

**Zur Verbreitung und Respiration  
ökologisch wichtiger Bodentiere in den  
Gewässern um Svalbard (Arktis)**

**On the distribution and oxygen  
consumption of ecologically important  
benthic animals in the waters around  
Svalbard (Arctic)**

---

**Michael K. Schmid**

**Michael K. Schmid**

Institut für Polarökologie  
Christian-Albrechts-Universität zu Kiel  
Wischhofstr. 1-3, Gebäude 12  
D-24148 Kiel

Druckfassung einer Dissertation, die der Mathematisch-  
Naturwissenschaftlichen Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel  
vorgelegt wurde.  
Printed version of a Ph.D. thesis submitted to the Faculty of Mathematics and  
Natural Sciences of the University of Kiel.

---

## Inhaltsverzeichnis

|   | Seite |
|---|-------|
| Summary .....   | 1     |
| 1. Einleitung .....   | 3     |
| 2. Untersuchungsgebiet, Material und Methoden .....   | 7     |
| 2.1. Untersuchungsgebiet .....  | 7     |
| 2.2. Probennahme .....  | 8     |
| 2.3. Untersuchte Arten .....  | 11    |
| 2.4. Gemeinschaftsanalyse .....   | 15    |
| 2.5. Biomassebestimmung .....   | 17    |
| 2.6. Hälterung .....  | 18    |
| 2.7. Sauerstoffverbrauchsmessung .....  | 19    |
| 2.7.1. "Intermittent-Flow"-Respirationsmessanlage .....   | 20    |
| 2.7.2. Couloximetrie .....  | 23    |
| 2.8. Abschätzung der Produktivität der Arten .....  | 26    |
| 3. Ergebnisse .....   | 27    |
| 3.1. Verbreitungsmuster .....   | 27    |
| 3.2. Untersuchungen ausgewählter makrobenthischer Arten .....   | 34    |
| 3.2.1. Bivalvia .....   | 35    |
| 3.2.2. Polychaeta .....   | 40    |
| 3.2.3. Crustacea .....  | 41    |
| 3.2.4. Echinodermata .....  | 50    |
| 3.3. Synopse der Respirationsmessungen .....  | 58    |
| 3.4. Abschätzung der relativen Anteile der Arten an der Gemeinschaftsrespiration<br>und -produktion ..... | 61    |
| 4. Diskussion .....   | 65    |
| 4.1. Zur Verbreitung wichtiger Arten des Makrozoobenthos .....  | 65    |
| 4.2. Zur Respiration wichtiger Arten des Makrozoobenthos .....  | 65    |
| 4.3. Respiration, Produktion und Konsumption der epibenthischen Populationen ..                           | 76    |
| 5. Zusammenfassung .....  | 85    |
| 6. Literatur .....  | 87    |
| Danksagung .....  |       |



## Summary

In this work I compare the respiration and distribution of ecologically important epibenthic macrofauna species of the waters around Svalbard. An attempt is made to determine the ecological importance of specific species, taxa and consumer types as producers and consumers by combining relevant respiration rates and abundance data.

During a European Science Foundation funded international project (EPOS II; European Polarstern Study), benthic probes were taken from the waters around Svalbard in the summer of 1991. The research ship "Polarstern" made it possible to sample 19 stations in water between 150m and 2000m depth, both on the ice-free shelf of the Barents Sea around South Svalbard and in the permanently ice covered shelf area in the North and Northeastcoast of the Archipelago.

Samples were taken with an Agassiz-Trawl (AGT) which captured large numbers of animals in a state fit for respirometry experiments. In addition the AGT could be used to estimate the density of the epibenthos. The following 14 important species were used for the community analysis of the epibenthic fauna around Spitzbergen:

*Brada inhabilis*, *Chlamys islandica*, *Clinocardium ciliatum*, *Anonyx nugax*, *Ampelisca eschrichtii*, *Stegocephalus inflatus*, *Saduria entomon*, *Pandalus borealis*, *Sabinea septemcarinata*, *Sclerocrangon ferox*, *Ctenodiscus crispatus*, *Ophiura sarsi*, *Ophiocten sericeum*, *Ophiacantha bidentata*.

These animals belong to the different consumer types and are easy to maintain in captivity.

For the respirometry studies living organisms in the catch were transferred to aquaria and kept in a cool container. Following the expedition the container was transported to Kiel and the animals transferred to a specially equipped cool room in the Institut für Meereskunde.

The measurement of oxygen consumption was carried out using two different methods using standardized conditions of low temperature (0° C) and high oxygen concentrations (>90%). One measurement system utilized the intermittent-flow principle which allows determination of oxygen consumption of larger animals over longer periods without overly influencing them. Habituation and stress could be identified using this system and appropriately eliminated in oxygen consumption calculations. With the second, coulometric measurement system it is possible to resolve minute changes in oxygen concentration. As such, this method is particularly good for small, or metabolically inactive animals with reduced oxygen consumption.

The community analysis of species showed that there appeared to be four delineated station groups according to the abundances of the chosen species. The distribution of species occurs

principally along depth gradients although there is an apparent latitudinal aspect. The fauna around Spitzbergen is dominated in all stations by brittle stars of the genera *Ophiacantha*, *Ophiura* and *Ophiocten*, which may be caught in very high densities (10.000 Ind/1000m<sup>2</sup>). Crustaceans, particularly *Sabinea septemcarinata*, *Anonyx nugax* and *Stegocephalus inflatus* were also locally important, although less so than brittle stars.

Examination of the importance of consumer types at the stations showed that suspension feeders particularly dominated shallow stations in waters up to 300m deep. However, these consumer types were also present in large numbers at deeper stations. Substrate feeder became more important with increasing water depth and with higher latitudes. Species richness of predators was low at all stations while scavengers were locally important at the deepest site (2000m).

The calculated respiration rates of the epibenthic macro-organisms were, in almost all cases, substantially lower than values given for the same species or genera in the literature. For example, the mean oxygen consumption of a starfish was 0.007 mg O<sub>2</sub>g<sup>-1</sup> wet mass, that for a shrimp 0.06mg O<sub>2</sub>g<sup>-1</sup>. A number of reasons may account for this. The measurement system used allows calculation of O<sub>2</sub>- consumption under relatively pleasant and stress-free conditions. In addition, the long acclimation period may allow animals to adopt appropriately to measurement conditions.

Estimation of the respiration of the populations were determined from individual oxygen consumption values and abundance figures of the AGT catch. Allometric relationships were used to determine production and consumption figures for species. It was determined that brittle stars accounted for little of the overall population respiration, contrary to that expected from their abundance figures. Crustaceans accounted for more of the overall population respiration. Brittle stars accounted for up to 95% of all individuals sampled in the study area however crustaceans accounted for over 50% of the total respiration, production and consumption in eleven of 19 stations. This assumes that the AGT samples brittle stars and crustaceans in an unbiased manner.

---

## 1. Einleitung

Die quantitative Beschreibung des Energieflusses und Stoffumsatzes benthischer Gemeinschaften war das Ziel vieler in jüngerer Vergangenheit durchgeführter Untersuchungen in verschiedenen marinen Habitaten ( HARGRAVE und PHILLIPS 1986, GREBMEIER und BARRY 1991, GRANT *et al.* 1991, FICHEZ 1991). Diese Abschätzungen der Sauerstoffaufnahme von Sedimentkernen wurde mit Inkubationstechniken durchgeführt, die aus methodischen Gründen die epibenthische Makrofauna von vornherein ausklammern. Es gibt Indizien, daß diese Tiere in einigen benthischen Lebensräumen, gerade auch in der Arktis, aufgrund ihrer hohen Abundanzen und Biomassen auch im Energiefluß eine bedeutende Rolle spielen können (GREBMEIER *et al.* 1989, GRANT *et al.* 1991). In der vorliegenden Untersuchung wird durch die Verknüpfung von Informationen zu Besiedlungsdichten und Respirationsraten makrobenthischer Bodentiere exemplarisch versucht, ihre ökologische Bedeutung im benthischen Energiefluß und Stoffhaushalt in den Gewässern um Svalbard abzuschätzen.

Das Untersuchungsgebiet liegt im Bereich des nordwestlichen Barentsmeerschelfes, dessen Hydrographie durch zwei unterschiedliche Wassermassen geprägt wird. Der nördliche Bereich wird durch arktische Wassermassen und permanente Eisbedeckung beeinflusst, während weiter südlich auch atlantische Wassermassen die Hydrographie bestimmen. Die Polarfront stellt sich im Barentsmeer als Übergangszone zwischen arktischen und atlantischen Wassermassen dar und betont ihre Rolle als Grenzgebiet borealer und arktischer Fauna. Die Entwicklung des Arktischen Ozeans zu einem Kaltwasserlebensraum liegt erdgeschichtlich nicht sehr lange zurück. Neuere Untersuchungen zeigen, daß sich das Meeresgebiet im Bereich der Framstraße und des Barentsmeeres erst seit dem späten Miozän vor ca. 3,5 Mio Jahren abkühlte. Indizien für konstant niedrige Temperaturen im gesamten Arktischen Ozean findet man in 2,5 Mio Jahre alten Sedimenten (MYHRE *et al.* 1993). In diesem kurzen Zeitraum konnte sich keine ähnlich hochadaptierte Fauna wie in der Antarktis entwickeln (CLARKE und CRAME 1989). Die Bodenfauna des Barentsmeeres wird im wesentlichen von Arten, die aus dem Atlantik eingewandert sind, bestimmt. Sie ist im Verhältnis zu anderen arktischen Randmeeren (z.B. Kara- und Laptevmeer) mit 1400 Arten relativ artenreich (ZENKEVITCH 1963).

Untersuchungen des Benthos im Barentsmeer beschränkten sich bis heute entweder auf die südlichen Bereiche oder behandelten Flachwassergemeinschaften (BLACKER 1957, DYER 1984, WESLAWSKI *et al.* 1991) in den Küstengewässern im südlichen Svalbard. Vereinzelt Aufsammlungen fanden östlich und nördlich von Svalbard durch russische Forscher (ZENKEVITCH 1963) und PFANNKUCHE und THIEL (1987) mit Backengreifern statt. Die geringe Anzahl der Untersuchungen ist durch die fast ganzjährige Eisbedeckung der arktischen Schelfmeere zu erklären, die eine Probennahme sehr erschwert. Daher wurden die metabolischen Leistungen der Organismen, die sie befähigen, unter arktischen Bedingungen zu bestehen, nur sehr unzureichend untersucht.

Das Lichtregime in hohen Breiten weist extreme Unterschiede zwischen Sommer und Winter auf. Die Primärproduktion arktischer Meeresgebiete ist auf wenige Monate im Sommer begrenzt. Sie reicht von  $<5 \text{ g Cm}^{-2} \text{ y}^{-1}$  in der Hocharktis (ENGLISH 1961) bis zu  $40\text{-}80 \text{ g Cm}^{-2} \text{ y}^{-1}$  in den Randmeeren der Arktis (ZENKEVITCH 1963, SUBBA RAO und PLATT 1984, ANDERSON und DYRSSEN 1989). Qualität und Quantität des organischen Kohlenstoffs, der über Sedimentationsprozesse auf den Meeresboden absinkt, haben einen direkten Effekt auf die benthischen Gemeinschaften (GRAF 1992) und sind wahrscheinlich von viel größerer Bedeutung für die Benthosorganismen als die Wassertemperatur (CLARKE 1991). Der Anteil der Primärproduktion, der das Benthos erreicht, kann bis zu 50% betragen, und ist in hohem Maß von der Wassertiefe abhängig (HARGRAVE 1978). PETERSEN und CURTIS (1980) zeigten, daß in höheren Breiten ein größerer Prozentsatz der Primärproduktion in das Benthos sedimentiert, als in gemäßigten oder tropischen Meeresgebieten. Die benthische Biomasse in arktischen Schelfmeeren wird in der Regel durch Makrobenthosorganismen dominiert (GOLIKOV und SCARLATO 1989), die häufig hohe Biomassen aufbauen können, im Beringmeer bis zu  $2377 \text{ g m}^{-2}$  (GREBMEIER *et al.* 1988).

Der Sauerstoffverbrauch, d.h. die metabolische Rate eines Organismus wird als die Summe aller aktiven Prozesse (Grundstoffwechsel, Körper- und Gonadenwachstum) zur Zeit der Messung definiert (CLARKE 1983). So können Sauerstoffverbrauchsmessungen zur Aufstellung eines Energiebudgets eines Organismus benutzt werden. Methodische Probleme der Sauerstoffverbrauchsmessung werden gerade im Zusammenhang der über lange Jahre andauernden Diskussion einer „metabolic cold adaptation“ bei polaren Tieren deutlich (Clarke 1991). Die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse hängt von einer hohen Genauigkeit der verwendeten Messme-

thoden sowie der Einhaltung kontrollierter Versuchsbedingungen ab, um insbesondere Stress-Effekte auszuschließen.

Im Gegensatz zu den Sedimentinkubationen kann der Sauerstoffverbrauch der Makro- und Megafauna nicht direkt erfaßt werden. Er muß durch die Ermittlung individueller Respirationsraten und die anschließende Verknüpfung mit Abundanz oder Biomassedaten abgeschätzt werden. Die wenigen vorhandenen Studien der metabolischen Leistungen arktischer Makrofaunaorganismen betrachteten einzelne Arten (MAXWELL 1976, RAKUSA-SUSZCZEWSKI 1980), ohne deren Bedeutung für die Benthosgemeinschaft als Ganzes näher zu untersuchen.

In dieser Arbeit soll versucht werden, diese Lücke zu schließen und Erkenntnisse zur Bedeutung der epibenthischen Makrofauna für den Kohlenstoffkreislauf am Meeresboden zu gewinnen. Der Sauerstoffverbrauch als Parameter des Stoffwechsels erlaubt eine Abschätzung des Energieumsatzes und indirekt auch der Produktivität des untersuchten Organismus. Die Untersuchung der Lebensgemeinschaft ergibt ein Bild von der Bedeutung der einzelnen Arten innerhalb der Gemeinschaft. Es kann somit ein Gesamtbudget für wichtige Elemente der epibenthischen Makrofauna des Untersuchungsgebietes um Spitzbergen aufgestellt werden, das die im Rahmen der EPOS II -Studie gewonnenen Erkenntnisse zur Sedimentrespiration (HULTH *et al.* 1994), zur „benthic community respiration“ (PIEPENBURG *et al.* 1995) und Respiration der Fischfauna (von DORRIEN 1993) ergänzt.

Im einzelnen werden folgende Teilfragen bearbeitet:

- Welche epibenthischen Bodentierarten kommen im Untersuchungsgebiet vor?
- Lassen sich unterschiedliche Gemeinschaften voneinander abgrenzen? Wodurch sind diese charakterisiert?
- Welche Bedeutung kommt den unterschiedlichen Taxa innerhalb der Gemeinschaften zu?
- Welche Rolle spielen verschiedene Ernährungstypen?
- Welche metabolischen Leistungen erbringen diese Tiere?
- Welche Rolle spielen die einzelnen Taxa/Ernährungstypen bei einer Betrachtung des Gemeinschafts-Metabolismus?
- Wie setzt sich die Gesamtrespiration, -produktion und -konsumption der Gemeinschaft zusammen, wenn man die gewonnenen Daten für eine Abschätzung verwendet?

Durch die Beprobung des Epibenthos mit dem Agassiztrawl können Proben für eine Gemeinschaftsanalyse gewonnen werden. An den jeweils wichtigen Arten werden Respirationmessungen durchgeführt. Die Bedeutung der metabolischen Leistungen der Organismen für die Lebensgemeinschaft wird unter besonderer Berücksichtigung polarer Lebensbedingungen diskutiert.

---

## 2. Untersuchungsgebiet, Material & Methoden

### 2.1. Untersuchungsgebiet

Der Archipel von Svalbard erstreckt sich von ca. 76°30' N bis fast 81°N und von ca. 10°E bis 30°E (Fig. 2.1). Das Meeresgebiet östlich und südlich von Svalbard, der nördliche Barentsmeerschelf, ist der Regel nicht tiefer als 300 m. Der Schelf wird von tiefen Rinnen (Renna) durchzogen, wie z.B. die im Stationsnetz liegenden Storfjordrenna, Isfjordrenna, Kongsfjordrenna. Der Schelf auf der Westseite Spitzbergens, der größten Insel des Archipels, ist schmal und er fällt schnell auf Tiefen von 2000 m und mehr zur Framstraße hin ab. Nördlich von Svalbard ist der Schelf ebenfalls schmal und bildet die Grenze zum Nansen Becken des Arktischen Ozeans.

Die Hydrographie der Meeresregion im Bereich von Svalbard wird im Wesentlichen von zwei Strömungssystemen beeinflusst.

Der Westspitzbergenstrom, ein nördlicher Ausläufer des Norwegenstroms, fließt an der Westseite Spitzbergens am Rande des Kontinentalhangs nach Norden. Er bildet die östliche Flanke eines großen Wirbels in der Grönlandsee. Der Westspitzbergenstrom entsteht, wenn „warmes“, salzreiches Wasser vom Nordatlantik in die Norwegische See gelangt.

An der Südspitze Spitzbergens mischt sich dieses Wasser mit kälterem und salzärmerem Wasser aus dem Jan Mayen Strom und dem Ostspitzbergenstrom und fließt weiter nach Norden entlang der Westküste Spitzbergens. Etwa bei 80° Nord verzweigt sich der Strom. Der nordöstliche Arm gelangt über das Yermak Plateau und dann entlang der Nordküste Spitzbergens in das Arktische Becken. Der westliche Arm quert die Framstraße und mischt sich später mit dem nach Süden fließenden Ostgrönlandstrom. Die Wassermassen, die der Westspitzbergenstrom mit sich führt, können starken jahreszeitlichen und interannuellen Schwankungen unterliegen (AAGARD 1982, BOURKE *et al.* 1988) und beeinflussen so das Temperatur- und Salzgehaltsregime nicht nur der Gewässer westlich von Spitzbergen. AAGARD und GREISMAN (1975) haben gezeigt, daß durch diesen Strom der größte Anteil des Energie- und Wassermasseneinstroms sowie des Einstroms salzreichen Wassers vom Atlantik in den Arktischen Ozean erfolgt.

Der östliche Teil Svalbards ist gänzlich von arktischen Wassermassen beeinflusst. Sie strömen von Norden zwischen Spitzbergen und Franz-Josef-Land und zwischen Franz-Josef-Land und Novaja Zemlja in das Barentsmeer ein. Der größte Teil der zuerst erwähnten Strömung fließt als Ostspitzbergenstrom nach Süden entlang der Küste Spitzbergens. Er fließt küstennah um

Südspitzbergen nach Norden oder mischt sich mit den atlantischen Wassermassen an der Polarfront, die in Ost-West Richtung im Barentsmeer etwa zwischen 74°N und 77°N verläuft. Der Storfjordrenna im Süden Spitzbergens liegt südlich der Polarfront im Bereich atlantischen Wassers. In Küstennähe entsteht kaltes und salzreiches Wasser durch Eisproduktion und Solebildung, es sinkt ab und kann zur Tiefenwasserbildung der tiefen Becken beitragen (BOURKE *et al.* 1988).

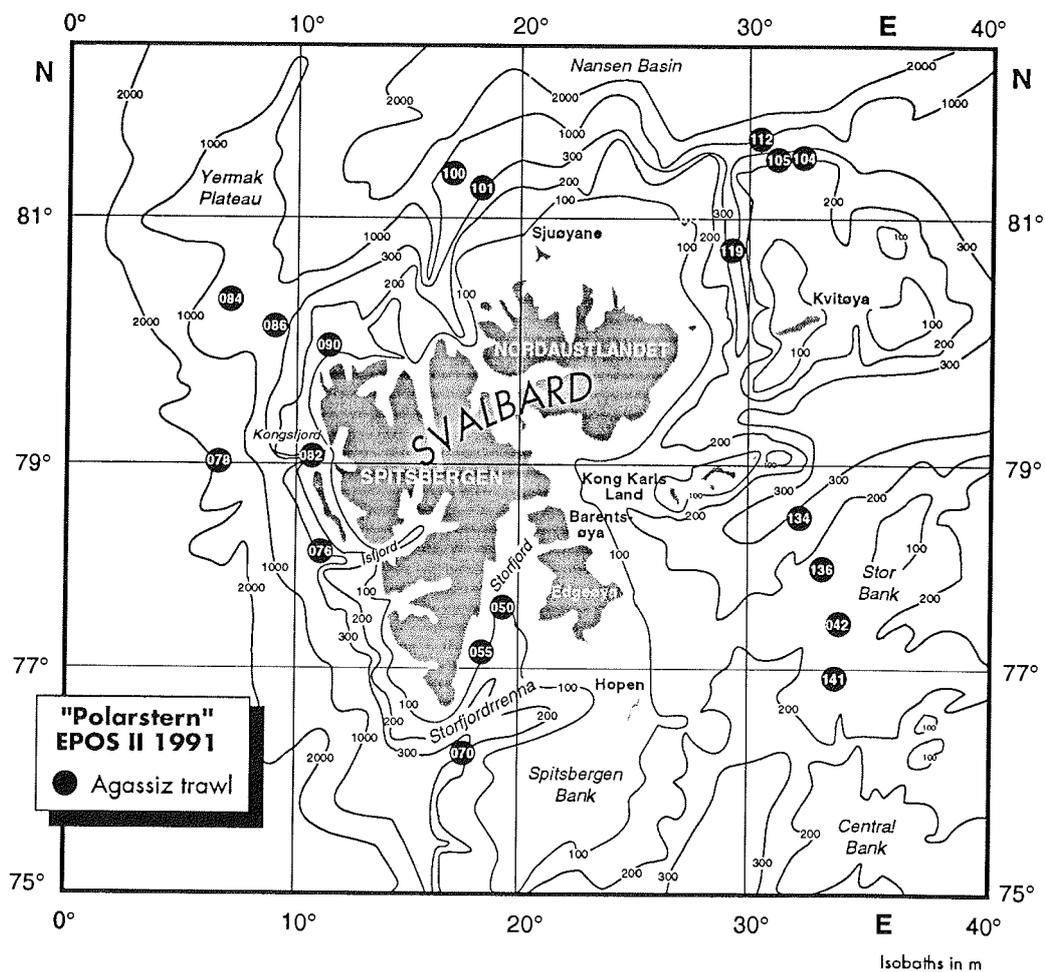
## 2.2. Probennahme

Die „Polarstern“-Expedition ARK VIII/2 führte im Rahmen des europäischen Gemeinschaftsunternehmens European Polarstern Study (EPOS II; SEAS) in die Gewässer rund um Svalbard. Es wurden im Juni/Juli 1991 sowohl der südliche Barentsmeerschelf als auch das nordöstliche Barentsmeer bis 81°N 33°E beprobt (Fig. 2.1) (Details siehe RACHOR 1992).

Auf der Fahrt wurden mehrere Probennahmegeräte zur Erfassung der epibenthischen Makrofauna eingesetzt. Hauptfanggerät zur Beprobung des Makrozoobenthos war das Agassiz-Trawl (AGT), das auf 19 Stationen eingesetzt wurde (Fig. 2.1). Das AGT besitzt eine Öffnung von 3•1m und gleitet beim Fang auf zwei Kufen über den Meeresboden. Der Netzbeutel ist fünf Meter lang und besitzt eine Maschenweite von 20 mm im vorderen Teil und 10 mm im hinteren Teil. (Für nähere Angaben siehe VOSS (1988)). Es wurde generell mit einer Schleppgeschwindigkeit von 1 Knoten für 15 min am Grund eingesetzt. Der Einsatz dieses Gerätes ermöglichte auch den Fang schnell flüchtender Organismen, z.B. Garnelen und sogar Fische (s. von DORRIEN 1993). Organismen für die Aquarienhälterung wurden jedoch auch aus dem Grundschleppnetz (GSN), welches speziell für die Fischerei eingesetzt wurde, gesammelt. Aus den AGT-Fängen wurden zuerst lebende, gut erhaltene Organismen zur Hälterung und späteren Verwendung für Respirationsversuche gesammelt und in Aquarien überführt. Danach wurden repräsentative Unterproben nach dem Zufallsprinzip aus dem Gesamtfang entnommen. Anschließend wurde das Volumen eines Hols bestimmt, indem der Netzinhalt in 50 l-Wannen umgeschaufelt wurde. Der Anteil einer Unterprobe betrug je nach Größe des Gesamtfangs 2-25%. Die Organismen der Unterprobe wurden aussortiert und anschließend in 4%igem Formalin (5% boraxgepuffert) konserviert.

Die Quantifizierung von AGT-Fängen wird im wesentlichen durch zwei Dinge erschwert:

1. Die Größe der beprobten Fläche ist (anders als beim Kastengreifer) nicht genau zu bestimmen.
2. Es gibt keine Angaben über die Fangeffizienz des Gerätes.



**Fig. 2.1:** Investigation area around Svalbard. Sampled Agassiz Trawl stations during RV „Polarstern“-cruise ARK VIII/2 (EPOS II) in summer 1991 are indicated.

Die genauen Positionen und der Verlauf des AGT-Einsatzes wurden durch das schiffseigene Satellitennavigationssystem (GPS) aufgezeichnet (Tab. 2.1). Die exakte Ermittlung der Positionen während des Fangbeginns und des Fangendes ermöglichte es, die Schlepstrecke zu ermitteln. Die Drahtlänge des Trawls entsprach immer dem zweieinhalbfachen der gemessenen Wassertiefe. Der Fangbeginn wurde registriert, wenn der gesamte Draht ausgesteckt war und das Schiff Fahrt aufnahm. Das Fangende wurde als Zeitpunkt des Abhebens des Netzes

**Tab. 2.1:** Station parameters of the AGT stations during „Polarstern“-cruise ARK VIII/3 (EPOS II) in summer 1991

| Station | Date       | Time (UTC) | Depth (m) | Latitude (N) | Longitude (E) | Haul Distance (km) | Swept area (m <sup>2</sup> ) |
|---------|------------|------------|-----------|--------------|---------------|--------------------|------------------------------|
| 42      | 24.06.1991 | 16:16      | 150       | 77°21'       | 33°19'        | 0.62               | 1860                         |
| 50      | 27.06.1991 | 11:56      | 185       | 77°33'       | 19°05'        | 0.66               | 1980                         |
| 55      | 28.06.1991 | 09:51      | 100       | 77°12'       | 18°19'        | 1.16               | 3480                         |
| 70      | 29.06.1991 | 22:41      | 330       | 75°59'       | 17°10'        | 0.91               | 2730                         |
| 76      | 01.07.1991 | 20:53      | 350       | 78°15'       | 10°42'        | 0.87               | 2610                         |
| 78      | 03.07.1991 | 17:28      | 2000      | 79°00'       | 05°51'        | 2.95               | 8850                         |
| 82      | 05.07.1991 | 20:52      | 320       | 79°01'       | 10°48'        | 1.09               | 3270                         |
| 84      | 06.07.1991 | 19:19      | 650       | 80°18'       | 07°28'        | 1.70               | 5100                         |
| 86      | 07.07.1991 | 09:39      | 550       | 80°08'       | 09°49'        | 1.53               | 4590                         |
| 90      | 08.07.1991 | 16:03      | 150       | 80°00'       | 11°24'        | 1.04               | 3120                         |
| 100     | 11.07.1991 | 19:43      | 800       | 81°21'       | 17°26'        | 1.00               | 3000                         |
| 101     | 12.07.1991 | 14:31      | 420       | 81°11'       | 18°33'        | 1.32               | 3960                         |
| 104     | 14.07.1991 | 17:21      | 250       | 81°26'       | 31°39'        | 1.14               | 3420                         |
| 105     | 15.07.1991 | 19:43      | 250       | 81°25'       | 30°59'        | 0.77               | 2310                         |
| 108     | 17.07.1991 | 18:11      | 2000      | 81°36'       | 30°23'        | 2.51               | 7530                         |
| 112     | 19.07.1991 | 11:52      | 850       | 81°32'       | 31°03'        | 1.42               | 4260                         |
| 119     | 21.07.1991 | 10:08      | 530       | 80°42'       | 29°07'        | 0.87               | 2610                         |
| 134     | 24.07.1991 | 17:09      | 280       | 78°39'       | 32°09'        | 1.43               | 4290                         |
| 136     | 25.07.1991 | 14:31      | 150       | 77°58'       | 32°58'        | 0.89               | 2670                         |
| 141     | 26.07.1991 | 12:17      | 150       | 76°56'       | 33°31'        | 0.78               | 2340                         |

vom Grund definiert, da davon ausgegangen wurde, daß auch während des Einholens des Drahtes das Trawl noch fängt. Die jeweils befischte Fläche (swept area), d.h. die durch das Netz bestrichene Fläche des Meeresbodens, wurde durch die Multiplikation der Netzöffnung mit der Schleppstrecke bestimmt (PIEPENBURG 1988, v. DORRIEN 1993).

Die Ermittlung der befischten Fläche mit Hilfe des GPS ist sehr viel genauer, als es noch vor wenigen Jahren möglich war (VOSS 1988, PIEPENBURG 1989), und so ist eine Aussage über die „swept area“ als Flächenmaß durchaus gestattet. Die Fangeffizienz ist allerdings immer noch unbekannt. Absolute Abundanzen können mit dem AGT deshalb nicht bestimmt werden, wohl aber kann man davon ausgehen, daß das AGT zwar die einzelnen Komponenten der Benthosfauna mit unterschiedlichen Effizienzen fängt, sich diese artspezifischen Effizienzen jedoch von Station zu Station nicht unterscheiden. Deshalb wird in dieser Arbeit von einer semiquantitativen Probennahme ausgegangen. Die Bestimmung eines Einheitsfanges unter Berücksichtigung der befischten Fläche und der Mengenangaben aus dem Fang ermöglichen es, die Stationen miteinander zu vergleichen (Tab. 3.1).

Das Agassiz-Trawl erwies sich außerdem als gut geeignet, lebende Organismen für die Haltung zu fangen. Kurze Schleppzeiten von maximal 15 Minuten und damit kurze Verweilzeiten

der Tiere im Netz begünstigten ein Überleben der Tiere. Die großen Mengen schlammigen Sediments, das sich während der Schleppzeit auf Weichboden im Steert des Netzes sammelte, waren ein guter Schutz für die Organismen. Selbst sehr feingliedrige Tiere wie Pantopoden oder Schlangensterne konnten unbeschadet in größerer Anzahl gesammelt werden.

### 2.3. Untersuchte Arten

Die untersuchten Arten wurden so ausgewählt, daß sie das Spektrum verschiedener Ernährungstypen arktischer Gemeinschaften widerspiegeln. Ein weiteres Auswahlkriterium war aber auch die Möglichkeit der Hälterung der Organismen. Sie mußten robust genug sein, den Fang und die Eingewöhnung in den Aquarien zu überstehen. So konnten der Schlangensterne *Ophiura sarsi* und der Decapode *Pandalus borealis* nicht oder nur sehr kurz gehältert werden.

## Bivalvia

### *Clinocardium ciliatum* FABRICIUS 1780

Die Verbreitung wird als panarktisch und zirkumboreal beschrieben. Die Muschel kommt im Nordatlantik, von Grönland bis Norwegen, südlich bis England und Irland vor. Beschrieben wird sie von allen arktischen Küsten, der Bering-See, dem Ochotschen Meer und südlich bis Nord-Japan, den Ost-Pazifik bis in den nördlichen Teil des Golfs von Alaska (BERNHARD 1979). Vor Südwest-Spitzbergen wurde sie von ROZYCKI (1987) im Rahmen einer Mollusken-Bestandsaufnahme gefunden; dies bestätigten frühere Funde anderer Autoren. LUBINSKY (1980) beschreibt ihr Vorkommen auch für das kanadische Archipel und die östliche kanadische Arktis in Tiefen von 10 bis 200 m auf schlammigem Sediment. Hier wird sie als arktische Art mit borealen Ausläufern bezeichnet. Die Art ernährt sich als Suspensionsfresser.

### *Astarte montagui* DILLWYN 1817

*Astarte montagui* ist eine der weitverbreitetsten Arten der Gattung. Die Verbreitung wird als panarktisch und zirkumboreal bezeichnet. Die Art kommt weitverbreitet im Nordatlantik von Grönland bis Norwegen, Schweden, südlich bis Faröer und Shetland vor. Entlang der amerikanischen Küste wird sie von Nova Scotia über die arktischen Küsten bis in die Bering-See gefunden. Es handelt sich um die häufigste Astarte-Art an eurasischen Küsten von der Kara-

See bis nach Sibirien. Im Osten reicht ihr Vorkommen bis in das Ochotskische Meer (BERNARD 1979). ROZYCKI (1987) beschrieb sie auch vor Südwest-Spitzbergen.

*Chlamys islandica* MÜLLER 1776

Auch bei *Chlamys islandica* handelt es sich um eine weitverbreitete boreal-arktische Art. Sie ist eine Charakterart in der Norwegen-Inland-Region und der Spitzbergen-Weißes Meer-Region (FEDYAKOV und NAUMOV 1989). Nach LUBINSKY (1980) ist sie boreal-subarktisch mit einer Verbreitung, die sich vom subarktischen Nordatlantik und Nordpazifik bis nach West-Grönland von Thule südwärts erstreckt. Sie ist von Island, den südlichen Küsten des Barentsmeeres, Weißem Meer und den südwestlichen Küsten der Kara-See beschrieben. Vor Südwest-Spitzbergen wurde sie regelmäßig gefunden (ROZYCKI 1987). Auch diese Muschel ernährt sich überwiegend filtrierend.

## **Polychaeta**

*Brada inhabilis* (RATHKE 1843)

Dieser Polychaet hat eine arktisch-amphiboreale Verbreitung. Sein Vorkommen erstreckt sich von der Arktis, dem Nordpazifik, dem Nordatlantik, der nördlichen Nordsee bis zur Jütlandküste, dem Skagerak und Kattegat. *Brada inhabilis* lebt auf schlickigen, sandigen und Mischsubstraten mit Schill, Kies, Steinen, wird jedoch auch auf Felsgrund gefunden. Seine vertikale Verbreitung reicht vom oberen Sublitoral bis in Tiefen größer als 3000 m. Nähere Angaben zur Biologie sind unbekannt (HARTMANN-SCHRÖDER 1971). Aufgrund von Aquarienbeobachtungen wird er jedoch als Substratfresser eingestuft.

## **Echinodermata**

### **Asteroidea**

*Ctenodiscus crispatus* RETZIUS 1805

Nach ANISIMOVA (1989) ist *Ctenodiscus crispatus* eine subtropisch-arktische Art. Im Arktischen Ozean ist sie zirkumpolar verbreitet. Im Atlantik wird sie nahe Cape Cod und vor den nordamerikanischen und norwegischen Küsten gefunden. Im Pazifik kommt sie entlang der japanischen und der amerikanischen Küste bis zum Panama-Kanal vor. GRAINGER (1966) beschreibt diese Art als amphiboreal-arktisch und circumpolar mit einer Verbreitung im Atlan-

tik bis Neuengland und zu den Färöern, im Pazifik bis Japan (s. auch D'YAKONOV 1968). Die Art wurde von 10 - 1860 m Wassertiefe gefunden, ist aber am häufigsten zwischen 50 und 300 m anzutreffen (meistens auf schlammigem Sediment, selten auf Sand). Nach Mageninhaltsuntersuchungen handelt es sich um einen Substratfresser (FISHER 1940, FISCHER 1911, MORTENSEN 1927, CAREY 1972). Eine Aufnahme von gelösten Substanzen durch die Epidermis wird von SHICK *et al.* (1981) beschrieben.

## **Ophiuroidea**

### *Ophiopleura borealis* DANIELSSEN & KOREN 1877

MORTENSEN (1927) und D'YAKONOV (1967) beschreiben die Art als arktisch-endemisch, ANISIMOVA (1989) als west-arktisch. Die südliche Verbreitungsgrenze ist der nördliche Nordatlantik (Grönland, Spitzbergen und polare Wassermassen der Norwegischen See) von 10-1885 m. Nach PIEPENBURG (1988, 1989) ist sie das dominante Faunenelement auf dem Schelf und Kontinentalhang vor Nordost-Grönland. Die Art ist nach PATERSON (1985) angewiesen auf negative Bodenwasser-Temperaturen, also ein Indikator für kalte, arktische Wassermassen. Von BLACKER (1957) wurde für das Vorkommen vor Spitzbergen ein Temperaturbereich von  $-0.47^{\circ}\text{C}$  bis  $+0.42^{\circ}\text{C}$  beschrieben. Mageninhaltsuntersuchungen zeigten Schlamm, Amphipoden, Polychaeten (MORTENSEN 1933) und lassen auf eine omnivore Lebensweise schließen.

### *Ophioscolex glacialis* MÜLLER ET TROSCHEL 1842

Die Verbreitung dieses Schlangenters ist arktisch-boreal. ANISIMOVA (1989) beschreibt sie für die Gewässer vor der Sibirischen Küste; MORTENSEN (1933) für Norwegen, Spitzbergen, Grönland, die Kara-See und die amerikanische Küste bis  $38^{\circ}\text{N}$  im Nordatlantik. Tiere wurden in 37-2500 m Tiefe gefangen. Die Art wurde auf verschiedenen Sedimenten gefunden, zieht aber anscheinend Weichboden vor (D'YAKONOV 1967). Im Magen wurden von MORTENSEN (1933) Shrimps gefunden. Dies läßt auf eine Lebensweise als Aasfresser schließen.

### *Ophiura sarsi* LÜTKEN

Es handelt sich um eine weitverbreitete boreal-arktische Art. Sie kommt zirkumpolar, sowohl im Atlantik, als auch im Pazifik vor (ANISIMOVA 1989). Im oberen Bathyal tritt sie in Dichten von 30 bis mehreren Hundert Individuen pro  $\text{m}^2$  vor der Küste Japans auf (FUJITA und OHTA 1990). *Ophiura spp.* ernährt sich hauptsächlich von Bodenorganismen, Ernährungsweisen als Aasfresser und Oberflächen-Substratfresser sind ebenfalls beschrieben (WARNER 1982).

***Ophiacantha bidentata* (RETZINS 1805)**

Auch diesen Schlangensterne rechnet ANISIMOVA (1989) zu den weitverbreiteten boreal-arktischen Arten. Er wird sehr häufig in der Arktis und im Nordatlantik angetroffen. Gefunden wurde die Art auch von South Carolina im Westen über Grönland bis Süd-Island, im Süden vor den Azoren und Nordafrika mit einer bathymetrischen Verbreitung von 32 bis 4730 m. In der Arktis reicht die Verbreitung von *Ophiacantha bidentata* von der Baffin Bay über die Barentssee, Karasee bis zu den anderen Sibirischen Schelfmeeren und wurde ebenfalls im Nordpazifik bis Japan gefunden (PATERSON 1985). Die hauptsächliche Futterquelle ist nach WARNER (1982) schwimmende Beute, aber auch Suspensionsfressen und Aasfressen sind beschrieben. FELL (1961) und DEARBORN (1977) vermuteten, daß Zooplankter sich zwischen den Armstacheln verfangen können. Nach PEARSON und GAGE (1984) ernährt sich die Art vor allem, aber nicht ausschließlich, von suspendierten Partikeln. In dieser Arbeit wird sie zu den Suspensionsfressern gezählt.

***Ophiocten sericeum* (FORBES 1852)**

Die Art ist atlantisch boreal-arktisch verbreitet (ANISIMOVA 1989), nach MORTENSEN (1927) von den arktischen Meeren bis zum Skagerak, von Grönland bis Massachusetts mit einem Verbreitungsschwerpunkt in kalten Wassermassen. Das Vorkommen reicht nach D'YAKONOV (1967) zirkumpolar von der Barentssee und Spitzbergen über die Kola Bucht, Kara-See, Sibirische Küste bis in die Chuckchen See. Die Biologie ist nach MORTENSEN (1927) unbekannt, wahrscheinlich ähnlich den Ophiura-Arten (omnivor). In dieser Arbeit wird aufgrund von Aquarienbeobachtungen von einer substratfressenden Ernährungsweise ausgegangen.

**Crustacea****Amphipoda*****Anonyx nugax* PHIPPS 1743**

Die Art ist weitverbreitet im Arktischen Ozean (Grönland, Spitzbergen, Island, Jan Mayen, amerikanische Arktis, Franz-Josef-Land, Barentssee, Kara See, Sibirische Schelfmeere (Siberian Polar Sea), Beringstrasse). Im Gebiet von Thule, Nordwest-Grönland reicht das Vorkommen von einigen m Tiefe bis nahezu 200 m (JUST 1980). Vor Süd-Spitzbergen ist *Anonyx nugax* häufig und kommt in hohen Abundanzen vor. Nach WESLAWSKI *et al.* (1991) hat diese Art eine arktisch boreale Verbreitung und kommt auf Weichboden von 20 bis 1000 m Tiefe bei

Temperaturen  $<4^{\circ}\text{C}$  und Salzgehalten  $>33$  psu vor. Die Ernährungsweise ist nekrophag, vermutlich auch carnivor. Die Art ist eine bedeutende Futterquelle für Fische, Vögel und Robben. Die Lebensdauer beträgt 2.5-4.5 Jahre.

***Stegocephalus inflatus* KRÖYER 1842**

Die Art ist ebenfalls weitverbreitet im Arktischen Ozean, sie ist für Grönland, Spitzbergen, Weißes Meer, Franz-Josef-Land, Kara See, Sibirische Schelfmeere (Siberian Polar Sea) und die Shetland-Inseln beschrieben (SARS 1890). Im Gebiet von Thule, Nordwest-Grönland kommt sie in Wassertiefen von einigen m bis über 250 m vor (JUST 1980). Nach WESLAWSKI *et al.* (1991) findet man *S. inflatus* in Wassertiefen von 10 bis 2000 m Tiefe auf Weichboden bei Wassertemperaturen von  $<2^{\circ}\text{C}$ . Die Eier überdauern den Winter, Juvenile schlüpfen im Juni-Juli. Die Art ist selten vor Süd-Spitzbergen. *S. inflatus* ernährt sich als Weidegänger.

**Decapoda**

***Sabinea septemcarinata* SABINE 1824**

Die Verbreitung ist nach WESLAWSKI *et al.* (1991) arktisch und zirkumpolar. *Sabinea septemcarinata* lebt in Tiefen von 10 bis 300 m, bei Temperaturen  $<3^{\circ}\text{C}$  und Salzgehalten  $>33$  psu. Die Eier überdauern den Winter, Larven sind ab Juni im Plankton zu finden. Die Lebensdauer beträgt bis 4 Jahre. Die Art ist auch eine Futterkomponente von Fischen, Vögeln und Robben. Die Ernährungsweise ist räuberisch.

***Sclerocrangon ferox***

Die Verbreitung von *Sclerocrangon ferox* ist arktisch. Nach WESLAWSKI *et al.* (1991) lebt *S. ferox* auf verschiedenen Substraten vom oberen Sublitoral bis in Wassertiefen von 1000 m, bei Wassertemperaturen  $<3^{\circ}\text{C}$  und Salzgehalten  $>33$ psu. Die Eier überdauern den Winter. Es gibt keine pelagischen Larvenstadien. Die Ernährungsweise ist räuberisch.

**2.4. Gemeinschaftsanalyse**

Für die auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersuchten Arten wurde anhand der Abundanzen aus den AGT-Fängen eine Gemeinschaftsanalyse durchgeführt. Sie dient zur Beschreibung der Verteilung und Struktur der Artenzusammensetzung und faunistischer Zonen. Zusammen mit der ermittelten Populationsrespiration können so verschiedene Szenarien des Energieflusses innerhalb der Gemeinschaft sowie der faunistischen Zonen um Svalbard entworfen werden.

Die Analyse der Verteilungsmuster der Benthostiere im Untersuchungsgebiet erfolgte nach FIELD *et al.* (1982). Die einzelnen Schritte werden im folgenden kurz dargestellt.

Die Einheitsfänge der berücksichtigten  $s$  Arten in den  $n$  Proben wurden in einer Arten-Stationsmatrix (Rohdaten) zusammengefaßt, die die Grundlage aller weiteren Berechnungen bildet.

Durch die **Transformation** der Rohdaten soll der Einfluß extrem abundanter Arten auf die folgenden Berechnungen reduziert werden. Dazu wurde die vierte Wurzel aus den Abundanzwerten in der Arten- Stationsmatrix gezogen. Diese Transformation hat, im Gegensatz zur ähnlichen log- Transformation, den Vorteil, daß sie in Verbindung mit dem Bray-Curtis-Index den Dissimilaritätskoeffizienten unabhängig von Skaleneinheiten macht (STEPHENSEN und BURGESS 1980).

Als Parameter der faunistischen **Ähnlichkeit** bzw. **Distanz** zwischen den Proben wurde der Bray-Curtis-Index gewählt (BRAY und CURTIS 1957).

Die Ermittlung der Ähnlichkeitsstruktur der Stationen, d.h. die Abgrenzung von Stationsgruppen erfolgte auf der Grundlage der Distanzmatrix nach zwei verschiedenen Ansätzen: Klassifikation und Ordination.

Zur **Klassifikation** der Stationen (Clusteranalyse i.e.S.) stehen unterschiedliche hierarchische Sortierstrategien zur Verfügung (CLIFFORD und STEPHENSON, 1975). Die hier verwendete Methode ist die „unweighted pair group method using arithmetic averages“ (**UPGMA**). Sie definiert die Dissimilarität zwischen zwei Clustern als Distanz zwischen den arithmetischen Mitteln der Dissimilaritäten zwischen den Objekten innerhalb der Cluster. Das Ergebnis der Klassifikation wird graphisch durch ein Dendrogramm dargestellt. Der Cophenetische Index (CI) gibt an, wie gut das Dendrogramm die Ähnlichkeitsstruktur in der Originalmatrix widerspiegelt. Der theoretische Maximalwert ist 1 (perfekte Darstellung der Ähnlichkeiten zwischen den Stationen durch das Dendrogramm).

Der Nachteil der Klassifikation besteht darin, daß einmal miteinander verknüpfte Objekte ihre Individualität verlieren und nur noch als Gruppe mit den noch nicht eingeordneten Objekten verglichen werden. Deshalb wurde als Alternative zur Klassifikation eine **Ordination** der Stationen durchgeführt.

Die dazu verwendete nicht-metrische **Multidimensionale Skalierung (MDS)** nach KRUSKAL (1977) erfolgt auf der Grundlage derselben Distanzmatrix wie das o.a. Klassifikationsverfahren. Sie ordnet die Stationen in einem Raum mit vorher wählbaren Dimensionen (hier: zwei) so an, daß die euklidischen Distanzen zwischen den Stationen in diesem Raum möglichst gut die „Original-Dissimilaritäten“ widerspiegeln, d.h. zwei Stationen werden umso näher auf dem Plot angeordnet, je ähnlicher sie sich sind. Ein sogenannter „Stressfaktor“ ist das Maß für die Güte dieser Darstellung. Je kleiner der Wert, desto besser ist sie.

Die Abgrenzung der Gruppen im Dendrogramm bzw. im MDS-Plot erfolgt subjektiv, d.h. die Klassifikations- und Ordinationsverfahren sind deskriptiv-statistische Methoden.

Folgende Parameter wurden verwendet, um die Bedeutung von Arten in den Proben einer Stationsgruppe zu messen:

- die Dominanz als prozentualer Anteil einer Art an der Gesamtabundanz aller berücksichtigten Arten einer Stationsgruppe
- die Präsenz als prozentuale Häufigkeit des Auftretens einer Art in den Proben einer Stationsgruppe
- der biologische Index (BI) nach McCLOSKEY (1970) als Maß der durchschnittlichen Bedeutung einer Art.
- der Grad der Assoziation in Bezug auf die Individuen (DAI) ist der Prozentanteil der Anzahl der Individuen innerhalb einer Stationsgruppe an der Gesamtzahl der Individuen auf allen Stationen (SALZWEDEL *et al.* 1985).
- der Grad der Assoziation in Bezug auf die Stationen (DAS) ist der Prozentanteil der Anzahl der Stationen innerhalb einer Gruppe, auf der die Art vorkommt, an der Gesamtzahl aller Stationen, auf der die Art vorkommt (SALZWEDEL *et al.* 1985).

Zur Bestimmung von **Charakterarten** einer Stationsgruppe richtete ich mich nach folgenden Kriterien (PIEPENBURG 1988):

- Dominanz innerhalb der Stationsgruppe mindestens 5%
- Präsenz innerhalb der Stationsgruppe mindestens 75%
- DAI oder DAS mindestens 66%

## 2.5 Biomassebestimmung

Für die auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersuchten Arten wurden anhand der Formelproben aus den Fängen Eichstabellen zur Umrechnung des Naßgewichtes der untersuchten Tiere in Trockengewicht und aschefreies Trockengewicht (AFTG) erstellt. Für jede Station wurden Tiere der untersuchten Art gewogen, bei 110 °C 24 Stunden getrocknet, erneut gewogen, anschließend bei 500°C verascht und danach wieder gewogen. Durch einfache Subtraktion konnte so das AFTG der Tiere ermittelt werden. Die zur Gewichtsbestimmung verwendeten Tiere stellten insgesamt einen repräsentativen Querschnitt der Größenverteilung an der jeweiligen Station dar. Die Feuchtgewicht-AFTG-Beziehung ermöglichte es, für jedes untersuchte Tier das AFTG zu berechnen.

Die Längen-Gewichtsbeziehung für jede Art wurde aus den Individuallängen und den Individualgewichten für jede Station ermittelt.

## 2.6 Hälterung

Die lebend gefangenen Tiere wurden an Bord der „Polarstern“ in einem mit Aquarien bestückten Kühlcontainer gehältert. Die Aquarien wurden an ein externes Filtersystem angeschlossen. Ein halbautomatischer Wasserwechsel wurde alle zwei Tage durchgeführt. Aus praktischen Gründen wurde das „natürliche“ Wasser nach und nach gegen aufgesalzenes Süßwasser ausgetauscht (34-35 psu). Bei dem verwendeten Seesalz handelte es sich um handelsübliches Meersalz (Tropic Marin), welches auch im Aquarium Kiel verwendet wird. Nach den Expeditionen wurden die Tiere samt Aquarien in das Institut für Meereskunde überführt, welches über gute Kühlräume zur Hälterung verfügt. In Zusammenarbeit mit dem wissenschaftlichen Direktor des Aquariums Kiel, Herrn Dr. Kinzer, war es möglich, eine gut funktionierende Hälterungsanlage, die den Bedürfnissen arktischer Organismen gerecht wurde, zu installieren.

Seit November 1992 befinden sich die Organismen in den eigens errichteten Kühlräumen des Instituts für Polarökologie. Die Tiere wurden in 30 l Plastikaquarien mit einer Grundfläche von 0,12 m<sup>2</sup> gehalten. Die Besatzdichte pro Aquarium schwankte zwischen zwei bis drei Tieren bei Garnelen und bis zu zwanzig Tieren bei Schlangensterne. Jedes Aquarium wurde mit Sediment von der jeweiligen Fangstation entweder aus dem AGT oder dem Kastengreifer bestückt. Die Salinität des künstlichen Seewassers wurde auf 34-35 psu eingestellt, dies entsprach den natürlichen Salzgehalten im Fanggebiet (RACHOR 1992). Die mittlere Temperatur des Kühlraumes wurde konstant bei 0° gehalten. Innerhalb des Raumes variierte die Temperatur aber von -0,5°C an der kältesten und +1°C an der wärmsten Stelle. Die Temperaturen spiegeln ebenfalls die natürliche Bandbreite der Bodenwassertemperaturen wider. In den Instituten wurde eine zentrale Wasserfiltereinheit installiert. Ein halbautomatischer Wasserwechsel wurde einmal die Woche durchgeführt. Durch ein Tröpfelsystem wurden schonend für die Tiere jeweils ca. 10% des Aquarienwassers ausgetauscht. Die Verwendung aufgesalzene Seewassers hat sich in den 4 Jahren, in denen am Institut für Polarökologie polare Tiere gehältert werden, sehr gut bewährt. Die Wasserqualität in den Aquarien wurde in regelmäßigen Abständen überprüft. Eine Belüftung der Aquarien fand durch kommerzielle luftbetriebene Schaumstofffilter (Brilliant) statt, die gleichzeitig für eine gleichmäßige Durchmischung des Wassers in den Aquarien sorgten. Die Tiere wurden je nach Art und Ernährungstyp alle zwei bis drei Wochen gefüttert. Der Aquarienraum wurde grundsätzlich nicht beleuchtet, da keines der Tiere aus der euphotischen Zone stammte. Unvermeidliche Störungen für Wartungs- und Fütterungsarbeiten wurden so gering wie möglich gehalten, da jede Lichtquelle die Tiere spürbar beunruhigt hat.

## 2.7. Sauerstoffverbrauchsmessung

### Grundlagen

Die metabolische Rate eines Organismus ist die Gesamtsumme aller aktiven Stoffwechselprozesse zur Zeit der Messung und entspricht dem Energiestoffwechsel pro Zeiteinheit. Obwohl nicht alle diese Prozesse Sauerstoff benötigen, wird der Sauerstoffverbrauch oft mit der metabolischen Rate gleichgesetzt (CLARKE 1983). Die Bestimmung des Sauerstoffverbrauchs ist jedoch der einfachste und oft einzige Weg, die metabolische Rate zu messen. In dieser Arbeit wird davon ausgegangen, daß die Umrechnung von Sauerstoffverbrauch pro Zeiteinheit in metabolische Rate geeignet ist, ein Energiebudget für einen Organismus aufzustellen, d.h. per saldo der anaerobe Stoffwechsel bei den hier untersuchten Arten unberücksichtigt bleiben kann.

Die Formel, die häufig zur Beschreibung ökologischer Energietransformationen gebraucht wird, lautet:

$$C = P + R + F + U \quad (\text{GRODZINSKI } et al. 1975) \quad \text{wobei}$$

C= Konsumtion; Gesamtnahrungsaufnahme in einem bestimmten Zeitraum

P= Produktion; Energiegehalt der Biomasse, die zum Aufbau von Körpersubstanz, Eiern, Spermien, Reservestoffen etc. benötigt wird

R= Respiration; Das Energieäquivalent des Teils der Assimilation welches in Wärme umgewandelt wird

F= Egestion; Der Energiegehalt des Konsumtion-Anteils, der nicht verdaut wird

U= Exkretion; Der Energiegehalt des verdauten Materials, das vom Körper ausgeschieden wird.

Der **Standardstoffwechsel** beschreibt den Sauerstoffverbrauch eines ruhigen, ungestressten Tieres, wenn keine Spontan- und Fressaktivität stattfindet. Die Messung des Standardstoffwechsels als Annäherung an den Basalmetabolismus kann dann legitim sein, wenn parallel Aktivitätsmessungen durchgeführt werden (CLARKE 1987).

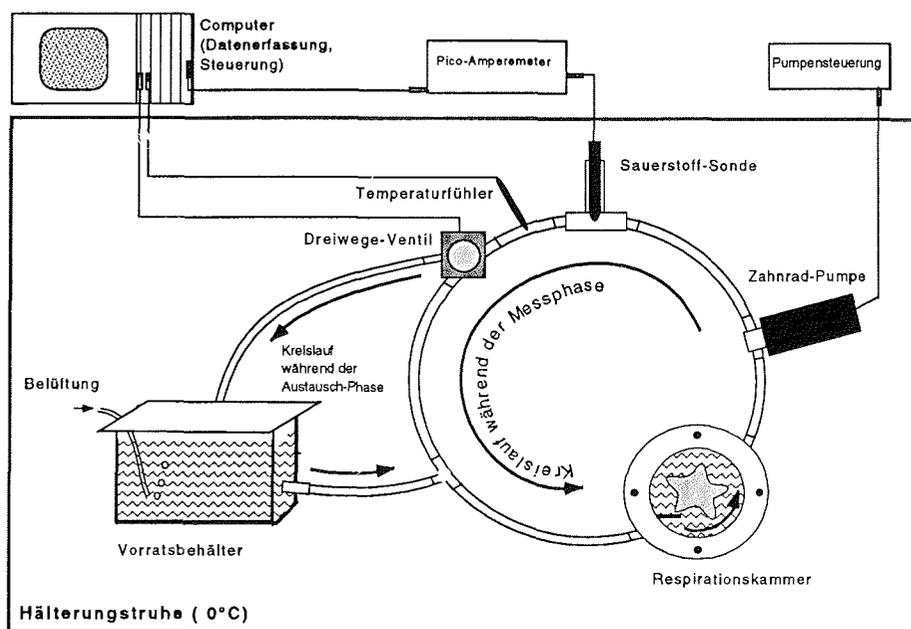
Der **Aktivitätsstoffwechsel** ist eine Größe, die oft bei Fischen gemessen wird, und beschreibt den maximalen Sauerstoffverbrauch eines Tieres bei interner und externer Arbeit.

Die Sauerstoffverbrauchsmessung an polaren benthischen Evertibraten bei niedrigen Temperaturen stellt besondere Anforderungen an die Versuchsanordnung und die verwendeten Komponenten. Um den Schwierigkeiten der Messung von z.T. sehr unterschiedlichen Organismen in Größe, Lebens- und Ernährungsweise gerecht zu werden, wurden zwei unterschiedliche Messverfahren im Rahmen dieser Arbeit am Institut installiert und verwendet.

### 2.7.1 „Intermittent-Flow“ Respirationsmeßanlage

In Zusammenarbeit mit Herrn Dr. v. Dorrien wurde eine intermittent-flow-Respirationsmeßanlage basierend auf den Anforderungen, die FORSTNER (1983) und STEFFENSEN (1989) für kontinuierliche Messungen des Sauerstoffverbrauchs bei verschiedenen marinen Organismen gestellt haben, konzipiert und im Institut für Polarökologie eingerichtet.

Die intermittent-flow Messmethode arbeitet mit zwei Kreisläufen (Fig. 2.2):



**Fig. 2.2:** Schematic diagram of the „Intermittent flow“ system. The arrows indicate the direction of water flow during phases of measurement and recovering of oxygen tension.

\*Einem geschlossenen Kreislauf während der Messzyklen.

\*Einem offenen Kreislauf, über den sauerstoffgesättigtes Wasser aus einem Vorratsbehälter solange die Versuchskammer durchströmt, bis eine definierte Sauerstoffkonzentration erreicht ist.

Dabei wird solange gemessen, bis eine untere, vorher eingestellte Sauerstoffkonzentration erreicht ist. Danach öffnet ein 3-Wegeventil wieder den Kreislauf, und frisches sauerstoffgesättigtes Wasser strömt aus einem Vorratsbehälter in das System, bis die vorgegebene obere Sauerstoffkonzentration erreicht ist. Danach beginnt ein neuer Messzyklus.

Die verwendete Messmethode zur Sauerstoffverbrauchsmessung sollte folgenden Aspekten genügen (s. auch von DORRIEN 1993):

- Die Stabilität der polarographischen Sonde mußte auch bei Temperaturen um 0°C und darunter gewährleistet sein.
- Die Registrierung sehr geringer Sauerstoffspannungsdifferenzen sollte auch bei erwarteten geringen Verbräuchen polarer Tiere möglich sein.
- Das Verhältnis Tier zu Versuchskammer sollte klein sein, da eine gewisse Bewegungsfreiheit für die Tiere gewährleistet sein sollte
- Es durfte keine Beeinflussung der Messung durch Kohlendioxid und andere Stoffwechselprodukte stattfinden.
- Die Apparatur sollte eine beliebig lange Versuchsdauer ( z.T. mehrere Tage) unter Berücksichtigung obiger Punkte ermöglichen.
- Die Messungen sollten bei in situ Sauerstoffsättigungen (>90%) mit einer Sauerstoffhysterese von 5% durchgeführt werden.

### **Versuchsdurchführung und Beschreibung der einzelnen Komponenten**

Die Versuchsanlage wurde in einer Klimatrube (Fa. Rumed) installiert. Eine speziell durch Herrn Rapp (Institut für Polarökologie) angefertigte Truhensteuerung ermöglichte eine auf 0,02°C genaue Regulierung der Messtemperatur. Die Tiere wurden in einer runden, luftdicht verschlossenen Versuchskammer eingeschlossen, deren Durchmesser stets größer war als die Länge des zu messenden Tieres (Fig. 2.2).

Mit einer Kreiselpumpe wurde eine Strömung induziert, die eine genügend große Anströmung der Sonde und außerdem einen guten Austausch des Wassers in der Kammer gewährleistete, ohne das Versuchstier zu beunruhigen. Ein "Seitenblech" an der Einströmöffnung der Kammer erzwang eine Kreisströmung in der Versuchskammer und garantierte so eine gute Durchmischung des Wassers innerhalb der Kammer.

Die verwendeten polarographischen Sauerstoffsonden wurden von der Firma Eschweiler (Kiel) speziell angefertigt. Sie zeichnen sich durch eine große Empfindlichkeit und Stabilität aus, die auch bei Temperaturen von 0°C und darunter gewährleistet ist.

Mit einem Widerstandsthermometer (Pt 100-Fühler) wurde die Temperatur während des Versuchs aus dem Kreislauf abgegriffen, so daß für jeden gemessenen Sauerstoffwert die aktuelle Wassertemperatur miterfaßt wurde.

Ein 3-Wege Ventil der Fa. Nortec (Kiel) ermöglichte die vollautomatische Umschaltung vom geschlossenen Kreislauf (Messzyklus) zum geöffneten Kreislauf (Anreicherungsphase).

Aus einem Vorratsbehälter mit 30 l Wasservolumen strömte während der Anreicherungsphase passiv sauerstoffgesättigtes Wasser in die Kammer, bis der obere Schwellenwert erreicht war. Das im Verhältnis zum Kammervolumen 30 bis 60 fach größere Vorratswasservolumen verhinderte eine allmähliche Anreicherung des Wassers in der Messkammer mit Exkretionsprodukten über den gesamten Versuchsverlauf. Bei dem verwendeten Wasser handelt es sich um mit einem handelsüblichen Meersalz (Tropic Marin) aufgesalzenes Süßwasser, welches auch in der Hälterung benutzt wurde. Vor dem Versuch wurde das Wasser mit einem Sartoriusfilter mit 0,2 µm Porengröße (Sartobran, Fa. Sartorius) sterilfiltriert.

### **Auswertung und Berechnung**

Die Steuerung und Auswertung der Messungen erfolgte auf einem Industriecomputer der Firma IBP (Braunschweig). Das Steuer- und Auswertprogramm wurde zusammen mit den Herren Dr. Piepenburg und Dr. v. Dorrien unter Verwendung einiger Programmroutinen, die freundlicherweise von Dr. Waller aus dem Institut für Meereskunde zur Verfügung gestellt wurden, geschrieben.

Die Löslichkeit von Sauerstoff in Seewasser ist vom Salzgehalt, Druck und von der Temperatur abhängig. Die Eingabe des vor Versuchsbeginn gemessenen Salzgehalts und des Luftdrucks gingen direkt in die Berechnungen zur Sättigungskonzentration ein.

Polarographische Sonden reagieren sehr empfindlich auf Temperaturschwankungen, die Meßwerte ändern sich um ca. 3-4% pro Grad Celsius (HALE 1983). Deshalb wurde während der Eich- und Versuchsphase die Temperatur direkt gemessen und kontinuierlich für die Sättigungskonzentration mit einberechnet. Während der Eichphase liest der Computer 1000 Sättigungs- und Temperaturwertepaare ein und berechnet mit dem vorgegebenen Druck und Salzgehalt die Ausgangssättigungskonzentration des Sauerstoffs. Sie wird als 100% gesetzt und alle darauffolgenden Berechnungen basieren auf diesem Wert.

Über eine AD-Wandlerkarte wurden die Sauerstoff- und Temperaturwerte während des Meßzyklus automatisch registriert und zwischengespeichert.

Das verwendete Steuer- und Auswertprogramm gestattete vor Versuchsbeginn die Festlegung der Sauerstoffkonzentration in der Versuchskammer, um die die gemessenen Werte mit einer bestimmten Hysterese schwanken durften; hier meist  $92,5\% \pm 2,5\%$ .

Der Computer erfaßte für jeweils 2,5 Sekunden mehrere Tausend Sauerstoff- bzw. Temperaturwerte, mittelte diese und speicherte sie zwischen, d.h. alle fünf Sekunden wurde ein Wertepaar abgespeichert (Messrate). Alle 5, 10 oder 15 Minuten (je nach Vorgabe bei Versuchsbeginn) wurden diese Wertepaare dann gemittelt und endgültig auf Diskette abgespeichert (Speicherfrequenz) sowie auf einen Drucker ausgegeben. Der Sauerstoffverbrauch (mg pro Liter und Stunde) des gemessenen Tieres ergab sich aus der Differenz der Sättigungswerte von jeweils zwei aufeinanderfolgenden Intervallen (Speicherfrequenz). Die abschließende Berechnung des Sauerstoffverbrauchs eines Individuums in  $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$  konnte unter Einbeziehung des Kammer Volumens berechnet werden.

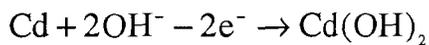
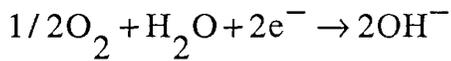
Alle Versuche wurden bei einer Temperatur von  $0^\circ\text{C}$ , einer Salinität von 34psu und absoluter Dunkelheit durchgeführt. Dies entsprach den Hälterungsbedingungen der Tiere.

Bei der vorliegenden Untersuchung wurden die gemessenen Sauerstoffverbräuche dem **Standardstoffwechsel** zugeordnet. Die zu untersuchenden Tiere wurden einige Zeit vor dem Versuch nicht mehr gefüttert, so daß Verdauungsaktivität ausgeschlossen werden kann. Erhöhte Verbräuche aufgrund von Stress oder Spontanaktivität während des Versuchs wurden eliminiert. Die kontinuierliche Aufzeichnung der Sauerstoffverbräuche des untersuchten Tieres machte dies möglich.

### 2.7.2 Couloximetrie

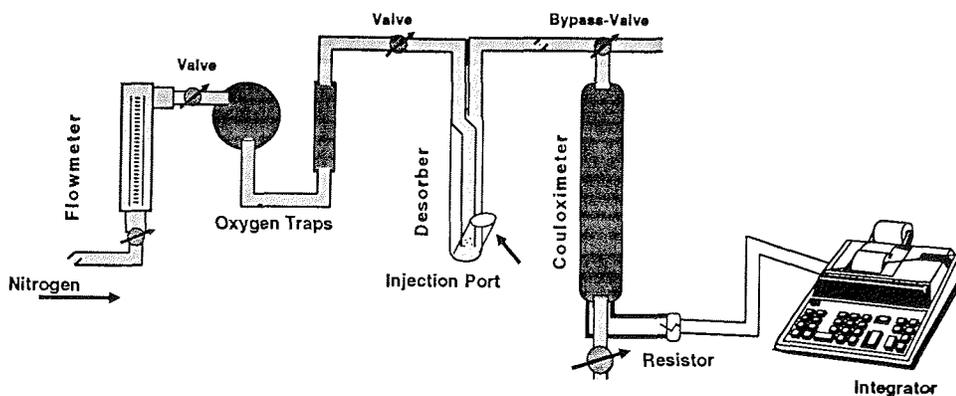
Die geringen Sauerstoffverbräuche verschiedener polarer Evertibraten (Ophiuroidea, kleine Muscheln, Brachiopoden, kleine Polychaeten) sind mit normalen polarographischen Sauerstoffsonden, wie sie in Durchfluß- oder „intermittent-flow-Systemen verwendet werden, nicht mehr aufzulösen. Deshalb wurde zusätzlich eine couloximetrische Messanlage nach PECK und UGLOW (1990) eingerichtet. Diese Technik wurde ursprünglich für Die Überwachung von Sauerstoffspuren in Gasströmen entwickelt (HERSCH 1973). Das System basiert auf einer sogenannten **fuel cell**, in der eine äußere Kohlenstofflage von einem Cadmium-beschichtetem Nickelkern durch ein inertes, mit KOH imprägniertes Material getrennt wird. Sauerstoff, der

diese Lage in einem Trägergas passiert, wird in Hydroxyl-Ionen umgewandelt, während das Cadmium zu seinem Hydroxid oxydiert wird.

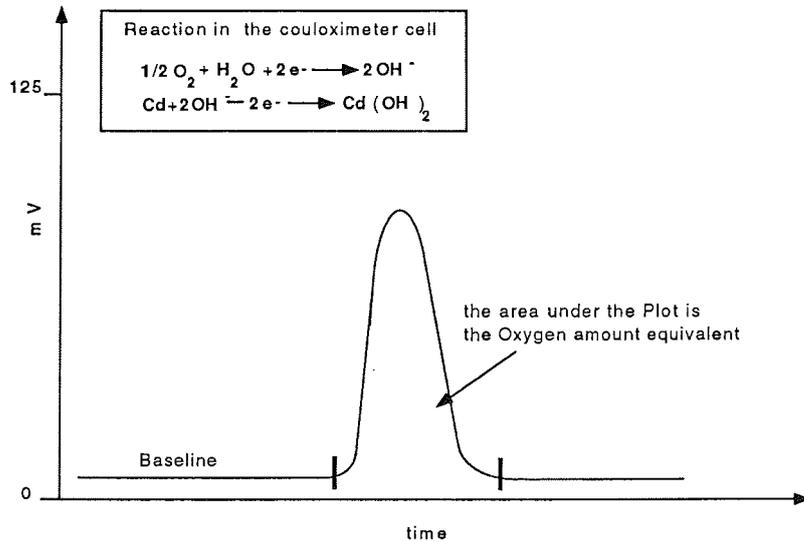


Jedes Sauerstoffatom, das die Zelle passiert, gibt dabei zwei Elektronen ab, und es wird ein Strom am Ausgang der Couloximeterzelle erzeugt. Dieser ist direkt proportional zur Sauerstoffmenge in der jeweiligen Probe.

Um den gelösten Sauerstoff in der Seewasserprobe zu analysieren, muß er zuerst in die gasförmige Phase überführt werden. Dazu wird Stickstoff als Trägergas durch einen Desorber gesprudelt. Der Desorber enthält mit KOH versetztes Aqua dest., um einen hohen pH zu gewährleisten. Die Strömungsgeschwindigkeit des Trägergases liegt zwischen 30 und 40  $\text{cm}^3/\text{min}$ . Sämtliche Komponenten des Systems sind gasdicht, und alle Verbindungen sind mit in der Gaschromatographie üblichen „Swagelock“ Fittings hergestellt. Der am Ausgang der Zelle erzeugte Strom wird mit einem Integrator und zur Kontrolle mit einem Schreiber aufgezeichnet und ausgewertet (Fig. 2.3). Die Anzahl der Flächeneinheiten unterhalb des gemessenen Peaks ist dabei proportional zur Menge der Sauerstoffionen, wobei eine Flächeneinheit durch 1,042  $\mu\text{g}$  Sauerstoff produziert wird (Fig. 2.4).



**Fig. 2.3:** Schematic diagram of the coulometric system built after Peck & Uglow (1990)



**Fig 2.4:** Example of a typical output trace from the integrator. The tick marks indicate start and end of integration. Also given is the chemical reaction taking place in the fuel cell.

Der Vorteil dieser Methode liegt in der Genauigkeit und der Temperaturunabhängigkeit der Sauerstoffbestimmung. Die Mittelwerte der Ergebnisse für die coulometrische Methode und die Sauerstoffbestimmung nach der Mikrowinkler-Methode unterscheiden sich um nicht mehr als 0,5% (Peck 1990). Die Coulometrie ermöglicht damit bei nur geringen Probenvolumina (<25µl) eine sehr genaue Messung des Sauerstoffgehalts in einer Seewasserprobe. Der Nachteil liegt darin, daß im geschlossenen System gearbeitet wird und die Ergebnisse auf nur wenigen Messpunkten basieren.

### Versuchsdurchführung

Die zu untersuchenden Organismen werden in einem geschlossenen System gehalten (closed bottle Versuch). Die Versuche wurden in einer Klimatrube der Fa. Rumed durchgeführt. Die Versuchsgefäße aus Glas wurden vor jedem Versuch gründlich gereinigt und autoklaviert. Das Versuchswasser wurde vorher steril filtriert (s.o.) und einige Stunden mit Luft durchströmt, um eine Sauerstoffsättigung zu erreichen. Da es sich um „closed bottle“ Versuche handelt, mußten Rührfische in die Kammer integriert werden, um eine gute Durchmischung des Kammervolumens zu erreichen. Die Rührfische befanden sich unter einer Lochplatte, durch die sie vom Versuchstier getrennt waren. Die Tiere wurden in die Kammern überführt und die Kammern luftblasenfrei mit Seewasser befüllt. Die Versuchskammern wurden zusätzlich in ein Wasser-

bad gesetzt; so wurde eine optimale Temperaturkonstanz erreicht. Die Inkubationszeit war je nach Art verschieden. Bei kleinen Schlangensterne z.B. konnte sie einen Tag oder länger betragen. Vor jeder Messung wurde die Kammer auf einen Magnetrührer gesetzt und das Kammerwasser 30 Sekunden gut durchmischt. Danach wurden mit einer gasdichten Spritze (Hamilton 1802 R) Wasserproben über ein in der Gaschromatographie gebräuchliches Septum aus dem Versuchsgefäß entnommen und ebenfalls über ein Septum in den Desorber eingespritzt. Die Kammern wurden sofort wieder in das Wasserbad gesetzt.

### Auswertung und Berechnung

Da die ausgegebenen Flächeneinheiten proportional zu einem bestimmten Sauerstoffgehalt sind ergibt sich:

$1,042 \text{ pg O}_2 \cdot \text{Flächeneinheiten} = \text{O}_2\text{-Konzentration pro Injektionsvolumen.}$

Unter Berücksichtigung des Kammervolumens und des Gewichts des Tieres erhält man den Sauerstoffverbrauch in  $\text{mg O}_2\text{g}^{-1}\text{h}^{-1}$ .

Die individuelle Respiratorische Rate ist mit dem Körpergewicht korreliert (WINBERG 1956, HEMMINGSEN 1960). Die Funktion kann wie folgt beschrieben werden:

$$R = aW^b$$

wobei

- R = Respiration in  $\text{mg O}_2 \text{ Individuum}^{-1} \text{ h}^{-1}$
- W = individuelles Körpergewicht in mg
- a = Proportionalitätskonstante
- b = Regressionskoeffizient

Der Regressionskoeffizient b bezeichnet die Steigung der Geraden bei einer logarithmischen Auftragung des Gewichts gegen die Respirationrate und ist ein Maß für die Gewichtsabhängigkeit der Respiration.

## 2.8 Abschätzung der Produktivität der Arten

Die relativen Anteile der Arten an der Gemeinschaftsrespiration können aus den durchschnittlichen Respirationraten in  $\text{mg O}_2\text{h}^{-1}$  und den relativen Abundanzanteilen der Arten auf den Stationen hochgerechnet werden.

Aus den artspezifischen Anteilen an der Gemeinschaftsrespiration können die Populationsanteile P mit

$$P = 0,8039R^{0,8262}$$

geschätzt werden.

Die Konstanten wurden von MCNEILL und LAWTON (1970) für Populationen von kurzlebigen Poikilothermen kalkuliert und finden weiten Gebrauch in der Literatur.

## 3. Ergebnisse

### 3.1. Verbreitungsmuster

Die Tabelle 3.1 faßt die Einheitsfänge von 13 in dieser Arbeit auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersuchten makrobenthischen Arten zusammen. Alle Arten wurden im Sommer 1991 auf 19 Stationen rund um Svalbard mit dem AGT gefangen. *Ophiura sarsi* wurde zusätzlich mit diese Liste aufgenommen, obwohl sie selber nicht respiratorisch untersucht wurde, da sie sich nicht in Aquarien halten ließ. Die Art kam jedoch in großen Anzahlen in den AGT-Fängen vor und wurde deshalb für die Gemeinschaftsanalysen mit berücksichtigt.

Von den untersuchten Arten gehören drei Arten zu den Mollusca, eine Art zu den Polychaeta, sieben Arten zu den Crustacea und vier Arten zu den Echinodermata. Die einzelnen Arten sind in Kapitel 2.3 näher nach Verbreitung, Vorkommen und Ernährungsweise beschrieben.

Die Muscheln *Chlamys islandica* und *Ciliatocardium ciliatum* gehören zu den seltenen Arten. *C. islandica* kam nur auf drei Stationen auf der Stor Bank vor und erreichte ihre höchste Abundanz auf der Station 42 mit 81 Individuen  $3000\text{ m}^{-2}$ . *C. ciliatum* war auf vier Stationen vertreten und erreichte die höchste Abundanz auf Station 70 im Storfjordrenna ( $154\ 3000\text{ m}^{-2}$ ).

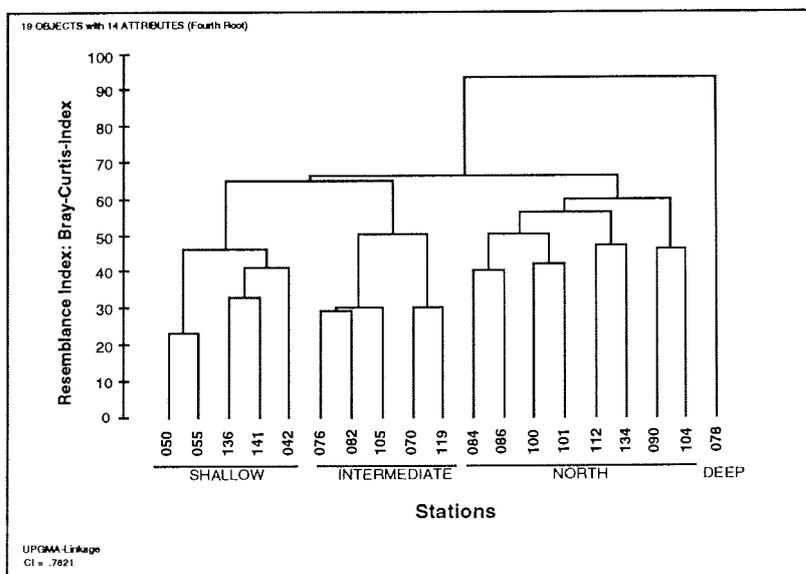
Der Polychaet *Brada inhabilis* wurde auf sieben Stationen gefunden, schwerpunktmäßig auf der Stor Bank und im Storfjordgebiet.

Sieben Arten der Großgruppe der Crustaceen wurden hinsichtlich der Abundanzen ausgewertet. Die drei Amphipoden *Stegocephalus inflatus*, *Ampelisca eschrichtii* und *Anonyx nugax* kamen nur auf wenigen Stationen vor. *A. eschrichtii* und *S. inflatus* wiesen nur am nördlichen Kontinentalhang (auf den Stationen 100 und 101) mit 500 bzw. 76 Individuen  $3000\text{ m}^{-2}$  nennenswerte Abundanzen auf. *A. nugax* war auf sieben Stationen mit Abundanzen unter 100 Individuen  $3000\text{ m}^{-2}$  vertreten. Drei Arten gehören zur Gruppe der Decapoda: *Pandalus borealis*, *Sabinea septemcarinata* und *Sclerocrangon ferox*. *P. borealis* fand sich auf elf Stationen, davon auf drei Stationen mit 300 oder mehr Individuen  $3000\text{ m}^{-2}$  (82,76, 70). *S. septemcarinata*, auf zwölf Stationen vertreten, erreichte auf zwei Stationen Individuenzahlen von 1325 (Station 141) bzw. 1143  $3000\text{ m}^{-2}$  (Station 82). *S. ferox* ist ein eher seltener Decapode, der auf acht Stationen angetroffen wurde. Auf der Station 42 kam diese Art mit 564 Individuen  $3000\text{ m}^{-2}$  am häufigsten vor. Der einzige untersuchte Isopode *Saduria entomon* ist die seltenste Art, die nur auf zwei Stationen (78 und 141) mit 27 Individuen  $3000\text{ m}^{-2}$  bzw. 58 Individuen  $3000\text{ m}^{-2}$  vertreten war.

Die drei Schlangensterne gehören zu den häufigeren Arten. *Ophiacantha bidentata* war auf 16 von 19 Stationen vertreten. Auf den Stationen 136 und 141 erreichte sie die höchsten Individuenzahlen aller Arten überhaupt mit 25424 bzw. 36000 pro 3000 m<sup>2</sup>. *Ophiura sarsi* wurde auf 13 Stationen gefunden. Höchste Individuenzahlen erreichte diese Art auf der Isfjordrenna-Station 76 (7395 3000 m<sup>-2</sup>). Der dritte Ophiuride *Ophiocten sericeum* trat ebenfalls auf 13 Stationen auf. Mit 21715 Individuen pro 3000 m<sup>2</sup> hatte dieser Schlangestern auf der Stor Bank (Station 136) seine höchsten Abundanzen, wurde auf dieser Station jedoch noch von *O. bidentata* übertroffen (s.o.).

Das Gebiet um Svalbard war hinsichtlich der Verbreitung der untersuchten Benthosarten nicht homogen. Das Zonierungsmuster wurde auf der Grundlage der standardisierten AGT- Fänge (Tab. 3.1) mit Hilfe von Klassifikations- und Ordinationsverfahren (Kapitel 2.4) analysiert.

Das Dendrogramm als Ergebnis der Klassifikation (Fig. 3.1) zeigt vier Stationsgruppen (Cluster). Die Stationen 50, 55, 136, 141 und 41 liegen in einem Tiefenbereich von 100 m bis 180 m und gruppieren sich zu einem Cluster, der im folgenden SHALLOW genannt werden soll. Die zweite Stationsgruppe beinhaltet Stationen (76, 82, 105, 70 und 119) in Tiefen von 240m bis 530m und wird mit INTERMEDIATE bezeichnet. Der dritte Cluster umfaßt acht Stationen, die

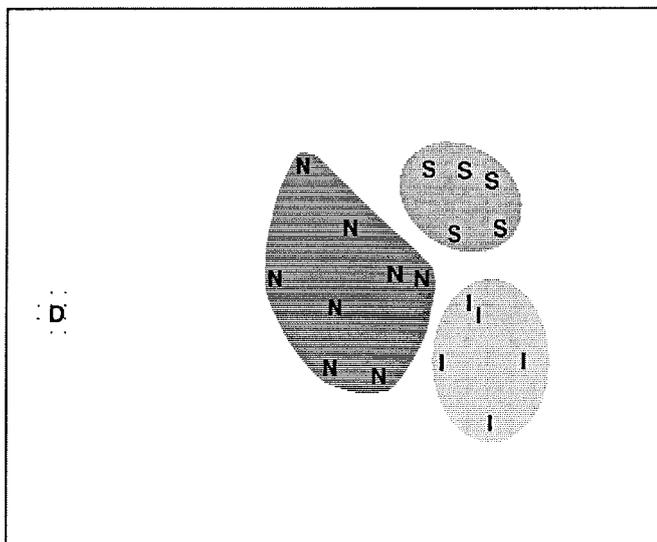


**Fig. 3.1:** Similarity between stations: Cluster dendrogram based on relative abundance data from AGT trawl catches. Different shading patterns indicate different station groups.

**Tab. 3.1:** Species-station table with abundances [individuals 3000 m<sup>2</sup>] of the 14 investigated species.

| Species/Stations              | 42  | 50   | 55   | 70  | 76   | 78 | 82   | 84  | 86   | 90 | 100 | 101 | 104 | 105  | 112 | 119  | 134 | 136   | 141   |   |
|-------------------------------|-----|------|------|-----|------|----|------|-----|------|----|-----|-----|-----|------|-----|------|-----|-------|-------|---|
| <i>Chlamys islandicus</i>     | 81  | 0    | 0    | 0   | 0    | 0  | 0    | 0   | 0    | 2  | 0   | 0   | 0   | 0    | 0   | 0    | 0   | 0     | 1     | 1 |
| <i>Clinocardium ciliatum</i>  | 0   | 0    | 0    | 154 | 23   | 0  | 25   | 0   | 0    | 0  | 0   | 0   | 0   | 0    | 0   | 0    | 0   | 0     | 0     | 1 |
| <i>Brada inabilis</i>         | 3   | 882  | 28   | 0   | 115  | 0  | 0    | 0   | 0    | 0  | 0   | 0   | 1   | 0    | 0   | 0    | 0   | 140   | 1037  |   |
| <i>Mesidothea entomon</i>     | 0   | 0    | 0    | 0   | 0    | 27 | 0    | 0   | 0    | 0  | 0   | 0   | 0   | 0    | 0   | 1    | 1   | 0     | 58    |   |
| <i>Stegocephalus inflatus</i> | 0   | 61   | 0    | 0   | 0    | 3  | 0    | 0   | 1    | 1  | 500 | 76  | 0   | 0    | 0   | 0    | 7   | 1     | 1     |   |
| <i>Ampelisca eschrichtii</i>  | 0   | 2    | 9    | 11  | 0    | 0  | 0    | 1   | 1    | 0  | 500 | 76  | 0   | 0    | 0   | 0    | 0   | 1     | 1     |   |
| <i>Anonyx nugax</i>           | 0   | 15   | 9    | 0   | 0    | 0  | 0    | 0   | 1    | 0  | 1   | 76  | 0   | 0    | 0   | 0    | 0   | 1     | 1     |   |
| <i>Pandalus borealis</i>      | 0   | 0    | 0    | 341 | 380  | 0  | 298  | 0   | 8    | 0  | 0   | 61  | 12  | 235  | 14  | 115  | 28  | 0     | 58    |   |
| <i>Sabinea septemcarinata</i> | 161 | 790  | 66   | 11  | 0    | 0  | 1143 | 0   | 0    | 1  | 0   | 1   | 2   | 11   | 0   | 0    | 1   | 112   | 1325  |   |
| <i>Sclerocrangon ferox</i>    | 564 | 0    | 0    | 0   | 0    | 0  | 0    | 33  | 1    | 5  | 1   | 0   | 0   | 0    | 0   | 0    | 7   | 112   | 230   |   |
| <i>Ophiacanthabidenta</i>     | 966 | 304  | 38   | 0   | 575  | 0  | 248  | 52  | 76   | 10 | 8   | 851 | 21  | 1196 | 28  | 0    | 98  | 25424 | 36000 |   |
| <i>Ophiura sarsi</i>          | 242 | 0    | 0    | 814 | 7395 | 0  | 2782 | 9   | 1006 | 10 | 1   | 114 | 40  | 2499 | 0   | 489  | 0   | 0     | 1325  |   |
| <i>Ophiocten sericeum</i>     | 322 | 5715 | 5411 | 0   | 150  | 0  | 50   | 123 | 203  | 0  | 12  | 38  | 0   | 0    | 21  | 0    | 1   | 308   | 21715 |   |
| <i>Ctenodiscus crispatus</i>  | 2   | 152  | 1154 | 825 | 0    | 0  | 99   | 0   | 101  | 0  | 0   | 0   | 0   | 0    | 0   | 2157 | 7   | 56    | 3917  |   |

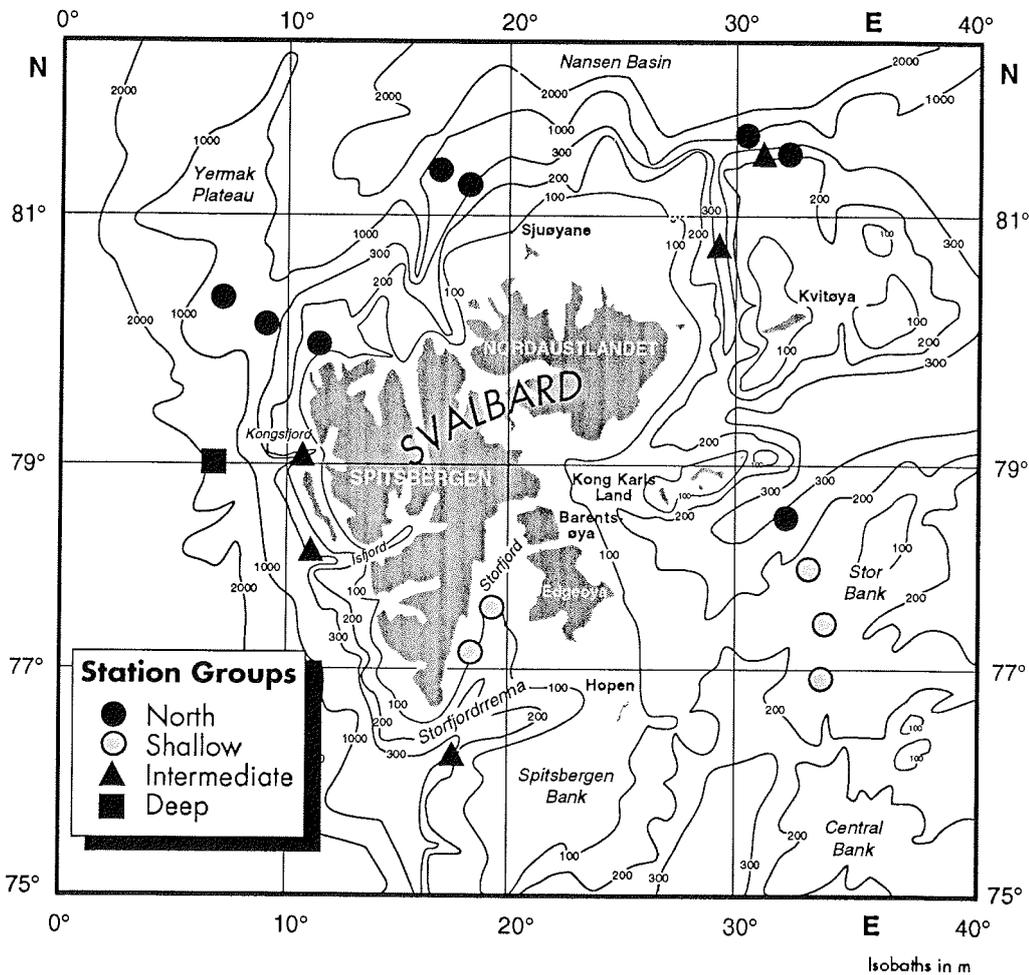
in Wassertiefen von 150m bis 850m liegen (84, 86, 100, 101, 112, 134, 90, 104). Dieser Cluster wird als NORTH bezeichnet, da die Stationen (bis auf 134) sich alle am nördlichen Kontinentalrand befinden. Eine Station (78) ist sehr unterschiedlich von allen anderen Stationen, sie liegt westlich von Spitzbergen in 2000m Tiefe und wird im folgenden DEEP genannt.



**Fig. 3.2:** Similarity between stations: Multidimensional scaling (MDS) based on relative abundance data from AGT trawl catches. Different shading patterns indicate different station groups.

Die Ordination mit Hilfe der Multi-Dimensionalen-Skalierung (MDS), basierend auf der Ähnlichkeitsmatrix nach Bray-Curtis ergibt ebenfalls vier Gruppen (SHALLOW, INTERMEDIATE, NORTH und DEEP) (Fig. 3.2). Die Stationen sind vor allem entlang des im MDS-Plot waagrecht verlaufenden Tiefengradienten angeordnet; die Tiefseestation 78 ist deutlich von den anderen Gruppen isoliert. Die anderen Cluster sind weniger deutlich getrennt. Die geographische Lage der Stationen im Untersuchungsgebiet (Fig. 3.3) illustriert ebenfalls den latitudinalen Gradienten in der Verteilung der Stationscluster.

In den Stationsgruppen SHALLOW, INTERMEDIATE und NORTH stellen *Ophiura sarsi*, *Ctenodiscus crispatus*, *Ophiacantha bidentata*, *Ophiocten sericeum* und *Stegocephalus inflatus* die jeweils fünf häufigsten Arten (Tab. 3.2). Als einzige Art kommt *Ophiacantha bidentata*, mit 57,7% auf der Stationsgruppe INTERMEDIATE die dominanteste Art, in allen drei



**Fig. 3.3:** Similarity between stations: Investigation area around Svalbard linking the trawl stations to the identified station groups.

Stationsgruppen vor. In allen drei Stationsgruppen stellen die drei häufigsten Arten über 50% der Abundanzen dar. In den Stationsgruppen SHALLOW und INTERMEDIATE haben sie mit 86,1% bzw. 93,4% eine überragende Bedeutung. Auffällig ist, daß vier der fünf dominantesten Taxa den Echinodermen angehören. Lediglich in der Stationsgruppe NORTH bildet *Stegocephalus inflatus*, ein Amphipode, die dritthäufigste Art.

**Tab. 3.2:** Dominant species [%] within station groups. Species abundance as percentage of total number of individuals per station group.

| SHALLOW                      | (%)         | INTERMEDIATE                 | (%)         | NORTH                         | (%)         |
|------------------------------|-------------|------------------------------|-------------|-------------------------------|-------------|
| <i>Ophiacantha bidentata</i> | 57,7        | <i>Ophiura sarsi</i>         | 63,1        | <i>Ophiura sarsi</i>          | 27,8        |
| <i>Ophiocten sericeum</i>    | 30,8        | <i>Ctenodiscus crispatus</i> | 13,9        | <i>Ophiacantha bidentata</i>  | 26,9        |
| <i>Ctenodiscus crispatus</i> | 4,9         | <i>Ophiacantha bidentata</i> | 9,1         | <i>Stegocephalus inflatus</i> | 13,8        |
| <b>S</b>                     | <b>93,4</b> |                              | <b>86,1</b> |                               | <b>68,5</b> |

### Stationsgruppe SHALLOW

Die 5 Stationen des Clusters SHALLOW liegen alle im südlichsten und flachsten Teil des Untersuchungsgebiets: Die drei östlichen Stationen (42, 136, 141) befinden sich auf der Stor Bank im mittleren Barentsmeer, die beiden westlichen Stationen (50, 55) im Storfjord vor der Ostküste Spitzbergens.

Alle 14 untersuchten Arten wurden auf mindestens einer der SHALLOW-Stationen gefunden (Tab. 3.3). Die mittleren Abundanzen, ausgedrückt durch die AGT-Einheitsfänge, waren hier am größten. Häufigste Arten waren die Schlangensterne *Ophiacantha bidentata*, *Ophiocten sericeum* und der Seestern *Ctenodiscus crispatus*, die zusammen über 90% der hier gefangenen Individuen stellten. Die beiden Schlangensterne kamen zwar auch in anderen Zonen vor, *O. bidentata* als einzige Art sogar im gesamten Untersuchungsgebiet, lassen sich aber wegen

**Tab. 3.3:** Most important species of station group SHALLOW; presence and association indices determined from trawl catches (DAI = degree of association regarding to individuals; DAS = degree of association regarding to stations; characterspecies are underlined).

| SHALLOW Species               | Mean  | Presence | Biological Index | DAI  | DAS  |
|-------------------------------|-------|----------|------------------|------|------|
| <u>Ophiocten sericeum</u>     | 6694  | 100      | 92               | 98.2 | 38.5 |
| <i>Chlamys islandica</i>      | 17    | 60       | 12               | 97.6 | 75   |
| <u>Ophiacantha bidentata</u>  | 12546 | 100      | 88               | 95.2 | 31.3 |
| <i>Sclerocrangon ferox</i>    | 181   | 60       | 38               | 95.1 | 37.5 |
| <i>Brada inhamilis</i>        | 418   | 100      | 64               | 94.7 | 71.4 |
| <i>Sabinea septemcarinata</i> | 490   | 100      | 72               | 67.7 | 41.7 |
| <i>Saduria entomon</i>        | 12    | 20       | 4                | 66.7 | 25   |
| <i>Ctenodiscus crispatus</i>  | 1056  | 100      | 62               | 62.3 | 50   |
| <i>Anonyx nugax</i>           | 5     | 80       | 24               | 25   | 57.1 |
| <i>Stegocephalus inflatus</i> | 13    | 60       | 14               | 9.7  | 33.3 |
| <i>Ophiura sarsi</i>          | 313   | 40       | 26               | 9.4  | 15.4 |
| <i>Pandalus borealis</i>      | 12    | 20       | 6                | 3.7  | 9.1  |
| <i>Ampelisca</i> sp.          | 3     | 80       | 24               | 2.2  | 44.4 |
| <i>Clinocardium cilliatum</i> | 1     | 20       | 0                | 0.5  | 25   |

der hohen DAI-Werte als Charakterarten des SHALLOW-Bereichs bezeichnen. Die Muschel *Chlamys islandica* ist ebenfalls stark mit diesem Stationscluster assoziiert, trat aber nur in relativ geringen Abundanzen auf.

### Stationsgruppe INTERMEDIATE

Die Stationen des Clusters INTERMEDIATE liegen regional sehr weit auseinander in mittleren Tiefen von 240 bis 530m am westlichen und nördlichen Kontinentalhang bzw. in Schelfrinnen (Fig. 3.3).

Insgesamt wurden 10 der 14 untersuchten Arten auf den Stationen dieser Gruppe gefunden (Tab. 3.4). Die mittleren Einheitsfänge waren hier deutlich geringer als auf den flachen Stationen. Der Schlangensterne *Ophiura sarsi* ist die abundanteste Art, mit deutlichen Abstand gefolgt von *O. bidentata* und *C. crispatus*. Neben *O. sarsi* ist die Garnele *Pandalus borealis* Charakterart dieses Bereichs. *O. sericeum* kam hier nur noch auf zwei Stationen in geringen Anzahlen vor.

**Tab. 3.4:** Most important species of station group INTERMEDIATE: presence and association indices determined from trawl catches (DAI = degree of association regarding to individuals; DAS = degree of association regarding to stations; characterspecies are underlined).

| INTERMEDIATE<br>Species         | Mean | Presence | Biological<br>Index | DAI  | DAS  |
|---------------------------------|------|----------|---------------------|------|------|
| <i>Clinocardium ciliatum</i>    | 40   | 60       | 32                  | 99,5 | 75,0 |
| <u><i>Pandalus borealis</i></u> | 274  | 100      | 80                  | 88,3 | 45,5 |
| <u><i>Ophiura sarsi</i></u>     | 2796 | 100      | 96                  | 83,6 | 38,5 |
| <i>Ctenodiscus crispatus</i>    | 616  | 60       | 52                  | 36,4 | 30,0 |
| <i>Sabinea septemcarinata</i>   | 233  | 60       | 44                  | 32,1 | 25,0 |
| <i>Brada inabilis</i>           | 23   | 20       | 12                  | 5,2  | 14,3 |
| <i>Ophiacantha bidentata</i>    | 404  | 60       | 50                  | 3,1  | 18,8 |
| <i>Ampelisca</i> sp.            | 2    | 20       | 10                  | 1,8  | 11,1 |
| <i>Saduria entomon</i>          | 1    | 20       | 14                  | 1,1  | 25,0 |
| <i>Ophiocten sericeum</i>       | 40   | 40       | 24                  | 0,6  | 15,4 |

### Stationsgruppe NORTH

Die acht Stationen der Stationsgruppe NORTH befanden sich bis auf Station 134 alle nördlich von 79°N. Dieser Cluster umfaßt Stationen mit einem Tiefenspektrum von 150m bis 850m. Drei Stationen (84,86,90) liegen nördlich des Yermak-Plateaus nahe beieinander. Jeweils zwei Stationen sind benachbart, nördlich von Sjøyane (100, 101) und Kvitøya (112, 104). Station 134 bildet eine Ausnahme, da sie sich südlich von 79°N in einer Schelfrinne nördlich der Stor Bank befindet.

In dieser Stationsgruppe findet man Individuen von 13 der 14 untersuchten Arten (Tab. 3.5). Die mittleren Individuenzahlen sind jedoch niedriger als die der beiden Stationsgruppen SHALLOW und INTERMEDIATE. Höchste Abundanz hat *Ophiacantha bidentata*, sie ist jedoch in ihrer Verbreitung nicht stark auf diese Stationsgruppe beschränkt. Charakterart dieser Stationsgruppe ist *Stegocephalus inflatus*, der in NORTH seinen Verbreitungsschwerpunkt hat.

**Tab. 3.5:** Most important species of station group NORTH: presence and association indices determined from trawl catches [DAI = degree of association regarding to individuals; DAS = degree of association regarding to stations; characterspecies are underlined].

| <b>NORTH<br/>Species</b>      | <b>Mean</b> | <b>Presence</b> | <b>Biological<br/>Index</b> | <b>DAI</b> | <b>DAS</b> |
|-------------------------------|-------------|-----------------|-----------------------------|------------|------------|
| Ampelisca eschrichtii         | 72          | 50              | 31                          | 96         | 44,4       |
| <u>Stegocephalus inflatus</u> | 73          | 62,5            | 44                          | 89,9       | 55,6       |
| Anonyx nugax                  | 10          | 37,5            | 20                          | 75         | 42,9       |
| Pandalus borealis             | 15          | 62,5            | 45                          | 7,9        | 45,5       |
| Ophiura sarsi                 | 148         | 75              | 61                          | 7,1        | 46,2       |
| Sclerocrangon ferox           | 6           | 62,5            | 40                          | 4,9        | 62,5       |
| Chlamys islandica             | 0           | 12,5            | 9                           | 2,4        | 25,0       |
| Ophiacantha bidentata         | 143         | 100             | 90                          | 1,7        | 50,0       |
| Ctenodiscus crispatus         | 14          | 25              | 18                          | 1,3        | 20,0       |
| Ophiocten sericeum            | 50          | 75              | 54                          | 1,2        | 46,2       |
| Saduria entomon               | 1           | 12,5            | 6                           | 1,1        | 25,0       |
| Sabinea septemcarinata        | 1           | 50              | 24                          | 0,1        | 33,3       |
| Brada inabilis                | 1           | 12,5            | 8                           | 0          | 14,3       |

### Station DEEP

Die „Stationsgruppe“ DEEP besteht nur aus der Station 78 und liegt in 2000m Tiefe. Von den 14 untersuchten Arten kommen nur *Saduria entomon* und *Stegocephalus inflatus* dort vor. Diese Station bildet in jeder Beziehung eine Ausnahme. Sie ist mit Abstand die tiefste beprobte Station und besitzt sowohl die geringsten Arten- wie auch Individuenzahlen. Auffällig ist das völlige Fehlen von Schlangensteinen.

## 3.2 Untersuchungen ausgewählter makrobenthischer Arten

Aus den 19 während der „Polarstern“-Expedition 1991 in den Gewässern um Svalbard durchgeführten Agassiztrawlfängen wurden für 14 häufige makrobenthische Arten repräsentative Unterproben genommen und, soweit möglich, lebende Exemplare abgesammelt. Zusätzlich zu den in der Gemeinschaftsanalyse untersuchten Arten (Kap. 3.1) konnten die Muschel *Astarte*

*montagui* und die beiden Schlangensterne *Ophiopleura borealis* und *Ophioscolex glacialis* gehältert und auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersucht werden.

Die Schaffung von geeigneten Hälterungsbedingungen für jede Art war eine der aufwendigsten Vorbedingungen für die Durchführung von Sauerstoffverbrauchsmessungen an Makrobenthosarten. Alle Aquarien mußten mit Sediment bestückt werden, um besonders den Muscheln und Schlangensternen ein geeignetes Substrat zu schaffen. Eine sorgfältige und effiziente Filterung des Aquarienwassers und damit die Entfernung von Exkretionsprodukten und Schadstoffen war eine weitere Prämisse für eine gute Hälterung. Nur eine „natürliche“ Umgebung für die Organismen sicherte ein Überleben der Tiere. Eine möglichst gute Adaption an die Aquarien stellte sicher, daß der gemessene Sauerstoffverbrauch einen realistischen, mit in situ-Bedingungen vergleichbaren Wert darstellte.

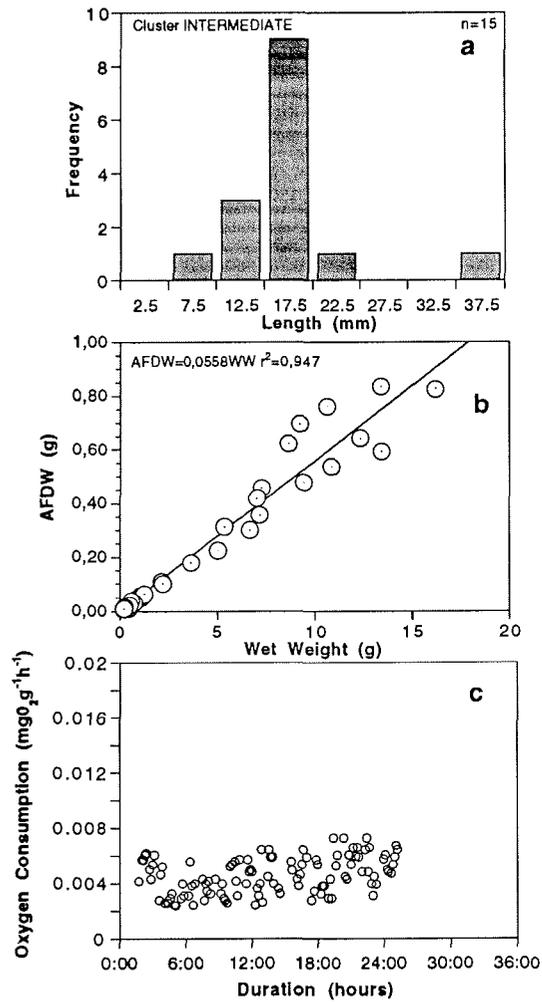
Die Überlebensrate der Tiere in den Aquarien war von Art zu Art unterschiedlich. Der Ophiuride *Ophioscolex glacialis* überlebte nur wenige Monate in den Aquarien. Dasselbe galt für die Amphipoden, die ca. ein Jahr überlebten. Individuen anderer Arten, wie z.B. *Sclerocrangon ferox* und *Sabinea septemcarinata*, leben auch jetzt, nach 36 Monaten, noch in den Aquarien.

Respirationsuntersuchungen wurden an 116 Individuen aus 4 Großgruppen (Bivalvia, Polychaeta, Echinodermata und Crustacea) durchgeführt, um die metabolischen Leistungen der einzelnen Arten zu vergleichen und deren Anteil an der Gemeinschaftsrespiration und -produktion abzuschätzen (Kap. 3.4).

### 3.2.1 Bivalvia

#### *Clinocardium ciliatum*

Im Untersuchungsgebiet trat *C. ciliatum* nur innerhalb der Stationsgruppe INTERMEDIATE in geringen Abundanzen auf. Die ermittelten Längen-Häufigkeiten in den Unterproben zeigen eine hohe Konzentration von Organismen mit einer mittleren Größe von 17,5 mm (Fig. 3.4a). Bei dieser Art handelt es sich um einen Suspensionsfresser. Die Abbildung 3.4b gibt die Feuchtgewicht - AFDW Beziehung für diese Muschel an. Die Steigung der Geraden beträgt 0,056. Nur 5,6% des Gesamtgewichtes des Tieres bestehen also aus lebendem Gewebe. In den Aquarien lebte *C. ciliatum* halb eingegraben im Sediment. Die Individuen führten dabei grabende Bewegungen mit ihrem muskulösen Fuß aus. Charakteristisch für die Gattung ist eine sehr dicke Schale.



**Fig. 3.4:** *Clinocardium ciliatum*. **a:** Length frequency distribution of stations within the cluster INTERMEDIATE. **b:** Relationship between wet weight and ash free dry weight (AFDW) calculated from individual weights ( $n$  = individuals measured,  $m1$  = conversion factor,  $R^2$  = regression coefficient). **c:** Typical pattern of oxygen consumption measurements with intermittent flow respirometry.

**Tab.3.6:** *Clinocardium ciliatum*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $mgO_2h^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $mgO_2h^{-1}g^{-1}WW$ ) and respiration rate per g AFDW ( $mgO_2h^{-1}g^{-1}AFDW$ ).

| <i>Clinocardium ciliatum</i> | wet weight [g] | AFDW [g] | Standard Oxygen Consumption |                           |                             |
|------------------------------|----------------|----------|-----------------------------|---------------------------|-----------------------------|
|                              |                |          | [ $mgO_2h^{-1}$ ]           | [ $mgO_2h^{-1}g^{-1}WW$ ] | [ $mgO_2h^{-1}g^{-1}AFDW$ ] |
|                              | 7,500          | 0,419    | 0,030                       | 0,004                     | 0,071                       |
|                              | 16,600         | 0,926    | 0,075                       | 0,005                     | 0,081                       |

Es konnten zwei Tiere mit sehr unterschiedlichen Feuchtgewichten (7,5 g und 16,6 g) respiratorisch gemessen werden. Die Messungen wurden mit der „intermittent-flow“ Meßanlage durchgeführt. Das Volumen der Meßkammer betrug 0,7 l für das größere Tier und 0,215 l für das kleinere Tier. Der Verlauf der Messung des 16,6 g schweren Tieres (Fig. 3.4c) zeigte eine geringe Oszillation der Messwerte während des Versuchs und ein leichtes Abfallen des Sauerstoffverbrauchs über den gesamten Verlauf von 24 Stunden. Die Unterschiede im Sauerstoffverbrauch waren aber zu gering, um sie einem besonderen Ereignis zuordnen zu können. Der mittlere individuelle Sauerstoffverbrauch war für das 16,6 g schwere Tier mit  $0,075 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$  mehr als doppelt so hoch als der des kleineren Tieres ( $0,030 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$ ) (Tab. 3.6).

### *Chlamys islandica*

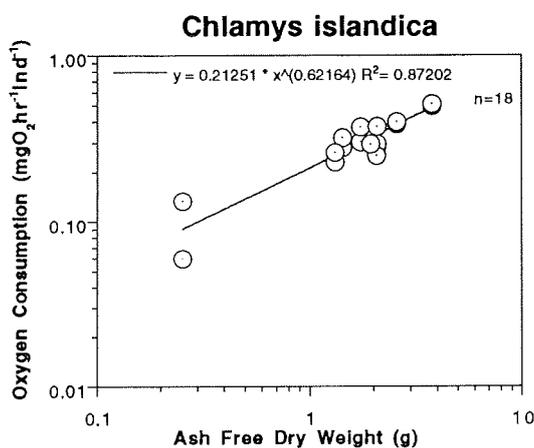
Für diese Muschelart wurde ein Anteil von 6% lebenden Gewebes (AFDW) am Feuchtgewicht eines Individuums bestimmt. Das Feuchtgewicht der respiratorisch untersuchten Tiere wurde mit diesem Faktor in AFDW umgerechnet. *Chlamys islandica* gehört zu den höher entwickelten Muscheln. Die Art ist ein Suspensionsfresser und wurde deshalb mit Algenkulturen ernährt. Die Muschel reagierte sehr empfindlich auf plötzlichen Lichteinfall mit heftigen Fluchtreaktionen.

**Tab. 3.7:** *Chlamys islandica*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}\text{AFDW}$ ).

| <i>Chlamys islandica</i> | wet weight [g] | AFDW [g] | Standard Oxygen Consumption     |  |  |
|--------------------------|----------------|----------|---------------------------------|--|--|
|                          |                |          | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}\text{WW}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}\text{AFDW}$ ] |
| 1                        | 4,230          | 0,254    | 0,060                           | 0,014  | 0,236  |
| 1                        | 4,230          | 0,254    | 0,134                           | 0,032  | 0,528  |
| 2                        | 21,890         | 1,313    | 0,230                           | 0,011  | 0,175  |
| 2                        | 21,890         | 1,313    | 0,262                           | 0,012  | 0,200  |
| 3                        | 23,710         | 1,423    | 0,280                           | 0,012  | 0,197  |
| 3                        | 23,710         | 1,423    | 0,321                           | 0,014  | 0,226  |
| 4                        | 29,000         | 1,740    | 0,304                           | 0,011  | 0,175  |
| 4                        | 29,000         | 1,740    | 0,373                           | 0,013  | 0,214  |
| 5                        | 32,270         | 1,936    | 0,323                           | 0,010  | 0,167  |
| 5                        | 32,270         | 1,936    | 0,295                           | 0,009  | 0,152  |
| 6                        | 34,380         | 2,063    | 0,281                           | 0,008  | 0,136  |
| 6                        | 34,380         | 2,063    | 0,252                           | 0,007  | 0,122  |
| 7                        | 34,710         | 2,083    | 0,294                           | 0,009  | 0,141  |
| 7                        | 34,710         | 2,083    | 0,373                           | 0,011  | 0,179  |
| 8                        | 43,000         | 2,580    | 0,390                           | 0,009  | 0,151  |
| 8                        | 43,000         | 2,580    | 0,399                           | 0,009  | 0,155  |
| 9                        | 62,800         | 3,768    | 0,496                           | 0,008  | 0,132  |
| 9                        | 62,800         | 3,768    | 0,513                           | 0,008  | 0,136  |

Für neun unterschiedlich große Individuen von *C. islandica* konnte der Sauerstoffverbrauch mit der coulometrischen Messmethode ermittelt werden. Das Volumen der Meßkammern betrug 0,2 l für die kleinsten Tiere (4,23 g) und 0,7 l für alle anderen. Eine Wiederholungsmessung mit den selben Individuen führte außer bei dem kleinsten Tier jeweils zu ähnlichen Resultaten. Die geringen Schwankungen der Sauerstoffverbräuche zwischen den Repliken sind ein Indiz für die Reproduzierbarkeit der Messmethode.

Es wurde ein weites Größenspektrum dieser Muscheln erfaßt (Tab. 3.7). Die kleinste Muschel wog 4,23 g (Feuchtgewicht), die größte immerhin 62,8 g (Feuchtgewicht). Die individuellen Respirationsraten waren die höchsten unter den drei untersuchten Muschelarten ( $0,06 \text{ mg O}_2\text{h}^{-1}$  bis  $0,513 \text{ mg O}_2\text{h}^{-1}$ ). Die errechnete Respirationsrate pro Gramm AFDW schwankte zwischen  $0,122 \text{ mg O}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$  und  $0,528 \text{ mg O}_2\text{h}^{-1}\text{g AFDW}^{-1}$ . In der Abbildung 3.5 ist die Beziehung zwischen Sauerstoffverbrauch und Gewicht dargestellt. Der Exponent als Maßzahl dieser Funktion betrug 0,62. Man kann eine deutliche Abnahme des gewichtsnormierten Sauerstoffverbrauchs mit zunehmender Größe des Tieres erkennen.



**Fig. 3.5:** *Chlamys islandica*. Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale).

#### *Astarte montagui*

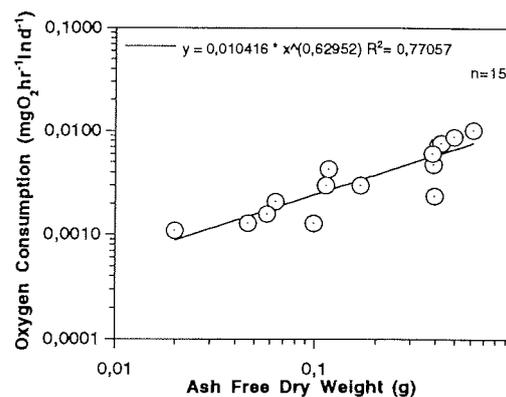
Bei dieser Art handelt es sich um eine filtrierende Muschel. Sie wurde in den Aquarien mit Algenkulturen gefüttert. Diese Art wurde aufgrund der sehr geringen Individuenzahlen nicht in der Gemeinschaftsanalyse berücksichtigt. Der Umrechnungsfaktor für die Beziehung Feuchtgewicht-AFDW mußte der Literatur entnommen werden (s. Kapitel 2.5).

Die Respirationsraten der dritten Muschelart *Astarte montagui* wurden ebenfalls mit der coulometrischen Methode gemessen. Das Volumen der Messkammer für die Sauerstoffver-

brauchsmessungen betrug 0,2 l. Die fünfzehn Individuen hatten ein Gewichtsspektrum von 0,33 g bis 10,20 g Feuchtgewicht (Tab. 3.8). Die individuellen Sauerstoffverbrauchsdaten zeigten Werte von  $0,001 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$  für sehr kleine Tiere und  $0,01 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$  für ein Tier von 10,2 g Feuchtgewicht. Die Respirationen lagen damit um eine Zehnerpotenz niedriger als die der beiden anderen Muschelarten *C. islandica* und *C. ciliatum*. Der gewichtsnormierte Sauerstoffverbrauch nahm mit zunehmender Individuengröße ab, der Exponent der Respiration-Gewichtsbeziehung betrug 0,629 (Fig.3.6).

**Tab. 3.8:** *Astarte montagui*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mg O}_2\text{h}^{-1}\text{gAFDW}^{-1}$ ).

| <i>Astarte montagui</i> | wet weight [g] | AFDW [g] | Standard Oxygen Consumption     |   |   |
|-------------------------|----------------|----------|---------------------------------|---|---|
|                         |                |          | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ ] |
|                         | 0,330          | 0,020    | 0,001                           | 0,0033  | 0,056   |
|                         | 0,770          | 0,046    | 0,001                           | 0,0017  | 0,028   |
|                         | 0,960          | 0,058    | 0,002                           | 0,0017  | 0,028   |
|                         | 1,060          | 0,064    | 0,002                           | 0,0020  | 0,033   |
|                         | 1,650          | 0,099    | 0,001                           | 0,0008  | 0,013   |
|                         | 1,880          | 0,113    | 0,003                           | 0,0016  | 0,027   |
|                         | 1,940          | 0,116    | 0,004                           | 0,0022  | 0,037   |
|                         | 2,790          | 0,167    | 0,003                           | 0,0011  | 0,018   |
|                         | 6,400          | 0,384    | 0,006                           | 0,0010  | 0,016   |
|                         | 6,470          | 0,388    | 0,005                           | 0,0007  | 0,012   |
|                         | 6,560          | 0,394    | 0,002                           | 0,0004  | 0,006   |
|                         | 6,800          | 0,408    | 0,007                           | 0,0011  | 0,018   |
|                         | 7,030          | 0,422    | 0,008                           | 0,0011  | 0,018   |
|                         | 8,150          | 0,489    | 0,009                           | 0,0011  | 0,018   |
|                         | 10,200         | 0,612    | 0,010                           | 0,0010  | 0,017   |

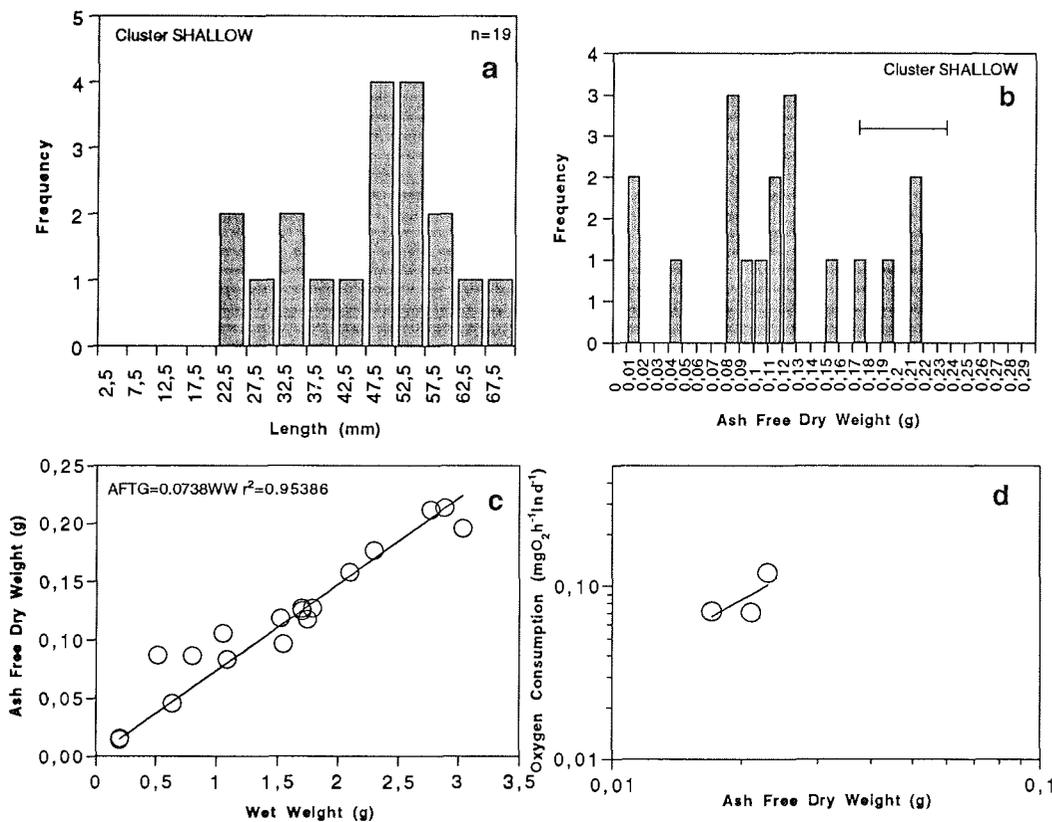


**Fig. 3.6:** *Astarte montagui*. Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption [note logarithmic scale].

### 3.2.2 Polychaeta

#### *Brada inhabilis*

Im Untersuchungsgebiet kam der Polychaet *Brada inhabilis* auf sieben von 19 Stationen auf den südlichen Teil Spitzbergens beschränkt vor. Nördlich von 79°N wurde er auf keiner Station gefunden. Für die Stationsgruppe SHALLOW konnte eine Längen-Häufigkeitsbeziehung



**Fig. 3.7:** *Brada inhabilis*. **a:** Length frequency distribution of stations within the cluster SHALLOW. **b:** Weight-frequency distribution of stations within the cluster SHALLOW. **c:** *Brada inhabilis*. Relationship between wet weight and ash free dry weight (AFDW) calculated from individual weights ( $n$  = individuals measured,  $R^2$  = regression coefficient). **d:** Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale).

(Fig. 3.7a) sowie eine Gewichts-Häufigkeitsbeziehung (Fig. 3.7b) aufgestellt werden. Es wird deutlich, daß *Brada inhabilis* über einen großen Längenbereich (20 mm-70 mm) vorkommt. Die meisten Individuen waren in der Längensklasse 47,5-52,5 anzutreffen. Die Beziehung zwischen aschefreiem Trockengewicht und Feuchtgewicht (lineare Regression) ergab einen Umrechnungsfaktor (WW zu AFDW) von 0,07 (Fig. 3.7c).

In den Aquarien lebte dieser Polychaet entweder im Sediment eingegraben oder lag auf dem Sediment. Aufgrund seiner grabenden Fortbewegungsweise und seiner Spuren im Aquarien wird dieser Polychaet als Substratfresser eingestuft.

Drei Individuen dieser Art konnten mit der Couloximetrie auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersucht werden (Fig. 3.7d). Die Gewichte der Individuen sowie ihr Sauerstoffverbrauch sind in Tab. 3.9 zusammengefaßt. Die Feuchtgewichte der drei Tiere lagen zwischen 2,3 g und 3,14 g, der individuelle Sauerstoffverbrauch zwischen 0,072 und 0,119  $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ . Die auf das aschefreie Trockengewicht (AFDW) normierten Sauerstoffverbräuche von 3,43 bis 5,16  $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$  sind die höchsten aller gemessenen Arten überhaupt.

**Tab. 3.9.:** *Brada inhabilis*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}^{-1}$ ).

| <i>Brada inhabilis</i> | wet weight [g] | AFDW [g] | Standard Oxygen Consumption     |   |   |
|------------------------|----------------|----------|---------------------------------|---|---|
|                        |                |          | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ ] |
|                        | 2,30           | 0,017    | 0,072                           | 0,031   | 4,23  |
|                        | 2,80           | 0,021    | 0,071                           | 0,025   | 3,43  |
|                        | 3,14           | 0,023    | 0,119                           | 0,038   | 5,16  |

### 3.2.3 Crustacea

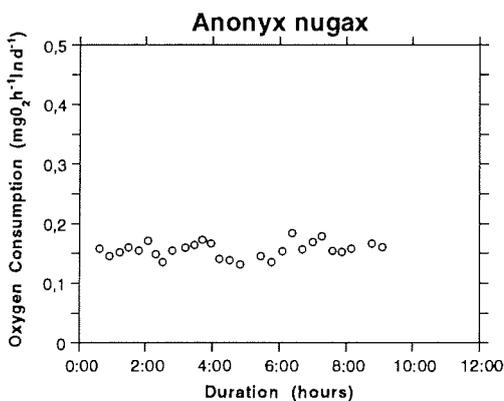
#### Amphipoda

Es konnten fünf Individuen dreier Amphipodenarten gemessen werden, drei Tiere der Art *Stegocephalus inflatus*, ein Vertreter von *Ampelisca eschrichtii* sowie ein Tier der Art *Anonyx nugax*. Die vier Individuen der Arten *S. inflatus* und *A. eschrichtii* werden als mikrophag beschrieben und werden deshalb zusammen behandelt. *A. nugax* ernährt sich nekrophag.

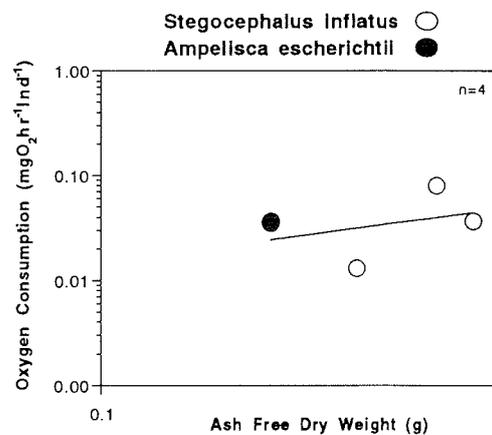
Im Untersuchungsgebiet kamen häufig zwei oder alle drei Arten gemeinsam auf den Stationen vor (vgl. Tab. 3.1). Gefunden wurden die drei Arten sowohl auf den flacheren Stationen im

Storfjord im Süden Spitzbergens als auch im äußersten Norden in Tiefen von 400m und 800m. Aus den Unterproben des Gesamtfanges konnten nur 11 Individuen aussortiert werden, die alle gemessen und gewogen wurden. Der Umrechnungsfaktor von Feuchtwicht in AFDW wurde für alle drei Arten einheitlich auf 0,31 festgesetzt. *Stegocephalus inflatus* und *Ampelisca eschrichtii* saßen in den Aquarien an kleinen Steinen festgeklammert und wechselten nur selten den Standort, während *A. nugax* sowohl grabend im Sediment aktiv war, als auch auf dem Sediment häufige Standortwechsel vornahm.

Das Feuchtwicht der auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersuchten Tiere lag zwischen 0,85 g und 2,76 g (Tab 3.10). Alle Tiere wurden mit der „intermittent-flow“-Messanlage untersucht. Den Verlauf eines typischen Versuchs zeigt Abbildung 3.8. Das Versuchskammervolumen betrug bei den ca. 30 mm großen Tieren 0,1 l. Die Versuche dauerten zwischen sechs und vierundzwanzig Stunden. Individuelle Respirationsraten variierten zwischen  $0,013 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$  und  $0,079 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$ . Der Verbrauch von *A. nugax* lag sehr viel höher bei  $0,155 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$ . Die gewichtsnormierten Sauerstoffverbräuche wurden für die direkt gemessenen Feuchtwichte und nach den berechneten Feuchtwicht - aschefreie Trockengewicht-Beziehungen für das aschefreie Trockengewicht berechnet. Die Verbräuche auf das Feuchtwicht (WW) bezogen schwankten zwischen  $0,01 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$  (*S. inflatus*),  $0,042 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$  (*A. eschrichtii*) und  $0,104 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}$  (*Anonyx nugax*). Die Beziehung zwischen Sauerstoffverbrauch und Gewicht ist in der Abbildung 3.9 aufgetragen. Die Gleichung der Regressionsgeraden weist einen Exponenten von 0,50 aus.



**Fig. 3.8:** *Anonyx nugax*. Typical pattern of oxygen consumption measurements with intermittent flow respirometry.



**Fig. 3.9:** Amphipoda. Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale) in two species.

**Tab.3.10:** Amphipoda. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{gAFDW}^{-1}$ ).

| Species                       | wet weight [g] | AFDW [g] | Standard Oxygen Consumption   |   |   |
|-------------------------------|----------------|----------|-------------------------------|---|---|
|                               |                |          | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}]$ |
| <i>Stegocephalus inflatus</i> | 1,40           | 0,43     | 0,013                         | 0,0092  | 0,030   |
|                               | 2,23           | 0,69     | 0,079                         | 0,034   | 0,110   |
| <i>Ampelisca eschrichtii</i>  | 2,76           | 0,85     | 0,036                         | 0,013   | 0,043   |
|                               | 0,85           | 0,26     | 0,036                         | 0,042   | 0,140   |
| <i>Anonyx nugax</i>           | 1,50           | 0,49     | 0,155                         | 0,104   | 0,334   |

## Isopoda

### *Saduria entomon*

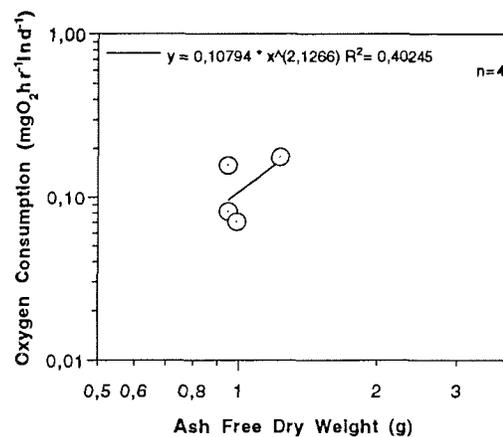
*Saduria entomon* kam nur auf zwei Stationen in nennenswerten Abundanzen vor. Interessant ist, daß es sich dabei um eine sehr flache Station (Station 141; 150 m) und die tiefste beprobte Station überhaupt handelt (Station 78; 2000 m). Die geringen Individuenzahlen in den Unterproben ließen keine Aufstellung von Längen-Häufigkeitsbeziehungen zu. Der Umrechnungsfaktor für die WW-AFDW Beziehung wurde der Literatur entnommen (0,19).

Diese Art ernährt sich nach Literaturangaben als Aasfresser. In den Aquarien wurde *S. entomon* mit Fisch oder Garnelenbrocken gefüttert. Die Art lebt auf dem Weichboden und gräbt sich, wie aus den Aquarienbeobachtungen zu folgern war, zeitweise auch in das Sediment ein.

**Tab. 3.11:** *Saduria entomon*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{gAFDW}^{-1}$ ).

| <i>Saduria entomon</i> | wet weight [g] | AFDW [g] | Standard Oxygen Consumption   |   |   |
|------------------------|----------------|----------|-------------------------------|---|---|
|                        |                |          | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}]$ |
|                        | 9,500          | 0,950    | 0,083                         | 0,009   | 0,087   |
|                        | 9,500          | 0,950    | 0,159                         | 0,017   | 0,167   |
|                        | 9,900          | 0,990    | 0,071                         | 0,007   | 0,072   |
|                        | 12,300         | 1,230    | 0,179                         | 0,015   | 0,145   |

Vier Tiere dieser Isopodenart konnten mit der „intermittent-flow“ Messanlage auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersucht werden. Das Volumen der Versuchskammer betrug 0,7 l. Alle Versuche erstreckten sich über 24 Stunden. Die Gewichte der untersuchten Tiere, sie lagen zwischen 9,5 g und 12,3 g WW, wiesen nur eine geringe Bandbreite auf (Tab. 3.11). Der geringste individuelle Sauerstoffverbrauch ( $0,071 \text{ mg O}_2\text{h}^{-1}$ ) wurde bei einem Tier mit einem Gewicht von 9,9 g WW gemessen. Den höchsten individuellen Verbrauch ( $0,179 \text{ mg O}_2\text{h}^{-1}$ ) hatte hier auch das größte Tier (12,3 g WW). Die für das AFDW gewichtsnormierten Sauerstoffverbräuche lagen zwischen  $0,072 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$  und  $0,167 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ . Der Exponent der Regressionsgeraden für die Respirations -Gewichtsbeziehung beträgt 2,12 (Fig.3.10). Eine Abnahme des gewichtsnormierten Sauerstoffverbrauchs mit der Körpergröße konnte nicht festgestellt werden.

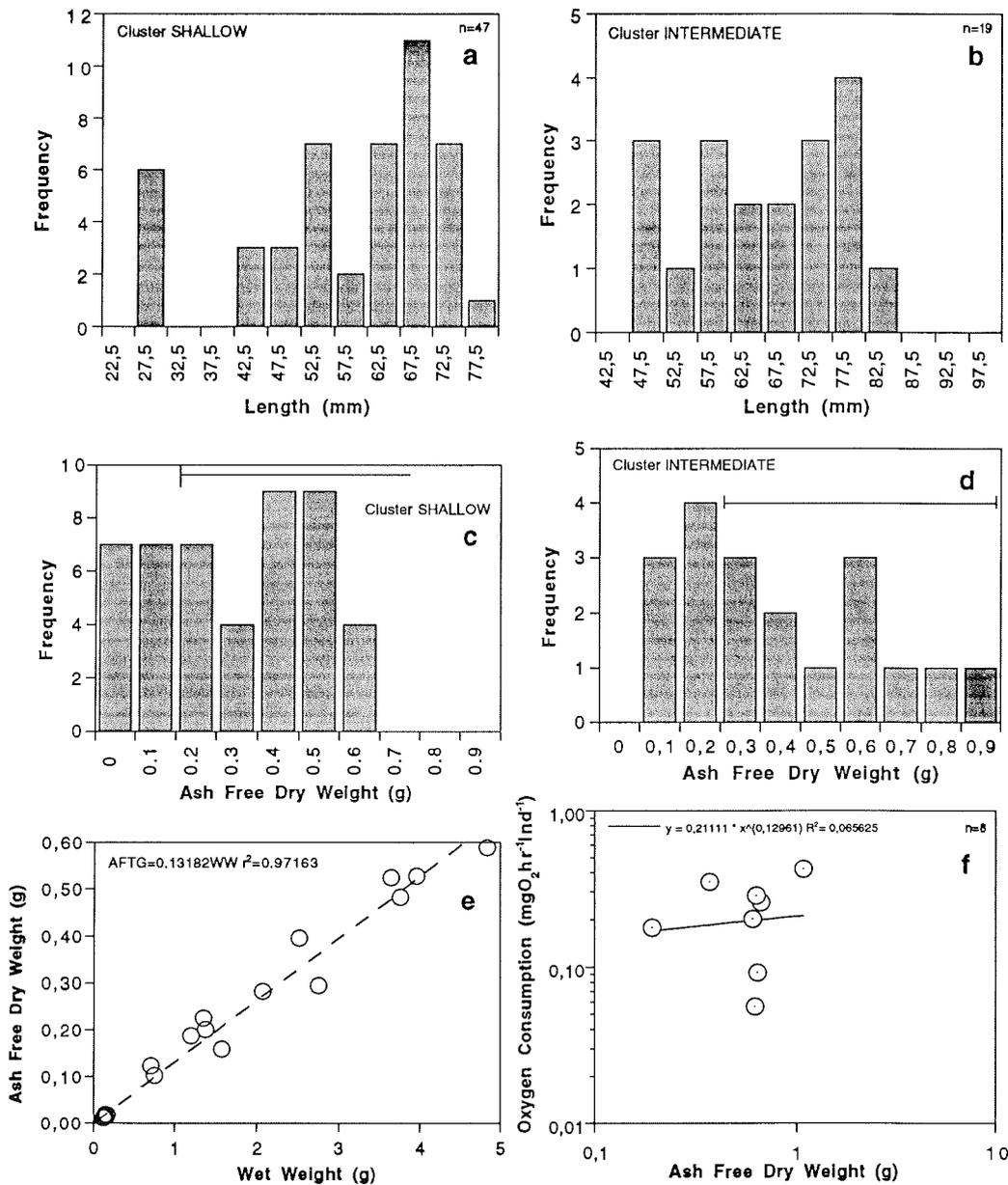


**Fig. 3.10** *Saduria entomon*. Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale).

## Decapoda

### *Sabinea septemcarinata*

Diese Art kam auf zahlreichen Stationen vor, hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt aber auf den flacheren Stationen des Untersuchungsgebietes. Für die Stationsgruppen SHALLOW und INTERMEDIATE konnten Längen-Häufigkeitsdiagramme und Gewichts-Häufigkeitsdiagramme aufgestellt werden (Fig. 3.11a bis 3.11d). Beide Populationen erstreckten sich über den gleichen Größenbereich. Auf der Stationsgruppe SHALLOW kamen in geringen Anzahlen kleinere Tiere von 25mm bis 30mm Länge vor. Der ermittelte Umrechnungsfaktor von individuellem Feuchtgewicht zu aschefreiem Trockengewicht beträgt 0,13 (Fig. 3.11e).



**Fig 3.11:** *Sabinea septemcarinata*. **a:** Length frequency distribution of stations within the cluster SHALLOW. **b:** Length frequency distribution of stations within the cluster INTERMEDIATE. **c:** Weight frequency distribution of stations within the cluster SHALLOW. Range of specimens used for respiration measurements is indicated with a horizontal bar. **d:** Weight frequency distribution of stations within the cluster INTERMEDIATE. Range of specimens used for respiration measurements is indicated with a horizontal bar. **e:** Relationship between wet weight and ash free dry weight (AFDW) calculated from individual weights ( $n$  = individuals measured,  $R^2$  = regression coefficient). **f:** Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale).

*Sabinea septemcarinata* ist ein Räuber und ernährt sich von größeren benthischen Organismen. Die Tiere wurden in den Aquarien mit Fischbrocken oder größeren Garnelenstücken gefüttert. *S. septemcarinata* nahm die Nahrung nur, wenn man sie vor ihren Augen längere Zeit hin und herbewegte. Die Tiere griffen die Nahrung dann in einer plötzlichen Schnappbewegung. Nahrung, die auf den Boden gelegt wurde, wurde nicht angenommen.

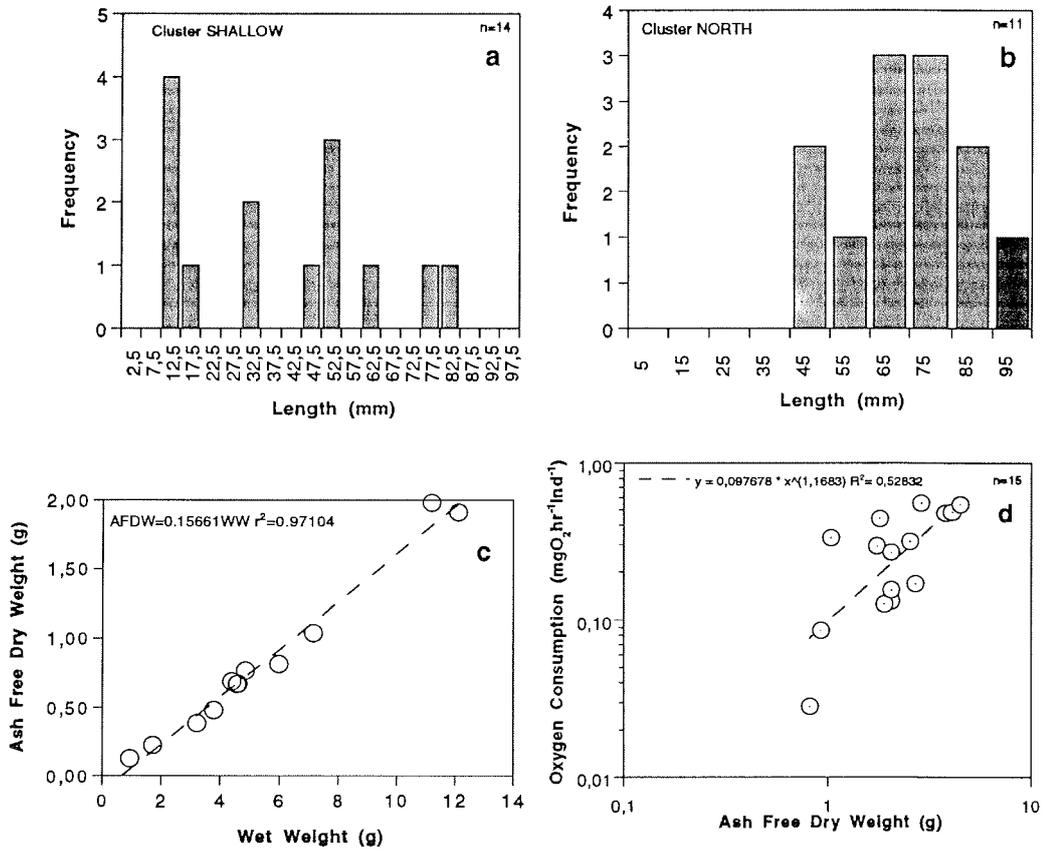
Es wurden acht Exemplare mit der „intermittent-flow“ Respirationsmeßanlage untersucht. Das Volumen der Versuchskammern betrug 0,2 l bis 0,7 l je nach Größe des Tieres. Das kleinste gemessene Tier dieser Art hatte ein Feuchtgewicht von 1,4 g, das größte Tier wog 8,1 g. Den geringsten individuellen Sauerstoffverbrauch mit  $0,056 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$  hatte ein Tier mit einem Feuchtgewicht von 4,7 g. Das größte gemessene Tier (8,18 g) wies auch den höchsten individuellen Sauerstoffverbrauch auf ( $0,424 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$ ). Die auf das AFDW bezogenen Respirationsraten schwankten zwischen  $0,091 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{AFDW}$  und  $0,935 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ . Der Exponent der Regressionsgeraden als Maßzahl der Respirations-Gewichtsbeziehung lag mit 0,129 sehr niedrig (Fig. 3.11f), es lag jedoch keine Korrelation vor. Die gewichtsbezogenen Respirationsraten nahmen mit zunehmendem Gewicht des Tieres ab (Tab. 3.12).

**Tab. 3.12:** *Sabinea septemcarinata*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{gAFDW}^{-1}$ ).

| <i>Sabinea septemcarinata</i> | wet weight [g] | AFDW [g] | Standard Oxygen Consumption     |   |   |
|-------------------------------|----------------|----------|---------------------------------|---|---|
|                               |                |          | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ ] |
|                               | 1,450          | 0,191    | 0,179                           | 0,123   | 0,935   |
|                               | 2,810          | 0,370    | 0,349                           | 0,124   | 0,943   |
|                               | 4,580          | 0,604    | 0,204                           | 0,045   | 0,337   |
|                               | 4,700          | 0,620    | 0,056                           | 0,012   | 0,091   |
|                               | 4,790          | 0,631    | 0,286                           | 0,060   | 0,452   |
|                               | 4,850          | 0,639    | 0,093                           | 0,019   | 0,145   |
|                               | 5,040          | 0,664    | 0,260                           | 0,052   | 0,391   |
|                               | 8,180          | 1,078    | 0,424                           | 0,052   | 0,393   |

### *Sclerocrangon ferox*

*Sclerocrangon ferox* kam nur auf den flachen Stationen in größeren Individuenzahlen vor. Die Art hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt auf den flachen Stationen des Untersuchungsgebietes. Für die Stationsgruppen SHALLOW und NORTH konnten Beziehungen für Längen-Häufigkeiten aufgestellt werden (Fig. 3.12a und 3.12b). Auf der Stationsgruppe NORTH kamen



**Fig 3.12:** *Sclerocrangon ferox*. **a:** Length frequency distribution of stations within the cluster SHALLOW. **b:** Length frequency distribution of stations within the cluster NORTH. **c:** Relationship between wet weight and ash free dry weight (AFDW) calculated from individual weights (n = individuals measured,  $R^2$  = regression coefficient). **d:** Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale).

nur sehr große Tiere mit Längen zwischen 45mm und 95mm vor. Auf der Stationsgruppe SHALLOW waren neben großen Tieren auch sehr kleine in den Größenklassen von 10mm-20mm zu finden. Der ermittelte Umrechnungsfaktor von individuellem Feuchtgewicht zu aschefreiem Trockengewicht beträgt 0,156 (Fig. 3.12c).

Bei dieser Crustaceenart handelt es sich ebenfalls um einen Räuber. *S. ferox* ist jedoch größer als *S. septemcarinata*. Die Fütterung der Tiere in den Aquarien erfolgte mit Fischbrocken oder größeren Garnelenstücken. *S. ferox* nahm die Nahrung ebenfalls nur an, wenn man sie vor

ihren Augen längere Zeit hin- und herbewegte. Die Tiere griffen die Nahrung dann in einer plötzlichen Schnappbewegung. Nahrung, die auf den Boden gelegt wurde, wurde nicht angenommen.

Die fünfzehn Individuen von *Sclerocrangon ferox* wurden mit der „intermittent-flow“ Respirometrie untersucht. Das kleinste Tier hatte ein Feuchtgewicht von 5,2 g, das größte Tier wog 28,3 g (Tab. 3.13). Bis auf die vier kleinsten Tiere waren alle sehr viel schwerer als die untersuchten Exemplare der Art *S. septemcarinata*. Der individuelle Sauerstoffverbrauch bewegte sich im Bereich von  $0,028 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$  für das kleinste Tier und  $0,556 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$  für ein 18,85 g schweres Tier. Der für das AFDW normierte Sauerstoffverbrauch betrug zwischen  $0,035 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$  und  $0,317 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ . Es war eine leichte Abnahme des normierten Sauerstoffverbrauchs mit zunehmendem Individualgewicht des Tieres festzustellen. Die Regressionsgerade der Sauerstoffverbrauch-Gewichtsbeziehung hat einen Exponenten von 1,16 (Fig. 3.12d).

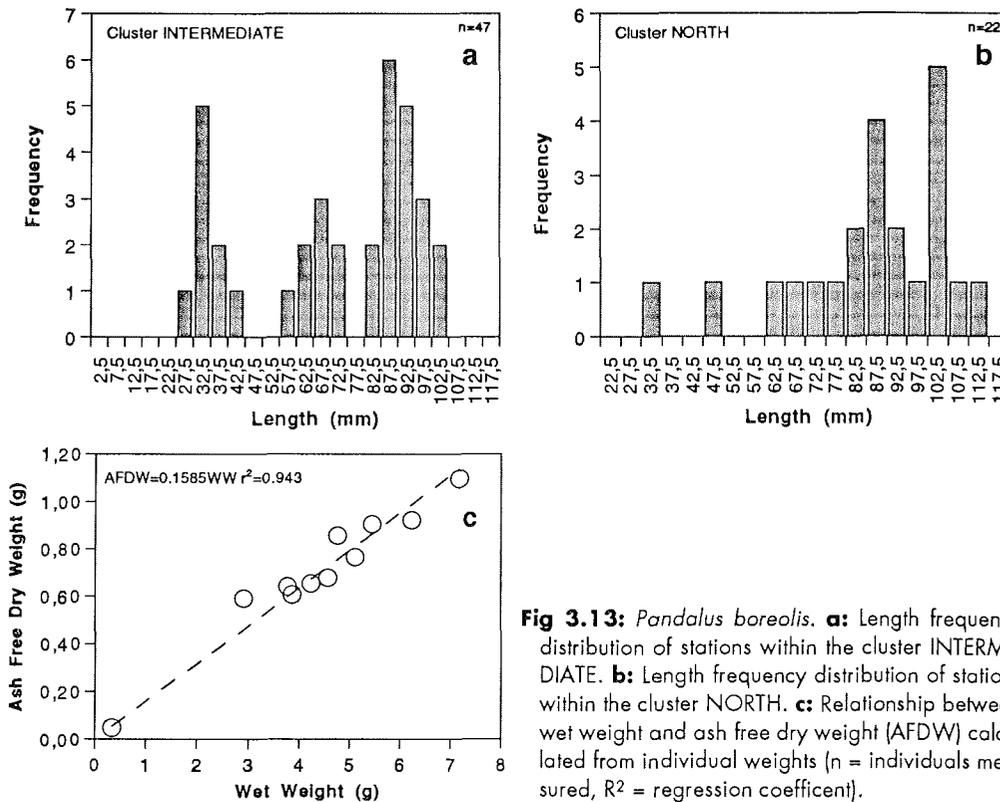
**Tab.3.13:** *Sclerocrangon ferox*, *Pandalus borealis*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ ).

| Species                    | wet weight<br>[g] | AFDW<br>[g] | Standard Oxygen Consumption   |   |   |
|----------------------------|-------------------|-------------|-------------------------------|---|---|
|                            |                   |             | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}]$ |
| <i>Sclerocrangon ferox</i> | 5,200             | 0,814       | 0,028                         | 0,005   | 0,035   |
|                            | 5,90              | 0,924       | 0,086                         | 0,015   | 0,093   |
|                            | 6,65              | 1,042       | 0,331                         | 0,050   | 0,317   |
|                            | 11,20             | 1,754       | 0,292                         | 0,025   | 0,167   |
|                            | 11,60             | 1,817       | 0,440                         | 0,038   | 0,242   |
|                            | 12,14             | 1,901       | 0,126                         | 0,010   | 0,066   |
|                            | 13,20             | 2,067       | 0,132                         | 0,010   | 0,064   |
|                            | 13,20             | 2,067       | 0,267                         | 0,020   | 0,129   |
|                            | 13,20             | 2,067       | 0,155                         | 0,012   | 0,075   |
|                            | 16,42             | 2,572       | 0,313                         | 0,019   | 0,122   |
|                            | 17,42             | 2,728       | 0,169                         | 0,010   | 0,062   |
|                            | 18,58             | 2,910       | 0,556                         | 0,030   | 0,191   |
|                            | 24,30             | 3,806       | 0,476                         | 0,020   | 0,125   |
|                            | 25,94             | 4,063       | 0,485                         | 0,019   | 0,119   |
|                            | 28,30             | 4,432       | 0,541                         | 0,019   | 0,122   |
| <i>Pandalus borealis</i>   | 3,10              | 0,491       | 0,044                         | 0,014   | 0,089   |

*Pandalus borealis*

*Pandalus borealis* war nur auf den flachen Stationen des Untersuchungsgebietes zu finden. In der Stationsgruppe INTERMEDIATE ließen sich drei Größenklassen unterscheiden (Fig. 3.13a). Die Größe kleinerer Tiere lag bei 37 mm, Tiere mittlerer Größe sind 55 bis 75 mm lang und die größten Tiere erreichten Längen von 105 mm. In der Stationsgruppe NORTH kamen vorwiegend große Tiere zwischen 85mm und 110mm vor (Fig. 3.13b). *P. borealis* ist von seiner Lebensweise her als hyperbenthisch einzustufen, da er auch im Pelagial anzutreffen ist. Er ernährt sich vorwiegend als Räuber. In den Aquarien konnte *P. borealis* nur für wenige Wochen gehältert werden. Diese Art reagiert sehr empfindlich auf Salzgehaltsschwankungen.

Das auf seinen Sauerstoffverbrauch hin untersuchte Tier wurde mit der intermittent-flow Respiationsanlage gemessen. Dieses 3,1 g (WW) schwere Tier hatte einen individuellen Sauerstoffverbrauch von  $0,0439 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ WW}$  (Tab. 3.13). Dies entspricht einem gewichtsnormiertem Sauerstoffverbrauch von  $0,089 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ g}^{-1} \text{ AFDW}$ . Aus der Feuchtgewicht -asche-freies Trockengewichtbeziehung wurde ein Umrechnungsfaktor von 0,158 (WW zu AFDW) ermittelt (Fig. 3.13c).



**Fig 3.13:** *Pandalus borealis*. **a:** Length frequency distribution of stations within the cluster INTERMEDIATE. **b:** Length frequency distribution of stations within the cluster NORTH. **c:** Relationship between wet weight and ash free dry weight (AFDW) calculated from individual weights (n = individuals measured, R<sup>2</sup> = regression coefficient).

### 3.2.4 Echinodermata

#### Asteroidea

##### *Ctenodiscus crispatus*

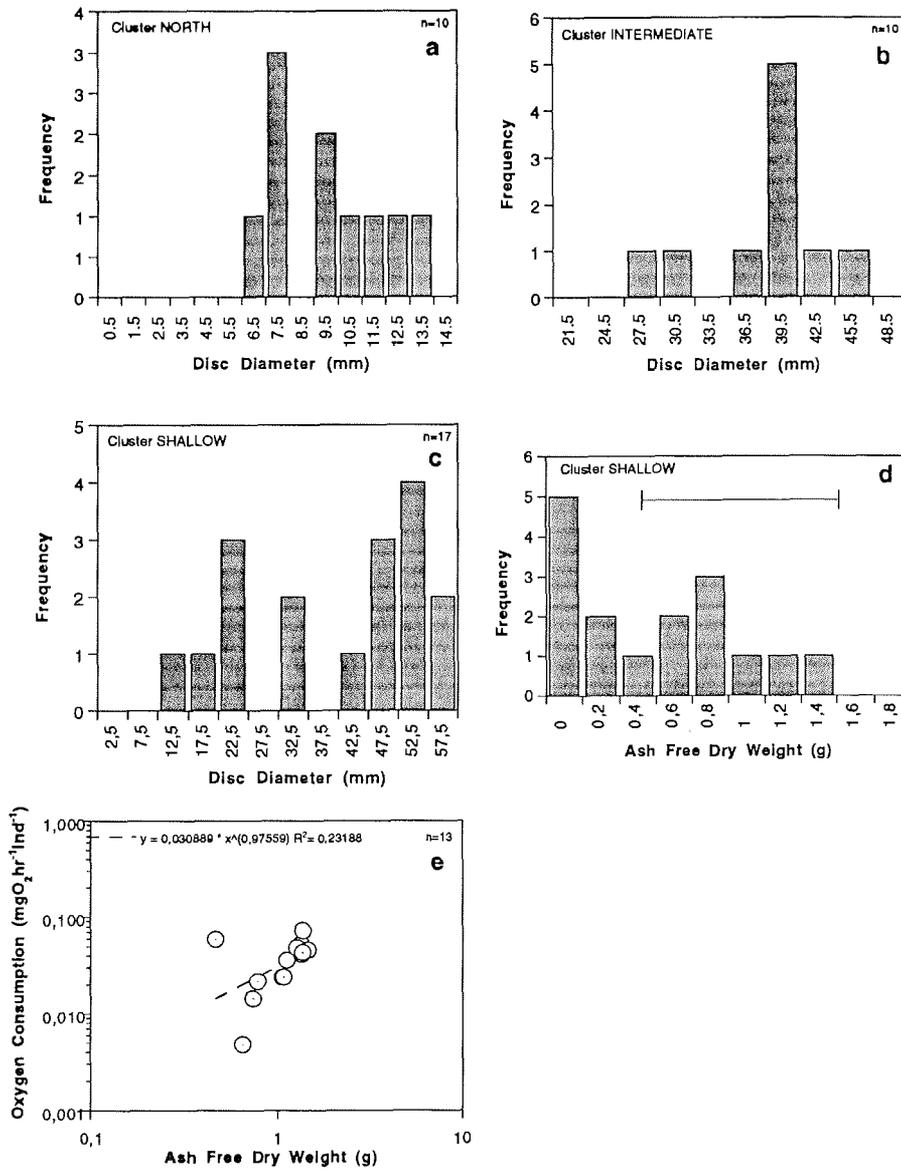
*Ctenodiscus crispatus* hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt ebenfalls auf den flachen Stationen des Untersuchungsgebietes, kamen aber auch auf den Stationen mittlerer Tiefe vor (Tab. 3.14). Auf der Stationsgruppe NORTH fand man nur relativ kleine Individuen (max. 14,5 mm Durchmesser). Auf den Stationsgruppen SHALLOW und INTERMEDIATE hatten die Tiere alle eine Mindestgröße von 12 mm Durchmesser (Fig. 3.14a bis 3.14c). Eine Population mit größeren Tieren als auf den anderen Stationsgruppen befand sich auf Stationen der Gruppe SHALLOW. Für diesen Cluster wurde eine Gewichts-Häufigkeits-Verteilung ermittelt (Fig. 3.14d). Der Anteil des AFDW beträgt 13,7% des Feuchtgewichtes.

Diese Art ernährt sich als Substratfresser. Im Aquarium war *C. crispatus* stets mit mindestens dreiviertel des Körpers im Sediment eingegraben. Spuren auf dem Sediment zeigen, daß das Hälterungsbecken sehr stark durchpflügt wird, die Tiere also zumindest zeitweilig sehr aktiv sind.

Die dreizehn untersuchten Seesterne der Art *Ctenodiscus crispatus* wurden mit der coulometrischen Meßmethode auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersucht. Das Volumen der Meßkammern betrug 0,2 l bei kleinen Tieren und 0,7 l bei den größeren Exemplaren. Das kleinste

**Tab. 3.14.:** *Ctenodiscus crispatus*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimen, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{gAFDW}^{-1}$ ).

| <i>Ctenodiscus<br/>crispatus</i> | wet<br>weight<br>[g] | AFDW<br>[g] | Standard Oxygen Consumption     |   |   |
|----------------------------------|----------------------|-------------|---------------------------------|---|---|
|                                  |                      |             | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ ] |
|                                  | 3,350                | 0,461       | 0,059                           | 0,018   | 0,129   |
|                                  | 5,320                | 0,731       | 0,015                           | 0,003   | 0,020   |
|                                  | 5,680                | 0,781       | 0,022                           | 0,004   | 0,028   |
|                                  | 7,690                | 1,057       | 0,024                           | 0,003   | 0,023   |
|                                  | 7,830                | 1,076       | 0,024                           | 0,003   | 0,022   |
|                                  | 8,130                | 1,118       | 0,036                           | 0,005   | 0,032   |
|                                  | 9,250                | 1,272       | 0,048                           | 0,005   | 0,038   |
|                                  | 9,670                | 1,329       | 0,044                           | 0,005   | 0,033   |
|                                  | 9,700                | 1,334       | 0,053                           | 0,006   | 0,040   |
|                                  | 9,780                | 1,345       | 0,041                           | 0,004   | 0,031   |
|                                  | 9,910                | 1,362       | 0,044                           | 0,004   | 0,032   |
|                                  | 9,960                | 1,369       | 0,073                           | 0,007   | 0,053   |
|                                  | 10,620               | 1,460       | 0,046                           | 0,004   | 0,031   |



**Fig 3.14:** *Clenodiscus crispatus*. **a:** Length frequency distribution of stations within the cluster NORTH. **b:** Length frequency distribution of stations within the cluster INTERMEDIATE. **c:** Length frequency distribution of stations within the cluster SHALLOW. **d:** Weight frequency distribution of stations within the cluster SHALLOW. Range of specimens used for respiration measurements is indicated with a horizontal bar. **e:** Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale).

gemessene Tier hatte ein Feuchtgewicht (bzw. AFDW) von 3,35 g (0,461 g) das größte Tier wog 10,62 g (1,460 g). Den niedrigsten individuellen Sauerstoffverbrauch ( $0,015 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$ ) hatte ein 4,32g WW schweres Tier (Tab. 3.14). Der Exponent der Regressionsgeraden als Maßzahl der Respirations-Gewichtsbeziehung liegt bei 0,975 (Fig.3.14e). Der auf AFDW gewichtsnormierte Sauerstoffverbrauch blieb bei dieser Art mit zunehmender Größe konstant.

## Ophiuroidea

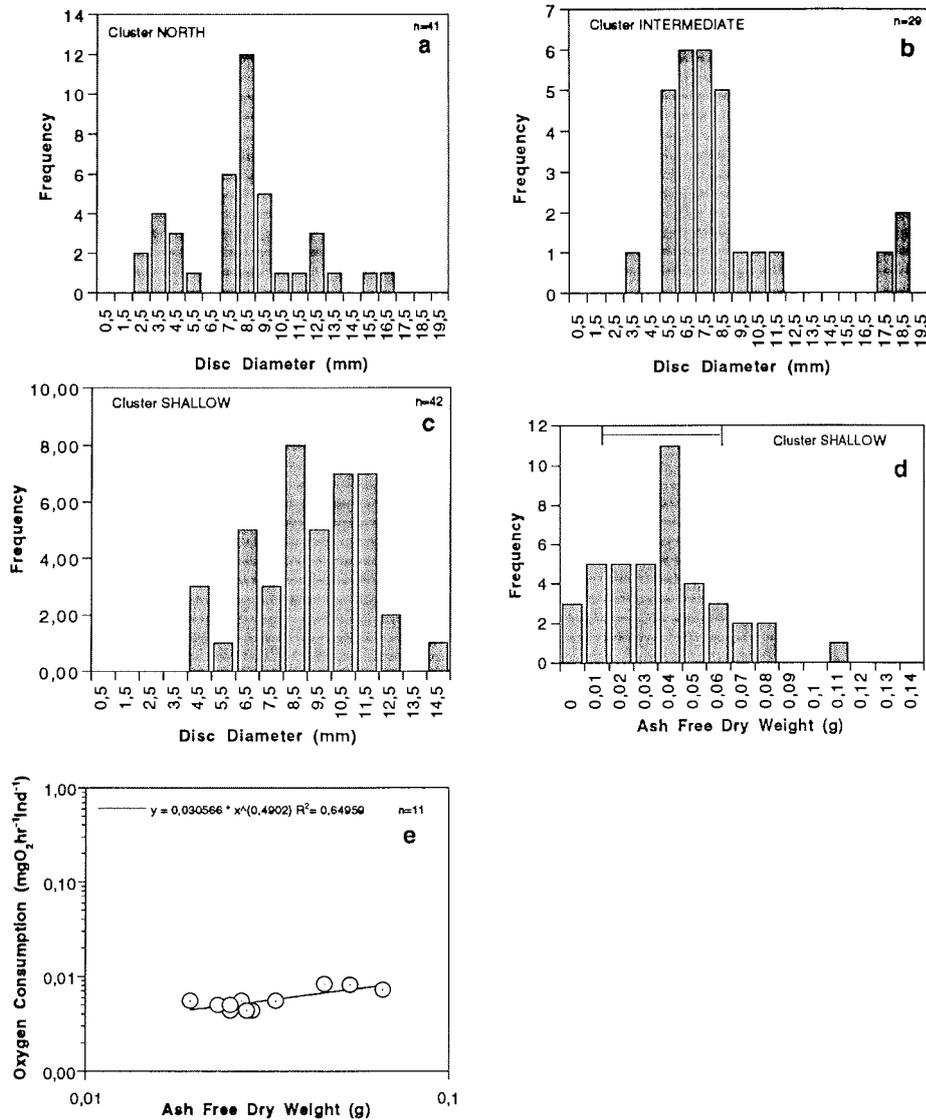
### *Ophiacantha bidentata*

*Ophiacantha bidentata* gehörte zu den am häufigsten gefundenen Arten im Untersuchungsgebiet. Die Art kam bevorzugt auf den flacheren Stationen vor und hatte keinen ausgeprägten Verbreitungsschwerpunkt. Aus den Unterproben wurden die Längen-Häufigkeiten für *O. bidentata* ermittelt. *O. bidentata* trat auf den drei Stationsgruppen NORTH, INTERMEDIATE und SHALLOW in ähnlicher Größenverteilung auf (Fig. 3.15 a bis 3.15c). Die mittleren Größen reichten von 5 mm bis 11 mm Scheibendurchmesser. Es gab nur wenige größere Tiere. Für den Cluster SHALLOW wurde eine Gewichts-Häufigkeits-Verteilung erstellt (Fig. 3.15d).

Bei der Art handelt es sich um einen sehr variablen Ernährungstyp. Sie ernährt sich als Räuber, Aasfresser oder Suspensionsfresser. Im Aquarium wurden kleine Muskelfleischstücke von *Pandalus borealis* und anderen Krebsarten verabreicht. Brachte man die Nahrung in die Nähe der Tiere, bewegten sich diese nach nur kurzer Zeit auf diese Nahrungsbrocken zu und ingestierten diese.

Zur Bestimmung des AFDW der respiratorisch untersuchten Individuen wurde ein Umrechnungsfaktor von individuellem Feuchtgewicht zu aschefreiem Trockengewicht (AFDW) von 0,091 errechnet, d.h. der Anteil lebenden Gewebes beträgt 9,1 % am Gesamtgewicht.

Es wurden insgesamt elf Individuen von *Ophiacantha bidentata* coulometrisch untersucht. Das Kammervolumen für die Messungen betrug 0,4 l. Alle Messungen fanden zum gleichen Zeitpunkt als Paralleluntersuchungen statt. Das kleinste gemessene Tier hatte ein Feuchtgewicht von 0,21 g, das größte Tier wog 0,71 g (Tab. 3.15). Die individuellen Respirationsraten von *O. bidentata* waren allgemein sehr niedrig. Den geringsten Sauerstoffverbrauch ( $0,0044 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$ ) hatten drei Tiere mit Feuchtgewichten von 0,27 g, 0,30 g und 0,31 g. Der Sauerstoffverbrauch pro Gramm AFDW bewegte sich zwischen  $0,1102 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$  und  $0,2847 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ . In der Abbildung 3.15e ist die Sauerstoffverbrauch-Gewichtsbe-



**Fig 3.14:** *Ophiacantha bidentata*. **a:** Length frequency distribution of stations within the cluster NORTH. **b:** Length frequency distribution of stations within the cluster INTERMEDIATE. **c:** Length frequency distribution of stations within the cluster SHALLOW. **d:** Weight frequency distribution of stations within the cluster SHALLOW. Range of specimens used for respiration measurements is indicated with a horizontal bar. **e:** Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale).

ziehung für diese Art dargestellt, der Exponent betrug 0,49. Man kann eine deutlich Abnahme des gewichtsnormierten Sauerstoffverbrauchs mit zunehmender Größe des Tieres feststellen.

**Tab. 3.15:** *Ophiacantha bidentata*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ ).

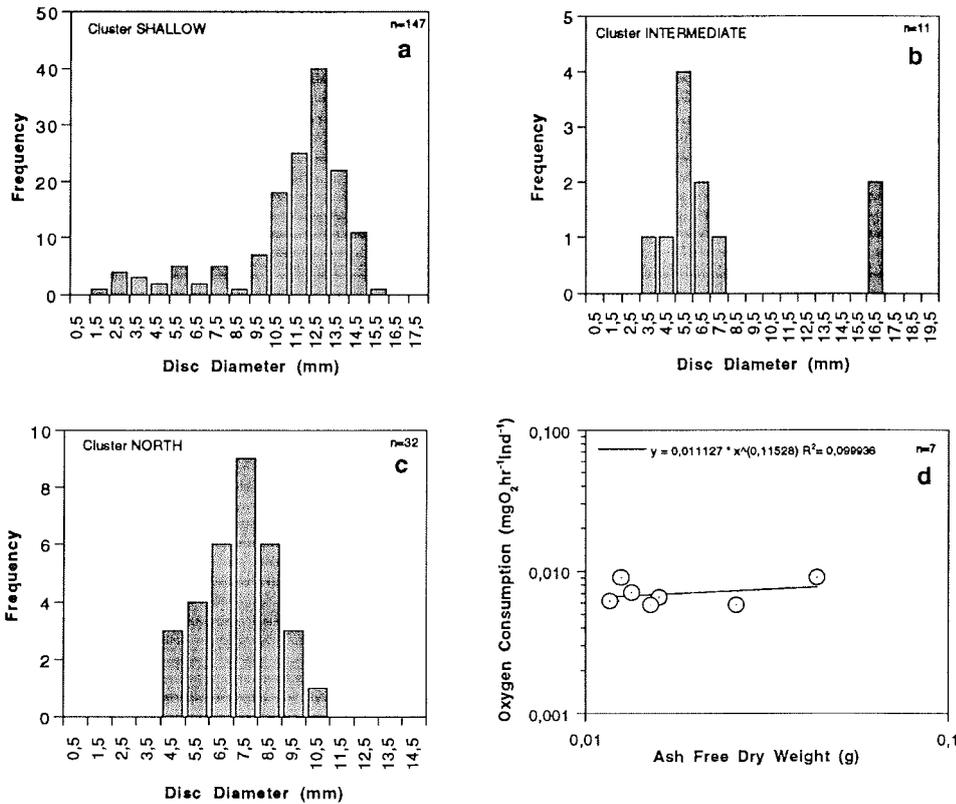
| <i>Ophiacantha<br/>bidentata</i> | wet<br>weight<br>[g] | AFDW<br>[g] | Standard Oxygen Consumption   |   |   |
|----------------------------------|----------------------|-------------|-------------------------------|---|---|
|                                  |                      |             | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}]$ |
|                                  | 0,21                 | 0,0193      | 0,0055                        | 0,0264  | 0,2847  |
|                                  | 0,25                 | 0,0230      | 0,0050                        | 0,0199  | 0,2174  |
|                                  | 0,27                 | 0,0248      | 0,0044                        | 0,0164  | 0,1771  |
|                                  | 0,27                 | 0,0248      | 0,0050                        | 0,0184  | 0,2013  |
|                                  | 0,29                 | 0,0267      | 0,0055                        | 0,0191  | 0,2062  |
|                                  | 0,30                 | 0,0276      | 0,0044                        | 0,0148  | 0,1594  |
|                                  | 0,31                 | 0,0285      | 0,0044                        | 0,0143  | 0,1543  |
|                                  | 0,36                 | 0,0331      | 0,0055                        | 0,0154  | 0,1661  |
|                                  | 0,49                 | 0,0451      | 0,0083                        | 0,0169  | 0,1841  |
|                                  | 0,58                 | 0,0530      | 0,0081                        | 0,0141  | 0,1536  |
|                                  | 0,71                 | 0,0653      | 0,0072                        | 0,0101  | 0,1102  |

### *Ophiocten sericeum*

*Ophiocten sericeum* gehörte ebenfalls zu den häufigeren Arten im Untersuchungsgebiet. Sie hatte ihren Verbreitungsschwerpunkt auf den flacheren Stationen. Die aus den Unterproben ermittelten Längen-Häufigkeiten zeigen drei unterschiedliche Größenklassen für die Stationsgruppen SHALLOW, INTERMEDIATE, NORTH (Fig. 3.16a bis 3.16c). Auf der Stationsgruppe SHALLOW kamen die größten Individuen der drei Cluster vor. Auf der Stationsgruppe NORTH kommen Individuen mittlerer Größen vor und auf INTERMEDIATE findet man die Population mit den kleinsten Individuen. Der ermittelte Umrechnungsfaktor von Feuchtgewicht zu AFDW beträgt 0,083.

Die Biologie von *O. sericeum* ist nur sehr unzureichend untersucht, die Art wird laut Literatur jedoch als omnivor eingestuft. Nahrungsbrocken (*Pandalus borealis*) wurden von dieser Art gerne angenommen. Legte man die Stückchen in die Nähe der Tiere, bewegten sie sich sehr schnell darauf zu und nahmen sie auf.

Sieben Individuen von *Ophiocten sericeum* konnten mittels Couloximetrie auf ihren Sauerstoffverbrauch hin untersucht werden. Das Volumen der Versuchskammern betrug 0,2 l. Die Gewichte der untersuchten Tiere lagen zwischen 0,14 g - 0,52 g Feuchtgewicht bzw. 0,012 g - 0,043 g AFDW (Tab. 3.16). Alle Tiere hatten sehr geringe individuelle Sauerstoffverbrauchs-



**Fig. 3.16:** *Ophiocten sericeum*. **a:** Length frequency distribution of stations within the cluster SHALLOW. **b:** Length frequency distribution of stations within the cluster INTERMEDIATE. **c:** Length frequency distribution of stations within the cluster NORTH. **d:** Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale).

**Tab.3.16.** *Ophiocten sericeum*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{gAFDW}^{-1}$ ).

| <i>Ophiocten sericeum</i> | wet weight [g] | AFDW  |                               | Standard Oxygen Consumption                         |   |
|---------------------------|----------------|-------|-------------------------------|---|---|
|                           |                | [g]   | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}]$ |
|                           | 0,140          | 0,012 | 0,006                         | 0,044   | 0,532   |
|                           | 0,150          | 0,012 | 0,009                         | 0,061   | 0,728   |
|                           | 0,160          | 0,013 | 0,007                         | 0,044   | 0,533   |
|                           | 0,180          | 0,015 | 0,006                         | 0,032   | 0,387   |
|                           | 0,190          | 0,016 | 0,007                         | 0,035   | 0,417   |
|                           | 0,310          | 0,026 | 0,006                         | 0,019   | 0,225   |
|                           | 0,520          | 0,043 | 0,009                         | 0,018   | 0,210   |

raten ( $0,006 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$  bis  $0,009 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$ ). Die Sauerstoffverbrauch-Gewichtsbeziehung zeigt Abbildung 3.16d. Der Exponent der Regressionsgeraden als Maßzahl dieser Beziehung ist mit 0,12 sehr niedrig. Der auf das Gewicht bezogene Sauerstoffverbrauch nahm mit zunehmender Größe des Tieres ab.

### *Ophiopleura borealis*

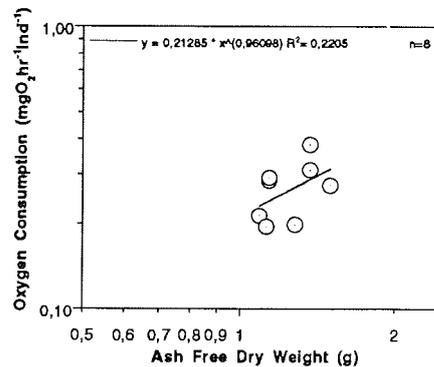
*Ophiopleura borealis* gehört zu den größten Schlangensterntarten. In der Literatur wird diese Art als Substratfresser beschrieben. In den Aquarien konnte die Art nicht lange am Leben erhalten werden. Die Sauerstoffverbrauchsmessungen fanden alle innerhalb von drei Monaten nach dem Fang statt. Aufgrund der nur sehr geringen Abundanzen auf allen Stationen wurde die Art nicht in der Gemeinschaftsanalyse berücksichtigt. Die Individuenzahl in den Unterproben war zu gering als daß Längen-Häufigkeiten oder WW-AFDW Beziehungen aufgestellt werden konnten.

Die acht Exemplare dieses Schlangensterne hatten ein Feuchtgewicht (bzw. AFDW) von 12,1 g (1,089 g) bis 16,65 g (1,499 g) (Tab. 3.17). Unter der Annahme, daß der Anteil des Aschegewichtes innerhalb der Schlangensterne relativ konstant ist, wurde als Umrechnungsfaktor der Feuchtgewichts-AFDW Beziehung der Wert für *O. bidentata* verwendet (0,091).

Die Respirationsmessungen an dieser Art wurden mit der Couloximetrie durchgeführt. Das Volumen der Meßkammern betrug 0,7 l. Die individuellen Respirationsraten waren die höchsten, die bei den Schlangensterne gemessen wurden (bis zu  $0,383 \text{ mg O}_2\text{h}^{-1}$ ). Abbildung 3.17 gibt die Respirations - Gewichtsbeziehung wieder. Der Wert der Exponenten der Regressions-

**Tab. 3.17:** *Ophiopleura borealis*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1} \text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{gAFDW}^{-1}$ ).

| <i>Ophiopleura borealis</i> | wet weight [g] | AFDW [g] | Standard Oxygen Consumption   |   |   |
|-----------------------------|----------------|----------|-------------------------------|---|---|
|                             |                |          | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}]$ | $[\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}]$ |
|                             | 12,100         | 1,089    | 0,214                         | 0,018   | 0,196   |
|                             | 12,500         | 1,125    | 0,195                         | 0,016   | 0,174   |
|                             | 12,650         | 1,139    | 0,284                         | 0,023   | 0,250   |
|                             | 12,660         | 1,139    | 0,292                         | 0,023   | 0,256   |
|                             | 14,230         | 1,281    | 0,199                         | 0,014   | 0,155   |
|                             | 15,210         | 1,369    | 0,383                         | 0,025   | 0,280   |
|                             | 15,220         | 1,370    | 0,311                         | 0,021   | 0,227   |
|                             | 16,650         | 1,499    | 0,275                         | 0,017   | 0,183   |



**Fig. 3.17:** *Ophiopleura borealis*. Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale).

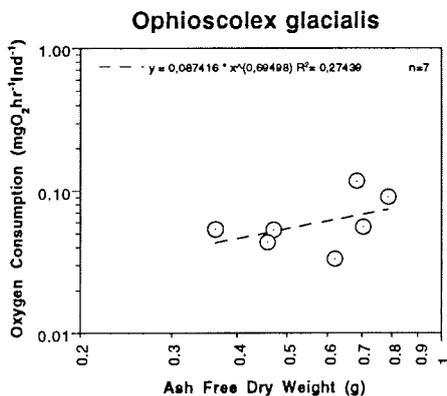
geraden als Maßzahl dieser Beziehung beträgt 0,96. Die auf das AFDW und WW normierten Verbrauchswerte schwankten in dem gemessenen Größenbereich eher zufällig; eine Größenabhängigkeit konnte nicht festgestellt werden.

### *Ophioscolex glacialis*

Diese Art ernährt sich vorwiegend als Aasfresser. Sie gehört ebenfalls zu den größeren Schlangensterntarten. Wie auch *O. borealis* war *O. glacialis* nur schlecht zu halten. Alle Sauerstoffverbrauchsmessungen fanden ebenfalls in den ersten drei Monaten nach dem Fang statt. *O. glacialis* kam im Untersuchungsgebiet ebenfalls nur in sehr geringen Abundanzen vor und wurde deshalb nicht in die Arten-Stationstabelle aufgenommen. Die Individuenzahl in den Unterproben war zu gering als daß Längen-Häufigkeiten oder WW-AFDW Beziehungen aufgestellt werden konnten.

**Tab.3.18:** *Ophioscolex glacialis*. Compilation of standard oxygen consumption of the investigated specimens, wet weight (WW) and calculated ash free dry weight (AFDW). Standard oxygen consumption as individual respiration rate ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ), respiration rate per g WW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ) and respiration rate per g AFDW ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ ).

| <i>Ophioscolex glacialis</i> | wet weight [g] | AFDW [g] | Standard Oxygen Consumption     |   |   |
|------------------------------|----------------|----------|---------------------------------|---|---|
|                              |                |          | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ] | [ $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDW}$ ] |
|                              | 4,040          | 0,364    | 0,054                           | 0,011   | 0,148   |
|                              | 5,090          | 0,458    | 0,043                           | 0,009   | 0,095   |
|                              | 5,230          | 0,471    | 0,053                           | 0,010   | 0,113   |
|                              | 6,880          | 0,619    | 0,033                           | 0,005   | 0,054   |
|                              | 7,600          | 0,684    | 0,118                           | 0,016   | 0,172   |
|                              | 7,820          | 0,704    | 0,056                           | 0,007   | 0,079   |
|                              | 8,740          | 0,787    | 0,090                           | 0,010   | 0,114   |



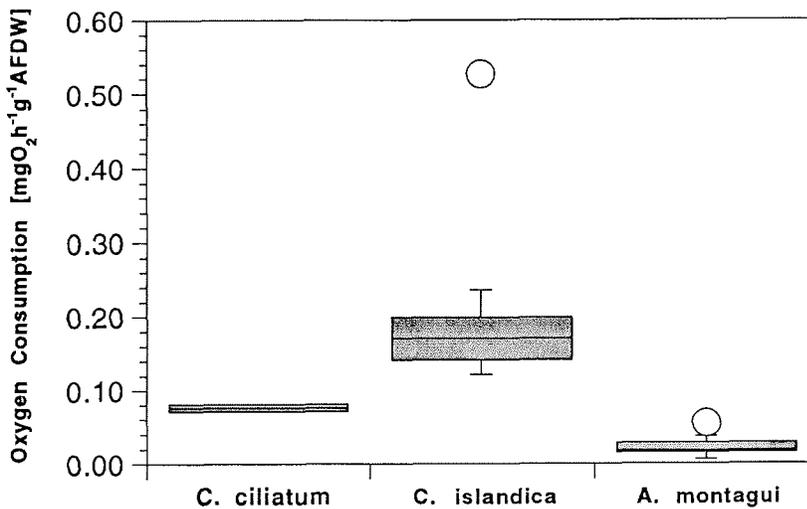
**Fig. 3.18:** *Ophioscolex glacialis*. Relationship between ash free dry weight (AFDW) and oxygen consumption (note logarithmic scale).

Es wurden sieben Individuen von *O. glacialis* coulometrisch untersucht. Das Volumen der Meßkammern betrug 0,7 l. Das kleinste untersuchte Tier hatte ein Feuchtgewicht von 4,04 g, das größte Tier wog 8,7 g (Tab. 3.18). Den geringsten individuellen Sauerstoffverbrauch ( $0,033 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$ ) hatte ein Tier mit einem Gewicht von 6,88 gWW. Das Tier mit dem höchsten individuellen Verbrauch ( $0,118 \text{ mgO}_2\text{h}^{-1}$ ) wog 7,6 g. Der Exponent der Regressionsgrade als Maßzahl der Respirations-Gewichtsbeziehung beträgt hier 0,69 (Fig. 3.18). Die auf das Gewicht bezogenen Respirationsraten der sieben Individuen gaben keinen Aufschluß über eine Abnahme des Sauerstoffverbrauchs mit zunehmender Größe.

### 3.3 Synopse der Respirationsmessungen

Die Abbildungen 3.19 bis 3.21 zeigen die vergleichende Darstellung der metabolischen Rate (bezogen auf das AFDW) der untersuchten Arten innerhalb der Gruppen der Bivalvia, Crustacea und Echinodermata.

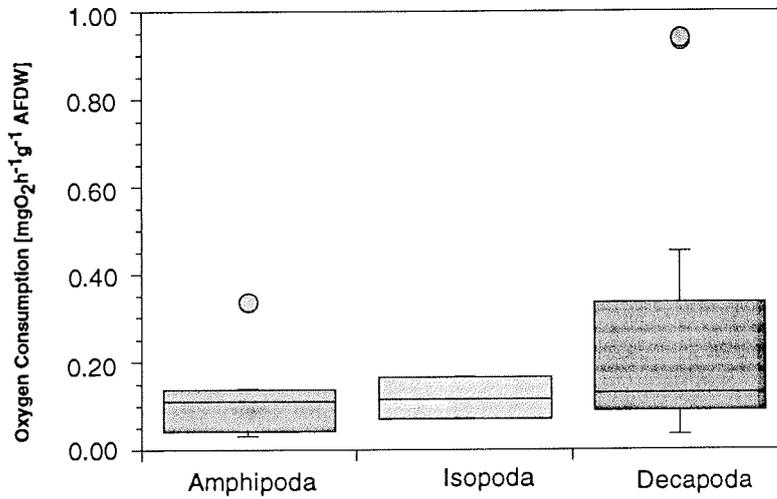
Betrachtet man die Sauerstoffverbräuche der drei untersuchten Muschelarten (Fig 3.19), so sind deutliche Unterschiede erkennbar. Die aktive *Chlamys islandica* wies die höchsten Werte auf. *Astarte montagui* als endobenthische Muschel hatte bei weitem die geringsten Verbräuche. *Clinocardium ciliatum* hatte Verbräuche, die zwischen denen von *A. montagui* und *C. islandica* liegen. Die metabolischen Raten der Muscheln streuen nur sehr wenig innerhalb der Arten.



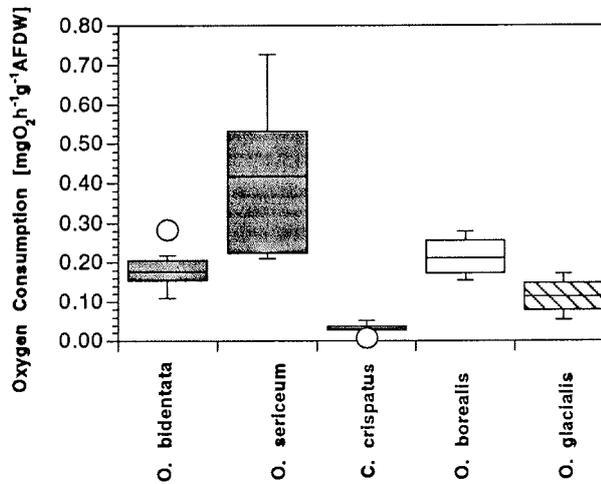
**Fig. 3.19:** Metabolic rate of different bivalve species (Box-Whisker-plot, top and bottom of the box mark the  $\pm 25\%$  variation of the measurements. Lines extending from the box mark the minimum and maximum values).

Innerhalb der Crustacea wurden Arten aus drei Großgruppen untersucht. Die metabolischen Raten der drei Amphipodenarten schwankten sehr stark (Fig. 3.20). Die Raten der drei Decapodenarten variierten sogar noch stärker. Die mittleren Respirationsraten waren bei diesen als Räuber lebenden Tieren am höchsten. Die untersuchten Isopoda (eine Art) hatten Respirationsraten, die im unteren Bereich der Decapodenraten liegen.

Die Respirationsraten der fünf untersuchten Echinodermenarten differierten sehr stark. Die Werte des Seesternes *Ctenodiscus crispatus* waren hier im Mittel am niedrigsten (Fig. 3.21). Die Respirationsraten des eher kleineren Schlangensterne *Ophiocten sericeum* dagegen am höchsten. Die Streuung der Werte innerhalb der letztgenannten Art ist jedoch erheblich. Die niedrigsten Werte von *O. sericeum* waren höher als die Mediane der metabolischen Raten der anderen gemessenen Arten. Die beiden großen Schlangensterne *Ophiopleura borealis* und *Ophioscolex glacialis* und der kleinere *O. bidentata* hatten mittlere Respirationsraten. Überraschenderweise wies der Aasfresser *O. glacialis* die geringsten Raten innerhalb der Schlangensterne auf.

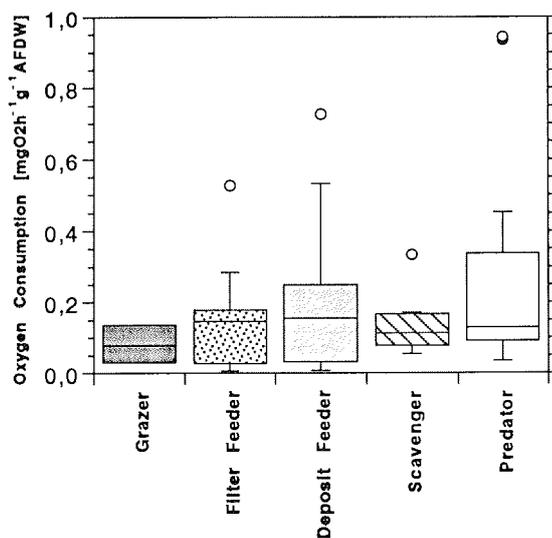


**Fig. 3.20:** Metabolic rate of different crustacean species (Box-Whisker-plot, top and bottom of the box mark the  $\pm 25\%$  variation of the measurements. Lines extending from the box mark the minimum and maximum values).



**Fig. 3.21:** Metabolic rate of different echinoderm species (Box-Whisker-plot, top and bottom of the box mark the  $\pm 25\%$  variation of the measurements. Lines extending from the box mark the minimum and maximum values).

Die Abbildung 3.22 faßt die metabolischen Raten der untersuchten Individuen, nach Ernährungstyp geordnet, zusammen. Es ist ein leichter Anstieg der Sauerstoffverbräuche von den Grazern zu den Räubern hin erkennbar. Die Respirationswerte der unterschiedlichen Ernährungstypen wichen jedoch stark voneinander ab. Die Mediane der gemessenen Raten der Suspensionsfresser und Substratfresser lagen sogar über denen der Räuber. Die metabolischen Raten der Grazer und Aasfresser hatten etwas geringere Schwankungen.

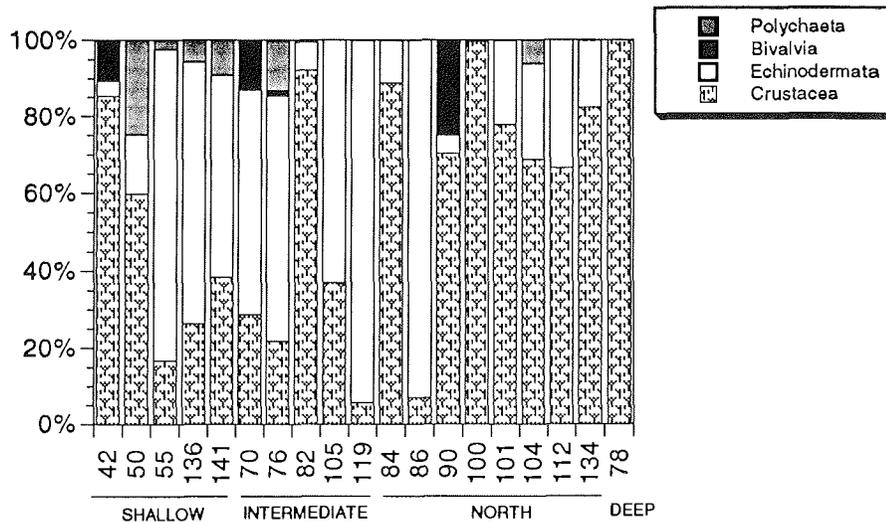


**Fig. 3.22:** Metabolic rate of different feeding types. (Box-Whisker-plot, top and bottom of the box mark the  $\pm 25\%$  variation of the measurements. Lines extending from the box mark the minimum and maximum values).

### 3.4. Abschätzung der relativen Anteile der Arten an der Gemeinschaftsrespiration und -produktion

Für jede Station wurde der individuelle Sauerstoffverbrauch als alternatives Maß der Bedeutung einer Art innerhalb der benthischen Gemeinschaft berechnet. Je nach Wahl des Bedeutungsmaßes (Abundanz, Respiration oder Produktion) kann es zu eventuellen Verschiebungen in den Bedeutungen der einzelnen Arten kommen. Grundlage der Berechnungen waren die relativen Abundanzen der Arten auf den Stationen einerseits und die mittleren Sauerstoffverbräuche für jede Art andererseits. Alle Werte stammen aus eigenen Untersuchungen. Nur für *Ophiura sarsi* wurde ein Schätzwert von  $0,006 \text{ mg O}_2\text{h}^{-1}$  angenommen. Er liegt etwas höher

als der errechnete Mittelwert der Messungen für *O. bidentata*, ein Schlangensterne der eine ähnliche Längenhäufigkeitsverteilung aufwies.

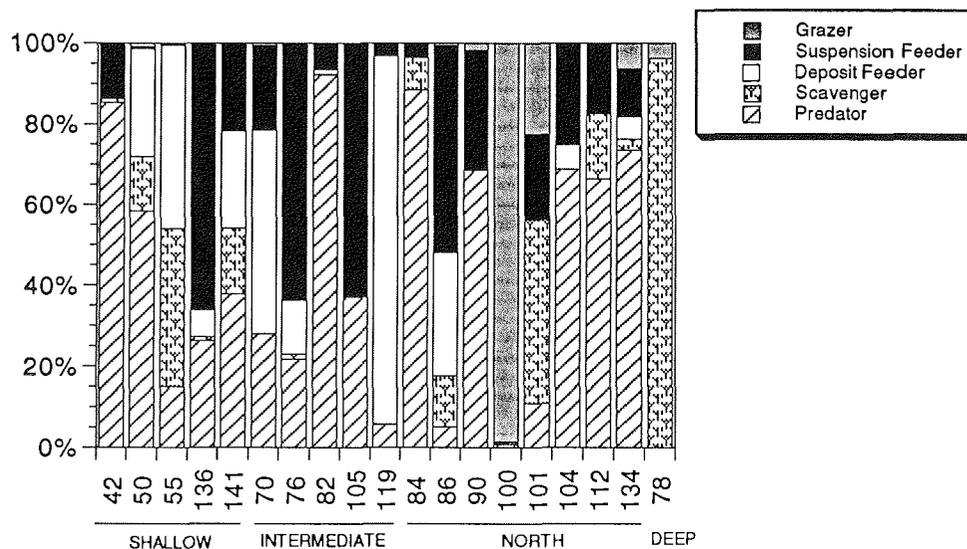


**Fig 3.23:** Percentage of oxygen consumption of different taxonomic groups per station (stations sorted after cluster dendrogram).

Abbildung 3.23 zeigt die prozentualen Sauerstoffverbräuche für jede Großgruppe auf jeder Station. Die beiden bedeutendsten Großgruppen auf den Stationen waren die Crustacea und Echinodermata. Auffällig für beide Gruppen war, daß jeweils eine der beiden Gruppen auf einer Station dominierte. Auf elf von neunzehn Stationen wurden über 50% des Sauerstoffverbrauchs von Crustaceen bestritten. Auf der Station 78, die mit 2000 m auch die tiefste war, waren es sogar 100%. Die Bivalvia hatten auf vier Stationen einen geringen Anteil an der Gesamtrespiration auf einer Station. Auf der Station 90 steuerten sie mit 13% am meisten zur Gesamtrespiration bei.

Die Polychaeta, die nur mit einer Art vertreten waren, leisteten immerhin auf sechs Stationen einen nennenswerten Beitrag zur Gesamtrespiration, der auf der Station 50 mit 12% am höchsten war.

Betrachtet man den Gesamtsauerstoffverbrauch und seine Aufteilung nach Ernährungstypen, so ergibt sich ein sehr viel heterogenes Bild als bei der Aufgliederung nach Großgruppen (Fig. 3.24). Räuber trugen stark zur Gesamtrespiration auf den Stationen bei. Auf acht Statio-

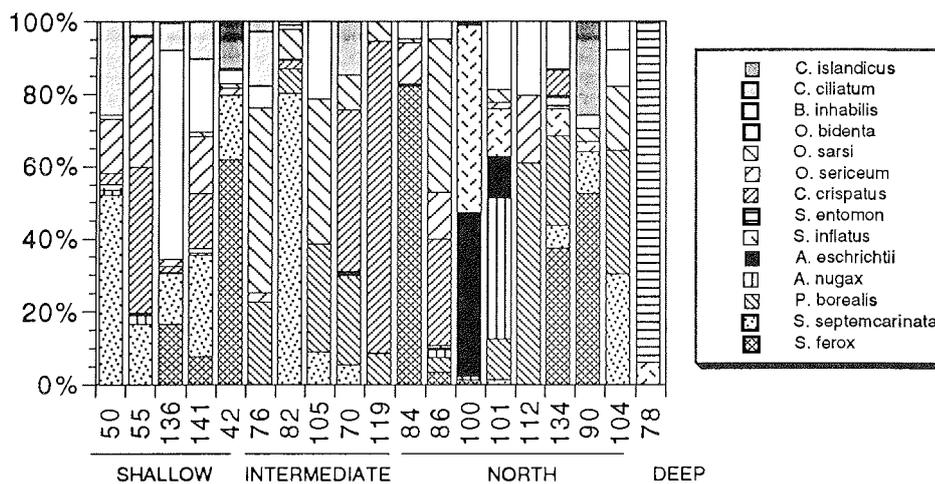


**Fig 3.24:** Percentage of oxygen consumption of different feeding types per station (stations sorted after cluster dendrogram).

nen machte dieser Ernährungstyp mehr als 50% an der Gesamtrespiration aus. Zweitwichtigster Ernährungstyp waren die Suspensionsfresser. Sie stellten immerhin auf vier Stationen mehr als 50% der Gesamtrespiration. Die Substratfresser waren vor allem auf der Station 119 erfolgreich. Der Anteil dieses Ernährungstyps beträgt hier 90%. Die Station 78 wurde im wesentlichen von *Saduria entomon*, einer als Aasfresser beschriebenen Isopodenart, besiedelt. Der hohe Anteil dieses Ernährungstyps an der Gesamtrespiration für diese Station ist deshalb nicht verwunderlich. Die Station 100 wurde eindeutig von den als Grazern lebenden Amphipoden *Stegocephalus inflatus* und *Ampelisca eschrichtii* bestimmt. Dementsprechend hatten sie dort auch den größten Anteil an der Gesamtrespiration auf dieser Station. Die Anteile der Ernährungstypen an der Gesamtrespiration variierten innerhalb der Stationsgruppen deutlich, so daß kein eindeutiger Trend hinsichtlich der geographischen Breite oder Tiefe zu erkennen war.

Mit der in Kapitel 2.8 vorgestellten Beziehung zwischen Respiration und Produktion eines Tieres wurden die prozentualen Anteile der Arten auf den 19 Stationen hinsichtlich der Produktion berechnet (Fig. 3.25). In der Stationsgruppe SHALLOW zeigte sich bezüglich der prozentualen Anteile der Arten an der Produktivität ein uneinheitliches Bild. Auf den Stationen 50 und 42 hatten die Crustaceen *Sabinea septemcarinata* und *Sclerocrangon ferox* die höchsten

Produktionsanteile, während auf den Stationen 55, 136 und 141 die Echinodermen dominieren. In der Stationsgruppe INTERMEDIATE überwogen bis auf Station 82, hier hatte *S.septemcarinata* die höchsten Produktionsanteile, die Echinodermen. Auf der Station 119 war *C.Crispatus* mit einem Anteil von 90% von überragender Bedeutung. In der Stationsgruppe NORTH dominierten, mit Ausnahme der Station 86 auf der *C. crispatus* und *Ophiura sarsi* den Hauptteil der Produktion stellen, die Crustaceen. Auf der Station 100 hatten die Amphipoden *S. inflatus* und *A. eschrichtii* jeweils einen fast 50%igen Anteil an der Produktion. Die Station 78 bildeten auch hinsichtlich der Produktionsanteile der Arten auf den Stationen eine Ausnahme. *S. entomon*, mit den weitaus meisten Individuen dieser Station bestritt 97% der Produktion.



**Fig 3.25:** Percentage of production of different species per station (stations sorted after cluster dendrogram).

Der Anteil der Crustaceen an der Produktion war über alle Stationen betrachtet etwa ebenso hoch wie der der Echinodermen. Die Produktionsanteile der drei Muschelarten waren generell sehr gering, die des Polychaeten *B. inhabilis*, wenn er auf den Stationen auftritt, deutlich höher.

## 4. Diskussion

### 4.1. Zur Verbreitung wichtiger Arten des Makrozoobenthos

#### Bivalvia

Die drei untersuchten Muschelarten zeichnen sich durch eine weite zoogeographische Verbreitung aus. Keine der Arten ist arktisch-endemisch oder hat ihren geographischen Verbreitungsschwerpunkt in der Arktis.

Die Pilgermuschel *Chlamys islandica* ist vor allem in warmen Gewässern heimisch (BERNARD 1979). Im Untersuchungsgebiet war ihr Vorkommen auf die Station 42 mit deutlich positiven Bodenwassertemperaturen (+1,6°C; SCHAUER 1992), beschränkt. Die Herzmuschel *Clinocardium ciliatum* kommt in der gesamten Arktis vor, in hohen Abundanzen vor allem in der östlichen Arktis (LUBINSKY 1980). Die Muschel wurde im Süden und Westen des Untersuchungsgebietes bis südlich des Yermakplateaus gefunden. Auch diese Muschel lebte im Bereich relativ „warmen“ Bodenwassers (Stat. 70: 2,88°C; Stat.76: 0,90°C und Stat. 82: 0,46°C). Das Verbreitungsgebiet von *Astarte montagui* in der Arktis ist aufgrund taxonomischer Schwierigkeiten nicht genau bekannt (LUBINSKY 1980). Die beiden vorgenannten Arten, aber auch *A. montagui* wurden seit 1869 (ROZYCKI 1987) immer wieder im Süden Svalbards gefunden. ROZYCKI (1987) Synopse der marinen Muschelarten Svalbards beschränkt sich jedoch auf Probennahmen, die ausschließlich im südwestlichen Teil Spitzbergens stattfanden. Das Vorkommen der untersuchten Arten scheint an Bodenwasser atlantischen Ursprungs mit positiven Temperaturen gebunden zu sein. Die nördliche Verbreitungsgrenze von *C. ciliatum* und *C. islandica* kann nach den EPOS II-Probennahmen mit 76°N bzw. 78°N angenommen werden. Ihr stetiges Auftreten in Proben seit über hundert Jahren zeigt an, daß sie an die herrschenden hydrographischen Bedingungen gut angepaßt sind und nicht etwa aufgrund kurzfristiger Klimaschwankungen ihr Verbreitungsgebiet ausgedehnt haben.

#### Polychaeta

*Brada inhabilis*, eine sedentäre Polychaetenart, wurde im Untersuchungsgebiet ebenfalls nur im südlichen Teil Spitzbergens und auf der Stor Bank angetroffen. Obwohl ihr Vorkommen bis in 3000 m beschrieben ist (HARTMANN-SCHRÖDER 1971), wurde sie nur auf den flachen Stationen gefunden. Auffallend ist, daß dieser Polychaet auf der Station mit den niedrigsten Bodenwasser-

temperaturen (Station 50) mit der zweithöchsten Abundanz vorkam, also in seiner Verbreitung nicht an bestimmte Bodenwassertemperaturen gebunden zu sein scheint. Auch diese Art hat in Süd-Spitzbergen ihre nördliche Verbreitungsgrenze.

## Crustacea

### Amphipoda

WESLAWSKI *et al.* (1991) beschreibt *Anonyx nugax* als eine häufige Art vor Süd-Spitzbergen. Die Art wurde jedoch auch auf den Stationen des nördlichen Barentsmeeres angetroffen. In den AGT-Fängen kam sie nur in geringen Abundanzen vor. Dies liegt wohl daran, daß die Fänge ausschließlich in Tiefen über 150 m stattfanden. Hohe Dichten und eine Bedeutung als Futterquelle für Fische und Robben ist wahrscheinlich nur in den flachen Bereichen des Schelfs gegeben. Versuche mit beköderten Fallen (RACHOR 1992) haben gezeigt, daß innerhalb nur weniger Stunden einige hundert Tiere in die Fallen gehen.

Der Amphipode *Stegocephalus inflatus* ist eine weitverbreitete Art im Arktischen Ozean und kommt bevorzugt auf Weichboden vor. Sein Auftreten ist anscheinend an Bodenwassertemperaturen nahe 0°C oder darunter gebunden (WESLAWSKI *et al.* 1991). Die höchsten Abundanzen erreichte dieser Amphipode auf Station 100 mit -0,54°C. Mit einer Ausnahme wurde die Art im Untersuchungsgebiet nur bei negativen Bodenwassertemperaturen gefunden.

Die Tatsache, daß *Ampelisca eschrichtii* auf denselben Stationen in etwa den gleichen Abundanzen gefunden wurde, legt den Schluß nahe, daß beide Arten den gleichen Lebensraum besiedeln.

### Decapoda

Das Vorkommen von *Pandalus borealis* ist in dieser Arbeit fast gänzlich auf Stationen mittlerer Tiefen beschränkt. HEEGAARD (1941) beschreibt sein Vorkommen im Nordatlantik und Nordpazifik ebenfalls in Tiefen über 200 m. Diese Art hat im Untersuchungsgebiet keinen eindeutigen Verbreitungsschwerpunkt und wurde auf Stationen rund um Svalbard gefunden. Nach BLACKER (1957) ist *P. borealis* eurytherm, da die Art in vielen Untersuchungen sowohl bei positiven als auch bei negativen Bodenwassertemperaturen gefunden wurde. Allerdings war das Auftreten dieser Art in den Fängen während der EPOS II-Expedition eindeutig an positive Wassertemperaturen gebunden. Eine Ausnahme bildet die nordöstlich von Svalbard gelegene Station 112 mit -0,24°C. BLACKER (1957) benutzt *P. borealis* als Indikatorart für Langzeit-

Veränderungen der Hydrographie Spitzbergens. Er berichtet keine Veränderung ihrer Verbreitung in jüngerer Zeit. *P. borealis* bildet in mittleren Tiefen oftmals die Nahrungsgrundlage des Kabeljaus.

*Sabinea septemcarinata* wird sowohl von BLACKER (1957) als auch von DYER *et al.* (1984) als arktische Indikatorart der Gewässer rund um Svalbard beschrieben. Diese Art wurde auch von mir bevorzugt auf Stationen mit einer Bodenwassertemperatur  $< 1,5^{\circ}\text{C}$  gefunden. Kurzfristige lokale Erwärmungen des Bodenwassers auf bis zu  $3^{\circ}\text{C}$  können von *S. septemcarinata* toleriert werden. Die Abundanz von *S. septemcarinata* ist im Norden Svalbards deutlich geringer als im Süden. Nördlich von  $79^{\circ}\text{N}$  kommt diese Art nur noch in sehr geringen Abundanzen sowohl östlich als auch westlich von Svalbard vor.

*Sclerocrangon ferox* wird ebenfalls als eine arktische Indikatorart angesehen (BLACKER 1957). Die Verbreitung für diese Art ist jedoch nicht sehr gut dokumentiert. Ihr Vorkommen im Untersuchungsgebiet beschränkt sich auf die flachen Stationen, in geringen Abundanzen fanden wir sie auch im Norden Svalbards.

*S. ferox* wurde nur auf Stationen mit positiven Temperaturen gefunden. In BLACKER (1957) wird diese Art als an Temperaturen  $< 1^{\circ}\text{C}$  gebunden beschrieben, doch sowohl die Funde dieser Arbeit als auch die von WESLAWSKI *et al.* (1991) und DYER *et al.* (1984) zeigen, daß sie bis zu Wassertemperaturen von  $+3^{\circ}\text{C}$  vorkommt. Unklar ist, ob die Art diese hohen Temperaturen nur toleriert und ihr normaler Lebenszyklus an tiefere Temperaturen gekoppelt ist, oder ob sich der Temperaturbereich, in dem *S. ferox* leben kann, in den letzten 100 Jahren vergrößert hat. Da die Art im südlichen Teil des Barentsmeeres von der eurythermen Schwesterart *S. boreas* abgelöst wird, kann man jedoch davon ausgehen, daß  $+3^{\circ}\text{C}$  die obere Temperaturgrenze für die Verbreitung von *S. ferox* darstellt.

## Echinodermata

### Ophiuroidea

*Ophiacantha bidentata* ist auf fast allen Stationen des Untersuchungsgebiets mit hohen Individuenzahlen vertreten, kommt aber auf den flachen Stationen in den höchsten Abundanzen vor. Diese Art hat ein großes Verbreitungsgebiet und wird als arktisch-boreal beschrieben. Es handelt sich nach MORTENSEN (1933) um eine eurytherme Art, die auch im Untersuchungsgebiet keine Temperaturpräferenz aufweist. Sie zeigt in typischer Weise das bei EKMAN (1953) beschriebene Phänomen der „borealen Submergenz“: In polaren Gebieten trifft man diesen Schlangensterne in großen Dichten auf dem Schelf an, in borealen Gebieten findet man ihn nur bis minimal 200 m und im zentralen Atlantik nur in der Tiefsee.

*Ophiura sarsi* kommt, abgesehen von der tiefsten Station 78 (2000 m) ebenfalls über den gesamten Tiefenbereich der beprobten Stationen vor. *O. sarsi* wurde jedoch nicht auf Stationen mit negativen Temperaturen gefunden. Als weitverbreitete arktisch-boreale Art (ANISIMOVA 1989) ist ihr Auftreten anscheinend an positive Bodenwassertemperaturen gebunden, was ihre Verbreitung im Untersuchungsgebiet im Gegensatz zu *O. bidentata* einschränkt.

*Ophiocten sericeum* wird schon von MORTENSEN (1933) als typische Kaltwasserart beschrieben und von PATERSON (1985) als arktische Art der sehr weit verbreiteten Gattung *Ophiocten* genannt. Diese dritte in der Gemeinschaftsanalyse betrachtete Schlangensterntart kommt im Untersuchungsgebiet bevorzugt auf den flacheren Stationen vor. Vereinzelt findet man diese Art jedoch auch auf den nördlichen tiefen Stationen. Sie tritt insbesondere auf Stationen mit negativen Temperaturen in großen Individuenzahlen auf.

### **Asteroidea**

*Ctenodiscus crispatus* wird als subtropisch-arktische Art beschrieben (ANISIMOVA 1989) und von GRAINGER (1966) als einer der wenigen zirkumarktischen Seesterne der Arktis bezeichnet. *C. crispatus* dringt mit den kalten Wassermassen des Labradorstromes bis nach Neu-England vor. Im Untersuchungsgebiet wurde er vor allem auf den flachen Stationen gefunden, ohne eine ausgeprägte Temperaturpräferenz zu zeigen. Nördlich des Yermak-Plateaus trat dieser Schlangensternt nur einmal in den Fängen auf. Seine nördliche Verbreitungsgrenze scheint bei 80°N zu liegen.

### **Allgemeine Bemerkungen zur Verbreitung**

BLACKER (1957) spricht von einem Zurückweichen arktischer Formen in den letzten hundert Jahren, speziell in der Küstenregion West-Spitzbergens. Schon DYER *et al.* (1984) relativierte diese Aussage für einige Arten. Die in dieser Arbeit gefundenen Verbreitungen arktischer Arten (*Sclerocrangon ferox*, *Sabinea septemcarinata*, *Ophiocten sericeum*) widerlegen BLACKERs Beobachtungen ebenfalls. Die AGT-Einsätze während EPOS II, speziell im Norden Svalbards, boten Gelegenheit, auch in eisbedeckten Gebieten benthische Proben zu nehmen und somit neue Informationen über die Verbreitung der Bodenfaunaarten zu sammeln. Eine Verarmung arktischer Arten im Bereich West-Spitzbergens, wie bei BLACKER (1957) beschrieben, konnte nicht beobachtet werden.

Die Schlangensterne haben im Untersuchungsgebiet eine überragende Bedeutung für die Zusammensetzung der Bodenfauna auf allen ermittelten Stationsgruppen. Die Individuenzahlen der Schlangensterne nahmen von der Stationsgruppe SHALLOW über INTERMEDIATE zu NORTH hin ab, die Bedeutung innerhalb der Stationsgruppen blieb jedoch gleich. Die Bedeutung der Schlangensterne für die Bodentiergemeinschaften ist auch für andere arktische Meeresgebiete beschrieben worden (PIEPENBURG 1988, ZENKEVITCH 1963, CAREY & RUFF 1977). Betrachtet man also Prozesse innerhalb der Gemeinschaften oder zwischen Gemeinschaften, so muß ein besonderes Augenmerk dieser Untersuchungen den Schlangens- sternem gelten.

## 4.2. Zur Respiration wichtiger Arten des Makrozoobenthos

### Bivalvia

Der in dieser Arbeit ermittelte Sauerstoffverbrauch von *Chlamys islandica* mit einem standardisierten Körpergewicht (1g Trockengewicht ohne Schale) ist niedriger als die in anderen Studien genannten Werte für *C. islandica* und zwei weitere *Chlamys*-Arten (Tab.4.1).

VAHL (1978) hat *C. islandica* zu verschiedenen Jahreszeiten und bei verschiedenen Temperaturen untersucht. Er konnte eine Veränderung in der Gewichtsabhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs mit der Jahreszeit erkennen. Diese Abhängigkeit ließ sich jedoch nicht mit der Temperatur erklären. Ein Großteil der jährlichen Variationen konnte auf das saisonal unterschiedliche Nahrungsangebot zurückgeführt werden. MACKAY und SHUMWAY (1980) fan-

**Tab. 4.1:** Oxygen consumption rates of bivalve species. Given is the region of catch, the oxygen consumption calculated for a standard animal of 1g shell free dry weight ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{AFDVM}$ ), where calculations were not possible the range of oxygen consumption is given; the temperature at time of measurement, the method used (coulox = couloximetrie, c.b.=closed bottle, i.f. = intermittent flow, o.f. = open flow), and the reference.

| Species                       | Region        | Oxygen consumption | Temp. | Method  | Reference                |
|-------------------------------|---------------|--------------------|-------|---------|--------------------------|
| <i>Chlamys islandica</i>      | Arctic        | 0,186              | 0°C   | coulox. | this work                |
| <i>Chlamys islandica</i>      | Arctic-Boreal | 0,30               | 2°C   | c.b.    | Vahl 1978                |
| <i>Chlamys hastata</i>        | Boreal        | 0,543              | 15°C  | o.f.    | Bernardund<br>Noakes1990 |
| <i>Chlamys opercularis</i>    | Boreal        | 0,156-0,304        | 5°C   | c.b.    | McLusky 1973             |
| <i>Clinocardium ciliatum</i>  | Arctic        | 0,066-0,057        | 0°C   | i.f.    | this work                |
| <i>Clinocardium nuttallii</i> | Boreal        | 0,785              | 15°C  | o.f.    | Bernardund<br>Noakes1990 |
| <i>Astarte montagui</i>       | Arctic        | 0,009              | 0°C   | coulox. | this work                |

den dagegen bei der verwandten Art *Chlamys delicatula* keine Abhängigkeit zwischen Nahrungsangebot und Respirationsrate. Wahrscheinlich reagieren Arten, die nur über ein diskontinuierliches Nahrungsangebot verfügen, wie es bei den untersuchten *Chlamys islandica* sowohl bei VAHL (1978) als auch in der vorliegenden Arbeit der Fall ist, auf einen Wechsel der Nahrungszufuhr. Hingegen zeigen Arten, die aufgrund eines gleichmäßigen Angebots normalerweise kontinuierlich Nahrung filtern können, wie z.B. *Chlamys delicatula*, keine nachweisbare Reaktion. NEWELL und BRANCH (1980) sprechen von einer „conservationist strategy“ der Energieausgaben bei Arten mit limitiertem Nahrungsangebot gegenüber einer „exploitative strategy“ bei Arten mit reichlichem Nahrungsangebot. Der geringere Sauerstoffverbrauch der in dieser Arbeit untersuchten Individuen von *Chlamys islandica* kann durchaus der „conservationist strategy“ zugeordnet werden. Das stark saisonal ausgeprägte Nahrungsangebot ist einer der wichtigsten Faktoren für die Anpassungen insbesondere filternder Organismen an die polaren Bedingungen des Untersuchungsgebiets.

Die Respirationswerte müssen außerdem kritisch hinsichtlich der verwendeten Versuchsausrüstung und des experimentellen Ansatzes betrachtet werden. Die Messungen von BERNARD und NOAKES (1990) wurden alle innerhalb der ersten drei Tage nach dem Fang der Tiere durchgeführt. Sowohl VAHL (1978) als auch MCLUSKY und BAYNE (1980) und NEWELL (1970) streichen die Bedeutung einer Akklimatisierungsphase vor Versuchsbeginn heraus. Die sehr hohen Sauerstoffverbrauchswerte, die BERNARD und NOAKES (1990) festgestellt haben, sind vermutlich gerade auf eine zu kurze Akklimatisierungsphase zurückzuführen. MCLUSKY (1973) gibt eine Gewöhnungsphase von 5 Wochen als ausreichend an. Die in dieser Arbeit untersuchten Tiere befanden sich vor den Messungen länger als zwei Monate in den Aquarien und konnten sich so an die herrschenden Versuchsbedingungen anpassen.

NEWELL (1970) zeigte, daß die Aktivität von pectiniden Muscheln während der Messungen einen großen Einfluß auf den Sauerstoffverbrauch haben kann. Das bei den Pectiniden typische Zusammenschlagen der Schalen konnte während der Versuche in dieser Untersuchung nicht beobachtet werden. Die Muscheln blieben während des gesamten Versuchsablaufes ruhig in der Kammer liegen. CLARKE (1983) sieht grundsätzlich eine Schwierigkeit der Trennung von Aktivitäts- und Standardmetabolismus, besonders bei Muscheln, bei denen Ernährung und Kiementilation miteinander gekoppelt sind. BERNARD und NOAKES (1990) fanden jedoch heraus, daß gegenüber der Bewegungsaktivität die Ventilation einer Muschel während des Versuchs nur einen sehr geringen Einfluß auf die Respirationsrate hat. Untersuchungen von acht verschiedenen Muschelarten zeigten, daß nur etwa 1% des Sauerstoffbedarfs für die Filteraktivität verbraucht wird.

Die von mir gemessenen Sauerstoffverbräuche von *Clinocardium ciliatum* und *Astarte montagui* (Tab. 4.1) sind die niedrigsten, die bei Muscheln gefunden wurden. Bei der Gattung *Astarte* handelt es sich um im Schlamm grabende Muscheln, die aber auch, besonders in der Nacht, ihren Standort wechseln können (STANEY 1970). Aus dem Sediment ragt nur die palliale Öffnung zum Filtrieren heraus. Die gemessenen Verbrauchswerte stellen wahrscheinlich die Werte inaktiver, im Ruhestadium befindlicher Muscheln dar. Ein typisches Auseinanderklappen der Muschelschalen zur Filtration des Wassers konnte bei *Astarte* nicht beobachtet werden. Im Sediment eingegraben, nutzt die Muschel das interstitielle Wasser zur Respiration und zur Ernährung. Dies führt wahrscheinlich zu einer ausgeprägten Anpassung hinsichtlich der Energieausnutzung. Wir haben es hier demnach mit einem extremen Vertreter eines „conservationist strategist“ zu tun. Andererseits kann nicht ausgeschlossen werden, daß die Muschel außerhalb des Sediments einfach „dicht“ macht und solange in ein Ruhestadium eintritt, bis sich eine Gelegenheit zum erneuten Eingraben ergibt. Allerdings konnte während der Hälterung in Kiel beobachtet werden, daß ein Großteil der Muscheln auch auf dem Sediment lag, sich zumindest über mehrere Tage nicht eingrub und eine normale Filteraktivität auch ohne Sediment stattfindet.

Die im Vergleich zu *C. nuttallii* um eine Größenordnung niedrigeren Verbrauchswerte von *C. ciliatum* können wiederum auf mehrere Ursachen zurückgeführt werden. Einmal spiegelt sich die schon oben erwähnte kurze Eingewöhnungsphase bei *C. nuttallii* wahrscheinlich in einem erhöhten Sauerstoffverbrauch wieder. Desweiteren handelt es sich bei dieser Gattung ebenfalls um eine grabende Form, die während der Messungen, die ohne Sediment durchgeführt wurden, ihren Sauerstoffverbrauch auf ein Minimum reduziert hat.

## Crustacea

Sauerstoffverbrauchsmessungen sind für sehr viele Crustaceenarten aus tropischen, borealen und polaren Breiten durchgeführt worden. CLARKE (1983) hat die Ergebnisse für polare Krebse zusammengefaßt. In der Tabelle 4.2 werden die von mir gemessenen Sauerstoffverbrauchswerte neben Messungen anderer Autoren von Arten derselben Crustaceentaxa dargestellt. Zur besseren Vergleichbarkeit der Ergebnisse wurden die Werte anhand von den in den meisten Untersuchungen ermittelten Respirations-Gewichtsbeziehungen auf ein Standardtier von einem Gramm Trockengewicht berechnet.

Die in dieser Arbeit untersuchten Amphipoden haben einen z.T. um das Zwanzigfache niedrigeren Sauerstoffverbrauch als alle anderen bisher untersuchten polaren Amphipoden.

**Tab. 4.2:** Mean Oxygen consumption rates of crustacean species. Given is the region of catch, the oxygen consumption calculated for a standard animal of 1g dry weight ( $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{DW}$ ), where calculations were not possible the range of oxygen consumption is given; the temperature at time of measurement, the method used, c.b.=closed bottle, i.f. = intermittent flow, a.f. = open flow) and the reference.

| Species                        | Region        | Oxygen consumption | Temp.       | Method | Reference                           |
|--------------------------------|---------------|--------------------|-------------|--------|-------------------------------------|
| <b>Amphipoda</b>               |               |                    |             |        |                                     |
| <i>Djerboa furcipes</i>        | Antarctic     | 0,150-0,928        | 0°C         | c.b.   | Richardson 1977                     |
| <i>Onismus affinis</i>         | Antarctic     | 0,357-0,500        | 0-2°C       | c.b.   | Percy 1975                          |
| <i>Orchomene plebs</i>         | Antarctic     | 0,460              | -1,8°C      | c.b.   | Rakusa-Suszczewski 1980             |
| <i>Paramoerawalkeri</i>        | Antarctic     | 0,920              | -1,8°C      | c.b.   | Rakusa-Suszczewski & Klekowski 1973 |
| <i>Paramoerawalkeri</i>        | Antarctic     | 1,057              | -1,2°C      | c.b.   | Rakusa-Suszczewski & Klekowski 1973 |
| <i>Stegocephalus inflatus</i>  | Boreal-Arctic | 0,030              | 0°C         | i.f.   | this work                           |
| <i>Ampelisca eschrichti</i>    | Boreal-Arctic | 0,120              | 0°C         | i.f.   | this work                           |
| <i>Anonyx nugax</i>            |               | 0,296              | 0°C         | i.f.   | this work                           |
| <b>Isopoda</b>                 |               |                    |             |        |                                     |
| <i>Glyptonotus antarcticus</i> | Antarctic     | 1,100              | -1,5,+0,5°C | o.f.   | White 1975                          |
| <i>Serolis cornuta</i>         | Antarctic     | 0,367              | -1,5°C      | c.b.   | Luxmoore 1984                       |
| <i>Serolis cornuta</i>         | Antarctic     | 0,218              | 0°C         | c.b.   | Luxmoore 1984                       |
| <i>Serolis polita</i>          | Antarctic     | 0,388              | -1,5°C      | c.b.   | Luxmoore 1984                       |
| <i>Serolis polita</i>          | Antarctic     | 0,591              | 0°C         | c.b.   | Luxmoore 1984                       |
| <i>Saduria entomon</i>         | Boreal        | 0,450              | 5°C         | c.b.   | Kanga & Lappalainen 1978            |
| <i>Saduria entomon</i>         | Boreal        | 0,358              | 10°C        | c.b.   | Babula <i>et al.</i> 1978           |
| <i>Saduria entomon</i>         | Arctic        | 0,020              | 0°C         | i.f.   | this work                           |
| <b>Decapoda</b>                |               |                    |             |        |                                     |
| <i>Notocrangon antarcticus</i> | Antarctic     | 0,434              | 2°C         | c.b.   | Maxwell 1976                        |
| <i>Sclerocrangon ferox</i>     | Arctic        | 0,070              | 0°C         | i.f.   | this work                           |
| <i>Sabinea septemcarinata</i>  | Arctic        | 0,200              | 0°C         | i.f.   | this work                           |
| <i>Pandalus borealis</i>       | Boreal-Arctic | 0,079              | 0°C         | i.f.   | this work                           |
| <i>Pandalus montagui</i>       | Boreal        | 0,446              |             | c.b.   | Fox 1936                            |
| <i>P.brevirostris</i>          | Boreal        | 0,038              |             | c.b.   | Fox 1936                            |

Für die Isopoden ist ein ähnlicher Trend erkennbar. Sauerstoffraten von *Saduria entomon* aus Brackwassergebieten liegen um mehr als das zehnfache höher als die in dieser Arbeit gemessenen Tiere aus polaren Gewässern. *Saduria entomon*, eine arktische Art, ist in der Ostsee ein eiszeitliches Relikt. Die Art kann über einen großen Salzgehaltsbereich vorkommen, sogar im Süßwasser. KANGA und LAPPALAINEN (1978) haben in ihrer Untersuchung festgestellt, daß es bei dieser Art keine Beziehung zwischen Salzgehalt und Sauerstoffverbrauch gibt. Die gefundenen  $Q_{10}$  Werte dieser Autoren entsprechen denen kaltstenothermer Arten (CLARKE 1983). Die in dieser Arbeit untersuchten Decapoden haben ebenfalls einen deutlich geringeren Sauerstoffverbrauch (zwei bis fünffach) als vergleichbare Arten aus der Antarktis (CLARKE 1983).

Wie kommt es zu diesen erheblichen Unterschieden in den Sauerstoffverbrauchsdaten? Zum einen zeigt der Standardstoffwechsel bei vagilen Tieren, bedingt durch ihre Lebensweise, grundsätzlich große Schwankungen. WILBUR (1983) führte aus, daß die energetischen Kosten eines mobilen Organismus auch im Ruhezustand höher sind als die eines sesshaften Tieres. Die hier untersuchten Tiere sind mobile Organismen, sie ernähren sich als Räuber oder als Aasfresser. Alle in dieser Arbeit untersuchten Tiere befanden sich zum Zeitpunkt der Messung schon mehrere Monate in Aquarien bei *in situ* Temperaturen und Salzgehalt. Alle Tiere hungerten zwei Wochen lang vor Versuchsbeginn. Diese Zeit reichte aus, damit die Tiere sämtliche Nahrung verdauen konnten. LUXMOORE (1984) gibt für seine Untersuchungen an antarktischen Isopodenarten eine Hungerphase von 36 Stunden als ausreichend an, damit alle Nahrung komplett verdaut wird und die Reste ausgeschieden sind. In vielen anderen Untersuchungen gibt es keine Angaben über den Ernährungszustand der zu untersuchenden Tiere. IVLEVA (1980) gibt sogar an, daß alle ihre Versuche innerhalb weniger Stunden nach dem Fang stattfanden. Man kann bei diesen Untersuchungen davon ausgehen, daß strenggenommen kein Standardstoffwechsel gemessen wurde. Gerade für einen Vergleich der Stoffwechselraten verschiedener Organismen spielen Faktoren wie der Grad der Anpassungen des Tieres an die Versuchsbedingungen, der Ernährungszustand, die Erfassung der Bewegungsaktivität und des Stresses - besonders bei mobilen Tieren mit hochentwickelten Sinnesleistungen eine große Rolle.

Die überwiegende Anzahl der in der Tabelle aufgeführten Versuche wurde in „closed-bottle“-Systemen durchgeführt - ein Versuchsansatz, der aus verschiedenen Gründen zu künstlich erhöhten Sauerstoffverbrauchswerten führen kann. So wurde zum Beispiel von einzelnen Autoren zugelassen, daß das Versuchstier den Sauerstoffgehalt in der Versuchskammer auf bis zu 20% herunteratmen konnte. Die hypoxischen Bedingungen führen zu erhöhten Sauerstoffverbrauchsdaten in den Endphasen dieser Messungen. IVLEVA (1980) und LUXMOORE (1981) weisen auf die Bedeutung des „handling stress“ für eine Überschätzung des Standardstoffwechsels hin. Untersuchungen, die mit „intermittent-flow“- oder Durchfluß-Systemen durchgeführt worden sind (v. DORRIEN 1993, STEFFENSEN *et al.* 1994, diese Arbeit), haben gezeigt, daß bei den meisten Arten die Respirationsraten zu Beginn der Versuche deutlich erhöht sind und im Verlauf der Messung der Sauerstoffverbrauch kontinuierlich bis zu einem konstanten Wert absinken. Die Anpassung an die Versuchsbedingungen konnte bei meinen Messungen bis zu sechs Stunden dauern. Die durch das Umsetzen der Tiere in die Versuchskammer und die Gewöhnung an die Kammer verursachten erhöhten Werte konnten durch einen entsprechenden Versuchsaufbau kontrolliert werden. Eine Unterschätzung des natürlichen

Standardstoffwechsels aufgrund einer „Domestifizierung“ der Tiere kann in dieser Arbeit jedoch nicht ausgeschlossen werden. In der Literatur wird dieser Effekt immer wieder angesprochen, es gibt jedoch keinerlei Untersuchungen oder Abschätzungen für dieses Phänomen.

Die in dieser Arbeit untersuchte Art *Sabinea septemcarinata* hat deutlich höhere Sauerstoffverbräuche als die anderen untersuchten Crustaceen. Das Verhalten dieses Organismus unterscheidet sich jedoch auch deutlich von dem der anderen betrachteten Crustaceen. Es handelt sich um eine relativ aktive Art, die einen deutlich dünneren Carapax hat als z.B. *Sclerocrangon ferox*. Zahlreiche Aquarienbeobachtungen zeigen, daß *S. septemcarinata* sehr beweglich ist und bevorzugt auf dem Sediment lebt, während *S. ferox* oft im Sediment eingegraben vorgefunden wurde und wahrscheinlich deshalb einen geringeren Sauerstoffbedarf hat. *Saduria entomon* und *Anonyx nugax* leben ebenfalls über längere Zeiträume eingegraben im Sediment. Beide besitzen deshalb einen relativ dicken Carapax, der sie vor Räubern schützen soll. Die Untersuchungen von SANCHEZ *et al.* (1991) an sechs verschiedenen Crustaceenarten mit unterschiedlichen Habitat- und Ernährungspräferenzen zeigten ebenfalls eine gute Korrelation des Sauerstoffverbrauchs mit der Lebensweise.

IVLEVA (1977, 1980) führte mehrere hundert Messungen an Crustaceen unterschiedlicher Taxa und Lebensformtypen durch. Ihre Synopse zeigt eine temperaturabhängige Zunahme des Sauerstoffverbrauchs. Tiere aus den Tropen haben einen bis zu zehnfach höheren Sauerstoffverbrauch als polare Organismen. LUXMOORE (1981), der einen Vergleich zwischen Isopoden aus mehreren Klimazonen anstellte, gibt ebenfalls eine klare Abhängigkeit des Sauerstoffverbrauchs von der Temperatur an. CLARKE (1983) schreibt zusammenfassend, daß es sich trotz der sehr heterogenen Daten und großen Streuung der Meßwerte um einen Trend handelt, der für beschreibende Annahmen in allgemeinen ökologischen Modellen benutzt werden kann.

## **Echinodermata**

Es gibt nur wenige Untersuchungen des Sauerstoffverbrauchs polarer Echinodermen im Allgemeinen - und speziell der Schlangensterne. Dafür lassen sich verschiedene Gründe anführen. Die Bedeutung der Schlangensterne innerhalb der Benthosgemeinschaften wurde in der Vergangenheit meist unterschätzt. Die Sauerstoffverbrauchsraten sind allgemein sehr niedrig. Dies hängt wohl im wesentlichen mit ihrer geringen Bewegungsaktivität und dem geringen Muskelgewebeanteil zusammen (LAWRENCE und LANE 1982). Außerdem eignen sich Muscheln, Krebse oder Fische besser zur Untersuchung von Temperaturabhängigkeiten des Sauerstoffver-

brauchs oder anderer physiologischer Zusammenhänge. Die untersuchten Arten waren nicht selten auch von wirtschaftlicher Bedeutung was für polare Echinodermen nicht gilt.

Die in der Tabelle 4.3 zusammengefaßten gewichtsspezifischen Sauerstoffverbrauchsdaten verschiedener Echinodermenarten sind als Mittelwerte in  $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$  angegeben. Die meisten aus der Literatur erhaltenen Werte geben keinen Aufschluß über Sauerstoffverbrauch-Gewichtsbeziehungen, so daß kein standardisierter Wert wie bei den Crustaceen oder Mollusken angegeben wird.

**Tab. 4.3:** Mean oxygen consumption rates of echinoderm species. Listed is the region of catch, the oxygen consumption given in  $\text{mgO}_2\text{h}^{-1}\text{g}^{-1}\text{WW}$ ; the temperature at time of measurement, the method used (coulox. = couloximetrie, c.b.=closed bottle, i.f.=intermittent flow, o.f.=open flow) and the reference.

| Species                       | Region        | Oxygen consumption | Temp. | Method       | Reference     |
|-------------------------------|---------------|--------------------|-------|--------------|---------------|
| <i>Asteroidea</i>             |               |                    |       |              |               |
| <i>Ctenodiscus crispatus</i>  | Arctic        | 0,0053             | 0°C   | coulox.      | this work     |
| <i>C. crispatus</i>           | Boreal        | 0,428              | 15°C  | c.b.         | Shick 1976    |
| <i>Ophiuroidea</i>            |               |                    |       |              |               |
| <i>Amphiura filiformis</i>    | boreal        | 0,0828             | nd    | c.b.         | Buchanan 1964 |
|                               | Boreal        | 0,14               | 15°C  | c.b.         | Ursin 1960    |
| <i>Ophiopholis aculeata</i>   | Boreal        | 0,101              | 15°C  | c.b.         | Ursin 1960    |
| <i>Ophiurorobusta</i>         | Boreal        | 0,339              | 15°C  | c.b.         | Ursin 1960    |
| <i>O. texturata</i>           |               | 0,0157             | 10°C  |              | Fox 1936      |
| <i>Ophiophthalmus normani</i> | Deep Sea      | 0,037-0,064        | 2°C   | c.b. in situ | Smith 1983    |
| <i>Ophiomusium lymani</i>     | Deep Sea      | 0,071              | 2°C   | c.b. in situ | Smith 1983    |
| <i>Ophiomusium armigerum</i>  | Deep Sea      | 0,032-0,042        | 2°C   | c.b. in situ | Smith 1983    |
| <i>Ophiacantha bidentata</i>  | Boreal-Arctic | 0,0168             | 0°C   | coulox.      | this work     |
| <i>Ophiocten sericeum</i>     | Boreal-Arctic | 0,0360             | 0°C   | coulox.      | this work     |
| <i>Ophiopleura borealis</i>   | Arctic        | 0,0190             | 0°C   | coulox.      | this work     |
| <i>Ophioscolex glacialis</i>  | Arctic        | 0,0097             | 0°C   | coulox.      | this work     |

Echinodermen sind „aerobe“ Organismen, d.h. ihre Aktivität wird sehr schnell von abnehmenden Sauerstoffgehalten beeinflusst (DIEHL *et al.* 1979). Man nimmt an, daß die Sauerstoffverbrauchsdaten von epibenthischen Echinodermen höher sind als die von endobenthischen (LAWRENCE und LANE 1982). Der von mir gemessene Verbrauch des eingegraben lebenden *Ctenodiscus crispatus* ist tatsächlich sehr viel niedriger als die Raten der epibenthisch lebenden Schlangensterne. Dies scheint die obengenannte Hypothese zu unterstützen. Allerdings ist der von SHICK (1976) gemessene Verbrauch von *Ctenodiscus crispatus* der höchste angegebene Wert überhaupt. SHICK (1976), SHICK *et al.* (1981) versah seine Versuchskammern jedoch mit Sediment, so daß in diesem Falle wahrscheinlich der Sauerstoffverbrauch eines aktiven Tieres gemessen wurde. Da diese Art als Substratfresser bekannt ist, geht in diese Messungen auch noch eine Freßaktivität mit ein. Angaben über eine evtl. Blindatmung, die durch das Sediment verursacht wird, werden in der Arbeit ebenfalls nicht angegeben.

Der gewichtsspezifische Sauerstoffverbrauch von Echinodermen ist über ein weites Größenspektrum und einen großen Temperaturbereich relativ konstant (FOX 1936, SMITH 1971, WEBSTER 1975, PETERSEN 1976). Die in der Tabelle präsentierten Werte weisen zwar erhebliche Schwankungen auf, liegen jedoch alle innerhalb einer Größenordnung. Die größten Übereinstimmungen mit den von mir gemessenen Werten gibt es mit den Verbrauchsdaten von Schlangensternen am Kontinentalhang vor der kalifornischen Küste (1300 m, 3°C (SMITH 1983). SMITH (1983) hat seine Messungen in-situ durchgeführt, d.h. bei einem Umgebungsdruck von 130 Bar. Für einen Druckbereich von 1 bis 300 Bar wird aber der Einfluß des hydrostatischen Druckes auf den Sauerstoffverbrauch von Schlangensternen ausgeschlossen (SMITH 1978). In der Tiefsee ebenso wie in der Arktis bilden Schlangensterne in vielen Habitaten das dominierende epibenthische Faunenelement (ZENKEVITCH 1963, SMITH 1983). Die Verfügbarkeit von Nahrung für benthische Organismen ist dort eher unregelmäßig. Deshalb ist es nicht verwunderlich, daß Schlangensterne aus der Arktis und der Tiefsee einen ähnlichen Sauerstoffbedarf haben, da sie dieselbe ökologische Nische besetzen (TYLER 1980). Untersuchungen von SULLIVAN und SOMERO (1980) an Fischen zeigen ebenfalls, daß eher die Art der Nahrungssuche und die Bewegungsmöglichkeiten die Ähnlichkeiten der Enzymaktivität der untersuchten Tiere erklären als der hydrostatische Druck (Tiefe).

### **4.3. Respiration, Produktion und Konsumption der epibenthischen Populationen**

#### **Methodischer Ansatz**

Bei der Abschätzung der Respiration, Produktion und Konsumption der epibenthischen Populationen wurden folgende Annahmen zugrunde gelegt:

- Die in dieser Arbeit untersuchten Arten repräsentieren die epibenthischen Gemeinschaften, d.h. sie stellen zusammen einen Großteil der epibenthischen Abundanz und Biomasse.
- Die AGT-Einheitsfänge spiegeln die reale Gemeinschaftszusammensetzung der epibenthischen Makrofauna wider. Dabei wird davon ausgegangen, daß es sich bei den Einheitsfängen um minimale Abundanzen handelt. Alle darauf aufbauenden Schätzungen unterschätzen also die tatsächlichen Gesamtwerte.
- Die Respiration einer Population wurde durch Multiplikation der Einheitsfänge mit mittleren individuellen Standard-Respirationsraten geschätzt. Die Sauerstoffverbrauchswerte werden in  $\text{mgC } 1000\text{m}^{-2}\text{day}^{-1}$  angegeben. Dabei wurde davon ausgegangen, daß ein  $\text{mgO}_2$  bei einem respiratorischen Quotient von 0,85, 0,375 mgC entsprechen (GRANT *et al.* 1991).

- Die Produktion wurde aus der Populationsrespiration mit Hilfe der von MCNEILL und LAWTON (1970) ermittelten Beziehung berechnet (s. Kap. 2.8).
- Der Nahrungsbedarf (Konsumption) der untersuchten Arten wurde nach WINBERG (1956) ermittelt. Die Beziehung zwischen Nahrungsbedarf (K), Sauerstoffverbrauch (R) und Produktion (P)

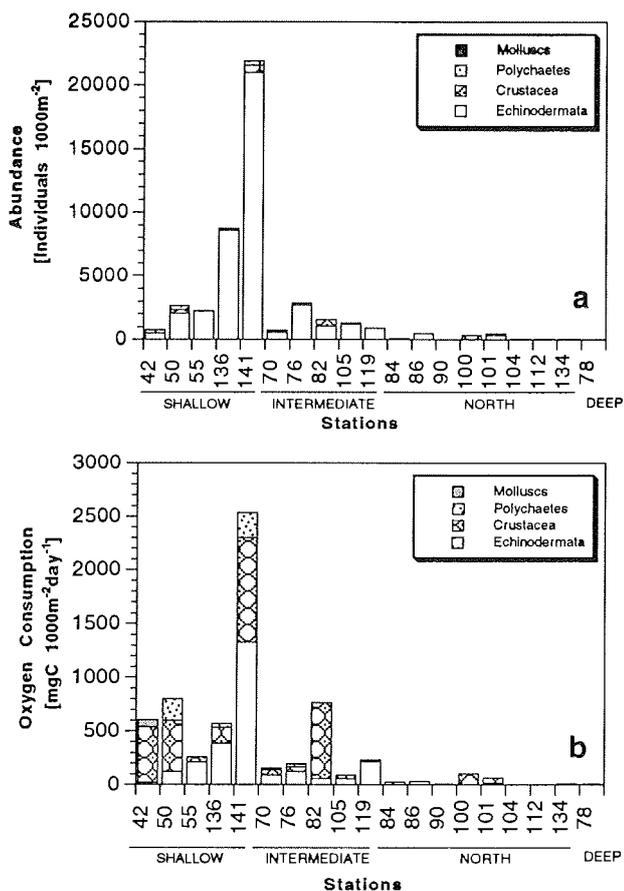
$$K = 1,25(R+P)$$

geht davon aus, daß 80% der aufgenommenen Nahrung in physiologisch verwertbare Energie umgewandelt werden. Der Rest geht den Organismen in Form von Faeces oder Urin verloren.

Die Verwendung der oben genannten Beziehungen zur Abschätzung von Produktion und Konsumption erscheint gerechtfertigt, auch wenn sie nicht speziell für dieses Untersuchungsgebiet ermittelt wurden. Die von zahlreichen Autoren ermittelten empirischen Beziehungen sind als gute Schätzwerte in der Literatur etabliert (MCNEILL and LAWTON 1970, BANSE und MOSHER 1980, RIDDLE *et al.* 1990). Es gibt keine direkt ermittelten Daten über die Produktion epibenthischer Organismen in der Arktis. Produktionsschätzungen der Makrofauna beziehen sich immer auf die Infauna in flachen, leicht zugänglichen Gebieten (PETERSEN und CURTIS 1980, HARGRAVE und PHILLIPS 1986, GRANT *et al.* 1991).

Die in meiner Untersuchung ermittelten individuellen Respirationraten spiegeln den Standard-Sauerstoffverbrauch eines Organismus wieder. Für die Abschätzung der Populationsrespiration sind aber strenggenommen mittlere in situ-Sauerstoffverbrauchsraten zu verwenden, die den Aktivitätsstoffwechsel berücksichtigen und deshalb höher sind als die Standardraten. WINBERG (1956) stellte fest, daß die Summe aller Stoffwechselprozesse eines Fisches aus gemäßigten Breiten unter natürlichen Lebensbedingungen das Doppelte des Standardstoffwechsels betragen kann. Von DORRIEN (1993) sah für seine Untersuchungen aufgrund der geringen Aktivität polarer Fische nur eine Erhöhung der Standardraten um höchstens 50% als realistisch an. Die Aktivität der von mir untersuchten Tiere ist je nach Lebensweise extrem unterschiedlich und kann nur hypothetisch quantifiziert werden. PIEPENBURG *et al.* (1995) gingen bei der Betrachtung polarer Schlangensterne von einem erhöhten Energiebedarf von 20% zum Standardstoffwechsel aus. Der zusätzliche Aktivitäts-Sauerstoffverbrauch eines Krebses liegt wahrscheinlich zwischen 50 und 75% des Standardstoffwechsels, während der mittlere in-situ Sauerstoffbedarf von Muscheln nach BERNARD und NOAKES (1990) unter 20% liegt. Festzuhalten bleibt, daß die Verwendung der individuellen Standard-Respirationraten zur Hochrechnung der Populationsparameter zu einer Unterschätzung der in-situ Raten von 20% bis maximal 75% führt.

Der kritische Faktor in den durchgeführten Berechnungen ist aber die durch AGT-Einheitsfänge geschätzte Abundanz, da sie die Basis der nachfolgenden Abschätzungen von Gemeinschaftsrespiration, -produktion und -konsumption bildet. Dabei muß berücksichtigt werden, daß eine kaum bestimmbare Unterschätzung der tatsächlichen Werte dadurch stattfindet, daß die AGT-Fänge nicht quantitativ sind. Abundanzen epibenthischer Makrofaunaorganismen sind jedoch grundsätzlich nur mit der Hilfe geschleppter Geräte zu schätzen. Greifer, wie sie zur Beprobung der Infauna verwendet werden, sind hierfür überhaupt nicht einzusetzen. Eine gute Alternative zu Trawlfängen bietet die Unterwasserphotographie, mit deren Hilfe absolute Abundanzen für optisch gut zu identifizierende Tiere (vor allem Schlangensterne) bestimmt werden können (SMITH 1983, PIEPENBURG und v. JUTERZENKA 1994).

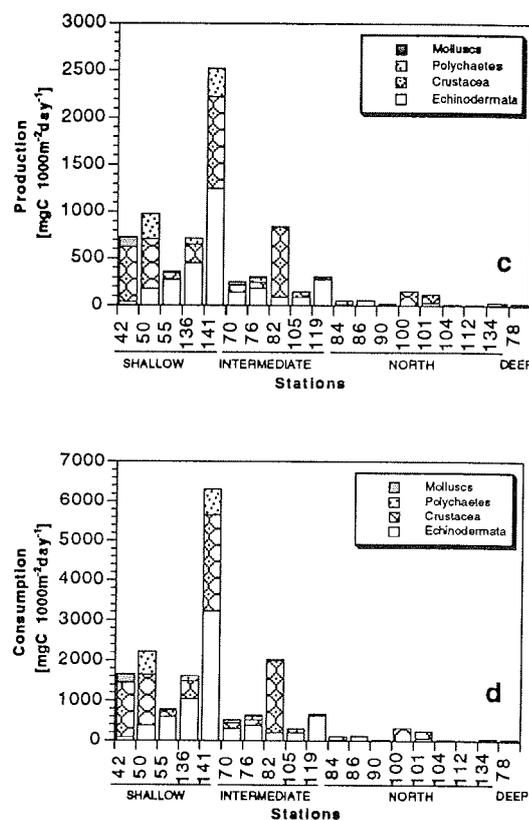


**Fig. 4.1:** **a:** Abundances of the four delineated taxa (individuals per 1000 m<sup>2</sup> based on AGT catches). **b:** oxygen consumption in mg C 1000 m<sup>2</sup> day<sup>-1</sup>.

## Taxa

Die angegebenen absoluten Werte aller betrachteten Parameter nehmen von der Stationsgruppe SHALLOW über INTERMEDIATE zu NORTH und DEEP hin deutlich ab. Auf den flachen Stationen werden die mit Abstand höchsten Abundanzen der untersuchten Tiere gefunden (Fig. 4.1a bis 4.1d).

Wie in vielen arktischen Schelflebensräumen haben die Schlangensterne im Untersuchungsgebiet die höchsten Abundanzen (Fig. 4.1a). Ihr Anteil beträgt bis zu 98%. Gemessen am Sauerstoffverbrauch verschieben sich die relativen Bedeutungen der einzelnen Taxa (Fig. 4.1b). Besonders Krebse, aber auch Muscheln gewinnen an Bedeutung. So beträgt der Anteil der Echinodermen auf der Station 141 zwar 90% der Abundanz, aber nur noch 50% der Respiration.

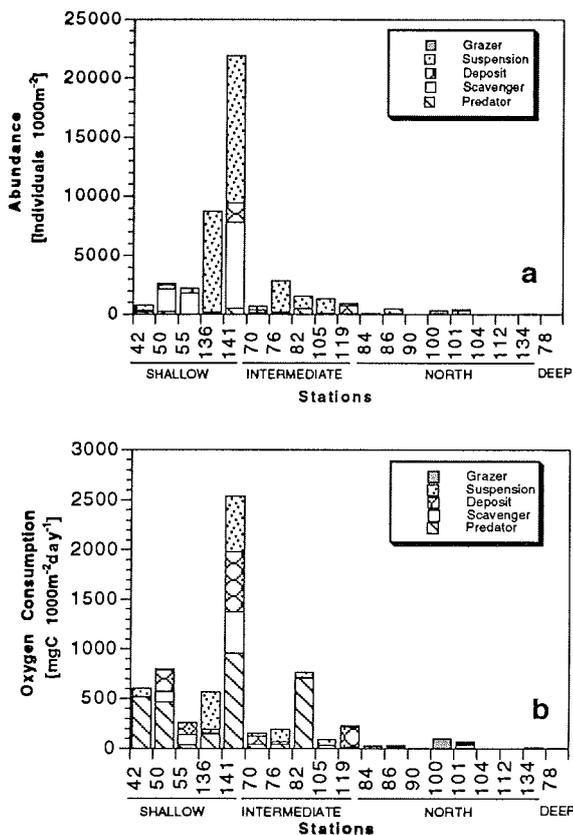


**Fig. 4.1 (cont.): c:** Production in mg C 1000 m<sup>2</sup> day<sup>-1</sup>. **d:** Consumption in mg C 1000 m<sup>2</sup> day<sup>-1</sup>.

tion. Besonders die Crustaceen haben einen, gemessen an ihren geringen Individuenzahlen, überproportional hohen Anteil an der Gemeinschaftsrespiration. Auch den Polychaeten und Muscheln kommt auf einigen Stationen eine relativ hohe Bedeutung zu. Ein ähnliches Bild wie beim Sauerstoffverbrauch ergibt sich naturgemäß wenn die Produktion oder Konsumption auf den Stationen als Maßzahl der Bedeutung der verschiedenen Taxa verwendet wird (Fig. 4.1c und 4.1d).

### Ernährungstypen

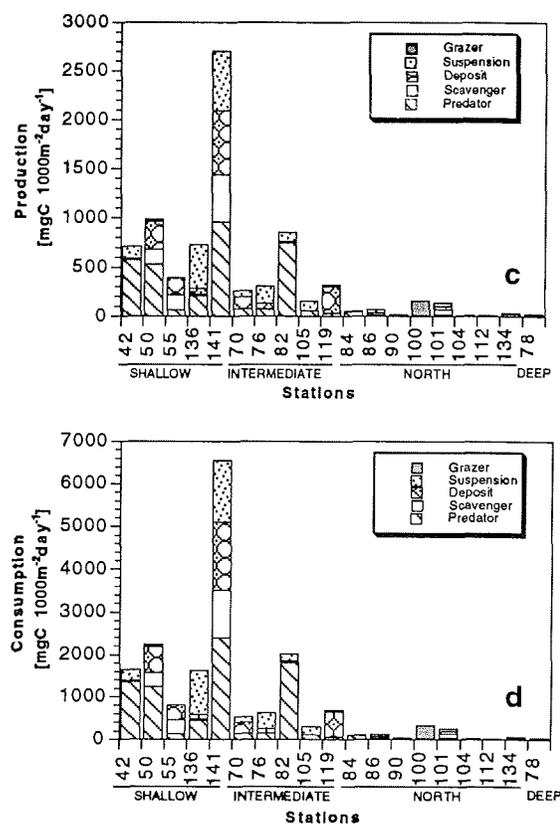
Suspensionsfresser kommen in hohen Abundanzen besonders auf den flachen Stationen vor. Sie sind jedoch auch auf den Stationen mittlerer Tiefe und im Norden des Untersuchungsgebietes trotz geringerer Abundanzen ein wichtiger Ernährungstyp (siehe Kap. 3). Aasfresser



**Fig. 4.2:** **a:** Abundances of the delineated feeding types (individuals per 1000 m<sup>2</sup> based on AGT catches). **b:** Oxygen consumption in mg C 1000 m<sup>-2</sup> day<sup>-1</sup>.

können auf einigen Stationen die größten Abundanzanteile haben, während Räuber allgemein in nur geringen Individuenzahlen vorkommen. Substratfresser findet man nur auf wenigen Stationen und in geringen Abundanz (Fig. 4.2a), sind jedoch im Sauerstoffverbrauch, der Produktion und Konsumption bedeutender (Fig. 4.2b bis 4.2d). Die Suspensionsfresser verlieren dagegen an Bedeutung, während die Räuber auf den flachen Stationen und denen mittlerer Tiefe wichtiger sind.

Ein etwas anderes Bild in den Relationen der Ernährungstypen zeigen die Kastengreiferproben von PFANNKUCHE und THIEL (1987), die in ihren Untersuchungen auf den flachen Stationen im Bereich Svalbards eine Dominanz der Suspensionsfresser feststellten. Auf den tieferen Stationen dominierten dagegen die Substratfresser. Dieser Unterschied zu meinen Ergebnissen



kann durchaus an den unterschiedlichen Probennahmegeräten liegen. Die relativ hohe Biomasse der Suspensionsfresser auf dem Schelf nordöstlich von Svalbard wird mit starken Strömungen, die ausreichend Nahrung herantransportieren, erklärt. Während LOENG (1989) die Primärproduktion in der südlichen Barentssee mit  $40-80 \text{ gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$  angibt, beträgt die jährliche pelagische Primärproduktion im Norden Svalbards auf  $80^\circ\text{N}$  nur etwa  $10\text{gCm}^{-2}\text{yr}^{-1}$  (STRÖMBERG 1989). Wahrscheinlich ist deshalb die laterale Advektion von Phytodetritus auf dem nordöstlichen Schelf Svalbards ein wichtiger Faktor für die Nahrungsversorgung der benthischen Gemeinschaften, wie der hohe Gehalt an sedimentgebundenem Chlorophyll nahelegt (PFANNKUCHE und THIEL 1987). Der schnelle zum Boden gerichtete Transport der Nahrungspartikel wird in diesem Gebiet wahrscheinlich durch die Bildung salzhaltigen Wassers auf dem Barentsmeerschelf begünstigt.

### **Respiration der Schlangensternepopulationen**

Mit den in meiner Arbeit ermittelten individuellen Sauerstoffverbrauchsraten der Schlangensterne und den mit einer Unterwasserkamera erfaßten absoluten Abundanzen im selben Untersuchungsgebiet im Bereich der Stationsgruppe SHALLOW haben PIEPENBURG *et al.* (1995) den Populationssauerstoffverbrauch dieser Tiere als Repräsentanten der epibenthischen Makrofauna berechnet. Dies erscheint gerechtfertigt, da die Schlangensterne bis zu 95% der Individuenzahlen im Untersuchungsgebiet stellen. Der Vergleich verschafft mir die Möglichkeit, meine auf der Grundlage der AGT-Fänge errechneten Werte für die vierzehn untersuchten Arten verschiedener Taxa kritisch auf eine Über- und Unterschätzung hin zu bewerten. Die photographisch ermittelten Abundanzen der Schlangensterne sind vier bis fünfmal größer als die der AGT-Einheitsfänge.

Der von PIEPENBURG *et al.* (1995) ermittelte Sauerstoffverbrauch der Schlangensterne betrug auf Stationen flacher als 200 m im Median ca.  $12 \text{ gO}_2\text{1000m}^{-2}\text{day}^{-1}$ . Der in meiner Arbeit nur für die drei betrachteten Schlangensternearten berechnete Sauerstoffverbrauch beträgt im Median  $1,3 \text{ gO}_2\text{1000m}^{-2}\text{day}^{-1}$ . Dies bedeutet, daß die in dieser Arbeit berechneten Populationssauerstoffverbrauchsraten zumindest für die Echinodermen um das Zehnfache unterschätzt sind. Allerdings haben PIEPENBURG *et al.* (1995) ihre Werte um 20% erhöht, um der Aktivität der Organismen *in situ* Rechnung zu tragen. Außerdem bezogen sie fünf Arten in ihre Berechnungen mit ein, so daß letztlich wahrscheinlich auch für die Populationsrespiration (meine Werte) eine vier bis fünffache Unterschätzung der in-situ Raten angenommen werden kann. Dies gilt natürlich analog auch für die abgeleiteten Produktionswerte und den Nahrungsbedarf der Schlangensterne.

PIEPENBURG *et al.* (1995) stellen den ermittelten Sauerstoffverbrauch der makrobenthischen Epifauna in Relation zum Sauerstoffverbrauch anderer benthischer Kompartimente im Untersuchungsgebiet. Die Schlangensterne werden dabei als alleinige Repräsentanten der Epifauna verwendet, da sie bis zu 95% der auf den UW-Photos erkennbaren Individuen (PIEPENBURG *et al.* 1995) und in den AGT-Fängen bis zu 98% der epibenthischen Tiere stellen (diese Arbeit). Neben der Respiration der Epifauna (Schlangensterne) wurde auch der Sauerstoffverbrauch der „sediment community“, der Meiofauna und der Makroinfauna, als Anteile der „Total Benthic Community Respiration“ berechnet. Der Anteil der Epifauna, repräsentiert durch die Schlangensterne, beträgt im Mittel 20% und kann im Extremfall weit über 50% der Gesamtrespiration ausmachen. Dies gilt besonders dort, wo die Epifauna in hohen Abundanzen vorkommt.

Die Ergebnisse meiner Arbeit zeigen, daß der Anteil der Epifauna an der benthischen Gesamtrespiration durch die Beschränkung auf die Schlangensterne deutlich unterschätzt sein kann. Bei Einbeziehung weiterer Epifaunaarten kann er um bis zu 46% größer sein als von PIEPENBURG *et al.* (1995) auf der Grundlage der Schlangensterneabundanzen berechnet.

Untersuchungen von GRANT *et al.* (1991) auf dem Labradorschelf zeigen, daß der Anteil, den das Benthos an der Primärproduktion nutzt, hier Sedimentsauerstoffaufnahme inklusive Mikro- und Meiofauna, jedoch ohne Berücksichtigung der Epifauna und großen Infaunaorganismen, 8,2 % beträgt. Der relativ geringe Prozentsatz ist wahrscheinlich auf das Rezirkulieren der organischen Substanz innerhalb des Pelagials und/oder den Export von Phytoplanktonproduktion und/oder auf die Nutzung des eingetragenen Materials durch Makrofaunaorganismen zurückzuführen, die bei den Respirationmessungen von GRANT *et al.* (1991) nicht berücksichtigt wurden. Der Anteil der Makrofauna am Gesamtsauerstoffbedarf des Benthos wird aufgrund der Berechnungen von MCLUSKY und MCINTYRE (1988) auf dem Scotian Schelf mit 47% angegeben. Dies bedeutet nach GRANT *et al.* (1991), daß der von ihnen berechnete Kohlenstoffbedarf des Benthos auf dem Scotian Schelf sich von 16% auf 31% verdoppeln würde. Frühere Untersuchungen im Barentsmeer von GREBMEIER und MCROY (1989) zeigen, daß über 60% der Sauerstoffaufnahme des Schelfbenthos durch die Makrofauna geschehen.

Die Abschätzungen von GRANT *et al.* (1991), GREBMEIER und MCROY (1989) und SMITH (1983) zeigen die Bedeutung der Makrofauna auf, die Untersuchungen von PIEPENBURG *et al.* (1995) weisen speziell auch auf die Wichtigkeit der Epifauna im benthischen Kohlenstoffkreislauf hin. Generelle Ansichten über das zunehmende Gewicht benthischer Gemeinschaften im Kohlenstoffkreislauf des Meeres in höheren Breiten (PETERSEN und CURTIS

1980) rücken Sauerstoffverbrauchsmessungen an Makroinvertebraten und damit Abschätzungen ihres Energiebedarfs in einen größeren Zusammenhang.

## 5. Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit sollten die Respiration und Verbreitungsmuster ökologisch wichtiger epibenthischer Makrofaunaarten in den Gewässern um Svalbard vergleichend untersucht werden. Durch die Verbindung individueller Respirationsraten und Abundanzdaten wurde versucht, die Bedeutung einzelner Arten, Taxa und Ernährungstypen in ihrer ökologischen Bedeutung als Produzenten und Konsumenten zu beurteilen.

Während eines von der European Science Foundation geförderten internationalen Gemeinschaftsprojektes (EPOS II; European Polarstern Study) konnten im Sommer 1991 benthische Proben in den Gewässern um Svalbard genommen werden. Das Forschungsschiff „Polarstern“ ermöglichte es, auf insgesamt neunzehn Stationen mit Wassertiefen von 150 m-2000 m nicht nur den im Sommer eisfreien Schelf des Barentsmeeres im Süden Svalbards, sondern auch den ganzjährig eisbedeckten Schelf- und Schelfhang im Norden und Nordosten des Archipels zu beproben.

Die Probennahme erfolgte mit dem Agassiz-Trawl (AGT), das in ausreichender Zahl lebende Tiere in gutem Erhaltungszustand für die Respirationsversuche lieferte. Andererseits dienten die AGT-Fänge zur Abschätzung der Bestandsdichte des Epibenthos. Für die Gemeinschaftsanalyse wurden die folgenden vierzehn wichtigen Arten der epibenthischen Fauna Spitzbergens erfaßt: *Brada inhabilis*, *Chlamys islandica*, *Clinocardium ciliatum*, *Anonyx nugax*, *Ampelelisca eschrichtii*, *Stegocephalus inflatus*, *Saduria entomon*, *Pandalus borealis*, *Sabinea septemcarinata*, *Sclerocrangon ferox*, *Ctenodiscus crispatus*, *Ophiura sarsi*, *Ophiocten sericeum*, *Ophiacantha bidentata*. Diese Tiere gehören unterschiedlichen Ernährungstypen an und ließen sich gut hältern. Für die Respirationsuntersuchungen wurden lebende Organismen aus den Fängen abgesammelt, in Aquarien überführt und an Bord in einem Kühlcontainer gehältert. Nach der Expedition wurde der Container nach Kiel transportiert und die Tiere in einen speziell eingerichteten Kühlraum im Institut für Meereskunde Kiel überführt.

Die Messungen des Sauerstoffverbrauchs wurden mit zwei verschiedenen Methoden bei den Standardbedingungen entsprechenden niedrigen Temperaturen (0°C) und hohen Sauerstoffspannungen (>90%) durchgeführt. Die Einrichtung einer Meßanlage, die nach dem „intermittent-flow“-Prinzip arbeitete, ermöglichte es, den Sauerstoffverbrauch größerer Tiere über lange Zeiträume zu messen, ohne die Tiere deutlich zu beeinträchtigen. Anpassungseffekte und Stress konnten mit der Messanlage erkannt und anschließend bei der Berechnung des Sauerstoffverbrauchs eliminiert werden. Die coulometrische Messmethode ermöglichte es, sehr kleine Sauerstoffspannungsunterschiede aufzulösen. Sie ist deshalb besonders gut geeignet für kleine oder träge Tiere mit einem geringen Sauerstoffverbrauch.

Die Gemeinschaftsanalyse ergab vier abgegrenzte Stationsgruppen auf der Grundlage der für die ausgewählten Arten ermittelten Abundanzen. Die Verteilung der Arten ist hauptsächlich entlang eines Tiefengradienten orientiert, weist jedoch auch einen latitudinalen Aspekt auf. Die Fauna um Spitzbergen wird auf allen Stationsgruppen von den Schlangensterne der Gattungen *Ophiacantha*, *Ophiura* und *Ophiocten* dominiert, die in z.T. sehr hohen Abundanzen in den Fängen vorkommen (10.000 Ind/1000m<sup>2</sup>). Crustaceen, insbesondere *Sabinea*, *Anonyx* und *Stegocephalus*, waren lokal ebenfalls von Bedeutung, ihre Individuenzahlen sind im Vergleich zu den Schlangensternen jedoch immer gering.

Untersuchungen zur Bedeutung der Ernährungstypen auf den Stationen zeigten, daß Suspensionsfresser besonders auf den flachen Stationen bis 300 m dominierten. Sie hatten aber auch auf den tieferen Stationen einen hohen Individuenanteil. Substratfresser gewannen mit zunehmender Tiefe und nach Norden hin an Bedeutung. Räuber kamen auf allen Stationen in gleichbleibend geringen Artenzahlen vor, während Aasfresser lokal auf der tiefsten Station (2000 m) eine große Bedeutung erlangten.

Die ermittelten Respirationsraten der epibenthischen Makroorganismen lagen in fast allen Fällen deutlich unter den aus der Literatur entnommenen Werten anderer Autoren für dieselben Arten oder zumindest Gattungen. Der Sauerstoffverbrauch z.B. eines Seesternes betrug im Durchschnitt 0,007 mgO<sub>2</sub>g<sup>-1</sup> Feuchtwicht, der einer Garnele 0,06 mgO<sub>2</sub>g<sup>-1</sup> Feuchtwicht. Verschiedene Gründe können für die allgemein niedrigen Raten angeführt werden. Zum einen ermöglichen die verwendeten Meßapparaturen eine schonende und stressfreie Messung der benthischen Organismen. Zum anderen kann durch die Langzeithälterung, während der sich die Tiere an die Versuchsbedingungen anpassen können, ein wirklicher Standardstoffwechsel bestimmt werden.

Schätzwerte für die Populationsrespiration ergaben sich aus den individuellen Respirationsraten und den Abundanzen der Tiere aus den AGT-Fängen. Daraus wurden über allometrische Beziehungen die Produktion und die Konsumption der Arten abgeleitet. Es zeigte sich, daß die Schlangensterne einen geringeren Anteil an der Populationsrespiration hatten, als von ihren Abundanzen her zu erwarten gewesen wäre. Die Crustaceen gewannen hinsichtlich der Populationsrespiration stark an Bedeutung. Schlangensterne haben einen Individuenanteil von bis zu 95% im Untersuchungsgebiet, bezüglich des Sauerstoffverbrauchs haben jedoch die Crustaceen auf elf von neunzehn Stationen einen Anteil von über 50% an der Gesamtrespiration, Produktion und Konsumption. Diese Aussage geht allerdings von der Annahme aus, daß das AGT Schlangensterne und Crustaceen in gleicher Weise erfaßt.

- AAGAARD, K. (1982): Inflow from the Atlantic Ocean to the polar basin. -In: REY, L. (ed.): The Arctic Ocean. -John Wiley & Sons, New York, 69-81.
- AAGAARD, K. & GREISMAN, P. (1975): Toward new mass and heat budgets for the Arctic Ocean. -J. Geophys. Res. **80**: 3821-3827.
- ANDERSON, L. & DYRSSEN, D. (1989): Chemical oceanography of the Arctic Ocean. -In: Y. Herman: The Arctic Seas. Van Nostrand Reinhold, New York, 93-114.
- ANISIMOVA, N.A. (1989): Distributional patterns of echinoderms in the Eurasian sector of the Arctic Ocean. -In: Y. Herman: The Arctic Seas. Van Nostrand Reinhold, New York, 281-302.
- BABULA, A., BIELAWSKI, J. & SOBIESKI, J. (1978): Oxygen consumption and gill surface area in *Mesidothea entomon* (L.) (Isopoda: Crustacea). -Comp. Biochem. Physiol. **61A**: 595-597.
- BANSE, K. (1982): Mass-scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates. -Mar. Ecol. Prog. Ser. **9**: 281-297.
- BANSE, K. & MOSHER, S. (1980): Adult body mass and annual production/biomass relationships of field populations. -Ecol. Monogr. **50**: 355-379.
- BLACKER, R.W. (1957): Benthic animals as indicators of hydrographic conditions and climatic change in Svalbard waters. -Fishery investigations. Series II **XX(10)**: 1-49.
- BERNARD, F.R. (1979): Bivalve Mollusks of the western Beaufort Sea. -Contrib. Sci. Natur. Hist. Mus. Los Angeles County **313**: 1 - 80.
- BERNARD, F.R. & NOAKES, D.J. (1990): Pumping rates, water pressure and oxygen use in eight species of marine bivalve molluscs from British Columbia. -Can. J. Fish. Aquat. Sci. **47**: 1302-1306.
- BOURKE, R.H., WEIGEL, A.M. & PAQUETTE, R.G. (1988): The westward turning branch of the West Spitsbergen current. -J. Geophys. Res. **93**, C.11: 1465-1477.
- BRAY, J.R. & CURTIS, J.T. (1957): An ordination of the upland forest of Southern Wisconsin. -Ecol. Monogr. **27**: 225-349.
- BRETT, J.R. & GROOVES, T.D.D. (1979): Physiological energetics. -In: HOAR, W.S.; RANDALL, D.J. & BRETT, J.R. (eds.): Fish Physiology Vol. 9. -Academic Press, New York, 279-352.
- BUCHANAN, J.B. (1964): A comparative study of some features of the biology of *Amphiura filiformis* and *Amphiura chiajei* considered in relation to their distribution. -J. mar. biol. Ass. U.K. **44**: 565-576.
- CAREY, A.G. (1972): Food sources of sublittoral, bathyal and abyssal asteroids in the northeast Pacific Ocean. -Ophelia **10**: 35-47.
- CAREY, A.G.; RUFF, R.E. (1977): Ecological studies of the benthos in the Western Beaufort Sea with special reference to bivalve molluscs. -In: DUNBAR M.J. (ed.): Polar Oceans. Arctic Institute of North America, Calgary, 505-530.
- CLARKE, A. (1983): Life in cold water: the physiological ecology of polar marine invertebrates. -Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. **21**: 341-453.
- CLARKE, A. (1987): Temperature, latitude and reproductive effort. -Mar. Ecol. Prog. Ser. **38**: 89-99.
- CLARKE, A. (1991): What is cold adaptation and how should we measure it? -Amer. Zool. **31**: 81 - 92.
- CLARKE, A. & CRAME, J.A. (1989): The origin of the Southern Ocean marine fauna. -In: CRAME, J.A. (ed.): Origins and evolution of the Antarctic Biota. -Geol. Soc. Spec. Publ., 253-268.

- CLIFFORD, H.T.; STEPHENSON, W. (1975): An introduction to numerical classification. Academic Press, New York.
- DEARBORN, J.H. (1977): Foods and feeding characteristics of antarctic asteroids and ophiurids. -In: G.A. Llano: Adaptations within Antarctic Ecosystems. Smithsonian Institution, Washington, D.C., 1252 pp.
- DIEHL, W.J.; MCEWARD, L.; PROFFITT, E.; ROSENBERG, V. & LAWRENCE, J.M. (1979): The response of *Luidia clathrata* (Echinodermata: Asteroidea) to hypoxia. -Comp. Biochem. Physiol. **62A**: 669-671.
- DORRIEN, C.F. VON (1993): Ecology and respiration of selected Arctic benthic fish. -Ber. Polarforsch. **125**: 1-99.
- D'YAKONOV, A.M. (1967): Ophiuroids of the USSR Seas. - Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 123 pp.
- D'YAKONOV, A.M. (1968): Sea stars (asteroids) of the USSR seas. -Israel Program for Scientific Translations Ltd., Jerusalem, 183 pp.
- DYER, M.F.; CRANMER, G.J.; FRY, P.D. & FRY, W.G. (1984): The distribution of benthic hydrographic indicator species in Svalbard waters, 1978-1981. -J. mar. biol. Ass. U.K. **64**: 667-677.
- EKMAN, S. (1953): Zoogeography of the Sea. - Sidgwick & Jackson, London, 417 pp.
- ENGLISH, T.S. (1961): Some biological oceanographic observations in the central North Polar Sea, Drift Station ALPHA, 1957-58. -Arctic Inst. N. Amer. Res. Pap. **13**: 79 pp.
- FEDYAKOV, V.V. & NAUMOV, A.D. (1989): Marine Bivalvia of the Arctic Ocean. -In: Y. Herman: The Arctic Seas. Van Nostrand Reinhold, New York, 303-324.
- FELL, H.B. (1961): The Fauna of the Ross Sea. -Mem. NZ oceanogr. Inst. **18**: 1-79.
- FICHEZ, R. (1991): Benthic oxygen uptake and carbon cycling under aphotic and resource-limiting conditions in a submarine cave. -Mar. Biol. **110**: 137-143.
- FIELD, J.G., CLARKE, K.R. & WARWICK, R.M. (1982): A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. -Mar.Ecol.Prog.Ser. **8**: 37 - 52.
- FISHER, W.K. (1940): Asteroidea. -Discovery Rept. **20**: 69-306.
- FISHER, W.K. (1911): Asteroidea of the North Pacific and adjacent waters. Part I. Phanerozoia and Spinulosa. -Bull. US nat. Mus. **76**: 1-419.
- FORSTNER, H. (1983): An automated multiple-chamber intermittent-flow respirometer. -In: GNAIGER, E. & FORSTNER, H. (eds.): Polarographic oxygen sensors. -Springer-Verlag, Berlin, 111-126.
- FOX, H.M. (1936): The activity and metabolism of poikilothermal animals in different latitudes. 945-955.
- FUJITA, T. & OHTA, S. (1990): Size structure of dense populations of the brittle star *Ophiura sarsii* (Ophiuroidea: Echinodermata) in the bathyal zone around Japan. -Mar. Ecol. Prog. Ser. **64**: 113 - 122.
- GOLIKOV, A.N. & SCARLATO, O.A. (1989): Evolution of Arctic ecosystems during the Neogene period. -In: HERMAN, Y. (ed.): The Arctic Seas. -Van Nostrand Reinhold Company, New York, 257-280.
- GRAF, G. (1992): Benthic-pelagic coupling: a benthic view. -Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev. **30**: 149-190.
- GRAINGER, E.H. (1966): Sea stars (Echinodermata : Asteroidea) of arctic North America. -Bull. Fish. Res. Bd. Can. **152**: 70 pp.
- GRANT, J.; EMERSON, C.W.; HARGRAVE, B.T. & SHORTLE, J.L. (1991): Benthic oxygen consumption on continental shelves off Eastern Canada. -Continent. Shelf Res. **11**: 1083-1097.

- GREBMEIER, J.M.; FEDER, H.M. & McROY, C.P. (1989): Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. II. Benthic community structure. -Mar. Ecol. Prog. Ser. **51**: 253-268.
- GREBMEIER, J.M.; McROY, C.P. & FEDER, H.M. (1988): Pelagic-benthic coupling on the shelf of the northern Bering and Chukchi Seas. I. Food supply source and benthic biomass. -Mar. Ecol. Prog. Ser. **48**: 57-67.
- GREBMEIER, J.M. & BARRY, J.P. (1991): The influence of oceanographic processes on pelagic-benthic coupling in polar regions: a benthic perspective. -J.Mar. Systems **2**: 495 - 518.
- GRODZINSKI, W., KLEKOWSKI, R.Z. & DUNCAN, A (1975): Methods for ecological bioenergetics. IBP Handbook **24**, Blackwell, Oxford, 367pp.
- HALE, J.M. (1983): Factors influencing the stability of polarographic oxygen sensors. -In: E. Gnaiger, & H. Forstner: Polarographic oxygen sensors. Springer, Heidelberg, 3-17.
- HARGRAVE, B.T. & PHILLIPS, G.A. (1986): Dynamics of the benthic food web in St. Georges Bay, southern Gulf of St. Lawrence. -Mar. Ecol. Prog. Ser. **31**: 277-294.
- HARTMANN-SCHRÖDER, G. (1971): Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta. -Tierwelt Deutschlands **58**: 560 pp.
- HEEGAARD, P.E. (1941): The zoology of East Greenland: Decapod crustaceans. -Meddr. Grønland **121**: 72 pp.
- HEMMINGSSEN, A.M. (1960): Energy metabolism as related to body size and respiratory surfaces, and its evolution. -Rep. Steno. Meml. Hosp. **9**: 7-110.
- HERSCH, P. (1973): Couloximetry. -American Laboratory **5**: 29-36.
- HOLETON, G.F. (1974): Metabolic cold adaptation of polar fish: fact or artefact? -Physiol. Zool. **47**: 137-152.
- HOLETON, G.F. (1973): Respiration of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from a high Arctic lake. -J. Fish. Res. Bd. Can. **30**: 717-723.
- HULTH, S.; BLACKBURN, T.H. & HALL, P.O.J. (1994): Arctic sediments (Svalbard): Consumption and microdistribution of oxygen. -Mar. Chem. **46**: in press.
- IVLEVA, I.V. (1977): Quantitative correlation of temperature and respiratory rate in poikilothermic animals. -Pol. Arch. Hydrobiol. **20**: 283-300.
- IVLEVA, I.V. (1980): The dependance of crustacean respiration rate on body mass and habitat temperature. -Int. Rev. ges. Hydrobiol. **65**: 1-47.
- JOHNSON, L. & REES, C.J.C. (1988): Oxygen consumption and gill surface area in relation to habitat and lifestyle of four crab species. -Comp. Biochem. Physiol. **89A**: 243-246.
- JUST, J. (1980): Amphipoda (Crustacea) of the Thule area, Northwest Greenland: Faunistics and taxonomy. -Meddr. Grønland, Biosci. **2**: 1-61.
- KANGA, P. & LAPPALINEN, A. (1978): On the oxygen consumption of *Mesidothea entomon* (L.) (Crustacea, Isopoda). -Kieler Meeresforsch. Sonderh. **4**: 302-309.
- KROGH, A. (1916): The respiratory exchange of animals and man. -Longmans & Green, London, 173 pp.
- KRUSKAL, J.B. (1977): Multidimensional scaling and other methods for discovering structure. -In: ENSLEIN; RALSTON & WILF (eds.): Statistical methods for digital computers. -Wiley, New York.
- LAWRENCE, J.M. & LANE, J.M. (1982): The utilization of nutrients by post-metamorphic echinoderms. -In: John M. Lawrence: Echinoderm Nutrition. A.A Balkema, Rotterdam, 331 - 371.

- LOENG, H. (1989): Ecological features of the Barents Sea. -In: REY, L. & ALEXANDER, V. (eds.): Proceedings of the sixth conference of the Comite Arctique International, 13-15 May 1985. -Brill, Leiden, 327-365.
- LUBINSKY, J. (1980): Marine bivalve molluscs of the Canadian Central and Eastern Arctic: faunal composition and zoogeography. -Can. Bull. Fish. Aquat. Sci. **27**: 111 pp.
- LUXMOORE, R.A. (1981): The ecology of Antarctic Serolid isopods. -Ph.D. thesis, Council for National Academic Awards, U.K., 244 pp.
- LUXMOORE, R.A. (1984): A comparison of the respiration rate of some antarctic isopods with species from lower latitudes. -Brit. Antarct. Surv. Bull. **62**: 53-65.
- MACKAY, J. & SHUMWAY, S.E. (1980): Factors affecting oxygen consumption in the scallop *Chlamys delicatula*. -Ophelia **19**: 19-26.
- MAXWELL, J.G.H. (1976): Aspects of the biology and ecology of selected Antarctic invertebrates. -Ph.D. thesis, University of Aberdeen, 103 pp.
- MCCLOSKEY, L.R. (1970): The dynamics of the community associated with a marine scleractinian coral. -Int. Rev. ges. Hydrobiol. **55**: 13-81.
- McLUSKY, D.S. (1973): The effect of temperature on the oxygen consumption and filtration rate of *Chlamys (Aequipecten) opercularis* (L.) (Bivalvia). -Ophelia **10**: 141-154.
- McLUSKY, D.S. & McINTYRE, A.D. (1988): Characteristics of the benthic fauna. -In: POSTMA, H. & ZIJLSTRA, J.J. (eds.): Ecosystems of the world **27**: Continental shelves. -Elsevier, Amsterdam, 131-154.
- MCNEILL, S. & LAWTON, J.H. (1970): Annual production and respiration in animal populations. -Nature **225**: 472-474.
- McWHINNIE, M.A. (1964): Temperature responses and tissue respiration in antarctic Crustacea with particular reference to the krill *Euphausia superba*. -Antarctic Res. Ser. **1**: 63-72.
- MÖRCH, O.A.L. (1869): Faunula Molluscorum Islandiae. -Medd. nat. For. **1868**: 185-227.
- MORTENSEN, TH. (1927): Handbook of the Echinoderms of the British Isles. -Oxford University Press, Edinburgh, 461 pp.
- MORTENSEN, T. (1933): Ophiuroidea. Danish Ingolf Expedition **IV(8)**, Copenhagen
- MYHRE, A.M.; THIEDE, J. & FIRTH, J. (1993) enshippered scientific party, LEG 151 Ocean Drilling Programm, North Atlantic Arctic Gateways One (preliminary report ) **51**, 73 pp.
- NEWELL, R.C. (1966): Effect of temperature on the metabolism of poikilotherms. -Nature **212**: 426-428.
- NEWELL, R.C. & BRANCH, G.M. (1980): Influence of temperature on the maintainance of metabolic energy balance in marine invertebrates. -Adv. Mar. Biol. **17**: 329-396.
- PATERSON, L.J. (1985): The deep-sea Ophiuroidea of the North Atlantik. -Ocean.Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) **49(1)**: 1 - 162.
- PEARSON, M. & J.D. GAGE (1984): Diets of some deep-sea brittle stars in the Rockall Trough. -Marine Biology **82**: 247 - 258.
- PECK, L.S. & UGLOW, R.F. (1990): Two methods for the assessment of the oxygen content of small volumes of seawater. -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **141**: 53-62.
- PERCY, J.A. (1975). -J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **20**: 99-117.
- PETERSEN, G.H. & CURTIS, M.A. (1980): Differences in energy flow through major components of subarctic, temperate and tropical marine shelf ecosystems. -Dana **1**: 53-64.
- PETERSEN, J.A. (1976): Aspects of gas exchange in ophiuroids from the coast of Brazil. -Thalassia Jugosl. **12**: 295-296.
- PFANNKUCHE, O. & THIEL, H (1987): Meiobenthic stocks and benthic activity on the NE-Svalbard shelf and the Nansen basin. - Polar Biol. **7**: 253-266.

- PIEPENBURG, D. (1988): Zur Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Fram-Straße. -Ber. Polarforschung **52**: 118.
- PIEPENBURG, D. (1989): Absolute densities and spatial distribution patterns of epibenthic species from the Fram Strait. -Rapp.P-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. **188**: 188.
- PIEPENBURG, D & JUTERZENKA, K.V. (1994): Abundance, biomass and spatial distribution pattern of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) on the Kolbeinsey Ridge north of Iceland. -Polar Biol. **14**: 185 - 194.
- PIEPENBURG, D.; BLACKBURN, T.H.; DORRIEN, C.F.VON; GUTT, J.; HALL, P.O.J.; HULTH, S.; KENDALL, M.A.; OPALINSKI, K.W.; RACHOR, E. & SCHMID, M.K. (1995): The partitioning of benthic community respiration in the arctic northwestern Barents Sea. -Mar. Ecol. Prog. Ser. **118**: 199-213.
- RACHOR, E. (1992): Scientific cruise report of the 1991 Arctic expedition of ARK VIII/2 of RV „Polarstern“. -Ber. Polarforsch. **115**: 150 pp.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI, S. (1980): Respiration and osmoregulation as the expression of adaptation of the invertebrates and fishes to life under hyposteno-thermic conditions. -Pol. Arch. Hydrobiol. **22**: 521-552.
- RAKUSA-SUSZCZEWSKI, S. & KLEKOWSKI, R.Z. (1973): Biology and respiration of Antarctic Amphipoda *Paramoera walkeri* (Stebbing) in summer. -Pol. Arch. Hydrobiol. **20**: 475-488.
- RIDDLE, M.J.; ALONGI, D.M.; DAYTON, P.K.; HANSEN, J.A. & KLUMPP, D.W. (1990): Detrital pathways in a coral reef lagoon. -Mar. Biol. **104**: 109-118.
- ROZYCKI, O. (1987): Marine bivalve molluscs of Svalbard. -Polar Research **5**: 257-260.
- SALZWEDEL, H.; RACHOR, E. & GERDES, D. (1985): Benthic macrofauna communities in the German Bight. -Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. **20**: 199-267.
- SANCHEZ, A.; ROSAS, C.; ESCOBAR, E. & SOTO, L.A. (1991): Skeleton weight-free oxygen consumption related to adaptations to environment and habits of six crustacean species. -Comp. Biochem. Physiol. **100A**: 69-73.
- SARS, G.O. (1890-95): Account of the Crustacea of Norway. I. Amphipoda. -A. Cammermayer, Christiania, Copenhagen, 711 pp.
- SCHAUER, U. (1992): Physical oceanography. -In: RACHOR, E. (ed.): Scientific cruise report of the 1991 Arctic expedition ARK VIII/2 of RV „Polarstern“. -Ber. Polarforsch. **115**: 21-31.
- SHICK, J.M. (1976): Physiological and behaviour responses to hypoxia and hydrogen sulfide in the infaunal asteroid *Ctenodiscus crispatus*. -Mar. Biol. **37**: 279-289.
- SHICK, J.M.; EDWARDS, K.C. & DEARBORN, J.D. (1981): Physiological ecology of the deposit-feeding sea star *Ctenodiscus crispatus*: ciliated surfaces and animal-sediment interactions. -Mar. Ecol. Prog. Ser. **5**: 165-184.
- SMITH, K.L.R. JR. (1971): Structural and functional aspects of a sublittoral community. -Ph.D. thesis, University of Georgia, 160 pp.
- SMITH, K.L.R. JR. (1978): Metabolism of the abyssopelagic rattail *Coryphaenoides armatus* measured in situ. -Nature, London **274**: 362-364.
- SMITH, K.L.R. JR. (1983): Metabolism of two dominant epibenthic echinoderms measured at bathyal depth in the Santa Catalina Basin. -Mar. Biol. **72**: 249-256.
- STEFFENSEN, J.F. (1989): Some errors in respirometry of aquatic breathers: how to avoid and correct for them. -Fish Physiol. Biochem. **6**: 49-59.
- STEFFENSEN, J.F. (1994): Oxygen consumption in four species of teleosts from Greenland: no evidence of metabolic cold adaptation. Polar Biol. **14**: 49-54.

- STEPHENSON, W.T. & BURGESS, D. (1980): Skewness of data in the analysis of species-in sites-in-times. *Proc. R. Soc. Queensland* **91**: 37-52
- STRÖMBERG, J.-O. (1989): Northern Svalbard waters. - **In**: REY, L. & ALEXANDER, V. (eds.): Proceedings of the sixth conference of the Comite Arctique International, 13-15 May 1985. Brill, Leiden, 402-426.
- SUBBA RAO, D.V. & PLATT, T. (1984): Primary production of Arctic Waters. *-Polar Biol.* **3**: 191-201.
- SULLIVAN, K.M. & SOMERO, G.N. (1980): Enzyme activities of fish skeletal muscle and brain as influenced by depth of occurrence and habits of feeding and locomotion. *-Mar. Biol.* **60**: 91-99.
- TYLER, P.A. (1980): Deep-sea ophiuroids. *-Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* **18**: 125-153.
- URSIN, E. (1960): A quantitative investigation of the echinoderm fauna of the central North Sea. *-Meddelelser fra Danmarks Fiskeri- og Havunderogelser* **24**: 1 - 204.
- VAHL, O. (1978): Seasonal changes in oxygen consumption of the Iceland scallop (*Chlamys islandica* (O.F. Müller)) from 70°N. *-Ophelia* **17**: 143-154.
- Voss, J. (1988): Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis). *-Ber. Polarforsch.* **45**: 1-145.
- WARNER, G. (1982): Food and feeding mechanisms: Ophiuroidea. **-In**: Jangoux, M. & Lawrence, J.M.: Echinoderm Nutrition. A.A.Balkema, Rotterdam, 161 - 181.
- WEBSTER, S.K. (1975): Oxygen consumption in echinoderms from several geographic locations, with particular reference to the Echinoidea. *-Biol. Bull.* **148**: 157-164.
- WESLAWSKI, J.M.; JANKOWSKI, A.; KWASNIEWSKI, S.; SWERPEL, S. & RYG, M. (1991): Summer hydrology and zooplankton in two Svalbard fjords. *-Pol. Polar Res.* **12**: 445-460.
- WHITE, M.G. (1975): Oxygen consumption and nitrogen excretion by the giant Antarctic isopod *Glyptonotus antarcticus* EIGHTS in relation to cold-adapted metabolism in marine polar poikilotherms. **-In**: BARNES, H. (ed.): Proceedings of the 9th European Marine Biology Symposium. *-University Press, Aberdeen*, 702-724.
- WILBUR, K.M. (1983): *The Mollusca*. **4** (1), Academic Press, New York, 523pp
- WINBERG, G.G. (1956): Rate of metabolism and food requirements of fishes. *-Fish. Res. Bd. Can. Transl. Ser.* **194** (1960): 253 pp.
- WOHLSCHLAG, D.E. (1964): Respiratory metabolism and ecological characteristics of some fishes in McMurdo Sound, Antarctica. *-Antarctic Res. Ser.* **1**: 33-62.
- WOHLSCHLAG, D.E. (1963): An Antarctic fish with unusually low metabolism. *-Ecology* **44**: 557-564.
- ZENKEVITCH, L. (1963): *Biology of the Seas of the U.S.S.R.*. *-George Allen & Unwin, London*, 995 pp.