

Berichte  
aus dem  
Institut für Meereskunde  
an der  
Christian-Albrechts-Universität zu Kiel

Nr. 220

DOI 10.3289 / IFM\_BER\_220

**CO<sub>2</sub>-Messungen zur Untersuchung des anaeroben Stoffwechsels  
benthischer Evertebraten und zur Aktivitätsbestimmung der  
gesamten Sediment-Lebensgemeinschaft**

**CO<sub>2</sub>-measurements to estimate anaerobic metabolism in benthic  
invertebrates and total sediment community activity**

von  
Martin Powilleit

1991



---

Kopien dieser Arbeit können bezogen werden von:

Institut für Meereskunde

Abt. Meeresbotanik

Düsternbrooker Weg 20

D-2300 Kiel 1

ISSN 0431-8561

Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades  
der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel  
vorgelegt von Martin Powilleit, 1991

## DANKSAGUNG

Herrn Prof. Dr. S.A. Gerlach und Herrn Prof. Dr. G. Graf danke ich für Ihre Unterstützung und die fachkundigen Gespräche im Verlauf meiner Arbeit.

Einen großen Teil meiner Arbeit konnte ich in Zusammenarbeit mit KollegenInnen durchführen, die in dem BMFT-Projekt "Biomechanische Einwirkungen auf die Konzentrationen von Schad- und Nährstoffen im Meeressediment" arbeiteten. Dadurch wurden mir Planung und Durchführung der Ausfahrten, der Probennahme und der Laborexperimente sehr erleichtert.

Mein besonderer Dank gilt Stefan Forster für die inhaltlichen Anregungen bei der Durchsicht des Manuskriptes und Elsbe Gnutzmann für sprachliche Verbesserungen.

Weiterhin möchte ich mich bei Jarmila, Katja, Wiebke, Bernhard, Laurenz, Michael, Peter und Wolfgang für die vielen kleinen und großen Hilfen bedanken.

Herrn Stefan Lammers (GEOMAR-Kiel) danke ich für seine Hilfe bei gaschromatographischen Messungen an Bord der "FS Meteor".

Nicht zuletzt gilt mein Dank den Besatzungsmitgliedern der Forschungsschiffe "FK Littorina", "FS Poseidon", "FS Gauss" und "FS Meteor".

Auch den hier nicht namentlich genannten KollegenInnen und Freunden, die zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen haben, danke ich für Ihre Unterstützung.

# INHALT

DANKSAGUNG .....	I
INHALT .....	II
ZUSAMMENFASSUNG .....	IV
SUMMARY .....	VI
1. EINLEITUNG .....	1
2. MATERIAL UND METHODEN .....	6
2.1. Untersuchungsgebiet .....	6
2.2. Probennahme .....	10
2.2.1. Sediment und bodennahes Wasser .....	10
2.2.2. Makrofauna .....	11
2.3. Hydrographische und chemische Parameter .....	11
2.4. Bestimmung des gelösten anorganischen Kohlenstoffes ( $\Sigma\text{CO}_2$ ) .....	12
2.5. Versuchsdurchführung .....	14
2.5.1. Hälterung .....	14
2.5.2. $\text{ECO}_2$ -Freisetzung einzelner Makrofaunaarten .....	15
2.5.2.1. Kalziumbestimmung und Korrektur .....	16
2.5.2.2. Bestimmung der Bakterienzellzahl .....	18
2.5.3. Bestimmung von $\Sigma\text{CO}_2$ -Profilen in Sedimentkernen .....	19
2.5.3.1. Bearbeitung der Sedimentkerne bis zur $\text{ECO}_2$ -Messung .....	19
2.5.3.2. Experimente mit künstlich erhöhter Makrofaunabesiedlung .....	20
2.6. Wärmeproduktionsmessungen .....	20
2.7. Berechnung von Flüssen gelöster Bestandteile im Porenwasser .....	21
3. ERGEBNISSE .....	24
3.1. Sedimentparameter .....	24
3.1.1. Porosität .....	24
3.1.2. Der pH-Wert im Sediment .....	25
3.2. Experimente zur Bestimmung der $\text{ECO}_2$ -Freisetzung einzelner Makrofaunaarten .....	27
3.2.1. Bestimmung der Bakterienzellzahl .....	27
3.2.2. Experimente mit <u>Nephtys hombergii</u> und <u>Callianassa</u> <u>subterranea</u> aus der Deutschen Bucht .....	29
3.2.3. Experimente mit <u>Arctica islandica</u> und <u>Halicryptus</u> <u>spinulosus</u> aus der Kieler Bucht .....	35
3.2.4. Experiment mit <u>Golfingia (Nephasoma) spec.</u> aus der Norwegischen See .....	39
3.2.5. Fehlerbetrachtung .....	41
3.3. $\text{ECO}_2$ -Profile im Sediment .....	42
3.3.1. Deutsche Bucht .....	42
3.3.2. Kieler Bucht .....	47
3.3.3. Vøring-Plateau .....	49
3.3.4. Berechnung von $\Sigma\text{CO}_2$ -Flüssen .....	50
3.3.5. Einfluß von Makrofauna auf $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen im Sediment .....	51
3.4. Wärmeproduktionsmessungen .....	53

4. DISKUSSION .....	55
4.1. CO <sub>2</sub> -Freisetzung als Maß für den anaeroben Stoffwechsel .....	55
4.1.1. Durchführung der Experimente .....	55
4.1.2. Woher stammt das freiwerdende CO <sub>2</sub> in den Respirationskammern? .....	58
4.1.3. Physiologische und biochemische Aspekte bei anaerobem Stoffwechsel .....	60
4.1.4. Temperatur- und Körpergrößenabhängigkeit des Stoffwechsels .....	63
4.2. Auswirkung von langanhaltendem Sauerstoffmangel auf den Stoffwechsel der untersuchten Arten .....	65
4.2.1. <u>Nephtys hombergii</u> .....	65
4.2.2. <u>Callianassa subterranea</u> .....	68
4.2.3. <u>Halicryptus spinulosus</u> .....	72
4.2.4. <u>Arctica islandica</u> .....	75
4.2.5. <u>Golfingia (Nephasoma) spec.</u> .....	78
4.2.6. Zusammenfassung der Ergebnisse aus Stoffwechsel- messungen bei den untersuchten Arten .....	80
4.3. CO <sub>2</sub> -Flußberechnungen aus ΣCO <sub>2</sub> -Konzentrationsprofilen im Sediment .....	83
4.4. Beitrag der Makrofaunaarten am CO <sub>2</sub> -Fluß und Auswirkungen auf ΣCO <sub>2</sub> -Profile .....	86
5. LITERATURVERZEICHNIS .....	94

ANHANG

## ZUSAMMENFASSUNG

In Langzeitexperimenten mit benthischer Makrofauna (5-21 Tage) unter anoxischen Bedingungen stellte sich heraus, daß  $\text{CO}_2$  als Maß zur Messung des anaeroben Stoffwechsels geeignet ist. Diese Experimente sind eine Erweiterung der üblicherweise über kurze Zeiträume durchgeführten Respirationsmessungen und ermöglichen Aussagen über die Stoffwechselaktivität der Makrofauna unter lang anhaltendem Sauerstoffmangel.

Eine Anpassung der Makrofauna an anoxische Verhältnisse ist die Verringerung der Stoffwechselaktivität. Bei den Arten Nephtys hombergii, Arctica islandica und Golfingia (Nephasoma) spec. verringerten sich die  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten im Laufe der suboxischen bzw. anoxischen Inkubationen im Vergleich zu Anfangsraten jeweils auf 31, 64 und 53 Prozent. Ausgehend von Literaturangaben über Stoffwechselaktivitäten unter oxischen Bedingungen verringerte sich die  $\text{CO}_2$ -Freisetzung bei N. hombergii sogar auf 3.9 und bei A. islandica auf 2.3 Prozent.

Bei Nephtys hombergii wurden  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten von  $0.035 \pm 0.009 \mu\text{mol} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bestimmt. Für die Stationen Schlicksandgrund und Schlickgrund in der Deutschen Bucht ergeben sich daraus für die gesamte Nephtys-Population  $\text{CO}_2$ -Freisetzungen von 2.38 und  $1.61 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ . Die in der vorliegenden Arbeit gemessenen  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten und die Wärmeproduktion ( $0.28 - 1.65 \text{ J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) von N. hombergii bestätigen die bisher zugrunde gelegten anaeroben Abbaureaktionen mit den dabei anfallenden Metaboliten Propionat und Succinat.

Bei Arctica islandica wurden  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten von  $0.045 \pm 0.012 \mu\text{mol} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  bestimmt. Für die Station Dorschmulde in der Kieler Bucht ergibt sich daraus für die gesamte Arctica-Population eine  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von  $1.67 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ . Die Umrechnung einer aus der Literatur bekannten Glykogenabnahme bei anoxischer Inkubation auf das dabei freiwerdende  $\text{CO}_2$  ergibt Werte, die die in der vorliegenden Arbeit gemessenen  $\text{CO}_2$ -Freisetzungen zu 57% erklären. Damit können Glykogen als Hauptenergiequelle und Succinat und Propionat als Endprodukte bei der Langzeitanaerobiose von A. islandica bestätigt werden.

Bei Halicryptus spinulosus wurden  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten von  $0.049 \pm 0.023 \mu\text{mol} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  gemessen. Für die Station Dorschmulde in der Kieler Bucht ergibt sich daraus für die gesamte Halicryptus-Population eine  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von  $2.94 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ . Eine Erhöhung der  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten innerhalb der 15 Tage unter anoxischen Bedingungen und eine relativ kleine Verringerung der Stoffwechselaktivität im Vergleich zu oxisch ermittelten Raten von 12% sind Ausdruck einer Anpassung von H. spinulosus an anoxische Verhältnisse.

Bei Golfingia (Nephasoma) spec. wurden  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten von  $0.019 \pm 0.013 \mu\text{mol} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  gemessen. Für das Vøring-Plateau ergibt sich daraus für die gesamte Golfingia-Population eine  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von  $0.46 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ . Die Ergebnisse aus Inkubationsexperimenten zeigen eine bisher nicht bekannte hohe Toleranz des Sipunculiden gegenüber Sauerstoffmangel.

Bei Callianassa subterranea wurden  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten von  $0.24 \pm 0.05$  für juvenile und  $0.68 \pm 0.15 \mu\text{mol} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  für adulte Individuen bestimmt. Für die Station Schlicksandgrund in der Deutschen Bucht ergeben sich daraus für die gesamte Callianassa-Population  $\text{CO}_2$ -Freisetzungen von 12.0 und  $14.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ . Die  $\text{CO}_2$ -Freisetzungen von C. subterranea erhöhen sich im Laufe der anoxischen Inkubation deutlich (max. um den Faktor 5). Diese  $\text{CO}_2$ -Freisetzung deutet darauf hin, daß neben Laktat als Endprodukt der anaerob ablaufenden Glykolyse andere Stoffwechselreaktionen ablaufen, die unter den Begriff "biotopbedingte Anaerobiose" fallen. Der Vergleich mit unter oxischen Bedingungen ermittelten  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten und die Wärmeproduktionsmessungen ergeben Verringerungen der Stoffwechselaktivitäten unter anoxischen Bedingungen auf 83-93%. Bei C. subterranea wurde eine größenabhängige Veränderung der anaeroben  $\text{CO}_2$ -Freisetzung festgestellt, die mit der Größenabhängigkeit des  $\text{O}_2$ -Verbrauches dieser Art vergleichbar ist.

Die über  $\Sigma\text{CO}_2$ -Porenwasserprofile berechneten  $\text{CO}_2$ -Flüsse aus dem Sediment ins Bodenwasser der untersuchten Stationen betragen auf der Station Schlicksandgrund (Deutsche Bucht)  $151 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ , auf der Station Schlickgrund (Deutsche Bucht)  $1244 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ , auf der Station Dorschmulde (Kieler Bucht)  $217 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  und auf dem Vøring-Plateau (Norwegische See)  $94 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ .

Unter suboxischen Bedingungen beträgt der Anteil der untersuchten Makrofaunaarten am  $\text{CO}_2$ -Fluß aus dem Sediment und damit am Kohlenstoffumsatz im Sediment auf der Station Schlicksandgrund bis zu 20%, auf der Station Schlickgrund 1%, auf der Station Dorschmulde bis zu 15% und auf der Zentralstation auf dem Vøring-Plateau 2-3%.

Die durch die Makrofauna selbst unter anoxischen Bedingungen freigesetzte  $\text{CO}_2$ -Menge reicht nicht aus, um  $\text{CO}_2$ -Konzentrationsprofile im Sediment direkt zu verändern. Die z.T. sehr großen indirekten Effekte der Makrofauna auf  $\text{CO}_2$ -Profile werden durch ihre Bioturbation (Irrigation und Partikeldurchmischung) oder durch Stimulation mikrobieller Prozesse hervorgerufen. Ein extremes Beispiel dafür ist das in den obersten 20cm Sedimenttiefe fast völlig durchmischte Sediment auf der Station Schlicksandgrund in der Deutschen Bucht.

## SUMMARY

Long-term experiments (5 to 21 days) with isolated benthic macrofauna under anoxic conditions showed that carbon dioxide is an approximate parameter to measure anaerobic metabolism. These experiments, extending beyond the commonly used, short-term respiration measurements, yield information about the metabolic activity of macrofauna under extended periods of oxygen deficiency.

One adaptation of macrofauna to anoxic conditions is the reduction of the metabolic activity. The species Nephtys hombergii, Arctica islandica and Golfingia (Nephasoma) spec. reduced their rates of carbon dioxide release to 31, 64 and 53% of the initial values when incubated under sub- and anoxic conditions, respectively. For the species N. hombergii and A. islandica this amounted to 3.9 and 2.3% of CO<sub>2</sub>-release under oxic conditions as reported in the literature.

For N. hombergii the mean rate of CO<sub>2</sub>-release was  $0.035 \pm 0.009$   $\mu\text{mol} \cdot \text{ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . For the stations "Schlicksandgrund" and "Schlickgrund" in the German Bight rates of CO<sub>2</sub>-release of 2.38 and 1.61  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  for the entire Nephtys-population were measured. The rates of CO<sub>2</sub>-release and heat production ( $0.28$ – $1.65$   $\text{J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) of N. hombergii in this investigation are consistent with anaerobic catabolic reactions in which propionate and succinate are the end products.

For Arctica islandica the mean rate of CO<sub>2</sub>-release measured was  $0.045 \pm 0.012$   $\mu\text{mol} \cdot \text{ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . For the station "Dorschmulde" in Kiel Bight this value yielded a rate of 1.67  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  for the whole Arctica-population. 57% of this value could be accounted for by converting literature values of glycogen decrease during anoxic incubation to CO<sub>2</sub>-release. Hence, glycogen could be confirmed as the main energy source and succinate and propionate as end products during long-term anaerobiosis in Arctica islandica.

For Halicryptus spinulosus the mean rate of CO<sub>2</sub>-release was  $0.049 \pm 0.023$   $\mu\text{mol} \cdot \text{ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . For the station "Dorschmulde" in Kiel Bight this value yielded a rate of CO<sub>2</sub>-release of 2.94  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  for the whole Halicryptus-population. Adaptations of H. spinulosus to anoxic conditions were found to be an increase in the rate of CO<sub>2</sub>-release during the 15-day incubation and a relatively small decrease in metabolic activity compared to rates determined under oxic conditions (12%).

For Golfingia (Nephasoma) spec. the mean rate of CO<sub>2</sub>-release was determined to be  $0.019 \pm 0.013$   $\mu\text{mol} \cdot \text{ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . This value yielded, on the Vøring-Plateau, a rate of CO<sub>2</sub>-release of 0.46  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  for the whole Golfingia-population. Results from incubation experiments showed a high tolerance of this sipunculid to conditions of oxygen deficiency, which has not been reported previously.

For Callianassa subteranea rates of CO<sub>2</sub>-release were determined to be  $0.24 \pm 0.05$  for juvenile and  $0.68 \pm 0.15$   $\mu\text{mol} \cdot \text{ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  for adult specimens. For the station "Schlicksandgrund" in the German Bight these values yielded rates of CO<sub>2</sub>-release of 12.0 and 14.3  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  for the whole Callianassa-population. The CO<sub>2</sub>-



release significantly increased during anoxic incubation (up to a factor of 5). This CO<sub>2</sub>-release indicates that, besides the production of lactate as an end product of anaerobic metabolism, other reactions may occur, which fall into the category "environmental anaerobiosis". A comparison of the rate of CO<sub>2</sub>-release determined under oxic conditions and heat production measurements showed a decrease in both parameters under anoxic conditions to values of 83 and 93%.

For Callianassa subterranea a size-dependent fluctuation of the anaerobic CO<sub>2</sub>-release was determined, which is similar to the size dependence of the oxygen consumption of this species.

From ΣCO<sub>2</sub> pore water profiles at the investigated stations CO<sub>2</sub>-fluxes from the sediment to the bottom water were determined: at station "Schlicksandgrund" (German Bight) 151 μmolCO<sub>2</sub> \*m<sup>-2</sup>\*h<sup>-1</sup>, at station "Schlickgrund" (German Bight) 1244 μmolCO<sub>2</sub> \*m<sup>-2</sup>\*h<sup>-1</sup>, at station "Dorschmulde" (Kiel Bight) 217 μmolCO<sub>2</sub> \*m<sup>-2</sup>\*h<sup>-1</sup> and for the Vøring-Plateau (Norwegian Sea) 94 μmolCO<sub>2</sub> \*m<sup>-2</sup>\*h<sup>-1</sup>.

Under suboxic conditions the studied macrofaunal species' contribution to the CO<sub>2</sub>-flux from the sediment and therefore to the carbon cycling in the sediment at station "Schlicksandgrund" is up to 20%, at "Schlickgrund" 1%, at "Dorschmulde" up to 15% and at the sediment on the Vøring-Plateau 2-3%.

Under anoxic conditions the amount of CO<sub>2</sub>-release due to the macrofauna alone is not high enough to change CO<sub>2</sub>-concentration profiles in the sediment. The alteration of the sediment CO<sub>2</sub>-profiles by macrofauna is rather due to indirect effects resulting from their bioturbative activity (irrigation and particle transport) and a local stimulation of microbial processes. An extreme example of this was seen at station "Schlicksandgrund" in German Bight, where the top 20 cm of the sediment had been nearly completely homogenized.

## Einleitung

### 1. EINLEITUNG

Klassische Untersuchungen von Embden, Meyerhof, Parnas und Krebs zum Energiestoffwechsel von Organismen klärten in den 40er Jahren den Abbau organischer Kohlenstoffverbindungen in Anwesenheit von Sauerstoff auf. Dieser Abbau vollzieht sich in Reaktionen der Glykolyse, des Citratzyklus und der Atmungskette. Die dabei gewonnene Energie wird überwiegend in Form von Adenosintriphosphat (ATP) gespeichert. Als Endprodukt des mit Sauerstoff ablaufenden Energiestoffwechsels entsteht neben Wasser das Kohlendioxid als voll oxidierte Endstufe des Kohlenstoffes. Als Stoffwechselprozesse, die ohne Sauerstoff ablaufen, waren die Alkoholgärung und die Milchsäuregärung schon früh bekannt. Von Brand (1946) zeigte an endoparasitischen Würmern, daß flüchtige Fettsäuren Abbauprodukte anaeroben Stoffwechsels sein können. Erst in den 70er und 80er Jahren wurden detaillierte Untersuchungen zum anaeroben Stoffwechsel an Mollusken und Polychaeten durchgeführt. Als Metabolite, die sowohl im Körper angereichert als auch z.T. ins umgebende Medium abgeschieden werden, wurden Octopin, Alanin, Succinat, Acetat und Propionat nachgewiesen (z.B. de Zwaan & Zandee 1972, Zebe 1975, Kluytmans et al. 1975, de Zwaan 1977, Grieshaber & Gäde 1977).

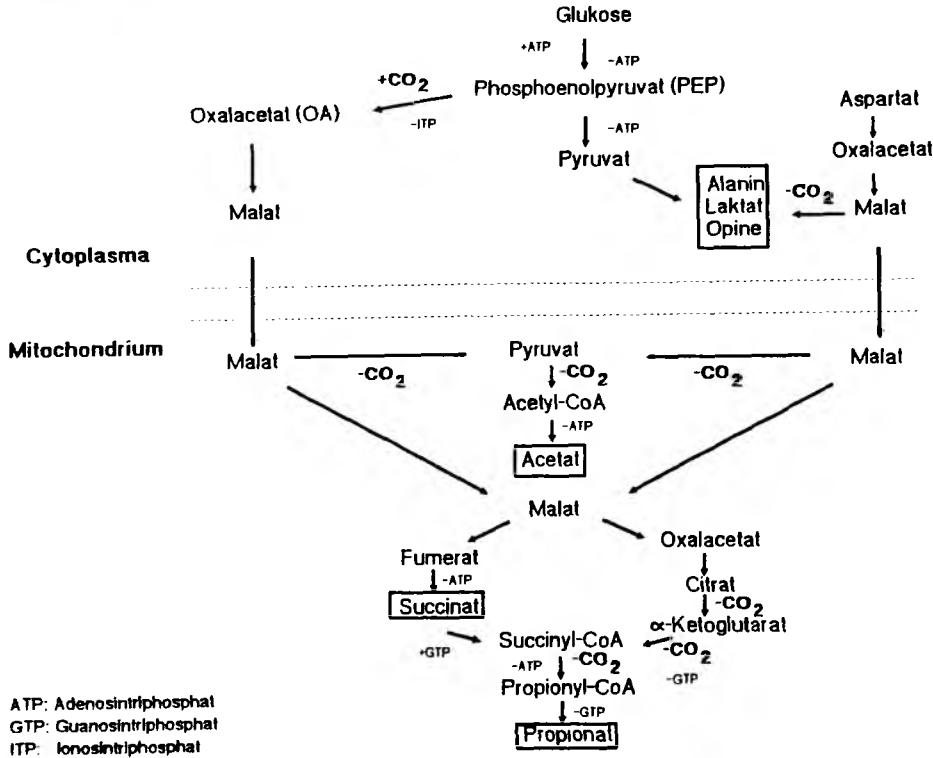
Die Energieausbeute von anaeroben Abbaureaktionen ist grundsätzlich kleiner als die beim aeroben Stoffwechsel. Das veranlaßt die meisten höheren Organismen zu einer Verringerung ihrer Stoffwechselrate unter suboxischen und anoxischen Bedingungen.

Neben vielen Endoparasiten sind auch eine Vielzahl von marinen Evertebraten, die im Sediment leben und von denen einige zusätzlich durch den Gezeitenwechsel der Luft ausgesetzt sind und nicht atmen, fakultative Anaerobier. In ihren Lebensräumen sind sie zeitweise suboxischen und anoxischen Bedingungen ausgesetzt. Abbildung 1 gibt einen Überblick über anaerobe Stoffwechselreaktionen bei marinen Wirbellosen unter besonderer Berücksichtigung der anfallenden Metabolite. Wie aus dieser Übersicht zu entnehmen

## Einleitung

ist, fällt auch Kohlendioxid als Metabolit bei diesen Reaktionen an.

### SCHEMA DES ANAEROBEN STOFFWECHSELS MARINER WIRBELLOSER



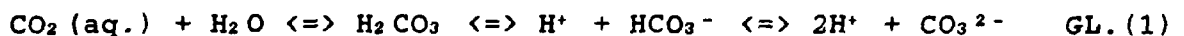
**Abb. 1:**  
 Schema anaerober Stoffwechselwege bei marinen Wirbellosen zusammengestellt nach verschiedenen Autoren.

Je nachdem welche Ursachen Sauerstoffmangel hat, führte Zebe et al. (1980) für 2 verschiedene physiologische Situationen die Begriffe "funktionsbedingte" und "biotopbedingte Anaerobiose" ein. Funktionsbedingte Anaerobiose gibt es bei Phasen von exzessiver Muskelarbeit (z.B. bei Fluchtreaktionen), in denen kurzfristig der Energiebedarf die Kapazität der aeroben Energieproduktion weit übersteigt und deshalb auf anaerobe Energiegewinnung zurückgegriffen wird. Biotopbedingte Anaerobiose tritt ein, wenn ein Organismus in seinem Biotop über längere Zeiträume (Stunden-Wochen) Sauerstoffmangel ausgesetzt ist. Er muß dann in der Lage sein, ATP langfristig anaerob zu

## Einleitung

produzieren. Die anfallenden Metabolite unterscheiden sich je nach Art der Anaerobiose. Eine Anhäufung von Laktat, Octopin oder anderen Opinen weist auf funktionelle Anaerobiose hin. Typischerweise werden diese Metabolite bei sehr vagilen Crustaceen und Mollusken gefunden. Das Auftreten von Alanin, Succinat, Acetat und Propionat weist auf biotopbedingte Anaerobiose hin (Zebe et al. 1980, Gäde 1983).

Das aus der Oxidation von organischen Kohlenstoffverbindungen anaerob gebildete  $\text{CO}_2$  wird in der vorliegenden Arbeit als quantitatives Maß des anaeroben Stoffwechsels von Makrofauna benutzt. Neben der Messung der  $\text{CO}_2$ -Freisetzung als Maß für die Stoffwechselaktivität eines Organismus (oder auch einer Lebensgemeinschaft) dienen üblicherweise auch die Messung des Sauerstoffverbrauches oder der Wärmeproduktion diesem Zweck (Pamatmat 1975 und 1983, Gnaiger 1980, Hargrave & Phillips 1981, Schmidt-Nielsen 1983, Famme & Knudsen 1983, Hardewig et al. 1991).  $\text{O}_2$ -Verbrauchsmessungen erfassen jedoch nur Abbaureaktionen, die unter oxischen bzw. suboxischen Bedingungen ablaufen. Demgegenüber erfaßt die kalorimetrische Messung der Wärmeproduktion, genau wie die Messung der  $\text{CO}_2$ -Freisetzung, zusätzlich anaerobe Stoffwechselreaktionen (Hargrave & Phillips 1981). Die Messung der  $\text{CO}_2$ -Freisetzung hat weiterhin den Vorteil, Ergebnisse zu liefern, die schon in der Einheit "Kohlenstoff" vorliegen. Bei Kohlenstoffbilanzierungen erspart diese Methode somit Umrechnungen mit Hilfe von Faktoren, wie dem Respiratorischen Quotient oder einem kalorischen Äquivalent. Im marinen Milieu liegt Kohlendioxid nicht nur als physikalisch gelöstes  $\text{CO}_2$ -Gas vor, sondern es reagiert nach folgender pH-abhängigen Gleichgewichtsbeziehung mit Wasser:



Das  $\text{CO}_2 (\text{aq.})$  steht außerdem mit dem atmosphärischen  $\text{CO}_2$  im Gleichgewicht. Im Seewasser liegt der Hauptteil der an diesem Gleichgewicht beteiligten Spezies des Kohlendioxides als  $\text{HCO}_3^-$  vor. Die Summe dieser 4 Spezies wird auch als  $\Sigma\text{CO}_2$  bezeichnet

## Einleitung

(Skirrow 1975). Auf das  $\Sigma\text{CO}_2$ -Gleichgewicht im Seewasser oder im Porenwasser von Sedimenten wirken neben anorganisch-chemischen Reaktionen wie Karbonatlösung oder -fällung (z.B. Smith & Key 1975, Andersen et al. 1986) auch biologische Prozesse ein. Dabei sind chemoautotrophe und heterotrophe bakterielle Umsetzungen und in bestimmten Sedimenten Methanbildung die wichtigsten dieser biologischen Prozesse (Pamatmat 1975, Hargrave & Phillips 1986).

In der vorliegenden Arbeit wurden Experimente zur Bestimmung der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzung von Makrofauna unter anoxischen Bedingungen durchgeführt. Dabei wurden die genannten auf das  $\text{CO}_2$ -System einwirkenden Prozesse möglichst ausgeschaltet oder zumindest quantitativ erfaßt und bei der Messung berücksichtigt. Für diese Experimente wurden folgende im Sediment lebende Makrofaunaarten ausgewählt: Nephtys hombergii (Savigny) und Callianassa subterranea (Montagu) aus der Deutschen Bucht (Nordsee), Arctica islandica (Linné) und Halicryptus spinulosus (v. Siebold) aus der Kieler Bucht (Westl. Ostsee) und Golfingia (Nephasoma) spec. vom Vøring-Plateau (Norwegische See). Dabei sollte die anaerobe Stoffwechsellkapazität unter Langzeitanaerobiose untersucht werden. Durch den Vergleich mit Literaturdaten über oxisch ermittelte Raten lassen sich Aussagen zur Stoffwechselreduktion unter anaeroben Bedingungen machen.

Im Sediment kommt es durch den Abbau organischer Substanz durch Organismen, der je nach Sauerstoffverhältnissen unvollständig oder vollständig abläuft, zu einer Anhäufung des Abbauproduktes Kohlendioxid und damit zu einem Austausch dieses  $\text{CO}_2$  mit dem Wasser über dem Sediment. Der  $\text{CO}_2$ -Fluß aus dem Sediment ins Bodenwasser kann in Analogie zu rein physiologischen Experimenten an Einzelindividuen als Folge von aerobem und anaerobem Abbau organischer Kohlenstoffverbindungen angesehen werden (Pamatmat 1975, Hargrave & Phillips 1986, Andersen et al. 1986). Diese  $\text{CO}_2$ -Freisetzung kann entweder direkt über dem Meeresboden gemessen oder über  $\text{CO}_2$ -Profile des Porenwassers errechnet werden (z.B. Andersen et al. 1986, Balzer 1989). In der vorliegenden Arbeit wurden  $\Sigma\text{CO}_2$ -Porenwasserprofile an

## Einleitung

Sedimentkernen von 4 Stationen in der Deutschen Bucht, der Kieler Bucht und in der Norwegischen See gemessen und daraus  $\text{CO}_2$ -Flüsse berechnet.

Mit den  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten der in diesen Sedimenten lebenden Makrofauna und den  $\text{CO}_2$ -Flüssen liegen zwei Parameter vor, die direkt miteinander verglichen werden können. Dadurch kann der Anteil der Makrofauna auf den Kohlenstoffumsatz im Sediment unter suboxischen und anoxischen Verhältnissen bestimmt werden.

Die in den letzten Jahren in Küstengewässern der Nord- und Ostsee verstärkt aufgetretenen Sauerstoffmangelsituationen am Meeresboden (Gerlach 1984 und 1989) geben der vorliegenden Arbeit zusätzlich einen ökologischen Aspekt. Die anaerobe Stoffwechselaktivität von Makrofauna und ihr Anteil am Kohlenstoffumsatz gerade unter diesen anoxischen, an Bedeutung zunehmenden Bedingungen wurde bisher nur wenig untersucht und ist deshalb von besonderem Interesse.

Im Einzelnen sollen folgende Fragen beantwortet werden:

- wie hoch ist die Stoffwechselaktivität der untersuchten Makrofauna unter anoxischen Bedingungen?
- ist  $\text{CO}_2$  ein quantitatives Maß für diesen anaeroben Stoffwechsel?
- wie hoch ist der Anteil am Kohlenstoffumsatz im Sediment, den die Makrofauna unter suboxischen bzw. anoxischen Bedingungen ausmacht?
- inwieweit kann Makrofauna direkt oder indirekt ein  $\Sigma\text{CO}_2$ -Porenwasserprofil im Sediment auf den untersuchten Stationen beeinflussen?

## 2. MATERIAL UND METHODEN

### 2.1. Untersuchungsgebiete

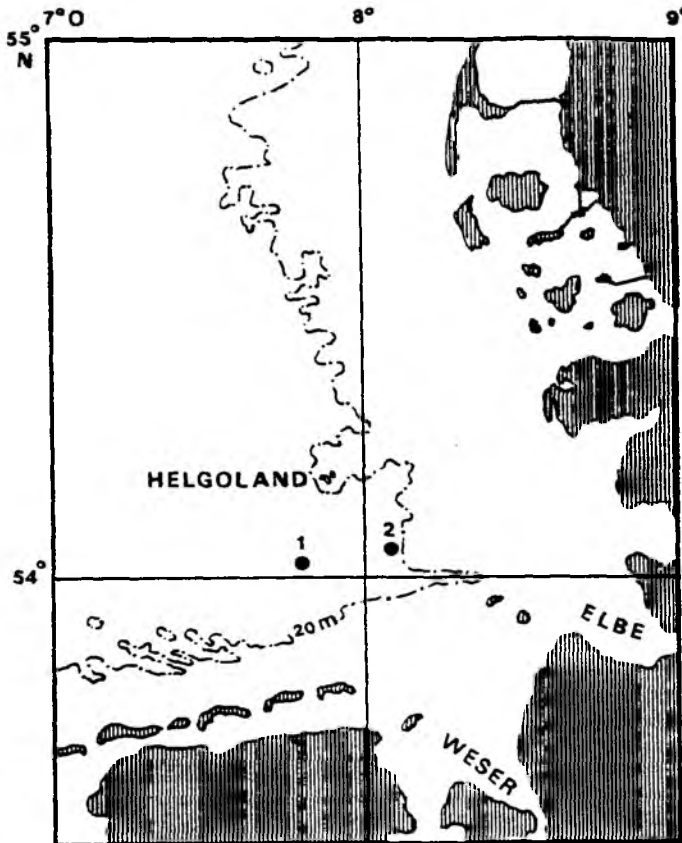
Es wurden Sedimente und ihre Makrofauna an zwei Stationen in der Deutschen Bucht (Nordsee), an einer Station in der Kieler Bucht (westl. Ostsee) und an einer Station in der Norwegischen See untersucht.

In der Deutschen Bucht wurden in der Zeit von Oktober 1988 bis Juni 1990 in Anlehnung an das BMFT-Projekt "Biomechanische Einwirkungen auf die Konzentration von Schad- und Nährstoffen im Meeressediment" (MFU 0559 A1) Sedimentproben zur Bestimmung des  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profils und pH-Wertes im Sediment genommen. Die Untersuchungen wurden an der etwa 10 sm südwestlich von Helgoland in 35m Wassertiefe gelegenen Station "Schlicksandgrund" (54°01'N 07°49'E) und der etwa 10 sm südöstlich von Helgoland in 22m Wassertiefe gelegenen Station "Schlickgrund" (54°03'N 08°09'E) durchgeführt (Abb. 2). Auf der Station Schlicksandgrund lebt eine gut ausgebildete Makrofaunagemeinschaft, die nach Salzwedel et al. (1985) der Nuculanitidosa-Gemeinschaft zuzuordnen ist. In dieser Gemeinschaft wurden neben der namengebenden Muschel Nucula nitidosa folgende Arten regelmäßig in hohen Abundanzen gefunden: Callianassa subterranea, Lanice conchilega, Owenia fusiformis, Echinocardium chordatum, Ophiura albida, Thyasira flexuosa und Nephtys spec. (Kitlar 1991).

Eine Korngrößenanalyse des Sedimentes dieser Station ergab einen Anteil von 21.8%  $\leq 63\mu\text{m}$  (Teucher 1991). Demnach ist das Sediment nach Shephard (1954) als siltiger Sand zu bezeichnen. Die Sauerstoffverhältnisse im Bodenwasser lagen zu allen Probennahmeterminen über 87%  $\text{O}_2$ -Sättigung.

Die Station Schlickgrund liegt noch im Bereich der Elbwasserfahne und zeigt eine deutlich geringere Besiedlung mit Makrofauna. Es handelt sich um ein Depositionsgebiet, in das Strömungen feines Material aus der Elbe und der südlichen Deutschen Bucht herantransportieren. Mit einem Anteil von ca.60% der

Fraktion  $<63\mu\text{m}$  ist dieses Sediment als toniger Silt zu bezeichnen (nach Shepard 1954).



**Abb. 2:**  
Lage der Stationen Schlicksandgrund (1), 35m und Schlickgrund (2), 22m in der Deutschen Bucht.

Eine starke Wasserbewegung führt dazu, daß zu allen Zeiten der Probenentnahme  $\text{O}_2$ -Sättigungskonzentrationen von über 81% im Bodenwasser gemessen wurden und nur zeitweise im Sommer stabile Schichtungen auftreten. Nach Frey (1990) ist weniger eine stabile, lang andauernde Schichtung sondern der Einfluß der Elbwasserfahne mit einem hohen organischen Eintrag der entscheidende Faktor, der das Auftreten von Sauerstoffmangelsituationen am Boden bestimmt. Der hohe organische Anteil im Sediment hat zur Folge, daß dieses bereits in wenigen Millimetern Sedimenttiefe anoxisch ist. Auch schon früher wurde



## Material und Methoden

H<sub>2</sub>S-Bildung bis zur Oberfläche beobachtet (Rachor 1977, Westerhagen et al. 1986).

In der zentralen Kieler Bucht wurden auf einer Station im Gebiet der sog. "Dorschmulde" (Abb. 3) im Zeitraum März 1989 bis Januar 1991 in 21m Wassertiefe Sedimentproben und Makrofauna entnommen (54° 37.3' N 10° 18.8' E). Die Sedimentation in der Dorschmulde ist,

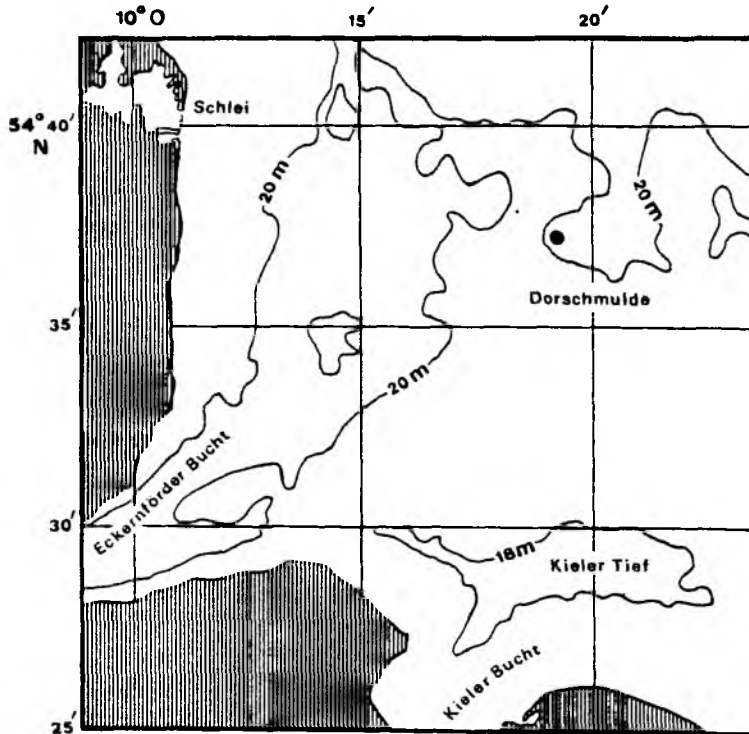


Abb. 3:

Lage der Station Dorschmulde (21m) in der Kieler Bucht.

durch die Hydrographie bedingt, hoch. Das Sediment hat einen Anteil der Korngrößenfraktion  $\leq 63\mu\text{m}$  von über 80%. Nach Shepard (1954) handelt es sich um ein Siltsediment, Arntz (1971) beschreibt das Sediment als Sandigen Schlick. Der relativ hohe organische Anteil von ca. 10% in den oberen 3cm hat durch die daraus resultierende Sauerstoffzehrung zur Folge, daß das Sediment nur wenig mit Makrofauna besiedelt ist und schon in 1cm Sedimenttiefe anoxisch ist. In der Kieler Bucht ist die

Sauerstoffversorgung des Meeresbodens im Sommer abhängig vom einströmenden O<sub>2</sub>-reichen Tiefenwasser aus dem Großen Belt. Die untersuchte Station liegt nahe einem Haupttrinnensystem der Kieler Bucht (Vejsnaes-Rinne) und ist mit diesem durch eine schmale Öffnung verbunden. Je nach Wetterlage kommt es zu einem Austausch des Wassers in der Mulde mit dem einströmenden Tiefenwasser. Besonders in sommerlichen Stagnationsphasen (schwache umlaufende Winde) kommt es in der Dorschmulde, wie auch in anderen Gebieten unterhalb von 20m, zu Sauerstoffmangel und H<sub>2</sub>S-Bildung (Ehrhardt & Wenck 1984).

Im August 1990 wurden Proben in der Norwegischen See auf dem Vøring-Plateau in 1422m Wassertiefe mit dem Multicorer genommen (Abb. 4). Im Rahmen des SFB 313 wird diese Zentralstation (67° 39.0'N 05° 47.5'E) schon seit 1985 von Kieler Wissenschaftlern verschiedener Forschungsrichtungen untersucht.

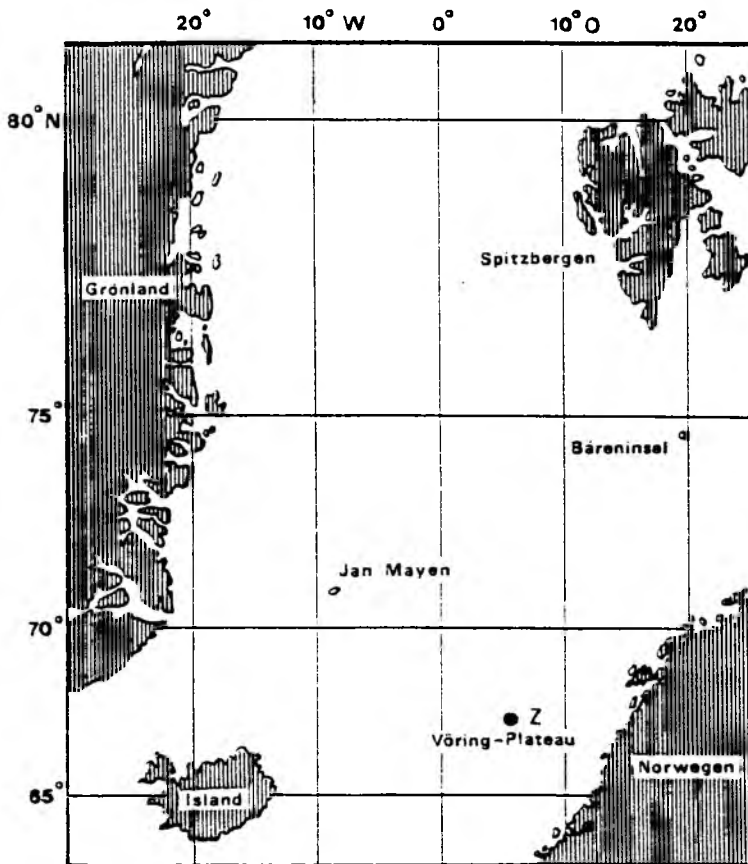


Abb. 4:  
Lage der Zentralstation (1420m) auf dem Vøring-Plateau.

Es handelt sich beim Vøring-Plateau um ein küstenfernes Meeresgebiet mit zum Teil hohem organischen Eintrag ins Sediment. Von dieser organischen Substanz ernährt sich eine artenreiche Makro-Infauna mit durchschnittlich 21 Arten, die sich hauptsächlich aus vagilen Substratfressern und Röhrenbauern zusammensetzt (Romero-Wetzel 1989). Im Vergleich zu den beiden untersuchten Flachwassergebieten herrschen sehr konstante Umweltbedingungen vor: Temperaturen von  $-0.96^{\circ}\text{C}$  und ozeanische Salzgehalte von 34.88 Promille. Trotz der guten Versorgung mit Sauerstoff ( $6.2 \text{ mlO}_2 \cdot \text{dm}^{-3}$ ) treten auch in diesen Sedimenten in einigen Zentimetern Sedimenttiefe Bedingungen auf, in denen die Organismen Sauerstoffmangel ausgesetzt sind. Das Sediment hat einen Tonanteil ( $<6\mu\text{m}$ ) von über 34% und Silt- ( $63-6\mu\text{m}$ ) und Sandanteile ( $\geq 63\mu\text{m}$ ) von je 20%. Somit ist es nach Shepard (1954) als siltiger oder sandiger Ton zu bezeichnen (Romero-Wetzel 1989).

### 2.2. Probennahme

#### 2.2.1. Sediment und Bodenwasserproben

Für die Messung des im Porenwasser gelösten  $\Sigma\text{CO}_2$  und des pH-Wertes im Sediment wurden Sedimentkerne entweder mit dem Multicorer (MC) (Barnett et al. 1984; Linke 1989) oder mit dem Großkastengreifer (GKG, USNEL-Typ modifiziert, 1.2t Gewicht,  $50 \times 50 \text{ cm}$  Oberfläche) genommen. Je nach Sedimentbeschaffenheit und eingesetztem Gerät ergab sich ein Kerngewinn von 15-50cm. Da es bei Bodenproben darauf ankommt, eine möglichst ungestörte Sedimentoberfläche zu erhalten, wurde der GKG so modifiziert, daß wie bei einem MC der Wasserkörper direkt über dem Sediment schon bei der Probennahme von einem Plexirohr eingeschlossen wurde (Aufbau siehe Forster 1991) und somit eine Störung der Sediment-Wasser-Grenzfläche gering gehalten wird. Die so erhaltenen Sedimentkerne hatten eine Oberfläche von  $314 \text{ cm}^2$  beim GKG und  $78.5 \text{ cm}^2$  beim MC. Die Bestimmung von pH-Wert,  $\Sigma\text{CO}_2$  und  $\text{O}_2$  des bodennahen Wassers wurde entweder im überstehenden Wasser der wie beschrieben genommenen Sedimentkerne durchgeführt oder

es wurden Wasserschöpfer in Bodennähe eingesetzt: ein einfacher Niskin-Schöpfer (5L Volumen) in der Nordsee und in der Kieler Bucht und ein speziell konstruierter Bodenwasserschöpfer für die Station auf dem Vøring-Plateau. Mit letzterem ist es möglich, Wasserproben bis 10cm dicht über der Sedimentoberfläche abzusaugen (modifiziert nach Eversberg 1990).

### 2.2.2. Makrofauna

Das Fangen der Makrofaunaindividuen, die für Laborexperimente benötigt wurden, erfolgte in der Kieler Bucht mit einer Dreiecksdredge. In der Nordsee und in der Norwegischen See wurden GKG-Sedimentproben entweder gesiebt und der Siebrückstand nach Makrofauna abgesucht oder das Sediment wurde schichtweise abpräpariert und die Organismen einzeln herausgesammelt.

Aufgrund ihrer Lebensweise im suboxischen bzw. anoxischen Sediment und ihrer Häufigkeit bzw. ökologischen Bedeutung auf den entsprechenden Stationen wurden die Makrofaunaarten Callinassa subterranea (Crustacea) und Nephtys hombergii (Polychaeta) aus der Nordsee, Arctica islandica (Bivalvia) und Halicryptus spinulosus (Priapulida) aus der Kieler Bucht und Golfingia (Nephasoma) spec. (Sipunculida) aus der Norwegischen See für Laborexperimente ausgewählt.

### 2.3. Bestimmung hydrographischer und chemischer Parameter

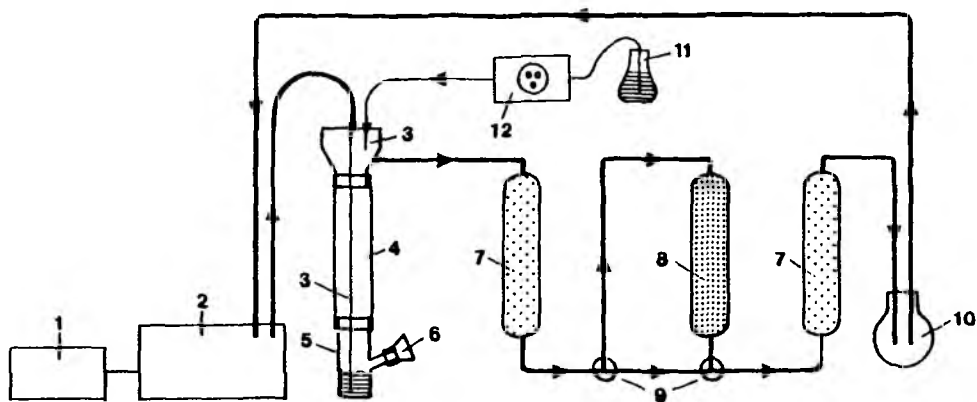
Temperatur und Salzgehalt des Bodenwassers wurden vor der Sedimententnahme mit einem Konduktometer (WTW LF 191) oder einer CTD-Sonde (Neil Brown Typ Mark 3) gemessen. Der Sauerstoffgehalt im bodennahen Wasser wurde entweder durch Winkler-Titration (modifiziert nach Graßhoff 1976) einer Wasserprobe direkt nach der Entnahme oder mittels einer vorher geeichten in-situ Sauerstoffelektrode (WTW Oxi 196) ermittelt.

Die Messung des pH-Wertes im bodennahen Wasser und im Porenwasser von Sedimenten erfolgte mit einer Mikro-pH-Einstabmeßkette (Ingold U402 M3) nach Eichung mit Standard-Pufferlösungen von pH 7 und pH 9 (Merck Nr. 9439 und 9461).

Dabei wurde der pH-Wert im Sediment-Porenwasser spätestens nach 10 min. abgelesen. Das Meßgerät (Knick Digital pH-Meter) zeigte pH-Werte mit nur zwei Dezimalen an. Die Messung diente aufgrund dieser geringen Meßgenauigkeit nur zur Charakterisierung des Sedimenttypes oder des Bodenwassers. Um einzelne Komponenten des Karbonatsystemes, wie z.B. die Konzentrationen von  $\text{HCO}_3^-$  und  $\text{CO}_3^{2-}$  über den pH-Wert nach einer Methode zur Alkalinitätsbestimmung von Anderson und Robinson (1946) auszurechnen, sind Genauigkeiten von 0.001 pH-Einheiten erforderlich (Graßhoff 1976).

### 2.4 Bestimmung des gelösten, anorganischen Kohlenstoffes ( $\Sigma\text{CO}_2$ )

Die Messung des gelösten  $\Sigma\text{CO}_2$  erfolgte mit einem "non-dispersive infra-red gas analyser" (Beckman Industrial Model 880). Bei dieser Messung wird die  $\text{CO}_2$ -Konzentration in einem geschlossenen, zirkulierenden Luftstrom bestimmt. Das Meßprinzip beruht darauf, daß die durch  $\text{CO}_2$  absorbierte Infrarotstrahlung (IR-Strahlung) von einem Detektor in einer Meßküvette im Vergleich zu einer Referenzküvette mit Eichgas bestimmt wird. Die Menge der absorbierten IR-Strahlung ist dabei proportional der  $\text{CO}_2$ -Konzentration in der Meßzelle. Die benutzte Meßanordnung ist in Abbildung 5 dargestellt. Die zu messende See- oder Porenwasserprobe wird, nachdem sie durch 2 Filtrationen partikelfrei gemacht wurde, in den vorher von  $\text{CO}_2$  gereinigten Luftstrom eingespritzt. Durch eine darauffolgende kontinuierliche Zugabe (10 sek.) von 30%iger Phosphorsäure über eine Peristaltikpumpe werden alle gelösten Karbonatspezies aus dieser Probe in den Luftstrom überführt. Nach 5 bis 8 min, abhängig von der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentration und der Gasdurchmischung im System, wird ein so stabiler Meßwert angezeigt, daß eine Mittelwertbildung der angezeigten Werte über einen Zeitraum von 2-3min sinnvoll ist und den tatsächlichen Meßwert der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentration ergibt. Da das Volumen der eingespritzten Probe ganz entscheidend für die Meßgenauigkeit ist, wurde eine Hamilton Spritze (1ml) mit einer Skalierung von 0.01ml benutzt.

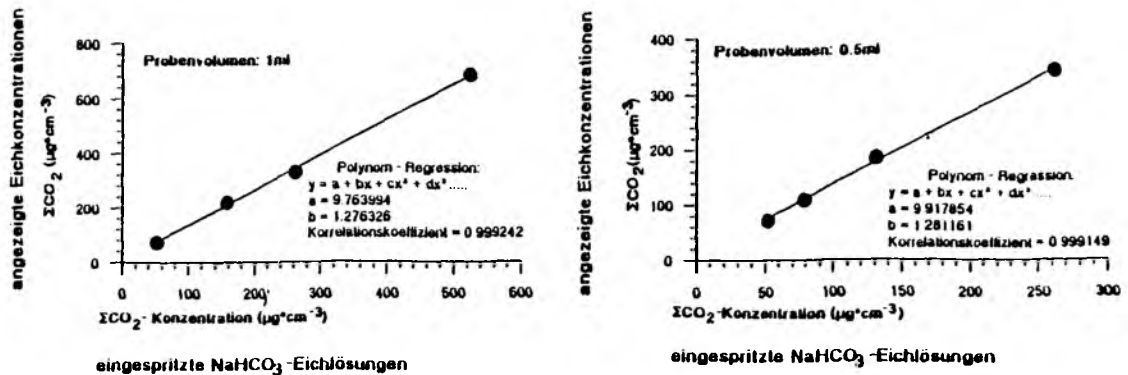


- |                                   |                       |
|-----------------------------------|-----------------------|
| 1 Potentiograph                   | 7 Magnesiumperchlorat |
| 2 Infrarotanalysator/Messgaspumpe | 8 Natronkalk          |
| 3 Kapillarnadeln                  | 9 Hähne               |
| 4 Kunststoffschlauch              | 10 Mischkolben        |
| 5 Probenglas                      | 11 Säurevorrat        |
| 6 Silikonstopfen                  | 12 Peristaltikpumpe   |

**Abb. 5:**  
 Schema der zur Bestimmung des gelösten anorganischen Kohlenstoffes ( $\Sigma\text{CO}_2$ ) im See- und Porenwasser benutzten Meßanordnung auf der Grundlage eines IR-Analysators.

Außerdem wurde dem Gasstrom über 2 Säulen mit Magnesiumperchlorat-Hydrat (Merck Nr. 5873) das Wasser entzogen. Eine Säule mit Natronkalkplättchen diente zur Vorreinigung der Meßanordnung vor jeder einzelnen Messung. Eine ähnliche Methode zur Bestimmung von gelöstem anorganischen Kohlenstoff in Wasserproben wurde von Salonen (1981) beschrieben und erbrachte relative Standardabweichungen von 0.5 Prozent. Die Eichung dieser Methode wurde gemäß der Angaben von Salonen (1981) mit Natriumhydrogenkarbonat ( $\text{NaHCO}_3$ ) durchgeführt. Das deionisierte Wasser, daß zum Ansetzen der Eichlösungen benutzt wurde, hatte  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen von maximal  $8 \mu\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ . Die Eichung wurde sofort nach dem Ansetzen der jeweiligen Eichlösungen durchgeführt. Die Eichkurven sind in Abbildung 6 für die Probenvolumina 1.0 und 0.5ml dargestellt. Die

Eichkurven



**Abb. 6:**  
 Darstellung der Eichkurven bei unterschiedlichen Volumina der NaHCO<sub>3</sub>-Eichlösungen (1.0ml und 0.5ml) bei der CO<sub>2</sub>-Messung.

Genauigkeit der hier benutzten Methode liegt sowohl bei der Eichung als auch bei Messung von Seewasserproben zwischen  $\pm 1$  und 4%, angegeben als relative Standardabweichung (n=5). Die Mehrzahl der See- und Porenwassermessungen sind mit einem Fehler von  $\pm 2\%$  behaftet.

Auf der Ausfahrt mit der "FS Meteor" in die Norwegische See stand zur  $\Sigma\text{CO}_2$ -Bestimmung ein Gaschromatograph (Typ Shimadzu GC 14A) mit einem Wärme-Leitfähigkeitsdetektor zur Verfügung. Auch bei dieser Messung wurde durch Einspritzen der Probe und gleichzeitigem Ansäuern mit verdünnter Phosphorsäure alles gelöste  $\Sigma\text{CO}_2$  aus der flüssigen Phase in den He-Gasstrom überführt. Es wurde eine 2 Punkt Eichung mit NaHCO<sub>3</sub>-Lösung durchgeführt. Die relative Standardabweichung lag bei dieser Methode bei  $\pm 1\%$  des Meßwertes (n=10).

## 2.5. Versuchsdurchführung

### 2.5.1. Hälterung

Die Hälterung von Sedimentkernen und Makrofauna erfolgte in Zeiträumen von Tagen bis zu mehreren Monaten unter einfachen

Bedingungen bei in situ Temperaturen im Labor. Die Hälterungstemperaturen lagen je nach Jahreszeit zwischen 5 und 16°C (siehe Forster 1991). Eine Belüftung erfolgte mittels einer Aquariumpumpe. An Bord der "FS Meteor" in der Norwegischen See wurden die Versuchsorganismen in wasserüberschichteten, mit Sediment gefüllten Gefäßen bei einer Temperatur von +0.5°C gehältert. Vor Versuchsbeginn hatten die Tiere die Möglichkeit, sich mindestens 2 Tage an die Hälterungsbedingungen anzupassen.

### 2.5.2. $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzung einzelner Makrofaunaarten

Die Versuche zur Bestimmung der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzung einzelner Makrofaunaarten wurden in einem geschlossenen System d.h. in gasdichten Inkubationsgefäßen (ca. 13ml bzw. 60ml Volumen) durchgeführt. Durch Entgasen wurde der Sauerstoffgehalt des Inkubationswassers vor Versuchsbeginn stark reduziert ( $\leq 1\text{mlO}_2 \cdot \text{dm}^{-3}$ ), so daß nach wenigen Stunden noch möglicher aerober Atmungsvorgänge anoxische Bedingungen in diesen Experimenten herrschten. Die Tiere wurden vor dem Einsetzen in die Inkubationsgefäße sorgfältig in filtriertem Seewasser abgespült. In jedem Experiment wurde ein Kontrollgefäß ohne Tier unter sonst gleichen Bedingungen gehältert. In Zeitreihenversuchen wurden zu jedem Meßzeitpunkt entweder täglich (bei 5tägiger Inkubation) oder in anderen Intervallen (bei längerer Inkubationsdauer) 1ml des Wassers mit einer gasdichten Hamiltonspritze (1ml Vol.) entnommen und die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentration dieser Probe sofort am IR-Analysator gemessen (siehe Kap. 2.4.). Dazu wurden die Gefäße kurz geöffnet und das entnommene Seewasser durch Seewasser bekannter  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentration ersetzt. Durch die kleine Oberfläche der Gefäßöffnung und durch den relativ langsam ablaufenden Gasaustausch von  $\text{CO}_2$  gegenüber  $\text{O}_2$  zwischen Seewasser und Atmosphäre wurden die bei dieser Prozedur möglichen Veränderungen des  $\text{CO}_2$ -Systemes gering gehalten (Smith und Kinsey 1978). Durch die Bewegung der Tiere in den Kammern selbst und durch die bei der Probennahme auftretende Wasserdurchmischung war eine ausreichend homogene  $\text{CO}_2$ -Verteilung



innerhalb der Gefäße gewährleistet. Unter Berücksichtigung der Kontrolle und der jeweiligen Gefäßvolumina (siehe Anhang 4 Tab. A-4) wurde die absolut freigesetzte  $\text{CO}_2$ -Menge zu jedem Meßzeitpunkt ermittelt. Die Versuche wurden in einem abgedunkelten Raum durchgeführt. Die Temperaturen lagen bei den 4 Flachwasserarten bei  $6^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$  und bei Golfingia (Nephasoma) spec. bei  $+0.5^\circ\text{C} \pm 1^\circ\text{C}$ .

Die Versuchsdauer wurde der Toleranz der untersuchten Arten gegenüber Sauerstoffmangel angepaßt (Theede et al. 1969, Schöttler 1982, Oeschger 1990) und betrug bei Nephtys, Callianassa und Golfingia 5 Tage, bei Halicryptus 15 Tage und bei Arctica 21 Tage. Im Anschluß an diese Experimente wurden die Tiere daraufhin untersucht, ob sie die anoxischen Inkubationen überlebt hatten. Bei allen Arten außer Arctica wurde dazu die Bewegung der Tiere nach mechanischer Reizung herangezogen. Bei A. islandica wurde der Schalenschlußreflex nach mechanischer Reizung überprüft. Anschließend wurden Feucht- und Trockengewichte bestimmt, das letztere nach mind. 24stündiger Trocknung bei  $60^\circ\text{C}$ . Die Bestimmung des aschefreien Trockengewichtes (AFTG) erfolgte nach mind. 24stündiger Veraschung bei  $500^\circ\text{C}$ . Im Falle von Arctica islandica wurden ganze Tiere (inclusive Schale) gewogen.

### 2.5.2.1. Kalziumbestimmung und Korrektur

Zur Kontrolle von Lösungs- oder Niederschlagsreaktionen von Kalziumkarbonat ( $\text{CaCO}_3$ ) im Laufe dieser Experimente zur  $\text{CO}_2$ -Freisetzung und zur Ca-Bestimmung im Porenwasser (im Sediment der Kieler Bucht) wurden Ca-Konzentrationen mittels einer kompleximetrischen Titration mit EGTA nach einer modifizierten Methode von Tsunogai et al. (1968) gemessen (siehe Graßhoff 1976). Dafür wurden 2ml Proben entnommen und diese mit Aqua dest. auf ein Volumen von 10ml aufgefüllt. Der Fehler bei der Messung der Ca-Messung im Seewasser, ausgedrückt als relative Standardabweichung, beträgt weniger als 0.35% (n=10).

Um die während des Versuches abgelaufenen Lösungs- oder Niederschlagsreaktionen von  $\text{CaCO}_3$  zu quantifizieren, wurde aus

## Material und Methoden

der Differenz der Anfangs- und Endkonzentrationen die Veränderungen des  $\text{Ca}^{2+}$ -Gehaltes im Wasser der Inkubationsgefäße errechnet, . Diese chemischen Reaktionen können durch folgende Formel beschrieben werden:



Aus dieser Formel ist abzulesen: pro Mol Kalkbildung erniedrigt sich der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Gehalt um 1 Mol und umgekehrt. Errechnet man das Verhältnis der Molekül- und Atomgewichte von  $\text{CO}_2$  (44.0g) und Ca (40.08g), so erhält man den Faktor 1.0978, mit dem man von der absoluten  $\text{Ca}^{2+}$ -Veränderung in Inkubationsgefäßen auf die dazugehörige  $\text{CO}_2$ -Veränderung schließen kann. Dieser  $\text{CO}_2$ -Anteil wurde jeweils von der insgesamt gemessenen  $\text{CO}_2$ -Freisetzung innerhalb eines Versuches abgezogen oder dazugerechnet. Weil durch die  $\text{Ca}^{2+}$ -Messung zu Versuchsbeginn und zu Versuchsende nicht eindeutig ist, wann im Laufe der Inkubation diese anorganischen  $\text{CaCO}_3$ -Reaktionen abliefen, wurde eine Gewichtung der Korrektur so vorgenommen, als ob die Reaktionen verstärkt auftraten, je länger ein Experiment dauerte. Das heißt: der durch anorganische Reaktionen von  $\text{CaCO}_3$  bedingte  $\text{CO}_2$ -Anteil wurde in den Experimenten mit Nephtys und Halicryptus auf die letzten 3 (A), in den Experimenten mit Callianassa und Golfingia (Nephasoma) auf die letzten 4 (B) und im Experiment mit Arctica (C) auf die letzten 5 Inkubationstage nach folgendem Schlüssel aufgeteilt:

(A): 2/10, 3/10, 5/10  
(B): 1/10, 2/10, 3/10, 4/10  
(C): 1/10, 1/10, 2/10, 3/10, 3/10  
----->  
zunehmende Versuchsdauer

So wurde z.B. in einem Inkubationsgefäß (Nr.16) mit Callianassa subterranea folgendermaßen verfahren: die gemessene  $\text{Ca}^{2+}$ -Erhöhung um 514  $\mu\text{g}$  ergibt nach Umrechnung eine Erhöhung des  $\Sigma\text{CO}_2$  um 564  $\mu\text{g}$ . Diese Erhöhung, da auf anorg. Reaktionen des  $\text{CaCO}_3$  zurückzuführen, muß von der gemessenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzung in den

## Material und Methoden

Inkubationsgefäßen abgezogen werden.

Beispiel: Callianassa subterranea

(Gefäß Nr. 16, siehe Anhang 8, Tabelle A-8)

	1.Tag	2.Tag	3.Tag	4.Tag	5.Tag
gemessene CO <sub>2</sub> -Freisetzung ( $\mu\text{g } \Sigma\text{CO}_2 \cdot \text{Inkubationsgefäß}^{-1}$ )	79	198	265	450	1442
mit gewichteter Korrektur	79	142	153	282	1214

Bei Arctica islandica wurde ebenfalls eine deutliche Erhöhung der Ca<sup>2+</sup>-Konzentration im Inkubationswasser festgestellt, bei Nephtys hombergii verringerte sie sich leicht. Die Versuche mit Halicryptus spinulosus und Golfingia (Nephasoma) spec. ergaben nur geringe Veränderungen, die nicht eindeutig in eine der beiden Richtungen zielten (vergl. Anhang 5, Tab.A-5).

### 2.5.2.2. Bestimmung der Bakterienzellzahl

Zu jedem Meßzeitpunkt in den Experimenten zur Bestimmung der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzung wurden aus einem Kontrollgefäß 2ml Inkubationswasser zur Bestimmung der Bakterienzellzahl entnommen. Diese Probe wurde sofort mit 40 $\mu\text{l}$  37%iger partikelfreier Formalinlösung fixiert. Um eine möglichst gleichmäßige Verteilung von einzelnen, nicht verklumpten Bakterienzellen auf dem später zu zählenden Filter zu erhalten, erfolgte die weitere Probenvorbereitung gemäß einer von Meyer-Reil (1978) beschriebenen Methode der Epifluoreszenz-Mikroskopie: Die fixierte Probe wurde vor der Filtration zweimal 5sek. lang mit Ultraschall behandelt. Darauf wurde die Probe 5min. mit Acridine Orange angefärbt und schließlich auf einem 0.2 $\mu\text{m}$  Nucleoporefilter filtriert (Ritzrau 1990). Das Auszählen von 30 Rasterfeldern ( $\hat{a}$  9025 $\mu\text{m}^2$ ) je Filter (330 mm<sup>2</sup>) unter dem Epifluoreszenz-Mikroskop (Zeiss Axiovert 35, bei 490nm Anregung) bei 1000facher Vergrößerung erlaubt eine Hochrechnung der Zellzahl auf das filtrierte Volumen. Aus der so ermittelten

Bakterienzellzahl wurde der maximale Anteil der heterotroph bakteriellen  $\text{CO}_2$ -Freisetzung in den Respirationsgefäßen abgeschätzt (siehe Kapitel 3.2.1).

### 2.5.3. Bestimmung von $\Sigma\text{CO}_2$ -Profilen in Sedimentkernen

#### 2.5.3.1. Bearbeitung der Sedimentkerne bis zur $\Sigma\text{CO}_2$ -Messung

Zur Bestimmung von  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profilen in Sedimentkernen wurden diese nach der Probennahme ins Labor transportiert und dort je nach Fragestellung sofort oder nach Beendigung eines Versuches zur Messung des Porenwassers vorbereitet. Dabei wurde zuerst eine Wasserprobe direkt über der Sedimentoberfläche entnommen. Anschließend wurde das Sediment mit einem Stempel von unten schichtweise aus dem Plexiglasrohr herausgedrückt und in 0.5, 1.0 oder 2.0cm dicke Horizonte geschnitten. Aus diesen Horizonten wurde Sediment ohne sichtbare Makrofauna in Einsätze von Zentrifugenröhrchen gefüllt. Diese wurden verschlossen und 10min. bei  $20000\text{U}\cdot\text{min}^{-1}$  zentrifugiert. Dabei wurde das Porenwasser durch einen Glasfaserfilter gepreßt und unter dem Einsatz des Zentrifugenröhrchens aufgefangen (Koeve 1986). Nachdem das Porenwasser nochmal durch einen Filteraufsatz ( $0.8\mu\text{m}$ ) gedrückt wurde, konnte der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Gehalt der Proben (0.5ml oder 1.0ml) am IR-Analysator gemessen werden.

Es wurden zusätzlich gezielt Sedimentproben aus der Umgebung von Makrofaunagängen (Callianassa subterranea und Lanice conchilega) und als Vergleich in Kontrollbereichen (ohne sichtbare Gänge) entnommen. Die Probennahme erfolgte in einem maximal 5mm dicken Wandbereich der Gänge. Aufgrund der auf diese Weise gewonnenen geringen Sedimentmenge mußte für jede Einzelmessung ein größerer Tiefenbereich beprobt werden.

Außer Porenwasserproben wurde Sedimentproben zur Bestimmung der Porosität ( $\phi$ ) genommen. Dabei wurde der Gewichtsverlust nach 24 Stunden bei  $60^\circ\text{C}$  bezogen auf das Feuchtgewicht bestimmt. Die Berechnung erfolgte nach folgender Formel:

## Material und Methoden

$$\text{Wassergehalt (W)} = \frac{(FG-TG)/\delta_{sw} * 100}{(FG-TG)/\delta_{sw} + TG/\delta_{sed}} = \text{Vol.-%} \quad \varphi = \frac{W}{100} \quad (Gl. 3)$$

Als spezifische Dichte ( $\delta$ ) des Sedimentes wurde  $2.65 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$  (reines Quarz) angenommen, die des Seewassers wurde je nach Temperatur und Salinität aus Dietrich et al. (1975) übernommen.

### 2.5.3.2. Experimente mit künstlich erhöhter Makrofaunabesiedlung

In einen Sedimentkern (MC) aus der Kieler Bucht wurden 5 Individuen ( $<2\text{cm}$ ) von Arctica islandica gesetzt und diese über 7 Wochen bei  $10^\circ\text{C}$  gehältert. Ein Kontrollkern ohne zugesetzte Tiere wurde ebenso behandelt. Anschließend wurden aus beiden Kernen Porenwasserproben gewonnen und die  $\text{ICO}_2$ -Profile gemessen. In einem zweiten Versuch wurden 2 Sedimentkerne (MC) aus der Nordsee mit unterschiedlichen Individuenzahlen von Nephtys hombergii angesetzt (3 und 5 Individuen) ein dritter Kern ohne zugesetzte Tiere diente als Kontrolle. Nach 5wöchiger Hälterung bei  $6^\circ\text{C}$  wurden die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profile gemessen.

### 2.6. Wärmeproduktionsmessungen

Zur Bestimmung der Wärmeproduktion einzelner Makrofaunaindividuen aus der Nordsee wurde ein Multikalorimeter verwendet (Graf et al. 1988). Dieses Kalorimeter arbeitet nach dem Wärmeableitungsprinzip, d.h. das Gerät besitzt eine theoretisch unendlich große Wärmefalle aus Aluminium, welche die produzierte Wärme sofort ableitet und über Thermoelemente in ein elektrisches Signal umwandelt. Eine Voraussetzung für dieses Meßprinzip ist Temperaturkonstanz. Die Angleichzeiten bei diesem Gerät liegen bei maximal 7 h und stellen bei der Messung anaerober Prozesse keine Einschränkung dar. Der Vorteil dieses Multikalorimeters gegenüber anderen Kalorimetern ist, daß 10 Meßplätze gleichzeitig gemessen werden können. Die bei der Messung der Wärmeproduktion erhaltenen Thermogramme zeigen eine Spannungs-

## Material und Methoden

Zeit-Kurve, in der die Fläche unter der Kurve der produzierten Wärme proportional ist. Die Eichfaktoren des Gerätes lagen zwischen  $1.01 \cdot 10^{-5}$  und  $1.94 \cdot 10^{-5} \text{ W} \cdot \mu\text{V}^{-1}$  in den 10 Meßplätzen. Das Volumen der Meßkammern liegt bei 25 ml.

Messungen an Callianassa subterranea und Nephtys hombergii wurden folgendermaßen durchgeführt: die Tiere wurden vor Versuchsbeginn sorgfältig in filtriertem Seewasser abgespült, um möglichst wenig Partikel als mögliche Wärmequellen bei der Messung einzuschließen. Es wurde sauerstoffarmes ( $\text{N}_2$ -begastes), filtriertes Seewasser in die Kammern gefüllt, dann sofort je ein Tier pro Kammer eingesetzt und die Kammer gasdicht verschlossen. Das Wasser hatte nach der beschriebenen Behandlung  $\text{O}_2$ -Konzentrationen  $\leq 1 \text{ ml} \cdot \text{dm}^{-3}$ . In die Referenzkammer wurde ebenso behandeltes Seewasser gefüllt, jedoch keine Tiere eingesetzt. Die Meßdauer unter diesen Bedingungen variierte je nach Versuch zwischen 24 und 110 Stunden. Alle Versuchstiere zeigten nach Versuchsende Reaktionen auf mechanische Reizung. Die Messungen wurden bei  $7^\circ\text{C}$  durchgeführt.

### 2.7. Berechnungen von Flüssen gelöster Bestandteile im Porenwasser

Aufgrund von Konzentrationsgradienten von gelösten Stoffen wie zum Beispiel  $\text{HCO}_3^-$  innerhalb des Sedimentes oder zwischen Sediment und Wassersäule ergibt sich ein diffusiver Fluß in Richtung der geringeren Konzentration. Diesen Fluß kann man nach Berner (1971) mit dem eindimensionalen 1. Fick'schen Gesetz folgendermaßen beschreiben:

$$F = -D \cdot \frac{dC}{dz} \quad (\text{Gl. 4})$$

F = Fluß ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ )

D = Diffusionskoeffizient ( $\text{m}^2 \cdot \text{h}^{-1}$ )

C = Konzentration ( $\text{mol} \cdot \text{dm}^{-3}$ )

z = Transportweg (m)

Dieser Fluß ist temperaturabhängig. Seewasser-Diffusionskoeffizienten ( $D_{sw}$ ) wurden für verschiedene gelöste Stoffe bei verschiedenen Temperaturen von Li & Gregory (1974) bestimmt. Eine Temperaturkorrektur dieses Seewasser-Diffusionskoeffizienten läßt sich durch die Stoke-Einstein Beziehung zwischen Temperatur und Viskosität nach folgender Formel durchführen ( Li & Gregory 1974, Krost 1990):

$$D_{sw}(x^{\circ}C) = D_{sw}(25^{\circ}C) * (0.4566 + 0.0217 * x^{\circ}C) \quad (G1.5)$$

Für Sedimente muß das 1.Fick'sche Gesetz um die Faktoren Porosität (Anteil des Sedimentvolumens, der für diffusive Prozesse zur Verfügung steht) und Tortuosität (Verhältnis des durch Sedimentpartikel verlängerten Weges zu dem geraden Weg) erweitert werden. Nach Berner (1971) ergibt sich für den Diffusionsfluß im Sediment:

$$F = -\phi \frac{1}{\theta^2} \frac{dC}{D_{sw} dz} \quad (G1.6)$$

$\phi$  = Porosität  
 $\theta$  = Tortuosität

Da es schwierig ist, die Tortuosität direkt zu bestimmen, faßt man sie mit dem Seewasser-Diffusionskoeffizienten zu einem Sediment-Diffusionskoeffizienten ( $D_{sed}$ ) zusammen (Berner 1971, 1980):

$$D_{sed} = \frac{D_{sw}}{\theta^2} \quad (G1.7)$$

## Material und Methoden

Für die Berechnung eines Diffusionsflusses im Sediment ergibt sich durch Einsetzen von Gleichung 7 in Gleichung 6:

$$F = -\phi \cdot D_{sed} \cdot \frac{dC}{dz} \quad (Gl.8)$$

Über empirisch gefundene Beziehungen zwischen der Porosität und der Tortuosität, welche für verschiedene Sedimenttypen unterschiedlich sind, kann man den Sediment-Diffusionskoeffizienten aus der Porosität und dem Seewasser-Diffusionskoeffizienten berechnen. Im Verlauf dieser Arbeit werden die folgenden Umrechnungen benutzt (Balzer 1989):

$$D_{sed} = D_{sw} \cdot \phi^2 \quad \text{für feinkörnige Sedimente mit } \phi < 0.7 \quad (Gl.9)$$

$$D_{sed} = D_{sw} \cdot \phi \quad \text{für grobere Sedimente mit } \phi \geq 0.7 \quad (Gl.10)$$



# Ergebnisse

## 3. ERGEBNISSE

### 3.1 Sedimentparameter

#### 3.1.1. Porosität

Die Messungen der Porositäten in verschiedenen Sedimenthorizonten wurden außer zur Sedimentcharakterisierung hauptsächlich zur Berechnung von Stoffflüssen zwischen verschiedenen Sedimentschichten und der darüber liegenden Wassersäule benötigt. Für den Stoffaustausch ist dabei die Grenzfläche Sediment/Wasser aufgrund ausgeprägter Konzentrationsgradienten von besonderer Bedeutung. Folgende über verschiedene Jahreszeiten gemittelte Porositätswerte der Sedimentschicht 0-1cm werden für weitere Berechnungen benutzt:

<u>Station:</u>		Mittelwert $\pm$ SD	
Deutsche Bucht	Schlicksandgrund (35m):	0.54 $\pm$ 0.04	(n=3)
	Schlickgrund (22m) :	0.86 $\pm$ 0.06	(n=3)
Kieler Bucht	Dorschmulde (21m) :	0.86	(n=2)
Vøring-Plateau	Zentralstation (1420m):	0.804	aus Balzer (1989)

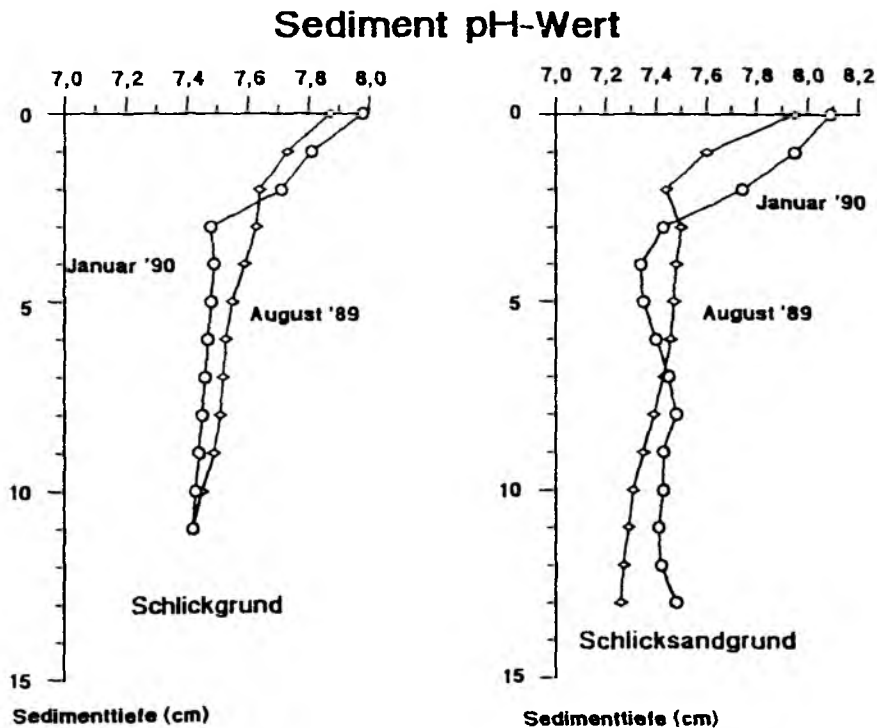
Mit zunehmender Sedimenttiefe sinkt die Porosität der untersuchten Sedimente. Die gemessenen Schwankungen der Porositäten in der obersten Sedimentschicht zwischen verschiedenen Probeentnahmen in der Deutschen Bucht können sowohl methodisch bedingt sein als auch durch erhöhte Bioturbation oder sturminduzierte Sedimentumlagerungen hervorgerufen werden. Zahlreiche, von Kitlar (1991) durchgeführte Porositätsmessungen auf den Stationen in der Deutschen Bucht ergaben für die Station Schlicksandgrund einen mit meinem Wert identischen Mittelwert von 0.54 und für die Station Schlickgrund einen niedrigeren Mittelwert von 0.76.

## Ergebnisse

### 3.1.2. Der pH-Wert im Sediment

Die pH-Werte im Sediment der Stationen in der Deutschen Bucht und der Kieler Bucht wurden ebenfalls zu verschiedenen Jahreszeiten gemessen. Der pH-Wert des Wassers über dem Sediment in der Deutschen Bucht lag zwischen 7.87 und 8.09, der in der Kieler Bucht zwischen 7.50 und 7.87. Die pH-Werte im Sediment sind generell niedriger als die des Wassers über dem Sediment.

Je nach Sedimenttyp und Jahreszeit liegen die Werte in der Deutschen Bucht an der Sedimentoberfläche (0-1cm) zwischen 7.60 und 7.95 und fallen mit zunehmender Sedimenttiefe auf Werte zwischen 7.29 und 7.42 (10-11cm) ab (Abbildung 7).



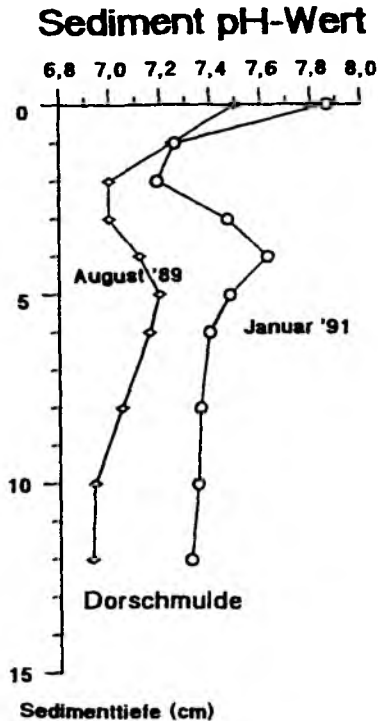
## DEUTSCHE BUCHT

**Abb. 7:**

Darstellung von pH-Profilen in Sedimenten der Stationen Schlicksandgrund und Schlickgrund in der Deutschen Bucht im August 1989 und Januar 1991.

## Ergebnisse

In der Kieler Bucht liegen die pH-Werte der Sedimentoberfläche (0-1cm) bei 7.25. Das weitere Profil zeigt ein Maximum in 4-5cm; der pH-Wert fällt anschließend bis 12cm Sedimenttiefe auf Werte zwischen 6.93 und 7.32 (Abbildung 8).



**Abb. 8:**  
Darstellung von pH-Profilen im Sediment der Station Dorschmulde in der Kieler Bucht im August 1989 und im Januar 1991.

Wie die Messungen zeigen, liegen die pH-Werte der entsprechenden Sedimentschichten im Sommer in den meisten Fällen niedriger als die im Winter. Dies spiegelt das erhöhte Auftreten von Schwefelwasserstoff ( $H_2S$ ) im Sommer wieder, welcher bei anaerobem Abbau organischer Substanz im Sediment durch sulfatreduzierende Bakterien entsteht. Neben anderen Abbauprodukten beeinflusst  $H_2S$  den pH-Wert entscheidend in diese Richtung (Ben-Yaakov 1973).

## Ergebnisse

### 3.2. Experimente zur Bestimmung der $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzung einzelner Makrofaunaarten

#### 3.2.1. Bestimmung der Bakterienzellzahl

In allen Experimenten zur  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzung einzelner Makrofauna-individuen wurden in einem Kontrollgefäß zu jedem Meßzeitpunkt die Zahl der Bakterienzellen bestimmt. Abbildung 9 zeigt die ermittelten Zellzahlen. Wie erwartet steigt die Bakterienzahl generell mit zunehmender Inkubationsdauer. Im Experiment mit Callianassa subterranea wurden die höchsten Zellzahlen ermittelt, sie stiegen von  $1.8 \cdot 10^6$  Zellen  $\cdot \text{ml}^{-1}$  am 1. Tag auf  $9.0 \cdot 10^6$  Zellen  $\cdot \text{ml}^{-1}$  zu Versuchsende an. Das Inkubationswasser aus der Norwegischen See (Versuch mit Golfingia (Nephasoma) spec.) enthielt am wenigsten Bakterien (max.  $1.4 \cdot 10^6$  Zellen  $\cdot \text{ml}^{-1}$ ).

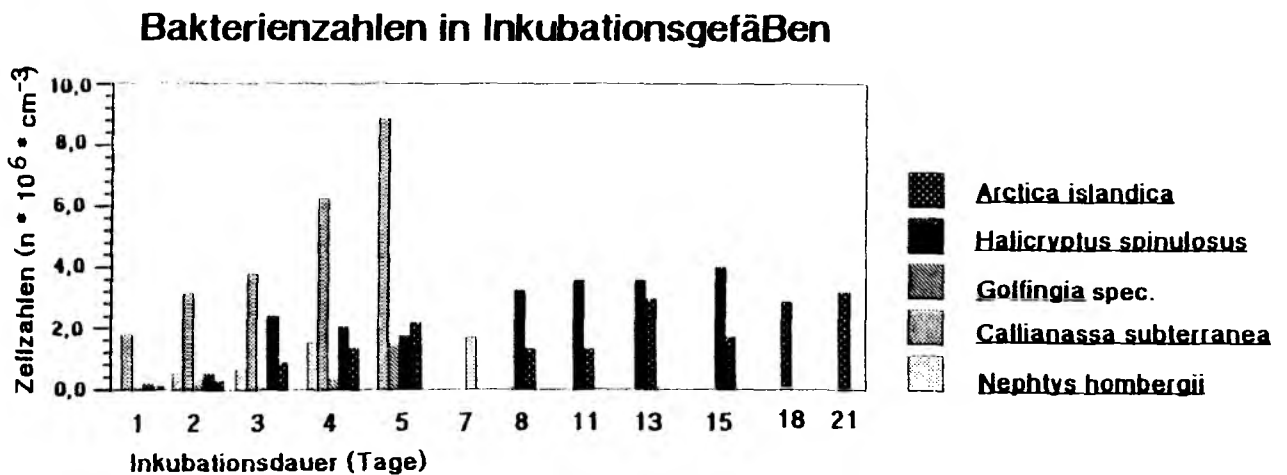


Abb. 9:

Darstellung von Bakterienzellzahlen im Wasser von Inkubationsgefäßen im Laufe von Experimenten zur Bestimmung der  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von 5 Makrofaunaarten.

## Ergebnisse

Grundlage der folgenden Biomasseabschätzung ist die Annahme, daß alle Bakterienzellen das Volumen eines  $1\mu\text{m}$  langen und  $0.5\mu\text{m}$  breiten, stäbchenförmigen Bakteriums haben. Zur Berechnung diente die Formel des Volumens eines Zylinders mit aufgesetzten Polkappen:

$$\text{Vol.} = (\pi/4) * \text{Breite}(\mu\text{m}^2) * (\text{Länge } \mu\text{m} - \text{Breite } \mu\text{m}/3) \quad (\text{Gl.11})$$

Daraus resultiert ein mittleres Zellvolumen von  $0.1636 \mu\text{m}^3$ . Eine Überprüfung der Bakteriengröße mit Hilfe eines halbautomatischen, computergesteuerten Bildauswertungsverfahrens zur Vermessung von Bakterien (Pilnay et al. 1989, Thomsen 1991) ergab am Beispiel besonders großer Bakterienzellen im Versuch mit Callianassa subterranea, daß die angenommene, idealisierte Größe der Zellen eine maximale Abschätzung ist.

Über das Zellvolumen konnte mit Hilfe des Umrechnungsfaktors  $1.06 \cdot 10^{-13} \text{ gC} \cdot \mu\text{m}^{-3}$  auf die Biomasse der Bakterienzellen geschlossen werden (Meyer-Reil 1983, Pilnay et al. (1989)).

Unter der Annahme, es handelt sich bei gezählten Bakterienzellen um heterotrophe Organismen, die organische Substanz zu  $\text{CO}_2$  abbauen, wurde der mikrobielle Anteil an der gemessenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzung abgeschätzt. Hierbei wurde ein sehr geringer Wert von 10% für die Aufbau-Effizienz (Verhältnis von Produktion: Assimilation) der Bakterien zugrunde gelegt. Das würde bedeuten, daß die Bakterien nur 10% der aufgenommenen Nahrung (u.a. org. Kohlenstoff) in Form von Biomasse festlegen und der Rest bei der Respiration (als  $\text{CO}_2$ ) verloren geht. Die Aufbau-Effizienz wird im allgemeinen für Bakterien mit einem Wert von ca. 60% angegeben (Brafield und Llewellyn 1982), d.h. daß Bakterien über die Hälfte der aufgenommenen Nahrung als Biomasse festlegen.

Die gemachten Annahmen führen aus den genannten Gründen also zu einer Überschätzung des mikrobiellen Anteiles an der gemessenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzung.

## Ergebnisse

### 3.2.2. Experimente mit Nephtys hombergii und Callianassa subterranea aus der Deutschen Bucht

#### Nephtys hombergii

Der räuberisch im oberflächennahen Sediment lebende Polychaet Nephtys hombergii kommt auf der Station Schlicksandgrund mit einer durchschnittlichen Abundanz von  $68 \pm 36$  Ind.\*m<sup>-2</sup> und auf der Station Schlickgrund mit  $46 \pm 23$  Ind.\*m<sup>-2</sup> vor, wobei Kitlar (1991) diese Art als Nephtys spec. aufführt. N. hombergii durchwühlt die obersten Sedimentschichten nach Beute und erzeugt dabei Gänge, die nicht sehr dauerhaft sind. Auf der insgesamt durch Makrofauna weniger besiedelten Station Schlickgrund ist Nephtys hombergii ein wichtiger Makrofaunavertreter. Auf der viel dichter besiedelten Station Schlicksandgrund ist die Bedeutung in Bezug auf den Anteil an der Gesamtmakrofauna geringer. Abbildung 10 zeigt die freigesetzte  $\Sigma\text{CO}_2$ -Menge in Inkubationsgefäßen mit Nephtys hombergii während eines 5 Tage andauernden Experimentes bei 6°C unter anfänglich suboxischen, später anoxischen Bedingungen (siehe Kapitel 2.5.2.).

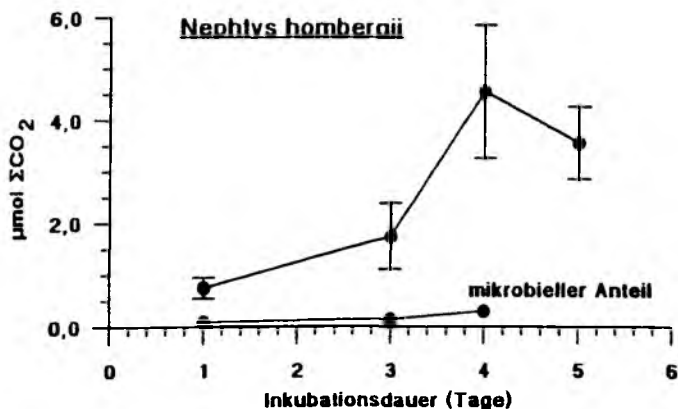


Abb. 10:

Verlauf der freigesetzten  $\Sigma\text{CO}_2$ -Mengen in Respirationsgefäßen (ca. 13 ml Vol.) mit je einem Exemplar von Nephtys hombergii (TG: 14-25mg) bei anoxischer Inkubation (6°C) sowie Darstellung des maximal möglichen mikrobiellen Anteiles daran (ermittelt über Zellzahlen, mittlere Biomassen und eine angenommene Aufbau-Effizienz von 10%, vergl. Kap. 3.2.1.),  $x \pm \text{SD}$ ,  $n=4$ , Experiment Juli 1990.

## Ergebnisse

Man kann einen Anstieg des gebildeten  $\text{CO}_2$  von  $0.75 \mu\text{mol}$  auf max.  $4.57 \mu\text{mol}$  ablesen. Der mikrobielle Anteil kann dabei am 4. Inkubationstag maximal  $0.30 \mu\text{mol}$  betragen. Abbildung 11 zeigt die entsprechenden, auf das Körpergewicht bezogenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten dieses Versuches. Die Werte zwischen  $2.67 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  am 1. Tag und  $2.04 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  am 5. Tag zeigen keine eindeutige Veränderung der  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten innerhalb des Inkubationszeitraumes. Die Individuen hatten ein Trockengewicht (TG) von 14-25mg ( $n=4$ ).

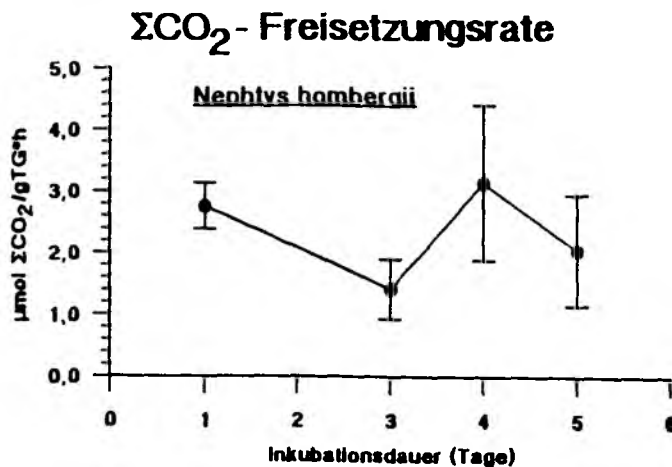


Abb. 11:

Verlauf der auf das Körpergewicht bezogenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten in einem Experiment mit Nephtys hombergii (TG: 14-25mg) bei anoxischer Inkubation ( $6^\circ\text{C}$ ),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ ,  $n=4$ , Experiment Juli 1990.

Ein zweiter Inkubationsversuch mit Nephtys hombergii bei ebenfalls  $6^\circ\text{C}$  ergab sowohl unter oxischen (Abb. 12a) als auch suboxischen Startbedingungen (Abb. 12b) einen Abfall der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten innerhalb der 5tägigen Inkubation um etwa 50%. In diesem Versuch wurde keine Ca-Korrektur durchgeführt. Durch den anfänglich vorhandenen Sauerstoff im ersten Ansatz und den dadurch möglichen aeroben Stoffwechsel sind die Raten bis zum 4. Tag deutlich höher, als im Ansatz mit suboxischen Startbedingungen. Faßt man beide

## Ergebnisse

Teilversuche zusammen, so kann man feststellen, daß Nephtys hombergii unter oxischen Bedingungen eine  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates von  $1.87 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ( $n=3$ ) erzeugt und diese unter anoxischen Verhältnissen auf  $0.57 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ( $n=3$ ) d.h. auf 30.5% reduziert. Die Individuen hatten ein TG zwischen 32 und 92mg.

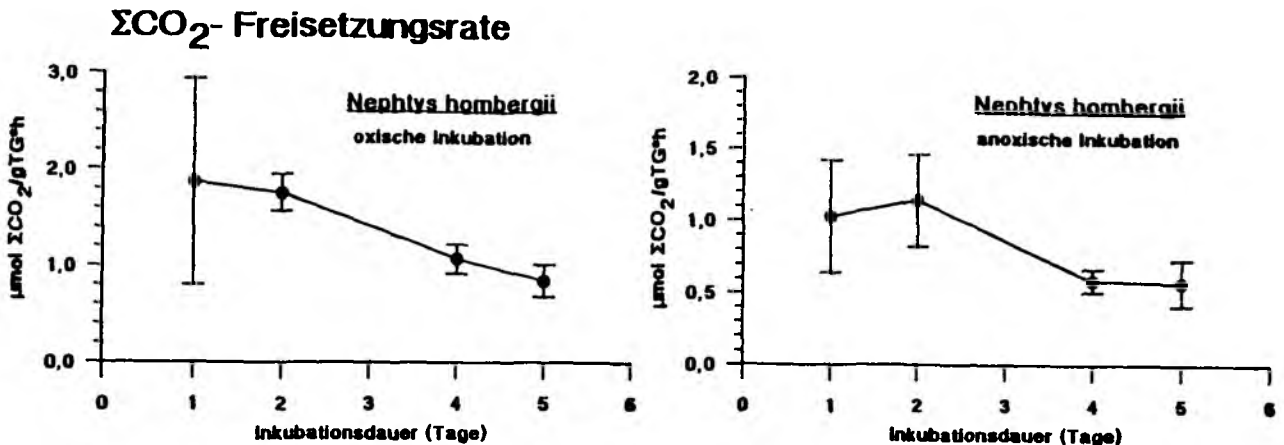


Abb. 12a,b:

Verlauf der auf das Körpergewicht bezogenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates in Experimenten mit Nephtys hombergii (TG: 32-92mg) bei oxischer (12a) und anoxischer (12b) Inkubation ( $6^\circ\text{C}$ ),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ ,  $n=3$ , Experiment März 1990.

Unter anoxischen Bedingungen beträgt die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates der untersuchten Individuen  $0.035 \pm 0.009 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

### Callianassa subterranea

Der Maulwurfskreb Callianassa subterranea lebt in einem umfangreichen Gangsystem, das sich bei adulten Individuen mindestens bis 50cm tief ins Sediment erstreckt. Durch Pleopodenschläge kann Callianassa subterranea einen Wasserstrom in den Gängen erzeugen. Auf diese Weise sorgt der an geringe Sauerstoffgehalte angepaßte Krebs für eine ausreichende Belüftung der distalen Teile seines Gangsystemes (Witbaard und Duineveld 1989, Forster 1991). Über die Ernährung der Tiere ist wenig



## Ergebnisse

bekannt. Man nimmt aber an, daß Callianassa subterranea die organischen Bestandteile aus dem Sediment herausfiltriert. Daß noch andere Ernährungsarten vorkommen, ist zu vermuten. Auf der Station Schlicksandgrund ist Callianassa ein wichtiger Bestandteil der Makrofaunagemeinschaft mit einer mittleren Abundanz adulter Tiere von 21 Ind.\*m<sup>-2</sup> und einer Abundanz juveniler Individuen, die je nach Jahreszeit zwischen 7 und 200 Ind.\*m<sup>-2</sup> variiert (Forster 1991). Bisher vorliegende Literaturangaben sind wegen unzureichender Probenahmetechniken Minimalwerte. Abbildungen 13 und 14 zeigen die freigesetzten ΣCO<sub>2</sub>-Mengen in Inkubationsgefäßen mit kleinen (TG: 48-98mg, n=6) und großen (TG: 331-543mg, n=4) Individuen von Callianassa subterranea in zwei 5 Tage andauernden Experimenten bei 6°C unter suboxisch später anoxischen Verhältnissen.

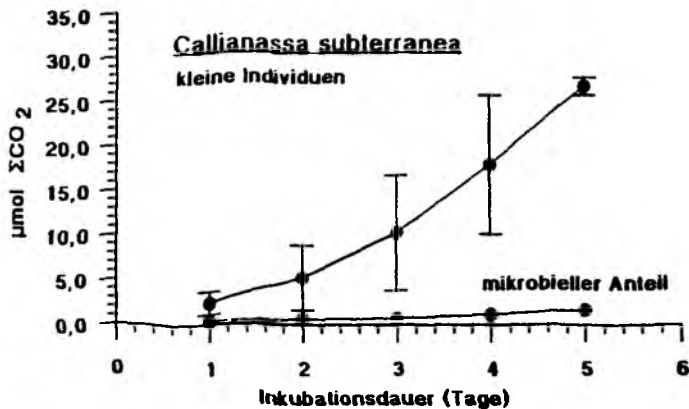


Abb. 13:

Verlauf der freigesetzten ΣCO<sub>2</sub>-Mengen in Respirationsgefäßen (ca. 13ml Vol.) mit je einem Exemplar von Callianassa subterranea (kleine Individuen TG: 48-98mg) bei anoxischer Inkubation (6°C) sowie Darstellung des maximal möglichen mikrobiellen Anteiles daran (ermittelt über Zellzahlen, mittlere Biomassen und eine angenommene Aufbau-Effizienz von 10%, vergl. Kap. 3.2.1.), x±SD, n=6.

In beiden Versuchen steigen die ΣCO<sub>2</sub>-Mengen in den Inkubationsgefäßen von ca. 2 µmol auf Werte von 26.9 bzw. 79.0 µmol ΣCO<sub>2</sub> an. Dieses sind die höchsten gemessenen Werte innerhalb dieser Untersuchung und sie zeigen die hohe Stoffwechselaktivität von Callianassa subterranea unter Sauerstoffmangel.

## Ergebnisse

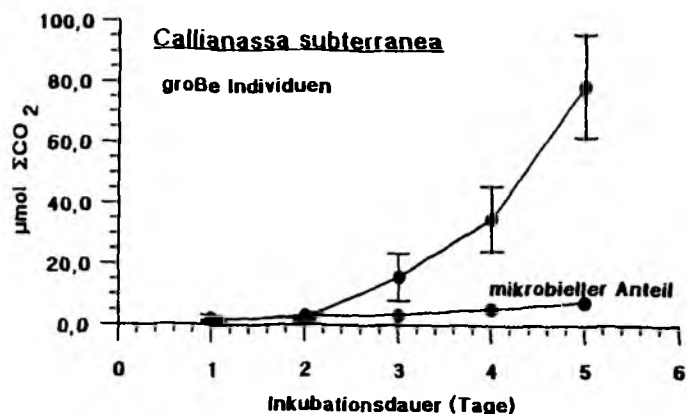


Abb. 14:

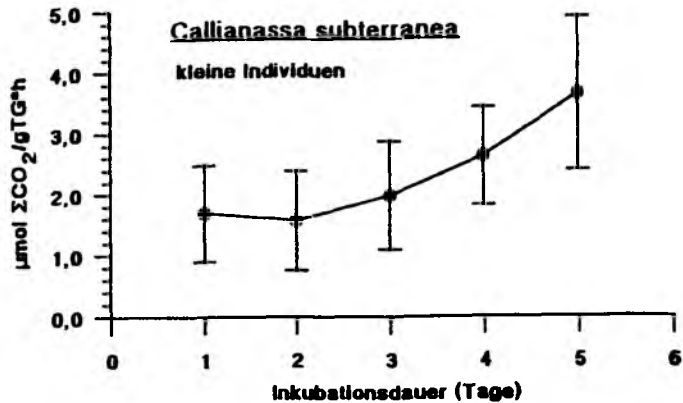
Verlauf der freigesetzten  $\Sigma\text{CO}_2$ -Mengen in Respiroationsgefäßen (ca. 60ml Vol.) mit je einem Exemplar von *Callianassa subterranea* (große Individuen TG: 331-543mg) bei anoxischer Inkubation (6°C) sowie Darstellung des maximal möglichen mikrobiellen Anteiles daran (ermittelt über Zellzahlen, mittlere Biomassen und eine angenommene Aufbau-Effizienz von 10%, vergl. Kap. 3.2.1.),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ ,  $n=4$ .

Der maximal mögliche mikrobielle Anteil an der  $\text{CO}_2$ -Freisetzung könnte nur an den ersten beiden Versuchstagen des Experimentes mit großen Individuen eine Rolle spielen. Hier liegen die Werte zwischen 1.5 und 2.8  $\mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2$  und damit im Bereich der tatsächlich gemessenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentration. Da sich die Ca-Konzentrationen im Laufe des Versuches erhöhten, wurde eine Korrektur der Meßwerte vorgenommen (siehe Kap. 2.5.2.1. und Anhang 5, Tab. A-5).

In Abbildung 15 und 16 sind die entsprechenden  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten bezogen auf das Trockengewicht dargestellt. In beiden Versuchen ist ein deutlicher Anstieg dieser Rate sichtbar, in Abb.15 von 1.69 auf 3.63  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Faktor 2) und in Abb.16 von 0.28 auf 1.52  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Faktor 5). Auch bei *Callianassa subterranea* zeigen kleine Individuen höhere Aktivitäten als große.

## Ergebnisse

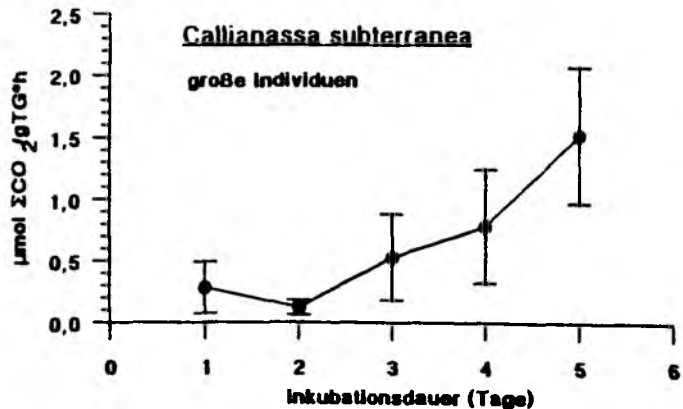
### $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates



**Abb. 15:**

Verlauf der auf das Körpergewicht bezogenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates in einem Experiment mit Callianassa subterranea (kleine Individuen TG: 48-98mg) bei anoxischer Inkubation (6°C),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ , n=6.

### $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates



**Abb. 16:**

Verlauf der auf das Körpergewicht bezogenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates in einem Experiment mit Callianassa subterranea (große Individuen TG: 331-543mg) bei anoxischer Inkubation (6°C),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ , n=4.

Insgesamt ist C. subterranea in der Lage, innerhalb von 5 Tagen auf Sauerstoffmangel mit einer Erhöhung der Stoffwechselaktivität

## Ergebnisse

um mindestens 100% zu reagieren. Dieses Ergebnis weist darauf hin, daß der anaerobe Stoffwechsel von C. subterranea einen wichtigen Teil der gesamten Stoffwechselaktivität des Maulwurfskrebsses ausmacht. Die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten für kleine und große Tiere betragen jeweils  $0.24 \pm 0.05$  und  $0.68 \pm 0.15$   $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

### 3.2.3. Experimente mit Arctica islandica und Halicryptus spinulosus aus der Kieler Bucht

#### Arctica islandica

Die Muschel Arctica islandica ist auf schlicksandigen Böden borealer Meeresgebiete weit verbreitet und lebt dort eingegraben direkt unter der Sedimentoberfläche. Trotz ihrer filtrierenden Ernährung findet man die Muschel auch in größeren Sedimenttiefen, die sie aktiv aufsucht (Taylor 1976). Besonders in dieser Situation ist Arctica islandica auf anaeroben Stoffwechsel angewiesen. Aus Experimenten zur Sauerstoffmangelresistenz ist bekannt, daß A. islandica lange Perioden unter anoxischen Verhältnissen überleben kann (Theede et al. 1969, Oeschger 1987). Die Inkubationsdauer bei 6°C wurde dementsprechend auf 21 Tage festgelegt.

In der Kieler Bucht wird die Muschel 30-40 Jahre alt (H. Rumohr, persönl. Mitteilung). Für das Experiment wurden ca. 3 Jahre alte Exemplare (20-25mm Schalenlänge) ausgewählt. Die Abundanz von A. islandica dieser Größenklasse lag im November 1990 auf einer nahegelegenen Station in der Kieler Bucht (Süderfahrt Station 18, 22m) bei  $37 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  (H. Rumohr pers. Mitteilung). Für weitere Berechnungen wird diese Abundanz von A. islandica für die Station Dorschmulde übernommen, da dort keine entsprechenden Angaben für den Untersuchungszeitraum vorliegen. Weigelt (1987) ermittelte für die Dorschmulde in den Jahren 1981-1985 stark variierende Abundanzen der Muschel bis maximal  $40 \text{ Ind} \cdot \text{m}^{-2}$ .

## Ergebnisse

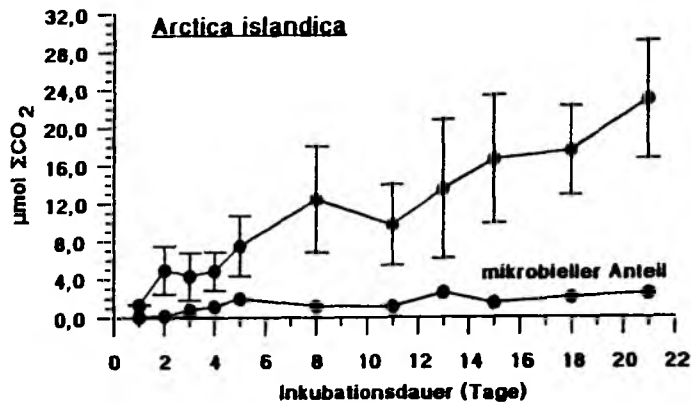


Abb. 17:

Verlauf der freigesetzten  $\Sigma\text{CO}_2$ -Mengen in Respirationsgefäßen (ca. 60 ml Vol.) mit je einem Exemplar von Arctica islandica (TG mit Schale: 715-1048mg) bei anoxischer Inkubation ( $6^\circ\text{C}$ ) sowie Darstellung des maximal möglichen mikrobiellen Anteiles daran (ermittelt über Zellzahlen, mittlere Biomassen und eine angenommene Aufbau-Effizienz von 10%, vergl. Kap. 3.2.1.),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ ,  $n=8$ .

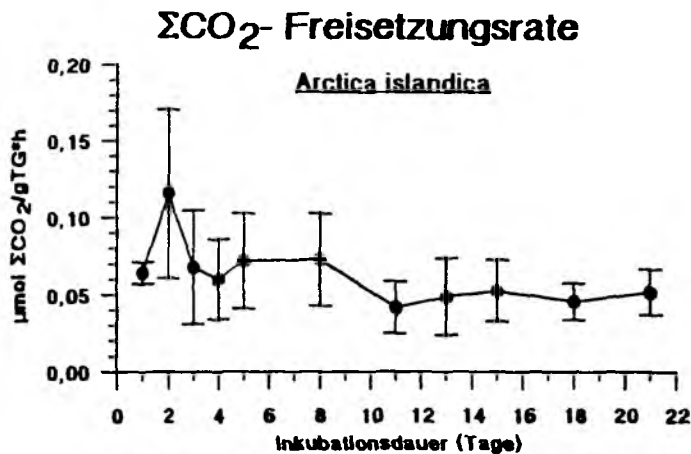
Abbildung 17 zeigt die freigesetzten  $\Sigma\text{CO}_2$ -Mengen in Inkubationsgefäßen mit Arctica islandica ( $n=8$ , TG: 715-1048mg) und den maximal möglichen mikrobiellen Anteil. Die Werte steigen von  $1.34\mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2$  am 1. Tag auf  $22.66\mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2$  am 21. Tag. Der mögliche mikrobielle Anteil beträgt maximal  $2.55\mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2$  an 13. Tag. Während dieses Versuches stieg die Ca-Konzentration im Inkubationswasser deutlich an (siehe Anhang 5, Tab.A-5), was durch Schalenauflösung ( $\text{CaCO}_3$ ) und damit verbundener Ca-Freisetzung bei niedrigen pH-Werten zu erklären ist. Es wurde, wie beschrieben, eine Korrektur der Meßwerte durchgeführt (Kap. 2.5.2.1.). Nach frühestens 13 Tagen konnte bei der Probennahme Schwefelwasserstoff in einigen Inkubationsgefäßen festgestellt werden.

Die entsprechenden  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten dieses Experimentes zeigen ab dem 8.Tag erniedrigte Werte (Abb. 18). Die Streuung der 8 parallelen Einzelmessungen sinkt ebenfalls ab Tag 8.

Faßt man das Ergebnis der  $\Sigma\text{CO}_2$ - Freisetzungsraten zusammen, so kann man 2 Phasen unterscheiden: in einer ersten Phase (bis Tag 8)

## Ergebnisse

setzt A. islandica  $\Sigma\text{CO}_2$  mit einer gemittelten Rate von  $0.076 \mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  frei; die zweite Phase ist durch eine niedrigere Rate von  $0.048 \mu\text{mol } \text{CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  gekennzeichnet. A. islandica reduziert ihre Stoffwechselaktivität im Laufe dieses Experimentes auf 64%.



**Abb. 18:**

Verlauf der auf das Körpergewicht bezogenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrate in einem Experiment mit Arctica islandica (TG mit Schale: 715-1048 mg) bei anoxischer Inkubation ( $6^\circ\text{C}$ ),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ ,  $n=8$ .

Die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrate eines Individuums unter anoxischen Bedingungen liegt bei  $0.045 \pm 0.012 \mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2 \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

### Halicryptus spinulosus

Der Priapulide Halicryptus spinulosus lebt in Gängen, die mindestens bis 30cm ins Sediment führen. Als Räuber durchwühlt er die oberen Sedimentschichten nach Beuteorganismen. Er kann lange Zeit ohne Nahrungsaufnahme überdauern und ist ebenfalls sehr gut an Sauerstoffmangel angepaßt. Versuche zur Sauerstoffmangelresistenz ergaben bei Temperaturen unter  $10^\circ\text{C}$   $\text{LD}_{50}$ -Werte von über 30 Tage (Oeschger und Theede 1986). Die Gänge von Halicryptus spinulosus münden an der Sedimentoberfläche mit einer Öffnung, durch die ein Austausch gelöster und partikulärer Substanzen zwischen Wasser/Sedimentoberfläche und den tieferen Gangabschnitten möglich ist. Bei extremem Sauerstoffmangel und

## Ergebnisse

während der Beutesuche hält H. spinulosus sich an der Sedimentoberfläche auf. Auf der untersuchten Station kommt der Priapulide mit einer Abundanz von 60 Ind.\*m<sup>-2</sup> vor (Powilleit 1988). Die Inkubationszeit bei 6°C beträgt 15 Tage.

Abbildung 19 zeigt die freigesetzten  $\Sigma\text{CO}_2$ -Mengen in Inkubationsgefäßen mit Halicryptus spinulosus während eines 15 Tage andauernden Experimentes und den möglichen mikrobiellen Anteil. Die Werte steigen von 1.00  $\mu\text{mol}$  am 1. Tag auf 17.23  $\mu\text{mol}$   $\Sigma\text{CO}_2$  am Tag 15. Der bakterielle Anteil daran beträgt maximal 0.73  $\mu\text{mol}$   $\Sigma\text{CO}_2$  am Tag 15.

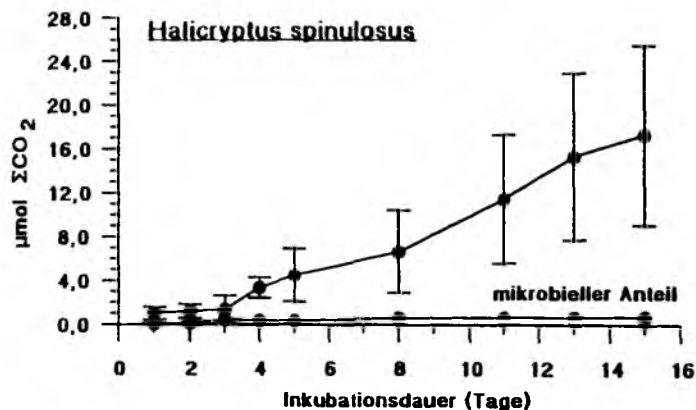


Abb. 19:

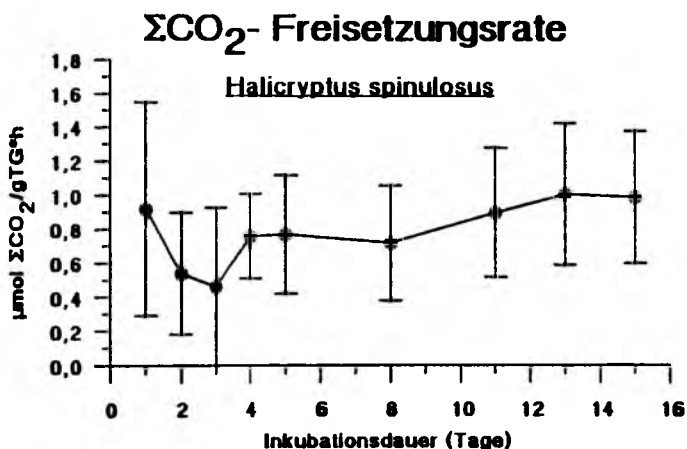
Verlauf der freigesetzten  $\text{CO}_2$ -Mengen in Respiationsgefäßen (ca. 13ml Vol.) mit je einem Exemplar von Halicryptus spinulosus (TG: 37-75mg) bei anoxischer Inkubation (6°C) sowie Darstellung des maximal möglichen mikrobiellen Anteiles daran (ermittelt über Zellzahlen, mittlere Biomassen und eine angenommene Aufbau-Effizienz von 10%, vergl. Kap. 3.2.1.),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ , n=5.

Nach spätestens 8 Tagen trat in allen 5 Parallelgefäßen Schwefelwasserstoff auf und Halicryptus spinulosus reagierte mit einer Verfärbung seiner Haut von gelb nach schwarz. Diesem Phänomen liegt wahrscheinlich die Entgiftung des  $\text{H}_2\text{S}$  in Form einer schwarzen Eisenschwefelverbindung durch den Priapuliden selbst zugrunde (Oeschger und Schmaljohann 1988).

Die entsprechende  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates (Abb. 20) zeigt einen leichten Anstieg im Versuchsverlauf, bei hohen Standardabweichungen der Einzelmessungen (n=5, TG: 37-75mg). Halicryptus spinulosus

## Ergebnisse

erhöht die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates von  $0.5 \mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  an Tag 2-3 auf  $1.0 \mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  zu Versuchsende d.h. es ist eine Aktivitätserhöhung um 100% festzustellen.



**Abb. 20:**

Verlauf der auf das Körpergewicht bezogenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates in einem Experiment mit *Halicryptus spinulosus* (TG: 37-75mg) bei anoxischer Inkubation ( $6^\circ\text{C}$ ),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ ,  $n=5$ .

Aus den Ergebnissen dieses Versuches ergibt sich für 1 Individuum von *H. spinulosus* unter anoxischen Bedingungen eine  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates von  $0.049 \pm 0.023 \mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2 \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

### 3.2.4. Experimente mit *Golfingia* (*Nephasoma*) spec. aus der Norwegischen See

Der Sipunculide *Golfingia* (*Nephasoma*) spec. ist ein wichtiger Vertreter der Makro-Infauna auf der untersuchten Zentralstation auf dem Vøring-Plateau in 1420m Wassertiefe. Seine Biomasse beträgt ca. 60% der Gesamtmakrofauna-Biomasse (Romero-Wetzel 1989). Für die in dem Experiment verwendete Größenklasse der Tiere von über 2cm Länge wurde eine Abundanz von  $24 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  ermittelt. Der Sipunculide lebt in schmalen runden Gängen, die sich mindestens 50cm tief in das Sediment erstrecken. *Golfingia* (*Nephasoma*) spec. ist ein vagiler Substratfresser und hält sich bevorzugt in Sedimenttiefen um 6cm auf. Durch zahlreiche



## Ergebnisse

Öffnungen stehen die Gänge mit dem darüberliegenden Wasser in Verbindung. Über die Sauerstoffansprüche dieser Sipunculiden war bisher wenig bekannt. Die suboxischen bzw. anoxische Inkubation bei  $+0.5^{\circ}\text{C}$  über einen Zeitraum von 5 Tagen zeigt, daß die Tiere zumindest unter den Versuchsbedingungen anoxische Phasen überleben. Insgesamt sind die gemessenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationserhöhungen im Laufe dieses Experimentes im Vergleich zu den Konzentrationen in Experimenten mit anderen Tierarten gering.

Abbildung 21 zeigt die freigesetzten  $\Sigma\text{CO}_2$ -Mengen in Inkubationsgefäßen während eines 5 Tage andauernden Experimentes mit Golfingia (Nephasoma) spec. und den dabei möglichen mikrobiellen Anteil.

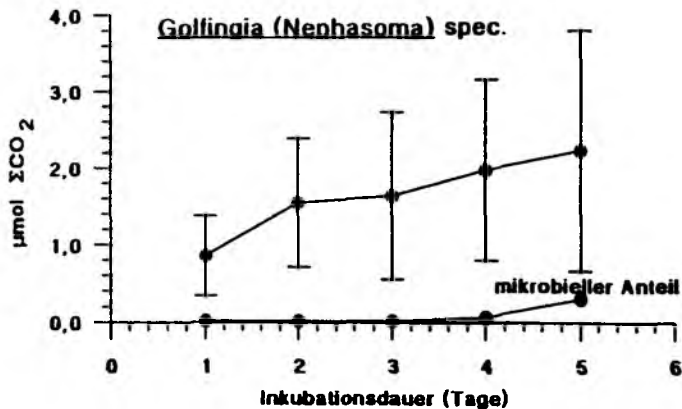


Abb. 21:

Verlauf der freigesetzten  $\Sigma\text{CO}_2$ -Mengen in Respirationsgefäßen (ca. 13ml Vol.) mit je einem Exemplar von Golfingia (Nephasoma) spec. (TG: 2.3-6.4mg) bei anoxischer Inkubation ( $+0.5^{\circ}\text{C}$ ) sowie Darstellung des maximal möglichen mikrobiellen Anteiles daran (ermittelt über Zellzahlen, mittlere Biomassen und eine angenommene Aufbau-Effizienz von 10%, vergl. Kap. 3.2.1.),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ ,  $n=8$ .

Letzterer beträgt maximal  $0.30 \mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2$ . Die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen steigen von  $0.86 \mu\text{mol}$  am 1.Tag auf  $2.23 \mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2$  am 5.Tag an und zeigen eine hohe Standardabweichung ( $n=8$ , TG: 2.3-6.4mg).

## Ergebnisse

Ebenfalls hohe Standardabweichungen zeigen die entsprechenden  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten (Abb. 22). Sie sinken im Laufe der Inkubation von  $8.41 \mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  am 1. Tag auf  $4.43 \mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  am 5. Tag. Das entspricht einer Verringerung der Stoffwechselaktivität auf 53% des Anfangwertes.

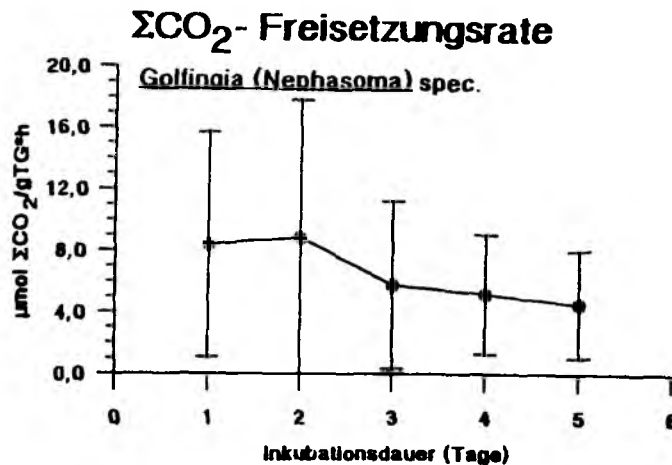


Abb. 22:

Verlauf der auf das Körpergewicht bezogenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrate in einem Experiment mit Gollingia (Nephasoma) spec. (TG: 2.3-6.4 mg) bei anoxischer Inkubation ( $+0.5^\circ\text{C}$ ),  $\bar{x} \pm \text{SD}$ ,  $n=8$ .

Die unter anoxischen Verhältnissen ermittelte  $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungsrate eines Individuums von Gollingia (Nephasoma) spec. beträgt  $0.019 \pm 0.013 \mu\text{mol } \Sigma\text{CO}_2 \cdot \text{h}^{-1}$ .

### 3.2.5. Fehlerbetrachtung

Der methodische Fehler bei der Messung von  $\Sigma\text{CO}_2$  mit dem IR-Analysator von  $\pm 2\%$  (ca.  $2 \mu\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$ ) wirkt sich besonders auf die Werte vom 1. Inkubationstag aus. Die vom Versuchstier freigesetzte  $\text{CO}_2$ -Menge ist zu diesem Zeitpunkt häufig am geringsten, so daß ein zusätzlicher methodischer Fehler den Meßwert völlig überdecken kann. So ist zu erklären, warum in einigen Inkubationsgefäßen vom Beginn des Experimentes bis zum ersten Meßpunkt nach einem Tag keine Erhöhung der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentration gemessen werden konnte (siehe Anhang Tab.A-6 bis

## Ergebnisse

A-11). Je größer die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationserhöhung innerhalb eines Versuches ist, desto weniger werden die Meßwerte von einem solchen Fehler beeinflusst.

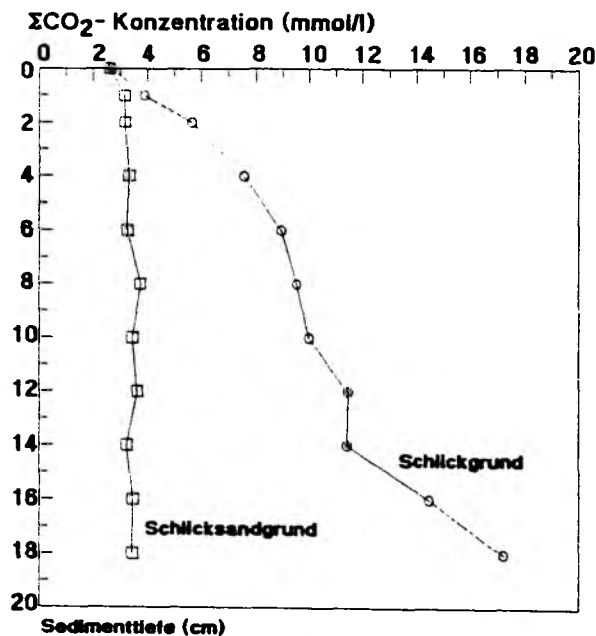
Da der Fehler bei der gaschromatographischen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Messung nur +1% beträgt, werden die Meßwerte des Experimentes mit Golfingia (Nephasoma) spec. entsprechend weniger beeinflusst.

### 3.3. $\Sigma\text{CO}_2$ -Profile im Sediment

#### 3.3.1. Deutsche Bucht

$\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationsprofile im Porenwasser wurden zu verschiedenen Jahreszeiten der Jahre 1989 und 1990 auf den Stationen Schlicksandgrund und Schlickgrund gemessen (Abb.23-25).

#### $\Sigma\text{CO}_2$ - Porenwasserprofil



Deutsche Bucht Mai 1989

Abb. 23:

Darstellung von  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profilen im Porenwasser in Sedimenten der Stationen Schlicksandgrund und Schlickgrund in der Deutschen Bucht im Mai 1989.

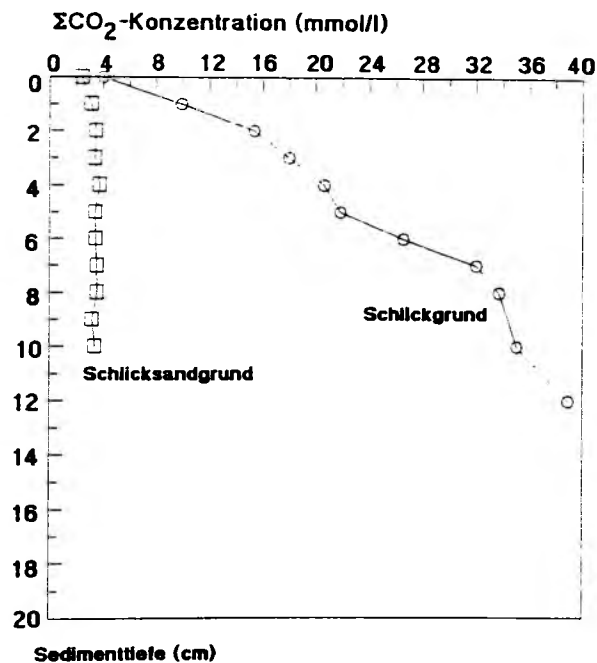
Die Profile der Station Schlicksandgrund zeigen nur geringe Konzentrationsunterschiede mit der Sedimenttiefe, die Werte

## Ergebnisse

variieren zwischen  $2.4$  und  $2.7 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$  im Wasser über dem Sediment und steigen bis maximal  $3.8 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$  in den untersuchten Sedimentschichten bis  $18 \text{ cm}$  Sedimenttiefe an.

Die Profile der Station Schlickgrund zeigen nur im Wasser ähnliche Werte (bis  $4 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ ) wie die Profile der Station Schlicksandgrund. Mit zunehmender Sedimenttiefe steigen die  $\Sigma \text{CO}_2$ -Konzentrationen sehr schnell an und erreichen Werte zwischen  $17$  und  $40 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$ .

### $\Sigma \text{CO}_2$ -Porenwasserprofil



Deutsche Bucht August 1989

#### Abb. 24:

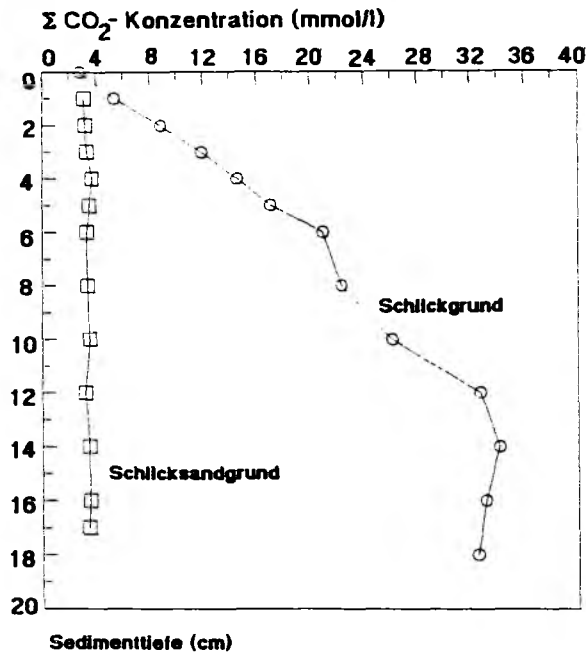
Darstellung von  $\Sigma \text{CO}_2$ -Profilen im Porenwasser in Sedimenten der Stationen Schlicksandgrund und Schlickgrund in der Deutschen Bucht im August 1989.

Die  $\Sigma \text{CO}_2$ -Profile beider Stationen unterscheiden sich zu allen Zeitpunkten der Probennahme deutlich. Von einer ähnlich hohen  $\Sigma \text{CO}_2$ -Konzentration im Wasser über dem Sediment steigen die Werte auf der Station Schlickgrund mit der Sedimenttiefe schnell an, während die Werte auf der Station Schlicksandgrund relativ

## Ergebnisse

konstant bleiben. Besonders steile Konzentrationsgradienten treten auf der Station Schlickgrund in den oberen Sedimentschichten auf.

### $\Sigma\text{CO}_2$ -Porenwasserprofil



Deutsche Bucht      Oktober 1989

Abb. 25:

Darstellung von  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profilen im Porenwasser in Sedimenten der Stationen Schlicksandgrund und Schlickgrund in der Deutschen Bucht im Oktober 1989.

Die Profile der Station Schlicksandgrund sind dagegen nur durch einen Gradienten zwischen Bodenwasser und der Sedimentschicht 0-1cm gekennzeichnet. Der Unterschied zwischen beiden Stationen ist durch die starke Bioturbation von Makrofauna auf der letzteren zu erklären. Konzentrationsunterschiede können sich u.a. wegen des erhöhten Flüssigkeitsaustausches nicht dauerhaft aufbauen (vergl. Kap. 4.4.). Auch andere Parameter auf der Station Schlicksandgrund, wie  $\text{C}_{org}$ , Chlorophyll a und Protein, zeigen keine große Veränderung mit der Sedimenttiefe (Teucher 1991).

## Ergebnisse

In Abbildung 26 sind 4  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profile der Station Schlicksandgrund abgebildet. Eine nennenswerte, jahreszeitliche Veränderung ist nicht zu erkennen. Immer ist der schon erwähnte Konzentrationsunterschied zwischen Bodenwasser und der Sedimentschicht 0-1cm ausgeprägt.

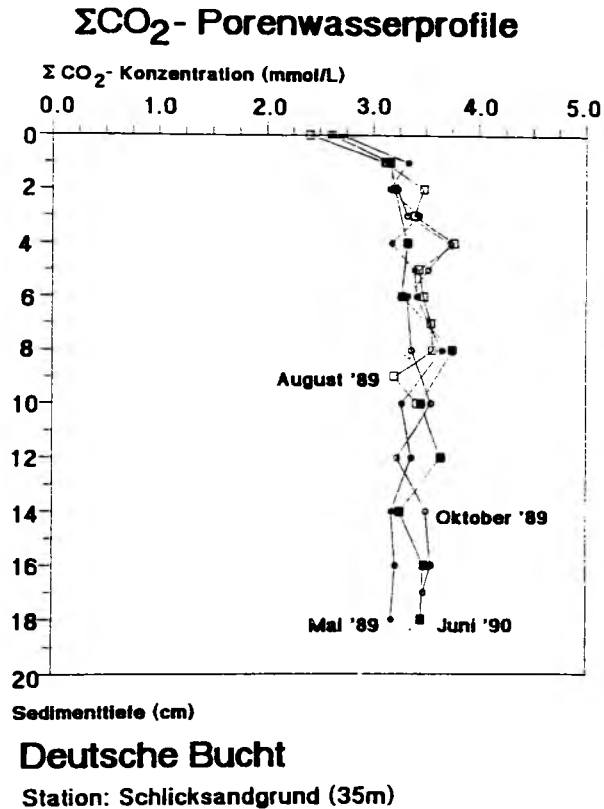


Abb. 26:

Jahreszeitliche Veränderung von  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profilen im Porenwasser des Sedimentes der Station Schlicksandgrund in der Deutschen Bucht.

Abbildung 27 zeigt 4  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profile der Station Schlickgrund zu verschiedenen Jahreszeiten. Bei generell zunehmenden Konzentrationen mit der Sedimenttiefe lassen sich saisonale Unterschiede feststellen. So liegen die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen in 4cm Sedimenttiefe im Mai 1989 bei 8 und im Januar 1990 bei 30  $\text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$ . In diesen Unterschieden könnte sich die starke physikalische Beeinflussung des Sedimentes (Tidenströme und Stürme) und die damit verbundenen Umlagerungen des Sedimentes dokumentieren. Nach solchen Ereignissen würden sich neue  $\Sigma\text{CO}_2$ -Gradienten im Sediment einstellen und die Profile würden sich entsprechend verändern.

## Ergebnisse

### $\Sigma\text{CO}_2$ - Porenwasserprofile

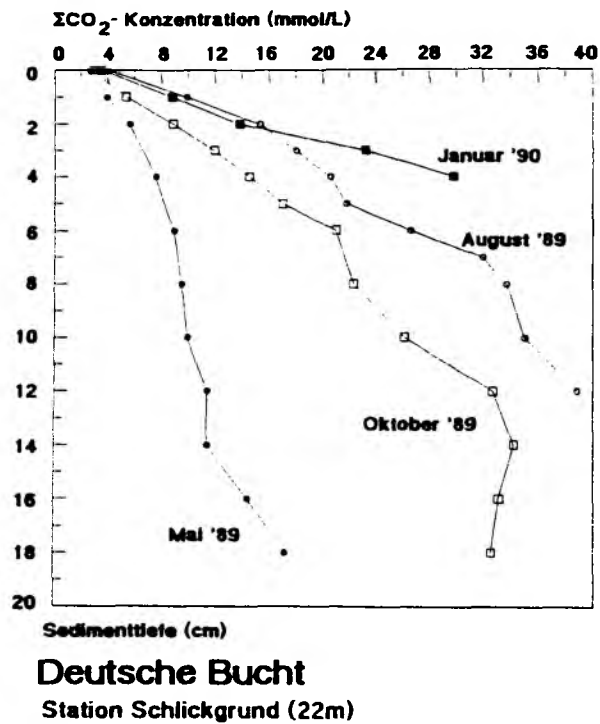


Abb. 27:

Jahreszeitliche Veränderung von  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profilen im Porenwasser des Sedimentes der Station Schlickgrund in der Deutschen Bucht.

Für Berechnungen von  $\Sigma\text{CO}_2$ -Flüssen vom Sediment ins Wasser sind gemessene Konzentrationen und Konzentrationsdifferenzen zwischen dem Wasser über der Kernoberfläche und Porenwasser in verschiedenen Sedimentschichten der Stationen in der Deutschen Bucht in Tabelle 1 zusammengefaßt (siehe auch Anhang 3, Tab.A-3):

## Ergebnisse

**Tabelle 1:**  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen und Konzentrationsdifferenzen auf 2 Stationen in der Deutschen Bucht

Station: Schlicksandgrund (35m)

Konzentrationen: im Wasser in Sedimentschicht 0-1cm Differenz  
( $\text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$ )

Datum der Probennahme

Mai 1989	2.61	3.16	0.55
Aug. 1989	2.41	3.11	0.70
Jan. 1990	2.23	3.02	0.79
Juni 1990	2.70	3.33	0.63

Mittelwert  $\pm$  SD:  $0.67 \pm 0.10$

Station: Schlickgrund (22m)

Konz.: im Wasser 0-1cm Diff. 1-2cm Diff. 3-4cm Diff.  
( $\text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$ )

Mai 1989	2.70	3.89	1.19	5.66	2.96	7.59	4.89
Aug. 1989	4.00	9.91	5.91	15.34	11.34	20.61	16.61
Okt. 1989	2.84	5.36	2.52	8.89	6.05	14.57	11.73
Jan. 1990	3.50	8.77	5.27	13.82	10.32	29.77	26.27

Mittelwert  $\pm$  SD:  $3.72 \pm 2.24$        $7.67 \pm 3.89$        $14.88 \pm 9.0$

### 3.3.2. Kieler Bucht

$\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationsprofile wurden auf der Station Dorschmulde zu verschiedenen Jahreszeiten gemessen (Abb. 28). Die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen im Bodenwasser betragen um  $1.9 \text{ mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$ .



## Ergebnisse

### $\Sigma\text{CO}_2$ - Porenwasserprofile

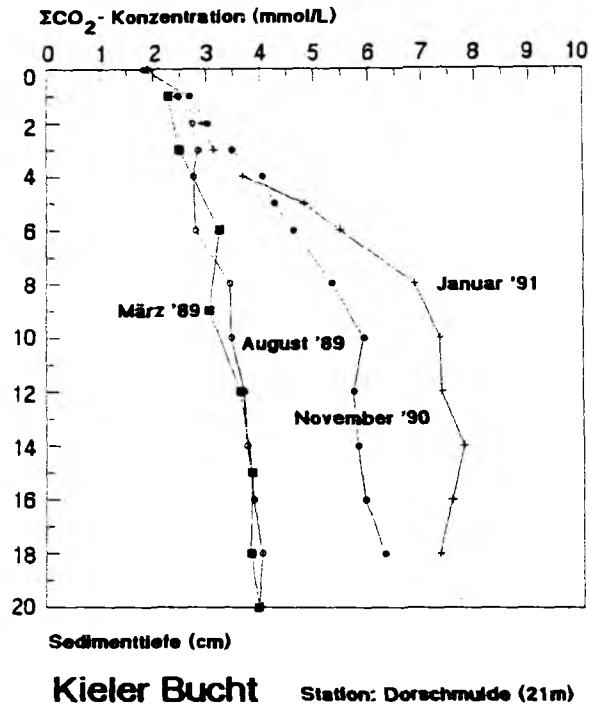


Abb. 28:

Jahreszeitliche Veränderung von  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profilen im Porenwasser des Sedimentes der Station Dorschmulde in der Kieler Bucht.

Mit zunehmender Sedimenttiefe steigen die Konzentrationen auf maximal  $7.6 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$  in 18cm im Januar 1991 an. Im November 1990 lagen die maximalen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen bei  $6.3 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$  und im März und August 1989 wurden maximal  $4 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$  in 20cm gemessen (Anhang 3, Tab. A-3). Erhöhte  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen im Porenwasser tieferer Sedimentschichten zeigen, daß auf dieser Station die bioturbate Aktivität nicht ausreicht, um Konzentrationsgradienten innerhalb verschiedener Sedimentschichten auszugleichen. Die Besiedlung mit Makrofauna auf dieser Station beschränkt sich hauptsächlich auf die oberen sauerstoffhaltigen Bereiche. Nur einige Arten wie Halicryptus spinulosus und adulte Arctica islandica leben auch in tieferen Horizonten. Sie sorgen durch ihre Wühltätigkeit für eine erhöhte Durchmischung und damit für einem Austausch gelöster und partikulärer Substanzen zwischen Wasser und Sedimentoberfläche und tieferen Sedimentschichten. Die

## Ergebnisse

saisonalen Unterschiede in den Profilen können hydrographisch bedingt sein oder spiegeln die räumliche Heterogenität des Sedimentes in der Dorschmulde wider.

In Tabelle 2 sind die Konzentrationen und Konzentrationsdifferenzen zwischen dem Wasser über der Kernoberfläche und Porenwasser in verschiedenen Sedimentschichten der Station Dorschmulde zusammengefaßt:

**Tabelle 2:**  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen und Konzentrationsdifferenzen auf der Station Dorschmulde in der Kieler Bucht

Station: Dorschmulde (22m)

Konz.: im Wasser 0-1cm Diff. 1-2cm Diff. 2-3cm Diff.  
( $\text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$ )

-----  
Datum der  
Probennahme

August	1989	1.93	2.48	0.55	2.75	0.82	2.86	0.93
November	1990	1.86	2.70	0.84	3.02	1.16	3.48	1.62
Januar	1991	1.93	2.48	0.55	2.93	1.00	3.14	1.21

-----  
Mittelwert  $\pm$  SD:                       $0.65 \pm 0.17$                        $0.99 \pm 0.17$                        $1.25 \pm 0.35$

### 3.3.3. Vøring-Plateau

Ein auf der Zentralstation des Vøring-Plateaus aufgenommenes  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationsprofil wurde mir von Herrn S. Lammers (GEOMAR-Kiel) zur Verfügung gestellt. Bis 20cm Sedimenttiefe liegen die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen zwischen 2.59 und 2.78  $\text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$ . Die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentration des Bodenwassers wurde im Gegensatz zu den Messungen des Wassers über der Kernoberfläche in den anderen Versuchen getrennt aus einer Bodenwasserprobe bestimmt (siehe Kap. 2.2.1.) und beträgt 2.15  $\text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$ . Aus den Messungen auf der Zentralstation in 1420m Wassertiefe ergeben sich Konzentrationsdifferenzen zwischen Wasser und Porenwasser in verschiedenen Sedimentschichten

## Ergebnisse

von  $0.44 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$  für die Sedimentschicht  $0-1\text{cm}$  und  $0.55 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$  für die Sedimentschicht  $1-2\text{cm}$ .

### 3.3.4. Berechnung von $\Sigma\text{CO}_2$ -Flüssen

Die Berechnung der möglichen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Flüsse anhand der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationsprofile erfolgte mit der für die Sedimentverhältnisse modifizierten Formel des 1. Fick'schen Gesetzes (Gl. 8). Bei den Flachwassersedimenten wurden  $\Sigma\text{CO}_2$ -Flüsse bei  $6^\circ\text{C}$ , einer typischen Wintertemperatur, errechnet. Eine Temperaturerhöhung auf  $18^\circ\text{C}$  im Sommer würde den  $\Sigma\text{CO}_2$ -Fluß um 45% erhöhen. Ausgehend vom temperaturkorrigierten, molekularen Diffusionskoeffizienten von  $\text{HCO}_3^-$  in Seewasser ( $D_{sw}$ ) wurde unter Verwendung von Gleichung 9 und Gleichung 10 ein molekularer Sediment-Diffusionskoeffizient ( $D_{sed.}$ ) bestimmt.

Kitlar (1991) ermittelte im Zusammenhang mit Bioturbationsuntersuchungen in der Deutschen Bucht eine Erhöhung der molekularen Diffusion im Sediment durch Makrofauna in Form eines  $K_{B10}$ -Wertes, der das Verhältnis des effektiven Diffusionskoeffizienten (mit Fauna) zum molekularen Diffusionskoeffizienten (ohne Einfluß von Fauna) angibt. Für die dichtbesiedelte Station Schlicksandgrund beträgt dieser 3.1 und für die Station Schlickgrund 2.1 (jeweils in den obersten  $0.5\text{cm}$  des Sedimentes). Für die Dorschmulde wurde der Faktor 2.1 von der Station Schlickgrund übernommen, da das ebenfalls feinkörnige Sediment eine ähnlich geringe Besiedlung mit Makrofauna zeigt. Unter Einbeziehung dieser Ergebnisse wurden für weitere Berechnungen folgende effektive Sediment-Diffusionskoeffizienten ( $D_{sed.}$ ) benutzt: für die Station Schlicksandgrund  $11.6 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$  und für die Stationen Schlickgrund und Dorschmulde  $10.8 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ .

Für das Sediment der Zentralstation auf dem Vøring-Plateau wurde ein  $D_{sed.}$  von  $7.43 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$  von Balzer (1989) übernommen. Auf dieser Grundlage wurden  $\Sigma\text{CO}_2$ -Flüsse aus dem Porenwasser der obersten Sedimentschicht  $0-1\text{cm}$  in das überstehende Wasser ermittelt (siehe Tabelle 3):

## Ergebnisse

**Tabelle 3:**  $\Sigma\text{CO}_2$ -Flüsse ( $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ ) aus der Sedimentschicht  
0-1cm Sedimenttiefe in das Wasser über dem Sediment

---

Deutschen Bucht	Station: Schlicksandgrund (35m)	151.1
	Station: Schlickgrund (22m)	1243.8
Kieler Bucht	Station: Dorschmulde (21m)	217.3
Vøring-Plateau	Zentralstation (1420m)	94.2

---

Der methodische Meßfehler von  $\pm 2\%$  wirkt sich bei diesen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Flußberechnungen nur gering aus, da in diesem Zusammenhang lediglich die Konzentrationsdifferenzen eine Rolle spielen (siehe Gl.8).

### 3.3.5. Einfluß von Makrofauna auf $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen im Sediment

#### $\Sigma\text{CO}_2$ -Messungen an Gangwandungen

Um den Einfluß von Makrofauna auf die räumliche  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationsverteilung im Sediment zu beschreiben, wurde gezielt das Sediment nahe der Gangwandungen und in Kontrollbereichen ohne Gänge auf seine  $\Sigma\text{CO}_2$ -Gehalte untersucht. Die Messungen erfolgten an Gängen von Callianassa subterranea und Röhren von Lanice conchilega im Sediment der Station Schlick-sandgrund.

An Gängen von C. subterranea konnten in 4 von 6 Messungen verringerte  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen an Gangwandungen gegenüber Kontrollbereichen festgestellt werden. Der maximal gemessenen  $\Sigma\text{CO}_2$  Konzentrationsunterschied beträgt  $1.05 \mu\text{mol}\cdot\text{cm}^{-3}$ .

Bei Lanica conchilega konnten bei 3 von 4 Messungen dieser Art erhöhte  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen um die Röhre festgestellt werden. Dieser Sedimentbereich setzte sich deutlich durch eine gelblich braune Farbe vom weiter entfernt liegenden Sediment ab. Der maximal gemessene Konzentrationsunterschied beträgt  $1.23 \mu\text{mol}\cdot\text{cm}^{-3}$ .

## Ergebnisse

### ECO<sub>2</sub>-Profile in Sedimentkernen mit künstlich erhöhter Makrofaunabesiedlung

In einem Experiment mit Arctica islandica aus der Dorschmulde konnte nach 7wöchiger Hälterung der Einfluß von 5 Individuen dieser Art auf ein ECO<sub>2</sub>-Profil im Sediment untersucht werden. Abbildung 29 zeigt die ECO<sub>2</sub>-Profile in einem Sedimentkern (MC, 78.5cm<sup>2</sup>) mit A. islandica und in einem Kontrollkern ohne zugesetzte Tiere. In den oberen 4cm des Sedimentes, dem Aufenthaltsort der Muscheln während des Experimentes, ist eine deutliche Veränderung des ECO<sub>2</sub>-Profiles zu erkennen.

### ECO<sub>2</sub>-Konzentrationsprofil

nach 7 wöchiger Hälterung mit 5 Ind. von Arctica islandica

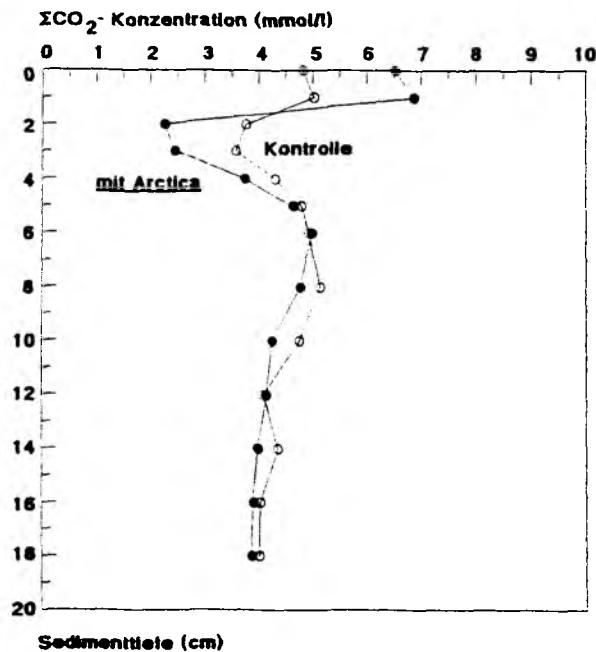


Abb. 29:

Darstellung von ECO<sub>2</sub>-Profilen aus einem Hälterungsexperiment nach 7 Wochen mit erhöhter Besiedlungsdichte von Arctica islandica (5 Ind./78.5cm<sup>2</sup>) im Sedimenten aus der Kieler Bucht. Kontrollkern ohne A. islandica.

## Ergebnisse

Im Bodenwasser und im Porenwasser des obersten Sedimentzentimeters liegen erhöhte und in den 3 folgenden Zentimetern verringerte  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen vor. In tieferliegenden Schichten sind keine deutlichen Unterschiede zwischen beiden Profilen zu erkennen.

In einem Experiment mit unterschiedlicher Besiedlungsdichte von Nephtys hombergii aus der Deutschen Bucht zeigten die in 3 Sedimentkernen erzielten Meßergebnisse keinen Zusammenhang zwischen Besiedlungsdichte und dem entsprechenden  $\Sigma\text{CO}_2$ -Profil auf. Der Kern mit einer mittleren Besiedlungsdichte von 3 Ind. pro Kern ( $382 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ ) zeigt deutlich erhöhte  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen besonders in Sedimenttiefen unterhalb 8cm. Offensichtlich sind die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen in diesen Sedimentkernen von anderen Faktoren abhängig als der Makrofaunaaktivität des Polychaeten.

### 3.4. Wärmeproduktionsmessungen

Wärmeproduktionsmessungen wurden an 2 Makrofaunaarten aus der Deutschen Bucht (Station Schlicksandgrund) durchgeführt. Im Mai und Juni 1990 wurden in je 2 Experimenten die Wärmeproduktion durch Callianassa subterranea und Nephtys hombergii bei  $7^\circ\text{C}$  gemessen. Die Ergebnisse dieser Experimente, die 110 und 48 Stunden andauerten, sind in verschiedene Phasen aufgeteilt. C. subterranea zeigt einen geringen Abfall der Wärmeproduktion während des Aufzeichnungszeitraumes. Die Werte der Versuche betragen in der 1. Phase  $0.40 \pm 0.02$  bzw.  $0.57 \pm 0.45 \text{ J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ( $n=4$ , TG: 300-580mg). Diese Phase ist durch den zu Versuchsbeginn noch vorhandenen Restsauerstoff in den Kammern gekennzeichnet. Unter anoxischen Verhältnissen in der 2. Phase liegen die Meßwerte bei  $0.35 \pm 0.13$  bzw.  $0.50 \pm 0.36 \text{ J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Die Reduktion der Wärmeproduktion bei C. subterranea führt in beiden Experimenten zu Raten, die 88.4 bzw. 88.5% des Ausgangswertes betragen.

## Ergebnisse

Die Versuche mit N. hombergii bei 7°C ergaben Thermogramme, in denen die Wärmeproduktion im Laufe der Inkubation deutlich abnimmt. Ein Versuch im Mai 1990 unter oxischen Startbedingungen mit einem Individuum (TG: 67mg) ergab innerhalb eines Zeitraumes von 105 Std. eine Reduktion der Wärmeproduktion von 0.84 auf 0.28  $J \cdot gTG^{-1} \cdot h^{-1}$  (33%). Ein zweiter Versuch im Juni 1990 bei einer suboxischen Inkubation über ein Zeitraum von 72 Stunden ergab zu Beginn eine Wärmeproduktionen von  $1.65 \pm 2.07$  und zu Versuchsende  $0.74 \pm 0.84$   $J \cdot gTG^{-1} \cdot h^{-1}$  (45%). Die hohen Standardabweichungen (n=5) können eine Folge der unterschiedlichen Individuengrößen (TG: 23-190mg) sein (vergl. Kap. 4.1.4.).

## 4. DISKUSSION

### 4.1. $\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzung als Maß für den anaeroben Stoffwechsel

#### 4.1.1. Durchführung der Experimente

Ziel der Experimente zur  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von marinen Evertebraten war es, die Stoffwechselaktivität einzelner Makrofaunaarten unter anhaltend anoxischen Bedingungen anhand der beim Abbau organischer Kohlenstoffverbindungen freiwerdenden  $\text{CO}_2$ -Mengen zu quantifizieren. Dazu wurden Langzeitmessungen über Zeiträume von 5-21 Tagen an einzelnen Individuen der untersuchten Arten durchgeführt. Üblicherweise wird bei Respirationsmessungen der Sauerstoffverbrauch eines Organismus über einen Zeitraum von maximal wenigen Stunden gemessen. Dabei werden abnehmende  $\text{O}_2$ -Konzentrationen, z.B. kontinuierlich mit Sauerstoffelektroden, gemessen und graphisch erfaßt. Der in der vorliegenden Arbeit benutzte Ansatz, Stoffwechselmessungen auf Zeiträume von 5 Tagen bis zu 3 Wochen auszudehnen, stellt eine Erweiterung der bisherigen Untersuchungen dar. Der erste Meßwert wurde nach 24 Stunden aufgenommen. Er faßt alle in dieser Zeit stattfindenden Stoffwechselprozesse zusammen, von denen ein Teil zumindest in den ersten Stunden noch aerob abgelaufen sein kann (siehe Kap. 2.5.2.).

$\Sigma\text{CO}_2$ -Freisetzungen wurden bisher hauptsächlich im Zusammenhang mit der Bestimmung des Respiratorischen Quotienten (RQ) gemessen, der das Verhältnis zwischen der beim Stoffwechsel von Organismen stattfindenden  $\text{CO}_2$ -Produktion und dem  $\text{O}_2$ -Verbrauch angibt. Dieser RQ-Wert liegt theoretisch zwischen 0.7 und 1.0 (Schmidt-Nielsen 1983). Aus ihm können in eingeschränktem Maße Aussagen darüber getroffen werden, welche Zusammensetzung (Kohlehydrate, Proteine oder Fette) die Nahrung eines Tieres aufwies, die es in seinem katabolen Metabolismus oxidierte (Hatcher 1989).

Ein anderer Aspekt bei Respirationsmessungen an marinen Wirbellosen ist die Untersuchung der physiologischen Anpassungen der Tiere auf abnehmende Sauerstoffgehalte. Je nach Anpassung unterscheidet man Regulatoren und Konformer (Van Winkel & Mangum



## Diskussion

1975). Regulatoren können ihren O<sub>2</sub>-Verbrauch bis zu einem kritischen Sauerstoffpartialdruck im Seewasser konstant halten. Konformer sind Arten, welche mit abnehmendem Sauerstoffgehalt auch ihren O<sub>2</sub>-Verbrauch verringern. Dieser Forschungsansatz ist für die vorliegende Arbeit insofern interessant, als zu Versuchsbeginn noch für wenige Stunden geringe Mengen Sauerstoff in den Inkubationsgefäßen vorhanden waren ( $\leq 1 \text{ ml O}_2 \cdot \text{dm}^{-3}$ ), so daß besonders gute Regulatoren in der Lage gewesen sein könnten, unter diesen Bedingungen eine hohe Stoffwechselaktivität aufrechterhalten. Dieses Verhalten müßte sich in einer erhöhten CO<sub>2</sub>-Konzentration im Inkubationswasser nach einem Tag niederschlagen. Der etwas erhöhte Meßwert nach 24 Stunden im Experiment mit großen Individuen von Callianassa subterranea, könnte darauf zurückzuführen sein.

Für Palaemon adspersus (Crustacea) stellte v.Oertzen (1984) eine geringere Regulationsfähigkeit beim Sauerstoffverbrauch in einem geschlossenen gegenüber einem offenen Meßsystem fest. Feldsgaard-Petersen (1991) führt die Abweichung der Ergebnisse seiner Messung des O<sub>2</sub>-Verbrauchs bei Nephtys hombergii gegenüber Literaturwerten ebenfalls auf methodisch bedingte Unterschiede zwischen Messungen in geschlossen und offenen Systemen zurück, wobei die Messung im offenen System niedrigere Werte liefert.

Mit der Verwendung eines geschlossenen Systemes zur Bestimmung des Stoffwechsels sind Veränderungen verbunden, die im Verlauf der Experimente auf die Versuchstiere einwirken und ihr Verhalten und ihre Aktivität beeinflussen. Von Oertzen (1984) faßt die Nachteile der Verwendung geschlossener Systeme zur Messung der Respiration über den O<sub>2</sub>-Verbrauch zusammen:

1. anfänglich erhöhter Streß-Stoffwechsel beim Einsetzen des Tieres in die Kammer
2. das freiwerdende CO<sub>2</sub> wirkt sich über die pH-Änderung auf die Respiration aus
3. die Anreicherung von Stoffwechselendprodukten (z.B. Ammonium oder Schwefelwasserstoff) im Inkubationswasser kann zu Vergiftungen und zur Veränderung der Respirationrate führen

4. das Fehlen ausreichender Wasserbewegung kann zu Problemen bei der Atemgasversorgung der Tiere führen.

Für die vorliegende Untersuchung treffen die aufgeführten Punkte nur zum Teil zu, da nicht der Sauerstoffverbrauch, sondern die  $\text{CO}_2$ -Freisetzung als Maß der Stoffwechselaktivität benutzt wird. Punkt 1 fällt bei Langzeitmessungen des anaeroben Stoffwechsels nicht ins Gewicht, wenn man  $\text{CO}_2$ -Mengen und Freisetzungsraten erst nach mehrtägiger Inkubation miteinander vergleicht. Punkt 2 betrifft die in der vorliegenden Arbeit benutzte Meßgröße  $\text{CO}_2$ . Ihre Verwendung als Maß des Stoffwechsels bei marinen Wirbellosen wird im Weiteren ausführlich diskutiert. Die in Punkt 3 und 4 angesprochenen Kritikpunkte bewirken bei den untersuchten Makrofaunaarten keine starken Verhaltensänderungen, da die Arten auch in situ ähnlich ungünstigen Umweltbedingungen ausgesetzt sind. Hier ist der in den Versuchen mit Arctica islandica und Halicryptus spinulosus auftretende Schwefelwasserstoff ( $\text{H}_2\text{S}$ ) zu nennen. Er entsteht als Produkt bakterieller Sulfatatmung und ist für viele Tiere ein tödliches Zellgift. Aus Untersuchungen von Theede et al. (1969) und Theede (1973) ist die hohe Resistenz der beiden Arten gegenüber  $\text{H}_2\text{S}$  bekannt. Eine andere wichtige Veränderung des Milieus während der Langzeitinkubation ist die Verschiebung des pH-Wertes in den sauren Bereich durch die  $\text{CO}_2$ -Freisetzung selbst (Gleichgewichtsverschiebung zum Karbonat-Ion, vergl. Gl.1) und/oder durch die Bildung sauer reagierender Endprodukte wie Laktat, Propionat oder auch Schwefelwasserstoff. Der maximal gemessene pH-Abfall betrug in dem Versuch mit H. spinulosus 1.8 Einheiten. Bei 5tägiger Inkubation von Nephtys hombergii und Golfingia (Nephasoma) spec. sank der pH-Wert nur um maximal 0.5 Einheiten.

Ein weiterer Faktor, der sich bei der Messung in geschlossenen Systemen auf das Ergebnis auswirken kann, ist das Verhältnis von Körpermasse der Versuchstiere zu Wasservolumen, oder anders ausgedrückt: wieviel Raum hat das Versuchstier zur Verfügung? In dieser Arbeit wurden kleine Individuen von Callianassa subterranea, Halicryptus spinulosus, Nephtys hombergii und Golfingia in ca. 13 ml fassende Inkubationsgefäße und große

Individuen von C. subterranea und Arctica islandica in ca. 60 ml fassende Gefäße inkubiert. Das geringste Verhältnis von Körpermasse zu Wasservolumen lag bei Golfingia vor. Die sehr hohen Standardabweichungen in diesem Experiment (siehe Abb. 22) könnten eine Folge von nur geringen Konzentrationsänderungen im Laufe der Inkubation sein. Diese Variation kann durch die sowieso geringe  $\text{CO}_2$ -Freisetzung der sehr kleinen Sipunculiden oder durch das geringe Verhältnis von Körpermasse zu Wasservolumen hervorgerufen werden. In den anderen Versuchen war das Verhältnis von Körpermasse zu Wasservolumen ähnlich groß. Daraus lassen sich folglich die Unterschiede zwischen den Arten nicht erklären. Bei Makrofaunaarten, die in Röhren oder Gängen im Sediment leben, stellt die Inkubation in einer anders geformten Inkubationskammer unnatürliche Bedingungen dar. Beobachtungen während der Versuche zeigten jedoch, daß keine andauernden Streßreaktionen in Form unnatürlich starker Körperbewegungen während der Inkubation auftraten. Deshalb wurden keine Glasröhren innerhalb der Inkubationskammer eingesetzt, wie sie z.B. Kristensen (1983 und 1989) bei Versuchen mit Nereis benutzte. Unter anoxischen Bedingungen verringerten die meisten der untersuchten Arten ihre Aktivität ohnehin, so daß Streßreaktionen offenbar keinen entscheidenden Einfluß auf die Meßergebnisse haben.

Der  $\text{CO}_2$ -Gasaustausch während der kurzen Zeit der Probenentnahme, in der die Inkubationskammer geöffnet wird, kann vernachlässigt werden, da dieser Gasaustausch so gering ist, daß selbst bei offenen Inkubationsgefäßen in Meßzeiträumen von mehreren Stunden kein entscheidender Einfluß auf das Meßergebnis beobachtet wurde (Vink & Atkinson 1985).

#### 4.1.2. Woher stammt das freiwerdende $\text{CO}_2$ in den Respirationskammern?

Daß die gemessenen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationserhöhungen durch Stoffwechselaktivitäten der eingesetzten Tiere hervorgerufen wurden, wird durch die Abschätzung des mikrobiellen Anteiles

## Diskussion

belegt (Kap. 3.2.1.). Da die eingesetzten Tiere vor Versuchsbeginn zwar gut abgespült wurden, dies aber keine Sterilisation der Körperoberfläche bedeutet, bleiben auf der Körperoberfläche und im Körperinneren des Tieres noch viele Bakterien als potentielle CO<sub>2</sub>-Produzenten übrig. Die gemessene Erhöhungen der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen in den Respirationsgefäßen wird also durch das Tier selbst und durch die an ihm haftenden und in ihm lebenden (z.B. im Darm) Mikroorganismen hervorgerufen. In den durchgeführten Experimenten wird der Makrofaunaorganismus mit diesen Bakterien als lebendes System betrachtet, welches an seine Umgebung CO<sub>2</sub> abgibt.

Daß ein Teil der CO<sub>2</sub>-Freisetzung auch auf anorganische Lösungsvorgänge von CaCO<sub>3</sub> zurückzuführen ist, wurde bereits erwähnt und in den Ergebnissen berücksichtigt. Besonders bei Arctica islandica ist dieser Effekt deutlich zu sehen, da der pH-Abfall im Laufe der anoxischen Inkubation zu einer CaCO<sub>3</sub>-Lösung führt. Auch in situ in der Kieler Bucht wurde unter anoxischen Verhältnissen bei adulten A. islandica Schalenauflösung beobachtet (Weigelt 1987). Crenshaw (1980) untersuchte verschiedene Muschelarten unter dem Aspekt einer Schalenauflösung bei Sauerstoffmangel. Er stellte u.a. den Abbau von Kalzium aus der Schale fest. Bei den anderen untersuchten Arten, besonders im Falle von Callianassa subterranea, ist bei einer ebenfalls gemessenen starken Erhöhung der Ca-Konzentration der Zusammenhang mit einer Beeinflussung des  $\Sigma$ CO<sub>2</sub>-Systems nicht so deutlich. Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß Ca-Ionen vom Organismus gezielt abgegeben wurden. In diesem Fall wäre eine Ca-Korrektur der CO<sub>2</sub>-Konzentrationen nicht angebracht. Bei Callianassa subterranea würde damit die CO<sub>2</sub>-Freisetzung unterschätzt, da der CO<sub>2</sub>-Anteil dieser angenommenen Kalkauflösung von der gemessenen CO<sub>2</sub>-Menge subtrahiert wurde.

Andererseits gibt es zwei Prozesse, die im Laufe eines Experimentes zur Bestimmung der CO<sub>2</sub>-Freisetzung dazu geführt haben könnten, daß CO<sub>2</sub> aus den Kammern entfernt worden wäre: 1. anaerobe chemoautotrophe Bakterien, die CO<sub>2</sub> in organische Kohlenstoffverbindungen eingebaut haben könnten, 2. CO<sub>2</sub>-Fixierung

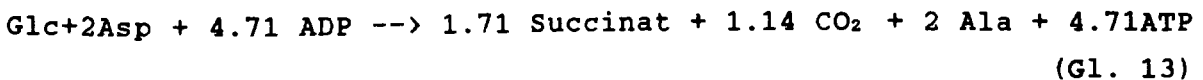
in Geweben heterotropher Organismen (Hammen & Osborne 1959). Beide Prozesse wurden nicht quantifiziert, würden aber ebenfalls dazu führen, die gemessenen CO<sub>2</sub>-Freisetzungen zu unterschätzen. Insgesamt muß festgestellt werden, daß es sich aufgrund der durchgeführten Korrekturen bei den ermittelten CO<sub>2</sub>-Freisetzungsraten eher um zu geringe Werte handelt. Die Ergebnisse in Tabelle 8 machen allerdings plausibel, daß die genannten Fehlerquellen nicht groß sein können.

### 4.1.3. Physiologische und biochemische Aspekte bei anaerobem Stoffwechsel

Wie schon in der Einleitung erwähnt, wurden in den letzten Jahren die verschiedenen Abbaewege des anaeroben Stoffwechsels bei marinen Wirbellosen intensiv untersucht (z.B. Hochachka et al. 1973, De Zwaan 1977, Zebe et al. 1980, Gäde 1987). Ziel dieser physiologischen oder biochemischen Arbeiten war es, durch den Nachweis der Endprodukte anaerober Abbauprozesse die auf molekularer Ebene ablaufenden Einzelreaktionen zu bestimmen. Typische Endprodukte sind Laktat, Alanin und Opine aus der anaerob ablaufenden Glykolyse und aus dem Abbau von Aminosäuren im Zellplasma, sowie Succinat und die flüchtigen Fettsäuren Acetat und Propionat, welche innerhalb der Mitochondrien gebildet werden. Aus dem in Abbildung 1 dargestellten Schema dieses anaeroben Stoffwechsels mariner Wirbelloser, einer Zusammenfassung des bisherigen Kenntnisstandes nach verschiedenen Autoren, ist zu erkennen, daß in mehreren Einzelreaktionen CO<sub>2</sub> sowohl freigesetzt als auch verbraucht wird. Zebe et al. (1980) und Wieser (1986) weisen darauf hin, daß beim anaeroben Abbau aus Gründen der Aufrechterhaltung des Protonengleichgewichtes Stoffwechselschritte vorkommen, die z.T. genauso oder in ähnlicher Form in den Mitochondrien bei dem oxidativen Glukoseabbau im Citratzyklus ablaufen (siehe Abb.1). Eine einfache stöchiometrische Beziehung des anaeroben Kohlenhydratabbaues zwischen Glukose und dem gebildeten CO<sub>2</sub>

## Diskussion

entsprechend dem aeroben Kohlehydratabbau ist bisher nicht bekannt ( $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$ ). Man beschäftigt sich in entsprechenden Untersuchungen oft mit einzelnen Geweben, wie z.B. der Muskulatur verschiedener Körperregionen (Gäde et al. 1984, Pörtlner et al. 1984, Oeschger 1990), Körperflüssigkeiten (Taylor & Spicer 1987) oder ganzen Tieren (Schöttler 1982, Schöttler et al. 1984, Hagerman & Szaniawska 1990), aus denen die Stoffwechselprodukte extrahiert und quantitativ bestimmt werden. Da auf der Ebene eines ganzen Organismus in verschiedenen Geweben auch verschiedene Stoffwechselreaktionen parallel ablaufen können (Zebe et al. 1980), ist das Aufstellen stöchiometrischer Reaktionsgleichungen zur Beschreibung des anaeroben Abbaues von Kohlenhydraten in einem Tier sehr schwierig. Aufgrund seiner Untersuchung an Molluskengewebe stellte de Zwaan (1983) u.a. folgende Beziehungen für den anaeroben Abbau einer Glukosyl-Einheit (Glc) auf:



Ähnliche stöchiometrische Beziehungen für die Propionat- und Succinatbildung wurden von Gnaiger (1980) und Hardewig et al. (1991) aufgestellt.

Das bei anaerobem Abbau gebildete  $CO_2$  liegt bei marinen Evertebraten wie bei Vertebraten sowohl intra- als auch extrazellulär hauptsächlich als  $HCO_3^-$  vor. Beim weiteren Gastransport innerhalb des Organismus spielen Blutfarbstoffe wie Hämoglobin (Polychaeten, Mollusken), Hämocyanin (Crustacea, Mollusken, Polychaeten) oder Hämerythrin (Priapuliden, Sipunculiden) eine wichtige Rolle. Auch der pH-Wert und damit zusammenhängend das Puffersystem im Organismus, das zur Aufrechterhaltung des inneren Milieus dient und bei Wirbellosen hauptsächlich aus Blutproteinen besteht, wird durch die  $CO_2$ -

## Diskussion

Freisetzung beeinflusst. Je nach Ausbildung von Atmungsorganen erfolgt bei Priapuliden und den Sipunculiden der Gasaustausch diffusiv über die Haut, bei Crustaceen, Mollusken und Polychaeten hauptsächlich über die Kiemen, so daß letztlich das anaerob gebildete  $\text{CO}_2$  in das umgebende Medium abgegeben werden kann.

Schmidt-Nielsen (1983) weist darauf hin, daß die Kohlendioxid-Freisetzung nur eingeschränkt als Maß für eine Stoffwechselrate angesehen werden kann. Ein im Organismus vorhandener großer  $\text{CO}_2$ -Pool unterliegt Schwankungen, die nicht nur auf Stoffwechseländerungen zurückzuführen sind. So ist z.B. eine vermehrte  $\text{CO}_2$ -Abgabe infolge einer Hyperventilation bei Lungenatmung kein Anzeichen für erhöhten Stoffwechsel.

Der Übergang von suboxischen zu anoxischen Verhältnissen, der in den Experimenten simuliert wurde, hat eine Umstellung vom aeroben zum anaeroben Stoffwechsel zur Folge. Auf die unterschiedlich ausgeprägte Fähigkeit, darauf mit regulativen Anpassungen zu reagieren, wurde bereits hingewiesen.

Ein wichtiger Verzweigungspunkt bei der Umschaltung von aerobem auf anaeroben Abbau stellt in der Glykolyse das Phosphoenolpyruvat (PEP) dar. Die Regelung während dieser Umstellung, die mehrere Stunden dauert, erfolgt über Enzymwirkung in Verbindung mit pH-Änderungen (DeZwaan 1977, Zebe et al. 1980, Grieshaber 1982). Bei biotopbedingter Anaerobiose ist generell festzustellen, daß die Organismen ihren Stoffwechsel stark reduzieren (z.B. DeZwaan & Wijsman 1976). Eine Ausnahme bilden die Crustacea, die ihre Aktivität aufrechterhalten (Gäde 1983 und 1987). Auf zellulärer Ebene unterscheidet man beim Übergang zu anaeroben Abbaureaktionen zwei Phasen: eine erste, mehrere Stunden dauernde Phase, in der anaerobe Glykolyse und/oder Alaninbildung stattfindet und in der noch vorliegende Energiespeicher wie ATP oder andere Phosphagene genutzt werden, und eine zweite Phase, in der verstärkt Succinat und später Acetat und Propionat gebildet werden (Langzeitanaerobiose). Der in den Experimenten nach einem Tag gemessene 1. Wert, beinhaltet die  $\text{CO}_2$ -Freisetzung in der ersten Phase und zu Beginn

der Langzeitanaerobiose.

Die in dieser Arbeit untersuchten Arten leben in Sedimenten, in denen sie oft lang anhaltenden O<sub>2</sub>-Mangel-Situationen ausgesetzt sind. Bei Fluchtreaktionen kann es bei Callianassa subterranea und Nephtys hombergii aber auch zu kurzfristiger funktionsbedingter Anaerobiose kommen. Besonders bei Crustacea wurde dementsprechend hauptsächlich Laktat als Endprodukt anaerober Glykolyse nachgewiesen (Gäde 1983).

Von vielen Tiergruppen wie z.B. Crustacea, Polychaeta, Bivalvia und Priapulida ist bekannt, daß eine Regenerationsatmung nach anoxischen Phasen eintritt (z.B. Famme & Knudsen 1983 und Oeschger pers. Mitteilung), in der der O<sub>2</sub>-Verbrauch und die CO<sub>2</sub>-Freisetzung im Vergleich zu Raten unter normalen Bedingungen erhöht sind. Bei dieser Regenerationsatmung werden die unter anoxischen Verhältnissen angereicherten Metabolite mit Hilfe von Sauerstoff energetisch weiter abgebaut oder umgebaut und dadurch energetisch nutzbar gemacht. Einen Überblick über die Regeneration und mögliche Ausnutzung der Metabolite nach anaerobem Stoffwechsel bei Wirbellosen gibt Ellington (1983).

Der in diesem Kapitel dargestellte Kenntnisstand über biochemische Abläufe anaerober Stoffwechselreaktionen bestätigt, daß CO<sub>2</sub> ein Endprodukt dieser Reaktionen und damit ein Maß des anaeroben Stoffwechsels von benthischen Evertebraten ist (siehe besonders Gl.12 und Gl. 13).

#### 4.1.4. Temperatur- und Körpergrößenabhängigkeit des Stoffwechsels

Alle durch Enzyme gesteuerten Stoffwechselfvorgänge eines Organismus sind temperaturabhängig. Mit steigender Temperatur erhöht sich die Enzymaktivität und damit der Stoffwechsel, und zwar nach der sogenannten RGT-Regel (Reaktionsgeschwindigkeit-Temperatur-Regel nach van't Hoff). Diese Regel besagt, daß eine Temperturerhöhung um 10 °C eine Verdoppelung bis Vervierfachung des Stoffwechsels zur Folge hat (Penzlin 1989).

Die Temperaturen in den Experimenten der vorliegenden Arbeit lagen mit einer Ausnahme bei 6°C. Spezielle Anpassungen an niedrige



## Diskussion

Temperaturen sind von Tiefseeorganismen und Arten polarer Gebiete bekannt. Deshalb läßt sich die RGT-Regel auf das Experiment mit Golfingia (Nephasoma) spec. aus der Norwegischen See (+0.5°C) nicht sinnvoll anwenden, um eine theoretisch zu erwartende Verringerung der Stoffwechselaktivität im Vergleich zu den untersuchten Flachwasserarten zu erklären.

Ein anderer wichtiger Faktor, der die Stoffwechselintensität beeinflusst, ist die Körpergröße eines Organismus. Innerhalb einer vergleichbaren systematischen Gruppe (z.B. Einzeller, Homoiotherme oder Poikilotherme) steigt die Stoffwechselrate, gemessen als Wärmeproduktion oder als O<sub>2</sub>-Verbrauch, annähernd entsprechend der Beziehung Körpermasse (kg)<sup>0.75</sup> (Hemmingsen 1960, Kleiber 1961). Bei vielen Wirbellosen wurde eine ähnliche Beziehung zwischen Stoffwechselrate und Körpergröße gefunden. Banse (1982) stellte folgende Beziehung für benthische Makrofauna fest:  $\log(\text{O}_2\text{-Verbrauch}) = 1.29 + 0.74 \log(\text{Körpergewicht})$ . Gerlach et al. (1985) untersuchte die Beziehung zwischen Biomasse, Körpergröße und Stoffwechsel bei verschieden großen benthischen Organismen der Kieler Bucht (Westl. Ostsee) und der Helgoländer Bucht (Nordsee). Als ein Ergebnis kam heraus, daß die Größenklassen juveniler, kleiner und großer Makrofauna trotz unterschiedlich hoher Biomassen einen etwa gleichgroßen Stoffwechsel auf den Stationen aufweisen. In der Arbeit werden genaue Angaben über Biomasse und Sauerstoffverbrauch einzelner Größenklassen innerhalb der drei Makrofaunagruppen gegeben, welche es ermöglichen, den Effekt der Körpermassen auf die Stoffwechselaktivität verschiedener Arten auch in der vorliegenden Arbeit abzuschätzen (siehe Kap. 4.2.4.). Veränderungen der Stoffwechselaktivität in verschiedenen Altersstadien innerhalb einer Art lassen sich dagegen besser mit der Beziehung Körpermasse (kg)<sup>0.67</sup> beschreiben. Diese Beziehung faßt die annähernd gewichtsproportionale Zunahme der Stoffwechselrate bei Jungtieren (1.0) und die geringere Rate bei Alttieren (0.5-0.6) zusammen (Wieser 1986).

4.2. Auswirkung von langanhaltendem Sauerstoffmangel  
auf den Stoffwechsel der untersuchten Makrofauna

4.2.1. Nephtys hombergii

Der räuberisch lebende Polychaet Nephtys hombergii zeigte in dieser Untersuchung, wie schon aus der Literatur bekannt war, eine hohe Anpassungsfähigkeit an anoxische Verhältnisse. Er überlebte eine 5tägige Inkubation bei 6°C. Dabei reduzierte er deutlich erkennbar seine Bewegungsaktivität und führte nur selten peristaltische Schwimmbewegungen durch. Mit dieser äußerlich sichtbaren Inaktivität dürfte ein reduzierter Metabolismus einhergehen. Schöttler (1982) untersuchte den anaeroben Stoffwechsel von Nephtys hombergii anhand von Metabolitbestimmungen während einer 5tägigen Inkubation bei 12°C. Erst unter 15 Torr Sauerstoffpartialdruck konnte er Anzeichen von anaerobem Stoffwechsel in Form einer Anreicherung von Succinat und L-Alanin feststellen. Dabei ist der Nachweis kurzfristig steigender Alaninkonzentrationen in den ersten 3 Stunden der anoxischen Inkubation ein Anzeichen für den Abbau von Aspartat. Damit kann N. hombergii bei z.B. erhöhter Grabtätigkeit im Sediment oder bei Fluchtreaktionen auf Stoffwechselwege zurückgreifen, die unter den Begriff funktionsbedingte Anaerobiose fallen (vergl. Kap. 1). Feldsgaard-Petersen (1991) fand bei N. hombergii im Vergleich zu einer verwandten Nephtys-Art eine höhere Regulationsfähigkeit des O<sub>2</sub>-Verbrauches über einen weiten O<sub>2</sub>-Konzentrationsbereich, was einer besseren Anpassungsfähigkeit an Sauerstoffmangel gleichkommt. Bei langandauernder Anaerobiose konnte Schöttler (1982) ein vermehrtes Auftreten von Acetat und Propionat nachweisen. Künitzer (1990) gibt eine mittlere Abundanz von 52 Ind.\*m<sup>-2</sup> für 4 Stationen in einem Gebiet der Deutschen Bucht an, in dem auch die in der vorliegenden Arbeit untersuchten Stationen liegen. Die Abundanzangaben von Kitlar (1991) über die Besiedlung der beiden Stationen mit Nephtys hombergii (68±36 Ind.\*m<sup>-2</sup> auf der Station Schlicksandgrund; 46±23 Ind.\*m<sup>-2</sup> auf der Station Schlickgrund) decken sich mit Angaben von Künitzer (1990). Aus der CO<sub>2</sub>-Freisetzungsrates von 0.035±0.009 µmol\*Ind.<sup>-1</sup>\*h<sup>-1</sup>

## Diskussion

ergibt sich für die Station Schlicksandgrund eine flächenbezogene  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates der Nephtys-Population von  $2.38 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  und auf der Station Schlickgrund von  $1.61 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ .

Experimente zur  $\text{CO}_2$ -Freisetzung bei Nephtys hombergii bei oxischer Inkubation (Abb. 12a) zeigen einen Abfall der Rate innerhalb von 5 Tagen von  $1.87$  auf  $0.85 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Dabei wird der Sauerstoff in den Inkubationskammern nach spätestens 2 Tagen von den Tieren völlig verbraucht. Die Ergebnisse bei anoxischer Inkubation zeigen eine Abnahme der Rate von  $1.03$  auf  $0.57 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Abb. 12b). Dies entspricht einer Verringerung des Stoffwechsels während einer 10tägigen Phase mit abnehmendem  $\text{O}_2$ -Gehalt auf Werte von 30.5 Prozent. Während eines zweiten Versuches bei anoxischer Inkubation wiesen die Raten weder eine deutliche Tendenz zu erhöhter noch zu verringerter Aktivität auf (Abb. 11). Eine Folgerung ist, daß Nephtys hombergii seinen Stoffwechsel bei Sauerstoffmangel so umstellt, daß er organische Kohlenstoffverbindungen wie Glukose oder Aspartat anaerob zu niedermolekularen Verbindungen abbaut, dabei  $\text{CO}_2$  freisetzt und, wie die Ergebnisse zeigen, einen nicht zu vernachlässigenden Kohlenstoffanteil (30.5%) auf anaerobem Wege zur Energiegewinnung in Form einer ATP-Herstellung ausnutzt. Auch die mit dem Kalorimeter ermittelten Stoffwechselraten ergaben ähnliche Verringerungen der Stoffwechselaktivität innerhalb der Experimente auf Werte von 33 und 45 Prozent.

Berechnet man auf der Grundlage der  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von  $0.57$  bzw.  $2.04 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  die Propionatmenge, die entsprechend der stöchiometrischen Beziehung (Gl. 12) von deZwaan (1983) entsteht, so ergeben sich für den fünften Inkubationstag in den beiden anoxischen Inkubationen  $1.13$  bzw.  $4.06 \mu\text{mol Prop.} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

Diese in Untersuchungen an Mollusken bestimmte Beziehung auf Polychaeten und andere Tiergruppen zu übertragen, ist nur unter der Voraussetzung möglich, daß auch bei ihnen dieselben Stoffwechselprozesse beim anaeroben Metabolismus ablaufen wie bei den Mollusken.

Die kalorimetrischen Messungen ergaben im Laufe der Versuche

## Diskussion

Verringerungen der Stoffwechselraten auf 45-33% der Anfangswerte. Die gemessenen Wärmeproduktionen zwischen  $1.65$  und  $0.28 \text{ J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  können über ein kalorisches Äquivalent auf die Menge des gebildeten Stoffwechselendproduktes umgerechnet werden. Nach Gnaiger (1983) beträgt das Äquivalent ca.  $150 \text{ mJ} \cdot \mu\text{mol Prop.}^{-1}$  in der Körperflüssigkeit. Diese Umrechnung ergibt einen Bereich von  $1.9$ - $11.0 \mu\text{mol Prop.} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Schöttler (1982) gibt für einen Zeitraum von 30h eine Propionatbildung (Summe des im Tier angereicherten und der ins Wasser abgegebenen Menge) von  $1.65 \mu\text{mol Prop.} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  an. Aus dieser Angabe lassen sich die entsprechende  $\text{CO}_2$ -Freisetzung (Gl.12) und die Wärmeproduktion (kalorisches Äquivalent  $150 \text{ mJ} \cdot \mu\text{mol Prop.}^{-1}$ ) berechnen. Es ergeben sich Raten von  $0.83 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  und  $0.25 \text{ J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (siehe Tabelle 8).

Die mit dem Kalorimeter gemessenen Werte ergeben unter der Annahme, alles Propionat würde sich im Körper anreichern, bis zu siebenfach höhere Stoffwechselaktivitäten als die von Schöttler (1982) gemessenen. Da auch Acetat und Succinat gebildet werden und diese Umsetzungen in der kalorimetrischen Messung ebenfalls erfaßt sind, ist diese Diskrepanz zu erwarten.

Aus einer Succinatanreicherung von  $0.64 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Schöttler 1982) ergibt sich nach Gl.13 eine  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von  $0.43 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  und unter Verwendung eines kalorischen Äquivalentes von ca.  $145 \text{ mJ} \cdot \mu\text{mol Succinat}^{-1}$  (Gnaiger 1983) eine Wärmeproduktion von  $0.093 \text{ J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Die so aus Metabolitanreicherungen errechnete Wärmebildung von  $0.343 \text{ J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  liegt im Bereich der tatsächlich gemessenen Wärmeproduktion ( $1.65$  und  $0.28 \text{ J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ).

Feldsgaard-Petersen (1991) untersuchte den Stoffwechsel von Nephtys hombergii unter normoxischen und hypoxischen Bedingungen. Bei  $\text{O}_2$ -Sättigung beträgt der Sauerstoffverbrauch  $14.7 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Unter  $40 \text{ mmHg pO}_2$  sinkt die Rate auf  $5 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

## Diskussion

ab. Tabelle 4 vergleicht die CO<sub>2</sub>-Freisetzungsraten von Nephtys hombergii unter verschiedenen Sauerstoffbedingungen. Im Vergleich zu Raten, die unter oxischen Bedingungen ermittelt wurden, verringern sich die Stoffwechselraten auf 3.9 Prozent. Legt man suboxische CO<sub>2</sub>-Freisetzungsraten zugrunde, so liegen die verringerten Stoffwechselraten unter anoxischen Bedingungen 3-8 mal höher (11.4% und 30.5%, siehe Tabelle 4).

**Tabelle 4:** Vergleich der CO<sub>2</sub>-Freisetzung von Nephtys hombergii unter verschiedenen O<sub>2</sub>-Verhältnissen. Die Literaturwerte des O<sub>2</sub>-Verbrauches wurden über einen RQ=1.0 in CO<sub>2</sub>-Freisetzung umgerechnet.

	oxisch (RQ=1.0)	suboxisch	anoxisch
CO <sub>2</sub> -Freisetzung ( $\mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	14.7	5.0	0.57
	(Feldsgaard-Petersen 1991)	1.87	(eigene Messungen)
Verringerung der Stoffwechselrate in Bezug auf oxische und suboxische Raten (%)			3.9 11.4 30.5 <sup>1)</sup>

<sup>1)</sup> Verringerung im Verlauf eigener CO<sub>2</sub>-Messungen

### 4.2.2. Callianassa subterranea

Über die Biologie und Ökologie des Maulwurfskrebsses Callianassa subterranea wurden erst in den letzten Jahren genauere Untersuchungen durchgeführt (Witbaard & Duineveld 1989, Forster 1991). Dabei wurden das Gangsystem und die Sauerstoffansprüche dieser Art detailliert bearbeitet. Nach Adema et al. (1982) lebt C. subterranea im südlichen Teil der Nordsee in feinkörnigen oder schlickigen Sedimenten. In Laborexperimenten stellte Forster

## Diskussion

(1991) fest, daß sich C. subterranea 82% der Zeit in Sedimentbereichen seines Gangsystemes aufhält, in denen kein oder nur sehr wenig Sauerstoff im Wasser vorhanden ist. Nur in Phasen, in denen der Krebs durch Pleopodenschläge einen Wasserstrom (Irrigationsstrom) erzeugt (18% der Zeit), gibt es O<sub>2</sub>-Konzentrationen von über 20% Sättigung. Da C. subterranea unter den beschriebenen Bedingungen aktiv sein Gangsystem erweitert und da dieses Verhalten auch im Labor über einen Zeitraum von einem Jahr beobachtet werden konnte, ist das Tier auf anaerobe Energiegewinnung angewiesen. Aus der guten Anpassung an anoxische Bedingungen im Experiment kann man den Schluß ziehen, daß C. subterranea auch in situ ähnlich schlechten Sauerstoffbedingungen ausgesetzt ist.

Sauerstoffmessungen im Wasser des Gangsystemes, mit Hilfe von Mikroelektroden durchgeführt, ergaben stark schwankende O<sub>2</sub>-Gehalte zwischen 0 und 80% Sättigung, abhängig von der Lage des Gangabschnittes im Sediment und vom Zeitpunkt des letzten Wasseraustausches. Dieser Austausch wird von C. subterranea innerhalb einer Stunde nur über einen Zeitraum von ungefähr 3 Minuten aufrechterhalten (Forster 1991).

Obwohl Crustacea allgemein eine geringe Toleranz gegenüber O<sub>2</sub>-Mangel zugeschrieben wird (Taylor & Spicer 1987), gibt es verwandte Arten wie Upogebia pugettensis und Callianassa californiensis, bei denen die Fähigkeit nachgewiesen wurde, anoxische Phasen von 3-5 Tagen bei 10°C zu überleben (Thompsen & Prichard 1969). Nach den Ergebnissen dieser Arbeit ist auch C. subterranea in der Lage, mindestens 5 Tage unter anoxischen Verhältnissen zu überleben.

Es ist bekannt, daß Crustacea ihre Stoffwechselaktivität bei Sauerstoffmangel nicht, wie viele andere Tiergruppen, reduzieren (Gäde 1983), und daß sie eine hohe Regulationsfähigkeit besitzen (Pamatmat 1978). Die CO<sub>2</sub>-Freisetzungsraten zeigen sogar eine Erhöhung um mindestens 100% während der fünftägigen Inkubation. Diese Stoffwechselerhöhung könnte durch eine erhöhte Pleopodenaktivität hervorgerufen worden sein.

## Diskussion

Zebe (1982) und Taylor & Spicer (1987) fanden bei verwandten Crustacea-Arten als Hauptendprodukt anaerober Abbauprozesse Laktat. Das deutet auf anaerobe Glykolyse im Zuge einer funktionsbedingten Anaerobiose hin. An C. subterranea wurden bisher keine Metabolitmessungen durchgeführt, so daß im folgenden von Untersuchungen an verwandten Arten auf die Verhältnisse von C. subterranea geschlossen wird. Zebe (1982) stellte bei U. pugettensis eine Anreicherung von maximal  $8.88 \mu\text{mol Lactat} \cdot \text{gTG}^{-1}$  nach 24stündiger anoxischer Inkubation fest ( $0.37 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ). Bei Exemplaren, die direkt nach der Entnahme aus dem natürlichen Lebensraum untersucht wurden, lagen die Laktatkonzentrationen niedriger. Es wurden erhöhte Alanin- und Succinatkonzentrationen gemessen.

Die Abundanz von C. subterranea an der Station Schlicksandgrund in der Deutschen Bucht beträgt nach Forster (1991)  $21 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  für adulte und zwischen  $7-200 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  für juvenile Exemplare. Witbaard und Duineveld (1989) geben für eine andere Station in der Deutschen Bucht eine mittlere Abundanz von  $52 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  an, wobei keine Unterscheidung nach der Körpergröße vorgenommen wurde. Die  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates einer C. subterranea-Population unter anoxischen Bedingungen bei Raten von  $0.24 \pm 0.05$  (Juvenile) und  $0.68 \pm 0.15 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{Ind}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Adulte) beträgt  $12 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  für juvenile (angenommene Abundanz von  $50 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  nach Forster 1991) und  $14.3 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  für adulte Tiere.

In Experimenten mit C. subterranea zeigte sich, daß kleine Individuen (AFTG: 12-39mg) bezogen auf das Körpergewicht mehr  $\text{CO}_2$  freisetzen als große Individuen (AFTG: 100-226mg). Ein Vergleich zeigt, daß die Raten größerer Individuen nach 4 Tagen um 33% und nach 5 Tagen um 42% niedriger liegen als die Raten kleinerer Individuen (siehe Anhang 8, Tab.A-8 und A-8b).

Messungen des Sauerstoffverbrauches von Witbaard und Duineveld (1989) bei  $8^\circ\text{C}$  an Exemplaren von C. subterranea mit einem entsprechenden Körpergewicht ergaben eine größenabhängige Verringerung des  $\text{O}_2$ -Verbrauches mit zunehmendem Körpergewicht auf Werte von 40 Prozent. Als intraspezifische Beziehung zwischen  $\text{O}_2$ -Verbrauch und Körpermasse verschieden großer Individuen

## Diskussion

stellten die Autoren den Faktor  $(\text{kg})^{0.61}$  fest, welcher dem theoretischen Wert von 0.67 sehr nahe kommt (siehe Kap. 4.1.4.). Es liegt also nahe, die höheren anaeroben  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten von kleinen Individuen auf die größenabhängige Veränderung der Stoffwechselrate zurückzuführen. Daß die anaerobe  $\text{CO}_2$ -Freisetzung innerhalb einer Art ähnlich größenabhängig ist wie der  $\text{O}_2$ -Verbrauch, bestätigt die Möglichkeit mit  $\text{CO}_2$ -Messungen Aussagen zum Stoffwechsel eines Organismus machen zu können.

Auf die innerhalb der 5tägigen Versuchsdauer ansteigenden Freisetzungsraten von 0.28 auf 1.52 (große Ind.) und von 1.69 auf 3.63  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (kl. Ind.) wurde bereits hingewiesen. Als Quelle für dieses  $\text{CO}_2$  kommt der Abbau von Aspartat zu Alanin und der Abbau von Glucose zu Succinat in Frage. Der für andere Crustacea nachgewiesene Abbau von Glucose zu Laktat führt nach Abbildung 1 nicht zu einer  $\text{CO}_2$ -Freisetzung, so daß eine entsprechende Umrechnung entfällt. Die Succinatanreicherung von 0.0046  $\mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Zebe 1982) bei Upogebia pugettensis ergibt nach Gl.13 eine  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von 0.003  $\mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Das ist nur ein Bruchteil der bei Callianassa subterranea gemessenen  $\text{CO}_2$ -Freisetzung und ein Hinweis darauf, daß die Umrechnung von Meßergebnissen aus Untersuchungen an verschiedenen Arten nicht sinnvoll sein muß, oder daß bei Callianassa subterranea andere Metabolite angereichert werden.

Die kalorimetrischen Messungen an Callianassa subterranea während anoxischer Inkubation ergaben Werte von 0.35-0.50  $\text{J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (TG: 300-580mg) und eine Verringerung der Stoffwechselaktivität auf 88.5% der Anfangswerte. Damit weisen auch diese Ergebnisse auf die hohe Aktivität von C. subterranea unter anoxischen Bedingungen hin. Unter Verwendung des kalorischen Äquivalentes von ca. 70  $\text{mJ} \cdot \mu\text{mol Laktat}^{-1}$  in der Körperflüssigkeit des Tieres (nach Gnaiger 1983) ergibt sich eine Laktatanreicherung von 5-7.1  $\mu\text{mol Laktat} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Die bei den verwandten Arten Upogebia pugettensis und Callianassa californiensis im Körper nachgewiesenen Laktatanreicherungen lagen bei ca. 0.3-0.4  $\mu\text{mol Laktat} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Dieser Unterschied weist entweder auf andere Abbauege hin oder zeigt die Unzulänglichkeit des Vergleiches



## Diskussion

von Ergebnissen aus Untersuchungen an verschiedenen Arten. Auf die Abhängigkeit des Stoffwechsels vom Häutungszustand und vom Fertilitätsgrad bei C. subterranea weisen Witbaard & Duineveld (1989) hin.

In Tabelle 5 wird die CO<sub>2</sub>-Freisetzung durch Callianassa subterranea bei unterschiedlichen O<sub>2</sub>-Verhältnissen zusammengefaßt.

**Tabelle 5:** Vergleich von CO<sub>2</sub>-Freisetzungen von Callianassa subterranea unter verschiedenen O<sub>2</sub>-Verhältnissen. Die Literaturwerte des O<sub>2</sub>-Verbrauches wurden über einen RQ=1.0 in CO<sub>2</sub>-Freisetzung umgerechnet.

	oxisch (RQ=1.0)	anoxisch
CO <sub>2</sub> -Freisetzung	8.6	8.0
( $\mu\text{mol} \cdot \text{gAFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) kleine Ind. (25mg AFTG)		(gemittelt 25mg AFTG)
	3.5	2.9
große Ind. (164mg AFTG)		(gemittelt 160mg AFTG)
(Witbaard & Duineveld '89)		
Verringerung der Stoffwechselrate in Bezug auf oxische Raten (%)		93 83

### 4.2.3. Halicryptus spinulosus

Der Priapulide Halicryptus spinulosus ist ein an extremen Sauerstoffmangel angepaßter Organismus, der sogar das Auftreten von H<sub>2</sub>S überlebt und sehr geringe Nahrungsansprüche hat. In der Kieler Bucht gehört er zu den wenigen Arten, die sich trotz lang anhaltender O<sub>2</sub>-Mangelsituationen in den Jahren 1981-1983 ausbreiten konnten (Weigelt & Rumohr 1986). Die 15tägige anoxische

## Diskussion

Inkubation bei 6°C, über die in dieser Untersuchung berichtet wird, überlebte H. spinulosus. Oeschger & Theede (1988) und Oeschger (1990) untersuchten den anaeroben Stoffwechsel von H. spinulosus und konnten die typischen Endprodukte einer biotopbedingten Langzeitanaerobiose nachweisen. Succinat akkumuliert mit zunehmender Versuchsdauer (bis zu 40 Tagen), während Acetat und Propionat nur bis zu einem Maximalwert von etwa  $10 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1}$  ansteigen und dann ins umgebende Medium ausgeschieden werden. Abbauprodukte einer anaerob ablaufenden Glykolyse wurden nicht gefunden. Außer Glykogen als Hauptenergiequelle nahm auch Aspartat in der ersten Phase der Anaerobiose auf nicht mehr nachweisbare Konzentrationen ab.

Oeschger (pers. Mitteilung) führte Messungen des Sauerstoffverbrauches von H. spinulosus durch. Unter oxischen Bedingungen lagen die Raten bei  $0.085 \text{ ml } (3.79 \mu\text{mol}) \text{ O}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Nach 7tägiger anoxischer Hälterung und anschließender Messung des  $\text{O}_2$ -Verbrauches unter oxischen Bedingungen wurde eine bis zu 2.4fache Erhöhung der Respiration gemessen ( $0.20 \text{ mlO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ). Weiterhin fand Oeschger (pers. Mitteilung) eine Verringerung des Stoffwechsels bis auf 2% des Anfangswertes bei 14-tägiger anoxischer Inkubation.

Bezieht man die  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten von H. spinulosus in Höhe von  $0.049 \pm 0.023 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  auf einen  $\text{m}^2$  Meeresboden, so erhält man, unter der Annahme einer Abundanz von  $60 \text{ Ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  (Powilleit 1988), eine  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsrate von  $2.94 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  durch H. spinulosus auf der Station Dorschmulde in der Kieler Bucht. Berechnet man aus den im Versuchsverlauf zunehmenden  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten von H. spinulosus ( $0.46$ - $1.01 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) über die von deZwaan (1983) aufgestellte Beziehung (Gl.12) die Menge an Propionat, die im Laufe des Versuches gebildet worden sein müßte, so erhält man Raten von  $0.91$ - $2.01 \mu\text{mol Prop.} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

Eine von Oeschger (1987) ebenfalls gemessene Glykogenabnahme bei H. spinuosus (TG: ca. 50mg) von  $0.346 \mu\text{mol Glc} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ergibt nach Umrechnung aus Gl.12 eine  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von  $0.298 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (29.5% der nach 15 Tagen gemessenen Rate von  $1.01$

## Diskussion

$\mu\text{mol Glc} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ). Diese Übereinstimmung mit den tatsächlichen  $\text{CO}_2$ -Freisetzungen deutet an, daß Glykogen von H. spinulosus als Hauptenergiequelle genutzt wird.

Über die Propionatanreicherung im Körper von H. spinulosus von  $0.073 \mu\text{mol Prop.} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Oeschger 1990) kann man sowohl auf die dabei freiwerdende  $\text{CO}_2$ -Menge als auch auf die dabei entstehende Wärmemenge schließen (nach Gnaiger 1983:  $150 \text{ mJ} \cdot \mu\text{mol Prop.}^{-1}$ ). Daraus ergeben sich  $\text{CO}_2$ -Freisetzungen von  $0.036 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (3.6% der gemessenen Rate) und eine Wärmeproduktion von  $0.011 \text{ J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (8.3% der gemessenen Wärmeproduktion). Diese Raten sind deutlich geringer als die direkt gemessenen und zeigen, daß andere Stoffwechselreaktionen sowohl an der  $\text{CO}_2$ -Freisetzung als auch an der Wärmebildung beteiligt sind. Aus einer Succinatanreicherung von  $0.21 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  in einem Zeitraum von 10 Tagen ergibt sich nach Gl. 13 eine  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von  $0.14 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ .

Kalorimetrische Messungen von Oeschger (pers. Mitteilung) ergaben unter anoxischen Bedingungen Werte von  $0.446-0.133 \text{ J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , das sind 10mal höhere Werte als aus der bloßen Propionatanreicherung im Körper von H. spinulosus zu erwarten wäre.

Tabelle 6 faßt die Daten zur  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von H. spinulosus unter verschiedenen  $\text{O}_2$ -Verhältnissen zusammen.

**Tabelle 6:** Vergleich der CO<sub>2</sub>-Freisetzung durch Halicryptus spinulosus unter verschiedenen O<sub>2</sub>-Verhältnissen. Die Literaturwerte des O<sub>2</sub>-Verbrauches wurden über einen RQ=1.0 in CO<sub>2</sub>-Freisetzung umgerechnet.

	oxisch (RQ=1.0)	anoxisch
CO <sub>2</sub> -Freisetzung ( $\mu\text{mol} \cdot \text{gAFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	3.79 (10°C , 40-67mg TG) (Oeschger pers. Mitteilung)	1.01- 0.46 (TG: 37-75mg)
Verringerung der Stoffwechselrate in Bezug auf oxische Raten (%)		12.1

#### 4.2.4. Arctica islandica

Die Islandmuschel Arctica islandica spielt eine wichtige Rolle im Ökosystem der Kieler Bucht. Sie bildet hier den Hauptteil der benthischen Biomasse unterhalb der Haloclinen (unter 15m Wassertiefe) und ist ein wichtiger Nahrungsbestandteil der kommerziell genutzten Fischarten (Arntz 1980). Brey et al. (1990) schätzten die jährliche Produktion dieser Muschel auf ca. 40% der gesamten benthischen Makrofauna-Produktion in diesem Gebiet. Besonders der Dorsch (Gadus morhua) nutzt A. islandica als Nahrung.

LT<sub>50</sub>-Werte von 55 Tagen (10°C) zeigen die hohe Überlebensfähigkeit von A. islandica unter Sauerstoffmangel (Theede et al. 1969). Dieses Ergebnis wurde von Oeschger (1990) bestätigt.

Als Stoffwechselendprodukte im Gewebe der Muschel wurden Succinat und Propionat in hohen Konzentrationen nachgewiesen. Wie auch bei

## Diskussion

Halicryptus spinulosus spielen Aminosäuren (z.B. Aspartat) als Nahrungsquelle nur eine untergeordnete Rolle. Glykogen ist die Hauptenergiequelle bei anaerobem Abbau.

Bei Untersuchungen zum Sauerstoffverbrauch, zur Wärmeproduktion und zum anaeroben Stoffwechsel von Mollusken werden häufig Gewichtsangaben gemacht, die sich nur auf den Weichkörper beziehen. Nach Rumohr et al. (1987) beträgt der Umrechnungsfaktor vom Trockengewicht mit Schale (in dieser Arbeit verwendet) zum schalenfreien Trockengewicht (SFTG) 0.062, so daß die in der vorliegenden Arbeit verwendeten Individuen von A. islandica Gewichte von 44-65 SFTG aufwiesen (entsp. 715-1048mg TG mit Schale).

Der Sauerstoffverbrauch von A. islandica bei 10°C beträgt nach Oeschger (1990)  $33.0 \mu\text{mol O}_2 \cdot \text{gSFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ , wobei die Tiere ein SFTG von 175-230 mg hatten. Er stellte insgesamt eine Verringerung des Stoffwechsels innerhalb von 50 Tagen auf unter 1% des unter oxischen Bedingungen ermittelten Wertes fest.

Die gemessenen CO<sub>2</sub>-Freisetzungsraten lagen in den ersten 8 Tagen der anoxischen Inkubation zwischen 0.06 und 0.07  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Der doppelt so hohe Wert am zweiten Tag, auch durch seine hohe Standardabweichung auffällig, kann nicht mit noch vorhandenem Sauerstoff erklärt werden, sondern könnte an individuellen Aktivitätserhöhungen der Muscheln (z.B. Öffnen der Schalen in 3 von 8 Parallelgefäßen) gelegen haben. In der zweiten Phase (Tag 11-21) liegen die Raten im Mittel bei 0.048  $\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (Verringerung auf 64% der Anfangsrate).

Von einer mittleren Rate von  $0.045 \pm 0.012 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  und einer angenommenen Abundanz von 37 Ind. $\cdot\text{m}^{-2}$  würde eine Arctica-Population  $1.67 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$  im Sediment freisetzen. Die auf Mollusken bezogene stöchiometrische Beziehung von de Zwaan (1983) läßt sich eindeutig auf A. islandica anwenden. Nach Umrechnung auf SFTG (ergibt sich eine gebildete Propionatmenge von  $1.539 \mu\text{mol Prop.} \cdot \text{gSFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Über die Glykogenabnahme und über die Propionatbildung bei Individuen von A. islandica (ca. 200mg SFTG, Oeschger 1987) lassen sich folgende Raten berechnen:  $0.51 \mu\text{mol Glc} \cdot \text{gSFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  ergeben unter Verwendung von Gl.12  $0.44$

## Diskussion

$\mu\text{molCO}_2 \cdot \text{gSFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Die Bildung von  $0.44 \mu\text{mol Prop.} \cdot \text{gSFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  innerhalb von 20 Tagen ergibt eine  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von  $0.22 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gSFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Über das kalorische Äquivalent von  $150 \text{ mJ} \cdot \mu\text{mol Prop.}^{-1}$  (Gnaiger 1983) umgerechnet entsteht bei der Propionatbildung eine Wärmeproduktion von  $0.07 \text{ J} \cdot \text{gSFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Direkte kalorimetrische Messungen von Pamatmat (1980) zeigten bei Arctica islandica (SFTG: 2.912g) eine anaerobe Wärmeproduktion innerhalb von 10 Tagen bei  $15^\circ\text{C}$  von  $0.18-0.28 \text{ J} \cdot \text{gSFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Oeschger (1987) ermittelte bei  $10^\circ\text{C}$  und Exemplaren von 164-182 mg SFTG innerhalb von 24 Stunden beim Übergang zum anaeroben Stoffwechsel eine Reduktion der Wärmeproduktionen von 18 auf  $12 \text{ J} \cdot \text{gSFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (35%). Vergleicht man diese deutlich höher liegenden Werte der Wärmeproduktion mit denen, die über Propionat berechnet wurden, so kann man auf zusätzlich ablaufende anaerobe Abbaureaktionen schließen. Tabelle 7 faßt die Daten zur  $\text{CO}_2$ -Freisetzung von Arctica islandica unter verschiedenen Sauerstoffverhältnissen zusammen.

**Tabelle 7:** Vergleich der  $\text{CO}_2$ -Freisetzung durch A. islandica unter verschiedenen  $\text{O}_2$ -Bedingungen. Die Literaturwerte des  $\text{O}_2$ -Verbrauches wurden über einen  $\text{RQ}=1.0$  in  $\text{CO}_2$ -Freisetzung umgerechnet.

	oxisch ( $\text{RQ}=1.0$ )	anoxisch
$\text{CO}_2$ -Freisetzung ( $\mu\text{mol} \cdot \text{gSFTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ ) ( $10^\circ\text{C}$ , SFTG: 175-230mg) (Oeschger 1990)	33.0	0.774 (SFTG: 44-65mg)
Verringerung der Stoffwechselrate in Bezug auf oxische Raten (%)		2.3

4.2.5. Golfingia (Nephasoma) spec.

Die Verbreitung des Sipunculiden Golfingia (Nephasoma) spec. ist nicht auf das Vøring-Plateau beschränkt. Er wurde auch in Wassertiefen von ca. 1700m in einem weiter nördlich gelegenen Gebiet auf Höhe der Bäreninseln gefunden.

Romero-Wetzel (1987) beschreibt das Gangsystem der Art folgendermaßen: je ein Individuum bewohnt einen tief ins Sediment reichenden Gang, der sich in den oberen 10cm Sedimenttiefe in bis zu 30 Gangarme verzweigt. Golfingia (Nephasoma) spec. ist ein Sedimentfresser und trägt neben anderen Arten mit seiner Wühltätigkeit in erheblichem Umfang zur bioturbaten Sedimentdurchmischung der obersten 5cm bei (Romero-Wetzel & Gerlach im Druck). Die Experimente der vorliegenden Arbeit zeigen die Fähigkeit dieses Sipunculiden, lang andauernde anoxische Phasen zu überleben. Von Sipunculus nudus, einer anderen Sipunculiden-Art aus dem Gezeitenbereich, ist bekannt, daß er innerhalb eines Zeitraumes von 24 Stunden sowohl funktionsbedingte (durch erhöhte Grabtätigkeit) als auch biotopbedingte Anaerobiose-Anpassungen zeigt (Pörtner et al. 1984). Nach erhöhter Muskelarbeit wurde als Hauptendprodukt Octopin nachgewiesen. Im Laufe einer suboxischen Inkubation wurden als Endprodukte Strombin, Succinat, Acetat und Propionat in erhöhten Konzentrationen gemessen. Aus der CO<sub>2</sub>-Freisetzungsrate von Golfingia (Nephasoma) spec. in Höhe von  $0.019 \pm 0.013 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  und einer Abundanz von 24 Ind. \* m<sup>-2</sup> (>2cm) ergibt sich auf dem Vøring-Plateau in 1420m Wassertiefe eine durch die Golfingia - Population hervorgerufene CO<sub>2</sub>-Freisetzung von mindestens  $0.46 \mu\text{molCO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$ , da nur Individuen größer als 2cm Gesamtlänge betrachtet wurden und der Anteil kleinerer Individuen dazuzurechnen wäre. Im Laufe der fünf-tägigen anoxischen Inkubation konnte eine Verringerung der CO<sub>2</sub>-Freisetzungsrate von 8.4 auf  $4.4 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  (53%) festgestellt werden (TG: 2.3-6.4mg). Die im Vergleich zu den untersuchten Flachwasserarten hohen Raten können dadurch erklärt werden, daß die sehr kleinen Individuen von Golfingia (Nephasoma) spec. (AFTG: ca. 1mg) im Vergleich zu den kleinen Individuen von Callianassa subterranea (AFTG: 10-40mg) entsprechend der

## Diskussion

Größenabhängigkeit einen etwa doppelt so hohen Stoffwechsel haben können (Gerlach et al. 1985). Ein anderer Faktor, der die gemessenen Raten beeinflusst haben könnte, ist das schon erwähnte, in diesem Versuch kleinere Verhältnis der Körpergröße der untersuchten Tiere zum Wasservolumen in den Inkubationsgefäßen (vergl. Kap. 4.1.).

Ein Grund für die Anpassung des Sipunculiden an anoxische Verhältnisse kann darin liegen, daß er sich z.T. in Gangabschnitten aufhält, die 50cm tief im Sediment liegen und er damit anoxischen Bedingungen ausgesetzt sein kann. Außerdem muß Golfingia (Nephasoma) spec. mit wenig Nahrung auskommen, ein für Tiefseeorganismen grundsätzliches Problem. Durch einen reduzierten anaeroben Sparstoffwechsel könnte der Sipunculide längere Hungerphasen überstehen.

Pörtner et al. (1984) wiesen als anaerobe Metabolite Propionat, Succinat, Acetat, Alanin und andere Opine bei Sipunculus nudus nach. Somit werden auch für Golfingia (Nephasoma) spec. die entsprechenden Stoffwechselreaktionen als Grundlage für vergleichende Berechnungen herangezogen. Nach Gl.12 ergibt die  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates von  $4.43 \mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  eine Propionatbildung von  $8.81 \mu\text{mol Prop.} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Über die von Pörtner et al. (1984) bestimmte Propionatanreicherung bei S. nudus in Höhe von  $0.043 \mu\text{mol Prop.} \cdot \text{gFG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$  innerhalb von 24 Stunden und einem Verhältnis des Feucht- zu Trockengewichtes von 10:1 ergäbe sich als  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates  $0.002 \mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ . Da auch in diesem Fall die tatsächlich gemessene  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsrates viel höher ist, müssen zusätzlich andere Stoffwechselwege genutzt werden (z.B. der Aspartatabbau). Auch in diesem Fall ist es fraglich, ob es zulässig ist, Aussagen von einer anderen Art aus einem völlig anderen Lebensraum (S.nudus) auf die Verhältnisse bei Golfingia (Nephasoma) spec. zu übertragen.

Messungen des Sauerstoffverbrauches von Sipunculiden liegen bisher nicht vor, so daß keine Vergleiche zu den Raten dieser Untersuchung möglich sind.



4.2.6. Zusammenfassung der Ergebnisse aus Stoffwechsellmessungen bei den untersuchten Arten

Für die untersuchten Makrofaunaarten Nephtys hombergii, Halicryptus spinulosus und Arctica islandica liegen neben den in dieser Arbeit gemessenen Daten zur CO<sub>2</sub>-Freisetzung und Wärmeproduktion weitere Messungen der Stoffwechselrate (O<sub>2</sub>-Verbrauch, Wärmeproduktion und Metabolitanreicherung) vor. Es ist möglich, diese Raten miteinander zu vergleichen, um so Aussagen darüber zu machen, wie hoch der anaerobe Kohlenstoffumsatz im Vergleich zum aeroben ist, inwieweit unterschiedliche Abbauewege beteiligt sind und welche Stoffe als Nahrung genutzt werden.

Für Nephtys hombergii liegen die über die Anreicherung von Propionat und Succinat berechneten CO<sub>2</sub>-Freisetzungsraten in dem Bereich, der dem der gemessenen Werte entspricht (siehe Tab. 8). Die zugrunde gelegten Stoffwechselreaktionen beschreiben den anaeroben Metabolismus bei N. hombergii gut. Die Wärmeproduktion, so umgerechnet als würde nur Propionat gebildet, ergibt erwartungsgemäß höhere Propionatmengen als die, die gemessen wurden. Gleichzeitige Succinatanreicherung und unterschiedlich lange Inkubationszeiten sind Erklärungsmöglichkeiten. Der anaerob umgesetzte Kohlenstoff entspricht 3.9% des unter oxischen Bedingungen ermittelten Kohlenstoffumsatzes.

Bei Halicryptus spinulosus wurde bestätigt, daß Glykogen ein Hauptenergielieferant bei der Langzeitanaerobiose ist. Außer der Anreicherung von Propionat und Succinat (Tab. 8) im Tiergewebe ist Acetat als anaerober Metabolit bekannt. Ferner wurde die Abgabe der flüchtigen Fettsäuren ins umgebende Medium nicht in die Rechnung miteinbezogen, so daß die tatsächlich gemessene CO<sub>2</sub>-Freisetzung höher sein muß als aus den Metaboliten berechnet wurde. Die Wärmeproduktion, abgeleitet aus der Propionatanreicherung, ist dementsprechend ebenfalls niedriger als die tatsächlich gemessene. Mit 12.1% des oxischen Kohlenstoffumsatzes kommt dem anaeroben Stoffwechsel bei H. spinulosus eine hohe Bedeutung zu. Die Tiere bleiben trotz des extremen O<sub>2</sub>-

## Diskussion

Mangels noch erstaunlich aktiv, wie Lebendbeobachtungen und erhöhte CO<sub>2</sub>-Freisetzungsraten im Laufe der Experimente andeuten (siehe auch Oeschger 1990).

**Tabelle 8:** Zusammenfassung von Ergebnissen aus Stoffwechsellmessungen:

CO<sub>2</sub>-Freisetzung, O<sub>2</sub>-Verbrauch, Wärmeproduktion und Metabolite

untersuchte Stoff- wechselrate Arten	<i>Nephtys hombergii</i>	<i>Callinassa subterranea</i>	<i>Halicyptus spinulosus</i>	<i>Arctica islandica</i> <sup>1)</sup>	<i>Gollinia (Neohasoma) spec.</i>
<b>CO<sub>2</sub>-Freisetzung</b> ( $\mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	nach 5 Tagen 0.57 und 2.04 → 1.13 und 4.06 Prop. <sup>2)</sup>	nach 5 Tagen 1.52 gr. Ind. 3.63 kl. Ind. 0.68 u. 0.24 <sup>5)</sup>	nach 15 Tagen 1.01 → 2.01 Prop. <sup>2)</sup>	Mittelwert 11-21 Tag 0.774 → 1.539 Prop. <sup>2)</sup>	nach 5 Tagen 4.43 → 6.81 Prop. <sup>2)</sup>
<b>O<sub>2</sub>-Verbrauch</b> ( $\mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	14.7 oxisch 5.0 suboxisch (Feldsgaard-Petersen 91)	6.16-0.74 <sup>5)</sup> (Wilbaard-Duineveld 89)	3.79 (Oeschger pers Mitteilung)	33.0 (Oeschger 87)	
<b>Wärmeproduktion</b> ( $\text{J} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	1.65-0.28 → 1.9-11.0 Prop. <sup>4)</sup>	0.35 und 0.5 → 5.0 und 7.1 Laktat <sup>4)</sup>	0.446-0.133 (Oeschger pers Mitteilung)	16-12 (Oeschger 90)	
<b>Glykogenabnahme</b> ( $\mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )			nach 10 Tagen (Oeschger 87) 0.346 → 0.298 CO <sub>2</sub> <sup>2)</sup>	nach 20 Tagen (Oeschger 87) 0.51 → 0.44 CO <sub>2</sub> <sup>2)</sup>	
<b>Propionatanreicherung</b> ( $\mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	nach 30 Std. (Schöttler 82) 1.65 → 0.83 CO <sub>2</sub> <sup>2)</sup> → 0.25 J <sup>4)</sup>		nach 5 Tagen (Oeschger 90) 0.073 → 0.036 CO <sub>2</sub> <sup>2)</sup> → 0.011 J <sup>4)</sup>	nach 20 Tagen (Oeschger 90) 0.44 → 0.22 CO <sub>2</sub> <sup>2)</sup> → 0.07 J <sup>4)</sup>	nach 24 Std 0.004 (Partner et al. 84) → 0.002 CO <sub>2</sub> <sup>2)</sup>
<b>Laktatanreicherung</b> ( $\mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )		nach 24 Std 0.37 Zebe (82)			
<b>Succinatanreicherung</b> ( $\mu\text{mol} \cdot \text{gTG}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	nach 30 Std (Schöttler 82) 0.64 → 0.43 CO <sub>2</sub> <sup>3)</sup>	nach 24 Std (Zebe 82) 0.0048 → 0.003 CO <sub>2</sub> <sup>3)</sup>	nach 10 Tagen (Oeschger 87) 0.21 → 0.14 CO <sub>2</sub> <sup>3)</sup>	nach 20 Tagen (Oeschger 87) 0.27 → 0.18 CO <sub>2</sub> <sup>3)</sup>	

<sup>1)</sup> Angaben beziehen sich auf schalenfreies Trockengewicht (SFTG)

<sup>2)</sup> nach GL. 12 umgerechnet

<sup>3)</sup> nach GL. 13 umgerechnet

<sup>4)</sup> kalorisches Äquivalent (Gnaiger 1983)

<sup>5)</sup> Angabe in  $\mu\text{mol} \cdot \text{Ind.}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$

Die Stoffwechselraten bei *Arctica islandica* zeigen, daß Glykogen ebenfalls die Hauptenergiequelle bei der Langzeitanaerobiose ist. Die Abgabe von Propionat ist nicht ausgeprägt, Acetat wird offensichtlich nicht in großem Umfang gebildet. Die Metabolite Propionat und Succinat können über 50% der tatsächlich gemessenen CO<sub>2</sub>-Freisetzung erklären. Bei *Arctica islandica* wurde eine starke Stoffwechselreduktion im Laufe der 21 Tage andauernden anoxischen Inkubation festgestellt. Mit 2.3% ist der

## Diskussion

Anteil des anaeroben Kohlenstoffumsatzes im Vergleich zu unteroxischen ermittelten Stoffwechselaktivitäten damit gering (Tabelle 7). Durch einen reduzierten Sparstoffwechsel ist A. islandica aber in der Lage sehr lange Perioden ohne Sauerstoff zu überleben.

Für Callianassa subterranea und Golfingia (Nephasoma) spec. liegen keine Angaben über Metabolite unter anoxischen Bedingungen vor. Angaben über Stoffwechselendprodukte von verwandten Arten sind jedoch bekannt.

Die anaerobe CO<sub>2</sub>-Freisetzungsrates bei verschiedenen großen Individuen von Callianassa subterranea zeigt eine Größenabhängigkeit, die der des O<sub>2</sub>-Verbrauches entspricht. Große Individuen zeigen eine geringere gewichtsbezogene Stoffwechselaktivität (33-42%) im Verhältnis zu kleinen Individuen.

Die CO<sub>2</sub>-Freisetzung bei C. subterranea ist um mehrere Größenordnungen höher als die aus einer Succinatanreicherung bei Upogebia puettensis errechnete CO<sub>2</sub>-Freisetzung. Die Wärmeproduktionsmessungen bei C. subterranea ergeben Werte, die umgerechnet viel höhere Laktatkonzentrationen erwarten lassen als sie bei der verwandten Art nachgewiesen wurden. Im dem Fall, daß bei U. puettensis und C. subterranea ähnliche Stoffwechselreaktionen ablaufen würden, müßten demnach bei C. subterranea neben Laktat andere Metabolite in erheblichem Umfang (z.B. Succinat) anfallen. Das Ergebnis einer Verringerung der Stoffwechselaktivität von C. subterranea im Laufe der anoxischen Inkubation von nur 93 bzw. 83% bestätigt die Erkenntnis, daß Crustacea ihren Stoffwechsel unter anoxischen Bedingungen kaum reduzieren, sondern dabei sehr aktiv bleiben. Der anaerobe Kohlenstoffumsatz ist demnach ähnlich hoch wie der aerobe Kohlenstoffumsatz.

Die Ergebnisse von Golfingia (Nephasoma) spec. lassen sich nicht mit Untersuchungen an Sipunculus nudus kombinieren. Die völlig anderen Umweltbedingungen, andere Inkubationszeiten und fehlende O<sub>2</sub>-Verbrauchsmessungen machen weitergehende Aussagen in diesem Zusammenhang unmöglich. Bei Golfingia (Nephasoma) spec. wurde eine Verringerung der Stoffwechselaktivität auf 53% während der anoxischen Inkubation gemessen.

## Diskussion

Man kann zusammenfassend feststellen, daß bei den untersuchten Flachwasserarten ein Zusammenhang zwischen der Stoffwechselaktivität gemessen als CO<sub>2</sub>-Freisetzung und der Verringerung des Stoffwechsels in Bezug auf oxisch ermittelte Raten besteht. Eine Steigerung der CO<sub>2</sub>-Freisetzungsrates im Laufe der Experimente bei C. subterranea geht mit einer nur geringen Stoffwechselreduktion (83-93% in Bezug zu oxischen Raten) einher. Die leicht erhöhte CO<sub>2</sub>-Freisetzungsrates im Versuch mit H. spinulosus steht im Zusammenhang mit einer Stoffwechselreduktion auf eine Rate von 12.1 Prozent. Bei N. hombergii und A. islandica entspricht eine verringerte Aktivität auch einer starken Stoffwechselreduktion auf Raten von 3.9 bzw. 2.3 Prozent.

### 4.3. CO<sub>2</sub>-Flußberechnungen aus ΣCO<sub>2</sub>-Konzentrationsprofilen im Sediment

Die Berechnung von ΣCO<sub>2</sub>-Flüssen aus Porenwasserprofilen mit Hilfe des 1. Fick'schen Diffusionsgesetzes ist, neben der direkten Messung von freigesetztem Kohlendioxid im Wasser über dem Meeresboden im Verlauf von Einschlußexperimenten, eine Möglichkeit, Aussagen über den Abbau organischer Substanz im Sediment zu machen (z.B. Andersen et al. 1986, McNichol et al. 1988). Nach Gleichung 8 gehen der Konzentrationsgradient über eine bestimmte Sedimenttiefe, die Porosität des Sedimentes und ein Sediment-Diffusionskoeffizient ( $D_{s,d}$ ) in die Berechnung ein. Die Porosität wurde in einer Mischprobe aus einer Sedimentschicht von 1 cm Dicke bestimmt und stellt einen integrierten Wert über diesen Bereich dar. Genauere Untersuchungen von Forster (1991) an Sedimenten der Station Schlicksandgrund (Deutsche Bucht) zeigten, daß die Porosität bei höherer Auflösung der Schicht 0-1cm im obersten Millimeter bis auf ca. 0.9 ansteigt. Bei gleichen Konzentrationsgradienten an der Grenzfläche Sediment/Wasser würde das eine Erhöhung des in dieser Arbeit berechneten ΣCO<sub>2</sub>-Flusses ( $151 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ ) um 67% ergeben. Für die anderen Sedimente ist die Unterschätzung des Flusses durch solche feinskaligen Porositätsunterschiede nicht so gravierend, da die

## Diskussion

gemessenen Werte schon über 0.8 liegen und die Erhöhung zur Sedimentoberfläche nicht mehr groß sein kann.

Ein anderer kritischer Punkt bei Flußberechnungen dieser Art ist die Verwendung eines Sediment-Diffusionskoeffizienten, da dieser je nach Sedimenttyp und Makrofaunabesiedlung verschieden ist und auch innerhalb der Sedimentsäule variiert. In Tracerexperimenten mit Bromid zeigte Kitlar (1991) diese Änderung des effektiven  $D_{sed.} (D_{eff})$  mit der Sedimenttiefe an 2 Stationen in der Deutschen Bucht. Dabei zeigte sie Schwankungen des  $D_{eff}$  in der Sedimentschicht 0-0.5cm um den Faktor 2 auf der Station Schlickgrund ( $5.0-11.8 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ ) und um den Faktor 16 auf der Station Schlicksandgrund ( $5.0-80 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ ).

Ein sehr ähnlicher  $D_{eff}$  ( $10.7 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ ) wurde auch von Rutgers van der Loeff et al. (1984) in Tracerexperimenten mit  $^{22}\text{Na}$  in einem Sediment aus dem Skagerrak bestimmt.

In der vorliegenden Arbeit wurden keine Korrekturen an  $\text{CO}_2$ -Flüssen aus dem Sediment durchgeführt, die eine eventuell stattfindende Karbonatlösung berücksichtigen. Sowohl eigene Messungen als auch Messungen von Lapp (1991) über die Ca-Konzentrationen im Porenwasser von Sedimenten aus der Dorschmulde (Kieler Bucht) zeigten nur geringe Unterschiede zwischen Bodenwasser und Porenwasser und im Porenwasser verschiedener Sedimentschichten. In karbonatarmen, küstennahen Sedimenten kann man den Anteil des  $\text{CO}_2$ -Flusses, der auf Karbonatlösung beruht, als gering ansehen (z.B. Hargrave & Phillips 1986). Genauere Untersuchungen von Aller (1983) und Andersen et al. (1986) zeigten, daß die  $\text{CaCO}_3$ -Lösung in küstennahen Schlicksedimenten positiv durch physikalische und biologische Sedimentdurchmischung beeinflusst wird, und daß dieser Vorgang unter anoxischen Verhältnissen in Einschlußexperimenten bei Flußberechnungen eine Rolle spielt.

Das Sediment auf dem Vøring-Plateau in 1420m Wassertiefe enthält im obersten Zentimeter einen hohen Kalziumkarbonatanteil von 34.5 Gew.% (Paetsch 1991). Über rezent stattfindende Lösungsvorgänge an der Sedimentoberfläche auf dieser Station liegen keine genauen Berechnungen vor. Allerdings werden sie für den Bereich der

## Diskussion

Norwegischen See als gering angesehen (Henrich 1986, J. Rumohr pers. Mitteilung).

Ein Vergleich der gemessenen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationsprofile aus der Kieler Bucht mit Ergebnissen anderer Autoren bestätigen die Profile in der vorliegenden Arbeit. Lapp (1991) ermittelte  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen von  $2.3 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$  im Bodenwasser und ansteigende Werte bis auf  $4.0 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$  im Porenwasser bis in 10 cm Sedimenttiefe. Balzer (1989) zeigte ein  $\text{CO}_2$ -Profil im Porenwasser an einer in 21.5 m Wassertiefe gelegenen Station in der Kieler Bucht mit Werten zwischen 2.0 und  $5.5 \text{ mmol} \cdot \text{dm}^{-3}$  in Sedimenttiefen bis zu 22 cm.

Lapp (1991) errechnete aus dem  $\text{CO}_2$ -Profil der Station Dorschmulde einen  $\text{CO}_2$ -Fluß vom Sediment (4-5 cm Sedimenttiefe) ins überstehende Wasser von  $108.3 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{h}^{-1}$ , und einen  $\text{CO}_2$ -Fluß von  $17.9 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{h}^{-1}$  innerhalb der Sedimentsäule (15-16 cm bis 4-5 cm). Untersuchungen von Andersen et al. (1986) an einem Schlicksediment im Gullmarfjord (Skagerrak) und von Jørgensen et al. (1990) an einer Station im Großen Belt (Beltsee) zeigten  $\text{CO}_2$ -Profile im gleichen Konzentrationsbereich. Auf der Station im Gullmarfjord resultierte aus der Konzentrationsdifferenz zwischen Bodenwasser und oberster Sedimentschicht ein  $\text{CO}_2$ -Fluß von  $625 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{h}^{-1}$ . In tieferen Sedimentschichten verringerte er sich deutlich.

Für die Stationen in der Deutschen Bucht liegen keine Daten anderer Autoren vor. Forster (1991) ermittelte an Sedimentkernen der Station Schlicksandgrund jedoch mit Hilfe von Mikroelektroden einen entsprechenden Sauerstofffluß von  $275 \text{ } \mu\text{mol} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{h}^{-1}$ .

Der Verlauf von  $\Sigma\text{CO}_2$ -Porenwasserprofilen in Schlicksedimenten in den hier untersuchten Tiefenhorizonten, die wenig mit Makrofauna besiedelt sind (z.B. Station Schlickgrund), wird hauptsächlich mit der dort unter Sauerstoffmangel stattfindenden mikrobiellen Sulfatatmung erklärt. Mit steigender bakterieller Mineralisation organischer Substanz erhöht sich die  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentration entsprechend. Viele Untersuchungen zur Frühdiagenese zeigen diesen Zusammenhang zwischen  $\text{SO}_4$ -Abnahme und  $\text{CO}_2$ -Zunahme in den verschiedensten Sedimenten (McCaffrey et al. 1980, Elderfield et al. 1981, Howes et al. 1984, Mackin & Swider 1989, Jørgensen et

## Diskussion

al. 1990, Kristensen et al. 1991) bzw. den Zusammenhang zwischen  $\Sigma\text{CO}_2$ -Produktion und Mineralisation des organischen Kohlenstoffes im Sediment (McNichol et al. 1988).

Das  $\text{CO}_2$ -Profil auf der Station Schlicksandgrund zeigt keinen Gradienten im Sediment und weist auf andere profilbestimmende Faktoren hin, auf die in Kapitel 4.4. weiter eingegangen wird.

### 4.4. Beitrag der Makrofaunaarten am $\text{CO}_2$ -Fluß und Auswirkungen auf $\Sigma\text{CO}_2$ -Profile

Tabelle 9 faßt die errechneten  $\text{CO}_2$ -Flüsse in den untersuchten Sedimenten zusammen und gibt einen Überblick über den Anteil der Makrofauna an diesen Flüssen unter verschiedenen Sauerstoffverhältnissen.

Dabei werden unter anaeroben Bedingungen ermittelte  $\text{CO}_2$ -Freisetzungsraten auf die gesamte Population einer Art hochgerechnet. Sie werden dann mit  $\text{CO}_2$ -Flüssen von der Sedimentoberfläche ins überstehende Wasser verglichen. Über den Prozentsatz der Stoffwechselreduktion (im Vergleich zu oxisch ermittelten Raten, vergl. Tabellen 4-7) wird auf den Anteil der Arten an den  $\text{CO}_2$ -Flüssen unter oxischen Bedingungen geschlossen. Diese Berechnung führt allerdings zu einer Überschätzung des Makrofaunaanteiles, da unter der Sedimentoberfläche kaum oxische, sondern eher suboxische Verhältnisse vorherrschen. Wie Literaturwerte und eigene Messungen bei Nephtys hombergii zeigen (Tab. 4 und Tab.9), liegen die Anteile, die auf der Grundlage von suboxisch ermittelten Raten berechnet wurden, um den Faktor 3-8 niedriger als die, die auf oxischen ermittelten Raten basieren. Da die unter suboxischen Bedingungen berechneten Anteile der Makrofauna an  $\text{CO}_2$ -Flüssen den im Sediment herrschenden Sauerstoffverhältnissen am ehesten entsprechen, werden diese

## Diskussion

Faktoren für die anderen untersuchten Arten übernommen (Tabelle 9). Die unter völlig anoxischen Bedingungen ermittelten CO<sub>2</sub>-Freisetzungsraten sind nur teilweise dazu geeignet, die Verhältnisse im Sediment und damit die Aktivität der Makrofauna unter natürlichen, überwiegend suboxischen Bedingungen zu beschreiben. Hier ist der besonders hohe Anteil (ca.17%) von Callianassa subterranea am CO<sub>2</sub>-Fluß unter anoxischen Bedingungen zu nennen (siehe Tab. 9). Diese Rate repräsentiert die Extremsituation, in der C. subterranea über mehrere Tage kein Sauerstoff zur Verfügung stand und die Tiere auch durch erhöhte Pleopodenaktivität keinen Sauerstoff herantransportieren konnten. Auch diese Rate würde zu einer Überschätzung des Anteiles von C. subterranea führen, während die anderen anoxischen Raten eher zu einer Unterschätzung des Anteiles der Fauna am CO<sub>2</sub>-Fluß im Sediment führen würden.



Diskussion

**Tabelle 9:** Beitrag der Makrofauna-Arten zum CO<sub>2</sub>-Fluß auf den untersuchten Stationen

	Deutsche Bucht		Kieler Bucht	Norw. See		
	Schlicksand- grund	Schlickgrund	Dorschmulde	Vøring- Plateau		
CO <sub>2</sub> -Fluß (µmol*m <sup>-2</sup> *h <sup>-1</sup> )	151	1244	217	94		
	<u>N.homb.</u>	<u>C.subt.</u>	<u>N.homb.</u>	<u>A.isl.</u>	<u>H.sp.</u>	<u>Golf.</u>
CO <sub>2</sub> -Freisetzungs- rate (anox.) (µmol*Ind. <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> )	0.035	0.24 kl. 0.68 gr.	0.035	0.045	0.049	0.019
Abundanzen (Ind.*m <sup>-2</sup> )	68	50 kl. <sup>1)</sup> 21 gr.	46	37	60	24
populations- bezogene Rate (µmol*m <sup>-2</sup> *h <sup>-1</sup> )	2.38	12.0 kl. 14.3 gr.	1.61	1.67	2.94	0.46
Anteil der pop.-bez. Rate am CO <sub>2</sub> -Fluß unter verschiedenen O <sub>2</sub> -Verh. (%)						
anoxisch	1.6	17.4	0.1	0.8	1.4	0.5
suboxisch	13.8 <sup>4)</sup> 5.2 <sup>3)</sup>	2.5-6.6 <sup>2)</sup>	1.1 <sup>4)</sup> 0.4 <sup>3)</sup>	4.2-11.2 <sup>2)</sup>	1.4-3.7 <sup>2)</sup>	- 0.9 <sup>3)</sup>
oxisch	40.4 <sup>4)</sup>	19.9 <sup>4)</sup>	3.3 <sup>4)</sup>	33.5 <sup>4)</sup>	11.2 <sup>4)</sup>	-

<sup>1)</sup> abgeschätzte Abundanz nach Angaben von Forster (1991)

<sup>2)</sup> Verringerung der CO<sub>2</sub>-Freisetzung von oxischen zu suboxischen Raten aus Ergebnissen von N. hombergii (Faktor 3-8, siehe Tab. 4) übernommen

<sup>3)</sup> Werte berechnet aus eigenen CO<sub>2</sub>-Messungen

<sup>4)</sup> Literaturwerte des O<sub>2</sub>-Verbrauches über RQ=1.0 umgerechnet auf CO<sub>2</sub>-Freisetzung

## Diskussion

Aus Tabelle 9 lassen sich unter Berücksichtigung der eben dargelegten Überlegungen folgende Aussagen zur Beeinflussung der CO<sub>2</sub>-Flüsse durch die untersuchten Arten treffen:

Callianassa subterranea und Nephtys hombergii machen einen Anteil von 7.7-20,4% am CO<sub>2</sub>-Fluß auf der Station Schlicksandgrund aus. Andere, hier nicht untersuchte, aber auf der Station Schlicksandgrund lebende Arten sind in diesen Angaben noch nicht enthalten und würden folglich den Anteil der gesamten Makrofauna noch erhöhen. Da gleichzeitig der CO<sub>2</sub>-Fluß eher zu niedrig angegeben ist (vergl. 4.3.), wird der Anteil der gesamten Makrofauna am CO<sub>2</sub>-Fluß aus dem Sediment auf dieser Station durch den ermittelten Bereich 7.7-20.4% gut beschrieben. Die Versorgung der Makrofauna mit Sauerstoff hat, wie die Ergebnisse zeigen, einen entscheidenden Einfluß auf ihren Kohlenstoffumsatz im Sediment. Witbaard & Duineveld (1989) geben für C. subterranea einen Anteil von 17% am gesamten Sauerstoffverbrauch des Sedimentes auf einer Station in der Nordsee an.

Auf der Station Schlickgrund spielt Nephtys hombergii, obwohl Hauptvertreter der hier nur in geringer Zahl lebenden Makrofauna, nur eine sehr geringe Rolle in Bezug auf den Anteil am CO<sub>2</sub>-Fluß ins Bodenwasser (0.4-1.1%).

Die beiden Arten Arctica islandica und Halicryptus spinulosus zusammen haben einen Anteil zwischen 5.6 und 14.9% am CO<sub>2</sub>-Fluß auf der Station Dorschmulde und leisten einen entsprechend hohen Anteil am Kohlenstoffumsatz auf dieser Station, wenn man von überwiegend suboxischen Verhältnissen im Sediment ausgeht und wenn man die bei N. hombergii in der Nordsee gemessenen suboxischen Raten im Vergleich zu oxischen Raten (Reduktion um den Faktor 3-8) auf A. islandica und H. spinulosus in der Kieler Bucht überträgt.

Zu dem für Golfingia (Nephasoma) spec. unter suboxischen Bedingungen angegebenen Anteil am CO<sub>2</sub>-Fluß von 0.9% muß ein nicht näher bestimmter Anteil, der auf kleine Individuen dieser Art zurückgeht, addiert werden. Nach Romero-Wetzel (1989) kommt Golfingia (Nephasoma) spec. mit einer durchschnittlichen Abundanz von 72 Ind.\*m<sup>-2</sup> auf der Zentralstation auf dem Vøring-Plateau

## Diskussion

vor. Da in der vorliegenden Arbeit nur eine Abundanz der großen Individuen dieser Art von 24 Ind.\*m<sup>-2</sup> berücksichtigt wurde, wird der Anteil der kleinen Individuen am gemessenen CO<sub>2</sub>-Fluß nochmal ungefähr 1-2% ausmachen. Damit ergibt sich ein Anteil der gesamten Sipunculiden-Population am CO<sub>2</sub>-Fluß von ungefähr 2-3 Prozent.

Nach Abschätzungen von Blackburn (1987) schwankt der Anteil der Makrofauna am Kohlenstoffumsatz in verschiedenen Sedimenten der Bering-See zwischen 5 und 70%, abhängig von der Art der Makrofaunabesiedlung und der Ernährungsweise der vorkommenden Arten.

In der Benthosökologie ist es eine übliche Methode, durch Messung von O<sub>2</sub>- und CO<sub>2</sub>-Flüssen auf dem Meeresboden Aussagen über den Umsatz organischer Substanz im Sediment zu machen. In einigen Untersuchungen ergibt sich dabei ein RQ-Wert für den Sedimentstoffwechsel von über 1.0 (z.B. Hargrave & Phillips 1981, Andersen & Hargrave 1984). Dieses wird als ein Ausdruck anaerob ablaufender Abbaureaktionen gedeutet.

Der in dieser Arbeit benutzte Ansatz Aussagen zum Kohlenstoffumsatz über CO<sub>2</sub>-Porenwasserprofile und Flußberechnungen zu machen, ist eine andere Möglichkeit. Der Vergleich solcher Flüsse mit CO<sub>2</sub>-Freisetzungsraten von Makrofauna ist ein bisher selten durchgeführter Ansatz, um bei anaeroben Bedingungen den Einfluß der Fauna zu bestimmen. Dieser Ansatz entspricht Betrachtungen über den Sauerstoffverbrauch eines Sedimentes und über den Anteil bestimmter Makrofaunaarten daran (z.B. Kikuchi 1986, Witbaard & Duineveld 1989). Daß CO<sub>2</sub>-Flüsse auch durch geochemische und physikalische Prozesse beeinflusst werden, wurde bereits erwähnt. Es besteht also nicht unbedingt ein kausaler Zusammenhang zwischen beiden Meßgrößen (CO<sub>2</sub>-Fluß, CO<sub>2</sub>-Freisetzung durch Makrofauna), wie aus Kapitel 4.1. und 4.3. hervorgeht. Eine Abschätzung des Makrofaunaanteiles am Kohlenstoffumsatz im Sediment ist jedoch möglich.

Inwieweit dabei die direkte CO<sub>2</sub>-Freisetzung der Fauna selbst ein CO<sub>2</sub>-Profil und damit den Fluß beeinflussen kann, soll im folgenden diskutiert werden: Die Ergebnisse aus den Experimenten mit

## Diskussion

erhöhter Besiedlungsdichte durch Arctica islandica in der Kieler Bucht und durch Nephtys hombergii in der Deutschen Bucht zeigen, daß die direkte  $\text{CO}_2$ -Freisetzung der Tiere nicht zu einer entsprechenden Erhöhung der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen im Porenwasser führt. Abbildung 29 zeigt im Gegensatz dazu eine Verringerung der  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentration in der Sedimenttiefe, in der sich die Muscheln im Laufe des Versuches aufhielten. Vor dem Hintergrund einer sehr hohen  $\text{CO}_2$ -Konzentration von mehreren  $\text{mmol}\cdot\text{dm}^{-3}$  im Porenwasser ist die  $\text{CO}_2$ -Freisetzung durch die Muscheln, selbst bei starker Überbesiedlung, zu gering (liegt im  $\mu\text{mol}$ -Bereich), als daß sie das Profil verändern könnte.

Ein indirekter Einfluß von Makrofauna auf das  $\text{CO}_2$ -Profil wird aus den Ergebnissen in Abb. 29 und aus den Messungen an Gangwandungen von Callianassa subterranea und Lanice conchilega deutlich. In dem Experiment mit Arctica islandica haben die Muscheln die Sedimentstruktur durch ihre Wühltätigkeit stark verändert. Das könnte dazu geführt haben, daß es in 2-3cm Sedimenttiefe zu hoher mikrobieller chemoautotropher Aktivität kommen konnte, d.h. zu  $\text{CO}_2$ -verbrauchenden Prozessen, wodurch sich der Konzentrationsgradient zur Sedimentschicht 0-1cm noch erhöhen konnte. Dementsprechend zeigte Aller (1978) die Veränderung von Alkalinitätsprofilen des Porenwassers in Tankexperimenten (hauptsächlich durch die Konzentration von  $\text{HCO}_3^-$  bestimmt), in denen Yoldia limatula (Bivalvia) durch ihre Wühltätigkeit einen geringeren Anstieg der Alkalinität verursachte als der, der im Kontrollkern ohne Fauna gemessen wurde. Aller (1978) stellte außerdem eine erhöhte mikrobielle Aktivität in dem Sediment fest, das durch Y. limatula beeinflusst wurde. Kristensen & Blackburn (1987) führten Experimente an künstlichen Sedimenten mit Besiedlung durch den Polychaeten Nereis durch und fanden ebenfalls verringerte  $\Sigma\text{CO}_2$ -Konzentrationen in Kernen mit Nereis im Vergleich zu Kontrollkernen ohne Makrofauna.

Die erhöhten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen an den Röhren von Lanice conchilega weisen auf erhöhten mikrobiellen Abbau organischen Kohlenstoffes hin. In seiner Röhre befördert L. conchilega mit dem Atemwasserstrom Sauerstoff von der Oberfläche in tiefere

## Diskussion

Sedimentschichten und schafft somit für Meiofauna- und Mikroorganismen in direkter Umgebung seiner Röhre die Voraussetzung, organische Substanz aerob abzubauen. Nach Forster (1991) dringt der Sauerstoff nur wenige mm in die Röhrenwand ein, bevor er u.a. auch durch chemische Oxidationen verbraucht ist. Dabei stellt die Röhrenwand selbst, besonders für Anionen, eine Diffusionsbarriere dar (Aller 1983). Erhöhte mikrobielle Aktivität oder erhöhte Abundanzen von Meio- oder Mikroorganismen wurden u.a. von Hylleberg (1975), Yingst & Rhoads (1980), Reise (1981a,b und 1983), Aller & Yingst (1985) und Thomsen (1991) an Gang- oder Röhrenwandungen von Makrofauna beschrieben.

Die in Wandungen von Callianassa-Bauten gemessenen, im Vergleich zum umgebenden Sediment verringerten CO<sub>2</sub>-Konzentrationen zeigen dagegen den Einfluß des von C. subterranea ins Sediment gepumpten Wassers mit geringeren CO<sub>2</sub>-Konzentrationen. Der Irrigationsstrom von C. subterranea ist so groß, daß ständig eine CO<sub>2</sub>-Diffusion in die Gänge und damit ein Abtransport von CO<sub>2</sub> zur Sedimentoberfläche stattfindet. Durch die Bauten erhöhen sich die für den Stoffaustausch wichtigen Grenzflächen um den Faktor 2.6 (Forster 1991). Daraus kann man schließen, daß der über CO<sub>2</sub>-Profile errechnete CO<sub>2</sub>-Fluß ins Wasser nicht dem gesamten CO<sub>2</sub>-Fluß entspricht. Ein Teil verläßt das Sediment über das Gangwasser, ohne daß man es in den Porenwasser-Konzentrationen wiederfinden würde. Dieser zusätzliche CO<sub>2</sub>-Anteil wäre nur in Einschlußexperimenten zu erfassen. Ein weiterer Hinweis auf höhere CO<sub>2</sub>-Flüsse sind auch die sehr hohen Diffusionskoeffizienten ( $D_{eff}$ ) von über  $100 \cdot 10^{-6} \text{ cm}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ , die Kitlar (1991) in tieferen Sedimentschichten der Station Schlicksandgrund in der Deutschen Bucht bestimmte. Daß besonders Gangwandungen die aktiven Grenzflächen des diffusiven Austausches sind, wurde ebenfalls von ihr bestätigt. Ähnlich hohe Transportraten von  $\Sigma\text{CO}_2$  aus dem Sediment wurden auch von Kristensen & Blackburn (1987) gemessen und auf die Ventilation des im Sediment lebenden Polychaeten Nereis zurückgeführt.

Konzentrationsunterschiede zwischen Gangwasser und Wasser über dem Sediment wurden auch von Aller et al. (1983) an Upogebia-Bauten

## Diskussion

nachgewiesen. Daß auch diese Art von Bauten (ohne feste Wände) im Wandbereich einen spezieller Lebensraum für Meio- und Mikrofauna darstellen, zeigen Untersuchungen von Koike & Mukai (1983) und von Dobbs & Guckert (1988).

Dem erwähnten Wasseraustausch von Callianassa subterranea ist es zuzuschreiben, daß sich auf der Station Schlicksandgrund keine CO<sub>2</sub>-Konzentrationsgradienten ausbilden können. Durch diese Art der Bioturbation hat C. subterranea einen entscheidenden Einfluß auf die CO<sub>2</sub>-Konzentrationsprofile. Selbst eine hohe CO<sub>2</sub>-Freisetzung der Tiere in größerer Sedimenttiefe zeigt sich nicht in einer Veränderung des CO<sub>2</sub>-Profils, da der eben beschriebene indirekte Bioturbationseffekt diesen Vorgang überlagert.

Abschließend läßt sich sagen, daß die untersuchte Makrofauna durch indirekte Effekte das CO<sub>2</sub>-Profil im Sediment entscheidend beeinflussen kann, daß die direkte CO<sub>2</sub>-Freisetzung durch die Makrofauna selbst aber nicht zu einer erkennbaren Veränderung des CO<sub>2</sub>-Profils auf den untersuchten Stationen führt. Unter suboxischen und anoxischen Bedingungen, also unter Verhältnissen, die überwiegend im Sediment vorliegen, ist der Anteil der untersuchten Makrofauna-Arten am Kohlenstoffumsatz z.T. sehr hoch. Auf der Station Schlicksandgrund in der Deutschen Bucht beträgt er bis zu 20%, auf der Station Dorschmulde in der Kieler Bucht bis zu 15% und auf dem Vøring-Plateau (Zentralstation) in der Norwegischen See 2-3%. Der Kohlenstoffumsatz auf der wenig mit Makrofauna besiedelten Station Schlickgrund in der Deutschen Bucht wird dagegen nur zu 1% durch diese Makrofauna beeinflusst.

## Literatur

### 5. LITERATURVERZEICHNIS

- Adema, J.P.H.M., Creutzberg, F., Van Noort, G.J. (1982): Notes on the occurrence of some poorly known decapoda (Crustacea) in the southern North Sea.  
In: Bijdragen tot de faunistiek van Nederland, IX, Zoologische Bijdragen 28: 9-32
- Aller, R.C. (1978): Experimental studies of changes produced by deposit feeders on pore water, sediment, and overlying water chemistry.  
Am. J. Sci. 278: 1185-1234
- Aller, R.C. (1983): The importance of the diffusive permeability of animal burrow linings in determining marine sediment chemistry.  
J. Mar. Res. 41: 299-322
- Aller, R.C., Yingst, J.Y., Ullman, W.J. (1983): Comparative biogeochemistry of water in intertidal Onuphis (polychaeta) and Upogebia (crustacea) burrows: temporal patterns and causes.  
J. Mar. Res. 41: 571-604
- Aller, R.C. & Yingst, J.Y. (1985): Effects of the marine deposit-feeders Heteromastus filiformis (Polychaeta), Macoma balthica (Bivalvia), and Tellina texana (Bivalvia) on averaged sedimentary solute transport, reaction rates, and microbial distributions.  
J. Mar. Res. 43: 615-645
- Andersen, F.Ø. & Hargrave, B.T. (1984): Effects of Spartina detritus enrichment on aerobic/anaerobic benthic metabolism in an intertidal sediment.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 16: 161-171
- Anderson, D.H. & Robinson, R.J. (1946): Rapid electrometric determination of the alkalinity of sea water: Using a glass electrode.  
Ind. Engng. Chem. Analyt. Edit. 18: 767-769
- Anderson, L.G., P.O.J. Hall, A. Iverfeldt, M.M. Rutgers van der Loeff, B. Sundby, S.F.G. Westerlund (1986): Benthic respiration asured by total carbonate production.  
Limnol. Oceanogr. 31(2): 319-329
- Arntz, W.E. (1971): Biomasse und Produktion des Makrobenthos in den tieferen Teilen der Kieler Bucht im Jahre 1968.  
Kieler Meeresforsch. 27: 36-72
- Arntz, W.E. (1980): Predation by demersal fish and its impact on the dynamics of macrobenthos. In: Marine benthic dynamics, K.R. Tenore & B.C. Coull (eds.), Univers. of South Carolina Press, Columbia, 121-149
- Balzer, W. (1989): Chemische Reaktionen und Transportprozesse in oberflächennahen Sedimenten borealer und polarer Meeresgebiete.  
Habil. Schrift, Univ. Kiel, 312 S.
- Banse, K. (1982): Mass-scaled rates of respiration and intrinsic growth in very small invertebrates.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 9: 281-297

## Literatur

- Barnett, P.R.O., Watson, J., Coneely, D. (1984): A multiple corer for taking virtually undisturbed samples from shelf bathyal and abyssal sediments. *Oceanol. Acta* 7: 399-408
- Ben-Yaakov, S. (1973): pH buffering of pore water of recent anoxic marine sediments. *Limnol. Oceanogr.* 18 (1): 86-94
- Berner, R.A. (1971): Principles of chemical sedimentology. McGraw-Hill, New York, 240 pp.
- (1980): Early diagenesis, a theoretical approach Princeton Univ. Press, 241 pp.
- Blackburn, T.H. (1987): Microbial food webs in sediments. In: *Microbes in the sea*. M.A. Sleigh (ed.), Wiley & Sons, N.Y.: 13-37
- Brafield, A.E. & M.J. Llewellyn (1982): Animal energetics. Blackie, Glasgow, 168 pp.
- Brand v., T. (1946): Anaerobiosis in invertebrates. *Biodynamica Monographs* No. 4., B.J. Luquet (ed.) Biodynamica, Normandy 21, Missouri
- Brey, T., Arntz, W.E., Pauly, D., Rumohr, H. (1990): Arctica (Cyprina) islandica in Kiel Bay (Western Baltic): growth, production and ecological significance. *AWI Publication* No.225: 217-235
- McCaffrey, R.J., Myers, A.C., Davey, E., Morrison, G., Bender, M., Luedtke, N., Cullen, D., Froelich, P. & Klinkhammer, G. (1980): The relation between pore water chemistry and benthic fluxes of nutrients and manganese in Narragansett Bay, Rhode Island. *Limnol. Oceanogr.* 25: 31-44
- Crenshaw, M.A. (1980): Mechanism of shell formation and dissolution. In: D.C. Rhoads & R.A. Lutz (eds.): *Skeletal growth of aquatic organisms: biological records of environmental change*. Plenum Press, New York and London, 115-132
- Dietrich, G., Kalle, K., Krauss, W., Siedler, G. (1975): *Allgemeine Meereskunde. Eine Einführung in die Ozeanographie*. Gebr. Borntraeger, Berlin. Stuttgart
- Dobbs, F.C. & Guckert, J.B. (1988): Callinassa trilobita (Crustacea: Thalassinidea) influences abundance of meiofauna and biomass, composition, and physiologic state of microbial communities within its burrow. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 45: 69-79
- Ehrhardt, M., Wenck, A. (1984): Wind pattern and hydrogen sulphide in shallow waters of the Western Baltic Sea, a cause and effect relationship? *Meeresforsch.* 30: 101-110
- Elderfield, H.; McCaffrey, R.J.; N. Luedtke; M. Bender ; & V.W. Truesdale (1981): Chemical diagenesis in Narragansett Bay sediments. *Am. J. Sci.* 281: 1021-1055
- Ellington, W.R. (1983): The recovery from anaerobic metabolism in invertebrates. *J. Exp. Zool.* 228: 431-444



## Literatur

- Eversberg, U. (1990): A new device for sampling water from the benthic boundary layer.  
Helgoländer Meeresunters. 44: 329-334
- Famme, P. & Knudsen, J. (1983): Transitory activities of metabolism, carbon dioxide production and the release of dissolved organic carbon by the mussel *Mytilus edulis* (L.), following periods of self-induced anaerobiosis.  
Mar. Biol. Letters 4: 183-192
- Feldsgaard Petersen, T. (1991): Metabolic adaptations to hypoxia of two species of Polychaeta, *Nephtys ciliata* and *Nephtys hombergii*.  
J. Comp. Physiol. B, in press
- Forster, S. (1991): Die Bedeutung biogener Strukturen für den Sauerstofffluß ins Sediment.  
Ber. Inst. f. Meeresk., Univ. Kiel Nr. 206, 98 S.
- Frey, H. (1990): Stratification during periods of oxygen deficiency in the German Bight during the summers from 1981 to 1983: a comparison with the long-term variation in stratification.  
Meeresforsch. 32(4): 306-328
- Gäde, G. (1983): Energy metabolism of arthropods and mollusks during environmental and functional anaerobiosis.  
J. Exp. Zool. 228: 415-429
- Gäde, G. (1987): Leben ohne Sauerstoff: die Rolle der anaeroben Glykolyse bei aquatischen wirbellosen Tieren.  
Verh. Dtsch. Zool. Ges. 80: 93-110
- Gäde, G., Carlsson, K.-H., Meinardus, G. (1984): Energy metabolism in the foot of the marine gastropod *Nassa mutabilis* during environmental and functional anaerobiosis.  
Mar. Biol. 80: 49-56
- Gerlach, S.A. (1984): Oxygen depletion 1980-1983 in coastal waters of the Federal Republic of Germany.  
Ber. Inst. f. Meeresk., Univ. Kiel Nr. 130, 87 S.
- Gerlach, S.A. (1989): Stickstoff, Phosphor, Plankton und Sauerstoffmangel in der Deutschen Bucht und in der Kieler Bucht. Abschlußbericht (Koordination), Eutrophierung der Nord- und Ostsee. Forschungsvorhaben Wasser 102 04 215, Umweltbundesamt
- Gerlach, S.A., Hahn, A.E., Schrage, M. (1985): Size spectra of benthic biomass and metabolism.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 26: 161-173
- Gnaiger, E. (1980): Das kalorische Äquivalent des ATP-Umsatzes im aeroben und anoxischen Metabolismus.  
Thermochim. Acta 40: 195-223
- (1983): Heat dissipation and energetic efficiency in animal anoxibiosis: Economy contra power  
J. Exp. Zool. 228: 471-490
- Graf, G., Martens, V., Queisser, W., Weinholz, P., Altenbach, A. (1988): A multicalorimeter for the study of biological activity in marine sediments.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 45: 201-204
- Graßhoff, K. (1976): Methods of sea water analysis. Graßhoff, K. (ed.), Verlag Chemie, Weinheim, 317 pp.

## Literatur

- Grieshaber, M. (1982): Metabolic regulation of energy metabolism. In: Exogenous and endogenous influences on metabolic and neural control. Addink, A.D.F. & Spronk, N. (eds.), Pergamon Press, Oxford, 225-242
- Grieshaber, M. & Gäde, G. (1977): Energy supply and the formation of octopine in the adductor muscle of the scallop, Pecten jacobaeus.  
Comp. Biochem. Physiol. 58B: 249-252
- Hagermann, L. & Szaniawska, A. (1990): Anaerobic metabolic strategy of the glacial relict isopod Saduria (Mesidotea) entomon.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 59: 91-96
- Hammen, C.S. & Osborne, P.J. (1959): Carbon dioxide fixation in marine invertebrates: a survey of major phyla.  
Science 130: 1409-1410
- Hardewig, I., Addink, M., Grieshaber, M.K., Pörtner, H.O., Thillart van den, G. (1991): Metabolic rates at different oxygen levels determined by direct and indirect calorimetry in the oxyconformer Sipunculus nudus.  
J. Exp. Biol. 157: 143-160
- Hargrave, B.T. & G.A. Phillips (1981): Annual in situ carbon dioxide and oxygen flux across a subtidal marine sediment.  
Estuar. coast. Shelf Sci. 12: 725-737
- Hargrave, B.T. & G.A. Phillips (1986): Dynamics of the benthic benthic food web in St. Georges Bay, southern Gulf of St. Lawrence.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 31: 277-294
- Hatcher, A. (1989): RQ of benthic marine invertebrates.  
Mar. Biol. 102: 445-452
- Hemmingsen, A.M. (1960): Energy metabolism as related to bodysize and respiratory surfaces, and its evolution.  
Rep. Steno. Hosp. 9(2):1-110
- Henrich, R. (1986): A calcite dissolution pulse in the Norwegian-Greenland Sea during the last deglaciation.  
Geologische Rundschau 75(3): 805-827
- Hochachka, P.W., Fields, J., Mustafa, T. (1973): Animal life without oxygen: Basic biochemical mechanisms.  
Amer. Zool. 13: 543-555
- Howes, B.L., Dacey, J.W.D., King, G.M. (1984): Carbon flow through oxygen and sulfate reduction pathways in salt marsh sediments.  
Limnol. Oceanogr. 29: 1037-1051
- Hylleberg, J. (1975): Selective feeding by Abarenicola vagabunda and a concept of gardening in lugworms.  
Ophelia 14: 113-137
- Jørgensen, B.B., Bang, M., Blackburn, T.H. (1990): Anaerobic mineralisation in marine sediments from the Baltic Sea-North Sea transition.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 59: 39-54

## Literatur

- Kikutschi, E. (1986): Contribution of the polychaete Neanthes japonica (Izuka) to the oxygen uptake and carbon dioxide production of an intertidal mud-flat of the Nanakita estuary, Japan.  
J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 97: 81-93
- Kitlar, J. (1991): Der Einfluß der Bioturbation auf den Transport gelöster Stoffe im Porenwasser.  
Diss., Univ. Kiel, 114 S.
- Kleiber, M. (1961): The fire of life. An introduction to animal energetics. New York, Wiley, 454 pp.
- Klytmans, J.H., Veenhof, P.R., Zwaan de, A. (1975): Anaerobic production of volatile fatty acids in the sea mussel Mytilus edulis. (L.)  
J. Comp. Physiol. 104: 71-78
- Koeve, W. (1986): Austauschprozesse zwischen Porenwasser und bodennahem Wasser.  
Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 98 S.
- Koike, I. & Mukai, H. (1983): Oxygen and inorganic nitrogen contents and fluxes in burrows of the shrimps Callinassa japonica and Upogebia major.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 12: 185-190
- Kristensen, E. (1983): Ventilation and oxygen uptake by three species of Nereis (Annelida: Polychaeta). I. Effects of hypoxia.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 12: 289-297
- (1989): Oxygen and carbon dioxide exchange in the polychaete Nereis virens: influence of ventilation activity and starvation.  
Mar. Biol. 101: 381-388
- Kristensen, E. & T.H. Blackburn (1987): The fate of organic carbon and nitrogen in experimental marine sediment systems: Influence of bioturbation and anoxia.  
J. Mar. Res. 45: 231-257
- Kristensen, E., Holmer, M., Bussarawit, N. (1991): Benthic metabolism and sulfate reduction in a southeast Asian mangrove swamp.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 73: 93-103
- Krost, P. (1990): Der Einfluß der Grundschleppnetzfisherei auf Nährsalzfreisetzung aus dem Sediment und Makrofauna der Kieler Bucht (Westl. Ostsee).  
Ber. Inst. f. Meeresk., Univ. Kiel Nr. 200, 150 S.
- Künitzer, A. (1990): The infauna and epifauna of the central North Sea.  
Meeresforsch. 33: 23-37
- Lapp, B. (1991): Eutrophierung und Metallmobilität in marinen Sedimenten der Kieler Bucht.  
Diss., Univ. Kiel, 81 S.
- Li, J.-H. & Gregory, S. (1974): Diffusion of ions in sea water and in deep-sea sediments.  
Geochim. Cosmochim. Acta. 38: 703-714
- Linke, P. (1989): Lebendbeobachtungen und Untersuchungen des Energiestoffwechsels benthischer Foraminiferen aus dem Europäischen Nordmeer.  
Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel Nr. 18, 123 S.

## Literatur

- Mackin, J.E. & Swider, K.T. (1989): Organic matter decomposition pathways and oxygen consumption in coastal marine sediments.  
J. Mar. Res. 47: 681-716
- McNichol, A.P., Lee, C., Druffel, E.R.M. (1988): Carbon cycling in coastal sediments: 1. A quantitative estimate of the remineralization of organic carbon in the sediments of Buzzards Bay, MA.  
Geochim. Cosmochim. Acta 52: 1531- 1543
- Meyer-Reil, L.-A. (1978): Autoradiography and epifluorescence microscopy combined for the determination of number and spectrum of actively metabolizing bacteria in natural waters.  
Appl. Environm. Microbiol. 36: 506-512
- (1983): Benthic response to sedimentation events during autumn to spring at a shallow water station in the Western Kiel Bight. II. Analysis of benthic bacterial populations.  
Mar. Biol. 77: 247-256
- Oertzen v., A. (1984): Open and closed systems - their suitability for functional respiration measurements.  
Limnologia 15: 541- 545
- Oeschger, R. (1987): Vergleichende Untersuchungen zur biotopbedingten Langzeit - Anaerobiose und Schwefelwasserstoff - Resistenz bei einigen marinen Wirbellosen aus der Ostsee.  
Diss., Math.-Naturwiss.Fakultät, Univ. Kiel 123 S.
- (1990): Long-term anaerobiosis in sublittoral marine invertebrates from the Western Baltic Sea: Halicryptus spinulosus (Priapulida), Astarte borealis and Arctica islandica (Bivalvia).  
Mar. Biol. Prog. Ser. 59: 133-143
- Oeschger, R. & Theede, H. (1986): Untersuchungen zur Langzeit-Anaerobiose bei Halicryptus spinulosus (Priapulida).  
Verh. Dtsch. Zool. Ges. 79: 401
- Oeschger, R. & Schmaljohann, R. (1988): Association of various types of epibacteria with Halicryptus spinulosus (Priapulida).  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 48: 285-293
- Oeschger, R. & Theede, H. (1988): Use of biochemical features of macrobenthic species as indicators of long-term oxygen deficiency.  
Kieler Meeresforsch. Sonderh. 6: 99-110
- Paetsch, H. (1991): Sedimentation im Europäischen Nordmeer: Radioisotopische, geochemische und tonmineralogische Untersuchungen spätquartärer Ablagerungen.  
Diss., Univ. Kiel, 82 S.
- Pamatmat, M.M. (1975): In situ metabolism of benthic communities.  
Cahiers de Biologie marine 16: 613-633

## Literatur

- Pamatmat, M.M. (1978): Oxygen uptake and heat production in a metabolic conformer (Littorina irroata) and a metabolic regulator (Uca pugnax). *Mar. Biol.* 48: 317-325
- (1980): Facultative anaerobiosis of benthos. In: *Marine Benthic Dynamics*, Tenore, K.R. & B.C. Coull (eds.), Univ. South Carolina Press: 69-91
  - (1983): Measuring aerobic and anaerobic metabolism of benthic infauna under natural conditions. *J. Exp. Zool.* 228: 405-413
- Penzlin, H. (1989): *Lehrbuch der Tierphysiologie*. Gustav Fischer, 4. Aufl., 657 S.
- Pilnay, C., Thomsen, L., Altenbach, A.V. (1989): *Methodische Ansätze zur Biomassebestimmung mittels biochemischer Parameter und der computergestützten Bildanalyse*. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, Nr. 19, 155 S.
- Pörtner, H.-O., Kreutzer, U., Siegmund, B., Heisler, N., Grieshaber, M.K. (1984): Metabolic adaptation of the intertidal worm Sipunculus nudus to functional and environmental hypoxia. *Mar. Biol.* 79: 237-247
- Powilleit, M. (1988): *Die Bioturbationsleistung des Priapuliden Halicryptus spinulosus in der Kieler Bucht*. Dipl.-Arbeit, Univ. Kiel, 67 S.
- Rachor, E. (1977): *Faunenverarmung in einem Schlickgebiet in der Nähe Helgolands*. *Helgoländer wiss. Meeresunters.* 30: 633-651.
- Reise, K. (1981a): High abundance of small zoobenthos around biogenic structures in tidal sediments of the Wadden Sea. *Helgoländer Meeresunter.* 34: 413-425
- (1981b): Gnathostomulida abundant alongside polychaet burrows. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 6: 329-333
  - (1983): Biotic enrichment of intertidal sediments by experimental aggregates of the deposit-feeding bivalve Macoma balthica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 12: 229-236
- Ritzrau, W. (1990): *Methodische Ansätze zur Bearbeitung von bodennahen Trübezonen*. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel, Nr: 27, 155 S.
- Romero-Wetzel, M. (1987): *Sipunculans as inhabitants of very deep, narrow burrows in deep-sea sediments*. *Mar. Biol.* 96: 87-91
- (1989): *Struktur und Bioturbation des Makrobenthos auf dem Vøring-Plateau (Norwegische See)*. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel Nr. 19, 155 S.
- Romero-Wetzel, M. & Gerlach, S. A. (im Druck): *Abundance, biomass, size-distribution and bioturbation potential of deep-sea macrobenthos on the Vøring-Plateau (1200-1500m, Norwegian Sea)*. *Meeresforsch.*
- Rumohr, H., T. Brey and S. Ankar (1987): *A compilation of biometric conversion factors for benthic invertebrates of the Baltic Sea*. *The Baltic Marine Biologists Publication No. 9*, 56 pp.

## Literatur

- Rutgers van der Loeff, M.M., Anderson, L., Hall, P.O., Iverfeldt, A., Josefson, A.B., Sundby, B., Westerlund, S.F.G. (1984): The asphyxiation technique: An approach to distinguish between molecular diffusion and biologically mediated transport at the sediment-water interface.  
Limnol. Oceanogr. 29(4): 675-686
- Salonen, K. (1981): Rapid and precise determination of total inorganic carbon and some gases in aqueous solutions.  
Water Research 15: 403-406
- Salzwedel, H., Rachor, E. and Gerdes, D. (1985): Benthic macrofauna communities in the German Bight.  
Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven 20: 199-267
- Schmidt-Nielsen, K. (1983): Animal Physiology: Adaptation and environment. Cambridge, Third Edition, 619 pp.
- Schöttler, U. (1982): An investigation on the anaerobic metabolism of Nephtys hombergii (Annelida: Polychaeta).  
Mar. Biol. 71: 265-269
- Schöttler, U., Wienhausen, G., Westermann, J. (1984): Anaerobic metabolism in the lugworm Arenicola marina L.: the transition from aerobic to anaerobic metabolism.  
Biochem. Physiol. 79b: 93-104
- Schöttler, U., Surholt, B., Zebe, E. (1984): Anaerobic metabolism in Arenicola marina and Nereis diversicolor during low tide.  
Mar. Biol. 81: 69-73
- Shepard, P.E. (1954): Nomenclature based on Sand-Silt-Clay ratios.  
J. Sed. Pertol. 24: 151-158
- Skirrow, G. (1975): The dissolved gases - Carbon dioxide.  
In: Riley, J.P., Skirrow, G. (eds.): Chemical oceanography, Vol. II, Academic Press, London, 1-92
- Smith, S.V. & Key, G.S. (1975): Carbon dioxide and metabolism in marine environments.  
Limnol. Oceanogr. 20, 453-455
- Smith, S.V. & Kinsey, D.W. (1978): Calcification and organic carbon metabolism as indicated by carbon dioxide.  
In: Stoddard, D.R., Johannes, R.E. (eds.): Coral reefs: research methods. UNESCO, Paris, 469-484
- Taylor, A.C. (1976). Burrowing behaviour and anaerobiosis in the bivalve Arctica islandica (L.).  
J. mar. biol. Ass. U.K. 56: 95-109
- Taylor, A.C. & Spicer, J.I. (1987): Metabolic responses of the prawns Palaemon elegans and P. serratus (Crustacea: Decapoda) to acute hypoxia and anoxia.  
Mar. Biol. 95: 521-530
- Teucher, M. (1991): Luminophoren und ein neues Bildauswertungssystem zur Darstellung des bioturbaten Partikeltransportes in marinen Sedimenten.  
Diss., Univ. Kiel, 69 S.
- Theede, H. (1973): Comparative studies on the influence of oxygen deficiency and hydrogen sulphide on marine bottom invertebrates.  
Netherlands Journal of Sea Research 7: 244-252

## Literatur

- Theede, H., Ponat, A., Hiroki, K., Schlieper, C. (1969): Studies on the resistance of marine bottom invertebrates to oxygen-deficiency and hydrogen sulphide.  
Mar. Biol. 2: 325-337
- Thompson, R.K. & Pritchard, A.W. (1969): Respiratory adaptations of two burrowing Crustaceans, Callianassa californiensis and Upogebia pugettensis (Decapoda, Thalassinidea).  
Biol. Bull. 136: 274-287
- Thomsen, L. (1991): Treatment and splitting of samples for bacteria and meiofauna biomass determinations by means of a semi-automatic image analysis system.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 71: 301-306
- Tsunogai, S., Nishimura, M., Nakaya, S. (1968): Complexometric titration of calcium in the presence of larger amounts of magnesium.  
Talanta 15: 385-390
- Vink, S. & Atkinson, M.J. (1985): High dissolved C:P excretion ratios for large benthic marine invertebrates.  
Mar. Ecol. Prog. Ser. 21: 191-195
- Weigelt, M. (1987): Auswirkungen von Sauerstoffmangel auf die Bodenfauna der Kieler Bucht.  
Ber. Inst. f. Meeresk., Univ. Kiel, Nr. 176, 299 S.
- Weigelt, M. & Rumohr, H. (1986). Effects of wide-range oxygen depletion on benthic fauna and demersal fish in Kiel Bay 1981-1983.  
Meeresforsch. 31: 124-136
- Westerhagen von, H., Hickel, W., Bauerfeind, E., Niermann, U., Kröncke, I. (1986): Sources and effects of oxygen deficiencies in the south-eastern North Sea.  
Ophelia 26: 457-473
- Wieser, W. (1986): Bioenergetik: Energietransformationen bei Organismen. Thieme, Stuttgart, New York, 245 S.
- Winkle v. & W., Mangum, C. (1975): Oxyconformers and oxyregulators: a quantitative index.  
J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 17: 103-110
- Witbaard, R. & Duineveld, G.C.A. (1989): Some aspects of the biology and ecology of the burrowing shrimp Callianassa subterranea (Montagu) (Thalassinidea) from the southern North Sea.  
Sarsia 74: 209-219
- Yingst, J.Y. & D.C. Rhoads (1980): The role of bioturbation in the enhancement of bacterial growth rates in marine sediments. In: Marine Benthic Dynamics, K.R. Tenore & B.C. Coull (eds.), Univ. South Carolina Press: 407-421
- Zebe, E. (1975): In vivo-Untersuchungen über den Glucose- Abbau bei Arenicola marina (Annelida Polychaeta).  
J. Comp. Physiol. 101: 133-145
- Zebe, E. (1982): Anaerobic metabolism in Upogebia pugettensis and Callianassa californiensis (Crustacea, Thalassinidea).  
Comp. Biochem. Physiol. 72B Nr.4: 613-617

## Literatur

- Zebe, E.; M Grieshaber & U. Schöttler (1980): Biotopbedingte und funktionsbedingte Anaerobiose . Der Energiestoffwechsel wirbelloser Tiere bei Sauerstoffmangel. *Biologie in unserer Zeit* 10: 175-182
- Zwaan de, A. (1977): Anaerobic energy metabolism in bivalve molluscs. *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* 15: 103-18
- (1983): Carbohydrate catabolism in bivalves. In: *The Mollusca*. Wilbur, K.M. (ed.), Volume 1: Metabolic Biochemistry and Molecular Biomechanics, 137-175
- Zwaan de, A., Zandee, D.I. (1972): Body distribution and seasonal changes in the glycogen content of the common sea mussel, Mytilus edulis. *Comp. Biochem. Physiol. A* 43a: 53-58
- Zwaan de, A., Wijsman, T.C.M. (1976): Anaerobic metabolism in Bivalvia (Mollusca): characteristics of anaerobic metabolism. *Comp. Biochem. Physiol. B* 54b: 313-324



**Anhang**  
**Tabelle A1 - A11**

Tabelle: A-1 pH-Werte in Sedimenten auf den Stationen in der Deutschen Bucht  
und in der Kieler Bucht

pH-Wert im Sediment	Sedimenttiefe (cm)	pH Aug. 1989	pH Januar 1990
Station Schlicksandgrund	0	7.95	8.09
	1	7.60	7.95
	2	7.44	7.74
	3	7.50	7.43
	4	7.48	7.34
	5	7.47	7.35
	6	7.46	7.40
	7	7.43	7.45
	8	7.39	7.48
	9	7.35	7.43
	10	7.31	7.43
	11	7.29	7.41
	12	7.27	7.42
	13	7.26	7.48
	14	7.26	
	15		
pH-Wert im Sediment	Sedimenttiefe (cm)	pH Aug. 1989	pH Januar 1990
Station Schlickgrund	0	7.87	7.98
	1	7.73	7.82
	2	7.64	7.71
	3	7.63	7.48
	4	7.59	7.49
	5	7.55	7.48
	6	7.53	7.47
	7	7.52	7.46
	8	7.51	7.45
	9	7.49	7.44
	10	7.45	7.43
	11	7.42	7.42
	12	7.38	
	13	7.32	
	14	7.26	
pH-Wert im Sediment	Sedimenttiefe (cm)	pH Aug. 1989	pH Januar 1991
Station Dorschmulde	0	7.50	7.87
	1	7.25	7.26
	2	7.00	7.19
	3	7.00	7.47
	4	7.12	7.63
	5	7.20	7.48
	6	7.16	7.40
	7	7.11	
	8	7.05	7.36
	9	6.95	
	10	6.94	7.35
	11	6.93	
	12	6.93	7.32
	13		
	14		7.30
	15		
	16		7.29
	17		
	18		7.27

Tabelle: A-2 Porositäten der untersuchten Sedimente

Sedimenttiefe (cm)	Dorschmulde	Dorschmulde	Schlickgrund	Schlicksandgrund	Schlicksandgrund	Schlickgrund	Schlicksandgrund	Schlickgrund
	November 1990	Januar 1991	Januar 1990	Januar 1990	Oktober 1989	Oktober 1989	August 1989	August 1989
1	0.87	0.86	0.82	0.50	0.57	0.83	0.58	0.92
2	0.80	0.84	0.83	0.47	0.62	0.84	0.49	0.91
3	0.78	0.82	0.79	0.47	0.52	0.84	0.57	0.82
4	0.77	0.82	0.75	0.50	0.57	0.87	0.57	0.87
5	0.70	0.83	0.73	0.47	0.54	0.87	0.55	0.88
6	0.68	0.84	0.77	0.48	0.55	0.87	0.52	0.84
7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
8	0.71	0.77	0.85	0.50	0.57	0.87	0.47	0.84
9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
10	0.71	0.71	0.82	0.50	0.54	0.71	0.47	0.88
11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
12	0.71	0.69	0.70	0.48	0.54	0.70	0.46	0.71
13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
14	0.67	0.64	0.70	0.49	0.52	0.64	0.47	0.78
15	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
16	0.65	0.75	0.78	0.52	0.55	0.61	0.47	0.65
17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
18	0.69	0.78	0.75	0.52	0.53	0.75	0.44	0.74

Tabelle: A-3  $\Sigma\text{CO}_2$ - Porenwasserprofile ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{cm}^{-3}$ ) in Sedimenten der Deutschen Bucht und der Kieler Bucht

Sedimenttiefe (cm)	Dorschmulde	Schlicksandgrund										
	März 1989	Januar 1991	November 1990	August 1989	mit Arctica isl.	Arctica Kontr.	Mai 1989	August 1989	Oktober 1989	Januar 1990	Juni 1990	
0	0.00	1.93	1.86	1.93	6.52	4.82	2.61	2.41	0.00	2.23	2.70	
1	2.30	2.48	2.70	2.48	6.86	5.02	3.16	3.11	2.64	3.02	3.33	
2	0.00	2.93	3.02	2.75	2.25	3.77	3.20	3.48	2.75	3.18	3.15	
3	2.50	3.14	3.48	2.86	2.45	3.59	0.00	3.39	2.82	3.30	3.43	
4	0.00	3.68	4.05	2.77	3.75	4.32	3.32	3.77	3.16	3.59	3.17	
5	3.25	4.82	4.27	0.00	4.64	4.80	0.00	3.43	3.00	3.57	3.39	
6	0.00	5.50	4.64	2.82	4.98	4.93	3.27	3.48	2.82	4.09	3.41	
7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.55	0.00	0.00	0.00	
8	0.00	6.89	5.37	3.45	4.77	5.14	3.75	3.57	2.84	3.50	3.65	
9	3.07	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.20	0.00	0.00	0.00	
10	0.00	7.36	5.95	3.48	4.25	4.75	3.45	3.41	3.00	4.55	3.27	
11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00	0.00	0.00	
12	3.66	7.41	5.77	3.73	4.14	4.09	3.64		2.75	3.48	3.36	
13	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00	0.00	0.00	
14	0.00	7.80	5.84	3.77	3.98	4.36	3.25		2.98	3.57	3.17	
15	3.86	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00	0.00	0.00	
16	0.00	7.59	5.98	3.89	3.89	4.02	3.48		3.00	3.16	3.21	
17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00		0.00	0.00	0.00	
18	3.84	7.36	6.32	4.05	3.86	4.00	3.45		3.05	4.25	3.17	
19	0.00			0.00								
20	3.98			3.98								
Sedimenttiefe (cm)	Schlickgrund											
	Mai 1989	August 1989	Oktober 1989	Januar 1990								
0	2.70	4.00	2.84	3.50								
1	3.89	9.91	5.36	8.77								
2	5.66	15.34	8.89	13.82								
3	0.00	18.02	11.95	23.23								
4	7.59	20.61	14.57	29.77								
5	0.00	21.86	17.09									
6	8.95	26.57	21.05									
7	0.00	32.00	0.00									
8	9.52	33.75	22.41									
9	0.00	0.00	0.00									
10	9.98	35.11	26.18									
11	0.00	0.00	0.00									
12	11.45	38.91	32.77									
13	0.00		0.00									
14	11.41		34.23									
15	0.00		0.00									
16	14.45		33.18									
17	0.00		0.00									
18	17.20		32.59									

Tabelle: A-4 Gefäßvolumina (ml) in Respirationsexperimenten

Gefäßnummer	Volumen (ml)
kl. 1	13.0040
kl. 2	13.4368
kl. 3	12.7196
kl. 4	12.5972
kl. 5	13.1750
kl. 6	13.0090
kl. 7	13.5013
kl. 8	12.2756
kl. 9	13.1139
kl.10	12.9137
kl.11	12.5405
kl.12	12.8467
kl.13	13.0378
kl.14	13.1168
kl.15	13.0816
kl.16	13.2407
kl.17	13.0992
kl.18	12.2894
kl.19	12.4759
kl.20	13.0983
gr. 4	59.4862
gr.12	58.8944
gr.13	58.7699
gr.14	59.5105
Gr.12	60.2900
Gr.13	61.1500
Gr.14	59.7900
Gr.15	60.4400
Gr.16	59.7800
Gr.17	60.7000
Gr.18	58.8500
Gr.20	59.4900

Tabelle: A-5 Calciumkonzentrationen ( $\mu\text{g Ca}^{2+} \text{ ml}^{-1}$ ) in Respirationsexperimenten

	Gefäßnummer	Konzentration zu Versuchsbeginn	Konzentration zu Versuchsende	abs. Calciumdiff. ( $\mu\text{g Ca}^{2+}$ )	$\Sigma\text{CO}_2$ -Korr. ( $\mu\text{g } \Sigma\text{CO}_2$ )
	kl.12	392	391	-16	-18
	kl.13	397	395	-29	-32
<b>NEPHTYS HOMBERGII</b>	kl.14	394	389	-68	-75
	kl.15	394	389	-73	-80
	kl.16	389	390	8	9
	kl.11	395	462	943	1035
	kl.12	396	426	504	553
<b>CALLIANASSA SUBTERRANEA</b>	kl.13	381	443	927	1018
kleine Individuen	kl.14	409	468	882	968
	kl.15	387	457	1036	1137
	kl.16	389	419	514	564
	gr.4	391	407	999	1097
große Individuen	gr.12	395	414	1184	1300
	gr.13	388	417	1728	1897
	gr.14	392	403	714	784
	kl.1	413	421	173	190
	kl.2	416	416	62	68
	kl.3	425	417	-29	-32
<b>GOLFINGIA SPEC.</b>	kl.4	420	419	52	57
	kl.5	427	416	-84	-92
	kl.6	420	425	126	138
	kl.7	429	440	224	246
	kl.8	415	427	-215	-236
	kl.12	215	221	55	60
	kl.14	223	214	-140	-154
<b>HALICRYPTUS SPINULOSUS</b>	kl.16	231	217	-208	-228
	kl.17	214	218	20	22
	kl.18	219	214	-86	-94
	Gr.12	225	238	451	495
	Gr.13	221	241	928	1019
	Gr.14	222	230	201	221
<b>ARCTICA ISLANDICA</b>	Gr.15	222	239	764	839
	Gr.16	229	241	409	449
	Gr.17	240	236	-548	-602
	Gr.18	223	265	2143	2353
	Gr.20	225	275	2708	2973

Tabelle: A-6 Respirationsexperiment mit Nephtys hombergii

Versuch 03	Inkubationsdauer Tage (h)	Gefäßnummer	CO <sub>2</sub> -Konz. ppm/ µg·cm <sup>-3</sup>	abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz. (µg CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	Mittelwert ± SD (µg CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	Mittelwert ± SD (µmol CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	Rate (µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	Mittelwert ± SD (µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )
oxische Ink.	1 (23,25)	kl. 14	12,0	157,4	126,7 ± 76,5	2,89 ± 1,75	2,28	1,87 ± 1,07
	1 (23,5)	kl. 15	14,0	183,1			2,67	
	1 (23,75)	kl. 16	3,0	39,7			0,66	
	2 (45,0)	kl. 14	17,0	223,0	223,3 ± 38,1	5,07 ± 0,86	1,66	1,76 ± 0,19
	2 (45,25)	kl. 15	20,0	261,6			1,98	
	2 (45,25)	kl. 16	14,0	185,4			1,63	
	4 (94,75)	kl. 14	20,0	262,3	284,8 ± 20,1	6,48 ± 0,45	0,93	1,08 ± 0,15
	4 (95,0)	kl. 15	23,0	300,9			1,09	
	4 (95,25)	kl. 16	22,0	291,3			1,22	
5 (120,0)	kl. 14	21,0	275,5	285 ± 29,3	6,48 ± 0,66	0,77	0,85 ± 0,17	
5 (120,25)	kl. 15	20,0	261,6			0,74		
5 (120,75)	kl. 16	24,0	317,8			1,05		
suboxische Ink.	1 (24,0)	kl. 18	7,0	86,0	54,2 ± 27,5	1,23 ± 0,64	1,11	1,03 ± 0,39
	1 (24,25)	kl. 19	3,0	37,4			1,37	
	1 (24,5)	kl. 20	3,0	39,3			0,6	
	2 (45,75)	kl. 18	10,0	122,9	114,0 ± 35,5	2,59 ± 0,82	0,82	1,14 ± 0,32
	2 (46,0)	kl. 19	6,0	74,9			1,45	
	2 (46,0)	kl. 20	11,0	144,1			1,16	
	4 (95,5)	kl. 18	17	208,9	134,5 ± 73,3	3,07 ± 1,66	0,67	0,59 ± 0,08
	4 (95,75)	kl. 19	5	62,4			0,58	
	4 (96,0)	kl. 20	10	131			0,51	
	5 (119,5)	kl. 18	23	282,7	184,3 ± 92,2	4,18 ± 2,09	0,43	0,57 ± 0,16
	5 (119,75)	kl. 19	8	99,8			0,74	
	5 (120,0)	kl. 20	13	170,3			0,53	

Tabelle: A-7 Respirationsexperiment mit Nephtys hombergii

Versuch 07	Inkubationsdauer	Gefäßnummer	CO <sub>2</sub> -Konz.	abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Ca-korr. abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Mittelwert ± SD	Rate	Rate	Mittelwert ± SD
	Tage (h)		ppmv/ µg*cm <sup>-3</sup>	(µg CO <sub>2</sub> * Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg CO <sub>2</sub> * Gefäß <sup>-1</sup> )	(µmol (µg) CO <sub>2</sub> * Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg ΣCO <sub>2</sub> *gTG <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> *gTG <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> *gTG <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> )
suboxische Ink.	1 (21,5)	kl.12	2,0	25,0	25,0		106	2,40	
	1 (21,5)	kl.13	3,0	39,0	39,0		129	2,93	
	1 (21,5)	kl.14	0,0	0,0	0,0	0,75 ± 0,20 (33 ± 9)	0	0,00	2,67 ± 0,37
	1 (21,5)	kl.15	0,0	0,0	0,0		0	0,00	
	1 (21,5)	kl.16	0,0	0,0	0,0		0	0,00	
	3 (66,25)	kl.12	0,0	0,0	0,0		0	0,00	
	3 (66,25)	kl.13	6,0	78,0	81,0		87	1,97	
	3 (66,25)	kl.14	4,0	52,0	60,0	1,75 ± 0,64 (77 ± 28)	49	1,12	1,41 ± 0,48
	3 (66,0)	kl.15	8,0	105,0	115,0		71	1,62	
	3 (66,0)	kl.16	4,0	53,0	52,0		40	0,92	
	4 (89,75)	kl.12	15,0	193,0	199,0		196	4,46	
	4 (89,75)	kl.13	16,0	209,0	219,0		173	3,93	
	4 (89,75)	kl.14	19,0	249,0	274,0	4,57 ± 1,30 (201 ± 57)	166	3,77	3,14 ± 1,26
	4 (89,25)	kl.15	13,0	170,0	197,0		90	2,05	
	4 (89,25)	kl.16	9,0	119,0	116,0		67	1,51	
	5 (110,25)	kl.12	13,0	167,0	177,0		142	3,23	
	5 (110,25)	kl.13	13,0	169,0	179,0		115	2,62	
	5 (111,0)	kl.14	7,0	92,0	134,0	3,57 ± 0,70 (157 ± 31)	66	1,49	2,04 ± 0,90
	5 (110,5)	kl.15	13,0	170,0	113,0		42	0,95	
	5 (110,5)	kl.16	14,0	185,0	180,0		84	1,90	



Tabelle: A-8 Respirationsexperiment mit *Callianassa subterranea*

Callianassa subterranea	Inkubationsdauer	Gefäßnummer	CO <sub>2</sub> Konz.	abs. CO <sub>2</sub> - Freisetz.	Ca-korr. abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Mittelwert ± SD	Rate	Rate	Mittelwert ± SD
			ppm/ µg*cm <sup>-3</sup>	(µg CO <sub>2</sub> * Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg CO <sub>2</sub> * Gefäß <sup>-1</sup> )	(µmol (µg) CO <sub>2</sub> * Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg ΣCO <sub>2</sub> *gTG <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> *gTG <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> *gTG <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> )
suboxische Ink.	Tage (h)								
	1 (19,25)	kl.11	11.0	138.0	138.0		73	1.67	
	1 (19,25)	kl.12	12.0	154.0	154.0		83	1.88	
	1 (19,25)	kl.13	5.0	65.0	65.0	2,39 ± 1,30 (105 ± 57)	55	1.25	1,69 ± 0,79
	1 (19,25)	kl.14	2.0	26.0	26.0		22	0.50	
	1 (19,25)	kl.15	13.0	170.0	170.0		126	2.87	
	1 (19,0)	kl.16	6.0	79.0	79.0		87	1.97	
	1 (19,25)	gr.4	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	1 (19,25)	gr.12	1.0	59.0	59.0	2,02 ± 0,95 (89 ± 42)	6	0.13	0,28 ± 0,21
	1 (19,25)	gr.13	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	1 (19,25)	gr.14	2.0	119.0	119.0		19	0.42	
	2 (45,5)	kl.11	46.0	577.0	473.0		107	2.42	
	2 (45,5)	kl.12	9.0	116.0	61.0		14	0.32	
	2 (45,5)	kl.13	7.0	91.0	0.0	5,27 ± 3,66 (232 ± 161)	0	0.00	1,57 ± 0,82
	2 (45,5)	kl.14	21.0	275.0	178.0		63	1.44	
	2 (45,25)	kl.15	32.0	419.0	305.0		96	2.19	
	2 (45,25)	kl.16	5.0	198.0	142.0		65	1.48	
	2 (45,75)	gr.4	1.0	59.0	59.0		3	0.06	
	2 (45,75)	gr.12	2.0	118.0	118.0	2,25 ± 0,77 (99 ± 34)	5	0.11	0,12 ± 0,06
	2 (45,75)	gr.13	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	2 (45,75)	gr.14	2.0	119.0	119.0		8	0.18	
	3 (68,25)	kl.11	102.0	1279.0	968.0		145	3.30	
	3 (68,25)	kl.12	42.0	540.0	430.0		65	1.48	
	3 (68,25)	kl.13	33.0	430.0	226.0	10,34 ± 6,50 (455 ± 286)	54	1.22	1,98 ± 0,89
	3 (68,25)	kl.14	60.0	787.0	496.0		118	2.67	
	3 (68,25)	kl.15	61.0	798.0	456.0		95	2.17	
	3 (68,25)	kl.16	20.0	265.0	153.0		46	1.05	
	3 (68,5)	gr.4	7.0	416.0	196.0		6	0.13	
	3 (68,5)	gr.12	17.0	1001.0	741.0	15,73 ± 7,82 (692 ± 344)	20	0.45	0,53 ± 0,35
	3 (68,5)	gr.13	21.0	1234.0	854.0		24	0.55	
	3 (68,5)	gr.14	19.0	1131.0	975.0		43	0.98	
	4 (93,25)	kl.11	157.0	1967.0	1349.0		148	3.37	
	4 (93,25)	kl.12	75.0	963.0	798.0		89	2.01	
	4 (93,25)	kl.13	77.0	1004.0	698.0	18,05 ± 7,82 (794 ± 344)	121	2.75	2,61 ± 0,80
	4 (93,25)	kl.14	112.0	1469.0	889.0		154	3.51	
	4 (93,25)	kl.15	109.0	1426.0	745.0		114	2.59	
	4 (93,25)	kl.16	34.0	450.0	282.0		63	1.42	
	4 (93,5)	gr.4	24.0	1428.0	1098.0		24	0.55	
	4 (93,5)	gr.12	27.0	1590.0	1200.0	35,05 ± 10,73 (1542 ± 472)		0.54	0,87 ± 0,46
	4 (93,5)	gr.13	40.0	2351.0	1781.0		37	0.84	
	4 (93,5)	gr.14	39.0	2321.0	2087.0		67	1.53	

Tabelle: A-8b Respirationsexperiment mit *Callianassa subterranea*

Callianassa subt.	Inkubationsdauer Tage (h)	Gefäßnummer	CO <sub>2</sub> -Konz.	abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Ca-korr. abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Mittelwert ± SD	Rate	Rate	Mittelwert ± SD
			ppm/ µg·cm <sup>-3</sup>	(µg CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	(µmol (µg) CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )
suboxische Ink.		kl.11	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	5 (116,75)	kl.12	127.0	1429.0	1203.0		107	2.42	
	5 (116,75)	kl.13	134.0	1538.0	1132.0	26,89 ± 1,02 (1183 ± 45)	157	3.57	3,63 ± 1,25
		kl.14	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
		kl.15	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	5 (116,25)	kl.16	125.0	1442.0	1214.0		216		
	5 (116,5)	gr.4	59.0	2974.0	2427.0		43	0.98	
	5 (116,5)	gr.12	79.0	4123.0	3473.0	79,0 ± 17,11 (3474 ± 753)	55	1.25	1,52 ± 0,55
	5 (116,5)	gr.13	96.0	5113.0	4166.0		69	1.58	
	5 (116,5)	gr.14	80.0	4225.0	3831.0		99	2.26	

Tabelle: A-9 Respirationsexperiment mit *Halicryptus spinulosus*

Halicryptus spin.	Inkubationsdauer Tage (h)	Gefäß-Nr.	CO <sub>2</sub> -Konz.	abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Ca-korr. abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Mittelwert ± SD	Rate	Rate	Mittelwert ± SD
			ppm/ µg·cm <sup>-3</sup>	(µg CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	(µmol (µg) CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )
suboxische Ink.	1 (25)	kl.12	1.0	13.0	13.0		7	0.16	
	1 (25)	kl.14	4.0	52.0	52.0		39	0.89	
	1 (25)	kl.16	0.0	0.0	0.0	1,00 ± 0,57 (44 ± 25)	0	0.00	0,92 ± 0,63
	1 (25)	kl.17	3.0	39.0	39.0		42	0.95	
	1 (25)	kl.18	6.0	72.0	72.0		74	1.69	
	2 (49)	kl.12	5.0	65.0	65.0		18	0.40	
	2 (49)	kl.14	3.0	39.0	39.0		15	0.34	
	2 (49)	kl.16	1.0	13.0	13.0	1,20 ± 0,64 (53 ± 28)	6	0.13	0,54 ± 0,36
	2 (49)	kl.17	5.0	65.0	65.0		36	0.81	
	2 (49)	kl.18	7.0	84.0	84.0		44	1.01	
	3 (72)	kl.12	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	3 (72)	kl.14	2.0	26.0	26.0		7	0.15	
	3 (72)	kl.16	0.0	0.0	0.0	1,32 ± 1,27 (58 ± 56)	0	0.00	0,46 ± 0,47
	3 (72)	kl.17	2.0	26.0	26.0		10	0.22	
	3 (72)	kl.18	10.0	123.0	123.0		44	1.00	
	4 (94)	kl.12	9.0	117.0	117.0		17	0.38	
	4 (94)	kl.14	16.0	208.0	208.0		42	0.95	
	4 (94)	kl.16	0.0	0.0	0.0	3,36 ± 0,93 (148 ± 41)	0	0.00	0,76 ± 0,25
	4 (94)	kl.17	10.0	131.0	131.0		37	0.85	
	4 (94)	kl.18	11.0	135.0	135.0		37	0.84	
	5 (115)	kl.12	16.0	206.0	206.0		24	0.55	
	5 (115)	kl.14	26.0	341.0	341.0		56	1.27	
	5 (115)	kl.16	0.0	0.0	0.0	4,48 ± 2,41 (197 ± 106)	0	0.00	0,77 ± 0,35
	5 (115)	kl.17	11.0	144.0	144.0		34	0.76	
	5 (115)	kl.18	8.0	98.0	98.0		22	0.50	
	8 (186)	kl.12	33.0	424.0	424.0		31	0.70	
	8 (186)	kl.14	37.0	485.0	485.0		49	1.12	
	8 (186)	kl.16	5.0	66.0	66.0	6,68 ± 3,77 (294 ± 166)	8	0.18	0,72 ± 0,34
	8 (186)	kl.17	19.0	249.0	249.0		36	0.82	
	8 (186)	kl.18	20.0	246.0	246.0		34	0.78	
	11 (258)	kl.12	50.0	643.0	631.0		33	0.75	
	11 (258)	kl.14	65.0	853.0	884.0		65	1.47	
	11 (258)	kl.16	13.0	172.0	218.0	11,48 ± 5,86 (505 ± 258)	19	0.43	0,90 ± 0,38
	11 (258)	kl.17	32.0	419.0	415.0		43	0.98	
	11 (258)	kl.18	29.0	356.0	375.0		38	0.85	

Tabelle: A-9b Respirationsexperiment mit *Halicryptus spinulosus*

<i>Halicryptus spin.</i>	Inkubationsdauer Tage (h)	Gefäß-Nr.	CO <sub>2</sub> Konz. ppm/ µg·cm <sup>-3</sup>	abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz. (µg CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	Ca-korr. abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz. (µg CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	Mittelwert ± SD (µmol (µg) CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	Rate (µg ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	Rate (µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	Mittelwert ± SD (µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )
suboxische Ink.	13 (306)	kl.12	64.0	822.0	804.0		35	0.80	
	13 (306)	kl.14	87.0	1141.0	1187.0		73	1.66	
	13 (306)	kl.16	20.0	265.0	333.0	15,30 ± 7,59 (673 ± 334)	24	0.55	1,01 ± 0,42
	13 (306)	kl.17	43.0	563.0	556.0		49	1.11	
	13 (306)	kl.18	37.0	455.0	483.0		41	0.93	
	15 (353)	kl.12	69.0	887.0	857.0		33	0.74	
	15 (353)	kl.14	96.0	1260.0	1337.0		71	1.62	
	15 (353)	kl.16	23.0	305.0	419.0	17,32 ± 8,18 (758 ± 360)	27	0.60	0,99 ± 0,39
	15 (353)	kl.17	45.0	590.0	579.0		44	1.00	
	15 (353)	kl.18	45.0	553.0	600.0		44	1.00	

Tabelle: A-10 Respirationsexperiment mit Arctica islandica

Arctica isl.	Inkubationsdauer Tage (h)	Gefäß-Nr.	CO <sub>2</sub> -Konz.	abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Ca-korr. abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Mittelwert ± SD	Rate	Rate	Mittelwert ± SD
			ppm/ µg*cm <sup>-3</sup>	(µg CO <sub>2</sub> * Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg CO <sub>2</sub> * Gefäß <sup>-1</sup> )	(µmol (µg) CO <sub>2</sub> * Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg ΣCO <sub>2</sub> *gTG <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> *gTG <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> *gTG <sup>-1</sup> *h <sup>-1</sup> )
suboxische Ink.	1 (23)	Gr.12	0.0	0.0	0.0		0	0	
	1 (23)	Gr.13	0.0	0.0	0.0		0	0	
	1 (23)	Gr.14	1.0	60.0	60.0		3.07	0.07	
	1 (23)	Gr.15	0.0	0.0	0.0	1,34 ± 0,02 (59 ± 1)	0	0	0,064 ± 0,007
	1 (23)	Gr.16	0.0	0.0	0.0		0	0	
	1 (23)	Gr.17	0.0	0.0	0.0		0	0	
	1 (23)	Gr.18	1.0	59.0	59.0		2.45	0.056	
	1 (23)	Gr.20	1.0	59.0	59.0		2.96	0.067	
	2 (46)	Gr.12	0.0	0.0	0.0		0	0	
	2 (46)	Gr.13	0.0	0.0	0.0		0	0	
	2 (46)	Gr.14	4.0	239.0	239.0		6.12	0.139	
	2 (46)	Gr.15	5.0	302.0	302.0	4,98 ± 2,52 (219 ± 111)	6.59	0.15	0,116 ± 0,055
	2 (46)	Gr.16	6.0	359.0	359.0		8.31	0.189	
	2 (46)	Gr.17	1.0	61.0	61.0		1.81	0.041	
	2 (46)	Gr.18	4.0	235.0	235.0		4.87	0.111	
	2 (46)	Gr.20	2.0	119.0	119.0		2.98	0.068	
	3 (69)	Gr.12	1.0	60.0	60.0		1.22	0.028	
	3 (69)	Gr.13	0.0	0.0	0.0		0	0	
	3 (69)	Gr.14	2.0	120.0	120.0		2.05	0.047	
	3 (69)	Gr.15	4.0	242.0	242.0	4,27 ± 2,50 (188 ± 110)	3.52	0.08	0,068 ± 0,037
	3 (69)	Gr.16	2.0	120.0	120.0		1.85	0.042	
	3 (69)	Gr.17	2	121	121		2.4	0.055	
	3 (69)	Gr.18	5	294	294		4.06	0.092	
	3 (69)	Gr.20	6	357	357		5.96	0.135	
	4 (92)	Gr.12	1	60	60		0.91	0.021	
	4 (92)	Gr.13	0	0	0		0	0	
	4 (92)	Gr.14	4	239	239		3.06	0.07	
	4 (92)	Gr.15	2	121	121	4,84 ± 2,05 (213 ± 90)	1.32	0.03	0,06 ± 0,026
	4 (92)	Gr.16	5	299	299		3.46	0.08	
	4 (92)	Gr.17	4	243	243		3.61	0.079	
	4 (92)	Gr.18	4	235	235		2.44	0.055	
	4 (92)	Gr.20	5	297	297		3.72	0.085	
	5 (117)	Gr.12	2	121	121		1.45	0.033	
	5 (117)	Gr.13	2	122	122		1.06	0.024	
	5 (117)	Gr.14	6	359	359		3.61	0.082	
	5 (117)	Gr.15	6	363	363	7,48 ± 3,20 (329 ± 141)	3.11	0.071	0,072 ± 0,031
	5 (117)	Gr.16	6	359	359		3.27	0.074	
	5 (117)	Gr.17	6	364	364		4.26	0.097	
	5 (117)	Gr.18	7	412	412		3.36	0.076	
	5 (117)	Gr.20	9	535	535		5.27	0.12	

Tabelle: A-10b Respirationsexperiment mit *Arctica islandica*

Arctica isl.	Inkubationsdauer Tage (h)	Gefäß-Nr.	CO <sub>2</sub> Konz.	abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Ca-korr. abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Mittelwert ± SD	Rate	Rate	Mittelwert ± SD
			ppm/ µg·cm <sup>-3</sup>	(µg CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	(µmol (µg) CO <sub>2</sub> ·Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )
suboxische Ink.	11 (261)	Gr.12	5.0	301.0	251.0		1.34	0.030	
	11 (261)	Gr.13	5.0	306.0	204.0		0.79	0.018	
	11 (261)	Gr.14	6.0	359.0	337.0		1.52	0.035	
	11 (261)	Gr.15	7.0	423.0	339.0	9,68 ± 4,27 (426 ± 188)	1.30	0.030	0,042 ± 0,017
	11 (261)	Gr.16	10.0	598.0	553.0		2.26	0.051	
	11 (261)	Gr.17	5.0	304.0	364.0		1.91	0.043	
	11 (261)	Gr.18	15.0	883.0	648.0		2.37	0.054	
	11 (261)	Gr.20	17.0	1011.0	714.0		3.15	0.072	
	13 (309)	Gr.12	7.0	422.0	372.0		1.68	0.038	
	13 (309)	Gr.13	4.0	245.0	143.0		0.47	0.011	
	13 (309)	Gr.14	6.0	359.0	337.0		1.28	0.029	
	13 (309)	Gr.15	11.0	665.0	581.0	13,41 ± 7,27 (590 ± 320)	1.89	0.043	0,049 ± 0,025
	13 (309)	Gr.16	14.0	837.0	792.0		2.73	0.062	
	13 (309)	Gr.17	7.0	425.0	485.0		2.15	0.049	
	13 (309)	Gr.18	20.0	1177.0	942.0		2.91	0.066	
	13 (309)	Gr.20	23.0	1368.0	1071.0		3.99	0.091	
	15 (355)	Gr.12	10.0	603.0	504.0		1.98	0.045	
	15 (355)	Gr.13	8.0	489.0	285.0		0.82	0.019	
	15 (355)	Gr.14	9.0	538.0	494.0		1.64	0.037	
	15 (355)	Gr.15	14.0	846.0	678.0	16,50 ± 6,68 (726 ± 294)	1.92	0.044	0,053 ± 0,02
	15 (355)	Gr.16	18.0	1076.0	986.0		2.96	0.067	
	15 (355)	Gr.17	10.0	607.0	728.0		2.80	0.064	
	15 (355)	Gr.18	25.0	1471.0	1001.0		2.69	0.061	
	15 (355)	Gr.20	29.0	1725.0	1130.0		3.67	0.083	
	18 (429)	Gr.12	12.0	723.0	575.0		1.87	0.043	
	18 (429)	Gr.13	12.0	734.0	429.0		1.02	0.023	
	18 (429)	Gr.14	12.0	718.0	653.0		1.79	0.041	
	18 (429)	Gr.15	19.0	1148.0	897.0	17,39 ± 4,64 (765 ± 204)	2.09	0.048	0,046 ± 0,012
	18 (429)	Gr.16	16.0	956.0	822.0		2.04	0.046	
	18 (429)	Gr.17	10.0	607.0	788.0		2.51	0.057	
	18 (429)	Gr.18	27.0	1589.0	883.0		1.96	0.044	
	18 (429)	Gr.20	33.0	1963.0	1071.0		2.88	0.065	
	21 (500)	Gr.12	14.0	844.0	696.0		1.95	0.044	
	21 (500)	Gr.13	19.0	1162.0	857.0		1.74	0.040	
	21 (500)	Gr.14	14.0	837.0	772.0		1.82	0.041	
	21 (500)	Gr.15	16.0	967.0	716.0	22,66 ± 6,16 (997 ± 271)	1.44	0.033	0,052 ± 0,015
	21 (500)	Gr.16	22.0	1315.0	1181.0		2.52	0.057	
	21 (500)	Gr.17	16.0	971.0	1152.0		3.15	0.072	
	21 (500)	Gr.18	32.0	1883.0	1177.0		2.25	0.051	
	21 (500)	Gr.20	39.0	2320.0	1428.0		3.29	0.075	

Tabelle: A-11 Respirationsexperiment mit Golfingia (Nephasoma) spec.

Golfingia spec.	Inkubationsdauer Tage (h)	Gefäßnummer	CO <sub>2</sub> -Konz.	abs. CO <sub>2</sub> - Freisetz.	Ca-korr. abs. CO <sub>2</sub> -Freisetz.	Mittelwert ± SD	Rate	Rate	Mittelwert ± SD
			ppm/ µg·cm <sup>-3</sup>	(µg CO <sub>2</sub> · Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg CO <sub>2</sub> · Gefäß <sup>-1</sup> )	(µmol (µg) CO <sub>2</sub> · Gefäß <sup>-1</sup> )	(µg ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )	(µmol ΣCO <sub>2</sub> ·gTG <sup>-1</sup> ·h <sup>-1</sup> )
suboxische Ink.	1 (23)	kl.1	1.0	13.0	13.0		138	3.13	
	1 (23)	kl.2	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	1 (23)	kl.3	4.0	51.0	51.0		964	21.91	
	1 (23)	kl.4	5.0	63.0	63.0	0,86 ± 0,52 (38 ± 23)	435	9.88	8,41 ± 7,32
	1 (23)	kl.5	1.0	13.0	13.0		88	2.01	
	1 (23)	kl.6	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	1 (23)	kl.7	0.0	0.0	0.0		203	4.61	
	1 (23)	kl.8	4.0	49.0	49.0		392	8.92	
	2 (47)	kl.1	3.0	39.0	20.0		104	2.36	
	2 (47)	kl.2	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	2 (47)	kl.3	8.0	102.0	105.0		971	22.08	
	2 (47)	kl.4	5.0	63.0	57.0	1,55 ± 0,84 (68 ± 37)	193	4.38	8,87 ± 8,98
	2 (47)	kl.5	6.0	79.0	88.0		293	6.65	
	2 (47)	kl.6	1.0	13.0	0.0		0	0.00	
	2 (47)	kl.7	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	2 (47)	kl.8	2.0	25.0	0.0		0	0.00	
	3 (71)	kl.1	5.0	65.0	27.0		93	2.11	
	3 (71)	kl.2	2.0	27.0	14.0		55	1.25	
	3 (71)	kl.3	8.0	102.0	108.0		661	15.03	
	3 (71)	kl.4	9.0	113.0	102.0	1,64 ± 1,09 (72 ± 48)	228	5.18	5,81 ± 5,48
	3 (71)	kl.5	7.0	92.0	110.0		242	5.50	
	3 (71)	kl.6	0.0	0.0	0.0		0	0.00	
	3 (71)	kl.7	2.0	27.0	0.0		0	0.00	
	3 (71)	kl.8	4.0	49.0	0.0		0	0.00	
	4 (95.5)	kl.1	10.0	130.0	73.0		186	4.23	
	4 (95.5)	kl.2	3.0	40.0	20.0		58	1.32	
	4 (95.5)	kl.3	10.0	127.0	137.0		624	14.18	
	4 (95.5)	kl.4	16.0	202.0	185.0	1,98 ± 1,18 (87 ± 52)	307	6.99	5,21 ± 3,94
	4 (95.5)	kl.5	5.0	66.0	94.0		154	3.50	
	4 (95.5)	kl.6	8.0	104.0	64.0		149	3.39	
	4 (95.5)	kl.7	9.0	122.0	47.0		164	3.73	
	4 (95.5)	kl.8	12.0	147.0	75.0		192	4.36	
	5 (118.5)	kl.1	11.0	143.0	67.0		140	3.13	
	5 (118.5)	kl.2	4.0	54.0	26.0		61	1.39	
	5 (118.5)	kl.3	10.0	127.0	140.0		514	11.67	
	5 (118.5)	kl.4	18.0	227.0	204.0	2,23 ± 1,57 (98 ± 69)	273	6.21	4,56 ± 3,52
	5 (118.5)	kl.5	9.0	119.0	156.0		206	4.67	
	5 (118.5)	kl.6	5.0	65.0	0.0		0	0.00	
	5 (118.5)	kl.7	5.0	68.0	36.0		101	2.30	
	5 (118.5)	kl.8	12.0	147.0	55.0		113	2.57	