00	1,00	0,70	0,77		
Index für Gleichmässigkeit (nach Pielou)	-	0,06	0,01	0,00	0,48	0,29		
Diversitäts-Index (nach Shannon und Weaver)	0,00	0,02	0,00	0,00	0,23	0,23		
<i>Januar/Februar 2011 (Südsommer)</i>	ÄS, Nacht	SK, Tag	SH, Tag	SH, Nacht	UH, Tag	UH, Nacht	O, Tag	O, Nacht
Arten	1	3	4	2	5	6	5	5
Dominanz-Index (nach Simpson)	1,00	0,79	0,31	0,51	0,42	0,55	0,46	0,37
Gleichverteilungs-Index (nach Pielou)	-	0,38	0,90	0,99	0,66	0,47	0,57	0,72
Diversitäts-Index (nach Shannon und Weaver)	0,00	0,18	0,54	0,30	0,46	0,37	0,40	0,50

3.4 Tiefen- und tageszeitabhängige Verteilung der Thaliacea vor Walvis Bay

Für alle Stationen beider Reisen sind die Abundanzen aller Arten individuell für unterschiedliche Tiefenschichten in Diagrammen zusammengefasst. Die meisten Thaliacea wurden im oberen Epipelagial gefangen, es liegen aber auch Fänge aus über 2000 Metern Tiefe vor.

In einigen Proben wurden unterschiedliche Stadien einer Spezies vorgefunden, was in den Diagrammen entsprechend markiert ist.

In den Proben vom September 2010 wurden am Schelf und an der Schelfkante die meisten Thaliacea in den oberen 25 m gefangen, an der ozeanischen Station haben sie zwischen 25 und 50 m dominiert. In den Proben vom Januar/Februar 2011 hingegen waren die Konzentrationen am Schelf und an der Schelfkante in 50 bis 100 m Tiefe am höchsten, während an den ozeanischen Stationen der Großteil der Proben in den oberen 50 Metern der Wassersäule gefangen wurde.

Schelf

Am Außenschelf (Station 17 des Transekts) wurden eine Doliolida- und eine Salpenspezies festgestellt. *Dolioletta* sp. wurden ausschließlich in den nächtlichen Proben zwischen 25 und 50 Metern Tiefe vorgefunden. *Salpa fusiformis* dominierte die Fänge mit nächtlichen Abundanzen von über 2000 Ind.1000 m⁻³ in den oberen 25 Metern und war auch in tieferen Schichten vertreten.

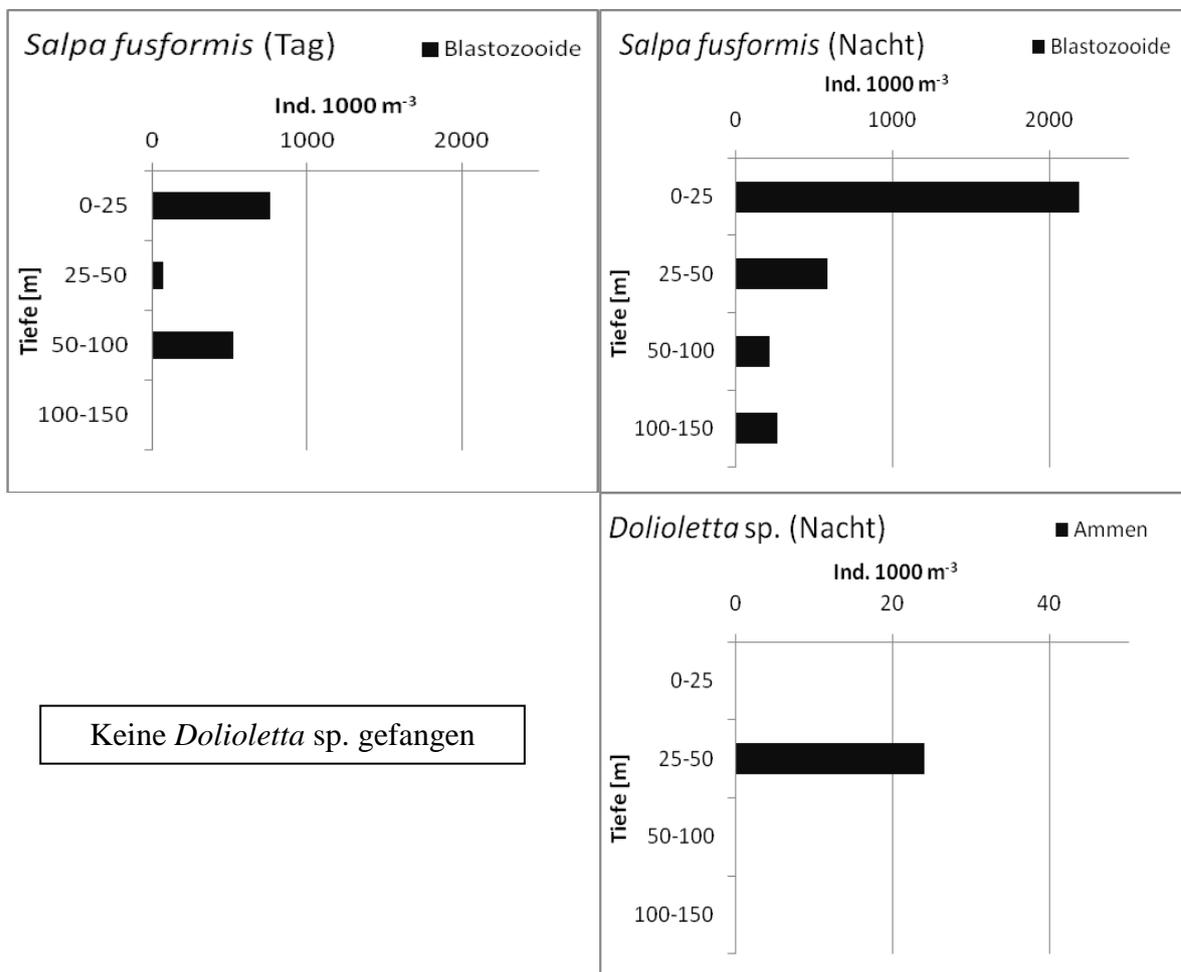


Abb. 8: Thaliacea-Verteilung an der Station 17 (Außenschelf) unterteilt nach Spezies und Tageszeit. Dargestellt sind die Abundanzen (Ind.1000 m⁻³) in den jeweiligen Tiefenstufen der Wassersäule. Links sind Daten der tagsüber gefangenen Spezies, rechts die der Nachthols. Zu beachten sind die unterschiedlichen Skalierungen der jeweiligen x-Achsen.

Schelfkante

An der Station 15 des Transekts wurde tagsüber zusätzlich zu *Dolioletta* sp. die Doliolida *Doliolum* sp. gefangen. Dominiert hat hier wieder *Salpa fusiformis*, tagsüber wurden Konzentrationen von fast 60.000 Ind.1000 m⁻³ festgestellt – die höchsten Thaliacea-Abundanzen während beider Expeditionen. Während Doliolida ausschließlich im Ammen-Stadium gefangen wurden, stellten Oozooide tagsüber in den oberen 25 Metern etwa 1/3 der ansonsten vor allem in Blastozoid-Stadien vorgefundenen *Salpa fusiformis* dar (Abb. 9).

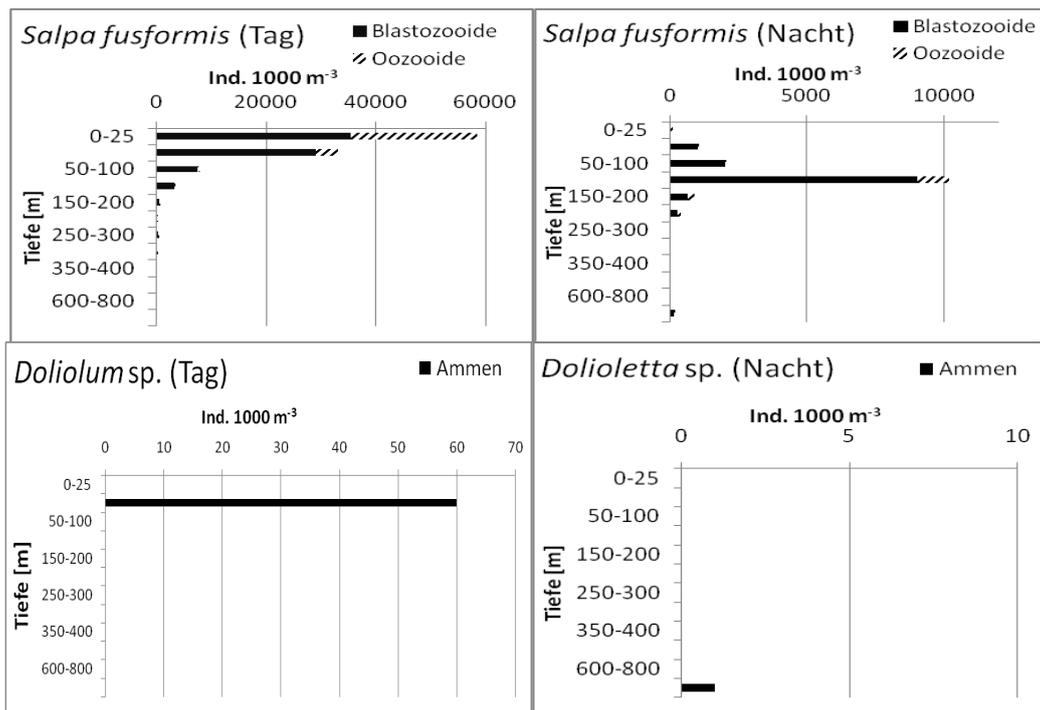


Abb. 9: Thaliacea-Verteilung an der Station 15 (Schelfkante) unterteilt nach Spezies und Tageszeit. Dargestellt sind die Abundanzen (Ind.1000 m⁻³) in den jeweiligen Tiefenstufen der Wassersäule. Links sind Daten der tagsüber gefangenen Spezies, rechts die der Nachthols. Zu beachten sind die unterschiedlichen Skalierungen der jeweiligen x-Achsen.

Offener Ozean

Die Station 16 weist mit drei Doliolida- und zwei Salpida-Spezies die größte Diversität des Transekts im Südfrühling 2010 auf. Sowohl tagsüber als auch nachts stellt *Salpa fusiformis* mit nächtlichen Konzentrationen von über 2000 Ind.1000 m⁻³ vor allem in Blastozoid-Stadien einen Großteil der Individuen in den obersten 50 Metern der Wassersäule dar.

Tagsüber ist *Doliolum* sp. in ähnlicher Größenordnung ebenfalls in der Flachwasserzone, vor allem im Ammen- aber auch im Gonozoid-Stadium vertreten. In Tiefen über 1000 Meter wurden an der ozeanischen Station ausschließlich *Dolioletta* sp. in geringeren Konzentrationen und nur nachts gefangen (Abb. 10).

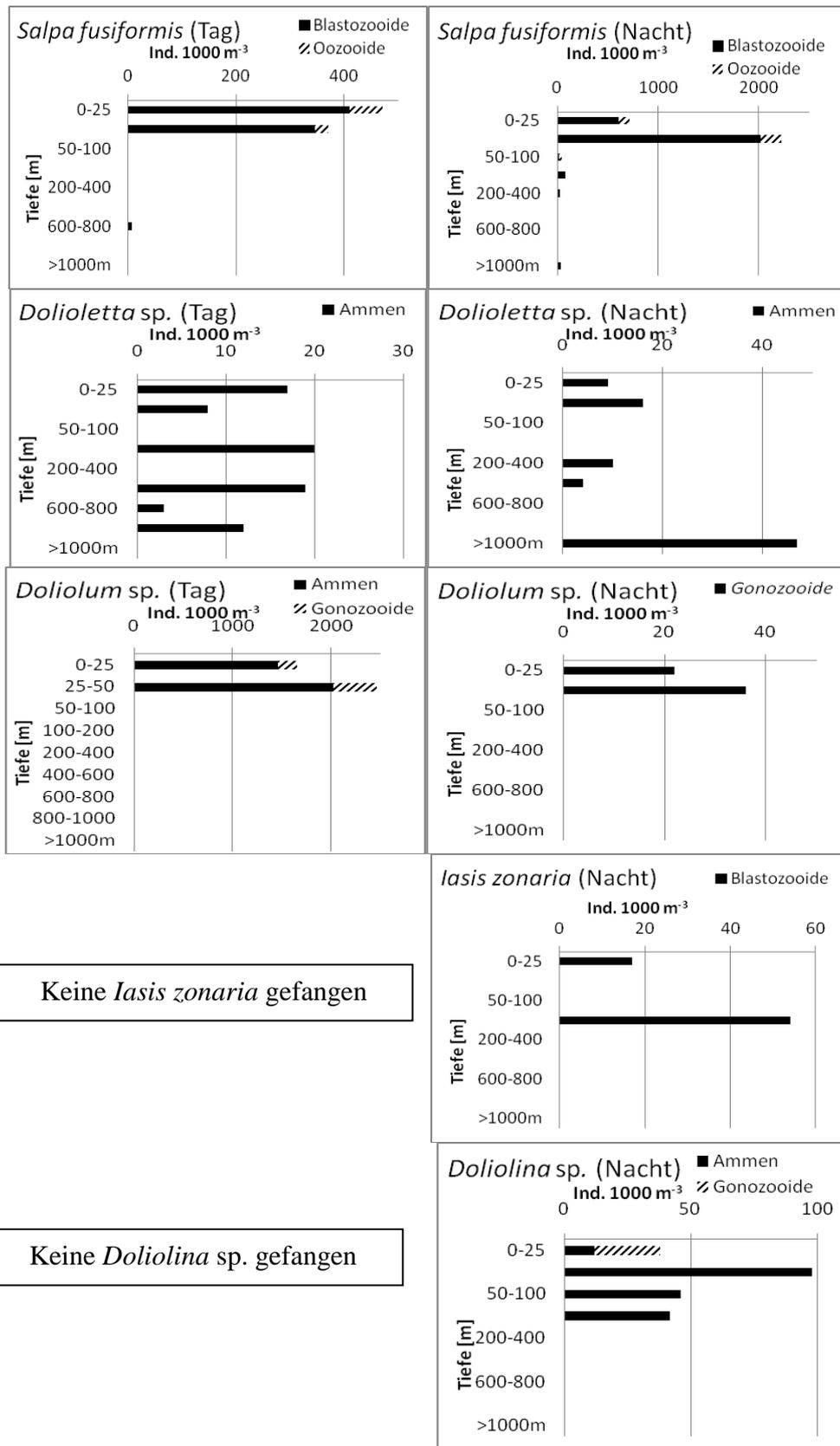


Abb. 10: Thaliacea-Verteilung an der Station 16 (offener Ozean) unterteilt nach Spezies und Tageszeit. Dargestellt sind die Abundanzen (Ind. 1000 m⁻³) in den jeweiligen Tiefenstufen der Wassersäule. Links sind Daten der tagsüber gefangenen Spezies, rechts die der Nachthols. Zu beachten sind die unterschiedlichen Skalierungen der jeweiligen x-Achsen.

MSM17/3 (Januar/Februar 2011 - Südsommer)

Schelf

An der am Schelfrand gelegenen Station 254 wurde nachts als einzige Thaliacea die *Salpida Ritteriella retracta* im Bereich zwischen 50-100 m Tiefe in moderaten Konzentrationen von etwa 100 Ind.1000 m⁻³ gefangen. Es wurden ausschließlich Blastozoid-Stadien festgestellt (Abb. 11).

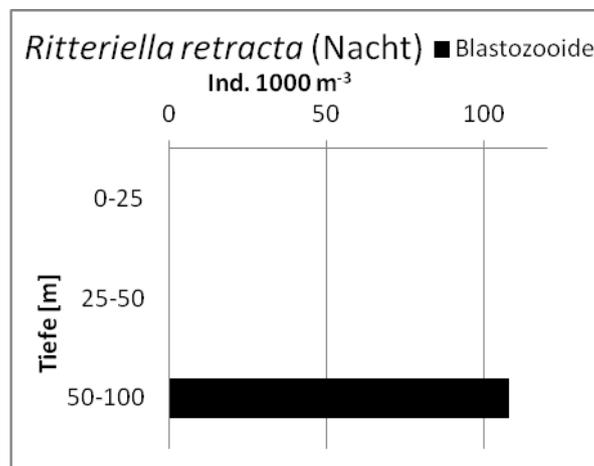


Abb. 11: Thaliacea-Verteilung an der Station 254 (Schelf) nachts. Dargestellt ist die Abundanz (Ind.1000 m⁻³) in den jeweiligen Tiefenstufen der Wassersäule.

Schelfkante

An der Station 250 (Beginn der Schelfkante) wurden zusätzlich zwei Doliolida in geringen Konzentrationen in unterschiedlichen Tiefenbereichen festgestellt. Während *Dolioletta* sp. in den obersten 25 m gefangen wurde, kam *Doliolina* sp. nur zwischen 100 und 200 m vor. *Ritteriella retracta* kam in den oberen 25 Metern nicht vor, erst ab 50 m Tiefe wurden auch Oozoid-Stadien festgestellt (Abb.12).

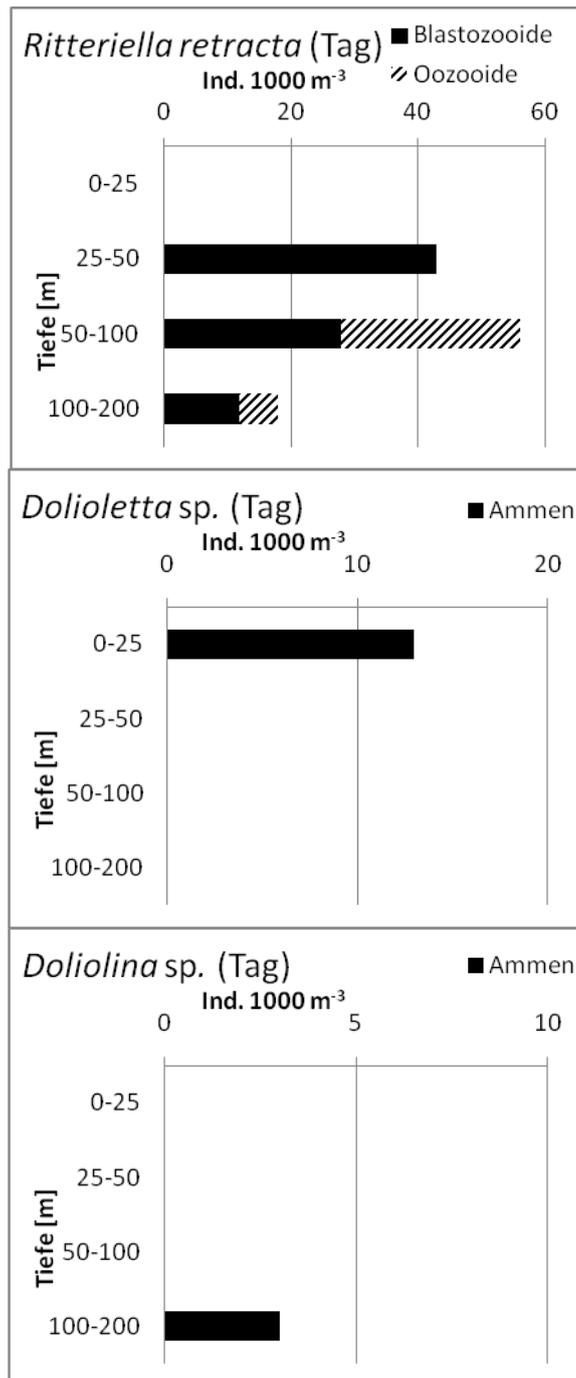


Abb. 12: Thaliacea-Verteilung an der Station 250 (Beginn der Schelfkante) unterteilt nach Spezies. Dargestellt sind die Abundanzen (Ind.1000 m⁻³) in den jeweiligen Tiefenstufen der Wassersäule. Zu beachten sind die unterschiedlichen Skalierungen der jeweiligen x-Achsen.

Am Ende der Schelfkante (Station 243) wurden auch nachts *Ritteriella retracta* und *Doliolina* sp. gefangen, Letztere kam ebenfalls in geringen Konzentrationen in Tiefen bis 600 m vor. Tagsüber wurde in den oberen 25 m zusätzlich die Salpida *Thalia democratica* in geringen Konzentrationen etwa zu gleichen Anteilen als Blastozooid- und Oozooid-Stadien festgestellt (Abb. 13).

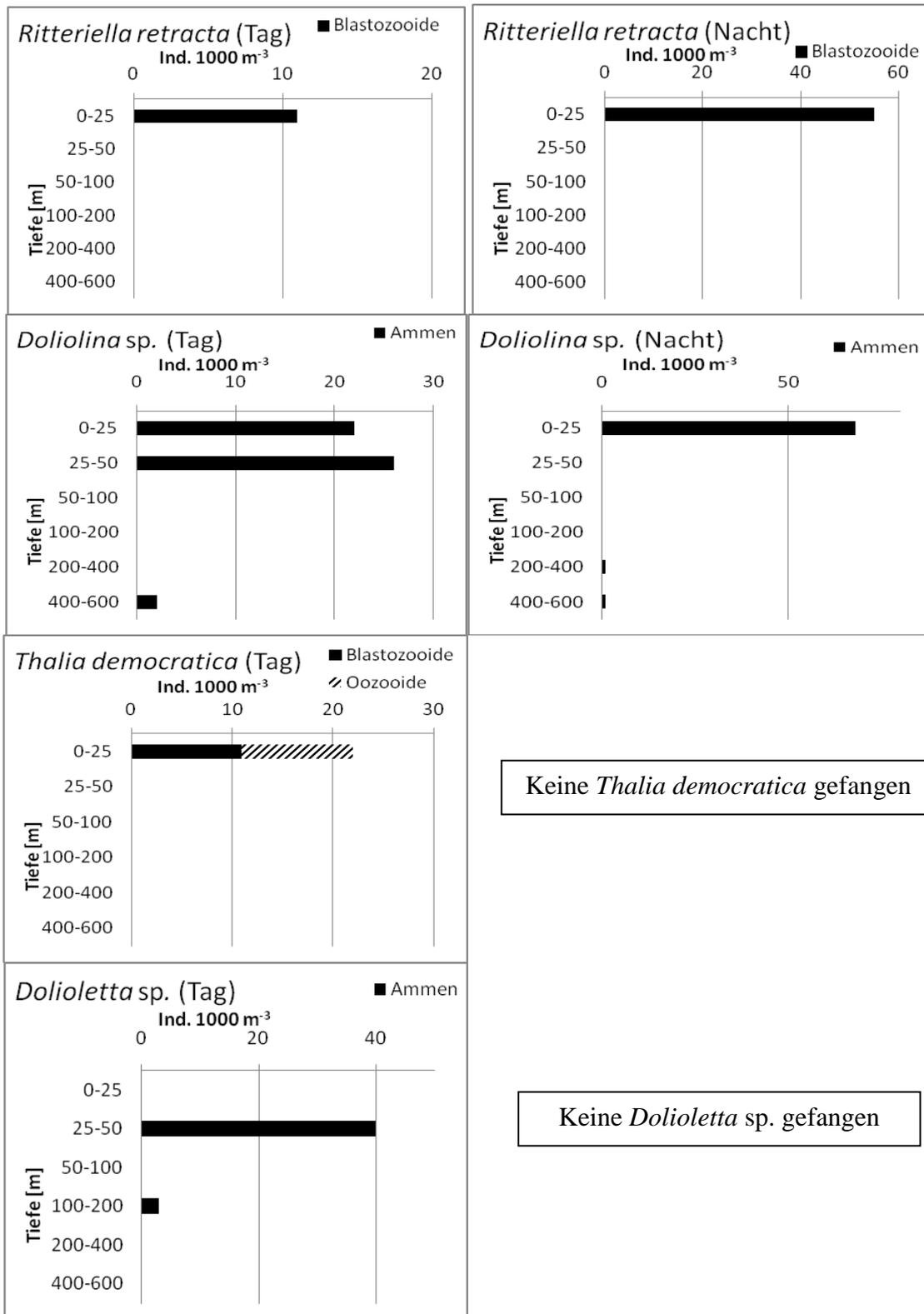


Abb. 13: Thaliacea-Verteilung an der Station 243 (Ende der Schelfkante) unterteilt nach Spezies und Tageszeit. Dargestellt sind die Abundanzen (Ind.1000 m⁻³) in den jeweiligen Tiefenstufen der Wassersäule. Links sind Daten der tagsüber gefangenen Spezies, rechts die der Nachthols. Zu beachten sind die unterschiedlichen Skalierungen der jeweiligen x-Achsen.

Offener Ozean

Die Proben der Station 242 wiesen mit jeweils drei Doliolida- und Salpidagattungen die höchste Thaliaceadiversität auf. Von den Salpida dominierten *Thalia democratica* tagsüber in den oberen 25 m mit über 300 Ind.1000 m⁻³, während *Iasis zonaria* nachts in 50-100 m Tiefe ebenfalls moderate Konzentrationen erreichte. Während *Dolioletta* sp. auch in 1000 m Tiefe noch gefangen wurde, dominierten *Doliolina* sp. und *Doliolum* sp. das obere Epipelagial mit Konzentrationen von über 2000 Ind.1000 m⁻³. Auffällig sind die zu unterschiedlichen Tageszeiten gefangenen Stadien von *Doliolina* sp.: während tagsüber ausschließlich Ammen vorlagen, bestanden die Fänge nachts zu etwa 2/3 aus Gonozoiden (Abb. 14).

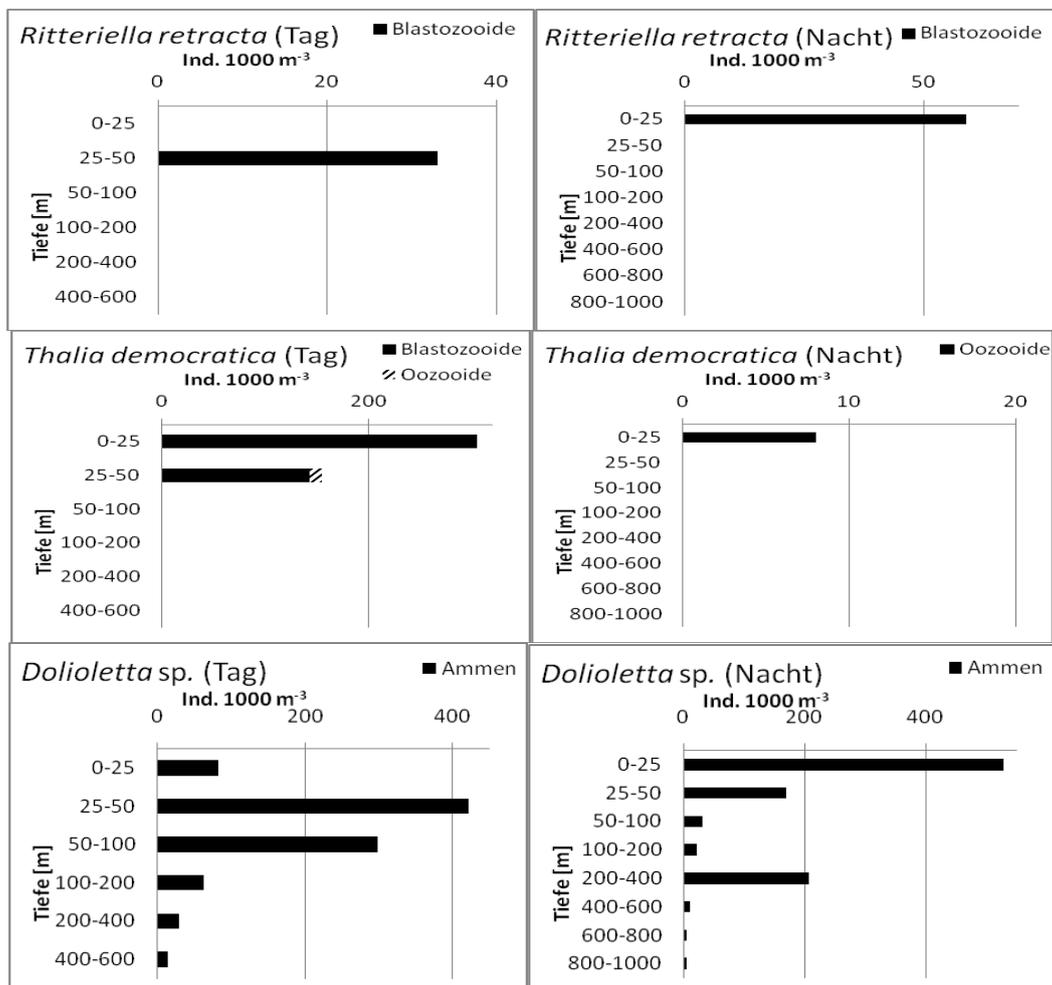


Abb. 14: Thaliacea-Verteilung an der Station 242 (offener Ozean) unterteilt nach Spezies und Tageszeit. Dargestellt sind die Abundanzen (Ind.1000 m⁻³) in den jeweiligen Tiefenstufen der Wassersäule. Links sind Daten der tagsüber gefangenen Spezies, rechts die der Nachthols. Zu beachten sind die unterschiedlichen Skalierungen der jeweiligen x-Achsen.

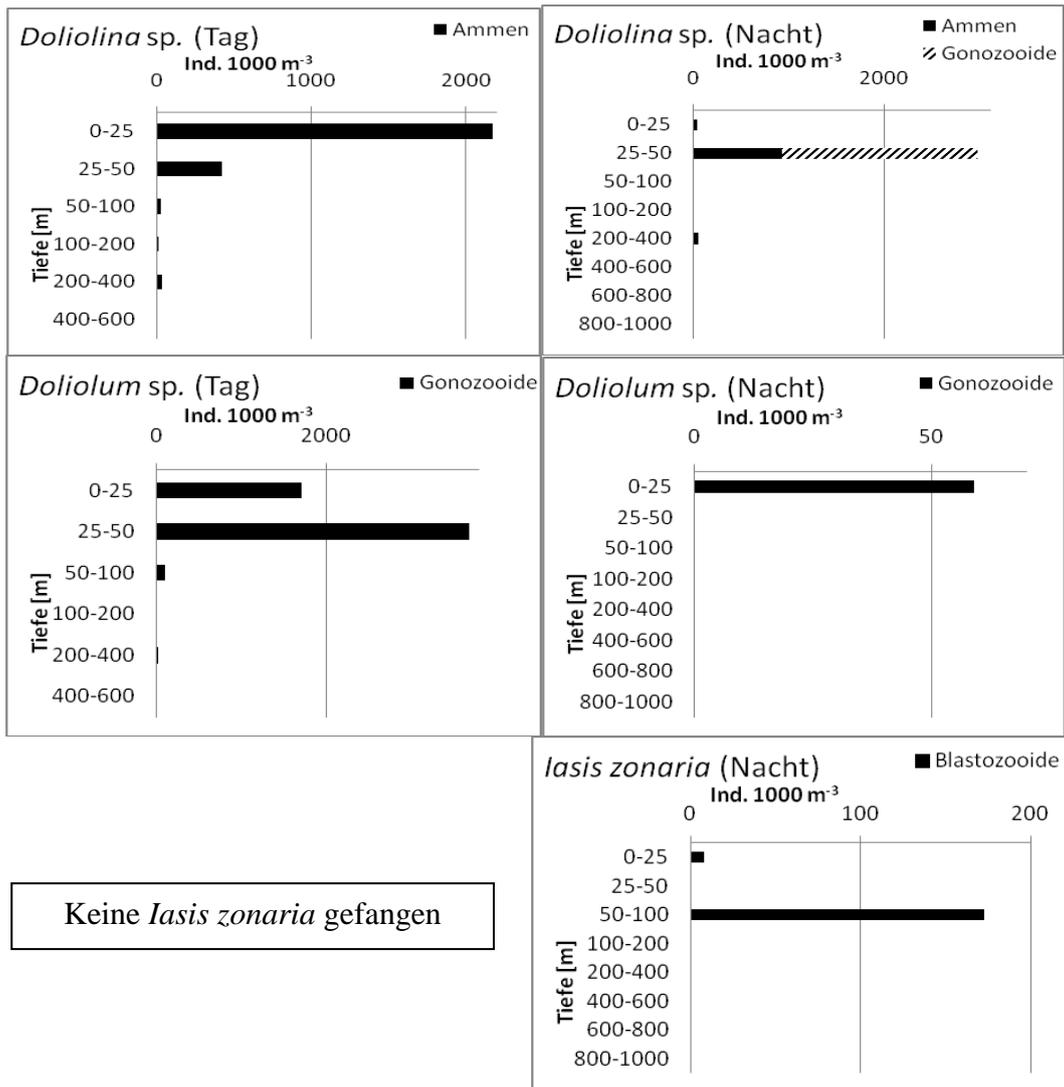


Abb. 14 (Forts.)

An der küstenfernsten Station des Transekts (241) waren die Thaliaceakonzentrationen die höchsten der Expedition, allerdings kam *Iasis zonaria* nicht mehr vor. So dominierten tagsüber in den oberen 25 Metern vor allem Blastozoid-Stadien von *Ritteriella retracta* mit weit über 5000 Ind.1000 m⁻³ sowie Gonozoid-Stadien von *Doliolum* sp. mit über 10.000 Ind.1000 m⁻³ die Proben. In den Nachtproben fanden sich die selten vorkommenden Oozoid-Stadien von *Doliioletta* sp. in hohen Konzentrationen von über 1000 Ind.1000 m⁻³. Ebenfalls auffällig ist die tageszeitabhängige Stadienverteilung von *Thalia democratica* – während tagsüber keine Oozoid-Stadien festgestellt wurden, stellten sie in der Nacht den überwiegenden Anteil in der Wassersäule dar (Abb. 15).

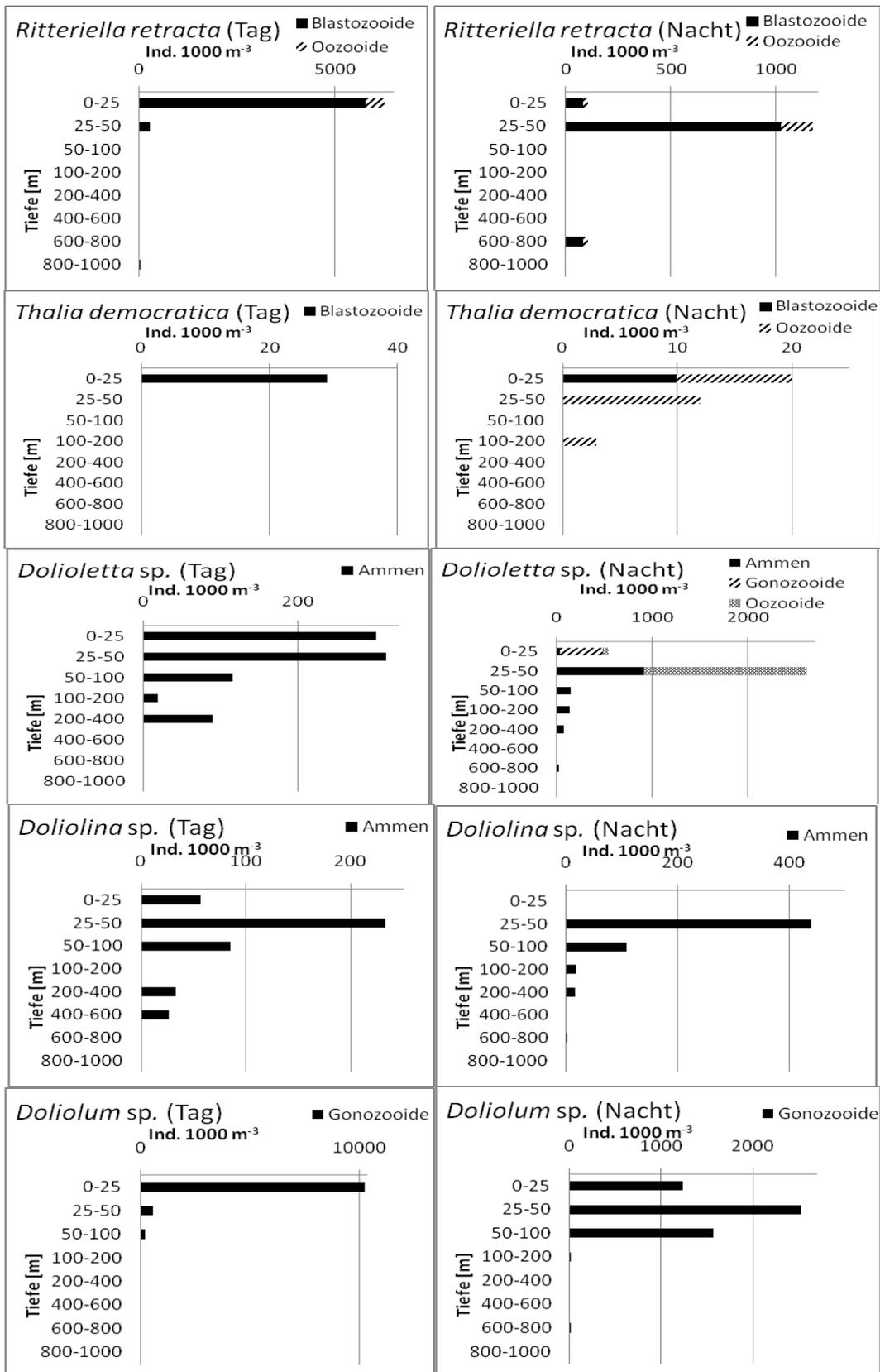


Abb. 15: Thaliacea-Verteilung an der Station 241 (offener Ozean) unterteilt nach Spezies und Tageszeit. Dargestellt sind die Abundanzen (Ind.1000 m⁻³) in den jeweiligen Tiefenstufen der Wassersäule. Links sind Daten der tagsüber gefangenen Spezies, rechts die der Nachthols. Zu beachten sind die unterschiedlichen Skalierungen der jeweiligen x-Achsen.

3.5 Analyse der trophischen Stellung der Thaliacea anhand stabiler Isotope

Insgesamt wurden 16 Proben aus dem nordnamibischen Auftriebsgebiet von der *Maria S. Merian*-Expedition im Südsommer 2011 ausgewertet. Fünf Proben wurden am Schelf, zwei an der Schelfkante und neun im offenen Ozean genommen. Es wurden $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von $-20,63\text{‰}$ bis $-18,50\text{‰}$ gemessen, wobei *Doliolum* sp. sowohl den niedrigsten Wert im offenen Ozean als auch den höchsten an der Schelfkante aufwies (Abb. 16). Der Großteil der Schelfarten wies ein etwas höheres $\delta^{13}\text{C}$ auf, als die ozeanischen Spezies, während die Werte der beiden Schelfkantenarten weit auseinanderlagen.

Die anhand vorliegender Sestonmessungen (Tab. 3 in Material und Methoden) korrigierten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte lagen zwischen $0,57\text{‰}$ und $6,74\text{‰}$. *Thalia democratica* wies am Schelf den niedrigsten Wert auf, *Dolioletta* sp. im offenen Ozean den höchsten. Keine Schelfart wies ein $\delta^{15}\text{N}$ über $2,5\text{‰}$ auf, während der $\delta^{15}\text{N}$ -Wert der meisten ozeanischen Proben deutlich höher lag.

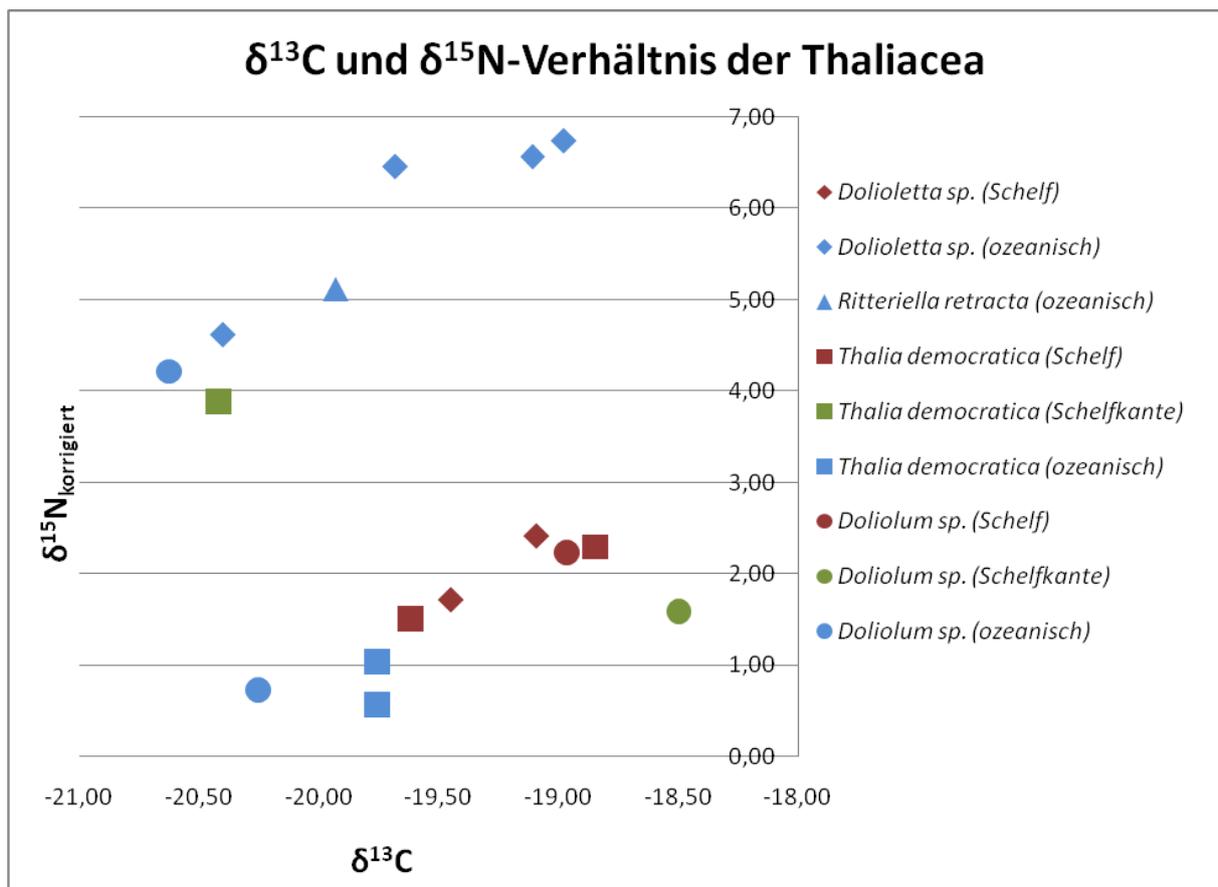


Abb. 16: $\delta^{15}\text{N}$ und $\delta^{13}\text{C}$ -Verhältnis der Thaliacea aus den Proben vom Südsommer 2011. Die $\delta^{15}\text{N}$ -Werte sind anhand der $\delta^{15}\text{N}$ -Tabelle des Sestons korrigiert. Farbcode: rot: Schelf, grün: Schelfkante, blau: offener Ozean

Während *Dolioletta* sp. im offenen Ozean bis auf eine Ausnahme die zweite trophische Ebene einnahm, waren die übrigen Thaliacea weitaus niedriger in der Nahrungskette repräsentiert. Vor allem ozeanische Fänge von *Thalia democratica* ergaben sehr niedrige Werte (Abb. 17).

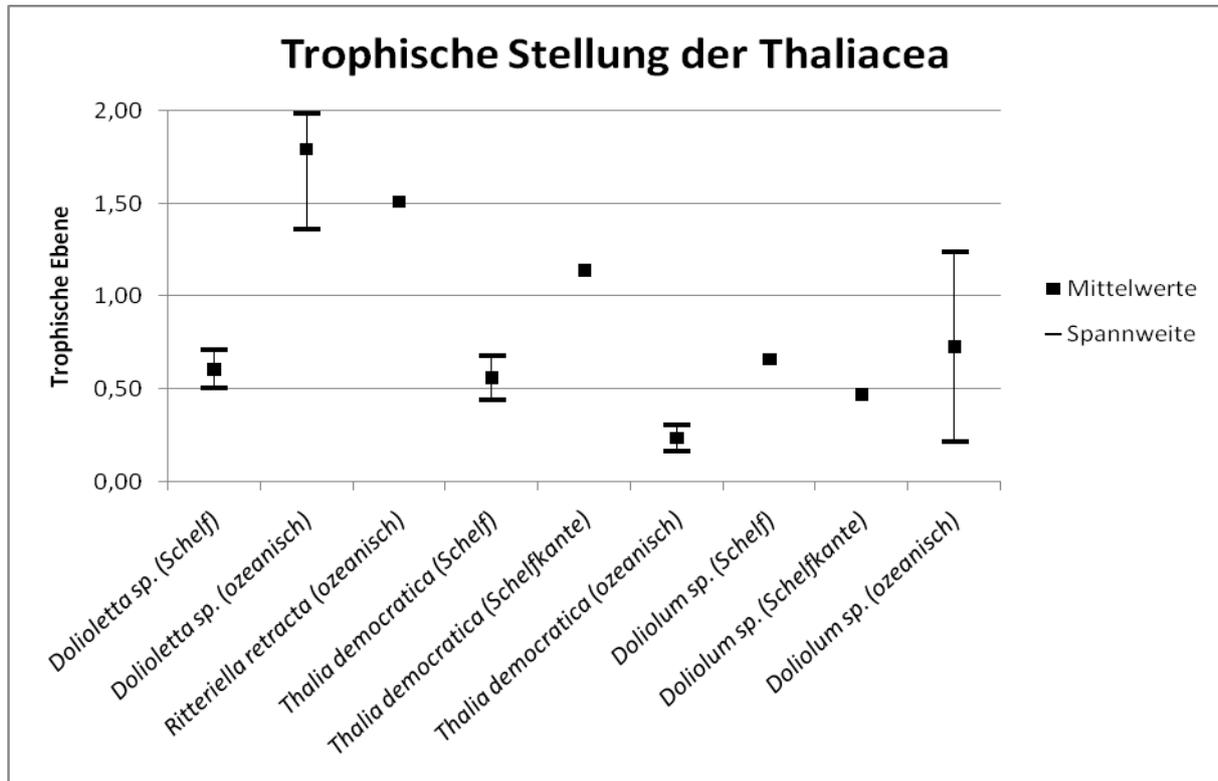


Abb. 17: Ermittelte trophische Stellung der untersuchten Thaliacea. Es wurde eine Anreicherung von 3,4% an N-Isotopen pro trophischer Ebene angenommen.

Ferner wurde das Verhältnis von Kohlenstoff zu Stickstoff der Thaliacea untersucht. Im Mittel bestand die Trockenmasse zu 48,5% aus Kohlenstoff und zu 9,1% aus Stickstoff (Abb. 18). Den höchsten Kohlenstoffanteil mit 57,5% wies *Dolioletta* sp. (Schelf) auf, während an *Doliolum* sp. (Schelfkante) mit 37,2% der niedrigste Wert gemessen wurde. Den höchsten Stickstoffanteil hatte mit 11,8% *Dolioletta* sp. (ozeanisch), während *Thalia democratica* an der Schelfkante mit 5,2% den Minimalwert in den Proben darstellte.

Hierbei war die Zusammensetzung weniger vom ozeanischen Charakter abhängig, sondern von den Spezies. So wies *Dolioletta* sp. relativ hohe C und N Werte ungeachtet der Probenherkunft auf, *Thalia democratica* hingegen lag eher im unteren Bereich.

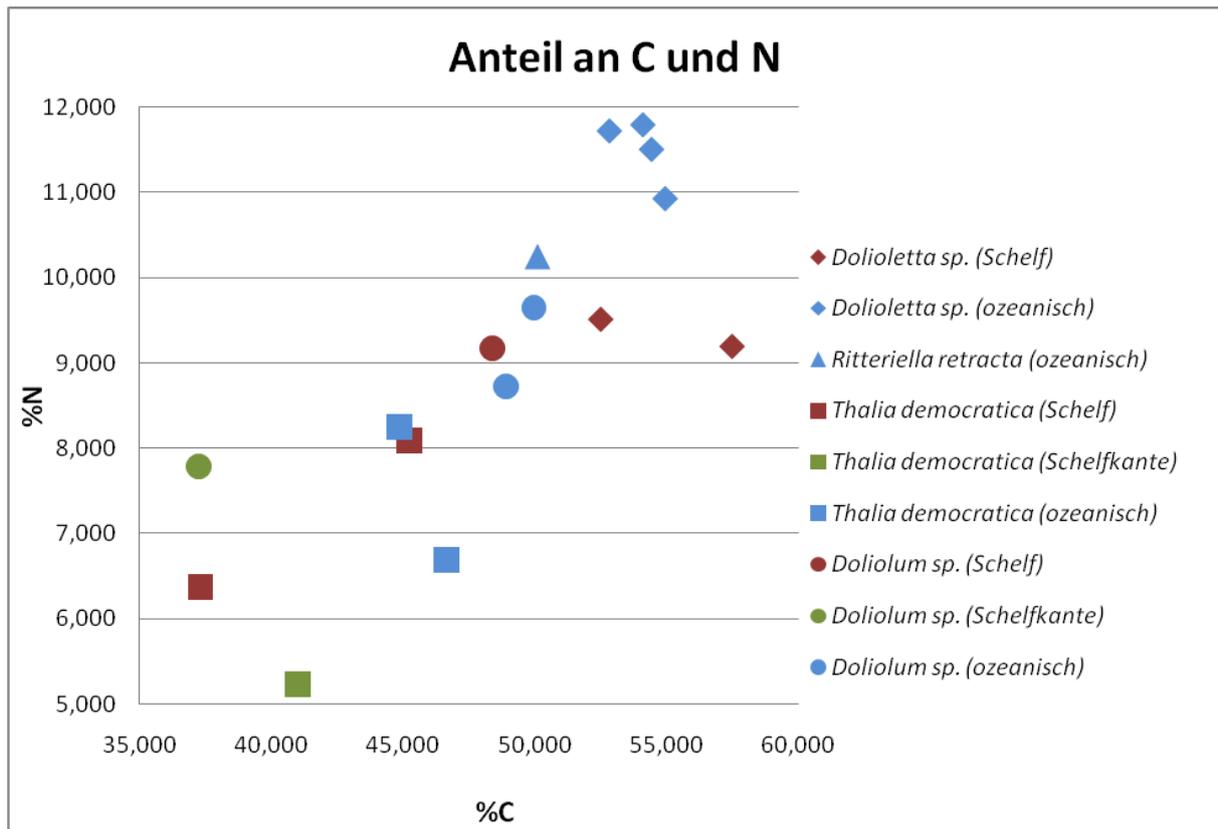


Abb. 18: Chemische Zusammensetzung (Kohlenstoff und Stickstoff) der Thaliacea aus den Proben vom Südsommer 2011. Farbcode: rot: Schelf, grün: Schelfkante, blau: offener Ozean

4. Diskussion

4.1 Verteilung der Thaliacea

In dieser Studie sollte die Verbreitung der Thaliacea im Benguela-Auftriebsgebiet vor der Küste Namibias zu zwei unterschiedlichen Jahreszeiten untersucht werden. Tiefenabhängige Verteilung, tageszeitliche Unterschiede, sowie die relative Entfernung von der Küste wurden als Faktoren gesondert betrachtet. Schließlich wurde mit Hilfe der Analyse stabiler Kohlen- und Stickstoffisotope versucht, die ökologische Rolle der Tiere herauszustellen.

Bis heute wurden vier Doliolida-Familien mit insgesamt 20 Spezies beschrieben, wovon 11 im Südatlantik vorkommen. In den vorliegenden Proben wurden drei Doliolida-Gattungen identifiziert, wobei *Doliolum* sp. die höchste Abundanz im Südsommer 2011 aufwies. Von den 45 weltweit und 29 im Südatlantik verbreiteten Salpida-Arten wurden vier in den vorliegenden Proben identifiziert. Die drei in dem untersuchten Gebiet häufigsten Salpida (Boltovskoy, 1999) *Salpa fusiformis*, *Thalia democratica* und *Iasis zonaria* waren alle in den

vorliegenden Proben vertreten, auch die der Literatur nach eher seltene *Iasis zonaria* wurde zu beiden Jahreszeiten in mehreren Proben identifiziert.

Der saisonale Aspekt schien sich deutlich auf die Thaliacea-Populationen auszuwirken. Im Südfrühling machte den Großteil des Thaliacea-Bestandes *Salpa fusiformis* an der Schelfkante aus, während im Südsommer vor allem *Doliolum* sp. an der küstenfernsten Station dominierte. Die Doliolida scheinen im Allgemeinen zeitverzögert nach den Salpida ihre höchsten Abundanzen zu erreichen (Braconnot et al., 1990).

Ein ähnliches Bild hatten Weikert und Godeaux (2008) im Mittelmeer vorgefunden. Die beiden Salpida *Salpa fusiformis* und *Thalia democratica* erreichten dort im Frühling und Sommer ihre maximalen Abundanzen, bei den Doliolida hingegen wurden im Sommer und Herbst in die höchsten Konzentrationen beobachtet. Die Dominanz von *Doliolum nationalis* über alle Salpida-Arten ist nach den Autoren charakteristisch für die Sommersaison im nordwestlichen Mittelmeer.

Die allgemeine Artendiversität war zu beiden Jahreszeiten am Schelf am geringsten und nahm mit zunehmendem ozeanischem Charakter zu. Aufgrund hoher Konzentrationen von über 60.000 Ind.1000 m⁻³ sowie ihrer Dominanz gegenüber anderen Thaliacea (nur eine Doliolida-Art wurde in geringer Konzentration in denselben Proben festgestellt) im Südfrühling 2010 lag wahrscheinlich eine Salpenblüte von *Salpa fusiformis* vor.

Zwischen Frühling und Sommer treten Salpenblüten häufig auf, so wurden zu der Jahreszeit auch vor Südostaustralien vermehrt Blüten von *Thalia democratica* beobachtet (Humphrey, 1963). Auch an der Südostküste der USA sind regelmäßige Blüten von *Thalia democratica* und *Dolioletta gegenbauri* im Frühling gut dokumentiert (Deibel und Paffenhöfer 2009).

Während der Blüten dominieren asexuelle Stadien (Blastozooide der Salpida, Gono- und Phorozooide der Doliolida) die Populationen als Anpassung an variable Umweltbedingungen (Paffenhöfer et al., 1984). In dieser asexuellen Vermehrungsphase können die Thaliacea Populationswachstumsraten vom Phytoplankton und von Bakterien erreichen, die sie selber konsumieren (Paffenhöfer und Gibson, 1999).

Sexuelle Stadien spielen aufgrund längerer Generationszeit (z.B.: etwa 3 Wochen bei *Dolioletta gegenbauri*) eine eher untergeordnete Rolle bei Salpenblüten, sind jedoch von Bedeutung für die Durchmischung des Genpools. So wurden auch in den vorliegenden Proben während beider Reisen speziell bei hohen Konzentrationen einer Spezies vor allem asexuelle Stadien vorgefunden. Im Hinblick auf die hohen Individuendichten während spontan auftretender Blüten sollte die Ökologie der Tiere betrachtet werden.

Thaliacea nehmen eine Primärkonsumentenrolle im Ökosystem ein, sie filtrieren unselektiv und schnell große Wasservolumina und scheiden schnell sinkende fäkale Pellets aus, die zum Teil kaum verdaut werden. Bei größeren, ozeanischen Salpida, wie *Salpa maxima*, wurden Pelletgrößen bis zu 3 x 4 mm gemessen (Bone, 1998). Während Sedimentationsraten von Copepoda-Faeces maximal 225 Meter/Tag (Small et al., 1979) und die von Euphausiida bis zu 862 Meter/Tag betragen (Fowler and Small, 1972), sinken fäkale Pellets von *Salpa fusiformis* mit bis zu 2700 m/Tag drei Mal so schnell, wie die Euphausiida-Faeces (Bone, 1998).

Thaliacea können so eine Schlüsselrolle in biogeochemischen Kreisläufen spielen, in dem sie einerseits viel organisches Material durch schnell sinkende Faeces dem Kreislauf entziehen und andererseits Biomasse nach dem Absterben der Blüten in größere Tiefen transportieren (Koppelman, 1994).

Auch in oligotrophen Seegebieten sind plötzliche Thaliaceablüten keine Seltenheit. So wurde im nordwestlichen Mittelmeer gemessen, dass 74% der totalen Primärproduktion von den Salpida verwertet wurde (Bone, 1998). Für massenhafte Thaliaceablüten ist allerdings sehr hohe Phytoplanktonbiomasse notwendig (Deibel und Paffenhöfer, 2009), induziert durch eine hohe Nährstoffverfügbarkeit unter Auftriebsbedingungen oder Tiefenkonvektion. Solche flächendeckenden Blüten können über einen Monat lang andauern (Paffenhöfer et al., 1987), äußere Einflüsse, wie veränderte Windverhältnisse im Frühling und Herbst können jedoch den Auftrieb und somit die Dauer der Blüten beeinflussen und beispielsweise auf nur einige Tage reduzieren (Paffenhöfer und Lee, 1987).

Während intensiver Blüten können Thaliacea bis zu 100% des vorhandenen Phytoplanktons verwerten, während Copepoda nur einen einstelligen Prozentbereich aufnehmen (Barquero et al., 1998). Nicht nur deren Anzahl, sondern auch die Effektivität einzelner Individuen trägt zum Besetzen einer Nische und dem Verdrängen anderer Spezies bei. So haben Harbison und Gilmer (1976) beobachtet, dass ein etwa 50 mm langes *Pegaea confederata*-Individuum zur gleichen Zeit in etwa dieselbe Phytoplanktonbiomasse verwertete, wie 450 größere calanoide Copepoda.

Jedoch sind die Thaliacea zumeist nur während ihrer Blüten dominant. So stellen sie in vielen Gebieten nur einen Bruchteil am gesamten Zooplankton dar, auch in nährstoffreichen Regionen. Wahrscheinlich ist die Partikelgröße hierbei der entscheidende Faktor. Calanoide Copepoda verwerten nämlich Partikel ab 5 µm am besten, während große ozeanische Salpida Partikelgrößen kleiner als 1 µm bevorzugen. Größere Partikel führen oftmals zur Verstopfung („clogging“) der Fangnetze (Weikert und Godeaux, 2008). Neritische Salpida, wie *Thalia democratica* können ihre Nahrungspräferenzen minimal anpassen, so dass sie auch größere

Partikel konsumieren können (Bone, 1998). Doliolida sind in oligotrophen Gewässern den Salpida sogar überlegen – sie können im Gegensatz zu ihnen kleines Nano- und sogar Picoplankton verwerten, womit sich die höheren Doliolida-Abundanzen in oligotrophen Gewässern erklären lassen (Bone, 1998).

Die vertikale Verteilung der Thaliacea lässt sich ebenfalls im Hinblick auf die Nahrungspräferenzen erklären. Der Großteil der Thaliacea wurde sowohl im Frühling als auch im Sommer in den oberen 150 Metern gefangen. Auch in anderen Seegebieten sind Fänge aus Tiefen unter 200 m individuenarm, wie im östlichen Mittelmeer (Weikert und Godeaux, 2008), im Westatlantik (Madin et al., 1996) und im Ostpazifik (Bone, 1998). Als Primärkonsumenten sind Thaliacea auf ausreichend zur Verfügung stehende Phytoplanktonbestände angewiesen. Diese sind aufgrund des für die Photosynthese erforderlichen Lichts in der euphotischen Schicht konzentriert, wo sich auch demnach die Thaliaceapopulationen bevorzugt aufhalten.

Bei massenhaften Abundanzen ab $1000 \text{ Ind.} \cdot 1000 \text{ m}^{-3}$ wurden große Unterschiede im Tag- und Nachtrhythmus der Thaliacea festgestellt. So wurde im Frühling 2010 an der Schelfkante in den oberen 25 Metern *Salpa fusiformis* mit einer Konzentration von etwa $60.000 \text{ Ind.} \cdot 1000 \text{ m}^{-3}$ gezählt, nachts war die Konzentration um $1/6$ kleiner, mit der höchsten Dichte zwischen 150 und 200 Metern. Nicht nur die Abundanzen variierten zu unterschiedlichen Tageszeiten, sie waren auch ausschlaggebend für unterschiedliche Stadienzusammensetzungen und die An- und Abwesenheit von Arten. So wurde die Salpida *Iasis zonaria* sowohl im Frühling als auch im Sommer ausschließlich nachts gefangen. Die Ursache für solche inhomogenen Fänge an gleichen Stationen könnte ein von vielen Planktongruppen bekannter Migrationstrieb sein.

Feindvermeidung wird als Hauptursache dafür angesehen: Oberflächengewässer werden tagsüber aufgrund visuell orientierter Feinde wie Fische gemieden, nachts kehrt das Plankton in die nährstoffreichere Oberflächenschicht zurück (Kerfoot, 1985). Von *Salpa fusiformis* sind zum Beispiel ausgeprägte, tageszeitlich bedingte Migrationsmuster nachgewiesen (Wiebe et al., 1979). Einige Thaliacea scheinen jedoch besondere Formen der Migration entwickelt zu haben. So migriert *Salpa aspera* auf Strecken über 800 m – tiefer als die meisten Fische und Crustacea; die Ursachen für dieses Verhalten sind noch nicht erforscht, Feindvermeidung alleine ist hier wahrscheinlich nicht der Hauptgrund (Wiebe et al., 1979). Bei anderen Arten hingegen, wie z.B. *Thalia democratica*, wurde überhaupt kein tageszeitabhängiges Migrationsverhalten festgestellt (Gibbons, 1997).

Allgemein lässt sich an den Ergebnissen keine eindeutige Hypothese über die Präferenzen der Thaliacea hinsichtlich der Tageszeit formulieren. Während die maximalen Abundanzen im

Frühling (*Salpa fusiformis*) und Sommer (*Doliolum* sp.) tagsüber viel höher lagen, wurden zu beiden Jahreszeiten Ammen von *Doliolina* sp. und *Dolioletta* sp. nachts in größerer Individuenzahl und in diverseren Tiefenstufen gefangen, als am Tag.

Eindeutig festzustellen war die bevorzugte Verteilung der Thaliacea auf einem Schnitt von der Küste in den offenen Ozean. Während der Frühlingsexpedition wurden nur geringe Schelf- und Ozeanbestände der Thaliacea gefangen, an der Schelfkante hingegen wurde ein Bestand von über 3.500 Ind.m⁻² ermittelt. *Salpa fusiformis* stellte dabei die weitaus meisten Individuen dar, es lag wahrscheinlich eine Salpenblüte vor. Im Sommer hingegen stieg der Bestand erst am unteren Hang an und erreichte im offenen Meer sein Maximum mit etwa 800 Ind.m⁻². Die beinahe Abwesenheit der Schelfarten lässt sich teilweise mit der unspezifischen Nahrungsaufnahme der Thaliacea erklären. In Auftriebsgebieten sind in Schelfnähe die höchsten Phytoplankton-Abundanzen aufgrund der Nährstoff-Einträge aus tieferen Schichten vertreten. Die Filternetze größerer, ozeanischer Salpida verstopfen jedoch bereits bei Chlorophyllkonzentrationen von über 1 µg L⁻¹ (Harbison et al, 1986), so würde sich theoretisch die Schelfkante als Kompromiss zwischen Nahrungsangebot und Partikelgröße ideal anbieten, wie auch im Frühling der Fall.

4. 2 Trophische Stellung der Thaliacea

Analysen anhand stabiler Isotope gewinnen immer mehr an Bedeutung, da sie Aufschlüsse über die Nahrungszusammensetzung und die trophischen Beziehungen in einem Ökosystem liefern. Studien trophischer Ebenen sind verbreitet, da diese einfach zu definieren sind, die wesentliche Rolle eines Organismus in einem Bezugssystem herausstellen, sowie den Energiefluss im System andeuten (Hairston und Hairston, 1993). Nahrungsnetze hingegen liefern eine detailliertere Sicht auf ein Ökosystem, da sie komplexe Beziehungen zwischen den Arten und Faktoren wie Omnivorie mit einbeziehen (Paine, 1988).

Thaliacea sind Primärkonsumenten, die in massenhaften Salpenblüten bis zu 100% der Primärproduktion verwerten können. Die dabei ausgeschiedenen fäkalen Pellets tragen, bei einer entsprechend flächenhaften Blüte, angesichts ihrer Größe und Sinkgeschwindigkeit enorm zum vertikalen Kohlenstofftransport bei. Die Untersuchung ihrer Rolle in Nahrungsketten und -netzen ist wichtig, um biogeochemische Flüsse aufzuklären.

Die in dieser Studie ermittelten $\delta^{13}\text{C}$ -Werte von -20,63‰ bis -18,50‰ liegen etwas über den von Peterson und Fry (1987) veranschlagten durchschnittlichen Werten des partikulären organischen Materials im Ozean (-22‰). Abhängig vom Nährstoffeintrag wurden im

Phytoplankton schwankende $\delta^{13}\text{C}$ -Werte (-24‰ bis -19‰) in verschiedenen Ozeangebieten festgestellt (O'Reilly et al., 2002). Kullman (2011) untersuchte Thecosomata, ebenfalls Primärkonsumenten im selben Ozeangebiet, auf ihre $\delta^{13}\text{C}$ -Signale mit etwas niedrigeren Ergebnissen zwischen -23,9‰ bis -20,5‰.

Die Seston-korrigierten $\delta^{15}\text{N}$ -Werte wiesen mit Ergebnissen zwischen 0,57‰ und 6,74‰ eine große Spannweite auf. Ozeanische *Doliolitta* sp.-Fänge nahmen eine Position in der zweiten trophischen Ebene ein, während alle Schelfarten den Ergebnissen nach sich in der ersten Ebene verteilten. Die absoluten (nicht-korrigierten) $\delta^{15}\text{N}$ -Werte waren deutlich höher und deuten auf Tiefwassernitrat als Stickstoffquelle für die Primärproduktion hin (Peterson und Fry, 1987; Koppelman und Weikert, 2000).

Kullman (2011) hatte ebenfalls deutliche Schwankungen in den $\delta^{15}\text{N}$ -Signalen der Thecosomata im selben Gebiet feststellen können, wobei sich die meisten Arten in der ersten trophischen Ebene einordnen ließen. Der Autor konnte jedoch deutliche saisonale Signale mit wesentlich niedrigeren Werten im September 2010 beobachten.

Äußere Einflüsse können die Messungen in allen Seegebieten auf unterschiedliche Weise beeinflussen. So wurden im östlichen Mittelmeer beim Mesozooplankton niedrigere $\delta^{15}\text{N}$ -Werte als erwartet festgestellt (Koppelman et al., 2003). Es wurde vermutet, dass atmosphärischer Stickstoff von diazotrophen Cyanobacteria als N-Quelle für die Primärproduktion fixiert wurde. Einen weiteren Faktor könnte im östlichen Mittelmeer ein Kreislaufsystem darstellen, in dem Ammonium-Ionen vom Pico- und Nanoplankton wiederverwertet werden.

Das Benguela-Auftriebsgebiet unterscheidet sich deutlich vom oligotrophen Ökosystem des östlichen Mittelmeeres, dennoch können Faktoren, wie atmosphärische und terrestrische Einträge die biochemischen Kreisläufe auch hier beeinflussen.

4.3 Methodenkritik

Anhand zur Verfügung stehender Illustrationen sowie Bestimmungsliteratur wurden nach einiger Einarbeitungszeit bei der taxonomischen Bestimmung der Thaliacea im Labor gute Ergebnisse erzielt. Auch die teils schwer unterscheidbaren Taxa, wie Blastozoid-Stadien von *Salpa fusiformis* und *Ritteriella retracta*, sowie die Doliolida-Gonozooide konnten anhand diverser Merkmale unterschieden werden.

Zooplanktonproben sind beim Fang und dem späteren (teilweise mehrfachen) Sortieren enormer mechanischer Belastung ausgesetzt. Aufgrund ihrer fragilen, halbgelatinösen

Zusammensetzung sind Thaliacea-Proben oft zerstört – so wurde in den vorliegenden Fängen nur eine einzelne Salpenkette aus vier Individuen vorgefunden. Auch Einzeltiere, vor allem kleinere Doliolida-Gonozooide, sind häufig zerrissen, so dass deren Bestimmung unmöglich ist. Eine Verbesserung können an gelatinöse Organismen speziell angepasste Apparaturen mit etwa abgestimmter Maschenweite erzielen. So würden großvolumige Sammelvorrichtungen z.B. mit Tauchbooten oder ferngesteuerten Tauchfahrzeugen, wie ROVs (Remote Operated Vehicles), bessere Ergebnisse mit sich bringen, wären jedoch mit weitaus höheren Kosten und enormen Zeitaufwand verbunden.

Anhand der Analyse stabiler Isotope konnte die Rolle der Thaliacea als Primärkonsumenten bestätigt werden, es wurden keine Ausreißer in höhere trophische Ebenen festgestellt. Da diese Analyseverfahren noch nicht überall durchgesetzt wurde, stehen dementsprechend wenige Referenzdaten zur Verfügung. Jede Spezies hat in unterschiedlichen Gebieten besondere Bedingungen, so dass ein pauschaler Vergleich zweier Werte nicht sinnvoll wäre. Die technischen Möglichkeiten werden in der Zukunft mit gleichzeitig sinkendem finanziellem Aufwand zunehmen, so dass diese Methode an Bedeutung gewinnen wird.

4.4 Fazit

In dieser Studie wurde die Verteilung der Thaliacea und ihre ökologische Rolle im Auftriebsgebiet vor Namibia untersucht. Der Großteil der Individuen hielt sich im oberen Epipelagial auf, sowohl die Artendiversität als auch die Bestände waren am Schelf am geringsten und stiegen mit wachsendem ozeanischem Charakter. Im Frühling 2010 wurde eine Salpenblüte von *Salpa fusiformis* beobachtet. Zwar waren die Proben zu unterschiedlichen Tageszeiten divers in der Zusammensetzung der Arten und in deren Abundanzen, ein intensives Migrationsverhalten konnte jedoch nicht festgestellt werden.

Die Ergebnisse der Analyse anhand stabiler Isotope hat die Primärkonsumentenrolle der Thaliacea im Ökosystem bestätigt.

Anhand hoher beobachteter Abundanzen der Thaliacea in dem Gebiet ist davon auszugehen, dass sie eine wichtige Rolle im Auftriebsgebiet vor Benguela spielen. Bei entsprechend flächenhaften Salpenblüten könnten Nahrungsnetze und Nährstoffkreisläufe entscheidend beeinflusst werden.

Weitere Erforschung dieser Gruppe in unterschiedlichen Seegebieten auf verschiedene Parameter hin wird in Zukunft viele offene Fragen klären können.

5. Danksagungen

Ich bedanke mich bei Prof. Dr. Christian Möllmann und Dr. Rolf Koppelman für die Betreuung meiner Bachelor-Arbeit.

Ich möchte mich bei Dr. Ulrich Struck für die Analyse der stabilen Isotope bedanken.

Vielen Dank an Silke Janßen, Björn Kullmann sowie Karolina Bohatá für ihre hilfreichen Tipps bei der Arbeit im Labor speziell zu Beginn meiner Untersuchung.

Besonderen Dank an Dr. Bettina Martin für Ihren Beistand im Sortierlabor und ein immer offenes Ohr für meine Fragen, sowie an Dr. Rolf Koppelman für die große Hilfe und seine Geduld während meiner Auswertung.

6. Referenzen

Allredge AL und Madin LP (1982) Pelagic tunicates: unique herbivores in the marine Plankton. *Bioscience* 32:655-663

Andersen V, Sardou J (1994) *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea): diel migration and vertical distribution as a function of colony size. *J Pla Res* 16:337-349

Angel MV (1989) Vertical profiles of pelagic communities in the vicinity of the Azores Front and their implications to deep ocean ecology. *Progress in Oceanography* 22:1-46

Baker AN (1971) *Pyrosoma spinosum* Herdman, a giant Tunicate new to New Zealand waters. *Records of Dominion Museum, Wellington*, 7:107-117

Barquero S, Cabal JA, Anadón R, Fernández E, Varela M und Bode A (1998) Ingestion rates of phytoplankton by copepod size fractions on a bloom associated with an off-shelf front off NW Spain. *J Pla Res* 20(5):957-972

Berner LD (1967) Thaliacea. *Calif coop ocean Fish Invest Atlas* 8:1-322

Berner LD und Reid JL Jr. (1961) On the response to changing temperature of the temperature-limited plankter *Doliolum denticulatum* Quoy and Gaimard 1835. *Limnology and Oceanography* 6:205-215

Boltovskoy D (1999) *South Atlantic Zooplankton, Volume 2*. Backhuys Publishers

Bone Q (1998) *The Biology of Pelagic Tunicates*. Oxford University Press

- Borgert A (1894) Die Thaliacea der Plankton-Expedition. C. Vertheilung der Doliolen. Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung 2:1-66
- Braconnot JC (1967) Sur la possibilité d'un cycle court de développement chez le Tunicier pélagique *Doliolum nationalis* Borgert 1893. Comptes Rendus Hebdomodaires des Séances de l'Académie des Sciences Paris 259:4361-4363
- Braconnot JC und Casanova J-P (1967) Sur le Tunicier pélagique *Doliolum nationalis* Borgert 1893 en Méditerranée Occidentale (Campagne du "Président-Théodore-Tissier", September-October 1958. Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes 31:393-401
- Braconnot JC (1970) Contribution à l'étude biologique et écologique des Tuniciers pélagiques Salpides et Doliolides. I. les stades larvaire, oozoïde, nourrice et gastrozoïde. Archives de Zoologie Expérimentale et Générale 112:5-31
- Braconnot JC (1971) Contribution à l'étude biologique et écologique des Tuniciers pélagiques Salpides et Doliolides. I. Hydrologie et écologie des Salpides. Vie Milieu 22:257-286
- Braconnot J-C, Etienne M, Moitie M (1990) Distribution du Tunicier *Salpa fusiformis* Cuvier à Villefranche: 18 années d'observations. Rapp Comm Int Mer Médit 32:225
- Brattström H (1972) On *Salpa fusiformis* Cuvier (Thaliacea) in Norwegian coastal and offshore waters. Sarsia 48:71-90
- Caron DA, Madin LP, Cole JJ (1989) Composition and degradation of salp fecal pellets: implications for vertical flux in oceanic environments. J Mar Res 47:828-850
- Casareto BE und Nemoto T (1986) Salps of the Southern Ocean (Australian Sector) during the 1983-84 summer, with special reference to the species *Salpa thompsoni* Foxton 1961. Proceedings of the 7th Symposium on Polar Biology. National Institute for Polar Biology 40:221-239
- Chamisso A (1819) De animalibus quibusdam e classe vermium Linnaeana in circumnavigatione Terrae. 18. 5-18. Fasc. 1. De Salpa: i-iv, 1-24, 1 pI. (Dümmler, Berolini)
- Cury P und Shannon L (2004) Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. Progress in Oceanography 60:223-243
- Cushing DH (1989) A difference in structure between ecosystems in strongly stratified waters and in those that are only weakly stratified. J Pla Res 11:1-13
- Deibel D (1982) Laboratory determined mortality, fecundity, and growth rates of *Thalia democratica* Forskal and *Dolioletta gegenbauri* Uljanin (Tunicata, Thaliacea). Journal of Plankton Research 4:189-201

Deibel D und Paffenhöfer G-A (1988) Cinematographic analysis of the feeding mechanism of the pelagic tunicate *Doliolum nationalis*. Bull Mar Sci 43:404–412.

Deibel D und Paffenhöfer G-A (2009) Predictability of patches of neritic salps and doliolids (Tunicata, Thaliacea). J Pla Res 31 (12):1571-1579

Drits AV, Arashkevich EG, Semenova TN (1992) *Pyrosoma atlanticum* (Tunicata, Thaliacea): grazing impact on phytoplankton standing stock and role in organic carbon flux. J Pla Res 14:799-809

Esnal GB und Daponte MC (1990) Stolon development and some aspects of musculature in the characterization of *Ihlea racovitzai* (van Beneden, 1913) and *Ihlea magalhanica* (Apstein, 1894) (Tunicata, Thaliacea). Polar Biology

Esnal GB, Daponte MC, Casareto BE, Castro RJ (1987) *Iasis zonaria* (Pallas, 1774) (Tunicata, Thaliacea) de las costas argentinas. Reproduccion y distribucion. Physis Secc A 45(109):69-77

Esnal GB, Eldan OM, Retamal AM (1998) New data on *Helicosalpa younti* Kashkina 1973 (Tunicata: Thaliacea), a very rare salpid species. Bull Mar Sci 62:73-79

Faase MA, Bayha KM (2006) The ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in coastal waters of the Netherlands: an unrecognized invasion? Aquat. Invasions 1:270–277

Fedele M (1921) Sulla nutrizione degli animali pelagici. I. Ricerche sui Doliolidae. Mem R Com Talass Ital 78

Fernex FE, Braconnot JC, Dallot S, Boisson M (1996) Is ammonification rate in marine sediment related to plankton composition and abundance? A time series study in Villefranche Bay (NW Mediterranean). Estuarine, Coastal, and Shelf Science 43:359-371

Fortier L, Le Fèvre J, Legendre L (1994) Export of biogenic carbon to fish and to the deep sea ocean: the role of large planktonic microphages. J Pla Res 16:809-839

Foxton P (1966) The distribution and life-history of *Salpa thompsoni* Foxton with observations on a related species *Salpa gerlachei* Foxton. Discovery Rep 34:1–116

Foxton P (1971) On *Ihlea magalhanica* (Apstein) (Tunicata, Salpidae) and *Ihlea racovitzai* (van Beneden). Discovery Rep 35:179-198

Fowler SW und Small LF (1972) Sinking rates of euphausiid faecal pellets. Limnol Oceanogr 17:293-296

Gibbons MJ (1996) Vertical distribution and feeding of *Thalia democratica* on the Agulhas Bank during February, 1994. J mar biol Ass UK 77:493-505

- Gibbons MJ (1997) An Introduction to the Zooplankton of the Benguela Current Region. University of Western Cape
- Graham WM, Pagès F, Hamner WM (2001) A physical context for gelatinous zooplankton aggregations: a review. *Hydrobiologia* 451:199–212
- Godeaux J (1961) L'oozoïde de *Doliolum nationalis* Borgert. *Bulletin de la Société Royale de Sciences de Liège* 30:5-10
- Godeaux J (1981) Étude au microscope électronique de l'endostyle des doliolidés (tuniciers cyclomyaires). *Ann Soc R Zool Belg* 11:151-162
- Goy J (1977) Migrations verticales du zooplankton. Résultats de campagnes à la mer, CNEXO, 13:71-73
- Hairston NG Jr, Hairston NG Sr (1993) Cause-effect relationships in energy flow trophic structure and interspecific interactions. *American Naturalist* 142:379-411
- Hamner WM, Madin LP, Alldredge AL, Gilmer RW und Hamner PP (1975) Underwater observations of gelatinous zooplankton, sampling problems, feeding biology, and behavior. *Limnology and Oceanography* 20:907-917
- Hansson HG (2006) Ctenophores of the Baltic and adjacent seas - the invader *Mnemiopsis* is here! *Aquat. Invasions* 1:295–298
- Harashima A, Kimoto T, Wakabayashi T, Toshiyasu T (2006) Verification of the silica deficiency hypothesis based on biogeochemical trends in the aquatic continuum of Lake Biwa - Yodo River - Seto Inland Sea, Japan. *Ambio* 35:36–42
- Harbison GR und Gilmer RW (1976) The feeding rates of the pelagic tunicate *Pegea confoederata* and two other salps. *Limnol Oceanogr* 21:517-528
- Harbison GR, McAlister VL, Gilmer RW (1986) The response of the salp *Pegea confoederata* to high levels of particulate material: starvation in the midst of plenty. *Limnol and Oceanogr* 31:371-382
- Heron AC (1972a) Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica* I. Individual growth rate and generation time. *Oecologia* 10:269-293
- Heron AC (1972b) Population ecology of a colonizing species: the pelagic tunicate *Thalia democratica* II. Population growth rate. *Oecologia* 10:294-312
- Heron AC und Benham EE (1984) Individual growth rates of salps in three populations. *Journal of Plankton Research* 6:811-828

- Heron AC und Benham EE (1985) Life history parameters as indicators of growth rate in three salp populations. *Journal of Plankton Research* 7:365-379
- Heymans JJ, Shannon LJ, Jarre A (2004) Changes in the northern Benguela ecosystem over three decades: 1970s, 1980s, and 1990s. *Ecological Modelling* 172:175-195
- Humphrey GF (1963) Seasonal variations in plankton pigments in waters off Sydney. *Aust J mar Freshwat Res* 14:24-36
- Huntley ME, Sykes PF, Martin V (1989) Biometry and trophodynamics of *Salpa thompsoni* Foxton (Tunicata, Thaliacea) near the Antarctic peninsula in Austral summer 1983-84. *Pol Biol.* 10:59-70
- Kashkina AA (1973) A contribution to the fauna of Salpidae (Tunicata) in the Indian Ocean. *Zool Zhurn* 52 (2):215-219' (in Russian with English summary).
- Kashkina AA (1986) Feeding of fishes on salps (Tunicata, Thaliacea). *Journal of Ichthyology* 26:57-64
- Kawaguchi S und Takahashi Y (1996) Antarctic krill (*Euphausia superb* Dana) eat salps. *Pol Biol* 16:479-481
- Kerfoot WC (1985) Adaptive value of vertical migration: comments on the predation hypothesis and some alternatives. *Contrib Mar Sci* 27:91-113
- Koppelman, R (1994) Distribution and composition of gelatinous detrital material from closing net hauls in the NE Atlantic. *Mar Biol* 118:755-759
- Koppelman R, Weikert H (2000) Transfer of organic matter in the deep Arabian Sea zooplankton community: insights from $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Deep Sea Research II* 47:2653-2672
- Koppelman R, Weikert H, Lahajnar N (2003) Vertical distribution of mesozooplankton and its $\delta^{15}\text{N}$ signature at a deep-sea site in the Levantine Sea (eastern Mediterranean) in April 1999. *J Geophys Res* 108(C9), 8118, doi:10.1029/2002JC001351, 2003
- Koppelman R, Böttger-Schnack R, Möbius J, Weikert H (2009) Trophic relationships of zooplankton in the eastern Mediterranean based on stable isotope measurements. *J. Plankton Res.* Vol. 31, 6:669-686
- Koppelman R (unveröffentlicht) Onshore-offshore distribution of Thecosomata (Gastropoda) off Namibia and their stable carbon and nitrogen isotopic composition
- Kullmann B (2011) Untersuchung zur Verteilung, ökologischen Rolle und trophischen Stellung der Thecosomata (Gastropoda: Opisthobranchia) auf einem Schnitt von der Küste in die offene See im Auftriebsgebiet vor Namibia. Universität Hamburg. Institut für Hydrologie und Fischereiwissenschaften

- Lancraft TM, Torres JJ, Hopkins TL (1989) Micronekton and macrozooplankton in the open waters near Antarctic ice edge zones (Ameriez, 1983 and 1988). *Pol Biol* 9:225-233
- Lavaniegos BE und Ohman MD (2003) Long-term changes in pelagic tunicates of the California Current. *Deep-Sea Research II* 50:2473-2498
- Lazarus BI und Dowler D (1979) Pelagic Tunicata off the west and south-west coasts of South Africa, 1964-1965. *Fishery Bulletin South Africa* 12:93-119
- Le Borgne R (1983) Note sur les proliférations de Thaliacés dans le Golfe de Guinée. *Océanographie Tropicale* 18:49-54
- Le Borgne R und Moll P (1986) Growth rates of the salp *Thalia democratica* in Tikehau atoll (Tuamotu isl.). *Océanographie Tropicale* 21:23-29
- Lynam CP, Gibbons MJ, Axelsen BE, Sparks CAJ, Coetzee J, Heywood BJ, Brierley AS (2006) Jellyfish overtake fish in a heavily fished ecosystem. *Curr Biol* 16:492–493
- Madin LP und Purcell JE (1992) Feeding, metabolism, and growth of *Cyclosalpa bakeri* in the subarctic Pacific. *Limnology and Oceanography* 37:1236-1251
- Madin LP, Kremer P, Hacker S (1996) Distribution and vertical migration of salps (Tunicata, Thaliacea) near Bermuda. Oxford University Press
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochemica et Cosmochimica Acta* 48: 1135-1140
- Neumann G (1906) *Doliolum*. *Wissenschaftliche Ergebnisse deutscher Tiefsee-Expeditionen 1898-1899*, 12, 97-243, pi. 11-24.
- Neumann G (1913) Pyrosomen und Doliolida der deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. *Deutsche Südpolar-Expedition*, 14, Zool. VI, 34 p., 3 pi.
- Nielsen O (2009)
<http://my.opera.com/nielsol/blog/2009/03/27/hydrogen-sulphide-eruptions-off-the-coast-of-namibia>
- O'Reilly CM, Hecky RE, Cohen AS, Plisnier P-D (2002) Interpreting stable isotopes in food webs: recognizing the role of time averaging at different trophic levels. *Limnology and Oceanography* 47:306-309
- Paffenhöfer G-A, Gibson DM (1999) Determination of generation time and asexual fecundity of Doliolids (Tunicata, Thaliacea) *J Pla Res* 21:1183-1189
- Paffenhöfer G-A, Lee TN (1987) Development and persistence of patches of thaliacea. *South African Journal of Marine Sciences* 5:305-318

- Paffenhöfer G-A, Wester BT, Nicholas WD (1984) Zooplankton abundance in relation to state and type of intrusions onto the southeastern United States shelf during summer. *J Mar Res* 42:995-1017
- Paffenhöfer G-A, Sherman BK, Lee TN (1987) Summer upwelling on the southeastern continental shelf of the USA during 1981. Abundance, distribution and patch formation of zooplankton. *Prog Oceanogr* 19:403-436
- Paine RT (1998) Food webs: road maps of interactions or grist for theoretical development? *Ecology* 69:148-1654
- Parsons TR und Lalli CM (2002) Jellyfish population explosions: revisiting a hypothesis of possible causes. *Mer.* 40:111–121
- Pauly D, Christensen V (1995) Primary production required to sustain global fisheries. *Nature* 374:255-257
- Peterson BJ und Fry B (1987) Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:293–320.
- Pielou EC (1966) Species diversity and pattern diversity in the study of ecological succession. *J Theor Biol* 10:370-383
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and Assumption. *Ecology* Vol. 83, 3:703-718
- Purcell JE, Uye S, Lo W-T (2007) Anthropogenic causes of jellyfish blooms and their direct consequences for humans: a review. *Marine Ecology Progress Series* 350:153-174
- Richardson AJ, Bakun A, Hays GC, Gibbons MJ (2009) The jellyfish joyride: causes, consequences and management responses to a more gelatinous future. *Trends Ecol Evol* 24:312–322
- Shannon CE, Weaver W (1949) *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press
- Simpson EH (1949) Measurement of diversity. *Nature* 163:688
- Silver MW (1975) The habitat of *Salpa fusiformis* in the California Current as defined by indicator assemblages. *Limnology and Oceanography* 20:230-237
- Small LF, Fowler SW, Unlu Y (1979) Sinking rates of natural copepod faecal pellets. *Mar Biol* 51:233-241
- Sommer U, Stibor H, Katechakis A, Sommer F, Hansen T (2002) Pelagic food web configurations at different levels of nutrient richness and their implications for the ratio fish production: primary production. *Hydrobiol.* 484:11–20

Sullivan BK, Van Keuren D, Claucy M (2001) Timing and size of blooms of the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* in relation to temperature in Narragansett Bay, RI. *Hydrobiologia* 451:113–120

Thompson H (1942) Pelagic tunicates in the plankton of southeastern Australian waters, and their place in oceanographical studies. *Bull Coun Scien ind Res Melb* 153:1-56

Weikert H, Godeaux J (2008) Thaliacean distribution and abundance in the northern part of the Levantine Sea (Crete and Cyprus) during the eastern Mediterranean climatic transient, and a comparison with the western Mediterranean basin. *Helgol Mar Res* 62:377-387

Wiebe PH, Madin LP, Haury LR, Harbison GR, Philbin LM (1979) Diel vertical migration by *Salpa aspera* and its potential for large-scale particulate organic matter transport to the deep-sea. *Mar Biol* 53:249-255

Wiebe PH, Morton AW, Bradley AM, Backus RH, Craddock JE, Barber V, Cowles TJ und Flierl GR (1985) New development in the MOCNESS, an apparatus for sampling zooplankton and micronekton. *Mar Biol* 87:313-323

Yount JL (1954) The taxonomy of the Salpidae (Tunicata) of the Central Pacific Ocean. *Pac Sci* 8 (3):276-330.

National Oceanic and Atmospheric Administration

<http://oceanexplorer.noaa.gov/explorations/02quest/background/upwelling/upwelling.html>