

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Das Werk bzw. der Inhalt darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtsinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

Copyright and Moral Rights for this thesis are retained by the author and/or other copyright owners. The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

20. Okt. 1995

666

7 945-1

BERICHTE

aus dem

SONDERFORSCHUNGSBEREICH 313

VERÄNDERUNGEN DER UMWELT - DER NÖRDLICHE NORDATLANTIK



Nr. 57

Untersuchungen zur Bedeutung von
Schlangensternen (Echinodermata: Ophiuroidea)
in Schelf- und Kontinentalhanggebieten
des Europäischen Nordmeeres

KAREN v. JUTERZENKA

666

20. Okt. 1995

Z 945

Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel • Nr. 57 • S. 1-99 • 1.12.1994



Nr. 57

**Untersuchungen zur Bedeutung von Schlangensternen
(Echinodermata: Ophiuroidea) in Schelf- und Kontinentalhanggebieten
des Europäischen Nordmeeres**

Karen v. Juterzenka

Inhaltsverzeichnis

1. Allgemeine Einführung	1
2. Felduntersuchungen an Ophiuroiden verschiedener Untersuchungsgebiete ...	3
2.1 Einleitung	3
2.2 Material & Methoden	5
2.2.1 Untersuchungsgebiet „Europäisches Nordmeer“	5
2.2.2 Probennahme	5
2.2.3 Probenbearbeitung	7
2.2.4 Vermessung und Bestimmung von Abundanz und Biomasse	7
2.2.5 Populationsstruktur	8
2.2.6 Mageninhaltsuntersuchungen	9
2.2.7 Auswertung von Meeresboden-Fotografien	9
2.2.8 Bemerkungen zur Taxonomie und Ökologie von <i>Ophiecten gracilis</i>	10
2.3 Ergebnisse der Felduntersuchungen	12
2.3.1 Kolbeinsey-Rücken	12
2.3.1.1 Untersuchungsgebiet	12
2.3.1.2 Zonierung der Ophiuroiden-Fauna am Kolbeinsey-Rücken	14
2.3.1.3 Juvenilstadien	15
2.3.1.4 Zonierung und Populationsstruktur von <i>Ophiecten gracilis</i>	15
2.3.1.5 Mageninhaltsuntersuchungen an <i>Ophiecten gracilis</i>	19
2.3.2 Vøring-Plateau	23
2.3.2.1 Untersuchungsgebiet	23
2.3.2.2 Struktur der Ophiuroidenfauna am Vøring-Plateau	24
2.3.2.3 Besiedlungsdichte epibenthischer Echinodermen und <i>in situ</i> - Beobachtungen	26
2.3.2.4 Kleinräumige Dispersion, Populationstruktur und Flächenbedeckung von <i>Ophiecten gracilis</i>	28
2.3.3 Westliches Barentsmeer (Kontinentalhang und Kveitehola)	33
2.3.4 Vergleich der <i>Ophiecten gracilis</i> -Populationen an Kolbeinsey-Rücken, Vøring- Plateau und Barentsmeer-Kontinentalhang	34
2.3.5 Zusammenfassung der Ergebnisse	36
2.4 Diskussion der Felduntersuchungen	37
2.4.1 Quantitativ oder semi-quantitativ? Zur Erfassung der Besiedlungsdichte von Ophiuroiden	37
2.4.2 Zonierung der Ophiuroidenfauna und beeinflussende Faktoren am Beispiel des Kolbeinsey-Rückens	38
2.4.3 <i>Ophiecten gracilis</i> : Anpassungen eines Tiefsee-Ophiuroiden an seine Umwelt ...	41

3. Experimentelle Untersuchungen zur Ernährungsökologie von <i>Ophiura robusta</i>	49
3.1 Einleitung	49
3.2 Untersuchungsgebiet, Material und Methoden	52
3.2.1 Untersuchungsgebiet	54
3.2.2 Probennahme und Hälterung	55
3.2.3 Experimente im Strömungskanal	55
3.2.3.1 Eigenschaften des Kanalsystems	55
3.2.3.2 Aufbereitung der Mikrosphären-Suspension und Bearbeitung der Proben	56
3.2.3.3 Versuchsdurchführung	60
3.3 Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen	63
3.3.1 UW-Video-Beobachtungen und Greiferproben	63
3.3.2 Aquarienbeobachtungen	64
3.3.2.1 Hälterung und Habitatpräferenz	64
3.3.2.2 Nahrungsaufnahme von <i>Ophiura robusta</i>	64
3.3.3 Experimente im Strömungskanal	65
3.3.3.1 Experiment 1	65
3.3.3.2 Experiment 2	67
3.3.3.3 Experiment 3	71
3.3.4 Zusammenfassung der Ergebnisse	75
3.4 Diskussion der experimentellen Untersuchungen	77
3.4.1 Modellpartikel als Tracer in Fütterungsexperimenten - Perspektiven und Grenzen	77
3.4.2 Mechanismen der Nahrungsaufnahme bei Ophiuroiden - wie ist Mikrophagie definiert?	79
3.4.3 Mikrophage Ernährung und Partikelaufnahme bei <i>Ophiura robusta</i>	81
3.4.4 Welche Bedeutung hat die Strömungsumwelt für die Ernährungsweise?	82
4. Abschließende Diskussion	89
5. Zusammenfassung	91
6. Literaturverzeichnis	93

1. Allgemeine Einführung

Benthosgemeinschaften in hohen Breiten sind einer starken Saisonalität der Nahrungszufuhr ausgesetzt. Eisbedeckung, Licht und konstant niedrige Temperaturen beeinflussen die Primärproduktion und somit den Nahrungseintrag ins Benthon (Grebmeier & Barry 1991). Die Beziehung zwischen Primärproduktion und der Sedimentation organischen Materials ist jedoch nicht linear - die Struktur der pelagischen Nahrungskette sowie vertikale und laterale Transportprozesse innerhalb der Wassersäule haben einen direkten Einfluß auf die Menge und Qualität des organischen Materials, das den Meeresboden erreicht.

In diesem Zusammenhang sind Prozesse in der Boden-Grenzschicht („bottom boundary layer“) sowohl in der biogeochemischen, sedimentologischen wie auch benthosökologischen Forschung in den Mittelpunkt des wissenschaftlichen Interesses gerückt (McCave 1986, Grant et al. 1986, Graf 1989, Tranvik & Sieburth 1989). Die Untersuchungen konzentrierten sich hauptsächlich auf Partikelverteilung und -transport sowie qualitative und quantitative Analysen innerhalb dieser Schicht, die durch einen Strömungsgradienten charakterisiert wird. Diese Parameter haben einen entscheidenden Einfluß auf die Nahrungsversorgung der benthischen Organismen, können ihrerseits jedoch durch Aktivitäten der Fauna, wie z. B. Bioturbation und Resuspension, modifiziert werden (Miller et al. 1984, Graf 1989, 1992).

In diesem Zusammenhang sollte den Ophiuroiden ein besonderes Interesse gelten. In vielen marinen Habitaten gehören Ophiuroiden zu den dominanten Elementen der epibenthischen Makro- und Megafauna (Gage & Tyler 1982a, Blaber et al. 1987, Smith & Hamilton 1988, Hily 1991, Shin & Koh 1993). Diese mit über 1900 rezenten Arten größte Klasse der Echinodermen zeichnet sich durch eine weite Verbreitung vom Litoral bis in die Tiefsee aus und ist auf allen Substraten vertreten. Viele Arten werden als omnivor beschrieben (Warner 1982). Vertreter dieser Gruppe werden oft als Charakterarten angegeben (Thorson 1957, Ellis 1960, Zenkevitch 1963) und erreichen zum Teil sehr hohe Abundanzen. Auf den für die Arktis charakteristischen flachen Schelfen tritt z.B. die Art *Ophiocten sericeum* lokal mit >2000 Ind m^{-2} auf (Piepenburg et al., subm.), für *Ophiothrix fragilis* berichtete Broom (1975) maximale Abundanzen von 1000 - 2000 Ind m^{-2} . Wintzell (1918), Mortensen (1927, 1933), Madsen (1946), D'yakonov (1967) und Paterson (1985) beschrieben die vielfältige Ophiuroidenfauna des Europäischen Nordmeeres und der arktischen Randmeere. Der Schwerpunkt lag dabei in der taxonomischen und morphologischen Bearbeitung der „Bodentiere“ und in ihrer biogeographischen Einordnung (Zenkevitch 1963; Anisimova 1989).

Welche Umweltparameter sind jedoch verantwortlich für das Auftreten extrem hoher Abundanzen in bestimmten Gebieten, wie es insbesondere für Regionen hoher Breiten gilt?

Sind Ophiuroiden aufgrund ihrer überwiegend epibenthischen Lebensweise in besonderer Weise dazu befähigt, Transportprozesse an der Sedimentoberfläche zu beeinflussen?

Die meisten Ophiuroiden zeichnen sich durch eine relativ hohe Motilität aus. Sie sind in der Lage, Nahrungsquellen aktiv aufzusuchen und die durch Nahrungsaufnahme produzierte Biomasse über den Meeresboden zu verteilen. Ophiuroiden, die in hohen Abundanzen auftreten und in der Lage sind, das stark saisonale Nahrungsangebot in polaren Breiten mit verschiedenen Ernährungsweisen opportunistisch zu nutzen, können somit eine Schlüsselstellung im Nahrungsnetz dieser Benthosgemeinschaften einnehmen.

Ziel dieser im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 313 „Veränderungen der Umwelt: Der nördliche Nordatlantik“ durchgeführten Arbeit war es, die ökologische Bedeutung der Ophiuroiden und somit ihre mögliche Funktion in benthopelagischen Kopplungsprozessen zu untersuchen. Dazu wurden zwei Wege beschritten:

- Es wurden Feldstudien an Ophiuroidenpopulationen durchgeführt und ihre Zusammensetzung, Struktur und *in situ*-Verteilungsmuster in Beziehung zu verschiedenen Umweltparametern betrachtet.
- An einer abundanten Ophiuroidenart der arktischen Schelfgebiete wurden Laborexperimente durchgeführt, um ihr ökologisches Potential in Abhängigkeit vom Nahrungsangebot zu untersuchen.

Ausgehend von diesen Untersuchungen werden folgende Fragen diskutiert: Lassen sich strukturelle Unterschiede zwischen Ophiuroiden-Gemeinschaften der Schelfgebiete und der größerer Wassertiefen charakterisieren? Gibt es steuernde Faktoren, die für diese Gemeinschaften gleichermaßen gelten? Welche Funktion können Ophiuroiden in Benthosgemeinschaften hoher Breiten einnehmen?

2. Felduntersuchungen an Ophiuroiden verschiedener Untersuchungsgebiete

2.1 Einleitung

Unter der erranten Megafauna, die durch geschleppte Geräte seit Beginn der Tiefseeforschung beprobt wurde, bilden die Echinodermen und unter diesen die Ophiuroiden die zahlenmäßig bedeutendste Gruppe. Im Rockall-Graben, der als eines der am besten erforschten Tiefsee-Gebiete gelten kann, stellen sie 27 % der erfaßten Echinodermenarten, jedoch 63 % aller gefangenen Individuen der Megafauna (Gage & Tyler 1991). Am Kontinentalhang vor New England dominiert die Art *Ophiomusium lymani* die errante Epifauna (Grassle et al. 1975, Haedrich et al. 1980), während in 3000 - 5000 m Wassertiefe *Ophiomusium armigerum* und *Amphiopfiura bullata* bis zu 71 % der Individuen der Megafauna ausmachen können (Haedrich et al. 1980). An einem bekö- derten Kamerasystem im Santa Catalina-Becken im nordöstlichen Pazifik beobachtete Smith (1985) Aggregationen des Ophiuroiden *Ophiophthalmus normani*, die bis zu 700 Ind m⁻² erreich- ten.

Was jedoch macht diese Gruppe so ungemein erfolgreich am Meeresboden der Kontinentalhänge und einiger Tiefseegebiete und welchen Einfluß haben die Ophiuroiden ihrerseits auf die Benthos- gemeinschaft? Die Beantwortung dieser Frage wird durch die Unzugänglichkeit des Tiefseebodens erschwert. Längerfristige *in situ*- Beobachtungen oder Laborversuche an Tiefsee-Ophiuroiden waren bisher zumeist unmöglich.

Wertvolle Hinweise auf die Ökologie von Organismen ergeben sich aus ihrer räumlichen Vertei- lung. Die Verteilung jeder Art folgt einem charakteristischen, durch ihre Ansprüche an die Umwelt und ihrem Verhalten bestimmtem Muster (Elliot 1977). Informationen über absolute Besiedlungsdichten und räumliche Verteilungsmuster sind notwendig, um die Gültigkeit von Populationsabschätzungen der Tiefseefauna festzustellen. Die Kenntnis solcher Verteilungsmuster gewinnt zudem eine wachsende Bedeutung für biogeochemische und stratigraphische Modellie- rungen des Meeresbodens (Gage & Tyler 1991). Wie diese Autoren anmerken, können jedoch kurzfristige natürliche Muster motiler Organismen, wie zum Beispiel in Verbindung mit sexueller Fortpflanzung und Rekrutierung, in der Tiefsee nur mit viel Glück erfaßt werden.

Geschleppte Fanggeräte wie z.B. Agassiz-Trawl und Epibenthoschlitten liefern i.a. ausreichende Probenmengen, um Laboruntersuchungen an epibenthischen Arten durchzuführen zu können, fan- gen aber in Abhängigkeit von der verwendeten Maschenweite selektiv und semi-quantitativ. Zusätzlich haben sich bildgebende Verfahren wie Meeresboden-Fotografie und Video-Techniken etabliert (Rice et al. 1982, Hargrave 1985, Smith 1985, Grassle & Motse-Porteous 1987, Piepen-

burg 1988, Kaufmann et al. 1989, Hecker 1990a, b, Gutt 1991, Christiansen & Thiel 1992). Diese Verfahren erlauben eine absolute Abundanzabschätzung epibenthischer Megafauna und liefern zugleich Informationen über Verteilungsmuster, *in situ*-Habitatstrukturen sowie Habitatpräferenzen und Verhalten der Organismen. Aufgrund der verschiedenen Informationsgehalte dieser Methoden bietet es sich an, den Einsatz geschleppter Fanggeräte mit bildgebenden Verfahren zu kombinieren, um einen komplexen Eindruck von der Struktur epibenthischer Gemeinschaften zu bekommen (Rice et al. 1979, 1982, Lampitt & Paterson 1987, Gutt & Piepenburg 1991, Christiansen & Thiel 1992).

Durch Kombination von Probenahme und *in situ*-Informationen durch Unterwasser-Fotografie wurde die Ökologie dominanter Ophiuroiden an zwei ausgewählten Gebieten des tiefen Europäischen Nordmeeres, Kolbeinsey-Rücken und Vøring-Plateau, untersucht. Ergänzend wurde die Ophiuroidenfauna an Schelf und Kontinentalhang des westlichen Barentsmeeres betrachtet. Folgende Fragen standen dabei im Vordergrund:

- Wird die errante Epifauna durch Ophiuroiden dominiert? Kommt einer Art dabei eine besondere Bedeutung zu, wie dies für verschiedene Meeresgebiete beschrieben wurde?
- Welche Struktur weisen die Ophiuroidenpopulationen auf und durch welche Faktoren wird diese gesteuert? Liegt eine Zonierung der Ophiuroidenfauna vor?
- Welche Hinweise geben Verteilungsmuster und *in situ*-Verhalten der Ophiuroiden auf ihre Lebensweise? Bestätigen die beobachteten Verhaltensweisen die durch Mageninhaltsuntersuchungen indizierte Ernährungsweise?

2.2 Material & Methoden

2.2.1 Untersuchungsgebiet „Europäisches Nordmeer“

Als „Europäisches Nordmeer“ oder auch Grönland-Island-Norwegen-(GIN)-See wird das Seegebiet des Nordatlantiks zwischen Grönland und Norwegen bezeichnet. Es wird im Süden durch den Grönland-Schottland-Rücken begrenzt. Im Norden bildet die Framstraße eine Verbindung zum Arktischen Ozean, im Nordosten schließt sich der Barentsmeer-Schelf an (Abb. 2.1).

Die Verteilung der Landmassen und die Topographie des Meeresbodens bestimmen maßgeblich die Zirkulation der Oberflächen-Stromsysteme: Durch die Framstraße werden kalte Wassermassen aus dem Arktischen Ozean nach Süden exportiert (Ostgrönlandstrom), während der Norwegengstrom entlang des skandinavischen Kontinentalhangs warmes atlantisches Wasser nach Norden transportiert. Zu einer Vermischung dieser Wassermassen kommt es im Bereich zweier zyklonaler Wirbelsysteme in der Island- und Norwegen-See. In der Tiefe erfolgt ein Ausstrom kalter Wassermassen durch das nördlich von Jan Mayen absinkende Grönlandsee-Tiefenwasser, das über den Grönland-Island-Rücken und den Island-Faröer-Rücken in den Nordatlantik abfließt (Hurdle 1986).

In dieser Arbeit wurden Feldstudien am Kolbeinsey-Rücken nördlich von Island, am dem norwegischen Schelf vorgelagerten Vøring-Plateau und am Kontinentalhang des Barentsmeeres durchgeführt. Eine detaillierte Beschreibung dieser Gebiete ist den jeweiligen Ergebnissen vorangestellt (2.3.1, 2.3.2).

2.2.2 Probennahme

Die Probennahme erfolgte auf den „Meteor“-Expeditionen 17/1 (1991) und 21/4+5 (1992) ins Europäische Nordmeer (siehe Untersuchungsgebiet). Auf beiden Expeditionen wurden sowohl ein Epibenthoschlitten (Rothlisberg & Percy 1977, modifiziert nach Buhl-Jensen(1986) und Brattegard & Fosså 1991) als auch Agassiz-Trawl und Großkastengreifer eingesetzt.

Der Epibenthoschlitten diente der semi-quantitativen Probennahme des kleinen Epi- und Hyperbenthos. Der Schlitten weist eine 100 cm breite und 33 cm hohe Öffnung auf, die 27 cm über dem Bodenblech beginnt. Das verwendete Netz bestand aus Nylongaze mit einer Maschenweite von 500 μm und endete in einem Netzbecher mit 300 μm Maschenweite. Eine Klappe an der Öffnung, verbunden mit einem Hebelmechanismus im Bodenblech des Gerätes, sorgte für ein automatisches Öffnen der Netzöffnungs bei Bodenkontakt; bei Verlassen des Meeresbodens wurde die Klappe durch zwei Stahlfedern wieder geschlossen. Der Schlitten wurde mit einer Geschwindigkeit von ca. 2 Knoten geschleppt, die Hievgeschwindigkeit betrug 0.5 m s^{-1} . Die Schleppzeit am Boden betrug jeweils etwa 10 min. Die Berechnung der Schleppstrecke D erfolgte anhand der mit

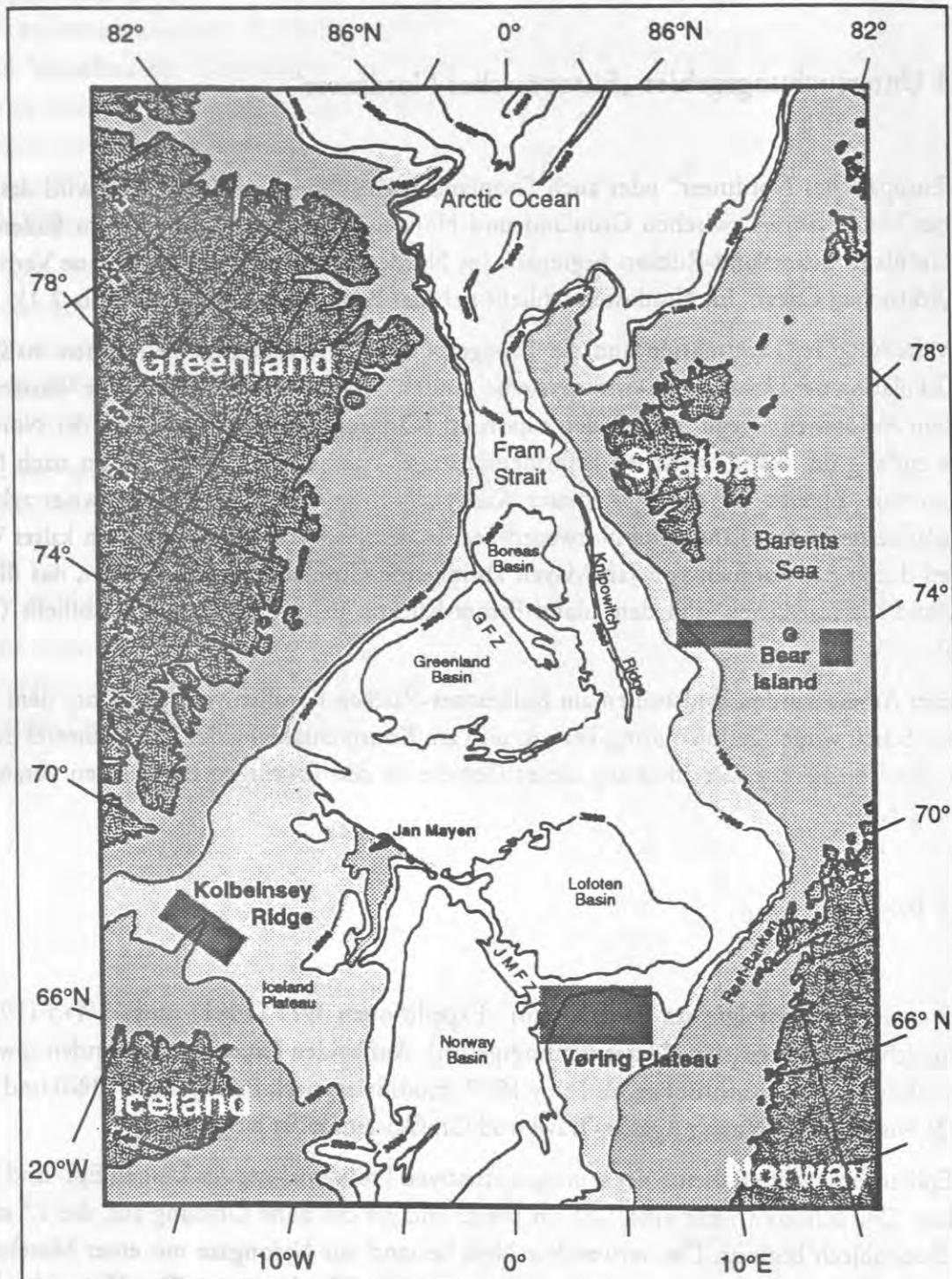


Abb. 2.1: Untersuchungsgebiete (dunkelgrau unterlegt) im Europäischen Nordmeer. Der Tiefenbereich bis 1000 m ist mittelgrau, der bis 2000 m hellgrau hervorgehoben. JMFZ = Jan Mayen-Bruchzone; GFZ = Grönland-Bruchzone.

dem GPS (Global Positioning System) bestimmten Position des Schiffes beim Aufsetzen und Abheben des Gerätes am Meeresboden nach der Formel

$$D \text{ (m)} = 1852 \cdot \sqrt{(\Delta \text{ lat}')^2 + (\cos \text{ lat}^\circ \cdot \Delta \text{ long}')^2}$$

Die errechneten Schleppstrecken wurden nicht zur Berechnung von Abundanzen verwandt.

Der Fang der epibenthisch lebenden Makrofauna mit Hilfe eines Epibenthoschlittens wird als nicht-selektiv angesehen. Das bedeutet in diesem Fall, daß bei kleineren Ophiuroidenarten wie z.B. *Ophiocten gracilis* alle Größenklassen mit einer unbekannt, aber stets gleichen Effizienz gefangen werden. Größere, zum Megabenthos zählende Ophiuroidenarten (z.B. *Ophiopleura borealis*), die aufgrund ihrer Größe und geringen Besiedlungsdichte vom Epibenthoschlitten nicht erfaßt werden können, wurden mit Hilfe des Agassiz-Trawls beprobt (Schleppzeit 15 - 30 min mit einer Geschwindigkeit von 2 Knoten). Die Schleppstrecke der EBS und AGT am Kolbeinsey-Rücken wurde über einen vorher gefahrenenen Foto-Transekt gelegt.

Zur Gewinnung von möglichst ungestörten Sedimentkernen für Hälterungsversuche bewährte sich ein spezieller Einsatz für den Großkastengreifer. Dieses vom SFB 313 gebaute System besteht aus einem Stahlrahmen mit Einsatzmöglichkeit für vier Plexiglasrohre mit einem Innendurchmesser von 20 cm. Der Rahmen kann in einen hierfür modifizierten Kasten eingesetzt werden. Mit Hilfe der Rohre werden die Kerne aus dem Meeresboden ausgestochen und können - meistens mit überstehendem Wasser - ohne nachträgliche Beeinflussung aus dem Kasten entnommen werden. Diese Kerne konnten über über mehrere Monate bei 1°C gehältert werden (3.2.2)

2.2.3 Probenbearbeitung

Die Echinodermen wurden zunächst in Formalin (4%, gepuffert mit Borax) fixiert und nach einigen Wochen gewaschen und anschließend in 70% Ethanol überführt. Proben für Biomasse-Bestimmungen wurden bei -30°C eingefroren. Ein für Foraminiferenuntersuchungen entwickelter Kühltisch (Linke 1989) erleichterte das Aussortieren von lebenden kleinen Ophiuroiden unter dem Binokular für Hälterung und Experimente.

2.2.4 Vermessung und Bestimmung von Abundanz und Biomasse

Als Maß für die Körpergröße gilt bei Ophiuroiden mit nicht verformbarer Körperscheibe der Durchmesser dieser Scheibe, der ausgehend von einer Armbasis bis zum gegenüberliegenden Inter-radius gemessen wird (Abb. 2.2). Zusätzlich wurde, soweit möglich, der Gesamt-Durchmesser D als größtmögliche Entfernung der Armspitzen (entsprechend dem Durchmesser der Kreisfläche, die maximal mit den Armen bestrichen werden kann), aufgenommen. Dieser Parameter konnte nur bei wenigen Tieren ermittelt werden, da die Armspitzen sehr fragil sind und leicht abbrechen.

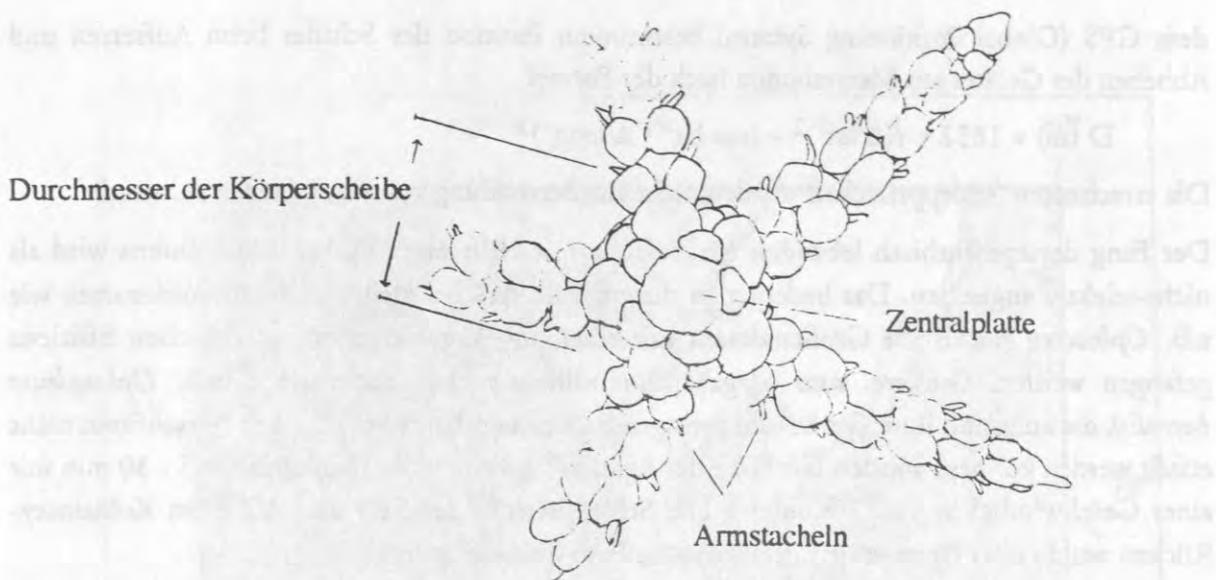


Abb. 2.2: Schematischer Bauplan eines Ophiuroiden (juv.)

Für populationsdynamische Untersuchungen wurde stets der Scheibendurchmesser als Größenmaß verwendet.

Zur Ermittlung des aschefreien Trockengewichtes (AFTG) wurden die Tiere für 20 h bei 60°C getrocknet nach dem Wiegen anschließend über 7 h bei 510°C verascht. Es wurden nur vollständige Individuen verwendet. Zur Bestimmung der größenabhängigen Biomasse von *O. gracilis* am Kolbeinsey-Rücken wurde die Größen-Gewichts-Beziehung ermittelt, die Biomasse für den Median jeder Größenklasse errechnet und auf die relative Häufigkeit der einzelnen Klassen bezogen. Abundanzen wurden anhand von Meeresboden-Fotos bestimmt (Piepenburg & v. Juterzenka 1994) und um die in EBS-Fängen vorhandene Fraktion der auf Fotos nicht sichtbaren Juvenilen korrigiert.

2.2.5 Populationsstruktur

Als Grundlage für die Ermittlung von Größen-Häufigkeitsverteilungen und somit der Populationsstruktur wird der Durchmesser der Körperscheibe verwendet. Standen lediglich Meeresboden-Fotos zur Verfügung, wurde der Gesamtdurchmesser der Tiere herangezogen (2.2.7). Dieses Maß ist jedoch ungenauer und dient lediglich zur Ermittlung von Größenunterschieden über eine größere räumliche Skala.

Um juvenile Ophiuroiden bestimmen zu können, wurden raster-elektronenmikroskopische Untersuchungen durchgeführt. Die Tiere wurden in Leitungswasser und 70%igem Ethanol gespült, bei 60°C getrocknet und mit Hilfe von kohlenstoffbeschichtetem Klebeband auf Probenteller platziert. Die Auswertung goldbespatterter Individuen erfolgte an einem Camscan DSM 940-Raster-elektronenmikroskop (Geologisches Institut, Kiel).

2.2.6 Mageninhaltsuntersuchungen

Der Mageninhalt der Ophiuroiden wurde mit Hilfe einer Spritze mit stumpfer Kanüle entnommen und anschließend auf 0.2 μm -Polycarbonat-Filter filtriert. Für die raster-elektronenmikroskopische Betrachtung wurden diese Filter über eine Alkoholreihe entwässert, einer Kritisch-Punkt-Trocknung unterzogen und mit Gold/Paladium besputtert. Die Auswertung dieser Proben erfolgte an dem DSM 940 des Instituts für Meereskunde, Kiel.

2.2.7 Auswertung von Meeresboden-Fotografien

Abundanz, kleinräumige Verteilung und Habitatpräferenzen von Ophiuroiden wurden anhand von Meeresboden-Fotografien ermittelt, die mir freundlicherweise D. Piepenburg und J. Rumohr zur Auswertung zur Verfügung stellten. Die Aufnahmen stammten von einer am Institut für Polarökologie entwickelten Fotosonde, die im wesentlichen aus einem Stahlrahmen und einer daran befestigten 70 mm-Kamera besteht (Gutt 1988, Piepenburg 1988). Die optische Achse dieser Kamera ist senkrecht zum Meeresboden orientiert. Die Sonde wird vom driftenden Schiff aus über ein Einleiterkabel zum Meeresboden gefiert. Bei Bodenkontakt eines Vorlaufgewichtes wird das Kamerasystem automatisch ausgelöst und gleichzeitig ein Signal zum Schiff gesandt. Die Sonde wird dann einige Meter gehievt und für die nächste Aufnahme wieder gefiert, so daß zwischen den einzelnen Fotos eine Driftstrecke von etwa 10 - 100 m zurückgelegt wird. Durch die vorgegebene Länge des Vorlaufgewichtes wird gewährleistet, daß die 6x6 cm-Mittelformatsfotos jeweils ca. 1 m² abbilden. In der Praxis treten Schwankungsbreiten von 0.9 bis 1.2 m² auf (Piepenburg & v. Juterzenka 1994). Ein an der Vorlaufkette befestigter Kompaß dient als Skala für genaue Vermessungen der Fotos. Technische Details und eine genaue Beschreibung des Geräteeinsatzes finden sich in Gutt (1988) und Piepenburg (1988).

Die auf den Fotos beobachteten Ophiuroiden wurden anhand von Epibenthoschlitten-Fängen und/oder Kastengreifer-Proben identifiziert. Sichtbare Tiere wurden gezählt. Um Verteilungsmuster erfassen zu können, wurde jedes Foto eines Transektes als Unterprobe behandelt. Nach Lloyd (1967) wurde das Patchiness-Maß m^*/m gewählt, das zwischen den Dispersionstypen „zufällig“, „geklumpt“ und „gleichmäßig“ unterscheidet. Ein zweiseitiger Chi-Quadrat-Test prüft die Signifikanz der Abweichung von einer zufälligen Poisson-Verteilung (Elliot 1977).

Als Maß für den Flächenbedarf einer epibenthischen Ophiuroidenpopulation wurde die Sedi-mentbedeckung gewählt. Sie ist definiert durch die Summe $F(O)$ der Einzelflächen $F(I)$, die die Ophiuroiden mit dem Armen erreichen können, ohne sich fortzubewegen (Abb.2.3). Bei der Auswertung von Meeresboden-Fotos kann diese Fläche direkt gemessen werden. Bei indirekt ermittelten Abundanzen kann sie aus den Größen-Häufigkeiten über das Verhältnis von Scheibendurchmesser zu Gesamtdurchmesser bestimmt werden.

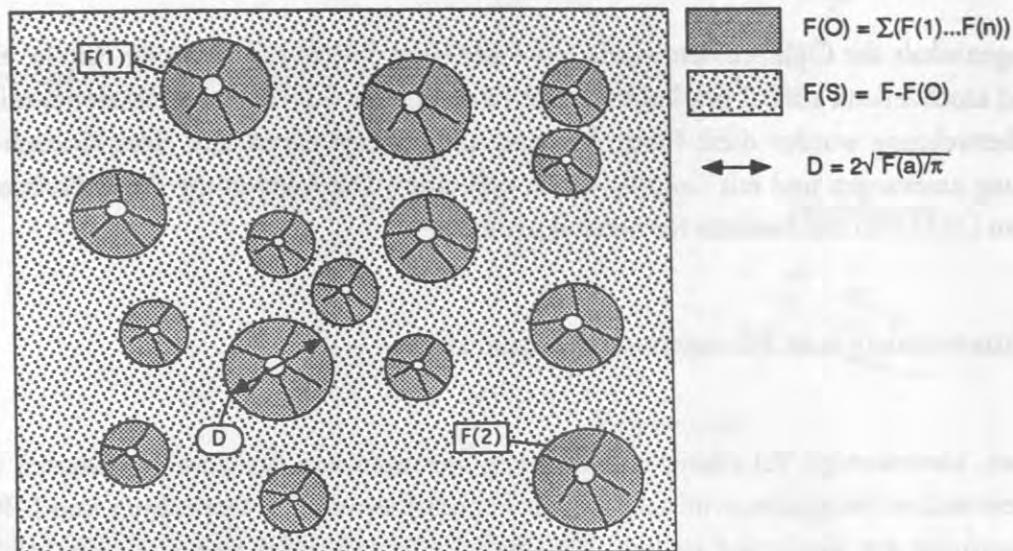


Abb. 2.3: Schematische Darstellung zur Ermittlung der Sedimentbedeckung epibenthischer Ophiuroiden. F: untersuchte Gesamtfläche; F(1), F(2): von einzelnen Ophiuroiden abgedeckte Flächen (schattiert); F(O): maximal von Ophiuroiden abgedeckte Fläche; F(S): freie Sedimentfläche (punktiert); D: Gesamtdurchmesser der Ophiuroiden

Die gesamte Bildauswertung erfolgte auf einem NeXT-Computer mit Hilfe eines von W. Hukriede am Institut entwickelten Programms.

2.2.8 Bemerkungen zur Taxonomie und Ökologie von *Ophiocten gracilis* (G.O. Sars 1871)

Seit dem späten neunzehnten Jahrhundert wurden in zahlreichen Proben aus dem Nordatlantik Vertreter der Gattung *Ophiocten* nachgewiesen. Die Taxonomie dieser Gattung blieb jedoch lange kontrovers. Mortensen (1933) schlug fünf von mehreren Autoren beschriebene *Ophiura*- (syn. *Ophioglypha*)- und *Ophiocten*-Arten der Art *Ophiocten sericeum* zu. Er unterschied jedoch zwischen einer „Warmwasser“- und einer „Kaltwasser“-Varietät, die von Semenova et al. (1964) als Unterarten (*O. sericeum gracilis* und *O. sericeum sericeum*) angesehen wurden. Paterson et al. (1982) führten eine eingehende Untersuchung an *Ophiocten*-Exemplaren aus dem Rockall - Graben und vom Wyville Thomson - Rücken durch und etablierten *Ophiocten gracilis* als eigene Art. Eine erneute Untersuchung der von Mortensen (1933) als *O. sericeum* beschriebenen Tiere durch diese Autoren ergab, daß ein Teil dieser Exemplare der neuen Definition nach *O. gracilis* zuzurechnen sind. *O. gracilis* und *O. sericeum* unterscheiden sich hinsichtlich Form und Ausdehnung des Mundschildes und der Armkämme sowie der Ausdehnung der Genitalpapillen. Die Identifikation der Ophiuroiden in dieser Arbeit erfolgte nach der Definition von Paterson et al. (1982).

Paterson et al. (1982) und Paterson (1985) beschreiben *O. gracilis* als Art des oberen Bathyals mit einer vertikalen Ausdehnung von 600 bis 1200 m. Gage et al. (1983) vermuten eine bandartige Ausdehnung der Populationen entlang des oberen Kontinentalhanges und an unterseeischen Plateaus um etwa 1000 m Wassertiefe. Gage & Tyler (1982a) untersuchten Populationen im Rockall-Graben vor Irland und fanden aktive Gametogenese bei Tieren aus 2076 m Tiefe. Die Population scheint jedoch zwischen 600 und 1000 m Tiefe am besten entwickelt zu sein. Benthische Besiedlungsstadien (Postlarven) wurden in hohen Dichten bis 2900 m Tiefe nachgewiesen, scheinen aber den folgenden Winter nicht zu überleben (Gage & Tyler 1981a). *O. gracilis* ist weit verbreitet von West-Schottland, um die Färöer-Inseln, den Island-Grönland-Rücken bis zum amerikanischen Schelf. Die Art wurde ebenfalls aus der Norwegischen See nördlich von Island beschrieben, wobei noch nicht vollständig geklärt ist, ob diese Populationen innerhalb der natürlichen Verbreitungsgrenze liegen oder durch Larven benachbarter Populationen aufrechterhalten werden (Paterson 1985).

O. gracilis besitzt pelagische Larven: Höchstwahrscheinlich ist *Ophiopluteus ramosus* Mortensen 1898 als das Larvenstadium dieser Art anzusehen (Semenova et al. 1964, Tyler & Gage 1982). Bereits bei Tieren mit einem Scheibendurchmesser von 1.4 mm wurde Gametogenese nachgewiesen, was darauf hindeutet, daß die Geschlechtsreife ein Jahr nach der Besiedlung des Sedimentes durch die Postlarven stattfindet.

Der Mageninhalt von *O. gracilis* aus dem Rockall-Graben deutet auf eine mikrophage Ernährungsweise hin (Pearson & Gage 1984); dafür sprechen ebenfalls die langen Ambulacral- und Mundfüßchen.

Unterwasseraufnahmen am Kontinentalhang nahe der Hebriden zeigten nur selten Ophiuroiden, obwohl durch EBS-Fänge hohe Abundanzen nachgewiesen wurden. Dies führt die Autoren zu der Vermutung, daß *O. gracilis* entweder knapp unter der Sedimentoberfläche eingegraben lebt, die Zentralscheibe durch eine dünne Sedimentschicht verdeckt wird oder ihre Färbung der Sedimentoberfläche entspricht (Gage et al. 1983, Gage & Tyler 1982b).

2.3 Ergebnisse der Felduntersuchungen

2.3.1 Kolbeinsey-Rücken

2.3.1.1 Untersuchungsgebiet

Der Kolbeinsey-Rücken, nördlich von Island gelegen, ist Teil des aktiven mittelatlantischen Rückensystems. Die Hydrographie dieses Gebietes wird von verschiedenen Wassermassen beeinflusst, die sich in einem zyklonalen Wirbel zwischen Island-Faröer-Rücken und Jan-Mayen-Rücken vermischen (Abb. 2.1). Der nordöstliche Teil des Kolbeinsey-Rückens unterliegt hauptsächlich dem Einfluß des Island-Stromes, der hinsichtlich seiner T-S-Charakteristik einen intermediären Wasserkörper zwischen dem kalten, aber salzarmen Polarwasser und dem relativ warmen, salzreichen Atlantikwasser darstellt (Hopkins 1988). Zum südwestlichen Teil des Rückens hin nimmt der Einfluß des Ostgrönlandstromes zu, dessen polare Wassermassen für eine zunehmende Eisbedeckung sorgen (Birgisdottir 1991, Henrich et al. 1989). Die Sedimentzusammensetzung am Kolbeinsey-Rücken scheint einerseits die hydrographischen Bedingungen des

Tab. 2.1: Benthologische Stationen des Transektes über den Kolbeinsey - Rücken (Meteor-Reise 21/5): Stationsparameter. n.v.: Wert nicht vorhanden; *: Wassertemperaturen (CTD) und Salinität (in CTD - Wasserproben) wurden gemessen in 10 m Tiefe (Oberflächenwasser) bzw. 10 m über Grund (Bodenwasser) (Pegler, pers. Mitt.). §: ATP - und Chl.a - Konzentration im Oberflächen-Sediment bis 5 cm Tiefe (Graf and Linke, pers.Mitt.), ¥: Piepenburg & v. Juterzenka 1994). Stationsnummern: siehe Pfannkuche et al. 1992..

Station	331	332	335	333	330
Datum	16.07.92	16.07.92	18.07.92	17.07.92	15.07.92
geogr. Breite (N)	67°53'	67°52'	67°55'	67°57'	67°55'
geogr. Länge (W)	18°43'	18°39'	18°07'	18°02'	17°57'
Wassertiefe (m)	860	830	830	940	1100
Oberflächenwasser *					
Temperatur (°C)	1.9	2.8	3.6	2.7	5.3
Salinität (psu)	34.1	34.3	34.3	34.6	34.8
Bodenwasser *					
Temperatur (°C)	n.v.	-0.4	-0.4	-0.5	-0.6
Salinität (psu)	34.9	34.9	34.9	34.9	34.9
Sediment	grober Silt	grober Silt Schwamm- nadeln	feiner Silt	feinsandiger Ton	feinsandiger Ton
ATP (ng cm ⁻² 5 cm ⁻¹) §	610	400	1250	1425	1125
Chl a (mg m ⁻² 5 cm ⁻¹) §	20	21	56	52	51
Epibenthoschlitten- Schleppstrecke (m)	927	597	368	977	627
Anzahl der Meeresboden-Fotos + Länge der Foto-Transsekte (m) ¥	23	29	13	24	31
	310	100	80	180	150

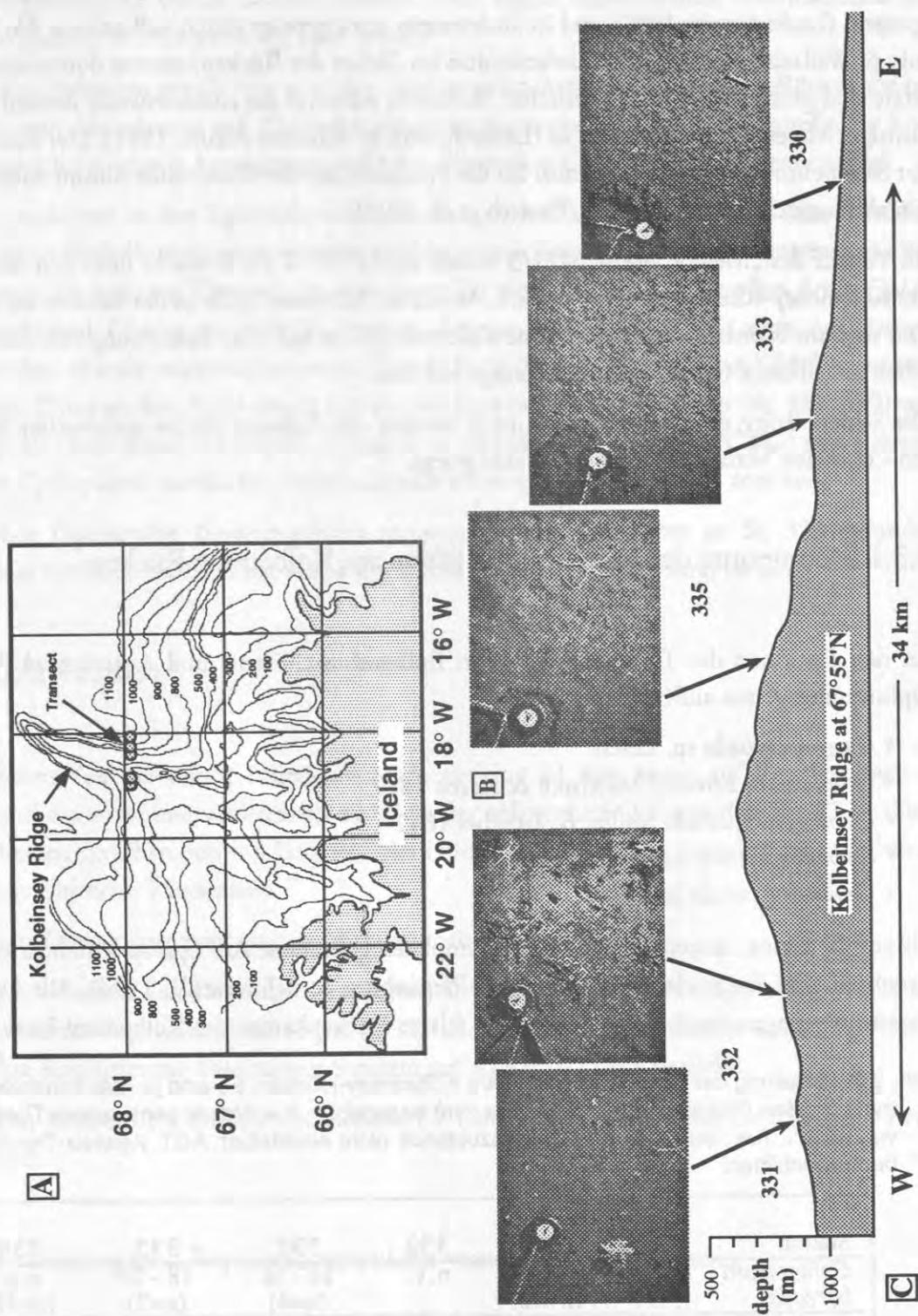


Abb. 2.4: Stationen der "Meteor"-Reise 21 (1992) am Kolbeinsey-Rücken. A: Position der Transekt-Stationen; B: Charakteristische UW-Fotos; C: Schematische Darstellung des Rücken-Profiles auf 67°55'N (aus Piepenburg & v. Juterzenka 1994).

Oberflächenwassers, die Eisbedeckung und die biogene Produktion in der Wassersäule widerzuspiegeln (Lackschewitz 1991) und ist andererseits stark geprägt durch vulkanische Aktivität (Oehmig & Wallrabe-Adams 1993). Insbesondere im Gebiet des Rückenkamms dominieren Hartsubstrate und grobes Material vulkanischer Herkunft, während das anschließende Becken durch feinkörniges Material charakterisiert ist (Lackschewitz & Wallrabe-Adams 1991). Der Karbonatgehalt der Sedimentoberfläche als Indikator für die Produktivität der Wassersäule nimmt nach Südwesten hin ab (Lackschewitz et al. 1990, Paetsch et al. 1992).

Im Verlauf der „Meteor“-Reise M21/5 wurde bei 67°55'N ein Transekt über den südlichen Teil des Kolbeinsey-Rückens gelegt (Tab. 2.1, Abb. 2.4). An dieser Stelle ist der Rücken ca. 50 km breit und ragt am Kamm bis zu einer Wassertiefe von 500 m auf. Die Entfernung von der grönländischen Schelfkante (200 m-Isolinie) beträgt 140 km.

Die Schlepplinien des Epibenthoschlittens wurden - im Rahmen der navigatorischen Möglichkeiten - über den Verlauf der Foto-Transekte gelegt.

2.3.1.2 Zonierung der Ophiuroiden-Fauna am Kolbeinsey-Rücken

An den Stationen des Transektes traten in Epibenthoschlitten- und Agassiztrawl-Fängen fünf Ophiuroiden-Arten auf (vgl. Tab. 2.2):

- *Gorgonocephalus* sp. Leach
- *Ophiopleura borealis* Danielssen & Koren 1877
- *Ophioscolex glacialis* Müller & Tröschel 1842
- *Ophiopus arcticus* Ljungman 1867
- *Ophiocten gracilis* Sars 1871

Bis auf die kleine, insgesamt nur in 13 Exemplaren gefundene Art *Ophiopus arcticus* konnten alle Arten auf UW-Fotos identifiziert werden (Piepenburg & v. Juterzenka 1994). Alle Ophiuroiden traten überwiegend epibenthisch auf. Der felsige Rückenkamm des Kolbeinsey-Rückens konnte

Tab. 2.2: Verteilung der Ophiuroidenarten am Kolbeinsey-Rücken. Es sind jeweils minimale und maximale Größen (Scheibendurchmesser in mm) angegeben. n = Anzahl gemessener Tiere. n.v.: nicht vorhanden; n.e.: aufgrund des Probenzustands nicht ermittelbar. AGT: Agassiz-Trawl; EBS: Epibenthoschlitten.

Station	Gerät	West				Ost
		331	332	335	333	330
<i>Ophiopleura borealis</i>	AGT	25 - 36 (n=12)	n.v.	18 - 36 (n=4)	18 - 29 (n=2)	n.e. (n=15)
<i>Ophioscolex glacialis</i>	AGT	11 - 26 (n=52)	n.e. (n=2)	21 (n=1)	n.e. (n=2)	n.v.
<i>Ophiopus arcticus</i>	EBS	n.v.	2.8 - 3.8 n=9	3.5 - 4.3 (n=2; AGT)	1.0 (n=1)	3.7 (n=1)
<i>Ophiocten gracilis</i>	EBS	0.7 - 2.5 (n=7)	0.5 - 3.1 (n=408)	0.4 - 5.0 (n=363)	0.3 - 6.2 (n=163)	0.4 - 7.8 (n=226)

nicht durch geschleppte Geräte beprobt werden. Hier liegen ausschließlich Informationen aus einem Foto-Transekt vor (Piepenburg, pers. Mitt.).

Die kleine Art *Ophiecten gracilis* wies von allen Ophiuroiden-Arten am Kolbeinsey-Rücken die bei weitem höchsten Abundanzen auf. *Ophiecten gracilis* ist durch eine dunkle, teilweise gefleckte Körperscheibe und helle, grazile Arme gekennzeichnet, die auch auf UW-Fotos zu erkennen sind.

O. gracilis wurde nur in den Epibenthoschlitten-Fängen in allen Größenklassen (einschließlich der benthischen Besiedlungsstadien <1 mm) und in gutem Zustand erfasst. In Agassiztrawl-Fängen waren nur die größeren Tiere, i.a. in schlechtem Zustand, erhalten. Die großen Arten *Ophiopleura borealis* und *Ophioscolex glacialis* konnten dagegen ausschließlich mit dem Agassiztrawl beprobt werden, obwohl manchmal einzelne Tiere (z.B. St. 333: 2 *O. borealis*.) in EBS-Fängen enthalten waren. Diese großen Arten waren nur an den Stationen des Westhanges (St. 331, 332) von Bedeutung. Als interessante Einzelfunde traten an St. 333 (EBS) und St. 330 (GKG) zwei Juvenilstadien von *Ophiopleura borealis* mit Scheibendurchmessern von 5 mm bzw. 1 mm auf.

Der euryalide Ophiuroide *Gorgonocephalus* sp. wurde in 5 Exemplaren an St. 331 gefunden (AGT). Diese Art zählt ebenfalls zur Fauna des Rückenkamms (Piepenburg, unveröff.).

2.3.1.3 Juvenilstadien

Kleine Ophiuroiden mit einem Scheibendurchmesser von <1 mm traten auf drei Stationen in hohen Abundanzen auf und bildeten bis zu 98 % der gefangenen Ophiuroiden (St. 332). Diese Juvenilstadien entsprechen den von Gage & Tyler (1981a) beschriebenen Juvenilen von *O. gracilis*. (Abb. 2.5) in folgenden Merkmalen:

- Die zentrale Dorsalplatte zeigt eine deutlich pentagonale Form.
- Die Räume zwischen den Trabekulae des Platten-Stereoms weisen eine unregelmäßige Form auf und sind in der Regel kleiner als 15 µm im Durchmesser. Die Plattenränder weisen eine durch verstärkte Kalzifizierung kompaktere Struktur auf als die zentralen Bereiche.
- Die basalen Armstacheln erreichen zumindest die halbe Länge der Distanz zwischen den Armsegmenten.

2.3.1.4 Zonierung und Populationsstruktur von *Ophiecten gracilis*

Ophiecten gracilis wies Scheibendurchmesser von 0.3 mm bis 7.8 mm auf (Tab. 2.2). Die Art zeigte eine deutliche West-Ost - Zonierung über das Profil des Kolbeinsey-Rückens: An der westlichsten Station (St. 331) waren nur wenige, kleine Individuen (0.7-2.5 mm) nachzuweisen. Am westlichen Hang in einer Wassertiefe von 830 m (St. 332) betrug der Anteil der Juvenilen mit Schei-

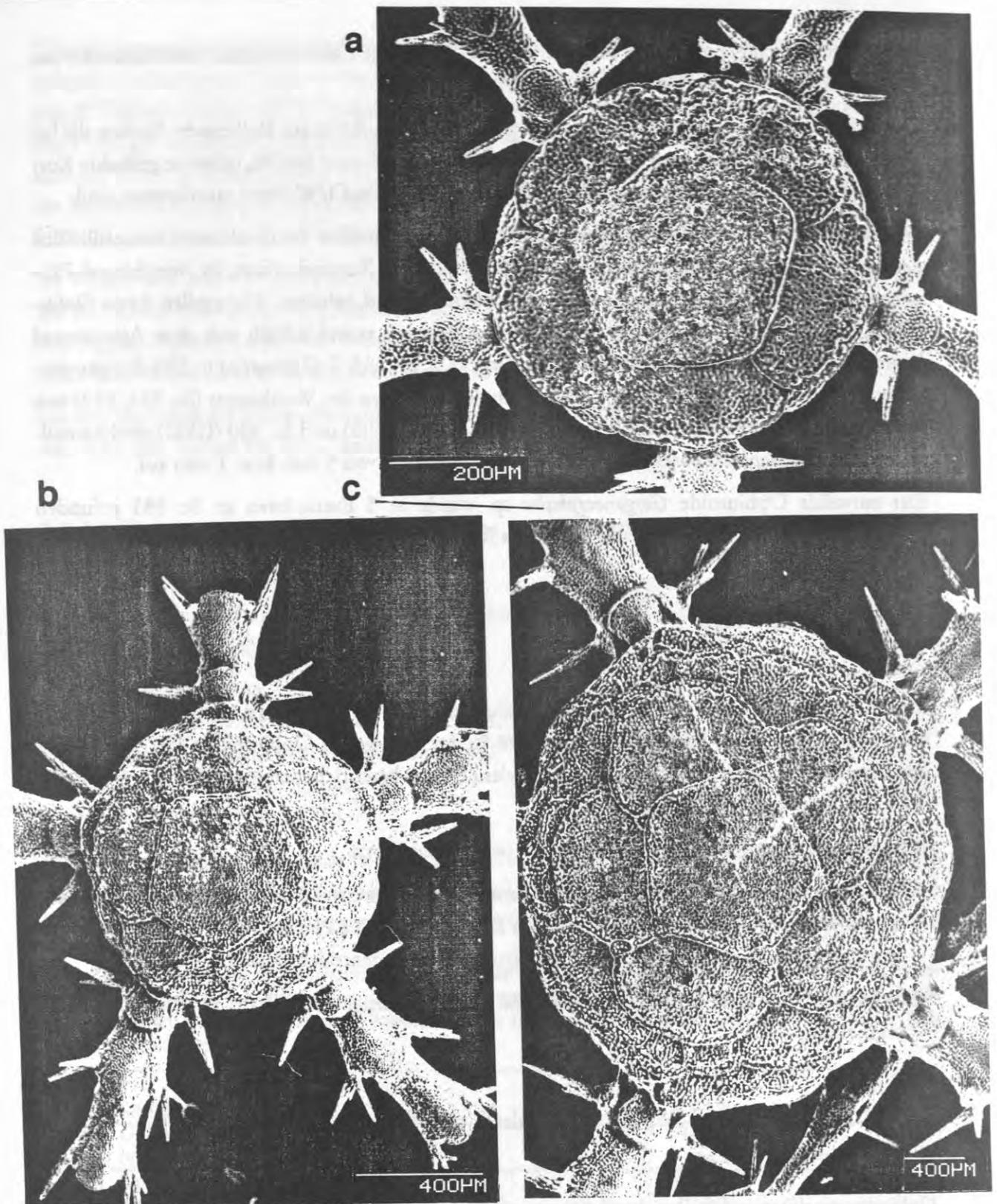


Abb. 2.5: Fototafel juveniler *Ophiocten gracilis* am Kolbeinsey-Rücken (REM-Aufnahmen). Sichtbar sind Tiere unterschiedlicher Größe mit Scheibendurchmessern von 0.7 mm (a), 0.8 mm (b), 1.8 mm (c).

bendurchmessern von < 1 mm 98 %, die Tiere erreichten eine maximale Größe von 3.8 mm. Am östlichen Hang in gleicher Wassertiefe (St. 335) war diese Größenfraktion zu 68 % vertreten, die maximale Größe betrug 5.0 mm. Mit zunehmender Wassertiefe am östlichen Hang (St. 333, 330) nahm der Anteil der Juvenilen über 50 % auf 6 % ab, gleichzeitig erhöhte sich die maximale Größe über 6.2 mm auf 7.8 mm. Von West nach Ost zeigte sich also eine deutliche Verschiebung hinsichtlich der Größenzusammensetzung (Abb. 2.6).

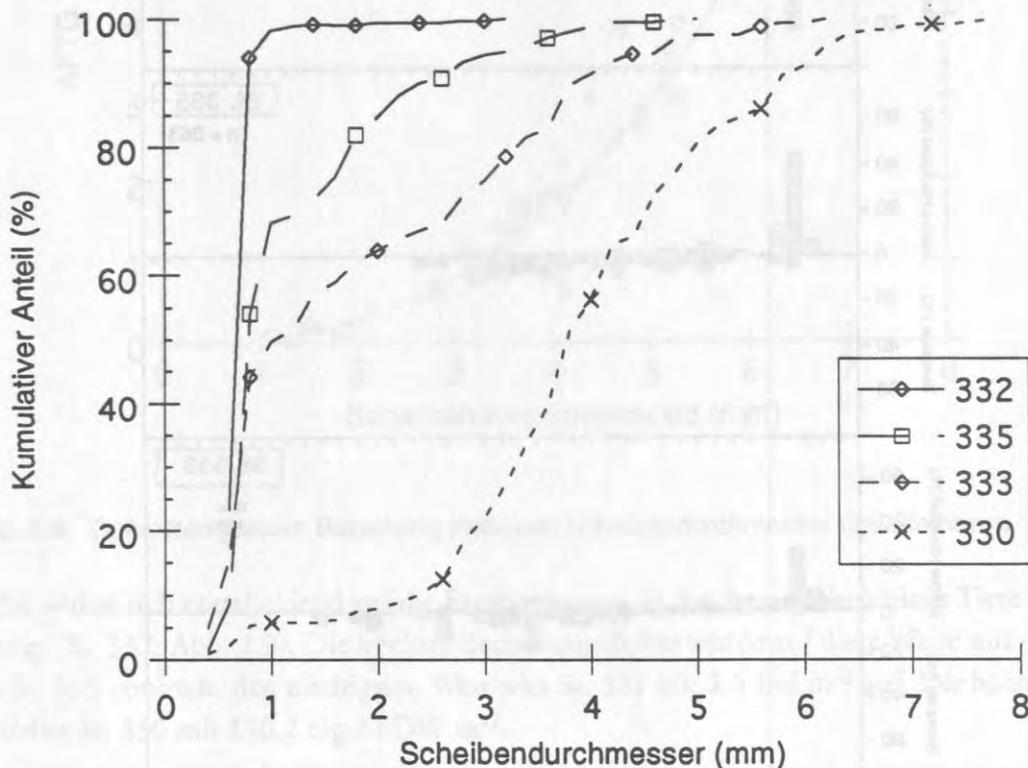


Abb. 2.6: *Ophiocten gracilis*. Kumulative Größen-Häufigkeitsverteilung am Kolbeinsey-Rücken.

Die Beziehung zwischen Größe (dd = Scheibendurchmesser in mm) und Biomasse (g AFTG) läßt sich durch

$$\text{AFDW} = 0.000044 \text{ dd}^{2.62}$$

beschreiben (Abb. 2.8). Die Fraktion der Juvenilen (<1mm) ist in Bezug auf die Biomasse-Verteilung innerhalb der Gesamtpopulation nur an St.332 mit 80 % von Bedeutung. An den St. 335 und 333 stellt diese Fraktion nur 9 % bzw. 2 % der Biomasse, obwohl sie 68 % bzw 50 % der Individuen stellen (Abb. 2.7).

Zur Ermittlung der absoluten Abundanzen und Biomasse-Verteilung wurden Direkt-Zählungen von Meeresboden-Fotos herangezogen. Es wurden jeweils die mittleren Abundanzen für jeden Foto-Transekt (n = 13 - 31) verwendet. Es zeigte sich, daß die so ermittelten Abundanzen um den Anteil der auf den Fotos nicht sichtbaren Postlarven <1mm korrigiert werden mußten. Diese Tat-

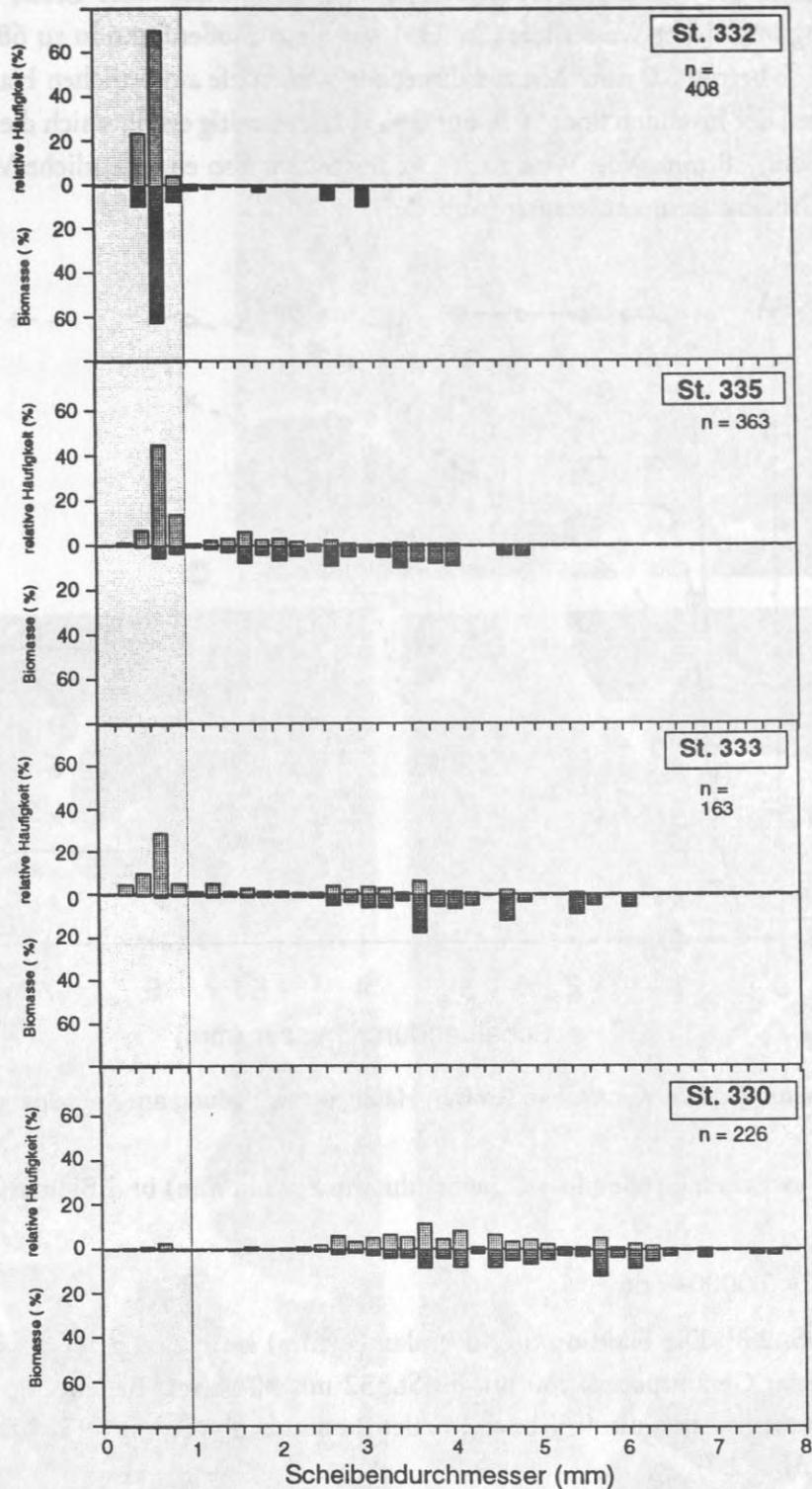


Abb. 2.7: *Ophiocten gracilis*: relative Größen-Häufigkeiten und größenabhängige Biomasse am Kolbeinsey-Rücken. Die schattierte Fläche bezeichnet den auf Meeresboden-Fotos nicht sichtbaren Anteil der Postlarven mit einem Scheibendurchmesser < 1 mm.

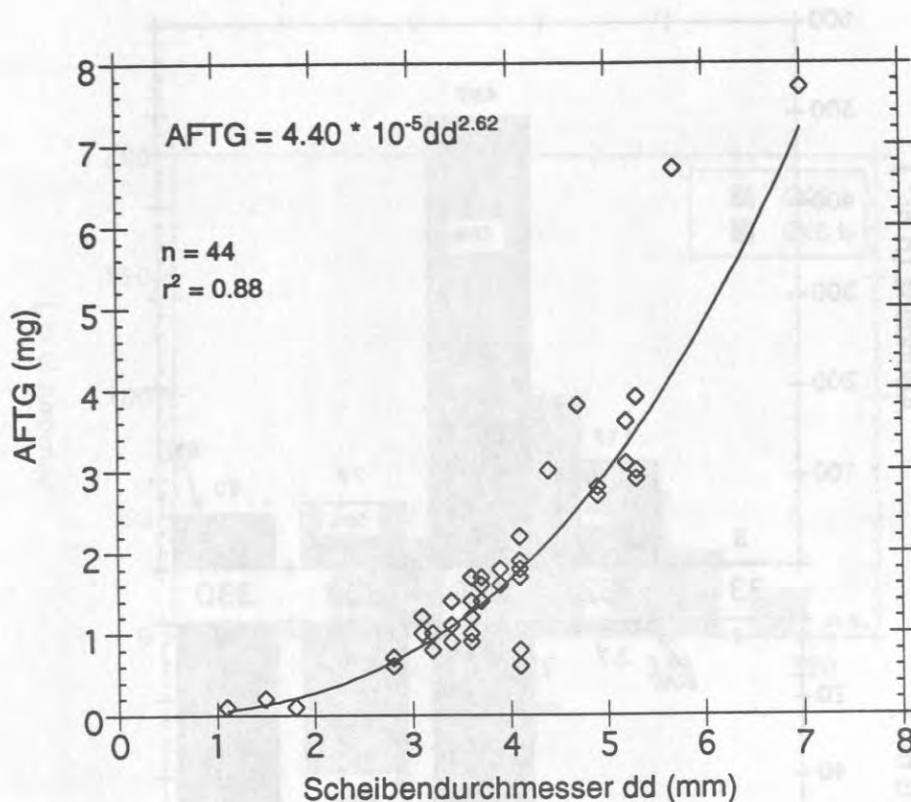


Abb. 2.8: *Ophiocten gracilis*. Beziehung zwischen Scheibendurchmesser und Biomasse

sache wirkte sich entscheidend auf die Ergebnisse aus, da der Anteil sehr kleiner Tiere bis zu 98 % betrug (St. 332; Abb. 2.9). Die höchste Besiedlungsdichte wurde auf diese Weise mit 497 Ind m⁻² für St. 335 ermittelt, den niedrigsten Wert wies St. 331 mit 2.5 Ind m⁻² auf. Die höchste Biomasse stellte St. 330 mit 120.2 mg AFDW m⁻².

Die aus Großkastengreifer-Proben ermittelte Besiedlungsdichte von *O. gracilis* zeigt den gleichen Verlauf über das Profil des Kolbeinsey-Rückens wie die durch Kombination von EBS-Fängen und UWP ermittelten Abundanzen: St. 335 westlich des Kammes zeigt die höchste Besiedlungsdichte (Abb. 2.10). Die Abundanzen waren stets niedriger als die durch Kombination von EBS und UWP errechneten Werte. Juvenilstadien waren zum großen Teil von Sediment bedeckt, teilweise waren die Arme sichtbar.

2.3.1.5 Mageninhaltsuntersuchungen an *Ophiocten gracilis*

Bei maximal 50 % der untersuchten Individuen wurde Material im Magen nachgewiesen (Tab. 2.3). Proben für qualitative Mageninhaltsuntersuchungen wurden bereits an Bord unfixierten Tieren entnommen. Der Mageninhalt bestand bei Tieren vom Kolbeinsey-Rücken und vom Vøring-Plateau (vgl. Kap. 2.3.2) im wesentlichen aus Sedimentpartikeln und flokkulentem organischem

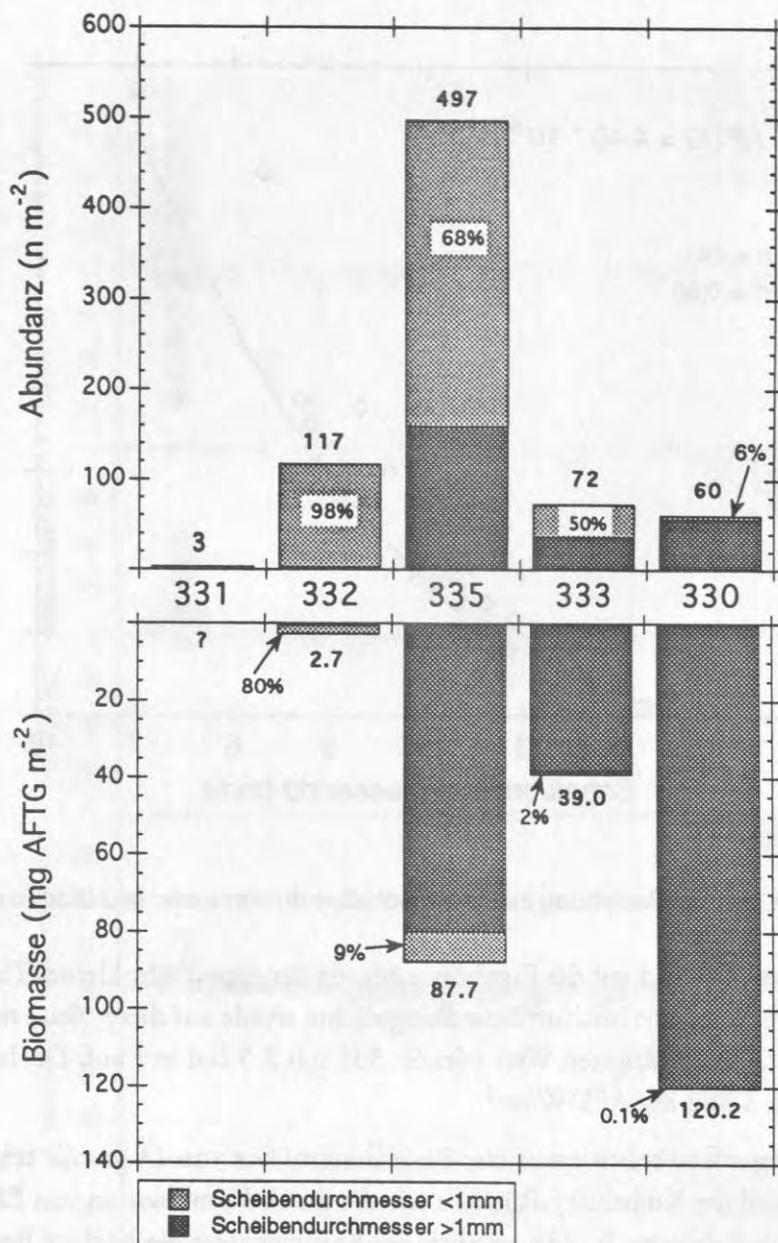


Abb. 2.9: *Ophiocten gracilis*: Korrigierte mittlere Abundanz und mittlere Biomasse am Kolbeinsey-Rücken. Zugrunde liegen mittlere Abundanzen für jeden UWP-Transekt (D. Piepenburg), die um den Anteil der auf Fotos nicht sichtbaren, aber in den EBS-Fängen auftretenden Postlarven <1mm dd (schattiert) korrigiert wurden. Für St. 331 wurde die Biomasse aufgrund der geringen Abundanz nicht ermittelt.

Tab. 2.3: *Ophiocten gracilis*: Mageninhalt und Zustand der Individuen in EBS-Fängen vom Kolbeinsey-Rücken im Juli 1992. n = Anzahl untersuchter Individuen. dd = Scheibendurchmesser.

Station (Juli 1992)	332	335	333	330
n	112	322	82	180
stark beschädigt/tot ? (%)	3.7	6.8	1.5	14.6
mit Mageninhalt (%),	34	16.5	60	50
in Tieren < 2 mm dd	34	7	71	50
in Tieren > 2 mm dd		59	52	50

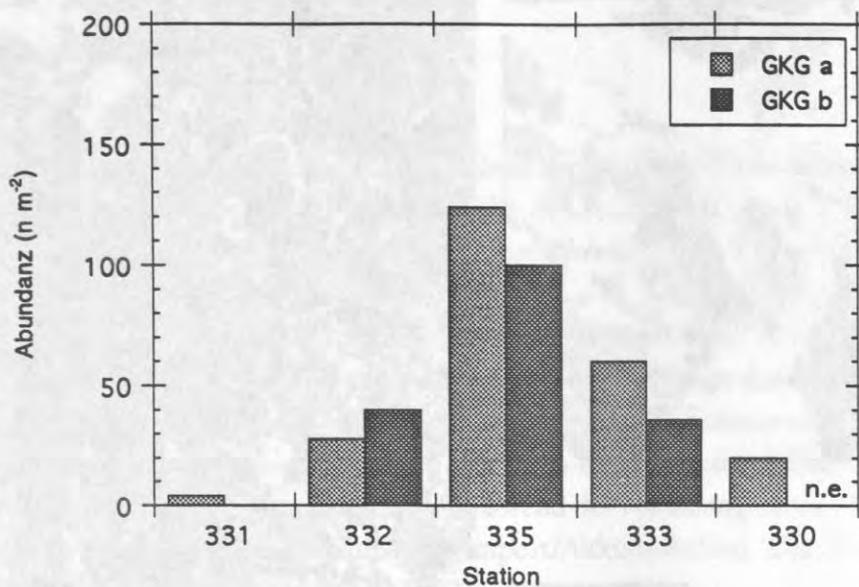


Abb. 2.10 *Ophiocten gracilis*: Abundanzen am Kolbeinsey-Rücken, ermittelt aus Großkastengreifer-Proben. a und b bezeichnen jeweils Parallelproben an einer Station. n.e.: nicht ermittelt.

Material. Gelegentlich wurden Foraminiferen gefunden. Unter dem Raster-Elektronenmikroskop waren Fragmente von Diatomeen-Schalen und Coccolithen erkennbar (Abb. 2.11). Diese Nahrungszusammensetzung deutet auf eine mikrophage Ernährungsweise hin.

Bei einem Vergleich der Größenklassen an St. 335 und 333, die einen hohen Anteil kleiner Individuen aufweist, zeigte sich ein Unterschied zwischen großen und kleinen *O. gracilis* hinsichtlich des Magenfüllungsgrades: Die größeren Tiere mit Scheibendurchmessern >2 mm hatten an St. 335 zu 59.3 % Material im Magen, während dies bei den kleineren Tieren <2 mm an dieser Station nur zu 6.8 % der Fall war. An St. 333 wies diese Fraktion jedoch zu 71 % gefüllte Mägen auf. Bei größeren Tieren ist dies an allen Stationen des Ostanges zu 50 - 59 % der Fall. An St. 332 traten nur vereinzelt Tiere >2 mm auf.

Der Anteil der stark beschädigten Tiere, bei denen die dorsalen Platten der Körperscheibe vollständig zerstört waren, lag auf den Stationen 332, 335 und 333 zwischen 1.5 und 6.8 %. Der Definition von Gage & Tyler (1981a) folgend wird angenommen, daß diese Tiere überwiegend bereits am Meeresboden stark geschädigt oder tot waren. Die ungewöhnlichen Beschädigungen an St. 330 (z.B. halbe Tiere) deuten darauf hin, daß der hohe Anteil dieser Beschädigungen von 14.6 % hier durch den Fang verursacht wurde.

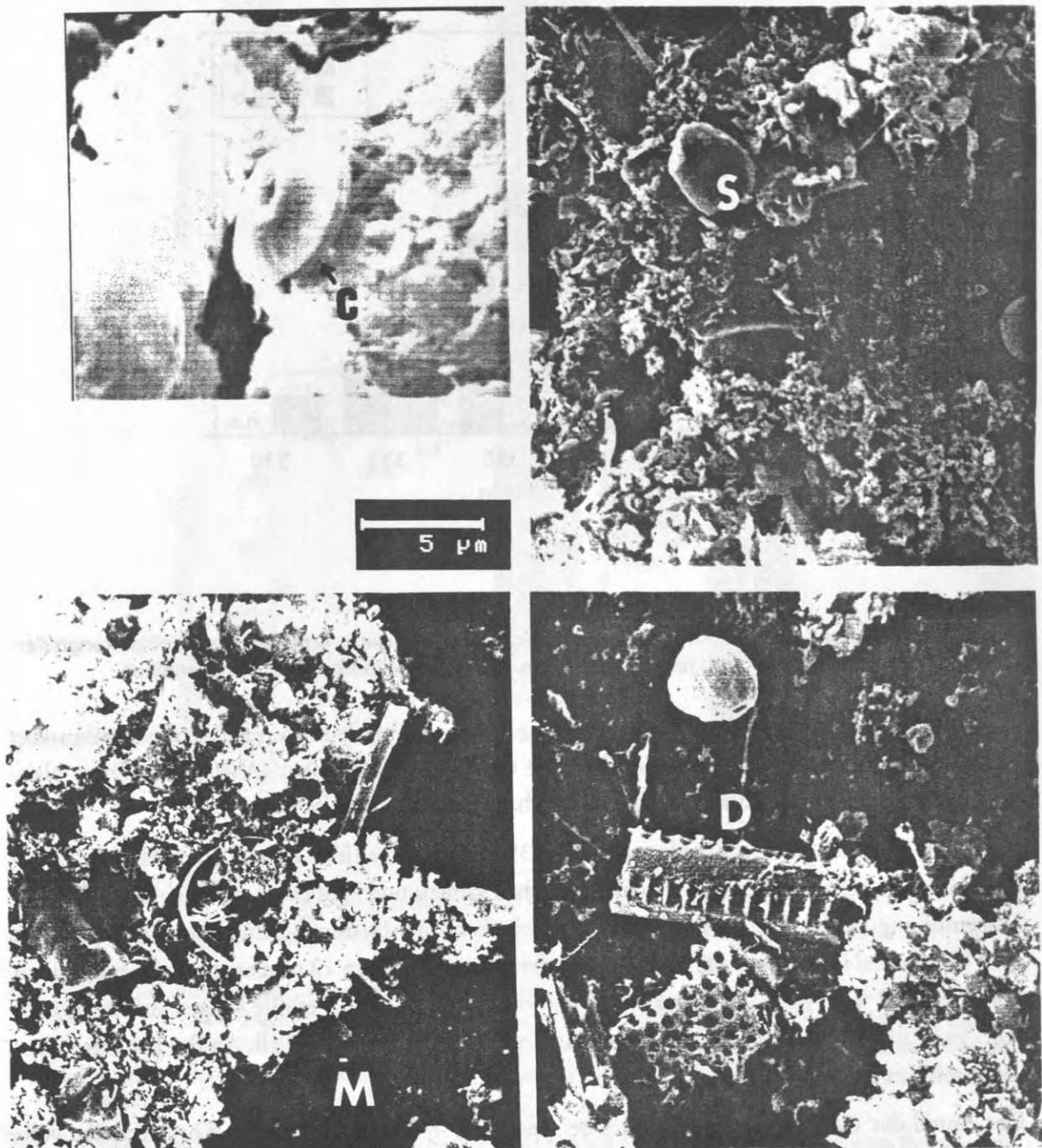


Abb. 2.11: Mageninhalt von *O. gracilis*, betrachtet durch das REM. Die Pfeile bezeichnen Diatomeen-Fragmente (D), Coccolithen (C), Sedimentpartikel (S) und amorphes organisches Material (M).

2.3. Vøring-Plateau

2.3.1. Untersuchungsgebiet

Das Vøring-Plateau, ein dem norwegischen Schelf vorgelagertes Tiefseeplateau mit Wassertiefen zwischen 1100 - 2000 m, erstreckt sich auf Höhe des Polarkreises von 1°E bis 9 °E. Es wird im Nordosten vom Lofotenbecken, im Südwesten vom Norwegischen Becken begrenzt (Abb. 2.12). Seabeam-Kartierungen zeigen das Vøring-Plateau als eine sanfte Hügellandschaft (Linke 1989, Meissner et al. 1988). Das nördliche Plateau weist eine zentrale, sich in Ost-West-Richtung erstreckende Kuppe auf (Vøring-Plateau-Escarpment), deren Hänge durch Unterschiede hinsichtlich der Sedimentationsraten und Sedimentzusammensetzung gekennzeichnet sind: Für das Sediment des südlichen Hanges ist ein Tonanteil von 52 % und ein hoher Anteil (26 - 30 %) von Foraminiferen-Sanden charakteristisch (Export), während der Nordhang einen 73 - 77 %igen Tonanteil bei nur 1 - 5 %igem Sandanteil aufweist (Import/Akkumulation). Die Siltfraktion bleibt über die Kuppe relativ konstant (Jensen et al. 1992).

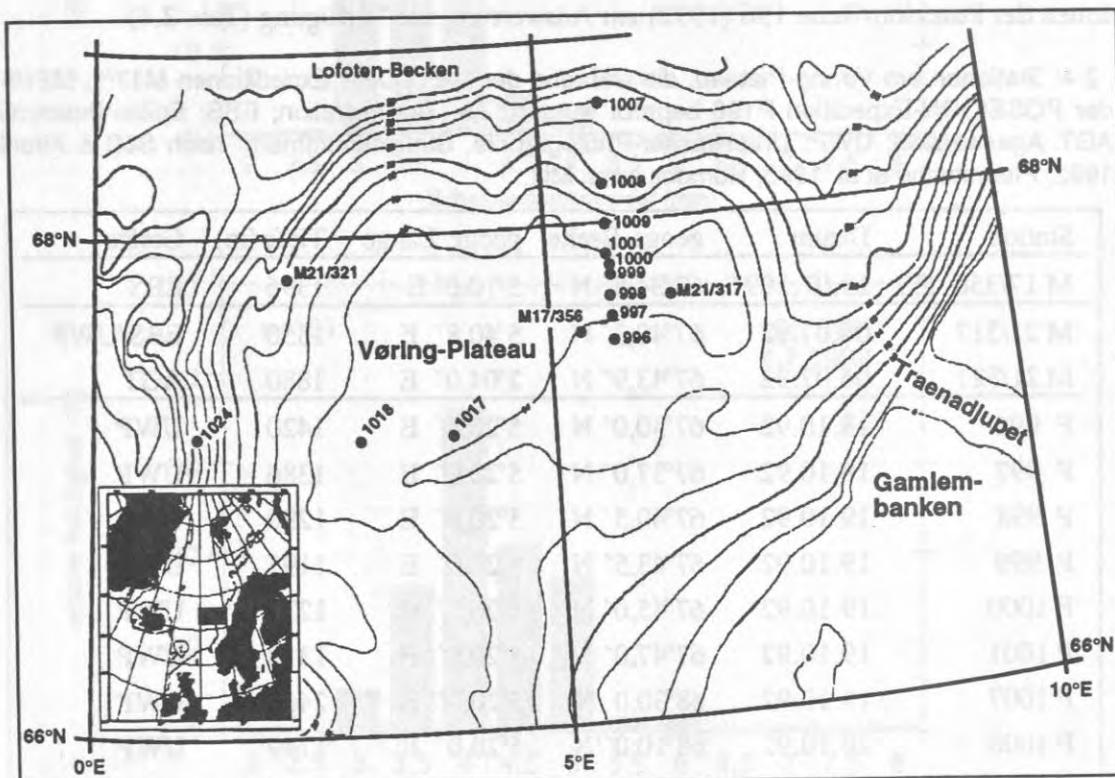


Abb. 2.12: Stationen der „Poseidon“-Reise 196 und der „Meteor“-Reisen 17 und 21 am Vøring-Plateau.

Dieses Gebiet wird an der Oberfläche von den warmen Wassermassen des Norwegenstromes beeinflusst. Die Temperatur des Bodenwassers unterhalb 1000 m Wassertiefe betrug im Oktober 1992 $-0.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ bei einer Salinität von 34.9 (Blaume, pers. Mitt.). Die Hydrographie der bodennahen Wasserschichten (Norwegisches Tiefenwasser, NSDW) kann als relativ konstant angesehen werden (Romero-Wetzel 1989).

Das Vøring-Plateau wurde von 1985 -1987 intensiv von verschiedenen Arbeitsgruppen des SFB 313 beprobt, wobei Untersuchungen über Sedimentologie (Jensen et al. 1992), Struktur des Makro- und Meiobenthos (Jensen 1988, Romero-Wetzel 1989, Romero-Wetzel & Gerlach 1991), Benthosforaminiferen (Lutze & Altenbach 1987, Linke 1989); benthopelagische Kopplung (Graf 1989, Linke 1989); Plankton und Sedimentation (Bathmann et al. 1990, 1991) durchgeführt wurden.

2.3.2 Struktur der Ophiuroidenfauna am Vøring-Plateau

Die zentrale Region des Vøring-Plateaus südlich der Kuppe wurde jeweils im Juli 1991 und 1992 mit dem Epibenthoschlitten beprobt (St. M17/356, M21/317). 1992 wurde an dieser Station ebenfalls ein UWP-Transsekt durchgeführt. Weiterhin standen insgesamt 138 Fotos von 12 UWP-Stationen der Poseidon-Reise 196 (1992) zur Auswertung zur Verfügung (Tab. 2.4).

Tab. 2.4: Stationen am Vøring-Plateau, die während der METEOR - Expeditionen M17/1, M21/5 und der POSEIDON-Expedition P196 beprobt wurden. ZS: Zentralstation; EBS: Epibenthoschlitten; AGT: Agassiztrawl; UWP: Unterwasser-Photographie. Stationsnummern: nach Süß & Altenbach 1992; Pfannkuche et al. 1993, Rumohr, pers. Mitt..

Station	Datum	geogr. Breite	geogr. Länge	Tiefe (m)	Geräte
M 17/356 ZS	19.07.1991	67°34,8' N	5°10,0' E	1396	EBS
M 21/317	04.07.92	67°40,3' N	5°40,8' E	1350	EBS/UWP
M 21/321	06.07.92	67°43,9' N	2°04,0' E	1880	AGT
P 996	18.10.92	67°30,0' N	5°20,0' E	1420	UWP
P 997	18.10.92	67°37,0' N	5°20,0' E	1386	UWP
P 998	19.10.92	67°40,5' N	5°20,0' E	1290	UWP
P 999	19.10.92	67°43,5' N	5°20,0' E	1195	UWP
P 1000	19.10.92	67°45,0' N	5°20,0' E	1270	UWP
P 1001	19.10.92	67°47,0' N	5°20,0' E	1310	UWP
P 1007	19.10.92	68°30,0' N	5°20,0' E	2460	UWP
P 1008	20.10.92	68°10,0' N	5°20,0' E	1749	UWP
P 1009	20.10.92	68°00,0' N	5°20,0' E	1447	UWP
P 1017	20.10.92	67°10,0' N	4°00,0' E	1372	UWP
P 1018	21.10.92	67°10,0' N	3°00,0' E	1245	UWP
P 1024	21.10.92	67°10,0' N	0°55,0' E	3310	UWP

Die Fänge wurden durch *Ophiocten gracilis* dominiert. Am 19.7.1991 waren Tiere von 2 - 7,5 mm Größe im Fang enthalten, während am 4.7.1992 3 - 8 mm beobachtet wurden. Im Gegensatz zu der vom 14.7. bis 19.7.1992 beprobten Population am Kolbeinsey-Rücken waren in beiden Jahren keine Juvenilstadien unter 2 mm in den Fängen enthalten (Abb. 2.13). Der AGT-Fang am westlichen Plateau-Hang in 1880 m Tiefe (St. M 21/321) enthielt ebenfalls größere Exemplare von *O. gracilis*. Da die kleineren Individuen hier jedoch nicht quantitativ erfaßt werden konnten (vgl. 2.3.1), wurde auf eine Ermittlung der Größen-Häufigkeitsverteilung verzichtet.

Die aus Fotos ermittelte Besiedlungsdichte von *O. gracilis* an der Zentralstation (M 317/1992) schwankte zwischen 69 und 130 Ind m⁻², die mittlere Abundanz betrug 105 Ind m⁻² (n=5).

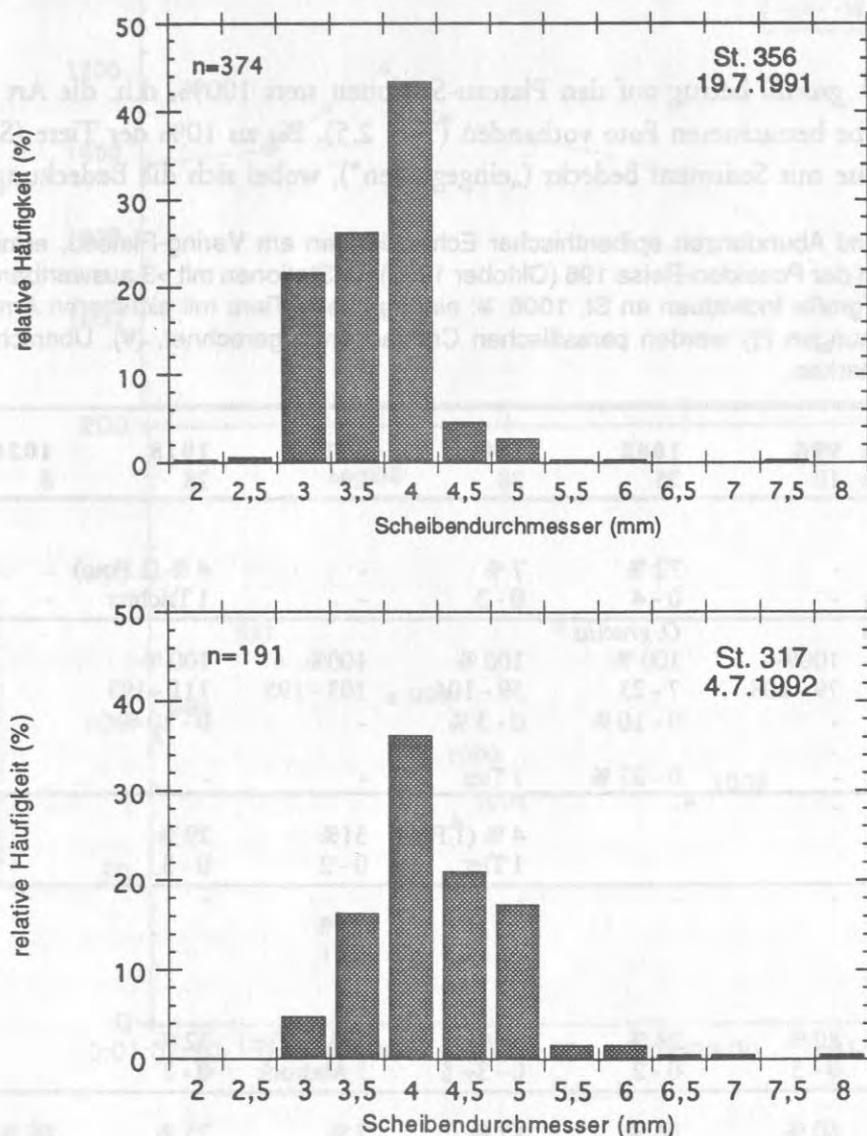


Abb. 2.13: *Ophiocten gracilis*: Größen-Häufigkeitsverteilungen am zentralen Vøring-Plateau im Juli 1991 und 1992.

Auf 10 von 12 ausgewerteten Stationen der Poseidon-Reise 196 dominierten Ophiuroiden die auf den Fotos sichtbare Epifauna. Diese Ophiuroiden konnten aufgrund der EBS-Fänge *O. gracilis* zugeordnet werden (vgl. auch Kap. 3.2). An St. 1008 in 1749 m Wassertiefe traten auffällig große Individuen auf. Sie weisen jedoch weder in Bezug auf Morphologie und Färbung noch hinsichtlich ihrer Position auf der Sedimentoberfläche oder der beobachteten kleinräumigen Verteilungsmuster Unterschiede zu den Ophiuroiden der anderen Stationen auf und werden im folgenden als *O. gracilis** bezeichnet. Lediglich die Tiefsee- bzw Hangfuß-Stationen 1007 (2460 m WT) und 1024 (3310) (vgl. Tab. 2.5) wiesen keine epibenthischen Ophiuroiden auf.

2.3.2.3 Besiedlungsdichte epibenthischer Echinodermen und *in situ*-Beobachtungen

Die Präsenz von *O. gracilis* betrug auf den Plateau-Stationen stets 100%, d.h. die Art war auf jedem als Unterprobe betrachteten Foto vorhanden (Tab. 2.5). Bis zu 10% der Tiere (St. 1008, 1018) waren teilweise mit Sediment bedeckt („eingegraben“), wobei sich die Bedeckung in den

Tab. 2.5: Präsenz und Abundanzen epibenthischer Echinodermen am Vøring-Plateau, ermittelt aus UWP-Transekten der Poseidon-Reise 196 (Oktober 1992) für Stationen mit >3 auswertbaren Fotos (n). *O. gracilis**: große Individuen an St. 1008. ¥: eingegrabene Tiere mit sichtbaren Armspitzen; Scheibenverformungen (†) werden parasitischen Crustaceen zugerechnet. (¥): Überschneidung mehrerer Ruhemarken.

	Station 996 n 10	1008 25	1009 28	1017 29	1018 28	1024 8
Sediment						
gr. Trichter/Gänge:						
Präsenz	-	72 %	7 %	-	4 % (1 Foto)	-
Min - Max (Ind. m ⁻²)	-	0 - 4	0 - 3	-	1 Trichter	-
<i>Ophiocten gracilis</i>						
		<i>O. gracilis</i> *				
Präsenz	100%	100 %	100 %	100%	100 %	-
Min-Max (Ind. m ⁻²)	79 - 108	7 - 23	59 - 104	103 - 195	111 - 193	-
eingegrabene Tiere¥	-	0 - 10 %	0 - 3 %	-	0 - 10 %	-
Scheiben-Verformung†	-	0 - 27 %	1 Tier	-	-	-
<i>Ophiuridae</i> sp.						
Präsenz	-	-	4 % (1 Foto)	31%	29 %	-
Min-Max (Ind. m ⁻²)	-	-	1 Tier	0 - 2	0 - 3	-
Asteroidea						
Präsenz	-	-	-	17 %	-	-
Min-Max (Ind. m ⁻²)	-	-	-	0 - 1	-	-
Asteroidea - Ruhemarken:						
Präsenz	80 %	28 %	36 %	3 % (1 Tier)	32 %	-
Min-Max (Ind. m ⁻²)	0 - 5	0 - 2	0 - 3+ §	1 Abdruck	0 - 2	-
<i>Elpidia glacialis</i>						
Präsenz	60 %	96 %	82 %	7 %	75 %	88 %
Min-Max (Ind. m ⁻²)	0 - 4	0 - 5	0 - 4	0 - 1	0 - 4	0 - 9
Crinoidea						
Präsenz	-	-	-	10 %	18 %	-
Min-Max (Ind. m ⁻²)	-	-	-	0 - 1	0 - 1	-

meisten Fällen auf die Körperscheibe beschränkte. Die Arme blieben i.a. gut sichtbar an der Sedimentoberfläche und wurden nicht in den Wasserkörper erhoben. Die Körperscheiben lagen der Sedimentoberfläche auf und waren nicht erhoben, außer bei in Bewegung befindlichen Tieren. Der Fortbewegungsablauf entspricht nach der beobachteten Armstellung der Tiere dem von Mortensen (1927) beschriebenen Bewegungsablauf für Ophiuroiden: Ein Arm ist ausgestreckt, während die anderen Arme die Körperscheibe voranziehen oder -schieben. Einige Tiere wiesen eine deutliche Verformung der Körperscheibe auf, die i.d.R. von einer hellen Verfärbung begleitet wurde. Diese Verformung wird parasitischen Crustaceen zugeschrieben (Kap. 2.3.4.2).

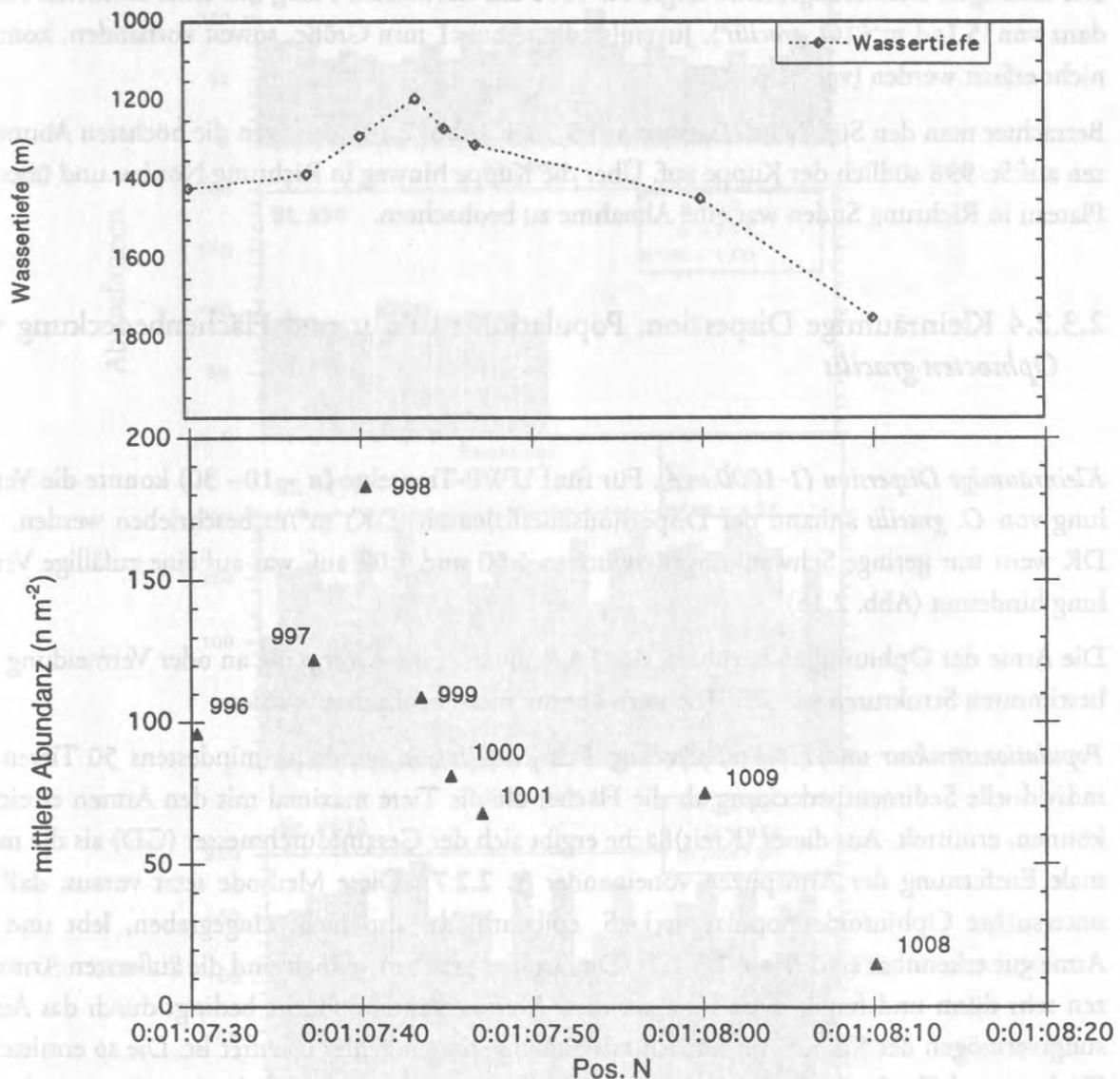


Abb. 2.14: Verteilung von *O. gracilis* über das Vøring-Plateau entlang eines Süd-Nord-Transekts auf $5^{\circ}20' \text{E}$ (mittlere Abundanzen; $n = 1 - 30$; vgl. Tab. 2.5)

Einzelne Individuen anderer Ophiuroidenarten wurden an St. 1009, 1017 und 1018 beobachtet. Ihre maximale Präsenz betrug 31 % mit 2 Ind m⁻². Asteroidea zeigten nur an St. 1017 auf dem Sediment, jedoch sind die Spuren („sitzmarks“, hier als Ruhemarken bezeichnet) ihrer Vertreter auf bis zu 80 % der Fotos vorhanden. Die elapode Holothurie *Elpidia glacialis* trat mit bis zu 9 Ind m⁻² und einer Präsenz von 7 bis 96 % regelmäßig auf. Crinoiden waren am westlichen Plateau (St. 1017, 1018) in geringen Abundanzen zu beobachten.

Die Besiedlungsdichte von *O. gracilis* schwankte auf den Plateau-Stationen zwischen 68 und 183 Ind m⁻². Die höchsten mittleren Dichten wurden am südwestlichen Plateau auf den St. 1017 und 1018 mit 159 und 154 Ind m⁻² erreicht. Die höchste Abundanz wies St. 998 mit 216 Ind m⁻² auf. Die niedrigste Besiedlungsdichte zeigte St. 1008 am nördlichen Hang mit einer mittleren Abundanz von 15 Ind m⁻² (*O. gracilis**). Juvenilstadien von <1 mm Größe, soweit vorhanden, konnten nicht erfasst werden (vgl. Kap. 2.2.).

Betrachtet man den Süd-Nord-Transect auf 5°20'E (Abb. 2.14), so treten die höchsten Abundanzen auf St. 998 südlich der Kuppe auf. Über die Kuppe hinweg in Richtung Norden und über das Plateau in Richtung Süden war eine Abnahme zu beobachten.

2.3.2.4 Kleinräumige Dispersion, Populationsstruktur und Flächenbedeckung von *Ophiocten gracilis*

Kleinräumige Dispersion (1-1000 m⁻²). Für fünf UWP-Transecte (n = 10 - 30) konnte die Verteilung von *O. gracilis* anhand der Dispersionskoeffizienten (DK) m*/m beschrieben werden. Der DK weist nur geringe Schwankungen zwischen 1.00 und 1.02 auf, was auf eine zufällige Verteilung hindeutet (Abb. 2.15).

Die Arme der Ophiuroiden berühren sich i.d.R. nicht. Eine Klumpung an oder Vermeidung von bestimmten Strukturen wie z.B. Trichtern konnte nicht beobachtet werden.

Populationsstruktur und Flächenbedeckung. Für jede Station wurde an mindestens 50 Tieren die individuelle Sedimentbedeckung als die Fläche, die die Tiere maximal mit den Armen erreichen können, ermittelt. Aus dieser (Kreis)fläche ergibt sich der Gesamtdurchmesser (GD) als die maximale Entfernung der Armspitzen voneinander (s. 2.2.7). Diese Methode setzt voraus, daß die untersuchte Ophiuroidenpopulation i.e.S. epibenthisch, also nicht eingegraben, lebt und die Arme gut erkennbar sind (Kap. 2.3.1.2). Dies ist hier gegeben, jedoch sind die äußersten Armspitzen sehr dünn und fragil, so daß die auf diese Weise ermittelte Fläche bedingt durch das Auflösungsvermögen der Kamera vermutlich mit einem geringen Fehler behaftet ist. Die so ermittelten Flächen- und Größenmaße wurden daher nicht für populationsdynamische Berechnungen herangezogen.

Betrachtet man die mittlere Größe der Ophiuroiden über den N-S-Transect, ergaben sich an den Plateau-Stationen - mit Ausnahme von St. 998 - ähnliche Verteilungen (Abb. 2.16). Die mit 1749

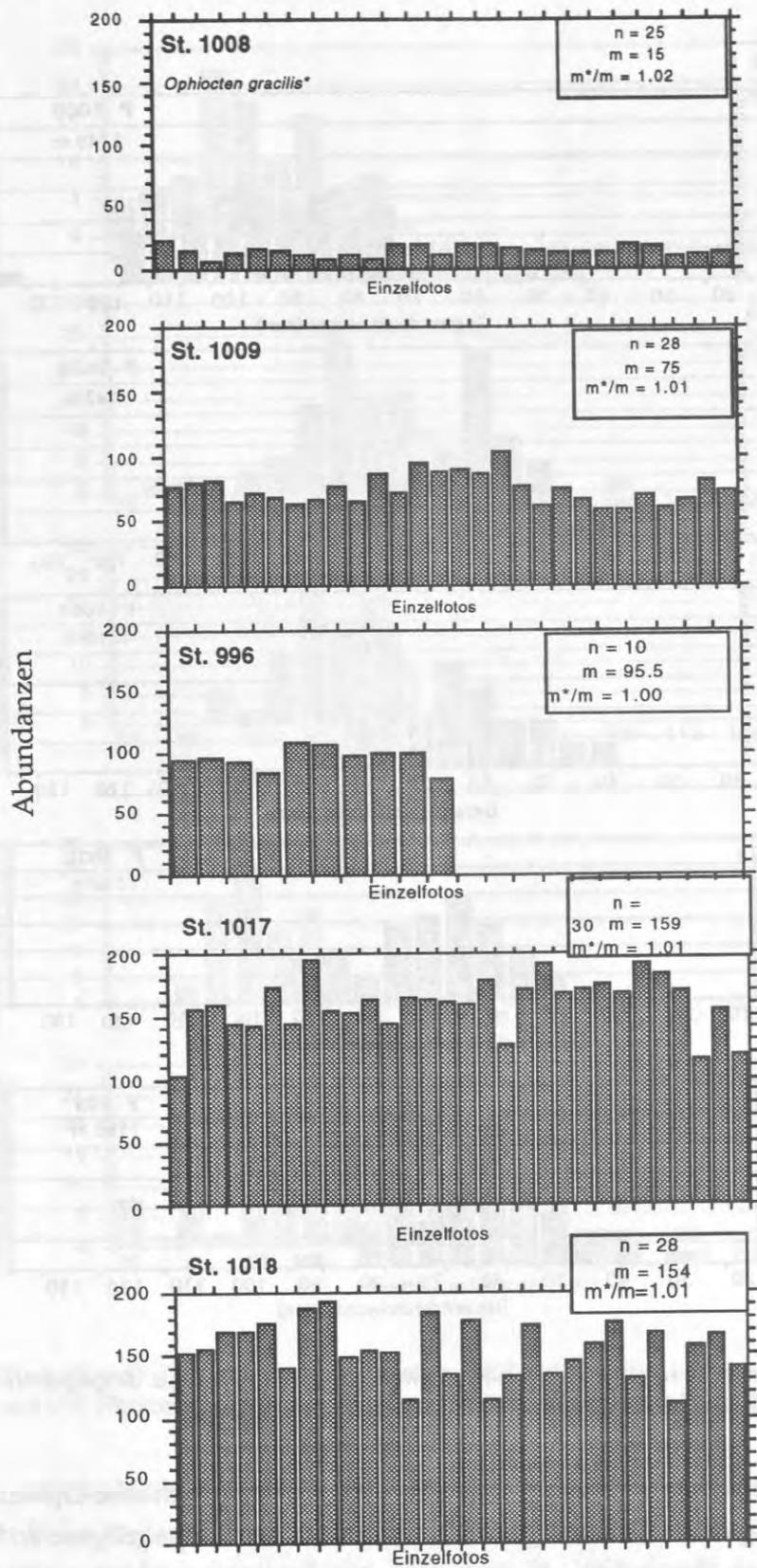


Abb. 2.15: Abundanz und Verteilung von *Ophiocten gracilis* an fünf UWP-Stationen am Vøring-Plateau. n: Anzahl der Einzelfotos; m: arithmet. Mittelwert; M*: "Index of mean crowding" nach Lloyd (1967), m*/m: Dispersionskoeffizient; Signifikanzniveau (χ^2 -Test) $P \leq 0.05$; St. 1008 und 1009: $P \leq 0.01$.

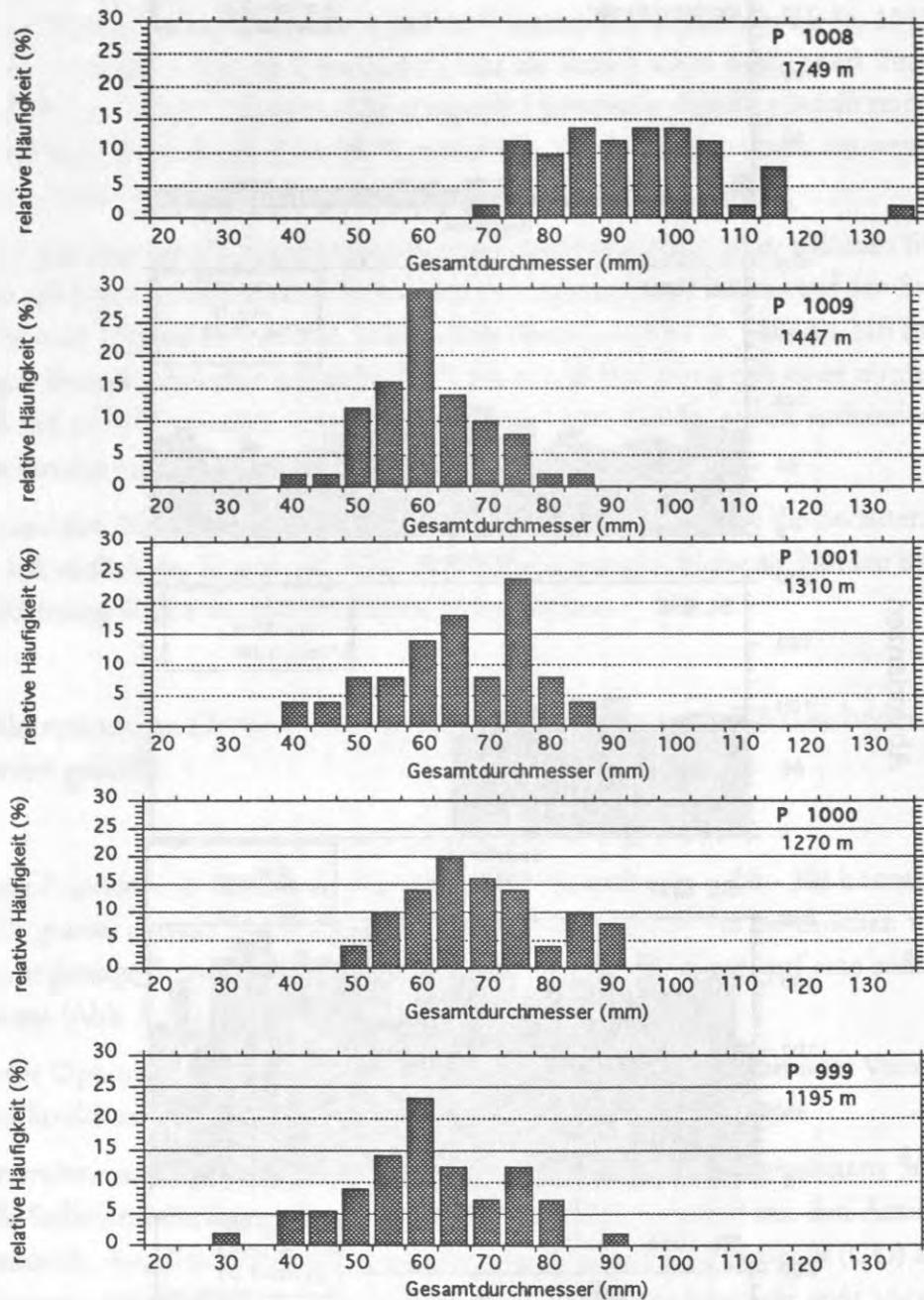


Abb. 2.16 *Ophiocten gracilis*: relative Größen-Häufigkeit am Vøring-Plateau. Angegeben ist der aus UW-Photos ermittelte Gesamtdurchmesser in mm (jeweils $n = 50$).

m tiefste Station des nördlichen Plateau-Hanges (St. 1008), die epibenthische Ophiuroiden aufwies, zeigte jedoch die größten Tiere (*O. gracilis**). Die südlich der Kuppe gelegene St. 998 unterschied sich ebenfalls von den anderen Stationen, da dort die insgesamt kleinsten Tiere bei der höchsten Besiedlungsdichte des N-S-Transektes auftraten (Abb. 2.17). Es besteht eine negative Korrelation zwischen der Größe der Tiere und der mittleren Besiedlungsdichte (Abb. 2.18).

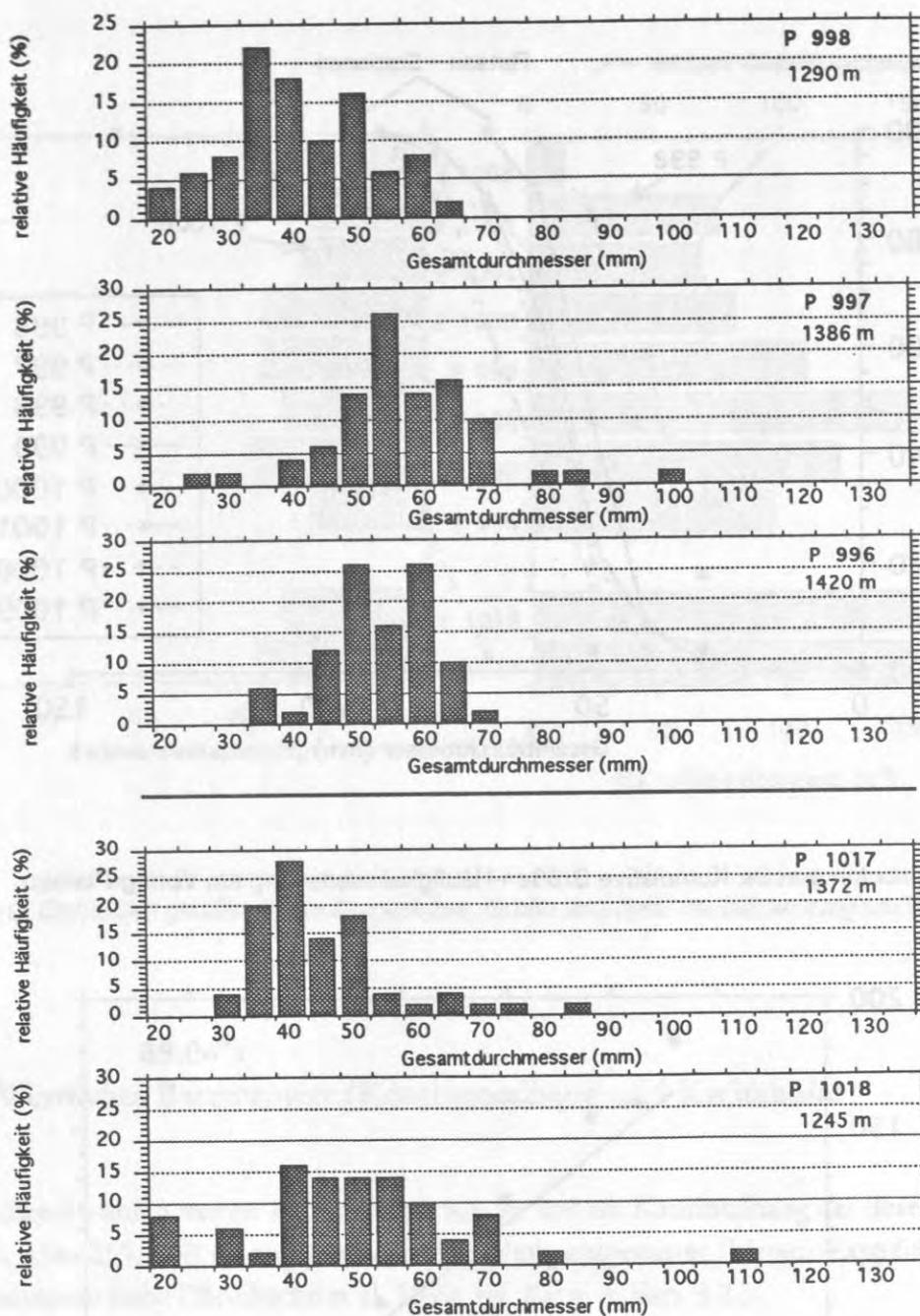


Abb. 2.16 (Fortsetzung): *Ophiocten gracilis*: relative Größen-Häufigkeit am Vøring-Plateau. Angegeben ist der aus UW-Photos ermittelte Gesamtdurchmesser in mm (jeweils $n = 50$).

Betrachtet man dementsprechend die Sedimentbedeckung der Ophiuroidenpopulation $F(O)$ als Summe der individuellen Flächenbedeckung $F(n)$, so schwankt diese insgesamt zwischen 11 und 36 % der gesamten Sedimentoberfläche. Lässt man St. 1008 (große Individuen, *O. gracilis**) unberücksichtigt, beträgt der Bedeckungsgrad 24 - 36 % (Abb. 2.19).

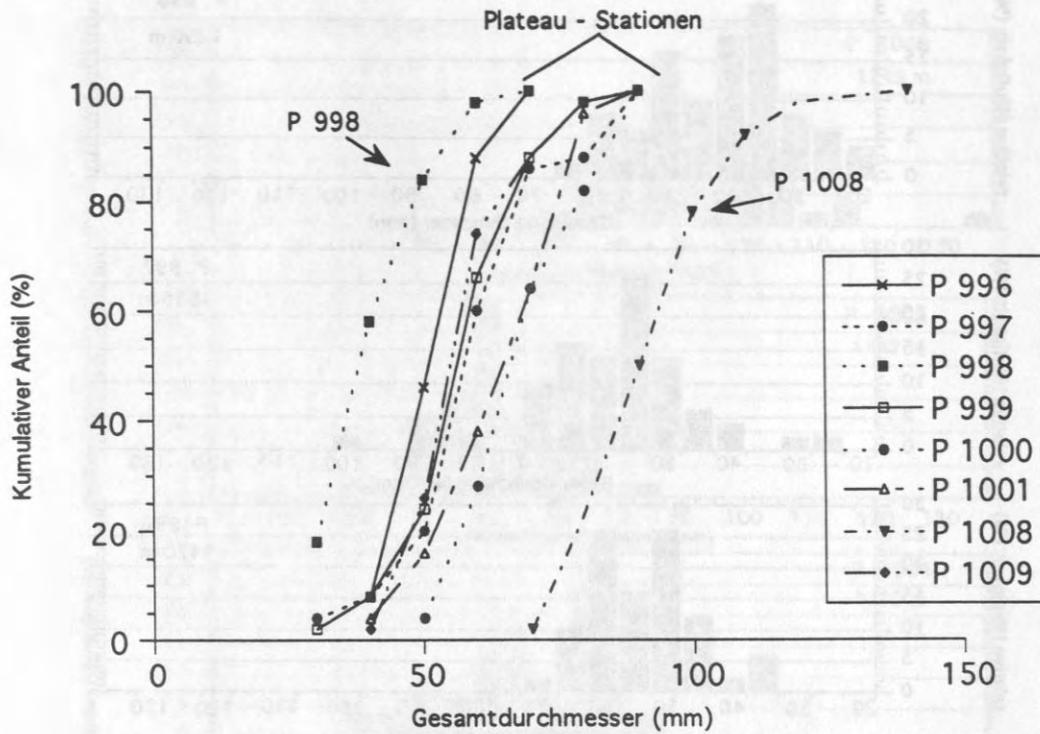


Abb. 2.17: *Ophiocten gracilis*: Kumulative Größen-Häufigkeitsverteilung am Vøring-Plateau.

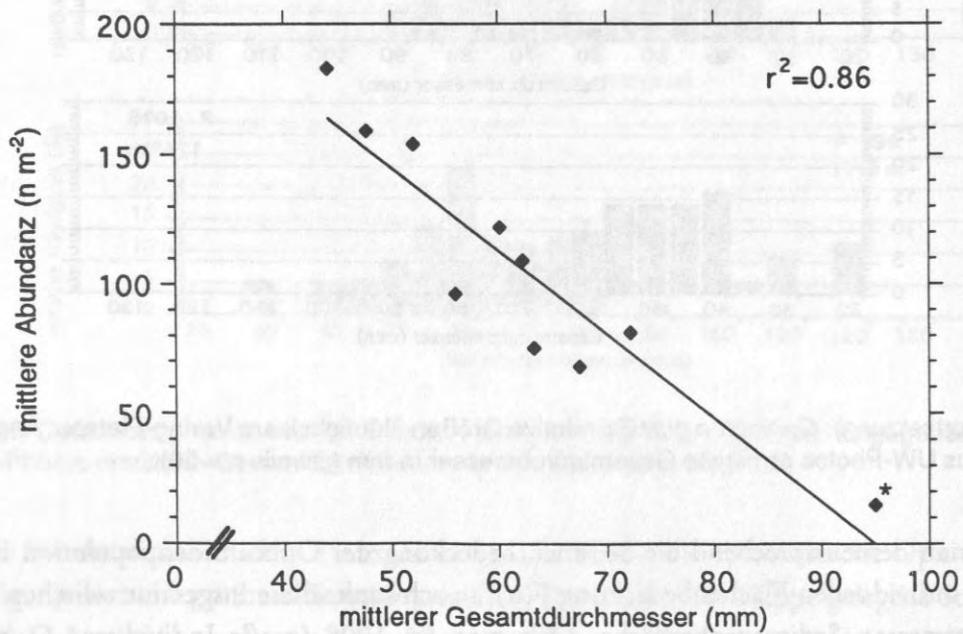


Abb. 2.18: *Ophiocten gracilis*: Besiedlungsdichte in Abhängigkeit von der mittleren Größe am Vøring-Plateau.

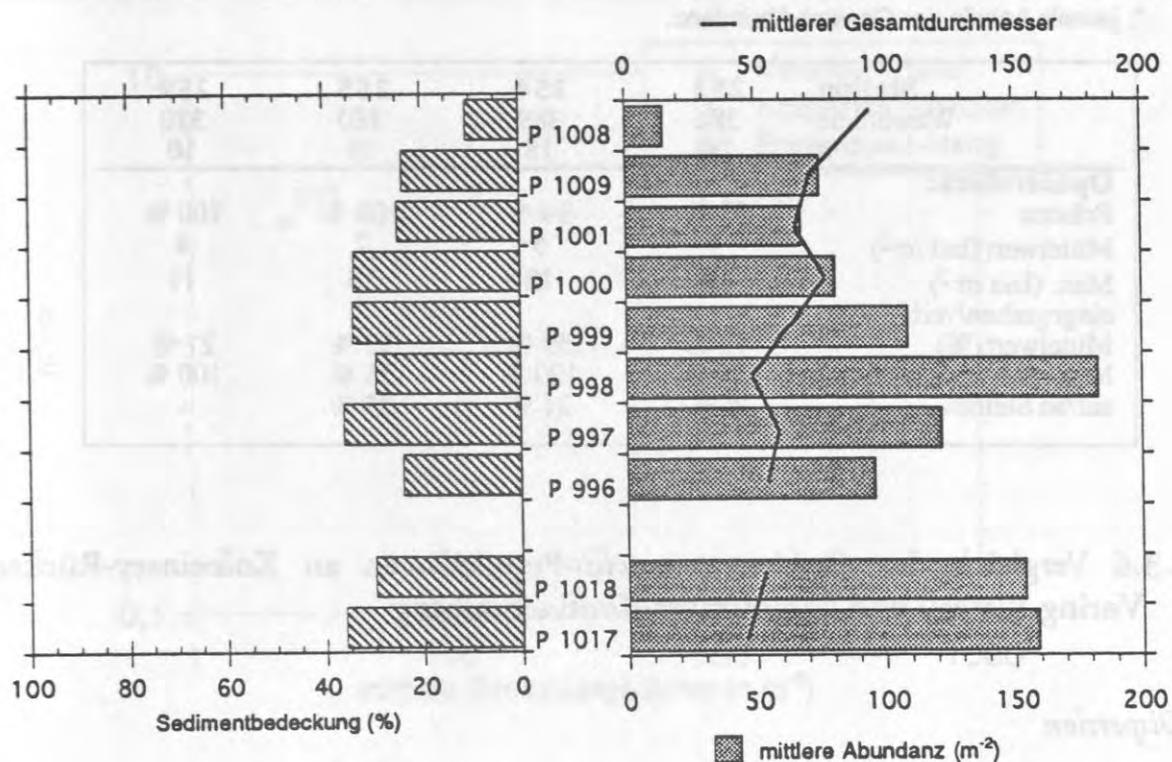


Abb. 2.19: *Ophiocten gracilis*: Besiedlungsdichte, Größe und Sedimentbedeckung am Vøring-Plateau.

2.3.3 Westliches Barentsmeer (Kontinentalhang und Kveitehola)

Vergleichend wurden weitere Fototransekte von St. 250 am Kontinentalhang des Barentsmeeres und St. 253, 254, 255, 259 im angrenzenden Kveitehola ausgewertet (Meteor-Expedition 21/4; Stationsnummern: siehe Pfannkuche et al. 1992; vgl. Karte in Kap. 3.2.).

An St. 250 in 1317 m Tiefe (75°00.26'N, 14°41.3'E) zeigte *Ophiocten gracilis*, identifiziert durch begleitende Probennahme, eine Präsenz von 100 % mit Abundanzen von 26 - 40 Ind m⁻² (n=14). Der Dispersionskoeffizient für diese Probenserie betrug 1.00.

Auf den Schelf-Stationen war die Präsenz von Ophiuroiden ebenfalls hoch. Ein großer Prozentsatz der sichtbaren Tiere war eingegraben oder an/unter Steinen zu beobachten. Die Abundanzangaben in Tab. 2.6 stellen daher höchstwahrscheinlich eine Unterschätzung dar.

Hälterungsbeobachtungen an *Ophiura sarsi*-Individuen, die in einem Sedimentkern gehältert wurden, bestätigten, daß Vertreter der Gattung *Ophiura* über längere Zeit (Stunden bis Tage) unter der Sedimentoberfläche verbleiben.

Tab. 2.6: Präsenz und Abundanz von Ophiuroiden am westlichen Barentsmeer-Schelf (Kveitehola).
*: jeweils Anteile der Gesamt-Abundanz.

Station	253	254	255	259
Wassertiefe	386	389	380	320
n	20	18	19	10
Ophiuroidea:				
Präsenz	95 %	94 %	100 %	100 %
Mittelwert (Ind m ⁻²)	4	5	7	4
Max. (Ind m ⁻²)	10	12	13	11
eingegraben/verborgen:				
Mittelwert (%)	71 %	59 %	52 %	27 %
Max. (%)	100 %	100 %	75 %	100 %
auf/an Steinen	4 %	21 %	25 %	-

2.3.4 Vergleich der *Ophiocten gracilis*-Populationen an Kolbeinsey-Rücken, Vøring-Plateau und Barentsmeer-Kontinentalhang

Dispersion

Sowohl am Kolbeinsey-Rücken (Osthang) als auch am Vøring-Plateau und am Barentsmeer-Kontinentalhang wird die epibenthische Echinodermen-Fauna zwischen 830 m und 1800 m Wassertiefe von *Ophiocten gracilis* dominiert.

Der Dispersionskoeffizient als Maß für die Verteilungsform der Ophiuroiden weist keine Abhängigkeit von der Besiedlungsdichte auf (Abb. 2.20). Dies gilt sowohl für die Untersuchungsgebiete Kolbeinsey-Rücken, Vøring-Plateau als auch für St. M21/250 am Barentsmeer-Hang. Die erfaßten Dispersionsmuster beziehen sich somit hauptsächlich auf adulte Tiere, da schon für Individuen von 1.4 mm Größe aktive Gametogenese nachgewiesen wurde (Gage & Tyler 1982).

Tab. 2.7: *Ophiocten gracilis*: Auftreten parasitischer Crustaceen in den verschiedenen Untersuchungsgebieten. EBS = Epibenthos-Schlitten; AGT = Agassiz-Trawl; UWP = Unterwasser-Fotografie.

Gebiet / Station	eingesetztes Gerät	Anzahl befallener <i>O. gracilis</i>
Kolbeinsey-Rücken:		
St. 335	EBS	2 Ind.
St. 330	EBS	3 Ind.
Vøring-Plateau:		
St. 321	AGT	2 Ind.
P 1008	UWP	18 Ind. (Verformung)
P 1009	UWP	1 Ind. (Verformung)
Barentssee-Hang:		
St. 250	UWP	3 Ind. (Verformung)

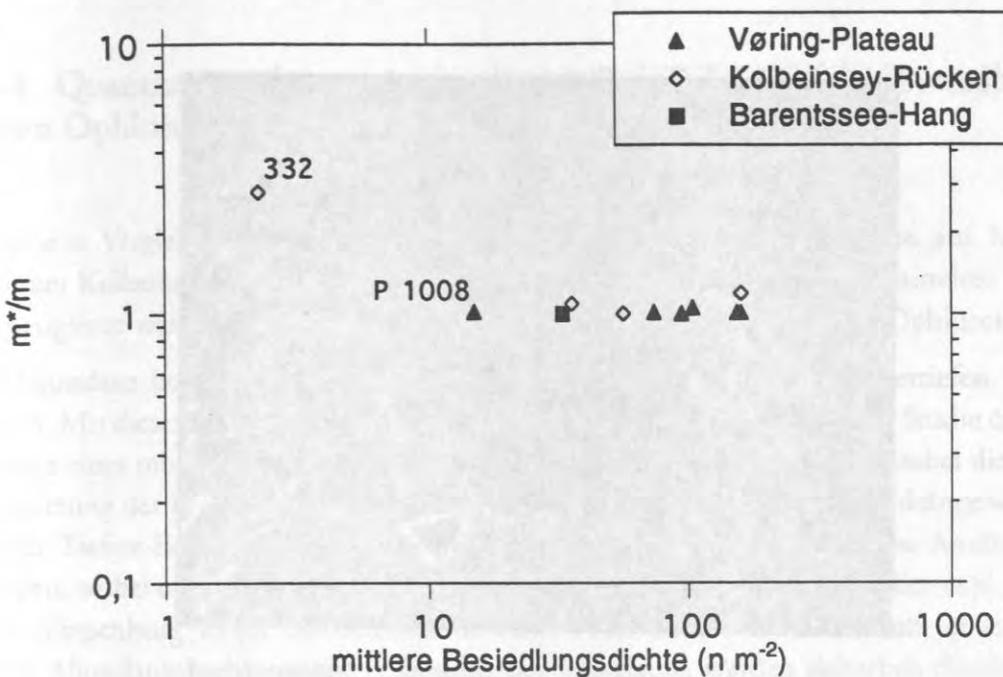


Abb. 2.20: *Ophiocten gracilis*: Beziehung zwischen Besiedlungsdichte und Dispersionskoeffizient m^*/m . *: Dispersionskoeffizienten am Kolbeinsey-Rücken nach Piepenburg (pers. Mitt.)

Eine Ausnahme bildet St. 332 am westlichen Kolbeinsey-Rücken, die durch einen 98 %igen Anteil an auf Fotos nicht sichtbaren Juvenilen auffiel. Die beobachtete Verteilung bezieht sich somit nur auf Individuen mit Scheibendurchmessern $>1\text{mm}$, die an dieser Station mit einer mittleren Abundanz von 2.3 Ind m^{-2} auftraten.

Parasitische Crustaceen in Ophiocten gracilis

Sowohl am Kolbeinsey-Rücken als auch am Vøring-Plateau wiesen einzelne Individuen von *O. gracilis* in den Fängen beulenförmige, meist hell oder rötlich gefärbte Verformungen der Körperscheibe auf (Abb. 2.21). Diese Verformungen werden durch endoparasitische Copepoden verursacht, die anscheinend in den Bursae lokalisiert sind. Sie konnten bisher nicht eindeutig zugeordnet werden. Vermutlich handelt es sich um eine bisher unbeschriebene Art der Familie der Siphonostomatidae (Marchenkov, pers. Mitt.). Ähnliche Verformungen der Körperscheibe konnten ebenfalls bei einigen größeren Individuen auf UW-Fotos beobachtet werden (vgl. Tab. 2.7). In allen Fällen wurde jeweils nur ein Krebs bzw eine Verformung pro Individuum beobachtet.

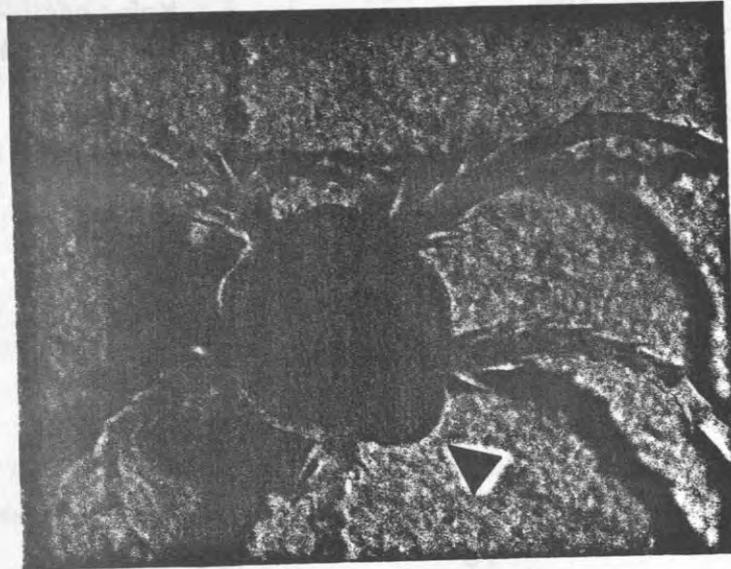


Abb. 2.21: Verformung der Körperscheibe bei *O. gracilis*, verursacht durch ein Exemplar eines endoparasitischen Copepoden (Pfeil).

2.3.5 Zusammenfassung der Ergebnisse

Auf einem Transekt am Kolbeinsey-Rücken nördlich von Island traten in Wassertiefen von 830 m bis 1100 m fünf Ophiuroidenarten auf. Es lag eine Zonierung der Ophiuroidenfauna von West nach Ost vor. Die dominante Art war *Ophiocten gracilis*. Diese Art zeigte ebenfalls eine Zonierung in der Populationsstruktur. Durch Kombination von relativen Größen-Häufigkeiten mit Zählungen auf UW-Fotos ergaben sich für diese Art Abundanzen von 2.5 Ind m⁻² bis 497 Ind m⁻² und Biomasse-Werte bis 120 mg AFDW m⁻². Mageninhaltsuntersuchungen deuten auf eine mikrophage Ernährungsweise hin.

Ophiocten gracilis stellte ebenfalls die dominante Ophiuroidenart am Vøring-Plateau dar. Sie war in Wassertiefen von 1195 m bis 1749 m auf allen UW-Fotos vorhanden. Es zeigten sich ebenfalls Hinweise auf eine Tiefenzonierung. Mittlere Größe und Besiedlungsdichte der Ophiuroiden waren negativ korreliert. Der Bedeckungsgrad durch Ophiuroiden betrug auf den Plateau-Stationen 24-36 %, am Hang in 1749 m Tiefe 11 %. Das kleinräumige Verteilungsmuster war nicht fleckenhaft. Bei einem Vergleich der Populationen von Kolbeinsey-Rücken, Vøring-Plateau und Barentsmeer-Kontinentalhang ließ sich keine Abhängigkeit der Verteilungsform von der Besiedlungsdichte nachweisen. In einzelnen *O. gracilis* aus allen Untersuchungsgebieten wurden parasitische Crustaceen gefunden. UW-Fotos am westlichen Barentsmeer (Kveiteholå) zeigten, daß hier ein hoher Anteil der Ophiuroidenfauna eingegraben bzw. verborgen sein kann.

2.4. Diskussion der Felduntersuchungen

2.4.1. Quantitativ oder semi-quantitativ? Zur Erfassung der Besiedlungsdichte von Ophiuroiden

Bei einem Vergleich von Epibenthoschlitten-Fängen mit Direktzählungen auf Meeresboden-Fotos am Kolbeinsey-Rücken zeigte sich, daß die durch Direktzählungen ermittelten Abundanzen zu korrigieren waren. Wie realistisch sind nun Abundanzabschätzungen an Ophiuroiden?

Die Abundanz benthischer Megafauna ist, insbesondere in größeren Wassertiefen, schwierig zu messen. Mit dieser Feststellung beginnen Rice et al. (1982) ihre methodische Studie über die Fang-effizienz eines modifizierten Epibenthoschlittens. Die Autoren bezeichnen dabei die quantitative Abschätzung der in geringen Dichten auftretenden Megafauna als eines der drängendsten Probleme der Tiefsee-Benthosökologie. Diesem Problem wurde über verschiedene Ansätze Rechnung getragen, wobei optische Methoden zunehmend an Bedeutung gewannen (Rice et al. 1982, Smith 1985, Piepenburg 1988, Christiansen & Thiel 1992, Hecker 1992a, Smith et al. 1993). Die besten Abundanzabschätzungen epibenthischer Megafauna werden sicherlich durch den Einsatz optischer Methoden erreicht - die in dieser Arbeit durchgeführten Untersuchungen an Ophiuroiden zeigen jedoch die Grenzen dieser Methodik auf.

Zunächst sind jedoch durch das Auflösungsvermögen der eingesetzten Geräte Grenzen gesetzt. Am Beispiel des in dieser Arbeit betrachteten Kamerasystems bedeutet dies: Besteht, wie am Kolbeinsey-Rücken, ein großer Teil einer Ophiuroiden-Population aus Juvenilstadien, so werden diese nicht oder nur zum Teil erfaßt. Der Anteil der auf UW-Fotos nicht sichtbaren Juvenilen betrug an St. 332 und 335 98 % bzw 68 %. Sollen die Abundanzen bestimmter Arten betrachtet werden, führt diese Methode daher zu Fehleinschätzungen. Die Populationsstruktur dieser Arten kann jedoch durch den Einsatz geeigneter Fanggeräte - im Falle kleinerer Ophiuroidenarten eines Epibenthos-Schlittens - ermittelt werden (vgl. Gage 1975, Buhl-Jensen 1986). Unterschiede in der Verteilung der Größenklassen über die Schleppstrecke des Schlittens können allerdings nicht aufgelöst werden. Die Populationsstruktur stellt eine über die Schleppstrecke des Gerätes (hier etwa 400 bis 1000 m) integrierte Größe dar. Stehen nicht populationsdynamische Fragestellungen, sondern eine räumliche Zonierung in der Größenzusammensetzung im Vordergrund, lassen sich Unterschiede - mit geringerer Auflösung - in der Bildanalyse feststellen (2.3.2.4).

Epibenthische Ophiuroiden gehören zu den Organismen, die fotografisch am besten erfaßt werden können (vgl. Fujita & Ohta 1990) - sie sind im allgemeinen gut auf dem Meeresboden sichtbar und ihre Bewegungsaktivität ist im Vergleich zu anderen megabenthischen Taxa, z.B. Crustaceen, gering. Es bestehen jedoch erhebliche Unterschiede zwischen einzelnen Arten. Bei Ophiuroiden, deren Vertreter zu einem größeren Prozentsatz eingegraben sein können, ist eine Abschätzung der absoluten Abundanz problematisch. Auch wenn die Armspitzen der eingegrabenen Tiere sichtbar sind, kann nicht ausgeschlossen werden, daß ein nicht unbedeutender Teil der Population nicht erfaßt wird (2.3.3). Gleiches gilt für Gebiete mit sehr variabler Bodenmorphologie.

Durch die Kombination geschleppter Geräte mit dem Einsatz bildgebender Verfahren werden die Fehlerquellen dieser Methoden - unbekannte Fangeffizienz über die Schleppstrecke einerseits, Unterschätzung aufgrund der optischen Auflösung bestimmter Verhaltensweisen andererseits - minimiert. Auf diese Weise können realistischere Abundanzabschätzungen der Epifauna erreicht werden, als dies durch einen unabhängigen Einsatz der Geräte möglich wäre. Dafür spricht ebenfalls, daß aus Großkastengreifer-Proben ermittelte Abundanzen für *Ophiocten gracilis* am Kolbeinsey - Rücken einen ähnlichen Verlauf über das Rückenprofil zeigen (2.3.1.4). Diese Abundanzen waren stets niedriger als durch Kombination von UWP und EBS ermittelte Werte, liegen aber - bis auf St. 330 - im Rahmen der innerhalb der Foto-Transecte festgestellten Variabilität (Piepenburg & v. Juterzenka 1994). Durch Großkastengreifer-Proben kann jedoch, wie die Ergebnisse der Felduntersuchungen zeigen, durch die auch für kleine Ophiuroiden ungeeignete Probengröße von 0.25 m² weder ein realistisches Bild der Abundanz- und Biomasseverteilung noch der Populationsstruktur gegeben werden. Ob diese Abschätzungen noch verbesserungsfähig sind, werden künftige Untersuchungen zeigen.

2.4.2. Zonierung der Ophiuroidenfauna und beeinflussende Faktoren am Beispiel des Kolbeinsey-Rückens

Über den Kolbeinsey - Transect ist ein deutlicher Ost-West-Gradient in der Ophiuroidenfauna zu erkennen. Dieser Gradient spiegelt sich sowohl in der Artenzusammensetzung als auch in den relativen und absoluten Abundanzen wider (2.3.1; Piepenburg & v. Juterzenka 1994). Welche Faktoren können für diese Zonierung verantwortlich sein?

Auf St. 331 des Westhanges dominierten die großwüchsigen Arten *Ophioscolex glacialis* und *Ophiopleura borealis* die allerdings nur in geringen Abundanzen vorhandene Ophiuroidenfauna. Während *O. borealis* in gleichmäßig geringen Abundanzen über den Transect auftrat, zeigte *O. glacialis* eine Präferenz für den Westhang (2.3.2.1; Piepenburg & v. Juterzenka 1994). Für diese Art beschreiben Mortensen (1927) und Anisimova (1989) eine arktisch-boreale Verbreitung von der sibirischen Küste bis 38° N im Atlantik in Wassertiefen von 37 bis 2500 m. Diese Art tritt auf verschiedenen Substraten auf, scheint nach D'yakonov (1967) aber Weichböden zu bevorzugen. *O. borealis* gilt als west-arktische Kaltwasserart (Anisimova 1989) mit einer Verbreitung von Grönland bis Spitzbergen und in der norwegischen See mit einer bathymetrischen Spannbreite von 40 bis 1400 m. Über die Entwicklung von *O. borealis* ist lediglich die Existenz von kleinen Eiern bekannt. Dies deutet auf ein pelagisches Larvenstadium hin (Mortensen 1927). Piepenburg (1988, 1989) beschrieb beide Arten als dominante Elemente der Megafauna auf Schelf und Kontinentalhang vor Nordost-Grönland. Der kleinwüchsige Ophiuroide *Ophiopus arcticus* ist im Arktischen Ozean und in den angrenzenden Seegebieten verbreitet und entwickelt sich ohne pelagisches Larvenstadium (Mortensen 1927, D'yakonov 1967). *O. arcticus* trat lediglich in sehr geringen Individuenzahlen auf (2.3.2.1.) und zeigte wie *O. borealis* keine Bevorzugung des Ost- oder Westhanges.

Die bei weitem höchsten Abundanzen zeigte die Art *Ophiocten gracilis*, wobei eine eindeutige Präferenz des Osthanges zu beobachten war. Bei dieser Art zeigte sich ebenfalls eine deutliche Veränderung der Populationstruktur über den Transekt (2.3.3). Bodenfotografien am Rückenriff, an dem keine Probennahme möglich war, zeigen euryalide Ophiuroiden (*Gorgonocephalus* sp.), Weichkorallen, Crinoiden und Schwämme als Vertreter einer typischen Hartbodenfauna (Piepenburg, pers. Mitt.), die von sessilen Suspensionsfressern dominiert wird.

Es liegt nahe, hier einen Einfluß des kalten Ostgrönlandstromes am Westhang sowie wärmerer, atlantisch beeinflusster Wassermassen am Osthang zu vermuten, obwohl sich dieser Effekt in der Hydrographie des Bodenwassers nicht nachweisen ließ. Ein Temperatur- und Salinitätsgradient im Oberflächenwasser (2.3.2) sowie sedimentologische Unterschiede zwischen den Hängen des Kolbeinsey-Rückens (Lackschewitz et al. 1990) bestätigen jedoch den Einfluß unterschiedlicher hydrographischer Regimes auf dieses Gebiet. Sowohl West- als auch Osthang sind durch Weichböden gekennzeichnet, jedoch ist das Sediment an den Stationen des Westhanges etwas gröber (Locker, pers. Mitt.). Dies mag seine Ursache in höheren Bodenstrom-Geschwindigkeiten haben, eine Hypothese, die durch das Auftreten von Crinoiden am Westhang unterstützt wird (Piepenburg, pers. Mitt.).

Der Osthang wies weiterhin deutlich höhere Konzentrationen an Chl *a* und ATP in den oberen Sedimentschichten auf (2.3.2; Graf, Linke, pers. Mitt.). Dies deutet auf eine höhere Sedimentation von frischem, organischem Material hin, die der Benthosgemeinschaft als Kohlenstoffquelle zur Verfügung steht, und einem daraus resultierenden erhöhten benthischen Umsatz (vgl. Graf 1989, Linke 1992). Neben einer erhöhten Produktion in diesem hydrographischen Regime kann die Verfügbarkeit der Nahrung als strukturierender Faktor der Benthosgemeinschaft ebenfalls durch unterschiedliche Bodenstromgeschwindigkeiten an den Hängen erklärt werden (vgl. Thiel 1975, Jensen et al. 1992). Da der Kolbeinsey-Rücken jedoch durch eine stark heterogene, „rauhe“ Morphologie gekennzeichnet ist (Lackschewitz & Wallrabe-Adams 1991), ist zu vermuten, daß Geschwindigkeit und Muster der bodennahen Strömungen in diesem Gebiet sehr variabel sein können.

Es ist zu vermuten, daß die hohen Abundanzen und Biomassen von *O. gracilis* auf dem Osthang auf eine erhöhte Nahrungsversorgung zurückgeführt werden können: Der Mageninhalt von *O. gracilis* spricht für eine mikrophage Ernährungsweise (2.3.4), wie sie ebenfalls für Tiere des Rockall-Grabens beschrieben wurde (Pearson & Gage 1984). Die Position und Armstellung der Ophiuroiden auf dem Sediment läßt für diese Art eine Ernährung als Oberflächen-Depositionsfresser vermuten (vgl. 2.3.2.2). Diese Art kann daher als direkter Nutznießer einer Sedimentation frischen organischen Materials angesehen werden.

Betrachtet man die Populationsstruktur von *O. gracilis* über den Transekt, so ist jedoch der hohe Anteil juveniler Ophiuroiden mit Scheibendurchmessern <1 mm auffällig, der sowohl an St. 332 des Westhanges (98%) als auch an St. 335 des Osthanges (68%) in einer Wassertiefe von 830 zu beobachten war. An St. 332 fanden sich jedoch kaum größere Tiere, während an St. 335 Größenklassen bis zu einem Scheibendurchmesser von 5 mm vertreten waren (2.3.3). Diese Verteilung

spricht für eine Besiedlung durch nicht überlebensfähige Juvenilstadien an St. 332, wie sie von Gage & Tyler (1981a) für den tiefen Rockall-Graben beschrieben wurde. Denkbar wäre eine gleichmäßige Verteilung der planktischen Postlarven auf beiden Seiten des Rückenkamms, wobei nur am Osthang günstige Bedingungen für eine Weiterentwicklung - z.B. in Form einer durch vermehrte Sedimentationsereignisse ausreichenden Nahrungsversorgung und/oder der Abwesenheit extrem kalter Wassermassen - bestehen. St. 332 ist zudem durch einen hohen Anteil an Schwammnadeln an der Sedimentoberfläche gekennzeichnet. Diese Nadeln bilden eine Matte, in der sedimentierendes Material akkumulieren kann. Möglicherweise sind dies günstige Bedingungen für auf den Meeresboden herabsinkende Besiedlungsstadien von *O. gracilis*. Denkbar ist jedoch ebenfalls, daß Schwammnadel-Matten hier sowohl für Detritus wie für Larven benthischer Organismen als „Sedimentfalle“ fungieren. Über steuernde Faktoren bei der Siedlung der Larven kann hier jedoch nur spekuliert werden, da sowohl passive, von hydrodynamischen Faktoren abhängige Deposition als auch aktive Habitatwahl eine Rolle spielen kann (Eckman 1983, Butman 1986, Mullineaux 1988).

O. gracilis zeigte außerdem eine deutliche Tiefenzonierung hinsichtlich der Populationsstruktur (2.3.3), wobei der Anteil der Juvenilen mit der Tiefe ab-, der Anteil größerer Tiere und die Maximalgröße zunahm. Gage & Tyler (1982a) beobachteten einen gegenläufigen Trend im Rockall-Graben in Wassertiefen von 500 bis 2900 m. Die Population war hier ebenfalls um 1000 m am besten entwickelt. Diese Verteilung resultiert vermutlich zum großen Teil aus einer hydrographisch gesteuerten Verbreitung der Ophioplutei und dem Erfolg oder Mißerfolg der benthischen Besiedlung (Gage & Tyler 1981a), jedoch ist - innerhalb eines längeren Zeitraumes - auch eine altersabhängige Wanderung der Ophiuroiden nicht auszuschließen. Weitere Aspekte der bathymetrischen Verbreitung von *O. gracilis* werden in Kap. 2.4.3. diskutiert.

Eine vergleichbare Zonierung auf den Stationen des Transektes wurde für peracaride Crustaceen festgestellt. Brandt & Piepenburg (1994) unterscheidet zwischen einer Osthang- und einer Westhang-Gemeinschaft, wobei auf den östlichen Stationen Isopoden und auf den westlichen Amphipoden die höchste Abundanz aufwiesen. Sowohl Artenzahlen wie auch Abundanzen peracarider Crustaceen waren an den Stationen des Osthanges deutlich höher. Die meisten für den Osthang charakteristischen Arten fehlten auf dem Westhang völlig. Kleine asellote Isopoden, Depositionsfresser, profitieren ebenfalls direkt von der erhöhten Sedimentation am Osthang, während Amphipoden als vagile Räuber und Aasfresser am Westhang dominieren.

Die Zonierung der Ophiuroidenfauna spiegelt Unterschiede in der Hydrographie des Oberflächenwassers und in den Sedimenteigenschaften wider. Die Verbreitung pelagischer Larven und unterschiedliche Nahrungsversorgung des Benthals über das Profil des Kolbeinsey-Rückens scheinen diese Zonierung zu steuern, jedoch könnten hier auch bisher nicht berücksichtigte Faktoren, z.B. Eiskanteneffekte in diesem Gebiet einer stark variablen Eisbedeckung (Wadhams 1986), eine Rolle spielen.

2.4.3 *Ophiocten gracilis*: Anpassungen eines Tiefsee-Ophiuroden an seine Umwelt

Die Art *Ophiocten gracilis* dominiert sowohl am Kolbeinsey-Rücken als auch am Vøring-Plateau die vagile Epifauna und tritt in hohen Abundanzen auf. Ein Blick auf die Faktoren, die für hohe Besiedlungsdichten verantwortlich sein können, liefert zugleich Hinweise auf die Bedeutung der Ophiuroiden für die Benthosgemeinschaft. Wie kann also der Erfolg dieser Art im Bathyal erklärt werden?

Die vertikale Zonierung von *O. gracilis* am Kolbeinsey-Rücken wurde bereits beschrieben. Am Vøring-Plateau, wo in Wassertiefen von 1195 m bis 1447 m hohe Abundanzen zu beobachten waren, liegt die untere Verbreitungsgrenze nach Informationen aus Fängen und Unterwasser-Fotografie zwischen 1900 m und 2400 m (2.3.2.2). Diese Ergebnisse bestätigen eine von Gage et al. (1983) vermutete bandartige Verbreitung am Kontinentalhang und in angrenzenden Gebieten (Abb. 2.22).

Gage & Tyler (1982a) berichteten vom Rockall-Graben, daß die Überlebensrate der Besiedlungsstadien bei einer vertikalen Abweichung von der Hauptverbreitzungszone in 1000 m Tiefe deutlich abnahm. Die Autoren hielten es für möglich, daß die „1000 m-Population“ durch absinkendes Material einer verstärkten pelagischen Produktion an der Schelfkante aufrechterhalten wird. Eine vergleichbare Situation wird in dieser Arbeit für den Kolbeinsey-Rücken vermutet. Die Sedimentationsmuster am Vøring-Plateau sind durch ein sommerliches Maximum mit niedrigen Sedimentationsraten im Frühjahr und Herbst gekennzeichnet, wobei die absoluten Werte zwischen aufeinanderfolgenden Jahren stark schwankten (Wassmann et al. 1990). Die räumliche Variabilität in Größenzusammensetzung und mittleren Abundanzen am Vøring-Plateau (2.3.2.3, 2.3.2.4) ist meiner Meinung nach in Verbindung mit Akkumulations- und Exportgebieten zu sehen, die durch topographiegesteuerte Strömungsmuster beeinflusst werden (Blaume, pers. Mitt.; vgl. Jensen et al. 1992). Für eine genauere Zuordnung sind jedoch Informationen über die Verbreitung von Juvenilstadien notwendig, die in den Fängen nicht auftraten und durch die UWP nicht erfaßt wurden.

Gage & Tyler (1982a) schließen auch Konkurrenz zwischen überlappenden Populationen als mögliche Erklärung für eine vertikale Zonierung nicht aus, da in nahezu 3000 m Tiefe die Population besser entwickelt zu sein schien als in geringeren Tiefen (nahe 1000 m). Für einen solchen Effekt gibt es in den hier untersuchten Gebieten keine Hinweise. Ein ebenfalls in Betracht gezogener Raubdruck durch demersale Fische oder Crustaceen kann nicht ausgeschlossen werden, zumal bei Ausschluß von Räubern ein starke Abundanzzunahme von Tiefsee-Ophiuroiden beobachtet wurde (Grassle & Morse-Porteous 1987). Eine Zonierung in der Populationsstruktur kann hierdurch jedoch nicht erklärt werden.

Veränderungen der Artenzahl und -zusammensetzung mit der Tiefe an Kontinentalhängen sind oft beschrieben worden (zusammengefaßt in Gage & Tyler 1991). Wie eine Untersuchung der Megafauna am Kontinentalhang südlich New England zeigte, wird die Faunengemeinschaft in ver-

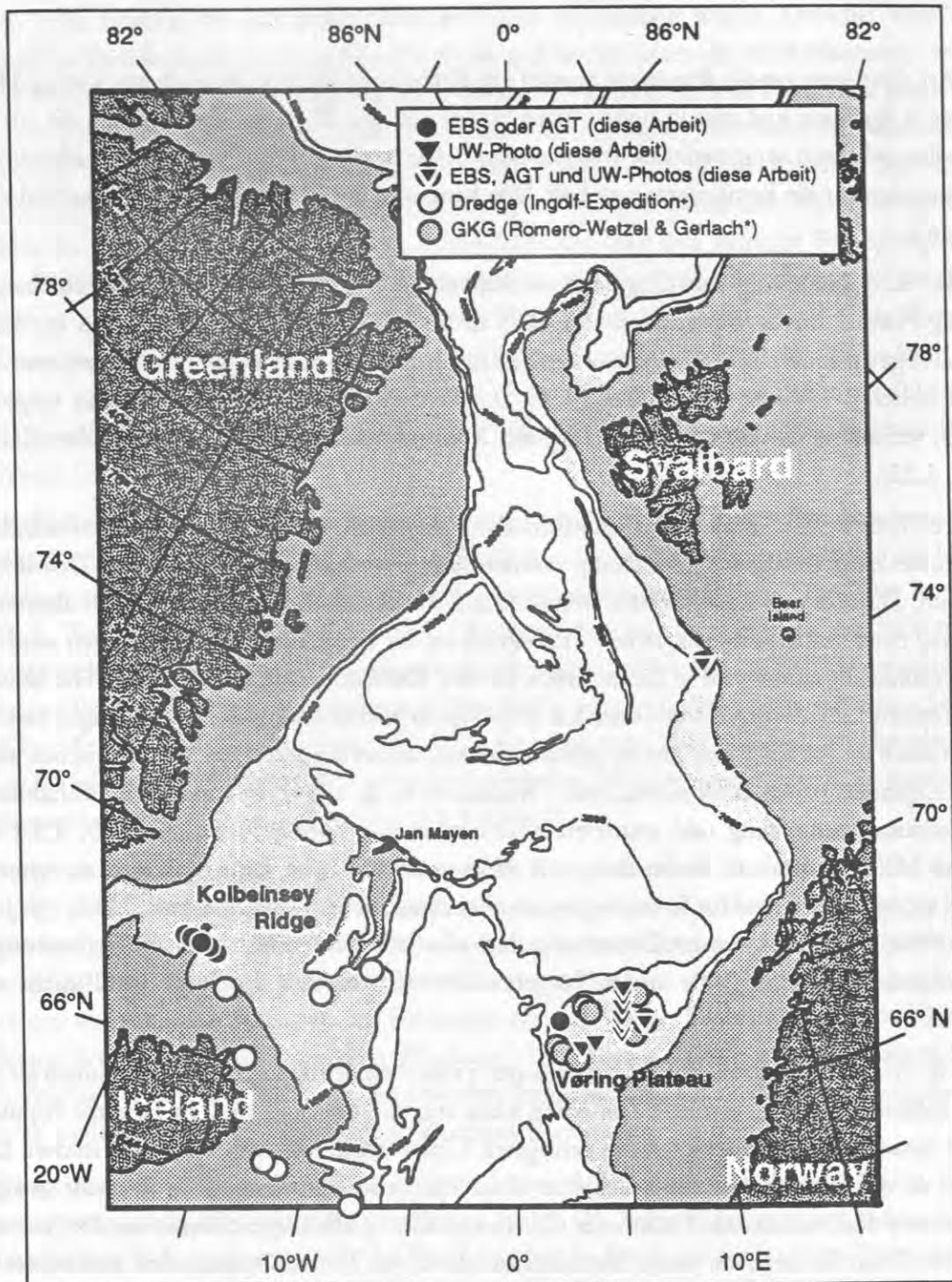


Abb. 2.22: : Verbreitung von *Ophiocten gracilis* im Europäischen Nordmeer aus Epibenthoschlitten- (EBS), Agassiztrawl- (AGT), Dredge- und Großkastengreiferproben (GKG) und Unterwasser fotografien. + Neubestimmungen von Material der Ingolf-Expedition durch Paterson et al. (1982). * nach Romero-Wetzel & Gerlach (1991)

schiedenen Tiefenzonen häufig durch ein oder zwei abundante Arten dominiert, wobei neben hydrostatischen Effekten der Einfluß der Bodentopographie auf Strömungsmuster und die resultierende Nahrungsverfügbarkeit als wichtige Faktoren angesehen werden (Haedrich et al. 1980, Lampitt et al. 1986, Hecker 1990b). Ein Einfluß von Hochakkumulationsgebieten in Hangsituationen sollte in diesem Zusammenhang ebenfalls in Betracht gezogen werden (Thomsen 1992).

Ernährungsweise

Im Gegensatz zu den meisten Tiefsee-Ophiuroiden, die eine große Variabilität in ihrer Nahrung aufweisen und von Pearson & Gage (1984) als unselektive Omnivore eingestuft werden, deuten Ernährungsweise (Mageninhalt) und Verhalten von *O. gracilis* darauf hin, daß sie Oberflächen-Depositionsfresser sind (2.3.4, 2.3.2.2). Obwohl eine Zuordnung auf der ausschließlichen Basis von Mageninhaltsuntersuchungen problematisch sein kann (vgl. 3.1), bestätigen in diesem Fall Fotos der *in situ*-Anordnung der Ophiuroiden auf dem Sediment die indizierte Ernährungsweise: Die Tiere befinden sich zum überwiegenden Teil auf der Sedimentoberfläche, die Arme sind nicht in die Wassersäule erhoben und zeigen keine Anzeichen für eine suspensionsfressende Ernährungsweise. Gegen eine in diesem Fall nicht repräsentative Momentaufnahme spricht die vergleichbare qualitative Zusammensetzung der Mageninhalte einer Population im Rockall-Graben (Pearson & Gage 1984). Eine teilweise mikrophage Ernährung wird in dieser Studie ebenfalls für *Ophiactis abyssicola* und der eurybathen Art *Ophiacantha bidentata* vermutet. Es gibt jedoch Anzeichen dafür, daß bei diesen Ophiuroiden neben dem Suspensionsfressen auch der Fang kleinerer schwimmender Beutetiere eine wichtige Rolle spielt. In Bezug auf Nahrungszusammensetzung und -variabilität nimmt *O. gracilis* in diesem Zusammenhang daher eine Sonderstellung ein.

Die *O. gracilis*-Population des Rockall-Graben zeigte ebenfalls eine deutliche Abnahme hinsichtlich des Anteils der Tiere mit gefülltem Magen zwischen Mai und Oktober, die auf die saisonale Gonadenentwicklung zurückgeführt wird. Obwohl die Autoren in diesem Fall aufgrund zusätzlicher Indizien ihre Ergebnisse für aussagekräftig erachten, ist meiner Ansicht nach bei der Interpretation dieser Werte Vorsicht geboten. Der Anteil leerer Mägen kann sowohl durch Egestion während der in großen Wassertiefen zeitaufwendigen Probennahme als auch durch passive Füllung mit Sediment im Fanggerät verfälscht werden, so daß an der Aussage einiger Untersuchungen an Tiefsee-Ophiuroiden Zweifel geäußert wurden (Warner 1982). Der am Kolbeinsey-Rücken beobachtete Prozentsatz von 34 - 59 % gefüllten Mägen (2.3.4) liegt im Rahmen der aus dem Rockall-Graben vorliegenden Werte und wird hier als Hinweis darauf gesehen, daß keine quantitative Egestion des Mageninhalts vorliegt. Kleine Individuen <2 mm Scheibendurchmesser scheinen hier jedoch von der übrigen Population zu differieren. Eine qualitative Verfälschung durch im Fanggerät vorliegendes Material halte ich aufgrund des guten Probenzustands für unwahrscheinlich.

Die elapipode Holothurie *Elpidia glacialis*, die ebenfalls eine hohe Präsenz auf dem Vøring-Plateau zeigte (2.3.2.2), zeigt eine ähnliche Ernährungsweise und nach Hansen (1975) eine Affinität zu Gebieten mit hoher Produktion.

Dispersion

Ein weiteres Merkmal der untersuchten *O. gracilis*-Populationen war eine bemerkenswerte Konstanz hinsichtlich der kleinskaligen Dispersion der adulten Tiere in den Untersuchungsgebieten: Der Dispersionskoeffizient m^*/m zeigte, trotz einer relativ hohen Variabilität am Kolbeinseerücken (Piepenburg & v. Juterzenka 1994), keine Abhängigkeit von der mittleren Besiedlungsdichte (2.3.2.4, 2.3.4.1). Dabei kann die Existenz einer zufälligen Verteilung kontrovers diskutiert werden, die eigentliche Bedeutung dieses Ergebnisses liegt jedoch in der homogenen Verteilung.

Die Annahme von Zufallsverteilungen in den räumlichen Verteilungsmustern der Flachwasser-Benthosfauna hat sich oft als falsch erwiesen. Häufig stellte sich die angebliche Zufallsverteilung entweder als Gleichgewicht zwischen einer Vielzahl von einflußnehmenden räumlichen Variablen (Taylor & Taylor 1977, Gage & Tyler 1991) oder als Methodenfehler durch die Wahl einer ungeeigneten Probengröße (Elliot 1977, Jumars & Eckman 1983) heraus. Elliot (1977) bemerkt, daß „echte“ Zufallsverteilungen in der Natur äußerst selten - wenn überhaupt - auftreten, eine nahezu zufällige Verteilung jedoch bei geringer Besiedlungsdichte vorliegen kann. Dieses Phänomen scheint z. B. bei den epibenthischen Echinodermen der nordost-grönländischen Belgica-Bank vorzuliegen (Piepenburg 1988), wobei die abundanten Ophiuroidenarten *Ophiocten sericeum* und *Ophiura robusta* primär fleckenhaft verteilt sind. Der als Aasfresser beschriebene Tiefsee-Ophiuroide *Ophiophthalmus normani* tendierte zu einer regelmäßigen Verteilung im 0.5 m-Maßstab, bildete aber zufällig verteilte Flecken von 1-4 m Durchmesser (Smith & Hamilton 1988). Die Verteilungsform der vermutlich omnivoren Art *Ophiomusium lymani* zeigte dagegen eine Abhängigkeit von der Besiedlungsdichte: bei hohen Abundanzen in 1800 m Tiefe waren die Tiere regelmäßig verteilt und vermieden gegenseitige Armberührung. Bei geringeren Dichten in 1300 m Tiefe bildeten sie häufig Aggregationen (Grassle et al. 1975).

Bei Untersuchungen in tieferem Wasser sind die Möglichkeiten zur quantitativen Erfassung einer größeren zusammenhängenden Sedimentfläche naturgemäß limitiert. Eine Studie, die eine räumliche Autokorrelation berücksichtigt, ergab jedoch nur bei 2 von 13 untersuchten Tiefsee-Makrofaunaarten eine signifikante Abweichung von einer zufälligen Verteilung (Jumars 1978). 1983 merkten Jumars & Eckman jedoch an, daß die Probenanzahl im Verhältnis zur Besiedlungsdichte möglicherweise nicht ausreichend war.

Ein Vergleich der Verteilungsmuster von *O. gracilis* auf dem Vøring-Plateau mit denen der flachen Belgica-Bank, die in der gleichen räumlichen Skala durchgeführt wurden (Piepenburg 1988), spricht jedoch für einen strukturellen Unterschied zwischen diesen Gebieten. Bereits bei einer mittleren Besiedlungsdichte von 1 - 10 Ind m^{-2} zeigten die untersuchten Echinodermen auf dem Schelf eine Tendenz zur Aggregation. Bei den Ophiuroidenarten ließ sich dieses Muster durch Habitatpräferenzen bei sehr variabler Bodentopographie erklären.

Die am Vøring-Plateau beobachtete negative Korrelation von mittlerer Größe und Besiedlungsdichte von *Ophiocten gracilis* deuten auf eine andere Strategie hin (2.3.2.4).

Bedeckungsgrad des Sedimentes

Der wenig variable Bedeckungsgrad, der von der Größe der Tiere und ihrer Besiedlungsdichte abhängig ist, und das „kontaktvermeidende“ Verhalten von *O. gracilis* auf der Sedimentoberfläche deuten auf einen obligatorisch-individuellen Flächenbedarf der Adulti hin. Ein „spacing behaviour“ wurde ebenfalls in dichten Populationen von *Ophiura sarsi* und *Ophiomusium lymani* bei einer regelmäßigen Verteilung und einem Bedeckungsgrad von bis zu 95 % beobachtet (Grassle et al. 1975, Fujita & Ohta 1989). *O. sarsi* zeigte ebenfalls eine negative Korrelation von Größe und Besiedlungsdichte bei einer relativ konstanten Biomasse (Fujita & Ohta 1990). Für beide Arten wird eine überwiegend räuberische und aasfressende Ernährungsweise angenommen. Der individuelle Flächenbedarf, der hier der Armlänge entspricht, dürfte auf diese Ernährungsweise zurückzuführen sein. Überwiegend suspensionsfressende Ophiuroiden neigen eher zu Aggregatbildung (Warner 1971, Hily 1991).

O. gracilis scheint eine größere individuelle Fläche zu benötigen, der Bedeckungsgrad zeigt auf dem Plateau jedoch nur geringe Schwankungen von 25 bis 35 %. Geht man davon aus, daß die Nahrungsversorgung hier der entscheidende Faktor ist, deutet dies auf relativ konstante Bedingungen für einen vagilen, auf der Sedimentoberfläche horizontal orientierten mikrophagen Organismus hin. Die zunehmende Individuengröße und der sinkende Bedeckungsgrad am Plateau-Hang in 1700 m Tiefe können als Indiz für die Verbreitungsgrenze der Population interpretiert werden (Fujita & Ohta 1990).

Die Makrofauna auf der Plateauebene wird von Depositionsfressern dominiert, während am Hang und an Erhebungen Filtrierer sowie an der Sedimentoberfläche fressende Röhrenbewohner bedeutender sind (Romero-Wetzel 1989, Romero-Wetzel & Gerlach 1991). In diesen Studien wird *O. gracilis* ebenfalls als einzige stetige Art der vagilen Epifauna auf dem Plateau angegeben, die auf GKG-Proben beruhenden Präsenz- und Abundanzangaben führen jedoch zu einer Unterschätzung der Bedeutung dieser Art: Die Sedimentoberfläche des flachen Plateaus kann weiträumig von *O. gracilis* bedeckt sein. Die Ophiuroiden sind vermutlich unmittelbare Nutznießer organischen Materials, das den Meeresboden erreicht, und können dieses Material durch ihre Bewegungsaktivität über den Meeresboden verteilen.

Nach der Klassifikation von Hutchinson (1953) kann die Verteilung von *O. gracilis* als Kombination eines vektoriiellen und sozialen („spacing“) Musters interpretiert werden.

Populationsstruktur und Entwicklungsstrategie

Lange beherrschte das Bild von konstanten physikalischen Bedingungen und einem langsamen, stetigen „Nieselregen“ mehr oder weniger refraktären organischen Materials die Vorstellungen des Lebensraumes Tiefsee. Dementsprechend wurden für Tiefseeorganismen ein langsames Wachstum, späte Geschlechtsreife und niedrige Produktionsraten angenommen. In den letzten zehn Jah-

ren revidierten jedoch Berichte von saisonalen Sedimentationsereignissen und Reaktionen des Benthos (Graf 1989, Linke 1992, Pfannkuche 1993, Young et al. 1993, Campos-Creasey 1994), erhöhten Sinkgeschwindigkeiten organischer Partikel durch Aggregatbildung (Kranck & Milligan 1988), der Bedeutung von Kotballen für einen schnellen vertikalen Nährstofftransport (Pfannkuche & Lochte 1993) und dem Absinken von Nekton-Überresten (Smith 1985, Bennett et al. 1994) sowie die Beschreibung auf chemoautotrophen Prozessen basierender Lebensgemeinschaften (Grassle 1986) diese Vorstellung und führten zu der Erkenntnis, daß die Biologie der Tiefseeorganismen ebenfalls einer differenzierteren Betrachtung bedarf.

Tyler et al. (1992) betrachteten die Entwicklungsbiologie und Lebensgeschichte einer großen Zahl von Makro- und Megafauna-Organismen, die an Langzeit-Stationen im Rockall-Graben und im Porcupine-Gebiet untersucht wurden. Sie unterschieden unterschiedliche Lebensstrategien: „Typische“ Tiefseeorganismen entsprechen der klassischen Vorstellung, während „saisonale“ Tiefseeorganismen eine große Anzahl kleiner Eier aufweisen und sich durch saisonale Rekrutierung auszeichnen. Die Gametogenese beginnt bei diesen Arten im Winter, es folgt Vitellogenese im Frühjahr und Sommer und ein Abblähen im folgenden Winter. Zu dieser Gruppe zählt *Ophiocten gracilis*: Wie bisher nur für wenige Tiefseearten gelungen, wurde für diese Art ein Pluteus-Stadium nachgewiesen (Tyler & Gage 1982). Diese Strategie zeigt sich ebenfalls deutlich am Kolbeinseerücken: Die polymodale Populationsstruktur und der hohe Anteil der Juvenilen (2.3.3) spiegelt die saisonale Siedlung während der Sommermonate wider. Eine mögliche Kopplung mit Sedimentationsereignissen wurde bereits diskutiert (s. o.). Nicht lebensfähige Akkumulationen von Juvenilstadien bedeuten ebenfalls eine „verschwenderische“ Verbreitung von Larven, wie sie von r-Strategen des Flachwassers bekannt ist.

Ein weiteres Merkmal einer „saisonalen“ Art sind Wachstumsstrukturen, wie sie von Gage (1990a, b) und Dahm (1993) für Tiefsee- und Flachwasser-Ophiuroiden nachgewiesen wurden. Dieses Merkmal bedarf jedoch einer differenzierteren Betrachtung, da sich die Strukturen der Wirbel-

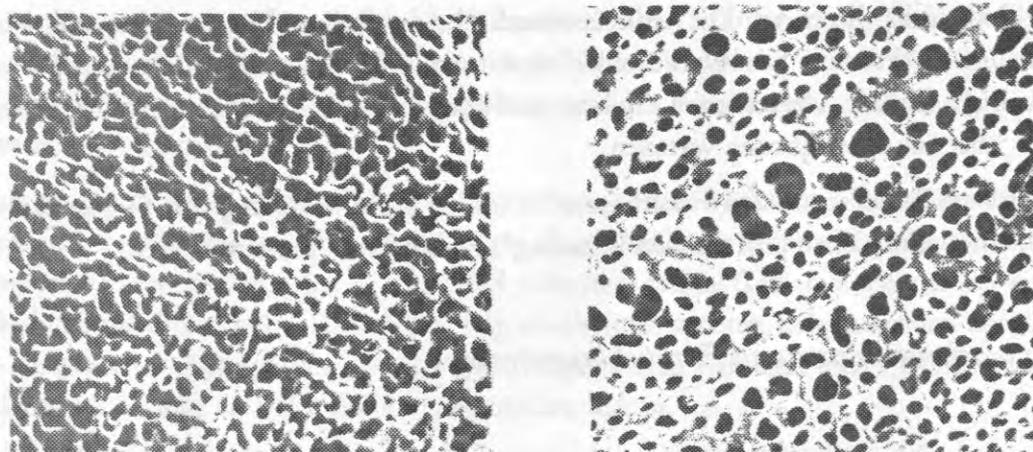


Abb. 2.2: Feinstruktur der Wirbelknöchelchen von *Ophiocten gracilis* (a) und *Ophiura sarsi* (b). Bei (b) sind deutliche Varianzen in der Porenweite (Ringbildung) erkennbar, die als saisonale Unterschiede in der Wachstumsgeschwindigkeit interpretiert werden

knöchelchen von *O. gracilis* nach eigenen Beobachtungen nicht einem saisonalen Wachstumsmuster zuordnen ließen.

Weiterhin unterscheiden Tyler et al. (1992) „intermediäre“ und „opportunistische“ Tiefsee-Arten, die Merkmale der beiden erstgenannten Gruppen aufweisen.

Wechselwirkungen mit dem Sediment

O. gracilis trat überwiegend auf der Sedimentoberfläche auf, obwohl (im 1 m²-Rahmen) bis zu 10 % der Tiere eine mit Sediment bedeckte Körperscheibe aufwiesen. Ein Bioturbationseffekt durch Eingraben ist hier jedoch als gering zu bewerten. Von größerer Bedeutung auf gröberen Sedimenten könnte der Effekt auf den Porenwasseraustausch sein, der durch die Oberflächen-Mikrotopographie des Sedimentes beeinflusst wird (Huettel & Gust 1992). Dagegen offensichtlich, quantitativ jedoch schwer abzuschätzen ist die Grabtätigkeit der Asteroiden auf dem Vøring-Plateau, deren Ruhemarken regelmäßig zu beobachten waren (2.3.2.2). Ihr Einfluß auf die Sedimentumlagerung kann jedoch erheblich sein (Shick et al. 1981).

Auf dem Schelf können bis zu 100 % der Ophiuroiden eingegraben sein (2.3.3), so daß ihr Einfluß auf die Sedimentumlagerung nicht vernachlässigt werden darf.

Parasitische Crustaceen

Parasitische wie assoziierte Crustaceen bei Echinodermen wurden sowohl für Flachwasser- als auch für Tiefsee-Arten beschrieben. Von besonderer Bedeutung im Bathyal ist die Gruppe der parasitischen Ascothoracida (Cirripedia), die außerdem Anthozoen befällt. Parasitische Copepoden können ekto- und endoparasitisch auftreten: Ein Vertreter der Siphonostomatoida ernährt sich von Gewebe der Körperoberfläche eines tropischen Ophiuroiden (Emson et al. 1985, Grygier 1990). Ein nicht näher bezeichneter endoparasitischer Copepode verursachte Schwellungen der Körperscheibe von *Ophiacantha bidentata*. Dieser war in der Körperhöhle außerhalb des Magens lokalisiert (Pearson & Gage 1984).

Mortensen (1933) beschreibt in den Berichten der Ingolf-Expedition den Fund eines parasitischen Copepoden in *Ophiecten sericeum*. Zu dieser Zeit war noch keine taxonomische Trennung in die Unterarten *O. sericeum sericeum* und *O. sericeum gracilis* erfolgt, so daß es sich hier möglicherweise um die gleiche Art handelt.

Die endoparasitischen Crustaceen von *O. gracilis* gehören zu den Copepoden und sind der Ordnung der Siphonostomatoida (Chordeumiidae) zuzuordnen. Vermutlich handelt es sich um eine bisher nicht beschriebene Art (Marchenkov, pers. Mitt.).

3. Experimentelle Untersuchungen zur Ernährungsökologie von *Ophiura robusta*

3.1 Einleitung

Die Klasse der Ophiuroiden ist dafür bekannt, daß ihre Vertreter eine außerordentlich hohe Flexibilität hinsichtlich ihrer Ernährungsweise aufweisen. Nahezu alle Arten sind in der Lage, verschiedene Nahrungsquellen zu nutzen, obwohl es bei den meisten Ophiuroiden jeweils eine bevorzugte Ernährungsweise zu geben scheint (Abb. 3.1). Nach Warner (1982) läßt sich eine primär karnivore Gruppe und eine primär mikrophage Gruppe unterscheiden, wobei der Autor selbst den fließenden Übergang zwischen diesen Gruppen betont. Für Vertreter der primär karnivoren Gruppe, zu der auch die Gattung *Ophiura* zählt, scheint Depositionsfressen eine verbreitete zusätzliche Ernährungsweise zu sein. Ein eindrucksvolles Beispiel für die Anpassungsfähigkeit der Ophiuroiden stellt die Art *Ophiopholis aculeata* dar, für die neben Suspensionsfressen auch Beutefang, Aasfressen und Depositionsfressen beschrieben wurden (Eichelbaum 1919, Warner & Woodley 1975, LaBarbera 1978).

Feldbeobachtungen und experimentelle Untersuchungen, die zeigen, in welcher Weise Ophiuroiden hinsichtlich ihrer Ernährungsstrategie auf verschiedene Umweltbedingungen reagieren, wurden meistens an Arten aus tropischen oder gemäßigten Breiten durchgeführt (Magnus 1964, Pentreath 1970, Warner & Woodley 1975, Clements & Stancyk 1984, Hily 1991, Miller et al. 1992). Informationen aus höheren Breiten beschränken sich auf Flachwasserbiotope (Hamel & Mercier 1993, Litvinova 1981) oder beziehen sich ausschließlich auf Mageninhaltsuntersuchungen (Fratt & Dearborn 1984, Ferrari & Dearborn 1989). Diese stellen jedoch stets nur eine Momentaufnahme dar. Als wichtiger Faktor für die Verfügbarkeit und Verteilung potentieller Nahrung müssen dabei insbesondere für epibenthische Organismen die Strömungsverhältnisse angesehen werden. Bodennahe Strömungen bedingen Resuspensionsprozesse; von ihrer Geschwindigkeit und ihren

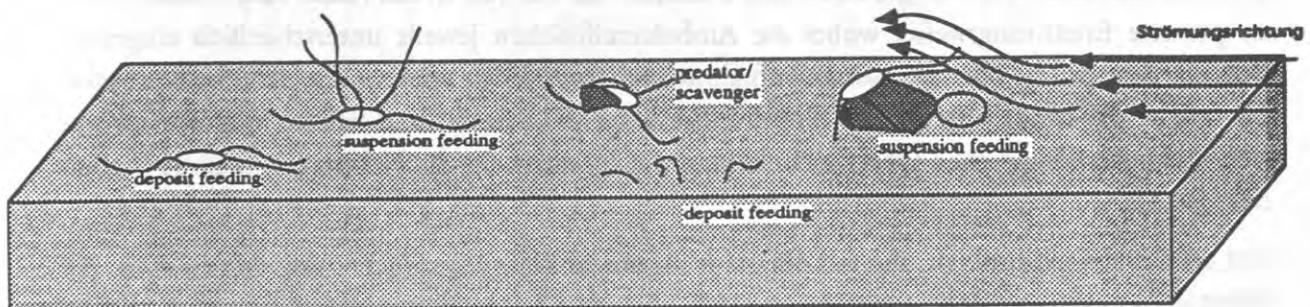


Abb. 3.1: Schematische Darstellung verschiedener Ernährungsweisen von Ophiuroiden.

Eigenschaften (z.B. Turbulenzen) hängt ebenfalls ab, welcher Teil des sedimentierenden Materials advektiv über den Meeresboden transportiert wird. (Wainwright 1990). Die qualitative und quantitative Zusammensetzung der in der Boden-Grenzschicht gelösten Substanzen und suspendierten Partikel unterliegt zudem einer ständigen Veränderung durch Sedimentation, Biodeposition, mikrobiellen Abbau, Bioturbation und Bioentrainment sowie Aggregationsprozesse (Carey 1983, Grant 1983, Jumars & Nowell 1984, Muschenheim 1987, Jensen et al. 1992). Der horizontale Partikelfluß in diesem System ist von entscheidender Bedeutung für die Nahrungsversorgung benthischer Organismen (Miller et al. 1984, Graf 1989).

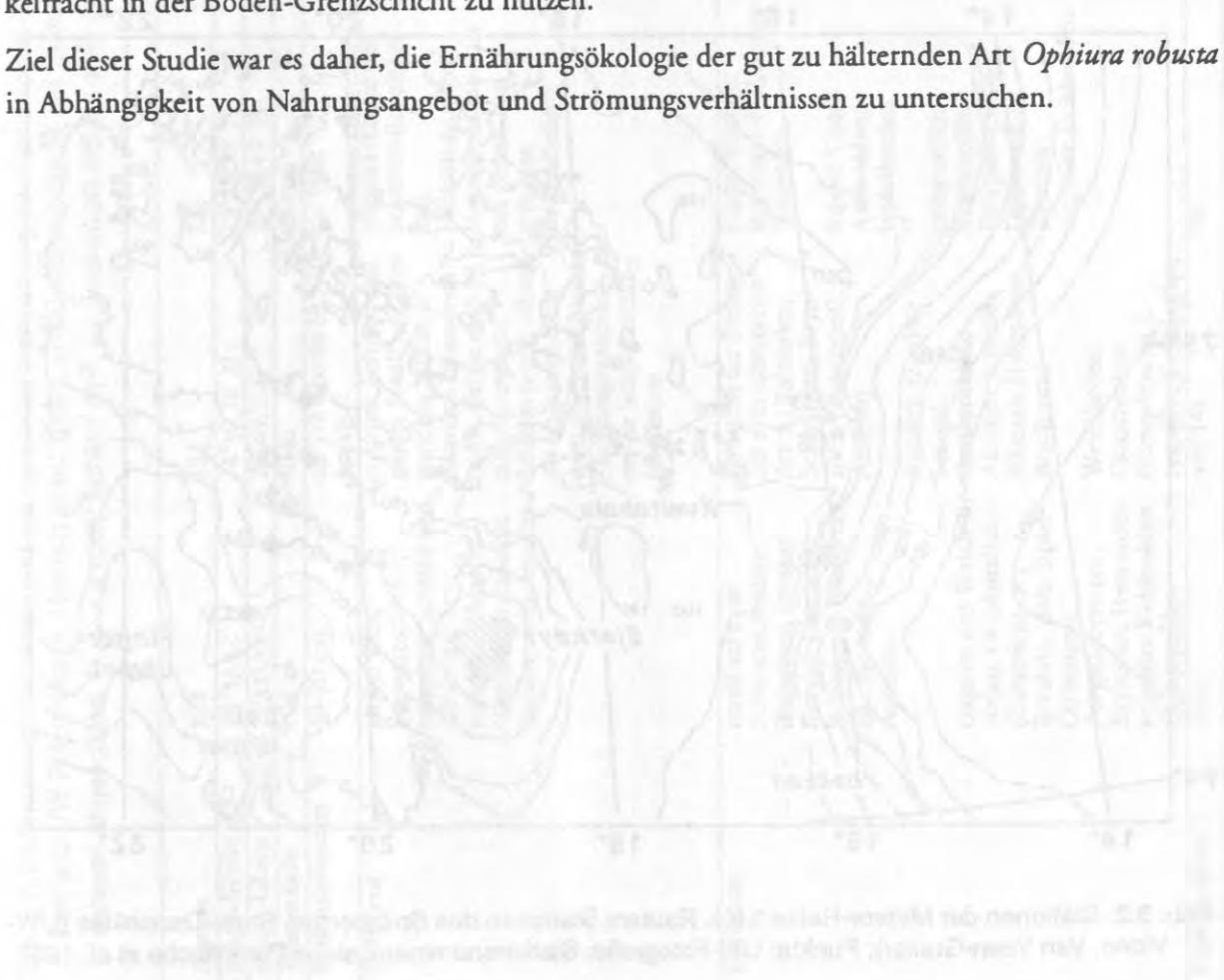
In neueren Untersuchungen zur Ernährungsökologie von Makrobenthosorganismen gewannen daher Experimente in Strömungskanälen eine immer größere Bedeutung (LaBarbera 1978, Vogel 1981, Muschenheim et al. 1986, Okamura 1990, Taghon & Greene 1992, Trager et al. 1990, Cole et al. 1992, Johnson 1993, Grizzle et al. 1992, Trager & Genin 1993, Abelson et al. 1993, Eckman & Duggins 1993). Diese Arbeiten beschränken sich nicht darauf, Mechanismen zu beschreiben und Filtrationsleistungen von „klassischen“ Suspensionsfressern zu quantifizieren: wegweisend für die benthosökologische Forschung sind vor allem Untersuchungen zur Ernährungsweise von Benthosorganismen in Abhängigkeit von Strömungsgeschwindigkeit und Nahrungsangebot (Okamura 1990, Trager et al. 1990, Grizzle et al. 1992, Miller et al. 1992, Eckman & Duggins 1993). Die umfassende Studie von Miller et al. (1992) zeigte den Bedarf an dynamischen ernährungsökologischen Modellen auf, die u.a. Strömungseigenschaften, Variabilität innerhalb der Individuen und die Änderung von Verhaltensmustern in verschiedenen Zeitskalen mit einschließen. Dauer et al. (1981) prägten den Begriff der „interfacefeeder“ für Organismen, die sich nicht obligat durch Suspensions- oder Depositionsfressen ernähren, sondern zu beiden Ernährungsweisen befähigt sind. Taghon & Greene (1992) untersuchten zwei morphologisch sehr ähnliche Polychaetenarten auf solches Verhalten und fanden deutliche Unterschiede hinsichtlich ihrer Fähigkeit, auf partikuläres organisches Material unter wechselnden Umweltbedingungen in der Bodengrenzschicht zu reagieren. Für Balaniden und die Porzellankrabbe *Petrolisthes leptocheles* wurde eine Verhaltensänderung („switch behaviour“) von aktivem zu passivem Suspensionsfressen bei einer bestimmten kritischen Strömungsgeschwindigkeit nachgewiesen (Trager et al. 1990, Trager & Genin 1993). Pentreath (1970) untersuchte die Ernährungsmechanismen von neuseeländischen Flachwasser-Ophiuroiden in einem einfachen Strömungsbecken und beschrieb für vier von sieben Arten Suspensionsfressen als primäre Ernährungsweise, wobei die Ambulacralfüßchen jeweils unterschiedlich eingesetzt wurden. Eine Studie über die Partikelaufnahme von *Ophiopholis aculeata* in einem Strömungskanal belegte das Modell der Aerosolfiltration für Suspensionsfresser und lieferte Hinweise auf die Bedeutung der elektrischen Oberflächenladung von Partikeln für die Nahrungsaufnahme (LaBarbera 1978).

Für arktische Ophiuroiden, die auf ein stark saisonales Nahrungsangebot angewiesen sind, gilt daher in besonderem Maße, was Warner (1982) für diese Echinodermenklasse feststellte: „Ecological orientated studies of feeding in common ophiuroids ... are urgently required“. Seither wurden einige Untersuchungen in dieser Richtung durchgeführt (z.B. Pearson & Gage 1984), über arktische Arten ist jedoch weiterhin nur wenig bekannt (Litvinova 1981, Hamel & Mercier 1993).

Hierzu zählt auch die weitverbreitete Gattung *Ophiura*, die in der eurasischen Arktis mit 4 Arten vertreten ist (Anisimova 1989).

Vertreter der Gattung *Ophiura* werden im allgemeinen als Räuber beschrieben; gelegentlich wurden Depositionsfressen und Aasfressen beobachtet (Mortensen 1927, D'yakonov 1967, Feder 1981, Warner 1982). Es gibt jedoch Hinweise darauf, daß *Ophiura robusta* möglicherweise über ein noch breiteres Nahrungsspektrum verfügt. Dieser kleinwüchsige Ophiuroide ist als boreal-arktische Art vor allem an den Küsten Grönlands, Spitzbergens und des Karameeres beheimatet, jedoch auch im borealen Atlantik und der Nordsee verbreitet (Mortensen 1927, Anisimova 1989). Im Gegensatz zu anderen Ophiuroidenarten wie z.B. *Ophiacantha bidentata* und *Ophioscolex glacialis* bevorzugt *O. robusta* flache Schelfgebiete oder Banksysteme bis 450 m Tiefe (Mortensen 1927). Piepenburg (1988) fand auf der Belgica-Bank im Gebiet der westlichen Framstrasse über 220 Ind m⁻²; *O. robusta* wies dort nach *Ophiocten sericeum* die höchsten Abundanzen auf. Der Autor beschrieb für *O. robusta* eine fleckenhafte Verteilung, die vor allem auf die Besiedlung von erhöhten Standorten wie Steinen oder Felsen zurückgeführt wird. Dieses Verhalten ist vorwiegend bei Suspensionsfressern zu beobachten (Broom 1975). Da es Hinweise auf relativ hohe Strömungsgeschwindigkeiten über diesem Gebiet gibt (Schneider & Budeus 1994), stellt sich die Frage, ob diese Tiere in der Lage sind, eine durch hohe Bodenstromgeschwindigkeiten erhöhte Partikelfracht in der Boden-Grenzschicht zu nutzen.

Ziel dieser Studie war es daher, die Ernährungsökologie der gut zu hälternden Art *Ophiura robusta* in Abhängigkeit von Nahrungsangebot und Strömungsverhältnissen zu untersuchen.



3.2 Material und Methoden

3.2.1 Untersuchungsgebiet

Während der Meteor-Reise 21/4 wurden vorwiegend geologisch ausgerichtete Untersuchungen auf der Spitzbergen-Bank nordöstlich der Bäreninsel durchgeführt. Ein aus 6 Stationen bestehender Transekt führte vom Fingerdjupet (≈ 100 m) bis auf die Bank (≈ 40 m) (Karte Abb. 3.2; Tab. 3.1). Hierbei ließen sich auch lebende Ophiuroiden gewinnen.

Die Spitzbergen-Bank, auf 75° - 76° N zwischen 18° E und 24° E gelegen, gehört zu den flachsten Gebieten des epikontinentalen Barentsmeeres. Sie liegt im Einflußbereich arktischer Wassermassen; im Sommer kommt es jedoch zu einer Mischung des kalten arktischen Wassers mit erwärmtem Schmelzwasser. Dieses warme, salzarme „Spitzbergen-Bank-Wasser“ (1 - 3° C, $S < 34.4$) ist ausschließlich in einem mesoskaligen Wirbel über dem zentralen Teil der Bank zu finden (Loeng 1991). Die Strömungsverhältnisse in der Barentssee werden stark von der Bodentopographie beeinflusst. Dies gilt in typischer Weise für die Banksysteme wie z. B. Spitzbergen-Bank und Zen-

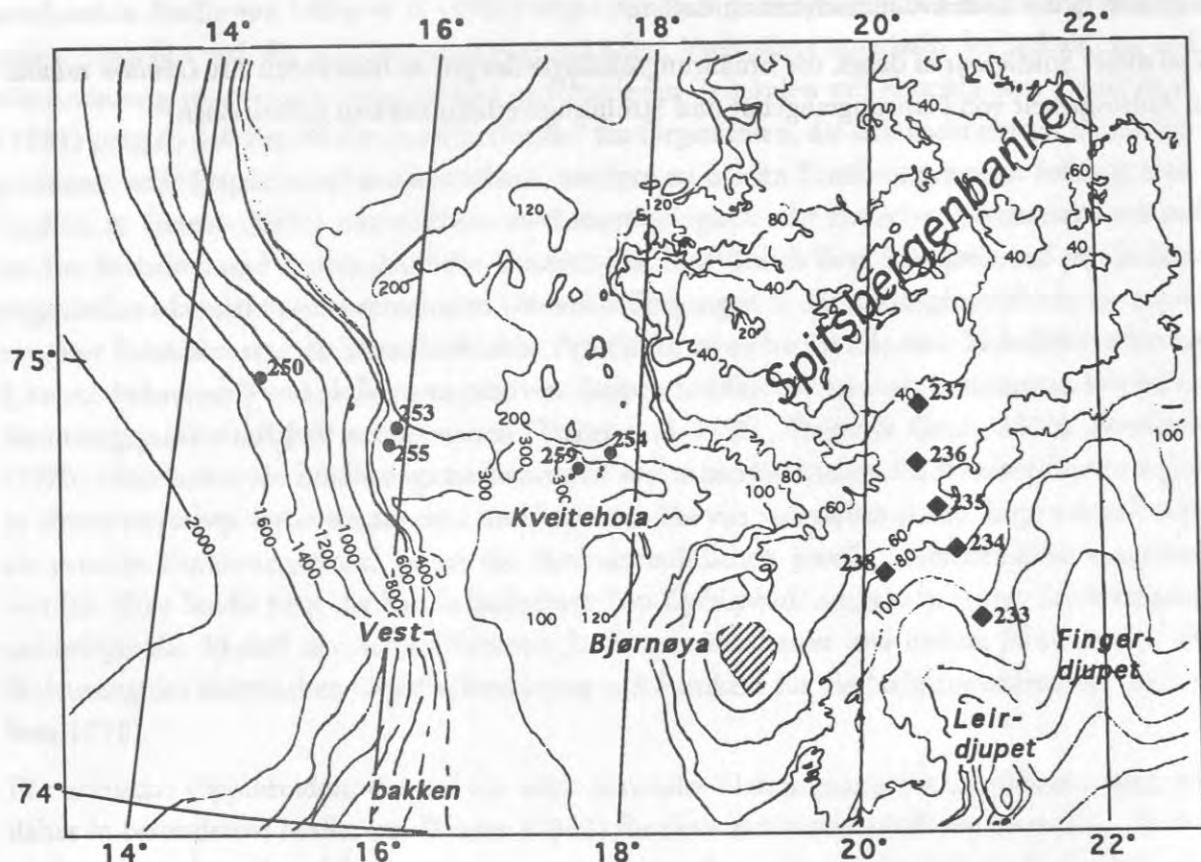


Abb. 3.2: Stationen der Meteor-Reise 21/4. Rauten: Stationen des Spitzbergen-Bank-Transektes (UW-Video, Van Veen-Greifer); Punkte: UW-Fotografie; Stationsnummern: siehe Pfannkuche et al. 1992.

Tab. 3.1: Sedimenteigenschaften und Faunenzusammensetzung des Spitzbergen-Bank-Leirdjupet-Transektes (M21/4) nach Van Veen-Greifer-Proben und UW-Fotografie (s. Henrich et al. 1992). Die Geschwindigkeit der Bodenströmung wurde anhand des Partikeltransportes auf Videoaufnahmen abgeschätzt. *: +++ = $n > 20$ Ind./0.1 m². ++ = $10 < n < 20$ Ind. 0.1 m² (eigene Beobachtungen)

Station	233	234	235	236	237	238
geogr. Breite	74°34,82' N	74°40,76' N	74°46,49' N	74°51,78' N	75°01,79' N	74°37,35' N
geogr. Länge	21°00,33' E	20°49,7' E	20°36,43' E	20°24,91' E	20°25,77' N	20°12,49' E
Wassertiefe	104 m	80 m	60 m	57 m	44 m	82 m
Bodenströmung	10-20 m/s	ca. 1-2 Knoten (0.5-1 m/s)	ca. 1 m/s	>starke Strömung<	2 - 4 Knoten (1-2 m/s)	ca. 1-2 Knoten (0.5-1 m/s)
Sediment	grober Kies; Schwarzschiefer; coquinas: Schalen und Schill von <i>Mya truncata</i> , <i>Chlamys islandica</i> , Balaniden; darunter Weichboden	coquina: Schalen und grober Schill von <i>Mya truncata</i> , <i>Chlamys islandica</i> , Balaniden (mittl. Größe ca 5-10 cm). Komplette Schalen liegen oft mit der konkaven Seite nach oben (trotz hoher Strömungsgeschw.), einige Schwarzschiefer-Platten	coquina (Größe der Schalentteile: einige cm). Kiesablagerungen; Megarippel (Rücken zus.gesetzt aus größeren Bestandteilen)	coquina (feiner Muschel- und Balanidenschill, 1-3 cm), Schwarzschiefer-Gerölle; Sedimentbewegung: "rolling and jumping particles")	Kalksand und feiner Kies, bestehend vorwiegend aus Balaniden- und Muschelschill mit einigen größeren Schwarzschiefergeröllen; sichtbarer Transport des Oberflächensedimentes, Megarippel (Amplitude ca. 0.5 m), darauf kleinere Strömungsrippel im rechten Winkel	coquina: große Schalen und Schill (5-10 cm), gelegentlich Schwarzschiefer, komplette Muschelschalen oft mit der konkaven Seite nach oben
Epifauna	sessil auf dem Schwarzschiefer: Balaniden, krustenförmige Bryozoen, Schwämme (<i>Suberites sp.</i> , <i>Sycon sp.</i>), Actinien coquina und Weichboden: Oktokorallen (<i>Eunephtya sp.</i> , <i>Bivalvia</i> , viele Siphonöffnungen; Polyplacophoren, Bryozoen, Hydrozoen reguläre Echinoiden Ophiuroiden	Bewuchs der Steine mit enkrustierenden Arten (Balaniden, Schwämme, Bryozoen, Hydrozoen); Actinien coquina: reguläre Seeigel, Ophiuroiden , Actinien, koloniebildende Hydrozoen, Brachyuren Weichboden: Oktokorallen (<i>Eunephtya sp.</i>), reguläre Echinoiden	Rippel-Rücken: Bryozoen, Hydrozoen, Balaniden Rippel-Täler: Asteroiden ; Holothurien gelegentlich: Brachiopoda, Polyplacophora, Ophiuroiden , <i>Bivalvia</i> , reguläre Echinoiden	wenige Hydrozoen, Holothurien , Brachyuren	wenige Holothurien	coquina: reguläre Echinoiden , Ophiuroiden , Aktinien, Hydrozoen-Kolonien Brachyuren, Asteroiden , Holothurien , kleine Ophiuroiden
Ophiuroiden *	+++	++ (14)	++	-	-	+++

tral-Bank. Im allgemeinen ändert sich dabei die Strömungsrichtung mit der Tiefe nur wenig (Loeng 1990). In südwestlicher Richtung befindet sich das Kveitehola, ein glazial geformtes Tal, das sich über zwei Sills zum Kontinentalabhang hin öffnet und die Spitzbergen-Bank von der Bäreninsel-Bank im Süden trennt.

Die Spitzbergen-Bank zeichnet sich durch eine auffallende Verteilung ihrer Oberflächensedimente aus. Diese scheint durch starke Bodenströmungen kontrolliert zu werden. Auf dem Bankrücken ist grober, bioclastischer Sand zu finden, während die typische Sedimentoberfläche an den oberen Hängen aus Schill- und Kies-Ablagerungen besteht. Die Bildung dieser Restsedimente ist das Ergebnis einer Besiedlung durch endobenthische Mollusken (fast ausschließlich *Mya truncata*) im Postglazial, die im frühen Holozän durch starke Bodenströme freigespült wurden. Diese Schill/Kies-Schicht stellt heute somit ein sekundäres Hartsubstrat für die Benthosfauna dar (Bickert & Henrich 1989).

Weitere Informationen über die *in situ*-Bedingungen und die Epifauna auf den Transekt-Stationen lieferten Unterwasser-Video-Aufnahmen, die von R. Henrich (GEOMAR Kiel) und J. Reitner (Institut für Paläontologie, Berlin) mit einer Osprey®-Farbkamera durchgeführt wurden. Diese Kamera war an einem Absetzgestell befestigt und beweglich; sie konnte über ein Einleiterkabel von Bord aus gesteuert werden.

Die Stationsdaten sowie Sedimenteigenschaften und Beobachtungen zur Faunenzusammensetzung der beprobten Stationen sind in Tab. 3.1 dargestellt.

3.2.2 Probennahme und Hälterung

Die untersuchten Tiere wurden im Juni 1992 an der südlichen Spitzbergen-Bank mit Hilfe eines Van Veen-Greifens (beprobte Fläche: 0.1 m²) gewonnen. Sie stammten aus Wassertiefen von 60 - 100 m. Etwa 30 Tiere mit Scheibendurchmessern von 2.8 - 4.5 mm konnten über zwei Jahre gehältert werden.

Abgesammelte Exemplare wurden an Bord in 10 l-Kunststoffaquarien mit Schaumstofffiltern eingesetzt und in einem Kühlcontainer bei 1°C gehältert. Zunächst erfolgte in ca. zweiwöchigen Abständen ein Wasserwechsel mit Seewasser aus dem Untersuchungsgebiet, nach der Überführung der Aquarien in einen Kühlraum des Instituts für Meereskunde wurde es allmählich durch gealtertes, künstliches Seewasser (Tropic Marin Seesalz, S = 34) ersetzt. Der Austausch betraf nie mehr als 1/3 des gesamten Wasservolumens. *O. robusta* wurde auf feinem Schill und Muschelschalen aus dem Untersuchungsgebiet gehältert. Der Raum war stets dunkel. Für Videobeobachtungen wurde eine 40 W-Rotlichtlampe als Lichtquelle verwendet. Mußte die Raumbeleuchtung während der notwendigen Wartungsarbeiten eingeschaltet werden, zeigten die Tiere in Reaktion auf das Licht eine erhöhte Aktivität (Moore & Cobb 1985 a, b). Die Tiere wurden in zwei- bis vierwöchigen Abständen gefüttert. Für Fütterungsversuche verwendete Tiere hatten mindestens eine Woche vor Versuchsbeginn gehungert.

Verwendetes Futter

Für die Fütterung in den Aquarien und während der Experimente wurden verschiedene Futterarten verwendet, die jeweils auf unterschiedliche Ernährungsweisen abgestimmt waren. Nach Warner (1982) wurde die für Benthosorganismen ungewöhnliche Einteilung in Karnivorie und Mikrophagie vorgenommen, da eine makrophage Ernährungsweise bei Ophiuroiden bis auf wenige herbivore Spezialisten mit Karnivorie gleichzusetzen ist.

Karnivorie:

Pandalus sp. aus Agassiztrawl-Fängen wurde an Bord tiefgefroren. Für die Fütterung wurden einzelne Individuen aufgetaut, vom Exoskelett befreit und zerteilt.

Mikrophagie:

Suspensionsfresser und Sedimentfresser werden zusammenfassend als Mikrophage bezeichnet. Für diese Ernährungsweise wurden zwei Futtersubstanzen ausgewählt:

- Mikrozell[®] besteht aus getrockneten Phytoplankton-Partikeln und wurde als kommerzielles Aufzuchtfutter für *Artemia salina* entwickelt (Dohse-Aquaristik);
- Proteinbeschichtete Latex-Partikel (Mikrosphären) fanden bereits in zahlreichen Studien zur Ernährungsweise und Partikelselektion von Benthosorganismen Anwendung (z. B. Jumars et al. 1982, LaBarbera 1978, Clements & Stancyk 1984). Größen, Dichte und Fluoreszenzeigenschaften der verwendeten Partikel werden in Kap. 3.2.3. beschrieben.

Video-Beobachtung

Da die Ophiuroiden auf Lichteinfall empfindlich reagierten, erwies sich für die längerfristige Beobachtung der Tiere in den Aquarien und im Strömungskanal eine Schwachlicht-Kamera als notwendig. Es wurde eine besonders im roten Spektralbereich empfindliche Schwarz-Weiß-Video-Kamera mit einem Makrozoom-Objektiv verwendet. Für diese Kamera war eine Rotlichtlampe als Lichtquelle ausreichend, auf die die Tiere keine auffälligen Reaktionen zeigten. Ein Langzeit-Videorecorder mit Zeitraffermodus ermöglichte eine Beobachtung der Tiere bis zu mehreren Tagen.

3.2.3. Experimente im Strömungskanal

3.2.3.1. Eigenschaften des verwendeten Kanalsystems

Die im Strömungskanal durchgeführten Untersuchungen sollten zunächst den Einfluß einer gerichteten turbulenten Strömung auf das Verhalten von *O. robusta* zeigen, nachdem die Tiere

während der Hälterung in den Aquarien einer ungerichteten, turbulenten Wasserbewegung ausgesetzt waren (Exp. 1). Weitere Experimente sollten erweisen, ob ein Einfluß der Strömungsgeschwindigkeit auf die Partikelaufnahme beobachtet werden kann (Exp. 2 und 3). Insgesamt wurden 11 Individuen von *O. robusta* untersucht.

Der verwendete Strömungskanal wurde von W. Ziebis nach einem Modell von Vogel (1981) modifiziert (Ziebis 1992). Es handelt sich um ein zirkulierendes System, das im wesentlichen aus einer Kanalrinne mit Testsektion und einem rückführenden Rohrsystem besteht. Die Gesamtlänge der Rinne beträgt 200 cm bei einem Durchmesser von 30 cm, die Rohre haben einen Durchmesser von 12 cm. Der Strömungskanal befindet sich in einem wassergefüllten Kunststoffbecken, das als Thermostatbehälter dient. Die Versuchstemperatur kann über einen externen Kreislauf reguliert werden. Es zeigte sich allerdings, daß diese Konstruktion für tiefe Versuchstemperaturen um 1°C nur bedingt geeignet ist, da das System bei Umgebungstemperaturen über 18°C sehr störungsanfällig ist. Während der Versuche wurde die Temperatur in Kanalwasser und Kühlbad über einen Data-Logger (Squirrel 1200, Fa. Grant) kontinuierlich aufgezeichnet. Der verwendete Motor erlaubt eine Strömungsgeschwindigkeit von maximal 5.5 cm/s. Die Umdrehungszahl und somit die Strömungsgeschwindigkeit kann stufenlos eingestellt werden. Die Strömung in der Rinne ist als gerichtet und turbulent anzusehen, und es wurde nachgewiesen, daß sich im Kanalwasser eine Boden-Grenzschicht ausbildet (Details siehe Ziebis 1992).

Der Kanalboden wurde etwa 1 cm hoch mit Sediment bedeckt und bis zu einem Wasserstand von 10 cm mit Seewasser aufgefüllt. Es waren etwa 100 l Wasser erforderlich, um diesen Wasserstand zu erzeugen. Da *O. robusta* auf grobem Untergrund gesammelt und auch gehältert wurde, erwies sich 500 µm-gesiebter Sand aus der Kieler Bucht (Sandwatt vor Stein) als günstig. Für dieses Sediment wurden Korngröße und Wassergehalt bestimmt. Das verwendete Seewasser stammte zu 1/3 aus dem Untersuchungsgebiet, zu 2/3 aus einem Vorrat an künstlich angesetztem Seewasser mit $S = 34$.

3.2.3.2. Aufbereitung der Mikrosphären-Suspension und Bearbeitung der Proben

Für Fütterungsversuche im Strömungskanal wurden fluoreszierende Polystyren-Latex-Partikel (Mikrosphären; Duke Scientific Corporation) als Futtersubstanz verwendet. Ihre Dichte von 1.05 g cm^{-3} entspricht etwa der Dichte von organischen Partikeln (Self & Jumars 1978). Sie sind in verschiedenen Durchschnittsgrößen erhältlich und weisen bei Belichtung mit kurzen Wellenlängen eine für jede Größe charakteristische Fluoreszenzfarbe auf (Tab. 3.2). Dies ermöglichte eine Kontrolle und Analyse der Partikelzusammensetzung sowohl im Kanalwasser als auch in Sediment- und Mageninhaltsproben. Um die Proteinschicht natürlicher Partikel zu simulieren und somit ihre Attraktivität als Futtersubstanz zu erhöhen, wurden die Mikrosphären in 3%igem Rinderserum-Albumin suspendiert. Während des Experiments genommene Wasserproben wurden direkt auf schwarzgefärbte Nuclepore®-PC-Filter mit einer Porengröße von 0.2 µm filtriert (siehe

Tab. 3.2: Verwendete Mikrosphären und Anregungswellenlängen.

Mittlerer Durchmesser	Abweichung von der Nenngröße (%)	Fluoreszenzfarbe	Anregung (nm)	Anteil (%)
2 μm	<5	blau	365	6.7
6 μm	<5	dunkelgrün	469	43.8
10 μm	<15	hellgrün/gelb/rot	365/469/490	44.9
22 μm	<14	hellgrün/gelb	365/469	4.4
97 μm	<8	gelbgrün	365	0.2

Abb. 3.3). Am Ende des Experiments genommene Sedimentproben mußten einem Extraktionsverfahren (Abb. 3.4) unterzogen werden, um die Mikrosphären vom Sediment zu trennen. Sie konnten dann ebenfalls filtriert werden.

Da das Ziel dieser Studie darin bestand, die Reaktion von *O. robusta* auf suspendierte Partikel als mögliche Nahrungsquelle zu untersuchen, wurden vorzugsweise kleine Partikelgrößen im Größenbereich von Diatomeen und Flagellaten ausgewählt. Diese bleiben bei den verwendeten Strömungsgeschwindigkeiten zum großen Teil in Suspension, so daß das Problem einer quantitativen Sedimentation der Testpartikel (vgl. LaBarbera 1978) entfällt. Da ein siebartiger Filtriermechanismus für *O. robusta* aufgrund des Abstandes und der Länge der Stacheln ausgeschlossen werden kann, ist - falls eine mikrophage Ernährung beobachtet werden kann - eine unselektive Partikelaufnahme mit Hilfe der Ambulacralfüßchen zu vermuten (Pentreath 1970).

Vor Zugabe der Mikrosphären-Suspension wurde jeweils die Seston-Konzentration im Kanalwasser bestimmt. Mit Hilfe von an einem Gestell befestigten Pasteurpipetten konnten jeweils 500 ml Wasser in definierter Höhe über dem Sediment entnommen und auf Whatmann GF/C-Glasfaserfilter filtriert werden. Durch eine Peristaltikpumpe wurde die Ansauggeschwindigkeit dabei der entsprechenden Strömungsgeschwindigkeit angepaßt (Details siehe Ziebis 1992).

Bearbeitung der Sedimentproben

Nach Ende eines Experimentes wurde das Wasser im Kanal langsam abgelassen, bis der Wasserstand über dem Sediment nur noch wenige cm betrug. Zur Entnahme von jeweils 1 cm^3 ($1\text{cm}^2 \cdot \text{cm}^1$) Sediment/Probe diente eine abgesägte 5 ml-Kunststoffspritze. Zur Trennung der Mikrosphären vom Sediment wurde ein gravimetrisches Trennverfahren mit Calciumbromid angewendet (Thomsen 1989). Die getrockneten Sedimentproben werden mit 33%iger CaBr_2 -Lösung aufgefüllt; diese Lösung besitzt eine höhere Dichte (1.2) als die verwendeten Mikrosphären und hält diese in Lösung, während die schwereren Sedimentkörner absinken (Abb. 3.4). Eine ausführliche Versuchsreihe durch Ziebis (1992) ergab bei sandigem Sediment eine optimale Partikelausbeute durch sechsmalige Wiederholung des Extraktionsverfahrens.

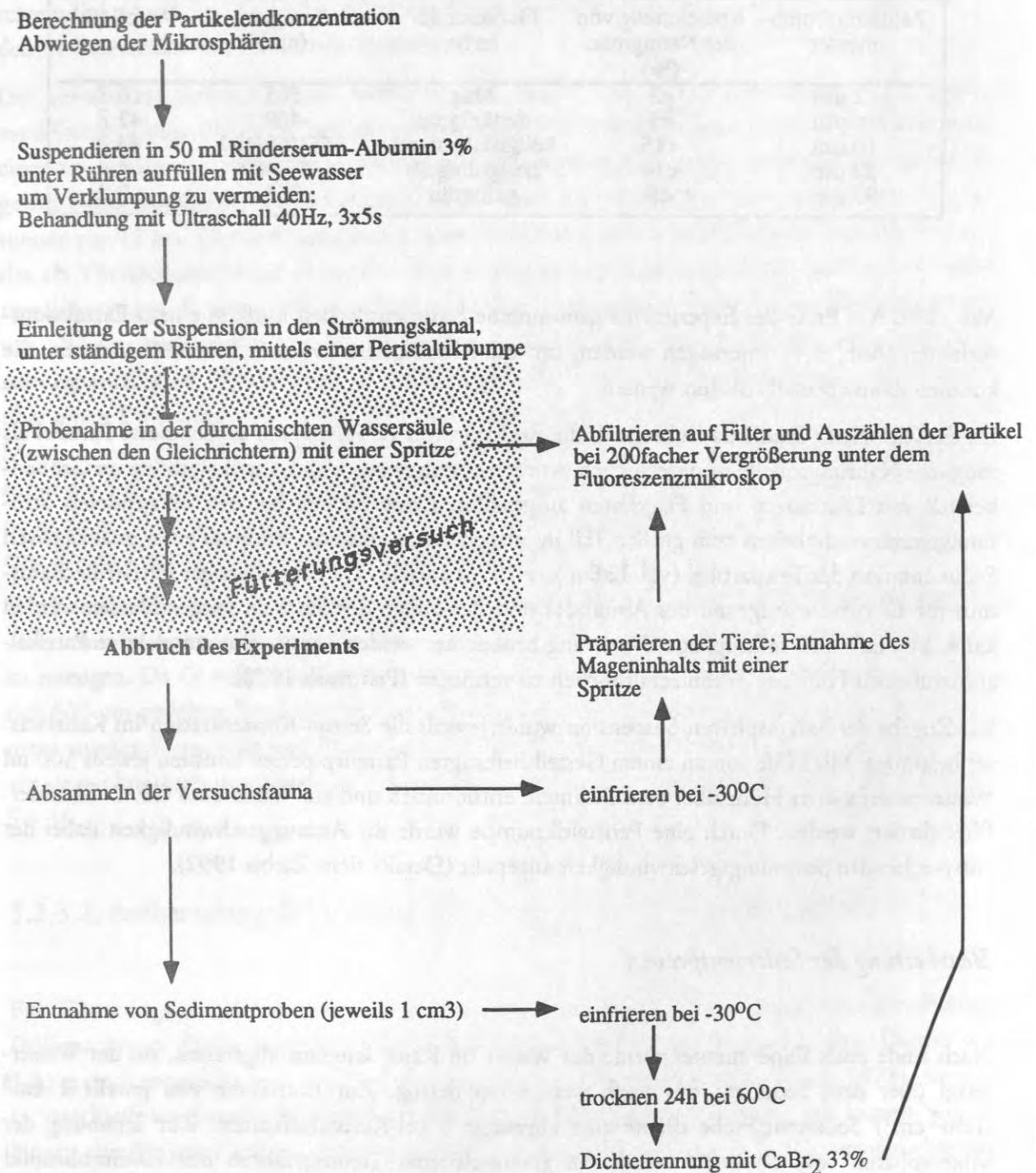


Abb. 3.3: Ablaufschema eines Fütterungsversuches im Strömungskanal: Vorbereitung der Mikrosphären-Suspension und Aufbereitung der Proben nach Versuchsende.

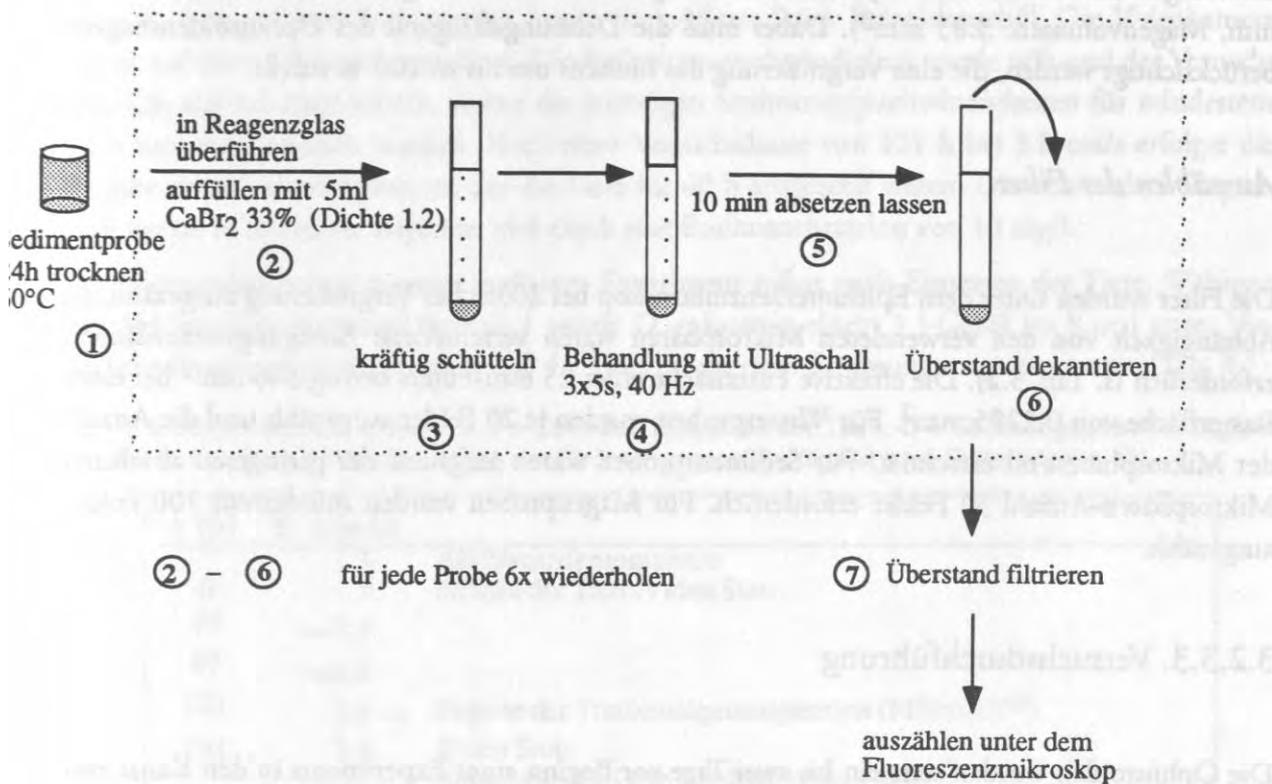


Abb. 3.4: Schematische Darstellung des verwendeten Extraktionsverfahrens für Mikrosphären aus Sedimentproben (Dichtentrennverfahren nach Thomsen 1989).

Präparation der Ophiuroiden

Nach Ende eines Experimentes wurden die Ophiuroiden abgesammelt und zunächst bei -30°C tiefgefroren. Bei der späteren Bearbeitung nach dem Auftauen erfolgte die Vermessung der Tiere und die Entnahme des Mageninhalts mit Hilfe einer Spritze mit stumpfer Kanüle (s. Kap. 2.2). Dazu wurden die Tiere zunächst in künstlichem Seewasser gespült, dann in frisches Seewasser überführt und dort präpariert. Der Mageninhalt wurde aufgrund der geringen Probenmenge keinem Extraktionsprozeß unterzogen, sondern mit Seewasser verdünnt und direkt filtriert, ebenso wie das Spülwasser und (in Exp. 3) die Flüssigkeit aus der Präparierschale.

Ophiuroiden besitzen einen sackartigen Magen, der in seiner Ausdehnung - mit wenigen Ausnahmen - auf die Körperscheibe beschränkt bleibt. Durch die ins Scheibenlumen vorspringenden Bursae werden Falten in die Magenhöhlung hineingedrückt. Die Fläche der Magenhöhlung beträgt nach Beobachtungen etwa 50 % der Fläche der Körperscheibe. Damit ergibt sich z. B. bei einem Modell-Ophiuroiden mit einem Scheibendurchmesser von 4 mm und einer geschätzten vertikalen Ausdehnung von 1 mm ein Magenvolumen von 3.5 mm^3 .

Ein Ausguß eines Tieres mit Polyesterharz bestätigte diese Berechnung (Scheibendurchmesser 4.2 mm, Magenvolumen: 3.85 mm³). Dabei muß die Dehnungsfähigkeit des Ophiuroidenmagens berücksichtigt werden, die eine Vergrößerung des Lumens um bis zu 100 % zuläßt.

Auszählen der Filter

Die Filter wurden unter dem Epifluoreszenzmikroskop bei 200facher Vergrößerung ausgezählt. In Abhängigkeit von den verwendeten Mikrosphären waren verschiedene Anregungswellenlängen erforderlich (s. Tab. 3.2). Die effektive Filterfläche eines 25 mm-Filters betrug 346 mm² bei einer Rasterfläche von 0.2285 mm². Für Wasserproben wurden je 20 Felder ausgezählt und die Anzahl der Mikrosphären/ml errechnet. Für Sedimentproben waren aufgrund der geringeren absoluten Mikrosphären-Anzahl 50 Felder erforderlich. Für Magenproben wurden mindestens 100 Felder ausgezählt.

3.2.3.3. Versuchsdurchführung

Die Ophiuroiden wurden stets ein bis zwei Tage vor Beginn eines Experiments in den Kanal eingesetzt, um eine Akklimatisierung zu gewährleisten. Während der Akklimatisierungsphase und der Experimente wurde der Kanal mit schwarzer Kunststoffolie abgedunkelt. Es erwies sich als notwendig, die Enden der Kanalsektion mit grober Nylongaze abzudecken, um „Ausflüge“ der teilweise sehr aktiven Tiere in das rückführende Kanalsystem zu verhindern. Vor dem Einsetzen der Ophiuroiden und während der Akklimatisierungsphase wurde das Kanalwasser mit Hilfe von Sprudelsteinen belüftet.

Durch Strömungskanal-Experimente sollten folgende Fragen beantwortet werden:

- Zeigt *Ophiura robusta* eine Reaktion auf eine gerichtete turbulente Strömung im Gegensatz zu einer ungerichteten Wasserbewegung? Wenn ja, ändert sich diese Reaktion mit steigender Strömungsgeschwindigkeit? (Exp. 1)
- Zeigt *O. robusta* eine Reaktion auf suspendierte Nahrungspartikel? (Exp. 1)
- Wenn ja, werden diese Partikel aufgenommen? Ist die Aufnahme für bestimmte Partikelgrößen selektiv und lassen sich Unterschiede bei verschiedenen Strömungsgeschwindigkeiten beobachten? Gibt es Hinweise auf Biodepositionsprozesse? (Exp. 2, 3)

Experiment 1

Nachdem sich im Kanalwasser eine konstante Temperatur von 1.5 °C eingestellt hatte, wurden drei Exemplare von *O. robusta* im Bereich der Testsektion (65 cm Kanallänge) in den Kanal einge-

setzt. In diesem Bereich befand sich eine Muschelschale (*Mya truncata*), die mit der konkaven Seite nach oben auf dem Sediment lag, sowie ein größeres Stück Balanidenschill. Die Videokamera wurde auf diese Sektion ausgerichtet. Die Strömungsgeschwindigkeit wurde während des Versuchs von 1.5. auf 3.8 cm/s erhöht, wobei die jeweiligen Strömungsgeschwindigkeiten für mindestens 24 h konstant gehalten wurden. Nach einer Versuchsdauer von 121 h bei 3.8 cm/s erfolgte die Zugabe einer Futtersuspension, der die Tiere für 40 h ausgesetzt waren. Die verwendete Suspension wurde in Seewasser angesetzt und ergab eine Endkonzentration von 10 mg/l.

Die Videoaufzeichnung begann in diesem Experiment sofort nach Einsetzen der Tiere. Während der Akklimatisierungsphase in Exp. 1 wurde *O. robusta* in einem 1 l-Gefäß im Kanal unter Versuchsbedingungen gehalten, ohne daß die Tiere bereits einer Strömung ausgesetzt waren (Tab. 3.3).

Tab. 3.3: Ablauf von Experiment 1. T = Zeit nach Einsetzen der Tiere; U = Strömungsgeschwindigkeit. Pfeile deuten auf Veränderungen der Strömungsgeschwindigkeit bzw. Futterzugabe hin.

t (h)	U (cm/s)	
	1.5	Akklimatisierungsphase
0	1.5	Einsatz der Tiere; Video Start
24	→2.5	
87	→3.8	
121	3.8 →	Zugabe der Trockenalgensuspension (Mikrozell®)
161	3.8	Video Stop; Entnahme der Tiere, Einfrieren bei -30°C

Die Videoaufnahmen wurden hinsichtlich der Aktivität und des Verhaltens der Tiere ausgewertet. Als Aktivitätsparameter wurden die Ortveränderungen/Zeiteinheit gewählt. Die Entnahme des Mageninhalts fand in partikelfrei (0.2 µm) filtriertem Seewasser statt. Futtersuspension und Magenproben wurden mikroskopisch ausgewertet.

Experiment 2

Bei diesem Versuch wurden ebenfalls drei Exemplare von *O. robusta* wie oben beschrieben eingesetzt. Das Experiment fand bei einer Strömungsgeschwindigkeit von 1.5 cm/s statt. Die Versuchsdauer wurde a priori auf 6 h nach Einleitung der Suspension begrenzt (Tab. 3.4).

Tab. 3.4: Ablauf von Experiment 2. T = Zeit nach Einsetzen der Tiere; U = Strömungsgeschwindigkeit. Die Strömungsgeschwindigkeit wurde während des gesamten Versuchs konstant gehalten.

t (h)	U (cm/s)	
	1.5	Akklimatisierungsphase
0		Entnahme der Sestonproben (Dauer: 30 min)
0.5		Einleitung der Mikrosphären-Suspension (Dauer: 50 min)
1.5		Wasserprobe
7.5		Wasserprobe Entnahme der Ophiuroiden Ablassen des Kanalwassers, Entnahme von Sedimentproben

Experiment 3

Bei diesem Experiment wurden fünf *O. robusta* sowie ein *Ophiopholis aculeata* eingesetzt. *O. aculeata* wird als Suspensionsfresser beschrieben (Warner 1982). Das Experiment wurde 5 h nach Einleitung der Suspension beendet. Die Strömungsgeschwindigkeit betrug 3.8 cm/s (Tab. 3.5)

Tab 3.5: Ablauf von Experiment 3. T = Zeit nach Einsetzen der Tiere; U = Strömungsgeschwindigkeit. Die Strömungsgeschwindigkeit wurde während des gesamten Versuchs konstant gehalten.

t (h)	U (cm/s)	
	3.8	Akklimatisierungsphase
0		Entnahme der Sestonproben (Dauer: insges. 30 min)
0.5		Einleitung der Mikrosphären-Suspension (Dauer: 25 min).
1		Wasserprobe
2		Wasserprobe
3		Wasserprobe
4		Wasserprobe
5		Wasserprobe
6		Wasserprobe
		Entnahme der Ophiuroiden
		Ablassen des Kanalwassers, Entnahme von Sedimentproben

3.3 Ergebnisse der experimentellen Untersuchungen

3.3.1 UW-Video-Beobachtungen und Greiferproben

Die Transekt-Stationen an der Spitzbergen-Bank zeichnen sich durch deutliche Unterschiede in der aus den Videoaufnahmen geschlossenen Bodenstromgeschwindigkeit und der Sedimentbeschaffenheit aus. Auf den Stationen 236 und 237 mit geringeren Wassertiefen (44-57 m) war eine starke Strömung mit einer geschätzten Geschwindigkeit von mehr als 1 m s^{-1} zu beobachten, die in größeren Tiefen (St. 235, 234, 233) abnahm (Abb. 3.5).

Auf den Stationen 233, 234, 235 und 238 waren in den Greiferproben Echinodermen enthalten. Dies waren zu >90 % Ophiuroiden. *Ophiura robusta* war die häufigste Art, gefolgt von *Ophiopholis aculeata* und einzelnen Amphiuridae. Eine präzise Abundanzabschätzung konnte anhand dieser Proben nicht vorgenommen werden, da die Probengröße (Greiferinhalt) aufgrund der groben Sedimentbeschaffenheit stark variierte. Es wurde jedoch deutlich, daß Ophiuroiden in diesem Gebiet in hohen Abundanzen auftreten können: Auf den Stationen 233 und 238 fanden sich z.B. in einer Probe mit einer maximal beprobten Sedimentfläche von 0.1 m^2 mehr als 20 Ophiuroiden (entsprechend 200 Ind m^{-2}), größtenteils *Ophiura robusta*. Auf den Videoaufnahmen konnten diese Abundanzen dagegen nicht beobachtet werden. Dies ist zum einen durch die geringe optische Auflösung der Videokamera zu erklären, zum anderen muß die kleinräumig sehr heterogene Bodentopographie angeführt werden. Es ist anzunehmen, daß der überwiegende Teil dieser Tiere unter oder zwischen Gesteinsbrocken und Schalenfragmenten verborgen war. Nur in Einzelfällen (St. 233, 234) wurden Ophiuroiden auf dem Schill oder auf Steinen beobachtet. Größe, Armstellung und Anordnung dieser Tiere sprechen dafür, daß es sich bei den im Video beobachteten Ophiuroiden um Individuen der Arten *Ophiura robusta* (St. 233) und *Ophiopholis aculeata* (St. 234) handelt.

Greiferproben auf den Stationen 236 und 237 enthielten keine Echinodermen; auf den Stationen 235, 236 und 237 waren auf den Videoaufnahmen jedoch große Holothurien zu beobachten (cf. *Cucumaria* sp., geschätzte Länge bis 40 cm), die zum Teil in Gruppen von mehreren Tieren auftraten. Diese zeigten eine Ausrichtung parallel zur Strömung; die baumartig verzweigten adoralen Tentakel wiesen bis auf wenige Ausnahmen in Strömungsrichtung. Diese Stationen waren ansonsten nur wenig durch Epifauna besiedelt (vgl. Tab. 3.1).

3.3.2 Aquarienbeobachtungen

3.3.2.1 Hälterung und Habitatpräferenz

Sowohl *O. robusta* als auch *O. aculeata* ließen sich über einen langen Zeitraum im Aquarium halten. Nach einer hohen Anfangssterblichkeit, vermutlich durch Beschädigungen beim Fang verursacht, lebten die verbleibenden Tiere über zwei Jahre.

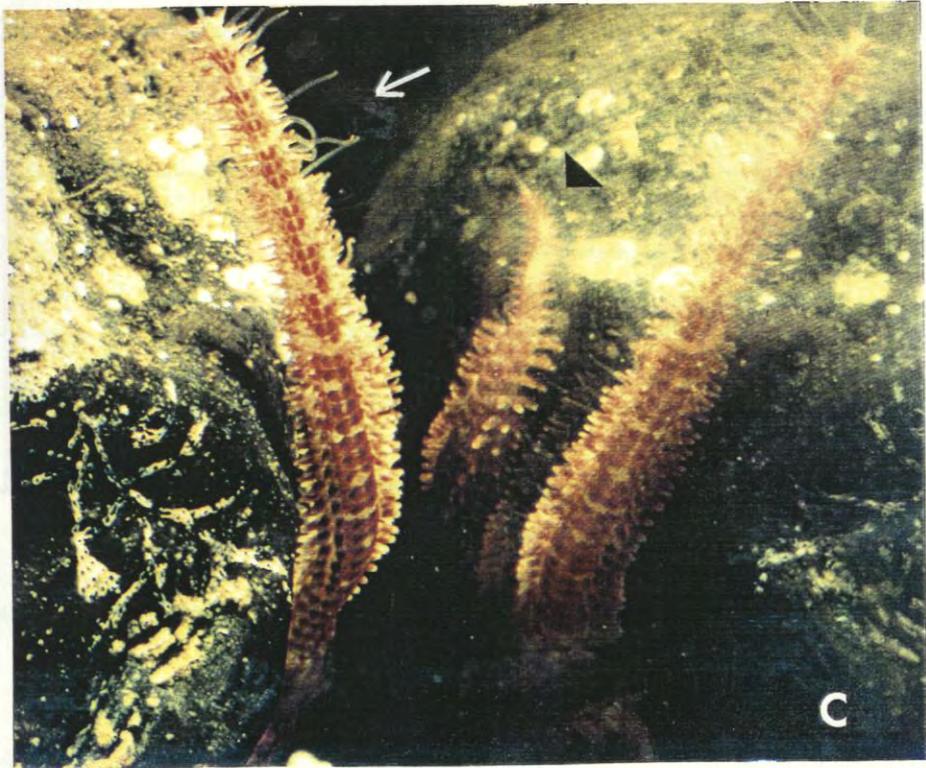
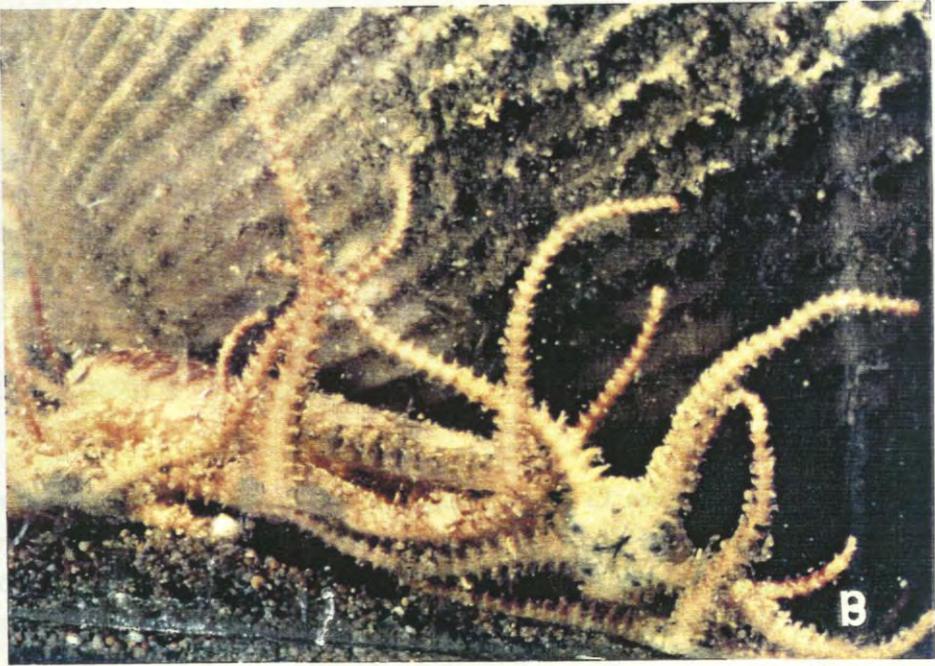
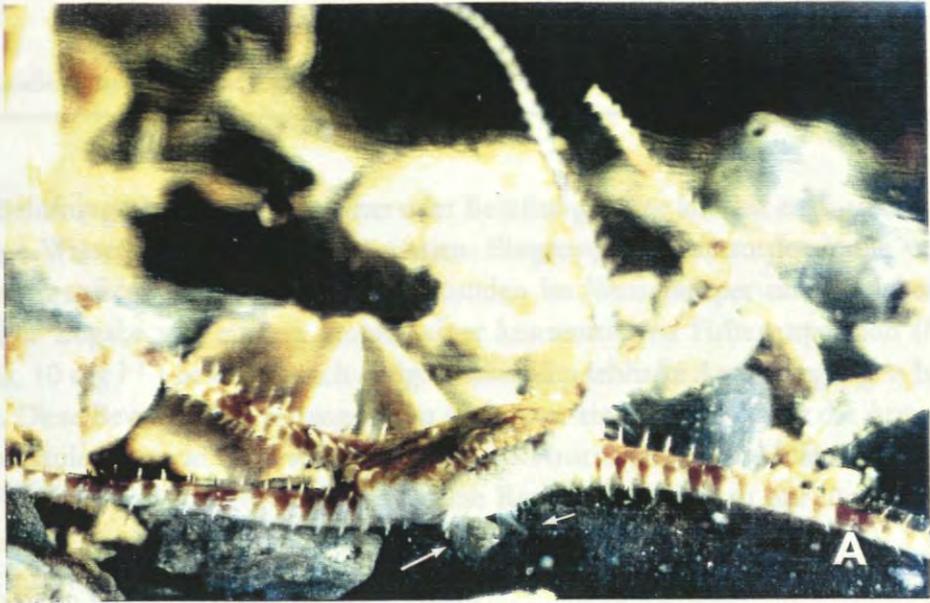
An Bord wurden zunächst mit Bryozoen bewachsene Steine sowie Muscheln der Gattung *Clino-cardium* mit in die Aquarien eingesetzt. Beide Ophiuroidenarten zeigten bereits kurz nach dem Einsetzen deutliche Präferenzen hinsichtlich ihrer Habitatwahl: *O. robusta* bevorzugte eine Position unter den Schalen der lebenden Muscheln, saß an den Rändern der Schillteile oder hielt sich an erhöhten Standorten (kleinere Steine, Filter) auf, während die größeren *O. aculeata* „geschützte“ Standorte zwischen den größeren Steinen bevorzugten (Abb. 3.5). Waren diese Positionen erst einmal eingenommen, änderten die Tiere sie nur selten. *O. aculeata* weist bemerkenswert lange Ambulacralfüßchen auf, die in die Wassersäule gestreckt werden (Abb. 3.5c). *O. robusta* erhob die Armspitzen oft in die Wassersäule, wobei manchmal ein oder zwei Arme nahezu senkrecht nach oben gestreckt wurden (Abb. 3.5a). Die Ambulacralfüßchen dieser Art sind nahe der Mundöffnung (Mundfüßchen) und an den Armbasen ebenfalls recht lang. Manchmal war zu beobachten, wie mit Hilfe dieser Füßchen der Untergrund abgetastet wurde.

Das einzige gehälterte Exemplar aus der Familie der *Amphiuridae* wurde in ein Aquarium mit feinem Sediment eingesetzt und konnte über mehrere Monate gehalten werden. Anfänglich lag dieses Tier in Form eines „Knäuels“ auf dem Sediment, wobei die Arme ineinander verschlungen waren (vgl. Emson & Wilkie 1982). Nach ein paar Tagen hielt es sich meistens im Sediment verborgen bzw. eingegraben.

3.3.2.2 Nahrungsaufnahme von *Ophiura robusta*

Auf Köder (Teile von *Pandalus* sp.) reagierte *O. robusta* zunächst mit Armbewegungen, die im folgenden als „Winkbewegungen“ bezeichnet werden. Nach etwa 30 s bewegten sich die Tiere dann auf die Nahrung zu und begannen zu fressen. Die Futterteile wurden dabei entweder durch Heben der Körperscheibe oder Heranziehen mit den Armen in der Mundregion plaziert. Längerfristige Beobachtungen mit der Videokamera zeigten, daß größere Nahrungsbrocken manchmal mit den Armen vollständig umschlossen und diese Position über Stunden beibehalten wurde.

Abb. 3.5 (Farbtafel, rechts): *Ophiura robusta* und *Ophiopholis aculeata*, gehältert im Aquarium. a: *O. robusta* auf Schill. Die Pfeile bezeichnen die Mundfüßchen. b: *O. robusta* an einer lebenden Muschel. Der Scheibendurchmesser der Tiere beträgt ca. 4 mm. c: *Ophiopholis aculeata*. Die Pfeile bezeichnen die in die Wassersäule gestreckten Ambulacralfüßchen und eine regenerierte Armspitze.



Durch die Belüftung über Schaumstofffilter oder Belüftungssteine kommt es zu einer turbulenten, ungerichteten Wasserbewegung in den Aquarien. Eingetropfte Futtersuspensionen verteilen sich Beobachtungen zufolge innerhalb weniger Sekunden im Wasserkörper und erreichen dann das Sediment. Die Zugabe von einigen Tropfen einer konzentrierten Futtersuspension (Mikrozell®; Endkonz. ca. 10 mg l^{-1}) bewirkte nach einigen Sekunden lebhafte Armbewegungen bei den meisten Tieren. Diese Bewegungen verlangsamten nach etwa einer Minute, aber die Arme verblieben in die Wassersäule gestreckt. *O. robusta* reagierte auf Anströmung mit Hilfe einer Pipette, auch ohne daß Futterpartikel zugegeben wurden. Diese Reaktion war jedoch nur für einige Sekunden zu beobachten.

3.3.3 Experimente im Strömungskanal

Das für Strömungskanal-Experimente mit *O. robusta* verwendete Sediment (s. Kap. 3.2) ist nach der Wentworth-Klassifikation als Feinsand zu bezeichnen. Der Anteil von Feinsand ($>0.063 \text{ mm} < 0.3 \text{ mm}$) beträgt 95 % des Trockengewichtes, die Porosität 38.8 % bei einem Wassergehalt von 19.5 % des Feuchtgewichtes.

3.3.3.1. Experiment 1

Dieses Experiment sollte klären, ob und in welcher Weise *O. robusta* auf eine gerichtete turbulente Strömung und eine Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit reagiert. Gegen Ende des Experiments wurden die Tiere zusätzlich für 40 h einer Futtersuspension ausgesetzt. Diese Suspension enthielt Futterpartikel mit einem Durchmesser von $1 \mu\text{m}$ bis $35 \mu\text{m}$ (Abb. 3.6).

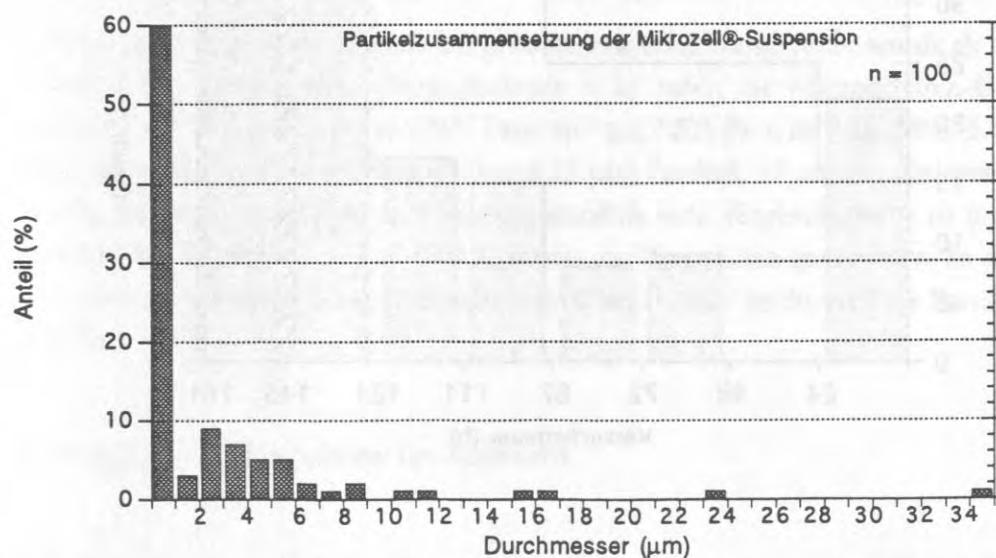


Abb. 3.6: Experiment 1: Größenzusammensetzung der Partikel in der Futtersuspension.

Um Langzeit-Beobachtungen in diesem Experiment durchführen zu können, wurde eine Aufnahmegeschwindigkeit von $3.2 \text{ Bildern s}^{-1}$ (480 h-Modus) gewählt. Aufgrund dieser Geschwindigkeit waren die Bewegungen der Armspitzen von *O. robusta*, die relativ schnell erfolgen können, nicht aufzulösen. Die erfaßten Aktivitätsmuster spiegeln daher lediglich Bewegungen der Körperscheibe wider.

Die drei in die Testsektion des Strömungskanal eingesetzten Tiere zeigten keine eindeutige (rheotaktische) Verhaltensreaktion: Ein Tier blieb während des Experimentes im Erfassungsbereich der Videokamera an den Schalenfragmenten in der Mitte der Testsektion. Die beiden anderen Tiere bewegten sich in Strömungsrichtung bzw. gegen die Strömungsrichtung und damit aus dem Blickfeld fort. Die Videoaufnahmen konnten somit nur für ein Tier ausgewertet werden.

Die Anfangsaktivität von *O. robusta*, definiert als Ortsveränderungen der Körperscheibe (s. Kap. 3.2), nahm nach 24 h bei einer Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit von 1.5 auf 2.5 cm s^{-1} zunächst ab - für 24 h erfolgte keine Bewegung der Körperscheibe - und stieg dann leicht an. Bei einer weiteren Erhöhung auf 3.8 cm s^{-1} wurden die Tiere ebenfalls aktiver. Mit den Bewegungen der Körperscheibe ging ebenfalls eine erhöhte Frequenz der „Winkbewegungen“ einher. Nach Zugabe der Futtersuspension bei gleichbleibender Strömungsgeschwindigkeit war eine wiederum erhöhte Aktivität sowohl der Gesamt-Motilität als auch der Armbewegungen zu beobachten (Abb. 3.7). Die Exemplare 2 und 3 zeigten ähnliche Aktivitätsmuster, die jedoch ohne Langzeit-Video-beobachtungen nicht quantitativ ausgewertet werden konnten.

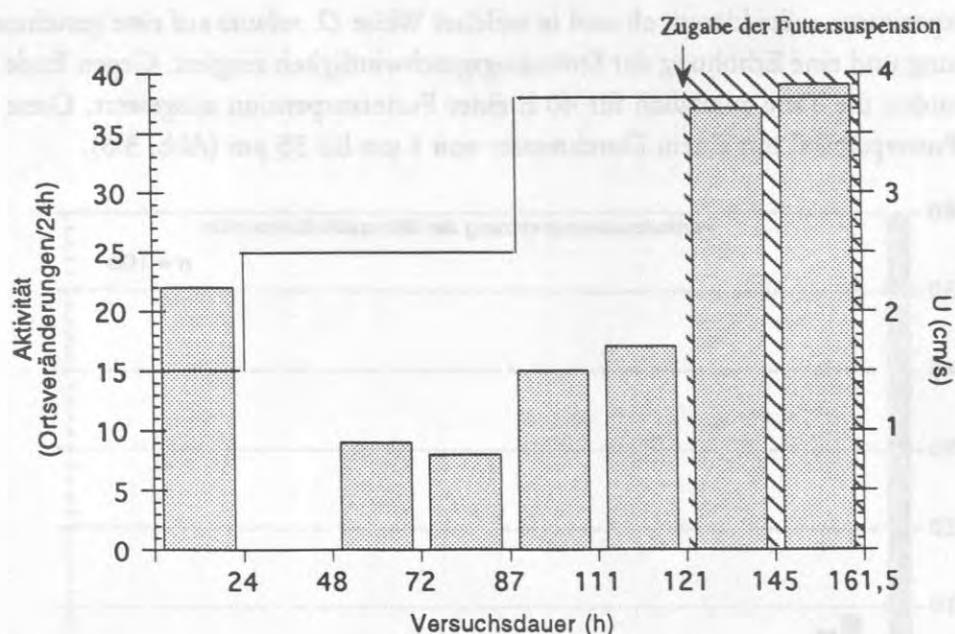


Abb. 3.7: Experiment 1: Aktivität von *O. robusta*, dargestellt als Bewegungsaktivität pro Zeiteinheit, und Strömungsgeschwindigkeit U in cm s^{-1} .

Im Magen aller drei Individuen wurde grünliches Material gefunden (Tab. 3.6). Bei den Tieren 2 und 3 waren Schleimfäden mit anheftenden Sedimentkörnern an den proximalen Armstacheln nahe der Armbasen zu beobachten.

Tab. 3.6: Experiment 1: Ergebnisse der Mageninhaltsuntersuchungen von *O. robusta*. dd = Scheibendurchmesser.

	dd (mm)	Magenfüllung	Mageninhalt
Tier 1	4.0	1/1	grünliches Material (79% <2 μ m); Sedimentkörner
Tier 2	4.0	2/3	grünliches Material, einige Sedimentkörner an der äußeren Mundöffnung
Tier 3	4.5	1/3	grünliches Material (97% <2 μ m), "Schleim"

Nachdem *O. robusta* in Experiment 1 eine positive Verhaltensreaktion auf eine Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit sowie den Eintrag von suspendierten Futterpartikeln zeigte, sollte weiterhin die Aufnahme dieser Partikel bei zwei unterschiedlichen Strömungsgeschwindigkeiten untersucht werden (Exp. 2 und 3).

3.3.3.2 Experiment 2 ($U = 1.5 \text{ cm s}^{-1}$)

Mikrosphären-Konzentration im Kanalwasser

Der Sestongehalt des Kanalwassers betrug vor Beginn des Experimentes 17 mg l^{-1} in 8 mm Höhe über dem Sediment und 16.8 mg l^{-1} in 30 mm Höhe.

Die sofort nach Zugabe der Suspension genommene erste Wasserprobe wurde als 0-Wert definiert. Im Verlauf des Experimentes (Versuchsdauer: 6 h) nahm die Mikrosphären-Konzentration im durchmischten Wasserkörper von $4507 \text{ Part. ml}^{-1}$ auf $3201 \text{ Part. ml}^{-1}$ ab (Abb. 3.8). Diese Abnahme betrifft vorwiegend die größeren (10 und 22 μm) Partikel. 97 μm -Partikel waren im Kanalwasser nicht nachzuweisen. Nach 6 h wurde zusätzlich eine Vergleichsprobe in 8 mm Höhe (d.h. innerhalb der Grenzschicht) über dem Sediment der Testsektion genommen. In dieser Probe zeigte sich eine im Vergleich zum durchmischten Wasserkörper leicht erhöhte Partikelkonzentration ($3540 \text{ Part. ml}^{-1}$).

Verteilung der Mikrosphären im Sediment

Die Konzentration von Mikrosphären im Sediment variierte zwischen 1364 und $11453 \text{ Part. pro cm}^{-2}\cdot\text{cm}^{-1}$. Es zeigte sich eine Abnahme der mittleren Mikrosphären-Konzentration in Proben, die

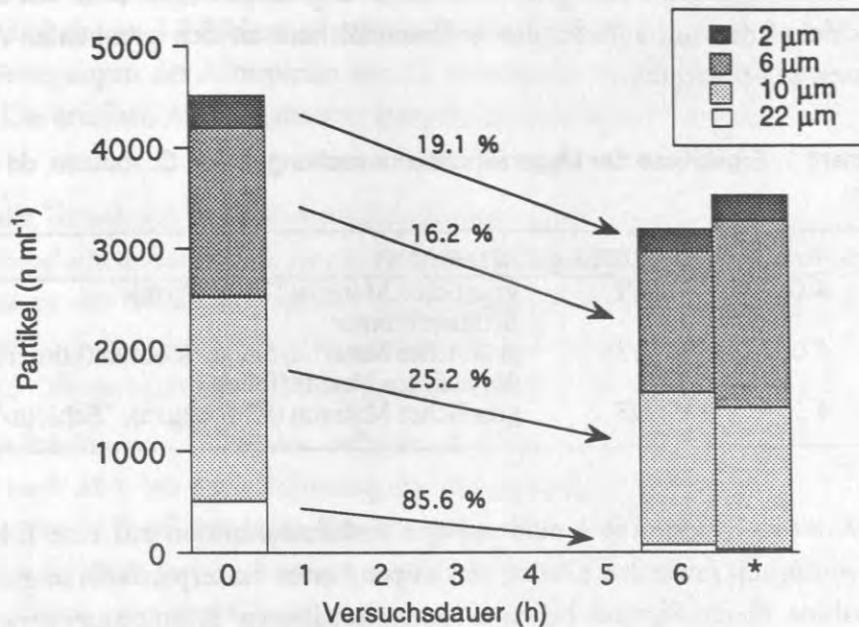


Abb. 3.8: Experiment 2: Anfangs- (0 h) und Endkonzentration (6 h) der Mikrosphären im Kanalwasser mit Angabe der prozentualen Abnahme. *: 8 mm über dem Sediment.

5 cm, 45 cm und 72 cm stromabwärts vom Gleichrichter genommen wurden (jeweils $n=3$) (Abb. 3.9). Diese Abnahme betraf insbesondere die Partikel mittlerer Größen (6 µm, 10 µm, 22 µm) und ist für die 2 µm-Partikel nicht zu beobachten. Im Bereich der Muschelschale war die Mikrosphären-Konzentration gegenüber allen anderen Sedimentproben erhöht.

Ophiura robusta

O. robusta zeigte keine einheitliche rheotaktische Reaktion: Im Verlauf des Versuchs nahm eines der Tiere eine Position an der Muschelschale ein, die anderen bewegten sich in Strömungsrichtung (Tier 1) und gegen die Strömungsrichtung (Tier 2) vom Einsetzort fort. Es waren 167 - 530 Mikrosphären in den Mägen enthalten; bezogen auf das Magenvolumen entspricht dies 61294 bis 163726 Partikeln cm^{-3} (Tab. 3.7). Dies entspricht einer 13 bis 120-fachen Anreicherung gegenüber dem Sediment.

Vor der Präparation wurden die Tiere mit 2 ml künstlichem Seewasser abgespült und in frisches Wasser überführt, um die auf der Oberfläche der Tiere haftenden Partikel erfassen zu können. Ein Vergleich der relativen Anteile der Partikelgrößen zeigt eine Verschiebung zugunsten der 2 µm-Partikel in den Mägen (Tab. 3.8, Abb. 3.10). Eine Anreicherung dieser kleinen Fraktion war auch im Verhältnis zu den Sedimentproben zu beobachten. Im Gegensatz dazu fanden sich mehr 22 µm-Partikel an der Oberfläche der Tiere als in deren Mägen. 6 µm-Partikel traten in den

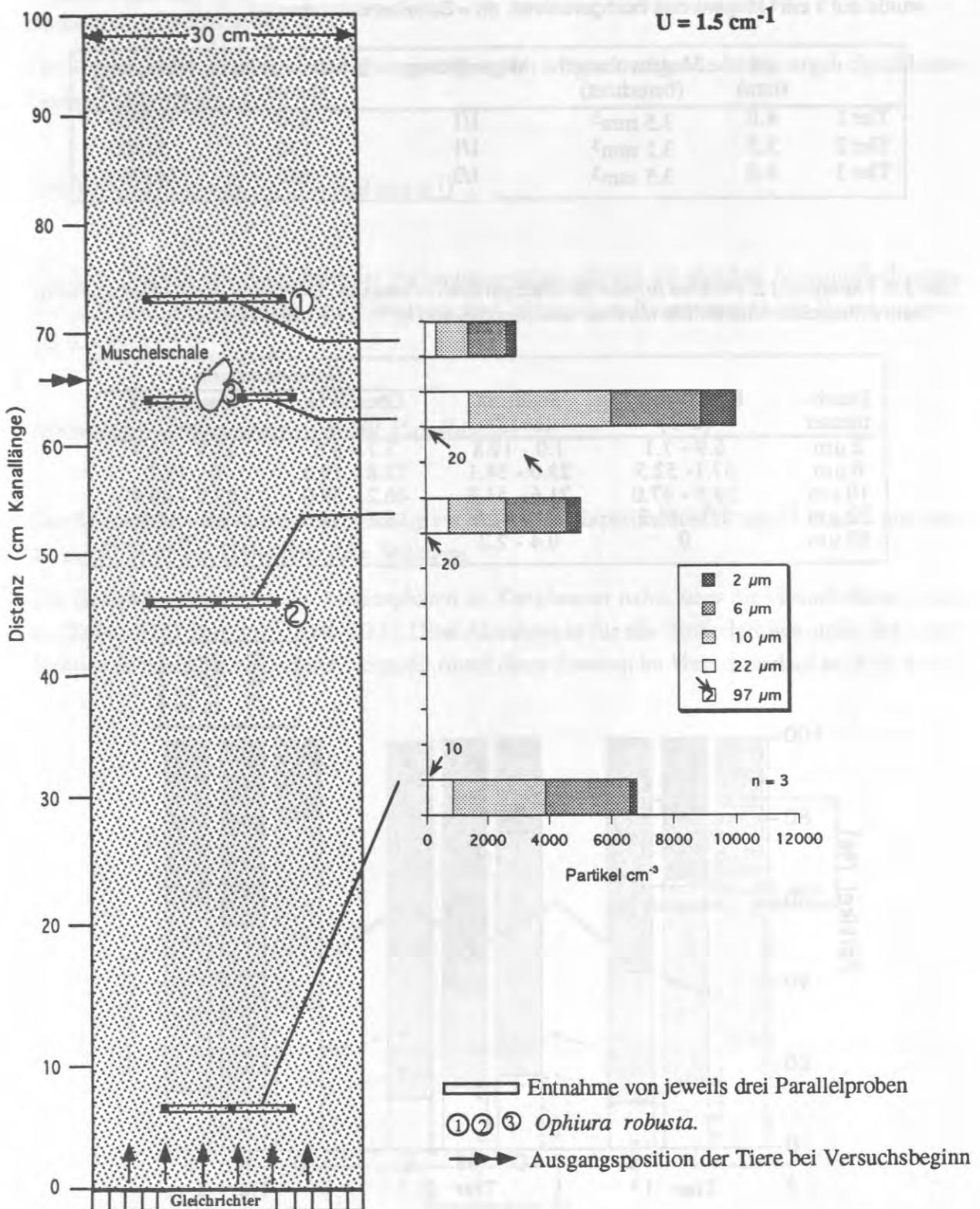


Abb. 3.9: Experiment 2: Anordnung der Ophiuriden bei Versuchsende im Strömungskanal und Konzentration der Mikrosphären im Sediment. Dargestellt ist die horizontale Kanalsektion; die Pfeile bezeichnen die Strömungsrichtung. Der Kanal ist nicht maßstabsgetreu dargestellt.

Tab. 3.7: Experiment 2: Größe und Mageninhalt von *O. robusta*. Die absolute Mikrosphären-Anzahl wurde auf 1 cm³ Mageninhalt hochgerechnet. dd = Scheibendurchmesser.

	dd (mm)	Magenvolumen (berechnet)	Magenfüllung	∑ Mikrosphären absolut	Mikrosphären cm ⁻³ *
Tier 1	4.0	3.5 mm ³	1/1	530	152000
Tier 2	3.5	3.1 mm ³	1/1	190	61300
Tier 3	4.0	3.5 mm ³	1/3	167	163700

Tab. 3.8: Experiment 2: Relative Anteile der Mikrosphären in Wasser-, Sediment- und Ophiuroiden-Proben. Angegeben sind jeweils Minimal- und Maximalwert in %. n = Anzahl Proben.

Durchmesser	Kanalwasser (n=3)	Sediment (n=12)	<i>Ophiura robusta</i>	
			Oberfläche (n=3)	Mageninhalte (n=3)
2 µm	6.9 - 7.1	1.0 - 19.8	3.7 - 5.8	18.7 - 53.7
6 µm	37.1 - 52.5	23.0 - 58.1	12.8 - 19.2	0 - 15.7
10 µm	39.5 - 47.0	21.6 - 51.8	46.2 - 59.0	23.2 - 49.9
22 µm	2.3 - 11.3	6.7 - 21.5	18.1 - 34.6	9.0 - 15.7
97 µm	0	0.4 - 2.2	0	0

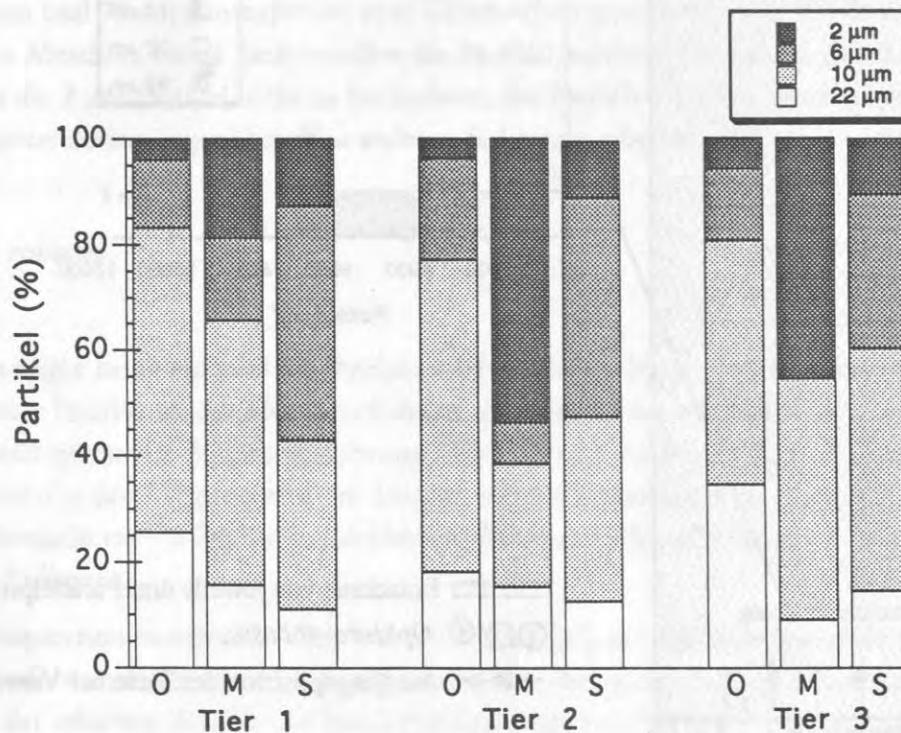


Abb. 3.10: Experiment 2: *O. robusta*. Dargestellt ist die relative Partikelzusammensetzung in den Magenhalten (M), auf der Oberfläche (O) und im umgebenden Sediment (S).

Mägen in geringerem Anteil als im Sediment auf. Bei der 10 μm - und 22 μm -Fraktion war kein eindeutiger Trend zu beobachten.

Der Vergleich der relativen Zusammensetzung in den Mägen und im Sediment ergab signifikante Unterschiede (U-Test, $p \leq 0.01$).

3.3.3.3 Experiment 3 ($U = 3.8 \text{ cm s}^{-1}$)

Für Exp. 3 galten mit Ausnahme der Strömungsgeschwindigkeit die gleichen Ausgangsbedingungen (Akklimatisierungsphase und Einsetzort der Ophiuroiden, Konzentration der Fittersuspension) wie für Exp. 2.

Mikrosphären-Konzentration im Kanalwasser

Der Sestongehalt des Kanalwassers betrug vor Beginn des Experimentes 17 mg l^{-1} in ca. 6 mm und 12 mg l^{-1} in 25 cm Höhe über dem Sediment.

Die Gesamtkonzentration der Mikrosphären im Kanalwasser nahm über die Versuchsdauer leicht ab ($2744 - 2221 \text{ Part. ml}^{-1}$, Abb. 3.11). Diese Abnahme ist für alle Partikelgrößen außer der 2 μm -Fraktion zu beobachten. Dadurch steigt der Anteil dieser Fraktion im Versuchsverlauf an (Abb. 3.12).

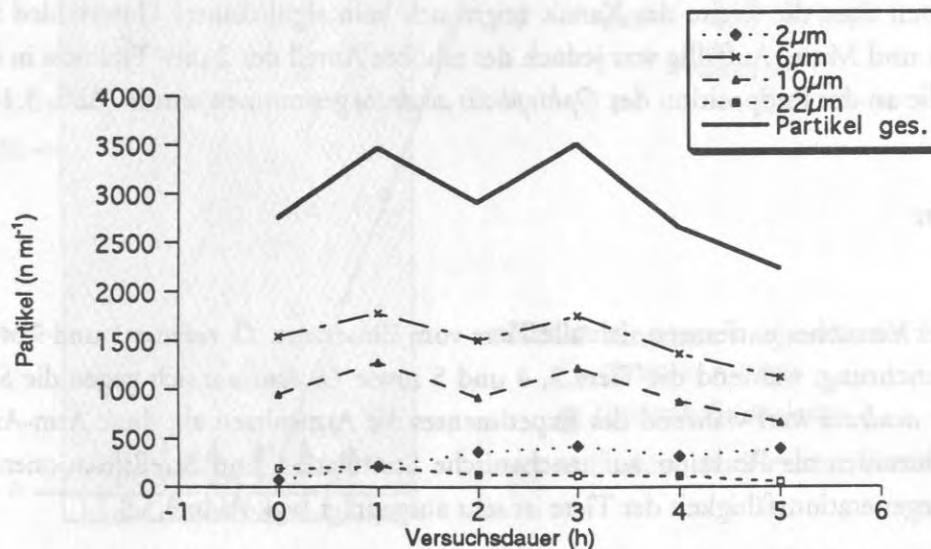


Abb. 3.11 Experiment 3: Mikrosphären-Konzentration im Kanalwasser in Abhängigkeit von der Versuchsdauer. Die durchgezogene Linie bezeichnet die Summe der Mikrosphären pro ml.

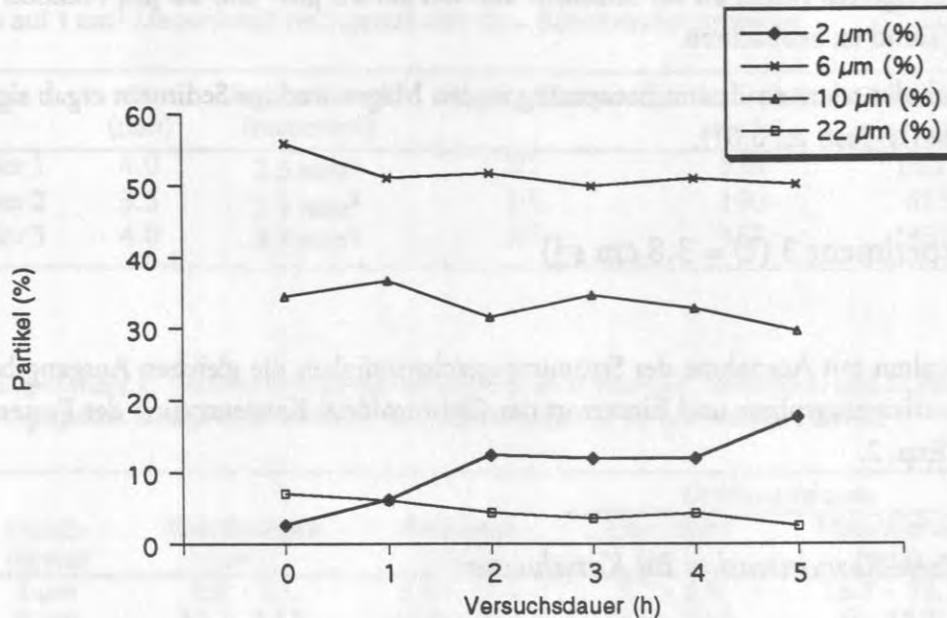


Abb. 3.12: Experiment 3: Relative Anteile der Mikrosphären im Kanalwasser in Abhängigkeit von der Versuchsdauer.

Verteilung der Mikrosphären im Sediment

Die Konzentration von Mikrosphären im Sediment lag in diesem Experiment zwischen 3909 und 10128 Part. cm^{-3} . Sie nimmt in Strömungsrichtung leicht zu (Abb. 3.13). Bei einem Vergleich der Sedimentproben über die Breite des Kanals zeigte sich kein signifikanter Unterschied zwischen Kanalrändern und Mitte. Auffällig war jedoch der erhöhte Anteil der 2 μm -Fraktion in der Sedimentprobe, die an der Endposition des *Ophiopholis aculeata* genommen wurde (Abb. 3.14).

Ophiuroiden

Im Verlauf des Versuches entfernten sich alle Tiere vom Einsetzort. *O. robusta* 1 und 2 wanderten in Strömungsrichtung, während die Tiere 3, 4 und 5 sowie *O. aculeata* sich gegen die Strömung bewegten. *O. aculeata* warf während des Experimentes die Armspitzen ab; diese Arm-Autotomie gilt bei Ophiuroiden als Reaktion auf mechanische Stimulation und Streßsituationen (Wilkie 1978). Die Regenerationsfähigkeit der Tiere ist sehr ausgeprägt (vgl. Abb. 3.5c).

Es waren 16 bis 257 Mikrosphären in den Mägen von *O. robusta* enthalten; bezogen auf das Magenvolumen entspricht dies 9600 bis 95090 Partikeln cm^{-3} (Tab. 3.9). Im Magen von *O. aculeata* fanden sich 2969 Mikrosphären, entsprechend einer Konzentration von 93000 cm^{-3} .

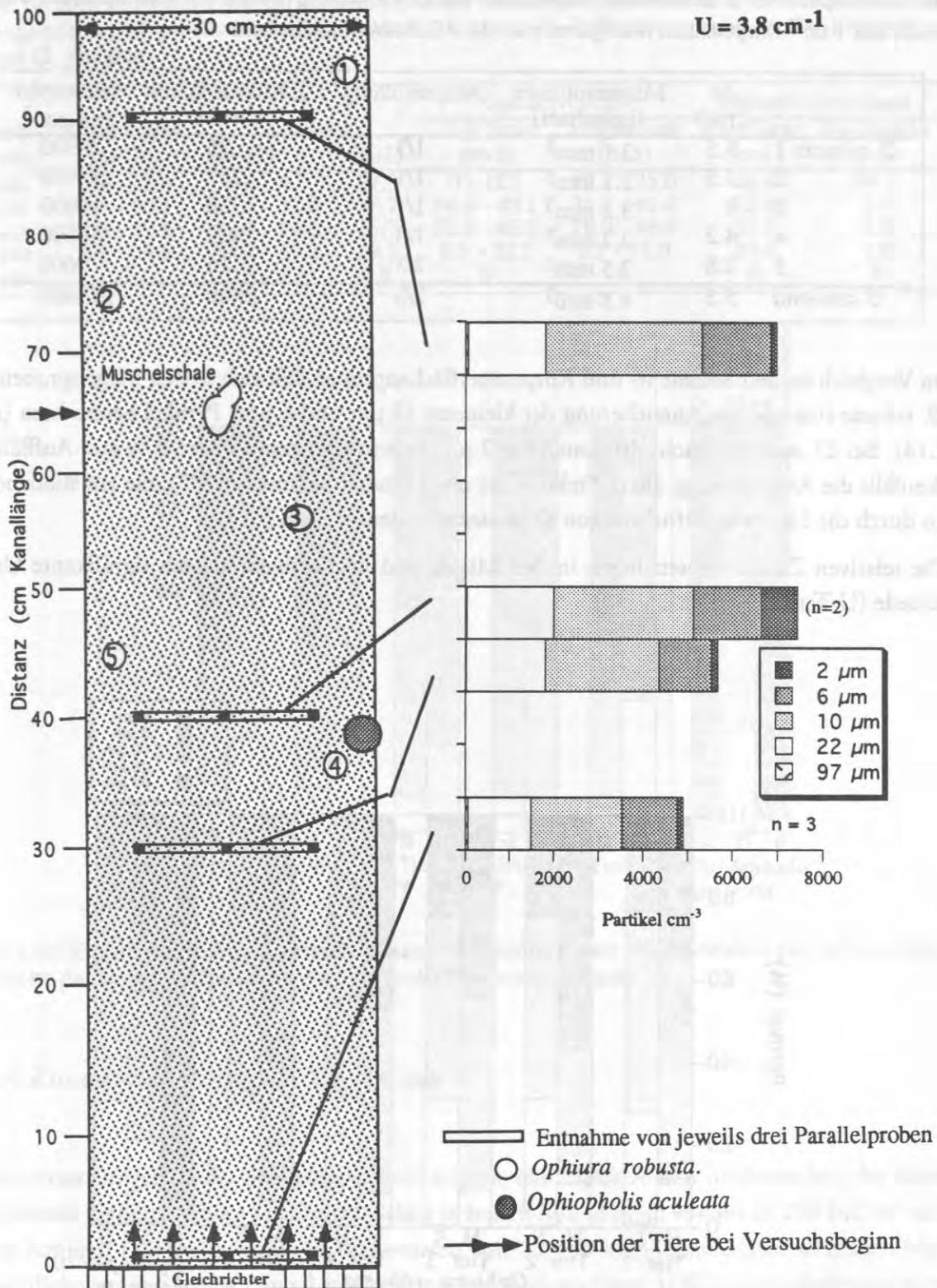


Abb. 3.13: Experiment 3: Anordnung der Ophiuroiden bei Versuchsende im Strömungskanal und Konzentration der Mikrosphären im Sediment. Dargestellt ist die horizontale Kanalsektion, die Pfeile bezeichnen die Strömungsrichtung. Der Kanal ist nicht maßstabsgetreu dargestellt.

Tab. 3.9: Experiment 3: Größe und Mageninhalt von *O. robusta*. Die absolute Mikrosphären-Anzahl wurde auf 1 cm³ Mageninhalt hochgerechnet. dd = Scheibendurchmesser.

	dd (mm)	Magenvolumen (berechnet)	Magenfüllung	Σ Mikrosphären absolut	Mikrosphären cm ⁻³	
<i>O. robusta</i>	1	3.5	3.1 mm ³	1/3	25	24300
	2	3.5	3.1 mm ³	1/1	257	95100
	3	4	3.5 mm ³	1/1	56	16000
	4	4.2	3.7 mm ³	1/3	209	56500
	5	2.8	2.5 mm ³	2/3	16	9600
<i>O. aculeata</i>	5.5	4.8 mm ³	2/3	2969	927800	

Im Vergleich zu den Sediment- und Körperoberflächenproben läßt sich in den Magenproben von *O. robusta* eine geringe Anreicherung der kleineren (2 µm und 6 µm) Partikel beobachten (Abb. 3.14). Bei *O. aculeata* macht der Anteil der 2 µm-Fraktion hingegen über 90 % aus. Auffällig ist ebenfalls die Anreicherung dieser Fraktion im umgebenden Sediment („S*“), die auf Biodeposition durch die Nahrungsaufnahme von *O. aculeata* hindeutet (Tab. 3.10).

Die relativen Zusammensetzungen in den Mägen und im Sediment zeigten signifikante Unterschiede (U-Test, $p \leq 0.01$).

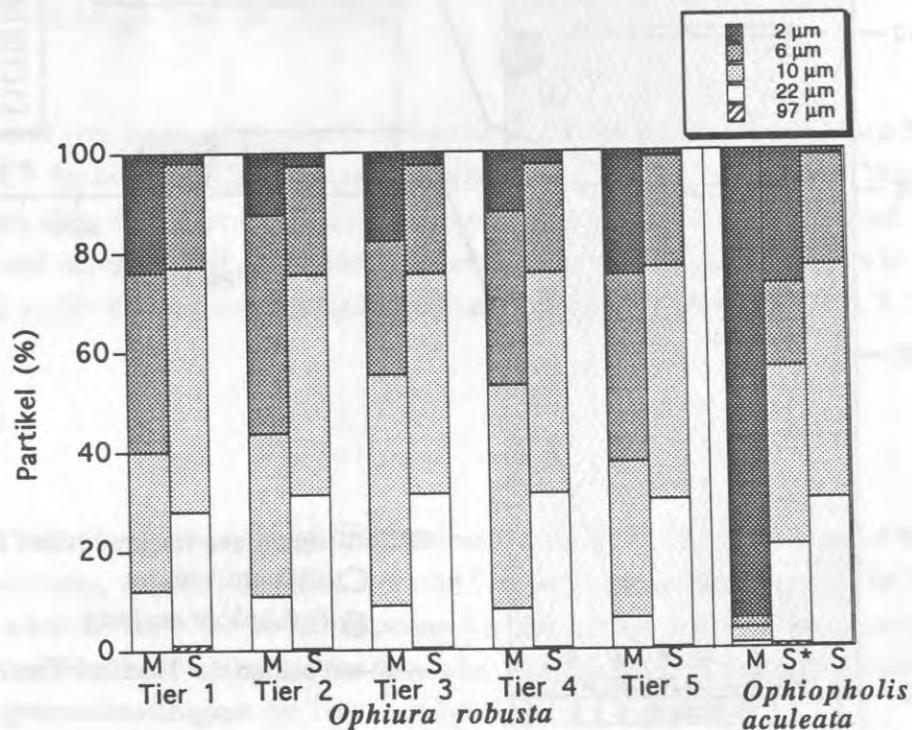


Abb. 3.14: Experiment 3: Relative Partikelzusammensetzung in den Mageninhalten (M) und im umgebenden Sediment (S) der Ophiuroiden. Bei *O. aculeata* wurde das Sediment nahe der Endposition des Tieres (S*) getrennt betrachtet.

Tab. 3.10: Exp. 3: Relative Anteile der Mikrosphären in Wasser-, Sediment- und Ophiuroidenproben. Angegeben sind jeweils Minimal- und Maximalwerte in %. *: Sedimentprobe an der Endposition von *O. aculeata*.

Durchmesser	Kanalwasser (n=17)	Sediment		<i>Ophiurarobusta</i>		<i>Ophiopholisaculeata</i>	
		(n=12)	* (n=1)	Oberfläche (n=5)	Mageninhalt (n=5)	Oberfläche (n=1)	Mageninhalt (n=1)
2 µm	0.4 - 18.4	0.8 - 4.7	27.0	0 - 12.7	12.2 - 25.0	24.4	94.1
6 µm	47.4 - 60.1	13.5 - 32.0	16.7	26.8 - 40.1	26.8 - 43.8	23.6	2.0
10 µm	28.6 - 37.6	38.8 - 54.5	35.7	32.8 - 46.3	28.0 - 46.4	28.0	3.0
22 µm	0.8 - 9.3	19.4 - 37.0	19.8	8.0 - 32.7	6.3 - 12.0	24.0	1.0
97 µm	0	0.3 - 1.9	0.8	0	0	0	0

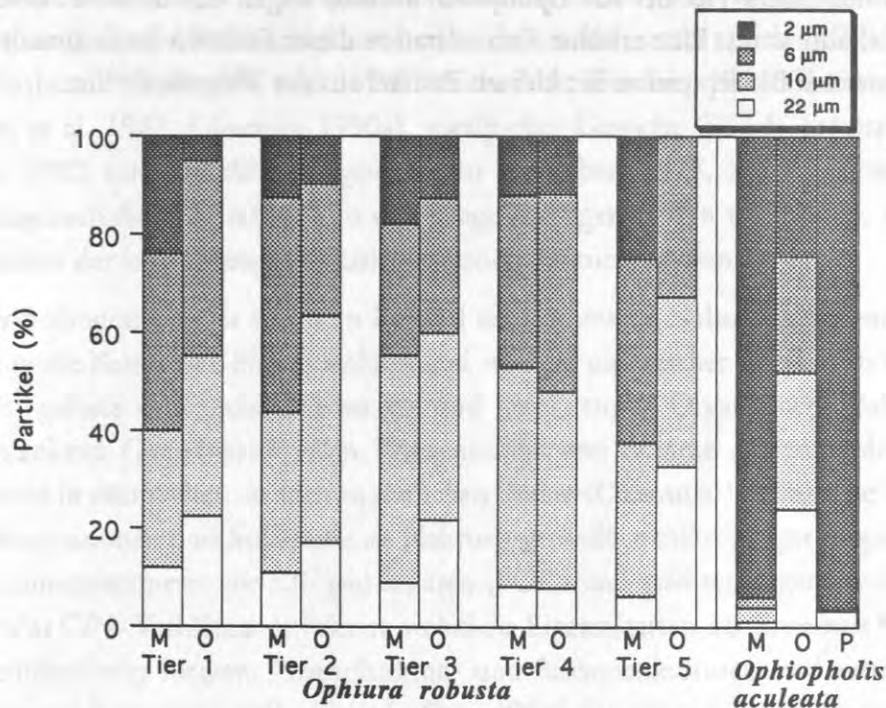


Abb. 3.15: Experiment 3: Relative Partikelzusammensetzung in den Mageninhalten (M), auf der Oberfläche der Tiere und Zusammensetzung in der Präparierflüssigkeit (P).

3.3.4 Zusammenfassung der Ergebnisse

Felduntersuchungen an der Spitzbergen-Bank zeigten, daß Ophiuroiden (insbesondere der kleine Ophiuroide *Ophiura robusta*) in diesem Gebiet in hohen Abundanzen von bis zu 200 Ind m⁻² auftreten können. *O. robusta* wurde in Wassertiefen von 60-100 m bei geschätzten Bodenstromgeschwindigkeiten von bis zu 1 m s⁻¹ in Greiferproben nachgewiesen. UW-Videoaufnahmen lassen vermuten, daß diese Art *in situ* Mikrohabitate zwischen Steinen und Schillfragmenten bevorzugt. Gehälterte Exemplare ließen sich mit *Pandalus sp.* füttern. Sowohl unter turbulenten ungerichteten Strömungsverhältnissen als auch bei einer turbulent gerichteten Strömung von 3.8 cm s⁻¹ rea-

3.4 Diskussion der experimentellen Untersuchungen

3.4.1 Modellpartikel als Tracer in Fütterungsexperimenten - Perspektiven und Grenzen

Untersuchungen zur Ernährungsweise mikrophager Benthosorganismen werden durch die Variabilität der potentiellen Futterpartikel hinsichtlich ihrer Größe, Struktur und chemischen Zusammensetzung erschwert. Sowohl für Suspensions- als auch für Depositionsfresser wurde eine Vielzahl von Mechanismen der Partikelselektion beschrieben, wobei unter anderem Größe (Fenchel et al. 1975, LaBarbera 1978, Taghon et al. 1978, Whitlatch & Weinberg 1982, Clements & Stancyck 1984, Jumars et al. 1982, Okamura 1990a), spezifisches Gewicht (Self & Jumars 1978, 1988, Jumars et al. 1982) und Oberflächeneigenschaften (LaBarbera 1978, Self & Jumars 1978) entscheidende Eigenschaften darstellen. Um eindeutige Aussagen treffen zu können, müssen daher die Eigenschaften der verwendeten Füttersuspensionen definiert werden.

Unter *in situ*-Bedingungen läßt sich zum Beispiel das potentielle Nahrungsangebot von Suspensionsfressern in die Kategorien Phytoplankton und -sporen, organischer Detritus in verschiedenen Abbaustadien, gelöste organische Substanzen und heterotrophe Organismen (Bakterien, Pilze, Hefen, Zooplankton, Gameten) einteilen. Konzentration und Zusammensetzung dieses Angebots variieren sowohl in räumlichen als auch in zeitlichen Skalen (Okamura 1990b). Die Eigenschaften natürlicher Suspensionen und Sedimente als Nahrungsgrundlage mikrophager Organismen lassen sich über Summenparameter wie z.B. partikulären (POC) und gelösten organischen Kohlenstoff (DOC) oder das C/N-Verhältnis definieren, wobei die Eigenschaften der einzelnen Komponenten jeweils unberücksichtigt bleiben. Phytoplankton- und Bakterienkulturen sind zwar i. a. in ihrer Zusammensetzung konsistent, stellen jedoch „Spezialfälle“ dar, die sich erheblich von natürlichen Populationen unterscheiden können. Bei aktiven Suspensionsfressern eignen sich Kulturen zur Ermittlung der Filtrationsleistung als „clearance rates“ oder Retentionsraten (Iglesias et al. 1992, Rosenberg 1993).

Der Vorteil von künstlichen Partikeln in Fütterungsexperimenten liegt daher zum einen in ihren definierten Eigenschaften, so daß die Bedeutung einzelner Parameter gezielt getestet werden kann (Tab. 3.11). Zum anderen sind künstliche Partikel in der Regel durch ihre inerte Struktur, regelmäßige Form und die Möglichkeit einer Markierung (zum Beispiel mit Fluoreszenzfarbstoffen) in allen untersuchten Kompartimenten (z.B. Sediment - Wasser - Mageninhalt) nachweisbar. Eine natürlichen Partikeln entsprechende Dichte vorausgesetzt, unterliegen sie in gleichem Maße wie diese Prozessen wie hydrodynamischer Sortierung, Resuspension und Bioturbation. Hier zeigen sich jedoch ebenfalls die Grenzen dieser Methodik: Sind in natürlichen Suspensionen auftretende Kombinationen verschiedener Eigenschaften für eine Partikelaufnahme von Bedeutung, so läßt sich dies nur in begrenztem Maße simulieren.

Tab. 3.11: Einsatz von künstlichen Partikeln in ökologischen Untersuchungen benthischer Invertebraten. M: organische Maskierung; (M): teilweise maskiert; *: Vermischung mit TetraMin®-Fischfutter.

untersuchter Parameter	untersuchtes Taxon/ Gemeinschaft	getestete Partikeleigenschaft		primäres Medium	Quelle
Mechanismen der Partikelaufnahme	Ophiuroidea: <i>Ophiopholis aculeata</i>	Größe Oberflächen-Ladung		Suspension	LaBarbera 1978
	Polychaeta: <i>Sabella penicillus</i>	inerte Form, Unbeweglichkeit (im Vergleich zu motilen Flagellaten);		Suspension	Mayer 1994
Partikelselektion	Ophiuroidea: <i>Microphiopholis gracillima</i>	Größe organische Hülle: - Albumin - Bakterien	M	Sediment	Clements & Stanczyk 1984
	Polychaeta, Spionidae: <i>Pseudopolydora kempijaponica</i> <i>Pygospio elegans</i>	Dichte Oberflächen-Textur	(M)	aufbereitetes Sediment	Self & Jumars 1978
	Polychaeta Mollusca Crustacea	Größe spezif. Gewicht	*	Sediment	Self & Jumars 1988
	Polychaeta: <i>Zhelepus crispus</i> <i>Hobsonia florida</i> <i>Pseudopolydora kempijaponica</i> <i>Pygospio elegans</i>	Größe spezif. Gewicht	*	Sediment	Jumars et al. 1982
	Bryozoa	Größe		Suspension	Okamura 1990
	Partikelaufnahme Partikelselektion	Ophiuroidea: <i>Ophiura robusta</i>	Größe	M	Suspension
Nutzung bakterieller Exopolymere	Crustacea, Copepoda: <i>Laophonte</i> sp.	(inertler Träger der organischen Hülle)	M	Sediment	Decho & Moriarty 1990
Biodeposition	Flachwasser-Suspensiofressergemeinschaft	Größe	M	Suspension	Ziebis 1992
Filtrations-/biodepositionsleistung	Porifera: <i>Thenea abyssorum</i> <i>Theneamuricata</i>	Größe		Suspension	Witte in prep.
Bioturbation	Tiefsee-Benthosgemeinschaft	Größe		Sediment	Wheatcroft 1992

Die Tatsache, daß Kunststoff- oder Glaspartikel nicht verdaut werden können, kann sich ebenfalls als Handicap bei der Untersuchung von Selektionsmechanismen erweisen. Bei „klassischen“ Suspensionsfiltrierern wie vielen Muscheln und Schwämmen kann von einer biochemisch und strukturell unselektiven Filtration der im umgebenden Wasser enthaltenen Partikel ausgegangen werden. In diesem Fall ist die Größe der eingesetzten Partikel entscheidend, die Filtrationsleistung abhängig vom Filtrationsmechanismus bzw. der Porengröße/Siebweite, so daß Retentions- oder „clearance“-Raten für verschiedene Partikelgrößen berechnet werden können (s.o.). Bei benthischen Invertebraten, die Hinweise auf aktive Selektion oder ein „switch“-Verhalten zwischen verschiedenen Ernährungsweisen zeigen, ist davon auszugehen, daß dieses Verhalten einen energetischen Vorteil bedeutet. In diesem Fall ist eine organische Maskierung inerte Partikel angezeigt, die - wie das oft verwendete Rinderserum-Albumin - die Proteinschicht natürlicher Partikel simuliert. Eine organische Hülle kann sogar zum wichtigen Bestandteil der Ernährung werden, wie dies die

experimentelle Aufnahme und hohe Absorptionseffizienz bakterieller Exopolymere durch harpacticoidale Copepoden vermuten läßt (Decho & Moriarty 1990).

Zusammenfassend betrachtet haben sich künstliche Partikel zu einer wertvollen Hilfe als Tracer in ernährungsökologischen Untersuchungen entwickelt und liefern Hinweise auf die ökologische Potenz eines Organismus. In Laborversuchen nachgewiesene Selektionsprozesse implizieren jedoch nicht zwangsläufig identische Selektionen in der natürlichen Umgebung der Organismen - wie auch Clements & Stancyk (1984) anmerken, zeigen sie lediglich die Fähigkeit dazu. Als Beispiel kann hier *Ophiopholis aculeata* dienen: In einer Studie zum Mechanismus der Partikelaufnahme nahmen die Ophiuroiden alle angebotenen Größenklassen inerte Partikel von 30 bis 360 µm auf, wobei größere Partikel bevorzugt wurden (LaBarbera 1978). Bei einem Angebot von proteinbeschichteten Partikeln von 2 µm bis 22 µm Größe unter „natürlichen“ Strömungsbedingungen zeigte sich eine eindeutige Selektion der 2 µm-Fraktion (3.3.3.3). Um die Bedeutung solcher experimentellen Ergebnisse für die Ökologie einzelner Arten und der Benthosgemeinschaft einordnen zu können, sollte daher das natürliche Nahrungsangebot berücksichtigt und Laboruntersuchungen soweit möglich durch *in situ*-Beobachtungen ergänzt werden.

3.4.2. Mechanismen der Nahrungsaufnahme bei Ophiuroiden - wie ist Mikrophagie definiert?

Sämtliche in Strömungskanalexperimenten untersuchten Individuen der Art *Ophiura robusta* wiesen Mikrosphären im Mageninhalt auf. Diese Partikel waren im Vergleich zum umgebenden Sediment in den Mägen angereichert. Dies spricht dafür, daß sich diese Art mikrophag ernähren kann. Auf welche Weise ist dies bei Ophiuroiden möglich ?

Morphologische Unterschiede zwischen verschiedenen Ernährungstypen bei Ophiuroiden lassen sich hauptsächlich an den Armen beobachten. Primär karnivore Arten der Ophiuridae sind im allgemeinen fähig, mit ihren Armen eine Schlinge zu bilden („arm loop“, vgl. Warner 1982), mit der sie Beute umschließen und festhalten können. Sie besitzen vergleichsweise kurze, flexible Arme. Die eigentliche Aufnahme in den Magen findet mit Hilfe der Mundarmaturen und Mundfüßchen statt. Armstacheln und Ambulacralfüßchen sind kurz. Als ein typisches Beispiel für diesen Ernährungstyp kann die Art *Ophiura texturata* gelten, für die der Ablauf von Beutefang und Nahrungsaufnahme anhand von Aquarienbeobachtungen im Detail beschrieben wurde (Feder 1981). Das Verhalten der kleineren Art *Ophiura robusta* bei der Fütterung mit *Pandalus*-Teilen entspricht den dort beobachteten Verhaltensmustern: Die Arme werden benutzt, um Futter in der Mundregion zu plazieren; bei großen Teilen wird die gesamte Körperscheibe auf den Nahrungsbrocken gehoben (3.3.2.2). In Bezug auf Mageninhaltuntersuchungen an dieser Art betonte der Autor jedoch, daß die Bedeutung des ingestierten Detritus und Sediment-assoziierten Materials für die Ernährung dieser Art einer weiteren Untersuchung bedarf, und erwähnt ebenfalls die Studie von Rasmussen (1973), der ein auffälliges Verhalten von *O. texturata* auf den Eintrag von Plankton

beobachtete: Wie *O. robusta* zeigte auch *O. texturata* eine erhöhte Motilität und Winkbewegungen der Arme nach Zugabe von Futtersuspensionen. Rasmussen (1973) interpretierte dies als Suspensionsfresser-Verhalten und vermutete, daß diese Ernährungsweise insbesondere während der Frühjahrsblüte für diese Art eine bedeutende Rolle spielen könnte. Wie Untersuchungen an zwei nah verwandten Polychaetenarten ergaben, ist die Übertragung solcher Beobachtungen jedoch problematisch, selbst wenn die untersuchten Arten morphologisch sehr ähnlich sind und vergleichbare Verhaltensweisen zeigen (Taghon & Greene 1992).

Warner (1982) stellte in seiner ausführlichen Übersicht fest, daß bei Ophiuroiden fast ebensoviele Mechanismen des Suspensionsfressens verwirklicht sind, wie suspensionfressende Arten beschrieben wurden. Dabei ist ein einfaches Sieb-Prinzip in keinem Fall verwirklicht - die aufgenommenen Partikel waren zum überwiegenden Teil kleiner als die Zwischenräume zwischen Stachel und/oder Ambulacralfüßchen. Bei primär mikrophager Ernährungsweise sind die Armstacheln und Ambulacralfüßchen im allgemeinen lang und fungieren als die hauptsächlich zur Nahrungsaufnahme benutzten Organe. Weit verbreit sind Schleimsubstanzen, deren Eigenschaften jeweils dem Mechanismus der Partikelaufnahme angepaßt sind: z. B. eine „flüssigere“ Konsistenz für Schleimnetze, klebrigere Substanzen bei direkter Partikelaufnahme durch die Armfüßchen, saure oder basische Eigenschaften (Pentreath 1970, Warner & Woodley 1975, Warner 1982). Die Vielzahl der beschriebenen Mechanismen kann jedoch in drei Gruppen unterteilt werden:

- Anheftung/Fang von Partikeln an schleimbedeckten Armstacheln und anschließendes Abstreifen mit den Ambulacralfüßchen
- „Sammeln“ von Partikel durch die Ambulacralfüßchen selbst. Bei Arten, die diese Methode nutzen, besitzen die Ambulacralfüßchen oft eine durch „genoppte“ Struktur vergrößerte Oberfläche (Pentreath 1970).
- Schleimnetze, treffender als Schleimfäden bezeichnet, die zwischen den Armstacheln ausgebracht und bei ausreichender Partikelkonzentration zur Mundöffnung transportiert werden.

Ophiura robusta weist kurze Armstacheln auf. Ein Abstreifen der Stacheln durch die Ambulacralfüßchen oder Schleimnetze konnte nicht beobachtet werden. Eine passive Partikelaufnahme mit Hilfe der Ambulacralfüßchen ist jedoch möglich: Die Ambulacralfüßchen sind lang genug, um - im Gegensatz zu der Art *Ophiocoma brevirana* (Pentreath 1970) - Material entlang der Arme zur Mundöffnung zu transportieren. Das Auftreten von Schleimsubstanzen an den Armen (3.3.3.1) spricht für eine mikrophage Partikelaufnahme, wobei hier kein grundsätzlicher Unterschied zwischen Suspensions- und Depositionsfressen bestehen muß: potentielle Nahrungspartikel werden von der Sedimentoberfläche mit Hilfe der Füßchen aufgenommen und in Richtung Mundöffnung weitergegeben. Ein Beispiel sind die meist eingegraben lebenden Amphiuridae: Woodley (1975) beobachtete bei *Amphiura filiformis* und *A. chiajei* einen kontinuierlichen Strom von aufgenommenem Material an den Armen entlang zur Mundöffnung, wobei die Partikel nach dem „Aschenputte“-Verfahren vor der Ingestion durch die Mundfüßchen selektiert wurden. Die primäre Aufnahme von „Material“ ist somit mehr oder weniger unselektiv; nach der Selektion werden nicht

ingestierte Partikel an ein oder zwei Armen von der Körperscheibe weg transportiert (die „guten“ in den Magen, die „schlechten“ an die Sedimentoberfläche). Weniger spezialisierte Methoden des Depositionsfressens bestehen in einer einfachen Aufnahme von der Substratoberfläche und dem Transport entlang der Ambulacralfüßchen zur Mundöffnung. Diese Ernährungsweise wurde bei vielen Ophiuroidenarten beobachtet und dürfte auch für *O. robusta* möglich sein (3.3.2). Bemerkenswert ist jedoch, daß sich anscheinend kein epibenthisch lebender Ophiuroide ausschließlich auf diese Weise ernährt. Wie Verhaltensänderungen einiger benthischer Invertebraten („switch behaviour“) zeigen, läßt sich zudem nicht immer eine eindeutige Grenze zwischen Suspensions- und Depositfressen ziehen.

Daß für *Ophiura robusta* eine mikrophage Ernährung möglich ist, wird durch die Fütterungsexperimente bestätigt. Woher stammen nun die aufgenommenen Partikel?

3.4.3. Mikrophage Ernährung und Partikelaufnahme bei *Ophiura robusta*

Im Experiment zeigte sich bei Strömungsgeschwindigkeiten von 1.5 und 3.8 cm s⁻¹ ein im Vergleich zum Sediment erhöhter Anteil von kleinen (2 µm-) Partikeln in den Mägen von *O. robusta*. (3.3.3.2, 3.3.3.3). Eine hydrodynamische Sortierung von 2 - 25 µm großen Partikeln gleicher Dichte in der Bodengrenzschicht kann als Ursache ausgeschlossen werden (vgl. Muschenheim 1987), jedoch erhöhte sich der relative Anteil der 2 µm-Partikel im durchmischten Wasserkörper über die Versuchsdauer. Eine selektive Aufnahme dieser kleinen Partikel erscheint aufgrund der zur Verfügung stehenden Mechanismen eher unwahrscheinlich. Taghon et al. (1978) vermuteten für Depositionsfresser eine bevorzugte Aufnahme von Partikeln in Bakteriengröße unter der Voraussetzung, daß Sedimentbakterien die wichtigste Nahrungsquelle darstellen. Bei einem Organismus, bei dem Makrophage eine bedeutende Rolle spielen kann (3.3.2.2), erscheint eine diesbezügliche Selektion wenig sinnvoll. Dieses Ergebnis zeigt jedoch, daß kleine Partikel für *O. robusta* durchaus von Bedeutung sein können.

Im Vergleich zu den untersuchten *O. robusta* zeigte *Ophiopholis aculeata* eine ausgeprägte Selektion der 2 µm-Partikel bei einem Angebot von 2 - 25 µm-Partikeln. Ihr Anteil im Magen betrug >90 % (3.3.3.3), und sie waren auf der Oberfläche des Versuchstieres und im benachbarten Sediment angereichert.

LaBarbera (1978) bestätigte für diese Art das Prinzip der „Aerosolfiltration“ - experimentell wurden künstliche Partikel von 30 - 360 µm Größe über Adhäsionsprozesse durch die Ambulacralfüßchen „gefangen“, wobei Partikel mit einer positiven oder negativen Netto-Oberflächenladung elektrisch neutralen Partikeln vorgezogen wurden. In dieser Untersuchung, die den Mechanismus des Suspensionsfressens durch *O. aculeata* aufzeigen sollte, wurden alle Partikelfraktionen in bestimmten Anteilen aufgenommen, die Größe um 180 µm jedoch bevorzugt. Dies stimmte mit der erwarteten Partikelverteilung bei Annahme eines „direct interception“ - Mechanismus überein. Durch einen solchen Mechanismus läßt sich jedoch nicht die hier beobachtete Selektion erklären.

In situ sind jedoch kleine „Partikel“ (Bakterien, Phytoplankton und -detritus, kleine Flagellaten, kleine organische Aggregate) von großer Bedeutung (Okamura 1990b). Möglich wäre hier eine Selektion von Partikeln in der Größe von Bakterien. Der erhöhte Anteil der 2 µm-Fraktion auf der Oberfläche der Tiere deutet auf eine Anreicherung vor der Ingestion hin. Die Sedimentproben zeigen, daß diese Art einen Beitrag zur Biodeposition kleiner Partikel leisten kann.

Weitere Hinweise auf die Ernährungsweise können Verhaltensweisen, z.B. in Reaktion auf Nahrungszufuhr, liefern. Die Zuordnung beobachteter Verhaltensmuster zum Einfluß bestimmter Parameter ist jedoch schwierig. In den Wasserkörper erhobene Arme wurden für suspensionsfressende Ophiuroiden beschrieben (Warner & Woodley 1975, Hily 1991), erhobene Armspitzen sind bei vielen epibenthisch lebenden Ophiuroiden beobachtet worden (Feder 1981, Fratt & Dearborn 1984, Moore & Cobb 1986). Wie Moore & Cobb (1985 a, b, 1986) in neurologischen Untersuchungen an *Ophiura ophiura* feststellten, sind bei Ophiuroiden eine Vielzahl von Rezeptoren in den Armen bzw. Armspitzen lokalisiert: Es zeigten sich unter anderem Reaktionen auf mechanische Stimulation, Strömung, Vibrationen und die Zugabe verschiedener Aminosäuren. Die Autoren beobachteten bei *O. ophiura* bei niedrigen Strömungsgeschwindigkeiten eine Armposition, die ebenfalls für das Suspensionsfresser-Verhalten von *Amphipholis squamata* und *Ophiopterus antipodium* beschrieben wurde, fanden jedoch eine optimale Ausnutzung der chemorezeptiven Fähigkeiten durch Erheben der rezeptortragenden Armspitzen als Erklärung ebenso wahrscheinlich (Moore & Cobb 1986).

Winkbewegungen sind sowohl für *O. texturata* als auch für primär suspensionsfressende Ophiuroiden bekannt (Warner 1982). Sie treten bei *O. robusta* bei Eintrag von größeren Nahrungsbrocken wie suspendierter Nahrung auf und waren ebenso - wenn auch sehr kurzfristig - durch Anströmung mit einer Pipette zu induzieren. In diesem Fall liegt es nahe, die Armbewegungen eher der Lokalisation einer potentiellen Nahrung, sei diese nun ein Beutetier oder das Material einer sedimentierenden Planktonblüte, zuzuschreiben als der eigentlichen Nahrungsaufnahme, wie von Fontaine (1965) vermutet. Bei *Ophioderma* spp. ließ sich diese Reaktion durch Zugabe von Niacin und Glycin auslösen (Reimer & Reimer 1975 in Warner 1982). Die bei *O. robusta* beobachtete lebhaftere Reaktion auf den Eintrag einer Futtersuspension spricht jedoch dafür, daß suspendierte Partikel für die Ophiuroiden von Bedeutung sind und ihr weiteres Verhalten - z.B. das Hochrecken und Ausrichten von ein bis zwei Armen - auf die Aufnahme dieser Partikel ausgerichtet wird.

Ein indirekter Hinweis auf eine mikrophage Ernährung wird, wie bereits erwähnt, durch hohe Populationsdichten in „current-swept areas“ gegeben (Warner 1979 in Warner 1982, Hily 1991). Hohe Abundanzen von *O. robusta* in den Hochenergie-Gebieten Spitzbergen-Bank (3.3.1) und Belgica-Bank (Piepenburg 1988) deuten darauf hin, daß ein hoher advektiver Flux suspendierten Materials *O. robusta*-Populationen begünstigt.

3.4.4. Welche Bedeutung hat die Strömungsumwelt für die Ernährungsweise?

Stillwasser ist in der marinen Umwelt selten, z.B. in Spritzwassertümpeln oder Höhlen, zu beobachten. Die meisten marinen Organismen werden in irgendeiner Weise durch Strömungseffekte

beeinflusst, sei es durch weiträumigen Transport pelagischer Larven oder die Auswirkungen von Wellenbewegung und Tidenströmen auf das litorale Sandlückensystem. Der Einfluß von Strömungseffekten auf die Lebensweise von Benthosorganismen wurde jedoch in der Benthosökologie lange vernachlässigt, da entsprechende (Verhaltens)reaktionen im Aquarium nicht zu beobachten waren und *in situ*-Studien fehlten. Seit der Einführung von optischen Methoden, wie Unterwasser-Video, und von experimentellen Ansätzen, die Untersuchungen in einer realistischen Strömungsumwelt erlauben, mehren sich Hinweise auf Strömungsreaktionen bei Benthosorganismen verschiedenener Taxa (Vogel 1981, Muschenheim 1987, Okamura 1990, Trager et al. 1990, Gutt & Piepenburg 1991, Miller et al. 1992, Taghon & Greene 1992). Dies legt den Schluß nahe, daß die Eigenschaften der bodennahen Strömung und abhängige Parameter, wie z.B. der advective Flux von organischem Material so bedeutende Umweltparameter sind, daß die meisten Arten charakteristische Reaktionen auf ihre Veränderung zeigen - auch wenn sie nicht, z.B. als passive Suspensionsfresser, direkt von der Strömung abhängig sind. Dies ist insbesondere für „Flachwasser“-Habitats vom Tidenbereich bis zum Schelf der Fall, wo räumlichen und zeitlichen Strömungsänderungen und auch der Wellenbewegung eine große Bedeutung zukommen kann. Dies ist auch für den Lebensraum von *Ophiura robusta* der Fall (3.3.1).

In einer umfassenden Studie untersuchten Miller et al. (1992) die Nahrungsaufnahme von 17 benthischen Makrofauna-Arten bei *in situ*-Strömungsgeschwindigkeiten und fanden - mit Ausnahme eines grabenden, räuberisch lebenden Seesterns - bei allen Arten Verhaltensänderungen mit steigender Strömungsgeschwindigkeit. Die untersuchten Arten stammten aus Wassertiefen von bis zu 100 m Tiefe. Diese Untersuchungen legen den Schluß nahe, daß bestimmte Verhaltensmuster in Reaktion auf Strömungsveränderungen (über Vermeidungsreaktionen bei starker Strömung hinaus) üblich sind. Foto- und Videoaufnahmen aus größeren Wassertiefen lieferten Hinweise auf entsprechende Reaktionen bei nicht-obligatorischen Suspensionsfressern, z.B. der Holothurie *Elpidia glacialis*, die sich in Strömungsrichtung orientieren kann (Gutt & Piepenburg 1991).

In der Arbeit von Miller et al. (1992) konnte jedoch nicht aufgelöst werden, ob jeweils die Strömungsgeschwindigkeit an sich oder abhängige Parameter, z.B. Scherkräfte, Turbulenzen oder der Flux suspendierten Materials, die entscheidenden Faktoren für die Verhaltensänderung darstellten. Die jeweiligen Reaktionen umfassten dabei ein breites Spektrum an Verhaltensweisen (Abb. 3.16), z.B. sofortige Veränderung des Nahrungsaufnahme-Verhaltens oder der Position der entsprechenden Organe bei Strömungsbeginn (vgl. 3.3.3.1), Ausrichtung dieser Organe relativ zur Strömungsrichtung (3.3.2.1), Abnahme der „feeding area“ mit zunehmender Strömungsgeschwindigkeit bei Oberflächen-Depositionsfressern sowie eine Änderung der Ernährungsweise, wenn dies anatomisch möglich ist („switch-behaviour“). Dabei kann die Strömungs-„Empfindlichkeit“ der Organismen erheblich sein: Der räuberisch lebende Seestern *Leptasterias polaris* z.B. ist in der Lage, selbst geringe Veränderungen von $0.5 - 1 \text{ cm s}^{-1}$ aufzulösen (Rochette et al. 1994). Dabei waren die Reaktionen der Tiere erheblich durch ihren Sättigungszustand beeinflusst: Hungerige *L. polaris* zeigten im Gegensatz zu gefütterten starke rheotaktische Reaktionen, reagierten also nur, wenn eine Lokalisation von Beute notwendig wurde.

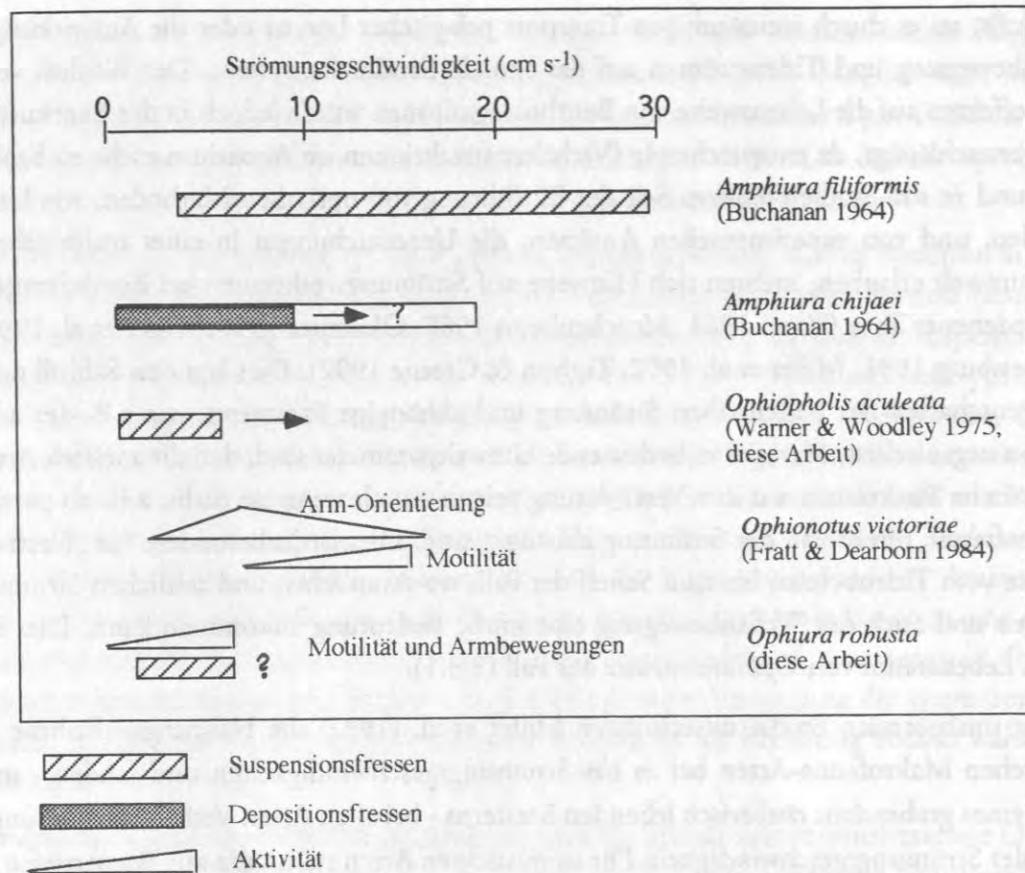


Abb.3.16: Reaktion verschiedener Ophiuroidenarten auf steigende Strömungsgeschwindigkeiten nach der Definition von Miller et al. (1992), modifiziert (schematische Darstellung).

O. robusta reagiert auf den Start einer gerichteten Strömung zunächst mit erhöhter Bewegungsaktivität, die nach einiger Zeit abnimmt (3.3.3.1). Ein weiterer Effekt ist die Zunahme der Bewegungsaktivität des Körpers und der Armbewegungen mit zunehmender Strömungsgeschwindigkeit. Dies gilt für geringe Geschwindigkeiten bis 4 cm s^{-1} . Es konnte somit nicht festgestellt werden, ob bei stärkerer Strömung eine Abnahme erfolgt. Die Ortsveränderungen in Exp. 2 und 3 waren in beiden Experimenten - über die Versuchsdauer von 5 - 6 h betrachtet - nicht gerichtet rheotaktisch, da sich jeweils die Hälfte der Tiere mit und die Hälfte gegen die Strömung bewegte. Zunehmende Aktivität wurde für Aasfresser (*Pagurua longicarpis*, Miller et al. 1992) und Räuber (*Leptasterias polaris*; Rochette et al. 1994) beschrieben. Bei *Ilyanassa obsoleta* bewirkte die Initiierung einer geringen Strömung erhöhte Bewegungsaktivität, die jedoch bei höheren Geschwindigkeiten abnahm (Miller et al. 1992).

Ein Ziel experimenteller Untersuchungen in Strömungskanälen ist es im allgemeinen, möglichst viele Umweltparameter konstant zu halten und die Strömungsgeschwindigkeit und den Transport suspendierten Materials unter kontrollierten Bedingungen zu variieren. Um Ernährungsstrategien benthischer Invertebraten zu untersuchen, ist es jedoch notwendig, die Habitatstruktur und somit „flow and flux microenvironments“ (Miller et al. 1992) zu berücksichtigen. Optische Methoden

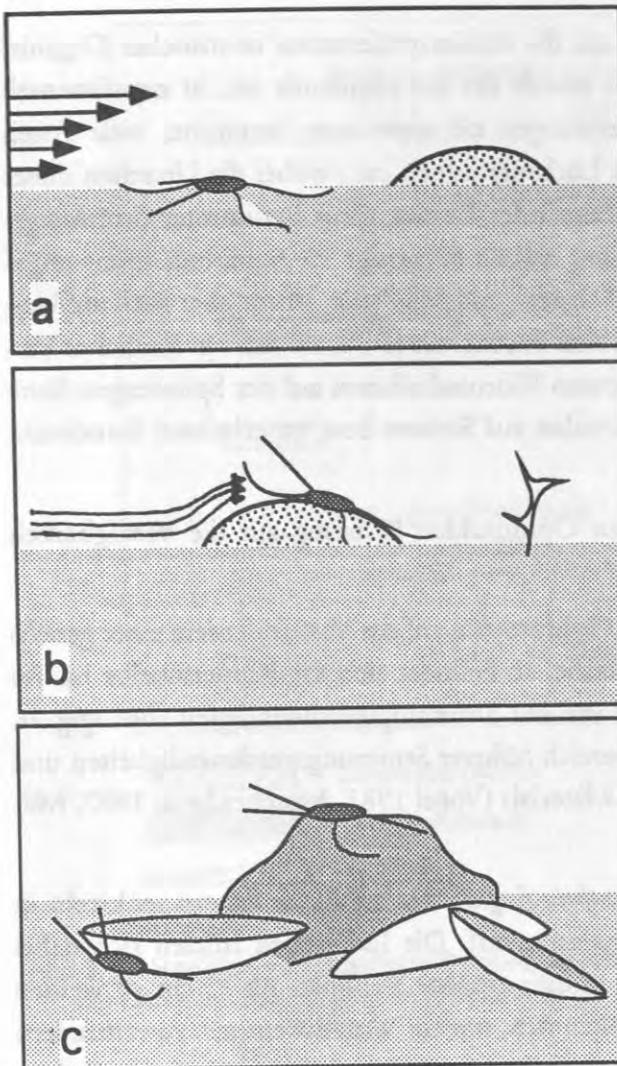
und Aquarienbeobachtungen liefern Hinweise auf die Habitatpräferenzen benthischer Organismen - welcher Faktor für die Präferenzen aber jeweils der entscheidende ist, ist experimentell schwierig nachzuweisen. Suspensionsfresser bevorzugen oft exponierte Standorte, viele Arten jedoch „geschützte“ Standorte unter Steinen, in Lückensystemen etc., wobei die Ursachen dieses Verhaltens, z.B. Tarnung und Schutz vor Räubern oder Bevorzugung bestimmter Strömungs-Mikrohabitate schwierig zu trennen sind. *Ophiura robusta* bevorzugt im Aquarium unter ungeleiteter Wasserbewegung die Ränder konkaver Schalen- und Schillteile, wurde aber auch auf kleinen Steinen und dem walzenförmigen Aquarienfilter beobachtet (3.3.2.1). Auf ein ähnliches Verhalten - Verbergen unter Steinen und Schill - deuten Videoaufnahmen auf der Spitzbergen-Bank hin (3.3.1), aber auch *in situ* sitzen die Ophiuroiden auf Steinen bzw. an erhöhten Standorten (Piepenburg 1988).

Welche Vorteile bieten diese Mikrohabitate den Ophiuroiden in bezug auf die Verfügbarkeit potentieller Nahrung?

Reduziert man die Umwelt eines epibenthischen Ophiuroiden auf das Vorhandensein einer gerichteten Wasserströmung über einer planen Oberfläche, so befindet sich die Körperscheibe i.a. im Bereich der viskosen Unterschicht, deren Stärke von der Strömungsgeschwindigkeit abhängig ist. Werden die Arme erhoben, geraten sie in den Bereich höherer Strömungsgeschwindigkeiten und somit eventuell höherer Fluxraten suspendierten Materials (Vogel 1981, Muschenheim 1987, Miller & Sternberg 1988).

Ein suspensionsfressender Ophiuroide wie *Ophiothrix fragilis*, der die Arme nahezu senkrecht in die Wassersäule streckt, tritt in dichten Aggregationen auf. Die Individuen stützen sich dabei gegenseitig und erlangen bei stärkerer Strömung so eine erhöhte Stabilität. Ab 25 cm s^{-1} werden einzelne Arme heruntergenommen und verschränken sich, um ein Wegschwimmen zu verhindern (Warner & Woodley 1975). *O. robusta*, als primär makrophag eingeordnet, zeigt im Aquarium Aggregationen von wenigen Tieren an Steinen oder Schill (3.3.2.1). Die Habitatpräferenzen dieser Art können ebenfalls in Zusammenhang mit einer mikrophagen Ernährung gesehen werden.

Flache Bänke wie die Belgica- und die Spitzbergen-Bank weisen eine variable Substratmorphologie auf und sind durch viele Steine in kleinräumige Habitate gegliedert (3.2.1). Abelson et al. (1993) entwickelten ein Modell, das der Körperform von benthischen Organismen und der Substrat-Morphologie eine große Bedeutung für die physikalische Zusammensetzung der Partikelsuspensionen zuschreibt, der die Organismen jeweils ausgesetzt sind. Eine Übertragung dieses Modells, das für sessile Organismen entwickelt wurde, ist nicht unproblematisch, es bietet aber Denkanstöße für die Interpretation von Verhaltensmustern und Habitatpräferenzen fakultativer Suspensionsfresser. Ophiuroiden können verschiedene Mikrohabitate aktiv aufsuchen und so - innerhalb eines begrenzten Areals - die jeweils günstigste Stellung aktiv einnehmen. Ein massiver Körper bietet z.B. einen erhöhten Standort, der nach Abelson et al. (1993) genutzt werden kann, um eine vermehrte Zufuhr der bodennah transportierten Partikelfracht in Abhängigkeit von der Strömungsgeschwindigkeit zu erreichen (Abb.3.17). Auf die gleiche Weise könnte die Ausbeute an organischen Partikeln höherer Dichte über Adhäsion und Sedimentation an massiven Körpern



Interpretation nach Abelson et al. 1993:
Körperformen induzieren charakteristische
Strömungsmuster

Körper mit niedrigem Höhe/Breite-
Verhältnis werden überströmt

Körper mit hohem Höhe/Breite-
Verhältnis werden umströmt

Durch Habitatwahl und Verhaltensänderung
können unterschiedliche Partikelfractionen
genutzt werden

Abb 3.17. Schematische Darstellung der
Habitatpräferenzen von *O. robusta*.

maximiert werden. Durch Verhaltensmuster, in diesem Fall Veränderungen der Armstellung, können unterschiedliche Partikelfractionen erreicht werden, falls eine durch die Eigenschaften der Bodengrenzschicht bedingte hydrodynamische Sortierung des suspendierten Materials vorliegt. Dieses Prinzip könnte für die Ernährung von *Ophiopholis aculeata* eine bedeutende Rolle spielen.

Ein Standort unter konkaven Schillteilen und Schalen, wie im Aquarium beobachtet und *in situ* vermutet, bietet andere Vorteile: Bei Strömungsgeschwindigkeiten $> 20 \text{ cm s}^{-1}$ bieten die massiven Schalen von *Mya truncata* den kleinen Ophiuroiden Schutz und Halt. Sie erreichen so durch geeignete Habitatwahl, was z.B. der Sanddollar *Echinarachnius parma* über eine Anpassung in der Körperform erzielt (Telford & Harold 1982). Die Schalen bewirken zudem eine erhöhte Bodenrauigkeit, die wiederum Turbulenzen bewirkt. Welche Bedeutung diese Wirbelbildung für die Ernährungsweise fakultativer Suspensionsfresser hat, bedarf noch eingehenden Untersuchungen,

jedoch macht eine erhöhte turbulente Vermischung eine hydrodynamische Sortierung von „Futter“-Partikeln in der Umgebung der Tiere bzw. einer bestimmten Höhe über dem Sediment unwahrscheinlich. In ähnlicher Weise lassen sich die Habitatpräferenzen von *Ophiopholis aculeata* interpretieren.

Diese Art nutzt erhöhte Standorte, ist aber auch oft zwischen bzw. unter Steinen anzutreffen, wobei die Arme hervorgestreckt werden. Die Ambulacralfüßchen können im rechten Winkel in den Wasserkörper gestreckt werden, so daß die Partikelfracht des zwischen den Steinen hindurchströmenden Wassers genutzt werden kann. Dieses Verhalten ermöglicht ebenfalls das Auffangen von Partikeln, die in strömungsberuhigten Mikrohabitaten sedimentieren. Bei hohen mittleren Strömungsgeschwindigkeiten liegen die Vorteile dieses Verhaltens auf der Hand.

4. Abschließende Diskussion

Ausgehend von den Ergebnissen dieser Arbeit soll nun die Rolle der Ophiuroiden in Benthosgemeinschaften hoher Breiten diskutiert werden.

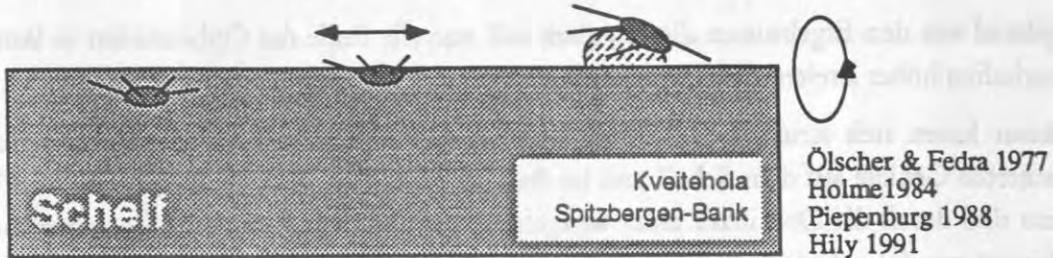
Zunächst lassen sich strukturelle Unterschiede in den Ophiuroiden-Gemeinschaften der hier betrachteten Gebiete auf dem Schelf und im Bathyal feststellen. Kolbeinsey-Rücken und Vøring-Plateau sind durch die Dominanz einer weitgehend auf der Sedimentoberfläche auftretenden Art (*Ophiocten gracilis*) gekennzeichnet, die hohe Abundanzen und ein konstantes Dispersionsmuster zeigt. Der westliche Barentsmeer-Schelf ist durch eine hohe Variabilität seiner Habitatstrukturen gekennzeichnet und bietet daher vielfältigere Einnischungsmöglichkeiten als der Kontinentalhang.

Im Vergleich mit Ergebnissen aus anderen Untersuchungsgebieten läßt sich ein Modell aufstellen. Als entscheidender strukturierender Faktor wird hier die Nahrungsverfügbarkeit angesehen: Auf dem Schelf (Abb. 4.1a) ist - ohne Berücksichtigung saisonaler Effekte - eine vergleichsweise gute quantitative und qualitative Nahrungsversorgung gewährleistet. Durch Ernährungsweise und Habitatpräferenzen tragen Ophiuroiden zu vertikalen Umlagerungsprozessen (Bioturbation, Bioirrigation, Biodeposition) in den oberen Sedimentschichten und in der Bodengrenzschicht bei. Im Bathyal (Abb. 4.1b) gewinnen advective Transportprozesse im Verhältnis zur Sedimentation an Bedeutung und führen zu einer „horizontalen“ Orientierung der Ophiuroidenfauna. Von einigen bathyalen Gebieten wird die Dominanz einer Art unter Angabe extrem hoher Besiedlungsdichten beschrieben (Grassle et al. 1975, Shin & Koh 1993, diese Arbeit). Vertikale Umlagerungsprozesse spielen vermutlich eine geringe Rolle. Über die Bedeutung der Ophiuroiden in küstenfernen Tiefsee-Gebieten (Abb. 4.1c) kann bislang nur spekuliert werden, jedoch zeigten Köderexperimente die Existenz einer überraschend abundanten Ophiuroidenfauna (Smith 1985).

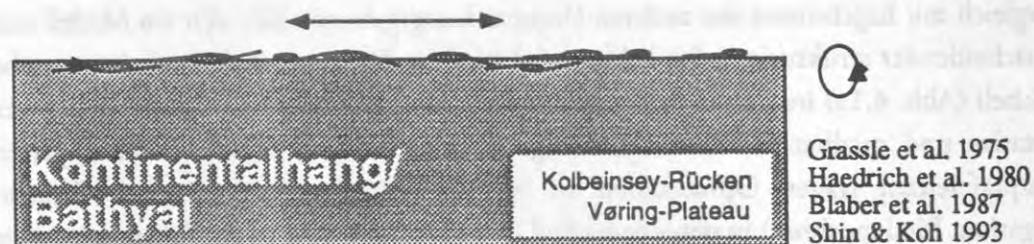
Der offensichtliche Erfolg der Ophiuroiden in hohen Breiten mit stark saisonal geprägter Nahrungszufuhr kann dabei durch ihre Anpassungsfähigkeit erklärt werden. Einige Autoren äußerten in früheren Studien Überraschung darüber, daß die untersuchten Ophiuroidenarten zu solch einer Vielzahl von Ernährungsweisen und -mechanismen fähig sind (Fontaine 1965, Pentreath 1970, Warner 1982, Fratt & Dearborn 1984). Je mehr Untersuchungen in dieser Richtung durchgeführt werden, desto mehr scheint sich zu bestätigen, daß diese Flexibilität eine hervorragende Eigenschaft der meisten Ophiuroiden ist. Experimentelle Untersuchungen in dieser Arbeit und in der Literatur (3.4) belegen, daß es sich bei einer als „omnivor“ bezeichneten Strategie um eine Abfolge teilweise hochspezialisierter Ernährungsmechanismen handeln kann (3.4).

Über den Anteil der Ophiuroiden am Stoff- und Energieumsatz benthischer Gemeinschaften in hohen Breiten ist bislang wenig bekannt. Respirationsraten arktischer Ophiuroiden sind vergleichsweise niedrig (Schmid 1994), ihr Anteil an der Gemeinschaftsrespiration kann auf flachen Bänken bedingt durch ihre hohe Abundanz jedoch bedeutend sein (Piepenburg et al., subm.). Ähnliche Ergebnisse sind aus dem Bathyal bekannt (Smith 1983). Die im Rahmen dieser Arbeit gewonnenen Erkenntnisse lassen erwarten, daß die Ophiuroiden innerhalb der Benthosgemein-

A hoher Eintrag frischen organischen Materials
enge Kopplung Pelagial-Benthos, jedoch starke Variabilität des bodennahen Transports



B steigender Anteil refraktären organischen Materials
zunehmende Bedeutung advektiver Transportprozesse in Relation zur Sedimentation



C generell niedrige Nahrungszufuhr
jedoch Variabilität nachgewiesen

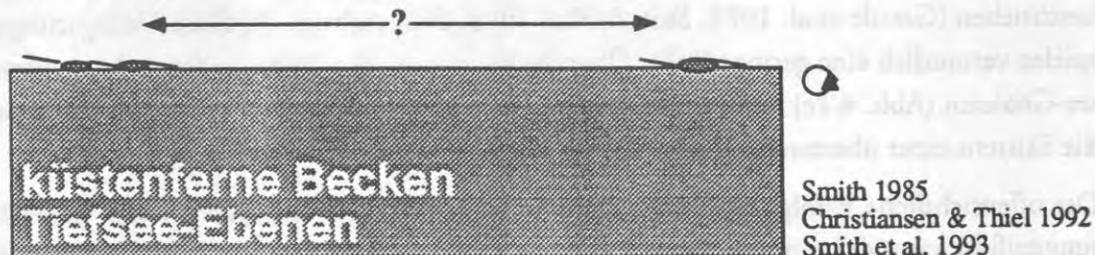


Abb. 4.1 a-c: Schematische Modellvorstellungen zur Struktur der Ophiuroidenfauna auf Sedimentböden auf dem Schelf (a), am Kontinentalhang (b) und in küstenfernen Tiefsee-Gebieten (c). Die Größe der Zirkel bezeichnet die vermutete Bedeutung vertikaler Transportprozesse durch Ophiuroiden. Pfeile bezeichnen die „horizontale Orientierung“ der Ophiuroidenfauna.

schaften zur Strukturierung ihres Lebensraumes beitragen können. In der Zukunft sind insbesondere Fragen der Umsatzraten, Produktionsleistung und Ernährungsweise weiterer abundanter Ophiuroidenarten zu klären, um die Bedeutung dieses Taxons für den benthischen Stoffkreislauf quantifizieren zu können.

5. Zusammenfassung

Schlangensterne (Ophiuroiden) sind dominante Elemente benthischer Gemeinschaften auf dem Schelf und im Bathyal des Europäischen Nordmeeres. In dieser Arbeit wurden Felduntersuchungen an Ophiuroiden-Gemeinschaften in verschiedenen Untersuchungsgebieten (Kolbeinsey-Rücken, Vøring-Plateau und westlicher Barentsmeer-Kontinentalhang/Kveitehola) durchgeführt. Epibenthoschlitten- und Agassiztrawl-Fänge lieferten Informationen über Artenzusammensetzung und Populationsstruktur der Ophiuroiden. Meeresboden-Fotografien wurden hinsichtlich absoluter Abundanzen, kleinräumiger Verteilung und Habitatpräferenzen ausgewertet. An einer in arktischen Schelfgebieten abundanten Ophiuroidenart (*Ophiura robusta*) wurden experimentelle Untersuchungen zur Ernährungsökologie durchgeführt.

Auf einem Transekt am Kolbeinsey-Rücken nördlich von Island wurden in Wassertiefen von 830 bis 1100 m fünf Ophiuroidenarten (*Gorgonocephalus* sp., *Ophiopleura borealis*, *Ophioscolex glacialis*, *Ophiophus arcticus*, *Ophiocten gracilis*) nachgewiesen, wobei *O. gracilis* die dominante Art darstellte. Es zeigte sich eine Zonierung der Ophiuroiden-Fauna von West nach Ost, die auf Unterschiede in der Hydrographie und biologischen Produktivität der Oberflächenwassermassen zurückgeführt wird. Eine Zonierung war ebenfalls in der Populationsstruktur von *O. gracilis* zu beobachten. In der Nähe des Rückenkamms dominierten kleine Individuen mit Scheibendurchmessern <1mm die Population. Ihr Anteil betrug am westlichen Hang 98 % und wird hier als nicht lebensfähige Akkumulation von Juvenilstadien interpretiert. Die höchste Besiedlungsdichte wurde mit 497 Ind m⁻² für den östlichen Hang in 830 m Wassertiefe ermittelt, die niedrigste Besiedlungsdichte zeigte sich mit 2.5 Ind m⁻² in 860 m auf dem westlichen Hang. Die höchste Biomasse von *O. gracilis* fand sich mit 120 mg AFTW m⁻² am östlichen Hang in 1100 m Tiefe. Die Nahrungszusammensetzung in den Mageninhalten von *O. gracilis* deutet auf eine mikrophage Ernährungsweise hin.

Auf dem Vøring-Plateau war *O. gracilis* ebenfalls die dominante Ophiuroidenart. Diese Art zeigte auf 9 von 11 Stationen in Wassertiefen von 1195 m bis 1749 m eine Präsenz von 100 %. Die höchste Abundanz betrug 216 Ind m⁻², die größten Tiere traten auf der Hangstation in 1749 m Wassertiefe auf. Es bestand eine negative Korrelation zwischen der mittleren Größe und der mittleren Besiedlungsdichte von *O. gracilis*. Der Bedeckungsgrad als Summe der individuellen Flächenbedeckung des Sedimentes betrug auf den Plateau-Stationen 24-36 %, in 1749 m Tiefe 11 %. Die kleinräumige Verteilung von *O. gracilis* war, unabhängig von der Besiedlungsdichte, nicht fleckenhaft. In allen Untersuchungsgebieten wurden an einzelnen Individuen parasitische Crustaceen nachgewiesen, die anhand von Verformungen der Ophiuroiden ebenfalls auf Meeresboden-Fotos beobachtet werden konnten. Meeresboden-Fotografien vom westlichen Barentsmeer-Schelf (Kveitehola) zeigten, daß hier im Gegensatz zum Bathyal bis zu 100 % der Ophiuroiden eingegraben bzw. unter Steinen verborgen sein können.

Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen die in der Literatur vermutete bandartige Verbreitung von *O. gracilis* mit einem Schwerpunkt in 1000 - 1200 m Tiefe. Sediment-Bedeckungsgrad,

Ernährungsweise, Verteilungsmuster, Verhalten an der Sedimentoberfläche und Populationsstruktur werden als Anpassungen an den Lebensraum des Bathyals angesehen, in dem advective Transportprozesse von großer Bedeutung sind.

Experimente zur Ernährungsökologie von *Ophiura robusta* zeigten, daß diese Art suspendiertes Material als zusätzliche Nahrungsquelle nutzen kann. Die Ophiuroiden reagierten sowohl unter turbulenten ungerichteten Strömungsverhältnissen als auch bei einer turbulent gerichteten Strömung von 3.8 cm s^{-1} auf suspendierte Futterpartikel mit lebhaften Winkbewegungen der Arme und erhöhter Motilität. Im Strömungskanal erfolgte eine Erhöhung der Motilität und Armaktivität mit Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit von 1.5 auf 3.8 cm s^{-1} , die Tiere zeigten jedoch kein eindeutiges rheotaktisches Verhalten. Wurden suspendierte Mikrosphären als künstliche Futterpartikel angeboten, konnten diese Partikel bei allen Tieren im Mageninhalt nachgewiesen werden. Im Vergleich zum umgebenden Sediment ließ sich dabei sowohl bei 1.5 als auch bei 3.8 cm^{-1} eine relative Anreicherung der $2 \mu\text{m}$ -Partikel in den Mägen beobachten.

Die Ergebnisse dieser Felduntersuchungen und Experimente an Ophiuroidenarten hoher Breiten werden mit den bisher vorliegenden Erkenntnissen in Verbindung gebracht und diskutiert. Aus dieser Analyse ergibt sich, daß Populationsstruktur und Ernährungsweise von Ophiuroiden entscheidend durch Qualität, Quantität und Verfügbarkeit der Nahrung gesteuert werden. Die Flexibilität in der Ernährungsweise ermöglicht eine gute Ausnutzung des saisonal begrenzten Nahrungsangebotes in hohen Breiten.

6. Literaturverzeichnis

- Abelson, A.; Miloh, T. & Loya, Y. (1993): Flow patterns induced by substrata and body morphologies of benthic organisms, and their roles in determining availability of food particles. *Limnol. Oceanogr.* 38: 1116 - 1124
- Anisimova, N.A. (1989): Distributional patterns of echinoderms in the Eurasian sector of the Arctic Ocean. Y. Herman (ed.) *The Arctic Seas*. Van Nostrand Reinhold, New York: 281 - 302
- Bathmann, U.V.; Peinert, R.; Noji, T. & Bodungen, B. von (1990): Pelagic origin and fate of sedimenting particles in the Norwegian Sea. *Progresses in Oceanography* 24: 117-125
- Bathmann, U.V.; Noji, T. & Bodungen, B. von (1991): Sedimentation of pteropods in the Norwegian Sea in autumn. *Deep Sea Res.* 38: 1341 - 1360
- Bennett, B.A.; Smith, C.R.; Glaser, B. & Maybaum, H.L. (1994): Faunal community structure of a chemoautotrophic assemblage on whale bones in the deep northeast Pacific Ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 108: 205 - 223
- Bickert, T. & Henrich, R. (1989): Karbonate nahe der Arktis: Rezente Flachwasserkarbonate auf der Spitzbergenbank (Barentsschelf). *Geol. Paläont. Mitt.* 16:
- Birgisdóttir, L. (1991): Die paläo-ozeanische Entwicklung der Islandsee in den letzten 550000 Jahren. *Ber. Sonderforschungsber.* 313, Univ. Kiel 34: 1-112
- Blaber, S.J.M.; May, J.L.; Young, J.W. & Bulman, C.M. (1987): Population density and predators of *Ophiacantha fidelis* (Koehler, 1930) Echinodermata: Ophiuroidea on the continental slope of Tasmania. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 38: 243-247
- Brandt, A. & Piepenburg, D. (1994): Peracarid crustacean assemblages of the Kolbeinsey Ridge, north of Iceland. *Polar Biol.* 14: 97 - 105
- Brattegard, T. & Fossa, J.H. (1991): Replicability of an epibenthic sampler. *J.mar.biol.Ass.U.K.* 71: 153 - 166
- Broom, D.M. (1975): Aggregation behaviour of the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 55: 191 - 197
- Buchanan, J.B. (1964): A comparative study of some features of the biology of *Amphiura filiformis* and *Amphiura chiajei* (Ophiuroidea) considered in relation to their distribution. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 44: 565 - 576
- Buhl-Jensen, L. (1986): The epibenthic amphipod fauna of the West-Norwegian continental shelf compared with the fauna of five adjacent fjords. *Sarsia* 71: 193-208
- Butman, C.A. (1986): Larval settlement of soft-sediment invertebrates: some predictions based on an analysis of near-bottom velocity profiles. Nihoul, J.C.J. (ed.) *Marine Interfaces Ecohydrodynamics*. Elsevier, Amsterdam, NL: 487 - 514
- Campos-Creasey, L.S.; Tyler, P.A.; Gage, J.D. & John, A.W.G. (1994): Evidence for coupling the vertical flux of phytodetritus to the diet and seasonal life history of the deep-sea echinoid *Echinus affinis*. *Deep-Sea Res.* 41: 368 - 388
- Carey, D.A. (1983): Particle resuspension in the benthic boundary layer induced by flow around polychaete tubes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 301 - 308
- Christiansen, B. & Thiel, H. (1992): Deep-sea epibenthic megafauna of the northeast Atlantic: Abundance and biomass at three mid-oceanic locations estimated from photographic transects. G. T. Rowe & V. Pariente (eds.) *Deep-Sea Food Chains and the Global Carbon Cycle*. Kluwer Academic Publishers, Netherlands: 125 - 138
- Clements, L.A.J & Stancyk (1984): Particle selection by the burrowing brittle star *Micropholis gracillima* (Stimpson) (Echinodermata: Ophiuroidea). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 84: 1 -13
- Cole, B.E.; Thompson, J.K. & Cloern, J.E. (1992): Measurement of filtration rates by infaunal bivalves in a recirculating flume. *Mar. Biol.* 113: 219 - 225
- Dahm, C. (1993): Growth, production and ecological significance of *Ophiura albida* and *O. ophiura* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the German Bight. *Mar. Biol.* 116: 431 - 437
- Dauer, D.M., Maybury, C.A. & Ewing, R.M. (1981): Feeding behaviour and general ecology of several-spionid polychaetes from the Chesapeake Bay. *F. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 54: 21 - 38
- Decho, A.W. & Moriarty, D.J.W. (1990): Bacterial exopolymer utilization by a harpacticoid copepod: A methodology and results. *Limnol.Oceanogr.* 35: 1039 - 1049
- D'yakonov, A.M. (1967): Ophiuroids of the USSR SEAS. *Keys to the Fauna of the USSR* 55: 122 S.

- Eckman, J.E. (1983): Hydrodynamic processes affecting benthic recruitment. *Limnol. Oceanogr.* 28: 241 - 257
- Eckman, J.E. & Duggins, D.O. (1993): Effects of flow speed on growth of benthic suspension feeders. *Biol. Bull.* 185: 28 - 41
- Eichelbaum, E. (1919): Über Nahrung und Ernährungsorgane von Echinodermen. *Wissenschaftl. Meeresunters. Abt. Kiel Bd. II*: 187 - 274.
- Elliot, J.M. (1977): Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates. *FBA Scient. Publ.* 25 (2nd. Ed. 156 pp.
- Ellis, D.V. (1960): Marine infaunal benthos in arctic North America. Arctic Institute of North America, Tech. Pap. 5: 53 pp.
- Emsom, R.H. & Wilkie, I.C. (1982): The arm-coiling response of *Amphipholis squamata* (Delle Chiaje). J.M. Lawrence (ed.) Proc. of the International Echinoderms Conference, Tampa Bay. A.A. Balkema, Rotterdam: 529
- Emsom, R.H.; Mladenov, P.V. & Wilkie, I.C. (1985): Studies of the biology of the West Indian copepod *Ophiopyllus reductus* (Siphonostomatoida: Cancerillidae) parasitic upon the brittlestar *Ophiocomella ophiactoides*. *J. Nat. Hist.* 19: 151 - 171
- Feder, H.M. (1981): Aspects of the feeding biology of the brittle star *Ophiura texturata*. *Ophelia* 20: 215 - 235
- Fenchel, T.; Kofoed, L.H. & Lappalainen, A. (1975): Particle size-selection of two deposit feeders: the amphipod *Corophium volutator* and the prosobranch *Hydrobia ulvae*. *Mar. Biol.* 30: 119 - 128
- Ferrari, F.D. & Dearborn, J.H. (1989): A second examination of predation on pelagic copepods by the brittle star *Astrofoma agassizii*. *J. Plankt. Res.* 11: 1315 - 1320
- Fontaine, A.R. (1965): The feeding mechanisms of the ophiuroid *Ophiocomina nigra*. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 45: 373 - 385
- Fratt, D.B. & Dearborn, J.H. (1984): Feeding biology of the antarctic brittle star *Ophionotus victoriae* (Echinodermata: Ophiuroidea). *Polar Biol.* 3: 127 - 139
- Fujita, T., Ohta, S. (1989): Spatial structure within a dense bed of the brittle star *Ophiura sarsii* (Ophiuroidea: Echinodermata) in the bathyal zone off Otsuchi, Northeastern Japan. *J. Oceanogr. Soc. Japan* 45: 289 - 300
- Fujita, T. & Ohta, S. (1990): Size structure of dense populations of the brittle star *Ophiura sarsii* (Ophiuroidea: Echinodermata) in the bathyal zone around Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 64: 113 - 122
- Gage, J.D. (1975): A comparison of the deep-sea epibenthic sledge and anchor-box dredge samplers with the Van Veen grab and hand coring by divers. *Deep-Sea Res.* 22: 693 - 702
- Gage, J.D. (1990a): Skeletal growth bands in brittle stars: microstructure and significance as age markers. *J. mar. biol. Ass. U.K.* 70: 209 - 224
- Gage, J.D. (1990b): Skeletal growth markers in the deep-sea brittle stars *Ophiura ljungmani* and *Ophiomusium lymani*. *Mar. Biol.* 104: 427 - 435
- Gage, J.D. & Tyler, P.A. (1981a): Non-viable seasonal settlement of larvae of the upper bathyal brittle star *Ophiocten gracilis* in the Rockall Trough abyssal. *Mar. Biol.* 64: 153 - 161
- Gage, J.D. & Tyler, P.A. (1981b): Re-appraisal of age composition, growth and survivorship of the deep-sea brittle star *Ophiura ljungmani* from size structure in a sample time series from the Rockall Trough. *Mar. Biol.* 64: 163 - 172
- Gage, J.D. & Tyler, P.A. (1982a): Depth-related gradients in size structure and the bathymetric zonation of deep-sea brittle stars. *Mar. Biol.* 71: 299 - 308
- Gage, J.D. & Tyler, P.A. (1982b) Growth strategies in deep-sea ophiuroids. J.M. Lawrence (ed.) Proc. of the International Echinoderms Conference, Tampa Bay. A.A. Balkema, Rotterdam: 529
- Gage, J.D. & Tyler, P.A. (1991): Deep-Sea Biology: A natural history of organisms at the deep-sea floor. Cambridge University Press, Cambridge: 1 - 405
- Gage, J.D.; Pearson, M.; Clark, A.M.; Paterson, G.L.J. & Tyler, P.A. (1983): Echinoderms from the Rockall Trough and adjacent areas. I. Crinoidea, Asteroidea and Ophiuroidea. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 45: 233-308
- Graf, G. (1989): Benthic-pelagic coupling in a deep-sea benthic community. *Nature* 341: 437 - 442
- Graf, G. (1992): Benthic-pelagic coupling: A benthic view. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 30: 149-190
- Grant, J. (1983): The relative magnitude of biological and physical sediment reworking in an intertidal community. *J. mar. Res.* 41: 673 - 689
- Grant, J.; Bathmann, U.V. & Mills, E.L. (1986): The interaction between benthic diatom films and sediment transport. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 23: 225 - 238

- Grassle, J.F. (1986): The ecology of deep-sea hydrothermal vent communities. *Advances in Marine Biology* 23: 301-362
- Grassle, J.F. & Morse-Porteous, L.S. (1987): Macrofaunal colonization of disturbed deep-sea environments and the structure of deep-sea benthic communities. *Deep-Sea Res.* 34: 1911 - 1950
- Grassle, J.F.; Sanders, H.L.; Hessler, R.R.; Rowe, G.T. & McLellan, T. (1975): Pattern and zonation: a study of the bathyal megafauna using the research submersible Alvin. *Deep-Sea Research* 22: 457 - 481
- Grebmeier, J.M. & Barry, J.P. (1991): The influence of oceanographic processes on pelagic-benthic coupling in polar regions: a benthic perspective. *J.Mar. Systems* 2: 495 - 518
- Grizzle, R.E.; Langan, R. & Howell, W.H. (1992): Growth responses of suspension-feeding bivalve molluscs to changes in water flow: differences between siphonate and nonsiphonate taxa. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 162: 213 - 228
- Grygier, M.J. (1990): Five new species of bathyal atlantic Ascothoracida (Crustacea: Maxillopoda) from the equator to 50°N latitude. *Bull. Mar. Sci.* 46: 655 - 676
- Gutt, J. (1988): Zur Verbreitung und Ökologie der See gurken (Holothuroidea, Echinodermata) im Weddellmeer (Antarktis). *Ber. Polarforschung* 41: 87 pp.
- Gutt, J. (1991): On the distribution and ecology of holothurians in the Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biol.* 11: 145 - 155
- Gutt, J. & Piepenburg, D. (1991): Dense aggregations of three deep-sea holothurians in the southern Weddell-Sea, Antarctica. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 68: 277 - 285
- Haedrich, R.L.; Rowe, G.T. & Polloni, P.T. (1980): The megabenthic fauna in the deep sea south of New England, USA. *Mar. Biol.* 57: 165 - 179
- Hamel, J.-F. & Mercier, A. (1993): Behavioural response of northern basket star *Gorgonocephalus arcticus* mechanical stimulations. *Vie Milieu* 43: 197 - 203
- Hansen, B. (1975): Systematics and biology of deep-sea holothurians. Part I: Elaspoda. *Galathea Rep.*: 131 - 262
- Hargrave, B.T. (1985): Feeding rates of abyssal scavenging amphipods (*Eurythenes gryllus*) determined in situ by time-lapse photography. *Deep-Sea Research* 32: 443 - 450
- Hecker, B. (1990a): Variation in megafaunal assemblages on the continental margin south of New England. *Deep-Sea Research* 37: 37 - 57
- Hecker, B. (1990b): Photographic evidence for the rapid flux of particles to the sea floor and their transport down the continental slope. *Deep-Sea Research* 37: 1773 - 1782
- Henrich, R.; Kassens, H.; Vogelsang, E. & Thiede, J. (1989): Sedimentary facies of glacial/interglacial cycles in the Norwegian Sea during the last 350 ky. *Mar. Geol.* 86: 283-319
- Henrich, R.; Hartmann, M.; Reitner, J.; Schäfer, P.; Steinmetz, S.; Freiwald, A.; Dietrich, P. & Thiede, J. (1992): Facies belts, biocoenoses, volcanic structures and associated sediments of the Arctic seamount Vesterisbanken (Central Greenland Sea). *Facies* 27: 71-104
- Hily, C. (1991): Is the activity of benthic suspension feeders a factor controlling water quality in the Bay of Brest?. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 69: 179 - 188
- Hopkins, T.S. (1988): The GIN sea. Review of physical oceanography and literature from 1972. *SACLANT-CEN Rep. SR-124*: 1-195
- Huettel, M. & Gust, G. (1992): Impact of bioroughness on interfacial solute exchange in permeable sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 89: 253 - 267
- Hurdle, B.G. (1986): *The nordic seas*. Springer New York: 777 pp.
- Hutchinson, E. (1953): The concept of pattern in ecology. *Proc. Acad. Nat. Sci. (Philadelphia)* 105: 1-12
- Iglesias, J.I.P., Navarro, E., Alvarez Jorna, P. & Armentia, I. (1992): Feeding, particle selection and absorption in cockles *Cerastoderma edule* (L.) exposed to variable conditions of food concentration and quality. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 162: 177 - 198
- Jensen, P. (1988): Nematode assemblages in the deep-sea benthos of the Norwegian Sea. *Deep-Sea Res.* 35: 1173-1184
- Jensen, P.; Rumohr, J. & Graf, G. (1992): Sedimentological and biological differences across a deep-sea ridge exposed to advection and accumulation of fine-grained particles. *Oceanologica Acta* 15: 287 - 296
- Johnson, A.S. (1993): Sag-mediated modulated tension in terebellid tentacles exposed to flow. *Biol. Bull.* 185: 10 - 19
- Jumars, P.A. (1978): Spatial autocorrelation with RUM (Remote Underwater Manipulator): vertical and horizontal structure of a bathyal benthic community. *Deep-Sea Res.* 25: 589 - 604
- Jumars, P.A. & Eckmann, J.E. (1983): Spatial structure within deep-sea benthic communities. In: *The sea*,

- Vol. 8, Deep-Sea Biology (Rowe, G.E., ed.). John Wiley New York: 399 - 451
- Jumars, P.A. & Nowell, A.R. (1984): Effects of benthos on sediment transport: difficulties with functional grouping. *Cont. Shelf Res.* 3: 115 - 130
- Jumars, P.A.; Self, R.F.L. & Nowell, R.M. (1982): Mechanics of particle selection by tentaculate deposit-feeders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 64: 47 - 70
- Kaufmann, R.S.; Wakefield, W.W. & Genin, A. (1989): Distribution of epibenthic megafauna and lebensspuren on two central North Pacific seamounts. *Deep-Sea Res.* 36: 1863 - 1896
- Kranck, K. & Milligan, T.G. (1988): Macroflocs from diatoms: in situ photography of particles in Bedford Basin, Nova Scotia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44: 183 - 189
- LaBarbera, M. (1978): Particle capture by a pacific brittle star: Experimental test of the aerosol suspension feeding model. *Science* 201: 1147 - 1149
- Lackschewitz, K.S. (1991): Sedimentationsprozesse am aktiven mittelozeanischen Kolbeinsey-Rücken (nördlich von Island). *Geomar Rep.* : 1-133
- Lackschewitz, K.S. & Wallrabe-Adams, J.-H. (1991): Composition and origin of sediments on the mid-oceanic Kolbeinsey Ridge, north of Iceland. *Marine Geology* 101: 71 - 82
- Lackschewitz, K.S.; Oehmig, R. & Wallrabe-Adams, H.-J. (1990): Der aktive mittelozeanische Rücken als Sedimentationsraum -Zusammensetzung und Dynamik der Sedimente am Kolbeinsey-Rücken (N'Island). *Zbl. Geol. Paläont. Teil I H.11*: 1727 - 1738
- Lampitt, R.S. & Paterson, G.L.J. (1987): The feeding behaviour of an abyssal sea anemone from in situ time lapse photographs and trawl samples. *Oceanologica Acta* 10: 455 - 461
- Lampitt, R.S.; Billett, D.S.M. & Rice, A.L. (1986): Biomass of the invertebrate megabenthos from 500 to 4100 m in the northeast Atlantic Ocean. *Mar. Biol.* 93: 69 - 81
- Linke, P. (1989): Lebendbeobachtungen und Untersuchungen des Energiestoffwechsels benthischer Foraminiferen aus dem Europäischen Nordmeer. *Berichte aus dem SFB 313* 18: 123 S.
- Linke, P. (1992): Metabolic adaptations of deep-sea benthic foraminifera to seasonally varying food input. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 81: 51 - 63
- Litvinova, N.M. (1981): Behaviour of *Ophiopholis aculeata* (Ophiuroidea) in the time of reproduction. *Zoological Journal (Moskau)* 6: 942 - 945
- Loeng, H. (1990): Current measurement southeast of Sentralbanken in the Barents Sea. *Inst. of Marine Research, Rep. FO9002*, 18pp, Bergen.
- Loeng, H. (1991): Features of the physical oceanographic conditions of the Barents Sea. E. Saksaugh, C.C.E. Hopkins & N.A. Oritsland (eds.) *Proceedings of the Pro Mare Symposium on Polar Marine Ecology, Trondheim. Polar Res.* 10: 5 - 18
- Lloyd, M. (1967): Mean crowding. *J. Anim. Ecol.* 36: 1-30
- Lutze, G.F. & Altenbach, A.V. (1987): *Rupertina stabilis* (Wallich), eine hochangepaßte, filtrierende Benthos-Foraminifere. *Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel Nr. 6*: 31 - 46
- Madsen, F.J. (1946): The echinoderms collected by the „Skagerak“ expedition in the eastern Atlantic 1946. *Göteborgs Kungl. Vetenskaps-och Vitterhets-Samhälles Handlingar* 5: 2 - 16
- Magnus, D. (1964): Gezeitenströmung und Nahrungsfiltration bei Ophiuren und Crinoiden. *Helgol. Wiss. Meeresunters.* 10: 104 - 117
- Mayer, S. (1994): Particle capture in the crown of the ciliary suspension feeding polychaete *Sabella penicillus* videotape recordings and interpretations. *Mar. Biol.* 119: 571 - 582
- McCave, I.N. (1986): Local and global aspects of the bottom nepheloid layers in the world ocean. *Neth. J. Sea Res.* 20: 167-181
- Meissner, R., Sarnthein, M., Thiede, J., Walger, E. (1988): Zur Sedimentation in borealen Meeren: Sedimentverteilung am äußeren Kontinentalrand vor Nord-Norwegen (Pilotstudie Teil B). *Ber. Sonderforschungsbereich 313 Nr. 7, Univ. Kiel.*
- Miller, D.C. & Sternberg, R.W. (1988): Field measurements of the fluid and sediment-dynamic environment of a benthic deposit feeder. *J. Mar. Res.* 46: 771 - 796
- Miller, D.C.; Jumars, P.A. & Nowell, A.R.M. (1984): Effects of sediment transport on deposit feeding: Scaling arguments. *Limnol. Oceanogr.* 29: 1202 - 1217
- Miller, D.C.; Bock, M.J. & Turner, E.J. (1992): Deposit and suspension feeding in oscillatory flows and sediment fluxes. *J. Mar. Res.* 50: 489 - 520
- Moore, A. & Cobb, J.L.S. (1985a): Neurophysiological studies on the detection of amino acids by *Ophiura ophiura*. *Comp. Biochem. Physiol.* 82A: 395 - 399

- Moore, A. & Cobb, J.L.S. (1985b): Neurophysiological studies on photic responses in *Ophiura ophiura*. *Comp. Biochem. Physiol.* 80A: 11 - 16
- Moore, A. & Cobb, J.L.S. (1986): Neurophysiological studies on the detection of mechanical stimuli by *Ophiura ophiura* (L.). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 104: 125 - 141
- Mortensen, T. (1927): Handbook of the echinoderms of the British Isles. Oxford University Press, Edinburgh
- Mortensen, T. (1933): Ophiuroidea. Danish Ingolf Expedition IV(8)Kopenhagen
- Mullineaux, L.S. (1988): The role of settlement in structuring a hard-substratum community in the deep sea. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 120: 247 - 261
- Muschenheim, D.K. (1987): The dynamics of near-bed seston flux and suspension-feeding benthos. *J. Mar. Res.* 45: 473 - 496
- Muschenheim, D.K.; Grant, J & Mills, E.L. (1986): Fluxes for benthic ecologists: theory, construction and practice. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 28: 185 - 196
- Oehmig, R. & Wallrabe-Adams, H.-J. (1993): Hydrodynamic properties and grain-size characteristics of volcanoclastic deposits on the Mid-Atlantic Ridge north of Iceland (Kolbeinsey Ridge). *Journal of Sedimentary Petrology* 63: 140 - 151
- Okamura, B. (1990): Particle size, flow velocity, and suspension feeding by the erect bryozoans *Bugula neritina* and *B. stolonifera*. *Mar. Biol.* 105: 33 - 38
- Paetsch, H.; Botz, R.; Scholten, J.C & Stoffers, P. (1992): Accumulation rates of surface sediments in the Norwegian-Greenland Sea. *Mar. Geol.* 104: 19-30
- Paterson, G.L.J. (1985): The deep-sea Ophiuroidea of the North Atlantic Ocean. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 49: 1 - 162
- Paterson, G.L.J.; Tyler, P.A & Gage, J.D. (1982): The taxonomy and zoogeography of the genus *Ophiecten* (Echinodermata: Ophiuroidea) in the North Atlantic Ocean. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)* 43: 109 - 128
- Pearson, M. & Gage, J.D. (1984): Diets of some deep-sea brittle stars in the Rockall Trough. *Marine Biology* 82: 247 - 258
- Pentreath, R.J. (1970): Feeding mechanisms and the functional morphology of podia and spines in some New Zealand ophiuroids (Echinodermata). *J. Zool., Lond.* 161: 395 - 429
- Pfannkuche, O. (1993): Benthic response to the sedimentation of particulate organic matter at the BIOTRANS station, 47°N, 20°W. *Deep-Sea Res.* II 40: 135 - 149
- Pfannkuche, O. & Lochte, K. (1993): Open ocean pelago-benthic coupling: cyanobacteria as tracers of sedimenting salp faeces. *Deep-Sea Res.* 40: 727 - 737
- Pfannkuche, O.; Duinker, J.C.; Graf, G.; Henrich, R.; Thiel, H & Zeitzschel, B. (1992): NORDATLANTIK 92, Reise Nr. 21, 16. März - 31. August 1992. METEOR-Berichte, Universität Hamburg 93-4: 281 S.
- Piepenburg, D. (1988): Zur Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Framstrasse. *Ber. Polarforsch.* 52: 1- 118
- Piepenburg, D. (1989): Absolute densities and spatial distribution patterns of epibenthic species from the Fram Strait. *Rapp.P-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer.* 188: 188
- Piepenburg, D. & Juterzenka, K. von (1994): Abundance, biomass and spatial distribution pattern of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) on the Kolbeinsey Ridge north of Iceland. *Polar Biol.* 14: 185 - 194
- Piepenburg, D.; Blackburn, T.H.; von Dorrien, C.F.; Gutt, J.; Hall, P.O.J.; Hulth, S.; Kendall, M.A.; Opalinski, K.W.; Rachor, E & Schmid, M.K. (subm.): The partitioning of benthic community respiration in the Arctic northwestern Barents Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* :
- Rasmussen, E. (1973): Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna. *Ophelia* 11: 1 - 495
- Reitner, J.; Institut für Paläontologie; Freie Universität Berlin; Malteser Str. 76-100, 12249 Berlin
- Rice, A.L.; Aldred, R.G.; Billett, D.S.M & Thurston, M.H. (1979): The combined use of an epibenthic sled and a deep-sea camera to give quantitative relevance to macro-benthos samples. *Ambio Special Report* 6: 59 - 71
- Rice, A.L.; Aldred, R.G.; Darlington, E & Wild, R.A. (1982): The quantitative estimation of the deep-sea megabenthos; a new approach to an old problem. *Oceanologica Acta* 5: 63 - 72
- Rochette, R.; Hamel, J.-F & Himmelman, J.H. (1994): Foraging strategy of the asteroid *Leptasterias polaris*: role of prey odors, current and feeding status. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 106: 93 - 100
- Romero-Wetzel, M. (1989): Struktur und Funktion des Makrobenthos auf dem Vöring-Plateau (Norwegische See). *Ber. Sonderforschungsbereich* 313, Univ. Kiel, Nr. 13: 204 S.

- Romero-Wetzel, M.B. & Gerlach, S.A. (1991): Abundance, biomass, size distribution and bioturbation potential of deep-sea macrozoobenthos on the Voring-Plateau (1200-1500m, Norwegian Sea). *Meeresforsch.* 33: 124 - 265
- Rosenberg, R. (1993): Suspension feeding in *Abra alba* (Mollusca). *Sarsia* 78: 119 - 121
- Rothlisberg, P.C. & Percy, W.G. (1977): An epibenthic sampler used to study the ontogeny of vertical migration of *Pandalus jordani* (Decapoda, Caridea). *Fish. Bull.* 74: 994 - 997
- Schmid, M.K. (1994): Zur Verbreitung und Respiration ökologisch wichtiger Bodentiere in den Gewässern Svalbard (Arktis). Dissertation zu Erlangung des Doktorgrades, Univ. Kiel 1994, 92S..
- Schneider, W. & Budeus, G. (1994): The North East Water polynya (Greenland Sea) I. A physical concept of its generation. *Polar Biol.* 14: 1-9
- Self, R.F. & Jumars, P.A. (1978): New resource axes for deposit feeders? *J. Mar. Res.* 36:
- Self, R.F.L. & Jumars, P.A. (1988): Cross-phyletic patterns of particle selection by deposit feeders. *J. Mar. Res.* 46: 119 - 143
- Semenova, T.M.; Mileikovskiy, S.A. & Nesis, K.N. (1964): The morphology, distribution and seasonal incidence of the Ophiuroid larva of *Ophiocsten sericeum* (Forbes) in the North West Atlantic, Norwegian Sea and Barents Sea Plankton. *Okeanologiya* 4: 669-683
- Shick, J.M.; Edwards, K.C. & Dearborn, J.H. (1981): Physiological ecology of the deposit-feeding sea star *Ctenodiscus crispatus* ciliated surface and animal-sediment interactions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 5: 165 - 184
- Shin, H.C. & Koh, C.-H. (1993): Distribution and abundance of ophiuroids on the continental shelf and slope of the East Sea (southwestern Sea of Japan), Korea. *Mar. Biol.* 115: 393 - 399
- Smith, C.R. (1985): Food for the deep sea: utilization, dispersal, and flux of nekton falls at the Santa Catalina Basin floor. 417 - 422 32:
- Smith, C.R. & Hamilton, S.C. (1988): Epibenthic megafauna of the bathyal basin off southern California: patterns of abundance, biomass, and dispersion. *Deep-Sea Res.* 30: 907-928
- Smith, K.L., Jr. (1983): Metabolism of two dominant epibenthic echinoderms measured at bathyal depth in the Santa Catalina Basin. *Mar. Biol.* 72: 249 - 256
- Smith, K.L. Jr; Kaufmann, R.S. & Wakefield, W.W. (1993): Mobile megafaunal activity monitored with a time-lapse camera in the abyssal North Pacific. *Deep-Sea Res.* I 40: 2307 - 2324
- Suess, E. & Altenbach, A.V. (1992): Europäisches Nordmeer, Reise Nr. 17-METEOR-Ber., Univ. Hamburg, 92-3, 164S.
- Taghon, G.L. & Greene, R.R. (1992): Utilization of deposited and suspended particulate matter by benthic „interface“ feeders. *Limnol. Oceanogr.* 37: 1370 - 1391
- Taghon, G.L., Self, R.F.L. & Jumars, P.A. (1978): Predicting particle selection by deposit feeders: A model and its implications. *Limnol. Oceanogr.* 23: 752 - 759
- Taylor, L.R. & Taylor, R.A.J. (1977): Aggregation, migration and population mechanics. *Nature (London)* 265: 415-421
- Telford, M. & Harold, A.S. (1982): Lift, drag and camber in the northern sand dollar, *Echinarachnius parma*. J.M. Lawrence (ed.) *Echinoderms: Proc. of the Int. Conference, Tampa Bay, A.A. Balkema, Rotterdam*: 235 - 239
- Thiel, H. (1975): The size structure of the deep-sea benthos. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 60: 575-606
- Thomsen, L. (1989): Bakterien und Meiofauna in Gangsystemen der Makrofauna. *Ber. Sonderforschungsbe- reich* 313, Univ. Kiel 19: 1 -77
- Thomsen, L. (1992): Untersuchungen der Boden-nepheloidschicht am westlichen Barents Sea Kontinentalhang. *Dissertation Universität Kiel*: 96 pp.
- Thorson, G. (1957): Bottom communities (Sublittoral or Shallow Shelf). In: Hedgpeth, J.W. (Ed. *Treatise on marine ecology and paleoecology*, Vol. 1: Ecology. *Mem. Geological Society of America*, New York : 461-534
- Trager, G. & Genin, A. (1993): Flow velocity induces a switch from active to passive suspension feeding in the Porcelain crab *Petrolisthes leptocheles* (Heller). *Biol. Bull.* 185: 20 - 27
- Trager, G.C.; Hwang, J.-S. & Strickler, J.R. (1990): Barnacle suspension-feeding in variable flow. *Mar. Biol.* 105: 117 - 127
- Tranvik, L.J. & Sieburth, J.McN. (1989): Effects of flocculated humic matter on free and attached pelagic microorganisms. *Limnol. Oceanogr.* 34: 688 - 699
- Tyler, P.A. & Gage, J.D. (1982): *Ophiopluteus ramosus*, the larval form of *Ophiocsten gracilis* (Echinodermata: Ophiuroidea). *J. mar. biol. Ass. U. K.* 62: 485 - 486

- Tyler, P.A.; Gage, J.D. & Billett, D.S.M (1992): Reproduction and recruitment in deep-sea invertebrate populations in the NE Atlantic Ocean: a review of the options. In Colombo, G.; Ferrari, I.; Ceccherelli, V.U. & Rossi, R. (eds.) Marine Eutrophication and Population Dynamics. Ohlsen & Ohlsen, Fredensborg, DK: 257 - 262
- Vogel, St. (1981): Life in moving fluids. Princeton University Press, New Jersey: 352
- Wadhams, P. (1986): The ice cover. Hurdle, B.G. (ed.) The Nordic Seas. Springer, Berlin: 21 - 84
- Wainright, S.C. (1990): Sediment-to-water fluxes of particulate material and microbes by resuspension and their contribution to the planktonic food web. Mar.Ecol.Prog.Ser, 62 : 271 - 281
- Warner, G.F. (1971): On the ecology of a dense bed of the brittlestar *Ophiothrix fragilis*. J. mar. biol. Ass. UK 51: 267-282
- Warner, G. (1982): Food and feeding mechanisms: Ophiuroidea. In Jangoux, M. & Lawrence, J.M. (eds.) Echinoderm Nutrition. A.A. Balkema, Rotterdam: 161 - 181
- Warner, G.F. & Woodley, J.D. (1975): Suspension-feeding in the brittle-star *Ophiothrix fragilis*. J. mar. biol. Ass. U.K. 55: 199 - 210
- Wassmann, P.; Peinert, R & Smetacek, V. (1990): Patterns of production and sedimentation in the boreal and polar Northeast Atlantik. Polar Res. 10: 209 - 228
- Wheatcroft, R.A. (1992): Experimental tests for particle size-dependent bioturbation in the deep ocean. Limnol. Oceanogr. 37: 90 - 104
- Whitlatch, R.B & Weinberg, J.R. (1982): Factors influencing particle selection and feeding rate in the polychaete *Cistenides (Pectinaria) gouldii*. Mar. Biol. 71: 33 - 40
- Wilkie, I.C. (1978): Arm autotomy in brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea). J. Zool., London 186: 311-330
- Wintzell, J. (1918) De Skandinaviska Ophiuridernas: Biologi och Fysiologi. Appelbergs Boktryckeri Aktiebolag, Uppsala: 147
- Witte, U. (in prep.): Reproduktion, Energiestoffwechsel und Biodepositionsleistung dominanter Porifera aus der Tiefsee des Europäischen Nordmeeres. Dissertation Universität Kiel.
- Woodley, J.D. (1975): The behaviour of some amphiuroid brittle-stars. J. exp. mar. Biol. Ecol. 18: 29 - 46
- Young, C.M.; Tyler, P.A.; Emson, R.H & Gage, J.D. (1993): Perception and selection of macrophyte detrital falls by the bathyal echinoid *Stylocidaris lineata*. Deep-Sea Res. I: 1475 -1486
- Zenkevitch, L. (1963): Biology of the Seas of the U.S.S.R.. George Allen & Unwin, London: 995 pp.
- Ziebis, W. (1992): Experimente im Strömungskanal zum Einfluß der Makrofauna auf den bodennahen Partikeltransport. Ber. Sonderforschungsbereich 313, Univ. Kiel 37: 83 pp.

Danksagung

Mein Dank gilt Herrn Prof. G. Hempel und Herrn Prof. G. Graf, die es mir ermöglichten, diese Arbeit unter guten fachlichen, örtlichen und finanziellen Rahmenbedingungen durchzuführen.

Vielen Dank an Dr. Dieter Piepenburg. Seine praktischen Hinweise zur Bildanalyse und stete Diskussionsbereitschaft trugen oft zum Fortgang der Arbeit bei.

Dr. J. Rumohr ermöglichte die Auswertung umfangreichen Bildmaterials vom Vøring-Plateau. Kai Pegler, Dr. Peter Linke und Dr. Frank Blaume stellten unveröffentlichte Daten zur Verfügung.

Dr. Chr. Samtleben und Dr. Rolf Schmaljohann ermöglichten die REM-Auswertung.

Dr. I. Smirnov und A. Marchenkov aus dem Zoologischen Institut St. Petersburg schärften meinen Blick für Parasiten an Echinodermen und lieferten Informationen zur taxonomischen Einordnung.

Ihnen allen gilt mein Dank.

Prof. J. D. Gage und seinen Mitarbeitern danke ich für die herzliche Aufnahme im Marine Dunstaffnage Lab in Oban. Sie stellten mir ihre Arbeitseinrichtungen und umfangreiches Probenmaterial zur Verfügung und erweiterten meine Kenntnisse über Tiefsee-Ophiuroiden.

Den Kollegen des Instituts für Polarökologie und des SFB 313 vielen Dank für vielfältige Unterstützung an Bord, während der Experimente und bei so mancher Panne in Kühlräumen und -containern.

Ein herzlicher Dank der IPö-Truppe, die eine produktive Arbeitsatmosphäre schaffte und mir unter "erschweren Bedingungen" praktisch, moralisch und geistig zur Seite stand.

Herzlich danke ich auch Michael, der mich als Arbeitskollege, Freund und Lebensgefährte begleitete.

Diese Arbeit wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft im Rahmen des Sonderforschungsbereiches 313 gefördert.