

Bachelorarbeit

im Studiengang

Biologie (Fach-Bachelor)

Sukzession von Makrozoobenthosgemeinschaften arktischer Weichböden (Kongsfjorden, Spitzbergen) – ein *in situ*-Experiment



vorgelegt von

Christopher Nowak

an der

Carl von Ossietzky Universität Oldenburg

im August 2012

In den Titelbildern sind vier der dominierenden Arten, die in dieser Studie im Kongsfjorden nachgewiesen wurden, dargestellt. Links oben die Cumacea *Lamprops fuscatus* Sars, 1865, rechts oben der Polychaet *Spio armata* (Thulin, 1957), links unten der Polychaet *Chaetozone setosa* Malmgren, 1860 und rechts unten ein junges Exemplar der Bivalvia *Macoma calcaria* (Gmelin, 1790).

Erstprüfer: Dr. Julian Gutt¹

Zweitprüfer: Dr. Jürgen Laudien²

^{1 & 2:}

Alfred-Wegener-Institut für Polar- und Meeresforschung

Am Alten Hafen 12

27568 Bremerhaven, Germany

Inhaltsverzeichnis

ABSTRACT	3
EINLEITUNG	3
MATERIAL UND METHODEN	6
Untersuchungsgebiet	6
Beprobung	6
Probenbearbeitung	7
ERGEBNISSE	9
DISKUSSION	14
Methodendiskussion	14
Ergebnisdiskussion	15
Schlussfolgerung.....	19
DANKSAGUNG	20
ERKLÄRUNG ÜBER SELBSTÄNDIGE ARBEIT.....	21
LITERATUR	22
ANHANG	24

ABSTRACT

The goal of this study was to describe the succession of Arctic macrozoobenthic soft-sediment communities after iceberg scouring. In 2002 scientific divers installed 28 containers in the soft-sediment of Kongsfjorden (Spitsbergen) at 18 m depth. The containers were filled with a bentonite-sand-mixture resembling the natural sediment. Once a year samples have been taken from 2003 to 2007. Similarity clustering of abundance data showed a significant difference between the sampled dates and in comparison with dates from the mature community. Organisms characteristic for the surrounding, non-manipulated community in 2003 have not been found in the examined substrata. The reason may be interannual variability, due to warming of Kongsfjorden. This study shows that the maturation of the community follows a directed pattern of ecological succession, but it does not imply that the mature community will be reached.

EINLEITUNG

Das marine Ökosystem der Arktis wird grundlegend in drei Lebensräume eingeteilt: Als sympagisch werden Lebensräume eisassoziiertes Organismen bezeichnet (Horner *et al.* 1992), das Pelagial beschreibt die Gesamtheit der im Freiwasser lebenden Organismen und als Benthos werden alle Organismen bezeichnet, die im Meeresboden, darauf oder direkt darüber leben. Innerhalb dieses Ökosystems sticht vor allem das Benthos aufgrund seiner hohen Biodiversität und Biomasse hervor. Mehr als 95 % der im arktischen Meer bekannten Arten werden zum Benthos gezählt (Gulliksen & Svensen 2004). Im Vergleich der beiden Hemisphären ist das Benthos der Arktis evolutionsgeschichtlich gesehen viel jünger als das der Antarktis. Endemismus ist deshalb geringer ausgeprägt und viele Taxa der Arktis sind auch in gemäßigten Gebieten zu finden (Gulliksen & Svensen 2004).

Viele Benthosorganismen der polaren Meere weisen im Vergleich zu ihren Verwandten aus gemäßigten und tropischen Gebieten durchschnittlich ein deutlich langsames Wachstum auf (z.B. Brey & Clarke 1993). Dies liegt vor allem an der Nahrungslimitierung, die aus den im Mittel kurzen polaren Tagen und niedrigen Temperaturen resultiert. Dass die Entwicklung auch schneller ablaufen kann wird in kurzen polaren Sommern mit hohen Primärproduktionsraten, in welchen vermehrt Phytodetritus sedimentiert (Bathmann *et al.* 1991), deutlich. In dieser Zeit weisen die meisten Organismen deutliche Populations- und Wachstumsschübe auf (z.B. Clarke 1991), was die verminderte Wachstumsrate durch Nahrungslimitation im übrigen Jahr verdeutlicht.

Von der World Meteorological Organization (WMO) werden zwei grundlegende Eisarten definiert: das treibende Meereis mit einer durchschnittlichen Dicke von 0,5 – 2 m und das Land- bzw. Gletschereis, welches in Form von Eisbergen von Kontinentalkappen oder Gletschern kalbt und mehrere hundert Meter mächtig sein kann.

Das Pflügen des Meeresbodens durch Eisberge mit Grundberührung zählt zu den fünf schwersten Umweltstörungen die ein Ökosystem erfahren kann (Gutt & Starmans 2001). Der dadurch entstehende physikalische Einfluss zerstört biotische Gemeinschaften, sowie Populationsstrukturen und kann zudem die Substrateigenschaften und Ressourcenverteilung verändern (White & Pickett 1985). Die Auswirkungen sind vergleichbar mit den von Waldbränden und dem Fall tropischer Bäume Panamas (Gutt & Starmans 2001).

Hydrosweep-Vermessungen (Fächersonar mit 90° Ausdehnungswinkel zur topographischen Vermessung des Meeresboden) und ROV-Aufnahmen (Englisch: Remotely Operated Vehicle; Deutsch: ferngesteuertes Unterwasserfahrzeug) in der Antarktis haben gezeigt, dass der Meeresboden in Tiefen < 40 m durch Meereis und in Tiefen ≤ 600 m von Eisbergspuren durchfurcht ist und dass dadurch die dortigen Ökosysteme nachhaltig gestört werden (Arntz *et al.* 1992; Marienfeld 1992; Dowdeswell *et al.* 1993; Vogt *et al.* 1994; Viehoff & Li 1995; Harris & O'Brien 1996). Vor allem in antarktischen Gebieten geht für das benthische System auf Grund der Größe gekalbter Eisberge eine besondere Zerstörungsgefahr aus. In arktischen Arealen trifft dies nur in abgeschwächter Form zu, da die Eisberge um ein vielfaches kleiner sind (Charlesworth 1957; Dayton 1990).

Zusätzlich werden beide polare Weichboden-Ökosysteme, beim langsamen Schmelzen der Eismassen verändert, da darin eingeschlossene Steine, Sedimente und organische Materialien frei werden, die das Benthos zunehmend heterogener gestalten. Somit findet eine Veränderung der Benthosgemeinschaften auch ohne direkten Eiskontakt statt (Whittington *et al.* 1997; Gulliksen & Svensen 2004).

In der Arktis kalben jährlich von etwa 100 Gletschern 40.000 Eisberge ins Meer (Sanderson 1988). Zwischen 1979 und 2008 ist ein Rückgang des Meereises der nördlichen Hemisphäre von $3,8 \pm 0,2$ % pro Dekade verzeichnet worden. Für die südliche Hemisphäre erfasste man in dieser Zeit einen Zuwachs von $1,2 \pm 0,2$ % pro Dekade (Thomas & Dieckmann 2010). Trotz des geringen, asynchronen Zuwachses schmilzt das Meereis der Erde also weiterhin ab, was ein immer schnelleres Kalben der Gletscher zur Folge hat.

Neben der genannten zerstörerischen Gefahr hat ein Rückzug von Gletschern zugleich die Eigenschaft, dass zuvor von Eis bedecktes Sediment für Benthosgemeinschaften verfügbar wird. Beides, das Zerstören sowie das Verfügbarwerden von Weichbodenökosystemen zieht eine Wieder-, bzw. Neubesiedlung nach sich. Charakterisiert ist eine erste Besiedlung üblicherweise durch den Einzug von Pionierarten. Diese zeichnen sich durch ihre Mobilität, Unempfindlichkeit und zumeist hohe Abundanz aus (Bsp.: Gray 1977; Thiery 1982; Sousa 1984). Anschließend folgen spezialisiertere Arten (Nielsen & Navarrete 2004; Valdivia *et al.* 2005), welche zumeist die Pioniere verdrängen. Diese graduelle Abfolge der Artenzusammensetzung und Abundanzsteigerung bis zur reifen Gemeinschaft wird ökologische Sukzession genannt (Connell & Slatyer 1977).

Die Sukzession wird von unterschiedlichen Faktoren beeinflusst. So spielen für eine erfolgreiche und dauerhafte Kolonisierung neben der Anpasstheit an den Lebensraum auch die Möglichkeit zur effizienten Fortpflanzung (Osman & Whitlatch 1995a, Osman & Whitlatch 1995b; Bullard *et al.* 2004), der Fraßdruck (Day & Osman 1981; Himmelmann *et al.* 1983; Osman *et al.* 1992), grazing (Paine 1984; Farrell 1991; Benedetti-Cecchi 2000) und saisonale Einflüsse eine Rolle (Osman 1978; Dean & Hurd 1980; Underwood & Chapman 2006). Hinzu kommt, dass das Zusammenspiel von Sukzession und ausgewogener Wiederkehr physischer Störungen zur Erhöhung der Diversität führen kann, da ein Gleichgewicht zwischen Pionieren, störungstoleranten und langlebigen Taxa aufrechterhalten wird (Intermediate Disturbance Hypothesis) (Connell 1978; Connell & Keough 1985; Zacharias & Roff 2001; Wlodarska-Kowalczyk *et al.* 2005; Laudien *et al.* 2007). Ständige, stärkere Störungen führen zu einer pionierdominierten Gesellschaft oder zur dauerhaften Behinderung einer Besiedlung.

Durch das langsame Wachstum und die verhältnismäßig geringe Nachkommenzahl der Organismen des Arktischen Ozeans ist zu erwarten, dass eine durch Eisbergpflügen nach sich gezogene Wiederbesiedlung bis zur reifen Gesellschaft vergleichsweise lange Zeiträume beansprucht. Gleiches gilt für die Neubesiedlung jüngst eisfrei gewordener Flächen. Um die Entwicklungen, Auswirkungen und Folgen der Sukzession zu erfassen wurde dieses Experiment durchgeführt. Aufbauend auf den Daten dieser Studie könnten nachfolgend beispielsweise mehr Informationen über die Belastbarkeit der Ökosysteme zur Optimierung des Küstenmanagements erhalten werden sowie die Auswirkungen künftiger Klimaszenarien vorhergesagt und bewertet werden können.

Im Rahmen dieses Experiments wurde die Besiedlung eines gestörten Weichbodenökosystems simuliert. Dazu wurde ein sedimentäquivalenter Bentonit-Sand-Mix, welcher keine Vorbesiedlung durch benthische Flora und Fauna aufweist, *in situ* inkubiert, um zur Beantwortung folgender Fragen beizutragen:

- 1.) Wie lange benötigt die arktische Makrozoobenthosgemeinschaft eines gestörten sublitoralen Weichbodenlebensraumes zur Regeneration?
- 2.) Wird die ursprüngliche, reife Gemeinschaft erreicht?
- 3.) Folgt die Entwicklung dem ‚Toleranz-Sukzessions-Modell‘? Dieses besagt, dass die Gemeinschaftsentwicklung durch die anfängliche Ansiedlung bereits aller für die reife Gemeinschaft typischen Arten erfolgt, die nur noch in ihrer Abundanz zunehmen (Connell & Slatyer 1977).

MATERIAL UND METHODEN

Untersuchungsgebiet

Der Kongsfjorden (Abb. 1) bietet mit seinen treibenden Eisbergen, welche von fünf Gletschern kalben, sowie das überwiegend im Winter vorkommende Meereis ein ideales Versuchsumfeld. Er ist 20 km lang, zwischen 4 km bis 10 km breit und weist eine maximale Wassertiefe von 350 m auf (Bluhm *et al.* 2001; Jørgensen & Gulliksen 2001; Svendsen *et al.* 2002). Die Südküste des Fjords wird von der Brøgger Halbinsel gebildet. Das Untersuchungsgebiet Brandal (78°56.887'N, 11°51.539'O) befindet sich im nordöstlichen Bereich dieser Halbinsel

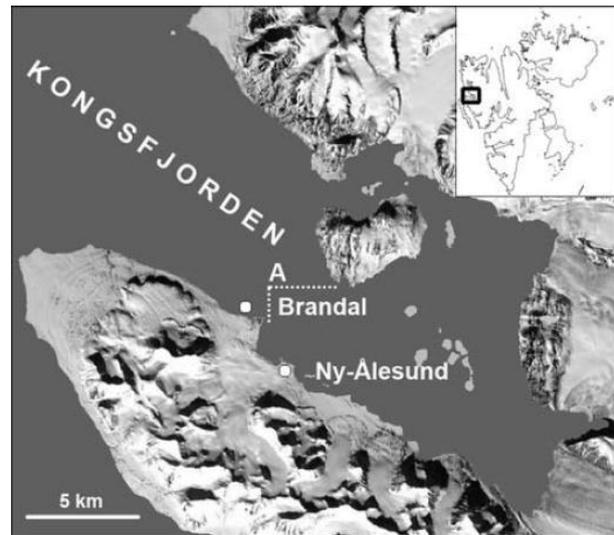


Abb. 1: Landsat Thematic Mapper Satellitenfoto des Kongsfjorden, Spitzbergen (Svalbard) (verändert nach Svendsen *et al.* 2002, Erstpublizierung: Laudien *et al.* 2004). Markiert sind das Untersuchungsgebiet Brandal (78°56.887'N, 11°51.539'O), die Siedlung Ny-Ålesund und der von Dowdeswell & Forsberg (1992) untersuchte Transekt A.

(Abb. 1). Vor der Küste fällt das Weichbodensediment bis 50 m stetig flach ab und mündet dann in einen steilen Hang. Das Sediment setzt sich aus einem lockeren, gut belüfteten Sand-Ton Gemisch zusammen (Wlodarska-Kowalczyk & Person 2004). Insgesamt 275 Eisberge kreuzten das von Dowdeswell und Forsberg (1992) untersuchte Transekt A (Abb. 1) ganzjährig und wiesen eine durchschnittliche Breite von 20 m sowie eine Höhe von 5 m auf. 17 % dieser Eisberge durchpflügten bei 5 m Wassertiefe den Boden. Zwischen 10 – 15 m waren es 4 % und ab 21 m nur noch 0,5 % (Dowdeswell & Forsberg 1992).

Beprobung

Erfahrungen aus ähnlich aufgebauten Sukzessionsexperimenten zeigen, dass eine Sterilisierung des natürlichen Sediments zur Befüllung von Versuchskontainern eine unkalkulierbare Besiedlung des Benthos, auf Grund von Rückständen toter organischer Masse, zur Folge hat (Bsp. Brunswig *et al.* 1976; Rumohr & Arntz 1982). Zur Umgehung dieses Problems entnahmen Forschungstaucher des Alfred-Wegener-Instituts im Vorfeld des Experiments Sedimentproben (20 m Tiefe) aus dem sublitoralen Weichboden Brandals, um die Korngrößenverteilung zu ermitteln. Ein für das Experiment eigens hergestellter Bentonit-Sand-Mix aus 20 % Calciumbentonit IBECO Agromont CA (Korndichte 2,65 g/cm³, Quellvolumen max. 8 ml/2 g) und 80 % Quarzsand (mittlere Korngröße 0,27 mm) (S&B Industrial Minerals GmbH, Marl, Deutschland) entspricht der Korngrößenzusammensetzung des natürlichen Sediments. Das Calciumbentonit dient dabei als anorganisches Ansiedlungssubstrat für Mikro- und Meiofauna und stammt aus der industriellen Filtertechnik.

Bei 28 Terrakotta-Zylindertöpfen (ø 43 cm, Höhe 34 cm) wurde der Boden durch ein Fieberglasnetz (Maschenweite 1 mm) ausgetauscht, um einen vertikalen Stoffaustausch im Ex-

periment zu ermöglichen. Letzteres begann am 11. Juli 2002. Die 28 präparierten Terrakotta-Zylindertöpfe wurden im sublitoralen Weichboden Brandals (18 m Wassertiefe, im Abstand > 1,5 m) bis ca. 5 cm unterhalb des Topfrandes eingegraben und mit dem hergestellten Bentonit-Sand-Mix befüllt. Die Beprobung von je drei, pro Expositionszeit zufällig bestimmten Terrakottatöpfen (Tab. 1)

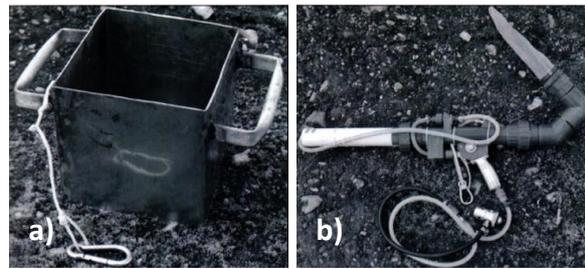


Abb. 2: Geräte zur Beprobung der Weichbodenmakrofauna: a) Kubischer Stechkasten (Kantenlänge 20 cm), b) Air-Lift-System mit 0,5 mm Auffangnetz (Rohrdurchmesser 6 cm, Rohrlänge 80 cm, Betrieb durch 200 bar Druckluftflasche und Luftinjektor)

erfolgte jährlich im Spätsommer 2003 bis 2007. Zur Probenahme wurde ein kubischer Stechkasten (Kantenlänge 20 cm) (Abb. 2a) in das Sedimentgemisch gedrückt und der Inhalt mit einem Air-Lift-System (Rohrdurchmesser 6 cm, Rohrlänge 80 cm) (Abb. 2b) (Betrieb durch 200 bar Druckluftflasche und Luftinjektor) in ein 0,5 mm Auffangnetz gesaugt. Anschließend erfolgte eine taxonomische Vorbestimmung der Organismen mit einer anschließenden Fixierung in 4 % Formalin (gepuffert mit BORAX) bis zur labortechnischen Bestimmung und Bearbeitung. Beprobte Töpfe wurden mit frischem Bentonit-Sand-Mix befüllt; durch äußere Einflüsse gestörte Töpfe (z.B. ausgekolgt) sind erneut eingegraben und wiederbefüllt worden. Zur Ermittlung möglicher Störungen fand parallel zur Beprobung in den Jahren 2003 bis 2009 (ausgenommen 2004) jährlich eine Fotodokumentation (Verwendung: NIKONOS V Unterwasserkamera mit externem Blitz) des Epibenthos statt.

Probenbearbeitung

In der vorliegenden Studie wurde eine Auswertung des Makrozoobenthos (Zoobenthos der Größe > 1 mm (Dybern *et al.* 1976)) der in Tabelle 1 dargestellten Replikate durchgeführt. Alle Individuen sind auf Artniveau bestimmt, nach zoogeographischer Herkunft sowie Ernährungstypen (Tab. A 1) eingeteilt und für eventuelle weitere Studien abermals in 4 % gepuffertem Formalin gelagert worden. In sämtliche Analysen flossen zusätzlich zu den erhobenen Daten Ergebnisse der natürlichen Weichboden Makrozoobenthosgemeinschaft aus 20 m Wassertiefe des Jahres 2003 desselben Probengebiets (selbe Probenahmetechnik) ein (Herrmann 2004).

Tabelle 1: Probenerhebung: n = Topf Neufüllung wegen Störung; Zahl = Expositionszeit in Jahren bei Probenahme mit anschließender Neubefüllung.

Topf Nr.	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	14	15	16	17	18	19	20	24	25
Jahr																			
2003			1				n		1	1		1	1						
2004																			
2005	3							n		3						3		n	
2006				4	4										4				
2007				1	1	5		1											

Aus den Abundanzdaten wurden mit dem Programm PRIMER Ver. 6 (Clarke & Gorley 2006) der Margalef's Index, der Shannon-Wiener Diversitätsindex und der Pielous Äquitäts Index berechnet. Mit der totalen Artenanzahl (S) können Gemeinschaften am einfachsten miteinander verglichen werden, die Individuenanzahl wird dabei nicht berücksichtigt. Um im Rahmen von Diversitätsberechnungen auch die Gesamtindividuenanzahl einzubeziehen, wurde der Margalef's Index (d) berechnet. Dieser berücksichtigt allerdings bei der Berechnung des Artenreichtums im Gegensatz zum ebenfalls berechneten Shannon-Wiener Diversitätsindex (H' , $\log e$) nicht die Dominanz der relativen Anteile der Arten. Die Diversität steigt beim Shannon-Wiener Diversitätsindex mit zunehmender Artenzahl, sowie mit zunehmender Gleichverteilung der relativen Abundanzen (Kratochwil & Schwabe 2001). Zur Vergleichbarkeit von Gemeinschaften wurde außerdem der Pielous Äquitäts Index (J') errechnet. Dieser beschreibt die Homogenität der Artverteilung innerhalb einer Gemeinschaft (Pielou 1975).

Neben den ökologischen Indizes sind außerdem multivariate Berechnungen durchgeführt worden. Als Grundlage diente eine Ähnlichkeitsmatrix (Similarity), die dem Bray-Curtis Ähnlichkeitsindex folgt (Bray & Curtis 1957). Dieser Ähnlichkeitskoeffizient birgt den Vorteil, dass die Abwesenheit von Arten in unterschiedlichen Replikaten nicht als Ähnlichkeit gewertet wird (Field & McFarlane 1968). Allerdings werden dabei individuenreiche Arten stärker als seltenere berücksichtigt (Field *et al.* 1982). Zur Reduzierung dieses Effekts wurden sämtliche Abundanzdaten im Vorfeld quadratwurzeltransformiert. Aus diesen Daten ist zur Ermittlung der hierarchischen Gemeinschaftsstrukturen eine Clusteranalyse durchgeführt worden, welche auf Gruppenmittelwerten beruht. Des Weiteren sind mit den Daten nicht-metrische multidimensionale Skalierungen (MDS) erstellt worden. In zweidimensionalen Diagrammen werden dabei die Replikate im Verhältnis zur Bray-Curtis-Ähnlichkeit zueinander angeordnet; ähnliche Replikate sind nahe zueinander angeordnet, unähnliche weiter voneinander entfernt. Der Vorteil von MDS-Plots besteht darin, dass keine Voraussetzungen der Daten bezüglich der Verteilung oder Linearität erfüllt werden müssen (Clarke & Warwick 1994). Aussage über die Güte der dargestellten Ordination gibt der ‚Stress-Wert‘ (Spanne zwischen 1,0 bis 0,0). Ein ‚Stress-Wert‘ $< 0,05$ entspricht einer repräsentativen Ordination. Werte $< 0,1$ deuten auf eine gute Ordination mit geringem Fehlerinterpretationspotential hin. Eine zufällige Anordnung der Proben mit hohem Fehlerpotential besteht bei ‚Stress-Werten‘ $\geq 0,2$ (Clarke & Warwick 1994). Zum Vergleich mehrerer Gruppen wurde ein Permutationsverfahren durchgeführt, die ANOSIM 1. Die Nullhypothese besagt dabei, dass keine Unterschiede in den Gemeinschaften der verschiedenen Gruppen (Expositionszeiten) bestehen. Aus der mittleren Rangähnlichkeit innerhalb der Gruppen und zwischen den Gruppen ergibt sich der Testwert ‚R‘. Sind alle Replikate innerhalb einer Gruppe unähnlich zueinander, so ist $R = 1$. Ist $R > 0,5$ besteht noch eine gute Unterscheidbarkeit, mit einigen Übereinstimmungen zwischen den Gruppen. Wenn R gegen 0 geht, sind die Gruppen als gleichwertig anzusehen, die Nullhypothese wird nicht verworfen. Um die Taxa zu identifizieren, welche ausschlagge-

bend für den Unterschied der verschiedenen Gruppen sind, folgte eine SIMPER-Analyse (Clarke & Gorley 2006).

ERGEBNISSE

Insgesamt wurden 2311 Individuen für 56 Arten identifiziert. Weitere sieben Arten wurden von Herrmann (2004) für die natürliche Gemeinschaft angegeben, welche in den Replikaten nicht zu finden waren (Tab. A 2).

In den untersuchten Replikaten waren nur sieben Arten in sämtlichen Expositionszeiträumen anzutreffen. Dazu zählen die Molluscen *Axinopsida orbiculata* (G.O. Sars, 1878), *Crenella decussata* (Montagu, 1808), *Macoma calcarea* (Gmelin, 1790) und *Cylichna alba* (Brown, 1827) sowie die Crustaceen *Autonoë websteri* Sars, 1894 und *Crassikorophium crassicorne* Bruzelius, 1859. Von den Polychaeten war nur *Spio armata* (Thulin, 1957) in sämtlichen untersuchten Expositionszeiträumen vertreten. *S. armata* war auch die einzige Polychaetenart, welche im Jahr 2003 (einjährige Exposition) zu finden war, jedoch nur in geringer Abundanz (1 %). Dem entgegen steht, dass die Individuen der Cumacea *Lamprops fuscatus* Sars, 1865 für das Jahr 2003 die Gemeinschaft numerisch dominieren (61 %). Ein Vergleich mit einjährig exponierten Replikaten aus dem Jahr 2007 zeigt, dass *L. fuscatus* dort einen deutlich geringeren Gesamtindividuenanteil aufweist (1 %). Dieser Unterschied zwischen den unterschiedlichen Expositionszeiten wird in einer grafischen Darstellung der Diversität (Abb. 3) und Abundanz (Abb. 4) weiter verdeutlicht. Dabei sticht vor allem die Abundanzdominanz der Polychaeten (86 %) bei dreijähriger Exposition, sowie in der natürlichen Gemeinschaft (93 %) hervor. Zudem umfasst das Taxon der Polychaeta mit 27 Arten über den gesamten Untersuchungszeitraum die diverseste Gruppe.

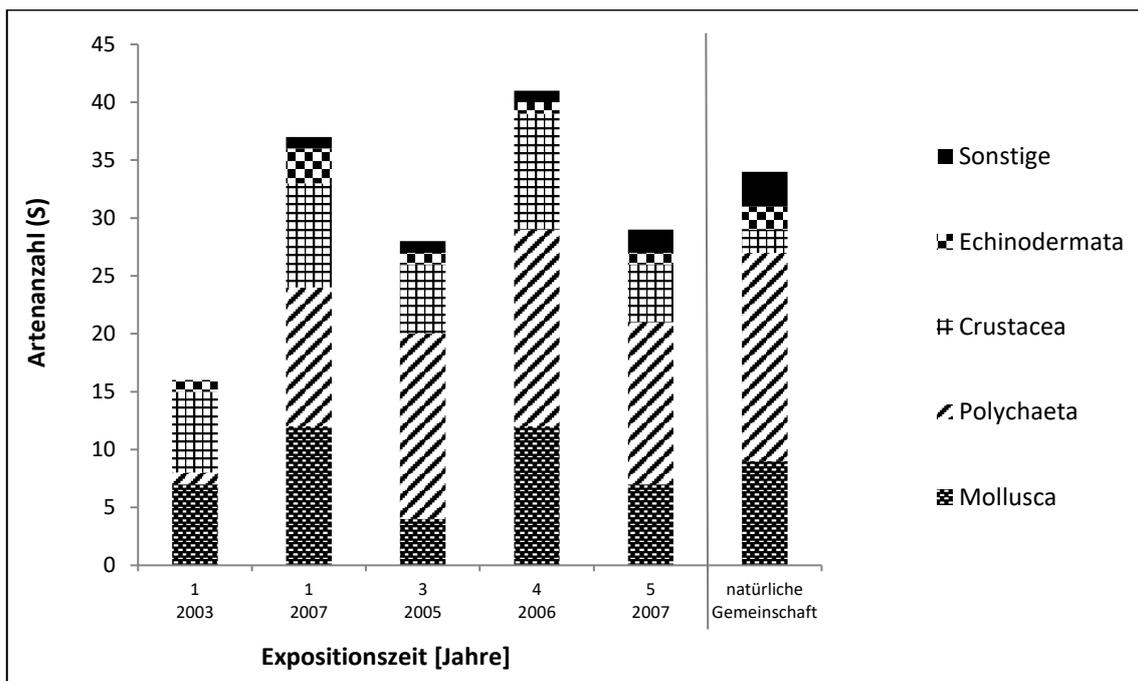


Abb. 3: Aufteilung der höheren Taxa über die 63 im Weichbodenbenthos von Brandal gefundenen Arten; Sonstige: Anthozoa, Ascidiacea und Priapulida. Natürliche Gemeinschaft von Herrmann (2004) beprobt.

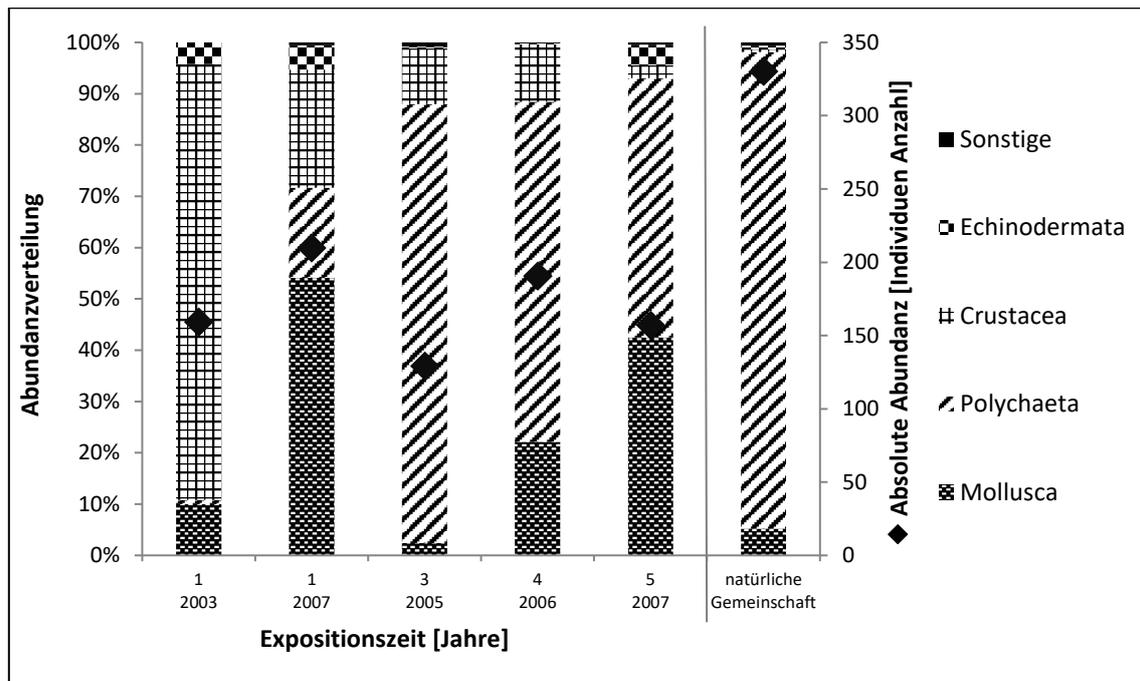


Abb. 4: Prozentuale Verteilung der Abundanzdaten im Vergleich der unterschiedlichen Expositionszeiten mit gewichteter absoluter Abundanz. Sonstige: Anthozoa, Ascidiacea und Priapulida. Natürliche Gemeinschaft wurden von Herrmann (2004) beprobt.

Eine zoogeographische Zuordnung der identifizierten Arten (Tab. A 4) ergab, dass die Mehrzahl der Weichbodenbenthosorganismen als arktisch-boreal (43 Arten; 68 %) einzuordnen sind. 16 Arten (26 %) sind als kosmopolitisch zu klassifizieren und vier Arten (6 %) weisen eine arktische Verbreitung auf. Rein boreale Arten wurden nicht identifiziert.

Die Einteilung nach Ernährungstypen (Tab. A 5) hat ergeben, dass die meisten Arten eine karnivore Ernährungsweise aufweisen (23 Arten; 29 %), dicht gefolgt von den Oberflächen-Detritivoren (22 Arten; 27 %). Dem entgegen stehen 11 Arten (14 %) die als Untergrund-Detritivoren einzuordnen sind. 15 Arten (19 %) werden als Suspensionsfresser klassifiziert. Die wenigsten Arten (9 Arten; 11 %) ernähren sich omnivor.

Eine Zuordnung nach Altersgruppen konnte nicht durchgeführt werden, da in der Literatur für die meisten Organismen nur eine durchschnittliche Größenangabe des adulten Tieres, aber kein äquivalentes Alter angegeben ist.

Die aus Tabelle A 3 resultierenden ökologischen Indizes sind in Abbildung 5 gemittelt gegen die Expositionszeit aufgetragen. Es wird ersichtlich, dass die Diversitäts-Indizes für das einjährige Expositionszeit 2003 ein signifikantes Minimum in Bezug auf Margalef Index (d), Shannon-Wiener Index (H') und Pielou Äquitäts Index (J') im Vergleich zu sämtlichen anderen Expositionszeiten aufweist. Die im Jahr 2007 einjährig exponierten Replikate weisen dem entgegen in etwa äquivalente Diversitäts-Indizes auf, wie Replikate die über einen längeren Zeitraum exponiert waren. Des Weiteren zeigt sich, dass die maximale Diversität bei den vier Jahre und fünf Jahre exponierten Gemeinschaften und nicht bei der natürlichen Gemeinschaft zu verzeichnen ist. In gleicher Form trifft dies ebenfalls für die Äquität der vierjährig exponierten Replikate zu.

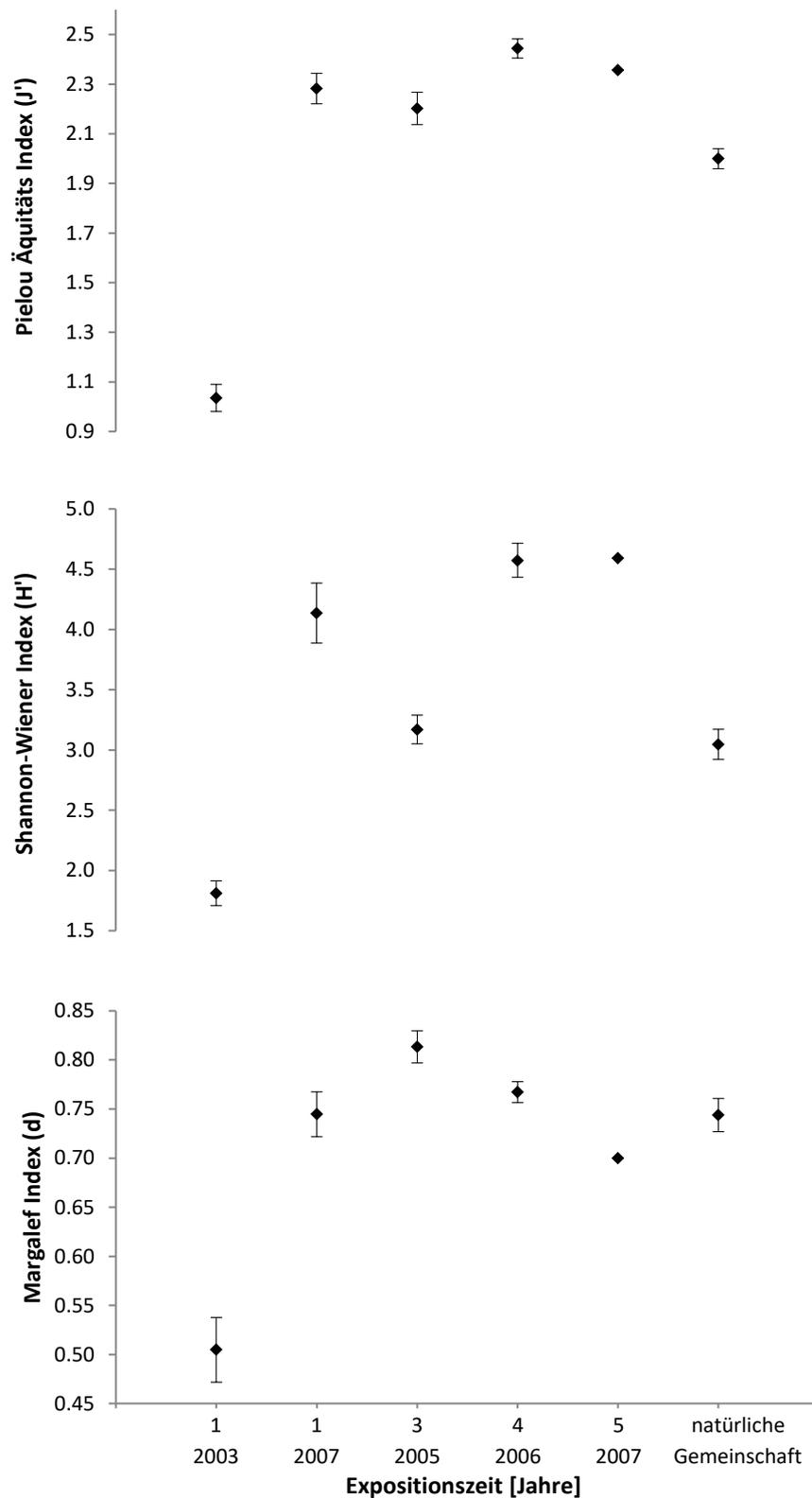


Abb. 5: Diagramm inklusive Standardabweichung des Margalef Indexes (d), des Shannon-Wiener Diversitätsindex (H') und des Pielou Äquitäts Indexes (J') für die Abundanzdaten der unterschiedlichen Expositionszeiten. Natürliche Gemeinschaft wurden von Herrmann (2004) beprobt.

Multivariate Berechnungen ergaben das folgende Dendrogramm (Abb. 6) sowie den angeführten MDS-Plot (Abb. 7).

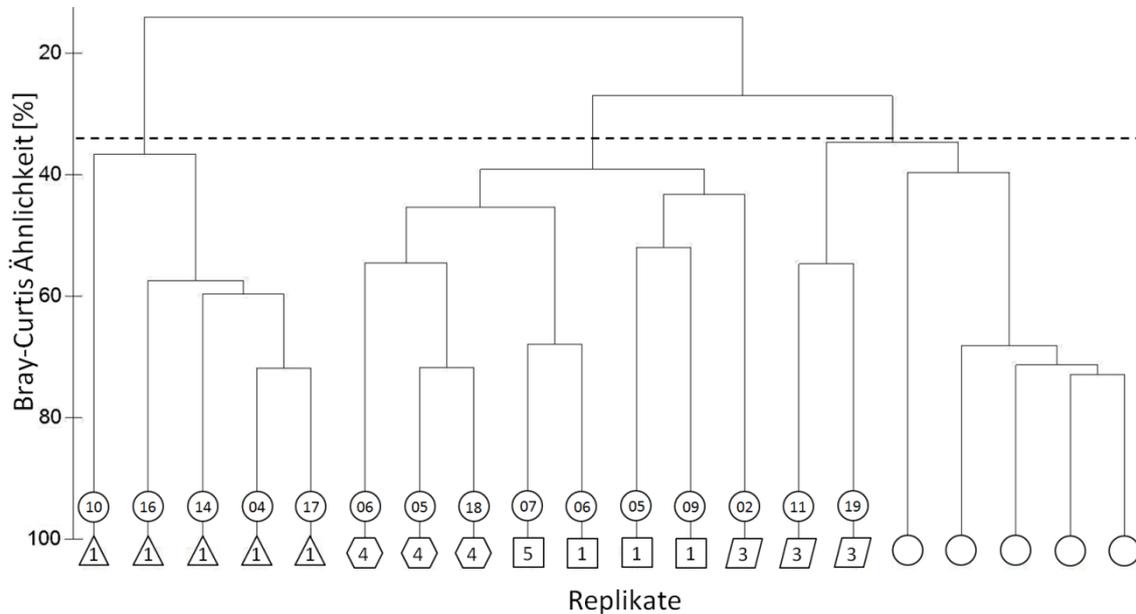


Abb. 6: Dendrogramm der Weichboden-Makrozoobenthos Abundanzdaten und der natürlichen Gemeinschaft (Herrmann 2004). Erstellt durch eine Ähnlichkeits-Clusteranalyse nach Bray-Curtis. \triangle = 2003; \square = 2005; \hexagon = 2006; \square = 2007; \circ = natürliche Gemeinschaft 2003 (Herrmann 2004); Zahl im Jahressymbol entspricht Expositionszeit in Jahren; Zahl im Kreis entspricht Replikat Nr.; --- = 34,5 % Ähnlichkeit.

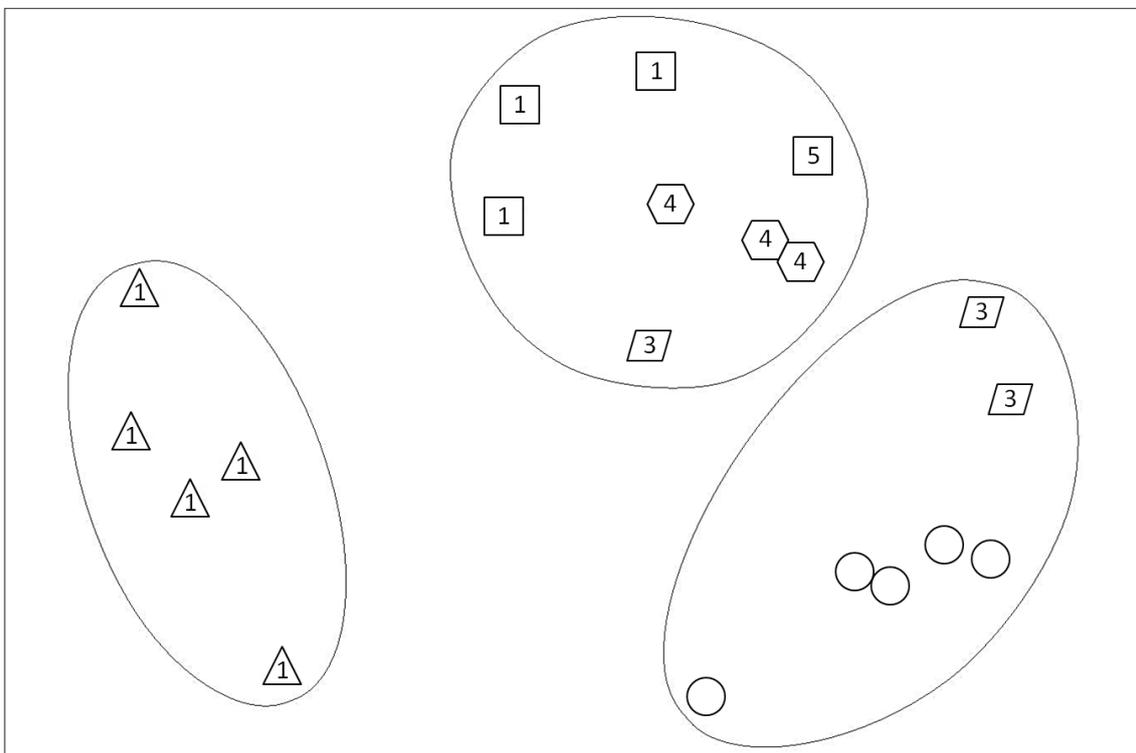


Abb. 7: MDS-Plot der Weichboden-Makrozoobenthos Abundanzdaten und der natürlichen Gemeinschaft (Herrmann 2004). Erstellt durch eine Ähnlichkeits-Clusteranalyse nach Bray-Curtis. \triangle = 2003; \square = 2005; \hexagon = 2006; \square = 2007; \circ = natürliche Gemeinschaft 2003 (Herrmann 2004); --- = 34,5 % Ähnlichkeit; Zahl im Jahressymbol entspricht Expositionszeit in Jahren; Stress: 0,1

Das Dendrogramm der Clusteranalyse (Abb. 6) zeigt, dass bei einer Bray-Curtis Ähnlichkeit von 34,5 % eine Aufteilung der unterschiedlichen Replikate in drei Gruppen erfolgt. Diese teilen sich auf in die deutlich abgegrenzte Gruppe der einjährig exponierten Replikate aus dem Jahre 2003, einer gemischten Gruppe einjährig exponierter Replikate des Jahres 2007 mit mehrjährigen Replikaten der Jahre 2005 und 2006, sowie einer Gruppe aus der natürlichen Gemeinschaft (2003) und dreijährigen Replikaten des Jahres 2005. In dem MDS-Plot (Abb. 7) wird diese Gruppierungsanordnung unter Anwendung der Bray-Curtis Ähnlichkeit von 34,5 % bestätigt. Es geht daraus hervor, dass die Replikate der beiden einjährigen Expositionszeiträume 2003 und 2007 zueinander deutlich verschieden sind. Der Stress-Wert von 0,1 deutet auf eine gute Ordination mit geringem Fehlerinterpretationspotential hin.

In einer ANOSIM 1 wurden die verschiedenen Expositionszeiten auf die Unterschiedlichkeit zueinander verglichen. Es ergab sich ein globaler R-Wert von 0,88 ($p < 0,001$), welcher auf eine Unterschiedlichkeit mit einigen Überlappungen der unterschiedlich lange exponierten Replikate hinweist. In Tabelle 2 sind die paarweisen Ergebnisse angegeben. Es wird ersichtlich, dass 12 von 15 Vergleichen der Gemeinschaften als unterschiedlich eingestuft werden können ($R > 0,75$). Nur der Vergleich der drei Jahre exponierten (2005) mit den vier Jahre exponierten (2006), bzw. der Vergleich der dreijährigen (2005) mit den fünfjährigen Replikaten (2007) deutet auf höhere Ähnlichkeiten hin. Bei diesen Vergleichen liegt der R-Wert über 0,50 was für Gemeinsamkeiten mit einigen wenigen, deutlichen Unterschieden spricht. Heraus sticht die starke Ähnlichkeit zwischen den einjährigen und fünfjährigen Replikaten des Jahres 2007 ($R = 0,11$).

Tabelle 2: R-Statistik der paarweisen ANOSIM 1 Analyse; Global R: 0,88;
* = klare Unterschiede ($R > 0,75$).

Jahr-Expositionszeit	2003-1	2007-1	2005-3	2006-4	2007-5
2007-1	0,90*				
2005-3	0,97*	0,81*			
2006-4	0,96*	0,78*	0,63		
2007-5	1,00*	0,11	0,56	0,78*	
natürliche Gemeinschaft	0,99*	1,00*	0,82*	1,00*	1,00*

Aufschluss darüber, welche Arten für die jeweiligen Expositionszeiten gemeinschaftsbildend sind (Tab. A 6) gibt die durchgeführte SIMPER-Analyse. Dabei konnte keine Berechnung der gemeinschaftsbildenden Arten innerhalb der fünfjährigen Exponate durchgeführt werden, da nur ein Exponat vorhanden ist. Aus Tabelle A 6 geht hervor, dass je Expositionszeitraum zwischen acht bis 13 Taxa charakterbildend für die jeweilige Gemeinschaft sind. Die mittlere Ähnlichkeit der Replikate der unterschiedlichen Expositionszeiträume liegt bei 52,28 % ($\pm 6,09$ %). Diese Ähnlichkeit der Replikate innerhalb eines Expositionszeitraums beruht maßgeblich auf den Abundanzwerten der Polychaeten und Bivalvien. Das Jahr 2003 unterliegt mit *L. fuscatus* (prozentualer Anteil innerhalb der Gemeinschaft 58,86 %) einer Gemeinschaftsbildung durch Cumaceen.

Im zweiten Teil der SIMPER-Analyse wurden die verschiedenen Expositionszeiträume paarweise in 15 Analysen miteinander verglichen. Es resultieren die Taxa, welche für die Unterschiede zwischen den Replikaten der verschiedenen Expositionszeiten verantwortlich sind (Tab. A 7). Betrachtet man nur die Arten, die mit mindestens 5 % zur Divergenz beitragen, so zählt die Bivalvia *Macoma calcarea* zwölfmal zu den zur Divergenz führenden Arten (mittlere Divergenz 10,08 % \pm 3,01 %). Es folgen die Polychaeten *Chaetozone setosa* Malmgren, 1867 mit siebenmaligem (mittlere Divergenz 7,98 % \pm 1,91 %) und *Scoloplos armiger* (O.F. Müller, 1776) mit sechsmaligem Auftreten (mittlere Divergenz 7,55 % \pm 2,32 %) als divergente Art in den Expositionszeiträumen. Die Cumacea *Lamprops fuscatus* (mittlere Divergenz 12,28 % \pm 3,39 %) weist zusammen mit den beiden Amphipoden *Autonoë websteri* (mittlere Divergenz 6,12 % \pm 0,22 %) und *Crassikorophium crassicorne* (mittlere Divergenz 5,88 % \pm 0,19 %) sowie den Polychaeten *Chone fauveli* McIntosh, 1916 (mittlere Divergenz 5,51 % \pm 0,39 %), *Capitella capitata* (Fabricius, 1780) (mittlere Divergenz 6,56 % \pm 0,72 %) und *Dipolydora quadrilobata* Jacobi, 1883 (mittlere Divergenz 8,74 % \pm 2,19 %) jeweils ein fünfmaliges Auftreten als divergente Art bei den Expositionsvergleichen auf. Vergleicht man sämtliche Expositionszeiträume als Ganzes miteinander, so zeigt sich, dass eine mittlere Divergenz zwischen 50 % bis 90 % besteht. Den geringsten Unterschied weist hierbei der Vergleich zwischen den einjährigen und fünfjährigen Exponaten des Jahres 2007, mit einer Divergenz von 50,34 %, auf. Ein maximaler Unterschied besteht beim Vergleich der einjährig exponierten Replikate aus 2003 mit den dreijährigen Replikaten aus 2005 (mittlere Divergenz 89,81 %). Dicht unter diesem Maximum folgen die Vergleiche der einjährigen Replikate aus 2003 mit der natürlichen Gemeinschaft (mittlere Divergenz 89,76 %) und der Vergleich der einjährigen Replikate aus 2003 mit den fünfjährigen aus 2007 (mittlere Divergenz 89,46 %).

DISKUSSION

Methodendiskussion

In der gesamten Versuchszeit wurden 11 der 28 Terrakotta-Zylindertöpfe durch Eisgang zerstört. Um einen systematischen Fehler auszuschließen sind pro Expositionszeit je drei Replikate zufällig beprobt worden (Elliott 1977), wodurch für eine Expositionszeit von fünf Jahren nur noch ein Replikat übrig blieb.

Das Untersuchungssubstrat jedes Replikats wurde durch die Seitenwände des Topfes begrenzt. Dadurch war eine laterale Immigration nicht möglich. Schratzberger *et al.* (2004) weist darauf hin, dass ein solcher Versuchsaufbau zumindest im Bereich der Meiofauna zu einer signifikant unterschiedlichen Gemeinschaft führen kann, als Versuchsaufbauten die lateral zugänglich sind. Dennoch ist dieser Versuchsaufbau so gewählt worden, da andere Sukzessionsstudien (Bsp. Brunswig *et al.* 1976; Rumohr & Arntz 1982, Pacheco *et al.* 2010) ebenfalls seitlich begrenzt waren und somit eine Vergleichbarkeit gewährleistet werden kann.

Die Beprobung mit dem Air-Lift-System hat den Vorteil, dass ein nachträgliches Sieben des Probenmaterials nicht mehr nötig ist, da nur der Überstand im Sammelnetz erhalten bleibt. Wie bei allen Siebsammelmethoden besteht die Möglichkeit der teilweisen Probenselektion durch die Netzmaschenweite (Ankar 1976). Um diesen Fehler möglichst gering zu halten wurde eine kleinere Maschenweite verwendet als für Makrozoobenthosbeprobungen nötig (0,5 mm statt 1,0 mm).

In dieser Studie ist keine Erfassung der Umweltparameter durchgeführt worden, da diese Daten aus Datenbanken bezogen werden können.

Des Weiteren stammen die Daten der natürlichen Gemeinschaft (Herrmann 2004) ausschließlich aus dem Jahr 2003. Es ist denkbar, dass die natürliche Gemeinschaft des Kongsfjorden interannueller Variabilität unterliegt, wodurch diese, als Grundlage für diese Studie dienenden Daten, nicht die eigentliche natürliche Gemeinschaft darstellen könnte.

Zur Ausschließung von Fehlern durch saisonale Variabilität sind die Beprobungen im gleichen Zeitraum wie die Daten der natürlichen Gemeinschaft erhoben worden.

Ergebnisdiskussion

Dieses *in situ*-Experiment hat gezeigt, dass die Besiedlung eines arktischen Weichbodenhabitats bereits nach wenigen Jahren eine diverse Gemeinschaft hervorbringt. Es wurden Shannon-Wiener Diversitätsindizes zwischen 1,10 und 5,01 ermittelt (Tab. A 3). Vergleiche mit Arbeiten, welche die natürliche Gemeinschaft untersucht haben, stellten Diversitätsindizes zwischen 1,85 bis 2,19 fest (Herrmann 2004, Wlodarska-Kowalczyk *et al.* 1998). Damit werden je nach Expositionszeit und Beprobungsjahr bis zu doppelt so hohe Diversitäten erreicht wie in der natürlichen Gemeinschaft. Grund hierfür könnten annuelle sowie interannuelle Variabilitäten sein, welche nachfolgend genauer aufgeführt werden.

Wie aus Abbildung 3 ersichtlich, weisen die einjährigen Replikate des Beprobungsjahres 2003 im Vergleich zu den Gemeinschaften der anderen Expositionszeiträume eine sehr geringe Diversität auf. Dies ist maßgeblich durch das Fehlen von Polychaeten bedingt, letztere stellen in allen anderen Replikaten die diverseste Gruppe dar. Für diesen Unterschied sind wahrscheinlich verschiedene Faktoren wie Temperatur, Salinität, Nahrungsvorkommen, Prädationsdruck und Sedimenteintrag verantwortlich. Vor allem beim Kalben von Gletschern werden Sedimente aufgewirbelt, was maßgeblich zur Sedimentation beitragen kann und auf diese Weise auf die Entwicklung von Benthosgemeinschaften einwirkt (Wlodarska-Kowalczyk & Person 2004; Wlodarska-Kowalczyk *et al.* 2005). So werden Suspensionsfresser, wie beispielsweise Bivalvieren und Polychaeten, maßgeblich beim Nahrungserwerb behindert. Auch die Ansiedlung von Larven kann durch Sedimentation gehemmt werden (Moore 1977, Kükenthal *et al.* 2005). Dies würde die geringe Abundanz der Bivalvia und Polychaeta im Jahr 2003 erklären (Tab. A 2). Als einzige Polychaetenart in den untersuchten Gemeinschaften aus 2003 wurde *S. armata* gefunden. Dieser Polychaet ist ein Suspensions-

fresser der in flachen Sandröhren an der Oberfläche heimisch ist. Da die Abundanz dieses Polchaeten in den anderen Expositionsjahren höher ist, würde dies, sowie die Tatsache, dass 31 % der bestimmten Polychaeten als Oberflächen-Detritivoren und 15 % als Suspensionsfresser zu klassifizieren sind, für die hemmende Wirkung durch Sedimenteintrag sprechen. Mittels Fotodokumentation konnte allerdings kein solcher Sedimenteintrag erfasst werden und auch in entsprechenden Datenbanken waren Datensätze der Sedimentation für das Jahr 2003 nicht aufzufinden.

Als weiterer limitierender Faktor kann Nahrungskonkurrenz genannt werden. Die Cummacea *L. fuscatus* ist mit einem prozentuellen Anteil von 60 % innerhalb der experimentellen Gemeinschaft aus 2003 dominierend. *L. fuscatus* kann durch die schnelle und in hoher Anzahl erfolgende Reproduktion als Pionierart klassifiziert werden. Die Mobilität und die Ernährung als Oberflächen-Detritivor könnten in Kombination mit der hohen Abundanz zur Verdrängung, bzw. der Hinderung einer Ansiedlung pelagischer Polychaetenlarven führen (Dean & Hurd 1980; Underwood & Chapman 2006).

Auch der im Jahr 2003 in erhöhter Abundanz vorkommende Echinodermat *Stegophiura brachyactis* (Clark, 1865), welcher sich durch eine karnivore Ernährungsweise auszeichnet, könnte durch Prädationsdruck die erfolgreiche Besiedlung durch pelagische Polychaetenlarven verhindern (Day & Osman 1981). Allerdings ist *S. brachyactis* nicht in allen Replikaten aus 2003 zu finden. Dies könnte dadurch erklärt werden, dass *S. brachyactis* die Sedimentoberfläche innerhalb des Topfes verlässt, sobald nicht mehr genügend Nahrung zu finden ist.

Da *L. fuscatus* als Pionierart nur in einjährigen Exponaten zu finden ist (Tab. A 2), könnte dies ein Hinweis auf eine ökologische Sukzession, also die Aufeinanderfolge unterschiedlicher Weichboden-Benthosgemeinschaften sein (Connell & Slatyer 1977). Die Tatsache, dass *L. fuscatus* im Jahr 2007 nur in geringer Abundanz anzutreffen war, könnte daran liegen, dass die Beprobung im September stattgefunden hat; die Beprobung des Jahres 2003 ist bereits im Juni durchgeführt worden.

Im Gegensatz zu den einjährig exponierten Replikaten aus 2003 weisen die einjährigen aus 2007 in etwa äquivalente Diversitäts-Indizes auf, wie langzeitexponierte Replikate (Abb. 5). Es ergibt sich dadurch ein signifikanter Unterschied der Replikate dieser beiden einjährigen Expositionszeiträume, welcher im MDS-Plot (Abb. 7) verdeutlicht wird. Daraus lässt sich folgern, dass die Sukzession starken interannuellen Schwankungen unterliegt.

Die Ergebnisse der ANOSIM 1 machen deutlich, dass zwischen den einjährigen und den fünfjährigen Replikaten aus 2007 eine sehr große Ähnlichkeit besteht ($R = 0,11$). Dies weist darauf hin, dass die interannuelle Variabilität einen größeren Einfluss auf die Gemeinschaftszusammensetzung haben kann, während die Expositionszeit weniger relevant ist. Die dominanteste Art der beprobten Gemeinschaften beider Zeiträume ist die Bivalvia *M. calcarea* (gemittelter prozentueller Anteil der Gemeinschaft: einjährig 29 %; fünfjährig

34 %). Dabei wurde für das einjährige Replikat Nummer 6 die größte Abundanz und Diversität im Vergleich zu allen anderen untersuchten Replikaten errechnet. Dies unterstützt die These annueller Variabilität, ist jedoch kein Argument für oder gegen eine ökologische Sukzession, denn während der Gemeinschaftsentwicklung der ökologischen Sukzession können Arten in hoher Abundanz und in hoher Diversität vorhanden sein, die in der erreichten Endgemeinschaft nicht mehr so zu verzeichnen sind (Connell & Slatyer 1977). Zusammenfassend kann man also sagen, dass die Entwicklung starken annuellen Einflüssen unterliegt und die natürliche Gemeinschaft noch nicht erreicht ist.

Die Ergebnisse von multivariaten Berechnungen ergaben im Cluster-Dendrogramm, bei einer Bray-Curtis Ähnlichkeit von 34,5 % (Abb. 6), eine Zuordnung der natürlichen Gemeinschaft (2003) mit dreijährigen Replikaten aus 2005. Ergebnisse der ANOSIM 1 unterstützen diese Zuordnung. Der hohe R-Wert von 0,82 wird durch die Einberechnung des dreijährigen Replikates Nr. 2 verursacht, da dieses den einjährigen Replikaten aus 2007 zugeordnet wird, statt zur natürlichen Gemeinschaft. Betrachtet man nur die Replikate Nr. 11 & 19 aus 2005, so sind diese die ähnlichsten im Vergleich mit den Daten der natürlichen Gemeinschaft; nicht also Replikate, welche ein oder zwei Jahre länger exponiert waren. Grund hierfür können annuelle Temperaturschwankungen sein. Die meteorologische Station des Kongsfjorden (nähe Flughafen) hat zu Beginn der Beprobung im Juli 2003 eine durchschnittliche Lufttemperatur von $-6,1^{\circ}\text{C}$ gemessen. Die Durchschnittstemperatur des Spätsommers stieg bis Juli 2006 kontinuierlich auf $-1,7^{\circ}\text{C}$ an. Dies ist seit Beginn der Aufzeichnungen im Jahr 1910 die höchste, je gemessene durchschnittliche Lufttemperatur für den Bereich des Kongsfjorden. Bis Juli 2007 ist die Temperatur wieder auf durchschnittlich $-2,5^{\circ}\text{C}$ abgefallen. Bedingt durch diesen Temperaturanstieg fror der Fjord, entgegen den Vorjahren, in den Wintern 2005/2006, 2006/2007 und 2007/2008 nicht zu (Cotter *et al.* 2007). Durch den dadurch erhöhten Jahreslichteinfall und die erhöhte Temperatur könnte die Sedimentation neu gebildeter Nahrung erhöht gewesen sein (Bathmann *et al.* 1991), was zur gesteigerten Reproduktion (Clarke 1991) und zur gesteigerten Wiederbesiedlung geführt haben könnte.

In der natürlichen Makrozoobenthosgemeinschaft aus 20 m Tiefe dominierte im Jahr 2003 das Taxon der Polychaeten mit folgenden Arten (Herrmann 2004): *Chaetozone setosa* Malmgren, 1860, *Dipolydora quadrilobata* Levinsen, 1879, *Euchone analis* (Krøyer, 1865), *Maldane sarsi* Malmgren, 1865, *Scoloplos armiger* (O.F. Müller, 1776), *Spio armata* (Thulin, 1957) und *Travisia forbesii* Johnston, 1840. Dabei werden *D. quadrilobata*, *E. analis* und *S. armiger* als Indikatorarten für diese Tiefe gewertet (Herrmann 2004). Ein Vergleich mit den mehrjährig exponierten Replikaten aus 2005 und 2007 zeigt, dass *C. setosa* und *S. armiger* auch hier zu den dominierenden Arten gezählt werden können. *E. analis*, *M. sarsi* sowie *S. armata* sind hingegen nur in geringer Abundanz anzutreffen. Bei vierjähriger Expositionszeit (2006) sind *C. setosa*, *E. analis* und *S. armata* als dominant zu klassifizieren. Somit ergeben sich annuelle Unterschiede, da dominante Arten bei dreijähriger Exposition vorhanden

sind, bei vierjähriger Exposition nur in geringer Abundanz auftauchen und bei fünfjähriger Exposition wieder als dominant einzuordnen sind; bzw. der umgekehrte Fall zutrifft. Saisonale Faktoren die zu Unterschieden führen könnten, können ausgeschlossen werden, da die Beprobungen der Replikate aus 2005, 2006 und 2007 immer im September stattfanden. Die von Herrmann (2004) erstmals für Spitzbergen nachgewiesenen Polychaetenarten *D. quadrilobata* und *T. forbesii* wurden in keinem Replikat gefunden. Interannuelle Variabilität als Begründung dieser Abwesenheit kann ausgeschlossen werden, da die Probenahme von Herrmann (2004) gleichzeitig mit der Beprobung der Replikate im Jahr 2003 stattfand. Viel mehr könnte es entweder sein, dass die Sukzession der unterschiedlich lange exponierten Gemeinschaften noch nicht so weit ist, dass eine Besiedlung dieser beiden Arten möglich ist oder, dass interannuelle Schwankungen der natürlichen Gemeinschaft aus 2003 verantwortlich sind, sodass *D. quadrilobata* und *T. forbesii* in diesem Jahr dominant waren. Die Abwesenheit dieser beiden Taxa, vor allem von *D. quadrilobata* als Indikatorart, sowie die Dominanz von der Bivalvia *M. calcarea* in den Expositionsjahren 2006 und 2007 (einjährige & fünfjährige Exposition), welche der Dominanz durch Polychaeten in der natürlichen Gesellschaft entgegensteht, sprechen dafür, dass die reife Gemeinschaft nicht erreicht ist. Des Weiteren deutet dies auf eine Entwicklung nach der klassischen Sukzession, dessen Gemeinschaft annuellen Schwankungen unterliegt.

Eine Untersuchung in Bezug auf die Größenverteilung der genannten dominanten Polychaetenarten in mehrjährig exponierten Replikaten zeigt, dass dort sowohl kleine, als auch einige ausgewachsene Tiere zu finden waren. Da in der Literatur kein Bezug zwischen Größe und Alter gezogen wird, bzw. keine anderen Erkennungsmöglichkeiten des Alters angegeben sind, kann nicht gesagt werden wie alt diese ausgewachsenen Polychaeten sind. Somit ist nicht möglich zu sagen, ob diese großen Polychaeten immigriert sind oder ob sie sich wahrscheinlich zu Beginn der Studie als Larve angesiedelt haben und seither im Versuchssubstrat beheimatet sind. Die Bivalvia *M. calcarea* war hingegen, bis auf wenige Exemplare, ausschließlich als juvenil einzuordnen. Auch hier ist keine Altersangabe möglich.

Die Ergebnisse der ANOSIM 1 zeigen, dass 12 von 15 Vergleichen der Gemeinschaften als unterschiedlich eingestuft werden können ($R > 0,75$) und damit die Nullhypothese, dass keine Unterschiede zwischen den Gemeinschaften bestehen, verworfen werden muss. Hiermit zeigt sich zum einen, dass sich die Gemeinschaften unterschiedlicher Expositionzeiten weiterentwickeln. Zum anderen macht ein R-Wert von 0,90 zwischen den einjährigen Exponaten aus 2003 und 2007 deutlich, dass es annuelle Schwankungen gibt.

Die SIMPER-Analyse (Tab. A 7) ergab, dass beim Vergleich der Replikate sämtlicher Expositionszeiträume mit den Daten der natürlichen Gemeinschaft eine mittlere Divergenz zwischen 68 % bis 90 % besteht. Den größten Unterschied weist hierbei der Vergleich mit den einjährigen Gemeinschaften aus 2003 auf (mittlere Divergenz 89,76 %; Hauptdiskriminator: *L. fuscatus*). Ein minimaler Unterschied besteht beim Vergleich mit den dreijährig exponier-

ten Replikate aus 2005 (mittlere Divergenz 67,80 %; Hauptdiskriminator: *D. quadrilobata*). Dazwischen sind die fünf Jahre exponierten Replikate aus 2007 einzuordnen (mittlere Divergenz 70,72 %; Hauptdiskriminator: *M. calcarea*). Dies zeigt, dass die Entwicklung zur natürlichen Gemeinschaft nicht geradlinig abläuft, sondern die größte Ähnlichkeit bereits nach drei Jahren vorhanden war. Bei weiterer Expositionszeit hat sich diese Ähnlichkeit zur natürlichen Gemeinschaft wieder entfernt. Dies deutet darauf, dass die Gemeinschaften während der Entwicklung starken annualen Schwankungen unterliegen und dass die Entwicklung zur reifen Gesellschaft noch nicht abgeschlossen ist. Es ist aber auch möglich, dass die reife Gemeinschaft selbst annualen Schwankungen unterliegt (siehe Methodendiskussion).

Schlussfolgerung

Zur Beantwortung der eingehens gestellten ersten Frage, wie lange eine Makrozoobenthosgemeinschaft eines gestörten Lebensraums zur Regeneration benötigt, kann an dieser Stelle nur eine vage Antwort gegeben werden. Die für fünf Jahre angesetzte Wiederbesiedlungsstudie erreichte im Mittel die höchste Ähnlichkeit zur natürlichen Gemeinschaft nach dreijähriger Exposition. Doch diese Übereinstimmung ist mit zunehmender Expositionszeit durch die abundante Ansiedlung vereinzelter Bivalvien und Polychaeten wieder geringer geworden. Ausschlaggebend für diese Entwicklung sind mit großer Wahrscheinlichkeit die Auswirkungen annuelle Schwankungen. Dazu ist vor allem die Klimaerwärmung des Kongsfjorden im Untersuchungszeitraum zu nennen, welche im Juli 2006 ihren Höhepunkt erreichte. Durch diese Lufterwärmung war der Fjord innerhalb dieser Studie bis auf das Beprobungsjahr 2003 nicht zugefroren. Damit unterliegen die im Jahr 2003 erhobenen Daten der natürlichen Gemeinschaft anderen ökologischen Faktoren, als die Gemeinschaften von 2005 bis 2007.

Des Weiteren sind auf Grundlage dieses Versuchsaufbaus neben der Makrozoobenthosuntersuchung auch Meiobenthosanalysen von Veit-Köhler *et al.* (2008) durchgeführt worden. Für die Besiedlung durch Meiofauna stellte sich ebenfalls heraus, dass interannuelle Schwankungen gewichtiger auf die Sukzession einwirken, als die (dreijährige) Expositionszeit. Es wird somit deutlich, dass die Untersuchung eines Zeitraums von fünf Jahren noch nicht ausreichend ist um klare Aussagen über die Wiederbesiedlungseigenschaften arktischer Weichböden treffen zu können.

Die zweite Frage ob die ursprüngliche, reife Gemeinschaft erreicht wird kann teilweise beantwortet werden. Die Auswertung der kurz- und langexponierten Replikate hat gezeigt, dass die Diversität und Abundanz einer reifen Gemeinschaft in Teilen erreicht wurde. Im fünften und letzten Untersuchungsjahr lag die Abundanzdominanz beim Taxon der Bivalvia und ist nicht wie in der reifen Gemeinschaft den Polychaeten zuzuordnen. Damit lässt sich sagen, dass die Entwicklung zur reifen Gemeinschaft noch nicht abgeschlossen ist. Zwar haben sich in den Versuchsflächen die meisten Taxa der natürlichen Gemeinschaft angesie-

delt, doch konnten Indikatororganismen (Herrmann 2004) des ungestörten Gebiets aus 2003 nicht festgestellt werden. Zur Klärung der Frage ob die Struktur der reifen Gemeinschaft komplett erreicht wird, müssten also noch längere Studien angestellt werden. Zudem geht Schaefer (2003) davon aus, dass abhängig von annualen Bedingungen unterschiedliche Klimax-Gemeinschaften erreicht werden können (‚Polyklimax-Konzept‘). Somit muss eine Sukzession also nicht bindend in die einer einzigen natürlichen Gemeinschaft münden.

Die Auswertung hat ergeben, dass nach einjähriger Exposition nicht alle Taxa der reifen Gemeinschaft vorhanden sind. Allerdings können annuelle Schwankungen dazu geführt haben, dass sich bestimmte Arten nicht ansiedeln konnten, bzw., dass die Daten der natürlichen Gemeinschaft aus 2003 solchen Schwankungen unterliegen. Deshalb kann die dritte Frage, ob die Entwicklung dem ‚Toleranz-Sukzessions-Modell‘ folgt nicht eindeutig verneint werden. Doch die Tendenz deutet vor allem durch die Abwesenheit der Indikatorart *D. quadrilobata* auf eine klassische ökologische Sukzession. Somit steht diese Arbeit ähnlich aufgebauten Sukzessionsexperimenten entgegen, bei denen eine eindeutige Entwicklung nach dem ‚Toleranz-Sukzessions-Modell‘ erfolgte (Bsp. Pacheco *et al.* 2010).

DANKSAGUNG

Ich möchte mich herzlich bei Dr. Jürgen Laudien dafür bedanken, dass er dieses spannende Projekt entwickelt hat und mir die Möglichkeit bot, dieses in der Endauswertung durchzuführen. Er unterstützte mich in allen Phasen der Bearbeitung und war eine große Hilfe bei jeglichen Problemen.

Mein Dank gilt ebenfalls Dr. Julian Gutt, der mir viel Freiraum in der Durchführung des Projektes gab und mir aus universitärer Richtung, wie auch aus Richtung des Alfred-Wegener-Institutes immer sehr hilfreich zur Seite stand.

Ein ganz besonderes Dankeschön geht auch an sämtliche Forschungstaucher des Alfred-Wegener-Institutes, die in all den Jahren die Fotodokumentation und Probenahme durchgeführt haben.

Auch möchte ich Meike Leiske und Andreas Nowak für Kommentare zu einer Vorabversion meiner Ausarbeitung danken.

Nicht zuletzt danke ich ganz herzlich meinen Eltern, die mir das Studium sowie die Zeit am Alfred-Wegener-Institut ermöglichten.

ERKLÄRUNG ÜBER SELBSTÄNDIGE ARBEIT

Hiermit versichere ich, Christopher Nowak, dass ich diese Arbeit selbständig verfasst und keine anderen als die angegebenen Quellen und Hilfsmittel benutzt habe. Außerdem versichere ich, dass ich die allgemeinen Prinzipien wissenschaftlicher Arbeiten und Veröffentlichungen, wie sie in den Leitlinien guter wissenschaftlicher Praxis der Carl von Ossietzky Universität Oldenburg festgelegt sind, befolgt habe.

Bremerhaven, 01. August 2012

Christopher Nowak

LITERATUR

- Ankar S., 1976: Final report from the benthic macrofauna group: Baltic sea expert meeting on intercalibration of biological and chemical methods, Askö. Lab., pp. 27
- 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 the high Antarctic conditions of the Weddell Sea. In: Colombo G., Ferrari I., Ceccherelli V.U., Rossi R., (Eds.) Marine Eutrophication and Population Dynamics. Olsen & Olsen, Fredenborg, pp. 221-230
- Bathmann U., Fischer G., Müller P.J. & Gerdes D., 1991: Shortterm variations in particulate matter sedimentation of Kapp Norvegia, Weddell Sea, Antarctica: relation to water mass advection, ice cover, plankton biomass and feeding activity. *Polar Biol.*, 11:185-195
- Benedetti-Cecchi L., 2000: Priority effects, taxonomic resolution, and the prediction of variable patterns of colonisation of algae in littoral rock pools. *Oecologia*, 123:265-274
- Bluhm B., Iken K., Laudien J. & Lippert H., 2001: German activity in cold water scientific diving. In: Jewett S.C., (Ed.) Cold water diving for science. Proceedings of the 21st annual scientific diving symposium, American academy of underwater sciences. Univ. of Alsk. Sea Grant, Fairbanks, AK-SG-01-06:1-4
- Bray J.R. & Curtis J.T., 1957: An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27:325-349
- Brey T. & Clarke A., 1993: Population dynamics of marine benthic invertebrates in Antarctic and Sub-Antarctic environments: are there unique adaptations? *Antarct. Sci.*, 5:253-266
- Brunswig D., Arntz W.E. & Rumohr H., 1976: A tentative field experiment on population dynamics of macrobenthos in the western Baltic. *Kiel. Meeresforsch. (Sonderh.)*, 3:49-59
- Bullard S.G., Osman R.B. & Whitlatch R.B., 2004: Checking the landing zone: do invertebrate larvae avoid settling near superior spatial competitors? *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 280:239-247
- Chambers S., 1985: Polychaetes from Scottish Waters. pt. 2 Families Aphroditidae, Sigalionidae and Polyodontidae. Royal Scottish Museum, Edinburgh pp. 38
- Charlesworth J.K., 1957: Drift ice. In: Charlesworth J.K., (Ed.) The Quarternary era. Arnold, London, pp. 177-208
- Clarke A., 1991: What is cold adaptation and how should we measure it? *Am. Zool.*, 31:81-92
- Clarke K.R. & Gorley R.N., 2006: PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER-E, Plymouth, United Kingdom, pp. 192
- Clarke K.R. & Warwick R.M., 1994: Change in Marine Communities: An approach to statistical analysis and interpretation. Natural Environmental Research Council, Plymouth, pp. 144
- Connell J.H. & Keough M.J., 1985: Disturbance and patch dynamics of subtidal marine animals on hard substrata. In: Pickett S.T.A. & White P.S., (Eds.) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic, Orlando, pp. 125-147
- Connell J.H. & Slatyer R.O., 1977: Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.*, 111, pp. 1119-1144
- Connell J.H., 1978: Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199:1303-1310
- Cotter F.R., Nilsen F., Inall M.E., Gerland S., Tverberg V. & Svendsen H., 2007: Wintertime warming of an Arctic shelf in response to large-scale atmospheric circulation, *Geophys. Res. Lett.*, 34, L10607, doi:10.1029/2007GL029948
- D'yakonov A.M., 1967: Ophiuroids of the USSR Seas. Zoological Institut of the Academy of Sciences of the USSR, Jerusalem, pp. 123
- Day R.W. & Osman R.W., 1981: Predation by *Patiria miniata* (Asteroidea) on Bryozoans: prey diversity may depend on the mechanism of succession. *Oecologia*, 51:300-309
- Dayton P.K., 1990: Polar benthos. In: Smith, W.O. Jr, (Ed.) Polar oceanography, Part B Chemistry, biology and geology. Academic Press, San Diego, pp. 631-685
- Dean T.A. & Hurt L.E., 1980: Development in an estuarine fouling community: the influence of early colonist on later arrivals. *Oecologia*, 46:295-301
- Dowdeswell J.A. & Forsberg C.F., 1992: The size and frequency of icebergs and bergy bits derived from tidewater glaciers in Kongsfjorden, Northwest Spitsbergen. *Polar Res.*, 11:81-91
- Dowdeswell J.A., Marienfeld P., Villinger H. & Whittington R.J., 1993: Icebergs scouring in Scoresby Sound and on the East Greenland continental shelf. *Mar. Geol.*, 111:37-53
- Dybern B.I., Ackefory H. & Elmgren R., 1976: Recommendations on methods for marine biological studies in the Baltic Sea. *Balt. Mar. Biol. Publ.*, 1:99
- Elliott J.M., 1977: Some methods for the statistical analysis of samples of benthic invertebrates: Scientific publication No. 25. Freshwater Biological Association, Ambleside, pp. 159
- Farrell T.M., 1991: Models and mechanisms of succession: an example from a rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.*, 61:95-113
- Field J.G. & McFarlane G., 1968: Numerical methods in marine ecology. I. A quantitative similarity' analysis of rocky shore samples in False Bay, South Africa. *Zool. Afr.*, 3:119-138

- Field J.G., Clarke K.R. & Warwick R.M., 1982: A practical strategy for analysing multispecies distribution patterns. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 8:37-52
- Gray J.S., 1977: The stability of benthic ecosystems. *Helgol. Wiss. Meeresunters.*, 30:427-444
- Gulliksen B. & Svensen E., 2004: Svalbard and life in polar oceans. Kom forlag, Kristiansund, Norway, pp. 160
- Gutt J. & Starmans A., 2001: Quantification of iceberg impact and benthic recolonisation patterns in the Weddell Sea (Antarctica). *Polar Biol.*, 24:615-619
- Harris P.T. & O'Brien P.E., 1996: Geomorphology and sedimentology of the continental shelf adjacent to MacRobertson Land, East Antarctica: ascalped shelf. *Geo-Mar. Lett.*, 16:287-296
- Herrmann M., 2004: Makrozoobenthos-Gemeinschaften arktischer Weichböden: Struktur und Bedeutung als Nahrungsgrundlage demersaler Fische. In: *Berichte zur Polar- und Meeresforschung (Reports on Polar and Marine Research)*, 528:5-96
- Himmelman J.H., Cardinal A. & Bourget B., 1983: Community development following removal of urchins, *Strongylocentrotus droebachiensis*, from the rocky subtidal zone of the St. Lawrence Estuary, Eastern Canada. *Oecologia*, 59:27-39
- Horner R., Ackley S.F., Dieckmann G.S., Gulliksen B., Hoshiai T., Legendre L., Melnikov I.A., Reeburgh W.S., Spindler M. & Sullivan C.W., 1992: Ecology of sea ice biota 1. Habitat, terminology and methodology. *Polar Biol.*, 12:417-427
- Jørgensen L.L. & Gulliksen B., 2001: Rocky bottom fauna in Arctic Kongsfjorden (Svalbard) studied by means of suction sampling and photography. *Polar Biol.*, 24:113-121
- Klekowski R.Z. & Węśławski J.M., 1991: Atlas of the marine fauna of southern Spitsbergen: Vol. 2. invertebrates pt. 1. *Polish Acad. of Sci., Inst. Of Oceanology, Danzig*, pp. 550
- Klekowski R.Z. & Węśławski J.M., 1992: Atlas of the marine fauna of southern Spitsbergen: Vol. 2. invertebrates pt. 2. *Polish Acad. of Sci., Inst. Of Oceanology, Danzig*, pp. 213
- Klekowski R.Z. & Węśławski J.M., 1997: Atlas of the marine fauna of southern Spitsbergen: Vol. 2. invertebrates pt. 3. *Polish Acad. of Sci., Inst. Of Oceanology, Danzig*, pp. 152
- Kratochwil A. & Schwabe A., 2001: *Ökologie der Lebensgemeinschaften: Biozönologie*. Eugen Ulmer Verlag, Stuttgart, pp. 756
- Laudien J., 2011: Physical oceanography at time series station Brandal in the Kongsfjorden (Spitsbergen, Arctic) in 2008/2009. Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Bremerhaven, doi:10.1594/PANGAEA.742768
- Laudien J., Herrmann M. & Arntz W.E., 2007: Soft bottom species richness and diversity as a function of depth and iceberg scour in Arctic glacial Kongsfjorden (Svalbard). *Polar Biol.*, 30:1035-1046
- Laudien J., Herrmann M., Arntz W.E., 2004: Soft bottom community structure and diversity in Kongsfjorden (Svalbard). *Reports on Polar and Marine Research*, 492:103-111
- Mariénfeld P., 1992: Recent sedimentary processes in Scoresby Sund, East Greenland. *Boreas*, 21: 169-186
- Moore P.G., 1977: Inorganic particulate suspensions in the sea and their effects on marine animals. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.*, 15:225-363
- Nielsen K.J. & Navarrete S.A., 2004: Mesoscale regulation comes from the bottom-up: intertidal interactions between consumers and upwelling. *Ecol. Lett.*, 7:31-41
- Nordsieck F., 1969: *Die europäischen Meeresmuscheln (Bivalvia)*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 256
- Orheim O., 1985: Iceberg discharge and the mass balance of Antarctica. In: *Glaciers, ice sheets, and sea level: effect of a CO₂-induced climatic change*. Report of a workshop held in Seattle, Washington, September 13-15, 1984. United States Department of Energy, Washington DC, pp. 207:12
- Osman R.W. & Whitlatch R.B., 1995a: The influence of resident adults on larval settlement: experiments with four species of ascidians. *JEMBE*, 190:199-220
- Osman R.W. & Whitlatch R.B., 1995b: The influence of resident adults on recruitment: a comparison to settlement. *JEMBE*, 190:169-198
- Osman R.W., 1978: The influence of seasonality and stability on the species equilibrium. *Ecological Monographs*, 47:37-63
- Osman R.W., Whitlatch R.B. & Malatesta R.J., 1992: Potential role of micro-predators in determining recruitment into a marine community. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 83:35-43
- Pacheco A.S., Laudien J., Thiel M., Oliva M. & Arntz W., 2010: Succession and seasonal variation in the development of subtidal macrobenthic soft-bottom communities off northern Chile. *Journal of Sea Research*, 64:180-189
- Paone R.T., 1984: Ecological determinism in the competition for space. *Ecology*, 65:1339-1348
- Pielou E.C., 1975: *Ecological Diversity*. Wiley, New York, pp. 165
- Pleijel F. & Dales R.P., 1991: Polychaetes: British Phyllocoleoids, Typhlocoleoids and Tomopteroideans. The Linnean Society of London and The Estuarine and Coastal Sciences Association. *Oegstgeest*, pp. 202
- Poppe G.T. & Goto Y., 1993: *European Seashells. Vol. 2*. Verlag Christa Hemmen, Wiesbaden, pp. 221

- Rumohr H. & Arntz W.E., 1982: The "Benthosgarten" - A new approach for the study of soft bottom communities. Vol. 29. Meeresforschung, 4:225-238.
- Sanderson T.J.O., 1988: Ice mechanics. Risiko to offshore structures. Graham & Trotman, London, pp. 253
- Sars G.O., 1895: An Account of the Crustacea of Norway. Vol. 1. Amphipoda, Cammermeyers Forlag, Christiania, pp. 248
- Sars G.O., 1900: An Account of the Crustacea of Norway. Vol. 3. Cumacea, Cammermeyers Forlag, Christiania, pp. 72
- Sars G.O., 1928: An Account of the Crustacea of Norway. Vol. 9. Ostracoda, Cammermeyers Forlag, Oslo, pp. 119
- Schaefer M., 2003: Wörterbuch der Ökologie, 4. Auflage, Spektrum Akad. Verl., Heidelberg, Berlin, pp. 452
- Schratzberger M., Whomersley P., Warr K., Bolam S.G. & Rees H.L., 2004: Colonisation of various types of sediment by estuarine nematodes via lateral infaunal migration: a laboratory study, Mar. Biol., 145:69–78
- Sousa W.P., 1984: The role of disturbance in natural communities. Annu Rev Ecol Syst, 15:353-391
- Stephensen K., 1929: Tierwelt der Nord und Ostsee: Amphipoda. Vol 10f, Grimpe & Wagler, Kopenhagen, pp. 188
- Storch V., Welsch U., 2005: Kükenthal - Zoologisches Praktikum, 25. Auflage, Spektrum Akad. Verl., Heidelberg, pp. 532
- Svendsen H., Beszczynska-Møller A., Hagen J.O., Lefauconnier B., Tverberg V., Gerland S., Ørbæk J.B., Bischof K., Papucci C., Zajaczkowski M., Azzolini R., Bruland O., Wiencke C., Winther J.-G. & Dallmann W., 2002: The physical environment of Kongsfjorden-Krossfjorden, an Arctic fjord system in Svalbard. Polar Res., 21:133-166
- Tebble N. & Chambers S., 1982: Polychaetes from Scottish Waters. pt. 1. Family Polynoidae. Royal Scottish Museum, Edinburgh, pp. 73
- Thiery R.G., 1982: Environmental instability and community diversity. Biol. Rev., 57:691-710
- Thomas D.N. & Dieckmann G.S., 2010: Sea Ice second edition. Wiley-Blackwell, Malaysia pp. 640
- Underwood A.J. & Chapman M.G., 2006: Early development of subtidal macrofaunal assemblages: relationships to period and timing of colonization. JEMBE, 330:221-233
- Valdivia N., Heidemann A., Thiel M., Molis M. & Wahl M., 2005: Effects of disturbance on the diversity of hard-bottom macrobenthic communities on the coast of Chile. Mar. Ecol. Prog. Ser., 299:45-54
- Veit-Köhler G., Laudien J., Knott J., Velez J. & Sahade R., 2008: Meiobenthic colonisation of soft sediments in arctic glacial Kongsfjorden (Svalbard). J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 363:58-65
- Viehoff T. & Li A., 1995: Iceberg observations and estimation of submarine ridges in western Weddell Sea. Int. J. Remote. Sensing, 16:3391-3408
- Vogt P.R., Crane K. & Sundvor E., 1994: Deep Pleistocene iceberg plowmarks on the Yermak Plateau: sidescan and 3.5 kHz evidence for thick calving ice fronts and a possible marine ice sheet in the Arctic Ocean. Geology, 22:403-406
- White P.S. & Pickett S.T.A., 1985: Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. In: Pickett S.T.A. & White P.S. (Eds.) The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando, pp. 3-13
- Whittington R.J., Forsberg C.F. & Dowdeswell J.A., 1997: Seismic and side-scan sonar investigations of recent sedimentation in an ice-proximal glacial marine setting, Kongsfjorden, north-west Spitzbergen. In: Davies T.A., (Ed.) Glaciated continental margins – an atlas of acoustic images. Chapman and Hall, London, pp. 175-178
- Włodarska-Kowalczyk M. & Pearson T.H., 2004: Soft-bottom macrobenthic faunal associations and factors affecting species distributions in an Arctic glacial fjord (Kongsfjorden, Spitzbergen). Polar Biol., 27:155-167
- Włodarska-Kowalczyk M., Pearson T.H. & Kendall M.A., 2005: Benthic response to chronic natural physical disturbance by glacial sedimentation in an Arctic fjord. Mar. Ecol. Prog. Ser., 303:31-41
- Włodarska-Kowalczyk M., Wesawski J.M. & Kotwicki L., 1998: Spitzbergen glacial bays macrobenthos – a comparative study. Polar Biol., 20:66-73
- Zacharias M.A. & Roff J.C., 2001: Explanations of patterns of intertidal diversity at regional scales. J. Biogeogr., 28:471-483

ANHANG

Tabelle A 1: Übersicht der für die Identifizierung der Taxa verwendeten Bestimmungsliteratur.

Taxa	Literatur
Anthozoa	Klekowski & Węśławski 1992
Crustacea	Klekowski & Węśławski 1991; Klekowski & Węśławski 1997; Sars 1895; Sars 1900; Sars 1928; Stephensen 1929
Echinodermata	D'yakonov 1967; Klekowski & Węśławski 1992
Mollusca	Klekowski & Węśławski 1991; Nordsieck 1969; Poppe G.T. & Goto Y., 1993
Ostracoda	Sars 1928
Polychaeta	Chambers 1985; Klekowski & Węśławski 1992; Pleijel F. & Dales 1991; Tebble & Chambers 1982

Tabelle A 2: Abundanzdaten der untersuchten Replikate und der natürlichen Makrozoobenthosgemeinschaft (Herrmann 2004).

Taxa	Beprobungsdatum	2003					2005			2006			2007				2003 n. Gemeinschaft																	
		1	1	1	1	1	3	3	3	4	4	4	1	1	1	5	5	5	5	0	0	0	0	0										
	Expositionszeit Topf Nr.	4	10	14	16	17	2	11	19	5	6	18	5	6	9	7	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5								
		17.06.2003	18.06.2003	20.06.2003	19.06.2003	19.06.2003	02.09.2005	06.09.2005	07.09.2005	14.09.2006	14.09.2006	15.09.2006	04.09.2007	04.09.2007	03.09.2007	03.09.2007	12.06.2003	12.06.2003	12.06.2003	13.06.2003	13.06.2003	12.06.2003	12.06.2003	12.06.2003	13.06.2003	13.06.2003								
ANTHOZOA																																		
<i>Edwardsia fusca</i> (Danielssen, 1890)																																		
BIVALVIA																																		
<i>Astarte crenata</i> (Gray, 1824)										1																								
<i>Axinopsida orbiculata</i> (G.O. Sars, 1878)		1	1	1	1		1			10	1	3		3	3																			
<i>Crenella decussata</i> (Montagu, 1808)		15	6			1	1			8	2	2	1	51	3	22																		
<i>Hiatella arctica</i> (Linne, 1767)											1																							
<i>Liocyma fluctuosa</i> (Gould, 1841)		1												3																				
<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)		1	1				1	1		36	17	19	13	181	64	150																		
<i>Mya truncata</i> Linne, 1758		1			1					2	3		2	43	9	10																		
<i>Serripes groenlandicus</i> (Bruguiere, 1789)		1	1			1				2				1	1																			
GASTROPODA																																		
<i>Cylichna alba</i> (Brown, 1827)			2	1		1	2				1		1	4		2								1	2									
<i>Margarites costalis</i> (Gould, 1841)											1			1																				
<i>Margarites heliinus</i> (Phipps, 1774)											1			1		1																		
<i>Neptunea despecta</i> (Linne, 1758)										1	1	2			1		1																	
<i>Onoba mighelsi</i> (Stimpson, 1851)													1	1																				
<i>Retusa obtusa</i> (Montagu, 1803)											1			2		1																		
POLYCHAETA																																		
<i>Ampharete acutifrons</i> Grube, 1860											1					5																		
<i>Ampharete cf. baltica</i> (Eliason, 1955)																																		
<i>Ampharete finmarchica</i> M.Sars, 1864										1		1																						
<i>Amphitrite cirrata</i> (O.F. Müller, 1771)																																		
<i>Anaitides groenlandica</i> Oersted, 1842																																		
<i>Aricidea suecica</i> Eliason, 1920							2	3																										
<i>Brada villosa</i> (Rathke, 1843)																																		
<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867							7	28	7			27	1	4		75	20	16	7															
<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)							6	1		10	1	8	2	12	6	41																		
<i>Chone fauveli</i> McIntosh, 1916									13	32	5	10		3		19																		
<i>Dipolydora quadrilobata</i> Jacobi, 1883																	24	51																
<i>Dysponetus pygmaeus</i> Levensen, 1879															1	1	1																	
<i>Eteone longa</i> Fabricius, 1780							1								1	1	8	2	5	1														
<i>Eteone spitsbergensis</i> Malmgren, 1865							16	15			1																							
<i>Euclideana analis</i> (Krøyer, 1865)							1		21	47	30	32	1	9		9	8	6																
<i>Glycera capitata</i> Oersted, 1843																																		
<i>Harmothoe longisetis</i> (Grube, 1863)							11	4		6	3	4	8	22	23	27																		
<i>Lumbrineris fragilis</i> O.F. Müller, 1766																																		
<i>Lysippe labiata</i> Malmgren, 1865								16	9	21	4	7																						
<i>Maldane sarsi</i> Malmgren, 1865										2							1	11	2															
<i>Nephtys ciliata</i> (O.F. Müller, 1776)									1																									
<i>Ophelina acuminata</i> Örsted, 1843								1		2				5		2																		
<i>Ophryotroche cosmetandra</i> OUG, 1990								2	1																									
<i>Pholoe minuta</i> Fabricius, 1780									4	4		2		3		4																		
<i>Praxilla praeterrissa</i> (Malmgren, 1866)							3			5	1																							
<i>Sabellides borealis</i> Sars, 1856															1	1	6																	
<i>Scalibregma inflatum</i> Rathke, 1843										1	2						1																	
<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)							4	11	16	1		1		8	9	20	32	63	4															
<i>Spio armata</i> (Thulin, 1957)		1			1	1	3	5	2	25	8	18	4			4	9	20	1															
<i>Travisia forbesii</i> Johnston, 1840																	1	1																
AMPHIPODA																																		
<i>Autonoë websteri</i> Sars, 1894		1		1	7	5	7			3		1	12	28	24		2																	
<i>Caprella septentrionalis</i> Krøyer, 1838																1																		
<i>Centromedon pumilus</i> (Lilljeborg, 1865)		1		4			10							1	3	4																		
<i>Crassirophium crassicornis</i> Bruzelius, 1859		1		3	14		1			6	31	4	2	42	25	5																		
<i>Monoculodes borealis</i> Boeck, 1871										4						1																		
<i>Paroediceros lynceus</i> Sars, 1858		3		1			1			1		1				1																		
<i>Synidotea nodulosa</i> (Krøyer, 1846)																1																		
OSTRACODA																																		
<i>Hemicythere concinna</i> Sars, 1925					1								1	4		1																		
<i>Candona caudata</i> Kaufmann, 1900							1					1		4	6	3																		
CUMACEA																																		
<i>Lamprops fuscatus</i> Sars, 1865		80	7	43	67	82	</																											

Tabelle A 3: Diversitäts-Indizes sämtlicher Replikate: Gesamtartenzahl (S); Gesamtindividuenanzahl (N); Shannon-Wiener Index (H'); Margalef Index (d) und Pielou Äquitäts Index (J').

Jahr	Expositionszeit [Jahre]	Topf. Nr.	S	N	H'	d	J'
2003	1	4	14	119	2,72	0,47	1,24
	1	10	6	18	1,73	0,81	1,45
	1	14	8	55	1,74	0,43	0,90
	1	16	6	91	1,10	0,48	0,85
	1	17	9	97	1,74	0,32	0,70
2005	3	2	17	78	3,67	0,86	2,45
	3	11	14	87	2,91	0,74	1,97
	3	19	14	85	2,92	0,82	2,18
2006	4	5	27	251	4,70	0,78	2,59
	4	6	25	120	5,01	0,72	2,32
	4	18	21	148	4,00	0,79	2,40
2007	1	5	20	61	4,62	0,83	2,50
	1	6	30	477	4,70	0,67	2,28
	1	9	17	179	3,08	0,72	2,05
	5	7	29	445	4,59	0,70	2,35
2003 natürliche Gemeinschaft	0	1	12	102	2,37	0,73	1,81
	0	2	19	188	3,43	0,66	1,95
	0	3	14	32	3,75	0,90	2,38
	0	4	12	145	2,21	0,74	1,84
	0	5	19	184	3,45	0,67	1,99

Tabelle A 4: Zoogeographische Auflistung des Weichboden-Makrozoobenthos von Brandal in alphabetischer Reihenfolge.

Arktische Arten			
<i>Edwardsia fusca</i>	<i>Margarites costalis</i>	<i>Sclerocrangon boreas</i>	<i>Synidotea nodulosa</i>
Arktisch-boreale Arten			
<i>Ampharete finmarchica</i>	<i>Chone fauveli</i>	<i>Hemicythere concinna</i>	<i>Pagurus pubescens</i>
<i>Amphitrite cirrata</i>	<i>Crassicorophium crassicorne</i>	<i>Lamprops fuscatus</i>	<i>Paroediceros lynceus</i>
<i>Anaitides groenlandica</i>	<i>Crenella decussata</i>	<i>Liocyma fluctuosa</i>	<i>Pelonaia corrugata</i>
<i>Autonoë websteri</i>	<i>Cylichna alba</i>	<i>Lysippe labiata</i>	<i>Praxilla praetermissa</i>
<i>Axinopsida orbiculata</i>	<i>Dipolydora quadrilobata</i>	<i>Macoma calcarea</i>	<i>Priapulus caudatus</i>
<i>Brada villosa</i>	<i>Eteone longa</i>	<i>Monoculodes borealis</i>	<i>Retusa obtusa</i>
<i>Candona caudata</i>	<i>Eteone spitsbergensis</i>	<i>Mya truncata</i>	<i>Serripes groenlandicus</i>
<i>Capitella capitata</i>	<i>Eualus gaimardii</i>	<i>Nephtys ciliata</i>	<i>Spio armata</i>
<i>Caprella septentrionalis</i>	<i>Euchone analis</i>	<i>Neptunea despecta</i>	<i>Stegophiura brachyactis</i>
<i>Centromedon pumilus</i>	<i>Harmothoë longisetis</i>	<i>Onoba mighelsi</i>	<i>Travisia forbesii</i>
<i>Chiridota leavis</i>	<i>Heliometra glacialis</i>	<i>Ophryotroche cosmetandra</i>	
Kosmopolitische Arten			
<i>Ampharete acutifrons</i>	<i>Chaetozone setosa</i>	<i>Lumbrineris fragilis</i>	<i>Pholoë minuta</i>
<i>Ampharete cf. baltica</i>	<i>Dysponetus pygmaeus</i>	<i>Maldane sarsi</i>	<i>Sabellides borealis</i>
<i>Aricidea suecica</i>	<i>Glycera capitata</i>	<i>Margarites helacinus</i>	<i>Scalibregma inflatum</i>
<i>Astarte crenata</i>	<i>Hiatella arctica</i>	<i>Ophelina acuminata</i>	<i>Scoloplos armiger</i>

Tabelle A 5: Ernährungstypeneinteilung des Weichboden-Makrozoobenthos von Brandal in alphabetischer Reihenfolge.

Omnivor			
<i>Caprella septentrionalis</i>	<i>Harmothoë longisetis</i>	<i>Nephtys ciliata</i>	<i>Paroediceros lynceus</i>
<i>Dysponetus pygmaeus</i>	<i>Monoculodes borealis</i>	<i>Pagurus pubescens</i>	<i>Synidotea nodulosa</i>
<i>Eualus gaimardii</i>			
Karnivor			
<i>Anaitides groenlandica</i>	<i>Edwardsia fusca</i>	<i>Lumbrineris fragilis</i>	<i>Priapulus caudatus</i>
<i>Capitella capitata</i>	<i>Eteone longa</i>	<i>Nephtys ciliata</i>	<i>Retusa obtusa</i>
<i>Caprella septentrionalis</i>	<i>Eteone spitsbergensis</i>	<i>Ophryotroche cosmetandra</i>	<i>Sclerocrangon boreas</i>
<i>Chiridota leavis</i>	<i>Eualus gaimardii</i>	<i>Pagurus pubescens</i>	<i>Stegophiura brachyactis</i>
<i>Crassicorophium crassicorne</i>	<i>Glycera capitata</i>	<i>Paroediceros lynceus</i>	<i>Synidotea nodulosa</i>
<i>Cylichna alba</i>	<i>Harmothoë longisetis</i>	<i>Pholoë minuta</i>	
Oberflächen-Detritivor			
<i>Ampharete acutifrons</i>	<i>Brada villosa</i>	<i>Lamprops fuscatus</i>	<i>Onoba mighelsi</i>
<i>Ampharete cf. baltica</i>	<i>Capitella capitata</i>	<i>Lysippe labiata</i>	<i>Priapulus caudatus</i>
<i>Ampharete finmarchica</i>	<i>Crassicorophium crassicorne</i>	<i>Macoma calcarea</i>	<i>Sabellides borealis</i>
<i>Amphitrite cirrata</i>	<i>Crenella decussata</i>	<i>Margarites costalis</i>	<i>Spio armata</i>
<i>Aricidea suecica</i>	<i>Dipolydora quadrilobata</i>	<i>Margarites helacinus</i>	
<i>Autonoë websteri</i>	<i>Glycera capitata</i>	<i>Neptunea despecta</i>	
Untergrund-Detritivor			
<i>Brada villosa</i>	<i>Chaetozone setosa</i>	<i>Ophelina acuminata</i>	<i>Scoloplos armiger</i>
<i>Candona caudata</i>	<i>Hemicythere concinna</i>	<i>Praxilla praetermissa</i>	<i>Travisia forbesii</i>
<i>Centromedon pumilus</i>	<i>Maldane sarsi</i>	<i>Scalibregma inflatum</i>	
Suspensionsfresser			
<i>Aricidea suecica</i>	<i>Dipolydora quadrilobata</i>	<i>Liocyma fluctuosa</i>	<i>Pelonaia corrugata</i>
<i>Astarte crenata</i>	<i>Euchone analis</i>	<i>Lysippe labiata</i>	<i>Serripes groenlandicus</i>
<i>Axinopsida orbiculata</i>	<i>Heliometra glacialis</i>	<i>Macoma calcarea</i>	<i>Spio armata</i>
<i>Chone fauveli</i>	<i>Hiatella arctica</i>	<i>Mya truncata</i>	

Tabelle A 6: Ergebnisse der SIMPER Analyse auf Grundlage der Makrozoobenthosabundanzdaten aus Brandal (Kongsfjorden) aus 18 m Tiefe. Dargestellt sind ranghohe Taxa, die zu 90 % zur Ähnlichkeit einer Gemeinschaft beitragen; mittlere Abundanz (Av. Abund.), mittlerer Ähnlichkeit zwischen den Jahren (Av. Sim.), Quotient aus mittlerer Ähnlichkeit und zugehöriger Standardabweichung (Sim/SD), prozentualer Beitrag (Contrib%) und kumulativer Beitrag (Cum.%).

	Taxa	Av. Abund	Av. Sim	Sim/SD	Contrib%	Cum.%
2003 (1 Jahr exponiert) Av. Sim.: 50,97	<i>Lamprops fuscatus</i> Sars, 1865	7,08	30,00	2,79	58,86	58,86
	<i>Autonoë websteri</i> Sars, 1894	1,38	3,73	0,95	7,31	66,17
	<i>Axinopsida orbiculata</i> (G.O. Sars, 1878)	0,80	3,50	1,09	6,87	73,04
	<i>Crenella decussata</i> (Montagu, 1808)	1,46	2,43	0,54	4,77	77,80
	<i>Cylichna alba</i> (Brown, 1827)	0,68	2,08	0,61	4,08	81,88
	<i>Crassicorophium crassicornе</i> Bruzelius, 1859	1,29	1,96	0,55	3,84	85,72
	<i>Stegophiura brachyactis</i> (Clark, 1911)	1,26	1,89	0,59	3,71	89,43
	<i>Serripes groenlandicus</i> (Bruguiere, 1789)	0,60	1,65	0,60	3,24	92,68
	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	8,35	9,23	3,05	18,64	18,64
	<i>Autonoë websteri</i> Sars, 1894	4,55	7,46	4,40	15,08	33,72
2007 (1 Jahr exponiert) Av. Sim.: 49,51	<i>Harmothoë longisetis</i> (Grube, 1863)	4,1	6,44	4,33	13,01	46,73
	<i>Crassicorophium crassicornе</i> Bruzelius, 1859	4,3	4,55	1,70	9,20	55,93
	<i>Mya truncata</i> Linne, 1758	3,66	3,55	3,26	7,17	63,10
	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	2,44	3,27	4,19	6,61	69,71
	<i>Crenella decussata</i> (Montagu, 1808)	3,29	2,31	4,19	4,68	74,39
	<i>Centromedon pumilus</i> (Lilljeborg, 1865)	1,58	2,31	4,19	4,68	79,06
	<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)	1,94	1,42	0,58	2,87	81,93
	<i>Lamprops fuscatus</i> Sars, 1865	1,05	1,25	0,58	2,53	84,46
	<i>Candona caudata</i> Kaufmann, 1900	1,48	1,12	0,58	2,26	86,72
	<i>Margarites helicinus</i> (Phipps, 1774)	0,67	0,89	0,58	1,79	88,51
<i>Priapulus caudatus</i> Lamarck, 1816	0,91	0,89	0,58	1,79	90,30	
2005 (3 Jahre exponiert) Av. Sim.: 42,91	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867	3,53	8,62	31,15	20,08	20,08
	<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)	3,11	7,99	2,90	18,62	38,70
	<i>Spio armata</i> (Thulin, 1957)	1,79	4,95	8,41	11,53	50,24
	<i>Eualus gaimardi</i> (Milne Edwards, 1837)	1,52	4,61	31,15	10,73	60,97
	<i>Eteone spitsbergensis</i> Malmgren, 1865	2,62	4,18	0,58	9,74	70,71
	<i>Lysippe labiata</i> Malmgren, 1865	2,33	3,37	0,58	7,85	78,56
	<i>Harmothoë longisetis</i> (Grube, 1863)	1,77	2,11	0,58	4,91	83,47
	<i>Aricidea suecica</i> Eliassen, 1920	1,05	1,59	0,58	3,70	87,18
	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	0,67	1,12	0,58	2,62	89,79
	<i>Ophryotroche cosmetandra</i> OUG, 1990	0,80	1,12	0,58	2,62	92,41
2006 (4 Jahre exponiert) Av. Sim.: 60,19	<i>Euchone analis</i> (Krøyer, 1865)	6,00	10,63	8,26	17,66	17,66
	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	4,83	8,06	8,72	13,39	31,05
	<i>Spio armata</i> (Thulin, 1957)	4,02	6,26	5,36	10,40	41,45
	<i>Chone fauveli</i> McIntosh, 1916	3,69	4,84	6,36	8,04	49,48
	<i>Lysippe labiata</i> Malmgren, 1865	3,08	4,22	7,75	7,01	56,49
	<i>Crassicorophium crassicornе</i> Bruzelius, 1859	3,34	4,11	7,78	6,83	63,33
	<i>Harmothoë longisetis</i> (Grube, 1863)	2,06	3,48	9,79	5,79	69,12
	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	2,33	2,99	1,74	4,97	74,08
	<i>Crenella decussata</i> (Montagu, 1808)	1,89	2,72	7,60	4,51	78,59
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867	3,22	2,61	0,58	4,34	82,93
natürliche Gemeinschaft Av. Sim.: 57,81	<i>Axinopsida orbiculata</i> (G.O. Sars, 1878)	1,96	2,35	3,74	3,90	86,83
	<i>Neptunea despecta</i> (Linne, 1758)	1,14	1,92	7,60	3,19	90,03
	<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)	5,71	12,31	2,60	21,30	21,30
	<i>Dipolydora quadrilobata</i> Jacobi, 1883	5,33	9,02	1,15	15,61	36,90
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867	3,39	8,22	4,40	14,21	51,12
	<i>Spio armata</i> (Thulin, 1957)	3,57	7,22	2,12	12,49	63,61
	<i>Euchone analis</i> (Krøyer, 1865)	2,34	4,18	1,13	7,24	70,84
	<i>Maldane sarsi</i> Malmgren, 1865	2,01	3,83	2,08	6,63	77,48
	<i>Eteone longa</i> Fabricius, 1780	1,81	3,81	6,53	6,59	84,06
	<i>Hiatella arctica</i> (Linne, 1767)	1,43	3,39	4,47	5,86	89,92
<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	0,97	2,04	1,13	3,53	93,45	

Tabelle A 7: Ergebnisse der SIMPER Analyse der ranghöchsten Taxa (Divergenz $\geq 5\%$); Vergleich der Abundanzdaten der unterschiedlichen Expositionszeiten: 2003 (1 Jahr), 2007 (1 Jahr), 2005 (3 Jahre), 2006 (4 Jahre), 2007 (5 Jahre) und der natürlichen Gemeinschaft (Herrmann 2004); mittlere Abundanz (Av. Abund.), mittlere Divergenz der Jahre (Av. Diss), Quotient aus Av. Diss und Standardabweichung (Diss/SD), prozentuale Divergenz (Contrib%) und kumulativer Beitrag (Cum.%).

Jahr-Expo.Zeit [Jahre]	Taxa	Av. Abund. 1	Av. Abund. 2	Av. Diss	Diss/SD	Contrib%	Cum.%
2003-1 vs. 2007-1 Av. Diss.: 77,78	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	0,40	8,35	10,43	3,47	13,41	13,41
	<i>Lamprops fuscatus</i> Sars, 1865	7,08	1,05	8,71	2,15	11,20	24,62
	<i>Harmothoë longisetis</i> (Grube, 1863)		4,10	6,03	3,89	7,75	32,36
	<i>Autonoë websteri</i> Sars, 1894	1,38	4,55	4,64	2,16	5,97	38,33
	<i>Crassicorophium crassicornae</i> Bruzelius, 1859	1,29	4,30	4,48	1,81	5,76	44,09
	<i>Mya truncata</i> Linne, 1758	0,40	3,66	4,09	2,20	5,26	49,36
2003-1 vs. 2005-3 Av. Diss.: 89,81	<i>Lamprops fuscatus</i> Sars, 1865	7,08		14,24	3,37	15,86	15,86
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867		3,53	7,44	2,38	8,28	24,14
	<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)		3,11	6,53	3,10	7,27	31,41
	<i>Eteone spitsbergensis</i> Malmgren, 1865		2,62	5,46	1,34	6,08	37,50
	<i>Lysippe labiata</i> Malmgren, 1865		2,33	4,99	1,29	5,56	43,06
2003-1 vs. 2006-4 Av. Diss.: 83,06	<i>Lamprops fuscatus</i> Sars, 1865	7,08	0,33	9,67	2,60	11,64	11,64
	<i>Euchone analis</i> (Krøyer, 1865)		6,00	8,63	9,83	10,38	22,02
	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	0,40	4,83	6,29	6,84	7,57	29,60
	<i>Chone fauveli</i> McIntosh, 1916		3,69	5,09	3,79	6,12	35,72
	<i>Spio armata</i> (Thulin, 1957)	0,60	4,02	4,89	3,41	5,88	41,60
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867		3,22	4,46	1,27	5,36	46,97
	<i>Lysippe labiata</i> Malmgren, 1865		3,08	4,27	4,39	5,14	52,11
2003-1 vs. 2007-5 Av. Diss.: 89,46	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	0,40	12,25	11,39	12,90	12,73	12,73
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867		8,66	8,32	15,85	9,30	22,03
	<i>Lamprops fuscatus</i> Sars, 1865	7,08		6,69	2,87	7,48	29,51
	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)		6,40	6,15	15,85	6,88	36,39
	<i>Harmothoë longisetis</i> (Grube, 1863)		5,20	4,99	15,85	5,58	41,97
2005-3 vs. 2007-1 Av. Diss.: 72,99	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	0,67	8,35	8,42	2,98	11,53	11,53
	<i>Autonoë websteri</i> Sars, 1894	0,88	4,55	4,45	2,29	6,09	17,62
	<i>Crassicorophium crassicornae</i> Bruzelius, 1859	0,33	4,30	4,39	2,05	6,02	23,64
	<i>Mya truncata</i> Linne, 1758		3,66	3,93	2,82	5,39	29,03
2005-3 vs. 2006-4 Av. Diss.: 61,85	<i>Euchone analis</i> (Krøyer, 1865)	1,86	6,00	4,96	1,91	8,01	8,01
	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	0,67	4,83	4,94	7,81	7,99	16,00
	<i>Crassicorophium crassicornae</i> Bruzelius, 1859	0,33	3,34	3,79	1,49	6,13	22,13
	<i>Chone fauveli</i> McIntosh, 1916	1,20	3,69	3,35	1,92	5,42	27,56
2005-3 vs. 2007-5 Av. Diss.: 67,28	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	0,67	12,25	9,88	28,95	14,68	14,68
	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	1,15	6,40	4,49	4,10	6,68	21,36
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867	3,53	8,66	4,37	3,48	6,49	27,85
	<i>Crenella decussata</i> (Montagu, 1808)	0,33	4,69	3,72	6,82	5,53	33,38
2006-4 vs. 2007-1 Av. Diss.: 60,09	<i>Euchone analis</i> (Krøyer, 1865)	6,00	1,33	4,76	2,38	7,92	7,92
	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	4,83	8,35	3,65	1,56	6,08	14,00
	<i>Autonoë websteri</i> Sars, 1894	0,91	4,55	3,53	2,93	5,87	19,87
	<i>Spio armata</i> (Thulin, 1957)	4,02	0,67	3,10	2,88	5,16	25,02
	<i>Chone fauveli</i> McIntosh, 1916	3,69	0,58	3,09	1,78	5,15	30,17
2006-4 vs. 2007-5 Av. Diss.: 51,63	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	4,83	12,25	5,41	4,59	10,48	10,48
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867	3,22	8,66	3,99	1,73	7,73	18,21
	<i>Chiridota leavis</i> (O. Fabricius, 1780)		4,24	3,07	11,30	5,94	24,15
	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	2,33	6,40	2,98	2,82	5,77	29,92
	<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)	0,67	4,47	2,77	4,56	5,36	35,28
2007-5 vs. 2007-1 Av. Diss.: 50,34	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867	8,66	1,00	5,65	3,54	11,23	11,23
	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	12,25	8,35	3,77	1,12	7,48	18,71
	<i>Autonoë websteri</i> Sars, 1894		4,55	3,24	7,39	6,44	25,14
	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	6,40	2,44	2,98	2,32	5,93	31,07
	<i>Chone fauveli</i> McIntosh, 1916	4,36	0,58	2,85	2,41	5,66	36,73
	<i>Chiridota leavis</i> (O. Fabricius, 1780)	4,24	1,89	2,55	1,68	5,08	41,81
2003-1 vs. natürliche Gemeinschaft Av. Diss.: 89,76	<i>Lamprops fuscatus</i> Sars, 1865	7,08		13,66	2,79	15,22	15,22
	<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)		5,71	10,66	3,47	11,88	27,10
	<i>Dipolydora quadrilobata</i> Jacobi, 1883		5,33	9,51	1,88	10,60	37,69
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867		3,39	6,68	3,28	7,44	45,13
	<i>Spio armata</i> (Thulin, 1957)	0,60	3,57	5,47	1,97	6,10	51,23
2007-1 vs. natürliche Gemeinschaft Av. Diss.: 80,92	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	0,97	8,35	7,76	2,67	9,59	9,59
	<i>Dipolydora quadrilobata</i> Jacobi, 1883	5,33		6,06	1,67	7,49	17,09
	<i>Autonoë websteri</i> Sars, 1894	0,28	4,55	5,04	3,53	6,23	23,32
	<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)	5,71	1,94	4,93	1,57	6,09	29,41
	<i>Harmothoë longisetis</i> (Grube, 1863)		4,10	4,80	3,94	5,94	35,35
	<i>Crassicorophium crassicornae</i> Bruzelius, 1859		4,30	4,64	2,39	5,74	41,08
2005-3 vs. natürliche Gemeinschaft Av. Diss. = 67,80	<i>Dipolydora quadrilobata</i> Jacobi, 1883		5,33	7,65	1,89	11,29	11,29
	<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)	3,11	5,71	4,48	2,36	6,61	17,90
	<i>Eteone spitsbergensis</i> Malmgren, 1865	2,62		4,10	1,32	6,04	23,95
	<i>Lysippe labiata</i> Malmgren, 1865	2,33		3,72	1,27	5,49	29,43
2006-4 vs. natürliche Gemeinschaft Av. Diss.: 70,63	<i>Dipolydora quadrilobata</i> Jacobi, 1883		5,33	5,88	1,83	8,33	8,33
	<i>Scoloplos armiger</i> (O.F. Müller, 1776)	0,67	5,71	5,72	2,46	8,09	16,43
	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	4,83	0,97	4,41	5,80	6,24	22,67
	<i>Euchone analis</i> (Krøyer, 1865)	6,00	2,34	4,34	2,05	6,14	28,81
	<i>Crassicorophium crassicornae</i> Bruzelius, 1859	3,34		4,05	1,68	5,73	34,54
	<i>Chone fauveli</i> McIntosh, 1916	3,69	0,40	3,68	2,25	5,21	39,75
2007-5 vs. natürliche Gemeinschaft Av. Diss.: 70,72	<i>Macoma calcarea</i> (Gmelin, 1790)	12,25	0,97	9,36	11,25	13,23	13,23
	<i>Capitella capitata</i> (Fabricius, 1780)	6,40		5,32	10,77	7,52	20,75
	<i>Chaetozone setosa</i> Malmgren, 1867	8,66	3,39	4,39	4,37	6,21	26,97
	<i>Harmothoë longisetis</i> (Grube, 1863)	5,20		4,32	10,77	6,10	33,07
	<i>Dipolydora quadrilobata</i> Jacobi, 1883		5,33	4,24	1,72	5,99	39,06