

**Horizontale und vertikale Verteilung der Copepoden nach  
den Ergebnissen der deutschen Tiefsee-Expedition.**

Von

Prof. Adolf Steuer (Innsbruck).

Mit 5 Figuren im Text.

Sonderabdruck aus  
**Internationale Revue**  
der gesamten Hydrobiologie  
□□□ und Hydrographie □□□

Herausgeber: BJÖRN HELLAND-HANSEN (Bergen),  
W. A. HERDMAN (Liverpool), G. KARSTEN (Halle),  
CHARLES A. KOFOID (Berkeley), ALFRED MERZ  
Berlin) (ALBRECHT PENCK (Berlin), E. M. WEDDER  
BURN (Edinburgh), C. WESENBERG-LUND (Hilleröd),  
FRIEDR. ZSCHOKKE (Basel)

und R. WOLTERECK (Leipzig-Gautzsch), Redakteur

Verlag von Dr. Werner Klinkhardt, Leipzig

1915



# Horizontale und vertikale Verteilung der Copepoden nach den Ergebnissen der deutschen Tiefsee- Expedition.

Von

Prof. Adolf Steuer (Innsbruck).

Mit 5 Figuren im Text.

Nach den Ergebnissen der Plankton-Expedition unterscheidet Dahl<sup>1)</sup> hinsichtlich der horizontalen Verbreitung der Copepoden im nordatlantischen Ozean folgende Gebiete: 1. das arktische, 2. das gemäßigte (wir können es auch „nördliches Übergangsgebiet“ nennen), 3. das subtropische (dessen Zentrum die Sargasso-See darstellt), endlich 4. Das tropische Gebiet. Die Vermutung Dahls, „südlich von den äquatorialen Strömungen wird sich eine ähnliche Abstufung bis zum Südpol hin ergeben,“ hat sich als richtig erwiesen. So lösen z. B. von der Warmwassergattung *Copilia*, deren Verbreitungsgebiet vom 40.<sup>o</sup> N. B. bis zum 40.<sup>o</sup> S. B. reicht, folgende Arten einander ab. Im 3. oder subtropischen Gebiet des nördlichen atlantischen Ozeans lebt *C. mediterranea*; ihr folgt im 4. oder tropischen Gebiet *C. mirabilis*, die auf der Südhemisphäre im Atlantischen und Indischen Ozean abermals von *C. mediterranea* abgelöst wird. Hier hat sich aber von dieser Art eine weitere Art abgespalten, *C. hendorffi*, die etwa zwischen 30<sup>o</sup> und 40<sup>o</sup> S. B. lebt. Wir sehen an diesem Beispiel, dass „auf der Südhemisphäre im Allgemeinen eine stärkere Formbildung stattgefunden hat als im Norden“. (Lohmann<sup>2)</sup>). Das trifft indessen bezeichnender Weise nur für die echten Hochseeformen zu. Wesent-

<sup>1)</sup> Über die horiz. u. vertikal. Verbrtg. d. Copep. im Ozean. In: Verh. d. zool. Ges. 1894.

<sup>2)</sup> Die Appendicularien d. Valdivia-Exp. Ebenda 1914.



lich anders verhält sich z. B. nach den (noch nicht veröffentlichten) Untersuchungen unserer Schülerin L. Gianferrari das in der Hauptsache neritische Genus *Acartia*, das in das atlantische und indopazifische Warmwassergebiet überhaupt nur zwei Hochseevertreter, *A. danae* und *negligens*, entsendet. Die nordatlantischen Arten *A. longiremis* (wahrscheinlich zirkumpolar) und *clausi* scheinen der Südhemisphäre zu fehlen und im Südatlantik auch durch keine vikariierenden Arten ersetzt zu werden. Das mag so zu erklären sein, daß für das hauptsächlich neritische Genus „nur auf der kustenreichen Nordhalbkugel Gelegenheit zu reicher Artenbildung vorhanden war.“ Die Exemplare der *A. clausi* aus der Golfstromtrift und aus dem Kanarenstrom lassen sich nach ihrer Größe genau von einander scheiden und zwar sind die ersteren ausnahmslos größer. Ferner sind von den beiden Hochseearten des atlantischen und indischen Warmwassergebietes, *A. danae* und *negligens*, im allgemeinen die atlantischen größer als die indischen. Ein Vergleich der Größenkurve dieser Arten mit der Dichtekurve des Oberflächenwassers zeigt, daß die Tiere auf Herabsetzung der Dichte des Wassers mit einer Verminderung ihres Körpervolumens antworten. Besonders deutlich waren die Größenunterschiede dort, wo die Dichtekurve einen „Sprung“ macht. Die von Schott<sup>1)</sup> geforderte genaue Prüfung „eines solchen Zusammenhanges zwischen biologischen und ozeanographischen Faktoren“ ist damit meines Wissens zum ersten Male an einem marinen Zooplankton mit Erfolg versucht worden. Wir werden künftighin jedenfalls genauer auf solche Beziehungen zu achten haben.

Man hatte früher ziemlich allgemein der Ansicht gehuldigt, daß ein mehrminder artlich einheitliches Plankton das atlantische und indopazifische Tropenmeer bewohne. Nun mehren sich aber die „tiergeographisch sehr merkwürdigen“ Fälle bedenklich, „daß ein Planktonorganismus auf das indopazifische Gebiet beschränkt ist, dem atlantischen dagegen fehlt“ (Lohmann) und umgekehrt. So dürfte z. B. unter den Akartien das Subgenus *Paracartia* ausschließlich atlantisch, das Subgenus *Odontacartia* Steuer<sup>2)</sup> größtenteils indopazifisch sein. Merkwürdiger Weise sind die vier Arten des Subgenus *Paracartia* bisher ausschließlich am Ostrand des atlantischen Ozeans (Norweg. Westküste, Mittelmeer und Schwarzes Meer, Golf v. Guinea,

<sup>1)</sup> Ozeanographie u. marit. Meteorologie. In: Wissenschaftl. Ergeb. d. d. Tiefsee-Exp., Bd. 1. 1902.

<sup>2)</sup> Steuer, Ad., Revision d. Gattung *Acartia* Dana. In: Zool. Anz., Bd. 45, 1915.



Deutsch S. W. Afrika) gefunden worden. Es macht den Eindruck, als wäre die atlantische Copepodenfauna denn doch nicht unmerklich von der indopazifischen verschieden, wenngleich die substituierenden Formen bisweilen nur als Abarten sich klassifizieren lassen wie z. B. bei *Rhincalanus cornutus* (nach den noch nicht veröffentlichten Untersuchungen unseres Schülers P. H. Schmaus). Das würde dafür sprechen, daß die Faunentrennung in einer geologisch nicht-allzu fernen Zeit stattgefunden hat. (Einbruch des arktischen Wassers aus dem Polarmeer nach Lohmann.)

Sehr merkwürdige Resultate ergab die Auszählung der mit dem Planktonnetz ausgeführten Oberflächenfänge (meist 0—200 m). Leider stellte sich dabei heraus, daß mir sicher nicht das ganze gesammelte Material zugekommen war, und ich würde die Ergebnisse für zweifelhaft ansehen, wenn sie nicht mit den inzwischen von Lohmann an den Appendikularien derselben Expedition gewonnenen so auffallend übereinstimmen würden. Darnach ist „das stark erwärmte Wasser der äquatorialen Tropen sowohl im Warmwassergebiet des Atlantischen wie des Indischen Ozeans“ mit Appendikularien und Copepoden am dichtesten besiedelt und von beiden Tiergruppen der Indische Ozean „erheblich reicher bevölkert als der Atlantische“. Meine Zählungen ergaben ferner für den westlichen Teil des Indischen Ozeans größere Werte als für den östlichen (Fig. 1).

Die größte Menge von Appendikularien wurde an der Somaliküste<sup>1)</sup> gefangen und eben dort fand ich das Copepoden-Maximum; hier erreichten u. a. die Gattungen *Corycaeus* und *Microsetella* maximale Volksstärke. Die kleinsten Zahlen wurden in der südatlantischen und indischen Stromstille gefunden; diese gleichen somit in ihrer Planktonarmut der nordatlantischen Halostase, die sich nach den Ergebnissen der Plankton-Expedition durch „außerordentlich gleichmäßig geringe Volumenmengen“ auszeichnet. Wenn wir zunächst von der vorübergehenden Anreicherung im südafrikanischen Mischgebiet absehen, ist auch in der Westwindtrift, die von der „Valdivia“ zweimal durchsegelt wurde, der Copepodenreichtum noch unbedeutend. Um so höhere Zahlen waren in der Antarktis zu erwarten. Hier blieben indessen die Werte hinter denen aus dem atlantischen Warmwassergebiet weit zurück. Dasselbe Verhalten zeigten die Appendi-

<sup>1)</sup> Lohmann nennt die St. 250. Laut Stationsverzeichnis ist dort nicht mit Schwebenetzen gefischt worden und ich besitze auch von dieser Station kein Material. Das Copepoden-Maximum fand ich vielmehr auf St. 259.



cularien. Das hängt nach Lohmann „sicher mit der Jahreszeit zusammen, in welcher die „Valdivia“ diese Gebiete besuchte. Denn nach Vanhöffens Beobachtungen an der Winterstation des „Gauß“ ist gerade in den Monaten Dezember und Januar die Menge des Plank-

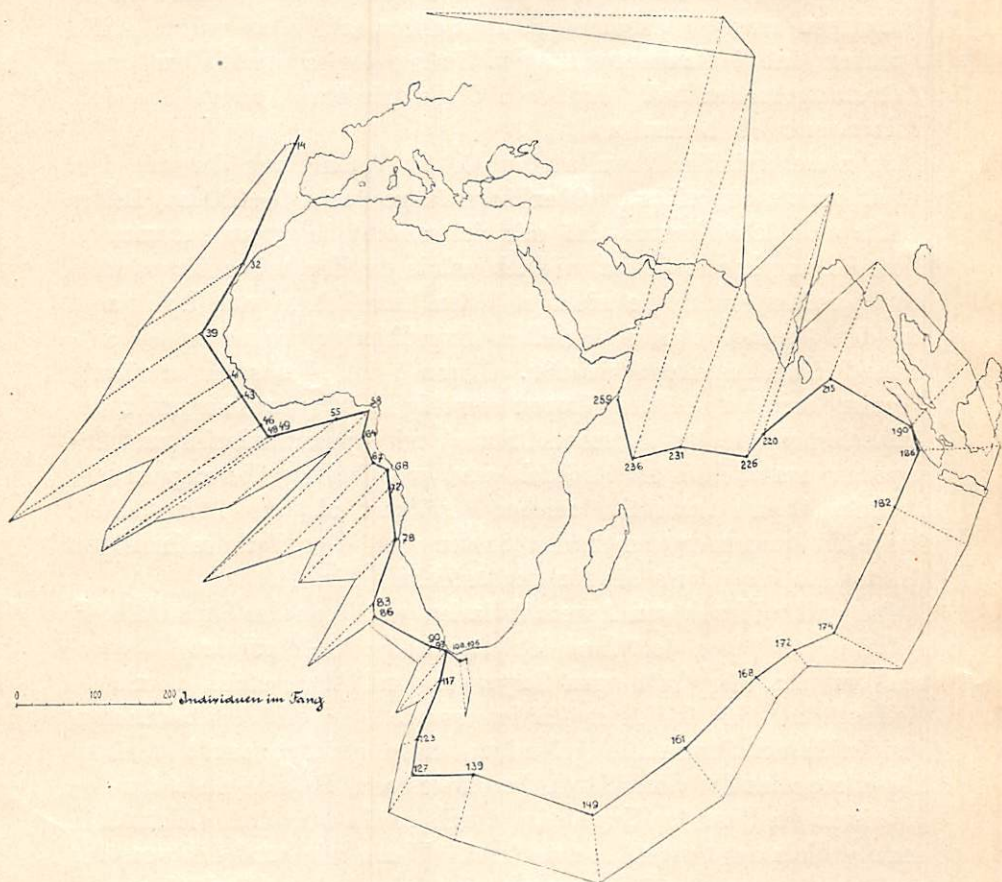


Fig. 1. Quantitative Verteilung der Copepoden an der Meeresoberfläche (0—200 m) nach den Ergebnissen der Deutschen Tiefsee-Expedition.

tons am niedrigsten.“ In Wolfendens<sup>1)</sup> Bearbeitung der „Gauß“-Copepoden finden sich tatsächlich in dieser Zeit mehrfach niedrige Zahlen für einzelne Genera verzeichnet. Unsere Kurve lehrt ferner, daß einerseits im südlichen Polarmeer, andererseits im (östlichen) In-

<sup>1)</sup> Die Marinen Copepoden II. In: Deutsche Südpolar-Expedition Bd. 12. 1911.



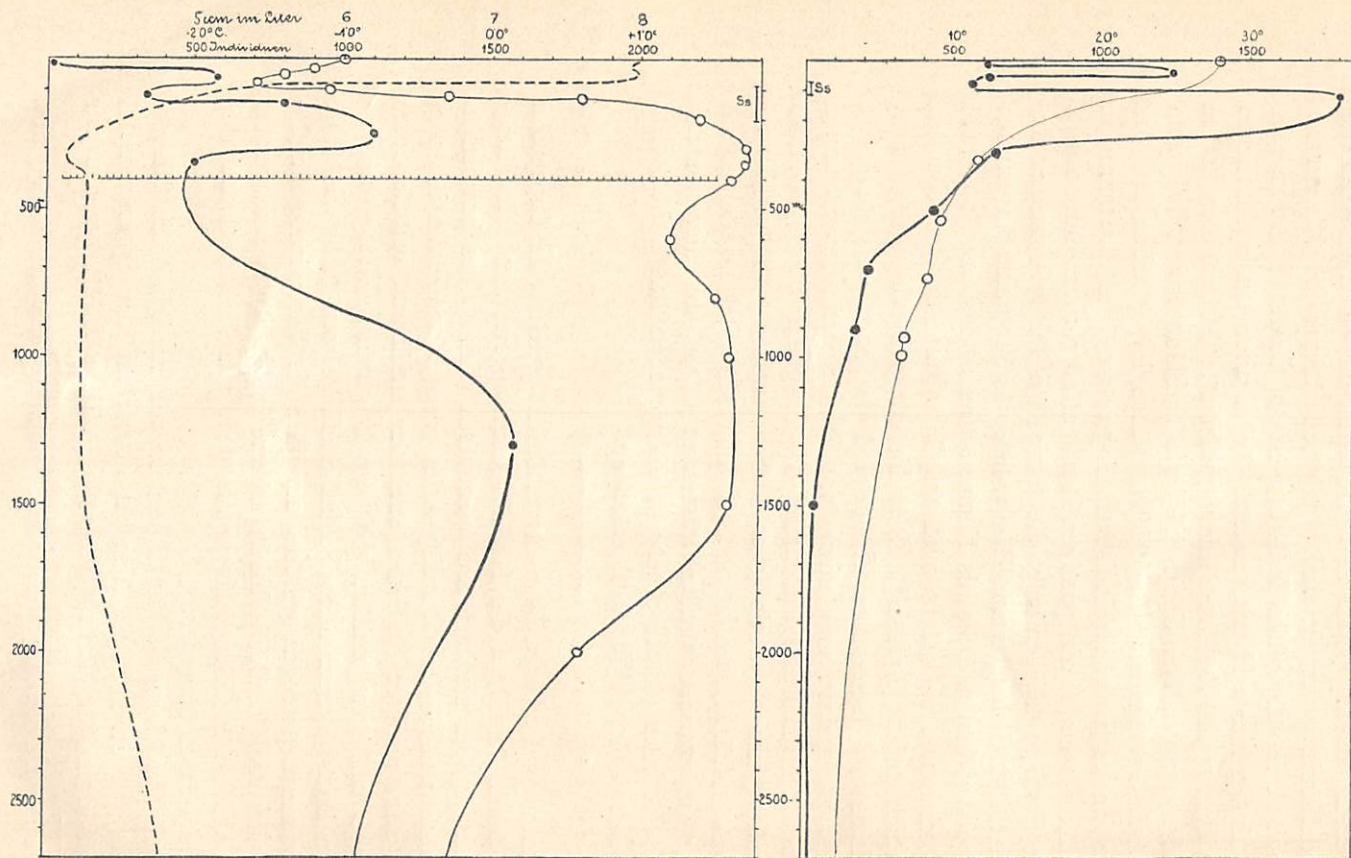
dischen Ozean die Copepoden in den oberflächlichen Meeresschichten äußerst gleichmäßig verteilt sind. Im gleichmäßig kalten Wasser der Antarktis und im tropischen Indischen Ozean, dessen Wassermassen zwar beständig hin- und herwandern, wobei aber „im wesentlichen dasselbe Wasser im Monsun-Gebiet verbleibt“, hier wie dort ist zu bedeutenden quantitativen Unterschieden in der Planktonverteilung kein äußerer Anlaß vorhanden. Die reichen Fänge im östlichen Teil des Indischen Ozeans liegen im Indischen Gegenstrom, das Maximum an der Somaliküste würde auf passiven Landeinfluß zurückzuführen sein. Merkwürdige Sprünge dagegen zeigt die Kurve bei der Ausreise der Expedition im Atlantischen Ozean. Hier wurde das Maximum im warmen Guineastrom gefunden, „der als Kompensationsstrom aus Nord- und Südäquatorialstrom besonders reich an Organismen in den obersten Wasserschichten ist“ (Apstein<sup>1</sup>). Dasselbe gilt, wie wir eben gesehen, für den Indischen Gegenstrom. Ärmer sind die Fänge aus dem Gebiet des kalten Benguelastromes, sowie von den küstennahen Stationen 58, 68 und 78. Daß der Außenrand des Benguela (St. 86) sich als copepodenarm erwies, wurde schon früher erwähnt. Die verhältnismäßig reichen Fänge von St. 93, 106 und 108 sind zweifellos auf Rechnung des warmen Agulhasstromes zu setzen, der hier am Cap vorbeifließt. Unter den hier gefischten Copepoden finden sich denn auch typisch indische Warmwasserformen.

Die nun folgenden Daten über die vertikale Verteilung der Copepoden wurden durch Auszählen der Schließnetzfüge gewonnen, eine langwierige Arbeit, der ich mich auf besonderen Wunsch des inzwischen leider verstorbenen Leiters der Expedition gerne unterzog. Da indessen nur von allzu wenigen Stationen auch nur annähernd vollständigere Serienfüge vorliegen, mußten bei der Zusammenstellung der gewonnenen Daten ausnahmslos Schließnetzfüge von mehr als einer Station zusammengezogen werden, um über die Verbreitung der Copepoden von der Oberfläche bis in größere Tiefen etwas aussagen zu können, und die Schließnetzfüge aus dem atlantischen Ozean vorläufig ausgeschaltet werden.

Im südlichen Eismeer (Fig. 2) sehen wir zunächst die Meeresoberfläche bei etwa 80 m Tiefe (also oberhalb der Sprungschicht) auffallend dünn bevölkert, wesentlich höhere Zahlen treffen wir

<sup>1</sup> Salpen der d. Tiefsee-Exp. In: Wissenschaftl. Erg. d. d. Tiefsee-Exp. 1906.





Vertikale Verteilung der Copepoden

im Südtlichen Ozean

- kombiniert aus den Schließnetzfangen St. 142, 143, 145, 147, 151, 152.
- Temperatur; St. 149, 152, 153.
- Sauerstoff; St. 149, 152, 153.
- Untere Grenze des Auftauchens der Eisberge

im Indischen Ozean

- kombiniert aus den Schließnetzfangen St. 229, 239.
- Temperatur; St. 229.
- ISs Sprungschicht.

Fig. 2.



erst bei etwa 350 m, wo der Sauerstoffgehalt des Wassers sein Minimum erreicht. Bei 400 m, an der durchschnittlichen unteren Grenze des Eintauchens der Eisberge von Durchschnittshöhe, sinkt die Copepodenzahl, um erst zwischen 1000 und 1500 m das absolute Maximum zu erreichen, Schon Chun<sup>1)</sup> sagt in seinem Reisebericht, daß hier „die Zahl flottierender Organismen bei etwa 2000 m eine ziemlich beträchtliche ist, dann aber nach dem Grunde zu rasch abnimmt“. Wie die Kurve ferner zeigt, wurden größere Copepodenmengen vorzüglich im wärmeren Wasser gefunden. Daß zur Zeit, als die „Valdivia“ im südlichen Eismeer weilte, die Oberflächenschichte (0—200 m) copepodenarm war, geht schon aus Fig. 1 hervor. Dieselbe Erscheinung begegnet uns somit hier wieder bei der Betrachtung der Vertikalverbreitung der Copepoden. Um so auffallender ist das Tiefenmaximum, für das größtenteils kleine Formen (*Oncaea*), daneben aber auch größere Heterorhabdiden, Lucicutien und Metridien verantwortlich gemacht werden müssen. Dieses warme Wasser mit seinem reichen Tierleben ist „zum Ersatz des äquatorialwärts strömenden polaren Bodenwassers in das Eismeer“ vom Norden zugeflossen. In ihm fand daher Lohmann auch Warmwasser-Copelaten, während im darüber gelagerten kalten Wasser nur antarktische Arten anzutreffen waren. Dieses Tiefenmaximum ließ sich noch im westlichen Teile der Westwindtrift (St. 120, 121, 123) nachweisen, wo es allerdings von warmem, viel copepodenreicherem Oberflächenwasser überlagert wurde, das offenbar vom Agulhasstrom stammte, sowie im östlichen Teile der Indischen Stromstille. Nur ist hier das Tiefenmaximum bedeutend schwächer entwickelt, während dafür die Oberflächenschichten von 100—250 m etwas dichter bevölkert erscheinen. Im Allgemeinen macht sich aber die Individuenarmut der Halostase, auf die wir schon bei Besprechung der Oberflächenfänge hinwiesen (Fig. 1), auch in größeren Tiefen bemerkbar. Erst im tropischen Indischen Ozean (St. 229, 239) herrscht im Reiche der „Schattenflora“ üppigstes Copepodenleben, das nur an ihrer oberen Grenze, wieder in der Zone der Sprungschichte, stark zurückgeht. Nach der Tiefe zu nimmt die Copepodenmenge beständig ab.

Von der Antarktis nordwärts bis zu den Halostasen der Südhemisphäre machen in den oberflächlichen Meeresschichten bis gegen 200 m

<sup>1)</sup> Die Deutsche Tiefsee-Exp. 1898/1899. In: Zeitschr. Ges. f. Erdkunde, Berlin, Bd. 34, 1899.



Tiefe Jugendformen, Nauplien und Copepoditstadien, ungefähr die Hälfte der gefangenen Individuen aus, in größeren Tiefen herrschen geschlechtsreife Tiere vor, die zudem noch durch Größe sich auszeichnen, während die Charakterformen der Oberflächenschicht im Durchschnitt viel kleiner sind (*Oithona*). Auf Grund der Schließnetzfüge lassen sich nur über die Tiefenausbreitung solcher Oberflächenformen sichere Angaben machen. So erreichen z. B. die Gattungen *Corycaeus* (Fig. 3), *Sapphirina* und *Copilia* schon bei etwa 50 m das Maximum. Am tiefsten steigt *Copilia* hinab, von der zwei

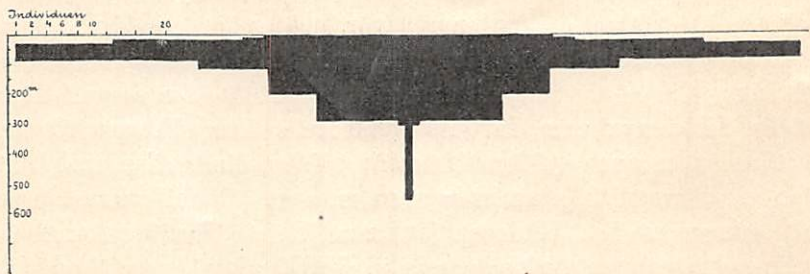


Fig. 3. Vertikale Verteilung der Gattung *Corycaeus*.

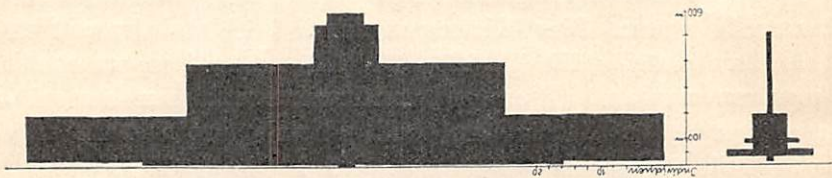


Fig. 4. Vertikale Verteilung der Gattung *Microsetella*,  
im südl. Eismeer, im tropischen Indischen Ozean.

Exemplare der großen *C. hendorffi* bei St. 170 noch in einem Fang aus 1000—1700 m gefunden wurden. Typische Oberflächenplanktonen sind ferner die Gattungen *Macrosetella* und *Microsetella* (Fig. 4).

Die beiden Diagramme über die letztere zeigen, um wievielfach die Vertreter dieser Gattung im Indischen Ozean zahlreicher angetroffen wurden als im südlichen Eismeer. Erst bei etwa 300 m erreicht die Gattung *Pleuromamma* (Fig. 5) im Indischen Ozean ihr Maximum, die letzten Individuen wurden unterhalb 1000 m gefischt. Nur im südafrikanischen Mischgebiet fanden sich erhebliche Mengen in noch größeren Tiefen. Dasselbe gilt von *Rhincalanus*. Den tieferen Meeresschichten endlich gehören u. a. an die Gattung *Gaetanus*, die zwischen



200 und 2000 m gefischt wurde und schon von Dahl als Charakterform dieser Mittelregion erkannt wurde, ferner *Phyllopus* (300—1500 m). Als Vertreter der eigentlichen Tiefseecopepoden mag schließlich *Mesogaidius* (von 1000—2000 m) namhaft gemacht werden. Leider sind die echten Tiefsee-Copepoden so schütter im Wasser verteilt, daß im besten Falle

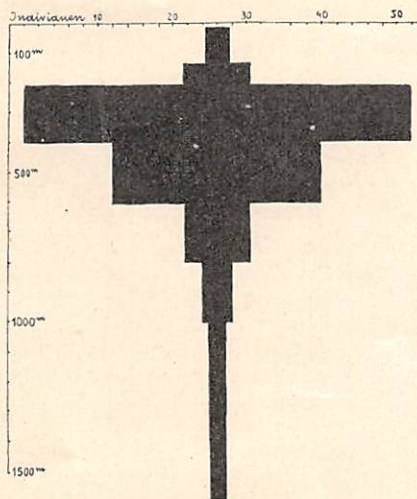


Fig. 5. Vertikale Verteilung der Gattung *Pleuromamma* im Indischen Ozean.

von einem Schließnetzzug nur 1—4 Exemplare emporgebracht wurden und sich daher über die Region maximaler Anhäufung nichts aussagen läßt. Für den Fang dieser spärlich vorkommenden, vielfach großen Tiefseeformen waren die verwendeten Schließnetze offenbar schon viel zu klein. Hier wird künftig die Horizontalfischerei nach der Hjortschen Methode ergänzend eingreifen müssen.