Ökologie und Populationsdynamik antarktischer Ophiuroiden (Echinodermata)

Ecology and Population Dynamics of Antarctic Ophiuroids (Echinodermata)

Corinna Dahm

Ber. Polarforsch. 194 (1996) ISSN 0176 - 5027

Corinna Dahm

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung Postfach 12 01 61 Columbusstraße 27515 Bremerhaven

Die vorliegende Arbeit ist die inhaltlich gekürzte Fassung einer Dissertation, die in der Sektion Biologie I bei Prof. Dr. W. Arntz angefertigt und 1995 dem Fachbereich 2 (Biologie/Chemie) der Universität Bremen vorgelegt wurde. Die Kürzungen betreffen hauptsächlich vergleichende Untersuchungen zur Populationsdynamik von Ophiuroiden aus dem Rossmeer und von der Antarktischen Halbinsel.

INHALTSVERZEICHNIS

ZUSAM	MENFASSUNGIV
SUMMA	RYVII
1.	EINLEITUNG1
2.	UNTERSUCHUNGSGEBIETE, FANGGERÄTE
	UND PROBENMATERIAL4
2.1 2.2 2.3	Untersuchungsgebiet
3.	TAXONOMIE, ABUNDANZ UND BIOMASSE
3.1	Einleitung8
32	Material und Methoden9
3.2.1	Taxonomie
3.2.2	Datengrundlage für die Berechnung der Abundanz und Biomasse9
3.2.3	Berechnung der Gesamtabundanz und -biomasse der Opniurolden
3.2.4	Berechnung der Abundanz und Biolitässe der dominanten Arten
	Exception 13
3.3	Taxonomie
3.3.2	Auswertung der Trawlfänge15
3.3.2.1	Mittleres Individualgewicht16
3.3.2.2	Prozentuale Anteile der untersuchten Arten an der Gesamtanzahl
	in Abhängigkeit von der geographischen Breite
3.3.2.3	in Abhängigkeit von der Tiefe
3.3.2.4	Prozentuale Anteile der untersuchten Arten am Gesamtgewicht
0.0.21	der Ophiuroiden in Abhängigkeit von der geographischen Breite
3.3.2.5	Prozentuale Anteile der untersuchten Arten am Gesamtgewicht
	der Ophiuroiden in Abhangigkeit von der Tiele
3.3.3	Auswertung der Unterwasseraufnahmen
3.3.4 3341	Abundanz der Ophiuroiden in unterschiedlichen Gebieten
3.3.4.2	Abundanz der Ophiuroiden in Abhängigkeit von der Tiefe
3.3.5	Kombination aller Probennahme-Verfahren: Abundanz und
3.3.6	Biomasse der Ophiuroiden-Fauna in unterschiedlichen Gebieten
2.4	Distussion
3.4 3.4.1	Methoden
3.4.1.1	Trawl-Auswertung
3.4.1.2	Mehrfachkastengreifer-Auswertung
3.4.1.3	Auswertung der Unterwasseraufnahmen

.

3.4.1.4 3.4.2 3.4.2.1 3.4.2.2 3.4.3 3.4.4 3.4.5	Kombination der Probennahme-Verfahren
4.	ERNÄHRUNG DER OPHIUROIDEN49
4.1	Einleitung49
4.2 4.2.1 4.2.2 4.2.2.1	Material und Methoden51Material und Untersuchungsgebiete51Methoden zur Untersuchung der Ernährung von Ophiuroiden52Bewertung der Nahrung nach Punkten ("points method")53
4.3 4.3.1 4.3.1.1 4.3.2 4.3.3 4.3.3.1 4.3.3.2 4.3.3.3 4.3.3.3 4.3.3.4 4.3.3.5 4.3.4	Ergebnisse.56Magenfüllwert-Auswertung56Verteilung der Magenfüllwerte.56Statistische Auswertung der Magenfüllwerte.59Mageninhalts-Analyse.77Astrotoma agassizii77Ophionotus victoriae.86Ophiurolepis gelida94Ophiurolepis brevirima103Ophioceres incipiens.110Zusammenfassung.118
4.4 4.4.1 4.4.1.2 4.4.1.3 4.4.1.3 4.4.1.4 4.4.2 4.4.2.1 4.4.2.2 4.4.2.2 4.4.2.3 4.4.2.3 4.4.2.4 4.4.3	Diskussion.120Methoden120Probennahme-Verfahren120Fixierung121Tiermaterial121Methoden der Nahrungsanalyse122Ernährung der Ophiuroiden im Weddellmeer126Ophioceres incipiens129Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida, Ophiurolepis brevirima130Astrotoma agassizii133Auffällige Gebietsunterschiede in der Ernährung137Zusammenfassung138
5.	WACHSTUM, PRODUKTIVITÄT UND MORTALITÄT 140
5.1	Einleitung 140
5.2 5.2.1 5.2.2 5.2.3 5.2.4 5.2.5 5.2.6	Material und Methoden142Material und Untersuchungsgebiete142Vermessung des Scheibendurchmessers143Morphologie des Armskeletts144Präparation der Wirbelknöchelchen146Analyse der Wachstumsringe147Auswertungsmethoden und statistische Verfahren149

5.2.6.1 5.2.6.2 5.2.6.3 5.2.6.4	Morphometrische Beziehungen Wachstumsanalyse Produktion und Produktivität Mortalität	. 149 . 151 . 159 . 161
5.3 5.3.1 5.3.1.1 5.3.2 5.3.2 5.3.2.1 5.3.2.2 5.3.3 5.3.4 5.3.5	Ergebnisse Morphometrische Beziehungen Größen-Gewichtsbeziehungen Beziehung Scheibendurchmesser-Wirbelknochenradius Wachstum Strukturen der Wachstumsringe Wachstum der fünf Ophiuroiden-Arten Produktion und Produktivität Mortalität Fototafeln	162 . 162 . 162 . 166 . 170 . 170 . 170 . 191 . 205 . 212
5.4 5.4.1 5.4.1.2 5.4.1.3 5.4.2 5.4.2.1 5.4.2.2 5.4.2.3 5.4.2.3 5.4.2.4	Diskussion	219 .219 .220 .222 .227 .238 .238 .239 .242 242 242 245 248 250
6.	ABSCHLUSSDISKUSSION	251
7.	DANKSAGUNG	260
8. 8.1 8.2	LITERATUR Im Text zitierte Literatur Taxonomische Literatur	. 261 261 278
9 . 9.1 9.2	ANHANG. Liste der bearbeiteten Stationen der "Polarstern"-Expeditionen Verteilung der Probennahme-Stationen auf die unterschiedlichen Untersuchungsgebiete	. 280 281 287
9.3	Verteilung der Magenfüllwerte der fünf Ophiuroiden-Arten	288

Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war die Untersuchung der Ökologie und Populationsdynamik antarktischer Ophiuroiden. Das verwendete Proben- und Fotomaterial stammt von insgesamt 7 "Polarstern"-Expeditionen, die in den Jahren 1983 bis 1992 zwischen Oktober und April im östlichen Weddellmeer und dem angrenzenden Lazarevmeer stattfanden. Das gesamte Untersuchungsgebiet wurde in vier Teilgebiete (Kapp Norvegia, Halley Bay, Filchner Rønne und Vahsel Bight) und drei Tiefenstufen (<500 m, 501-1000 m, >1000 m Tiefe) eingeteilt, um Unterschiede in der Abundanz und Biomasse, der Ernährung und im Wachstum zu erfassen.

Die taxonomische Aufarbeitung der Weddellmeer-Ophiuroiden ergab 41 Arten aus 20 Gattungen und 6 Familien. Das mittlere Individualgewicht eines durchschnittlichen Ophiuroiden beträgt 0,034 g AFTG (aschefreies Trockengewicht). Fünf der Arten wurden aufgrund ihrer Auffälligkeit oder Dominanz für detailliertere Untersuchungen ausgewählt: Astrotoma agassizii, Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida, Ophiurolepis brevirima und Ophioceres incipiens.

Zur Abschätzung der Abundanz und Biomasse der gesamten Ophiuroiden-Fauna und der einzelner Arten wurden die Daten aus Trawl- und Mehrfachkastengreifer-Fängen und Unterwasseraufnahmen kombiniert. Die Gesamtabundanz der Schlangensterne beträgt im Gebiet Kapp Norvegia 149 Ind./m², in Halley Bay 45 Ind./m² und in der Vahsel Bight nur 20 Ind./m². Sie nimmt somit, ebenso wie die Biomasse, vom nordöstlichen zum südöstlichen Weddellmeer kontinuierlich ab. Dies ist kein spezifisches Phänomen der Ophiuroiden, denn die Biomasse des gesamten Benthos nimmt in der Antarktis entlang eines latitudinalen Gradienten von Nord nach Süd ab. Dies ist vermutlich auf eine im Mittel geringere Primärproduktion und somit ein geringeres Nahrungsangebot für das Benthos im Süden zurückzuführen.

Der prozentuale Anteil der fünf untersuchten Arten an der Abundanz und Biomasse der gesamten Ophiuroiden-Fauna beträgt in Kapp Norvegia 44,6% bzw. 52,1% und in Halley Bay 42,4% bzw. 63,1%, was die große Bedeutung dieser Arten auf dem östlichen Weddellmeerschelf zeigt.

Die Ophiuroiden-Fauna trägt im Weddellmeer mit 17 bis 21% erheblich zur Gesamtbiomasse des Makrozoobenthos bei.

Im Rahmen der Nahrungsuntersuchungen an den fünf dominanten Arten wurden sowohl Magenfüllwerte geschätzt wie auch Mageninhaltsanalysen durchgeführt. Ein Vergleich der Ergebnisse ergab zwar vereinzelte gebiets- und tiefenabhängige Unterschiede, ein genereller Nord/Süd-Gradient oder Tiefen-Gradient in der Ernährung war jedoch nicht nachweisbar. Anscheinend wirkt sich das innerhalb des Weddellmeeres nach Süden hin

Zusammenfassung

abnehmende Nahrungsangebot lediglich regulierend auf die Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden aus, während die Ernährungssituation für das Individuum im nördlichen und südlichen Weddellmeer vergleichbar ist.

Alle untersuchten Arten können prinzipiell als omnivor bezeichnet werden. Mit Ausnahme von Astrotoma agassizii ist die Ernährungssituation der Tiere im Weddellmeer im Frühjahr signifikant schlechter als im Sommer. Unterschiede in der bevorzugten Hauptnahrung deuten auf eine unterschiedlich starke Kopplung der einzelnen Arten an pelagische Prozesse hin. Ophioceres incipiens, die kleinste der untersuchten Arten, nutzt vorwiegend pflanzliche Nahrung wie Diatomeen. Astrotoma agassizii, die größte und auffälligste Art, bevorzugt tierische Nahrung, vor allem lebende Crustaceen. Diatomeen und anderes Phytoplankton haben keinerlei Bedeutung für ihre Ernährung, und sie ist somit am weitesten von der Saisonalität der Primärproduktion abgekoppelt. Eine mittlere Position nehmen Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida und Ophiurolepis brevirima ein, deren Hauptnahrung ebenfalls aus Crustaceen besteht. Lokal können jedoch auch Diatomeen ein bedeutende Rolle für die Ernährung dieser Arten spielen. Die Ergebnisse deuten darauf hin, daß den Ophiuroiden für den Energietransfer innerhalb des Benthals und zwischen Pelagial und Benthal eine große Bedeutung zukommt.

Die Wachstumsuntersuchungen an den dominanten Arten basieren auf der rasterelektronenmikroskopischen Analyse von Ringstrukturen in den Armknöchelchen der Ophiuroiden. Die Frage, inwieweit diese Ringstrukturen einem jährlichen Wachstumsmuster entsprechen, wird ausführlich diskutiert. Obwohl ein endgültiger Beweis bisher nicht erbracht werden konnte, sprechen die vorliegenden Ergebnisse klar dafür, daß eine zuverlässige Schätzung des Alters und Wachstums der Schlangensterne anhand der Ringstrukturen möglich ist. Das saisonale Muster steht in einem engen Zusammenhang mit der Saisonalität im Nahrungsangebot. Das Wachstum variiert nicht nur jahreszeitlich, sondern auch je nach Ernährungssituation in unterschiedlichen Gebieten und Tiefen. Ein genereller Nord/Süd- oder Tiefen-Gradient zeigt sich in den Ergebnissen allerdings nicht, was wiederum darauf hindeutet, daß sich ein verringertes Nahrungsangebot nicht in besonderen physiologischen Anpassungen wie verlangsamtem Wachstum ausdrückt, sondern in einer Verringerung der Biomasse.

Für alle fünf untersuchten Arten war es möglich, das Wachstum mit Hilfe von Richardsoder von Bertalanffy-Wachstumsfunktionen zu beschreiben. Das maximale Alter der Arten beträgt im Weddellmeer 19 Jahre (*Ophioceres incipiens*), 22 Jahre (*Ophionotus victoriae*), 25 Jahre (*Ophiurolepis brevirima*), 33 Jahre (*Ophiurolepis gelida*) und 91 Jahre (*Astrotoma agassizii*). Die Wachstumsleistung der antarktischen Ophiuroiden ist insgesamt niedrig ($\psi 1 = 0,2$ bis -1,16). Ein Vergleich mit borealen Schlangensternen zeigt jedoch, daß auch dort bei entsprechenden Umweltbedingungen (geringes Nahrungsangebot) die Wachstumsleistung ähnlich gering sein kann. Die Produktivität und Produktion der untersuchten Arten ist im Vergleich zu nicht-polaren Ophiuroiden-Populationen gering. Als Ursachen für diese Differenzen werden geringes Nahrungsangebot und niedrige Temperaturen diskutiert. Die mittlere Produktion des Makrozoobenthos (incl. Ophiuroiden) beträgt in Kapp Norvegia etwa 7,7 g AFTG/m² und in Halley Bay 2,7 g AFTG/m². Die Ophiuroiden-Fauna ist an dieser Produktion mit 11% bzw. 8% beteiligt.

Für drei der untersuchten Arten (Astrotoma agassizii, Ophiurolepis gelida und Ophioceres incipiens) konnte die Sterblichkeitsrate geschätzt und mit der Produktivität verglichen werden. Die extrem langlebige Art Astrotoma agassizii weist mit Z = 0,04/Jahr die niedrigste Sterblichkeitsrate auf, die bisher für antarktische benthische Evertebraten gefunden wurde.

Eine Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse zeigt, daß bereits anhand relativ weniger untersuchter Parameter die ökologische Abgrenzung der fünf dominanten Arten, die nebeneinander im selben Lebensraum vorkommen, möglich ist.

Die Bedeutung der Ophiuroiden im System Weddellmeer wird nicht nur durch ihren Artenreichtum und ihre hohen Anteile an der Biomasse und Produktion des gesamten Makrozoobenthos deutlich, sondern auch durch ihre erhebliche Konsumtion. Je nach Gebiet (Kapp Norvegia und Halley Bay) werden 20% bzw. 5% der verfügbaren Nahrung allein von Ophiuroiden genutzt.

Summary

Summary

The present study aims at the investigation of ecology and population dynamics of Antarctic ophiuroids. Samples were taken on 7 "Polarstern" expeditions to the eastern Weddell Sea and the adjacent Lazarev Sea between 1983 and 1992. The investigation area was separated into four regions (Kapp Norvegia, Halley Bay, Filchner Rønne and Vahsel Bight) and three depths (<500 m, 501-1000 m, >1000 m) to compare abundance, biomass, food and growth of the brittle stars.

The basis of this study was the taxonomical analysis of the samples. 41 species belonging to 20 genera and 6 families were identified. Five of the most dominant and conspicuous species were selected for further investigation: Astrotoma agassizii, Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida, Ophiurolepis brevirima and Ophioceres incipiens.

To estimate abundance and biomass of the total ophiuroid fauna and of the selected species information from trawls, multibox corers and underwater photos had to be combined. Total brittle star abundance and biomass decreases from the north-eastern to the south-eastern Weddell Sea (Kapp Norvegia: 149 ind./m², 5.1 g AFDW/m²; Halley Bay: 45 ind./m², 1.5 g AFDW/m²; Vahsel Bight: 20 ind./m², 0.7 g AFDW/m²). The decrease of abundance and biomass along a north-south gradient in Antarctica is not only a specific phenomenon in ophiuroids but also typical for the benthic community as a whole. This is most likely related to less primary production and less sedimentation of organic matter in the south.

The five species mentioned above are of great significance on the eastern Weddell Sea shelf. They contribute about 44% to total ophiuroid abundance and more than 50% to total ophiuroid biomass in the investigated area. The brittle star fauna of the Weddell Sea contributes 17 to 21% to total macrozoobenthos biomass.

The diet of the five dominant species was studied using a points method which provides information on stomach fullness and volumetric contribution of food items. There were differences among regions and depths but no general north-south or depth gradients in the diet of these ophiuroids. Most likely the decreasing food input to the benthos from north to south regulates only the abundance and biomass of brittle stars but does not affect the individual feeding situation.

All investigated species are omnivorous. With the exception of *Astrotoma agassizii* all species showed significantly lower stomach contents in spring (October-December) compared with summer (January-February). Differences in preferred food indicates that the degree of coupling to primary production varies between the species. *Ophioceres incipiens*, the smallest species, takes mostly vegetal food such as diatoms.

Summary

Astrotoma agassizii, the biggest and most conspicuous species, prefers animal food, mainly living crustaceans, making this species rather independent of the seasonality of primary production. Between these two extremes we find *Ophionotus victoriae*, *Ophiurolepis gelida* and *Ophiurolepis brevirima*. Their food consists mainly of crustaceans, but locally diatoms play an important role. These results indicate the significance of ophiuroids in energy transfer within the benthos as well as between pelagial and benthal.

Growth of the dominant species was investigated by analysing the microstructure of growth rings visible on the vertebral ossicles of the arms by scanning electron microscopy. The hypothesis that these growth rings represent annual growth marks has not been verified so far, but the results gave strong evidence for seasonal growth. The analyses of growth rings seems to be a reliable method for the estimation of brittle star growth and age. The seasonal pattern can be closely related to the seasonality in food input from the pelagic. Growth not only varies seasonally but also, due to differences of food supply, in different regions and depths. However, the results do not show general north-south or depth related gradients.

For each species growth was described by Richards or v. Bertalanffy growth functions. Assuming the growth rings are annual the maximum age was estimated to be 19 yr for *Ophioceres incipiens*, 22 yr for *Ophionotus victoriae*, 25 yr for *Ophiurolepis brevirima*, 33 yr for *Ophiurolepis gelida* and 91 yr for *Astrotoma agassizii*. Growth performance of Antarctic ophiuroids is relatively low ($\psi 1 = 0,2$ to -1,16), but the comparison with boreal species shows very similar growth rates under comparable environmental conditions (low food input).

Productivity and production of the investigated species is generally low in comparison to non-polar ophiuroid populations. The factors such as "low food input" and "temperature" are discussed as possible reasons. Mean production of macrozoobenthos (incl. ophiuroids) is ca. 7.7 g and 2.7 g AFDW/m² at Kapp Norvegia and Halley Bay, respectively. The brittle stars contribute 11% and 8% to this production.

Mortality rates could be estimated for three of the investigated species (*Astrotoma agassizii*, *Ophiurolepis gelida* and *Ophioceres incipiens*) and have been compared with productivity. *Astrotoma agassizii* is an example for an extremely long-lived species. The mortality rate (Z = 0.04/yr) is the lowest found for Antarctic benthic invertebrates hitherto.

The ophiuroids play an important role in the Weddell Sea not only due to their richness of species and high shares in total biomass and production of macrozoobenthos, but also with respect to their consumption. Depending on the location brittle stars consume about 20% (in Kapp Norvegia) or 5% (in Halley Bay) of the available food.

1. Einleitung

Ophiuroiden (Schlangensterne) finden sich in allen Meeren, allen geographischen Breiten, auf allen Sedimenttypen und in allen Tiefen vom Litoral bis in die Tiefsee. Durch ihre in der Regel geringe Körpergröße sind sie zwar im Vergleich zu anderen Echinodermenklassen weniger auffällig, sie tragen jedoch in zahlreichen benthischen Gemeinschaften erheblich zur Diversität, Abundanz und Biomasse der Fauna bei (z.B. Hyman 1955, Tyler 1980). Weltweit wurden bisher etwa 1900 Arten beschrieben, womit die Ophiuroiden alle anderen Echinodermenklassen übertreffen (Renner 1984).

Seit der "Challenger"-Expedition, die mehr als hundert Jahre zurückliegt, und die die ersten umfangreicheren Benthosproben aus antarktischen Gewässern lieferte, sind subantarktische und antarktische Ophiuroiden auf vielen der folgenden wissenschaftlichen Expeditionen in das Südpolarmeer kontinuierlich gesammelt worden. Die wichtigsten Werke, die sich vorwiegend mit der Taxonomie, Verbreitung und Morphologie der Ophiuroiden dieser Expeditionen beschäftigen, stammen von Lyman (1882), Koehler (1901, 1922, 1923), Bell (1908), Hertz (1927) und Mortensen (1925, 1936). In diesen Untersuchungen werden insgesamt über 90 antarktische Ophiuroiden-Arten beschrieben, von denen etwa 70 Arten ausschließlich in der Hochantarktis gefunden wurden (Hyman 1955).

Im Weddellmeer begannen regelmäßige biologische Arbeiten erst zu Beginn der 80er Jahre mit dem Einsatz von Schleppnetzen, Greifern und Dredgen von Bord des deutschen Forschungseisbrechers "Polarstern". Seit 1985 stehen auch optische Systeme für Beobachtungen der Benthosorganismen im natürlichen Lebensraum zur Verfügung. Die Ophiuroiden-Arten des Weddellmeeres wurden erstmals von Voß (1988) taxonomisch aufgearbeitet. Seine Untersuchungen umfaßten auch erste quantitative Abschätzungen der Ophiuroiden-Fauna. Insgesamt beschreibt Voß (1988) 43 Arten in 6 Familien, von denen ein Großteil (85%) zirkumantarktisch verbreitet sind.

Trotz der offensichtlich großen Bedeutung, die den Ophiuroiden auch im Weddellmeer zukommt, sind Kenntnisse, die über die Taxonomie, Verbreitung und Morphologie hinausgehen, bisher kaum vorhanden. Aus anderen antarktischen Gebieten, z.B. von der Antarktischen Halbinsel und aus dem Rossmeer, liegen inzwischen einige Untersuchungen z.B. zur Ernährung vor, die zum Verständnis der Lebensstrategie dieser Tiere beitragen (z.B. Dearborn 1977, Fratt & Dearborn 1984, McClintock 1994).

Ziel dieser Arbeit ist es, erstmals die Ökologie und Populationsdynamik der Ophiuroiden des Weddellmeeres zu untersuchen. Grundlage dafür sind zunächst die taxonomische Aufarbeitung umfangreichen Materials sowie die Abschätzung der Abundanz und

Biomasse der gesamten Ophiuroiden-Fauna in verschiedenen Gebieten des Weddellmeeres. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sollen zur Klärung der Frage beitragen, welche Faktoren Abundanz und Biomasse der Schlangensterne beeinflussen und wie hoch der Anteil der Tiere an der Biomasse des gesamten Makrozoobenthos ist. Dies ist der erste Schritt zu einer verläßlichen Einschätzung der Bedeutung der Ophiuroiden im Weddellmeer. Der Überblick über die Artenvielfalt und die dominanten Arten ist Voraussetzung für die weiteren populationsökologischen Arbeiten.

Untersuchungen zur Ernährung werden an fünf aufgrund ihrer Dominanz ausgewählten Arten durchgeführt, die stellvertretend für die gesamte Ophiuroiden-Fauna stehen. Zunächst soll ein Überblick über die von den Ophiuroiden genutzten Nahrungsquellen gegeben werden. Detaillierte Mageninhaltsuntersuchungen werden benutzt, um die Bedeutung einzelner Nahrungskomponenten einzuschätzen. Im Mittelpunkt steht die Frage, inwieweit die Schlangensterne in ihrer Ernährung saisonal und wie eng sie an Prozesse im Pelagial gekoppelt sind. Zeigt sich eine solche Kopplung, soll herausgefunden werden, wie sich die Tiere mit den extremen saisonalen, regionalen und annuellen Schwankungen in der Primärproduktion arrangieren. Die Nahrungsuntersuchungen werden an Ophiuroiden aus insgesamt vier verschiedenen Gebieten und drei Tiefenstufen des Weddellmeeres durchgeführt, so daß geprüft werden kann, ob sich die Ernährungssituation der Tiere entlang latitudinaler und Tiefengradienten verändert.

Ein Schwerpunkt der vorliegenden Arbeit liegt auf der Untersuchung des Wachstums und Alters der Ophiuroiden, wiederum am Beispiel der fünf dominanten Arten. Hierfür wird eine Methode benutzt, deren Grundlage die Analyse von Wachstumsringen in den Armknöchelchen ist. Nachdem sich diese Methode bei der Untersuchung borealer Schlangensterne bewährt hat (Gage 1990a, Dahm 1991, 1993), wird sie im Rahmen der vorliegenden Arbeit zum ersten Mal auf hochantarktische Ophiuroiden angewendet. Im Mittelpunkt steht die Beantwortung folgender Fragen:

- Zeigen die antarktischen Ophiuroiden vergleichbare Wachstumsmuster wie boreale Schlangensterne?
- Können die Wachstumsringe als Jahresringe interpretiert werden?
- Welche Faktoren induzieren eine Bildung von Wachstumsringen?
- Spiegeln sich Unterschiede in der Ernährungssituation im Wachstum der Tiere wider?
- Ist die Wachstumsleistung antarktischer und borealer Ophiuroiden vergleichbar?
- Ändert sich das Wachstum der untersuchten Tiere entlang latitudinaler oder Tiefengradienten?

Abschätzungen der Produktion, Produktivität und Mortalität ergänzen die populationsdynamischen Untersuchungen an den Weddellmeer-Ophiuroiden. Ein Vergleich der Ergebnisse mit anderen antarktischen benthischen Evertebraten und borealen

······

Schlangensternen soll ebenfalls dazu beitragen, zu klären, ob antarktische Ophiuroiden einzigartige Anpassungen an ihre Umwelt entwickelt haben.

Die vorliegende Arbeit gliedert sich zur besseren Übersicht in drei in sich abgeschlossene Teile, die thematisch aufeinander aufbauen:

- Taxonomie, Abundanz und Biomasse
- Ernährung
- Wachstum, Produktion und Produktivität, Mortalität

Eine genauere Einführung in die entsprechende Thematik bieten die Einleitungen der jeweiligen Kapitel. Dort findet sich ebenfalls eine Zusammenfassung der Ziele und Fragestellungen der einzelnen Untersuchungen.

2. Untersuchungsgebiet, Fanggeräte und Probenmaterial

In den folgenden Kapiteln werden die grundlegenden Informationen über das Untersuchungsgebiet, die Fanggeräte und das Probenmaterial zusammengefaßt. Weiterführende Informationen finden sich auch in den entsprechenden Kapiteln (Kap. 3.2, 4.2, 5.2).

2.1 Untersuchungsgebiet

Im Mittelpunkt dieser Arbeit steht die Untersuchung hochantarktischer Ophiuroiden des Schelfbereichs und des oberen Kontinentalhanges des östlichen, südlichen und südwestlichen Weddellmeeres entlang der Küstenlinie und der Schelfeiskante von 70°S 7°W bis 74°S 61°W (Abb.2.-1). Am nordöstlichen Ausgang des Weddellmeeres schließt sich das Lazarevmeer an, aus dem ebenfalls Probenmaterial bearbeitet wurde (70°S 7°W bis 69°S 11°O) (Abb.2.-1). Insgesamt erstreckt sich das Untersuchungsgebiet über etwa 4000 km Küstenlinie. Das gesamte Untersuchungsgebiet wurde in vier Gebiete unterteilt, die im folgenden zur besseren Übersicht als Kapp Norvegia (KN, 69°S bis 72°S, nordöstlicher Schelf), Halley Bay/Vestkapp (HB, 72°S bis 77°S, östlicher Schelf), Vahsel Bight (VB, 77°S bis 78°S, südlicher Schelf) und Filchner-Rønne (FR, 75°S bis 77°S, südwestlicher Schelf) bezeichnet werden.

Die Unterteilung des Weddellmeeres und des angrenzenden Lazarevmeeres in unterschiedliche Gebiete wurde vorgenommen, da die bisherigen Kenntnisse über die Lebenszyklen, Reproduktionsstrategien und die Populationsdynamik antarktischer Benthosorganismen einen generellen Nord/Süd-Gradienten vermuten lassen, der evtl. mit einem abnehmenden Nahrungsangebot zusammenhängt (z.B. Clarke 1988, Arntz et al. 1992, Brey & Hain 1992, Gorny et al. 1992). In der vorliegenden Arbeit wird überprüft, inwieweit solche Trends auch in der Populationsökologie der Ophiuroiden vorhanden sind. Eine zusätzliche Einteilung der einzelnen Gebiete in unterschiedliche Tiefenstufen dient ebenfalls der Aufdeckung von Nahrungsgradienten und ihren Auswirkungen auf die Ernährungssituation der Ophiuroiden. Die Einteilung der Tiefenstufen wurde entsprechend den hydrographischen Verhältnissen im Weddellmeer und dem Lazarevmeer vorgenommen (0-500 m, 501-1000 m, >1000 m)(siehe z.B. Hellmer & Bersch 1985). Bedingt durch das aufliegende Schelfeis stammen die flachsten Proben allerdings aus 130 m Tiefe. Ausführliche Beschreibungen der abiotischen und biotischen Parameter des Untersuchungsgebiets finden sich z.B. bei Carmack & Foster (1977), Foster (1984), Hellmer & Bersch (1985), Grobe (1986), Voß (1988), Hubold (1992), Gerdes et al. (1992).

Untersuchungsgebiete, Fanggeräte, Probenmaterial



 Abb.2.-1
 Geographische Lage der Untersuchungsgebiete im Weddellmeer und angrenzenden Gebieten

 Kapp Norvegia
 Im Halley Bay/Vestkapp
 Vahsel Bight
 Filchner Rønne

2.2 Fanggeräte

Als Standardfanggerät für die Benthosuntersuchungen wurde der Agassiztrawl (AGT) benutzt. Probenmaterial von insgesamt 94 Stationen verschiedener Expeditionen wurde in dieser Arbeit verwendet. Die Netzöffnung dieses epibenthischen Schlittens war 3 m breit und 1 m hoch, die Maschenweite im Steert betrug 10 mm. Die Agassiztrawl-Stationen waren sowohl in der Schleppgeschwindigkeit als auch in der Schleppdauer nicht einheitlich, angestrebt waren jedoch 0,5 Knoten bzw. 20 bis 30 Minuten (siehe auch Voß 1988).

Zusätzlich wurde ein kommerzielles Grundschleppnetz (GSN) auf verschiedenen Expeditionen eingesetzt. Insgesamt stand mir Material von 20 Stationen zur Verfügung. Die Netzöffnung hatte eine Weite von 22,5 m, die Maschenweite im Steert betrug 15 mm (ANT I & II) bzw. 10 mm (ANT V bis IX). Das Grundschleppnetz wurde mit etwa 3 Knoten geschleppt (etwa 30 bis 60 Minuten) (Voß 1988).

Der eingesetzte Mehrfachkastengreifer (MKG) besteht aus 9 kreisförmig angeordneten Kastengreifern mit einer jeweiligen Grundfläche von 0,024 m². Die Sedimenthöhe in den Greifern beträgt maximal 45 cm (siehe auch Gerdes 1990). Insgesamt wurden 39 Mehrfachkastengreifer-Fänge ausgewertet.

Ferner standen vereinzelte Proben aus einer Dredge (DRG, 1 m • 0,3 m große Rechteckdredge mit 10 mm Maschenweite), einer Reuse (REU, mit Fleisch beköderte trommelförmige Trichterreuse, 10 mm Maschenweite) und einem benthopelagischen Netz (BPN, Öffnung 12-16 m, 10 mm Maschenweite im Steert) zur Verfügung.

Zusätzlich zu den Fanggeräten wurde auf den "Polarstern"-Expeditionen ANT VI/3, VII/4 und IX/3 auch eine "Fotoschaukel" eingesetzt, die Unterwasseraufnahmen von insgesamt 55 Stationen im Weddellmeer und Lazarevmeer lieferte (siehe auch Gutt 1988, 1992). Pro Station wurden entlang eines Transektes (während das Schiff driftete) etwa 70 Bilder aufgenommen.

2.3 Probenmaterial und Fixierung

Das untersuchte Ophiuroidenmaterial wurde zwischen 1983 und 1992 während 7 "Polarstern"-Expeditionen gesammelt, wobei von einigen Reisen nur ein Teil des gesamten Fangmaterials (nur einzelne Ophiuroiden-Arten) für diese Arbeit zur Verfügung standen (siehe Tab.2.-1). Der Untersuchungszeitraum erstreckt sich auf das Südfrühjahr (Oktober bis Dezember) und den Südsommer (Januar bis April). Angaben zu den Fahrtabschnitten, dem Untersuchungsgebiet, dem Probenumfang und der Anzahl der Stationen sind Tab. 2.-1 zu entnehmen. Ausführliche Informationen wie Koordinaten, Tiefen, Fanggeräte und Anzahl der Ophiuroiden sind in Anhangstabelle 9.-1 zusammengefaßt.

Nach der Sortierung der Trawl-Gesamtfänge (nicht-quantitativ) und/oder Unterproben (quantitativ) erfolgte die Konservierung in 4% Formalin, das mit Borax oder Hexamethylentetramin gepuffert und mit Seewasser angesetzt war. In der Regel wurden die Proben später in 70% Ethanol umgesetzt, um einer Schädigung des Kalkskeletts der Tiere vorzubeugen.

Die Mehrfachkastengreifer-Fänge wurden ebenfalls in 4% Formalin fixiert.

Untersuchungsgebiete, Fanggeräte, Probenmaterial

Jahr	Datum	Fahrtabschnitt	Untersuchungsgebiet	Vorhandenes Probenmaterial	Anzahl Stationen
1983	04.02 01.03.	ANT I/2	östl./südl. Weddellmeer	nur 5 Arten	19
1984	18.01 25.02.	ANT II/4	östl./südl./westl. Weddellmeer	nur 5 Arten	21
1986	15.10 26.11.	ANT V/3	östl. Weddellmeer	vollständig	25
1987	12.01 21.02.	ANT V/4	östl. Weddellmeer	vollständig	5
1988	09.01 27.02.	ANT VI/3	östl./südöstl. Weddellmeer	vollständig	22
1989	28.01 19.02.	ANT VII/4	östl. Weddellmeer	nur 1 Art	9
		(EPOS)			
1991	15.01 13.03.	ANT IX/3	östl. Weddellmeer, Lazarevmeer	vollständig	30
1992	10.04 21.04.	ANT X/3	östl. Weddellmeer	nur 4 Arten	2

Tab. 2.-1Untersuchungszeiträume und -gebiete der "Polarstern"-Expeditionen, auf denen
Ophiuroiden gefangen wurden (Trawl- und Mehrfachkastengreifer-Proben).

Mit den Trawls wurde ein Tiefenbereich von 130 bis 1447 m beprobt, wobei unterhalb von 800 m Tiefe aus technischen Gründen nur noch der Agassiztrawl eingesetzt werden konnte. Der Großteil der Proben stammt aus einer Tiefe von 200 bis 500 m.

Die ausgewerteten Mehrfachkastengreifer-Fänge stammen aus 126 bis 804 m Tiefe, wobei der Tiefenbereich bis etwa 600 m am besten abgedeckt ist. Ein einzelner Fang stammt aus einer Tiefe von 3882 m.

Die "Fotoschaukel" wurde in Tiefen von 99 bis 1243 m eingesetzt, vorwiegend jedoch in einem Bereich bis zu 600 m Tiefe (siehe auch Anhangstabelle 9.-1).

3. Taxonomie, Abundanz und Biomasse

3.1 Einleitung

Das sublitorale antarktische Benthos wird u.a. durch seine hohe Diversität und Biomasse charakterisiert (siehe z.B. Dell 1972, Arnaud 1974, Knox & Lowry 1977, White 1984, Jazdzewski et al. 1986, Arntz et al. 1994, Arntz et al. im Druck). Während taxonomische Studien an einer Vielzahl von Arten durchgeführt wurden, waren quantitative Untersuchungen des Benthos bis vor einigen Jahren hauptsächlich auf den Flachwasserbereich beschränkt (Jazdzewski et al. 1986). Die Untersuchung von Benthosorganismen des östlichen Weddellmeeres, also in tieferen Regionen der Hochantarktis, begannen erst Anfang der 80er Jahre nach Entwicklung der entsprechenden Logistik. Für Untersuchungen in diesen Gebieten wurden zunächst fast ausschließlich Agassiztrawls verwendet, die lediglich qualitative Informationen liefern. Die erste quantitative Abschätzung von Abundanz und Biomasse des Benthos des Weddellmeerschelfs erfolgte mittels Mehrfachkastengreifer-Proben (Gerdes et al. 1992). Die große Bedeutung der Ophiuroiden im antarktischen Ökosystem ist aufgrund ihrer Häufigkeit in Trawlfängen und auf Fotoaufnahmen seit langem bekannt (siehe z.B. Fell 1961, Rankin et al. 1968, Fell et al. 1969), und auch die Taxonomie der antarktischen Schlangensterne wird seit vielen Jahrzehnten bearbeitet (z.B. Hertz 1927, Mortensen 1936, Fell 1961). Voß (1988) gelang auf der Basis der Verbreitung von 93 Asteroidenund Ophiuroiden-Arten eine zoogeographische Einteilung des Makrozoobenthos des Weddellmeeres in drei Gemeinschaften. Trotz der Bedeutung der Ophiuroiden gibt es bisher nur wenige zuverlässige quantitative Abschätzungen von Abundanz und Biomasse dieser Tiergruppe (Voß 1988, Gerdes et al. 1992).

Ziel der vorliegenden Untersuchungen ist es, mit Hilfe von Daten aus unterschiedlichen Probennahme-Verfahren die Abundanz und Biomasse der gesamten Ophiuroiden-Fauna wie auch der einzelner Arten in verschiedenen Gebieten des Weddellmeeres zu schätzen. Die Grundlage dafür ist die taxonomische Aufarbeitung des gesamten zur Verfügung stehenden Materials, um sowohl einen Überblick über die Artenvielfalt zu bekommen wie auch über die dominanten Arten. Faktoren, die die Abundanz und Biomasse der Schlangensterne beeinflussen können, werden in diesem Kapitel ebenso diskutiert wie die Frage nach dem Anteil der Schlangenstern-Fauna an der Biomasse des gesamten Makrozoobenthos. Diese Untersuchungen sind gleichzeitig die Voraussetzung für die weiteren populationsökologischen Arbeiten an Ophiuroiden, die im späteren Verlauf vorgestellt werden.

Material & Methoden	Taxonomie, Abundanz, Biomasse
---------------------	-------------------------------

3.2 Material und Methoden

In den folgenden Kapiteln werde ich zunächst einen Überblick über die taxonomische Aufarbeitung der antarktischen Ophiuroiden geben sowie über die wichtigste Literatur, die dafür zur Verfügung stand.

Für die Berechnung der Abundanz und Biomasse standen Proben aus Trawlfängen und Mehrfachkastengreifern sowie Unterwasserfotos zur Verfügung. Diese sehr unterschiedlichen Probennahme-Verfahren liefern eine Vielzahl von Informationen, deren sinnvolle Kombination die Schätzung von Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden in verschiedenen Gebieten des Weddellmeeres möglich macht.

3.2.1 Taxonomie

Eine wichtige Grundlage dieser Arbeit war die taxonomische Aufarbeitung des Probenmaterials. Das hierfür zur Verfügung stehende Material der Polarstern-Reisen ANT V, VI, IX und X umfaßte etwa 13000 Ophiuroiden, die, soweit möglich, bis auf das Artniveau, mindestens aber bis zur Gattung bestimmt wurden. Die Literatur, die für die Bestimmung der Tiere benutzt wurde, ist im Literaturverzeichnis dieser Arbeit gesondert aufgeführt (Kap. 8.2). Die mit Abstand wichtigsten Werke stammen von Hertz (1927), Mortensen (1936) und Fell (1961). Die Kriterien, die für die Bestimmung von Ophiuroiden benutzt werden, möchte ich hier nicht im einzelnen aufführen, sie sind der Literatur zu entnehmen.

Die Bestimmung der Tiere wurde dadurch erschwert, daß die bisher existierenden Bestimmungsschlüssel leider oftmals sehr inkonsistent sind und für verschiedene Arten zahlreiche Synonyme existieren. Einige Probleme konnten mit Hilfe von Dr. I. Bartsch, BAH, gelöst werden. Als besonders hilfreich hat sich die Kooperation mit Dr. I. Smirnov aus St. Petersburg erwiesen. Er bestätigte meine Bestimmung der dominanten Arten Astrotoma agassizii, Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida, Ophiurolepis brevirima und Ophioceres incipiens, an denen alle weiteren Untersuchungen zur Ernährung und Populationsdynamik im Rahmen dieser Arbeit durchgeführt wurden.

3.2.2 Datengrundlage für die Berechnung der Abundanz und Biomasse

Für die Berechnung der Abundanz und Biomasse der antarktischen Ophiuroiden war es notwendig, die Informationen, die unterschiedliche Probennahme-Verfahren liefern, zu kombinieren. Insgesamt 67 Trawlfänge, bestehend aus 52 Agassiztrawls, 14 Grundschleppnetzfängen und 1 Dredgefang, stammen von den Polarstern-Reisen ANT

V, VI und IX. Aus diesem Material können jedoch lediglich flächenunabhängige Parameter berechnet werden, da diese horizontal arbeitenden Fanggeräte zwar repräsentative, nicht aber quantitative Proben liefern. Die Effizienz der Fanggeräte hängt von der jeweiligen Konstruktion ab und ist ebenso wie die Größe des Fanggebiets zumeist nicht genau bekannt. Verläßliche Werte für Abundanz und Biomasse lassen sich somit in der Regel nicht berechnen (Eleftheriou & Holme 1984). Trawlfänge können jedoch z.B. benutzt werden, um prozentuale Anteile einzelner Arten an der Gesamtanzahl der gefangenen Ophiuroiden zu berechnen, aber auch für die Berechnung mittlerer Größen und mittlerer Gewichte der Tiere. Möglich sind diese Berechnungen allerdings nur, wenn die Fänge vollständig vorhanden sind oder entsprechende Gesamtfangzahlen bekannt sind. Dies war bei dem Material der Reisen ANT I und II nicht der Fall, da mir aus den Fängen nur die dominanten Arten zur Verfügung standen und Gesamtfangzahlen fehlten. Für die Reisen ANT VII und X fehlte ebenfalls ein Großteil des Materials und die notwendigen Informationen. Die Ophiuroiden dieser unvollständigen Trawlfänge wurden somit lediglich für die Nahrungs- und populationsdynamischen Untersuchungen benutzt. Eine Zusammenstellung aller Reisen und Stationen, von denen Probenmaterial aus Trawlfängen verfügbar war, findet sich in Anhangstabelle 9.-1.

Die 39 Mehrfachkastengreifer-Fänge der Polarstern-Reisen ANT VI/3 und IX/3 (Dr. D. Gerdes, AWI) lieferten, im Gegensatz zu den Trawlfängen, quantitative Daten, d.h., die Berechnung von Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden aus Mehrfachkastengreifer-Fängen ist prinzipiell möglich.

Zusätzlich zu den Trawl- und Mehrfachkastengreifer-Daten wurden etwa 3700 Unterwasseraufnahmen von 55 Stationen der Polarstern-Reisen ANT VI/3, VII/4 und IX/3 ausgewertet, die mir Dr. J. Gutt, AWI, zur Verfügung stellte. Insgesamt deckten sie eine Fläche von etwa 3500 m² ab. Da für jede Aufnahme die fotografierte Fläche bekannt ist, war es möglich, die Anzahl der Ophiuroiden pro m² zu berechnen.

Abb.3.-1 zeigt, wie die Informationen dieser sehr unterschiedlichen Probennahme-Verfahren kombiniert wurden, um die Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden in verschiedenen Gebieten des Weddellmeeres verläßlich berechnen zu können.



Abb.3.-1 Schema der Berechnung der Abundanz und Biomasse der Gesamtophiuroiden-Fauna sowie der dominanten Arten mittels Kombination unterschiedlicher Probennahme-Verfahren.

3.2.3 Berechnung der Gesamtabundanz und -biomasse der Ophiuroiden

Wie Abb.3.-1 zeigt, erfolgt die Berechnung der Abundanz der Ophiuroiden auf der Grundlage der Daten, die die Unterwasseraufnahmen und die Mehrfachkastengreifer liefern. Bei einem Vergleich der Proben aus den Mehrfachkastengreifern mit den Fotoaufnahmen und den Trawlfängen wurde deutlich, daß Ophiuroiden mit einem Scheibendurchmesser von >4 mm in den Mehrfachkastengreifern unterrepräsentiert waren. Die möglichen Gründe für dieses Phänomen werden in Kap. 3.4.1.2 diskutiert. Daher wurden bei der Berechnung der Abundanz aus den Mehrfachkastengreifer-Fängen nur Individuen mit einem Scheibendurchmesser von <4 mm berücksichtigt. Die ergänzende Information für die größeren Tiere lieferte die Auswertung der Unterwasseraufnahmen, auf denen nur Ophiuroiden mit einem Scheibendurchmesser >4 mm sichtbar waren (siehe auch Kap. 3.4.1.3).

Die Gesamtbiomasse der Ophiuroiden-Fauna ergab sich aus der Multiplikation der Gesamtabundanz (geometrisches Mittel der Ophiuroiden >4 mm auf den Unterwasserfotos plus geometrisches Mittel der Ophiuroiden <4 mm aus den Mehrfachkastengreifern) mit dem mittleren Individualgewicht der Ophiuroiden. Die Berechnung des mittleren Individualgewichts erfolgte mit Hilfe der Trawlfänge. Für jeden Trawlfang wurde das Gewicht der gefundenen Ophiuroiden durch die Anzahl geteilt, woraus sich pro Trawl ein mittleres Individualgewicht der Tiere ergab. Aus diesen 67 Einzelwerten wurde das geometrische Mittel berechnet, was dem mittleren Individualgewicht eines "Durchschnitts-Ophiuroiden" im Weddellmeer entspricht. Eine Verwendung des geometrischen Mittels (= arithmetisches Mittel der logarithmierten Werte) war notwendig, da die Daten nicht normalverteilt sind und das arithmetische Mittel daher das zentrale Moment der Daten nur unzulänglich beschreibt.

Eine Berechnung der Gesamtbiomasse aus den Mehrfachkastengreifer-Fängen war nicht möglich, da durch die offensichtlich abnehmende Fangeffizienz für größere Ophiuroiden die Berechnung fast ausschließlich auf kleinen Individuen beruht hätte, was zu einer Unterschätzung der tatsächlich vorhandenen Biomasse geführt hätte. Die Multiplikation des mittleren Individualgewichts mit der Gesamtabundanz ist hier die geeignetere Methode.

Die Gesamtabundanz und -biomasse der Ophiuroiden-Fauna im Weddellmeer wurde für die Gebiete Kapp Norvegia, Halley Bay/Vestkapp und Vahsel Bight berechnet. Für das Gebiet Filchner Rønne war dies nicht möglich, da weder Unterwasseraufnahmen noch Mehrfachkastengreifer-Proben existieren.

3.2.4 Berechnung der Abundanz und Biomasse der dominanten Arten

Alle Ophiuroiden der Trawlfänge wurden zunächst bestimmt und gezählt. Anschließend wurden die prozentualen Anteile der dominanten Arten an der Gesamtanzahl der gefangenen Ophiuroiden festgestellt. Dieser prozentuale Anteil jeder Art kann genutzt werden, um aus der Gesamtabundanz der Ophiuroiden pro m² (aus Fotos und Mehrfachkastengreife-Proben) die Abundanz der dominanten Arten zu berechnen (Abb.3.-1).

Die Berechnung der Biomasse der einzelnen Arten pro m^2 erfolgt nach dem selben Schema. Zunächst wurde der prozentuale Anteil der dominanten Arten am Gewicht aller gefangenen Individuen berechnet, um dann mit Hilfe der Gesamtbiomasse der Ophiuroiden die Biomasse der Arten zu berechnen (Abb.3.-1).

Durch eine Zusammenfassung der entsprechenden Daten ergibt sich so die Abundanz und Biomasse einzelner Arten in verschiedenen Gebieten des Weddellmeeres. Diese Berechnungen konnten jedoch nur für die Gebiete Kapp Norvegia und Halley Bay/Vestkapp erfolgen, da aus den anderen Gebieten die notwendigen Gesamtfang-Daten der Trawls nicht vorlagen (ANT I und II).

Ergebnisse	Taxonomie, Abundanz, Biomasse
------------	-------------------------------

3.3 Ergebnisse

In den folgenden Kapiteln werde ich zunächst das Resultat der taxonomischen Aufarbeitung des Probenmaterials vorstellen. Im Anschluß daran werden die Ergebnisse der Auswertung der unterschiedlichen Probennahme-Verfahren dargestellt und kombiniert, um die Abschätzung der Abundanz- und Biomasse der gesamten Ophiuroiden-Fauna sowie für einzelne Arten zu ermöglichen.

3.3.1 Taxonomie

Insgesamt konnten 41 Ophiuroiden-Arten aus 20 Gattungen und 6 Familien bestimmt werden. Zusätzlich fanden sich mindestens 3 weitere Arten, deren Bestimmung mit der einschlägigen Literatur nicht möglich war. Eventuell handelt es sich bei diesen Funden um bisher nicht beschriebene Arten.

Die Artenliste weist im Vergleich zu einer von Voß (1988) veröffentlichten Liste der Weddellmeer-Ophiuroiden einige Unterschiede auf. Da keine Vergleichssammlung dieser Tiere zur Verfügung stand, kann nicht entschieden werden, ob es sich tatsächlich in jedem Fall um unterschiedliche Arten, oder aber um Synonyme oder unterschiedliche Bestimmungen handelt.

Zusätzlich zu den Artnamen ist in Tab.3.-1 für jede Art (oder Gattung) die Anzahl der Fundstationen angegeben sowie der prozentuale Anteil dieser Fundstationen an der Gesamtstationszahl (Präsenz).

Tab.3.-1 Artenliste der Ophiuroiden des Weddellmeeres.

Grundlage sind 67 Trawlfänge der Polarstern-Reisen ANT V, VI und IX. Angegeben ist die Anzahl der Stationen, an denen die Arten gefunden wurden, sowie die Präsenz. Gibt es nur eine Angabe für mehrere Arten, so beziehen sich die Werte auf die gesamte Gattung.

Arten	Fundstationen	Präsenz
	(N)	(%)
Fam. Gorgonocephalidae		
Astrotoma agassizii Lyman, 1875	21	31,3
Astrochlamys bruneus Koehler, 1912	21	31,3
Astrochlamys sol Mortensen, 1936	4	6,0
Astrohamma tuberculatum (Koehler, 1923)	2	3,0

Taxonomie, Abundanz, Biomasse		Ergebnisse
Fam. Ophiacanthidae		
Ophiacantha pentactis Mortensen, 1936	64	95,5
Ophiacantha antarctica (Koehler, 1900)		
Ophiacantha vivipara Ljungman, 1870		
Ophiacantha frigida Koehler, 1908		
Ophiosparte gigas Koehler, 1922	6	9,0
Ophiomitrella falklandica Mortensen, 1936	8	11,9
Ophiacamax gigas Koehler, 1901	2	3,0
Fam. Amphiuridae		
Amphiura proposita Koehler, 1922	54	80,6
Amphiura protecta Hertz, 1927		
Amphiura lymani Studer, 1885		
Amphiura algida Koehler, 1911		
Amphiura belgicae Koehler, 1901		
Amphiura eugeniae Ljungman, 1867		
Amphiura deficiens Koehler, 1922		
Amphiura microplax disjuncta Mortensen, 1936		
Amphiura dilatata gaussi Hertz, 1927		
Fam. Ophioleucidae		
Ophioleuce regulare (Koehler, 1901)	8	11,9
Fam. Ophiuridae, Unterfamilie Ophiolepidin	ae	
Ophioceres incipiens Koehler, 1922	50	74,6
Fam. Ophiuridae, Unterfamilie Ophiurinae		
Glaciacantha dubium (Koehler, 1901)	25	37,3
Glaciacantha döderleini (Hertz, 1927)		
Ophiocten megaloplax Koehler, 1900	16	23,9
Ophionotus victoriae Bell, 1902	31	46,3
Ophioperla koehleri (Bell, 1908)	29	43,3
Ophiosteira echinulata Koehler, 1922	27	40,3
Ophiosteira debitor Koehler, 1922	4	6,0
Ophiosteira rotundata Koehler, 1922	11	16,4
Ophiosteira senouqui Koehler, 1901	35	52,2
Ophiurolepis brevirima Mortensen, 1936	38	56,7
Ophiurolepis gelida (Koehler, 1901)	65	97,0
Ophiurolepis resistens Koehler, 1911	4	6,0

Ergebnisse	Taxonomie, Abundanz, Biomasse		
Ophiurolepis tumescens Koehler, 1922	2	3,0	
Ophiogona döderleini (Koehler, 1901)	8	11,9	
Ophiura spec. (3 Arten)	41	61,2	
Homalophiura inornata (Lyman, 1882)	2	3,0	
Amphiophiura relegata Koehler, 1922	1	1,5	

Tab.3.-1 zeigt, daß die Präsenz der einzelnen Art sehr unterschiedlich ist, sie variiert zwischen 1,5 und 97%. Die Bestimmung aller Ophiuroiden aus den 67 Trawlfängen war die Grundlage für die Auswahl derjenigen Arten, an denen die weiteren Untersuchungen im Rahmen dieser Arbeit durchgeführt worden sind. Ein entscheidendes Kriterium für die Auswahl war die hohe Präsenz der Arten sowie ein hoher Anteil an der Gesamtzahl bzw. dem Gesamtgewicht der gefangenen Ophiuroiden (siehe auch Kap. 3.3.2). Außerdem wurde berücksichtigt, in welchem Zustand das Material war, denn die Untersuchungen zur Ernährung und Populationsdynamik dieser Tiere erforderten einen guten Konservierungszustand (der je nach Größe der Tiere sehr unterschiedlich sein kann) und im wesentlichen intakte Scheiben.

Diesen Kriterien entsprachen die Arten Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida, Ophiurolepis brevirima und Ophioceres incipiens besonders gut. Die Art Astrotoma agassizii wurde ebenfalls ausgewählt, obwohl sie hinsichtlich ihrer Präsenz im Vergleich zu den anderen vier Arten von nicht so großer Bedeutung ist. Sie ist allerdings durch ihre ungewöhnliche Größe und Morphologie besonders auffällig und interessant.

Habitusfotografien der fünf Arten finden sich auf den Fototafeln 3.-1 bis 3.-5 am Schluß des Kapitels 3.

3.3.2 Auswertung der Trawlfänge

Trotz einer lediglich qualitativen Probennahme lieferte die Auswertung der Trawlfänge zahlreiche wichtige Daten. Ich werde hier zunächst die Ergebnisse der Berechnung des mittleren Individualgewichts der Ophiuroiden vorstellen, aber auch die Anteile der untersuchten Arten an der Anzahl und Biomasse aller Ophiuroiden in Abhängigkeit von der geographischen Breite und der Tiefe.

3.3.2.1 Mittleres Individualgewicht

Das mittlere Individualgewicht eines "Durchschnitts-Ophiuroiden" aus dem Weddellmeer beträgt 0,35 g Frischgewicht (FG). Mit Hilfe eines Konversionsfaktors kann dieser Wert in aschefreies Trockengewicht (AFTG) umgerechnet werden. Dieser Konversionsfaktor ergab sich aus den Größen-Gewichtsbeziehungen der fünf Ophiuroiden-Arten, die in dieser Arbeit untersucht wurden (siehe Kap. 5.3.1.1), und wird als repräsentativ für die gesamte Ophiuroiden-Fauna betrachtet. Das arithmetische Mittel des Verhältnisses AFTG/FG beträgt 0,08, d.h., im Mittel bestehen 8% des Körpergewichts der Ophiuroiden aus organischem Material. Außerdem muß bei der Umrechnung berücksichtigt werden, daß die Fixierung der Tiere in Formol und/oder Ethanol einen Korrekturfaktor von 1,2 für das Gewicht erfordert (siehe z.B. Brey 1986). Daraus ergibt sich:

(1) $0,35 \text{ g FG} \cdot 0,08 \cdot 1,2 = 0,034 \text{ g AFTG}$

Das mittlere Individualgewicht eines durchschnittlichen Ophiuroiden im Weddellmeer beträgt somit 0,034 g AFTG.

3.3.2.2 Prozentuale Anteile der untersuchten Arten an der Gesamtanzahl (Gesamtfang) in Abhängigkeit von der geographischen Breite

Die im folgenden gezeigten Daten ermöglichen Aussagen über die prozentualen Anteile der untersuchten Arten an der Gesamtanzahl aller gefangenen Ophiuroiden, die Verhältnisse der Arten untereinander und die geographischen Breiten, in denen die einzelnen Arten zu finden sind. Die Abundanzwerte der untersuchten Arten finden sich in Kap. 3.3.6.

Abb.3.-2 zeigt den Anteil der untersuchten Ophiuroiden-Arten an der Anzahl aller gefangenen Ophiuroiden in verschiedenen geographischen Breiten. Die untersuchten Arten haben einen prozentualen Anteil von 30-56% an der Gesamtanzahl. Zusätzlich vermittelt Abb.3.-2 einen Eindruck, in welchen geographischen Breiten die einzelnen Arten besonders hohe Anteile an der Gesamtanzahl haben und, durch das Verhältnis der Arten zueinander, von möglicherweise gegenläufigen Trends in der Verbreitung der Arten.



Abb.3.-2 Prozentuale Anteile der fünf untersuchten Ophiuroiden-Arten an der Gesamtanzahl (Gesamtfang) in Abhängigkeit von der geographischen Breite.

Bei der Betrachtung der Ergebnisse muß berücksichtigt werden, daß der Umfang des Gesamtfangs nach Süden hin immer weiter abnimmt. Wurden zwischen 69° und 74°S noch etwa 5500 Ophiuroiden in 27 bzw. 24 Trawls gefangen, waren es zwischen 74° und 76° nur noch 1500 in 12 Trawls und ganz im Süden nur noch 121 Individuen in 4 Trawls. Diese Daten zeigen, daß nicht nur die abnehmende Anzahl von Fängen für die nach Süden hin geringere Anzahl von Ophiuroiden verantwortlich ist, sondern daß die Häufigkeit der Tiere offensichtlich generell von Nord nach Süd abnimmt (siehe auch Kap. 3.3.5).

Der prozentuale Anteil der untersuchten Arten an der Gesamtanzahl der gefangenen Ophiuroiden (Gesamtfang) ist zwischen 69°S und 74°S mit 44,6 bzw. 45,7% fast gleich. Am geringsten ist ihr Anteil zwischen 74°S und 76°S (30%), er nimmt jedoch zwischen 76°S und 77°S wieder stark zu (56,2%).

Die prozentualen Anteile der fünf Arten in Abhängigkeit von der geographischen Breite zeigen einige allgemeine Trends. Der Anteil von A. agassizii, der sehr großen und auffälligen Art, beträgt ganz im Norden des östlichen Weddellmeerschelfs (69°-72°S) nur 0,3%, nimmt aber bis auf 9,9% im südlichen Weddellmeer (76°-77°S) zu. Auch die Arten O. victoriae und O. gelida haben ihre größten Anteile an der Gesamtanzahl der Ophiuroiden zwischen 76° und 77°S (12,4 bzw. 31,4%). O. brevirima weist mit 13,4% ihren größten prozentualen Anteil zwischen 72° und 74°S auf, in allen anderen geographischen Breiten liegt er bei etwa 2-5%. Abhängig von der geographischen Breite finden sich entweder hohe Anteile von O. gelida oder O. brevirima. Die Daten deuten darauf hin, daß die beiden nahe verwandten Arten möglicherweise in ihrer Verbreitung gegenläufige Trends aufweisen und sich in einem gewissen Maß gegenseitig ausschließen.

Die sehr kleine Art *O. incipiens* findet sich zwischen 76° und 77°S nicht mehr, ihre Verbreitungsgrenze liegt zwischen 75° und 76°S. Ihren höchsten Anteil an der Gesamtanzahl der gefangenen Ophiuroiden zeigt sie zwischen 69° und 72°S mit etwa 30%.

Inwieweit sich besonders hohe prozentuale Anteile der einzelnen Arten in bestimmten geographischen Breiten mit ihren Verbreitungsschwerpunkten im Weddellmeer decken, wird in Kap. 3.4.2.1 diskutiert.

3.3.2.3 Prozentuale Anteile der untersuchten Arten an der Gesamtanzahl (Gesamtfang) in Abhängigkeit von der Tiefe

Abb.3.-3 zeigt den Anteil der untersuchten Ophiuroiden-Arten an der Anzahl aller gefangener Ophiuroiden in verschiedenen Tiefen auf dem östlichen Weddellmeerschelf. Die Einteilung der Tiefenstufen erfolgte möglichst fein (200-300 m Abstufungen), die Anzahl der Fänge zwischen 801 m und 1500 m war allerdings so gering (6 Trawls), daß diese Daten zusammengefaßt werden mußten.

Die untersuchten Arten haben je nach Tiefe einen prozentualen Anteil von 34% bis 52% an der Gesamtanzahl (Abb.3.-3).

Der Gesamtfang umfaßte in 100-300 m Tiefe etwa 1500 Ophiuroiden (aus 12 Trawls), in 301-500 m 5900 Individuen (34 Trawls), in 501-800 m 3300 Individuen (15 Trawls) und unterhalb 800 m 2108 Individuen aus 6 Trawls. Diese Daten geben somit keinen Hinweis auf eine Abnahme der Anzahl der Ophiuroiden mit zunehmender Tiefe.

Der prozentuale Anteil der untersuchten Arten an der Gesamtanzahl der gefangenen Ophiuroiden ist in einer Tiefe von 301-500 m mit 51,7% mit Abstand am höchsten. In allen anderen Tiefenstufen beträgt der Anteil zwischen 34 und 39%.



Abb.3.-3 Prozentuale Anteile der fünf untersuchten Ophiuroiden-Arten an der Gesamtanzahl (Gesamtfang) in Abhängigkeit von der Tiefe.

Die prozentualen Anteile der untersuchten Arten zeigen einige interessante Veränderungen mit der Tiefe. Der generell nur sehr geringe Anteil von *A. agassizii* erreicht seinen Maximalwert von 1,3% in 301-500 m Tiefe. Unterhalb von 800 m Tiefe wurde die Art nicht mehr gefangen. *O. victoriae* findet sich in allen Tiefenstufen mit insgesamt relativ niedrigen Anteilen an der Gesamtanzahl (1,3 bis 3,8%). Ihren maximalen Anteil hat die Art unterhalb von 800 m.

Die beiden verwandten Arten *O. gelida* und *O. brevirima* lassen auch im Hinblick auf ihre Tiefenverteilung gegenläufige Verbreitungstrends vermuten. *O. gelida* weist den höchsten prozentualen Anteil an der Gesamtanzahl in 100-300 m Tiefe auf. Mit zunehmender Tiefe nimmt der Anteil immer weiter ab, bis zu einem Wert von 1,4% unterhalb 800 m Tiefe. *O. brevirima* zeigt das umgekehrte Bild: Der geringste Anteil der

Art an der Gesamtanzahl findet sich in einer Tiefe von 100-300 m (2,6%). Mit zunehmender Tiefe nimmt ihr Anteil bis zum Maximalwert von 16,1% unterhalb von 800 m zu.

O. incipiens wurde in allen Tiefenstufen gefangen. Die Anteile dieser Art an der Gesamtanzahl sind generell sehr hoch mit einem Maximum von 30,4% in 301-500 m Tiefe. In allen anderen Tiefenstufen liegt der Anteil dieser Art zwischen 10,5% (in 100-300 m) und 24,2% (501-800 m).

In welchem Umfang die hohen Anteile der einzelnen Arten an der Gesamtanzahl der gefangenen Ophiuroiden in bestimmten Tiefenstufen ihrer tatsächlichen bevorzugten Tiefenverteilung entsprechen, wird in Kap. 3.4.2.2 diskutiert.

3.3.2.4 Prozentuale Anteile der untersuchten Arten am Gesamtgewicht der Ophiuroiden (Gesamtfang) in Abhängigkeit von der geographischen Breite

Für den Vergleich der prozentualen Anteile der untersuchten Ophiuroiden-Arten am Gewicht aller gefangenen Ophiuroiden (Gesamtfang) benutze ich das Frischgewicht der Tiere.

Der Anteil der fünf Arten liegt abhängig von der geographischen Breiten bei 50,6 bis 92,1% (Abb.3.-4). Diese sehr hohen Werte zeigen die große Bedeutung der ausgewählten Arten auf dem östlichen Weddellmeerschelf.

Da die Berechnungen der Anteile am Gesamtgewicht auf den selben Trawlfängen beruhen wie die der Anteile an der Anzahl der Ophiuroiden, muß auch hier berücksichtigt werden, daß die Anzahl der Trawlfänge von Nord nach Süd stark abnimmt. Obwohl aus dem Gebiet zwischen 69° und 72°S die meisten Fänge vorhanden sind (27 Trawls), beträgt das Gewicht des Gesamtfangs nur 1,1 Kilo im Gegensatz zu 3,2 Kilo zwischen 72° und 74° (24 Trawls). Zwischen 74° und 77°S nimmt das Gewicht rapide ab, was nicht nur auf eine geringere Anzahl von Fängen zurückzuführen ist, sondern vermutlich einen generellen Trend in der Abnahme der Ophiuroiden-Biomasse von Nord nach Süd widerspiegelt (siehe auch Kap. 3.3.5).

Der prozentuale Anteil der untersuchten Arten am Gesamtgewicht liegt zwischen 69° und 76°S in einer ähnlichen Größenordnung (50-64%), ist aber zwischen 76° und 77°S extrem hoch (92%).

Der prozentuale Anteil der einzelnen Arten zeigt wenige eindeutige Trends. Der Anteil von *A. agassizii*, die im Verhältnis zu den anderen Arten ein sehr hohes Körpergewicht hat, ist zwischen 76° und 77°S mit 60,6% am höchsten und mit 3,9% ganz im Norden am niedrigsten. *O. victoriae* zeigt den höchsten Anteil zwischen 69° und 72°S (15,4%), in den anderen geographischen Breiten liegen die Wert relativ niedrig (3 bis 8,5%).



Ergebnisse

Abb.3.-4 Prozentuale Anteile der fünf untersuchten Ophiuroiden-Arten am Gesamtgewicht der Ophiuroiden (Gesamtfang) in Abhängigkeit von der geographischen Breite.

Die prozentualen Anteile von *O. gelida* und *O. brevirima* sind zwischen 69° und 72°S und 74° und 76°S vergleichbar groß (7-8% bzw. 14-18%). Im Gebiet zwischen 72° und 74°S ist der Anteil von *O. brevirima* bedeutend höher als der von *O. gelida* (26% im Vergleich zu 2,6%), während zwischen 76° und 77°S der Anteil von *O. gelida* höher ist (20% im Vergleich zu 2,9%).

Der Anteil von *O. incipiens* an dem Gesamtgewicht der Ophiuroiden nimmt von 69° bis 76° stark ab. Weiter südlich findet sich die Art nicht mehr.

Angaben zur Biomasse der untersuchten Arten und ihrer Abhängigkeit von der geographischen Breite finden sich in Kap. 3.3.6.

Taxonomie, Abundanz, Biomasse

3.3.2.5 Prozentuale Anteile der untersuchten Arten am Gesamtgewicht der Ophiuroiden (Gesamtfang) in Abhängigkeit von der Tiefe

Abb.3.-5 zeigt die Anteile der untersuchten Ophiuroiden-Arten am Gewicht aller gefangenen Ophiuroiden (Gesamtfang) in unterschiedlichen Tiefenstufen. Der Anteil der fünf Arten liegt je nach Tiefenstufe zwischen 37,1 und 75,9%.

Wie bei der Gesamtanzahl (Kap. 3.3.2.3) gibt es auch beim Gesamtgewicht der gefangenen Ophiuroiden keine Hinweise auf tiefenabhängige Trends.



Abb.3.-5 Prozentuale Anteile der fünf untersuchten Ophiuroiden-Arten am Gesamtgewicht der Ophiuroiden (Gesamtfang) in Abhängigkeit von der Tiefe.

Ergebnisse

Der prozentuale Anteil der fünf Arten am Gewicht des Gesamtfangs ist in einer Tiefe von 501-800 m mit 37,1% am niedrigsten. Die höchsten Anteile finden sich von 301-500 m und unterhalb 800 m Tiefe (69,6 bzw. 75,9%).

Der Vergleich der Anteile der einzelnen Arten in unterschiedlichen Tiefen ergibt, daß A. *agassizii* in 301-500 m Tiefe den höchsten Anteil aufweist (29,3%). In 100-300 m und 501-800 m ist ihr Anteil mit 14-15% fast gleich, in einer Tiefe unterhalb von 800 m wurde die Art nicht gefangen.

Während die Anteile von *O. victoriae* in 100-300 m und 301-500 m sehr ähnlich sind (6 und 5%), trägt die Art in 501-800 m Tiefe nur unwesentlich zum Gesamtgewicht der Ophiuroiden bei. Den höchsten Anteil zeigt *O. victoriae* in einer Tiefe unterhalb 800 m (18%).

Die verwandten Arten *O. gelida* und *O. brevirima* tragen zwischen 100 und 300 m Tiefe mit sehr ähnlichen Anteilen zum Gesamtgewicht bei (jeweils etwa 12%). Während die Anteile von *O. gelida* mit zunehmender Tiefe rapide abnehmen (bis auf 0,9%), nimmt der Anteil von *O. brevirima* mit zunehmender Tiefe immer weiter zu (48,6% in 800-1500 m Tiefe).

Der prozentuale Anteil von *O. incipiens* wird mit zunehmender Tiefe etwas geringer (etwa 10% bis 500 m, 7 bzw. 8,3% zwischen 501 und 800 m bzw. 801 und 1500 m).

In Kap. 3.4.2.2 werden die hier festgestellten hohen Anteile der untersuchten Arten an dem Gesamtgewicht der Ophiuroiden-Fauna in bestimmten Tiefen mit der bisher bekannten Tiefenverteilung der Arten verglichen.

3.3.3 Auswertung der Mehrfachkastengreifer

Die Auswertung der 39 Mehrfachkastengreifer erfolgte getrennt nach den Gebieten Kapp Norvegia (23 Stationen), Halley Bay/Vestkapp (14 Stationen) und Vahsel Bight (2 Stationen). Die Abb.3.-6A+B zeigen die Häufigkeitsverteilungen der Abundanzwerte aller Ophiuroiden und die der Tiere mit einem Scheibendurchmesser von <4 mm in den Mehrfachkastengreifern.

Ergebnisse



Abb.3.-6 Häufigkeitsverteilung der Abundanzwerte der Ophiuroiden in den Mehrfachkastengreifern in den Gebieten Kapp Norvegia, Halley Bay und Vahsel Bight.

A) Alle Ophiuroiden
 B) Ophiuroiden <4 mm Scheibendurchmesser
 AM = arithmetisches Mittel ± Standardabweichung
 GM = geometrisches Mittel -/+ Standardabweichung

Da für die Berechnung der Gesamtabundanz der Ophiuroiden in verschiedenen Gebieten aus den Mehrfachkastengreifern lediglich die Tiere mit einem Scheibendurchmesser <4 mm benutzt wurden (siehe Kap. 3.2.3), werde ich hier die Ergebnisse, die in Abb.3.-6B dargestellt sind, vorstellen. Demnach zeigt das Gebiet Kapp Norvegia mit bis zu 845 Individuen pro m² mit Abstand die höchsten Abundanzwerte für Ophiuroiden <4 mm Scheibendurchmesser (GM = 135 Ind./m²). Die maximale Abundanz im Gebiet Halley Bay beträgt 224 Ind./m² und in der Vahsel Bight 42 Ind./m² (GM = 34,6 bzw. 19,1 Ind./m²). Das geometrische Mittel der Abundanzwerte aller Stationen liegt bei 75,2 Ind./m² und stellt im Vergleich zum arithmetischen Mittel von 203,1 Ind./m² das verläßlichere Maß dar (siehe auch Kap. 3.2.3).

Die Häufigkeitsverteilung der Abundanzwerte zeigt sowohl für das gesamte Größenspektrum (Abb.3.-6A) wie auch für Tiere mit einem Scheibendurchmesser <4 mm (Abb.3.-6B), daß die Abundanz der Ophiuroiden in der Regel zwischen 0 und 100 Ind./m² beträgt.

3.3.4 Auswertung der Unterwasseraufnahmen

Ergebnisse

Durch die Analyse der Unterwasseraufnahmen konnte die Abundanz der Ophiuroiden-Fauna >4 mm Scheibendurchmesser in den Gebieten Kapp Norvegia, Halley Bay/Vestkapp und Vahsel Bight ermittelt werden (Abb.3.-7A-C). Eine getrennte Berechnung der Abundanz innerhalb der Gebiete in unterschiedlichen Tiefen war nicht möglich, da das zur Verfügung stehende Fotomaterial nicht umfangreich genug war. Um Aussagen über die Abundanz der Tiere in den verschiedenen Tiefen treffen zu können, wurden daher alle 55 Stationen der drei Gebiete zusammengefaßt (Abb.3.-8).

3.3.4.1 Abundanz der Ophiuroiden in unterschiedlichen Gebieten

Für die Berechnung der Abundanz der Ophiuroiden >4 mm in den verschiedenen Gebieten im Weddellmeer waren insgesamt 3765 Fotos von 55 Stationen vorhanden, von denen 103 Aufnahmen aufgrund schlechter Bildqualität nicht ausgewertet werden konnten. Abb.3.-7A-C zeigt die Häufigkeitsverteilungen der Abundanzwerte in den drei Untersuchungsgebieten.

Ergebnisse



26


Abb.3.-7 Häufigkeitsverteilungen der Abundanzwerte für Ophiuroiden >4 mm Scheibendurchmesser auf den Unterwasseraufnahmen.

A) Kapp NorvegiaB) Halley Bay/VestkappC) Vahsel Bight

GM = geometrisches Mittel -/+ Standardabweichung

Die Abundanz der Ophiuroiden >4 mm Scheibendurchmesser ist im Gebiet Kapp Norvegia mit einem geometrischen Mittel von 13,8 Ind./m² am höchsten. Die maximale Anzahl der Schlangensterne beträgt in diesem Gebiet 269 Ind./m². Wie Abb.3.-7A zeigt, fand sich auf dem überwiegenden Teil der Aufnahmen eine Abundanz von 0 bis 30 Ind./m².

Im Gebiet Halley Bay ist die Abundanz mit einem geometrischen Mittel von knapp 10 Ind./m² etwas niedriger als in Kapp Norvegia. Hierbei muß allerdings auch berücksichtigt werden, daß in Halley Bay nur 1039 Fotos von insgesamt nur 16 Stationen zur Verfügung standen. Die maximale Abundanz der Ophiuroiden-Fauna in diesem Gebiet beträgt 197 Ind./m², am häufigsten liegt sie, wie in Kapp Norvegia, zwischen 0 und 30 Ind./m² (Abb.3.-7B)

Für das Gebiet Vahsel Bight liegen insgesamt nur 399 Fotos von 7 Stationen vor. Die mittlere Abundanz der Ophiuroiden-Fauna beträgt hier 0,7 Ind./m². Maximal wurden 26 Ind./m² in diesem Gebiet gefunden, am häufigsten fanden sich Werte bis zu 2 Ind./m².

3.3.4.2 Abundanz der Ophiuroiden in Abhängigkeit von der Tiefe

Abb.3.-8 zeigt die Beziehung zwischen der Wassertiefe und der Ophiuroiden-Abundanz.



Abb.3.-8 Abundanz der Ophiuroiden >4 mm Scheibendurchmesser in Abhängigkeit von der Tiefe.
3662 Fotos, 55 Stationen

Die Abundanz der Ophiuroiden ist im Bereich von 100 bis etwa 250 m Tiefe und in 700 m Tiefe am höchsten. Im flacheren Teil liegt das Maximum bei 269 Ind./m², in 700 m Tiefe wurden maximal 197 Ind./m² gefunden. Insgesamt zeigt sich ein Trend zu abnehmender Abundanz der Ophiuroiden mit zunehmender Tiefe.

3.3.5 Kombination aller Probennahme-Verfahren: Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden-Fauna in unterschiedlichen Gebieten

Die Kombination der Daten, die die verschiedenen Probennahme-Verfahren liefern, ermöglicht die Berechnung der Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden-Fauna in verschiedenen Gebieten des Weddellmeeres. Wie Tab.3.-2 zeigt, ergibt sich die Abundanz der Tiere aus der Addition der mittleren Abundanz auf den Unterwasseraufnahmen (Ophiuroiden >4 mm Scheibendurchmesser) und der in den Mehrfachkastengreifern (<4 mm Scheibendurchmesser). Die Abundanzwerte werden mit dem mittleren Individualgewicht aller Ophiuroiden (siehe Kap. 3.3.2.1) multipliziert und ergeben so die Biomasse (g AFTG/m²).

Tab.3.-2 Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden-Fauna in unterschiedlichen Gebieten des Weddellmeeres

AFTG = aschefreies Trockengewicht

MFG = Mehrfachkastengreifer	N = Abundanz, N	A = mittleres Individu	algewicht, B = Biomasse
-----------------------------	-----------------	------------------------	-------------------------

Gebiet	Abundanz (Ind./m ²)			Biomasse (g AFTG/m ²)						
	Fotos		MFG	27 - 2 7 - 100 - 100 - 100 - 100	N	N		M		В
Kapp Norvegia	14	+	135	=	149	149		0,034	=	5,07
Halley Bay	10	+	35	=	45	45	•	0,034	=	1,53
Vahsel Bight	1	+	19	=	20	20	٠	0,034	=	0,68

Die Ergebnisse zeigen eine deutliche Abnahme der Abundanz der Ophiuroiden von Nord nach Süd. Die höchste Abundanz findet sich in Kapp Norvegia mit 149 Ind./m², während es im Süden in der Vahsel Bight nur noch 20 Ind./m² sind.

Die Biomasse nimmt entsprechend der abnehmenden Abundanz ebenfalls ab. Während sie ganz im Norden um Kapp Norvegia 5,07 g AFTG/m² beträgt, sind es in der Vahsel Bight nur 0,68 g AFTG/m².

3.3.6 Abundanz und Biomasse der untersuchten Arten in unterschiedlichen Gebieten

Die Abundanz und Biomasse der fünf untersuchten Ophiuroiden-Arten konnte lediglich für die beiden Gebiete Kapp Norvegia und Halley Bay/Vestkapp geschätzt werden (Tab.3.-3A+B), da aus den anderen Gebieten das notwendige Datenmaterial nicht vorlag (siehe auch Kap. 3.2.4).

Der prozentuale Anteil der untersuchten Arten an der Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden-Fauna beträgt im Gebiet Kapp Norvegia 44,6% bzw. 52,1% und in Halley Bay 42,4% bzw. 63,1%. Dies zeigt, daß den untersuchten Arten sowohl bezüglich ihrer Abundanz wie auch ihrer Biomasse eine große Bedeutung auf dem östlichen Weddellmeerschelf zukommt.

Die höchste Abundanz und Biomasse im Gebiet Kapp Norvegia zeigt die kleinste der fünf untersuchten Arten, O. incipiens, während A. agassizii, die größte Art, die geringsten Werte aufweist. In Halley Bay ist die Situation ähnlich, auch hier ist O. incipiens die häufigste und A. agassizii die seltenste Art. Die höchste Biomasse haben in diesem

Ergebnisse

Gebiet allerdings *O. brevirima* und *A. agassizii*, da ihr Körpergewicht erheblich höher ist als das von *O. incipiens*.

Tab.3.-3 Abundanz und Biomasse der fünf untersuchten Ophiuroiden-Arten in den Gebieten Kapp Norvegia und Halley Bay/Vestkapp, sowie der minimale und maximale prozentuale Anteil pro Trawlfang.

A) Kapp Norvegia B) Halley Bay/Vestkapp

A) Kapp Norvegia

* ≈ höchster Wert von 46,2% wurde nicht berücksichtigt, da er aus einem Trawlfang mit insgesamt nur 13 Individuen (davon 6 *A. agassizii*) stammt

GM = geometrisches Mittel, AFTG = aschefreies Trockengewicht

Art	Abundanz (GM)	Anteil pro Trawlfang	Biomasse	
	Ind./m2	(%)	g AFTG/m2	
Astrotoma agassizii	0,4	0-2,4*	0,192	
Ophionotus victoriae	3,2	0-25,6	0,768	
Ophiurolepis gelida	14,1	0-32,3	0,394	
Ophiurolepis brevirima	4,1	0-18,2	0,355	
Ophioceres incipiens	44,6	0-76,6	0,931	

B) Halley Bay/Vestkapp

* = höchster Wert von 50% wurde nicht berücksichtigt, da er aus einem Trawlfang mit insgesamt nur 22 Individuen (davon 11 *A. agassizii*) stammt

GM = geometrisches Mittel, AFTG = aschefreies Trockengewicht

Art	Abundanz	Anteil pro	Biomasse
	(GM)	Trawlfang	
	Ind./m2	(%)	g AFTG/m2
Astrotoma agassizii	0,6	0-12,5*	0,365
Ophionotus victoriae	1,1	0-18,2	0,050
Ophiurolepis gelida	3,2	0-42,0	0,080
Ophiurolepis brevirima	5,1	0-47,9	0,374
Ophioceres incipiens	9,6	0-53,7	0,096

Der Vergleich der beiden Gebiete ergibt, daß in Halley Bay drei der fünf Arten (Ausnahme: *A. agassizii* und *O. brevirima*) grundsätzlich geringere Abundanzen zeigen. Besonders auffällig ist die Abnahme der Abundanz von *O. gelida* und *O. incipiens*. Drei der fünf Arten (*O. victoriae*, *O. gelida* und *O. incipiens*) zeigen in Halley Bay erheblich niedrigere Biomassewerte (Tab.3.-3A+B).

Diskussion	Taxonomie, Abundanz, Biomasse

3.4 Diskussion

Die folgende Diskussion wird sich zunächst mit dem methodischen Ansatz beschäftigen, der der Berechnung der Abundanz und Biomasse der Gesamtophiuroiden-Fauna und der einzelner Arten zugrunde liegt. Dabei werden die Vor- und Nachteile der Kombination unterschiedlicher Probennahme-Verfahren sowie mögliche Fehlerquellen besprochen. Im Anschluß daran wird die geographische Verbreitung wie auch die Tiefenverteilung der fünf untersuchten Arten auf der Grundlage der vorliegenden Ergebnisse und der Literaturdaten erläutert.

Abschließend werden die Abundanzen und Biomassen der Ophiuroiden in verschiedenen Gebieten des Weddellmeeres verglichen.

3.4.1 Methoden

Die Kombination unterschiedlicher Probennahme-Verfahren für die Berechnung der Abundanz und Biomasse der gesamten Ophiuroiden-Fauna und einzelner Arten war notwendig und sinnvoll, die möglichen Fehlerquellen jedes einzelnen Verfahrens müssen jedoch bei der Interpretation der Ergebnisse berücksichtigt werden. In den folgenden Kapiteln werden daher die Vor- und Nachteile der Fanggeräte und der Unterwasseraufnahmen diskutiert.

3.4.1.1 Trawl-Auswertung

Die in Kap. 3.3 vorgestellten Ergebnisse haben gezeigt, daß trotz der lediglich qualitativen Probennahme Trawlfänge durchaus geeignet sind, wichtige Informationen zur Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden beizutragen. Neben der Materialbeschaffung zur taxonomischen Aufarbeitung einer Tiergruppe liefern sie Informationen über die prozentualen Anteile einzelner Arten an der Gesamtanzahl (Gesamtfang) sowie zur mittleren Größe und zum mittleren Gewicht der Ophiuroiden. Ich habe allerdings grundsätzlich darauf verzichtet, Abundanzen direkt über die geschleppte Fläche der Trawlfänge zu berechnen, da diese Methode Abundanzen generell unterschätzt (Eleftheriou & Holme 1984). Gorny (1992) verglich die Abundanzen von Garnelen in Trawlfängen und auf Unterwasserfotos und stellte fest, daß die Abundanzen auf den befischten Flächen um eine Größenordnung niedriger waren als auf den Fotostationen, da die Tiere auf die "Fotoschaukel" nur sehr selten mit Flucht reagierten. Die Berechnung der Abundanz der Ophiuroiden aus den Unterwasseraufnahmen in Kombination mit den Mehrfachkastengreifer-Daten ist somit die zuverlässigere Methode.

Taxonomie, Abundanz, Biomasse	Diskussion
-------------------------------	------------

Bei der Diskussion der Ergebnisse aus den Trawlfängen muß berücksichtigt werden, daß die ausgewerteten 67 Fänge aus verschiedenen Jahren (1986, 1988 und 1991), Jahreszeiten und von unterschiedlichen Stationen stammen. Der überwiegende Teil der Proben stammt aus Agassiztrawls, aber auch Grundschleppnetz- und Dredgefänge wurden ausgewertet. Die Sortierarbeit an Bord umfaßte in den meisten Fällen eine Grobsortierung des Gesamtfangs und eine Feinsortierung einer repräsentativen Unterprobe, wobei die Sortierungen auf unterschiedlichen "Polarstern"-Reisen von verschiedenen Personen durchgeführt wurden. Alle hier geschilderten Faktoren kommen als mögliche Fehlerquellen bei der Abschätzung der prozentualen Anteile einzelner Arten in Betracht.

Die Zusammenfassung von Probenmaterial aus verschiedenen Jahren, Jahreszeiten und von unterschiedlichen Stationen kann zu einer Verzerrung der Ergebnisse führen, wenn sich Jahre mit einem ungewöhnlich hohen Nahrungsangebot für das Benthos und/oder außergewöhnliche Rekrutierungserfolge auf die Anteile einzelner Arten an der Gesamtanzahl und am Gesamtgewicht der Ophiuroiden auswirken, aber nicht gesondert erfaßt werden. Sinnvoll wäre ein Vergleich des Materials unterschiedlicher Jahre, um fundiertere Ergebnisse zu erhalten und die beeinflussenden Faktoren analysieren zu können. Voraussetzung hierfür ist allerdings umfassendes, jährlich gesammeltes Probenmaterial von festgelegten Stationen und die Anwendung von standardisierten Methoden.

Die Verwendung von unterschiedlichen schleppenden Fanggeräten war für die hier dargestellten Untersuchungen ein geringeres Problem, obwohl die geschleppte Fläche bei Grundschleppnetz-Fängen erheblich größer ist als bei Agassiztrawl-Fängen (siehe auch Kap. 2.2). Ein Vergleich der Anzahl der Arten, die mit Hilfe dieser beiden Geräte gefangen wurden, ergab allerdings sowohl für die Ophiuroiden wie auch für die Polynoiden (Stiller 1995) keine Unterschiede. So ist die Anzahl der mit dem Agazzistrawl gefangenen Individuen zwar zum Teil geringer, die prozentualen Anteile der Arten an der Gesamtanzahl scheinen durch die unterschiedlichen Probennahmen jedoch nicht beeinflußt zu werden.

Entscheidend für die Verläßlichkeit der Ergebnisse ist die Sortierarbeit an Bord. Da für die vorliegende Arbeit ausschließlich bereits vorhandenes Probenmaterial genutzt wurde, besteht keine Möglichkeit einzuschätzen, inwieweit die Sortierarbeiten sorgfältig durchgeführt worden sind. Die mögliche Fehlerquelle eines bevorzugten Sammelns großer Individuen wurde durch zusätzliche Feinsortierungen fast aller Fänge minimiert. Hierbei wird eine repräsentative Unterprobe des Fanges vollständig sortiert und konserviert, was die bei Grobsortierungen mögliche Subjektivität ausschließt.

Die Grundlage für die Berechnung des mittleren Individualgewichts der Ophiuroiden aus den Trawlfängen war mit etwa 13000 Individuen so groß, daß ein repräsentatives Ergebnis zu erwarten ist. Die Gefahr einer möglichen Überschätzung des Gewichts durch einen zu geringen Anteil kleiner Individuen in den Trawlfängen (Maschenweiten siehe

Kap. 2.2) ist, wie die Größen-Häufigkeitsverteilungen in Kap. 5.3.3 zeigen, gering. Die Verwendung des mittleren Individualgewichts zur Berechnung der Biomasse der gesamten Ophiuroiden-Fauna ist wesentlich zuverlässiger als die quantitativen Daten, die der Mehrfachkastengreifer liefert, wie sich in Kap. 3.4.1.2 noch zeigen wird.

Zusammenfassend betrachtet sind die verwendeten Trawlfänge, auch wenn sie mit möglichen Fehlern behaftet sind, offensichtlich zuverlässig genug, um das Artenspektrum, die Anteile von Arten an der Gesamtanzahl und am Gesamtgewicht der Ophiuroiden sowie das mittlere Individualgewicht eines "Durchschnitts-Ophiuroiden" zu schätzen.

3.4.1.2 Mehrfachkastengreifer-Auswertung

Prinzipiell ermöglichen quantitative Probennahme-Verfahren eine Abschätzung von Abundanz- und Biomassewerten. Die Auswertung der Mehrfachkastengreifer hat allerdings gezeigt, daß die Daten für die Ophiuroiden-Fauna nicht zuverlässig sind, und erst die Kombination mit anderen Probennahme-Verfahren eine Berechnung der Abundanz und Biomasse ermöglicht (siehe auch Kap. 3.2.3). Der Hauptgrund dafür ist die Unterrepräsentation von mittleren und das völlige Fehlen großer Individuen in den Mehrfachkastengreifern. Eine mögliche Erklärung für dieses sporadische Auftreten von Individuen >4 mm Scheibendurchmesser könnte ein generell sehr seltenes oder extrem geklumptes Vorkommen dieser Tiere sein. Diese Argumente können jedoch durch die Beobachtungen auf den Unterwasseraufnahmen entkräftet werden. Auf den Fotos zeigte sich sehr deutlich, daß die Ophiuroiden generell sehr häufig und oftmals relativ gleichmäßig verteilt sind. Dies ließe erwarten, daß in den 39 Mehrfachkastengreifer-Proben zumindest gelegentlich Teile von großen Ophiuroiden oder auch vollständige Tiere hätten enthalten sein müssen, was jedoch nie der Fall war. Ein ähnliches Phänomen beobachtete ich bereits bei der Untersuchung borealer Schlangensterne: Auch hier fanden sich in dem für die Probennahme verwendeten Van-Veen-Greifer kaum große Individuen (Dahm 1991). Dies liegt höchstwahrscheinlich daran, daß die Tiere als Reaktion auf den Staudruck des Wassers beim Herunterlassen des Greifers (Ankar 1977, Eleftheriou & Holme 1984) flüchten. Zwar ist allgemein bekannt, daß die Ophiuroiden sehr mobil sind, ihre Fähigkeit zu einer extrem schnellen Reaktion und einem "Fluchtverhalten" war jedoch bislang nur eine umstrittene Vermutung. Inzwischen gibt es jedoch zahlreiche Beobachtungen an antarktischen Ophiuroiden, die bestätigen, daß die Tiere sehr schnell auf Störungen reagieren. So zeigten Unterwasseraufnahmen, auf denen zufällig auch das Auslöse-Gewicht der "Fotoschaukel" sichtbar war, daß in dem Moment, in dem das Gewicht den Boden berührt und das Foto ausgelöst wird, die Ophiuroiden bereits eine große Distanz zurückgelegt haben. Die Spuren im Sediment und die typische Position der

Taxonomie, Abundanz, Biomasse	Diskussion
-------------------------------	------------

Arme der Tiere bei der Fortbewegung zeigten eindeutig, daß die Schlangensterne auf die "Fotoschaukel" mit Flucht reagieren. Das selbe Fluchtverhalten zeigen die Tiere als Reaktion auf Taucher (Iken, Klöser, pers. Mitt.). Diese große Mobilität ist meiner Meinung nach auch der Grund für die Unterrepräsentation mittlerer und großer Ophiuroiden in den Mehrfachkastengreifern. Der Mehrfachkastengreifer ist zwar im Gegensatz zu den üblichen Greifertypen eine sehr offen konstruierte Einheit, die mit minimalem Staudruck und Störung der Sedimentoberfläche arbeitet (Gerdes 1990), trotzdem scheinen besonders die größeren Ophiuroiden in der Lage zu sein, auch auf dieses Fanggerät frühzeitig mit Flucht zu reagieren.

Die Berechnung der Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden kann somit nicht allein aus den Daten der Mehrfachkastengreifer erfolgen (siehe Kap. 3.3.5). Aus diesem Grund wurden die Abundanzwerte der Greifer mit denen aus den Unterwasseraufnahmen kombiniert. Für die Biomasse-Abschätzung wurden prinzipiell keine Daten aus den Greifern benutzt, sondern das aus den Trawlfängen errechnete mittlere Individualgewicht der Tiere in Kombination mit den Abundanzwerten aus Greifern und Fotos.

3.4.1.3 Auswertung der Unterwasseraufnahmen

Da für jede Unterwasseraufnahme die Größe der fotografierten Fläche bekannt ist, kann die Abundanz der Ophiuroiden mit Hilfe dieser Technik geschätzt werden. Eine Vermessung der Scheibendurchmesser der kleinsten sichtbaren Tiere ergab allerdings, daß nur Ophiuroiden mit einem Scheibendurchmesser >4 mm auf den Fotos sichtbar sind. Somit ist dieses Verfahren nur geeignet, um die Abundanz mittlerer und größerer Schlangensterne zu ermitteln. Dementsprechend wurden die Daten mit denen aus den Mehrfachkastengreifern kombiniert.

Generell kann das Erkennen der Ophiuroiden auf den Unterwasseraufnahmen durch einen hohen Bedeckungsgrad des Bodens mit Schwämmen oder Bryozoen/Hydrozoen erschwert sein. Die Gefahr, Tiere bei der Zählung zu übersehen, ist besonders in sehr dichten Schwamm-Gemeinschaften, die aus mehreren Etagen bestehen, gegeben. Die Möglichkeit einer fehlerhaften Auswertung von Unterwasseraufnahmen wurden allerdings dadurch minimiert, daß mindestens die Hälfte der Fotos von zwei Personen bearbeitet wurde.

3.4.1.4 Kombination der Probennahme-Verfahren

Für die Abschätzung der Abundanz und Biomasse der gesamten Ophiuroiden-Fauna und der einzelner Arten war eine Kombination der unterschiedlichen Probennahme-Verfahren unerläßlich. Sicherlich sind quantitative Verfahren immer den qualitativen vorzuziehen, die Ergebnisse haben jedoch gezeigt, daß erstens die alleinige Nutzung eines quantitativen Verfahrens für eine Abschätzung nicht ausgereicht hätte, und daß zweitens die Informationen aus qualitativen Trawl-Fängen ebenfalls von großer Bedeutung sind. Trotz der diskutierten Fehlerquellen der einzelnen Verfahren halte ich die erhaltenen Abundanz- und Biomassewerte für zuverlässig. Die Kombination der verschiedenen Verfahren hatte den Vorteil, daß zumindest ein Teil der jeweiligen verfahrensbedingten

3.4.2 Verbreitung der untersuchten Arten

Fehler eliminiert wurde.

Im folgenden Kapitel werde ich diskutieren, inwieweit hohe prozentuale Anteile der untersuchten Arten an der Anzahl und dem Gewicht der Ophiuroiden des Gesamtfangs in bestimmten geographischen Breiten und in unterschiedlichen Tiefen den tatsächlichen Verbreitungsschwerpunkt bzw. die tatsächliche Tiefenverteilung der Tiere widerspiegeln.

3.4.2.1 Geographische Verbreitung

Den höchsten prozentualen Anteil an der Gesamtanzahl bzw. dem Gesamtgewicht der Ophiuroiden des Gesamtfangs weisen die fünf untersuchten Arten A. agassizii, O. victoriae, O. gelida, O. brevirima und O. incipiens zwischen 76° und 77°S auf (Abb.3.-2, 3.-4). Aufgrund des sehr geringen Probenumfangs aus dem südlichen Weddellmeer (nur 121 Individuen in 4 Trawls) müssen die Daten jedoch mit Vorsicht betrachtet werden. Die geringe Individuenzahl ist allerdings sicher nicht ausschließlich auf die geringe Anzahl von Fängen zurückzuführen, vielmehr nimmt die Abundanz der Ophiuroiden generell nach Süden hin immer weiter ab (Tab.3.-2).

Werden die prozentualen Anteile der Arten an der Abundanz der gesamten Ophiuroiden-Fauna für die Gebiete Kapp Norvegia (69°S bis 72°S) und Halley Bay (72° bis 77°S) zusammengefaßt (siehe Tab.3.-2, 3.-3), zeigt sich, daß die Anteile in beiden Gebieten in etwa gleich sind (44,6% in Kapp Norvegia, 42,4% in Halley Bay). Das heißt, die Abundanz der untersuchten Arten nimmt zwar nach Süden hin ab, ihr Anteil an der gesamten Ophiuroiden-Fauna bleibt jedoch fast gleich. Diese Daten verdeutlichen die

Taxonomie, Abundanz, Biomasse	Diskussio
Taxonomie, Abundanz, Biomasse	Disku

große Bedeutung dieser Arten (besonders von A. agassizii, O. victoriae und O. gelida) im gesamten Untersuchungsgebiet.

Der hohe Anteil der Arten an dem Gewicht des Gesamtfangs zwischen 76° und 77°S ist vor allem auf die sehr große und schwere Art *A. agassizii* zurückzuführen, die, entsprechend ihrer höheren Abundanz im Süden, allein einen Anteil von 60,6% am Gesamtgewicht hat. Zusammenfassend ist auch hier zu beobachten, daß die Biomasse der Ophiuroiden wie auch die der fünf Arten nach Süden hin zwar generell abnimmt, der Anteil der fünf Arten an der Gesamtbiomasse aber zunimmt (Abb.3.-4, Tab.3.-2, 3.-3).

Werden die Anteile der einzelnen Arten betrachtet (siehe jeweils Abb.3.-2, 3.-4, Tab.3.-2, 3.-3), so zeigt A. agassizii zwischen 72°S und 77°S (also im Gebiet Halley Bay) höhere Anteile an der Gesamtanzahl bzw. am Gewicht des Gesamtfangs als zwischen 69°S und 72°S. Auch die Abundanz- und Biomassewerte sind in Halley Bay mit 0,6 Ind./m² bzw. 0,365 g AFTG/ m² höher als in Kapp Norvegia (0,4 bzw. 0,192). Dementsprechend scheint das hauptsächliche Verbreitungsgebiet von A. agassizii im südlichen Weddellmeer zu liegen. Dieses Ergebnis steht im Widerspruch zu Voß (1988), der die Art auf den Polarstern-Reisen ANT I und II vor allem im Nordosten des Weddellmeeres fand (was in etwa dem Gebiet Kapp Norvegia entspricht), mit einer maximalen Abundanz von 25 bis 100 Individuen pro 1000 m², d.h. 0,03 bis 0,1 Ind./m². Dieser Wert liegt damit erheblich niedriger als die von mir berechneten Abundanzen für diese Art. Diese Unterschiede sind vermutlich darauf zurückzuführen, daß für die vorliegenden Untersuchungen wesentlich umfassenderes Probenmaterial zur Verfügung stand. Hinzukommt, daß die verwendeten Methoden zur Berechnung der Abundanz sehr unterschiedlich sind. Voß (1988) berechnete die Abundanz der einzelnen Arten aus seinen Trawlfängen, in der vorliegenden Arbeit wurden für die Berechnung drei Probennahme-Verfahren kombiniert.

In der Literatur wird *A. agassizii* als zirkumantarktische Art beschrieben, die sich ebenfalls in der Subantarktis bis zur Südspitze Südamerikas findet (siehe z.B. Koehler 1923, Fell 1961, Monteiro & Tommasi 1983).

O. victoriae hat wie *A. agassizii* die höchsten Anteile an der Gesamtanzahl zwischen 76°S und 77°S, den höchsten Anteil am Gewicht des Gesamtfangs allerdings zwischen 69°S und 72°S (Kapp Norvegia). Die Abundanz- und Biomassewerte sprechen dafür, daß die Art eher im Nordosten ihren Verbreitungsschwerpunkt hat, denn in Kapp Norvegia finden sich erheblich mehr Individuen (3,2 Ind./m²) und dementsprechend auch eine höhere Biomasse (0,768 g AFTG/m²) als in Halley Bay (1,1 Ind./m² bzw. 0,05 g AFTG/m²). Voß (1988) fand die höchsten Abundanzen von *O. victoriae* im Süden im Gebiet Filchner Rønne ($\geq 0,1$ Ind./m²). Für dieses Gebiet stehen leider keine Vergleichsdaten zur Verfügung. Im Nordosten fehlt die Art nach Voß (1988) zum Teil völig und im

Gebiet Halley Bay fand er maximale Abundanzen von nur 0,025 Ind./m². Damit liegen die von Voß (1988) berechneten Abundanzen erheblich niedriger als die in dieser Arbeit vorgestellten Daten.

Die Literatur beschreibt *O. victoriae* als zirkumantarktische Art, die besonders an der antarktischen Halbinsel sehr häufig auftritt, sich aber auch in subantarktischen Regionen wie Süd-Georgien findet (siehe z.B. Hertz 1927, Grieg 1929, Lowe & Crawford 1976, Dearborn 1977).

Die Ergebnisse für die beiden nahe verwandten Arten *Ophiurolepis gelida* und *O. brevirima* sind besonders interessant. Während *O. gelida* den höchsten Anteil an der Gesamtanzahl gefangener Ophiuroiden und am Gewicht des Gesamtfangs zwischen 76°S und 77°S hat, hat *O. brevirima* ihre Maxima zwischen 72°S und 74°S. Ein Vergleich dieser Ergebnisse mit den Abundanz- und Biomassewerten zeigt, daß *O. gelida* mit 14,1 Ind./m² und 0,394 g AFTG/m² ihren Verbreitungsschwerpunkt in Gebiet Kapp Norvegia, also zwischen 69°S und 72°S, hat. Im Gebiet Halley Bay ist die Abundanz mit 3,2 Ind./m² und dementsprechend auch die Biomasse (0,08 g AFTG/m²) erheblich niedriger. Die hohen Anteile an der Gesamtanzahl und am Gewicht des Gesamtfangs zwischen 76°S und 77°S sind, ähnlich wie bei den Arten *A. agassizii* und *O. victoriae*, auf den generell geringen Gesamtfang zurückzuführen, der sich fast ausschließlich aus den untersuchten Arten zusammensetzt.

Abundanz und Biomasse von *O. brevirima* sind zwischen 69°S und 77°S relativ ähnlich, init einer leichten Zunahme Richtung Süden (5,1 Ind./m² und 0,374 g AFTG/m² in Halley Bay im Vergleich zu 4,1 Ind./m² und 0,355 g AFTG/m² in Kapp Norvegia). Der Verbreitungsschwerpunkt dieser Art liegt also im Gegensatz zu dem von *O. gelida* eher im Gebiet Halley Bay. Möglicherweise schließen sich die beiden nahe verwandten Arten in einem gewissen Maß gegenseitig aus. Generell ist die Abundanz von *O. brevirima* zumindest in den untersuchten Gebieten niedriger als die von *O. gelida*, die Biomasse der beiden Arten ist jedoch bedingt durch die Größe von *O. brevirima* sehr ähnlich.

Voß (1988) beschreibt *O. gelida* als Art, die im gesamten Schelfbereich und auch in tieferen Regionen vorkommt. Die höchsten Abundanzen fand er im Gebiet Filchner Rønne ($\geq 0,1$ Ind./m²). In Kapp Norvegia und Halley Bay betrug die maximale Abundanz 0,005-0,03 Ind./m² bzw. 0,03-0,1 Ind./m² (Voß 1988). *O. brevirima* fand sich im Gegensatz zu *O. gelida* besonders auf dem östlichen Schelf, mit Einzelfunden bis zu etwa 76°S. Die höchsten Abundanzen wies die Art zwischen 70°S und 74°S auf (0,03-0,1 Ind./m², Voß 1988). Diese Daten stehen damit zum Teil im Widerspruch zu meinen Ergebnissen: Ob *O. gelida* ihren Vergleichsdaten nicht entschieden werden. Fest steht allerdings, daß die von Voß (1988) angegebenen Abundanzen der Art in Kapp Norvegia und Halley Bay weit unterhalb der von mir errechneten Werte liegen. Während Voß

Taxonomie, Abundanz, Biomasse	Diskussion

(1988) nach Süden hin eher zunehmende Abundanzen fand, zeigen meine Daten das Gegenteil. Die von mir festgestellte Verbreitung von *O. brevirima* stimmt mit Voß (1988) weitestgehend überein, doch auch bei dieser Art sind die von mir errechneten Abundanzwerte sehr viel höher.

Die Gründe für die starke Differenz in den Abundanzdaten liegen möglicherweise nicht nur in der unterschiedlichen Methodik, sondern in diesem Fall auch an taxonomischen Schwierigkeiten. Die Taxonomie der Gattung *Ophiurolepis* ist generell umstritten, und gerade die Arten *O. gelida* und *O. brevirima* sind oftmals nicht einfach voneinander zu unterscheiden. Eine fehlerhafte Bestimmung würde die Ergebnisse natürlich verzerren. Aus diesem Grund habe ich mich mit diesem Problem an Dr. I. Smirnov aus St. Petersburg gewandt, der mit der Taxonomie antarktischer Ophiuroiden große Erfahrung hat. Dr. Smirnov bestätigte meine Bestimmung der Arten *O. gelida* und *O. brevirima*, weshalb ich von der Zuverlässigkeit der geschätzten Abundanz und Biomassewerte in der vorliegenden Arbeit ausgehe.

In der Literatur wird *O. gelida* als zirkumantarktische und subantarktische Art beschrieben (siehe z.B. Fell 1961, Bernasconi & D'Agostino 1974, Dearborn 1977). *O. brevirima* ist bisher nur relativ selten untersucht worden, sie wird aber ebenfalls als zirkumantarktische Art bezeichnet, die sich zum Teil auch in der Subantarktis findet (siehe z.B. Madsen 1967, Bernasconi & D'Agostino 1974).

O. incipiens, die kleinste der untersuchten Arten, hat ihren höchsten prozentualen Anteil an der Gesamtanzahl sowie am Gewicht des Gesamtfangs zwischen 69°S und 72°S, also im Gebiet Kapp Norvegia. Zwischen 76°S und 77°S wurde die Art nicht mehr gefunden, ihre Verbreitungsgrenze im Weddellmeer muß zwischen 75°S und 76°S liegen. Die Abundanz- und Biomassewerte zeigen sehr deutlich, daß der Verbreitungsschwerpunkt dieser Art in Kapp Norvegia liegt. Hier fanden sich 44,6 Ind./m², die Biomasse betrug durch die geringe Größe dieser Art allerdings nur 0,931 g AFTG/m². In Halley Bay fanden sich nur noch 9,6 Ind/m² und eine Biomasse von 0,096 g AFTG/m². Voß (1988) beschreibt für *O. incipiens* dasselbe Verbreitungsgebiet, der südlichste Fundort lag bei etwa 75°S. Auch seine Angaben zum Verbreitungsschwerpunkt stimmen mit den vorliegenden Daten überein: Die maximalen Abundanzen fand Voß (1988) ebenfalls zwischen 70°S und 72°S, sie sind allerdings mit einem Maximalwert von 0,18 Ind./m² um ein Vielfaches geringer als die von mir errechneten Werte.

In der Literatur wird *O. incipiens* als zirkumantarktische Art bezeichnet, die jedoch nicht auf die Hochantarktis beschränkt ist, sondern sich z.B. auch bei Süd-Georgien findet (siehe z.B. Hertz 1927, Hyman 1955, Fell 1961).

3.4.2.2 Tiefenverteilung

Mit dem vorhandenem Datenmaterial war es lediglich möglich, die Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden in Abhängigkeit von der geographischen Breite, nicht aber in Abhängigkeit von der Tiefe zu berechnen. Somit können nur die prozentualen Anteile der untersuchten Arten an der Gesamtanzahl bzw. dem Gesamtgewicht der gefangenen Ophiuroiden mit den vorhandenen Literaturdaten verglichen werden (siehe Abb.3.-3, 3.-5).

A. agassizii wurde in einer Tiefe von 100 bis 800 m gefangen. Die höchsten prozentualen Anteile an Anzahl und Gewicht der Ophiuroiden des Gesamtfangs zeigte die Art allerdings in 301-500 m Tiefe. Dies stimmt mit Literaturdaten weitestgehend überein, die Angaben zur Tiefenverteilung dieser Art reichen von 70 bis 1350 m (siehe z.B. Fell 1961, Madsen 1967, Bernasconi & D'Agostino 1977). Monteiro & Tommasi (1983) fanden die Art in verschiedenen antarktischen und subantarktischen Regionen ebenfalls in maximalen Dichten zwischen 300 und 400 m Tiefe, was sich mit den hier vorgestellten Ergebnissen aus dem Weddellmeer deckt.

O. victoriae wurde in einer Tiefe zwischen 100 und 1426 m gefangen, wobei die höchsten prozentualen Anteile an Anzahl und Gewicht der gefangenen Ophiuroiden unterhalb 800 m Tiefe zu verzeichnen waren. Ob sich *O. victoriae* wirklich am häufigsten in dieser Tiefe findet, kann aus den vorhandenen Daten nicht entschieden werden, erscheint aber aufgrund der Literaturdaten als unwahrscheinlich. Die Tiefenverteilung dieser Art reicht zwar von 5 bis 1266 m (siehe z.B. Koehler 1922, Arnaud 1964, Madsen 1967), *O. victoriae* wird aber besonders im Flachen (Tauchtiefe, z.B. an der antarktischen Halbinsel) sehr häufig gefunden (Rauschert 1984, Presler 1993b, Iken pers. Mitt.).

O. gelida und *O. brevirima* zeigen in ihrer Tiefenverteilung im Weddellmeer einen gegenläufigen Trend. *O. gelida* hat die höchsten prozentualen Anteile an Anzahl und Gewicht der gefangenen Ophiuroiden in 100-300 m Tiefe. Mit zunehmender Tiefe nehmen diese Anteile immer weiter ab. Bei *O. brevirima* ist die Situation umgekehrt: Die Anteile nehmen mit der Tiefe immer weiter zu und sind unterhalb 800 m am höchsten. Gefangen wurden beide Arten in 100 bis 1447 m Tiefe. Aus den Literaturdaten ergibt sich für *O. gelida* eine sehr ausgedehnte Tiefenverteilung: Die Art fand sich bisher in verschiedenen antarktischen Regionen zwischen 40 und 2725 m Tiefe (Hertz 1927, Fell 1961, Cherbonnier 1962). In welcher Tiefe sie am häufigsten gefunden wird, ist bisher nicht hinreichend bekannt, die meisten Beschreibungen beziehen sich allerdings auf eine Tiefe zwischen 40 und 750 m Tiefe.

O. brevirima wurde bisher in Tiefen zwischen 135 bis 750 m gefangen (siehe z.B. Mortensen 1936, Madsen 1967, Bernasconi & D'Agostino 1971). Die vorliegenden Ergebnisse zeigen jedoch, daß sie auch in weitaus größeren Tiefen auftritt. Ob die beiden

verwandten Arten *O. gelida* und *O. brevirima* tatsächlich im Weddellmeer unterschiedliche Tiefenstufen bevorzugen, kann anhand der bisherigen Daten nicht eindeutig entschieden werden.

O. incipiens wurde in Tiefen von 100 bis 1447 m gefangen und ist somit wie alle anderen untersuchten Arten eurybath. Die höchsten prozentualen Anteile an Anzahl und Gewicht der gefangenen Ophiuroiden zeigt die Art zwischen 301 und 500 m bzw. zwischen 100 und 500 m, wobei nicht eindeutig entschieden werden kann, ob dies tatsächlich der Tiefenbereich ist, in dem die Art am häufigsten auftritt. Laut Literaturdaten erstreckt sich der Tiefenbereich, in dem *O. incipiens* auftritt, auf 1 bis 1000 m (siehe z.B. Hertz 1927, Hyman 1955, Bernasconi & D'Agostino 1971).

3.4.3 Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden-Fauna

Durch die Kombination der verschiedenen Probennahme-Verfahren war es möglich, die Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden-Fauna in unterschiedlichen Gebieten des Weddellmeeres zu schätzen. Die Ergebnisse in Kap. 3.3.5 zeigen, daß Abundanz und Biomasse tendenziell von Nord nach Süd abnehmen: Die höchste Abundanz und Biomasse ergab sich für die Schlangensterne in Kapp Norvegia mit 149 Ind./m² bzw. 5,07 g AFTG/m². Diese Werte nehmen stetig ab, und in der Vahsel Bight, ganz im Süden des Weddellmeeres, fanden sich nur noch 20 Ind./m² bzw. 0,68 g AFTG/m².

Aufgrund dieser Daten stellt sich die Frage, ob dieser Nord/Süd-Gradient ein Ophiuroiden-spezifisches Phänomen ist, oder ob die Biomasse des gesamten Benthos nach Süden hin kontinuierlich abnimmt. Wenn dem so ist, welche Faktoren könnten dann dafür verantwortlich sein?

Die bisher verfügbaren Daten zur Biomasse des antarktischen Benthos in 100 bis 1200 m Tiefe zeigen wie bei den Ophiuroiden eine Abnahme der Biomasse mit zunehmender geographischer Breite (Abb.3.-9). Der naheliegendste Grund für diese Abnahme ist m.E., daß die Nahrungsmenge, die dem Benthos und somit auch den Ophiuroiden zur Verfügung steht, im langfristigen Mittel nach Süden hin abnimmt (siehe auch Kap. 4). Die verfügbaren Sedimentationsdaten aus Sinkstoff-Fallen reichen bisher jedoch nicht aus, um diese Hypothese zu bestätigen (siehe z.B. v. Bodungen et al. 1988, Wefer & Fischer 1991). Fest steht, daß die von der Lichtintensität gesteuerte Entwicklung des Phytoplanktons im Südpolarmeer unmittelbar an die Meereisausdehnung gekoppelt ist (siehe z.B. Bathmann et al. 1991): Erst wenn das Eis im Frühjahr aufbricht, setzt die Phytoplanktonblüte ein, deren Beginn, Intensität und Dauer von Jahr zu Jahr erheblich variieren (siehe z.B. v. Bröckel 1981, El-Sayed 1988 und Kap. 4.4.2).



Abb.3.-9 Biomasse des antarktischen Benthos in 100 bis 1200 m Tiefe in Abhängigkeit von der geographischen Breite.

Die Daten, die die starke räumliche und zeitliche Variabilität der Primärproduktion im Weddellmeer belegen, stammen häufig nur aus "Momentaufnahmen", und generelle Trends wie ein Nord/Süd-Gradient können bisher nur vermutet werden. Für einen solchen Trend spricht aber die Tatsache, daß die mittlere Wahrscheinlichkeit für das Auftreten offenen Wassers nach Süden hin immer weiter abnimmt. Lukin & Provorkin (1992) geben für das Auftreten von Polynyen im Januar/Februar im Gebiet Kapp Norvegia eine mittlere Wahrscheinlichkeit von 100% an, für das Gebiet Filchner Rønne jedoch nur eine Wahrscheinlichkeit von 70-80%. Die Eisausdehnung und andere physikalische Faktoren sind somit vermutlich dafür verantwortlich, daß es in den südlicheren Gebieten des Weddellmeeres schwieriger ist, ein deutliches "Sommer-Signal" in der Primärproduktion zu sehen (Nöthig et al. 1991). Die bisherigen Daten lassen vermuten, daß die Primärproduktion im südlichen Weddellmeer nicht unbedingt in jedem Jahr, aber im langfristigen Mittel niedriger ist als im Norden, wodurch das Nahrungsangebot für das Benthos im Süden geringer ist. Dem könnten die Benthosorganismen entweder durch eine Verringerung ihres Stoffwechsels oder aber durch eine Verringerung ihrer Biomasse begegnen. Die bisherigen Daten sprechen dafür, daß mit sich verschlechternden Nahrungsbedingungen für das antarktische Benthos eine Abnahme der

Datensammlung aus Brey & Clarke 1993, Originaldaten aus Mühlenhardt-Siegel 1988, Mills & Hessler 1974, Jazdzewski et al. 1986, Gerdes et al. 1992, Gallardo & Castillo 1969, Parulekar et al. 1983. N = 83

Taxonomie, Abundanz, Biomasse	Diskussion
-------------------------------	------------

Biomasse sowohl auf Gemeinschafts- wie auch Populationsebene einhergeht (Abb.3.-9, Tab.3.-2).

Die Wassertiefe beeinflußt ebenfalls die Benthos-Biomasse. Mit zunehmender Tiefe ist nicht nur für boreales, sondern auch für antarktisches Benthos eine Abnahme der Biomasse beobachtet worden (Datensammlung siehe z.B. in Brey & Clarke 1993). Für die Ophiuroiden des Weddellmeeres war es zwar nicht möglich, Abundanz- und Biomassewerte in Abhängigkeit von der Wassertiefe zu berechnen, Abb.3.-8 zeigt jedoch einen deutlichen Trend zu abnehmender Abundanz (und somit auch Biomasse) mit zunehmender Tiefe. Auch hier ist der Grund vermutlich in einem mit der Tiefe abnehmendem Nahrungseintrag in das Benthal zu sehen (Brey & Clarke 1993, siehe auch Kap. 4).

Welche Bedeutung den Ophiuroiden zumindest in zwei Gebieten des Weddellmeeres zukommt, läßt sich anhand von Abschätzungen der Gesamtbiomasse des Makrozoobenthos einschätzen. Die mittlere Biomasse des Makrozoobenthos in den Gebieten Kapp Norvegia und Halley Bay beträgt 24,2 g bzw. 8,4 g AFTG/m² (berechnet aus Gerdes et al. 1992). Die mittlere Biomasse der Ophiuroiden beläuft sich nach meinen Untersuchungen in den beiden Gebieten auf 5,1 bzw. 1,5 g AFTG/m². Damit haben die Ophiuroiden einen Anteil von 21,1% an der Biomasse des Makrozoobenthos in Kapp Norvegia und von 17,9% in Halley Bay (siehe auch Kap. 5.4.2.4).

Für einen Vergleich der Abundanz und Biomasse mit Ophiuroiden-Populationen aus anderen antarktischen Regionen fehlen weitestgehend die entsprechenden Daten. Ophiuroiden gehören zwar in der Regel nicht zu den Gruppen des Makrozoobenthos mit der höchsten Individuenzahl, dafür ist ihr Anteil (wie auch der anderer Echinodermen) an der Gesamtbiomasse häufig sehr groß (Fell 1961, Jazdzewski et al. 1986, Mühlenhardt-Siegel 1988). Ophiuroiden gehören somit neben anderen mobilen Aasfressern wie Amphipoden und erranten Polychaeten und einigen sessilen Suspensionsfressern zu den wichtigsten Tiergruppen des antarktischen Ökosystems (Jazdzewski et al. 1986).

3.4.4 Zusammenfassung

Die vorliegenden Ergebnisse zeigen, daß eine verläßliche Abschätzung der Abundanz und Biomasse einzelner Arten und der gesamten Ophiuroiden-Fauna vor allem durch die Kombination verschiedener Probennahme-Verfahren möglich war.

Die prozentualen Anteile der fünf untersuchten Arten an der Abundanz und Biomasse der gesamten Ophiuroiden-Fauna liegen sowohl im Gebiet Kapp Norvegia mit 44,6% bzw. 52,1% wie auch in Halley Bay mit 42,4% bzw. 63,1% sehr hoch, was die große

Bedeutung dieser Arten auf dem östlichen Weddellmeerschelf unterstreicht. Die Abundanzen sind im Vergleich zu den von Voß (1988) veröffentlichten Werten sehr viel höher. Dies dürfte auf methodische Unterschiede zurückzuführen sein. Die geographische Verbreitung und Tiefenverteilung der Tiere fügen sich gut in die vorhandenen Literaturdaten ein.

Die Abundanz und Biomasse der Schlangensterne im Weddellmeer nimmt nach Süden hin immer weiter ab. Entsprechende Daten für das gesamte antarktische Makrozoobenthos zeigen, daß dies kein spezifisches Phänomen der Schlangensterne ist, sondern daß die Benthos-Biomasse generell von Nord nach Süd abnimmt. Dies ist höchstwahrscheinlich auf eine im Mittel geringere Primärproduktion und somit ein geringeres Nahrungsangebot für das Benthos im Süden zurückzuführen (vergl. auch Kap. 4).

Die Ophiuroiden-Fauna trägt im Weddellmeer erheblich zur Gesamtbiomasse des Makrozoobenthos bei (etwa 17-21%). Dies zeigt die große Bedeutung der Ophiuroiden im antarktischen Ökosystem.

3.4.6 Fototafeln

FOTOTAFEL 3.-1

Astrotoma agassizii. Habitusaufnahme.

A) Individuengröße: 49 mm Scheibendurchmesser. Aborale SeiteB) Individuengröße: 49 mm Scheibendurchmesser. Orale Seite





Diskussion	Taxonomie, Abundanz, Biomasse
------------	-------------------------------

FOTOTAFEL 3.-2

Ophionotus victoriae. Habitusaufnahme.

A) Individuengröße: 34 mm Scheibendurchmesser. Aborale Seite B) Individuengröße: 34 mm Scheibendurchmesser. Orale Seite





Taxonomie,	A	bunc	lanz,	Biomasse
------------	---	------	-------	----------

FOTOTAFEL 3.-3

--

Ophiurolepis gelida. Habitusaufnahme.

A) Individuengröße: 16 mm Scheibendurchmesser. Aborale Seite B) Individuengröße: 16 mm Scheibendurchmesser. Orale Seite





FOTOTAFEL 3.-4

Ophiurolepis brevirima. Habitusaufnahme.

A) Individuengröße: 14 mm Scheibendurchmesser. Aborale Seite B) Individuengröße: 14 mm Scheibendurchmesser. Orale Seite





Taxonomie,	Abundanz,	Biomasse
------------	-----------	----------

FOTOTAFEL 3.-5

Ophioceres incipiens. Habitusaufnahme.

A) Individuengröße: 7 mm Scheibendurchmesser. Aborale SeiteB) Individuengröße: 7 mm Scheibendurchmesser. Orale Seite

A





4. Ernährung der Ophiuroiden

4.1 Einleitung

Ernährung und Freßverhalten sind die bisher am besten untersuchten Aspekte der Populationsökologie der Ophiuroiden. In borealen Gebieten, aber auch in den Tropen, wurden zahlreiche Einzelstudien an Arten der Ordnung Ophiurae durchgeführt (siehe z.B. Roushdy & Hansen 1960, Fontaine 1965, Fell 1966, Pentreath 1970, Warner & Woodley 1975, LaBarbera 1978, Litvinova 1979, Feder 1981, Stubbs & Cobb 1982, Pearson & Gage 1984, Lawrence 1987, Morin 1988). Die zweite Ordnung der Ophiuroiden, die Euryalae, wurden bisher zwar häufig beschrieben, da einige Arten durch ihre vielfach verzweigten Arme sehr auffällig sind, es gibt aber nur relativ wenige Untersuchungen zur Ernährung dieser Tiere (Davis 1966, Fricke 1966, Macurda 1976, Hendler 1982a, Wolfe 1982, Hendler & Miller 1984, Emson & Woodley 1987, Emson 1990). Die von mir untersuchte antarktische Art *Astrotoma agassizii* (Familie Gorgonocephalidae) gehört zu dieser Ordnung.

Im Mittelpunkt der Untersuchungen zur Nahrungsbiologie von Schlangensternen standen häufig die Methoden der Nahrungsaufnahme. Eine detaillierte Zusammenfassung dieser Methoden gibt Warner (1982). Demnach sind fast alle untersuchten Ophiuroiden in der Lage, mehr als eine Nahrungsquelle zu nutzen und dazu mehrere Methoden der Nahrungsaufnahme anzuwenden. Üblicherweise gibt es aber sowohl eine Hauptnahrung wie auch eine bevorzugte Methode. Warner (1982) teilt die Ophiuroiden generell in zwei Gruppen ein, die Makrophagen (Räuber, Aasfresser, Detritusfresser) und die Mikrophagen (Aufnahme kleiner Partikel vom Sediment und aus der Wassersäule). Eine eindeutige Zuordnung zu einer dieser Gruppen ist bei vielen Arten jedoch nicht möglich, Überlappungen sind die Regel. Die Methoden der Nahrungsaufnahme sind äußerst vielfältig und reichen vom sogenannten "arm-loop", bei dem die Beute mit einem Arm umschlungen und zum Mund geführt wird, bis zum Suspensionsfressen mit Hilfe von Schleim; dazwischen gibt es alle Übergänge. Für nähere Informationen siehe Warner (1982) oder einen der anderen oben genannten Autoren.

Spezielle Fragestellungen, die sich mit dem Auffinden der Nahrung, dem Stoffwechsel der Tiere oder Verdauungsraten beschäftigen, sind bisher nur ansatzweise behandelt worden (siehe z.B. Ferguson 1982, Jangoux 1982, LaBarbera 1982, Sloan & Campbell 1982).

Die bisherigen Untersuchungen zur Ernährungsbiologie antarktischer Ophiuroiden beschränken sich häufig auf grobe Beschreibungen des Mageninhalts oder auf Einzelbeobachtungen des Freßverhaltens weniger Arten. McClintock (1994) hat die Ergebnisse dieser Untersuchungen zusammengefaßt. Detailliertere Studien und Abschätzungen der

Ernährung			
-----------	--	--	--

Bedeutung einzelner Nahrungskomponenten sind nur selten durchgeführt worden (Dearborn 1977, Fratt & Dearborn 1984, Dearborn et al. 1986, Ferrari & Dearborn 1989). Über die Ernährungssituation der Ophiuroiden im Weddellmeer lagen bisher keinerlei Informationen vor.

Einleitung

Das Ziel dieser Untersuchungen ist es, nicht nur einen Überblick über die von den Schlangensternen genutzten Nahrungsquellen zu geben, sondern auch abzuschätzen, welche Bedeutung einzelne Nahrungskomponenten für die Ernährung haben. Diese Abschätzung erfolgt mit Hilfe der sogenannten "points method". Von besonderem Interesse ist weiterhin, ob die Tiere eine ausgeprägte Saisonalität in der Ernährung aufweisen, und sie somit eng an Prozesse im Pelagial gekoppelt sind. Ist dies der Fall, stellt sich die Frage, wie die Ophiuroiden sich mit einem über Monate geringen Nahrungsangebot arrangieren, und welche speziellen Strategien sie dafür entwickelt haben. Weiterhin möchte ich prüfen, ob die Ernährungssituation der Ophiuroiden einen generellen Nord/Süd- oder Tiefengradienten im Weddellmeer aufweist. Die Begriffe Nahrungsangebot und Nahrungsverfügbarkeit werden hier wie folgt definiert: Das Nahrungsangebot bezeichnet die Gesamtmenge an Nahrung, die in das Benthal eingetragen wird. Die Nahrungsverfügbarkeit bezeichnet die Nahrungsmenge, die dem einzelnen Tier zur Verfügung steht.

Diese Untersuchungen stehen in einem engen Zusammenhang mit den im späteren Verlauf dieser Arbeit vorgestellten Wachstums- und Altersabschätzungen der Tiere. Ob und inwieweit die Ernährungssituation von Schlangensternen mit ihrem Wachstum in Verbindung gebracht werden kann, werde ich im Kap. 5.4 diskutieren.

Material & Methoden	Ernährung

4.2 Material und Methoden

Im folgenden Kapitel gebe ich einen Überblick über das Tiermaterial, an dem die Nahrungsuntersuchungen durchgeführt worden sind, und seine Herkunft. Die Methoden der Nahrungsanalyse werden ausführlich und anhand von Beispielen dargestellt.

4.2.1 Material und Untersuchungsgebiete

Die Untersuchungen zur Ernährung der Ophiuroiden habe ich an den 5 Weddellmeer-Arten Astrotoma agassizii, Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida, Ophiurolepis brevirima und Ophioceres incipiens durchgeführt. Es handelt sich dabei um dieselben Individuen, die später für die Wachstumsuntersuchungen verwendet wurden.

Die Tiere stammen aus vier Gebieten (Kap. 2.1): Kapp Norvegia (KN), Halley Bay/Vestkapp (HB), Vahsel Bight (VB) und Filchner Rønne (FR), und innerhalb dieser Gebiete aus unterschiedlichen Tiefen (0-500 m, 501-1000 m, >1000 m) und Jahreszeiten (Frühjahr und Sommer) (Tab.4.-1). Die Einteilung der Tiefenstufen orientierte sich an den hydrographischen Verhältnissen im Untersuchungsgebiet (siehe z.B. Hellmer & Bersch 1985). Es muß allerdings berücksichtigt werden, daß der Tiefenbereich 0-500 m, bedingt durch das aufliegende Schelfeis, erst bei etwa 100 m beginnt (flachste untersuchte Probe aus 130 m Tiefe).

Die Anzahl der untersuchten Mägen ist abhängig vom vorhandenen Probenmaterial, denn es fanden sich nicht alle Arten in allen Gebieten und Tiefen. Frühjahrsproben standen generell nur in begrenzter Menge zur Verfügung (nur von der Reise ANT V/3). Je nach Art beträgt die Anzahl der untersuchten Mägen zwischen 91 und 216.

Die untersuchten Tiere stammen aus Agassiztrawl- oder Grundschleppnetz-Fängen mit unterschiedlicher Schleppdauer (siehe auch Kap. 4.4.1). Die Sortierung und Fixierung in 4% Formalin erfolgte an Bord. Die Proben wurden später in Ethanol umgesetzt.

Ernährung	Material & Methoden

 Tab.4.-1
 Anzahl untersuchter Mägen der 5 Ophiuroiden-Arten aus verschiedenen Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten.

Gebiete: KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay /Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne Tiefen: Tiefe 1 = 0-500 m, Tiefe 2 = 501-1000 m, Tiefe 3 = >1000 m Jahreszeiten: Frühjahr = Oktober bis Dezember, Sommer = Januar bis April

Art	Gebiet	Tiefe	Jahreszeit	Anzahl untersuchter Mägen
Astrotoma agassizii	KN	1	Sommer	20
	HB	1, 2	Frühjahr + Sommer	53
	FR	1	Sommer	18
Ophionotus victoriae	KN	1, 3	Sommer	60
	HB	1	Frühjahr + Sommer	54
	VB	3	Sommer	36
	FR	1	Sommer	40
Ophiurolepis gelida	KN	1, 2	Sommer	62
	HB	1, 2	Frühjahr + Sommer	75
	FR	1	Sommer	39
Ophiurolepis brevirima	KN	1, 3	Sommer	57
	HB	1, 2, 3	Frühjahr + Sommer	99
	FR	2	Sommer	25
Ophioceres incipiens	KN	1, 2	Sommer	100
	HB	1, 2, 3	Frühjahr + Sommer	116

4.2.2 Methoden zur Untersuchung der Ernährung von Ophiuroiden

Zur Untersuchung des Mageninhaltes wurde zunächst der Scheibendurchmesser der Ophiuroiden vermessen (siehe auch Kap. 5.2.2). Es folgte die Auftrennung der Scheibe entlang ihrer Peripherie. Die aborale Scheibendecke und die Magenwand, beides durch Mesenterien miteinander verbunden, wurde zurückgeklappt, um den Mageninhalt freizulegen. Die Mageninhalte wurden mikroskopisch untersucht, die einzelnen Nahrungskomponenten soweit wie möglich bestimmt.

Die Nahrungsuntersuchungen an den fünf Ophiuroiden-Arten wurde in zwei Schritten durchgeführt, die im folgenden beschrieben werden.

4.2.2.1 Bewertung der Nahrung nach Punkten ("points method")

Die "points method" ist eine volumetrische Methode zur Bewertung der Magenfüllung und, in einem zweiten Schritt, zur Abschätzung der Bedeutung einzelner Nahrungskomponenten. An dieser Stelle werde ich sowohl die "ursprüngliche" Methode mit ihrer Grundidee sowie die Ergänzungen und Weiterentwicklungen, die von Dearborn et al. (1986) vorgenommen wurden, vorstellen. Für die Nahrungsuntersuchungen an den Ophiuroiden-Arten habe ich die modifizierte "points method" benutzt.

- Ursprüngliche "points method"

Der Ursprung der "points method" stammt aus der Fischereibiologie. Swynnerton & Worthington (1940) untersuchten die Zusammensetzung von Fischnahrung, indem sie nach grober Schätzung jeder Nahrungskomponente einen Wert zwischen 1 (selten bis sehr selten) und 3 (häufig bis sehr häufig) zuordneten und die Nahrungszusammensetzung in Prozentwerten pro Größengruppen der Fische ausdrückten. Hynes (1950), der eine Zusammenfassung aller gängigen Methoden zur Nahrungsanalyse von Fischen gibt, beschreibt die "points method" als die am besten geeignetste und schnellste Methode. Ihre gute Anwendbarkeit für marine Evertebraten am Beispiel des Asteroiden *Luidia ciliaris* (Brun 1972) veranlaßte Fratt & Dearborn (1984), die Methode aufzugreifen und mit ihrer Hilfe die Nahrung des Schlangensterns *Ophionotus victoriae* zu untersuchen.

Die heutige Grundlage dieser Methode, nach der Weiterentwicklung durch die o.g. Autoren, ist eine Skala mit den Werten 0, 1, 2, 4, 8, 12 und 16, nach der zunächst der Grad der Magenfüllung (= Magenfüllwert MFW) bestimmt wird. Der Wert 0 entspricht einem leeren Magen, 16 einem vollständig gefüllten Magen, 1 nur geringen Spuren von Nahrung, und 2, 4, 8 und 12 entsprechen dem jeweiligen Prozentsatz eines gefüllten Magens (z.B. 8 = zu 50% gefüllt). In einem zweiten Schritt werden alle Nahrungskomponenten, die im Magen eines Tieres gefunden werden, nach derselben Skala von 0-16 bewertet (= Nahrungskomponentenwert NKW). Die Gesamtpunktzahl für alle Nahrungskomponenten eines Magens beträgt immer 16 und ist unabhängig von der Größe des Tieres, dem Magenvolumen oder dem Magenfüllwert.

Beispiel:

Ein Tier hat einen halb gefüllten Magen. Dies entspricht einem Magenfüllwert (MFW) von 8. In diesem Magen befinden sich zu 3/4 Copepoden und 1/4 Sediment. Das heißt: Die Nahrungskomponenten Copepoden und Sediment erhalten die NKW 12 und 4.

Ernährung

Bei dieser volumetrischen Methode werden alle Punkte, die eine einzelne Nahrungskomponente in den Mägen bekommen hat, addiert. Die Summe wird ins Verhältnis gesetzt zur Summe aller Punkte aller Komponenten. Daraus ergibt sich der Volumenprozentanteil der einzelnen Nahrungskomponenten am Gesamtvolumen, und damit die Bedeutung der Nahrung für die Ernährung der Tiere (Hynes 1950, Brun 1972, Fratt und Dearborn 1984).

- Modifizierte "points method"

Die oben beschriebene Methode wurde von Dearborn et al. (1986) ergänzt. Mit der modifizierten "points method" versuchen sie, den Einfluß von Mägen, die nur eine Spur einer einzigen Nahrungskomponente enthalten, auf die Gesamtpunktzahl dieser Komponente zu relativieren.

Nach der nichtmodifizierten Methode von Brun (1972) und Fratt & Dearborn (1984) bekommen die Tiere A und B des folgenden Beispiels unterschiedliche MFW, aber identische NKW:

Beispiel:

Tier	Sediment	MFW NKW (urspr. "points method"	
Tier A	nur als Spur	1	16
Tier B	füllt gesamten Magen	16	16

Das heißt also: Obwohl die Bedeutung der Nahrungskomponente Sediment bei beiden Tieren so unterschiedlich ist, bekommt sie dieselbe Gewichtung, da die nichtmodifizierte "points method" bei der Kalkulation der Gesamtpunktzahl einer Nahrungskomponente nicht den übergeordneten Magenfüllwert berücksichtigt.

Dearborn et al. (1986) schlagen für dieses Problem eine simple Lösung vor: Der Wert eines jeden Nahrungstyps wird mit dem Magenfüllwert, den dieser Magen bekommen hat, multipliziert.

Beispiel:

Tier	Sediment	MFW NKW (mod. "points method"	
Tier A	nur als Spur	1	16
Tier B	füllt gesamten Magen	16	256

Material & Method	len	Ernährung

Diese Methode berücksichtigt also sowohl das Gesamtvolumen der Nahrung wie auch das relative Volumen der einzelnen Nahrungskomponenten. Dies ermöglicht eine weitaus realistischere Einschätzung der Bedeutung von Nahrungskomponenten (Dearborn et al. 1986).

Die hier beschriebene "points method" in ihrer modifizierten Form bildete die Grundlage für die Magenuntersuchungen der fünf Ophiuroiden-Arten. Bei allen Tieren wurde der Grad der Magenfüllung bestimmt. Für die Bewertung der einzelnen Nahrungskomponenten wurde nur ein Teil der Mägen benutzt, da die Identifikation der einzelnen Bestandteile z.T. sehr viel Zeit in Anspruch nahm. Pro Gebiet, Tiefe und Jahreszeit habe ich jedoch eine repräsentative Anzahl von Mägen bearbeitet, so daß ein statistischer Vergleich möglich war.

Ernährung	Ergebnisse

4.3 Ergebnisse

4.3.1 Magenfüllwert-Auswertung

In den folgenden Kapiteln werde ich die Ergebnisse der Magenfüllwert (MFW)-Auswertung darstellen. Zunächst wird die Verteilung der MFW der 5 Arten in unterschiedlichen Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten gezeigt (Rohdaten siehe Anhangstabelle 9.-3). Im Anschluß erfolgt der Vergleich der MFW-Daten mittels statistischer Tests.

4.3.1.1 Verteilung der Magenfüllwerte

Die Verteilung der MFW der 5 Arten ist in Anhangstabelle 9.-3 nachzulesen. Die Tabellen 4.-2 bis 4.-6 zeigen für jede Art das arithmetische Mittel des MFW in den unterschiedlichen Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten.

 Tab.4.-2
 Astrotoma agassizii. Arithmetisches Mittel (AM), Anzahl der untersuchten Individuen (N) sowie minimaler und maximaler Magenfüllwert der Tiere in den unterschiedlichen Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten.

/ = kein Probenmaterial vorhanden oder bearbeitet

Gebiete: KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne Tiefen: Tiefe 1 = 0-500 m, Tiefe 2 = 501-1000 m, Tiefe 3 = >1000 m

Frühjahr	KN	HB	VB	FR
Tiefe 1	/	AM = 0,9 N = 10 Min. = 0 Max. = 1	/	/
Tiefe 2	1	AM = 0,83 N = 18 Min. = 0 Max. = 2	1	1
Tiefe 3	/	/	/	1

Sommer	KN	HB	VB	FR
Tiefe 1	AM = 2,05 N = 20 Min. = 0 Max. = 16	AM = 1,11 N = 19 Min. = 0 Max = 4	/	AM = 3,61 N = 18 Min. = 1 Max = 16
Tiefe 2	/	AM = 1,33 N = 6 Min. = 1 Max. = 2	/	/
Tiefe 3	1	1	1	1

Ergebnisse	Ernährung

Ophionotus victoriae. Arithmetisches Mittel (AM), Anzahl der untersuchten Individuen (N) sowie minimaler und maximaler Magenfüllwert der Tiere in den unterschiedlichen Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten. Tab.4.-3

/ = kein Probenmaterial vorhanden oder bearbeitet Gebiete: KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne Tiefen: Tiefe 1 = 0-500 m, Tiefe 2 = 501-1000 m, Tiefe 3 = >1000 m

Frühjahr	KN	HB	VB	FR
Tiefe 1	/	AM = 1,44 N = 27 Min. = 0 Max. = 8	/	/
Tiefe 2	1	1	1	1
Tiefe 3	/	/	/	/

Sommer	K N_	HB	VB	FR
Tiefe 1	AM = 3,7 N = 30 Min. = 0 Max. = 16	AM = 3,78 N = 27 Min. = 0 Max. = 16	1	AM = 2,63 N = 40 Min. = 0 Max. = 16
Tiefe 2	1	1	1	1
Tiefe 3	AM = 1,2 N = 30 Min. = 0 Max. = 8	/	AM = 3,89 N = 36 Min. = 0 Max. = 16	/

Ophiurolepis gelida. Arithmetisches Mittel (AM), Anzahl der untersuchten Individuen (N) sowie minimaler und maximaler Magenfüllwert der Tiere in den unterschiedlichen Gebieten und Jahreszeiten. Tab.4.-4

/ = kein Probenmaterial vorhanden oder bearbeitet Gebiete: KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne Tiefen: Tiefe 1 = 0-500 m, Tiefe 2 = 501-1000 m, Tiefe 3 = >1000 m

Frühjahr	KN	HB	VB	FR
Tiefe 1	/	AM = 1,33 N = 12 Min. = 0 Max. = 8	/	/
Tiefe 2	1	AM = 1,52 N = 21 Min. = 0 Max. = 12	/	1
Tiefe 3	1	1	/	/

Ernährung

Ergebnisse ------

Sommer	KN	HB	VB	FR
Tiefe 1	AM = 4,54	AM = 7,14	/	AM = 1,51
	N = 41 Min. = 0	N = 29 Min. = 0		N = 39 Min. = 0
	Max. = 16	Max. = 16		Max. = 8
Tiefe 2	AM = 6,71	AM = 9,54	1	1
	Min. = 0	M = 13 Min. = 0		
	Max. = 16	Max. = 16		Constant Constant
Tiefe 3	1	1	1	1

Ophiurolepis brevirima. Arithmetisches Mittel (AM), Anzahl der untersuchten Individuen (N) sowie minimaler und maximaler Magenfüllwert der Tiere in den unterschiedlichen Gebieten und Jahreszeiten. Tab.4.-5

/ = kein Probenmaterial vorhanden oder bearbeitet Gebiete: KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne Tiefen: Tiefe 1 = 0-500 m, Tiefe 2 = 501-1000 m, Tiefe 3 = >1000 m

Frühjahr	KN	HB	VB	FR
Tiefe 1	/	AM = 1,09	/	/
		N = 11 Min. = 0 Max. = 2		
Tiefe 2	/	AM = 1,74 N = 27 Min. = 0 Max. = 8	1	}
Tiefe 3	/	AM = 1,61 N = 33 Min. = 0 Max. = 16	/	/

Sommer	KN	HB	VB	FR
Tiefe 1	AM = 3,82 N = 34 Min. = 1 Max. = 16	AM = 4,91 N = 22 Min. = 0 Max. = 16	1	/
Tiefe 2	/	AM = 7,5 N = 6 Min. = 0 Max. = 16	/	AM = 3,68 N = 25 Min. = 1 Max. = 12
Tiefe 3	AM = 3,39 N = 23 Min. = 1 Max. = 8	/	/	/

Hroebnicse	

 Tab.4.-6
 Ophioceres incipiens. Arithmetisches Mittel (AM), Anzahl der untersuchten Individuen (N) sowie minimaler und maximaler Magenfüllwert der Tiere in den unterschiedlichen Gebieten und Jahreszeiten.

/ = kein Probenmaterial vorhanden oder bearbeitet

Gebiete: KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne Tiefen: Tiefe 1 = 0-500 m, Tiefe 2 = 501-1000 m, Tiefe 3 = >1000 m

Frühjahr	KN	HB	VB	FR
Tiefe 1	1	AM = 0,47	1	1
		N = 36		
		Min. = 0		
		Max. = 2		
Tiefe 2	1	AM = 0,43	1	1
1		N = 30		
		Min. = 0		
		Max. = 4		
Tiefe 3	/	AM = 0,05	1	1
		N = 20		
		Min. = 0		
		Max. = 1		

Sommer	KN	HB	VB	FR
Tiefe 1	AM = 2,17	AM = 2,74	1	1
	N = 60	N = 23		
	Min. = 0	Min. = 0		
	Max. = 16	Max. = 12		
Tiefe 2	AM = 5,68	AM = 9,14	1	1
	N = 40	N = 7		
	Min. = 0	Min. = 0		
	Max. = 16	Max. = 16		
Tiefe 3	/	1	1	1

4.3.2 Statistische Auswertung der Magenfüllwerte

Zum Vergleich der Mittelwerte der Magenfüllwerte (MFW) der Tiere aus unterschiedlichen Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten wurden zwei nichtparametrische Tests benutzt: der Mann-Whitney U-Test zum Vergleich zweier unabhängiger Stichproben, und der Kruskal-Wallis Test zum Vergleich von drei oder mehr unabhängigen Stichproben (Sachs, 1984). Geprüft wurde, ob sich die MFW einer Art in verschiedenen Gebieten, Tiefen oder zu unterschiedlichen Jahreszeiten unterscheiden. Daß die unterschiedliche Größe der Tiere innerhalb einer Art keinen Einfluß auf den MFW hat, wurde vor Beginn dieser Untersuchungen festgestellt.

Ernährung	Ergebnisse
	•

Das Testverfahren auf signifikante Unterschiede der MFW (Signifikanz-Niveau: 0,05) wurde bei allen fünf Arten nach demselben Schema durchgeführt (die Gebietsnamen und Tiefenstufen werden im folgenden immer abgekürzt: KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne, Tiefe 1 = 0-500 m, Tiefe 2 = 501-1000 m, Tiefe 3 = >1000 m):

1. Vergleich unterschiedlicher Tiefenstufen innerhalb eines Gebietes und innerhalb einer Jahreszeit.

Beispiel:

Astrotoma agassizii, Test zwischen Gebiet HB/Tiefe 1/Frühjahr und Gebiet HB/Tiefe 2/Frühjahr.

Ergab sich kein signifikanter Unterschied, konnten die unterschiedlichen Tiefen für die nachfolgenden Vergleiche von Gebieten und Jahreszeiten zusammengefaßt werden, um den Stichprobenumfang und damit die Teststärke zu erhöhen.

2. Vergleich unterschiedlicher Gebiete innerhalb einer Jahreszeit.

Beispiel:

Ophiurolepis brevirima, Gebiet KN/Tiefe 1+3 (da nicht signifikant unterschiedlich)/Sommer mit Gebiet HB/Tiefe 1+2 (da nicht signifikant unterschiedlich)/Sommer und Gebiet FR/Tiefe 2/Sommer.

3. Vergleich unterschiedlicher Jahreszeiten.

Beispiel:	
Astrotoma agassizii, Gebiet HB/Frühjahr mit Gebiet HB/Sommer.	

Für alle fünf Arten gibt es nur aus einem Gebiet (Halley Bay) Frühjahrsproben. Unterschieden sich die Gebiete innerhalb der Jahreszeit Sommer signifikant, bedeutete dies, daß nur jeweils Gebiet HB/Frühjahr mit Gebiet HB/Sommer getestet werden konnte.

Ernährung
ł

- Astrotoma agassizii

Innerhalb der Gebiete ergaben sich keine signifikanten Unterschiede zwischen den MFW aus verschiedenen Tiefen.

Ein Vergleich verschiedener Gebiete innerhalb einer Jahreszeit war nur für die Sommerproben möglich, da aus dem Frühjahr lediglich Proben aus einem Gebiet vorlagen (Tab.4.-2). Es zeigt sich ein signifikanter Unterschied in den MFW zwischen den Gebieten KN, HB und FR (Tab.4.-7, siehe auch Abb.4.-1). Ein posthoc-Test ergab, daß sich die Tiere aus dem Gebiet Filchner Rønne mit ihrem höheren MFW signifikant von den beiden anderen Gebieten unterscheiden.

Bei dem Vergleich der Jahreszeiten (Gebiet HB/Frühjahr und Gebiet HB/Sommer) ergaben sich keine Unterschiede (Abb.4.-2).

Tab.4.-7Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) von Astrotoma agassizii zwischen verschiedenen
Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten.

Dargestellt sind nur Vergleiche, die einen signifikanten Unterschied (Signifikanz-Niveau: 0,05) zeigen. KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne T1 = 0-500 m, T2 = 501-1000 m, T3 = >1000 m

S =	Sommer, N =	Anzahl, AM	= arithmetisches	Mittel, F	^o = Fehlerwahrscheinlichkeit
-----	-------------	------------	------------------	-----------	---

Vergleich	Gruppen	N	AM	Р
Gebiete	KN/T1/S	20	2,05	0,050
	HB/T1+2/S	25	1,16	
	FR/T1/S	18	3,61	



Ergebnisse



Abb.4.-1 Astrotoma agassizii. Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) unterschiedlicher Gebiete im Sommer.

MFW

16

a) KN, 0-500 m Tiefe b) HB, 0-1000 m Tiefe c) FR, 0-500 m Tiefe

N = Anzahl der untersuchten Tiere


Abb.4.-2 Astrotoma agassizii. Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) unterschiedlicher Jahreszeiten.

a) Frühjahr, HB, 0-1000 m Tiefe b) Sommer, HB, 0-1000 m Tiefe

Ernährung	Ergebnisse

- Ophionotus victoriae

Ein Vergleich der MFW von Tieren aus unterschiedlichen Tiefen eines Gebiets war nur für das Gebiet KN im Sommer möglich. Wie Tab.4.-8 zeigt, unterscheiden sich die MFW aus den Tiefen 1 und 3 signifikant (siehe auch Abb.4.-3), mit niedrigeren MFW in Tiefe 3.

Der Gebietsvergleich zwischen Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne, 0-500 m, Sommer, ergab keinen signifikanten Unterschied. Vergleicht man jedoch aus derselben Jahreszeit die MFW von Tieren aus dem Gebiet KN/Tiefe 3 mit denen aus dem Gebiet VB/Tiefe 3, zeigt sich ein signifikanter Unterschied (Tab.4.-8, Abb.4.-4), mit höheren MFW im Gebiet VB/Tiefe 3.

Zum Vergleich von MFW in unterschiedlichen Jahreszeiten standen nur Frühjahrs- und Sommerdaten aus dem Gebiet HB/Tiefe 1 zur Verfügung. Die MFW sind im Sommer in diesem Gebiet signifikant höher als im Frühjahr (Tab.4.-8, Abb.4.-5).

Tab.4.-8Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) von Ophionotus victoriae zwischen verschiedenen
Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten.

Dargestellt sind nur Vergleiche, die einen signifikanten Unterschied (Signifikanz-Niveau: 0,05) zeigen. KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne T1 = 0-500 m, T2 = 501-1000 m, T3 = >1000 m

Vergleich	Gruppen	N	AM	Р
Tiefen	KN/T1/S	30	3,7	0,010
	KN/T3/S	30	1,2	
Gebiete	KN/T3/S	30	1,2	0,001
	VB/T3/S	36	3,89	
Jahreszeiten	HB/T1/F	27	1,44	0,009
	HB/T1/S	27	3,78	

F = Frühjahr, S = Sommer, N = Anzahl, AM = arithmetisches Mittel, P = Fehlerwahrscheinlichkeit

Ernährung





a) 0-500 m Tiefe, KN b) >1000 m Tiefe, KN

Ergebnisse



Abb.4.-4 *Ophionotus victoriae.* Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) unterschiedlicher Gebiete im Sommer.

a) KN, >1000 m Tiefe b) VB, >1000 m Tiefe

Ernährung



Abb.4.-5 Ophionotus victoriae. Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) unterschiedlicher Jahreszeiten.

a) Frühjahr, HB, 0-500 m Tiefe b) Sommer, HB, 0-500 m Tiefe

Ernährung	Ergebnisse

- Ophiurolepis gelida

Alle Vergleiche von MFW aus unterschiedlichen Tiefen eines Gebiets (Geb. HB/T1 gegen T2/Frühjahr; Geb. KN/T1 gegen T2/Sommer; Geb. HB/T1 gegen T2/Sommer) zeigten keine signifikanten Unterschiede.

Beim Vergleich der Sommer-Magenfüllwerte in verschiedenen Gebieten ergab sich ein signifikanter Unterschied (Tab.4.-9, Abb.4.-6), mit niedrigeren MFW im Gebiet FR.

Die Frühjahrs- und Sommerdaten des Gebiets HB sind signifikant unterschiedlich, mit niedrigeren MFW von *O. gelida* im Frühjahr (Tab.4.-9, Abb.4.-7).

Tab.4.-9Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) von Ophiurolepis gelida zwischen verschiedenen
Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten.

Dargestellt sind nur Vergleiche, die einen signifikanten Unterschied (Signifikanz-Niveau: 0,05) zeigen. KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne T1 = 0-500 m, T2 = 501-1000 m, T3 = >1000 m

F = Frühjahr, S = Sommer.	N = Anzahl, AM =	= arithmetisches	Mittel, $P =$	Fehlerwahrsch	einlichkeit
---------------------------	------------------	------------------	---------------	---------------	-------------

Vergleich	Gruppen	N	AM	Р
Gebiete	KN/T1+2/S	62	5,27	0,0001
	HB/T1+2/S		7,88	
	FR/T1/S	39	1,51	
Jahreszeiten	HB/T1+2/F	33	1,45	0,0001
	HB/T1+2/S	42	7,88	





Ernährung



Abb.4.-6 Ophiurolepis gelida. Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) unterschiedlicher Gebiete im Sommer.

a) KN, 0-1000 m Tiefe b) HB, 0-1000 m Tiefe c) FR, 0-500 m Tiefe

Ergebnisse



Abb.4.-7 Ophiurolepis gelida. Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) unterschiedlicher Jahreszeiten.

a) Frühjahr, HB, 0-1000 m Tiefe b) Sommer, HB, 0-1000 m Tiefe

Ergebnisse	Ernährung
------------	-----------

- Ophiurolepis brevirima

Die Unterschiede in den MFW in den drei Tiefenstufen des Gebiets HB im Frühjahr sind signifikant (Tab.4.-10, Abb.4.-8). Unterhalb von 1000 m sind die MFW dieser Art signifikant niedriger als in 501-1000 m. Die Sommer-Magenfüllwerte aus unterschiedlichen Tiefen unterscheiden sich nicht.

Ein Vergleich der MFW von Tieren aus unterschiedlichen Gebieten (Geb. KN, HB und FR/Sommer) zeigt keine signifikanten Unterschiede.

Im Frühjahr sind die MFW von *O. brevirima* signifikant niedriger als im Sommer (Vergleich von MFW des Gebiets HB/Tiefe 1+2 im Frühjahr und Sommer) (Tab.4.-10, Abb.4.-9).

Tab.4.-10Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) von Ophiurolepis brevirima zwischen verschiedenen
Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten.

Dargestellt sind nur Vergleiche, die einen signifikanten Unterschied (Signifikanz-Niveau: 0,05) zeigen. KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne T1 = 0-500 m, T2 = 501-1000 m, T3 = >1000 m F = Frühiahr. S = Sommer, N = Anzahl, AM = arithmetisches Mittel, P = Fehlerwahrscheinlichkeit

Τ.	= rrunjam, o	- oommer, rv	- Anzam, Au	m = anninense.	nes minuer, r =	· I emer wam senemi	renken

Vergleich	Gruppen	N	AM	P
Tiefe	HB/T1/F	11	1,09	0,0006
	HB/T2/F	27	1,74	
	HB/T3/F	33	1,61	
Jahreszeiten	HB/T1+2/F	38	1,55	0,0090
	HB/T1+2/S	28	5,46	





Abb.4.-8 *Ophiurolepis brevirima.* Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) unterschiedlicher Tiefen im Frühjahr.

a) 0-500 m Tiefe, HB b) 501-1000 m Tiefe, HB c) >1000 m Tiefe, HB



Abb.4.-9 Ophiurolepis brevirima. Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) unterschiedlicher Jahreszeiten.

a) Frühjahr, HB, 0-1000 m Tiefe b) Sommer, HB, 0-1000 m Tiefe

Ernährung	Ergebnisse
-	-

- Ophioceres incipiens

Der Vergleich von MFW aus unterschiedlichen Tiefen eines Gebiets ergab, daß sich im Frühjahr die Werte aus den Tiefen 1, 2 und 3 des Gebiets HB knapp signifikant unterscheiden (Tab.4.-11). Werden die MFW der Tiefen 1 und 2 gegen die der Tiefe 3 getestet, zeigt sich, daß letztere signifikant niedriger sind. Bei den Sommerproben gibt es im Gebiet KN einen signifikanten Unterschied zwischen Tiefe 1 und 2 (Tab.4.-11) mit höheren MFW in Tiefe 2. Im Gebiet HB unterscheiden sich die MFW unterschiedlicher Tiefen nicht.

Tab.4.-11Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) von Ophioceres incipiens zwischen verschiedenen
Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten.

Dargestellt sind nur Vergleiche, die einen signifikanten Unterschied (Signifikanz-Niveau: 0,05) zeigen. KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne T1 = 0-500 m, T2 = 501-1000 m, T3 = >1000 m

F = Frühjahr, S = Sommer, N = Anzahl, AM = arithmetisches Mittel, P = Fehlerwahrscheinlichkeit

Vergleich	Gruppen	N	AM	Р
Tiefen	HB/T1/F	36	0,47	(0,0590)
	HB/T2/F	30	0,43	
	HB/T3/F	20	0,05	
Tiefen	KN/T1/S	60	2,17	0,0007
	KN/T2/S	40	5,68	
Tiefen	KN+HB/T1/S	83	2,33	0,0002
	KN+HB/T2/S	47	6,19	
Jahreszeiten	HB/T1+2/F	66	0,46	0,0001
	KN+HB/T1/S	83	2,33	

Der Vergleich der MFW verschiedener Gebiete im Sommer zeigt: Gebiet KN/Tiefe 1 unterscheidet sich nicht von Gebiet HB/Tiefe 1, ebensowenig wie Gebiet KN/Tiefe 2 und Gebiet HB/Tiefe 2. Nach der Zusammenfassung dieser Tiefenstufen ergab sich ein signifikanter Unterschied (Tab.4.-11, Abb.4.-10): Die MFW sind in der Tiefenstufe 0-500 m signifikant niedriger als in Tiefe 501-1000 m.

Für den Vergleich der MFW in den verschiedenen Jahreszeiten wurden die Frühjahrsproben aus dem Gebiet HB/Tiefe 1+2 gegen die Gebiete KN+HB/Tiefe 1/Sommer getestet. Es zeigt sich ein deutlich signifikanter Unterschied (Tab.4.-11, Abb.4.-11) mit höheren MFW im Sommer.



Abb.4.-10 Ophioceres incipiens. Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) unterschiedlicher Tiefen im Sommer.

a) 0-500 m Tiefe, KN+HB b) 501-1000 m Tiefe, KN+HB



Abb.4.-11 Ophioceres incipiens. Vergleich der Magenfüllwerte (MFW) unterschiedlicher Jahreszeiten.

a) Frühjahr, HB, 0-1000 m Tiefe b) Sommer, KN+HB, 0-500 m Tiefe

4.3.3 Mageninhalts-Analyse

Zur Untersuchung der Mageninhalte wurden insgesamt 409 Tiere der fünf Ophiuroiden-Arten mit Hilfe der modifizierten "points method" bearbeitet. Es handelt sich hierbei um einen Teil der Tiere, die für die Magenfüllwert-Untersuchungen benutzt wurden. Im folgenden Kapitel wird das generelle Nahrungsspektrum der Arten beschrieben, außerdem werden die Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten aufgeführt. Die Nahrungszusammensetzung in den unterschiedlichen Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten wird verglichen.

4.3.3.1 Astrotoma agassizii

Die untersuchten Tiere der Art *Astrotoma agassizii* stammen aus unterschiedlichen Tiefen der Gebiete Kapp Norvegia, Halley Bay/Vestkapp und Filchner Rønne (siehe auch Tab.4.-14). Mit der modifizierten "points method" wurden 72 Mägen bewertet. Ausgewählt wurden Tiere unterschiedlicher Größe und aus unterschiedlichen Jahreszeiten (Frühjahr und Sommer).

- Nahrungsspektrum

Das Nahrungsspektrum von *A. agassizii* ist äußerst vielseitig (Tab.4.-12). Es fanden sich 22 unterschiedliche Nahrungskomponenten, deren Identifikation durch den zum Teil starken Zersetzungsgrad oft schwierig war. Nur bei intakten Copepoden konnten Arten und Entwicklungsstadien (Tab.4.-13) bestimmt werden, was bei anderen Nahrungsgruppen nur selten möglich war oder mit großem Zeitaufwand verbunden gewesen wäre. Im folgenden werde ich die einzelnen Nahrungskomponenten kurz beschreiben.

<u>Phytoplankton:</u> Ein Großteil des Phytoplanktons bestand aus Diatomeen, während Silicoflagellaten und anderes Phytoplankton eine eher untergeordnete Rolle spielte (siehe auch Kap. 4.3.3.1). Generell fanden sich die Diatomeen mit wenig anderem Phytoplankton, unidentifizierter organischer Substanz und Sediment vermischt. Diatomeen in 6,9%, anderes Phytoplankton in 2,8% der untersuchten Mägen.

<u>Rhizopoda:</u> Foraminiferen wurden häufig zusammen mit Sediment gefunden (in 34,7% der Mägen).

<u>Porifera:</u> In ca. jedem zweiten Magen (in 51,4%) fanden sich Schwammnadeln, nie andere Teile von Schwämmen. Häufig zusammen mit Sediment und unidentifizierter organischer Substanz.

Ernährung

<u>Cnidaria:</u> Leicht zu identifizieren waren Teile von Hydrozoen. Nur in einem der 72 Mägen (1,4%) fanden sich Nesselkapseln, deren Herkunft nicht weiter bestimmt werden konnte.

Mollusca: Bivalvenschalen fanden sich nur in einem von 72 Mägen (1,4%).

<u>Polychaeta:</u> Von Polychaeten fanden sich immer nur geringe Reste, zumeist Borsten (in 2,8% der Mägen).

<u>Crustacea</u>: Bei den gefundenen Crustaceen handelt es sich in den meisten Fällen um Chitinreste, die eine genaue Bestimmung nicht immer zuließen. Der Großteil dieser Reste stammte von Copepoden und Euphausiaceen. Klar identifiziert werden konnten Ostracodenreste in einem Magen. In einigen Mägen wurden intakte pelagische Copepoden gefunden, die Arten und ihre Entwicklungsstadien konnten bestimmt werden (Tab.4.-13). In einem der Mägen befand sich eine vollständige Mysidacee. Insgesamt fanden sich in 37 von 72 Mägen Crustaceen (51,4%).

Bryozoa: Teile von Bryozoen fanden sich in 11 von 72 Mägen (15,3%).

<u>Chaetognatha</u>: Die gefundenen Tiere waren zumeist vollständig und in gutem Zustand (in 8,3% der Mägen).

Echinodermata: Selten Sklerite von Holothurien (in 8,3%). Von Echinoiden Stacheln und in einem von 72 Mägen Pedicellarien. Die Echinoidenreste häufig zusammen mit Sediment, Schwammnadeln, Foraminiferen etc. Echinoidenreste in 11,1% der Mägen.

<u>Tunicata:</u> In einem der 72 Mägen (1,4%) fanden sich Tunicatenreste, vermutlich von einer Ascidie. Die Identifikation war durch den starken Zersetzungsgrad extrem schwierig.

Fischschuppen: Sie fanden sich in 2 der untersuchten Mägen (2,8).

Kotballen: Kugelige Gestalt ohne Hülle. Zusammengesetzt aus Sediment, unidentifizierter organischer Substanz, Schwammnadeln, Foraminiferen u.ä. In 8,3% der untersuchten Mägen.

Unidentifizierte Eier: In einem der untersuchten Mägen (1,4%).

<u>Unidentifizierte organische Substanz</u>: Unter diesen Oberbegriff wird zusammengefaßt, was nicht mehr eindeutig zu bestimmen war. In der Regel handelt es sich um völlig verdaute Nahrung (in 68,1% der Mägen zumindest Spuren).

Sediment: In einem Großteil der Mägen fanden sich zumindest Spuren von Sediment (87,5%).

Ernährung

Tab.4.-12 Nahrungskomponenten in den Mägen von Astrotoma agassizii .

Phytoplankton	Diatomeen	
	Silicoflagellaten	
	Andere	
Rhizopoda	Foraminifera	
Porifera	Hexactinellida	
Cnidaria	Hydrozoa	
	Andere	
Mollusca	Bivalvia	
Polychaeta		
Crustacea	Ostracoda	
	Copepoda	Calanoides acutus
		Calanus propinquus
		<i>Euchaeta</i> sp.
	Mysidacea	
	Euphausiacea	
	Andere	
Bryozoa		
Chaetognatha		
Echinodermata	Echinoidea	
	Holothuroidea	
Tunicata		
Fischschuppen		
Kotballen		
unidentifizierte Eier		
unident.org. Substanz		
Sediment		

Tab.4.-13Anzahl der vollständigen Copepoden, die in 7 von 72 untersuchten Mägen gefunden wurden.
Gebiet: Halley Bay, 0-1000 m, Sommer

M C VI = adulte Männchen, W C VI = adulte Weibchen, C V = Copepodit
stadium V, C IV = Copepodit
stadium IV, * = Frühjahrsprobe

Entwicklungsstadien						
Art	M C VI	w с vi	сv	C IV	Summe	
Calanoides acutus		10	21	1*	32	
Calanus propinquus	1				1	
Euchaeta sp.	1				1	

		FRÜHJAHR		SOMMER			
		Halley Bay	Halley Bay	Kapp Norvegia	Halley Bay	Halley Bay	Filchner Rønne
	Summe	0-500m	501-1000m	0-500m	0-500m	501-1000m	0-500m
Magenfüllung:							
Anzahl untersuchter Tiere	91	10	18	20	19	6	18
Größenbereich (S in mm)	4,2-52,2	10,5-41,6	4,7-43,5	4,2-26,0	9,5-34,0	41,5-52,2	6,1-25,5
Mittlere Größe (mm)	21,2	25,4	24,0	12,3	21,2	45,7	17,9
Mittlerer MFW	1,8	0,9	0,8	2,1	1,1	1,3	3,6
% Tiere mit Nahrung	80,2	90	72,2	60	78,9	100	100
Nahrungsspektrum:						<u></u>	
Anzahl untersuchter Tiere	72	9	13	11	15	6	18
% Tiere mit mehr als einer NK	87,5	100	100	72,7	86,7	100	77,8
Mittlerer NKW	3,7	4,5	3,9	3,6	4,1	4,2	2,7

08

S = Scheibendurchmesser

MFW = Magenfüllwert

NK = Nahrungskomponente

NKW = Nahrungskomponentenwert

Ergebnisse

- Volumenprozent-Anteile der Nahrungskomponenten

Die Grundlage für die Magenuntersuchungen von *A. agassizii* bildeten 91 Tiere, deren Mägen mit einem Magenfüllwert bewertet wurden. Wie aus Tab.4.-14 hervorgeht, befand sich in 80,2% dieser 91 untersuchten Mägen Nahrung. Der mittlere Magenfüllwert betrug 1,8. Die Mageninhaltsuntersuchung wurde für 72 Mägen durchgeführt. 87,5% enthielten mehr als eine Nahrungskomponente. Die mittlere Anzahl von Nahrungskomponenten betrug 3,7.

- Gesamtdaten-Vergleich Frühjahr/Sommer

Die Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten an der Gesamtnahrung sind in Tab.4.-15 und in Abb. 4.-12 im Vergleich Frühjahr/Sommer aufgeführt. Im folgenden werden die wichtigsten Daten zur Verteilung der Volumenprozent-Anteile kurz dargestellt.

Der größte Unterschied im Vergleich Frühjahr zu Sommer findet sich bei den Crustaceen: 6,8% bzw. 64,3 % Anteil an der Gesamtnahrung. Entsprechend dem geringen Teil an Crustaceen sind die Anteile anderer Nahrungskomponenten im Frühjahr sehr hoch: 43% Sediment, 16,2% unidentifizierte organische Substanz, 7% Foraminiferen. Die restlichen etwa 25% teilen sich im wesentlichen Kotballen und Schwammnadeln (je 5,7%), Bryozoen (4,2%), Chaetognathen und Tunicaten (je 3,1%) sowie geringe Anteile anderer Nahrungskomponenten.

Entsprechend dem hohen Anteil von Crustaceen (64,3%) und einem Sedimentanteil von 21,3% an der Gesamtnahrung im Sommer sind andere Nahrungskomponenten nur in geringen Mengen vorhanden: 4,8% unidentifizierte organische Substanz, 2,8% Schwammnadeln, 1,8% Foraminiferen. Alle anderen Anteile, wie z.B. Diatomeen, liegen im Bereich 0,05-1,1%.

Tab.4.-15 Astrotoma agassizii

Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten an der Gesamtnahrung (modifizierte "points method").

Nahrung/Gebiet	FRÜHJAHR			SOMMER				
	Summe	Halley Bay	Halley Bay	Summe	Kapp Norvegia	Halley Bay	Halley Bay	Filchner Rønne
		0-500m	501-1000m		0-500m	0-500m	501-1000m	0-500m
Diatomeen	0,00	0,00	0,00	0,75	1,72	1,19	0,00	0,10
Phytoplankton	0,00	0,00	0,00	0,28	0,63	0,60	0,00	0,00
Foraminiferen	7,03	2,08	10,00	1,82	1,56	3,27	11,72	0,29
Schwammnadeln	5,73	6,94	5,00	2,75	2,81	8,63	1,56	0,96
Hydrozoenteile	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,00	0,78	0,00
Cnidarienreste	0,00	0,00	0,00	0,05	0,16	0,00	0,00	0,00
Bivalvenreste	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,30	0,00	0,00
Polychaetenreste	0,26	0,69	0,00	0,05	0,16	0,00	0,00	0,00
Crustaceenreste	5,73	13,89	0,83	57,46	65,63	16,07	1,56	72,69
Ostracodenreste	0,00	0,00	0,00	0,09	0,00	0,00	1,56	0,00
Copepoden	1,04	0,00	1,67	5,22	0,00	21,43	31,25	0,00
Mysidaceen	0,00	0,00	0,00	1,49	0,00	9,52	0,00	0,00
Bryozoenteile	4,17	5,56	3,33	0,98	0,31	2,38	5,47	0,38
Chaetognathen	3,13	0,00	5,00	0,75	0,63	1,19	6,25	0,00
Echinoidenreste	1,30	0,69	1,67	1,07	1,56	0,89	7,81	0,00
Holothurienreste	2,08	3,47	1,25	0,09	0,00	0,60	0,00	0,00
Tunicatenreste	3,13	0,00	5,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Fischschuppen	1,56	4,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Kotballen	5,73	1,39	8,33	0,93	0,00	0,00	0,00	1,92
unident. Eier	0,00	0,00	0,00	0,05	0,00	0,30	0,00	0,00
unident. org. Sub.	16,15	20,14	13,75	4,80	4,38	8,93	5,47	3,65
Sediment	42,97	40,97	44,17	21,27	20,47	24,70	26,56	20,00



Abb.4.-12 Astrotoma agassizii. Nahrungszusammensetzung (Volumenprozent) im Vergleich Frühjahr und Sommer

- Tiefen- und Gebietsvergleich innerhalb der Jahreszeiten

Innerhalb der Jahreszeiten zeigen sich zum Teil große Unterschiede in der Magenfüllung und im Nahrungsspektrum sowie im Anteil der Nahrungskomponenten an der Gesamtnahrung (Tab.4.-14 und 4.-15).

Halley Bay/0-500m und 501-1000m/Frühjahr:

.

Der mittlere Magenfüllwert der Tiere ist in Tiefe 1 und 2 sehr ähnlich (0,9 bzw. 0,8; Tab.4.-14), der Anteil von Tieren, die gefressen hatten, ist jedoch in Tiefe 1 sehr viel

Ernährung	Ergebnisse

höher (90% im Vergleich zu 72,2%). Ebenso unterscheidet sich der mittlere Nahrungskomponentenwert, der in Tiefe 1 4,5 und in Tiefe 2 3,9 beträgt.

In den Mägen von Tieren aus 0-500 m Tiefe finden sich 13,9% Crustaceen, wobei es sich um Chitinreste handelt. In 501-1000 m finden sich nur 2,5%, bestehend aus Resten und intakten Copepoden. Weitere auffallende Unterschiede bestehen im Anteil der Foraminiferen (2,1% in Tiefe 1, 10% in Tiefe 2), der Chaetognathen und Tunicaten (je 0% in Tiefe 1, 5% in Tiefe 2) sowie der Kotballen (1,4% in Tiefe 1, 8,3% in Tiefe 2). Die prozentualen Anteile von unidentifizierter organischer Substanz und Sediment liegen in beiden Tiefen in einer ähnlichen Größenordnung (20,1% bzw. 41% in Tiefe 1, 13,8% bzw. 44,2% in Tiefe 2).

Halley Bay/0-500m und 501-1000m/Sommer:

Bei den allgemeinen Daten zur Magenfüllung und zum Nahrungsspektrum (Tab.4.-14) gibt es zwischen den Tieren aus Tiefe 1 und 2 keine großen Unterschiede. Der mittlere Magenfüllwert liegt bei 1,1 bzw. 1,3. Zwischen 78,9% und 100% der Tiere hatten gefressen, 86,7% bzw. 100% enthielten mehr als eine Nahrungskomponente. Der mittlere NKW betrug 4,1 bzw. 4,2.

Das Nahrungsspektrum ist in beiden Tiefen ähnlich, wenn auch die Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten z.T. Unterschiede aufweisen. In beiden Tiefen fanden sich größere Mengen von Crustaceen (47% in Tiefe 1 und 34,4% in Tiefe 2) und Sediment (24,7 bzw. 26,6%) in den Mägen der Tiere. Während in Tiefe 1 die restliche Nahrung zum Großteil aus Schwammnadeln und unidentifizierter organischer Substanz bestand, fanden sich in Tiefe 2 vermehrt Foraminiferen, Echinoidenteile und Chaetognathen.

Kapp Norvegia/0-500m, Halley Bay/0-500m und 501-1000m, Filchner Rønne/0-500m/Sommer:

In Halley Bay/Tiefe 1 und 2 betragen die mittleren Magenfüllwerte 1,1 bzw. 1,3, wobei 78,9% bzw. 100% der untersuchten Tiere Nahrung im Magen hatten. Höhere mittlere Magenfüllwerte finden sich in Kapp Norvegia (2,1, 60% hatten gefressen) und im Gebiet Filchner Rønne (3,6, 100% der Tiere hatten gefressen). Die mittleren NKW sind am höchsten in Halley Bay (4,1 bzw. 4,2), es folgt Kapp Norvegia mit 3,6 und Filchner Rønne mit 2,7 (Tab.4.-14).

Bei einem Vergleich der Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten zeigen alle drei Gebiete hohe Crustaceenwerte: 65,6% im Gebiet KN, 47% im Gebiet HB/Tiefe 1, 34,4% im Gebiet HB/Tiefe 2 und 72,7% im Gebiet FR. Während im Gebiet KN und FR diese Anteile aus Crustaceenresten bestehen, überwiegen im Gebiet 2 die Copepoden.

Für die anderen Nahrungskomponenten gilt, daß sich ihre prozentualen Anteile in allen Gebieten in der Tiefe 1 in demselben Größenbereich befinden: So liegt z.B. der Sedimentanteil bei 20-27%, der der unidentifizierten organischen Substanz bei 3-9% und der der Foraminiferen bei 0,3-3,3%. Eine Ausnahme stellt der Anteil an Schwammnadeln dar, der in Halley Bay bei 8,6% liegt (Kapp Norvegia: 2,8%, Filchner Rønne: 1%). Im Gebiet Halley Bay, Tiefe 501-1000 m, ist der Anteil von 4 Nahrungskomponenten deutlich höher als in den anderen Gebieten: 11,7% Foraminferen, 5,5% Bryozoen, 6,3% Chaetognathen und 7,8% Echinoiden.

- Tiefen- und Gebietsvergleich zu unterschiedlichen Jahreszeiten

Für das Gebiet Halley Bay/Tiefe 1 und 2 standen Tiere aus beiden Jahreszeiten für Untersuchungen zur Verfügung. Die mittleren Magenfüllwerte sind im Sommer etwas höher als im Frühjahr (1,1 und 1,3 im Vergleich zu 0,9 und 0,8). Der Anteil der Tiere, die gefressen hatten, liegt in beiden Jahreszeiten in einem ähnlichen Größenbereich (72% bis 100%), ebenso wie der Prozentsatz von Tieren mit mehr als einer Nahrungs-komponente im Magen (86,7% bis 100%). Die mittleren NKW liegen zwischen 3,9 und 4,5.

Ein Vergleich der Crustaceen-Daten zeigt, daß sich ihr Volumenprozent-Anteil im Sommer in Tiefe 1 etwa verdreifacht und in Tiefe 2 sogar 13 mal so hoch ist wie im Frühjahr. Diese Zunahme ist fast ausschließlich durch den Anteil an intakten Copepoden bedingt, die sich im Frühjahr nur sehr selten fanden. Parallel zur Zunahme der Crustaceen-Anteile ist die Menge an aufgenommenem Sediment und unidentifizierter organischer Substanz im Sommer nur noch halb so groß. Viele der anderen Nahrungskomponenten variieren ebenfalls im Frühjahr und Sommer, spielen aber bezüglich ihrer Volumenprozent-Anteile eine untergeordnete Rolle.

- Zusammenfassung: Astrotoma agassizii

Im Frühjahr besteht die Hauptnahrung von *A. agassizii* aus Sediment (40-45%). Der Anteil von Crustaceen, Foraminferen, Schwammnadeln und Kotballen ist gering (jeweils 5-10%), wenn auch höher als der anderer Nahrungskomponenten.

In allen Untersuchungsgebieten zeigt sich, daß im Sommer die Hauptnahrung der Art aus Crustaceen (34-73%) besteht. Abgesehen von Sediment, das ebenfalls einen großen Anteil an der Gesamtnahrung hat (20-27%), trägt die Vielzahl anderer Nahrungskomponenten nur mit geringen Volumenprozenten dazu bei. Zusätzlich zu dieser Saisonalität in der Ernährung zeigen sich einige generelle Gebietsund Tiefenunterschiede. In den Gebieten Kapp Norvegia und Filchner Rønne sind nicht nur die MFW von *Astrotoma agassizii* höher als in Halley Bay, sondern auch der Anteil von Crustaceen an der Nahrung ist in den beiden Gebieten etwa doppelt so hoch. Halley Bay weist dafür höhere mittlere NKW auf, das heißt, das Nahrungsspektrum ist in diesem Gebiet breiter gefächert.

Tiefenunterschiede werden vor Halley Bay ebenfalls deutlich: In 0-500 m Tiefe ist der Crustaceen-Anteil an der Gesamtnahrung zwar höher (47% zu 34% in Tiefe 2), der größere Anteil an intakten Copepoden findet sich jedoch immer in Tiefe 2.

Halley Bay, Tiefe 1 fällt sowohl im Tiefenvergleich, wie auch im Gebietsvergleich stets durch einen relativ hohen Anteil von Schwammnadeln an der Gesamtnahrung auf.

4.3.3.2 Ophionotus victoriae

Aus den vier verschiedenen Untersuchungsgebieten im Weddellmeer wurden für die Magenanalysen insgesamt 190 Tiere bearbeitet (Bewertung der Magenfüllung), davon wurden 90 *O. victoriae* unterschiedlicher Größe für die Analyse des Nahrungsspektrums benutzt.

- Nahrungsspektrum

Wie aus Tab.4.-16 ersichtlich, ernährt *O. victoriae* sich von vielen unterschiedlichen Nahrungskomponenten. Angegeben sind zumeist nur Großgruppen. Der Zersetzungsgrad der Nahrung war zum Teil extrem, was eine Identifikation erschwerte.

Beschreibung der Nahrungskomponenten:

<u>Phytoplankton</u>: Diatomeen in 30% der Mägen. Mit einer Ausnahme waren die gefundenen Diatomeenschalen leer, im Gebiet Vahsel Bight/>1000m/Sommer fanden sich auch intakte Diatomeen. Die Artenzahl der Diatomeen war sehr hoch.

<u>Rhizopoda:</u> Unterschiedliche Arten von Foraminiferen in 23% der untersuchten Mägen. In der Regel gemischt mit Sediment.

Porifera: Es fanden sich regelmäßig Schwammnadeln der Hexactinellida (in 53% der 90 Mägen), wenn auch nie in großen Mengen. Keine anderen identifizierbaren Schwammreste.

Cnidaria: Nur Einzelfunde von Hydrozoenteilen. In 2,3% der Mägen.

<u>Nematoda</u>: Ebenfalls selten, aber in der Regel in gutem Zustand. In 3,3% der Mägen. <u>Mollusca</u>: Leere Bivalvenschalen fanden sich nur in Mägen von Tieren aus dem Gebiet Filchner Rønne (in 4,4%). In der Regel Schalen kleiner Tiere. Es wurde ein Schlangenstern gefunden (Scheibendurchmesser 3,45 mm), dessen Magen fast vollständig durch eine intakte Muschelschale ausgefüllt war.

Polychaeta/Polychaetenröhren: Meist Polychaetenborsten, selten andere identifizierbare Reste. In 12,2% aller Mägen Polychaetenröhren, in 6 Mägen aus groben Sedimentkörnern, in einem Magen aus Schlick. Insgesamt in 7,8% der untersuchten Mägen.

<u>Crustacea</u>: Zum Teil große Chitinreste, Antennen, Extremitäten, so daß noch bestimmt werden konnte, von welchen Krebsen die Reste stammten (überwiegend Euphausiaceen). Es fanden sich keine vollständigen Tiere. In 37 von 90 Mägen (41,1%).

Bryozoa: Bruchstücke von Bryozoen in 30% der Mägen.

Echinodermata: Teile von Ophiuroiden-Skeletten nur im Gebiet Filchner Rønne, zumeist Armteile. Echinoidenstacheln und Pedicellarien nur als Einzelfunde. Echinodermenreste in 5,5% der Mägen.

<u>Tunicata:</u> Ascidienreste waren nur schwer zu identifizieren, Einzelfund im Gebiet Kapp Norvegia (in 1,1% der Mägen).

Kotballen: Eiförmige, hüllenlose aber fest zusammengepreßte Kotballen überwiegend in Tieren aus den Gebieten Vahsel Bight und Filchner Rønne. In 24 von 90 Mägen (26,7%), Anteil der Kotballen aber wahrscheinlich höher (siehe auch unter "unidentifizierte organische Substanz")

<u>Unidentifizierte organische Substanz:</u> Enthält hauptsächlich ein Gemisch aus Sediment, Schwammnadeln, verdauter Nahrung u.ä. Ein Großteil stammt möglicherweise auch aus Kotballen, die, da sie hüllenlos waren, häufig in ihre Bestandteile zerfielen.

Sediment: Regelmäßiges Vorkommen von Sediment (in 91,1% der untersuchten Mägen).

Phytoplankton	Diatomeen
Rhizopoda	Foraminifera
Porifera	Hexactinellida
Cnidaria	Hydrozoa
Nematoda	
Mollusca	Bivalvia
Polychaeta	
Crustacea	Amphipoda Mysidacea Euphausiacea Andere
Bryozoa	
Echinodermata	Ophiuroidea Echinoidea
Tunicata	
Kotballen	
unident.org. Substanz	
Polychaetenröhren	
Sediment	

Tab.4.-16 Nahrungskomponenten in den Mägen von Ophionotus victoriae

Ernährung	Ergebnisse

- Volumenprozent-Anteile der Nahrungskomponenten

In 87,4% der 190 auf ihren Füllwert untersuchten Mägen befand sich Nahrung (Tab.4.-17). Der mittlere Magenfüllwert betrug 2,8. Von den 90 Mägen, die für die Untersuchung des Nahrungsspektrums weiterverwendet wurden, enthielten 90% mehr als eine Nahrungskomponente. Der mittlere NKW betrug 3,9.

- Gesamtdaten-Vergleich Frühjahr/Sommer

In Tab.4.-18 und Abb.4.-13 findet sich ein Vergleich der Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten im Frühjahr und Sommer. Für das Frühjahr liegen allerdings nur Daten aus dem Gebiet Halley Bay/0-500 m vor.



Abb.4.-13 Ophionotus victoriae. Nahrungszusammensetzung (Volumenprozent) im Vergleich Frühjahr und Sommer

Ergebnisse	Ernährung
------------	-----------

Die Crustaceen haben einen der größten Anteile an der Gesamtnahrung (21,1% im Frühjahr und 40,2% im Sommer). Entsprechend entfallen im Frühjahr mehr Volumenprozente auf andere Nahrungskomponenten als im Sommer. Den höchsten Wert im Frühjahr weist Sediment mit 39,8% auf, es folgt unidentifizierte organische Substanz mit 17,4%, Schwammnadeln mit 8,3% und Polychaetenreste mit 7%. Alle anderen Nahrungskomponenten tragen nur mit 0,4-4,4% zur Gesamtnahrung bei.

Im Sommer spielen neben den Crustaceen (40,2%) und dem Sediment (17,5%) nur noch einige wenige Nahrungskomponenten mit mehr als 5% Anteil an der Gesamtnahrung eine Rolle: Kotballen (13,5%), Diatomeen (7,3%) und unidentifizierte organische Substanz (7%).

Tab.4.-17 Magenanalyse Ophionotus victoriae

		FRÜHJAHR	SOMMER				
_		Halley Bay	Kapp Norvegia	Kapp Norvegia	Halley Bay	Vahsel Bight	Filchner Rønne
	Summe	0-500m	0-500m	>1000m	0-500m	>1000m	0-500m
Magenfüllung:							
Anzahl untersuchter Tiere	190	27	30	30	27	36	40
Größenbereich (S in mm)	2,5-34,3	4,5-32,3	2,5-29,5	2,6-32,2	3,9-24,5	3,6-32,5	2,9-34,3
Mittlere Größe (mm)	15,2	12,9	10,7	17,5	13,8	17,7	17,3
Mittlerer MFW	2,8	1,4	3,7	1,2	3,8	3,9	2,6
% Tiere mit Nahrung	87,4	92,6	86,7	70	96,3	91,7	87,5
Nahrungsspektrum:							
Anzahl untersuchter Tiere	90	20	15	10	15	15	15
% Tiere mit mehr als einer NK	90	100	93,3	70	73,3	100	93,3
Mittlerer NKW	3,9	3,8	4,3	3,7	3,3	4,2	4,2

S = Scheibendurchmesser

MFW = Magenfüllwert

90

NK = Nahrungskomponente

NKW = Nahrungskomponentenwert

	5
- 2	2
•••	2
- *	2
	2
2	2
	2
	1
	3
- 1	ł
- 5	2
- 1	2
_ <	5
	ş
~	2
- 6	5
~	5
~	•
	•
-2	2
	7
-	•
~	Þ
- 12	2
- 5	2
-	×.

Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten an der Gesamtnahrung (modifizierte points method).

Nahrung/Gebiet	FRUHJAHR		SOMMER					
	Summe	Halley Bay	Summe	Kapp Norvegia	Kapp Norvegia	Halley Bay	Vahsel Bight	Filchner Rønne
		0-500m		0-500m	>1000m	0-500m	>1000m	0-500m
Diatomeen	0,38	0,38	7,30	16,17	6,00	1,33	5,24	4.20
Foraminiferen	0,76	0,76	1,27	2,13	1,25	0.50	101	1 20
Schwammnadeln	8,33	8,33	4,12	6,83	3,75	5,50	2,96	0.43
Hydrozoenteile	0,00	0,00	0,22	0,00	1,00	0,00	0.00	0.68
Nematoden	0,38	0,38	0,15	0,00	0,00	0,33	0.34	0.00
Bivalvenreste	0,00	0,00	4,07	0,00	0,00	0.00	0.00	19.18
Polychaetenreste	7,01	7,01	0,29	0,26	0,50	0,00	0,00	0.86
Crustaceenreste	21,21	21,21	40,15	26,03	56,00	76,33	18,41	38.36
Bryozoenteile	4,36	4,36	1,44	1,42	1,50	2,50	0.84	0.94
Ophiuroidenreste	0,00	0,00	0,51	0,00	00'0	0.00	0.00	2.40
Echinoidenreste	0,38	0,38	0,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0.68
Tunicatenreste	0,00	00'0	1,16	4,12	0,00	0,00	0.00	0.00
Kotballen	0,00	0,00	13,52	1,16	0,00	0,00	53,04	8,39
unident. org. Sub.	17,42	17,42	6,99	14,76	8,50	5,50	3.97	0.77
Polychaetenröhren	0,00	0,00	1,14	0,06	4,00	0,00	1,86	2,05
Sediment	39,77	39,77	17,51	27,06	17.50	8.00	12.33	19.86

Ernährung

Ernährung	Ergebniss
Ennamang	Ligeon

- Tiefen- und Gebietsvergleich innerhalb der Jahreszeiten

Es ist nur ein Vergleich von Sommerdaten aus unterschiedlichen Tiefen und Gebieten möglich, da Frühjahrsproben nur aus einem Gebiet und einer Tiefe vorhanden sind (Tab.4.-17 und 4.-18).

Kapp Norvegia/0-500m und >1000m/Sommer:

Die mittleren Magenfüllwerte von Tieren aus den beiden Tiefen unterscheiden sich erheblich: 3,7 in Tiefe 1 und 1,2 in Tiefe 3. Auch der Anteil der Tiere, die gefressen hatten, ist in Tiefe 3 deutlich niedriger (86,7% in Tiefe 1, 70% in Tiefe 3). Im flacheren Teil des Gebiets hatten 93,3% aller untersuchten Tiere mehr als eine Nahrungskomponente im Magen und einen mittleren NKW von 4,3. In größeren Tiefen hingegen enthielten nur 70% der Tiere mehr als eine Nahrungskomponente, mit einem mittleren NKW von 3,7 (Tab.4.-17).

Das Nahrungsspektrum (Tab.4.-18) der Tiere aus unterschiedlichen Tiefen unterscheidet sich zum Teil erheblich. Während im flachen Teil nur 26% Crustaceen und zusätzlich größere Mengen von Sediment (27,1%) und Diatomeen (16,2%) in den Mägen zu finden waren, weisen Tiere aus Tiefe 3 einen Anteil von 56% Crustaceen, 17,5% Sediment und nur 6% Diatomeen auf. Die restlichen Volumenprozente verteilen sich auf 8 (Tiefe 1) bzw. 7 (Tiefe 2) weitere Nahrungskomponenten, die mengenmäßig nur eine untergeordnete Rolle spielen.

Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne/0-500m/Sommer:

In Tiefe 1 der drei Gebiete besitzen Tiere aus Filchner Rønne den geringsten mittleren Magenfüllwert (2,6), während Kapp Norvegia und Halley Bay sehr ähnlich sind (3,7 bzw. 3,8) (Tab.4.-17). Demgegenüber steht ein ähnlicher Prozentanteil an Tieren, die gefressen hatten, in den Gebieten KN und FR (86,7% bzw. 87,5%) und ein deutlicher höherer Anteil in Halley Bay (96,3). Auch im Prozentsatz von Tieren mit mehr als einer Nahrung im Magen sind sich Gebiet KN und FR ähnlich: In Kapp Norvegia und Filchner Rønne enthielten 93,3% der Tiere mehr als eine Nahrungskomponente und einen mittleren NKW von 4,3 bzw. 4,2. Halley Bay weist hier deutlich niedrigere Werte auf: 73,3% mit mehr als einer Nahrungskomponente und einen mittleren NKW von 3,3.

Letzteres spiegelt sich in der Anzahl der gefundenen Nahrungskomponenten in den verschiedenen Gebieten wider: In Kapp Norvegia fraßen die Schlangensterne 11, in Halley Bay 8 und in Filchner Rønne 14 verschiedene Nahrungskomponenten. Der Anteil von Crustaceen liegt in den Gebieten KN und FR in einem ähnlichen Größenbereich (26% und 38,4%), wogegen er im Gebiet HB 76,3% an der Gesamtnahrung beträgt. Dementsprechend sind die Werte aller anderen Nahrungskomponenten im Gebiet HB nur

gering: Sediment 8% (KN: 27,1%; FR: 19,9%) und Diatomeen 1,3% (KN: 16,2%; FR: 4,2%).

Die Volumenanteile aller anderen Nahrungskomponenten liegen in vergleichbaren Größen und sind in so geringen Mengen vorhanden, daß sie kaum eine Rolle spielen. Auffällig ist lediglich noch die Abnahme des Anteils der unidentifizierbaren organischen Substanz vom Gebiet KN bis FR (14,8%; 5,5%; 0,8%) (Tab.4.-18).

Kapp Norvegia und Vahsel Bight/>1000m/Sommer:

Der Vergleich der Daten für Schlangensterne aus großen Tiefen zeigt zunächst deutliche Unterschiede im mittleren MFW im Gebiet KN und VB (1,2 bzw. 3,9), und im Anteil der Tiere, die gefressen hatten (70% bzw. 91,17%). Der Prozentsatz von Tieren mit mehr als einer Nahrungskomponente im Magen unterscheidet sich ebenfalls deutlich zwischen den Gebieten: 70% und ein mittlerer NKW von 3,7 im Gebiet KN und 100% und ein mittlerer NKW von 4,2 im Gebiet VB (Tab.4.-17).

Tab.4.-18 zeigt deutlich, worin der Unterschied in den Volumenprozent-Anteilen der Nahrungskomponenten zwischen den Gebieten besteht. Während in Kapp Norvegia die Crustaceen einen Anteil von 56% an der Gesamtnahrung haben, sind es in der Vahsel Bight nur 18,4%. Der Hauptanteil entfällt hier auf Kotballen (53%). Die Anteile der anderen bedeutenden Nahrungskomponenten liegen in ähnlichen Größenbereichen (Sediment: 17,5% und 12,3%, Diatomeen: 6% und 5,2%).

- Tiefen- und Gebietsvergleich zu unterschiedlichen Jahreszeiten

Ein solcher Vergleich ist nur für das Gebiet Halley Bay/0-500 m möglich, da nur hier Proben aus beiden Jahreszeiten vorliegen. Der mittlere Magenfüllwert ist im Sommer deutlich höher: 3,8 im Vergleich zu 1,4 im Frühjahr, wobei der Anteil der Tiere, die generell gefressen hatten, im Sommer nur wenig höher ist: 96,3% im Vergleich zu 92,6%. Im Frühjahr findet sich in 100% der Tiere mehr als eine Nahrungskomponente mit einem mittleren NKW von 3,8, im Sommer dagegen weisen nur 73,3% mehr als eine Nahrungskomponente auf. Der mittlere NKW beträgt 3,3 (Tab.4.-17).

Das Nahrungsspektrum von *O. victoriae* ist im Frühjahr und Sommer sehr ähnlich, die Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten sind jedoch sehr unterschiedlich: Während im Frühjahr 21,2% auf Crustaceen und 39,8% auf Sediment entfallen, sind es im Sommer 76,3% Crustaceen und nur 8% Sediment. Größere Unterschiede weisen auch die Werte für unidentifizierte organische Substanz (Frühjahr: 17,4%, Sommer: 5,5%) und Polychaetenreste auf (7% und 0%). Die Anteile der anderen Nahrungskomponenten sind jahreszeitlich nicht deutlich unterschiedlich (Tab.4.-18).

Ernährung	Ergebnisse
-----------	------------

- Zusammenfassung: Ophionotus victoriae

Im Frühjahr besteht die Hauptnahrung dieser Art, sofern dies aus den Proben für ein Gebiet abzuleiten ist, aus Sediment, Crustaceen und unidentifizierter organischer Substanz. Zusammen ergeben sie einen Volumenprozent-Anteil von etwa 78% der Gesamtnahrung. Der Rest entfällt auf 7 andere Nahrungskomponenten.

Im Sommer (Daten aus 4 Gebieten, Tab.4.-18) verschiebt sich das Bild zugunsten der Crustaceen: Ihr Anteil verdoppelt sich im Mittel, während sich der Sedimentanteil mehr als halbiert. Kotballen und/oder unidentifizierte organische Substanz spielen eine ähnliche Rolle wie im Frühjahr.

Ophionotus victoriae zeigt zusätzlich zwar einige Tiefen- und Gebietsunterschiede, generelle Trends sind aber nicht sehr deutlich.

Große Tiefen sind nicht generell gleichzusetzen mit einer veränderten Nahrungszusammensetzung im Vergleich zu flachen Gebieten. So ist z.B. Kapp Norvegia/Tiefe 3 zwar sehr unterschiedlich zu Tiefe 1, aber vergleichbar mit Halley Bay/Tiefe 1.

Im Gebietsvergleich zeigt sich, daß in Halley Bay Crustaceen im Sommer den weitaus höchsten Anteil an der Gesamtnahrung darstellen, während in der Vahsel Bight der Anteil von Crustaceen am geringsten ist und sie nicht die Hauptnahrung bilden.

4.3.3.3 Ophiurolepis gelida

Für die Magenuntersuchungen standen Tiere aus den Gebieten Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne aus unterschiedlichen Tiefen und Jahreszeiten zur Verfügung. Insgesamt wurden die Magenfüllung von 176 Tieren und der Mageninhalt von 95 Tieren untersucht.

- Nahrungsspektrum

Wie bei allen anderen Ophiuroiden-Arten konnte auch für *O. gelida* die Bestimmung der Nahrungskomponenten nicht bis zum Artniveau erfolgen.

Beschreibung der Nahrungskomponenten:

<u>Phytoplankton:</u> Diatomeen fanden sich weitaus häufiger in den Mägen als Silicoflagellaten und anderes unidentifiziertes Phytoplankton (Diatomeen: in 33,7%, anderes Phytoplankton: in 13,7% der untersuchten Mägen). Diatomeen in vielen Mägen als Spuren, in Halley Bay auch in größeren Mengen.

<u>Rhizopoda</u>: Foraminiferen in ca. jedem fünften Magen (18,9%), in der Regel zusammen mit Sediment.

Ergebnisse

Porifera: Nur Schwammnadeln, in 25,3% der untersuchten Mägen.

Nematoda: Nur in einem von 95 Mägen (1,1%).

Mollusca: Einzelfund von Teilen einer Bivalvenschale (1,1%).

Polychaeta: Polychaetenborsten, kaum weitere Teile. In 6,3% der Mägen.

<u>Crustacea</u>: In 45% aller Mägen fanden sich Crustaceen. Nur in zwei Fällen waren dies vollständige Amphipoden anstatt der sonst üblichen Chitin- und Fleischreste anderer Crustaceen (Großteil Euphausiacea).

Bryozoa: Kleine abgebrochene Kolonienteile, Einzelfund in einem Magen.

Tunicata: Starker Zersetzungsgrad, vermutlich Ascidien. Nur im Gebiet Kapp Norvegia in 5 Mägen (5,3%).

Kotballen: Eiförmige Pellets unterschiedlicher Größe, meist ohne Hülle, aber trotzdem fest zusammengeballt. Bestehend aus Sediment, unidentifizierter organischer Substanz, Schwammnadeln und Diatomeen. Oft nur vereinzelt, manchmal aber auch in größeren Mengen in den Mägen zu finden. Insgesamt in 8,4% der Mägen.

<u>Unidentifizierte organische Substanz</u>: Häufig, besonders im Frühjahr, als weißlichgelber, klebriger Schleim ohne erkennbare Differenzierungen. Eventuell handelt es sich um völlig verdaute Nahrung oder um Bakterienschleim. In 54% aller Mägen fand sich unidentifizierbare organische Substanz in irgendeiner Form.

Kalkreste: In einem der 95 Mägen fanden sich Kalkreste unbestimmter Herkunft.

Sediment: In 68,4% aller Mägen waren zumindest Spuren von Sediment, teilweise fanden sich auch größere Mengen.

Phytoplankton	Diatomeen Silicoflagellaten Andere
Rhizopoda	Foraminifera
Porifera	Hexactinellida
Nematoda	
Mollusca	Bivalvia
Polychaeta	
Crustacea	Amphipoda Euphausiacea Andere
Bryozoa	
Tunicata	
Kotballen	
unident.org. Substanz	
Kalkreste	
Sediment	

Tab.4.-19 Nahrungskomponenten in den Mägen von Ophiurolepis gelida

Ernährung	Ergebnisse

- Volumenprozent-Anteile der Nahrungskomponenten

77,3% der 176 untersuchten Tiere enthielten Nahrung, der mittlere Magenfüllwert betrug 4,4. Die Mageninhaltsuntersuchung an 95 Tieren ergab, daß 70,5% mehr als eine Nahrungskomponente im Magen hatten. Der mittlere NKW betrug 2,8 (Tab.4.-20).

- Gesamtdaten-Vergleich Frühjahr/Sommer

Tab.4.-21 und Abb.4.-14 geben Aufschluß über Unterschiede in der Verteilung der Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten im Frühjahr und Sommer. Die größten Anteile an der Gesamtnahrung im Frühjahr haben Crustaceen (30,7%), unidentifizierte organische Substanz (30,5%) und Sediment (19,8%). Die restlichen 19% verteilen sich auf weitere 6 Nahrungskomponenten, wovon die Polychaeten mit 7,8% den höchsten Wert aufweisen.

Im Sommer ist der Volumenprozent-Anteil der Crustaceen deutlich höher als im Frühjahr: er beträgt 45,7%. Diatomeen, die im Frühjahr nur mit 1,3% vertreten waren, haben jetzt einen Anteil von 21%. Auf Sediment entfallen immerhin noch 13%, während unidentifizierte organische Substanz im Sommer nur noch 8% der Gesamtnahrung ausmacht. Die restlichen 13% der Nahrung verteilen sich auf 10 andere Nahrungskomponenten.

Tab.4.-20 Magenanalyse Ophiurolepis gelida

	FRÜHJAHR			SOMMER				
		Halley Bay	Halley Bay	Kapp Norvegia	Kapp Norvegia	Halley Bay	Halley Bay	Filchner Rønne
2	Summe	0-500m	501-1000m	0-500m	501-1000m	0-500m	501-1000m	0-500m
Magenfüllung:								
Anzahl untersuchter Tiere	176	12	21	41	21	29	13	39
Größenbereich (S in mm)	1,7-21,75	2,4-19,5	3,4-16,1	1,7-19,9	4,2-17,5	2,6-19,5	2,9-16,4	2,9-21,75
Mittlere Größe (mm)	10,6	9,6	8,9	9,6	10,8	11,4	8,3	12,8
Mittlerer MFW	4,4	1,3	1,5	4,5	6,7	7,1	9,5	1,5
% Tiere mit Nahrung	77,3	58,3	66,7	73,2	85,7	93,1	69,2	79,5
Nahrungsspektrum:								
Anzahl untersuchter Tiere	95	7	14	16	15	19	9	15
% Tiere mit mehr als einer NK	70,5	42,9	50	87,5	53,3	73,3	77,8	93,3
Mittlerer NKW	2,8	2,1	2,1	3,5	2,7	2,6	3,4	3,3

97

S = Scheibendurchmesser

MFW = Magenfüllwert

NK = Nahrungskomponente

NKW = Nahrungskomponentenwert

Tab.4.-21 Ophiurolepis gelida

Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten an der Gesamtnahrung (modifizierte points method).

Nahrung/Gebiet	FRÜHJAHR			SOMMER					
	Summe	Halley Bay 0-500m	Halley Bay 501-1000m	Summe	Kapp Norvegia 0-500m	Kapp Norvegia 501-1000m	Halley Bay 0-500m	Halley Bay 501-1000m	Filchner Rønne 0-500m
Diatomeen	1,30	3,13	0,39	20,96	14,62	7,30	1,37	73,39	2,03
Phytoplankton	1,04	3,13	0,00	1,48	0,10	0,90	0,00	5,44	1,56
Foraminiferen	2,99	3,13	2,93	1,60	0,63	4,30	1,75	0,00	0,63
Schwammnadeln	3,78	3,13	4,10	1,67	2,36	1,50	1,22	1,61	2,03
Nematoden	0,00	0,00	0,00	0,13	0,58	0,00	0,00	0,00	0,00
Bivalvenreste	0,00	0,00	0,00	0,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,63
Polychaetenreste	7,81	21,88	0,78	0,24	0,77	0,20	0,00	0,00	0,31
Crustaceenreste	30,73	1,56	45,31	41,60	30,00	56,80	67,99	6,45	32,50
Amphipoden	0,00	0,00	0,00	4,12	0,00	9,60	7,32	0,00	0,00
Bryozoenteile	0,00	0,00	0,00	0,13	0,58	0,00	0,00	0,00	0,00
Tunicatenreste	0,00	0,00	0,00	4,80	21,54	0,00	0,00	0,00	0,00
Kotballen	2,08	0,00	3,13	2,06	0,77	0,00	0,99	0,00	23,44
unident. org. Sub.	30,47	35,94	27,73	8,01	10,72	12,60	1,68	7,26	13,13
Kalkreste	0,00	0,00	0,00	0,17	0,77	0,00	0,00	0,00	0,00
Sediment	19,79	28,13	15,63	13,00	16,59	6,80	17,68	5,85	23,75




Abb.4.-14 Ophiurolepis gelida. Nahrungszusammensetzung (Volumenprozent) im Vergleich Frühjahr und Sommer

- Tiefen- und Gebietsvergleich innerhalb der Jahreszeiten

Für das Frühjahr existieren Proben aus 2 verschiedenen Tiefen von Halley Bay, im Sommer können 3 Gebiete miteinander verglichen werden (siehe Tab.4.-20 und 4.-21).

Halley Bay/0-500m und 501-1000m/Frühjahr:

•

Die mittleren Magenfüllwerte und die Prozentanteile von Tieren, die gefressen hatten, liegen in beiden Tiefen in ganz ähnlichen Größenordnungen (1,3 bzw. 58,3% in Tiefe 1, 1,5 bzw. 66,7% in Tiefe 2). Auch die Menge von Tieren mit mehr als einer Nahrungs-

Ernährung

komponente im Magen ist ähnlich (42,9% in Tiefe 1, 50% in Tiefe 2), und in beiden Tiefen hatten die Tiere einen mittleren NKW von 2,1.

In beiden Tiefen fanden sich in Mägen von *O. gelida* 8 verschiedene Nahrungskomponenten, die fast identisch waren (in Tiefe 2 Kotballen statt Phytoplankton). Die Volumenprozent-Anteile zeigen jedoch eine sehr unterschiedliche Zusammensetzung der Gesamtnahrung. Auffälligste Unterschiede: In Tiefe 1 nur 1,6% Crustaceen, dafür 28,1% Sediment, 21,9% Polychaeten und 6,2% Phytoplankton (incl. Diatomeen). In Tiefe 2 beträgt der Crustaceen-Anteil 45,3%, dafür gibt es nur 15,6% Sediment, 0,8% Polychaeten und 0,4% Phytoplankton.

Kapp Norvegia/0-500m und 501-1000m/Sommer:

Der mittlere MFW ist in Tiefe 2 des Gebiets deutlich höher (6,7 im Vergleich zu 4,5 in Tiefe 1). Ähnliches zeigt sich für den Prozentanteil von Tieren, die mit Nahrung im Magen gefunden wurden: auch hier in Tiefe 2 ein höherer Wert (85,7%) als im flachen Teil des Gebiets (73,2%). Das Bild kehrt sich um, wenn man betrachtet, wieviel Tiere zum Fangzeitpunkt mehr als eine Nahrungskomponente im Magen hatten: 87,5% in Tiefe 1, mit einem mittleren NKW von 3,5 und nur 73,3% der Tiere aus Tiefe 2 (mittlerer NKW: 2,7).

Das Nahrungsspektrum besteht in Tiefe 1 aus 13 Nahrungskomponenten, die Volumenprozent-Anteile sind aber im wesentlichen nur auf 5 Typen verteilt (siehe auch unten, Gebietsvergleich), mit dem höchsten Wert für Crustaceen (30%). In Tiefe 2 fällt sofort der mehr als doppelt so hohe Anteil an Crustaceen auf, der nicht nur unidentifizierbare Chitinreste umfaßt, sondern auch völlig intakte Amphipoden (insg. 66,4%). Die einzige Nahrungskomponente mit einem Anteil von über 10% ist die unidentifizierte organische Substanz mit 12,6%, einem ähnlichen Wert wie in Tiefe 1.

Halley Bay/0-500m und 501-1000m/Sommer:

In Halley Bay findet sich in Tiefe 2 der höchste mittlere Magenfüllwert, der für *O. gelida* im Weddellmeer festgestellt wurde (9,5). Dies ist noch deutlich höher als in Tiefe 1, wo er immerhin schon 7,1 beträgt. Im Gegensatz dazu ist der prozentuale Anteil von Tieren, die Nahrung im Magen hatten, in Tiefe 2 mit 69,3% erstaunlich gering (93,1% in Tiefe 1). In beiden Tiefen hatte eine ähnliche Anzahl von Tieren mehr als eine Nahrungs-komponente im Magen, der mittlere NKW ist jedoch in Tiefe 2 höher (3,4 im Gegensatz zu 2,6 in Tiefe 1).

Die Nahrungszusammensetzung ist bezüglich ihrer Volumenprozente in den beiden Tiefen deutlich unterschiedlich. Während im Flachen 75,3% auf Crustaceen entfallen, ist ihr Anteil in Tiefe 2 verschwindend gering. Hier bilden Diatomeen mit 73,4% den Hauptteil der Nahrung (nur 1,4% Diatomeen in Tiefe 1). Alle anderen Nahrungskomponenten spielen entsprechend dieser hohen Anteile nur eine untergeordnete Rolle.

Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne/0-500m/Sommer:

Der Prozentsatz von Tieren, die gefressen hatten, und der mittlere Magenfüllwert sind in Halley Bay mit 93,1% bzw. 7,1 am höchsten. Die beiden anderen Gebiete unterscheiden sich kaum im Prozentsatz, dafür liegen die MFW jedoch weit auseinander: Filchner Rønne 1,5; Kapp Norvegia 4,5.

Der Anteil von Tieren mit mehr als einer Nahrungskomponente im Magen, sowie der mittlere NKW, waren in Halley Bay deutlich niedriger (73,3% und 2,6) als in Gebiet KN (87,5% und 3,5) und Gebiet FR (93,3% und 3,3).

In Kapp Norvegia verteilen sich die Volumenprozente der Gesamtnahrung auf 13 Nahrungskomponenten, in Filchner Rønne immerhin noch auf 10, in Halley Bay jedoch nur auf 8. Besonders auffällig sind die Unterschiede im Anteil der Crustaceen: Im Gebiet HB ist dieser etwa 2,5 mal so hoch (75,3%) wie in den beiden anderen Gebieten. Dementsprechend ist in Halley Bay nur noch eine andere Nahrungskomponente von Bedeutung (Sediment, 17,7%).

In Kapp Norvegia verteilen sich die Volumenprozente im wesentlichen auf 5 Nahrungskomponenten: die bereits erwähnten Crustaceen (30%), Tunicaten, die sich auch nur hier finden (21,5%), Sediment (16,6%, ähnlich Halley Bay), Diatomeen, die nur in flachen Teilen dieses Gebiets eine bedeutende Rolle spielen (14,6%) und unidentifizierte organische Substanz (10,7%, ähnlich Geb. FR). Im Gebiet Filchner Rønne fällt besonders der hohe Anteil von Kotballen und Sediment (23,4% bzw. 23,8%) neben den Crustaceen auf (32,5%).

Kapp Norvegia und Halley Bay/501-1000m/Sommer:

Vor Kapp Norvegia fanden sich deutlich mehr Tiere mit Nahrung im Magen als in Halley Bay (85,7% bzw. 69,2%). Der mittlere Magenfüllwert (9,5), der Prozentsatz von Tieren, die mehr als eine Nahrungskomponente gefressen hatten (77,8%), sowie der mittlere NKW (3,4) waren allerdings in Halley Bay deutlich höher (zum Vergleich: In Kapp Norvegia betrugen diese Werte 6,7 bzw. 53,3% bzw. 2,7).

Die Anzahl der gefundenen Nahrungskomponenten unterscheidet sich ebenfalls zwischen den beiden Gebieten: 9 in Kapp Norvegia und 6 in Halley Bay. Die Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten sind in beiden Gebieten für jeweils eine Nahrung sehr hoch, so daß alle anderen eine unbedeutende Rolle spielen. In Kapp Norvegia sind dies die Crustaceen mit 66,4% und in Halley Bay die Diatomeen (73,4%).

Ernährung Ergebnisse

- Tiefen- und Gebietsvergleich zu unterschiedlichen Jahreszeiten

Ein Vergleich für Tiefen- und Gebietsdaten aus Frühjahr und Sommer ist für Halley Bay/0-500 und 501-1000 m möglich. Generell ist der Anteil von Tieren, die gefressen hatten, im Sommer höher als im Frühjahr. In Tiefe 1 wird dies sehr deutlich (58,3% im Frühjahr und 93,1% im Sommer), in Tiefe 2 gibt es nur eine leichte Steigerung (von 66,7% auf 69,2%). Die mittleren Magenfüllwerte unterscheiden sich in den beiden Jahreszeiten stark voneinander, sie sind im Sommer 5 bis 6 mal so hoch wie im Frühjahr (7,1 und 9,5 im Vergleich zu 1,3 bzw. 1,5).

Der Anteil von Tieren mit mehr als einer Nahrungskomponente im Magen ist im Sommer (ca. 75%) ebenfalls deutlich höher als im Frühjahr (ca. 46%), das gleiche gilt für den mittleren NKW (2,6 und 3,4 im Sommer, 2,1 in beiden Tiefen im Frühjahr).

Das Nahrungsspektrum von *O. gelida* in Halley Bay ist im Frühjahr und Sommer sehr ähnlich, allerdings gibt es große Unterschiede in den Volumenprozent-Anteilen der einzelnen Nahrungskomponenten: Während im Frühjahr in Tiefe 1 die Tiere nur 1,5% Crustaceen enthielten, dafür aber viel unidentifizierte organische Substanz, Sediment und Polychaetenreste, sind es im Sommer 75,3% Crustaceen, 17,7% Sediment und nur Spuren anderer Nahrungskomponenten. In Tiefe 2 sieht die Situation ganz anders aus: 45,3% Crustaceen im Frühjahr und nur 6,5% im Sommer. Den größten Anteil haben im Sommer Diatomeen mit über 70%.

- Zusammenfassung: Ophiurolepis gelida

Wie die Daten in Tab.4.-21 zeigen, sind Crustaceen zumindest im Sommer immer eine bedeutende Nahrungsquelle. Daneben spielen Sediment und unidentifizierte organische Substanz eine gewisse Rolle. Zumindest lokal kann die Bedeutung von Diatomeen so groß sein, daß kaum noch andere Nahrung in den Mägen gefunden wird (Halley Bay/Tiefe 2).

Im Frühjahr besteht die Hauptnahrung der Tiere aus Crustaceen, unidentifizierter organischer Substanz und Sediment.

Ophiurolepis gelida zeigt wenige auffällige Gebiets- und Tiefenunterschiede in der Ernährung. Halley Bay (Sommer) unterscheidet sich im Vergleich stark von den anderen Gebieten. Sowohl der sehr große Anteil von Crustaceen in Tiefe 1 wie auch der der Diatomeen in Tiefe 2 sind im Untersuchungsgebiet einzigartig.

Crustaceen spielen fast überall eine große Rolle, die Tiefenstufen, in denen sie am häufigsten in den Mägen gefunden wurden, zeigen aber keinen generellen Trend.

Ergebnisse

4.3.3.4 Ophiurolepis brevirima

Für die Magenuntersuchungen wurden insgesamt 181 Tiere aus den Gebieten Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne benutzt. Bei allen Mägen wurde der Füllungsgrad gemessen, und an 93 Tieren wurden Mageninhaltsuntersuchungen durchgeführt.

- Nahrungsspektrum

Eine Auflistung der in den Mägen von *O. brevirima* gefundenen Nahrungskomponenten findet sich in Tab.4.-22. Besonders bei den Tieren aus den Frühjahrsproben war die Analyse und Bewertung der Mageninhalte schwierig, da die Nahrung häufig extrem zersetzt war.

Beschreibung der einzelnen Nahrungskomponenten:

<u>Phytoplankton</u>: Diatomeen in 15,1% der untersuchten Mägen, anderes Phytoplankton nur in 5,4%. Diatomeen im Gebiet Halley Bay in größeren Mengen, sonst nur als Spuren.

<u>Rhizopoda:</u> Unterschiedliche Arten von Foraminiferen in 15,1% der Mägen, immer zusammen mit Sediment.

Porifera: Nur als Schwammnadeln (in 46,2%).

<u>Cnidaria:</u> In einem Magen fanden sich Nesselkapseln, deren Herkunft nicht weiter bestimmt wurde.

Mollusca: Nur in einem Magen fand sich eine Bivalvenschale.

<u>Polychaeta und Polychaetenröhren:</u> Polychaetenreste nur in 3,2% der Mägen. In einem Fall fand sich ein Teil der Kopfregion von *Harmothoe* spec. Ansonsten wurden nur einzelne Borsten gefunden. In einem der 93 Mägen: leere Röhren von Ampharetiden.

<u>Crustacea</u>: Häufig als unidentifizierbare Reste (Chitinteile, oft mit anhängendem Gewebe, Großteil vermutlich Euphausiaceen), zum Teil in großen Mengen. Insgesamt in 41,9% der untersuchten Mägen. In einem Magen neben Chitinresten auch ein intakter Ostracode. In 5,4% der Mägen fanden sich völlig intakte und unverdaute Amphipoden.

<u>Bryozoa:</u> Selten kleine Teile von Kolonien, immer zusammen mit Sediment (in 3,2% der Mägen).

Kotballen: Eiförmige, hüllenlose Pellets in 12 von 93 Mägen (12,9%). In der Regel bestehend aus Sediment, Schwammnadeln und unidentifizierter organischer Substanz.

<u>Unidentifizierte Eier</u>: Nur in einem der untersuchten Mägen, zusammen mit Crustaceenresten, Sediment und unidentifizierter organischer Substanz.

Unidentifizierte organische Substanz: Wie bei O. gelida auch hier oft ein klebriger weißlich-gelber Schleim ohne Struktur (evtl. Bakterienschleim). In dieser Form besonders häufig im Frühjahr. Ansonsten vermutlich bestehend aus stark verdauter

Ernährung	Ergebnisse

Nahrung. Insgesamt in 60,2% der Mägen zumindest als Spuren, seltener in größeren Mengen.

Kalkreste: Unidentifizierbare Bruchstücke in 4,3% der Mägen.

Sediment: Regelmäßiges Vorkommen von Sediment (in 71% der untersuchten Mägen).

Tab.4.-22 Nahrungskomponenten in den Mägen von Ophiurolepis brevirima

	a design and a supervised to be an a statement of the second statement of the	
Phytoplankton	Diatomeen	
	Silicoflagellaten	
	Andere	
Rhizopoda	Foraminifera	
Porifera	Hexactinellida	
Cnidaria		
Mollusca	Bivalvia	
Polychaeta	Ampharetidae	
	Polynoidae	Harmothoe spec.
Crustacea	Ostracoda	
	Amphipoda	
1	Euphausiacea	
	Andere	
Bryozoa		
Kotballen		
unidentifizierte Eier		
unident.org. Substanz		
Kalkreste		
Polychaetenröhren		
Sediment		

- Volumenprozent-Anteile der Nahrungskomponenten

Von 181 untersuchten Tieren enthielten 72,8% Nahrung, der durchschnittliche Magenfüllwert betrug 3,1. 93 der Tiere wurden für die Mageninhaltsuntersuchungen benutzt, wobei sich zeigte, daß sich in 76,3% der Mägen mehr als eine Nahrungskomponente befand (mittlerer NKW von 2,8; Tab.4.-23).

- Gesamtdaten-Vergleich Frühjahr/Sommer

Die Unterschiede in der Verteilung der Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten im Frühjahr und Sommer sind aus Tab.4.-24 und Abb.4.-15 ersichtlich. Die wichtigsten Daten sollen an dieser Stelle kurz dargestellt werden.

Die Summenwerte für den Zeitraum Frühjahr beinhalten nur Daten aus dem Gebiet Halley Bay (aus allen drei Tiefenstufen), während sie für den Sommer aus gemittelten Daten

Ergebnisse	Ernährung
------------	-----------

dreier Gebiete bestehen. Ein Vergleich zeigt, daß sich die Frühjahrsnahrung aus 11 und die Sommernahrung aus 17 unterschiedlichen Nahrungskomponenten zusammensetzt. Bei der Verteilung der Volumenprozent-Anteile auf die Nahrungskomponenten gibt es jedoch trotz dieses Umstandes zumindest bei den bedeutenden Anteilen kaum nennenswerte Unterschiede im jahreszeitlichen Vergleich. Der größte Anteil entfällt jeweils auf die Crustaceen (50,3% im Frühjahr, 54,4% im Sommer). Wichtig sind ebenfalls Sediment (17,3% bzw. 11,7%) und unidentifizierte organische Substanz (13,4% bzw. 15,3%). Der einzige auffällige Unterschied zwischen der Nahrung im Frühjahr und Sommer besteht im Anteil der Diatomeen (0,4% bzw. 6,1%) und der Polychaeten (4,7% bzw. 0,7%).



Abb.4.-15 Ophiurolepis brevirima. Nahrungszusammensetzung (Volumenprozent) im Vergleich Frühjahr und Sommer

Tab.4.-23 Magenanalyse Ophiurolepis brevirima

		FRÜHJAHR			SOMMER				
		Halley Bay	Halley Bay	Halley Bay	Kapp Norvegia	Kapp Norvegia	Halley Bay	Halley Bay	Filchner Rønne
	Summe	0-500m	501-1000m	>1000m	0-500m	>1000m	0-500m	501-1000m	501-1000m
Magenfüllung:									
Anzahl untersuchter Tiere	181	11	27	33	34	23	22	6	25
Größenbereich (S in mm)	2,8-23,6	2,8-19,8	5,4-18,0	2,9-20,15	3,7-19,3	2,9-16,6	3,3-20,7	6,4-17,05	16,3-23,6
Mittlere Größe (mm)	12,7	9,1	12,3	11,7	11,7	9,9	12,9	11,2	20,5
Mittlerer MFW	3,1	1,1	1,7	1,6	3,8	3,4	4,9	7,5	3,7
% Tiere mit Nahrung	72,8	72,7	100	51,5	100	100	90,9	83,3	100
Nahrungsspektrum:									
Anzahl untersuchter Tiere	93	8	12	10	15	12	16	5	15
% Tiere mit mehr als einer NK	76,3	87,5	100	70	66,7	58,3	68,7	60	93,3
Mittlerer NKW	2,8	2,5	3,8	2	2,8	1,8	2,7	2	4,1

S = Scheibendurchmesser

MFW = Magenfüllwert

NK = Nahrungskomponente

NKW = Nahrungskomponentenwert

Tab.4.-24 Ophiurolepis brevirima

Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten an der Gesamtnahrung (modifizierte points method).

Nahrung/Gebiet	FRÜHJAHR				SOMMER					
	Summe	Halley Bay	Halley Bay	Halley Bay	Summe	Kapp Norvegia	Kapp Norvegia	Halley Bay	Halley Bay	Filchner Rønne
		0-500m	501-1000m	>1000m		0-500m	>1000m	0-500m	501-1000m	500-1000m
Diatomeen	0,44	1,04	0,89	0,00	6,09	3,19	0,00	0,74	40,00	1,77
Phytoplankton	0,58	0,00	1,79	0,00	1,24	0,49	0,00	0,00	8,89	0,32
Foraminiferen	2,18	0,00	6,70	0,00	0,94	1,23	0,43	1,73	0,00	0,48
Schwammnadeln	5,09	11,46	6,25	2,72	2,85	2,70	3,66	2,48	0,28	4,41
Cnidarienreste	0,00	0,00	0,00	0,00	0,39	0,00	0,00	0,00	0,00	1,93
Bivalvenreste	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,32
Polychaetenreste	4,65	0,00	0,00	8,70	0,65	0,00	0,00	0,99	0,00	1,93
Crustaceenreste	45,64	0,00	23,21	71,20	47,48	70,10	0,00	69,31	0,00	52,33
Ostracoden	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,49	0,00	0,00	0,00	0,00
Amphipoden	4,65	0,00	0,00	8,70	6,77	5,88	20,69	7,92	0,00	0,00
Bryozoenteile	0,29	0,00	0,89	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,96
Kotballen	5,81	14,58	11,61	0,00	5,21	0,74	0,00	0,99	35,56	2,89
unident. Eier	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,96
unident. org. Sub.	13,37	35,42	15,18	6,52	15,30	8,95	50,22	7,55	9,17	11,24
Kalkreste	0,00	0,00	0,00	0,00	0,42	0,00	0,00	0,00	0,00	2,09
Polychaetenröhren	0,00	0,00	0,00	0,00	0,39	0,00	0,00	1,49	0,00	0,00
Sediment	17,30	37,50	33,48	2,17	11,67	6,25	25,00	6,81	6,11	18,38

107

- Tiefen- und Gebietsvergleich innerhalb der Jahreszeiten

Die Daten ermöglichen den Vergleich der Magenfüllung, des Nahrungsspektrums sowie der Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten an der Gesamtnahrung in unterschiedlichen Tiefen (Frühjahrsdaten) bzw. Tiefen und Gebieten (Sommerdaten) (Tab.4.-23 und 4.-24).

Halley Bay/0-500m, 501-1000m und >1000m/Frühjahr:

Die Anzahl von Tieren, bei denen Nahrung im Magen gefunden wurde, ist in diesem Gebiet stark tiefenabhängig. Die Werte reichen von nur 51,5% in Tiefe 3 über 72,7% in Tiefe 1 bis zu 100% in Tiefe 2. Die mittleren Magenfüllwerte liegen zwischen 1,1 und 1,6, sind also sehr ähnlich. Unterschiede zeigen sich wiederum im Prozentsatz der Tiere mit mehr als einer Nahrungskomponente im Magen und im mittleren NKW: Beide Werte sind in Tiefe 2 am höchsten (100% bzw. 3,8) und in Tiefe 3 am niedrigsten (70% bzw. 2,0).

Die Anzahl der gefressenen Nahrungskomponenten ist in Tiefe 2 mit 9 Komponenten am höchsten. Beztiglich der Volumenprozent-Anteile an der Gesamtnahrung zeigen sich in Tiefe 1 und 2, mit Ausnahme des Anteils der Crustaceen (0% in Tiefe 1, 23,2% in Tiefe 2) und der unidentifizierten organischen Substanz (doppelt soviel in Tiefe 1), wenige Unterschiede. Hohe Werte weisen in beiden Tiefen Sediment, Kotballen und Schwammnadeln auf. Tiefe 3 hat neben dem sehr hohen Anteil von Crustaceen (79,9%) keine großen Anteile anderer Nahrungskomponenten.

Kapp Norvegia/0-500m und >1000m/Sommer:

Die allgemeinen Daten zur Magenfüllung (Tab.4.-23) sind in beiden Tiefen fast gleich. Das Nahrungsspektrum unterscheidet sich in dem mittleren NKW mit 2,8 in Tiefe 1 und 1,8 in Tiefe 3. Insgesamt wurden in Tiefe 1 10 unterschiedliche Nahrungskomponenten in den Tieren gefunden, in Tiefe 3 waren es nur 5.

Deutliche Unterschiede zeigen sich in den Volumenprozent-Anteilen der Nahrungskomponenten. Während in Tiefe 1 76,5% auf Crustaceen entfallen (5,8% davon auf intakte Amphipoden), sind es in Tiefe 3 nur 20,7% (nur Amphipoden). Entsprechend diesen Werten spielen in Tiefe 3 zwei weitere Nahrungskomponenten eine wichtige Rolle: unidentifizierte organische Substanz (50,2%) und Sediment (25%).

Halley Bay/0-500m und 501-1000m/Sommer:

Deutliche Unterschiede bei der Magenfüllung nur im mittleren Magenfüllwert (Tiefe 1: 4,9, Tiefe 2: 7,5). Der Anteil von Tieren mit mehr als einer Nahrungskomponente im Magen sowie der mittlere NKW sind in beiden Tiefen sehr ähnlich (68,7% und 2,7 bzw. 60% und 2,0).

-	•	
HTOO	hn	1000
1120	υп	いいて
0-		

Die Anzahl unterschiedlicher Nahrungskomponenten beträgt in Tiefe 1 10 und in Tiefe 2 nur 6. Der auffälligste Unterschied bei der Verteilung der Volumenprozente zeigt sich im Anteil der Crustaceen: 77,2% in Tiefe 1 und 0% in Tiefe 2. Die Nahrungskomponenten mit den höchsten Anteilen sind in Tiefe 2 Diatomeen (40%) und Kotballen (35,6%).

Kapp Norvegia und Halley Bay/0-500m/Sommer:

Der mittlere Magenfüllwert ist im Gebiet Halley Bay höher als in Kapp Norvegia (4,9 zu 3,8). Die Anzahl der Tiere mit mehr als einer Nahrungskomponente im Magen sowie die mittleren NKW sind gleich.

In der Anzahl der gefundenen Nahrungskomponenten unterscheiden sich die beiden Gebiete ebensowenig wie in den Volumenprozent-Anteilen, die diese Nahrungskomponenten haben. In beiden Gebieten ist der Anteil von Crustaceen an der Gesamtnahrung sehr hoch (76,5% bzw. 77,2%). Allen anderen Nahrungskomponenten kommt nur eine geringe Bedeutung zu.

Halley Bay und Filchner Rønne/501-1000m/Sommer:

Der mittlere Magenfüllwert von *O. brevirima* im Gebiet Halley Bay ist mehr als doppelt so hoch wie in Filchner Rønne (7,5 bzw. 3,7), wobei aber der Prozentsatz von Tieren, die gefressen hatten, im Gebiet FR um fast 20% höher ist als im Gebiet HB.

Ein Vergleich des Nahrungsspektrums der Tiere zeigt, daß in Filchner Rønne 93,3% der Tiere mehr als eine Nahrungskomponente im Magen hatten und einen mittleren NKW von 4,1 aufwiesen. Diese Werte sind bedeutend höher, als im Gebiet HB (60% bzw. 2,0). Die Anzahl der Nahrungskomponenten ist im Gebiet FR fast 2,5 mal so hoch wie im Gebiet HB (14 bzw. 6).

Während die Tiere in Filchner Rønne hohe Volumenprozent-Anteile von Crustaceen (52,3%), Sediment (18,4%) und unidentifizierter organischer Substanz (11,2%) aufwiesen, fanden sich in Halley Bay in dieser Tiefe keine oder nur geringe Mengen dieser Nahrungskomponenten. Hier hatten Diatomeen und Kotballen die höchsten Anteile (40,0 und 35,6).

- Tiefen- und Gebietsvergleich zu unterschiedlichen Jahreszeiten

Ein solcher Vergleich ist für das Gebiet Halley Bay/0-500 und 501-1000 m/Frühjahr und Sommer möglich. Der Anteil von Tieren, die in den unterschiedlichen Jahreszeiten generell gefressen hatten, bewegt sich zwischen 72% und 100%. Die mittleren Magenfüllwerte sind in beiden Tiefen im Sommer sehr viel höher als im Frühjahr (4,5 mal so hoch). Beim Nahrungsspektrum fällt auf, daß im Frühjahr ein höherer Prozentsatz der Tiere mehr als eine Nahrungskomponente gefressen hatte als im Sommer (über beide

Ernährung	Ergebnisse

Tiefen gemittelt: 93,6% im Frühjahr, 64,4% im Sommer). Der mittlere NKW ist in Tiefe 2 im Frühjahr fast doppelt so hoch wie im Sommer, in Tiefe 1 liegen sie in beiden Jahreszeiten in einem ähnlichen Bereich.

Die Volumenprozent-Anteile der Nahrungskomponenten sind in den beiden Jahreszeiten zum Teil extrem unterschiedlich. Während im Frühjahr in Tiefe 1 überhaupt keine Crustaceen in den Mägen von *O. brevirima* gefunden wurden (hauptsächlich Sediment, unidentifizierte organische Substanz, Kotballen), macht ihr Anteil im Sommer 77,2% an der Gesamtnahrung aus. In Tiefe 2 ist die Situation entgegengesetzt: 23,2% Crustaceen im Frühjahr (plus hohe Werte für Sediment, unidentifizierte organische Substanz und Kotballen), aber keine Crustaceen im Sommer. Stattdessen besteht die Nahrung zum Großteil aus Diatomeen und Kotballen.

- Zusammenfassung: Ophiurolepis brevirima

Die Hauptnahrung dieser Art variiert je nach Gebiet und Tiefe erheblich (Tab.4.-24). Zusammenfassend betrachtet spielen Crustaceen (u.a. Amphipoden) in der Regel eine sehr bedeutende Rolle. Im Frühjahr wie im Sommer gehören unidentifizierte organische Substanz und auch Sediment zu den Nahrungskomponenten, die einen größeren Volumenprozent-Anteil haben. Diatomeen können im Sommer zumindest lokal (Halley Bay/Tiefe 2) eine große Bedeutung für die Ernährung von *O. brevirima* haben.

O. brevirima weist einige generelle Tiefenunterschiede in der Ernährung auf. Im Frühjahr fanden sich große Mengen von Crustaceen nur in Tieren aus größeren Tiefen (nicht in Tiefe 1). Im Sommer hingegen waren es Tiere in den flachen Teilen der Gebiete, die hauptsächlich Crustaceen (keine Amphipoden) gefressen hatten. Wenn Crustaceen in Tiefen unterhalb 1000 m gefunden wurden, handelte es sich grundsätzlich um Amphipoden.

Gebietsunterschiede werden deutlich bei dem Anteil von Diatomeen an der Gesamtnahrung. Halley Bay (Tiefe 2) ist hier das einzige Gebiet, in dem Diatomeen als Nahrung eine Rolle spielen.

4.3.3.5 Ophioceres incipiens

Die Magenuntersuchungen an *O. incipiens* wurden an insgesamt 216 Tieren aus den Gebieten Kapp Norvegia und Halley Bay durchgeführt. An 59 dieser Tiere wurde eine Bewertung der Mageninhalte nach der modifizierten "points method" vorgenommen.

Ergebnisse

- Nahrungsspektrum

In 59 Mägen der Art *O. incipiens* wurden insgesamt nur 8 unterschiedliche Nahrungskomponenten gefunden (Tab.4.-25), die ich im folgenden kurz beschreiben werde:

Phytoplankton: Diatomeen kommen regelmäßig in den Mägen von *O. incipiens* vor, aber nur im Sommer in größeren Mengen. Insgesamt in 71,2% der Mägen. Wenn anderes Phytoplankton gefunden wurde, dann nur in Verbindung mit Diatomeen, aber grundsätzlich viel seltener und in kleinen Mengen (in 25,4%).

<u>Rhizopoda:</u> In 18,6% fanden sich Foraminiferen, immer vermischt mit Sediment. Unterschiedliche Arten.

<u>Porifera:</u> Grundsätzlich nur Schwammnadeln, fast immer zusammen mit Diatomeen und Sediment (in 71,2% der Mägen).

Polychaeta: Nur Borsten. In 13,6% der 59 Mägen, nur im Frühjahr.

<u>Crustacea</u>: Chitinteile, Borsten, Antennen, nie vollständige Tiere. Reste meist unidentifizierbar, vermutlich Euphausiaceen. In 28,8% der Mägen.

<u>Unidentifizierte organische Substanz:</u> Umfaßt zum überwiegenden Teil meist hüllenlose Kotballen, selten Eier, unbestimmbare Reste (evtl. Diatomeenschleim, Bakterienschleim). In 91,5% der Mägen.

Sediment: Sehr regelmäßiges Vorkommen (in 86,4%).

Phytoplankton	Diatomeen Silicoflagellaten Andere
Rhizopoda	Foraminifera
Porifera	Hexactinellida
Polychaeta	
Crustacea	
unident.org. Substanz	Kotballen
_	Eier
	Andere
Sediment	

Tab.4.-25 Nahrungskomponenten in den Mägen von Ophioceres incipiens

- Volumenprozent-Anteile der Nahrungskomponenten

In 53,2% der 216 untersuchten Mägen befand sich Nahrung, der mittlere Magenfüllwert betrug 2,4 (Tab.4.-26).

Für 59 dieser Mägen wurde mit der modifizierten "points method" eine Analyse des Nahrungsspektrums vorgenommen. 94,9% enthielten mehr als eine Nahrungskomponente, der mittlere NKW betrug 4,1.

Ernährung	Ergebnisse
-----------	------------

- Gesamtdaten-Vergleich Frühjahr/Sommer

Tab.4.-27 und Abb.4.-16 zeigen die Verteilung der Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten an der Gesamtnahrung im Vergleich Frühjahr/Sommer. Im Frühjahr besteht annähernd die Hälfte der Nahrung aus unidentifizierter organischer Substanz (im wesentlichen Kotballen). Weitere große Anteile entfallen auf Sediment (28,2%) und Crustaceenreste (27,9%). Im Sommer zeigt sich eine völlig andere Verteilung: Hier bilden Diatomeen mit 43,3% die Hauptkomponenten (im Frühjahr nur 5,2%), ferner unidentifizierte organische Substanz, Crustaceenreste und Sediment (Anteile jeweils nur halb so groß wie im Frühjahr).



Abb.4.-16 Ophioceres incipiens. Nahrungszusammensetzung (Volumenprozent) im Vergleich Frühjahr und Sommer

ensiqioni esvenango sevlenenseeM 85-.4.deT

Anzahl untersuchter Tiere 216 36 30 20 60 40 23 Größenbereich (S in mm) 2,0-11,9 2,6-11,4 2,8-10,1 2,8-11,9 2,25-10,8 2,45-10,8 2,0-10,3 2,5	6'9 5'9 5'9 9'9 6'L L'9 9'9 9'9	(mm) stölse (mm)
	Liete 216 36 30 20 60 40 23 23-10,8	Anzahl untersuchter] Größendereich (S in 1
Masenfullung:		:8un][n∫uə8vW
-105 m005-0 m0001-105 m005-0 m0001< m0001-105 m005-0 əmmu2	m0001-105 m005-0 m0001-105 m005-0 m0001< m0001-105 m005-0 əmmu2	***************************************
-105 m005-0 m0001-105 m005-0 m0001< m0001-105 m005-0 ammns	m0001-102 m002-0 m0001-102 m002-0 m0001< m0001-102 m002-0 əmmu2	II. J ··································

tiəwllü1nəgeM = WAM S = Scheibendurchmesser

NKW = Nahrungskomponentenwert NK = Nahrungskomponente

Ernährung

Ergebnisse

113

JYVN !L %

Tab.4.-27 Ophioceres incipiens

Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten an der Gesamtnahrung (modifizierte points method).

Nahrung/Gebiet	FRÜHJAHR				SOMMER				
	Summe	Halley Bay 0-500m	Halley Bay 501-1000m	Halley Bay >1000m	Summe	Kapp Norvegia 0-500m	Kapp Norvegia 501-1000m	Halley Bay 0-500m	Halley Bay 501-1000m
Diatomeen	5,17	3,68	4,81	0,00	43,25	28,41	36,11	19,05	68,75
Phytoplankton	0,00	0,00	0,00	0,00	5,90	0,91	2,08	14,38	2,73
Foraminiferen	0,52	0,00	0,96	0,00	4,57	10,23	2,78	3,97	0,00
Schwammnadeln	10,85	8,46	9,13	0,00	11,95	17,95	15,39	4,76	6,25
Polychaetenreste	8,53	9,56	2,40	12,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
Crustaceenreste	27,91	27,94	15,38	0,00	14,21	1,82	11,23	35,52	0,78
unident. org. Subst./	47,03	30,15	47,12	12,50	20,11	28,64	18,98	14,09	11,72
Kotballen									
Sediment	28,17	20,22	20,19	75,00	12,01	12,05	13,43	8,23	9,77

114

Ergebnisse

- Tiefen- und Gebietsvergleich innerhalb der Jahreszeiten

Aus dem Frühjahr existieren Proben aus allen drei Tiefenstufen von Halley Bay, die hier miteinander verglichen werden. Für die Sommerproben sind sowohl zwei Tiefenvergleiche, wie auch ein Gebietsvergleich möglich (siehe Tab.4.-26 und 4.-27).

Halley Bay/0-500m, 501-1000m und >1000m/Frühjahr:

Der Anteil von Tieren, die mit Nahrung im Magen gefunden wurden, ist in Tiefe 1 und 2 mit 33,3% bzw. 23,3% schon gering, aber immer noch 5-7 mal so hoch wie in Tiefe 3 (5%). Die mittleren Magenfüllwerte werden mit zunehmender Tiefe ebenfalls immer kleiner (0,5 bis 0,1). Bei der Untersuchung des Nahrungsspektrums zeigte sich, daß in allen Tiefen 100% der untersuchten Tiere mehr als eine Nahrungskomponente im Magen hatten, mit einem mittleren NKW zwischen 3 und 4. Generell finden sich aber in Tiefe 3 nur 3 im Vergleich zu 6 bzw. 7 Nahrungskomponenten in Tiefe 1 bzw. Tiefe 2. Die Verteilung der Volumenprozent-Anteile der einzelnen Nahrungskomponenten ist in

Tiefe 1 und 2 vergleichbar. Der Großteil entfällt auf unidentifizierte organische Substanz und Crustaceenreste. Etwa 20% der Gesamtnahrung besteht aus Sediment. In Tiefe 3 liegt der Sedimentanteil dagegen bei 75%, jeweils 12,5% entfallen auf Polychaetenreste und unidentifizierte organische Substanz.

Kapp Norvegia/0-500m und 501-1000m/Sommer:

Der mittlere Magenfüllwert ist in Tiefe 2 dieses Gebiets mehr als doppelt so hoch wie in Tiefe 1 (5,7 bzw. 2,2). Der Prozentsatz von Tieren mit Nahrung im Magen bzw. mit mehr als einer Nahrungskomponente liegt in beiden Tiefen in ähnlichen Größenordnungen, ebenso wie die mittleren NKW (Tab.4.-26). In beiden Tiefen fanden sich insgesamt 7 verschiedene Nahrungskomponenten.

Die Verteilung der Volumenprozent-Anteile ist in beiden Tiefen sehr ähnlich. Die Hauptanteile bilden Diatomeen und unidentifizierte organische Substanz (Kotballen). Einziger deutlicher Unterschied: In Tiefe 1 spielen Foraminiferen eine größere Rolle (10,2%), in Tiefe 2 sind es Crustaceenreste (11,2%).

Halley Bay/0-500m und 501-1000m/Sommer:

Hier zeigen sich deutliche Unterschiede im mittleren Magenfüllwert: Er ist in Tiefe 2 mehr als 3 mal so hoch wie in Tiefe 1 (9,1 im Vergleich zu 2,7). Der Anteil von Tieren, die gefressen hatten, ist in Tiefe 2 ebenfalls höher.

Der Vergleich der Nahrungsspektrum-Daten zeigt für Tiefe 2 einen höheren Prozentsatz von Tieren mit mehr als einer Nahrungskomponente im Magen. Die mittleren NKW sind in beiden Tiefen jedoch fast gleich.

Ernährung

Die Volumenprozent-Anteile der Nahrungskomponenten sind in beiden Tiefen deutlich unterschiedlich. Während in Tiefe 1 Crustaceen den höchsten Anteil haben (35,5%), gefolgt von Diatomeen (19,1%) und anderem Phytoplankton sowie unidentifizierter organischer Substanz (jeweils ca. 14%), ist die Situation in Tiefe 2 vollkommen anders: 68,8% der Gesamtnahrung sind Diatomeen. Dementsprechend kommt den sechs anderen in den Mägen gefundenen Nahrungskomponenten nur geringe Bedeutung zu (höchster Wert: unidentifizierte organische Substanz mit 11,7%).

Ergebnisse

Kapp Norvegia und Halley Bay/0-500m/Sommer:

In den allgemeinen Daten zur Magenfüllung und zum Nahrungsspektrum (Tab.4.-26) zeigen sich zwischen den beiden Gebieten keine nennenswerten Unterschiede. Die mittleren Magenfüllwerte liegen bei 2,2 bzw. 2,7, die mittleren NKW bei 4,6 bzw. 4,4. Die Verteilung der Volumenprozente weist zum Teil klare Unterschiede auf. Der Crustaceen-Anteil, der in Kapp Norvegia nur sehr gering ist, liegt in Halley Bay bei 35,5%, und ist damit die Nahrungskomponente mit dem höchsten Anteil in diesem Gebiet. In Kapp Norvegia haben Diatomeen und unidentifizierte organische Substanz die höchsten Anteile an der Gesamtnahrung (jeweils ca. 28%). Der Diatomeen-Anteil in Halley Bay beträgt nur 19,1%, dafür fanden sich hier zusätzlich noch 14,4% anderes Phytoplankton, das in Kapp Norvegia nur etwa 1% der Gesamtnahrung ausmachte.

Kapp Norvegia und Halley Bay/501-1000m/Sommer:

Der mittlere Magenfüllwert ist in Halley Bay mit 9,1 bedeutend höher als in Kapp Norvegia (5,7). Alle anderen allgemeinen Daten, die Tab.4.-26 zeigt, sind durchaus vergleichbar.

Bei den Volumenprozent-Anteilen der Nahrungskomponenten fällt sofort auf, daß der Anteil der Diatomeen in dieser Tiefenstufe in Halley Bay fast doppelt so hoch ist wie in Kapp Norvegia (68,8% bzw. 36,1%). Während in Halley Bay nur noch auf die unidentifizierte organische Substanz ein nennenswerter Anteil an der Gesamtnahrung entfällt (11,7%), gibt es in Kapp Norvegia neben den Diatomeen noch 4 weitere Nahrungskomponenten, die eine Rolle spielen: ebenfalls die unidentifizierte organische Substanz (19%), Schwammnadeln (15,4%), Sediment (13,4%) und Crustaceenreste (11,2%).

- Tiefen- und Gebietsvergleich zu unterschiedlichen Jahreszeiten

Ein Vergleich von Frühjahrs- und Sommerdaten ist für das Gebiet Halley Bay/Tiefe l und 2 möglich. Wie Tab.4.-26 zeigt, ist der Anteil der Tiere, die Nahrung im Magen hatten, im Sommer 2 bis 3 mal so hoch wie im Frühjahr. Die mittleren Magenfüllwerte sind ebenfalls im Sommer sehr viel höher (Tiefe 1: 2,7 im Vergleich zu 0,5 im Frühjahr; Tiefe 2: 9,1 im Vergleich zu 0,4 im Frühjahr).

Die Unterschiede in den allgemeinen Daten zum Nahrungsspektrum sind sehr viel geringer. Nur der mittlere NKW ist im Frühjahr etwas geringer als im Sommer.

Generell ist in beiden Tiefenstufen zu beobachten, daß im Sommer der Volumenprozent-Anteil der Diatomeen und des Phytoplanktons zunimmt, während die Anteile der Schwammnadeln, Polychaeten, der unidentifizierten organischen Substanz und des Sediments abnehmen.

- Zusammenfassung: Ophioceres incipiens

Die Hauptnahrung von *O. incipiens* besteht im Frühjahr (zumindest im Gebiet Halley Bay, andere Daten liegen nicht vor) aus unidentifizierter organischer Substanz, die in diesem Fall Kotballen und unidentifizierten Schleim umfaßt. Zumindest lokal können Crustaceen, aber auch Sediment mit Schwammnadeln größere Anteile an der Gesamtnahrung haben. Polychaetenreste fanden sich, wenn auch nur in geringen Mengen, nur im Frühjahr. Diatomeen spielen mit höchstens 5% Anteil eine sehr untergeordnete Rolle für die Ernährung der Tiere im Frühjahr.

Im Sommer hingegen stellen Diatomeen in vielen Gebieten bzw. Tiefenstufen die Hauptnahrung der Art. Lokal spielt auch anderes Phytoplankton eine Rolle. Der Anteil der unidentifizierten organischen Substanz ist deutlich kleiner als im Frühjahr, stellt aber, ähnlich wie Sediment und Schwammnadeln, immer noch eine der wichtigen Nahrungskomponenten. Crustaceen können lokal, ebenso wie im Frühjahr, eine große Rolle bei der Ernährung von *O. incipiens* spielen.

Der Anteil von Diatomeen und anderem Phytoplankton ist in Kapp Norvegia generell etwas niedriger als in Halley Bay, dafür ist der Anteil an Schwammnadeln, Foraminiferen, unidentifizierter organischer Substanz und Sediment z.T. deutlich höher. Generelle Tiefenunterschiede zeigen sich im mit der Tiefe zunehmenden Sedimentanteil in Halley Bay im Frühjahr. Im Sommer finden sich in größeren Tiefen grundsätzlich mehr Diatomeen als in Tiefe 1.

Ernährung	Ergebnisse

4.3.4 Zusammenfassung

Die Magenfüllwert-Analyse von insgesamt 854 Ophiuroiden und die Untersuchung von 409 Mägen auf ihren genauen Inhalt und die Volumenprozent-Anteile der verschiedenen Nahrungskomponenten haben folgende Ergebnisse erbracht:

- 1. Alle untersuchten Ophiuroiden-Arten sind omnivor.
- 2. Vier der fünf Ophiuroiden-Arten (Ausnahme: *Ophioceres incipiens*) ernähren sich überwiegend räuberisch, wobei Crustaceen immer eine besonders große Bedeutung für die Ernährung haben.
- 3. *Ophioceres incipiens* "grast" vermutlich die obere Sedimentschicht ab, ist also ein Detritusfresser. Die Art ist eng an die Phytoplanktonblüten gekoppelt, Diatomeen sind ihre Hauptnahrung.
- 4. Vier von fünf Arten (Ausnahme: *Astrotoma agassizii*) zeigen im Frühjahr signifikant niedrigere Magenfüllwerte als im Sommer.
- 5. Bei allen Arten wurden bestimmte Tiefenstufen und/oder Gebiete gefunden, in denen die MFW signifikant niedriger sind, als in anderen Tiefen bzw. Gebieten.
- 6. Bei zwei der fünf Arten (*Ophiurolepis gelida* und *Ophioceres incipiens*) finden sich im Frühjahr mehr Tiere mit leerem Magen als im Sommer.
- 7. Der Prozentsatz von Tieren mit mehr als einer Nahrungskomponente im Magen ist unabhängig von Jahreszeit, Tiefe und Gebiet.
- 8. Eine geringe Anzahl von Nahrungskomponenten steht nicht generell in einem direkten Zusammenhang mit einer schlechten Ernährungssituation.
- 9. Bei zwei der fünf Arten (*Ophiurolepis gelida* und *Ophioceres incipiens*) sind die mittleren Nahrungskomponentenwerte im Frühjahr generell niedriger als im Sommer.
- 10. Bei vier von fünf Arten (Ausnahme: *Ophionotus victoriae*) finden sich Gebiete und/oder Tiefenstufen und/oder Jahreszeiten mit auffallend hohen oder auffallend niedrigen mittleren NKW.

Ergebnisse	Ernährung

- 11. Das Nahrungsspektrum innerhalb der Arten unterscheidet sich auch bei gleichen oder ähnlichen Magenfüllwerten in verschiedenen Tiefen, Gebieten und Jahreszeiten oft sehr stark.
- 12. Alle untersuchten Arten zeigen erhebliche Unterschiede im Nahrungsspektrum zu verschiedenen Jahreszeiten (bezüglich der Volumenprozent-Anteile einzelner Nahrungskomponenten).

4.4 Diskussion

4.4.1 Methoden

Bei der Interpretation der Ergebnisse zum Magenfüllwert und dem Nahrungsspektrum ist es notwendig, die Stärken und Schwächen der verwandten Methoden zu berücksichtigen. Hierbei stellt sich zunächst die Frage nach der Eignung der Probennahme-Verfahren, der Fixierung und des verwendeten Tiermaterials für solche Untersuchungen, aber auch nach der Qualität der "points method".

4.4.1.1 Probennahme-Verfahren

Die Schleppzeiten der Trawls und Grundschleppnetze, die als Probennahmegeräte zum Fang der Ophiuroiden dienten, waren mit 20-30 Minuten oder mehr meist sehr lang. Abgesehen von einer möglichen Beschädigung der Tiere bei z.T. sehr vollen Netzen, vergrößern lange Schleppzeiten (wie auch die Druckunterschiede bei Fängen aus großen Tiefen) die Gefahr einer Regurgitation der Tiere während des Fanges. Fratt und Dearborn (1984) gehen davon aus, daß eine Schleppzeit mit weniger als 5 Minuten Bodenzeit diese Gefahr minimiert, die Möglichkeit einer Regurgitation aber nie ganz ausgeschlossen werden kann. Daher sollten die Daten der Magenfüllung und Mageninhalte als Mindestangaben verstanden werden.

Lange Schleppzeiten können jedoch nicht nur einen Verlust von Mageninhalten zur Folge haben, sondern auch eine Kontamination des Mageninhalts durch Hineindrücken von Sediment in die Mundöffnung begünstigen. Die Wahrscheinlichkeit, einen erhöhten Sedimentanteil im Magen vorzufinden, ist von Art zu Art unterschiedlich und hängt im wesentlichen von der Größe der Mundöffnung ab. Dearborn et al. (1986), die die Ernährung von *Astrotoma agassizii* untersuchten, führten Fänge mit geringen Schleppzeiten durch, um die Gefahr einer Beschädigung der Tiere und die beschriebene Kontamination der Mageninhalte zu vermeiden. Sie halten jedoch bei dieser Art letzteres von vornherein für unwahrscheinlich, da *Astrotoma* im Vergleich zu Schlangensternen der Ordnung Ophiurae eine sehr kleine Mundöffnung hat, die nicht sehr weit aufgerissen werden kann.

Bei den vier anderen untersuchten Arten muß damit gerechnet werden, daß der Sedimentanteil im Magen durch Kontamination leicht erhöht ist. Die Wahrscheinlichkeit, daß dies große Auswirkungen auf die Ergebnisse hat, ist aber eher gering.

Diskussion	Ernährung

4.4.1.2 Fixierung

Aufgrund der oft aufwendigen und langwierigen Sortierarbeit an Bord vergeht in der Regel einige Zeit, bis die Tiere fixiert werden. Dies erhöht bei den Ophiuroiden wiederum die Gefahr einer Regurgitation. Zumindest die Tiere, die für Nahrungsuntersuchungen verwendet werden sollen, müßten besonders behandelt werden, denn eine sofortige Sortierung und Fixierung mit 70% Ethanol eliminiert das Risiko einer Regurgitation (Fratt & Dearborn 1984). Hendler (1982b) empfiehlt eine sofortige Fixierung mit 20% Formalin, um ein Ausspeien von Nahrung zu verhindern. Es ist sicherlich sinnvoll, die Tiere während der Fixierung zu beobachten und mehrere Fixierungen auszuprobieren, um zu sehen, ob Regurgitation ein Problem darstellt.

Bei großen Individuen ist es sinnvoll, die Fixierung durch Injektion von Formol oder Ethanol direkt in den Magen zu beschleunigen. Eine weitere Verdauung der Nahrung wird somit verhindert, was die Analyse der Mageninhalte vereinfacht (siehe auch Dearborn et al. 1986).

4.4.1.3 Tiermaterial

Das für die Nahrungsuntersuchungen verwendete Tiermaterial stammt von 6 "Polarstern"-Expeditionen aus einem Zeitraum von 9 Jahren. Ophiuroiden sind, mit Ausnahme der Expeditionen ANT I und II, nie gezielt gesammelt oder bearbeitet worden. Die Fixierung erfolgte grundsätzlich in 4% Formalin; später, zum Teil nach einigen Jahren, wurden die Proben in der Regel in Ethanol umgesetzt, um einer Zersetzung von Kalkstrukturen durch Formalin vorzubeugen.

Insgesamt war ein Großteil des Materials trotz der eher schlechten Voraussetzungen für alle geplanten Arbeiten zu verwenden.

Problematisch bleibt allerdings, daß das Probenmaterial aus verschiedenen Jahren und von unterschiedlichen Stationen und Tiefenstufen innerhalb der Gebiete stammt. Diese zeitliche und räumliche Variabilität ist nicht meßbar, äußert sich aber in den Daten als Rauschen. Zusätzlich war natürlich die Anzahl der untersuchten Individuen durch den nicht unerheblichen präparativen Aufwand begrenzt. Die durchgeführte Analyse des verfügbaren Ophiuroidenmaterials zeigt jedoch, daß in den meisten Fällen trotz der beschriebenen Risikofaktoren und Schwierigkeiten eine Beschreibung der Ernährungssituation der Tiere, zumindest tendenziell, möglich ist.

Um weitere Arbeiten zur Ernährung von Ophiuroiden zu erleichtern, sind gezielte Probennahmen, schnelle Sortierungen und Fixierungen (möglichst durch direkte Injektion des Fixiermittels) generell wünschenswert.

Ernährung	Diskussion

4.4.1.4 Methode der Nahrungsanalyse

Die zahlreichen Methoden zur Analyse von Mageninhalten werden immer wieder in der Literatur diskutiert. In den meisten Fällen handelt es sich dabei um Methoden aus der Fischereibiologie (siehe z.B. Swynnerton & Worthington 1940, Hynes 1950, Hyslop 1980), die, evtl. leicht modifiziert, auch auf andere Tiergruppen angewendet werden. An dieser Stelle möchte ich lediglich die von mir verwandte "points method" mit ihren Vorund Nachteilen diskutieren, und für einen generellen Überblick über gängige Methoden zur Nahrungsanalyse auf die Zusammenfassungen von Hynes (1950) und Hyslop (1980) verweisen.

- Grundanforderungen

Für die Auswahl einer Methode ist zunächst wichtig, die grundsätzliche Fragestellung zu formulieren, die mit der Nahrungsanalyse beantwortet werden soll. Erstens kann der Schwerpunkt auf der Frage liegen, wie und wovon sich bestimmte Arten ernähren. Das beinhaltet zum Beispiel: saisonale Schwankungen in der Nahrungsaufnahme und -zusammensetzung, Vergleich der Nahrung verschiedener Arten oder auch innerhalb einer Art in verschiedenen Größenklassen oder Gebieten. Ein zweiter Ansatz kann eine Abschätzung sein, wie groß der Betrag ist, der z.B. von einer Fischpopulation konsumiert wird. Dies beinhaltet z.B. die Untersuchung täglicher Freßraten oder die Kalkulation von Energiebudgets.

Mein Hauptinteresse galt eindeutig dem ersten Fall, um durch die Abschätzung der Ernährungssituation bestimmter Arten (Saisonalität etc.) Ergebnisse aus meinen populationsdynamischen Arbeiten besser verstehen und diskutieren zu können. Meine wichtigsten Grundanforderungen an eine Methode zur Magenanalyse waren daher:

- Eine gute Anwendbarkeit auf Ophiuroiden und vom Zeitaufwand her akzeptabel;
- Bewertung der Magenfüllung für generelle Vergleiche;
- Abschätzung der Bedeutung einzelner Nahrungskomponenten.

Diese Kriterien erfüllt die "points method" (Swynnerton & Worthington 1940), die bereits erfolgreich an Asteroiden (Brun 1972) und auch Ophiuroiden angewandt wurde (Fratt & Dearborn 1984, Dearborn et al. 1986).

Diskussion

- Vor- und Nachteile der "points method"

Hynes (1950) kommt nach einem Vergleich üblicher Methoden zur Nahrungsanalyse bei Fischen zu dem Ergebnis, daß die "points method" nach Swynnerton & Worthington (1940) am besten geeignet ist. Obwohl Untersuchungen zur Nahrungsbiologie inzwischen zum Standard in der Fischökologie gehören, gibt es nach Hyslop (1980) erstaunlich wenig Literatur über die Anwendbarkeit von Methoden. Der Autor beschreibt die verfeinerten Techniken und teilt die heutigen Methoden in fünf Kategorien ein:

- I. Methoden, bei denen die Häufigkeit des Auftretens von Nahrungskomponenten katalogisiert und als Prozentwert aller untersuchten Mägen ausgedrückt wird.
- II. Numerische Methoden, bei denen die Anzahl von Individuen jeder Nahrungskategorie gezählt und als Prozentwert aller Individuen in allen Nahrungskategorien ausgedrückt wird.
- III. Volumetrische Methoden, durch direkte (Messung) oder indirekte (Vergleich mit Blöcken bekannten Volumens) Abschätzung des Volumens von Nahrungskomponenten.
- Gravimetrische Methoden, bei denen das Frisch- oder Trockengewicht von Nahrungskomponenten bestimmt wird.
- V. Subjektive Methoden, bei denen das Volumen von Nahrungskomponenten mit Hilfe von Bewertungskategorien geschätzt wird.

Die von mir benutzte "points method" fällt nach Hyslop (1980) in die fünfte Kategorie. Wo liegen nun die Vor- und Nachteile dieser subjektiven Methode?

Ein nicht zu unterschätzender Vorteil subjektiver Methoden liegt in ihrer Schnelligkeit und relativ einfachen Anwendbarkeit (Hynes 1950). Hyslop (1980) schreibt dazu: "The tedium involved in processing large amounts of material using numerical, volumetric or gravimetric methods has led to......techniques of subjective estimation......" Gerade die Zuordnung eines Magenfüllwertes (Frost 1943 erweiterte die ursprüngliche "points method" mit der Berücksichtigung der Magenfüllung) war für mich eine gute und relativ schnelle Möglichkeit, einen Einblick in die Ernährungssituation unterschiedlicher Arten aus verschiedenen Gebieten, Tiefen und Jahreszeiten zu bekommen. Die Skaleneinteilung von 0 bis 16, wie sie von Fratt & Dearborn 1984 benutzt wurde, ist dabei auch noch so übersichtlich, daß die Zuordnung eines Wertes leicht fällt. Brun (1972) arbeitete noch mit einer Skala von 0 bis 32, die noch eine etwas feinere Einteilung verlangte, was ich aber nicht für sinnvoll halte, da es sich in jedem Fall nur um eine Schätzung handelt.

Ein weiterer Vorteil ist, daß die Methode volumetrisch arbeitet, und somit unabhängig ist von der Anzahl auftretender Nahrungskomponenten. Es wäre generell bei der Nahrungs-

Ernährung	Diskussion

analyse der Schlangensterne nicht möglich gewesen, numerische Methoden zu benutzen, u.a. weil die Nahrung oft erheblich zersetzt war.

Eine direkte volumetrische Bestimmung der Nahrungskomponenten, also durch direkte Messung, ist zwar zuverlässiger, für Ophiuroiden aber erfahrungsgemäß ungeeignet (Hendler 1982b).

Der Hauptkritikpunkt an Methoden wie der "points method" ist ihre Subjektivität. Nach Hynes (1950) könnte Voreingenommenheit bei der Verteilung der Punkte ein Rolle spielen. Außerdem sieht er eine Gefahr darin, daß das Ergebnis der Bewertung von der Fähigkeit abhängt, die Nahrungsorganismen zu erkennen und zu bestimmen. Diese Probleme sind sicherlich vorhanden, können meiner Meinung nach aber gemildert werden. So denke ich nicht, daß nach der Durchsicht erheblicher Mengen an Material aus unterschiedlichen Gebieten, Tiefen etc. noch die Gefahr einer voreingenommenen Bewertung besteht. Die Zuverlässigkeit der Identifikation der Nährtiere konnte dadurch erhöht werden, daß die Bestimmung der meist anverdauten Nahrung auf relativ hohem taxonomischem Niveau erfolgte, und daß in Zweifelsfällen Spezialisten für einzelne Tiergruppen hinzugezogen wurden. Es wäre ebenfalls sinnvoll, die Bewertung der Zusammensetzung parallel durch mehrere Personen vornehmen zu lassen, was aber im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich war. Weitere Ansätze zur Minimierung der Subjektivität der "points method" beschreibt Hyslop (1980). Als Beispiel ist die Einbettung unverdauter und häufiger Nährtiere unterschiedlicher Größe zu nennen. Diesen Tieren werden entsprechend ihrer Größe Volumenpunkte zugeordnet, so daß sie bei der Bewertung von Mageninhalten als Referenz benutzt werden können.

Eine weitere Fehlerquelle bei der Einschätzung der Bedeutung von Nahrungskomponenten (und genau das ist das Ziel der "points method") ist die Verdauungsrate der Tiere, die in den meisten Fällen nicht bekannt ist (siehe auch Hyslop 1980). So kann es zu einer Über- oder Unterschätzung von Nahrungskomponenten kommen, je nachdem, ob Nährtiere schnell oder langsam verdaut werden. Auffällig war dieses Problem nur bei Crustaceen. Hier ließ sich zum Teil nicht mehr nachvollziehen, ob die Schlangensterne intakte Crustaceen gefressen und diese bis auf die Schalen verdaut hatten, oder ob sie Exuvien aufgenommen hatten. Im ersten Fall kann es zu einer Unterschätzung des Volumenanteils von Crustaceen kommen. Da Crustaceen aber häufig in großen Mengen in den Mägen auftraten, ist eine leichte Unterschätzung wahrscheinlich ohne größere Bedeutung.

Methoden zur Abschätzung von Volumenanteilen einzelner Nahrungskomponenten, sei es nun gemessenes oder geschätztes Volumen, liefern nach Hyslop (1980) nur eingeschränkte Informationen über die Bedeutung der unterschiedlichen Nahrung. Das liegt daran, daß nur das Verhältnis der Nahrungskomponenten zueinander im Magen untersucht wird, das Verhältnis der Nahrungsmenge zur tatsächlichen Magenkapazität

Diskussion

Ernährung

aber unbekannt ist. Hyslop (1980) empfiehlt daher, die Magenkapazität (= maximales Volumen) der Tiere zu bestimmen, und das Volumen der Nahrungskomponenten als Prozentsatz der Magenkapazität auszudrücken. Davon abgesehen, daß die Bestimmung der Magenkapazität methodisch schwierig ist, ist diese Vorgehensweise bei Fischen sicherlich angebracht. Diese Tiere besitzen sehr flexible Mägen, die sich je nach Füllung stark zusammenziehen oder ausdehnen können. Bei den Untersuchungen der Ophiuroiden spielt die Magenkapazität keine so wesentliche Rolle. Der Magen von Schlangensternen kleidet die Scheibe komplett aus und zieht sich auch bei schlechten Nahrungsbedingungen nicht zusammen. Eine überdimensionale Ausdehnung, bei der sich die Scheibe stark wölbt, ist jedoch zumindest bei der Art Ophionotus victoriae möglich und aus Aquariumsbeobachtungen bekannt (Klages, pers. Mitt.). Allerdings fanden sich bei der Präparation der fünf Ophiuroiden-Arten nur sehr wenige Tiere mit leicht gewölbter Scheibe und einem übermäßig gefüllten Magen. Man kann also davon ausgehen, daß die Bestimmung von Magenfüllwerten bei Ophiuroiden durch die konstante Größe des Magens sehr viel verläßlicher ist als bei Fischen. Die Multiplikation von Volumenanteilen einzelner Nahrungskomponenten mit dem Magenfüllwert, wie es die modifizierte "points method" vorgibt, erlaubt demnach eine doch recht sichere Aussage darüber, welche Bedeutung einzelnen Nahrungskomponenten bei der Ernährung der Tiere zukommt.

Eine Diskussion der Vor- und Nachteile von Methoden zur Nahrungsuntersuchung macht deutlich, daß es keine Methode gibt, die ein vollständiges Bild über die Bedeutung von Nahrungskomponenten vermittelt. Hyslop (1980) empfiehlt Methoden, bei denen sowohl die Bedeutung wie auch die Menge einzelner Nahrungskategorien geschätzt werden. Zusammenfassend betrachtet halte ich die modifizierte "points method" für ein durchaus zuverlässiges Werkzeug für die Untersuchung von Ophiuroiden-Mägen. Die Zuordnung der Magenfüllwerte ist meist unproblematisch, wohingegen die Identifikation und Bewertung der Nahrungskomponenten oft zeitraubend und schwierig ist. Trotzdem ist die Methode gut geeignet, auch größere Materialmengen in einem angemessenen Zeitraum zu bearbeiten.

Ernährung	Diskussion

4.4.2 Ernährung der Ophiuroiden im Weddellmeer

Im folgenden Kapitel werde ich die Ergebnisse der Nahrungsuntersuchungen der fünf Ophiuroiden-Arten im größeren Zusammenhang diskutieren. Im ersten Teil werde ich mich zunächst mit der Kopplung zwischen Pelagial und Benthal beschäftigen, um das generelle Nahrungsangebot für das Benthos des Weddellmeerschelfs zu betrachten. Im Anschluß daran werde ich die Ernährung der Ophiuroiden unter verschiedenen Fragestellungen diskutieren.

Durch das Fehlen von Flachwassergebieten mit benthischen Großalgen ist der Ursprung der gesamten Nahrung für benthische Organismen des Weddellmeerschelfs das Pelagial. Wenn das Nahrungsangebot der limitierende Faktor für das antarktische Benthos ist (Clarke 1988), sind Qualität, Quantität sowie räumliche und zeitliche Variabilität von Sedimentationsereignissen von großer Bedeutung für die Populationsdynamik der Benthosorganismen.

Quantität und Qualität der Sedimentation ist vor allem abhängig von der Primärproduktion. Schalk et al. (1993) fassen Abschätzungen des mittleren jährlichen vertikalen Flusses von organischer Substanz in verschiedenen antarktischen Gebieten zusammen. Für den Weddellmeerschelf beträgt dieser Wert etwa 5-10 g Kohlenstoff m⁻² a⁻¹.

Für die räumliche und zeitliche Entwicklung des Phytoplanktons in den Polarmeeren sind eine Vielzahl von Faktoren, wie Licht, Eisbedeckung, Hydrographie, Nährstoffe und Wegfraß von Bedeutung. Die gesamte biologische Aktivität in der Wassersäule und der damit verbundene vertikale Fluß sind auf eine kurze Frühjahrs/Sommerperiode von maximal 4 Monaten beschränkt (Wefer & Fischer 1991, Schalk et al. 1993). In früheren Jahren wurde die Produktionsperiode generell als kurz, aber sehr produktiv beschrieben, gekennzeichnet durch große Diatomeen, die von einer kurzen Nahrungskette mit Krill und Walen abgegrast werden. Heute weiß man, daß das antarktische pelagische System weitaus komplizierter ist (siehe z.B. v. Bodungen et al. 1986, 1988, El-Sayed 1988, Smetacek et al. 1990, Bathmann et al. 1991, Wefer und Fischer 1991, Schalk et al. 1993). Die eisfreie Periode ist nicht generell außergewöhnlich produktiv, sondern wird eher durch eine "dünne" Flagellatengemeinschaft charakterisiert. Smetacek et al. (1990) und Schalk et al. (1993) sprechen in diesem Zusammenhang von einem "retention system", das nicht nur durch kleine Flagellaten charakterisiert wird, sondern auch durch geringe Primärproduktionsraten, geringe Biomasse der Weidegänger (Copepoden, Salpen, Krill), der kleinen und großen Räuber (Copepoden, Chaetognathen, Coelenteraten bzw. Tintenfische, Fische) sowie durch geringe Konsumtionsraten. Aus diesem System sedimentiert nichts oder nur sehr wenig, was gleichbedeutend mit einem geringen Angebot von Nahrung für das Benthos ist.

Unter günstigen hydrographischen Bedingungen kann sich ein solches "retention system" lokal, z.B. auf dem Schelf, an Inseln oder Eiskanten, in ein "export system" wandeln.

Diskussion

Ernährung

Diese "export systems" sind das genaue Gegenteil von "retention systems", dominiert von großen Diatomeen, mit hohen Primärproduktionsraten, hoher Biomasse von Weidegängern, kleinen und großen Predatoren und mit hohen Konsumtionsraten. Im Sommer ist ein kurzfristiger Wechsel von "retention systems" zu "export systems" (und auch wieder zurück) möglich, und das Auftreten von "export systems" ist für die häufig beobachteten kurzen pulsartigen Sedimentationsereignisse im Südsommer verantwortlich (Smetacek et al. 1990, Schalk et al. 1993). Ob und in welchem Maße es aber zu diesen Phytoplanktonblüten kommt, unterliegt von Jahr zu Jahr einer starken räumlichen und zeitlichen Variabilität und ist somit nicht vorhersagbar.

Während des Winters ist das Nahrungsangebot für das Benthos durch extrem niedrige Sedimentationsraten (v. Bodungen et al. 1988, Wefer & Fischer 1991, Bathmann et al. 1991, Schalk et al. 1993) und zum Teil auch durch besondere Überwinterungsstrategien des Zooplanktons (Schalk et al. 1993) geprägt. Bei diesen Strategien kann es sich um eine Reduktion der Biomasse oder des Stoffwechsels, eine Nutzung anderer Nahrungsquellen (z.B. Eisorganismen) oder Migration in andere Gebiete handeln (Schalk et al. 1993). Besonders die vertikale saisonale Migration herbivorer Copepoden (Schalk et al. 1993, Schnack-Schiel et al. 1991) spielt für die Ernährung einiger Ophiuroiden-Arten eine große Rolle. Diesen Punkt werde ich im weiteren Verlauf der Diskussion wieder aufgreifen.

Zusammenfassend betrachtet zeigt der vertikale Fluß organischer Substanz maximale Raten im Südsommer, während im Winter Sedimentation nur in sehr geringem Maße stattfindet (Wefer & Fischer 1991, Schalk et al 1993). Die räumliche und zeitliche Variabilität der Sedimentationsereignisse ist, bedingt durch die Hydrographie und Eisausdehnung, sehr hoch (Bathmann et al. 1991). Lokale Sedimentationsereignisse sind in der Regel extrem kurz und nicht ohne weiteres vorhersagbar.

Bei der anschließenden Diskussion der Ernährung von Ophiuroiden im Weddellmeer werde ich mich vor allem auf die Charakteristika der untersuchten Arten und Unterschiede zwischen ihnen konzentrieren, und mich speziell mit Anpassungen an die starke Saisonalität und Variabilität der Primärproduktion und Sedimentation beschäftigen.

Dies beinhaltet Fragen wie:

- -> Gibt es generelle Unterschiede in der Breite des Nahrungsspektrums? Inwieweit sind die untersuchten Arten Spezialisten oder Generalisten?
- -> Welche Methoden der Nahrungsaufnahme benutzen die Arten? Gibt es generelle Unterschiede in den verwendeten Techniken?

Ernährung	Diskussion

- -> Können saisonale Schwankungen in der Nahrungszusammensetzung der Ophiuroiden mit den Ereignissen im Pelagial korreliert werden? Können Schlangensterne auf kurzfristige Sedimentationsereignisse reagieren?
- -> Wie erklären sich Unterschiede in der Ernährung in verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen?

Die Frage nach der Bedeutung der Ernährung für das Wachstum der Tiere wird im späteren Verlauf der Arbeit diskutiert werden.

Die Ergebnisse der Nahrungsuntersuchung zeigen, daß alle fünf Ophiuroiden-Arten omnivor sind. Trotzdem gibt es zwischen den Arten deutliche Unterschiede, die sich vor allem in der Breite des Nahrungsspektrums und dem Ausmaß der Kopplung ihrer Ernährung an die pelagische Primärproduktion zeigen. Die fünf Arten können auf einer Skala angeordnet werden, die von einer starken bis zu einer geringen Kopplung an das Pelagial reicht. Am einen Ende der Skala steht *Ophioceres incipiens*. Diese kleinste der untersuchten Arten hat im Vergleich zu allen anderen ein sehr eingeschränktes Nahrungsspektrum mit nur 8 verschiedenen Nahrungskomponenten. Die Ernährung von *O. incipiens* zeigt eine deutliche Saisonalität mit Diatomeen und lokal auch anderem Phytoplankton als Hauptnahrung im Sommer. *O. incipiens* ist somit direkt an die Primärproduktion gekoppelt.

Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida und Ophiurolepis brevirima haben mit 15-17 verschiedenen Nahrungskomponenten eine sehr ähnliche Breite des Nahrungsspektrums. Bei allen drei Arten stellen Crustaceen zumindest im Sommer die Hauptnahrung. Diatomeen können bei der Ernährung von Ophiurolepis gelida und Ophiurolepis brevirima lokal eine bedeutende Rolle spielen. In den Mägen von Ophionotus victoriae fanden sich nie große Mengen von Diatomeen, sie wurden aber in allen Untersuchungsgebieten regelmäßig gefressen. Alle drei Arten zeigen zwar eine klare Saisonalität in der Nahrungsaufnahme, sie ernähren sich jedoch überwiegend von tierischem Material und sind daher weniger direkt an Prozesse im Pelagial gekoppelt.

Die fünfte Art, *Astrotoma agassizii*, die zu den größten und auffälligsten Ophiuroiden-Arten der Antarktis gehört, stellt in vielerlei Hinsicht einen Sonderfall dar. Ihr Nahrungsspektrum ist mit 22 Nahrungskomponenten am breitesten von allen untersuchten Arten. *A. agassizii* ernährt sich überwiegend von tierischem Material, ihre Hauptnahrung sind Crustaceen. Lokal fanden sich in den Mägen dieser Art größere Mengen von pelagischen Copepoden. Diatomeen und anderes Phytoplankton haben keine Bedeutung. *A. agassizii* ist die einzige der untersuchten Arten, die im Frühjahr keine signifikant niedrigeren Magenfüllwerte als im Sommer aufwies. Offensichtlich ist diese Art am weitesten von der Saisonalität der Primärproduktion abgekoppelt.

Diskussion	Ernährung

4.4.2.1 Ophioceres incipiens

Die sehr kleine und unauffällige Art *O. incipiens* wurde bisher nur sehr wenig untersucht. Hinweise auf die Nahrung und die Nahrungsaufnahme sind nur spärlich und beruhen im wesentlichen auf der Auswertung von Unterwasserfotos. Demnach ist *O. incipiens* ein Suspensionsfresser, der sich mit einem oder mehreren Armen an Korallen, Polychaetenröhren oder Schwämmen festhält und mit den anderen Armen in der Wassersäule nach Nekton oder Plankton "fischt" (Fell 1961, 1966). Fell (1966) vermutet, daß *O. incipiens* klebrige Ambulakralfüßchen besitzt, mit denen die Nahrung leicht gefangen werden kann. Allerdings beobachtete Fell (1961) ebenfalls, wie sich *O. incipiens* durch Bryozoenmassen schlängelt, was auf ein zusätzliches Detritusfressen hindeutet.

Meine Untersuchungen der Mageninhalte von *O. incipiens* stützen diese Beobachtungen, denn die Hauptnahrung dieser Art sind Diatomeen. Die Frage, ob saisonale Schwankungen in der Nahrungszusammensetzung der Ophiuroiden mit Prozessen im Pelagial korreliert werden können, läßt sich anhand der Daten für *Ophioceres incipiens* eindeutig positiv beantworten. Bei dem Vergleich der Magenfüllwerte und der Nahrungszusammensetzung im Frühjahr und Sommer wird die unmittelbare Kopplung der Art an die Primärproduktion sehr deutlich. Die Frühjahrsproben stammen aus dem Oktober/November, also aus Monaten, in denen die Phytoplanktonblüte in der Regel noch nicht eingesetzt hat und somit die Sedimentationsrate nur gering ist. Dies spiegelt sich deutlich in dem sehr geringen Anteil von Diatomeen an der Nahrung und dem vollständigen Fehlen von anderen Phytoplanktonorganismen wider (Halley Bay, 0-1000 m, Tab.4.-27).

Wie weit *O. incipiens* sich in seiner Nahrung einschränken kann, zeigen die Frühjahrsdaten für Halley Bay unterhalb 1000 m (Tab.4.-27). Die Nahrung besteht insgesamt nur aus drei Komponenten, Diatomeen und Phytoplankton fehlen völlig. Da die Sedimentationsrate mit zunehmender Tiefe immer weiter abnimmt (Rowe 1971, Suess 1980), verschlechtert sich die Ernährungssituation für Suspensionsfresser wie *O. incipiens*. Dies ist mit großer Wahrscheinlichkeit der Grund für die beobachtete Abnahme der Abundanz dieser Art unterhalb 800-1000 m (Kap. 3.3).

In den Sommermonaten ernährt sich *O. incipiens* überwiegend von Diatomeen. Die Menge an Diatomeen in den Mägen kann lokal so groß sein, daß andere Nahrung keine Rolle mehr spielt (Tab.4.-27, Halley Bay). Dies zeigt, daß *O. incipiens* auf plötzliche Sedimentationsereignisse reagieren kann.

Stehen Diatomeen oder anderes Phytoplankton aufgrund der Jahreszeit oder lokal nicht im ausreichenden Maß zur Verfügung, scheint es jedoch kein Problem zu sein, andere Nahrungsquellen zu nutzen. So wurden neben unidentifizierter organischer Substanz (incl. Kotballen) und Sediment, die immer gefressen werden, auch Crustaceen,

Ernährung	Diskussion

Foraminiferen oder Schwammnadeln in den Mägen gefunden. Offensichtlich wird *O. incipiens* beim Fehlen von herbivorer Nahrung zum Detritusfresser. Da nur Reste von Crustaceen gefunden wurden, ist die Art sicherlich kein aktiver Räuber, sondern nekrophag. Dies verstärkt den Eindruck, daß *O. incipiens* auf der Suche nach Nahrung die Sedimentoberfläche absucht.

Arnaud (1977), Dearborn (1977), Dearborn et al. (1981), Fratt & Dearborn (1984) beschreiben Nekrophage als überwiegend räuberische oder herbivore Tiere mit einer opportunistischen Ernährungsstrategie. Die bei antarktischen Benthosorganismen so häufig beobachtete Nekrophagie könnte die Folge der Diskontinuität von Primärproduktion und Sedimentation und eine Adaptation an das zeitweilige Fehlen planktischer und benthischer Diatomeen sein (Arnaud 1964, 1970).

Diese Beschreibung paßt perfekt auf das Nahrungsspektrum von *O. incipiens* und dessen deutliche saisonale Unterschiede, weshalb ich eine zusätzlich nekrophage Ernährung dieser Art für sehr wahrscheinlich halte.

Zusammenfassend betrachtet zeigt *O. incipiens* eine klare Kopplung der Ernährung an das Pelagial, offensichtlich auch mit der Fähigkeit, kurzfristig auftretende Sedimentationsereignisse zu nutzen. Die Art ist ein Suspensionsfresser, der Phytoplankton als Hauptnahrungsquelle nutzt, aber auch ein fakultativer Detritusfresser, evtl. inclusive Nekrophagie. Durch diese Ernährungsstrategie ist es *O. incipiens* möglich, in Phasen ohne oder mit stark begrenzter Sedimentation auf andere Nahrungsquellen auszuweichen und so eine ausreichende Ernährung zu gewährleisten.

4.4.2.2 Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida und Ophiurolepis brevirima

Bisher ist nur etwas über die Ernährung von *O. victoriae* und *O. gelida* bekannt. Diese Arten sind aktive Räuber, die ihr Futter sowohl am Boden finden als auch aus der Wassersäule fangen (Dearborn 1977, Dearborn et al. 1981, Warner 1982, Fratt & Dearborn 1984). Beide Arten sind opportunistische Generalisten mit einem weiten Nahrungsspektrum, wobei *O. victoriae* nach Dearborn & Edwards (1985) mehr als 50 Nahrungskomponenten nutzt. *O. victoriae* ist aber auch ein nichtselektiver Detritusfresser (Dearborn 1977, Fratt & Dearborn 1984) und nekrophag (Arnaud 1964, 1970, Presler 1993a). Welche Nahrung *O. victoriae* frißt, ist stark abhängig von ihrer lokalen Verfügbarkeit. Gibt es generell wenig Nahrung, frißt diese Art sehr viel Sediment. Ist in ausreichendem Maße energiereiche Nahrung vorhanden (z.B. Krill), sinkt der Anteil energiearmer Nahrungskomponenten (Fratt & Dearborn 1984). *O. gelida* ist nicht nur Räuber, sondern auch Sedimentfresser (Dearborn 1977), selektiver Detritusfresser (Fell 1961) und koprophag (Presler 1993b).

Die Ernährung von *O. brevirima* wurde bisher nicht untersucht. Meinen Ergebnissen zufolge zeigt die Art aber eine mit *O. victoriae* und *O. gelida* vergleichbare Ernährungsstrategie. Das Nahrungsspektrum dieser drei Arten ist sehr ähnlich, weshalb sie im folgenden auch gemeinsam diskutiert werden.

Bei Ophiuroiden-Arten, die aktive Räuber sind, ist eine direkte Kopplung an Prozesse im Pelagial weniger deutlich als bei *O. incipiens*, obwohl saisonale Unterschiede in der Magenfüllung und der Nahrungszusammensetzung bei allen drei Arten zu finden sind. Diatomeen und anderes Phytoplankton werden als Nahrungsquellen genutzt, wobei diese Nahrungskomponenten aber nur lokal und im Sommer eine größere Rolle bei der Ernährung spielen. Auch bei *O. gelida* und *O. brevirima* kommt es wie bei *O. incipiens* vor, daß die Menge gefressener Diatomeen so groß ist (40-74% der Gesamtnahrung, Tab.4.-21 und 4.-24), daß andere Nahrung kaum noch von Bedeutung ist. In den untersuchten Individuen der Art *O. victoriae* fanden sich mit wenigen Ausnahmen nur Spuren von Diatomeen oder anderem Phytoplankton. Allerdings liegen aus dem Gebiet, in dem die beiden anderen Arten größere Mengen von Diatomeen gefressen haben (Halley Bay, 501-1000 m, Tab.4.-21 und 4.-24), keine Proben von *O. victoriae* vor, und die Daten sind somit nicht direkt vergleichbar. Kellogg et al. (1982) fanden in den Mägen von *O. victoriae* von der Antarktischen Halbinsel 52 Diatomeenarten, was darauf hindeutet, daß diese Nahrungskomponente durchaus ein Rolle spielen kann.

Die starke lokale Nutzung von pflanzlicher Nahrung durch *O. gelida*, *O. brevirima* und *O. victoriae* zeigt, daß die Tiere nicht auf Diatomeen als Nahrungsquelle angewiesen sind, sie aber bei kurzfristigen Sedimentationsereignissen voll nutzen. Eine direkte Kopplung der Ernährung an die Primärproduktion ist somit bei diesen drei Arten weniger stark als bei *O. incipiens*.

Jahreszeitliche Schwankungen in der Nahrungszusammensetzung sind besonders auffällig im Hinblick auf die Hauptnahrung der Arten. Der Anteil von Crustaceen an der Nahrung nimmt bei *O. gelida* und *O. victoriae* im Sommer stark zu, die Anteile von Sediment und unidentifizierter organischer Substanz, die im Frühjahr vermehrt gefressen werden, nehmen ab. Bei *O. brevirima* ist die Situation etwas anders, denn die prozentualen Anteile von Crustaceen an der Gesamtnahrung lagen im Frühjahr und Sommer in derselben Größenordnung. Die gefundenen Crustaceenreste in den drei Arten konnten in vielen Fällen nicht mehr eindeutig bestimmt werden, auffällig waren aber größere Mengen von Euphausiaceenresten. Ob sich noch andere Crustaceen unter den Resten befanden, war nicht mehr sicher nachzuweisen. Nach heutigen Kenntnissen stellen Euphausiaceen für viele antarktische Ophiuroiden-Arten, darunter auch *O. victoriae* und *O. gelida*, eine wichtige Nahrungsquelle dar (Dearborn 1977, Fratt & Dearborn 1984). Insgesamt betrachtet finden sich die größten Euphausiaceenbestände des

Ernährung	Diskussion

südlichen Ozeans in den produktiveren Gebieten entlang und östlich der Antarktischen Halbinsel und im nördlichen Rossmeer (Marr 1962). Im Weddellmeer sind die Abundanzen weit geringer (Marschall 1988, Smetacek et al. 1990, Bathmann et al. 1991, Boysen-Ennen et al. 1991, Gutt & Siegel 1994), prinzipiell stehen Euphausiaceen aber auch hier als Nahrungsquelle zur Verfügung. Wenn, wie anzunehmen ist, der Großteil der Crustaceenreste in den Mägen von *O. victoriae*, *O. gelida* und *O. brevirima* tatsächlich Krill war, dann spielen Euphausiaceen bei der Ernährung der Ophiuroiden auch im Weddellmeer eine große Rolle, wenn auch nicht in dem Maße wie in der Tiefsee nördlich der Antarktischen Halbinsel/Süd-Orkney Inseln, wo in 3000-6000 m Tiefe Euphausiaceen mehr oder weniger die einzige Nahrung von Ophiuroiden darstellen (Sokolova 1994).

Wie kommt es aber nun zu den beobachteten starken saisonalen und gebietsabhängigen Schwankungen im Anteil von Euphausiaceen an der Gesamtnahrung der Schlangensterne im Weddellmeer? Generell finden sich im östlichen Weddellmeer zwei Arten von Euphausiaceen: der Eiskrill *Euphausia crystallorophias*, der stark an das permanente Packeis gebunden ist, und der antarktische Krill *Euphausia superba*. Auf dem nordöstlichen Weddellmeerschelf bilden im Sommer große Mengen von *Euphausia crystallorophias* und wenige *Euphausia superba* den Hauptteil der Makroplankton-Biomasse. Auf dem südlichen Schelf spielt lediglich *Euphausia crystallorophias* eine Rolle. *Euphausia superba* ist die dominante Komponente des Makroplanktons im ozeanischen Bereich (Boysen-Ennen et al. 1991).

Saisonale Unterschiede im Anteil von Euphausiaceen an der Ophiuroidennahrung stehen in Verbindung mit dem Lebenszyklus des Krills. So wächst und reproduziert sich E. superba in der Wassersäule unter Ausnutzung der Primärproduktion als Nahrungsquelle im Sommer, während er im Winter sowohl Nahrung wie auch Schutz unter dem Packeis findet (Marschall 1988). In der freien Wassersäule ist Krill in den Wintermonaten nur sehr vereinzelt zu finden. Das relativ häufige Vorkommen im Winter (unter dem Packeis 40-400 Ind./m²) und das seltene Auftreten im südlichen Weddellmeer in den eisfreien Monaten (Januar bis März) führt Marschall (1988) auf Migration zurück. Offensichtlich schwimmen die Tiere im Winter/Frühjahr nordwärts und/oder sie folgen der westlichen und nördlichen Eisdrift. Diese Unterschiede in der Abundanz des Krills im Frühjahr und Sommer steht zunächst im Widerspruch dazu, daß die Ophiuroiden während der Sommermonate wesentlich mehr Euphausiaceen gefressen haben. Möglicherweise ist dies jedoch darauf zurückzuführen, daß sich der Krill in den Sommermonaten in der Wassersäule und sogar in Bodennähe aufhält (Gutt & Siegel 1994), und somit von den Schlangensternen vermehrt gefressen wird. Unterwasseraufnahmen zeigen trotz der insgesamt geringen Bedeutung von E. superba auf dem Schelf, daß dort im Sommer in Bodennähe lokal Schwärme auftreten können (Gutt & Siegel 1994). Die maximale Dichte eines beobachteten Schwarms im Gebiet Halley Bay

Diskussion

Ernährung

betrug in der Wasserschicht 0-2 m über dem Boden (in 400-500 m Tiefe) 230 Ind/m³. Zumindest im Bereich dieser Schwärme steht den Ophiuroiden Krill als Nahrungsquelle offensichtlich in größeren Mengen zur Verfügung. Durch das Vorkommen der Schwärme in Bodennähe können die Schlangensterne sowohl auf dem Sediment kriechenden (evtl. sterbenden) Krill, aber auch Tiere aus der Wassersäule fangen (Fratt & Dearborn 1984). Das häufige Vorhandensein von intaktem Krill in den Mägen von *O. victoriae* ist nach Dearborn (1977) ein Indiz dafür, daß zumindest ein Teil der Euphausiaceen noch lebte, als sie gefressen wurden. Gebietsunterschiede lassen sich somit durch die generelle ungleichmäßige Verteilung der Euphausiaceen mit lokalem Massenvorkommen erklären (Boysen-Ennen et al. 1991).

Alle drei Ophiuroiden-Arten haben offensichtlich wirkungsvolle Strategien entwickelt, um mit saisonalen Schwankungen im Nahrungsangebot umzugehen. Dies spiegelt sich in dem von mir gefundenen breiten Nahrungsspektrum der Arten deutlich wieder, das im Sommer in der Regel aus energiereicheren Komponenten besteht. *O. brevirima* ist die einzige Art, die in beiden Jahreszeiten im Mittel gleich viele Crustaceen frißt. Möglicherweise ist sie der erfolgreichere Räuber, denn sie ist die einzige der drei Arten, die in der Lage ist, offensichtlich lebende Amphipoden in größeren Mengen zu fangen. Das vorhandene Probenmaterial aus dem Frühjahr war allerdings relativ spärlich, hier wären weitere Untersuchungen notwendig.

Alle drei Arten sind durch ihre Flexibilität in der Nutzung unterschiedlichster Energiequellen weitestgehend unabhängig von Prozessen im Pelagial. Wie die hohen Abundanzwerte dieser Arten zeigen, scheint dies eine sehr erfolgreiche Anpassung an den Lebensraum Weddellmeerschelf zu sein.

4.4.2.3 Astrotoma agassizii

Das Interesse an Astrotoma agassizii, dem größten Vertreter der Gorgonocephalidae der Antarktis, war, bedingt durch seine außergewöhnliche Morphologie, schon immer sehr groß. Die Art besitzt lange und flexible Arme, die sie sinusförmig gewellt in die Wassersäule hält, um Nahrung zu fangen (Fell 1966, Dearborn 1977, Warner 1982, Bartsch 1982, Dearborn et al. 1986, Lawrence 1987, Ferrari & Dearborn 1989). Die Hauptnahrung von A. agassizii sind offensichtlich Copepoden (Mortensen 1936, Dearborn 1977, Dearborn & Edwards 1985, Dearborn et al. 1986, Ferrari & Dearborn 1989). Dearborn et al. (1986) fanden z.B. in 75,6% der untersuchten Tiere von der Antarktischen Halbinsel und Süd-Georgien Copepoden, die dort eine große Bedeutung für die Ernährung von A. agassizii haben. Die Anzahl anderer Nahrungskomponenten war nur sehr gering. Generell zeigt die Art im Vergleich zu beispielsweise O. victoriae (Fratt & Dearborn 1984) konstante und niedrige Magenfüllwerte zu allen Jahreszeiten

Ernährung	Diskussion

(Ferrari & Dearborn 1989). Zusätzlich zur räuberischen Ernährung wurde Nekrophagie beobachtet (Arnaud 1970).

A. agassizii nutzt im Weddellmeer ein sehr breites Nahrungsspektrum. Diatomeen wie auch anderes Phytoplankton werden von dieser Art jedoch nur in sehr geringen Mengen oder gar nicht gefressen. Dies unterscheidet *A. agassizii* wesentlich von allen anderen untersuchten Ophiuroiden-Arten, für die zumindest lokal Phytoplankton eine wichtige Rolle bei der Ernährung spielt. Eine direkte Kopplung an die Primärproduktion ist bei dieser Art somit nicht vorhanden.

Die Hauptnahrung von A. agassizii im Weddellmeer besteht im Frühjahr aus Sediment, unidentifizierter organischer Substanz und Crustaceen, und im Sommer hauptsächlich aus Crustaceen. In den Sommermonaten fanden sich zum Teil völlig intakte pelagische Copepoden der Arten *Calanoides acutus*, *Calanus propinquus* und *Euchaeta* sp. in sehr gutem und unverdautem Zustand in den Mägen der Tiere. Der Großteil der gefundenen Crustaceenreste stammte offensichtlich von Copepoden und Euphausiaceen. Eine genauere Identifikation war wegen des hohen Zersetzungsgrades jedoch nicht mehr möglich. Nach den bisherigen Kenntnissen über die Nahrung von A. agassizii dürften aber Copepoden den überwiegenden Teil dieser Reste ausgemacht haben.

Wenn es richtig ist, daß der Großteil der Crustaceenreste aus Copepoden besteht, beträgt deren Anteil an der Gesamtnahrung im Frühjahr etwa 7% und im Sommer 50-60%. Worauf ist jedoch diese starke Saisonalität in der Nutzung von Copepoden als Nahrungsquelle zurückzuführen?

Dearborn et al. (1986) stellten die Hypothese auf, daß die saisonale Vertikalwanderung von Copepoden sich in der Ernährung von *A. agassizii* widerspiegelt. Sie untersuchten die Nahrung von *A. agassizii* von der Antarktischen Halbinsel und Süd-Georgien aus 120-270 m Tiefe in den Sommermonaten März/April und im Herbst (Mai/Juni). Es fanden sich zwei Hauptkomponenten, nämlich Crustaceen (überwiegend Copepoden) und Chaetognathen. Unter den 12 Copepoden-Arten waren am häufigsten *Euchaeta antarctica* und *Calanoides acutus* vertreten. Als Ursache für das häufige Vorkommen dieser beiden Arten als Nahrung für *A. agassizii* vermuteten Dearborn et al. (1986) die saisonale Vertikalmigration des Herbivoren *C. acutus* und seines Räubers *E. antarctica*, die somit nur zu bestimmten Jahreszeiten als Beute verfügbar gewesen wären. Würde diese Hypothese stimmen, müßte der Anteil dieser Copepoden an der Nahrung von *A. agassizii* im Spätwinter/Frühjahr geringer sein.

Untersuchungen von Ferrari & Dearborn (1989) in demselben Gebiet widerlegten diese Hypothese, denn auch im November und Dezember fanden sich große Mengen von Copepoden derselben Arten in den Mägen von *A. agassizii*. Somit scheidet für Ferrari & Dearborn (1989) die saisonale Wanderung dieser Arten als Ursache für ihr Massenauftreten in den Mägen von *A. agassizii* aus.
Diskussion	

Ernährung

Nach meinen Untersuchungen zeigt sich aber im Weddellmeer genau diese Saisonalität in der Ernährung von *A. agassizii*, die Dearborn et al. (1986) für Tiere von der Antarktischen Halbinsel und Süd-Georgien vermutet hatten. Somit steht die saisonale Vertikalwanderung der Copepoden als mögliche Ursache für meine Ergebnisse durchaus zur Diskussion.

Bis auf je ein Individuum der Arten *Calanus propinquus* und *Euchaeta* sp. handelte es sich bei allen identifizierbaren Copepoden in den Mägen von *A. agassizii* aus dem Weddellmeer um *Calanoides acutus*. Unter ihnen befanden sich nur ältere Stadien und adulte Weibchen, aber keine juvenilen Stadien (C I-III). Der Lebenszyklus und das Wanderverhalten von *C. acutus* sind inzwischen relativ gut untersucht (Atkinson & Ward 1988, Atkinson & Peck 1988, Schnack-Schiel et al. 1991, Schnack-Schiel & Mujica 1994, Schnack-Schiel & Hagen im Druck). Im ozeanischen Bereich des Weddellmeeres wie auch auf dem Schelf (Schnack-Schiel, pers. Mitt.) halten sich die adulten Männchen und Weibchen im Spätwinter/Frühjahr (Oktober/November) in größeren Wassertiefen auf (im ozeanischen Bereich unterhalb 500 m). Nach der Paarung wandern die Weibchen im November in die oberen Wasserschichten, um abzulaichen, die Männchen sterben ab. Ende Januar befindet sich der Großteil der Population in den oberen Wasserschichten. Mitte Februar wandern die Adulten und älteren Stadien wieder in größere Tiefen, Ende des Sommers folgen ihnen die jüngeren Copepoditstadien (Schnack-Schiel et al. 1991).

Die starke saisonale Nutzung von C. acutus durch A. agassizii kann also tatsächlich mit dem Lebenszyklus und dem Wanderverhalten der Copepoden-Art in Verbindung gebracht werden. In den Winter/Frühjahrsmonaten Oktober bis Dezember ist die Abundanz der Copepoden generell geringer als im Sommer, und zusätzlich wandern die Weibchen in Wasserschichten ab, die A. agassizii nicht zugänglich sind. Für ihre Ernährung stehen somit nur die absterbenden Männchen sowie möglicherweise aus dem Pelagial absinkende Weibchen zur Verfügung. Im Sommer nimmt die Populationsgröße der Copepoden durch die Rekrutierung erheblich zu, d.h. es ist auch zu erwarten, daß generell mehr sterbende und absinkende Tiere den Ophiuroiden als Nahrung zur Verfügung stehen. Ab Mitte Februar halten sich die adulten Copepoden dann wieder eher in Bodennähe auf und können direkt aus der Wassersäule gefangen werden. Dieser Zyklus stimmt mit meinen Daten sehr gut überein: Die von mir untersuchten Tiere, die vollständige C. acutus enthielten, stammen aus dem Februar und einer Tiefe von 400-600 m. Der relativ intakte Zustand der Beuteorganismen in den Mägen deutet darauf hin, daß sie lebend gefressen wurden (siehe auch Dearborn et al. 1986, Ferrari & Dearborn 1989).

Um die Bedeutung der Vertikalwanderung für die Ernährungssituation eindeutig beantworten zu können, müßte weiteres Probenmaterial untersucht werden. So wäre zu erwarten, daß *A. agassizii* im März bis Juni vermehrt *C. acutus* frißt. Besonders wichtig

Ernährung	Diskussion

wäre ebenfalls eine sehr viel bessere Fixierung des Probenmaterials (siehe auch Kap. 4.4.1.2), die ein Weiterverdauen der Nahrung verhindert und somit die Identifizierung der Copepoden (Arten, Männchen/Weibchen, Copepodit-Stadien) erleichtert.

Die Vielzahl von Nahrungskomponenten, die *A. agassizii* im Weddellmeer nutzt, steht im starken Gegensatz zu dem sehr engen Nahrungsspektrum der Art vor der Antarktischen Halbinsel (Dearborn et al. 1986). Eine mögliche Erklärung könnte sein, daß die Abundanz von Copepoden im Weddellmeer generell niedriger und *A. agassizii* somit darauf angewiesen ist, andere Nahrungsquellen zu nutzen. Ein Vergleich der Gesamtbiomasse von Copepoden im Sommer im Weddellmeer und vor der Antarktischen Halbinsel zeigt jedoch keine deutlichen Unterschiede. Während im Februar/März die Biomasse der Copepoden auf dem nordöstlichen Weddellmeerschelf 6300 mg und auf dem südlichen Schelf 730 mg Trockengewicht/1000 m³ beträgt (Boysen-Ennen et al. 1991), liegt der Wert vor der Antarktischen Halbinsel mit 3600 mg Trockengewicht/1000 m³ (Hopkins 1985) in derselben Größenordnung. Die vorhandenen Biomasse-Daten geben somit keine Hinweise darauf, daß die starke Nutzung von Copepoden als Nahrungsquelle vor der Antarktischen Halbinsel an der Populationsgröße dieser Beute liegt. Es müssen also andere Faktoren, zum Beispiel die Tiefenverteilung der Copepoden, von Bedeutung sein.

Die starke Saisonalität in der Verfügbarkeit der Hauptnahrung für A. agassizii im Weddellmeer ist meiner Meinung nach die Hauptursache für das extrem breite Nahrungsspektrum der Art, denn eine hohe Flexibilität in der Nutzung von Nahrungsquellen ist die naheliegendste Lösung des Problems. In diesem Punkt unterscheidet sich A. agassizii kaum von O. victoriae, O. gelida und O. brevirima, sie ist nur noch etwas flexibler, wie der Vergleich der Anzahl von Nahrungskomponenten zeigt (22 zu 15-17). Die Fähigkeit, auf andere Nahrungsquellen auszuweichen, könnte auch der Grund dafür sein, daß A. agassizii wie in anderen Gebieten (Ferrari & Dearborn 1989) auch im Weddellmeer zu unterschiedlichen Jahreszeiten vergleichbare Magenfüllwerte aufweist, während die Ernährungssituation der drei anderen Arten im Frühjahr signifikant schlechter ist. Daß die Magenfüllwerte trotz ihrer jahreszeitlichen Konstanz im Mittel erheblich niedriger sind als bei den anderen Arten (Tab.4.-14, 4.-17, 4.-20, 4.-23, 4.-26), ist besonders interessant. Bisher gibt es leider keine Untersuchungen über die Verdauungsraten dieser Tiere, die Aussagen darüber zuließen, wie groß der Energiebedarf ist. Emson (1990) nimmt an, daß sich die Gorgonocephalidae (die häufig auch in großen Tiefen leben) durch einen sehr niedrigen Energiebedarf an ihre nahrungsarme Umgebung angepaßt haben. Euryalae mit unverzweigten Armen (A. agassizii gehört dazu) sind z.B. in der Lage, mit Hilfe von speziellem kollagenem Gewebe in den Armen Energie zu "sparen". Dieses Gewebe ermöglicht es den Tieren, auch über sehr lange Zeit die Arme in ihrer typischen sinusförmigen Position zum Fang von Nahrung in die Wassersäule zu halten, ohne Muskelkraft aufzuwenden, wodurch sich der Energiebedarf verringert (Wilkie & Emson

Diskussion	Ernährung

1988). Es gibt also Anzeichen dafür, daß *A. agassizii* einen weitaus geringeren Energiebedarf und damit auch einen geringeren Nahrungsbedarf als andere Ophiuroiden-Arten hat, was sich auch in geringeren Magenfüllwerten ausdrücken könnte.

Zusammenfassend kann *A. agassizii* als eine von der Primärproduktion weitestgehend unabhängige Art bezeichnet werden. Sie ernährt sich überwiegend räuberisch, hat aber offensichtlich eine Strategie entwickelt, dies mit einem minimalen Energieaufwand zu tun. Steht die Hauptnahrung nicht in ausreichenden Mengen zur Verfügung, frißt *A. agassizii* verstärkt Detritus, Sediment und Aas. Das Nahrungsspektrum ist je nach Lebensraum und Verfügbarkeit von Copepoden stark begrenzt bzw. sehr breit.

4.4.2.4 Auffällige Gebietsunterschiede in der Ernährung

Nachdem die Ernährungssituation der fünf untersuchten Ophiuroiden-Arten diskutiert worden ist, bleibt die Frage, wie sich Unterschiede in der Ernährung in verschiedenen Gebieten erklären. Inwieweit ist es möglich, aus den Mageninhalten der Schlangensterne generelle Rückschlüsse auf Phytoplanktonblüten, Sedimentationsraten oder andere Prozesse im Pelagial in bestimmten Gebieten zu ziehen? Zunächst möchte ich betonen, daß diese Art von Rückschlüssen kein primäres Ziel dieser Arbeit war. Für diesen Zweck wäre wesentlich umfassenderes Probenmaterial aus einzelnen Jahren und auch Zeitserien von festgelegten Stationen erforderlich gewesen. Trotzdem möchte ich im folgenden kurz auf bestimmte Gebiete und Tiefen eingehen, die bei der Auswertung der Ergebnisse besonders auffällig waren.

Im Gebiet Halley Bay fanden sich im Sommer in den Mägen von *O. incipiens, O. gelida* und *O. brevirima* große Mengen von Diatomeen. Alle Tiere stammen von der Station 158 (13.2.91) der Reise ANT IX/3 (*O. victoriae* wurde auf dieser Station nur in sehr geringen Mengen gefangen, daher gibt es für diese Art keine Daten). Das massenweise Auftreten von Diatomeen deutet auf ein heftiges Sedimentationsereignis hin, das möglicherweise mit einem starken Sturm in der zweiten Januarhälfte in Verbindung stehen könnte, von dem im Fahrtbericht dieser Reise berichtet wird (Smetacek & Bathmann 1992). Derselbe Sturm könnte auch im Bereich der Stationen 165 und 220 (17.2.91, 13.3.91), Kapp Norvegia, für eine starke Sedimentation gesorgt haben, denn hier fanden sich vermehrt Diatomeen in den Mägen von *O. victoriae*.

Abgesehen von dem Sturmereignis fanden Gleitz & Weissenberger (1992) während ANT IX/3 auf dem östlichen Weddellmeerschelf sehr hohe Primärproduktionsraten in der Küstenströmung zwischen ca. 25°W und 6°O. Die Produktivität nahm nach dem 7. Februar etwa um die Hälfte ab. Relativ geringe Wachstumsraten und Produktivitätsindices nach dem 7. Februar deuten zusammen mit einem hohen Phytoplanktonbestand auf eine späte Phytoplanktonblüte hin, deren exponentielles Wachstum bereits beendet

Ernährung	Diskussion

ist. Möglicherweise ist also die Sedimentation dieser späten Blüte dafür verantwortlich, daß den Ophiuroiden im Februar/März 1991 noch sehr große Mengen von Phytoplankton als Nahrungsquelle zur Verfügung standen.

Ungewöhnlich große Mengen von Crustaceenresten fanden sich in den Mägen von *O. incipiens, O. victoriae, O. gelida* und *O. brevirima* im Gebiet Halley Bay im Jahr 1988. Die Tiere stammen von der Reise ANT VI/3 und den Stationen 314 (21.1.88), 323 (22.1.88) und 333 (24.1.88), die alle relativ eng zusammen liegen (74°S, 26°W). Hier besteht möglicherweise ein Zusammenhang mit dem von Gutt & Siegel (1994) auf Unterwasseraufnahmen beobachteten *Euphausia superba*-Schwarm (bis zu 230 Ind/m³ in Bodennähe) an der Station 333. Die Länge dieses Schwarms betrug mindestens 350 m. Auf einer Station in unmittelbarer Nähe (St. 332) befand sich ebenfalls Krill, jedoch in geringeren Dichten (Gutt & Siegel 1994). Diese Ergebnisse lassen vermuten, daß Krill, wie bereits angesprochen (Kap. 4.4.2.2.), tatsächlich eine große Bedeutung als Nahrungsquelle für *O. victoriae, O. gelida* und *O. brevirima* haben kann, und daß es sich bei den gefundenen Crustaceenresten überwiegend um Euphausiaceen handeln könnte. Ob die Ophiuroiden den Krill direkt aus der Wassersäule oder auf dem Boden gefangen haben, oder ob sie den "dead body rain" (Sokolova 1994) genutzt haben, ist nicht mehr festzustellen.

4.4.3 Zusammenfassung

Der bisher festgestellte Nord/Süd-Gradient in den Lebenszyklen, Reproduktionsstrategien und der Populationsdynamik antarktischer Benthosorganismen wird im Zusammenhang mit einer sich nach Süden hin verschlechternden Ernährungssituation der Organismen diskutiert (siehe z.B. Clarke 1988, Arntz et al. 1992, Brey & Hain 1992, Gorny et al. 1992). Die vorliegenden Untersuchungen zur Ernährung von fünf dominanten Ophiuroiden-Arten aus dem Weddellmeer ergaben jedoch keine offensichtlichen gebiets- und tiefenabhängigen Unterschiede in der Nahrungsverfügbarkeit für Ophiuroiden. Es findet sich weder ein klarer Nord/Süd-Gradient noch ein deutlicher Tiefen-Gradient in der Ernährungssituation, obwohl es Hinweise darauf gibt, daß die Nahrungsmenge, die in das Benthal eingetragen wird, von Nord nach Süd und mit der Tiefe abnimmt (vergl. Kap. 3.4.3). Möglicherweise sind die untersuchten Ophiuroiden-Arten durch ihr extrem weites Nahrungsspektrum in der Lage, Veränderungen im Nahrungsangebot teilweise zu kompensieren. Denkbar ist auch, daß aufgrund dieser hohen Variabilität im Nahrungsspektrum Veränderungen in der Nahrungsverfügbarkeit nur schwer nachzuweisen sind. Die Abundanz und Biomasse-Daten (siehe Kap. 3) deuten darauf hin, daß die Anpassung an das geringere Nahrungsangebot im Süden durch die Verringerung der Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden

Diskussion

erfolgen könnte, so daß die Ernährungssituation der einzelnen Individuen vergleichbar mit der in nördlicheren Gebieten ist. Dies würde erklären, warum sich in der Ernährung der Ophiuroiden kein genereller Nord/Süd-Gradient findet.

Die einzigen Hinweise auf sich verschlechternde Nahrungsbedingungen mit zunehmendem Breitengrad und zunehmender Tiefe im Weddellmeer finden sich bei der Art *O. incipiens*. Sie ist als einzige der untersuchten Arten unmittelbar an die Primärproduktion gekoppelt. Auffällig ist, daß ihre Verbreitungsgrenze bei Halley Bay liegt (Voß 1988, eigene Untersuchungen) und ihre Abundanz in größeren Tiefen (ab 800-1000 m) stark abnimmt.

Zusammenfassend betrachtet ermöglichen gezielte Untersuchungen der Ernährung von Ophiuroiden Erkenntnisse über die Auswirkungen von Prozessen im Pelagial auf das Benthos. Wie im Flachwasser (McClintock 1994) gehören Echinodermen, und unter ihnen besonders die Ophiuroiden, auch auf dem Weddellmeerschelf zu den häufigsten epibenthischen Makroevertebraten. Sie spielen höchstwahrscheinlich eine bedeutende Rolle bei dem Energietransfer innerhalb des Benthals und offensichtlich auch zwischen Benthal und Pelagial. Weiterführende Untersuchungen besonders zur Nahrungsverwertung und dem Energiebedarf der Ophiuroiden sind daher sehr wichtig.

Einleitung

5. Wachstum, Produktivität und Mortalität

5.1 Einleitung

In zahlreichen benthischen Gemeinschaften der Weltozeane tragen Ophiuroiden erheblich zur Diversität, Abundanz und Biomasse der Fauna bei (siehe z.B. Hyman 1955, Tyler 1980, Barnes 1987). Sie spielen im borealen, polaren und im Tiefseebenthos eine bedeutende Rolle (z.B. Voß 1988, Piepenburg 1988, Gage & Tyler 1982a,b, Piepenburg & v. Juterzenka 1994). Die Populationsdynamik der Ophiuroiden, besonders das Wachstum, war zwar wegen dieser großen Bedeutung immer von Interesse, fundierte Untersuchungen gibt es bislang jedoch kaum.

Die in der Literatur am häufigsten genannten Gründe, die die Untersuchung des Wachstums von Ophiuroiden erschweren, sind einerseits ihre oftmals geringe Körpergröße, aber auch der Mangel an geeigneten Methoden. Gorzula (1977) und Morison (1979) benutzten als erste die Ringstrukturen in den Wirbelknöchelchen der Ophiuroiden, um das Alter und Wachstum der Tiere zu schätzen. Doch auch diese Methode war zunächst mit zahlreichen Fehlern und Unzulänglichkeiten behaftet (siehe Kap. 5.4.1.2), und erst eine Weiterentwicklung durch Gage (1990a,b) brachte den Durchbruch. Durch eine weitere Verbesserung der Ringanalyse-Technik konnten auch überwachsene Ringstrukturen berücksichtigt und gute Ergebnisse bei der Wachstums- und Altersabschätzung zweier borealer Ophiuroiden-Arten erzielt werden (Dahm 1993).

Ziel der vorliegenden Untersuchungen ist es, eine erste Abschätzung von Wachstum und Alter, Produktivität und Mortalität antarktischer Ophiuroiden durchzuführen. Die Methode der Ringanalyse wird dabei vorgestellt, ihre Vor- und Nachteile sowie ihre Verläßlichkeit geprüft und mit früheren Methoden verglichen. Die Morphologie des Armskeletts wird beschrieben, und es wird ein Überblick über die verwendeten statistischen Verfahren gegeben.

Die in diesem Kapitel vorgestellten Ergebnisse stehen in einem engen Zusammenhang mit den bereits geschilderten Untersuchungen zur Ernährung der Ophiuroiden. So wird einerseits die Frage diskutiert werden, inwieweit saisonale Schwankungen im Nahrungsangebot die Ringbildung induzieren, zum anderen werde ich prüfen, ob die festgestellten Unterschiede in der Ernährungssituation der Tiere in verschiedenen Gebieten und Tiefen mit Unterschieden im Wachstum korreliert werden können.

Produktivität und Mortalität der Ophiuroiden werden mit der anderer antarktischer benthischer Evertebraten und borealer Schlangensterne verglichen. Hier gilt es zu beantworten, ob antarktische Ophiuroiden einzigartige Anpassungen an ihre Umwelt entwickelt haben, und welche Faktoren ihren Stoffwechsel und somit ihre Produktivität Einleitung

beeinflussen. Schließlich wird der Anteil der Ophiuroiden-Fauna an der mittleren Produktion des Makrozoobenthos im Weddellmeer geschätzt, um genauere Hinweise auf die Bedeutung der Schlangensterne im Ökosystem zu erhalten.

5.2 Material und Methoden

In den folgenden Kapiteln werde ich zunächst einen Überblick über das Tiermaterial geben, an dem die Wachstumsuntersuchungen durchgeführt worden sind. Grundlegende Methoden der Vermessung des Scheibendurchmessers und der Ringanalyse werden beschrieben, ebenso wie die Armmorphologie der Ophiuroiden. Es folgt eine Darstellung der Methoden und statistischen Analysen, die zur Auswertung der Daten über Wachstum, Produktivität und Mortalität benutzt wurden.

5.2.1 Material und Untersuchungsgebiete

Die Alters- und Wachstumsanalysen wurden an den dominanten Weddellmeer-Arten *Astrotoma agassizii, Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida, Ophiurolepis brevirima* und *Ophioceres incipiens* durchgeführt (siehe auch Kap. 3.3). Hierfür wurden im wesentlichen die selben Individuen benutzt, an denen zuvor die Ernährung untersucht worden ist. Dementsprechend stammen die Tiere aus vier Gebieten des Weddellmeeres (siehe auch Kap. 2.1) und innerhalb dieser Gebiete aus unterschiedlichen Tiefen (Tab.5.-1). Die Einteilung der Tiefenstufen (0-500 m, 501-1000 m, >1000 m) orientierte sich an den hydrographischen Verhältnissen im Untersuchungsgebiet (siehe z.B. Hellmer & Bersch 1985). Es muß jedoch berücksichtigt werden, daß der Tiefenbereich 0-500 m, bedingt durch das aufliegende Schelfeis, erst bei etwa 100 m beginnt (flachste untersuchte Probe aus 130 m Tiefe).

In der Regel wurde aus allen Gebieten und Tiefen, in denen eine größere Menge von Tieren unterschiedlicher Größe präsent war, eine repräsentative Anzahl präpariert. Insgesamt wurden 844 Ophiuroiden aus dem Weddellmeer untersucht.

Die Fixierung in 4% Formalin und spätere Umsetzung in Ethanol war generell ausreichend, um die Tiere in einem guten Zustand zu erhalten. Tab.5.-1 Anzahl untersuchter Individuen der 5 Ophiuroiden-Arten aus verschiedenen Gebieten und Tiefen. Gebiete: KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay /Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne

Art	Gebiet	0-500 m	501-1000 m	> 1000 m	Summe
Astrotoma	KN	33	1	/	
agassizii	HB	34	24	/	
	VB	1	1	1	
	FR	18	1	/	109
Ophionotus	KN	30	1	30	
victoriae	HB	34	/	1	
	VB	/	1	36	
	FR	40	1	/	170
Ophiurolepis	KN	41	21	/	
gelida	HB	41	34	/	
	VB	1	/	/	
	FR	39	/	/	176
Ophiurolepis	KN	34	/	23	
brevirima	HB	33	33	33	
	VB	1	1	1	
	FR	/	17	/	173
Ophioceres	KN	60	40	/	
incipiens	HB	59	37	20	
	VB	/	/	/	
	FR	/	/	/	216

5.2.2 Vermessung des Scheibendurchmessers

Material & Methoden

Das Maß für die Größe von Ophiuroiden ist der Scheibendurchmesser. Dieser ist nach O'Connor et al. (1983) und Gage (1990a) definiert als die Distanz zwischen der Armbasis und dem gegenüberliegenden Interradius (Abb.5.-1). Vier Ophiuroiden-Arten wurden auf diese Art und Weise vermessen, die Ausnahme stellte *Astrotoma agassizii* dar. Im Gegensatz zu den anderen Arten, deren Scheibendecke durch Schuppen unterschiedlicher Größe relativ massiv und starr ist, besitzt *A. agassizii* radiale Kiele auf der Scheibe, die vom Rand bis fast zur Mitte reichen. Diese Kiele sind überspannt von einer flexiblen dicken Haut, die sich je nach Fixierungszustand stark zurückzieht. Eine Vermessung von der Armbasis zum gegenüberliegenden Interradius ist daher in der Regel zu ungenau. Für die Messung des Scheibendurchmessers dieser Art wurden daher die Kiele gewählt, die als feste Skelettelemente die Meßfehler minimieren. Gemessen wurde jeweils quer über die Scheibe, entlang dem Verlauf zweier gegenüberliegender Kiele (siehe auch Fototafel 3.-1).

Bei allen Individuen mit einem Scheibendurchmesser von über 5 mm erfolgte die Vermessung mit einer Schieblehre, während alle kleineren Tiere mit einem Okularmikrometer im Binokular vermessen wurden. Die Scheiben aller Schlangensterne wurden mehrere Male an verschiedenen Stellen vermessen, bei Schwankungen der Meßwerte wurde der Mittelwert verwendet. Die Meßgenauigkeit betrug 0,05 bis 0,1 mm.



Abb.5.-1 Vermessung des Scheibendurchmessers (S) von der Armbasis bis zum gegenüberliegenden Interradius. Verändert nach Schoener (1969).

5.2.3 Morphologie des Armskeletts

Die Arme von Ophiuroiden sind deutlich segmentiert. Jedes dieser Segmente besteht aus fünf Endoskelettelementen: einem sogenannten Wirbelknöchelchen und vier umhüllenden Platten (Wilkie 1978, Abb.5.-2). Jeder Wirbel besteht aus paarig miteinander verschmolzenen Ambulakralknöchelchen (Hyman 1955).

Die Segmente des Ophiuroidenarms enthalten außerdem zwei Paare von Zwischenwirbelmuskeln, die die Wirbel miteinander verbinden und aus strahlenförmig angeordneten Reihen von Muskelfasern bestehen (Wilkie & Emson 1987). Zentral werden die Zwischenwirbelmuskeln durch das Zwischenwirbelligament getrennt, das ein typisches Bindegewebe aus parallelen Kollagenfasern ist (Abb. 5.-3)(Emson & Wilkie 1980). Während innerhalb eines Segments die Verbindungen zwischen den einzelnen Armschildern und zwischen den Armschildern und dem Wirbel starr sind, sind diese zwischen den Armschildern benachbarter Segmente bewegliche ligamentöse Gelenke, was sich in der hohen Beugungsfähigkeit des Armes zeigt (Wilkie 1978). Die hauptsächliche intersegmentale Gelenkverbindung zwischen benachbarten Wirbeln besteht aus einem komplexen System von Gelenkköpfen, den Fossae und dem Zwischenwirbelligament. In einer Rinne auf der oralen Seite des Wirbels verlaufen der Radialnerv, der Wassergefäßkanal und der Hämalkanal (Abb.5.-2)(Wilkie 1978).

Das Endoskelett aller Echinodermen besteht aus Kalk (71-95% Calciumcarbonat, 3-15% Magnesiumcarbonat), die porösen Skelettstückchen werden als "Stereom" bezeichnet

(siehe z.B. Ubaghs 1969, Smith 1980, Bray 1985). Das Stereom der Wirbelknöchelchen ist ein dreidimensionales Netzwerk aus Knochenbälkchen, wobei mehrere Stereomtypen unterschieden werden können. Die Fossae (Abb.5.-2) bestehen aus einem feinporigen Labyrinthstereom. Dieser Begriff geht auf Smith (1980) zurück, der die Mikrostruktur des Echinoidenstereoms untersuchte. Er identifizierte und benannte eine Vielzahl unterschiedlicher struktureller Muster und wandelte die bis dahin bestehende Nomenklatur ab. Nach Smith (1980) besteht ein labyrinthartiges Stereom aus einem völlig unorganisierten Netz, einige Abschnitte zeigen ein dreidimensionales Durcheinander von miteinander verbundenen Knochenbälkchen. Dies kann einer sehr groben, offenen Struktur, aber auch einer feinen, eher kompakten Struktur entsprechen. Poren sind häufig eiförmig, aber schwer zu definieren, da dieses Stereom keine ebene Oberfläche bildet. Die Fossae bieten mit ihrem Labyrinthstereom eine ideale Anheftungsmöglichkeit für Muskelfasern durch Kollagensehnen (Bray 1985). Das Stereom der Fossae zeigt meist gut ausgeprägte Wachstumsringe, die als radiale und konzentrische Bänder erscheinen und auf zuwachsbedingte Skelettmodifikationen hindeuten (Gage 1990a, Bray 1985). Diese Änderungen der Porengröße des Stereoms sind häufig auch mit deutlich sichtbaren "Kämmen" und "Tälern" auf den Fossae verbunden. Die Ringe werden als Widerspiegelung der saisonal unterschiedlichen Wachstumsrate interpretiert (Gage 1990a, Dahm 1993).

Die Flächen zwischen den Fossae (= Gelenkregion) besitzen eine massivere und grobporigere Stereomstruktur, die als "galleried stereom" bezeichnet wird (Smith 1980, Bray 1985). Die unmittelbare Umgebung dieser Gelenkfläche dient als Anheftung für die Fasern des Zwischenwirbelligaments (Wilkie & Emson 1987).



Abb.5.-2 Skelettbestandteile eines Armsegments. Verändert nach Wilkie (1978).



Abb.5.-3 Aborale Ansicht eines Ophiuroidenarms. Segmente 1-3 sind vollständig, bei den Segmenten 4 bis 6 fehlen die Armschilder und Muskeln. Die Scheibe befindet sich auf der linken Seite.

L: Ligament, K: Wirbelknöchelchen, M: abgeschnittene Muskeln. Verändert nach Wilkie (1978).

5.2.4 Präparation der Wirbelknöchelchen

Die Vorgehensweise bei der Präparation der Skelettelemente orientiert sich an der von Gage (1990a) beschriebenen Methode. Ausführlichere Hinweise finden sich auch bei Dahm (1991,1993), weshalb ich an dieser Stelle die Beschreibung der Methodik relativ knapp halte.

Nachdem der Scheibendurchmesser aller Individuen der Arten Astrotoma agassizii, Ophionotus victoriae, Ophiurolepis gelida, Ophiurolepis brevirima und Ophioceres incipiens bestimmt worden war, wählte ich aus verschiedenen Gebieten und Tiefen eine repäsentative Anzahl von Individuen aus, die das vorhandene Größenspektrum gut abdeckte. Die kleinsten präparierten Individuen hatten einen Scheibendurchmesser von 1 bis 2 mm. Für die Untersuchungen im Rasterelektronenmikroskop (REM) wurden die einzelnen Tiere zunächst in 5%iger Chlorbleichlauge (NaOCl) bei 60°C im Trockenschrank aufgelöst. Das NaOCl löste die organische Substanz je nach Größe des Individuums in einem Zeitraum von 20 Minuten bis zu 12 Stunden auf.

Nachdem die Skelettelemente soweit von Gewebe befreit waren, daß sie als saubere kalkweiße Strukturen erschienen, wurde die NaOCl abgegossen, und die Probe wurde mehrmals gespült. Das erste Wirbelknöchelchen eines jeden Arms wurde unter dem Binokular isoliert. Für die Untersuchungen der Wachstumsringe wurden stets Knöchelchen von der Armbasis verwendet, da so eine Verfälschung der Ergebnisse

Material & Methoden wachstum, Produktivität, Mortalität

durch regenerierte Armteile ausgeschlossen werden kann. Nach einer Spülung der Armknöchelchen in absolutem Ethanol wurden sie getrocknet und in einem Glasröhrchen aufbewahrt.

Für die Untersuchungen im REM wurden die Knöchelchen mit dem vakuumfesten Kleber Leit-C auf elektrisch leitende Präparathalter montiert. Um den elektrischen Kontakt zwischen der leitenden Oberfläche des Präparates und dem Präparathalter zu verbessern, wurden bei größeren Knöchelchen zusätzliche Brücken mit dem Kleber zwischen Fossae und Träger gelegt.

Um eine Aufladung der Objekte im Rasterelektronenmikroskop zu verhindern und somit eine einwandfreie Abbildung zu garantieren, muß eine präparative Methode gewählt werden, die die Oberflächenleitfähigkeit der Probe erhöht. Für die Ophiuroiden-Skelettelemente benutzte ich eine Gold-Bedampfung mit der Hochvakuum-Aufdampfanlage Edwards Coating-System E 306 A.

So vorbereitet wurden die Objekte im REM fotografiert und später analysiert.

Für die Art *Astrotoma agassizii* zeigte sich sehr schnell, daß die Analyse der REM-Fotos nur unbefriedigende Ergebnisse erbringt. Die Wirbelknöchelchen wurden stattdessen in Aluschälchen im Muffelofen bei einer Temperatur von 450° für 1 bis 3 min gebrannt. Die Analyse der Wachstumsringe erfolgte im Binokular.

5.2.5 Analyse der Wachstumsringe

Für die Analyse der Wachstumsringe der vier Arten *O. victoriae*, *O. gelida*, *O. brevirima* und *O. incipiens* wurden etwa 1500 REM-Fotos ausgewertet. Mit Hilfe eines planomorphometrischen Bildanalyseprogramms (CUE 2, Olympus) konnten die Negative über ein Binokular direkt auf einen Bildschirm übertragen werden, auf dem die Vermessungen durchgeführt wurden. Die Messungen gliederten sich in drei Teile (Abb.5.-4):

- Von der Längsachse des Knöchelchens bis zur Außenkante der Fossa im 45°-Winkel (= Gesamtradius des Knöchelchens, K).
- II. Vom sichtbaren Wachstumsbeginn, d.h. von dem Punkt, wo das Gelenk den Blick auf die Fossa freigibt (= Größe der Fossa, F).
- III. Vom sichtbaren Wachstumsbeginn bis zum Mittelpunkt jedes feinporigen Rings und bis zur Außenkante. Die Ringe werden immer im rechten Winkel geschnitten (= Ringvermessung, C).

Der Radius des Wirbelknöchelchens $\mathbf{K}_{\mathbf{n}}$ am Ring \mathbf{n} wurde wie folgt berechnet:

$$(1) K_n = K - F + C_n$$

Unter der Voraussetzung, daß das Wachstum des Armknöchelchens linear mit dem der Scheibe korreliert ist, können die Wachstumsstadien, die durch die Wachstumsringe repräsentiert werden, in Einheiten des Scheibendurchmessers ausgedrückt werden (Gage 1990a, Dahm 1993)

Für A. agassizii erfolgte eine Vermessung des Knochenradius (K) und des Gelenkradius (G = K - F) mit einem elektronischen Bildanalyse-Programm (VIDS, Fa. Al Tektron, Meerbusch) direkt an den Wirbelknöchelchen. Die Analyse der Wachstumsringe erfolgte im Binokular. Aufgrund der sehr feinen Ringstrukturen umfaßte sie lediglich das Zählen der Ringe, eine Vermessung war nicht möglich.



Abb.5.-4 Schematische Darstellung der oberen Fossa der proximalen Seite eines Ophiuroiden-Wirbelknöchelchens (nur rechte Seite) und der Ringvermessung.

 $K = Gesamtradius des Knöchelchens, F = Fossagröße, C_1, C_2 = Distanz zwischen dem sichtbaren Wachstumsbeginn bis zum Mittelpunkt des ersten (C_1) und zweiten (C_2) feinporigen Rings.$

5.2.6 Auswertungsmethoden und statistische Verfahren

Im folgenden Kapitel werde ich alle Analyseverfahren vorstellen, die für die Auswertung der Untersuchungen des Wachstums, der Produktivität und der Mortalität verwendet wurden.

5.2.6.1 Morphometrische Beziehungen

I. Größen-Gewichtsbeziehungen

Größen-Gewichtsbeziehungen wurden für alle fünf Schlangenstern-Arten aufgestellt, wobei sich die Vorgehensweise bei A. agassizii von der bei den anderen vier Arten unterschied. Für O. victoriae, O. gelida, O. brevirima und O. incipiens wurde entsprechend den Ergebnissen der Wachstumsuntersuchungen eine repräsentative Anzahl von Tieren pro Gebiet und/oder Tiefenstufe verascht. Nach der Vermessung und der Entfernung der Gonaden wurden die Tiere in destilliertem Wasser gespült und mit Filterpapier abgetupft. Um die Ergebnisse nicht zu verfälschen, habe ich in der Regel unbeschädigte Schlangensterne mit vollständigen Armen verwendet. War dies aus Materialmangel nicht möglich, wurden Tiere mit zumindest ein bis zwei vollständigen Armen benutzt und die Arme getrennt von den Scheiben verascht, um später das Gewicht eines intakten Ophiuroiden berechnen zu können. Nach der Bestimmung des Feuchtgewichts (FG) erfolgte eine Trocknung bei 60°C im Trockenschrank bis zur Gewichtskonstanz, d.h. etwa 24 Stunden. Lampitt et al. (1986) geben eine Trocknungszeit von 14 h bei 60°C für Megabenthos an. Brunswig (1973), Lovegrove (1962) und Lappalainen & Kangas (1975) rechnen bei Makrobenthos mit einer Trocknungszeit von 16-18 h bei 70°C. Die Proben wurden im Exsikkator abgekühlt und das Trockengewicht (TG) bestimmt.

Anschließend erfolgte ein Verglühen der organischen Substanz im Muffelofen bei 500°C für 8 bis 15h, ebenfalls bis zur Gewichtskonstanz. Lampitt et al. (1986) geben eine Veraschungszeit von 4h bei 500°C an, während Mühlenhardt-Siegel (1981) 7h, aber bei 510°C verascht. Wichtig ist ein Temperaturbereich von 500°C bis 520°C, da so das gesamte organische Material verbrennt, nicht aber der Kalk angegriffen wird.

Die Proben wurden wiederum im Exsiccator abgekühlt und das Aschegewicht bestimmt. Das aschefreie Trockengewicht (AFTG) ergibt sich für jedes einzelne Individuum aus der Differenz zwischen dem Trockengewicht und der Asche.

Mit einer Kovarianzanalyse (ANCOVA) wurde für alle vier Arten getestet, ob sich die Größen-Gewichtsbeziehungen einzelner Gebiete und/oder Tiefenstufen signifikant unterschieden, oder ob die Daten zusammengefaßt werden konnten.

Wachstum, Produktivität, Mortalität Material & Methoden

Für die Größen-Gewichtsbeziehung von *A. agassizii* konnten insgesamt nur 5 Individuen verascht werden, da nicht genügend Material zur Verfügung stand. Die Trocknungszeit betrug bei dieser sehr großen Art bis zu 45 h, die Veraschungszeit bis zu 24 h. Mit den AFTG/FG Faktoren dieser 5 Tiere wurden die Feuchtgewichte weiterer 15 Individuen in AFTG umgerechnet. In die Größen-Gewichtsbeziehung dieser Art gehen somit 5 veraschte Tiere und zusätzlich 15 Tiere ein, für die das AFTG aus dem FG berechnet wurde.

Die Größen-Gewichtsbeziehung wird durch die Formel

(2) $W = a \bullet S^b$; W = Gewicht, S = Scheibendurchmesser

beschrieben. Mit Hilfe von Computerprogrammen ist eine direkte Anpassung einer nichtlinearen Funktion an Größen-Gewichts- oder auch Wachstumsdaten möglich. Diese Programme basieren auf iterativen Anpassungsalgorithmen wie z.B. Newton, Marquard oder Simplex (Rice 1983, Press et al. 1986).

II. Beziehung zwischen Scheibendurchmesser (S) und dem entsprechenden Wirbelknochenradius (K)

 $(3) \qquad \mathbf{K} = \mathbf{a} + \mathbf{b} \cdot \mathbf{S}$

Das Aufstellen dieser Beziehungen ist Voraussetzung für die Wachstumsuntersuchungen. Die morphometrische Beziehung (3) wird durch eine Regression beschrieben, die auf Ricker (1975) zurückgeht. Er unterscheidet zwei Arten von linearen Regressionen:

- Vorhersagbare Regression ("predictive regression")
 Das allgemein übliche Modell, das aber nur benutzt werden sollte, wenn die x-Variable keiner natürlichen Variabilität ausgesetzt ist und keinen Meßfehler hat.
- Funktionale Regression ("functional regression") x- und y-Werte sind Gegenstand natürlicher Variabilität. Es wird ein funktionaler Zusammenhang zwischen zwei Variablen hergestellt, so daß die Anpassung zu beiden Achsen hin erfolgt.

Da eine funktionale Regression für die Beschreibung von vielen biologischen Zusammenhängen besser geeignet ist, verwendete ich das GM-Modell (Geometric Mean) nach Ricker (1975), um die morphometrische Beziehung (3) zu berechnen. Material & Methoden Wachstum, Produktivität, Mortalität

Die Berechnung erfolgte als Umrechnung der linearen Funktion

 $(4) \qquad y = a + b \bullet x$

GM-Regression:

(5) $y = a_{GM} + b_{GM} \cdot x$, wobei $b_{GM} = b/r$ und $a_{GM} = y_m \cdot b_{GM} \cdot x_m$ $x_m, y_m =$ Mittelwerte von x und y, $r^2 =$ Korrelationskoeffizient

5.2.6.2 Wachstumsanalyse

Das Ziel der Wachstumsuntersuchungen ist, eine Beziehung zwischen dem Scheibendurchmesser (S) und dem Alter der Tiere (t) aufzustellen. Das heißt also:

(6) $S_t = f(t)$

Hierfür ist es notwendig, die Ringe auf den Wirbelknöchelchen, die als jährlich angelegte Wachstumsringe interpretiert werden, auszuzählen und zu vermessen. Die Frage, ob die Wachstumsringe tatsächlich Jahresringe sind, wird im Kap. 5.4.1.1 diskutiert.

Dies bedeutet, daß zunächst der Wirbelknochenradius (K) als Funktion der Zeit verwendet wird:

(7)	$K_t = f(t)$	da
(8)	$S_t = a + b \bullet K$	ist, folgt
(9)	$S_t = a + b \bullet f(t)$	

Zur Beschreibung des asymptotischen Größenwachstums wurde das generelle Modell von Schnute (1981) benutzt, das die verschiedenen historischen Wachstumsmodelle wie z.B. Von Bertalanffy, Richards und Gompertz als Spezialfälle enthält. Generelles Wachstumsmodell nach Schnute (1981):

(10)
$$S_t = [S_1^B + (S_2^B - S_1^B) \bullet \dots] \frac{1 - e^{-A \bullet (t - \tau_1)}}{1 - e^{-A \bullet (\tau_2 - \tau_1)}}] \frac{1}{B}$$

Das Modell beinhaltet vier Parameter:

A = Konstante (Zeit $^{-1}$)

B = Konstante (dimensionslos)

 S_1 und S_2 = Größe zum Zeitpunkt τ_1, τ_2

 τ_1 , τ_2 = Alter 1 und 2, vom Anwender festgelegt, i.d.R. niedrigster und höchster Wert im Datensatz _____

Tab.5.-2 zeigt die historischen Wachstumsmodelle, die Spezialfälle des generellen Schnute-Modells sind. In Tab.5.-3 finden sich die Formeln für die Berechnung von t_0 , S_∞ und t*.

 Tab.5.-2
 Historische Wachstumsmodelle (Spezialfälle des generellen Wachstumsmodells nach Schnute (1981)

$S = Größe$, $S_{\infty} = asymptotische Endgröße$, $k = Wachstumskonstante$ (beschreibt "wie schnell"	das Tier
wächst), t_0 = Alter bei Größe 0, t* = Alter am Wendepunkt, D = Konstante	

	A > 0	$\mathbf{A} = 0$	$\mathbf{A} < 0$
B > 0	generelle Von Bertalanffy $S_t = S_{\infty} \cdot (1 - e^{-k} \cdot (t - to))D$ k = A, D = 1/B	-	-
B = 1	spezielle Von Bertalanffy (D = 1) $S_t = S_{\infty} \cdot (1 - e^{-k} \cdot (t - to))$ k = A	Linear $S_t = k \cdot (t - to)$	Exponentiell $S_t = \alpha + \beta \cdot e^{\gamma \cdot t}$
B = 1/2	-	Quadratisch $S_t = (\alpha + \beta \cdot t)^2$	-
$\mathbf{B} = 0$	Gompertz $S_t = S_{\infty} \cdot e^{-k} \cdot (t - to)$ k = A	hoch t $S_t = \alpha \bullet \beta^t$	-
B < 0	Richards $S_t = S_{\infty} \cdot (1 - D \cdot e^{-k} \cdot (t - t^*))^{1/D}$ k = A, D = B	-	-
B = -1	Logistisch $S_t = S_{\infty} / (1 + e^{-k} \cdot (t - to))$ k = A	-	-

 $Tab.5.-3 \qquad \mbox{Generelles Wachstumsmodell nach Schnute: Berechnung des Alters t_0, des asymptotischen Grenzwerts S_{\infty} und des Alters t* am Wendepunkt der Kurve.}$

Ist B = 0 gibt es kein Alter t_0

Ist A = 0 gibt es kein S_{∞} und keinen Wendepunkt

	$\mathbf{A} \neq 0 \ \& \ \mathbf{B} \neq 0$
t ₀ =	$\tau 1 + \tau 2 - (1/A) \cdot \log_e(T1/T2)$
	$T1 = e^{A \cdot \tau 2} \cdot y 2^{B} - e^{A \cdot \tau 1} \cdot y 1^{B}$ $T2 = y 2^{B} - y 1^{B}$
$S_{\infty} =$	(T1/T2)(1/B)
	$T1 = e^{A \bullet \tau 2} \bullet y 2^{B} - e^{A \bullet \tau 1} \bullet y 1^{B}$
	$T2 = e^{A \cdot \tau 2} - e^{A \cdot \tau 1}$
t* =	$\tau 1 + \tau 2 - (1/A) \cdot \log_e(T1/T2)$
	$T1 = B \bullet (e^{A \bullet \tau 2} \bullet y 2^B - e^{A \bullet \tau 1} \bullet y 1^B)$
	$T2 = y2^{B} - y1^{B}$

- Wachstumsanalyse der Ophiuroiden

In diesem Kapitel werde ich zunächst die Methode der Wachstumsanalyse für die vier Arten O. victoriae, O. gelida, O. brevirima und O. incipiens beschreiben. A. agassizii stellt einen Sonderfall dar, der eine andere Methode der Analyse erforderte. Diese wird am Ende des Kapitels vorgestellt.



Abb.5.-5 Analyse des Wachstums der Ophiuroiden-Arten (Ausnahme: A. agassizii).

SID = Größen-Zuwachsdaten, SAD = Größen-Altersdaten

Die Vermessung der Wachstumsringe auf den Wirbelknöchelchen liefert Größen-Zuwachsdaten ("size-increment data", SID, S₁ bei t = x; S₂ bei t = x+1...). Die Bestimmung der Wachstumsparameter aus SID ist prinzipiell möglich, z.B. mit einem Ford-Walford-Plot (Ricker 1975), der die Schätzung der Parameter k und S_∞ der v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion ermöglicht (k = -ln(b), S_∞ = a/1-b). Der Nachteil dieser Methode ist allerdings, daß sich mit zunehmender individueller Variabilität des

Wachstum,	Produktivität,	Mortalität
-----------	----------------	------------

Wachstums ein immer stärkerer systematischer Fehler ergibt (Sainsbury 1980). Da die individuelle Variabilität des Wachstums bei Ophiuroiden, und so auch bei den hier bearbeiteten Arten, relativ hoch ist (z.B. Gage 1990a, Dahm 1993), habe ich für die Analyse des Wachstums der antarktischen Ophiuroiden mehrere Ansätze kombiniert (Abb.5.-5)

Aus den oben genannten Gründen sind Größen-Zuwachsdaten (SID) keine ausreichende Grundlage für die Erstellung von Wachstumskurven. Es werden Größen-Altersdaten (SAD) benötigt, d.h., jedem Wachstumsring muß ein Alter zugeordnet werden. Um diese Größen-Altersdaten jedoch zu erhalten, sind bei den Ophiuroiden nicht nur Ringzählungen und -vermessungen notwendig, sondern auch eine Korrektur dieser Daten für möglicherweise überwachsene Ringe (Methode siehe unten). Um diese Korrektur vornehmen zu können, ist die Information erforderlich, ob sich das Wachstum in verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen unterscheidet, oder ob alle Tiere gemeinsam bearbeitet werden können. Für einen Test, ob solche Unterschiede im Wachstum bestehen, ist jedoch eine Wachstumskurve erforderlich, die aber in diesem Fall nicht berechnet werden kann, da noch keine korrigierten Größen-Altersdaten (SAD) vorliegen. Um dieses Problem zu lösen, habe ich mich für einen Kompromiß entschieden: Den Test auf Unterschiede im Wachstum in verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen habe ich varianzanalytisch mit den Größen-Zuwachsdaten (SID) durchgeführt. Die Ergebnisse sind möglicherweise mit kleinen Fehlern behaftet, die aber für alle Gebiete und/oder Tiefen als gleich angenommen werden.

Die Analyse des Wachstums der Ophiuroiden lief demnach nach folgendem Schema ab (Abb.5.-5): In einem ersten Schritt wurde für alle Individuen einer Art aus den Größen-Zuwachsdaten ein Ford-Walford-Plot berechnet. Die Residuen (Abweichungsquadrate) der linearen Regression werden benutzt, um Unterschiede in den Ringabständen, bzw. Zuwächsen, in unterschiedlichen Gebieten und/oder Tiefen festzustellen. Mit Hilfe dieser Methode konnte entschieden werden, ob die Wachstumsdaten der jeweiligen Art nach Gebieten und/oder Tiefen getrennt weiterbearbeitet oder zusammengefaßt werden konnten.

Sind genügend kleine Individuen vorhanden, deren Ringe nicht überwachsen sind, kann eine Korrektur der Ringlesungen erfolgen, d.h. bei allen größeren Tieren wird jedem sichtbaren Wachstumsring ein "reales" Alter (s.u.) zugeordnet (1,2,3.....Jahre, siehe unten). Die so erhaltenen Größen-Altersdaten werden benutzt, um die mittlere individuelle Wachstumskurve einer Population zu berechnen.

Sind kleine Individuen nicht vorhanden (wie in den Vergleichsgebieten), kann eine solche Korrektur nicht erfolgen, d.h., die SID können nicht in Größen-Altersdaten (SAD) umgewandelt werden. Dies bedeutet, daß eine Beschreibung des Wachstums dieser Populationen mittels einer verläßlichen Wachstumskurve nicht möglich ist. Um das Wachstum trotzdem mit dem anderer Populationen vergleichen zu können, kann einerseits ein Ford-Walford-Plot für alle Individuen zusammen berechnet werden, um anhand der Residuen Gebietsunterschiede festzustellen. Außerdem können über Ford-Walford-Plots für einzelne Tiere individuelle v. Bertalanffy-Wachstumskurven berechnet werden, die einen Eindruck von der individuellen Variabilität des Wachstums vermitteln. Aus den Parametern k und S_∞ der v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion kann die Wachstumsleistung jedes Tieres mit dem "Index of overall growth performance" (IGP) berechnet werden (Moreau et al. 1986):

(11) IGP = $\log k + 2\log S_{\infty}$

Diese IGP-Daten verschiedener Gebiete und/oder Tiefen können dann varianzanalytisch verglichen werden.

Die oben erwähnte "Korrektur" von Ringlesungen beruht auf einer speziellen Problematik bei Ophiuroiden. Mit zunehmender Größe bzw. Alter kommt es auf den Wirbelknöchelchen zu einer Überwachsung und Verdeckung von Ringstrukturen, was die Ergebnisse der Wachstumsanalyse erheblich beeinflußt (siehe dazu auch Kap. 5.3.2). Um diese Fehlerquelle auszuschalten, muß demnach unterschieden werden zwischen dem virtuellen Alter der Tiere (= Anzahl der sichtbaren Wachstumsringe) und dem "realen" Alter (= Anzahl evtl. überlagerter Wachstumsringe + Anzahl der sichtbaren Wachstumsringe).

Bei allen sehr kleinen Tieren (bis etwa 2-3 mm Scheibendurchmesser) kann davon ausgegangen werden, daß alle angelegten Ringe auch sichtbar sind. Sie können somit direkt vermessen und z.B. als Ring "Alter 1" und Ring "Alter 2" bezeichnet werden. Diese Tiere werden im folgenden "sichere" Tiere genannt, da die Zuordnung eines Alters auf direkten Messungen beruht. Nach der Vermessung einer möglichst großen Anzahl solcher "sicheren" Tiere ergibt sich jeweils ein Größenbereich (Radius) des Wirbelknöchelchens (K), in dem der Ring des Alters 1 und der Ring des Alters 2 angelegt wird. Die Obergrenze dieser Größenbereiche wird je nach Alter als K_{max1} und K_{max2} bezeichnet.

Bei allen Tieren, bei denen der Radius des ersten sichtbaren Wachstumsrings größer als K_{max1} ist, wird zum virtuellen Alter an diesem und allen folgenden Wachstumsringen eins addiert, da offensichtlich der Ring des Alters 1 überwachsen und somit nicht sichtbar ist.

Ist der Radius des ersten sichtbaren Ringes größer als K_{max2} , so wird wiederum zum virtuellen Alter dieses Ringes und aller folgenden eins addiert.

Um K_{max3} (maximaler Radius am Ring des Alters 3) zu bestimmen, werden Tiere verwendet, bei denen die Ringe mindestens ab dem Alter 2 sichtbar sind und somit der

Ring des Alters 3 eindeutig festliegt. Bei allen Tieren, deren Radius des ersten sichtbaren Rings größer ist als K_{max3} , wird wiederum bei allen Ringen das virtuelle Alter um ein Jahr erhöht.

Alle folgenden Werte für K_{max} ($K_{max4,5...n}$) können auf dieselbe Art und Weise wie K_{max3} bestimmt werden, und zwar an den Tieren, bei denen mindestens einem Ring bereits ein "reales" Alter zugeordnet werden konnte.

Dieses iterative Verfahren (Bestimmung von K_{max} und die Überprüfung des virtuellen Alters) wird solange wiederholt, bis allen Ringen der Tiere ein "reales" Alter zugeordnet worden ist.

Beispiel:

Bei der Ringvermessung eines großen Tieres finden sich folgende Werte:

1. sichtbarer Ring500 μm Knochenradius, virtuelles Alter: 1 Jahr2. sichtbarer Ring700 μm Knochenradius, virtuelles Alter: 2 JahreAnhand kleiner Tiere wurde K_{max1,2,3} bestimmt.

Iterativer Prozeß:

1. Durchgang: $K_{max1} = 200 \ \mu m$. K am 1. sichtbaren Ring ist größer als K_{max1} , was bedeutet, daß der Ring des Alters 1 bereits überwachsen ist. Zum virtuellen Alter dieser Ringe wird eins addiert.

1. sichtbarer Ring	500 µm Knochenradius, virtuelles Alter: 2 Jahre
2. sichtbarer Ring	700 µm Knochenradius, virtuelles Alter: 3 Jahre

2. Durchgang: $K_{max2} = 400 \ \mu\text{m}$. K am 1. sichtbaren Ring ist größer als K_{max2} . Es sind also bereits zwei Ringe überwachsen, das virtuelle Alter wird um eins erhöht.

1. sichtbarer Ring	$500 \mu\text{m}$ Knochenradius, virtuelles Alter: 3 Jahre
2. sichtbarer Ring	700 µm Knochenradius, virtuelles Alter: 4 Jahre

3. Durchgang: $K_{max3} = 600 \ \mu$ m. K am 1. sichtbaren Ring ist kleiner als K_{max3} . Dies bedeutet, daß der 1. sichtbare Ring dem Ring des Alters 3 und der 2. sichtbare Ring somit dem Alter 4 entspricht.

Die für dieses Tier vollständige Ringanalyse müßte also lauten:

1. Ring = "reales" Alter 1	überwachsen	
2. Ring = "reales" Alter 2	überwachsen	
3. Ring = "reales" Alter 3 und	d 1. sichtbarer Ring	K = 500 μm
A Disco Baselisell Altern Asses	10 sishtharas Dima	$V = 700 \mu m$

4. Ring = "reales" Alter 4 und 2. sichtbarer Ring $K = 700 \ \mu m$

Die Wachstumsanalyse für A. agassizii mußte entsprechend der in Kap. 5.2.5 beschriebenen veränderten Ringanalyse nach einer anderen Methode durchgeführt werden. Eine Überprüfung auf Unterschiede im Wachstum in verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen anhand von Größen-Zuwachsdaten war generell nicht möglich, da diese Daten nicht erhoben werden konnten. Für die Analyse des Wachstums von A. agassizii wurden daher die Daten aller Individuen zusammengefaßt.

Um aus den Daten, die auf reinen Ringzählungen beruhen, zu errechnen, wieviele Ringe bei größeren Tieren überwachsen und somit unsichtbar sind, führte ich eine lineare Interpolation der fehlenden Ringe durch.

Alter = $a + b \cdot K$ (12)

Voraussetzung für eine lineare Interpolation ist, daß die Ringe im interpolierten Zeitraum in gleichen Abständen angelegt werden, d.h. daß der Zuwachs pro Jahr gleich ist. Dieses Problem wird im Kap. 5.4.1.2 noch diskutiert werden.

Bei dieser Methode werden ebenfalls die kleinsten Individuen genutzt, die noch keine überwachsenen Ringe aufweisen. Aus den Gelenk- und Wirbelknochenradien (G bzw. K) kann berechnet werden, wieviele Ringe bei den größeren Tieren überwachsen sein müssen.

Beispiel:

Es werden 5 kleine Tiere mit jeweils drei Wachstumsringen betrachtet:

mittlerer Knochenradius (K) dieser Tiere: 400 µm (Minimum: 380, Maximum: 420) mittlerer Gelenkradius (G) dieser Tiere: 250 µm

1. Durchgang: Bei allen Tieren, deren Gelenkradius so groß ist wie bei den kleinen Tieren der gesamte Knochen (380-420 µm), sind 3 Ringe durch das Gelenk überwachsen.

mittlerer K dieser Tiere: 700 µm Anzahl sichtbarer Ringe + 3 ->

Was passiert jetzt aber mit Tieren, deren K größer als 400, aber kleiner als 700 µm ist? Für diese Tiere wird mit Hilfe der linearen Interpolation berechnet, wieviele Ringe überwachsen sein müssen. Abb. 5.-6 verdeutlicht die Vorgehensweise: Die Strecke zwischen G = 250 und 400 wird in drei gleich große Teile geteilt.

Aus der linearen Interpolation folgt:

Tiere mit einem G < 275:	Alter = Anzahl sichtbarer Ringe + 0
Tiere mit einem $G = 275$ bis 325:	Alter = Anzahl sichtbarer Ringe + 1
Tiere mit einem $G = 325$ bis 375:	Alter = Anzahl sichtbarer Ringe + 2
Tiere mit einem G > 375:	Alter = Anzahl sichtbarer Ringe + 3

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Material & Methoden
-------------------------------------	---------------------

Die Tiere mit einem G >375 haben im Mittel 6 sichtbare Wachstumsringe. Laut linearer Interpolation sind sie jedoch 9 Jahre alt (Anzahl sichtbarer Ringe + 3). Diese Tiere werden in einem nächsten Durchgang benutzt, um für größere Tiere die Anzahl der überwachsenen Ringe zu berechnen.

2. Durchgang: Die 9 Jahre alten Tiere haben einen mittleren G von 400 μ m und einen mittleren K von 700 μ m. Bei allen größeren Tieren, deren Gelenkradius so groß ist wie bei den 9 jährigen der Knochenradius, sind 9 Ringe überwachsen. Das virtuelle Alter dieser Tiere beträgt im Mittel 10 Jahre, d.h. sie sind real 10 + 9 Jahre alt. Die lineare Interpolation der fehlenden Ringe bei Tieren mit einem G zwischen 400 und 700 wird nach obigem Muster durchgeführt.

Diese Vorgehensweise wird solange wiederholt, bis allen Tieren ihr "reales" Alter zugeordnet worden ist. Die Tiere, die als "sicher" bezeichnet werden können, sind in diesem Beispiel nur die 3, 9 und 19 jährigen, die Ringzahlen aller anderen Tiere dazwischen wurden linear interpoliert. Die Vor- und Nachteile dieser Methode werde ich in Kap. 5.4.1.2 diskutieren.



Abb.5.-6 Lineare Interpolation zur Berechnung überwachsener Wachstumsringe bei A. agassizii

G = Gelenkradius, K = Wirbelknochenradius

5.2.6.3 Produktion und Produktivität

Material & Methoden

Die Parameter Produktion und Produktivität sind Bestandteile des Energieflusses in biologischen Systemen, z.B. in einzelnen Tieren, Gruppen von Tieren oder Populationen.

Nach Crisp (1984) ist Produktion wie folgt definiert: Produktion (P) ist der Teil der aufgenommenen Nahrung oder Energie, der von den Organismen zum Aufbau von Biomasse verwendet wird (somatische Produktion).

Die Produktion ist also eine Veränderung der Biomasse pro Zeit:

(13)
$$P = dB/dt$$
 [g m⁻²a⁻¹]

Die Produktivität, ausgedrückt als $P_{\overline{B}}$ -Verhältnis, beschreibt die Veränderung der Biomasse pro Zeit und Biomasse.

(14) $P_{\overline{B}} = dB/(B \cdot dt)$ [a⁻¹]

Falls es nicht möglich ist, die Altersklassen der Population voneinander zu trennen, können Produktivität und Produktion mit der "Gewichtsspezifischen Wachstumsraten-Methode" nach Crisp (1984) berechnet werden, wofür eine Größen-Häufigkeitsverteilung, eine Wachstumsfunktion und eine Größen-Gewichtsbeziehung benötigt werden.

Die gewichtsspezifische Wachstumsrate (GSWR), die das Wachstum auf das bereits vorhandene Gewicht bezieht, ist wie folgt definiert:

(15)
$$GSWR_t = (1/w) \cdot (dw/dt)$$

Sie wird aus der Wachstumsfunktion (16) und der Größen-Gewichtsbeziehung (17) berechnet:

(16) $S_t = f(t)$, d.h. die Größe S ist eine Funktion der Zeit t (17) $W = a \cdot S^b$

Daraus ergibt sich die GSWR zum Zeitpunkt t:

(18) $GSWR_t = b \cdot (1/S_t) \cdot 1$. Ableitung von f(t) zur Zeit t

bzw. bei der Größe Si

(19) $GSWR_i = b \cdot (1/S_i) \cdot 1$. Ableitung von f(t) bei Größe S_i

Mit dem generellen Wachstumsmodell von Schnute ergibt sich folglich:

(20) $GSWR_i = b/S_i \cdot (A/B) \cdot S_i^{(1-B)} \cdot [y_1^B + \dots S_i^B]; A, B \neq 0$ (1-e-A $\cdot (\tau 2 - \tau 2)$)

Mit der Größen-Häufigkeitsverteilung kann für jede Größenklasse die somatische Produktion berechnet werden:

(21) $P_i = GSWR_i \cdot w_i \cdot N_i;$

$$\label{eq:generalized_states} \begin{split} i &= Größenklasse~(GK)~i\\ GSWR_i &= Gewichtsspezifische Wachstumsrate pro~GK_i\\ w_i &= Mittleres Individualgewicht bei mittlerer Größe der GK_i\\ N_i &= Anzahl der Tiere in GK_i \end{split}$$

Die Gesamtproduktion (P) errechnet sich aus

(22)
$$P = \sum P_i$$

Die jährliche somatische $P_{\overline{B}}$ -Rate wird aus der Gesamtproduktion und der Biomasse berechnet:

(23) P/\overline{B} -Rate= P/\overline{B} ; wobei $\overline{B} = \sum w_i \bullet N_i$

In dieser Arbeit basieren die Größen-Häufigkeitsverteilungen auf der Summe aller Tiere aus den Trawl-Fängen des entsprechenden Gebietes und/oder Tiefenbereichs und werden als repräsentativ für die Größen-Häufigkeitsverteilung der jeweiligen Population angesehen (siehe auch Kap. 3.4.1.1).

Die Produktion pro Flächeneinheit errechnet sich aus der $P_{\overline{B}}$ -Rate und einem Wert für die Biomasse pro Fläche (die Biomasse errechnet sich aus den mittleren Abundanzen und dem mittleren Individualgewicht; siehe Kap. 3.3).

5.2.6.4 Mortalität

Mortalität ist definiert als Abnahme der Abundanz einer Altersklasse mit dem Alter bzw. der Zeit. Die Mortalitätsrate Z beschreibt die Sterblichkeit von Individuen zu einer bestimmten Zeit t. Das einfachste Modell zur Beschreibung von Sterblichkeit ist das sogenannte "single negative exponential mortality model":

(24) $N_t = N_0 \cdot e^{-Z \cdot t}$

 N_t = Anzahl von Tieren zum Zeitpunkt t N₀ = Anzahl von Tieren zum Zeitpunkt 0 Z = Sterblichkeitsrate

Mit diesem Modell kann die Sterblichkeit benthischer Evertebraten in vielen Fällen gut beschrieben werden (siehe z.B. Brey 1986, Brey et al. 1990).

Stehen keine Altersklassen-Daten zur Verfügung, sondern nur eine Größen-Häufigkeitsverteilung und eine Wachstumskurve, kann die Mortalitätsrate Z mit Hilfe einer Größen-konvertierten Fangkurve ("size-converted catch curve", Pauly 1984, Brey et al. 1990) berechnet werden.

(25)
$$(N_i/\Delta t) = N_0 \cdot e^{-Z} \cdot t_i$$

Ni = Anzahl von Tieren der Größenklasse i

 $\Delta t = t_i$ obere Grenze - t_i untere Grenze (Zeit, die benötigt wird, um diese Größenklasse zu durchwachsen)

 t_i = relatives Alter bei mittlerer Größe in Größenklasse i

Δt korrigiert die lineare Größenskala mit einem Faktor, der proportional zur Änderung der Wachstumsgeschwindigkeit mit der Größe ist.

Zeigt die graphische Darstellung von ln $(N_i/\Delta t)$ gegen t_i einen Kurvenverlauf mit einem ansteigenden linken Arm (zeigt die zunehmende Fängigkeit des Fanggerätes mit zunehmender Größe bis auf 100%) und einem abfallenden rechten Arm (Mortalität), kann die Sterblichkeitsrate Z mittels einer linearen Regression über die Datenpunkte des rechten Arms berechnet werden:

(26) $\ln (N_i/\Delta t) = \ln (N_0') - Z \cdot t_i$

Wachstum, Produktivität, Mortalität

Ergebnisse

5.3 Ergebnisse

5.3.1 Morphometrische Beziehungen

Im folgenden werde ich die Ergebnisse zu den morphometrischen Beziehungen Größe-Gewicht und Scheibendurchmesser-Wirbelknochenradius für die fünf Ophiuroiden-Arten aus dem Weddellmeer vorstellen.

5.3.1.1 Größen-Gewichtsbeziehungen

Die Anzahl und Herkunft der veraschten Tiere pro Art richtete sich nach den Ergebnissen der Wachstumsuntersuchungen (Kap. 5.3.2). Zeigten sich Unterschiede im Wachstum in verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen, so wurden für diese Art entsprechend diesen Unterschieden auch mehrere Größen-Gewichtsbeziehungen aufgestellt und mit Hilfe einer Kovarianzanalyse auf signifikante Unterschiede getestet. Bei keiner der untersuchten Arten unterschieden sich die Größen-Gewichtsbeziehungen verschiedener Gebiete und/oder Tiefen. Die Daten wurden zusammengefaßt, und es wurde somit für jede Art nur eine Größen-Gewichtsbeziehung aufgestellt (nur Sommerproben).

- Astrotoma agassizii

Für die Aufstellung der Größen-Gewichtsbeziehung konnten aus Materialmangel nur 5 Individuen verascht werden (siehe auch Kap 5.2.6.1). Das Verhältnis aschefreies Trockengewicht (AFTG)/Frischgewicht (FG) zum Scheibendurchmesser (S) wird durch folgende Regression beschrieben:

(27) $AFTG/FG = 0,079 + 0,0006381 \cdot S$

Für 15 weitere Tiere konnte mit Hilfe dieser Regression das AFTG aus dem FG berechnet werden.

Die verwendeten Tiere wurden in verschiedenen Gebieten des Weddellmeeres (Kapp Norvegia, Halley Bay/Vestkapp, Filchner Rønne) in 0-500 m Tiefe gefangen. Die Größen-Gewichtsbeziehung wird durch die folgende Formel beschrieben

(28) $W = 0,00006 \cdot S^{3,057}$; W = Gewicht [g AFTG/Ind.]



Abb.5.-7 Astrotoma agassizii. Größen-Gewichtsbeziehung.

- Ophionotus victoriae

Für die Aufstellung der Größen-Gewichtsbeziehung wurden insgesamt 49 Individuen aus den Tiefen 0-500 m und >1000 m verschiedener Gebiete verascht (siehe auch Kap. 5.3.2). Die Ergebnisse für beide Tiefen waren nicht signifikant unterschiedlich.



Abb.5.-8 Ophionotus victoriae. Größen-Gewichtsbeziehung.

Die Größen-Gewichtsbeziehung wird durch die folgende Formel beschrieben

(29) $W = 0,00004 \bullet S^{2,797};$

W = Gewicht [g AFTG/Ind.]

- Ophiurolepis gelida

Für die Größen-Gewichtsbeziehung dieser Art wurden insgesamt 75 Individuen entsprechend den Ergebnissen der Wachstumsanalyse (Kap. 5.3.2) verascht. Die Tiere stammten aus: 1) Kapp Norvegia/0-500 m; 2) Kapp Norvegia + Halley Bay/501-1000 m, 3) Halley Bay + Filchner Rønne/0-500 m). Die Ergebnisse sind nicht signifikant unterschiedlich.



Abb.5.-9 Ophiurolepis gelida. Größen-Gewichtsbeziehung.

Die Größen-Gewichtsbeziehung wird durch die folgende Formel beschrieben

(30) $W = 0,00003 \cdot S^{2,892}$; W = Gewicht [g AFTG/Ind.]

- Ophiurolepis brevirima

Grundlage der Größen-Gewichtsbeziehung sind 30 Individuen aus den Gebieten Kapp Norvegia + Halley Bay/0-1000 m (siehe auch Kap. 5.3.2). Die Größen-Gewichtsbeziehung wird durch die folgende Formel beschrieben

(31) $W = 0,00015 \cdot S^{2,401}$; W = Gewicht [g AFTG/Ind.]



Abb.5.-10 Ophiurolepis brevirima. Größen-Gewichtsbeziehung.

- Ophioceres incipiens

Insgesamt wurden 48 Individuen für die Aufstellung der Größen-Gewichtsbeziehung verascht. Die Tiere stammen aus 1) Kapp Norvegia/0-1000 m und 2) Halley Bay/Vestkapp/0-1000 m (siehe auch Kap. 5.3.2). Es ergaben sich keine signifikanten Unterschiede.

Die Größen-Gewichtsbeziehung wird durch die folgende Formel beschrieben

(32)
$$W = 0,00008 \cdot S^{2,782}$$
; $W = Gewicht [g AFTG/Ind.]$



Abb.5.-11 Ophioceres incipiens. Größen-Gewichtsbeziehung.

Ergebnisse

wachstum, Produktivität, Mortalität Er	gebnisse
--	----------

5.3.1.2 Beziehung Scheibendurchmesser-Wirbelknochenradius

Die Beziehung Scheibendurchmesser (S) - Wirbelknochenradius (K) wird bei allen fünf untersuchten Ophiuroiden-Arten am besten durch eine lineare Regression beschrieben. Dies ist eine wichtige Voraussetzung für die Methode der Wachstums- und Altersanalyse.

- Astrotoma agassizii

Die Beziehung Scheibendurchmesser - Wirbelknochenradius wird durch die Formel

(33) $K = -0.12 + 0.104 \cdot S$; $r^2 = 0.959$; N = 105; [mm-mm]

beschrieben.



Abb.5.-12 Astrotoma agassizii. Beziehung zwischen Scheibendurchmesser S und Wirbelknochenradius K. Funktionale Regression (GM-Modell) berechnet nach Ricker (1975), siehe Kap. 5.2.6.1

- Ophionotus victoriae

Die Beziehung Scheibendurchmesser - Wirbelknochenradius wird durch die Formel

(34) $K = 0,106 + 0,094 \cdot S$; $r^2 = 0,977$; N = 161; [mm-mm]

beschrieben.



 Abb.5.-13 Ophionotus victoriae. Beziehung zwischen Scheibendurchmesser S und Wirbelknochenradius K.
 Funktionale Regression (GM-Modell) berechnet nach Ricker (1975), siehe Kap. 5.2.6.1

- Ophiurolepis gelida



Abb.5.-14 *Ophiurolepis gelida*. Beziehung zwischen Scheibendurchmesser S und Wirbelknochenradius K. Funktionale Regression (GM-Modell) berechnet nach Ricker (1975), siehe Kap. 5.2.6.1

Die Beziehung Scheibendurchmesser - Wirbelknochenradius wird durch die Formel

(35) $K = -0,007 + 0,086 \cdot S$; $r^2 = 0,964$; N = 135; [mm-mm]

beschrieben.

Ergebnisse

- Ophiurolepis brevirima



 Abb.5.-15 Ophiurolepis brevirima. Beziehung zwischen Scheibendurchmesser S und Wirbelknochenradius K.
 Funktionale Regression (GM-Modell) berechnet nach Ricker (1975), siehe Kap. 5.2.6.1

Die Beziehung Scheibendurchmesser - Wirbelknochenradius wird durch die Formel

(36) $K = 0.058 + 0.09 \cdot S$; $r^2 = 0.965; N = 158; [mm-mm]$

beschrieben.

- Ophioceres incipiens

Die Beziehung Scheibendurchmesser - Wirbelknochenradius wird durch die Formel

(37) $K = 0.033 + 0.088 \cdot S$; $r^2 = 0.951$; N = 173; [mm-mm]

beschrieben.

.



 Abb.5.-16 Ophioceres incipiens. Beziehung zwischen Scheibendurchmesser S und Wirbelknochenradius K.
 Funktionale Regression (GM-Modell) berechnet nach Ricker (1975), siehe Kap. 5.2.6.1

Scheibendurchmesser S (mm)

5.3.2 Wachstum

Im folgenden werde ich sowohl die beobachteten Strukturen der Wachstumsringe einzelner Arten beschreiben, wie auch die Ergebnisse der Wachstumsanalyse vorstellen. Sofern die Ringanalyse Unterschiede ergab, werden für die fünf Ophiuroiden-Arten Wachstumskurven für verschiedene Gebiete und/oder Tiefen gezeigt.

5.3.2.1 Strukturen der Wachstumsringe

Generell ist für die Beschreibung der Struktur von Wachstumsringen eine Untersuchung der Wirbelknöchelchen mit dem Rasterelektronenmikroskop notwendig. Die Besonderheiten dieser Strukturen variieren von Art zu Art; sie werden im Anschluß bei der Analyse des Wachstums anhand von Fotos gezeigt. Abgesehen von diesen Variationen zeigen jedoch alle untersuchten Arten ein sehr einheitliches Ringmuster.

Die Ringstrukturen werden in der Regel durch Änderungen der Stereomstruktur hervorgerufen. Der Wachstumsring eines Jahres (siehe auch Kap. 5.4.1.1) besteht aus einem grobporigen Stereom (angelegt im Sommer), das langsam immer feinporiger wird (Winterstereom). Der Übergang vom feinporigen Winterstereom auf grobporiges Frühjahr/Sommerstereom erfolgt abrupt.

Bei allen Arten wurde eine Überwachsung der Ringstrukturen durch grobes Gelenkstereom beobachtet. Das Ausmaß dieser Überwachsungen ist abhängig von der Größe der Tiere, ist aber je nach Art und auch individuell unterschiedlich. Generell kommt es bei allen Arten mit zunehmender Individuengröße zu einer Vergrößerung des Wirbelknochengelenks, und somit zu einer Verdeckung von Wachstumsringen.

5.3.2.2 Wachstum der fünf Ophiuroiden-Arten

Entsprechend den Ergebnissen der Varianzanalyse, die im folgenden vorgestellt werden, wurde das Wachstum nach Gebieten und/oder Tiefen getrennt analysiert. Dies führte dazu, daß für einige Arten mehrere Wachstumskurven berechnet werden konnten. Zunächst werde ich die Ergebnisse der Art *A. agassizii* zeigen, die nicht nur methodisch einen Sonderfall darstellt (siehe auch Kap. 5.2.6.2).
Ergebnisse

- Astrotoma agassizii

Die Struktur der Wachstumsringe dieser Art ist im Vergleich zu allen anderen untersuchten Arten sehr ungewöhnlich. Während bei den vier anderen Arten die Wachstumsringe im Binokular nur ansatzweise, im REM dafür umso besser erkannt werden konnten, war dies bei *A. agassizii* eher umgekehrt. Während der Präparation der Wirbelknöchelchen waren im Binokular die Wachstumsringe bereits deutlich zu erkennen, die Analyse im REM hatte jedoch keinen Erfolg. Die Fotos auf Tafel 5.-1 sind typische Beispiele: Zwar lassen sich Ringstrukturen erahnen (auch bei dieser Art gehen die Ringe auf die bekannten Änderungen in der Stereomstruktur zurück), aber die Strukturen selbst sind so fein, daß eine verläßliche Vermessung oder Zählung von Ringen nicht möglich ist. Aus diesem Grund habe ich die Wirbelknöchelchen von *A. agassizii* gebrannt, was die Ringstrukturen verdeutlichte, und anschließend im Binokular analysiert.

Im Binokular waren die Ringe, die in der Regel mit "Kämmen" und "Tälern" auf den Fossae verbunden sind, am besten erkennbar, wenn die gebrannten Wirbelknöchelchen trocken und bei Auf- und Seitenlicht betrachtet wurden (Fototafel 5.-2). Die Wachstumsringe wurden gezählt, und mit Hilfe der Vermessungsdaten für den Knochenradius und den Gelenkradius konnte für einige Tiere direkt bestimmt werden, wieviele Ringe durch das Gelenk überwachsen worden sind (Tab.5.-4).

 Tab.5.-4
 Bestimmung der Anzahl überwachsener Ringe mit Hilfe der Vermessungsdaten für Wirbelknochenradius und Gelenkradius bei A. agassizii

sichtbare	nicht sichtbare	Alter	Ν	K	G
Ringe	Ringe	Jahre		μm	μm
3	0	3	2	380 - 460	250 - 285
5 - 7	3	8 - 10	3	600 - 780	380 - 460
9 - 12	9	18 - 21	8	920 - 1465	600 - 780
20 - 27	19	39 - 46	11	1660 - 2730	920 - 1465
43 - 48	43	86 - 91	10	2980 - 4305	1660 - 2730

N = Anzahl Individuen, K = Wirbelknochenradius, G = Gelenkradius

Für die in Tab.5.-4 aufgeführten Tiere (N = 34) war es somit möglich, direkt über die Radien des Wirbelknochens und des Gelenks zu berechnen, wieviele Ringe vom Gelenk überwachsen waren. Für alle anderen Individuen folgte eine lineare Interpolation der fehlenden Ringe. Insgesamt konnten 105 der 109 präparierten Tiere für die Alters- und

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Ergebnisse
-------------------------------------	------------

Wachstumsanalyse benutzt werden. Die Wirbelknochen der restlichen 4 Individuen waren extrem beschädigt und damit für die Analyse ungeeignet. Eine nach Gebieten und/oder Tiefen getrennte Untersuchung des Wachstums war aus den in Kap. 5.2.5 und 5.2.6.2 genannten Gründen nicht möglich.

Das Wachstum von *A. agassizii* im Weddellmeer wird durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumskurve am besten beschrieben (Abb.5.-17).



Abb.5.-17 Astrotoma agassizii: Beziehung zwischen der Nummer des Wachstumsrings t und dem entsprechenden Wirbelknochenradius K, sowie die generelle v. Bertalanffy-Wachstumskurve.

Die Formel der in Abb.5.-17 gezeigten generellen v. Bertalanffy-Wachstumskurve lautet

(38) $K_t = 7,0 \cdot (1 - e^{-0.012} \cdot (t + 19.3))^{1.8}$

 K_{∞} wurde bei 7,0 mm festgelegt, da die Simplexalgorithmen mit 3 Variablen (K, k und t0) nicht konvergierten. Es entspricht einem S_{\omega} von 68,5 mm, was für diese Art laut Literaturdaten eine realistische Größe ist. Das größte untersuchte Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 45,4 mm.

Das maximale Alter der von mir untersuchten Individuen beträgt 91 Jahre.

Ergebnisse	Wachstum, Produktivität, Mortalität
------------	-------------------------------------

- Ophionotus victoriae

Die Struktur der Wachstumsringe von *O. victoriae* ist im Vergleich zu allen anderen untersuchten Ophiuroiden-Arten am deutlichsten ausgeprägt. Veränderungen in der Porengröße des Stereoms sind in der Regel gut zu erkennen, da die Größenunterschiede zwischen "Sommerporen" und "Winterporen" erheblich sind (Fototafel 5.-3). Von insgesamt 170 präparierten Tieren konnten 159 für die Alters- und Wachstumsanalyse benutzt werden. Die Wirbelknöchelchen der restlichen 11 Individuen waren entweder durch extreme Aufladungen oder mechanische Beschädigungen nicht auszuwerten.

Die untersuchten Tiere stammen aus den Gebieten Kapp Norvegia/0-500 m und >1000 m Tiefe), Halley Bay/Vestkapp/0-500 m Tiefe, Vahsel Bight/>1000 m Tiefe und Filchner Rønne/0-500 m Tiefe (siehe auch Tab.5.-1). Der Test der Residuen des Ford-Walford-Plots auf Unterschiede in verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen ergab folgende Ergebnisse:

Tab.5.-5Ophionotus victoriae: Test auf signifikante Unterschiede der Residuen des Ford-Walford-
Plots der Ringabstände verschiedener Gebiete und Tiefen (ANOVA und post-hoc Test auf
unterschiedliche Mittelwerte).

KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne T1 = 0-500 m, T3 = >1000 m

N = Anzahl Residuen, AM = arithmetisches Mittel

* = signifikant unterschiedlich auf dem 5% Niveau

Vergleich	Gruppen	N	AM	Paarweiser Vergleich
Gebiete	KN	276	0,013	KN<->HB *
	HB	186	-0,015	KN<->VB
	VB	217	0,004	KN<->FR *
	FR	241	-0,007	HB<->VB *
				HB<->FR
				VB<->FR *
Tiefen	T1	558	-0,010	*
	T3	362	0,015	
Gebiete	KN/T1	131	-0,008	
	HB/T1	186	-0,015	
	FR/T1	241	-0,007	
Gebiete	KN/T3	145	0,032	*
	VB/T3	217	0,004	

Das Wachstum von *O. victoriae* ist in den Tiefen 0-500 m und >1000 m signifikant unterschiedlich, mit einem langsameren Wachstum in größeren Tiefen. Aufgrund dieses Ergebnisses wurde der Test auf Gebietsunterschiede für beide Tiefenstufen getrennt durchgeführt. Das Wachstum von *O. victoriae* in 0-500 m Tiefe ist in allen untersuchten Gebieten gleich (KN, HB, FR). Ein signifikanter Unterschied des Wachstums in Tiefen >1000 m zeigte sich für die Gebiete KN und VB.

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Ergebnisse
-------------------------------------	------------

Gebiete Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne, 0-500 m Tiefe

Tab.5.-6 zeigt die Ergebnisse der in Kap. 5.2.6.2 vorgestellten Rückrechnung für überwachsene Ringe. Insgesamt mußte der Vorgang der Ringkorrektur 12 mal wiederholt werden, d.h. es waren bei den untersuchten Individuen der Art *O. victoriae* aus diesen Gebieten maximal 12 Ringe durch das Gelenk überwachsen. Die Tabelle gibt für die Ringe 1 bis 12 jeweils den maximalen Knochenradius (K_{max}) an. Anhand dieser Werte konnte das Alter aller Tiere bestimmt werden, deren Ringstrukturen zum Teil überlagert waren.

Tab.5.-6Ophionotus victoriae: Maximaler Knochenradius (Kmax) am Ring des Alters 1 bis 12 Jahre
in den Gebieten KN, HB und FR/0-500 m Tiefe.

Ring des Alters	K _{max} [mm]	Ν
1	0,283	5
2	0,369	13
3	0,455	18
4	0,562	21
5	0,700	36
6	0,821	42
7	0,973	48
8	1,103	51
9	1,493	58
10	1,850	61
11	2,000	54
12	2,104	49

N = Anzahl der Tiere, die die Grundlage für die Berechnungen bildeten

Für die Gebiete KN, HB und FR/0-500 m zeigt eine Richards-Wachstumsfunktion die beste Anpassung an die Werte (siehe auch Kap. 5.2.6.2). Die Richards-Wachstumsfunktion lautet

(39) $K_t = 4,3 \cdot (1 + 0,325 \cdot e^{-0,12} \cdot (t - 13,33)) 1/-0,325$

Das K_{∞} von 4,3 mm entspricht einem S_{∞} von 44,6 mm. Das größte untersuchte Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 32,5 mm.

Das maximale Alter der von mir untersuchten Individuen aus den Gebieten Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne aus 0-500 m Tiefe beträgt 22 Jahre.



Abb.5.-18 *Ophionotus victoriae*: Beziehung zwischen der Nummer des Wachstumsrings t und dem entsprechenden Wirbelknochenradius K für die Gebiete KN, HB und FR/0-500 m Tiefe. Das Wachstum wird durch eine Richards-Funktion beschrieben.

Gebiete Kapp Norvegia und Vahsel Bight, >1000 m Tiefe

Tab.5.-7 zeigt die Ergebnisse der Rückrechnung für überwachsene Ringe. Obwohl sich die beiden Gebiete signifikant unterscheiden (siehe Tab.5.-5), wurden die Ringrückrechnungen für beide Gebiete gemeinsam durchgeführt, da nicht genügend kleine Individuen pro Gebiet zur Verfügung standen. Insgesamt mußte die Ringkorrektur 12 mal wiederholt werden, d.h. es waren bei den untersuchten Individuen der Art *O. victoriae* aus diesen Gebieten maximal 12 Ringe durch das Gelenk überwachsen.

Tab.5.-7 Ophionotus victoriae: Maximaler Knochenradius (K_{max}) am Ring des Alters 1 bis 12 Jahre in den Gebieten KN und VB/>1000 m Tiefe.
 N = Anzahl der Tiere, die die Grundlage für die Berechnungen bildeten

Ring des Alters	K _{max} [mm]	N
1	0,213	2
2	0,311	3
3	0,392	6
4	0,478	8
5	0,581	11
6	0,803	20
7	0,940	19
8	1,082	21
9	1,285	27
10	1,507	29
11	1,700	34
12	1.950	39

Ergebnisse

Auch für die Gebiete KN/>1000 m und VB/>1000 m Tiefe zeigen Richards-Wachstumsfunktionen die beste Anpassung an die Werte (siehe auch Kap. 5.2.6.2). Der Verlauf der beiden Kurven ist jedoch so ähnlich, daß eine Kurve für beide Gebiete gemeinsam berechnet wurde. Die Daten werden auch weiterhin zusammengefaßt.



Abb.5.-19 Ophionotus victoriae: Beziehung zwischen der Nummer des Wachstumsrings t und dem entsprechenden Wirbelknochenradius K für die Gebiete KN und VB/>1000 m Tiefe. Das Wachstum wird durch eine Richards-Funktion beschrieben.

Die Richards-Wachstumsfunktion lautet

(40) $K_t = 3,13 \cdot (1 + 1,004 \cdot e^{-0,25} \cdot (t - 11,26)) 1/-1,004$

Das K ∞ von 3,13 mm entspricht einem S ∞ von 32,2 mm. Das größte untersuchte Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 32,5 mm.

Das maximale Alter der von mir untersuchten Individuen aus den Gebieten Kapp Norvegia und Vahsel Bight aus >1000 m Tiefe beträgt 22 Jahre.

- Ophiurolepis gelida

Die Struktur der Wachstumsringe auf den Wirbelknöchelchen von *O. gelida* ist nicht immer deutlich ausgeprägt. Zwar ist die Ringstruktur mit Änderungen der Stereomstruktur verbunden, die Unterschiede in der Größe der "Sommer-" und "Winterporen" sind jedoch nicht so klar wie bei *O. victoriae* (Fototafel 5.-4). Eine Analyse der

Wachstumsringe ist dadurch häufig erschwert, da die Abgrenzungen der Ringe in der Regel undeutlicher sind. Nachteilig auf die Ringanalyse wirken sich auch starke Überwachsungen der Fossae und Aufladungen im REM aus. Insgesamt konnten von den 176 präparierten Wirbelknöchelchen 131 ausgewertet werden.

Die untersuchten Tiere stammen aus den Gebieten Kapp Norvegia/0-500 m und 501-1000 m Tiefe, Halley Bay/Vestkapp/0-500 m und 501-1000 m Tiefe und Filchner Rønne/0-500 m Tiefe (siehe auch Tab.5.-1). Tab.5.-8 zeigt die Ergebnisse des Tests der Residuen des gemeinsamen Ford-Walford-Plots auf Unterschiede zwischen verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen.

 Tab.5.-8
 Ophiurolepis gelida: Test auf signifikante Unterschiede der Residuen des Ford-Walford-Plots

 zwischen verschiedenen Gebieten und Tiefen (ANOVA und post-hoc Test auf unterschiedliche Mittelwerte).

KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne TI = 0-500 m, T2 = 501-1000 m N = Anzahl Residuen, AM = arithmetisches Mittel

* = signifikant unterschiedlich auf dem 5% Niveau

Ergebnisse

Vergleich	Gruppen	Ν	AM	Paarweiser Vergleich
Gebiete	KN	310	-0,003	KN<->HB *
	HB	388	<0,001	KN<->FR *
	FR	216	0,004	HB<->FR *
Tiefen	T1	639	0,001	*
	T2	275	-0,001	
Gebiete	KN/T1	175	-0,004	KN<->HB *
	HB/T1	248	0,001	KN<->FR *
	FR/T1	216	0,004	HB<->FR
Gebiete	KN/T2	135	-0,002	
	HB/T2	140	-0,001	

Aus der Varianzanalyse ergibt sich, daß das Wachstum von *O. gelida* für folgende Gebiete und Tiefen getrennt analysiert werden muß:

- I. Kapp Norvegia/0-500 m Tiefe
- II. Kapp Norvegia + Halley Bay/501-1000 m
- III. Halley Bay + Filchner Rønne/0-500 m Tiefe

Gebiet Kapp Norvegia/0-500 m Tiefe

Tab.5.-9 zeigt die Ergebnisse der Ringrückrechnung (siehe auch Kap. 5.2.6.2). Die Ringkorrektur mußte 15 mal wiederholt werden, d.h., es waren bei den untersuchten Individuen maximal 15 Ringe durch das Gelenk überwachsen. Die Tabelle gibt für die Ringe 1-15 jeweils den maximalen Wirbelknochenradius (K_{max}) an. Mit Hilfe dieser Werte konnte das Alter aller untersuchten Tiere bestimmt werden.

Tab.5.-9Ophiurolepis gelida: Maximaler Knochenradius (Kmax) am Ring des Alters 1 bis 15 Jahre
im Gebiet KN/0-500 m Tiefe.

N = Anzahl der Tiere, die die Grundlage für die Berechnungen bildeten

Ring des Alters	K _{max} [mm]	N
1	0,207	2
2	0,250	4
3	0,381	5
4	0,415	5
5	0,505	6
6	0,583	9
7	0,629	7
8	0,691	10
9	0,760	12
10	0,835	12
11	0,890	13
12	0,980	13
13	1,027	14
14	1,066	12
15	1,108	10

Die Wachstumsdaten der Art *O. gelida* im Gebiet Kapp Norvegia/0-500 m Tiefe werden am besten durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben.



Abb.5.-20 *Ophiurolepis gelida*: Beziehung zwischen der Nummer des Wachstumsrings t und dem entsprechenden Wirbelknochenradius K für das Gebiet KN/0-500 m Tiefe. Das Wachstum wird durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben.

Die generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion lautet

Ergebnisse

(41) $K_t = 1,989 \cdot (1 - e^{-0,066} \cdot (t + 3,921)) 1,962$

Das K_{∞} von 1,99 mm entspricht einem S_{∞} von 23,2 mm. Das größte untersuchte Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 16,1 mm.

Das maximale Alter der von mir untersuchten Individuen aus dem Gebiet Kapp Norvegia, 0-500 m Tiefe beträgt 22 Jahre.

Kapp Norvegia und Halley Bay/501-1000 m Tiefe

Insgesamt wurde der Vorgang der Ringkorrektur 18 mal wiederholt, d.h., maximal waren 18 Ringe bei den untersuchten Individuen überwachsen. Tab.5.-10 zeigt für die Ringe 1-18 den jeweiligen maximalen Knochenradius (K_{max}).

N = Anzahl der Tiere, die die Grundlage für die Berechnungen bildeten

Ring des Alters	K _{max} [mm]	Ν
1	0,172	1
2	0,239	5
3	0,266	6
4	0,320	9
5	0,366	9
6	0,420	9
7	0,471	10
8	0,524	14
9	0,584	18
10	0,639	17
11	0,682	21
12	0,737	19
13	0,789	18
14	0,833	19
15	0,882	20
16	0,936	16
17	0,988	14
18	1,046	12

Die Wachstumsdaten der Art *O. gelida* in den Gebieten Kapp Norvegia und Halley Bay/501-1000 m Tiefe werden am besten durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben.

Tab.5.-10Ophiurolepis gelida: Maximaler Knochenradius (Kmax) am Ring des Alters 1 bis 18 Jahre
in den Gebieten KN und HB/501-1000 m Tiefe.



Abb.5.-21 *Ophiurolepis gelida*: Beziehung zwischen der Nummer des Wachstumsrings t und dem entsprechenden Wirbelknochenradius K für die Gebiete KN und HB/501-1000 m Tiefe. Das Wachstum wird durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben.

Die generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion lautet

(42) $K_t = 33,056 \cdot (1 - e^{-0,002} \cdot (t + 4,046)) 1,158$

und ist damit nahezu linear.

Das K_{∞} von 33,06 mm entspricht einem S_{∞} von 384,5 mm. Das größte untersuchte Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 17,5 mm.

Das maximale Alter der von mir untersuchten Individuen aus den Gebieten Kapp Norvegia und Halley Bay/501-1000 m Tiefe beträgt 29 Jahre.

Halley Bay und Filchner Rønne/0-500 m Tiefe

Insgesamt wurde die Ringkorrektur 21 mal wiederholt, d.h., maximal waren 21 Ringe bei den untersuchten Individuen überwachsen. Tab.5.-11 zeigt für die Ringe 1-21 den jeweiligen maximalen Knochenradius (K_{max}).

Die Wachstumsdaten der Art *O. gelida* in den Gebieten Halley Bay und Filchner Rønne/0-500 m Tiefe werden am besten durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben (Abb.5.-22).

Tab.5.-11Ophiurolepis gelida: Maximaler Knochenradius (Kmax) am Ring des Alters 1 bis 21
Jahre in den Gebieten HB und FR/0-500 m Tiefe.N = Anzahl der Tiere, die die Grundlage für die Berechnungen bildeten

Ring des Alters	K _{max} [mm]	N
1	0,151	2
2	0,231	3
3	0,258	5
4	0,296	8
5	0,338	8
6	0,385	10
7	0,434	10
8	0,481	11
9	0,528	11
10	0,587	14
11	0,640	16
12	0,683	19
13	0,759	20
14	0,825	20
15	0,885	24
16	0,958	27
17	1,007	27
18	1,075	29
19	1,133	29
20	1,190	29
21	1 245	29



Abb.5.-22 *Ophiurolepis gelida*: Beziehung zwischen der Nummer des Wachstumsrings t und dem entsprechenden Wirbelknochenradius K für die Gebiete HB und FR/0-500 m Tiefe. Das Wachstum wird durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben.

Wachstum, Produktivität, Mortalität

Ergebnisse

Die generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion lautet

(43) $K_f = 3,456 \cdot (1 - e^{-0,041} \cdot (t + 17,553)) 4,679$

Das K_{∞} von 3,46 mm entspricht einem S_{∞} von 40,3 mm. Das größte untersuchte Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 21,3 mm.

Das maximale Alter der von mir untersuchten Individuen aus den Gebieten Halley Bay und Filchner Rønne/0-500 m Tiefe beträgt 33 Jahre.

- Ophiurolepis brevirima

Ähnlich wie bei der nahe verwandten Art *O. gelida* sind auch bei *O. brevirima* die Ringstrukturen auf den Wirbelknöchelchen nicht immer eindeutig zu erkennen. Die Unterschiede in den Porengrößen der verschiedenen Jahreszeiten sind nicht sehr ausgeprägt, so daß die Abgrenzungen der Ringe oft nicht deutlich sind. Die Fotos auf Tafel 5.-5 zeigen das typische Ringmuster dieser Art. Extreme Überwachsungen mit grobem Stereom, Aufladungen und mechanische Beschädigungen waren dafür verantwortlich, daß von 173 präparierten Wirbelknöchelchen nur 158 ausgewertet werden konnten.

Die untersuchten Tiere stammen aus den Gebieten Kapp Norvegia/0-500m und >1000 m Tiefe, Halley Bay/Vestkapp/0-500 m, 501-1000 m und >1000 m Tiefe und Filchner Rønne/501-1000 m Tiefe (siehe auch Tab.5.-1). Tab.5.-12 zeigt die Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA), mit deren Hilfe Unterschiede der Residuen des Ford-Walford-Plots zwischen unterschiedlichen Gebieten und/oder Tiefen festgestellt wurden.

 Tab.5.-12
 Ophiurolepis brevirima: Test auf signifikante Unterschiede der Residuen des Ford-Walford-Plots zwischen verschiedenen Gebieten und Tiefen (ANOVA und post-hoc Test auf unterschiedliche Mittelwerte).

KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne T1 = 0-500 m, T2 = 501-1000 m, T3 = >1000 m N = Anzahl Residuen, AM = arithmetisches Mittel

* = signifikant unterschiedlich auf dem 5% Niveau

Vergleich	Gruppen	N	AM	Paarweiser Vergleich
Gebiete	KN	251	<0,001	KN<->HB
	HB	550	-0,001	KN<->FR *
	FR	147	0,005	HB<->FR *
Tiefen	T1	356	<0,001	
	T2	359	<0,001	
	T3	233	<-0,001	

Da sich das Wachstum von *O. brevirima* in den Gebieten Kapp Norvegia und Halley Bay in allen Tiefenstufen nicht unterscheidet, werden die Daten für die Ringrückrechnung und die Berechnung der Wachstumskurve zusammengefaßt. Das Gebiet Filchner Rønne/501-1000 m Tiefe unterscheidet sich signifikant von den anderen Gebieten, kann aber nicht weiter bearbeitet werden. Insgesamt stehen aus diesem Gebiet nur 17 Tiere zur Verfügung, wobei das kleinste Individuum einen Scheibendurchmesser von 16 mm hat. Eine Ringrückrechnung ist daher nicht möglich.

Kapp Norvegia und Halley Bay/0 - >1000 m Tiefe

Die Überwachsungen der Ringstrukturen auf den Knöchelchen von *O. brevirima* erforderten eine 14 malige Korrektur der Ringdaten, d.h., maximal waren bei den untersuchten Individuen 14 Ringe überwachsen. Tab.5.-13 zeigt für die Ringe 1-14 den jeweiligen maximalen Knochenradius (K_{max}).

 $Tab.5.-13 \qquad Ophiurolepis \ brevirima: Maximaler \ Knochenradius \ (K_{max}) \ am \ Ring \ des \ Alters 1 \ bis \ 14 \ Jahre \ in \ den \ Gebieten \ KN \ und \ HB/0 - >1000 \ m \ Tiefe.$

N = Anzahl der Tiere,	, die die Grundlage	für die Berechnungen bildeten
-----------------------	---------------------	-------------------------------

Ring des Alters	K _{max} [mm]	N
1	0,273	10
2	0,399	20
3	0,464	26
4	0,529	29
5	0,626	43
6	0,723	50
7	0,831	61
8	0,922	72
9	1,006	70
10	1,111	78
11	1,199	83
12	1,287	76
13	1,395	72
14	1,458	58

Die Wachstumsdaten der Art *O. brevirima* in den Gebieten Kapp Norvegia und Halley Bay/0 - >1000 m Tiefe werden am besten durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben.





Abb.5.-23 *Ophiurolepis brevirima*: Beziehung zwischen der Nummer des Wachstumsrings t und dem entsprechenden Wirbelknochenradius K für die Gebiete KN und HB/0 - >1000 m Tiefe. Das Wachstum wird durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben.

Die generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion lautet

(44) $K_t = 4,31 \cdot (1 - e^{-0,03} \cdot (t + 4,69))$ 1,59

Das K_{∞} von 4,31 mm entspricht einem S_{∞} von 47,2 mm. Das größte untersuchte Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 20,7 mm.

Das maximale Alter der von mir untersuchten Individuen aus den Gebieten Kapp Norvegia und Halley Bay/0 - >1000 m Tiefe beträgt 25 Jahre.

- Ophioceres incipiens

Die Ringstruktur der sehr kleinen Art *O. incipiens* ist ähnlich wie bei *O. gelida* und *O. brevirima* dadurch gekennzeichnet, daß die Porengrößen verschiedener Jahreszeiten nicht sehr unterschiedlich sind (Fototafel 5.-6). Die Ringanalyse wird dadurch etwas erschwert, ist aber prinzipiell möglich. Überwachsungen durch grobes Stereom stellen bei dieser Art kein großes Problem dar, dafür ist die Anfälligkeit für mechanische Beschädigungen durch die geringe Knöchelchengröße erhöht. Von insgesamt 216 präparierten Knöchelchen konnten 173 ausgewertet werden.

Die untersuchten Tiere stammen aus den Gebieten Kapp Norvegia/0-500 und 501-1000 m Tiefe und Halley Bay/Vestkapp/0-500, 501-1000 und >1000 m Tiefe. Tab.5.-14 zeigt die Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA) der Residuen des Ford-Walford-Plots.

 Tab.5.-14
 Ophioceres incipiens: Test auf signifikante Unterschiede der Residuen des Ford-Walford-Plots zwischen verschiedenen Gebieten und Tiefen (ANOVA und post-hoc Test auf unterschiedliche Mittelwerte).

KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne Tl = 0-500 m, T2 = 501-1000 m, T3 = >1000 m N = Anzahl Residuen, AM = arithmetisches Mittel

* = sig	nifikant	untersch	niedlich	auf der	n 5% i	Niveau
---------	----------	----------	----------	---------	--------	--------

Vergleich	Gruppen	Ν	AM	Paarweiser Vergleich
Gebiete	KN	325	-0,002	*
	HB	409	0,002	
Tiefen	T1	379	<0,001	T1<->T2
	T2	283	-0,002	T1<->T3 *
	T3	72	0,004	T2<->T3 *
Gebiete	KN/T1+2	325	-0,002	*
	HB/T1+2	337	0,001	

Die Ergebnisse der Varianzanalyse zeigen, daß sich das Wachstum von O. incipiens folgender Gebiete und Tiefe unterscheidet:

- I. Kapp Norvegia/0-500 m und 501-1000 m Tiefe
- II. Halley Bay/0-500 m und 501-1000 m Tiefe
- III. Halley Bay/>1000 m Tiefe

Gebiet Kapp Norvegia/0-500 m und 501-1000 m Tiefe

Tab.5.-15 zeigt die Ergebnisse der Ringrückrechnung (siehe auch Kap. 5.2.6.2). Die Ringkorrektur mußte 10 mal wiederholt werden, d.h., es waren bei den untersuchten Individuen maximal 10 Ringe durch das Gelenk überwachsen. Die Tabelle gibt für die Ringe 1-10 jeweils den maximalen Wirbelknochenradius (K_{max}) an.

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Ergebnisse

Tab.5.-15Ophioceres incipiens: Maximaler Knochenradius (K_{max}) am Ring des Alters 1 bis 10Jahre im Gebiet KN/0-500 m und 501-1000 m Tiefe.

N = Anzahl der Tiere, die die Grundlage für die Berechnungen bildeten

Ring des Alters	K _{max} [mm]	Ν
1	0,186	3
2	0,219	9
3	0,277	12
4	0,316	13
5	0,346	12
6	0,405	16
7	0,484	23
8	0,563	34
9	0,653	46
10	0,702	47

Die Wachstumsdaten der Art *O. incipiens* im Gebiet Kapp Norvegia/0-500 m und 501-1000 m Tiefe werden am besten durch eine Richards-Wachstumsfunktion beschrieben.



Abb.5.-24 Ophioceres incipiens: Beziehung zwischen der Nummer des Wachstumsrings t und dem entsprechenden Wirbelknochenradius K für das Gebiet KN/0-500 m und 501-1000 m Tiefe. Das Wachstum wird durch eine Richards-Wachstumsfunktion beschrieben.

Die Richards-Wachstumsfunktion lautet

(45) $K_t = 1,033 \cdot (1 + 0,486 \cdot e^{-0,176} \cdot (t - 7,226)) 1/-0,486$

Das K_{∞} von 1,03 mm entspricht einem S_{∞} von 11,3 mm. Das größte untersuchte Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 10,8 mm.

Das maximale Alter der von mir untersuchten Individuen aus dem Gebiet Kapp Norvegia aus 0-500 m und 501-1000 m Tiefe beträgt 18 Jahre.

Gebiet Halley Bay/0-500 m und 501-1000 m Tiefe

Tab.5.-16 zeigt die Ergebnisse der Ringrückrechnung (siehe auch Kap. 5.2.6.2). Die Ringkorrektur mußte 9 mal wiederholt werden, d.h., es waren bei den untersuchten Individuen maximal 9 Ringe durch das Gelenk überwachsen. Die Tabelle gibt für die Ringe 1-9 jeweils den maximalen Wirbelknochenradius (K_{max}) an.

Tab.5.-16Ophioceres incipiens: Maximaler Knochenradius (Kmax) am Ring des Alters 1 bis 9 Jahreim Gebiet HB/0-500 m und 501-1000 m Tiefe.

N = Anzahl der Tiere, die die Grundlage für die Berechnungen bildeten

Ring des Alters	K _{max} [mm]	N
1	0,205	7
2	0,278	13
3	0,332	17
4	0,392	20
5	0,447	21
6	0,491	23
7	0,537	25
8	0,586	33
9	0,644	41

Die Wachstumsdaten von *O. incipiens* im Gebiet Halley Bay/0-500 m und 501-1000 m Tiefe werden am besten durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben (Abb.5.-25).

Die generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion lautet

(46) $K_t = 1,278 \cdot (1 - e^{-0,084} \cdot (t + 4,586)) 1,94$

Das K_{∞} von 1,28 mm entspricht einem S_{∞} von 14,2 mm. Das größte untersuchte Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 10,7 mm.

Das maximale Alter der von mir untersuchten Individuen aus dem Gebiet Halley Bay/0 - 500 m und 501-1000 m Tiefe beträgt 16 Jahre.

```
Ergebnisse
```



Abb.5.-25 Ophioceres incipiens: Beziehung zwischen der Nummer des Wachstumsrings t und dem entsprechenden Wirbelknochenradius K für das Gebiet HB/0-500 m und 501-1000 m Tiefe. Das Wachstum wird durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben.

Gebiet Halley Bay/>1000 m Tiefe

Tab.5.-17 zeigt die Ergebnisse der Ringrückrechnung (siehe auch Kap. 5.2.6.2). Die Ringkorrektur für dieses Gebiet wurde 10 mal wiederholt, d.h., es waren bei den untersuchten Individuen maximal 10 Ringe durch das Gelenk überwachsen. Die Tabelle gibt für die Ringe 1-10 jeweils den maximalen Wirbelknochenradius (K_{max}) an.

Tab.5.-17Ophioceres incipiens: Maximaler Knochenradius (Kmax) am Ring des Alters 1 bis 10Jahre im Gebiet HB/>1000 m Tiefe.

Ring des Alters	K _{max} [mm]	N
1	0,202	1
2	0,232	1
3	0,309	3
4	0,358	3
5	0,417	4
6	0,476	4
7	0,536	6
8	0,593	6
9	0,641	7
10	0,699	9

Die Wachstumsdaten von *O. incipiens* im Gebiet Halley Bay/>1000 m Tiefe werden am besten durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben.



Abb.5.-26 Ophioceres incipiens: Beziehung zwischen der Nummer des Wachstumsrings t und dem entsprechenden Wirbelknochenradius K für das Gebiet HB/>1000 m Tiefe. Das Wachstum wird durch eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion beschrieben.

Die generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion lautet

(47) $K_t = 6,311 \cdot (1 - e^{-0,007} \cdot (t + 1,562)) 0,871$

Das K_{∞} von 6,31 mm entspricht einem S_{∞} von 71,3 mm. Das größte untersuchte Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 11,9 mm.

Das maximale Alter der von mir untersuchten Individuen aus dem Gebiet Halley Bay/>1000 m Tiefe beträgt 19 Jahre.

.....

Ergebnisse

- Zusammenfassung der Wachstumsergebnisse

Tab.5.-18 Parameter des generellen Wachstumsmodells nach Schnute (1981), angewendet auf Wachstumsdaten vier verschiedener Ophiuroiden-Arten aus dem Weddellmeer. Für die Parameter τ1 und τ2 wurden jeweils der niedrigste und höchste Wert (Alter) benutzt. Zur Beschreibung des Wachstums der fünften Art, Astrotoma agassizii, konnte das Schnute-Modell nicht verwendet werden, es wurde eine generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion benutzt. Parameter siehe Kap.5.2.6.2.

generelle v. Bertalanffy-Wachstumsfunktion: Richards-Wachstumsfunktion:
$$\begin{split} K_t &= K_{\infty} \bullet (1 - e^{-k} \bullet (t - t_0)) D \\ K_t &= K_{\infty} \bullet (1 - D \bullet e^{-k} \bullet (t - t^*))^{1/D} \end{split}$$

Art	Gebiet/	N	K1	K2	τ1	τ2	A	В	r ²	entsprechendes	K∞	k	D	to/t*
	Tiefe		mm	mm			a ⁻¹			historisches	mm	a-1		а
										Modell				
Astrotoma agassizii	KN/T1 HB/T1+2 FR/T1	105	-	-		-	-	-	0,983	generelle v. Bertalanffy	7,000	0,012	1,800	-19,300
Ophionotus victo r iae	KN/T1 HB/T1 FR/T1	96	0,331	3,098	1	22	0,123	-0,325	0,868	Richards-Funktion	4,300	0,123	-0,325	13,325
Ophionotus victoriae	KN/T3 VB/T3	63	0,283	2,929	1	22	0,248	-1,004	0,955	Richards-Funktion	3,130	0,248	-1,004	11,260
Ophiurolepis gelida	KN/T1	23	0,160	1,342	1	22	0,066	0,510	0,933	generelle v. Bertalanffy	1,989	0,066	1,962	-3,921
Ophiurolepis gelida	KN+HB/T2	43	0,179	1,522	1	29	0,002	0,863	0,973	generelle v. Bertalanffy	33,056	0,002	1,158	-4,046
Ophiurolepis gelida	HB+FR/T1	65	0,177	1,822	1	33	0,041	0,214	0,973	generelle v. Bertalanffy	3,456	0,041	4,679	-17,553
Ophiurolepis brevirima	KN/T1+3 HB/T1+2+3	141	0,267	2,008	1	25	0,034	0,628	0,936	generelle v. Bertalanffy	4,314	0,034	1,591	-4,690
Ophioceres incipiens	KN/T1+2	74	0,163	0,869	1	18	0,176	-0,486	0,922	Richards-Funktion	1,033	0,176	-0,486	7,226
Ophioceres incipiens	HB/T1+2	82	0,189	0,872	1	16	0,084	0,516	0,961	generelle v. Bertalanffy	1,278	0,084	1,940	-4,586
Ophioceres incipiens	HB/T3	17	0,182	1,058	1	19	0,007	1,149	0,980	generelle v. Bertalanffy	6,311	0,007	0,871	-1,562

5.3.3 Produktion und Produktivität

Entsprechend den Unterschieden im Wachstum der fünf Ophiuroiden-Arten wurden die Produktionsberechnungen nach Gebieten und/oder Tiefen getrennt durchgeführt. Die Abb.5.-27 bis 5.-31 zeigen für jede Art die Größen-Häufigkeitsverteilungen (1 mm-Größenklassen), die individuelle Produktion (PInd) pro Größenklasse sowie die Produktion pro Größenklasse im Gesamtfang (Pi). Eine Zusammenfassung der Ergebnisse findet sich am Ende dieses Kapitels.

- Astrotoma agassizii

Ergebnisse

Da für die Art *A. agassizii* keine Gebiets- und Tiefenunterschiede untersucht werden konnten, wurden die Produktionsberechnungen für alle Gebiete gemeinsam durchgeführt (KN, HB + FR/0-1000 m). In Abb.5.-27 sind die Ergebnisse zusammengestellt.

Die Größen-Häufigkeitsverteilung zeigt die größte Anzahl von *A. agassizii* in den Größenklassen (GK) 10 bis 16 mm, mit einem Maximum von 34 Individuen in GK 16. Das kleinste bzw. größte gefangene Individuum war 3 bzw. 52 mm groß. Insgesamt wurden nur wenige Individuen > 35 mm in den 50 Trawl- und Grundschleppnetzfängen gefunden.

Die Kurve P_{Ind} beschreibt die individuelle Produktion für jede Größenklasse. Die höchste Produktion zeigen die GK 43 bis 51, mit einem Maximum von 0,119 g AFTG/Jahr in GK 48.

Die untere Kurve zeigt die Produktion pro Größenklasse im Gesamtfang (P_i). Die höchsten Produktionswerte weisen die Tiere in den GK 14 bis 17 auf. Die Oszillation der Kurve ist zwar extrem, insgesamt betrachtet nimmt die Produktion jedoch mit zunehmender Größe ab. Bei *A. agassizii* sind mittelgroße Tiere (14 bis 35 mm Scheibendurchmesser) am stärksten an der Produktion beteiligt.

Das P/\overline{B} -Verhältnis von *A. agassizii* in den Gebieten Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne, 0-1000 m Tiefe, beträgt 0,045/Jahr.

```
Ergebnisse
```



Abb.5.-27 Astrotoma agassizii: Anzahl pro GK_i im Gesamtfang, individuelle Produktion (P_{Ind}) und Produktion pro GK_i im Gesamtfang (P_i) in den zusammengefaßten Gebieten KN, HB und FR/0-1000 m Tiefe, Weddellmeer.

Gewichte in g AFTG (aschefreies Trockengewicht)

Ergebnisse

- Ophionotus victoriae

Für *O. victoriae* wurden die Produktionsberechnungen nach Gebieten und Tiefen getrennt durchgeführt: KN, HB + FR/0-500 m und KN + VB/>1000 m. Die Ergebnisse sind in Abb.5.-28A+B dargestellt.

Die Größen-Häufigkeitsverteilung der Tiefenstufe 0-500 m (Abb.5.-28A) zeigt zwei Peaks in den GK 4 bis 13 und in den GK 22 bis 28. Das kleinste und das größte Individuum waren 2 und 40 mm groß. Die Tiere stammen aus insgesamt 43 Trawl- und Grundschleppnetzfängen. In Fängen aus der Tiefe >1000 m (Abb.5.-28B) ist die Anzahl der Individuen dieser Art insgesamt sehr viel niedriger (N = 183), allerdings standen auch nur 3 Trawl- bzw. Dredgefänge zur Verfügung. Das kleinste bzw. größte gefangene Individuum hatte einen Scheibendurchmesser von 2 bzw. 33 mm. Auch hier hat die Größen-Häufigkeitsverteilung zwei Peaks, in der GK 3 und in den GK 22 bis 27.

Die individuelle Produktion unterscheidet sich in den beiden Tiefen erheblich. In 0-500 m (Abb.5.-28A) ist sie in den GK 33 bis 35 mit einem maximalen Wert von 0,086 g AFTG/Jahr in GK 34 am höchsten. In der Tiefe >1000 m (Abb.5.-28B) finden sich die höchsten Werte in den GK 23 bis 25, mit einem Maximum von 0,058 in GK 24.

Die Kurve, die die Produktionswerte pro GK im Gesamtfang aus 0-500 m Tiefe beschreibt, zeigt einen sehr deutlichen Peak in den GK 22 bis 29. In >1000 m Tiefe sind hauptsächlich Tiere mit einem Scheibendurchmesser von 20 bis 28 mm an der Produktion beteiligt.

Das P/B-Verhältnis beträgt in 0-500 m Tiefe (Gebiete Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne) 0,205/Jahr, und in >1000 m Tiefe (Kapp Norvegia und Vahsel Bight) 0,155/Jahr.

```
Ergebnisse
```



Abb.5.-28 Ophionotus victoriae: Anzahl pro GK_i im Gesamtfang, individuelle Produktion (PInd) und Produktion pro GK_i im Gesamtfang (P_i) in den Gebieten KN, HB und FR/0-500 m Tiefe und KN und VB/>1000 m Tiefe, Weddellmeer.

A) KN, HB + FR/0-500 m B) KN + VB/>1000 m Gewichte in g AFTG (aschefreies Trockengewicht)

Ergebnisse

- Ophiurolepis gelida

Für *O. gelida* wurden für drei unterschiedliche Gebiete und Tiefen des Weddellmeeres Produktionsberechnungen durchgeführt: KN/0-500 m, KN + HB/501-1000 m und HB + FR/0-500 m. Die Ergebnisse sind in Abb.5.-29A-C dargestellt.

Die Größen-Häufigkeitsverteilung für das Gebiet KN/0-500 m Tiefe zeigt die größte Anzahl von *O. gelida* in den GK 2 bis 5. Das kleinste bzw. größte gefangene Tier hatte einen Scheibendurchmesser von 1 bzw. 19 mm. Insgesamt fanden sich in diesem Gebiet in 20 Trawl- und Grundschleppnetzfängen 505 Individuen dieser Art. In den Gebieten KN + HB/501-1000 m waren die Anzahlen sehr viel geringer: in 19 Fängen nur 152 Individuen der Art *O. gelida*. Die höchste Anzahl von *O. gelida* fand sich hier in den GK 2 bis 12. Das kleinste bzw. größte Tier hatte einen Scheibendurchmesser von 1 bzw. 22 mm. In den Gebieten HB + FR/0-500 m fand sich die Art in ähnlicher Anzahl wie in KN/0-500 m: In 32 Fängen 617 Individuen, die relativ gleichmäßig über einen Größenbereich von 2 bis 16 mm verteilt waren (Maximum in GK 3). Das kleinste bzw. größte gefangene Tier hatte einen Scheibendurchmesser von 1 bzw. 21 mm.

Die individuelle Produktion (P_{Ind}) unterscheidet sich in den Gebieten KN + HB/501-1000 m und HB + FR/0-500 m kaum. Die höchste Produktion zeigen die Tiere der jeweils größten Größenklasse: KN + HB/501-1000 m: GK 22, 0,019 g AFTG/Jahr (Abb.5.-29B), HB + FR/0-500 m: GK 22, 0,018 g AFTG/Jahr (Abb.5.-29C). Im Gebiet KN/0-500 m (Abb.5.-29A) ist die individuelle Produktion sehr viel niedriger, mit einem Maximum in GK 15: 0,007 g AFTG/Jahr.

Die Kurve, die die Produktion pro Größenklasse im Gesamtfang beschreibt, zeigt im Gebiet KN/0-500 m, daß kleine und mittelgroße Tiere den größten Anteil an der Produktion haben (Peak in GK 5 und 12). In den Gebieten KN + HB/501-1000 m ergibt sich ein ganz anderes Bild. Hier tragen mittelgroße und große Tiere am meisten zur Produktion bei (Peak in GK 12), während kleine Individuen (bis ca. 8 mm) kaum eine Rolle spielen. In den Gebieten HB + FR/0-500 m sind es ebenfalls die mittleren und großen Tiere, die am stärksten an der Produktion beteiligt sind (Peak in GK 15).

Die höchste $P_{\overline{B}}$ -Rate zeigt *O. gelida* in Kapp Norvegia/0-500 m mit 0,186/Jahr. Es folgen die Gebiete HB + FR/0-500 m Tiefe mit 0,133/Jahr und KN + HB/501-1000 m mit 0,126/Jahr.





Abb.5.-29 Ophiurolepis gelida: Anzahl pro GK_i im Gesamtfang, individuelle Produktion (P_{Ind}) und Produktion pro GK_i im Gesamtfang (P_i) in den Gebieten KN/0-500 m, KN + HB/501-1000 m und HB + FR/0-500 m Tiefe, Weddellmeer.

A) KN/0-500 m, B) KN + HB/501-1000 m, C) HB + FR/0-500 m Gewichte in g AFTG (aschefreies Trockengewicht)

Ergebnisse

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Ergebnisse
v achstan, i fodaktivitat, iviorantat	Ligoun

- Ophiurolepis brevirima

Produktionsberechnungen für *O. brevirima* waren nur für die Gebiete KN + HB/0->1000 m möglich. Die Ergebnisse sind in Abb.5.-30 dargestellt.

In den insgesamt 43 Trawl- und Grundschleppnetzfängen fanden sich 1148 Individuen dieser Art, mit der größten Anzahl in den GK 15 und 16. Oberhalb dieser GK nimmt die Anzahl von *O. brevirima* stark ab, Tiere mit einem Scheibendurchmesser von 20 bis 23 mm fanden sich nur sehr vereinzelt. Das kleinste bzw. größte gefangene Tier hatte eine Größe von 1 bzw. 24 mm.

Die individuelle Produktion nimmt mit der Größe kontinuierlich zu, bis zu einem Maximalwert von 0,022 g AFTG/Jahr in GK 24. An der Produktion pro Größenklasse im Gesamtfang sind am stärksten die Tiere der GK 10 bis 19 beteiligt.

Das P/B-Verhältnis beträgt 0,135/Jahr.

.........



Abb.5.-30 Ophiurolepis brevirima: Anzahl pro GK_i im Gesamtfang, individuelle Produktion (P_{Ind}) und Produktion pro GK_i im Gesamtfang (P_i) in den Gebieten KN + HB/0- >1000 m Tiefe, Weddellmeer.

Gewichte in g AFTG (aschefreies Trockengewicht)

Ergebnisse

- Ophioceres incipiens

Die Produktionsberechnungen wurden für folgende Gebiete und Tiefen getrennt durchgeführt: KN/0-1000 m, HB/0-1000 m und HB/>1000 m. Die Ergebnisse sind in Abb.5.-31A-C dargestellt.

Im Gebiet KN/0-1000 m fand sich die größte Anzahl von *O. incipiens*. In den insgesamt 25 Trawl- und Grundschleppnetzfängen fanden sich 2083 Individuen. Die Größen-Häufigkeiten sind nahezu normalverteilt, mit der größten Anzahl in der GK 6. Das kleinste bzw. größte gefangene Tier hatte einen Scheibendurchmesser von 2 bzw. 10 mm. Im Gebiet HB/0-1000 m sind die Werte sehr ähnlich verteilt, die Gesamtzahl beträgt 1281 Ind. in 25 Fängen, mit der größten Anzahl in GK 7. Aus Halley Bay/>1000 m standen nur 2 Fänge zur Verfügung, sie enthielten 346 Individuen der Art *O. incipiens*. Die normalverteilten Werte haben ihr Maximum in GK 7. Das kleinste bzw. größte gefangene Tier hatte sowohl in HB/0-1000 m wie auch >1000 m einen Scheibendurchmesser von 2 bzw. 11 mm.

Die individuellen Produktionskurven haben in den Gebieten KN/0-1000 m und HB/0-1000 m einen sehr ähnlichen Verlauf, mit einem Maximum in GK 8 bzw. 9. In Halley Bay/>1000 m zeigt sich ein anderes Bild, mit einer stetig zunehmenden Produktion bis zu einem Maximum in GK 11.

In allen Gebieten haben jeweils die mittelgroßen Tiere (ca. GK 5 bis 9) den größten Anteil an der Produktion pro Größenklasse im Gesamtfang, kleine und große Tiere spielen kaum ein Rolle.

Das $P_{\overline{B}}$ -Verhältnis ist in Kapp Norvegia/0-1000 m mit 0,212/Jahr am höchsten. In Halley Bay beträgt es in 0-1000 m Tiefe 0,172/Jahr und in >1000 m Tiefe 0,190/Jahr.



Ergebnisse



Abb.5.-31 *Ophioceres incipiens*: Anzahl pro GK_i im Gesamtfang, individuelle Produktion (P_{Ind}) und Produktion pro GK_i im Gesamtfang (P_i) in den Gebieten KN/0-1000 m, HB/0-1000 m und HB/>1000 m Tiefe, Weddellmeer.

A) KN/0-1000 m, B) HB/0-1000 m, C) HB/>1000 m Gewichte in g AFTG (aschefreies Trockengewicht)

Ergebnisse	Wachstum,	Produktivität,	Mortalität

- Zusammenfassung

In diesem Kapitel fasse ich alle Produktionsdaten der fünf Ophiuroiden-Arten noch einmal zusammen.

Tab.5.-19 P/\overline{B} -Raten aller Arten für verschiedene Gebiete und/oder Tiefen, entsprechend den Unterschieden im Wachstum.

Art	Gebiet/Tiefe	P/B [1/a]
Astrotoma agassizii	KN, HB + FR, 0-1000 m	0,045
Ophionotus victoriae	KN, HB + FR, 0-500 m	0,205
	KN + VB, >1000 m	0,155
Ophiurolepis gelida	KN, 0-500 m	0,186
	KN + HB, 501-1000 m	0,126
	HB + FR, 0-500 m	0,133
Ophiurolepis brevirima	KN + HB, 0- >1000 m	0,135
Ophioceres incipiens	KN, 0-1000 m	0,212
-	HB, 0-1000 m	0,172
	HB, >1000 m	0,190

KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne

Tab.5.-20Produktionsdaten f
ür verschiedene Populationen der f
ünf Ophiuroiden-Arten aus den vier
Untersuchungsgebieten im Weddellmeer.

P = Produktion, B = Biomasse, AFTG = aschefreies Trockengewicht, * = arithmetisc	hes Mittel aus
Tab.519, KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Fi	lchner Rønne

Art	Gebiet	P/B	В	Р
		<u>1/a</u>	g AFTG/m ²	g AFTG/m ² /a
Astrotoma	KN	0,045	0,192	0,009
agassizii	HB	0,045	0,365	0,016
	VВ	/	/	/
	FR	0,045	/	1
Ophionotus	KŃ	0,180*	0,768	0,138
victoriae	HB	0,205	0,005	0,001
	VB	0,155	1	/
	FR	0,205	1	/
Ophiurolepis	KN	0,156*	0,394	0,061
gelida	HB	0,130*	0,008	0,001
	VB	1	1	/
	FR	0,133	1	/
Ophiurolepis	KN	0,135	0,355	0,048
brevirima	HB	0,135	0,374	0,051
	VВ	/	1	/
	FR	0,135	1	/
Ophioceres	KN	0,212	0,931	0,197
incipiens	HB	0,181*	0,096	0,017
	VВ	/	/	/
	FR	1	/	

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Ergebnisse
-------------------------------------	------------

Tab.5.-19 enthält die P/\overline{B} -Raten aller Arten, entsprechend den Ergebnissen der Wachstumsuntersuchungen nach den jeweiligen Gebieten und/oder Tiefen getrennt. Tab.5.-20 gibt einen Überblick über die P/\overline{B} -Raten jeder Art sowie über die Biomasse (B) im Untersuchungsgebiet und die aus P/\overline{B} und B errechnete Produktion (P), berechnet für die vier Untersuchungsgebiete im Weddellmeer. Die Biomassedaten wurden mit Hilfe der mittleren Abundanzen und des mittleren Individualgewichts berechnet (siehe auch Kap. 3.3). Für die Vahsel Bight und Filchner Rønne liegen keine P und B Daten vor, da entsprechende Proben nicht zur Verfügung standen (siehe Kap. 3) bzw. die Tiere hier nicht vorkommen (*O. incipiens*). Zum Teil handelt es sich bei den P/\overline{B} -Verhältnissen um Mittelwerte aus Tab.5.-19.

Wachstum,	Produktivität,	Mortalität
	Wachstum,	Wachstum, Produktivität,

5.3.4 Mortalität

Ergebnisse

Zur Berechnung der Sterblichkeit der fünf Ophiuroiden-Arten aus den verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen des Weddellmeeres wurde das sogenannte "single negative exponential mortality model" (Ricker 1975) benutzt. Die Ergebnisse zeigen, daß das Modell nicht in allen Fällen geeignet ist, die Sterblichkeit der Populationen zu beschreiben.

- Astrotoma agassizii

Der steil abfallende rechte Arm der Größen-konvertierten Fangkurve zeigt, daß die Sterblichkeit von *A. agassizii* in den Gebieten Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne/0-1000 m Tiefe durch das "single negative exponential mortality model" beschrieben werden kann (Abb.5.-32). Die Sterblichkeitsrate Z beträgt 0,039/Jahr. Pro Jahr entspricht dies einer Sterblichkeit der Population von knapp 4%.



Abb.5.-32 Astrotoma agassizii: Größen-konvertierte Fangkurve zur Berechnung der Sterblichkeit.

O = Datenpunkte wurden bei der Berechnung nicht berücksichtigt (Fängigkeit)

- Ophionotus victoriae

Weder für die Gebiete Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne/0-500 m Tiefe, noch für Kapp Norvegia und Vahsel Bight/>1000 m Tiefe konnte die Sterblichkeit berechnet werden. Das "single negative exponential mortality model" war nicht geeignet, die Sterblichkeit zu beschreiben, in keinem der Gebiete zeigte sich im Kurvenverlauf ein linear abfallender rechter Arm (Abb.5.-33).



Abb.5.-33 *Ophionotus victoriae*: Größen-konvertierte Fangkurve zur Berechnung der Sterblichkeit. A) KN, HB + FR/0-500 m Tiefe, B) KN + VB/>1000 m Tiefe
Ergebnisse

- Ophiurolepis gelida

Für die Gebiete Kapp Norvegia/0-500 m Tiefe und Kapp Norvegia + Halley Bay/501-1000 m konnte die Sterblichkeit der Populationen mit dem "single negative exponential mortality model" beschrieben werden (Abb.5.-34A+B). In KN/0-500 m beträgt die Sterblichkeitsrate Z 0,182/Jahr, was einer Sterblichkeit der Population von knapp 17%/Jahr entspricht. In KN + HB/501-1000 m beträgt Z 0,067/Jahr, d.h., pro Jahr sterben 6,5% der Population. Zur Beschreibung der Sterblichkeit von *O. gelida* in den Gebieten Halley Bay und Filchner Rønne/0-500 m war das Modell nicht geeignet (Abb.5.-34C).









Abb.5.-34 Ophiurolepis gelida: Größen-konvertierte Fangkurve zur Berechnung der Sterblichkeit.

O in Abb. 5.-34 A&B = Datenpunkte wurden bei der Berechnung nicht berücksichtigt (Fängigkeit) A) KN/0-500 m Tiefe, B) KN + HB/501-1000 m Tiefe, C) HB + FR/0-500 m Tiefe

- Ophiurolepis brevirima

Für die Gebiete Kapp Norvegia, Halley Bay und Filchner Rønne/0 - >1000 m Tiefe konnte die Sterblichkeit nicht berechnet werden. Das "single negative exponential mortality model" war nicht geeignet, die Sterblichkeit zu beschreiben, da die Größenkonvertierte Fangkurve einen sehr langsam ansteigenden linken Arm hat und der linear abfallende rechte Arm erst bei sehr großen Tieren beginnt (Abb.5.-35).



Abb.5.-35 Ophiurolepis brevirima: Größen-konvertierte Fangkurve zur Berechnung der Sterblichkeit.

Ergebnisse

- Ophioceres incipiens

Für *O. incipiens* war es möglich, für die Populationen aller untersuchten Gebiete und Tiefen die Sterblichkeit zu berechnen, da die Größen-konvertierten Fangkurven stets einen linear abfallenden rechten Arm aufwiesen. Im Gebiet Kapp Norvegia/0-1000 m ist Z = 0,503/Jahr, was einer Sterblichkeit von 39,5%/Jahr entspricht. In der selben Tiefe in Halley Bay ist Z = 0,464/Jahr, d.h., 37% der Population sterben pro Jahr in diesem Gebiet. Im selben Gebiet unterhalb 1000 m liegt die Sterblichkeitsrate in einem sehr ähnlichen Bereich: Z = 0,45/Jahr bzw. 36% der Population sterben in einem Jahr.







Ergebnisse



Abb.5.-36 Ophioceres incipiens: Größen-konvertierte Fangkurve zur Berechnung der Sterblichkeit.

O = Datenpunkte wurden bei der Berechnung nicht berücksichtigt (Fängigkeit) A) KN/0-1000 m Tiefe, B) HB/0-1000 m Tiefe, C) HB/>1000 m Tiefe

Ergebnisse	Wachstum, Produktivität, Mortalität

- Zusammenfassung

Zusammenfassung der Sterblichkeitsdaten der antarktischen Ophiuroiden (Tab.5.-21 und 5.-22)

 Tab.5.-21
 Sterblichkeit der Ophiuroiden-Populationen in verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen des Weddellmeeres.

KN = Kapp	Norvegia,	HB =	Halley	Bay/Vestkapp,	VB =	Vahsel	Bight,	FR	= Filchner	Rønne,	Z =
Sterblichkeit	srate										

Art	Gebiet/Tiefe	Z	% Sterbl.
		a-1	a·1
Astrotoma agassizii	KN, HB + FR, 0-1000 m	0,04	4,0
Ophionotus victoriae	KN, HB + FR, 0-500 m	/	/
	KN + VB, >1000 m	/	/
Ophiurolepis gelida	KN, 0-500 m	0,18	17,0
	KN + HB, 501-1000 m	0,07	6,5
	HB + FR, 0-500 m	/	/
Ophiurolepis brevirima	KN + HB, 0- >1000 m	/	/
Ophioceres incipiens	KN, 0-1000 m	0,50	39,5
	HB, 0-1000 m	0,46	37,0
	HB, >1000 m	0,45	36,0

Tab.5.-22 Sterblichkeit der Ophiuroiden-Arten in verschiedenen Gebieten des Weddellmeeres.

Z = Sterblichkeitsrate, * = arithmetisches Mittel aus Tab.5.-21, KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne

Art	Gebiet	Z	% Sterbl.
		a-1	a-1
Astrotoma agassizii	KN HB VB FR	0,04 0,04 / 0,04	4,0 4,0 / 4,0
Ophionotus victoriae	KN HB VB FR	 	
Ophiurolepis gelida	KN HB VB FR	0,13* 0,07 / /	11,8* 6,5 / /
Ophiurolepis brevirima	KN HB VB FR	 	
Ophioceres incipiens	KN HB VB FR	0,50 0,46* / /	39,5 36,5* / /

Wachstum,	Produktivität, Mortalität	Ergebnisse

5.3.5 Fototafeln

FOTOTAFEL 5.-1

Astrotoma agassizii. Übersicht über ein Wirbelknöchelchen und Detailaufnahme der Ringstrukturen einer Fossa (REM-Aufnahmen).

A) Individuengröße: 26 mm Scheibendurchmesser. Übersicht über ein Wirbelknöchelchen (15,7 fache Vergrößerung).
B) Individuengröße: 25,3 mm Scheibendurchmesser. Detailaufnahme der rechten unteren Fossa eines Wirbelknöchelchens (75 fache Vergrößerung).

A 1,57E1 1 m m 1 0,0 k V 5662/94 AA A2-3

B





Ergebnisse

FOTOTAFEL 5.-2

Astrotoma agassizii. Aufnahme der Ringstrukturen eines Wirbelknöchelchens bei Aufund Seitenlicht im Binokular.

Individuengröße: 16,1 mm Scheibendurchmesser



Wachstum, Produktivität, Mortalität	Ergebnisse
-------------------------------------	------------

Ophionotus victoriae. Übersicht über ein Wirbelknöchelchen und Detailaufnahme der Ringstrukturen einer Fossa (REM-Aufnahmen).

A) Individuengröße: 22,2 mm Scheibendurchmesser. Übersicht über ein Wirbelknöchelchen (26,4 fache Vergrößerung).
B) Individuengröße: 19,3 mm Scheibendurchmesser. Detailaufnahme der rechten oberen Fossa eines Wirbelknöchelchens (78 fache Vergrößerung).



B





Ergebnisse	Wachstum, Produktivität, Mortalität

Ophiurolepis gelida. Übersicht über ein Wirbelknöchelchen und Detailaufnahme der Ringstrukturen einer Fossa (REM-Aufnahmen).

A) Individuengröße: 14,7 mm Scheibendurchmesser. Übersicht über ein Wirbelknöchelchen (42,6 fache Vergrößerung).
B) Individuengröße: 15,1 mm Scheibendurchmesser. Detailaufnahme der rechten oberen Fossa eines Wirbelknöchelchens (131 fache Vergrößerung).





Ophiurolepis brevirima. Übersicht über ein Wirbelknöchelchen und Detailaufnahme der Ringstrukturen einer Fossa (REM-Aufnahmen).

A) Individuengröße: 8,8 mm Scheibendurchmesser. Übersicht über ein Wirbelknöchelchen (71,5 fache Vergrößerung).
B) Individuengröße: 11,6 mm Scheibendurchmesser. Detailaufnahme der rechten oberen Fossa eines Wirbelknöchelchens (170 fache Vergrößerung).



B





Ophioceres incipiens. Übersicht über ein Wirbelknöchelchen und Detailaufnahme der Ringstrukturen einer Fossa (REM-Aufnahmen).

A) Individuengröße: 7,0 mm Scheibendurchmesser. Übersicht über ein Wirbelknöchelchen (81,5 fache Vergrößerung).
B) Individuengröße: 7,5 mm Scheibendurchmesser. Detailaufnahme der rechten oberen Fossa eines Wirbelknöchelchens (241 fache Vergrößerung).







Wachstum	Produkt	ivität, M	Iortalität	
----------	---------	-----------	------------	--

Ophionotus victoriae. Saisonal unterschiedliche Ringstrukturen (Porengrößen) an der Außenkante der Fossa.

A) Fangtermin: 13.11.1986 (Südfrühjahr), Individuengröße: 12,3 mm Scheibendurchmesser. Außenkante der Fossa zeigt feinporiges Winterstereom.
B) Fangtermin: 27.2.1991 (Südsommer), Individuengröße: 19,3 mm Scheibendurchmesser. Außenkante der Fossa zeigt grobporiges Sommerstereom.





5.4 Diskussion

5.4.1 Wachstum

Wachstumsringe werden schon seit langem benutzt, um Wachstum und Alter von Tieren unterschiedlichster Gruppen zu schätzen. Die hierbei verwendeten Methoden sind äußerst vielfältig. Das bekannteste Beispiel für Wachstumsuntersuchungen anhand von Ringstrukturen ist sicherlich die Analyse von Tagesringen auf Fischotolithen, die seit den frühen 70er Jahren durchgeführt wird (siehe z.B. Pannella 1971, 1980, Abdel-Aziz 1992, Radtke et al. 1993, Regner & Dulcic 1994). Doch auch die Ringe in den Schalen von Bivalven (z.B. Weymouth 1923, Vogel 1959, Ockelmann & Muus 1978, Salzwedel 1979, Bachelet & Cornet 1981, O'Foighil et al. 1984, Luckens 1990, Richardson et al. 1990), Gastropoden (Vermeij 1980, Noda 1991) und Crustaceen (Cirripedia) (z.B. Bourget 1980), in den Statolithen von Cephalopoden (Natsukari & Komine 1992, Villanueva 1992) und in den Zähnen von Polychaeten (z.B. Olive 1980) geben Aufschluß über das Wachstum dieser Tiere. Die Bedeutung von Wachstumsbändern in den Skelettelementen von Echinodermen wurde zum ersten Mal in den 20er Jahren für Echinoiden beschrieben (Deutler 1926). Seitdem gab es zahlreiche Untersuchungen an verschiedenen Arten (z.B. Ebert 1968, 1988, Jensen 1969a,b, Pearse & Pearse 1975, Smith 1980, Gage & Tyler 1985, Gage 1987, 1992, Brey 1991, Brey et al. im Druck, a).

Über die Wachstumsringe anderer Echinodermenklassen ist bisher nur wenig bekannt. Gorzula (1977) fand in den Armknöchelchen von Ophiuroiden unterschiedliche Wachstumszonen und entwickelte eine Methode, um diese besser sichtbar zu machen. Weitere Analysen der Wachstumsringe von Ophiuroiden wurden von Morison (1979), Gage (1990a,b) und Dahm (1991, 1993) durchgeführt.

In den folgenden Kapiteln werde ich zunächst die grundlegende Frage diskutieren, ob es sich bei den in den Ophiuroiden gefundenen Wachstumsringen um Jahresringe handelt, und ob somit eine Abschätzung des Alters anhand dieser Strukturen prinzipiell möglich ist. Aufgezeigt werden auch die Faktoren, die das Wachstum und die Bildung von Wachstumszonen beeinflussen können. Im Anschluß daran werde ich die bisherigen Methoden der Präparation und Ringanalyse bei Ophiuroiden vorstellen und die von mir verwendeten Methoden kritisch betrachten. Es folgt der Vergleich meiner Ergebnisse für die Ophiuroiden-Arten aus unterschiedlichen Gebieten des Weddellmeeres. Abschließend werden die Ergebnisse der Altersbestimmung und Wachstumsanalyse mit den vorhandenen Daten für andere Ophiuroiden-Populationen diskutiert.

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Diskussion

5.4.1.1 Interpretation von Wachstumsringen als Jahresringe

Die erste und wichtigste Frage, die sich bei der Analyse von Wachstumsringen stellt, ist, in welchem zeitlichen Abstand diese Ringe angelegt werden und welche möglichen Gründe es dafür gibt. Beide Fragen werde ich in diesem Kapitel versuchen zu beantworten.

Für einige Evertebraten konnte bisher eindeutig nachgewiesen werden, daß die Bildung von Ringstrukturen mit bestimmten Ereignissen korreliert werden kann. Bereits seit 1923 ist durch Weymouth (1923) bekannt, daß die auf den Schalen von Bivalven sichtbaren Ringe rhythmische Unterbrechungen oder Verlangsamungen des Wachstums anzeigen. Das langsame Schalenwachstum zu bestimmten Jahreszeiten kann nach Salzwedel (1979) mit mehreren Faktoren in Verbindung gebracht werden. So konnte die Anlage von Wachstumsringen im Winter bei niedrigen Temperaturen, zur Laichzeit, im Sommer bei guten Nahrungsbedingungen oder bei Streß im natürlichen Lebensraum beobachtet werden. Unabhängig davon, ob ein oder mehrere Ringe bei den Bivalven ein Lebensjahr repräsentieren, gibt es keinen Zweifel, daß eine Altersbestimmung anhand von Wachstumsringen auf den Schalen möglich ist (Salzwedel 1979), da die Anlage der Ringe mit saisonalen Unterschieden z.B. der Temperatur- und Nahrungsbedingungen zusammenhängt.

Von den Echinodermen sind bisher die Wachstumsringe der Echinoiden am besten untersucht. Deutler (1926) zeigte als erster, daß ein Wachstumsring stets durch eine Veränderung der Stereomstruktur während unterschiedlicher Wachstumsphasen zustande kommt. Der Hauptunterschied zwischen verschiedenen Wachstumsbändern besteht in der Porengröße (Smith 1980). Ein schnelles Wachstum ist nach Heatfield (1971) immer mit einer grobporigen Stereomstruktur verbunden, während eine verdichtete Struktur auf ein langsames Wachstum zurückgeführt wird. Bei der Überprüfung dieser Theorie fand Smith (1980): "(a) perfect correlationbetween the stereom microstructure and the growth banding". Über die Faktoren, die zu deutlich sichtbaren Wachstumsringen führen, gehen die Meinungen häufig auseinander. Denkbar ist eine Einlagerung unterschiedlicher Mengen von organischer Substanz (Deutler 1926) oder von anorganischen Bestandteilen (Pearse & Pearse 1975) in das Stereom während unterschiedlicher Wachstumsphasen, die zu einer optischen Heterogenität führen könnte.

Die in der Literatur am häufigsten genannten Gründe für die Entstehung von Wachstumsringen, die eine saisonal unterschiedliche Wachstumsrate widerspiegeln, sind Variationen der Temperatur und Schwankungen im Nahrungsangebot sowie die Reproduktion (Deutler 1926, Ebert 1968, 1988, Jensen 1969a,b, Pearse & Pearse 1975, Smith 1980, Gage & Tyler 1985, Gage 1987). Der Einfluß der Nahrung ist hierbei am besten untersucht. Mit Hilfe von Aquariumsversuchen konnten Pearse & Pearse (1975) und Jensen (1969b) nachweisen, daß sich die Stereomstruktur bei Echinoiden ändert,

wenn die Tiere hungern. Die Vermutung liegt demnach nahe, daß die Saisonalität der des Nahrungsangebots im natürlichen Lebensraum zu saisonalen Schwankungen der Wachstumsrate und somit zur Bildung von Wachstumslinien führt, anhand derer eine Altersbestimmung möglich ist (Pearse & Pearse 1975, Jensen 1969b).

Obwohl die Wachstumsringe der Echinoiden häufig untersucht worden sind, gibt es bisher nur sehr wenige Studien, die tatsächlich beweisen, daß die Ringe in jährlichem Abstand angelegt werden. Ein solcher Beweis konnte bisher nur durch kontrollierte Wachstumsexperimente im Aquarium erbracht werden (Miller & Mann 1973) oder durch Markierungsexperimente (Pearse & Pearse 1975, Gage 1992, Brey et al. im Druck, a). Gage 1992 und Brey et al. (im Druck, a) verglichen die Größen-Zuwachsdaten von markierten Seeigeln mit den Größen-Altersdaten aus Ringlesungen und fanden eine sehr gute Übereinstimmung in den Wachstumsparametern und den Altersabschätzungen. Die Untersuchung von Brey et al. (im Druck, a) an dem Seeigel *Sterechinus neumayeri* ist der erste Beweis für die jährliche Anlage von Wachstumsringen bei hochantarktischen Echinodermen.

Für Ophiuroiden fehlt bisher sowohl für boreale wie auch für polare Tiere ein solch eindeutiger Beweis völlig. Die Annahme, daß die Ringe ein saisonales Wachstumsmuster widerspiegeln und daher in jährlichem Abstand angelegt werden, beruht vorläufig auf Spekulationen. Die Ring- und Wachstumsanalyse liefert allerdings zahlreiche Hinweise darauf, daß es sich um Jahresringe handelt. Eines der stärksten Argumente ist die unterschiedliche Porengröße, die je nach Fangmonat an den Außenkanten der Fossae gefunden werden kann. Diese Beobachtung machte schon Gage (1990a,b), aber auch ich fand sowohl bei borealen Ophiuroiden (Dahm 1991, 1993) wie auch bei den antarktischen Tieren diese der Jahreszeit entsprechenden Porengrößen (Fototafel 5.-7). Dies deutet darauf hin, daß es, ähnlich wie bei den Echinoiden, zu einer jahreszeitlichen Änderung der Stereomstruktur kommt. Demnach wird bei schnellem Wachstum grobporiges Stereom angelegt (im Frühjahr/Sommer), und feinporiges Stereom wird in der Periode verlangsamten oder unbedeutenden Wachstums im Winter gebildet (Gage 1990a,b, 1992). Gage (1990b) führt wie schon Pearse & Pearse (1975) das saisonal variierende Wachstum auf saisonale Zyklen von Reproduktion oder Nahrungsangebot zurück.

Meine Untersuchungen zur Ernährung der Ophiuroiden im Weddellmeer untermauern diese Theorie, denn bei allen Arten zeigte sich eine starke Saisonalität in der Magenfüllung (Ausnahme: der Sonderfall *A. agassizii*) und damit verbunden auch ein saisonal unterschiedliches Nahrungsspektrum.

Ich gehe aufgrund der deutlichen Hinweise aus der Ring- und Wachstumsanalyse und den Nahrungsuntersuchungen, aber auch durch die Kenntnisse über antarktische Echinoiden, davon aus, daß bei den Ophiuroiden die unterschiedlichen Wachstumszonen in den Skelettelementen eine sich saisonal ändernde Wachstumsrate widerspiegeln.

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Diskussion
-------------------------------------	------------

Jeweils eine Zone mit grobporigem Stereom (angelegt im Südsommer) und eine mit feinporigem Stereom (angelegt im Südwinter) zeigen das Skelettwachstum eines Jahres an. Der Wechsel vom Winter- zum Sommerring ist ein abrupter Übergang vom fein zum grobporigen Stereom und zeichnet sich durch große Poren aus. Die Porengröße nimmt im Herbst allmählich ab, und der Übergang zum feinen Winterstereom ist fließend. Störungsringe, die eine andere Stereomstruktur als die eben geschilderte aufweisen, wurden im Gegensatz zu den borealen Ophiuroiden (siehe Dahm 1991, 1993) bei den antarktischen Tieren nicht gefunden.

Den letztendlichen Beweis für die Richtigkeit dieser Hypothese können nur Markierungsexperimente erbringen. Für diese Experimente hat sich bei Echinoiden das Antibiotikum Tetracyclin bewährt (Pearse & Pearse 1975, Ebert 1988, Gage 1992, Brey et al. im Druck, a). Tetracyclin beeinflußt die Wachstumsrate der Tiere nicht und hat den Vorteil, daß es stark fluoresziert und sich in den Wachstumszonen ablagert. So wäre es wie bei Echinoiden sicher möglich, die Tiere zu markieren, wieder in ihren natürlichen Lebensraum zu entlassen und nach etwa einem Jahr wiederzufangen. Unter der Annahme, daß nur ein Wachstumsring pro Jahr angelegt wird, dürfte sich zwischen der Tetracyclinmarkierung und der Fossakante der Wirbelknöchelchen nur ein Ring zeigen. Ein weiterer Fortschritt wäre ebenfalls, die bisherige persönliche Subjektivität (siehe auch Kap. 5.4.1.2) bei der Lesung der natürlichen Wachstumsringe auszuschalten, und mit einem automatisierten System die Verteilung von grobem und feinem Stereom zu analysieren. Entsprechende Techniken werden bei der Lesung von Wachstumsringen auf Fischotolithen bereits eingesetzt (Troadec 1991).

5.4.1.2 Methoden

Als Grundlage für die Diskussion der Methoden zur Präparation von Ophiuroiden-Armknöchelchen und der Ringanalyse werde ich zunächst die bisher in der Literatur beschriebenen methodischen Ansätze vorstellen. Die Ring- und Wachstumsanalyse, die ich für die fünf Ophiuroiden-Arten aus dem Weddellmeer und aus den Vergleichsgebieten benutzt habe, unterscheidet sich zum Teil erheblich, und ich werde in diesem Kapitel ihre Vor- und Nachteile sowie ihre Verläßlichkeit beschreiben.

- Bisherige Methoden zur Präparation von Ophiuroiden und der Analyse von Wachstumsringen

Gorzula (1977) veröffentlichte die erste Beschreibung einer Untersuchung von Wachstumszonen auf den Armknöchelchen von Schlangensternen. Er lehnte seine

Diskussion

Wachstum, Produktivität, Mortalität

Methode eng an die von Jensen (1969a) an, die die Wachstumszonen auf den Interambulakralplatten von Echinoiden untersuchte. Die Reinigung der Platten von Gewebe führte sie in 100% igem Alkohol durch. Dem folgte eine Erhitzung der Platte über einer Alkoholflamme und ein anschließendes Eintauchen in Xylol. Es wurden aufeinanderfolgende Zonen mit unterschiedlichen optischen Eigenschaften sichtbar, die sie als unterschiedliche Wachstumsraten interpretierte. Gorzula (1977) fand in Vorversuchen an dem Seeigel *Psammechinus miliaris* heraus, daß die Wachstumsringe sichtbar werden, wenn verhindert wird, daß der Alkohol vollständig verdunstet, bevor die Platte in Xylol überführt wird.

Bei der Untersuchung der Skelettelemente des Schlangensterns *Ophiocomina nigra* fand Gorzula (1977) lediglich auf den Armknöchelchen Linien und Kämme, die er als Wachstumszonen interpretierte. Um die Skelettelemente von Gewebe zu befreien, ließ er sie einen Monat lang in Seewasser verrotten, um dann die Armknöchelchen in eine Lösung aus Borax, Karminrot und Toluidinblau zu tauchen und zu trocknen. Es folgte ein kurzes Eintauchen in Alkohol und eine schnelle Trocknung. Gorzula (1977) geht davon aus, daß die nun sichtbaren Ringe darauf zurückzuführen sind, daß aus den kompakten Winterzonen (kleine Poren) durch den Alkohol weniger Farbe ausgewaschen wird und sie so als gefärbte Zonen erscheinen. Die Ringe wurden gezählt und als Wachstumsringe in jährlichem Abstand interpretiert. Um das Wachstum zu beschreiben, stellte Gorzula (1977) eine Korrelation zwischen dem Scheibendurchmesser und der Ringanzahl her. Die Methode wandte er auf Grund von Präparationsschwierigkeiten nicht auf kleine Tiere an.

Morison (1979), der an der subantarktischen Art *Ophionotus hexactis* arbeitete, entwickelte eine andere Methode. Er präparierte drei bis vier Armwirbel, die im Schutz der Scheibe lagen heraus, und befreite sie durch ein dreistündiges Eintauchen in heiße 10%ige KOH von Gewebe. Nach der Trocknung untersuchte er die Knöchelchen bei schwachem Durchlicht und zählte die dunklen und hellen Bänder aus. Er betrachtete diese Strukturen als Jahresringe und setzte die Ringanzahl ins Verhältnis zum Scheibendurchmesser.

Eine erhebliche Verbesserung der bisherigen Methoden geht auf Gage (1990a,b) zurück, der sowohl Flachwasser- wie auch Tiefsee-Ophiuroiden untersuchte. Die Präparation der von mir untersuchten Tiere habe ich im wesentlichen nach seiner Methode durchgeführt (siehe Kap.5.2.4).

Die Ringvermessung führte Gage (1990a,b) bei kleinen Tieren direkt auf REM-Bildern durch, während er bei allen größeren Tieren ein Stereomikroskop mit gekoppeltem Graphiktablett verwendete. Bei den Flachwasserarten wurden die Wachstumsringe in Relation zum totalen Radius des Armknöchelchens gesetzt, und aufgrund einer angenommenen linearen Beziehung zwischen dem Wachstum der Armknöchelchen und dem der Scheibe konnte jedem Wachstumsstadium ein bestimmter Scheibendurchmesser zugeordnet werden (Gage 1990a). Für die Tiefseearten beschreibt Gage (1990b) eine andere Vorgehensweise bei der Vermessung der Ringe. Der Scheibendurchmesser wurde hier nicht mit dem totalen Wirbelknochenradius ins Verhältnis gesetzt, sondern mit dem Durchmesser der Fossa, gemessen vom Wachstumsbeginn bis zur Kante der Fossa. Da die Vermutung nahe lag, daß es durch das Gelenk der Knöchelchen mit zunehmender Größe zur Überwachsung von Ringen kommt, entschied Gage (1990b) nach zwei Kriterien, ob es sich bei dem ersten sichtbaren Ring um den Ring des Alters 1 oder 2 handelte:

- I. Ist auf den REM-Bildern die Andeutung eines kleinen, ungemessenen Ringes zu sehen?
- II. Entspricht die Größe bei der Anlage des Ringes (standardisiert zum entsprechenden Scheibendurchmesser) eher dem 1. oder dem 2. Peak der Größen-Häufigkeitsverteilung?

Gage (1990b) benutzte aufgrund präparativer Schwierigkeiten in der Regel nur größere Tiere (>4 mm Scheibendurchmesser) für die Analyse der Wachstumsringe.

- Ring- und Wachstumsanalyse bei O. victoriae, O. gelida, O. brevirima und O. incipiens

Für die Wachstumsuntersuchungen verwendete ich immer so viele Tiere, daß das vorhandene Größenspektrum der jeweiligen Art gut abgedeckt war. Dies beinhaltete auch die Präparation von sehr kleinen Tieren mit einem Scheibendurchmesser von 1 bis 2 mm, was zwar technisch schwierig, aber für die verwendete Methode der Ringanalyse unerläßlich ist. Bei meiner Methode ist es nicht möglich, auf sehr kleine Tiere zu verzichten, wie Gage (1990a,b) es bei einigen Arten getan hat.

Die Vermessung der Wachstumsringe der vier untersuchten Arten O. victoriae, O. gelida, O. brevirima und O. incipiens führte ich ausschließlich auf REM-Negativen durch, da viele Ringstrukturen erst bei sehr starker Vergrößerung deutlich sichtbar sind. Gerade die Änderungen in der Porengröße, die als Indiz für ein unterschiedliches Wachstum im Sommer und Winter gelten, waren selbst auf REM-Bildern nicht immer eindeutig zu erkennen. Die Verwendung eines Binokulars (Gage 1990a,b) kann m.E. immer nur die Methode der zweiten Wahl sein.

Die Ringzählung und -vermessung auf den REM-Negativen war je nach Art mehr oder weniger problematisch. Bei allen Arten fanden sich Individuen, deren Ringmuster durch Überwachsungen, mechanische Beschädigungen oder Aufladungen nicht eindeutig zu lesen waren. Gerade bei diesen Tieren spielt ein gewisses Maß an persönlicher Interpretation der Ringstrukturen eine Rolle. Generell könnte die Subjektivität dieser Methode dadurch gemildert werden, daß zwei oder drei weitere Personen die Ringe unabhängig voneinander zählen und vermessen. Dies war natürlich im Rahmen dieser Arbeit nicht möglich, vor allem wenn bedacht wird, daß diese Analyse etwa 300 Arbeitsstunden in Anspruch genommen hat.

Der zentrale Punkt meiner Methode der Wachstumsanalyse ist die "Korrektur" der Ringdaten aufgrund von Überwachsungen. Bei vier der fünf untersuchten Arten (A. agassizii als Sonderfall wird später diskutiert) erfolgte dies mit Hilfe der kleinen Individuen, bei denen davon ausgegangen werden konnte, daß noch keine Ringe durch das Gelenk überwachsen worden sind (siehe auch Kap. 5.2.6.2), d.h., die Anzahl der sichtbaren Wachstumsringe entsprach der "realen" Anzahl von Ringen. Auf eine Korrektur der Ringdaten größerer Tiere kann nicht verzichtet werden, da eine realistische Wachstumsanalyse ansonsten nicht möglich ist. Die von Gage (1990b) festgelegten Kriterien für eine Entscheidung, ob bereits ein Ring überwachsen worden ist, ist zwar ein erster Ansatz, das Problem zu lösen, reicht aber erfahrungsgemäß nicht aus, da in der Regel bei größeren Tieren mehrere Ringe überwachsen sind (Dahm 1991, 1993). Die Hauptschwierigkeit bei der Ringkorrektur liegt in der individuellen Variabilität des Wachstums. Um eine Überschätzung des Wachstums und Alters von größeren Tieren zu vermeiden, benutzte ich für das iterative Verfahren jeweils den maximalen Knochenradius (K_{max}) anstatt eines Mittelwertes für die Korrektur der Ringzahlen. Dieses Verfahren ist natürlich umso mehr mit Fehlern behaftet, je öfter es wiederholt wird, d.h. je öfter ein Kmax bestimmt und das virtuelle Alter überprüft und verändert wird.

Die Voraussetzung für eine Korrelation des Scheibendurchmessers mit dem Alter der Tiere ist eine lineare Beziehung zwischen dem Wachstum der Wirbelknöchelchen und dem der Scheibe. Eine solche Beziehung wurde von Gage (1990a) für einige Ophiuroiden-Arten vermutet. Meine Ergebnisse zeigen, daß bei allen fünf Ophiuroiden-Arten aus dem Weddellmeer diese Voraussetzung erfüllt ist. So war es möglich, die Anzahl der Wachstumsringe ins Verhältnis zum Radius des Wirbelknöchelchens zu setzen. Für zu ungenau halte ich es, die Wachstumsringe in Relation zum Durchmesser der Fossa, gemessen vom Wachstumsbeginn bis zur Kante der Fossa, zu setzen (Gage 1990b). Der tatsächliche Punkt des Wachstumsbeginns ist nur sehr schwer festzustellen, da das massive Gelenk, das sich mit zunehmender Größe der Tiere immer weiter ausdehnt, diesen Punkt überlagert, so daß seine genaue Lage nur noch geschätzt werden kann. Hier ist der Radius des Knöchelchens das eindeutigere Maß.

Die Verwendung des generellen Wachstumsmodells von Schnute (1981) zur Beschreibung des asymptotischen Größenwachstums der Tiere bietet gegenüber anderen Methoden einen entscheidenden Vorteil. Hier muß nicht im Vorfeld ein Wachstumsmodell "ausgewählt" werden, sondern alle gängigen Modelle sind in dem Schnute-Modell als Spezialfälle enthalten. Die errechneten Parameter der Schnute-Funktion zeigen, welches der zahlreichen Modelle die beste Anpassung an die Daten aufweist. So wird die

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Diskussion
-------------------------------------	------------

Beschreibung des Wachstums nicht durch die möglicherweise falsche Wahl eines Modells beeinflußt.

Unter der Voraussetzung, daß die auf den Wirbelknöchelchen von Ophiuroiden sichtbaren Wachstumsringe im jährlichen Abstand angelegt werden (siehe auch Kap. 5.4.1.1), halte ich die verwendete Methode der Ringanalyse für sehr geeignet, das Wachstum der Tiere abzuschätzen. Eine mögliche Alternative wäre die Trennung der Größen-Häufigkeitsverteilung der Population in einzelne Altersklassen mit Hilfe geeigneter statistischer Verfahren. Hierbei wird generell vorausgesetzt, daß die Rekrutierung einer Population sich mehr oder weniger als jährliche Kohorte ausdrückt, die in den nachfolgenden Jahren von anderen unterschieden werden kann. Überlappen sich die jährlichen Kohorten nicht oder nur wenig und gibt es auch keine fehlenden Altersklassen, so kann das Alter der Individuen leicht bestimmt werden (Grant et al. 1987). Für die Ophiuroiden ist eine Wachstums- und Altersabschätzung allein aus Größen-Häufigkeitsverteilungen nahezu unmöglich. Bei den sehr langsam wachsenden antarktischen Tieren, die außerdem eine große individuelle Variabilität im Wachstum zeigen, wäre ein immenser Stichprobenumfang (mehrere tausend Individuen) erforderlich, um die Altersklassen statistisch zuverlässig voneinander trennen zu können. Zudem müßte zu diesem Zweck eine extrem feine Größenklasseneinteilung vorgenommen werden (z.B. 0,1 mm Klassen), die rein technisch unmöglich ist. Daher müssen Methoden wie Wachstumsringanalysen oder Markierungsexperimente verwendet werden, um eine korrekte Aussage über die Altersstruktur einer Population treffen zu können (Grant et al. 1987).

- Ring- und Wachstumsanalyse bei A. agassizii

Die Analyse der Wachstumsringe mußte für *A. agassizii*, wie im Kap. 5.2.6.2 beschrieben, an gebrannten und getrockneten Wirbelknöchelchen im Binokular vorgenommen werden, da die REM-Fotos die Ringstrukturen nicht eindeutig erkennen ließen (siehe auch Kap. 5.3.2.2, Fototafel 5.-1 und 5.-2). Ein Vergleich zwischen gebrannten und ungebrannten Knöchelchen zeigte, daß die Ringstrukturen auf den gebrannten Wirbeln sehr viel deutlicher waren. Dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß zu unterschiedlichen Jahreszeiten tatsächlich eine unterschiedliche Menge organischer Substanz in das Stereom eingelagert wird, wie es von Deutler (1926) und Pearse & Pearse (1975) für Seeigel vermutet wurde. Die Oxidation der Substanzen führt zu einem besseren Kontrast zwischen den Zonen mit einem unterschiedlichen Gehalt an diesen Substanzen. Eine Analyse der Ringe unter dem Binokular ist sicherlich nicht die optimale Methode, war aber aufgrund der Größe der Wirbelknöchelchen die einzige Möglichkeit. Es muß allerdings damit gerechnet werden, daß Ringstrukturen bei dieser Vergrößerung

übersehen worden sein können. Eine Vermessung der Wachstumsringe unter dem Binokular war nicht möglich.

Da für die Wachstums- und Altersbestimmung dieser Art somit nur Ringzählungen zur Verfügung standen, mußte die Korrektur für überwachsene Ringe bei größeren Individuen nach einer anderen Methode durchgeführt werden. Die dafür verwendete lineare Interpolation nimmt an, daß die Ringe im interpolierten Bereich immer im gleichen Abstand angelegt werden, das Wachstum also im Interpolationsbereich linear ist. Inwieweit dies tatsächlich der Realität entspricht, ist fragwürdig, unter den gegebenen Umständen sah ich aber in dieser Methode die einzige Möglichkeit, Ringkorrekturen vornehmen zu können. Außerdem scheinen die Wachstumsringe bei dieser Art tatsächlich, rein optisch, in sehr gleichmäßigen Abständen angelegt zu werden. Die Wirbelknöchelchen zeigen nicht das typische Muster wie die anderer Arten, bei denen die Ringabstände sehr stark variieren können. Möglicherweise liegt dies daran, daß die Ringstrukturen insgesamt sehr fein sind, und die Ringe zur Kante der Fossa hin so eng liegen, daß sie nicht mehr voneinander unterschieden werden können und eine Veränderung des Ringabstandes nicht mehr sichtbar ist.

Das bei der Methode der Ringrückrechnung anhand des Gelenk- bzw. Knochenradius festgelegte Alter der Tiere ist meiner Meinung nach verläßlich, womit auch das Altersspektrum der Tiere "wahr" wäre. Das Alter der Tiere, das mittels der linearen Interpolation bestimmt worden ist, und der Kurvenverlauf, der das Wachstum beschreibt, sind sicherlich nicht völlig richtig. Für eine erste Abschätzung des Alters der Art reicht die Methode meiner Meinung nach aus; für fundiertere Aussagen sind weitere Untersuchungen notwendig, vor allem aber auch umfassenderes Probenmaterial.

5.4.1.3 Wachstum der fünf Ophiuroiden-Arten

Die beschriebene Methode der Ringanalyse war bei allen untersuchten antarktischen Ophiuroiden-Arten geeignet, das Wachstum und Alter der Tiere zu schätzen, womit das bisherige Hauptproblem populationsdynamischer Untersuchungen an antarktischen Schlangensternen, die Altersbestimmung, gelöst werden konnte.

Im folgenden werde ich die Ergebnisse der Wachstumsanalyse diskutieren. Dies umfaßt die Unterschiede im Wachstum zwischen den Arten sowie innerhalb einer Art, jeweils in unterschiedlichen Gebieten und/oder Tiefen. Im Zusammenhang damit werden auch die Faktoren, die für diese Unterschiede verantwortlich sein können, angesprochen.

Da es bisher keine Untersuchungen zum Wachstum und Alter antarktischer Ophiuroiden gab, werde ich die Wachstumsleistung der fünf Arten mit der von Schlangenstern-Populationen anderer Meeresgebiete vergleichen.

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Diskussion
-------------------------------------	------------

- Wachstumsleistung

Die Wachstumsleistung, die beschreibt, wie "gut" ein Organismus wächst, ermöglicht den Vergleich der nichtlinearen Wachstumsfunktion und somit den Vergleich des Wachstums verschiedener Arten oder der gleichen Art unter unterschiedlichen Bedingungen.

Es wurden mehrere Indizes der Wachstumsleistung entwickelt, die in der Regel aus der Fischereibiologie stammen (siehe z.B. Pauly 1979) und abhängig von dem v. Bertalanffy-Wachstumsmodell waren. Da das Wachstum der untersuchten Ophiuroiden-Arten nicht in jedem Fall durch eine v. Bertalanffy-Funktion beschrieben werden kann, wählte ich für die Berechnung der Wachstumsleistung einen erweiterten Index der Wachstumsleistung, der unabhängig von Wachstumsmodellen ist und die maximale Wachstumsleistung selbst als Maß benutzt (Brey pers. Mitt.).

(48) $\Psi 1 = \log (M_{Max}/A_{Max}),$ $M_{Max} = maximales Körpergewicht in kJ$ $A_{Max} = maximales Alter$

Tab.5.-23 zeigt die Wachstumsleistungen der untersuchten Ophiuroiden-Arten in verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen des Weddellmeeres. Für M_{Max} wurde das Körpergewicht des größten Tieres benutzt, das bei der Ringanalyse untersucht wurde.

Tab.5.-23Wachstumsleistung der untersuchten Ophiuroiden-Arten in verschiedenen Gebieten und/oder
Tiefen des Weddellmeeres.

KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne
M_{Max} = maximales Körpergewicht, A_{Max} = maximales Alter, $\Psi 1$ = Index der Wachstumsleistung,
Konversionsfaktor: AFTG • 20,73 = kJ (Morison 1979)

Art	Gebiet/Tiefe	M _{Max} kJ	A _{Max} Jahre	Ψ1
Astrotoma agassizii	KN, HB + FR, 0-1000 m	144,70	91	0,20
Ophionotus victoriae	KN, HB + FR, 0-500 m	14,10	22	-0,19
-	KN + VB, >1000 m	14,10	22	-0,19
Ophiurolepis gelida	KN, 0-500 m	1,87	22	-1,07
	KN + HB, 501-1000 m	2,49	29	-1,07
	HB + FR, 0-500 m	4,35	33	-0,88
Ophiurolepis brevirima	KN + HB, 0- >1000 m	4,56	25	-0,74
Ophioceres incipiens	KN, 0-1000 m	1,24	18	-1,16
· ·	HB, 0-1000 m	1,24	16	-1,11
	HB, >1000 m	1,66	19	-1,06

Diskussion

- Astrotoma agassizii

Für die Untersuchungen des Wachstums von *A. agassizii* mußte das Probenmaterial aller Untersuchungsgebiete zusammengefaßt werden, daher ist ein Vergleich des Wachstums in unterschiedlichen Gebieten und/oder Tiefen nicht möglich.

Bisherige Abschätzungen des maximalen Alters dieser Art fehlen völlig. Das bisher größte Individuum wurde in der Nähe von Süd-Georgien gefangen und hatte einen Scheibendurchmesser von 64 mm (Monteiro & Tommasi 1983). Das größte Exemplar im Weddellmeer war 52 mm groß, für die Wachstumsanalyse konnten aber aus methodischen Gründen nur Individuen bis zu 45 mm Scheibendurchmesser berücksichtigt werden.

Im Vergleich zu allen anderen untersuchten Ophiuroiden-Arten ist *A. agassizii* in vielerlei Hinsicht ein Sonderfall. Nicht nur durch ihre besondere Morphologie, sondern auch durch ihre Ernährungsstrategie, das Wachstum und das maximale Alter hebt sich die Art von den anderen Schlangenstern-Arten ab.

Für die Beschreibung des Wachstums von *A. agassizii* habe ich eine generelle v. Bertalanffy-Funktion benutzt (Abb. 5.-17). Die Tiere scheinen jedoch derart langsam und mit relativ konstantem jährlichem Zuwachs zu wachsen (siehe auch Fototafel 5.-2), daß das Wachstum durch eine lineare Regression ebenso gut beschrieben werden kann. Hierbei muß allerdings der Einfluß der linearen Interpolation berücksichtigt werden, denn wie in Kap. 5.4.1.2 beschrieben, ist es möglich, daß der tatsächliche Wachstumsverlauf zwischen den "sicheren" Tieren anders ist, als die Wachstumskurve ihn beschreibt.

A. agassizii zeigt im Vergleich zu den anderen untersuchten Ophiuroiden-Arten einen nur langsamen Zuwachs im Scheibenduchmesser und ein sehr hohes Alter (91 Jahre bei 45 mm Scheibendurchmesser). Zum Vergleich: A. agassizii erreicht in den ersten 20 Lebensjahren einen Scheibendurchmesser von etwa 12 mm, O. victoriae, eine Art mit einer durchaus ähnlichen maximalen Größe, erreicht in diesem Zeitraum eine Größe von fast 30 mm. Bedingt durch das wesentlich höhere Körpergewicht von A. agassizii zeigt die Art jedoch die höchste Wachstumsleistung aller untersuchten Ophiuroiden-Arten (ψ 1 = 0,20, Tab.5.-23).

Die hohe Wachstumsleistung sowie die Langlebigkeit von *A. agassizii* ist umso bemerkenswerter, wenn die Ergebnisse der Nahrungsuntersuchungen berücksichtigt werden (Kap. 4.3.2 und 4.3.3), denn *A. agassizii* ist diejenige Art, die die niedrigsten Magenfüllwerte aufwies. Allerdings waren diese über das Jahr relativ konstant, saisonale Schwankungen fanden sich nur in der Nahrungszusammensetzung. Die bevorzugte Hauptnahrung sind Copepoden und andere Crustaceen, deren relativ hoher Energiegehalt die geringen Mengen der aufgenommenen Nahrung etwas auszugleichen scheint. Die im Vergleich zur geringen Nahrungsaufnahme hohe Wachstumsleistung der Art bestätigt

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Diskussion
-------------------------------------	------------

somit die Annahme, daß der Energiebedarf von *A. agassizii* extrem gering ist (Wilkie & Emson 1988, Emson 1990, siehe auch Kap. 4.4.2.3).

A. agassizii entspricht mit seiner geringen jährlichen Wachstumsrate (im Vergleich zu borealen Arten), der für einen Ophiuroiden extremen Körpergröße und seiner Langlebigkeit am deutlichsten von allen untersuchten Ophiuroiden-Arten der traditionellen Ansicht über antarktische benthische Organismen (siehe z.B. Arntz et al. 1994).

- Ophionotus victoriae

Bei der Untersuchung des Wachstums und des Alters ergab der Test der Residuen des Ford-Walford-Plots signifikante tiefenabhängige Unterschiede. Abb.5.-18 und 5.-19 zeigen das Wachstum der Tiere in einer Tiefe von 0-500 m bzw. >1000 m, wobei das Wachstum in den größeren Tiefen langsamer ist. In beiden Tiefenstufen wird das Wachstum am besten durch eine Richards-Funktion beschrieben.

Der Scheibendurchmesser und somit das Gewicht (laut Größen-Gewichtsbeziehung, Abb.5.-8) sowie das maximale Alter des jeweils größten untersuchten Tieres der beiden Tiefenstufen waren identisch, was zur Folge hat, daß die aus diesen Parametern berechnete Wachstumsleistung ψ 1 für die Tiere beider Tiefenstufen ebenfalls identisch ist. Dies widerspricht dem oben beschriebenen Unterschied des Wachstums in 0-500 m und >1000 m Tiefe. Verläßlicher sind jedoch hierbei die Ergebnisse des Ford-Walford-Plots, da hier die Ringzuwächse aller Tiere berücksichtigt werden, wohingegen sich die Berechnung der Wachstumsleistung auf nur ein Individuum stützt. Demnach gehe ich davon aus, daß die gefundenen Unterschiede tatsächlich der Realität entsprechen. Der unterschiedliche Wachstumsverlauf (Abb.5.-18 und 5.-19) deutet ebenfalls darauf hin. Die Wachstumsleistung wird hier lediglich für einen Vergleich der Arten untereinander und mit Ophiuroiden-Populationen anderer Meeresgebiete benutzt.

Mit einem Wert von $\psi 1 = -0,19$ zeigt *O. victoriae* nach *A. agassizii* die höchste Wachstumsleistung verglichen mit den anderen untersuchten Ophiuroiden-Arten. Dies ist, ähnlich wie bei der größten Art *A. agassizii*, darauf zurückzuführen, daß die Art innerhalb von 22 Jahren (Maximalalter der untersuchten Individuen) ein erheblich höheres Körpergewicht als die anderen Arten aufbaut (14,1 kJ).

Wie für alle anderen Ophiuroiden-Arten gibt es bisher keine Untersuchungen des Alters und Wachstums für *O. victoriae*, was die Einordnung und Abschätzung der Verläßlichkeit der Ergebnisse erschwert. Da die Parameter K_∞ der Richards-Funktionen mit den gefundenen Maximalgrößen der Tiere in den jeweiligen Tiefenstufen in etwa übereinstimmen, gehe ich von einer hohen Verläßlichkeit der Ergebnisse aus (K_∞ = 4,3 bzw. S_∞ = 44,6 in 0-500 m Tiefe, K_∞ = 3,1 bzw. S_∞ = 32,2 in >1000 m Tiefe).

m * .	
D1S.	kussion

Wachstum, Produktivität, Mortalität

Der Zusammenhang zwischen dem saisonalen Wachstumsmuster antarktischer Benthosorganismen und dem saisonalen Nahrungsangebot (z.B. Clarke 1988, Brey & Clarke 1993) wird durch die Ergebnisse der Ring- und Wachstumsanalyse und die Ernährungsuntersuchungen an *O. victoriae* bestätigt. Die Ringstrukturen dieser Art sind besonders deutlich ausgeprägt, mit eindeutigen Unterschieden in der Porengröße im Sommer und Winter. Dies entspricht dem saisonalen Muster in der Ernährung der Tiere mit weitaus schlechteren Nahrungsbedingungen, d.h. energieärmerer Nahrung, im Frühjahr als im Sommer (Kap. 4.3.3.2). Demnach ist zu erwarten, daß die Ernährungssituation der Tiere im Winter (entsprechende Proben standen leider nicht zur Verfügung) noch stärker von der Sommersituation abweicht. Diese starke Saisonalität bestätigt die Beobachtung von Clarke (1988), der auch bei Karnivoren und Aasfressern in der Antarktis saisonale Wachstumsschwankungen fand, wenn auch in der Regel nicht so ausgeprägt wie bei herbivoren Arten. Meine Ergebnisse zeigen, daß die Auswirkungen der Saisonalität im Nahrungsangebot so stark sein können, daß auch nicht-Herbivore ein deutliches saisonales Wachstumsmuster zeigen.

Die Unterschiede im Wachstum von *O. victoriae* in verschiedenen Tiefenstufen sind ebenfalls positiv mit den Unterschieden in der Ernährung korreliert. In einer Tiefe >1000 m fanden sich bei den Tieren signifikant niedrigere Magenfüllwerte (Kap. 4.3.2). Der Anteil von Schlangensternen, die gefressen hatten, war in größeren Tiefen ebenfalls geringer, wie auch die Anzahl der Nahrungskomponenten (Kap. 4.3.3.2). Die Nahrungsqualität scheint sich mit zunehmender Tiefe nicht zwangsläufig zu verschlechtern, zumindest nicht im untersuchten Tiefenbereich. Um diese Frage eindeutig beantworten zu können, wären weitere Untersuchungen erforderlich. Vermutlich ist aber in größeren Tiefen tatsächlich die abnehmende Quantität und nicht so sehr die abnehmende Qualität der Nahrung der das Wachstum limitierende Faktor.

- Ophiurolepis gelida

Der Test der Residuen des Ford-Walford-Plots ergab signifikante Unterschiede im Wachstum der Art in den Gebieten KN/0-500 m Tiefe, KN + HB/501-1000 m Tiefe und HB + FR/0-500 m Tiefe. In allen drei Gebieten und/oder Tiefen wird das Wachstum durch eine generelle v. Bertalanffy-Funktion beschrieben (Abb.5.-20 bis 5.-22). Im Gegensatz zu den Ergebnissen des Ford-Walford-Plots unterscheidet sich die Wachstumsleistung in den Gebieten KN/0-500 m und KN + HB/501-1000 m Tiefe nicht ($\psi 1 = -1,07$). Lediglich in den Gebieten HB + FR/0-500 m ist die Wachstumsleistung höher ($\psi 1 = -0,88$). Wie im Kap. 5.4.1.3 für *O. victoriae* beschrieben halte ich die Ergebnisse des Ford-Walford-Plots jedoch für zuverlässiger, d.h., die festgestellten

Unterschiede zwischen den Tieren aus den drei Gebieten werden als realistisch angesehen.

Insgesamt muß bei der Interpretation der Ergebnisse jedoch berücksichtigt werden, daß die Analyse der Wachstumsringe von O. gelida, wie in Kap. 5.3.2.2 beschrieben, nicht immer ganz einfach war. Die Unterschiede in der Größe der Sommer- und Winterporen waren nicht so deutlich wie z.B. bei O. victoriae, was eine klare Ringlesung in der Regel erschwerte. Die Ringrückrechnung ("Korrektur") war in allen drei Fällen relativ schwierig, da das Material nicht sehr umfassend war und nur wenige kleine Tiere zur Verfügung standen. Generell halte ich die v. Bertalanffy-Funktion, die das Wachstum der Tiere aus dem Gebiet KN/0-500 m Tiefe beschreibt (Abb.5.-20), für die verläßlichste, da ein S_{∞} von 23,2 mm Scheibendurchmesser eine durchaus realistische Größe ist. Die beiden anderen Wachstumskurven sind vermutlich nur in eingeschränktem Maß dazu geeignet, das Wachstum der Tiere zu beschreiben. Die oben genannten Probleme der Ringrückrechnung haben im Gebiet KN + HB/501-1000 m dazu geführt, daß die Steigung der Wachstumskurve extrem gering ist (Überschätzung des Alters) und die generelle v. Bertalanffy-Funktion somit fast linear ist (Abb.5.-21). Dies hat zur Folge, daß die errechnete asymptotische Endgröße der Tiere in diesem Gebiet völlig unrealistisch ist ($S_{\infty} = 384,5$ mm). Um das Wachstum der Tiere in diesem Gebiet besser beschreiben zu können, sind weitere Untersuchungen an Probenmaterial erforderlich, das auch kleine Individuen in repräsentativer Menge umfaßt.

Die für HB + FR/0-500 m Tiefe errechnete Wachstumsfunktion (Abb.5.-22) ist in ihrer Steigung vermutlich ebenfalls zu gering, denn das S_{∞} von 40,3 mm Scheibendurchmesser ist im Verhältnis zur Maximalgröße der Tiere etwas zu hoch. Auch hier haben Probleme bei der Korrektur der Ringzahlen dazu geführt, daß das Wachstum der Art in diesem Gebiet nicht völlig zufriedenstellend beschrieben werden konnte.

Zusammenfassend ist festzustellen, daß die Ergebnisse der Ringanalysen an *O. gelida* durchaus geeignet sind, einen ersten Eindruck vom Wachstum und Alter dieser Art zu vermitteln, auch wenn die einzelnen Kurvenverläufe, die das Wachstum beschreiben, nicht in allen Fällen zuverlässig sind.

Die Wachstumsleistung von *O. gelida* ist im Vergleich zu den anderen untersuchten Ophiuroiden-Arten, zumindest in den Gebieten KN/0-500 m und KN + HB/501-1000 m Tiefe, relativ niedrig, was wiederum vermutlich auf eine Überschätzung des Alters zurückzuführen ist. Lediglich die Wachstumsleistung der sehr kleinen Art *O. incipiens* ist noch geringer. Im Gegensatz dazu sind die Werte für *O. gelida* in den Gebieten HB + FR/0-500 m Tiefe und für die nahe verwandte Art *O. brevirima* sehr ähnlich (*O. gelida*: $\psi 1 = -0,88$; *O. brevirima*: $\psi 1 = -0,74$). Die beiden Arten bauen in ähnlichen Zeiträumen ein vergleichbares Körpergewicht auf.

Das saisonale Wachstumsmuster dieser Art kann wie bei den meisten anderen hier untersuchten Arten durch saisonale Unterschiede in der Ernährung erklärt werden. Bei *O. gelida* fanden sich im Frühjahr signifikant niedrigere Magenfüllwerte, die Nahrungsqualität ist zu dieser Jahreszeit ebenfalls geringer als im Sommer (Kap. 4.3.2 und 4.3.3.3).

Die Unterschiede in der Wachstumsleistung der Art in den verschiedenen Gebieten lassen sich nicht ohne weiteres mit der unterschiedlichen Ernährungssituation erklären. Auffällig ist jedoch, daß die Art im Gebiet Halley Bay offensichtlich besonders gute Nahrungsbedingungen vorfindet, denn der Anteil von Crustaceen an der Nahrung ist hier weitaus höher als in den beiden anderen Gebieten. Diese energiereiche Nahrung könnte dafür verantwortlich sein, daß *O. gelida* hier mehr Körpergewicht aufbauen kann als in anderen Gebieten.

- Ophiurolepis brevirima

Die festgestellten Unterschiede im Wachstum von *O. brevirima* in den Gebieten KN + HB/0- >1000 m Tiefe und FR/0-500 m Tiefe konnten leider nicht weiter analysiert werden, da für das Gebiet Filchner Rønne nicht genügend Probenmaterial zur Verfügung stand.

Wie bei *O. gelida* waren auch die Ringstrukturen von *O. brevirima* nicht immer einfach zu analysieren. Wie die Wachstumskurve zeigt, ist einerseits die individuelle Variabilität im Wachstum nicht unerheblich, andererseits standen große Tiere nur in geringer Anzahl zur Verfügung, so daß der von der Kurve beschriebene Wachstumsverlauf möglicherweise nicht ganz realistisch ist (Abb.5.-23). Darauf deutet auch der sehr hohe Wert für S_{∞} hin (47,2 mm Scheibendurchmesser), der deutlich über dem Wert für das größte gefundene Tier liegt. Insgesamt kann davon ausgegangen werden, daß der Altersbereich bis 25 Jahre durch die Kurve relativ gut beschrieben wird, das Wachstum von älteren Tieren jedoch nicht mehr.

Die Wachstumsleistung von *O. brevirima* ist mit $\psi 1 = -0.74$ nach der von *A. agassizii* und *O. victoriae* die dritthöchste. Sie liegt ungefähr in der Mitte der gefundenen Werte.

Auch bei *O. brevirima* steht das saisonale Wachstumsmuster offensichtlich in einem engen Zusammenhang mit den saisonalen Unterschieden in der Magenfüllung (Kap. 4.3.2). Bei der Analyse der Nahrungszusammensetzung zu verschiedenen Jahreszeiten fällt allerdings auf, daß der Anteil der Hauptnahrung (Crustaceen) im Frühjahr und Sommer kaum Unterschiede zeigt, was zunächst verwunderlich ist. Hier muß jedoch unterschieden werden, welche Crustaceen von den Ophiuroiden gefressen werden, bzw. in welchem Zustand die Beute war. Die im Sommer in den Mägen gefundenen intakten Amphipoden (im Winter nur Crustaceenreste), die aller Wahrscheinlichkeit nach lebend gefressen wurden, lassen vermuten, daß der Energiegehalt der aufgenommenen Nahrung im Sommer höher ist. *O. brevirima* scheint ein erfolgreicher Räuber zu sein, dem bei

Diskussion

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Diskussion
-------------------------------------	------------

einem entsprechenden Angebot (im Sommer, siehe auch Kap. 4.4.2.2) energiereiche Beute zugänglich ist. So unterscheidet sich folglich saisonal nicht nur die Nahrungsmenge, sondern auch, wenn auch erst auf den zweiten Blick, die Nahrungsqualität von *O. brevirima*.

Unterschiede im Wachstum der Tiere in verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen wären nach den Ergebnissen der Nahrungsuntersuchungen nicht zu erwarten gewesen, da sich keine Unterschiede in der Magenfüllung von Tieren aus den einzelnen Gebieten und Tiefenstufen fanden (Kap. 4.3.2). Das Nahrungsspektrum unterscheidet sich zwar je nach Gebiet und Tiefe, *O. brevirima* scheint jedoch in der Lage zu sein, durch ihre hohe Flexibilität Unterschiede im Nahrungsangebot ausgleichen zu können.

- Ophioceres incipiens

Das Wachstum von *O. incipiens* unterscheidet sich nach dem Test der Residuen des Ford-Walford-Plots signifikant in den Gebieten KN/0-1000 m Tiefe, HB/0-1000 m Tiefe und HB/>1000 m Tiefe. Entsprechend diesen Ergebnissen zeigen auch die Wachstumsleistungen der Tiere, wenn auch geringe, Unterschiede.

Die Abb.5.-24 bis 5.-26 zeigen den Wachstumsverlauf in den verschiedenen Gebieten und/oder Tiefen. Für die Tiere aus dem Gebiet Kapp Norvegia wird das Wachstum durch eine Richards-Funktion beschrieben, in Halley Bay dagegen in beiden Tiefenstufen durch eine generelle v. Bertalanffy-Funktion. Die geschätzten Parameter der Funktionen (S $_{\infty}$) liegen bei den Tieren in KN und auch HB/0-1000 m mit 11,3 mm bzw. 14,2 mm Scheibendurchmesser durchaus im realistischen Bereich (maximale Größe bis über 12 mm, siehe z.B. Koehler 1922); die Wachstumsfunktionen scheinen den tatsächlichen Wachstumsverlauf verläßlich zu beschreiben. Im Gebiet Halley Bay >1000 m Tiefe ist dies jedoch nicht der Fall, denn ein S $_{\infty}$ von 71,3 mm ist völlig unrealistisch. Der Grund dafür, daß diese Wachstumskurve das tatsächliche Wachstum so unzureichend beschreibt, liegt an dem insgesamt sehr spärlichen Material, das für diese Tiefenstufe zur Verfügung stand. Eine Anzahl von 17 Individuen reicht nicht aus, um eine Korrektur der Ringe vorzunehmen, zumal dieses Material kaum kleine Individuen enthält. So ist die Wachstumskurve für *O. incipiens* im Gebiet HB/>1000 m nur als erste und sehr grobe Abschätzung des Alters und des Wachstums zu verstehen.

Das saisonale Wachstumsmuster kann auch bei *O. incipiens* mit einer sich saisonal ändernden Ernährungssituation der Tiere in Zusammenhang gebracht werden. Die Magenfüllwerte sind im Frühjahr signifikant niedriger als im Sommer, und auch die Nahrungszusammensetzung zeigt starke saisonale Schwankungen (Kap. 4.3.2 und 4.3.3.5). Während im Frühjahr die Nahrung hauptsächlich aus energieärmeren Komponenten wie Kotballen besteht, sind im Sommer Diatomeen die Hauptnahrung der Art.

Die Wachstumsleistung von *O. incipiens* ist mit $\psi 1 = -1,06$ bis -1,16 im Vergleich zur Wachstumsleistung der anderen untersuchten Arten am niedrigsten. Dies erklärt sich aus dem nur geringen Körpergewicht und dem gleichzeitig relativ hohen Alter der Tiere. Die höchste Wachstumsleistung zeigen die Tiere aus dem Gebiet Halley Bay/>1000 m Tiefe, was ich aber entsprechend der Kritik an der Wachstumskurve für Tiere aus dieser Tiefe für nicht real halte. Diese Ansicht wird auch durch die Ergebnisse der Nahrungsuntersuchungen gestützt, da die Magenfüllwerte in einer Tiefe >1000 m signifikant niedriger waren als im Flachen (Kap. 4.3.2). Die Nahrungszusammensetzung zeigt ebenfalls eine deutlich schlechtere Ernährungssituation der Art in großen Tiefen, die Hauptnahrung besteht hier aus Sediment. Demnach ist zu erwarten, daß die Wachstumsleistung von *O. incipiens* in einer Tiefe >1000 m deutlich niedriger liegt als in 0-1000 m Tiefe.

Die Unterschiede im Wachstum in den Gebieten KN und HB/0-1000 m Tiefe lassen sich zwar nicht durch signifikante Unterschiede in der Magenfüllung erklären (Kap. 4.3.2), wohl aber durch die unterschiedliche Nahrungszusammensetzung, die sich in den untersuchten Tieren fand (Kap. 4.3.3.5). So war der Anteil von Diatomeen und anderem Phytoplankton an der Gesamtnahrung im Gebiet Kapp Norvegia generell niedriger als in Halley Bay. Dies glichen die Tiere durch die vermehrte Aufnahme von Schwammnadeln, Foraminiferen, unidentifizierter organischer Substanz und Sediment, also relativ energiearme Nahrung, aus. Dies könnte die bei sehr ähnlichen Magenfüllwerten höhere Wachstumsleistung von *O. incipiens* in Halley Bay erklären.

- Variabilität des Wachstums

Die Analyse des Wachstums der fünf Ophiuroiden-Arten zeigte eine generell hohe individuelle Variabilität. Inwieweit diese Variabilität durch Unterschiede im Lebensraum oder genetisch bedingt ist, kann aus dem bisherigen Wissensstand nicht geschlossen werden. Die Konkurrenz z.B. um Nahrung und Raum ist als wichtige Ursache für eine hohe Variabilität im Wachstum von Fischen und sessilen Organismen wie Austern beschrieben worden (Jarayabhand & Newkirk 1989), entsprechende Untersuchungen für Echinodermen sind jedoch kaum durchgeführt worden. Aquarienexperimente mit Echinoiden zeigten, daß trotz identischer Umweltbedingungen eine Variabilität im Wachstum festzustellen war (Miller & Mann 1973). Gage (1992) fand bei der Analyse von Wachstumsringen in Seeigeln ebenfalls eine hohe Variabilität im Wachstum, die nach Meinung des Autors eher genetisch als durch die Umwelt bedingt ist. Solange nicht entschieden werden kann, inwieweit die Variabilität genetisch bedingt oder auf

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Diskussion
-------------------------------------	------------

unterschiedliche Umweltbedingungen zurückzuführen ist, bleibt die Interpretation von Wachstumsunterschieden innerhalb einer Art immer mit einem gewissen Maß an Unsicherheit behaftet.

- Antarktische und boreale Ophiuroiden: Vergleich der Wachstumsleistung

Kenntnisse über das Wachstum von Ophiuroiden sind bisher kaum vorhanden. Ein direkter Vergleich der Wachstumsleistung der untersuchten Ophiuroiden mit anderen hochantarktischen Schlangenstern-Arten ist nicht möglich, und auch für Tiere aus der Subantarktis gibt es bis heute nur eine Untersuchung (Morison 1979). In Tab.5.-24 sind alle verfügbaren Abschätzungen der Wachstumsleistung von Ophiuroiden zusammengestellt.

Mit Ausnahme von A. agassizii sind die Wachstumsleistungen der antarktischen Ophiuroiden sehr gering und liegen im Mittel bei etwa -0,8. Damit ist die Wachstumsleistung der antarktischen Schlangensterne zwar in der Regel niedriger als in borealen Gebieten, aber auch hier finden sich entsprechend geringe Wachstumsleistungen: *Ophiura albida* und *O. ophiura* in der Deutschen Bucht weisen ein ψ 1 von -1,01 bzw. -0,22 auf (Dahm 1993), und die Tiefsee-Arten Ophiocten gracilis und Ophiura ljungmani zeigen ebenfalls niedrigere Wachstumsleistungen (Gage & Tyler 1981, 1982a). Das zeigt, daß die antarktischen Ophiuroiden zwar im Mittel eine geringe Wachstumsleistung und ein langsames Wachstum aufweisen, jedoch nicht in jedem Einzelfall. Dieses Ergebnis wirft die in der Literatur häufig diskutierte Frage auf, ob antarktische Benthosorganismen in ihrer Populationsdynamik einzigartige Adaptationen an ihren Lebensraum aufweisen. Ein eindeutiger Beweis dafür, daß die Populationsdynamik der antarktischen Organismen besondere Charakteristika zeigt, die sie von nichtpolaren Tieren unterscheidet, konnte bisher nicht erbracht werden (Brey & Clarke 1993). Nach dem heutigen Kenntnisstand sind die geringen jährlichen Wachstumsraten antarktischer Poikilothermer hauptsächlich auf das saisonal limitierte Nahrungsangebot und weniger auf Stoffwechselraten begrenzende Effekte der niedrigen Temperatur zurückzuführen (Clarke 1988, Clarke 1991, Brey & Clarke 1993). Dies bedeutet allerdings auch, daß Effekte eines geringen Nahrungsangebots auf das Wachstum von Benthosorganismen kein auf die Antarktis begrenztes Phänomen ist (Brey & Clarke 1993). Der Vergleich der Wachstumsleistung von Ophiuroiden in verschiedenen Meeresgebieten scheint diese Ergebnisse zu unterstützen, besonders die in der Antarktis und Tiefsee vergleichbar niedrigen Wachstumsleistungen.

Der Vergleich von Wachstumsleistungen wird in der Regel auch dadurch erschwert, daß das Alter der Tiere durch unterschiedliche, zum Teil nicht sehr zuverlässige Methoden geschätzt worden ist. So erscheint z.B. die Wachstumsleistung der subantarktischen Art

Ophionotus hexactis (Morison 1979) erstaunlich hoch. Dies liegt meiner Meinung nach daran, daß Morison (1979) die Möglichkeit einer Ringüberwachsung und somit einer Altersunterschätzung nicht berücksichtigt hat. Die aus dem maximalen Körpergewicht und dem maximalen Alter errechnete Wachstumsleistung liegt daher vermutlich um einiges zu hoch.

 Tab.5.-24
 Wachstumsleistung der Ophiuroiden-Arten des Weddellmeeres im Vergleich zu Ophiuroiden-Populationen anderer Meeresgebiete

$KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne MMax = maximales Körpergewicht, AMax = maximales Alter, \Psi1 = Index der Wachstumsleistung$					
	Cabiat	I _{M1}	[)1(1	0

	Art	Gebiet	M _{Max}	AMax	Ψ1	Quelle
1			kJ	Jahre		
A N	Astrotoma agassizii	KN, HB + FR, 0-1000 m	144,70	91	0,20	eigene Ergebnisse
T	Ophionotus victoriae	KN, HB + FR, 0-500 m KN + VB, >1000 m	14,10 14 10	22 22	-0,19	eigene Ergebnisse
R	Ophiurolepis	KN, 0-500 m	1,87	22	-1,07	eigene Ergebnisse
K T	gelida	KN + HB, 501-1000 m HB + FR, 0-500 m	2,49 4,35	29 33	-1,07 -0,88	
IS	Ophiurolepis brevirima	KN + HB, 0- >1000 m	4,56	25	-0,74	eigene Ergebnisse
С Н	Ophioceres incipiens	KN, 0-1000 m HB, 0-1000 m	1,24 1 24	18 16	-1,16	eigene Ergebnisse
Ľ	incipienta	HB, >1000 m	1,66	19	-1,06	
B O	Ophiura albida	Nordsee	0,78	8	-1,01	Dahm (1993)
R E	Ophiura ophiura	Nordsee	4,79	8	-0,22	Dahm (1993)
A L	Amphiura chiajei	Atlantik, Irland	11,85	10	0,07	Munday & Keegan (1992)
+ S	Ophiura ophiura	Bristol-Kanal	8,19	4	0,31	Warwick et al. (1978)
U B	Ophiura ophiura	Bristol-Kanal	4,81	3	0,21	Warwick & George (1980)
A N	Ophiothrix fragilis	Bristol-Kanal	14,85	3	0,69	George & Warwick (1985)
T A	Ophiocten gracilis	Atlantik, Tiefsee, Rockall Trough	0,14	10	-1,85	Gage & Tyler (1982a)
R K	Ophiura ljungmani	Atlantik, Tiefsee, Rockall Trough	0,37	18	-1,69	Gage & Tyler (1981)
T I S	Ophiomusium lymani	Atlantik, Tiefsee, Rockall Trough	77,05	10	0,89	Gage & Tyler (1982b) Gage (1990)
С Н	Ophionotus hexactis	Subantarktis, Süd-Georgien	58,77	12	0,69	Morison (1979)

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Diskussion

5.4.2 Produktion und Produktivität

Die hier vorgestellten Untersuchungen zur Produktion und Produktivität beschränken sich auf die somatische Produktion der fünf Ophiuroiden-Arten. Bevor ich die Ergebnisse der Produktionsberechnungen für die einzelnen Arten untereinander sowie mit Produktionsdaten für Schlangenstern-Populationen anderer Meeresgebiete vergleiche, werde ich die Faktoren beschreiben, die die Produktivität beeinflussen können. Anschließend erfolgt ein Vergleich meiner Ergebnisse mit den bisher verfügbaren Produktionsdaten für Makrozoobenthos der Antarktis, sowie eine Abschätzung des Anteils der Ophiuroiden an der Gesamtproduktivität und -biomasse des Makrozoobenthos im Weddellmeer.

5.4.2.1 Produktivitäts-beeinflussende Faktoren

Die Voraussetzung für verläßliche Produktionsschätzungen ist eine realistische Wachstumskurve sowie eine für das entsprechende Gebiet und/oder die entsprechende Tiefe repräsentative Größen-Häufigkeitsverteilung.

Bei einem Vergleich der Produktivität, d.h. dem Verhältnis von neu produzierter Masse zu vorhandener Masse von Populationen, stellt sich zunächst die Frage, welche Faktoren die somatische Produktivität direkt oder indirekt beeinflussen können. Wie die Literatur zeigt, gibt es eine Vielzahl dieser Faktoren, deren möglicher Einfluß häufig noch nicht völlig geklärt ist. Ich werde mich bei der Diskussion der Produktivitätsdaten der Ophiuroiden auf die wichtigsten Einflußgrößen wie Körpergewicht, Temperatur, Tiefe und Nahrungsangebot (z.B. Brey & Clarke 1993) beschränken.

Die Produktivität einer Population ist zwangsläufig mit dem individuellen Stoffwechsel der Tiere gekoppelt, der wiederum durch äußere Faktoren beeinflußt wird. Das heißt im Umkehrschluß, daß alle Faktoren, die einen Einfluß auf den Stoffwechsel haben, auch die $P_{\overline{B}}$ -Rate einer Population beeinflussen können. Generell ist eine hohe Stoffwechselrate mit einer hohen Produktivität verbunden.

Das Körpergewicht und die spezifische Stoffwechselrate sind negativ korreliert, d.h., die individuelle Produktivität nimmt wie die spezifische Stoffwechselrate mit zunehmendem Körpergewicht ab. Die Produktivität der Population nimmt somit ebenfalls mit zunehmendem mittleren Körpergewicht ab (Brey & Clarke 1993).

Die Temperatur und die Stoffwechselrate sind bei marinen poikilothermen Organismen positiv korreliert (Precht et al. 1973, Clarke 1991, Brey & Clarke 1993), und somit ist auch eine zunehmende Produktivität mit zunehmender Temperatur zu erwarten. Allerdings wirkt die Temperatur auch indirekt über zahlreiche enzymatische Prozesse auf den Stoffwechsel der Tiere ein, was eine Vorhersage für die Beziehung der beiden Größen sehr erschwert und die Diskussion über dieses Thema nicht abreißen läßt (Brey & Clarke 1993). Empirisch läßt sich für benthische Evertebraten eine positive Korrelation zwischen Temperatur und $P_{/\overline{B}}$ -Rate zeigen (Brey & Clarke 1993).

Die selben Autoren fanden auch eine negative Korrelation zwischen P/\overline{B} -Rate und Wassertiefe, die vermutlich mit dem Nahrungsangebot zusammenhängt. Der Eintrag organischen Materials aus der euphotischen Zone in das Benthal nimmt mit zunehmender Wassertiefe exponentiell ab (Rowe 1971, Suess 1980). Die Anpassung an ein niedrigeres Nahrungsniveau kann nicht nur über die Reduktion des Stoffwechsels und damit der Produktivität, sondern auch über eine Verringerung der Biomasse erfolgen, wie die Abnahme der Benthos-Biomasse mit zunehmender Tiefe zeigt (z.B. Brey & Clarke 1993).

Da der Eintrag des organischen Materials in das Benthal auch mit der Höhe der pelagischen Primärproduktion abhängt, ist zu erwarten, daß auch regionale Unterschiede in der Primärproduktion die Produktion und Produktivität des Benthos beeinflussen.

5.4.2.2 Produktion und Produktivität der fünf Ophiuroiden-Arten

Für einen Vergleich der Produktion und Produktivität der fünf untersuchten Ophiuroiden-Arten wurde zunächst die Produktivität der Tiere in bestimmten Gebieten und Tiefen berechnet, und zwar entsprechend den festgestellten Unterschieden im Wachstum (Tab.5.-25). Produktivitätsdaten existieren aber auch unabhängig von der Tiefe für die einzelnen Untersuchungsgebiete Kapp Norvegia, Halley Bay, Vahsel Bight und Filchner Rønne, soweit das benötigte Probenmaterial vorhanden war. Die Produktion der Arten in den einzelnen Gebieten wurde ebenfalls berechnet, sofern die notwendigen Biomassedaten vorlagen (Tab.5.-26).

Betrachtet man die Unterschiede in der mittleren Produktivität der Arten unabhängig von der Herkunft der Tiere (Gebiet, Tiefe), so zeigt sich der Trend, daß die $P_{/\overline{B}}$ -Rate, wie in Kap. 5.4.2.2 beschrieben, mit zunehmendem mittleren Körpergewicht der Population abnimmt. Tab.5.-25 zeigt die $P_{/\overline{B}}$ -Raten für die Ophiuroiden-Arten aus den verschiedenen Gebieten und Tiefen. Das niedrigste $P_{/\overline{B}}$ -Verhältnis von 0,045/Jahr hat die Art *Astrotoma agassizii*, die gleichzeitig mit einem mittleren Körpergewicht von 690 mg AFTG auch die größte Art ist. Das höchste mittlere $P_{/\overline{B}}$ -Verhältnis von 0,191 weist *Ophioceres incipiens*, die kleinste der untersuchten Arten auf (mittleres Körpergewicht: 20 mg AFTG). Die Unterschiede in den $P_{/\overline{B}}$ -Raten zwischen den beiden nahe verwandten Arten *Ophiurolepis gelida* und *Ophiurolepis brevirima* sind geringfügig, entsprechen aber wiederum der Gesetzmäßigkeit, daß größere Tiere eine niedrigere Produktivität zeigen, denn *O. brevirima* wird im Vergleich zu *O. gelida* etwas größer. Ihre $P_{/\overline{B}}$ -Raten liegen entsprechend ihrer mittleren Größe zwischen dem Maximalwert

Diskussion

Wachstum, Produktivität, Mortalität	Diskussion
-------------------------------------	------------

von *O. incipiens* und dem Minimalwert von *A. agassizii*. Eine ungewöhnlich hohe $P_{\overline{B}}$ -Rate im Vergleich zum Körpergewicht besitzt *Ophionotus victoriae* mit 0,180/Jahr.

Tab.5.-25 P/\overline{B} -Raten aller Arten für verschiedene Gebiete und/oder Tiefen, entsprechend den Unterschieden im Wachstum.

Art	AM	Gebiet/Tiefe	P/B	AM
	ind. M		[1/Jahr]	P/B
Astrotoma agassizii	690,0	KN, HB + FR, 0-1000 m	0,045	0,045
Ophionotus victoriae	210,0	KN, HB + FR, 0-500 m	0,205	0,180
_		KN + VB, >1000 m	0,155	
Ophiurolepis gelida	30,0	KN, 0-500 m	0,186	0,148
		KN + HB, 501-1000 m	0,126	
		HB + FR, 0-500 m	0,133	
Ophiurolepis brevirima	90,0	KN + HB, 0- >1000 m	0,135	0,135
Ophioceres incipiens	20,0	KN, 0-1000 m	0,212	0,191
		HB, 0-1000 m	0,172	
		HB, >1000 m	0,190	

KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne, AM = arithmetisches Mittel, ind. M = individuelles Körpergewicht in mg aschefreiem Trockengewicht (AFTG)

Wird das Fanggebiet und die Fangtiefe in den Vergleich der Produktivität der Arten einbezogen, stellt sich die Frage, inwieweit die Temperatur für die gefundenen Unterschiede in den $P_{\overline{B}}$ -Raten verantwortlich sein kann. Die Temperatur in der Antarktis ist generell sehr stabil, große jahreszeitliche Schwankungen wie in borealen Gebieten gibt es nicht (Clarke 1988, Arntz et al. 1992). Kurzzeitige Temperaturschwankungen im Bodenwasser der tieferen Schelfregionen durch Eindringen warmen Tiefenwassers wurden zwar beobachtet (Arntz et al. 1992), sie sind allerdings ebenso kurzzeitig wie geringfügig, so daß ein Einfluß auf die Produktivität der Benthosorganismen unwahrscheinlich ist. Die Unterschiede in der Produktivität der untersuchten Ophiuroiden-Arten sind demnach vermutlich nicht auf den Einfluß von Temperatur auf die Stoffwechselrate der Tiere zurückzuführen.

Eine abnehmende Produktivität mit zunehmender Tiefe, wie sie von Brey & Clarke (1993) beobachtet wurde, findet sich ansatzweise auch bei den hier untersuchten Ophiuroiden. Bei *O. victoriae* liegt die $P_{\overline{B}}$ -Rate in 0-500 m Tiefe bei 0,205, während sie unterhalb von 1000 m nur noch 0,155 beträgt. *O. gelida* zeigt ähnliche Ergebnisse mit einer niedrigeren $P_{\overline{B}}$ -Rate in 501-1000 m Tiefe als in 0-500 m Tiefe. Während für die beiden Arten *A. agassizii* und *O. brevirima* die notwendigen Daten nicht vorliegen, ist die Produktivität von *O. incipiens* im Gebiet Halley Bay in Tiefen >1000 m etwas höher als in 0-1000 m Tiefe (Wert jedoch nicht zuverlässig, siehe Kap. 5.4.1.3).

Diskussion

Wachstum, Produktivität, Mortalität

Zumindest für die Art *O. victoriae* zeigen die Ergebnisse der Nahrungsuntersuchungen, daß die Art in größeren Tiefen (>1000 m) signifikant niedrigere Magenfüllwerte aufweist, was eine Erklärung für die mit der Tiefe abnehmende $P_{/\overline{B}}$ -Rate sein kann. Bei *O. gelida*, der zweiten Art, die niedrigere $P_{/\overline{B}}$ -Raten in größeren Tiefen zeigt, konnte keine Abnahme der Magenfüllung mit zunehmender Tiefe festgestellt werden. Bei allen anderen Arten gibt es immer wieder vereinzelte Hinweise auf verschlechterte Nahrungsbedingungen in größeren Tiefen, ein genereller Trend findet sich allerdings nicht. Dies legt die Vermutung nahe, daß die Anpassung der Ophiuroiden an ein niedriges Nahrungsniveau in größeren Tiefen über eine Verringerung ihrer Biomasse erfolgen könnte (siehe auch Kap.3.4). Das zur Verfügung stehende Probenmaterial reichte leider nicht aus, um solche Fragen eindeutig zu beantworten.

Die in Tab.5.-26 zusammengestellten Produktions- und Biomassewerte sowie die P/\overline{B} -Raten für die Ophiuroiden-Populationen der einzelnen Untersuchungsgebiete im Weddellmeer ermöglichen die Diskussion der Frage, ob sich generelle Trends wie ein Nord-Süd Gradient in den Produktionsdaten zeigen.

Für das südlichste Gebiet Vahsel Bight liegen zwar keine Produktions- und Biomassedaten vor, aber die Daten für die Tiere aus den Gebieten Kapp Norvegia (im Nordosten des Weddellmeeres) und Halley Bay/Vestkapp zeigen bei den meisten Arten bereits eine Abnahme der Produktion von Nord nach Süd. Dies wird noch deutlicher, wenn die Produktionsdaten der Arten für die jeweiligen Gebiete zusammengerechnet und als repräsentativ für die gesamte Ophiuroidenfauna betrachtet werden. So ergibt sich für das Gebiet Kapp Norvegia eine Produktion von 0,46 g AFTG/m²/Jahr, für Halley Bay/Vestkapp jedoch nur 0,09 g AFTG/m²/Jahr. Die Abnahme der Produktion ist auf eine abnehmende Biomasse der Ophiuroiden nach Süden hin zurückzuführen. Der Grund für die Abnahme der Biomasse könnte, wie oben schon erwähnt, das abnehmende Nahrungsangebot für die Ophiuroiden nach Süden hin sein. Da die Primärproduktion im wesentlichen an offenes Wasser gekoppelt ist und davon abhängt, wie lange diese eisfreien Zonen (Polynyen) bestehen, liegt die Vermutung nahe, daß die Bedingungen sich nach Süden hin immer weiter verschlechtern. Dies spiegelt sich bei den Ophiuroiden offensichtlich nicht in einer abnehmenden Produktivität wider, wohl aber in einer abnehmenden Biomasse (siehe auch Kap.3).

5.4.2.3 Vergleich der Ergebnisse mit Ophiuroiden-Populationen anderer Meeresgebiete

Tab.5.-26 stellt meine Ergebnisse den bisherigen verfügbaren Produktionsabschätzungen für Ophiuroiden-Populationen borealer und subantarktischer Meeresgebiete gegenüber. Um einen Vergleich zu ermöglichen, wurden die Werte, sofern nötig, mit Hilfe von Konversionsfaktoren auf aschefreies Trockengewicht (AFTG) umgerechnet.

Der Vergleich der P/ \overline{B} -Raten antarktischer Ophiuroiden mit denen borealer und subantarktischer Schlangenstern-Populationen zeigt eine allgemein niedrigere Produktivität in der Antarktis. Im Weddellmeer haben die Arten *O. victoriae* und *O. incipiens* (0,21/Jahr) die höchsten P/ \overline{B} -Raten, diese sind jedoch immer noch kleiner als die minimalen Raten in den anderen Meeresgebieten (0,32/Jahr für *O. albida* in der Nordsee, Dahm 1993). Die einzige verfügbare P/ \overline{B} -Rate für eine subantarktische Ophiuroiden-Art (*O. hexactis*, Süd-Georgien, Morison 1979) liegt zwar in einer ähnlichen Größenordnung wie die der nahe verwandten hochantarktischen Art *O. victoriae*, ist aber mit 0,45/Jahr immer noch mehr als doppelt so hoch.

Wie bei den antarktischen Ophiuroiden zeigt sich auch bei einigen borealen und subantarktischen Populationen der Trend, daß die Produktivität mit zunehmendem mittleren Körpergewicht abnimmt. Das deutlichste Beispiel hierfür ist die Art *O. lymani* aus der Tiefsee im Rockall Trough, die ein mittleres Körpergewicht von etwa 1g AFTG und eine sehr geringe P/\overline{B} -Rate von 0,33 aufweist (Gage & Brey 1994).

Entsprechend der positiven Korrelation der Temperatur mit der Stoffwechselrate zeigen die Ophiuroiden-Populationen aus wärmeren Gewässern die höchste Produktivität (siehe Singletary 1971). Diese Arten sind mit ihrer Kurzlebigkeit und ihrem schnellen Wachstum ein deutliches Beispiel für den Einfluß der Temperatur auf die Populationsdynamik.

Die negative Korrelation zwischen Tiefe und P/\overline{B} -Rate wird durch die in der Regel geringe Produktivität der untersuchten Tiefsee-Populationen deutlich (Gage & Tyler 1981, 1982a, Gage & Brey 1994). Da entsprechende Biomasse und Produktionsdaten für diese Populationen bisher fehlen, bleibt allerdings unklar, ob das zu erwartende geringe Nahrungsangebot in 2000 m Tiefe nur eine Verringerung des Stoffwechsels oder auch eine Reduktion der Biomasse der Arten bewirkt.

Ein Vergleich der Produktionsdaten von antarktischen mit borealen und subantarktischen Ophiuroiden-Populationen zeigt, von wenigen Ausnahmen abgesehen, eine sehr viel niedrigere Produktion in der Antarktis, da in nicht-polaren Gebieten die Biomasse der Ophiuroiden in der Regel höher ist. Die geringe Biomasse und somit auch geringe Produktion der antarktischen Ophiuroiden-Populationen steht in einem besonders krassen Gegensatz zu der lokalen Bedeutung, die Ophiuroiden in borealen Gebieten zukommen kann. So wird zum Beispiel die Gesamtproduktion einer Hartboden-Riffgemeinschaft im
T	
1 1 1 1	C1100100
1 11 5	
1210	× (4,7,71()))
-	

Bristol-Kanal zu 92% von dem Suspensionsfresser *Ophiothrix fragilis* gebildet (George & Warwick 1985). Generell führt die extrem hohe Biomasse in sogenannten "Ophiuroiden-Betten" mit mehr als 800 adulten Ophiuroiden/m² (George & Warwick 1985) stets auch zu einer hohen Produktion. In der Antarktis ist ein solches Massenauftreten von adulten Schlangensternen bisher nicht beschrieben worden. Wenn sich extrem hohe Abundanzen finden, so handelt es sich in der Regel um Ansammlungen von Juvenilen mit einer sehr geringen Biomasse.

Zusammenfassend betrachtet zeigen die antarktischen Ophiuroiden verglichen mit nichtpolaren Schlangenstern-Populationen niedrigere P/\overline{B} -Raten, Biomasse- und Produktionswerte. Differenzen in der P/\overline{B} -Rate zwischen borealen und antarktischen Evertebraten-Populationen sind nach Brey & Clarke (1993) durch Unterschiede im mittleren Körpergewicht, taxonomische Unterschiede, und Unterschiede in der Temperatur und der Wassertiefe zu erklären. Wenn dies auch für Ophiuroiden zutrifft, sind das geringere Nahrungsangebot sowie die niedrigere Temperatur in der Antarktis die Faktoren, die für die Unterschiede in der Produktivität zwischen polaren und nichtpolaren Ophiuroiden verantwortlich sind.

Wachstum, Produktivität, N	Aortalität	Diskussion

Tab.526	Produktionsabschätzungen der fünf Ophiuroiden-Arten aus den vier Untersuchungsgebieten im
	Weddellmeer sowie für Ophiuroiden-Populationen aus anderen Meeresgebieten.
P = somat	tische Produktion, B = Biomasse, AFTG = aschefreies Trockengewicht, * = arithmetisches

	Art	mittl.	Gebiet	P/D	$P_{\overline{R}}$ B		Ouelle
		КМ		/Jahr	g/m ²	g/m ² /Jahr	τ.
		(00.00	IZ NI '	0.05	0.10	0.01	
А	Astrotoma	690,00	Kapp Norvegia Halley Bay	0,05	0,19	0,01	eigene Ergebnisse
Ν	agassian		Vahsel Bight	/	/	/	
			Filchner Rønne	0,05	/	/	
Т	Ophionotus	210,00	Kapp Norvegia	0,18*	0,77	0,14	eigene Ergebnisse
A	vicioriae		Vahsel Bight	0,21	/	0,001	
			Filchner Rønne	0,21	1	1	
R	Ophiurolepis	30,00	Kapp Norvegia	0,16*	0,39	0,06	eigene Ergebnisse
ĸ	gelida		Halley Bay Vahsel Bight	0,13* 7	0,01	0,001	
			Filchner Rønne	0,13	<i>'</i> ,	1	
Т	Ophiurolepis	90,00	Kapp Norvegia	0,14	0,36	0,05	eigene Ergebnisse
	brevirima		Halley Bay	0,14	0,37	0,05	
I			Vansel Bight Filchner Rønne	0.14	'	/	
s	Ophioceres	20,00	Kapp Norvegia	0,21	0,93	0,20	eigene Ergebnisse
	incipiens		Halley Bay	0,18*	0,10	0,02	
С			Vahsel Bight Filchner Rønne	/	/		
н			Phenner Rønne	,	'	/	
	Ophiura	5,13	Nordsee	0,32	1,12	0,35	Dahm (1993)
	albida						
B O	Ophiura ophiura	2,85	Nordsee	0,43	1,21	0,53	Dahm (1993)
R	Amphiura	177,47	Atlantik, Irland	0,36	139,32	49,62	Munday & Keegan
Е	chiajei						(1992)
A L	Amphiura filiformis	30,0	Atlantik, Irland	1,50	21,00	31,50	O'Connor et al. (1986)
	Ophiura ophiura	79,06 Bristol-Kanal		0,68	0,81	0,55	Warwick et al. (1978)
B I	Ophiura ophiura	7,87	Bristol-Kanal	0,50	0,24	0,11	Warwick & George (1980)
S	Ophiothrix fragilis	42,8	Bristol-Kanal	1,82	17,30	31,43	George & Warwick (1985)
s	Ophiocten gracilis	0,75	Atlantik, Tiefsee, Rockall Trough	0,73	/	1	Gage & Tyler (1982a)
U B	Ophiura ljungmani	1,96	Atlantik, Tiefsee, Rockall Trough	0,54	1	/	Gage & Tyler (1981)
A N	Ophiura Ijungmani	0,25	Atlantik, Tiefsee, Rockall Trough	1,26	1	1	Gage & Brey (1994)
T	Ophiomusium	1010,14	Atlantik, Tiefsee,	0,33	1	/	Gage & Brey
A R	Amphioplus	21.04	Atlantik Florida	2.26	1.07	2.41	Singletary (1971)
ĸ	coniortodes	21,04		2,20	.,.,	_,	
T I	Ophionephtys limicola	70,82	Atlantik, Florida	2,33	2,41	5,60	Singletary (1971)
S C	Micropholis gracillima	23,15	Atlantik, Florida	2,23	1,30	2,90	Singletary (1971)
н	Ophionotus hexactis	48,75	Subantarktis, Süd-Georgien	0,45	7,45	3,39	Morison (1979)

Mittel aus Tab.5.-25, mittl. KM = mittleres Körpergewicht (mg AFTG), P und B Angaben als AFTG

244

5.4.2.4 Vergleich der Ergebnisse mit Produktionsabschätzungen für andere antarktische Benthosorganismen

Für einen Vergleich der Produktivität der fünf untersuchten Ophiuroiden-Arten stehen Daten für insgesamt 20 andere antarktische benthische Evertebraten-Populationen zur Verfügung (Abb.5.-37). Die Abbildung zeigt unter Berücksichtigung des Körpergewichts, daß die Ophiuroiden mit Ausnahme von *A. agassizii* eine "mittlere" somatische Produktivität aufweisen, ohne extreme Abweichungen von dem mittleren Verhältnis zwischen P/ \overline{B} -Rate und Körpergewicht, das durch die Ausgleichsgerade beschrieben wird. Die geringe Abweichung der Punkte von der Geraden deuten an, daß andere Faktoren, wie Temperatur, Tiefe oder Nahrungsangebot keinen besonderen Einfluß auf die Produktivität der Tiere haben.

Die Produktivität von *A. agassizii* liegt zwar im Rahmen der bisher bekannten Daten, ist aber im Vergleich zu den anderen Ophiuroiden sehr viel geringer. Dies steht möglicherweise im Zusammenhang mit der Ernährungsstrategie, dem vermutlich niedrigen Energiebedarf und Stoffwechsel und der Viviparie dieser Art (z.B. Bernasconi 1965, siehe auch Kap.4.4.2.3).

Die Produktivität des subantarktischen Schlangensterns *O. hexactis* (Morison 1979) liegt im Gegensatz zu den von mir untersuchten Ophiuroiden etwas höher, was eventuell mit einer etwas höheren Temperatur im Untersuchungsgebiet um Süd-Georgien und dem daraus resultierenden positiven Effekt auf den Stoffwechsel zusammenhängt.

Ein typisches Beispiel für unterdurchschnittliche Produktivität einer antarktischen Benthosart ist der Seeigel *Sterechinus neumayeri*. Die möglichen Gründe liegen in dem extrem hohen Energieaufwand für die Reproduktion (Brey et al. im Druck, a) und dem geringen Reproduktionserfolg dieser Art.

Das Verhältnis zwischen der $P_{/B}$ -Rate und dem Körpergewicht M wird durch die folgende lineare Regression beschrieben:

(49) $\log_{10}(P/\overline{B}) = -0.622 - 0.278 \cdot \log_{10}(M), r^2 = 0.389, N = 44$



Diskussion



Körpergewicht in kJ (siehe Brey & Clarke 1993)

A = Astrotoma agassizii, B = Ophionotus victoriae, C = Ophiurolepis gelida, D = Ophiurolepis brevirima, E = Ophioceres incipiens

Vergleichsdaten aus:

Brey & Clarke (1993) und Referenzen darin: 1 = Adamusium colbecki, 2 = Lissarca miliaris, 3 = L. notorcadensis, 4 = Yoldia eightsi, 5 = Laevilacunaria antarctica, 6 = Nacella concinna, 7 = Philine gibba, 8 = Bovallia gigantea, 9 = Chorismus antarcticus, 10 = Aega antarctica, 11 = Serolis polita, 12 = Amphicteis gunneri, 13 = Sterechinus antarcticus, 14 = Ophionotus hexactis, 15 = Acodontaster conspicuus, 16 = Odontaster validus, 17 = Perknaster fucus Gorny et al. (1993): 9 = Chorismus antarcticus

Stiller (1995): 18 = Harmothoe spinosa

Brey et al.(im Druck.,a): 19 = Sterechinus neumayeri

Brey et al. (im Druck,b): 20 = Magellania fragilis

Für den Vergleich der absoluten Produktion der Ophiuroiden habe ich mich auf die Daten beschränkt, die für andere Benthosorganismen auf dem Weddellmeerschelf zur Verfügung stehen (Tab.5.-27). Zwar sind insgesamt nur wenige Daten aus dem Weddellmeer vorhanden, die Produktion der Schlangensterne liegt jedoch nach bisherigen Kenntnissen in der selben Größenordnung wie die anderer Organismen. *O. incipiens* hat im Vergleich aller Daten die höchsten Produktionswerte, was einerseits auf eine hohe P/\overline{B} -Rate, andererseits aber auch auf die hohe Biomasse der Art zurückzuführen ist.

Wachstum,	Produktivität,	Mortalität
-----------	----------------	------------

 Tab.5.-27
 Somatische Produktion der untersuchten Ophiuroiden-Arten auf dem Weddellmeerschelf verglichen mit verfügbaren Daten für andere antarktische Evertebraten dieses Gebiets.

P = Produktion, AFTG = aschefreies Trockengewicht

Diskussion

Art	Р	Quelle		
	g AFTG/m ² /Jahr			
Astrotoma agassizii	0,01 - 0,02	eigene Ergebnisse		
Ophionotus victoriae	0,001 - 0,14	eigene Ergebnisse		
Ophiurolepis gelida	0,001 - 0,06	eigene Ergebnisse		
Ophiurolepis brevirima	0,05	eigene Ergebnisse		
Ophioceres incipiens	0,02 - 0,20	eigene Ergebnisse		
Magellania fragilis	0,05	Brey et al. (im Druck,b)		
Chorismus antarcticus	0,01	Gorny et al. (1993)		
Sterechinus neumayeri	0,0004	Brey (1991)		

Die Abschätzung des Anteils der Ophiuroiden an der Gesamtproduktivität und -biomasse des Makrozoobenthos im Weddellmeer ist nur überschlagsmäßig möglich, da nur wenig Datenmaterial zur Verfügung steht, das einen solchen Vergleich ermöglicht. Die mittlere Biomasse des Makrozoobenthos in den Gebieten Kapp Norvegia und Halley Bay beträgt 24,2 g bzw. 8,4 g AFTG/m² (Gerdes et al. 1992). Die mittlere Biomasse der Ophiuroiden beläuft sich nach meinen Untersuchungen in den beiden Gebieten auf 5,1 bzw. 1,5 g AFTG/m². Mit einer mittleren P/ $_{\overline{B}}$ -Rate der Ophiuroiden von 0,15/Jahr in Kapp Norvegia und 0,14/Jahr in Halley Bay (siehe Tab.5.-26, als repräsentativ für Gesamtophiuroiden-Fauna betrachtet) ergibt sich eine mittlere Produktion der Ophiuroiden von 0,77 g bzw. 0,21 g AFTG/m² in den beiden Gebieten.

Werden die bisher bekannten P/\overline{B} -Raten für antarktische Makrozoobenthos-Organismen (aus Abb.5.-37) gemittelt, ergibt sich eine mittlere P/\overline{B} -Rate von 0,365. Diese Rate ist vermutlich eine Überschätzung der tatsächlichen Rate für das Weddellmeer, da auch Populationen aus subantarktischen Gebieten miteinbezogen werden. Aus dieser mittleren P/\overline{B} -Rate von 0,365 und der mittleren Biomasse des Makrozoobenthos (exklusive Ophiuroiden) von 19,1 g in Kapp Norvegia und 6,9 g AFTG/m² in Halley Bay ergibt sich eine mittlere Produktion des Makrozoobenthos (ohne Ophiuroiden) von 6,97 g bzw. 2,52 g AFTG/m² in den beiden Gebieten.

Die mittlere Produktion des Makrozoobenthos inklusive der Ophiuroiden beträgt in Kapp Norvegia demnach 7,74 g AFTG/m² und in Halley Bay 2,73 g AFTG/m². Die Ophiuroidenfauna ist an dieser Produktion mit 11% bzw. 8,3% beteiligt.

5.4.3 Mortalität

Die Grundbedingung für die Anwendung des "single negative exponential mortality model" zur Beschreibung der Sterblichkeit ist eine konstante Sterblichkeitsrate Z, d.h., pro Jahr und Altersklasse sterben gleich viele Tiere. Die bisherigen Untersuchungen der Populationsdynamik benthischer Evertebraten zeigt, daß dieses Modell in den meisten Fällen die Sterblichkeit ausreichend genau beschreibt.

Da die Sterblichkeitsrate den Anteil von Individuen beschreibt, der pro Zeiteinheit aus der Population verschwindet, ist ein positiver Zusammenhang zwischen Sterblichkeit und Produktivität offensichtlich. Unter bestimmten Bedingungen von Wachstum und Sterblichkeit, z.B. Wachstum nach v. Bertalanffy und Sterblichkeit gemäß dem "single negative exponential mortality model", ist in Populationen, die im Gleichgewichtszustand (steady state) sind, die P/\overline{B} -Rate gleich der Sterblichkeitsrate Z (Allen 1971).

Bei den hier untersuchten Arten, deren Sterblichkeit mit dem "single negative exponential mortality model" beschrieben werden konnte, zeigt sich eine relativ gute Korrelation zwischen der Sterblichkeitsrate Z und der Produktivität (Tab.5.-28, 5.-29).

Die Sterblichkeit von *O. victoriae*, *O. gelida* (in HB + FR, 0-500 m Tiefe) und *O. brevirima* konnte nicht durch das Modell beschrieben werden. Die Gründe hierfür können sehr vielfältig sein. Möglicherweise ist das Modell für diese Populationen nicht geeignet, oder aber die Wachstumskurven sind unzuverlässig und beschreiben das wahre Wachstum der Tiere nicht ausreichend gut. Letzteres könnte bei der Population von *O. gelida* der Grund gewesen sein. Denkbar ist aber auch, daß die Populationen sich nicht im Gleichgewichtszustand befanden, was z.B. durch einen ungewöhnlichen Rekrutierungserfolg begründet sein kann, der die Größen-Häufigkeitsverteilung verzerrt.

Tab.5.-28 Sterblichkeitsrate Z und P/\overline{B} -Raten aller Arten für verschiedene Gebiete und/oder Tiefen.

KΝ	J =	Kapp	Norve	egia.	HB =	Halley	' Ba	v/Vestkar	50. VI	3 =	Vahsel	Bight.	FR =	Filchner	Rønne
	· ·	- Aupp				110000		j/ t comar	· · · · ·		1 411001				1

Art	Gebiet/Tiefe	Z a ⁻¹	P/B a ⁻¹
Astrotoma agassizii	KN, HB + FR, 0-1000 m	0,040	0,045
Ophionotus victoriae	KN, HB + FR, 0-500 m	/	0,205
	KN + VB, >1000 m	/	0,155
Ophiurolepis gelida	KN, 0-500 m	0,180	0,186
	KN + HB, 501-1000 m	0,070	0,126
	HB + FR, 0-500 m	/	0,133
Ophiurolepis brevirima	KN + HB, 0- >1000 m	/	0,135
Ophioceres incipiens	KN, 0-1000 m	0,500	0,212
	HB, 0-1000 m	0,460	0,172
	HB, >1000 m	0,450	0,190

 Tab.5.-29
 Sterblichkeit und P/B-Rate verschiedener Populationen der Ophiuroiden-Arten aus den Untersuchungsgebieten im Weddellmeer.

Z = Sterblichkeitsrate, * = arithmetisches Mittel aus Tab.5.-21, KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne

Art	Gebiet	Z	P/B
		Jahr	Jahr
Astrotoma	KN	0,04	0,05
agassizii	HB	0,04	0,05
	VB	/	/
	FR	0,04	0,05
Ophionotus	KN	/	0,18
victoriae	HB	/	0,21
	VB	/	0,16
	FR	1	0,21
Ophiurolepis	KN	0,13*	0,16
gelida	HB	0,07	0,13
	VB	/	1
	FR	1	0,13
Ophiurolepis	KN	/	0,14
brevirima	HB	/	0,14
	VB	/	/
	FR	1	0,14
Ophioceres	KN	0,50	0,21
incipiens	HB	0,46*	0,18
	VB	1	/
	FR	/	1

Die auffälligsten Unstimmigkeiten zwischen der Sterblichkeitsrate und der Produktivität finden sich bei der sehr kleinen Art *O. incipiens*. In diesem Fall scheint die $P_{\overline{B}}$ -Rate mit der "Gewichtsspezifischen Wachstumsraten-Methode" unterschätzt worden zu sein. Die größenspezifische Selektivität des Agassiztrawls hat dazu geführt, daß die Größen-Häufigkeitsverteilung verzerrt ist, da kleine produktivere Individuen unterrepräsentiert sind.

Die größte der untersuchten Arten, *A. agassizii*, weist mit 0,04/Jahr mit Abstand die geringste Sterblichkeitsrate der Ophiuroiden auf. Sie liegt damit sogar noch unterhalb Z = 0,07/Jahr für *Sterechinus antarcticus* (Brey 1991), und ist die niedrigste Sterblichkeitsrate, die bisher für antarktische benthische Evertebraten gefunden wurde. Dies stimmt mit der beobachteten extremen Langlebigkeit der Art überein.

249

5.4.4 Zusammenfassung

Der letztendliche Beweis, daß es sich bei den untersuchten Ringstrukturen in den Skelettelementen der antarktischen Ophiuroiden um Jahresringe handelt, fehlt bisher. Trotzdem gibt es, wie die vorliegenden Untersuchungen gezeigt haben, zahlreiche Indizien dafür, daß eine zuverlässige Schätzung des Alters und Wachstums der Tiere anhand der Ringstrukturen möglich ist.

Die saisonalen Ringstrukturen stehen in einem engen Zusammenhang mit der Saisonalität im Nahrungsangebot. Das Wachstum variiert jedoch nicht nur jahreszeitlich, sondern auch in unterschiedlichen Gebieten und Tiefen, je nach Ernährungssituation der Tiere. Das maximale Alter der untersuchten Ophiuroiden-Arten beträgt zwischen 19 und 91 Jahre. Die Wachstumsleistung der antarktischen Ophiuroiden ist insgesamt niedrig, ein Vergleich mit borealen Schlangensternen hat jedoch gezeigt, daß auch dort bei entsprechenden Umweltbedingungen (geringes Nahrungsangebot) die Wachstumsleistung ähnlich gering sein kann. Das Wachstum antarktischer Ophiuroiden unterscheidet sich demnach nicht generell von dem borealer Schlangensterne.

Die untersuchten Tiere zeigen verglichen mit nicht-polaren Schlangenstern-Populationen eine niedrigere Produktivität, Biomasse und Produktion. Nach Untersuchungen von Brey & Clarke (1993) hebt sich dieser häufig festgestellte Unterschied zwischen borealen und antarktischen Evertebraten-Populationen jedoch auf, sobald die Effekte von Körpergewicht, Taxon, Temperatur und Wassertiefe eliminiert werden. Die Differenzen zwischen borealen und antarktischen Ophiuroiden-Populationen sind vermutlich auf das geringe Nahrungsangebot und niedrige Temperaturen in der Antarktis zurückzuführen. Verglichen mit anderen antarktischen Evertebraten-Populationen weisen die Ophiuroiden eine "mittlere" somatische Produktivität auf.

Die mittlere Produktion des Makrozoobenthos (inkl. Ophiuroiden) beträgt in Kapp Norvegia etwa 7,7 g AFTG/m² und in Halley Bay 2,7 g AFTG/m². Die Ophiuroidenfauna ist an dieser Produktion mit 11% bzw. 8 % beteiligt.

Für drei der fünf untersuchten Arten konnte die Sterblichkeitsrate geschätzt und mit der Produktivität verglichen werden. Die extrem langlebige Art *A. agassizii* weist mit Z = 0,04/Jahr die niedrigste Sterblichkeitsrate auf, die für antarktische benthische Evertebraten bisher gefunden wurde.

6. Abschlußdiskussion

Im Rahmen der vorliegenden Arbeit wurden Untersuchungen zur taxonomischen Zusammensetzung, Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden-Fauna des Weddellmeerschelfs und Kontinentalabhangs durchgeführt. Die fünf dominanten und zum Teil sehr auffälligen Arten *A. agassizii*, *O. victoriae*, *O. gelida*, *O. brevirima* und *O. incipiens* wurden stellvertretend für die gesamte Ophiuroiden-Fauna hinsichtlich ihrer Verbreitung, Nahrungsökologie und Populationsdynamik untersucht.

Auf der Basis meiner Ergebnisse werde ich abschließend drei übergeordnete Fragen diskutieren:

- Inwieweit lassen sich die fünf Arten anhand der untersuchten Parameter ökologisch voneinander abgrenzen?
- Zeigen sich in den Ergebnissen eindeutige latitudinale Gradienten?
- Wie läßt sich die Stellung der Ophiuroiden im benthischen System des Weddellmeeres charakterisieren?

- Ökologische Abgrenzung der Arten

Die Grundlage dieser Diskussion ist das Exklusionsprinzip oder Gausesche Prinzip, das besagt, daß zwei in einem Lebensraum nebeneinander vorkommende Tierarten sich ökologisch unterscheiden müssen (siehe z.B. Odum 1983, Remmert 1984). Da die Biologie sehr nah verwandter Arten - etwa zur gleichen Gattung gehörender Arten - im allgemeinen recht ähnlich ist, dürfen diese entweder nicht im gleichen Lebensraum nebeneinander vorkommen oder sie müssen sich doch in ihren ökologischen Ansprüchen deutlich unterscheiden (Remmert 1984). Im folgenden werde ich überprüfen, inwieweit eine ökologische Abgrenzung der fünf Ophiuroiden-Arten anhand der untersuchten Parameter geographische Verbreitung, Tiefenverteilung, Ernährung und Wachstum tatsächlich möglich ist. Von besonderem Interesse ist dies für die nahe verwandten Arten *Ophiurolepis gelida* und *Ophiurolepis brevirima*.

Geographische Verbreitung und Tiefenverteilung

Abb.6.-1 zeigt die geographische Verbreitung und Tiefenverteilung der Ophiuroiden-Arten im Weddellmeer bis 77°S, wobei der Schwerpunkt der Verbreitung jeweils tiefschwarz gezeichnet ist. Die Abbildungen beruhen auf den Abundanz- und Biomassewerten und den prozentualen Anteilen der untersuchten Arten an der Gesamtanzahl bzw. dem Gesamtgewicht der gefangenen Ophiuroiden in unterschiedlichen geographischen Breiten und Tiefen (siehe Kap. 3.3).

Abschlußdiskussion





Die größte der untersuchten Arten, *A. agassizii*, konzentriert sich in ihrer Verbreitung auf den südöstlichen Teil des Schelfs. Der Tiefenbereich ist im Vergleich zu den vier anderen Arten stark eingeschränkt, unterhalb von 800 m wurde *A. agassizii* nicht mehr gefangen. Eine weitere Art mit einer vorwiegend südlichen Verbreitung ist *O. brevirima*. Das Zentrum ihrer Tiefenverteilung liegt jedoch, verglichen mit *A. agassizii*, tiefer (etwa 500 bis 1000 m). Die drei Arten *O. victoriae*, *O. gelida* und *O. incipiens* haben ihren Verbreitungsschwerpunkt zwischen 69° und 72°S (Gebiet um Kapp Norvegia), wobei

jedoch *O. victoriae* und *O. gelida* im Gegensatz zu *O. incipiens* bis 77°S gefunden werden. Diese Arten haben zwar ihren Verbreitungsschwerpunkt im selben Gebiet, grenzen sich aber durch ihre Tiefenverteilung deutlich voneinander ab: *O. gelida* findet sich vorwiegend im flacheren Teil (bis 300 m Tiefe), während *O. victoriae* bis in 500 m Tiefe besonders häufig ist. *O. incipiens* hat das Zentrum seiner Tiefenverteilung mit bis zu 800 m Tiefe am weitesten ausgedehnt. Die Unterschiede in der geographischen Verbreitung und Tiefenverteilung der beiden nahe verwandten Arten *O. gelida* und *O. brevirima* sind besonders interessant. Beide besiedeln zwar den gesamten Weddellmeerschelf und den gesamten untersuchten Tiefenbereich, ihre Verbreitungsschwerpunkte sind jedoch deutlich voneinander getrennt (Abb.6.-1).

Ernährung

Die Ergebnisse der Nahrungsuntersuchungen (vergl. Kap. 4) deuten ebenfalls darauf hin, daß die untersuchten Arten sich ökologisch klar voneinander abgrenzen lassen. Abb.6.-2 zeigt, wie sich die einzelnen Arten auf einer Skala von rein herbivorer bis zu rein karnivorer Ernährungsweise einordnen lassen. Obwohl alle Arten prinzipiell als omnivor bezeichnet werden können, besteht die Nahrung von *O. incipiens* zum überwiegenden Teil aus pflanzlichen Komponenten. Diese sehr kleine Art ist im Gegensatz zu den vier anderen Arten am engsten an die Primärproduktion gekoppelt. Dementsprechend liegt der Schwerpunkt der geographischen Verbreitung dieser Art im Nordosten des Weddellmeeres, wo ein höheres Nahrungsangebot zu erwarten ist (s.u.: Latitudinale Gradienten). Am anderen Ende der Skala, im eher karnivoren Bereich, steht *A. agassizii*, die ebenfalls ein breites Nahrungsspektrum nutzen kann, aber offensichtlich tierische Nahrung, vor allem Crustaceen, bevorzugt. Diatomeen und anderes Phytoplankton haben keinerlei Bedeutung für die Ernährung dieser Art, daher ist *A. agassizii* von allen untersuchten Arten am weitesten von der Saisonalität der Primärproduktion abgekoppelt.

Der mittlere Bereich wird von den drei in ihrem Nahrungsspektrum relativ ähnlichen Arten *O. victoriae*, *O. gelida* und *O. brevirima* abgedeckt. Für diese Arten stellen Crustaceen in der Regel die Hauptnahrung, Diatomeen können jedoch lokal durchaus auch eine bedeutende Rolle in der Ernährung spielen. Im Vergleich zu *O. incipiens* sind diese Arten weniger direkt an Prozesse im Pelagial gekoppelt.

Abschlußdiskussion



Abb.6.-2 Ernährungsweise der untersuchten Ophiuroiden-Arten.

Wachstum

Die Ergebnisse der Wachstumsuntersuchungen (Kap. 5) tragen ebenfalls dazu bei, die fünf Arten ökologisch voneinander abzugrenzen. Abb.6.-3 zeigt das Verhältnis des maximalen Scheibendurchmessers (größtes untersuchtes Tier) zum maximalen Alter der fünf Ophiuroiden-Arten. *A. agassizii* ist mit 91 Jahren und einem Scheibendurchmesser von 45 min die älteste und größte Art und hat insgesamt eindeutig eine Ausnahmestellung, die mit ihrer Ernährungsweise korreliert ist (vergl. Kap. 4.4.2.3). Für den Fang von lebenden Crustaceen aus der Wassersäule ist ein kräftiger Körperbau mit extrem langen und kräftigen Armen offensichtlich von Vorteil.

Das "Gegenstück" zu *A. agassizii* ist die kleinste der untersuchten Arten, *O. incipiens*. Sie ist eine in ihrer Körpergestalt und Färbung extrem unauffällige Art, die den Vorteil ihrer geringen Körpergröße nutzen und sich besonders in dichteren Schwamm- oder Hydrozoen/Bryozoen-Gemeinschaften hervorragend verstecken kann. Für ihre bevorzugte Ernährungsweise (Hauptnahrung: Diatomeen) sind die geringe Körpergröße, das geringe Körpergewicht und flexible Arme vollkommen ausreichend.

Die drei anderen Arten *O. victoriae*, *O. gelida* und *O. brevirima*, die sich in ihrer Ernährungsweise insgesamt wenig unterscheiden (alle sind omnivor, vergl. auch Kap. 4.4.2.2), heben sich in ihrem Wachstum deutlich voneinander ab. *O. victoriae* wächst sehr schnell und erreicht innerhalb von 22 Jahren eine beachtliche Größe von 32 mm. Der Vorteil eines raschen Wachstums könnte darin liegen, daß *O. victoriae* so für potentielle Freßfeinde schnell zu groß wird, oder aber in der Möglichkeit, selber größere Beute überwältigen zu können.

O. gelida und *O. brevirima*, die derselben Gattung angehören und morphologisch zum Verwechseln ähnlich sind, unterscheiden sich in ihrer Wachstumsgeschwindigkeit nicht unerheblich. Eine vergleichbare Größe von etwa 20 mm Scheibendurchmesser erreicht

O. gelida in 33 Jahren, *O. brevirima* jedoch schon innerhalb von etwa 25 Jahren. Die Nahrungsanalyse deutet darauf hin, daß *O. brevirima* der erfolgreichere Räuber ist, dem es sogar gelingt, lebende Amphipoden zu fangen. Einerseits kann es von Vorteil sein, schnell auf eine Größe anzuwachsen, die ausreicht, um lebende Amphipoden überwältigen zu können, es ist aber auch denkbar, daß *O. brevirima* durch die bevorzugte Nutzung energiereicher Nahrung schneller wachsen kann.



Abb.6.-3 Maximale Größe und maximales Alter der untersuchten Ophiuroiden-Arten

Alle untersuchten Arten spielen innerhalb der gesamten Ophiuroiden-Fauna eine bedeutende Rolle, sei es durch ihre ungewöhnliche Morphologie und Ernährungsweise (*A. agassizii*), oder durch ihre hohe Biomasse und Abundanz (*O. victoriae*, *O. gelida*, *O. brevirima*, *O. incipiens*). Die hier vorgenommene Zusammenfassung der Untersuchungsergebnisse zeigt, daß bereits anhand relativ weniger Parameter die ökologische Abgrenzung von Arten, die nebeneinander im selben Lebensraum vorkommen und auf den ersten Blick biologisch sehr ähnlich sind, möglich ist. Es fand sich bei allen Arten zumindest ein Parameter, der sie von den anderen Arten abgrenzte. Sind die Unterschiede in der Ernährungsweise verhältnismäßig gering, wie z.B. bei *O. gelida* und *O. brevirima*, unterscheiden sich die Arten in ihrem Verbreitungsschwerpunkt, oder wie im Fall von *O. victoriae*, in ihrem Wachstum. Die vorliegenden Untersuchungen deuten somit darauf hin, daß alle untersuchten Arten sehr unter-

schiedliche Lebensstrategien haben. Die in dieser Arbeit untersuchten Parameter konnten erste Hinweise zum Verständnis dieser Lebensstrategien liefern, viele Fragen bleiben jedoch offen.

- Latitudinale Gradienten

Die Frage nach den Auswirkungen latitudinaler Gradienten auf die physiologischen Eigenschaften der benthischen Fauna wird in der Literatur immer wieder diskutiert. Bisherige Untersuchungen beschränken sich fast ausschließlich auf großskalige geographische Gradienten, die von der Subantarktis bis zur Hochantarktis reichen, und entlang derer sich Unterschiede in den Lebenszyklen, Reproduktionsstrategien und der Populationsdynamik der Benthosorganismen feststellen lassen (siehe z.B. Clarke 1988, Arntz et al. 1992, Brey & Hain 1992, Gorny et al. 1992). So werden z. B. die beiden Garnelen-Arten Chorismus antarcticus und Notocrangon antarcticus im südöstlichen Weddellmeer bedeutend größer als in Süd-Georgien (Arntz & Gorny 1991, Gorny et al. 1993, Arntz et al. 1994). Gleichzeitig tragen diese Tiere, wie auch der Isopode Ceratoserolis trilobitoides, im südöstlichen Weddellmeer im Vergleich zur Antarktischen Halbinsel und Süd-Georgien weniger und größere Eier (Gorny et al. 1992, Clarke & Gore 1992, Wägele 1987). Bei der Muschel Lissarca notorcadensis ist die Anzahl der Embryos pro Weibchen im nördlichen Weddellmeer (Süd-Shetland- und Süd-Orkney-Inseln) höher als auf dem südöstlichen Weddellmeerschelf (Brey & Hain 1992). Als mögliche Gründe für derartige physiologische Unterschiede in verschiedenen geographischen Breiten werden sowohl Veränderungen im Nahrungsangebot als auch Temperaturänderungen diskutiert, wobei dem Einfluß der Nahrung inzwischen eine größere Bedeutung zugeschrieben wird (siehe z.B. Hedgpeth 1977, Clarke 1988, Arntz et al. 1992, Brey & Clarke 1993). Ein Vergleich der Umweltbedingungen im südöstlichen Weddellmeer mit denen der Süd-Orkney-Inseln (60°S) ergab, daß die Phase, in der Primärproduktion stattfindet, im Norden kürzer ist als im Süden, die Verringerung und Oszillation der Temperatur jedoch nur eine untergeordnete Rolle spielt (Arntz et al. 1992).

Aus den bisherigen Untersuchungen wurde somit deutlich, daß es einen Nord/Süd-Gradienten von der Sub- zur Hochantarktis gibt, ob sich ein solcher Gradient aber auch innerhalb der Hochantarktis, z.B. auf dem Weddellmeerschelf fortsetzt, ist bislang unklar. Da sich die Temperaturverhältnisse auf dem Schelf von Nord nach Süd nicht ändern (vergl. auch Kap. 2), müßte das abnehmende Nahrungsangebot in Richtung Süden (Kap. 4.4.2) für das Auftreten von Trends verantwortlich sein.

Die vorliegende Arbeit gibt die Möglichkeit, anhand der Ökologie und Populationsdynamik der Ophiuroiden zu überprüfen, ob sich ein genereller Trend vom nordöstlichen

zum südöstlichen Weddellmeerschelf feststellen läßt. Die Ergebnisse der Nahrungs- und Wachstumsuntersuchungen zeigen zwar immer wieder gebiets- und tiefenabhängige Unterschiede, es ergab sich jedoch kein einheitliches Bild mit einem generellen Nord/Süd- oder Tiefengradienten (vergl. Kap. 4 und 5). Der einzige klare Trend, der durch die vorliegenden Untersuchungen deutlich wurde, ist die Abnahme der Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden innerhalb des Weddellmeeres von Nord nach Süd. Dies steht in Übereinstimmung mit den bisher verfügbaren Daten für das gesamte antarktische Benthos, die nicht nur zeigen, daß die Biomasse des Makrozoobenthos von der Subantarktis bis zur Hochantarktis abnimmt, sondern auch innerhalb der Hochantarktis von Nord nach Süd (Kap. 3.4.3, Abb.3.-9). Anscheinend führt das nach Süden hin abnehmende Nahrungsangebot innerhalb des Weddellmeeres nicht zwangsläufig zu besonderen physiologischen Anpassungen wie verlangsamtem Wachstum und geringer Produktivität, sondern wirkt sich lediglich regulierend auf die Abundanz und Biomasse der Ophiuroiden, wie auch der gesamten Fauna aus. Im Umkehrschluß könnte dies bedeuten, daß für die Ausbildung von speziellen physiologischen Eigenschaften die Temperatur wichtiger ist als das Nahrungsangebot. Dies könnte darauf hindeuten, daß für die beobachteten Veränderungen in der Populationsdynamik benthischer Organismen entlang eines latitudinalen Gradienten von der Subantarktis zur Hochantarktis dem Temperaturfaktor doch eine bedeutendere Rolle zuzuschreiben ist, als bisher vermutet. Zur Klärung dieser Frage könnten Untersuchungen an Benthosorganismen unter identischen Nahrungsbedingungen, aber unterschiedlichen Temperaturverhältnissen beitragen.

- Stellung der Ophiuroiden im System

Die Ophiuroiden des Weddellmeeres zeichnen sich nach den vorliegenden Untersuchungen nicht nur durch Artenreichtum, sondern auch durch hohe Anteile an der Biomasse (18-21%) und Produktion (8-11%) des gesamten Makrozoobenthos aus (siehe auch Kap. 3 und 5).

Die Bedeutung der Ophiuroiden-Fauna für den Energiefluß im System wird anhand der Konsumtion dieser Tiere deutlich. Für die Schätzung der Konsumtion wird zunächst ein Wert für die Brutto-Effizienz (gross efficiency, Verhältnis von Produktion zu Konsumtion) benötigt. Da bisher keine Untersuchungen zur Brutto-Effizienz von Schlangensternen vorliegen, wird hier auf die vorhandenen allgemeinen Literaturwerte zurückgegriffen (Brey, unveröffentl. Datensammlung). Demnach wird für herbivore Evertebraten ein Wert von 9% und für Karnivore ein Wert von 30% angenommen. Omnivore Tiere sollten in etwa dazwischen liegen. Eine überschlagsmäßige Kalkulation ergibt dann folgendes: Der mittlere jährliche vertikale Fluß von organischer Substanz (Sedimentation) beträgt auf dem Weddellmeerschelf etwa 10 g C m⁻² a⁻¹ (Schalk et al. 1993). Bei einer mittleren Brutto-Effizienz des Benthos von 20% ergäbe dies eine Benthos-Produktion von 2 g C m⁻² a⁻¹. Die Produktion der Ophiuroiden beträgt im Gebiet Kapp Norvegia etwa 0,4 g C m⁻² a⁻¹ und in Halley Bay 0,1 g C m⁻² a⁻¹ (siehe Kap. 5.4.2, 1 g AFTG \approx 0,5 g C). Der Anteil der Schlangensterne an der Gesamtproduktion des Makrozoobenthos entspricht demnach je nach Gebiet 20% bzw. 5%. Diese Ergebnisse stimmen annähernd mit den in Kap. 5.4.2.4 vorgenommenen Schätzungen auf der Basis einer mittleren P/ \overline{B} -Rate für antarktische Makrozoobenthos-Organismen überein (geschätzte Anteile der Ophiuroiden an der Gesamtproduktion: 11% in Kapp Norvegia, 8% in Halley Bay).

Die Konsumtion der Ophiuroiden beträgt bei einer angenommenen Brutto-Effizienz von 20% (siehe auch Jarre-Teichmann et al. im Druck) in Kapp Norvegia etwa 2 g C m⁻² a⁻¹ und in Halley Bay 0,5 g C m⁻² a⁻¹. Es ergibt sich rein rechnerisch, daß je nach Gebiet 20% bzw. 5% des Nahrungsangebots von 10 g C m⁻² a⁻¹ allein von den Ophiuroiden genutzt werden.

Die vorliegenden Daten zeigen, daß die Ophiuroiden nicht nur einen erheblichen Anteil an der Gesamtbiomasse des Makrozoobenthos aufweisen, sondern auch bezüglich ihrer Produktion und Konsumtion neben den Polychaeten, benthischen Crustaceen und Holothurien zu den bedeutendsten Gruppen im Weddellmeer gehören (Jarre-Teichmann et al. im Druck).

Zu einer Einschätzung der Bedeutung der Ophiuroiden im System Weddellmeer gehört ebenfalls die Frage, inwieweit diese Tiere als Nahrung für andere Organismen dienen. Nach den bisherigen Kenntnissen werden antarktische Ophiuroiden vor allem von Asteroiden, aber auch von Fischen, Isopoden, Polychaeten und anderen Ophiuroiden gefressen (Dearborn 1967, McCleave et al. 1977, Dearborn et al. 1991, Stiller 1995). Ob die Schlangensterne eine bedeutende Nahrungskomponente für diese Organismen darstellen, ist bisher nicht ausreichend gut untersucht. Angaben zur Häufigkeit des Vorkommens in den Mägen von *Glyptonotus antarcticus* deuten jedoch darauf hin, daß Ophiuroiden eine der wichtigeren Nahrungskomponenten sind (Dearborn 1967). *Labidiaster annulatus* frißt in Süd-Georgien und entlang der Antarktischen Halbinsel bevorzugt große Ophiuroiden, z.B. *Ophionotus victoriae*, mit einem Scheibendurchmesser von bis zu 36 mm (Dearborn et al. 1991).

Die vorliegende Arbeit hat nicht nur gezeigt, daß Untersuchungen zur Abundanz und Biomasse, Ernährung, Produktivität, Mortalität und vor allem zum Wachstum und Alter dazu beitragen, die Lebensstrategie antarktischer Ophiuroiden besser verstehen zu können. Sie hat auch zahlreiche neue Fragen aufgeworfen und Lücken in den bisherigen Kenntnissen aufgedeckt. Die Reproduktionszyklen dieser Tiere sind weitestgehend ungeklärt, die Literaturdaten widersprechen sich nicht selten. Untersuchungen zum

Energiebedarf, der Nahrungsverwertung und der Respiration fehlen bisher völlig, sind aber unerläßlich für eine exakte Einschätzung der Bedeutung der Ophiuroiden im Energietransfer innerhalb des Benthals und zwischen Benthal und Pelagial.

Besonderes wichtig ist die Verifikation der Ringanalyse durch Markierungsexperimente. Der Beweis, daß es sich bei den sichtbaren Ringstrukturen in den Wirbelknöchelchen antarktischer Ophiuroiden um jährlich angelegte Wachstumsringe handelt, kann nur auf diese Weise erbracht werden.

7. Danksagung

Mein Dank gilt in erster Linie Herrn Prof. W. Arntz, der mir diese Arbeit ermöglichte, mich betreute und unterstützte und durch seine kritische Durchsicht des Manuskripts wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen hat.

Dr. Thomas Brey danke ich für die hervorragende Betreuung dieser Arbeit, seine Hilfsbereitschaft und Geduld, die Kritik am Manuskript und nicht zuletzt für seinen Humor, der mir sehr geholfen hat, nie den Spaß und die Motivation zu verlieren.

Ohne die freundliche Unterstützung durch Kollegen im In- und Ausland wäre diese Arbeit in der vorliegenden Form nicht möglich gewesen. Mein Dank gilt Drs. Dieter Gerdes, Julian Gutt, Martin Rauschert, Jim McClintock (University of Alabama) und John Dearborn (University of Maine), die mir Proben- und Datenmaterial zur Verfügung stellten. Frau Dr. Bartsch (BAH) und Dr. Igor Smirnov (St. Petersburg) halfen bei der Bestimmung einiger Ophiuroiden-Arten. Dr. John Pearse danke ich für die freundliche Aufnahme während meines Aufenthaltes in Santa Cruz, Kalifornien, und seine stete Hilfsbereitschaft. Von Dr. John Gage habe ich in den letzten Jahren viel gelernt, ich danke ihm für seine Diskussionsbereitschaft, die vielen aufmunternden Worte und den angenehmen und produktiven Aufenthalt am Dunstaffnage Marine Laboratory, Schottland.

Die vielfältige technische Assistenz, die ich während der letzten drei Jahre erfahren habe, hat wesentlich zum Gelingen dieser Arbeit beigetragen. Ein ganz besonderer Dank geht an Kerstin Beyer, die mich nicht nur bei der Rasterelektronenmikroskopie erheblich unterstützte, sondern mir auch bei allen anderen kleinen und großen Problemen zur Seite stand. Danke auch an Renate Thomzik, Elke Mizdalski und Kerstin Warnke.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danke ich für die 2-jährige Förderung dieser Arbeit sowie für die Finanzierung des Aufenthalts bei Dr. John Gage.

Die Unterstützung auf privater Ebene war für mich in der vergangenen drei Jahren ebenso wichtig wie die berufliche Seite.

Meine Eltern Heinz und Heike Dahm und meine Großmutter Dorothea Sawusch haben sich jederzeit für mich und meine Arbeit interessiert und an mich geglaubt, und das, obwohl ihnen verständlicherweise nichts ferner ist als ein antarktischer Schlangenstern. Danke!

Die unzähligen fachlichen Diskussionen und Klönrunden mit Katrin Iken und Barbara Niehoff haben mir über so manchen Tiefpunkt hinweggeholfen. Auch allen anderen Freundinnen und Freunden, Kolleginnen und Kollegen möchte ich dafür danken, daß sie meine "Ophi-Manie" immer klaglos ertragen haben. Ein besonderes Dankeschön geht an Klaus Krause, Bettina Bischoff, Astrid Jarre-Teichmann und Kerstin Beyer.

Tom war immer und in jeder Situation für mich da. Danke!

8. Literatur

8.1 Im Text zitierte Literatur

- Abdel-Aziz, S. H. (1992). The use of vertebral rings of the brown ray *Raja miraletus* (Linnaeus, 1758) off egyptian mediterranean coast for estimation of age and growth. Cybium 16: 121-132.
- Allen, K. R. (1971). Relation between production and biomass. J. Fish. Res. Bd. Canada 28: 1537-1581.
- Anderson, J. B. (1972). The marine geology of the Weddell Sea. Ph.D. Thesis, Florida State Univ. Contrib. No. 35.
- Anderson, J. B., Kurtz, D. D., Domack, E. W., Balshaw, K. M. (1980). Glacial and glacialmarine sediments of the Antarctic continental shelf. J. Geol. 88: 399-414.
- Anderson, J. B., Brake, C., Domack, E. W., Myers, N., Singer, J. (1983). Sedimentary dynamics of the Antarctic continental shelf. In: Oliver, R. L., James, P. R., Jago, J. B. (Hrsg.) Antarctic earth science. Australian Acad. Sci.: 387-389.
- Ankar, S. (1977). Digging profile and penetration of the Van Veen grab in different sediment types. Contrib. Askö Lab. Univ. Stockh. 16: 1-22.
- Arnaud, P. (1964). Echinodermes littoraux de Terre Adélie (Holothuries exceptées) et Pélécypodes commensaux d'Echinides Antarctiques. Publ. Exp. Polaires Fr. 258: 1-69.
- Arnaud, P. M. (1970). Frequency and ecological significance of necrophagy among the benthic species of Antarctic coastal waters. In: Holdgate, M. W. (Hrsg.) Antarctic Ecology I. Academic Press, London: 259-267.
- Arnaud, P. M. (1974). Contribution à la bionomie marine benthique des région Antarctiques et Sub-Antarctiques. Théthys 6: 465-656.
- Arnaud, P. M. (1977). Adaptations within the Antarctic marine benthic ecosystem. In: Llano, G. A. (Hrsg.) Adaptations within Antarctic ecosystems. Gulf Publishing Company, Houston: 135-157.
- Arntz, W. E., Gorny, M. (1991). Shrimp (Decapoda, Natantia) occurence and distribution in the eastern Weddell Sea, Antarctica. Polar Biol. 11: 169-177.
- Arntz, W. E., Brey, T., Gallardo, V. A. (1994). Antarctic zoobenthos. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 32: 241-304.
- Arntz, W. E., Gutt, J., Klages, M. (im Druck). Antarctic marine diversity: an overview. Proc. 6th SCAR Biol. Symp., Venice 1994

- Arntz, W. E., Brey, T., Gerdes, D., Gorny, M., Gutt, J., Hain, S., Klages, M. (1992). Patterns of life history and population dynamics of benthic invertebrates under high Antarctic conditions of the Weddell Sea. In: Colombo, G., Ferrari, I., Ceccherelli, V. U., Rossi, R. (Hrsg.) Marine Eutrophication and Population Dynamics. (Proceedings of the 25th EMBS). Olsen & Olsen, Denmark: 221-230.
- Atkinson, A., Peck, J. M. (1988). A summer-winter comparison of zooplankton in the oceanic area around South Georgia. Polar Biol. 8: 463-473.
- Atkinson, A., Ward, P. (1988). Summer-winter differences in copepod distribution around South Georgia. Hydrobiol. 167/168: 325-334.
- Bachelet, G., Cornet, M. (1981). Données sur le cycle biologique d'*Abra alba* (Mollusque Bivalve) dans la zone Sud-Gascogne. Ann. Inst. Océanogr. 57: 111-123.
- Barnes, R. D. (1987). Invertebrate zoology, fifth edition. Saunders College Publ., Philadelphia.
- Bartsch, I. (1982). Ophiuroidea (Echinodermata) from the Patagonian Shelf. Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. 79: 211-250.
- Bathmann, U., Fischer, G., Müller, P. J., Gerdes, D. (1991). Short-term variations in particulate matter sedimentation off Kapp Norvegia, Weddell Sea, Antarctica: relation to water mass advection, ice cover, plankton biomass and feeding activity. Polar Biol. 11: 185-195.
- Bathmann, U., Schulz-Baldes, M., Fahrbach, E., Smetacek, V., Hubberten, H. -W (1992). Die Expeditionen Antarktis IX/1-4 des Forschungsschiffes "Polarstern" 1990/91. Ber. Polarforsch. 100.
- Bell, T. J. (1908). National Antarctic Expedition 1901-1904. Nat. Hist. IV, Zool. Echinoderms 1-15.
- Bernasconi, I. (1965). Astrotoma agassizii Lyman, especie vivipara del Atlantico sur (Ophiuroidea, Gorgonocephalidae). Physis 25: 1-5.
- Bernasconi, I., D'Agostino, M. M. (1971). Ofiuroideos argentinos. Claves para los ordenes, subordenes, familias, subfamilias y generas. Physis 30: 447-470.
- Bernasconi, I., D'Agostino, M. M. (1974). Equinodermos Antarticos. III. Ofiuroideos. 1. Ofiuroideos del extremo norte de la Peninsula Antartica. Rev. Mus. Arg. Cien. Natur., Hidrobiol. 4: 81-133.
- Bernasconi, I., D'Agostino, M. M. (1977). Ofiuroideos del mar epicontinental Argentino. Rev. Mus. Arg. Cien. Natur., Hidrobiol. 5: 65-114.
- Bodungen, B. v., Nöthig, E. -M, Sui, Q. (1988). New production of phytoplankton and sedimentation during summer 1985 in the southeastern Weddell Sea. Comp. Biochem. Physiol. 90B: 475-487.

- Bodungen, B. v., Smetacek, V. S., Tilzer, M. M., Zeitzschel, B. (1986). Primary production and sedimentation during spring in the Antarctic Peninsula region. Deep Sea Res. 33: 177-194.
- Bourget, E. (1980). Barnacle shell growth and its relationship to environmental factors. In: Rhoads, D. C., Lutz, R. A. (Hrsg.) Skeletal growth of aquatic organisms. Plenum Press, New York: 469-492.
- Boysen-Ennen, E., Hagen, W., Hubold, G., Piatkowski, U. (1991). Zooplankton biomass in the ice-covered Weddell Sea, Antarctica. Mar. Biol. 111: 227-235.
- Bray, R. D. (1985). Stereom microstructure of the vertebral ossicles of the carribean ophiuroid *Ophiocoma echinata*. Proceedings of the 5th International Coral Reef Congress, Tahiti 5: 279-284.
- Brey, T. (1986). Estimation of annual P/B-ratio and production of marine benthic invertebrates from length-frequency data. Ophelia 4: 45-54.
- Brey, T. (1991). Population dynamics of *Sterechinus antarcticus* (Echinodermata: Echinoidea) on the Weddell Sea shelf and slope, Antarctica. Antarctic Science 3: 251-256.
- Brey, T., Clarke, A. (1993). Population dynamics of marine benthic invertebrates in Antarctic and Subantarctic environments: are there unique adaptations? Antarct. Sci. 5: 253-266.
- Brey, T., Hain, S. (1992). Growth, reproduction and production of *Lissarca notorcadensis* (Bivalvia: Philobryidae) in the Weddell Sea, Antarctica. Mar. Ecol. Prog. Ser. 82: 219-226.
- Brey, T., Arntz, W. E., Pauly, D., Rumohr, H. (1990). Arctica (Cyprina) islandica in Kiel Bay (western Baltic): growth, production and ecological significance. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 136: 217-235.
- Brey, T., Pearse, J., McClintock, J., Basch, L., Slattery, M. (im Druck,a). Growth and production of *Sterechnius neumayeri* (Echinoidea, Echinodermata) at contrasting sites in McMurdo Sound, Antarctica. Mar. Biol.
- Brey, T., Peck, L., Gutt, J., Hain, S., Arntz, W. E. (im Druck,b). *Magellania fragilis* (Brachiopoda) dominating a soft-bottom macrobenthic community on the Lazarev Sea shelf, Antarctica. J. Mar. Biol. Ass. U.K.
- Bröckel, v. K. (1981). The importance of nanoplankton within the pelagic Antarctic ecosystem. Kieler Meeresforsch. 5: 61-67.
- Bruchhausen, P. M., Raymond, J. A., Jacobs, S. S., DeVries, A. L., Thorndike, E. M., De Witt, H. H. (1979). Fish, crustaceans, and the sea floor under the Ross ice shelf. Science 203: 449-451.
- Brun, E. (1972). Food and feeding habits of *Luidia ciliaris* Echinodermata: Asteroidea. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 52: 225-236.

- Carmack, E. C., Foster, T. D. (1977). Water masses and circulation in the Weddell Sea. In: Dunbar, M. J. (Hrsg.) Polar Oceans. Arctic Institute of North America, Canada: 151-165.
- Cherbonnier, G. (1962). Ophiures de l'Expedition Antarctique Belge (1960-1961). Brussels Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. 38: 1-31.
- Clarke, A. (1988). Seasonality in the Antarctic marine environment. Comp. Biochem. Physiol. 90 B: 461-473.
- Clarke, A. (1991). What is cold adaptation and how should we measure it? Amer. Zool. 31: 81-92.
- Clarke, A., Gore, D. J. (1992). Egg size and composition in Ceratoserolis (Crustacea: Isopoda) from the Weddell Sea. Polar Biol. 12: 129-134.
- Crisp, D. J. (1984). Energy flow measurements. In: Holme, N. A., McIntyre, A. D. (Hrsg.) Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook 16. Blackwell, Oxford: 284-372.
- Dahm, C. (1991). Populationsdynamik der Schlangensterne *Ophiura albida* und *Ophiura ophiura* in der Deutschen Bucht. Dipl. Arbeit, Universität Bremen.
- 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.
- Davis, W. P. (1966). Observations on the biology of the ophiuroid Astrophyton muricatum. Bull. Mar. Sci. 16: 435-444.
- Dayton, P. K., Oliver, J. S. (1977). Antarctic soft-bottom benthos in oligotrophic and eutrophic environments. Science 197: 55-58.
- Dayton, P. K., Watson, D., Palmisano, A., Barry, J. P., Oliver, J. S., Rivera, D. (1986). Distribution patterns of benthic microalgal standing stock at McMurdo Sound, Antarctica. Polar Biol. 6: 207-213.
- Dearborn, J. H. (1967). Food and reproduction of *Glyptonotus antarcticus* (Crustacea: Isopoda) at McMurdo Sound, Antarctica. Trans. Roy. Soc. N.Z., Zoology 8: 163-168.
- Dearborn, J. H. (1977). Foods and feeding characteristics of Antarctic asteroids and ophiuroids. In: Llano, G. A. (Hrsg.) Adaptations within Antarctic ecosystems. Gulf Publishing Company, Houston: 293-326.
- Dearborn, J. H., Edwards, K. C. (1985). Analysis of data on the feeding biology of Antarctic sea stars and brittle stars. Antarct. J. U.S. 19: 138-139.
- Dearborn, J. H., Edwards, K. C., Fratt, D. B. (1981). Feeding biology of sea stars and brittle stars along the Antarctic Peninsula. Ant. J. U.S. 16: 136-137.

- Dearborn, J. H., Ferrari, F. D., Edwards, K. C. (1986). Can pelgic aggregations cause benthic satiation? Feeding biology of the Antarctic brittle star Astrotoma agassizii (Echinodermata: Ophiuroidea). Ant. Res. Ser. 44 (Biology of the Antarctic Seas XVII): 1-28.
- Dearborn, J. H., Edwards, K. C., Fratt, D. B. (1991). Diet, feeding behavior and surface morphology of the multi-armed Antarctic sea star *Labidiaster annulatus* (Echinodermata: Asteroidea). Mar. Ecol. Prog. Ser. 77: 65-84.
- Dell, R. K. (1972). Antarctic benthos. Adv. Mar. Biol. 10: 1-216.
- Deutler, F. (1926). Über das Wachstum des Seeigelskelets. Zool. Jahrbücher, Abt. Anatomie und Ontogenie der Tiere 48: 119-200.
- Dietrich, G., Kalle, K., Krauss, W., Siedler, G. (1975). Allgemeine Meereskunde: Eine Einführung in die Ozeanographie. Gebr. Bornträger, Berlin, Stuttgart.
- Dreyer, J., Hinze, H., Munsch, I. (1992). Depth and navigation data evaluation, processing and seafloor mapping. In: Bathmann, U., Schulz-Baldes, M., Fahrbach, E., Smetacek, V., Hubberten, H. -W (Hrsg.) Die Expeditionen Antarktis IX/1-4. Ber. Polarforsch. 100: 246-250.
- Ebert, T. A. (1968). Growth rates of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* related to food availability and spine abrasion. Ecology 49: 1075-1091.
- Ebert, T.A. (1988). Calibration of natural growth lines in ossicles of two sea urchins, Strongylocentrotus purpuratus and Echinometra mathaei, using tetracycline. In: Burke, R. D., Mladenov, P. V., Lambert, P., Parsley, R. L. (Hrsg.) Echinoderm Biology. Balkema, Rotterdam: 435-443.
- Eleftheriou, A., Holme, N. A. (1984). Macrofauna techniques. In: Holme, N. A., McIntyre, A. D. (Hrsg.) Methods for the study of marine benthos. IBP Handbook 16. Blackwell, Oxford: 140-216.
- El-Sayed, S. Z. (1988). Seasonal and interannual variabilities in Antarctic phytoplankton with reference to krill distribution. In: Sahrhage, D. (Hrsg.) Antarctic Ocean and Resources Variability. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg: 101-119.
- Elverhøi, A., Roaldset, E. (1983). Glaciomarine sediments and suspended particulate matter, Weddell Sea Shelf, Antarctica. Polar Res. 1: 1-21.
- Emson, R. (1990). Feeding and adaptations for feeding in the Euryaline brittle-stars: a review. In: De Ridder, C., Dubois, P., Lahaye, M. -C, Jangoux, M. (Hrsg.) Echinoderm Research. Balkema, Rotterdam: 225-232.
- Emson, R. H., Wilkie, I. C. (1980). Fission and autotomy in echinoderms. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 18: 155-250.
- Emson, R. H., Woodley, J. D. (1987). Submersible and laboratory observations on *Asteroschema tenue*, a long-armed euryaline brittle star epizoic on gorgonians. Mar. Biol. 96: 31-45.

- Feder, H. M. (1981). Aspects of the feeding biology of the brittle star *Ophiura texturata*. Ophelia 20: 215-235.
- Fell, H. B. (1961). Ophiuroidea of the Ross Sea. In: The Fauna of the Ross Sea. Part 1. Ophiuroidea. N.Z. Dep. Sci. Industr. Bull. 142: 1-79 + Tafeln.
- Fell, H. B. (1966). The ecology of ophiuroids. In: Boolootian, R. A. (Hrsg.) Physiology of Echinodermata. Interscience, New York: 129-143.
- Fell, H. B., Holzinger, T., Sherraden, M. (1969). Ophiuroidea. Antarct. Map Folio Series 11: 42-43.
- Ferguson, J. C. (1982). Nutrient translocation. In: Jangoux, M., Lawrence, J. M. (Hrsg.) Echinoderm Nutrition. Balkema, Rotterdam: 373-393.
- Ferrari, F. D., Dearborn, J. H. (1989). A second examination of the predation on pelagic copepods by the brittle star Astrotoma agassizii. J. Plankton 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.
- Foster, T. D. (1984). The marine environment. In: Laws, R. M. (Hrsg.) Antarctic ecology 2. Academic Press, London: 345-371.
- Fratt, D. B., Dearborn, J. H. (1984). Feeding biology of the Antarctic brittle star Ophionotus victoriae (Echinodermata: Ophiuroidea). Polar Biol. 3: 127-139.
- Fricke, H. W. (1966). Der Nahrungserwerb des Gorgonenhauptes Astroboa nuda (Lyman). Natur Mus., Frankf. 96: 501-510.
- Frost, W. E. (1943). The natural history of the minnow, *Phoxinus phoxinus*. J. Anim. Ecol. 12: 139-162.
- Gage, J. D. (1987). Growth of the deep-sea irregular sea urchins *Echinosigra phiale* and *Hemiaster expergitus* in the Rockall Trough (N.E. Atlantic). Mar. Biol. 96: 19-30.
- 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. (1992). Natural growth bands and growth variability in the sea urchin *Echinus* esculentus: results from tetracycline tagging. Mar. Biol. 114: 607-616.
- Gage, J. D., Tyler, P. A. (1981). 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 and reproduction of the deep-sea brittlestar *Ophiomusium lymani* Wyville Thomson. Oceanol. Acta. 5: 73-83.
- Gage, J. D., Tyler, P. A. (1985). Growth and recruitment of the deep-sea urchin *Echinus* affinis. Mar. Biol. 90: 41-53.
- Gage, J. D., Brey, T. (1994). P/B ratios in deep-sea brittle stars. In: David, B., Guille, A., Féral, J. -P, Roux, M. (Hrsg.) Echinoderms through time. Balkema, Rotterdam: 421-426.
- Gallardo, V. A., Castillo, J. C. (1969). Quantitative benthic survey of the infauna of Chile Bay. Gayana Zool. 16: 3-17.
- George, C. L., Warwick, R. M. (1985). Annual macrofauna production in a hard-bottom community. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 65: 713-735.
- Gerdes, D. (1990). Antarctic trials of the multi-box corer, a new device for benthos sampling. Polar Rec. 26: 35-38.
- Gerdes, D., Klages, M., Arntz, W. E., Herman, R. L., Galéron, J., Hain, S. (1992). Quantitative investigations on macrobenthos communities of the southeastern Weddell Sea shelf based on multibox corer samples. Polar Biol. 12: 291-301.
- Gieskes, W. W. C., Elbrächter, M., Rabsch, U., Scharek, R., Schaumann, K., Smetacek, V., Veth, C. (1987). Phytoplankton and heterotrophic microorganisms in the water column. In: Schnack-Schiel, S. (Hrsg.) Die Winter-Expedition mit FS "Polarstern" in die Antarktis (ANT V/1-3). Ber. Polarforsch. 39: 190-196.
- Gleitz, M., Weissenberger, J. (1992). Primary production and light. Ber. Polarforsch. 100: 163-165.
- Gordon, A. L., Martinson, D. G., Taylor, H. W. (1981). The wind driven circulation in the Weddell-Enderby Basin. Deep Sea Res. 28: 151-163.
- Gorny, M. (1992). Untersuchungen zur Ökologie antarktischer Garnelen (Decapoda, Natantia). Diss., Universität Bremen.
- Gorny, M., Arntz, W. E., Clarke, A., Gore, D. J. (1992). Reproductive biology of caridean decapods from the Weddell Sea. Polar Biol. 12: 111-120.
- Gorny, M., Brey, T., Arntz, W., Bruns, T. (1993). Growth, development and productivity of *Chorismus antarcticus* (Pfeffer) (Crustacea: Decapoda: Natantia) in the eastern Weddell Sea, Antarctica. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 174: 261-275.
- Gorzula, S. J. (1977). A study of growth in the brittle-star *Ophiocomina nigra*. W. Nat. 6: 13-33.

- Grant, A., Morgan, P. J., Olive, P. J. W. (1987). Use made in marine ecology of methods for estimating demographic parameters from size/frequency data. Mar. Biol. 95: 201-208.
- Grieg, J. A. (1929). Echinodermata from the Palmer Archipelago, South Shetlands, South Georgia and the Bouvet Island. Sci. Res. Norw. Antarct. Exped. 1927-1928 and 1928-1929 1: 1-16.
- Grobe, H. (1986). Spätpleistozäne Sedimentationsprozesse am antarktischen Kontinentalhang vor Kapp Norvegia, östliche Weddell See. Ber. Polarforsch. 27.
- Gutt, J. (1988). Zur Verbreitung und Ökologie der Seegurken (Holothuroidea, Echinodermata) im Weddellmeer (Antarktis). Ber. Polarforsch. 41.
- Gutt, J. (1992). Faunistic-ecological investigations by means of underwater photography. In: Bathmann, U., Schulz-Baldes, M., Fahrbach, E., Smetacek, V., Hubberten, H. -W (Hrsg.) Die Expeditionen Antarktis IX/1-4. Ber. Polarforsch. 100: 189-192.
- Gutt, J., Siegel, V. (1994). Benthopelagic aggregations of krill (*Euphausia superba*) on the deeper shelf of the Weddell Sea (Antarctic). Deep Sea Res. 41: 169-178.
- Haase, G. M. (1986). Glaciomarine sediments along the Filchner-Rønne ice shelf, southern Weddell Sea-first results of the 1983/84 Antarktis II/4 Expedition. Diss. Universität Bremen.
- Heatfield, B. M. (1971). Growth of the calcareous skeleton during regeneration of spines of the sea urchin *Strongylocentrotus purpuratus* (Stimpson); a light and scanning electron microscope study. J. Morph. 134: 57-90.
- Hedgpeth, J. W. (1977). The Antarctic marine ecosystem. In: Llano, G. A. (Hrsg.) Adaptations within Antarctic Ecosystems. Gulf Publishing Company, Houston: 3-10.
- Hellmer, H. H., Bersch, M. (1985). The Southern Ocean: A survey of oceanographic and marine meteorological research work. Ber. Polarforsch. 26.
- Hempel, G. (1985). Antarctic marine food webs. In: Siegfried, W. R., Condy, P. R., Laws, R. M. (Hrsg.) Antarctic nutrient cycles and food webs. Springer, Berlin: 266-270.
- Hendler, G. (1982a). Slow flicks show star tricks: elapsed-time analysis of basketstar (*Astrophyton muricatum*) feeding behavior. Bull. Mar. Sci. 32: 909-918.
- Hendler, G. (1982b). The feeding biology of *Ophioderma brevispinum* (Ophiuroidea: Echinodermata). In: Lawrence, J. M. (Hrsg.) Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay. Balkema, Rotterdam: 21-27.
- Hendler, G., Miller, J. E. (1984). Feeding behavior of *Asteroporpa annulata*, a gorgonocephalid brittlestar with unbranched arms. Bull. Mar. Sci. 34: 449-460.

- Hertz, M. (1927). Die Ophiuroiden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. In: Drygalski, E. v. (Hrsg.) Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903 19, Zool. 11, Walter der Gruyter, Berlin: 1-56.
- Hopkins, T. L. (1985). The zooplankton community of Croker Passage, Antarctic Peninsula. Polar Biol. 4: 161-170.
- Hubold, G. (1992). Zur Ökologie der Fische im Weddellmeer. Ber. Polarforsch. 103.
- Hyman, L. H. (1955). Echinodermata. Vol. 4. The Invertebrates. McGraw-Hill, New York.
- Hynes, H. B. N. (1950). The food of fresh-water sticklebacks (Gasterosteus aculeatus and Pygosteus pungitius), with a review of methods used in studies of the food of fishes. J. Anim. Ecol. 19: 36-58.
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis-a review of methods and their application. J. Fish. Biol. 17: 411-429.
- Jangoux, M. (1982). Digestive systems: Ophiuroidea. In: Jangoux, M., Lawrence, J. M. (Hrsg.) Echinoderm nutrition. Balkema, Rotterdam: 273-279.
- Jarayabhand, P., Newkirk, G. F. (1989). Effects of intraspecific competition on growth of the european oyster, Ostrea edulis Linnaeus, 1750. J. Shellfish Res. 8: 359-365.
- Jarre-Teichmann, A., Brey, T., Bathmann, U. V., Dahm, C., Dieckmann, G. S., Gorny, M., Klages, M., Pagès, F., Plötz, J., Schnack-Schiel, S. B., Stiller, M., Arntz, W. E. (im Druck). Trophic flows in the benthic shelf community of the eastern Weddell Sea, Antarctica. Proc. 6th SCAR Biol. Symp., Venice 1994.
- Jazdzewski, K., Jurasz, W., Kittel, W., Presler, E., Presler, P., Sicinski, J. (1986). Abundance and biomass estimates of the benthic fauna in Admiralty Bay, King George Island, South Shetland Islands. Polar Biol. 6: 5-16.
- Jensen, M. (1969a). Age determination of echinoids. Sarsia 37: 41-44.
- Jensen, M. (1969b). Breeding and growth of Psammechinus miliaris (Gmelin). Ophelia 7: 65-78.
- Johnson, G. L., Vanney, J. R., Hayes, D. (1982). The Antarctic continental shelf. In: Craddock, C. (Hrsg.) Antarctic geoscience. Univ. Wisconsin Press: 995-1002.
- Johnson, G. L., Vanney, J. -R, Elverhøi, A., LaBrecque, J. L. (1981). Morphology of the Weddell Sea and Southwest Indian Ocean. Dt. Hydrogr. Z. 34: 263-271.
- Kellogg, D. E., Kellogg, T. B., Dearborn, J. H., Edwards, K. C., Fratt, D. B. (1982). Diatoms from brittle star stomach contents: Implications for sediment reworking. Antarct. J. 17: 167-169.

- Knox, G. A. (1990). Primary production and consumption in McMurdo Sound, Antarctica. In: Kerry, K. R., Hempel, G. (Hrsg.) Antarctic ecosystems: ecological change and conservation. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg: 115-128.
- Knox, G. A., Lowry, J. K. (1977). A comparison between the benthos of the southern ocean and the north polar ocean with special reference to the Amphipoda and the Polychaeta. In: Dunbar, M. J. (Hrsg.) Polar Oceans. Arctic Institute of North America, Canada: 423-462.
- Koehler, R. (1901). Echinides et Ophiures. Résultats du Voyage du S.Y. Belgica en 1897-1899 sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery. Rapp. Scient. Zool., Anvers Expédition Antarctique Belge: 1-42 + Tafeln.
- Koehler, R. (1922). Echinodermata Ophiuroidea. Australasian Antarct. Exped. 1911-1914 Sci. Rep. Ser. C, 8: 1-98.
- Koehler, R. (1923). Astéries et Ophiures. In: Odhner, T. (Hrsg.) Further Zool. Res. Swed. Antarct. Exp. 1901-1903 1, Norstedt & Söner, Stockholm: 1-145.
- LaBarbera, M. (1978). Particle capture by a Pacific brittle star: experimental test of the aerosol suspension feeding model. Science 201: 1147-1149.
- LaBarbera, M. (1982). Metabolic rates of suspension feeding crinoids and ophiuroids (Echinodermata) in a unidirectional laminar flow. Comp. Biochem. Physiol. 71 A: 303-307.
- Lampitt, R. S., Billet, 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.
- Lappalainen, A., Kangas, P. (1975). Littoral benthos of the northern Baltic Sea. 2. Interrelationships of wet, dry and ash-free dry weight of macrofauna in the Tvärminne area. Int. Revue Ges. Hydrobiol. 60: 297-312.
- Lawrence, J. (1987). A functional biology of echinoderms. Croom Helm, London.
- Laws, R. M. (1989). Antarctica: The last frontier. Stocks, C. (Hrsg.) Boxtree Limited, London.
- Lipps, J. H., Ronan, T. E. Jr, DeLaca, T. E. (1979). Life below the Ross Ice Shelf, Antarctica. Science 203: 447-449.
- Littlepage, J. L. (1965). Oceanographic investigations in McMurdo Sound, Antarctica. Ant. Res. Ser. 5: 1-37.
- Litvinova, N. M. (1979). On the feeding of brittle stars. Zool. Zh. 58: 1501-1510.
- Lovegrove, T. (1962). The effects of various factors on dry weight values. Rapp. P.-V. Réun. Cons. Perm. Int. Explor. Mer 153: 86-91.
- Lowe, E. F., Crawford, R. E. (1976). Ecology of fishes and echinoderms: R/V Hero cruise 76-2. Antarct. J. U.S. 11: 53-55.

- Luckens, P. A. (1990). Distribution, size-frequency and growth-ring analyses of *Tawera mawsoni* (Bivalvia: Veneridae) at Macquarie Island. N. Z. J. Mar. Freshwat. Res. 24: 59-73.
- Lukin, V., Provorkin, A. (1992). Ice observations in the eastern Weddell and Lazarev Seas, January-March 1991. In: Bathmann, U., Schulz-Baldes, M., Fahrbach, E., Smetacek, V., Hubberten, H. -W (Hrsg.) Die Expeditionen Antarktis IX/1-4. Ber. Polarforsch. 100: 107-124.
- Lyman, T. (1882). Report on the Ophuiroidea dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. Rep. Sci. Res. Voyage H.M.S. Challenger 1873-76, Zool. V: 1-386 + Tafeln.
- Macurda, D. B. (1976). Skeletal modifications related to food capture and feeding behavior of the basketstar *Astrophyton*. Paleobiology 2: 1-7.
- Madsen, F. J. (1967). Ophiuroidea. B.A.N.Z. Antarctic Research Expedition 1929-1931, Reports-Series B 9: 123-145.
- Marr, J. W. S. (1962). The natural history and geography of the Antarctic krill (*Euphausia superba* Dana). Discovery Rep. 32: 33-464.
- Marschall, H. -P. (1988). The overwintering strategy of Antarctic krill under the pack-ice of the Weddell Sea. Polar Biol. 9: 129-135.
- Maykut, G. A. (1982). Large-scale heat exchange and ice production in the central Arctic. J. Geophys. Res. 87: 7971-7984.
- McCleave, J. D., Dearborn, J. H., DeWitt, H. H. (1977). Ecology of benthic fishes and echinoderms along the Scotia Arc and the Antarctic Peninsula. Antarct. J. U.S. 12: 19-20.
- McClintock, J. B. (1994). Trophic biology of Antarctic shallow-water echinoderms, Mar. Ecol. Prog. Ser. 111: 191-202.
- McClintock, J. B., Pearse, J. S., Bosch, I. (1988). Population structure and energetics of the shallow-water Antarctic sea star *Odontaster validus* in contrasting habitats. Mar. Biol. 99: 235-246.
- Miller, R. J., Mann, K. H. (1973). Ecological energetics of the seaweed zone in a marine Bay on the Atlantic coast of Canada. III. Energy transformations by sea urchins. Mar. Biol. 18: 99-114.
- Mills, E. L., Hessler, R. R. (1974). Antarctic benthic communities: Hudson 70 expedition. Antarctic J. U.S. 9: 312-316.
- Monteiro, A. M. G., Tommasi, L. R. (1983). Ophiuroidea das regiões Antártica e Subantártica, 1. sobre três espécies de Gorgonocephalidae e Ophiacanthidae. Bolm. Inst. Oceanogr. S. Paulo 32: 33-54.

- Moreau, J., Bambino, C., Pauly, D. (1986). Indices of overall growth performance of 100 Tilapia (Cichlidae) populations. In: Maclean, J. L., Dizon, L. B., Hosillos, L. V. (Hrsg.) The first Asian fisheries forum. Asian Fisheries Society, Manila, Philippines: 201-206.
- Morin, J. G. (1988). Piscivorous behavior and activity patterns in the tropical ophiuroid Ophiarachna incrassata (Ophiuroidea: Ophiodermatidae). In: Burke, R. D., Mladenov, P. V., Lambert, P., Parsley, R. L. (Hrsg.) Echinoderm biology. Balkema, Rotterdam: 401-407.
- Morison, G. W. (1979). Studies on the ecology of the Subantarctic ophiuroid *Ophionotus hexactis*. M. Phil. thesis, University of London.
- Mortensen, T. (1925). On a small collection of echinoderms from the Antarctic Sea. Ark. f. Zool. 17a (31): 1-12.
- Mortensen, T. (1936). Echinoidea and Ophiuroidea. Discovery Rep. 12: 199-348 + Tafeln.
- Mühlenhardt-Siegel, U. (1981). Die Biomasse mariner Makrobenthos-Gesellschaften im Einflußbereich der Klärschlammverklappung vor der Elbemündung. Helgoländer Meeresunters. 34: 427-437.
- Mühlenhardt-Siegel, U. (1988). Some results on quantitative investigations of macrozoobenthos in the Scotia Arc (Antarctica). Polar Biol. 8: 241-248.
- Munday, B. W., Keegan, B. F. (1992). Population dynamics of *Amphiura chiajei* (Echinodermata: Ophiuroidea) in Killary Harbour, on the west coast of Ireland. Mar. Biol. 114: 595-605.
- Natsukari, Y., Komine, N. (1992). Age and growth estimation of the european squid, *Loligo vulgaris*, based on statolith microstructure. J. Mar. Biol. Ass. U.K. 72: 271-280.
- Noda, T. (1991). Shell growth of the sand snail *Umbonium costatum* (Kiener) in Hakodate Bay. Bull. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 42: 115-125.
- Nöthig, E. -M, Bodungen, B. v., Sui, Q. (1991). Phyto- and protozooplankton biomass during austral summer in surface waters of the Weddell Sea and vicinity. Polar Biol. 11: 293-304.
- Ockelmann, K. W., Muus, K. (1978). The biology, ecology and behaviour of the bivalve *Mysella bidentata* (Montagu). Ophelia 17: 1-93.
- O'Connor, B., Bowmer, T., Grehan, T. (1983). Long-term assessment of the population dynamics of *Amphiura filiformis* (Echinodermata: Ophiuroidea) in Galway Bay (west coast of Ireland). Mar. Biol. 75: 279-286.
- O'Connor, B., Bowmer, T., McGrath, D., Raine, R. (1986). Energy flow through an *Amphiura filiformis* (Ophiuroidea: Echinodermata) population in Galway Bay, west coast of Ireland: A preliminary investigation. Ophelia 26: 351-357.

Odum, E. P. (1983). Grundlagen der Ökologie. Thieme Verlag, Stuttgart.

- O'Foighil, D., McGrath, D., Conneely, M. E., Keegan, B. F., Costelloe, M. (1984). Population dynamics and reproduction of *Mysella bidentata* (Bivalvia: Galeonmatacea) in Galway Bay, Irish west coast. Mar. Biol. 81: 283-291.
- Olive, P. J. W. (1980). Growth lines in polychaete jaws (teeth). In: Rhoads, D. C., Lutz, R. A. (Hrsg.) Skeletal growth of aquatic organisms. Plenum Press, New York: 561-592.
- Oliver, J. S., Slattery, P. N. (1985). Effects of crustacean predators on species composition and population structure of soft-bodied infauna from McMurdo Sound, Antarctica. Ophelia 24: 155-175.
- Orheim, O., Elverhøi, A. (1981). Model for submarine glacial deposition. Ann. Glaciol. 2: 123-128.
- Oskierski, W. (1988). Verteilung und Herkunft glazial-mariner Gerölle am Antarktischen Kontinentalrand des östlichen Weddellmeeres. Ber. Polarforsch. 47.
- Pannella, G. (1971). Fish otoliths: daily growth layers and periodical patterns. Science 173: 1124-1126.
- Pannella, G. (1980). Growth patterns in fish sagittae. In: Rhoads, D. C., Lutz, R. A. (Hrsg.) Skletal growth of aquatic organisms. Plenum Press, New York: 519-560.
- Parulekar, A. H., Ansari, Z. A., Harkantra, S. N. (1983). Benthic fauna of the Antarctic Ocean-quantitative aspects. In: Indian Expedition to Antarctica, 1st Scientific Report. Dep. of Ocean Development, New Delhi: 213-218.
- Pauly, D. (1979). Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula. Ber. Inst. Meereskunde Kiel 63: 1-156.
- Pauly, D. (1984). Fish population dynamics in tropical waters: a mannual for use with programmable calculators. ICLARM, Manila, Philippines.
- Pearse, J. S., Pearse, V. B. (1975). Growth zones in the echinoid skeleton. Amer. Zool. 15: 731-753.
- Pearson, M., Gage, J. D. (1984). Diets of some deep-sea brittle stars in the Rockall Trough. Mar. Biol. 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. 161: 395-429.
- Piepenburg, D. (1988). Zur Zusammensetzung der Bodenfauna in der westlichen Fram-Straße. Ber. Polarforsch. 52.
- Piepenburg, D., Juterzenka, K. v. (1994). Abundance, biomass and spatial distribution pattern of brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) on the Kolbeinsey Ridge north if Iceland. Polar Biol. 14: 185-194.

- Precht, H., Christophersen, J., Hensel, H., Larcher, W. (1973). Temperatur and life. Springer Verlag, Berlin.
- Presler, P. (1993a). Necrophagous invertebrates. In: Rakusa-Suszczewski, S. (Hrsg.) The maritime Antarctic coastal ecosystem of Admiralty Bay. Department of Antarctic Biology, Polish Academy of Sciences, Warsaw: 96-100.
- Presler, P. (1993b). Ophiuroidea. In: Rakusa-Suszczewski, S. (Hrsg.) The maritime Antarctic coastal ecosystem of Admiralty Bay. Department of Antarctic Biology, Polish Academy of Sciences, Warsaw: 117-119.
- Press, W. H., Flannery, B. P., Teukolsky, S. A., Vetterling, W. T. (1986). Numerical recipes. The art of scientific computing. Univ. Press, Cambridge.
- Radtke, R. L., Hubold, G., Folsom, S. D., Lenz, P. H. (1993). Otolith structural and chemical analyses: the key to resolving age and growth of the Antarctic silverfish, *Pleuragamma antarcticum*. Antarct. Sci. 5: 51-62.
- Rakusa-Suszczewski, S. (1993). The structure and functioning of the nearshore ecosystem. In: Rakusa-Suszczewski, S. (Hrsg.) The maritime Antarctic coastal ecosystem of Admiralty Bay. Department of Antarctic Biology, Polish Academy of Sciences, Warsaw: 7-14.
- Rankin, J. S., Clark, K. B., Found, B. W. (1968). Zonation of the Weddell Sea benthos. Antarct. J. U.S. 3: 85-87.
- Rauschert, M. (1984). Beobachtungen der marinen Fauna im Litoral und Benthal von King George (Südshetlandinseln, Antarktis). In: Bannasch, R., Feiler, K., Rauschert, M. (Hrsg.) Fortsetzung der biologischen Untersuchungen im Gebiet der sowjetischen Antarktisstation Bellingshausen. Nationalkomitee f. Geodäsie u. Geophysik, DDR. Geodätische u. geophysik. Veröff., Reihe 1, Heft 11: 38-53.
- Rauschert, M. (1991). Ergebnisse der faunistischen Arbeiten im Benthal von King George Island (Südshetlandinseln, Antarktis). Ber. Polarforsch. 76.
- Regner, S., Dulcic, J. (1994). Growth of sea bass, *Dicentrarchus labrax*, larval and juvenile stages and their otoliths under quasi-steady temperature conditions. Mar. Biol. 119: 169-177.
- Remmert, H. (1984). Ökologie: Ein Lehrbuch. Springer Verlag, Berlin.
- Renner, M. (1984). Kückenthal's Leitfaden für das zoologische Praktikum, 19. Auflage. Fischer Verlag, Stuttgart.
- Rice, J. R. (1983). Numerical methods, software and analysis. McGraw-Hill Book Co., Singapore.
- Richardson, C. A., Seed, R., Naylor, E. (1990). Use of internal growth bands for measuring individual and population growth rates in from offshore production platforms. Mar. Ecol. Prog. Ser. 66: 259-265.

- Ricker, W. E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Can. 191.
- Ropelewski, C. F. (1983). Spatial and temporal variations in Antarctic sea-ice (1972-82). J. Clim. Appl. Met. 22: 470-473.
- Roushdy, H. M., Hansen, V. K. (1960). Ophiuroids feeding on phytoplankton. Nature 188: 517-518.
- Rowe, G. T. (1971). Benthic biomass and surface productivity. In: Costlow, J. D. (Hrsg.) Fertility of the Seas. Gordon & Breach, New York: 441-454.
- Sachs, L. (1984). Angewandte Statistik. Springer Verlag, Berlin.
- Sainsbury, K. J. (1980). Effect of individual variability on the von Bertalanffy growth equation. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 241-247.
- Salzwedel, H. (1979). Reproduction, growth, mortality and variations in abundance and biomass of *Tellina fabula* (Bivalvia) in the German Bight in 1975/76. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerh. 18: 111-202.
- Schalk, P. H., Brey, T., Bathmann, U., Arntz, W., Gerdes, D., Dieckmann, G., Ekau, W., Gradinger, R., Plötz, J., Nöthig, E., Schnack-Schiel, S. B., Siegel, V., Smetacek, V. S., Van Franeker, J. A. (1993). Towards a conceptual model of the Weddell Sea Ecosystem, Antarctica. In: Christensen, V., Pauly, D. (Hrsg.) Trophic models of aquatic ecosystems. ICLARM Conf. Proc. 26: 323-337.
- Schnack-Schiel, S. B., Mujica, A. (1994). The zooplankton of the Antarctic Peninsula region. In: El-Sayed, S. Z. (Hrsg.) Southern Ocean Ecology: the BIOMASS perspective. Cambridge University Press, Cambridge: 79-92.
- Schnack-Schiel, S. B., Hagen, W. (im Druck). Life cycle strategies and seasonal variations in distribution and population structure of four dominant calanoid copepod species in the eastern Weddell Sea, Antarctica. J. Plankt. Res.
- Schnack-Schiel, S. B., Hagen, W., Mizdalski, E. (1991). Seasonal comparison of *Calanoides acutus* and *Calanus propinquus* (Copepoda: Calanoida) in the southeastern Weddell Sea, Antarctica. Mar. Ecol. Prog. Ser. 70: 17-27.
- Schnute, J. (1981). A versatile growth model with statistically stable parameters. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1128-1140.
- Schoener, A. (1969). Atlantic ophiuroids: some post-larval forms. Deep-Sea Res. 16: 127-140.
- Schröder, M., Wisotzki, A., Witte, H., Griffith, S., Rau, I., Bönisch, G. (1992). Physical oceanography. In: Bathmann, U., Schulz-Baldes, M., Fahrbach, E., Smetacek, V., Hubberten, H. -W (Hrsg.) Die Expeditionen Antarktis IX/1-4. Ber. Polarforsch. 100: 125-141.
- Singletary, R. (1971). The biology and ecology of *Amphioplus coniortodes*, *Ophionepthys limicola* and *Micropholis gracillima* (Ophiuroidea: Amphiuridea). Ph.D. thesis, University of Miami, Florida.

- Sloan, N. A., Campbell, A. C. (1982). Perception of food. In: Jangoux, M., Lawrence, J. M. (Hrsg.) Echinoderm Nutrition. Balkema, Rotterdam: 3-23.
- Smetacek, V., Bathmann, U. (1992). Einleitung Fahrtabschnitt ANT IX/3. Ber. Polarforsch. 100: 95-100.
- Smetacek, V., Scharek, R., Nöthig, E. -M (1990). Seasonal and regional variation in the pelagial and its relationship to the life history cycle of krill. In: Kerry, K. R., Hempel, G. (Hrsg.) Antarctic Ecosystems. Ecological change and conservation. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg: 103-114.
- Smith, A. B. (1980). Stereom microstructure of the echinoid test. Spec. Pap. Palaeont. 25: 1-81.
- Sokolova, M. N. (1994). Euphausiid "dead body rain" as a source of food for abyssal benthos. Deep Sea Res. 41: 741-746.
- Starmans, A. (1993). Strukturanalyse von Lebensgemeinschaften des Makrozoobenthos im Lazarevmeer (Antarktis). Dipl. Arbeit, Universität Oldenburg.
- Stiller, M. (1995). Verbreitung und Lebensweise der Aphroditiden und Polynoiden (Polychaeta) im östlichen Weddellmeer und im Lazarevmeer (Antarktis). Diss. Universität Bremen.
- Stubbs, T. R., Cobb, J. L. S. (1982). A new ciliary feeding structure in an ophiuroid echinoderm. Tissue & Cell 14: 573-583.
- Suess, E. (1980). Particulate organic carbon flux in the oceans surface productivity and oxygen utilization. Nature 288: 260-263.
- Swynnerton, G. H., Worthington, E. B. (1940). Note on the food of fish in Haweswater (Westmorland). J. Anim. Ecol. 9: 183-187.
- Tressler, W. L. (1964). Marine bottom productivity at McMurdo Sound, Antarctica. In: Carrick, R., Holdgate, M., Prevost, J. (Hrsg.) Biologie Antarctique. Herman, Paris: 323-331.
- Troadec, H. (1991). Frequency demodulation on otolith numerical images for the automation of fish age estimation. Aquat. Living Resour. 4: 207-219.
- Tyler, P. A. (1980). Deep-sea ophiuroids. Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. 18: 125-153.
- Ubaghs, G. (1969). General characteristics of the echinoderms. In: Florkin, M., Scheer, B. T. (Hrsg.) Chemical Zoology. Academic Press, New York: 3-45.
- Vermeij, G. J. (1980). Gastropod shell growth rate, allometry, and adult size: environmental implications. In: Rhoads, D. C., Lutz, R. A. (Hrsg.) Skeletal growth of aquatic organisms. Plenum Press, New York: 379-394.
- Villanueva, R. (1992). Interannual growth differences in the oceanic squid *Todarodes* angolensis Adam in the northern Benguela upwelling system, based on statolith growth increment analysis. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 159: 157-177.

- Vogel, K. (1959). Wachstumsunterbrechungen bei Lamellibranchiaten und Brachiopoden. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 109: 109-129.
- Voß, J. (1988). Zoogeographie und Gemeinschaftsanalyse des Makrozoobenthos des Weddellmeeres (Antarktis). Ber. Polarforsch. 45.
- Wägele, J. W. (1987). On the reproductive biology of *Ceratoserolis trilobitoides* (Crustacea: Isopoda): latitudinal variation of fecundity and embryonic development. Polar Biol. 7: 11-24.
- Warner, G. (1982). Food and feeding mechanisms: Ophiuroidea. In: Jangoux, M., Lawrence, J. M. (Hrsg.) Echinoderm nutrition. 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.
- Warwick, R. M., George, C. L. (1980). Annual macrofauna production in an Abra community. In: Collins, M. B., Banner, F. T., Tyler, P. A., Wakefield, S. J., James, E. (Hrsg.) Industrialized embayments and their environmental problems. Pergamon, Oxford: 517-538.
- Warwick, R. M., George, C. L., Davies, J. R. (1978). Annual macrofauna production in a *Venus* community. Estuar. Coastal Mar. Sci. 7: 215-241.
- Wefer, G., Fischer, G. (1991). Annual primary production and export flux in the Southern Ocean from sediment trap data. Mar. Chem. 35: 597-613.
- Weymouth, F. W. (1923). The life history and growth of the pismo clam (*Tivela stultorum* MAWE). California Fish Game Commuss., Fish Bull. 7.
- White, M. G. (1984). Marine benthos. In: Laws, R. M. (Hrsg.) Antarctic Ecology Vol.2. Academic Press, London: 421-461.
- Wilkie, I. C. (1978). Arm autotomy in brittlestars (Echinodermata: Ophiuroidea). J. Zool. 186: 311-330.
- Wilkie, I. C., Emson, R. H. (1987). The tendons of *Ophiocomina nigra* and their role in autotomy (Echinodermata, Ophiuroidea). Zoomorphology 107: 33-44.
- Wilkie, I. C., Emson, R. H. (1988). Mutable collagenous tissues and their significance for echinoderm palaeontology and phylogeny. In: Paul, C. R. C., Smith, A. B. (Hrsg.) Echinoderm phylogeny and evolutionary biology. Clarendon Press, Oxford: 311-330.
- Wolfe, T. J. (1982). Habitats, feeding, and growth of the basketstar Astrophyton muricatum. In: Lawrence, J. M. (Hrsg.) Echinoderms: Proceedings of the International Conference, Tampa Bay. Balkema, Rotterdam: 299-304.

8.2 Taxonomische Literatur

- Arnaud, P. (1964). Echinodermes littoraux de Terre Adélie (Holothuries exceptées) et Pélécypodes commensaux d'Echinides Antarctiques. Publ. Exp. Polaires Fr. 258: 1-69.
- Bartsch, I. (1982). Ophiuroidea (Echinodermata) from the Patagonian Shelf. Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. 79: 211-250.
- Bell, T. J. (1908). National Antarctic Expedition 1901-1904. Nat. Hist. IV, Zool. Echinoderms: 1-15.
- Bell, F. J. (1917). Echinodema. Part I. Actinogonidiata. Brit. Ant. ("Terra Nova") Exped. 1910, Nat. Hist. Rep. Zool IV: 1-10.
- Bernasconi, I. (1965). Astrotoma agassizii Lyman, especie vivipara del Atlantico sur (Ophiuroidea, Gorgonocephalidae). Physis 25: 1-5.
- Bernasconi, I., D'Agostino, M. M. (1971). Ofiuroideos argentinos. Claves para los ordenes, subordenes, familias, subfamilias y generas. Physis 30: 447-470.
- Bernasconi, I., D'Agostino, M. M. (1974). Equinodermos Antarticos. III. Ofiuroideos. 1. Ofiuroideos del extremo norte de la Peninsula Antartica. Rev. Mus. Arg. Cien. Natur., Hidrobiol. 4: 81-133.
- Bernasconi, I., D'Agostino, M. M. (1975). Equinodermos Antarticos. III. Ofiuroideos. 2. Ofiuroideos de Georgias del Sur. Rev. Mus. Arg. Cien. Natur., Hidrobiol. 5: 1-23.
- Bernasconi, I., D'Agostino, M. M. (1977). Ofiuroideos del mar epicontinental Argentino. Rev. Mus. Arg. Cien. Natur., Hidrobiol. 5: 65-114.
- Bernasconi, I., D'Agostino, M. M. (1978). Equinodermos Antarticos. III. Ofiuroideos. 3. Ofiuroideos de Sandwich del sur y Georgias del sur. Rev. Mus. Arg. Cien. Natur., Hidrobiol. 5: 203-218.
- Castillo Alarcon, J. (1967). Ophiuroideos colectados por la XIX Expedicion Antartica Chilena. Inst. Antartico Chileno 13: 1-35.
- Cherbonnier, G. (1962). Ophiures de l'Expedition Antarctique Belge (1960-1961). Brussels Inst. Roy. Sci. Nat. Belg. 38: 1-31.
- Fell, H. B. (1960). Synoptic keys to the genera of Ophiuroidea. Zool. Publ. Victoria Univ. Wellington 26: 1-44.
- Fell, H. B. (1961). Ophiuroidea of the Ross Sea. In: The Fauna of the Ross Sea. Part 1. Ophiuroidea. N.Z. Dep. Sci. Industr. Bull. 142: 1-79 + Tafeln.
- Grieg, J. A. (1929). Echinodermata from the Palmer Archipelago, South Shetlands, South Georgia and the Bouvet Island. Sci. Res. Norw. Antarct. Exped. 1927-1928 and 1928-1929 1: 1-16.
- Hertz, M. (1927). Die Ophiuroiden der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. In: Drygalski, E. v. (Hrsg.) Deutsche Südpolar-Expedition 1901-1903 19, Zool. 11, Walter der Gruyter, Berlin: 1-56.
- Jaramillo, E. (1981). Ofiuroideos de los archipielagos de Chiloe y los Chonos. Stud. Neotrop. Fauna Env. 16: 113-136.
- Koehler, R. (1901). Echinides et Ophiures. Résultats du Voyage du S.Y. Belgica en 1897-1899 sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery. Rapp. Scient. Zool., Anvers Expédition Antarctique Belge 1-42 + Tafeln.
- Koehler, R. (1908). Astéries, Ophiures et Échinides de l'Expédition Antarctique Nationale Écossaise. Trans. R. Soc. Edinb. 46: 529-649.
- Koehler, R. (1922). Echinodermata Ophiuroidea. Australasian Antarct. Exped. 1911-1914 Sci. Rep. Ser. C, 8: 1-98.
- Koehler, R. (1923). Astéries et Ophiures. In: Odhner, T. (Hrsg.) Further Zool. Res. Swed. Antarct. Exp. 1901-1903 1, Norstedt & Söner, Stockholm: 1-145.
- Lyman, T. (1882). Report on the Ophuiroidea dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873-76. Rep. Sci. Res. Voyage H.M.S. Challenger 1873-76 Zool. V: 1-386 + Tafeln.
- Madsen, F. J. (1955). Echinoderms other than Holothurians collected in Sub-Antarctic and Antarctic Seas, mainly by the Norvegia-Expeditions 1928-1930. Scientific Results of the Norwegian Antarctic Expeditions 1927-1928 37: 1-17.
- Madsen, F. J. (1967). Ophiuroidea. B.A.N.Z. Antarctic Research Expedition 1929-1931, Reports-Series B 9: 123-145.
- Madsen, F. J. (1977). The Ophioleucidae (Ophiuroidea). Galathea Rep. 14: 109-122 + Tafeln.
- Madsen, F. J. (1983). A review of the Ophioleucinae stat. rev. (Echinodermata, Ophiuroidea) with the erection of a new genus, Ophiostriatus. Steenstrupia 9: 29-69.
- Mortensen, T. H. (1913). Die Echinodermenlarven der Deutschen Südpolar-Expedition 1901-1903. Dt. Südpol. Exped. 1901-1903 14, Zool. 6: 67-111 + Tafeln.
- Mortensen, T. (1925). On a small collection of echinoderms from the Antarctic Sea. Ark. f. Zool. 17a (31): 1-12.

Mortensen, T. (1936). Echinoidea and Ophiuroidea. Discovery Rep. 12: 199-348 + Tafeln.

Senô, J., Irimura, S. (1968). Ophiuroidea collected from around the Ross Sea in 1964 with description of a new species. J. Tokyo Univ. Fish. 9: 147-154 + Tafeln.

9. Anhang

Der Anhang umfaßt folgende Tabellen:

- Tab.9.-1
 Liste der bearbeiteten Stationen der "Polarstern"-Expeditionen
- Tab.9.-2Verteilung der Probennahme-Stationen auf die unterschiedlichen
Untersuchungsgebiete
- Tab.9.-3Verteilung der Magenfüllwerte der fünf Ophiuroiden-Arten

Tab.9-1 Liste der aufgearbeiteten Stationen der "Polarstern"-Expeditionen ANT I/2, II/4, V/3, V/4, VI/3, VII/4, IX/3 und X/3. Von den Reisen ANT I/2, II/4, VI/4, VI/3, VII/4, IX/3 und X/3. Von den Reisen ANT I/2, II/4, VI/4, VI/4, VI/3, VII/4, IX/3 und X/3. Von den Reisen ANT I/2, II/4, VI/4, VI/4, VI/3, VII/4, IX/3 und X/3. Ton den Reisen ANT I/2, II/4, VI/4, VI/4, VI/3, VII/4, IX/3 und X/3. Ton den Reisen ANT I/2, II/4, VI/4, VI/4, VI/3, VII/4, IX/3 und X/3. Von den Reisen ANT I/2, II/4, VI/4, VI/4, VI/4, VI/3, VII/4, IX/3 und X/3. Ton den Reisen ANT I/2, II/4, VI/4, VI/4, VI/3, VII/4, IX/3 und X/3. Ton and the tas vollständige Probenmaterial zur Verfügung. Abkürzungen: Stat. = Station, AGT = Agassiztrawl, DRG = Dredge, REU = Reuse, GSN = Grundschleppnetz, BPN = Benthopelagisches Netz, MKG = Mehrfächkastengreifer (max. 9 Kästen), FOT = Fotos, KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne, A.a. = Astrotoma agassizii, O.v. = Ophinotus victoriae, O.g. = Ophintolepis gelida, O.b. = Ophintolepis brevirima, O.i. = Ophioceres incipiens, N = Anzahl

				_	_			_	_					_	_	_	_												_	_	_		
	FOT	Σ Oph.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	·	•	•	•	•	•	•	•
	FOT	z	•	•	•	•	•	•	•	·	•	•	·	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	·	·
	MKG	Σ Oph.	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	٠	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
	MKG	N Kästen	•	•	•		•	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
	Trawl	Σ Oph.	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
	O.i.	z	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	208	•	•	304	•	•	•	•	•	•	•	•	٠	·	•	•
	0.b.	z	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	66	0	87	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	56	0	0
	0.g.	z	0	0	0	0	13	0	0	0	4	10	0	0	27	0	. 0	0	0	13	0	0	0	44	101	0	0	0	18	0	0	13	20
	0.v.	z	0	0	0	4	4	2	-	24	-		23	1	5	0	22	0	1	0	0	4	14	24	0	5	з	15	7	70	0	12	6
	A.a	z	16	6	13	0	0	ĩ	0	0	0	0	0	ю	0	1	1	2	16	48	104	0	0	0	0	2	5	-	0	0	0	11	25
	Tiefe	m	230	248	205	430	408	380	1070	770	700	700	800	354	280	230	260	445	213	340	261	237	259	254	295	631	622	654	637	348	536	423	450
	Min.	Ost	•	•	•	•	·	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	·	•	•
	°Ost		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•
	Min.	West	-	13	55	22	27	28	0	3	5	4	8	54	20	46	57	42	21	40	4	30	40	40	6	38	38	31	∞	51	52	21	15
	°West		8	13	20	29	29	28	38	40	41	40	36	30	27	26	23	19	16	8	8	50	50	50	52	59	59	60	61	56	57	54	56
	Min.	Süd	31	28	42	22	1	56	25	18	19	14	44	34	39	25	4	55	25	27	30	55	52	52	39	8	0	57	50	46	31	10	49
	pns.		70	71	73	75	75	75	77	77	77	17	77	76	75	75	74	72	72	70	70	76	76	76	76	75	75	74	74	75	75	76	75
	Datum		4.2.1983	6.2.1983	8.2.1983	11.2.1983	11.2.1983	12.2.1983	14.2.1983	15.2.1983	18.2.1983	18.2.1983	21.2.1983	22.2.1983	23.2.1983	23.2.1983	24.2.1983	25.2.1983	26.2.1983	1.3.1983	1.3.1983	18.1.1984	20.1.1984	20.1.1984	26.1.1984	30.1.1984	30.1.1984	31.1.1984	31.1.1984	5.2.1984	6.2.1984	7.2.1984	8.2.1984
	Gebiet		KN	Ř	HB	HB	HB	HB	VB	VB	VB	VB	VB	HB	HB	HB	ΗB	Ħ	HB	R	KN	FR	Æ	FR	FR	FR	FR	FR	FR	FR	FR	FR	FR
ľ	Gerät		AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	DRG	AGT	GSN	GSN	AGT	AGT	GSN	REU	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT	AGT						
ľ	Stat.		128	132	135	147	149	153	161	168	180	180	192	195	196	198	207	210	213	216	220	303	308	310	342	369	372	378	386	417	428	438	450
	Reise		1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	I/2	I/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	1/2	I/2	I/2	I/2	1/2	II/4	II/4	11/4	11/4	11/4	II/4	II/4	II/4	II/4	I1/4	II/4	II/4
L																		Ι			L	L	L	_	<u> </u>	L	<u>ــــــــــــــــــــــــــــــــــــ</u>		1				

281

-

11/4	460	AGT	FR	12.2.1984	76	37	52	18	•	•	312	0	21	0	0	•	•	•	•	•	•
11/4	470	AGT	FR	14.2.1984	77	7	48	36	•	•	233	0	525	0	0	•	•	•	•	•	•
11/4	474	AGT	FR	14.2.1984	76	57	49	44	•	•	224	0	41	0	0	•	•	•	•	•	•
II/4	480	AGT	VB	17.2.1984	77	37	37	56	٥	•	1168	0	107	0	0	•	•	•	•	•	•
11/4	490	DRG	VB	20.2.1984	77	40	35	14	•	•	387	2	10	0	0	•	•	•	•	•	•
11/4	492	AGT	HB	21.2.1984	76	37	37	3	•	•	871	0	9	0	0	•	•	•	•	•	•
II/4	506	AGT	HB	22.2.1984	75	51	34	24	•	•	728	0	1	5	0	٠	•	•	•	•	•
11/4	510	AGT	HB	22.2.1984	76	8	32	38	•	•	788	0	25	0	0	•	•	•	•	•	•
11/4	524	AGT	KN	25.2.1984	71	24	13	59	•	•	293	45	0	0	0	•	•	•	•	•	•
V/3	508	DRG	HB	15.10.1986	72	49	19	25	•	•	534	0	0	14	31	92	364	•	•	•	•
V/3	517	AGT	HB	19.10.1986	72	52	19	36	•	•	485	1	0	4	26	136	324	•	•	•	•
V/3	520	AGT	HB	20.10.1986	72	52	19	35	•	•	470	0	0	6	21	108	296	•	•	٠	•
V/3	522	AGT	HB	20.10.1986	72	51	19	40	•	•	485	1	0	3	1	11	53	٠	•	٠	•
V/3	523	AGT	HB	21.10.1986	72	50	19	36	•	•	840	0	0	4	0	10	57	•	•	•	•
V/3	527	AGT	HB	22.10.1986	72	23	16	37	•	•	314	10	8	17	2	5	103	•	•	•	•
V/3	531	GSN	HB	23.10.1986	72	49	19	21	•	•	436	2	1	5	12	3	36	•	•	•	•
V/3	536	GSN	HB	24.10.1986	72	50	19	37	•	•	595	0	0	5	41	42	135	•	•	•	•
V/3	537	GSN	HB	24.10.1986	73	6	20	14	•	•	420	5	1	8	110	85	311	•	•	•	•
V/3	553	AGT	HB	31.10.1986	74	2	24	23	•	•	350	0	8	10	15	22	109	•	•	•	•
V/3	561	AGT	HB	3.11.1986	72	53	19	30	•	•	430	0	0	3	3	3	14	•	•	•	•
V/3	566	AGT	HB	4.11.1986	73	17	21	5	•	•	573	0	0	1	4	35	107	•	•	•	•
V/3	571	AGT	HB	5.11.1986	73	26	20	38	•	•	350	5	5	3	0	0	60	•	•	•	•
V/3	575	AGT	HB	7.11.1986	72	50	19	27	•	•	670	6	2	2	0	21	377	•	•	•	•
V/3	580	GSN	HB	8.11.1986	72	51	19	41	•	•	710	12	0	10	42	130	370	•	•	•	•
V/3	584	AGT	HB	10.11.1986	76	8	28	18	·	•	362	0	8	27	0	0	66	•	•	•	•
V/3	585	AGT	НВ	11.11.1986	76	1	28	22	<u> </u>	·	368	11	2	6	0	0	22	•	•	•	· ·
V/3	589	AGT	HB	12.11.1986	75	50	27	12	· ·	•	318	10	1	8	0	0	80	•	•	•	•
V/3	590	AGT	HB	13.11.1986	_74	55	25	59	•	•	396	1	1	7	0	0	76	•	•	•	•
V/3	592	GSN	HB	14.11.1986	73	55	22	59	•	•	211	1	2	35	3	35	153	•	•	•	•
V/3	593	GSN	HB	14.11.1986	73	56	23	29	•	•	379	1	14	32	27	40	234	•	•	•	•
V/3	594	GSN	HB	15.11.1986	73	42	21	60	•	•	343	2	29	19	47	160	428	•	•	•	•
V/3	615	AGT		21.11.1986	72	51	19	29	· ·	·	1447		0		267	86	550	•	· ·	<u> </u>	
V/3	618	AGT	HB	22.11.1986	72	51	19	23	•	•	1133	0		3	3	261	338	· ·	•	•	•
V/3	627	AGT	HB	26.11.1986	72	3	15	28	· ·	<u> </u>	434		21	<u> </u>			480	•	•	•	· ·
V/4	672	AGT	HB	12.1.1987	76	37	30	34	· ·	· ·	264		3		3		191		•	•	
V/4	692	AGT		25.1.1987	71	15	12				182			19	3	23	165	·	<u> </u>		<u> </u>
V/4	704	AGI	HB	2.2.1987	72	53	19	12	⊢÷–	<u> </u>	423	9	2	40	/0	13	244	\vdash	\vdash	<u> </u>	<u> </u>
V/4	738	AGI		9.2.1987	74	41	35	4	⊢ •−	⊢ •−	501			3	41		344	<u> </u>	<u> </u>	<u> </u>	
V/4	796	AGT	HB	21.2.1987	72	33	19	/	├	-	415	13	12	12	/	101	220	· · · · · ·			-
V1/3	266	AGT	KN	9.1.1988	71	9	12	9	<u> </u>	· ·	332		0	22	22	181	514	<u> </u>	<u> </u>	⊢ •	· ·
VI/3	266	MKG	KN KN	9.1.1988	71	9	12	7	•	•	331	•	•	•	•	•	•	2	2	•	•

									•	•	•				•	•	6	•	•	9	10	524	•	22	18	56	•	27	•	601	•	•	•	•	642	•	•	•	•	•
•	. .	•	- •	•	- •	.	.	- •	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	14	60	59	•	65	58	75	•	68	•	74	•	•	•	•	72	•	•	•	•	•
	54	•	194	52	•	39	•	=	•	54	•	2	14	∞	•	35		0	2	•	•	•	3	•	•	•	1	•	•	·	10	•	7	•	•	162	•	118	•	21
- -	∞	•	~	9	•	8	•	5	•	~	.	∞	∞	5	•	8	•	6	2	•	•	•	3	•	•	•	8	•	•	•	6	•	3	•	•	7	•	8	•	8
414	•	78	•	•	227	•	200	•	130	•	28	•	•	•	160	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•	182	•	•	11	•	174	•	•	219	•	417	•
367	•	2	•	•	80	•	2	•	7	ŀ	0	•	•	•	3	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	0	•	•	2	•	97	•	•	35	•	21	•
4	•	0	•	•	e	•	11	ŀ	0	•	1	•	•	•	3	•		•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	0	•	•	2	•	0	•	•	0	·	7	•
33	ŀ	-	•	•	∞	•	84	•	33	•	∞	•	•	•	15	•	•	•	•	•	•	•	•	ŀ	•	•	•	•	2	•	•	3	•	10	•	•	28	•	90	•
3	ŀ	0	•	•	4	•	25	•	0	•	0			•	0	•	•	•		•	•	•	•		•	•	•	•	3	•	•	0	•	0	•	•	0	•	21	•
0	•	0	•	•	0	•	0	•	0	ŀ	-	•	•	•	0	•	•	•	•	•	•	·	•	•	•	•		•	0	•	•	0	•	0	•	•	0	·	0	•
464	434	706	706	190	464	461	482	512	445	408	550	545	422	369	506	420	556	558	402	1161	1097	561	557	1107	1218	817	804	1170	522	518	514	308	309	412	520	427	181	170	347	370
	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•	•		•	•	•	•	•	•	•
.	•	•	•	•	•	•	•	•	•		•		•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•	.	•	•	•	•	•	•	•	•				•	•	•	•	•
47	51	0	0	59	38	33	22	21	58	56	0	2	15	0	4	1	48	40	17	24	27	27	28	43	25	55	54	3	2	3	2	59	57	43	48	46	25	25	6	12
10	10	13	13	12	26	26	26	26	26	26	34	34	38	37	36	36	34	34	34	39	37	36	36	37	39	36	36	38	31	31	31	13	13	13	13	13	12	12	11	11
49	50	7	7	14	32	31	30	31	39	39	39	39	11	39	37	37	6	16	15	2	2	6	6	4	6	3	2	20	t 1	01	01	23	23	17	8	8	50	6	58	8
01	: 0/	1	1	1	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	5	5	L	8	8	8	8	8	8	8	8	2 2	4 2	4 2	4 2	1	-	-	1	1	1 1	1	0	0
38 7	38 7	88	38 7	38 7	38 7	38 7	88 7	88 7	88 7	88 7	88 7	88 7	88	88 7	88 7	88 7	88 7	88 7	88 7	8 7	8 7	8 7	88 7	8	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7	8 7
17.1.198	17.1.19	19.1.198	19.1.198	19.1.198	21.1.198	21.1.198	22.1.198	22.1.198	24.1.198	24.1.198	26.1.198	26.1.198	27.1.198	27.1.198	27.1.198	27.1.198	29.1.198	29.1.198	30.1.198	31.1.198	31.1.198	1.2.198	1.2.198	1.2.198	1.2.198	2.2.198	2.2.198	2.2.198	3.2.198	3.2.198	3.2.198	6.2.198	6.2.198	7.2.198	7.2.198	7.2.198	9.2.198	9.2.198	12.2.198	12.2.198
KN	R	R	¥	Ā	Æ	EΒ	Ħ	HB	HB	HB	HB	HB	Ð	EB	HB	HB	HB	HB	HB	VB	VB	VB	VB	VB	VB	VB	VB	VB	HB	HB	HB	KN	KN	RN	KN	KN	KN	¥	¥	KN
AGT	MKG	AGT	MKG	MKG	AGT	MKG	AGT	MKG	AGT	MKG	AGT	MKG	MKG	MKG	AGT	MKG	ξ	MKG	MKG	FOT	PQ	FOT	MKG	FOT	FOT	FOT	MKG	FOT	AGT	FOT	MKG	AGT	MKG	AGT	FOT	MKG	AGT	MKG	AGT	MKG
298	298	305	305	308	314	314	323	323	333	333	342	342	344	346	348	348	354	354	362	366	368	372	372	374	376	378	378	380	384	384	384	387	387	396	396	396	418	418	437	437
VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	V1/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	V1/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	V1/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	V1/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3	VI/3										

	115	505	MIKU	I KN	26.2.1988	71	8	12	12			523		Γ.	T	1		r				T
	VI/3	512	AGT	KN	27.2.1988	70	48	10	34	<u> </u>	<u> </u>	266	0				•	•	1 7	76	•	•
	VI/3	512	MKG	KN	27.2.1988	70	47	10	33	<u>├</u>	+	200	0	3		21	27	329	<u> </u>	•	•	•
	VII/4	226	GSN	HB	28.1.1989	75	16	25	58	<u> </u>	<u> </u>	574	1.0	1 -	f	<u> </u>	⊢	<u> </u>	4	36	•	· ·
	V11/4	235	AGT	HB	31.1.1989	75	9	27	33	<u> </u>	<u> </u>	404	$\frac{1}{2}$		<u> </u>	•		•	·	· ·	· ·	•
1	VII/4	245	FOT	HB	2.2.1989	74	40	29	30	<u> </u>		508	2	<u> </u>	<u> </u>	ŀ	•	•	<u> </u>	•	· ·	•
	VII/4	247	FOT	HB	2.2.1989	74	38	29	42	 . -		626		<u> </u>		<u> </u>	•	· · · · ·	•	•	53	811
	VII/4	250	FOT	HB	5.2.1989	74	35	2.9	40	1.	<u> </u>	813	<u> </u>	<u> </u>				· ·	· ·	· ·	18	473
	VII/4	256	FOT	HB	8.2.1989	75	31	27	37		-	390		<u> </u>	<u> </u>		· · ·	•	· · ·	· ·	73	1856
	VII/4	259	FOT	HB	9.2.1989	74	41	29	26	•	-	580	•							• •	49	358
	VII/4	260	FOT	HB	10.2.1989	74	40	29	14	•	•	705	•	<u> </u>			<u> </u>				/5	1346
_	VII/4	261	FOT	HB	11.2.1989	74	34	29	12	•	•	1202	•		<u> </u>			<u> </u>		<u> </u>	17	7158
	VII/4	269	BPN	HB	12.2.1989	72	55	19	49	•	•	602	8	· ·						<u> </u>	82	380
	VII/4	270	FOT	HB	12.2.1989	73	21	20	44	•	•	299	•	•		•			<u> </u>	<u> </u>	- 74	•
Ĺ	VII/4	271	AGT	HB	12.2.1989	73	17	20	59	•	•	399	1	•	•	•				<u> </u>	/4	1109
	VII/4	273	AGT	HB	13.2.1989	73	35	21	4	•	•	197	1	•		•	•	•			<u> </u>	
Ļ	VII/4	274	FOT	KN	15.2.1989	71	37	12	11	•	•	225	•	•	•	•	•	•			75	3971
2	VII/4	275	FOT	KN	15.2.1989	71	38	12	15	•	•	295	•	•	•	•	•	•			51	1245
⁸⁰	VII/4	276	FOT	KN	15.2.1989	71	39	12	9	•	•	112	•	•	•	•	•	•			28	1472
· · L	VII/4	277	FOT	KN	16.2.1989	71	39	12	36	•	•	399	•	•	•	•	•	•			53	567
	V11/4	278	FOT	KN	17.2.1989	71	26	12	31	•	•	458	•	•	•	•	•	•		· .	76	1430
	V11/4	278	FOT	KN	17.2.1989	71	30	12	31	•	•	545	•	•	•	•	•	•		•	74	676
	VII/4 :	280	FOT	KN	17.2.1989	71	41	12	6	•	•	138	•	•	•	•	•	•	•	•	69	2244
	V11/4	281	AGT	KN	18.2.1989	71	40	12	21	•	•	402	2	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Let a	VII/4	284	GSN	KN	18.2.1989	71	12	13	14	•	•	402	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•
L.	V11/4	285	FOT	KN	18.2.1989	71	11	13	20	•	•	630	٠	•	•	•	•	•	•	•	62	1190
	V11/4	290	AGT	KN	19.2.1989	71	6	12	34	•	•	522	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•
L.	VII/4	291	GSN	KN	19.2.1989	71	6	12	34	•	•	499	5	•	•	•	•	•	•	•	•	•
	VII/4	293	FOT	KN	20.2.1989	71	6	12	47	•	•	831	•	•	•	•	•	•	•	٠	60	920
-	VII/4	294	FOT	KN	20.2.1989	71	7	13	8	•	•	1125	٠	•	•	•	•	•	•	•	69	840
-	VII/4 (304	FOT	KN	22.2.1989	71	9	11	28	•	•	100	•	•	•	•	•	•	•	•	63	3384
Let a	V11/4	305	FOL	KN	22.2.1989	71	10	11_	28	•	•	99	•	•	•	•	• 1	•	•	•	76	3438
	V11/4	306	FOT	KN	23.2.1989	71	7	11	41	•	•	206	•	•	•	•	•	•	•	•	72	2390
-	V11/4	307	FOT	KN	23.2.1989	<u>71</u>	7	11	40	•	•	194	٠	•	•	•	•	•	•	•	67	2358
	1X/3	123	AGT	KN	15.1.1991	71	9	12	12	•	•	400	6	0	0	0	0	13	•	•	•	•
· -	1X/3	123	AGT	KN	15.1.1991	71	9	12	13	•	•	400	0	0	27	12	198	316	•	•	•	•
	1X/3	126	MKG	HB	22.1.1991	76	25	30	21	•	•	333	•	•	•	•	•	•	1	5	•	•
	1X/3	126	FOT	HB	21.1.1991	76	22	30	8	_•	·	388	•	•	_•]	•	•	•	۰	•	73	1439
	1X/3	127	MKG	HB	28.1.1991	76	36	31	19	•	•	384	•	•	•	•	•	•	6	5	•	•
	IX/3	129	AGT	HB	2.2.1991	76	8	28	23	•	•	315	0	2	_4	0	0	11	٠	•	•	•
	IX/3	129	MKG	HB	2.2.1991	76	7	28	15	•	•	375	•	•	_•	•	•	•	2	1	•	•

IX/3	129	FOT	HB	2.2.1991	76	22	30	8	•	•	339	•	•	•	· ·	•	•	•	•	76	962
IX/3	131	FOT	HB	3.2.1991	75	11	26	45	•	•	356	•	•	•	•	•	•	•	•	76	385
IX/3	133	GSN	HB	4.2.1991	75	16	26	39	•	•	424	0	1	11	0	0	33	•	•	•	
IX/3	134	FOT	HB	4.2.1991	75	16	25	59	•	•	575	•	•	•	<u> </u>	•	•	•	•	76	141
IX/3	135	AGT	HB	4.2.1991	75	28	26	54	•	•	221	0	1	16	0	0	48	•	•	•	•
IX/3	135	MKG	HB	4.2.1991	75	29	26	57	•	•	229	•	•	•	•	•	•	4	6	•	•
IX/3	135	FOT	HB	4.2.1991	75	29	26	57	•	•	226	٠	•	•	•	•	•	•	•	75	377
IX/3	136	FOT	HB	5.2.1991	74	58	26	30	٠	•	295	•	•	•	•	•	•	•	•	77	615
IX/3	158	GSN	HB	13.2.1991	72	22	16	52	•	•	623	0	10	26	10	31	287	•	•	•	•
IX/3	160	GSN	KN	16.2.1991	70	19	7	3	•	•	830	0	0	12	0	24	169	•	•	•	•
IX/3	160	FOT	KN	16.2.1991	70	19	7	1	•	•	496	•	•	•	•	•	٠	•	•	63	571
IX/3	162	AGT	KN	16.2.1991	70	25	5	0	•	•	437	0	5	11	0	1	43	•	•	٠	•
IX/3	162	MKG	KN	16.2.1991	70	23	4	58	•	•	431	•	•	•	•	•	•	4	3	٠	•
IX/3	162	FOT	KN	16.2.1991	70	23	5	1	•	•	430	٠	•	•	•	•	•	•	•	66	253
IX/3	165	AGT	KN	17.2.1991	70	19	3	16	•	•	200	0	1	34	0	13	193	•	•	•	•
1X/3	165	MKG	KN	17.2.1991	70	18	3	12	•	•	150	•	•	•	•	•	•	5	8	•	•
1X/3	165	FOT	KN	17.2.1991	70	18	3	13	•	•	155	•	·	•	•	•	٠	•	•	78	3349
IX/3	168	AGT	KN	18.2.1991	69	47	•	•	0	53	450	0	0	32	3	45	199	•	٠	•	•
IX/3	169	GSN	KN	19.2.1991	69	59	•	٠	2	6	560	0	0	4	0	111	162	•	•	•	· ·
IX/3	169	FOT	KN	19.2.1991	70	6	•	•	2	23	175	•	•	•	•	•	•	•	•	78	792
IX/3	171	AGT	KN	20.2.1991	69	58	•	•	5	47	813	0	0	4	0	6	34	•	•	•	•
1X/3	171	MKG	KN	20.2.1991	69	59	•	•	5	57	465	•	•	•	•	•	•	7	92	•	•
1X/3	171	FOT	KN	20.2.1991	69	59	•	•	6	1	516	•	•	•	•	•	•	•	•	65	606
1X/3	173	AGT	KN	20.2.1991	70	1	•	•	7	9	270	0	0	25	0	11	144	•	•	٠	•
IX/3	173	MKG	KN	20.2.1991	70	5	•	•	7	9	167	٠	•	•	•	•	•	6	67	•	•
IX/3	173	FOT	KN	20.2.1991	70	0	•	•	7	11	175	•	•	•	•	•	•	•	•	73	4544
IX/3	174	GSN	KN	21.2.1991	69	44	•	•	10	45	420	0	0	7	0	305	398	•	•	•	•
IX/3	174	FOT	KN	21.2.1991	69	45	•	•	10	42	410	•	•	•	•	·	•	•	•	81	1366
IX/3	175	MKG	KN	21.2.1991	70	5	•	•	11	45	201	•	•	•	•	•	•	8	29	•	•
IX/3	175	FOT	KN	21.2.1991	70	1	•	•	11	44	200	•	•	•	•	•	•	•	•	75	273
IX/3	176	AGT	KN	22.2.1991	69	46	•	•	9	52	734	0	0	6	0	10	62	•	•	•	· ·
IX/3	179	AGT	KN	22.2.1991	69	59	•	•	8	0	180	0	0	10	0	6	31	•	•	•	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·
IX/3	179	MKG	KN	22.2.1991	69	58	•	•	8	1	200	•	•	•	•	•	•	8	95	•	•
IX/3	179	FOT	KN	22.2.1991	69	59	•	•	8	0	191	•	•	•	•	•	•	•	•	76	1038
IX/3	180	AGT	KN	23.2.1991	69	58	•	•	6	20	300	0	0	39	-0	10	122	•	•	•	
IX/3	180	MKG	KN	23.2.1991	69	57	•	•	6	19	288	•	•	•	•	•	•	3	45	•	•
IX/3	180	FOT	KN	23.2.1991	69	57	•	•	6	18	293	•	•	•	٠	•	•	•	•	79	860
IX/3	182	FOT	KN	23.2.1991	69	58	•	•	6	11	909	•	•	•	•	•	٠	•	•	74	635
IX/3	189	MKG	KN	26.2.1991	70	6	•	•	5	10	494	•	•	•	•	•	•	9	0	•	•
IX/3	189	FOT	KN	26.2.1991	70	6	•	•	5	12	484	•	•	•	•	•	•	•	•	79	500
IX/3	192	AGT	KN	27.2.1991	69	40	•	•	0	51	1426	0	80	0	70	0	793	•	•	•	•

IX/3	198	MKG	KN	2.3.1991	68	46	•	•	0	52	3882	•	•	•		Γ.		6	1	1	r
IX/3	206	GSN	KN	7.3.1991	69	47	•	•	10	1	360	0		4	2	0.1	105		1	<u> </u>	
1X/3	206	FOT	KN	7.3.1991	69	46	•	•	- 10	57	601	<u> </u>	0	4		01	125	•	· ·	•	•
IX/3	207	AGT	KN	8 3 1001	60	57					001		<u> </u>		<u> </u>	⊢ •	•	•	•	65	291
11/2	207	FOT	VN:	0.3.1991	69	- 57	•	· · · · ·		48	213	0	0	7		0	65	•	•	•	•
1/3	207	FUI	NN	8.3.1991	69	57	•	•	11	53	217	•	•	•	•	•	•	•	•	79	997
1X/3	211	GSN	KN	10.3.1991	69	59	٠	٠	5	8	700	0	0	18	0	116	•	•	•	•	
IX/3	211	FOT	KN	10.3.1991	69	58	٠	•	4	57	695	•	•	•	•	•	•	•	•	70	1464
IX/3	212	AGT	KN	11.3.1991	70	1	•	•	3	56	607	0	0	8	2	106	270			/0	1404
IX/3	212	MKG	KN	11.3.1991	70	1	•	•	1	3	706	<u> </u>		0	<u> </u>	190	270	•	•	•	•
EX/3	216	MKG	KN	12 2 1001	60	1 15					790	<u> </u>	<u> </u>	•	L .	•	•	3	1	•	•
11/12	210			12.3.1991	09	45	•	•	1	47	516	•	•	•	•	•	•	8	76	•	•
17/3	220	AGI	KIN	13.3.1991	70	24	6	8	۰	•	130	0	10	9	0	0	39	•	ه	•	•
1X/3	220	MKG	KN	13.3.1991	70	24	6	2	•	٠	126	e	•	•	•	•	•	4	30	•	•
IX/3	220	FOT	KN	13.3.1991	70	24	6	2	•	•	124	•	•	•						67	1260
1X/3	222	MKG	KN	13.3.1991	70	19	7	3	•		584	-							- 10	07	1200
1X/3	222	FOT	KN	13 3 1001	70	10	<u>'</u>	2			500					· ·	•	0	40	•	•
V/2	252	ACT	IZNI	10.1.1991	- 70	19		2	•	<u>⊢ •</u>	509	•	•	•	•	•	•	•	•	81	1677
	552	AGI	NIN	10.4.1992	/0	18	-7	1	•	•	700	10	0	2	12	77	•	•	•	٠	•
<u>X/3</u>	432	AGT	KN	21.4.1992	70	51	11	5	•	•	480	2	0	0	2	0	•	٠	•	٠	•

Gebiet	Trawl-Proben	Mehrfachkastengreifer-Proben	Fotos
Kapp Norvegia	ANT I/2: 128, 132, 216, 220	ANT VI/3: 266-308, 387-512	ANT VI/3: 396
	ANT II/4: 524	ANT IX/3: 162-198, 212-222	ANT VII/4: 274-307
	ANT V/4: 692		ANT IX/3: 160-222
	ANT VI/3: 266, 298, 305, 387-512		
	ANT VII/4: 281-291		
	ANT IX/3: 123, 160-220		
	ANT X/3: 352, 432		
Halley Bay/	ANT I/2: 135-153, 195-213	ANT VI/3: 314-362, 384	ANT VI/3: 354, 384
Vestkapp	ANT II/4: 492-510	ANT IX/3: 126-135	ANT VII/4: 245-270
	ANT V/3: 508-627		ANT IX/3: 126-136
	ANT V/4: 672, 704, 738, 796		
	ANT VI/3: 314-384		
	ANT VII/4: 226-273		
	ANT IX/3: 129-158		
Vahsel Bight	ANT I/2: 161-192	ANT VI/3: 372, 378	ANT VI/3: 366-380
	ANT II/4: 480, 490		
Filchner Rønne	ANT II/4: 303-474	/	1

9.-2 Verteilung der Probennahme-Stationen auf die unterschiedlichen Untersuchungsgebiete

Tab.9.-3 Verteilung der Magenfüllwerte der fünf Ophiuroiden-Arten

KN = Kapp Norvegia, HB = Halley Bay/Vestkapp, VB = Vahsel Bight, FR = Filchner Rønne, N = Anzahl untersuchter Ophiuroiden

A) Astrotoma agassizii.

Gebiet/MFW	0	1	2	4	8	12	16	N
HB, <500 m, Frühjahr	1	9	0	0	0	0	0	10
HB, 501-1000 m, Frühjahr	5	11	2	0	0	0	0	18
KN, <500 m, Sommer	8	7	3	0	0	1	1	20
HB, <500 m, Sommer	4	11	3	1	0	0	0	19
HB, 501-1000 m, Sommer	0	4	2	0	0	0	0	6
FR, <500 m, Sommer	0	7	7	0	2	1	1	18

B) Ophionotus victoriae.

Gebiet/MFW	0	1	2	4	8	12	16	N
HB, <500 m, Frühjahr	2	17	7	0	1	0	0	27
KN, <500 m, Sommer	4	13	7	0	1	1	4	30
KN, >1000 m, Sommer	9	16	2	2	1	0	0	30
HB, <500 m, Sommer	1	10	6	5	2	1	2	27
VB, >1000 m, Sommer	3	4	12	11	2	3	1	36
FR, <500 m, Sommer	5	15	11	4	3	1	1	40

C) Ophiurolepis gelida.

Gebiet/MFW	0	1	2	4	8	12	16	N
HB, <500 m, Frühjahr	5	4	2	0	1	0	0	12
HB, 501-1000 m, Frühjahr	7	8	4	1	0	1	0	21
KN, <500 m, Sommer	11	12	1	4	4	5	4	41
KN, 501-1000 m, Sommer	3	3	1	5	2	3	4	21
HB, <500 m, Sommer	2	5	3	5	4	4	6	29
HB, 501-1000 m, Sommer	4	0	0	0	2	1	6	13
FR, <500 m, Sommer	8	19	8	2	2	0	0	39

D) Ophiurolepis brevirima.

Gebiet/MFW	0	1	2	4	8	12	16	N
HB, <500 m, Frühjahr	3	4	4	0	0	0	0	11
HB, 501-1000 m, Frühjahr	0	15	10	1	1	0	0	27
HB, >1000 m, Frühjahr	16	13	0	2	0	0	2	33
KN, <500 m, Sommer	0	16	9	2	3	0	4	34
KN, >1000 m, Sommer	0	6	8	4	5	0	0	23
HB, <500 m, Sommer	2	6	5	1	4	2	2	22
HB, 501-1000 m, Sommer	1	1	0	1	1	0	2	6
FR, 501-1000 m, Sommer	0	10	7	3	1	4	0	25

E) Ophioceres incipiens.

Gebiet/MFW	0	1	2	4	8	12	16	Ν
HB, <500 m, Frühjahr	24	7	5	0	0	0	0	36
HB, 501-1000 m, Frühjahr	23	3	3	1	0	0	0	30
HB, >1000 m, Frühjahr	19	1	0	0	0	0	0	20
KN, <500 m, Sommer	17	18	14	5	3	2	1	60
KN, 501-1000 m, Sommer	7	5	5	8	6	3	6	40
HB, <500 m, Sommer	9	3	4	3	2	2	0	23
HB, 501-1000 m, Sommer	2	0	0	1	0	1	3	7