



In-situ Bestimmung der Sauerstoffproduktion und Respiration einer heranwachsenden, arktischen Hartsubstratgemeinschaft

eingereicht am 15.11.2013

von

Ralf Hoffmann | Rutenbergstraße 24 | 27568 Bremerhaven

Matrikel-Nr.: 8251630

Gutachter:

Dr. Heike Lippert
Universität Rostock
Institut für Biowissenschaften
Angewandte Ökologie & Phykologie
Albert-Einstein-Straße 3
18059 Rostock

Zweitgutachter:

Dr. Jürgen Laudien
Alfred-Wegener-Institut,
Helmholtz-Zentrum für Polar- und Meeresforschung
Columbusstraße
Gebäude D -2270
27568 Bremerhaven

„Bevor ich etwas Fragen kann, muss ich erstmal was wissen“

Denzel Washington im Film „Déjà Vu – Wettlauf gegen die Zeit“

Inhaltsverzeichnis

Abbildungsverzeichnis	III
Tabellenverzeichnis	III
Zusammenfassung	IV
1 Einleitung	1
2 Material und Methoden	6
2.1 Untersuchungsgebiet	6
2.2 Sauerstoffproduktion und Respiration der Hartsubstratgemeinschaft	8
2.2.1 Versuchsaufbau	8
2.2.2 Datenbearbeitung	15
2.2.3 Photosynthetisch aktive Strahlung	17
2.3 Kohlenstoffkonsumption filtrierender Organismen	18
2.3.1. Versuchsaufbau	18
2.3.2 Wasserprobenentnahme	18
2.3.3 Berechnung	19
2.4 Bedeckungsgrad und Abundanz	19
3 Ergebnisse	21
3.1 Beschreibung der Organismengemeinschaft	21
3.2 O ₂ -Konzentrationsverlauf und Steigung der Regressionsgeraden	26
3.3 Netto-Sauerstoffproduktion, Respiration und Brutto-Sauerstoffproduktion	29
3.4 Bestrahlungsstärke der photosynthetisch aktive Strahlung über 36 Stunden	30
3.5 Kohlenstoffkonsumption	30
4 Diskussion	32
4.1 Methodik	32
4.1.1 Qualität der Ergebnisse	32
4.1.2 Versuchsdesign	37

4.2 Produktion und Respiration	39
4.2.1 Vergleich mit anderen arktischen Habitaten	39
4.2.2 Haupteinflussfaktor von Produktion und Respiration: Bewuchsfläche <i>versus</i> dominante Primärproduzenten	40
4.2.3 Charakterisierung der Hartsubstratgemeinschaft	41
4.2.4 Kohlenstoffkonsumption filtrierender Organismen des Hartsubstrats	43
4.2.5 Messungen im Küstenbereich <i>versus</i> globale Modellierung	44
4.3 Fazit	45
4.3.1 Technische Optimierung	45
4.3.2 Wissenschaftlicher Ausblick	46
4.3.3 Schlussfolgerung	47
Literaturverzeichnis	48
Anhang.....	A1
Abkürzungsverzeichnis	A1
Original- und Zusatzdaten.....	A2
Danksagung.....	A2
Eidesstattliche Erklärung	A3

Abbildungsverzeichnis

Abbildung 1: Allgemeiner, mariner Kohlenstoffkreislauf.....	3
Abbildung 2: Karte von Spitzbergen.....	7
Abbildung 3: Karte des Kongsfjorden.....	7
Abbildung 4: Bestandteile des Versuchsaufbaues	9
Abbildung 5: Synthetische Darstellung des Versuchsaufbaues	11
Abbildung 6: Versuchsaufbau	12
Abbildung 7: Abschnitte innerhalb eines Messzyklus einer Messkammer.....	13
Abbildung 8: Theoretischer Verlauf der O ₂ -Konzentration in einer Messkammer im Hell- Dunkel-Zyklus über 36 Stunden.....	16
Abbildung 9: Fotografien der im Versuch verwendeten Hartsubstratbewuchsplatten .	263-26
Abbildung 10: O ₂ -Konzentrationsverlauf im Inkubationswasser der einzelnen Messkammern über 36 Stunden	27-28
Abbildung 11: Verlauf der Bestrahlungsstärke der photosynthetisch aktiven Strahlung über den Versuchszeitraum von 36 Stunden	300
Abbildung 12: Verlauf der Wasserströmung in der Messkammer während der Wasserprobenentnahme	39
Abbildung 13: Netto-Tagesproduktion und Nachtrespiration innerhalb des Jahres 2012.	422

Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Schaltung der Ventile, der Sensoren und der Pumpe der CTD-Sonde	144
Tabelle 2: Taxa, Bedeckungsgrad und Abundanz der Organismen der Hartsubstratbewuchsplatten A bis E	21
Tabelle 3: Taxa, Bedeckungsgrad und Abundanz der Organismen der Hartsubstratbewuchsplatten A bis E	212
Tabelle 4: Minimale und maximale O ₂ -Konzentration im Inkubationswasser.....	266
Tabelle 5: Sauerstoffproduktion und Respiration der Organismenassoziationen der einzelnen Hartsubstratbewuchsplatten	29
Tabelle 6: Kohlenstoffkonsumption	311

Zusammenfassung

Wissen über die Kohlenstoffflüsse in einem Ökosystem sind Grundlage für Maßnahmen zur CO₂-Reduktion in der Atmosphäre, dient der Charakterisierung von Ökosystemen und der Validierung von Kohlenstofffluss-Modellen. Der Kohlenstofffluss kann über die Produktion und Respiration der Organismen des Ökosystems ermittelt werden. Zur *in-situ* Quantifizierung der Produktion und Respiration einer heranwachsenden, arktischen Hartsubstratgemeinschaft wurden Hartsubstratbewuchsplatten, die über einen Zeitraum von über acht Jahren in 20 m Tiefe im Kongsfjorden (Spitzbergen) besiedelt wurden, *in-situ* in Messkammern überführt. Mittels einer CTD-Sonde mit Sauerstoffsensoren, eines neuartigen 16-Wege Ventils und Tygon-Schläuchen wurden Kreislaufsysteme aufgebaut, die die Messung der Sauerstoffkonzentration im Inkubationswasser in den einzelnen Messkammern über 36 Stunden ermöglichen. Über den Anstieg der Sauerstoffkonzentration in den Messkammern am Tag wurde *in-situ* die Netto-Sauerstoffproduktion einer arktischen Hartsubstratgemeinschaft in Höhe von $7,48 \pm 2,09 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ermittelt. Über die Verringerung der Sauerstoffkonzentration in den Messkammern bei Nacht wurde die Respiration einer arktischen Hartsubstratgemeinschaft in Höhe von $8,22 \pm 2,47 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ermittelt. Die berechnete Brutto-Sauerstoffproduktion einer arktischen Hartsubstratgemeinschaft beträgt $15,27 \pm 3,95 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$. Mit einem BPP/R-Verhältnis von 1,88 ist die heranwachsende, arktische Hartsubstratgemeinschaft für Ende August autotroph und zudem produktiver als die Weichsubstratgemeinschaft des Kongsfjorden. Die Aufnahme von Chlorophyll *a* durch die Organismenassoziationen der Hartsubstratbewuchsplatten in den Messkammern ergab eine Kohlenstoffkonsumption der filtrierenden Hartsubstratgemeinschaft aus dem Pelagial von $2,27 \pm 0,35 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$. Dies zeigt eine trophische Abhängigkeit der Hartsubstratgemeinschaft von anderen Habitaten des Kongsfjorden.

1 Einleitung

Der Klimawandel ist eines der relevantesten und brisantesten Umweltthemen mit dem sich Gesellschaft, Politik und Wissenschaft im 21. Jahrhundert auseinandersetzen müssen. Dabei steht der Anstieg der Kohlenstoffdioxid-Konzentration in der Atmosphäre oftmals im Mittelpunkt wissenschaftlicher Untersuchungen (Ramanathan et al. 1979; Santer 1985; Houghton et al. 1993; Bernstein et al. 2008; Randall et al. 2007). Mit dem Anstieg der Kohlenstoffdioxid-Konzentration korrelieren der globale Temperaturanstieg und die Versauerung der Ozeane. Beide können weitreichende, negative Folgen für die Menschheit, sowie für die Ökologie der Meere haben (Houghton 2001). Um die Folgen abzuwenden oder abzuschwächen muss der Anstieg der Kohlenstoffdioxid-Konzentration in der Atmosphäre minimiert werden. Dafür sind bereits unterschiedliche Maßnahmen auf Basis natürlicher Prozesse entwickelt und zum Teil getestet worden (LOHAFEX (Bathman, 2009), EIFEX (Smetacek et al. 2012), Kohlenstoffdioxid-Verklappung (Handa und Ohsumi 1995)). Zur Abschätzung möglicher Folgen solcher menschlichen Eingriffe auf ein Ökosystem bedarf es der Quantifizierung der natürlichen Kohlenstoffflüsse (Craig 1957; Bolin 1979; Falkowski et al. 2000; Ikeda et al. 2002; Lauvset et al. 2013). Des Weiteren stehen Kohlenstoffflüsse innerhalb eines Ökosystems stellvertretend für den Energiefluss (Pomeroy 1974), anhand dessen Ökosysteme charakterisiert werden können. Diese Charakterisierung ist eines der Hauptziele der Ökologie (Bick 1998). Zudem helfen quantitative Angaben zur Kohlenstoffaufnahme und -freisetzung bei der Validierung von Klimamodellen und Prognosen (Randall et al. 2007). Aus diesem Grund sind Untersuchungen zu den natürlichen Kohlenstoffflüssen von großer Relevanz.

Der Kohlenstofffluss in einem Ökosystem unterteilt sich in die Aufnahme von Kohlenstoff, die Verteilung des Kohlenstoffs auf die unterschiedlichen trophischen Stufen des Ökosystems und die Freisetzung von Kohlenstoff in Form von Kohlenstoffdioxid (CO₂) und ist über physikalische, chemische und biologische Prozesse angetrieben und beeinflusst. Der Übergang von Kohlenstoff zwischen Atmosphäre und Wasser und zwischen Wasser und Sediment unterliegt ausschließlich physikalischem Antrieb (Wildner 1999; Socolofsky und Jirka 2002) und wird durch unterschiedliche äußere Faktoren beeinflusst (Wanninkhof 1992; Liss et al. 1997; Socolofsky und Jirka 2002; Orton et al. 2010). Die chemisch angetriebenen Prozesse beziehen sich auf das CO₂-Hydrogencarbonat-Carbonat-Oxoniumionen-Gleichgewicht

(Millero 2006; Emerson und Hedges 2008). Die biologische Komponente setzt sich aus drei großen Teilbereichen zusammen: biogene Fixierung von Kohlenstoff, Transfer des Kohlenstoffs über das Nahrungsnetz, Verlust von Kohlenstoff infolge von Respiration und Vergrabung (Abb. 1). Die Umwandlung von anorganischem Kohlenstoff in organischen Kohlenstoff wird als Primärproduktion bezeichnet. Die Aufnahme von organischem Kohlenstoff wird als Sekundärproduktion bezeichnet (Tardent 1993). Primär- und Sekundärproduktion können unter dem Oberbegriff ‚Produktion‘ zusammengefasst werden.

Die Basis des biologischen Kohlenstoffkreislaufs sind die Primärproduzenten. Zu den Primärproduzenten gehören die photosynthetisch aktiven Organismen sowie die chemolithoautotrophen Bakterien (Tardent 1993). Primärproduzenten nehmen anorganischen Kohlenstoff auf, fixieren ihn und wandeln ihn somit in organischen Kohlenstoff um. Die Fixierung des Kohlenstoffs erfolgt über den Prozess der Photosynthese (Nielsen 1975; Kirk 1994; Falkowski und Raven 2007).

Der fixierte, organische Kohlenstoff wird mittels verschiedener Prozesse im jeweiligen Nahrungsnetz über die trophischen Stufen eines Ökosystems verteilt. Die Verteilung kann auf drei unterschiedlichen Wegen erfolgen. Zum Ersten über die Konsumtion von Primärproduzenten durch Mikro- und Makroherbivore und deren Konsumtion durch Mikro- und Makroomnivore und –karnivore (Hirche et al. 1991; Calbet 2001; McMeans et al. 2013). Zum Zweiten über die Bildung von gelöstem organischen Kohlenstoff (DOC = dissolved organic carbon). DOC-Quellen sind Primärproduzenten und Invertebraten, die über Zellyse oder Schleimabgabe (Lewin 1956; Krupp 1984; Lignell 1990) DOC freisetzen. Des Weiteren wird über sloppy feeding von Herbi- und Karnivoren (Lampert 1978; Saba et al. 2011), Diffusion aus Kotballen (Thor et al. 2003; Saba et al. 2011) oder mikrobiellen Abbau (Brophy und Carlson 1989; Ogawa 2001) DOC freigesetzt. Für heterotrophe und mixotrophe Bakterien (Waksman und Carey 1935; Ducklow und Carlson 1992; Schumann 1993), für heterotrophe und mixotrophe Protozoen (Sherr und Sherr 1988, 2009) sowie für einige Invertebraten (Manahan und Richardson 1983; Marchant und Scott 1993; Grover et al. 2008) ist DOC eine Nahrungsquelle. Bakterien ihrerseits bilden die Nahrungsgrundlage für Protozoen (Pomeroy 1974; Azam et al. 1983; Del Giorgio et al. 1996), die wiederum werden von Makroherbivoren und Makrokarnivoren konsumiert (Pomeroy 1974; Azam et al. 1983; Schumann 1993; Sommer 1994). Diese beiden Wege gelten für das Pelagial und das Benthos gleichermaßen.

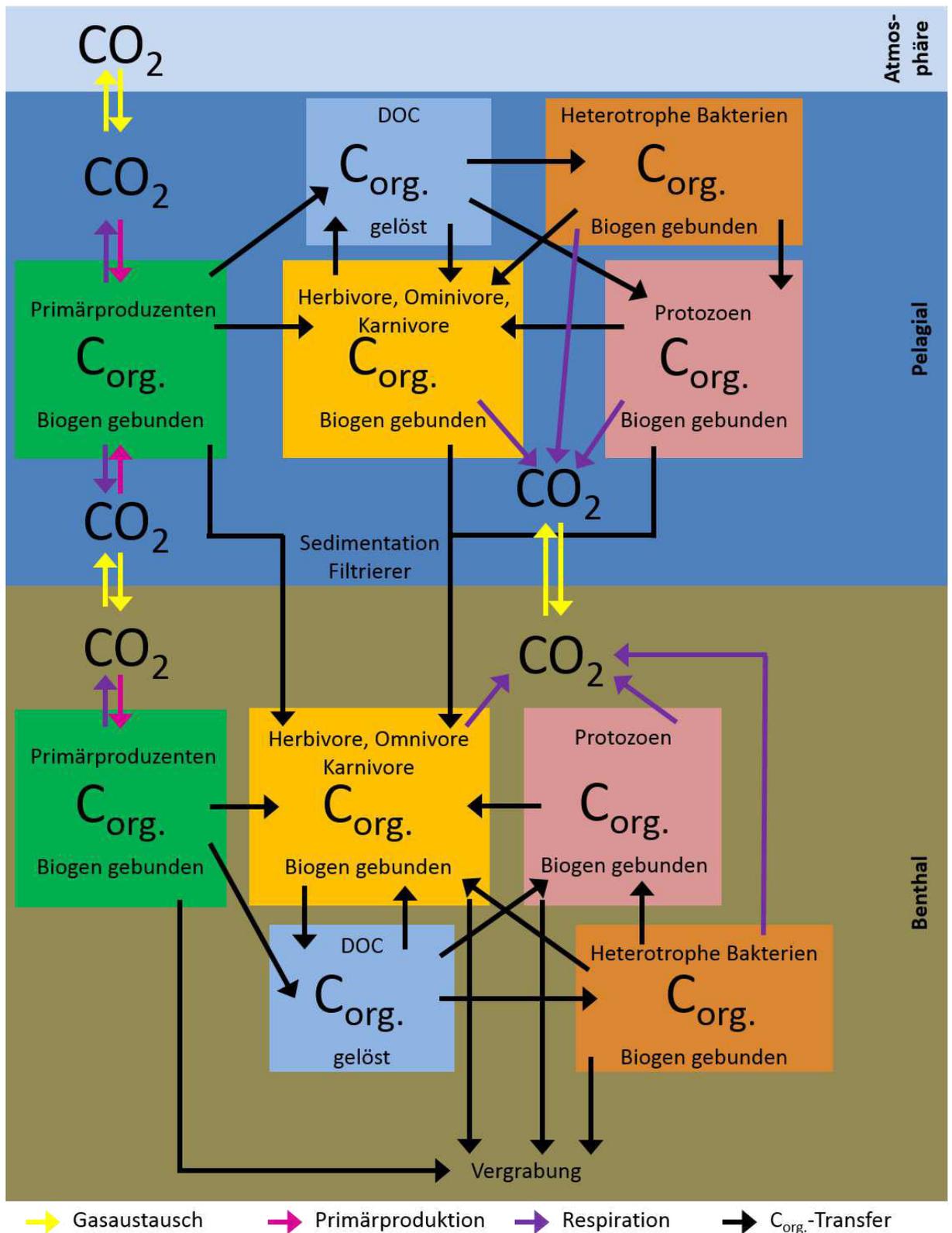


Abbildung 1: Allgemeiner, mariner Kohlenstoffkreislauf. Das Vorkommen benthaler Primärproduzenten ist auf die euphotische Zone beschränkt. Die Karbonatchemie wurde für die Darstellung außer Acht gelassen.

Zum Dritten erfolgt die Verteilung von Kohlenstoff im Ökosystem infolge von Sedimentation von toten oder schweren Zellen, Kotballen und Aggregaten zum Benthos. Diese Aggregate bestehen aus toten oder schweren Zellen, Kotballen, Mikroorganismen und anorganischen

Partikeln (Smoluchowski 1917; McCave 1984; Graf 1989; Engel 1998; Kiørboe 2001) und werden unter dem Begriff „Marine Snow“ zusammengefasst (Suzuki und Kato 1953). Der im Marine Snow enthaltene Kohlenstoff kann durch Zoobenthos erneut biogen fixiert und über das benthische Nahrungsnetz verteilt werden (Agassiz 1888; Knauer et al. 1982; Worm et al. 2000; Turner 2002; Renaud et al. 2011). Des Weiteren wird Kohlenstoff über die Aktivität von filtrierenden Organismen vom Pelagial ins Benthos überführt.

Die Haupt-Kohlenstofffreisetzung erfolgt über den Prozess der Respiration (Schumann 1993; Donali et al. 1999; Prentice et al. 2001). Der Prozess der Respiration beschreibt die Oxidation von Molekülen zur Bereitstellung von Energie. Diese Reaktion setzt Kohlenstoff in Form von CO_2 frei und geht mit der Aufnahme von Sauerstoff (O_2) einher. Dieser Prozess findet in Primärproduzenten und Sekundärproduzenten statt. Es findet deshalb eine Unterscheidung zwischen autotropher, heterotropher und chemoautotropher Respiration statt (Le Williams und Del Giorgio 2005). Lediglich 0,1 % des in der Primärproduktion fixierten Kohlenstoffs verbleibt dauerhaft im Sediment und kann als „aus dem Ökosystem entfernt“ betrachtet werden (Biscaye und Eitrem 1977; Gardner et al. 1985).

Eine überregionale bis globale Betrachtung von Kohlenstoffflüssen ermöglichen Modellierungen (Sarmiento et al. 2000, Takahashi et al. 2002; Gloor et al. 2003; Takahashi et al. 2009). Diese betrachten den Kohlenstofffluss zwischen Atmosphäre und der thermoklinen Durchmischungsschicht der Ozeane. Für die exakte Quantifizierung des Kohlenstoffkreislaufs innerhalb eines Ökosystems ist es notwendig bei jedem im Ökosystem vorkommenden Individuum die Produktion und Respiration zu bestimmen. Zudem wären umfassende Kenntnisse über die Nahrungsnetzstrukturen unerlässlich. Da dieser theoretische Ansatz jedoch technisch nicht umsetzbar ist, werden Nahrungsnetze oftmals auf trophische Ebenen reduziert. Eine trophische Ebene wird meistens durch ein oder mehrere Schlüsselarten oder Größenfraktionen repräsentiert.

Die *ex-situ* Ermittlung der Produktion und Respiration eines gesamten Ökosystems anhand von Schlüsselarten oder Größenfraktionen ist Standard (Vézina et al. 1997; Kwak und Zedler 1997; Donali et al. 1999; Sandaa 2009; Hop und Gjøsaeter 2013; McMeans et al. 2013). Intra- und interspezifische Konkurrenz um z.B. Nährstoff- und Nahrungsressourcen, natürliche Stressoren, Nahrungsqualität und -quantität, sowie Saisonalität werden bei dieser Methode jedoch nicht berücksichtigt. Diese Faktoren beeinflussen jedoch individuelle sowie gemeinschaftliche Produktion und Respiration erheblich (Price und Warwick 1980; Hernández-Leó und Gómez 1996; Osenberg und Mittelbach 1996; Behrenfeld und Falkowski

1997; Huss et al. 2012; Burd et al. 2013; Schoo et al. 2013). Eine Alternative ist die *in-situ* Ermittlung von Produktion und Respiration einer Ökosystem- oder Habitatgemeinschaft. Diese Methode berücksichtigt alle o.g. Faktoren und jedes Individuum des Ökosystems oder Habitats. Die *in-situ* ermittelten Produktions- und Respirationswerte geben somit die tatsächliche Produktion und Respiration im untersuchten Ökosystem oder Habitat wieder.

Eine Methode, um die Produktion und Respiration von Kohlenstoff zu ermitteln, führt über die Ermittlung der Netto- und Brutto Sauerstoffproduktion (im Folgenden unter dem Begriff „Sauerstoffproduktion“ zusammengefasst) und Respiration (Häder und Schäfer 1994, Deb et al. 1999). Aus diesen Werten lässt sich die Produktion und Respiration von Kohlenstoff ableiten. Jedoch wurden *in-situ* Untersuchungen der Sauerstoffproduktion und Respiration (Welch und Kalff 1974, Häder und Schäfer 1994, Deb et al. 1999) und insbesondere von Harts substratgemeinschaften (Smith, K. L. et al. 1972; Welch et al. 1997; Glud et al. 2010) bisher selten durchgeführt.

Diese Arbeit soll folgende Fragen beantworten:

- Wie hoch sind Sauerstoffproduktion und Respiration einer heranwachsenden, arktischen Harts substratgemeinschaft?
- Wie ist die heranwachsende, arktische Harts substratgemeinschaft hinsichtlich ihrer Kohlenstoffbilanz zu charakterisieren?
- Wie gut stimmen Kohlenstofffluss-Modelle mit experimentell ermittelten Daten überein?

2 Material und Methoden

2.1 Untersuchungsgebiet

Der Kongsfjorden befindet sich im Nord-Westen der Insel Spitzbergen (Abb. 2). Es handelt sich um einen etwa 20 km langen und 4 – 10 km breiten, arktischen Fjord, mit einer maximalen Tiefe von 396 m. Im nord-westlichen Bereich grenzt er an den Krossfjorden und geht westlich in die offene Grönlandsee über. Der westliche, äußere Bereich des Kongsfjorden wird durch zweier unterschiedliche Wassermassen beeinflusst. Zum Ersten durch warmes, salzreiches Wasser aus dem West-Spitzbergen-Strom und zum Zweiten durch kaltes, salzärmeres Wasser aus der Küstenströmung (Svendsen et al. 2002). Der innere Bereich wird von Süßwasser aus fünf Gletschern (Conwaybreen, Kongsbreen, Kronebreen und Kongsvegen am östlichen Ende, Blomstrandbreen an der nördlichen Seite des Kongsfjorden; Abb. 3) und aus Schneeschmelze und Niederschlägen gespeist. Die Salinität ist aufgrund des Süßwassereintrages während der Sommermonate in den oberen Wasserschichten sehr starken Schwankungen unterworfen (lokal Differenzen bis 20 (Hanelt et al. 2001)). In 20 m Tiefe beträgt die Salinität zwischen 32 und 34,5 (Svendsen et al. 2002). Die Lufttemperatur liegt zwischen -15 °C in den Wintermonaten und etwa 5 °C in den Sommermonaten (Hansen-Bauer et al. 1990; Ito und Kudoh 1997). Die Wassertemperatur an der Oberfläche beträgt zwischen 0 °C im Winter und bis zu 6 °C im Sommer, in 20 m Tiefe liegt der Variationsbereich zwischen 0 °C und 4 °C ± 1 °C (Ito und Kudoh 1997; Hanelt et al. 2001). Die Gezeiten sind hauptsächlich semi-diurnal, zeitweise jedoch diurnal (Svendsen et al. 2002; Ito und Kudoh 1997). Der Tidenhub beträgt 0,5 – 2 m (Svendsen et al. 2002; Ito und Kudoh 1997). Die untersuchte Organismenassoziation befand sich auf Hartsubstratbewuchsplatten (Schmiing 2005) an einer Steilwand in circa 20 m Wassertiefe (78°58.635' N, 11°29.454' O), 500 m nördlich des Kaps „Kongsfjordneset“ auf der Brøgger Halbinsel, einer Landzunge am südwestlichen Eingang des Kongsfjorden (Abb. 3). Der Versuchsort wurde aufgrund der dortigen, typischen Hartsubstratgemeinschaft Westspitzbergens und dem geringeren Süßwassereinfluss (Beuchel und Gulliksen 2008) ausgewählt.



Abbildung 2: Karte von Spitzbergen (<http://samadhisoft.com/2008/01/18/obscure-information-anyone-the-treaty-of-svalbard/> 01.09.2012) ist die größte Insel des Svalbard Archipels, rot umrandet: Untersuchungsgebiet Kongsfjorden

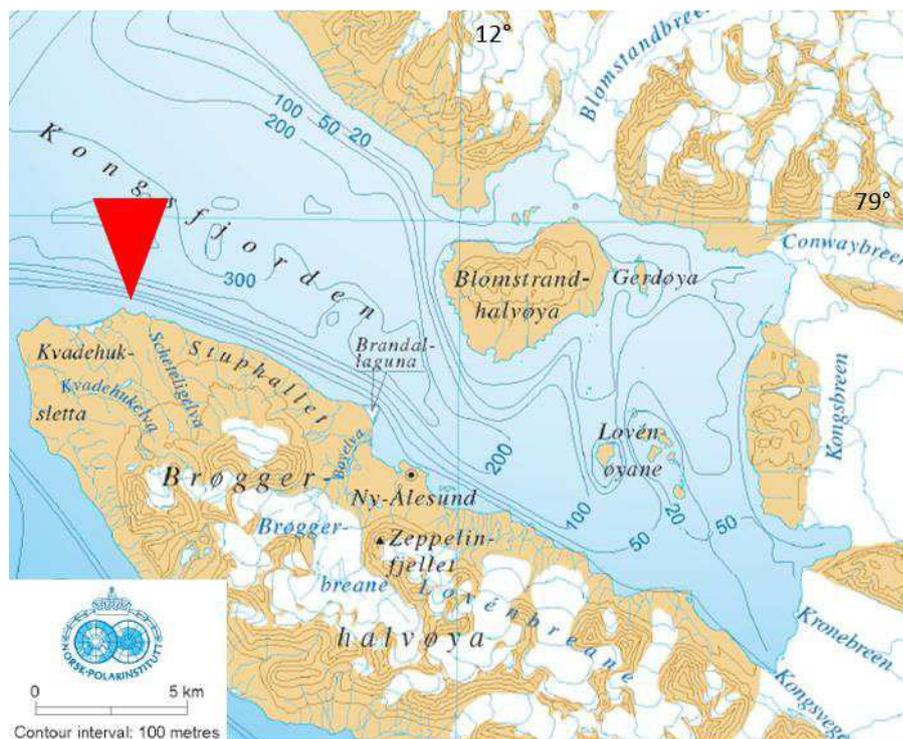


Abbildung 3: Karte des Kongsfjorden. Die Spitze des roten Dreiecks zeigt den Versuchsstandort nördlich von Kongsfjordneset (Karte: verändert nach Svendsen et al. (2002))

2.2 Sauerstoffproduktion und Respiration der Hartsubstratgemeinschaft

2.2.1 Versuchsaufbau

Im Jahr 2002 wurden 40 Hartsubstratbewuchsplatten (\varnothing 40 cm, PE 500[®], siehe Schmiing 2005; Pacheco et al. 2011), bestehend aus der Bewuchsfläche (Abb. 4 a 1) und einer Gewindeöffnung (Abb. 4 a 2), in 20 m Tiefe installiert und seitdem von typischen Organismen der Hartsubstratgemeinschaft auf der Bewuchsfläche der Hartsubstratbewuchsplatten besiedelt (Schmiing 2005; Schwalfenberg 2012). Aufgrund der niedrigen Wassertemperaturen im Untersuchungsgebiet (Ito und Kudoh 1997; Hanelt et al. 2001) und der damit verbundenen langsamen chemischen Reaktionsgeschwindigkeit (van't Hoff 1884; Arrhenius 1899) wird die Wachstumsgeschwindigkeit von Organismen limitiert. Zudem verläuft die Neubesiedlung und Sukzession von arktischen Hartsubstratflächen sehr langsam. Beuchel und Gulliksen (2008) ermittelten die Sukzessionszeit auf arktischem Hartsubstrat mit > 13 Jahre. Aus diesem Grund ist die Organismen auf den Hartsubstratbewuchsplatten ist als eine heranwachsende Gemeinschaft anzusehen.

Die Messkammern zur Aufnahme der Hartsubstratbewuchsplatten bestanden aus einer Grundplatte (50 cm × 50 cm × 1,5 cm, PE 500[®], Abb. 4 b 1) und einem zylindrischen Deckel (innerer \varnothing : 43,8 cm, Höhe: 13,5 cm, Abb. 4 b 2) aus Acrylglas zum Verschließen der Messkammer. Ein Dichtungsring aus Gummi (Polychloroprene, Shore 50, Pitzner, Bremerhaven) sorgte für die Dichtigkeit zwischen der Grundplatte und dem Deckel. Ein Kunststoffring (PE 500[®]) diente der Fixierung des Deckels an der Grundplatte (Abb. 4 b 3). Die Hartsubstratbewuchsplatten besaßen auf ihrer Rückseite einen Fortsatz mit einer Gewindeöffnung (Abb. 4 a 2). Während der Versuche wurden die Hartsubstratbewuchsplatten mittels der Gewindeöffnung und einem Gewinde in der Grundplatte an letztere fixiert. In der Grundplatte befand sich ein Einlassstutzen (Abb. 4 c) und im Deckel ein Auslassstutzen (Abb. 4 b). Diese ermöglichten einen Wasserfluss durch die Messkammer. Sechs Messkammern wurden auf zwei Aluminiumrahmen mit höhenverstellbaren Füßen (103 cm × 106 cm × 25-50 cm, Abb. 4 d) montiert.

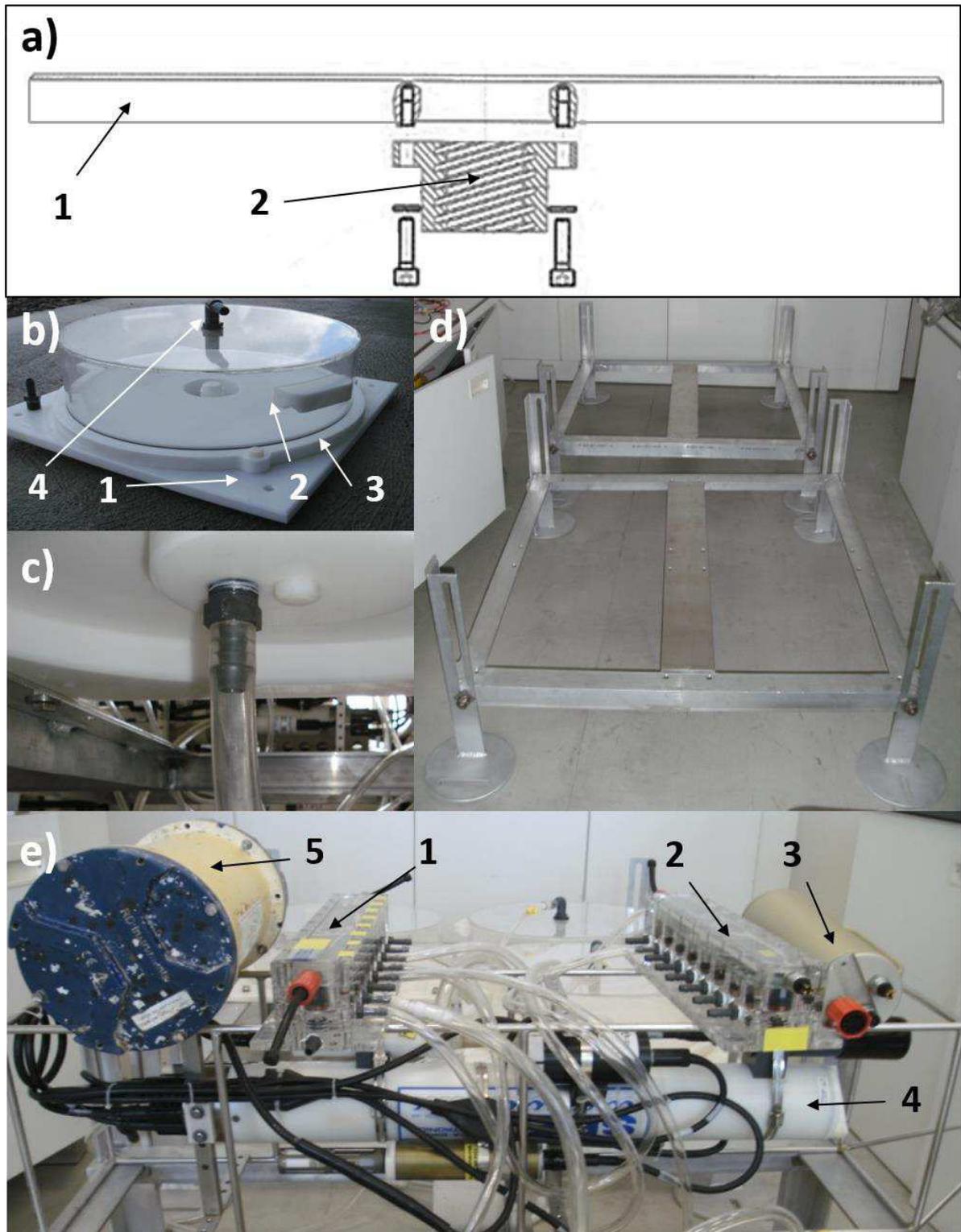


Abbildung 4: Bestandteile des Versuchsaufbaues. a) Konstruktionszeichnung einer ① Hartsubstratbewuchsplatte, ② inklusive der Gewindeöffnung zur Fixierung der Hartsubstratbewuchsplatte an die Grundplatte einer Messkammer. b) ① Messkammer bestehend aus Grundplatte (weiß), ② Deckel aus Acrylglas, ③ Kunststoffring (weiß, zur Fixierung des Deckels) und ④ Auslassstutzen. In der Mitte der Grundplatte ist das Gewinde zur Fixierung einer Hartsubstratbewuchsplatte zu erkennen. c) Einlassstutzen mit Tygon-Schlauch unterhalb der Grundplatte, dieser ermöglicht zusammen mit dem Auslassstutzen im Deckel einen Wasserstrom durch die Messkammer. d) Aluminium-Rahmen zur Befestigung der Messkammern im Habitat. e) ① Ventil-Untereinheit MV1, ② Ventil-Untereinheit MV2, ③ Steuereinheit, ④ CTD-Sonde mit zusätzlichem Sauerstoffsensor, ⑤ ADCP-Akkumulator-Gehäuse (enthält die Batterien für die Stromversorgung). Diese Komponenten gewährleisten die Messung der O_2 -Konzentration in den Messkammern, das Spülen der Sensoren mit Umgebungswasser und die Weiterschaltung zwischen den einzelnen Messkammern

Im Versuchsaufbau kam erstmalig ein speziell für diesen Versuch konstruiertes 16-Wege-Ventil (iSiTEC GmbH, Bremerhaven, Deutschland) zum Einsatz. Das 16-Wege-Ventil besteht aus zwei Ventiluntereinheiten (MV1 und MV2, Abb. 4 e 1, 4 e 2; respektive) und einer Steuereinheit (Abb. 4 e 3). Letztere steuerte die Ventilstellung in den Ventiluntereinheiten und protokollierte gleichzeitig den Verlauf und die Richtigkeit der Ventilstellungen. Ein weiterer Bestandteil des Versuchsaufbaues war eine CTD-Sonde (vom englischen „conductivity“, „temperature“, „depth“ für „Leitfähigkeit“, „Temperatur“, „Tiefe“; Seabird SBE 19*plus* V2, Seabird, Bellevue, WA, USA; Abb. 4 e 4). Die CTD-Sonde bestand aus einer Unterwasser-Pumpe (Seabird SBE 5T, Seabird, Bellevue, WA, USA) und Sensoren zur Messung der Leitfähigkeit (Borosilicateglass-Zellen mit drei internen Platin-Elektroden, Seabird SBE 4, Seabird, Bellevue, WA, USA), der Temperatur (glasbedeckter Temperaturfühler, Seabird SBE 3F, Seabird, Bellevue, WA, USA) und der O₂-Konzentration (Clark-Elektrode (Clark et al. 1953), Seabird SBE 43 Dissolved Oxygen Sensor, Seabird, Bellevue, WA, USA). Die Pumpe und die Sensoren der CTD-Sonde wurden ebenfalls über die Steuereinheit des 16-Wege-Ventils geregelt. Die Energieversorgung der CTD-Sonde und des 16-Wege-Ventils wurde mit Batterien gewährleistet. Diese befanden sich in einem ADCP-Akkumulator-Gehäuse (ADCP = Acoustic Doppler Current Profiler, Abb. 4 e 5, Teledyne RD Instruments, Poway, CA, USA).

Die CTD-Sonde war mittels gasundurchlässigem Tygon-Schlauch (IDEX Health & Science, Middleborough, MA, USA) mit den einzelnen Messkammern verbunden. Die gleichen gasundurchlässigen Schläuche wurden für alle weiteren Verbindungen verwendet. Die Messkammern waren mit der Ventiluntereinheit MV2 und die Ventiluntereinheit MV2 mit der Ventiluntereinheit MV1 verbunden. Die Ventiluntereinheit MV1 wiederum stand mit der CTD-Sonde in Verbindung (Abb. 5 a und 5 b). Der beschriebene Aufbau und spezifische Ventilstellungen gewährleisteten die Errichtung eines geschlossenen Wasserkreislaufes für jede Messkammer und das Spülen der Sensoren der CTD-Sonde mit Umgebungswasser (Abb. 5 und Tabelle 1).

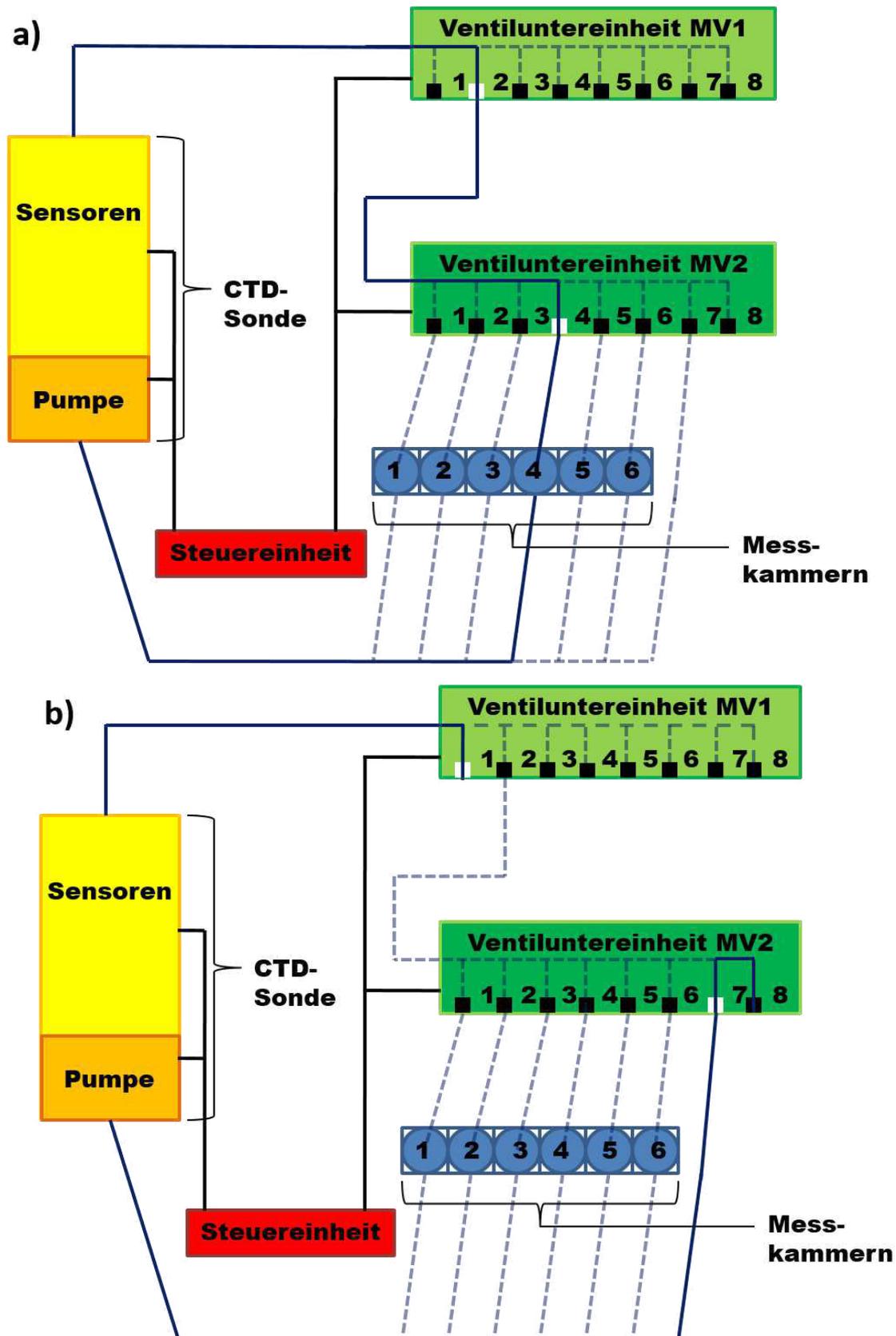


Abbildung 5: Synthetische Darstellung des Versuchsaufbaus. Die Steuereinheit steuert die Stellung der Ventile (Quadrate, Stellung: auf = weiß/zu = schwarz) der Ventiluntereinheiten (MV1, MV2), den Status der Pumpe (Status: an/aus) und den Status der Sensoren der CTD-Sonde (Status: Daten aufzeichnen/keine Daten aufzeichnen). a) Die spezifische Ventilstellung gewährleistet einen geschlossenen Wasserkreislauf über die Messkammer 4. b) Die spezifische Ventilstellung gewährleistet ein Spülen der Sensoren der CTD-Sonde mit Umgebungswasser.

Eine detaillierte Beschreibung der Ventilschaltungen und der daraus resultierenden Aufgabe innerhalb des Versuchs ist in Tabelle 1 aufgelistet. Für die Versuche wurde der gesamte oben beschriebene Aufbau von Forschungstauchern in unmittelbarer Nähe zu den Hartsubstratbewuchsplatten in 10 m Tiefe auf dem festen Meeresboden installiert. Die Verankerung der Rahmen erfolgte mittels Bolzenankern (FAZ II 10/10 GS A4, Fischer, Traiskirchen, Österreich). Die dafür benötigten Löcher wurden mit einer Unterwasserbohrmaschine (Bohrhammer DKR 36, Atlas-Copco, Stockholm, Schweden) gebohrt. Die Abbildung 6 zeigt die Zusammensetzung der einzelnen Bestandteile des Versuchsaufbaues unter Wasser.

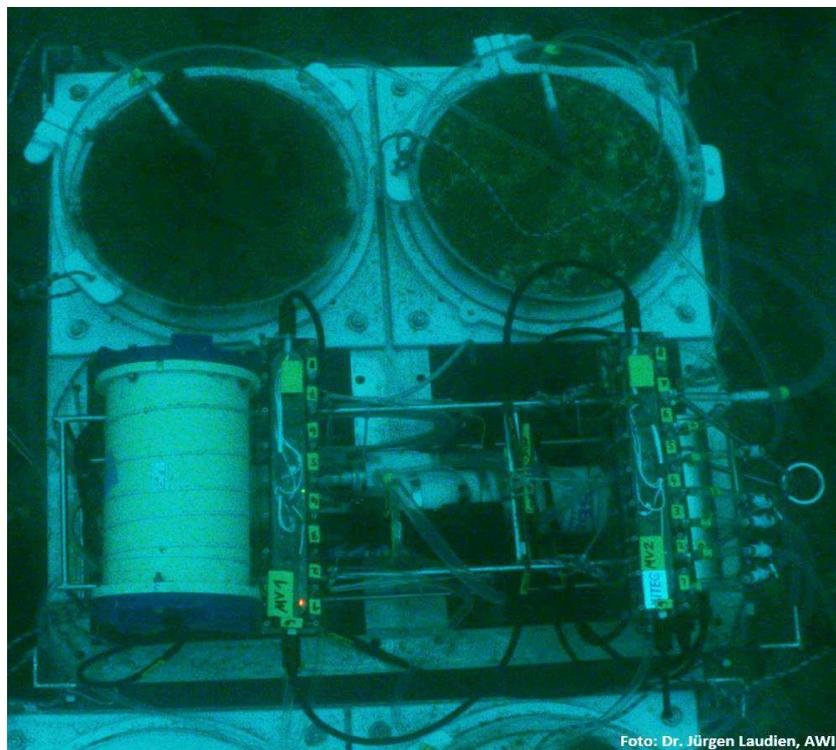


Abbildung 6: Versuchsaufbau mit zwei Messkammern, CTD-Sonde, 16-Wege-Ventil aus den Ventiluntereinheiten MV1 und MV2 und der Steuereinheit, ADCP-Akkumulator-Gehäuse und angeschlossenen Tygon-Schläuchen. In den Messkammern sind zwei Hartsubstratbewuchsplatten eingeschlossen.

Die Organismen jeder einzelnen Hartsubstratbewuchsplatte werden als Organismenassoziation bezeichnet. Die Organismenassoziationen mehrerer Hartsubstratbewuchsplatten spiegelt die arktische Hartsubstratgemeinschaft des Kongsfjorden wider. Um den größtmöglichen Teil der vorkommenden Hartsubstratgemeinschaften abzubilden, wurden fünf Hartsubstratbewuchsplatten für die Untersuchung anhand von aktuellen Fotografien (aufgenommen mit Sea Life® DC1400 Pro Unterwasserkamera, Sea Life®, Moorestown, NJ, USA) ausgewählt. Entscheidend war eine möglichst große, visuell erkennbare Vielfalt in der Organismenassoziation. Die fünf

ausgewählten Hartsubstratbewuchsplatten (A, B, C, D, E) wurden von Forschungstauchern aus ihren Verankerungen in 20 m Tiefe gelöst und in die Messkammern überführt. Eine Messkammer wurde nicht besetzt und diente zur Messung der pelagialen Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration. Diese wurden für spätere Berechnungen als Blindwert verwendet. Der Versuchsdurchlauf erfolgte über eine Dauer von 36 Stunden im Zeitraum vom 30.08.2013 bis 01.09.2013.

Der Messzyklus für jede Messkammer war über die Steuereinheit wie folgt definiert:

1. Umstellung der Ventile in den Ventiluntereinheiten MV1 und MV2
2. Spülen der Sensoren der CTD-Sonde mit Umgebungswasser, Dauer: eine Minute
3. Umstellung der Ventile in den Ventiluntereinheiten MV1 und MV2
4. Messung der o.g. Parameter im Wasser der Messkammern, Dauer: fünf Minuten

Die erste Ventilumstellung ermöglichte eine Wasserverbindung der CTD-Sonde zum Umgebungswasser. Die zweite Ventilumstellung generierte ein Kreislaufsystem zwischen der Messkammer und der CTD-Sonde. Abbildung 7 zeigt ein Beispiel für den Messzyklus anhand des Verlaufs der gemessenen O_2 -Konzentration innerhalb eines Messzykluses.

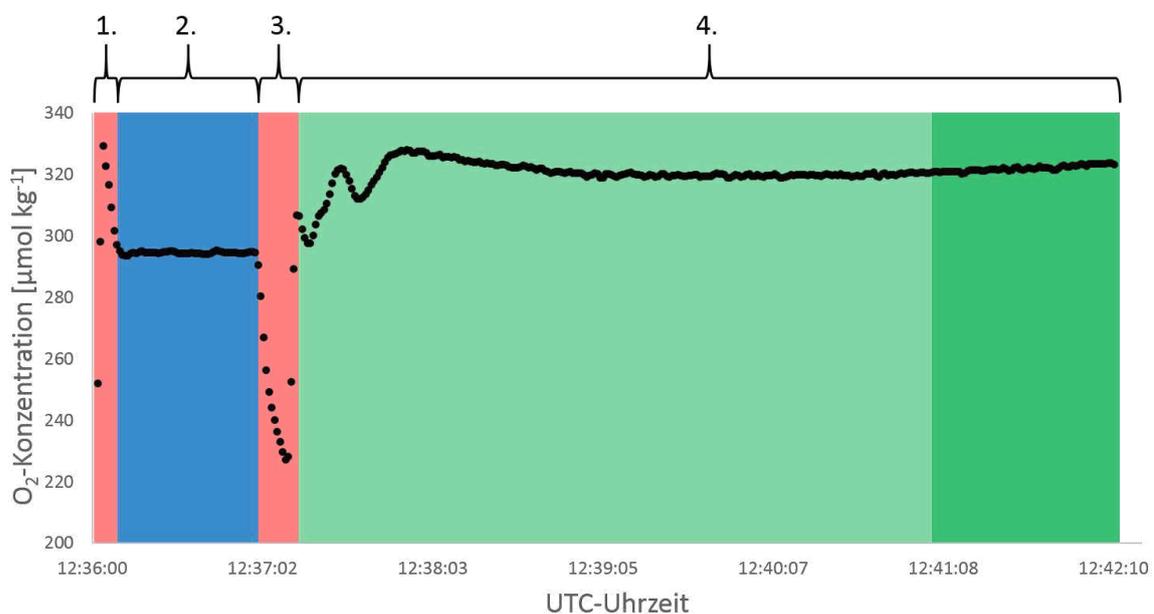


Abbildung 7: Die Darstellung zeigt stellvertretend für alle Messzyklen die einzelnen Abschnitte innerhalb eines Messzyklus für eine Messkammer mit der jeweiligen O_2 -Konzentration. Die beiden roten Abschnitte (1., 3.) zeigen die O_2 -Konzentrationen während der Ventilschaltung. Die starken Schwankungen innerhalb dieser Bereiche sind mit der Sauerstoffzehrung der Clark-Elektrode erklärbar. Der blaue Abschnitt (2.) zeigt die O_2 -Konzentrationen während des Spülens des Sensors mit Umgebungswasser. Der grüne Abschnitt (4.) zeigt die O_2 -Konzentrationen während der Messung des Inkubationswassers. Der hellgrüne Abschnitt zeigt die O_2 -Konzentrationen während der Mischungsphase. Der dunkelgrüne Abschnitt zeigt die O_2 -Konzentrationen der letzten Minute des Messzyklus. Die Werte der letzten Minute wurden gemittelt. Dieser Mittelwert geht in die Berechnung der Netto-Sauerstoffproduktion oder Respiration ein. Der hier gezeigte Verlauf der O_2 -Konzentration ist der der Hartsubstratplatte D am 31.09.2013 zwischen 12:36:00 Uhr und 12:42:10 Uhr.

Alle Sensoren der CTD-Sonde haben vier Messwerte pro Sekunde aufgezeichnet und gemittelt. Die Speicherung der Daten der CTD-Sonde erfolgte auf deren internen Speicher. Nach dem Durchlauf des Messzyklus für eine Messkammer erfolgte eine 30 Sekunden dauernde Unterbrechung bevor der Messzyklus für die nächste Messkammer begann. Nach der Beendigung des Messzyklus in der letzten Messkammer begann erneut der Messzyklus erneut bei der ersten Messkammer. Der einmalige Durchlauf der Messzyklen in allen Messkammern wird als Messperiode bezeichnet. Der Status der CTD-Sondenpumpe (an/aus) sowie der Sensoren (an/aus), die genauen Ventilstellungsschritte während der Messzyklen einer Messperiode und deren jeweiliger Aufgabe sind in Tabelle 1 aufgeführt.

Tabelle 1: Schaltung der Ventile, der Sensoren und der Pumpe der CTD-Sonde mit Angabe der Dauer des jeweiligen Schrittes und dessen Aufgabe über eine Messperiode. Die Zahlen 1 - 8 unter MV1 und MV2 stehen für die jeweilige Ventilnummer der Ventiluntereinheit. „X“ steht im Fall der Ventile für „geöffnet“ und im Fall der Pumpe und Sensoren für „angeschaltet“, „-“ steht im Fall der Ventile für „geschlossen“ und im Fall der Pumpe und Sensoren für „ausgeschaltet“.

Schritt	16-Wege-Ventil																CTD		Zeit [Sek.]	Aufgabe
	MV1								MV2								Pumpe	Sensoren		
	1	2	3	4	5	6	7	8	1	2	3	4	5	6	7	8				
1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	Induktion einer neuen Datei im CTD-Datenspeicher
2	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	60	Spülen der Sensoren mit Umgebungswasser
3	-	X	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	X	300	Messung der unterschiedlichen Parameter im Wasser aus Messkammer 1
4	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	Induktion einer neuen Datei im CTD-Datenspeicher
5	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	60	Spülen der Sensoren mit Umgebungswasser
6	-	X	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	-	X	X	300	Messung der unterschiedlichen Parameter im Wasser aus Messkammer 2
7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	Induktion einer neuen Datei im CTD-Datenspeicher
8	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	60	Spülen der Sensoren mit Umgebungswasser
9	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	X	300	Messung der unterschiedlichen Parameter im Wasser aus Messkammer 3
10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	Induktion einer neuen Datei im CTD-Datenspeicher
11	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	60	Spülen der Sensoren mit Umgebungswasser
12	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	-	X	X	300	Messung der unterschiedlichen Parameter im Wasser aus Messkammer 4
13	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	Induktion einer neuen Datei im CTD-Datenspeicher
14	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	60	Spülen der Sensoren mit Umgebungswasser
15	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	-	X	X	300	Messung der unterschiedlichen Parameter im Wasser aus Messkammer 5
16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	30	Induktion einer neuen Datei im CTD-Datenspeicher
17	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	X	X	X	60	Spülen der Sensoren mit Umgebungswasser
18	-	X	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	X	-	-	-	X	X	300	Messung der unterschiedlichen Parameter im Wasser aus Messkammer 6

2.2.2 Datenbearbeitung

Aus dem Fünf-Minuten-Intervall, in dem in jeder Messkammer eine Wasserzirkulation hergestellt wurde (Abb. 7, hellgrüner und dunkelgrüner Abschnitt), wurden jeweils die O₂-Konzentrationen der letzten Minute gemittelt. Die vorangegangenen vier Minuten gewährleisteten eine vollständige Durchmischung des Inkubationswassers (Abb. 7, Verlauf der O₂-Konzentration im hellgrünen Abschnitt). Eine ungleichmäßig verteilte O₂-Konzentration im Inkubationswasser wurde durch die Sauerstoffaufnahme oder -abgabe der Organismen auf den Hartsubstratbewuchsplatten und der Isolation des Inkubationswassers von der natürlichen Strömung verursacht. Zudem verbleibt, infolge des Spülens der Sensoren mit Umgebungswasser, vor Beginn jeder Messung Umgebungswasser in den Tygon-Schläuchen und der CTD-Sonde verblieb. Somit wurde zu Beginn jedes Messzyklus etwas Umgebungswasser in die Messkammern gedrückt. Diese Veränderung der eigentlichen O₂-Konzentration wurde über die Volumina der Tygon-Schläuche, der CTD-Sonde und der Messkammern, sowie über die O₂-Konzentrationen im Umgebungswasser und im Inkubationswasser rechnerisch korrigiert (Formel 1).

$$\frac{(cO_{2-Kammer} \times (V_{Kammer} + V_{Schlauch_A} + V_{CTD}) - (cO_{2-Umgebung} \times (V_{Schlauch_B} + V_{CTD}))}{(V_{Kammer} + V_{Schlauch_A} + V_{CTD}) - (V_{Schlauch_B} + V_{CTD})} = cO_{2-kor} \quad (1)$$

$cO_{2-Kammer}$ = Mittelwert der O₂-Konzentration des Inkubationswassers aus der letzten Minuten des Messzyklus

$cO_{2-Umgebung}$ = Mittelwert der O₂-Konzentration des Umgebungswassers, gemessen während des einminütigen Spülens des Sensors mit Umgebungswasser, es wurden die O₂-Konzentrationen nach den ersten 15 Sekunden über 30 Sekunden gemittelt

cO_{2-kor} = korrigierte O₂-Konzentration

V_{Kammer} = Volumen der Messkammer

$V_{Schlauch_A}$ = Volumen des Schlauches von der CTD-Sonde zur Messkammer und von der Messkammer zur CTD-Sonde

$V_{Schlauch_B}$ = Volumen des Schlauches von der CTD-Sonde zur Messkammer und von Ventiluntereinheit MV1 zur CTD-Sonde; dies umfasst den Bereich, in dem Umgebungswasser steht und welches während der Messung die O₂-Konzentration des Inkubationswassers verfälscht

V_{CTD} = Volumen in der CTD-Sonde, welches mit Wasser gefüllt ist

Zur Ermittlung der Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration der Organismenassoziation einer Hartsubstratbewuchsplatte wurden die Mittelwerte der O₂-Konzentrationen über einen Zeitraum von 36 Stunden graphisch aufgetragen. In den Bereichen der visuell bestimmten maximalen Anstiege und der visuell bestimmten maximalen Verringerungen der O₂-

Konzentration wurden Regressionsgeraden über mindestens sechs O_2 -Konzentrationswerte angelegt. Die mathematisch positive Steigung (m) der Regressionsgeraden entspricht der Netto-Sauerstoffproduktion der Organismenassoziation. Die mathematisch negative Steigung ($-m$) entspricht der Respiration der Organismenassoziation (Abb. 8). Die Summe aus Netto-Sauerstoffproduktion und dem Betrag der Respiration entspricht der Brutto-Sauerstoffproduktion der Organismenassoziation der Hartsubstratbewuchsplatte. Der Wert der Brutto-Sauerstoffproduktion für die Organismenassoziation jeder Hartsubstratbewuchsplatte errechnete sich jeweils aus dem Respirationswert und dem Wert der Netto-Sauerstoffproduktion aus den ersten 24 Stunden des Versuches.

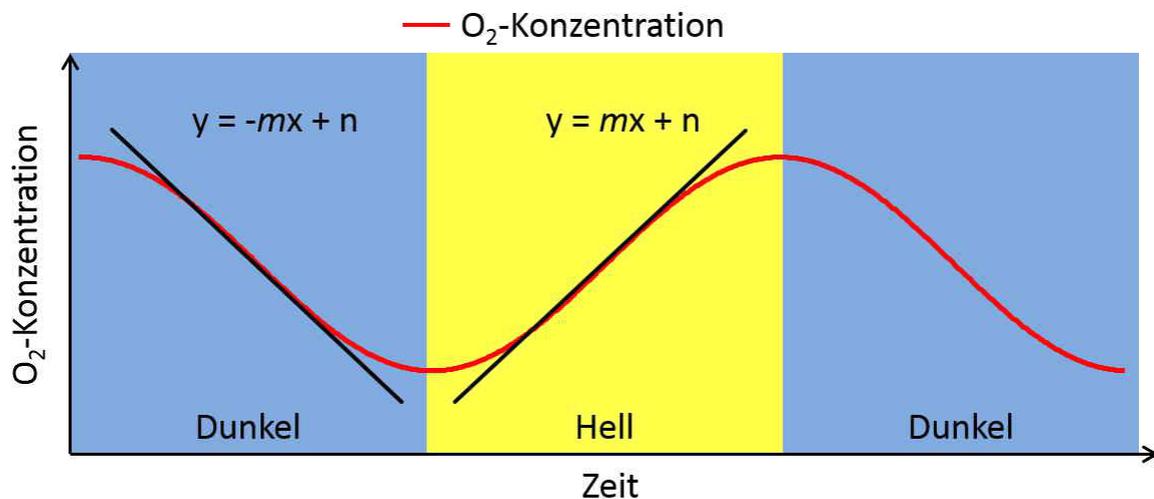


Abbildung 8: Theoretischer Verlauf der O_2 -Konzentration in einer Messkammer im Hell-Dunkel-Zyklus über 36 Stunden. Die Regressionsgeraden sind am visuell maximalen Anstieg und am visuell maximalen Abfall der O_2 -Konzentration angelegt. Die mathematische Steigung m der allgemeinen Formel der Regressionsgerade entspricht der Netto-Sauerstoffproduktion (für $m > 0$) und der Respiration (für $m < 0$).

Um ausschließlich die Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration der Hartsubstratgemeinschaft zu betrachten, wurden die mathematischen Steigungen des Blindwertes von den jeweiligen mathematischen Steigungen der Hartsubstratbewuchsplatten subtrahiert. Die mathematischen Steigungen des Blindwertes entsprachen der Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration der pelagialen Organismen. Die Steigung m mit der Einheit $\mu\text{mol } O_2 \text{ kg}^{-1}\text{d}^{-1}$ wurde in die gebräuchliche Einheit $\text{mg } O_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ umgerechnet (Formel 2).

$$\frac{m \times \rho \times V \times M}{1000 \times A \times t} = \text{Produktion (positiv) oder Respiration (negativ)} \quad (2)$$

m	= Anstieg der Regressionsgeraden
ρ	= Dichte des Wassers; die Dichte wurde aus Temperatur-Salinitäts-Tabellen (www.unisense.com/files/PDF/Diverse/Seawater & Gases table.pdf) entnommen; die genutzten Temperatur- und Salinitätswerte waren die Mittelwerte der Temperatur und der Salinität über den Zeitraum, über den die Regressionsgerade angelegt wurde; bei Werten $\geq x,5$ wurden der Temperatur- oder Salinitätswert aufgerundet, bei Werten $< x,5$ wurde der Temperatur- oder Salinitätswert abgerundet
V	= Summe aus dem Volumen der Messkammer, dem CTD-Sonden-Wasservolumen und dem Schlauchvolumen
M	= Atommasse von Sauerstoff: 16 mg/mmol
A	= Bewuchsfläche, Summe aus Vorder-, Rück- und Seitenfläche der Hartsubstratbewuchsplatte
t	= Tageslänge in Stunden

2.2.3 Photosynthetisch aktive Strahlung

Da die Sauerstoffproduktion direkt von der Sonneneinstrahlung abhängt, wurde die Bestrahlungsstärke der photosynthetisch aktiven Strahlung über die Dauer des Versuches gemessen. Dazu wurden die Globalstrahlung (CMP 22 Pyranometer, 200 – 3600 nm, Messprinzip nach Abbot und Aldrich (1916), Kipp & Zonen, Delft, Niederlande), die UV-Strahlung (TUVR, 300 – 370 nm, The Eppley Laboratories Inc., Newport, RI, USA) und die Globalstrahlung mit einem Rotfilter (CMP 11, 695 – 2800 nm, Messprinzip nach Abbot und Aldrich (1916), Kipp & Zonen, Delft, Niederlande) gemessen und minütlich aufgezeichnet. Die Messung und Aufzeichnung der Daten erfolgte über die Messstation der AWIPEV Forschungsstation in Ny-Ålesund (Abb. 3) und wurden vom Alfred-Wegener-Institut, Helmholtz-Zentrum für Polar- und Meeresforschung, (Bremerhaven) zur Verfügung gestellt. Die einzelnen Werte ermöglichten die Berechnung der Bestrahlungsstärke der photosynthetisch aktiven Strahlung (Formel 3).

$$PAS = GR - UV - RGS - NPK \quad (3)$$

PAS	= photosynthetisch aktive Strahlung
GR	= Globalstrahlung
UV	= UV-Strahlung
RGR	= Globalstrahlung mit Rotfilter
NPK	= Nullpunktkorrektur von 1,1, ergibt sich aus der Nullpunktkorrektur für GR (+0,4) und RGR (+1,5)

2.3 Kohlenstoffkonsumption filtrierender Organismen

2.3.1. Versuchsaufbau

Zur Ermittlung der Kohlenstoffkonsumption filtrierender Organismen der Hartsubstratgemeinschaft wurde der in Kapitel 2.2.1 beschriebene Versuchsaufbau genutzt. Das 16-Wege Ventil und die CTD-Sonde waren in den Aufbau integriert, über die Versuchsdauer jedoch nicht eingeschaltet. Für den Versuch wurden, wie in Kapitel 2.2.1 beschrieben, fünf Hartsubstratbewuchsplatten (F, G, H, I, K) anhand ihrer Organismenassoziationen ausgewählt und in die Messkammern überführt. Eine Messkammer wurde wiederum nicht besetzt und diente der Blindwertermittlung. Der Versuchsdurchlauf erfolgte am 09.09.2013. Die maximale Inkubationszeit betrug 1,24 Stunden. Nach Ablauf der Inkubationszeit wurde aus jeder Messkammer eine Wasserprobe entnommen. Nach dem Versuch wurden die Hartsubstratbewuchsplatten für weitere Sukzessionsuntersuchungen an ihre ursprünglichen Positionen in 20 m Tiefe überführt.

2.3.2 Wasserprobenentnahme

Für die Wasserprobenentnahme wurden Siegelrandbeutel (PA/PE 20/70, 200 mm × 300 mm) mit einem Schlaucheinlass versehen. Mittels Kabelbinder wurde der Siegelrandbeutel am Schlaucheinlass fixiert. Dies gewährleistet gleichzeitig die Dichtigkeit zwischen Siegelrandbeutel und Schlaucheinlass. Um die Luft aus den Siegelrandbeuteln zu entlassen wurden sie gefaltet und die gefaltete Form mit Gummibändern fixiert. Die Wasserprobenentnahme erfolgte unter Wasser mit Hilfe einer Handlenzpumpe (SVB-GmbH, Bremen, Artikelnummer: 16439, 0,75 l/Hub). Die Handlenzpumpe wurde an den Einlassstutzen der Grundplatte einer Messkammer (Abb. 4 c) angeschlossen. Die Gummibänder wurden vom Siegelrandbeutel entfernt und letzterer an den Auslassstutzen des Deckels der Messkammer (Abb. 4 b) angeschlossen. Mittels der Handlenzpumpe ließ sich langsam Umgebungswasser in die Messkammern pumpen. Dadurch wurde gleichzeitig das Inkubationswasser in den Siegelrandbeutel verdrängt. Nach mehreren Hüben wurde der Siegelrandbeutel abgenommen und dessen Schlaucheinlass mit einem Kunststoffstopfen verschlossen. Die Wasserproben wurden an der Wasseroberfläche lichtgeschützt und kühl gelagert und umgehend ins Labor transportiert.

2.3.3 Berechnung

Für die Berechnung der Kohlenstoffkonsumption durch die Organismenassoziation wurde zunächst die Chlorophyll-*a*-Konzentration in den Wasserproben ermittelt. Das Probenwasser wurde über vorgeglühte GF/F-Filter (Whatman, Ø 25 mm) gegeben und nach der Methode von Knap et al. (1996) aufbereitet. Die Berechnung der Chlorophyll-*a*-Assimilationsrate erfolgte über die Formel 4.

$$\left(\frac{\left(\frac{cChl-a_{BW} - cChl-a_{HSBP}}{t} \right) \times V}{A} \right) \quad (4)$$

$cChl-a_{BW}$ = Chlorophyll-*a*-Konzentration im Inkubationswasser des Blindwertes

$cChl-a_{HSBP}$ = Chlorophyll-*a*-Konzentration im Inkubationswasser der Hartsubstratbewuchsplatten

t = Inkubationsdauer

V = Volumen der Messkammer

A = Bewuchsfläche der Hartsubstratbewuchsplatte

Die Umrechnung der Chlorophyll-*a*-Assimilationsrate in eine Kohlenstoffkonsumption erfolgte über die Assoziationszahl $116 \mu\text{g C } (\mu\text{g Chl-}a)^{-1}\text{h}^{-1}$, berechnet nach Hewes et al. (1990). Die Umrechnung nach Hewes et al. (1990) wurde gewählt, weil die Formel zur Berechnung der Assoziationszahl für antarktische Habitats mit geringen Chlorophyll-*a*-Konzentrationen von maximal $8 \mu\text{g Chl-}a \text{ l}^{-1}$ entwickelt wurde und diese Chlorophyll-*a*-Konzentration mit der in dieser Arbeit gemessenen vergleichbar ist.

2.4 Bedeckungsgrad und Abundanz

Die Ermittlung des Bedeckungsgrades und der Abundanz der unterschiedlichen Taxa auf den Hartsubstratbewuchsplatten beruht auf aktuellen Fotografien der Organismenassoziationen. Letztere wurden mit einer Sea Life® DC1400 Pro Unterwasserkamera (Sea Life®, Moorestown, NJ, USA) mit externem Blitz aufgenommen und mit dem Bildbearbeitungsprogramm Adobe Photoshop CS5 bearbeitet. Von den Vorderseiten der Hartsubstratbewuchsplatten wurden Teilstücke ohne Weitwinkelobjektiv fotografiert. Die Aufnahmen erfolgten während die Hartsubstratbewuchsplatten auf der Grundplatte der Messkammern verankert waren. Die Teilstücke wurden im Anschluss mit Hilfe des genannten Bildbearbeitungsprogramms zusammengesetzt. Die Organismenassoziation auf den Rückseiten der Hartsubstratbewuchsplatten wurden mit dem zur Kamera gehörigen Weitwinkelobjektiv

fotografiert. Für die Fotografien der Rückseiten der Hartsubstratbewuchsplatten waren diese mit einem Band am Aluminium-Gestell gesichert, schwebten jedoch aufgrund ihres Auftriebs frei in der Wassersäule. Dies machte die Fotografie von Teilstücken unmöglich. Die Auswertung der Fotografien erfolgte an einem Medion AKOYA P6640 (MD 99220) Laptop mit Windows 8.1 und NVIDIA Optimus Grafikkarte. Die Hartsubstratbewuchsplatte B ging während der Unterwasserarbeiten nach dem Versuch zur Ermittlung der Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration verloren. Zum Zeitpunkt des Verlustes existierte noch kein Rückseitenfoto. Die Identifizierung der Organismen auf die möglichst niedrigste Taxonebene erfolgte durch Michael Streicher (unveröffentlicht).

Zur Ermittlung des Bedeckungsgrades der Hartsubstratbewuchsplatte mit den einzelnen Organismen wurde zunächst die Hartsubstratbewuchsplatte aus der Fotografie freigestellt und deren Pixelanzahl mit dem Bildbearbeitungsprogramm ermittelt. Anschließend wurden Individuen eines Taxon mit einer Farbe eingefärbt und die Pixelanzahl der jeweiligen Farbe ermittelt. Unterschiedliche Taxa erhielten unterschiedliche Farben. Bei den Rückseiten der Hartsubstratbewuchsplatten wurden zusätzlich Teile, die die Aufsicht auf die Hartsubstratbewuchsplatte verhinderten (Sicherungsband) oder die nicht bewachsen werden konnten (Gewindeöffnung), eingefärbt und deren Pixelanzahl ermittelt. Die Gesamtpixelanzahl der freigestellten Hartsubstratbewuchsplatten berechnete sich aus der Summe der Gesamtpixelzahl der Vorder- und der Rückseite und der Subtraktion der Pixelanzahl der verdeckenden oder nicht zu bewachsenden Teile der Rückseite. Die Pixelzahl der jeweiligen Farben beschreibt den Anteil des entsprechend eingefärbten Taxons an der Bewuchsfläche der Hartsubstratbewuchsplatten. Bei der Einfärbung wurden ausschließlich Individuen berücksichtigt, die eindeutig identifiziert werden konnten. Organismen, die nicht eindeutig identifiziert werden konnten, wurden gesammelt unter der Bezeichnung „nicht identifizierbarer Bereich“ zusammengefasst.

Die Abundanz der einzelnen Taxa jeder Hartsubstratbewuchsplatte wurde ebenfalls mit Hilfe der Vorder- und Rückseitenfotos der Hartsubstratbewuchsplatten ermittelt. Die Anzahl der Individuen unterschiedlicher Taxa wurde dann auf eine Fläche von einem Quadratmeter extrapoliert. Eine Kolonie einer koloniebildenden Art wurde als ein Individuum gezählt, da die Kolonien auf Basis der erfolgreichen Besiedlung eines Individuums entstehen. Ebenso wurde jeder Krustenrotalgen-„Fleck“ als ein Individuum gezählt, da deren Ursprung ebenfalls auf die Besiedlung eines Individuums zurückzuführen ist.

3 Ergebnisse

3.1 Beschreibung der Organismengemeinschaft

Im Versuch zur Ermittlung der Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration wurden die Hartsubstratbewuchsplatten A bis E verwendet (Abb. 9 a-e), im Versuch zur Ermittlung der Kohlenstoffkonsumption die Hartsubstratbewuchsplatten F bis K (Abb. 9 f-j). Die Taxa der Hartsubstratbewuchsplatten A bis E und F bis K, deren Bedeckungsgrad und Abundanz, sowie die Besiedlungsdauer sind in Tabelle 2 und Tabelle 3, respektive, dargestellt.

Tabelle 2: Taxa, Bedeckungsgrad und Abundanz der Organismen der Hartsubstratbewuchsplatten A bis E. „Nicht identifizierbarer Fläche“ umfasst Flächen, auf denen Organismen wuchsen, die jedoch aufgrund von Beschattung, Überdeckung oder unscharfer Fotografien nicht identifiziert werden konnten.

Hartsubstrat- bewuchsplatte	A		B		C		D		E	
	Bedeckungs- grad [%]	Abundanz [Indiv. m ⁻²]								
<i>Clathromorphum compactum</i> (Kjellman) Foslie, 1898	45	4202	22	1042	45	4890	44	3454	16	1671
<i>Desmarestia aculeata</i> (Linnaeus) J.V.Lamouroux, 1813	-	-	-	-	-	-	-	-	1	36
Benthische Diatomeen	20	-	43	-	7	-	29	-	27	-
<i>Dendrobeatia</i> sp. Levinsen, 1909	-	-	1	12	12	263	3	92	6	119
<i>Scrupocellaria</i> sp. Van Beneden, 1845	-	-	1	16	2	52	3	88	< 1	4
<i>Schizomavella porifera</i> (Smitt, 1868)	-	-	-	-	< 1	8	-	-	-	-
<i>Obelia</i> sp. Péron & Lesueur, 1810	-	-	2	477	10	2507	6	1802	1	195
<i>Spirorbis</i> sp. Daudin, 1800	-	-	< 1	80	< 1	44	< 1	119	-	-
<i>Tonicella</i> sp. Carpenter, 1873	< 1	40	1	24	< 1	12	< 1	32	< 1	4
<i>Balanus balanus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	-	-	-	-	< 1	8	< 1	4
<i>Urticina</i> sp. Ehrenberg, 1834	-	-	-	-	-	-	< 1	4	-	-
Schwamm, nicht identifiziert	-	-	-	-	< 1	12	-	-	-	-
Nicht identifizierbarer Fläche	6		-		9		4		30	
Gesamtbedeckungsgrad der Hartsubstratbewuchsplatte [%]	72		70		85		90		81	
Besiedlungsdauer [Jahre]	11		8		8		8		11	

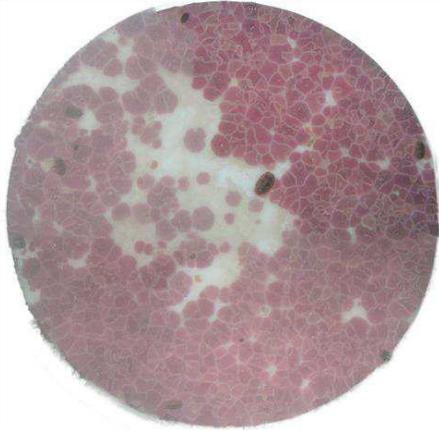
Tabelle 3: Taxa, Bedeckungsgrad und Abundanz der Organismen der Hartsubstratbewuchsplatten F bis K. „Nicht identifizierbarer Fläche“ umfasst Flächen, auf denen Organismen wuchsen, die jedoch aufgrund von Beschattung, Überdeckung oder unscharfer Fotografien nicht identifiziert werden konnten.

Hartsubstrat- bewuchsplatte	F		G		H		I		K	
	Bedeckungs- grad [%]	Abundanz [Indiv. m ⁻²]								
<i>Clathromorphum compactum</i> (Kjellman) Foslie, 1898	34	1576	26	6104	35	6549	3	581	37	131
<i>Desmarestia aculeata</i> (Linnaeus) J.V.Lamouroux, 1813	-	-	-	-	3	4	3	4	< 1	32
Benthische Diatomeen	10	-	19	-	12	-	45	-	28	-
<i>Dendrobeatia</i> sp. Levinsen, 1909	4	84	2	32	10	211	22	195	2	115
<i>Scrupocellaria</i> sp. Van Beneden, 1845	< 1	16	3	52	-	-	1	48	< 1	20
<i>Oncousoeci</i> sp. (Canu, 1918)	-	-	-	-	-	-	-	-	< 1	44
<i>Schizomavella porifera</i> (Smitt, 1868)	< 1	8	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Obelia</i> sp. Péron & Lesueur, 1810	7	493	-	-	< 1	80	< 1	147	1	505
<i>Spirorbis</i> sp. Daudin, 1800	-	-	< 1	72	< 1	179	< 1	199	< 1	171
<i>Tonicella</i> sp. Carpenter, 1873	< 1	4	< 1	16	< 1	24	-	-	< 1	20
<i>Balanus balanus</i> (Linnaeus, 1758)	< 1	4	< 1	115	< 1	255	< 1	16	-	-
<i>Urticina</i> sp. Ehrenberg, 1834	-	-	15	8	-	-	-	-	-	-
Nicht Identifizierbarer Fläche	21		2		2		6		< 1	
Gesamtbedeckungsgrad der Hartsubstratbewuchsplatte [%]	76		67		62		80		70	
Besiedlungsdauer [Jahre]	11		11		8		9		11	

Das unterschiedliche Alter der Organismenassoziationen auf den Hartsubstratbewuchsplatten ist auf die Versuche durch Schmiing (2005) zurückzuführen und erlaubt in zukünftigen Untersuchungen die Weiterentwicklung der Organismenassoziationen miteinander zu vergleichen.

a) Hartsubstratbewuchsplatte A

1



2



b) Hartsubstratbewuchsplatte B



c) Hartsubstratbewuchsplatte C

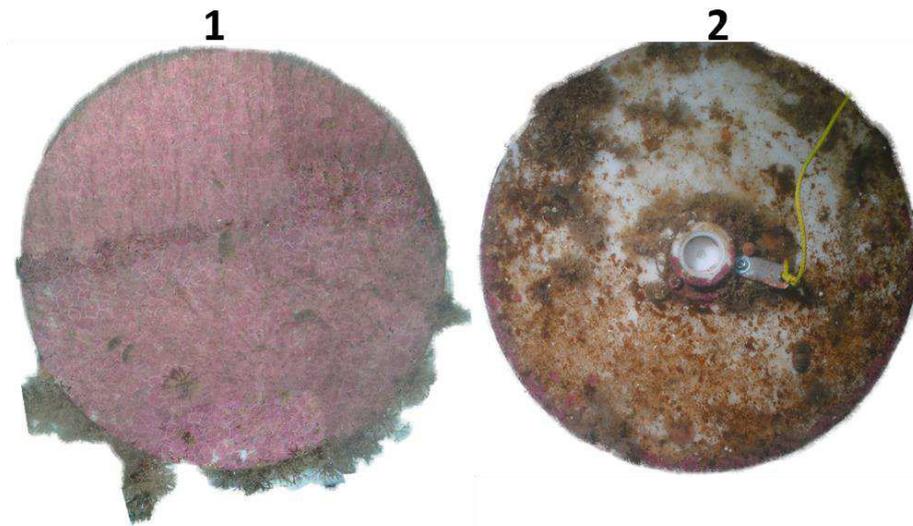
1



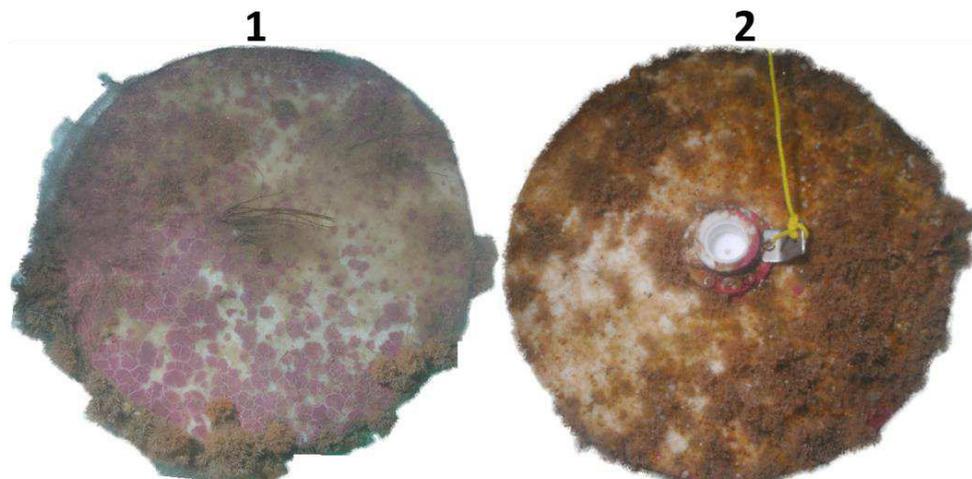
2



d) Hartsubstratbewuchsplatte D



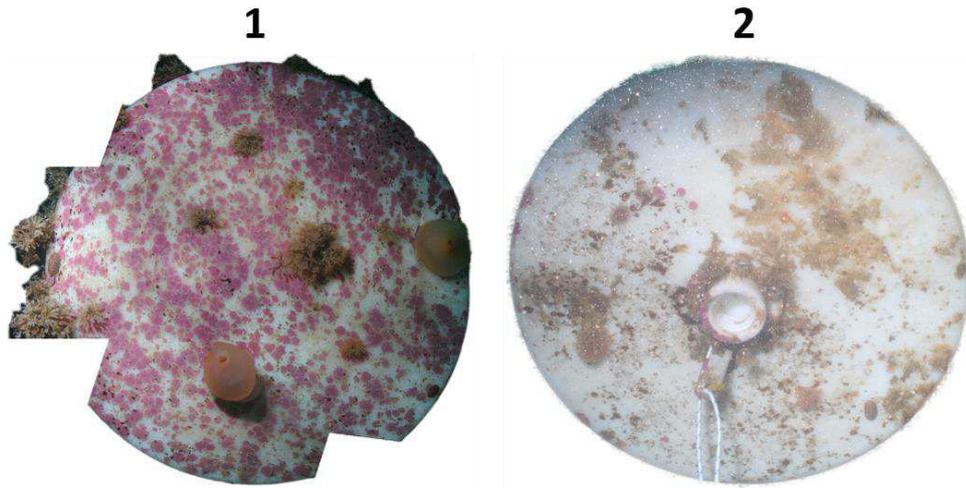
e) Hartsubstratbewuchsplatte E



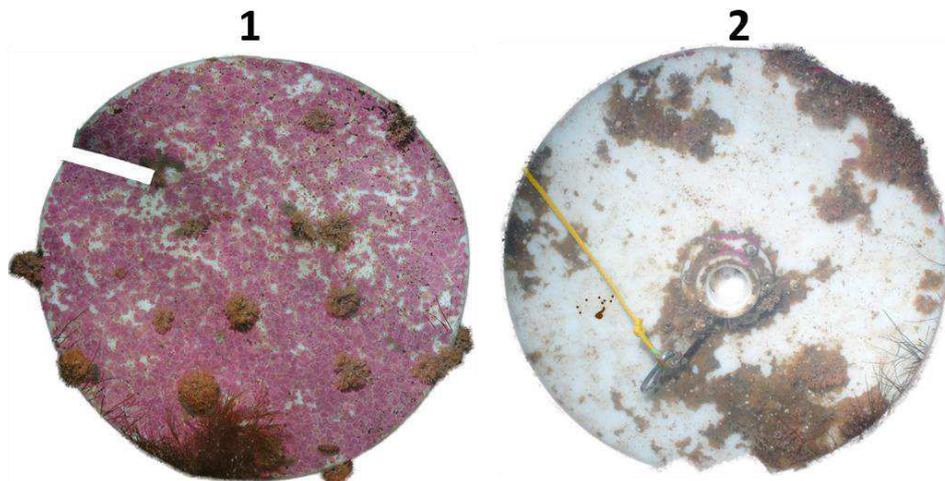
f) Hartsubstratbewuchsplatte F



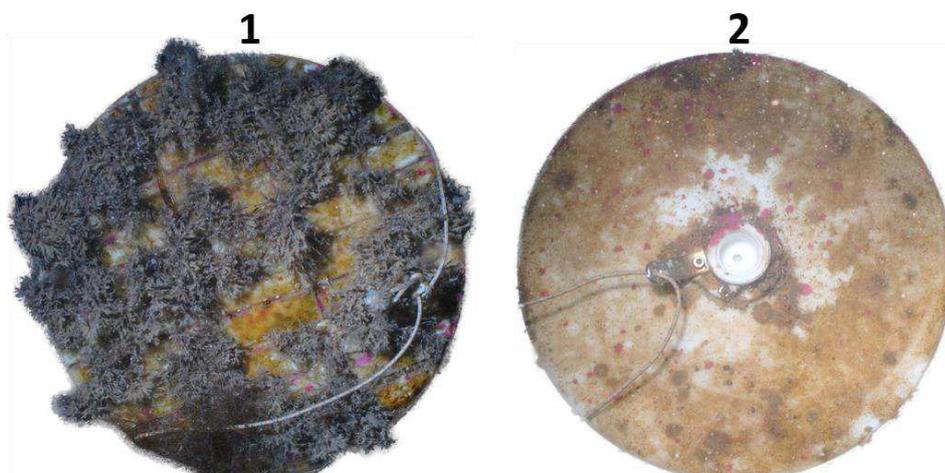
g) Hartsubstratbewuchsplatte G



h) Hartsubstratbewuchsplatte H



i) Hartsubstratbewuchsplatte I



j) Hartsubstratbewuchsplatte K

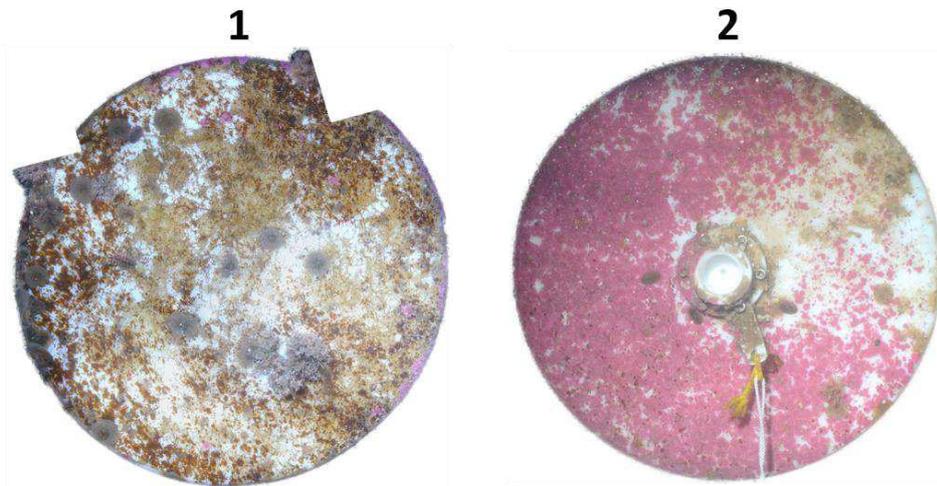


Abbildung 9: Fotografien der im Versuch verwendeten Hartsubstratbewuchsplatten. a) ① Vorderseite, ② Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte A; b) ① Vorderseite, ② Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte B; c) ① Vorderseite, ② Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte C; d) ① Vorderseite, ② Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte D; e) ① Vorderseite, ② Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte E; f) ① Vorderseite, ② Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte F; g) ① Vorderseite, ② Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte G; h) ① Vorderseite, ② Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte H; i) ① Vorderseite, ② Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte I; j) ① Vorderseite, ② Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte K. Die Fotografien der Vorderseiten wurden mit Hilfe von Photoshop CS5 aus Einzelaufnahmen zusammengesetzt. Die gelben und weißen Bänder auf den Rückseitenfotos dienen der Sicherung der Hartsubstratbewuchsplatten am Aluminium-Gestell (Abb. 4 d) während der Unterwasserarbeiten und des Fotografierens.

3.2 O₂-Konzentrationsverlauf und Steigung der Regressionsgeraden

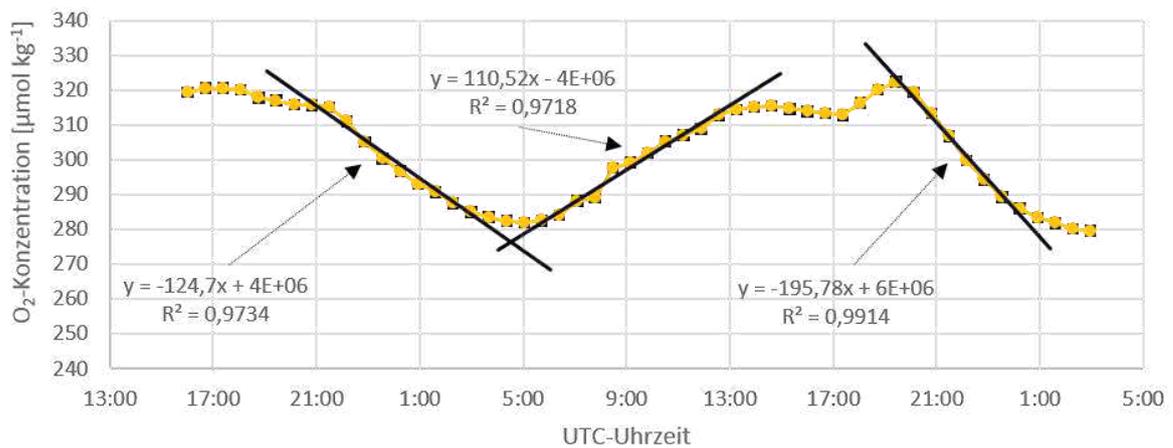
Es wurden 52 Messperioden vollständig aufgezeichnet. Davon Abweichend wurde in der 53-zigsten Messperiode die O₂-Konzentration lediglich im Inkubationswasser der Hartsubstratbewuchsplatten A, B, C und E aufgezeichnet. Die O₂-Konzentration im Inkubationswasser jeder Hartsubstratbewuchsplatte sank in der Nacht und stieg am Tag an (Abb. 10). Zudem weisen alle O₂-Konzentrationsverläufe maximale und minimale Plateaus auf. Die minimalen und maximalen O₂-Konzentrationen im Inkubationswasser der untersuchten Hartsubstratbewuchsplatten und die minimalen und maximalen Standardabweichung der gemittelten O₂-Konzentrationen je Hartsubstratbewuchsplatte sind in Tabelle 4 dokumentiert.

Tabelle 4: Minimale und maximale O₂-Konzentration im Inkubationswasser der untersuchten Hartsubstratbewuchsplatten und minimale und maximale Standardabweichung der gemittelten O₂-Konzentrationen aus den Messzyklen der jeweiligen Hartsubstratbewuchsplatte.

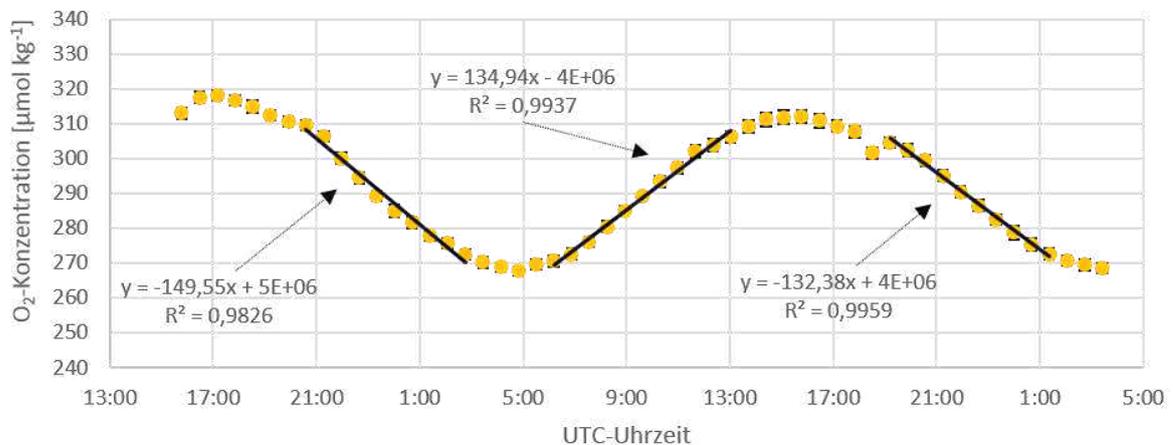
Hartsubstratbewuchsplatte	O ₂ -Konzentrationen im Inkubationswasser [μmol O ₂ kg ⁻¹]		Standardabweichungen [μmol O ₂ kg ⁻¹]	
	Minimum	Maximum	Minimum	Maximum
A	282,03	319,15	±1,27	±2,08
B	272,55	317,41	±0,32	±1,99
C	259,10	323,59	±1,26	±2,07
D	271,62	326,92	±1,31	±2,92
E	258,47	310,13	±1,22	±2,12
Blindwert	287,94	304,44	±1,48	±1,98

Die ersten zehn Datenpunkte des Blindwertes konnten aufgrund einer Fehlfunktion in der Ventilstellung nicht in die Auswertung einbezogen werden. Der Verlauf der O₂-Konzentrationen über 36 Stunden, die Standardabweichung der gemittelten O₂-Konzentrationen, die angelegten Regressionsgeraden und deren mathematische Funktionsformel und das Bestimmtheitsmaß sind in Abbildung 10 dargestellt.

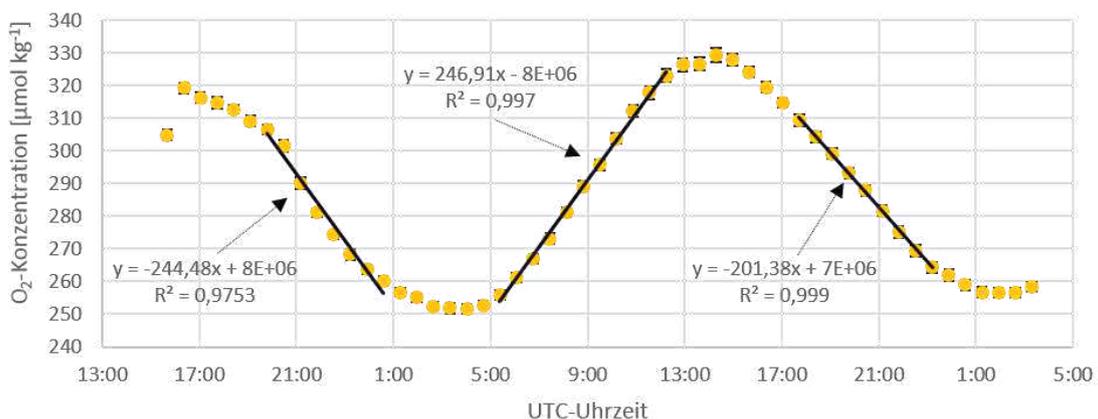
Harts substratbewuchsplatte A



Harts substratbewuchsplatte B



Harts substratbewuchsplatte C



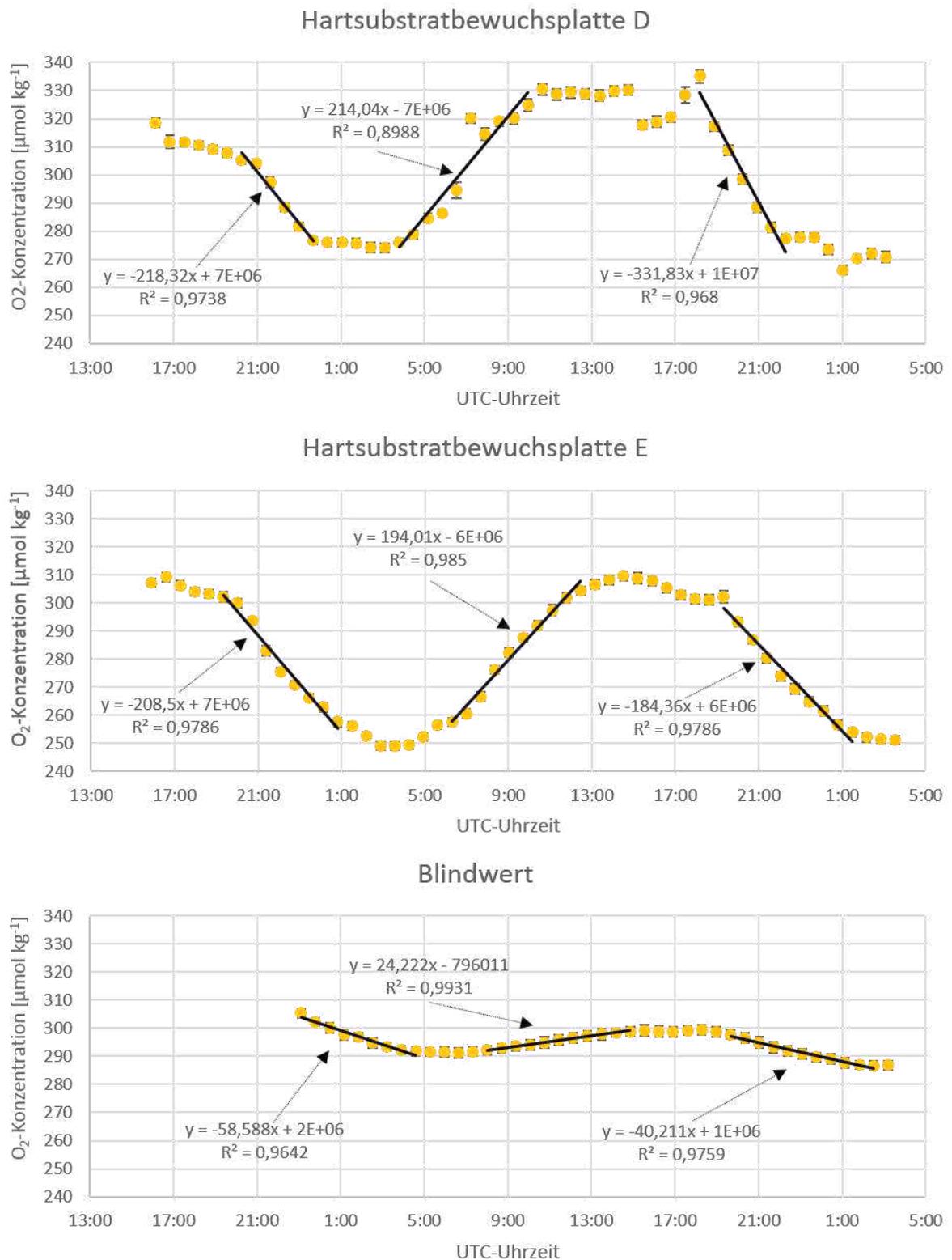


Abbildung 10: O₂-Konzentrationsverlauf im Inkubationswasser der einzelnen Messkammern über 36 Stunden, inklusive der Standardabweichung der gemittelten O₂-Konzentrationen (schwarze Fehlerbalken um die gelben Symbole), angelegter Regressionsgeraden und deren mathematischer Funktionsformel und Bestimmtheitsmaß

3.3 Netto-Sauerstoffproduktion, Respiration und Brutto-Sauerstoffproduktion

Über die Versuchsdauer von 36 Stunden ergab sich für die Organismenassoziationen jeder Hartsubstratbewuchsplatte ein Wert für die Netto-Sauerstoffproduktion und zwei für die Respiration (Tabelle 5). Für jede Organismenassoziation konnte eine Brutto-Sauerstoffproduktion berechnet werden.

Tabelle 5: Steigung der Regressionsgeraden, Ergebnisse der Umrechnung in Netto-Sauerstoffproduktion (positiv) und Respiration (negativ), sowie die Brutto-Sauerstoffproduktion und die dominierenden Taxa der Organismenassoziationen der einzelnen Hartsubstratbewuchsplatten. Die dominierenden Taxa sind die mit den größten Anteilen an $\geq 50\%$ Bedeckung. Die Taxa sind abfallend nach ihrem Anteil geordnet

Hartsubstrat-bewuchsplatte	Steigung der Regressionsgeraden [$\mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1}\text{d}^{-1}$]	Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration [$\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$]	Brutto-Sauerstoffproduktion [$\text{mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$]	Dominierende Taxa
A	-124,7	-5,13	9,72	<i>Clathromorphum compactum</i> benthische Diatomeen
	110,52	4,59		
	-195,78	-8,15		
B	-149,55	-6,09	11,64	benthische Diatomeen <i>Clathromorphum compactum</i>
	134,94	5,55		
	-132,38	-5,42		
C	-244,48	-9,95	20,07	<i>Clathromorphum compactum</i> <i>Dendrobeania</i> sp.
	246,91	10,12		
	-194,7	-7,95		
D	-218,32	-9,20	18,29	<i>Clathromorphum compactum</i> benthische Diatomeen
	214,04	9,09		
	-331,83	-14,09		
E	-208,5	-8,58	16,62	benthische Diatomeen <i>Clathromorphum compactum</i> <i>Dendrobeania</i> sp. <i>Obelia</i> sp.
	194,01	8,04		
	-184,36	-7,62		
Blindwert	-58,588	-4,33		
	24,22	1,79		
	-40,211	-2,97		

Die Netto-Sauerstoffproduktion der Organismenassoziationen aller Hartsubstratbewuchsplatten beträgt minimal $4,59 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$, maximal $10,12 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ und durchschnittlich $7,48 \pm 2,1 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ($n = 5$). Die Respiration der Organismenassoziationen aller Hartsubstratbewuchsplatten beträgt minimal $5,13 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ und maximal $14,09 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ und durchschnittlich $8,22 \pm 2,5 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ($n = 10$). Die Brutto-Sauerstoffproduktion für die Organismenassoziationen über alle Hartsubstratbewuchsplatten betrachtet beträgt minimal $9,72 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$, maximal $20,07 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ und durchschnittlich $15,27 \pm 4 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ($n = 5$).

3.4 Bestrahlungsstärke der photosynthetisch aktive Strahlung über 36 Stunden

Die Bestrahlungsstärke der photosynthetisch aktive Strahlung (PAR = photosynthetically active radiation) sank zwischen 13.00 Uhr – 21.00 Uhr des ersten Versuchstages von 120 W m^{-2} auf 0 W m^{-2} und stieg von etwa 03.00 Uhr bis 11.00 Uhr des zweiten Versuchstages an. Der Scheitelpunkt der Kurve lag bei etwa 137 W m^{-2} . Von 11.00 Uhr bis 20.30 Uhr des zweiten Versuchstages sank die Bestrahlungsstärke erneut auf 0 W m^{-2} und stieg um etwa 03.00 Uhr des dritten Versuchstages erneut leicht an. Der Verlauf über die gesamten 36 Stunden ist in Abbildung 11 dargestellt.

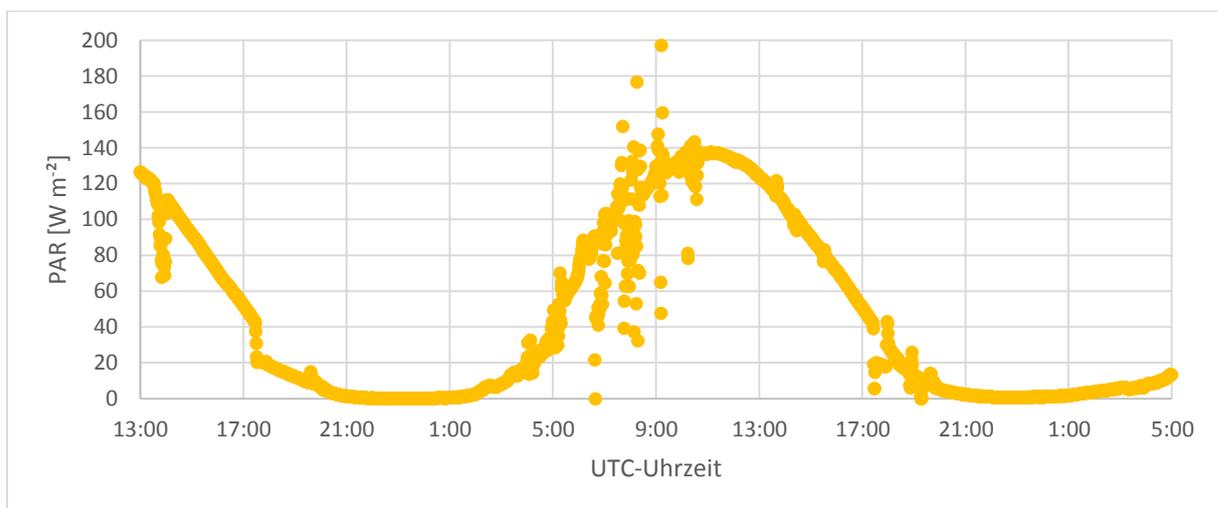


Abbildung 11: Verlauf der Bestrahlungsstärke der photosynthetisch aktiven Strahlung über den Versuchszeitraum von 36 Stunden (Strahlungsdaten zur Verfügung gestellt von M. Maturilli, Alfred-Wegener-Institut, Helmholtz-Zentrum für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven).

3.5 Kohlenstoffkonsumption

Die Chlorophyll-*a*-Konzentrationen im Inkubationswasser der einzelnen Messkammern betragen zwischen $0,116 \mu\text{g Chl-}a \text{ l}^{-1}$ und $0,717 \mu\text{g Chl-}a \text{ l}^{-1}$. Die normierten Differenzen der

Chlorophyll-*a*-Konzentrationen zum Blindwert betragen zwischen 16,37 $\mu\text{g Chl-}a \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ und 24,15 $\mu\text{g Chl-}a \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ und entsprechen der Assimilationsrate des Chlorophyll *a* durch die Organismenassoziation der einzelnen Hartsubstratbewuchsplatten. Der Mittelwert der Chlorophyll-*a*-Assimilationsrate lag bei $19,55 \pm 3,02 \mu\text{g Chl-}a \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ($n = 5$). Die Chlorophyll-*a*-Konzentrationen des Inkubationswassers der einzelnen Messkammern, die daraus resultierenden Chlorophyll-*a*-Assimilationsraten und die Kohlenstoffkonsumption der einzelnen Organismenassoziationen sind in Tabelle 6 dargestellt.

Tabelle 6: Chlorophyll-*a*-Konzentrationen des Inkubationswassers der einzelnen Messkammern sowie die jeweilige Chlorophyll-*a*-Assimilationsrate und Kohlenstoffkonsumption

Hartsubstratbewuchsplatte	Chlorophyllkonzentration [$\mu\text{g Chl-}a \text{ l}^{-1}$] des Inkubationswassers	Chlorophyll- <i>a</i> -Assimilationsrate [$\mu\text{g Chl-}a \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$]	Kohlenstoffkonsumption [$\text{mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$]
F	0,301	16,57	1,92
G	0,171	21,76	2,52
H	0,310	16,37	1,90
I	0,247	18,89	2,19
K	0,116	24,15	2,80
Blindwert	0,717		

Die durchschnittliche Kohlenstoffkonsumption der Organismenassoziationen der Hartsubstratbewuchsplatten F, G, H, I und K betrug $2,27 \pm 0,35 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ($n = 5$).

4 Diskussion

4.1 Methodik

4.1.1 Qualität der Ergebnisse

Aufgrund der geringen Qualitätseinschränkungen der ermittelten Sauerstoffproduktions- und Respirationsergebnisse sind diese als realistisch einzuschätzen. Zudem sind die Organismenassoziationen der Hartsubstratbewuchsplatten mit der natürlichen Hartsubstratgemeinschaft vergleichbar. Somit sind die ermittelte Sauerstoffproduktion und Respiration, sowie die Kohlenstoffkonsumption der Organismenassoziationen auf das natürliche Hartsubstrat übertragbar.

Alle O₂-Konzentrationsverläufe (Abb. 10) zeigen den erwarteten, lichtabhängigen Verlauf. Der Anstieg und Abfall der O₂-Konzentration korreliert sehr gut mit dem Anstieg respektive Abfall der Bestrahlungsstärke (Abb. 11). Das Bestimmtheitsmaß der einzelnen Regressionsgeraden (Abb. 10) ist als Maß für die Übereinstimmung der Regressionsgeraden mit dem Verlauf der O₂-Konzentration zu interpretieren. Die hohen Werte für das Bestimmtheitsmaß (> 89 %) belegen die Linearität der Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration während des Versuches.

Die ermittelten Respirationswerte umfassen ausschließlich die nächtliche autotrophe, die nächtliche heterotrophe und die nächtliche chemolithoautotrophe Respiration (Del Giorgio und Le Williams 2005a). Die autotrophe Respiration ist am Tag nicht identisch mit der autotrophe Respiration in der Nacht (Falkowski und Raven 2007) und übersteigt die nächtliche Respiration um den Faktor 1,4 – 1,8 (Fenchel und Glud 2000). Eine Korrektur der Respirationswerte ist allerdings nicht möglich, weil der Anteil der autotrophen Respiration an der Gesamtrespiration nicht bekannt ist. Für diese Arbeit ist damit hinsichtlich dieses Aspektes die Respiration und die Brutto-Sauerstoffproduktion als unterschätzt anzunehmen.

Eine Stressreaktion aufgrund einer zu geringen oder zu hohen Sauerstoffsättigung (Davis 1975; Burris 1977; Littler 1979) und die damit einhergehende Veränderung der Sauerstoffproduktion oder Respiration werden als unwahrscheinlich erachtet. Die Sauerstoffsättigung betrug innerhalb der Messzyklen im Inkubationswasser aller Hartsubstratbewuchsplatten minimal 81 % und maximal 116 %. Eine Sauerstoffsättigung unterhalb oder oberhalb des genannten Minimalwerts respektive Maximalwerts kann dennoch kurzzeitig entstanden sein. Wenn die Sauerstoffaufnahme der Organismen schneller

ist als die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffs in der Wassersäule, entsteht direkt über dem Organismus eine sauerstoffärmere Grenzschicht. Ein höherer Sauerstoffsättigungswert entsteht, wenn die Sauerstoff-Abgabegeschwindigkeit der Primärproduzenten schneller ist als die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffs in der Wassersäule. Diese Situationen werden infolge der Aussperrung der Strömung aus den Messkammern zwischen den Messzyklen über eine Dauer von 34 Minuten (Tabelle 1) gefördert. Eine Strömung würde die Grenzschicht klein halten und somit kürzere Diffusionswege generieren und schnellere Diffusionsgeschwindigkeiten zulassen. Aktive Filtrierer, die ihre eigene Wasserströmung generieren, wie *Urticina* sp oder *Balanus balanus* sind von dieser Betrachtung ausgeschlossen.

Eine Stressreaktion der Organismen und die damit veränderte Sauerstoffproduktion und Respiration aufgrund veränderter Lichtbedingungen (Veränderung der Tiefe von 20 m auf 10 m) ist theoretisch denkbar. Die Krustenrotlage *Clathromorphum compactum*, sowie die benthischen Diatomeen und die Braunalge *Desmarestia aculeata* kommen in beiden Tiefen vor und zeigen somit ein Anpassungspotential für beide Lichtverhältnisse. Für *Clathromorphum compactum* ist ein Abundanzmaximum für 6 – 9 m beschrieben (Adey 1965). Ob dies optimalen Lichtverhältnissen oder Konkurrenz geschuldet ist, wurde nicht untersucht. Nahe Verwandte zeigen allerdings eine Schwachlichtadaptation (Burdett et al. 2012). Eine auf die Sauerstoffproduktion und Respiration einflussnehmende Stressreaktion der benthischen Diatomeen ist aufgrund deren schnellen Anpassungspotentials an unterschiedliche Lichtverhältnisse auszuschließen (Schlie et al. 2011; Karsten et al. 2012). Eine lichtgebundene Stressreaktion und eine damit verbundene veränderte Respiration sind bei Bryozoen, bei *Tonicella* sp. und *Spirorbis* sp. bisher nicht bekannt.

In der Beschreibung der Zusammensetzung der Hartsubstratbewuchsplatten wurden ausschließlich die Organismen der Ober- und Unterseite erfasst. Der Rand wurde nicht in die Betrachtung einbezogen. Der Grund dafür war die nicht umzusetzende Dokumentation des Randes. Die Fläche des Randes beträgt 9,2 % der Bewuchsfläche einer Hartsubstratbewuchsplatte. Eine grundlegende Veränderung in den Bedeckungsraden einzelner Taxa ist somit nicht zu erwarten. Die Volumenverdrängung aufgrund der Organismen auf den Hartsubstratbewuchsplatten wurde nicht ermittelt. Somit wurde das, für die Berechnung der Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration verwendete, Wasservolumen in den Messkammern überschätzt. Dies führt zu einer Überschätzung der ermittelten Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration. Eine theoretische

Wasserverdrängung aufgrund der Organismen auf den Hartsubstratbewuchsplatten von 0,5 l führt zu einer Verringerung der errechneten durchschnittlichen Netto-Sauerstoffproduktion um $0,23 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ und der durchschnittlichen Respiration um $0,21 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$. Diese Veränderungen liegen innerhalb der Standardabweichung. Zudem ist die Wasserverdrängung von 0,5 l durch die Organismen auf den Hartsubstratbewuchsplatten als hoch einzuschätzen. Die realistische Wasserverdrängung der Organismenassoziationen wird geringer ausfallen. Eine signifikante Veränderung der ermittelten Sauerstoffproduktion und Respiration aufgrund der Volumenverdrängung der Organismen ist somit nicht zu erwarten.

Zudem schloss der Versuchsaufbau die normalerweise vorherrschenden Strömungen (gezeitengetrieben, windgetrieben) aus. Eine hundertprozentige Übertragbarkeit auf *in-situ* Bedingungen ist somit nicht gegeben. Eine direkte Auswirkung der Strömung auf die Sauerstoffproduktion oder Respiration der beschriebenen Organismen ist nicht bekannt. Eine indirekt über die verminderte Versorgung mit Nährstoffen ist indes denkbar. Bei Bryozoen führt beispielsweise eine erhöhte Strömungsgeschwindigkeit zunächst zu einem besseren Transport von Nahrungspartikeln zu den Zoiden der Bryozoen und zu einer erhöhten Ingestionsrate (Best und Thorpe 1983). Zu hohe Strömungsgeschwindigkeiten führen zu geringeren Wachstumsraten. Eine Wachstums-Respirations-Abhängigkeit vorausgesetzt, kann die Strömung indirekt über den Nachschub an Nahrung Einfluss auf die Respiration von Bryozoen haben. Die Respiration der Bryozoen könnte aus diesem Grund während des Versuchs geringer gewesen sein. Balaniden zeigen ein strömungsabhängiges Verhaltensmuster in ihrer Fangstrategie (Wechsel vom aktivem zu passivem filtrieren bei höherer Strömung, Riisgård und Larsen 2010). Da deren Bedeckungsgrad und Abundanz sehr gering ausfällt, ist keine Auswirkung auf die ermittelten Sauerstoffproduktions- und Respirationswerte zu erwarten.

Die Auswertung der Bestrahlungsstärke der photosynthetisch aktiven Strahlung (Abb. 11) umfasst, neben dem Bereich der photosynthetisch aktiven Strahlung (370 nm – 695 nm), die Strahlung in den Bereichen von 200 nm bis 300 nm und 2800 nm bis 3600 nm. Diese Bereiche sind für die Energiegewinnung der Primärproduzenten zur Kohlenstofffixierung nicht relevant (Falkowski und Raven 2007). Die Aussage der guten Korrelation zwischen dem Verlauf der Bestrahlungsstärke der photosynthetisch aktiven Strahlung und dem Verlauf der O_2 -Konzentration, als Basis der Ermittlung von Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration, erfährt somit keine Abschwächung.

In dieser Arbeit wurden 13 Taxa auf den Hartsubstratbewuchsplatten gefunden. Diese Anzahl ist mit der von (Schwalfenberg 2012) auf natürlichem Hartsubstrat vergleichbar. Im Vergleich zu anderen Untersuchungen (Jørgensen und Gulliksen 2001; Sahade et al. 2004; Beuchel und Gulliksen 2008) fällt die Anzahl der gefundenen Taxa jedoch geringer aus. Die dominierenden Taxa des Hartsubstrats, wie Krustenrotalgen, Bryozoa und Balaniden (Jørgensen und Gulliksen 2001; Sahade et al. 2004; Beuchel und Gulliksen 2008), sind in dieser Untersuchung indes ebenfalls dominant. Der Anteil und die Bedeutung der benthischen Diatomeen wurde aus den Betrachtungen von Jørgensen und Gulliksen (2001), Sahade et al. (2004) und Beuchel und Gulliksen (2008) ausgeschlossen und finden in dieser Arbeit erstmals Beachtung.

Die Auswertung mittels Fotoanalyse ist etabliert (Foster et al. 1991; Jørgensen und Gulliksen 2001; Sahade et al. 2004; Teixidó et al. 2002; Beuchel und Gulliksen 2008). Oftmals werden mit dieser Methode weniger Taxa erfasst (Jørgensen und Gulliksen 2001; Sahade et al. 2004), da beispielsweise sehr fein-strukturierte Organismen wie Hydrozoa visuell nicht oder schlechter erfasst werden. Drei-dimensional strukturierte Organismen, wie Bryozoen und Makrolagen, verdecken zudem andere Organismen. Der beim Fotografieren benutzte Blitz produziert Schatten. Dieser Schatten können ebenfalls einzelne Organismen verdecken. Dennoch eignet sich die Fotoanalyse speziell für die Ermittlung des Bedeckungsgrades sehr gut, da die untersuchte Fläche direkt und in ihrer Gesamtheit betrachtet werden kann.

Die Identifizierung der Taxa auf den Hartsubstratbewuchsplatten erfolgte visuell mittels Fotografien. Diese nicht-invasive Methodik wurde genutzt, weil die Hartsubstratbewuchsplatten für weitere Sukzessions-Untersuchungen benötigt werden. Größere und auffällig gefärbte Organismen, wie *Clathromorphum compactum* und *Balanus balanus* konnten mit Hilfe von Vergleichsfotos und Vergleichsliteratur (Prestrud et al. 2004; Schmiing 2005; Beuchel und Gulliksen 2008; Schwalfenberg 2012) gut identifiziert werden. Die Identifizierung von kleinen und fragilen Organismen, wie *Spirorbis* sp., erfolgte bis auf Gattungsebene. Noch kleiner Organismen, wie benthische Diatomeen, konnten nicht identifiziert werden.

Die Identifizierung der Organismen zur Ermittlung des Bedeckungsgrades und der Abundanz erfolgte ebenfalls visuell über Fotografien. Der Identifizierungserfolg ist abhängig von der Schärfe und der Auflösung der einzelnen Fotografien. Diese variiert aufgrund verschiedener Einflüsse. Strömung, Wellenbewegung und Partikel in der Wassersäule erschweren die Fokussierung auf die richtige visuelle Ebene während des Fotografierens unter

Wasser. Die Erfahrung des Tauchers im Umgang mit diesen Faktoren hat zusätzlichen Einfluss. Zudem haben die Fotografien der Rückseiten der Hartsubstratbewuchsplatten eine geringere Auflösung als die Vorderseitenfotos. Weitere Gründe für die nicht eindeutige Identifizierung waren Überdeckung infolge strukturausbildender Organismen und Schatten anderer Organismen.

Alle Organismen, die nicht eindeutig identifiziert werden konnten, wurden dennoch markiert und sind in Tabelle 2 und Tabelle 3 in der Zeile „nicht identifizierbarer Fläche“ zusammengefasst. Diese Erfassung ist wichtig, weil die „nicht identifizierbaren Flächen“ besiedelt wurden und somit nicht zu den unbesiedelten Flächen gehören. Beispielsweise ist die Rückseite der Hartsubstratbewuchsplatte E (Abb. 9 e 2) mit sehr vielen Bryozoen besiedelt. Aufgrund von Unschärfe und der geringen Auflösung der Rückseiten (siehe vorheriger Absatz) konnte keine Kolonie einer Gattung zugeordnet werden und wurde als „nicht identifizierbarer Bereich“ gekennzeichnet. Dies macht knapp 50 % der Rückseitenbedeckung und 30 % der Gesamtbedeckung aus. Je höher demnach der Anteil der „nicht identifizierbaren Fläche“ ist, desto schlechter erfolgt die Identifizierung der Organismen auf einer Hartsubstratbewuchsplatte. Der Anteil der „nicht identifizierbaren Fläche“ am Bedeckungsgrad der einzelnen Hartsubstratbewuchsplatten kann somit als Qualitätsindiz der Fotografien und damit des Identifizierungserfolgs genutzt werden. Mit einem Anteil von < 10 % der „nicht identifizierbaren Fläche“ ist die Qualität der Identifizierung für die Hartsubstratbewuchsplatten A, B, C, D, G, H, I und K als gut einzuschätzen.

Der Bedeckungsgrad und die Abundanz großer und auffällig gefärbter Organismen wie *Tonicella* sp., *Clathromorphum compactum*, sowie einzeln stehender Bryozoa konnten gut ermittelt werden. Die Ermittlung des Bedeckungsgrads und der Abundanz kleinerer Organismen, wie *Spirorbis* sp., war bei entsprechender Auflösung und Schärfe der Fotografien, ebenfalls erfolgreich. Dennoch sind der Bedeckungsgrad und die Abundanz von *Spirorbis* sp. als unterschätzt anzunehmen. Die Auflösung und die Schärfe waren nicht konstant gut und somit war die eindeutige Erkennung nicht immer gewährleistet. Der Bedeckungsgrad benthischer Diatomeen konnte ebenfalls gut ermittelt werden. Aufgrund der sehr feinen und zum Teil durchsichtigen Strukturen erfolgte die Ermittlung des Bedeckungsgrads und der Abundanz von *Obelia* sp. unvollständig. Mündliche Berichte der Taucher lassen einen wesentlich höheren Bedeckungsgrad und eine wesentlich höhere Abundanz, als die in dieser Arbeit ermittelten, vermuten.

4.1.2 Versuchsdesign

Hauptgrund für die geringe Anzahl an *in-situ* Produktions- und Respiationsuntersuchungen von Hartsubstratgemeinschaften dürfte die schwierige technische Umsetzung einer *in-situ* Untersuchung sein. Bei Untersuchungen von Weichsubstrat werden oftmals benthischen Messkammern eingesetzt (Migné et al. 2005; Yarbro und Carlson, Paul R. Jr. 2008; Vittor et al. 2012). Die Messkammern werden in das Sediment getrieben und somit ihre Dichtigkeit gewährleistet. Die Gewährleistung der Dichtigkeit beim Einsatz einer benthischen Messkammer auf Hartsubstrat, die auf einen unebenen und festen Untergrund aufgesetzt werden muss, ist unter Wasser nicht trivial (Smith et al. 1972; Welch et al. 1997). Eine Untersuchung mittels Eddy-Korrelation (Berg et al. 2003; Berg et al. 2007; Glud et al. 2010), die ohne benthische Messkammer auskommt, bietet dagegen den Vorteil einer nicht invasiven Untersuchung mit großem Einzugsgebiet (Berg et al. 2007). Jedoch ist der Ursprung der Sauerstoffproduktion oder Respiration nicht eindeutig. Dies ist der Nachteil der *in-situ* Untersuchung mittels Eddy-Korrelation. Der Versuchsansatz mit einem artifiziellen Untergrund der von den jeweiligen standorttypischen Organismen besiedelt wird und dann in Messkammern überführt wird, vereint beide Ansätze hinsichtlich dieser beiden Aspekte. In der vorliegenden Arbeit konnte somit die Messung der Produktion und Respiration der Hartsubstratgemeinschaft über einen längeren Zeitraum und bei gleichzeitiger Dichtigkeit der Messkammer gewährleistet werden. Zudem kann die Produktion und Respiration einer spezifischen Organismenassoziation zugeordnet werden.

Die sehr geringen Standardabweichungen je Messzyklus bei allen Platten und die damit verbundene Konstanz der O₂-Konzentration im Inkubationswasser beweisen die Dichtigkeit der Messkammern über die gesamte Versuchsdauer. Leckagen würden eine Annäherung der O₂-Konzentration im Inkubationswasser an die O₂-Konzentration des Umgebungswassers bewirken und größere Standardabweichungen zur Folge haben. Dies ist jedoch nicht der Fall (Beispiel in Abb. 7, Vergleich des blauen und des dunkelgrünen Abschnittes).

Im Zusammenhang mit dem Versuchsdesign sind das Material und die weiße Farbe der Hartsubstratbewuchsplatten und dessen eventueller Einfluss auf die Besiedlung zu diskutieren. Eine veränderte Artzusammensetzung auf den Hartsubstratbewuchsplatten im Vergleich zur natürlichen Artzusammensetzung würde die Übertragbarkeit der ermittelten Sauerstoffproduktion und Respiration auf die natürliche Hartsubstratgemeinschaft beeinträchtigen. Die Hartsubstratbewuchsplatten aus PE 500® haben hinsichtlich der

Oberflächenladung eine neutrale Oberfläche. Somit wird eine selektive Ansiedlung oder Abstoßung aufgrund einer Oberflächenladung verhindert (Dexter und Lucas 1985; Rodríguez et al. 1993). Ob das natürliche Untergrundmaterial der Hartsubstratgemeinschaft ebenfalls neutral ist, ist bisher nicht untersucht. Des Weiteren sind die in dieser Untersuchung verwendeten Hartsubstratbewuchsplatten ursprünglich für Sukzessionsuntersuchungen im Kongsfjorden installiert worden. Für diese Untersuchung war die Gewährleistung der Vergleichbarkeit zu anderen Sukzessionsuntersuchungen (Pacheco et al. 2011; Pacheco et al. 2010) ein weiterer Grund für die Wahl von PE 500[®]. Aufgrund der Vergleichbarkeit zwischen der Organismenzusammensetzung des natürlichen Hartsubstrats mit der Zusammensetzung der Organismenassoziation der Hartsubstratbewuchsplatten (Kapitel 4.1.1) scheint somit weder Phototaxis (Crisp und Ritz 1973; Jackson 1986; Mundy und Babcock 1998; Greer und Amsler 2004; Rius et al. 2010; McHenry und Strother 2003), noch die Mineralogie (Welch et al. 1997) die Besiedlung der weißen und artifiziellen Hartsubstratbewuchsplatten und damit die Ergebnisse der Sauerstoffproduktion und Respiration zu beeinflussen.

Die Wasserprobenentnahme beruht auf dem Prinzip der Verdrängung. Während des Einpumpens wird das Inkubationswasser in der Messkammer mit Umgebungswasser vermischt und damit kontaminiert. Eine Kontamination des Probenwassers, welches in den Siegelrandbeutel gepumpt wurde, kann aufgrund von Laborversuchen für diese *in-situ* Versuche ausgeschlossen werden. In den Laborversuchen vermischte sich eingepumptes gefärbtes Wasser sehr langsam mit dem Inkubationswasser. Das Probenwasser blieb ohne Kontamination. Die Ursache für die geringe Vermischung ist die Hartsubstratbewuchsplatte in der Messkammer. Das Umgebungswasser wird von unten in die Messkammer gepumpt. Dort befindet sich die Hartsubstratbewuchsplatte und wirkt als Strömungsbarriere. Zudem bremst die Hartsubstratbewuchsplatte die Geschwindigkeit des eingepumpten Wassers stark ab. Eine schnelle und sofortige Vermischung des Umgebungswassers mit dem gesamten Inkubationswasser in der Messkammer wird verhindert und das Inkubationswasser oberhalb der Hartsubstratbewuchsplatte bleibt kontaminationsfrei (Abb. 12).

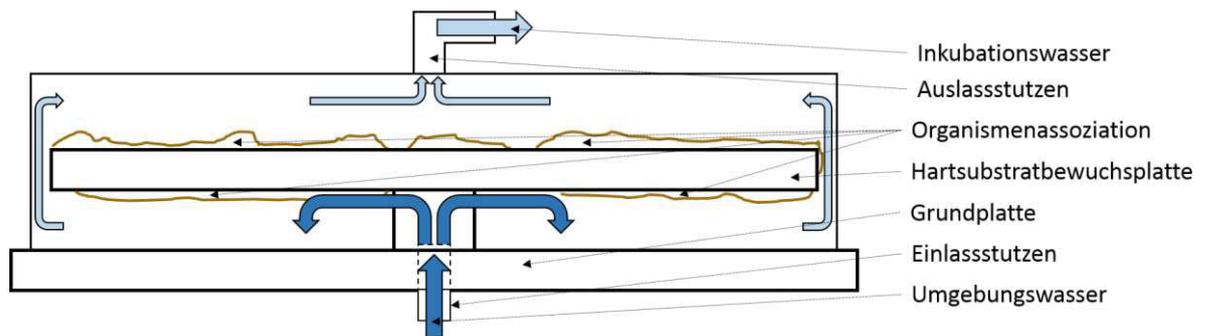


Abbildung 12: Verlauf der Wasserströmung in der Messkammer während der Wasserprobenentnahme

Diese Probenentnahmetechnik wirkt sich zudem auf den Messkammerinnendruck aus. Das Einpumpen des Umgebungswassers führt zur Erhöhung des Messkammerinnendruckes und so zu einem Druckgleichgewicht zwischen Umgebung und Messkammerinnenraum. Dieses Druckgleichgewicht drückt das Inkubationswasser in den Probenentnahmebeutel. Der Druck wirkt jedoch auf alle Messkammerinnenflächen im gleichen Maße. Der kleine Durchmesser des Auslassstutzens führte zu einem langsamen Druckausgleich über den Auslassstutzen. Um ein Anheben der Deckel zu vermeiden, musste deshalb das Einpumpen des Umgebungswassers langsam erfolgen. Dagegen ist während der Pumpstätigkeit der CTD-Sondenpumpe das Verhältnis zwischen eingepumptem Volumen identisch zum herausgesaugten (= kein Druckunterschied). Ein Anheben der Deckel, aufgrund dieser Pumpstätigkeit, wurde im Verlauf des Versuchs zudem nicht beobachtet und ist somit auszuschließen.

4.2 Produktion und Respiration

4.2.1 Vergleich mit anderen arktischen Habitaten

Die ermittelten Werte zur Netto-Sauerstoffproduktion sind anscheinend erstmals für eine arktische Hartsubstratgemeinschaften erhoben wurden und betragen minimal $4,6 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$. Für Weichsubstratgemeinschaften im Kongsfjorden beträgt die Netto-Sauerstoffproduktion $6 - 40 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ (Wölfel et al. 2010) und übersteigt die der Hartsubstratgemeinschaft (Tabelle 5) maximal um das 9-fache. Die maximale Brutto-Sauerstoffproduktion der Weichsubstratgemeinschaft von $62 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ (Wölfel et al. 2010) übersteigt die maximale Brutto-Sauerstoffproduktion der Hartsubstratgemeinschaft von $20,7 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ um das 3-fache. Die durchschnittliche Respiration von $8,22 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ stimmt mit der von Welch et al. (1997) ermittelten von $8,5 \text{ mg O}_2 \text{ m}^{-2}\text{h}^{-1}$ für eine arktische Hartsubstratgemeinschaft bei Resolute (Kanada) in 14 - 16 m Tiefe sehr gut

überein. Es fehlt jedoch bei Welch et al. (1997) eine Beschreibung der dortigen Hartsubstratgemeinschaft für einen detaillierteren Vergleich. Die Respiration der Weichsubstratgemeinschaft des Kongsfjorden beträgt maximal das 6-fache, kann jedoch ebenso geringer als die Respiration der Hartsubstratgemeinschaft ausfallen (Wölfel et al. 2010). Für subarktische Hartsubstratgemeinschaften (Godthaabsfjord, Grönland, 17,8 m Tiefe) ist die Respiration doppelt so hoch (Glud et al. 2010).

4.2.2 Haupteinflussfaktor von Produktion und Respiration: Bewuchsfläche versus dominante Primärproduzenten

Der Haupteinflussfaktor auf die Sauerstoffproduktion und die Respiration der Organismenassoziationen scheint die mit Primärproduzenten besiedelte Fläche zu sein. Die Hartsubstratbewuchsplatte A ist zu 45 % mit *Clathromorphum compactum* und zu 20 % mit benthischen Diatomeen bedeckt. Die Hartsubstratbewuchsplatte B ist zu 22 % mit *Clathromorphum compactum* und zu 43 % mit benthischen Diatomeen bedeckt. Die Zusammensetzungen sind, bezogen auf die dominierenden Taxa, genau entgegengesetzt. Die Sauerstoffproduktion und Respiration der Organismenassoziationen der Hartsubstratbewuchsplatten A und B weichen lediglich gering voneinander ab. Die Krustenrotalge *Clathromorphum compactum* und die benthischen Diatomeen scheinen somit eine identische Netto-Sauerstoffproduktion und Respiration zu besitzen. Die Zusammensetzung der Organismenassoziationen hat bei diesem Vergleich keinen Einfluss auf die Sauerstoffproduktion und Respiration. Der Zuwachs des Bedeckungsgrades der benthischen Diatomeen von 20 % (Hartsubstratbewuchsplatten A) auf 29 % (Hartsubstratbewuchsplatten D) führt, bei identischem Bedeckungsgrad von *Clathromorphum compactum*, zu einer deutlichen Steigerung der Sauerstoffproduktion und Respiration. Beispielsweise steigt die Brutto-Sauerstoffproduktion von 9,72 mg O₂ m⁻²h⁻¹ auf 18,29 mg O₂ m⁻²h⁻¹. Ein ähnlicher Anstieg zeigt sich beim Vergleich der Hartsubstratbewuchsplatten A und E. Entscheidend für die Höhe der Sauerstoffproduktion und Respiration ist damit die besiedelte Fläche der Primärproduzenten, jedoch nicht der Anteil des jeweiligen Taxons an der Besiedlungsfläche.

Der direkte Einfluss der Sekundärproduzenten auf die Sauerstoffproduktion und Respiration scheint, aufgrund ihrer geringen Anteile am Bedeckungsgrad, gering zu sein. Dennoch zeigt sich bei der Anwesenheit von Bryozoen eine Erhöhung der Sauerstoffproduktion und Respiration (Vergleich der Hartsubstratbewuchsplatten A, B mit

den Hartsubstratbewuchsplatten C, D, E). Der Grund ist die oftmalige Assoziation der Bryozoen mit benthischen Diatomeen (Scholz und Krumbein 1996; Wuchter et al. 2003; Gerdes et al. 2005). Bryozoen stellen somit zusätzliche Besiedlungsfläche zur Verfügung und steigern somit indirekt die Sauerstoffproduktion und Respiration der Hartsubstratgemeinschaft. Zudem unterstützt diese Beobachtung die These aus dem vorherigen Absatz, dass der Anteil der besiedelten Fläche an der Gesamtfläche der Haupteinflussfaktor auf die Sauerstoffproduktion und Respiration ist.

4.2.3 Charakterisierung der Hartsubstratgemeinschaft

Ökosysteme werden anhand des Verhältnisses von Brutto-Primärproduktion (BPP, entspricht aufgenommenem Kohlenstoff) zu Respiration der gesamten Ökosystemgemeinschaft (R, entspricht abgegebenem Kohlenstoff) charakterisieren. Dabei wird von einem geschlossenen Ökosystem mit Primärproduzenten als einziger Kohlenstoffquelle ausgegangen. Ein Verhältnis von > 1 steht für ein autotrophes Ökosystem, welches sich allein über die Primärproduktion mit Kohlenstoff versorgen kann. Ein Verhältnis von < 1 steht für ein heterotrophes Ökosystem. Zudem gibt der BPP/R-Wert die Intensität der Produktion wieder und erlaubt Vergleiche mit anderen Ökosystemen.

Die ermittelte Netto-Sauerstoffproduktion für heranwachsende Hartsubstratgemeinschaften im Kongsfjorden ist ausschließlich auf die Aktivität der Primärproduzenten zurückzuführen. Somit entspricht die Netto-Sauerstoffproduktion der Nettoproduktion. Die Respirationen dieser Arbeit beinhalten alle Organismen des Hartsubstrats. Somit entsprechen die Respirationen dieser Arbeit der Gesamtrespiration. Die Brutto-Primärproduktion ist die Summe der Nettoproduktion der Primärproduzenten und der Gesamtrespiration. Somit entspricht die Brutto-Sauerstoffproduktion der Brutto-Primärproduktion. Für die Umwandlung der auf Sauerstoff bezogenen Produktions- und Respirationen in auf Kohlenstoff bezogene, wird der photosynthetische Quotient genutzt. Dieser umfasst für Weichsubstratgemeinschaften Werte von 0,9 bis 1,3 (Hargrave et al. 1983; Cahoon et al. 1990; Glud et al. 2002; Longphuir et al. 2007). Photosynthetische Quotienten für Hartsubstratgemeinschaften sind derzeit nicht publiziert. Aus diesem Grund wurde in dieser Untersuchung der photosynthetische Quotient von eins ($PQ = 1$) gewählt. Der beruht auf der Annahme des Gleichgewichts zwischen der Anzahl der aufgenommenen Kohlenstoffatome und der Anzahl der freigesetzten Sauerstoffmoleküle in der allgemeinen Photosynthesegleichung (Falkowski und Raven 2007). Dementsprechend

beträgt die durchschnittliche Brutto-Primärproduktion $11,45 \pm 2,96 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ($n = 5$) und die durchschnittliche Netto-Primärproduktion beträgt $5,61 \pm 1,57 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ($n = 5$). Die durchschnittliche Respiration beträgt $6,16 \pm 1,85 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ($n = 10$).

Daraus ergibt sich ein BPP/R-Verhältnis von 1,88. Die heranwachsende, arktische Hartsubstratgemeinschaft ist damit für Ende August als autotroph zu charakterisieren und eine Kohlenstoffsenke. Die Produktivität der Weichsubstratgemeinschaft des Kongsfjorden liegt bei 1,55 (maximale Brutto-Primärproduktion und Respiration aus Wölfel et al. 2010). Die Intensität der Produktivität der Hartsubstratgemeinschaft ist somit höher als die der Weichsubstratgemeinschaft und mit der von subtropischen Flussläufen vergleichbar (Forbes et al. 2012).

Diese Betrachtung setzt, neben der Geschlossenheit des Ökosystems, eine Balance der Netto-Primärproduktion am Tag (Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang) und der Respiration in der Nacht (Sonnenuntergang bis Sonnenaufgang) voraus. Diese Balance ist zum Zeitpunkt des Versuches annähernd gegeben. Bei der Projektion der ermittelten Netto-Primärproduktion am Tag und der Respiration in der Nacht auf die Tages- und Nachtlängen des Jahres 2012 zeigt sich jedoch die zeitliche Begrenzung der autotrophen Charakterisierung (Abb. 13).

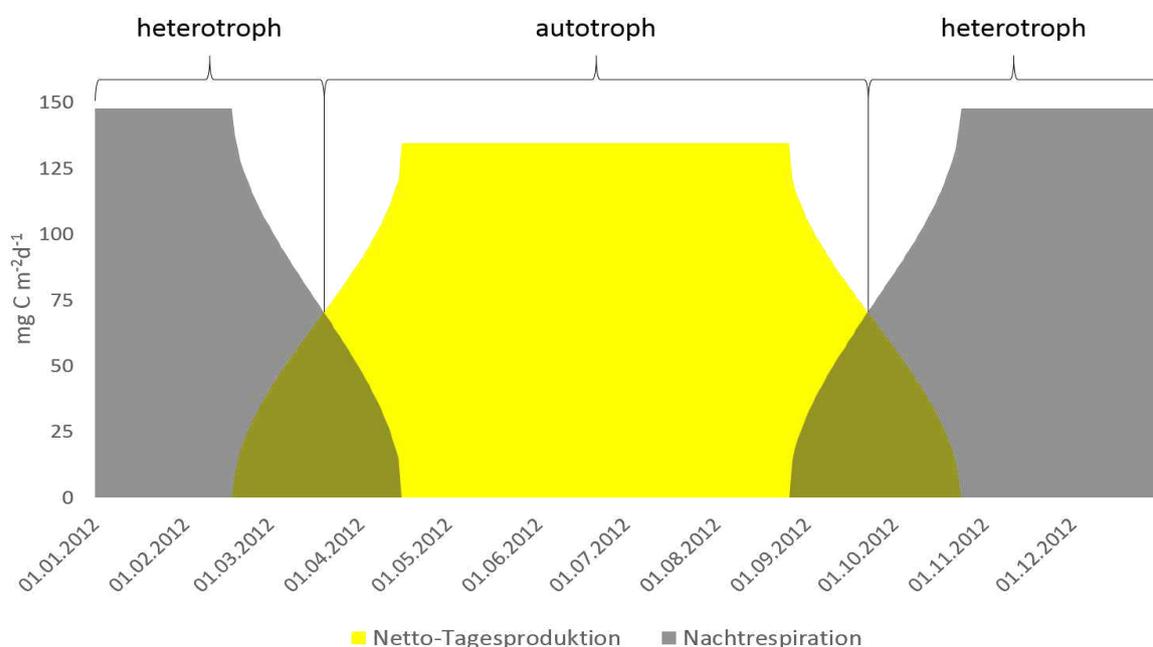


Abbildung 13: Netto-Tagesproduktion und Nachtrespiration innerhalb des Jahres 2012. Die Netto-Tagesproduktion bezieht sich auf die zwischen Sonnenaufgang und Sonnenuntergang netto fixierte Kohlenstoffmasse pro Quadratmeter. Die Nachtrespiration bezieht sich auf die zwischen Sonnenuntergang und Sonnenaufgange respirierte Kohlenstoffmasse pro Quadratmeter. Die Daten zum Sonnenaufgang und Sonnenuntergang in Ny-Ålesund wurden durch die Internetseite <http://galupki.de/kalender/sunmoon.php> (Stand 31.10.2013) zur Verfügung gestellt.

Innerhalb des Jahres 2012 wechselt die Charakterisierung der heranwachsenden Hartsubstratgemeinschaft hinsichtlich ihrer Kohlenstoffbilanz von heterotroph zu autotroph und zurück zu heterotroph. Der Übergang von heterotropher zu autotropher Charakterisierung erfolgte vom 19.03.2012 auf den 20.03.2012. Der Übergang von autotropher zu heterotropher Charakterisierung erfolgte vom 21.09.2012 auf den 22.9.2012. Die Dauer der heterotrophen Charakterisierung beträgt somit 172 Tage und die Dauer der autotrophen Charakterisierung 185 Tage. Dies suggeriert eine autotrophe Charakterisierung der Hartsubstratgemeinschaft über das Jahr 2012. Bei der Betrachtung der Masse des jährlichen in der Nacht respirierten und während des Tages netto fixierten Kohlenstoffs pro Quadratmeter verändert sich diese Charakterisierung. Mit 25,9 g C während der Nachtrespiration (Summe der Nachtrespirationen, Abb. 13) und 25,6 g C während der Netto-Tagesproduktionen (Summe der Netto-Tagesproduktionen, Abb. 13) ist die Hartsubstratgemeinschaft, hinsichtlich des Kohlenstoffbedarfs und auf das Jahr 2012 bezogen, ein ausgeglichenes Habitat.

4.2.4 Kohlenstoffkonsumption filtrierender Organismen des Hartsubstrats

Viele heterotrophe Organismen des arktischen Hartsubstrats ernähren sich filtrierend (Jørgensen und Gulliksen 2001; Sahade et al. 2004; Prestrud et al. 2004; Beuchel und Gulliksen 2008) und damit von Partikeln und Organismen aus dem Pelagial. Die Kohlenstoffkonsumption der Hartsubstratgemeinschaft aus dem Pelagial von $2,27 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$ ist indes mehr als doppelt so hoch, wie die Netto-Primärproduktion des Pelagials (Tabelle 5, Netto-Sauerstoffproduktion des Blindwertes entspricht einer Netto-Produktion von $0,9 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$). Die Quelle des Kohlenstoffs für filtrierende Organismen des Hartsubstrats in Form von Chlorophyll *a* können damit nicht ausschließlich pelagische Primärproduzenten sein. Es muss demnach weitere Kohlenstoffquellen geben.

Diese sind beispielsweise resuspendierte Mikro-Primärproduzenten aus Hart- und Weichsubstrathabitaten, beispielsweise benthische Diatomeen (Wölfel et al. 2010, diese Arbeit). Des Weiteren konsumieren Filtrierer nicht ausschließlich Chlorophyll enthaltende Organismen und Partikel sondern Partikel aller Art, die ebenfalls als Kohlenstoffquelle genutzt werden können. Diese Partikel gelangen infolge von Resuspension aus dem Hart- und Weichsubstrathabitat in das Pelagial oder über Flussabläufe und Gletscherschmelzen (Svendsen et al. 2002).

Die heranwachsende, arktische Hartsubstratgemeinschaft ist rechnerisch nicht auf eine externe Kohlenstoffquelle angewiesen (siehe Kapitel 4.2.3). Die reale Kohlenstoff-Versorgung der filtrierenden Organismen des Hartsubstrats, die ein großen Anteil an der gesamten Hartsubstratgemeinschaft haben (Jørgensen und Gulliksen 2001; Sahade et al. 2004; Prestrud et al. 2004; Beuchel und Gulliksen 2008), erfolgt dennoch über ein komplexes Netz aus dem gesamten Ökosystem Kongsfjorden. Die genauen Abhängigkeiten sind bisher jedoch nicht untersucht.

4.2.5 Messungen im Küstenbereich *versus* globale Modellierung

Die Hartsubstratgemeinschaft (Ende August 2013) und die Weichsubstratgemeinschaft (August 2007) des Kongsfjorden weist im August hinsichtlich ihrer Kohlenstoffbilanz eine autotrophe Charakterisierung auf (Vergleich diese Untersuchung und Wölfel et al. 2010). Der Netto-Kohlenstofffixierung für die Hartsubstratgemeinschaft beträgt $5,6 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$ und für das Weichsubstrat maximal $6 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$ (Überschlagswert, berechnet aus maximaler Brutto-Primärproduktion und maximaler Respiration aus Wölfel et al. 2010). Zusätzlich erfolgt eine Kohlenstofffixierung in den Makroalgenfelder des Kongsfjorden, deren Existenz mehrfach nachgewiesen ist (Lippert et al. 2001; Wölfel et al. 2010). Die Netto-Kohlenstofffixierung vergleichbarer Makroalgengemeinschaften fällt mit $1,1 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$ (Dunton 1984) jedoch geringer aus, als die der Hart- und Weichsubstratgemeinschaften. Die globale Modellierungen des Kohlenstoffflusses zeigt ebenfalls einen Kohlenstoffeintrag für die Arktis (Gloor et al. 2003, Takahashi et al. 2009). Der Kohlenstofffixierung für August im Jahr 2000 beträgt modelliert $3 \text{ g C m}^{-2} \text{ Monat}^{-1}$ (Takahashi et al. 2009) Abb. 15 B) und entspricht $4,1 \text{ mg C m}^{-2}\text{h}^{-1}$. Demnach gibt es zwischen räumlich begrenzten Messungen und globaler Modellierung für den Küstenbereich von Spitzbergen Abweichungen von bis zu 33 %.

Modellierungen beziehen sich auf den Kohlenstofffluss zwischen Atmosphäre und der thermoklinen Durchmischungsschicht der Ozeane und damit auf das Pelagial (Sarmiento et al. 2000, Gloor et al. 2003). In der Untersuchung von Takahashi et al. (2009) wurden CO_2 -Daten aus dem Küstenbereich (bis 200 km vom Festland) ausgeschlossen um ausschließlich das ozeanisch Pelagial zu betrachten. Dies erklärt die unzureichende Übereinstimmung von Messungen im Küstenbereich des Kongsfjorden mit den Werten globaler Modelle.

Dementsprechend können modellierte Betrachtungen des Kohlenstoffflusses ausschließlich für die Betrachtung von Produktion und Respiration der ozeanischen Bereiche der Meere

herangezogen werden. Für die neritischen Bereiche sollte auf lokal ermittelte Produktions- und Respirationswerte zurückgegriffen werden.

4.3 Fazit

4.3.1 Technische Optimierung

Der für diese Untersuchung beschriebene Versuchsaufbau ist sehr komplex. Mit steigender Komplexität erhöht sich die Fehleranfälligkeit des Versuchsequipments (Bitter 1986). Der ständig wechselnde Status von Ventilen, CTD-Sonden-Sensoren und CTD-Sondenpumpe sind mögliche Fehler- und Ausfallquellen. Aufgrund der engen Kopplung der Einzelteile und deren Abhängigkeit zueinander kann der Ausfall einer Komponente schnell den Ausfall des gesamten Versuchsaufbaues nach sich ziehen. Mögliche Verbesserungen wären beispielsweise der Wegfall der Tygon-Schläuche und der CTD-Sonde und die Messung der Parameter mit Hilfe von Sensoren direkt in jeder Messkammer. Bei der Messung der Parameter in jeder Messkammer würden zudem im Falle eines Defektes einzig die Daten für eine Messkammer entfallen. Außerdem würde die Datenaufzeichnung für jede Messkammer kontinuierlich erfolgen. Idealerweise sollten, neben O₂-Sensoren, CO₂-Sensoren eingesetzt werden. Somit ließe sich erstmals der photosynthetische Quotient für eine arktische Hartsubstratgemeinschaft bestimmen. Der Einbau eines Rührwerkes würde eine ausreichende Durchmischung des Inkubationswassers gewährleisten. Zudem ließe sich mit dem veränderten Versuchsaufbau die Vermischung von Inkubations- und Umgebungswasser durch das Tygon-Schlauchsystem vermeiden. Der Einsatz eines PAR-Sensors (PAR = photosynthetically active radiation) zur Detektion der Unterwasser-Lichtbedingungen am Versuchsstandort wäre essentiell. Dadurch könnte die Produktion mit der, durch die photosynthetisch aktiven Strahlung bereitgestellten Energie, differenzierter untersucht werden.

Die beschriebene Wasserprobenentnahme kann über den Einsatz von Spritzen ebenfalls verbessert werden. Diese würden ein Heraussaugen des Probenwassers und damit eine schnellere Probenentnahme ermöglichen. Eine Kontamination des Probenwassers mit Umgebungswasser und das Anheben der Deckel wären damit ebenfalls ausgeschlossen. Um ein ausreichend großes Probenvolumen zu gewährleisten, sollten große Spritzen für die Probenentnahme genutzt werden. Drei 1000 ml-Spitzen (z.B. von GS Wittich (Artikelnummer 12938) oder Hazat (Artikelnummer 2162-6)) je Messkammer dürften ausreichend

Probenvolumen zur Verfügung stellen, um die Konzentration von Chlorophyll-*a* und unterschiedlicher Nährstoffe zu ermitteln. Zudem produzieren drei Spritzen drei unabhängige Proben die statistisch besser auswertbar sind.

Eine Versuchsdurchführung über einen längeren Zeitraum war aufgrund technischer Limitationen nicht möglich. Die während der Versuchsdauer produzierten Daten ermöglichten keine statistische Auswertung, z.B. zu Fragen nach signifikanten Unterschieden zwischen der Netto-Sauerstoffproduktion, der Respiration und der Brutto-Sauerstoffproduktion der einzelnen Organismenassoziationen. Bei zwei Werten zur Respiration und einem Wert zur Sauerstoffproduktion je Organismenassoziation konnten keine statistisch nutzbaren Mittelwerte gebildet werden. Diese sind jedoch Voraussetzung für den t-Test, der signifikante Unterschiede zwischen Werten nachweisen kann. Dafür müsste die Versuchszeit mindestens 72 Stunden betragen, sodass sich je Organismenassoziation drei Netto-Sauerstoffproduktionswerte und drei Respirationswerte berechnen ließen. Deren Mittelwerte könnten dann statistisch ausgewertet und somit die Sauerstoffproduktion und Respiration differenziert untersucht werden.

4.3.2 Wissenschaftlicher Ausblick

Die Quantifizierung von Produktion und Respiration der Hartsubstratgemeinschaft während der polaren Nacht und des polaren Tages gäbe weiteren Aufschluss über den Kohlenstofffluss im Hartsubstrathabitat des Kongsfjorden. Die Methodik dieser Arbeit lässt sich zudem mit vollständig entwickelten Organismenassoziationen auf den Hartsubstratbewuchsplatten erneut anwenden. Somit könnte die Produktion und Respiration einer heranwachsenden Hartsubstratgemeinschaft mit einer vollständig entwickelten verglichen werden. Dies ließe Rückschlüsse auf den Kohlenstoffbedarf während der Sukzession zu. Die Brutto-Primärproduktion von Pelagial (Piwosz et al. 2009), Weichsubstrat (Wölfel et al. 2010) und Hartsubstrat (diese Arbeit) sind im Kongsfjorden ähnlich dimensioniert. Aufgrund des höheren BPP/R-Verhältnisses kann die Organismengemeinschaft des Hartsubstrats im Küstenbereich den größten Einfluss auf den Kohlenstofffluss im Ökosystem Kongsfjorden haben. Diese These bedarf jedoch weiterer Untersuchungen. Speziell die Verteilung und Dimension von Hart- und Weichsubstratflächen für den gesamten Kongsfjorden ist bisher unzureichend untersucht. Die Quantifizierung der Produktion und Respiration der Makroalgencommunity des Kongsfjorden, die Ermittlung der Abhängigkeit der filtrierenden Hartsubstratorganismen von der Produktion anderer Habitate, sowie der Kohlenstofffluss zwischen den Habitaten

Hartsubstrat, Weichsubstrat und Pelagial zum besseren Verständnis des Gesamtökosystems Kongsfjorden sind ebenfalls lohnenswerte wissenschaftliche Ziele.

4.3.3 Schlussfolgerung

Wenige Untersuchungen setzen sich mit der Thematik der Produktion und Respiration von Hartsubstratgemeinschaften auseinander (Welch und Kalff 1974; Behringer und Butler, 2006). In den meisten dieser Untersuchungen werden einzelne Organismen (Hughes und Huges 1986; Dunton 1990) oder Organismengruppen (George und Warwick 1985; Mitchell et al. 1992; Brey und Gerdes 1998) des Hartsubstrats betrachtet. Bücher, die die aquatische Respiration (Del Giorgio und Le Williams 2005b) oder Hartsubstratgemeinschaften und ihre Ökologie (Wahl 2009) thematisieren, lassen die Themenkombination Produktion/Respiration und Hartsubstrat unbearbeitet. *In-situ* Untersuchungen für das Hartsubstrat wurden bisher ebenfalls selten durchgeführt (Smith, K. L. et al. 1972; Welch et al. 1997; Glud et al. 2010, diese Arbeit). Die anscheinend erstmals *in-situ* erhobene Netto-Produktion und Brutto-Produktion für eine Hartsubstratgemeinschaft und die autotrophe Charakterisierung der Hartsubstratgemeinschaft stellen den wissenschaftlichen Wert dieser Arbeit heraus.

Das Ökosystem des arktischen Kongsfjorden zeigt Potential für artifizielle Maßnahmen zur Reduktion des atmosphärischen Kohlenstoffdioxids (Kapitel 4.2.3). Der Kohlenstofffluss zwischen den einzelnen Habitaten erscheint jedoch komplex (Kapitel 4.2.4) und ist in seiner Gesamtheit bisher nicht erfasst ist. Somit bedarf es zunächst weiterer Untersuchungen, bevor konkrete Maßnahmen zur Reduktion des atmosphärischen Kohlenstoffdioxids ergriffen werden sollten.

Der Großteil der globalen Produktion und Respiration erfolgt im Pelagial der Ozeane (Tardent 1993), weshalb diesem Habitat die größte Bedeutung im globalen biologischen Kohlenstoffkreislauf zukommt. Lediglich 10 % des globalen Meeresbodens ist Hartsubstrat (Bick 1998). Im neritischen Bereich ist dieser Anteil deutlich höher, beispielsweise 16 % in der Ostsee (Bobertz et al. 2005) und bis zu 68 % im inneren Bereich des Kongsfjorden (Wölfel et al. 2010). Damit steigt die Bedeutung des Hartsubstrats für den Kohlenstoffkreislauf im neritischen Bereich der Ozeane. Dennoch scheint die Ermittlung von Produktion und Respiration in diesem Habitat in der ökologischen Meeresforschung stark unterrepräsentiert, insbesondere mit *in-situ* Methoden. Eine Ausweitung der Forschung und technischen Entwicklungen im *in-situ* Bereich ist daher anzustreben, denn ausschließlich *in-situ* erhobene Daten geben die natürlichen und damit realen Prozesse eines Ökosystems wieder.

Literaturverzeichnis

- Abbot, C. G.; Aldrich, L. B. (1916): The Pyranometer: An Instrument for Measuring Sky Radiation. In: *Proc Natl Acad Sci USA* 2 (6), S. 333-335.
- Adey, W. H. (1965): The genus *Clathromorphum* (Corallinaceae) in the Gulf of Maine. In: *Hydrobiologia* 26 (3-4), S. 539-573.
- Agassiz, A. (1888): Three cruises of the United States Coast and Geodetic Survey steamer "Blake", in the Gulf of Mexico, in the Caribbean Sea, and along the Atlantic coast of the United States, from 1877 to 1880. Boston and New York: Houghton, Mifflin and Company (Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, 1).
- Arrhenius, S. (1899): Zur Theorie der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit.
- Azam, F.; Fenchel, T.; Field, J. G.; Gray, J. S.; Meyer-Reil, L. A., Thingstad, F. (1983): The Ecological Role of Water-Column Microbes in the Sea. In: *Mar Ecol Prog Ser* 10, S. 257-263.
- Bathmann, U. (2009): LOHAFEX: Overview about the concept and first results of the Indian-German iron fertilization experiment. , 32nd meeting of the London Convention and the London Protocol. Rome 25 May 2009.
- Behrenfeld, M. J.; Falkowski, P. G. (1997): Photosynthetic rates derived from satellite-based chlorophyll concentration. In: *Limnol. Oceanogr.* 42 (1), S. 1-20.
- Behringer, D. C.; Butler, M. J. IV (2006): Stable isotope analysis of production and trophic relationships in a tropical marine hard-bottom community. In: *Oecologia* 148 (2), S. 334-341.
- Berg, P.; Røy, H.; Janssen, F.; Meyer, V.; Jørgensen, B. B.; Huettel, M.; de Beer, D. (2003): Oxygen uptake by aquatic sediments measured with a novel non-invasive eddy-correlation technique. In: *Mar Ecol Prog Ser* 261, S. 75-83.
- Berg, P.; Røy, H.; Wiberg, P. L. (2007): Eddy correlation flux measurements: The sediment surface area that contributes to the flux. In: *Limnol. Oceanogr.* 52 (4), S. 1672-1684.
- Bernstein, L.; Pachauri, R. K.; Reisinger, A. (2008): Climate change 2007. Synthesis report. Geneva, Switzerland: IPCC.
- Best, M. A.; Thorpe, J. P. (1983): Effects of particle concentration on clearance rate and feeding current velocity in the marine bryozoan *Flustrellidra hispida*. In: *Mar. Biol.* 77 (1), S. 85-92.
- Beuchel, F.; Gulliksen, B. (2008): Temporal patterns of benthic community development in an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard): results of a 24-year manipulation study. In: *Polar Biol* 31 (8), S. 913-924.
- Bick, Hartmut (1998): Grundzüge der Ökologie. 3., überarb. und erg. Aufl. Stuttgart [u.a.]: Fischer.
- Biscaye, Pierre E.; Eitrem, Stephen L. (1977): Suspended Particulate Loads and Transports in the Nepheloid Layer of the Abyssal Atlantic Ocean. In: Bruce C. Heezen (Hg.): *Developments in Sedimentology: Influence of Abyssal Circulation on Sedimentary Accumulations in Space and Time*, Volume 23: Elsevier, S. 155-172.
- Bitter, P. (1986): Technische Zuverlässigkeit. Problematik, math. Grundlagen, Untersuchungsmethoden, Anwendungen. 3., neubearb. u. erw. Aufl. Berlin, Heidelberg, New York, London, Paris, Tokyo: Springer.

- Bobertz, B.; Kuhrts, C.; Harff, J.; Fennel, W.; Seifert, T.; Bohling, B. (2005): Sediment Properties in the Western Baltic Sea for Use in Sediment Transport Modelling. In: *Journal of Coastal Research* 213, S. 588-597.
- Bolin, B. (1979): The global carbon cycle. Chichester, New York: Published on behalf of the Scientific Committee on Problems of the Environment (SCOPE) of the International Council of Scientific Unions (ICSU) by Wiley (SCOPE, 13).
- Brey, T.; Gerdes, D. (1998): High Antarctic macrobenthic community production. In: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 231 (2), S. 191-200.
- Brophy, J. E.; Carlson, D. J. (1989): Production of biologically refractory dissolved organic carbon by natural seawater microbial populations. In: *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 36 (4), S. 497-507.
- Burd, B.; Macdonald, T.; Bertold, S. (2013): The effects of wastewater effluent and river discharge on benthic heterotrophic production, organic biomass and respiration in marine coastal sediments. In: *Marine Pollution Bulletin* 74 (1), S. 351-363.
- Burdett, H. L.; Hennige, S. J.; Francis, F. T.-Y.; Kamenos, N. A. (2012): The photosynthetic characteristics of red coralline algae, determined using pulse amplitude modulation (PAM) fluorometry. In: *Botanica Marina* 55 (5), S. 499-509.
- Burris, J. E. (1977): Photosynthesis, photorespiration, and dark respiration in eight species of algae. In: *Mar. Biol.* 39 (4), S. 371-379.
- Cahoon, L. B.; Redman, R. S.; Tronzo, C. R. (1990): Benthic microalgal biomass in sediments of Onslow Bay, North Carolina. In: *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 31 (6), S. 805-816.
- Calbet, A. (2001): Mesozooplankton grazing impact on primary production: A global comparative analysis in marine ecosystems. In: *Limnol. Oceanogr.* 46 (7), S. 1824-1830.
- Clark, L. C.; Wolf, R.; Granger, D.; Taylor, Z. (1953): Continuous Recording of Blood Oxygen Tensions by Polarography. In: *Journal of Applied Physiology* 6 (3), S. 189-193.
- Craig, Harmon (1957): The natural distribution of radiocarbon and the exchange time of carbon dioxide between atmosphere and sea. In: *Tellus* 9 (1), S. 1-17.
- Crisp, D. J.; Ritz, D. A. (1973): Responses of cirripede larvae to light. I. Experiments with white light. In: *Marine Biology* 23 (4), S. 327-335.
- Davis, J. C. (1975): Minimal dissolved oxygen requirements of aquatic life with emphasis on Canadian species: a review. In: *J. Fish. Res. Bd. Can.* 32 (12), S. 2295-2332.
- Deb, S. C.; Matsushige, K.; Fukushima, T.; Ikei, M.; Ozaki, N. (1999): In situ measurement of productivity and respiration in aquatic systems by a new box incubation method. In: *Hydrobiologia* 394 (0), S. 129-144.
- Del Giorgio, P. A.; Le Williams, P. J. B. (2005a): The global significance of respiration in aquatic ecosystems: from single cells to the biosphere. In: P. A. Del Giorgio und P. J. B. Le Williams (Hg.): *Respiration in aquatic ecosystems*. Oxford, New York: Oxford University Press (Oxford biology), S. 267-303.
- Del Giorgio, P. A.; Le Williams, P. J. B. (2005b): *Respiration in aquatic ecosystems*. Oxford, New York: Oxford University Press (Oxford biology)

- Del Giorgio, P. A.; Gasol, J. M.; Vaque, D.; Mura, P.; Agusti, S.; Duarte, C. M. (1996): Bacterioplankton community structure. Protists control net production and the proportion of active bacteria in a coastal marine community. In: *Limnology and oceanography* 41 (6), S. 1169-1179.
- Dexter, S. C.; Lucas, K. E. (1985): The study of biofilm formation under water by photoacoustic spectroscopy. In: *Journal of Colloid and Interface Science* 104 (1), S. 15–7.
- Donali, E.; Olli, K.; Heiskanen, A.-S.; Andersen, T. (1999): Carbon flow patterns in the planktonic food web of the Gulf of Riga, the Baltic Sea: a reconstruction by the inverse method. In: *Journal of Marine Systems* 23 (1–3), S. 251-268.
- Ducklow, H. W.; Carlson, C. A. (1992): Oceanic Bacterial Production. In: K.C Marshall (Hg.): *Advances in Microbial Ecology*, Bd. 12: Springer US (Advances in Microbial Ecology), S. 113-181.
- Dunton, K. H. (1984): An annual carbon budget for an arctic kelp community. In: P. W. Barnes, D. M. Schell und E. Reimnitz (Hg.): *The Alaskan Beaufort Sea. Ecosystems and environments*. Orlando: Academic Press, S. 311-326.
- Dunton, K. H. (1990): Growth and production in *Laminaria solidungula*: relation to continuous underwater light levels in the Alaskan High Arctic. In: *Mar. Biol.* 106 (2), S. 297-304.
- Emerson, S.; Hedges, J. (2008): *Chemical oceanography and the marine carbon cycle*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Engel, A. (1998): *Bildung, Zusammensetzung und Sinkgeschwindigkeiten mariner Aggregate*. Dissertation. Christian-Albrechts-Universität, Kiel. Institut für Meereskunde.
- Falkowski, P.; Scholes, R. J.; Boyle, E.; Canadell, J.; Canfield, D.; Elser, J. Gruber, N.; Hibbard, K.; Högberg, P.; Linder, S. Mackenzie, F. T.; Moore III, B.; Pedersen, T.; Rosenthal, Y.; Seitzinger, S.; Smetacek, V.; Steffen, W. (2000): The global carbon cycle: A test of our knowledge of earth as a system. In: *Science* 290 (5490), S. 291-296.
- Falkowski, P.; Raven, J. A. (2007): *Aquatic photosynthesis*. 2nd ed. Princeton: Princeton University Press.
- Fenchel, T.; Glud, R. N. (2000): Benthic primary production and O₂-CO₂ dynamics in a shallow-water sediment: Spatial and temporal heterogeneity. In: *Ophelia* 53 (2), S. 159-171.
- Forbes, M. G.; Doyle, R. D.; Scott, J. T.; Stanley, J. K.; Huang, H.; Fulton, B. A.; Brooks, B. W. (2012): Carbon sink to source: longitudinal gradients of planktonic P:R ratios in subtropical reservoirs. In: *Biogeochemistry* 107 (1-3), S. 81-93.
- Foster, M. S.; Harrold, C.; Hardin, D. D. (1991): Point vs. photo quadrat estimates of the cover of sessile marine organisms. In: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 146 (2), S. 193-203.
- Gardner, W. D.; Southard, J. B.; Hollister, C. D. (1985): Sedimentation, resuspension and chemistry of particles in the northwest Atlantic. In: *Marine Geology* 65 (3&€“4), S. 199-242.
- George, C. L.; Warwick, R. M. (1985): Annual macrofauna production in a hard-bottom reef community. In: *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 65 (03), S. 713-735.

- Gerdes, G.; Kadagies, N.; Kaselowsky, J.; Lauer, A.; Scholz, J. (2005): Bryozoans and microbial communities of cool-temperate to subtropical latitudes - paleoecological implications. In: *Facies* 50 (3-4), S. 363-389.
- Gloor, M.; Gruber, N.; Sarmiento, J.; Sabine, C. L.; Feely, R. A.; Rödenbeck, C. (2003): A first estimate of present and preindustrial air-sea CO₂ flux patterns based on ocean interior carbon measurements and models. In: *Geophys. Res. Lett.* 30 (1), S. 10-1-10-4.
- Glud, R. N.; Berg, P.; Hume, A.; Batty, P.; Blicher, M. E.; Lennert, K.; Rysgaard, S. (2010): Benthic O₂ exchange across hard-bottom substrates quantified by eddy correlation in a sub-Arctic fjord. In: *Mar Ecol Prog Ser* 417, S. 1-12.
- Glud, R. N.; Kühl, M.; Wenzhöfer, F.; Rysgaard, S. (2002): Benthic diatoms of a high Arctic fjord (Young Sound, NE Greenland): importance for ecosystem primary production. In: *Mar Ecol Prog Ser* 238, S. 15-29.
- Graf, Gerhard (1989): Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. In: *Nature* 341 (6241), S. 437-439.
- Greer, S. P.; Amsler, C. D. (2004): Clonal variation in phototaxis and settlement behaviors of *Hincksia irregularis* (Phaeophyceae) spores. In: *Journal of Phycology* 40 (1), S. 44-53.
- Grover, R.; Maguer, J.-F.; Allemand, D.; Ferrier-Pages, C. (2008): Uptake of dissolved free amino acids by the scleractinian coral *Stylophora pistillata*. In: *Journal of Experimental Biology* 211 (6), S. 860-865.
- Häder, D.-P.; Schäfer, J. (1994): *In-situ* measurement of photosynthetic oxygen production in the water column. In: *Environ Monit Assess* 32 (3), S. 259-268.
- Handa, N.; Ohsumi, T. (1995): Direct ocean disposal of carbon dioxide. Tokyo: Terrapub.
- Hanelt, D.; Tüg, H.; Bischof, K.; Groß, C.; Lippert, H.; Sawall, T.; Wiencke, C. (2001): Light regime in an Arctic fjord: a study related to stratospheric ozone depletion as a basis for determination of UV effects on algal growth. In: *Marine Biology* 138 (3), S. 649-658.
- Hansen-Bauer, I.; Solas, M. K.; Steffensen, E. L. (1990): The climate of Spitsbergen. DNMI Report 39/90 Klima. Hg. v. Noregian Meteorological Institute. Noregian Meteorological Institute. Oslo.
- Hargrave, B. T.; Prouse, N. J.; Phillips, G. A.; Neame, P. A. (1983): Primary production and respiration in pelagic and benthic communities at two intertidal sites in the upper Bay of Fundy. In: *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40 (S1), S. 229-243
- Hernández-Leó, S.; Gómez, M. (1996): Factors affecting the respiration/ETS ratio in marine zooplankton. In: *J Plankton Res* 18 (2), S. 239-255.
- Hewes, C. D.; Sakshaug, E.; Reid, F. M. H., Holm-Hansen, O. (1990): Microbial autotrophic and heterotrophic eucaryotes in Antarctic waters: relationships between biomass and chlorophyll, adenosine triphosphate and particulate organic carbon. In: *Mar Ecol Prog Ser* (63), S. 27-35.
- Hirche, H.-J.; Baumann, M. E. M.; Kattner, G.; Gradinger, R. (1991): Plankton distribution and the impact of copepod grazing on primary production in Fram Strait, Greenland Sea. In: *Journal of Marine Systems* 2 (3-4), S. 477-494.
- Hop, H.; Gjøsaeter, H. (2013): Polar cod (*Boreogadus saida*) and capelin (*Mallotus villosus*) as key species in marine food webs of the Arctic and the Barents Sea. In: *Marine Biology Research* 9 (9), S. 878-894.

- Houghton, J. T. (Hg.) (2001): Climate change 2001. The scientific basis: contribution of Working Group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, New York: Cambridge University Press.
- Houghton, J. T.; Jenkins G. J.; Ephraums, J. J. (1993): Climate change. The IPCC scientific assessment. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hughes, D. J.; Huges, R. N. (1986): Metabolic implications of modularity: studies on the respiration and growth of *Electra pilosa*. In: *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences* 313 (1159), S. 23-29.
- Huss, M.; Gårdmark, A.; van Leeuwen, A.; de Roos, A. M. (2012): Size- and food-dependent growth drives patterns of competitive dominance along productivity gradients. In: *Ecology* 93 (4), S. 847-857.
- Ikeda, T.; Tajika, E.; Tada, R. (2002): Carbon cycle during the last 315,000 years: reconstruction from a marine carbon cycle model. In: *The global carbon cycle and its changes over glacial-interglacial cycles* 33 (1-2), S. 1-13.
- Ito, H.; Kudoh, S. (1997): Characteristics of water in Kongsfjorden, Svalbard. In: *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Meteorology and Glaciology* 11, S. 211-232.
- Jackson, G. A. (1986): Interaction of physical and biological processes in the settlement of planktonic larvae. In: *Bulletin of Marine Science* 39 (2), S. 202-212.
- Jørgensen, L. L.; Gulliksen, B. (2001): Rocky bottom fauna in arctic Kongsfjord (Svalbard) studied by means of suction sampling and photography. In: *Polar Biol* 24 (2), S. 113-121.
- Karsten, U., Schlie, C., Wölfel, J. and Becker, B. (2012): Benthic diatoms in Arctic Seas - ecological functions and adaptations. In: *Polarforschung*, Bremerhaven, Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research & German Society of Polar Research, 81 (2), pp. 77-84
- Kjørboe, T. (2001): Formation and fate of marine snow: small-scale processes with large-scale implications. In: *Scientia Marina* (65 (Suppl. 2)), S. 57-71.
- Kirk, J. T.O. (1994): Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. 2nd ed. Cambridge [England], New York, NY, USA: Cambridge University Press.
- Knap, A.; Michaels, A.; Close, A.; Ducklow, H.; Dickson, A. (1996): Protocols for the Joint Global Ocean Flux Study (JGOFS) Core Measurements (JGOFS Report Nr. 19).
- Knauer, G. A.; Hebel, D.; Cipriano, F. (1982): Marine snow: major site of primary production in coastal waters. In: *Nature* 300 (5893), S. 630-631.
- Krupp, D. A. (1984): Mucus production by corals exposed during an extreme low tide. In: *Pacific Science* 38 (1), S. 1-11.
- Kwak, T. J.; Zedler, J. B. (1997): Food web analysis of southern California coastal wetlands using multiple stable isotopes. In: *Oecologia* 110 (2), S. 262-277.
- Lampert, W. (1978): Release of dissolved organic carbon by grazing zooplankton. In: *Limnol. Oceanogr.* 23 (4), S. 831-834.
- Lauvset, S. K.; Chierici, M.; Counillon, F.; Omar, A.; Nondal, G.; Johannessen, T.; Olsen, A. (2013): Annual and seasonal fCO₂ and air-sea CO₂ fluxes in the Barents Sea. In: *Journal of Marine Systems* 113-114 (0), S. 62-74.

- Le Williams, P. J. B. Le; Del Giorgio, P. A. (2005): Respiration in aquatic ecosystems: history and background. In: P. Del Giorgio und P. J. B Le Williams (Hg.): Respiration in Aquatic Ecosystems: Oxford University Press, S. 1-17.
- Lewin, Ralph A. (1956): Extracellurlar polysaccharides of green algae. In: *Can. J. Microbiol.* 2 (7), S. 665-672.
- Lignell, Risto (1990): Excretion of organic carbon by phytoplankton: its relation to algal biomass, primary productivity and bacterial secondary productivity in the Baltic Sea. In: *Mar Ecol Prog Ser* 68, S. 85-99.
- Lippert, H.; Iken, K.; Rachor, E.; Wiencke, C. (2001): Macrofauna associated with macroalgae in the Kongsfjord (Spitsbergen). In: *Polar Biol* 24 (7), S. 512-522.
- Liss, P. S.; Watson, A. J.; Bock, E. J.; Jähne, B.; Asher, W. E.; Frew, N. M. (1997): Physical processes in the microlayer and the air-sea exchange of trace gases. In: P. S. Liss und Robert A. Duce (Hg.): The sea surface and global change. 1st pbk. ed. Cambridge, New York: Cambridge University Press, S. 1-34.
- Little, M. M. (1979): The effects of bottle volume, thallus weight, oxygen saturation levels, and water movement on apparent photosynthetic rates in marine algae. In: *Aquatic Botany* 7 (0), S. 21-34.
- Longphuir, S. N.; Clavier, J.; Grall, J.; Chauvaud, L.; Le Loc'h, F.; Le Berre, I.; Flye-Sainte-Marie, J.; Richard, J.; Leynaert, A. (2007): Primary production and spatial distribution of subtidal microphytobenthos in a temperate coastal system, the Bay of Brest, France. In: *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 74 (3), S. 367-380.
- Manahan, D. T.; Richardson, K. (1983): Competition studies on the uptake of dissolved organic nutrients by bivalve larvae (*Mytilus edulis*) and marine bacteria. In: *Mar. Biol.* 75 (2-3), S. 241-247.
- Marchant, H. J.; Scott, F. J. (1993): Uptake of sub-micrometre particles and dissolved organic material by Antarctic choanoflagellates. In: *Mar Ecol Prog Ser* 92, S. 59-64.
- McCave, I. N. (1984): Size spectra and aggregation of suspended particles in the deep ocean. In: *Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers* 31 (4), S. 329-352.
- McHenry, M. J.; Strother, J. A. (2003): The kinematics of phototaxis in larvae of the ascidian *Aplidium constellatum*. In: *Marine Biology* 142 (1), S. 173-184.
- McMeans, B. C.; Rooney, N.; Arts, M. T.; Fisk, A. T. (2013): Food web structure of a coastal Arctic marine ecosystem and implications for stability. In: *Mar Ecol Prog Ser* 482, S. 17-28.
- Migné, A.; Davoult, D.; Bourrand, J.-J.; Boucher, G. (2005): Benthic primary production, respiration and remineralisation: *In situ* measurements in the soft-bottom *Abra alba* community of the western English Channel (North Brittany). In: *J. Sea Res.* 53 (4), S. 223-229.
- Millero, F. J. (2006): Chemical oceanography. 3rd ed. Boca Raton: CRC/Taylor and Francis (Marine science series, 30).
- Mitchell, N. D.; Dardeau, M. R.; Schroeder, W. W.; Benke, A. C. (1992): Secondary production of gorgonian corals in the northern Gulf of Mexico. In: *Mar Ecol Prog Ser.* 87, S. 275-281.

- Mundy, C. N.; Babcock, R. C. (1998): Role of light intensity and spectral quality in coral settlement: Implications for depth-dependent settlement? In: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 223 (2), S. 235-255.
- Sarmiento, J. L.; Monfray, P.; Maier-Reimer, E.; Aumont, O.; Murnane, R. J.; Orr, J. C. (2000): Sea-air CO₂ fluxes and carbon transport: A comparison of three ocean general circulation models. In: *Global Biogeochem. Cycles* 14 (4), S. 1267-1281.
- Steemann, N. E. (1975): Marine photosynthesis. With special emphasis on the ecological aspects. Amsterdam, New York: Elsevier Scientific Pub. Co. (Elsevier oceanography series, 13).
- Ogawa, H. (2001): Production of refractory dissolved organic matter by bacteria. In: *Science* 292 (5518), S. 917-920.
- Orton, P. M.; McGillis, W. R.; Zappa, C. J. (2010): Sea breeze forcing of estuary turbulence and air-water CO₂ exchange. In: *Geophys. Res. Lett.* 37 (13), L13603.
- Osenberg, C. W.; Mittelbach, G. G. (1996): The relative importance of resource limitation and predator limitation in food chains. In: G. A. Polis und K. O. Winemiller (Hg.): *Food Webs*: Springer US, S. 134-148.
- Pacheco, A. S.; Laudien, J.; Thiel, M.; Heilmayer, O.; Oliva, M. (2010): Hard-bottom succession of subtidal epibenthic communities colonizing hidden and exposed surfaces off northern Chile. In: *Sci. Mar.* 74 (1), S. 147-154.
- Pacheco, A. S.; Laudien, J.; Thiel, M.; Oliva, M.; Heilmayer, O. (2011): Succession and seasonal onset of colonization in subtidal hard-bottom communities off northern Chile. In: *Marine Ecology* 32 (1), S. 75-87.
- Piwosz, K.; Walkusz, W.; Hapter, R.; Wieczorek, P.; Hop, H.; Wiktor, J. (2009): Comparison of productivity and phytoplankton in a warm (Kongsfjorden) and a cold (Hornsund) Spitsbergen fjord in mid-summer 2002. In: *Polar Biol* 32 (4), S. 549-559.
- Pomeroy, Lawrence R. (1974): The Ocean's food web, a changing paradigm. In: *Bio Science* 24 (9), S. 499-504.
- Prentice, I. C.; Farquhar, G. D.; Fasham, M.J.R.; Goulden, M. L.; Heimann, M.; Jaramillo, V. J.; Kheshgi, H. S.; Le Quéré, C. (2001): The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. In: J. T. Houghton (Hg.): *Climate change 2001. The scientific basis: contribution of Working Group I to the third assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, New York: Cambridge University Press, S. 183-238.
- Prestrud, P.; Strøm, H.; Goldman, H. V. (2004): A catalogue of the terrestrial and marine animals of Svalbard. Tromsø: Norwegian Polar Institute (Skifter / Norwegian Polar Institute, 201).
- Price, R.; Warwick, R. M. (1980): The effect of temperature on the respiration rate of meiofauna. In: *Oecologia* 44 (2), S. 145-148.
- Ramanathan, V.; Lian, M. S.; Cess, R. D. (1979): Increased atmospheric CO₂: Zonal and seasonal estimates of the effect on the radiation energy balance and surface temperature. In: *J. Geophys. Res.* 84 (C8), S. 4949-4958.

- Randall, D. A.; Wood, R. A.; Bony, S.; Colman, R.; Fichfet, T.; Fyfe, J. Kattsov, V.; Pitman, A.; Srinivasan, J.; Shukla, J.; Stouffer, R. J.; Sumi, A.; Taylor, K. E. (2007): Climate Models and Their Evaluation. In: S. Solomon, D. Qin, M. Manning, Z. Chen, M. Marquis, K. B. Averyt et al. (Hg.): Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, S. 589-662.
- Renaud, P.; Tessmann, M.; Evenset, A.; Christensen, G. (2011): Benthic food-web structure of an Arctic fjord (Kongsfjorden, Svalbard). In: *Marine Biol. Res.* 7 (1), S. 13-26.
- Riisgård, H. U.; Larsen, P. S. (2010): Particle capture mechanisms in suspension-feeding invertebrates. In: *Mar Ecol Prog Ser.* 418, S. 255-293.
- Rius M; Branch GM; Griffiths CL; Turon X (2010): Larval settlement behaviour in six gregarious ascidians in relation to adult distribution. In: *Mar Ecol Prog Ser* 418, S. 151-163.
- Rodríguez, S. D.; Ojeda, F. P.; Inestrosa, N. C. (1993): Settlement of benthic marine invertebrates. In: *Mar Ecol Prog Ser.* (97), S. 193-207.
- Saba, Grace K.; Steinberg, Deborah K.; Bronk, Deborah A. (2011): The relative importance of sloppy feeding, excretion, and fecal pellet leaching in the release of dissolved carbon and nitrogen by *Acartia tonsa* copepods. In: *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 404 (1–2), S. 47-56.
- Sahade, R.; Stellfeldt, A.; Tatián, M.; Laudien, J. (2004): Macro-epibenthic communities and diversity of Arctic Kongsfjorden, Svalbard, in relation to depth and substrate. In: C. Wiencke (Hg.): Berichte zur Polar- und Meeresforschung. The coastal ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. Synopsis of biological research performed at the Koldewey Station in the years 1991 - 2003, Bd. 495, S. 103-111.
- Sandaa, R.-A. (2009): Viruses, Environmental. In: Schaechter, M. (Hg.): Encyclopedia of Microbiology (Third Edition). Oxford: Academic Press, S. 553-567.
- Santer, Benjamin (1985): The use of general circulation models in climate impact analysis - A preliminary study of the impacts of a CO₂- induced climatic change on West European agriculture. In: *Climatic Change* 7 (1), S. 71-93.
- Schlie, C.; Wölfel, J.; Rüdiger, F.; Schumann, R.; Karsten, U. (2011): Ecophysiological performance of benthic diatoms from arctic waters. In: Joseph Seckbach und Patrick Kociolek (Hg.): The Diatom World, Bd. 19: Springer Netherlands (Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology), S. 421-436.
- Schmiing, M. (2005): Sukzession benthischer Makrofauna-Gemeinschaften der Arktis - ein Jahresvergleich. Diplomarbeit. Universität Bremen, Bremen.
- Scholz, J.; Krumbein, W. E. (1996): Microbial mats and biofilms associated with bryozoans. In: D. P. Gordon, Abigail M. Smith und J. A. Grant-Mackie (Hg.): Bryozoans in space and time. Proceedings of the 10th International Bryozoology Conference, Victoria University of Wellington, Wellington, New Zealand, 1995. Wellington, N.Z: NIWA, S. 283-298.
- Schoo, K. L.; Malzahn, A. M.; Krause, E.; Boersma, M. (2013): Increased carbon dioxide availability alters phytoplankton stoichiometry and affects carbon cycling and growth of a marine planktonic herbivore. In: *Mar Biol* 160 (8), S. 2145-2155.

- Schumann, R. (1993): Zur Rolle des Pico- und Nanophytoplanktons im mikrobiellen Nahrungsgefüge der Darß - Zingster Boddenkette. Dissertation. Universität Rostock, Rostock. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät.
- Schwalfenberg, Kai (2012): Sukzession von hart benthischen Gemeinschaften des Kongsfjorden (Spitzbergen, Arktis) über den Zeitraum der Jahre 2003 bis 2011. Bachelorarbeit. Carl von Ossietzky, Oldenburg.
- Sherr, E. B.; Sherr, B. F. (1988): Role of microbes in pelagic food webs: A revised concept. In: *Limnol. Oceanogr.* 33 (5), S. 1225-1227.
- Sherr, E. B.; Sherr, B. F. (2009): Food webs, Microbial. In: Schaechter M. (Hg.): *Encyclopedia of Microbiology* (Third Edition). Oxford: Academic Press, S. 174-189.
- Smetacek, V.; Klaas, C.; Strass, V. H.; Assmy, P.; Montresor, M.; Cisewski, B. Savoye, N.; Webb, A.; d'Ovidio, F.; Arrieta, J. M.; Bathmann, U.; Bellerby, R.; Berg, G. M.; Croot, P.; Gonzalez, S.; Henjes, J.; Herndl, G. J.; Hoffmann, L. J.; Leach, H.; Losch, M.; Mills, M. M.; Neill, C.; Peeken, I.; Rottgers, R.; Sachs, O.; Sauter, E.; Schmidt, M. M.; Schwarz, J.; Terbruggen, A.; Wolf-Gladrow, D. (2012): Deep carbon export from a Southern Ocean iron-fertilized diatom bloom. In: *Nature* 487 (7407), S. 313-319.
- Smith, K. L.; Burns, K. A.; Teal, J. M. (1972): *In situ* respiration of benthic communities in Castle Harbor, Bermuda. In: *Marine Biology* 12 (3), S. 196-199.
- Smoluchowski, M. v. (1917): Versuch einer mathematischen Theorie der Koagulationskinetik kolloidaler Lösungen. In: *Zeitschrift für physikalische Chemie* 92 (2), S. 129-168.
- Socolofsky, S. A.; Jirka, G. H. (2002): Environmental fluid mechanics. Part I: Mass transfer and diffusion. 2. Aufl. Hg. v. Universität Karlsruhe. Institut für Hydromechanik. Karlsruhe. Online verfügbar unter http://www.ifh.uni-karlsruhe.de/lehre/envflu_i/Downloads/course_script/ed2/script_ed2.pdf, zuletzt geprüft am 16.10.2013.
- Sommer, U. (1994): Pelagische Nahrungsketten und Nahrungsnetze. In: *Planktologie*: Springer Berlin Heidelberg, S. 187-222.
- Streicher, Michael (unveröffentlicht): Arbeitstitel: Ökologische Sukzession arktischer Hartboden Lebensgemeinschaften. Masterarbeit. Universität Rostock, Rostock. Institut für Biowissenschaften.
- Suzuki, N.; Kato, K. (1953): Studies on suspended materials marine snow in the sea: Part I. Source of marine snow. In: *Bulletin of the faculty of Fisheries Hokkaido University* 4 (2), S. 132-137.
- Svendsen, H.; Beszczynska-Møller, A.; Hagen, J. O.; Lefauconnier, B.; Tverberg, V.; Gerland, S.; Ørbø, J. B.; Bischof, K.; Papucci, C.; Zajaczkowski, M.; Azzolini, R.; Bruland, O.; Wiencke, C. (2002): The physical environment of Kongsfjorden–Krossfjorden, an Arctic fjord system in Svalbard. In: *Polar Research*; Vol. 21, No 1 (2002), S. 133-166.
- Takahashi, T.; Sutherland, S. C.; Sweeney, C.; Poisson, A.; Metzl, N.; Tilbrook, B.; Bates, N.; Wanninkhof, R.; Feely, R. A.; Sabine, C.; Olafsson, J.; Nojiri, Y. (2002): Global sea–air CO₂ flux based on climatological surface ocean pCO₂, and seasonal biological and temperature effects. In: *The Southern Ocean I: Climatic Changes in the Cycle of Carbon in the Southern Ocean* 49 (9–10), S. 1601-1622.

- Takahashi, T.; Sutherland, S. C.; Wanninkhof, R.; Sweeney, C.; Feely, R. A.; Chipman, D. W.; Hales, B.; Friedrich, G.; Chavez, F.; Sabine, C.; Watson, A.; Bakker, D. C. E.; Schuster, U.; Metzl, N.; Yoshikawa-Inoue, H.; Ishii, M.; Midorikawa, T.; Nojiri, Y.; Körtzinger, A.; Steinhoff, T.; Hoppema, M.; Olafsson, J.; Arnason, T. S.; Tillbrook, B.; Johannessen, T.; Olsen, A.; Bellerby, R.; Wong, C. S.; Delille, B.; Bates, N. R.; de Baar, H. J. W. (2009): Climatological mean and decadal change in surface ocean pCO₂, and net sea-air CO₂ flux over the global oceans. In: *Surface Ocean CO₂ Variability and Vulnerabilities* 56 (8-10), S. 554-577.
- Tardent, P. (1993): Meeresbiologie. Eine Einführung. 2., neubearbeitete und erw. Aufl. Stuttgart, New York: G. Thieme.
- Teixidó, N.; Garrabou, J.; Arntz, W. E. (2002): Spatial pattern quantification of Antarctic benthic communities using landscape indices. In: *Mar Ecol Prog Ser* 242, S. 1-14.
- Thor, P.; Dam, H. G.; Rogers, D. R. (2003): Fate of organic carbon released from decomposing copepod fecal pellets in relation to bacterial production and ectoenzymatic activity. In: *Aquat Microb Ecol* 33 (3), S. 279-288.
- Turner, J. T. (2002): Zooplankton fecal pellets, marine snow and sinking phytoplankton blooms. In: *Aquat. Microb. Ecol.* 27, S. 57-102.
- van't Hoff, J. H. (1884): Études de dynamique chimique
- Vézina, A. F.; Demers, S.; Laurion, I.; Sime-Ngando, T.; Juniper, S. K.; Devine, L. (1997): Carbon flows through the microbial food web of first-year ice in resolute passage (Canadian High Arctic). In: *Canada-Japan SARES Project on First-Year Sea Ice* 11 (1-2), S. 173-189.
- Vittor, C. de; Faganeli, J.; Emili, A.; Covelli, S.; Predonzani, S.; Acquavita, A. (2012): Benthic fluxes of oxygen, carbon and nutrients in the Marano and Grado Lagoon (northern Adriatic Sea, Italy). In: *The MIRACLE Project (Mercury Interdisciplinary Research project for Appropriate Clam farming in Lagoon Environment)* 113 (0), S. 57-70.
- Wahl, M. (2009): Marine hard bottom communities. Patterns, dynamics, diversity, and change. Dordrecht, New York: Springer (Ecological studies, v. 206).
- Waksman, S. A.; Carey, C. L. (1935): Decomposition of organic matter in sea water by bacteria: I. Bacterial multiplication in stored sea water. In: *J Bacteriol* 29 (5), S. 531-543.
- Wanninkhof, R. (1992): Relationship between wind speed and gas exchange over the ocean. In: *J. Geophys. Res.* 97 (C5), S. 7373-7382.
- Welch, H. E.; Kalff, J. (1974): Benthic photosynthesis and respiration in Char Lake. In: *J. Fish. Res. Bd. Can.* 31 (5), S. 609-620.
- Welch, H. E.; Siferd, T. D.; Bruecker, P. (1997): Marine zooplanktonic and benthic community respiration rates at Resolute, Canadian high Arctic. In: *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54 (5), S. 995-1005.
- Wildner, Günter F. (1999): Regulation des Calvinzyklus in C₃-Pflanzen. In: D.-P. Häder und M. Betz (Hg.): Photosynthese. Stuttgart, New York: Thieme, S. 170-182.
- Wölfel, J.; Schumann, R.; Peine, F.; Flohr, A.; Kruss, A.; Tegowski, J.; Blondel, P.; Wiencke, C.; Karsten, U. (2010): Microphytobenthos of arctic Kongsfjorden (Svalbard, Norway): biomass and potential primary production along the shore line. In: *Polar Biol* 33 (9), S. 1239-1253.
- Worm, B.; Lotze, H. K.; Sommer, U. (2000): Coastal food web structure, carbon storage, and nitrogen retention regulated by consumer pressure and nutrient loading. In: *Limnol. Oceanogr.* 45 (2), S. 339-349.

Wuchter, C.; Marquardt, J.; Krumbein, W. E. (2003): The epizoic diatom community on four bryozoan species from Helgoland (German Bight, North Sea). In: *Helgol Mar Res* 57 (1), S. 13-19.

Yarbro, L. A.; Carlson, P. R. Jr. (2008): Community oxygen and nutrient fluxes in seagrass beds of Florida Bay, USA. In: *Estuaries and Coasts* 31 (5), S. 877-897.

Anhang

Abkürzungsverzeichnis

Abb.	Abbildung
ADCP	Accoustic Doppler Current Profiler
BPP	Brutto-Primärproduktion
C _{org}	organischer Kohlenstoff
Chl- <i>a</i>	Chlorophyll <i>a</i>
CTD	conductivity, temperature, depth = Leitfähigkeit, Temperatur, Tiefe
DOC	dissolved organic carbon = gelöster organischer Kohlenstoff
o.g.	oben genannt
PAR	photosynthetisch aktive Radiation
PE	Polyethylen
R	Respiration
z.B.	zum Beispiel

Original- und Zusatzdaten

Alle Original- und Zusatzdaten sind in elektronischer Form auf dem Datenträger, der dieser Arbeit beigelegt ist, gespeichert.

Danksagung

Bedanken möchte ich mich bei Dr. Jürgen Laudien vom Alfred-Wegener-Institut (AWI) für die Bereitstellung des Themas und die Betreuung während der Arbeit, sowie für die Hilfestellungen und Anregungen während der Bearbeitung. Ebenfalls möchte ich mich bei Dr. Heike Lippert bedanken, die mir eine große Hilfe beim Verfassen der Masterarbeit war.

Großen Dank gilt zudem allen Mitarbeitern der Abteilung Benthopelagische Prozesse, die mir mit Rat und Tat zur Seite standen, Max Schwanitz, der mir bei Fragen der taucherischen Umsetzbarkeit sehr geholfen hat und bei Dr. Marion Maturilli für die Bereitstellung der Strahlungsdaten.

Dank schulde ich ebenfalls meiner Freundin, meiner Familie und meinen Freunden, die während der Bearbeitung der Masterarbeit viel Geduld und Nachsicht mit mir hatten.

Eidesstattliche Erklärung

Hiermit versichere ich, dass ich die vorliegende Masterarbeit selbstständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe, alle Ausführungen, die anderen Schriften wörtlich oder sinngemäß entnommen wurden, kenntlich gemacht sind und die Arbeit in gleicher oder ähnlicher Fassung noch nicht Bestandteil einer Studien- oder Prüfungsleistung war.

Ralf Hoffmann, Bremerhaven, den 15.11.2013