

Sukzession in benthischen Makrofauna-Gemeinschaften der Arktis

- ein Jahresvergleich



Diplomarbeit
vorgelegt von Mara Schmiing

Bremen, November 2005

Das Titelfoto zeigt den Ausschnitt einer Besiedlungsplatte aus dem Kongsfjorden. Die krustenbildende Bryozoe *Tegella* sp. dient als Substrat für die aufrecht wachsende Bryozoe *Scrupocellaria scabra* var. *paenulata*, welche ihrerseits von *Disporella verrucaria* sowie dem Polychaeten *Circeis spirillum* besiedelt wird.

Erstgutachter: Prof. Dr. Wolf E. Arntz¹

Zweitgutachter: Prof. Dr. Martin Diekmann²

¹Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Ökologie mariner Tiere
Columbusstraße, 27568 Bremerhaven

²Universität Bremen, Institut für Ökologie und Evolutionsbiologie
Leobener Straße, 28359 Bremen

„...Wir müssen bis zum Ende durchhalten, aber natürlich werden wir schwächer, und das Ende kann nicht mehr fern sein. Es ist schade, aber ich glaube nicht, dass ich weiterschreiben kann –“

Robert F. Scotts letzter Tagebucheintrag, 29. März 1912

Inhaltsverzeichnis

INHALTSVERZEICHNIS	I
ZUSAMMENFASSUNG	1
SUMMARY	3
1 EINLEITUNG	5
1.1 ENTWICKLUNG UND DIVERSITÄT MARINER BENTHOSGEMEINSCHAFTEN	5
1.2 ÖKOLOGIE DER ARKTIS	7
1.3 BENTHOS DER ARKTIS	10
1.4 HINTERGRUND UND ZIEL DER ARBEIT	12
2 MATERIAL UND METHODEN	15
2.1 UNTERSUCHUNGSGEBIET	15
2.2 VERSUCHSAUFBAU UND -DURCHFÜHRUNG	18
2.2.1 Experimentelles Design	18
2.2.2 Probennahme	20
2.3 AUSWERTUNG UND ANALYSE.....	21
2.3.1 Probenauswertung.....	21
2.3.2 Datenanalyse	23
2.3.2.1 Zoogeographie	24
2.3.2.2 Ökologische Indizes	24
2.3.2.3 Multivariate Methoden.....	26
3 ERGEBNISSE	30
3.1 ABUNDANZ UND BIOMASSE	30
3.2 ZOOGEOGRAPHIE	37
3.3 ÖKOLOGISCHE INDIZES	37
3.4 GEMEINSCHAFTSANALYSE MITTELS MULTIVARIATER METHODEN	43
3.4.1 Klassifikation und Ordination	43
3.4.2 ANOSIM und SIMPER Analysen	46
3.5 WACHSTUM UND KONKURRENZ BEI BRYOZOEN	52

4 DISKUSSION	62
4.1 METHODENDISKUSSION	62
4.1.1 Experimentelles Design	62
4.1.2 Probenaufbearbeitung	66
4.2 ERGEBNISDISKUSSION	66
4.2.1 Abundanz und Biomasse	66
4.2.2 Zoogeographie	71
4.2.3 Ökologische Indizes	74
4.2.4 Gemeinschaftsanalysen	75
4.2.5 Wachstum und Konkurrenz bei Bryozoen	81
4.3 SCHLUSSFOLGERUNG UND AUSBLICK	87
5 LITERATURVERZEICHNIS	90
6 ANHANG	98
DANKSAGUNG	103

Zusammenfassung

Die frühe Phase der Sukzession benthischer Hartbodengemeinschaften des arktischen Kongsfjorden, Spitzbergen, wurde über drei Jahre anhand künstlicher Substrate untersucht. Zu Beginn des Experiments im Jahr 2002 und in jedem Folgejahr wurden Polyethylen-Besiedlungsplatten in 20 m Wassertiefe installiert und fortan jährlich beprobt, so dass Material aus drei Untersuchungsjahren und unterschiedlich langer Expositionszeit vorlag. Der Bewuchs und die mobile Fauna wurden im Labor identifiziert, gezählt und analysiert. Da sich Algen als wichtige Komponente der Hartbodengesellschaft erwiesen, wurden diese in die Untersuchung mit einbezogen.

Insgesamt wurden 75 Tier- und Algenarten auf den Besiedlungsplatten gefunden, wovon 19 für den Kongsfjorden und sieben für Spitzbergen noch nicht nachgewiesen waren. Der Großteil der Tierarten hat eine arktisch-boreale (70 %), 14 % eine arktische, 9 % eine boreale und 7 % eine kosmopolitische Verbreitung. Nach einjähriger Expositionszeit der Besiedlungsplatten unterschiedlicher Jahre wurden mittlere Individuendichten von bis zu 20.600 Tieren m^{-2} , nach mehrjähriger Expositionszeit 7.700 Tiere m^{-2} ermittelt. Für die Unterschiede waren vor allem juvenile Balaniden und mobile Arten verantwortlich, deren Dichte in Abhängigkeit vom Probenjahr erheblich schwankte.

Generell hat das Untersuchungsjahr durch variierende hydrologische Umweltbedingungen zwar einen Einfluss auf die Gemeinschaftsstruktur, die Dauer der Plattenexposition moduliert die Gemeinschaft allerdings stärker. Die mittlere Biomasse nimmt von anfänglichen 2,2 g TM m^{-2} mit der Expositionszeit der Besiedlungsplatten auf bis zu 8,7 g TM m^{-2} zu, was vor allem durch das Wachstum von Bryozoen und Algen bedingt ist. Unter den sessilen Kolonisten dominiert die Großgruppe der Bryozoen, hier vor allem die Ctenostomatida mit 24 Arten und die der Polychaeten mit sieben Arten. Der Hauptteil der Gesamtindividuenzahl sowie der Gesamtbiomasse wird durch diese beiden Gruppen gebildet, wobei *Circeis spirillum*, *Disporella verrucaria* und die Gattungen *Spirorbis* und *Tegella* die Gemeinschaften durch ihre Biomasse dominieren. Lediglich die 1-Jahres-

Gemeinschaft aus dem Untersuchungsjahr 2005 hebt sich hiervon ab, da *Balanus crenatus* als juveniler Balanide zahlen- und gewichtsmäßig dominiert. Nach mehrjähriger Expositionsdauer gibt es die höchsten Diversitäten ($H' = 1,62$ bis $2,19$), wobei ein wesentlicher Unterschied besteht, wenn man entweder die Biomasse oder die Abundanz betrachtet: Die Gemeinschaft der Platten mit dreijähriger Exposition hat eine ungleichmäßige Verteilung der Individuen auf die Arten, dagegen eine sehr homogene Verteilung der Biomasse, während die Verhältnisse bei den einjährigen Gemeinschaften in beiden Fällen ausgewogen sind.

Unterschiede zwischen den Gemeinschaften beruhen hauptsächlich auf den Indikatorarten *C. spirillum*, *B. crenatus*, *Tegella arctica* und *T. arctica* var. *retroversa* sowie *Spirorbis* spp. Die Gemeinschaft der Platten mit dreijähriger Entwicklungszeit unterscheidet sich von den jüngeren vor allem durch die Zunahme der korallinen Rotalgen als diskriminante Art.

Für Bryozoen konnte exemplarisch gezeigt werden, dass der Rand der Besiedlungsplatten im Gegensatz zur Vorder- oder Hinterseite bevorzugt besiedelt wird. Bedingt durch die erhöhte Strukturvielfalt wird hier die Ansiedlung und Lebensweise bestimmter Arten gefördert.

Über den Verlauf der Sukzession in benthischen Makrofauna-Gemeinschaften der Arktis war bisher nur wenig bekannt. In der vorliegenden Arbeit lassen sich Hinweise für eine zumindest in der Anfangsphase vergleichsweise langsame Gemeinschaftsentwicklung erkennen. Dies bestätigt den Trend anderer Untersuchungen. Daher ist es von großer Bedeutung, dass die Studie auch in den kommenden Jahren weitergeführt wird. Zusätzlich sollten abiotische und biotische Umweltbedingungen in die Analyse mit einbezogen werden, da sich so wahrscheinlich Entwicklungsmuster noch genauer erklären lassen. Die hier dargestellten Ergebnisse zeigen jedoch die Wichtigkeit des Schutzes arktischer Gewässer, über deren Regenerationsfähigkeit wir noch viel zu wenig wissen.

Summary

Early succession in benthic hard bottom communities was studied over a period of three years in arctic Kongsfjorden, Spitsbergen, using artificial substrate. At the beginning of the experiment in 2002 and in each following year Polyethylen-succession-panels were installed at 20 m depth and sampled once a year. Material from three years was therefore available to compare with first year succession as well as the effect of different exposure times. In the laboratory all settled and mobile organisms were identified, counted and analysed. As algae turned out to be an important part of the hard bottom community, they were also included in the analyses.

In total 75 species were identified, 19 of which had not been previously recorded for Kongsfjorden and seven not for Spitsbergen. The majority of the species showed an arctic-boreal distribution (70 %), while 14 % were arctic, 9 % boreal and 7 % were cosmopolitan.

Up to 20,600 animals per m² could be counted after one year of immersion, while 7,700 individuals per m² colonised the panels with more than one year exposure time. The difference was mainly due to juvenile balanids and mobile species, which showed great interannual fluctuations in their abundance. In general the sampling year has an effect on the community structure due to variable hydrological conditions. However, the duration of exposure has the major influence on the benthic community pattern. Thus, mean biomass was 2.2 g DM m⁻² after one year immersion and increased up to 8.7 g DM m⁻² after three years, mainly due to growth of bryozoa and algae. Among the sessile colonists bryozoa (24 species, mainly of the order Ctenostomata) and polychaetes (seven species) dominated the community in abundance and biomass, whereas the main proportion of the biomass was produced by *Circeis spirillum*, *Disporella verrucaria* and the genera *Spirorbis* and *Tegella*. Only the one-year-community of 2005 did not meet this pattern due to the dominance in numbers and mass of juvenile *Balanus crenatus*.

The most diverse communities ($H' = 1.62 - 2.19$) were found after an immersion time longer than one year. However, the diversity index in biomass and in abundance showed substantial differences: after three years of exposure communities showed an unequal distribution of the individuals in relation to species but an even distribution of biomass among the species. The one-year-communities did not show this variance and display comparable diversities for both factors.

Communities mainly differed due to the indicator species *C. spirillum*, *B. crenatus*, *Tegella arctica*, *T. arctica* var. *retroversa* and *Spirorbis* spp. The three year old community differs from younger ones due to the increased biomass of the discriminate taxon Corallinacea.

The study evidence also suggested that bryozoa favored the edge for settling in comparison to the front and rear part of the succession-panels. Probably an increased heterogeneity of structure promotes settlement and the pattern of life of certain species.

There is only sparse knowledge concerning succession in macrobenthic-communities of the arctic. This study reveals that, at least initially, communities develop comparatively slowly, which was also indicated by other investigations. Thus, it is important to continue this study during the forthcoming years. Supplementary work should be carried out on correlation with biotic and abiotic parameters as this may explain some of the patterns more clearly. However, the presented results strongly support the importance of protecting the marine arctic, as its resilience is insufficiently known.

1 Einleitung

1.1 Entwicklung und Diversität mariner Benthosgemeinschaften

Um die Entwicklung und die Struktur benthischer Gemeinschaften zu verstehen, ist eine Kenntnis über Besiedlungsprozesse essentiell. Rekrutierung, Kolonisierung und Prädation sind dabei wesentliche regulierende Prozesse (z.B. Stanwell-Smith & Barnes 1997, Wotton 2002, Dahms et al. 2004, Osman & Whitlatch 2004).

Die Veränderung der Artenzusammensetzung innerhalb einer Lebensgemeinschaft bzw. die Entwicklung neuer Lebensgemeinschaften wird unter dem Begriff „Sukzession“ zusammengefasst (z.B. Connell & Slayter 1977, Campbell 1997). Klassischerweise versteht man unter Sukzession einen kontinuierlichen, gerichteten Vorgang, bei dem eine zeitliche Aufeinanderfolge verschiedener Organismen an der gleichen Stelle stattfindet (Odum 1969, Bick 1998, Wittig & Streit 2004). Unterschieden wird zwischen der Primärsukzession, welche die erstmalige Besiedlung neu entstandener Flächen beschreibt, und der Sekundärsukzession, bei der eine Wiederbesiedlung gestörter Flächen stattfindet (Campbell 1997). Wird ein Areal von einer Art zum ersten Mal besiedelt, spricht man von Kolonisierung, eine Wiederbesiedlung durch eine bereits zuvor etablierte Art nennt man dagegen Rekolonisierung (Schaefer 2003).

Die Kolonisten können sich gegenseitig tolerieren, hemmen, behindern oder begünstigen bzw. das Substrat entsprechend vorbereiten (Barnes & Rothery 1996, Bram et al. 2004). Die Besiedlung von Hartboden beginnt im Allgemeinen mit der biochemischen Konditionierung und anschließender bakterieller Besiedlung. In der nachfolgenden Phase erfolgt die Besiedlung durch einzellige Eukaryoten und letztlich das Festsetzen mehrzelliger Eukaryoten (Larven und Algensporen) (Wahl 1987 & 1989). Als Endstadium einer Sukzessionsabfolge steht theoretisch eine dauerhafte Klimax-Gesellschaft (Schaefer 2003). Typischerweise findet man in einem Ökosystem jedoch ein Mosaik aus mehreren Gemeinschaften, welche

sich jeweils in einem bestimmten Stadium des Sukzessionszyklus befinden (Mosaik-Zyklus-Konzept) (Bick 1998).

Veränderungen innerhalb benthischer Gemeinschaften werden oft durch Störungen hervorgerufen, welche als Abweichung von den Normgrößen der ökologischen Faktoren eines Ökosystems definiert sind. Störungen können die verschiedensten Ursachen haben, unterschiedlichster Intensität sein (z.B. nur eine „Teilzerstörung“ einer Gemeinschaft) und dauerhafte oder vorübergehende Veränderungen herbeiführen (Bick 1998). In der Arktis sind Eisbergkratzer und -strandungen sowie Bioturbation und Wegfraß durch marine Säuger und Invertebraten typische Störungen (Dayton 1990, Dowdeswell & Forsberg 1992, Dayton et al. 1994, Gutt et al. 1996). Nach derartigen Ereignissen setzt die Sukzession ein. Dies führt unter Umständen sogar zu einer erhöhten Diversität, was im Einklang mit der intermediären Störungshypothese steht („intermediate disturbance hypothesis“, Connell 1978). Laut dieser Hypothese wirkt sich ein mittlerer Grad von Störungen (in Bezug auf Häufigkeit und Stärke) positiv auf die Artendiversität aus.

Biodiversität bezeichnet allgemein die Gesamtheit aller Ausprägungen der biologischen Vielfalt und betrachtet daher neben der Artenvielfalt auch die Struktur-, biochemische und genetische Diversität (Gaston 1996). Auf der nördlichen Hemisphäre nimmt die Biodiversität allgemein im marinen Milieu von den Tropen in Richtung Arktis ab (Kendall & Aschan 1993). Allerdings gibt es in der Arktis auch Gebiete, die mit einer hohen Produktivität und Diversität Ausnahmen darstellen (Gulliksen & Svensen 2004).

Die Artenzusammensetzung einer Biozönose wird durch biotische und abiotische Umweltfaktoren beeinflusst. Letztere charakterisieren vor allem ozeanographische, klimatische, chemische und physikalische Gegebenheiten. Unter biotischen Umweltfaktoren werden allgemein die Wechselwirkungen, welche die Organismen aufeinander ausüben (z.B. Konkurrenz, Räuber-Beute-Beziehungen, Symbiosen etc.), sowie die Nahrungsverfügbarkeit zusammengefasst. Im Hinblick auf eine erfolgreiche Besiedlung bzw. Etablierung von Organismen in einem

Lebensraum ist die inner- und zwischenartliche Konkurrenz, d.h. der Wettbewerb um Nahrung, Lebensraum oder andere ökologische Notwendigkeiten von besonderer Bedeutung (Bick 1998).

1.2 Ökologie der Arktis

Die Arktis umfasst die um den Nordpol liegenden Meeres- und Landgebiete. Ihre südliche Abgrenzung kann nach verschiedenen Gesichtspunkten erfolgen. Während früher der nördliche Polarkreis als Grenze angesehen wurde, werden heute hauptsächlich klimatische und vegetationsgeographische Kriterien herangezogen (Hassol 2004). Das sogenannte „Arktische Mittelmeer“ wird unterteilt in das Europäische Nordmeer (Grönland-, Islandsee, Norwegische See) und das Nordpolarmeer, den arktischen Ozean. Die 600 km breite Framstraße (zwischen Grönland und Spitzbergen, 2600 m Schwellentiefe) ist die Verbindung zwischen diesen beiden Hauptmeeresgebieten. Zum Pazifik besteht eine Verbindung über die Beringstraße (mit 85 km Breite und 50 m Tiefe). Der Hauptaustausch von Wassermassen erfolgt durch die Framstraße über den nach Süden gerichteten Ostgrönlandstrom und den Westspitzbergenstrom, der eine nordwärtsgerichtete Komponente des Norwegischen Atlantikstroms ist (Carmack 1990). Die Intensität des Westspitzbergenstroms ist abhängig vom Zustand der Nordatlantischen Oszillation (NAO), die eine Schwankung der Druckverhältnisse zwischen dem Islandtief und dem Azorenhoch ist.

Die moderne Biogeographie der Arktis ist hauptsächlich das Ergebnis der erdgeschichtlichen Ereignisse im Quartär. Im Vergleich zur Antarktis, die seit etwa 20 Millionen Jahren isoliert ist, relativ stabile Umweltbedingungen aufweist und daher eine vergleichsweise alte Fauna sowie in bestimmten Tiergruppen einen hohen Grad an Endemismus hat, ist die Fauna der Arktis relativ jung und beheimatet wenige endemische Arten. Aufgrund der geologischen Entwicklung besteht zur Fauna des Nordpazifiks und -atlantiks noch eine enge verwandtschaftliche Beziehung. Diese wird durch den Austausch von Wassermassen und der damit verbundenen Verbreitungsmöglichkeit für Larven oder Adulten auch heute noch aufrechterhalten. Von einer aktiven Kolonisierung

der Arktis kann man seit 6.000 bis 14.000 Jahren ausgehen (Zenkevitch 1963, Dunton 1992, Dayton et al. 1994).

Für die Evolution der Arten im arktischen Ozean sind besonders die Grenzen geologischer Epochen markant, da hier ein schneller und deutlicher Wechsel von geomorphologischen, klimatischen und biologischen Zuständen erfolgte (Golikov & Scarlato 1989). Die autochthone arktische Fauna ist zwar zum Teil voreiszeitlich, der Hauptanteil hat sich allerdings während der letzten Eiszeit entwickelt (Zenkevitch 1963).

Das arktische Inselarchipel Svalbard ist der nördlichste Teil Norwegens (74 - 81° N und 10 - 35° E) (Abb. 1). Der Name „Svalbard“ ist norwegischen Ursprungs und bedeutet „kalte Küste“. Umgeben ist das Archipel vom arktischen Ozean (im Bereich des flachen Schelfmeeres der Barentssee) und dem Nordatlantik (z.B. Gulliksen & Svensen 2004). Der nördliche und östliche Teil Svalbards weist den größten Teil des Jahrs eine permanente Eisschicht auf (Piepenburg et al. 1996). Im Gegensatz dazu zeigt sich der Einfluss des relativ warmen Nordatlantikstromes auf der Westseite Svalbards, wo die größte und gleichzeitig Hauptinsel des Archipels, Spitzbergen, liegt. Trotz des hohen Breitengrads ist das Klima hier vergleichsweise mild. Vom 20. April bis zum 23. August bleibt die Sonne über dem Horizont, während vom 26. Oktober bis zum 15. Februar Polarnacht herrscht (Hop et al. 2002, Gulliksen & Svensen 2004).

Der eiszeitliche Fjord „Kongsfjorden“ liegt im Westen Spitzbergens bei 79° N, 12° E. Gemeinsam mit dem „Krossfjorden“ mündet er in die Grönlandsee (Abb. 2). Als schmaler, langer und tiefer Wasserkörper weist der Kongsfjorden die typischen Charakteristika von Fjorden dieser Region auf. An der Fjordmündung befindet sich keine Schwelle. Das Wasser im Fjord wärmt sich ab dem Frühjahr (Überschreiten der Wassertemperatur von 0°C) bis zum August kontinuierlich auf (maximale Temperatur von 3,8 °C). Damit ist er ein großes Hitzereservoir und trägt zum maritimen, milden Klima der Umgebung bei. Packeis, das sich im Fjordinneren bildet, wird durch Winde in Richtung des Fjordausgangs transportiert. Der Süßwassereintrag und die damit verbundene Salinitätserniedrigung ist nur

saisonal sowie lokal im Oberflächenwasser (einige Dezimeter bis Meter) von Bedeutung. Die verschiedenen Wassermassen des Fjords sind in ständiger Bewegung und weisen keine stabile Schichtung auf. Die Strömungen sind hauptsächlich windinduziert, die auftretenden Gezeitenströme sind für das allgemeine Strömungsregime vernachlässigbar (Ito & Kudoh 1997).

In den Kongsfjorden münden insgesamt fünf Gletscher (Abb. 2). Die meisten der dort gekalbtten Eisberge schmelzen bereits im Fjord und sind verhältnismäßig klein; nur wenige erreichen eine Länge > 20 m und eine Höhe über dem Wasserspiegel von > 5 m. Aufgrund der geringen Größe und schnellen Schmelze spielen die Eisberge für den lokalen Sedimenthaushalt (Transport und Verlagerung von Sediment) eine untergeordnete Rolle. Eisbergkratzer finden sich bis in eine Tiefe von 40 m und haben daher im Flachwasser einen beträchtlichen Einfluss auf die Fauna (Dowdeswell & Forsberg 1992, Laudien et al. 2004).

Für die Klimaforschung spielt der Kongsfjorden eine bedeutende Rolle. Der äußere Fjord wird hauptsächlich durch ozeanographische Faktoren beeinflusst (Temperatur, Salinität und Ausmaß des Einstroms atlantischer Wassermassen), während das Fjordinnere vom Gletschereinfluss dominiert wird. In Abhängigkeit vom Klima variieren die Stärke des Eintrags atlantischer Wassermassen sowie die Gletscherschmelze. Vor allem im Pelagial zeigen sich die Schwankungen des Verhältnisses von arktischen zu atlantischen Einflüssen direkt. Für Untersuchungen zur möglichen Klimaveränderung ist der Fjord daher aufgrund seiner Eigenschaften und Sensibilität, aber auch seiner Zugänglichkeit hervorragend geeignet (Hop et al. 2002, Svendsen et al. 2002).

1.3 Benthos der Arktis

Das Benthos gehört neben dem Pelagial (Lebensraum zwischen der Wasseroberfläche und dem Boden, mit Plankton und Nekton) und dem Sympagos (Organismen, die mit dem Eis verbunden leben) zu den drei Hauptlebensräumen des polaren, marinen Ökosystems (z.B. Lalli & Parsons 1997, Gulliksen & Svensen 2004). Es umschreibt all diejenigen Lebensformen, welche sich dicht über, auf oder im Meeresboden aufhalten. Mehr als 95 % der gesamten marinen Floren- und Faunenarten sind im Benthos vertreten (Tardent 1993, Gulliksen et al. 1999).

Aufgrund von Größenklassen lässt sich das Benthos in Makro- (> 2 mm), Meio- (0,2 - 2 mm) und Mikrobenthos (< 0,2 mm) kategorisieren. Darüber hinaus ist eine Einteilung in funktionelle Gruppen oder Lebensformtypen durch die Ernährungsweise (z.B. karnivor, omnivor, Partikelfresser, Substratfresser), den Mobilitätsgrad (mobil, sessil, semi-mobil) und das Ausmaß der Bioturbation (diffuses Mixen, Oberflächenablagerung, Förderband von der Tiefe an die Oberfläche und umgekehrt) möglich (Tardent 1993, Hop et al. 2002).

Die Zusammensetzung benthischer Gemeinschaften hängt von diversen biotischen und abiotischen Faktoren ab. Die Neigung und Beschaffenheit des Untergrunds, Eindringtiefe von Licht (und in polaren Gebieten die Dauer der Helligkeitsperiode), Wassertemperatur und Salinität, Strömungen und ihre Geschwindigkeit sowie Sedimentationsraten sind wichtige abiotische Umweltbedingungen (Jørgensen & Gulliksen 2001, Hop et al. 2002, Gulliksen & Svensen 2004, Sahade et al. 2004). Im Meeresgebiet um Svalbard zeigen Untersuchungen von Piepenburg (1996), dass eine Kombination aus Wassertiefe und dem Gehalt am gesamten organischen Kohlenstoff (TOC = „total organic Carbon“) der obersten Sedimentschicht der wichtigste Umweltfaktor für die Erklärung des Faunenmusters ist.

Derartige distinkte Tiefenzonierungen lassen sich oft in der Arktis erkennen. Auch für Hart- und Weichbodengemeinschaften im Kongsfjorden wurde die Zunahme der Artendiversität bis in eine bestimmte Tiefe bestätigt (Sahade et al. 2004,

Laudien et al. 2004). Im Nordwesten Grönlands erhöht sich beispielsweise die Zahl der Invertebraten-Taxa mit zunehmender Tiefe, gleichzeitig weisen diese jedoch geringere Abundanzen auf (Starmans et al. 1999). Als Ursache für die verarmte Flora und Fauna im Flachwasser wurden abiotische Einflüsse (häufige Störungen durch Eisgang, Wellenexposition) und darüber hinaus biotische Faktoren wie wühlende Säuger skizziert.

Biotische Faktoren, die sich entscheidend auf die Gemeinschaftsstruktur auswirken, sind Konkurrenz um Platz und Nahrungsressourcen, Prädation und Rekrutierung. (Menge 1991, Gulliksen & Svensen 2004). Die Rekrutierung ist sowohl von Pre- als auch Post-Besiedlungsprozessen beeinflusst (Fraschetti et al. 2002). Grundlegend besteht eine Limitation durch die Anwesenheit und Dichte von Adulten. Zudem variiert das Maß der Rekrutierung mit der Zeit (saisonal und jährlich) und dem Raum (Turner & Todd 1993).

Weitere Faktoren, die erheblichen Einfluss auf den Grad der Rekrutierung haben, sind: die Larventypen (z.B. [mero-]planktisch, benthisch) sowie deren Ernährungsweise (planktotroph, lecitotroph) (Mileikovsky 1971) und Nahrungsverfügbarkeit (Qui & Quian 1997), die Substratverfügbarkeit, chemische „Abschreckung“ durch das Substrat (Woodin et al. 1997), Konkurrenz (Young & Chia 1981), Prädation (Wotton 2002) und die Höhe der Larvensterblichkeit in allen Phasen (Fairfull & Harriott 1999).

Die Verteilung benthischer Invertebraten des Kongsfjorden weist einen Gradienten vom Fjordinneren zum Fjordeingang auf: Im inneren Bereich dominieren kleine, mobile Suspensions- und detritovore Substratfresser, die in Richtung Fjordeingang zunehmend von sessilen Tieren abgelöst werden. Die benthische Biomasse und Diversität nimmt ebenfalls zu. Ursachen hierfür liegen im abnehmenden Sedimentationseinfluss der Gletscher und einer erhöhten Substratvielfalt und -struktur (Hop et al. 2002).

Die Hartbodenfauna wird im Kongsfjorden typischerweise von Balaniden, Aktinien, Ascidien, Bryozoen, Schwämmen und Muscheln dominiert (Jørgensen & Gulliksen

2001, Sahade et al. 2004). Der Seeigel *Strongylocentrotus droebachiensis* ist ein Schlüsselorganismus auf Hartboden und hat zahlenmäßig innerhalb der letzten beiden Jahrzehnte stark zugenommen. Seine Hauptnahrung sind zwar Braunalgen, dennoch übt er einen großen Einfluss auf die gesamte Gemeinschaft aus (Hop et al. 2002).

Die Lebewelt der Weichböden wird im Wesentlichen durch Polychaeten, Mollusken und Crustaceen gekennzeichnet (Laudien et al. 2004). Die Fischfauna des Fjords ist hauptsächlich von demersalen Arten geprägt (Hop et al. 2002, Herrmann 2004).

1.4 Hintergrund und Ziel der Arbeit

Um die Entwicklung arktischer Hartbodengemeinschaften hinsichtlich ihrer sukzessiven Artenzusammensetzung zu untersuchen, wurden im Kongsfjorden Langzeituntersuchungen zur Besiedlung künstlicher Substrate durchgeführt.

Bisherige Experimente fanden vor allem in temperierten und (sub-)tropischen Gewässern statt (z.B. Greene & Schoener 1982, Breitburg 1985, Turner & Todd 1993, García & Moreno 1998, Fairfull & Harriott 1999, Diaz-Castaneda 2000, Watson & Barnes 2004). In Polargebieten sind Sukzessionsexperimente hingegen kaum durchgeführt worden.

In der Antarktis untersuchte Dayton (1989) erfolgreich die Kolonisierung auf Platten, welche im McMurdo Sound (10 – 40 m Tiefe) ausgebracht waren. Innerhalb der ersten drei Jahre besiedelten wenige serpulide Polychaeten das Substrat, während es nach zehn Jahren stark durch Bryozoen, Weichkorallen, Hydrozoen und Schwämme bewachsen war. Rauschert (1991) fand nach drei Jahren Expositionszeit auf Besiedlungsplatten in der Maxwell Bay (30 m), King George Island, einen reichen Bewuchs von vor allem solitären Ascidien und Bryozoenkolonien. Über 21 Monate untersuchten Stanwell-Smith und Barnes (1997) die Entwicklung einer sessilen Gemeinschaft auf Besiedlungsplatten in

verschiedenen Tiefen vor Signy Island. Die dominanten Taxa waren Bryozoen und spirorbide Polychaeten. Jüngst untersuchte Bowden (2005) die Saisonalität auf Besiedlungsplatten in 8 m bzw. 20 m Tiefe in der Ryder Bay, Adelaide Insel (westliche Antarktische Halbinsel). Nach elf Monaten fanden sich 41 Arten auf den Platten, wobei erneut Bryozoen und spirorbide Polychaeten die zahlreichsten Individuen waren. Desweiteren existieren Wachstumsdaten der Seepocke *Bathylasma corolliforme*, welche unsystematisch von dreijährigen Verankerungen im Fichner-Rønne Schelfeis gewonnen wurden (Arntz et al. 2001).

In der Arktis führten Barnes und Kukliński (2005) unlängst ein Besiedlungsexperiment über ein Jahr im Isfjorden (Spitzbergen) mit künstlichen Platten in 12 m Tiefe durch. Die Ergebnisse zeigten, dass hauptsächlich Bryozoen und spirorbide Polychaeten die Flächen kolonisieren.

Für reife makrobenthische Gemeinschaften Svalbards wurde nachgewiesen, dass sie eine zeitliche Variation zeigen (Beuchel & Gulliksen 2002). Daher ist eine mehrjährige Untersuchungen nötig.

Die vorliegende Arbeit ist das erste langjährige arktische Besiedlungsexperiment und hat die Beschreibung der sukzessiven Besiedlung von Hartböden durch benthische Makrofauna zum Ziel. Aufgrund der Dauer des Versuchs wird die zeitliche Variation der Gemeinschaften berücksichtigt. Folgende Fragen sollen dabei beantwortet werden:

- Lassen sich Muster bzw. eine Entwicklung in den ersten drei Jahren der Sukzession erkennen?
- Wie verlaufen und ändern sich Kolonisierung, Wachstum und Dominanzverhältnisse der einzelnen Taxa?
- Gibt es Areale auf den Besiedlungsplatten, die bevorzugt besiedelt werden, und worin liegen die möglichen Ursachen?
- Welche Organismen sind im Kongsfjorden in Stadien der frühen Gemeinschaftsentwicklung von besonderer Bedeutung?
- Zeigen sich in unterschiedlichen Jahren nach jeweils einjähriger Expositionszeit der Besiedlungsplatten Unterschiede in der Primärbesiedlung?
- Welche Rolle spielen arktische Taxa in der kolonisierenden Gemeinschaft, und wie decken sich diese Ergebnisse mit vorherigen faunistischen Untersuchungen?

Darüber hinaus werden die Ergebnisse und Schlussfolgerungen im Zusammenhang der arktischen Ökologie diskutiert.

2 Material und Methoden

Ein Langzeit-Besiedlungsexperiment wurde im arktischen Kongsfjorden, an der Koldewey-Station, Ny Ålesund, Spitzbergen unter Leitung des Alfred-Wegener-Instituts für Polar und Meeresforschung im Rahmen des fortlaufenden Projekts „KOP51“ („Succession of benthic communities in polar environment“) begonnen. Dabei konnte zum ersten Mal die frühe Sukzession auf künstlichem Hartsubstrat in der Arktis für einen Zeitraum von mehreren Jahren untersucht werden. Frühere Experimente scheiterten meist am Wiederfinden des Versuchsaufbaus, was vor allem auf die mechanische Einwirkung durch Eisberge zurückzuführen war (pers. Mitteilung J. Laudien). Seit dem Versuchsbeginn im Jahr 2002 wurden die Besiedlungsplatten jährlich wiedergefunden und beprobt. Um auch die weitere Besiedlung verfolgen zu können, soll das Projekt noch für mehrere Jahre weiterlaufen.

Nach der Fixierung der Proben vor Ort erfolgte die Probenbearbeitung am Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung, Bremerhaven (AWI). Die Identifizierung der Organismen wurde anhand diverser Bestimmungsliteratur sowie mit Hilfe verschiedener Spezialisten vorgenommen. Statistisch wurden die Daten am AWI und an der Universität Bremen ausgewertet.

2.1 Untersuchungsgebiet

Das Sukzessionsexperiment wurde im Mündungsbereich des eiszeitlichen Fjords „Kongsfjorden“, an der Westküste Spitzbergens durchgeführt. Der Fjord kann als eine Verlängerung des „Kongsfjordrenna“ angesehen werden, ein Graben, der den Kontinentalschelf Spitzbergens durchschneidet. Die Südküste des Kongsfjorden wird von der sogenannten Brøgger Halbinsel gebildet. Der Fjord hat eine maximale Wassertiefe von 400 m, seine Breite liegt zwischen 4 km und 10 km, während die Länge 20 km beträgt. Im Jahresverlauf variiert die durchschnittliche Temperatur des Oberflächenwassers zwischen ca. 0 °C (Winter) und 6 °C (Sommer), während sie in der Untersuchungstiefe von 20 m das ganze Jahr bei

etwa 3,6 °C liegt (Bluhm et al. 2001, Svendsen et al. 2002). Aufgrund des Süßwassereintrags im Sommer nimmt die Salinität des Oberflächenwassers ab, wobei sie auf bis zu 28 im Fjordinnern sinken kann. Die Gezeiten sind semidiurnal und weisen einen Tidenhub von etwa 2 m auf (Ito & Kudoh 1997).

Im äußeren Bereich des Fjords sind die Sedimentationsraten um bis zu zwei Größenordnungen geringer als an der Gletscherfront im Fjordinneren (ca. 200 g m⁻² a⁻¹ gegenüber 20.000 g m⁻² a⁻¹, Svendsen et al. 2002).

Auf der nördlichen Seite der Brøgger Halbinsel liegt am Fjordeingang bei 78°58,37'N, 11°29,35'O das Kap „Kongsfjordneset“ (Abb. 2). Hier fällt der Meeresboden bis zur 15-m-Tiefenlinie allmählich, danach nahezu senkrecht ab. Die felsige Steilwand bietet optimale Voraussetzungen für Hartbodengesellschaften, da geringe Sedimentationsraten sowie ein geringer Süßwassereintrag vorherrschen und die tidenbedingte Strömung frische Nahrung für Filtrierer liefert (Svendsen et al. 2002). Zudem wurden an gleicher Stelle höchste Artenzahlen und Abundanzen für vertikale Untergründe gefunden (Jørgensen & Gulliksen 2001). Das faunistische Bild ist vor allem durch sessile Suspensionsfresser wie Ascidien, Aktinien, Bryozoen und Cirripeden geprägt (Sahade et al. 2004). Bis zu einer Tiefe von 15 m wird das Benthos stark durch den herbivoren Seeigel *Strongylocentrotus droebachiensis* beeinflusst, man findet bis zu 40 Individuen m⁻² (Beuchel & Gulliksen 2002). In geringerer Tiefe werden die Benthosgemeinschaften durch mechanische Einwirkungen von Eisbergen und Meereis gestört (Jørgensen & Gulliksen 2001). Daher wurde für die Studie eine Wassertiefe von 20 m für den Versuchsaufbau gewählt.



Abb. 1: Darstellung des Svalbard Archipels mit seinen umgebenden Meeresgebieten und Lage des Kongsfjorden an der Westküste Spitzbergens. (Verändert nach Institute of Oceanology, Polish Academy of Sciences).

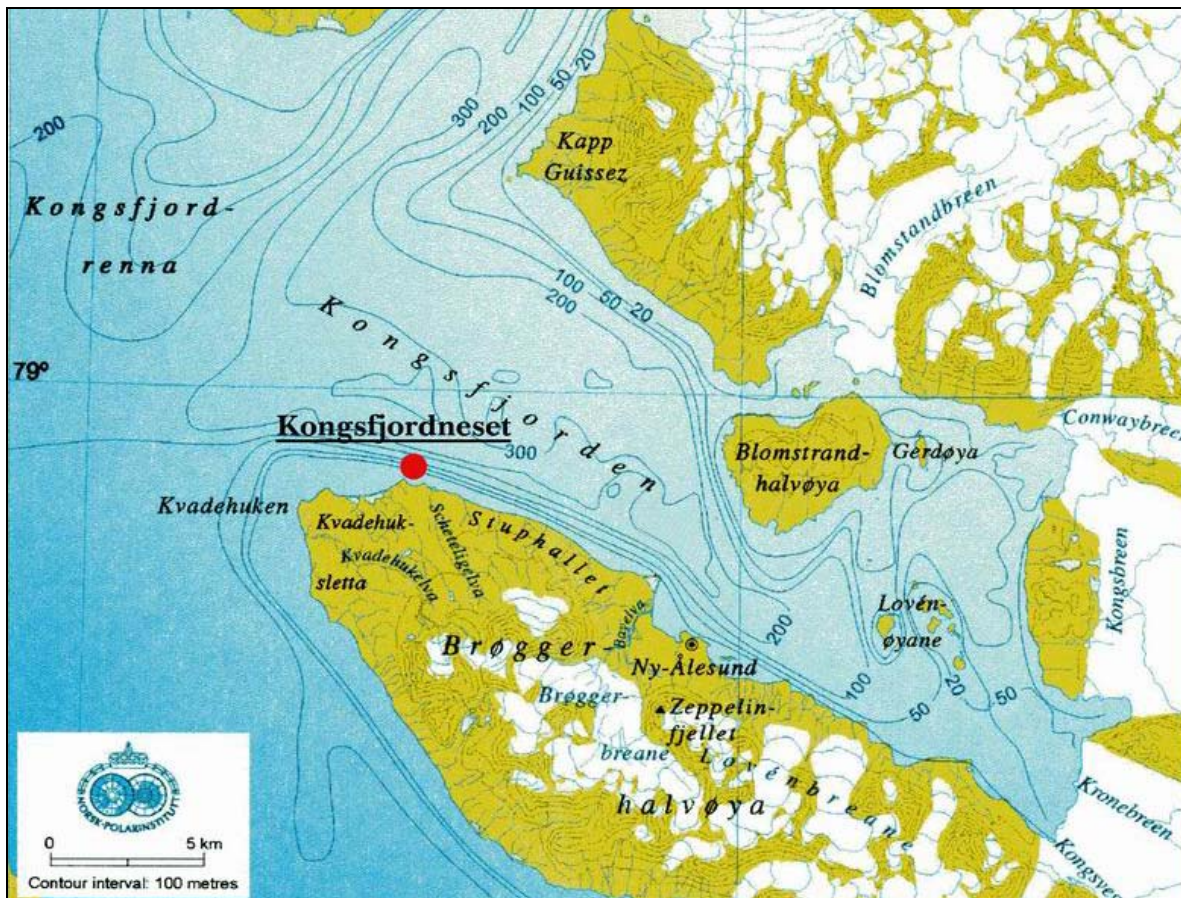


Abb. 2: Detaillierte Darstellung des Kongsfjorden und relative Lage des Untersuchungsgebiets, in dem die Sukzessionsexperimente zur Besiedlung künstlichen Hartbodens durchgeführt wurden (verändert nach Svendsen et al. 2002).

2.2 Versuchsaufbau und -durchführung

2.2.1 Experimentelles Design

Zur Untersuchung der Hartbodenbesiedlung wurden im Sommer 2002 (Ende Juli) ca. 600 m vor Kongsfjordneset an einer vertikalen Felswand in 20 m Tiefe 40 Besiedlungsplatten angebracht (Abb. 2, 3 & 4). Neben der Landmarke Kongsfjordneset wurden GPS-Referenzwerte zur Lokalisation des Untersuchungsgebiets notiert. Von Osten nach Westen wurden die Platten fortlaufend durchnummeriert. Ihr Abstand zueinander beträgt je nach Gegebenheit des Substrats minimal 1,5 m und maximal 6 m. Die Besiedlungsplatten haben einen Durchmesser von 40 cm und bestehen aus weißem Polyethylen 500[®], das eine hohe Beständigkeit aufweist. Die Oberfläche wurde mit Schleifpapier angeraut, um die Besiedlung zu unterstützen.

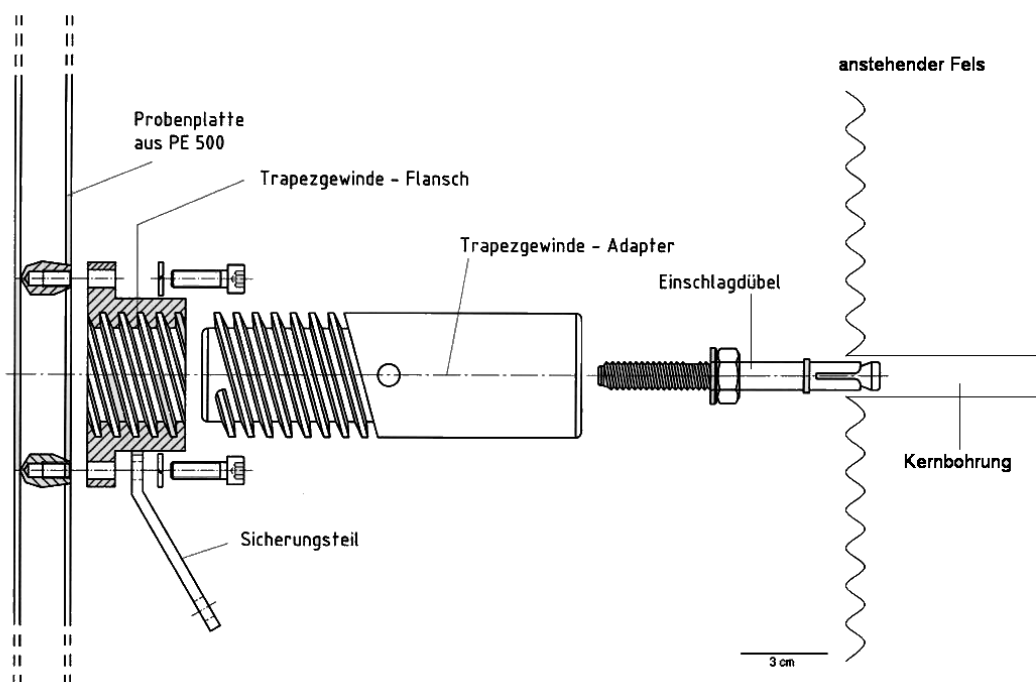


Abb. 3: Technische Darstellung der installierten Besiedlungsplatten. Gezeigt werden die einzelnen Details von Adapter und Gewinde sowie die Installation in der Felswand. Die gestrichelten Linien am Probenplattenrand zeigen, dass die Platte einen Durchmesser von 40 cm aufweist.

Im Taucheinsatz wurden mit einer Unterwasserbohrmaschine (Eigenproduktion AWI) Löcher von 10 mm Durchmesser und 70 mm Tiefe in die Felswand gebohrt (Abb. 3 & 4a). Polyethylen-Adapter (70 mm Durchmesser) wurden mittels Einschlagdübeln aus rostfreiem Edelstahl in der Wand verankert. Die Adapter sind mit einem Trapezgewinde versehen. Das passende Gegenstück befindet sich auf der Rückseite der Besiedlungsplatte, so dass diese auf den Adapter aufgeschraubt werden kann (Abb. 3). Bedingt durch den Adapter hat die installierte Platte einen Abstand von 10 bis 15 cm zum Untergrund. Die Ausrichtung der Platten ist parallel zum Hang, ein Beispiel zeigt Abb. 4 d. Jede Platte wurde nur einmal für den Versuch verwendet.

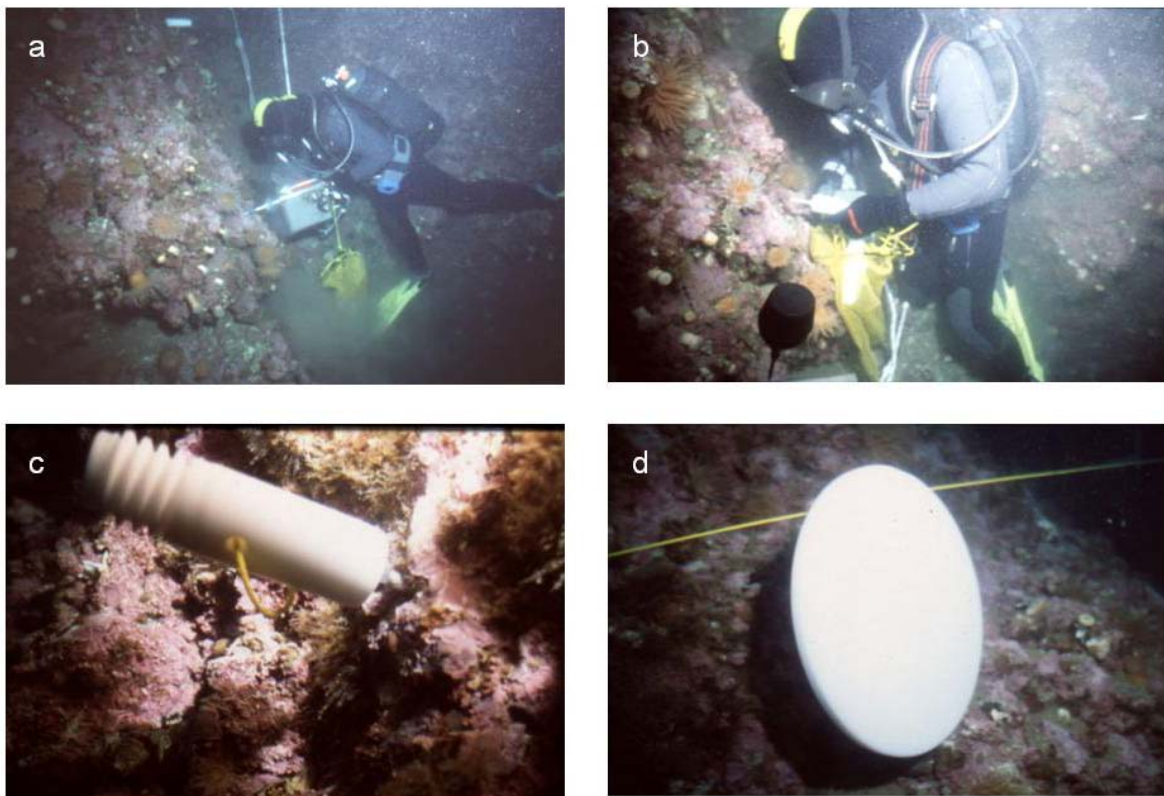


Abb. 4: Installation der Besiedlungsplatten im Kongsfjorden, Spitzbergen, in einer Wassertiefe von 20 m, a) Taucher, beim Bohren, b) Installation des Adapters, c) installierter Adapter mit mittig angebrachter Sicherungsleine, die mit dem Sicherungsteil (Abb. 3) verbunden wird, d) Beispiel einer frisch installierten Besiedlungsplatte.

2.2.2 Probennahme

Ein Jahr nach Ausbringen der Besiedlungsplatten wurden diese Ende Juni 2003 erstmalig beprobt. 35 der 40 Platten wurden wiedergefunden. Die fehlenden Besiedlungsplatten wurden augenscheinlich durch Felsbrocken, die aus Eisbergen herausschmolzen, zerstört (pers. Mitteilung J. Laudien). Per Zufallsprinzip wurden fünf Platten bestimmt und anschließend im Taucheinsatz geborgen. Um keine der angesiedelten Organismen zu verlieren, wurden die Platten vorsichtig *in situ* in wasserdichte Plastiktüten verpackt, diese verschlossen und zum Labor transportiert. Vorhandene Seeigel wurden zuvor entfernt.

Im Labor der Koldewey-Station, Ny-Ålesund (Spitzbergen) wurde der Bewuchs mit Rasierklingen abgekratzt, wobei eine Trennung nach Plattenrand, -vorder- und -hinterseite erfolgte. Unter „Rand“ wurden die äußeren 3 cm beider Plattenseiten und das Gewinde („Flansch“, Abb. 3,) auf der Rückseite, inklusive eines umliegenden 3 cm breiten Rings zusammengefasst. Die Organismen wurden zur späteren Bestimmung in 4% Borax-gepuffertem Formol fixiert. Alle beprobten sowie fehlenden Platten wurden durch neue ersetzt.

Ende August 2004 wurden die Besiedlungsplatten erneut beprobt. Ebenso wie im Jahr zuvor wurden per Taucheinsatz vier der im Jahr 2002 ausgebrachten Platten zufällig bestimmt und geborgen. Zusätzlich wurden drei der im Vorjahr neu installierten Platten an Land geholt, so dass Material von ein und zwei Jahre alten Platten vorhanden war. Alle beprobten und fehlenden Platten wurden abermals durch neue Besiedlungsplatten ersetzt. Die Bearbeitung der Platten erfolgte gemäß der Vorgehensweise im Vorjahr. Zur Erleichterung der späteren Bestimmungs- und Sortierarbeit wurden die Proben ab 2004 durch 500- μm und 200- μm Siebe in Größenfraktionen unterteilt.

Die dritte Beprobung erfolgte Ende August 2005. Jeweils drei ein und drei Jahre alte Platten wurden geborgen und wie im Vorjahr bearbeitet.

Eine Übersicht über die Probennahme-Tage und die untersuchten beprobten Platten zeigt Tabelle 1.

Tab. 1: Überblick über die Probennahme der im Kongsfjorden 2002 installierten Besiedlungsplatten in drei darauffolgenden Versuchsjahren.

Probejahr-Expositionszeit [in Jahren]	Datum der Beprobung	Platten- nummer
2003-1	16.06.2003	21
	19.06.2003	17, 24
	20.06.2003	7, 31
2004-1	18.08.2004	31
	19.08.2004	39
	23.08.2004	7
	25.08.2004	23
2004-2	19.08.2003	38
	23.08.2004	3
	25.08.2004	16
2005-1	29.08.2005	31
	30.08.2005	16, 39
2005-3	26.08.2005	20, 22
	29.08.2005	33

2.3 Auswertung und Analyse

2.3.1 Probenauswertung

Im Labor des Alfred-Wegener-Instituts für Polar- und Meeresforschung Bremerhaven wurden die Proben mit Hilfe eines Leica-Binokulars mit 80- bis 100facher Vergrößerung in die jeweiligen Taxa getrennt, bestimmt und gezählt. Für die Identifizierung der Algen und Polychaeten wurde zusätzlich ein Zeiss-Mikroskop mit 100- bis 200facher Vergrößerung verwendet.

Die Bestimmung der Organismen erfolgte, soweit möglich, bis auf Artniveau. Eine Übersicht der verwendeten Bestimmungsliteratur zeigt Tabelle 2. Für bestimmte Taxa wurde zusätzlich die Hilfe von Spezialisten in Anspruch genommen: Für Bryozoen Frau Dr. Valentinar I. Gontar (Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Russland), für Hydrozoen Herr Prof. Dr. Gili (Instituto de Ciencias del Mar CSIC, Spanien), für Amphipoden Herr Dr. Jørgen Bergen (UNIS, Longyearbyen, Svalbard), für Polychaeten Herr Dr. Andreas Bick (Universität Rostock) und für Algen Herr Prof. Dr. Christian Wiencke (AWI Bremerhaven) sowie Herr Prof. Bill Woelkerling (La Trobe University, Victoria, Australien). Zur langfristigen Konservierung wurden die Proben in 70 % Ethanol überführt.

Tab. 2: Übersicht der verwendeten Bestimmungsliteratur der Hartbodenflora und -fauna für die im Kongsfjorden auf Besiedlungsplatten gefundenen Gemeinschaften.

Taxa	Bestimmungsliteratur
Allgemein	Gaevskaja 1948, Hayward & Ryland 1995
Algen	Kornmann & Sahling 1993, Vinogradova 1995, Hansen & Jenneborg 1996
Hydrozoa	Broch 1928, Ryland 1963, Centre de Recherches et d'Etudes Océanographiques 1965, Naumov 1969, Schuchert 2001
Polychaeta	Hartmann-Schröder 1996, Jirkov 2001
Crustacea	Sars 1895 & 1899 & 1928, Stephensen 1942, Barnard 1969, Butler 1980, Smaldon 1979
Mollusca	Ziegelmeier 1957 & 1966, Nordsieck 1968 & 1969, Kaas & Richard 1985, Jones & Baxter 1987, Graham 1988
Bryozoa	Kluge 1975, Ryland et al. 1977, Gostilovskaja 1978, Hayward & Ryland 1979 & 1985, Soule et al. 1995

Zur näheren Charakterisierung der Gemeinschaften auf den Platten wurden die Abundanzen, maximalen Größen sowie die Biomasse der Organismen ermittelt. Bei den kolonialen Taxa war die Bestimmung problematisch, da oft nur Bruchstücke vorlagen. Intakte Kolonien der Bryozoen wurden gezählt und gewogen, um das durchschnittliche Gewicht einer Kolonie zu ermitteln. Anhand dieses Werts wurde über das Gesamtgewicht der bruchstückhaften Bryozoen deren theoretische Koloniezahl bestimmt. Für die Abundanzen wurden Gontar et al. (2004) folgend Kolonien und nicht etwa einzelne Zooide als maßgebende Größe gewählt.

Bei den Hydrozoen konnte keine exakte Aussage über die Anzahl an Kolonien getroffen werden, da es nicht möglich war, die Größe einer durchschnittlichen Kolonie zu bestimmen. Laut Kosevich und Marfenin (1986) kann zudem die Größe von Kolonien der vorliegenden Gattung zudem erheblich schwanken. Daher wurden alle Abundanzen der Hydrozoen, sofern vorhanden, gleich eins gesetzt.

Zur Abundanz- und Biomassebestimmung der spirorbiden Polychaeten und Mollusken wurden die Tiere inklusive ihres Gehäuses/ihrer Schale ausgewertet. Für Algen wurden keine Abundanzen ermittelt.

Die Größenbestimmung erfolgte anhand der Tiere maximaler Größe einer Art mittels eines digitalen Messschiebers (Digimatic Messschieber, Mitutoyo, Kawasaki, Kanagawa, Japan).

Um Aussagen über die Biomasse treffen zu können, wurde die Trockenmasse (TM) der Organismen ermittelt: Bei Taxa mit hohen Abundanzen wurden dafür Unterproben, bei Taxa mit geringer Individuenzahl bzw. Einzelindividuen alle Tiere zur Massenbestimmung herangezogen. Alle Wiegeschritte erfolgten an einer elektronischen Analysewaage (Sartoris) mit einer Genauigkeit von 0,00001 g. Zur Ermittlung der Trockenmasse wurde das Probenmaterial bei 60 °C für 36 Stunden im Trockenschrank bis zur Gewichtskonsistenz getrocknet und vor der Massebestimmung im Vakuum eines Exikators abgekühlt. Bei Proben mit nur wenig Material konnte die Biomasse aufgrund von Wägeungenauigkeiten nicht exakt bestimmt werden, so dass der Wert gleich 0,00001 g gesetzt wurde.

2.3.2 Datenanalyse

Die für Biomasse und Abundanz erfassten Rohdaten wurden zur weiteren Bearbeitung auf einen Quadratmeter extrapoliert. Sowohl die Ermittlung der statistischen Indizes als auch die Gemeinschaftsanalyse erfolgte mit dem Computerprogramm Primer v5 (Clarke & Warwick 1994, Clarke & Gorley 2001).

2.3.2.1 Zoogeographie

Um die Verbreitung der einzelnen Taxa zu illustrieren, wurde eine zoogeographische Einteilung entsprechend der einschlägigen Literatur vorgenommen (Kluge 1975, Gontar & Denisenko 1989, Klekowski & Weslawski 1991, Hartmann-Schröder 1996). Hierbei wurden die Tiere folgenden vier Zonen zugeordnet (Wlodarska et al. 1996):

- **arktisch:** Arten, die nur in der (Hoch-)Arktis vorkommen
- **boreal:** In der nördlichen Hemisphäre (ab etwa 50 °N) vorkommende Arten, deren Verbreitung durch die Arktis begrenzt ist
- **arktisch-boreal:** Arten, die sowohl in der arktischen wie auch in der borealen Zone verbreitet sind
- **kosmopolitisch:** Arten mit einer weitreichenden Verbreitung in den Süden bis zu tropischen Regionen

2.3.2.2 Ökologische Indizes

Zur Vermittlung eines schnellen Überblicks über die Diversität der vorhandenen Gemeinschaften dienen verschiedene Indizes. Neben den im Folgenden beschriebenen und in dieser Arbeit verwendeten Indizes gibt es noch eine Vielzahl weiterer die zur Beschreibung und zum Vergleich von Artenverteilung und Gemeinschaften dienen. Die in dieser Studie benutzten Indizes sind in der marinen Biologie die meist gebräuchlichsten (z.B. Arntz & Rumohr 1982, Starmans et al. 1999, Gray 2000), daher ist ein direkter Vergleich mit anderen Untersuchungen auf ihrer Grundlage möglich.

Gemeinschaften können am einfachsten durch die totale Artenzahl (S) beschrieben werden, in die jedoch die Individuenzahl nicht mit eingeht.

Um neben der Anzahl der Arten auch die Gesamtindividuenzahl (N) zu berücksichtigen, wird der Margalef's Index, d , berechnet. Er ist ein Maß für die bei einer bestimmten Anzahl von Individuen vorhandene Artenzahl (Artenreichtum; engl.: „species richness“) und ergibt sich aus:

$$d = \frac{(S-1)}{\log N} \quad (1)$$

Bei der Berechnung des Artenreichtums nach Margalef erfolgt keine Gewichtung der relativen Anteile der Arten (Dominanzen). Um diese mit einzubeziehen wird häufig der Shannon-Wiener Index (H') als Diversitätsmaß verwendet. Nach Shannon und Weaver (Shannon & Weaver 1963) berechnet er sich aus:

$$H' = \sum_{i=1}^k p_i (\log p_i) \quad (2)$$

wobei $p_i = n_i/N$ und somit der relative Anteil einer Art i an der Gesamtindividuenzahl N ist. Die Gesamtzahl der Arten wird durch k ausgedrückt. H' als Artendiversität steigt mit zunehmender Artenzahl sowie zunehmender Gleichverteilung der relativen Abundanzen (Kratochwil & Schwabe 2001).

Um Gemeinschaften mit unterschiedlichen Artenzahlen vergleichen zu können, wird als Maß die sogenannte Äquität (engl.: „evenness“) herangezogen. Der hier verwendete Piloú's Äquitäts Index (J') (Piloú 1975) beschreibt die Gleichverteilung der Arten und ist eine Funktion der Shannon Diversität:

$$J' = \frac{H'}{\log S} \quad (3)$$

Dabei ist $\log S$ die maximal mögliche Diversität, welche erreicht werden würde, wenn alle Arten mit gleichmäßiger Abundanz vertreten wären (Kratochwil & Schwabe 2001). Die Äquität kann Werte zwischen 0 und 1 annehmen. Bei $H' = 0$ kommt nur eine Art vor, die 100 % aller Individuen auf sich vereint.

2.3.2.3 Multivariate Methoden

Für die Analyse der vorhandenen Gemeinschaftsstrukturen wurde auf verschiedene multivariate Verfahren zurückgegriffen, die sich in ihrer Anwendbarkeit für die marine Ökologie bewährt haben (Field et al. 1982).

Vielen der hier verwendeten Verfahren liegt eine Ähnlichkeitsmatrix, in der die paarweise Gemeinsamkeit zwischen den einzelnen Besiedlungsplatten berechnet wird, zugrunde. Dabei wurde der Ähnlichkeitskoeffizient nach Bray und Curtis (1957) gewählt, welcher sich aus

$$S_{jk} = 100 \frac{\sum_{i=1}^p 2 \min(y_{ij}, y_{ik})}{\sum_{i=1}^p (y_{ij} + y_{ik})} \quad (4)$$

ergibt. S_{jk} beschreibt die Ähnlichkeit zwischen den Proben j und k , y_{ij} bzw. y_{ik} stellen die Abundanz (oder Biomasse) der Art i in der Probe j bzw. k dar.

Gegenüber anderen Ähnlichkeitskoeffizienten hat der Bray-Curtis-Koeffizient den Vorteil, dass die gemeinsame Abwesenheit einer Art auf zwei oder mehr Platten nicht als Ähnlichkeit gewertet wird (Field & McFarlane 1968). Allerdings gewichtet der Koeffizient individuenreiche Arten mehr als seltene (Field et al. 1982). Um diesen Effekt zu reduzieren, wurden alle Biomasse- und Abundanzdaten vor Berechnung einer Ähnlichkeitsmatrix quadratwurzeltransformiert.

Klassifikation

Mit Hilfe von Clusteranalysen werden die verschiedenen Proben anhand ihrer Merkmale in Klassen sortiert. Diese sind in sich homogen und unterscheiden sich hinsichtlich ihrer Merkmale untereinander (Kaufmann & Pape 1984). Proben einer Gruppe sind also ähnlicher zueinander als zu anderen Gruppen. Jeder Clusteranalyse liegt die oben erwähnte Ähnlichkeitsmatrix zugrunde. Die hier angewandte Clustermethode beruht auf einer hierarchischen Gruppierung der

Proben über den Gruppenmittelwert (englisch „group average“). Das Ergebnis ist ein Dendrogramm mit Stationsclustern (Clarke & Warwick 1994).

Ordination

Über Ordinationsverfahren werden Daten entlang eines Gradienten graphisch in einem Diagramm wiedergegeben. Die hier angewandte Methode der Ordination ist die nicht-metrische multidimensionale Skalierung (MDS; engl.: „multi-dimensional scaling“). Als Ergebnis wird eine zweidimensionale „Karte“ konstruiert, in der die Proben entsprechend ihrer Ähnlichkeit zueinander angeordnet sind. Die räumliche Distanz zwischen den Proben (dargestellt als Einträge auf der Karte) entspricht dabei den Ähnlichkeiten nach Bray-Curtis. Ein Vorteil des MDS-Verfahrens liegt darin, dass keine Voraussetzungen für die Daten bezüglich ihrer Linearität oder Verteilung bestehen müssen (Clarke & Warwick 1994).

Als Maß für die statistische Güte der Ordination wird der sogenannte „Stress-Wert“ angegeben. Werte $< 0,05$ deuten auf eine repräsentative Ordination hin. Auch Werte $< 0,1$ dokumentieren noch eine gute Ordination, die nur wenig Anlass zu einer Fehlinterpretation gibt. Stress-Werte $< 0,2$ lassen immer noch eine brauchbare Interpretation zu, während Werte $> 0,3$ auf eine zufällige Anordnung der Proben in der Ordination hindeuten (Clarke & Warwick 1994).

ANOSIM Analyse

Die sogenannte ANOSIM (engl.: „one-way analysis of similarity“) ist ein Permutationstest, der den Vergleich von zwei oder mehr Gruppen, basierend auf einer Ähnlichkeitsmatrix, erlaubt. Sie entspricht in etwa einer Standard univariaten „1-way“ und „2-way“ ANOVA, braucht jedoch als Voraussetzung kein konkretes Verteilungsmuster. Die ANOSIM testet die Nullhypothese (H_0), welche besagt, dass keine Unterschiede in den Gemeinschaften der verschiedenen Gruppen (hier Besiedlungsplatten eines Sukzessions- und Untersuchungsjahrs) bestehen. Die Definition dieser Gruppen muss *a priori* vorgenommen werden. Zunächst wird die mittlere Rangähnlichkeit von Replikaten innerhalb einer Gruppe errechnet und

anschließend der mittleren Rangähnlichkeit zwischen den Gruppen gegenübergestellt. Dadurch ergibt sich der sogenannte Testwert R („Global R“), der für die allgemeine Unterscheidbarkeit zwischen den Gruppen steht. Anhand von 999 möglichen Permutationen wird eine Verteilungsstatistik von simulierten R-Werten erstellt. Um das Signifikanzlevel zu ermitteln, wird die Wahrscheinlichkeit dafür berechnet, dass „Global R“ tatsächlich dieser Verteilung entstammt. Ist dies eher unwahrscheinlich, so wird die Nullhypothese verworfen (Clarke & Warwick 1994).

Um das Ergebnis weiter zu differenzieren, werden in der ANOSIM neben diesem allgemeinen Test zwischen allen Gruppen auch die einzelnen Gruppen paarweise gegeneinander getestet. Das Ergebnis sind paarweise R-Werte mit zugehöriger Signifikanz.

Das höchstmögliche Signifikanzniveau hängt stark von der Anzahl der Replikate ab. Testet man z.B. zwei Gruppen, die durch jeweils drei Replikate repräsentiert sind, kann nur ein maximales Signifikanzniveau von 10 % ($p < 0,1$) erreicht werden. Sind die Gruppen durch jeweils sechs Proben vertreten, ist das höchstmögliche Signifikanzniveau 0,2 % ($p < 0,002$). In der vorliegenden Arbeit gibt es nur wenige Replikate pro Gruppe. Aufgrund der beschränkten Signifikanz (vor allem in den paarweisen Tests) ist der R-Wert normalerweise von größerer Aussagekraft, da dieser ein absolutes Maß für die Trennbarkeit der Gruppen ist. Je klarer sich die Gruppen voneinander unterscheiden lassen, desto größer ist der R-Wert. Beim Maximum von $R = 1$ sind alle Replikate einer Gruppe zueinander ähnlicher als zu irgendeinem Replikat einer anderen Gruppe. Bei $1 > R > 0,75$ liegt immer noch eine gute Unterscheidbarkeit der Gruppen vor. $R > 0,5$ spricht für überlappende, aber dennoch klar trennbare Gruppen. Kaum noch unterscheiden lassen sich Gruppen bei einem R-Wert $< 0,25$. Bei $R = 0$ ist H_0 wahr. Schlussfolgerungen aus der ANOSIM dürfen nur auf eine gesamte Population generalisiert werden, wenn die Daten wie im vorliegenden Fall eine zufällige Probe dieser Population (hier: aller Besiedlungsplatten) sind (Clarke & Gorley 2001).

Es wurde sowohl eine „1-way ANOSIM“ als auch eine „2-way crossed ANOSIM“ durchgeführt. Letztgenannte ermöglicht den Test auf Unterschiede zwischen Gruppen in Abhängigkeit von zwei Faktoren (hier Beprobungsjahr und Sukzessionsjahr) und zeigt dabei, welcher der beiden Faktoren einen größeren Einfluss auf die Gemeinschaftsstruktur ausübt.

SIMPER Analyse

Um zu bestimmen, welche Arten für Unterschiede bzw. Gemeinsamkeiten auf bzw. zwischen den Besiedlungsplatten verantwortlich sind, wird als in dieser Studie die sogenannte SIMPER Analyse (engl.: „similarity percentages“) von quadratwurzeltransformierten Biomassedaten angewendet. Das Ergebnis liefert zum einen die prozentuale Gemeinsamkeit innerhalb einer Gruppe und benennt die dafür verantwortlichen Arten. Zum anderen wird die durchschnittliche Ungleichheit zweier Gruppen voneinander inklusive der dafür verantwortlichen Arten berechnet. Wie gut sich eine Art als Unterscheidungskriterium („Diskriminante“) eignet, kann man anhand des Verhältnisses des Ähnlichkeitskoeffizienten zur dazugehörigen Standardabweichung erkennen. Je größer der Quotient ist, desto kleiner ist die Standardabweichung, und umso besser kann man die jeweilige Art als erklärende Indikatorart für Unterschiede/ Gemeinsamkeiten heranziehen (Clarke & Warwick 1994).

3 Ergebnisse

Die 2002 und in den Folgejahren im Kongsfjorden installierten Besiedlungsplatten wurden jeweils in den darauffolgenden Sommern beprobt. Eine Übersicht der in dieser Arbeit ausgewerteten Platten zeigt Tabelle 3.

Tab. 3: Überblick der im Kongsfjorden beprobten Besiedlungsplatten unter Angabe der Anzahl an Replikaten, der Expositionszeit und des Probennahmejahrs. Auf die angegebenen Bezeichnungen wird in den Darstellungen aller Tabellen und Abbildungen, aber auch im Text zurückgegriffen.

Replikate/ Plattenanzahl	Expositionszeit [Jahre]	Beprobungsjahr	Bezeichnung
5	1	2003	2003-1
4	1	2004	2004-1
3	1	2004	2005-1
3	2	2005	2004-2
3	3	2005	2005-3

3.1 Abundanz und Biomasse

Die gewonnenen Abundanz- und Biomassedaten der jeweiligen Besiedlungsplatten sind in der Datenbank PANGAEA archiviert und stehen zum Download bereit (Schmiing et al. 2005). Die dort abrufbaren Listen zeigen die Daten, getrennt nach Plattenvorder-, -hinterseite und Rand. Die jeweiligen Werte wurden zu einem Gesamtwert der entsprechenden Platte addiert und auf eine Fläche von einem Quadratmeter extrapoliert. Die Mittelwerte aller Platten eines Jahrs sind in Tabelle 4 und Abbildung 5 dargestellt.

Auf den Besiedlungsplatten mit einem Jahr Expositionszeit wurden mittlere Abundanzen von 5.716 Individuen m^{-2} (2004) bis 20.620 Individuen m^{-2} (Platten aus 2003 bzw. 2005) gefunden. Die Individuendichte von 20.620 Tieren m^{-2} ist gleichzeitig die über den gesamten Versuchszeitraum maximal gefundene Abundanz. Auf den Platten aus dem Jahr 2004, die für zwei Jahre installiert waren, ist die geringste mittlere Abundanz zu finden (3.349 Tiere m^{-2}), die Gemeinschaften mit dreijähriger Plattenexpositionszeit zeigen mit 7.866 Tieren m^{-2} mehr als doppelt so hohe Abundanzen.

Betrachtet man nur die sessile Makrofauna, so sind in den Untersuchungsjahren 2003 und 2004, unabhängig von der Expositionszeit, die geringsten mittleren Abundanzen zu finden (2.098 - 3.906 Individuen m^{-2}). Die Individuenzahlen der sessilen Makrofauna auf den Platten mit dreijähriger Exposition sind etwa doppelt so hoch (7.704 sessile Individuen m^{-2}). In den einjährigen Gemeinschaften 2005-1 ist ein Abundanzmaximum der sessilen Arten von 20.322 Tieren m^{-2} festzustellen (Abb. 5, Tab. 4). Algen sind bei Betrachtung der Abundanzen nicht mit erfasst worden, fallen bei der ermittelten Biomasse dagegen ins Gewicht.

Im Hinblick auf die durchschnittliche Biomasse von Flora und Fauna ergibt sich eine andere Verteilung der Minima und Maxima. Die geringsten Werte (4,1 - 4,2 g TM m^{-2}) sind auf den Besiedlungsplatten einjähriger Exposition aus den Probejahren 2003 und 2004 zu finden. Die maximal gefundene mittlere Biomasse von 8,7 g TM m^{-2} ist dagegen auf Platten mit der längsten Expositionszeit (drei Jahre) zu verzeichnen. Der Wert für die nach zwei Jahren beprobten Gemeinschaften ist mit etwa 8,3 g TM m^{-2} nur geringfügig niedriger. Generell ist die Biomasse der Organismengemeinschaft mit mehrjährigem Entwicklungszeitraum ungefähr doppelt so hoch wie die derer nach einjähriger Substratexposition. Auch bei Ausschluss der Flora ändert sich dieses Bild nicht wesentlich.

Setzt man die mittleren Abundanzen mit den mittleren Biomassen in Beziehung, so ergibt sich eine negative Korrelation. Untersuchungsjahre mit geringen Abundanzen weisen eine hohe Biomasse auf (Abb. 5).

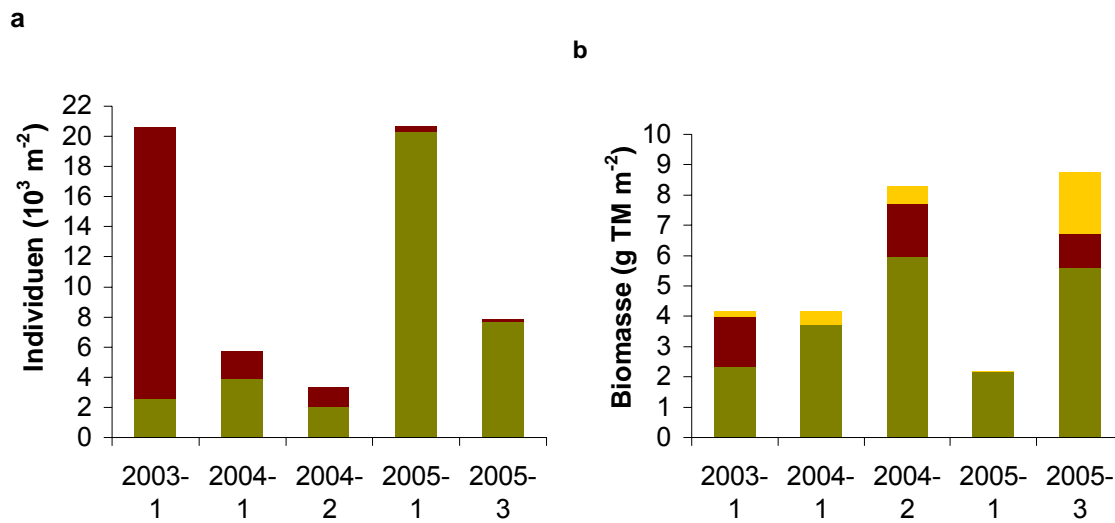


Abb. 5: Mittlere Abundanz (a) und Biomasse (b) der Hartbodengemeinschaften auf den Besiedlungsplatten, **GRÜN** sessile Makrofauna, **ROT** Foraminiferen, mobile Fauna, **GELB** benthische Algen.

Tab. 4: Mittlere Abundanzen (a) und Biomassen (b) aller Kolonistengroßgruppen (Flora und Fauna) auf der gesamten Platte, getrennt nach Beprobungsjahr und Expositionszeit.

a) Abundanz (Ind. m⁻²)					
Taxa	2003-1	2004-1	2004-2	2005-1	2005-3
Foraminiferen	183	18	11	1	9
Porifera	0	0	0	0	1
Hydrozoa	8	0	1	1	4
Polychaeta	1.467	1.146	898	155	1037
Crustacea	17.696	3.546	1.951	20.295	6.236
Mollusca	8	6	16	4	33
Bryozoa	1.247	1.000	472	178	545
Gesamte Makrofauna	20.610	5.716	3.349	20.634	7.866
davon sessil	2.533	3.906	2.098	20.322	7.704

b) Biomasse (mg TM m⁻²)					
Taxa	2003-1	2004-1	2004-2	2005-1	2005-3
Algen	188,72	427,64	586,36	27,75	2015,68
Foraminiferen	1,83	0,18	0,11	0,01	0,09
Porifera	0	0	0	0	0,01
Hydrozoa	275,00	0	3,01	0,03	0,01
Polychaeta	1.085,51	1.797,39	3.035,44	44,77	599,26
Crustacea	341,67	611,57	256,18	1.368,84	373,32
Mollusca	1.584,86	378,19	2.328,46	0,01	3.108,72
Bryozoa	699,36	932,98	2.106,63	722,35	2.635,18
Gesamt	4.176,95	4.147,94	8.316,18	2.163,75	8.732,28
Gesamte Makrofauna	3.988,23	3.720,3	7.729,82	2.136	6.716,6
davon sessil	2.335,48	3.706,40	5.963,72	2.148,83	5.599,20

Auf den Besiedlungsplatten wurden insgesamt 75 verschiedene Taxa gefunden, davon konnten 12 bis zur Gattung und 49 auf Artniveau bestimmt werden (Tab. 5). In taxonomischen Untersuchungen gibt es für dieselbe Art oftmals Synonyme. In dieser Arbeit wurden daher die derzeit akzeptierten Namen verwendet; eine Liste der jeweiligen Synonyme ist in Gulliksen et al. (1999) zu finden. Unter „Foraminifera n.d.“ sind mindestens drei verschiedene Arten zusammengefasst, welche nicht weiter differenziert wurden. Bei den korallinen Rotalgen wurden zwar zwei verschiedene Gattungen bestimmt (*Melobesia* und *Phymatholithon*), diese konnten aufgrund der Qualität des Probenmaterials jedoch nicht immer einwandfrei voneinander unterschieden werden und wurden somit unter „Corallinacea n.d.“ zusammengefasst. Obwohl die Algen *Desmarestia viridis* und *D. aculeata* unterschieden wurden, gibt die Artenliste auch den Term „*Desmarestia* sp.“ wieder. Hierbei handelt es sich um eine der beiden zuvor genannten Arten, die jedoch in so jungen Stadien vorlag, dass eine genaue Zuordnung nicht möglich war. Benthische Copepoden wurden als Bestandteil der mobilen Fauna ebenfalls miterfasst, obwohl sie aufgrund ihrer Größe nicht zum Makrobenthos zählen.

Vier Arten (*Balanus crenatus*, *Circeis spirillum* (Tafel 3, untere Abb.), *Disporella verrucaria* (Tafel 2 Abb. unten links) und *Tegella arctica* (Tafel 1 Abb. untere Reihe) siedelten auf allen untersuchten Platten. Foraminiferen, benthische Copepoden, die Rotalge *Hildenbrandia rubra* und drei Bryozoenarten (Kap. 3.5) waren auf $\geq 75\%$ der Besiedlungsplatten vertreten. Elf weitere Taxa, darunter je drei Polychaeten (aus der Familie Spirorbidae: *Paradexiospira vitrea*, *Spirorbis spirorbis* und *S. tridentatus*) und cheilostomate Bryozoen (Kap. 3.5), vier Algen (beide *Desmarestia*-Arten [Tafel 6 Abb. mitte rechts & unten links], die korallinen Rotalgen sowie *Phycodrys rubens* [Tafel 6 Abb. oben rechts]) und die Käferschnecke *Tonicella marmorea* (Tafel 5 obere Abb.), wurden noch auf mehr als der Hälfte aller Platten gefunden.

Sieben der 75 vertretenen Arten sind für Svalbard/Spitzbergen und 19 für den Kongsfjorden zum ersten Mal nachgewiesen (Tab. 5) (nach Gulliksen et al. 1999, Gontar et al. 2001, Kukliński 2002).

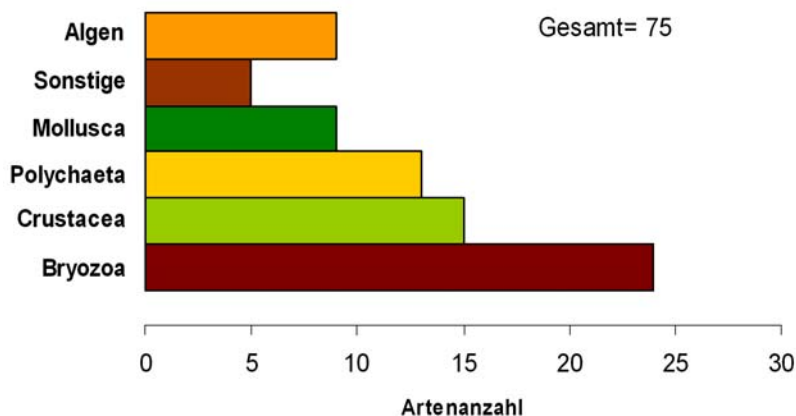


Abb. 6: Überblick über die Aufteilung auf Großgruppen der 75 im Kongsfjorden auf Besiedlungsplatten gefundenen Arten.

Bryozoen sind die mit 24 Arten am stärksten vertretene Großgruppe (Abb. 6). Unter Berücksichtigung der sessilen sowie mobilen Arten sind die Crustaceen (15 Arten), gefolgt von Polychaeten (dreizehn Arten) die zweit- bzw. drittstärkste Gruppe. Betrachtet man nur die sessilen Arten, so ändert sich die Dominanzstruktur, da unter den Crustaceen nur eine sessile Art (*Balanus crenatus*), unter den Polychaeten dagegen sieben vorkommen. Im Stadium der frühen Sukzession von drei Jahren sind die Hydrozoen (drei Arten) und Schwämme (eine Art) weniger artenreich vertreten.

Bei Betrachtung der Verteilung der relativen Biomasse bzw. Abundanz, getrennt nach den verschiedenen Expositions- bzw. Probennahmejahren (Abb. 7), prägen die Crustaceen stets mit mindestens 58 % Individuendominanz das Gemeinschaftsbild. Im Hinblick auf die Biomasse verlieren sie jedoch diese Bedeutung, mit Ausnahme der nach einjähriger Expositionszeit in 2005 beprobten Platten (2005-1). Bezüglich ihrer Abundanz sind neben den Crustaceen die Bryozoen (Kap. 3.5) und Polychaeten (hier vor allem *Circeis spirillum*) die wesentlichen Großgruppen der Hartbodengemeinschaft. Deren relative Abundanzen an der Gesamtindividuenzahl schwanken allerdings erheblich mit den Sukzessions- bzw. Beprobungsjahren. So haben die Bryozoen im Untersuchungs-jahr 2004 einen Anteil > 10 % an der Gesamtindividuenzahl, während dieser in den beiden anderen Jahren stets unter 7 % liegt. Auch der relative Anteil der Polychaeten ist im Beprobungsjahr 2004 mit 20 % bis 27 % am größten. Nur auf den Platten dreijähriger Expositionszeit haben sie noch eine Dominanz > 10%, bei

kürzerer Exposition liegt diese stets niedriger. Im Hinblick auf die Biomasse sind die Bryozoen konstant für jeweils etwa ein Viertel der gesamten Biomasse verantwortlich. Der Einfluss der Polychaeten schwankt dagegen deutlich (26 % in 2003, ca. 40 % in 2004, 2 % bis 7 % in 2005). Für die Gesamtbiomasse prägen zudem Mollusken das Gemeinschaftsbild (in Abb. 7 unter „Sonstige“ mit aufgeführt). 2003 hat diese Gruppe eine relative Biomasse von 38 %. Auch auf den zwei und drei Jahre exponierten Platten nehmen sie mit 28 % bzw. 36 % einen großen Anteil an der Biomasse ein.

Vergleicht man die Dominanzverhältnisse der Großgruppen nur unter Berücksichtigung der sessilen Fauna, so ändert sich die Gewichtung teilweise erheblich: Die Dominanz der Crustaceen ist in den Probenahmejahren 2004 und insbesondere 2003 wesentlich geringer. Die mobilen Arten mit eingeschlossen besitzen die Crustaceen eine relative Abundanz von 86 %, schließt man die freibeweglichen Krebse aus, so haben die sessilen nur noch einen Anteil < 1 % an der Gesamtindividuenzahl. Im Probenjahr 2005 hingegen dominieren auch die sessilen Crustaceen nach wie vor mit 98 % (2005-1) bzw. 80 % (2005-3) der Gesamtindividuen die Gemeinschaftsstruktur. Die einzigen vorhandenen sessilen Krebse sind die Seepocken (lediglich mit *Balanus crenatus* vertreten), die auf dem Substrat hauptsächlich als Juvenile mit einer Größe von durchschnittlich 1 bis 2 mm vorkamen. Ihre Gesamtabundanz (Tab. 4) sowie die damit verbundene relative Abundanz schwankt stark zwischen den Untersuchungsjahren. Dennoch wird die Biomasse der Großgruppe Crustacea in allen Jahren hauptsächlich durch Balaniden aufgebaut.

Auch bei den Mollusken ist unter Ausschluss der mobilen Arten eine große Änderung zu erkennen, da nur eine sessile Muschel (*Hiatella arctica*) gefunden wurde. Bei der Zusammensetzung der Gesamtabundanz spielen die Mollusken stets nur eine untergeordnete Rolle. Im Gegensatz zu der oben beschriebenen Bedeutung für die Gesamtbiomasse (inklusive der mobilen Arten), verlieren sie unter Berücksichtigung lediglich der sessilen Fauna enorm an Bedeutung: Die relative Biomasse sinkt in allen Jahren unter 1 %.

Ein entgegengesetztes Bild zeigt sich bei den Polychaeten. In der Zusammensetzung der sessilen Fauna gewinnt diese Tiergruppe sowohl in Anbetracht der relativen Abundanz als auch der Biomasse in den Untersuchungsjahren 2003 und 2004 an Bedeutung. Unter Ausschluss der mobilen Fauna steigt der relative Anteil an der Gesamtindividuenzahl 2003 auf 46 % (von 6 % bei Mitberücksichtigung der mobilen Tiere) sowie die relative Biomasse von 25 % auf 46 %. Auch die Bryozoen haben für die Zusammensetzung der sessilen Fauna eine größere Bedeutung als bei der Betrachtung der gesamten Fauna. Gut zu sehen ist dies im Untersuchungsjahr 2003, in dem die relative Abundanz bei etwa 46 % liegt (gegenüber 6 % unter Mitberücksichtigung der mobilen Fauna) und bei den Besiedlungsplatten dreijähriger Expositionszeit, bei denen der Anteil an der Gesamtbiomasse von 30 % auf 47 % steigt.

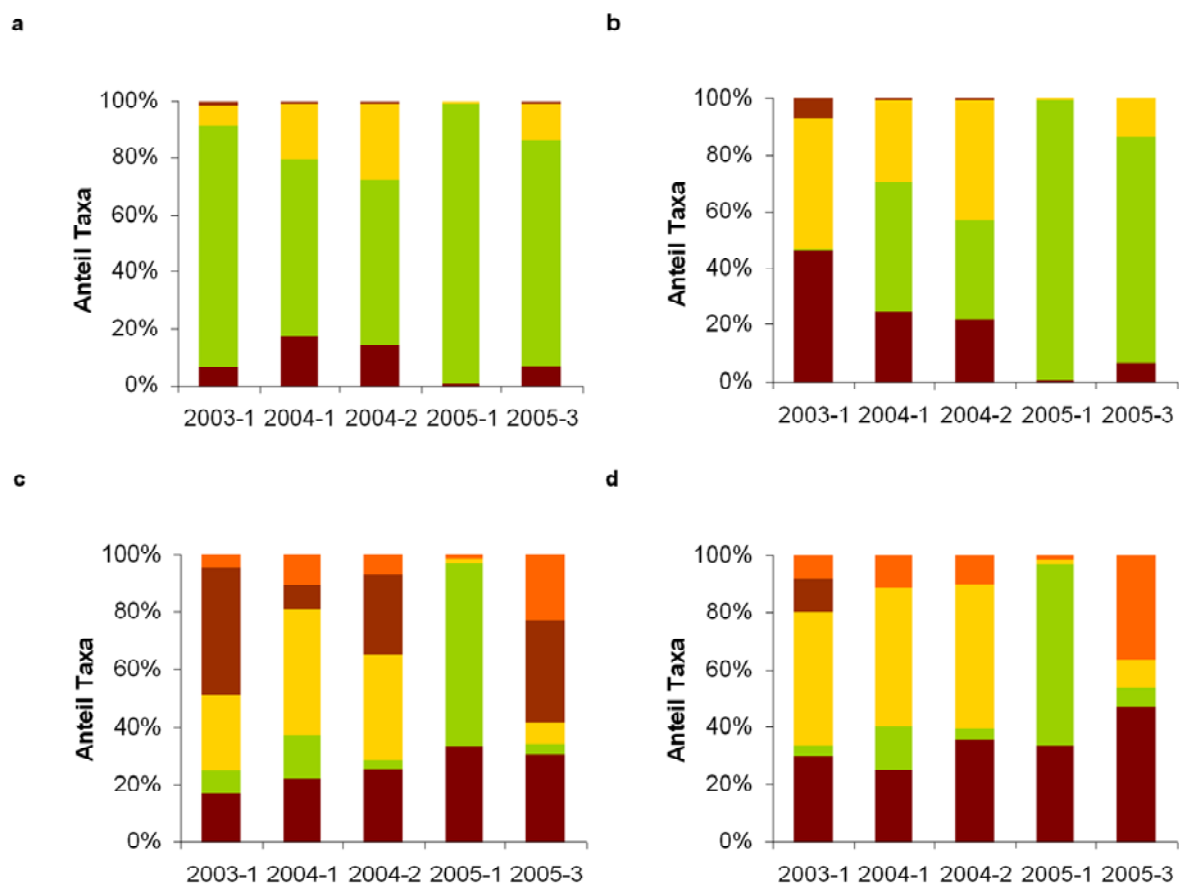
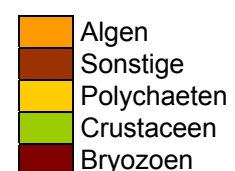


Abb. 7: Relative Anteile der Großgruppen an der Gesamtindividuenzahl (a, b) und Gesamtbiomasse (c, d), getrennt nach verschiedenen Expositionszeiten und Untersuchungsjahren. Auf der linken Seite sind die Anteile aller Taxa (a,c), auf der rechten Seite nur die der sessilen berücksichtigt (b,d).



3.2 Zoogeographie

Tabelle 5 und Abbildung 8 zeigen die Zuordnung der Arten zu einer der vier zoogeographischen Gruppen: Die Mehrzahl der gefundenen Tierarten der Hartbodengemeinschaft (70 %) gehört zur arktisch-borealen Gruppe, 14 % (sechs Arten) haben eine arktische, vier (9 %) eine boreale und drei (7 %) eine kosmopolitische Verbreitung.

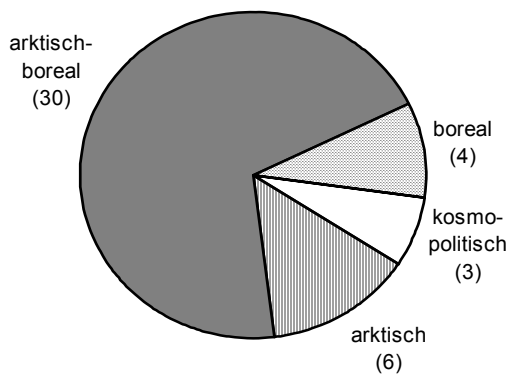


Abb. 8: Zoogeographische Einteilung der Benthos-Tierarten auf den Besiedlungsplatten im Kongsfjorden. In Klammern angegeben sind die entsprechenden Artenzahlen.

3.3 Ökologische Indizes

Die ausgewählten ökologischen Indizes für die sessile Makrofauna der sich entwickelnden Gemeinschaften sind mit den dazugehörigen Standardfehlern in Abbildung 9 dargestellt. Sie beziehen sich jeweils auf alle Platten des gleichen Alters und des gleichen Probenahmejahrs (= Replikate). Innerhalb einer Gemeinschaft können der Diversitätsindex H' und die Äquität J' für Abundanz und Biomasse unterschiedlich sein, daher werden in der vorliegenden Arbeit für beide Werte angegeben. Auf Basis der Biomasse werden auch die Algen in den Index miteinbezogen.

Vergleicht man die verschiedenen Beprobungsjahre bzw. Expositionszeiten, ist die maximale absolute Artenzahl auf den Platten mit dreijähriger Expositionszeit zu finden, während die zweithöchste Anzahl auf den Platten einjähriger

Expositionszeit (2003, 2004) liegt (Abb. 9a). Die geringste absolute Artenzahl findet man auf den 2004 ausgebrachten und 2005 untersuchten Platten (2005-1). Die Spannweite in der absoluten Artenzahl reicht von 14 bis 29 Arten pro Besiedlungsplatte.

Im Gegensatz zur absoluten Artenzahl illustriert die Graphik der mittleren Artenzahl (S , Abb. 9a) einen Anstieg mit Dauer der Expositionszeit. Mit durchschnittlich 17 Arten m^{-2} ($\pm 2,6$ Standardfehler, SF) findet man die meisten Arten auf den Besiedlungsplatten dreijähriger Expositionszeit (2005-3). Die aus dem gleichen Beprobungsjahr stammenden einjährigen Platten weisen mit 10 Arten m^{-2} ($\pm 0,3$ SF) die niedrigste mittlere Artenzahl auf.

Der Artenreichtum nach Margalef (d) gibt eine ähnliche Verteilung der Werte über die Expositionszeiten bzw. Probennahmejahre wieder, wie durch die mittlere Artenzahl beschrieben. Das Minimum des Margalef Index befindet sich mit 0,9 ($\pm 0,08$ SF) bei den Ein-Jahres-Platten aus dem Jahre 2005, während das Maximum von 1,86 ($\pm 0,36$ SF) auf die Drei-Jahres-Platten fällt (Abb. 9b).

Für die Shannon Diversität (H' Abundanz, Abb. 9d) findet man die geringsten Werte auf den zwischen 2004 und 2005 exponierten einjährigen Platten ($H' = 0,14 \pm 0,05$ SF). Die höchste Diversität weisen mit 1,62 ($\pm 0,19$ SF) die Besiedlungsplatten zweijähriger Expositionszeit (2004-2) auf. Auf den Platten mit der längsten Expositionszeit liegt die Diversität mit 0,82 ($\pm 0,27$ SF) im mittleren Bereich der ermittelten H' (Abundanz). Im Gegensatz dazu steigt die Shannon Diversität, die über die Biomasse ermittelt wurde, mit der Expositionszeit auf 2,19 ($\pm 0,13$ SF) (Abb. 9d, rote Quadrate). Der geringste Wert findet sich auch hier für 2005-1 ($0,71 \pm 0,19$ SF).

Da die Äquität (J') eine Funktion der Shannon Diversität ist, zeigen beide Graphiken (Abb. 9c, d) eine ähnliche Tendenz. Minimum und Maximum für J' (Abundanz) sind auf den Platten aus 2005 mit einjähriger bzw. auf den Platten mit zweijähriger Expositionszeit (2004-2) zu finden und liegen bei 0,06 ($\pm 0,2$ SF) bzw. 0,61 ($\pm 0,8$ SF). Auf Grundlage der Biomassedaten liegt der höchste Wert

von J' (Biomasse) bei den Besiedlungsplatten mit dreijähriger Expositionszeit und zeigt zudem einen Anstieg mit fortschreitender Immersion.

Bei Betrachtung der Abundanzen sind auf den Platten mit zweijähriger Expositionszeit (2004-2) sowohl die höchste taxonomische Diversität (H') als auch die größte Homogenität in der Verteilung der Individuenzahl auf die Arten (J') zu finden. Anhand der Biomassedaten liegen diese Maxima dagegen auf den Besiedlungsplatten mit dreijähriger Exposition.

Vergleicht man verschieden alte Platten desselben Beprobungsjahrs (2004-1 und 2004-2 bzw. 2005-1 und 2005-3) miteinander, so erkennt man bei allen Indizes einen Anstieg mit zunehmender Expositionszeit.

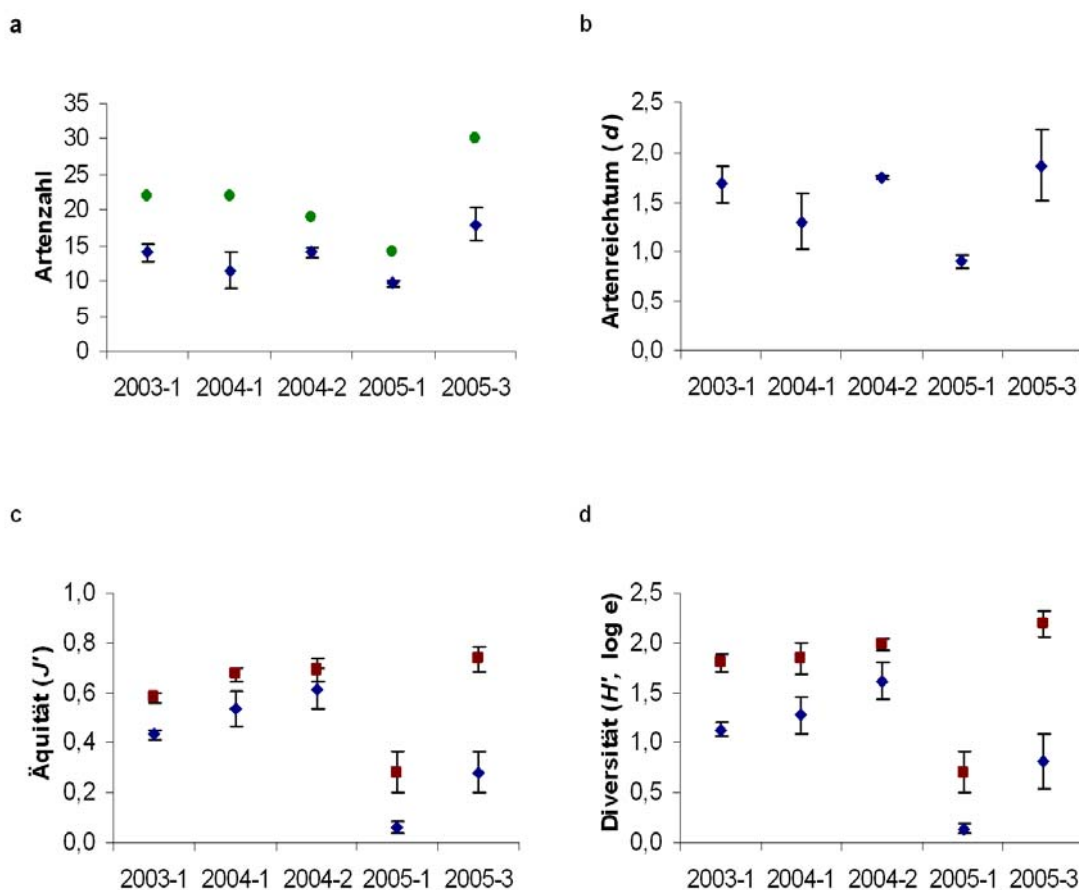


Abb. 9: Darstellung der ökologischen Indizes für die Gemeinschaften der Besiedlungsplatten verschiedener Expositionszeiten und Probenahmejahre im Kongsfjorden: a) Absolute (●) und mittlere (◆) Artenzahl, b) Mittelwert des Artenreichtums nach Margalef (d), c) Mittelwert des Pielou Index (J'), d) Mittelwert der Shannon Diversität (H'). ◆ Indizes für die mittlere Abundanz, ■ Indizes für die mittlere Biomassen inklusive Standardfehler.

Tab. 5: Artenliste der auf den Besiedlungsplatten im Kongsfjorden gefundenen Arten. Dargestellt sind die mittlere Biomasse [g TM m⁻²] der gesamten Platten eines "Treatments", die zoogeographische Verbreitung (Zooggr.) und die Larventypen (p=planktisch, b=benthisch, pt=planktotroph, lt=lecitotroph, B=Brutpflege, d=direkte Entwicklung) der Tierarten. ¹ bezeichnet Arten als Erstnachweis für den Kongsfjorden, ² Arten als Erstnachweis Svalbards. Der Erstbeschreiber ist, soweit anhand der vorliegenden Literatur bestimmbar, angegeben.

Taxa	2003-1	2004-1	2004-2	2005-1	2005-3	Zooggr.	Erstbeschreiber	Larven
ALGEN								
Phaeophyta								
<i>Ectocarpus</i> sp.	0,00912							
<i>Desmarestia aculeata</i>	0,06103	0,00880	0,00211				Linné	
<i>Desmarestia viridis</i>	0,00950	0,13316			0,00324		O.F. Müller	
<i>Desmarestia</i> sp.	0,05997	0,07699	0,00195					
<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i>	0,00697						Hudson	
Rhodophyta								
Corallinaceae n.d.	0,00010	0,00002	0,09195	0,01488	1,33247			
<i>Hildenbrandia rubra</i> ¹	0,00017	0,07867	0,48961	0,01049	0,67995		Sommerfeld	
<i>Phaeostroma pustulosum</i> ¹	0,00000	0,00159	0,00064	0,00001	0,00001			
<i>Phycodrys rubens</i>	0,00236	0,00210	0,00008	0,00236			Linné	
Chlorophyta								
<i>Acrosiphonia</i> sp.	0,03950	0,12631	0,00003					
FORAMINIFEREN								
Foraminifere n.d. (s)	0,00183	0,00018	0,00011	0,00001	0,00009			
PORIFERA								
Porifera n.d. (s)					0,00001			
HYDROZOA								
<i>Lafoea</i> sp. ¹ (s)				0,00003		ark.-bor.		p
<i>Obelia dichotoma</i> ¹ (s)	0,27500				0,00001	ark.-bor.	Linné, 1758	p
<i>Hydractinia</i> sp. ¹ (s)			0,00301			ark.-bor.		p
POLYCHAETA								
<i>Autolytus</i> sp. ¹ (m)			0,00001		0,00005			p, B
<i>Circeis spirillum</i> (s)	0,83589	1,14137	1,76335	0,03220	0,28164	ark.-bor.	Linné 1758	B
<i>Harmothoe imbricata</i> (m)	0,00247	0,01137		0,00269	0,02718	ark.-bor.	Linné, 1767	pt
<i>Jugaria granulata</i> ¹ (s)		0,03841			0,09810	ark.-bor.	Linné, 1767	p
<i>Paradexiospira vitrea</i> ¹ (s)	0,02912	0,11648	0,25300		0,03883	ark.-bor.	Fabricius, 1780	B
<i>Paradexiospira cancellata</i> ² (s)			0,14077		0,09467	ark.-bor.	Fabricius, 1780	p
Polynoide n.d. (juv.) (m)	0,00149							
Spionide n.d. (juv), plankt. (m)	0,00033							
Spionide n.d. (juv.), benth. (m)	0,00092							

Fortsetzung 1 Tab. 5

Taxa	2003-1	2004-1	2004-2	2005-1	2005-3	Zooggr.	Erstbeschreiber	Larven
POLYCHAETA (Fortsetzung)								
<i>Sphaerosyllis erinaceus</i> ¹ (m)			0,00001			kosmo.	Claparède, 1863	p
<i>Spirorbis spirorbis</i> ¹ (s)	0,11176	0,30807	0,03358		0,00836	ark.-bor.	Linné, 1758	p
<i>Spirorbis</i> spp. ¹ (s)	0,00941	0,06584	0,06270		0,05016			
<i>Spirorbis tridentatus</i> ² (s)	0,09413	0,11585	0,78202	0,00987	0,00028	bor.	Levinsen, 1883	p
CRUSTACEA								
Ostracoda								
Ostracoda n.d. 1 (m)	0,00544							
Ostracoda n.d. 2 (m)	0,00002							
Ostracoda n.d. 3 (m)		0,00001			0,00017			
Ostracoda n.d. 4 (m)		0,00001	0,00001					
Balaniden								
<i>Balanus crenatus</i> ¹ (s)	0,09183	0,55977	0,23231	1,35663	0,36685	ark.-bor.	Bruguère, 1789	pt
Tanaidacea								
Tanaidomorpha n.d. (m)	0,00001							B
Isopoda								
<i>Munna boeckii</i> ² (m)	0,00011	0,00021				ark.-bor.	Krøyer, 1838	B
<i>Dajus</i> sp. Larven ¹ (m)	0,00000	0,00001	0,00001			ark.-bor.		B
Amphipoda								
<i>Amphithoe rubricata</i> ² (m)	0,00047					kosmo.	Montagu, 1808	B
<i>Caprella septentrionalis</i> ¹ (m)						ark.-bor.	Krøyer, 1883	B
<i>Ischyroceros anguipes</i> (m)	0,01078	0,00193		0,00001	0,00039	ark.-bor.	Krøyer, 1838	B
<i>Metopa</i> sp. (m)	0,03468	0,00004				ark.-bor.		B
<i>Parapleustes monocuspis</i> ² (m)	0,01461	0,00024					Sars, 1893	B
<i>Parapleustes</i> sp. (m)				0,00074		ark.-bor.		B
Decapoda								
<i>Eualus gaimardii</i> ¹ (m)	0,00581	0,02908	0,00969	0,00825	0,00485		Milne Edwards, 1837	pt
MOLLUSCA								
Polyplacophora								
<i>Tonicella marmorea</i> (m)	1,58231	0,06372	2,32646		3,09790	bor.	Fabricius, 1780	lt
Gastropoda								
<i>Lepeta caeca</i> (m)			0,00200		0,00138	ark.	Møller, 1776	d
<i>Margarites groenlandicus</i> ¹ (m)		0,31158				ark.-bor.	Gmelin, 1791	d
<i>Margarites helicen</i> (m)	0,00162	0,00288				bor.	Phipps, 1774	d

Fortsetzung 2 Tab. 5

Taxa	2003-1	2004-1	2004-2	2005-1	2005-3	Zooggr.	Erstbeschreiber	Larven
Bivalvia								
<i>Chlamys islandica</i> (m)	0,00059					ark.	Moller, 1776	p
<i>Crenella decusata</i> ¹ (m)	0,00007					ark.	Montagu, 1808	p
<i>Hiatella arctica</i> (s)	0,00027				0,00943	kosmo.	Linné, 1767	p
Bivalve n.d.1 (m)		0,00001						
Bivalve n.d. 2 (juvenil) (m)				0,00001	0,00001			
BRYOZOA								
Cyclostomatida								
<i>Berenicea arctica</i> (s)	0,03259	0,08527	0,01349	0,00004	0,01374	ark.	Kluge, 1946	lt
<i>Crisia</i> sp. (s)					0,00001			lt
<i>Disporella verrucaria</i> ² (s)	0,51217	0,50935	0,06438	0,09699	0,27444	ark.-bor.	Fabricius	lt
<i>Oncousoecia canadensis</i> (s)	0,00983	0,03887	0,07807	0,00138	0,45086	ark.	Osburn, 1933	lt
<i>Tubulipora</i> sp. (s)	0,00011							lt
Cheilostomatida								
Cheilostomatida n.d. (s)		0,00001						
<i>Callopora craticula</i> (s)	0,00860	0,00182	0,00708	0,00001	0,00963	ark.-bor.	Alder, 1857	lt
<i>Callopora lineata</i> (s)	0,00064	0,00322				ark.-bor.	Linné, 1767	lt
<i>Celleporella hyalina</i> (s)	0,00092	0,00057			0,00001	ark.-bor.	Linné, 1767	lt
<i>Dendrobeania fruticosa</i> (s)			0,00822	0,00001		ark.-bor.	Packard, 1863	lt
<i>Diplosolen obelia</i> var. <i>arctica</i> (s)		0,00173			0,07088	ark.-bor.	Waters, 1904	lt
<i>Electra pilosa</i> ¹ (s)				0,00004		ark.-bor.	Linné, 1767	lt
<i>Hippoponella fascigatoavicularis</i> ¹ (s)	0,00001				0,04727	bor.	Kluge, 1955	lt
<i>Schizoporella incerta</i> ² (s)					0,00001		Kluge	lt
<i>Schizoporella porifera</i> (s)	0,00003	0,00001	0,00001	0,00001	0,00004	ark.	Smitt, 1868	lt
<i>Schizoporella</i> sp. (s)					0,00001			lt
<i>Scrupocellaria arctica</i> (s)	0,00237	0,00174	0,54813	0,00001	0,56410	ark.	Busk, 1855	lt
<i>Scrupocellaria scabra</i> var. <i>paenulata</i> (s)	0,00088	0,00058	0,60339		0,10075	ark.-bor.	van Beneden	lt
<i>Tegella arctica</i> (s)	0,02446	0,16008	0,22080	0,56402	0,64235	ark.-bor.	d'Orbigny, 1850-52	lt
<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i> (s)			0,25230	0,00907	0,30064	ark.-bor.	Kluge, 1952	lt
<i>Tegella armifera</i> (s)	0,10508	0,11078	0,31076	0,05075	0,15674	ark.-bor.	Hincks, 1880	lt
<i>Tegella unicornis</i> (s)		0,01895				bor.	Fleming, 1828	lt
<i>Tricellaria ternata</i> (s)					0,00367	ark.-bor.	Ellis & Solander, 1786	lt
Ctenostomatida								
<i>Doryporella spathulifera</i> (s)	0,00178				0,00001	ark.-bor.	Smitt, 1868	lt
Gesamtbiomasse	3,99915	4,12768	8,30203	2,16055	8,73122			

3.4 Gemeinschaftsanalyse mittels multivariater Methoden

Die Untersuchung der Hartbodengemeinschaften auf den verschiedenen Platten erfolgte anhand der Biomassedaten sessiler Makrofauna (ohne Foraminiferen). Die mobilen Tiere zählen zwar auch zum Benthos, ihr Vorhandensein beschreibt allerdings nur ein momentanes Bild der Gemeinschaft zum Zeitpunkt der Beprobung. Da sie zudem eine stark schwankende Größe sind, wurden sie bei der Gemeinschaftsanalyse ausgeklammert. Algen haben einen erheblichen Einfluss auf das Zustandekommen und die Zusammensetzung benthischer, sessiler Gemeinschaften (Wahl 1987 & 1989, Coleman 2003). Sie können die Larvenansiedlung kann sowohl hemmen als auch fördern (z.B. Breitburg 1985, McCook & Chapman 1997, Bowden 2005). Aus diesem Grunde wurden Algen in der Gemeinschaftsanalyse mitbetrachtet. Da von ihnen keine Abundanzen ermittelt wurden, basieren diese Analysen auf den Biomassedaten.

Wenn nicht anders beschrieben, wurden alle Analysen mit Daten der gesamten Besiedlungsplatte, ohne Unterscheidung der genauen Lokalität auf dieser durchgeführt. Da bei der ersten bearbeiteten Platte im Jahr 2003 (Nr. 21) der Rand verworfen und somit nicht alle Individuen erfasst wurden, musste diese Platte bei allen Auswertungen, die sich auf die komplette Gesellschaft einer Besiedlungsplatte beziehen, ausgeschlossen werden. Tabelle 5 gibt einen Überblick über die auf einen Quadratmeter extrapolierte mittlere Biomasse der gesamten Besiedlungsplatten gleicher Expositionszeit eines Untersuchungsjahrs.

3.4.1 Klassifikation und Ordination

Die den folgenden Cluster- und MDS-Analysen zugrundeliegenden, auf den Biomassedaten der einzelnen Gemeinschaften beruhenden Ähnlichkeitsmatrizen sind im Anhang in Tabelle A 3 wiedergegeben.

Die Klassifikation der Mittelwerte aller Replikate mit gleich langer Plattenexposition eines Untersuchungsjahrs („Treatments“) liefert bei 65 % Bray-Curtis Ähnlichkeit

eine Trennung der einjährigen von den mehrjährigen Gemeinschaften (Abb. 10), wobei die durchschnittliche Gemeinschaft 2005-1 aufgrund der sehr geringen Biomasse nicht den beiden anderen Gruppen zugeordnet wird.

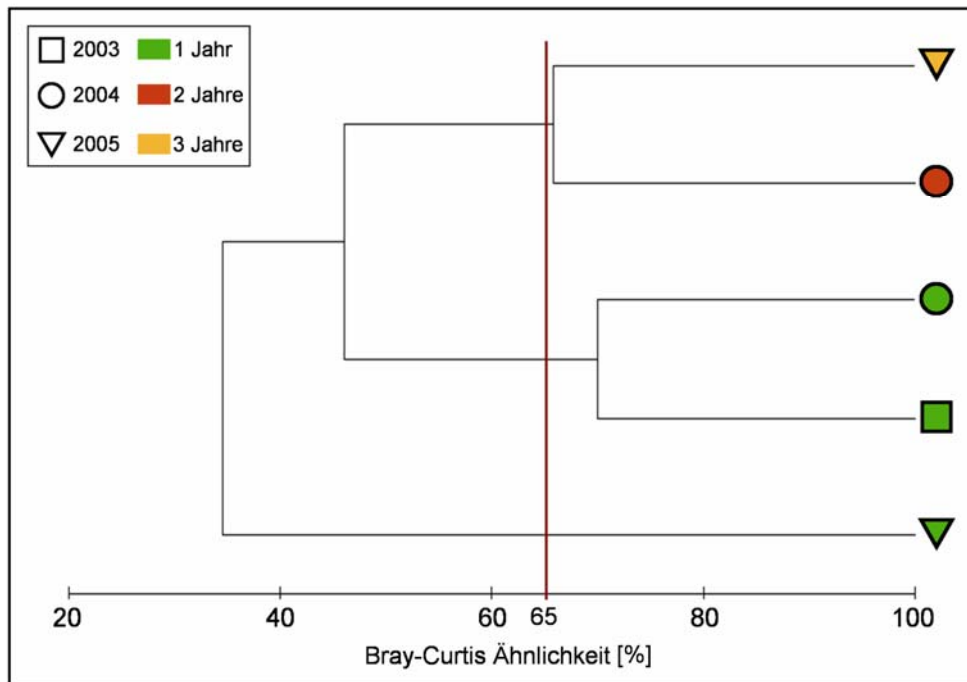


Abb. 10: Klassifikation der mittleren Biomassen aller Platten eines Untersuchungs- und Expositionsjahrs.

Genauer differenziert wird die Klassifikation der Mittelwerte jeder Plattengruppe, im Dendrogramm getrennt nach den einzelnen Platten (Abb. 11). Bei einer Ähnlichkeit von etwa 39 % lassen sich alle Platten mit nur einjähriger von denen mit mehrjähriger Immersionszeit trennen. Die Ausnahmestellung der für ein Jahr exponierten Platten aus 2005 zeigt sich erneut, da diese in einem getrennten Cluster zusammengefasst werden.

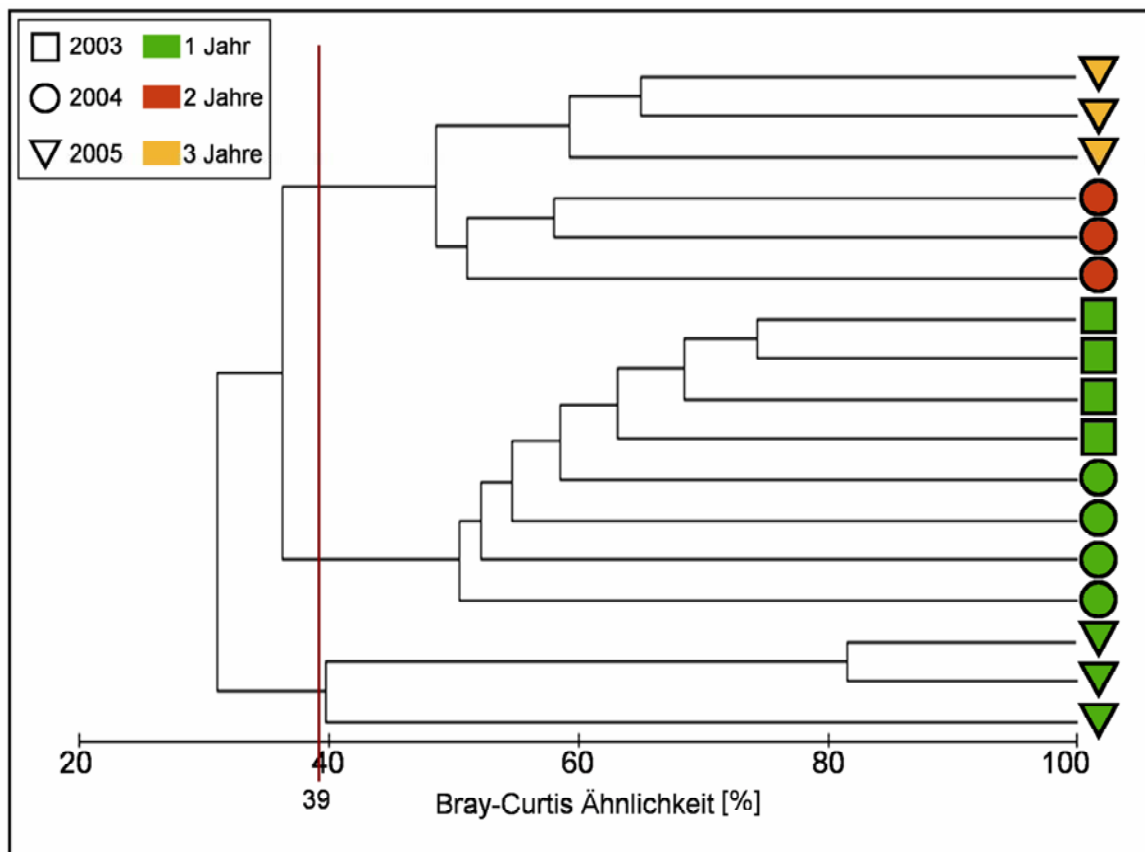


Abb. 11: Dendrogramm der mittleren Biomassen von 17 einzelnen im Kongsfjorden installierten Besiedlungsplatten.

Ein ähnliches Bild ergibt sich auch bei der Untersuchung der Gemeinschaften inklusive der mobilen Fauna (hier nicht dargestellt), lediglich eine Platte aus 2004-2 wird einem anderen Cluster zugeordnet.

Führt man die Klassifikation nicht für die gesamte Platte, sondern jeweils nur für die Plattenvorder-, -hinterseite bzw. den Rand durch, so entsprechen die Gruppierungen der Clusteranalyse in etwa den hier wiedergegebenen.

Anhand eines MDS-Plots kann man die Ergebnisse ebenfalls deutlich erkennen. Eine zweidimensionale Anordnung (Stress = 0,11) der mittleren Biomassen jeder Besiedlungsplatte, in der die Abstände zueinander der Ähnlichkeit proportional sind, zeigt Abb. 12. Die eingezeichneten prozentualen Ähnlichkeiten wurden der zugehörigen Klassifikation entnommen und entsprechen dem Bray-Curtis-Ähnlichkeitskoeffizienten.

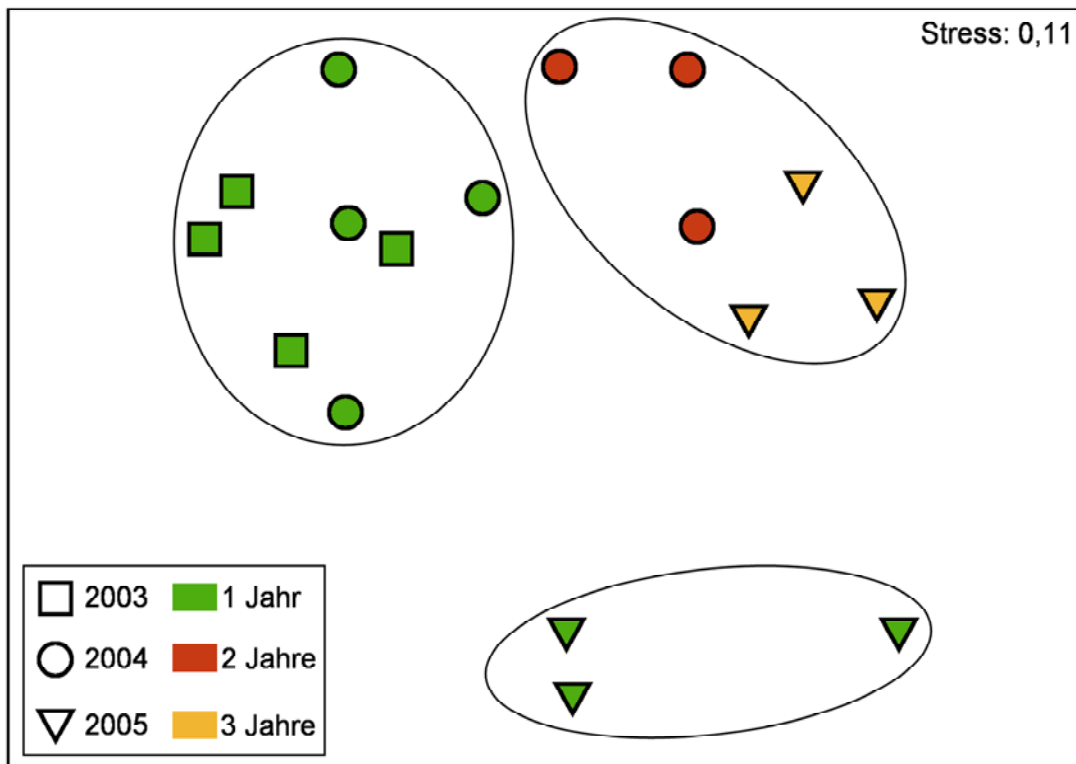


Abb. 12. MDS-Plot der Biomasse von 17 im Kongsfjorden installierten Besiedlungsplatten.

Wie zuvor heben sich die einjährigen Gemeinschaften des Untersuchungsjahrs 2005 deutlich von den übrigen Gruppen, bestehend aus den Platten mit mehrjähriger und einjähriger Expositionszeit 2003/2004, ab.

3.4.2 ANOSIM und SIMPER Analysen

ANOSIM

Die für diese Analyse grundlegende Bray-Curtis-Ähnlichkeitsmatrix gibt Tabelle A 3 (Anhang) wieder. In der ANOSIM wurde bei der „one-way ANOSIM“ als Unterscheidungsfaktor zwischen den Gruppen zum einen das Untersuchungsjahr und zum weiteren die Expositionsdauer festgelegt. Beim Vergleich aller Platten auf Unterschiede ergibt sich ein globaler R-Wert von 0,794 ($p = 0,001$), der auf Unterschiede zwischen den Gruppen hinweist.

Tab. 6: Zusammenfassende R-Statistik der paarweisen ANOSIM für die mittlere Biomasse der Makrofauna und Flora auf den Besiedlungsplatten im Kongsfjorden. Klare Unterschiede mit $R > 0,75$ sind mit einem * versehen.

	2003-1	2004-1	2004-2	2005-1
2003-1				
2004-1	0,34			
2004-2	0,96*	0,74		
2005-1	0,98*	0,87*	0,93*	
2005-3	1,00*	0,98*	0,56	0,85*

Eine differenziertere Aussage liefert der paarweise Test (Tab. 6): Sieben von zehn möglichen Gemeinschaftsvergleichen zeigen einen R-Wert $> 0,75$, was für klare Ungleichheiten zwischen den jeweiligen Platten spricht. Der niedrigste ermittelte paarweise R-Wert (0,34) deutet auf Überlappungen zwischen den Platten mit einjähriger Expositionszeit aus dem Jahr 2003

und 2004 hin, lässt jedoch auch hier noch eine deutliche Trennung beider Plattengruppen zu. Die Nullhypothese, welche besagt, dass keine Unterschiede zwischen den Gemeinschaften bestehen, muss in allen Fällen zurückgewiesen werden. Auf der einen Seite zeigt dies, dass sich die Organismengesellschaft auf den Platten mit verschieden langer Expositionszeit sehr gut voneinander unterscheiden lassen, der Zeitraum also von Bedeutung ist. Auf der anderen Seite verweist der R-Wert von 1,00 für das Paar 2003-1 und 2005-1 darauf, dass ebenfalls sehr große Unterschiede zwischen gleich alten Gemeinschaften bestehen können, was ein Anzeichen für den Einfluss des Probennahmejahrs ist.

Die ebenfalls angewandte „2 way crossed ANOSIM“ bekräftigt diesen Hinweis. Der Einfluss der Expositionszeit wurde gegen den des Jahrs getestet. Für die auf der Expositionszeit basierenden Unterschiede wurde ein Globaler $R = 0,784$ ($p = 0,003$) ermittelt, das Untersuchungsjahr erklärt die Unterschiede mit einem geringeren $R = 0,66$ ($p = 0,001$).

SIMPER

Die SIMPER Analyse differenziert die Ergebnisse der ANOSIM noch genauer und zeigt, welche Arten für die Gemeinschaften innerhalb verschiedener Expositionszeiten und Untersuchungsjahre typisch sind. Zusätzlich werden diskriminanten Arten hervorgehoben (Tab. 7 & A 4, Anhang).

Für die Ähnlichkeiten innerhalb einer Gruppe sind vor allem Bryozoen und Polychaeten verantwortlich (Tab. 7).

Die mittlere Ähnlichkeit der einjährigen Gemeinschaften des Untersuchungsjahrs 2003 (2003-1) liegt bei 67 %. *Circeis spirillum* (Beitrag von 26 %) und *Disporella verrucaria* (18 %) sind typische Vertreter dieser Hartbodenfauna. Gemeinsam tragen sie zu 44 % der Ähnlichkeit innerhalb der Gemeinschaft 2003-1 bei. Die durchschnittliche Ähnlichkeit der beiden Arten zwischen den Replikaten dieser Gruppe liegt bei 18 % (*C. spirillum*) bzw. 12 % (*D. verrucaria*).

In den einjährigen Hartbodengemeinschaften des Probennahmejahrs 2004 mit einer mittleren Ähnlichkeit von 51 % sind ebenfalls *C. spirillum* (31 %) und *D. verrucaria* (10 %) sowie mit *Spirorbis spirorbis* (18 %) ein weiterer Polychaet und die Seepocke *Balanus crenatus* (10 %) charakteristische Vertreter. Der kumulative Beitrag dieser vier Arten zur Ähnlichkeit der Gruppe 2004-1 liegt bei 69 %. Die dritte Gruppe mit einjähriger Sukzessionszeit (2005-1, mittlere Ähnlichkeit 54 %), wird durch *B. crenatus* (42 %) sowie die beiden Bryozoen *D. verrucaria* (11 %) und *Tegella arctica* (25 %) beschrieben. *B. crenatus* kommt mit einer durchschnittlichen Ähnlichkeit der Biomasse von 23 % auf allen Replikaten dieser Gruppe vor.

In den mehrjährigen Gemeinschaften des Untersuchungsjahrs 2004 (2004-2; mittlere Ähnlichkeit 53 %) sind mit *Paradexiospira vitrea*, *C. spirillum* und *S. spirorbis* drei spirorbide Polychaeten für zusammen 40 % der Ähnlichkeit innerhalb der Gruppe verantwortlich. Zwei der Bryozoenarten der Gattung *Tegella* (*T. armifera* und *T. arctica* var. *retroversa*) tragen zu jeweils 9 % zur Gemeinsamkeit bei.

Die Gemeinschaften, die sich nach dreijähriger Exposition auf den Platten angesiedelt haben, besitzen eine durchschnittliche Ähnlichkeit von 61 %. Zu 21 % wird diese Ähnlichkeit durch die korallinen Rotalgen mit einer mittleren Ähnlichkeit von 12 % auf den einzelnen Besiedlungsplatten getragen. Daneben charakterisieren vor allem Bryozoen das typische Gemeinschaftsbild.

Die mittleren Unterschiede zwischen den Gruppen einjähriger Entwicklungszeit schwanken zwischen 46 % (2003-1 vs. 2004-1) und 72 % (2003-1 vs. 2005-1) (Tab. A 4, Anhang). Für die Unterschiede der Gemeinschaften aus dem Untersuchungsjahr 2005 gegenüber denen aus 2003 bzw. 2004 sind *Circeis spirillum*, *Tegella arctica* var. *retroversa*, *T. arctica* und *Balanus crenatus* die verantwortlichen Arten. Die Differenzen zwischen der Gruppe 2003-1 und beiden Gruppen aus 2004 lassen sich statistisch nicht explizit durch einzelne Arten erklären, vielmehr ist in diesem Fall eine Vielzahl an Organismen für die Ungleichheit verantwortlich. Nur in der Gruppe 2004-2 kommt *T. arctica* var. *retroversa* (mittlere Biomasse = 0,06 g TM m⁻²) vor. Der Quotient aus Unähnlichkeitskoeffizient und Standardabweichung (engl. Diss/SD) liegt mit 4,71 höher als bei jeder anderen Art. Daher sind *T. arctica* var. *retroversa* als diskriminanter Art ein Großteil der Differenzen zuzuschreiben. Gleiches gilt für die Unterschiede innerhalb der beiden Gruppen aus dem Untersuchungsjahr 2004 (mittlere Unähnlichkeit = 57 %).

Die korallinen Rotalgen sind diskriminante Taxa für die dreijährigen Gemeinschaften (Diss/SD \geq 3,4), in denen sie mit einer mittleren Biomasse von 0,33 g TM m⁻² vorkommen. Im Vergleich zu anderen Gruppen tragen sie jeweils mit mindestens 11 % zur Unähnlichkeit bei.

Im Vergleich der beiden mehrjährigen Gruppen ist daneben noch *Spirorbis tridentatus* eine zweite diskriminante Art, die mit 11 % zur Unähnlichkeit zwischen den Gruppen beiträgt. Darüber hinaus eignet sich der Polychaet gut zur Erklärung des Unterschieds zwischen 2004-2 und 2005-1.

Anhand der Ergebnisse der multivariaten Analysen und persönlicher Beobachtungen wurde die Gemeinschaft auf Besiedlungsplatten mit ein- bzw. dreijähriger Entwicklungszeit zum besseren Verständnis illustriert (Abb. 13). Dabei gilt es zu beachten, dass die Organismen nicht ganz maßstabsgetreu dargestellt sind und auch die Zahlen- und Größenverhältnisse untereinander nur zur besseren Visualisierung dienen und nicht der genauen statistischen Auswertung entsprechen.

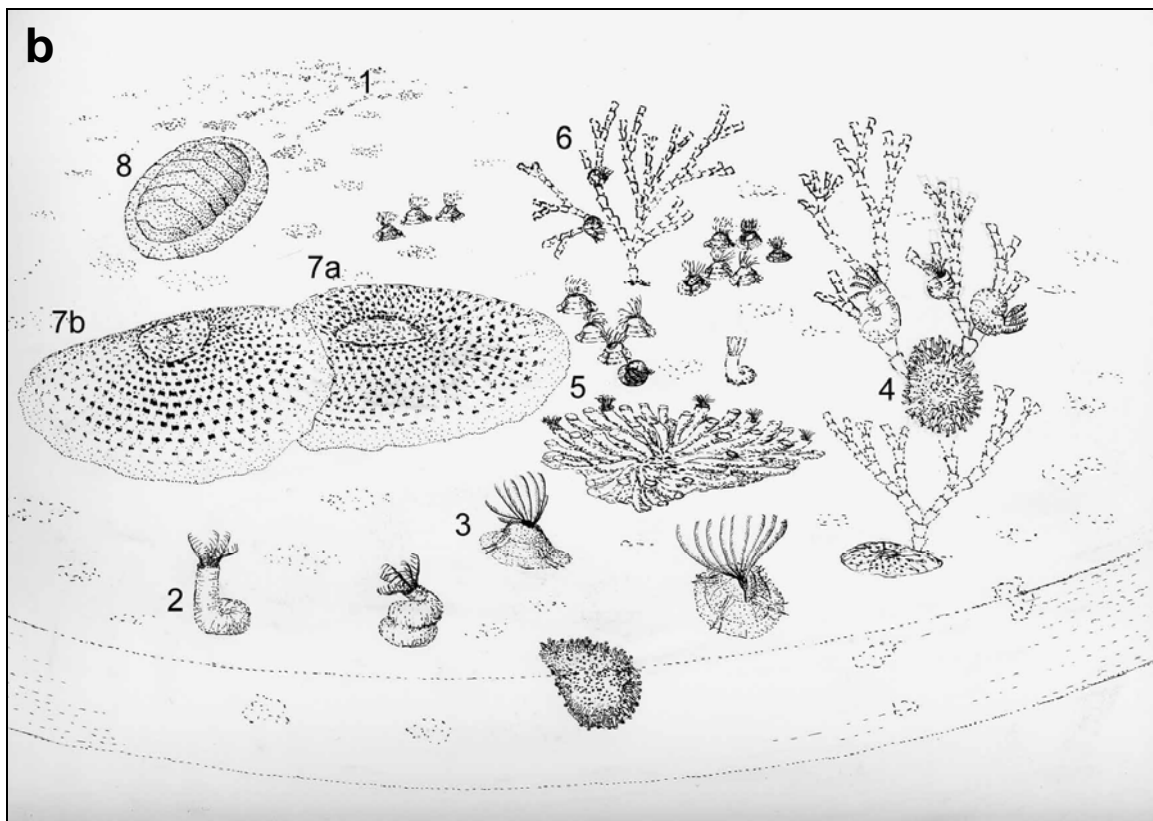
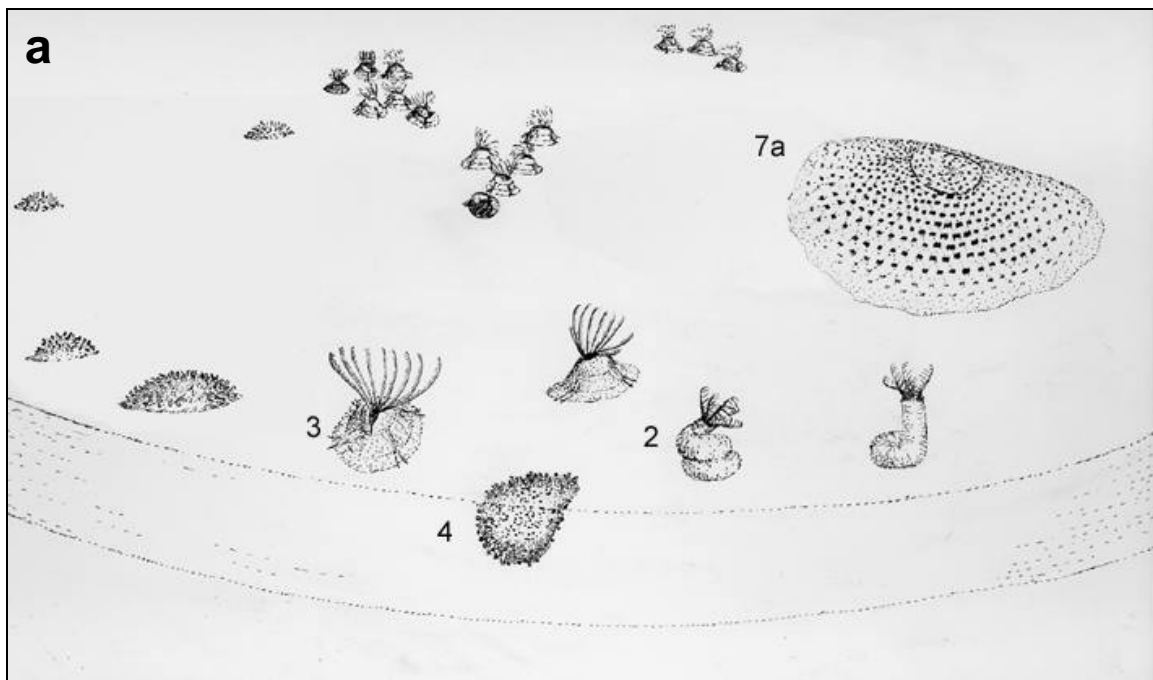


Abb. 13: Darstellung typischer Gemeinschaften der Besiedlungplatten im Kongsfjorden nach a) ein- und b) dreijähriger Expositionszeit, 1 *Corallinacea* n.d., 2 *Circeis spirillum*, 3 *Balanus crenatus* (juv.), 4 *Disporrella verrucaria*, 5 *Oncousoecia canadensis*, 6 *Scrupocellaria arctica*, 7a *Tegella arctica*, 7b *T. arctica* var. *retroversa*, 8 *Tonicella marmorea*

Tab. 7: Ergebnisse der SIMPER Analyse auf Grundlage der Biomasse der sessilen Makrofauna und Flora der Besiedlungsplatten im Kongsfjorden. Dargestellt sind die Arten, die zu 90 % der Ähnlichkeit einer Gemeinschaft beitragen, mit mittlerer Biomasse (Av. Biom.), mittlerer Ähnlichkeit in % (Av. Sim.) zwischen den Replikaten einer Gruppe, Quotient aus mittlerer Ähnlichkeit und zugehöriger Standardabweichung (Sim/SD) sowie prozentualer Beitrag (Contrib%) und kumulativer Beitrag (Cum.%).

	Taxa	Av. Biom.	Av. Sim.	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
2003-1 Av. Sim.: 66,79	<i>Circeis spirillum</i>	0,21	17,28	9,32	25,88	25,88
	<i>Disporella verrucaria</i>	0,13	11,85	3,92	17,74	43,62
	<i>Tegella armifera</i>	0,03	4,07	3,9	6,1	49,72
	<i>Spirorbis spirorbis</i>	0,03	3,94	0,9	5,9	55,61
	<i>Desmarestia</i> sp.	0,02	3,94	1,74	5,9	61,51
	<i>Desmarestia aculeata</i>	0,02	3,43	2,63	5,14	66,65
	<i>Spirorbis tridentatus</i>	0,02	3,33	0,91	4,98	71,63
	<i>Berenicea arctica</i>	0,01	2,97	3,44	4,44	76,07
	<i>Balanus crenatus</i>	0,02	2,65	0,86	3,97	80,05
	<i>Acrosiphonia</i> sp.	0,01	2,29	2,31	3,42	83,47
	<i>Oncousoecia canadensis</i>	<0,01	1,86	5,56	2,78	86,25
	<i>Tegella arctica</i>	0,01	1,76	1,58	2,63	88,88
	<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i>	<0,01	1,67	3,74	2,5	91,38
	2004-1 Av. Sim.: 51,32	<i>Circeis spirillum</i>	0,29	15,93	3,39	31,03
<i>Spirorbis spirorbis</i>		0,08	9,09	3,43	17,71	48,74
<i>Balanus crenatus</i>		0,14	5,2	1,74	10,13	58,87
<i>Disporella verrucaria</i>		0,13	5,04	3,17	9,82	68,69
<i>Paradexiospira vitrea</i>		0,03	3,25	0,85	6,33	75,02
<i>Oncousoecia canadensis</i>		0,01	2,41	1,75	4,69	79,71
<i>Desmarestia viridis</i>		0,03	2,25	0,83	4,39	84,1
<i>Tegella arctica</i>		0,04	1,9	3,66	3,7	87,8
<i>Berenicea arctica</i>		0,02	1,25	0,88	2,43	90,23
2004-2 Av. Sim.: 53,43	<i>Spirorbis tridentatus</i>	0,20	8,62	4,63	16,13	16,13
	<i>Circeis spirillum</i>	0,44	7,23	5,59	13,53	29,66
	<i>Paradexiospira vitrea</i>	0,06	5,24	5,77	9,8	39,46
	<i>Tegella armifera</i>	0,08	5	1,65	9,36	48,82
	<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>	0,06	4,76	5,6	8,92	57,74
	<i>Hildenbrandia rubra</i>	0,12	4,12	2,89	7,71	65,45
	<i>Tegella arctica</i>	0,06	3,21	5,78	6	71,45
	<i>Oncousoecia canadensis</i>	0,02	3,17	6,01	5,93	77,38
	<i>Disporella verrucaria</i>	0,02	3,08	4,58	5,76	83,13
	Corallinacea n.d.	0,02	2,6	4,01	4,87	88,01
	<i>Scrupocellaria arctica</i>	0,14	2,12	0,58	3,97	91,97
2005-1 Av. Sim.: 53,69	<i>Balanus crenatus</i>	0,34	22,73	1,39	42,34	42,34
	<i>Tegella arctica</i>	0,14	13,63	2,76	25,38	67,72
	<i>Disporella verrucaria</i>	0,02	6,03	6,09	11,22	78,94
	<i>Tegella armifera</i>	0,01	4,47	3,66	8,33	87,27
	<i>Circeis spirillum</i>	0,01	3,95	6,23	7,35	94,62
2005-3 Av. Sim.: 61,26	Corallinaceae n.d.	0,33	12,65	9,02	20,66	20,66
	<i>Oncousoecia canadensis</i>	0,11	6,64	5,17	10,84	31,5
	<i>Tegella arctica</i>	0,16	6,57	3,66	10,73	42,22
	<i>Disporella verrucaria</i>	0,07	5,9	18,37	9,64	51,86
	<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>	0,08	5,75	2,53	9,39	61,25
	<i>Hildenbrandia rubra</i>	0,17	5,58	1,06	9,11	70,36
	<i>Balanus crenatus</i>	0,09	5,44	2,29	8,88	79,24
	<i>Circeis spirillum</i>	0,07	4,88	12,54	7,97	87,21
	<i>Paradexiospira cancellata</i>	0,02	1,55	0,58	2,54	89,75
<i>Tegella armifera</i>	0,04	1,42	0,58	2,33	92,08	

3.5 Wachstum und Konkurrenz bei Bryozoen

Bryozoen sind die artenreichste faunistische Gruppe der kolonisierenden Organismengesellschaften. 75 % der 24 gefundenen Bryozoenarten gehören der Ordnung Cheilostomatida an. *Disporella verrucaria* und *Tegella arctica* wurden auf allen Besiedlungsplatten gefunden, *Berenicea arctica* (78 %), *Oncousoecia canadensis* (89 %) und *Tegella armifera* (83 %) sind ebenfalls häufig auftretende Arten. In jeder dritten Gemeinschaft einer Besiedlungsplatte siedeln *Celleporella hyalina*, *Doryporella spathulifera*, *Scrupocellaria scabra* var. *paenulata* und *T. arctica* var. *retroversa*. Andere Arten wie *Crisia* sp. (6 %), *Callopora lineata* (11 %) und *Tricellaria ternata* (6 %) wurden hingegen nur vereinzelt gefunden. Eine Übersicht der relativen Vorkommen der Bryozoenarten zeigt Tabelle 8.

Tab. 8: Prozentuale Häufigkeit der einzelnen Bryozoenarten auf den Besiedlungsplatten im Kongsfjorden.

Vorkommen zu 100 %	Vorkommen zwischen 25 - 50 %
<i>Disporella verrucaria</i>	<i>Celleporella hyalina</i>
<i>Tegella arctica</i>	<i>Doryporella spathulifera</i>
	<i>Scrupocellaria scabra</i> var. <i>paenulata</i>
	<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>
Vorkommen zwischen 75 - 100 %	Vorkommen < 25 %
<i>Berenicea arctica</i>	<i>Callopora lineata</i>
<i>Oncousoecia canadensis</i>	<i>Crisia</i> sp.
<i>Tegella armifera</i>	Cheilostomatida unident.
	<i>Dendrobeania fruticosa</i>
	<i>Diplosolen obelia</i> var. <i>arctica</i>
	<i>Electra pilosa</i>
	<i>Hippoponella fascigatoavicularis</i>
	<i>Schizoporella incerta</i>
Vorkommen zwischen 50 - 75 %	<i>Schizoporella</i> sp.
<i>Callopora craticula</i>	<i>Tegella unicornis</i>
<i>Schizoporella porifera</i>	<i>Tricellaria ternata</i>
<i>Scrupocellaria arctica</i>	<i>Tubulipora</i> sp.

65 % der 20 identifizierten Arten haben eine arktisch-boreale Verbreitung. Auf die Arktis beschränken sich 25 %, während zwei Arten (10 %) einen borealen Ursprung haben.

Konkurrenzverhalten von Bryozoen konnte insbesondere nach dreijähriger Entwicklungszeit auf den Besiedlungsplatten beobachtet werden. Sowohl intra- als auch interspezifische Konkurrenz war zu erkennen. Krustenbildende Arten der Gattung *Tegella* überwuchsen regelmäßig andere Bryozoen sowie Tiere anderer Phyla (z.B. sessile Polychaeten und Balaniden). Zudem wurde die Fusion zweier oder mehrerer Kolonien beobachtet, bei der keine Kolonie von der jeweils anderen überwachsen wird (Tafel 2 Abb. unten rechts). Hochwachsende Bryozoen wie die Gattung *Scrupocellaria*, nutzen ebenfalls häufig andere Bryozoen als Substrat und dienen ihrerseits wiederum als Basis für z.B. Polychaeten (Titelbild & Abb. 13). Daher sind sie ein Beispiel für eine Art, die als Bioingenieur (engl.: „biological engineer“) auftritt.

An Bryozoen wurde beispielhaft untersucht, ob und wenn ja wie sich die Besiedlung auf verschiedenen Plattenarealen unterscheidet. Um auszuschließen, dass mögliche Unterschiede auf verschieden langer Immersionszeit oder dem Untersuchungsjahr beruhen, wurden nur die Abundanzen und Biomassen dreijähriger Bryozoengemeinschaften ausgewertet. Analysen der Gesellschaften anderer Besiedlungsplatten ergeben ein ähnliches Bild.

Der Bryozoenbewuchs des Plattenrands zeigt auf allen drei Replikaten höhere absolute Artenzahlen (7 - 15 Arten, Abb. 14). Auf der Plattenrückseite sind je vier bis fünf Arten zu finden, während auf der Vorderseite ein bzw. zwei verschiedene Arten siedeln.

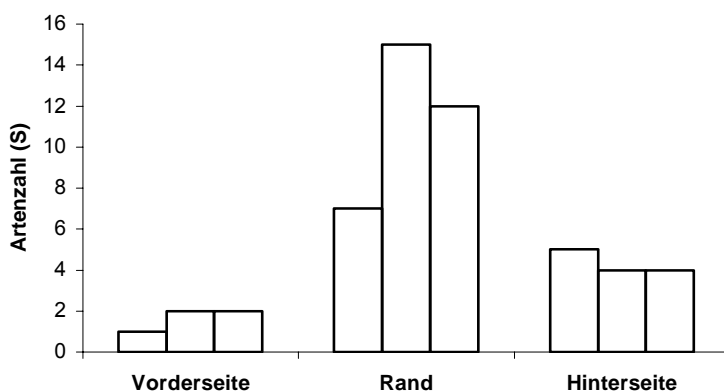


Abb. 14: Gegenüberstellung der absoluten Bryozoenartenzahl auf den verschiedenen Bereichen (Vorderseite - Rand - Hinterseite) der Besiedlungsplatten des Kongsfjordens. Die drei Replikate zeigen Besiedlungsplatten mit dreijähriger Expositionszeit aus dem Untersuchungsjahr 2005.

Nach Extrapolation der Biomasse auf einen Quadratmeter wurde der Bewuchs auf der Plattenvorderseite (907 cm²) gegen den des Plattenrands (792 cm²) und der Rückseite (812 cm²) getestet. Eine Gegenüberstellung der absoluten Biomasse ergibt ein Bild, das dem durch die Artenzahl dargestellten entspricht (Abb. 14). Maximale Biomassewerte (bis zu 11,83 g TM m⁻²) sind dem Plattenrand zuzuordnen, mittlere Werte (max. 2,71 g TM m⁻²) finden sich auf der Rückseite und die geringste Biomasse auf der Plattenvorderseite (max. 0,06 g TM m⁻²)

Sowohl in der Ordination als auch der Klassifikation setzen sich die Bryozoengesellschaften der Plattenvorderseite von denen der anderen Areale ab.

Tab. 9: R-Statistik der paarweisen ANOSIM für die Bryozoen-biomasse der unterschiedlichen Areale auf Besiedlungsplatten im Kongsfjorden mit dreijähriger Expositionszeit, (Global R = 0,498, p = 0,007).

	Vorne	Hinten	Rand
Vorne			
Hinten	0,556		
Rand	0,741	0,444	

In der ANOSIM Analyse wird dieses Ergebnis bestätigt (Tab. 9). Bei einem maximal möglichen Signifikanzniveau von 10 % ergeben sich im paarweisen Test R-Werte größer 0,5, welche trotz Überlappungen für eine gute Unterscheidbarkeit zwischen den Gesellschaften der Plattenvorderseite von denen anderer Bereiche

stehen. Der Bryozoenbewuchs des Plattenrands lässt sich mit R = 0,444 (p = 0,2) von dem der Rückseite ebenfalls noch gut trennen, Gemeinsamkeiten sind allerdings höher als zwischen den anderen Vergleichen.

Die Bildtafeln 1-6 geben einen Einblick in die gefundene makrobenthische Flora und Fauna.

Tafel 1 (Bryozoa)

Oben - *Scrupocellaria arctica* (linke Seite), *S. scabra* var. *paenulata* (rechte Seite)

Mitte - **links**: Ausschnitt *S. scabra* var. *paenulata*; **rechts**: Ausschnitt *S. arctica*

Unten - **links**: Kolonie von *Tegella arctica*; **rechts**: Ausschnitt derselben Kolonie

Tafel 2 (Bryozoa)

Oben - *Diplosolen obelia* var. *arctica* Kolonie mit epibiontischer Alge (*D. viridis*)

Mitte - Zooide von *Doryporella spathulifera*

Unten - **links**: *Disporella verrucaria* (zerbrochener Kolonierand);
rechts: *Oncousoecia canadensis*

Tafel 3 (Polychaeta)

Oben - Kopf von *Harmothoe imbricata* (fast alle Elytren abgefallen)

Mitte - *Paradexiospira cancellata* mit Tier im Gehäuse

Unten - von links nach rechts Gehäuse von *Spirorbis spirorbis*, *P. vitrea*,
zwei verschiedene Wuchsformen von *Circeis spirillum*

Tafel 4 (Crustacea)

Oben - **links**: *Caprella septentrionalis*; **rechts**: Kopf von *Eualus gaimardii*

Mitte - **links**: *Metopa* sp.; **rechts**: *Parapleustes monocuspis*

Unten - **links**: *Ischyrocerus anguipes*; **rechts**: *Munna boeckii*

Tafel 5 (Mollusca & Hydrozoa):

Oben - *Tonicella marmorea*

2. Reihe von oben - **links**: *Lepeta caeca* (Tier neben der Schale);
rechts: *Margarites groenlandicus*

2. Reihe von unten: **links**: *Hiatella arctica*; **rechts**: *Chlamys islandica*

Unten - **links**: *Hydractinia* sp.; **rechts**: Verzweigung von *Obelia dichotoma*

Tafel 6 (Algen)

Oben - **links**: *Dictyosiphon foeniculaceus*; **rechts**: *Phycodrys rubens*

Mitte - **links**: *Acrosiphonia* sp.; **rechts**: *Desmarestia aculeata*

Unten - **links**: *Desmarestia viridis*; **rechts**: *Ectocarpus* sp.



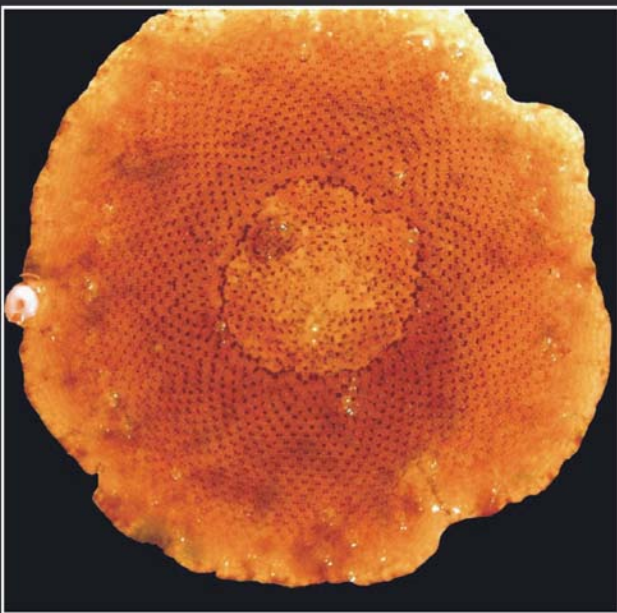
5 mm



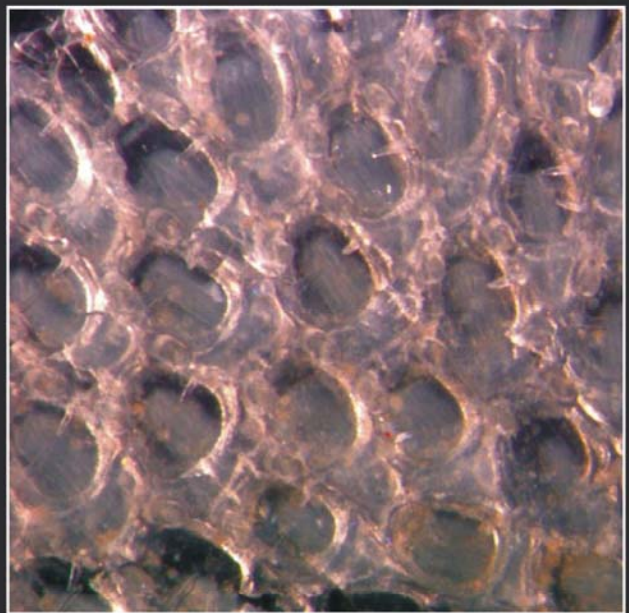
500 μ m



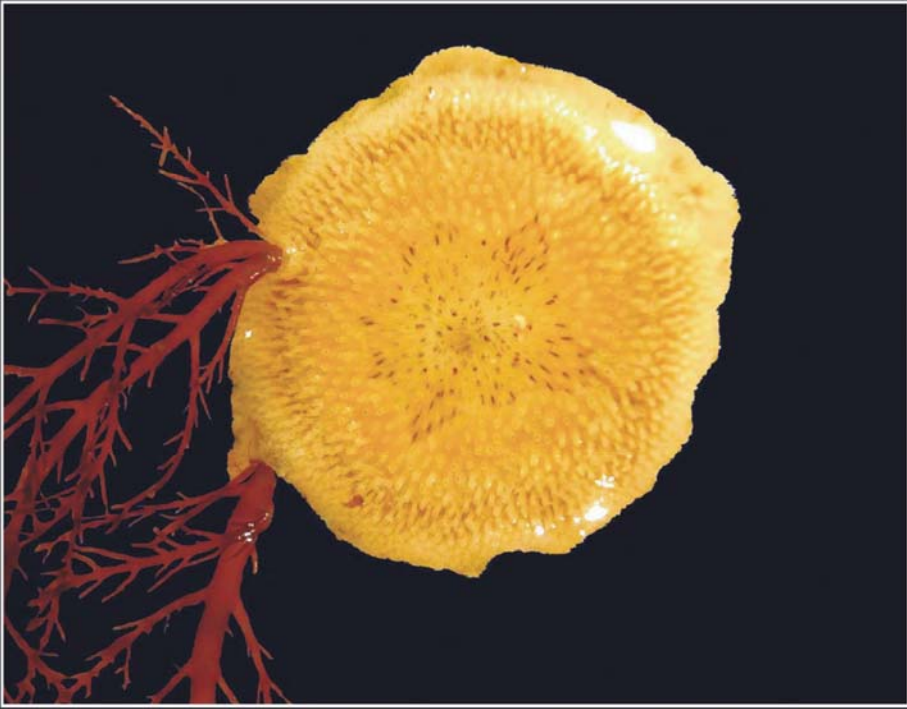
200 μ m



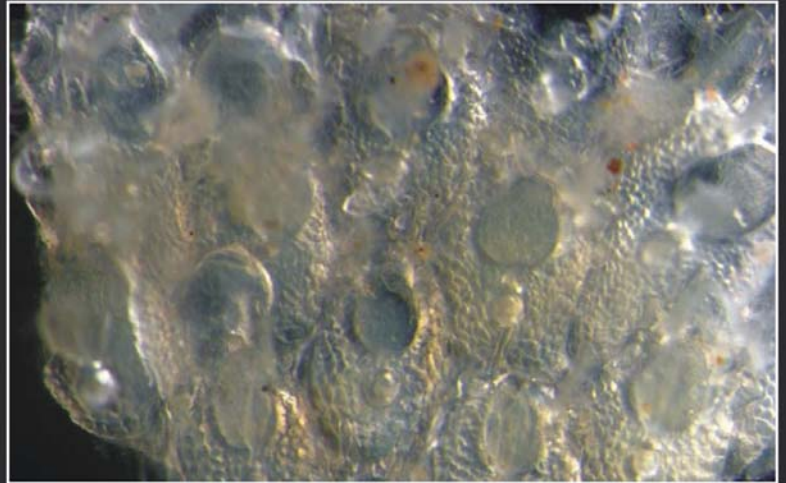
5 mm



200 μ m



5 mm



200 μ m



500 μ m



1 mm



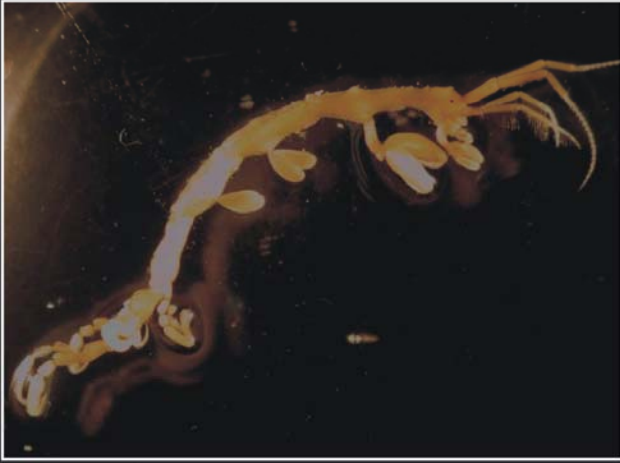
500 μ m



500 μ m



1 mm



5 mm



2 mm



500 µm



1 mm



500 µm



500 µm



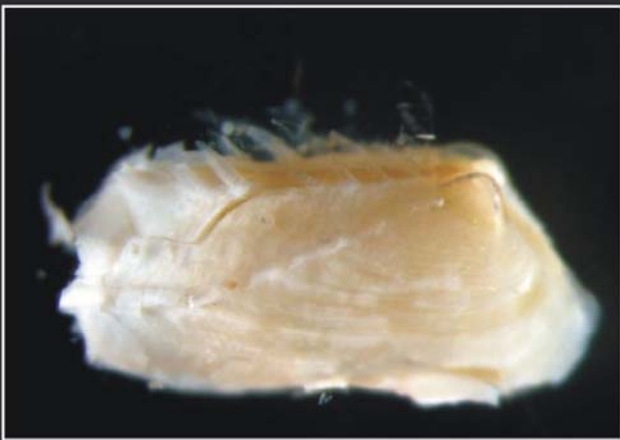
5 mm



500 μ m



2 mm



500 μ m



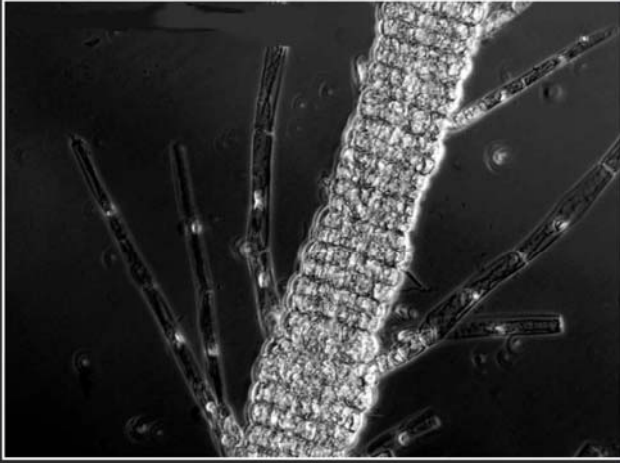
1 mm



1 mm



5 mm



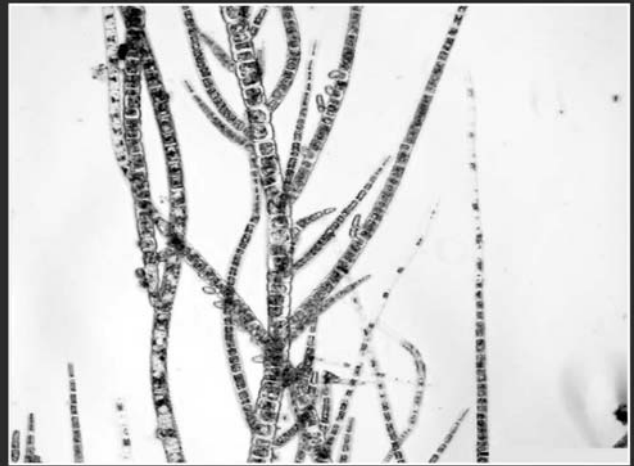
100 μm



200 μm



200 μm



200 μm



200 μm



50 μm

4 Diskussion

In diesem Kapitel werden sowohl die angewandten Methoden als auch die Ergebnisse einzeln diskutiert und kritisch hinterfragt. Die dieser Arbeit zugrunde liegende Fragestellung wird anhand der gewonnenen Ergebnisse diskutiert. Anschließend werden Schlussfolgerungen aus der Untersuchung gezogen und ein Ausblick auf zukünftige Studien gegeben.

Da die Klimaveränderung und menschliche Eingriffe ernstzunehmende Bedrohungen für das Ökosystem Arktis sind, befasst sich der Schlußteil mit der Schützenswürdigkeit der Arktis.

4.1 Methodendiskussion

4.1.1 Experimentelles Design

Versuchsaufbau

In der Natur ist aufgrund der Substrat-Heterogenität (z.B. zerklüftete Oberflächen, unterschiedliche Gesteins- und Substrattypen) oft keine genaue Replikation von Versuchsanordnungen möglich. Die Vorteile einer Besiedlungsuntersuchung mit künstlichen Platten basieren auf der Simulation des natürlichen Habitats mit einheitlichen Bedingungen, was eine Untersuchung mit der jeweils gewünschten Zahl an Replikaten erlaubt. Zudem ist im Vergleich zu natürlichen Substraten die Beprobung der Platten einfacher und eine Untersuchung daher genauer, da das Experiment *in situ* ablaufen, die genaue Analyse der Platten jedoch an Land erfolgen kann.

Bei der Ausrichtung der Besiedlungsplatten wurde bewusst eine vertikale Orientierung gewählt, da hier eine höhere Diversität erwartet wird: Studien im Kongsfjorden zeigen, dass die Artenvielfalt auf vertikalen Flächen gegenüber der

auf horizontalen Ebenen oder Überhängen größer ist (Jørgensen & Gulliksen 2001). Zudem ist der Sedimenteinfluss an vertikalen Flächen deutlich geringer, da keine Akkumulation wie beispielsweise auf horizontalen Flächen erfolgt.

Die hier angewandte Methode der Installation über Adapter hat den Vorteil, dass zum einen nur ein Loch pro Platte in den Felsen gebohrt werden musste, was eine Arbeitserleichterung und damit reduzierte Tauchzeit bedeutet und zum anderen die Platten nicht direkt auf der Wand aufsitzen, sondern einen gewissen Abstand von ihr haben. Dies vereinfacht die Handhabung durch die Taucher wesentlich. Im Vergleich zu der alternativen Befestigungsmethode über durch die Platte gehende Schrauben vermeidet das Anbringen von aufgesetzten Gewinden auf der Plattenrückseite mögliche Installationsartefakte auf der Vorderseite.

Der Abstand der Besiedlungsplatten zum Untergrund kann jedoch für die Besiedlung positive, aber auch negative Auswirkungen haben: Benthische Prädatoren sind unter Umständen in der Erreichbarkeit der Platten eingeschränkt. Allerdings siedeln auch bestimmte Larventypen aus gleichem Grunde möglicherweise mit geringerer Abundanz auf den Platten. Benthische Larven und sessile Tiere mit der Möglichkeit zur ungeschlechtlichen Vermehrung (z.B. Knospung bei Ascidien, Hydrozoen und Bryozoen) haben, verglichen mit planktischen Larven, beispielsweise keine so weitreichende Verbreitungsmöglichkeit (Mileikovsky 1971, Tardent 1993).

Das künstliche Substrat weicht vom natürlichen Felsuntergrund ab. Dies kann theoretisch die Besiedlung verändern. Die Eigenschaften einer Oberfläche werden durch ihr Profil, die Rauheit und ihre physikalischen sowie chemischen Merkmale (Oberflächenspannung, elektrische Ladung, freie Energie) bestimmt (Wahl 1987). Je nach Material können diese Eigenschaften variieren und die Entstehung einer Aufwuchsgemeinschaft verzögern oder beschleunigen. Bei Versuchen zur Besiedlung künstlichen Hartbodens haben sich sowohl Platten aus Keramik (z.B. Fairfull & Harriott 1999, Bram et al. 2004), Acryl (z.B. Bowden 2005) und Plastik (z.B. Bourget et al. 1994, Nandakumar 1996) bewährt. Der für diese Studie verwendete Kunststoff Polyethylen, zeigte in Vorversuchen keine nachteilige

Beeinflussung auf die ersten beiden Schritte (biochemische Konditionierung und bakterielle Besiedlung, Wahl 1989) des Besiedlungsprozesses (pers. Mitteilung J. Laudien). Auch die Farbe des Untergrunds kann eine Bedeutung haben. Die ausgebrachten Besiedlungsplatten sind weiß und weichen vom dunkleren Untergrund des Hartbodens im Kongsfjorden ab. Allerdings finden sich auch hier helle Stellen zum Beispiel durch kalkschalige Organismen, die Platten reflektieren in der Anfangsphase der Exposition jedoch aufgrund ihrer „Jungfräulichkeit“ vermehrt Licht (Abb. 4d). Dies könnte das Vorkommen der typischen Flachwasseralge *Acrosiphonia* sp. (Wiencke et al. 2004) in 20 m Tiefe auf der Versuchsanordnung begründen. Möglicherweise wird auch die Ansiedlung anderer Arten beeinflusst, da für viele Larven Phototaxis bekannt ist (z.B. Forbes et al. 1971, Ryland 1974). Ebenso wäre es denkbar, dass andere Taxa eine Besiedlung der Fläche vermeiden. Um jedoch wie in anderen Studien schwarze Besiedlungsplatten zu benutzen (z.B. Barnes & Kukliński 2005, Bowden 2005), müsste das PE-Material der vorliegenden Platten mit Farbstoffen behandelt werden, was wiederum ungewollte Effekte durch Diffusion dieser Chemikalien haben würde.

Möglich Platteneffekte wurden daher in Kontrollversuchen untersucht: Im Jahr 2002 wurden im selben Untersuchungsgebiet natürliche Flächen von jeglichem Bewuchs gereinigt. Nach drei Jahren zeigt sich hier im Vergleich zu den künstlichen Flächen generell gesehen kein großer Unterschied in der Besiedlung (unveröffentlichte Daten). Dies weist darauf hin, dass die langsame Ansiedlung von Organismen nicht auf dem Plattenmaterial, sondern auf der allgemein langsamen Sukzession in arktischen Gewässern beruht.

Probennahme

Einzigartig und bisher noch nicht in arktischen Gewässern durchgeführt ist die hier vorgenommene regelmäßige, jährliche und über mehrere Jahre andauernde Beprobung von Besiedlungsplatten. Damit unterscheidet sich die vorliegende Arbeit von der einzig anderen Untersuchung zur Sukzession in benthischen Gemeinschaften künstlicher Substrate (Barnes & Kukliński 2005) und kann als

Pilotstudie angesehen werden. Da erwartet wurde, dass die Sukzession in arktischen Gewässern langsam verläuft, ist es gerechtfertigt, die Versuche nur einmal im Jahr zu beproben. Untersuchungen zur Besiedlung natürlicher Substrate in der Arktis bestätigen diese Vermutung und zeigen, dass Jahresrhythmen als Maßeinheit ausreichend sind (Beuchel & Gulliksen eingereicht a): Beispielsweise schwankt von 1980 bis 1983 die relative Abundanz der Makrofauna zwischen 80 % und 70 %, und R-Werte der durchgeführten ANOSIM, zum Test der Unterschiede aufeinanderfolgender Jahre, liegen im Mittel bei etwa 1,33 (Abb. 3 bzw. 5 aus Beuchel & Gulliksen eingereicht a).

Bei der Handhabung der Platten unter Wasser und dem späteren schonenden Transport wurde das sich von der Platte Lösen oder Brechen von Organismen so gering wie möglich gehalten indem die Platten schon unter Wasser in meerwassergefüllte Plastikbeutel überführt wurden. Diese wurden wasserdicht verschlossen und in einer wassergefüllten Plastikwanne zur Dämpfung während des Transports zwischengelagert.

Obwohl das Bearbeiten von Kratzproben aufwendiger erscheinen mag als z.B. eine Fotoanalyse, hat diese Methode doch den Vorteil, dass sie wesentlich genauer ist. Bei Auswertungen anhand von Bildern bleiben viele kleine oder schwer unterscheidbare Arten oftmals unentdeckt. So wurden bei Photoanalysen im Kongsfjorden von Jørgensen & Gulliksen (2001) nur etwa 45 % (= 34) der Arten identifiziert, die im gleichen Gebiet auch durch direkte Beprobungsmethoden erfasst wurden (73). Auch Sahade et al. (2004) identifizierten im Kongsfjorden nur 47 Arten des Hartbodens mittels Photoanalysen. Der Vorteil der Photomethode, welche nicht destruktiv ist, soll an dieser Stelle allerdings nicht unerwähnt bleiben. Gemeinschaftsentwicklungen können so über mehrere Jahre verfolgt werden.

4.1.2 Probenaufbearbeitung

Fixierung

Die Konservierung der Organismen erfolgte vor Ort nach bewährter Methode in gepuffertem Formol (4 %), was gegenüber z.B. Ethanol den Vorteil hat, dass keine so starke Entfärbung und Kontraktion der Organismen auftritt (pers. Beobachtung). Auch wenn die Farbzeichnung allein kein Bestimmungsmerkmal ist, so erwies sie sich bei z.B. Polychaeten und Algen als ein hilfreiches Identifizierungsmerkmal. Ein Nachteil von Formol ist allerdings, dass es die Masse und chemische Zusammensetzung der Organismen reduziert. Da Formol zudem cancerogen ist und für die langfristige Konservierung von z.B. Bryozoen Ethanol empfohlen wird (Kluge 1975), wurden die Proben nach der Bearbeitung in 75 % Ethanol überführt.

Massebestimmung

Zur Bestimmung der Biomasse wurde die Trockenmasse der Organismen herangezogen, da sich diese für die vorliegende Studie als die genaueste herausstellte. Um die eigenen Daten dennoch mit Werten anderer Studien, die z.B. die Feuchtmasse oder aschefreie Trockenmasse benutzen, vergleichen zu können, besteht die Möglichkeit, die Trockenmasse anhand von Konvertierungsfaktoren in andere Einheiten umzurechnen. Faktoren wurden für die unterschiedlichen Stufen der taxonomischen Hierarchie von Invertebraten veröffentlicht (Brey 2001).

4.2 Ergebnisdiskussion

4.2.1 Abundanz und Biomasse

Die dominierenden Faunengroßgruppen der Besiedlungsplatten des Kongsfjorden sind Bryozoen, Crustaceen und Polychaeten (Abb. 6, Tab. 4). Dies zeigen sowohl Artenzahlen (Bryozoa: 24, Crustacea: 15, Polychaeta: 13) als auch

Individuendichten (Bryozoa: bis 1.247 Ind. m⁻², Crustacea: bis 20.295 Ind. m⁻², Polychaeta: bis 1.467 Ind. m⁻²). Auch in anderen Studien verschiedener Klimazonen siedelten sich Vertreter dieser Großgruppen als erstes an und dominieren die Gemeinschaft (z.B. Dayton 1989, Fairfull & Harriott 1999, Diaz-Castaneda 2000). Allerdings werden daneben auch Ascidien und Schwämme als bedeutende Pioniere beschrieben, die auf den 40 Besiedlungsplatten nur sporadisch vorkamen (pers. Mitteilung J. Laudien). In der vorliegenden Studie beruht die Dominanz der Crustaceen meist auf der auffallend hohen Anzahl von juvenilen Balaniden (bis zu 19.993 Tiere m⁻²) und im Untersuchungsjahr 2003 auf ihrem hohen Anteil an der Gesamtindividuenzahl (99,9 % der mobilen und sessilen Fauna). Polychaeten waren hauptsächlich durch die Familie Spirorbidae vertreten. Diese sessilen, röhrenbildenden Würmer haben einen Anteil von minimal 85,8 % im ersten Jahr (2003-1) bis maximal 99,8 % (2004-1) an der Gesamtindividuenzahl der Polychaeten und sind auf jeder Platte, unabhängig von Alter und Jahr, anzutreffen. Mollusken sind hauptsächlich durch mobile Arten vertreten. Ihre Rolle in der frühen Sukzession zeigt sich vor allem in der Beweidung der Besiedlungsplatten, wobei vor allem Polyplacophoren, die abundanten und regelmäßig anzutreffenden Herbivoren sind. Mit ihrer Raspelzunge weiden sie den Untergrund ab und hinterlassen dabei gut erkennbare Fressspuren (Abb. 13). Mit fortlaufender Entwicklung und Zunahme der Algenbiomasse nimmt auch die Anzahl der beobachteten Käferschnecken auf den Besiedlungsplatten zu, da sie scheinbar vermehrt Nahrung finden.

Im Vergleich zu der einzigen anderen bekannten Studie zur Sukzession auf künstlichem Hartboden der Arktis (Isfjorden, West-Spitzbergen) ergeben sich bemerkenswerte Unterschiede: Barnes und Kukliński (2005) fanden nach einem Jahr eine mittlere Zahl von 24.200 Kolonisten m⁻² auf ihren Plastik-Besiedlungsplatten (15 x 15 cm) in 12 m Tiefe, welche durch einen Polychaeten und 19 Bryozoenarten repräsentiert wurden. Im Gegensatz zu dieser auf zwei Phyla reduzierten Fauna ist die Hartbodengesellschaft der vorliegenden Arbeit wesentlich diverser (27 Arten im Mittel aller einjährigen Platten), da nach einjähriger Exposition auch Tiere aus den Stämmen Crustacea, Mollusca und Cnidaria gefunden wurden. Die Individuenzahlen dagegen liegen bei Barnes und

Kukliński (2005) im Mittel höher, wobei der Polychaet *Spirorbis tridentatus* (20.400 Individuen m⁻²) die Fauna zahlenmäßig dominiert. In der vorliegenden Arbeit wurden für alle spirorbiden Polychaeten zusammen nicht annähernd gleichhohe Werte erreicht (maximal 1.258 Individuen m⁻² in 2003-1). *S. tridentatus* spielt nur eine untergeordnete Rolle, dagegen dominiert bei den Polychaeten *Circeis spirillum* mit hoher Abundanz und einer Präsenz auf 100 % der Platten.

Auch die in dieser Arbeit gefundene maximale Zahl an Bryozoen (1.247 Kolonien m⁻²) entspricht in etwa nur einem Drittel der mittleren Bryozoenzahl (3.800 Kolonien m⁻²) im Isfjorden.

Das Experiment von Barnes und Kukliński (2005) (August) startete genau wie die vorliegende Studie (Juni) im Sommer 2002. Unter Umständen konnten andere und mehr Larvenarten die Besiedlungsplatten im Kongsfjorden erreichen, da diese zwei Monate vor den Besiedlungsplatten im Isfjorden ausgebracht wurden und vielleicht dadurch besser mit dem Larvenfall im Frühsommer zusammen fielen. Eventuell waren die Besiedlungsplatten der vorliegenden Studie auch schon früher mit einem Biofilm überzogen.

Desweiteren waren die Platten im Isfjorden in nur 12 m Tiefe horizontal kurz über dem Boden angebracht. Wie andere Studien zeigen, nimmt die Diversität mit der Wassertiefe zu (Sahade et al. 2004) und ist zudem auf vertikalen Flächen höher als auf horizontalen (Jørgensen & Gulliksen 2001). Zudem wird der Isfjorden häufiger durch Packeis, welches durch Strömungen herantransportiert wird, ausgefüllt. Diese Unterschiede sind sicherlich wichtige Teilaspekte für die Erklärung der höheren Artenvielfalt in der vorliegenden Studie.

Eine Untersuchung zur Beschreibung der Hartbodenfauna des Kongsfjorden fand 73 Makrofaunaarten anhand von Probennahmen mittels Airliftsystem. Da allerdings auch horizontale Flächen beprobt wurden, auf denen sich Sediment anlagern kann, sind hier einige Arten der Infauna mit erfasst (Jørgensen & Gulliksen 2001). In der vorliegenden Arbeit wurden während des gesamten Versuchszeitraums 2002 bis 2005 insgesamt 65 Hartboden-Makrobenthosarten

gefunden, was zeigt, dass hinsichtlich der reinen Artenzahl (65 zu 73) keine extremen Unterschiede bestehen. Die Artenzusammensetzung variiert dagegen stärker, nur drei Tiere derselben Art und dreizehn derselben Gattung wurden gefunden.

Hinsichtlich des Vorkommens verschiedener Tierstämme bestehen dagegen große Unterschiede. Die oben beschriebenen etablierten Gemeinschaften weisen stets Vertreter der Porifera, Anthozoa und Tunicata auf, welche in dieser Untersuchung noch sehr selten vertreten sind. Lediglich ein Schwamm mit einer Größe von etwa 2 mm wurde nach dreijähriger Expositionszeit auf den Besiedlungsplatten gefunden. Auf Platten mit zweijähriger Expositionszeit, die jedoch nicht in die vorliegende Arbeit einbezogen wurden, siedelte zudem eine Ascidie, *Styella* sp., von 7,2 mm Höhe. Dies weist darauf hin, dass sich die untersuchte Gemeinschaft noch in einer frühen Phase der Sukzession befindet.

Im Gegensatz zum aktuellsten Sukzessionsversuch aus der Antarktis (Ryder Bay, Adelaide Island, Antarktische Halbinsel: 25 x 15 cm Akrylplatten in 8 und 20 m Tiefe, Bowden 2005), bei dem nach einem Jahr 41 sessile Tierarten gefunden wurden, sind im vorliegenden Experiment in der selben Zeit mit 14 (2005-1) bis maximal 22 (2003-1) deutlich weniger Tierarten vorhanden. Im Vergleich zur Arktis ist die Antarktis allerdings generell artenreicher, was die Unterschiede in der frühen Besiedlung teilweise erklären kann (z.B. Dayton 1990, Rex et al. 1993, Arntz et al. 1997).

Auch im Vergleich zu Studien aus der temperierten Zone sind weniger Arten vorhanden. Nach etwa anderthalb Jahren Exposition wurden in der Phinney Bay, Washington (USA) auf Besiedlungsplatten (412 cm²) in etwa einem Meter Wassertiefe 52 sessile Makrofauna-Arten und fünf Algenarten gefunden (Greene & Schoener 1982). 6,6 km vor der Küste Kaliforniens (USA) wuchsen an einer Ölplattform auf Besiedlungsplatten (15 x 15 cm, Keramik) in 49 m Wassertiefe im Laufe von zwei Jahren 42 sessile und semi-mobile Tiere (Bram et al. 2004). Weitaus weniger Arten (zwölf sessile Arten inkl. Algen) wurden bei einer nur 3,5 Monate dauernden Untersuchung in der Passamaquoddy Bay, New

Brunswick (Kanada) beobachtet (0,4 - 2 m Wassertiefe, PVC-Platten, 30 x 30cm) (Bourget et al. 1994), was aber wahrscheinlich auf die geringe Expositionszeit zurückzuführen ist.

Generell ist es schwierig, Vergleiche zwischen den Studien zu ziehen, da jeweils verschiedene Wassertiefen mit unterschiedlichen Methoden untersucht wurden. In Anbetracht der Tatsache, dass für die nördliche Hemisphäre eine Abnahme der Diversität mit zunehmender Breite beschrieben wurde (z.B. Poore & Wilson 1993, Roy et al. 1998), muss man festhalten, dass eine Artenzahl von maximal 31 sessilen Arten (Flora und Fauna) nach einem Jahr Expositionszeit nicht sehr niedrig ist. Vergleicht man diese Zahl mit zehn gefundenen Arten auf Asbest-Besiedlungsplatten (15,3 x 30,5 cm, elf Monate Exposition, 15 m Wassertiefe) vom südlichen Alaska (Women's Bay) (Schoener et al. 1978), so ist sie sogar bedeutend höher.

Betrachtet man nicht die reinen Artenzahlen, sondern die Besiedlungsdichte, so verläuft die Besiedlung in der Arktis im Gegensatz zu Studien temperierter und tropischer Untersuchungsgebiete, in denen bereits nach neun bis zwölf Monaten eine Bedeckung von 75 % bis 100 % des Substrats vorlag (Bram et al. 2004 und Fig. 6 in Stanwell-Smith & Barnes 1997), wesentlich langsamer (Barnes & Kukliński 2005). Obwohl kein Bedeckungsgrad in der vorliegenden Untersuchung analysiert wurde, kann man dennoch definitiv sagen, dass eine derartige Bedeckung nach einem Jahr Exposition nicht erreicht wurde. Anhand von Unterwasserbildern der Besiedlungsplatten liegt der Bedeckungsgrad bei schätzungsweise $\leq 20\%$, was der Studie von Barnes und Kukliński (2005) für arktische Gewässer entspricht (3 - 11 %). Auch dies liefert Hinweise für eine verlangsamte Sukzession im Kongsfjorden.

Im Untersuchungsgebiet vor Kongsfjordneset ermittelten Jørgensen und Gulliksen (2001) in 20 m Wassertiefe eine Biomasse von 899 g m^{-2} bis 1.966 g m^{-2} (70 % Ethanol Feuchtmasse) für vertikale Flächen. Bei diesen Werten für mobile und sessile Fauna schlossen sie allerdings serpulide Polychaeten aus, da diese schwierig zu quantifizieren waren. Im Gegensatz dazu stehen die wesentlich

geringeren mittleren Biomassen von 9 g m^{-2} bis 37 g m^{-2} (Feuchtmasse) für die Fauna der Bewuchsplatten der vorliegenden Studie, was zeigt, dass die Hartbodengemeinschaft der Besiedlungsplatten noch im Entstehen ist.

Tab. 10: Konvertierungsfaktoren der verschiedenen Taxa von Feucht-(FM) zu Trockenmasse (TM) nach Brey (2001).

Taxa	TM/FM
Protozoa	0,285
Porifera	0,238
Hydrozoa	0,052
Annelida	0,194
Crustacea	0,232
Mollusca	0,190
Bryozoa	0,242

Um die Biomasseangaben beider Studien vergleichen zu können, wurden die Werte der vorliegenden Untersuchung mittels Konvertierungsfaktoren für Invertebraten umgerechnet (Brey 2001). Eine Übersicht der verwendeten Faktoren zeigt Tabelle 10.

Die mittlere Biomasse von natürlichen Weichbodengemeinschaften im innersten Kongsfjorden liegt bei 6 g m^{-2} bis 11 g m^{-2} (4 % Formalin Feuchtmasse, Wlodarska-Kowalczyk et al. 1998), was geringer als die Biomasse auf den Besiedlungsplatten nach einem Jahr ist (9 g m^{-2} bis 24 g m^{-2} Feuchtmasse, mittels Konvertierungsfaktoren aus der Trockenmasse errechnet). Im Fjordinneren ist die Biomasse aufgrund erhöhter Sedimentationsraten jedoch generell geringer. Die Biomassedaten des Weichbodens in größerem Abstand zum Gletscher liegen dementsprechend höher und übersteigen auch die Werte der vorliegenden Studie (51 bis 248 g m^{-2} Feuchtmasse, Laudien et al. 2004).

4.2.2 Zoogeographie

Der arktische Ozean ist ein vergleichsweise junges Meeresgebiet. Erst vor ca. zwei bis drei Millionen Jahren bildeten sich die kalten Gewässer mit gebietsweise mehrjähriger Eisbedeckung (Curtis 1975). Die arktische marine Fauna ist immer noch in einem Stadium der aktiven Evolution und Adaption (Dunbar 1968). Sie kann in autochthone Formen sowie Immigranten aus Nordatlantik und Nordpazifik unterteilt werden (Zenkevitch 1963). Benthische Arten mit rein arktischer bzw. subarktischer Verbreitung bilden in der Arktis in keiner taxonomischen Gruppe die Mehrheit, da arktisch-boreale Arten aufgrund ihrer meist hohen Toleranz gegenüber abiotischen Faktoren vorherrschen (Curtis 1975).

Ursprünglich entwickelten sich die meisten dieser Arten aus den eurybiotischen Taxa der autochthonen arktischen Fauna. Heute wird die Arktis zusehend von den thermophilen Taxa des Atlantischen Ozeans besiedelt (Zenkevitch 1963). Dies lässt sich z.B. entlang des Kontinentalschelfs der Sibirischen See Richtung Schelfhang beobachten: Hocharktische Arten werden graduell von thermophilen Arten ersetzt, die Zahl der arktisch-borealen Taxa nimmt zu, und vereinzelt sind boreale Arten anzutreffen. Erklärbar ist dieses Muster durch die Verteilung atlantischer Wassermassen inklusive ihrer Fauna entlang des Schelfs (Gorbunov 1939). Die Hauptverbreitungswege von Larven sind in Abb. 15 wiedergegeben. Über die Fram- und die Beringstraße erfolgt ein steter Austausch.

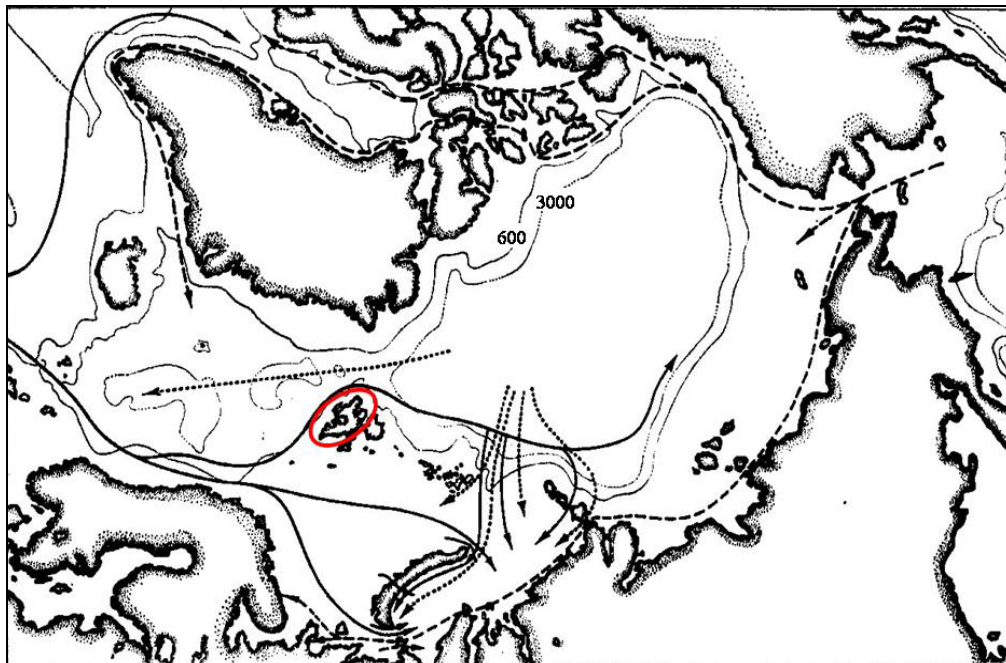


Abb. 15: Hauptverbreitungswege von Larven zwischen dem arktischen Ozean und dem Nordatlantik bzw. dem Nordpazifik; eingezeichnet sind die 600 und 3.000 m Isobare, — Atlantische Fauna, ---- Pazifische Fauna, Arktische Tiefenwasserfauna rote Markierung: Spitzbergen.

In der zoogeographischen Struktur des Kongsfjorden dominieren in der vorliegenden Arbeit arktisch-boreale Arten (70 %). Die zweithäufigste Gruppe sind Tiere mit arktischer Verbreitung (14 %), welche auf der Westseite Svalbards, im Gegensatz zur Nord- und Ostseite, allerdings nicht so typisch sind (Gulliksen & Svensen 2004). Daneben kommen kosmopolitische (7 %) und boreale Arten (9 %), deren Verbreitung durch den Einfluss warmer Wassermassen des

Westspitzbergenstroms ermöglicht wird, vor. Über den gesamten Fjord gesehen nimmt der Anteil borealer Arten in Richtung Fjordausgang zu (Hop et al. 2002, Svendsen et al. 2002): Im Fjordinneren verlieren die atlantischen Wassermassen ihren Einfluss, was einer der Gründe für die hier vorliegenden eher arktischen Bedingungen mit einer erhöhten Anzahl endemischer arktischer Arten ist.

Studien zum Weichboden des Kongsfjorden ermittelten gemäß der Vorgehensweise der vorliegenden Arbeit mit 58 % ebenfalls die Dominanz arktisch-borealer Arten, daneben 34 % kosmopolitische und 8 % arktische Arten (Laudien et al. 2004). Die Unterschiede zu der vorliegenden Arbeit lassen sich dadurch erklären, dass keine Infauna beprobt und weniger Arten der Bivalven/Gastropoden und Polychaeten gefunden wurden, die im Weichboden dominieren und für den hohen Prozentsatz kosmopolitischer Arten verantwortlich sind. Generell haben diese Tiergruppen gegenüber anderen eine weitere Verbreitung: So zeigen auch Studien in der hocharktischen Tikhaia Bay, Franz Josef Land, dass die gesamte Fauna überraschenderweise zu 45 % von arktisch-borealen Arten dominiert wird (28 % arktisch, 11 % kosmopolitisch, 2 % boreal, 14 % nicht klassifiziert) (Wlodarska et al. 1996). Dieses Muster ist wiederum durch die große Präsenz von Polychaeten und Bivalven mit hohem Verbreitungspotential bedingt.

Eine ähnliche zoogeographische Einteilung wurde auch für den Fjord „Skoddebukta“, Südwest-Spitzbergen, gefunden (Wlodarska et al. 1996). Etwa 45 % der Arten wurden als arktisch-boreal, 30 % als typisch arktisch, 10 % als kosmopolitisch und 5 % als boreal identifiziert. Auch hier zeigt sich der Einfluss atlantischer Wassermassen gemäß der Situation im Kongsfjorden.

Obwohl beide Fjorde in der Arktis liegen, lässt sich anhand des zoogeographischen Musters generell eher auf eine sub-arktische Natur der Fjorde schließen (Hop et al. 2002).

Die Zoogeographie der Bryozoen wird in Kapitel 4.2.5 gesondert diskutiert.

4.2.3 Ökologische Indizes

In der vorliegenden Arbeit wurden Diversitätsindizes für Abundanz- und Biomassedaten der sich entwickelnden Kaltwassergemeinschaft berechnet (Tab. A 1, Anhang). Die Werte des Shannon Wiener Index schwankten zwischen 0,14 und 1,62 (H' , Abundanz) bzw. 0,71 und 2,19 (H' , Biomasse). Die Gemeinschaft 2005-1 hat bei beiden Analysen eine sehr niedrige Diversität. Der Grund hierfür liegt in der Individuendominanz von nur einer Art, der Seepocke *Balanus crenatus*, die für fast 100 % der Individuen der Gemeinschaft verantwortlich ist (Abb. 7 und Schmiing et al. 2005). Auch für die Biomasse zeigt sich, dass die hohe Anzahl der Balaniden für eine starke Dominanz und somit für einen niedrigen Shannon Wiener Index verantwortlich ist. Er liegt hier jedoch etwas höher als bei der Abundanz, da andere Arten mehr Gewichtung in der Biomasse erhalten. Besonders deutlich ist dies bei den Bryozoen, welche aufgrund ihrer kalkigen Struktur mehr Biomasse bilden als Organismen vergleichbarer Größe ohne verkalkte Bestandteile. Bestätigt wird die hohe Dominanz weniger Arten auch durch den Äquitäts-Index, der für 2005-1 stets geringe Werte aufweist (0,05 bzw. 0,3).

Im Hinblick auf die Besiedlungsplatten mit dreijähriger Expositionszeit ergaben sich deutliche Unterschiede, je nachdem ob man die Gemeinschaft auf Grundlage der Abundanzen oder Biomassen untersucht. Äquität (0,06) und Shannon Diversität (0,14), basierend auf Abundanzdaten, zeigen extrem niedrige Werte und weisen dementsprechend auf eine ungleichmäßige Verteilung der Individuen hin. Dies liegt erneut an der auffallenden Individuendominanz von *B. crenatus*. Betrachtet man dagegen die Indizes auf Grundlage der Biomasse, so ergeben sich die maximal gefundenen Werte: Eine Shannon Diversität von 2,19 weist auf eine ausgeglichene Verteilung der Biomasse über die Arten hin. Es kommt z.B. weder eine Art mit einem sehr großen Vertreter vor noch eine Art, die durch viele kleine Vertreter eine hohe Biomasse aufbaut. Der Wert der Äquität (0,71) bestätigt diese Gleichverteilung.

Die Werte der Shannon Diversität für die Besiedlungsplatten 2003-1, 2004-1 und 2004-2 liegen unabhängig von der Betrachtungsweise jeweils nah beieinander: H' (Abundanz) variiert zwischen 1,13 und 1,62 und H' (Biomasse) zwischen 1,80 und 1,98. Es liegt eine relativ gleichmäßige Verteilung der Individuen bzw. Biomasse auf die Arten vor, wobei dies bei der Analyse der Biomasse deutlicher ist. Die Besiedlungsplatten mit zweijähriger Exposition haben jeweils eine höhere Diversität gegenüber den Besiedlungsplatten mit einjähriger Exposition.

Der Artenreichtum nach Margalef folgt in etwa diesem Trend und nimmt grob gesehen mit der Expositionszeit zu. Bei einer bestimmten Anzahl von Individuen erhöht sich über eine Sukzessionszeit von drei Jahren die Artenzahl (Abb. 9b).

Untersuchungen im Kongsfjorden ermittelten auf vertikalen Flächen im selben Untersuchungsgebiet Shannon Diversitätswerte von 3,17 bis 3,45 (H' , Abundanz) bzw. 0,6 bis 2,2 (H' , Biomasse) (Jørgensen & Gulliksen 2001). Auf horizontalen Flächen und Überhängen lag H' (Biomasse) ansonsten zwischen 0,58 und 1,59.

In Bezug auf die Verteilung der Individuen auf die Arten erkennt man deutlich, dass in der vorliegenden Studie noch keine reife Gemeinschaftsstruktur besteht, da H' sehr gering ist. Der Vergleich des Diversitätswerts auf Grundlage der Biomasse besagt, dass in frühen Sukzessionsstadien noch eine Ausgeglichenheit zwischen der Biomasse der einzelnen Arten besteht. Erst in etablierten Gemeinschaften kommen Arten vor, die z.B. durch große (und damit relativ schwere) Individuen die Biomasse dominieren.

4.2.4 Gemeinschaftsanalysen

Gemeinschaftsanalysen mittels multivariater Methoden zeigen, dass sowohl das Sukzessions- als auch das Beprobungsjahr einen Einfluss auf die Gemeinschaftsstruktur haben (Kap. 3).

Die Zeitreihe der Platten, welche zum selben Zeitpunkt (2002) installiert und dann jährlich beprobt wurden, zeigt eine zunehmende Unterscheidbarkeit mit

fortschreitendem Alter der Gemeinschaften. Die R-Werte der ANOSIM Analyse werden größer (2003-1 vs. 2004-2: 0,96; 2003-1 vs. 2005-3: 1,0), was für eine fortschreitende Sukzession spricht. Auch in der „2-way crossed“ ANOSIM überwiegt der Sukzessionseffekt ($R = 0,93$, $p = 0,001$) gegenüber dem des Probennahmejahrs ($R = 0,66$, $p = 0,001$). Letzterer ist allerdings nicht vernachlässigbar, vor allem die Besiedlungsplatten 2003-1 und 2005-1 zeigen im paarweisen Test mit $R = 0,98$ deutliche Unterschiede. In diesem Fall sind speziell die Balaniden für die großen Unterschiede verantwortlich, welche 2005-1 in Biomasse und Abundanz die Gemeinschaft dominieren, während sie in 2003-1 nur eine untergeordnete Rolle spielen. Da die Besiedlungsplatten 2003 Ende Juni und 2004 bzw. 2005 Ende August beprobt wurden, kann es sein, dass der Hauptlarvenfall der Balaniden 2003 noch nicht eingesetzt hatte. In den beiden anderen Jahren ist er anhand höherer Abundanzen dagegen eindeutig zu beobachten.

Generell lassen sich die veränderten Muster einjähriger Gemeinschaften durch wechselnde biotische Bedingungen wie die Variabilität in der Verfügbarkeit und Abundanz der Larven erklären (Turner & Todd 1993), deren Siedlungserfolg (Fraschetti et al. 2002) und biologische Interaktionen (Gulliksen & Svensen 2004). Letzteres beschreibt unter anderem faunistische Assoziationen, wie sie auch in der vorliegenden Arbeit beobachtet wurden. Mit der Menge und Größe der Hydrozoe *Obelia dichotoma* nimmt auch die Anzahl an Amphipoden (v.a. *Metopa* sp.) und Foraminiferen zu. Für Amphipoden bieten Hydrozoen gute Versteckmöglichkeiten vor Fressfeinden, für Foraminiferen dienen sie als Siedlungssubstrat jenseits der Bodenschicht. Dadurch können sich die Foraminiferen bessere Nahrungsquellen erschließen, als in der Wasser-Boden-Grenzschicht für sie möglich wäre.

Auch der Seeigel *Strongylocentrotus droebachiensis*, welcher sich im Untersuchungsgebiet als Schlüsselorganismus erwies, schwankt in seiner Dichte erheblich zwischen verschiedenen Jahren (Beuchel & Gulliksen eingereicht a): Auf Hartbodengemeinschaften im äußeren Kongsfjorden verdoppelte sich seine relative Abundanz zwischen 1994 (etwa 15 %) und 1996 (etwa 40 %), was vor

allem mit einer Zunahme von Braunalgen zusammenhing. Da sich *S. droebachiensis* allerdings nicht ausschließlich herbivor ernährt, beeinflusst seine sich ändernde Präsenz auch eine Vielzahl an Tiergruppen. Seeigel wurden auf allen Platten jedes Jahrs beobachtet, ihre Abundanz jedoch nicht aufgenommen.

Daneben erklärt auch die Variabilität von abiotischen Umweltbedingungen interannuelle Unterschiede: Sowohl lokal als auch im gesamten Atlantik lassen sich auf einer breiten zeitlichen Skala (saisonal bis einige Dekaden umfassend) Schwankungen erkennen, die auf periodischen Änderungen der abiotischen Faktoren des Meeres oder sogar Änderungen in der atmosphärischen Zirkulation beruhen können (Arntz & Fahrbach 1991, Arntz & Laudien 2005). Auch für den Kongsfjorden wurden Änderungen in etablierten Hartbodengemeinschaften zwischen 1980 und 2003 detektiert, die sich mit der Nordatlantischen Oszillation (NAO) korrelieren lassen (Beuchel & Gulliksen eingereicht b).

Anhand von Lufttemperaturdaten über den Versuchszeitraum der vorliegenden Arbeit lassen sich auch hier Unterschiede zwischen den Jahren erkennen. So war der Winter 2004/2005 der wärmste während der Untersuchungsjahre. Die Meereis-ausbreitung dieses Winters war ebenfalls sehr gering, während im Vorjahr größere Meereisflächen vorhanden waren (pers. Mitteilung Koldewey-Station, Ny-Ålesund). Möglicherweise hat auch dies einen Einfluss auf die Sonderstellung der einjährigen Gemeinschaften aus dem Probennahmejahr 2005, die sich sowohl in einer Ordination/Klassifikation als auch in der ANOSIM durch stets hohe R-Werte deutlich von den anderen Gruppen unterscheiden.

Unabhängig vom Untersuchungsjahr zeigt die SIMPER Analyse, dass die Gemeinsamkeiten zwischen den verschiedenen Gruppen vor allem durch die Arten: *Balanus crenatus*, *Circeis spirillum*, *Disporella verrucaria* sowie Arten der Gattungen *Spirorbis* und *Tegella* bedingt waren. Eine Ausnahme bilden allerdings die Besiedlungsplatten mit dreijähriger Expositionszeit, deren Gemeinsamkeit zu 20 % durch koralline Rotalgen bestimmt wird. Schon in den Jahren zuvor siedelten sich diese Algen auf den Platten an, spielten in Bezug auf Bedeckung und

Biomasse aber stets nur eine untergeordnete Rolle. Untersuchungen auf natürlichem Substrat im Kongsfjorden zeigten dagegen, dass die Corallinaceen von Beginn an bei der Besiedlung nackten Substrats in 15 m Wassertiefe eine relative Abundanz von etwa 60 % bis 70 % aufweisen (Beuchel & Gulliksen eingereicht a). Auch auf den parallel zum Versuchsbeginn gereinigten natürlichen Flächen wurden nach drei Jahren flächendeckendere Krustenrotalgen beobachtet als auf den Besiedlungsplatten gleicher Expositionszeit. Algen können sich genau wie faunistische Elemente erst nach einer gewissen „Vorbereitung“ des Substrats durch andere Organismen (Wahl 1989) auf den Besiedlungsplatten etablieren. Möglicherweise entsprachen diese Konditionen erst nach längerer Expositionszeit der Platten den Ansprüchen der korallinen Rotalgen.

Koralline Rotalgen ihrerseits erweisen sich als hemmender Faktor für die Ansiedlung anderer Algen und auch Invertebraten (Breitburg 1984), können allerdings auch z.B. die Metamorphose von Seeigeln begünstigen (Rahmani & Ueharai 2001). In der vorliegenden Studie konnte kein negativer Effekt von Corallinaceen auf die Ansiedlung von Invertebraten beobachtet werden. Auch unmittelbar neben bzw. auf den Kalkrotalgen siedeln sessile Polychaeten, Balaniden und Bryozoen. Auffällig ist allerdings, dass gerade in den Jahren mit hoher Kalkrotalgen-Biomasse die Biomasse der anderen Algen deutlich geringer ist. Ob dies an einem hemmenden Effekt, herbivoren Räubern oder an einer geringeren Sporenzahl im Wasser liegt ist anhand der Datenlage nicht weiter differenzierbar.

Die Gemeinschaft der Besiedlungsplatten hebt sich von der umgebenden etablierten Gesellschaft vor allem dadurch ab, dass abundante Taxa wie Schwämme, Ascidien und Aktinien sehr selten sind. Bei Sukzessionsversuchen auf natürlichem Substrat sind diese dagegen gleich nach einem Jahr ein individuenreicher Bestandteil der Gemeinschaft (Beuchel & Gulliksen eingereicht a). Möglicherweise benötigen die Larven Risse im Fels zur erfolgreichen Ansiedlung oder siedeln so dicht an den Elterntieren, dass sie auf den Besiedlungsplatten nur vereinzelt anzutreffen sind. Dies könnte z.B. für Aktinien zutreffen, die sich neben der ungeschlechtlichen Vermehrung auch

geschlechtlich fortpflanzen, wobei die Planularlarven entweder direkt freigelassen werden oder sich im Schutz des mütterlichen Gastralraums vollständig entwickeln und somit erst als junge Aktinien freigesetzt werden. Letztere erfahren keine große Verbreitung, sondern setzen sich in naher Umgebung zum Muttertier fest (Kaestner 1993). Die lecitotrophen Larven der Ascidien sind nur kurze Zeit im Wasser. Dabei haben solitäre Ascidien gegenüber kolonialen den Vorteil, dass ihre Befruchtung extern ist und somit mehr freie Stadien vorkommen, was für ein größeres Verbreitungspotential spricht. Genau wie die pelagischen Larven der Porifera sollten sie daher die Platten erreichen können.

In dieser Untersuchung wurden generell hauptsächlich Arten mit direkter Entwicklung und Brutpflege (z.B. Amphipoden) bzw. einer nur kurzen planktischen Phase gefunden. Laut „Thorson’s rule“ (Mileikovsky 1971) nimmt zwar die Anzahl pelagischer Larven vom Äquator in Richtung der Pole ab, diese sind dafür aber sehr erfolgreich in ihrer Ausbreitung. Die lecitotrophen Larven der Bryozoen befinden sich je nach Art nur einige Stunden bis Tage oder gar nicht im Plankton. Bei den meisten Cheilostomatida reifen die Larven fast vollständig in sogenannten „Ovizellen“ heran (Kluge 1975). Planktische Larven der Gattung *Spirorbis* sind ebenfalls nur für wenige Stunden in der freien Wassersäule zu finden (Knight-Jones 1953), während der in dieser Untersuchung dominierende Polychaet *Circeis spirillum* seine Larven lange Zeit im Gehäuse ausbrütet (Hartmann-Schröder 1996). Daher müssten zur Besiedlung der Platten wenige Stunden bis Tage für die Larven ausreichen.

Auffällig an der Gemeinschaft der Besiedlungsplatten ist, dass fast ausschließlich juvenile Seepocken vorkamen. Lediglich auf drei der Platten aus der Gruppe 2003-1 lebten Balaniden > 3,5 mm (max. 6,1 mm). Juvenile Balaniden mit relativ weicher Schale und einer Größe von durchschnittlich 0,8 - 3,2 mm dagegen waren auf allen anderen Platten in hohen Abundanzen vorhanden. Dies zeigt zum einen, dass Balaniden-Larven in großer Zahl die Platten erreichen und erfolgreich besiedeln, zum anderen aber, dass ihre Juvenilsterblichkeit sehr hoch ist bzw. sogar 100 % betragen kann, da ansonsten nach mehrjähriger Expositionszeit der Platten auch ältere, größere Tiere zu finden wären. Derart hohe Sterblichkeiten

sind für Balaniden nicht unbekannt: Frühe Studien zur Seepocke *Balanus balanoides* in britischen Gewässern zeigten, dass nur 0,12 % der Individuen, welche die Metamorphose vom Larven- zum Bodenstadium überlebten (0,2 %), ein Alter von zwei Monaten erreichen (Pyefinch 1950).

Seepocken siedeln auf den verschiedensten Hartsubstraten wie z.B. Schalen anderer Tiere, Felsen, Holzpfähle und auch Schiffe. Auch auf Plastik wird die Ansiedlung beobachtet: Auf UV-Bojen in 5 m Wassertiefe im Kongsfjorden, die aus dem gleichen Material wie die hier vorliegenden Besiedlungsplatten (PE) sind, wurde ein massiver Bewuchs von Seepocken verzeichnet, darunter juvenile und adulte Individuen (pers. Mitteilung J. Laudien). In jedem Fall sind die Tiere nur schwer durch Menschenhand abzulösen, da der Raum zwischen der Basalplatte der Balaniden und dem Untergrund durch Mucopolysaccharide zuzementiert wird (Harris 1990).

Auch auf natürlichen Flächen im Kongsfjorden, die gereinigt wurden und auf denen die Sukzession durch Fotoaufnahmen beobachtet wurde, wurden nach drei Jahren keine adulten Balaniden gefunden. Die hohe Juvenilsterblichkeit der Balaniden in der vorliegenden Untersuchung wird daher nicht in ungenügender Befestigung auf den Besiedlungsplatten zu suchen sein, sondern beispielsweise vielmehr im Wegfraß durch Räuber. Fallen die solitären Seepocken ihren Fressfeinden, wie dem stark vertretenen Seeigel *S. droebachiensis*, zum Opfer, so gehen sie unwiderruflich der Gemeinschaft verloren. Im Vergleich dazu haben Bryozoen den Vorteil, dass sich eine Kolonie möglicherweise noch regenerieren und weiterleben kann, wenn nur die Zooide eines Teilstücks gefressen wurde (Harris 1990).

In ihren Langzeituntersuchungen zur Sukzession auf natürlichem Substrat kamen Beuchel und Gulliksen (eingereicht a) zu dem Schluss, dass bereits nach sieben bis acht Jahren Gemeinsamkeiten zwischen der sich entwickelnden und einer etablierten Gemeinschaft bestehen (mittlerer R-Wert der ANOSIM = 0,4). Dennoch sind auch bis zu 15 Jahre nach einsetzender Besiedlung Unterschiede schwankender Größenordnung zwischen den Strukturen beider Gemeinschaften

erkennbar. Erst nach dieser Zeitspanne werden R-Werte $< 0,25$ erreicht, was für eine klare Trennung der etablierten von der sich etablierenden Gemeinschaft spricht. Die Gemeinschaften der vorliegenden Untersuchung sind demnach auch nach drei Jahren noch in einer frühen Phase der Sukzession. Erkennbar ist dies unter anderem an fehlenden bzw. nur einmalig vorkommenden Arten, wie Porifera n.d. und *Styella* sp., die sonst für das Makrobenthos des Kongsfjorden typisch sind.

4.2.5 Wachstum und Konkurrenz bei Bryozoen

Bryozoen sind auf den Besiedlungsplatten die artenreichste Gruppe. Dies lässt darauf schließen, dass sie eine wichtige Rolle in der jungen sessilen Makrofaunagemeinschaft Svalbards (Kukliński 2002) und bei der Sukzession benthischer Gemeinschaften spielen. Bekräftigt wird dies dadurch, dass Bryozoen hinter den Anneliden allgemein die zweitartenreichste Gruppe Svalbards sind (Gulliksen et al. 1999). Aus diesem Grunde soll die Bryozoenfauna in diesem Abschnitt gesondert detaillierter diskutiert werden.

Allgemein nimmt im Kongsfjorden die Anzahl an Bryozoenarten mit der Tiefe und dem Abstand von den Gletschern zu. Dies beruht zum einen auf der Substratverfügbarkeit sowie -beschaffenheit und zum anderen auf den hydrologischen Gegebenheiten (Kap. 1.3; Gontar et al. 2001, 2002).

In der vorliegenden Arbeit wurden 24 Bryozoenarten identifiziert, was zwar im Vergleich zu anderen Studien eine vergleichsweise geringe Gesamtzahl ist, sich jedoch erstaunlich gut mit Werten des Kongsfjorden deckt: In 20 m Wassertiefe finden sich im Mittel etwa 20 Arten, im Abstand von etwa 20 km zum Kongsbreen-Gletscher (wie in der vorliegenden Untersuchung) 25 Arten (Gontar et al. 2001).

Bryozoenarten mit arktisch-borealer Verbreitung (60 %) dominieren in der vorliegenden Arbeit, während arktische (20 %) und boreale Arten (10 %) weniger häufig sind. Diese Daten stimmen in etwa mit Ergebnissen anderer zoogeographischer Bryozoenstudien überein, lediglich arktische Arten sind seltener beobachtet. Nach Gontar et al. (2001, 2002) kommen im Kongsfjorden vor allem arktisch-boreale Arten (54 %) sowie für die Arktis endemische Arten (39 %) vor. Kukliński (2002) fand mit einem Anteil von 66 % arktisch-borealen und 24 % arktischen Arten ein ähnliches Verbreitungsmuster. In den Randmeeren der Arktis sind arktisch-boreale Bryozoen generell die abundantesten (Gontar & Denisenko 1989).

Insbesondere krustenbildende Kolonien der Ordnung Cheilostomatida sind im Stadium der frühen Besiedlung regelmäßig und häufig anzutreffen. Diese Dominanz deckt sich mit anderen Untersuchungen zur Bryozoenfauna im Kongsfjorden (z.B. (Gontar et al. 2001, Kukliński 2002). Lediglich im Fjordinnen dominieren Kolonien der Ordnung Ctenostomatida (Kukliński et al. 2005). So wurde in der vorliegenden Arbeit auch nur *Doryporella spathulifera* als Vertreter dieser Ordnung gefunden. Ihre Abundanz, Biomasse und Präsenz ist allerdings sehr gering.

Tegella arctica ist die einzige Art der Cheilostomatida, welche durchweg auf allen Besiedlungsplatten zu finden ist. Bei Sukzessionsversuchen im Isfjorden, West-Spitzbergen stellte sich *T. arctica* ebenfalls als eine der individuenreichsten Bryozoen heraus (Barnes & Kukliński 2005). Dies lässt vermuten, dass sie ein schnell wachsender und konkurrenzstarker Pionier ist. Auf den Besiedlungsplatten mit dreijähriger Expositionszeit nehmen ihre Abundanz und Biomasse trotz zunehmender Bryozoenvielfalt nicht ab, sondern im Vergleich zum Vorjahr weiterhin zu. Gleiches gilt auch für die eng verwandte Art *T. armifera*.

T. arctica var. *retroversa* zeigt dagegen ein anderes Muster, da sie als einzige aller Bryozoen nur auf den Platten mit mehrjähriger Expositionszeit (2004 und 2005) zu finden ist. Kluge (1975) beschreibt ihr Vorkommen auf Schalen und anderen Bryozoen, während *T. arctica* und *T. armifera* auch auf steinigem

Untergrund wachsen. *T. arctica* var. *retroversa* wurde in dieser Untersuchung tatsächlich vermehrt als Aufwuchs auf anderen krustenbildenden Bryozoen beobachtet, jedoch besiedelten einige Kolonien auch die Platte direkt. Dennoch lässt sich die Tendenz feststellen, dass diese Art andere Bryozoen als Wegbereiter braucht und eine fortschreitende Sukzession charakterisiert. So kommt sie auch nur auf den Besiedlungsplatten mit mehrjähriger Expositionszeit vor.

Obwohl in der vorliegenden Untersuchung die Cheilostomatida als dominante Ordnung der Bryozoen in Bezug auf die Artenvielfalt gelten, sind unter den Cyclostomatida bei drei der fünf gefundenen Arten maximale Werte für Abundanz und Biomasse zu finden. *Berenicea arctica* und *Disporella verrucaria* kommen auf Platten einjähriger Expositionszeit mit hohen Abundanzen und Biomassen vor. Nach mehrjähriger Exposition der Besiedlungsplatten ist dagegen ein Rückgang unterschiedlichen Ausmaßes für Koloniezahl und Biomasse zu beobachten. Es scheint, als würden diese Arten sich zu Beginn der Sukzession schnell und in Mengen ansiedeln, mit der Zeit aber aufgrund von z.B. innerartlicher Konkurrenz und Mortalität in ihrer Abundanz deutlich dezimiert werden.

Die Biomassen von *B. arctica* und *D. verrucaria* nehmen dagegen in geringerem Maße ab, was darauf hinweist, dass überlebende Kolonien wachsen und an Masse zunehmen. Allerdings finden sich über die Lebensdauer von Bryozoen polarer Gewässer nur wenige Untersuchungen und die maximalen Altersangaben reichen von zwei Jahren (Gontar et al. 2004) bis hin zu 26 Jahren (Barnes 1998). Für die gefundenen Bryozoenarten konnte anhand der Literatur kein maximales Alter festgestellt werden, die Datenlage weist aufgrund der oben angeführten Massezunahme jedoch auf ein Alter von mehr als einem Jahr hin.

D. verrucaria ist trotz Rückgang der Abundanz im Laufe der Sukzession relativ gesehen immer noch die dritthäufigste Art auf den Besiedlungsplatten. In den Sukzessionsversuchen von Barnes und Kukliński (2005) ist die nah verwandte Art *Patinella* sp. eine der abundantesten, die zudem die größten gefundenen Strukturen auf den Besiedlungsplatten des Experiments aufweist. *Disporella* und

Patinella sind beides Gattungen der Lichenoporidae und sehen sich morphologisch sehr ähnlich, so dass es zu einer Verwechslung gekommen sein kann. Um dies genauer zu quantifizieren wurde von den Autoren bereits Vergleichsmaterial angefordert. *Patinella* wurde im Gegensatz zu *Disporella* allerdings noch nie im Kongsfjorden oder Svalbard verzeichnet (Gontar & Denisenko 1989, Gulliksen et al. 1999, Kukliński 2002, Palerud et al. 2004).

Die koloniereichste Art (max. 219 Kolonien auf Besiedlungsplatten mit dreijähriger Exposition) ist *Oncousoecia canadensis* (Cyclostomatida), welche in Abundanz und Biomasse im Laufe der Zeit zunimmt, was auf eine konkurrenzstarke Art hinweist.

Interannuelle Vergleiche der Bryozoenfauna zeigten, dass sich deren Verteilung und Zusammensetzung in den obersten 30 m im Kongsfjorden auch innerhalb von zwei Jahren (1996 – 1998) verändern kann (Gontar et al. 2002). Das jeweilige Temperaturregime und die vorhandene Salinität sind die hierfür hauptverantwortlichen Faktoren. Bryozoen bevorzugen im Normalfall marine Bedingungen. In Jahren, in denen z.B. gebietsweise eher ein ästuarines Milieu herrscht, können sich einige eurybionte Arten ausbreiten und verändern somit die Gesamtzusammensetzung der Bryozoenfauna.

Änderungen der abiotischen Faktoren zwischen den Untersuchungsjahren können eine mögliche Erklärung für das Vorkommen von Arten wie *Celleporella hyalina*, *Doryporella spathulifera*, *Hippoconella fascigatoavicularis* und *Schizoporella porifera* sein, die nur vereinzelt, mit geringer Abundanz/Biomasse und ohne erkennbare Relation zur Expositionszeit, die Platten besiedeln.

Die einjährigen Bryozoengemeinschaften der Untersuchungsjahre 2004 und 2005 zeigen in ihrer Diversität ebenfalls Unterschiede (2004: $H' = 0,87$, $J' = 0,35$; 2005: $H' = 1,21$, $J' = 0,53$), die neben biotischen Interaktionen auch möglicherweise mit veränderten abiotischen Faktoren zusammenhängen.

Aufgrund der festgewachsenen Lebensweise von Bryozoen kommt es regelmäßig zur Überlappung der Siedlungsfläche („Home range“) einzelner Kolonien, was die Konkurrenz der Tiere untereinander erhöht. Man kann, wie auch für bestimmte terrestrische Tiere, von Territorialität sprechen. Epibiontische Bryozoen führen zwar zum Absterben der Individuen, die direkt überkrustet werden, nicht jedoch zum Absterben der gesamten Kolonie. Diese kann aufgrund von interzoidaler Kommunikation und Spezialisierung einzelner Zooide überleben (Gontar et al. 2004).

Territoriales Verhalten könnte auch eine Erklärung für die Entstehung hochwachsender Arten, wie z.B. *Scrupocellaria arctica*, im Laufe der Evolution sein, die nur auf diese Weise der Ortsgebundenheit bedingt durch sessile Lebensweise entgegenwirken können (Gontar et al. 2004).

Bei der Besiedlung der Versuchsplatten sind die „bäumchenartigen“ Bryozoen *S. arctica* und *S. scabra* var. *paenulata* zwar in allen Jahren beobachtet worden, aber nur nach mehrjähriger Exposition (2004-2 und 2005-3) werden Höhen > 6 mm erreicht (Tafel 1). Die maximale gefundene Größe lag bei einer Höhe von 31 mm. *Dendrobeatia fruticosa* wurde sowohl auf Besiedlungsplatten mit zweijähriger (2004-2) als auch mit einjähriger Expositionszeit (2005-1) gefunden, auf letzteren jedoch ohne messbare Biomasse. Die vierte hochwachsende Art, *Tricellaria ternata*, kam nur einmal nach dreijähriger Exposition auf den Besiedlungsplatten vor.

Hier zeichnet sich ein Muster ab, nach dem die Bryozoen nach gewisser Zeit (> ein Jahr) dem Platzangebot auf dem Boden entgegenwirken und aus der Bodengrenzschicht des Wassers herauswachsen. Obwohl die Platten nie flächendeckend durch Tiere oder Algen bedeckt sind, breiten sich zunehmend Arten aus, die sich als Filtrierer Nahrungsquellen weiter oberhalb des Untergrunds erschließen können: Die Sukzession schreitet fort.

Bäumchenartige Kolonien dienen ihrerseits als Substrat für krustenbildende Bryozoen, aber auch andere Tiere, wie spirorbide Polychaeten (Titelbild & Abb. 13). Damit leben auch diese Tiere oberhalb der Grenzschicht Wasser-Versuchsplatten und können Nahrungsquellen erschließen, welche den direkt die Platte überwachsenden Organismen vorenthalten bleiben (Gontar et al. 2004).

Der Vergleich des Bryozoen-Bewuchses auf verschiedenen Plattenarealen zeigt eindeutige Unterschiede in der Bewuchsdichte und Diversität. Sowohl in der Abundanz, der Biomasse als auch der absoluten Artenzahl sind auf dem Plattenrand die höchsten Werte zu finden. Daraus ergibt sich folgende hierarchische Ordnung: Plattenrand > Plattenrückseite > Plattenvorderseite.

Unter Plattenrand wird auch das Gewinde auf der Rückseite der Besiedlungsplatten verstanden (Kapitel 2.2.1). Der ansonsten flächige, ebene Untergrund ist hier weitaus vielgestalteter, da z.B. Abstufungen und Nischen vorhanden sind (Abb. 3), was ein Grund für die vermehrte Besiedlung sein kann. Im Gegensatz dazu stehen andere Studien, die aussagen, dass die Heterogenität und Komplexität des künstlichen Untergrunds weder die Koloniezahl noch die taxonomische Diversität der sessilen Gemeinschaft allgemein, sondern nur die kleinskalige Verteilung der Arten beeinflusst.

In der vorliegenden Studie wurde für alle Platten dieselbe Wassertiefe, dieselbe Orientierung und dasselbe Areal ausgewählt. Es wird vorausgesetzt, dass abiotische Faktoren wie Sedimentationsrate und Strömungsregime für alle Bereiche einer Besiedlungsplatte sowie allgemein alle Platten gleich sind. Um dennoch die Unterschiede im Bryozoenbewuchs zu erklären, müssen andere Umweltbedingungen herangezogen werden. Bryozoen besitzen als sessile filtrierende Organismen eine Vorliebe für gewisse Strömungsverhältnisse, mit denen Nahrung herantransportiert wird (Gontar et al. 2002). Sicherlich ergeben sich um die Platte kleinräumige Strömungsmuster, die ein Leben an exponierteren Stellen wie dem Plattenrand begünstigen.

Es ist bekannt, dass sich Bryozoenlarven bevorzugt an beschatteten Oberflächen festsetzen (Ryland 1974). Sowohl die Plattenhinterseite als auch bestimmte Stellen des Plattenrands (u.a. das Gewinde der Rückseite) bieten beschattete Plätze, was die Larvenansiedlung sicherlich begünstigt. Zudem sind die Plattenrückseite sowie bestimmte Bereiche des Rands dem Felsuntergrund zugewandt und haben einen geringeren Abstand zu ihm als die Plattenvorderseite. Da sich die Larven der vorgefundenen Bryozoen nur kurze Zeit oder gar nicht im Plankton aufhalten (Kluge 1975), erreichen sie diese Areale nach Freisetzung aus den umgebenden Kolonien wahrscheinlich leichter. Zudem siedeln sich Larven oft in der Nähe des maternalen Zoariums an (Kluge 1975), kurze Wegstrecken werden also bevorzugt.

4.3 Schlussfolgerung und Ausblick

Es ist eine weithin akzeptierte Behauptung, dass sich Klimaveränderungen zuerst in polaren Gebieten manifestieren. In der Arktis ist dies anhand sich verändernder Eisbedingungen und der Verteilung atlantischer bzw. arktischer Wassermassen zu bestätigen. Der Kongsfjorden ist ein geeignet sensibles Untersuchungsgebiet, da sich hier Veränderungen von Umweltbedingungen erkennbar machen und zudem gut untersuchen lassen (z.B. Gletscherrückzug und Einwanderung neuer Arten). Grundlegend dazu ist eine ausreichende Kenntnis über die Zusammensetzung tierischer und pflanzlicher Gemeinschaften sowie über deren Entwicklungsmuster. Daher trägt auch die vorliegende Untersuchung einen wichtigen Teil zum Verständnis früher Entwicklungsprozesse benthischer Gemeinschaften arktischer Gewässer bei.

Benthische Hartboden-Gemeinschaften des Kongsfjorden können mehr als 15 Jahre benötigen, um eine vollständige Sukzession zu durchlaufen (Beuchel & Gulliksen eingereicht a). Nach Thorson (1950) zeigen Tiere polarer Ökosysteme generell saisonales Wachstum und Reproduktion, höhere Lebenserwartung sowie spätere Reife und weniger pelagische Larven als in Systemen temperierter Zonen.

Dies spricht auch für eine langsamere und länger andauernde Sukzession, was allerdings schwierig zu belegen ist und wofür in dieser und anderen Studien eher ein Trend festgestellt als ein Beweis erbracht werden kann. Um dies genauer quantifizieren zu können ist es von großer Bedeutung, dass die hier beschriebenen Besiedlungsexperimente im Kongsfjorden auch in den kommenden Jahren weitergeführt werden.

Im Hinblick auf Diskussionen zum Schutz der Arktis darf dieser Trend jedoch nicht außer Acht gelassen werden, sondern unterstreicht die Notwendigkeit für einen besseren Schutz arktischer Gewässer! Eingriffe durch den Menschen, wie z.B. der Abbau von Rohstoffen und Bodenschätzen (es gibt Gold-, Kohle- und Marmorvorkommen auf Spitzbergen) oder die Grundsleppnetzfisherei in großem Umfang, können Bodengemeinschaften nachhaltig verändern (Pauly et al. 1998, Arntz & Laudien 2005). Eine Erholung zurück in den Zustand der Klimax-Gemeinschaft dauert in der Arktis entsprechend länger. Aktuelle Diskussionen gehen davon aus, dass es nicht nur eine Klimax-Gemeinschaft gibt, sondern dass sich innerhalb eines Systems je nach Bedingung verschiedene Klimax-Gesellschaften ausbilden können („Polyklimax-Konzept“) (Schaefer 2003). Dementsprechend würde selbst die Erholung gestörter benthischer Gemeinschaften nicht zwangsläufig zu einer Rückkehr in den Ausgangszustand führen.

Wie die vorliegende Studie zeigt, haben variierende abiotische und biotische Umweltfaktoren zwischen den Jahren neben der Dauer der Sukzession einen erheblichen Einfluss auf die Entwicklung der Gemeinschaft. Die beiden Faktoren sind nur schwer voneinander differenzierbar. In der hier untersuchten Phase der frühen Sukzession überwiegt allerdings der Sukzessionseffekt. Um ein detaillierteres Bild darüber zu bekommen, welche Faktoren genau die gefundenen Muster modulieren, sind mehr Studien sowohl zur saisonalen Variation der Umweltfaktoren als auch zu Prozessen in juvenilen/adulten benthischen Populationen im Kongsfjorden nötig.

Möglicherweise würden sich weitere Erklärungsmuster für die Gemeinschaftsstruktur ergeben, wenn man sowohl großflächige (z.B. NAO Schwankungen) als auch lokale (z.B. Strömung und Temperatur am Fjordeingang) abiotische Bedingungen mit berücksichtigt und mit den Ergebnissen der Studie korreliert. In diesem Sinne wird z.B. auch ein Zusammenhang zwischen ENSO (El Niño Southern Ocean Oscillation) und dem zeitweiligen Ansiedlungserfolg antarktischer Benthosorganismen vermutet (Dayton 1989). Ferner sollten auch biotische Interaktionen wie Prädation, Konkurrenz und Larvenfall explizit untersucht werden, um hierüber Variationen innerhalb des Benthos erklären zu können.

Der Einfluss der Substratheterogenität wird in dieser Arbeit kontrovers diskutiert. Im Versuchsjahr 2005 wurden einige Platten daher mit einem Rillenmuster versehen, um zu untersuchen, inwiefern sich diese erhöhte Heterogenität auf das Zustandekommen und die Zusammensetzung der Gemeinschaft auswirkt. In den kommenden Jahren können daher gezielte Aussagen zum Vergleich homogener Plattenflächen *versus* heterogener auf die Entwicklung in der frühen Sukzessionsphase gemacht werden.

Die vorliegende Studie hat den Vorteil, als Langzeituntersuchung angelegt worden zu sein, so dass eine Differenzierung der hier dargestellten ersten Ergebnisse zur interannuellen Variation der frühen Sukzession im Kongsfjorden sowie eine fortschreitende Erforschung der Entwicklung benthischer Gemeinschaften im Kongsfjorden möglich ist.

5 Literaturverzeichnis

- Arntz,W.E., Brey,T., Gili,J.-M., Beyer,K., Mackensen,A., Woodgate,R., Urban,H.-J. (2001) Message from a mooring: Ecology of the Antarctic barnacle *Bathylasma corolliforme*. 8th SCAR International Biology Symposium, Amsterdam, The Netherlands.
- Arntz,W.E. & Fahrbach,E. (1991) *El Niño - Klimaexperimente der Natur*. Birkhäuser Verlag, Basel. pp. 264.
- Arntz,W.E., Gutt,J., Klages,M. (1997) Antarctic marine biodiversity: an overview. Antarctic Communities. Proceedings SCAR Biological Symposium (hrsg. von Battaglia, Valencia, Walton). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 3-14.
- Arntz,W.E. & Laudien,J. (2005, im Druck) Die Mär vom grenzenlosen Reichtum: Was macht die Ozeane unproduktiv? *HGG Journal*.
- Arntz,W.E. & Rumohr,H. (1982) An experimental study of macrobenthic colonization and succession, and the importance of seasonal variation in temperate latitudes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **64**, 17-45.
- Barnard,J.L. (1969) *The families and genera of marine Gammaridean Amphipoda*. Smithsonian Institution Press, Washington. pp. 535.
- Barnes,D.K.A. & Kukliński,P. (2005) Low colonisation on artificial substrata in arctic Spitsbergen. *Polar Biology*, Short Note.
- Barnes,D.K.A. & Rothery,P. (1996) Competition in encrusting Antarctic bryozoan assemblages: outcomes, influences and implications. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **196**, 267-284.
- Barnes,D.K.A. (1998) Life patterns of erect Antarctic Cheilostomatida. International Association-11th Conference: Abstract.
- Beuchel,F. & Gulliksen,B. (2002) Monitoring of rocky-bottom biotopes in northern Norway and Svalbard using image analyses. *ICES Council Meeting Documents*.
- Beuchel,F. & Gulliksen,B. (eingereicht a) Colonisation and succession of a hard-bottom macrobenthic community in an Arctic fjord (Kongsfjord): a long-term photographic field experiment (1980-2003). *Marine Biology*.
- Beuchel,F. & Gulliksen,B. (eingereicht b) Long-term patterns (1980-2003) of rocky-bottom macrobenthic community structure in relation to climate variability in an Arctic fjord (Kongsfjorden).
- Bick,H. (1998) *Grundzüge der Ökologie*, 3. Auflage, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, Lübeck, Ulm. pp. 368.
- Bluhm,B.A., Iken,K., Laudien, J., Lippert,H. (2001) German Activities in Cold Water Diving. Cold Water Diving for Science. Proceedings of the 21st Annual Scientific Diving Symposium, American Academy of Underwater Science (hrsg. von S. C. Jewett). University of Alaska Sea Grant, Fairbanks. pp. 1-4.
- Bourget,E., DeGuise,J., Daigle,G. (1994) Scales of substratum heterogeneity, structural complexity, and the early establishment of a marine epibenthic community. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **181**, 31-51.
- Bowden,D.A. (2005) Seasonality of recruitment in Antarctic sessile marine Benthos. *Marine Ecology Progress Series*, **297**, 101-118.

- Bram, J.B., Page, H.M., Dugan, J.E. (2004) Spatial and temporal variability in early successional patterns of an invertebrate assemblage at an offshore oil platform. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **317**, 223-237.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. (1957) An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, **27**, 325-349.
- Breitburg, D.L. (1984) Residual effects of grazing: inhibition of competitor recruitment by encrusting coralline algae. *Ecology*, **65**, 1136-1143.
- Breitburg, D.L. (1985) Development of a subtidal epibenthic community: factors affecting species composition and the mechanisms of succession. *Oecologia*, **65**, 173-184.
- Brey, T. (2001) Population dynamics in benthic invertebrates. A virtual handbook. Version 01.2 <http://www.awi-bremerhaven.de/Benthic/Ecosystems/FoodWeb/Handbook/main.html>. Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Germany.
- Broch, H. (1928) *Hydrozoa I*. Akademische Verlagsgesellschaft, Leipzig. pp. 100.
- Butler, T.H. (1980) *Shrimps of the Pacific Coast of Canada*, Department of fisheries and oceans, Ottawa, pp 280.
- Campbell, N.A. (1997) *Biologie*, Spektrum Akademischer Verlag. pp. 1440.
- Carmack, E.C. (1990) Large-Scale physical oceanography of Polar Oceans. In: Walker, O.S. (Hrsg.). *Polar Oceanography, Part A: Physical science*. Academic Press, San Diego. pp. 171-222.
- Centre de Recherches et d'Etudes Océanographiques (1965) *Catalogue of main marine fouling organisms : (found on ships coming into European waters)*. Organisation for economic co-operation and development, Boulogne. pp. 1-82.
- Clarke, K.R. & Gorley, R.N. (2001) *PRIMER v5: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth. pp. 90.
- Clarke, K.R. & Warwick, R.M. (1994) *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. Natural Environmental Research Council, Plymouth. pp. 144.
- Coleman, M.A. (2003) Effects of ephemeral algae on coralline recruits in intertidal and subtidal habitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **282**, 67-84.
- Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- Connell, J.H. & Slayter, R.O. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, **111**, 1119-1144.
- Curtis, M.A. (1975) The marine Benthos of Arctic and Sub-Arctic continental shelves. *Polar Record*, **17**, 595-626.
- Dahms, H.-U., Harder, T., Qian, P.-Y. (2004) Effect of meiofauna on macrofauna recruitment: settlement inhibition of the polychaete *Hydroides elegans* by the harpacticoid copepod *Tisbe japonica*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **311**, 47-61.
- Dayton, P.K. (1989) Interdecadal Variation in an Antarctic Sponge and Its Predators from Oceanographic Climate Shifts. *Science*, **245**, 1484-1486.
- Dayton, P.K. (1990) Polar Benthos. In: Smith, W.O. (Hrsg.) *Polar Oceanography, Part B: Chemistry, Biology and Geology*. Academic Press, London. pp. 631-686.
- Dayton, P.K., Mordida, B.J., Bacon, F. (1994) Polar Marine Communities. *American Zoologist*, **34**, 90-99.

- Diaz-Castaneda, V. (2000) The early establishment and development of a polychaete community settled on artificial substrata at Todos Santos Bay, Baja California, Mexico. *Bulletin of Marine Science*, **67**, 321-335.
- Dowdeswell, J.A. & Forsberg, C.F. (1992) The size and frequency of icebergs and bergy bits derived from tidewater glaciers in Kongsfjorden, northwest Spitsbergen. *Polar Research*, **11**, 81-91.
- Dunbar, M.J. (1968) *Ecological development in polar regions: a study in evolution*, pp. 1-119. Prentice Hall, Englewood Clifford, New Jersey.
- Dunton, K. (1992) Arctic biogeography: The paradox of the marine benthic fauna and flora. *Trends in Ecology & Evolution*, **7**, 183-189.
- Fairfull, S.J.L. & Harriott, V.J. (1999) Succession, space and coral recruitment in a subtropical fouling community. *Marine & Freshwater Research*, **50**, 235-242.
- Field, J.G., Clarke, K.R., Warwick, R.M. (1982) A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Marine Ecology Progress Series*, **8**, 37-52.
- Field, J.G. & McFarlane, G. (1968) Numerical methods in marine ecology. I. A quantitative similarity analysis of rocky shore samples in False Bay, South Africa. *Zoologica Africana*, **3**, 119-138.
- Forbes, L., Seward, M.J.B., Crisp, D.J. (1971) Orientation to light and the shading response in Barnacles. In: Crisp, D.J. (Hrsg.), Fourth European Marine Biology Symposium. pp. 539-558.
- Fraschetti, S., Giangrande, A., Terlizzi, A., Boero, F. (2002) Pre- and post-settlement events in benthic community dynamics. *Oceanologica Acta*, **25**, 285-295.
- Gaevskaja, N.S. (1948) *Opredelitel' fauny i flory severnyh morej SSSR (Bestimmungsbuch der Fauna und Flora der nördlichen Meere der UdSSR)*, Gos. Izd. 'Sovetskaja Nauka', Moskva. pp. 167.
- García, C.B. & Moreno, I. (1998) Recruitment, growth, mortality and orientation patterns of *Balanus trigonus* (Crustacea: Cirripedia) during succession on fouling plates. *Scientia Marina*, **62**, 59-64.
- Gaston, K.J. (Hrsg.) (1996) *Biodiversity: a Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science, Oxford. pp. 396.
- Golikov, A.N. & Scarlato, O.A. (1989) Evolution of Arctic ecosystems during the Neogene Period. In: Herman, Y. (Hrsg.). *The arctic seas: Climatology, Oceanography, Geology and Biology* Van Nostrand Reinhold Company, New York. pp. 257-275.
- Gontar, V.I. & Denisenko, N.V. (1989) Arctic Ocean Bryozoa. In: Herman, Y. (Hrsg.). *The Arctic Seas. Climatology, oceanography, geology, and biology*. Van Nostrand Reinhold Co, New York. pp. 341-371.
- Gontar, V.I., Hop, H., Voronkov, A.Y. (2001) Diversity and distribution of Bryozoa in Kongsfjorden, Svalbard. *Polish Polar Research*, **22**, 187-204.
- Gontar, V.I., Hop, H., Voronkov, A.Y. (2004) The concept of territoriality for bryozoa. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Science*, **300**, 99-108.
- Gorbunov, G. (1939) Bottom population of the Soviet Arctic seas (auf Russisch). *Problems of the Arctic*, **7-8**.
- Gostilovskaja, M.G. (1978) *Opredelitel' Msanok Belogo morja (Bestimmungsbuch der Bryozoen des Weißen Meeres)* (auf Russisch). Nauka, Leningrad. pp. 247.

- Graham,A.F.R.S. (1988) *Molluscs: Prosobranch and Pyramidellid Gastropods*, 2. Auflage. E.J. Brill/ Dr W. Backhuys, Leiden, New York, København, Köln. pp. 662.
- Gray,J.S. (2000) The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **250**, 23-49.
- Greene,C.H. & Schoener,A. (1982) Succession on Marine hard substrata: A fixed lottery. *Oecologia*, **55**, 289-297.
- Gulliksen,B., Palerud,R., Brattegard,T., Sneli,J.-A. (1999) *Distribution of marine benthic macro-organisms at Svalbard (including Bear Island) and Jan Mayen*. Directorate for Nature Management, Trondheim. pp. 148.
- Gulliksen,B. & Svensen,E. (2004) *Svalbard and life in polar oceans*. Kom forlag, Kristiansund. pp. 160
- Gutt,J., Starmans,A., Dieckmann,G. (1996) Impact of iceberg scouring on polar benthic habitats. *Marine Ecology Progress Series*, **137**, 311-316.
- Hansen,J.R. & Jenneborg,L.H. (1996) Benthic marine algae and cyanobacteria. In: Elvebakk,A. & Prestrud,P. (Hrsg.). A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Norsk Polarinstitut, Oslo. pp. 361-374.
- Harris,V.A. (1990) *Sessile animals of the Sea Shore*. Chapman and Hall, London. pp. 379.
- Hartmann-Schröder,G. (1996) *Annelida, Borstenwürmer, Polychaeta*, 2. Auflage. Gustav Fischer Verlag, Jena. pp. 648.
- Hassol,S.J. (2004) Impacts of warming arctic. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 139.
- Hayward,P.J. & Ryland,J.S. (1979) *British Ascophoran Bryozoans*. Academic Press, London, New York, San Francisco. pp. 312.
- Hayward,P.J. & Ryland,J.S. (1985) *Cyclostome bryozoans*. E.J.Brill/ Dr. W. Backhuys, London, Leiden, Köln, København. pp. 147.
- Hayward,P.J. & Ryland,J.S.E. (1995) *Handbook of the Marine Fauna of North-West Europe*. Oxford University Press, Oxford, New York, Tokio. pp. 800.
- Herrmann,M. (2004) Makrozoobenthos-Gemeinschaften arktischer Weichböden: Struktur und Bedeutung als Nahrungsgrundlage demersaler Fische. Diplomarbeit, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel. pp. 96.
- Hop,H., Pearson,T., Hegseth,E.N., Kovacs,K.M., Wiencke,C., Kwasniewski,S., Eiane,K., Mehlum,F., Gulliksen,B., Wlodarska-Kowalczyk,M., Lydersen,C., Weslawski,J.M., Cochrane,S., Gabrielsen,G.W., Leakey,R.J.G., Lønne,O.J., Zajaczkowski,M., Falk-Petersen,S., Kendall,M., Wängberg,S.-Å., Bischof,K., Voronkov,A.Y., Kovaltchouk,N.A., Wiktor,J., Poltermann,M., di Prisco,G., Papucci,C., Gerland,S. (2002) The marine ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. *Polar Research*, **21**, 167-208.
- Ito,H. & Kudoh,S. (1997) Characteristics of water in Kongsfjorden, Svalbard. *Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Meteorology and Glaciology*, **11**, 211-232.
- Jirkov,I.A. (2001) *Polichety Severnogo Ledovitogo Okeana (Polychatea of the Arctic Ocean)* (auf Russisch). Yanus-K, Moskva. pp. 632.
- Jones,A.M. & Baxter,J.M. (1987) *Molluscs: Caudofoveata, Solenogastres, Polyplacophora and Scaphopoda*. E.J. Brill/ Dr W. Backhuys, London. pp. 123.

- Jørgensen, L.L. & Gulliksen, B. (2001) Rocky Bottom fauna in arctic Kongsfjord (Svalbard) studies by the means of suction sampling and photography. *Polar Biology*, **24**, 113-121.
- Kaas, P. & van Belle, R.A. (1985) *Monograph of living Chitons (Mollusca: Polyplacophora)*. E.J. Brill/ Dr. W. Backhuys, Leiden, London, Köln, København. pp. 198.
- Kaestner, A.B. (1993) *Lehrbuch der speziellen Zoologie. Teil 1/2: Cnidaria, Ctenophora, Mesozoa, Plathelminthes, Nemertini, Entoprocta, Nemathelminthes, Priapulida*, 5. Auflage, Fischer, Stuttgart (u.a.). pp. 621.
- Kaufmann, H. & Pape, H. (1984) Clusteranalyse. In: Fahrmeier, L. & Hamerle, A. (Hrsg.). *Multivariate statistische Verfahren*. Walter de Gruyter, Berlin, New York. pp. 371-472.
- Kendall, M.A. & Aschan, M. (1993) Latitudinal gradients in the structure of macrobenthic communities: a comparison of Arctic, temperate and tropical sites. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **172**, 169.
- Klekowski, R.Z. & Weslawski, J.M. (1991) *Atlas of the marine fauna of southern Spitzbergen, Vol. 2 Invertebrates, Part 1*, Gdansk. pp. 550.
- Kluge, G.A. (1975) *Bryozoa of the northern seas of the USSR*. Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi. pp. 711.
- Knight-Jones, E.W. (1953) Decreased discrimination during setting after prolonged planktonic life in larvae of *Spirorbis spirorbis*. *Journal of the Marine Biological Association of the U.K.*, **32**, 337-345.
- Kornmann, P. & Sahling, P.-H. (1993) *Meeresalgen von Helgoland: Benthische Grün-, Braun- und Rotalgen*. Biologische Anstalt Helgoland, Hamburg. pp. 1-289.
- Kosevich I.A. & Marfenin, N.N. (1986) Colonial morphology of the hydroid *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae) (auf russisch). *Vestnik Moskovskogo Universiteta Seriya Biologiya*, **3**, 44-52.
- Kratochwil, A. & Schwabe, A. (2001) *Ökologie der Lebensgemeinschaften: Bioökologie*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart. pp. 756.
- Kukliński, P. (2002) Fauna of Bryozoa from Kongsfjorden, West Spitzbergen. *Polish Polar Research*, **23**, 193-206.
- Kukliński, P., Gulliksen, B., Lønne, O.J. (2005) Composition of bryozoan assemblages related to depth in Svalbard fjords and sounds. *Polar Biology*, **28**, 619-630.
- Lalli, C.M. & Parsons, T.R. (1997) *Biological Oceanography: an introduction*, 2. Auflage. Butterworth Heinemann, Oxford. pp. 314.
- Laudien, J., Herrmann, M., Arntz, W. (2004) Soft bottom community structure and diversity in Kongsfjorden (Svalbard). In: Wiencke, C. (Hrsg.) *The coastal ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. Synopsis of biological research performed at the Koldewey Station in the years 1991 - 2003. Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, **492**, 91-102.
- McCook, L.J. & Chapman, A.R.O. (1997) Patterns and variation in natural succession following massive ice-scour of a rocky intertidal seashore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **214**, 121-147.
- Menge, B.A. (1991) Relative importance of recruitment and other causes of variation in rocky intertidal community structure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **146**, 69-100.

- Mileikovsky,S.A. (1971) Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation. *Marine Biology*, **10**, 193-213.
- Nandakumar,K. (1996) Importance of timing of panel exposure on the competitive outcome and succession of sessile organisms. *Marine Ecology Progress Series*, **131**, 191-203.
- Naumov,D.V. (1969) *Hydroids and Hydromedusae of the USSR*. Israel program for scientific translation, Jerusalem. pp. 660.
- Nordsieck,F. (1968) *Die europäischen Meeres-Gehäuseschnecken (Prosobranchia)*. Gustav Fischer, Stuttgart. pp. 273.
- Nordsieck,F. (1969) *Die europäischen Meeresmuscheln (Bivalvia)*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. pp. 256.
- Odum,E.P. (1969) The strategy of ecosystem development. *Science*, **164**, 262-270.
- Osman,R.W. & Whitlatch,R.B. (2004) The control of the development of a marine benthic community by predation on recruits. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **311**, 117-145.
- Palerud,R., Gulliksen,B., Brattegard,T., Snøli,J.-A., Vader,W. (2004) The marine macro-organisms in Svalbard waters. In: P. Prestrud, H. Strøm, H. V. Goldman (Hrsg.). A catalogue of the terrestrial and marine animals of Svalbard. Norsk Polarinstitutt. Skrifter, **201**: 5-56.
- Pauly,D., Christensen,V., Dalsgaard,J., Froese,R., Torres,F.JR. (1998) Fishing down marine food webs. *Science*, **279**, 860-863.
- Piepenburg,D., Chernova,N.V., von Dorrien,C.F., Gutt,J., Neyelov,A.V., Racher,E., Saldanha,L., Schmid,M.K. (1996) Megabenthic communities in the waters around Svalbard. *Polar Biology*, **16**, 431-446.
- Pilou,E.C. (1975) *Ecological Diversity*. Wiley, New York (u.a.). pp. 165.
- Poore,G.C.B. & Wilson,G.D.F. (1993) Marine species richness. *Nature*, **361**, 597-598.
- Pyefinch,K.A. (1950) Notes on the ecology of ship-fouling organisms. *Journal of Animal Ecology*, **19**, 29-35.
- Qui,J.W. & Quian,P.-Y. (1997) Effects of food availability, larval source and culture method on larval development of *Balanus amphitrite amphitrite* Darwin: implications for experimental design. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **217**, 47-61.
- Rahmani,M.A. & Ueharai,T. (2001) Induction of Metamorphosis and Substratum Preference in Four Sympatric and Closely Related Species of Sea Urchins (Genus *Echinometra*) in Okinawa. *Zoological Studies*, **40**, 29-43.
- Rauschert,M. (1991) Ergebnisse der faunistischen Arbeiten im Benthos von King George Island (Südschottlandinseln, Antarktis - Faunistic investigations in the benthos of King George Island). *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, **76**: 1-75.
- Rex,M.A., Stuart C.T., Hessler,R.R., Allen,J.A., Sanders,H.L., Wilson,G.D.F. (1993) Global-scale latitudinal patterns of species diversity in the deep-sea benthos. *Nature*, **365**, 636-639.
- Roy,K., Jablonski,D., Valentine,J.W., Rosenberg,G. (1998) Marine latitudinal diversity gradients: Tests of causal hypotheses. *Proceedings of the National Academy of Science, USA*, **95**, 3699-3702.
- Ryland,J.S. (1974) Behaviour, settlement, and metamorphosis of bryozoan larvae: a review. *Thalassia Jugoslavica*, **10**, 239-262.

- Ryland, J.S. (1963) Systematic and biological studies on Polyzoa (Bryozoa) from western Norway. *Sarsia*, **14**: 1-59.
- Ryland, J.S. & Hayward, P.J. (1977) *British anascan bryozoans: Cheilostomata: Anasca*. Academic Press, London. pp. 188.
- Sahade, R., Stellfeldt, A., Tatián, M., Laudien, J. (2004) Macro-epibenthic communities and diversity of Arctic Kongsfjorden, Svalbard, in relation to depth and substrate. Wiencke, Christian. The coastal ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. Synopsis of biological research performed at the Koldewey Station in the years 1991 - 2003. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, **492**, 103-111.
- Sars, G.O. (1895) *An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species, Vol I, Amphipoda*. Universitetsforlaget, Bergen, Oslo. pp. 711.
- Sars, G.O. (1899) *An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species, Vol II, Isopoda*. Bergen Museum, Bergen. pp. 270.
- Sars, G.O. (1928) *An account of the Crustacea of Norway with short descriptions and figures of all the species, Vol IX, Ostracoda*. Bergen Museum, Bergen. pp. 277.
- Schaefer, M. (2003) *Wörterbuch der Ökologie*, 4. Auflage, Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg, Berlin. pp. 452.
- Schmiing, M., Laudien, J., Sahade, R. (2005, eingereicht) Early Succession in benthic hard bottom communities in arctic Kongsfjorden, Spitsbergen. *PANGAEA*, doi: submitted
- Schoener, A., Long, E.R., DePalma, J.R. (1978) Geographic Variation in Artificial Island Colonization Curves. *Ecology*, **59**, 367-382.
- Schuchert, P. (2001) Hydroida of Greenland and Iceland (Cnidaria, Hydrozoa). *Meddelelser om Grønland*, **53**, 1-184.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1963) *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana. pp. 125.
- Smaldon, G. (1979) *British Coastal Shrimps and Prawns*. Academic Press, London, New York, San Francisco. pp. 1-126.
- Soule, D.F., Soule, J.D., Chaney, H.W. (1995) The Bryozoa. Taxonomic atlas of the Benthic fauna of the Santa Maria Basin and Western Santa Barbara Channel, Santa Barbara Museum of Natural History, California. pp. 344.
- Stanwell-Smith, D. & Barnes, D.K.A. (1997) Benthic community development in Antarctica: recruitment and growth on settlement panels at Sigy Island. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **212**, 61-79.
- Starmans, A., Gutt, J., Arntz, W. (1999) Mega-epibenthic communities in Arctic and Antarctic shelf areas. *Marine Biology*, **135**, 269-280.
- Stephensen, K. (1942) *Amphipoda of Norway and Spitsbergen*, pp. 1-278. K. Karlsens Bok- & Aksidenstrykkeri, Tromsø.
- Svendsen, H., Beszczynska-Møller, A., Hagen, J.O., Lefauconnier, B., Tverberg, V., Ørbæk, J.B., Bischof, K., Papucci, C., Zajaczkowski, M., Azzolini, R., Bruland, O., Wiencke, C., Winther, J.-G., Dallmann, W. (2002) The physical environment of Kongsfjorden-Krossfjorden, an Arctic fjord system in Svalbard. *Polar Research*, **21**, 133-166.
- Tardent, P. (1993) *Meeresbiologie: eine Einführung*, 2. Auflage. Georg Thieme Verlag, Stuttgart, New York. pp. 305.

- Thorson,G. (1950) Reproduction and larval ecology of marine bottom invertebrates. *Biological review*, **25**, 1-45.
- Turner,S.J. & Todd,C.D. (1993) The early development of epifaunal assemblages on artificial substrata at two intertidal sites on an exposed rocky shore in St. Andrews Bay, N.E. Scotland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **166**, 251-272.
- Vinogradova,K.L. (1995) The checklist of the marine algae from Spitsbergen. *Botanicheskii Zhurnal SSR*, **80**, 50-61.
- Wahl,M. (1987) Epibiosis und Antifouling im Meer. Die Abwehrmechanismen der kolonialen Seescheide *P. lacazei* gegenüber dem Besiedlungsdruck durch potentielle Epibionten. Dissertation, Christian-Albrecht-Universität zu Kiel. pp. 140.
- Wahl,M. (1989) Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series*, **58**, 175-189.
- Watson,D.I. & Barnes,D.K.A. (2004) Quantifying assemblage distinctness with time: an example using temperate benthos. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **312**, 367-383.
- Wiencke,C., Vögele,B., Kovaltchouk,N.A., Hop,H. (2004) Species composition and zonation of marine benthic macroalgae at Hansneset in Kongsfjorden, Svalbard. In: Wiencke, C. (Hrsg.) The coastal ecosystem of Kongsfjorden, Svalbard. Synopsis of biological research performed at the Koldewey Station in the years 1991-2003. *Berichte zur Polar- und Meeresforschung*, **492**, pp. 55-62.
- Wittig,R. & Streit,B. (2004) *Ökologie*. Uni-Taschenbücher GmbH, Stuttgart. pp. 304.
- Wlodarska,M., Weslawski,J.M., Gromisz,S. (1996) A comparison of the macrofaunal community structure and diversity in two arctic glacial bays - a 'cold' one off Franz Josef Land and a 'warm' one off Spitsbergen. *Oceanologia*, **38**, 251-283.
- Woodin,S.A., Lindsay,S.M., Lincoln,D.E. (1997) Biogenic bromophenols as negative recruitment cues. *Marine Ecology Progress Series*, **157**, 303-306.
- Wotton,J.T. (2002) Mechanisms of successional dynamics: Consumers and the rise and fall of species dominance. *Ecological Research*, **17**, 249-260.
- Young,C.M. & Chia,F.-S. (1981) Laboratory evidence for delay of metamorphosis of larval settlement in response to a dominant competitor. *International Journal of Invertebrate Reproduction*, **3**, 221-226.
- Zenkevitch,L. (1963) *Biology of the Seas of the U.S.S.R.* George Allen & Unwin Ltd., London. pp. 956.
- Ziegelmeier,E. (1957) Die Muscheln (Bivalvia) der deutschen Meeresgebiete. Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 6, pp. 64.
- Ziegelmeier,E. (1966) Die Schnecken (Gastropoda, Prosobrancia) der deutschen Meeresgebiete und brackigen Küstengewässer. Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen 13, pp. 66.

6 Anhang

Tab. A 1: Überblick über die ökologischen Indizes für die Makrofauna-Gemeinschaften der Besiedlungsplatten verschiedener Expositionszeit und Probennahmejahre im Kongsfjorden. Wiedergegeben sind die absoluten Artenzahlen sowie Mittelwerte unter Angabe des Standardfehlers für Artenzahl (S), Margalef Index (d), Piloni Index (J') und Shannon-Wiener Index (H' , $\log e$). Diversitätsindizes basierend auf der Biomasse berücksichtigen zudem Algen.

Platten	Absolute Artenzahl	S	d	J' (Abundanz)	J' (Biomasse)	H' (Abundanz)	H' (Biomasse)
2003-1	22	14	1,68	0,43 (0,02)	0,58 (0,02)	1,13 (0,06)	1,80 (0,09)
2004-1	22	12	1,31	0,53 (0,07)	0,67 (0,03)	1,27 (0,18)	1,84 (0,16)
2004-2	19	14	1,74	0,61 (0,08)	0,69 (0,05)	1,62 (0,19)	1,98 (0,06)
2005-1	14	10	0,90	0,06 (0,02)	0,28 (0,08)	0,14 (0,05)	0,71 (0,20)
2005-3	30	18	1,86	0,28 (0,08)	0,73 (0,05)	0,82 (0,27)	2,19 (0,13)

Tab. A 2: Ähnlichkeitsmatrix der Biomasse der Bryozoen auf den drei Besiedlungsplatten mit dreijähriger Exposition im Kongsfjordenn; getrennt nach den Plattenarealen Vorderseite (Vorne), Rückseite (Hinten) und Rand. (Bray-Curtis Index, Quadratwurzel transformiert, "group average").

	Vorne1	Hinten1	Rand1	Vorne2	Hinten2	Rand2	Vorne3	Hinten3	Rand3
Hinten1	25,60								
Rand1	8,86	26,50							
Vorne2	5,00	0,89	2,34						
Hinten2	43,29	68,76	28,73	1,62					
Rand2	7,55	23,06	60,40	1,98	24,88				
Vorne3	6,08	0,92	0,29	21,88	1,72	0,25			
Hinten3	23,07	42,38	52,43	6,44	54,37	39,73	0,81		
Rand3	19,30	57,21	46,77	5,31	55,27	48,35	0,67	54,90	

Tab. A 3: Ähnlichkeitsmatrix der Biomasse von Makrofauna und Algen aller Besiedlungsplatten (Bray-Curtis Index, Quadratwurzel transformiert, "group average"). Die Kürzel bezeichnen das Untersuchungsjahr, sowie mit der zweiten Ziffer die Dauer der Expositionszeit in Jahren; in Klammern angegeben ist der Vollständigkeit halber die entsprechende Plattennummer.

	2003-1 (7)	2003-1 (17)	2003-1 (24)	2003-1 (31)	2004-1 (7)	2004-1 (23)	2004-1 (31)	2004-1 (39)	2004-2 (3)	2004-2 (16)	2004-2 (38)	2005-1 (16)	2005-1 (31)	2005-1 (39)	2005-3 (20)	2005-3 (22)	2005-3 (33)
2003-1 (7)																	
2003-1 (17)	65,14																
2003-1 (24)	62,45	68,18															
2003-1 (31)	61,81	74,39	68,78														
2004-1 (7)	52,89	46,76	45,43	58,80													
2004-1 (23)	41,58	52,84	50,58	64,33	45,02												
2004-1 (31)	60,28	50,42	47,18	61,53	51,11	49,20											
2004-1 (39)	53,54	55,36	58,80	66,30	53,69	54,52	54,36										
2004-2 (3)	42,08	40,19	35,28	53,94	54,36	46,20	53,15	34,92									
2004-2 (16)	33,85	33,37	32,53	46,87	42,84	47,28	40,42	28,94	58,04								
2004-2 (38)	30,78	35,01	31,71	46,06	35,39	47,99	39,09	39,89	52,55	49,71							
2005-1 (16)	23,94	25,75	33,07	32,17	26,15	30,86	30,82	44,15	24,56	38,11	26,94						
2005-1 (31)	30,03	27,57	39,91	35,37	25,90	32,02	39,81	50,21	26,79	39,87	28,89	81,59					
2005-1 (39)	17,72	17,66	26,35	24,10	18,37	21,92	26,11	22,44	29,97	35,04	30,88	37,45	42,04				
2005-3 (20)	23,05	30,23	38,33	44,00	36,94	45,56	30,63	35,59	47,70	58,87	41,69	36,68	41,26	40,20			
2005-3 (22)	27,55	28,99	33,35	37,91	32,42	43,13	37,17	28,25	42,65	59,56	53,87	32,73	31,49	29,12	57,12		
2005-3 (33)	20,86	20,87	29,19	28,11	22,85	33,06	33,50	31,36	34,68	52,81	45,85	31,74	40,87	39,53	61,62	65,03	

Tab. A 4: Ergebnisse der SIMPER Analyse auf Grundlage der Biomasse der sessilen Makrofauna und Flora der Besiedlungsplatten im Kongsfjorden. Dargestellt sind die Arten, die zu 80% zur Trennung zweier Gemeinschaften beitragen, mittlerer Verschiedenheit in % (Av. Diss.) zwischen zwei Gruppen, Quotient aus mittlerer Verschiedenheit und zugehöriger Standardabweichung (Sim/SD) sowie prozentuale Beitrag (Contrib%) und kumulativer Beitrag (Cum.%).

	Taxa	Av. Diss.	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
2003-1 vs. 2004-1 Av. Diss. = 45,84	<i>Balanus crenatus</i>	4,39	0,94	9,57	9,57
	<i>Disporella verrucaria</i>	4,23	1,9	9,23	18,8
	<i>Tegella armifera</i>	2,68	1,5	5,86	24,65
	<i>Spirorbis spirorbis</i>	2,65	1,19	5,79	30,44
	<i>Obelia dichotoma</i>	2,63	0,62	5,73	36,17
	<i>Desmarestia viridis</i>	2,56	1,29	5,59	41,76
	<i>Paradexiospira vitrea</i>	2,56	1,23	5,59	47,35
	<i>Spirorbis tridentatus</i>	2,38	1,32	5,2	52,55
	<i>Acrosiphonia</i> sp.	2,28	2,23	4,98	57,53
	<i>Circeis spirillum</i>	2,22	1,45	4,84	62,37
	<i>Desmarestia</i> sp.	2,21	1,78	4,82	67,19
	<i>Desmarestia aculeata</i>	1,83	1,49	4	71,19
	<i>Spirorbis</i> spp.	1,73	1,01	3,77	74,97
	<i>Tegella arctica</i>	1,71	1,05	3,72	78,69
	<i>Hildenbrandia rubra</i>	1,52	1	3,32	82,01
2003-1 vs. 2004-2 Av. Diss. = 61,53	<i>Hildenbrandia rubra</i>	5,18	1,31	8,42	8,42
	<i>Spirorbis tridentatus</i>	5,01	1,63	8,14	16,56
	<i>Circeis spirillum</i>	4,8	1,56	7,8	24,36
	<i>Scrupocellaria arctica</i>	4,18	1,31	6,8	31,16
	<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>	3,88	4,71	6,31	37,47
	<i>Disporella verrucaria</i>	3,6	2,2	5,85	43,31
	<i>Paradexiospira vitrea</i>	3,5	1,75	5,69	49
	<i>Scrupocellaria scabra</i> var. <i>paenulata</i>	3,04	0,7	4,95	53,95
	<i>Tegella armifera</i>	2,52	1,15	4,1	58,05
	<i>Tegella arctica</i>	2,49	0,94	4,04	62,09
	Corallinaceae n.d.	2,4	1,69	3,9	65,98
	<i>Balanus crenatus</i>	2,35	1,56	3,81	69,8
	<i>Obelia dichotoma</i>	2,21	0,62	3,59	73,39
	<i>Spirorbis spirorbis</i>	1,85	1,52	3	76,39
	<i>Desmarestia aculeata</i>	1,73	1,91	2,82	79,21
<i>Desmarestia</i> sp.	1,72	1,86	2,8	82,01	
2004-1 vs. 2004-2 Av. Diss. = 57,46	<i>Spirorbis tridentatus</i>	5,15	1,45	8,95	8,95
	<i>Circeis spirillum</i>	4,88	1,72	8,5	17,45
	<i>Hildenbrandia rubra</i>	4,07	1,05	7,09	24,54
	<i>Scrupocellaria arctica</i>	4,02	1,24	6,99	31,52
	<i>Balanus crenatus</i>	3,71	1,08	6,45	37,97
	<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>	3,7	3,75	6,44	44,41
	<i>Spirorbis spirorbis</i>	3,24	2,1	5,63	50,04
	<i>Tegella armifera</i>	3,1	1,23	5,4	55,44
	<i>Scrupocellaria scabra</i> var. <i>paenulata</i>	2,92	0,7	5,08	60,52
	<i>Tegella arctica</i>	2,65	1,09	4,62	65,14
	Corallinaceae n.d.	2,33	1,65	4,05	69,19
	<i>Desmarestia viridis</i>	2,31	1,16	4,03	73,22
	<i>Disporella verrucaria</i>	2,27	1	3,95	77,17
	<i>Paradexiospira vitrea</i>	1,91	0,99	3,33	80,49

Fortsetzung 1 Tab. A 4

	Taxa	Av. Diss.	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
2003-1 vs. 2005-1 Av. Diss. = 72,20	<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>	11,39	0,67	15,78	15,78
	<i>Balanus crenatus</i>	10,89	1,6	15,08	30,86
	<i>Circeis spirillum</i>	8,48	5,62	11,74	42,6
	<i>Tegella arctica</i>	7,12	1,76	9,87	52,47
	<i>Disporella verrucaria</i>	4,45	1,98	6,17	58,64
	<i>Spirorbis spirorbis</i>	3,4	1,54	4,71	63,35
	<i>Obelia dichotoma</i>	2,96	0,62	4,11	67,45
	<i>Desmarestia</i> sp.	2,82	2,25	3,91	71,36
	<i>Desmarestia aculeata</i>	2,64	2,67	3,66	75,02
	<i>Spirorbis tridentatus</i>	2,5	2,92	3,46	78,48
	<i>Acrosiphonia</i> sp.	1,98	2,22	2,74	81,22
2004-1 vs. 2005-1 Av. Diss. = 69,27	<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>	10,8	0,66	15,6	15,6
	<i>Circeis spirillum</i>	8,87	6,07	12,8	28,4
	<i>Balanus crenatus</i>	7,68	1,14	11,09	39,49
	<i>Tegella arctica</i>	6,36	1,43	9,18	48,68
	<i>Spirorbis spirorbis</i>	6,07	3,5	8,77	57,44
	<i>Desmarestia viridis</i>	3,18	1,11	4,59	62,03
	<i>Paradexiospira vitrea</i>	3,1	1,43	4,47	66,51
	<i>Disporella verrucaria</i>	2,99	1,18	4,31	70,82
	<i>Tegella armifera</i>	2,75	1,72	3,97	74,79
	<i>Spirorbis tridentatus</i>	2,42	1,7	3,5	78,29
	<i>Acrosiphonia</i> sp.	2,08	0,95	3,01	81,3
2004-2 vs. 2003-1 Av. Diss. = 68,77	<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>	10,77	1,08	15,67	15,67
	<i>Balanus crenatus</i>	7,74	1,49	11,26	26,92
	<i>Circeis spirillum</i>	7,27	1,44	10,57	37,49
	<i>Spirorbis tridentatus</i>	6,8	2,34	9,88	47,37
	<i>Hildenbrandia rubra</i>	4,85	1,13	7,06	54,43
	<i>Scrupocellaria arctica</i>	4,5	1,24	6,54	60,97
	<i>Paradexiospira vitrea</i>	4,42	2,84	6,43	67,4
	<i>Tegella arctica</i>	3,54	1,51	5,14	72,54
	<i>Scrupocellaria scabra</i> var. <i>paenulata</i>	3,14	0,66	4,56	77,1
	<i>Tegella armifera</i>	3	1,33	4,36	81,46
2003-1 vs. 2005-3 Av. Diss. = 69,80	Corallinacea n.d.	9,16	4,18	13,12	13,12
	<i>Hildenbrandia rubra</i>	5,8	1,73	8,31	21,43
	<i>Tegella arctica</i>	4,8	2,23	6,88	28,31
	<i>Oncousoecia canadensis</i>	4,5	2,74	6,45	34,76
	<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>	4,38	3,16	6,27	41,03
	<i>Scrupocellaria arctica</i>	3,68	0,91	5,27	46,29
	<i>Circeis spirillum</i>	3,18	1,84	4,56	50,86
	<i>Balanus crenatus</i>	2,94	1,3	4,21	55,07
	<i>Obelia dichotoma</i>	2,1	0,63	3,01	58,08
	<i>Jugaria granulata</i>	2,1	1,26	3	61,08
	<i>Spirorbis spirorbis</i>	2,05	1,81	2,94	64,02
	<i>Spirorbis tridentatus</i>	2,03	1,72	2,91	66,94
	<i>Paradexiospira cancellata</i>	2	1,32	2,87	69,8
	<i>Tegella armifera</i>	1,97	1,55	2,82	72,62
	<i>Disporella verrucaria</i>	1,92	2,24	2,75	75,37
<i>Scrupocellaria scabra</i> var. <i>paenulata</i>	1,91	1,31	2,73	78,1	
<i>Desmarestia</i> sp.	1,89	2,46	2,7	80,81	

Fortsetzung 2 Tab. A 4

	Taxa	Av. Diss.	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
2004-1 vs. 2005-3 Av. Diss. = 65,79	Corallinacea n.d.	8,77	3,53	13,33	13,33
	<i>Hildenbrandia rubra</i>	4,7	1,4	7,15	20,48
	<i>Tegella arctica</i>	4,27	1,69	6,49	26,97
	<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>	4,17	2,82	6,34	33,31
	<i>Circeis spirillum</i>	3,7	1,96	5,63	38,94
	<i>Spirorbis spirorbis</i>	3,67	3,31	5,58	44,51
	<i>Oncousoecia canadensis</i>	3,63	2,14	5,51	50,03
	<i>Scrupocellaria arctica</i>	3,53	0,88	5,37	55,39
	<i>Balanus crenatus</i>	3,18	1,37	4,83	60,23
	<i>Disporella verrucaria</i>	2,39	1,64	3,63	63,86
	<i>Tegella armifera</i>	2,13	1,05	3,24	67,1
	<i>Desmarestia viridis</i>	2,09	1,21	3,17	70,27
	<i>Paradexiospira cancellata</i>	1,91	1,28	2,9	73,17
	<i>Jugaria granulata</i>	1,89	1,16	2,87	76,05
	<i>Scrupocellaria scabra</i> var. <i>paenulata</i>	1,82	1,3	2,76	78,81
<i>Paradexiospira vitrea</i>	1,78	1,23	2,7	81,51	
2004-2 vs. 2005-3 Av. Diss. = 51,37	Corallinacea n.d.	5,69	3,4	11,08	11,08
	<i>Spirorbis tridentatus</i>	5,54	2,73	10,78	21,87
	<i>Circeis spirillum</i>	3,85	0,96	7,49	29,36
	<i>Scrupocellaria arctica</i>	3,74	1,31	7,28	36,64
	<i>Scrupocellaria scabra</i> var. <i>paenulata</i>	3,17	1,25	6,18	42,82
	<i>Hildenbrandia rubra</i>	2,95	1,2	5,74	48,55
	<i>Tegella arctica</i>	2,65	1,54	5,16	53,72
	<i>Oncousoecia canadensis</i>	2,53	1,87	4,93	58,65
	<i>Balanus crenatus</i>	2,49	1,41	4,85	63,5
	<i>Paradexiospira vitrea</i>	2,47	1,65	4,8	68,3
	<i>Tegella armifera</i>	2,15	1,2	4,18	72,48
	<i>Paradexiospira cancellata</i>	1,93	1,5	3,75	76,23
<i>Disporella verrucaria</i>	1,76	3,2	3,43	79,66	
<i>Jugaria granulata</i>	1,72	1,23	3,34	83	
<i>Tegella arctica</i> var. <i>retroversa</i>	10,53	1,24	16,44	16,44	
2005-1 vs. 2005-3 Av. Diss. = 64,40	Corallinacea n.d.	9,23	3,41	14,41	30,85
	<i>Hildenbrandia rubra</i>	5,52	1,51	8,62	39,47
	<i>Oncousoecia canadensis</i>	5,4	3,08	8,43	47,9
	<i>Balanus crenatus</i>	5,06	1,62	7,89	55,79
	<i>Scrupocellaria arctica</i>	3,95	0,89	6,16	61,96
	<i>Circeis spirillum</i>	2,72	2,15	4,25	66,21
	<i>Tegella arctica</i>	2,54	1,33	3,97	70,17
	<i>Jugaria granulata</i>	2,22	1,25	3,47	73,65
<i>Paradexiospira cancellata</i>	2,12	1,3	3,31	76,96	
<i>Tegella armifera</i>	2,09	1,96	3,26	80,22	

Danksagung

Mein Dank gilt vielen, vielen Menschen, die während des Studiums und der Diplomarbeit an meiner Seite waren und mir dabei halfen auch Unvorstellbares zu ermöglichen.

Zunächst möchte ich mich bei Herrn Prof. Dr. Wolf E. Arntz bedanken, durch dessen begeisternde Art erst meine Faszination für die Polargebiete geweckt wurde. Umso schöner war es für mich ein Thema in meiner Diplomarbeit zu bearbeiten, das direkt in der Arktis „spielte“.

Mein herzlichster Dank gilt ebenfalls Dr. Jürgen Laudien, der mir von Anfang an zur Seite stand, mit mir durch etliche „Auf's und Ab's“ ging und einfach der beste Betreuer war, den ich mir wünschen konnte.

Hauptsächlich diesen beiden Menschen habe ich es auch zu verdanken, dass ich für drei wunderbare Wochen mit nach Spitzbergen durfte. So bekam ich die Gelegenheit mein Thema nicht bloß anhand von konservierten Proben zu bearbeiten, sondern war direkt bei der Beprobung vor Ort dabei, was mir einen ungemeinen Eindruck in die Arbeit verschaffte. Abgesehen davon war es ein lang gehegter Traum von mir, einmal die atemberaubende Welt der Arktis selber zu erleben.

Ganz besonders gefreut hat es mich, dass mir Herr Prof. Dr. Martin Diekmann als Zweitgutachter zur Seite stand, obwohl er als Landschaftsökologe dem Meer weniger vertraut ist.

Dr. Valentinar I. Gontar, Dr. Jørgen Bergen, Dr. Andreas Bick, Prof. Dr. Joseph-Maria Gili sowie Prof. Dr. Christian Wiencke und Prof. Bill Woelkerling gilt großer Dank für die selbstlose Hilfe bei der Bestimmung schwieriger Arten aus dem Kongsfjorden.

Obwohl keine Betreuer meiner Arbeit, aber dennoch stets mit Rat und Tat für mich am AWI da gewesen, sind Kerstin Beyer und PD Dr. Tom Brey.

Während meiner Zeit auf Spitzbergen und der Arbeit an der Koldewey-Station bekam ich vielseitige Unterstützung. Stellvertretend für alle soll an dieser Stelle Dr. Anne Hormes genannt sein.

Ganz besonders lieber Dank gilt den Forschungstauchern auf Spitzbergen, die mir zum einen „meine Platten“ an Land holten und mir bis tief in die Nacht bei deren Bearbeitung halfen und zum anderen unbezahlbare arktische Erlebnisse in Labor und Natur bescherten. Dr. José Velez & Dr. Ricardo Sahade („mis latinos guapos...“), Dr. Jürgen Laudien, Christian Wecke, Max Schwanitz, Uli Kunz und Philipp Schubert: Tausend Dank für die unvergessliche Zeit! (Ich wünschte, ich hätte das Bild von euch gemalt...). An Philipp zudem ein `Extra-Dank` für den unermüdlichen Einsatz bei der Korrektur meiner Arbeit und die Bereicherung meines Lebens.

Herrn Hans Werner Dietrich und meinem Vater möchte ich ein ganz großes Dankeschön für die Hilfe bei der Bearbeitung meiner Fotos und die Stunden der Rechtschreibprüfung sagen!

Neben diesen „wissenschaftlichen Fachkräften“ möchte ich es nicht versäumen mich bei den Menschen zu bedanken, die für mein persönliches Voranschreiten während der Diplomzeit unerlässlich waren: Andreas Kiwitt (danke auch für die Geduldsarbeit mit meinem PC und das „Immer-da-sein“) und Timo Stadlander, ohne euch und euren Frohsinn hätte ich mich vor allem in der Anfangszeit meines Diploms aufgegeben - Danke für alles!

In diesem Zusammenhang nicht unerwähnt bleiben dürfen Joachim Henjes, Ellen Weihe, Marlen Blume, Carsten Scheuer sowie alle „Kraftraumler“ & Mülheimer für die diversesten Arten an Hilfe (z.B. Bereitstellung von Wohnraum, Ermunterung während der Pendelei Bremen-Bremerhaven, Wundepflege und konstruktive Kritik).

Zu guter Letzt möchte ich mich bei meinen Eltern und meiner restlichen Familie bedanken, die mir mein Studium nicht nur durch finanzielle Hilfe erleichterten. Weitaus bedeutungsvoller war der stete Glaube an mich und die Befürwortung und Unterstützung meiner Ideen und Träume; ihr seid unersetzbar!

Zu diesem Kreise gehört auch Astrid Andayani: was wäre ich ohne Dich?!

Erklärung über selbstständige Arbeit

Hiermit erkläre ich, Mara Schmiing, dass ich die vorliegende Diplomarbeit selbstständig verfasst habe und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel in Anspruch genommen habe.

Bremen, 21. November 2005